Univerzita Karlova

Pedagogická fakulta

Katedra biologie a environmentálních studií

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Streptofytní řasy se zaměřením na třídu Zygnematophyceae

Streptophytic algae with a focus on the class Zygnematophyceae

Jan Špička

Vedoucí práce: RNDr. Zdeněk Soldán, CSc.

Studijní program: Výchova ke zdraví se zaměřením na vzdělání

Studijní obor: B VZ-BI

2024

Odevzdáním této bakalářské práce na téma Streptofytní řasy se zaměřením na třídu Zygnematophyceae potvrzuji, že jsem ji vypracoval pod vedením vedoucího práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále potvrzuji, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze, 12. 4. 2024

Tímto bych rád poděkoval RNDr. Zdeňku Soldánovi, CSc. za cenné rady při vedení mé bakalářské práce. Dále bych chtěl poděkovat Mgr. Janu Šťastnému, Ph.D., za pomoc s výběrem odborné literatury a celému algologickému oddělení Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. Dík patří i celé katedře biologie a environmentalistiky Pedagogické fakulty Univerzity Karlovy.

ABSTRAKT

Tato bakalářská práce se zabývá streptofytními řasami, přičemž zvláštní pozornost je věnována třídě Zygnematophyceae. Práce je pojata jako literární rešerše, která si klade za cíl shrnout současné poznatky o streptofytních řasách a zejména pak o třídě Zygnematophyceae. Dále práce uvádí na pravou míru fylogenetické vztahy uvnitř této skupiny, které se v historii jevily jako problematické. Práce se zaměřuje zejména na popis, ekologii a taxonomii streptofytních linií, zároveň je kladen důraz na význam těchto skupin při studiu tzv. terestrizace, tedy kolonizace souše. Významnou součástí této práce je poukázání na ekologickou a evoluční roli streptofytních řas, zejména v kontextu jejich adaptace na suchozemské prostředí.

Vedlejším cílem práce je poukázat na problémy spojené s celou heterogenní a nejednotně definovanou skupinou řas. Práce upozorňuje na fakt, že řasy nejsou monofyletickou skupinou, jelikož zahrnují různé fylogenetické a taxonomické linie.

Tato práce může sloužit jako základ pro další výzkum v oblasti algologie, a tudíž přispívat k lepšímu pochopení a orientaci v problematice procesu terestrizace. Také naznačuje potřebu více fylogenetických studií, které povedou k lepšímu pochopení evoluce streptofytní linie. Práce může sloužit také jako podklad pro další výstupy s podobným tématem, protože shrnuje nejnovější fylogenetické vztahy uvnitř streptofytní linie, a tudíž ulehčuje rešeršní práci dalším autorům v této oblasti výzkumu.

KLÍČOVÁ SLOVA

algologie, fylogeneze, literární rešerše, řasy, spájivé řasy, terestrizace

ABSTRACT

This bachelor's thesis deals with streptophyte algae, with special attention given to the class Zygnematophyceae. The thesis is written as a literature review, aiming to summarize existing knowledge about streptophyte algae, particularly focusing on the class Zygnematophyceae. Additionally, the thesis elucidates the phylogenetic relationships within this group, which historically have been challenging. The thesis primarily focuses on the description, ecology, and taxonomy of streptophyte lineages, emphasizing their significance in the study of terrestrialization, or the colonization of land. A significant part of this thesis is therefore to highlight the ecological and evolutionary role of streptophyte algae, especially in the context of their adaptation to terrestrial environments.

An additional aim of the thesis is to address the issues associated with the group of algae, given their inconsistent definition. The thesis points out that algae do not form a monophyletic group, as they encompass various taxonomic lineages.

This thesis can serve as a foundation for further research in the field of algology, thereby contributing to a better understanding and orientation in the process of terrestrialization. It also indicates the need for more phylogenetic studies to enhance understanding of the evolution of the streptophyte lineage. Furthermore, the thesis can serve as a basis for future work on similar topics, as it summarizes the latest phylogenetic relationships within the streptophyte lineage, thus facilitating research for other authors in this area of study.

KEYWORDS

algology/phycology, algae, conjugating green algae, literary review, phylogeny, terestrization

Obsah

Úvod ... 1

1 Řasy ... 3

1.1 Buňka řas ... 5

1.2 Morfologie řas ... 6

2 Streptophyta ... 8

2.1 Fylogeneze ... 8

2.1.1 Chlorophyta a Streptophyta ... 10

2.1.2 Klíčové rozdíly mezi skupinami Streptophyta a Chlorophyta ... 10

2.1.3 Diverzifikace skupin Chlorophyta a Streptophyta ... 13

2.2 Znaky streptofytních řas ... 13

2.3 Třída Mesostigmatophyceae ... 14

2.3.1 Druh *Mesostigma viride* ... 15

2.4 Třída Chlorokybophyceae ... 16

2.4.1 Druh *Chlorokybus atmophyticus* ... 16

2.4.2 Rod *Spirotaenia* ... 17

2.5 Třída Klebsormidiophyceae ... 18

2.5.1 Rod *Klebsormidium* ... 18

2.5.2 Rod *Entransia* ... 20

2.6 Třída Charophyceae (parožnatky) ... 20

2.6.1 Historie ... 20

2.6.2 Popis ... 21

2.6.3 Ekologie ... 21

2.6.4 Rozmnožování ... 21

2.6.5 Kalcifikace ... 22

2.7 Třída Coleochaetophyceae (štětinatky) 23
2.7.1 Popis 23
2.7.2 Ekologie 24
2.7.3 Rozmnožování 24
3 Třída Zygnematophyceae (spájivé řasy, spájivky) 26
3.1 Buněčná stavba 27
3.1.1 Buněčná stěna a slizová pochva 27
3.1.2 Chloroplasty 28
3.2 Rozmnožování 29
3.2.1 Podrobnější popis skalariformní konjugace u rodu *Spirogyra* 33
3.3 Ekologie 35
3.4 Fosilní záznamy 36
3.5 Taxonomie 37
3.6 Řád Spirogloeales 40
3.7 Řád Serritaeniales 41
3.7.1 Rod *Serritaenia* 41
3.8 Řád Zygnematales 43
3.8.1 Rod *Zygnema* (jařmatka) 43
3.9 Řád Spirogyrales 45
3.9.1 Rod *Spirogyra (*šroubatka*)* 45
3.10 Řád Desmidiales (krásivky) 47
3.10.1 Popis 48
3.10.2 Rozmnožování 49
3.10.3 Ekologie 51
4 Kolonizace souše 53

Závěr 57

Seznam použitých informačních zdrojů 59

Úvod

Algologie neboli věda zabývající se studiem řas má v Čechách dlouhou a bohatou historii, která sahá až do 19. století. Jedním z prvních průkopníků v této oblasti výzkumu byl český přírodovědec Karel Bořivoj Presl (1794–1852), který se zajímal o ekologii a rozšíření řas v české přírodě. Algologie poté pronikla i do jiných vědeckých disciplín, jako jsou hydrobiologie nebo obecná ekologie. V současné době je Česká republika stále aktivním centrem pro výzkum řas a čeští algologové jsou jedni z nejlepších ve svém oboru na světě. Studium řas však není pouze vědeckou disciplínou, ale například i zdrojem inspirace pro umělce, kteří si zamilovali např. skupinu nádherných krásivek díky jejich symetrii nebo rozsivek díky jejich tvarové rozmanitosti.

Téma zaměřené na skupinu Streptophyta jsem si vybral z toho důvodu, že tuto linii považuji za extrémně důležitou a zároveň málo studovanou v porovnání s ostatními zelenými řasami. Tato druhově nejpočetnější skupina zelených rostlin (Viridiplantae) v sobě skrývá i dnešní suchozemské rostliny. Studium této linie je tedy klíčové pro pochopení, jak vznikly mechorosty, přesličky, plavuně, kapraďorosty a později i cévnaté rostliny. Přechod na souš, nazývaný též jako proces terestrizace, není ojedinělý a došlo k němu evidentně vícekrát v průběhu evoluce, ale nikdy se suchozemské formy nevyvinuly v tak rozmanité a diverzifikované organismy – cévnaté rostliny jako právě ze streptofytních řas a zejména ze třídy Zygnematophyceae. Studium fyziologických adaptací, které vedly k úspěšnému přechodu na souš, vyžaduje pozornost, protože představuje naprosto klíčové a aktuální téma. Stresové faktory jako vysoušení, osmotický tlak nebo změny teplot ovlivňují funkci buněčných struktur a fotosyntetického aparátu. Detailní porozumění těmto adaptacím může poskytnout klíč k úspěšné predikci chování streptofytních řas v různých ekosystémech a tím i k jejich lepší ochraně.

Cílem mojí bakalářské práce je sumarizovat poznatky právě o této skupině s důrazem na třídu Zygnematophyceae. Vedlejším cílem je poté objasnit, co jsou řasy za skupinu a proč je důležité je studovat v kontextu evoluce cévnatých rostlin. Obsah práce může představovat souhrn informací, který mohou další zájemci využít ke svým vlastním výstupům. V celé práci, jež je psána systematicky podle nejnovějších poznatků v oblasti taxonomie, zmiňuji důležité aspekty klíčové v procesu terestrizace. První kapitola uvádí čtenáře do problematiky

a pojednává obecně o řasách. Druhá kapitola se komplexně zabývá streptofytní linií. Třetí a zároveň nejobsáhlejší kapitola – Zygnematophyceae – představuje jakési „gró“ celé práce. Kapitola je členěna podle nejnovějšího systému, kde se tato třída dělí do pěti řádů, který vytvořili Hess et al. (2022). Poslední závěrečná kapitola je věnována procesu terestrizace, přičemž se věnuji především fyziologickým adaptacím, které v tomto procesu sehrály klíčovou roli.

1 Řasy

Název algae (řasy) byl poprvé představen Carlem von Linném v roce 1753 (Sahoo & Seckbach, 2015). Linné navrhl členění na neživou přírodu (horniny, minerály apod.) a na živé organismy představované rostlinou a živočišnou říší. Řasy v tuto chvíli spadaly do jedné z rostlinných tříd – Cryptogamia (tajnosnubné) (Kaštovský & Juráň, 2016). Když byl na konci 17. století vynalezen první mikroskop, začalo se více pochybovat o zařazení mikroskopických organismů, a to včetně řas a sinic. Tyto organismy začaly být svým zařazením problematické (Kaštovský & Juráň, 2016). Ernest Haeckel (1834–1919) vytvořil skupinu Protista, kam zahrnul všechny organismy, které mají organizaci pouze na úrovni buňky (jednotlivé buňky nebo kolonie buněk). Díky fylogenetickým stromům od E. Haeckela se ukázala heterogenita skupiny řas a jejich problematické taxonomické zařazení (Kaštovský & Juráň, 2016).

Řasy však zahrnují jak eukaryotické (většina linií), tak i prokaryotické organismy, kam se řadí pouze sinice (Cyanobacteria) (Bellinger & Sigee, 2010).

Označení názvem „řasy“ se používá pro všechny organismy, které se vyznačují jistými znaky (jednoduché organismy bez diferenciace na kořeny, stonek a listy, primární autotrofie apod.) (Bellinger & Sigee, 2010).

Řasy však nejsou homogenní taxonomickou skupinou, ale sestávají z více taxonomických kategorií.

Podle Kaštovského a Juráňe (Kaštovský & Juráň, 2016) představují řasy buď biologickou skupinu, kde mají organismy společné klíčové vlastnosti (organizace těla na úrovni stélky, schopnost fotosyntézy), nebo skupinu ekologickou (řasová oddělení si vytvořila podobné ekologické adaptace a osídlila podobné biotopy). Řasy nelze považovat za taxonomickou skupinu, protože neexistuje žádný společný předek pro všechna řasová oddělení (Kaštovský & Juráň 2016).

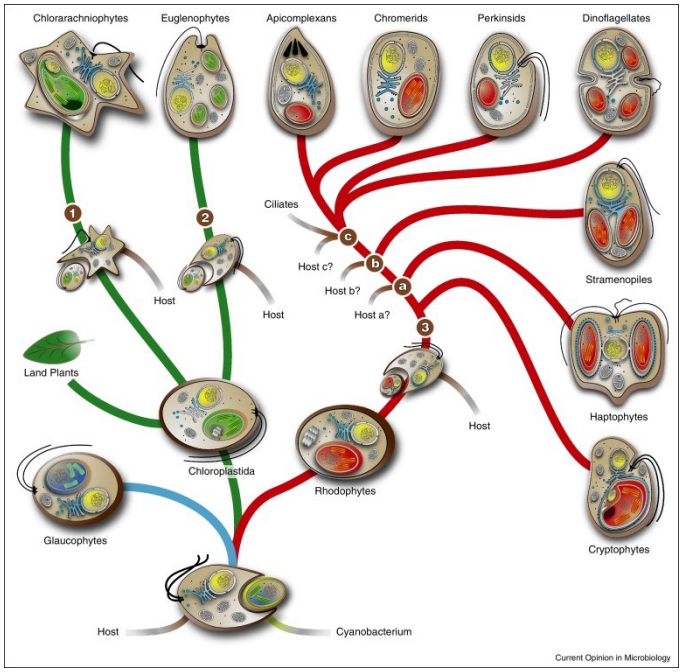
Například podle fylogenetického stromu od Burkiho et al. (Burki et al., 2019) se organismy patřící mezi řasy vyskytují v superskupinách Archaeplastida, Haptista, Cryptista, TSAR a Excavata (viz kapitola 2.1). Dále se do řas řadí i sinice (Cyanobacteria), které jsou prokaryotické organismy. Také se v české odborné literatuře často používá slovní spojení

„sinice a řasy“. Sinice jsou vyčleněny jako prokaryotické organismy, zatímco řasy jsou zde uchopené pouze jako eukaryotické (Kalina & Váňa, 2005).

Věda, která se zabývá těmito organismy, se nazývá algologie nebo fykologie (Sahoo & Seckbach, 2015). Řasy jsou bezcévné fotoautotrofní organismy produkující kyslík pomocí svého fotosyntetického aparátu, provádí tzv. oxygenní fotosyntézu (Lee, 2008), nebo výjimečně sulfurogenní (anoxygenní) fotosyntézu v případě sulfurogenních sinic (Scott & Brad, 2004). Mohou být jednobuněčné i mnohobuněčné, zároveň mohou mít v buňce jedno nebo více jader. Velikostně se pohybují od 1 μm do desítek metrů (Sahoo & Seckbach, 2015).

Tyto organismy se nachází většinou ve vodním prostředí, ale můžeme je najít na mnoha dalších stanovištích (půda, kmeny stromů, sníh, led, stanoviště vytvořená člověkem atd.). Existují i zástupci, kteří se vyskytují na místech, kde ostatní organismy nežijí, a jsou zde vystaveni velkému stresu (například ledovce, pouště, solná jezera) (Sahoo & Seckbach, 2015). Ve většině těchto habitatů řasy plní funkci takzvaných primárních producentů, a tudíž stojí na začátku potravního řetězce (Lee, 2008).

Základní linie řas ze skupiny Archaeplastida, kam patří i podskupina Streptophyta, vznikly nejspíše primární endosymbiózou, kdy eukaryotická buňka, již mající mitochondrii, pohltila sinicovou buňku (Archibald, 2015). Tato buňka však nebyla plně strávena a koevolucí se z ní stala organela – plastid. Ostatní skupiny řas (např. Dinophyta, Haptophyta, Cryptophyta, Euglenophyta) vznikly nejspíše podobně sekundární, nebo i následnými endosymbiózami (terciální apod.) (Zimorski et al., 2014), kdy došlo k pohlcení buněk ruduch (v případě např. skupiny Cryptophyta) nebo zelených řas (v případě např. skupiny Euglenophyta) (viz Obr. 1) (Šimek, 2019).



Obr. 1 – Evoluce plastidu (Zimorski et al., 2014).

1.1 Buňka řas

Řasy se v tradičním, širším pojetí řadí jak mezi eukaryotické, tak i prokaryotické organismy (Bellinger & Sigee, 2010).

Eukaryotické organismy řazené mezi řasy obsahují pravé jádro, které je nejdůležitější strukturou v buňce, protože je nositelem většiny genetické informace. Obklopují jej dvě membrány s póry, mající za úkol ochranu a komunikaci mezi jádrem a ostatními buněčnými strukturami. Dále v eukaryotické buňce nalezneme například endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, mitochondrie a plastidy (Alberts et al., 1998).

Eukaryotický bičík je specializovaná struktura, která se skládá z mikrotubulů a dyneinů. Tato struktura je evolučně velice konzervovaná a svoje složení téměř nemění. Řasy využívají bičík především k pohybu a lovu potravy (Lee, 2008).

Bičík u řas nám může také napovědět, do jaké taxonomické skupiny řasa patří. Existují bičíky izokontní (bičíky jsou stejně dlouhé) a heterokontní (bičíky jsou různě dlouhé), polyciliátní (organismus s více než dvěma bičíky) a biciliátní (organismus s pouze dvěma bičíky) (Kalina & Váňa, 2005).

Eukaryotické řasy obsahují též mitochondrie, což jsou semiautonomní organely, které mají svoji vlastní genetickou informaci, a nejsou tudíž plně závislé na jádru (Alberts et al., 1998). Mitochondrie postupem času ztrácí svoji genetickou informaci a kódují méně genů, za to je zodpovědný EGT (endosymbiotický genový transport) (Gray, 2012; Lang et al., 1999). Ne každý eukaryotický organismus musí mít mitochondrie. Například rod *Monocercomonoides* disponuje místo mitochondrií hydrogenozomy a mitozomy (Karnkowska et al., 2016). Mitochondrie v evoluci pravděpodobně vznikly pohlcením α-proteobakterie hostitelskou buňkou (Archibald, 2015). Struktura mitochondrie může sloužit i jako taxonomický znak (Leipe et al., 1994).

Eukaryotické řasy disponují i chloroplasty, což jsou též semiautonomní organely s vlastním genomem. Chloroplasty nejspíše vznikly endosymbiózou, kdy hostitelská buňka pohltila sinici (Shiratori et al., 2019). Tato organela umožňuje získávat energii přímo ze slunečního záření a produkovat jako vedlejší produkt kyslík (Alberts et al., 1998).

Některé organismy obsahují v chloroplastech pyrenoid (bílkovinové tělísko obsahující enzym RuBisCO). Velikost pyrenoidu se odvíjí od množství přítomného enzymu (Lee, 2008).

1.2 Morfologie řas

Velikost a tvar stélky se u řas různí. Do řas patří organismy mikroskopické i makroskopické. Za nejmenší řasu na světě se považuje druh *Osterococcus tauri* (0,8–1,1 μm), jednobuněčná řasa ze skupiny Chlorophyta (Slapeta et al., 2006). Oproti tomu řasy (chaluhy) v kelpových lesích dosahují až kolem 60 m délky (Sahoo & Seckbach, 2015). Řasy mohou být jednobuněčné i mnohobuněčné, pohyblivé i nepohyblivé, jednojaderné i mnohojaderné. Jednobuněčné řasy mohou tvořit různé druhy kolonií.

Kalina a Váňa (2005) rozdělují řasy podle typu stélky do devíti skupin:

a) bičíkovci (např. rod *Chlamydomonas*)
b) rhizopodová buňka (např. rod *Chrysamoeba*)
c) kapsální buňka (např. rod *Tetraspora*)
d) kokální buňka (např. rod *Chlorella*)
e) trichální stélka (např. rod *Klebsormidium*)

f) heterotrichální stélka (např. rod *Draparnaldia*)

g) parenchymatická stélka (např. rod *Laminaria*)

h) sifonokladální stélka (např. rod *Cladophora*)

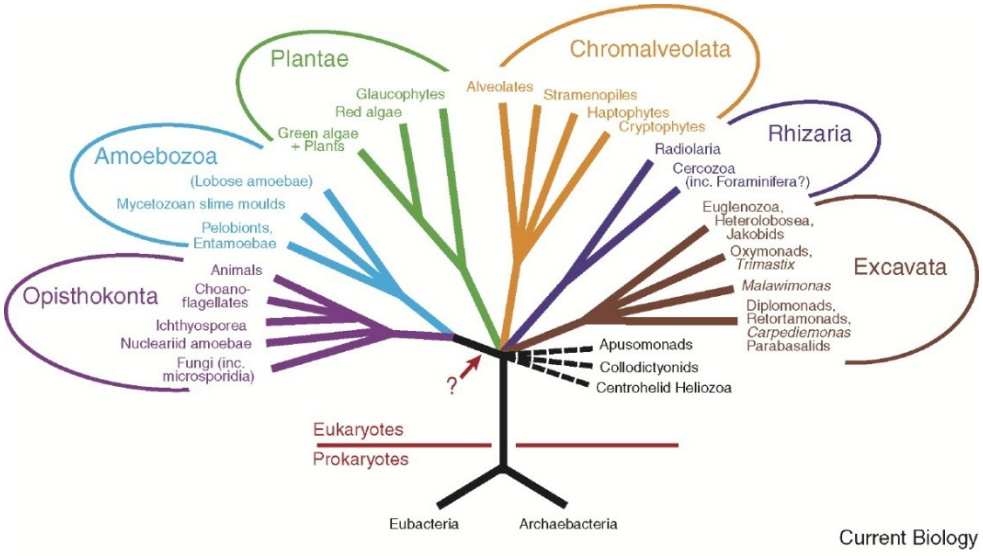
i) sifonální stélka (např. rod *Caulepra*)

2 Streptophyta

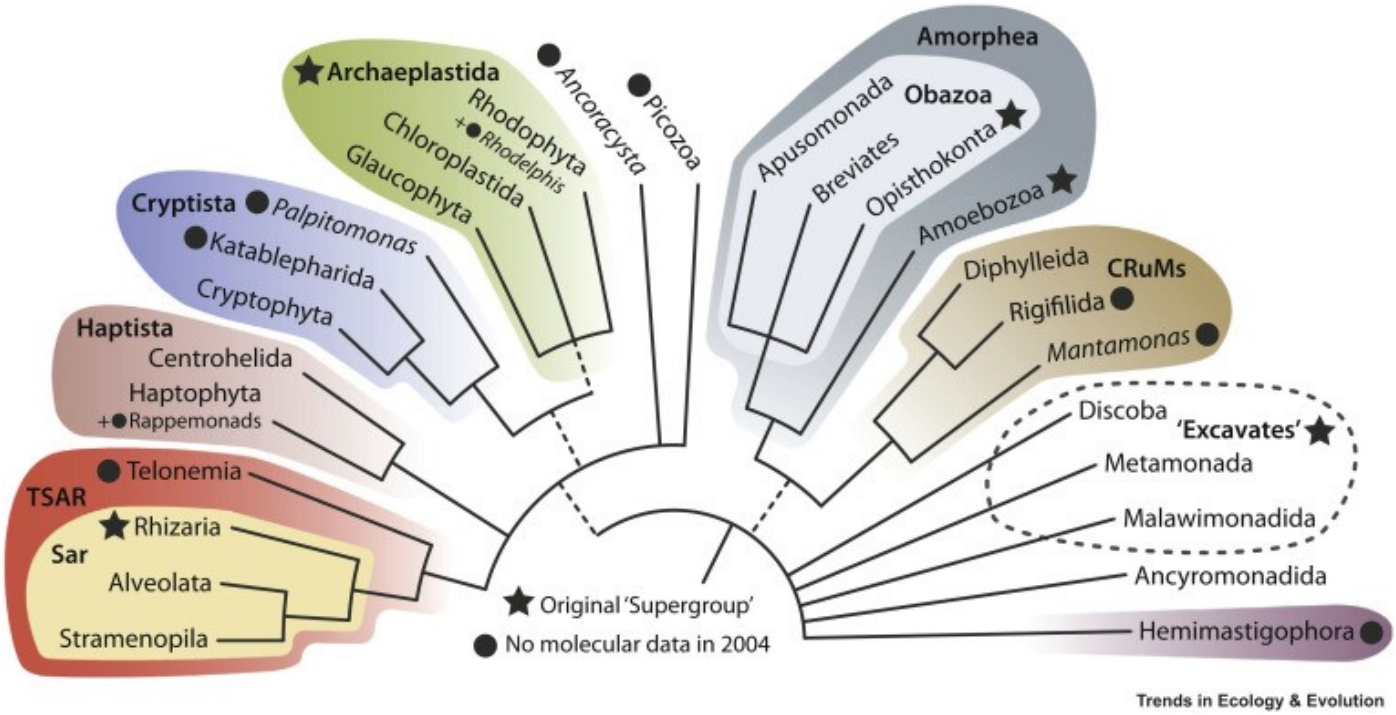
Tato skupina zahrnuje parafyletickou směs zelených řas a suchozemských rostlin (Embryophyta) (Leliaert et al., 2012). Streptophyta je počtem taxonů a rozšířením největší skupina zelených rostlin (Lee, 2008). Morfologicky jsou organismy v této skupině výrazně odlišné. Řadí se sem organismy jednobuněčné až komplexně mnohobuněčné. Většina zástupců skupiny Streptophyta se vyskytuje ve sladkovodních či terestrických ekosystémech (Leliaert et al., 2012). Studium streptofytních řas nám pomáhá primárně pochopit přechod rostlin na souš a evoluci suchozemských rostlin (Becker & Marin, 2009; Leliaert et al., 2012).

2.1 Fylogeneze

Před přibližně 1,8 miliardou let došlo k primární endosymbióze. V tomto procesu pohltil nefotosyntetizující eukaryot sinici (nejspíše z rodu *Synechococcus*) (Archibald, 2015). Tak vznikl primární plastid. Tento plastid najdeme u superskupiny Archaeplastida (viz Obr. 1), která v sobě zahrnuje podskupiny Rhodophyta (ruduchy), Glaucophyta a Viridiplatae (zelené rostliny) (Adl et al., 2005; Graham et al., 2009; Simpson & Roger, 2004). Obr. 2 popisuje dřívější rozdělení podle Simpsona a Rogera (2004).



Obr. 2 – Fylogenetický strom rozdělující eukaryotické organismy do šesti superskupin (Simpson & Roger 2004).



Obr. 3 – Nový eukaryotický strom, vypracovaný podle fylogenetických studií (Burki et al., 2019).

Podle nového rozdělení (Burki et al., 2019) (viz Obr. 3) se Archaeplastida dělí na Rhodophyta (plus sesterský rod *Rhodelphis*), Glaucophyta a Chloroplastida (neboli Viridiplantae).

Obr. 3 popisuje jeden z nejnovějších eukaryotických stromů s nynějšími superskupinami dle Burkiho et al. (Burki et al., 2019). Barevně označené skupiny jsou nynější superskupiny, zatímco hvězdičky (například u Ophistokonta) označují superskupiny, které platily dříve, např. dle Simpsona a Rogera (Simpson & Roger, 2004). Z obrázku vyplývá, že jedinou superskupinou, kterou Burki et al. (2019) zachoval, je superskupina Archaeplastida. Přerušované linky označují linie/skupiny, u nichž dodnes není jasná jejich monofyletičnost (platí i pro superskupinu Archaeplastida) (Burki et al., 2019).

Superskupina Archaeplastida v novějším pojetí zahrnuje tedy následující tři linie:

a) Glaucophyta

Tyto řasy mají na rozdíl od ostatních zachovanou peptidoglykanovou buněčnou stěnu u svých plastidů (jejich chloroplasty se nazývají cyanely) (Price et al., 2017). Typickým zástupcem he například druh *Glaucocystis nostochinearum* (Archibald, 2015).

b) Rhodophyta (ruduchy) a rod *Rhodelphis*

Rhodophyta (ruduchy) se nejčastěji vyskytují v mořích. Jejich chloroplast je obalený dvěma membránami. Organismy patřící do skupiny ruduch se vyznačují hlavně tím, že jim v životním cyklu chybí bičíkaté stádium (Kalina & Váňa, 2005). Rod *Rhodelphis* náleží do skupiny Rhodelphidia. Jedná se o sesterskou skupinu ke skupině Rhodophyta. Tento rod totiž zahrnuje heterotrofní bičíkovce, kteří ale mají nefotosyntetický primární plastid. Rod *Rhodelphis* zahrnuje druhy *R. marinus* a *R. limneticus* (Prokina et al., 2023).

c) Chloroplastida (zelené rostliny)

Chloroplastida (neboli Viridiplantae) je vědecké označení pro zelené rostliny. Tato monofyletická skupina zahrnuje Chlorophyta, Streptophyta (do které patří streptofytní řasy a Embryophyta) a novou skupinu – Prasinodermophyta (Li et al., 2020). Přibližně před 700 miliony lety zde zřejmě došlo k diverzifikaci dvou hlavních skupin – Chlorophyta a Streptophyta (Becker, 2012).

2.1.1 Chlorophyta a Streptophyta

Když před přibližně 700 miliony lety došlo k diverzifikaci linií Streptophyta a Chlorophyta, streptofytní řasy už disponovaly výhodou, díky níž kolonizovaly úplně nový typ prostředí – souš (Becker, 2012). Ještě před tímto rozdělením se podle nových poznatků oddělila skupina Prasinodermophyta (Li et al., 2020).

Nejdříve oddělená linie – Prasinodermophyta – obsahuje pouze dvě třídy: Palmophyllophyceae a Prasinodermophyceae (Li et al., 2020). Chlorofytní linie sestává z 11 tříd – Ulvophyceae, Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Chlorodendrophyceae, Pedinophyceae, Chloropicophyceae, Picocystophyceae, Mamiellophyceae, Pyramimonadophyceae, Pycnococcaceae a Nephroselmidophyceae (Bowles et al., 2022). Streptofytní linie zahrnuje pouze sedm tříd – Embryophyta, Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae, Charophyceae, Klebsormidiophyceae, Chlorokybophyceae a Mesostigmatophycaee (Bowles et al., 2022).

2.1.2 Klíčové rozdíly mezi skupinami Streptophyta a Chlorophyta

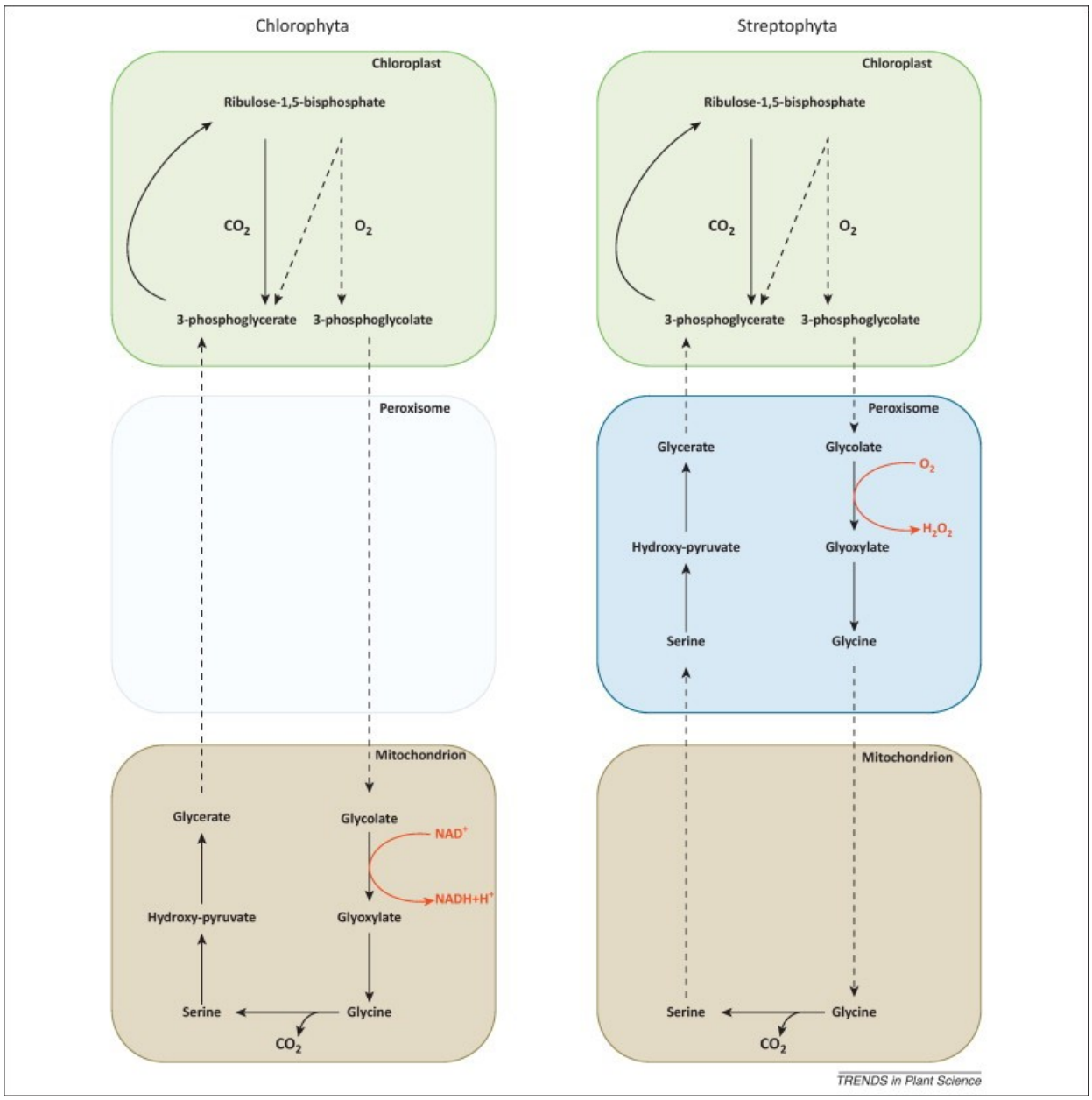
Asi nejvýznamnějším rozdílem mezi streptofytními a chlorofytními řasami je původní výskyt těchto organismů a místo jejich vzniku. Skupina Chlorophyta se vyvinula v moři,

zatímco Streptophyta ve sladkovodním prostředí (Becker, 2012). Brzká adaptace na stres u streptofytních řas nejspíš souvisí s jejich pozdějším úspěchem při kolonizaci souše (Becker, 2012).

Další aspekt, ve kterém se tyto skupiny odlišují, je jaderné dělení (mitóza). Chlorophyta mají ve většině mitózu uzavřenou (jaderný obal přetrvává v průběhu jaderného dělení) a Streptophyta mitózu otevřenou (což mají společné se suchozemskými rostlinami) (Graham et al., 2009). Další odlišností je přítomnost fragmoplastu (podobného jako u suchozemských rostlin), primárních plasmodesmů a buněčných plátů (cell plates) u skupiny Streptophyta. U skupiny Chlorophyta najdeme fykoplast (Graham et al., 2009).

Dalším významným rozdílem je odlišná fotorespirace (Simon et al., 2006; Stabenau & Winkler, 2005). Chlorophyta používají mitochondriální glykolát dehydrogenázu na oxidaci glykolátu. Vyprodukované NADH je ihned použito na respiraci. Na druhou stranu Streptophyta používají peroxizomální glykolát oxidázu, ta produkuje peroxid vodíku (H_2O_2), který je přetvořen na vodu (H_2O) a kyslík (O_2) pomocí peroxizomální katalázy (viz Obr. 4) (Stabenau & Winkler, 2005; Becker, 2013).

Tento rozdíl je dán skutečností, že chlorofytní linie si vybírá cestu, kde více šetří energii. Streptophyta volí cestu s vyšším metabolickým tokem. Obě linie mají výhradně jeden typ fotorespirační dráhy, což dokládá, že tato vlastnost se vyvinula v době, kdy se skupiny Chlorophyta a Streptophyta rozdělily (Stabenau & Winkler, 2005).



Obr. 4 – Fotorespirační cesty u Chlorophyta a Streptophyta. Hlavní odlišnosti jsou zakreslené červeně (Becker, 2012).

2.1.3 Diverzifikace skupin Chlorophyta a Streptophyta

Před diverzifikací bylo období, kterému někteří autoři říkají „boring billion“ (1800–700 mil. let) (Pierrehumbert et al., 2011). Považuje se za monotńní, protože klima na naší planetě bylo velmi stálé (Pierrehumbert et al., 2011). Záhy následovalo období zhruba 150 milionů let, kdy nastaly tři doby ledové (kryogenní geologické období – kryogén). V kryogénu nastala i období, kdy planeta Země zamrzla i v nízkých zeměpisných šířkách (hard snowball states) (Pierrehumbert et al., 2011). Horní limit diverzifikace streptofytní a chlorofytní linie se shoduje se Sturtovským zaledněním (Sturtian glaciation), které proběhlo zhruba před 720 miliony lety. Jedná se právě o výše zmíněný stav, kdy zamrzly i nižší zeměpisné šířky (Pierrehumbert et al., 2011). Toto období bylo nejspíše způsobeno poklesem atmosférického oxidu uhličitého (CO_2). Jeho koncentrace byla před Sturtovským zaledněním 10× vyšší než dnes (Pierrehumbert et al., 2011). Oproti tomu koncentrace atmosférického kyslíku byla 10× menší než dnes (Canfield, 2005). V těchto podmínkách nejspíš nebyla fotorespirace hlavním problémem pro řasy (Vats et al., 2011). Podle Beckera (Becker, 2012) z toho vyplývá, že k rozdělení chlorofytní a streptofytní linie (a to zejména jejich fotorespirací) došlo právě během Sturtovského zalednění. Rozdílné fotorespirační cesty bylo nutné hledat, a to právě kvůli poklesu koncentrace oxidu uhličitého (Becker, 2012). Chlorophyta se vyvinuly pod ledem v moři, kde byl nedostatek světla, a tak jejich fotorespirační cesta klade důraz na šetření energie. Streptophyta se vyvinuly nejspíše v malých sladkovodních tůňkách, které se tvořily na ledu. V těchto podmínkách nebyly streptofytní řasy limitovány energií a mohla se u nich vyvinout fotorespirace přes peroxizomální glykolát oxidázu (Becker, 2012).

2.2 Znaky streptofytních řas

Streptophyta představují největší skupinu zelených rostlin, co do počtu taxonů i celkového rozšíření. Jedná se o většinově sladkovodní/terestrické organismy, které mohou být jednobuněčné (např. rod *Mesostigma*), vláknité (např. rod *Spirogira*) nebo mohou dokonce tvořit mnohobuněčné makroskopické sktruktury (např. rod *Chara*) (Lee, 2008).

Chloroplasty nacházející se v streptofytních řasách obsahují tylakoidy, které se seskupují v pravých granech. Tyto organismy mají většinou kombinaci chlorofylů a, b (Kalina & Váňa, 2005). Streptophyta používají peroxizomální glykolát oxidázu, ta produkuje peroxid

vodíku (H_2O_2), který je přetvořen na vodu (H_2O) a kyslík (O_2) pomocí peroxizomální katalázy (Stabenau & Winkler, 2005).

U této skupiny můžeme najít otevřenou mitózu (vřeténko je zachováno v telofázi). Dceřiné protoplasty odděluje fragmoplast, který napomáhá vzniku příčné přehrádky (Graham et al., 2009; Kalina & Váňa, 2005). Fragmoplast se vyskytuje pouze u Embryophyt a vyšších streptofytních řas (ZCC – Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae, Charophyceae), kterým se souhrnně někdy říká Fragmoplastophyta (de Vries & Rensing, 2020; Nishiyama et al., 2018). Většina skupin patřících do skupiny Streptophyta využívá jako svoji zásobní látku škrob (Šimek, 2019). V evolučně starších skupinách (Mesostigmatophyceae, Klebsormidiophyceae, Coleochaetophyceae) se vyskytují bičíkaté buňky (zoospory), které slouží k nepohlavnímu rozmnožování (Kalina & Váňa, 2005).

V třídách Mesostigmatophyceae, Klebsormidiophyceae a Chlorokybophyceae není pohlavní proces znám a popsán. Naopak u zástupců tříd Zygnematophyceae, Coleochaetophyceae a Charophyceae popsán je, avšak životní cykly jsou v těchto skupinách popsány pouze nekompletně (Tsuchikane & Sekimoto, 2018). Modelovým organismem za třídu Zygnematophyceae (spájivé řasy) je rod *Closterium*, který se považuje za rod nejbližší ke skupině Embryophyta (suchozemské rostliny) (Tsuchikane & Sekimoto, 2018). U rozmnožování řas ze třídy Zygnematophyceae nejsou přítomny bičíkaté buňky, ale pohlavní rozmnožovaní zde probíhá pomocí konjugace. Proto se tyto organismy ve starší literatuře označovaly jako Conjugatophyceae (Tsuchikane & Sekimoto, 2018).

Do skupiny Streptophyta se řadí šest řasových tříd a skupina Embryophyta. Evolučně nejstarší skupiny jsou Mesostigmatophyceae (skupina nejblíže sesterské linii Chlorophyta), Klebsormidiophyceae a Chlorokybophyceae, tyto skupiny jsou souhrnně označované jako KCM skupina (Domozych & Bagdan, 2022). Jako evolučně mladší skupiny se uvádějí Coleochaetophyceae, Zygnematophyceae a Charophyceae, společně často označované jako ZCC skupina (de Vries et al., 2016; Domozych & Bagdan, 2022).

2.3 Třída Mesostigmatophyceae

Mesostigmatophyceae je třída streptofytních řas, patřící do KCM skupiny (Domozych & Bagdan, 2022). Tato skupina byla dříve řazena pod Prasinophyceae, od kterých se ale

odlišuje stavbou bičíkového aparátu. První zmínka o této skupině pochází od Marina a Melkoniana (Marin & Melkonian, 2000), kteří tuto skupinu detekovali pomocí porovnávání SSU rRNA sekvencí různých streptofytních řas. Podle starší literatury třída obsahovala dva řády, a to Mesostigmatales s druhem *Mesostigma viride* a Chaetosphaeridiales s rodem *Chaetosphaeridium* (Kalina & Váňa, 2005; Marin & Melkonian, 2000). Dnes již víme, že rod *Chaetoshaeridium* patří do třídy Coleochaetophyceae, tudíž třída Mesostigmatophyceae obsahuje pouze jeden druh – *M. viride* (Turmel et al., 2019).

Zástupci třídy Mesostigmatophyceae jsou volně žijící bičíkovci. Jejich bičíkový aparát obsahuje kinetosomy, které nesou mikrotubulární kořeny. V bičíkovém aparátu je též vyvinuta MLS (= multi layered structure). Chloroplast je miskovitý a je zde přítomné stigma. U této třídy můžeme pozorovat pyrenoid spojený s peroxizomem. Na povrchu buňky jsou dvě vrstvy šupin (Kalina & Váňa, 2005).

2.3.1 Druh *Mesostigma viride*

M. viride je jediný streptofytní bičíkovec. Jeho vrchní ochranná vrstva připomínající šupiny je přítomna namísto buněčné stěny. Buňka *M. viride* má okrouhlý tvar s prohlubní uprostřed, která je patrná při bočním pohledu. Chloroplasty jsou destičkovité a obsahují několik pyrenoidů (Kalina & Váňa, 2005). Bičík *M. viride* má na svém kořeni MLS, která je důležitá pro jeho funkci (Melkonian, 1982; Stewart & Mattox, 1978). *M. viride* můžeme najít v planktonu sladkých vod (Kalina & Váňa, 2005).

M. viride společně s rodem *Chlorokybus* představují nejmladší linie na bázi Streptophyta (Lemieux et al., 2007). V tomto jednobuněčném organismu bylo přítomno již několik genů, které později pomohly dalšímu vývoji suchozemským rostlinám. Jedná se také o první jednobuněčný organismus ze skupiny Streptophyta, jehož genom byl celý osekvenován (Liang et al., 2020). Pohlavní rozmnožování nebylo doposud u tohoto druhu pozorováno (Liang et al., 2020). V eukaryotních organismech se považuje pohlavní rozmnožování za něco, co souvisí meiózou. U druhu *M. viride* bylo tudíž hledáno osm specifických proteinů (SPO11, HOP1, HOP2, MND1, REC8, DMC1, MSH4, MSH5), které jsou považovány za nejlepší znaky pro prokázání meiózy (Schurko & Logsdon, 2008). Všechny tyto proteiny byly u tohoto druhu prokázány, což dokládá, že pohlavní rozmnožování mohlo existovat již v brzkém vývoji streptofytní linie (Liang et al., 2020).

Geny, které jsou esenciální pro fotosyntézu u skupiny Embryophyta, jsou také přítomny u druhu *M. viride*. Toto zjištění společně s analýzou fotosyntézy naznačuje, že běžný fotosystém u skupiny Embryophyta byl založen již na bázi streptofytní linie. Analýza genomu *M. viride* odhalila genetické inovace, které jsou spojeny s evolucí mnohobuněčnosti, tedy přechodu od jednobuněčné řasy až k suchozemským rostlinám, jako například syntéza buněčné stěny, methylace RNA apod. Všechny tyto poznatky svědčí o tom, že studium prvotně se vyvíjejících linií (zejména studium *M. viride*) nám může pomoci s pochopením evoluce mnohobuněčnosti a kolonizace souše (terestrizace) (Liang et al., 2020).

2.4 Třída Chlorokybophyceae

Chlorokybophyceae je třída streptofytních řas, která je stejně jako Mesostigmatophyceae řazena do KCM skupiny (Domozych & Bagdan, 2022). Dříve tato třída neexistovala a rod *Chlorokybus* byl řazen společně s rodem *Klebsormidium* do třídy Klebsormidiophyceae (Kalina & Váňa, 2005). Nyní se do této třídy řadí rod *Chlorokybus* s pěti popsanými druhy (*C. atmophyticus, C. melkonianii, C. bremeri, C. riethii, C. cerffii*), přičemž poslední čtyři druhy autoři popsali nedávno (Irisarri et al., 2021; Rieseberg et al., 2023). Zařazení rodu *Spirotaenia* je dosti nejasné, dříve byl řazen pod řád Zygnematales, poté byl podle fylogenetických studií zařazen vedle rodu *Chlorokybus* (Gontcharov & Melkonian, 2004; Graham et al., 2009). Podle Leebens-Macka et al. (Leebens-Mack et al., 2019) je tento rod považován za sesterskou linii k Chlorokybophyceae.

2.4.1 Druh *Chlorokybus atmophyticus*

Jeho vědecké jméno je odvozeno od řeckého „*chloros*“ znamenající zelenou barvu a „*kybos*“ znamenající krychle. Tuto řasu popsal J. Geitler v roce 1955 (Graham et al., 2009). Jedná se o poměrně vzácnou, terestrickou či sladkovodní řasu, jejíž vegetativní buňky tvoří „balíčky“ od dvou do osmi buněk, které mají slizový obal bohatý na celulózu (Kalina & Váňa, 2005). Toto zjištění naznačuje, že biosyntéza celulózy vznikla ve streptofytní linii ještě před divergencí Chlorokybophyceae (Graham et al., 2009).

Druh *C. atmophyticus* obsahuje jeden miskovitý chloroplast s dvěma pyrenoidy. První pyrenoid je lokalizován v centru chloroplastu a je obalen vrstvou ze škrobových zrn. Druhý

pyrenoid, občas označovaný jako pseudopyrenoid, je bez obalu a leží na okraji chloroplastu (Irisarri et al., 2021). Pohlavní rozmnožování nebylo u tohoto rodu doposud pozorováno. *C. atmophyticus* se rozmnožuje nepohlavně, buď pomocí zlomů ve svých sarcinoidních koloniích, nebo pomocí biciliátních zoospor. Tyto zoospory jsou produkovány jako jedna zoospora na každou buňku (Irisarri et al., 2021). Podobně jako u *M. viride*, bičíky vyrůstají z mělké prohlubně (Kalina & Váňa, 2005*)*. U zoospor není přítomno stigma, což naznačuje, že stigma mohlo být ztraceno ze streptofytní linie ještě před divergencí rodu *Chlorokybus* (Graham et al., 2009). Peroxisom je připojený k bičíkovému aparátu podobně jako u rodu *Mesostigma*. Tento jev se neobjevuje u další jiné skupiny ve streptofytní linii (Graham et al., 2009).

Tato řasa se navzdory své vzácnosti vyskytuje nejspíš kosmopolitně (Irisarri et al., 2021). Nalezneme ji hlavně v půdě, na pískovcových a břidlicových skalách (Kalina & Váňa, 2005). U tohoto druhu se předpokládá nepopsaná kryptická diverzita. U rodu *Chlorokybus* nelze popsané druhy jednoduše morfologicky odlišit, všechny totiž splňují výše zmíněný popis (Irisarri et al., 2021).

2.4.2 Rod *Spirotaenia*

Taxonomické zařazení tohoto rodu je velice sporné. Tento rod dříve řazený pod třídu Zygnematophyceae, a to na základě typu pohlavního rozmnožování (konjugace) nebo podle chybějících bičíkatých stádií, je občas řazen do třídy Chlorokybophyceae, kam byl zařazen na základě analýzy sekvence SSU rDNA a rbcL genů (Gontcharov & Melkonian, 2004; Rieseberg et al., 2023). Zařazení rodu *Spirotaenia* je dále probíráno v kapitole 3.6.

Rod Spirotaenia zahrnuje jednobuněčné řasy, které mají rovný nebo mírně prohnutý tvar a obsahují jeden spirální chloroplast. V tomto rodu není přítomné žádné bičíkaté stádium, ale je zde přítomno pohlavní rozmnožování, které je prvním záznamem v celé streptofytní linii. Studium tohoto rodu nám může v budoucnosti pomoci s pochopením evoluce pohlavního rozmnožování u rostlin (Graham et al., 2009). Tento rod obýval nejspíše podobné terestrické prostředí jako později vyvinuté mechorosty, což mu umožňovala genetická výbava zvyšující toleranci k vyschnutí. Tyto geny pravděpodobně získal horizontálním genovým přenosem od půdních bakterií (Cheng et al., 2019).

2.5 Třída Klebsormidiophyceae

Klebsormidiophyceae je poslední třída ze skupiny KCM (Domozych & Bagdan, 2022). Tato skupina zahrnuje terestrické a sladkovodní zástupce, u nichž můžeme pozorovat jednobuněčné i nevětvené vláknité formy (Lee, 2008). V některých rodech (např. v rodu *Interfilum*) můžeme najít druhy tvořící sarcinoidní kolonie i druhy tvořící vláknité stélky (Mikhailyuk et al., 2018). Zástupci třídy Klebsormidiophyceae se dále vyznačují tím, že mají v každé buňce jeden nástěnný chloroplast, obsahují pyrenoid a mezi buňkami jim chybí plasmodesmy. U rodu *Interfilum* nebylo doposud pozorováno pohlavní rozmnožování, rozmnožují se pomocí asymetrických nahých zoospor, které se z buňky uvolňují otvorem v buněčné stěně (Graham et al., 2009; Lee, 2008).

Zástupci třídy Klebsormidiophyceae jsou velice přizpůsobiví a vyznačují se velkou tolerancí vůči stresu. Mohou osidlovat řeky, tůně, půdní krusty, pouště, polární oblasti, extrémně kyselé biotopy, povrchy stromů a budov atd. (Bierenbroodspot et al., 2023). Mohou například tvořit mnohovrstevné biofilmy na různých substrátech, kde horní vrstva je plně odhalena a poskytuje ochranu spodním vrstvám před řadou biotických i abiotických stresorů (Holzinger & Pichrtová, 2016). Tato třída obsahuje pět rodů – *Klebsormidium, Interfilum, Entransia, Hormidiella, Streptosarcina* (Mykhailyuk et al., 2018). Nevýznamnější rod *Klebsormidium* sestává druhově ze sedmi skupin – A, B, C, D, E, F, G (Samolov et al., 2018).

2.5.1 Rod *Klebsormidium*

Rod *Klebsormidium* je nejspíše nejvíce rozšířený a současně nejprobádanější rod ze třídy Klebsormidiophyceae. Jeho název je odvozen od německého algologa G. A. Klebse a k jeho jménu bylo připojeno slovo „*hormidium*“, které pochází z řečtiny, kde znamená malý řetízek (Sluiman et al., 2008). Tento druh se vyskytuje především v terestrických biotopech (půda, povrch stromů apod.), ale i v dostřikové zóně (Sluiman et al., 2008). Mnoho druhů z tohoto rodu je ale adaptováno na život ve vodě i na souši (Hori et al., 2014). *Klebsormidium* se rozmnožuje nepohlavně pomocí zoospor, které se ven z mateřské buňky dostávají pomocí pórů. Díky tomuto fenoménu se předpokládá, že rod *Klebsormidium* je specializovanější než rod *Chlorokybus* (Graham et al., 2009). Tato zoospora má dva hladké bičíky, kterým chybí struktury jako vlásky apod. Předpokládá se, že se ztratily po divergenci tohoto rodu (Graham

et al., 2009). Stigma není u tohoto rodu přítomno a peroxisom se nenachází u bazálního tělíska jako u zástupců Mesostigmatophyceae a Chlorokybophyceae. V chloroplastu se nachází pyrenoid, který má obal ze škrobových zrn (Graham et al., 2009).

Zatímco zástupci streptofytních linií Mesostigmatophyceae nebo Chlorokybophyceae jsou poměrně vzácní s úzkými ekologickými nároky, rod *Klebsormidium* se může pyšnit nevídaným úspěchem při kolonizaci souše (Büdel et al., 2016). Druhy tohoto rodu jsou jedny z mála eukaryotických organismů, které dokáží tvořit biologické půdní krusty, a to buď samy, nebo společně se sinicemi, mechorosty a lišejníky (Büdel et al., 2016).

Rody *Klebsormidium* i *Interfilum* produkují speciální aminokyseliny podobné mykosporinu, které fungují jako ochrana proti ultrafialovému záření (UV) (Hartmann et al., 2020). Dalším zdrojem ochrany mohou být sloučeniny odvozené od fenylpropanoidu. Prvním enzymem v této dráze je fenylalanin-amoniaklyáza (PAL). O tomto enzymu se dříve předpokládalo, že jde o inovaci pouze suchozemských rostlin, které ji získaly prostřednictvím horizontálního genového přenosu (HTG) od půdních bakterií (Emiliani et al., 2009). V rámci genomu *K. nitens*, byl objeven i homolog enzymu PAL (de Vries et al., 2017; de Vries et al., 2021). Homology se ale nenašly u jiných řas v rámci třídy Klebsormidiophyceae (kromě rodů *Klebsormidium* a *Interfilum*) nebo u ostatních skupin. To naznačuje, že předci rodů *Klebsormidium* a *Interfilum* mohli získat bakteriální enzym PAL nezávisle na suchozemských rostlinách (Emiliani et al., 2009).

Při sekvenování a porovnávání genomu *K. flaccidium* s ostatními řasami a suchozemskými rostlinami se ukázalo, že obsahuje geny typické pro suchozemské rostliny, také produkuje několik rostlinných hormonů a obsahuje homology enzymů. Tato řasa tudíž obsahuje základní výbavu pro přežití v terestrických ekosystémech (Hori et al., 2014).

Analýzy také naznačují, že již předek *K. flaccidium* obsahoval geny jedinečné pro Embryophyta (Hori et al., 2014). Mnoho hormonů bylo detekovaných v jednobuněčných či mnohobuněčných řasách (Le Bail et al., 2010; Tarakhovskaya et al., 2007). Analýza genomu *K. flaccidium* odhalila, že tato řasa obsahuje mnoho genů potřebných pro biosyntézu auxinu, kyseliny absicové (ABA) a kyseliny jasmínové (JA) (Hori et al., 2014). ABA jako centrální signální molekula, která je potřebná pro adaptaci na vysoušení, vysoký obsah solí a nízké teploty, je klíčový faktor při kolonizaci terestrických ekosystémů (Hauser et al., 2011).

Budoucí výzkum genomu *K. flaccidium* nám pomůže také odhalit a pochopit přechod streptofytních řas na souš (Hori et al., 2014).

2.5.2 Rod *Entransia*

Tento rod se vyznačuje přítomností rozličných plastidů s mnoha pyrenoidy, které se vyskytují vždy na okraji chloroplastu (Graham et al., 2009). Rod *Entransia* se rozmnožuje pouze nepohlavně, a to buď zoosporami, nebo fragmentací, která je dosažena tzv. programovanou smrtí (Cook, 2004). Programovaná smrt je důležitou součástí mnohobuněčných organismů, nález tohoto jevu u rodu *Entransia* je pravděpodobně evolučně nejstarším dokladem ve streptofytní linii (Graham et al., 2009).

2.6 Třída Charophyceae (parožnatky)

Charophyceae je třída patřící do skupiny ZCC, která zahrnuje evolučně mladší řasové streptofytní linie (Charophyceae, Coleochaetophyceae, Zygnematophyceae) (Domozych & Bagdan, 2022). Dále se parožnatky řadí i do skupiny Fragmoplastophyta (skupiny streptofytních řas, které obsahují fragmoplast) (de Vries & Rensing, 2020; Moody, 2020). Tato třída zahrnuje makroskopické vodní řasy, jež svojí stavbou připomínají cévnaté rostliny (Schneider et al., 2015). Do této třídy se řadí sedm současných rodů (*Chara, Nitella, Nitellopsis, Tolypella, Sphaerochara, Lamprothamnium, Lychnothamnus*) a další desítky již vymřelých rodů (Fox & Stīpniece, 2024). Nejvíce studované jsou rody *Chara, Nitella* a v posledních letech i rod *Nitellopsis*, zejména z důvodu invaze v Severní Americe (Larkin et al., 2018).

2.6.1 Historie

První zmínky o této skupině se objevily v 15. století, kdy se řadila pod rod *Equisetum*, protože parožnatky svojí morfologií připomínaly přesličky. V 17. století byla tato skupina detailněji popsána, ale název *Equisetum* se zachoval. Latinsky se také v tu dobu nazývaly *Equisetum foetidum sub aqua repens* (smradlavé přesličky plížící se pod vodou) (Wood & Imahori, 1965). Vaillant (1727) poté tyto organismy zařadil do nového rodu – *Chara*. V dnešní době existuje výzkumná skupina – IRGC (International Research Group on Charophytes), založená v roce 1989, která studuje vymřelé i současné zástupce této skupiny (Schneider et al., 2015).

2.6.2 Popis

Stélka parožnatek je uchycená v sedimentu pomocí rhizoidů. Tyto rhizoidy mají geotropickou funkci. Buňky obsahují statolity (krystaly síranu barnatého), které parožnatkám pomáhají v orientaci (Wang-Cahill & Kiss, 1995). Stélka je vzpřímená a větví se v přeslenech (Kalina & Váňa, 2005). Mladé buňky mají většinou pouze jedno jádro, ale starší, větší buňky jsou mnohojaderné. Každá buňka obsahuje více chloroplastů, bez pyrenoidů. V plastidech jsou přítomná grana. Jedná se o jednu z mála skupin řas, která má vyvinuta plasmodesmata (Kalina & Váňa, 2005).

2.6.3 Ekologie

Zástupci třídy Charophyceae se vyskytují na všech kontinentech včetně arktických oblastí (Chemeris et al., 2020; Schubert et al., 2018). Vyskytují se v sladké a brakické vodě a občas i v hypersalinních oblastech (García & Chivas, 2006). Stélka dorůstá velikosti od několika centimetrů až do dvou metrů, může tedy dominovat na dně různých vodních biotopů (pomalu tekoucí řeky, zatopené lomy a tůně atd.) (Wehr et al., 2015). Z hlubších míst ale parožnatky důsledkem eutrofizace migrují do litorálních mělčích oblastí (Blindow et al., 2002; Kolada, 2010)

Většina zástupců preferuje život ve vodním prostředí, které je bazické a oligotrofní (Sand-Jensen et al., 2018). Charophyceae je jednou z nejcitlivějších tříd na eutrofizaci ve streptofytní linii. Parožnatky se často používají jako bioindikátory při měření kvality vody (Fox & Stīpniece, 2024). Stélka parožnatek je zároveň dobrým substrátem pro další epifytické řasy, poskytuje též úkryty pro zooplankton (Fox & Stīpniece, 2024). Může také sloužit jako potrava pro herbivorní ryby (Lake et al., 2002), vodní plže (Baker et al., 2010) i vodní ptactvo (Fox & Stīpniece, 2024).

2.6.4 Rozmnožování

Nepohlavní rozmnožování je u parožnatek přítomno v několika formách. Může docházet ke fragmentaci stélky, což bylo pozorováno například u druhu *Chara vulgaris* (Rodrigo & Carabal, 2020), nebo k tvorbě bezbarvých hlíz v oblasti rhizoidů, tyto útvary pak mohou přečkat nepříznivé podmínky v sedimentu (Fox & Stīpniece, 2024).

Pohlavní rozmnožování je oogamické. Gametangia se vyvíjí v paždí bočních větví. Oogonium (samičí pohlavní orgán) se nachází nad boční větví, anteridium (samčí pohlavní orgán) pod boční větví (Kalina & Váňa, 2005).

a) **Anteridium**

   Jedná se o mnohobuněčný útvar kulovitého tvaru, který je obalen osmi štítky. Ze středového štítku vyrůstá manubrium (kulovitá buňka), v níž se nachází několik vláken smotaných do klubka. Buňky těchto vláken představují gametangium (Kalina & Váňa, 2005). V každé z nich se vyvíjí jeden spermatozoid s izokontními bičíky (Fox & Stīpniece, 2024).

b) **Oogonium**

   Oogonium je vejčitý útvar, který se časem diferencuje na vaječnou buňku a sporostegium (obal ze sterilních buněk) (Kalina & Váňa, 2005). Tento obal má spirální strukturu, která je druhově charakteristická, může se však lišit podle enviromentálních podmínek (Soulié-Märsche & García, 2015). Obal má v sobě otvor (korunku) pro příchod samčího spermatozoidu (Kalina & Váňa, 2005).

Po oplození vaječné buňky spermatozoidem vznikne zygota a dochází k rychlému dělení buněk. Buněčná stěna zygoty je tmavá, v důsledku obsahu acetorezistentních látek. Stélky se rozpadnou na konci sezóny a zygoty přezimují schované na dně pod substrátem (Kalina & Váňa, 2005; Graham et al., 2009). Když nastanou vhodné podmínky pro vyklíčení nové parožnatky, ze zygoty pozitivně geotropicky vyklíčí bezbarvý rhizoid a vertikálně rostoucí vlákno (prochara), který svým způsobem připomíná protonemu mechorostů. Z prochary později vznikne mnohobuněčná stélka parožnatky (Fox & Stīpniece, 2024).

2.6.5 Kalcifikace

Klíčovou schopností parožnatek je kalcifikace, povrch stélek většiny druhů je pokryt uhličitanem vápenatým ($CaCO_3$). Některé druhy však kalcifikovat nemusí (např. zástupci rodu *Nitella*) (Kalina & Váňa, 2005). Pro studium třídy Charophyceae jsou ale důležitější kalcifikované zygospory, které se nazývají gyrogonity. Ty umožňují dlouhodobé přečkání nevhodných podmínek v sedimentu. Tam dokáží vydržet léta i dekády, dokud pro ně nebudou podmínky přívětivé. Tyto struktury poskytují také skvělý fosilní záznam o evoluci parožnatek (Fox & Stīpniece, 2023; Soulié-Märsche & García, 2015). Gyrogonity jsou

zároveň lákadlem pro další organismy, obsahují totiž mnoho živin s vysokou energetickou hodnotou (Fox & Stīpniece, 2023).

2.7 Třída Coleochaetophyceae (štětinatky)

Třída Coleochaetophyceae se řadí, stejně jako parožnatky, do ZCC skupiny (Domozych & Bagdan, 2022). Tato třída obsahuje pouze dva rody – *Coleochate* a *Chaetosphaeridium* (Rieseberg et al., 2023). Název rodu *Coleochaete* vznikl z řeckých slov „*koleon*“ (pochva) a „*chaetos*“ (vlasy) (Graham, 1984), zatímco název rodu *Chaetosphaeridium* vznikl spojením řeckých slov „*chaite*“ (dlouhý vlas) a „*sphaira*“ (koule) (Graham et al., 2009). Rod *Coleochaete* může sloužit jako modelový organismus při studiu dělení buněk a růstu (Dupuy et al., 2010; Graham et al., 2011).

2.7.1 Popis

Zástupci ze třídy Coleochaetophyceae disponují dvěma typy stélky. První typ jsou hustě větvená vlákna a druhým typem je plochá pseudoparenchymatická stélka, která připomíná plochý disk či polštář (Graham et al., 2011). Například *C. orbicularis* tvoří jednovrstevný disk, který roste pomocí okrajového meristému. Buňky, které jsou ve střední části organismu (disku), nemohou růst, protože jim v tom brání sousední buňky. Tudíž organismus roste pomocí okrajových buněk, které expandují směrem od středu (Moody, 2020). Nicméně rod *Coleochaete* může svoji morfologii změnit při růstu v terestrických podmínkách (např. při růstu na písku). V tento moment by se začaly tvořit vícevrstevné shluky tlustostěnných buněk, které ve své buněčné stěně obsahují komponenty rezistentní vůči acetolýze (Graham et al., 2011).

Zástupci třídy Coleochatophyceae disponují pravou mnohobuněčností. Obsahují plasmodesmata, která usnadňují mezibuněčnou komunikaci (Moody, 2020). Buňky jsou vybaveny rotujícími nástěnnými chloroplasty, které v sobě ukrývají jeden až dva pyrenoidy (Kalina & Váňa, 2005). Při buněčném dělení se u zástupců této třídy vyskytuje fragmoplast. Třída Coleochatophyceae je tudíž řazena, podobně jako třídy Charophyceae a Zygnematophyceae, do skupiny Fragmoplastophyta (de Vries & Rensing, 2020; Nishiyama et al., 2018). Některé buňky se protahují a tvoří ostré výběžky (seta cells), jež slouží organismu jako ochrana proti predátorům, a i po jejich zlomení nejspíše odrazují

potencionální predátory (Marchant & Pickett-Heaps, 2008). Vegetativní buňky rodu *Coleochaete* obsahují ve svých stěnách fenolické sloučeniny podobné ligninu (Delwiche et al., 1989; Graham et al., 2011).

2.7.2 Ekologie

Zástupci třídy Coleochaetophyceae žijí nejčastěji perifyticky (epifytický způsob života na vodních rostlinách). Vyskytují se na ponořených listech vodních rostlin (např. na rákosu a skřípinách), ale i na anorganických materiálech (plechovky od piva, plastové tašky atd.) (Graham, 1984; Graham et al., 2009). Můžeme je najít v mělkých litorálních zónách jezer a rybníků, kde jsou tyto organismy vystavovány vysoušení, způsobenému poklesem vodní hladiny (Graham et al., 2009). Například druh *C. nitellarum* roste na povrchu hluboko rostoucí parožnatky rodu *Nitella* (Graham et al., 2009; (de Vries & Archibald, 2018). Zástupci této třídy jsou také velmi citliví na eutrofizaci (Graham, 1984).

2.7.3 Rozmnožování

Nepohlavní rozmnožování probíhá za pomoci biciliátních zoospor (Kalina & Váňa, 2005). U rodu *Coleochaete* je produkována vždy jedna zoospora na buňku, zatímco u rodu *Chaetosphaeridium* mohou být produkovány i dvě zoospory z jedné buňky. Zoospory u rodu *Coleochaete* opouštějí buňku pomocí specializovaného póru, ale u rodu *Chaetosphaeridium* se zoospory dostávají ven z buňky za rozpadu buněčné stěny (Graham et al., 2009).

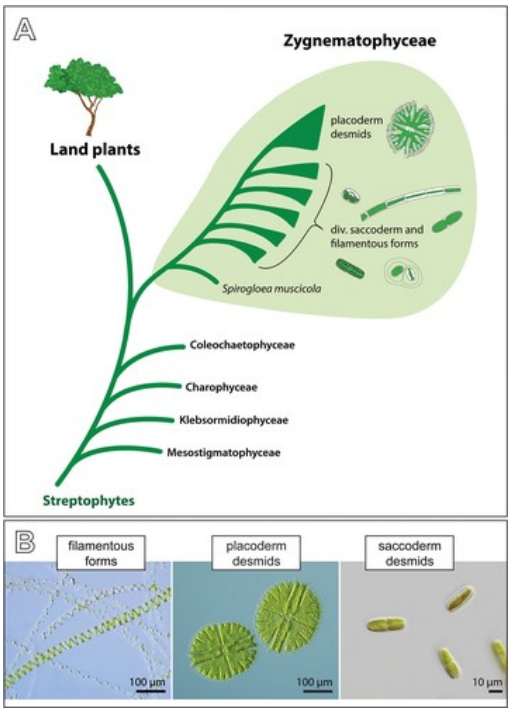
Pohlavní rozmnožovaní je oogamické. Anteridia (mužské pohlavní orgány) a oogonia (ženské pohlavní orgány) jsou umístěné vždy rozdílně, a to podle toho, zda organismus morfologicky odpovídá disku (*C. orbicularis*, *C. soluta*) nebo polštáři (*C. pulvinate*) (Graham et al., 2011; Timme & Delwiche, 2010).

V lahvicovitém anteridiu se vyvíjí bezbarvý spermatozoid, jehož bičík obsahuje na kořeni MLS (Graham, 1984). Oogonia obsahují dlouhý trichogyn, který má za úkol zachycovat spermatozoidy. Po oplození vzniká zygota, která postupně roste a zakulacuje se (Kalina & Váňa, 2005). Zygota ve své vnější buněčné stěně obsahuje sporopolenin (vysoce odolný nedusíkatý biopolymer), který se vyskytuje například ve vnější vrstvě pylových zrn cévnatých rostlin. Sporopolenin poskytuje organismu ochranu před UV zářením a vysoušením (Delwiche et al., 1989). Zygotu postupně obrůstají okolní vlákna a na jejím

povrchu se tvoří parenchymatické pletivo (Kalina & Váňa, 2005). Výsledná zygospora po čase stráveném v dormanci prodělá meiotické dělení za vzniku 16–32 buněk. Z každé buňky se stane po čase zoospora, která po otevření vyplave ven a uchytí se na stélce vodní rostliny (Kalina & Váňa, 2005; Graham et al., 2009).

3 Třída Zygnematophyceae (spájivé řasy, spájivky)

Třída Zygnematophyceae (spájivé řasy neboli spájivky), dříve označovaná jako Conjugatophyceae (Guiry, 2013), nebo i Zygnematophyceae (Knoll, 1998) je společně s třídami Coleochaetophyceae a Charophyceae považována za sesterskou linii vyšších rostlin (Embryophyta) (Becker & Marin, 2009). Společně s těmito třídami se řadí do skupiny ZCC (Domozych & Bagdan, 2022). Embryophyta a třída Zygnematophyceae se podle většiny studií vyvinuly ze společného předka, a jsou tudíž příbuznější vyšším rostlinám než třídy Coleochaetophyceae a Charophyceae (Becker & Marin, 2009; Busch & Hess, 2022a; Wodniok et al., 2011). V dnešní době už je zřejmé, že spájivé řasy jsou nejbližšími příbuznými vyšších rostlin (Obr. 5) (Busch & Hess, 2022).



Obr. 5 – Evoluční pozice třídy Zygnematophyceae v rámci Streptophyta. (A) fylogenetický strom Zygnematophyceae, ukazující příbuznost s vyššími rostlinami. (B) tři tradiční skupiny v rámci Zygnematophyceae rozdělené na základě buněčné morfologie: vláknité spájivé řasy, plakodermní desmidiální řasy, sakodermální desmidiální řasy (Busch & Hess, 2022).

Studium spájivých řas nám může poskytnout důležité informace, které pomohou lépe pochopit, jak se u zelených řas (Viridiplantae) vyvinula mnohobuněčnost a jak tyto

organismy kolonizovaly souš (Delaux et al., 2012; Gerrienne et al., 2016). Tato evoluční událost a fyziologické adaptace, které k ní vedly, dnes představují velice vzrušující oblast výzkumu. Mnoho studií nám již nabídlo vhled do této problematiky (Cannell et al., 2020; Cheng et al., 2019; Wang et al., 2021).

3.1 Buněčná stavba

Z hlediska buněčné morfologie je třída Zygnematophyceae nesmírně diverzifikovaná (Busch & Hess 2022a; Hall & Mccourt, 2015). Na základě této morfologie se tato třída rozděluje do tří skupin: vláknité spájivé řasy (např. rod *Spirogyra*), plakodermní desmidiální řasy (např. rod *Micrasterias*), sakodermní desmidiální řasy (např. rod *Cylindrocystis*) (Hess et al., 2022). Jedná se tedy nejčastěji o jednobuněčné a nevětvené vláknité řasy (Graham et al., 2009). V menší míře jsou zde zastoupeny i organismy, které vytváří kolonie (Archibald et al., 2016).

3.1.1 Buněčná stěna a slizová pochva

Buňky mají obvykle vícevrstevnou buněčnou stěnu z celulózních mikrofibril, které jsou syntetizovány na plazmatické membráně pomocí rozetových komplexů. Tyto komplexy jsou vždy tvořeny šesti složkami, přičemž každá složka obsahuje syntázu celulózy (Kalina & Váňa, 2005). Většina řas patřících do třídy Zygnematophyceae má tři vrstvy (viz

Obr. *6*) (Archibald et al., 2016). Vnější vrstva je obvykle slizová a bohatá na pektin. Většinou bývá druhově specifická. Pod ní se nachází primární stěna složená z nepravidelně uspořádaných mikrofibril celulózy. Nejvíce do středu buňky se nachází sekundární stěna. Na povrchu se mohou objevovat různé struktury (např. póry, útvary podobné bradavicím či ostny). Póry jsou velice dobrým znakem při determinaci a klasifikaci (viz

Obr. *6*) (Archibald et al., 2016; Mix, 1975).

a) **Typ 1 – Mesotaeniaceae a Zygnemataceae (Zygnematales)**
   V tomto typu nejsou většinou přítomny žádné povrchové struktury a póry. Primární stěna je zachována a celá trojvrstva tvoří jeden útvar (Archibald et al., 2016; Brook, 1981).

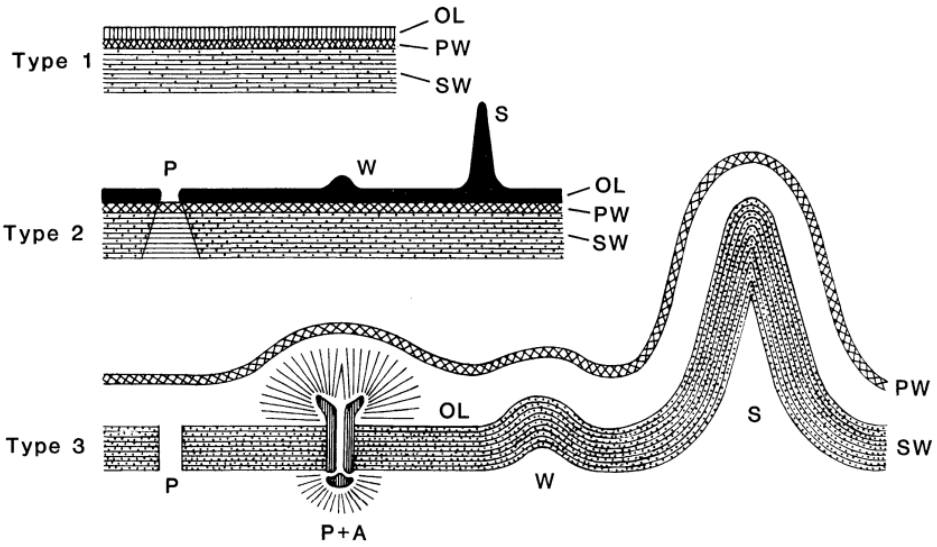
b) Typ 2 – Closteriaceae, Gonatozygaceae, Peniaceae (Desmidiales)

V tomto typu jsou ve velkém množství zastoupeny povrchové struktury, které vyčnívají z vnější vrstvy, a póry, nacházející se pouze ve vnější vrstvě. Primární stěna je zachována (Brook, 1981; Archibald et al., 2016).

c) Typ 3 – Desmidiaceae (Desmidiales)

V tomto typu se zakládají povrchové struktury již ze sekundární stěny. Primární stěna není zachována a sekundární stěna zde tvoří vnější ochranu buňky (Brook, 1981; Archibald et al., 2016)

Slizová pochva na povrchu, která se například vyskytuje u rodu *Spirogyra* a jejích příbuzných, dává organismu řadu výhod (zadržování vody, obranu proti vyschnutí, zachycování potravy, absorpci škodlivého UV záření apod.) (Graham et al., 2009). U spájivých řas se občas ve vnější vrstvě objevuje železo, které vyvolává u buněčné stěny žlutavé nebo hnědavé zbarvení (Gerrath, 1993).



Obr. 6 – Schéma buněčné stěny spájivých řas (zygnematophyceae): Typ 1 – Zygnematales, Typ 2 a typ 3 – Desmidiales, OL – vnější vrstva, PW – primární stěna, SW – sekundární stěna, P – pór, W – bradavka, S – osten, P + A – pólový aparát (Mix, 1975).

3.1.2 Chloroplasty

Chloroplasty u třídy Zygnematophyceae mohou nabývat různých tvarů (Kalina & Váňa, 2005; Archibald et al., 2016). V jedné buňce lze nalézt jeden či více axilárních chloroplastů

(časté u zástupců řádu Desmidiales) či parietálních (např. u rodu *Mougeotida*). Chloroplasty mohou být hvězdicovité (např. u rodu *Zygnema*), deskovité (např. u rodu *Mougeotia*) nebo spirálovité (např. u rodu *Spirogyra*) (Archibald et al., 2016). Tylakoidy mají v chloroplastech podobnou organizaci jako u vyšších rostlin (Archibald et al., 2016). Chloroplasty obsahují chlorofyly a, b, ß-karoteny, γ-karoteny, mnoho xantofylů včetně loroxantinu (Donohue & Fawley, 1995). V chloroplastu se většinou nachází jeden či více pyrenoidů (Archibald et al., 2016).

Některé spájivé řasy (např. rody *Mougeotia* a *Mesotaenium*) mají schopnost natáčet své chloroplasty v závislosti na expozici světelnému záření. Tento proces zahrnuje tři důležité součásti. Jeden či více senzorických pigmentů, které zachycují odpovídající vlnové délky a směr, odkud přišel světelný signál. Dále složku, jež dokáže převést tento světelný signál na chemickou informaci a mechanický efektor, který po přijetí určité zprávy dokáže natočit chloroplast (Graham et al., 2009). U *M. scalaris* se na vnímání signálu podílí senzor modrého světla – fototropin a sensor červeného světla – neochrom, který je chimérou fototropinu a fytochromu (Kagawa & Suetsugu, 2007; Suetsugu & Wada, 2007). Vnímání červeného světla vede ke změnám aktinových mikrofilament, která se nachází na periferiích buňky s molekulami myozinu, nacházejících se na povrchu chloroplastu. Tento proces vede k natočení chloroplastu. Chloroplast se natočí širší stranou ke světlu, pokud je záření slabé či optimální, nebo hranou, pokud je záření příliš silné (Graham et al., 2009). Organismy tímto procesem usilují o ochranu svého fytosyntetického aparátu, který je citlivý na vyšší intenzitu záření a mohlo by u něj dojít k poškození (Kagawa & Wada, 2002; Kong & Wada, 2014).

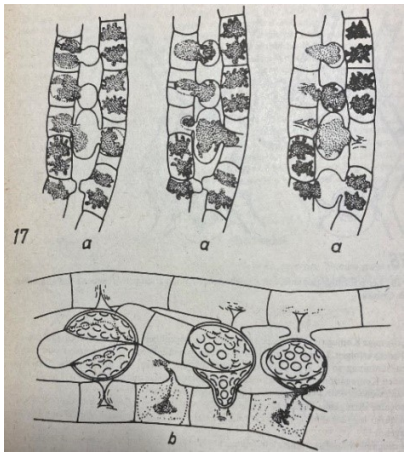
3.2 Rozmnožování

Pohlavní rozmnožování odlišuje třídu Zygnematophyceae od ostatních streptofytních řas. Tento pohlavní proces se nazývá konjugace a zahrnuje splývaní nebičíkatých gamet za pomoci konjugačních kanálků (Archibald et al., 2016). Konjugace byla objevena již před přibližně 200 lety, ale až ve dvacátém století byla detailněji popsána (Fritsch, 1935; Randhawa, 1959). Životní cyklus spájivých řas je haplontní, jedinou diploidní fází je fáze zygoty (hypnozygoty) (Kalina & Váňa, 2005; Archibald et al., 2016).

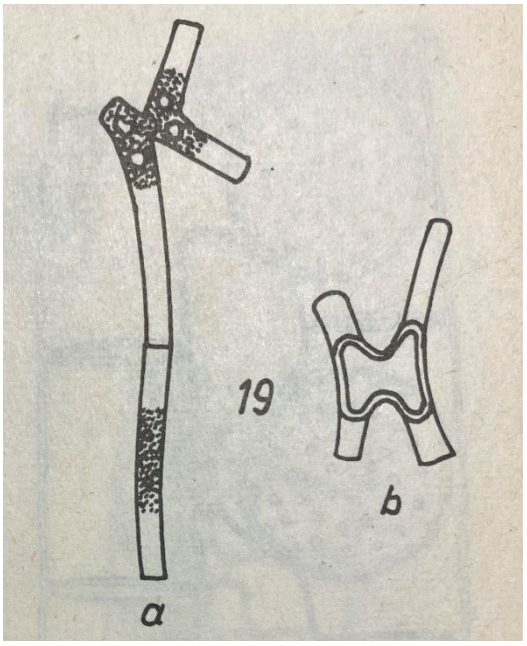
Kadłubowska (1984) rozděluje proces konjugace do tří kategorií:

a) Skalariformní (žebříčkovitá) konjugace

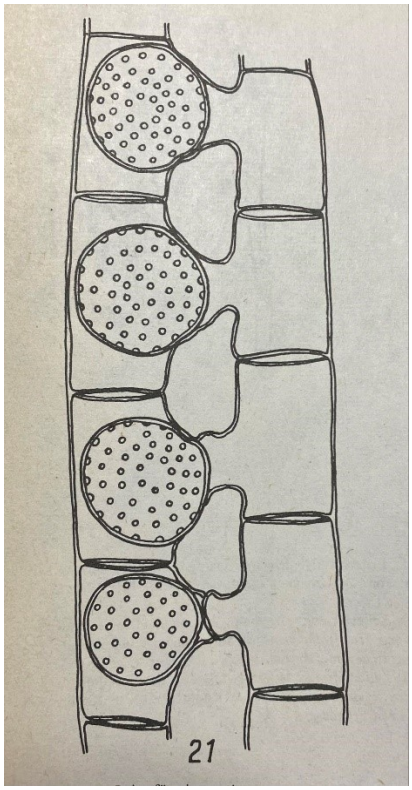
Při tomto typu konjugace dochází k přiblížení dvou odlišných vláken, rozmnožováním tedy poté vznikají heterotalické kmeny. Mezi těmito vlákny se vytvoří konjugační kanál, skrze který dojde ke splynutí gamet a vytvoření zygoty (podrobněji rozebráno v kapitole 3.2.1; viz Obr. 12) (Hoek et al., 1995, Archibald et al., 2016). Skalariformní konjugaci poté Kadłubowska (1984) rozděluje na základě umístění vzniklé zygoty na izogamní extragametangiální (zygota uložena v konjugačním kanálku; viz Obr. 7), izogamní bigametangiální (zygota zasahuje do obou gametangií; viz Obr. 8), anizogamní monogametangiální (zygota vzniká v samičím gametangiu; viz Obr. 9).



Obr. 7 – Izogamická extragemetangiální konjugace (Kadłubowska, 1984).



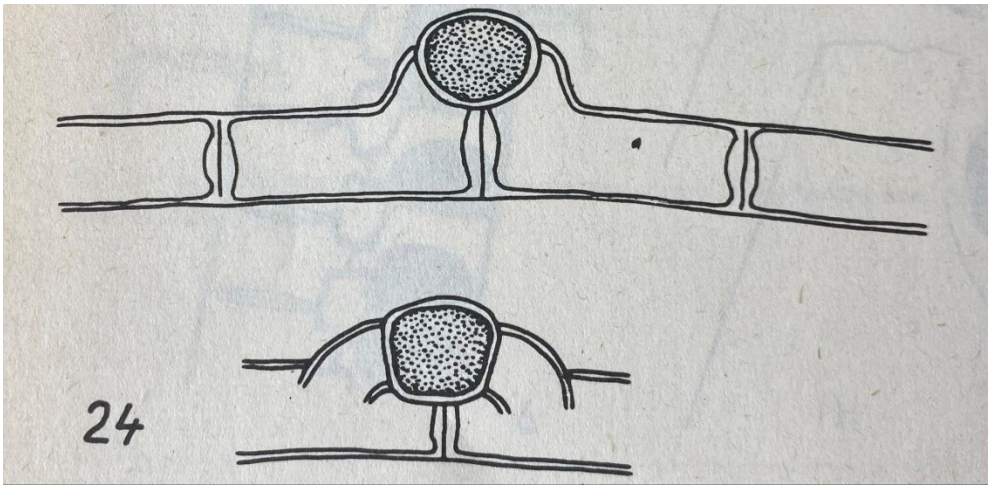
Obr. 8 – Izogamní bigametangiální konjugace (Kadłubowska, 1984).



Obr. 9 – Anizogamní monogametangiální konjugace (Kadłubowska, 1984).

b) Laterální konjugace

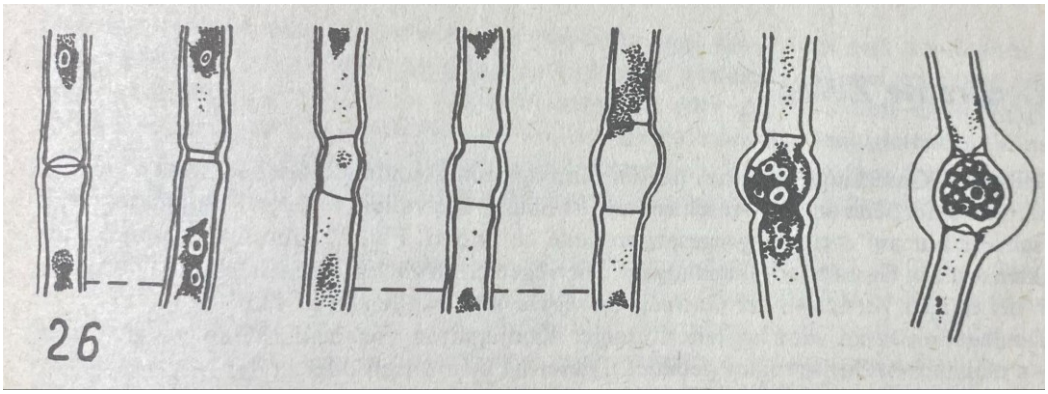
Tato konjugace probíhá mezi sousedními buňkami jednoho vlákna, tudíž po rozmnožování vznikají homotalické kmeny (Kalina & Váňa, 2005; Archibald et al., 2016). Nejprve se z podélné stěny vytvoří kanálek, skrze něj dojde ke splynutí gamet (Kadłubowska, 1984; Graham et al., 2009). Oproti skalariformní konjugaci zde dochází k poklesu genetické variability (Graham et al., 2009). Kadłubowska (1984) zde také uvádí dva typy: izogamní extragametangiální konjugaci a anizogamní monogametangiální konjugaci (viz Obr. 10).



Obr. 10 – Laterální anizogamní monogametangiální konjugace (Kadłubowska, 1984).

c) Terminální konjugace

Tento typ konjugace probíhá mezi buňkami jednoho vlákna (homotalická konjugace). Dochází buď ke vzniku kanálku z příčné stěny, nebo kanálek vůbec nevzniká (Kadłubowska, 1984; Archibald et al., 2016). Kadłubowska (1984) znovu uvádí anizogamní monogametangiální konjugaci a izogamní extragametangiální konjugaci (viz Obr. 11).

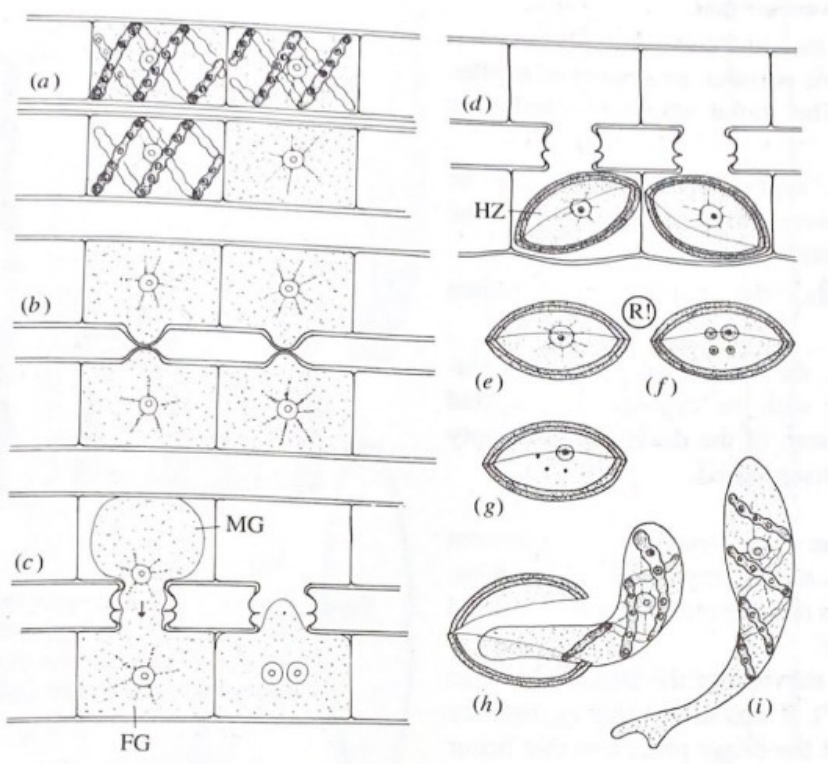


Obr. 11 – Terminální izogamická extragametangiální konjugace (*Kadłubowska, 1984).*

3.2.1 Podrobnější popis skalariformní konjugace u rodu *Spirogyra*

Celý proces pohlavního rozmnožování začíná přiblížením dvou vláken na minimální vzdálenost. V tomto okamžiku ještě nejsou gamety připraveny na konjugaci a v literatuře jsou označovány jako progamety (viz Obr. 12a) (Hoek et al., 1995). Až díky hormonální reakci se uskuteční poslední dělení každé progamety a vznikají funkční gamety, které jsou plně připravené na konjugaci (Grote, 1977). Jednotlivé buňky v protilehlých vláknech, v této chvíli gametangia, vytvoří na podélné stěně papily, jež rostou směrem k druhému vláknu. Růst papil způsobuje sekundární oddalování vláken od sebe (viz Obr. 12b). Jakmile se papily jednotlivých vláken dotknou, tak v místě kontaktu dojde k rozpadu buněčné stěny a vytvoření konjugačního kanálu (viz Obr. 12c). Existují dva druhy protoplastů, jeden je pohyblivý – samčí a druhý nepohyblivý – samičí. Protoplasty se konjugačním kanálkem pohybují díky kontraktilním vakuolám (Hoek et al., 1995). Pohyb gamet skrz konjugační kanál se v literatuře označuje často jako ameboidní (Kalina & Váňa, 2005; Hoek et al., 1995). Autoři Graham et al. (2009) upozorňují ale na to, že tento pohyb gamet nemá s pravým ameboidním pohybem (např. u rodu *Amoeba*) nic společného. Samčí protoplast se tedy pohybuje přes kanál až do samičího gametangia (viz Obr. 12c), kde dochází k fúzi gamet s následnou karyogamií a vytvoření diploidní zygoty (jedná se tedy o izogamní monogametangiální konjugaci). Vzniklou diploidní zygotu (hypnozygotu) ochraňují tři vrstvy a je zde přítomen šev, kterým později vyklíčí nové haploidní vlákno (Hoek et al., 1995). Zygoty u třídy Zygnematophyceae mohou obsahovat až šest odlišných krycích vrstev (Graham et al., 2009).

Střední vrstva zralé zygoty bývá silně ornamentována a zbarvena do hnědožluté barvy, také se v ní potvrdil výskyt látek podobných sporopolleninu, které chrání zygotu zejména před vysoušením (viz Obr. 12d) (de Vries et al., 1983; Kies, 1970). Hypnozygota díky obsahu škrobu a mastných kyselin může ve fázi dormance setrvat i přes 20 let (Coleman, 1983). Po období dormance dochází nejprve k meiotickému dělení (redukčnímu dělení), ve kterém vznikají čtyři haploidní jádra, z nichž jsou tři degradována (viz Obr. 12e-g) (Godward, 1966; Harada & Yamagishi, 1984). Při klíčení jednobuněčné haploidní vlákno opouští zygotu švem (viz Obr. 12h,i) (Hoek et al., 1995). K tomuto klíčení dochází zpravidla v dubnu či květnu, což vyvolá hustý červnový porost (Kalina & Váňa, 2005).



Obr. 12 – (a–d) jednotlivé fáze skalariformní konjugace u Spirogyry, (e–g) meióza v zygotě s degenerací tří ze čtyř jader, (h, i) klíčení nového vlákna z hypnozygoty (Hoek et al., 1995).

Kromě pohlavního rozmnožování pomocí konjugace se umí spájivé řasy rozmnožovat i nepohlavně. Jejich nepohlavní spory jsou nebičíkaté. Absence bičíku je způsobena nepřítomností centrioly, která hraje klíčovou roli v tvorbě onoho bičíku (Graham et al., 2009). Jednobuněčné spájivé řasy (většina z nich patřící do řádu Desmidiales) se nepohlavně dělí pomocí mitózy. Ta je velice důležitým znakem u některých druhů (např. u rodů

Cosmarium a *Micrasterias*) v juvenilní fázi (Calderón & Tavera, 2020). Vláknité spájivé řasy se mohou nepohlavně rozmnožovat fragmentací stélky a výsledné vegetativní buňky jsou roznášeny (stejně jako hypnozygoty) větrem nebo vodním ptactvem (Patterson, 1990). Některé spájivé řasy za účelem nepohlavního rozmnožování produkují také akinety, aplanospory a parthenospory (Graham et al., 2009; Poulíčková et al., 2007).

a) **Akinety**

   Akinety jsou tlustostěnné vegetativní buňky, které mají vysoký obsah lipidů, zejména kyseliny olejové a linolové (Pichrtová et al., 2016a).

b) **Parthenospory**

   Tyto spory vznikají z gametangií, u kterých nedošlo ke konjugaci, například z důvodu krátké papily a její neschopnosti se protáhnout až k partnerské buňce. (Archibald et al., 2016; Poulíčková et al., 2007). Parthenospory jsou kulaté a výrazně menší než zygoty produkované konjugací. Zygoty jsou na druhou stranu většinou oblé a delší (Poulíčková et al., 2007).

c) **Aplanospory**

   Tento druh spory je vytvořen zmenšením protoplastu uvnitř buňky a vznikem nové tlusté buněčné stěny *de novo* (Růžička, 1977). Buňky, které v sobě skrývají aplanosporu, jsou většinou dlouhé a ve střední části zakřivené (Poulíčková et al., 2007).

3.3 Ekologie

Zygnematophyceae je druhově nejobsáhlejší řasová třída ve streptofytní linii a odhadovaný počet druhů přesahuje 4 000 (Wehr et al., 2015). Spájivé řasy se obvykle vyskytují ve sladké vodě, jsou ale i případy spájivých řas žijících v brakické vodě (např. některé druhy rodu *Spirogyra*) či na souši (Hoek et al., 1995; Archibald et al., 2016).

Výskyt těchto organismů je velmi široký, můžeme je hledat například v efemerních tůních, loužích, potocích, řekách, jezerech, a to na každém kontinentu (Archibald et al., 2016). V některých biotopech jsou spájivé řasy dominantami, a jsou tudíž ekologicky klíčové pro správné fungování onoho habitatu. Například jednobuněčné krásivky (desmidiální řasy, tedy zástupci řádu Desmidiales) se vyskytují převážně v efemerních tůních (Šťastný, 2008) nebo v rašeliništích (Coesel & Meesters, 2007). Ale například některé rody plakodermních

krásivek (*Ancylonema*, *Cilindrocystis* a *Mesotaenium*) lze nalézt ve sněhu či ledu a rod *Cilindrocystis* byl také nalezen jako součást pouštních krust (Archibald et al., 2016; Lewis & Lewis, 2005). Řasy spadající do řádu Desmidiales obecně preferují acidické prostředí (pH 4–7) (Brook, 1981). Jejich distribuce je podle Brooka (Brook, 1981) ovlivněna zejména produktivitou prostředí a celkovým chemismem. Majorita plakodermních krásivek, zejména těch planktonních, je oligotrofní, vyskytují se tedy v prostředí, kde je nízká produktivita, nízké pH, vysoký podíl CO_2 a nízký podíl hydrogenuhličitanu. Naopak eutrofní druhy se vyskytují v prostředí, kde je vysoká produktivita, vysoké pH, vysoký podíl volného CO_2 a nízký podíl hydrogenuhličitanu. V eutrofních vodách mohou být oligotrofní druhy nahrazeny v rámci kompetice druhy eutrofními, a to zejména díky efektivnějšímu příjmu hydrogenuhličitanu (Archibald et al., 2016, Brook, 1981). Druhové složení krásivek odráží abiotické podmínky na daném stanovišti, a tudíž mohou být tyto druhy využity jako modelové organismy (Svoboda et al., 2014) nebo bioindikátory (Coesel, 2001).

Vláknité spájivé řasy většinou dominují ve sladké vodě, ve které mohou mít velký podíl na celkové biomase (Pichrtová et al., 2018). Mohou se vyskytovat i v polárním hydro-terestrickém prostředí, kde výrazně ovlivňují primární produkci a cykly jednotlivých prvků (Elster, 2002). Porosty těchto řas jsou známy z Antarktidy (Skácelová et al., 2013) i z Arktidy (Pichrtová et al., 2016b).

U zelených spájivých řas může docházet také k parazitismu ze strany hub, zejména zástupců oddělení Chytridiomycota (Opisthokonta) a Oomyces (Stramenopiles). Tento parazitismus může mít velký dopad na celé populace spájivých řas (Kadłubowska, 1999). Vláknité formy mohou být též napadeny obrněnkou (Dinoflagellata) rodu *Cystodinedria* (Wehr et al., 2015). Lidské aktivity (ničení přirozených stanovišť, eutrofizace apod.) mohou mít též negativní vliv na populace vláknitých řas. Dalšími negativními vlivy mohou být kyselé deště a vytlačení vodních rostlin, na které se spájivé řasy většinou přichycují (Van Dam & Buskens, 1993).

3.4 Fosilní záznamy

Až do pozdních dvacátých let byly fosilní záznamy zygospor zástupců třídy Zygnematophyceae zcela ignorovány nebo chybně identifikovány jako spory jiných skupin (Van Geel, 1979). Tyto zygospory jsou dnes hojně využívány k rekonstrukci klimatu a stavu

vodních biotopů před miliony lety. Jedinou překážkou je neznalost ekologie vymřelých druhů (Adam & Van Geel, 1978). Každá linie má svoji vyhraněnou ekologii, na které závisí i její distribuce, podle nálezů jistých linií můžeme usuzovat, jaké klima v té době bylo a jaké biotopy se zřejmě objevovaly na daném území. Například přítomnost fosilních zygospor (nejčastěji od rodů *Mougeotia* a *Spirogyra*) zřetelně naznačuje výskyt mělkých, stojatých a do jisté míry mezotrofních stanovišť, kde nejspíše na jaře docházelo k oteplení (Van Geel, 1978; Van Geel & Van der Hammen, 1978). Na druhou stranu výskyt fosilních zástupců z řádu Desmidiales signalizuje přítomnost acidických tůní a močálů (Tappan, 1980). Jednu z výjimek představuje rod *Oocaridum*, který preferuje vodu bohatou na vápník, a tudíž vodu alkalickou (Bradley, 1974). Nejstarší fosilní záznamy zygospor spájivých řas (*Mougeotia*, *Brazilea a Lacunulites)* se datují do karbonu (Dörfelt & Schäfer, 2000; Archibald et al., 2016). Na základě fosilních záznamů ve spojení s moderní fylogenetikou se předpokládá, že všechny hlavní linie spájivých řas vznikly ještě před karbonem (Archibald et al., 2016). Vegetativní buňka druhu *Paleoclosterium leptum,* která je nejstarším fosilním nálezem z řádu Desmidiales, se datuje do devonu (Gontcharov et al., 2003; McCourt et al., 2000). Zkoumání fosilního záznamu nám v dalších letech může přinést nové informace o diverzifikaci uvnitř této třídy a přiblížit nás k pochopení, jak tato skupina kolonizovala terestrické prostředí (Archibald et al., 2016).

3.5 Taxonomie

Taxonomie spájivých řas byla, je a nejspíše i bude problematická. Postavení třídy Zygnematophyceae i její vnitřní členění se v průběhu let dosti měnilo, přičemž pochopení jejího vnitřního členění je klíčové pro porozumění procesu terestrizace.

Již Stewart a Mattox (1978) navrhli členění skupiny Chlorophyta do pěti tříd. Jednou z nich byla třída Charophyceae, do níž začlenili řád Zygnematales (dnes třída Zygnematophyceae). Tato klasifikace byla provedena na základě přítomnosti primitivního fragmoplastu u rodu *Spirogyra* a podle typů enzymů, účastnících se ornitinového cyklu a metabolismu glukózy (Archibald et al., 2016).

Dříve se spájivé řasy řadily do skupiny Conjugatae. První, kdo použil název Zygnematales, byl americký algolog Charles Edwin Bessey (1845–1915). Mimo jiné všechny spájivé řasy, které dříve patřily do skupiny Conjugatae, rozdělil do dvou řádů: Desmidiales

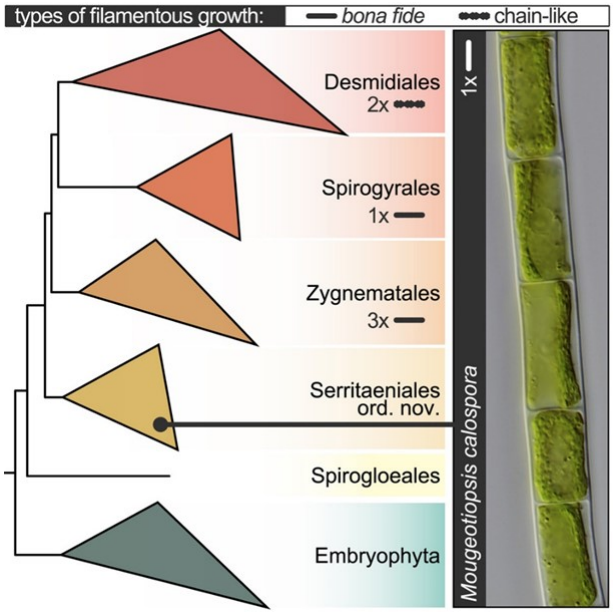
a Zygnematales (Guiry, 2013). Toto členění do dvou řádů vydrželo více než 100 let (Brook, 1981; Hoek et al., 1995; Graham et al., 2009).

Spájivé řasy se tedy dříve rozdělovaly do dvou řádů na základě struktury buněčné stěny. Řád Desmidiales se dělil na čeledě Gonatozygaceae, Peniaceae, Closteriaceae a Desmidiaceae. Řád Zygnematales se dělil na čeledě Zygnemataceae a Mesotaeniaceae (viz Obr. 13) (Archibald et al., 2016; Brook, 1981).

Později byly provedeny fylogenetické studie, založené na jednom či více genech. Výsledky těchto prací vyústily k závěru, že tradiční vnitřní uspořádání třídy Zygnematophyceae na řády Zygnematales a Desmidiales nesouhlasí se skutečnými evolučními vztahy (Gontcharov, 2008; Hall et al., 2008). Před dvěma lety Hess et al. (2022) provedli multigenovou studii, ve které zjistili, že skupina Zygnematales je parafyletická. Nejvýraznějším výstupem této studie však bylo vytvoření nového fylogenetického stromu spájivých řas (viz Obr. 14).

Zygnematales	Type 1. Mesotaeniaceae and Zygnemataceae	1. Cell wall one homogeneous piece
		2. Primary wall not shed
		3. Outer hyaline (mucus) layer smooth
		4. Ornamentations weak or absent
		5. Pores absent
Desmidiales	Type 2. Closteriaceae, Gonatozygaceae and Peniaceae	1. Cell wall may be formed of several segments, which are divided by very slight constrictions
		2. Primary wall not shed
		3. Compact, structured outer layer (warts, spines, and ridges originating from outer layer)
		4. Ornamentations strong and variable
		5. Pores or pore-like gaps only in outer layer
	Type 3. Desmidiaceae	1. Cell wall formed of two segments divided by a marked constriction (isthmus)
		2. Primary wall shed
		3. No continuous outer layer but mucilaginous envelope originating from pore organs from secondary wall
		4. Pores in secondary wall

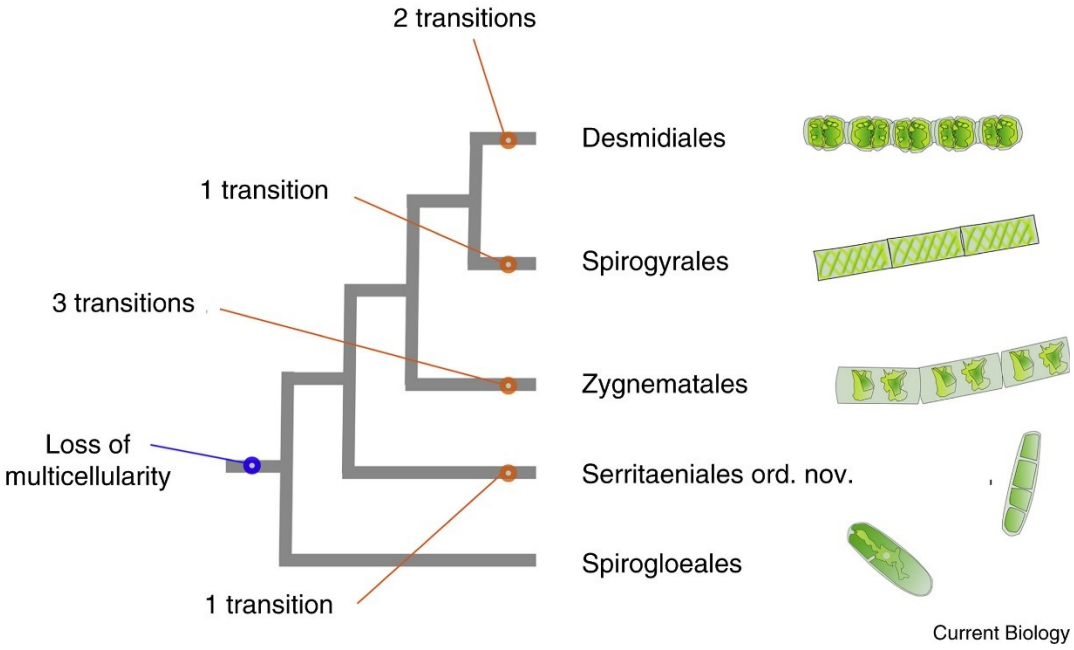
Obr. 13 – Rozdělení podle Brooka (1981) dle struktury buněčné stěny (Archibald et al., 2016).



Obr. 14 – Nové rozdělení třídy Zygnematophyceae do pěti řádů (Hess et al., 2022).

Hess et al. (2022) rozdělují spájivé řasy do pěti řádů – Spirogloeales, Serritaeniales, Zygnematales, Spirogyrales a Desmidiales. V tomto rozdělení je řád Spirogloeales sesterskou linií všem ostatním řádům (viz Obr. 14).

V těchto pěti řádech došlo k mnoha přechodům od jednobuněčnosti k mnohobuněčnosti (Keller & Delaux, 2022). Současně k tomuto přechodu došlo ve čtyřech z pěti skupin (viz Obr. 15). Poslední společný předek (MRCA) třídy Zygnematophyceae pravděpodobně nebyl mnohobuněčný a neměl plasmodesmata, a tudíž v této skupině došlo k situaci zisk-ztráta-zisk (Gain-loss-gain) (Keller & Delaux, 2022). Tato událost porušuje Dollův zákon, který stanovuje, že organismy nemohou získat či obnovit vlastnosti, které ztratili během evolučního vývoje, a tudíž takovou situaci neumožňuje a odmítá její možný vznik (Dollo, 1893). V minulých letech se ale ukázalo, že k takové situaci došlo nejspíše vícekrát i v evoluci živočichů (Forni et al., 2022; Pereyra et al., 2016).



Obr. 15 – Fylogenetický strom navržený Hessem et al. (Hess et al., 2022), se zakreslenými přechody k mnohobuněčnosti (Keller & Delaux, 2022).

3.6 Řád Spirogloeales

Problematika taxonomického zařazení rodu *Spirogloea* (dříve *Spirotaenia*) byla zmíněna již v kapitole 2.4.2. V této kapitole bylo uvedeno, že rod někteří autoři (Gontcharov & Melkonian, 2004; Rieseberg et al., 2023) řadí do třídy Chlorokybophyceae.

Autoři Cheng et al. (2019) ve své studii představují sekvenci genomu a jeho analýzu, ze které vyplývá postavení rodu *Spirogloea* v rámci streptofytních řas. Tento rod autoři zařadili na bázi třídy Zygnematophyceae. Následně byly také definovány dvě podtřídy: Zygnematophycidae a Spirogleophycidae, což bylo podpořeno vlastnostmi plastidového genomu (kanonická struktura operonu u rRNA genů, lokalizace trnl (GAU) a trnA (UGC) mezi geny rrL a rrS v chloroplastovém genomu). Řád Spirogloeales je tedy sesterskou linií všem ostatním organismům ve třídě Zygnematophyceae (Cheng et al., 2019; Hess et al., 2022), s čímž se ostatně shoduje i Hess et al. (2022).

Podrobnější popis rodu *Spirogloea* je zmíněn v kapitole 2.4.2.

3.7 Řád Serritaeniales

Tento řád byl představen Hessem et al. (Hess et al., 2022), kde do něj byly zařazeny tři rozdílné organismy: *Mougeotiopsis calospora*, *Serritaenia* a kmen SAG 12.97 (jednobuněčná spájivá řasa, se souhlasnou sekvencí s *Mesotaenium endlicherianum*). Pokud by se vybíralo jméno řádu na základě těchto tří rodů, tak by se správně podle jejich abecedního pořadí měl řád jmenovat Mesotaeniales. Ale proti tomuto se autoři Hess et al. (2022) staví, a to z důvodu, že pozice rodu *Mesotaenium* je stále nejistá a u jeho identifikace mohlo dojít k pochybení. Podle některých autorů (Hess et al., 2022), zejména podle Sebastiana Hesse a Anny Buschové nesouhlasí kmen SAG 12.97 s morfologickým popisem typového druhu *Mesotaenium endlicherianum* Nägeli. Z tohoto důvodu se Hess et al. (2022) obávají použití názvu Mesotaeniales a ve své práci raději dali přednost názvu Serritaeniales podle dobře známého rodu *Serritaenia* (Hess et al., 2022).

Organismy v této skupině jsou rozdílné svojí morfologií, *Serritaenia* představuje jednobuněčné typy, zatímco *Maugeotiopsis* vláknité (Hess et al., 2022). Jeden znak ale zůstává u těchto organismů stejný – chloroplasty, jež mají vždy vroubkovaný či zvlněný okraj (Busch & Hess, 2022; Cheng et al., 2019).

3.7.1 Rod *Serritaenia*

V porovnání se zástupci, kteří žijí ve vodním prostředí, musí terestrické řasy čelit mnoha stresorům, zejména slunečnímu záření (Kitzing & Karsten, 2015). Největší nebezpečí představuje ultrafialové záření (UVR), jež má dvě složky: UVA (315–400 nm), díky kterému mohou v zasažených buňkách vznikat například volné radikály, a UVB (280–315 nm), které působí rovnou na strukturu DNA a proteinů (Hargreaves et al., 2007; Pattison & Davies, 2006). V evoluci se u terestrických zástupců objevilo mnoho adaptací, jak se tomuto záření bránit („self-shading“, produkce ochranných látek apod.). Tyto ochranné látky se vyskytují u řas běžně v intracelulárním prostoru (ve vakuolách, volně v cytoplazmě nebo v lipidových kapénkách). Existují ale i takoví zástupci, kteří mají své ochranné látky v extracelulárním prostoru, a právě tímto zástupcem je nový rod, jejž představila Buschová a Hess – *Serritaenia* (Busch & Hess, 2022a, b). Nově představený rod, dříve patřící pod polyfyletický rod *Mesotaenium*, vytváří ve svém slizovém obalu pigmenty, které ho chrání zejména před UVR. Tento fenomén je v eukaryotických řasách dosud neznámý, ačkoliv v říši Prokaryot

se jeho ekvivalent vyskytuje např. u rodu *Chroococcus*, který má ve svém slizovém obalu gleocapsin (Busch & Hess, 2022b). V současné době jsou popsány dva druhy: *S. testaceovaginata* (= *Mesotaenium testaceovaginatum*) a *S. braunii* (= *Mesotaenium braunii*) (Busch & Hess, 2022b).

a) Popis

Rod *Serritaenia* představuje jednobuněčné řasy s válcovitou a hladkou buněčnou stěnou. Chloroplast v buňce vyplňuje většinu prostoru. Jádro leží v blízkosti buněčné stěny, nikdy ne ve středu. Buňky tvoří kolonie ve slizovém obalu a nikdy netvoří vlákna (Busch & Hess, 2022b). Pigment ve slizovém obalu většinou není rovnoměrně rozložený, ale nachází se v místě, aby co nejúčinněji chránil buňku před škodlivým zářením. Jeho zbarvení může být různé a je ovlivněné pH okolního prostředí. V laboratorních podmínkách byla tvorba pigmentu navozena přidáním UVB. Dodnes bohužel stále není známa chemická struktura a povaha pigmentu (Busch & Hess, 2022a, b).

b) Ekologie

Tyto organismy osidlují výhradně terestrické prostředí, tvoří biofilmy na různých substrátech (listy, půda, mrtvé dřevo či mechorosty). Byly nalezeny také např. na vřesovištích s dominantním porostem bezkolence (*Molinia*), kde překryly celá společenstva mechorostů (Busch & Hess, 2022a). Jejich nálezy jsou známy z Velké Británie, střední Evropy, Severní a Jižní Ameriky (Busch & Hess, 2022a).

V lesích v západní části Německa byly zpozorovány makroskopické kolonie tvořené právě druhem *Serritaenia braunii* (anebo ve společenstvu např. s rodem *Coccomyxa*). Les byl tvořen smrkovou monokulturou s minoritním zastoupením listnatých stromů (*Quercus*, *Fagus*, *Betula*) a dominantním podrostem ve formě mechorostů. Právě na těchto mechorostech byl tento druh poprvé popsán. Autoři Buschová a Hess (Busch & Hess, 2022b) poukazují na to, že slizové kolonie by mohly mít na mechorosty značný vliv, podobný jako houbové infekce. Jejich vzájemné vztahy jsou předmětem dalšího zkoumání (Busch & Hess, 2022a, b). Ve Spojených státech amerických byl popsán druhý druh – *S. testaceovaginata.* Ten byl nalezen na vlhké hornině s tekoucí lehce kyselou vodou. Na rozdíl od druhu

S. braunii, který měl slizový obal zbarven od tmavě fialové po červenohnědou, má druh *S. testaceovaginatum* obal zbarven do cihlově hnědé (Busch & Hess, 2022a, b).

3.8 Řád Zygnematales

Charles Edwin Bessey rozdělil spájivé řasy (dříve všechny patřící do skupiny Conjugatae) do dvou řádů: Zygnematales a Desmidiales (Guiry, 2013). Řád Zygnematales se poté na poměrně dlouhou dobu stal jedním z tradičních řádů s dvěma čeleděmi: Zygnemataceae (vláknité řasy) a Mesotaeniaceae (sakodermní desmidiální řasy) (Mix, 1972). Již na počátku tisíciletí ukazovaly mnohé molekulární fylogenetické studie, že řád Zygnematales není monofyletický a že neukazuje správné evoluční vztahy (Gontcharov et al., 2003; Gontcharov, 2008; Hall et al., 2008; McCourt et al., 2000). Zmínku si zaslouží i rozdělení podle Leeho (Lee, 2008), který Zygnematales rozděluje na Zygnemataceae, Mesotaeniaceae a Desmidiaceae, ale bez jakýchkoliv odkazů na fylogenetické studie. Až Hess et al. (2022) prezentují svoji fylogenezi založenou na studiu více genů, kde ukazují, že řád Zygnematales je prokazatelně parafyletický. Reorganizují zástupce napříč řády ve třídě Zygnematophyceae. Nyní pod řád Zygnematales spadá pouze jedna čeleď – Zygnemataceae, která obsahuje jednobuněčné rody: *Cylindrocystis* a *Mesotaenium* (jejich postavení v tomto řádu by se podle Hesse et al. (Hess et al., 2022) mělo podrobit dalšímu výzkumu) a vláknité rody: *Mougeotia*, *Zygnema* a *Zygnemopsis*. Zástupci z řádu Zygnematales mají hvězdicovité, páskovité či deskovité chloroplasty (Hess et al., 2022). O ekologii těchto zástupců se toho příliš neví, jsou totiž mnohem méně studovaný než ostatní vláknité zelené řasy. Jejich studium je náročné zejména pro jejich obtížnou determinaci na druhové úrovni, která je závislá na zřídka se vyskytujících zygosporách (Archibald et al., 2016). Většina těchto zástupců se vyskytuje ve stojatých vodách, rybnících a občasně i v horských potocích. Rody mají převážně celosvětové rozšíření (Hoek et al., 1995).

3.8.1 Rod *Zygnema* (jařmatka)

Název tohoto rodu pochází z řečtiny, kde slovo „*zygon*“ znamená sedlo nebo jařmo. V České republice je známa pod jménem jařmatka (Graham et al., 2009; Kalina & Váňa, 2005). Rod *Zygnema* čítá více než 150 druhů (Guiry & Guiry, 2024). Autoři Pichrtová et al. (2018) poukázali na skrytou diverzitu v tomto rodě, kde vegetativní vlákna mají velice podobnou

morfologii, a tudíž znalost celého životního cyklu je naprosto klíčová pro druhovou determinaci.

a) Popis

Zástupci rodu *Zygnema* představují skupinu nevětvených vláknitých řas. Každá buňka obsahuje dva hvězdicovité chloroplasty, přičemž každý z nich v sobě skrývá jeden pyrenoid. Jádro se ve většině případů nachází mezi chloroplasty. Podobně jako u rodu *Spirogyra* se zde může vyskytovat připojení bazální buňky k substrátu pomocí rhizoidů. Konjugace u rodu *Zygnema* probíhá obdobně jako u rodu *Spirogyra*. Může zde docházet ke konjugaci skalariformní (a) nebo laterální (b) (Graham et al., 2009; Bellinger & Sigee, 2010). Jařmatka produkuje velké množství slizu, který obaluje její vlákna a například v hydro-terestrickém prostředí může tato slizová biomasa naprosto dominovat (Permann et al., 2023). Zajímavá věc se stala u druhu *Z. circumcarinatum*, který má chloroplastový genom o řád větší než ostatní zástupci ve streptofytní linii. Důvodem je nejspíše expanze nekódujících sekvencí (intronů) v chloroplastovém genomu (Turmel et al., 2005).

b) Ekologie

Zástupci rodu *Zygnema* se vyskytují po celém světě, nejčastěji ve sladkovodním či hydro-terestrickém prostředí. V určitých ekosystémech mohou být tito zástupci nezastupitelnými primárními producenty (Permann et al., 2023; Trumhová et al., 2023). V polárních hydro-terestrických oblastech jsou tyto řasy dominantami mikrobiálních společenstev, v nich jsou vystaveny neustálému působení stresových faktorů, jako je například osmotický stres (Pichrtová et al., 2014a), vysoušení (Pichrtová et al., 2014b) atd. Nicméně se ukázalo, že odolnost vůči stresu je vysoce specifická podle typu buňky. Klasické vegetativní buňky jsou méně odolné než tlustostěnné pre-akinety (Pichrtová et al., 2014b). Provedeny byly též laboratorní experimenty, které ukázaly rozdíly v přežívaní nízkých teplot. Vegetativní buňky přežily až −8 °C, zatímco pre-akinety zvládly i nižší teploty (Trumhova et al., 2019). U rodu *Zygnema,* jakožto i u jiných (např. u rodů *Mougeotia* a *Spirogyra*) byla pozorována jistá sezonalita (Burkholder & Sheath, 1985; Cambra-Sánchez & Aboal, 1992). Začátek sezóny pro tento rod začíná na jaře a největší biomasa je produkována mezi květnem a srpnem, a to v závislosti na teplotě (Cattaneo & Kalff, 1978). Na

konci vegetační sezóny jsou rodem *Zygnema* (i dalšími rody) produkovány pre-akinety – modifikované vegetativní buňky s tlustou buněčnou stěnou a naakumulovanými zásobními látkami. V těchto buňkách dochází k redukci chloroplastových laloků a celkovému metabolickému utlumení (Trumhová et al., 2023; Pichrtová et al., 2014a). Tyto pre-akinety hrají nejspíše klíčovou úlohu při přežívaní rodu *Zygnema* v drsných klimatických polárních oblastí, a jsou tudíž předmětem dalšího zkoumání (Pichrtová et al., 2014a; Pichrtová et al., 2014b).

3.9 Řád Spirogyrales

Tento řád byl poprvé popsán Clementsem a Shearem (Clements & Shear, 1931) a zahrnoval dle popisu žlutozelené řasy (včetně rodu *Spirogyra*) a vybrané houbové skupiny (Hess et al., 2022). Později se ukázalo, že rod *Spirogyra* není monofyletický a s rodem *Sirogonium* se nejspíše větví někde mezi řádem Zygnematales a Desmidiales (Drummond et al., 2005; Hall et al., 2008). Později Hess et al. (2022) vytvořili řád Spirogyrales a omezili ho pouze na ty spájivé řasy, které tvoří sesterskou skupinu k řádu Desmidiales dle jejich fylogeneze.

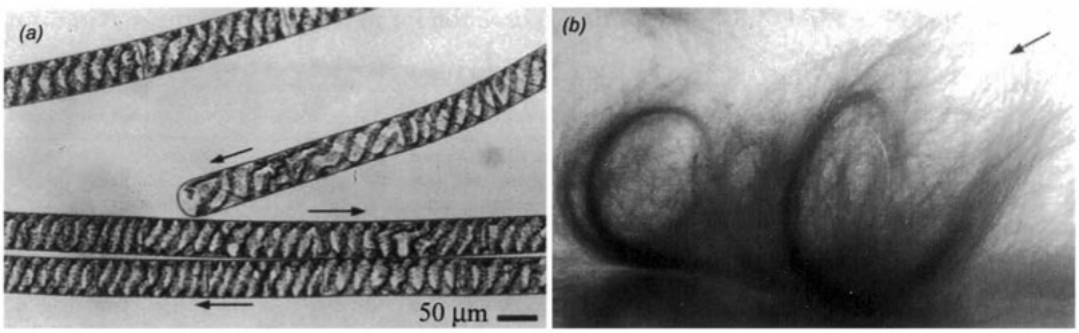
Hess et al. (2022) definovali tento řád jako spájivé řasy, které obsahují jeden či více šroubovicových chloroplastů. Jejich buněčná stěna je bez pórů či jiných struktur. V dnešní době se do řádu Spirogyrales řadí pouze rod *Spirogyra*. Avšak jemu velice příbuzný rod *Sirogonium* autoři do tohoto řádu nezařadili. Pro jeho zařazení je podle Hesse et al. (Hess et al., 2022) potřeba více fylogenetických studií.

3.9.1 Rod *Spirogyra* (šroubatka)

Tento rod byl dříve řazený do řádu Zygnematales (Bold & Wynne, 1985; Lee, 2008) a dnes patří nově podle Hesse et al. (Hess et al., 2022) do řádu Spirogyrales. Jméno *Spirogyra* (česky šroubatka) pochází z řečtiny a vzniklo spojením slov „*speira*“ (spirála, cívka) a „*gyros*“ (zakroucený), což odkazuje na tvar chloroplastu (Sahoo & Seckbach, 2015). Počet druhů je z velké části ovlivněn ploidií. Rozdíly v ploidii a díky nim vznikající morfologické změny vedou k tomu, že je popsáno přes 400 druhů (Archibald et al., 2016).

a) Popis

Zástupci rodu *Spirogyra* tvoří nevětvená vlákna s jedním či více šroubovitými chloroplasty. V chloroplastu obsahují většinou více menších pyrenoidů (Sahoo & Seckbach, 2015). Buněčné jádro se díky cytoplazmickým provazcům drží ve středu na rozdíl od zástupců rodu *Serritaenia* (Lee, 2008). Vlákna se mohou buď volně vznášet ve vodním sloupci, nebo mohou být přichycena k substrátu. K přichycení používají bazální buňku, která změnou svojí morfologie poslouží jako rhizoid (Graham et al., 2009; Sahoo & Seckbach, 2015). Svoji pevnou buněčnou stěnu mají situovanou pod tlustou vrstvou slizu, který je pro šroubatku charakteristický (Bellinger & Sigee, 2015). Pohlavní rozmnožování se uskutečňuje pomocí konjugace (laterální i skalariformní), popis konjugace je ostatně podrobněji popsán v kapitole 3.2.1. Častěji se však rozmnožuje vegetativně pomocí fragmentace stélky či tvorbou nepohlavních spor (aplanospory, partenospory apod., viz kapitola 3.2) (Hoek et al., 1995; Graham et al., 2009). Vlákna řasy rodu *Spirogyra* disponují neobvyklým fototaktickým pohybem k modrému světlu (optimum 470 nm). Díky dvěma typům pohybu: tzv. „gliding“ (klouzání filament po sobě) a zakřivení vláken se *Spirogyra* dokáže z rozvolněné formy dostat ke zdroji modrého světla (viz Obr. 16) (Kim et al., 2005).



Obr. 16 – Fototaktický pohyb rodu Spirogyra. (A) gliding (B) zakřivení vláken směrem ke světlu (Kim et al., 2005).

b) Ekologie

Zástupci rodu *Spirogyra* se nejvíce vyskytují v jarním období, a to zejména díky tomu, že velice dobře snáší kombinaci studené vody a vyšší intenzity slunečního

záření (Graham et al., 1995). Výskyt šroubatky v přírodě je velice široký, můžeme ji najít víceméně ve většině sladkovodních biotopů. Nejčastěji se vyskytuje v mírně eutrofních rybnících, kde může vytvořit hustý zelenožlutý slizký povlak, který pokryje většinu vodní plochy. Tento fenomén lze pozorovat zejména v pozdním jaru či brzkém létě (Hoek et al., 1995). Tyto tzv. „vodní květy" dokáže tvořit společně například s rodem *Hydrodictyon*. Podle Sahooho a Seckbacha (Sahoo & Seckbach, 2015) jsou tyto vodní květy sice nepřehlédnutelné, ale nepředstavují pro ekosystém zásadní nebezpečí.

c) Využití

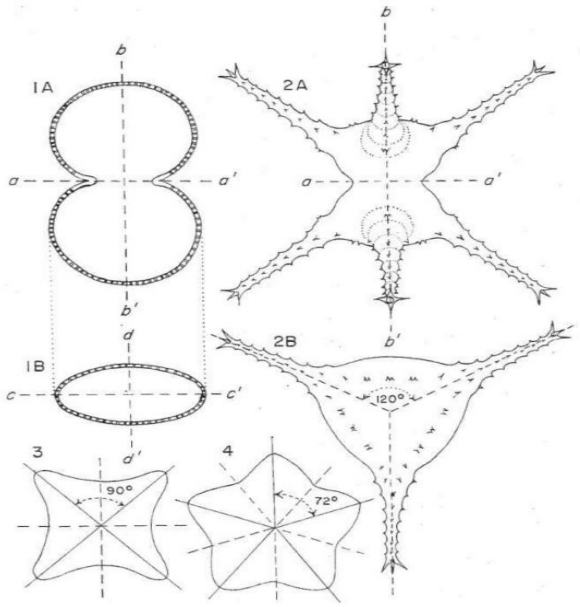
U rodu *Spirogyra* (podobně jako u rodů *Chlorella* a *Cladophora*) se ukázalo, že zástupci těchto rodů dokáží úspěšně absorbovat radioaktivní odpad (Sahoo & Seckbach, 2015). *Spirogyra* může být také použita při detekci těžkých kovů v kontaminované vodě (Rai et al., 2008; Archibald et al., 2016).

3.10 Řád Desmidiales (krásivky)

Řád Desmidiales je v kontextu práce posledním a zároveň druhově nejbohatším řádem spájivých řas (Škaloud et al., 2011). Řasy patřící do tohoto řádu se někdy souhrnně označují plakodermní krásivky (Graham et al., 2009; Hess et al., 2022). Řád Desmidilaes byl dříve rozdělován do čtyř čeledí: Gonatozygaceae, Peniaceae, Closteriace a Desmidiaceae, dle struktury buněčné stěny (Brook, 1981). Podle rozdělení, který navrhli autoři Hess et al. (2022), nyní obsahuje pouze jedinou čeleď: Desmidiaceae s více než 20 rody. Krásivky, již podle jejich českého jména, jsou pokládány za nádherné organismy, a to hlavně díky jejich dokonalé symetrii (viz Obr. 17), není tedy divu, že se těmto organismům věnovala značná část odborníků (Brook, 1981; Růžička, 1977; West et al., 1904, etc.).

Počet odhadovaných druhů spadajících do řádu Desmidiales se v historii mění, mnozí autoři (Kossinskaja, 1952; Prescott et al., 1975; West et al., 1904) odhadovali 30 rodů a přes 5 000 druhů, zatímco jiní (např. Hall & Delwiche, 2007; Archibald et al., 2016) odhadovali, že tento řád čítá okolo 3 500 druhů. Většina druhů byla popsána v 19. a 20. století, a to na základě tradiční taxonomie (popis druhů pouze na základě morfologie) (Barbosa de Araújo et al., 2022; Gontcharov, 2008). Nedávné fylogenetické studie (Neustupa et al., 2010; Šťastný et al., 2013) však ukázaly, že je potřeba zásadních změn v pohledu na taxonomii

krásivek. Vznikly pochyby o hodnotě morfologických znaků při klasifikaci a o velikém počtu vnitrodruhových taxonů, které byly identifikovány pouze na základě morfologie (Neustupa et al., 2010; Barbosa de Araújo et al., 2022). Úskalím dříve používané taxonomie je zejména polymorfismus, kdy jeden druh může mít více morfologických typů, a to zejména na základě prostředí, ve kterém žije (Brook, 1981). Z výše zmíněného zřetelně vyplývá, že použití tradičního druhového konceptu, založeného na morfologii, je u krásivek problematické (Kouwets, 2008).



Obr. 17 – (1–4) jednotlivé roviny symetrie u plakodermních krásivek (Brook, 1981).

3.10.1 Popis

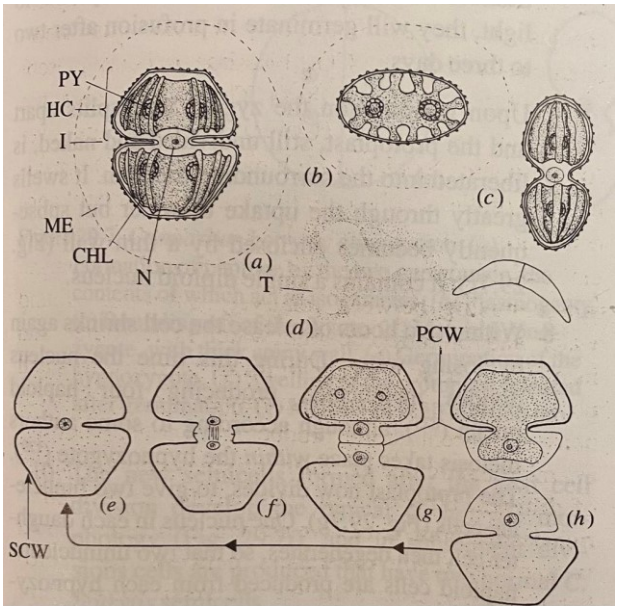
Krásivky mohou tvořit vlákna (např. zástupci rodu *Hyalotheca*). Nicméně naprostá většina druhů je jednobuněčná (některé jednobuněčné krásivky, např. zástupci rodu *Micrasterias*, mohou mít také tendenci k tvorbě krátkých vláken) (Kalina & Váňa, 2005; Bellinger & Siegee, 2015). Buňka krásivek je tvořená ze dvou semicel (zrcadlově symetrických polovin jedné buňky). U některých rodů (*Cosmarium*, *Euastrum* apod.) se mezi semicelami nachází prázdný prostor – tzv. „sinus“. Struktura propojující semicely, se nazývá isthmus, v české literatuře občas bývá označován jako cytoplazmatický kanál. V tomto místě je uložené jádro (Kalina & Váňa, 2005; Archibald et al., 2016).

Buněčná stěna je dvojitá a vyznačuje se přítomností pórů. Skrze tyto póry prochází váčky naplněné slizem, vyprodukované v GA (Golgiho aparátu) (Graham et al., 2009). Sliz je pro život krásivek naprosto klíčový a přináší jim řadu výhod. Mnohé druhy si například ve svém slizovém obalu pěstují kmeny symbiotických bakterií (Fisher & Wilcox, 1996; Fisher et al., 1998), jiné tento sliz využívají jako pojivo při přichycování k vodním cévnatým rostlinám (tzv. perifytické druhy). Planktonní druhy mohou produkcí slizu navýšit svůj povrch, a tudíž snížit rychlost klesání ve vodním sloupci a déle díky tomu vydržet v eufotické zóně. V neposlední řadě sliz slouží k pohybu. Krásivky se díky jeho produkci mohou pohybovat a nechávat za sebou slizovou stopu (Graham et al., 2009).

3.10.2 Rozmnožování

U krásivek je známo nepohlavní rozmnožování pomocí mitózy i konjugací. Většinou dávají krásivky přednost nepohlavnímu rozmnožování a u mnoha druhů nebyla konjugace ani pozorována (Brook, 1959).

Rozdělení buněk předchází otevřená mitóza. K rozpadu jaderného obalu dochází klasicky v profázi (Kalina & Váňa, 2005). V první fázi dochází k prodlužování cytoplazmatického kanálu (isthmu) a tvorbě příčné přepážky, ta se zakládá centripetálně a rozděluje jádra (Hoek et al., 1995). U řádu Desmidiales nenajdeme fykoplast ani fragmoplast jako u jiných streptofytních linií (Kalina & Váňa, 2005). Výsledkem výše zmíněného procesu jsou dvě buňky, každá z nich má jednu původní polovinu (větší) a jednu nově nasyntetizovanou (menší). Nová semicela má pouze primární tenkou buněčnou stěnu a sekundární stěna bude později dosyntetizována (viz Obr. 18) (Kalina & Váňa, 2005; Hoek et al., 1995).

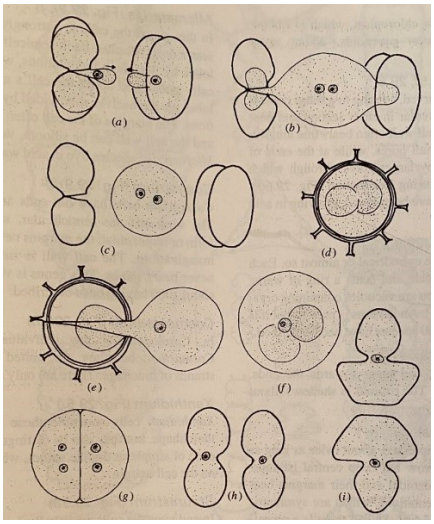


Obr. 18 – (e–h) buněčné dělení u druhu Cosmarium botrytis (Hoek et al., 1995).

Brook (1981) rozděluje dělení buněk u krásivek do čtyř kategorií, kde první dva typy jsou u vláknitých rodů a druhé dva typy u jednobuněčných rodů. Nejčastější typ 4. *Cosmarium* je podrobněji popsaný výše (viz Obr. 18).

a) typ 1. podle rodu *Hyalotheca*
b) typ 2. podle rodu *Bambusina*
c) typ 3. podle rodu *Closterium*
d) typ 4. podle rodu *Cosmarium*

Pohlavní rozmnožování probíhá, stejně jako u všech spájivých řas, pomocí konjugace. Všechny krásivky mají podobně jako ostatní spájivé řasy haplontní životní cyklus a jediná diploidní fáze, která je u nich známa, je fáze zygoty. Konjugace začíná přiblížením dvou buněk (u krásivek lze najít jak heterothalické, tak homothalické typy). Poté se vytvoří papily, které se přibližují k druhé buňce. Když se tyto papily dotknou, tak v tomto překryvu se rozruší buněčná stěna a dojde k plasmogamii a následné karyogamii. Vzniklá diploidní zygota poté přečkává v dormantní fázi hypnozygoty, čekající na germinaci. Při germinaci protoplast opouští svůj ochranný obal a dochází k redukčnímu dělení za vzniku čtyř haploidních jader. U dvou z nich dojde následně k redukci a výsledkem jsou tedy dvě haploidní buňky (viz Obr. 19) (Kalina & Váňa, 2005; Brook, 1981; Hoek et al., 1995).



Obr. 19 – (a–i) konjugace u rodu Cosmarium (Hoek et al., 1995).

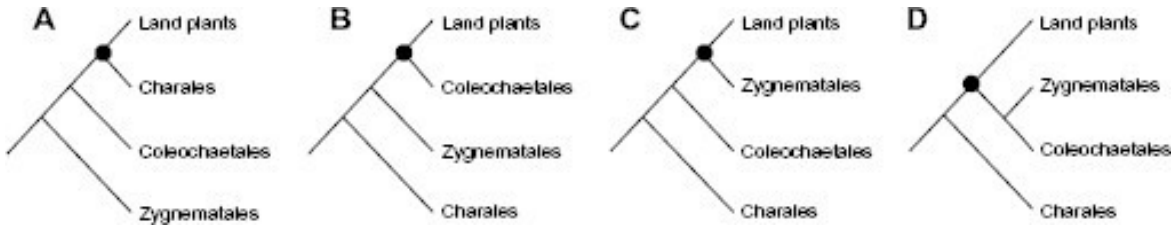
3.10.3 Ekologie

Řasy z řádu Desmidiales můžeme najít po celém světě, včetně Antarktidy a tropických lesů. Nicméně jejich největší rozšíření je v mírném pásmu, kde se poté logicky i nejvíce studují (Kalina & Váňa, 2005). Krásivky se nejvíce vyskytují ve sladkovodních habitatech, které jsou oligotrofní či dystrofní (značný obsah huminových kyselin). Existují ale i takoví zástupci, které bychom našli v eutrofních vodách, kde mohou sloužit jako bioindikátory míry eutrofizace. Takovým druhem je například *Closterium aciculare* (Graham et al., 2009; Bellinger & Siegee, 2015). Další zástupci se mohou vyskytovat i ve vlhkých terestrických biotopech či v porostech mechorostů (např. v rodu *Fontinalis*). Ve vodním prostředí jsou buď přichyceni k substrátu, nebo se vyskytují volně ve vodním sloupci jako fytoplankton (Graham et al., 2009; Hoek et al., 1995). Většina krásivek preferuje mírně acidické prostředí (pH 4–7), a tudíž se vyskytují např. v rašeliništích (Brook, 1981), což je typ mokřadu, v němž převažuje primární produkce nad dekompozicí, která vede k hromadění organické hmoty a tvorbě humolitu (rašeliny) (Jeník & Soukupová, 1989). Tato rašeliniště se dají dále rozdělit na ombotrofní (jsou syceny pouze ze srážkové vody, mají obecně nižší pH (3,5–4,6) a nižší obsah rozpuštěných minerálů) a minerotrofní (jsou syceny jak ze srážkové vody, tak z podzemní či povrchové, mají obecně vyšší pH (4–7,5) a vyšší hodnoty rozpuštěných minerálů) (Čížková et al., 2017). V tomto typu prostředí dominují především krásivky (rody *Closterium*, *Cosmarium*, *Staurastrum* apod.). Podle výzkumu Neustupy et al. (Neustupa et

al., 2013) rozhoduje o druhovém bohatství a složení zejména pH. Průměrná velikost buněk krásivek závisí tedy na pH a obsahu minerálních látek, kterých je v ombrotrofních rašeliništích nedostatek, zatímco v minerotrofních dostatek. Velikost buněk se dá tedy použít k monitoringu přechodů mezi oběma typy rašelinišť a k monitoringu acidifikace (Bellinger & Sigee, 2015). Krásivky mohou být též používané jako modelové organismy či bioindikátory (Coesel, 2001; Svoboda et al., 2014).

4 Kolonizace souše

Život v takové podobě, jak ho známe v současnosti, by nikdy neexistoval, pokud by rostliny nekolonizovaly souš. Kolonizace souše rostlinami se považuje za jednu z nejvýznamnějších evolučních událostí (Becker et al., 2020). Tato událost nastala nejpravděpodobněji v období ordoviku zhruba před 470–450 miliony lety (Buschmann & Holzinger, 2020; Delwiche & Cooper, 2015). Embryophyta (suchozemské rostliny) jsou podle všech novějších studií jednoznačně sesterskou linií Zygnematophyceae, což potvrzuje většina fylogenetických analýz i analýz plastidového genomu (Timme et al., 2012; Timme & Delwiche, 2010; Turmel et al., 2002, 2006). Ve starší literatuře se uváděla jako sesterská linie Charophyceae, což dnes již neplatí (Obr. 20) (Delwiche & Cooper, 2015).



Obr. 20 – Čtyři hypotézy o předku cévnatých rostlin. (A) hypotéza, podporovaná zejména dříve, založená na morfologických znacích. (B), (C) a (D) jsou hypotézy založené na molekulárních datech. Za nejvíce pravděpodobnou a v dnešní době všeobecně přijímanou se považuje hypotéza (C) (Zhong et al., 2015).

Přechod rostlin na souš zahrnoval schopnost snášet biotický i abiotický stres. Tyto rostliny musely čelit kontaktu s atmosférou, na druhou stranu získaly na souši přístup k atmosférickému CO_2 a slunečnímu záření, které nebylo tlumeno vodou (Delwiche & Cooper, 2015). Tyto rostliny ale podle všeho nebyly první fytosyntetické organismy, které se dostaly na souš. Za první se považují biofilmy sinic a lišejníky (Wellman & Strother, 2015). Tato společenstva organismů se ale nevyvinula v tak komplexní organismy (cévnaté rostliny), které dnes známe. Pro lidstvo jsou suchozemské rostliny zásadně důležité (Delwiche & Cooper, 2015). Mrtvé suchozemské rostliny slouží jako jedna z největších zásobáren CO_2 v půdě (Stockmann et al., 2012) a také nyní představují 80 % celkové biomasy na Zemi (Bar-On et al., 2018). Suchozemské rostliny hrály klíčovou roli i při

evoluci velkých živočichů. Jen díky kolonizaci souše a následnému navýšení koncentrace kyslíku v atmosféře zde mohli tito živočichové žít (Becker et al., 2020).

Už při rozdělení chlorofytní a streptofytní linie získala Streptophyta předpoklad pro kolonizaci souše (Becker, 2012).

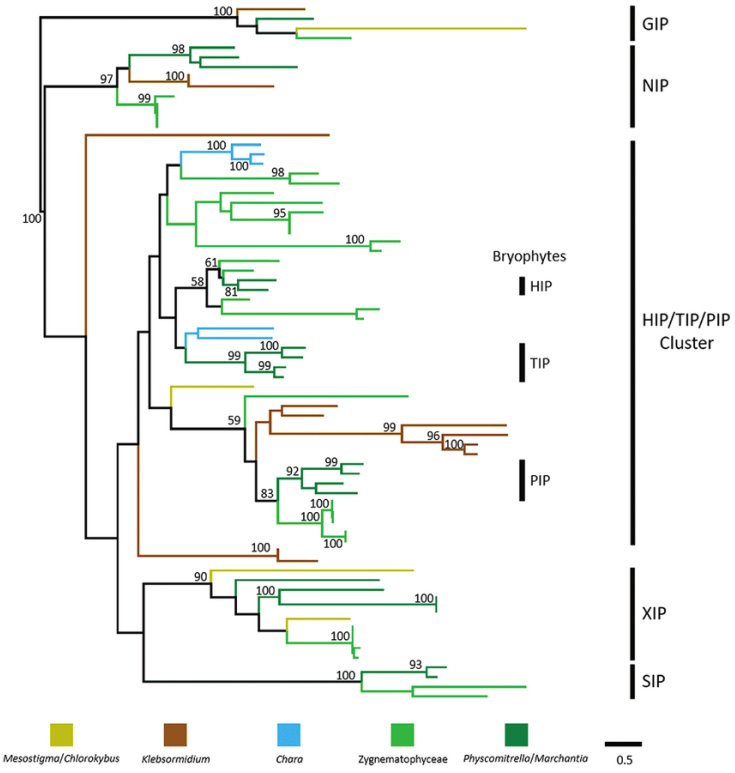
Předek cévnatých rostlin byl nejspíše morfologicky jednodušší, chyběly mu struktury jako kutikula a neobsahoval látky podobné ligninu. Žil pravděpodobně v subaerickém/terestrickém prostředí a jeho životní cyklus byl haplontní (Buschmann & Holzinger, 2020; Cheng et al., 2019). Řasy, které kolonizují souš, čelí extrémě vysokému stresu. Je nutné, aby se na toto nové prostředí adaptovaly. Největší problém při kolonizaci terestrického prostředí představuje vysoušení organismu (Becker et al., 2020; Cheng et al., 2019). Jedna z možných adaptací je akumulace LEA proteinů, které zabraňují ostatním proteinům v agregaci. K té dochází zejména díky vysychání a osmotickému stresu (Hatanaka et al., 2013). Autoři Hudertmarková a Hincha (Hundertmark & Hincha, 2008) rozdělují LEA proteiny dle jejich sekvenčních motivů do devíti skupin. Streptofytní i chlorofytní řasy kódují proteiny LEA4 a LEA5, což ukazuje na jejich možnou přítomnost již u společného předka Viridiplantae. U streptofytních řas se ukázalo, že navíc kódují ještě protein LEA2. LEA proteiny pocházející ze streptofytních řas mohly představovat základní ochranu proti vysušení (Becker et al., 2020). U skupiny Bryophyta a Tracheophyta došlo navíc k přidání dvou LEA proteinů (SPM a dehydrinu), které pravděpodobně ještě podpořily ochranu proti vysušení a osmotickému stresu (viz Obr. 21) (Becker et al., 2020). Studium těchto proteinů ze skupiny LEA se nyní považuje za klíčové pro pochopení, jak řasy, které kolonizovaly souš, reagovaly na biotický i abiotický stress (Becker et al., 2020).

Společný předek skupin Zygnematophyceae a Embryophyta mnoho genů získal horizontálním genovým přenosem (HTG) od půdních bakterií. Tyto geny hrály v evoluci skupiny Embryophyta nezastupitelnou roli. Pomohly rostlinám v růstu, proti stresorům i v navázání mykorhizních vztahů (zejména arbuskulární mykorrhizy) (Cheng et al., 2019).

Protein	*A. thaliana*	*P. patens*	*M. polymorpha*	Streptophyte algae	Chlorophyte algae
SMP	+	+	+		
PvLEA18	+				
LEA5	+	+	+	+	+
LEA4	+	+	+	+	+
LEA3	+				
LEA2	+	+	+	+	
LEA1	+				
Dehydrin	+	+	+		+
ATM	+				

Obr. 21 – Distribuce LEA proteinů ve skupině Viridiplantae (Becker et al., 2020).

Další adaptací na molekulární úrovni je přítomnost MIP proteinů, což je rodina proteinů nazývaná též aquaporiny. Většina těchto proteinů transportuje vodu, ale některé též transportují například glycerol apod. (Becker et al., 2020). První rozsáhlou fylogenetickou studii o diverzitě a evoluci MIP proteinů učinili Abascal et al. (Abascal et al., 2014). V době publikace této práce však ještě nebylo dosti informací o genomu streptofytních řas, tudíž do této studie nebyly zařazeny. Až autoři Becker et al. (2020) vytvořili fylogenetický strom, který ukazuje fylogenezi MIP proteinů ve streptofytní linii. Výsledky jasně naznačují přítomnost GIP, NIP, SIP a XIP proteinů v rámci Streptophyta.



Obr. 22 – Fylogeneze MIP proteinů v rámci streptofytní linie (Becker et al., 2020).

Další fenomén, který hraje roli v přechodu řas na souš, je mnohobuněčnost. Embryophyta vždy tvoří mnohobuněčnou stélku, která se nejpravděpodobněji vyvinula z jednobuněčného předka (Buschman & Holzinger, 2000). Tímto tématem se ve své rešeršní práci zabývají autoři Niklas a Newman (Niklas & Newman, 2019), kteří mimo jiné zmiňují i možnost existence společného regulačního genového systému, který vede k mnohobuněčnosti u různých linií. Ve vytváření mnohobuněčné stélky mohou také hrát roli bakteriální kolonie (Alsufyani et al., 2020; Vosolsobě et al., 2020). Studie, kterou publikovali Alsufyani et al. (Alsufyani et al., 2020), pojednává o rodu *Ulva* (Chlorophyta). Axenické kultury tohoto rodu vedly k abnormální morfologii stélky. Výsledky této studie vedly k závěru, že rod *Ulva* potřebuje ke svému správnému mnohobuněčnému vývoji dvě specifické bakteriální kolonie (*Roseovarius* a *Maribacter*). Na tomto výzkumu staví Buschman a Holzinger (Buschmann & Holzinger, 2020) a vznáší otázku, zda se podobný fenomén nevyskytuje i u streptofytních řas či dokonce u skupiny Embryophyta. V procesu signalizace mezi bakterií a řasou může hrát roli i auxin, jehož sekundární funkcí u streptofytních řas může být právě zmíněná signalizace (Vosolsobě et al., 2020). Primární funkcí auxinu (kyseliny indol-3-octové) je stresová signalizace a komunikace v komplexní rostlinné stélce (Bowman et al., 2021). Autoři de Vries et al. (de Vries et al., 2018) také objevili receptory kyseliny abscisové (PYR/PYL/RCAR) přítomné v rodu *Zygnema*.

Studium streptofytních řas a zejména třídy Zygnematophyceae nám do budoucna pomůže lépe pochopit evoluci suchozemských rostlin (Buschmann & Holzinger, 2020; Delwiche & Cooper, 2015; Zhong et al., 2015).

Závěr

Tato bakalářská práce představuje podrobný přehled současných znalostí o streptofytních řasách a zejména o třídě Zygnematophyceae. Zdůrazňuje zde jejich význam v kontextu procesu terestrizace. Práce ukazuje, že streptofytní řasy obsahují zástupce klíčové pro studium fyziologických adaptací, které umožnily kolonizaci souše. Z práce vyplývá, že streptofytní řasy sehrály zásadní roli při formování dnešních terestrických ekosystémů. Vhled do nejnovějších fylogenetických vztahů, který tato práce shrnuje, ukazuje, že vnitřní členění třídy Zygnematophyceae není zcela jednoduché či jednoznačné a jeví se zde potřeba dalšího výzkumu.

Primárním cílem této práce bylo sumarizovat poznatky o streptofytních řasách s důrazem na třídu Zygnematophyceae. Dalším cílem bylo objasnit, co jsou řasy za skupinu organismů, a upozornit na jejich nejednotnou definici. Posledním cílem bylo poukázat na důležitou roli streptofytních řas, jejichž studium nám může pomoci pochopit, proč současné ekosystémy vypadají, tak jako dnes.

Hlavní cíl práce byl naplněn ve značném rozsahu a může nyní sloužit dalším autorům jako teoretická předloha pro jejich vlastní práce. Ukázalo se, že i v době molekulárních analýz a celogenomových studií máme problém některé linie zařadit se stoprocentní jistotou (např. problémový rod *Spirotaenia*). Práce dále poukazuje na fakt, že eukaryotické stromy, které obsahují různé superskupiny, v průběhu 21. století podléhají častým změnám. Tyto změny poté například mohou vésti k určitému zmatení ve výuce, kdy pedagog neví, co by mělo být vyučováno. V práci byla objasněna definice řas a bylo zdůrazněno, že tato linie není monofyletická a dá se o ní hovořit pouze jako o biologické či ekologické skupině. Řasy zahrnují tudíž rozličné taxonomické linie eukaryotických i prokaryotických organismů. V celé práci byla zmiňována důležitost výzkumu streptofytních řas. Myslím si, že tato skupina si zasluhuje mnohem větší pozornost, než se ji dosud dostává. O streptofytních řasách toho stále moc nevíme a světové sbírky kultur těchto organismů jsou nedostatečné. Autoři Zhou a Schwartzenberg (2020) upozorňují na to, že ve světových sbírkách máme pouze 8,3 % známých spájivých řas, což je v době klimatických změn značně znepokojivé, zejména pro jejich citlivost na změny podmínek prostředí. Domnívám se, že by se výzkumu skupiny Streptophyta mělo věnovat více úsilí, protože nám mohou pomoci pochopit jednu

z největších a nejdůležitějších evolučních událostí. Uvědomme si, že nebýt toho, že streptofytní řasy přešly na souš a daly vzniknout suchozemským rostlinám, by svět, ve kterém žijeme, neexistoval v takové podobě, v jaké ho známe.

Seznam použitých informačních zdrojů

Abascal, F., Irisarri, I., & Zardoya, R. (2014). Diversity and evolution of membrane intrinsic proteins. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, *1840*(5), 1468–1481. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.12.001

Adam, A. C. E. née, & Van Geel, B. (1978). Fossil zygospores of Debarya glyptosperma (de Bary) Wittr.(Zygnemataceae) in Holocene sandy soils. *Acta Botanica Neerlandica*, *27*(5–6), 389–396.

Adl, S., Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, O., Barta, J., Bowser, S., Brugerolle, G., Fensome, R., Fredericq, S., James, T., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C., Lewis, L., Lodge, D., Lynn, D., Mann, D., & Taylor, M. (2005). The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, *52*, 399–451. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x

Alberts, B., Kotyk, A., Bouzek, B., & Hozák, P. (1998). Základy buněčné biologie. In *úvod do molekulární biologie buňky* (2. vyd.). Espero Publishing.

Alsufyani, T., Califano, G., Deicke, M., Grueneberg, J., Weiss, A., Engelen, A., Kwantes, M., Mohr, J., Ulrich, J., Wichard, T., & Holzinger, A. (2020). *Macroalgal-bacterial interactions: identification and role of thallusin in morphogenesis of the seaweed Ulva (Chlorophyta)*.

Archibald, J. M. (2015). Endosymbiosis and Eukaryotic Cell Evolution. *Current Biology*, *25*(19), R911–R921. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.055

Archibald, M. J., Simpson, G. B. A., & Slamovits, H. C. (2016). *Handbook of the Protists* (J. M. Archibald, A. G. B. Simpson, C. H. Slamovits, L. Margulis, M. Melkonian, D. J. Chapman, & J. O. Corliss, Eds.; second). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6

Baker, P., Zimmanck, F., & Baker, S. (2010). Feeding rates of an introduced freshwater gastropod Pomacea insularum on native and nonindigenous aquatic plants in Florida.

Journal of Molluscan Studies - J MOLLUS STUD, *76*, 138–143. https://doi.org/10.1093/mollus/eyp050

Barbosa de Araújo, C., Bicudo, C., Garcia da Silva, T., Stastny, J., Trumhova, K., & Skaloud, P. (2022). Hidden generic diversity in desmids: description of Pseudomicrasterias gen. nov . (Desmidiaceae, Zygnematophyceae). *Phycologia*, *61*, 1–14. https://doi.org/10.1080/00318884.2022.2031781

Bar-On, Y., Phillips, R., & Milo, R. (2018). The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*, 201711842. https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115

Becker, B. (2012). Snowball earth and the split of Streptophyta and Chlorophyta. *Trends in Plant Science*, *18*. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.010

Becker, B., Feng, X., Yin, Y., & Holzinger, A. (2020). Desiccation tolerance in streptophyte algae and the algae to land plant transition: Evolution of LEA and MIP protein families within the Viridiplantae. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 71, Issue 11). https://doi.org/10.1093/jxb/eraa105

Becker, B., & Marin, B. (2009). Streptophyte algae and the origin of embryophytes. *Annals of Botany*, *103*, 999–1004. https://doi.org/10.1093/aob/mcp044

Bellinger, E., & Sigee, D. (2010). Freshwater Algae: Identification and Use as Bioindicators. In *Wiley-Blackwell*. https://doi.org/10.1002/9780470689554

Bierenbroodspot, M., Tatyana, D., De Vries, S., Fürst-Jansen, J., Buschmann, H., Pröschold, T., Irisarri, I., & de Vries, J. (2023). *Phylogenomic insights into the first multicellular streptophyte*. https://doi.org/10.1101/2023.11.01.564981

Blindow, I., Hargeby, A., & Andersson, G. (2002). Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant Chara vegetation. *Aquatic Botany*, *72*, 315–334. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00208-X

Bold, H. C., & Wynne, M. J. (1985). *Introduction to the Algae: Structure and Reproduction*. Prentice-Hall. https://books.google.cz/books?id=J4XwAAAAMAAJ

Bowles, A., Williamson, C., Williams, T., Lenton, T., & Donoghue, P. (2022). The origin and early evolution of plants. *Trends in Plant Science*, *28*. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.09.009

Bowman, J. L., Sandoval, E. F., & Kato, H. (2021). On the evolutionary origins of land plant auxin biology. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, *13*(6). https://doi.org/10.1101/cshperspect.a040048

Bradley, W. H. (1974). Oocardium tufa from the Eocene Green River formation of Wyoming. *Journal of Paleontology*, *48*(6), 1289–1290.

Brook, A. J. (1959). The Status of Desmids in the Plankton and the Determination of Phytoplankton Quotients. *Journal of Ecology*, *47*(2), 429–445. https://doi.org/10.2307/2257375

Brook, A. J. (1981). *The Biology of Desmids*. University of California Press. https://books.google.cz/books?id=1PLKiZXPlgAC

Büdel, B., Dulic, T., Tatyana, D., Rybalka, N., & Friedl, T. (2016). *Cyanobacteria and Algae of Biological Soil Crusts* (pp. 55–80). https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_4

Burkholder, J., & Sheath, R. (1985). Characteristics of softwater streams in Rhode Island. I. A comparative analysis of physical and chemical variables. *Hydrobiologia*, *128*, 97–108. https://doi.org/10.1007/BF00008729

Burki, F., Roger, A., Brown, M., & Simpson, A. (2019). The New Tree of Eukaryotes. *Trends in Ecology & Evolution*, *35*. https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.08.008

Busch, A., & Hess, S. (2022a). A diverse group of underappreciated zygnematophytes deserves in-depth exploration. *Applied Phycology*, *3*, 1–18. https://doi.org/10.1080/26388081.2022.2081819

Busch, A., & Hess, S. (2022b). Sunscreen mucilage: a photoprotective adaptation found in terrestrial green algae (Zygnematophyceae). *European Journal of Phycology*, *57*(1), 107–124. https://doi.org/10.1080/09670262.2021.1898677

Buschmann, H., & Holzinger, A. (2020). Understanding the algae to land plant transition. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 71, Issue 11). https://doi.org/10.1093/jxb/eraa196

Calderón, E., & Tavera, R. (2020). New observations on the sexual and asexual reproductive stages of Staurastrum gracile (Desmidiaceae, Zygnematophyceae). *Phycologia*, *59*, 1–13. https://doi.org/10.1080/00318884.2020.1795796

Cambra-Sánchez, J., & Aboal, M. (1992). Filamentous green algae of Spain: Distribution and ecology. In *Lininetica* (Vol. 8).

Canfield, D. E. (2005). The early history of atmospheric oxygen. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *33*(Volume 33, 2005), 1–36. https://doi.org/https://doi.org/10.1146/annurev.earth.33.092203.122711

Cannell, N., Emms, D. M., Hetherington, A. J., MacKay, J., Kelly, S., Dolan, L., & Sweetlove, L. J. (2020). Multiple Metabolic Innovations and Losses Are Associated with Major Transitions in Land Plant Evolution. *Current Biology*, *30*(10), 1783-1800.e11. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.02.086

Cattaneo, A., & Kalff, J. (1978). Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in Lake Memphremagog (Que. & Vt.). *Hydrobiologia*, *60*(2), 135–144. https://doi.org/10.1007/BF00163179

Chemeris, E., Romanov, R., Kopyrina, L., Filippova, V., Mochalova, O., Efimov, D., & Bobrov, A. (2020). How charophytes (Streptophyta, Charales) survive in severe conditions of the permafrost area in Far North-East Asia. *Limnologica*, *83*, 125784. https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125784

Cheng, S., Xian, W., Fu, Y., Marin, B., Keller, J., Wu, T., Sun, W., Li, X., Xu, Y., Zhang, Y., Wittek, S., Reder, T., Günther, G., Gontcharov, A., Wang, S., Li, L., Liu, X., Wang, J., Yang, H., … Melkonian, M. (2019). Genomes of Subaerial Zygnematophyceae Provide Insights into Land Plant Evolution. *Cell*, *179*(5), 1057-1067.e14. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.10.019

Čížková, H., Vlasáková, L., & Květ, J. (2017). *Mokřady : ekologie, ochrana a udržitelné využití* (Episteme. Natura).

Clements, F. E., & Shear, C. L. (1931). *The genera of Fungi* . The H.W. Wilson Company,. https://doi.org/10.5962/bhl.title.5704

Coesel, P. F. M. (2001). A method for quantifying conservation value in lentic freshwater habitats using desmids as indicator organisms. *Biodiversity & Conservation*, *10*, 177–187.

Coesel, P. F. M., & Meesters, K. J. (2007). *Desmids of the Lowlands: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European Lowlands*. KNNV Publishing. https://doi.org/https://doi.org/10.1163/9789004277922

Coleman, A. W. (1983). The roles of resting spores and akinetes in chlorophyte survival. *Survival Strategies of the Algae*, 1–21.

Cook, M. (2004). Structure and asexual reproduction of the enigmatic charophycean green alga Entransia fimbriata (Klebsormidiales, Charophyceae). *Journal of Phycology*, *40*, 424–431. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03130.x

de Vries, J., & Archibald, J. (2018). Plant evolution: Landmarks on the path to terrestrial life. *New Phytologist*, *217*. https://doi.org/10.1111/nph.14975

de Vries, J., Curtis, B. A., Gould, S. B., & Archibald, J. M. (2018). Embryophyte stress signaling evolved in the algal progenitors of land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(15), E3471–E3480. https://doi.org/10.1073/pnas.1719230115

de Vries, J., De Vries, S., Slamovits, C., Rose, L., & Archibald, J. (2017). How Embryophytic is the Biosynthesis of Phenylpropanoids and their Derivatives in Streptophyte Algae? *Plant & Cell Physiology*, *58*. https://doi.org/10.1093/pcp/pcx037

de Vries, J., & Rensing, S. (2020). Gene gains paved the path to land. *Nature Plants*, *6*, 1–2. https://doi.org/10.1038/s41477-019-0579-5

de Vries, J., Stanton, A., Archibald, J., & Gould, S. (2016). Streptophyte Terrestrialization in Light of Plastid Evolution. *Trends in Plant Science*, *21*. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.021

de Vries, P. J. R., Simons, J., & Van Beem, A. P. (1983). Sporopollenin in the spore wall of Spirogyra (Zygnemataceae, Chlorophyceae). *Acta Botanica Neerlandica*, *32*(1–2), 25–28. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1983.tb01674.x

de Vries, S., Fürst-Jansen, J., Irisarri, I., Ashok, A., Ischebeck, T., Feussner, K., Abreu, I., Petersen, M., Feussner, I., & de Vries, J. (2021). The evolution of the phenylpropanoid pathway entailed pronounced radiations and divergences of enzyme families. *The Plant Journal*, *107*. https://doi.org/10.1111/tpj.15387

Delaux, P.-M., Nanda, A., Mathé, C., Sejalon-Delmas, N., & Dunand, C. (2012). Molecular and biochemical aspects of plant terrestrialization. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.09.001

Delwiche, C., & Cooper, E. D. (2015). The Evolutionary Origin of a Terrestrial Flora. *Current Biology*, *25*, R899–R910. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.029

Delwiche, C., Graham, L., & Thomson, N. (1989). Lignin-Like Compounds and Sporopollenin Coleochaete, an Algal Model for Land Plant Ancestry. *Science (New York, N.Y.)*, *245*, 399–401. https://doi.org/10.1126/science.245.4916.399

Dollo, L. (1893). Lesloisdel'évolution. *Bul. Soc. Belge Géol. Pal. Hydr*, *7*, 164–166.

Domozych, D., & Bagdan, K. (2022). The Cell Biology of Charophytes: Exploring the Past and Models for the Future. *Plant Physiology*, *190*. https://doi.org/10.1093/plphys/kiac390

Donohue, C. M., & Fawley, M. W. (1995). Distribution of the xantophyll loroxyntin in desmids (Charophyceae, Chlorophyta). *Journal of Phycology*, *31*(2), 294–296. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1995.00294.x

Dörfelt, H., & Schäfer, U. (2000). Palaeozygnema spiralis, ein Vertreter der Conjugatophyceae in mesozoischem Bernstein aus Bayern. *Hoppea, Denkschriften Der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft*, *61*, 785–793.

Drummond, C. S., Hall, J., Karol, K. G., Delwiche, C. F., & McCourt, R. M. (2005). Phylogeny of Spirogyra and Sirogonium (Zygnematophyceae) based on rbcL Sequence

data. *Journal of Phycology*, *41*(5), 1055–1064. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00130.x

Dupuy, L., Mackenzie, J., & Haseloff, J. (2010). Coordination of Plant Cell Division and Expansion in a Simple Morphogenetic System. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*, 2711–2716. https://doi.org/10.1073/pnas.0906322107

Elster, J. (2002). Ecological Classification of Terrestrial Algal Communities in Polar Environments: Dedicated to Professor Josef Svoboda on the occasion of his 70th birthday. *Geoecology of Antarctic Ice-Free Coastal Landscapes*, 303–326.

Emiliani, G., Fondi, M., Fani, R., & Gribaldo, S. (2009). A horizontal gene transfer at the origin of phenylpropanoid metabolism: A key adaptation of plants to land. *Biology Direct*, *4*, 7. https://doi.org/10.1186/1745-6150-4-7

Fisher, M. M., & Wilcox, L. W. (1996). Desmid-bacterial associations in Sphafnum-dominated Wisconsin peatlands. *Journal of Phycology*, *32*(4), 543–549. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00543.x

Fisher M. Madeline, Wilcox W. Lee, & Graham E. Linda. (1998). Molecular Characterization of Epiphytic Bacterial Communities on Charophycean Green Algae. *Applied and Environmental Microbiology*, *64*(11), 4384–4389. https://doi.org/10.1128/AEM.64.11.4384-4389.1998

Forni, G., Martelossi, J., Valero, P., Hennemann, F. H., Conle, O., Luchetti, A., & Mantovani, B. (2022). Macroevolutionary Analyses Provide New Evidence of Phasmid Wings Evolution as a Reversible Process. *Systematic Biology*, *71*(6), 1471–1486. https://doi.org/10.1093/sysbio/syac038

Fox, A. D., & Stīpniece, A. (2024). Interactions between stoneworts (Charales) and waterbirds. *Biological Reviews*, *99*(2), 390–408. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/brv.13027

Fritsch, F. E. (1935). *Structure and Reproduction of the Algae*.

García, A., & Chivas, A. (2006). Diversity and ecology of extant and Quaternary Australian charophytes (Charales). *Cryptogamie, Algologie*, *27*, 323–340.

Gerrath, J. F. (1993). The biology of desmids: a decade of progress. *Progress in Phycological Research*, *9*, 79–192.

Gerrienne, P., Servais, T., & Vecoli, M. (2016). Plant evolution and terrestrialization during Palaeozoic times-The phylogenetic context. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *227*. https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.01.004

Godward, M. B. E. (1966). *Chromosomes of the Algae*.

Gontcharov, A. (2008). Phylogeny and classification of Zygnematophyceae (Streptophyta): current state of affairs. *Fottea*, *8*, 87–104. https://doi.org/10.5507/fot.2008.004

Gontcharov, A. A. (2008). Phylogeny and classification of Zygnematophyceae (Streptophyta): current state of affairs. *Fottea*, *8*(2), 87–104.

Gontcharov, A., Marin, B., & Melkonian, M. (2003). Molecular Phylogeny of Conjugating Green Algae (Zygnemophyceae, Streptophyta) Inferred from SSU rDNA Sequence Comparisons. *Journal of Molecular Evolution*, *56*, 89–104. https://doi.org/10.1007/s00239-002-2383-4

Gontcharov, A., & Melkonian, M. (2004). Unusual position of the genus Spirotaenia (Zygnematophyceae) among streptophytes revealed by SSU rDNA and rbc L sequence comparisons. *Phycologia*, *43*, 105–113. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-1-105.1

Graham, J. M., Lembi, C. A., Adrian, H. L., & Spencer, D. F. (1995). Physiological responses to temperature and irradiance in Spirogyra (Zygnematales, Charophyceae). *Journal of Phycology*, *31*(4), 531–540. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1995.tb02546.x

Graham, L., Arancibia, P., Taylor, W., Strother, P., & Cook, M. (2011). Aeroterrestrial Coleochaete (Streptophyta, Coleochaetales) models early plant adaptation to land. *American Journal of Botany*, *99*, 130–144. https://doi.org/10.3732/ajb.1100245

Graham, L. E. (1984). Coleochaete and the origin of land plants. *American Journal of Botany*, *71*(4), 603–608. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb12546.x

Graham, L. E., Graham, J. M., & Wilcox, L. W. (2009). *Algae*. Benjamin Cummings. https://books.google.cz/books?id=7NYUAQAAIAAJ

Gray, M. (2012). Mitochondrial Evolution. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, *4*. https://doi.org/10.1101/cshperspect.a011403

Grote, M. (1977). Über die Auslösung der generativen Fortpflanzung unter kontrollierten Bedingungen bei der Grünalge Spirogyra majuscula. *Zeitschrift Für Pflanzenphysiologie*, *83*(2), 95–107.

Guiry, M. (2013). Taxonomy and nomenclature of the Conjugatophyceae (= Zygnematophyceae). *ALGAE*, *28*. https://doi.org/10.4490/algae.2013.28.1.001

Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2024). *AlgaBase. World-wide electronic publication*. University of Galway.

Hall, J. D., Karol, K. G., McCourt, R. M., & Delwiche, C. F. (2008). phylogeny of the conjugating green algae based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data 1. *Journal of Phycology*, *44*(2), 467–477.

Hall, J., & Delwiche, C. (2007). *In the shadow of giants* (pp. 155–169). https://doi.org/10.1201/9780849379901.ch8

Hall, J., & Mccourt, R. (2015). Conjugating Green Algae Including Desmids. *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*, 429–457. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385876-4.00009-8

Harada, A., & Yamagishi, T. (1984). Meiosis in Spirogyra (Chlorophyceae). *Japanese Journal of Phycology*, *32*, 10–18.

Hargreaves, A., Taiwo, F. A., Duggan, O., Kirk, S. H., & Ahmad, S. I. (2007). Near-ultraviolet photolysis of β-phenylpyruvic acid generates free radicals and results in DNA damage. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, *89*(2–3), 110–116.

Hartmann, A., Glaser, K., Holzinger, A., Ganzera, M., & Karsten, U. (2020). Klebsormidin A and B, Two New UV-Sunscreen Compounds in Green Microalgal Interfilum and Klebsormidium Species (Streptophyta) From Terrestrial Habitats. *Frontiers in Microbiology*, *11*. https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2020.00499

Hatanaka, R., Hagiwara-Komoda, Y., Furuki, T., Kanamori, Y., Fujita, M., Cornette, R., Sakurai, M., Okuda, T., & Kikawada, T. (2013). An abundant LEA protein in the anhydrobiotic midge, PvLEA4, acts as a molecular shield by limiting growth of aggregating protein particles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, *43*(11), 1055–1067. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2013.08.004

Hauser, F., Waadt, R., & Schroeder, J. I. (2011). Evolution of Abscisic Acid Synthesis and Signaling Mechanisms. *Current Biology*, *21*(9), R346–R355. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.015

Hess, S., Williams, S. K., Busch, A., Irisarri, I., Delwiche, C. F., de Vries, S., Darienko, T., Roger, A. J., Archibald, J. M., Buschmann, H., von Schwartzenberg, K., & de Vries, J. (2022). A phylogenomically informed five-order system for the closest relatives of land plants. *Current Biology*, *32*(20), 4473-4482.e7. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.08.022

Hoek, C., Mann, D. G., & Jahns, H. M. (1995). *Algae: An Introduction to Phycology*. Cambridge University Press. https://books.google.cz/books?id=s1P855ZWc0kC

Holzinger, A., & Pichrtová, M. (2016). Abiotic Stress Tolerance of Charophyte Green Algae: New Challenges for Omics Techniques. *Frontiers in Plant Science*, *7*. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00678

Hori, K., Maruyama, F., Fujisawa, T., Togashi, T., Yamamoto, N., Seo, M., Sato, S., Yamada, T., Mori, H., Tajima, N., Moriyama, T., Ikeuchi, M., Watanabe, M., Wada, H., Kobayashi, K., Saito, M., Masuda, T., Sasaki-Sekimoto, Y., Mashiguchi, K., & Ohta, H. (2014). Klebsormidium flaccidum genome reveals primary factors for plant terrestrial adaptation. *Nature Communications*, *5*, 3978. https://doi.org/10.1038/ncomms4978

Hundertmark, M., & Hincha, D. (2008). LEA (Late Embryogenesis Abundant) Proteins and their Encoding Genes in. *BMC Genomics*, *9*, 118. https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-118

Irisarri, I., Tatyana, D., Pröschold, T., Fürst-Jansen, J., Jamy, M., & de Vries, J. (2021). Unexpected cryptic species among streptophyte algae most distant to land plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *288*. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2168

Jeník, J., & Soukupová, L. (1989). *Evropský význam československých rašelinišť. Rašeliniště a jejich racionální využití.*

Kadłubowska, J. Z. (1984). *Conjugatophyceae 1, Zygnemales*. Fischer. https://books.google.cz/books?id=VlY2zgEACAAJ

Kadłubowska, J. Z. (1999). Rare species of fungi parasiting on algae. II. Parasites of Desmidiaceae. *Acta Mycologica*, *34*(1), 51–54.

Kagawa, T., & Suetsugu, N. (2007). Photometrical analysis with photosensory domains of photoreceptors in green algae. *FEBS Letters*, *581*(3), 368–374. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.12.041

Kagawa, T., & Wada, M. (2002). Blue Light-Induced Chloroplast Relocation. *Plant & Cell Physiology*, *43*, 367–371. https://doi.org/10.1093/pcp/pcf049

Kalina, T., & Váňa, J. (2005). *Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii*.

Karnkowska, A., Vacek, V., Vaitová, Z., Treitli, S. C., Petrželková, R., Eme, L., Novák, L., Žárský, V., Barlow, L. D., Herman, E., Soukal, P., Hroudova, M., Doležal, P., Stairs, C., Roger, A., Elias, M., Dacks, J. B., Vlček, Č., & Hampl, V. (2016). A Eukaryote without a Mitochondrial Organelle. *Current Biology*, *26*. https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.053

Kaštovský, J., & Juráň, J. (2016). Evoluce sinic a řas v moderním pojetí. *Živa*, *6*.

Keller, J., & Delaux, P.-M. (2022). Plant phylogenetics: The never-ending cycle of evolutionary gains and losses. *Current Biology*, *32*(20), R1028–R1029.

Kies, L. (1970). Elektronenmikroskopische Untersuchungen uber Bildung und Struktur der Zygotenwand bei Micrasterias papillifera (Desmidiaceae). I. Das Exospor. *Protoplasma*.

Kim, G. H., Yoon, M., & Klochkova, T. (2005). A moving mat: Phototaxis in the filamentous green algae Spirogyra (Chlorophyta, Zygnemataceae). *Journal of Phycology*, *41*, 232–237. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.03234.x

Kitzing, C., & Karsten, U. (2015). Effects of UV radiation on optimum quantum yield and sunscreen contents in members of the genera Interfilum, Klebsormidium, Hormidiella and Entransia (Klebsormidiophyceae, Streptophyta). *European Journal of Phycology*, *50*(3), 279–287.

Knoll, A. H. (1998). The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study. Paul Kenrick , Peter Crane. *International Journal of Plant Sciences*, *159*(1), 172–174. https://doi.org/10.1086/297535

Kolada, A. (2010). The use of aquatic vegetation in lake assessment: Testing the sensitivity of macrophyte metrics to anthropogenic pressures and water quality. *Hydrobiologia*, *656*, 133–147. https://doi.org/10.1007/s10750-010-0428-z

Kong, S.-G., & Wada, M. (2014). Recent advances in understanding the molecular mechanism of chloroplast photorelocation movement. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, *1837*(4), 522–530. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.bbabio.2013.12.004

Kossinskaja, E. C. (1952). Flora Plantarum Cyzptogamarum URSS.:Conjugatae (I). Mesotaeniales et Gonatozygales. *Academiae Scientiarum URSS*.

Kouwets, F. (2008). *The species concept in desmids: the problem of variability, infraspecific taxa and the monothetic species definition*. *63*(6), 881–887. https://doi.org/doi:10.2478/s11756-008-0135-7

Lake, M. D., Hicks, B., Wells, R. D. S., & Dugdale, T. (2002). Consumption of submerged aquatic macrophytes by rudd (Scardinius erythrophthalmus L.) in New Zealand. *Hydrobiologia*, *470*. https://doi.org/10.1023/A:1015689432289

Lang, B., Gray, M., & Burger, G. (1999). Mitochondrial Genome Evolution and the Origin of Eukaryotes. *Annual Review of Genetics*, *33*, 351–397. https://doi.org/10.1146/annurev.genet.33.1.351

Larkin, D., Monfils, A., Boissezon, A., Sleith, R., Skawinski, P., Welling, C., Cahill, B., & Karol, K. (2018). Biology, ecology, and management of starry stonewort (Nitellopsis obtusa ; Characeae): A Red-listed Eurasian green alga invasive in North America. *Aquatic Botany*, *148*. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.04.003

Le Bail, A., Billoud, B., Kowalczyk, N., Kowalczyk, M., Gicquel, M., Panse, S., Stewart, S., Scornet, D., Cock, J., Ljung, K., & Charrier, B. (2010). Auxin Metabolism and Function in the Multicellular Brown Alga Ectocarpus siliculosus. *Plant Physiology*, *153*, 128–144. https://doi.org/10.1104/pp.109.149708

Lee, R. E. (2008). *Phycology*. Cambridge University Press. https://books.google.cz/books?id=gfoIAFHgusgC

Leebens-Mack, J. H., Barker, M. S., Carpenter, E. J., Deyholos, M. K., Gitzendanner, M. A., Graham, S. W., Grosse, I., Li, Z., Melkonian, M., Mirarab, S., Porsch, M., Quint, M., Rensing, S. A., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Stevenson, D. W., Ullrich, K. K., Wickett, N. J., DeGironimo, L., … Wong, G. K. S. (2019). One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature*, *574*(7780), 679–685. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1693-2

Leipe, D. D., Wainright, P. O., Gunderson, J. H., Porter, D. L., Patterson, D. J., Valois, F., Himmerich, S., & Sogin, M. L. (1994). The stramenopiles from a molecular perspective 16S-like rRNA sequences from Labyrinthuloides minuta and Cafeteria roenbergensis. *Phycologia*, *33*, 369–377. https://api.semanticscholar.org/CorpusID:84910912

Leliaert, F., Smith, D., Moreau, H., Herron, M., Verbruggen, H., Delwiche, C., & Clerck, O. (2012). Phylogeny and Molecular Evolution of the Green Algae. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *30*, 1–46. https://doi.org/10.1080/07352689.2011.615705

Lemieux, C., Otis, C., & Turmel, M. (2007). A clade uniting the green algae Mesostigma viride and Chlorokybus atmophyticus represents the deepest branch of the Streptophyta

in chloroplast genome-based phylogenies. *BMC Biology*, *5*, 2. https://doi.org/10.1186/1741-7007-5-2

Lewis, L. A., & Lewis, P. O. (2005). Unearthing the molecular phylodiversity of desert soil green algae (Chlorophyta). *Systematic Biology*, *54*(6), 936–947.

Li, L., Wang, S., Wang, H., Sahu, S. K., Marin, B., Li, H., Xu, Y., Liang, H., Li, Z., Cheng, S., Reder, T., Çebi, Z., Wittek, S., Petersen, M., Melkonian, B., Du, H., Yang, H., Wang, J., Wong, G., & Liu, H. (2020). The genome of Prasinoderma coloniale unveils the existence of a third phylum within green plants. *Nature Ecology & Evolution*, *4*. https://doi.org/10.1038/s41559-020-1221-7

Liang, Z., Geng, Y., Ji, C., Du, H., Wong, C. E., Zhang, Q., Zhang, Y., Zhang, P., Riaz, A., Chachar, S., Ding, Y., Wen, J., Wu, Y., Wang, M., Zheng, H., Wu, Y., Demko, V., Shen, L., Han, X., … Yu, H. (2020). Mesostigma viride Genome and Transcriptome Provide Insights into the Origin and Evolution of Streptophyta. *Advanced Science*, *7*(1), 1901850. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/advs.201901850

Marchant, H., & Pickett-Heaps, J. (2008). Mitosis and cytokinesis in Coleochaete. *Journal of Phycology*, *9*, 461–471. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1973.tb04122.x

Marin, B., & Melkonian, M. (2000). Mesostigmatophyceae, a New Class of Streptophyte Green Algae Revealed by SSU rRNA Sequence Comparisons. *Protist*, *150*, 399–417. https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70041-6

McCourt, R. M., Karol, K. G., Bell, J., Helm-Bychowski, K. M., Grajewska, A., Wojciechowski, M. F., & Hoshaw, R. W. (2000). Phylogeny of the conjugating green algae (Zygnematophyceae) based on rbcL sequences. *Journal of Phycology*, *36*(4), 747–758. https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99106.x

Melkonian, M. (1982). Structural and Evolutionary Aspects of the Flagellar Apparatus in Green Algae and Land Plants. *Taxon*, *31*, 255. https://doi.org/10.2307/1219989

Mikhailyuk, T., Lukesova, A., Glaser, K., Holzinger, A., Obwegeser, S., Nyporko, S., Friedl, T., & Karsten, U. (2018). New Taxa of Streptophyte Algae (Streptophyta) from Terrestrial Habitats Revealed Using an Integrative Approach. *Protist*, *169*. https://doi.org/10.1016/j.protis.2018.03.002

Mix, M. (1972). Die Feinstruktur der Zellwände bei Mesotaeniaceae und Gonatozygaceae mit einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Wandtypen der Conjugatophyceae und über deren systematischen Wert. *Archiv Für Mikrobiologie*, *81*(3), 197–220. https://doi.org/10.1007/BF00412239

Mix, M. (1975). *Die Feinstruktur der Zellwände der Conjugaten und ihre systematische Bedeutung*.

Moody, L. (2020). Three-dimensional growth: a developmental innovation that facilitated plant terrestrialization. *Journal of Plant Research*, *133*. https://doi.org/10.1007/s10265-020-01173-4

Neustupa, J., Škaloud, P., & Št'astný, J. (2010). The molecular phylogenetic and geometric morphometric evaluation of Micrasterias crux-melitensisim. radians spicies complex. *Journal of Phycology*, *46*(4), 703–714. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00863.x

Neustupa, J., Veselá, J., & Št'astný, J. (2013). Differential cell size structure of desmids and diatoms in the phytobenthos of peatlands. *Hydrobiologia*, *709*(1), 159–171. https://doi.org/10.1007/s10750-013-1446-4

Niklas, K., & Newman, S. (2019). The Many Roads To (and From) Multicellularity. *Journal of Experimental Botany*, *71*. https://doi.org/10.1093/jxb/erz547

Nishiyama, T., Sakayama, H., de Vries, J., Buschmann, H., Saint-Marcoux, D., Ullrich, K. K., Haas, F. B., Vanderstraeten, L., Becker, D., Lang, D., Vosolsobě, S., Rombauts, S., Wilhelmsson, P. K. I., Janitza, P., Kern, R., Heyl, A., Rümpler, F., Villalobos, L. I. A. C., Clay, J. M., … Rensing, S. A. (2018). The Chara Genome: Secondary Complexity and Implications for Plant Terrestrialization. *Cell*, *174*(2), 448-464.e24. https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.06.033

Patterson, D. J. (1990). Handbook of Protoctista, L. Margulis, J.O. Corliss, M. Melkonian, D.J. Chapman. Jones and Bartlett, Boston (1989), 914 pp., US$ 195,00, ISBN: 0-86720-052-9. *European Journal of Protistology*, *26*, 97–98. https://api.semanticscholar.org/CorpusID:90961320

Pattison, D. I., & Davies, M. J. (2006). Actions of ultraviolet light on cellular structures. *Cancer: Cell Structures, Carcinogens and Genomic Instability*, 131–157.

Pereyra, M. O., Womack, M. C., Barrionuevo, J. S., Blotto, B. L., Baldo, D., Targino, M., Ospina-Sarria, J. J., Guayasamin, J. M., Coloma, L. A., Hoke, K. L., Grant, T., & Faivovich, J. (2016). The complex evolutionary history of the tympanic middle ear in frogs and toads (Anura). *Scientific Reports*, *6*(1), 34130. https://doi.org/10.1038/srep34130

Permann, C., Pichrtová, M., Terezašoljaková, Herburger, K., Jouneau, P.-H., Clarisse, U., Falconet, D., Marechal, E., & Holzinger, A. (2023). 3D-reconstructions of zygospores in Zygnema vaginatum (Charophyta) reveal details of cell wall formation, suggesting adaptations to extreme habitats. *Physiologia Plantarum*, *175*, e13988. https://doi.org/10.1111/ppl.13988

Pichrtová, M., Arc, E., Stöggl, W., Kranner, I., Hájek, T., Hackl, H., & Holzinger, A. (2016). Formation of lipid bodies and changes in fatty acid composition upon pre-akinete formation in Arctic and Antarctic Zygnema (Zygnematophyceae, Streptophyta) strains. *FEMS Microbiology Ecology*, *92*(7), fiw096. https://doi.org/10.1093/femsec/fiw096

Pichrtová, M., Hájek, T., & Elster, J. (2014). Osmotic stress and recovery in field populations of Zygnema sp. (Zygnematophyceae , Streptophyta) on Svalbard (High Arctic) subjected to natural desiccation. *FEMS Microbiology Ecology*, *89*. https://doi.org/10.1111/1574-6941.12288

Pichrtová, M., Hájek, T., & Elster, J. (2016). Annual development of mat-forming conjugating green algae Zygnema spp. in hydro-terrestrial habitats in the Arctic. *Polar Biology*, *39*, 1653–1662.

Pichrtová, M., Holzinger, A., Kulichová, J., Ryšánek, D., Šoljaková, T., Trumhová, K., & Nemcova, Y. (2018). Molecular and morphological diversity of Zygnema and Zygnemopsis (Zygnematophyceae, Streptophyta) from Svalbard (high Arctic). *European Journal of Phycology*, *53*(4), 492–508.

Pichrtová, M., Kulichová, J., & Holzinger, A. (2014). Nitrogen Limitation and Slow Drying Induce Desiccation Tolerance in Conjugating Green Algae (Zygnematophyceae,

Streptophyta) from Polar Habitats. *PLOS ONE*, *9*(11), e113137-. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113137

Pierrehumbert, R., Abbot, D., Voigt, A., & Koll, D. (2011). Climate of the Neoproterozoic. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *39*. https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040809-152447

Poulíčková, A., Žižka, Z., Hašler, P., & Benada, O. (2007). Zygnematalean zygospores: morphological features and use in species identification. *Folia Microbiologica*, *52*(2), 135–145.

Prescott, G. W., Croasdale, H. T., Vinyard, W. C., & de M. Bicudo, C. E. (1975). *A Synopsis of North American Desmids: Part II: Desmidiaceae: Placodermae. Section 3*. University of Nebraska Press. https://books.google.cz/books?id=Dnc4xgEACAAJ

Price, D., Steiner, J., Yoon, H. S., Bhattacharya, D., & Löffelhardt, W. (2017). *Glaucophyta*. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6_42-1

Prokina, K., Tikhonenkov, D., Lopez-Garcia, P., & Moreira, D. (2023). Morphological and molecular characterization of a new member of the phylum Rhodelphidia. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, *71*, e12995. https://doi.org/10.1111/jeu.12995

Rai, U., Dubey, S., Shukla, O., Dwivedi, S., & Tripathi, R. (2008). Screening and identification of early warning algal species for metal contamination in fresh water bodies polluted from point and non-point sources. *Environmental Monitoring and Assessment*, *144*, 469–481. https://doi.org/10.1007/s10661-007-0010-y

Randhawa, M. S. (1959). *Zygnemataceae*. Indian Council of Agricultural Research.

Rieseberg, T. P., Dadras, A., Fürst-Jansen, J. M. R., Dhabalia Ashok, A., Darienko, T., de Vries, S., Irisarri, I., & de Vries, J. (2023). Crossroads in the evolution of plant specialized metabolism. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *134*, 37–58. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2022.03.004

Rodrigo, M. A., & Carabal, N. (2020). Selecting submerged macrophyte species for replanting in Mediterranean eutrophic wetlands. *Global Ecology and Conservation*, *24*, e01349. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01349

Růžička, J. (1977). *Die Desmidiaceen Mitteleuropas* (Vol. 1). E. Schweizerbart.

Sahoo, D., & Seckbach, J. (2015). *The Algae World*. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7321-8

Samolov, E., Mikhailyuk, T., Lukesova, A., Glaser, K., Büdel, B., & Karsten, U. (2018). Usual alga from unusual habitats: Biodiversity of Klebsormidium (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) from the phylogenetic superclade G isolated from biological soil crusts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *133*. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.018

Sand-Jensen, K., Jensen, R., Gomes, M., Kristensen, E., Martinsen, K., Kragh, T., Baastrup-Spohr, L., & Borum, J. (2018). Photosynthesis and calcification of charophytes. *Aquatic Botany*, *149*. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.05.005

Schneider, S., García, A., & Martín-Closas, C. (2015). The role of charophytes (Charales) in past and present environments: An overview. *Aquatic Botany*, *120*. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.10.001

Schubert, H., Blindow, I., Bueno, N., Casanova, M., Pelechaty, M., & Pukacz, A. (2018). Ecology of charophytes – permanent pioneers and ecosystem engineers. *Perspectives in Phycology*, *5*, 61–74. https://doi.org/10.1127/pip/2018/0080

Schurko, A., & Logsdon, J. (2008). Using a meiosis detection toolkit to investigate ancient asexual "scandals" and the evolution of sex. *BioEssays : News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*, *30*, 579–589. https://doi.org/10.1002/bies.20764

Scott, R. M., & Brad, M. B. (2004). Variation in Sulfide Tolerance of Photosystem II in Phylogenetically Diverse Cyanobacteria from Sulfidic Habitats. *Applied and Environmental Microbiology*, *70*(2), 736–744. https://doi.org/10.1128/AEM.70.2.736-744.2004

Shiratori, T., Suzuki, S., Kakizawa, Y., & Ishida, K.-I. (2019). Phagocytosis-like cell engulfment by a planctomycete bacterium. *Nature Communications*, *10*, 1234567890. https://doi.org/10.1038/s41467-019-13499-2

Šimek, M. (2019). *Živá půda*. Academia. https://books.google.cz/books?id=Cq5RzQEACAAJ

Simon, A., Glöckner, G., Felder, M., Melkonian, M., & Becker, B. (2006). EST analysis of the scaly green flagellate Mesostigma viride (Streptophyta): Implications for the evolution of green plants (Viridiplantae). *BMC Plant Biology*, *6*, 2. https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-2

Simpson, A., & Roger, A. (2004). The real 'kingdoms' of eukaryotes. *Current Biology : CB*, *14*, R693-6. https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.08.038

Skácelová, K., Barták, M., Coufalík, P., Nývlt, D., & Trnková, K. (2013). Biodiversity of freshwater algae and cyanobacteria on deglaciated northern part of James Ross Island, Antarctica. A preliminary study. *Czech Polar Reports*, *3*(2), 93–106.

Skaloud, P., Nemjová, K., Kulichová, J., Černá, K., & Neustupa, J. (2011). A multilocus phylogeny of the desmid genus Micrasterias (Streptophyta): Evidence for the accelerated rate of morphological evolution in protists. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *61*, 933–943. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.08.018

Slapeta, J., Lopez-Garcia, P., & Moreira, D. (2006). Slapeta J, Lopez-Garcia P, Moreira D.. Global dispersal and ancient cryptic species in the smallest marine eukaryotes. Mol Biol Evol 23: 23-29. *Molecular Biology and Evolution*, *23*, 23–29. https://doi.org/10.1093/molbev/msj001

Sluiman, H., Guihal, C., & Mudimu, O. (2008). Assessing phylogenetic affinities and species deliminations in Klebsormidiales (Streptophyta): nuclear-encoded rDNA phylogenies and ITS secondary structure models in Klebsormidium, Hormidiella, and Entransia. *Journal of Phycology*, *44*, 183–195. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00442.x

Soulié-Märsche, I., & García, A. (2015). Gyrogonites and oospores, complementary viewpoints to improve the study of the charophytes (Charales). *Aquatic Botany*, *120*. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.06.003

Stabenau, H., & Winkler, U. (2005). Glycolate metabolism in green algae. *Physiologia Plantarum*, *123*, 235–245. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00442.x

Šťastný, J. (2008). Desmids from ephemeral pools and aerophytic habitats from the Czech Republic. *Biologia*, *63*(6), 888–894.

Stastny, J., Skaloud, P., Langenbach, D., Nemjova, K., & Neustupa, J. (2013). Polyphasic evaluation of Xanthidium antilopaeum and Xanthidium cristatum (Zygnematophyceae, Streptophyta) species complex. *Journal of Phycology*, *49*, 401–416. https://doi.org/10.1111/jpy.12051

Stewart, K. D., & Mattox, K. R. (1978). Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants. *Biosystems*, *10*(1), 145–152. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0303-2647(78)90036-9

Stockmann, U., Adams, M., Crawford, J. W., Field, D., Henakaarchchi, N., Jenkins, M., Minasny, B., Mcbratney, A., Courcelles, V., Singh, K., Wheeler, I., Abbott, L., Angers, D., Baldock, J., Bird, M., Brookes, P. C., Chenu, C., Jastrow, J., Lal, R., & Zimmermann, M. (2012). The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. In *Agriculture, Ecosystems & Environment* (Vol. 164).

Suetsugu, N., & Wada, M. (2007). Chloroplast photorelocation movement mediated by phototropin family proteins in green plants. *Biological Chemistry*, *388*, 927–935. https://doi.org/10.1515/BC.2007.118

Svoboda, P., Kulichová, J., & Št'astný, J. (2014). Spatial and temporal community structure of desmids on a small spatial scale. *Hydrobiologia*, *722*, 291–303.

Tappan, H. N. (1980). The paleobiology of plant protists. *(No Title)*.

Tarakhovskaya, E., Maslov, Y., & Shishova, M. (2007). Phytohormones in algae. *Russian Journal of Plant Physiology*, *54*, 163–170. https://doi.org/10.1134/S1021443707020021

Timme, R., Bachvaroff, T., & Delwiche, C. (2012). Broad Phylogenomic Sampling and the Sister Lineage of Land Plants. *PLoS ONE*, *7*, e29696. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029696

Timme, R., & Delwiche, C. (2010). Uncovering the evolutionary origin of plant molecular processes: Comparison of Coleochaete (Coleochaetales) and Spirogyra (Zygnematales) transcriptomes. *BMC Plant Biology*, *10*. https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-96

Trumhova, K., Holzinger, A., Obwegeser, S., Neuner, G., & Pichrtová, M. (2019). The conjugating green alga Zygnema sp. (Zygnematophyceae) from the Arctic shows high frost tolerance in mature cells (pre-akinetes). *Protoplasma*, *256*. https://doi.org/10.1007/s00709-019-01404-z

Trumhová, K., Klimešová, V., & Pichrtová, M. (2023). Seasonal Dynamics of Zygnema (Zygnematophyceae) Mats from the Austrian Alps. *Microbial Ecology*, *86*(2), 763–776. https://doi.org/10.1007/s00248-022-02105-6

Tsuchikane, Y., & Sekimoto, H. (2018). The genus Closterium , a new model organism to study sexual reproduction in streptophytes. *New Phytologist*, *221*. https://doi.org/10.1111/nph.15334

Turmel, M., Otis, C., & Lemieux, C. (2002). The chloroplast and mitochondrial genome sequences of the charophyte Chaetosphaeridium globosum: Insights into the timing of the events that restructured organelle DNAs within the green algal lineage that led to land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*, 11275–11280. https://doi.org/10.1073/pnas.162203299

Turmel, M., Otis, C., & Lemieux, C. (2005). The complete chloroplast DNA sequences of the charophycean green algae Staurastrum and Zygnema reveal that the chloroplast genome underwent extensive changes during the evolution of the Zygnematales. *BMC Biology*, *3*, 22. https://doi.org/10.1186/1741-7007-3-22

Turmel, M., Otis, C., & Lemieux, C. (2006). The Chloroplast Genome Sequence of Chara vulgaris Sheds New Light into the Closest Green Algal Relatives of Land Plants. *Molecular Biology and Evolution*, *23*, 1324–1338. https://doi.org/10.1093/molbev/msk018

Turmel, M., Otis, C., & Lemieux, C. (2019). Complete mitogenome of the streptophyte green alga Coleochaete scutata (Coleochaetophyceae). *Mitochondrial DNA Part B*, *4*, 4209–4210. https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1693300

Vaillant, S. (1727). *Botanicon parisiense*. J. & H. Verbeek.

Van Dam, H., & Buskens, R. F. M. (1993). Ecology and management of moorland pools: balancing acidification and eutrophication. *Netherlands-Wetlands: Proceedings of a Symposium Held in Arnhem, The Netherlands, December 1989*, 225–263.

Van Geel, B. (1978). A palaeoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and the Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro-and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *25*(1), 1–120.

Van Geel, B. (1979). Preliminary report on the history of Zygnemataceae and the use of their spores as ecological markers. *IV International Palynological Conference, Lucknow, India (1976-77)*, *1*, 467–469.

Van Geel, B., & Van der Hammen, T. (1978). Zygnemataceae in quaternary Columbian sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *25*(5), 377–391.

Vats, S., Kumar, S., & Ahuja, P. (2011). CO 2 sequestration in plants: Lesson from divergent strategies. *Photosynthetica*, *49*. https://doi.org/10.1007/s11099-011-0078-z

Vosolsobě, S., Vosolsobě, S., Skokan, R., Skokan, R., Petrášek, J., & Petrášek, J. (2020). The evolutionary origins of auxin transport: What we know and what we need to know. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 71, Issue 11, pp. 3287–3295). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/jxb/eraa169

Wang, S., Liang, H., Xu, Y., Li, L., Wang, H., Sahu, D. N., Petersen, M., Melkonian, M., Sahu, S. K., & Liu, H. (2021). Genome-wide analyses across Viridiplantae reveal the origin and diversification of small RNA pathway-related genes. *Communications Biology*, *4*(1), 412. https://doi.org/10.1038/s42003-021-01933-5

Wang-Cahill, F., & Kiss, J. Z. (1995). The statolith compartment in Chara rhizoids contains carbohydrate and protein. *American Journal of Botany*, *82*(2), 220–229. https://doi.org/https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb11490.x

Wehr, J., Sheath, R., & Kociolek, P. (2015). *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*.

Wellman, C., & Strother, P. (2015). The terrestrial biota prior to the origin of land plants (embryophytes): A review of the evidence. *Palaeontology*, *58*. https://doi.org/10.1111/pala.12172

West, W., West, G. S., & Carter, N. (1904). *A monograph of the British Desmidiaceæ*. The Ray Society. https://doi.org/10.5962/bhl.title.1619

Wodniok, S., Brinkmann, H., Glöckner, G., Heidel, A. J., Philippe, H., Melkonian, M., & Becker, B. (2011). Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key? *BMC Evolutionary Biology*, *11*(1), 104. https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-104

Wood, R. D., & Imahori, K. (1965). *A revision of the Characeae* (J. Cramer, Ed.). Stechert-Hafner Service Agency.

Zhong, B., Sun, L., & Penny, D. (2015). The origin of land plants: A phylogenomic perspective. *Evolutionary Bioinformatics*, *11*. https://doi.org/10.4137/EBO.S29089

Zhou, H., & Schwartzenberg, K. (2020). Zygnematophyceae - From living Algae collections to the establishment of future models. *Journal of Experimental Botany*, *71*. https://doi.org/10.1093/jxb/eraa091

Zimorski, V., Ku, C., Martin, W., & Gould, S. (2014). Endosymbiotic theory for organelle origins. *Current Opinion in Microbiology*, *22*, 38–48. https://doi.org/10.1016/j.mib.2014.09.008