

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Katedra botaniky



**Pavla Slámová**

Skrytá diverzita autotrofních bičíkovců na příkladu zlativek (Synurophyceae)

Hidden diversity of the scale-bearing chrysophyte flagellates (Synurophyceae)

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/školitel:

Mgr. Pavel Škaloud, Ph.D.

Praha, 2012

**Prohlášení:**

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

V Praze, 13.05.2012

Pavla Slámová

Chtěla bych poděkovat zejména svému školiteli, Pavlu Škaloudovi, za vedení práce a také celému týmu algologického pracoviště za pomoc, rady a přátelskou atmosféru. Rodině a přátelům bych chtěla poděkovat za podporu během celého mého studia.

## **Abstrakt:**

*Synura* a *Mallomonas* jsou nejstudovanějšími rody v rámci skupiny Synurophyceae. Druhový koncept, po léta zakládáný na rozmanitých druhově specifických strukturách křemičitých šupin, naráží na problémy. V rámci jednoho druhu jsou šupiny variabilní dle jejich pozice na buňce. Je tedy nutné určit a srovnávat širší spektrum šupin jednoho druhu, aby bylo možné zjistit rozdíly mezidruhové. Rozdílná míra silifikace v závislosti na množství křemíku v prostředí k sobě může zdánlivě přiblížit nebo oddálit morfologii studovaných druhů. Délka a šířka šupin je závislá na teplotě, jejich velikost na množství živin. Na tvar šupin má vliv také pěstování v laboratorních podmínkách.

Dále je nutné si při popisu druhů všimnout dřívějších zmínek o nich a jim podobným varietám, které ne vždy vystihují skutečné vztahy.

Důležitým poznatkem je také to, že morfologie šupin nevyovídá o fylogenetických vztazích mezi jednotlivými liniemi. K tomu je zapotřebí využití molekulárních studií. Využití molekulární fylogenetiky přináší jak možnost rozlišit fylogenetické vztahy, tak metodu vhodnou k rozpoznání kryptických linií v rámci Synurophyceae. Přesto by se nemělo upouštět ani od morfologických přístupů.

## **Klíčová slova:**

Synurophyceae, *Synura*, *Mallomonas*, křemičité šupiny, druhový koncept, kryptické druhy

**Abstract:**

*Synura* and *Mallomonas* (Synurophyceae) are widely distributed freshwater algae. The species concept, based on differences of silica scale structures, has an old tradition. Sometimes there are uncertainties and disagreements caused by several factors that are mentioned in this thesis. Even the variability of the scales of a particular species differs according to its position on the cell. Due to this reason it is necessary to identify a larger amount of the scales. Next, the degree of silification, that is dependent on an amount of silica in the environment, can reduce or enlarge the differences among studied species. The size of the scales testifies the amount of nutrients. Also the length and width ratio of the scales is not stable, and depends on the temperature. Finally, the cultivation in vitro has a significant effect on the shape of the scales.

When a new species is being described, it is necessary to look through existing literature and to study similar species. However, some descriptions are unclear.

An important finding is that the morphology of the scales does not reflect the phylogenetic relations between studied lineages. The phylogeny is maintained through molecular studies. The molecular phylogeny brings a possibility to solve phylogenetic relations and it is a useful method to distinguish cryptic species within Synurophyceae. However, the morphology should not be mispriced and forgotten.

**Key words:** Synurophyceae, *Synura*, *Mallomonas*, silica scales, species concept, cryptic species

OBSAH:

<b>1. Úvod .....</b>	<b>- 2 -</b>
<b>2. Chrysophyceae.....</b>	<b>- 3 -</b>
<b>3. Synurophyceae.....</b>	<b>- 3 -</b>
3.1. Vymezení třídy Synurophyceae.....	- 3 -
3.2. Dělení Synurophyceae dle Kristiansen & Preisig (2007).....	- 4 -
3.3. Křemičité struktury .....	- 6 -
<b>4. Rod <i>Synura</i> a jeho systematika .....</b>	<b>- 8 -</b>
4.1. Dělení rodu <i>Synura</i> .....	- 9 -
<b>5. Druhový koncept Synurophyceae .....</b>	<b>- 11 -</b>
5.1. Konkrétní příklady problémů druhového konceptu .....	- 14 -
<b>6. Závěr .....</b>	<b>- 23 -</b>
<b>7. Výhledy do budoucna.....</b>	<b>- 24 -</b>
<b>8. Seznam literatury .....</b>	<b>- 25 -</b>

## **1. Úvod**

Skupina Synurophyceae zahrnuje zástupce významné z hlediska paleoekologie a bioindikace. Pro tyto účely je nutné správně určit druhy. Současná věda se ale potýká s problémy, které se při determinaci vyskytují a ztěžují tak správné rozlišení mezi kryptickými druhy a varietami, které je pro bioindikaci nezbytné.

V bakalářské práci bych chtěla nastínit rozmanitost úskalí druhového konceptu a doložit je na vybraných konkrétních případech. Pomocí této literární rešerše se pokusím proniknout hlouběji do systematiky a jejích úskalí v rámci skupiny Synurophyceae, a vytvořit si teoretické základy, kterých využiji v praxi ve své diplomové práci.

## 2. Chrysophyceae

Třída Chrysophyceae (zlativky) je součástí skupiny Heterokontophyta (Stramenopiles), kam je dnes řazeno mnoho dalších autotrofních (např. Phaeophyceae, Xantophyceae, Bacillariophyceae, Eustigmatophyceae, Dictyochophyceae, Phaeotamnophyceae, Pelagophyceae, Raphidophyceae) i heterotrofních (např. Opalineae, Labyrinthulida, Hypochytridiomycota, Peronosporomycota) organismů (Riisberg et al. 2009).

Stramenopiles se vyznačují otevřenou mitózou a tubulárními kristami v mitochondriích (Slankis a Gibbs 1972, Kristiansen 1986b). Hlavním znakem jsou tzv. heterokontní bičíky. Kratší bičík je tlačný, směřuje dozadu podél buňky a často bývá redukován. Delší bičík je tažný, směřuje dopředu a je kryt 2 řadami tubulárních mastigonemat (Bouck 1971). Zvláštním útvarem podobným bičíku je haptonema, slouží k chycení potravy, ale její ultrastruktura je odlišná od ultrastruktury bičíku (Parke et al. 1958 in Kristiansen 1986b).

Diverzita Stramenopiles je obrovská. Zahrnují organismy žijící jak v moři a ve sladkých vodách, tak na souši či jako anaerobní parazité střev (Riisberg et al. 2009). Jsou dnes mnohostranně využívána. V potravinářství, medicíně, jako biopaliva (Pulz & Gross 2004), v bioindikaci (Gavrilova et al. 2005) i paleoekologii (Cumming et al. 1991, Hahn et al. 1996). Nemalý význam mají jako producenti kyslíku (Francois et al. 2011). Některé heterokontní řasy se staly dokonce důležitým stavebním kamenem velkých vynálezů. Fosilní biomasa rozsivek (Bacillariophyceae) byla použita Alfredem Nobelem k izolaci nitroglycerinu a výrobě dynamitu (Pulz & Gross 2004).

## 3. Synurophyceae

### 3.1. Vymezení třídy Synurophyceae

Třída Synurophyceae byla vyčleněna z třídy Chrysophyceae na základě rozdílné ultrastruktury a pigmentů (Andersen 1987). Synurophyceae obsahují chlorofyly a a c1. Na rozdíl od Chrysophyceae postrádají chlorofyl c2. Dalším rozdílem je stavba fotoreceptoru. Fotoreceptor Synurophyceae se skládá pouze z páru ztlustlin okolo bičíků, které nejsou asociovány s buněčnou membránou a chloroplastovou membránou. Naopak u skupiny Chrysophyceae je fotoreceptor asociován s prohlubní kratšího bičíku, buněčnou a plastidovou membránou (Andersen 1987). Fotoreceptor Synurophyceae postrádá stigma.

U Synurophyceae byla nalezena jaderná membrána pevně vázaná na chloroplastové endoplasmatické retikulum. Jaderná membrána Chrysophyceae není vázaná nebo je jen úzce vázána na chloroplastové endoplasmatické retikulum. Bičíkový aparát Synurophyceae se skládá ze dvou bičíků, jejichž bazální tělíska jsou v paralelní poloze, a jednoho mikrotubulárního kořenu, který obě bazální tělíska obkružuje (Andersen 1987).

Produkce šupin v silikon deponitních váčcích probíhá za pomoci chloroplastového (periplastidálního) endoplasmatického retikula (Leadbeater 1990) na rozdíl od Chrysophyceae, kde probíhá za pomoci cytoplasmatického endoplasmatického retikula (Kristiansen 1986b). Šupiny Synurophyceae podléhají vyšší organizaci (Sandgren et al. 1996). Bazálními částmi jsou šupiny připevněny k buňce. Apikální konce šupin kryjí báze šupin pod nimi. (Siver & Marsicano 1993, Leadbeater 1990). U Synurophyceae existují také flagelární šupiny (Andersen 1987).

První molekulární analýzy však vyčlenění skupiny Synurophyceae nepodpořily. Cavalier-Smith (1993) analyzoval 18S rRNA 150 eukaryot. Podle této analýzy jsou zástupci třídy Synurophyceae vnitřními skupinami Chrysophyceae.

Ani novější analýza 18S a 28S rDNA Stramenopiles (Klaveness et al. 2011) nevyčleňuje Synurophyceae jako samostatnou třídu, nýbrž součást třídy Chrysophyceae.

Přestože třída Synurophyceae nebyla podpořena molekulárními analýzami, název Synurophyceae je běžně používán pro usnadnění komunikace. Zahrnuje skupinu organismů, do které patří často studované rody *Mallomonas* a *Synura*.

### 3.2. Dělení Synurophyceae dle Kristiansen & Preisig (2007)



Obr. 1. *Mallomonas*, převzato z Planktonweb



Synurophyceae se dělí na dvě hlavní skupiny. Mallomonadaceae a Synuraceae. Mallomonadaceae jsou nekoloniální. Do této skupiny patří rod *Mallomonas* (Obr. 1.), krytý křemičitými šupinami, a *Conradiella* obalena transversálními prstenci. Později se zjistilo, že rod *Conradiella* nejspíš není validní a šlo jen o chybnou interpretaci rodu *Mallomonas* (Kristiansen 1988b).



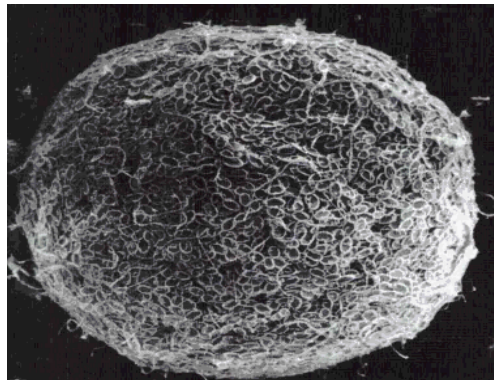
**Obr. 2.** *Chrysodydimus*, převzato z Encyclopedia of Life

Druhou hlavní skupinou jsou Synuraceae. Zástupci skupiny Synuraceae vytvářejí kolonie. *Chrysodydimus* (Obr. 2.) tvoří dvoubuněčné kolonie. Mnohobuněčné kolonie tvoří rody *Jaoniella* s velkými koloniemi (stovky buněk) bez šupin, *Synura* (Obr. 3.) a *Pseudosynscrypta*. Buňky rodů *Synura* a *Pseudosynscrypta* jsou spojeny do kolonií svými posteriorními (zadními) konci. Propojení je zprostředkováno cytoplasmatickými provazci (Leadbeater 1990). *Pseudosynscrypta* má buňky pokryté slizem (Kristiansen & Preisig 2007), *Synura* má každou buňku pokrytou orientovanými šupinami. Kolonie čítá 2-20 buněk (Leadbeater 1990).



**Obr. 3.** *Synura*, vlastní odběr

V minulosti byl popsán také rod *Chlorodesmos*. Analýza snímků ze skenovacího elektronového mikroskopu (Calado & Rino 1994) však ukázala, že jeho šupiny jsou identické se šupinami *Synura spinosa*. A popis rodu *Chlorodesmos* je považován za neplatný.



**Obr. 4.** *Tesselaria*, převzato z Lavau et al. 1997

Mnohobuněčné kolonie tvoří také *Tesselaria* (Obr. 4.), jejíž šupiny obklopují celou kolonii čítající až stovky buněk. Zprvu se myslelo, že *Tesselaria* patří k Synurophyceae (Tyler et al. 1989, Pipes & Leedale 1992, Kristiansen & Vigna 1994). *Tesselaria* však postrádá mnohé rysy Synurophyceae. Zjištěno bylo například, že šupiny jsou formovány cytoplasmatickým ER, ne PER, jako je typické pro Synurophyceae (Pipes a Leedale 1992 in Wee 1997). Podle morfologie šupin se *Tesselaria* řadí mezi třídy Chrysophyceae a Synurophyceae. Podle molekulární analýzy je *Tesselaria* nejbazálnějším zástupcem monofyletických Synurophyceae (Lavau et al. 1997).

### 3. 3. Křemičité struktury

#### Cysty

Synurophyceae, stejně tak jako ostatní Chrysophyceae, jsou schopni v nepříznivých podmínkách (acidifikace, alkalizace, změna klimatu) tvořit stomatocysty (Cronberg 1989). Tyto cysty, mající pór s peptidickou zátkou, pokryté křemičitou obálkou (Kristiansen & Preisig 2007), jsou dobře viditelné ve světelném mikroskopu. Největší koncentrace cyst v průběhu roku je v období s minimální koncentrací biogenních prvků (Firsova et al. 2008). Cysty jsou důležitými ukazateli při rekonstrukci změn pH a teplot v klimatu.

K identifikaci druhů je spolehlivější používat křemičité šupiny, které se v sedimentu většinou dochovají stejně tak, jako cysty (cysty mají také šupiny). Stomatocysty se dají hůře rozpoznat (např. i u jedné populace se často liší velikostí). Cronberg (1989) poukázala, že je komplikované, když se nachází v dané lokalitě více druhů podobného vzhledu s různými ekologickými požadavky, jelikož je zde nebezpečí, že cysty mohou být chybně určeny.

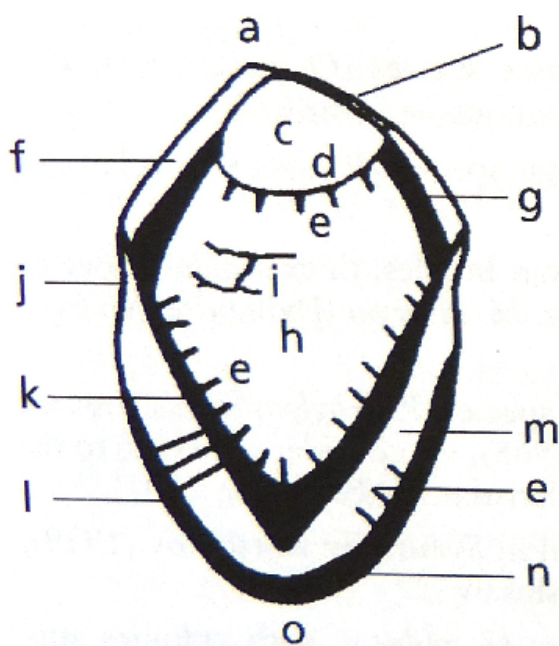
Ale i cysty se dají vhodně využít. Ve studiu sedimentů se ukázalo, že s rostoucí eutrofizací pokleslo relativní množství cyst a stoupl relativní množství rozsivek. Poměr schránek rozsivek (*Bacillariophyceae*) a cyst je vhodným indikátorem při rekonstrukci trofie jezer (Smol 1985 in Firsova et al. 2008).

### Šupiny

Křemičité šupiny jsou jedním z nejpoužívanějších charakteristických rysů *Synuraceae* (a *Mallomonadaceae*), které se uplatňují při určování druhů a forem těchto řas. Tyto sklovité struktury se dobře zachovávají a tvoří pevné a odolné mikrofosilie, důležitou roli hrají v paleoekologii, rekonstrukci klimatických podmínek.

Šupiny *Chrysophyceae* jsou produkovány v silikon-depozitních váčcích (SDV) asociovaných s periplastidálním ER (Leadbeater 1990) za pomoci Golgiho aparátu (Leadbeater & Baker 1995). Po té jsou dopravovány na povrch buňky po mikrotubulárním cytoskeletu. Mikrotubulární cytoskelet zmizí po depozici již zřetelné šupiny na povrchu buňky (Leadbeater 1986). Exocytóza šupin probíhá simultánně na různá místa povrchu buňky (Sandgren 1996). Přičemž šupiny jsou organizovány spirálně po obvodu buňky (Leadbeater 1984, Siver & Glew 1990). Předpokládá se, že šupiny mají přibližně určenou budoucí destinaci již při svém vzniku (Leadbeater 1990).

Výhoda šupin *Synurophyceae* je, že na rozdíl od šupin jim příbuzných *Paraphysomonadaceae*, patřících do třídy *Chrysophyceae*, je možno je druhově identifikovat ze sedimentu po stovkách i po milionech let (Smol 1995). Šupiny *Paraphysomonadaceae* se pro tyto analýzy stávají nepoužitelné již za několik měsíců po smrti organismu (Finlay & Clarke 1999).



**Obr. 5.** Terminologie šupin Mallomonadaceae, převzato z Kristiansen (1986b) České názvosloví převzato z Němcová (2010)

- (a) distální konec (distal end)
- (b) ret (lip)
- (c) dóm (dome)
- (d) posteriorní okrajové žebro dómu (posterior border rib of dome)
- (e) trámce (struts)
- (f) anteriorní okraj (anterior flange)
- (g) anteriorní submarginální žebro (anterior submarginal rib)
- (h) štít (shield)
- (i) žebra (ribs)
- (j) laterální ohnutí (lateral incurving)
- (k) V-žebro (V-rib)
- (l) kápě (hood)
- (m) posteriorní okraj (posterior flange)
- (n) přehnutý kraj (proximal border)
- (o) proximální konec (proximal end)

#### 4. Rod *Synura* a jeho systematika

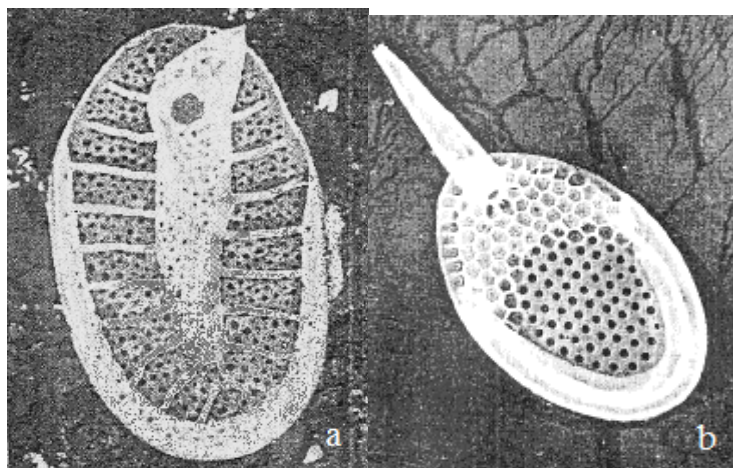
Rod *Synura* je vymezen primárně přítomností dvou nestejných bičíků, uspořádaným obalem z křemičitých šupin a koloniálním způsobem života (Kristiansen 1975). Byl objeven Ehrenbergem v roce 1833 (Ehrenberg 1835). Pozorování těchto koloniálních bičíkovců bylo v té době možné pouze pod světelným mikroskopem. Petersen (1918) in Kristiansen 1986b jako první upozornil na to, že buňky rodu *Synura* jsou pokryty pevným brněním z křemíku a že tento znak se dá využít k přesnější determinaci. V některých z prvních studií byly rozlišovány organismy v rámci rodu *Synura* na základě délky ostnu, morfologie bazálního plátu a tvaru buněk. Tvar buněk se ale podle Petersena (1918) dá považovat pouze za pomocný znak.

Přelom nastal až v 50. letech 20. století, kdy se začal k determinaci používat elektronový mikroskop. Strukturu křemičitých šupin bylo možné podrobněji prostudovat a všimnout si větších detailů. V krátké době vzniklo mnoho studií zabývajících se právě morfologií šupin a s ní související systematikou rodu *Synura* (Petersen & Hansen 1956). Již Korshikov (1929) ve své studii mnoha vzorků rodu *Synura* poznamenal, že existuje tolik různých tělních plánů

křemičitých šupin, že by bylo možné na základě toho popsat množství nových druhů. Bylo jich popsáno nemálo. A některé z nich později zrušeny.

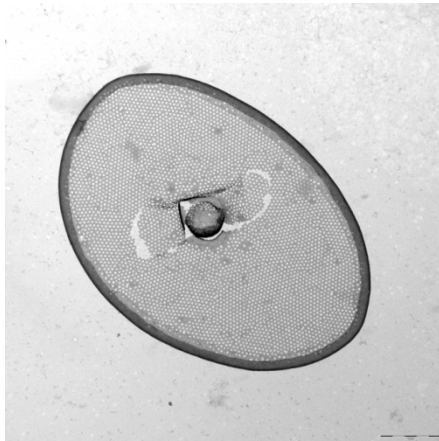
#### 4. 1. Dělení rodu *Synura*

Podle morfologie šupin se dá *Synura* rozdělit do 3 hlavních skupin. Petersen a Hansen (1956) rozdělil rod *Synura* do dvou sekcí. Šupiny sekce Peterseniae ( Obr. 6.a) mají dutý kýl táhnoucí se od středu bazální desky směrem distálně. Zpravidla nemají osten. Pokud mají osten, je velmi krátký a jedná se spíše o zašpičatělé prodloužení konce kýlu. Příslušníci sekce Spinoisae (Obr. 6. b), dutý kýl nemají, ale za to mají dutý osten, který je připojen na šupinu u její špičky (distálně).



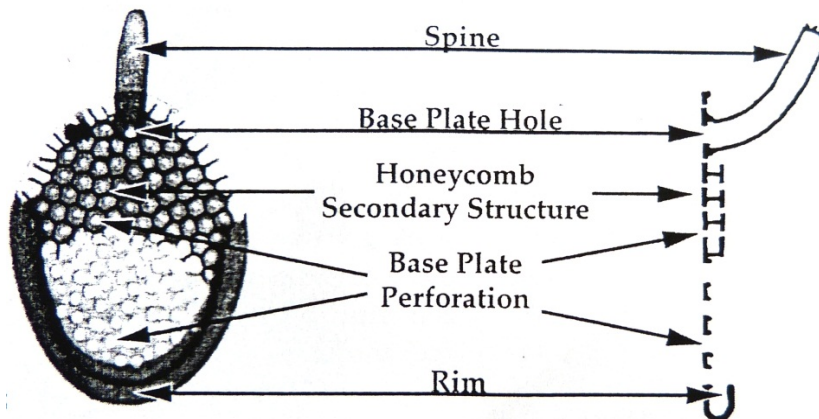
**Obr. 6.** Převzato z Petersen a Hansen, (1956),  
**(a)** šupina sekce Peterseniae,  
**(b)** šupina sekce *Synura*

Balonov a Kuzmin (1974) rozdělili rod *Synura* do tří sekcí *Synura*, *Peterseniae* a *Lapponicae*. Jediný druh, řazený do sekce *Lapponicae*, *Synura lapponica* tvoří morfologicky odlišnou skupinu. Šupiny neobklopují jednotlivé buňky kolonie, nýbrž celou kolonii (Skuja 1956 in Lavau et al. 1997) a v centru bazální desky se nachází knoflíkovitý výrůstek (knob), (Obr. 7.). Bylo pozorováno, že šupiny jsou přítomny na tenké gelové vrstvě obalující kolonii. Tvar a rozložení šupin rodu *Tessellaria* se hodně podobá šupinám *Synura lapponica*. Je pravděpodobné, že tyto dva druhy jsou si blízce příbuzné (Wee 2001).



**Obr. 7.** Šupina sekce Lapponicae, převzato z *Silica-scaled Chrysophytes of Europe*

*Synura spinosa*, jejíž problematikou se budu zabývat ve své diplomové práci, se vyznačuje přítomností ostnu (spine), který je apikálním výběžkem šupiny. Na bázi ostnu je otvor bazální desky (base plate hole). Bazální deska oválného tvaru má v přední (apikální) části sekundární plástvovitou strukturu (honeycomb secondary structure) a v zadní (bazální) části je perforovaná (base plate perforation). Okraj šupiny (rim) je ztloustlý v bazální části (Wee 1997).



**Obr. 8.** *Synura curtispina* pohled na šupinu zepředu a z boku, převzato z Wee 1997

Osténky na šupině vznikly svinutím plochého listu (Asmund 1955, Wujek & Kristiansen 1978). Připojují se až k již vzniklé šupině (Wetherbee 1995).

## 5. Druhový koncept *Synurophyceae*

Zdá se, že druhový koncept *Synurophyceae* založený na ultrastruktuře křemičitých šupin funguje. Díky EM je možné určit většinu druhů s vysokou spolehlivostí. Přesto se v této oblasti často objevují nejasnosti a neshody. Pramení z toho, že nelze s jistotou stanovit, co je vlastně považováno za varietu, formu či druh.

Systematici si musí při determinaci poradit s mnoha ne vždy lehce řešitelnými problémy. I šupiny jedné buňky bývají variabilní. Mají různý tvar směrem od zadního (posteriorního) konce, kde jsou buňky mezi sebou spojeny, k přednímu (anteriornímu) konci buňky (Kristiansen 1986a). Wee (1997) jmenoval některé druhy (*S. curtispina*, *S. echinulata*, *M. teilingii*, *M. akrokomos*), které mají rozlišené přechodové série tvarů šupin. Ale existují také některé druhy mající velmi osobité formy šupin, které přechodné stavy postrádají- např. *Torquatae*, jedna ze skupin rodu *Mallomonas*.

Komplexita šupin stoupá směrem k přednímu konci buňky (Kristiansen 1986a). To určení druhu ztěžuje (Asmund 1968). Identifikaci nezlehčí ani to, že přechod mezi apikálními (předními), tělními a bazálními (zadními) šupinami je spíše průběžný, nežli skokový (Škaloud et al. 2012). Je tedy třeba rozeznat, ke které části buňky nalezená šupina patří, jelikož speciální pozornost při determinaci vyžadují často tělní (střední) šupiny (Škaloud et al. 2012). Avšak tělní šupiny často postrádají speciální znaky (Wee 1997). Je nutné si všimnout buňky i jako celku. Některé neobvyklosti či odlišnosti vhodné jako rozlišovací kritérium se mohou nacházet pouze u šupin určité pozice na buňce.

Nelze proto určit druh na základě jedné šupiny (Hahn et al. 1996). Variabilita v rámci jedné kolonie je tak vysoká, že pro prokazatelné výsledky je třeba pozorovat desítky šupin.

Lze obecně říct, že tvary šupin jsou asociovány s pozicí na buňce. Zatímco ornamentace šupiny, jako jsou žebra, perforace, papily atd., jsou relativně neměnné. Výjimkou jsou nejposteriornější šupiny (šupiny u konce připojeného k buňce), které jsou velmi malé, a proto se u nich ornamentace nevyvíjí v takové míře, jako u ostatních šupin. Pokud se šupina dle pozice na buňce mění (např. u *S. curtispina*), délka a šířka šupiny, délka ostnu a vývoj sekundárních šupinových znaků se snižují na šupinách blíže k zadnímu konci buňky (Wee 1997).

Variabilita šupin se může měnit i během života organismu v závislosti na vnějším prostředí. Wee (1997) ze svých experimentů vyvodil, že vyšší teplota způsobí zkrácení křemičitých šupin i ostnů. Naopak Pichrtová & Němcová (2011) ve své studii dokázaly, že s vyššími teplotami se snižuje velikost buněk a zvyšuje protáhlost šupin.

Sandgren et al. (1996) prokázal, že Synurophyceae jsou schopny za nepřítomnosti křemíku vytvářet buňky bez šupin. Zjistil také, že v závislosti na množství křemíku v prostředí šupiny vytváří různou morfologii. Se zvyšujícím se obsahem křemíku pozoroval Hahn et al. (1996), že šupiny jsou protáhlejší (delší a štíhlejší).

Dalším negenetickým faktorem, který značně ovlivňuje morfologii šupin, je pH. Na nepřirozené pH reagují Synurophyceae vytvořením deformovaných (teratologických) forem. Gavarilova et al. (2005) se tímto fenoménem zabírala na organismu *Synura petersenii*. Zjistila, že na změnu pH mimo růstové optimum reagují šupiny řas slabou silifikací, zkrácením nebo přerušením centrálního hřebenu (central ridge), nepravidelností okraje (rim) šupiny a přítomností pouze malého osténku či jeho nepřítomností. Tyto změny se však ukázaly být reverzibilní. Přínosným zjištěním bylo, že na šupinách existují i útvary, které zůstávají stabilní i za stresových podmínek. Tím je například průměr póru bazální desky (Gavarilova et al. 2005).

Podobně deformované formy, jako se vyskytovaly při pěstování v médiích se suboptimálním pH (Gavarilova et al. 2005), našel Gutowski (1989) v oblastech s narušenými podmínkami vlivem lidské činnosti. Proto jsou teratologické formy šupinatých Chrysophyceae vhodným ukazatelem trofie prostředí (Gavarilova et al. 2005).

Na šupiny působí také množství fosforu a dusíku. Vyšší množství fosforu v médiu vede k produkci značně větších šupin, zakončení ostnů je špičatější (Hahn et al. 1996).

Jelikož studium křemičitých šupin má již dlouholetou tradici, další ztěžující okolností je existence mnoha podobných druhů a variet popsanych v minulosti. Při popisu nových druhů či forem by měly být brány v úvahu také ty, které byly určeny již dříve pouze za použití světelného mikroskopu ještě před zavedením elektronového. Existují náčrtky a popisy, na jejichž základě se dá druh pokládat za platný. Na druhé straně je spousta druhů s nejasnou definicí. Kristiansen et al. (1988b) uvedl, že velké množství z nich nebude nikdy identifikováno, jelikož původní materiály neexistují a lokality, kde byl druh nalezen, již



mohou být poškozené. Domnívám se, že pouze pokud jsou druhy popsány v minulosti jednoznačně definované, měli bychom je brát v potaz při popisu druhů nových. O nejednoznačné, nedokonalé popisy s neexistujícími průkaznými materiály by se nemohla systematika pevně opírat. Většinou není možné takovéto popisy zdokonalit pomocí soudobých metod. Recentní studie Škaloud et al. (2012) poukazuje na to, že variety *Synura petersenii*, jasně definované geneticky i morfologicky pod elektronovým mikroskopem, vykazují pod světelným mikroskopem jen drobné rozdíly a jsou téměř nerozlišitelné. Světelný mikroskop je podle mě vhodné používat pouze k prvotnímu rozlišení základních morfotypů.

Je vidět, že posuzování z hlediska morfologie šupin často není dostatečně objektivní na to, aby se dalo posoudit, o jakou varietu, formu nebo druh se ve skutečnosti jedná. Záleží na individuálních schopnostech a rozhodnutí pozorovatele. Při sledování šupin z různých kolonií je často složité stanovit, zda se jedná o tentýž druh, anebo jestli již byla hranice podobnosti překročena a jedná se o druh jiný.

Proto je vhodné vybavit se ještě dalším determinačním kritériem. V posledních letech se stále více prosazují metody molekulární fylogenetiky. Bohužel však v mnohých případech morfologické studie a molekulárně-fylogenetické studie dávají odlišné výsledky. (Jo et al. 2011).

Lavau et al. (1997) zkoumala vnitřní příbuznosti v rámci Synurophyceae jak na základě morfologie šupin, tak na variabilitě genu pro SSUrRNA. Tato studie tvrdí, že Chrysophyceae jsou parafyletická skupina, Synurophyceae monofyletická skupina. Monofylie sekce *Synura* byla pouze slabě podpořena při kombinované analýze. Ví se ale, že sekce *Synura* tvoří sesterskou větev sekci *Petersenia*.

Po porovnání dat zjištěných molekulární fylogenetikou a morfologickými analýzami se ukázalo, že morfologie šupin není vhodným ukazatelem fylogeneze. Kynčlová ve své diplomové práci (Kynčlová 2009) zjistila, na příkladu rodu *Synura petersenii* sensu lato, že v průběhu vývoje šupin nedocházelo k žádným zřetelným evolučním trendům a tudíž podobné morfotypy vznikly spíše konvergencí. Podle šupin se tedy dají jednotlivé větve celkem spolehlivě determinovat. Každá má svou charakteristickou kombinaci morfologických znaků. Není ale vhodné na základě ní určovat vzájemnou příbuznost jednotlivých větví. Nevhodnost morfologických znaků pro určení fylogenetických vztahů podporuje i Jo et al. (2011) zjištěním, že komplexnější struktury šupin nejsou vždy odvozenější.

Kombinaci morfologických a molekulárních metod využila ve fylogenetické analýze v minulosti např. Lavau et al. (1997).

Marker, který se dnes hojně využívá v molekulárně-determinačních studiích protist, je ITS region. ITS region je vhodný pro rozlišení vnitrodruhové variability (Coleman 2003). Myslím, že je vhodné využívat jak molekulárních metod (primárně k rozřešení fylogenetických vztahů), tak morfologie šupin (k přesnému popisu druhu dle struktury šupin). Jelikož se tyto dva přístupy často neshodují, je důležité jejich výsledky obou analýz porovnávat a pokusit se vyhodnotit, který ukazatel má spíše pravdu.

## 5. 1. Konkrétní příklady problémů druhového konceptu

Přesto anebo možná právě proto, že studium morfologie křemičitých šupin má tak dlouholetou tradici, se vyskytlo v minulosti mnoho reklasifikací, rozčlenění i seskupení podobných druhů, variet i forem. Lze uvést několik zajímavých taxonomických problémů, kde podobné stavby křemičitých struktur způsobovaly obtíže, a bylo nutné změnit aktuální nomenklaturu.

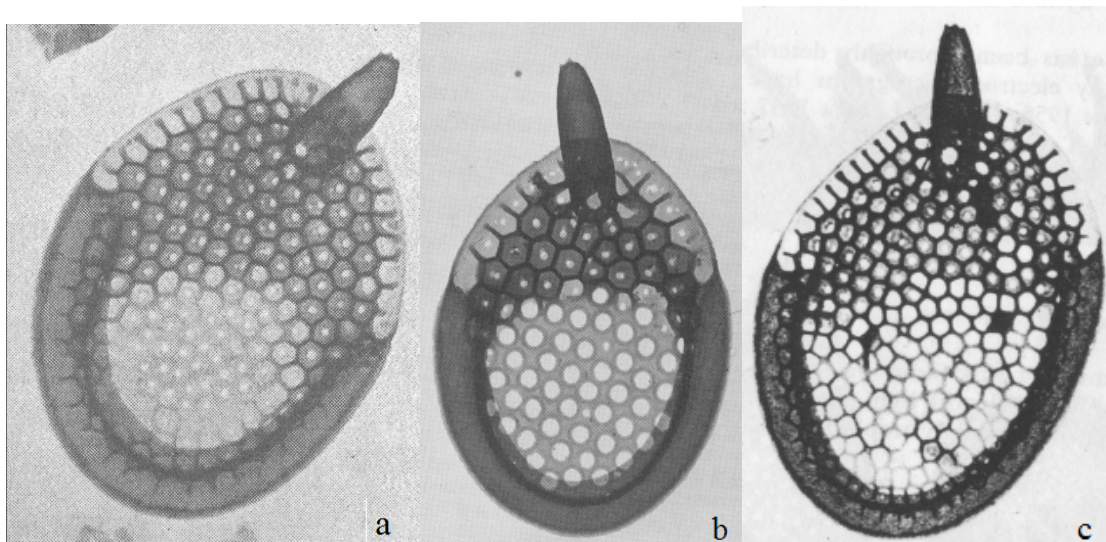
### *Synura favus a Synura reticulata*

Petersen a Hansen popsali několik variet rodu *Synura spinosa*. Jedná se o variety *S. longispina*, *S. nygaardii*, *S. mollispina* a *S. curtispina*. Asmund (1968) popsala novou formu *S. curtispina* f. *reticulata* z Aljašky (Obr. 9.c). Ta se liší od *S. curtispina* f. *curtispina* (Obr. 9.b) tím, že plástvovitá retikulace pokrývá celou bazální desku. U *S. curtispina* je pokryta pouze apikální, přední polovina bazální desky šupiny. Další podobná varieta, *Synura favus* (Obr. 9.a), byla nalezena ve Skotsku (Bradley 1966).

Někteří autoři (Kristiansen & Lind 1995, Nicholls & Gerrath 1985, Wee 1982 in Kristiansen in Kristiansen & Lind 1995) považovali popsané formy za příliš podobné. Zaznamenávali nápadné shody ve stavbě šupin.

Kristiansen & Lind (1995) na základě značné podobnosti šupin sjednotili formy *S. curtispina* f. *reticulata* a *S. favus* pod souhrnné označení *Synura curtispina*. Mezi formami našli pouze taxonomicky nepodstatné rozdíly ve struktuře šupin.

O tomto rozhodnutí by se dalo dále diskutovat. Rozhodující by v případě kryptických druhů *Synura curtispina* mohla být molekulární studie. Je totiž možné, že drobné rozdíly nejsou ve skutečnosti tak nepodstatné. To se ukázalo v případě komplexu *Synura petersenii* (Škaloud et al. 2012), viz níže, odstavec *Synura glabra*.



**Obr. 9.** (a) *Synura favus*, (b) *Synura curtispina* f. *curtispina*, převzato z Kristiansen a Lind 1995, (c) *Synura curtispina* f. *reticulata*, převzato z Asmund 1968

### ***Mallomonas pumilio***

Další případ, kde došlo k chybným popisům forem je *Mallomonas pumilio*. *M. pumilio* je charakterizován oválnými buňkami, pokrytými třemi druhy (apikální, tělní, bazální) šupin. Šupiny mají apikálně (na přední straně) umístěné štětiny a krátký kaudální (na zadní straně) osten. Šupiny svým tvarem připomínají kosočtverec a uprostřed se nachází žebro tvaru V (Obr. 5.k) (Asmund et al. 1982, Kristiansen & Preisig 2007).

V minulosti bylo popsáno několik variet *Mallomonas pumilio*. První popsáný *Mallomonas pumilio* Harris & Bradley byl nedostatečně definován (Asmund et al. 1982). Na obrázcích ve skutečnosti byly prezentovány dva odlišné druhy *Mallomonas pumilio* a *Mallomonas alata*. *Mallomonas alata* jako nový druh popsali Harris & Bradley (1957). Dřívější nerozlišování těchto variet mohlo být způsobeno také tím, že mají průměrně stejné ekologické nároky (Kristiansen 1988a) a mohou být nalezeny ve stejné lokalitě (Barreto 2001).

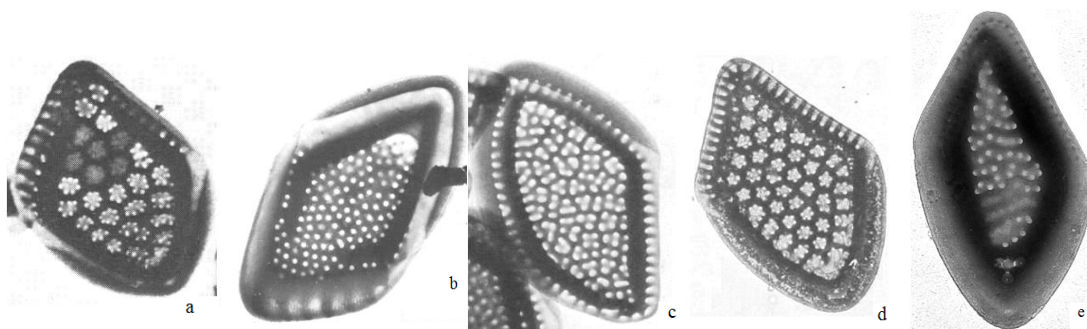
Harris (1970) in Asmund et al. (1982) popisovala také jakési nedokonalé formy *M. pumilio*. Později Asmund et al. (1982) konstatovali, že se jednalo o *M. alata*.

Tím ale problém s *M. pumilio* neskončil. Na základě detailnějších studií bylo nutné vyčlenit jeho variety. Byl definován *Mallomonas pumilio* var. *munda* (Asmund et al. 1982). Zjistilo se totiž, že popisy pro *M. pumilio*, prezentované ve dvou různých studiích (Asmund 1959 a Harris & Bradley 1957), se liší. Šupiny mají odlišné parametry indikující nutnost oddělit oba tyto morfotypy.

Dále Asmund et al. (1982) podle analýzy fotografií konstatovali, že *Mallomonas pumilio* v článku Asmund a Hilliard (1961) je stejná varieta jako ta označená jako *M. torquata* v článku Asmund & Cronberg (1979). Označují ji tedy jako *M. pumilio* var. *pumilio*.

Další varieta, *M. pumilio* var. *silvicola*, se podobá *M. pumilio* v nepravidelné retikulaci šupiny. Nemá však tak rozdílné tvary a velikosti trámčů (mesh). Liší se i v dalších aspektech. Byla popsána ještě jedna nová forma, *M. alata* var. *hualvensis*, která se morfologicky odlišuje od *M. alata* (Asmund et al. 1982).

V současnosti jsou rozlišovány *Mallomonas pumilio*, *Mallomonas pumilio* var. *munda*, *Mallomonas pumilio* var. *silvicola*, *Mallomonas alata* a *Mallomonas alata* var. *hualvensis* (Obr.10.) (Kristiansen & Preisig 2007).



**Obr. 10.** Variabilita šupin *Mallomonas pumilio* a *Mallomonas alata*

(a) *M. alata* f. *alata*, (b) *M. alata* f. *hualvensis*, (c) *M. pumilio* f. *silvicola*, (d) *M. pumilio* f. *munda*, převzato z Asmund (1982), (e) *M. pumilio* f. *pumilio*, foto převzato z Chrysophytes.eu

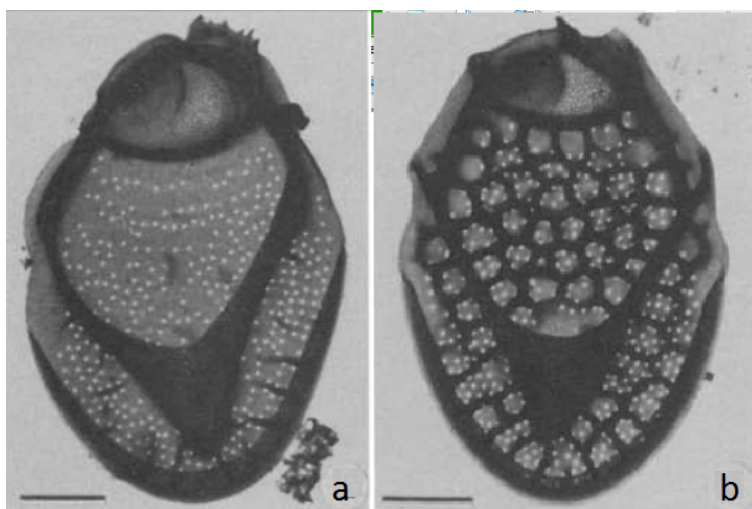
### *Mallomonas crassisquama*, *Mallomonas acaroides*

Již Asmund (1959) popsala *Mallomonas acaroides* var. *crassisquama* jako druh vykazující variabilitu. Všimla si rozdílných ostnů při různých odběrech.

Hallfors & Hallfors (1988) konstatovali, že když je *M. crassisquama* (Obr. 11.b) typicky vyvinut, dá se snadno identifikovat podle charakteristických znaků na šupinách a ostnech jak pomocí světelného tak elektronového mikroskopu. Ovšem při průzkumu většího množství vzorků se již rozdíl mezi *M. acaroides* (Obr 11.a) a *M. crassisquama* nezdají být tak zřetelné. Nehledě na to, že distribuce obou druhů je skoro stejná. V severní temperátní oblasti jsou oba velmi rozšířené. *Mallomonas crassisquama* se dá odlišit od *M. acaroides* díky tomu, že má posteriorní šupiny s osténkem (Asmund & Kristiansen 1986).

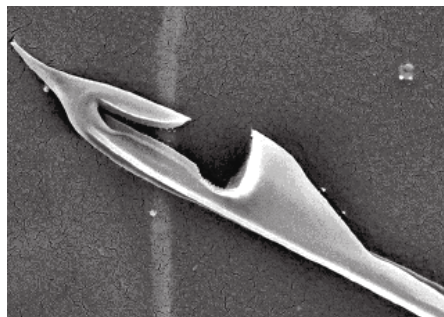
Avšak šupina, kterou Asmund & Kristiansen (1986) určili jako *M. acaroides*, považují Hallfors & Hallfors (1988) za málo silifikovanou šupinu *M. crassisquama*. Na druhou stranu poznamenali, že také šupina *M. crassisquama* v Asmund & Kristiansen (1986) vypadá jako typická *M. acaroides*. Přesto, jsou tyto dva druhy rozlišovány.

Na tomto příkladě je vidět, že tyto druhy jsou rozlišené podle takových kritérií, že je i odborník snadno zamění. Nejspíš došlo k záměně v Asmund & Kristiansen (1986). A je zjevné, že takto ne úplně přesvědčivě je pravděpodobně definováno ještě mnoho dalších druhů.



**Obr. 11. (a)** apikální šupina *M. acaroides* **(b)** *M. crassisquama* menší šupina, převzato z Hallfors & Hallfors (1988)

## *Mallomonas acaroides*



**Obr. 12.** Helmovitý ostěn  
*Mallomonas acaroides*,  
převzato z Siver et al. (2009)

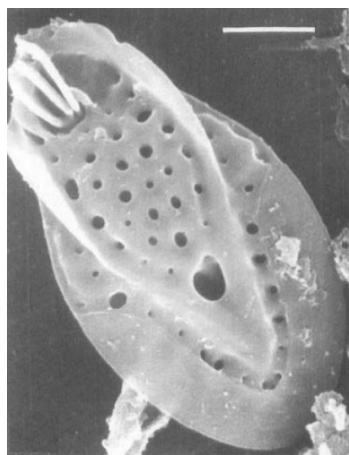
Od rodu *Mallomonas acaroides* byla vyčleněna varieta s velmi podobnou stavbou křemičitých struktur *Mallomonas acaroides* var. *muskokana*. Byla vyčleněna od *M. acaroides* na základě nepříliš velkých rozdílů na ostnech a ornamentaci šupiny. Rozpoznávacím znamením jsou také posteriorní šupiny bez domů (Nicholls 1987 in Siver 2009).

V článku Siver et al. (2009) bylo nalezeno 5 základních morfologických rozdílů jako důvod separovat *M. acaroides* var. *muskokana* od *M. acaroides* var. *acaroides* a ustanovit ho samostatným druhem. V tomto případě *Mallomonas* s podobnou stavbou šupin se ukázalo být vhodné bližší zkoumání helmovitých ostnů. Jelikož morfologie ostnů koreluje s teplotou (Wee 1997), byla zkoumána jejich symetrie. Symetrie helmovitých ostnů se totiž ukázala být vývojově stabilním útvarem (u studovaných *Mallomonas muskokana*, *M. acaroides*, *M. crassisquama*, *M. galeiformis*). *Mallomonas muskokana* má na rozdíl od zbývajících třech druhů asymetrický helmovitý ostěn. Rozhodujícím poznáním pro stanovení *M. muskokana* samostatným druhem byl fakt, že *M. acaroides* (Obr.12.) sdílí klíčové charakteristiky s *M. crassisquama*, ale ne s *M. muskokana* (Siver et al. 2009).

V některých případech je třeba se zabývat každým zdánlivě zanedbatelným tvarem, který by se mohl stát důležitým při determinaci, a pokusit se nalézt správné kritérium, podle kterého mohou být druhy dobře rozlišeny. Nestačí sledovat pouze útvary na šupinách. Je zapotřebí studovat i ostny, pokud jsou přítomné, a to jak z hlediska rozdílné morfologie, tak z hlediska symetrie.

***Mallomonas crassisquama*, *Mallomonas pseudocoronata*, *Mallomonas duerrschmidtiae***

*M. crassisquama*, *M. pseudocoronata* a *M. duerrschmidtiae* je komplex dalších velmi podobných *Mallomonas*. *Mallomonas duerrschmidtiae*, se nápadně podobá *Mallomonas crassisquama* a *Mallomonas pseudocoronata* (Siver & Hamer 1990) Byl vyčleněn na základě rozdílné charakteristiky šupin. Šupiny *M. duerrschmidtiae* jsou menší než *M. pseudocoronata*, ale větší než u *M. crassisquama*. Pod světelným mikroskopem lze *M. duerrschmidtiae* dobře rozlišit díky strukturálním rozdílům ve spojení V- žebra a submarginálního žebra (Siver & Hamer 1990). Anteriorní submarginální žebra *Mallomonas duerrschmidtiae* jsou v některých případech vyzdvižena nad rovinu šupiny a formují krátká křídla. Liší se morfologicky od velkých křídel *M. pseudocoronata* (Siver & Hamer 1990).



**Obr. 13.** *Mallomonas duerrschmidtiae*.  
Tělní šupina, podél dómu jsou viditelná  
křídla, převzato z Siver (1999)

Zdálo se, že rozlišení těchto druhů nebude dělat problém. Problém se ale záhy objevil. Siver (1999) našel *M. duerrschmidtiae* (Obr. 13.) s mnohem více silifikovanými křídly. Ta se podobala křídům *M. pseudocoronata*. Byla od nich odlišitelná, přítomností paralelních žebér na dómu. Ale rozdíly byly velmi málo znatelné. Bylo také možné uvažovat, že vývin křídel závisí na úrovni silifikace šupin, které v případě sledované *M. duerrschmidtiae* byly mnohem masivněji silifikované (Siver 1999).

Toto je příklad ze skupiny Mallomonadaceae, jak úroveň silifikace může ovlivňovat to, jestli jsou si druhy morfologicky podobné či nepodobné. Někdy šupina s vyšší mírou silifikace může být podobná šupině jiného druhu a jindy se naopak míra silifikace může druhy

od sebe spíše odlišovat. Problém s úrovní silifikace se v minulosti vyskytl i u zástupců skupiny Synuraceae: u zmíněných případů *Synura curtispina* a *Synura glabra*.

Podle morfologie šupin se lze sáhodlouze dohadovat o rozdílech, které mohou či nemusí být v řešeném případě vhodné pro rozlišení druhu. Podstatnou roli v případě těchto *Mallomonas* hraje rozlišení na základě ekologických nároků, které více než morfologické kritérium oprávnělo popis nového druhu *M. duerrschmidtiae*.

*Mallomonas crassisquama* je schopen žít ve velkém rozpětí podmínek prostředí (Siver & Hamer 1990), a proto je jedním z nejzastoupenějších druhů šupinatých Chrysophyceae v temperátní oblasti severní polokoule (Siver & Vigna 1997). *Mallomonas duerrschmidtiae* vykazuje specifické požadavky na pH, teplotu, konduktivitu. Vyskytuje se pouze v kyselých vodách s nízkým obsahem fosforu a nízkou konduktivitou. *Mallomonas pseudocoronata* má vyšší optima pH i teplot než *M. duerrschmidtiae*. Vyskytuje se v oligotrofních, mezotrofních až eutrofních vodách, ale je méně zastoupený než *Mallomonas crassisquama* (Siver 1990 & Hamer).

Právě druhy se specifickými ekologickými nároky jsou cenné. Dají se dobře využít jako bioindikátory.

### ***Synura glabra.***

*Synura glabra* byla popsána jako nový druh, lišící se od *S. petersenii* málo znatelným až chybějícím žebrováním šupiny (Korshikov 1929). Kristiansen & Preisig (2007) tento taxon reklasifikovali jako formu *Synura petersenii*.

Sandgren (1996) zjistil, že *Synura petersenii* v prostředí s nízkým obsahem křemíku vytváří formy s takovou strukturou šupin, jakou má *S. glabra*. Zjistil, že mezi šupinami *Synura petersenii* var. *petersenii* a *S. petersenii* var. *glabra* se dá vysledovat kontinuální gradient v závislosti na množství křemíku v prostředí, což by znamenalo, že se jedná o jednu formu. Oproti tomu Nicholls & Gerrath (1985) zaznamenali, že tyto dvě formy se vyskytují zároveň bez přítomnosti forem mezistupňových. Což by znamenalo genetickou variabilitu a tudíž nutnost rozlišení obou druhů nebo forem. Wee (1997) konstatoval, že stupeň silifikace problematizuje rozlišení blízce příbuzných taxonů a také zjistil, že při pěstování v laboratoři



má vyšší vliv na morfologii šupin stáří kultury než teplota. Velikost šupin, vývin kýlu a počet trámčů se moc neodlišoval, za to tvar šupiny, furkace, průměr pórů bazální desky a úroveň délky trámčů, se lišily výrazně.

Podle samotné morfologie, která se mění v závislosti na okolních podmínkách a stáří kultur, by tyto dva druhy byly jen těžko spolehlivě rozlišené. V článku Škaloud et al. (2012) byla publikována data, která na základě morfologických i genetických studií ukázala, že *Synura glabra* a *Synura petersenii* jsou dva odlišné druhy.

V tomto případě bylo ukázáno, jak podstatnou roli může v systematice hrát molekulární fylogenetika. Problém s druhy, o jejichž samostatnosti se vedly spory, byl rozřešen pomocí dalšího rozlišovacího přístupu. A byl tím podpořen úsudek o tom, že *Synura glabra* a *Synura petersenii* jsou samostatné linie.

#### ***Mallomonas hindonii* a *Mallomonas canina***

V systematice Chrysophyceae se vyskytují také komplikace, způsobené popisem dvou velmi podobných druhů různými autory v témže roce. *Mallomonas hindonii* a *Mallomonas canina*, byly popsány v roce 1982 ve dvou nezávislých studiích. Záhy na to si Hallfors & Hallfors (1988) všimli tvarů na šupinách, které byly společné pro oba druhy a předpokládali tak výměnu genetické informace mezi nimi. K uvažování, že se jedná o druh jeden, přispívá také fakt, že oba druhy byly nalezeny ve stejných odběrech, v acidickém prostředí (Nicholls 1990). Nicholls (1990) však shromáždil morfologické rozdíly v šupinách i ostnech, zdůvodňující, proč by druhy *Mallomonas canina* i *M. hindonii* měly zůstat oddělené.

#### ***Mallomonas tonsurata*, *Mallomonas alpina*, *Mallomonas variabilis***

*Mallomonas variabilis* byl objeven v chladných oblastech severní polokoule v jezeře Konnevesi (Cronberg 1995). Cronberg (1995) prohlásil, že je téměř nemožné rozlišit nově definovaný druh *Mallomonas variabilis* od *M. tonsurata* a *M. alpina* za použití světelného mikroskopu. Tvar buněk a postavení ostnů vypadá u těchto tří druhů stejně. Pod elektronovým mikroskopem je tvar i uspořádání ostnů možno detailněji pozorovat a rozdělit na základě toho

šupiny těchto *Mallomonas* do 3 skupin (Cronberg 1995). *M. variabilis* má ostny na apikální části buňky, pouze pár ostnů je asociováno se střední oblastí buňky. Cysty *M. alpina* a *M. tonsurata* mají vyvinuté osténky na rozdíl od cysty *M. variabilis*, která je hladká. *M. variabilis* má sekundární vrstvu křemíku a nerovnoměrně distribuované žebrování (Cronberg 1995). *Mallomonas alpina* nemá sekundární vrstvu a *M. tonsurata* má jen slabou. *M. alpina*, *M. tonsurata* i *M. variabilis* žijí v alkalických vodách. *M. alpina* a *M. tonsurata* jsou široce rozšířené. *Mallomonas variabilis* se vyskytuje pouze v severních temperátních, arktických a subarktických oblastech (Kristiansen a Preisig 2007). Byl zaznamenán ve skandinávských jezerech a v malých arktických jezerech i větších jezerech Severní Ameriky (Cronberg 1995).

Dříve, než bylo jasno, že *M. variabilis* je samostatný druh, se objevovaly fotografie jeho šupin pod různými názvy. Asmund & Takahashi (1969) našli ve skutečnosti *Mallomonas variabilis*, ale nazývali ji *M. tonsurata* var. *alpina*. Jiní autoři identifikovali *M. variabilis* jako *M. alpina* nebo *M. tonsurata* (Cronberg 1995).

Na tomto příkladě se ukázalo, jak je důležité při popisu nového druhu prostudovat dřívější zmínky o druzích, kterým se nápadně podobá, jelikož se často stane, že právě onen nový druh byl v minulosti popisován jako jiný jemu podobný. Je vhodné na tyto dřívější studie upozorňovat, aby nedocházelo k nedorozuměním v budoucnu.

## 6. Závěr

Existuje mnoho kryptických druhů, které vypadají jako druh jeden. Ve skutečnosti je možné mezi nimi rozeznat drobné rozdíly, na základě nichž je možné je od sebe odlišit. Některé odlišnosti však nejsou natolik spolehlivými ukazateli pro rozlišení druhů. Velikost buněk, rozměry a stupeň ornamentace šupin jsou proměnlivé v závislosti na okolních podmínkách (teplota, množství živin, pH). A není snadné správně zhodnotit možnou roli těchto faktorů při rozlišování mezi druhy či varietami.

Pozitivní je, že šupiny si v různém prostředí alespoň do jisté míry zachovávají základní morfologické znaky, jakými jsou velikost šupiny a její základní tvar, přítomnost či nepřítomnost sekundární vrstvy a tvar ostnu (Hahn et al. 1996).

Variabilita na molekulární úrovni je v současnosti také významným rozlišovacím znakem. I přes to, že se ne vždy shoduje s tradiční morfologií. Někdy objevená molekulární variabilita není zřetelná na morfologii šupin. Molekulární studie jsou důležité především k rozlišení fylogenetických vztahů, které morfologie šupin nedokáže poskytnout. Neznamená totiž, že složitější struktury musí být nutně odvozenější.

Jistě spolehlivým způsobem, jak rozřešit problém kryptických druhů, je testování biologického druhového konceptu. Tato metoda však vyžaduje spoustu času a trpělivosti.

Hledal se způsob, jak křížící pokusy obejít. Možnost rekonstrukce sekundární struktury ITS2 regionu a zjištění přítomnosti hemi- CBCs nebo CBCs (compensatory base changes) usnadnila testování genetické kompatibility. Přítomnost CBC mezi jednotlivými liniemi totiž predikuje nemožnost jejich vzájemného křížení (Coleman et al. 2008). Kynčlová et al. (2010) zkoumala tyto struktury na ITS2 rRNA regionu *Synura petersenii* a zjistila, že jednotlivé kryptické linie mají CBCs a tudíž budou nejspíš reprodukčně izolované. Navíc porovnání struktury křemičitých šupin jednotlivých zkoumaných kmenů v této studii ukázalo, že linie zjištěná analýzou hemi-CBCs je současně charakterizována unikátní kombinací morfologických znaků.

Využití molekulárních markerů typu CBC doplněné o morfologické studie by mohlo v současnosti vést k úspěšné klasifikaci stávajících i nově objevených druhů.

## 7. Výhledy do budoucna

Studium chrysomonád s křemičitými šupinami skýtá rozmanité možnosti budoucího zaměření. Ve své diplomové práci se budu snažit přispět k rozřešení komplexu *Synura spinosa*, obsahujícího několik ne příliš jasně definovaných druhů. Využiji metod molekulární fylogenetiky a budu analyzovat křemičité šupiny pod transmisním elektronovým mikroskopem. Nejprve je ale nutné vyřešit přetrvávající problém s kultivací tohoto komplexu. Současně bych se ráda věnovala studiu vnitrodruhové variability druhu *Synura sphagnicola*.

## 8. Seznam literary

- Andersen, R. A. (1987) Synurophyceae classis nov, a new class of algae. *American Journal of Botany*, 74, 337-353.
- Asmund, B. (1959) Electron microscope observations on *Mallomonas* species 3. *Dansk. Bot. Ark.* 18, 1-50.
- (1968) Studies on Chrysophyceae from some ponds and lakes in Alaska. VI. Occurrence of *Synura* species. *Hydrobiologia* 31: 497-515.
- (1955) Electron microscope observations on *Mallomonas caudata* and some remarks on its occurrence in four Danish ponds. *Bot. Tidsskr.* 52, 163-168.
- Asmund, B., G. Cronberg (1979) Two new taxa of *Mallomonas* (Chrysophyceae). *Bot. Notiser.* 132, 409-418 in: Asmund, B., G. Cronberg, & M. Dürrschmidt (1982) Revision of the *Mallomonas pumilio* group (Chrysophyceae). *Nord. J. Bot.* 2, 383-395.
- Asmund, B., D. K. Hilliard (1961) Studies on Chrysophyceae from some ponds and lakes in Alaska. I. *Hydrobiologia* 17, 237-258.
- Asmund, B. & J. Kristiansen (1986) The genus *Mallomonas* (Chrysophyceae). *Opera Botanica* 85.
- Asmund, B. & E. Takahashi (1969) Studies on Chrysophyceae from some ponds and lakes in Alaska VIII. *Hydrobiologia* 34, 305-321.
- Balonov, I. M. & G. V. Kuzmin (1974) Species of the genus *Synura* Ehr. (Chrysophyta) in water reservoirs of the Volga Cascade. *Bot. Journ., Leningrad.* 59, 1975-1986.
- Barreto, S. (2001) Three new *Mallomonas* species (Synurophyceae) from a mountain area in North-Hungary. *Nordic Journal of Botany*, 21, 437-447.
- Bouck, G. B. (1971) The structure, origin, isolation, and composition of the tubular mastigonemes of the *Ochromonas* flagellum. *The Journal of cell biology*, 50, 362-284.
- Bradley, D. E. (1966) Observations on some Chrysomonads from Scotland. *Journal of*

*Protozoology*, 13, 143-&.

- Calado, A. J. & J. A. Rino (1994) *Chlorodesmos-hispidus*, a morphological expression of *Synura-spinosa*. (Synurophyceae). *Nordic Journal of Botany*, 14, 235-239.
- Cavaliersmith, T. (1993) Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews*, 57, 953-994.
- Coleman, A. W. (2003) ITS2 is a double-edged tool for eukaryote evolutionary comparisons. *Trends in Genetics*, 19, 370-375.
- Coleman, A. W. & M. J. H. van Oppen (2008) Secondary Structure of the rRNA ITS2 Region Reveals Key Evolutionary Patterns in Acroporid Corals. *Journal of Molecular Evolution*, 67, 389-396.
- Cronberg, G. (1989) Stomatocysts of *Mallomonas-hamata* and *Mallomonas-heterospina* (Mallomonadaceae, Synurophyceae) from south Swedish lakes. *Nordic Journal of Botany*, 8, 683-692.
- (1995) *Mallomonas-variabilis*, sp-nov (Synurophyceae) with stomatocysts found in Lake Konnevesi, Finland. *Chrysophyte Algae: Ecology, Phylogeny and Development*. 333-344.
- Cumming, B. F., J. P. Smol & H. J. B. Birks (1991) The relationship between sedimentary Chrysophyte scales (Chrysophyceae and Synurophyceae) and limnological characteristics in 25 Norwegian lakes. *Nordic Journal of Botany*, 11, 231-242.
- Ehrenberg, C. G. (1835) Dritter Beitrag zur ER kenntniss grosser Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. *Abh. König. Akad. Wiss. Berlin* (1833), 145-336 in: Kristiansen, J. (2005) Golden Algae: A Biology of Chrysophytes. *A. R. G. Gantner Verlag K. G* 1-167.
- Finlay, B. J. & K. J. Clarke (1999) Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas*. *Protist*, 150, 419-430.
- Firsova, A. D., A. E. Kuzmina, I. V. Tomberg, T. G. Potemkina & Y. V. Likhoshway (2008) Seasonal dynamics of chrysophyte stomatocyst formation in the plankton of Southern Baikal. *Biology Bulletin*, 35, 507-514.
- Gavrilova, O. V., N. V. Nogina & L. N. Voloshko (2005) Scale structures and growth characteristics of *Synura petersenii* (Synurophyceae) under different pH conditions.

- Nova Hedwigia*. 249-256.
- Gutowski, A. (1989) Seasonal succession of scaled chrysophytes in a small lake in Berlin. *Beih. Nova Hedwigia* 95, 159-177.
- Hahn, A., A. Gutowski & U. Geissler (1996) Scale and bristle morphology of *Mallomonas tonsurata* (Synurophyceae) in cultures with varied nutrient supply. *Botanica Acta*, 109, 239-247.
- Hallfors, G. & S. Hallfors (1988) Records of Chrysophytes with siliceous scales (Mallomonadaceae and Paraphysomonadaceae ) from Finnish Island waters. *Hydrobiologia*, 161, 1-29.
- Harris, K. (1970) Imperfect forms and taxonomy of *Mallomonas*. *Journal of General Microbiology*, 61, 73- & in: Asmund, B., G. Cronberg, & M. Dürschmidt (1982) Revision of the *Mallomonas pumilio* group (Chrysophyceae). *Nord. J. Bot.* 2: 383-395.
- Harris, K. & D. E. Bradley (1957) An examination of scales and bristles of *Mallomonas* in the electron microscope using carbon replicas. *J. Roy. Microscop. Soc.* 76 (1,2), 37-46.
- Jo, B. Y., W. Shin, S. M. Boo, H. S. Kim & P. A. Siver (2011) Studies on ultrastructure and three- gene phylogeny of the genus *Mallomonas* (Synurophyceae). *Journal of Phycology*, 47, 415-425.
- Klaveness, D., J. Brate, V. Patil, K. Shalchian-Tabrizi, R. Kluge, H. R. Gislerod & K. S. Jakobsen (2011) The 18S and 28S rDNA identity and phylogeny of the common lotic chrysophyte *Hydrurus foetidus*. *European Journal of Phycology*, 46, 282-291.
- Kristiansen, J. (1975) Studies on Chrysophyceae of Bornholm. *Botanisk Tidsskrift*, 70, 126-142.
- (1986a) Silica-scale bearing Chrysophytes as environmental indicators. *British Phycological Journal*, 21, 425-436.
- (1986b) The ultrastructural bases of Chrysophyte systematics and phylogeny. *Crc Critical Reviews in Plant Sciences*, 4, 149-211.
- (1988a) Seasonal occurrence of silica-scaled Chrysophytes under eutrophic conditions. *Hydrobiologia*, 161, 171-184.

- (1988b) The problem of enigmatic chrysophytes. *Archiv Fur Protistenkunde*, 135, 9-15.
- Kristiansen, J. & J. F. Lind (1995) On the taxonomic relation between *Synura curtispina* and *S-favus* (Synurophyceae). *Nordic Journal of Botany*, 15, 443-447.
- Kristiansen, J. & H. R. Preisig (2007) Süßwasserflora von Mitteleuropa, Synurophyceae. *Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg*, 1, part 2.
- Kristiansen, J. & M. S. Vigna (1994) Tubular scales in *Synura* and possible origin of bristles in *Mallomonas* (Synurophyceae). *Phycologia*, 33, 67-70.
- Korshikov, A. A. (1929) Studies on Chrysomonads. I. *Arch. Protistenkd.* 67, 253-290.
- Kynčlová, A. (2009) Revize komplexu *Synura petersenii* Korshikov (Synurophyceae, Heterokontophyta) na základě syntézy molekulárních a morfologických dat. *Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze. Přírodovědecká fakulta. Katedra botaniky.*
- Kynclova, A., P. Skaloud & M. Skaloudova (2010) Unveiling hidden diversity in the *Synura petersenii* species complex (Synurophyceae, Heterokontophyta). *Nova Hedwigia*, 283-298.
- Lavau, S., G. W. Saunders & R. Wetherbee (1997) A phylogenetic analysis of the synurophyceae using molecular data and scale case morphology. *Journal of Phycology*, 33, 135-151.
- Leadbeater, B. S. C. (1984) Construction and assembly of the scale case in *Synura*. *British Phycological Journal*, 19, 195-196.
- Leadbeater, B. C. S. (1986) Scale case construction in *Synura Petersenii* Korsch. (Chrysophyceae). *Chrysophytes aspects and problems. 1. Chrysophyceae symposium.* 121-131.
- (1990) Ultrastructure and assembly of the scale case in *Synura* (Synurophyceae Andersen). *British Phycological Journal*, 25, 117-132.
- Leadbeater, B. S. C. & D. A. N. Barker (1995) Biomineralization and scale production in the Chrysophyta. *Chrysophyte Algae: Ecology, Phylogeny and Development.* 141-164.



- Němcová, Y. (2010) Ultrastruktura a taxonomie vybraných skupin řas. *Disertační práce. Univerzita Karlova v Praze. Přírodovědecká fakulta. Katedra botaniky.*
- Nicholls, K. H. (1987) The distinction between *Mallomonas-acaroides* var *acaroides* and *Mallomonas-acaroides* var *muskokana* var nov (Chrysophyceae). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 65, 1779-1784. in: Siver, P. A., A. M. Lott & A. P. Wolfe (2009) Taxonomic significance of asymmetrical helmet and lance bristles in the genus *Mallomonas* (Synurophyceae) and their discovery in Eocene lake sediments. *European Journal of Phycology*, 44, 447-460.
- (1990) The taxonomy of problematic *Mallomonas* species (Synurophyceae) 1. *Mallomonas-hindonii* and *Mallomonas-canina*. *Nordic Journal of Botany*, 10, 123-127.
- Nicholls, K. H. & J. F. Gerrath (1985) The taxonomy of *Synura* (Chrysophyceae) in Ontario with special reference to taste and odor in water-supplies. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 63, 1482-1493.
- Parke, M., Manton, & B. Clarke (1958) Studies on marine flagellates. IV. Morphology and microanatomy of a new species of *Chrysochromulina*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 37, 209. in: Kristiansen (1968b) The ultrastructural bases of Chrysophyte systematics and phylogeny. *Crc Critical Reviews in Plant Sciences*, 4, 149-211.
- Petersen, J. B. (1918) Om *Synura uvella* Stein og nogle andre Chrysomonadiner. *Vid. Medd. Dansk Naturh. Foren.* 69, 345- In: Kristiansen, J. (1986b): The ultrastructural basis of chrysophyte systematics and phylogeny. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 4, 149-211.
- Petersen, J. B. & J. B. Hansen (1956) On the scales of some *Synura* species. *Biol. Medd. Kgl. Dan. Vid. Selsk.* 23(2), 3-27.
- Pichrtová, M. & Y. Nemcova (2011) Effect of temperature on size and shape of silica scales in *Synura petersenii* and *Mallomonas tonsurata* (Stramenopiles). *Hydrobiologia*, 673, 1-11.
- Pipes, L. D. & G. F. Leedale (1992) Scale formation in *Tessellaria-volvocina* (Synurophyceae). *British Phycological Journal*, 27, 11-19.

- Pulz, O. & W. Gross (2004) Valuable products from biotechnology of microalgae. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 65, 635-648.
- Riisberg, I., R. J. S. Orr, R. Kluge, K. Shalchian-Tabrizi, H. A. Bowers, V. Patil, B. Edvardsen & K. S. Jakobsen (2009) Seven Gene Phylogeny of Heterokonts. *Protist*, 160, 191-204.
- Sandgren, C. D., S. A. Hall & S. B. Barlow (1996) Siliceous scale production in chrysophyte and synurophyte algae .1. Effects of silica-limited growth on cell silica content, scale morphology, and the construction of the scale layer of *Synura petersenii*. *Journal of Phycology*, 32, 675-692.
- Siver, P. A. (1999) Morphological observations of Synurophycean algae from some acidic habitats, including the description of a sub-specific taxon. *Nordic Journal of Botany*, 19, 121-127.
- Siver, P. A. & J. R. Glew (1990) The arrangement of scales and bristles on *Mallomonas* (Chrysophyceae) – a proposed mechanism for the formation of the cell covering. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 68, 374-380.
- Siver, P. A., J. S. Hamer & H. Kling (1990) Separation of *Mallomonas-duerrschmidtiae* sp.nov from *M-crassisquama* and *M-pseudocoronata* – Implications for paleolimnological research. *Journal of Phycology*, 26, 728-740.
- Siver, P. A., A. M. Lott & A. P. Wolfe (2009) Taxonomic significance of asymmetrical helmet and lance bristles in the genus *Mallomonas* (Synurophyceae) and their discovery in Eocene lake sediments. *European Journal of Phycology*, 44, 447-460.
- Siver, P. A. & L. J. Marsicano (1993) *Mallomonas-connensis* sp-nov, A new species of Synurophyceae a small New-England lake, USA. *Nordic Journal of Botany*, 13, 337-342.
- Siver, P. A. & M. S. Vigna (1997) The distribution of scaled chrysophytes in the delta region of the Parana River, Argentina. *Nova Hedwigia*, 64, 421-453.
- Skaloud P., A. Kynclova, O. Benada, O. Kofronova O. & M. Skaloudova (2012). Towards a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudocryptic species. *Phycologia* 51, 303-329.

- Skuja, H. (1956) Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer. *Nov. Act. Reg. Soc. Sci. Upsal. IV.* 16(3),1-404. in: Lavau, S., G. W. Saunders & R. Wetherbee (1997) A phylogenetic analysis of the synurophyceae using molecular data and scale case morphology. *Journal of Phycology*, 33, 135-151.
- Slankis, T. & S. P. Gibbs (1972) Fine-structure of mitosis and cell-division in Chrysophycean alga *Ochromonas-danica*. *Journal of Phycology*, 8, 243-&.
- Smol, J. P. (1985) The ratio of Diatom frustules to Chrysophycean statospores- a useful paleolimnological index. *Hydrobiologia*, 123, 199-208. in: Firsova, A. D., A. E. Kuzmina, I. V. Tomberg, T. G. Potemkina & Y. V. Likhoshway (2008) Seasonal dynamics of chrysophyte stomatocyst formation in the plankton of Southern Baikal. *Biology Bulletin*, 35, 507-514.
- (1995) Application of chrysophytes to problems in paleoecology. *Chrysophyte Algae: Ecology, Phylogeny, and Development*. 303- 330.
- Tyler, P. A., L. D. Pipes, R. L. Croome & G. F. Leedale (1989) *Tessellaria-volvocina* rediscovered. *British Phycological Journal*, 24, 329-337.
- Wee, J. L. (1982) Studies on the Synuraceae (Chrysophyceae) of Iowa. *Bibl. Phycol.* 62, 7-183 in Kristiansen, J. & J. F. Lind (1995) On the taxonomic relation between *Synura curtispina* and *S-favus* (Synurophyceae). *Nordic Journal of Botany*, 15, 443-447.
- (1997) Scale biogenesis in synurophycean protists: Phylogenetic implications. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 16, 497-534.
- (2001) Light microscopic observations of *Synura lapponica* (Synurophyceae). *Beihefte zur Nova Hedwigia* 122, 189–193.
- Wetherbee, R., M. Ludwig & A. Koutoulis (1995) Immunological and ultrastructural studies of scale development in *Mallomonas* and *Apedinella*. *Chrysophyte Algae: Ecology, Phylogeny and Development*, 165-178.
- Wujek, D. E. & J. Kristiansen (1978) Observations on bristle-production and scale-production in *Mallomonas-caudata* (Chrysophyceae). *Archiv Fur Protistenkunde*, 120, 213-221.

### **Internetové zdroje k obrázkům:**

Anonymous, *Planktonweb* (28.04. 2012)

[http://www.hib.no/avd\\_al/naturfag/plankton/english/plankton/plankton-algae/golden\\_algae/mallomonas\\_300.jpg](http://www.hib.no/avd_al/naturfag/plankton/english/plankton/plankton-algae/golden_algae/mallomonas_300.jpg), Bergen University Collegen, Faculty of Education

Bourland, W. *Encyclopedia of Life* (28.04. 2012)

<http://eol.org/pages/917530/overview>, John D. and Catherine T. MacArthur Foundation & Alfred P. Sloan Foundation

Škaloudová, M. *Silica-scaled Chrysopytes of Europe* (12.03. 2012)

[http://chrysophytes.eu/species/pumilio\\_pumilio](http://chrysophytes.eu/species/pumilio_pumilio), Charles University in Prague