

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky



bakalářská práce

Ruduchy (Rhodophyta) ve sladkovodních ekosystémech

Red algae (Rhodophyta) in freshwater ecosystems

Anna Štifterová

školitel doc. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D.

2010

„Try this. Buy him a small compound microscope... Suggest that he look at drops of pond water... Don't tell him what to expect, only that it will be unlike anything he has ever experienced. He will see what astonished Robert Hooke, Antony van Leeuwenhoek, and Jan Swammerdam, the first microscopist of the seventeenth century: a miniature Jurassic Park, inhabited by translucent shape-changing rotifers that snake their way through the detritus, settling and opening out their hairlike cilia on the head to create circular water currents; protozoans darting and spinning through the water and bumping into obstacles like drunken drivers; crystalline diatoms; and more, almost infinitely more.“

Edward O. Wilson



Batrachospemum gelatinosum

PODĚKOVÁNÍ

Velice ráda bych na tomto místě poděkovala všem kolegům z algologického pracoviště PřF UK za vytvoření příjemného pracovního prostředí. Jmenovitě pak Janovi Šťastnému za pomoc při hledání lokalit, a zvláště mému školiteli, Jiřímu Neustupovi, za všechny čas, který mi věnoval při vedení této bakalářské práce a za ochotu odpovídat na mé četné otázky.

Můj veliký dík patří mým přátelům a zejména pak mé rodině. Děkuji svému otci, Pavlu Štifterovi, který mě k biologii přivedl právě tak, jak je popsáno v citátu výše.

ABSTRAKT

V této bakalářské práci jsem se zaměřila na zajímavou skupinu řas – sladkovodní ruduchy (Rhodophyta). Ta zahrnuje organismy z různých evolučních linií, které však sdílejí podobné ekologické nároky. Většinou se vyskytují v neznečištěné tekoucí vodě.

V teoretické části jsem shrnula publikace zabývající se obecnými a ekologickými aspekty života těchto řas (se zaměřením na rod *Batrachospermum*), jedná se například o otázku sezónní dynamiky populací nebo jejich role v sukcesi bentického společenstva makroskopických řas.

Praktická část obsahuje floristická data o nálezech různých druhů sladkovodních ruduch především z území České republiky. Dále také pozorování sezónnosti u populace *Batrachospermum gelatinosum*.

Klíčová slova: Ruduchy, Rhodophyta, *Batrachospermum*, sladkovodní, populace, ekologie, sezónní dynamika.

SUMMARY

This bachelor thesis is focused on an interesting group – freshwater red algae (Rhodophyta). This group comprises organisms from quite distant evolutionary clades, nevertheless sharing similar ecological requirements. They mostly occur in unpolluted lotic ecosystems.

In the theoretical part, I summarized publications dealing with the general and ecological aspects of distribution of these algae (mainly of the genus *Batrachospermum*). For example, the issue of seasonal populational dynamics, or their role in succession of benthic algal communities.

The practical part includes floristic data on findings of various species of freshwater red algae, predominantly from the Czech Republic. Furthermore, it includes observation on seasonality of a single population of *Batrachospermum gelatinosum*.

Key words: Red algae, Rhodophyta, *Batrachospermum*, freshwater, population, ecology, seasonal dynamics.

OBSAH

| | |
|---|----|
| I. ÚVOD | 5 |
| II. TEORETICKÁ ČÁST | 5 |
| 1. RHODOPHYTA | 5 |
| 1.1 Obecná charakteristika a vymezení..... | 5 |
| 1.2 Systematika | 6 |
| 2. SLADKOVODNÍ RUDUCHY | 8 |
| 2.1 Diverzita | 8 |
| 2.2 Batrachospermales | 9 |
| 2.3 <i>Batrachospermum</i> Roth (1797)..... | 10 |
| 2.3.1 Fylogeneze rodu | 10 |
| 2.3.2 Geografické rozšíření | 10 |
| 2.3.3 Životní cyklus..... | 12 |
| 3. EKOLOGIE | 13 |
| 3.1 Obecné | 13 |
| 3.2 Vliv faktorů prostředí | 13 |
| 3.3 Populační ekologie (zaměřeno na rod <i>Batrachospermum</i>)..... | 15 |
| 3.3.1 Mikrohabitat a struktura stélky | 15 |
| 3.3.2 Sezónnost populací a ekologie rozmnožování | 16 |
| 3.4 Sukcese společenstev | 17 |
| III. PRAKTICKÁ ČÁST | 20 |
| 1. ÚVOD | 20 |
| 2. METODIKA | 20 |
| 2.1 Jednorázové sběry a determinace..... | 20 |
| 2.2 Charakteristika lokalit..... | 20 |
| 2.3 Sledování sezónnosti a charakteristika lokality u obce Košátky | 22 |
| 3. VÝSLEDKY A DISKUZE..... | 22 |
| 3.1 Nalezené taxony | 22 |
| 3.2 Pozorování sezónní a epizodické dynamiky populace <i>B. gelatinosum</i> | 27 |
| IV. ZÁVĚR | 28 |
| V. LITERATURA..... | 29 |

I. ÚVOD

Sladkovodní ruduchy svým taxonomickým zařazením a svou ekologií představují zajímavou součást naší řasové flory. Mají ve většině případů poměrně úzkou ekologickou valenci vůči mnohým faktorům prostředí a jsou tudíž vázány na specifické biotopy. Nacházíme je především v oligotrofních, tekoucích vodách, kde díky svým adaptacím (např. velké reprodukční kapacitě) mohou obstát a tvořit prostorovou dominantu bentosu. Při bližším pohledu na jejich fylogenezi a na jejich současný život vyvstává mnoho otázek. Ty se mohou týkat **taxonomie** (fylogenetické vztahy linií, populací; jakým mechanismem dochází k odštěpení nového druhu), **biogeografie** (jak se šíří v rámci potoka, povodí, kontinentu; jak se dostaly z moře do sladké vody, či co v minulosti Země je mohlo ovlivňovat), jejich **životní strategie** (life history – adaptace rozmnožovacího cyklu, sezónnost výskytu sporofytu a gametofytu, a to vše vztaheno k místu a podnebí, kde se vyskytují; jaké faktory prostředí je nejvíc ovlivňují), i jejich role jako **indikátoru stavu životního prostředí**.

V této práci se budu zabývat různými úrovněmi a aspekty života těchto organismů, nejvíce se však zaměřím na otázky ekologické (populačně-ekologické) a na velký sladkovodní rod *Batrachospermum*, ten je ve světě poměrně intenzivně studován, avšak u nás spíše opomíjen.

II. TEORETICKÁ ČÁST

1. RHODOPHYTA

1.1 Obecná charakteristika a vymezení

Oddělení Rhodophyta je významnou součástí celosvětové řasové diverzity. Obsahuje jednobuněčné, vláknité i velmi komplexní makroskopické zástupce. Se svými 5000 – 5500 druhy (různé zdroje uvádí značně rozdílná čísla) v 500 – 600 rodech (HOEK et al. 1995) sice nepatří mezi nejpočetnější skupiny, ale její zástupci v teplých mořích často tvoří dominantní složku sublitorálních bentických společenstev.

Charakteristická kombinace znaků (HOEK et al. 1995; KALINA & VÁŇA 2005; OLIVEIRA & BHATTACHARYA 2000; YOON et al. 2006):

- absence bičíku a centriol ve všech fázích životního cyklu
- nepřítomnost chlorofylu b, c
- akcesorickými pigmenty jsou allofykocyanin, červený r-fykoerytrin a modrý r-fykocyanin na fykobilizómech

- zásobní látkou je florideový škrob ukládaný v cytoplazmě
- chloroplasty jsou pokryty dvojicí membrán, thylakoidy jsou volné, mohou tvořit věncovou lamelu
- specifická stavba pórů (*pit-plugs*) mezi buňkami

U mořských i sladkovodních ruduch můžeme pozorovat obecný trend zvyšování diverzity ve směru od polárních oblastí k tropům (SHEATH 2003). Díky specifické kombinaci fotosyntetických pigmentů se jedná o skupinu, kterou můžeme najít v největších hloubkách ze všech fotosyntetických organismů (u Bahamských ostrovů byla nalezena krustózní ruducha v hloubce 268 m (HOEK et al. 1995)). Nacházíme zde velkou variabilitu v životních cyklech a sexuálních strategiích (dokonce i heterotrofní, parazitické druhy). Hospodářsky významné taxony produkují ve svých buněčných stěnách galaktany používané k přípravě agaru a karagenu (*Gelidium*, *Gracilaria*, *Chondrus crispus*). Rod *Porphyra* je používán jako potravina (HOEK et al. 1995).

I z historického hlediska je tato skupina důležitá. Jejich chloroplast je primární (pozměněná pohlcená sinice) a sdílí společného předka s chloroplastem zelených řas a glaukofyt (RODRÍGUEZ-EZPELETA et al. 2005; YOON et al. 2004). Tvoří tedy jednu ze tří velkých evolučních větví v rámci eukaryotní říše Plantae (Archaeplastida). Vzájemná poloha těchto tří skupin je nicméně stále nejasná.

Inkorporací dávné jednobuněčné ruduchy do buňky eukaryotního „hostitele“ vznikl sekundární plastid říše Chromalveolata. Z molekulárních analýz vyplývá, že k tomu mohlo dojít cca před 1,3 mld let (YOON et al. 2004). Podle tzv. chromalveolární hypotézy je právě tato událost vymezujícím znakem (synapomorfii) pro velmi diverzifikovanou skupinu organismů, z nichž u některých došlo k sekundární ztrátě plastidu (např. nálevníci, Apicomplexa). Dnes je však tato hypotéza zpochybňována (KEELING 2009).

V Kanadě byla nalezena makrofosílie, která byla určena jako ruducha – *Bangiomorpha pubescens*. Její stáří je odhadováno na 1,2 miliardy let a představuje tak možná první nález mnohobuněčného eukaryotního organismu (BUTTERFIELD 2000).

1.2 Systematika

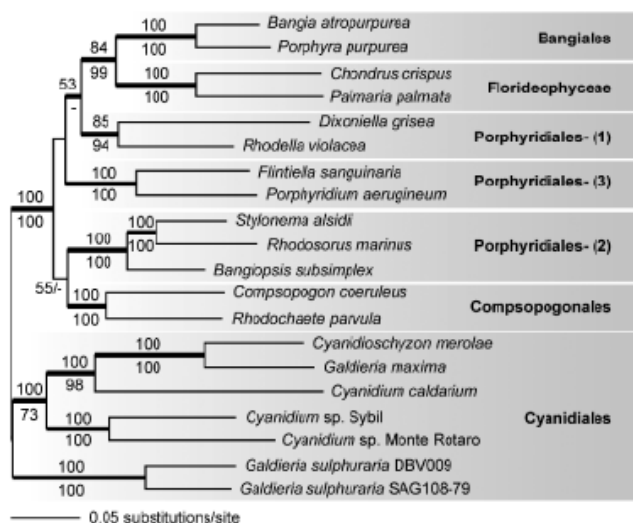
Vnitřní vztahy v rámci oddělení Rhodophyta byly dlouhou dobu určeny rozdělením na dvě třídy (či podtřídy) – Bangiophyceae a Florideophyceae. V obou nalézáme sladkovodní zástupce.

Třída Bangiophyceae zahrnovala rody jednobuněčné (např. *Porphyridium*, *Cyanidium*) i mnohobuněčné (*Bangia*, *Porphyra*, *Boldia*, *Compsopogon*). Třída Florideophyceae jen rody mnohobuněčné (např. *Batrachospermum*, *Lemanea*, *Nemalion*, *Gigartina*, *Gelidium*, *Ceramium*). Toto rozdělení bylo ustanoveno dle míry složitosti stélky a na základě přítomnosti či nepřítomnosti pórů mezi buňkami (STARMACH 1977). V učebnici HOEK et al. (1995) je toto dělení dle přítomnosti specifické membrány (*cap membranes*) v tomto póru. Je zde popsáno ještě více znaků (např. apikální versus interkalární růst stélky) oddělujících tyto třídy, ale nejsou jednoznačné.

Později byla vyčleněna další třída – Cyanidiophyceae (SCHNEIDER & WYNNE 2007). Ta zahrnuje jednobuněčné rody žijící v extrémních podmínkách (*Cyanidium*, *Cyanidioschyzon*, *Galdieria*)

S rozvojem molekulárních metod došlo (a stále dochází) ke změnám, přesunům, ale i potvrzením monofylie linií, na všech taxonomických úrovních. Fylogenetické vztahy se ujasňují. Koncovky značící taxonomickou úroveň začínají postrádat smysl.

SAUNDERS & HOMMERSAND (2004) shrnují dosavadní poznání skupiny. Extremofilní skupina Cyanidiales stojí na úplné bázi, patrně se oddělila brzy po události sekundární endosymbiózy. YOON et al. (2006) ve fylogenetické analýze založené na více genech vydělil sedm hlavních linií oddělení Rhodophyta (obr. 1). Jsou to Cyanidiales na bázi, Porphyridiales 1-3, Bangiales, Florideophyceae a Compsopogonales. Bangiales a Florideophyceae jsou sesterské a v rámci ruduch odvozené, divergence Florideophyceae od Bangiales je odhadována na dobu před 800 mil let.



Obr. 1 Fylogenetický strom Rhodophyta. Převzato z YOON et al. 2006. Multigenová analýza používající metodu maximum likelihood ML. Výsledky ML bootstrapové analýzy jsou nad větvemi, hodnoty pod větvemi značí bootstrapovou hodnotu metody maximální parsimonie.

2. SLADKOVODNÍ RUDUCHY

2.1 Diverzita

Pouze malá část ruduch (asi 4%) se vyskytuje ve sladké vodě. Mají zde relativně nízkou diverzitu v porovnání s jinými skupinami řas (SHEATH 2003). Jejich poznání započalo na konci 18. století, kdy Roth popsal rod *Batrachospermum*. Sirodotova monografie *Les Batrachospermes* z roku 1884 je dodnes zdrojem ilustrací těchto řas ve vědeckých publikacích.

Dodnes stoupá počet popsáných druhů a dokonce i rodů, např. rod *Rhododraparnaldia* byl popsán až roku 1994 (SHEATH et al. 1994). Přehled rozsahu (uvedených taxonů) publikací vybraných s přihlédnutím k evropskému regionu, respektive České republice (ELORANTA & KWANDRANS 2007; KUMANO 2002; LEDERER & LHOTSKÝ 2001; STARMACH 1977) je zobrazen v tab. 1.

Tab. 1 Srovnání počtu taxonů zahrnutých do studií diverzity sladkovodních ruduch.

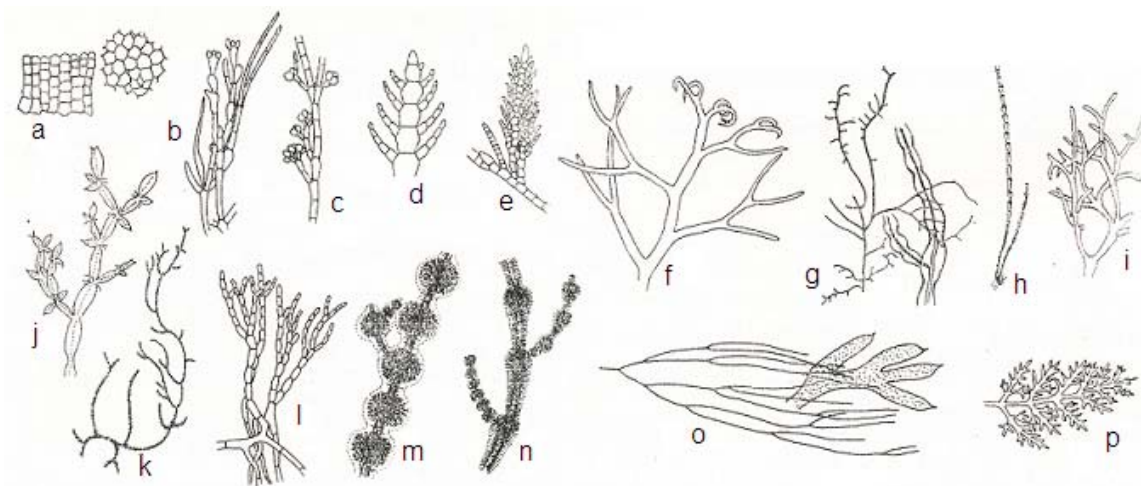
| | Starmach (1977) | Kumano (2002) | Eloranta, Kwandrans (2007) | Lederer, Lhotský (2001) |
|---------------------------------------|-----------------|---------------|----------------------------|-------------------------|
| rozsah práce | svět | svět | Evropa | Česká republika |
| počet rodů | 24 | 28 | 18 | 10 |
| počet druhů | 104 | 207 | 45 | 22 |
| počet druhů r. <i>Batrachospermum</i> | 28 | 105 | 13 | 4 |

KUMANO ve své rozsáhlé monografii *Freshwater Red Algae of the World* (2002) uvádí 28 rodů a 207 druhů, práce zahrnuje i druhy extrémofilní (např. *Cyanidium*, *Galdieria*) a aerofytické (např. *Chroothoece*, *Porphyridium*).

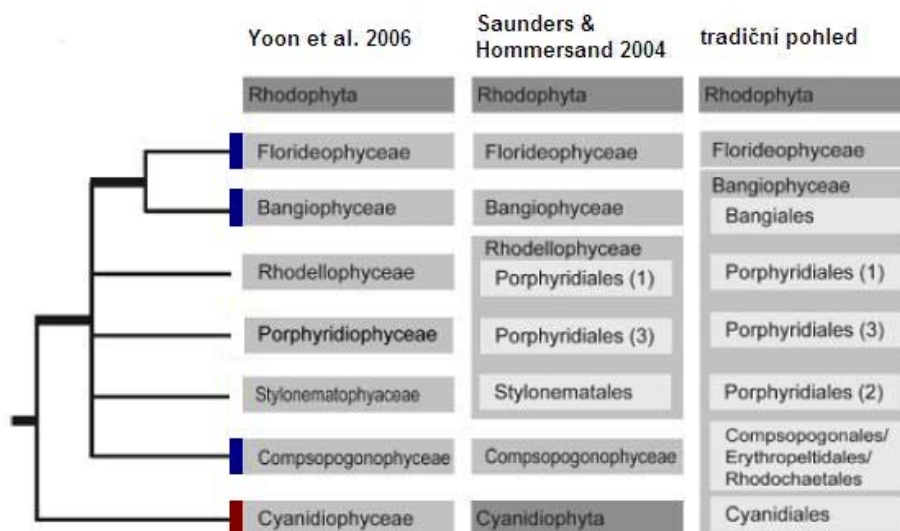
Mezi sladkovodními ruduchami nacházíme velmi rozdílné tvary stélky (tab. 2, obr. 2). Tato skutečnost samozřejmě souvisí s tím, že se nejedná o monofyletickou skupinu, sladkovodní zástupce nacházíme v různých vzdálených liniích (obr. 3).

Tab. 2 Typy stélek sladkovodních ruduch.

| typ stélky | taxon |
|--------------------------|-------------------------------|
| jednobuněčná | <i>Porphyridium</i> |
| pseudofilamentní | <i>Chroodactylon</i> |
| vláknitá ve slizu | <i>Batrachospermum</i> |
| vláknitá | <i>Bangia</i> , <i>Thorea</i> |
| vakovitá (<i>tube</i>) | <i>Boldia</i> |
| trsovité (<i>tuft</i>) | <i>Audouinella</i> |
| pseudoparenchymatická | <i>Lemanea</i> |
| krustózní | <i>Hildebrandia</i> |



Obr. 2 Různorodost tvarů stélek u ekologické skupiny sladkovodních ruduch. Jednobuněčné rody nejsou zahrnuty. Převzato ze STARMACH (1977), upraveno. a – *Hildebrandia*; b – *Balbiana*; c – *Audouinella*; d – *Ballia*; e – *Ptilothamnion*; f – *Bostrychia*; g – *Nothocladus*; h – *Lemanea*; i – *Tuomeya*; j – *Caloglossa*; k – *Thorea*; l – *Nemaliopsis*; m – *Batrachospermum*; n – *Sirodotia*; o – *Sterrocladia*; p – *Laurentia*.



Obr. 3 Výskyt sladkovodních zástupců v různých evolučních liniích ruduch. Vývoj poznání fylogenetických vztahů v rámci oddělení. Převzato z YOON et al. 2006, upraveno. Modrá – hlavní linie obsahující zástupce žijící ve sladkých vodách; červená – extrémofilní bazální linie Cyanidiophyceae. Dříve Porphyridiales – skupina obsahující aerofytické řasy.

Často se i v rámci jednoho rodu nachází druhy obývající sladké vody a jiné mořské (např. u rodů *Audouinella*, *Bangia*, *Compsopogon*). Naproti tomu existují i diverzifikované rody, které jsou cele sladkovodní (r. *Batrachospermum*).

2.2 Batrachospermales

Kosmopolitní řád Batrachospermales zahrnující nejvýznamnější sladkovodní rody ruduch zaznamenal v poslední době několik taxonomických přesunů.

SCHNEIDER & WYNNE (2007) sem řadí 3 čeledi:

- Batrachospermaceae – rody *Balliopsis*, *Batrachospermum*, *Nothocladus*, *Petrohua*, *Sirodotia*, *Tuomeya*
- Lemaneaceae – rody *Lemanea*, *Paralemanea*
- Psilosiphonaceae – monospecifický *Psilosiphon*, ten je svým výskytem omezen jen na Austrálii a Nový Zéland

Nový pohled na vztahy uvnitř řádu přinesla molekulárně-fylogenetická analýza ENTWISLE et al. (2009). Studie provedená na sekvencích genů *rbcL* a SSU rDNA (z přibližně 50 taxonů) potvrdila monofylii celého řádu, ale umístila čeledi Lemaneacea a Psilosiphonaceae dovnitř čeledi Batrachospermaceae. *Psilosiphon* je pravděpodobně sesterskou linií *Balliopsis*, *Lemanea* a parafyletická *Paralemanea* spadají mezi další poměrně odvozené evoluční větve tohoto řádu.

2.3 *Batrachospermum* Roth (1797)

2.3.1 Fylogeneze rodu

Do počtu druhů největší sladkovodní rod ruduch, který je kosmopolitně rozšířen. Podle různých morfologických znaků (charakteristiky karposporofytu, vyvinutosti přeslenů, tvaru trichogynu apod.) bývá rozčleňován na sekce (ELORANTA & KWANDRANS 2007; KUMANO 2002). Některé z nich skutečně odpovídají jednotlivým evolučním liniím (ENTWISLE et al. 2009) a v každém případě jsou pomocí při morfologickém určování jednotlivých zástupců. KUMANO (2002) píše, že tento rod zahrnuje morfologicky velmi podobné, avšak jen vzdáleně příbuzné druhy. Určování do druhu je u tohoto rodu obvykle poměrně obtížné.

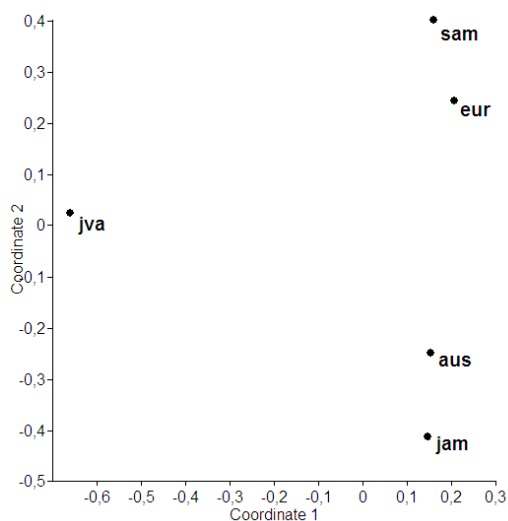
Rodem *Batrachospermum* se zabývala studie VIS et al. (2005), studovali zde fylogenetické vztahy druhů nalézáných v pobřežních potocích ve Francouzské Guyaně. ENTWISLE et al. (2009) pracovali na rozsáhlejší souboru dat a rod se zde jeví jako silně parafyletický, jednotlivé druhy jsou rozprostřeny v rámci celého evolučního stromu řádu. Autoři zde ustanovují nový rod *Kumanoa*, aby tuto parafyletičnost alespoň částečně omezili. Nicméně velký rod *Batrachospermum*, jehož systematika byla doposud založena na morfologii (KUMANO 2002, VIS et al. 1995), vyžaduje další taxonomické revize (ENTWISLE et al. 2009).

2.3.2 Geografické rozšíření

Podle rozsáhlé monografie KUMANO (2002) bylo po celém světě popsáno 107 druhů r. *Batrachospermum*. Po zkombinování zde uvedených údajů o rozšíření těchto druhů s databází

Algaebase (GUIRY & GUIRY 2009), lze alespoň zčásti vypovídat o jeho biogeografii, i když je samozřejmé, že lidské znalosti o rozšíření či vůbec o existenci jednotlivých druhů, jsou, především v tropech, pouze kusé. Další komplikací je dnes již známá parafyletičnost tohoto rodu (ENTWISLE et al. 2009). Zajímavým faktem je, že cca 50 druhů je známo pouze z typové lokality a dalších cca 20 bylo nalezeno pouze na několika lokalitách v rámci jednoho státu. Většinou se jedná o lokality v tropických regionech. Naopak všechny druhy vyskytující se v České republice patří mezi kosmopolitní, podobný trend platí zřejmě obecně pro mírný pás (platí i pro druhy uváděné v ELORANTA & KWANDRANS (2007)). Endemismus je tedy vázán na (sub)tropické regiony, dá se tedy předpokládat, že zde jsou vhodné podmínky pro speciaci.

Ze stejného souboru dat vychází také mnohorozměrná analýza nemetrického multidimenzionálního škálování NMDS, na obr. 4, která ukazuje míru podobnosti složení druhů v různých částech světa. Druhy vyskytující se v jihovýchodní Asii se liší od těch v ostatních částech světa. V souvislosti s tím vyvstává například otázka, jakou polohu na fylogenetickém stromě právě tyto druhy zaujímají. Dále můžeme sledovat podobnost na úrovni severní a jižní polokoule.



Obr. 4 Non-metric MDS ukazující vzájemné podobnosti geografického rozšíření druhů r. *Batrachospermum*. Analýza byla provedena ve statistickém programu PAST (HAMMER et al. 2001), stress 0, použit byl Jaccardův index. aus – Austrálie a Tasmánie, eur – Eurasie, jam – Jižní Amerika, jva – jihovýchodní Asie, sam – Severní Amerika.

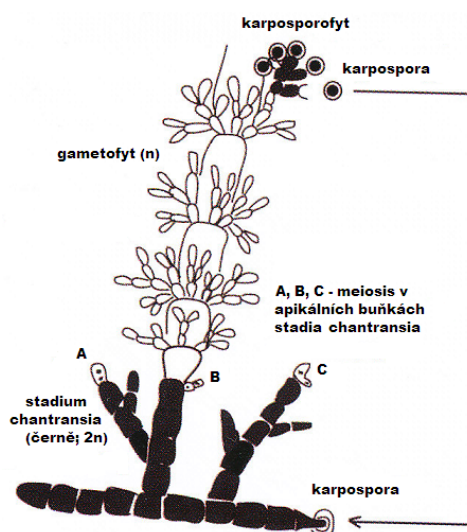
Faktorů odpovědných za současnou distribuci druhů po světě může být mnoho, a jejich zjišťování je velmi obtížné, zvláště když neexistuje žádný fosilní záznam. Z jiného úhlu se na tuto problematiku dívají studie zabývající se fylogeografií jednotlivých druhů. VIS et al. (2008) pomocí sekvenování nekódujícího úseku *cox2-3*, mezi geny pro podjednotky cytochromoxidázového komplexu, zjišťovali variabilitu těchto sekvencí v rámci Severní a Jižní Ameriky pro druh *B. macrosporum*. Našli zde výraznou dichotomii mezi vzorky z Jižní

a Severní Ameriky a usuzují, že obě populace patrně divergovaly již dávno (možná během pozdního Miocénu, kdy byly obě Ameriky propojeny koridorem) a zůstaly izolovány. V Severní Americe byla velmi malá genetická variabilita mezi jednotlivými vzorky, to může poukazovat na poměrně recentní kolonizaci. Naproti tomu v Jižní Americe byla nalezena variabilita velká (až 13%), Amazonie se tedy zdá být centrem diverzity. Studovali také variabilitu v rámci jednoho potoka a mezi potoky a ukázalo se, že populace z jednoho potoka měla většinou stejný haplotyp, to ukazuje, že patrně vznikla z jedné kolonizační události.

2.3.3 Životní cyklus

U rodu *Batrachospermum* sledujeme, podobně jako u ostatních ruduch, třífázový životní cyklus, jehož modifikace u řádu Batrachospermales se nazývá životní cyklus typu *Lemanea* (KUMANO 2002), obr. 5. Diploidní sporofyt nazývaný stádium chantransia (*chantransia-phase*) je samostatně žijící vláknitá stélka, silně připomínající rod *Audouinella* z řádu Acrochaetiales (KUMANO 2002). V apikálních buňkách vláken dochází k meiosi a vyrůstá odtud haploidní gametofyt, který je představován makroskopickou stélkou s charakteristickými, často i okem viditelnými přesleny. Na něm se tvoří samčí (spermatangia s bezbičíkatými spermaciemi) a samičí (karpogonium s výčnělkem trichogynem) pohlavní orgány. Po splynutí buněk se začíná rozvíjet diploidní karposporofyt. Vlákná jej obrůstající tvoří jakési kulovité úvary v rámci přeslenů gametofytu, uvolňují se z něj karpospory, z kterých klíčí chantransiové stádium.

Některé druhy mohou ve stadiu gametofytu tvořit monospory, tzn. nepohlavní haploidní rozmnožovací částice. Nalézáme také jednodomé či dvoudomé druhy.



Obr. 5 Haplodiplontní heteromorfní životní cyklus rodu *Batrachospermum*. Převzato z ELO-RANTA & KWANDRANS (2007), upraveno.

3. EKOLOGIE

3.1 Obecné

V Severní Americe bylo prozkoumáno 1000 potoků prvního až čtvrtého řádu, v 51% z nich byla nalezena ruducha a v 24% jich bylo dva a více druhů. Maximálně bylo pohromadě nalezeno 6 druhů (SHEATH 2003). Množství nalézáných druhů se pravděpodobně odvíjí od množství různých mikrohabitátů v daném místě. Tak v potocích s různými typy substrátu, různou rychlostí proudu a variabilními světelnými podmínkami, pozorujeme nárůst diverzity ruduch (ELORANTA & KWANDRANS 2007).

Jedna populace (například u rodů *Batrachospermum* či *Lemanea*) často tvoří souvislý porost na dně potoků. Stélky rostou přichyceny na různý pevný substrát – kameny, štěrky, větve, ale i vodní stavby – mosty, jezy. Mohou růst i epifyticky, např. na mechu či jiné ruduše (*Audouinella* sp.) (ELORANTA & KWANDRANS 2007).

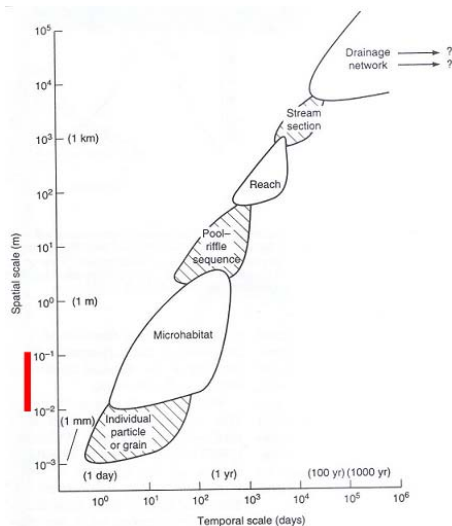
V tekoucích vodách mají tendenci být makroskopické a bentické. Obecně jsou menší než mořské, naprostá většina má velikost 1-10 cm. Nejčastěji se vyskytují v rychle tekoucích vodách, v Severní Americe je to 94% sladkovodních ruduch (SHEATH 2003), ale nacházíme je i v jezerech a tůních (ELORANTA & KWANDRANS 2007). Tekoucí vody jsou dynamickým systémem a vykazují velmi specifické nároky na adaptaci různých životních projevů (např. životního cyklu) organismů zde žijících. SHEATH (2003) předpokládá tři způsoby vzniku forem žijících v tekoucích vodách (*lotic forms*):

- specialisté, kteří se v tomto prostředí vyvinuli a jinde chybí
- generalisté, kteří se vyskytují v různých typech prostředí (*Batrachospermum turfosum*)
- migranti proti proudu z ústí řek (*Bangia atropurpurea*)

3.2 Vliv faktorů prostředí

V našich podmínkách se rody *Batrachospermum* a *Lemanea* vyskytují především v tocích menšího řádu, ty tečou často lesem. V opadavých lesích může být sezonalita opadu (se svým vztahem k ozáření, ale také k přísunu organických živin do toku) důležitým faktorem, určujícím sezónní výskyt ruduch. Právě světelný režim, zahrnující intenzitu, kvalitu světla a fotoperiodu, považuje SHEATH (2003) za jeden z klíčových faktorů ovlivňujících distribuci a sezonalitu sladkovodních ruduch (oddíl 3.3.2). Stejný jev se projevil i v podrobné studii celkového metabolismu ekosystému malého zalesněného toku (ROBERTS et al. 2007). Faktorů bezprostředně ovlivňujících život ruduch (a obecně organismů, především přisedlých) v tocích je celá řada a nikdy nepůsobí jen jeden samostatně. Svou roli zde hraje i časová a

prostorová škála (obr. 6). Veškeré „chemické“ vlastnosti vody (jako množství rozpuštěných minerálních a organických látek, plynů, pH, apod.) organismy do různé míry ovlivňují a podmiňují jejich výskyt na daném místě. Dalšími činiteli (spíše „působiteli“) mohou být již zmíněná ozářenost, podstatná pro fotosyntézu, ale také teplotní režim toku (denní i sezónní oscilace), hydrologický režim toku, s ním související rychlost proudu, turbidita (zákal), hloubka. Důležitý je také substrát a transport sedimentu (ALLAN 1995; LELLÁK & KUBÍČEK 1991; SHEATH 2003). Mnoho z těchto faktorů a charakteristik se v čase do různé míry mění a to jak periodicky, sezónně, tak i stochasticky. Působí spíše ve svých extrémech a samozřejmě záleží také na měřítku našeho pohledu (ALLAN 1995). Různé rody (respektive druhy) ruduch vykazují různé nároky na určité faktory prostředí. Většinu ruduch nalzáme spíše v pomaleji tekoucích vodách (průměrně 29-57 cm. s⁻¹), ale např. rod *Lemanea* se vyskytuje ve vodách prudce tekoucích (> 1 m.s⁻¹) (SHEATH 2003). Podobně většinu ruduch nalzáme v mírně kyselých vodách s pH mezi 6 a 7, ale existují výjimky, například *Hildebrandia* je alkalifilní (SHEATH 2003).



Obr. 6 Vztah mezi rozměrovým a časovým měřítkem v dynamických ekosystémech tekoucích vod. Převzato z ALLAN (1995), upraveno. Červeně je vyznačena obvyklá velikost ruduch v tomto prostředí (1-10 cm).

Také biotické faktory ovlivňují výskyt ruduch. Bylo vysledováno 38 druhů živočichů konzumujících sladkovodní ruduchy, byly to především larvy jepic, chrostíků a pošvatek, v menší míře i plži a ryby. V souvislosti s tím vyvstává otázka, zda by tyto organismy mohly hrát roli v šíření ruduch. Živé kousky stélek ruduch byly nalezeny ve schránkách larev chrostíků. V bentické zóně potoků také může probíhat kompetice o vhodný substrát (SHEATH 2003), i když v tekoucích vodách je vzhledem ke stále se měnícím podmínkám (v rámci mikrohabitatu), (obr. 6) spíše epizodická než dlouhodobá (ALLAN 1995).

3.3 Populační ekologie (zaměřeno na rod *Batrachospermum*)

Vzhledem k charakteru stélky makroskopických ruduch a jejich nárokům na stanoviště, není vymezení populace takovým problémem, jakým je u jednobuněčných řas. Díky tomu se ruduchy jeví jako dobrý předmět populačně-ekologických studií. Ty jsou prováděny na různých úrovních.

3.3.1 Mikrohabitat a struktura stélky

Bezprostřední vliv faktorů prostředí na stélku a celkovou hustotu populace sledoval NECCHI (1997) na čtyřech populacích *Batrachospermum delicatulum* v Brazílii. K tomu byla použita kvadrátová metoda (*quadrat technique*), která spočívá v odhadu procentuálního pokryvu makroskopického perifýtonu, pomocí kruhů rozdělených na čtvrtiny (NECCHI et al. 1995). Tato metoda je hojně užívaná ve studiích populační ekologie ruduch. V každé čtvrtině kruhu (o průměru 20 cm) byl odhadnut pokryv a spočítán průměr pro kruh. V něm byly také *in situ* změřeny proměnné – teplota, zákal, konduktivita, pH, rozpuštěný kyslík, rychlost proudu, hloubka a ozáření. Z míst mimo kružnici byl odebrán vzorek pro laboratorní zpracování – zjištění délky stélky, průměru stélky a délky internodia u *Batrachospermum*, délky vlákna a buněk u *Audouinella* (či *stadia chantransia*). Dále byly sledovány otevřená či uzavřená forma stélky (*dense, open* – podle postavení přeslenů) a reprodukční charakteristiky (jednodomost, dvoudomost a míra oplodnění karpogonů). Testováním vztahů různých proměnných byl prokázán poměrně velký rozsah mikrohabitatových podmínek, ve kterých se *B. delicatulum* vyskytuje, což koresponduje s jeho hojným výskytem (prostorovým i časovým) v brazilských potocích. Otevřená forma stélky souvisí s nižší rychlostí proudu, dá se tedy předpokládat přestavba stélky jako mechanismus adaptace na mikrohabitatové úrovni (NECCHI 1997).

Podobná studie byla provedena i pro druh *Compsopogon coreuleus* (NECCHI et al. 1999). Navíc byl sledován typ substrátu. Ukázalo se, že vyšší pokryv je u substrátu tvořeného makrofyty.

Obecně lze říci, že je velice problematické vysledovat proměnnou prostředí, která je přímo odpovědná za některou charakteristiku stélky. Výsledky obou zmíněných prací jsou velmi nejednoznačné. Obvykle se statisticky prokáže jistá závislost například na dvou populacích, ale na třetí již ne. Interpretace takovýchto jevů vede ke zjištění, že stélky ruduch jsou velmi plastické a jejich variabilitu nelze postihnout jen jedním či několika málo faktory prostředí. NECCHI et al. (1999) píše, že morfometrická plasticita (*variations*) a její vztah k fyzikálním proměnným nám odhaluje některé individuální charakteristiky každé populace. To indikuje

specifické adaptace. Dále uvádí, že přesto lze vysledovat trendy – např. větší stélky produkují více monosporangií, dále že existuje pozitivní korelace mezi délkou a průměrem stélky. Ty jsou ale velmi obecné, a zdá se, že vyplývají spíše z daného stavebního plánu těchto organismů, než z ekologických adaptací. Podobný závěr lze vyvodit z obdobné práce o jiné skupině makroskopických sladkovodních řas, čeledi Characeae (VIEIRA & NECCHI 2002).

3.3.2 Sezónnost populací a ekologie rozmnožování

Fenologie, tedy vliv průběhu roku (sezóny) na život organismu, se ve značné míře projevuje i u sladkovodních ruduch. Během sezóny se mění (kolísá) mnoho faktorů prostředí, a to nejen v temperátních oblastech, ale i v tropech. Mění se faktory abiotické i biotické. Je pravdou, že voda je pro život obecně prostředím stabilnějším a předvídatelnějším než terestrické prostředí. O to více to platí pro vodu tekoucí, ta v zimě obvykle nezamrzá, a zvláště blízko pramene její fyzikální vlastnosti obvykle nevykazují velké výkyvy. Přesto i zde musí život čelit změnám, a to jak těm vyplývajícím z přirozeného koloběhu pro dané území (roční období – různý přísun srážek – změna průtoku, změna turbidity atd.), tak změnám stochastickým (disturbance).

Jak bylo řečeno dříve, světelný režim je jedním z klíčových faktorů ovlivňujících distribuci a sezónnost říčních ruduch (SHEATH 2003). Tento režim je často podmíněn zastíněností okolními stromy. V temperátních oblastech, se díky opadu listů na zimu, velmi podstatně mění množství světla dopadajícího na povrch vodní hladiny. Můžeme zde pozorovat, že většina ruduch vykazuje nejvyšší růst, biomasu a reprodukci mezi pozdním podzimem a časným létem (SHEATH 2003).

V jihovýchodní Brazílii (tropický region) byla provedena studie sezónní dynamiky ruduch v rámci celého povodí řeky Preto (NECCHI 1993). Studováno bylo celkem 22 segmentů různých toků, v nich byly ustaveny stálé desetimetrové transekty, na kterých byly různě často (měsíčně, dvakrát měsíčně či dvakrát ročně) měřeny faktory prostředí. Byla také odhadována procentuální pokryvnost a frekvence výskytu (transekt byl rozdělen po jednom metru na deset částí, počet částí s výskytem byl vztažen k deseti) určitého druhu. Tyto údaje byly změněny v jakousi semikvantitativní (*rating*) škálu, která byla korelována s faktory prostředí. Teplota, rychlost proudu, ozáření a turbidita vysvětlily 50-81 % celkové sezónní variability ve výskytu jednotlivých druhů ruduch. U rodu *Batrachospermum* se jako hlavní faktory jeví teplota a ozáření (spolu vysvětlily 49-66 % variability). Gametofyty rodu *Batrach-spermum* byly nacházeny také od pozdního podzimu do brzkého jara (květen až září na jižní polokouli), pro tuto oblast je to období sušší. Naopak chantransiové stadium (sporofyt) bylo pozorováno

během celého roku a v mnohem širším rozsahu fyzikálních podmínek než gametofyt. To Necchi vysvětluje tím, že gametofyty řádu Batrachospermales mají vyšší požadavky na světlo. V létě je sice vyšší ozáření, ale je i větší zastínění a vyšší hladina vody a turbidita. Zima je tedy pro rozvoj gametofytu příhodnější. U druhu *Compsopogon coreuleus*, z primárně tropického řádu Compsopogonales, byla sezónnost výrazná méně, druh byl pozorován po celý rok, ale v zimě také s více početnými populacemi. Podobné trendy byly sledovány i u dalších druhů, např. *Sirodotia suesica*, Batrachospermales (CARMONA et al. 2009).

Zdá se, že výsledné rozložení výskytu různých životních fází do sezóny je podmíněno více faktory. Výskyt gametofytu tedy koreluje s vysokou ozářeností, nízkou teplotou vody, a vyšším obsahem rozpuštěného kyslíku (HIGA et al. 2007).

Velmi důležitým faktorem je jistě také samotný (mikro)habitat a jeho konkrétní klimatické poměry. HIGA et al. (2007) studovali sezónnost výskytu gametofytu u *Thorea okadae*. Na ostrově Kjúšú na jihu Japonska byl výskyt silně sezónní – gametofyty byly pozorovány od září do dubna. Jejich další nepřítomnost byla dána do souvislosti s velkým zvýšením srážek v tomto období. Jinak to bylo pozorováno u *T. hispida* ve Velké Británii (SWALE 1962, v HIGA et al. 2007), v navigačním kanále (se stabilním průtokem) byl gametofyt pozorován po celý rok. Asezónní, čili celoroční výskyty gametofytů jsou známy i u rodu *Batrachospermum*. Z toho vyplývá, že v Japonsku je tento celoroční výskyt patrně znemožněn silnými dešti a tím i zvýšenou rychlostí proudu. Existence sporofytu, který je menší a lépe odolává rychlému proudu, tedy možná je adaptací na tyto podmínky.

Sladkovodní ruduchy jsou kosmopolitní pravděpodobně i díky tomu, jak plastický je tento systém životních fází.

3.4 Sukcese společenstev

Sukcesí rozumíme nesezónní, směrovaný a spojitý proces kolonizace a zániku populací jednotlivých druhů v určitém místě (BEGON et al. 1997). Je jistě zajímavé ptát se, které charakteristické vlastnosti určitého organismů (v našem případě makroskopických řas) jsou odpovědné za úlohu, kterou hrají v tomto komplexním procesu vývoje společenstva. Obecně se obvykle udávají charakteristiky jako rychlost růstu či konkurenceschopnost, nejinak je tomu i v našem případě.

Pozoruhodná je role sladkovodních ruduch v sukcesi makroskopických bentických společenstev tekoucích vod. Touto problematikou se zabývali v tropickém regionu Brazílie BORGES & NECCHI (2008). Autoři mluví o tzv. sezónních sukcesních událostech (*annual succession events*), při kterých většinou nedochází (v závislosti na pravidelných výkyvech

klimatu) ke změnám složení společenstva, ale pouze ke kvantitativním změnám hustoty jednotlivých populací, či v případě ruduch, k výskytu různých fází životního cyklu. Tyto události jsou předmětem více studií (viz výše oddíl 3.3.2).

Jejich hlavní pozornost je však zaměřena na jinou úroveň vývoje společenstva – rekolonizaci úseku potoka stíženého disturbancí. Byly stanoveny tři cíle této práce.

- Popsat krátkodobou (70 dní) ekologickou sukcesi společenstva makroskopických řas po umělé disturbaci (odstranění stélek).
- Porovnat charakteristiky tohoto společenstva (např. druhové složení, hustota) v počátečních a konečných fázích experimentu.
- Porovnat dynamiku sukcesního procesu mezi dvěma polovinami experimentálního úseku. Jedna byla kompletně zbavena makroskopického porostu řas (CDS *completely disturbed segment*), druhá jen v několika místech (PDS *partly disturbed segment*) od sebe oddělených neporušeným porostem.

Autoři diskutují, zda je sukcese makroskopických řas v tekoucích vodách jevem stochastickým či spíše deterministickým. V souladu s dřívějšími pracemi (ALLAN 1995), zabývajícími se touto problematikou, docházejí k tomu, že především záleží na škále, na které tyto jevy pozorujeme (obr. 6). Právě v krátkodobém měřítku (na které byla tato práce zaměřena, lokality byly navštěvovány každý týden) se projevuje to, že podobně jako u cévnatých rostlin, můžeme u makroskopických řas vysledovat jisté charakteristiky, které je předurčují k té či jiné roli ve vývoji společenstva.

Byly vymezeny tři typy ekologických strategií kolonizace uvolněného prostoru – brzké, indiferentní a pozdní sukcesní stadium. Ruducha *Batrachospermum delicatulum* byla ohodnocena jako pozdně sukcesní stadium, což koresponduje s větší velikostí a vyšší komplexitou stavby stélky, nižší rychlostí růstu a menšími vrcholy (*peaks*) nárůstu biomasy během sledované periody. V úseku CDS její opětovný rozvoj začal 50. den trvání experimentu. Naproti tomu pokryvnost raně sukcesní (pionýrské) zelené řasy *Oeogonium* zde rostla již od 7. dne exponenciálně až do dne 50., kdy se začala prudce snižovat.

Podstatný je rozdíl mezi kompletně a částečně disturbovanými částmi. V částečně disturbované polovině PDS nedošlo k tak rapidnímu rozvoji r. *Oeogonium* a celková pokryvnost byla také zřetelně nižší než u poloviny druhé. Vzhledem k tomu, že naprostá většina vnějších faktorů a zdrojů působících bezprostředně na rozvoj společenstva byla v obou částech velmi podobná, autoři vysvětlují tento jev mikrohabitatovými rozdílnostmi. CDS segment toku neskýtal žádná chráněná refugia a umožnil rozvoj rychle rostoucích kolonizátorů (BORGES & NECCHI 2008).

Práce se ale více nezabývá tím, odkud dochází k rekolonizaci, či přítomností nebo rozmístěním řas nad sledovanými úseky. Odstranění porostu v horní části toku by mohlo pomoci k zodpovězení otázky, jakým způsobem se ruduchy šíří proti proudu, případně jaké jiné organismy jim v tom napomáhají (KRISTIANSEN 1996).

Ve sledované době došlo k navrácení původní druhové bohatosti, ale další charakteristiky, jako například procentuální pokryvnost, nedosáhly stavu před započítáním experimentu (BORGES & NECCHI 2008).

Jiný pohled, ve větším prostorovém i časovém měřítku, na tento soubor jevů přináší SHEATH (2003). Mluví o tom, že právě nerovnováha, která stále panuje v ekosystémech tekoucích vod, umožňuje současný výskyt většiny sukcesních stadií a tím i více životních forem ruduch. Dokládá to tím, že například v temperátních a boreálních oblastech jsou často spolu nalézány druhy čeledi Lemnaceae a *Audouinella hermanni*, přičemž *Audouinella* může být jak epifytická na Lemnaceae, tak epilithická.

III. PRAKTICKÁ ČÁST

1. ÚVOD

Sladkovodní ruduchy jsou svým výskytem vázány na specifické biotopy. Díky jejich výskytu především v oligotrofnějším prostředí, se s nimi dnes, kvůli antropogennímu znečištění mnoha toků, málokdy setkáme. V České republice jsou v recentní době studovány rody *Lemanea* a *Paralemanea*, o výskytu jednotlivých druhů a jejich rozšíření u nás už tedy máme lepší představu (KUČERA & MARVAN 2004; KUČERA et al. 2008). Rod *Batrachospermum* je však stále velkou neznámou. Tato skutečnost souvisí jistě i s tím, že určování do druhu je u tohoto rodu obtížné a ne vždy možné.

Cílem praktické části mé práce bylo lépe poznat diverzitu ruduch (se zaměřením na rod *Batrachospermum*), především na našem území a získat vhled do způsobů jejich determinace (oddíly 2.1, 3.1). Dalším cílem bylo na vybrané lokalitě sledovat sezónní dynamiku dané populace r. *Batrachospermum* a pokusit se porozumět tomu, co ji podmiňuje (oddíly 2.3, 3.2).

2. METODIKA

2.1 Jednorázové sběry a determinace

Jednorázové sběry různých druhů sladkovodních ruduch byly provedeny v rozmezí podzim 2008 až jaro 2010. Na lokalitách byly vzorky odebrány a následně v laboratoři fixovány lugolovým roztokem. Na některých lokalitách bylo také změřeno pH pomocí kombinovaného měřicího přístroje Combo HI 98130. K pořízení fotografií řas ve světelném mikroskopu Olympus CX 31 byl použit fotoaparát Olympus C-5060 wide zoom. Snímky jsem upravovala pomocí programů Adobe Photoshop CS3 Extended (1990-2007 Adobe systems incorporated), Adobe Photoshop Elements 5.0 (1990-2006 Adobe systems incorporated) a Microsoft Malování (1981-2001 Microsoft Corporation).

K určování jednotlivých vzorků jsem užívala literaturu – ELORANTA & KWANDRANS (2007); KUČERA & MARVAN (2004); KUMANO (2002); STARMACH (1977).

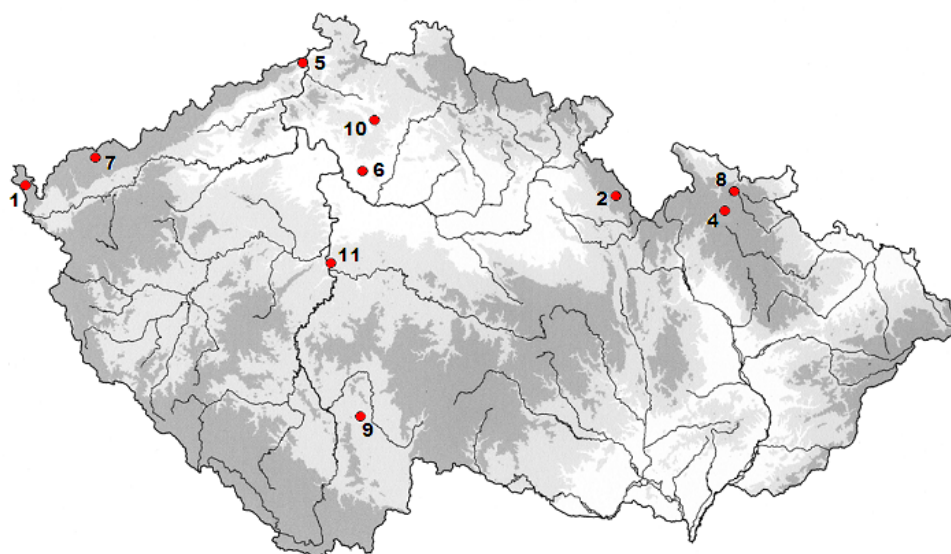
2.2 Charakteristika lokalit

Lokality (zeměpisné souřadnice a nadmořská výška) nálezů sladkovodních ruduch jsou zobrazeny v tabulce (tab. 3) a na mapce České republiky (obr. 7). Mimo Českou republiku se nachází lokalita č. 3, jedná se o jezero v Akvitánii, jihozápadní Francii. Nálezy č. 8, 9 a 10

jsou z tekoucí vody v blízkosti rašelinišť. Lokalita č. 7 je malý rybník s kyselým pH nacházející se ve vrchovišti v Krušných horách. Ostatní nálezy jsou z oligotrofních potoků nižšího řádu, obvykle tekoucích lesem.

Tab. 3 Místa nálezů jednotlivých taxonů sladkovodních ruduch. Přibližná nadmořská výška (m n. m.) byla zjištěna s pomocí mapového serveru <http://mapy.crr.cz>.

| taxon | lokalita | zem. šířka | zem. délka | nadm. výška |
|------------------------------------|-------------------------------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Audouinella hermanii</i> | 1 Bílý Halštrov | 50°14'14" N | 12°14'3" E | 543 m |
| <i>Audouinella</i> sp. | 2 Říčka | 50°12'56"N | 16°27'35"E | 662 m |
| <i>Batrachospermum atrum</i> | 3 Lac de Biscarrosse et de Parentis | 44°23'6"N | 1°11'22"W | |
| <i>Batrachospermum gelatinosum</i> | 4 Divoká Desná | 50°5'43"N | 17°9'47"E | 700 m |
| | 5 Dolnožlebský potok | 50°49'47"N | 14°11'8"E | 401 m |
| | 6 Košátky | 50°19'17"N | 14°40'4"E | 198 m |
| <i>Batrachospermum turfosum</i> | 7 Rolavský rybník | 50°23'29"N | 12°37'50"E | 906 m |
| <i>Batrachospermum</i> sp. 1 | 8 Rejvíz - u Velkého mech. jez. | 50°13'19" N | 17°16'59" E | 760 m |
| <i>Batrachospermum</i> sp. | 1 Bílý Halštrov | 50°14'14" N | 12°14'3" E | 543 m |
| | 9 Borkovická blata | 49°14'6" N | 14°37'27" E | 426 m |
| | 10 Břežňský potok | 50°34'26"N | 14°40'36"E | 265 m |
| <i>Hildebrandia rivularis</i> | 11 Davle | 49°53'33"N | 14°24'46"E | 210 m |
| <i>Lemanea fluviatilis</i> | 2 Říčka | 50°12'56"N | 16°27'35"E | 662 m |



Obr. 7 Mapa České Republiky s vyznačenými lokalitami nálezů sladkovodních ruduch. Čísla odpovídají přiřazení v tab. 3.

2.3 Sledování sezónnosti a charakteristika lokality u obce Košátky

Lokalita u obce Košátky byla vybrána ke studiu sezónnosti, tedy ke dlouhodobějšímu sledování dané populace *Batrachospermum gelatinosum*. Lokalita byla navštívena 6x v rozmezí jednoho roku (duben 2009 - březen 2010). Naplánovaná byla metoda zjišťování počtu jedinců (stélek) na délkový úsek 2 m toku i mikroskopická analýza kontrolních vzorků v laboratoři (zjišťování počtu karposporofytů na přeslen, vzdálenost přeslenů od sebe, šířka přeslenů).

Lokalita se nachází v historické bažantnici, která má charakter lužního lesa, je zde větší množství pramenů, potoky se vlévají do Košáteckého potoka. Jedná se o limnokren, pramen zde tvoří nejdříve tůňku a teprve poté na ni navazuje pramenný odtok hypokrenon (LELLÁK & KUBÍČEK 1991). *Batrachospermum* bylo nalezeno pouze v jednom prameni (na okrajích tůňky přichyceno ke kořenům okolních stromů) a na něj navazující pramenné stružce. Po úseku přibližně 15 m přirozeného toku je pramenná stružka regulována do betonového koryta s měřidlem průtoku (obr. 8). Následně teče potok opět přirozeným korytem. V říjnu 2009 bylo v tůňce naměřeno pH 7,15. Ve stejné tůňce byla nalezena také další makroskopická řasa, *Chara* sp., její přítomnost poukazuje na nízký obsah znečištění (KALINA & VÁŇA 2005).



Obr. 8 Lokalita č. 6 (u obce Košátky). a – pohled na limnokren; b – regulovaná část toku.

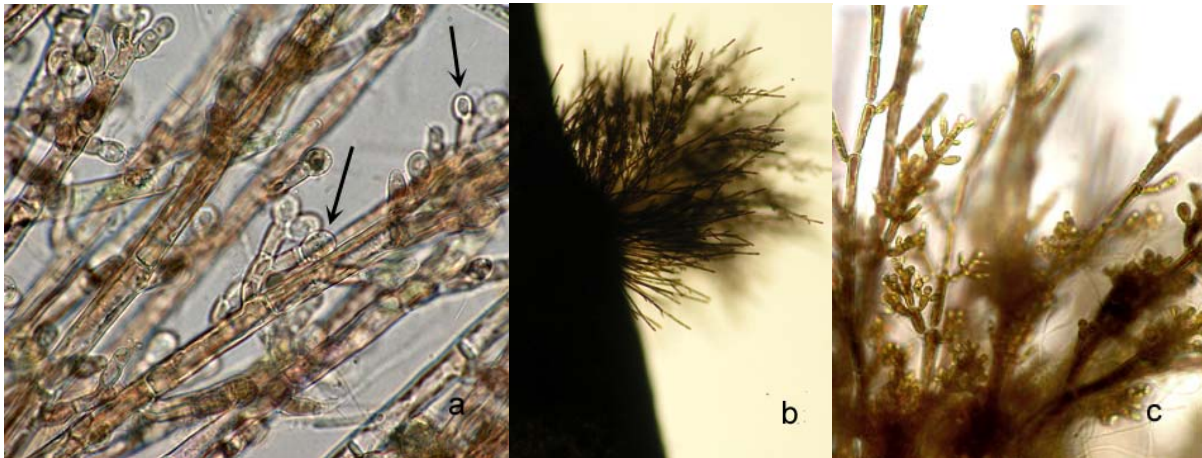
3. VÝSLEDKY A DISKUZE

3.1 Nalezené taxony

Audouinella sp. Bory (1823)

Převážně mořský rod s izomorfní rodozměnou (HOEK et al. 1995). Má větvenou vláknitou stélku, bez slizovitého obalu, velkou do 20 mm, tvoří (mnohdy jasně červené) trsy. Často má na apexu vláken přítomna monosporangia. Roste epiliticky nebo epifyticky, například na

meších či stélkách jiných ruduch. Nejčastěji bývá nalézána v tekoucích vodách s neutrálním pH (ELORANTA & KWANDRANS 2007). Její dřívější název *Chantransia* upomíná na velkou podobnost se sporofytem řádu Batrachospermales.

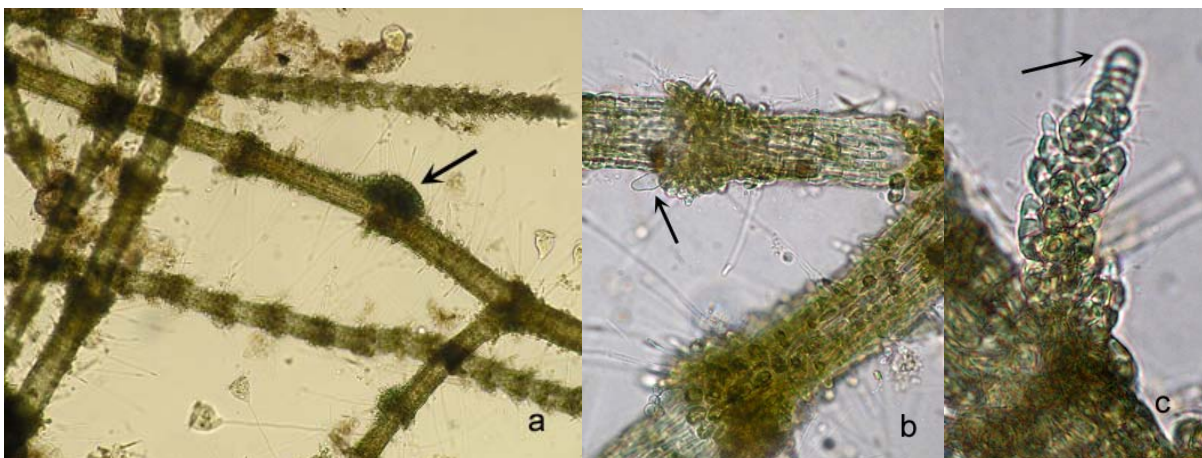


Obr. 9 *Audouinella* sp. a – pohled na červenou stélku druhu *A. hermannii* z lokality č. 1, kde rostla přichycená ke klacíku, šipky ukazují monosporangia; b, c – *A. sp.* rostoucí na jiné ruduše rodu *Lemanea* z lokality č. 2.

Batrachospermum atrum Harvey (1841)

Tento druh spadá do sekce *Setacea*, kterou charakterizuje redukce přeslenů. Stélky tohoto druhu mohou být jednodomé i dvoudomé, sekundární vlákna (tzn. ta, která vyrůstají mezi přesleny) jsou početná, apikální buňky stélky jsou obnažené. Kortikální vlákna (tzn. řady buněk pokrývající centrální osní vlákno) velmi dobře vyvinuta, karposporofyt polokulovitý, stélka může připomínat rod *Sirodotia* (ELORANTA & KWANDRANS 2007; KUMANO 2002).

Vyskytuje se epiliticky či epifyticky v alkalifilních, oligotrofních vodách. V Evropě je znám z více států, u nás zatím nebyl nalezen (ELORANTA & KWANDRANS 2007; LEDERER & LHOTSKÝ 2001).



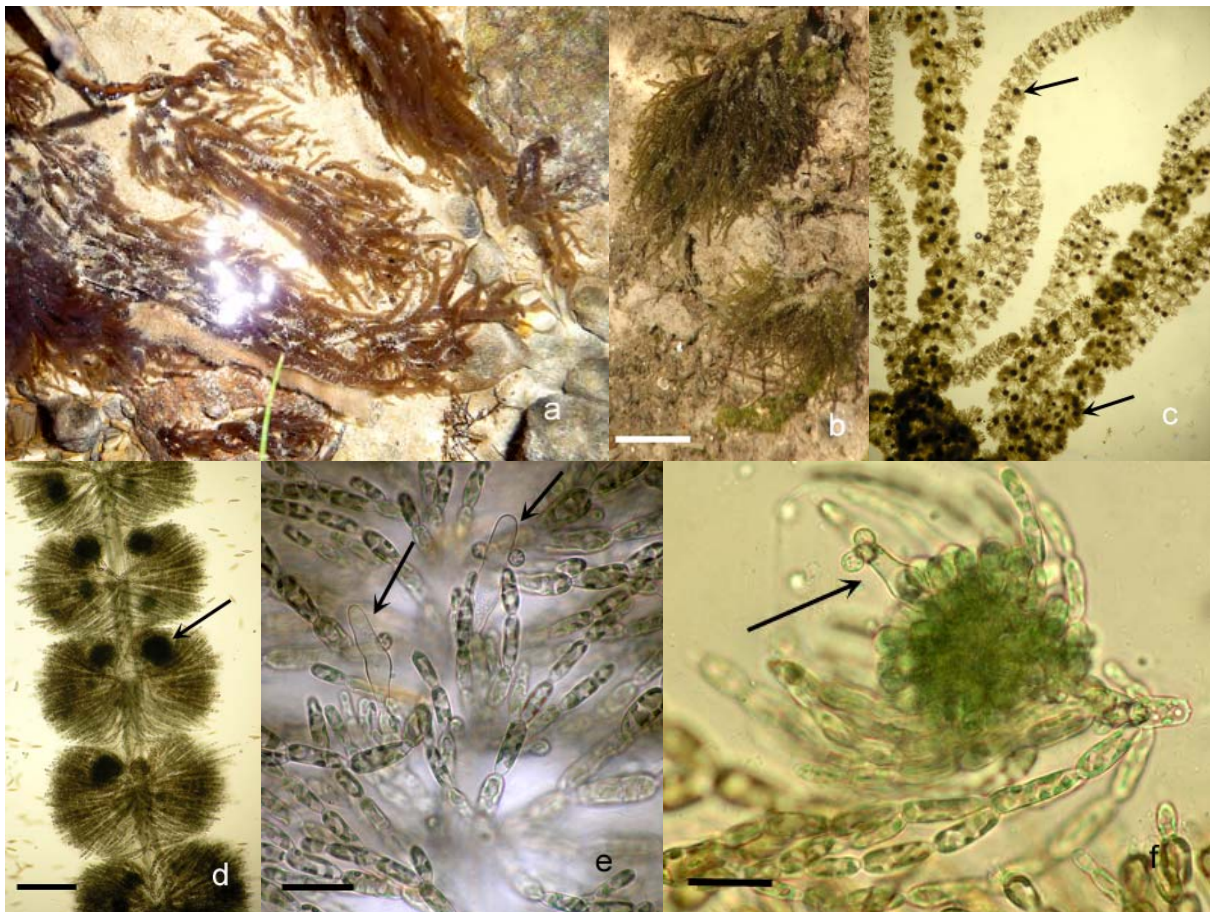
Obr. 10 *Batrachospermum atrum*, Francie. a – pohled na stélku s redukovánými přesleny; šipka ukazuje polokulovitý karposporofyt; b – vyčnívající trichogyn; c – obnažené apikální buňky zakládající se boční větve.

Batrachospermum gelatinosum De Candolle (1801), syn. *B. moniliforme*

Typový druh rodu patří do sekce *Batrachospermum*, která je vymezena kulovitými karposporofyty na stopce nelišící se od ostatních vláken. Samotný druh charakterizuje kombinace více znaků. Je to například jednodomost, absence monosporangií, 1-11 malých karposporofytů uvnitř přeslenu, trichogyny kyjovité či kopinaté (*clavate*, *lanceolate*), spermatangia ne na involukrálních vláknkách (tzn. těch vyrůstajících v bezprostřední blízkosti karpogonia), tvar přeslenů je variabilní (ELORANTA & KWANDRANS 2007; KUMANO 2002).

Je to nejčastěji se vyskytující druh r. *Batrachospermum* v Evropě. Roste epiliticky či epifyticky v tekoucích vodách i jezerech, preferuje alkalifilní vody, žije jak ve vodách oligotrofních, tak i ve vodách více bohatých na živiny (ELORANTA & KWANDRANS 2007).

Preferenci mírně alkalifilních vod potvrzují i lokality nálezu – na lokalitě č. 5 jsem naměřila (při jednorázovém měření) pH 7,4 a na lokalitě č. 6 pH 7,15. Celkový habitus stélky, barva i tvar přeslenů jsou znaky velmi variabilní (obr. 11).



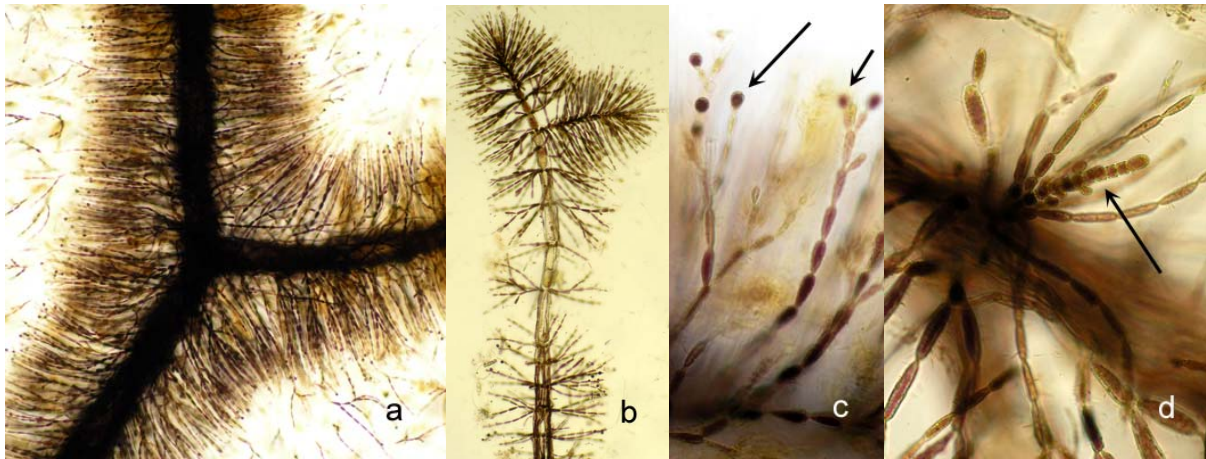
Obr. 11 *Batrachospermum gelatinosum*. a, b – makroskopické pohledy na stélky v přirozeném prostředí; c, d – dobře vyvinuté přeslenu s četnými kulovitými karposporofyty (označeny šipkami); e – trichogyny a na nich přichycené spermatangie; f – trichogyn se spermatangii, oplodněný karpogon – vyvíjející se karposporofyt. Lokality: a – č. 5; b, d, e, f – č. 6; c – č. 4. Měřítka: b – 1 cm; d – 200 μ m; e, f – 20 μ m.

Batrachospermum turfosum Bory (1808), syn. *B. vagum*

Sekce *Turfosa* je charakterizována přisedlými karpogonii, prodlouženým kuželovitým (*conical*) trichogynem, v přeslenu je obvykle jen jeden velký karposporofyt, který je tvořen dvěma typy vláken.

Samotný druh nemá redukovanou délku vláken v přeslenech (jak je tomu u podobného druhu *B. keratophytum*, který se u nás také vyskytuje (LEDERER & LHOTSKÝ 2001)), primární vlákna (tzn. vycházející z přeslenů) jsou tvořena z řady 8-17 buněk. Tvar přeslenů je variabilní. Jsou zde přítomna četná obvejčitá (*obovoidal*) monosporagia. Karposporofyty nejsou u tohoto druhu pozorovány (ELORANTA & KWANDRANS 2007; KUMANO 2002).

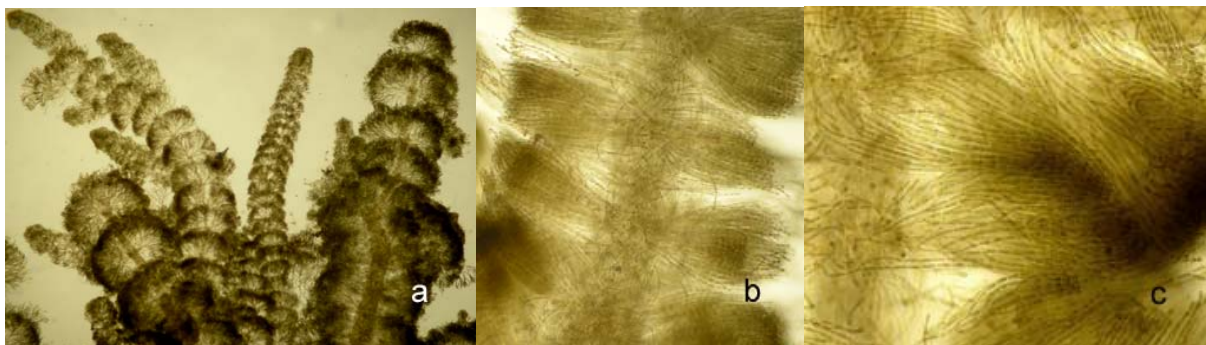
Vyskytuje se v oligotrofních, kyselých, převážně stojatých vodách (ELORANTA & KWANDRANS 2007), což odpovídá místu nálezu ve vrchovištním Rolavském rybníce.



Obr. 12 *Batrachospermum turfosum*. a, b – vzhled stélky s nevýrazně oddělenými přesleny a pseudodichotomickým větvením; c – monosporagia, d – zakládající se nová větev.

Batrachospermum sp. 1

Nález z potoka blízko u Velkého mechového jezírka u obce Rejvíz, v pohoří Jeseníky. Na stélce jsem nenalezla samičí rozmnožovací orgány. Svým celkovým habitem velmi připomíná dvoudomý druh *B. arctuatum*, ale k určení je nutné zhodnotit generativní znaky obou pohlaví.



Obr. 13 *Batrachospermum* sp. 1. a, b, c – vzhled stélky a tvar přeslenů.

Hildebrandia rivularis J. Agardh (1851)

Ruducha s krustózní stélkou, tvořící makroskopické kruhové červené skvrny (*circular discs*) na kamenech v zastíněných částech potoků a řek. Je alkalifilní a snese i větší míru znečištění vody než jiné ruduchy (ELORANTA & KWANDRANS 2007; KUMANO 2002).

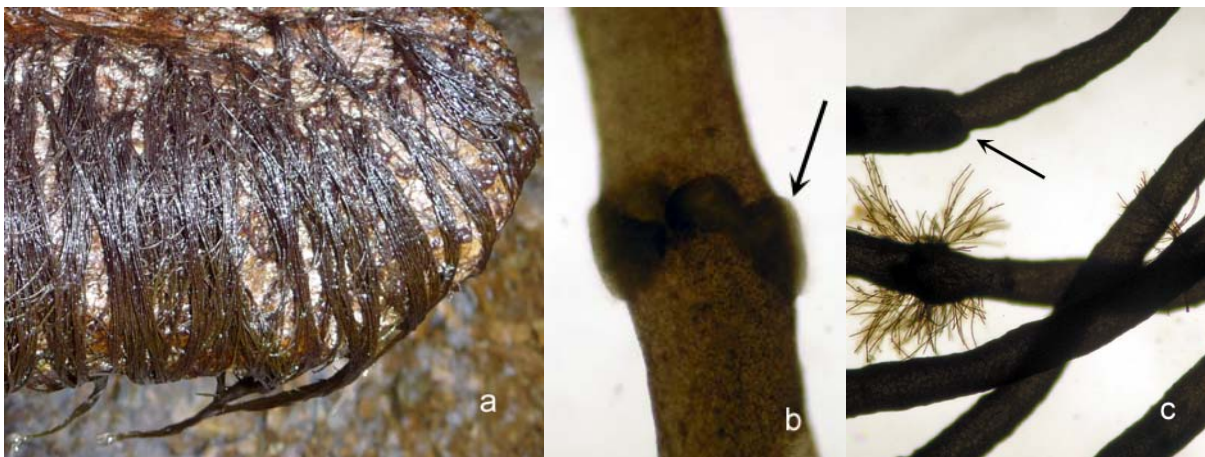


Obr. 14 Epilitický nárost ruduchy *Hildebrandia rivularis*. Měřítko 1 cm.

Lemanea fluviatilis C. Agardh (1811)

Stélka jednoosá, válcovitá, pseudoparenchymatická, velká 5-30 cm, na bázi stopkatá (*stalked*), větvená asi v 40% populace, tmavě fialová až tmavě hnědá, po celé délce se postupně zužující. Spermatangiální papily v počtu 3-4 na nodus, jsou vystouplé a uspořádané ve zřetelných políčkách (*patches*), tvoří tedy kroužky (*rings*) kolem celého obvodu (ELORANTA & KWANDRANS 2007; KUČERA & MARVAN 2004; KUMANO 2002).

Tato ruducha roste epiliticky v rychle tekoucích ($> 1 \text{ m.s}^{-1}$), oligotrofních vodách (ELORANTA & KWANDRANS 2007; SHEATH 2003). V České republice byly recentně nalezeny 3 druhy rodů *Lemanea* a *Paralemanea*, *L. fluviatilis* je z nich nejhojnější, vyskytuje se především v horských oblastech. Bývá nalézána také na jezích (KUČERA & MARVAN 2004; KUČERA et al. 2008).



Obr. 15 *L. fluviatilis* v potoce Říčka v Orlických horách. a – makroskopický pohled; b – nodus se spermatangiálními papilami; c – stopka, je zde také epifytická *Audouinella* sp..

3.2 Pozorování sezónní a epizodické dynamiky populace *Batrachospermum gelatinosum*

Populace *Batrachospermum gelatinosum* v prameništi u obce Košátky je místně rozdělena na dva úseky toku. Jedna část populace se nachází v tůňce (obr. 8a) a dalších cca 5-ti metrech pramenné stružky. Druhá část se nachází na dně betonového koryta regulované části toku (obr. 8b) asi 10 m dál po proudu. Tyto dvě části populace reagovaly odlišně na měnící se podmínky v rámci sezónního vývoje. To, že byly odděleny úsekem bez makroskopicky viditelných stélek, může být způsobeno tím, že právě tento prostřední úsek je otevřenější a lehce zde dochází k erozi břehů, slouží také jako napajedlo pro lesní zvěř.

Ve svém pozorování (a plánovaném kvantitativním zpracování) jsem se chtěla zaměřit na vymezený, 2 m dlouhý úsek pramenné stružky, kde se zdála být hustota populace dostatečně velká. V červnu 2009 jsem zde napočítala cca 60 stélek. V tomto úseku se však nejvíce projevil zásadní vliv bouřek na ekosystém malých pramenných toků a v červenci 2009, krátce po velkých letních bouřích, jsem zde již nenalezla stélku žádnou. Přímo v tůňce některé stélky zůstaly, patrně díky nižší rychlosti proudu a díky chráněnosti před erozí koryta.

Tento prudký výkyv ve výskytu makroskopických stélek velice dobře shoduje s prací ROBERTS et al. (2007). Ze soustavného sledování různých proměnných v malém zalesněném pramenném toku v mírném pásu zjistili, že hrubá primární produkce (činnost autotrofních organismů) je velice ovlivňována právě těmito epizodickými událostmi, spojenými s prudkým navýšením průtoku a tedy i rychlostí proudu.

Vedle toho hrají velkou roli i pravidelné sezónní změny. Hlavním činitelem v regulaci autotrofní produkce je množství dopadajícího, fotosynteticky aktivního, záření. To je určováno olistěním stromů v riparianu (tzn. okolo toku). Nejvyšší je produkce na jaře, kdy se zvyšuje množství záření a stromy ještě nejsou olistěny (ROBERTS et al. 2007). S tím koresponduje mé pozorování velké populace na jaře 2009 a postupné navracení k tomuto stavu z ledna až března 2010, kdy se poprvé (od léta 2009) objevují stélky i na vymezeném 2m úseku toku a opět v poměrně velké abundanci.

Na podzim jsem sledovala téměř naprostý pokryv toku spadáným listím, gametofyty nebyly přítomny. I když tedy je záření pronikající korunami poměrně velké, právě tento spád brání jeho průniku k vodním autotrofům a tím jejich rozvoji, ten samý jev také pozorovali ve studii ROBERTS et al. (2007).

Z toho vyplývá, že sezónní dynamika populace *Batrachospermum gelatinosum* je součástí komplexních jevů na úrovni ekosystému. Jeho výskyt koresponduje s obecnějšími trendy sledovanými na primárních producentech v malých tocích v mírném pásu.

Zajímavý je jistě fenomén obnovy stélek gametofytů po naprostém disturbování bouřkami. Je zjevné, a z mých pozorování to také vyplývá, že r. *Batrachospermum* musí vládnout velmi účinnými způsoby rekolonizace a takovou vývojovou plasticitou, aby mohl v těchto dynamických systémech přetrvat.

IV. ZÁVĚR

Sladkovodní ruduchy jsou pozoruhodné organismy. Během života se musí vypořádávat s mnoha nástrahami prostředí, to jim zjevně umožňuje veliká plasticita různých fenotypových projevů. Dynamika populací ruduch vypovídá nejen o jejich vlastním souboru adaptačních vlastností. Můžeme se z ní také poučit o obecných procesech, které jsou, v daném biotopu, určující pro celé společenstvo. Znalosti o výskytu r. *Batrachospermum* v České republice jsou nedostačující. Nevíme, jaké druhy jsou součástí naší řasové flory, a neznáme jejich rozšíření. Hlubší poznání by nám přitom mohlo napomoci k lepšímu porozumění jejich ekologie a evoluce, a tím i lepšímu nahlédnutí do příběhu života.

V. LITERATURA

- ALLAN, J. D. (1995): Stream ecology - Structure and function of running waters. – Springer, Dordrecht, 388 pp.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1997): Ekologie - jedinci, populace, společenstva. – Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 949 pp.
- BORGES, F. R. & NECCHI, O. JR (2008): Short-term sucesional dynamics of macroalgal community in a stream from northwestern São Paulo State, Brazil. – Acta Botanica Brasilica 22: 453 - 463.
- BUTTERFIELD, N. J. (2000): *Bangiomorpha pubescens*, n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of Eukaryotes. – Paleobiology 26: 386 - 404.
- CARMONA, J., BOJORGE-GARCÍA, M. & RAMÍREZ-RODRÍGUEZ, R. (2009): Phenology of *Sirodotia suesica* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in a high-altitude stream in central Mexico. – Phycological Research 57: 118 - 126.
- ELORANTA, P. & KWANDRANS, J. (2007): Freshwater Red Algae (Rhodophyta). Identification guide to European taxa, particularly to those in Finland. – Norrlinia 15: 1 - 103.
- ENTWISLE, T. J., VIS, M. L., CHIASSON, W. B., NECCHI, O. JR & SHERWOOD, A. R. (2009): Systematics of the Batrachospermales (Rhodophyta) - a synthesis. – Journal of Phycology 45: 704 - 715.
- GUIRY, M.D. & GUIRY, G.M. (2009). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>, searched on 20 April 2009.
- HAMMER, O., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. (2001): PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Paleontologia Electronica 4(1) - 9pp.
- HIGA, A., KASAI, F., KAWACHI, M., KUMANO, H., SAKAYAMA, H., MIYASHITA, M. & WATANABE, M. M. (2007): Seasonality of gametophyte occurrence, maturation and fertilization of the freshwater red alga *Thorea okadae* (Thoreaales, Rhodophyta) in the Kikuchi river, Japan. – Phycologia 46: 160 - 167.
- HOEK, C. VAN DEN, MANN, D. G. & JAHNS, H. M. (1995): Algae - An Introduction to phycology. – Cambridge University press, Cambridge, 627 pp.
- KALINA, T. & VÁŇA, J. (2005): Sinice, řasy, mechorosty a podobné organismy v současné biologii. – Karolinum, Praha, 606 pp.
- KEELING, P. J. (2009): Chromalveolates and the Evolution of Plastids by Secondary Endosymbiosis. – Journal of Eukaryotic Microbiology 56: 1 - 8.
- KRISTIANSEN, J. (1996): Dispersal of freshwater algae - a review. – Hydrobiologia 336: 151 - 157.
- KUMANO, S. (2002): Freshwater Red Algae of the World. – Biopress limited, Bristol, 375 pp.

- KUČERA, P., GRULICH, V., FRÁNKOVÁ, M. & BUREŠ, P. (2008): Distribution of freshwater red algal family *Lemaneaceae* in the Czech Republic: an update. – *Fottea* 8: 125 - 128.
- KUČERA, P. & MARVAN, P. (2004): Taxonomy and distribution of *Lemanea* a *Paralemanea* (*Lemaneaceae*, *Rhodophyta*) in the Czech Republic. – *Preslia* 76: 163-174.
- LEDERER, F. & LHOTSKÝ, O. (2001): Přehled sladkovodních ruduch (*Rhodophyta*) v České republice. – Sbor. 17. sem. Aktuální otázky vodárenské biologie, VŠCHT, Praha, p. 76 - 81.
- LELLÁK, J. & KUBÍČEK, F. (1991): *Hydrobiologie*. – UK, Karolinum, Praha, 257 pp.
- NECCHI, O. JR (1993): Distribution and seasonal dynamics of *Rhodophyta* in the Preto river basin, southeastern Brazil. – *Hydrobiologia* 250: 81 - 90.
- NECCHI, O. JR (1997): Microhabitat and plant structure of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) populations in four streams of São Paulo State, southeastern Brazil. – *Phycological Research* 45: 39 - 45.
- NECCHI, O. JR, BRANCO, L. H. Z. & BRANCO, C. C. Z. (1995): Comparison of three techniques for estimating periphyton abundance in bedrock streams. – *Archiv für Hydrobiologie* 134: 393 - 402.
- NECCHI, O. JR, BRANCO, C. C. Z. & GOMES, R. V. (1999): Microhabitat and plant structure of *Compsopogon coreuleus* (*Compsopogonaceae*, *Rhodophyta*) populations in four streams of São Paulo State, southeastern Brazil. – *Cryptogamie Algologie* 20: 75 - 87.
- OLIVEIRA, M. C. & BHATTACHARYA, D. (2000): Phylogeny of the *Bangiophycidae* (*Rhodophyta*) and the secondary endosymbiotic origin of algal plastids. – *American Journal of Botany* 87: 482 - 492.
- RODRÍGUEZ-EZPELETA, N., BRINKMANN, H., BUREY, S. C., ROURE, B., BURGER, G., LÖFFELHARDT, W., BOHNERT, H. J., PHILLIPE, H. & LANG, B. F. (2005): Monophyly of Primary Photosynthetic Eukaryotes: Green Plants, Red Algae, and Glaukophytes. – *Current Biology* 15: 1325 - 1330.
- ROBERTS, B. J., MULHOLLAND, P. J. & HILL, W. R. (2007): Multiple Scales of Temporal Variability in Ecosystem Metabolism Rates: Results from 2 Years of Continuous Monitoring in a Forested Headwater Stream. – *Ecosystems* 10: 588 - 606.
- SAUNDERS, G. W. & HOMMERSAND, M. H. (2004): Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data. – *American Journal of Botany* 91: 1494 - 1507.
- SCHNEIDER, C. W. & WYNNE, M. J. (2007): A synoptic review of the classification of red algal genera a half century after Kylin's "Die Gattungen der *Rhodophyceen*". – *Botanica Marina* 50: 197 - 249.

- SHEATH, R. G. (2003): Red Algae. p. 197 - 221. In: WEHR, J. D. & SHEATH, R. G. (2003): Freshwater Algae of North America - ecology and classification. – Academic press, San Diego, CA, 918 pp.
- SHEATH, R. G., WHITTICK, A. & COLE, K. M. (1994): *Rhododraparnaldia oregonica*, a new freshwater red algal genus and species intermediate between the Acrochaetiales and the Batrachospermales. – Phycologia 33: 1 - 7.
- STARMACH, K. (1977): Flora słodkowodna Polski, tom 14 (Phaeophyta Brunatnice, Rhodophyta Krasnorosty). – PWN, Warszawa - Krakow, 444 pp.
- SWALE, E. M. F. (1962): Development and growth of *Thorea ramosissima* Bory. – Annals of Botany 101: 105 - 116.
- VIEIRA, J. JR & NECCHI, O. JR (2002): Microhabitat and plant structure of Characeae (Chloophyta) populations in streams of São Paulo State, southeastern Brazil. – Cryptogamie Algologie 23: 51 - 63.
- VIS, M. L., CHIASSON, W. B. & SHEATH, R. G. (2005): Phylogenetic relationship of *Batrachospermum* species (Batrachospermales, Rhodophyta) from coastal streams of French Guiana. – Phycologia 44: 441 - 446.
- VIS, M. L., HODGE, J. C. & NECCHI, O. JR (2008): Phylogeography of *Batrachospermum macrosporum* (Batrachospermales, Rhodophyta) from North and South America. – Journal of Phycology 44: 882 - 888.
- VIS, M. L., SHEATH, R. G. & ENTWISLE, T. J. (1995): Morphometric analysis of *Batrachospermum* section *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rhodophyta) type specimens. – European Journal of Phycology 30: 35 - 55.
- YOON, H. S., HACKETT, J. D., CINGLIA, C., PINTO, G. & BHATTACHARYA, D. (2004): A molecular timeline for the origin of photosynthetic Eukaryotes. – Molecular Biology and Evolution 21: 809 - 818.
- YOON, H. S., MÜLLER, K. M., SHEATH, R.G., OTT, F. D. & BHATTACHARYA, D. (2006): Defining the mayor lineages of Red algae (Rhodophyta). – Journal of Phycology 42: 482 - 492.