

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Jan Rosa

Houboví parazité jako faktor ovlivňující dynamiku společenstev mikrořas

Fungal parasites as a factor affecting the dynamics of microalgal communities

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jan Šťastný, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

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

V Praze, dne 21. 8. 2017

Podpis

Poděkování:

V první řadě bych velice rád poděkoval svému školiteli Mgr. Janu Šťastnému, Ph.D. za velkou ochotu, výtečné postřehy a především za velkou trpělivost při psaní této bakalářské práce. Dále děkuji všem svým přátelům a v neposlední řadě rodině za úžasnou podporu, která mi dodávala kuráž a chuť psát.

Abstrakt:

Tato bakalářská práce se zabývá houbovými parazity, kteří jsou jedním z významných faktorů ovlivňujících dynamiku společenstev mikrořas. Shrnuji zde především poznatky o parazitech ze skupin Oomycota a Chytridiomycota, opomenuty však nejsou ani další skupiny. Uvedeny jsou základní informace o houbových parazitech, jako je například jejich hostitelská specifita či faktory, které ovlivňují jejich schopnost infikovat hostitele, a to především abiotické podmínky, které působí na schopnost šíření parazita. Diskutována je zejména role světla a teploty jako důležitých faktorů působících při vzniku epidemie. Houboví parazité jsou schopni měnit maximální velikost populace a kompetiční vztahy mezi mikrořasami ve společenstvu. Tyto poznatky jsou dále diskutovány v jednotlivých řasových skupinách. Houboví parazité by mohli být negativním ekonomickým hráčem v bioprůmyslu a jejich možná budoucí role v tomto odvětví je taktéž diskutována.

Klíčová slova: parazit, hostitel, hostitelská specifita, dynamika společenstev, řasy, houby, fytoplankton

Abstract:

This bachelor thesis deals with fungal parasites which are an important factor that affects the dynamics of microalgal communities. Here I sum up the knowledge of parasites especially from Oomycota and Chytridiomycota along with a little focus on other groups. The basic characteristics of these fungal parasites, such as their host specificity and factors that affect their spreading ability between algal hosts, are summarized. The abiotic factors such as light and temperature, which are the most important factors causing epidemic, are mainly discussed. The fungal parasites can change the maximal population size and are able to alter the competitive relationships in microalgal communities. These factors are discussed in individual algal groups. The fungal parasites could be a negative economic player of the bioindustry and their future role in this industry is also discussed.

Key words: parasite, host, host specificity, communities dynamics, algae, fungi, phytoplankton

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Hostitelská specifická houbových parazitů	2
3	Vliv environmentálních faktorů na houbové parazity	5
3.1	Abiotické faktory.....	5
3.1.1	Světlo.....	5
3.1.2	Teplota.....	7
3.1.3	Teplotní refugia	7
3.1.4	Turbulence a fosfor: Asterionella-Rhizophyidium.....	8
3.1.5	Vliv teploty a světla: Asterionella-Rhizophyidium.....	9
3.2	Biotický faktor.....	10
4	Vliv houbových parazitů na dynamiku mikrořas.....	10
4.1	Obrněnky	11
4.2	Rozsivky	12
4.3	Krásivky.....	13
5	Houboví paraziti mikrořas v bioprůmyslu	15
6	Chytridiomycota: charakteristika a zástupci	16
7	Oomycota: charakteristika a zástupci	18
8	Závěr	19
9	Přehled použité literatury:.....	21

1 Úvod

Na dynamice mikrořas se podílí mnoho faktorů. Mezi hlavní příčiny úbytku biomasy mikrořas lze zařadit sedimentaci, požírání, parazitismus a fyziologickou smrt (Reynolds 2006). Co se týče parazitismu, je to nejméně prozkoumaný faktor, který se na dynamice mikrořas podílí. Sám Cook napsal, že řasoví parazité nedostávají tolik pozornosti, kolik by si zasloužili (Cook 1963). Mnoho studií dynamiky společenstev mikrořas parazitismus do dnešní doby vůbec nezahrnovalo. Všeobecné povědomí a důležitost parazitismu jako faktoru, který se podílí na dynamice fytoplanktonu, ale i zooplanktonu, jasně ukazuje velice známý PEG model. Ten popisuje faktory, jež se podílejí na populační dynamice fytoplanktonu a zooplanktonu (Sommer et al. 1986). A koncentroval se převážně na požírače fytoplanktonu. V čase vydání jasně shrnuje ekologické zaměření dané doby, co se týká faktorů, jež se podílejí na dynamice. Jediná zmínka o parazitech v bodě číslo 8 nám dává jasný obrázek o tom, o jak opomíjený faktor šlo. Rostoucí zájem v čase o problematiku parazitů zachytává další práce od Sommera. Ta doplňuje předchozí PEG model o nové interakce v dynamice fytoplanktonu a zahrnuje nově i samostatný odstavec o parazitismu jako faktoru (Sommer et al. 2012). Právě mezi tyto parazity patří i houbové a houbám podobné organismy mikrořas, které byly na okraji zájmu, ačkoli jsou nedílnou součástí pikoplanktonu (Lefèvre et al. 2008).

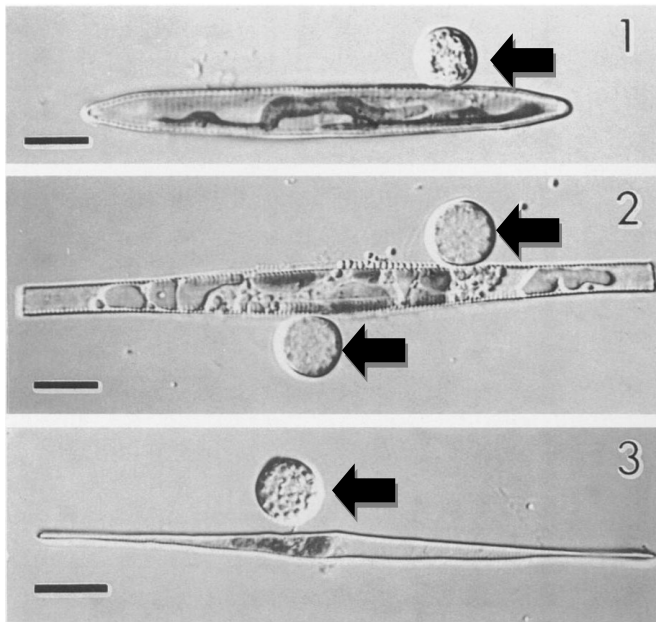
V první části práce bude kladen důraz na hostitelskou specificitu, interakci hostitel-parazit a vliv abiotických i biotických faktorů na parazitaci mikrořasových společenstev. Konče kapitolou o možném využití a důležitosti poznatků o houbových parazitech řas v bioprůmyslu. V druhé části se stručně zaměří na nejdůležitější skupiny houbových, ale i houbám podobných parazitů. Především na skupiny Oomycota a Chytridiomycota, které jsou v tomto ohledu nejvíce prozkoumané a podstatná část parazitů mikrořas pochází právě z těchto skupin. A také na popis a nejznámější zástupce zmíněných skupin.

Cílem práce je syntéza informací o vlivu houbových parazitů na dynamiku společenstev mikrořas jak sladkovodního, tak mořského prostředí a podkrytí jejich role. Zároveň se bude snažit poukázat na velice málo probádané oblasti a nutnost dalšího zkoumání.

2 Hostitelská specificita houbových parazitů

Má se za to, že hostitelská specificita houbových parazitů fytoplanktonu je dosti úzká. Nicméně jsou práce, které naznačují, že hostitelské spektrum může být jak úzké, tak i dosti široké. Velice vysokou specificitu houbových parazitů objevil Holfeld (1998) v sladkovodním jezeře Schöhsee. Na základě pozorování zaznamenal hned několik případů, kdy měl parazit jen jednoho hostitele. Nutno podotknout, že většina parazitů náležela mezi Chytridiomycota. Naproti tomu existují i práce, které naznačují, že hostitelské spektrum může být i dosti široké. Ukazuje se, že houboví parazité mohou být nejen druhově specifičtí, ale i rodově specifičtí. Někteří mohou mít hostitelskou specificitu i k hostitelům, kteří si jsou v evoluci vývojově i leckdy hodně vzdáleni. Například u sladkovodního houbového parazita *Rhizophydium algavorum* (Chytridiomycota) byla zjištěna pestrá paleta možných hostitelů. Parazit nejenže dokázal infikovat velké množství zástupců různých rodů řas z řádu Chlorococcales, ale dokázal napadnout dokonce i evolučně vzdálenější linii třídy Xanthophyceae *Tribonema gayanum* (Gromov et al. 1999). Mořský houbový parazit *Paraphysoderma sedebokerensis* (Blastocladiomycota) má také širší spektrum možných hostitelů. Zvláště nejvíce citlivá na parazita je řasa *Haematococcus pluvialis* (Chlorophyceae). S tím, že parazit si zachovává schopnost napadnout i jiné zelené řasy. Zajímavé je zjištění, že parazit často rozeznává své další možné hostitele až při jejich logaritmické fázi růstu. Hostitelská specificita se vykazovala být i kmenově specifická. Kdy parazit napadal jen jeden určitý kmen řasy určitého druhu (Gutman et al. 2009). Navíc je známo, že i ostatní řasy z rodu *Haematococcus* jsou velmi citlivé na infekci (Hoffman et al. 2008).

Dle pozorování existují v rámci *Zygorhizidium planktonicum* (Chytridiomycota) takzvané *formae speciales*. Tedy 2 kmeny jednoho druhu, jež mají odlišnou hostitelskou specificitu na rozsivky rodu *Synedra* a *Asterionella* (Canter et al. 1992, Holfeld 1998). Doggett a Porter (1995), kteří se zabývali studiem *Zygorhizidium planktonicum*, vrhli na chování parazita trochu více světla. V laboratorních podmínkách, pospolu s jinými druhy *Synedra*, dosahovala míra infikace řasy *Synedra acus* až 90 %. U ostatních pozorovaných druhů rodu *Synedra* dosahovala cca 20 % infikace. Jen u rodu *Synedra* bylo evidováno tvoření zárodečných klíčků po přichycení na hostitele.

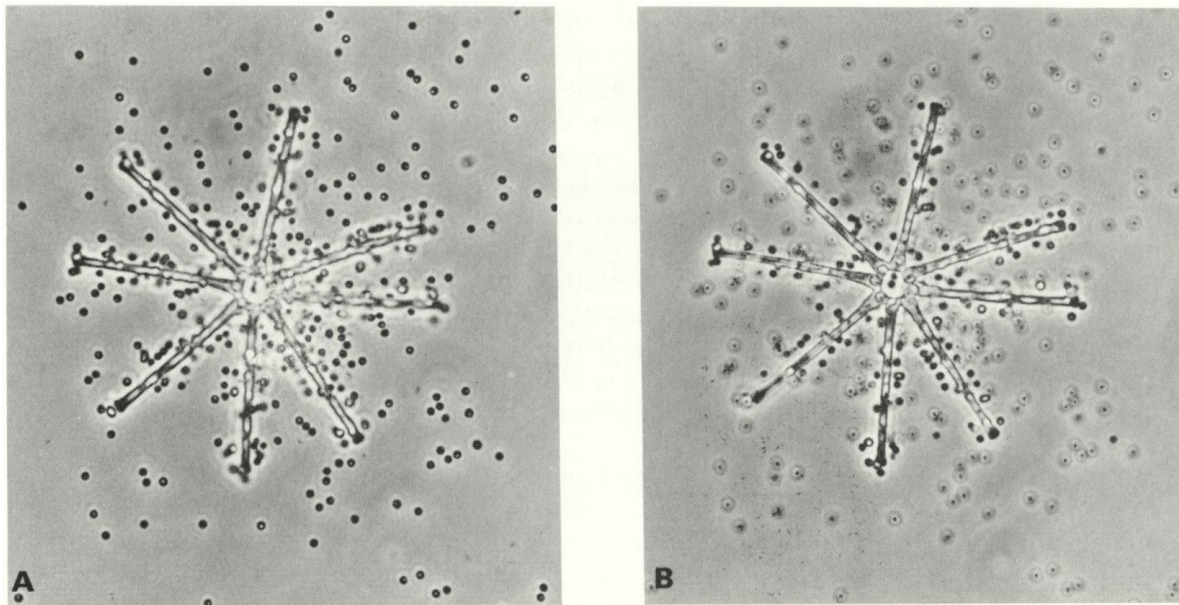


Obr. 1: sporangia parazita *Zygorhizidium planktonicum* na 3 různých druzích *Synedra* (podle Doggett a Porter 1995).

U druhu *Asterionella formosa* byla adheze na hostitele pozorována podstatně méně, a navíc parazit netvořil viditelné zárodečné klíčky. Zajímavé je zjištění, že ke zvýšené adhezi parazita na *A. formosa* docházelo, když se ke kultivaci *A. formosa* přidala řasa *Melosira italica*. Jiné testované řasy se jako hostitelé nepotvrdily. Důležité je upozornit na fakt, že zoospory se nepřichycovaly na druhy příbuzné k *A. formosa*. Podle studie to může znamenat, že klíčovými faktory při vyhledávání hostitele zoosporami jsou chemotaxe, adheze a encystace. Doggett a Porter (1995) tedy podpořili hostitelskou selekci pro *Synedra* i *Asterionella* a navíc zjistili, že *formae speciales* nejsou na pohled morfologicky odlišné.

Za specifíčnost přichycení a encystaci zoospor mohou pravděpodobně specifické signály, které pomáhají k samotné atrakci k hostiteli (Ibelings et al. 2004). Mechanismus vybírání si správného hostitele není moc znám. Nicméně Muehlstein a kolektiv (1988), jež studovali mořskou houbu *Rhizophyidium littoreum* (Chytridiomycota), zjistili, že zoospory reagovaly na buňky řas, které nebyly zdravé a byly mechanicky poškozené. Vysvětlení je, že by reagovaly na uvolněné extrakty z poškozených buněk. Dále se zjistilo, že zoospory byly obzvláště citlivé na karbohydráty a aminokyseliny. Tuto chemotaxi mohou využít k vyhledání zdroje živin. Obzvláště nejúčinnější atrakci zoospor měla maltóza. Holfeld napsal, že parazit by mohl svého hostitele najít pomocí přítomnosti jiných živých nehostitelských řas, které žijí společně s hostitelem ve fytoplanktonním společenstvu (Holfeld 2000a). Což by možná i podporovalo pozorování Doggetta a Portera s adhezí parazita v kultivaci řas *A. formosa* a *Melosira italica* (Doggett a Porter 1995). Holfeld (2000a) postuloval velice důležité tvrzení, které říká, že když se určuje hostitelská specifícity, tak je právě samotná fáze přichycení zoospor na hostitele tou nejdůležitější. Je to tím, že se zdá být mechanismus přichycení, který

vede k encystaci zoospory na hostiteli, právě více specifickou fází nežli fáze atrakce. Velice zajímavé je chování zoospor *Rhizophyidium planktonicum*. Než se přichytily na *Asterionella* plavaly zoospory v koloniích kolem rozsivky a třely se o ní. Zoospory svým laterálním povrchem pravděpodobně navazovaly kontakt a jakmile se pevně přichytily k rozsivce, tak prodloužily bičík a přestaly se pohybovat. Asi po minutě celý bičík zmizel. Pozoruhodné je i chování ostatních zoospor v kolonii, které se nepřichytily. Přestanou se pohybovat a dosáhnou taktéž stavu prodlouženého bičíku, aniž by byly přímo v kontaktu s rozsivkou. Bičík jim pak odpadne (Obr. 2). Některé zoospory na rozsivce jen odpočívají a pak zase odplavou (Canter a Jaworski 1981). Podle Holfelda (2000a) je zabráněno zbytečným ztrátám zoospor tím, že mají schopnost zvrátit svoji atrakci k nesprávnému hostiteli.



Obr. 2: Detaily přichycení zoospor *Rhizophyidium planktonicum* na *Asterionella formosa* **A.** Lze vidět nepohyblivé zoospory kolem kolonie *Asterionella*. **B.** Zde jsou navíc detailně vidět zoospory, které se přichytily na kolonii (upraveno podle Canter & Jaworski 1981).

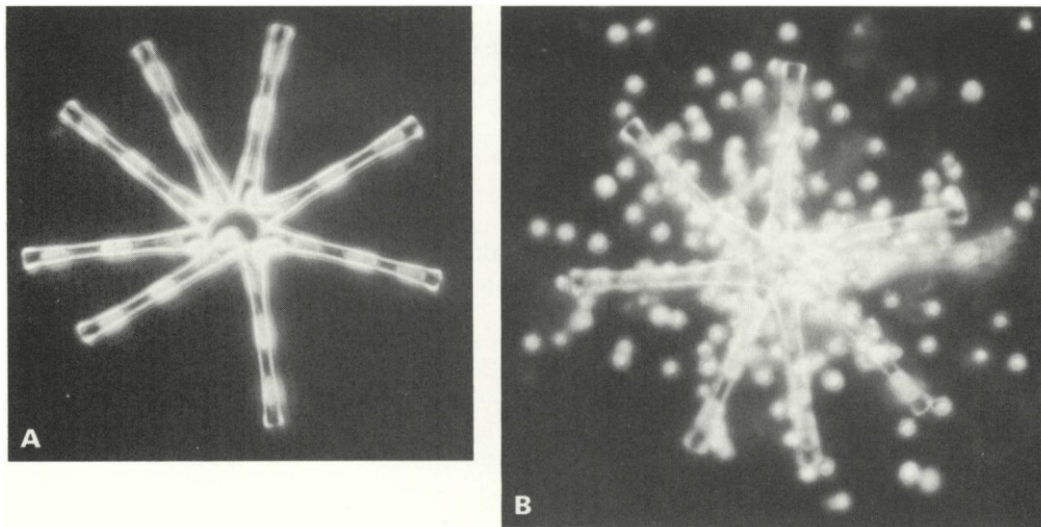
3 Vliv environmentálních faktorů na houbové parazity

3.1 Abiotické faktory

3.1.1 Světlo

Bruning (1991a) studoval vliv světla na šíření sladkovodního parazita *Rhizophyidium planktonicum* (Chytridiomycota) v kultivaci rozsivek *Asterionella formosa*. Zjistil, že za vyšších intenzit světla se ve sporangiu vytvářel průměrně největší počet zoospor. Naopak při nižší intenzitě světla docházelo k postupnému úbytku zoospor. Vývoj sporangia to nepoznamenalo moc znatelně a průměrně trval při obou intenzitách světla stejně dlouho. Tyto změny v počtu zoospor jsou podle Bruninga způsobeny samotným hostitelem. Při vyšších intenzitách světla řasa více fotosyntetizuje, tudíž se jí lépe daří a prosperuje. Po infekci parazitem jsou její nasyntetizované produkty využity k tvoření zoospor (Bruning 1991a). Pokud je řasa limitovaná světlem, je produktů méně a tím pádem i méně živin pro vytvoření zoospor. Bruning dále pozoroval, že pokud byly světelné podmínky horší, tak *Asterionella formosa* vykazovala menší citlivost vůči *Rhizophyidium planktonicum*. Naopak k žádné infekci nedocházelo při opravdu nízké intenzitě světla, která nicméně řase stále dovolovala minimálně růst. Což podporuje i objev Cantera a Jaworského, že zoospory *Rhizophyidium planktonicum* při tmě ztrácejí schopnost aktivně vyhledávat *Asterionella* (Obr. 3). Zatímco při světle se schopnost obnoví (Canter a Jaworski 1981).

Naopak Barr a Hickman pozorovali zcela opačný jev, kdy parazit *Rhizophyidium sphaerocarpum* byl schopný napadat svého hostitele *Spirogyru* i v naprosté temnotě (Barr a Hickman 1967). U krásivky *Staurastrum dorsidentiferum* byl nalezen podobný efekt, kde parazit *Rhizophyidium couchii* byl vysoce aktivní při nízkých intenzitách světla (Kagami a Urabe 2002).



Obr. 3: Atrakce zoospor *Rhizophydium planktonicum* k *Asterionella formosa* v závislosti na světelných podmínkách. **A.** *Asterionella* v podmínkách bez světla, kdy zoospory *Rhizophydium* nejsou schopny atrakce. **B.** *Asterionella* za normálních světelných podmínek, kdy je vidět jasná aktivita zoospor *Rhizophydium* (upraveno podle Canter & Jaworski 1981).

Bruning také ukázal, že na intenzitě světla nezávisí doba, po kterou je zoospóra *Rhizophydium planktonicum* schopna infikovat hostitele (Bruning 1991a). Canter a Jaworski také zjistili, že při změně světelných podmínek světlo/tma je reakční doba zoospor jen okolo 30 sekund (Canter a Jaworski 1981). Jak pod limitujícím, tak i optimálním zářením při dostatečné denzitě hostitele *Asterionella formosa*, dokázal *Rhizophydium planktonicum* vyvolat epidemii, jelikož byl schopen vždy poměrově přerůst *Asterionella formosa*. Tedy schopnost reprodukce a infekčnosti parazita je závislá na úrovni limitace hostitele. Vzhledem k tomu, že parazit na hostitele nereaguje při hodně nízkých světelných intenzitách, Bruning predikuje, že mohou existovat útočiště například v hlubších vrstvách vod, kde se může část populace hostitele ochránit před infikací (Bruning 1991a).

Zajímavá pozorování byla provedena na mořské houbě *Rhizophydium littoreum* (Chytridiomycota). Fototaxe u těchto zoospor patrně slouží k vyhledání fotické zóny, kde je vysoká pravděpodobnost výskytu hostitele. Obecně jsou zoospory nejcitlivější na vlnové délky, které nejlépe pronikají sloupcem mořské vody (Muehlstein et al. 1987). Je známo, že sloupcem mořské vody nejlépe proniká modré spektrum světla, zatímco třeba červené spektrum je absorbováno ihned v horních vrstvách. Při testování jednotlivých spekter bylo zjištěno, že při nízké světelné intenzitě vedlo k fototaxi pouze modré světlo. Pozitivní reakce byly obecně nejsilnější k těm vlnovým délkám, které nejsnadněji prochází mořskou vodou.

Muehlstein se tedy domnívá, že mají receptor, který je primárně specializovaný na modré spektrum světla. Zároveň bylo zjištěno, že pro zoospory je přímé světlo smrtelné, tudíž je více než pravděpodobné že je to navádí jen přímo do fotické zóny (Muehlstein et al. 1988).

3.1.2 Teplota

Pokud se vrátíme k *Rhizophyidium planktonicum*, tak právě teplota hraje hlavní roli jak ve vývoji sporangia, tak v maximální době, po kterou je zoospora schopná infikovat svého hostitele. Světlo zde nemá žádný vliv. Při 2 °C bylo naměřeno, že průměrný vývoj sporangia trvá 19 dní, zatímco zoospory byly schopny infikovat hostitele 12,1 dne. Naopak při 21 °C je to průměrně 1,9 dne pro vývoj sporangia a 21 dní pro zoosporu (Bruning 1991b).

Barr a Hickman v laboratorních podmínkách pozorovali, že teplota je nejdůležitější faktor kontrolující vznik epidemie houby *Rhizophyidium sphaerocarpum* (Chytridiomycota), parazitující na řase rodu *Spirogyra*. Bylo pozorováno, že parazit má určitou optimální teplotu, zde 30 °C, při které se mu daří nejlépe. Dále, že existují dva opačné teplotní extrémy limitující parazita v růstu a šíření. Tedy, že při nízké teplotě 10 °C a při vyšší teplotě 35 °C již nebyl parazit viditelně aktivní. Pozorovali, že obzvláště citlivé byly jarní druhy *Spirogyra* při 30 °C. To je právě optimální teplota parazita *Rhizophyidium sphaerocarpum* pro šíření. Navíc při této teplotě jsou limitovány v růstu samotné jarní druhy řasy rodu *Spirogyra*. Což vede k domněnce, že v určitých oblastech, kde jarní teplota vody dosahuje až k 30 °C, dochází k tomu, že právě tyto jarní druhy *Spirogyra* (které jsou touto teplotou limitovány), čelí masivnímu útoku *Rhizophyidium sphaerocarpum*. Zatímco ostatní druhy *Spirogyra*, které nejsou jarní, nejsou zvyšováním teploty tolik limitovány, a tak prakticky ani nedochází k jejich napadání (Barr a Hickman 1967).

3.1.3 Teplotní refugia

Existuje tedy určité teplotní rozpětí, kdy může být parazit aktivní. V práci Gsell a jejího kolektivu při testování několika genotypů rozsivky *Asterionella formosa* a jednoho genotypu houbového parazita *Zygorhizidium planktonicum* (Chytridiomycota) v jezeře Maarsseveen I. vyšlo najevo, že teplotní rozpětí, kdy je parazit *Zygorhizidium planktonicum* schopný infekce, je menší než růstové teplotní rozpětí *Asterionella formosa*. Což by mohlo podporovat vznik studených a teplých refugií pro řasu, kde by nedocházelo k chytridiálním infekcím. Bylo pozorováno, že parazit vytvořil za nepříznivých podmínek při teplotě 1 °C odpočívající sporu

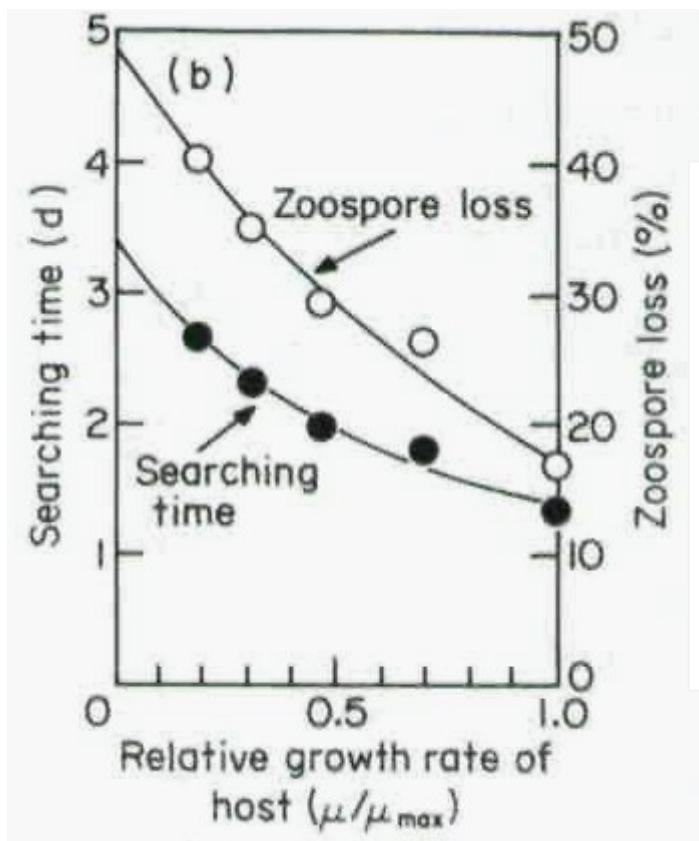
(Gsell et al. 2013). Odpočívající spory byly už pozorovány i v předešlých pracích (Canter a Lund 1948; Ringelberg a Van Donk 1983). Zatímco za obou teplotních extrémů nejevila populace *Zygorhizidium planktonicum* známky růstu, tak hostitelská populace *Asterionella formosa* byla stále schopná růst. Ačkoli se může zdát, že některé z těchto teplotních refugií vznikají v čase jen krátce a mohou opět rychle zaniknout, tak mají nezanedbatelnou roli v populační dynamice rozsivky *Asterionella formosa*. Refugia mohou někdy být prospěšná pro samotné přežití hostitele, avšak přináší také problém. Pokud hostitel po delší dobu ztratí kontakt se svým parazitem, je vlastně zbaven jeho selekčního tlaku. Může se stát, že hostitel se začne selektovat na základě abiotických tlaků. Selektce si pak vybírá jiné genotypy a mohlo by dojít k eliminaci nějakých znaků, které se po dlouhou dobu vyvíjely jako obrana proti parazitovi. Takže paradoxně by mohla refugia i parazita z tohoto hlediska zvýhodnit v koevoluci hostitel-parazit a snadněji by mohl populaci při vhodných podmínkách z odpočívajících cyst reinfikovat (Gsell et al. 2013). Jeden takový možný příklad studeného refugia doložili Van Donk a Ringelberg opět v jezeře Maarsseveen I. Zjistili, že *Zygorhizidium planktonicum* potřebuje pro jarní vyvolání epidemie teplotu alespoň 4 °C a také, že hodně záleží na trvání a začátku zalednění. Během zalednění tvořil parazit viditelné odpočívající spory. Za velmi dlouhé ledové periody byla *Asterionella formosa* schopná dosáhnout svého maxima, nicméně po roztání ledu a zvýšení teploty nad 4 °C nastala obrovská epidemie, kdy bylo nakaženo až 90 % buněk hostitele. V jiném roce, když byla ledová perioda velice krátká, parazit nedokázal zareagovat v dostatečně rychlé době a infekce dosahovala jen 15 %. Bylo pozorováno, že odpočívající spory se na buňkách vyskytovaly ještě i měsíc po roztání ledu. To podle Van Donk a Ringelberga může ukazovat na to, že odpočívající spory potřebují nějaký čas na dozrání (Ringelberg a Van Donk 1983).

I globální oteplování může mít obrovský vliv na dynamiku vzniku těchto epidemií, jelikož může měnit podmínky pro vznik refugií. Samotné oteplování by mohlo úplně vymýtit studená refugia a zásadně narušit mechanismy šíření infekce (Gsell et al. 2013).

3.1.4 Turbulence a fosfor: *Asterionella-Rhizophyidium*

Bruning v laboratorních podmínkách zjistil, že nízké koncentrace fosforu limitují v růstu jak rozsivku *Asterionella formosa*, tak i houbu *Rhizophyidium planktonicum*. Limitace hostitelských kultivací vedla k vývoji menších sporangií a zároveň k menšímu počtu zoospor. Zároveň se limitace hostitele fosforem projevila o trochu delším vývojem sporangia. Dále se zjistilo, že pokud je parazit v dostatečně velké denzitě hostitele, tak jeho produkce zoospor je

za nízké i normální hladiny fosforu vždy dostatečně vysoká na to, aby růst *Rhizophydium* překonal specifický růst *Asterionella*. Při nízkých koncentracích fosforu je zapotřebí, aby se hostitel vyskytoval ve vysoké denzitě, jinak může dojít k vyhynutí populace *Rhizophydium*. Je to dáno tím, že při denzitě buněk hostitele 100 ml^{-1} , pokud je hostitel limitován, se může ztratit až 50 % zoospor, oproti 17 % při normálních hodnotách fosforu. Dále zoosporám trvá významně déle než najdou svého hostitele. Z průměrné hodnoty 1,4 dne za normálních hodnot fosforu, trvá zoosporám až 3 dny, než najdou svého hostitele (Obr. 4) při limitujících hodnotách fosforu (Bruning 1991c).



Obr. 4: Graf udává závislost ztrát zoospor a jejich času potřebného k nalezení hostitele na limitaci růstu hostitele fosforem. Hodnoty platí pro denzitu buněk hostitele 100 ml^{-1} . *Searching time* udává, jak dlouho trvá 50 % zoospor najít svého hostitele. Zatímco *Zoospore loss* představuje ztráty z těchto 50 % zoospor. Neboli zoospory, které nenašly svého hostitele během své infekční doby (podle Bruning 1991c).

Turbulence by mohly být významným faktorem, který napomáhá častějšímu střetu zoospor s hostitelem. Můžou být nápomocny především při nižších denzitách hostitele (Bruning 1991d).

3.1.5 Vliv teploty a světla: *Asterionella*-*Rhizophydium*

Ačkoli má někde zásadní roli teplota a někde naopak záření, nelze abiotické faktory jen tak od sebe oddělit. Na parazita a hostitele působí všechny faktory současně. A právě jejich kombinace definují dynamiku vztahu hostitel-parazit.

Bruning (1991b) studoval vliv tepla a světla na chytridiální houbě *Rhizophydium planktonicum* a rozsivce *Asterionella formosa*. Jako minimální prahová kombinace pro vznik epidemie se jevila teplota 11 °C při mírných světelných podmínkách. Pod 5 °C mohla epidemie propuknout jedině, když byl hostitel limitován světlem. *Rhizophydium* pokaždé vykázal vyšší specifický růst než *Asterionella*, při teplotách v rozmezí 21 až 6 °C, za každých světelných podmínek a za vysoké density hostitele. Při nižších teplotách dochází k pomalému smazávání rozdílů v růstu. Při teplotě 2 °C už dokázala *Asterionella* přerůst *Rhizophydium*, kromě jediné výjimky, kdy byla *Asterionella* silně limitována intenzitou záření. K epidemii může dojít za dvou okolností. Buď za vysokých teplot, kdy nejlepší podmínky jsou za vysokých intenzit světla. Nebo při nízkých teplotách za horších světelných podmínek. To tedy indikuje, že léto a zima jsou vhodné pro vznik epidemie (Bruning 1991b).

3.2 Biotický faktor

Podle Kagamiho (2004) může být potenciálně významným biotickým faktorem zooplankton, který se podílí na menší parazitaci řas. Svůj experiment ověřoval na kultivacích s rozsivkou *Asterionella formosa*, houbou *Zygorhizidium planktonicum* a zástupci zooplanktonu *Daphnia galeata*. Výsledky ukazují, že *D. galeata* je schopna snížit množství zoospor jejich požíváním. Co se týče samotného projevu na prevalenci nakažených *Asterionella*, dokázala *D. galeata* snížit celkový počet infikovaných buněk jen mírně. Nicméně výsledky nebyly signifikantní. Zajímavé bylo, že v kultivacích spíše docházelo k tomu, že přítomnost *D. galeata* navyšovala celkový počet nakažených buněk oproti kontrolním kultivacím bez přítomnosti *D. galeata*. Korýš *D. galeata* by mohl kompenzovat negativní dopad pro infekci vzniklý požíváním zoospor vytvářením malých turbulencí, které by naopak posílily šanci zoospory najít svého hostitele. Je dosti možné že tyto turbulence hrají roli jen v kultivacích a ve volné přírodě hraje roli především vliv požívání zooplanktonu. Nicméně ve volném prostředí nebyla tato skutečnost ještě nijak probádána (Kagami 2004).

4 Vliv houbových parazitů na dynamiku mikrořas

Během mnohaletého studia této problematiky vzniklo několik tezí o vlivu houbových parazitů na dynamiku mikrořas. Pokud je jedna řasa parazitována, může být jiná řasa zvýhodněna právě na úkor té parazitované řasy (Canter a Lund 1951). Dojde tedy například

k tomu, že druhá řasa využije této příležitosti a obsadí uvolněné místo po dominantní řase (Canter a Lund 1951, Reynolds 1973, Van Donk a Ringelberg 1983). Dále paraziti mohou snížit maximální velikost populace dominantní řasy a zároveň prodloužit interval, než řasa této maximální populace dosáhne (Canter a Lund 1951).

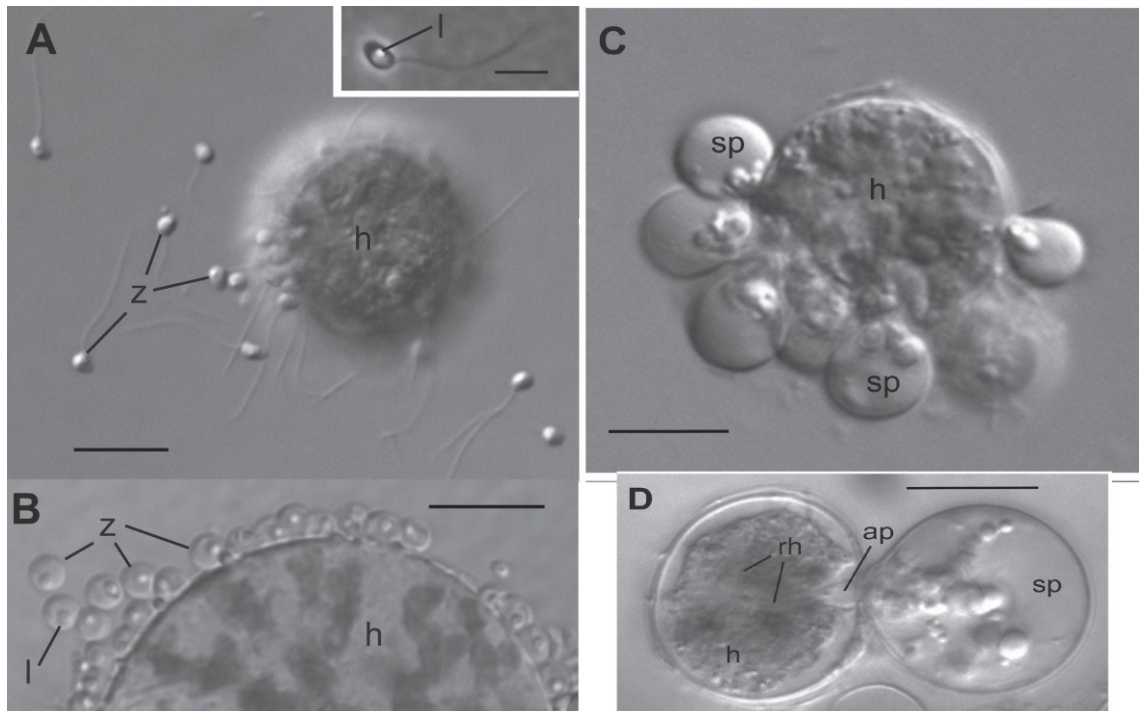
Z hlediska dynamiky je důležité zmínit, že vhodnými hostiteli pro houbové parazity by mohli být řasy s většími buňkami. Hostitelé, kteří jsou větších stélkových rozměrů, mohou být infikováni i v nižších hustotách (Holfeld 1998). Populace rozsivky *Stephanodiscus alpinus* napadená *Zygorhizidium* (Chytridiomycota) vykazovala větší infikaci buněk s většími stélkovými rozměry a nakonec by tak tato kontrola parazitem mohla vést obecně k populaci *Stephanodiscus alpinus* s menšími buněčnými rozměry (Holfeld 2000b). Toto tvrzení zase úplně nekoreluje s výsledky Kooba, který pozoroval striktní parazitaci na velikostně středních buňkách *Asterionella* (Koob 1966).

4.1 Obrněnky

Mezi typické skupiny fytoplanktonu, které jsou napadány houbovými parazity, patří obrněnky (Dinoflagellata). Ve sladkovodním prostředí je tento fakt již dlouhé roky znám a byl pozorován například na obrněnkách druhu *Glenodinium cinctum* (Dangeard 1888) a rodu *Ceratium* (Ingold 1944, Canter a Heaney 1984) a *Peridinium* (Ingold 1944). V práci Canter a Heaney (1984) je řada poznatků co se týká působení 2 houbových parazitů na dynamiku *Ceratium*. U *Lagenidium sp.* (Oomycota) bylo pozorováno, že po napadení buňky *Ceratium* svého hostitele nezabíjí. Ovšem zabraňuje dělení svého hostitele, a tak mu podstatně redukuje možnosti růstu populace. Zatímco druhý parazit *Aphanomyopsis cryptica* (Oomycota) již svého hostitele zabíjí a aktivně tak snižuje populaci hostitele. V jezeře Esthwaite Water bylo pozorováno, že pokud bylo *Ceratium* napadeno, těžila z toho populace *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae). *Rhizophyidium nobile* (Chytridiomycota) se dokonce přímo specializuje na odpočívající spory *Ceratium furcoides* (Canter 1968, Canter a Heaney 1984).

Co se týká mořských obrněnek, zde nebyl do nedávné doby dosud žádný houbový parazit objeven. Úplně první známý houbový parazit mořských obrněnek byl vyizolován ze vzorků odebraných ve Středozemním moři (přístav Arenys de Mar ve Španělsku) za květu obrněnky *Alexandrium minutum* produkující neurotoxin saxitoxin. Nazývá se *Dinomyces arenysensis*, patří do řádu Rhizophydiales (Chytridiomycota) a napadá především obrněnky rodu *Alexandrium*. Ačkoli v laboratorních podmínkách většina kultivací různých druhů *Alexandrium* nákazu *D. arenysensis* přežila, tak speciálně několik kmenů *Alexandrium*

minutum vykázalo 100% úmrtnost. Přičemž jeden kmen *Alexandrium minutum* byl odolný vůči nákaze a 9 dalších kmenů bylo málo senzitivních. Což ukazuje opět na kmenovou specifičnost parazita. Jako potenciální hostitelé se ukázaly být i druhy *Ostreopsis cf. ovata* a *Scrippsiella trochoidea*. Po inokulaci parazita do smíšené kultivace všech vyizolovaných obrněnek se ukázala být ještě senzitivní *Heterocapsa* sp. (Lepelletier et al. 2014). Nicméně vliv na dynamiku mořských obrněnek není tak dobře prozkoumán jako u sladkovodních obrněnek. A tak zůstává otázkou, jestli se tam uplatňují podobné principy.



Obr. 5: Na obrázku je *Alexandrium minutum* napadené *Dinomyces arenysensis*. **A.** Vidíme zoospory volně plout kolem *Alexandrium*. **B.** Zoospory jsou encystované na hostiteli. **C.** Sporangia vytvořená z encystovaných zoospor. **D.** Detailní pohled na sporangium přichycené k hostiteli (podle Lepelletier et al. 2014).

4.2 Rozsivky

Další hojně parazitovanou skupinou řas jsou rozsivky (Bacillariophyceae). Tato skupina je dobře známa jak ze sladkovodního, tak i mořského prostředí. V jezeře Esthwaite Water v Anglii bylo pozorováno, že když došlo k houbové parazitaci sinice *Oscillatoria*, začalo se dařit tamním rozsivkám (Canter a Lund 1951). Mezi nejvíce prostudované rozsivky v této problematice patří bezesporu sladkovodní *Asterionella*. K té již bylo mnohé napsáno

v kapitole o environmentálních faktorech. Nicméně v kontextu dynamiky je záhodno doplnit pár informací. Jezera v Rawah Wild Area v Coloradu měla pět morfologicky odlišných subpopulací *Asterionella formosa*. Každá subpopulace měla jinou velikost schránky. Bylo pozorováno, že k parazitaci houbou *Rhizophidium planktonicum* (Chytridiomycota) docházelo jen u jediné subpopulace střední velikosti schránky (průměrná délka 60 μm) (Koob 1966). Na rozdíl od pozorování Canter a Lund (1951), kde byla populace *Asterionella* infikována až v 90 % a docházelo ke snižování populací (studie nezahrnovala průměrnou délku schránky), zde nedochází k tak rozsáhlé infekci a ve svém maximu na podzim to bylo okolo 40 %. Dokonce nejvyšší nárůst populace *Asterionella* byl zaznamenán právě za tohoto infekčního maxima. V jezeře Maarsseveen I v Nizozemsku vedla parazitace *Asterionella formosa* k lepšímu růstu ostatních rozsivek. Jmenovitě se lépe dařilo *Fragilaria crotonensis*, *Stephanodiscus hantzschii* a *Stephanodiscus astraea* (Van Donk a Ringelberg 1983).

Mořské rozsivky jsou také napadány a dle studie byla převážná část parazitů z Chytridiomycota a zbytek z Oomycota. Paraziti byly vyizolováni ze sedimentů wattového pobřeží Severního moře. Přičemž nejvíce nakažených bentických rozsivek (5,8 %) bylo pozorováno v červenci (Scholz et al. 2014). V následující práci vyplynulo, že v době sběru dat bylo v průměru pouze 3,7 % společenstva rozsivek nakažených nějakým houbovým parazitem. Data byla sbírána od července do srpna roku 2012. Druhově specifická infekční prevalence dosahovala v průměru jen 22,6 %. Přičemž nejvyšší prevalence byla naměřena na rozsivce *Dimeregramma minor* (84,8 %) a byla zapříčiněna blíže nespecifikovaným parazitem z Oomycota (Scholz et al. 2016).

4.3 Krásivky

Stejně jako rozsivky, tak i krásivky mají své houbové parazity, kteří na ně mají podobný vliv. Na rozdíl od houbových parazitů rozsivek jsou parazité krásivek podle pozorování většinou dvoubičíkatí (Canter a Lund 1969). A pocházejí většinou z řádu Lagenidiales (Oomycota). Dále to jsou parazité ze skupiny Chytridiomycota. Nicméně v jezeře Windermere většinou ve fytoplanktonním společenstvu převažují rozsivky a k poměru k nim bývají populace krásivek podstatně menší. Jmenovitě *Myzocytium megastomum* (Oomycota) s holocarpickou stélkou parazituje například na krásivkách *Staurastrum lunatum*, *S. cingulum*, *Cosmarium contractum* a *Xanthidium subhastiferum*. Z Chytridiomycota je to *Rhizophidium couchii* jež napadá například *Staurastrum*, *Cosmarium* a *Xanthidium*. Ostatní pozorovaná Oomycota a Chytridiomycota mají také více než jednoho hostitele. Což ukazuje na širší

hostitelskou specificitu těchto parazitů. Každý parazit z obou skupin Oomycota a Chytridiomycota dokázal udělat odpočívající sporu (Obr. 6). A bylo pozorováno, že napadnutý mohou být obě semicely. Například populace *Staurostrum cingulum* byla v jeden okamžik parazitována až z 92 %. Jiná krásivka *Spondylosium planum* až z 84 %. Se zvyšující nákazou také umíralo více buněk, a bylo to tak zřejmé, že to byl pravděpodobně hlavní faktor úbytku populace krásivek. Například krásivka *Staurostrum cingulum* byla schopna čelit nákaze od července do srpna celkem úspěšně a dělila se tak rychle, že významně brzdila redukci své populace způsobenou parazitem. Až ke konci srpna, kdy se dělení zbrzdilo, byl pokles populace *Staurostrum cingulum* obrovský. Konečná velikost populace po epidemii byla 10% oproti původní velikosti populace. Dlouhodobým pozorováním se zjistilo, že čím větší je populace krásivek, tak tím spíše bude napadena parazitem. Dále bylo pozorováno, že populace krásivek po vymizení infekce moc rychle neroste. Na vině může být mezidruhová kompetice (Canter a Lund 1969).



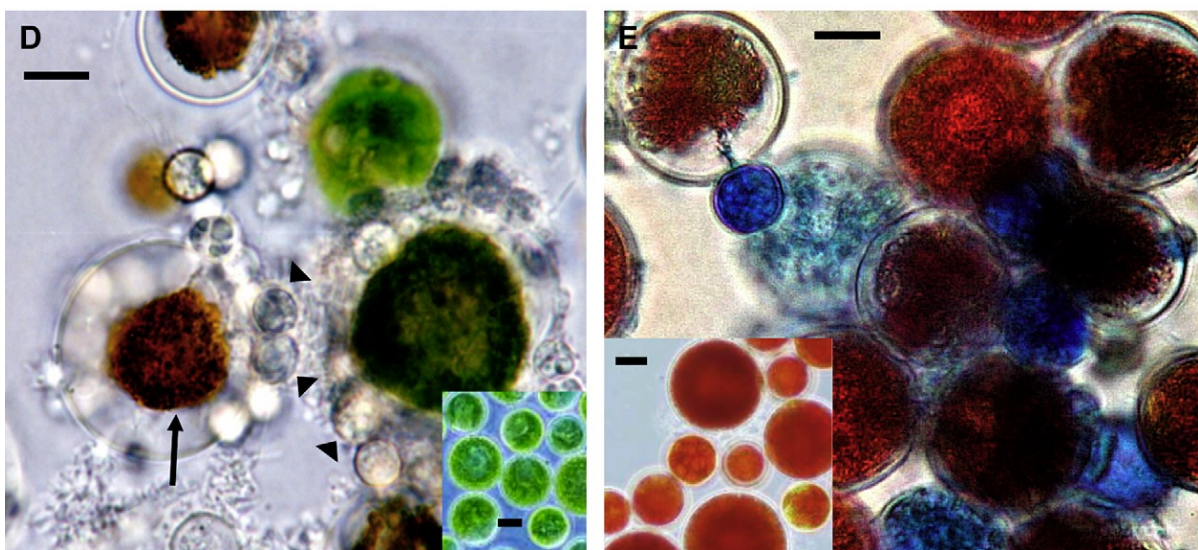
Obr 6: Odpočívající spory jsou k nalezení na obou semicelách *Staurostrum lunatum*.
(podle Canter a Lund 1969)

V Swithland Reservoir byla studována krásivka *Staurostrum paradoxum*. Vyskytovaly se zde tři stélkové varianty krásivek, které měly různý počet výběžků. Bylo zjištěno, že populace jednotlivých forem byla měněna houbovým parazitem a to tak, že vždy útočil jen na jednu variantu krásivky (Reynolds 1940).

5 Houboví paraziti mikrořas v bioprůmyslu

Vzhledem ke stále rostoucímu využívání řas v bioprůmyslu, jakožto například produkci biopaliv či různých doplňků stravy a s tím spjatým nárůstem počtu masových kultur mikrořas, bychom měli do budoucna počítat s tím, že se můžou objevit i houboví parazité, kteří by právě na těchto kulturách páchali velké škody a působili tak jako negativní ekonomický faktor.

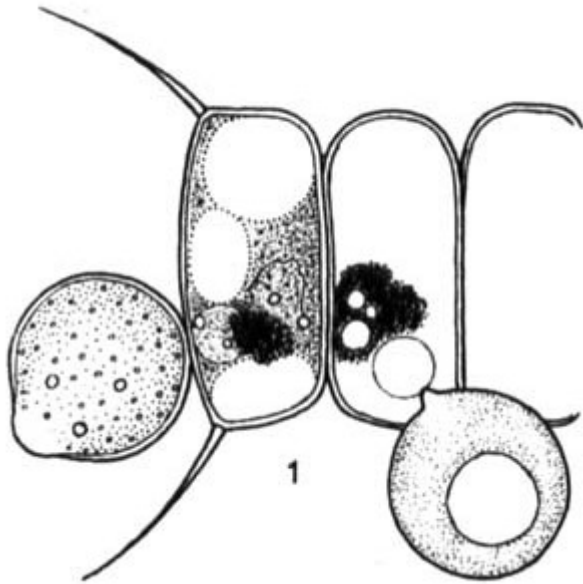
Jedním takovým parazitem, přestože to ještě nebylo pozorováno, může být například houba *Paraphysoderma sedebokerensis* (Blastocladiomycota), která byla vyizolována z kultivace zelené řasy *Haematococcus pluvialis* (Hoffman et al. 2008). *Haematococcus pluvialis* je řasa známá pro svou produkci karotenoidního barviva astaxanthinu (Boussiba a Vonshak 1991). Vzhledem k tomu, že vůbec není známo, jak se tato houba dostala do kultivace, tak je možné, že odpočívající spory se dokáží šířit vzduchem. Tato houba se za teplot 23 až 35 °C dokáže velice rychle množit a exponenciálně zvýšit počet infikovaných buněk. Parazit v kultivacích prokázal, že je schopen rozvinout opravdu silnou epidemii. Prevalence napadených buněk může dosahovat až 100 % (Hoffman et al. 2008).



Obr. 7: Napadená řasa *Haematococcus pluvialis* houbovým parazitem *Paraphysoderma*. **D.** Na zelených buňkách řasy jsou k vidění u černých šipek sporangia. Typicky napadená buňka je zbarvením hnědá a je vidět jasný úbytek cytoplasmy. **E.** Sporangia na červených cystách řas (podle Hoffman et al. 2008).

Další houbový parazit byl pozorován přímo v České republice, kde se objevil v masových kulturách otevřených nádrží v Opatovickém mlýně poblíž Třeboně. Parazit, který významně redukoval výtěžnost z řasy *Scenedesmus quadricauda* (Chlorococcales) byl popsán

jako *Phlyctidium scenedesmi* (Chytridiomycota) (Obr. 8). Parazit byl schopný přežít v odpočívajících sporách a veškeré pokusy na jeho desinfekci nevedly k jeho odstranění a infekce se opět vrátila (Fott 1967).



Obr. 8: Detail dvou sporangií na coenobiu *Scenedesmus quadricauda*. Sporangium vlevo s viditelnou papilou. Sporangium vpravo je prázdné. Zoospory již patrně sporangium opustily.

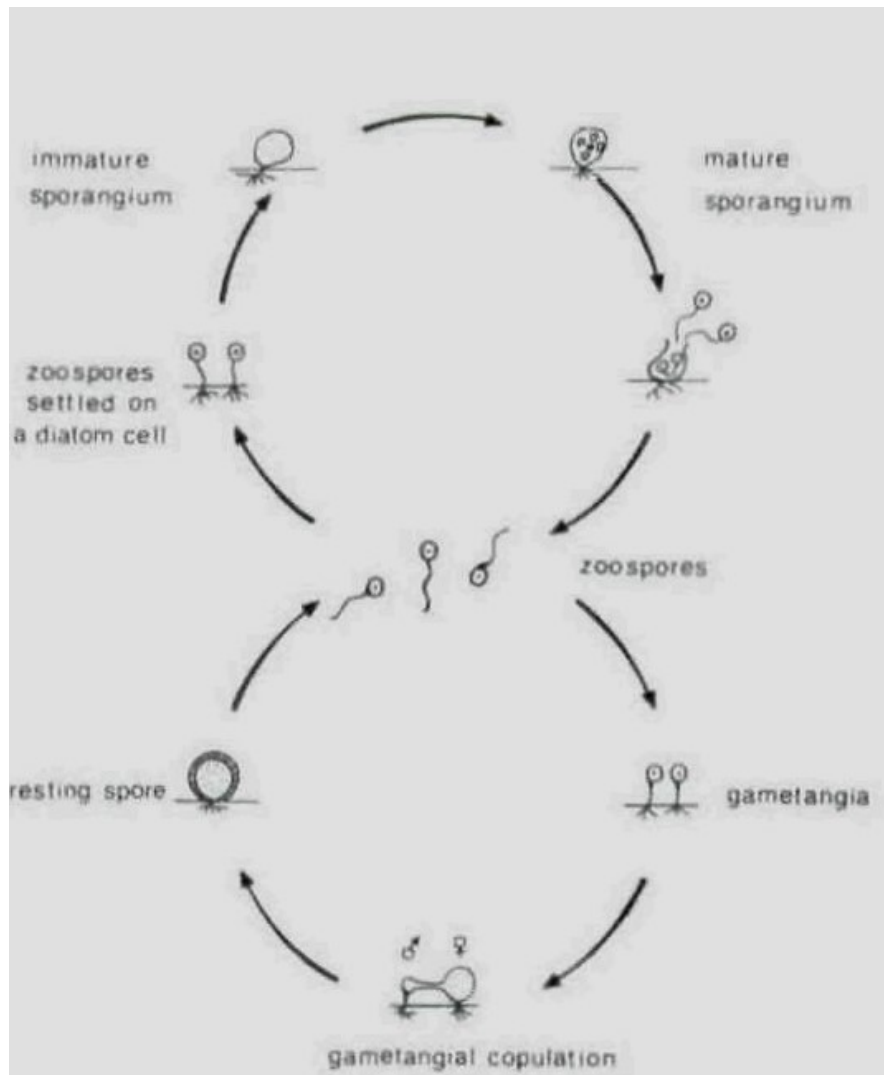
Další příklad takového houbového parazita je *Amoebophilium protococcarum* (Cryptomycota). Byl nalezen v masových kulturách řasy *Scenedesmus dimorphus* (Chlorococcales) v Novém Mexiku v USA využívané pro produkci biopaliv. Při infekci se dokáže rychle rozšířit a kulturu může úplně zahubit (Letcher et al. 2013).

6 Chytridiomycota: charakteristika a zástupci

Chytridiomycota se všeobecně považují za nejprimitivnější pravé houby (Fungi) vůbec. Na základě analýzy sekvencí malé ribozomální RNA podjednotky vskutku představují Chytridiomycota a “pravé houby” (např. Ascomycota) svou vlastní vývojovou linii a Chytridiomycota se v rámci linie usídlily jako nejbazálnější skupina (Förster 1990).

Jejich stélka může nabývat mnoho podob. Může být holokarpická, kdy se celá buňka přeměňuje v rozmnožovací orgán. Stélka může být také eukarpická, což znamená, že na ní může být jedna nebo více rozmnožovacích struktur a zároveň se na ní vyskytují struktury vegetativního rázu, jakož jsou například rhizoidy (Whiffen 1994). Eukarpickou stélku lze dále dělit do dvou oddělení. Monocentrickou, kdy na jednu stélku připadá jen jedna rozmnožovací struktura a polycentrickou, kdy má stélka rozmnožovacích struktur více (Karling 1932, Sparrow 1943). Co se týče obecných charakteristik, Chytridiomycota jsou jednobuněčné či

koloniální organismy. Jejich charakteristický rys je přítomnost pohyblivé fáze ve vývoji – zoospora. Jejich zoospory mají jeden posteriorní bičík, nicméně existují i výjimky vícebičíkatých druhů (Barr 2001). Buněčná stěna obsahuje chitin. Jako modelový životní cyklus zachycující jak sexuální, tak asexuální fázi lze zvolit *Zygorhizidium planktonicum*.



Obr. 9: Životní cyklus *Zygorhizidium planktonicum*. Jsou viditelná tři hlavní stadia, mezi něž patří zoospory, sporangia a odpočívající spory (podle Van Donk a Ringelberg 1983).

Asexuální rozmnožování probíhá tak, že se volně plovoucí zoospory přichytí na svého hostitele a rhizoidy prorostou dovnitř hostitele. Pak se změní na sporangium, které postupně zraje. V něm se tvoří nové zoospory, které nakonec sporangium opustí. Sexuální cyklus probíhá pomocí gametangií. Samičí gametangium se tvoří stejně jako sporangia v asexuálním cyklu, ale netvoří zoospory. Zbylé zoospory, které jsou samčí, vytváří malá gametangia. Obě gametangia pak vytvoří výběžky, které se spojí a pomocí konjugace vyprázdní samičí

gametangia svůj obsah do samičích gametangií. Samičí gametangium pak vytvoří tlustostěnnou odpočívající sporu, která je jako jediná v cyklu diploidní (Obr. 9) (Van Donk a Ringelberg 1983).

Tradičně se uvádí, že Chytridiomycota žijí ve vodním prostředí, ale mohou žít i v půdě, kde rostou na organickém materiálu. Je známo, že se mezi nimi nachází jak saprofytické (Willoughby 1956), tak parazitické druhy. Druhy parazitující na fytoplanktonu jsou převážně exoparazitické (Van Donk 1989). Mezi nejznámějšího parazita živočichů určitě patří *Batrachochytrium dendrobatidis*, jež napadá obojživelníky, hlavně žáby. Žije intracelulárně v pokožce (Longcore 1999). A způsobuje hromadné vymírání žab (Skerratt et al. 2007). Chytridiomycota jsou i dosti významní rostlinní parazité. Například *Synchytrium endobioticum* (Rakovinec bramborový) způsobuje takzvanou rakovinu brambor (Baayen et al. 2006).

7 Oomycota: charakteristika a zástupci

Oomycota, někdy nazývány též Peronosporomycota, patří taxonomicky mezi Stramenopila známé též jako Heterokonta (Förster 1990; Harper et al. 2005). Oomycota tedy sedí pospolu v jedné skupině se zlativkami, hnědými řasami a rozsivkami (Adl et al. 2005). Navíc se zdá, že svůj evoluční původ mají v heterokontním fotosyntetickém eukaryotu a svůj plastid druhotně ztratily. Byly v nich totiž nalezeny geny, které by mohly mít původ právě ve fotosyntetickém předku, což znamená, že i předek celých Stramenopil byl fotosyntetický heterokont (Tyler 2006). Evolučně jsou velmi vzdálené od pravých hub, nicméně jejich morfologie a fyziologie je pravým bazálním houbám podobná (Dick 2001). Právě proto byly historicky za pravé houby považovány.

Mají jednobuněčnou (holokarpická či eukarpická) či coenocytickou stélku. Může se tvořit mycelium. Mají jak sexuální, tak asexuální reprodukci. Při sexuální reprodukci, které se říká oogamie, vzniká kontaktem mezi samčím a samičím gametangiem oosféra, v které se tvoří diploidní oospora. Jejich tlustá stěna je složena z glukan-cellulózy. Životní cykly jednotlivých oomycet nemusí zahrnovat zároveň sexuální a asexuální reprodukci, mohou mít jen jednu z nich. Asexuální reprodukce se děje pomocí dvoubíčíkatých pohyblivých heterokontních zoospor uvolňovaných z haploidních zoosporangií (Dick 2001; Adl et al. 2005).

Ekologicky jsou obligátní osmotrofní heterotrofové a můžeme mezi nimi najít jak saprofytické, tak patogenní druhy. Druhy, které parazitují na fytoplanktonu, jsou na rozdíl od

Chytridiomycota povětšinou endoparazitičtí (Van Donk 1989). Patří sem velice známé rostlinné patogeny. Z historického hlediska je to velice zajímavá *Phytophthora infestans* (Plíseň bramborová). Ta se v 19.století rozšířila ze severní Ameriky, kde páchala obrovské škody ve sklizni brambor, do Evropy. Je zodpovědná za hladomor a následnou vlnu emigrace v na bramborách závislém Irsku v letech 1845 až 1849 (Reader 2009). *Phytophthora sojae* způsobuje kořenovou hnilobu sóji (Schmitthenner 1985). *Plasmopara Viticola* (Plíseň réвовá) je zase patogenem révy vinné. Dále jsou známy oomycety patogenní pro živočichy. Je to například *Leptolegnia chapmanii*, která se specializuje na larvy moskytů a je možno ji potenciálně využít jako biologickou zbraň proti moskytům (Zattau a McInnis 1982). *Pythium insidiosum* způsobuje chorobu pythiosu a napadá savce (Mendoza et al. 1996).

8 Závěr

Houboví parazité mají nepochybně svůj vliv na dynamiku společenstev mikrořas. Ačkoli byli dosti přehlíženi, zdá se, že začínají mít své místo v ekologickém povědomí. Skupiny Chytridiomycota spolu s Oomycota představují nejčastější houbové parazity nalézané ve fytoplanktonních společenstvech. Chytridiomycota mají jednobíčíkaté zoospory a patří mezi pravé houby. Zatímco Oomycota mají dvoubíčíkaté zoospory a patří mezi Stramenopila. Co se týče hostitelské specificity, nelze ji zobecnit. Tradovalo se, že houboví parazité mikrořas mívají užší specificitu. Nicméně novější studie ukazují i širokou specificitu. V samotné atrakci k hostiteli je pravděpodobně hodně nápomocna chemotaxe a fototaxe. Samotný mechanismus přichycení zoospory k hostiteli je ještě nutno především molekulárně prozkoumat.

Mezi abiotické faktory, které nejvíce zasahují do schopnosti reprodukce a šíření v hostitelské populaci, patří teplota a světlo. V závislosti na světle je nejvíce poznamenán vývoj zoospor, a to nepřímo hostitelem. Záleží totiž na kvalitě fotosyntézy samotného hostitele. Při různých světelných podmínkách se taktéž mění schopnost zoospory aktivně vyhledávat hostitele. Vyšší teplota urychluje zrání sporangií a dobu života zoospor. Aktivita parazita je dána dvěma teplotními extrémy, při kterých již není aktivní a taktéž optimální teplotou, při které se šíří nejrychleji. Teplotní rozmezí, při kterých je hostitel i parazit schopni růst či zůstat alespoň aktivní, se nepřekrývají a parazit mívá obvykle toto teplotní rozpětí menší. To umožňuje vznik teplotních refugií pro hostitele, kde může přežít bez rizika napadení. Nedostatek fosforu u hostitele se promítne do nízké kvality sporangií a slabé schopnosti zoospor houbového parazita aktivně vyhledávat hostitele. Nejvhodnějším časem

pro vznik epidemie je léto nebo zima. Dochází zde k optimálním kombinacím tepla a světla, které hrají do karet parazitovi.

Paraziti mohou aktivně měnit maximální velikost populace hostitele a zároveň mohou zapříčinit, že ekologicky podobná řasa nahradí hostitelskou řasu. Je možné, že roli hraje i velikost buněk hostitele, ale vzhledem k rozdílným pohledům je nutné tuto problematiku dále studovat. Parazité jsou schopni vyvolat velice silné epidemie, během nichž úplně zdecimují hostitelskou populaci. Mezi nejčastěji napadané skupiny fytoplanktonu houbovými parazity patří rozsivky, obrněnky a zelené řasy.

Vzhledem ke stále narůstajícímu počtu masových kultur řas by houboví parazité mohli mít zásadní roli jako negativní ekonomický faktor v bioprůmyslu. Ačkoli hlášení o škodách způsobených těmito parazity je zatím pomálu, tak v budoucnu by se to mohlo změnit.

9 Přehled použité literatury:

- Adl, S. M., Simpson, A. G., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., ... & James, T. Y. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52(5), 399-451.
- Baayen, R. P., Cochius, G., Hendriks, H., Meffert, J. P., Bakker, J., Bekker, M., ... & Van Leeuwen, G. C. M. (2006). History of potato wart disease in Europe—a proposal for harmonisation in defining pathotypes. *European Journal of Plant Pathology*, 116(1), 21-31.
- Barr, D. J. S., & Hickman, C. J. (1967). Chytrids and algae: II. Factors influencing parasitism of *Rhizophyidium sphaerocarpum* on *Spirogyra*. *Canadian Journal of Botany*, 45(4), 431-440.
- Barr, D. J. S. (2001). Chytridiomycota. *The Mycota VII, Part A: Systematics and Evolution*, 93-112.
- Boussiba, S., & Vonshak, A. (1991). Astaxanthin accumulation in the green alga *Haematococcus pluvialis*. *Plant and cell Physiology*, 32(7), 1077-1082.
- Bruning, K. (1991a). Infection of the diatom *Asterionella* by a chytrid. I. Effects of light on reproduction and infectivity of the parasite. *Journal of plankton research*, 13(1), 103-117.
- Bruning, K. (1991b). Effects of temperature and light on the population dynamics of the *Asterionella*-*Rhizophyidium* association. *Journal of plankton research*, 13(4), 707-719.
- Bruning, K. (1991c). Effects of phosphorus limitation on the epidemiology of a chytrid phytoplankton parasite. *Freshwater Biology*, 25(3), 409-417.
- Bruning, K. (1991d). Infection of the diatom *Asterionella* by a chytrid. I. Effects of light on reproduction and infectivity of the parasite. *Journal of plankton research*, 13(1), 103-117.
- Canter, H. M., & Lund, J. W. G. (1948). Studies on plankton parasites. *New Phytologist*, 47(2), 238-261.
- Canter, H. M., & Lund, J. W. G. (1951). Studies on plankton parasites: III. Examples of the interaction between parasitism and other factors determining the growth of diatoms. *Annals of Botany*, 15(3), 359-371.
- Canter, H. M. (1968). Studies on British chytrids: XXVIII. *Rhizophyidium nobile* sp. nov., parasitic on the resting spore of *Ceratium hirundinella* OF Müll. from the plankton. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 179(2), 197-201.
- Canter, H. M., & Lund, J. W. G. (1969). The parasitism of planktonic desmids by fungi. *Plant Systematics and Evolution*, 116(1), 351-377.

- Canter, H. M., & Jaworski, G. H. M. (1981). The effect of light and darkness upon infection of *Asterionella formosa* Hassall by the chytrid *Rhizophydium planktonicum* Canter emend. *Annals of botany*, 47(1), 13-30.
- Canter, H. M., & Heaney, S. I. (1984). Observations on zoosporic fungi of *Ceratium* spp. in lakes of the English Lake District; importance for phytoplankton population dynamics. *New phytologist*, 97(4), 601-612.
- Canter, H. M., Jaworski, G. H. M., Beakes, G. W. (1992). Formae speciales differentiation in the chytrid *Zygorhizidium planktonicum* Canter, a parasite of the diatoms *Asterionella* and *Synedra*. *Nova Hedwigia*, 55(3-4), 437-455.
- Cook, P. W. (1963). Host range studies of certain phycomycetes parasitic on desmids. *American Journal of Botany*, 50(6), 580-588.
- Dangeard, P.A. (1888). Les Peridiniens et leurs parasites. *Journal de Botanique*, 2, 126–132, 141–146.
- Dick, M.W. (2001). The Peronosporomycetes. *Systematics and Evolution, The Mycota (A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research)*, 7, 39–72.
- Doggett, M. S., & Porter, D. (1995). Further evidence for host-specific variants in *Zygorhizidium planktonicum*. *Mycologia*, 87(2) 161-171.
- Fott, B. (1967). *Phlyctidium scenedesmi* spec. nova, a new chytrid destroying mass cultures of algae. *Journal of Basic Microbiology*, 7(2), 97-102.
- Förster, H., Coffey, M. D., Elwood, H., & Sogin, M. L. (1990). Sequence analysis of the small subunit ribosomal RNAs of three zoosporic fungi and implications for fungal evolution. *Mycologia*, 306-312.
- Gromov, B. V., Plujusch, A. V., & Mamkaeva, K. A. (1999). Morphology and possible host range of *Rhizophydium algavorum* sp. Nov.(Chytridiales) an obligate parasite of algae. *Protistology*, 1(2).
- Gsell, A. S., de Senerpont Domis, L. N., Van Donk, E., & Ibelings, B. W. (2013). Temperature alters host genotype-specific susceptibility to chytrid infection. *PloS one*, 8(8), e71737.
- Gutman, J., Zarka, A., & Boussiba, S. (2009). The host-range of *Paraphysoderma sedebokerensis*, a chytrid that infects *Haematococcus pluvialis*. *European Journal of Phycology*, 44(4), 509-514.
- Harper, J. T., Waanders, E., & Keeling, P. J. (2005). On the monophyly of chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 55(1), 487-496.

- Hoffman, Y., Aflalo, C., Zarka, A., Gutman, J., James, T. Y., & Boussiba, S. (2008). Isolation and characterization of a novel chytrid species (phylum Blastocladiomycota), parasitic on the green alga *Haematococcus*. *mycological research*, *112*(1), 70-81.
- Holfeld, H. (1998). Fungal infections of the phytoplankton: seasonality, minimal host density, and specificity in a mesotrophic lake. *The New Phytologist*, *138*(3), 507-517.
- Holfeld, H. (2000a). Relative abundance, rate of increase, and fungal infections of freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, *22*(5), 987-995.
- Holfeld, H. (2000b). Infection of the single-celled diatom *Stephanodiscus alpinus* by the chytrid *Zygorhizidium*: Parasite distribution within host population, changes in host cell size, and host-parasite size relationship. *Limnology and oceanography*, *45*(6), 1440-1444.
- Ibelings, B. W., De Bruin, A., Kagami, M., Rijkeboer, M., Brehm, M., & Donk, E. V. (2004). Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (Chytridiomycota). *Journal of Phycology*, *40*(3), 437-453.
- Ingold, C. T. (1944). Studies on British chytrids: II. A new chytrid on *Ceratium* and *Peridinium*. *Transactions of the British Mycological Society*, *27*(1-2), 93-96.
- Kagami, M., & Urabe, J. (2002). Mortality of the planktonic desmid, *Staurastrum dorsidentiferum*, due to interplay of fungal parasitism and low light conditions. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen*, *28*(2), 1001-1005.
- Kagami, M., Van Donk, E., De Bruin, A., Rijkeboer, M., & Ibelings, B. W. (2004). *Daphnia* can protect diatoms from fungal parasitism. *Limnology and Oceanography*, *49*(3), 680-685.
- Karling, J. S. (1932). Studies in the Chytridiales VII. The Organization of the Chytrid Thallus. *American Journal of Botany*, 41-74.
- Koob, D. D. (1975). Parasitism of *Asterionella formosa* Hass. by a chytrid in two lakes of the Rawah wild area of Colorado. *Journal of Phycology*, *11*(s1), 41-45.
- Lefèvre, E., Roussel, B., Amblard, C., & Sime-Ngando, T. (2008). The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes reveals high occurrence of putative parasitoids in the plankton. *PloS one*, *3*(6), e2324.
- Lepelletier, F., Karpov, S. A., Alacid, E., Le Panse, S., Bigeard, E., Garcés, E., ... & Guillou, L. (2014). *Dinomyces arenysensis* gen. et sp. nov. (Rhizophydiales, Dinomycetaceae fam. nov.), a chytrid infecting marine dinoflagellates. *Protist*, *165*(2), 230-244.
- Letcher, P. M., Lopez, S., Schmieder, R., Lee, P. A., Behnke, C., Powell, M. J., & McBride, R. C. (2013). Characterization of *Amoeboaphelidium protococcarum*, an algal parasite new to the cryptomycota isolated from an outdoor algal pond used for the production of biofuel. *PloS one*, *8*(2), e56232.
- Longcore, J. E., Pessier, A. P., & Nichols, D. K. (1999). *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia*, 219-227.

- Mendoza, L., Ajello, L., & McGinnis, M. R. (1996). Infections caused by the oomycetous pathogen *Pythium insidiosum*. *Journal de Mycologie Medicale*, 6(4), 151-164.
- Muehlstein, L. K., Amon, J. P., & Leffler, D. L. (1987). Phototaxis in the marine fungus *Rhizophyidium littoreum*. *Applied and environmental microbiology*, 53(8), 1819-1821.
- Muehlstein, L. K., Amon, J. P., & Leffler, D. L. (1988). Chemotaxis in the marine fungus *Rhizophyidium littoreum*. *Applied and environmental microbiology*, 54(7), 1668-1672.
- Reader, J. (2009). *Potato: a history of the propitious esculent*. Yale University Press.
- Reynolds, C. S. (1973). The seasonal periodicity of planktonic diatoms in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 3(1), 89-110.
- Reynolds, C. S. (2006). *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Schmitthenner, A. F. (1985). Problems and progress in control of *Phytophthora* root rot of soybean. *Plant disease*, 69(4), 362-368.
- Reynolds, N. (1940). Seasonal variations in *Staurastrum paradoxum* Meyen. *New Phytologist*, 39(1), 86-89.
- Scholz, B., Küpper, F. C., Vyverman, W., & Karsten, U. (2014). Eukaryotic pathogens (Chytridiomycota and Oomycota) infecting marine microphytobenthic diatoms—a methodological comparison. *Journal of phycology*, 50(6), 1009-1019.
- Scholz, B., Küpper, F. C., Vyverman, W., & Karsten, U. (2016). Effects of eukaryotic pathogens (Chytridiomycota and Oomycota) on marine benthic diatom communities in the Solthörn tidal flat (southern North Sea, Germany). *European Journal of Phycology*, 51(3), 253-269.
- Skerratt, L. F., Berger, L., Speare, R., Cashins, S., McDonald, K. R., Phillott, A. D., ... & Kenyon, N. (2007). Spread of chytridiomycosis has caused the rapid global decline and extinction of frogs. *EcoHealth*, 4(2), 125.
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W., & Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol*, 106(4), 433-471.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., ... & Van Donk, E. (2012). Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 429-448.
- Sparrow Jr, K. (1943). Aquatic Phycomycetes exclusive of the Saprolegniaceae and *Pythium*. *Aquatic Phycomycetes exclusive of the Saprolegniaceae and Pythium*.
- Tyler, B. M., Tripathy, S., Zhang, X., Dehal, P., Jiang, R. H., Aerts, A., ... & Chapman, J. (2006). *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science*, 313(5791), 1261-1266.

Van Donk, E. V., & Ringelberg, J. (1983). The effect of fungal parasitism on the succession of diatoms in Lake Maarsseveen I (The Netherlands). *Freshwater biology*, 13(3), 241-251.

Van Donk, E. (1989). The role of fungal parasites in phytoplankton succession. *Plankton Ecology: succession in plankton communities*, 171-194.

Whiffen, A. J. (1944). A discussion of taxonomic criteria in the Chytridiales. *Farlowia*, 1(4), 583-597.

Willoughby, L. G. (1956). Studies on soil chytrids. I. *Rhizidium richmondense* sp. nov. and its parasites. *Transactions of the British Mycological Society*, 39(1), 125-141.

Zattau, W. C., & McInnis, T. (1987). Life cycle and mode of infection of *Leptolegnia chapmanii* (Oomycetes) parasitizing *Aedes aegypti*. *Journal of invertebrate pathology*, 50(2), 134-145.