

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Kateřina Zavadilová

Zelené cenobiální řasy čeledi Hydrodictyaceae, jejich fenotypová plasticita a využití v ekologii a paleoekologii

Green cenobial algae of the family Hydrodictyaceae, their phenotypic plasticity and use in ecology and paleoecology

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D.

Praha, 2023

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli, profesorovi Jiřímu Neustupovi, za cenné rady a své rodině za podporu.

Prohlášení

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

V Praze, 9. 12. 2023

.....

Abstrakt

Řasy z čeledi Hydrodictyaceae upoutávají naši pozornost díky jejich neobvyklému vzhledu. Čeleď Hydrodictyaceae patří do řádu Sphaeropleales ve třídě Chlorophyceae. Do této čeledi se řadí cenobiální, tradičně nazývaný rod *Pediastrum*, který se však v nedávné době rozpadl do více rodů kvůli fylogenetickým analýzám. Typicky se vyskytují v eutrofních řekách, jezerech a rybnících. Tvoří charakteristická oválná cenobia, která svým vzhledem mohou připomínat hvězdy. Jejich tvar a velikost může být ovlivňován faktory prostředí, jako jsou pH nebo živiny. Nápomocná může být i geometrická morfometrika při zjišťování morfologické variability nebo při upřesňování fylogenetického stromu. Vnější vrstva buněčné stěny obsahuje polymer algenan. Jelikož je algenan odolný proti kyselinám, schránky buněčných stěn se zachovávají v sedimentu. Zbytky buněčných stěn jsou nalézány zejména v třetihorních sladkovodních sedimentech a jejich výskyt slouží převážně jako indikátor eutrofních podmínek, například v souvislosti antropogenní eutrofizací jezer. Schránky by se také mohly využít k paleolimnologickým rekonstrukcím. Cílem této práce je představit studie ohledně jejich ekologie, morfologie, a s tím související fenotypovou plasticitu, a studie ohledně jejich paleobiologického významu.

Klíčová slova: Hydrodictyaceae, *Pediastrum*, cenobium, plasticita, algenan, paleobiologický indikátor

Abstract

Algae of the family Hydrodictyaceae attract our attention because of their unusual appearance. They belong to the order Sphaeropleales in the class Chlorophyceae. This family includes the coenobial algae, traditionally classified into the genus *Pediastrum*, which has recently been split into multiple genera based on the phylogenetic analyses. They are typically found in eutrophicated rivers, lakes and ponds. They form characteristic oval-shaped coenobia that may resemble tiny stars in their appearance. Their shape and size may be influenced by environmental factors such as pH or nutrients. Geometric morphometrics can also be helpful in detecting morphological variation or in refining the phylogenetic tree. The outer layer of the cell wall contains the polymer algaenan. Since algaenan is acid resistant, the cell wall remnants are preserved in the sediment. These cell wall remnants are found mainly in Tertiary freshwater sediments and their occurrence serves mainly as an indicator of eutrophicated conditions, for example in the context of anthropogenic eutrophication of lakes. The cell wall remnants could also be used for palaeolimnologic reconstruction. The thesis presented studies regarding their ecology, morphology, and associated phenotypic plasticity, and studies regarding their palaeobiological significance.

Keywords: Hydrodictyaceae, *Pediastrum*, coenobium, plasticity, algaenan, palaeobiological indicator

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Čeleď Hydrodictyaceae.....	2
2.1. Charakteristika.....	2
2.2. Fylogenetická a taxonomická struktura skupiny (Obr. 1).....	3
2.3 Přehled rodů a druhů, které se objevují v pylových diagramech, a jejich ekologická prostředí.....	5
3. Rozmnožování.....	13
3.1. Nepohlavní rozmnožování.....	13
3.2. Pohlavní rozmnožování.....	14
4. Morfometrické studie fenotypové variability buněk a cenobií v čeledi Hydrodictyaceae.....	15
5. Paleobiologický význam.....	20
6. Závěr.....	26
7. Použitá literatura.....	27

1. Úvod

Zelené řasy třídy Chlorophyceae představují velmi významnou skupinu organismů na naší planetě. Do této skupiny patří významné linie, které patří mezi dominantní komponenty fytoplanktonu i fytoentosu ve sladkovodních ekosystémech. Dále jsou mezi zástupci této třídy i biotechnologicky významné druhy, které jsou využívány například v potravinářství (Spoehr, 1951). Řada druhů patří mezi významné indikátory ekologického stavu sladkovodního prostředí (Guasch et al., 1998).

Předkové třídy Chlorophyceae se vyvinuly velmi pravděpodobně v mořích, ale nyní jsou převážně sladkovodní (Becker & Marin, 2009). Čeleď Hydrodictyaceae, patřící do řádu Sphaeropleales (Buchheim et al., 2001), je charakteristická svým vzhledem a zejména tím, že její zástupci vytváří cenobia. Cenobia jsou kolonie buněk, které se skládají z jedné generace buněk, což vysvětluje počet buněk ve formě dvě na Ntu (2^N). Taktéž jejich diference a morfologie jsou navzájem koordinované. V čeledi Hydrodictyaceae jsou typicky oválná, zploštělá a s jejich dlouhými laloky je můžeme připodobnit hvězdám (Moner, 1954). Pro morfologické definice taxonů jsou nejdůležitější okrajové buňky cenobií (Komárek & Jankovská, 2001), které mají největší mezidruhovou variabilitu (Lenarczyk et al., 2020). Podobně je to s buněčnou stěnou, protože submikroskopické struktury na jejím povrchu také mohou být použity jako typické znaky jednotlivých druhů (Lenarczyk & Wołowski, 2016). Nadále se jim věnuje pozornost i z těch důvodů, že dokážou vytvořit toxické prostředí (například druh *Hydrodictyon reticulatum* (Linnaeus) Bory) a jsou důležitou složkou v potravním řetězci (O'Donnell, 1945). Zástupci čeledi se většinou rozmnožují nepohlavně. Údaje o pohlavním procesu jsou relativně nečetné (Park et al., 2014).

Tato práce je rešerší taxonomických, ale především morfologických a paleoekologických studií zaměřených na zástupce čeledi Hydrodictyaceae. Krátce se zmiňuje o fylogenetické struktuře a ontogenetických cyklech, nicméně hlavně je soustředěna na popis autekologie vybraných druhů, fenotypovou plasticitou těchto cenobiálních řas a na závěr se zabývá tím, proč je *Pediastrum* vhodným modelovým organismem k paleoekologickým, historickým rekonstrukcím, a uvádí konkrétní příklady použití dat o výskytu těchto řas v sedimentárních záznamech.

2. Čeleď Hydrodictyaceae

2.1. Charakteristika

Zelené řasy patřící do čeledi Hydrodictyaceae, která byla tradičně členěna do rodů *Pediastrum* Meyen, *Hydrodictyon* Roth, *Euastropsis* Lagerheim a *Sorastrum* Kützing, se zejména vyznačují tím, že tvoří cenobia (Komárek & Jankovská, 2001). Ta se skládají ze 4 až 64 buněk, které se vzájemně dotýkají (Moner, 1954). V případě rodu *Hydrodictyon* tvoří mnohobuněčné kolonie (Van Meel, 1947). Díky synchronizovanému mitotickému dělení buněk odpovídá jejich počet v cenobiích v ideálním případě počtu 2^N (Moner, 1954). Cenobia se uspořádávají pokud možno do jediné plochy, v typickém případě radiálně. Tvar cenobií je obvykle kruhový, oválný, popřípadě deskovitý (Komárek & Jankovská, 2001) a někdy připomínají hvězdy díky radiálně vybíhajícím lalokům okrajových buněk (Moner, 1954). V cenobiích mohou být přítomny perforace (Harper, 1918). Tvorba perforací je pravděpodobně způsobená mechanickou silou (Hein, 1932). Okrajové buňky mají tyto laloky nejvýraznější, někteří zástupci na nich vytváří štětiny, popřípadě ostny (Gawlik & Millington, 1988).

Chloroplasty bývají nástěnného typu či tvoří síťovitou strukturu a obsahují jeden, či více pyrenoidů, jež jsou typicky obklopeny dobře pozorovatelnou škrobovou vrstvou (Neustupa, 2015).

Vnitřní vrstva buněčné stěny je z celulózy, zatímco vnější obsahuje algenan (Gunninson & Alexander, 1975) a oxid křemičitý (Millington & Gawlik, 1967), díky němuž je odolná proti kyselinám, a tím pádem se v přírodních sedimentech prakticky nerozpadá a prázdné buněčné stěny se tak v typických příkladech stávají součástí sedimentárního záznamu, jež se vytváří ve sladkovodních ekosystémech. Paleoekologický význam těchto zelených řas a jejich využití v paleolimnologickém biomonitoringu jsou tedy primárně spojeny s přítomností algenanu (Nielsen & Sørensen, 1992).

U většiny rodů je známo pohlavní i nepohlavní rozmnožování, ačkoli nepohlavní rozmnožování u nich v přírodních i kultivovaných populacích převažuje. Při nepohlavním si

jméno/rod	autor	druh
<i>Euastropsis</i>	Lagerheim	1
<i>Hydrodictyon</i>	Roth	5
<i>Lacunastrum</i>	H. A. McManus	1
<i>Monactinus</i>	Corda	2
<i>Parapediastrum</i>	E. Hegewald	1
<i>Pediastrum</i>	Meyen	43
<i>Pseudopediastrum</i>	E. Hegewald	11
<i>Sorastrum</i>	Kützing	11
<i>Sphaerastrum</i>	Meyen	3
<i>Stauridium</i>	Corda	2
<i>Tetraedron</i>	Kützing	66
<i>Tetrapedia</i>	Reinsch	3

Tab. 1: Tabulka s přehledem rodů a počtem druhů pod daným rodem (Guiry & Guiry, 2023).

vytváří dvoubičíkaté zoospory. Pro cenobiální řasy je typické, že zoospory se pouze pohybují ve váčku, ve kterém vytváří cenobium (Park et al., 2014). Pohlavní rozmnožování je izogamní (Davis, 1967).

Zástupci čeledi se běžně vyskytují ve fytoplanktonu, ale i v perifytonu, a to zejména ve sladkovodních eutrofních stojatých vodách. Nalezneme je po celém světě kromě polárních oblastí (Komárek & Jankovská, 2001).

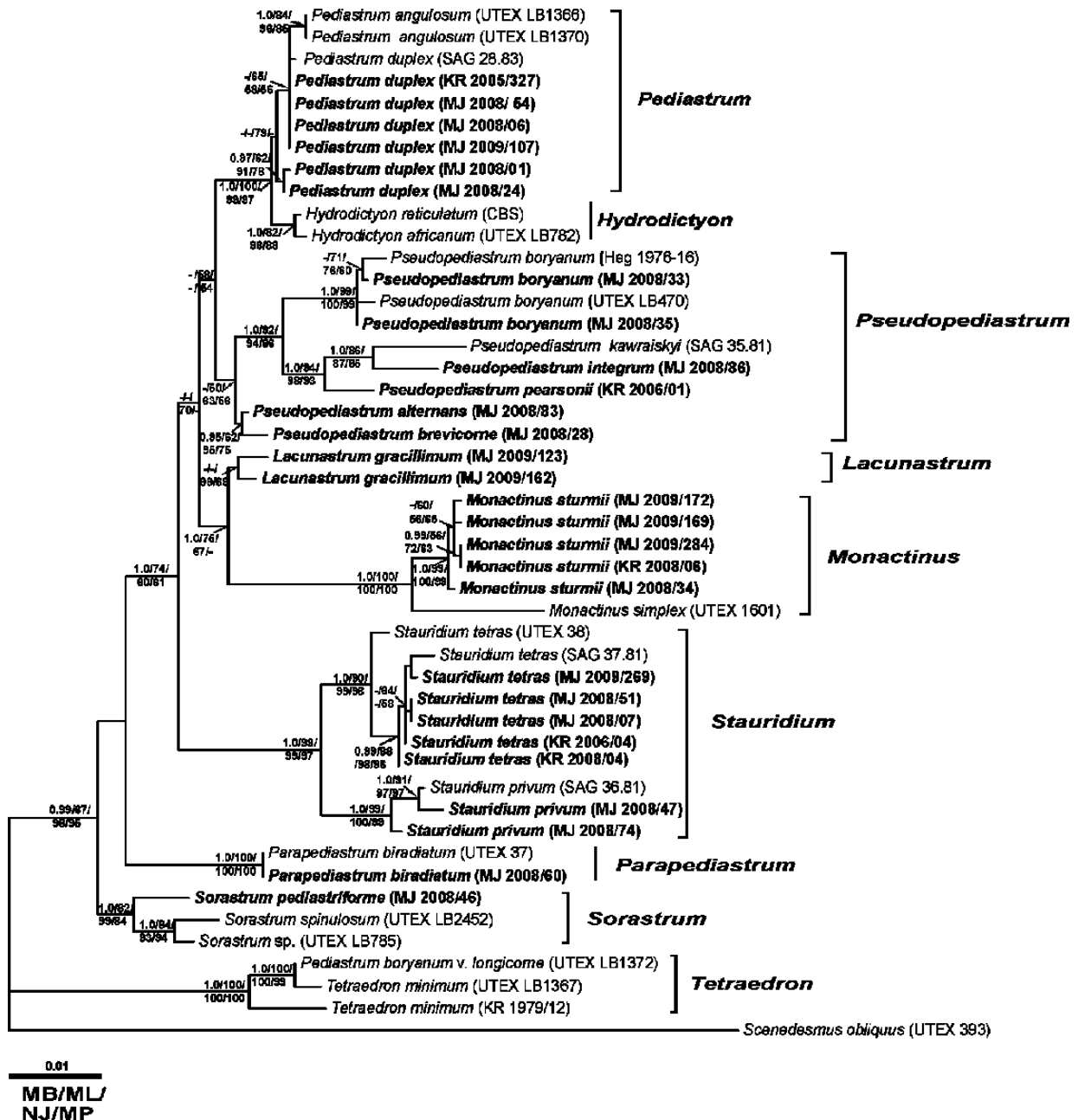
2.2. Fylogenetická a taxonomická struktura skupiny (Obr. 1)

Před nástupem molekulární fylogenetiky a taxonomie byly rody v čeledi Hydrodictyaceae definovány čistě podle morfologických znaků (Komárek & Jankovská, 2001). První fylogenetická analýza nejdříve potvrdila příbuzenský vztah druhů *Hydrodictyon reticulatum* Lagerh a *Pediastrum duplex* Meyen (Obr. 8), druhy s odlišnou morfologií (Wilcox et al., 1992). Další studie ohledně fylogeneze řešila monofyletismus (všichni zařazení potomci zde se vyvinuli ze stejného předka; Henning, 1966) řádu Sphaeropleales. Studie od Buchheim et al., 2001 monofylii řádu nevyvrátila, nicméně ho ani nepotvrdila. Potvrzení se zdařilo ve studii od Keller et al., 2008 a následně při znovuoověření v studii od Tiperry et al., 2012. Že je čeleď Hydrodictyaceae monofyletická ukázala studie Buchheim et al., 2005, která molekulárně zkoumala rody *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Sorastrum* a *Tetraedron*. Nicméně se v ní také zjistilo, že tradiční rod *Pediastrum* monofyletický není a došlo k rozlišení nových rodů *Monactinus*, *Parapediastrum*, *Pseudopediastrum* a *Stauridium*. Ve studii McManus & Lewis (2011) se molekulárně přezkoumávalo 103 vzorků z čeledi Hydrodictyaceae z Austrálie, Evropy a Severní Ameriky a došlo k přesnějšímu zařazování jednotlivých druhů do jednotlivých rodů. V navázání na předchozí studii se přezkoumával vztah mezi *P. duplex* (Obr. 8) a *P. duplex* var. *gracillimum* (Obr. 3) a vznikl nový rod *Lacunastrum* (McManus et al., 2011). Ve studii Jena et al., 2014, kde autoři zkoumali 100 vzorků čeledi Hydrodictyaceae z Afriky, Asie a Evropy pomocí molekulárně fylogenetických metod, se znovu potvrdil polyfyletismus rodu *Pediastrum*. Výsledkem také bylo další přeuspořádání druhů v rodech a určení nového druhu *Sorastrum pediastriforme* Jena & Bock, který vypadá jako zástupce rodu *Pediastrum*, ale molekulárně patří do rodu *Sorastrum*.

Současně se tedy čeleď Hydrodictyaceae po jednotlivých fylogenetických revizích skládá z rodů *Euastropsis* Lagerheim, *Hydrodictyon* Roth, *Lacunastrum* H. A. McManus, *Monactinus* Corda, *Parapediastrum* E. Hegewald, *Pediastrum* Meyen, *Pseudopediastrum* E. Hegewald, *Sorastrum* Kützing, *Sphaerastrum* Meyen, *Stauridium* Corda, *Tetraedron* Kützing a *Tetrapedia*

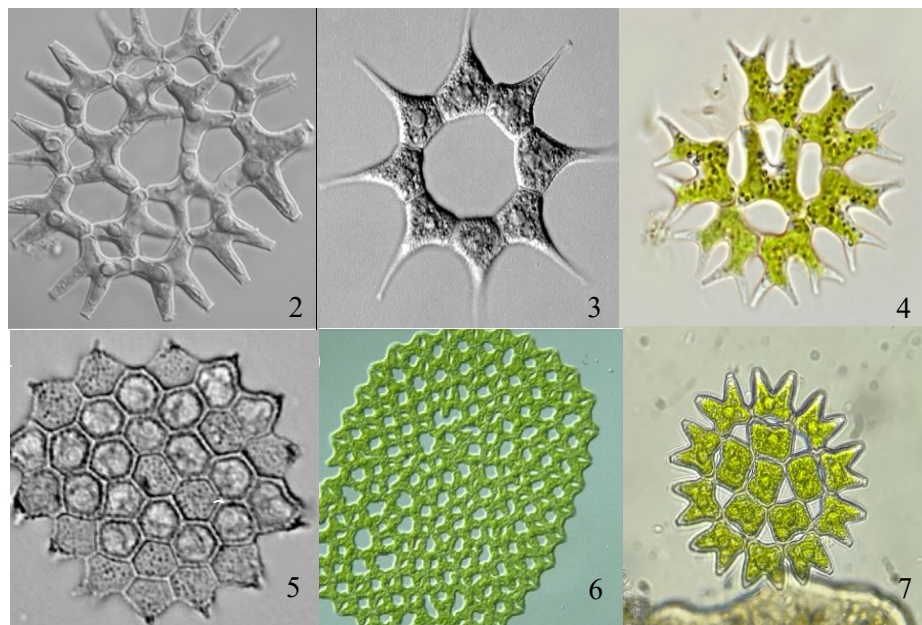
Reinsch (viz. Tab. 1) (Guiry & Guiry, 2023). Do největšího počtu nově definovaných rodů se rozpadl rod *Pediastrum* a to na *Lacunastrum* (McManus et al., 2011), *Monactinus*, *Parapediastrum*, *Pediastrum*, *Pseudopediastrum* a *Stauridium* (Buchheim et al., 2005).

Obr. 1: Fylogenetický strom čeledi Hydrodictyaceae (Jena et al., 2014).



2.3 Přehled rodů a druhů, které se objevují v pylových diagramech, a jejich ekologická prostředí

- *Lacunastrum* McManus:
 - *Lacunastrum gracillimum* (West & G. S. West) H. A. McManus (Obr. 2) – dříve známo jako *Pediastrum duplex* var. *gracillimum* West & G. S. West (Guiry & Guiry, 2023). K rozlišení od *Pediastrum duplex* var. *duplex* Raciborski došlo díky revizi založené na kombinaci molekulárních a geometricko – morfometrických analýz (McManus et al., 2011). Buňky jsou úzké, s hladkou stěnou a dlouhými laloky. Cenobium je perforované, velikostně do 87 μm v průměru (Kaštovský et al., 2018). Mezery bývají větší, než jaký je průměr buněk (McManus et al., 2011), který je kolem 4 – 28 μm x 6 – 30 μm . Objevuje se v rozlehlých jezerech s nižším obsahem živin, a která jsou situována především v mírném pásmu (Komárek & Jankovská, 2001), nebo také v kyselém prostředí (Kaštovský et al., 2018).



Obr. 2: *Lacunastrum gracillimum* v měřítku 20 μm (Jena et al., 2014).

Obr. 3: *Monactinus simplex* v měřítku 46 μm (Grewe & Markus, 2000).

Obr. 4: *Parapediastrum biradiatum* v měřítku 25 μm (Guiry & Guiry, 2023).

Obr. 5: *Pediastrum angulosum* v měřítku 10 μm (Lenarczyk & Wolowski, 2016).

Obr. 6: *Pediastrum argentinense* v měřítku 50 μm (Lenarczyk et al., 2015).

Obr. 7: *Pediastrum duplex* ve zvětšení 400 x (vlastní fotografie z roku 2020, Vltava).

- *Monactinus* Corda:
 - *Monactinus simplex* (Meyen) Corda (Obr. 3) – původním jménem *Pediastrum simplex* Meyen (Guiry & Guiry, 2023). Buňky, s jedním dlouhým, štíhlejším lalokem uprostřed, se uspořádávají do kruhu. Někdy vytváří formu bez vnitřních buněk (Kaštovský et al., 2018). Mají zrnitou buněčnou stěnu. Velikostní průměr cenobií je okolo 100 μm , rozměry buněk okolo 8 – 13 μm x 19 – 26 μm . Vyskytuje se ve stojatých vodách (Rai & Misra, 2012). Preferuje mezotrofní až mírně eutrofní, někdy oligotrofní vody s pH od neutrálního po zásadité. Vodní prostředí by nemělo být příliš znečištěné organickým materiálem. Taktéž preferují vyšší teplotu vody, tudíž je nenalezneme v zemích na severu Evropy a v období zimy v mírném pásu. V létě je ovšem výskyt u nás dobře doložen. Hojní jsou v tropických částech zeměkoule. Druh je rozšířen po celém světě, tedy až na zmíněné chladné oblasti (Komárek & Jankovská, 2001).

- *Parapediastrium* Hegewald:
 - *Parapediastrium biradiatum* (Meyen) E. Hegewald (Obr. 4) – starým jménem *Pediastrum biradiatum* Meyen (Guiry & Guiry, 2023). Perforované cenobium je přibližně kruhového tvaru, v průměru do 75 μm . Mezery jsou pravidelné a velikostně menší, než jaký je průměr buňky. Vnější buňky mají dva velké laloky, z nichž každý má dva menší laloky. Rozměry buněk jsou kolem 10 – 26 μm x 14,8 – 27 μm . Mají zrnitou buněčnou stěnu. Je to kosmopolitní druh (Paształeniec & Poniewozik, 2004), nicméně není dominantní. Nalézá se v říčním fytoplanktonu a stojatých vodách (Kaštovský et al., 2018).

- *Pediastrum* Meyen:
 - *Pediastrum angulosum* Ehrenberg ex Meneghini (Obr. 5) – tvoří oválná cenobia bez otvorů v průměru 180 μm . Buňky jsou spíše mnohoúhelníkové, nepravidelně rozmístěné a v rozměrech 10 – 19,8 μm x 12,4 – 22,2 μm . Okrajové mají malé laloky a U výřez mezi nimi. Tvoří síťovité struktury ve stěně (Paształeniec & Poniewozik, 2004). Druh se vyskytuje především v alkalických vodách a vyhýbá se rašeliništím a mokřadům s nízkým pH. Preferuje oligotrofní, zásadité vody jako jsou malé tůňky a jezírka s přítomností dalších rostlin a asi také vyšší teplotu vody. Není jasné, zda se vyskytuje kosmopolitně (Komárek & Jankovská, 2001).

- *Pediastrum argentinense* Bourrelly & Tell (Obr. 6) – buňky obdélníkového tvaru se uskupují do velkých, oválných cenobií s mezerami o průměru až 140 μm . Okrajové buňky mají téměř nepostřehnutelné, široké laloky, mezi nimiž je mělký výkroj. Rozměry buněk se pohybují kolem 9 – 24 μm x 12 – 22 μm . Byly popsány síťové struktury ve stěně. Pravděpodobně preferuje teplé oblasti (Lenarczyk et al., 2015). Druh je známý z tropů, hlavně z oblastí subtropické a tropické Ameriky. Vyskytuje se v bažinách a tůních s teplou vodou, v okolí rostlin, většinou v nízkých abundancích (Komárek & Jankovská, 2001).

- *Pediastrum duplex* Meyen (Obr. 7) – buňky se skládají do víceméně kruhového cenobia. Jsou přibližně čtvercovitého tvaru a na koncích se vzájemně dotýkají. Průměr cenobií je do 150 μm . Je tu velmi pravidelné uspořádání mezer a buněk (Neustupa & Hodač, 2005). Otvory jsou menší než jaký je průměr buněk, čímž se tento druh zásadně liší od *L. gracillimum* (McManus et al., 2011). Okrajové jsou charakteristicky s výřezem v podobě písmene V a dvěma tenkými laloky. Na lalocích mohou být ostny či štětiny. Velikost buněk je kolem 8,5 – 20 μm x 12,5 – 23,5 μm . Druh je typický svou hladkou buněčnou stěnou (Neustupa & Hodač, 2005). Globální rozšíření v eutrofních vodách. Je schopen se dobře přizpůsobit eutrofizaci vod. Pravděpodobně není ničím omezený (Komárek & Jankovská, 2001).

- *Pediastrum duplex* var. *rugulosum* Raciborski – vytváří cenobia s malými perforacemi do průměru 186 μm . Laloky jsou zúžené. Velikost buněk se pohybuje v rozměrech 8 – 18 μm x 8 – 18 μm . Buněčná stěna je nepravidelně zrnitá (Kim & Chang, 1997). Předpokládá se, že preferuje teplé oblasti (Nielsen & Sørensen, 1992).

- *Pediastrum leonensis* Tell & M. C. Zamalao – vytváří elipsoidní perforovaná cenobia do 98 μm v průměru. Buňky jsou různě zohýbané a jejich velikost je přibližně 5,7 – 13,8 μm x 6,9 – 14,9 μm . Mají síťové struktury v buněčné stěně. Pravděpodobně se jedná o vyhynulý rod, protože v dnešní mikroflóře zatím nebyl nalezen (Tell & Zamalao, 2004).

- *Pediastrum musterii* Tell & G. Mataloni – druh tvoří plochá cenobia s mezerami a průměrem do 99 μm . Vnitřní buňky jsou obdélníkové, okrajové vypouklé se dvěma laloky, velikostně v rozsahu 4 – 15,8 μm x 5 – 19,8 μm . Ve stěně mají síťovitou strukturu (Tell & Mataloni, 1990). Preferované podmínky nejsou jasné. Zaznamenaný výskyt v mezotrofních a eutrofních alkalických jezerech, ale také v brakických vodních tělesech a chladných jezerech (Kowalska & Wołowski, 2010).
- *Pediastrum orientale* (Skuja) Jankovská & Komárek – cenobia jsou většinou kruhovitá s průměrem do 74 μm a bez mezer. Rozměry buněk jsou kolem 7 – 13 μm x 6 – 15 μm . Nemají laloky, pouze velmi krátké výběžky. Stěna je nepravidelně zrnitá (Kowalska & Wołowski, 2010). Výskyt je asi pravděpodobný v chladných oblastech (Komárek & Jankovská, 2001).
- *Pediastrum sculptatum* G. M. Smith – kruhovitá až oválná cenobia do 150 μm v průměru, mohou být bez otvorů i s nimi (Smith, 1916). Mnohoúhelníkové buňky. Marginální mají U výřez a jsou většinou kuželovitého tvaru (Komárek & Jankovská, 2001). Malé laloky mají výběžky připomínající rohy. Velikosti buněk se pohybují v rozmezí 10 – 15 μm . Tvorba síťové struktury ve stěně (Smith, 1916). Je to vzácně se vyskytující se druh na severu Severní Ameriky. Buď obývá průzračná jezera, nebo rašeliniště (Komárek & Jankovská, 2001).
- *Pseudopediastrum* Hegewald:
 - *Pseudopediastrum alternans* (Nygaard) M. Jena, C. Bock (Obr. 8) – basionym je *Pediastrum alternans* Nygaard (Guiry & Guiry, 2023). Cenobium připomíná kruh, většinou není perforované a má do 127 μm v průměru. Buňky jsou mnohoúhelníkového tvaru s výřezy, velikostně 8 – 28 μm x 11 – 26 μm . Podlouhlé laloky jsou radiálně uskupené a se zúženými konci. Mají vrásovité struktury ve stěně. Preferuje oligotrofní vodní prostředí (Komárek & Jankovská, 2001), ale ojediněle nalezeno i v eutrofních (Kowalska & Wołowski, 2010). Další podrobnosti o jeho autekologii zatím nejsou známy (Komárek & Jankovská, 2001).

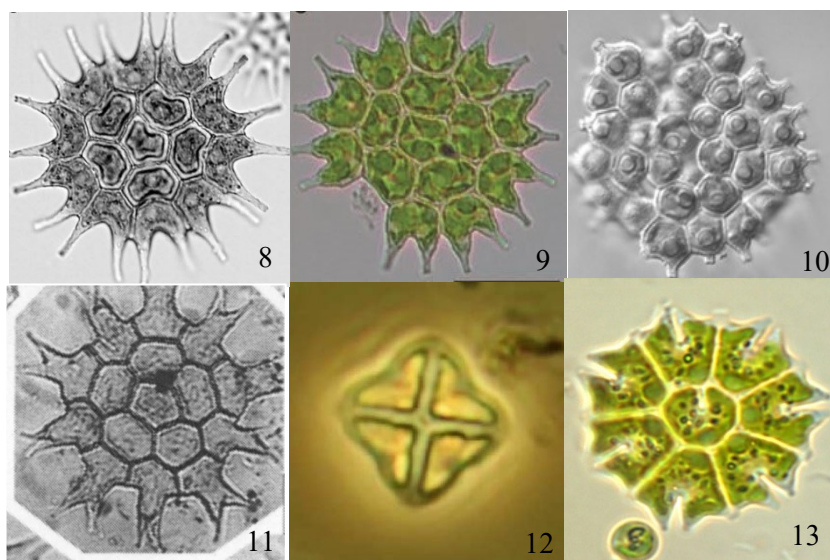
- *Pseudopediastrum boryanum* (Turpin) E. Hegewald (Obr. 9) – dříve *Pediastrum boryanum* Turpin (Guiry & Guiry, 2023). Kruhové cenobium je bez mezer, ojediněle s malými, v průměru má 103,7 μm . Buňky jsou nepravidelných tvarů, rozměrově 10 – 14,8 μm x 9,8 – 27,2 μm . U okrajových jsou typické výraznější výřezy ve tvaru písmen U či V a dva delší, kuželovité laloky (Paształeniec & Poniewozik, 2004). Na koncích laloků se vytvářejí buď kapičky slizu, nebo štětiny (Gawlik & Millington, 1988). Stěna je rovnoměrně zrnitá (Paształeniec & Poniewozik, 2004). Druh je hojně rozšířený po celém světě v mírně zásaditých mezotrofních až eutrofních, někdy je dokonce i v oligotrofních, vodách. Dokáže se dobře přizpůsobovat měnícím se životním podmínkám. V případě, že má vytvořené otvory, lze si ho splést z jiným druhem, a to s druhem *Pseudopediastrum cornutum* (Raciborski) Lenarczyk (Komárek & Jankovská, 2001). Za nepříznivých podmínek vytváří cysty, které jsou větší než normální buňky, bez chloroplastů, s velkým obsahem karotenoidů. Z tohoto důvodu mají naoranžovělé zbarvení. Bylo zjištěno, že v tomto stavu jsou schopny živé buňky vydržet až 12 let (Davis, 1962).
- *Pseudopediastrum boryanum* var. *longicorne* (Reinsch) Tsarenko – dříve označováno jako *Pediastrum boryanum* var. *longicorne* (Reinsch) Hansgirg (Guiry & Guiry, 2023). Jeho cenobium je neperforované, v průměru má kolem 170 μm . Buňky se rozměrově pohybují okolo 10 – 15 μm x 22 – 30 μm . Mají nepřilíš hustou zrnitost v buněčných stěnách. Laloky jsou dlouhé, úzké a lehce zahnuté (Wołowski, Obidowicz & Wawrzycka, 2002). Výskyt je omezený na rašelinné prostředí (Komárek & Jankovská, 2001).
- *Pseudopediastrum brevicorne* (A. Braun) M. Jena, C. Bock – dříve *Pediastrum boryanum* var. *brevicorne* A. Braun (Guiry & Guiry, 2023). Má kruhové, neperforované cenobium, které má do 76 μm v průměru. Má buňky v rozměrech 10 – 15 μm x 20 – 30 μm se zrnitou buněčnou stěnou. Mezi laloky jsou široké a mělké výřezy. Je snadno zaměnitelné s *Pseudoboryanum boryanum* (Turpin) Hegewald (Wołowski, Obidowicz & Wawrzycka, 2002). Výskyt v teplejších oblastech (Komárek & Jankovská, 2001).

- *Pseudopediastrum cornutum* (Raciborski) Lenarczyk – starým názvem *Pediastrum duplex* var. *cornutum* Raciborski (Guiry & Guiry, 2023). Má spíše kruhové cenobium s rovnoměrně naskládanými mezerami a celkovým průměrem 110 μm . Buňky ve velikostech 7 – 23 μm x 7 – 22 μm (Komárek & Jankovská, 2001). Buňky mají síťové struktury ve stěně (Lenarczyk & Saługa, 2018). Pravděpodobně druh s globálním rozšířením a výskytem v podobných podmínkách jako *Pseudopediastrum boryanum* (Turpin) Hegewald (Komárek & Jankovská, 2001).
- *Pseudopediastrum forcipatum* (Corda) Lenarczyk – dříve popsáno jako *Pediastrum boryanum* var. *forcipatum* Corda (Guiry & Guiry, 2023). Zploštělá cenobia jsou nepravidelného tvaru s průměrem do 190 μm (Komárek & Jankovská, 2001). Neobsahují perforace. Laloky mohou být blízko u sebe (Lenarczyk & Saługa, 2018). V buněčné stěně je zřetelně viditelná zrnitost. Buňky mají výřezy a rozměry kolem 12 – 13 μm x 13 – 27 μm . Patří mezi termofilní druhy, vyskytuje se především v tropech a v letním období také v mírném pásu (Komárek & Jankovská, 2001).
- *Pseudopediastrum integrum* (Nägeli) M. Jena, C. Bock (Obr. 10) – v minulosti pojmenováno jako *Pediastrum integrum* Nägeli (Guiry & Guiry, 2023). Tvoří nepravidelná cenobia s průměrem 75 μm , mezery buď chybí, nebo jsou pouze velmi malé (Wołowski, Obidowicz & Wawrzycka, 2002). Buňky tvarově až sedmiúhelníky (Komárek & Jankovská, 2001) se dvěma krátkými, širšími výrůstky (Wołowski, Obidowicz & Wawrzycka, 2002) a mají kolem 30 μm a zrnité stěny (Kaštovský et al., 2018). Druh se vyskytuje převážně v mírném pásu, často v horských oblastech. Občasné nálezy jsou známy také z oligotrofních či dystrofních jezerech a bažin. Lze ho ale najít i na smáčených skalách. V minulosti byl tento druh častý v jezerech na počátku holocénu a v pozdním glaciálu (Komárek & Jankovská, 2001).
- *Pseudopediastrum kawraiskyi* (Schmidle) E. Hegewald (Obr. 11) – původně popsáno pod jménem *Pediastrum kawraiskyi* Schmidle (Guiry & Guiry, 2023). Kruhové cenobium s průměrem 109 μm , bez perforací. Má mnohostěnné buňky v rozměrech 4,62 – 21 μm x 6,6 – 17,82 μm . Okrajové si vytváří mohutný lalok,

který se následně rozdvojuje. Mají částečně bradavičnatou stěnu. Druh se relativně řídko vyskytuje, a to spíše v oligotrofních a chladnějších vodách. Předpokládá se tedy, že se jedná spíše o reliktní druh (Tell & Mataloni, 1990).

- *Pseudopediastrum perforatum* (Raciborski) Lenarczyk – původně *Pediastrum boryanum* var. *perforatum* Raciborski (Guiry & Guiry, 2023). Má scelené cenobium s občasou ojedinělou perforací a v průměru 120 μm . Stěny jsou s většími zrny. Buňky s V výřezem a delšími výběžky, velikostně okolo 8 – 21 μm x 8 – 26 μm . Výskyt v průzračných jezerech v chladných oblastech (Komárek & Jankovská, 2001).
- *Stauridium* Corda:
 - *Stauridium privum* (Printz) Hegewald (Obr. 12) – původně známo jako *Pediastrum privum* (Printz) Hegewald (Guiry & Guiry, 2023). Cenobia se vyznačují tvarem čtverce se zaoblenými rohy a průměrem do 18 μm . Jsou kompaktní, bez mezer a bez výrazných laloků (Kowalska & Wołowski, 2010). Pyrenoid nemusí být ve světelném mikroskopu dobře viditelný. Na okrajových buňkách občas výkroje podobné písmenu V (Komárek & Jankovská, 2001). Velikostně se pohybují okolo 3 – 6 μm x 4 – 10 μm . Tvarově jsou buňky podobně trojúhelníkům, čtvercům a lichoběžníkům. Typické jsou struktury ve stěně (Kowalska & Wołowski, 2010). Je příkladem druhu s boreo – alpickým rozšířením. Nejčastěji byl zaznamenán v severních oblastech mírného pásu, většinou v močálovitých tůňích a jezírkách s podvodními rostlinami, rašeliništích a oligotrofních i dystrofických jezerech. Zdá se, že tento druh striktně vyžaduje tyto podmínky (Komárek & Jankovská, 2001). Nicméně ve výjimečných případech byl tento druh nalezen ve dvou eutrofních jezerech v Koreji (An et al., 1999). Záznamy jsou také překvapivě i z Baltského moře (Hällfors, 2004). Při opakovaných analýzách diverzity fytoplanktonu ve skotských jezerech, bylo *S. privum* (Obr. 5) zaznamenáno v jezeře Kinord (poprvé v roce 2009). Po měřeních se ukázalo, že jezero je mezotrofní, málo zásadité a ledovcového původu. Maximální počet nalezených cenobií byl pouze cca pět. Kolonie v Kinord jezeře byly vytvořeny z čtyř, nebo osmi buněk. Z kolika buněk bylo cenobium sestaveno, ovlivňovalo množství živin a predace (Lang et al., 2012).

- *Stauridium tetras* (Ehrenberg) E. Hegewald (Obr. 13) – dříve byl tento druh v klasickém morfologickém systému pojmenován jako *Pediastrum tetras* (Ehrenberg) Ralfs (Guiry & Guiry, 2023). Neperforované cenobium tvarově připomíná kruh či ovál, v průměru do 55 μm. Vnější buňky s výřezem uprostřed připomínají lichoběžník s dvěma malými laloky. Velikost buněk se pohybuje kolem 8 x 27 μm. Vytváří si jemné, síťové struktury ve stěně (Kaštovský et al., 2018). Řadí se mezi kosmopolitní zástupce a je nenáročný ohledně podmínek v prostředí. Vyskytuje se v oligotrofních, mezotrofních i eutrofních rybnících, bažinách, jezerech i jiných stojatých vodách po celém světě (Komárek & Jankovská, 2001).



Obr. 8: *Pseudopediastrum alternans* v měřítku 20 μm (Lenarczyk & McManus, 2016).

Obr. 9: *Pseudopediastrum boryanum* v měřítku 20 μm (Lenarczyk, 2016).

Obr. 10: *Pseudopediastrum integrum* v měřítku 20 μm (Jena et al., 2014).

Obr. 11: *Pseudopediastrum kawraiskyi* ve zvětšení 500 x (Jankovská & Komárek, 2000).

Obr. 12: *Stauridium privum* v měřítku 10 μm (Lang et al., 2012).

Obr. 13: *Stauridium tetras* v měřítku 10 μm (Guiry & Guiry, 2023).

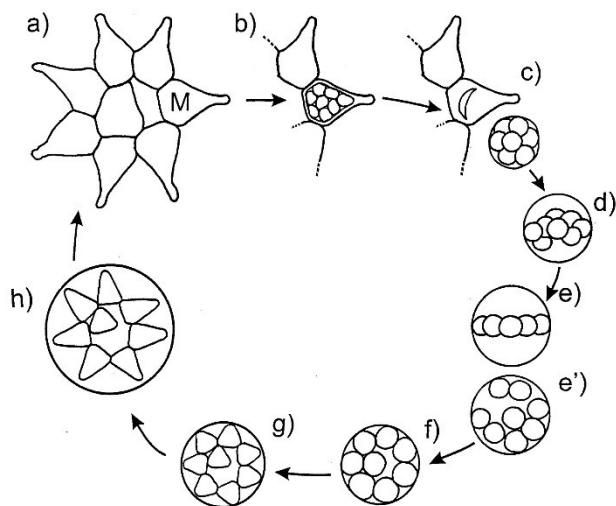
3. Rozmnožování

Řasy z čeledi Hydrodictyceae se po většinu času rozmnožují nepohlavně. I když pohlavní cykly existují, druhy je pravděpodobně využívají pouze zřídka (Komárek & Jankovská, 2001).

3.1. Nepohlavní rozmnožování

V typickém případě se cenobiální řasy rozmnožují nepohlavně (Obr. 14) tvorbou dceřiných cenobií (Komárek & Jankovská, 2001). Cenobium, v případě, že chce vyprodukovat cenobium dceřiné, si počká na příhodné podmínky, a v mateřských buňkách vytvoří mitózou zoospory (Millington, 1981) se dvěma chloroplasty (Davis, 1964) z protoplastu, s dvěma bičíky umožňující pohyb a jedním jádrem. Zoospory se dostávají ze staré buňky malým otvorem ve váčku. Váček vzniká přetvořením vnitřní vrstvy buněčné stěny mateřské buňky. Po opouštění buňky po nich zůstane prázdná schránka z mateřské vnější buněčné stěny. Ve váčku se zoospory pohybují co nejbliž k sobě za účelem vytvořit nové cenobium (Millington, 1981). V rovině se uspořádávají do kruhů, což je explicitně typická vlastnost pro pediastronidní rody. Obvykle, když je vprostřed jedna buňka, druhé kolo je vytvořené z šesti, třetí kolo z dvanácti. V momentě, kdy cenobium obsahuje hodně buněk, čtvrté kolo je z osmnácti, páté z dvaceti čtyř, šesté z třiceti. Začíná-li dvěma zoosporami uprostřed, jejich počet v následujících kolech jde v tomto pořadí: osm, čtrnáct, dvacet, dvacet šest, třicet dva (Ingold, 1973). Počet buněk v cenobiu je daný a nemění se, ale jejich počet v mateřské buňce se může lišit, v případě, že proběhnou mitózy navíc (Millington, 1981). Někdy se stane, že pohyblivost buněk je nedostatečná. V těchto situacích se vytvoří cenobia nepravidelných tvarů (Harper, 1918). Po uspořádání následuje zastavení pohybu (Davis, 1964) a buňky začnou přetvářet svůj tvar. Konečný vzhled připomíná trojúhelníky. Následuje tvorba laloků a výběžků a růst kolonie. Poté se váček rozloží hydrolýzou (Grewe & Markus, 2000). Celý cyklus i s dozráváním mateřských cenobií trvá cca 72 hodin (Park et al., 2014).

Jeden z faktorů, který by mohl ovlivnit, zda se cenobium bude množit či ne, je obsah dusíku. Při zvýšeném množství se více kolonií dělí, ale neovlivňuje všechny (Millington, 1981). Za dostatečného světla, vyšší teploty a absence limitace živinami jsou cenobia připravená se rozmnožit každé cca tři dny. Mezi další ovlivňující faktory patří teplota, pH, množství oxidu uhličitého a živin ve vodě, přítomnost zooplanktonu a patogenů (Park et al., 2014).



Obr. 14: Cyklus asexuálního rozmnožování u *Monactinus simplex*: a) rodičovské cenobium, b) tvorba zoospor, c) únik z mateřské buňky ve váčku, d) pohyblivé zoospory, hledající svou polohu, e) pohled ze strany a zhora, f) konečné uspořádání v rovině, g) formování buněk do trojúhelníkového tvaru, h) tvorba laloků, následuje růst cenobia a hydrolyza váčku (Grewe & Markus, 2000).

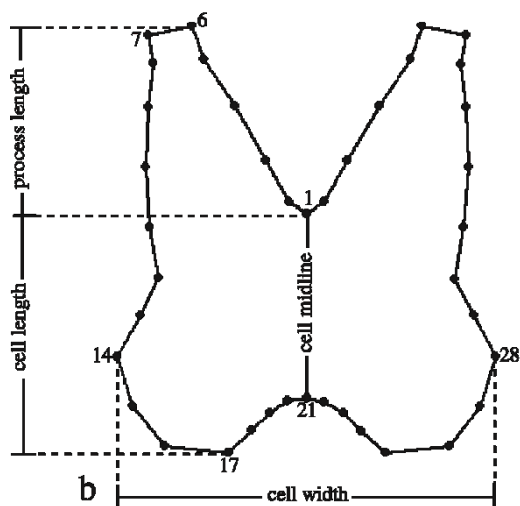
3.2. Pohlavní rozmnožování

Vzácnější typ rozmnožování. Izogamety se dvěma bičíky vznikají podobně jako zoospory v nepohlavním cyklu, avšak izogamety se liší velikostí. Jsou totiž podstatně menší, a to pouze cca 6,5 až 7,5 μm (Davis, 1967). Párovat se mohou i gamety pocházející ze stejné buňky (Komárek & Jankovská, 2001). Jsou bez buněčné stěny, jsou obaleny pouze slabou membránou. Bičíky dosahují zhruba délky samotných buněk (Davis, 1967). Gamety se spojují svými apikálními konci (Komárek & Jankovská, 2001) a vytváří vejčitou zygotu (Davis, 1967). Zygoty jsou schopné přežít relativně dlouho trvající klidovou fází. V zygotě se poté formují pohyblivé meiospóry, které se pak přeměňují na haploidní polyedry (Komárek & Jankovská, 2001) s ostny, přičemž polyedry se stanou nepohyblivými. Z nich se uvolňují zoospory. Ty se uspořádávají a vzniká nové cenobium (Davis, 1967). Celý cyklus může trvat cca 65 hodin. V buňkách je nastartován za vysokých teplot a velkého osvětlení, avšak stále platí, že buňky preferují nepohlavní rozmnožování a výskyt pohlavního procesu je spíše ojedinělý (Park et al., 2014).

4. Morfometrické studie fenotypové variability buněk a cenobií v čeledi Hydrodictyaceae

Morfologie patří k jednomu z klíčů, jak rozpoznat druhy, ale protože není vždy jednotná a může existovat mnoho odchylek, byla v minulosti podle morfologických dat popsána řada nových druhů, i přes to, že to byl druh stejný (Lenarczyk & McManus, 2016). K základním identifikačním znakům na úrovni morfologie buněk a cenobií patří struktury v buněčných stěnách, velikost buněk a cenobií, počet buněk v cenobiu, tvorba otvorů, množství a délka laloků (Komárek & Jankovská, 2001) (Obr. 15). Tvarovou plasticitu u řas si vymezujeme jako schopnost genotypu tvořit různé fenotypy podle podmínek prostředí (Bradshaw, 1965). Při zkoumání změn morfologie v závislosti na variabilitě podmínek vnějšího prostředí se prozatím nejvíce pozornosti věnovalo těmto faktorům: obsahu živin (Lenarczyk, 2016), salinitě (Lenarczyk & McManus, 2016) a pH. Úroveň pH přitom zároveň ovlivňuje i dostupnost živin. Nicméně se doporučuje výzkum dalších parametrů, jako jsou konduktivita, teplota, čas zadržení, rozhraní vodního prostředí a korelace mezi velikostí a hloubkou (Neustupa & Hodač, 2005).

Jedna z prvních morfologických studií zaměřených na rod *Pediastrum* se zabývala variabilitou povrchových mikrostruktur v buněčné stěně u *Ps. boryanum* (Obr. 9) a jeho variet.



Obr. 15: Parametry, které se pozorují u okrajové buňky při geometrické morfometrii: šířka buňky, délka buňky, délka laloků, středová velikost buňky (McManus et al., 2011).

Hustota granulí byla zkoumána kombinací světelného mikroskopu a skenovacího elektronového mikroskopu. Jelikož některé druhy měly podobnou stavbu a někteří jedinci stejného druhu měli příliš rozdílnou stavbu, autor zpochybnil struktury v buněčné stěně jako rozpoznávací vodítko pro rozlišování populací a druhů. Autor se také domnívá, že hustota granulí je ovlivňována stářím buňky (Nielsen, 2000). Ohledně mikrostruktur existuje ještě další studie. Pozorování také proběhla prostřednictvím světelného a skenovacího elektronového mikroskopu. Zkoumání bylo podrobeno 21 taxonů (*L. gracillimum*, obr. 2; *M. simplex*, obr. 3; *P. biradiatum*, obr. 4; *P. angulosum*, obr. 5; *P. duplex*, obr. 7, a jeho variety; *P. orientale*,

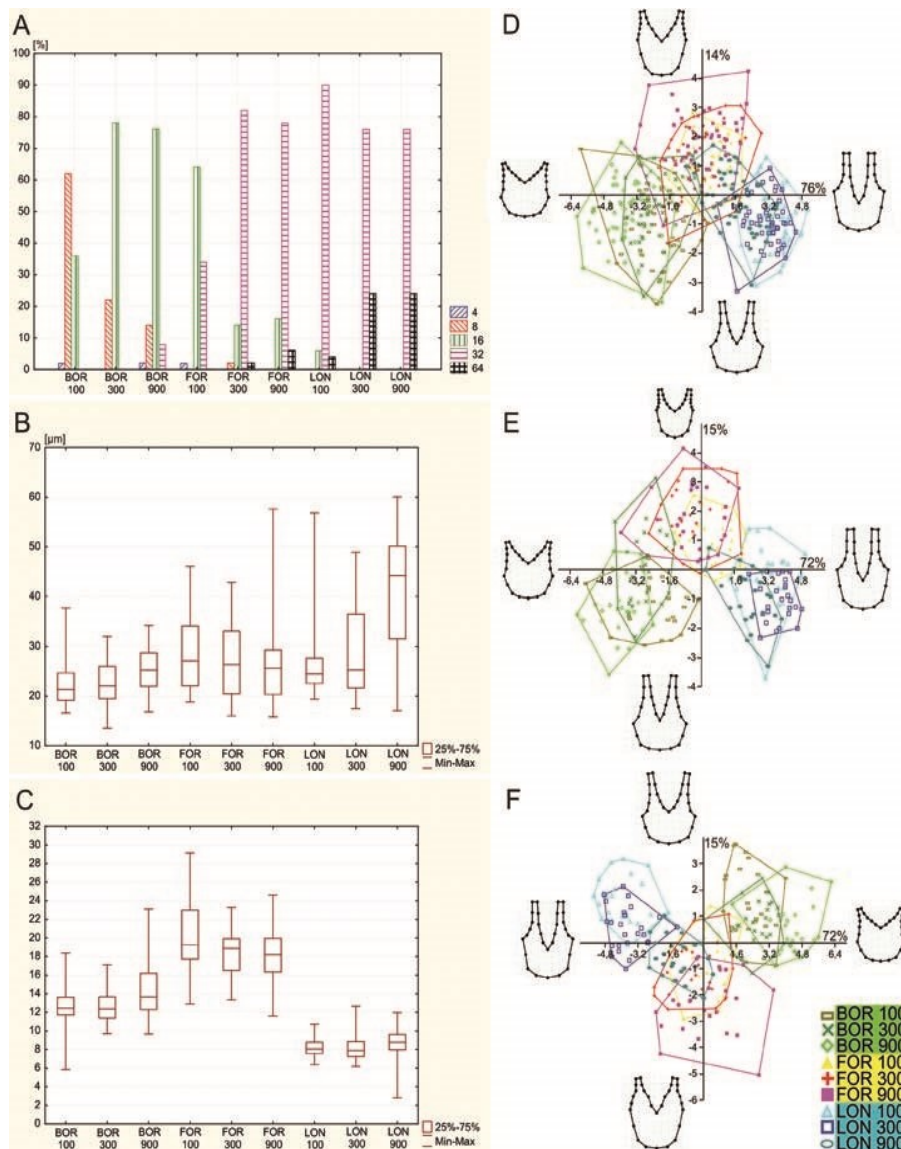
Ps. alternans, obr. 8; *Ps. boryanum*, obr. 9, a jeho variety; *Ps. integrum*, obr. 10; *Ps. kawraiskyi*, obr. 11; *S. tetras*, obr. 13) z oligotrofních, mezotrofních a eutrofních polských jezer. Autoři nalezené mikrostruktury ve stěně rozdělili na bradavčité útvary, strupovité útvary, zrna, struktura pavučinové sítě, síťové útvary, zvrásněné útvary a hladké. Síťové útvary se dále rozdělovaly na polygonální síť se zrny, trigonální a tetragonální síť s hroty, trigonální síť se zrny a zvrásněné útvary se rozdělovaly na vrásky se zrny a na vrásky s bradavicemi. Většina vzorů se objevila alespoň u dvou druhů. Nejvíce sdílený vzor byla trigonální síť se zrny, a to u variet *Ps. boryanum* (Obr. 9). U *P. orientale* byly pozorovány vrásky se zrny (Lenarczyk & Wołowski, 2016), což se liší od popsaného vzoru síť se zrny, který byl uveden v Komárek & Jankovská, 2001. Nicméně u *P. orientale* existuje problém s taxonomickým zařazením (Kowalska & Wołowski, 2010), takže dokud se tento problém nevyřeší, rozpoznávat druh podle struktur v buněčné stěně je nevhodné. Největší fenotypová proměnlivost se našla u *Ps. boryanum* (Obr. 9). Pouze *Ps. alternans* (Obr. 8) se dá rozlišit podle mikrostruktury. Sice jsou mu ve struktuře podobné *P. biradiatum* (Obr. 4) a *P. orientale*, ale ti mají vrásky se zrny, zatímco u *Ps. alternans* (Obr. 8) jsou vrásky s bradavicemi. Autoři předkládají názor, že struktury se nedají použít jako rozlišovací faktor mezi druhy, ale jsou nápomocné při zorientování se v jednotlivých rodech (Lenarczyk & Wołowski, 2016).

Experiment pro studii zkoumající změny buněk související se změnami pH, se prováděl na okrajových buňkách cenobií *P. duplex* var. *duplex* (Obr. 7), které byly vyizolovány z části řeky Vltavy, která protéká Prahou. Buňky byly kultivovány v jedenácti úrovních pH (od 5,5 do 10,5). Následně byly použity metody geometrické morfometriky. Projevila se vzájemná souvislost mezi velikostí středu buňky, šířkou a délkou buňky a pH. Ukázalo se, že čím zásaditější prostředí, tím víc se buňky zmenšovaly, avšak ve velmi kyselém se taktéž zmenšily. V nízkém pH byly spíše velké buňky s mělkým, širokým výřezem a tlustými laloky. Při opačném pH byly buňky malé, s úzkým výkrojem a rovně postavenými laloky. Na závěr je tedy říci, že vliv pH na tvar je zřetelný, ale nikoli zcela dominantní. Mění velikosti buněk a ovlivňuje zejména výřezy mezi buněčnými laloky (Neustupa & Hodač, 2005).

Studie zabývající se vlivem obsahu živin proběhla použitím klonálních druhů *Ps. boryanum* var. *boryanum* (Obr. 9), *Ps. forcipatum* a *Ps. boryanum* var. *longicorne*. K detailnímu studiu se bylo vybráno *Ps. boryanum* (Obr. 9), protože je snadno udržitelné v klonálních kulturách v laboratoři, má velkou fenotypovou variabilitu a je to běžný druh. Pro identifikaci plasticity autorka použila geometrickou morfometriku (Lenarczyk, 2016), která umožňuje rozbor celkového tvaru a porovnávat rozdíly (Zelditch et al. 2004) a elektronovou mikroskopii. Sledovaly se změny v počtu buněk v cenobiu, tvar a velikost okrajových buněk a hustota

granulí. Bylo také třeba zohledňovat uspořádání a stáří buněk. V podmínkách s nízkým obsahem živin se vytvářely cenobia o malém počtu buněk a velikost buněk se zmenšovala. Kontrastní změny ve tvaru nenastaly. Pouze u *Ps. boryanum* var. *longicorne* se snižovala hloubka výřezu a zvětšovala se velikost buněk se zvyšující se koncentrací. U starších buněk všech zástupců se za vysokého obsahu živin rozšiřovaly laloky. Hustota granulí se označila za nejstabilnější znak, protože se výrazně nezměnila v různých koncentracích. Z toho důvodu se předpokládá, že koncentrace živin na ni nemá přílišný vliv. Závěrem tedy bylo, že obsah živin vykazuje nevýrazný vliv na morfologii buněk v cenobiích, ale světlo na ně pravděpodobně vliv má (Lenarczyk, 2016).

V rámci studie o *Ps. alternans* (Obr. 8) byly studováni zástupci *Ps. alternans* (Obr. 8) z Afriky a severního Polska a *Ps. boryanum* var. *longicorne* z jižní části Polska (Obr. 16). Byla použita metoda geometrické morfometrie v kombinaci s rozbory DNA a pozorováním ve



Obr. 16: A – C (A – počet buněk v cenobiu, B – středová velikost okrajových buněk, C – hustota granulí): morfologické rozdíly mezi *Ps. boryanum* (Obr. 10, BOR), *Ps. boryanum* var. *longicorne* (LON) a *Ps. forcipatum* (FOR) za nízké, střední a vysoké koncentraci živin a s konduktivitami 100, 300 a 900 $\mu\text{S cm}^{-1}$; D – E: Variabilita tvaru okrajových buněk u *Ps. boryanum* (Obr. 10), *Ps. boryanum* var. *longicorne* a *Ps. forcipatum* za nízké, střední a vysoké koncentraci a s konduktivitami 100, 300 a 900 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Lenarczyk & McManus, 2016).

světelném a elektronovém mikroskopu. Sledovaly se struktury ve stěně, počet buněk v kolonii, tvar a velikost buněk. Kultury z Polska vykazovaly souhlasné parametry dané pro jejich druh, zatímco vzorek z Afriky se morfologicky a strukturou v buněčné stěně odlišoval. Později i analýza DNA prokázala, že *Ps. alternans* (Obr. 8) z Polska není monofyletický s *Ps. alternans* (Obr. 8) z Afriky. Poté, cenobia *Ps. alternans* (Obr. 8) pocházející z Polska byla testována v upravených médiích k demonstraci změn tvarů v závislosti na vnějších podmínkách. Vzorky vykazovaly určitou stálost u tvaru v podmínkách, které měnily koncentraci živin (dusík a ortofosfát) a solí (NaCl). Nicméně při vyšší salinitě měly okrajové buňky o trochu širší výřezy. *Ps. alternans* (Obr. 8) však měnilo počet a velikost buněk v cenobiích v závislosti na obsahu živin (větší koncentrace dusíku a fosforu znamenala více menších buněk) a koncentraci soli (ve vyšší salinitě se tvořily větší buňky). Ovlivněna byla také struktura buněčné stěny, která je vrásčitá s bradavicemi. Při nízkých koncentracích dusíku a fosforu se zvýšila hustota bradavic a při vysoké koncentraci solí bradavic ubylo, ale zvětšily svoji velikost (Lenarczyk & McManus, 2016).

Podobná studie na porovnávání vznikla u *L. gracillimum* (Obr. 2) a *P. duplex* (Obr. 7). V morfologických měřítkách se *L. gracillimum* (Obr. 2) nepodobalo ostatním variacím *P. duplex* (Obr. 7), a to nakonec vedlo k formálnímu popisu nového rodu *Lacunastrum*. Jeho taxonomická definice byla založena na výsledcích geometricko morfometrických analýz a porovnávání buněčné ultrastruktury (McManus et al., 2011).

Podobně se také geometrická morfometrika v kombinaci s analýzou DNA využila k ujasnění taxonomických vztahů mezi *Ps. boryanum* (Obr. 9) a jeho morfotypy. Z morfologických hledisek se sledovaly na světelném a skenovacím elektronovém mikroskopu tyto znaky: tvar okrajových buněk, velikost a počet buněk v cenobiu a hustota granulí. Pro určení tvaru bylo vybráno 7 landmarků a 23 semi-landmarků. Výsledkem bylo, že zkoumané typy měly velkou variabilitu ve tvaru okrajových buněk. Totéž platilo pro velikost cenobií a hustotu granulí. Na závěr autorky oddělily pět typů do samostatných rodů. Mezi ně patřilo *Ps. cornutum*, *Ps. forcipatum*, *Ps. oblongum*, *Ps. perforatum* a *Ps. subgranulatum* (Lenarczyk et al., 2020).

V poslední uvedené studii se analyzoval vztah mezi morfologickou integrací cenobií a fylogenetickou strukturou celé linie *Ps. boryanum* (Obr. 9) a případná asymetrie. Velká variabilita byla v šesti případech z osmi ovlivněna alometrií. Objevený pouze malý podíl asymetrie v buňkách (asymetrie se především vyskytovala u laloků) si autorka vysvětluje tak, že tlak sousedních buněk do určité míry stabilizuje symetrii buňky a předchází tak silným výkyvům asymetrie. Tím, že okrajové buňky tlačí vzájemně na sebe, pouze laloky tím pádem

mají možnost růst do prostoru. Testování modularity ukázalo, že tělo buňky a laloky jsou dva odlišné morfologické moduly. Autorka se také domnívá, že tlak okolních buněk může být významným faktorem ovlivňujícím morfogenetickou integraci buněk, a tudíž příčinou morfologické evoluce. Zřetelný vztah mezi morfologickou integrací cenobií a fylogenetickou strukturou linie se autorce nicméně zjistit nepodařilo (Lenarczyk, 2019).

5. Paleobiologický význam

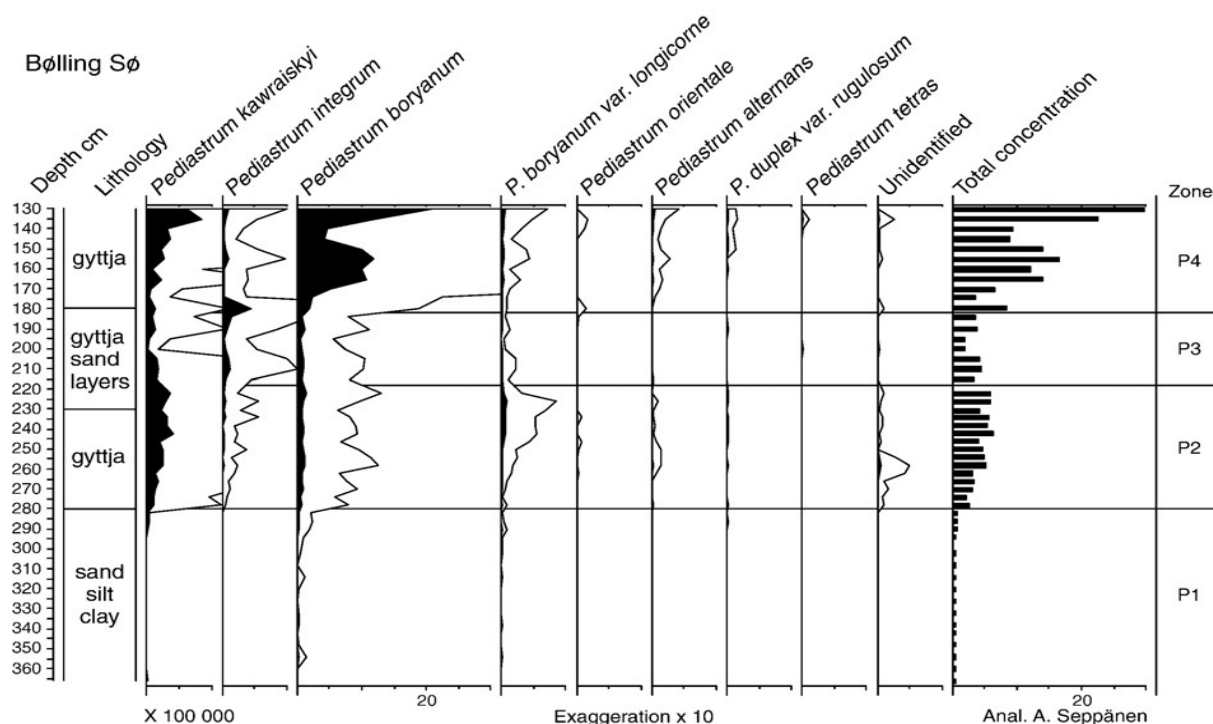
Díky tomu, že čeleď Hydrodictyaceae je schopná vytvářet algenanové vrstvy v buněčné stěně, lze jejich fosilní záznamy využít pro různé typy paleoekologických výzkumů. Prázdné buněčné stěny zůstávají v sedimentu, protože algenan je do určité míry odolný proti rozkladu (Nielsen & Sørensen, 1992). Podobnosti mezi *Pediastrum* z křídly, z třetihor a vyhynulými druhy indikují konzervativní evoluci (Evitt, 1963). Jednou z možností využití je zařazení dat o výskytu mikrofosilí těchto mikrořas do pylových diagramů, které slouží k rekonstrukci ekologického prostředí ve fosilních ekosystémech. V případě, že dominují *Monactinus simplex* (Obr. 3), *Pediastrum duplex* (Obr. 7), *Pseudopediastrum boryanum* (Obr. 9) (Jankovská & Komárek, 2000) či *Stauridium tetras* (Obr. 13) (Komárek & Jankovská, 2001), je to známka eutrofního prostředí jezer či řek. Naopak přítomnost druhů *Pseudopediastrum kawraiskyi* (Obr. 11) (Jankovská & Komárek, 2000) či *Pediastrum leonensis* (Tell & Zamaloa, 2004) poukazuje na jezera chladná a oligotrofní.

Rekonstrukcí ekologických prostředí se zabývala řada autorů (Evitt, Jankovská, Komárek, Lenarczyk, Nielsen, Niemeyer, Samara – Korjonem, Sørensen, Szeroczyńska, Tell, Weckström, Whiteside, Zamaloa a Zawisza), a to v oblastech střední Evropy, Jižní Ameriky, Sibíře a v oblastech, kde se v době glaciálu (a někde i dnes) nacházela subarktická jezera (především Finsko, Dánsko, Polsko), která jsou obecně chudá na živiny. Relevantní studie budou dále rozebrány v této kapitole.

Ve studii zaměřené na sedimenty v subarktických jezerech se našel vzácný druh rodu *Pediastrum*, kterým svým vzhledem připomíná recentní *P. argentinense* (Obr. 6). Vzorky pocházely z období Bølling, Allerød a mladšího Dryasu pozdního glaciálu a holocénských období Boreál, Atlantik, Subboreál a Subatlantik. Z pylových záznamů vyplývá, že tento taxon obýval litorál velkých, eutrofních jezer a mělká jezera, přizpůsobený pro široké rozmezí pH. S počátkem oligotrofizace jezer se začal vytrácet, pravděpodobně z neschopnosti konkurovat jiným druhům (Lenarczyk et al., 2015). V jiné studii subarktických jezer, která jsou podle autora vhodná k ověřování dlouhodobých klimatických změn, se rozebíraly fosílie pediastronidních rodů. Bylo vybráno 16 jezer ve finském Laponsku. Tři jezera obsahovaly sedimentární horniny, zbytek jezer metamorfované horniny. Cílem práce bylo popsat struktury rodů, zjistit, jak vybrané faktory (pH, vodivost, rozpuštěný organický uhlík - DOC, barva, srážky, nadmořská výška) ovlivňují složení rodů v jezerech a zda jsou vhodná na sledování současných změn prostředí. Autoři zjišťovali data s pomocí pylových a chemických analýz. Nejhojnější byly *Ps. boryanum* (Obr. 9), *Ps. brevicorne*, *Ps. forcipatum*, *Ps. intergrum* (Obr. 10), *P. orientale*.

V jezeře 3 ale dominovalo *P. angulosum* (Obr. 5) a *S. tetras* (Obr. 13) (mělo pH 6,4 a vysoký obsah DOC). V pěti jezerech se žádné pediatroidní rody nenašly a ve čtyřech byly vzácností. Tato jezera měla nižší pH (nejnižší bylo 5,6) a nízkou koncentraci DOC. *P. duplex* (Obr. 7) bylo nalezeno v nižší nadmořské výšce. V jezerech ve vyšší nadmořské výšce s vyšším pH a vyšší konduktivitou se vyskytovaly *Ps. boryanum* var. *longicorne*, *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11), *P. orientale* a *S. privum* (Obr. 12). U *Ps. brevicorne* a *Ps. forcipatum* se výsledky ohledně jejich optimálních podmínek výskytu (Weckström et al., 2010) rozcházejí s daty uvedenými v Komárek & Jankovská, 2001. Zbylé druhy se s dřívějšími informacemi shodují. Podle autorů mohou jako indikátory sloužit druhy, které jsou ovlivňovány pH a koncentrací DOC. V této studii mezi tyto druhy patří *P. angulosum* (Obr. 5), *Ps. boryanum* (Obr. 9), *Ps. boryanum* var. *longicorne*, *Ps. forcipatum* a *P. orientale* (Weckström et al., 2010). Další pylové záznamy z jezer z Finska doložily zvyšování trofické úrovně rostoucí abundancí druhu *Ps. boryanum* (Obr. 9) (Szeroczyńska & Zawisza, 2011). Na pylovém diagramu ze studie Nielsena a Sørensen z oblasti dnes již neexistujícího jezera Lysmosen z Dánska bylo nalezeno cca 13 druhů z rodu *Pediastrum* z období pozdního glaciálu. Jednalo se o druhy *M. simplex* (Obr. 3), *P. angulosum* (Obr. 5), *P. biradiatum* (Obr. 4), *Pediastrum duplex* var. *rugulosum*, *Ps. boryanum* (Obr. 9), *Ps. brevicorne*, *Ps. cornutum*, *Ps. integrum* (Obr. 10, nejvíce časté), *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11), *Ps. perforatum* a *S. tetras* (Obr. 13). Studovaný dataset byl rozdělen do šesti zón. První tři jsou z období pre-Allerød pozdního glaciálu, čtvrtá datuje období Allerød, pátá je z období mladšího Dryasu a šestá zachycuje holocénní období Boreál. V první, nejstarší převládalo *Ps. boryanum* (Obr. 9), z čehož vyplývá eutrofní fáze jezera. V druhé *Ps. boryanum* (Obr. 9), *P. duplex* var. *rugulosum* (Obr. 7) a *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11), tudíž jednalo se pravděpodobně o oligotrofní fázi s vysokou vodivostí a relativně studenou vodou. Třetí zóna byla typická výskytem *P. angulosum* (Obr. 5), *P. duplex* var. *rugulosum*, *Ps. brevicorne*, *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11, u něhož zde již ovšem docházelo k poklesu) a *S. tetras* (Obr. 13). Značily změny klimatu i změny trofie a pokles pH. Čtvrtá zóna se shodovala se třetí. Došlo v ní ale k nárůstu živin. V páté zóně se našlo *Ps. boryanum* (Obr. 9), *Ps. integrum* (Obr. 10) a *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11). V malém množství i *P. duplex* var. *rugulosum*, *Ps. brevicorne*. Zdá se tedy, že v tomto období pokleslo ve studovaném jezeře pH, lokalita měla oligotrofní, možná i dystrofní podmínky a nízkou průměrnou teplotu vody. V šesté zóně nebyla žádná *Pediastra*, ale *Sphangum* L. Pravděpodobně se z něho stalo rašeliniště (Nielsen & Sørensen, 1992). Svoji studii v Dánsku prováděla taktéž Kaarina Sarmaja – Korjonem, a to v oblasti Jutlandu v Bølling Sø, kde se nacházelo jezero, které však bylo v roce 1870 vypuštěno. Analýzy se netýkaly jenom pediatroidních fosílií, ale také perlooček, lasturnatek, statoblastů mechovek, fosílií rostlin a

biogenního křemíku a uhlíku. Dataset založený na analýze výskytu cenobií ze skupiny čeledi Hydrodictyaceae (Obr. 17) byl rozdělen na čtyři zóny. První je z období pre-Allerød, kde byly zaznamenány druhy *P. duplex* var. *rugulosum*, *P. orientale*, *Ps. alternans* (Obr. 8), *Ps. boryanum* (Obr. 9) a *Ps. boryanum* var. *longicorne* ve velmi nízké koncentraci. Ta naznačuje, že k oteplování v tomto časovém úseku nedošlo. Autorka se také domnívá, že jezero bylo alkalické kvůli tomu, že naměřily vysoké hodnoty uhlíku. Druhá je z období Allerød, kde dominovalo *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11) ve společnosti *Ps. boryanum* (Obr. 9), *Ps. boryanum* var. *longicorne* a *Ps. integrum* (Obr. 10). Ze záznamů perlooček vyplývá, že se střídala teplá a studená období, nicméně koncentrace řas o této skutečnosti nevypovídá. Podle zkoumaných druhů rozsivek bylo jezero stále alkalické. Třetí zóna spadá do období mladšího Dryasu. Zde poklesla koncentrace výskytu *Ps. boryanum* (Obr. 9) a *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11), nicméně se zvýšila frekvence výskytu *Ps. integrum* (Obr. 10), která zde dosahovala svého píku. Důkazy o tom, že toto období bylo chladné, poskytly spíše rozborů terestrických rostlin. Analýzy z vodního prostředí naznačovaly, že výkyvy teplot nebyly na přelomu období tak drastické. Ústup lasturnatek podle autorky indikovalo, že došlo k poklesu alkalinity a pH. Poslední zóna je z období raného holocénu. Všechny druhy zde mají svoji nejvyšší naměřenou koncentraci, kromě *Ps. integrum* (Obr. 10), jehož výskyt zde klesá. Největší dominantou ve čtvrté zóně je *Ps. boryanum* (Obr. 9). Všechny zkoumané proxy indikovaly výrazné oteplení v tomto období.



Obr. 17: Diagram znázorňující koncentraci rodů z čeledi Hydrodictyaceae z lokality Bølling Sø ve čtyř zónách (Sarmaja – Korjonem et al., 2006).

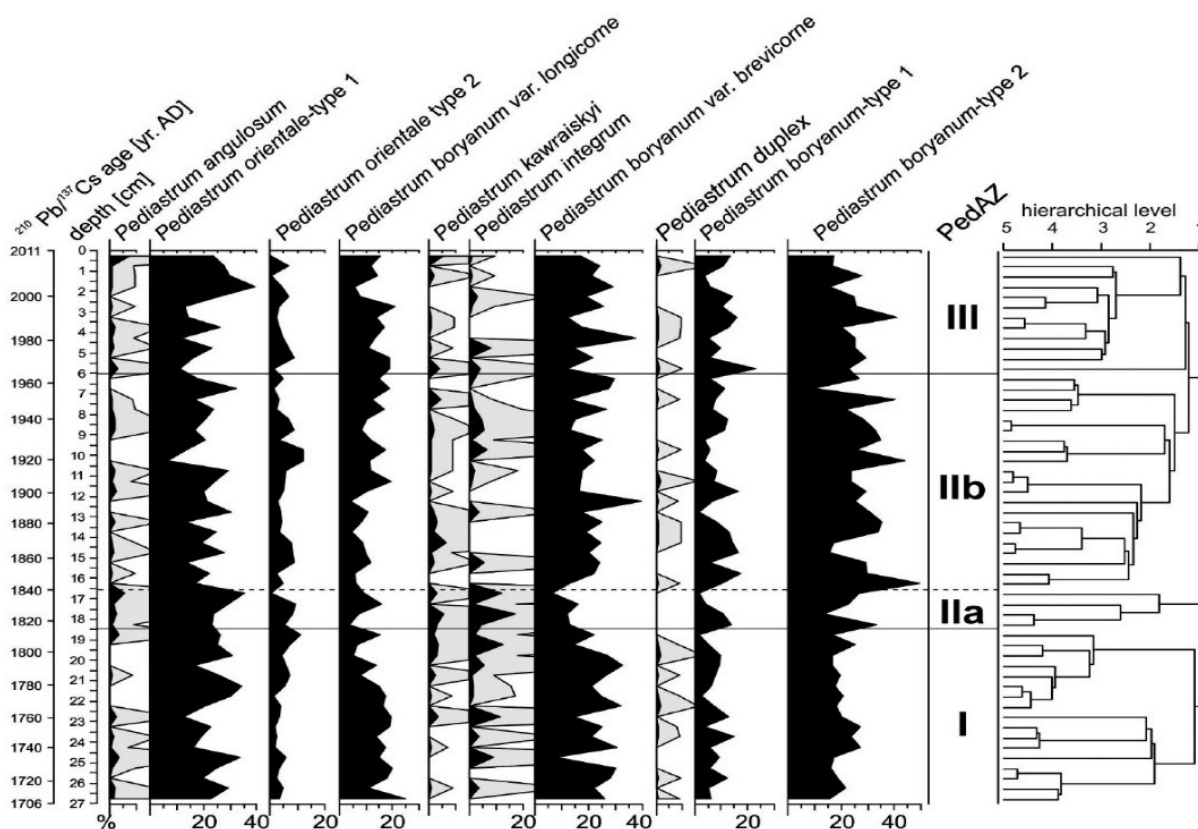
Přesto analýzy perlooček ukázaly, že tu byly na začátku 2 studené periody. Příbytek lasturnatek a statoblastů mechovky *Cristatella mucedo* Cuvier indikovaly, že jezero bylo alkalické a průzračné. Autorka se dále domnívá, že *Ps. boryanum* (Obr. 9) je nevhodné na určování pH, trofie a teploty vody (Sarmaja – Korjonem et al., 2006).

Tell & Zamaloa (2004) se ve své práci zabývali Patagonií v Argentině v období raného miocénu. V jezerech tehdy převládalo *P. leonensis*, z čehož předpokládali, že jezera byla studená a v podmínkách chladného, byť spíše mírného podnebí. Spolu s *P. leonensis* se tam nacházely také druhy *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11) a *P. musterii*. V jejich další studii z jižní oblasti Jižní Ameriky zaznamenaly *Ps. boryanum* (Obr. 9) z období již od pozdní křídly do raného eocénu. V eocénu se přidává také *S. tetras* (Obr. 13). V miocénu došlo k expanzi druhů a byly navíc zaznamenány *M. simplex* (Obr. 3), *Ps. boryanum* var. *longicorne*, *P. duplex* (Obr. 7), *Ps. integrum* (Obr. 10), *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11), *P. leonensis* a *P. musterii*. Autoři se domívají, že tato expanze vznikla kvůli geologické činnosti (zdvih And) a ochlazování, které umožnily vzniku podmínek pro rozvoj druhů (Zamaloa & Tell, 2005).

Studie, zda pediatroidní mikrofosílie mohou sloužit k rozpoznání změn prostředí, v Severní Americe probíhaly na jihozápadu USA, konkrétně v Arizoně. Cílem bylo stále existující jezero Potato Lake. Koncentrace mikrofosílií v sedimentu závisela na srážkových obdobích. Studovalo se 286 cm sedimentu, z čehož úsek 142 – 172 cm byl zdatován radiokarbonovou metodou. Tento úsek patří do doby 14 400 BP. Nalezeny byly se mikrofosílie druhů *P. angulosum* (Obr. 5, v článku uvedené jako *P. araneosum*), *Ps. boryanum* (Obr. 9), *Ps. integrum* (Obr. 10) a *P. sculptatum*. *Ps. boryanum* (Obr. 9) a *P. sculptatum* jsou hojné po celé délce zkoumaného úseku, nicméně dominovaly ve vyšších vrstvách a v obdobích dešťů. Ve vyšších vrstvách se také nacházelo *P. angulosum* (Obr. 5), v nižších bylo vzácné. *Ps. integrum* (Obr. 10) bylo objeveno spíše v nižších vrstvách. Podle autora bývalo jezero oligotrofní a postupem času se z něho stalo jezero eutrofní (Whiteside, 1965).

Niemeyer a jeho spolupracovníci se ve své studii zaměřili na Sibiř za posledních tři sta let (1706 – 2011) (Obr. 18). Do svého výzkumu zařadili kromě sladkovodních mikrofosílií i pylová zrna suchozemských rostlin, z nichž usoudili, že vodní flóra se rychleji adaptuje změnám. Z jezerních sedimentů získali záznamy od *P. angulosum* (Obr. 5), *Ps. boryanum* (Obr. 9), *Ps. boryanum* var. *longicorne*, *Ps. brevicorne*, *P. duplex* (Obr. 7), *Ps. integrum* (Obr. 10), *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11), *P. orientale*. Nepojmenované jezero se nachází na jihu Tajmyrského poloostrova v okolí přechodu mezi tajgou a tundrou. V 18. století bylo zkoumané jezero na základě výskytu sledovaných druhů spíše eutrofní, v 19. století zde pak probíhala oligotrofizace. V současnosti tu dochází k hojnému rozmnožení *Ps. boryanum* (Obr. 9)

v letním období a k výraznému úbytku *Ps. integrum* (Obr. 10), což nasvědčuje eutrofizaci jezera. (Niemeyer et al., 2015).



Obr. 18: Pylový diagram pocházející z jezera ze Sibíře za poledních 300 let. Na svislé ose čas a hloubka, na podélné obsah v procentech. Ve sloupcích druhy. Vidíme zde pokles u *Ps. integrum* (Niemeyer et al., 2015).

Studie zkoumající recentní stav v Polsku ukazuje na celoplošnou eutrofizaci jezeňích ekosystémů v průběhu holocénu. Jezera v temperátních oblastech mají nyní většinou vysoké pH a také relativně vysoký obsah chloridů. Bylo nalezeno třináct druhů a třináct variací v třiceti lokalitách. Mezi nejčastější patřily *Ps. boryanum* (Obr. 9), *P. duplex* (Obr. 7) a *S. tetras* (Obr. 13). Řasy preferují menší vodní rozhraní s velkým množstvím živin. Výskyt jednotlivých druhů je ovlivňován pH, vodivostí, obsahem vápenatých a hořečnatých uhličitanů (Lenarczyk, 2015).

Studie z České republiky se zaměřují na období pozdního glaciálu a holocénu a týkají se zaniklých jezer Velanská cesta, Komořanské jezero a jezera Švarcenberk (na jehož místě se nyní nicméně nachází rybník Švarcenberk). V období pozdního glaciálu a raného holocénu dominovaly *Ps. integrum* (Obr. 10) a *Ps. kawraiskyi* (Obr. 11), což nasvědčuje, že jezera byla chladná a oligotrofní. V případě jezera Velanská cesta převládalo *Ps. boryanum* var. *longicorne*, takže se autoři domnívají, že bylo dystrofní. V období středního a pozdního

holocénu se tam vyskytovaly *L. gracillimum* (Obr. 2), *M. simplex* (obr. 3), *Ps. boryanum* (Obr. 9), *P. duplex* (Obr. 7) a *Ps. perforatum*, z čehož vyplývá, že jezera byla v eutrofní fázi (Jankovská & Komárek, 2000). Jankovská a Komárek u jezera Švarcenberk také uvádějí hojný výskyt *P. orientale* (Skuja) Jankovská et Komárek (Jankovská & Komárek, 1995).

Zajímavostí je, že při analýze mořských sedimentů z období spodní křída v Pákistánu a z období svrchní křída v Kalifornii se našly mikrofosílie, které připomínaly *Ps. boryanum* (Obr. 9). Autor studie se domnívá, že buď byly pediatroidní druhy v období křída mořské, nebo, a k této hypotéze se přiklání více, byly ze sladkovodního prostředí přeneseny do mořského, které se stalo jejich pohřebním místem, a tak tam zůstaly dodnes (Evitt, 1963).

Z výše uvedených studií vyplývá, že pediatroidní mikrofosílie jsou pravděpodobně nejvhodnější pro detekování změn v celkové trofii jezerních ekosystému. Avšak k použití za účelem rozpoznat jiné typy znečištění (jako například těžkými kovy) se nehodí, protože takováto detekce mikrofosíliemi je obtížná. S pomocí jejich analýz se dá vytvořit hrubý obraz krajiny, ve které se vyskytovaly, zda byla daná oblast obydlená, či neobydlená a dá se i zjistit, jaké podmínky dominovaly ve vodě.

6. Závěr

V rámci řádu Sphaeropleales tvoří čeleď Hydrodictyaceae monofyletickou linii, ale velká většina tradičních rodů se ukázala být polyfyletická. Komplex, který byl dříve označován jako rod *Pediastrum* se v současnosti rozpadl na šest samostatných rodů. V minulosti se druhy určovaly čistě podle morfologie, protože nebyla dostupná analýza genových sekvencí (Buchheim et al., 2005). Díky tomu, že jeden druh dokáže v rámci své fenotypové plasticity vytvořit spoustu morfologických variant, mohou dva zástupci stejného druhu vypadat odlišně (Bradshaw, 1965). Stále však platí, že v rodech se orientujeme primárně podle morfologických znaků jednotlivých zástupců (Komárek & Jankovská, 2001). Morfometrika zkoumá plasticitu buněk a cenobií v závislosti na vlivech okolního prostředí a s ohledem na odlišnou fylogenetickou historii jednotlivých linií. Základní tvar na druhové úrovni je nicméně daný geneticky. Jeho symetrii si buňky udržují tlakem mezi sebou (Lenarczyk, 2019). Víme také již, že obsah živin (Lenarczyk, 2016), salinita (Lenarczyk & McManus, 2016) a pH (Neustupa & Hodač, 2005) mají značný vliv na velikosti buněk, počet buněk v cenobiích, hustotu struktur v buněčné stěně a na výřezy mezi laloky, ale jinak nevede k jejich deformacím. Výzkum plasticity stále probíhá.

Přesné ekologické podmínky pro výskyt konkrétních druhů jsou s jistotou známy pouze u čtyř celosvětově nejrozšířenějších zástupců. U dalších je poměrně náročné je zjistit, protože je jejich výskyt ojedinělý nebo na ně neexistují patřičné studie. Druhy čeledi Hydrodictyaceae mohou sloužit jako indikátory životního prostředí, hlavně co se týče eutrofizace sladkovodních lokalit, a to jak na základě recentních, tak i fosilních dat. Díky algenanu se buněčné stěny nerozkládají v kyselém prostředí, takže je můžeme používat v pylových diagramech a sestavovat tak obraz prostředí, v němž se tyto dávné organismy vyskytovaly. V místech, kde bývaly jezera či rybníky, se tak dá díky analýze pediastronidních mikrofosilií zjistit, jaké podmínky ve vodě panovaly, nebo zda se vyskytovaly v oblasti osídlení či nikoli (Komárek & Jankovská, 2001).

7. Použitá literatura

- An, S. S., Hegewald, E., & Jeon, S. J. (1999). „*Pediastrum privum* (Printz) Hegewald new to Korea“, *Algae*, Vol. 14, No. 2, 83 – 85. <http://www.e-p-hegewald.de/kfa/datapool/page/263/Ped%20priv%20Korea.pdf>
- Becker, B., & Marin, B. (2009). „Streptophyte algae and the origin of embryophytes“, *Annals of Botany*, Vol. 103, No. 3, 999 – 1004. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp044>
- Bradshaw, A. D. (1965). „Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants“, *Advances in Genetics*, Vol. 13, 115 – 155. [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60048-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60048-6)
- Buchheim, M., Michalopoulos, E. A., & Buchheim, J. A. (2001). „Phylogeny of the Chlorophyceae with special reference to the Sphaeropleales: A study of 18S and 26S rDNA data“, *Journal of Phycology*, Vol. 37, No. 5, 819 – 835. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.00162.x>
- Buchheim, M., Buchheim, J. A., Carlson, T., Braband, A., Hepperle, D., Krienitz, L., Wolf, M., & Hegewald, E. (2005). „Phylogeny of the Hydrodictyaceae (Chlorophyceae): Inferences from rDNA data“, *Journal of Phycology*, Vol. 41, No. 5, 1039 – 1054. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00129.x>
- Davis, J. S. (1964). „Colony Form in *Pediastrum*“, *Botanical Gazette*, Vol. 125, No. 2, 129 – 131. <http://www.jstor.org/stable/2473275>
- Davis, J. S. (1962). „Resting cells of *Pediastrum*“, *American Journal of Botany*, Vol. 49, No. 5, 478 – 481. <http://www.jstor.org/stable/2439417>
- Davis, J. S. (1967). „The life cycle of *Pediastrum simplex*“, *Journal of Phycology*, Vol. 3, No. 2, 95 – 103. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1967.tb04640.x>
- Evitt, W. R. (1963). „Occurrence of freshwater alga *Pediastrum* in cretaceous marine sediments“, *American Journal of Science*, Vol. 261, No. 9, 890 – 893. <https://ajsonline.org/article/59022>
- Gawlik, S. R., & Millington, W. F. (1988). „Structure and function of the bristles of *Pediastrum boryanum* (Chlorophyta)“, *Journal of Phycology*, Vol. 24, No. 4, 474 – 482. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1988.tb04250.x>
- Grewe, M., & Markus, M. (2000). „Aggregation to colonies of the green alga *Pediastrum*: Experiments and simulations“, *Journal of Biological Systems*, Vol. 8, No. 4, 373 – 398. <https://doi.org/10.1142/S0218339000000195>
- Guasch, H., Ivorra, N., Lehmann, V., Paulsson, M., Real, M., & Sabater, S. (1998). „Community composition and sensitivity of periphyton to atrazine in flowing waters: The role of environmental factors“, *Journal of Applied Phycology*, Vol. 10, No. 2, 203 – 213. <https://doi.org/10.1023/A:1008035212208>

Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2023). AlgaeBase, World – wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>

Gunninson, D., & Alexander, M. (1975). „Basis for the Resistance of Several Algae to Microbial Decomposition“, *Applied Microbiology*, Vol. 29, No. 6, 729 – 738. <https://doi.org/10.1128/am.29.6.729-738.1975>

Hällfors, G. (2004). „Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups)“, *Baltic Sea Environment Proceedings*, No. 95. <https://archive.iwlearn.net/helcom.fi/stc/files/Publications/Proceedings/bsep95.pdf>

Harper, R. A. (1918). „Organization, Reproduction and Inheritance in *Pediastrum*“, *Proceedings of the American Philosophical Society*, Vol. 57, No. 5, 375 – 439. <http://www.jstor.org/stable/984180>

Hein, I. (1932). „Origin of the Intercellular Spaces in *Pediastrum*“, *American Journal of Botany*, Vol. 19, No. 3, 218 – 229. <http://www.jstor.org/stable/2436334>

Henning, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Champaign, IL.: University of Illinois Press.

Ingold, C. T. (1973). „Cell Arrangement in Coenobia of *Pediastrum*“, *Annals of Botany*, Vol. 37, No. 2, 389 – 394. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084704>

Jankovská, V., & Komárek, J. (1995). „*Pediastrum orientale* from subfossil layers“, *Folia Geobotanica*, Vol. 30, No. 3, 319 – 329. <https://doi.org/10.1007/BF02803714>

Jankovská, V., & Komárek, J. (2000). „Value of *Pediastrum* and other coccal green algae in palaeoecology“, *Folia Geobotanica*, Vol. 35, No. 1, 59 – 82. <http://www.jstor.org/stable/25133759>

Jena, M., Bock, Ch., Behera, Ch., Adhikary, S. P., & Krienitz, L. (2014). „Strain survey on three continents confirms the polyphyly of the genus *Pediastrum* (Hydrodictyaceae, Chlorophyceae)“, *Fottea*, Vol. 14, No. 1, 63 – 74. <https://fottea.czechphycology.cz/pdfs/fot/2014/01/05.pdf>

Kaštovský, J., Hauer, T., Geriš, R., Chattová, B., Juráň, J., Lepšová-Skácelová, O., Pitelková, P., Pusztai, M., Škaloud, P., Šťastný, J., Čapková, K., Bohunická, M. & Mühlsteinová, R. (2018). *Atlas sinic a řas ČR 2*. Praha: Powerprint.

Keller, A., Schleicher, T., Förster, F., Ruderisch, B., Dandekar, T., Müller, T., & Wolf, M. (2008). „ITS2 data corroborate a monophyletic chlorophycean DO-group (Sphaeropleales)“, *BMC Evolutionary Biology*, Vol. 8, No. 1, 218. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-218>

Kim, M. R., & Chang, Y. K. (1997). „Taxonomic Studies on Some Species of *Pediastrum* Meyen in Korea“, *Algae*, Vol. 12, No. 3, 159 – 165. <https://www.e-algae.org/upload/pdf/algae-1997-12-3-159.pdf>

Komárek, J., & Jankovská, V. (2001). *Review of the green algal genus *Pediastrum*; Implication for pollenanalytical research*. Berlín: J. Cramer.

- Kowalska, J., & Wołowski, K. (2010). „*Pediastrum privum* (Printz) Hegewald (Chlorophyceae) in Lake Małe Zmarle, northern Poland“, *Oceanological and Hydrobiological Studies*, Vol. 39, No. 3, 137 – 143. <https://doi.org/10.2478/v10009-010-0034-4>
- Kowalska, J., & Wołowski, K. (2010). „Rare *Pediastrum* species (Chlorophyceae) from Polish coastal lakes“, *Acta societatis botanicorum Poloniae*, Vol. 79, No. 3, 225 – 233. <https://bibliotekanauki.pl/articles/59202.pdf>
- Lang, P., Krokowski, J., Ross, N., & Doughty, R. (2012). „The rare green alga *Pediastrum privum* (Chlorophyta, Sphaeropleales) in a Scottish kettle loch: new to British freshwaters“, *The Glasgow Naturalist*, Vol. 25, No. 4. https://www.glasgownaturalhistory.org.uk/gn25_4/lang%20.pdf
- Lenarczyk, J. (2019). „Evolution of morphological variability and modularity in single cells of algal colonies: A case study *Pseudopediastrum* (Hydrodictyaceae, Sphaeropleales, Chlorophyceae)“, *Phycologia*, Vol. 58, No. 2, 180 – 191. <https://doi.org/10.1080/00318884.2018.1535742>
- Lenarczyk, J. (2016). „Morphological plasticity of the microscopic green alga *Pseudopediastrum boryanum* (Chlorophyceae) under varying nutrient concentrations“, *Nova Hedwigia*, Vol. 102, No. 3 – 4, 373 – 390. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2015/0314
- Lenarczyk, J. (2015). „*Pediastrum Meyen sensu lato* (Chlorophyceae) in the phytoplankton of lowland and upland water bodies of Central Europe (Poland)“, *Fottea*, Vol. 15, No. 2, 165 – 177. <https://doi.org/10.5507/fot.2015.017>
- Lenarczyk, J., Kołaczek, P., Jankovská, V., Turner, F., Karpińska – Kołaczek, M., Pini, R., Pędziszewska, A., Zimny, M., Stivrins, N., & Szymczyk, A. (2015). „Palaeoecological implications of the subfossil *Pediastrum argentinense* – type in Europe“, *Review of Palaeobotany and Palynology*, Vol. 222, 129 – 138. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.08.00>
- Lenarczyk, J., & McManus, H. A. (2016). „Testing the boundaries of the green algal species *Pediastrum alternans* (Chlorophyceae) using conventional, geometric morphometric and phylogenetic methods“, *Phycologia*, Vol. 55, No. 5, 515 – 530. <https://doi.org/10.2216/15-129.1>
- Lenarczyk, J., & Saługa, M. (2018). „Evolutionary relationships between the varieties of green algae *Pediastrum boryanum* and *P. duplex* s. l. (Chlorophyceae, Hydrodictyaceae)“, *Fottea*, Vol. 18, No. 2, 170 – 188. <https://doi.org/10.5507/fot.2018.004>
- Lenarczyk, J., Saługa, M., & Piątek, J. (2020). „Integrative approach helps clarify confusing taxonomy of the *Pseudopediastrum boryanum* species complex (Chlorophyceae), including recognition of five distinct species“, *Journal of Phycology*, Vol. 56, No. 6, 1557 – 1574. <https://doi.org/10.1111/jpy.13069-20-077>
- Lenarczyk, J., & Wołowski, K. (2016). „Phenotypic plasticity of wall ultrastructure in the green alga *Pediastrum* S. L. (Chlorophyta, Sphaeropleales)“, *Polish Botanical Journal*, Vol. 61, No. 1, 73 – 88. <https://doi.org/10.1515/pbj-2016-0005>

- McManus, H. A., & Lewis, L. A. (2011). „Molecular phylogenetic relationship in the freshwater family Hydrodictyaceae (Sphaeropleales, Chlorophyceae), with an emphasis on *Pediastrum duplex*“, *Journal of Phycology*, Vol. 47, No. 1, 152 – 163. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00940.x>
- McManus, H. A., Lewis, L. A., & Schultz, E. T. (2011). „Distinguishing multiple lineages of *Pediastrum duplex* with morphometrics and a proposal for *Lacunastrum* gen. nov.“, *Journal of Phycology*, Vol. 47, No. 1, 123 – 130. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00941.x>
- Millington, W. F. (1981). „Form and Pattern in *Pediastrum*“, *Cytomorphogenesis in Plants*. Vienna: Springer Vienna. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8602-2_4
- Millington, W. F., & Gawlik, S. R. (1967). „Silica in the Wall of *Pediastrum*“, *Nature*, Vol. 216, No. 5110, 68. <https://doi.org/10.1038/216068a0>
- Moner, J. G. (1954). „Evidence for a swarming substance which stimulates colony formation in the development of *Pediastrum duplex* Meyen“, *Biological Bulletin*, Vol. 107, No. 2, 236 – 246. <http://www.jstor.org/stable/1538610>
- Neustupa, J., & Hodač, L. (2005). „Changes in shape of the coenobial cells of an experimental strain of *Pediastrum duplex* var. *duplex* (Chlorophyta) reared at different pHs“, *Preslia*, Vol. 77, No. 4, 439 – 452. <https://botany.natur.cuni.cz/neustupa/neustupa-hodac-2005.pdf>
- Neustupa, J., Hofbauer, W., Kawai, H., Nakayama, T., Cox, E., de Reviers, B., Rousseau, F., Silberfeld, T., Leliaert, F., Lopez – Bautista, J., De Clerk, O., Blindow, I., & Schudack, M. (2015). *Syllabus of Plant Families – A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien Part 2/1: Photoautotrophic eukaryotic Algae. Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinozoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochromytha, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta p.p.*. Stuttgart: Borntraeger Science Publisher.
- Nielsen, H. (2000). „Morphometric analysis of cell wall sculpture in seven infraspecific taxa of *Pediastrum boryanum* (Sphaeropleales, Chlorophyta) and its taxonomic implications“, *Phycologia*, Vol. 39, No. 1, 36 – 49. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-39-1-36.1>
- Nielsen, H., & Sørensen, I. (1992). „Taxonomy and stratigraphy of late-glacial *Pediastrum* taxa from Lysmosen, Denmark – a preliminary study“, *Review of Palaeobotany and Palynology*, Vol. 74, No. 1 – 2, 55 – 75. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(92\)90138-7](https://doi.org/10.1016/0034-6667(92)90138-7)
- Niemeyer, B., Herzschuh, U., & Pestryakova, L. (2015). „Vegetation and lake changes on the southern Taymyr peninsula, northern Siberia, during the last 300 years inferred from pollen and *Pediastrum* green algae records“, *The Holocene*, Vol. 25, No. 4, 596 – 606. <https://doi.org/10.1177/0959683614565954>
- O' Donnell, D. J. (1945). „Control of *Hydrodictyon reticulatum* in small ponds“, *Transactions of the American Fisheries Society*, Vol. 73, No. 1, 59 – 62. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1943\)73\[59:COHRIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1943)73[59:COHRIS]2.0.CO;2)

Park, J. B. K., Craggs, R. J., & Shilton, A. N. (2014). „Investigating the life-cycle and growth rate of *Pediastrum boryanum* and the implications for wastewater treatment high rate algal ponds“, *Water research*, Vol. 60. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2014.04.028>

Pasztaleniec, A., & Poniewozik, M. (2004). „*Pediastrum* species (Hydrodictyaceae, Sphaeropleales) in phytoplankton of Sumin Lake (Łęczna – Włodawa Lakeland)“, *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, Vol. 73, No. 1, 39 – 46. <https://doi.org/10.5586/asbp.2004.006>

Rai, S. K., & Misra, P. K. (2012). „Taxonomy and Diversity of Genus *Pediastrum* Meyen (Chlorophyceae, Algae) in East Nepal“, *Our Nature*, Vol. 10, No. 1, 167 – 175. <https://doi.org/10.3126/on.v10i1.7779>

Sarmaja – Korjonen, K., Seppänen, A., & Bennike, O. (2006). „*Pediastrum* algae from the classic late glacial Bølling Sø site, Denmark: Response of aquatic biota to climate change“, *Review of Palaeobotany and Palynology*, Vol. 138, No. 2, 95 – 107. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2005.12.003>

Smith, G. M. (1916). „New or Interesting Algae from the Lakes of Wisconsin“, *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, Vol. 43, No. 9, 471 – 483. <https://www.jstor.org/stable/2479499>

Spoehr, H. A. (1951). „*Chlorella* as a Source of Food“, *Proceedings of the American Philosophical Society*, Vol. 95, No. 1, 62 – 67. <https://www.jstor.org/stable/3143574>

Szeroczyńska, K., & Zawisza, E. (2011). „Subfossil faunal and floral remains (Cladocera, *Pediastrum*) in two northern *Lobelia* lakes in Finland“, *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, No. 402, 09. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011066>

Tell, G., & Mataloni, G. (1990). „Systematic studies on the *Pediastrum kawraiskyi* – *musterii* – *patagonicum* complex (Chlorophyta): Two new species and morphological variations in two Patagonian lakes (Argentina)“, *Nova Hedwigia*, Vol. 50, No. 1 – 2, 159 – 180. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/50/1990/159>

Tell, G., & Zamaló, M. del C. (2004). „A miocene algal assemblage dominated by *Pediastrum leonensis* n. sp. (Chlorophyceae) from Patagonia, Argentina: paleoenvironmental implications“, *Journal of Paleolimnology*, Vol. 32, No. 3, 247 – 254. <https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000042994.65884.b3>

Tipperry, N. P., Fučíková, K., Lewis, P. P., & Lewis, L. A. (2012). „Probing the monophyly of the Sphaeropleales (Chlorophyceae) using data from five genes“, *Journal of Phycology*, Vol. 48, No. 6, 1482 – 1493. <https://doi.org/10.1111/jpy.12003>

Van Meel, L. I. J. (1947). „The occurrence of *Hydrodictyon reticulatum* (L.) LAGERH. in brackish waters in Belgium“, *Ecology*, Vol. 28, No. 3, 317 – 319. <http://www.jstor.org/stable/1930519>

Weckström, K., Weckström, J., Yliniemi, L. M., & Korhola, A. (2010). „The ecology of *Pediastrum* (Chlorophyceae) in subarctic lakes and their potential as paleobioindicators“, *Journal of Paleolimnology*, Vol. 43, No. 1, 61 – 73. <https://doi.org/10.1007/s10933-009-9314-y>

Whiteside, M. C. (1965). „On the occurrence of *Pediastrum* in lake sediments“, *Journal of the Arizona Academy of Science*, Vol. 3, No. 3, 144 – 146. <http://www.jstor.org/stable/40022766>

Wilcox, L. W., Lewis, L. A., Fuerst, P. A., & Floyd, G. L. (1992). „Assessing the relationships of autosporic and zoosporic chlorococcalean green algae with 18S rDNA sequence data“, *Journal of Phycology*, Vol. 28, No. 3, 381 – 386. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1992.00381.x>

Wołowski, K., Obidowicz, A., & Wawrzycka, I. (2002). „*Pediastrum* species (Chlorophyceae) in Quaternary sediments of „Żabie Oko“ peat bog in the Tatra Mts.“, *Acta Palaeobotanica*, Vol. 42, No. 1, 51 – 61. http://bomax.botany.pl/cgi-bin/pubs/data/article_pdf?id=521

Zamaloa, M. del C., & G. Tell, G. (2005). „The fossil record of freshwater micro-algae *Pediastrum* Meyen (Chlorophyceae) in southern South America“, *Journal of Paleolimnology*, Vol. 34, No. 4, 433 – 444. <https://doi.org/10.1007/s10933-005-5804-8>

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. New York and London: Elsevier Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-778460-1.X5000-5>