

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze**

Katedra botaniky



bakalářská práce

## **Vertikální migrace bentických sinic a řas**

Vertical migration of benthic cyanobacteria and algae

**Jakub Mensa**

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

2010

## **Abstrakt**

Vertikální migrace fyto-bentosu byla pozorována u různých taxonomických skupin řas a sinic v mořských i sladkovodních biotopech. Zdá se, že jde o výhodnou životní strategii pohyblivých fotoautotrofních organismů. Řasy obývající sedimenty v přílivové zóně většinou zůstávají na povrchu během denního odlivu a migrují pod povrch před přílivem nebo soumrakem. Sladkovodní řasy zůstávají na povrchu během dne a migrují do sedimentu před soumrakem. Migrační rytmus může být řízen nebo ovlivňován světlem, vlnami, dostupností živin a silně redukčními podmínkami v sedimentu. Někdy rytmus přetrvává i v konstantních podmínkách a je řízen biologickými hodinami.

**Klíčová slova:** Vertikální migrace, řasy, sinice, fyto-bentos, ekologie.

## **Summary**

Vertical migration has been observed in different taxonomic groups of benthic microalgae and cyanobacteria in both marine and freshwater habitats. It seems to be an advantageous survival strategy of motile photoautotrophic organisms. In general, algae inhabiting tidal environments migrate up to the sediment surface during daytime emersion and then migrate below the surface prior to high tide or dusk. Freshwater microalgae stay on the surface during daytime and migrate below the surface before dusk. The migratory rhythm can be controlled or influenced by light, waves, subsurface nutrient supplies and reducing conditions in the sediment. Sometimes, the rhythm persists even in constant conditions and it seems to be controlled by biological clock system.

**Key words:** Vertical migration, algae, cyanobacteria, phytobenthos, ecology.

## OBSAH

<b>1. Úvod – fenomén vertikální migrace fyto-bentosu.....</b>	<b>3</b>
<b>2. Popis migračního rytmu v přírodě.....</b>	<b>3</b>
<b>2.1. Mořské ekosystémy.....</b>	<b>3</b>
<b>2.2. Sladkovodní ekosystémy.....</b>	<b>4</b>
<b>2.3. Sinice extrémních biotopů.....</b>	<b>7</b>
<b>3. Řízení migračního rytmu a jeho adaptivní charakter.....</b>	<b>7</b>
<b>3.1. Vnitřní rytmus – biologické hodiny.....</b>	<b>7</b>
<b>3.2. Světlo.....</b>	<b>10</b>
<b>3.3. Příliv a odliv, vlny.....</b>	<b>14</b>
<b>3.4. Charakter sedimentu, dostupnost živin a oxidačně-redukční rozhraní...17</b>	
<b>4. Různé migrační strategie v rámci společenstva.....</b>	<b>20</b>
<b>5. Závěr.....</b>	<b>22</b>
<b>Literatura.....</b>	<b>23</b>

## 1. Úvod – fenomén vertikální migrace fytobentosu

Vertikální migrace bentických mikroskopických řas a sinic se projevuje periodickými změnami jejich početnosti v povrchové vrstvě sedimentu. Ty jsou v řadě případů makroskopicky viditelné jako změna barvy povrchu na zelenou, případně hnědou (v závislosti na druhovém složení příslušného společenstva) v době hromadné migrace vzhůru. Při migraci dolů tyto zbarvené okrsky mizí a zároveň roste množství buněk v hlubších vrstvách mimo fotickou zónu. Při detailnějším pohledu a použití přesnějších metod lze vertikální migraci odhalit často i v případech, kdy tyto barevné změny nejsou na první pohled viditelné. Fenomén vertikální migrace byl popsán u různých taxonů řas a sinic v mořských i sladkovodních biotopech, což naznačuje, že se jedná o velmi výhodnou životní strategii autotrofních obyvatel měkkého dna (Kingston 1999a). V dalším textu je nejprve podán popis několika příkladů vertikální migrace pozorované v různých přírodních podmínkách. Následuje rozbor jednotlivých faktorů, které vertikální migraci řídí nebo ovlivňují, a adaptivního významu migrace vůči nim. V závěru je zmíněna existence různých migračních strategií v rámci jednoho společenstva a její důsledky.

## 2. Popis migračního rytmu v přírodě

### 2.1. Mořské ekosystémy

Charakter migračního rytmu a načasování jednotlivých fází se liší v různých typech vodních ekosystémů. Nejvíce studií je z intertidálních zón moří, kde migrace úzce souvisí s rytmem přílivu a odlivu. S ustupující hladinou během denního odlivu se na odhaleném povrchu objevují zelené nebo hnědé skvrny tvořené množstvím mikroskopických řas, těsně před příchodem prvních vln přílivu skvrny mizí (Palmer & Round 1967, Kingston 1999a, Kingston 1999b). Toto obecné schéma je modifikováno posunem doby odlivu během dne díky odlišné periodě solárního a lunárního (přilivového) cyklu, změnami délky dne a specifickými podmínkami různých míst světa, kde byly tyto jevy zkoumány. Byla také popsána řada variací migračního rytmu specifických pro různé taxony (Kingston 1999a, Underwood 2005).

Palmer & Round (1967) se podrobněji zabývali migrací rozsivky *Hantzschia virgata* var. *intermedia* tvořící v letních měsících dominantu řasového společenstva

písečných pláží v Barnstable Harbor, Mass. Používali vlastní metodiku sledující pouze množství buněk na povrchu sedimentu a popsanou podrobně např. v Palmer & Round (1965). Četnost buněk v hlubších vrstvách tedy není uváděna. Terénní pozorování probíhala opakovaně tak, aby zachytila různá načasování odlivu během dne. V době, kdy odliv přicházel těsně před úsvitem se buňky objevily na povrchu až po východu slunce a mizely 30-60 minut před následujícím přílivem. V době poledního odlivu probíhala migrace vzhůru již 15-30 minut po ústupu vody a buňky opět mizely pod povrchem 30-60 minut před přílivem. Jakmile pozdní odpolední odliv dosáhl západu slunce, buňky nezůstávaly na povrchu po celou dobu odlivu, ale mizely o něco dříve – těsně před západem slunce. Když odliv přišel později než v 16:30 buňky zůstávaly pod povrchem a migrovaly vzhůru až během ranního odlivu a cyklus se opakoval. Buňky se nikdy nevyskytovaly na povrchu během nočního odlivu. Pobyt na povrchu byl tedy podmíněn dvěma faktory – odlivem a současnou dostupností světla (Palmer & Round 1967).

Mitbavkar & Anil (2004) studovali populace epipelických rozsivek na tropické písečné pláži v Indii a zjistili odlišný průběh migrace v letním a v zimním období. V létě byla četnost buněk v povrchové vrstvě vysoká pouze během ranního odlivu, s poledním přílivem následoval pokles trvající až do následujícího rána. Naproti tomu v zimě byl počet buněk na povrchu vysoký během celého denního přílivu i následujícího večerního odlivu a klesal až s nástupem noci. Autoři soudí, že naplnění světelných potřeb fotosyntézy je v tomto případě prioritou a vliv světla převažuje nad vlivem cyklu přílivu a odlivu.

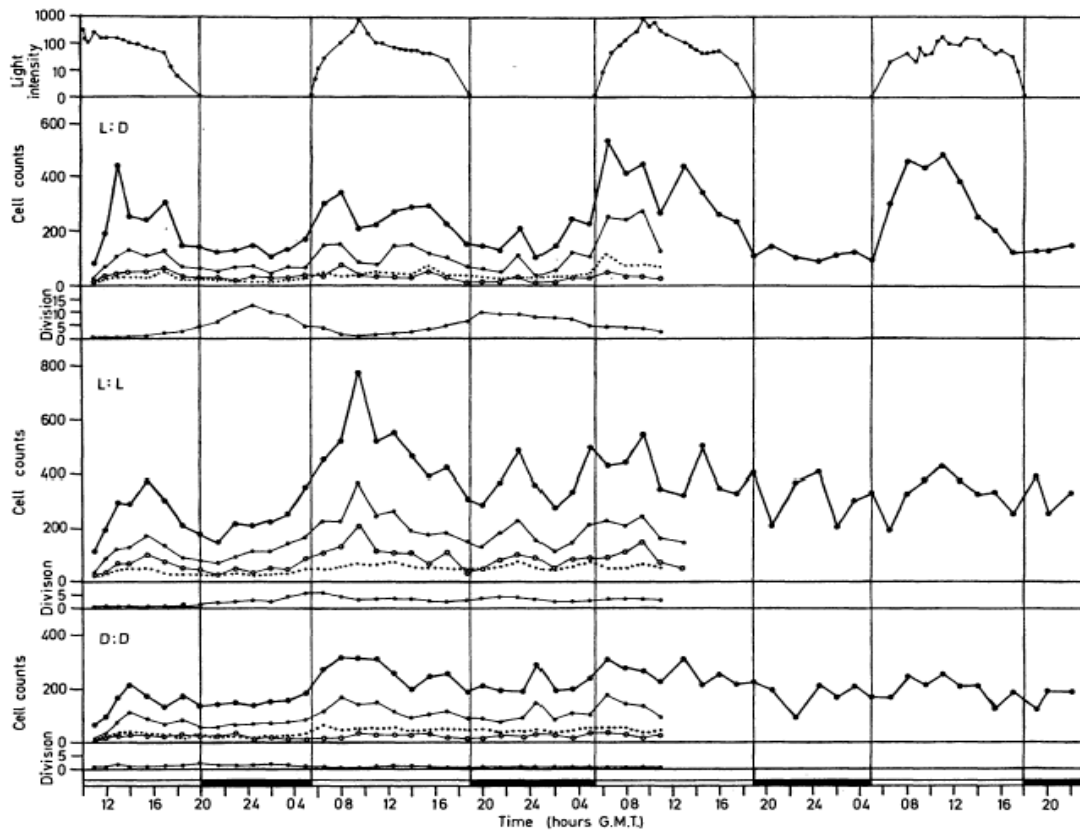
Rosivky v přílivové zóně v ústí řeky Eden ve Skotsku udržují diurnální migrační rytmus závislý pouze na intenzitě dopadajícího záření. Během pozorování byly vždy na povrchu během celého dne, včetně období přílivu, kdy hloubka vody přesahovala 46 cm. Specifitou zkoumané oblasti je velmi stabilní struktura sedimentu, díky které při přílivu dochází k minimálnímu narušení dna a zakalení vody (Perkins 1960). Obdobné pozorování uvádí i Aleem, ovšem z oblasti, kde podmínky nejsou tak příznivé. Zakalení vody nebo dosažení hloubky, která již značně limituje průchod světla, spouští migraci řas do sedimentu (Aleem 1950).

## **2.2. Sladkovodní ekosystémy**

Vertikální migrační rytmus ve sladkovodním prostředí byl popsán jak ve stojatých, tak v tekoucích vodách (Round & Happey 1965, Round & Eaton 1966, Fischer et al. 1977, Happey-Wood 1988, Round 1978). Obecně je rytmus diurnální, migrace vzhůru začíná

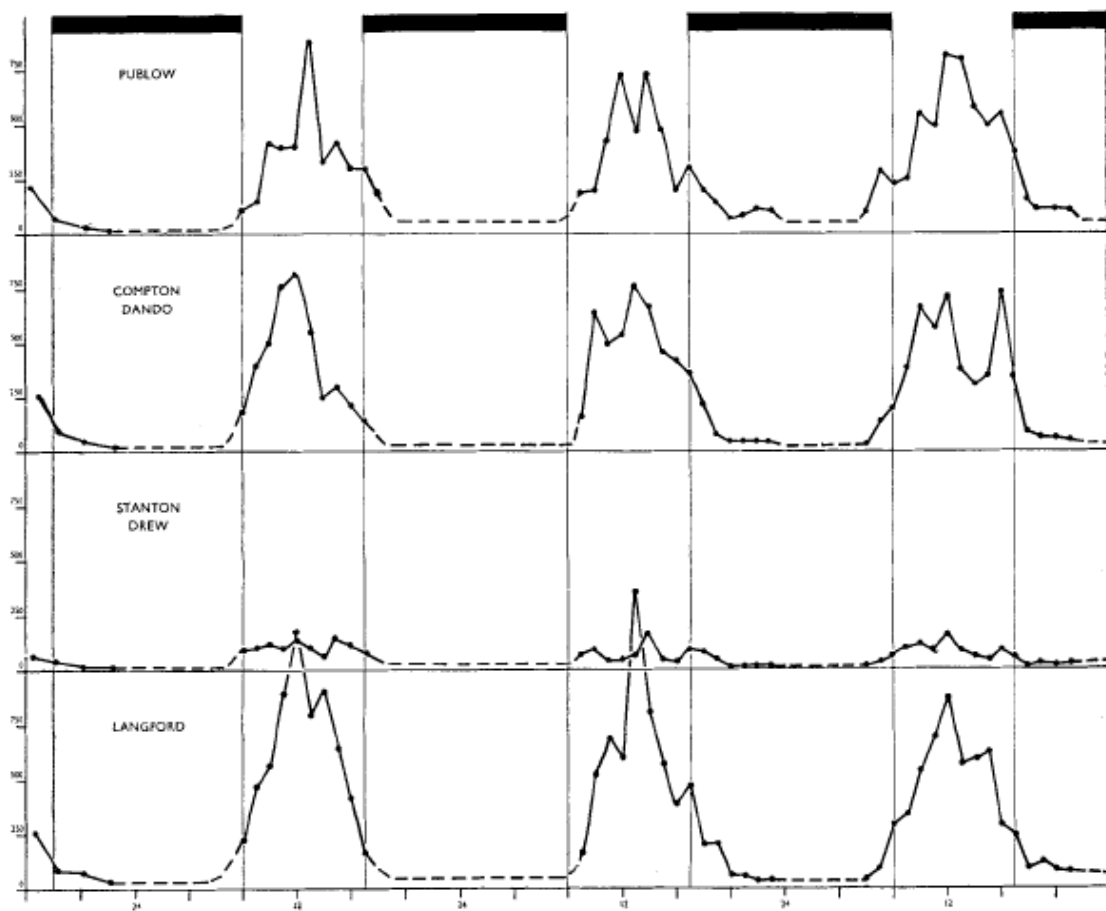
nejčastěji před úsvitem a migrace dolů během odpoledne, ještě v době relativně vysoké intenzity slunečního záření. Někdy jsou zřetelné dva vrcholy početnosti na povrchu, mezi nimiž je pokles korelující s vrcholem intenzity záření (Round & Eaton 1966, Round 1978), jindy tento efekt není pozorován a je přítomen pouze jeden vrchol (Fischer 1977). Buňky z povrchu zcela nemizí ani během noci.

Round & Eaton (1966) popsali vertikální migraci ve stojaté sladké vodě u několika druhů rozsivek (*Nitzschia flexa*, *N. palea*, *Navicula cryptocephala*, *N. rhynchocephala*), u euglenofyt (*Phacus*, *Euglena*) a sinice rodu *Oscillatoria*, tvořících bentické společenstvo rybníka Abbots Pond. Jednotlivé druhy rozsivek vykazovaly stejný rytmus (obr. 1). Výkyvy počtu buněk na povrchu (amplituda) byly výrazně větší u rozsivek než u flagelátů a sinic.



Obr. 1. Vertikální migrace rozsivek stojaté sladké vody. Vývoj počtu buněk přítomných na povrchu sedimentu při střídání světla a tmy (L:D), ve stálém světle (L:L) a ve stálé tmě (D:D). Horní křivky vyjadřují početnost celkové populace rozsivek, spodní početnost několika dominantních druhů. Převzato z Round & Eaton (1966).

Round & Haphey (1965) studovali rozsivky tekoucích vod z několika řek a potoků různé velikosti a hloubky. Rozsivky migrovaly s větší amplitudou než druhy stojatých vod a počty buněk na povrchu během noci byly velmi nízké (obr. 2). Podle autorů může být důvodem obecně větší pohyblivost rozsivek tekoucích vod. Většina sledovaných druhů (*Nitzschia lanceolata* agg., *Navicula rhynchocephala*, *N. cryptocephala*, *N. digitoradiata*, *N. bacillum*, *N. radiosa*, *Amphora ovalis*, *Pinnularia interrupta*, *Nitzschia ignorata*) se chovala přibližně stejně a vykazovala stejné trendy početnosti na povrchu jako celá populace.



Obr. 2. Vývoj početnosti buněk na povrchu u vzorků ze čtyř sladkovodních toků. Silné černé horizontální linie v horní části označují období tmy. Převzato z Round & Haphey (1965).

### 2.3. Sinice extrémních biotopů

U sinic tvořících mikrobiální krusty řady extrémních biotopů byl opakovaně popsán vertikální migrační rytmus diurnálního charakteru (Richardson & Castenholz 1987, Fourçans et al. 2006). Populace sinice *Oscillatoria terebriformis* v horkých pramenech v Oregonu po většinu dne pokrývá povrch mikrobiální krusty a zbarvuje ji do červenohněda, se soumrakem se trichomy pohybují klouzavým pohybem do substrátu do hloubky 0,5 – 1 mm, kde zůstávají do úsvitu. Za úsvitu se populace rychle vrací na povrch krusty. Doba migrace se vždy shoduje s dobou změny intenzity slunečního záření, nijak ji tedy neanticipuje, jako v předchozích příkladech (Castenholz 1968, Richardson & Castenholz 1987).

Sinice *Microcoleus chthonoplastes* a *Halomicronema excentricum* v hypersalinním prostředí Salin de Giraud v Camargue mají odlišnou distribuci v sedimentu během dne a noci. Maximální koncentrace během dne je v horní oxické zóně, zatímco v noci je distribuce homogenní v celém 3mm analyzovaném profilu (Fourçans et al. 2006). Vertikální migraci *Microcoleus chthonoplastes* v reakci na intenzitu světla a vlhkost substrátu popsali také Whale & Walsby (1984).

## 3. Řízení migračního rytmu a jeho adaptivní charakter

### 3.1. Vnitřní rytmus – biologické hodiny

Ačkoliv bylo od počátku zřejmé, že vertikální migrace se děje ve vztahu k přílivu a odlivu, respektive úsvitu a soumraku, v řadě případů byla zaznamenána anticipace těchto událostí. Migrace začínala v časovém předstihu a stimulem k ní tedy nemohla být samotná změna výšky hladiny nebo změna intenzity záření (Palmer & Round 1965, Palmer & Round 1967). Existence biologických hodin řídících vertikální migraci je zřejmá z experimentů, ve kterých řasy udržovaly určitý migrační rytmus bez přítomnosti přílivu a odlivu (Fauré-Fremiet 1951) i ve zcela konstantních podmínkách – bez přílivu a odlivu, v konstantní teplotě a intenzitě záření (Palmer & Round 1965, Round & Eaton 1966, Round & Palmer 1966, Fischer et al. 1988).

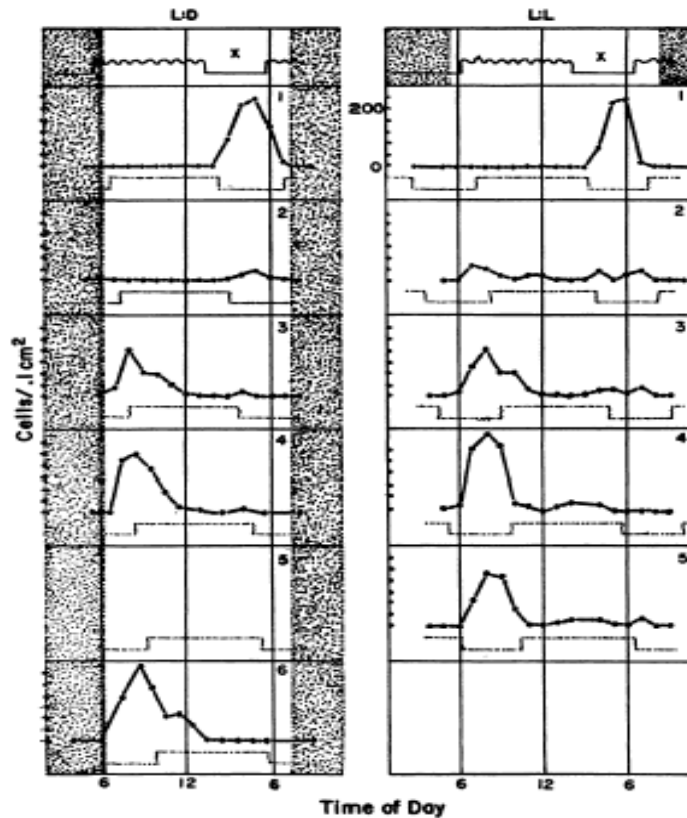
Round & Eaton (1966) sledovali v těchto konstantních podmínkách rozsivkami dominované společenstvo odebrané ze sedimentu na dně rybníka Abbots Pond. Při



konstantním světle byl první polovinu dne trend stejný jako při střídání světla a tmy – nastala normální migrace dolů pokračující až do 22:00 h, což dokazuje, že tato fáze je nezávislá na klesající světelné intenzitě. Pak však rovnou následoval vzestup, tedy dříve než za normálních okolností. V dopoledních hodinách byl zaznamenán vrchol početnosti buněk na povrchu, po opětovném poklesu přišel další vrchol v 3:00 h a rytmus se dále postupně rozpadal. Ve stálé tmě byl rytmus stále přítomen, ale počty buněk objevujících se na povrchu byly nižší než v kontinuálním světle nebo v přírodních podmínkách.

Experimenty s migrací v kontinuálním světle ukázaly také určité náznaky přítomnosti endogenního rytmu euglen a chlamydomonád (Happey-Wood 1988).

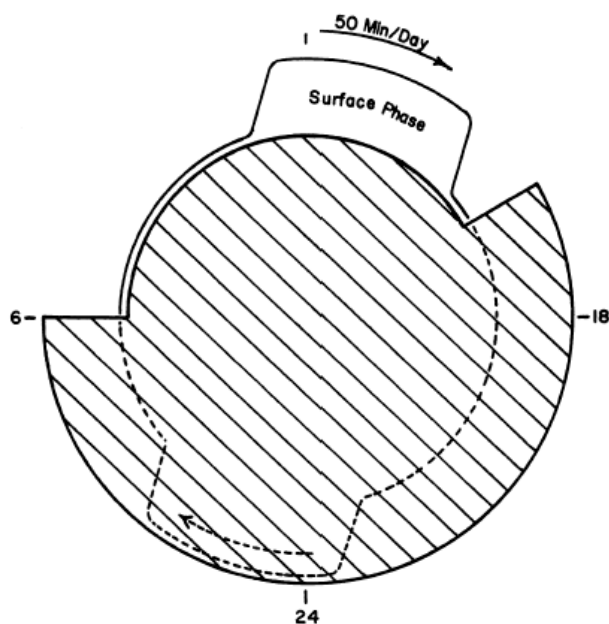
Pozoruhodným zjištěním bylo, že řasy z přílivové zóny v ústí řeky Avon, u kterých byl v přírodě pozorován přílivový rytmus, vykazovaly v konstantních laboratorních podmínkách spíše rytmus diurnální (Palmer & Round 1965). Tato data spolu s pozorováním Perkinse (1960) vedla autory k hypotéze, že všechny vertikální migrační rytmy by mohly obsahovat 24 hodinový rytmus modifikovaný v přírodě vlivem přílivu a odlivu. Tomuto předpokladu však odporuje dřívější práce Fauré-Frémieta (1951), který popsal, že rozsivka *Hantzschia amphioxys* se po transportu vzorků do laboratoře v příštích dnech znovu objevovala na povrchu písku v době odpovídající odlivu v jejím přirozeném biotopu. Palmer & Round (1967) se rozhodli chování této rozsivky (určené však autory jako *Hantzschia virgata*) ze stejného stanoviště podrobněji prozkoumat. V přírodě znamenali, že ještě před příchodem prvních vln přílivu roste obsah intersticiální vody v písku a simultánně s tím začíná migrace buněk do sedimentu. Obsah vody v písku by tedy mohl být stimulem spouštějícím migraci. Další výsledky však ukázaly, že tento externí stimulus není nutný a migrace je skutečně pod kontrolou biologických hodin s periodou 24,8 h. V konstantním světle rytmus přetrvával po jedenáct dní, buňky se objevovaly na povrchu v době odpovídající dennímu odlivu a naopak nikdy se neobjevovaly během noci. Jak bylo popsáno výše, v přírodě buňky migrují vzhůru během denního odlivu a v době, kdy tento odliv dosáhne večera a doba expozice světelným paprskům se výrazně zkrátí opouštějí večerní vrchol a migrují vzhůru znovu při ranním odlivu. Posouvají se tak vlastně o polovinu periody. Jak se ukázalo, i tato drastická změna je součástí vnitřního rytmu. Když byly buňky sebrány v přírodě během odpoledního odlivu a umístěny do stálého světla, příští den následoval normální odpolední vrchol. Druhý den tento vrchol zřetelně zkolaboval a třetí den se buňky objevily na povrchu během rána (obr. 3). Experiment byl se stejným výsledkem několikrát opakován.



Obr. 3. Přejít rozsvíky *Hantzschia virgata* od migrace vzhůru v době odpovídající odpolednímu odlivu k migraci během ranního odlivu. Pod sebou jsou po sobě následující dny. Další popis v textu. Převzato z Palmer & Round (1967).

Autoři na základě těchto výsledků vytvořili jednoduchou pracovní hypotézu založenou na přítomnosti dvou interagujících hodinových systémů. Model je schematicky znázorněn na obr. 4. Jedny hodiny měří periodu 24,8 h a kontrolují migrační rytmus charakterizovaný dvěma obdobími přítomnosti buněk na povrchu sedimentu. S nimi jsou propojeny hodiny s periodou 24 h a dvěma fázemi, z nichž jedna vždy suprimuje vertikální migrační fázi během noci (Palmer & Round 1967).

Mitbavkar & Anil (2004) zjistili, že smíšená populace rozsivek (*Navicula denticulata* a *Amphora coffeaeformis*) v podmínkách 12 h světla a 12 h tmy bez přítomnosti přílivu a odlivu dosáhla jednoho povrchového maxima v době odpovídající rannímu odlivu. V konstantní tmě byla maxima dvě, odpovídající rannímu a večernímu odlivu.



Obr. 4. Schéma dvou interagujících systémů biologických hodin. Šrafovaný disk reprezentuje denní cyklus a výřez na jeho periferii odpovídá fázi světla. Bílý disk reprezentuje slapový cyklus se dvěma periodami odlivu. Překrytí jedné z period odlivu šrafovaným diskem naznačuje supresi migrační fáze vzhůru během nočního odlivu. Převzato z Palmer & Round (1967).

### 3.2. Světlo

Intenzita dopadajícího slunečního záření má zásadní vliv i v případech, kdy rytmus vertikální migrace odpovídá střídání přílivu a odlivu. Jak už bylo zmíněno, rozsivky v pobřežních oblastech se v přírodních podmínkách nikdy neobjevují na povrchu sedimentu během nočního odlivu; při překryvu fáze odlivu s úsvitem nebo soumrakem se doba pobytu na povrchu zkracuje (Palmer & Round 1967, Janssen et al. 1999). Stejně tak lze vynoření buněk zabránit překrytím sedimentu na začátku odlivu a zamezením přístupu světla. V konstantní tmě většinou není pozorován žádný migrační rytmus a buňky zůstávají pod povrchem (Palmer & Round 1965, 1967). Mitbavkar a Anil (2004) však naopak popisují, že v konstantní tmě se u sledovaných druhů objevila dvojí migrace vzhůru v době odpovídající odlivům.

I v těchto pobřežních ekosystémech může vliv světla dominovat a řasy mohou zůstávat na povrchu i během přílivu, pokud je intenzita světla dopadajícího skrz vodní sloupec dostatečná (Aleem 1950, Perkins 1960). Perkins (1960) při studiu populací

rozsivek (*Pleurosigma aestuarii*, *P. angulatum*, *P. fasciola*, *Surirella gemma*) nezjistil v laboratoři žádné udržování přílivového rytmu. Jediný rytmus byl diurnální v odpovědi na světlo a tmu. Autor však nepopisuje chování řas ve stálém světle nebo stálé tmě a na základě údajů nelze jednoznačně tvrdit, že šlo pouze o přímé řízení světlem bez vlivu biologických hodin nebo dalších mechanismů. Minimálně u *Surirella gemma* bylo popsáno řízení rytmu interakcí více faktorů (Hopkins 1966).

Dalším aspektem vlivů světla na vertikální migraci je vysoká intenzita záření, která by mohla ve fázi odlivu přesahovat možnosti fyziologické regulace, způsobovat fotoinhibici a poškozovat buňky. Kingston (1999a) při terénních experimentech prokázal, že částečné zastínění stimuluje vertikální migraci *Euglena proxima* k povrchu ve srovnání s plným ozářením denním světlem. Mimo intenzitu světla nemohl být v tomto případě vyloučen vliv teploty, která byla u nezastíněného sedimentu vyšší. Při inkubaci buněk ve skleněné nádobě bez přítomnosti sedimentu byla fotosyntéza při 100 % slunečního záření významně nižší než při 55 %. Docházelo tedy k fotoinhibici. Při inkubaci v přítomnosti sedimentu nebyl tento pokles zaznamenán. V jednom z experimentů byla navíc dosažena významně vyšší maximální rychlost fotosyntézy v přítomnosti sedimentu než v jeho nepřítomnosti (30 vs. 20 pg C na buňku za hodinu). Hustota populace buněk byla v tomto případě vysoká a v nádobkách bez sedimentu docházelo k viditelnému shlukování buněk, což mohlo způsobit vzájemné zastínění a limitaci CO<sub>2</sub>. Stejně početná populace v přítomnosti sedimentu se neshlukovala a k limitaci zřejmě nedocházelo (Kingston 1999a).

U rozsivek přílivové zóny byla dokumentována nejen obdobná vertikální úniková reakce při vysokém ozáření (Perkins et al. 2001), ale i druhově specifické odchylky v migračním rytmu související s fotofyziologií druhu (Underwood et al. 2005).

Waring et al. (2007) zjistili, že fytoENTOS je schopen detekovat také zvýšenou intenzitu dopadajícího UVB záření nezávisle na současné intenzitě UVA a PAR a reagovat migrací do sedimentu během 15 minut.

Vertikální migrace tedy umožňuje vyhnout se faktorům limitujícím fotosyntézu, jako je nadměrné ozáření, vysoká teplota a vysoušení povrchu a přispívá ke zvýšení primární produkce fytoENTOSU (Kingston 1999a, Serôdio & Catarino 2000, Perkins et al. 2001). Možnost migrovat do sedimentu v některých případech efektivně zabraňuje fotoinhibici (Barranquet et al. 1998), některé studie však dokumentují fotoinhibici i u migrujícího fytoENTOSU (Serôdio et al. 2008). Vertikální migrace umožňuje také návrat buněk na povrch po resuspenzi nebo depoziční události. Buňky, které by jinak zůstaly

rozptýleny v různých hloubkách sedimentu, mohou znovu dosáhnout fotické zóny a zvyšovat tím produktivitu společenstva (Serôdio et al. 1997). Zvláště na plážích s vysokou energií vln resuspenze zásadně limituje primární produkci (Barranquet et al. 1998).

Vertikální migrace také zásadně ovlivňuje variabilitu produkce v čase – v hodinovém (během dne) a čtrnáctidenním měřítku (Serôdio & Catarino 2000). Během dne dochází díky migraci až k řádovým změnám obsahu chlorofylu ve fotické zóně během několika hodin (Serôdio et al. 1997). Tím se významně mění podíl dopadajícího záření absorbovaný ve fotosyntéze. Čtrnáctidenní oscilace v denní produkci jsou dané cykly výšky a načasování přílivu a odlivu. Porovnání variability v hodinovém, čtrnáctidenním a sezónním měřítku ukázalo, že v produkci mikrofyto-bentosu dominuje subsezónní variabilita (Serôdio & Catarino 2000). Nezhlednění variability v krátkodobých měřících může vést při modelování celkové roční primární produkce k velkým chybám (Pinckney & Zingmark 1991, Serôdio & Catarino 2000).

Migrační rytmus sladkovodních rozsivek je zřejmě řízen interakcí vnitřního systému biologických hodin se světelnými změnami, které působí jako pacemaker (Round & Eaton 1966). Migrace v obou směrech začíná bez přímého vlivu světelných změn a dochází k ní i v konstantních světelných podmínkách. Stálá tma však výrazně snižuje výkyvy počtu buněk na povrchu sedimentu, stálé světlo zase narušuje pravidelnost rytmu (Round & Happey 1965, Round & Eaton 1966, Fischer et al. 1977). Fischer et al. (1977) však zjistili, že když jsou rozsivky po 4 dnech v kontinuálním světle vystaveny po další 2 dny normálnímu střídání světla a tmy, pravidelnost rytmu se obnoví. Testovali také možnost adaptace na převrácený rytmus. Vystavili buňky od 18:00 do 6:00 světlu a od 6:00 do 18:00 tmě. Po třech dnech zjistili normální, ale časově převrácený rytmus, kdy minimálně migrace dolů začínala ještě za světla a nebyla tedy světelnou změnou přímo způsobena (Fischer et al. 1977).

Zajímavé je v tomto směru srovnání sladkovodních rozsivek s rozsivkami přílivových zón v ústí řek. Ve sladkovodních ekosystémech začíná migrace vzhůru bez vlivu světla, zatímco v mořských světlo migraci spouští, při dokonalém zatemnění povrchu k migraci vzhůru nedojde - díky tomu zde také v kontinuální tmě rytmus zcela vymizí. V kontinuálním světle je u sladkovodních rozsivek rytmus narušen, u rozsivek přílivové zóny přetrvává i řadu dnů nezměněn (Round & Eaton 1966, Palmer & Round 1967). Vliv stálého světla ale může souviset s různou propustností zkoumaného sedimentu pro světlo. V případě studií na sladkovodních rozsivkách byla propustnost vyšší a to buňkám neumožnilo dostat se migrací mimo vliv světla (Round & Eaton 1966). Penetrace světla do

bahnitého substrátu přílivových oblastí v ústí řek je velmi nízká, klesá pod 1% většinou v hloubce kolem 1 - 2 mm (Aleem 1950, Perkins 1963).

V některých případech byly u sladkovodních rozsivek pozorovány dva vrcholy početnosti na povrchu, mezi kterými byl pokles odpovídající vysoké intenzitě záření (Round & Happey 1965, Round & Eaton 1966). Tento pokles zřejmě s intenzitou záření přímo souvisel, v jednom z experimentů byl na stejné populaci pozorován ve dvou následujících cyklech, kdy byla světelná intenzita vysoká, ve třetím cyklu při slabším světle k němu téměř nedošlo (Round & Eaton 1966). Round (1978) však u *Amphora ovalis* pozoroval, že tento pokles pokračoval i při umístění populace do tmy a zřejmě souvisel s poklesem motility a pasivním klesáním, spíše než s negativní fototaxí.

U eukaryotických řas se zdá, že ačkoli je světelný benefit jedním ze základních cílů jejich migrační strategie, v řízení migrace se světlo vždy kombinuje s dalšími vlivy. U sinic může být naopak jediným řídicím vlivem. Richardson & Castenholz (1987) zjistili, že diurnální vertikální migrace *Oscillatoria terebriformis* je přímou odpovědí na intenzitu světla. Migraci vzhůru bylo možné vyvolat i během noci vlivem dostatečně silného umělého světla. V laboratoři se neukázaly žádné známky endogenního rytmu. V konstantní tmě zůstávala populace pod povrchem, v konstantním ne příliš silném světle na povrchu. Po dva týdny byl udržován umělý rytmus s periodou 3 h – 1 hodina světla a 2 hodiny tmy. Zdá se, že vymizení populace z povrchu je dáno náhodným klouzavým pohybem trichomů, který je v určité hloubce zastaven zvýšenou koncentrací sulfidů. Jejich inhibiční vliv na motilitu byl prokázán laboratorně – v uměle vytvořeném gradientu sulfidů. Pohyb vzhůru je zřejmě dán kombinací fotokineze a zahájení fotosyntézy, která oxidací sulfidů zruší inhibiční vliv na motilitu (Richardson & Castenholz 1987a). Volné sulfidy mají sice u řady organismů toxický vliv na fotosyntézu, u *O. terebriformis* byl však tento vliv i při 1mM koncentraci malý (Castenholz 1977, Richardson & Castenholz 1987a). Vertikální migrace mikrobiální krustou vystavuje organismus drastické změně fyzikálních a chemických parametrů, kterým musí odolat (Revsbech 1983). Pokud jde o adaptivní význam migrace do anaerobních redukčních podmínek během noci, ukázalo se jednoznačně zvýšené přežívání *O. terebriformis* v těchto podmínkách ve srovnání s aerobním prostředím za nepřítomnosti světla. Extrémní podmínky uvnitř krusty jsou v tomto případě sinicí nejen tolerovány, ale jsou pro ni z metabolického hlediska i výhodné (Richardson & Castenholz 1987b).

U *Microcoleus chthonoplastes* byla zaznamenána vertikální migrace z povrchu do sedimentu při vysoké intenzitě světla a vysychání sedimentu za horkého letního dne

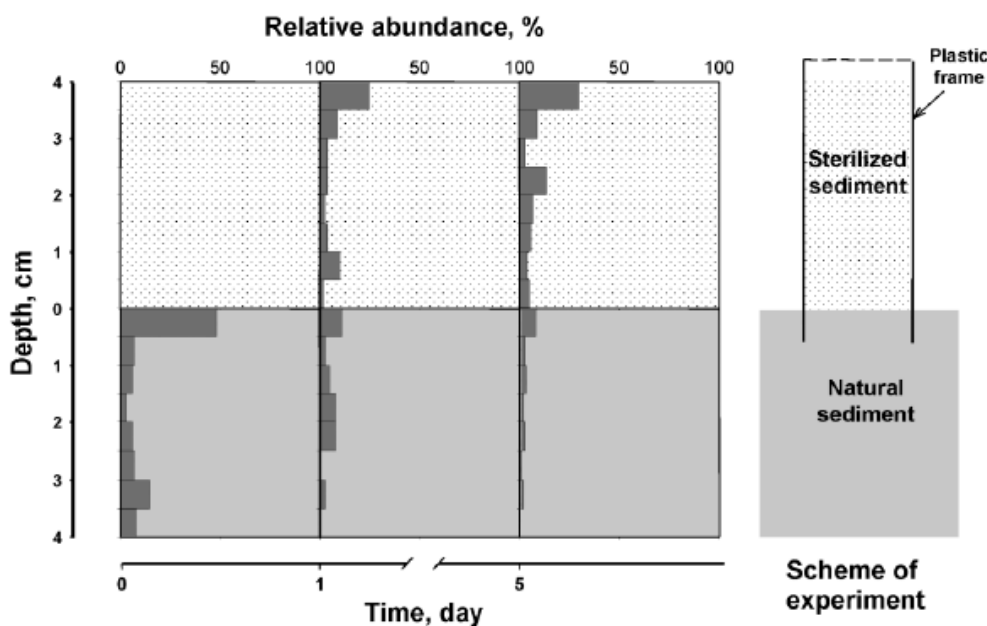
(Whale & Walsby 1984). Jednalo se v tomto případě o intertidální lokalitu a autoři testovali i schopnost migrace vzhůru přes vrstvu bahna přinesenou přílivem. Ta se ukázala být značná i v nepřítomnosti světla a řízená zřejmě chemotaxí směrem k aerobním podmínkám. Pentecost (1984) v obdobných experimentech s *Microcoleus lyngbyaceus* zjistil, že návratnost na povrch je sice vysoká i ve tmě, světlo ji však významně zvyšuje.

### 3.3. Příliv a odliv, vlny

Vertikální migrace mikrofyto-bentosu v pobřežních oblastech byla od počátku vykládána jako únik před disturbancí způsobovanou vlnami přílivu (Fauré-Fremiet 1951). Význam této disturbance je však pro různá společenstva v různých oblastech odlišný. Někdy řasy zůstávají na povrchu nezávisle na slapovém cyklu po celý den (Perkins 1960, Mitbavkar & Anil 2004), jindy migrují vzhůru jen při denním odlivu. I fixace přílivového rytmu je různá. Ve stálých laboratorních podmínkách někdy přetrvává přílivový rytmus řízený biologickými hodinami (Fauré-Fremiet 1951, Palmer & Round 1967), jindy se tento bez působení přílivu změní na diurnální (Palmer & Round 1965). K migraci do sedimentu dochází většinou na konci odlivu ještě před příchodem prvních vln přílivu, jako signál se zde může v některých případech uplatňovat vzestup obsahu vody v substrátu (Hopkins 1966, Palmer & Round 1967, Kingston & Gough 2009).

Zároveň se v různých oblastech výrazně liší hloubka, do které řasy migrují. Ta může s nutností úniku před přílivem souviset. V bahnitých oblastech ústí řek je amplituda migrace zřejmě několik milimetrů (Aleem 1950, Round 1978), na písčinych plážích může být v jednotkách centimetrů (Kingston 1999b, Saburova & Polikarpov 2003). Viabilní buňky jsou nacházeny ve značných hloubkách, není ale vždy jednoznačné, kdy jde o aktivně migrující populaci a kdy o buňky pohřbené vlivem resuspenze a neschopné se znovu dostat do fotické zóny. Například Mitbavkar & Anil (2006) objevili viabilní buňky epipelických rozsivek v hloubce 15 cm, zároveň se tu však nacházely buňky planktonního druhu. Kingston & Gough (2009) zjistili, že na oceánské pláži s vysokou energií vln se za vysokého přílivu nacházela značná část populace jednoho ze sledovaných druhů euglen v hloubce 22-24 cm. V odběru provedeném během odlivu viabilní buňky v takové hloubce nebyly. Podle autorů jde sice o jednotlivé pozorování, které je třeba ověřit, při uvážení rychlosti pohybu buněk a vzdálenosti je však taková amplituda i v rámci jediného přílivového cyklu možná.

Rychlost vertikální migrace a schopnost rozsivek odolávat resuspenzi a pohřbení pod sedimentem testovali Saburova & Polikarpov (2004) překrytím přírodní populace 4cm vrstvou sterilizovaného písku. Většina populace (61%) dosáhla povrchové vrstvy během prvních 24 hodin a po 5 dnech se prakticky plně obnovilo původní vertikální uspořádání (obr. 5). Část rozsivek byla však i po 5 dnech v původní pohřbené vrstvě. Maximální rychlost vertikální migrace buněk dosáhla 1,7 mm za hodinu.



Obr. 5. Obnovení vertikálního rozložení populace rozsivek po převrstvení sterilizovaným sedimentem. Převzato ze Saburova & Polikarpov (2003).

Hay et al. (1993) zaznamenali u rozsivek z bahňitých přílivových oblastí maximální rychlost 0,76 mm za hodinu při vertikální migraci přes sterilizovaný přírodní sediment. Upozorňují také, že tato rychlost je výrazně nižší než naměřená rychlost pohybu v horizontální rovině (až dvacetinásobně).

Kingston (1999b) studoval přímý vliv přítomnosti vln na hloubku migrace *Euglena proxima* a *Hantzschia virgata* za pomoci venkovních experimentálních nádrží s generátory vln. Toto uspořádání umožnilo nastavit všechny ostatní podmínky stejně a odfiltrovat tak vliv samotných vln. Hypotéza byla, že působení vln bude hloubku migrace zvyšovat. Sloupce sedimentu byly odebírány pomocí plastového tubusu tak, že momentální vertikální uspořádání nebylo narušeno, a nařezány v pravidelných intervalech. V každé vrstvě byly spočteny buňky obsahující intaktní chloroplasty a jádra. Jako parametr hloubky migrace byla použita tzv. populačně vážená průměrná hloubka, získaná vynásobením podílu z celkové populace v každém řezu se střední hloubkou tohoto řezu a sečtením výsledků.



Pokusy byly prováděny jednak s čistým sterilizovaným pískem, jednak s přidáním spodní černé vrstvy sedimentu, která se v přírodním prostředí řas vyskytuje v různé hloubce a indikuje hranici redukční zóny. Ukázalo se, že hloubka migrace je zřejmě dána kombinací vlivů vln a černé redukční vrstvy. U *Euglena proxima* se průměrná hloubka zvyšovala při působení vln, ale pouze v nádržích bez černé redukční vrstvy. V přítomnosti černé vrstvy uložené 3 cm pod povrchem byla hloubka migrace vyšší i bez přítomnosti vln ve srovnání se samotným pískem a vlny ji dále nezvyšovaly. Černá vrstva zde sama o sobě stimulovala migraci. Vysvětlením může být buď to, že tato vrstva znamená vyšší nabídku živin, nebo že v přírodě dobře indikuje hranici, do které dochází k resuspenzi sedimentu vlivem vln. U *Hantzschia virgata* ovšem naopak průměrná hloubka s vlnami narůstala v přítomnosti černé vrstvy a v samotném písku se významně nelišila. V nepřítomnosti černé vrstvy však byly rozsivky rozptýleny ve větším rozsahu hloubek, což zvyšovalo varianci výsledků jednotlivých odběrů a mohlo vliv vln maskovat.

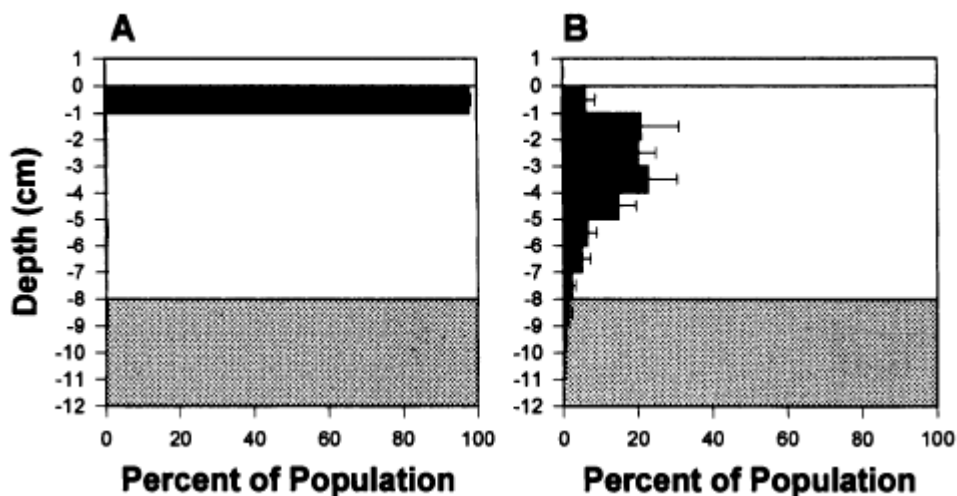
Zmiňovanou metodou výpočtu průměrné hloubky populace odhalili Kingston & Gough (2009) přílivový migrační rytmus i v místě, kde počty buněk na povrchu byly velmi variabilní a žádné systematické změny nevykazovaly. Jednalo se o horní přílivovou zónu oceánské pláže, která díky kolísání výšky přílivu nebyla po dobu jednoho měsíce pod vodou. Průměrná hloubka populace *Euglena proxima* v období odlivu byla však i tak 2,33 mm a během přílivu 12,7 mm. V průměru se 95 % populace nacházelo během odlivu v horním 1 cm sedimentu, zatímco v době přílivu bylo 54 % populace nalezeno v rozsahu 1 - 8 cm pod povrchem. Jak už bylo zmíněno, synchronizace změn s přílivem může být v tomto případě vysvětlena změnou obsahu vody v substrátu, ke které dochází i nad hranicí přílivu. Nepřítomnost vln může způsobit, že staré nemigrující buňky a buňky s aberantním migračním chováním nejsou za přílivu odplaveny a jejich přítomnost na povrchu maskuje migrační rytmus. Odpovídá tomu i zjištění, že při následujícím přílivu, který po dlouhé době dosáhl až do sledované oblasti, bylo 21 % populace rozptýleno ve vodě nad vzorkem sedimentu (Kingston & Gough 2009). Tento mechanismus navrhuje i Fauré-Fremiet (1951) jako důvod postupného vymizení povrchových oscilací *Hantzschia virgata* v laboratorních podmínkách.

Přítomnost rozsivek v povrchové vrstvě má výrazný vliv na stabilitu sedimentu a jeho odolnost k působení vln. Tato stabilita vlivem migračního rytmu kolísá, po vynoření buněk rychle narůstá a opět klesá po návratu vody při přílivu (Paterson 1989, Tolhurst et al. 2003).

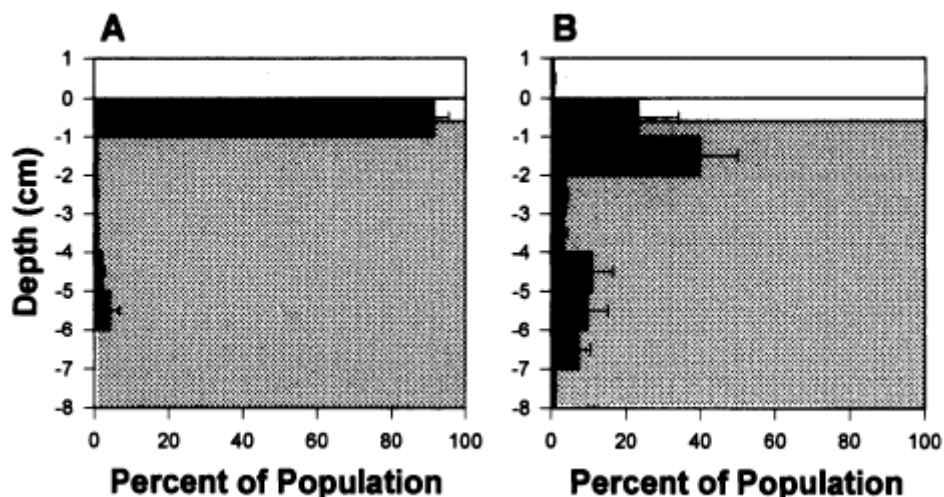
### 3.4. Charakter sedimentu, dostupnost živin a oxidačně-redukční rozhraní

Jednou z hlavních otázek kolem vertikální migrace je, jakou výhodu poskytuje fotoautotrofním organismům pobyt v hloubce mimo fotickou zónu (Saburova & Polikarpov 2003). Mimo už zmíněný únik před disturbancí vlnami uvádí řada autorů přístup k živinám uvnitř sedimentu (Happey-Wood & Priddle 1984, Barranguet et al. 1998, Kingston 1999b, Kingston 2002, Saburova & Polikarpov 2003). Zvlášť ve sladkovodních ekosystémech, kde nedochází k periodickým změnám hladiny, je třeba hledat další důvody existence vertikální migrace (Round & Eaton 1965). Redukční anoxické prostředí může hloubku migrace limitovat, zároveň však poskytuje některé živiny v lépe využitelné formě (Saburova & Polikarpov 2003).

Kingston (1999b) při testování vlivu vln zjistil, že hloubka migrace je ovlivňována také přítomností nebo nepřítomností černé anoxické spodní vrstvy. Přítomnost této vrstvy v hloubce 3cm zvyšovala průměrnou hloubku populace *Euglena proxima* během migrace dolů, zároveň však pohyb buněk zjevně limitovala – v hloubce pod 4 cm se nacházelo 0 – 8 % populace, bez této vrstvy to bylo 5 – 22 %. Na studované přírodní lokalitě, kde se černá vrstva nacházela v hloubce 8 cm, migrovaly některé buňky během jediného cyklu až k její hranici, uvnitř vrstvy se však nacházelo méně než 3 % z celkové populace (obr. 6). Naproti tomu *Hantzschia virgata* obývala na lokalitě dolní přílivovou zónu, kde byla černá vrstva v hloubce kolem 6 mm. V době přílivu se 76 % populace rozsivek nacházelo uvnitř této vrstvy (obr. 7).



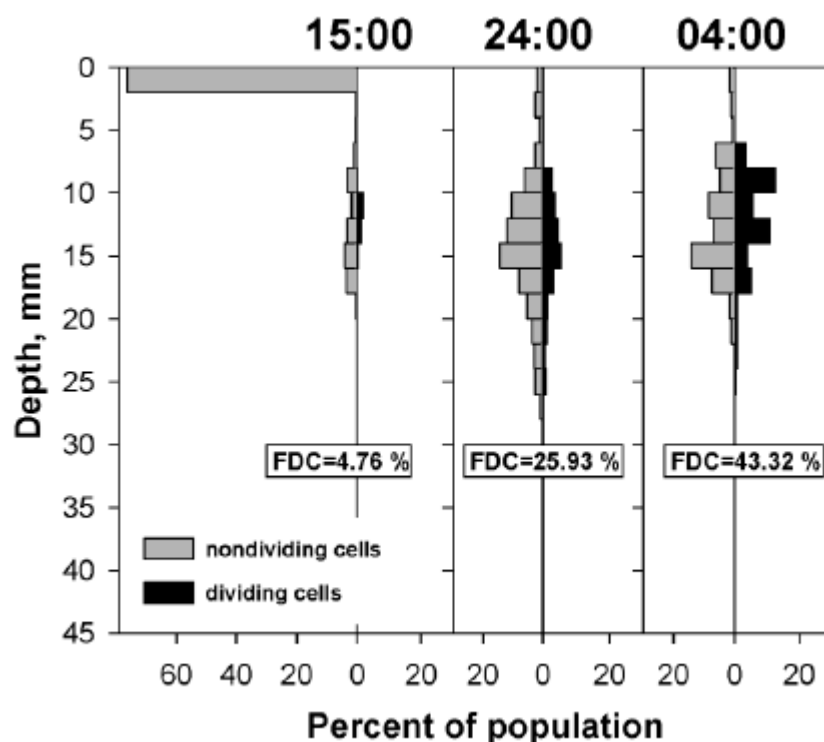
Obr. 6. Vertikální struktura populace *Euglena proxima* během odlivu (A) a přílivu (B) v přírodním prostředí. Šedá spodní zóna označuje tmavou anoxickou vrstvou sedimentu. Převzato z Kingston (1999b).



Obr. 7. Vertikální struktura populace *Hantzschia virgata* během odlivu (A) a přílivu (B) v přírodním prostředí. Šedá spodní zóna označuje tmavou anoxickou vrstvu sedimentu. Převzato z Kingston (1999b).

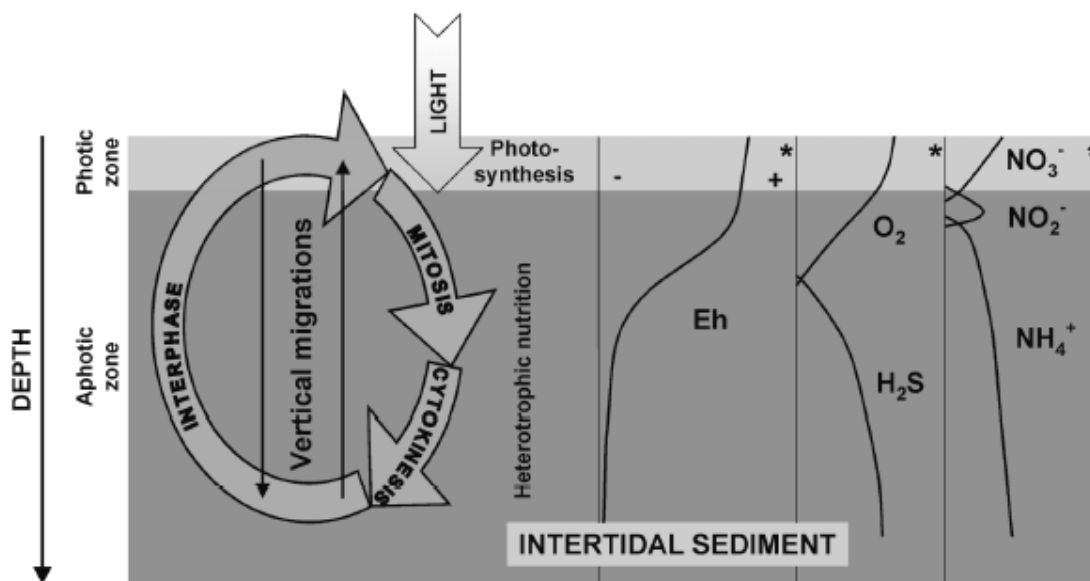
Saburova & Polikarpov (2003) zjistili, že migrace velkých druhů rozsivek (*Pleurosigma aestuarii*, *Donkinia recta*, *Entomoneis paludosa*, *Plagiotropis lepidoptera*, *Navicula humerosa*, *Hantzschia virgata*) na písčité pláži byla limitována hodnotami redox potenciálu pod -100 mV. Hloubku, ve které bylo těchto hodnot dosaženo, ovlivňoval charakter spodních vrstev sedimentu. V místě s jílovitými spodními vrstvami penetrace buněk nepřekročila 4,2 cm, u spodních vrstev tvořených hrubým pískem to bylo 8,3 cm. Podpovrchová část populace se nacházela převážně v rozmezí Eh od 0 do -80 mV. S hloubkou také narůstal podíl buněk v různých fázích mitózy a v hloubce 2 - 3 cm dosáhl 80 – 90 %. Buňky se tedy během denního odlivu koncentrují v povrchové fotické vrstvě, poté migrují do hlubších vrstev a začínají se intenzivně dělit (obr. 8).

Experimentálně bylo zjištěno (Saburova & Polikarpov 2003), že dělení není závislé na samotných nízkých hodnotách redox potenciálu, ale souvisí zřejmě s vyšší nabídkou živin v lépe využitelné formě ( $\text{NH}_4^+$  místo  $\text{NO}_3^-$ ). Podle autorů je tedy migrační chování rozsivek regulováno dvěma komplexními faktory – exogenním (podmínky prostředí v přílivové zóně) a endogenním (buněčným cyklem). Schéma celé situace je na obr. 9.



Obr. 8. Vertikální distribuce nedělících se buněk (šedé sloupce) a dělících se buněk (černé sloupce) rozsivky *Donkinia recta* v 15.00, 24.00 a 4.00 hodin. FDC označuje procento dělících se buněk z celé populace. Převzato z Saburova & Polikarpov (2003).

Kingston (2002) testoval vliv chemického složení spodních vrstev na migraci tak, že populace v experimentálních nádržích migrovaly pročištěným a sterilizovaným pískem nasyceným odspodu vodou s různým obsahem látek. Jako kontrola byla použita obyčejná mořská voda, dále pak voda se zvýšeným obsahem anorganických živin (nitráty, fosfáty, amonné ionty), se zvýšeným obsahem anorganických živin a organických látek (glukóza, acetát) a jako reprezentant anoxického prostředí voda odebraná z velké hloubky přírodního sedimentu a zapáchající po sirovodíku. Výsledky potvrdily, že populace migruje do větší hloubky, pokud je v ní přítomen rezervoár živin. Nebyl však rozdíl mezi obohacením samotnými anorganickými živinami a anorganickými živinami spolu s glukózou a acetátem. Mezi kontrolní mořskou vodou a hlubinnou vodou s nízkou salinitou a vysokým obsahem sulfanu se neukázal významný rozdíl, toto anoxické prostředí tedy migraci výrazně neinhibovalo.



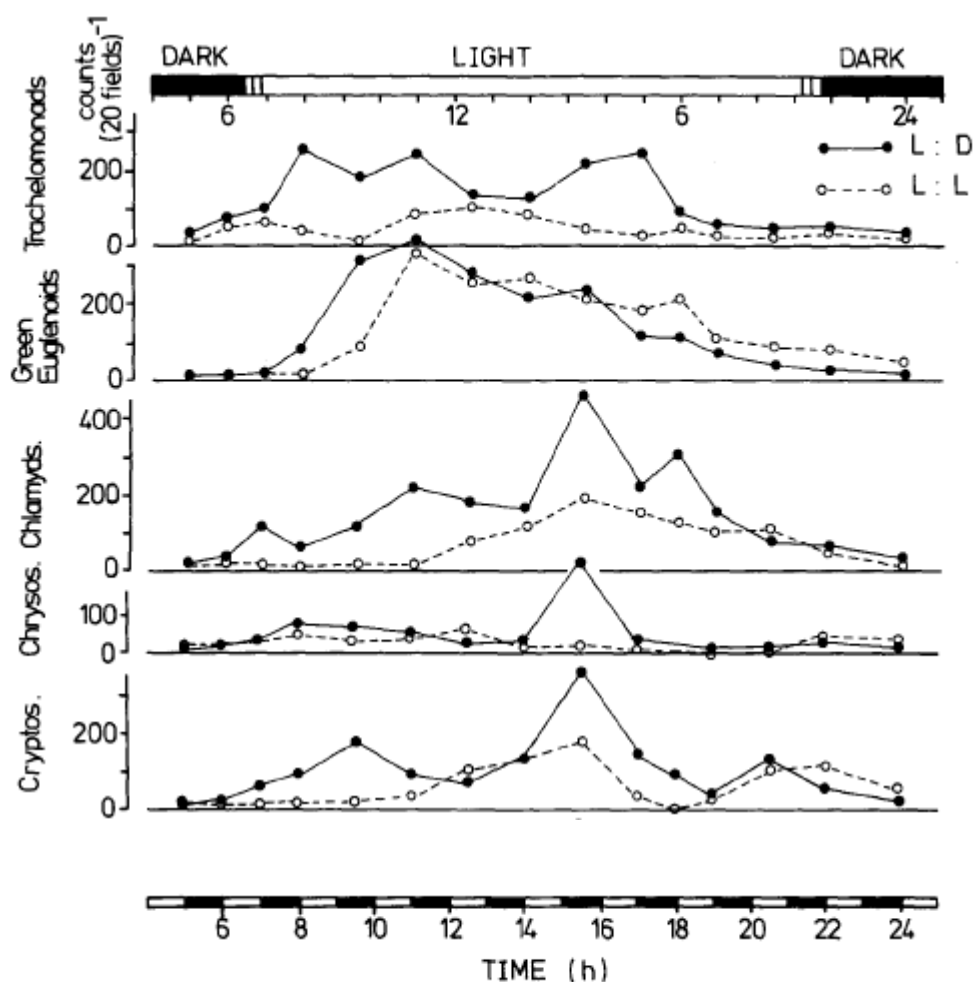
Obr. 9. Schéma souvislostí vertikální migrace, podmínek prostředí a buněčného cyklu. Převzato ze Saburova & Polikarpov (2003).

#### 4. Různé migrační strategie v rámci společenstva

Underwood et al. (2005) studovali pomocí skenovací elektronové mikroskopie změny druhového složení povrchového biofilmu s cílem zjistit, jestli se migrační strategie jednotlivých druhů v rámci jednoho společenstva nějak liší. K významným změnám skutečně docházelo na všech studovaných lokalitách. Na dvou různých místech s dominancí rozsivek měly změny obdobný průběh. Těsně po východu slunce se objevily drobné druhy rozsivek typu *Navicula* a *Nitzschia* spolu s vláknitými sinicemi. Větší druhy rozsivek (rodů *Gyrosigma*, *Pleurosigma*, *Plagiotropis*) migrovaly k povrchu 3-4 hodiny po východu slunce a vytvořily rozsáhlý, někdy jednodruhový biofilm po celém povrchu sedimentu. I mezi těmito druhy docházelo na samém povrchu ke střídání, které má zřejmě vztah k jejich fotofyziologii. Například *Pleurosigma angulatum*, vykazující dobré přizpůsobení vysokým světelným intenzitám, dominovala na povrchu kolem poledne a mizela později během dne. Vystřídala ji *Gyrosigma balticum*, vykazující naopak výraznou adaptaci na nízkou intenzitu záření. Na jiné lokalitě dominovaly na povrchu od úsvitu do odpoledních hodin bezbičíkaté druhy rodu *Euglena*, později vytvořily povrchovou vrstvu drobné rozsivky typu *Navicula* a vláknité sinice.

Happey-Wood (1988) sledovala rozdíly v migračních strategiích v rámci sladkovodního společenstva autotrofních bičíkovců různých taxonomických skupin –

trachelomonád, zelených euglen, chlamydomonád, chrysofyt a kryptomonád. Jednotlivé skupiny vykazovaly maxima výskytu v různé denní době (obr. 10). Trachelomonády byly přítomny na povrchu nejdříve a jejich počty zůstávaly vysoké po většinu dne, po 17 h rychle klesaly. Počet euglen narůstal postupně až k jedinému vrcholu a pak pozvolna klesal. Chlamydomonády, stejně jako kryptomonády a chrysofyt, dosáhly maximálních počtů v 15:30. Rozdíly byly nalezeny i mezi jednotlivými druhy v rámci skupin. Mezi těmito taxony je řada rozdílů v metabolismu a obsahu hlavních a akcesorických pigmentů. Právě odlišnosti v absorpci záření a migrační strategii mohou umožňovat koexistenci řady druhů ve společenstvu (Happy-Wood 1988).



Obr. 10. Průběh početnosti buněk na povrchu pro jednotlivé skupiny bičíkovců v rámci sladkovodního společenstva. Převzato z Happy-Wood (1988), upraveno.

## 5. Závěr

Z řady publikovaných studií lze soudit, že fenomén vertikální migrace fyto-bentosu je široce rozšířený a je významnou součástí ekologie bentických mikrořas a sinic. Mechanismy, které migraci řídí, jsou velmi rozmanité a vyžadují nepochybně další zkoumání. Někteří autoři například zmiňují větší riziko predace na povrchu jako možný důvod migrace do sedimentu (Round & Eaton 1965, Kingston 1999b), podrobnější studie na toto téma však chybí. Málo je známo zejména o vertikální migraci ve sladkovodních ekosystémech, což souvisí s celkově menším zájmem o epipelon sladkých vod například ve srovnání s planktonem (Pouličková et al. 2008). Chybí zde zejména údaje o hloubce aktivní migrace, publikované práce většinou sledují pouze výkyvy počtu buněk na povrchu. Viabilní buňky lze sice zejména v tekoucích vodách nalézt často ve značné hloubce, dostávají se sem však patrně vlivem proudu a resuspenze sedimentu, spíše než aktivní migrací (Müllner & Shagerl 2003).

## Literatura:

- Aleem, A. A.** 1950. The diatom community inhabiting the mud-flats at Whitstable. *New Phytologist* 49: 174-188.
- Barranguet, C., Kromkamp, J., Peene, J.** 1998. Factors controlling primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 173: 117-126.
- Castenholz, R. W.** 1968. The behavior of *Oscillatoria terebriformis* in hot springs. *Journal of Phycology* 4: 132-139.
- Castenholz, R. W.** 1977. The effect of sulfide on the blue-green algae of hot springs II. Yellowstone National Park. *Microbial Ecology* 3: 79-105.
- Fischer, H., Gröning, C., Köster, C.** 1977. Vertical migration rhythm in freshwater diatoms. *Hydrobiologia* 56: 259-263.
- Fourçans, A., Solé, A., Diestra, E., Ranchou-Peyruse, A., Esteve, I., Caumette, P., Duran, R.** 2006. Vertical migration of phototrophic bacterial populations in a hypersaline microbial mat from Salins-de-Giraud (Camargue, France). *Microbial Ecology* 57: 367-377.
- Happey-Wood, C. M., Priddle, J.** 1984. The ecology of epipelagic algae of five Welsh lakes, with special reference to volvocalean green flagellates (Chlorophyceae). *Journal of Phycology* 20: 109-124.
- Happey-Wood, C.M.** 1988. Vertical-migration patterns of flagellates in a community of freshwater benthic algae. *Hydrobiologia* 161: 99-123.
- Hay, S. I., Maitland, T. C., Peterson, D. M.** 1993. The speed of diatom migration through natural and artificial substrata. *Diatom Research* 8: 371-384.
- Hopkins, J. T.** 1966. The role of water in the behaviour of an estuarine mud-flat diatom. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 46: 617-626.
- Janssen, M., Hust, M., Rhiel, E., Krumbein, W. E.** 1999. Vertical migration behaviour of diatom assemblages of Wadden Sea sediments (Dangast, Germany): a study using cryo-scanning electron microscopy. *International Microbiology* 2: 103-110.
- Kingston, M. B.** 1999a. Effect of light on vertical migration and photosynthesis of *Euglena proxima* (Euglenophyta). *Journal of Phycology* 35: 245-253.
- Kingston, M. B.** 1999b. Wave effects on vertical migration of two benthic microalgae: *Hantzschia virgata* var. *intermedia* and *Euglena proxima*. *Estuaries* 22: 81-91.
- Kingston, M. B.** 2002. Effect of subsurface nutrient supplies on the vertical migration of *Euglena proxima* (Euglenophyta). *Journal of Phycology* 38: 872-880.



- Kingston, M. B., Gough, J.** 2009. Vertical migration of a mixed-species *Euglena* (Euglenophyta) assemblage inhabiting the high-intertidal sands of Nye Beach, Oregon. *Journal of Phycology* 45: 1021-1029.
- Mitbavkar, S., Anil, A. C.** 2004. Vertical migratory rhythms of benthic diatoms in a tropical intertidal sand flat: influence of irradiance and tides. *Marine Biology* 145: 9-20.
- Mitbavkar, S., Anil, A. C.** 2006. Diatoms of the microphytobenthic community in a tropical intertidal sand flat influenced by monsoons: spatial and temporal variations. *Marine Biology* 148: 693-709.
- Müllner, A. N., Schagerl, M.** 2003. Abundance and vertical distribution of the phytobenthic community within a pool and riffle sequence of an alpine gravel stream. *International Review of Hydrobiology* 88: 243-254.
- Palmer, J. D., Round, F. E.** 1965. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora I. The effect of the light and temperature on the rhythmic behaviour of *Euglena obtusa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 45: 567-582.
- Palmer, J. D., Round, F. E.** 1967. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora. VI. The tidal and diurnal nature of the rhythm in the diatom *Hantzschia virgata*. *Biological Bulletin* 132: 44-55.
- Paterson, D. M.** 1989. Short-term changes in the erodibility of intertidal cohesive sediments related to the migratory behavior of epipelagic diatoms. *Limnology and Oceanography*: 34: 223-234.
- Pentecost, A.** 1984. Effects of sedimentation and light intensity on mat-forming Oscillatoriaceae with particular reference to *Microcoleus lyngbyaceus* Gomont. *Journal of General Microbiology* 130: 983-990.
- Perkins, E. J.** 1960. The diurnal rhythm of the littoral diatoms of the river Eden estuary, Fife. *Journal of Ecology* 48: 725-728.
- Perkins, E.J.** 1963. Penetration of light into littoral soils. *Journal of Ecology* 51: 687-692.
- Perkins, R. G., Underwood, G.J.C., Brotas, V., Snow, G.C., Jesus, B., Ribeiro, L.** 2001. Responses of microphytobenthos to light: primary production and carbohydrate allocation over an emersion period. *Marine Ecology Progress Series* 223: 101-112.
- Pinckney, J., Zingmark, R.G.** 1991. Effects of tidal stage and sun angles on intertidal benthic microalgal productivity. *Marine Ecology Progress Series* 76: 81-89.
- Pouličková, A., Hašler, P., Lysáková, M., Spears, B.** 2008. The ecology of freshwater epipelagic algae: an update. *Phycologia* 47: 437-450.

- Revsbech, N. P., Jørgensen, B. B., Blackburn, T. H., Cohen, Y.** 1983. Microelectrode studies of the photosynthesis and O<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S, and pH profiles of a microbial mat. *Limnology and Oceanography* 28: 1062-1074.
- Richardson, L. L., Castenholz, R. W.** 1987a. Diel vertical movements of the cyanobacterium *Oscillatoria terebriformis* in a sulfide-rich hot spring microbial mat. *Applied and Environmental Microbiology* 53: 2142-2150.
- Richardson, L. L., Castenholz, R. W.** 1987b. Enhanced survival of the cyanobacterium *Oscillatoria terebriformis* in darkness under anaerobic conditions. *Applied and Environmental Microbiology* 53: 2151-2158.
- Round, F. E., Happey, C. M.** 1965. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora. IV. A diurnal rhythm of the epipellic diatom association in non-tidal flowing water. *British Phycological Bulletin* 2: 463-471.
- Round, F. E., Eaton, J. W.** 1966. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora: III. The rhythm of epipellic algae in freshwater pond. *Journal of Ecology* 54: 609-615.
- Round, F. E.** 1978. On rhythmic movement of the diatom *Amphora ovalis*. *European Journal of Phycology* 13: 311-317.
- Saburova, M. A., Polikarpov, I. G.** 2003. Diatom activity within soft sediments: behavioural and physiological processes. *Marine Ecology Progress Series* 251: 115-126.
- Serôdio, J., Marques da Silva, J., Catarino, F.** 1997. Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal microalgae using *in vivo* chlorophyll *a* fluorescence. *Journal of Phycology* 33: 542-553.
- Serôdio, J., Catarino, F.** 2000. Modelling the primary productivity of intertidal microphytobenthos: time scales of variability and effects of migratory rhythms. *Marine Ecology Progress Series* 192: 13-30.
- Serôdio, J., Vieira, S., Cruz, S.** 2008. Photosynthetic activity, photoprotection and photoinhibition in intertidal microphytobenthos as studied *in situ* using variable chlorophyll fluorescence. *Continental Shelf Research* 28: 1363-1375.
- Tolhurst, T. J., Jesus, B., Brotas, V., Paterson, D. M.** 2003. Diatom migration and sediment armouring – an example from the Tagus estuary, Portugal. *Hydrobiologia* 503: 183-193.
- Underwood, G. J. C., Perkins, R. G., Consalvey, M. C., Hanlon, A. R. M., Oxborough, K., Baker, N. R., Paterson, D. M.** 2005. Patterns in microphytobenthic primary productivity: species-specific variation in migratory rhythms and photosynthetic efficiency in mixed-species biofilms. *Limnology and Oceanography* 50: 755-767.

**Waring, J., Baker, N. R., Underwood, G. J. C.** 2007. Responses of estuarine intertidal microphytobenthic algal assemblages to enhanced ultraviolet B radiation. *Global Change Biology* 13:1398-1413.

**Whale, G. F., Walsby, A. E.** 1984. Motility of the cyanobacterium *Microcoleus chthonoplastes* in mud. *British Phycological Journal* 19: 117-123.