

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní obor: Biologie
Studijní program: Ekologická a evoluční biologie



Alena Kosová

**Změna klimatu a její vliv na posun druhového spektra v řasových
a sinicových společenstvech**

Climate change and related species shift in algal and cyanobacterial communities.

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: RNDr. Yvonne Němcová, PhD.

Praha, 2012

Prohlášení:

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

V Praze, 19. 8. 2012

Na tomto místě bych chtěla velmi poděkovat své školitelce, Yvonne Němcové, za vedení práce, řadu rad a připomínek a také za čas a trpělivost, kterou mi věnovala. Též bych ráda poděkovala celému týmu algologického pracoviště za příjemnou pracovní atmosféru a pomoc při řešení problémů.

Velký dík patří i mé rodině a přátelům za všestrannou pomoc a podporu během celého mého studia.

Abstrakt

V reakci na změny klimatu se očekává, že se rozšíření některých druhů bude posouvat směrem k pólům. Tento trend oteplování také zahrnuje výskyt tropických řas v mírných vodách severní polokoule. V posledních desetiletích byly často hlášeny tropické a subtropické druhy řas v kontinentálních vodách Evropy. Cílem této bakalářské práce je shrnout články týkající se změny v druhové rozmanitosti a dynamice se zaměřením na řasy a sinice v temperátních oblastech. Také je zde popsáno několik hypotéz o původu, způsobech distribuce a schopnosti mikroorganismů k překonání stresových podmínek během přepravy.

Klíčová slova: globální změny klimatu, druhový posun, molekulární variabilita, introdukované druhy, sinice, řasy, transport

Abstract

Therefore, species are expected to move towards the poles in response to shifting climate ones. This warming trend also includes the establishment of tropical algae in temperate systems of the Northern Hemisphere. Numerous tropical and subtropical species of microalgae have been reported in the last decades in the continental waters of Europe. The aims of the Bachelor thesis are to summarize articles concerning changes in diversity and dynamics focused on algae and blue-green algae in temperate water bodies. Several hypotheses about the origin, modes of distribution and the ability of microorganisms to overcome stressful condition during the transportation are also discussed in this work.

Keywords: global climate changes, species shift, molecular variability, introduced species, cyanobacteria, algae, transport

Obsah

Předmluva	5
Úvod - biologické konsekvence globálního oteplování	6
1 Tropické a subtropické druhy řas a sinic v temperátních lokalitách	7
2 Možnosti šíření sinic a řas	10
2.1 Tažní ptáci	10
2.1.1 Externí přenos	12
2.1.2 Interní přenos	13
2.2 Exotická makrofyta	14
2.3 Vzdušné proudy	14
2.4 Člověk	15
3 Přizpůsobení řas a sinic pro transport	16
3.1 Vysušení	16
3.2 UV záření	17
3.3 Prostředí zažívacího traktu	18
4 Molekulární variabilita kmenů z tropů/subtropů a temperátních oblastí na příkladu <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	19
5 Závěr	20
Použitá literatura	21

Předmluva

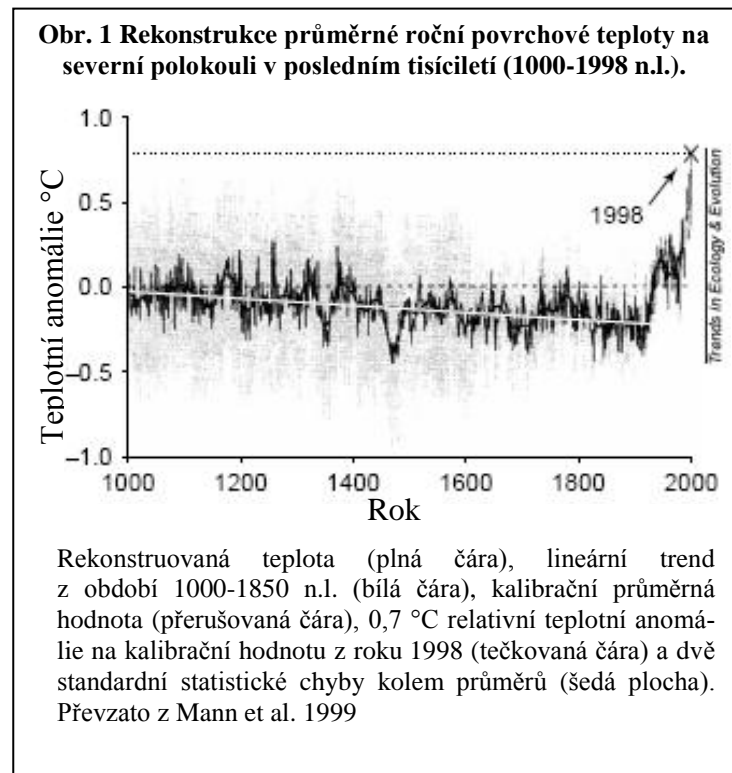
Cílem mé práce je na konkrétních příkladech z literatury shrnout výskyt introdukovaných původně tropických mikroskopických fotoautotrofních organismů v temperátních oblastech Evropy, a zda, případně jaký vliv, na tento úkaz mají globální změny klimatu. Dále bych se chtěla seznámit s možnostmi jejich šíření a se způsoby jejich ochrany při stresových podmínkách. Také bych chtěla zjistit, jaký vliv mohou tyto organismy mít na původní biotu, případně zda mohou představovat zdravotní rizika i pro člověka.

V této práci nejdříve ukáži příklady posunu druhů u mikrořas a sinic, pravděpodobně související se změnami klimatu u vybraných zástupců fotoautotrofních jednobuněčných organismů. Šíření fototrofních organismů z teplejších oblastí je sledováno především u sinic produkujících toxiny (např. *Cylindrospermopsis raciborskii*). Dále se budu zabývat možnostmi šíření fotoautotrofních mikroorganismů a druhy jejich ochrany před riziky během transportu. Následně se zaměřím na články zabývající se genetickou diverzitou těchto šířících se druhů. Jsou ty tropické/subtropické geneticky identické s taxony invadujícími temperátní ekosystémy?

Úvod - Biologické konsekvence globálního oteplování

Monitorování klimatu v minulém století a jeho dlouhodobé rekonstrukce za poslední tisíciletí naznačují, že Země se skutečně otepluje. Tato změna je nejvýraznější od začátku 20. století. Do té doby se teploty spíše snižovaly (obr. 1) (Mann et al. 1999).

Na obrázku je rekonstrukce vývoje roční povrchové průměrné teploty na severní polokouli od roku 1000 n. l. Do roku 1850 n. l. je patrný plynulý pokles teploty. Asi od roku 1900 n. l. se teploty pohybují nad očekávaným průmě-

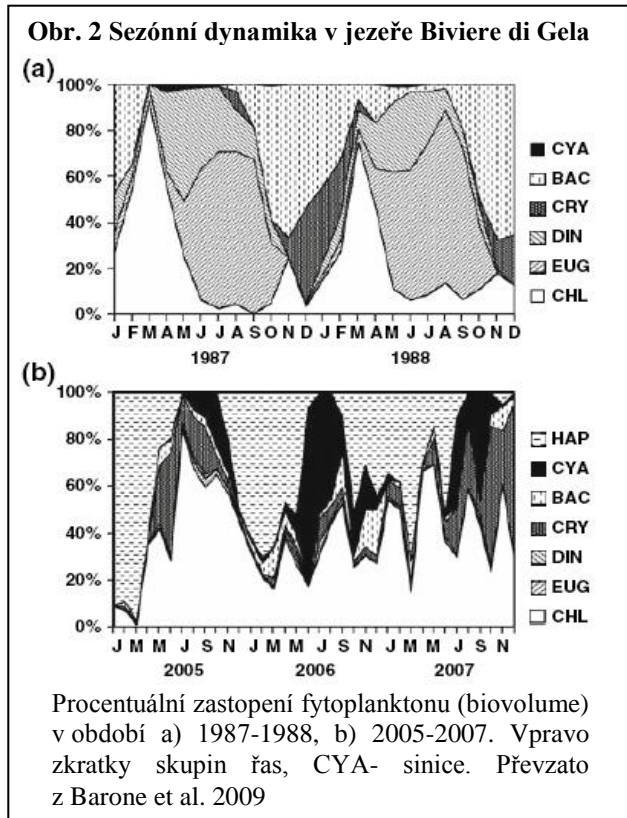


rem. V roce 1998 se jednalo dokonce o 0,7 °C. Dle očekávání, podle modelu globální cirkulace, se změny dějí také v koncentraci CO₂ a množství a rozmístění srážek. Tyto trendy mají různý vliv na život organismů, především na jejich fyziologii, distribuci, fenologii a adaptaci.

Změna teploty, koncentrace atmosférického CO₂ a množství srážek mají vliv na různé metabolické procesy, jako jsou například fotosyntéza či dýchání u rostlin a na celkový metabolismus živočichů. Každé zvýšení průměrné teploty o 3 °C oproti průměrné roční teplotě odpovídá posunu přibližně 300-400 km směrem k pólům (v mírném pásu) nebo 500 m v nadmořské výšce. Proto se očekává pohyb druhů k pólům a do vyšších nadmořských výšek jako následek posunu klimatických pásem (Hughes 2000, Parmesan 2006).

1 Tropické a subtropické druhy řas a sinic v temperátních lokalitách

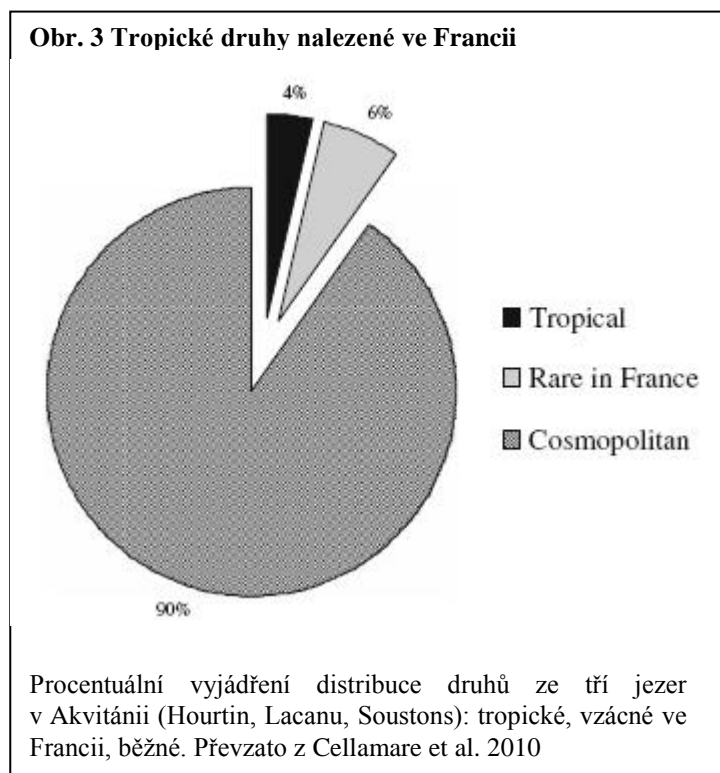
Změna klimatu může velmi výrazně ovlivnit životní prostředí a tím druhovou diversitu, jak se ukazuje na změnách druhového složení sinic a řas například v jezerech Neusiedlersee v Rakousku (Padisák 1998) a Biviere di Gela na Sicílii (Barone et al. 2010). Za posledních 40 let se v obou zmíněných lokalitách podmínky prostředí několikrát výrazně změnily a spolu s těmito změnami došlo k posunu druhového spektra sinic a řas a změně jejich dynamiky v jezerech. V sicilském jezeře původně dominující *Bacillariophyceae*, *Dinophyceae* a *Euglenophyceae* byly téměř vytlačeny sinicemi a také haptofyty. Také byl výrazně narušen roční cyklus v dynamice abundancí zelených řas (obr. 2).



V posledních letech je často popisován výskyt teplomilných druhů tropického/subtropického původu v temperátu (například Cellamare et al. 2010, Coste & Ector 2000, Stücken et al. 2006, Druard & Briand 2002, Kaštovský et al. 2010). Konkrétně u velmi často evidované sinice *Cylindrospermopsis raciborskii* jsou diskutovány tři možné hypotézy o původu výskytu této potencionálně velmi nebezpečné sinice v temperátních oblastech: (i) sinice se recentně šíří z hlubokých jezer v tropické Africe stejnoměrně do Eurasie, Ameriky a Austrálie, (ii) sinice se z Afriky rozšířila nejprve do Austrálie, zde se adaptovala a začala se šířit do Eurasie, případně do Ameriky (Padisák 1997), (iii) nebo jde o rekolonizaci kontinentů ze zbylých teplých refugií, které se na nich po době ledové nacházejí (Gugger et al. 2005). Zdá se, že současný invazní úspěch této sinice může mít různých důvodů: (i) globální oteplování zvýšilo teplotu vody, a tak umožnilo tropickým druhům proniknout do temperátu a prosperovat zde, (ii) tento druh má širokou ekologickou valenci, což mu umožňuje osídlit různá klimatická pásma, nebo (iii) se vyvinul ekotyp přizpůsobený nižším teplotám a s nižšími světelnými nároky

a ten se šíří (Briand et al. 2004). Tyto hypotézy, by se po zobecnění zřejmě daly aplikovat i na šíření jiných tropických druhů.

V roce 2009 v Akvitánii v jihovýchodní Francii byla provedena rozsáhlá studie, zaměřená právě na výskyt nepůvodních teplomilných druhů (Cellamare et al. 2010). Bylo nasbíráno 21 souhrnných fytoplanktonních vzorků ze tří jezer a celkem bylo určeno 430 druhů. Ze všech určených druhů byly 4 % s původně tropickým výskytem (obr. 3), z nichž většina nebyla do této doby ve Francii nalezena. Nalezené tropické druhy patřily hlavně mezi sinice (*Cyanodictyon tropicale*, *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Planktolytnbya circumcreta*, *P. microspira*, *P. minor*, *Pseudanabaena recta*), rozsivky (*Capartogramma crucicula*, *Diadesmis confervacea*, *Encyonema directiforme*, *Nitzschia dissipatoides*) a krásivky (*Staurastrum excavatum*).



Introdukované tropické druhy se také často stávají invazními, jak se ukázalo u několika druhů sinic a řas např. v České republice. Na základě souhrnných dat z různých pozorování bylo vytipováno pět tropických nepůvodních druhů jako invazních a potenciálně nebezpečných (např. *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Raphidiopsis mediterranea*), ačkoliv v této oblasti zatím nebyl zaznamenán žádný vliv na původní diversitu ani prokázán případ vážného poškození lidského organismu. (Kaštovský et al. 2010). Asi největší pozornost při monitorování invazních organismů je věnována sinicím, protože některé druhy mohou způsobovat toxické vodní květy, které ohrožují zdraví lidí, možnosti rybolovu a diversitu ostatních i mnohobuněčných organismů (Paerl & Hulsman 2009).

V temperátní Evropě zřejmě nejčastěji nalézaným a asi i potenciálně nejnebezpečnějším zavlečeným druhem sinice s původem v tropech je již několikrát zmiňovaná *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju. O jejím výskytu a zvýšených abundancích jsou jen za poslední léta zprávy například z Francie (Cellamare et al. 2010, Briand et al. 2004, Druart & Briand 2002), Nizozemí (cf Van den Hove 2001), Německa

(Stücken et al. 2006), Polska (Kokocinski et al. 2010), České republiky (Kaštovský et al. 2010), Slovenska (Hindák & Hindáková 2011), Rakouska (Dokulil & Teubner 2000) a Maďarska (Pardisák 1998). První popsané zdravotní problémy způsobené touto toxickou sinicí jsou popsány z roku 1979 ze Solomon Dam na tropickém ostrově Palm Island v Austrálii. Toxin cylindrospermopsin zde způsobil hepatoenteritidu u 148 lidí, hlavně dětí, z nichž většina vyžadovala hospitalizaci. K výskytu onemocnění došlo několik dní po ošetření Solomon Dam, zdroje pitné vody na ostrově, modrou skalicí při zásahu proti vodnímu květu. Látka způsobuje rozpad buněk sinic během několika hodin a tím i uvolnění toxinu (Hawkins et al. 1985).

Dalším zajímavým příkladem introdukované sinice zřejmě v závislosti na globálním oteplování by mohl být případ sinice *Arthrospira maxima*. Druh byl původně nalezen v teplé slané nádrži v Kalifornii a později ve Španělsku a v Srbsku. V létě 2007 byl pozorován jako dominantní sinice ve vodním květu na Slovensku. Vzhledem ke svému výskytu může být tento druh pokládán za slanomilný a teplomilný a v budoucnosti by se mohl uchytit například v biotopech, které v létě při nedostatku srážek postupně vysychají, čímž se ještě zvyšuje teplota vody a koncentrace solí (Hindák & Hindáková 2011).

V některých oblastech velmi úspěšným introdukovaným, ale nikoliv invazním, pantropickým druhem je zelená řasa *Pediastrum simplex*. V 50. letech minulého století se začal šířit po České republice (Kaštovský et al. 2010) a od 70. let po Slovensku (Hindák & Hindáková 2011). Tento druh se stal běžnou a často dominantní součástí letního fytoplanktonu mezo až eutrofních nádrží (Kaštovský et al. 2010, Hindák & Hindáková 2011).

2 Možnosti šíření sinic a řas

Je snadné představit si šíření organismů s velkou pohyblivostí, jako je například okřídlený hmyz a ptáci, kteří se přemísťují aktivně vzduchem. Poněkud obtížnější to mají například suchozemští savci, kteří jsou ale stále schopni aktivního transportu, jen musí překonávat více překážek. Zajímavá situace nastává u organismů bez možnosti aktivního transportu, jako jsou rostliny nebo některé mikroorganismy.

Transport fototrofních mikroorganismů v rámci jednoho povodí s sebou nese žádné větší problémy (ať už vodními proudy nebo pomocí jiných mikroorganismů). Jedná-li se ale o rozšiřování z jednoho povodí do jiného (případně i na jiný kontinent) může být situace velmi složitá. Mořské mikroorganismy mají tu výhodu, že oceán tvoří v podstatě kontinuální plochu a nejsou tak omezovány nutností překonávat pevninu. Jejich distribuce tak může být omezována spíše ekologickými nároky, a tak okolním prostředím, než konkrétní historickou událostí úspěšného transportu (Kristiansen 2008). Oproti tomu organismy sladkovodní musejí pevninu nějak překonat. Zatím známe několik způsobů, jak mohou být přeneseny, jak na vzdálenosti kratší, tak na ty dlouhé, které nás budou zajímat nejvíc. Jedná se o agens (přenašeče) jak biotické (vodní ptáci, makrofyta, člověk), tak abiotické (např. vítr).

2.1 Tažní ptáci

Možnost transportu vodních mikroorganismů pomocí vodních ptáků předpokládal už Darwin v polovině 19. století (Figuerola et al. 2002). První, kdo experimentálně dokázal možnost transportu živých řas vodními ptáky, byl roku 1888 Jules De Guerne. Konkrétně našel živé krásivky a rozsivky na nohou kachen (Kristiansen 1996, Schlichting 1960).

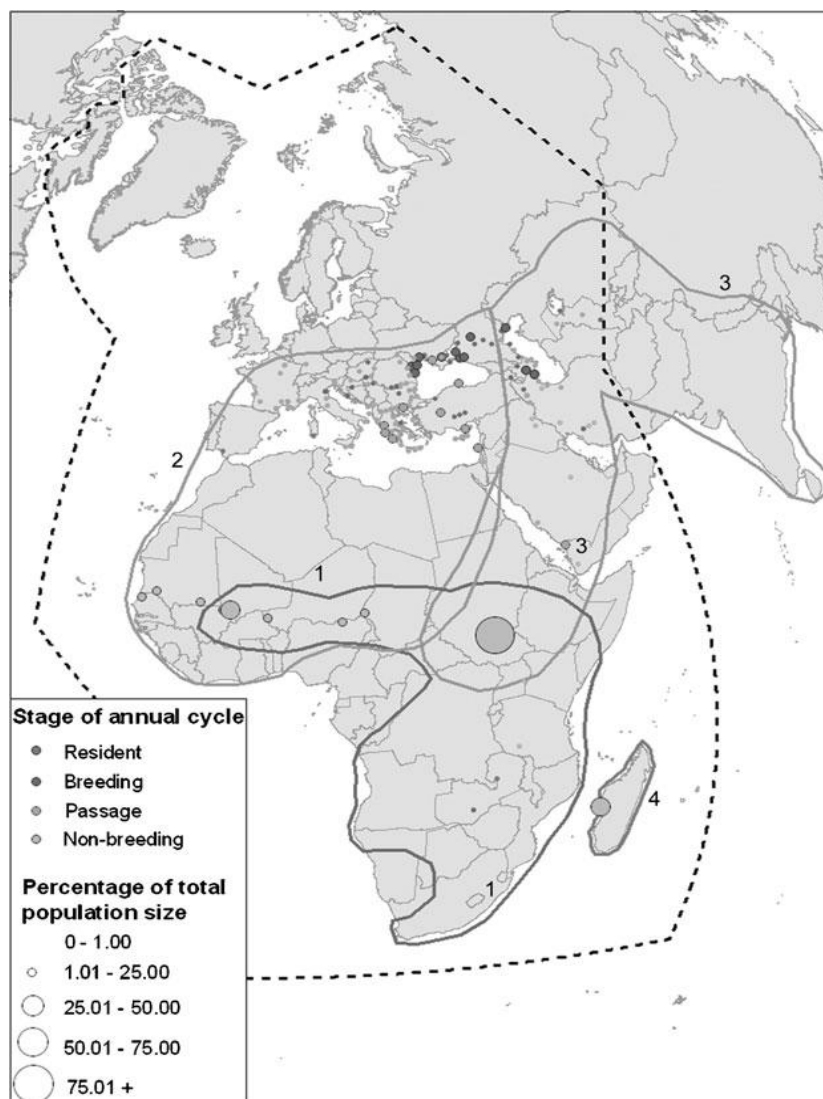
Je tu možnost, že by tažní vodní ptáci dokázali přenést tropické druhy fotoautotrofních mikroorganismů z tropů do jiných oblastí. Tito ptáci létají na jih na svá zimoviště a zpět na hnízdiště i několik tisíc kilometrů. Tedy i mezi tropickými a temperátními oblastmi (Kirby et al. 2008, Cellamare et al. 2010).

Některé z oblastí, kde byly nalezeny tropické mikrořasy, jsou hnízdišti nebo typickými a častými místy pro odpočinek během migrace. Dobrým příkladem takové lokality jsou třeba jezera a mokřady v Akvitánii v jihozápadní Francii. Tento region je důležitou součástí koridoru a jedním z nejdůležitějších míst k odpočinku pro migrující ptáky v Evropě. Je charakteristický velkým množstvím přirozených habitatů jako jsou lesy, porosty rákosu, louky, bažiny, velké množství mokřin a tůní (Cellamare et al. 2010) a patří do temperátního oceánského klimatu

(Peel et al. 2007). Všechny tyto faktory přitahují velké množství různých ptačích druhů (Cellamare et al. 2010). Příkladem mohou být třeba některé kachny rodu *Anas*. Tito ptáci migrují až do severní Evropy. Jejich průměrná rychlost během letu dosahuje až 70 km/h a maximální délka přeletu bez přestávky je 2000 až 5000 km (Clausen et al. 2002). Z místa kde zimují na akvitánské odpočívadlo je to okolo 3800 km. Jsou tedy schopni přenést organismy z Afriky do Francie bez přestávky (Cellamare et al. 2010).

Dalším příkladem vodního tažného ptáka, který migruje mezi tropickou Afrikou a temperátní Evropou může být ibis hnědý (*Plegadis falcinellus*) (obr. 4) (Kirby et al. 2008).

Obr. 4 Migrační trasy Ibise hnědého



Na mapě jsou znázorněny migrační trasy (plná čára) čtyř různých populací ibise hnědého (označené čísly 1-4), včetně míst kde přezimují, hnízdí, odpočívají a procenta celkového počtu jedinců, kteří daná místa využívají. Z obrázku je patrné, že zimuje i několik populací pohromadě v subsaharské Africe a hnízdí v menších skupinách, ať už ve východní Evropě, nebo v jižní Africe. Odpočívací stanoviště jsou však rozmístěna po celé Evropě (světlé tečky). Převzato z článku Kirby et al. 2008

2.1.1 Externí přenos

Externí přenos je první z možných způsobů transportu. Byl zkoumán od konce 19. století. Ve 20. letech minulého století bylo provedeno několik studií v Norsku, na základě kterých se ukázalo že, brodící se rackové mohou přenášet řasy z jednoho jezírka do druhého. Například krásivky jsou na delší vzdálenosti lépe přenášeny ve vlhkém bahně na ptáčích nohou, protože jsou velmi citlivé na vysychání (Kristiansen 1996).

V roce 1960 udělal Herold E. Schlichting velký pokrok ve zkoumání možností externího přenosu, protože provedl první řízený experiment. Chytil kachny do trychtýřovitých pastí umístěných v mělké vodě podél břehů jezera. Část chycených zvířat omyl v saponátu, a pak je umístil do speciálních vodních kotců na různě dlouhou dobu. Dále zjistil ve vodě zastoupené nejběžnější druhy řas. Kachny byly po vyjmutí z kotce znehybněny a pověšeny na šňůru. Zároveň s nimi pověsil nádobky se sterilizovanou vodou z jezírka, aby zjistil, jaké organismy se pohybují ve vzduchu (zda se řasy na ptáky nedostaly až po zavěšení). Nádobky zakryl tenkou sítkou, aby nebyly kontaminovány hmyzem. Stejným způsobem se zajímal také o řasy a sinice žijící v bahně a v organickém materiálu na břehu jezera.

Nakonec kachnám omyl peří, nohy a zobáky (jednalo se celkem o 105 jedinců, celkem 16 druhů, z toho 2 druhy z řízeného experimentu) a vzorky nechal kultivovat. Hledal v nich jak žijící organismy, tak jejich spory a cysty. Nejvíce žijících sinic a řas našel na nohou (celkem 86 druhů) (obr. 5). Ukázalo se, že kromě místa, kde byly organismy nalezeny, hraje pro přežití roli také doba, po kterou pták nebyl ve vodě. Většina přeživších řas dokázala vzdorovat vyschnutí až čtyři hodiny. Některé vydržely až 8 hodin. Nad 8 hodin již žádné živé řasy ani sinice neobjevil (Schlichting 1960). Jiná studie z roku 1973 taktéž ukazuje, že nejlepším místem pro externí přenos jsou nohy. Místo kachen si jako studované ptáky vybrali racky.

Obr. 5 Řasy a sinice nalezené na nohou ptáků při řízeném experimentu – převzato z Schlichting 1960

Feet

Chlorophyta: *Ankistrodesmus Braunii*, *A. convolutus*, *A. falcatus*, *Arachnochloris*-like cells, *Arthrospira Gomotiana*, *A. Jenneri*, *Chlamydomonas globosa*, *C. mucicola*, *C. pseudopertyi*, *C. sp.*,^b *Chlorococcum sp.*, *Chlorella ellipsoidea*, *C. vulgaris* *C. sp.*,^b *Closteriopsis*-like cell, *Dactylococcopsis acicularis*, *Franceia sp.*, *Glenodinium sp.*, *Gloeocystis gigas*,^b *Mougeotia sp.*, *Nannochloris bacillaris*,^b *Oedogonium sp.*, *Oocystis Borgei*, *Palmodictyon sp.*, *Protococcus sp.*, *Rhabdoderma irregulare*, *Rhizoclonium fontanum*, *Scenedesmus abundans*,^b *S. dimorphus*, *S. quadricauda*,^b *S. sp.*, *Sphaerocystis Schroeteri*, *Tetraedron minimum*, *T. wisconsinense*, *T. sp.*, and *Ulothrix sp.*

Cyanophyta: *Anabaena affinis*, *Aphanocapsa sp.*, *Aphanothece castagnei*, *A. nidulans*, *Chroococcus dispersus*, *C. minutus*, *Gloeocapsa sp.*, *Gloeothece linearis*, *Lyngbya attenuata*, *L. limnetica*, *L. sp.*, *Microcystis aeruginosa*, *Nostoc sp.* (?) *Oscillatoria angustissima*, *O. limnetica*, *O. subbrevis*, *O. tenuis*, *O. terebriformis*, *O. sp.*,^b *Pelogloea bacillifera*, *Phormidium mucicola*, *P. tenue*, *P. sp.*, *Plectonema nostocorum*, *Synechococcus aeruginosus*.

Euglenophyta: *Euglena gracilis*, *E. minuta*, *E. sp.*,^b *Phacus sp.*

Chrysophyta: *Gomphonema sp.*, *Navicula sp.*,^b *Synedra sp.*

Živé řasy a sinice nalezené na nohou vodních ptáků, přiřazené do skupin

Na nohou se přeneslo třikrát víc druhů než na zobáku, na kterém bylo skoro dvakrát více druhů než v peří. Například rozsivky se vyskytovaly téměř výhradně na povrchu těla racků, několik druhů bylo nalezeno i v tlustém střevě, ale většina byla vyizolována právě z povrchových partií. To může znamenat, že tato široce distribuovaná skupina se spoléhá na exozoochorii (Sides 1973).

Ovšem nejsou to jen vodní ptáci, kteří dokážou sloužit jako transportní agens, jak ukázal Bassett Maguire jr. roku 1963. Například na nohou nevodního pěvce strnádky večerní (*Poocetes gramineus*) našel řasy rodů *Oocystis* a *Chlorella* (Maguire 1963).

2.1.2 Interní přenos

Další možností transportu ptáky je přenos interní v jejich zažívacím traktu. Pro tento typ přenosu je nejdůležitější schopnost transportovaného organismu přežít cestu přes zažívací trakt ptáka. Už ve studii z roku 1960 Schlichting tuto možnost lehce zmínil, ale zabýval se jí spíše okrajově (jako doplněk k peří, zobákům a nohám zkoumal ptačí trus a jícen). Nechával řasy kultivovat, ale nezabýval se tím, v jaké vývojové fázi prošly trávicím traktem (Schlichting 1960). Zdá se, že pro dálkové přenosy je tento vnitřní přenos vhodnější, než přenos externí, při kterém jsou organismy vystaveny podmínkám prostředí (např. nebezpečí vyschnutí) (Kristiansen 1996). Mělo by se jednat hlavně o ty organismy, které jsou k vysychání citlivější (Proctor 1959), jako například krásivky (Sides 1973). Ovšem mnoho ptáků upřednostňuje vyprázdnění před dlouhým letem, než aby se vyprazdňovali až na cílovém stanovišti (Kristiansen 2008). Maximální vzdálenost, na kterou mohou být mikroorganismy přeneseny pomocí interního transportu, je omezena tím, jak dlouho mohou zůstat ve střevech živočicha (retenční čas), a jak daleko je pták schopen doletět během té dané doby (Figuerola et al. 2002).

Interním přenosem se zabývali vědci v Americe (např. Proctor 1959, Proctor et al. 1967, Sides 1973, Schlichting 1960) i v Evropě (např. Atkinson 1972, Atkinson 1980, Kristiansen 1996). Jednalo se o pokusy buď řízené, kdy byli ptáci záměrně krmeni jen určitou potravou, a zjišťovala se schopnost jednotlivých řas v zažívacím traktu přežít (Proctor 1959, Atkinson 1980), nebo pokusy se zvířaty odchycenými z volné přírody, kdy se zkoumalo druho-
vé složení řas v různých částech zažívacího traktu těchto ptáků (Proctor et al. 1967, Atkinson 1972, Sides 1973). Schopnost jednotlivých druhů řas přežít přenos v zažívacím traktu se neliší

jen druh od druhu, ale i v závislosti na druhu ptáka, který přenos zprostředkovává (Atkinson 1980). Tedy, ne každý druh vodního ptáka, může tento typ transportu zprostředkovat každé skupině mikroorganismů.

V řízeném pokusu z roku 1980 (Atkinson 1980) se tento předpoklad testoval na třech druzích vodních ptáků, kteří hnízdí v Británii: kachna divoká (*Anas platyrhynchos*), polák hnědavý (*Athya australis*) a polák chocholačka (*Athya fuligula*). Ptáci byli umístěni do laboratoře a asi týden byli krmeni sterilní potravou, aby se jejich zažívací trakt pročistil. Zkoumané řasy a sinice jim byly podány ve vodě k vypití, a poté se zjišťovala přítomnost životaschopných buněk v trusu. Jednalo se například o rozsivku *Asterionella formosa*, která byla živá nalezená pouze v trusu divoké kachny.

2.2 Exotická makrofyta

Jednou z možností jak vysvětlit výskyt tropických mikroorganismů v temperátních oblastech může být také jejich šíření spolu s exotickými makrofyty. Několik exotických cévnatých rostlin, jako je *Lagarosiphon major* (Jižní Afrika), *Myriophyllum aquaticum*, *Egeria densa* a *Ludwigia grandiflora* (Jižní Amerika) bylo objeveno před 25 lety v akvitánských jezerech a některé z nich se rychle šíří. Jejich přítomnost ve Francii a v dalších evropských zemích je pravděpodobně důsledek jejich využití pro okrasné účely (akvária a rybníky). Určitou roli ale mohli sehrát i stěhovaví vodní ptáci, kteří rostliny mohli přenést (Cellamare et al. 2010). *Ludwigia grandiflora* byla také nalezena například v Německu (Nehring & Kolthoff 2010).

Nicméně ani makrofyta nejsou schopna samostatného přenosu. Stejně jako mikroorganismy i ony zřejmě potřebují aktivní přenašeče (vodní ptáci, člověk, vítr) (cf. Dutartre et al. 1989).

2.3 Vzdušné proudy

Významným abiotickým faktorem při transportu mikroorganismů jsou vzdušné proudy, a to na krátké, ale i na dlouhé vzdálenosti. Na krátké vzdálenosti může vítr přenášet kapky vody i se samotnými organismy. Na vzdálenější lokality mohou být přeneseny například drobné části sedimentu. Je ovšem nutné, aby přenášené organismy byly odolné například proti vysušení (Cellamare et al. 2010).

V roce 1849 C. G. Ehrenberg zkoumal prach filtrovaný ze vzduchu Charlesem Darwinem v roce 1839 na lodi Beagle ve vzdálenosti 300 km od jakéhokoliv nejbližšího pobřeží. Nalezl 18 druhů rozsivek. V roce 1961 našel Schlichting 22 žijících druhů řas ve vzorcích získaných filtrováním vzduchu. Živé řasy byly nalezeny například i v dešti (Maguire 1963).

2.4 Člověk

Člověk (jeho aktivita) může být dalším důležitým přenašečem (Kristiansen 2008). Například lidská činnost v Antarktidě vyvolala obavy o možnosti zavlečení cizích druhů řas a sinic na tento kontinent. Na základě zkoumání povrchu vybavení, bot a půdy dovezené na zelenině, bylo nalezeno 50 potencionálně šířitelných druhů řas a sinic. V laboratorních podmínkách, byla zjišťována schopnost těchto řas v nových podmínkách přežít. Schopnost přežít byla u organismů izolovaných z půdy na zelenině velmi nízká ve srovnání s mikroorganismy nalezenými na botách (Broady & Smith 1994).

Další příkladem transportu mikroorganismu člověkem na velmi dlouhou vzdálenost by mohl být výskyt *Mallomonas vannigera* ve Velkých kanadských jezerech v Severní Americe. Až do roku 1990 nebyl tento druh v Severní Americe vůbec pozorován. Je tedy možné, že do jezer byl introdukován poměrně nedávno díky transatlantické lodní dopravě v balastní vodě, jak se ukázalo u mnoha dalších „exotických“ protistních druhů. U tohoto organismu ovšem nebyl tento způsob transportu prokázán a jedná se pouze o hypotézu (Nicholls 2001).

Asi nejprůkaznějším by mohl být případ z Nového Zélandu, kde byla v roce 1986 poprvé v té oblasti zaznamenaná výrazná zelená řasa *Hydrodictyon reticulatum*. Byla nalezena v nádrži patřící k farmě na akvarijní rybky a rostliny a také v asi 1 km vzdáleném okrasném jezírku (Coffey & Miller 1988). Není pochyb, že sem byla tato zelená řasa zavlečena člověkem společně s rybami nebo rostlinami z jižní Asie. Již za tři roky byl na Novém Zélandu tento druh velmi rozšířený (Hawes et al. 1991).

3 Přizpůsobení řas a sinic pro transport

Přenos řas z jednoho vodního útvaru do jiného obvykle zahrnuje výraznou změnu podmínek prostředí – z vody do vzduchu a ze vzduchu zpět do vody. Jsou tedy ohroženy vysušením. Je-li doprava, např. na nohou nebo v peří vodních ptáků, velmi krátká, může se organismus nebezpečí vyschnutí vyhnout. Jedná-li se o interní přenos (ve střevech zvířete) není nebezpečím vysušení, ale buňky jsou vystaveny působení trávicích šťáv.

To znamená, že přežít transport, je pro disperzi stejně důležité jako dostupnost vektorů. Další nezbytnou podmínkou je vhodnost nového prostředí, do kterého je mikroorganismus přenesen (Kristiansen 2008).

3.1 Vysušení

Odvodňování buněk vede k jejich poškození způsobenému například nahromaděním cytoplazmatických komponent, kondenzací nukleoidů či vytváření zvýšeného napětí v buněčné stěně. Při delším vysušení dochází k oxidaci proteinů, DNA a membránových složek. Ačkoliv tato rizika předurčují mnoho mikroorganismů pro výskyt pouze ve vodním prostředí, některé, včetně mnoha planktonních sinic a řas, jsou schopné tolerovat pobyt na vzduchu a s ním spojené vysušení po delší dobu. Mechanismy na zvýšení tolerance před vysušením mohou být jak jednoduché, tak složité interakce na strukturální, fyziologické a molekulární úrovni (Potts 1999).

Sinice rodu *Lyngbya* je mimo jiné charakteristická tím, že má kolem buněk obal složený především z polysacharidů, s pomocí kterého může regulovat příjem a ztrátu vody (Cellamare et al. 2009). Konkrétně *Lyngbya martensiana* byla spolu s dalšími sinicemi (např. *Oscillatoria agardhii*) vystavena vysušení v různých teplotách v přítomnosti světelného záření i bez něj po dobu pěti dnů. Dokázala si s touto stresovou situací nejlépe poradit zřejmě právě díky svému slizovému obalu (Agrawal & Singh 2002).

Další možností, jak přežít i delší dobu sucha, je tvorba akinet, jako třeba u sinic rodu *Nostoc*, *Cylindrospermum* nebo *Anabaena*. Akinety jsou speciální tlustostěnné buňky (tvoří se v souvislosti se zhoršeným životním prostředím). Dále dokážou přečkat nízkou teplotu či zvýšenou koncentraci NaCl (Sutherland et al. 1979). Konkrétně například u sinice *Anabaena cylindrica* jsou akinety mnohonásobně tolerantnější k vysychání než buňky vegetativní. Vysušené akinety mají schopnost klíčení po uskladnění ve tmě po dobu 5 let. Zato vegetativním

buňkám se nepodařilo růst po pouhých 15 dnech uskladnění (Yamato 1975). V případě rozsivek se nezdá, že by při vystavení stresovým podmínkám prostředí většina druhů vytvářela morfologicky specializované buňky. Běžná vegetativní buňka se stává dormantní. Je známo jen několik druhů rozsivek, které produkují spory jako reakci na vysychání (např. *Craticula cuspidata*; Cellamare et al. 2010). Jinak je tomu u krásivek, které větrem transportovatelné spory tvoří velmi vzácně (Coesel 1996). Úspěšně přenesené mohou být hlavně ve vlhkém bahně nebo v mokřem peří (Kristiansen 1996). Vegetativní buňky chrysophyt mají s vysycháním opravdu velké problémy. Vytvářejí ale palmeloidní stádia, buňky jsou obaleny silnou slizovou vrstvou. Tato stádia jsou k vysušení odolnější, mohou tedy případně přežít dlouhé exozoochorní přenosy (Kristiansen 2008).

3.2 UV záření

UV-B záření ohrožuje fotosyntetické organismy především poškozováním proteinů, DNA a membrán (Ehling-Schulz & Scherer 1999). Dochází k postupnému snížení nebo úplné ztrátě schopnosti vegetativního přežívání u různých studovaných řas, zastavení buněčného dělení (*Chroococcus minor*, *Gloeocapsa aeruginosa*, *Aphanothece nidulans*), zastavení tvorby heterocytů (*Scytonema hofmanni*), oogonií (*Oedogonium* sp.) a akinet (*Stigeoclonium pascheri*) (Agrawal & Pal 2003).

Sinice používají různé typy strategií proti UV poškození, například: syntéza UV-absorbujících látek, antioxidantů a extracelulárních polysacharidů; opravné mechanismy včetně mechanismu opravy DNA a resyntézy na UV záření citlivých bílkovin (Ehling-Schulz & Scherer 1999). Ovšem nezdá se, že by buněčné obaly byly příliš účinnou ochranou před UV zářením (Gubta & Agrawal 2006).

Fyziologickým způsobem ochrany před UV zářením může být zvýšená produkce oxidu dusnatého (NO). U zelené řasy *Chlorella vulgaris* se zjistilo, že reakce NO s reaktivními formami kyslíku může zabránit poničení membrány chloroplastu a ztrátě chlorofylu (Chen et al. 2003). Dále přítomnost extracelulárního pigmentu, scytoneminu a mycosporinu podobných aminokyselin v terestrických a vodních sinicích (v mělké vodě) a také v obrněnce *Gyrodinium dorsum* byla zjištěna jako důležitý ochranný faktor při vystavení slunečnímu UV záření (Agrawal & Singh 2002).

3.3 Prostředí zažívacího traktu

Při endozoochorii jsou řasy vystaveny působení několika rizikových faktorů: zvýšená teplota, nedostatek světla a hlavně chemickému stresu uvnitř zažívacího traktu. Ukazuje se (Proctor 1966), že alespoň některé mikroorganismy jsou více odolné proti ptačím trávicím procesům, než proti vysychání, jako například krásivky, které mohou procházet zažívacím traktem i ve vegetativním stavu, stejně tak například řasa *Gonium pectorale*. Ale například zelená řasa *Pithophora* má vegetativní buňky, které skrz trávicí trakt neprojdou, dokáže však tvořit akinety, které toho schopné jsou (Proctor et al. 1967).

Většina sinic se při styku se stresujícím prostředím chrání tvorbou cyst nebo jsou chráněny nepropustnou slizovou pochvou. Nárůst tloušťky tohoto obalu ve stresových podmínkách byl pozorován třeba u sinic *Chroococidiopsis* nebo u *Oscillatoria acuminata* a slouží zřejmě ke zlepšení osmotických schopností buňky, která je vystavena velkému množství iontů. Sinice *Synechococcus sp.* dokáže přežít v hypersalinním prostředí díky své vysoké schopnosti přizpůsobení se osmotickému tlaku za přítomnosti sacharózy jako osmolitu (Gupta & Agrawal 2006).

Obecněji by se dalo říci, že pro přežití cesty zažívacím traktem jsou nejlépe přizpůsobené tlustostěnné buňky, jako jsou například cysty či akinety (Kristiansen 2008).

4 Molekulární variabilita kmenů z tropů/subtropů a temperátních oblastí na příkladu *Cylindrospermopsis raciborskii*

V temperátních oblastech se objevují druhy, které jsou nalézány hojně v tropech/subtropech, jak již bylo řečeno. Otázkou zůstává, zda se jedná o shodné druhy nejen na základě morfologie ale i na základě molekulárních dat. Je jejich šíření z původních oblastí způsobeno změnou klimatu, došlo u nich k přizpůsobení na nové podmínky nebo mají tyto druhy prostě jen širokou ekologickou valenci, ale až nyní byly úspěšně transportovány?

Například u sinice *Cylindrospermopsis raciborskii* se na základě fylogenetických analýz *ITS1-L*, *nifH* a *HIP1* genů ukázalo, že organismy jsou si vzájemně příbuznější v rámci jednotlivých kontinentů a tvoří tři velké skupiny: Africko/Australskou, Evropskou a Americkou (Haande et al. 2008, Gugger et al 2005, Neilan et al. 2003, Dyble et al. 2002). Navíc se zdá, že Americká skupina je zřejmě bazální, byly identifikovány subpopulace, které indikují dávné rozšíření druhu na americkém kontinentu (Gugger et al. 2005). Další znak, který tyto tři skupiny odlišuje, je fenotypový projev v toxicitě. Testování proběhlo jen u několika vzorků, ale výsledek odpovídal příslušenství organismu k fylogenetické skupině. Australské vzorky produkují hepatotoxický cylindrospermopsin, sinice z Brazílie obsahovala toxin PSP (paralytic shellfish poisoning), který také produkují některé mořské obrněnky. Vzorky z Evropy se také ukázaly být v biotestu na myších toxické, ovšem nejedlo se ani o jednu z výše uvedených látek (Neilan et al. 2003). Také se studovala možnost změněných ekologických nároků u jednotlivých skupin, kvůli předpokladu, že by tato změna mohla souviset s masivním rozšířením této sinice v posledních letech. Vzorky z Austrálie, Afriky, Jižní a Střední Ameriky a Evropy, byly podrobeny testům na světelné i teplotní nároky. Mezi organismy nebyl významnější rozdíl. Teplotní optima se pohybovala mezi 29-31 °C, bez jakékoliv zjištěné korelace s místem původu (Briand et al. 2004).

Na základě molekulárních dat se nezdá pravděpodobné, že by k šíření ze zřejmě původních oblastí Afriky docházelo recentně. Například střídání ledových a suchých klimatických podmínek v Pleistocénu mohlo vést k zániku *C. raciborskii* na většině distribučního prostoru a přežilo jen v teplých refugiích na jednotlivých kontinentech. V případě Eurasie se mohlo jednat například o indonéský poloostrov, kde posledních 100 milionů let panovaly pouze tropické podmínky. Současné zvýšení průměrné teploty tak mohlo pomoci opětovnému šíření této sinice (Gugger et al 2005).

5 Závěr

Od druhé poloviny minulého století začaly být z temperátní Evropy popisovány druhy, které jsou běžně a hojně nalézány v tropických či subtropických oblastech, a navíc jsou některé z nich v nových podmínkách velmi úspěšné. Nezdá se, že by za tímto posunem druhového spektra stála u všech druhů změna v ekologických nárocích. Je pravděpodobnější, že za tímto úspěchem některých organismů stojí dva faktory: jejich větší schopnost tolerance a změna klimatu, která je za posledních přibližně 100 let také monitorována. Mírnější teplejší zimy v některých oblastech by mohly umožňovat těmto organismům přečkat nepříznivé období v refugiiích a odtud se na kratší vzdálenosti rozšiřovat opakovaně.

Není vyloučené, že u některých druhů se skutečně jedná o první introdukci, ale například u sinice *C. raciborskii* se tento předpoklad nepodařilo potvrdit. Naopak se zdá, že se jedná o opětovné rozšíření tohoto druhu z refugií mimo oblast vzniku druhu. Za dobu izolace sice u jednotlivých skupin došlo k drobným změnám v genotypu a fenotypu, nicméně stále se zřejmě jedná o jeden kompaktní druh, kde všechny příbuzné skupiny mají shodné například ekologické nároky, ale neliší se ve schopnosti vytvářet toxické látky jako takové. Bylo by potřeba provést podobné srovnávací analýzy i u dalších exotických druhů, abychom mohli říci, zda se opravdu jedná o tentýž druh i na molekulární bázi, případně jak moc je příbuzný. Z toho by se poté dala odvodit případná rizika spojená s introdukcí nového druhu.

Použitá literatura

- AGRAWAL, S. C. a U. PAL. Viability of dried vegetative cells or filaments, survivability and/or reproduction under water and light stress, and following heat and UV exposure in some blue-green and green algae. *Folia microbiologica*. 2003, roč. 48, č. 4, s. 501. ISSN 00155632.
- AGRAWAL, S. C. a V. SINGH. Viability of dried filaments, survivability and reproduction under water stress, and survivability following heat and UV exposure in *Lyngbya martensiana*, *Oscillatoria agardhii*, *Nostoc calcicola*, *Hormidium fluitans*, *Spirogyra sp.* and *Vaucheria geminata*. *Folia microbiologica*. 2002, roč. 47, č. 1, s. 61. ISSN 00155632.
- ATKINSON, K. M. Birds as transporters of algae. *British phycological journal*. 1972, roč. 7, č. 3, s. 319. ISSN 00071617.
- ATKINSON, K. M. Experiments in dispersal of phytoplankton by ducks. *British phycological journal*. 1980, roč. 15, č. 1, s. 49. ISSN 00071617.
- BARONE, R., G. CASTELLI a L. NASELLI-FLORES. Red sky at night cyanobacteria delight: the role of climate in structuring phytoplankton assemblage in a shallow, Mediterranean lake (Biviere di Gela, southeastern Sicily). *Hydrobiologia*. 2010, roč. 639, č. 1, s. 43. ISSN 00188158.
- BRIAND, J. F., Ch. LÉBOULANGER, J. F. HUMBERT, C. BERNARD a P. DUFOUR. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: selection, wide physiological tolerance, or global warming? 1. *Journal of phycology*. 2004, roč. 40, č. 2, s. 231. ISSN 00223646.
- BROADY, P. A. a R. A. SMITH. A preliminary investigation of the diversity, survivability and dispersal of algae introduced into antarctica by human activity (15th Symposium on Polar Biology). *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*. 1994, roč. 7, s. 185. ISSN 0914563X.
- CELLAMARE, M., M. LEITAO, M. COSTE, A. DRUARTRE a J. HAURY. Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France). *Hydrobiologia*. 2010, roč. 639, č. 1, s. 129. ISSN 00188158.

- CLAUSEN, P., B. A. NOLET, A. D. FOX a M. KLAASSEN. Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. *Acta oecologica*. 2002, roč. 23, č. 3, s. 191. ISSN 1146609X
- COESEL, P. F. M. 5. Biogeography of desmids. *Hydrobiologia*. 1996, roč. 336, 1-3, s. 41. ISSN 00188158.
- COFFEY, B. T. a S. T. MILLER. *Hydrodictyon reticulatum* L. Lagerheim (Chlorophyta): a new genus record from New Zealand. *New Zealand journal of botany*. 1988, roč. 26, č. 2, s. 317. ISSN 0028825X.
- COSTE, M. a L. ECTOR. Diatomées invasives exotiques ou rares en France: principales observations effectuées au cours des dernières décennies. *Systematics and Geography of Plants*. 2000, roč. 70, č. 2, s. 373. ISSN 13747886.
- DOKULIL, M. T. a K. TEUBNER. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia* 438. 2000, č. 1/3, s. 1. ISSN 00188158.
- DRUART, J. C. a J. F. BRIAND. First record of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju (Cyanobacteria) in a lotic system in France. *Annales de limnologie*. 2002, roč. 38, č. 04, s. 339. ISSN 00034088.
- DUTARTRE, A., A. DELARCHE a J. DULONG. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Cemagref, Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, GERA, Bordeaux. 1989 (převzato z Cellamare et al. 2010)
- DYBLE, J., H. W. PAERL a B. A. NEILAN. Genetic characterization of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) isolates from diverse geographic origins based on *nifH* and *cpcBA-IGS* nucleotide sequence analysis. *Applied and environmental microbiology*. 2002, roč. 68, č. 5, s. 2567. ISSN 00992240.
- EHLING-SCHULZ, M. a S. SCHERER. UV protection in cyanobacteria. *European journal of phycology*. 1999, roč. 34, č. 4, s. 329. ISSN 09670262.
- FIGUEROLA, J. a A. J. GREEN. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater biology*. 2002, roč. 47, č. 3, s. 483. ISSN 00465070.
- GUBTA, S. a S. C. AGRAWAL. Survival of blue-green and green algae under stress conditions. *Folia microbiologica*. 2006, roč. 51, č. 2, s. 121. ISSN 00155632.

- GUGGER, M., R. MOLICA, B. LE BERRE, P. DUFOUR, C. BERNARD a J. F. HUMBERT. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains (Cyanobacteria) isolated from four continents. *Applied and environmental microbiology*. 2005, roč. 71, č. 2, s. 1097. ISSN 00992240.
- HAANDE, S., T. ROHRLACK, A. BALLOT, K. RØBERG, R. SKULBERG, M. BECK a C. WIEDNER. Genetic characterisation of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) isolates from Africa and Europe. *Harmful algae*. 2008, roč. 7, č. 5, s. 692. ISSN 15689883.
- HAWES, I., C. HOWARD-WILLIAMS, R. WELLS a J. CLAYTON. Invasion of water net, *Hydrodictyon reticulatum*: the surprising success of an aquatic plant new to our flora. *New Zealand journal of marine and freshwater research*. 1991, roč. 25, č. 3, s. 227. ISSN 00288330.
- HAWKINS, P. R., M. T. RUNNEGAR, A. R. JACKSON a I. R. FALCONER. Severe hepatotoxicity caused by the tropical cyanobacterium (blue-green alga) *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju isolated from a domestic water supply reservoir. *Applied and environmental microbiology*. 1985, roč. 50, č. 5, s. 1292. ISSN 00992240.
- HINDÁK, F. a A. HINDÁKOVÁ. K problematike nepôvodných a invázných cyanobaktérií a rias na Slovensku. *Bulletín Slovenskej Botanickéj Spoločnosti*. 2011, roč. 3, č. 1.
- HUGHES, L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in ecology & evolution*. 2000, roč. 15, č. 2, s. 56. ISSN 01695347.
- CHEN, K., H. FENG, M. ZHANG a X. WANG. Nitric oxide alleviates oxidative damage in the green alga *Chlorella pyrenoidosa* caused by UV-B radiation. *Folia microbiologica*. 2003, roč. 48, č. 3, s. 389. ISSN 00155632.
- KAŠTOVSKÝ, J., T. HAUER, J. MAREŠ, M. KRAUTOVÁ, T. BEŠTA, J. KOMÁREK, B. DESORTOVÁ, J. HETEŠA, A. HINDÁKOVÁ, V. HOUK, E. JANEČEK, R. KOPP, P. MARVAN, P. PUMANN, O. SKÁCELOVÁ a E. ZAPOMĚLOVÁ. A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic. *Biological invasions*. 2010, roč. 12, č. 10, s. 3599. ISSN 13873547.
- KIRBY, J. S., A. J. STATTERSFIELD, S. H. M. BUTCHART, M. I. EVANS, R. F. A. GRIMMETT, V. R. JONES, J. O'SULLIVAN, G. M. TUCKER a I. NEWTON. Key conservation issues for migratory land-and waterbird species on the world's major flyways. *Bird conservation international*. 2008, roč. 18, s. 49. ISSN 09592709.

- KOKOCIŃSKI, M., K. STEFANIAK, J. MANKIEWICZ-BOCZEK, K. IZYDORCZYK a J. SOININEN. The ecology of the invasive cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyta) in two hypereutrophic lakes dominated by *Planktothrix agardhii* (Oscillatoriales, Cyanophyta). *European journal of phycology*. 2010, roč. 45, č. 4, s. 365. ISSN 09670262.
- KRISTIANSEN, J. 16. Dispersal of freshwater algae—a review. *Hydrobiologia*. 1996, roč. 336, 1-3, s. 151. ISSN 00188158.
- KRISTIANSEN, J. Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes. *Biodiversity and conservation*. 2008, roč. 17, č. 2, s. 419. ISSN 09603115.
- MAGUIRE, B. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecological Monographs*. 1963, roč. 33, č. 2, s. 161. ISSN 00129615.
- MANN, M. E., R. S. BRADLEY a M. K. HUGHES. Northern hemisphere temperatures during the past millennium: inferences, uncertainties, and limitations. *Geophysical research letters*. 1999, roč. 26, č. 6.
- NEHRING, S. a D. KOLTHOFF. The invasive water primrose *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet (Spermatophyta: Onagraceae) in Germany. *Aquatic invasions*. 2011, roč. 6, č. 1, s. 83. ISSN 18185487.
- NEILAN, B. A., M. L. SAKER, J. FASTNER, A. TÖRÖKNÉ a P. BURNS. Phylogeography of the invasive cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Molecular ecology*. 2003, roč. 12, č. 1, s. 133. ISSN 09621083.
- NICHOLLS, K. H. New and little-known *Mallomonas* (Synurophyceae) taxa from Ontario, Canada. *Nordic journal of botany*. 2001, roč. 21, č. 5, s. 551. ISSN 0107055X.
- PADISÁK, J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology. *Archiv für Hydrobiologie*. 1997, Supplement 107, s. 563-593.
- PADISÁK, J. Sudden and gradual responses of phytoplankton to global climate change: case studies from two large, shallow lakes (Balaton, Hungary, and the Neusiedlersee, Austria/Hungary). In: *Management of Lakes and Reservoirs During Global Change* (eds. George DG, Jones JG, Puncochar P, Reynolds CS, Sutcliffe DW) 1998, s. 111-125. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston. London.
- PAERL, H. W. a J. HULSMAN. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*. 2009, roč. 1, č. 1, s. 27. ISSN 17582229.

- PARMESAN, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 2006, roč. 37, č. 1, s. 637. ISSN 1543592X.
- PEEL, M. C., B. L. FINLAYSON a T. A. MCMAHON. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences discussions*. 2007, roč. 4, č. 2, s. 439. ISSN 18122108.
- POTTS, M. Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria. *European journal of phycology*. 1999, roč. 34, č. 4, s. 319. ISSN 09670262.
- PROCTOR, V. W. Dispersal of fresh-water algae by migratory water birds. *Science*. 1959, roč. 130, č. 3376, s. 623. ISSN 00368075.
- PROCTOR, V. W. Dispersal of desmids by waterbirds. *Phycologia*. 1966, roč. 5, č. 4, s. 227. ISSN 00318884.
- PROCTOR, V. W., Ch. R. MALONE a V. L. DEVLAMING. Dispersal of aquatic organisms: viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive killdeer. *Ecology*. 1967, roč. 48, č. 4, s. 672. ISSN 00129658.
- SCHLICHTING, H. E. The role of waterfowl in the dispersal of algae. *Transactions of the American Microscopical Society*. 1960, roč. 79, č. 2, s. 160. ISSN 00030023.
- SIDES, S. Internal and external transport of algae and protozoa by sea gulls. *Transactions of the American Microscopical Society*. 1973, roč. 92, č. 2, s. 307. ISSN 00030023.
- STÜKEN, A., J. RÜCKER, T. ENDRULAT, K. PREUSSEL, M. HEMM, B. NIXDORF, U. KARSTEN a C. WIEDNER. Distribution of three alien cyanobacterial species (Nostocales) in northeast Germany: *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Anabaena bergii* and *Aphanizomenon aphanizomenoides*. *Phycologia*. 2006, roč. 45, č. 6, s. 696. ISSN 00318884.
- SUTHERLAND, J. M., M. HERDMAN a W. D. P. STEWART. Akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: macromolecular composition, structure and control of differentiation. *Journal of General Microbiology*. 1979, roč. 115, č. 2, s. 273. ISSN 00221287.
- VAN DEN HOVE, L. Tropisch blauwwier in Nederland aangetroffen. *H2O*. 2001, č. 4., s. 12.
- YAMAMOTO, Y. Effect of desiccation on the germination of akinetes of *Anabaena cylindrica*. *Plant & Cell Physiology*. 1975, roč. 16, č. 4, s. 749. ISSN 00320781.