

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Klára Figallová

**Fenotypová plasticita a morfogeneze desmídií (krásivky, Desmidiales,
Zygnematophyceae)**

Phenotypic plasticity and morphogenesis of desmids (Desmidiales, Zygnematophyceae)

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Jiří Neustupa, Ph. D.

Praha, 2024

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, 30. 4. 2024

Klára Figallová

Poděkování

Můj dík patří převážně mému školiteli, prof. RNDr. Jířímu Neustupovi, Ph.D., za ochotu, vstřícný přístup a cenné rady, připomínky a komentáře k mé práci.

Abstrakt

Krásivky neboli desmídie jsou zelené streptofytní řasy klasifikované do řádu *Desmidiiales*. Buňky desmídií se vyznačují přítomností zrcadlově symetrických, ornamentovaných semicel spojených plazmatickým můstkem, tzv. isthmem. Tato skupina organismů se vyznačuje vcelku úzkou ekologickou specificitou, tudíž na změny okolních podmínek často reagují modifikacemi svých morfologických charakteristik. Schopnost organismu vykazovat několik rozličných fenotypů v závislosti na transformacích okolního prostředí se nazývá fenotypová plasticita. Tato vlastnost je předmětem morfometrických studií, jež fenotypovým změnám krásivek udávají konkrétnější charakter. Díky schopnosti viditelně reagovat na změny externích podmínek je v desmídiích spatřován potenciál praktického využití v roli bioindikátorů.

Klíčová slova:

desmídie, *Micrasterias*, morfogeneze buněčné stěny, externí vlivy, fenotypová plasticita

Abstract

Desmids are green streptophyte algae classified in the order of *Desmidiiales*. The cells of desmids are notable for the presence of mirror-symmetrical ornamented semicells connected by a plasmatic bridge, the isthmus. This group of organisms is characterised by a rather high ecological specificity, causing them to respond to changes in environmental conditions by modifying their morphological characteristics. The ability of an organism to exhibit several different phenotypes in response to environmental transformations is called phenotypic plasticity. This has often been the subject of morphometric studies, which provide more specific description of the phenotypic changes in desmids. Due to their ability to respond to alterations in external conditions, desmids have shown the potential for practical use as bioindicators.

Key words:

desmids, *Micrasterias*, cell wall morphogenesis, external factors, phenotypic plasticity

Obsah

<i>Úvod</i>	1
1. Charakteristika desmidiálních zelených řas a jejich klasifikace	2
1.1. Klasifikace a diverzita	2
1.2. Fylogeneze	3
1.3. Buněčná morfologie	3
1.3.1. Roviny symetrie	5
1.4. Ekologie	5
2. Rozmnožování a životní cyklus	6
2.1. Nepohlavní rozmnožování	6
2.2. Pohlavní rozmnožování	7
3. Fenotypová plasticita, vývojová nestabilita a vývojová modularita v organismální a evoluční biologii	8
4. Morfologická variabilita desmídií	10
4.1. Asymetrie	11
4.2. Micrasterias jako modelový organismus morfometrických studií	12
5. Morfogeneze desmidiálních buněk a vliv externích stresových faktorů	14
5.1. Morfogeneze buněčné stěny desmídií na buněčné úrovni	14
5.1.1. Jaderná a cytoplazmatická kontrola vývoje buněčné stěny	16
5.2. Vliv externích faktorů	17
5.2.1. Teplota.....	17
5.2.2. pH	19
5.2.3. Těžké kovy	19
Závěr	23
Seznam použitých zdrojů	24

Úvod

Desmídie neboli krásivky jsou skupinou zelených streptofytních řas spadajících v rámci třídy *Zygnematophyceae* do řádu *Desmidiiales*. Buňky desmídií jsou charakterizovány svou typickou morfologií. Jejich stélky se skládají ze dvou zrcadlově orientovaných polobuněk spojených v bodě tzv. isthmu, ve kterém se po většinu životního cyklu nachází jádro (Brook 1981, Prescott 1948). Buněčná stěna je často složitě ornamentovaná. Buňky desmídií se v mnoha případech vyznačují přítomností hned několika os symetrie týkajících se jak celkového tvaru buňky, tak i rozmístění pórů, protruzí a jiných ornamentací (Brook 1981). Jedná se o primárně sladkovodní řasy, ačkoliv několik druhů bylo nalezeno i v brakických vodách (Coesel & Meesters 2007; Brook 1981). Obecně zástupce řádu *Desmidiiales* najdeme v široké škále různých ekologických prostředí na celém světě. Jednotliví zástupci krásivek se ovšem vyznačují relativně úzkou ekologickou specificitou (Brook 1981). Díky své na pohled atraktivní morfologii a ekologickému významu i značné diverzitě v rašeliništích a mokřadech se skupina krásivek dočkala výrazné pozornosti vědců a badatelů již v polovině devatenáctého století (Hall & McCourt 2017).

Vývoj organismů je obecně vzato určován nejen vnitřními faktory, tedy genetickou informací kódovanou v jádře nebo endosymbiotických organelách a buněčnými procesy, jež ji realizují, ale jsou významně ovlivňovány i faktory externími (Klingenberg 2019). Desmídie v tomto případě samozřejmě nejsou výjimkou. V reakci na změny svých okolních podmínek krásivky reagují modifikacemi své typické morfologie (Meindl 1990). Tento jev, kdy má organismus schopnost projevit různé fenotypy na základě změn podmínek okolního prostředí, označujeme jako tzv. fenotypovou plasticitu (DeWitt et al. 1998). V reakci na změny pH, teploty, obsahu určitých látek nebo polutantů v prostředí krásivky často reagují modifikacemi své buněčné stěny nebo své velikosti (Černá & Neustupa 2009). Tato vlastnost odhaluje potenciál využití desmídií převážně při monitoringu čistoty vod na mnoha stanovištích (Stamenković & Pavlović 2023).

1. Charakteristika desmidiálních zelených řas a jejich klasifikace

1.1. Klasifikace a diverzita

Desmidié jsou v tradičním pojetí chápány jako zástupci skupin *Mesotaeniaceae* (*Zygnematales*) a *Desmidiales*. Zástupci spadající do první zmiňované skupiny jsou označováni jako nepravé neboli saccodermní desmidié. Označením pravé, placodermní desmidié nebo krásivky jsou chápáni zástupci řádu *Desmidiales* – desmidié *sensu stricto*. Díky svému typickému způsobu rozmnožování jsou krásivky řazeny do jedné ze skupin zelených streptofytních řas (ekvivalentní k charofytním řasám – Karol et al. 2001) – třídy *Zygnematophyceae*. Skupina *Zygnematophyceae* sdružuje zástupce vyznačující se typickými charakteristikami, a to;

- 1) absencí jakýchkoli bičíkatých stádií v životním cyklu,
- 2) přítomností sexuálního rozmnožování prostřednictvím konjugace neboli spájením (Hall & McCourt 2017).

V rámci třídy *Zygnematophyceae* byly organismy do ní spadající členěny na dvě skupiny dle typu morfologie a struktury buněčné stěny (Růžička 1977). První skupinou jsou tradičně pojaté *Zygnematales* vyznačující se hladkou buněčnou stěnou bez pórů nebo jiných ornamentací. Zde se řadí i tzv. nepravé, saccodermní desmidié, tedy zástupci *Mesotaeniaceae*.

Druhou a pro tuto práci stěžejní skupinou je tradičně definovaný řád *Desmidiales*. Tento řád je typický přítomností pórů a jiných ornamentací v buněčné stěně (Gontcharov 2008; Brook 1981). Typicky se jedná o jednobuněčné fotosyntetické kokální organismy složené ze dvou identických, navzájem propojených polobuněk. Řád *Desmidiales* se skládá ze čtyř čeledí: *Closteriaceae*, *Gonatozygaceae*, *Peniaceae* a *Desmidiaceae*. Poslední zmiňovaná čeleď je s cca 3000 druhy největší čeledí řádu *Desmidiales* (Gerrath 1993; Hall, McCourt & Delwiche 2007). Rody a druhy zástupců v rámci celé třídy *Zygnematophyceae* (tudíž toto platí i pro *Desmidiales*) jsou tradičně rozeznávány zejména na základě rozdílů v buněčné morfologii a struktuře chloroplastů (Gontcharov 2008).

Odhady celkové diverzity se liší. Desmidié jsou charakterizovány značnou fenotypovou plasticitou v závislosti na různých faktorech prostředí. U jediného druhu je tedy možno pozorovat více navzájem morfologicky odlišných „růstových stádií“ a morfologických forem (Brook 1981). Tradiční rozdělení krásivek se tedy potýká s řadou problémů, jelikož bylo tradičně založeno na morfologických rozdílech mezi jednotlivými zástupci a nemusí být nutně

v souladu s evoluční historií a vývojem této skupiny (Gontcharov 2008). Odhady diverzity zástupců *Desmidiáles* podložené tradiční taxonomií mohou tedy být do určité míry nadsazené.

1.2. Fylogeneze

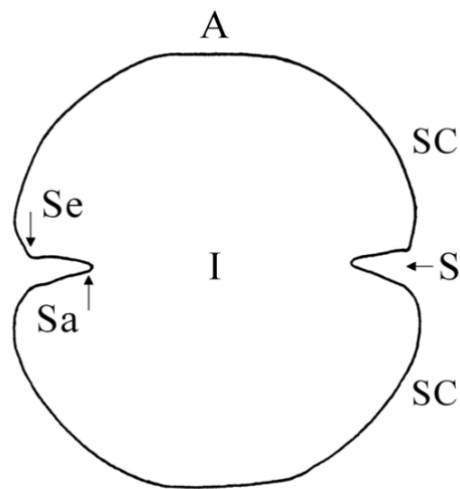
Streptofytní řasy, *Strephophyta* (ve starší literatuře označovány také jako *Charophyta*), se společně s oddělením *Chlorophyta* sdružují do skupiny *Viridiplantae*, tedy zelené rostliny. Třída *Zygnematophyceae* byla od počátků moderní systematiky v 19. století považována za součást *Viridiplantae* převážně kvůli struktuře a typu svých chloroplastů (vzniklých tzv. primární endosymbiózou) a typu rezervních zásob (Brook 1981). Bližší zařazení *Zygnematophyceae* v rámci zelených rostlin ovšem dlouhá léta nebylo zcela jednoznačné. V minulosti byla tato třída řazena do *Chlorophyceae*, v současnosti většina důkazů leží ve prospěch *Streptophyceae* (Gontcharov 2008).

Molekulární studie naznačují příbuznost *Zygnematophyceae* se skupinou vyšších rostlin (*Embryophyta*). Dříve byl za sesterskou skupinu embryofyt pokládán řád *Charales*, přičemž tento předpoklad byl založen na morfologické, biochemické a ultrastrukturní podobnosti těchto skupin (Gontcharov 2008). Mezi *Zygnemalates* a embryofytními liniemi se takové zmiňované podobnosti (zvláště ty morfologické) nevyskytují v takovém rozsahu (McCourt et al. 2004, cit. dle Gontcharov 2008). Důkazy pro jejich příbuznost jsou podloženy analýzou 76 cpDNA-kódujících genů, uspořádáním genů na cpDNA, obsahem intronů a indelů (Gontcharov 2008).

1.3. Buněčná morfologie

Stélka desmidiálních řas se skládá ze dvou v ideálním případě identických zrcadlově orientovaných polobuněk neboli semicel. Jedna z polobuněk je zpravidla starší než ta druhá, pokud se nejedná o tzv. iniciální buňku nově vniklou pohlavním rozmnožováním ze zygospor (Prescott 1948). Semicely jsou zpravidla ve středu buňky spojeny zúžením, isthmem, ve kterém

se nachází buněčné jádro. Mimo prostor isthmus polobuňky se nachází více či méně prominentní zářez, tzv. sinus (Hall & McCourt 2017).



Obr. 1 Schématický nákres morfologie desmidiální buňky. I = isthmus; S = sinus, zářez; A = apex, vrchol; Sa = apex sinu; Se = koncová část sinu; SC = semicela, polobuňka (Coesel, Meesters 2007)

Desmidiální buňky jsou charakterizovány rozmanitostí tvarů a velikostí. Obecně vzato mohou být cylindrické (*Peniaceae*, *Gonatozygaceae*), prohnuté, tedy měsícovitého tvaru (*Closteriaceae*) nebo zvrásněného, zdánlivě kruhovitého, omniradiálního tvaru (*Desmidiaceae*) (Coesel & Meesters 2007). Toto rozdělení je však velice obecné.

V každé polobuňce se nachází jeden, dva, nebo zřídka i více chloroplastů. Chloroplasty krásivek mají výrazně zelenou barvu a jsou ve většině případů v buňce uloženy axiálně, u jistých zástupců (např. u rodu *Pleuroteanium*) je ovšem lze nalézt i v parietální pozici (Prescott 1948). Krásivky spadají do skupiny zelených rostlin, vyznačují se tedy přítomností chlorofylu *a* a *b*, dále obsahují beta a gama karotenoidy a xantofyly (Donahue & Fawley 1995). V buňkách se nachází také variabilní počet pyrenoidů. (Coesel & Meesters 2007). Mohou vznikat buď dělením nebo de novo (Prescott 1948).

Krásivky se vyznačují přítomností komplexní buněčné stěny perforované póry, protruzemi a jinými ornamentacemi. V historickém kontextu byla buněčná stěna a celková morfologie desmidií studována již od 19. století, ovšem až vynález elektronového mikroskopu ve století následujícím napomohl bližšímu pochopení a vzhledu do struktury těchto organismů (Anissimova & Staer 2017). Buněčná stěna se skládá ze tří vrstev, přičemž primární buněčná stěna bývá u mnoha zástupců v průběhu života odhozena. Chemické složení vnější hyalinní vrstvy je závislé na konkrétním zástupci, většinou se ale jedná o pektinovou či mukózní vrstvu

(Hall & McCourt 2017). Mukózní vrstva vyskytující se na povrchu buňky zastává různé funkce. Může se jednat o funkci ochrannou, motilní, strukturní (u některých zástupců propojuje jednotlivé buňky do vláken či kolonií), nebo se díky ní mohou buňky přichytit k substrátu, a to ať k bentosu nebo jiným organismům (Prescott 1948). Vnitřní vrstva buněčné stěny je celulózní. Vrstva prostřední je složena z celulózy a pektinu, u některých zástupců (*Closterium*, *Penium*) může být inkrustována solemi železa, jež jejich buněčné stěně propůjčuje typické hnědavé nebo nažloutlé zbarvení (Brook 1981).

1.3.1. Roviny symetrie

Desmídie se typicky vyznačují bilaterální symetrií, jejich polobuňky jsou si vzájemně zrcadlovými protějšky (Neustupa & Woodard 2020). Osa symetrie v tomto případě leží mezi oběma polobuňkami, protíná isthmus a pomyslně tedy dělí buňku na dvě identické poloviny. Tato rovina symetrie je u většiny zástupců na první pohled zřetelná a pozorovatelná při pohledu zepředu. V rámci tohoto úhlu pohledu je viditelná další osa symetrie, kolmá na předchozí zmiňovanou. Tato osa propojuje apexy polobuněk, přičemž prochází isthemem. Tento typ symetrie je označován jako longitudinální (Brook 1981).

Při apikálním pohledu je také zřejmá určitá míra symetrie. Buňky, jež se z tohoto úhlu pohledu jeví jako oválné, tudíž mají dva rohy, popřípadě výběžky, vykazují tzv. biradiální symetrii (Coesel & Meesters 2007). Mezi příklady zástupců desmídií vykazujících biradiální symetrii patří mimo jiné většina druhů rodu *Micrasterias*, *Cosmarium* nebo *Euastrum* (Brook 1981). Buňky mající při apikálním pohledu rohy tři, se označují jako triradiální. Mezi triradiálními zástupci patří některé druhy *Cosmaria*. Dále lze dle počtu hran definovat buňky kvadriradiální (čtyřhranné), pentaradiální (pětihhranné), pluriradiální (při více než 5 hranách). V případě, že se buňka při apikálním pohledu jeví kruhovitěho tvaru, a tudíž má v tomto pohledu zdánlivě nekonečný počet os symetrií, je označována jako omniradiální (Brook 1981; Coesel & Meesters 2007). Tyto roviny symetrie se projevují nejen na tvaru a počtu hran nebo výběžků polobuněk, ale také na jejich dalších ornamentacích. (Coesel & Meesters 2007).

1.4. Ekologie

Obecně lze považovat desmídie za řasy globálně rozšířené, obývající mnohá ekologická stanoviště, a to ať už přírodního nebo antropomorfního původu. V rámci jednoho druhu už je ovšem možné pozorovat určitou (zpravidla úzkou) ekologickou specificitu. Z tohoto důvodu jsou krásivky považovány za vhodnou skupinu využívanou pro účely biomonitoringu kvality

vod (Hall & McCourt 2017). Valná většina desmidiálních řas se vyznačuje výskytem ve sladkovodních, oligotrofních habitatech, ačkoliv existují i zástupci preferující eutrofní prostředí, těch je ovšem menšina (Hall & McCourt 2017; Brook 1981). Bylo zdokumentováno pouze několik zástupců obývajících vody brakické nebo jiné vodní zdroje o vyšší úrovni salinity (Brook 1981). Krásivky obecně preferují spíše acidické stojaté vody; i v tomto případě lze ale najít výjimky, řada zástupců se vyskytuje i ve vodách tekoucích a alkalických (Coesel & Meesters 2007; Brook 1981). Obecně řečeno, většinu druhů krásivek můžeme najít např. v mírně kyselých rašelinných jezírcích nebo čistých, nepřilíš eutrofizovaných vodních tocích a plochách (Coesel 1982). Největší diverzita je obecně vzato v mělkých mesotrofních vodách obsahujících makrofyty jako např. *Utricularia*, *Potamogeton* či *Myriophyllum* (Kouwets 2008). Mohou žít benticky, epifyticky, nebo volně ve vodním sloupci jako euplankton (čili stále) či tychoplankton (dočasně, dostávajíc se do vodního sloupce důsledkem disturbancí z jiných prostředí) (Hall & McCourt 2017). Většina zástupců ovšem preferuje život v bentických prostředích před planktonním způsobem života (Coesel & Meesters 2007).

2. Rozmnožování a životní cyklus

2.1. Nepohlavní rozmnožování

Nepohlavní rozmnožování krásivek může probíhat mitotickým dělením, fragmentací stélek, tvorbou akinet, nebo parthenospor (Hall & McCourt 2017). V přírodních populacích i v kulturách je vegetativní rozmnožování pozorováno ve výrazně větší míře než rozmnožování pohlavní, u některých druhů je zdokumentováno pouze rozmnožování dělením (Brook 1981).

Alan J. Brook ve své knize *The Biology of Desmids* (1981) rozdělil vegetativní rozmnožování dělením u desmídií na čtyři rozličné typy, a to: *Hyalotheca*, *Bambusina*, *Closterium* a *Cosmarium*. První dva zmiňované popisují vegetativní dělení vláknitých desmídií, typy následující se zabývají jednobuněčnými druhy.

Prvním krokem buněčného dělení je jaderné dělení následované tvorbou buněčné stěny mezi polobuňkami, následně dochází k jejich rozdělení. Takto oddělené semicely si poté dosyntetizují druhou polovinu buňky (Coesel & Meesters 2007).

2.2. Pohlavní rozmnožování

Způsob pohlavního rozmnožování konjugací je jednou ze stěžejních charakteristik krásivek. Životní cyklus desmídií je označován jako haplontní, kromě stádia zygoty jsou tedy organismy spadající do této skupiny v haploidním stavu. Výběr párujícího partnera závisí na rozmnožovacím typu krásivek. Jednotlivé druhy mohou být tzv. homothalické či heterothalické, přičemž se ukázalo, že v rámci jednoho druhu se mohou vyskytovat homothalické i heterothalické buňky (Coesel & Teixerra 1972; Hall & McCourt 2017).

Pojmem homothalismus rozumíme jev, při němž dochází k intraklonálnímu párování; ke konjugaci tedy může dojít mezi jakýmkoli dvěma jedinci dané populace. Naopak heterothalické párování je založeno na tzv. párovacích typech (plus + a minus – „*mating types*“) (Hall & McCourt 2017). K párování buněk pravděpodobně dochází na základě chemotaktické signalizace. Není výjimkou, že přírodních lokalitách je možno nalézt buňky jen jednoho párovacího typu. To může být jedním z důvodů, proč je pohlavní rozmnožování desmídií pozorováno jen zřídka (Brook 1981).

Životní cyklus krásivek je možno rozdělit na několik hlavních fází. První fází je u některých zástupců prekonjugační vegetativní dělení (Blackduran & Tyler 1981). Následně dochází mezi buňkami opačných (u druhů vykazujících heterothalismus) nebo nerozlišených párovacích typů (v rámci homothalických druhů) ke vzájemnému přibližování a vytváření dvojic, které spolu budou v budoucnu konjugovat. V určitých případech je možno pozorovat přiblížení a setrvání pospolu u více než dvou buněk. Panuje domněnka, že k těmto uskupením může docházet v případech, kdy se v daném prostředí vyskytuje jeden párovací typ v mnohem větší míře než párovací typ druhý. Buňky méně zastoupeného typu se tedy v rámci snahy o spárování s typem opačným budou shlukovat v jeho okolí (Blackduran & Tyler 1981).

Po vzájemném přiblížení dochází k reorientaci buněk do polohy, kdy k sobě vzájemně budou natočeny isthmy pod úhlem 90°. V místě isthmů dochází k prasknutí buněčné stěny a vytvoření konjugačních papil. Ty později umožní únik protoplastů obou partnerských buněk, sloužících v tuto chvíli ve své podstatě jako pohlavní buňky, z prostoru svých buněčných stěn. Protoplasty se k sobě ameboidním pohybem přibližují, až nakonec zřezují a vytvoří tzv. zygosporu, přičemž tento proces následuje období dormance. Toto je jediná fáze životního cyklu desmídií, kdy se vyskytují v diploidním stádiu (Brook 1981; Blackduran & Tyler 1981).

Zygospora představuje odolné stádium, ve kterém je buňka schopna přežít i delší nepříznivá období (Brook 1981). Zygospora se skládá ze tří vrstev, a to; exospory, mesospory a endospory. Stěny zygospory mohou být hladké nebo pokryté trny a mohou být různých barev od černé, hnědé, žluté, nebo namodralé (Hall & McCourt 2017). Susan Blackduran a Peter Tyler

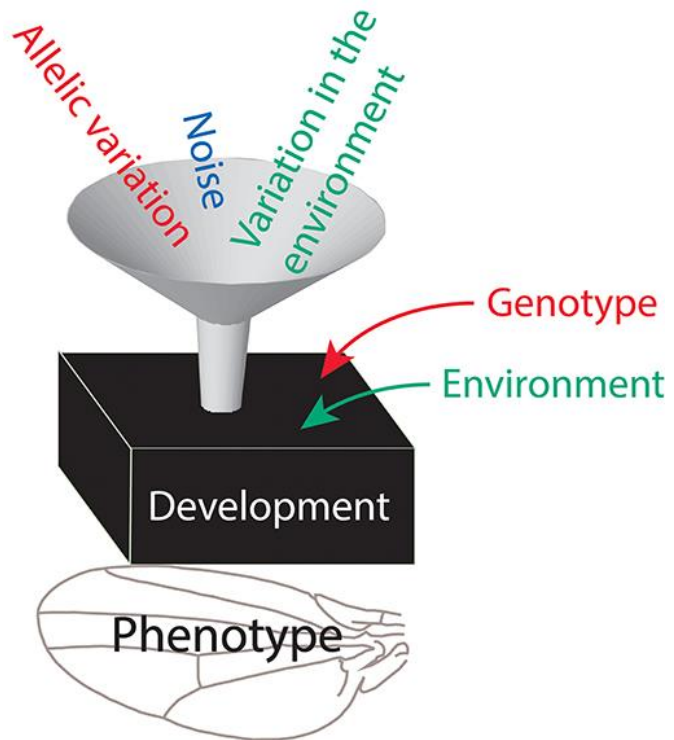
učinili na organismu *Micrasterias thomassiana* následující pozorování; v prvním kroku vytváření odolné zygospory dochází ke vzniku hyalinní exospory a iniciál ornamentací pokrývajících zygosporu. V následujících dnech je již možno pozorovat utvoření hladké mesospory tmavě hnědé barvy (Blackduran & Tyler 1981). Uvnitř zygospory dochází k meiotickému dělení. Germinace je započatá protržením mesospory a exospory následovaném uvolněním zárodků, roli jejichž buněčné stěny přejímá endospora. Počet vzniklých buněk se u jednotlivých skupin může lišit (Hall & McCourt 2017).

3. Fenotypová plasticita, vývojová nestabilita a vývojová modularita v organismální a evoluční biologii

Růst a vývoj organismů a jejich konečný fenotyp je, ať už z hlediska ontogeneze či fylogeneze, ovlivňován nejen svým genotypem, ale také prostředím, ve kterém se nachází. Dopad vlivů prostředí na vývoj organismu (a to především v souvislosti s evoluční biologii) byl v minulosti do jisté míry upozadován. Důvodem mohla být neblahá pověst později kritizované teorie lamarckismu, která roli vlivu prostředí v značně přeceňovala (West-Eberhard 1989).

Dnešní věda ovšem důležitou roli prostředí pro konečný fenotyp organismu uznává a zavádí mimo jiné koncept fenotypové plasticity. Klingenberg (2019) definuje fenotypovou plasticitu jako „*změnu cílového fenotypu pro daný genotyp, která je vyvolána změnou podmínek prostředí*“. Zmiňovaným cílovým fenotypem (*target phenotype*) je chápán fenotyp organismu vyskytujícího se v určitém prostředí a majícího určitý genotyp, jehož konkrétní projev je očekáván v případě absence vlivu ostatních stochastických jevů. Projevy fenotypové plasticity organismů můžeme pozorovat ať už v rámci geneticky identických populací nebo na i úrovni jedince. Druhou variantu je možno pozorovat u sesilních organismů, např. u rostlin. (Klingenberg 2019).

Klingenberg (2019) popisuje organismus jako vývojový systém reagující na různé vstupy (*inputs*) projevem určitého fenotypu (výstup, *output*). Vstupy způsobující změny v očekávaném cílovém fenotypu jsou různého původu. Stav daného systému je ustanoven jeho genotypem a prostředím, ve kterém se nachází. Zdroje odchylek od očekávaného cílového fenotypu spočívají v alelické varianci, proměnlivosti prostředí a vývojovém šumu. Termín vývojový šum (*developmental noise*) popisuje náhodné odchylky ve vývojovém procesu odehrávající se na buněčné a molekulární



Obr. 2 Schéma vývojového systému, jeho vstupů (*inputs*) ovlivňujících konečný výstup (*output*) - fenotyp (Klingenberg 2019)

úrovni. Tento jev není možno přímo pozorovat, projeví se až v konečném výstupu vývojového systému, tedy na fenotypu (Klingenberg 2019).

Dalším konceptem důležitým pro pochopení vývoje a proměnlivosti organismu ve vztahu k jeho prostředí je vývojová nestabilita. Vývojová nestabilita je považována za odpověď organismu na vývojový šum, kdy daný organismus neprojevuje očekávaný cílový fenotyp právě z důvodu přítomnosti rušivých vlivů vývojového šumu (Dongen 2006).

Vývojovou nestabilitu je možno měřit a konkretizovat pomocí flukтуаční asymetrie (Dongen 2006). Ta popisuje morfologické deviace od perfektní symetrie v tělních plánech organismů. Flukтуаční asymetrie tedy odráží nejen míru vývojové nestability, ale také vývojového šumu, jímž je vývojová nestabilita způsobena. Míra asymetrie vzrůstá v reakci na stres způsobený genetickou povahou organismu nebo jeho prostředím (Graham et al. 2010). Flukтуаční asymetrie je tedy mimo jiné využívána jako indikátor v rámci biomonitoringu nebo konzervační biologie (Tomkins & Kotiaho 2002).

Podstata měření flukтуаční asymetrie je založena na porovnávání homologních znaků na pravé a levé straně osy v rámci bilaterální symetrie (Tomkins & Kotiaho 2002). Jedná se tedy o rozdíl nebo varianci mezi hodnotami polohy daného znaku nebo bodu (Graham et al. 2010). Flukтуаční asymetrii, a tudíž odchylky od perfektní bilaterální symetrie, je možno měřit a kvantifikovat pomocí metody landmarkové geometrické morfometrie. Ta je založena na

definování a následné analýze a porovnávání polohy tzv. landmarků neboli vývojově homologních bodů na tělech organismů (Graham et al. 2010). Po umístění landmarků jsou přes sebe objekty překládány, a to tak aby vzájemná vzdálenost mezi landmarky homologních útvarů byla co nejnižší. V případě, že jsou porovnávány levá a pravá strana u bilaterálně symetrických organismů, je postup stejný. V tomto případě jsou přes sebe překládány vzájemně symetrické poloviny, přičemž jedna z nich je invertovaná. Landmarková metoda analýzy se nezabývá velikostí organismů ani prostorovou pozicí jejich těl, pouze jejich tvarem a pozicí landmarků. Studované objekty s umístěnými landmarky mohou tedy být variabilně rotovány, zmenšovány či zvětšovány. Tento proces je označován jako Prokrustova analýza (Graham et al. 2010).

Vývoj tělních plánů mnoha organismů probíhá v tzv. modulech. Modularitu lze chápat jako rozdělení tělního plánu organismů na menší jednotky, jejichž dílčí části se vyvíjí společně a jsou na sobě navzájem závislé. Jinými slovy lze modularitu popsat jako přítomnost určité míry integrace, tedy jevu, kdy se různé struktury nebo znaky vyvíjejí společně (Klingenberg 2008). Modulární vývoj nastává ve chvíli, kdy je integrace znaků soustředěná na jednom určitém místě organismu (Klingenberg 2014). Rozličné moduly v rámci jednoho organismu jsou navzájem provázány určitými vztahy, ne ovšem už ale tak silně jako dílčí podskupiny v rámci jednoho modulu (Klingenberg 2008). Moduly a jejich fenotypový projev se od sebe navzájem mohou lišit, přičemž míra rozdílného vývoje závisí mimo jiné na různých ekologických faktorech prostředí, ve kterém k vývoji dochází (Neustupa 2017).

4. Morfologická variabilita desmídií

Krásivky se vyznačují vskutku pozoruhodnou morfologickou diverzitou a variabilitou, a to ať už na úrovni třídy nebo i na úrovni jedinců v populaci jednoho druhu. Tato morfologická variabilita je mnohdy závislá na příjmu a zpracování různých vstupních (ať už externích nebo interních) faktorů, jež ovlivňují konečný fenotypový výstup (Klingenberg 2019; Brook 1981; Neustupa & Woodard 2020). Jak ovšem zmiňuje Heimans (1942), při odběrech bylo pozorováno, že některé, ač velice morfologicky komplikované druhy, vykazují stejný nebo velice podobný fenotypový projev, ačkoliv tyto vzorky pocházely z různých míst a různých časových období. Naopak existují i druhy, jež vykazují výraznou fenotypovou variabilitu i v rámci jednoho stanoviště a časového období (Heimans 1942). Obecně vzato lze ale říct, že krásivky jsou velice citlivé na změny podmínek prostředí, přičemž tyto změny mohou způsobit odchýlení finálního pozorovatelného fenotypu od očekávaného cílového fenotypu (Brook 1981). Tato morfologická odezva na různé faktory prostředí je prakticky využitelná jako způsob

biomonitoringu, jelikož reflektuje změny životních podmínek daného organismu. V rámci těchto změn se může jednat např. o změny okolní teploty, zvýšenou míru eutrofizace, zastoupení určitých prvků nebo přítomnost určitých environmentálních polutantů (Neustupa & Woodard 2020).

Krásivky jsou obecně mimo jiné charakterizovány také určitou mírou fenotypové plasticity (Brook 1981). Tento pojem popisuje jev, kdy je daný organismus navenek schopen projevit několik různých životaschopných fenotypů, a to v reakci na okolní podmínky (DeWitt et al. 1998). Této vlastnosti využívají mnohé studie zaměřující se na reakci desmidiálních buněk na změny okolních podmínek.

4.1. Asymetrie

Jednou z významných charakteristik krásivek je téměř perfektní symetrie jejich dvou semicel. Stoprocentně perfektní symetrii lze u organismů ovšem nalézt jen stěží, a to z důvodu působení externích i interních faktorů (viz předchozí kapitoly). Může se jednat ať už o ne tolik významné morfologické rozdíly na první pohled nenarušující vzájemnou zrcadlovou symetrii semicel, tak i o rozdíly výraznějšího charakteru. Vznik asymetrií může být dán geneticky nebo může vzniknout jako odpověď na environmentální faktory (Brook 1981).

Desmidiální buňka může vykazovat určitý druh asymetrie po vegetativním dělení; ta se týká odchylek od perfektní zrcadlové symetrie dvou semicel. Po vegetativním dělení, kdy dochází k rozestoupení mateřských semicel a následné syntéze semicel dceřiných, může docházet ke vzniku tzv. dichotypických buněk. Tímto pojmem se rozumí stav, kdy je nově vzniklá dceřiná semicela poněkud morfologicky odlišná od semicely mateřské (Růžička 1977). Důvodem mohou být mimo jiné rozdílné environmentální podmínky panující při vývoji mateřské a dceřiné semicely (Brook 1981; Rosenberg 1944, cit. dle Ducey 1915). V souvislosti se vznikem dichotypických buněk zmiňuje Rosenberg (1944) svůj výzkum variance v populacích zástupce *Xanthidium subhastiferum*, a to převážně vzhledem velikosti a tvaru buněk a vývoji trnů. V rámci tohoto výzkumu bylo pozorováno spoustu variant *Xanthidia* lišících se primárně v počtu vyvinuvších se trnů (Rosenberg 1944). Je ovšem zajímavé, že často v případě vzniku dichotypických buněk se morfortyp v některých buňkách udrží jen určitý čas, po několika vegetativních děleních se buňka vrací k původnímu očekávanému fenotypu (Růžička 1977).

Další buněčné asymetrie se mohou vyskytnout jako výsledek nesprávného buněčného dělení, a to v případě vzniku binukleárních a anukleárních buněk. Tyto buňky vznikají nesprávným rozchodem do buněk dceřiných, v jedné ze vzniklých buněk je tedy možno nalézt

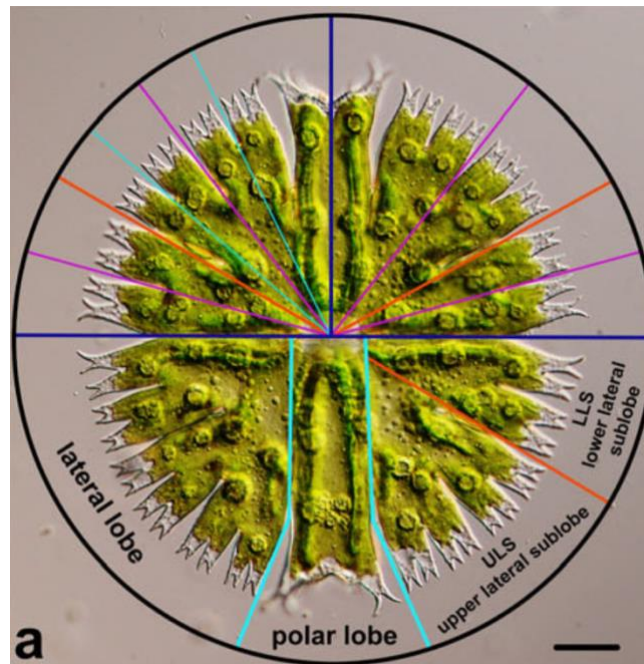
dvě jádra, zatímco v buňce druhé jádro chybí. Tito nově vzniklí jedinci budou tedy vykazovat rozdíly v konečné velikosti mateřské a dceřiné semicely (Brook 1981; Gerrath 1993).

4.2. *Micrasterias* jako modelový organismus morfometrických studií

Existuje mnoho studií zaměřujících se na morfometriku desmidiálních řas ve vztahu ke změnám okolního prostředí nebo k přítomnosti polutantů. Modelovým organismem pro mnohé studie tohoto typu je rod *Micrasterias*. Z velké části je tento organismus využíván v rozličných studiích zaměřujících se mimo jiné na výzkum modularity, morfologické integrace a symetrie a celkové morfogeneze rostlinné buňky (Neustupa 2017), a to právě mnohdy ve vztahu ke svému okolí (Meindl 1993). Dále je *Micrasterias* převážně díky vysoké citlivosti vůči abiotickým stresovým faktorům často využíván ve studiích zabývajících se buněčnou reakcí na rozličné stresory (Andosch 2012). Je nutné zmínit relativní příbuznost desmídií, tudíž i samotných buněk *Micrasterias*, k vyšším rostlinám. Výsledky studií vykonávaných na buňkách *Micrasterias* jsou v mnoha případech aplikovatelné i na problematiku týkající se vyšších rostlin (Lütz-Meindl 2016).

Buňky *Micrasterias* se vyznačují diskoidním tvarem a biradiální symetrií. Jsou relativně velké (100–500 μm – Lütz-Meindl 2016), a tedy i relativně snadno pozorovatelné. Právě i to je mnohdy uváděno jako jeden z důvodů, proč je *Micrasterias* vhodným a často využívaným modelovým organismem (Hall & McCourt 2017). Brook (1981) odkazuje na Warise (1950, 1951), jenž odhalil potenciál buněk *Micrasterias*. Mimo již zmiňovaný důvod velikosti těchto buněk dále zdůrazňuje poměrně snadný způsob kultivace na médiu nebo jejich symetrii důležitou při výzkumu vývojových procesů. Posledním uvedeným důvodem je přítomnost relativně velkého a snadno pozorovatelného jádra (Brook 1981).

Buňky *Micrasterias* se skládají z tzv. centrálních polárních laloků a laterálních laloků, přičemž laterální laloky se mohou dále členit na horní (USL, *upper lateral sublobes*) a spodní laterální (sub)laloky (LLS, *lower lateral sublobes*) (Brook 1981, Neustupa 2017). Buňky *Micrasterias* vykazují bilaterální symetrii skrze několik os symetrie. Jejich buňky a převážně dílčí laloky jsou si navzájem symetrické s ohledem na vertikální i horizontální osu symetrie. Lze u nich pozorovat také transverzální symetrii (Neustupa & Woodard 2020). Roviny symetrie a asymetrie u *Micrasterias* jsou mnohdy předmětem morfometrických studií (Neustupa 2013).



Obr. 3 *Micrasterias compereana*; polar lobe – polární lalok; lateral lobe – laterální lalok; USL – horní laterální (sub)lalok; LLS – spodní laterální (sub)lalok; měřítko 25 μm (Neustupa 2017)

Neustupa (2017) se ve své studii zaměřil na asymetrii a modularitu ve vývoji modelového organismu *Micrasterias compereana*. Tato v zásadě morfometrická studie se zabývá převážně otázkou kovariance a integrace vývoje laloků *Micrasterias*. Získané výsledky ukazují, že vývoj dceřiných semicel není tolik závislý na vývoji semicely mateřské. Toto tvrzení je podloženo výsledky měření asymetrie v rámci buňky *Micrasterias*. Asymetrie mezi opačnými semicelami představuje téměř téměř 50 % celkové variance. Prokrustova analýza také ukázala relativně velkou varianci mezi semicelami a jejich laloky. Tyto výsledky naznačují nízkou integraci vývoje lobulů v rámci opačných semicel (Neustupa 2017).

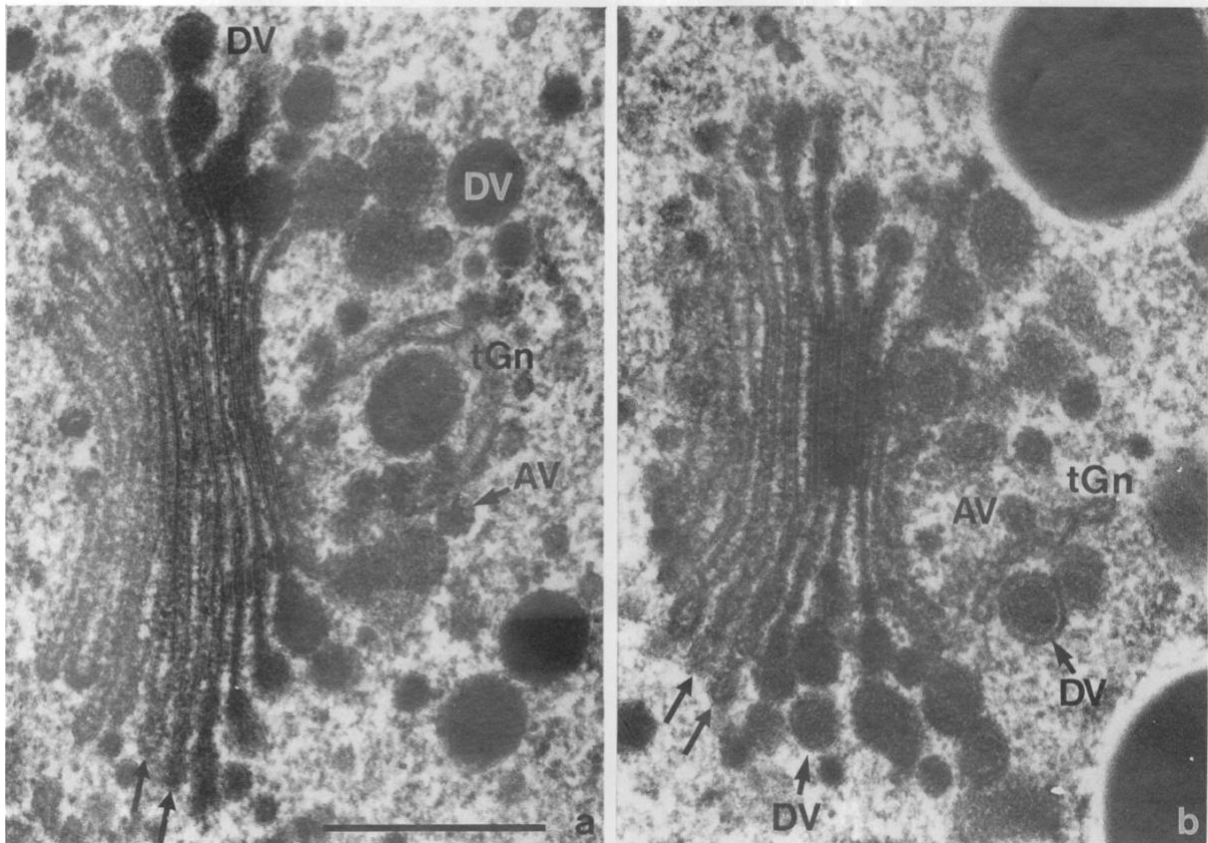
5. Morfogeneze desmidiálních buněk a vliv externích stresových faktorů

Všechny zmiňované jevy, které byly na desmidiích pozorovány, mají kořeny v buněčných procesech, které jsou přímo i nepřímo ovlivňovány externími faktory. Těmito faktory může být teplota, hodnota pH, okolní přítomnost toxinů nebo jiných polutantů aj. (Neustupa 2017; Brook 1981). Tato kapitola si tedy klade za cíl stručně popsat vývojové a buněčné procesy předcházející viditelným fenotypovým změnám desmidiálních buněk a také vliv externích faktorů na tyto procesy. Přitom se bude snažit shrnout některé z více či méně recentních studií týkajících se této problematiky.

5.1. Morfogeneze buněčné stěny desmídií na buněčné úrovni

Buněčná stěna rodu *Micrasterias* (jakožto i ostatních desmídií) je typická přítomností řady laloků a zářezů, její celková morfologie je vcelku složitá. Formace takto morfologicky komplikované struktury začíná vytvořením tzv. septa v pozdní anafázi (Kiermayer 1981). Septum se vytváří fúzí tzv. septálních váček (*septum vesicles* – Lütz-Meindl 2016) a roste centripetálně v místě isthmů, slouží tedy jako mechanická bariéra nutná pro úspěšné oddělení mateřských semicel. Meindl (1993) dokonce zmiňuje, že formace septa je jedním z nejdůležitějších kroků v morfogenezi desmídií. Celková doba trvání tohoto procesu se pohybuje okolo 15–20 minut. Tento jev lze pozorovat i pomocí světelného mikroskopu. Před uzavřením septa se v oblasti isthmů volně pohybují pozorovatelné krystaly BaSO₄ (Meindl 1993). Po uzavření septa tedy tento viditelný pohyb mezi dvěma semicelami ustává (Kiermayer 1981).

Následně dochází k postupnému vytváření primární buněčné stěny. Po oddělení mateřských semicel se v místě septa vytváří výduť směřující k místu budoucí dceřiné semicely, čímž je započata tvorba primární buněčné stěny (Brook 1981). Materiál pro tvorbu primární buněčné stěny je dopravován váčky z diktyozomů obsahujících přesně 11 cisteren uložených v okolí jádra. Při tvorbě buněčné stěny se v cisternách diktyozomů vytváření tzv. tmavé váčky (v anglické literatuře často označovány jako DVs, *dark vesicles*), jež dopravují k periferiím vznikající semicely pektiny (Meindl 1993). Meindl (1993) zmiňuje přítomnost druhého typu váček, jež označuje jako A váčky (*A vesicles*, AVs). Funkce AVs není přesně známa (Meindl 1993). Je předpokládáno, že určitá místa plazmatické membrány obsahují receptory zajišťující směrovaný vesikulární transport stavebního materiálu na místa rostoucí buněčné stěny (Kiermayer 1970).



Obr. 4 Cisterny diktyozomu, měřítko 0,5 μm ; tGn – trans Golgiho aparát; DV – dark vesicle, tmavý váček; AV – A vesicle, A váček (Meindl 1993; cit. dle Meindl et al. 1992)

Po zhruba 75 minutách od prvotního počátku tvorby primární buněčné stěny je možné pozorovat formaci prvních zářezů buněčné stěny, které dají později vzniknout laterálním lalokům. Tyto zářezy zároveň dávají vzniknout prostřednímu polárnímu laloku (Brook 1981; Kiermeyer 1981). Obecně vzato, růst buněčné stěny je mimo jiné založen na zvýšeném turgorovém tlaku uvnitř buňky vyvolaným tlakem vyvíjeným centrální vakuolou (Shin et al. 2021). Formace laloků tedy spočívá v simultánním růstu a rozšiřování buněčné stěny (v důsledku turgorového tlaku) a jeho řízeném zastavování v daných místech, jejichž konfigurace zachovává bilaterální symetrii buňky (Kiermeyer 1981; Lütz-Meindl 2016). Jak již bylo výše zmíněno, buněčná stěna desmídií se skládá z pektinů, konkrétně z homogalakturonanu (Domozych et al. 2014). Lütz-Meindl (2016) ve svém přehledovém článku zmiňuje efekt přítomnosti de-esterifikovaných pektinů na pevnost a schopnost růstu buněčné stěny. Pektiny v de-esterifikovaném stavu jsou schopny vázat Ca^{2+} ionty, čímž dochází k postupnému zpevnění buněčné stěny a zastavení růstu. Tato informace se zdá jako možná odpověď na otázku, jakým mechanismem dochází k postupnému ukončování růstu primární buněčné stěny v oblastech zářezů laloků. Jak ale Lütz-Meindl namítá, v tuto chvíli není zřejmé,

že by v místech zastaveného růstu a stále rostoucích laloků buněčné stěny byly pozorované rozdílné míry esterifikovaných a de-esterifikovaných pektinů (Lütz-Meindl 2016).

Shin et al. (2021) uvádí, že ošetřením rostlinné buňky epigalaktokatechinem (EGCG) a jím způsobenou inhibicí pektin methylesterázy (PME), která de-esterifikuje pektiny, dochází k zastavení růstu buněčné stěny a omezení expanze vakuoly. V článku Lütz-Meindl (2016) se ale naopak tvrdí, že po přidání PME dochází inhibici růstu buněčné stěny (Lütz-Meindl 2016). Shin et al. (2016) se zabývali rostlinnými buňkami, neuvádí ovšem, na kterém modelovém organismu bylo zmiňované pozorování provedeno. Lütz-Meindl (2016) ve svém článku v tomto ohledu odkazuje na starší publikaci, jež se zabývala primárně modelovým organismem *Micrasterias denticulata* (Eder et al. 2008). Autorka dále uvádí, že ačkoliv je míra methyl-esterifikace v demidiálních buňkách shodná s výsledky pozorovanými u vyšších rostlin, detailní složení krásivkových pektinů dosud není známo (Lütz-Meindl 2016).

Přibližně 4 hodiny od vzniku primární buněčné stěny dochází k depozici sekundární buněčné stěny (Kiermayer 1981). Ta vzniká na vnitřní straně stěny primární, strukturně se od ní ovšem liší. Sekundární buněčná stěna se skládá z paralelně orientovaných, vzájemně propojených mikrofibril. Sekundární buněčná stěna je charakteristická nižší pružností, než má primární buněčná stěna, a přítomností pórů. Po její maturaci je primární buněčná stěna odhozena (Neuhaus & Kiermayer 1981).

5.1.1. Jaderná a cytoplazmatická kontrola vývoje buněčné stěny

Morfogeneze dceřiné polobuňky, neboli v tomto případě směr růstu laloků a místo vzniku jednotlivých ornamentací, je založena nejen na jaderné informaci, ale také reaguje na aktuální morfologii mateřské polobuňky (Brook 1981). Dceřiná semicela se vytváří jako zrcadlový obraz semicely mateřské, a to i v případě buněk teratogenních, což může naznačovat určitou míru „cytoplazmatické dědičnosti“. Tento způsob dědičnosti teratogenní morfologie však přetrvává jen několik generací, po určité době si buňka znovu vyvíjí svůj očekávaný fenotyp (Rosenberg 1944; Neustupa 2017). Buňky a buněčné jevy vykazující „cytoplazmatickou dědičnost“ byly pozorovány nebo diskutovány již v rámci některých starších studií (např. Rosenberg 1944; Prescott 1948, Pickett-Heaps 1948). Jak ale Neustupa (2017) zmiňuje, dlouhá léta tato informace zůstala podložena právě pouze pozorováním a nebyla potvrzena experimentálně (Neustupa 2017).

Meindl (1993) ve svém článku píše, že morfogeneze buněčné stěny je dozajista ovládaná informací uloženou v buněčném jádře. Při enukleaci dochází k částečné diferenciaci nové primární buněčné stěny, její míra je ale nedostatečná k napodobení morfologie mateřské

semicely (Meindl 1993). I při vcelku časně enukleaci se buněčná stěna diferencuje do podoby, z níž je možno rozeznat místa budoucích laloků (Brook 1989). Tato časná diferenciace tvaru buněčné stěny je tedy na jádru pravděpodobně nezávislá. Procesy odpovědné za hlubší diferenciaci a větvení laloků ale již v nepřítomnosti jádra neproběhnou. Kallio & Lehtonen (1989) se snaží míru jaderné kontroly morfogeneze ukázat na příkladu binukleátních a enukleovaných buněk. Přítomnost dvou jader v binukleátních buňkách měla v těchto experimentech za následek rozšíření úhlu, jenž zaujímá sinus. Zároveň byly tyto buňky mohutnější než buňky haploidní (obsahující jen jedno jádro). Naopak u buňky neobsahující jádro se vyvine pouze malá nepřilíživě diferencovaná dceřiná semicela.

5.2. Vliv externích faktorů

Krásivky jsou známé svou schopností reagovat na různé environmentální faktory ve svém okolí prostřednictvím modifikace svého fenotypového projevu. Těmito vnějšími faktory ovlivňujícími a modifikujícími desmidiální morfogenezi mohou být např. změna teploty, fluktuace v hodnotách pH, přítomnost environmentálních polutantů, toxinů, těžkých kovů a dalších látek interferujících s buněčnou morfogenezi a životaschopností (Meindl 1993). Právě díky své vysoké citlivosti na tyto podněty a schopnosti jejich přítomnost projevit ve svém fenotypu jsou krásivky vhodnými kandidáty do role bioindikátorů pro monitoring stavu vodních toků, ve kterých se tyto organismy nacházejí (Coesel 2001). Tato podkapitola tedy obsahuje příklady stresorů působících na morfogenezi buněčné stěny desmídií s popisem reakce buněk na jejich přítomnost.

5.2.1. Teplota

Teplota je jedním z externích faktorů ovlivňujících fenotypový projev krásivek (Neustupa & Woodard 2024). Obecně vzato je možné zástupce krásivek nalézt na stanovištích, které se navzájem výrazně teplotně odlišují. Druhově bohaté populace desmídií byly pozorovány jak v arktických oblastech vyznačujících se pravidelným zamrznáním přítomných vodních ploch, tak i v oblastech tropických, ve kterých může teplota vody dosahovat v extrémních případech i teplot blízkých se 40 °C (Brook 1981).

Teplota je jedním z pomyslných vstupů do vývojového systému, jež ovlivňují jeho koncový výstup, tedy fenotyp (Klingenberg 2019). Kiermayer (1981) se krátce zmiňuje o možné změně rychlosti růstu a malformacích buněčné stěny v závislosti na okolní teplotě. V této době ovšem

o efektech teploty na buněčnou morfogenezi ještě nebylo příliš známo, uznává Kiermayer (1981) a vyzývá ve svém článku k navazujícímu výzkumu.

Kiermayerova žákyně, Ursula Meindl, tato tvrzení ve svém článku (Meindl 1990) rozvíjí více dopodrobna na modelovém organismu *Micrasterias denticulata*. Autorka v úvodu dokládá výsledky některých starších studií (např. Kiermayer & Jarosh 1962; Kiermayer 1964). Ty tvrdí, že nízké teploty mají za následek snížení míry ornamentace nově vzniknuvších semicel. Naopak vysoké teploty obecně vzato způsobují vyšší výskyt různých buněčných malformací. Meindl (1990) dále sama činí následující pozorování; modelový organismus *Micrasterias denticulata* na vysoké teploty reaguje akumulací membránově asociovaných iontů Ca^{2+} v oblastech mezi jednotlivými laloky, což dle autorky u buněk nevystavených extrémním teplotám pozorováno nebylo. Tento jev, jak Meindl (1990) usuzuje, je odpovědný za modifikovanou morfogenezi desmidiálních buněk vystavených vysokým teplotám (Meindl 1990).

Předmětem studií zabývajících se účinkem teploty na morfologii buněčné stěny krásivek jsou mnohdy druhy vyskytující se v temperátních oblastech, které jsou během roku vystaveny relativně velkým výkyvům teploty. Neustupa & Woodard (2024) se v této souvislosti ve své recentní studii zabývají modelovým organismem *Micrasterias thomasiana*. Autoři se zde zabírají účinkem měnícího se teplotního faktoru ve vztahu k velikosti, tvaru a tvarové asymetrii jednotlivých částí polobuněk. Buňky *Micrasterias thomasiana* byly zkoumány v teplotách mezi 13–33 °C. Obecně vzato buňky na vyšší teploty reagovaly celkovým zúžením svých stélek. Dále u nich byly pozorovány mělké zářezy oddělující jednotlivé laloky. Další buněčnou odpovědí na zvyšující se teplotu byl výskyt méně prominentních polárních laloků. Tyto charakteristiky mohou posloužit lepšímu pochopení reakcí unicelulárních organismů na teplotní stres (Neustupa & Woodard 2024). Jak autoři zmiňují, výsledky této studie souhlasí s již dříve vyřčenou hypotézou týkající se snižování velikosti protistních organismů v závislosti na zvyšování okolní teploty (Atkinson et al. 2003). Menší velikost v teplejších vodách může představovat adaptivní mechanismus vyrovnávající se s nižší dostupností kyslíku, jehož koncentrace se při vysokých teplotách ve vodách snižuje. Tento mechanismus může souviset s poměrem plochy těla k jeho objemu. Pro buňky je v rámci nižší dostupnosti nutrientů a dalších látek výhodné mít tento poměr co nejvyšší (Neustupa & Woodard 2024; Atkinson et al. 2003) Druhé možné vysvětlení souvisí s rychlejším buněčným metabolismem při vyšších teplotách, a tudíž i rychlejším růstem (Neustupa et al. 2008; Atkinson et al. 2003). Neustupa & Woodard (2024) ve svém pozorování ovšem přímou korelaci mezi teplotou a rychlostí růstu populací *Micrasterias thomasiana* nenalezli (Neustupa & Woodard 2024).

5.2.2. pH

Dalším faktorem majícím vliv na morfogenezi krásivkové buněčné stěny je hodnota pH v okolním prostředí. Obecně lze říci, že hodnota pH pozitivně koreluje s poměrem plochy povrchu buňky k jejímu objemu (*surface-to-volume ratio*, S:V poměr) (Coesel 1982). Recentní ekologická studie van Dama a Meesterse (2021) zaměřující se na složení populací desmídií v oblastech zasažených acidifikací tento jev potvrzuje (van Dam & Meesters 2021). V alkalických vodách se budou tedy obecně vyskytovat buňky s vyšší hodnotou S:V poměru než ve vodách acidických (Coesel 1982). Tento jev je vysvětlován nutností buňky si udržet neutrální pH cytoplazmy nezávisle na okolních podmínkách. V případě nízkého pH se v okolí buňky nachází vysoká koncentrace volných H⁺ iontů, jež se do buňky dostávají skrze buněčnou stěnu a okyselují cytoplazmu. Zároveň nízká hodnota pH způsobuje rozvolňování buněčné stěny, čímž dochází k jejímu nekontrolovanému růstu (Černá & Neustupa 2009).

Černá & Neustupa (2009) prováděli svá pozorování na desmídiálních druhích *Euastrum binale* (var. *gutwinski*) a *Staurastrum hirsutum*. Na podmínky charakteristické nízkým pH reagovaly buňky druhu *Staurastrum hirsutum* alterací tvaru buněčné stěny, zvětšením velikosti buňky a tím způsobeným snížením hodnoty S:V poměru. Buňky *Staurastrum hirsutum* se na tyto podmínky adaptovaly navozením na pohled spíše globulárního tvaru svých semicel. *Euastrum binale* na nízkou hodnotu pH reagovalo jinak. Při snížení pH u tohoto organismu nebyla pozorována změna velikosti buňky. Při nízkých hodnotách pH u zasažených buněk došlo ke zvětšení vnitřního objemu snížením míry buněčné ornamentace, čímž taktéž došlo ke snížení hodnoty S:V poměru (Černá & Neustupa 2009). Manipulace hodnoty tohoto poměru tedy nejspíš představuje adaptivní mechanismus organismů pro vyrovnávání se s kolísající hladinou pH a dostupných nutrientů (Coesel 1982; van Dam & Meesters 2021).

5.2.3. Těžké kovy

Přítomnost těžkých kovů v životním prostředí desmídií způsobuje v buňkách vznik a akumulaci ROS a má výrazný vliv na jejich morfogenezi, růst, ultrastrukturu a schopnost respirace a fotosyntézy (Andosch et al. 2015; Volland et al. 2014). Obecně řečeno jsou desmídie velice citlivé na přítomnost polutantů, těžkých kovů nebo jiných abiotických stresorů (Andosch et al. 2012). Brook (1989) ve své monografii *The Biology of Desmids* ale zároveň odkazuje na Urlův článek (Url 1955), ve kterém zmiňuje relativně velkou odolnost desmídií vůči těžkým kovům v porovnání se semennými rostlinami nebo vláknitými zástupci *Zygnematophyceae*. Konkrétně se jednalo o rezistenci vůči přítomnosti Zn, V, Mn a Cr, a to primárně u těchto zástupců; *Euastrum oblongum*, *Euastrum verrucosum*, *Cosmarium pachydermum*

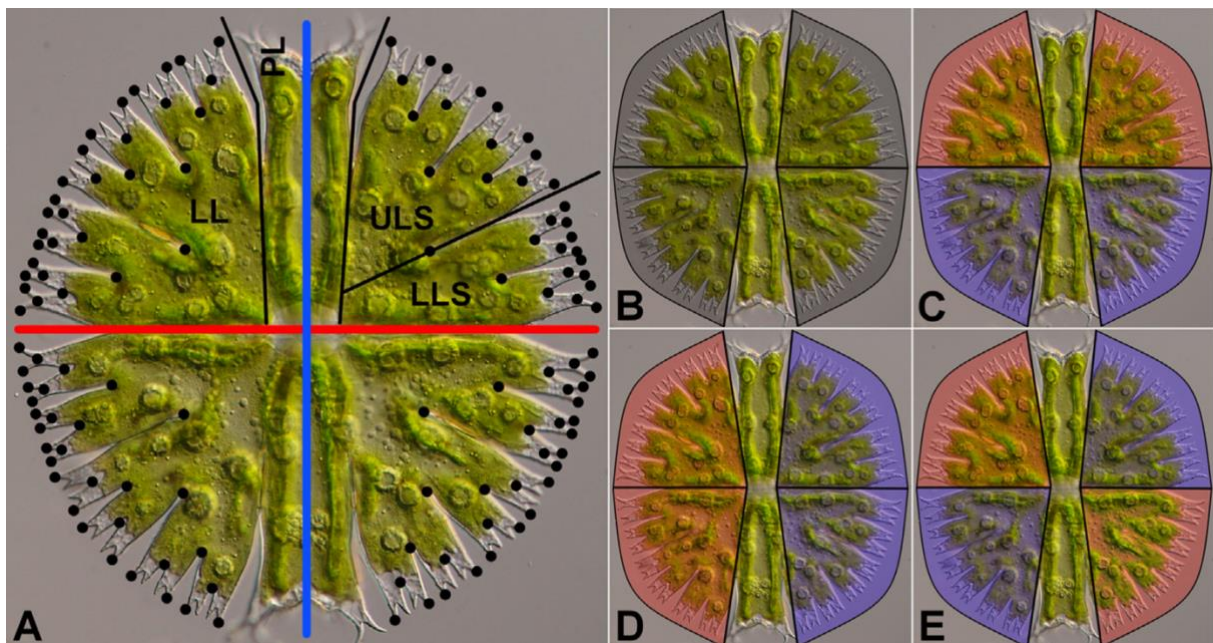
Pleurotaenium truncatum a *Desmidium schwartzii*. Hojně využívaný modelový organismus *Micrasterias* (*M. rotata*, *M. fimbriata* a *M. americana*) se takovou odolností nevykazoval (Brook 1989; cit. dle Url 1955).

Krásivky, stejně jako ostatní rostliny, ze svého okolí odebírají určité kovy nutné pro správné fyziologické funkce organismu, tzv. mikronutrienty (Fe, Cu, Zn). Zároveň jsou ale schopny vstřebávat i neesenciální kovy (Cd, Cr, Pb), jež jsou pro buňku značně toxické. Tyto elementy se do vodních prostředí dostávají mimo jiné převážně v industrializovaných oblastech jakožto odpadní produkty (Volland et al. 2014). Recentní studie ukázaly potenciál desmídií pro akumulaci těžkých kovů. Tato vlastnost tedy nabízí možná využití desmídií k purifikaci odpadních vod (Stamenković & Pavlović 2023).

Andosch et al. (2012) se ve své práci zaměřují na účinek Cd na buňky *Micrasterias denticulata*. Ionty Cd a Ca jsou si z fyziologického hlediska významně podobné, proto při expozici buněk do prostředí s vysokými koncentracemi Cd může dojít k vytlačení Ca iontů ionty Cd, což výrazně ovlivňuje některé buněčné procesy. Přítomnost Cd narušuje funkci fotosystému II (PS II) a tím pádem ovlivňuje chloroplasty. Jednou z organel významných pro morfogenezi, jež jsou přítomností Cd ovlivňovány, jsou diktyozomy; a to nejspíš v důsledku interakce Cd s Ca²⁺-ATPázami (Andosch et al. 2012). Ca²⁺ ionty jsou pro správný vývoj a morfogenezi rostlinné buňky nesmírně významné (Lehtonen & Volanto-Lumppio 1996). Ačkoliv se tato rozebíraná studie (Andosch et al. 2012) příliš nezmiňuje o efektu Cd na morfogenezi buněčné stěny zasaženého modelového organismu, lze na základě významu Ca²⁺ pro morfogenezi buňky a podobnosti s Cd předpokládat, že přítomnost Cd bude mít na nově vznikající buněčnou stěnu určitý vliv. Získání konkrétnějších poznatků je však možným předmětem budoucích studií.

Dalším z polutantů řadících se mezi těžké kovy, jehož koncentrace v přírodě stále narůstá, je Cr (Bielicka et al. 2005). Volland et al. (2012) se ve své studii zaměřili na efekt Cr ve dvou stabilních oxidačních stavech (III a VI) na vývoj modelového organismu *Micrasterias denticulata*. Výsledky tohoto výzkumu ukázaly, že Cr VI vykazuje pro organismy vyšší toxicitu než Cr III. Cr je v buňce schopen z různých komplexů vytěsnit a nahradit atomy Fe. Přítomnost Cr v buňce má tedy negativní vliv fotosyntézu, a to konkrétně převážně na PS II. Dále Cr indukuje vznik ROS, způsobujících v buňce mnohá poškození. V rámci tohoto výzkumu byla v reakci na přítomnost Cr dále pozorována inhibice buněčné růstu a dělení (Volland et al. 2012).

Dalším významným polutantem prostředí je Pb. Neustupa & Woodard (2020) se ve své práci zabírají vlivem přítomnosti Pb na morfogenezi *Micrasterias compereana*. V rámci tohoto výzkumu byl testován vliv Pb na morfogenezi buněčné stěny *Micrasterias compereana*. Pb je jedním z významných polutantů antropomorfního původu, přičemž znečištění vodních toků Pb je problémem převážně industrializovaných oblastí, jako např. oblast tzv. Černého trojúhelníku v českém pohraničí. Zvolený modelový organismus se typicky vyskytuje v severoamerických a evropských bažinných habitatech. Hypotézou této studie byla otázka, zdali se i relativně nízká koncentrace Pb v prostředí projeví na morfologii buněčné stěny v populaci zvoleného modelového organismu. Tato hypotéza byla testována metodou geometricko-morfometrické analýzy skupin buněk *Micrasterias compereana* kultivovaných na médiu obsahujícím v pěti různých koncentracích $Pb(NO_3)_2$. Následná analýza byla provedena v prvním kroku vyfotografováním 50 buněk z každého média a následným umístěním 124 landmarků na špičky výběžků laloků a do špiček jejich zářezů. Následně byly landmarky analyzovány metodou geometrické morfometrie. Tímto způsobem byla zjišťována a porovnáována bilaterální symetrie všech čtyř kvadrantů modelového organismu.



Obr. 5 *Micrasterias compereana* (200x), znázornění bilaterální symetrie mezi jednotlivými kvadranty:

A: umístění landmarků, vyznačení horizontální (červeně) a vertikální (modře) osy symetrie protínající se v oblasti isthmu; PL – polární lalok; LL – laterální lalok; ULS – horní laterální laloky; LLS – spodní laterální laloky;

B: symetrická variance v rámci všech čtyř kvadrantů;

C: asymetrie celých semicel; překládáno přes horizontální osu symetrie;

D: asymetrie laterální laloků semicel; překládáno přes vertikální osu;

E: asymetrie znázorňující variance v rámci transverzálně umístěných laterálních laloků (Neustupa, Woodard 2020)

Bylo pozorováno, že míra variance se postupně zvyšovala; nejnižší míra variance byla pozorována v kontrolní skupině (0 μM $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$). Nejvíce se variance mezi jednotlivými buňkami projevila u skupiny buněk kultivovaných na médiu s nejvyšším obsahem $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ (1 μM $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$). V závěru článku autoři zdůrazňují přímou korelaci mezi variancí ve tvarech buněčné stěny zástupců zkoumaných populací a míře Pb, které byly zkoumané populace vystaveny. Největší míru asymetrie bylo možno pozorovat v rámci dvou protilehlých polobuněk, tedy v rámci horizontální asymetrie. Míra vertikální a transverzální asymetrie se ukázala být nevýrazná. V návaznosti na tyto výsledky autoři vyzdvihují možnost užití *Micrasterias compereana* jako indikátoru znečištění převážně dystrofických vodních ploch těžkými kovy (Neustupa & Woodard 2020).

Závěr

Tato bakalářská práce si kladla za cíl pokud možno stručným a zřetelným způsobem zmapovat a popsat principy fenotypové plasticity a morfologické variability desmídií (krásivek). V prvních obecných kapitolách je zmíněna jejich klasifikace, diverzita a základní charakteristika. Desmídie jsou organismy patřící do linie zelených streptofytních řas, v dnešní klasifikaci jsou v rámci třídy *Zygnematophyceae* považovány za sesterskou skupinu embryofyt (Karol et al. 2001). Tyto organismy jsou charakterizovány především absencí bičíkatých stádií v životním cyklu a přítomností speciálního způsobu pohlavního rozmnožování, konjugací (Hall & McCourt 2017). Z morfologického hlediska je pro ně typická přítomnost dvou zrcadlově orientovaných, relativně symetrických semicel spojených plazmatickým můstkem, isthmem, ve kterém se téměř celý životní cyklus nachází buněčné jádro (Prescott 1948). Tím je typický i modelový organismus *Micrasterias*. Tento rod se pro své vlastnosti stal jedním z rostlinných modelových organismů. Je hojně využíván mimo jiné při studiu morfogeneze rostlinné buňky (Lütz-Meindl 2016; Neustupa 2017).

Desmídie jsou (jakožto i jiné organismy nebo vývojové systémy) v rámci svého vývoje silně ovlivňovány panujícími podmínkami svého prostředí (Brook 1981; Klingenberg 2019). V reakci na změnu teploty, pH vody, míry osvětlení, nebo při přítomnosti toxinů a polutantů se u mnohých krásivek projeví jiný než očekávaný fenotyp (Meindl 1990; Coesel 1982). Tato práce se z těchto možných abiotických stresorů zabývala vlivem teploty, hodnoty pH a přítomnosti těžkých kovů na desmídiální buňky, a to převážně na buňky modelového organismu *Micrasterias*. Změny okolních podmínek často ovlivňují buněčné procesy, jež mají vliv na konečný fenotyp. Na rozličné externí faktory tedy desmídiální řasy mnohdy reagují prostřednictvím modifikací morfologie svých buněčných stěn a jejich ornamentací nebo alterací velikosti své stélky (Černá & Neustupa 2009). Je to právě tato vlastnost, která ukazuje potenciální využití desmídiálních řas pro biomonitoring vodních toků a pro indikaci přítomnosti stresových faktorů (Neustupa & Woodard 2020; Coesel 2001). Zároveň jsou desmídie schopné bioakumulace těžkých kovů, což by mohlo být prakticky využitelné např. při čištění industriálních odpadních vod (Stamenković & Pavlović 2023).

Seznam použitých zdrojů

- Andosch, A., Affenzeller, M. J., Lütz, C., & Lütz-Meindl, U. (2012). A freshwater green alga under cadmium stress: Ameliorating calcium effects on ultrastructure and photosynthesis in the unicellular model *Micrasterias*. *Journal of Plant Physiology*, 169(15), 1489–1500. doi:10.1016/j.jplph.2012.06.002
- Andosch, A., Höftberger, M., Lütz, C., & Lütz-Meindl, U. (2015). Subcellular Sequestration and Impact of Heavy Metals on the Ultrastructure and Physiology of the Multicellular Freshwater Alga *Desmidium swartzii*. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(12), 10389–10410. doi:10.3390/ijms160510389
- Anissimova, O. V., & Staer, O. V. (2017). Morphology of Cell Wall Pore Channels in the Genus *Euastrum* Ralfs (Desmidiaceae). *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 73(1), 28–31. doi:10.3103/s0096392518010029
- Atkinson, D., Ciotti, B. J., & Montagnes, D. J. S. (2003). Protists decrease in size linearly with temperature: ca. 2.5% C⁻¹. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1533), 2605–2611. doi:10.1098/rspb.2003.2538
- Bielicka, A., Bojanowska I., & Wiśniewski A. (2005). Two Faces of Chromium - Pollutant and Bioelement. *Polish Journal of Environmental Studies*, 14(1), 5-10.
- Brook, A.J. (1981). *The biology of desmids*. Botanical monographs Volume 16. pp. ix, 276, 80 figures. Oxford, London, Edinburgh, Boston & Melbourne: Blackwell Scientific Publications.
- Blackduran, S. I., & Tyler, P. A. (1981). Sexual reproduction in desmids with special reference to *Micrasterias thomasiana* var. *notata* (Nordst.) Grönblad. *British Phycological Journal*, 16(3), 217–229. doi:10.1080/00071618100650231
- Coesel, P. F. M. (1974). Notes on sexual reproduction in desmids: I. Zygosporangium formation in nature (with special reference to some unusual records of zygotes). *Acta Botanica Neerlandica*, 23(4), 361–368. doi:10.1111/j.1438-8677.1974.tb00956.x
- Coesel, P. F. M. (1982). Structural Characteristics and Adaptations of Desmid Communities. *The Journal of Ecology*, 70(1), 163. doi:10.2307/2259871
- Coesel, P. F. M. (2001). *Biodiversity and Conservation*, 10(2), 177–187. doi:10.1023/a:100898501819
- Coesel, P.F.M. & Meesters, K.[J.] (2007). *Desmids of the Lowlands Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European Lowlands*. pp. [1]-351, 20 text-figs, 123 pls. Zeist: KNNV Publishing.
- Černá, K., & Neustupa, J. (2009). The pH-related morphological variations of two acidophilic species of Desmidiaceae (*Viridiplantae*) isolated from a lowland peat bog, Czech Republic. *Aquatic Ecology*, 44(2), 409–419. doi:10.1007/s10452-009-9296-x

- van Dam, H., & Meesters, K. (2021). Did desmid assemblages in Dutch moorland pools recover from acidification in the past century? *Hydrobiologia*, 848(21), 5011–5031. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04690-y>
- DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2), 77–81. doi:10.1016/s0169-5347(97)01274-3
- Domozych, D. S., Sorensen, I., Popper, Z. A., Ochs, J., Andreas, A., Fangel, J. U., ... Rose, J. K. C. (2014). Pectin Metabolism and Assembly in the Cell Wall of the Charophyte Green Alga *Penium margaritaceum*. *Plant Physiology*, 165(1), 105–118. doi:10.1104/pp.114.236257
- Donahue, C. M., & Fawley, M. W. (1995). Distribution of the xanthophyll loroxanthin in desmids (Charophyceae, Chlorophyta). 1. *Journal of Phycology*, 31(2), 294–296. doi:10.1111/j.0022-3646.1995.00294.x
- Dongen, S. V. (2006). Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(6), 1727–1743. doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x
- *Ducellier, F. (1915). Contribution h l'Etude du Polymorphisme et des Monstruosites chez les Desmi- diacees. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 3/4, 75-Ii8.
- Eder, M., Tenhaken, R., Driouich, A., & Lütz-Meindl, U. (2008). Occurrence and characteriaztion of arabinogalactan-like proteins and hemicelluloses in *Micrasterias*(Streptophyta) 1. *Journal of Phycology*, 44(5), 1221–1234. doi:10.1111/j.1529-8817.2008.00576.x
- Hall, J. D. & McCourt, R. M. 2017. Zygnematophyta. In J. M. Archibald, A. G. B. Simpson & C. H. Slamovits [Eds.] *Handbook of the Protists*. Springer International Publishing AG, Cham, Switzerland, pp. 135–63.
- Hall, J. D., McCourt, R. M., & Delwiche, C. F. (2008). Patterns of cell division in the filamentous Desmidiaceae, close green algal relatives of land plants. *American Journal of Botany*, 95(6), 643–654. doi:10.3732/ajb.2007210
- Heimans, J. (1942). Triquetrous forms in the genus *Micrasterias*. *Blumea. Supplement*, 2(1), 52–63.
- Gontcharov, A.A. (2008). Phylogeny and classification of Zygnematophyceae (Streptophyta): current state of affairs. *Fottea*, 8(2), 87-104. doi: 10.5507/fot.2008.004
- Graham, J. H., Raz, S., Hel-Or, H., & Nevo, E. (2010). Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry*, 2(2), 466–540. doi:10.3390/sym2020466
- Kallio, P., Lehtonen, J. (1981). Nuclear Control of Morphogenesis in *Micrasterias* . In: Kiermayer, O. (eds) *Cytomorphogenesis in Plants. Cell Biology Monographs*, vol 8. Springer, Vienna. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8602-2_7
- Karol, K. G. (2001). The Closest Living Relatives of Land Plants. *Science*, 294(5550), 2351–2353. doi:10.1126/science.1065156

*Kiermayer O (1964) Untersuchungen fiber die Morphogenese und Zellwandbildung bei *Micrasterias denticulata* Breb. *Protoplasms* 59:382~420

Kiermayer, O. (1970). Causal aspects of cytomorphogenesis in *Micrasterias*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 175(2), 686–701. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1970.tb00306.x>

Kiermayer, O. (1981). Cytoplasmic Basis of Morphogenesis in *Micrasterias*. *Cell Biology Monographs*, 147–189.[doi:10.1007/978-3-7091-8602-2_6](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8602-2_6)

*Kiyermayer, O., Jarosch R (1962) Die Formbildung von *Micrasterias rotata* Ralfs und ihre experimentelle Beeinflussung. *Protoplasma* 54:382-420

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

Klingenberg, C. P. (2008). Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 115–132.[doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110054](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110054)

Klingenberg, C. P. (2014). Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649), 20130249–20130249.[doi:10.1098/rstb.2013.0249](https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0249)

Klingenberg, C. P. (2019). Phenotypic Plasticity, Developmental Instability, and Robustness: The Concepts and How They Are Connected. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7.[doi:10.3389/fevo.2019.00056](https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00056)

Lehtonen, J., & Volanto-Lumppio, K. (1996). Significance of Ca²⁺ and K⁺ in *Micrasterias* Growth and Morphogenesis. *Plant and Cell Physiology*, 37(8), 1126–1133.[doi:10.1093/oxfordjournals.pcp.a029063](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029063)

Lütz-Meindl, U. (2016). *Micrasterias* as a Model System in Plant Cell Biology. *Frontiers in Plant Science*, 7.[doi:10.3389/fpls.2016.00999](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00999)

Meindl, U. (1990). Effects of temperature on cytomorphogenesis and ultrastructure of *Micrasterias denticulata* Breb. *Protoplasma*, 157(1-3), 3–18.[doi:10.1007/bf01322635](https://doi.org/10.1007/bf01322635)

Meindl U. (1993). *Micrasterias* cells as a model system for research on morphogenesis. *Microbiological reviews*, 57(2), 415–433.<https://doi.org/10.1128/mr.57.2.415-433.1993>

Neuhaus, G., Kiermayer, O. (1981). Formation and Distribution of Cell Wall Pores in Desmids. In: Kiermayer, O. (eds) *Cytomorphogenesis in Plants*. *Cell Biology Monographs*, vol 8. Springer, Vienna. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8602-2_8

Neustupa, J., Šťastný, J., & Hodač, L. (2008). Temperature-related phenotypic plasticity in the green microalga *Micrasterias rotata*. *Aquatic Microbial Ecology*, 51, 77–86. <https://doi.org/10.3354/ame01184>

- Neustupa, J. (2013). Patterns of symmetric and asymmetric morphological variation in unicellular green microalgae of the genus *Micrasterias* (Desmidiaceae, Viridiplantae). *Fottea*, 13(1), 53-63. doi: 10.5507/fot.2013.005
- Neustupa, J. (2017). Asymmetry and integration of cellular morphology in *Micrasterias compereana*. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1). doi:10.1186/s12862-016-0855-1
- Neustupa, J., & Woodard, K. (2020). Geometric morphometrics reveals increased symmetric shape variation and asymmetry related to lead exposure in the freshwater green alga *Micrasterias compereana*. *Ecological Indicators*, 111, 106054. doi:10.1016/j.ecolind.2019.106054
- Neustupa, J. & Woodard, K. (2024). The effects of temperature on plasticity, shape symmetry and seasonal variation in the freshwater benthic green microalga *Micrasterias thomasiana*. *Aquatic Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10452-024-10093-7>
- Pickett-Heaps, J. D. (1948). Desmid Morphogenesis JD Pickett-Heaps and DH Tippit University of Colorado, Boulder, Colorado The desmids form a distinctive group of green algae. Most species are unicellular and many are extraordinarily beautiful. In *Brookhaven Symposia in Biology* (No. 11, p. 191). Associates Universities, Incorporated.
- Prescott, G.W. Desmids. *Bot. Rev* 14, 644–676 (1948). <https://doi.org/10.1007/BF02861551>
- Rosenberg, M. (1944). On the variability of the desmid *Xanthidium subhastiferum* west. *New Phytologist*, 43(1), 15–22. doi:10.1111/j.1469-8137.1944.tb04999.x
- Růžička, J. (1977): *Die Desmidiaceen Mitteleuropas, Band 1, 1. Lieferung. – 291 pp., Schweizerbart, Stuttgart.*
- Shin, Y., Chane, A., Jung, M., & Lee, Y. (2021). Recent Advances in Understanding the Roles of Pectin as an Active Participant in Plant Signaling Networks. *Plants* (Basel, Switzerland), 10(8), 1712. <https://doi.org/10.3390/plants10081712>
- Stamenković, M., & Hanelt, D. (2016). Geographic distribution and ecophysiological adaptations of desmids (Zygnematophyceae, Streptophyta) in relation to PAR, UV radiation and temperature: a review. *Hydrobiologia*, 787(1), 1–26. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2958-5>
- Stamenković, M., & Pavlović, P. (2023). *Applied Studies on Desmids and Other Conjugating Algae (Zygnematophyceae, Streptophyta; Microalgal Biotechnology: Bioprospecting Microalgae for Functional Metabolites towards Commercial and Sustainable Applications* (J. Sangeetha, S. Codreanu, & D. Thangadurai, Eds.). CRC Press.
- Tomkins, J. L., & Kotiaho, J. S. (2002). Fluctuating Asymmetry. *Encyclopedia of Life Sciences*. doi:10.1038/npg.els.0003741
- *Url, W. (1955) Resistenz von Desmidiaceen gegen Schwermetallsaka. *Sitz. d. Akad. Wiss Math. Nat. Kl. Abt.* 1(134), 207-230.

Volland, S., Lütz, C., Michalke, B., & Lütz-Meindl, U. (2012). Intracellular chromium localization and cell physiological response in the unicellular alga *Micrasterias*. *Aquatic Toxicology*, 109, 59–69. doi:10.1016/j.aquatox.2011.11.013

Volland, S., Bayer, E., Baumgartner, V., Andosch, A., Lütz, C., Sima, E., & Lütz-Meindl, U. (2014). Rescue of heavy metal effects on cell physiology of the algal model system *Micrasterias* by divalent ions. *Journal of Plant Physiology*, 171(2), 154–163. doi:10.1016/j.jplph.2013.10.002

*Waris, H. (1950). Cytophysiological studies on *Micrasterias* I. Nuclear and Cell Division. *Physiologia Plantarum*, 3(1), 1–16. doi:10.1111/j.1399-3054.1950.tb07487.x

*Waris, H. (1951). Cytophysiological Studies on *Micrasterias* III. Factors Influencing the Development of Eucleate Cells. *Physiologia Plantarum*, 4(2), 387–409. doi:10.1111/j.1399-3054.1951.tb07525.x

West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 249–278. doi:10.1146/annurev.es.20.110189.001341

Vysvětlivky:

*sekundární citace