Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Jana Hamplová

Morfologická alometrie rozsivek – význam životního cyklu a vlivy prostředí

Morphological allometry of diatoms – the importance of the life cycle & environmental influences

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: prof. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D.

Praha, 2025

Charles University

Faculty of Science

Study programme: Biology

Jana Hamplová

Morphological allometry of diatoms – the importance of the life cycle & environmental influences

Morfologická alometrie rozsivek – význam životního cyklu a vlivy prostředí

Bachelor´s thesis

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

Prague, 2025

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 dne 8. 12.2025

Jana Hamplová

Abstrakt

Rozsivky (*Bacillariophyta*) jsou charakterizovány zmenšovací sérií v nepohlavní fázi životního cyklu, která vytváří široké rozpětí buněčných velikostí a provází ji alometrické změny tvaru frustuly. Cílem práce je zhodnotit, jak procesy životního cyklu a disturbující environmentální faktory modulují morfologickou alometrii rozsivek, a posoudit přínos geometrické morfometriky pro kvantitativní analýzu tvaru. Byla provedena kritická literární rešerše od zakladatelských studií k recentním kvantitativním pracím, s důrazem na metodiky založené na landmarcích, semilandmarcích a obrysových deskriptorech. Ze syntézy publikovaných dat bylo zjištěno, že alometrické trajektorie tvaru bývají u mnoha druhů nelineární a fázově závislé, s prahovými velikostmi souvisejícími s indukcí pohlavní reprodukce. Akumulace morfologických deviací se typicky zvyšuje s klesající velikostí buněk, avšak její průběh je modifikován typem symetrie, přítomností raphe a druhově specifickými ornamentacemi. Teplota, dostupnost živin a křemíku, salinita, přítomnost těžkých kovů a hydrodynamické podmínky byly identifikovány jako faktory, které ovlivňují rychlost zmenšovací série i jemnou architekturu valv, přičemž část změn vykazuje fenotypovou plasticitu.

Klíčová slova: rozsivky, alometrie, environmentální faktory, životní cyklus, zmenšovací série, frustula, auxosporulace

Abstract

Diatoms (Bacillariophyta) are characterized by a series of reductions in the asexual phase of their life cycle, which creates a wide range of cell sizes and is accompanied by allometric changes in the shape of the frustule. The aim of this study is to evaluate how life cycle processes and disturbing environmental factors modulate the morphological allometry of diatoms and to assess the contribution of geometric morphometrics to quantitative shape analysis. a critical literature review was conducted, ranging from seminal studies to recent quantitative works, with an emphasis on methodologies based on landmarks, semi-landmarks, and contour descriptors. From the synthesis of published data, it was found that allometric trajectories of shape tend to be nonlinear and phase-dependent in many species, with threshold sizes related to the induction of sexual reproduction. The accumulation of morphological deviations typically increases with decreasing cell size, but its course is modified by the type of symmetry, the presence of raphe, and species-specific ornamentations. Temperature, availability of nutrients and silicon, salinity, presence of heavy metals, and hydrodynamic conditions have been identified as factors influencing the rate of the reduction series and the fine architecture of the valves, with some of the changes exhibiting phenotypic plasticity.

Keywords: diatoms, allometry, environmental factors, life cycle, diminution series, frustule, auxosporulation

Poděkování

Na tomto místě bych ráda vyjádřila hlubokou a upřímnou vděčnost všem, jejichž přítomnost umožnila vznik této závěrečné práce.

Na prvním místě děkuji mému školiteli prof. Jiřímu Neustupovi za jeho trpělivost při mých opakovaných disturbancích jeho klidného pracovního kontinua a za to, jak efektivně eliminoval nežádoucí disperzi mých myšlenek.

Ráda bych poděkovala jedincům, kteří představují klíčové faktory pozitivního směřování mé viability. Přátelům za to, že působí jako efektivní životní chaperony a zajistili tak, že denaturace mé stability nevedla k nevratnému poškození; mamince za to, že inhibovala degradaci mého sebevědomí a partnerovi za to, že mi vždy poskytl optimální niku pro práci i odpočinek.

Obsah

Úvod 1

Tvorba frustul a jejich popis 2

Životní cyklus 4

Vztah velikosti a tvaru 7

Morfologická variabilita: vlivy prostředí a deformace 9

Environmentální faktory 11

Závěr 17

Bibliografie 19

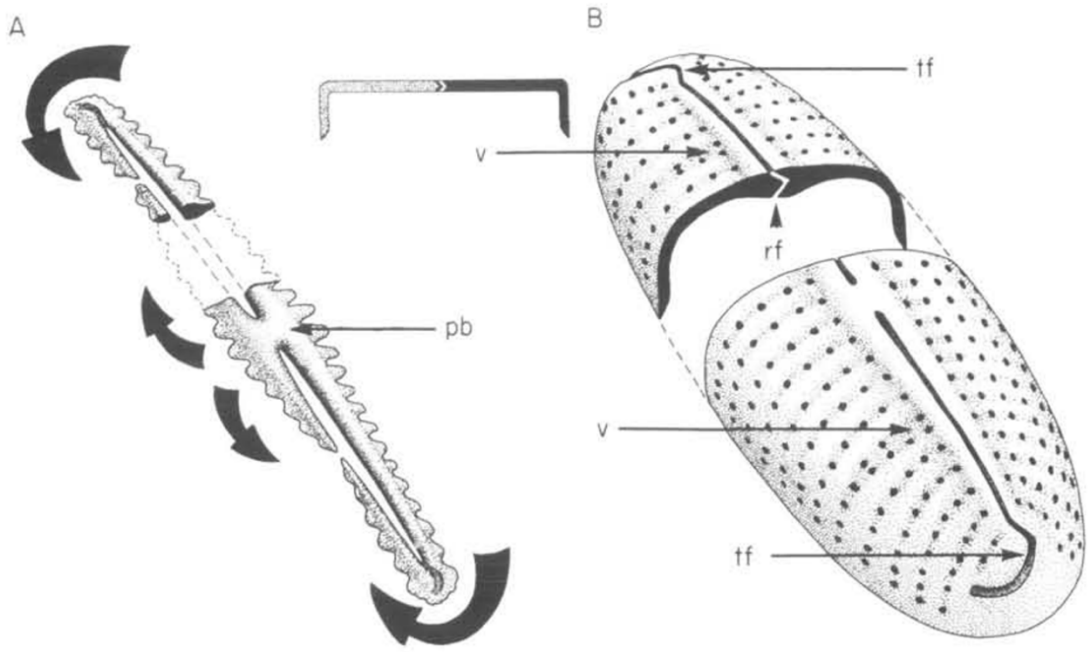
Úvod

Rozsivky (*Bacillariophyta*) jsou významnou skupinou jednobuněčných eukaryotních řas, jejichž nejdůležitějším znakem je křemičitá schránka, frustula (Rogato & De Tommasi 2020). Křemičitou schránku mají všechny rozsivky s výjimkou rodu *Phaeodactylum a* druhů žijících endosymbioticky (Chepurnov et al. 2004). Frustula plní zásadní biologické funkce, včetně ochrany proti UV záření a parazitům, regulace polohy ve vodním sloupci a zachytávání oxidu uhličitého (Yang et al. 2023).

Schránka je složena ze dvou částí, thék: větší a starší epithéky a menší a mladší hypotéky. Dvě théky na sebe nasedají podobně jako části Petriho misky (Round et al. 1990) a jsou spojeny bočními pásy, cinguly, tvořenými jednotlivými proužky, girdle (Aitken et al. 2016; Chepurnov et al. 2004). Tvar a struktura frustuly je druhově specifická (Rogato & De Tommasi 2020), přičemž se rozsivky tradičně dělí na centrické s radiální symetrií (převážně planktonní) a penátní s bipolární symetrií (převážně bentické) (Rogato & De Tommasi 2020; Schmid 1994). Penátní rozsivky se dělí ještě do dvou skupin podle toho, jestli mají jednu nebo dvě štěrbiny tvořící systém raphe (mono či biraphidní rozsivky), nebo žádnou takovou štěrbinu nemají (araphidní rozsivky, Chepurnov et al., 2004). Tyto skupiny se liší i v rámci pohlavního cyklu. Schmid (1994) říká, že u penátních druhů jde o izogamii a u centrických o oogamii. Chepurnov et al. (2004) se shoduje ohledně oogamie u centrických taxonů, ale tvrdí, že u penátních araphidních jde o anizogamii, zatímco u rozsivek s raphe se může vyskytnout izogamie i anizogamie.

Tvorba frustul a jejich popis

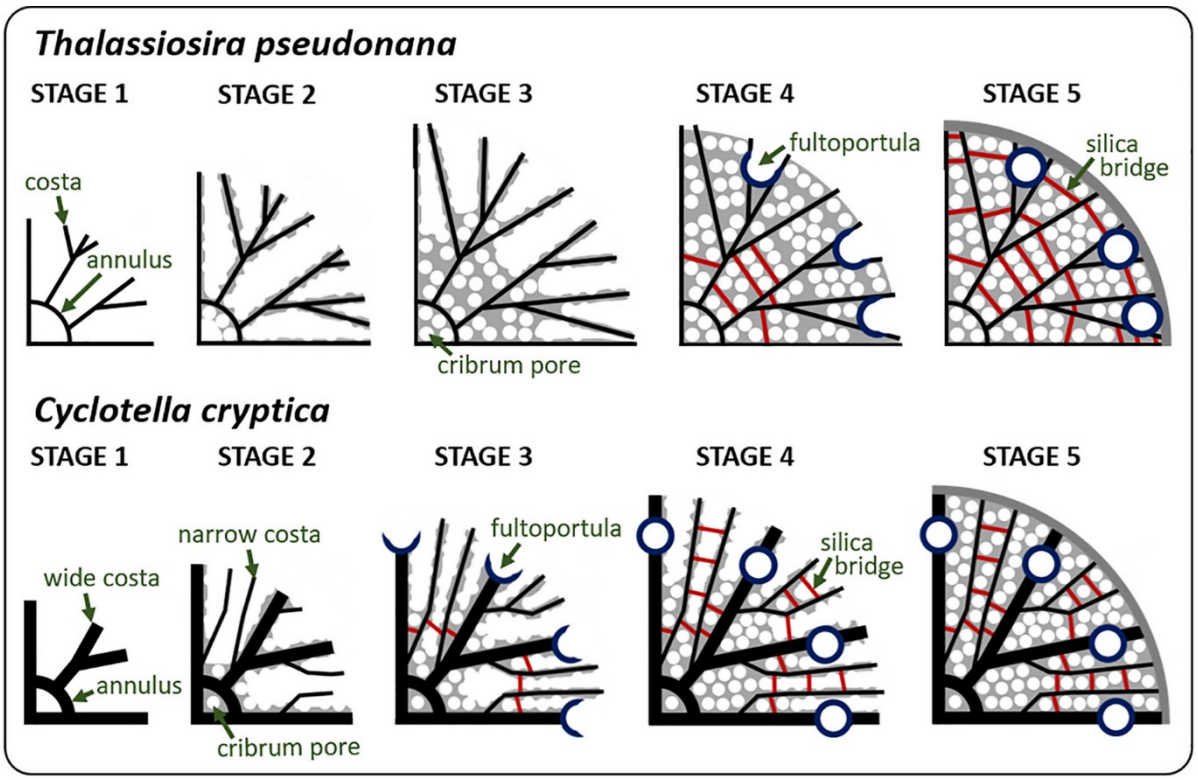
Proces tvorby křemičité schránky se odehrává během buněčného dělení uvnitř vezikuly pro ukládání křemíku (silica deposition vesicle, SDV) (Desclés et al. 2007). Valvy vznikají v průběhu buněčného dělení, cingulum, resp. girdle vzniká pouze během interfáze (Heintze et al. 2020). v SDV se nachází kyselina křemičitá (což je označení pro skupinu sloučenin s obecným vzorcem $[SiO_x(OH)_{4-2x}]_n$). Její příjem je aktivní proces, který vyžaduje metabolickou energii (Azam et al. 1974). Pro vizualizaci vzniku frustul se používá fluorescenční látka PDMPO (pro její fluorescenci specifickou pro křemík, Parambath et al. 2016), která proniká do kyselého prostředí v SDV jako acidotropní molekula a zachytává se v nově vznikající křemičité struktuře (Desclés et al. 2007; Heintze et al. 2020). Mann (1983) a Obrázek 1 popisuje vznik penátních frustul: jako první vzniká centrální žebro (které později definuje štěrbinu raphe). Raphe vzniká jako první a je také první, které případně vykazuje abnormality (Estes & Dute 1994). Následuje tvorba schránky z obou apikálních pólů směrem ke středu žebra zároveň. Tam se dvě silicifikované části propojí, vznikne drobná nespojitost a vznik valvy pokračuje směrem od žebra k okraji schránky.



Obrázek 1:Formování frustuly penátních rozsivek (Mann 1983)

Legenda: A: počáteční stadium formování valvy. Silicifikace začala tvorbou primárního centrálního pásu (pb) a pokračuje ve směru šipek. B: kompletní valva. Voigtova nespojitost (v) je místo fúze sekundárních ramének, mezi nimiž jsou terminální štěrbiny (tf)

Heintze et al. (2020) a Obrázek 2 pak popisuje tvorbu frustul centrických rozsivek. Říká, že jako první vzniká drobný kruhovitý prstenec, annulus, ze kterého následně radiálně vybíhají žebra, costae. Když žebra téměř dosáhnou plné délky, nastává tvorba pravidelně rozmístěných trubkovitých struktur, fultoportul. Tvorba fultoportuly zahrnuje konce čtyř (zřídka tří) žeber, které přestanou růst a vyvinou se v centrální trubici se satelitními póry. v oblastech mezi těmito vyvíjejícími se fultoportulami se žebra dále prodlužují, dokud se jejich konce nespojí do nepravidelného, neporézního prstence, který tvoří souvislý okraj valvy.



Obrázek 2: Formování frustuly centrických rozsivek (Heintze et al. 2020)

Když je dokončena tvorba celé valvy či cingula v SDV, je struktura exocytována na povrch buňky a zakomponována do buněčné stěny, což umožňuje pozorování fluorescenčně značených struktur transmisní elektronovou mikroskopií (Heintze et al. 2020). Vznik schránek může ovlivňovat stres působící v průběhu reprodukce, (Falasco et al. 2009a), či tak lze učinit uměle, například vložením určitých prvků či molekul. Působí tak např. germanium (které je křemíku podobné z hlediska počtu elektronů ve valenční vrstvě), které tvoří oxidy a indukuje tak vznik silnější schránky a změnu tvaru pórů (Rogato & De Tommasi 2020).

Životní cyklus

Znalost životních cyklů rozsivek má zásadní ekologický, evoluční a systematický význam a je nezbytná pro pochopení komplexních vzorců morfologické variability pozorovaných v rámci populací (Edlund & Stoermer 1997). Přestože existuje velká diverzita strategií, obecně se přijímá, že většina rozsivek má diplontní životní cyklus (Chepurnov et al. 2004; Kessenich et al. 2014). Diplontní charakter je spojen s tím, že vegetativní buňky jsou diploidní a meióza je omezena na pohlavní fázi, zatímco haploidní stádia jsou omezená na gamety s krátkou životností (Chepurnov et al. 2004; Round et al. 1990). Tomuto životnímu cyklu dominující diploidní fáze vegetativního růstu (s nepohlavním dělením) je typicky následována pohlavním rozmnožováním, jehož primární funkcí je obnovení maximální velikosti buňky (Edlund & Stoermer 1997). Po mitóze následuje cytokineze, ke které dochází v oblasti cingula – buňka se rozdělí na dvě, které leží vedle sebe, každá ve své théce, které se od sebe oddělí (Chepurnov et al. 2004). Každá dceřiná buňka zdědí jednu starou théku (epithéku nebo hypothéku) a uvnitř ní nově vytváří hypothéku; dceřiná buňka budující novou valvu uvnitř menšího vnitřního objemu tím získá menší rozměr, což kumuluje pokles velikosti v čase (Cox 2014; Round et al. 1990). Ačkoliv panuje předpoklad, že morfologie stěny rozsivky se při každém buněčném dělení věrně replikuje (Cox 2014), realita je taková, že kontinuální vegetativní dělení vede k progresivnímu poklesu průměrné velikosti buněk v populaci a může vést ke vzniku teratologií a polymorfismů v závislosti na prostředí (Falasco & Badino 2011). To je způsobeno mechanismem dělení, při němž se během každého cyklu vždy jedna dceřiná buňka zmenšuje (Davidovich & Bates 1998). Tento jev se nazývá miniaturizace (Prigent et al. 2025) nebo též diminuce (Edgar et al. 2015; Edlund & Stoermer 1997), je přirozenou součástí životního cyklu a je ve většině případů bezprostředně doprovázen alometrickou změnou proporcí frustuly – tedy změnou jejího tvaru v závislosti na absolutní velikosti (Geitler 1932; Schmid 1994). Zmenšování velikosti je důležitým determinantem variace v mnoha dalších znacích organismů (Klingenberg 2016). Mechanisticky je změna tvaru řízena ukládáním křemičité stěny v silicifikační vezikule (silica deposition vesicle, SDV), kde se ornamentace a žebra tvoří pod kontrolou cytoskeletu a membránových šablon (Cox 2014). Zmenšování je pozorováno na třech osách: apikální (podélná) osa určuje nejdelší rozměr schránky, transapikální (příčná) osa je naopak nejkratší osou schránky, a pervalvární osa, která spojuje středy valv a určuje tloušťku buněk (Geitler 1932). U penátních rozsivek je pattern morfologické alometrie typický tím, že zkrácení podélné osy probíhá podstatně rychleji než zkrácení příčné osy a menší frustuly jsou relativně širší než ty větší (Geitler 1932; Mann 1988; Schmid 1994). Vztah mezi délkou

a šířkou buňky je v rámci druhu stálý, je charakteristický pro danou populační řadu a vede k rozlišení jednotlivých druhů (Mann et al. 2004). U centrických forem je velikostně podmíněná změna poměru hlavních os méně výrazná, ale i zde byly popsány druhově specifické alometrické trajektorie (Mann 1988; Round et al. 1990), dobře doložené například u rodů *Aulacoseira* (Denys et al. 2003; Kerrigan et al. 2015) a *Thalassiosira* (Johansen & Theriot 1987).

Alometrický vztah tvaru k velikosti je nejvýznamnějším trendem ve variaci tvaru (Woodard 2023). v rámci klonálních řad má tento vztah často nelineární průběh s prahovým bodem v blízkosti minima velikosti, kde dochází k indukci sexuální fáze (Mann 1988; Veselá et al. 2009). Tento vztah vysvětluje symetrické a asymetrické variace a je spojen s postupným zmenšováním buněk během série vegetativních dělení, přičemž dochází k symetrické změně tvaru v obou polovinách frustuly (Veselá et al. 2009).

Délka pervalvární osy se během dělení buňky také zkracuje, což je způsobeno zúžením valvárních plášťů, ačkoliv se u některých rodů zdá být konstantní (Geitler 1932).

Rychlost zkracování pervalvární osy souvisí se šířkou a počtem pásů cingula a může se lišit mezi druhy se silně vyvinutým perizoniem a druhy s redukovanými pleurami (Round et al. 1990). k poklesu objemu buňky dochází lineárně se zkrácením apikální osy (Geitler 1932). Tempo poklesu objemu je však modifikováno teplotou, dostupností křemíku a fosforu a osmotickým stresem, které ovlivňují kinetiku silicifikace a délku buněčného cyklu (Falasco & Badino 2011; Moore et al. 2017).

S postupným zmenšováním klonu dochází ke ztrátě taxonomicky podstatných struktur (Schmid 1994) a snižování komplexity, buňka se tak blíží k tvaru elipsy či kruhu (Edlund & Stoermer 1997; Geitler 1932), což naznačuje, že ontogenetické procesy tvorby valvy jsou náchylné ke změnám (Cox 2014). Počty prvků kresby schránek (strie, tečky) se nemění, a tak je počet strií na jednotku délky u malých schránek vyšší (strie jsou užší a blíže u sebe) (Geitler 1932). Existují však výjimky, kdy se během zmenšování mění hustota či periodicita strií, případně dochází k přidávání nebo ztrátám areol, což je druhově specifické a může komplikovat taxonomickou diagnostiku (Mann 1988; Round et al. 1990).

Obnovení původní, maximální velikosti buňky se děje skrze pohlavní rozmnožování. To nastane v momentě, kdy buňka dosáhne kritické minimální velikosti (Edlund & Stoermer 1997; Mann 1988), nebo je indukováno vnějšími vlivy, například vysokou koncentrací amonných kationtů (Moore et al. 2017). k dalším spouštěčům patří fotoperioda, hustota

populace, dostupnost křemíku a meziklonální signály; prahová minimální velikost je proto variabilní jak mezi druhy, tak mezi klony (Chepurnov et al. 2004; Mann 1988).

Dosažení kritické minimální velikosti buňky Geitler (1932) popisuje jako jeden ze dvou kardinálních bodů v životním cyklu rozsivek. Tím druhým je maximální velikost, které buňka dosáhne při formování auxospory. Pokud se buňka dostane pod hranici minimální velikosti, dochází k deformacím, odlišné orientaci strií a jiným morfologickým změnám, a dělí se, dokud nedojde k odumření (Geitler 1932).

Trvání reprodukční fáze se značně liší. Pohlavní rozmnožení buněk trvá 2-4 dny (Mann 1988). Gametogeneze a oplození trvá několik hodin, vývojový proces vedoucí ke vzniku nových vegetativních buněk trvá mnoho hodin až týden či víc (Chepurnov et al. 2004). Nepohlavní fáze poté trvá tak dlouho, dokud není frustula tak malá, aby indukovala fázi pohlavní (Mann 1988). To může trvat 1-2 roky, nebo i 4-6 let, v závislosti na konkrétním druhu (Jewson 1992). Délka vegetativní série je dále modulována sezónností a střídáním klidových stadií. Řada centrických rozsivek vytváří klidové spory, které přečkávají nepříznivé období, aniž by došlo k obnovení velikosti (Jewson 1992; Round et al. 1990). i v rámci jedné skupiny existuje reprodukční variabilita: některé penátní rozsivky jsou heterothalické a jiné kombinují heterothalii a homothalii (Davidovich & Bates 1998). Heterothalie umožňuje pohlavní proces, jen když jsou k dispozici kompatibilní, pohlavně odlišné gamety (Davidovich et al. 2009). U centrických rozsivek obvykle probíhá oogamie s bičíkatými spermiemi, zatímco u většiny penátních rozsivek jsou gamety nebičíkaté a páření probíhá izogamicky s amoeboidními gametami či spárováním partnerů v kontaktu buněk (Chepurnov et al. 2004; Round et al. 1990). Během sexuální fáze cyklu dojde k diferenciaci na samčí a samičí buňky. Meióza v samčím spermatogonangiu produkuje vícejaderná spermogonia, která se následně rozdělí do haploidních spermatocytů. Meióza v samičím oogoniu dá za vznik haploidnímu jádru, které je následně oplodněno bičíkatým spermatocytem skrze otvor v théce oogonia. v případě penátních rozsivek bez bičíků je přenos jádra zajištěn splýváním nebičíkatých gamet v párech buněk a následnou tvorbou zygoty (Chepurnov et al. 2004). Oplodněné oogonium nabobtná do velké auxospory (Moore et al. 2017). Auxospora může zaujímat rozměry podle Chepurnov et al. (2004) dvakrát až třikrát, podle Moore et al. (2017) třikrát až čtyřikrát větší než nepohlavní buňky, ze kterých vznikla. v ní se formují nové, iniciální théky. Ty, až na výjimky, postrádají postranní výběžky a mohou být vyklenuté (Schmid 1994). Během růstu auxospory dochází ke vzniku pásů tvořících perizonium, které stranově ohraničuje expanzi a kontroluje průměr buňky (Mann 1982).

Význam auxosporulace spočívá kromě opětovného zvětšení thék také v genetické rekombinaci. Auxospora však nepříliš často může vzniknout i procesem automixe, tedy pohlavním procesem odehrávajícím se v rámci jedné buňky (Chepurnov et al. 2004). Automiktická tvorba auxospor může probíhat dvěma způsoby. v nespárované mateřské buňce buď dojde ke splynutí dvou normálně diferencovaných gamet (pedogamie), nebo je potlačena meiotická cytokineze a dvě ze čtyř jader se spojí v neděleném protoplastu (autogamie) (Geitler 1979).

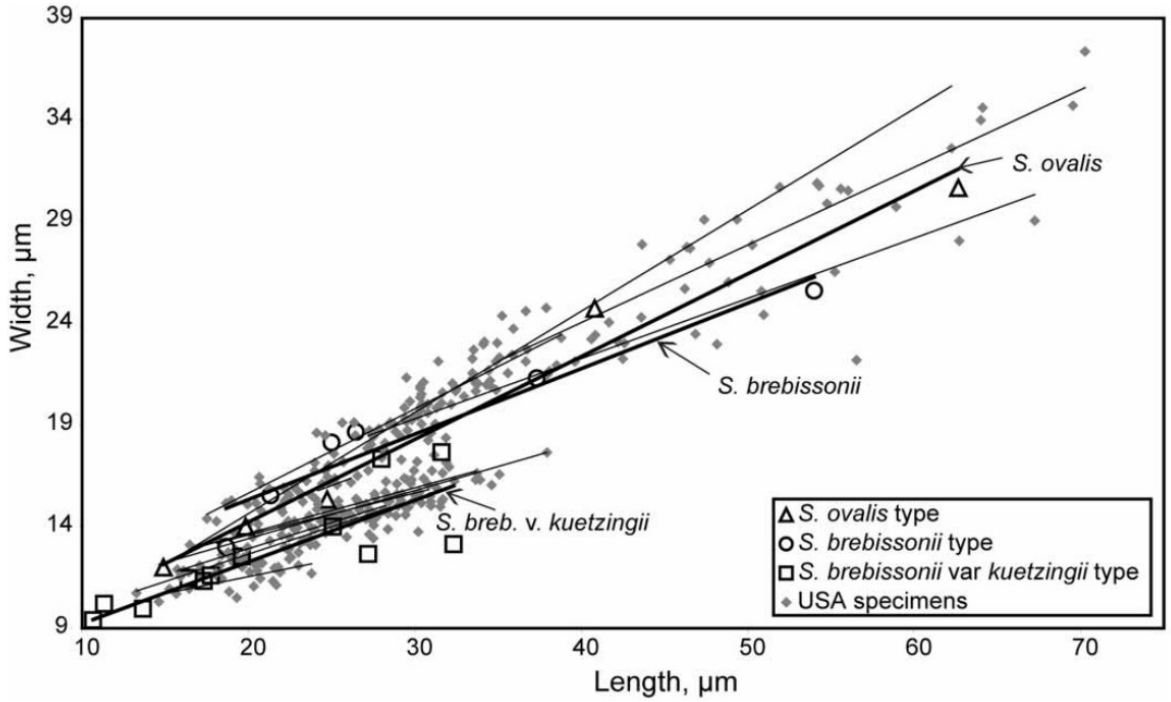
V některých případech může auxospora vznikat i nepohlavním procesem, srovnatelným s apomixií u vyšších rostlin (Chepurnov et al. 2004). Jednou variantou je haploidní partenogeneze, kdy u dvou nespárovaných gamet dochází ke vzniku haploidní auxospory, která je menší, ale dává vznik normálně organizovaným buňkám (kromě výskytu pouze jednoho chromatoforu místo dvou, Geitler, 1979). U diploidní partenogeneze dochází k situaci, kdy se diploidní vegetativní buňka (gametangium) bez předchozí meiózy nebo s aberantní meiózou přímo transformuje do auxospory, čímž dojde k obnově velikosti, ale genetická informace zůstává neměnná (Chepurnov et al. 2004). Vývoj auxospory může probíhat i přímo z vegetativní buňky, nebo nemusí docházet ke vzniku auxospory vůbec. Tento proces se pak nazývá vegetativní růst buňky. (Chepurnov et al. 2004).

Vztah velikosti a tvaru

Morfologická alometrie je chápána jako systematická kovariance mezi velikostí a tvarem, přičemž velikost je skalární veličina a tvar je definován geometricky jako velikostně očištěná vlastnost objektu (Klingenberg 2016). Tento koncept umožňuje kvantifikovat, jak se tvar frustul rozsivek mění napříč jejich životním cyklem. v případě rozsivek jde převážně o ontogenetickou alometrii navázanou na zmenšovací sérii během vegetativní fáze, nikoli na růst jako u většiny mnohobuněčných organismů (English & Potapova 2012; Woodard 2023). Kvantitativní analýza ontogenetických trajektorií tvaru může být použita jako důležitý parametr pro rozlišení druhů (English & Potapova 2012).

Během opakovaných mitotických dělení je nová polovina frustuly formována uvnitř stávající schránky, což mechanicky omezuje rozměry nově vznikající hypothéky (Edlund & Stoermer 1997; Round et al. 1990). Tato myšlenka byla publikována již v roce 1869 a praví, že původní epithéka se po vegetativním dělení stává epithékou nové buňky, a totéž se děje s hypothékou původní buňky – tedy že nově vzniká vždy menší část frustuly (Macdonald 1869; Pfitzer 1869, cit. in Harbich 2025). Po objevitelích se jev nazývá Macdonald-Pfitzerovo pravidlo. v důsledku toho populacím vegetativně se dělících buněk klesá střední velikost, při dosažení minimálního

prahu (první kardinální bod) je iniciována pohlavní reprodukce a rejuvenací přes auxosporu dochází k obnově velikosti, čímž se životní cyklus uzavírá (Geitler 1932; Chepurnov et al. 2004). Zmenšování nebývá izometrické. Již raná literatura uváděla, že s poklesem velikosti se obrysy valv zjednodušují a stávají se více eliptickými až cirkulárními, a apikální osa (délka) se oproti transapikální ose (šířce) zkracuje rychleji (Geitler 1932). Obrázek 3 ukazuje trend ontogenetické alometrie a rozdílné sklony přímek u jednotlivých druhů (English & Potapova 2012).



Obrázek 3: Graf délky (x) a šířky (y) pro komplex druhů Surirella ovalis–S. brebissonii. Regresní přímky představují trendy ontogenetické alometrie v jednotlivých populacích. Exempláře z typových populací jsou znázorněny nevyplněnými tvary (English & Potapova 2012).

Pokud se organismus zmenšuje nebo roste izometricky (tj. jeho tvar a proporce zůstávají neměnné), pak se jeho objem mění úměrně s povrchovou plochou umocněnou na druhou třetinu (Bonner & McMahon 1983, cit. in Woodard 2023). Rozsivky tak skrze své alometrické zmenšování regulují poměr povrchu k objemu schránky, jejich valvy se cirkularizují a mění se tok látek mezi buňkou a prostředím (Woodard 2023).

Tvorba valvy je sekvenční (Mann 1981), probíhá v těsném kontaktu s parentálními strukturami, což umožňuje přenos drobných odchylek mezi generacemi bez zásahu genetiky („strukturální dědičnost“, Mann 1994) – parentální buňka při vegetativním dělení udává tvar budoucí hypovalvy (Woodard 2023). Tyto jevy mají praktický dopad na určování druhů, protože

konkrétní velikostní stadium a nahromaděné odchylky mohou skrýt taxonomicky významné znaky a vést k nesprávné determinaci (Edgar et al. 2015; Schmid 1994; Veselá et al. 2009).

Kryptická diverzita a alometrické řady v taxonomii rozsivek

Morfologická variabilita pozorovaná u rozsivek nemusí vždy znamenat pouze environmentální odezvu, ale může poukazovat i na kryptickou diverzitu. U druhů jako *Navicula pupula* byla v jedné lokalitě zjištěna vysoká míra morfologické variability (liší se vzorem striace, rozsahem velikostí, tvarem a alometrickou řadou), která vede k diferenciaci do šesti morfologických skupin, vysvětlením je právě kryptická diverzita (Mann 1988) a skupiny byly následně popsány jako šest kryptických druhů (Mann et al. 2004). Stejně tak i formy *N. cuspidata* (*var. cuspidata* a *var. ambigua*), které vykazují reprodukční izolaci a odlišné chování při pohlavním procesu, indikují kryptickou diverzitu (Mann 1988). Stejnou nejednoznačnost taxonomického zařazení bylo potřeba vyřešit u rozsivky *Pinnunavis edkuensis*, u které bylo nejednoznačně popsáno mnoho morfologických proměnných a bylo tak potřeba stanovit lektotyp, což se podařilo právě skrze morfometrickou analýzu kontinuálních znaků (Edgar et al. 2015). *Pseudo-nitzschia pungens* byla studována ohledně genetických toků, které mezi třemi nalezenými typy existovaly, avšak mezi dvěma z nich byla reprodukční bariéra bez nalezených morfologických odlišností. To může potenciálně podporovat diferenciaci a následně speciaci (Kim et al. 2020).

Morfologická variabilita: vlivy prostředí a deformace

Rozsivky jsou ubikvitární a nalezneme je v jakémkoliv habitatu, kde je přítomna voda i světlo (přičemž jsou schopny dominovat i za nízkého osvětlení, Smetacek 1999, jelikož mají nejnižší konstantu polonasycení pro světlo, Litchman et al. 2006) a citlivě reagují na změny v celém rozsahu environmentálních proměnných (Smol & Stoermer 2004; Whitton & Kelly 1995), stejně jako jiná protista s křemičitou schránkou (Preisig 1994). Jejich schopnost poskytovat ucelené hodnocení environmentálních podmínek ve vodních tocích, které jsou proměnlivé v čase i prostoru (Smol & Stoermer 2004), je činí efektivními a spolehlivými indikátorovými druhy (Kelly et al. 2008). Díky krátké generační době mohou rozsivky poskytovat rychlou zpětnou vazbu ohledně obnovy stanoviště či narůstajícím znečištění (Smol & Stoermer 2004).

Polymorfismus a deformace

Polymorfismus představuje adaptivní změnu tvaru v reakci na environmentální faktory (Liao et al. 2025). Recentní studie zaměřená na korelaci tvaru a podmínek prostředí rozděluje nalezené rozsivky podle tvarů na oblé, protáhlé a kompaktní. Ukazuje, že výskyt oblých druhů

má výraznou pozitivní korelaci se salinitou, výskyt protáhlých rozsivek koreluje s hloubkou a s koncentrací rozpuštěného křemíku, zatímco kompaktní tvary vykazovaly nejmenší míru korelace s environmentálními faktory (kromě slabé pozitivní korelace s teplotou) (Mao et al. 2025). Klasickým příkladem využití těchto poznatků je použití rozsivek jakožto paleoenvironmentálních indikátorů. Konkrétním příkladem je druh *Eucampia antarctica*, kde jednotlivé morfotypy signalizují oceánografické podmínky (Allen 2014; Ishino et al. 2025): menší valvy s asymetrickými výrůstky jsou typické pro morfotyp teplejších subarktických vod, větší valvy se symetrickými elevacemi poukazují na výskyt v chladnějších pásmech arktických oblastí.

Fenotypová plasticita dovoluje penátním rozsivkám měnit poměr mezi délkou a šířkou a těm centrickým umožní zvětšit průměr, zatímco zachovává obrys valvy (Falasco & Badino 2011).

Na rozdíl od polymorfismu jsou morfologické deformace, abnormality či teratologie neadaptivními formami (Falasco et al. 2009a). Tyto formy jsou považovány za potenciální indikátory toxicity nebo environmentálního stresu, a to jak časové (akutní i chronický, Falasco & Badino 2011), tak kvantitativní. Může se také stát, že je deformovaná buňka považována za nový taxon, či že je potenciální nový taxon zaměněn za deformitu známého taxonu (Falasco & Badino 2011). Pro účely indikace musí druh produkovat deformované morfotypy jako odpověď na unikátní příčinu a tato odpověď musí být opakovaná (Falasco et al. 2009a).

Hlavními příčinami malformací jsou podle Falasco, Bona, Badino, et al. (2009): UV záření, mechanické příčiny, salinita, koncentrace živin, umělé růstové podmínky a těžké kovy a toxické sloučeniny. Citlivými indikátory znečištění těžkými kovy jsou například druhy *Achnanthidium minutissimum*, *Diatoma vulgaris*, *Fragilaria gracilis*, *F. rumpens*, *F. crotonensis* a *F. tenera*, zatímco *Achnanthidium pyrenaicum* ukazuje na přítomnost toxických sloučenin, například pesticidů (Falasco et al. 2009a). Deformace se projevují širokou škálou defektů, často zahrnujících ztrátu symetrie, abnormální obrys (ohnutý, zduřelý) nebo nepravidelný vzor strií (Falasco et al. 2009a). *Nitzschia* například tvoří abnormální raphe, mění strukturu pórů a spojuje či větví přepážky (Falasco et al. 2009b). Existuje hypotéza, že čím komplexnější ornamentace valvy, tím více teratologií se může vyvinout (Granetti 1975a cit. in Falasco et al. 2009b). Abnormality rozsivkových frustul by se daly podle Falasco et al. 2009a řadit do několika hlavních kategorií: deformace obrysu valvy (např. ztráta symetrie, pětiúhelníkový, ledvinovitý nebo bumerangový tvar, vroubkování); změny podélné a centrální oblasti (např. abnormálně velká eliptická oblast, posunutý nebo dvojitý centrální uzlík, ztráta polárního uzlíku); atypický systém raphe (rozdělený, zvlněný, fragmentovaný, otočený, dvojitý nebo chybějící);

abnormální striace a areolace (např. více orientačních center, ztráta příčných žeber, neuspořádaný tvar areol); atypický systém kanálků raphe (neuspořádané a prodloužené fibuly, deformovaný a zakřivený kanál, abnormální stigma); a neobvyklá konfigurace kolonií.

Díky spolehlivosti a citlivosti začíná být využití rozsivek jakožto indikátorů parametrů prostředí postupně implementováno do legislativ evropských zemí (Szczepocka & Żelazna-Wieczorek 2018), mohou hrát významnou roli v oblasti forenzních metod (Bešta et al. 2025; Tambuzzi et al. 2024) a díky dobře fosilizující schránce i jako paleoenvironmentální indikátory (Smol & Stoermer 2004; Cox 2014). U druhů jako je *Eucampia antarctica* (využívaná právě jako paleoenvironmentální indikátor) je možné dokonce i automatické rozpoznávání a klasifikace pomocí metod hlubokého učení (deep learning) k určení oceánografických podmínek (Ishino et al. 2025).

Environmentální faktory

Vliv environmentálních faktorů na morfologii rozsivek je komplexní a projevuje se v široké škále adaptivních i neadaptivních reakcí. Rozsivky, jakožto všudypřítomné a ekologicky významné organismy, reagují na různé podmínky prostředí. Tyto faktory modifikují jak tempo a charakter zmenšovací série, tak i pravděpodobnost a načasování obnovy velikosti prostřednictvím auxosporulace. Kromě přímého ovlivnění růstu a metabolismu mohou mít environmentální stresory dopady vedoucí k akumulaci morfologických deviací v průběhu pokračujícího vegetativního dělení (Schmid 1994).

1) Stres z nedostupnosti křemičitanů a přítomnost stopových kovů: Bylo prokázáno, že limitace $Si(OH)_4$ prodlužuje (zpomaluje) buněčný cyklus (Brzezinski 1992), mění chemické složení buněk, působí na metabolismus změnou rychlosti syntézy lipidů a sacharidů (Harrison et al. 1977) a může ovlivnit morfogenezi frustul, včetně tloušťky a jemných prvků ultrastruktury (Harrison et al. 1977). Limitace křemíkem vedla u tří studovaných druhů Harrison et al. (1977) ke snížení objemu buněk, primárně kvůli snížení šířky buňky. Buňky rostoucí v prostředí, kde byl křemík limitujícím prvkem, měly nejvyšší poměr povrchu k objemu. Toto zvýšení poměru povrch:objem může být adaptací, která pomáhá buňkám přijímat živiny v prostředích s jejich nízkou koncentrací.

Dostupnost železa moduluje silicifikaci a jeho limitace až třikrát zvyšuje poměr příjmu Si:N v růstu populací (Hutchins & Bruland 1998), což se odráží v hmotnosti schránek a velikostně–tvarových poměrech. Využití křemičitanů (H_2SiO_3) totiž není regulováno dostupností železa do takové míry, do jaké je regulován příjem dusičnanu (NO_3^-). Limitace železem tedy snižuje

asimilaci dusíku ve formě NO_3^-, čímž se zvyšuje celkový poměr Si:N (Hutchins & Bruland 1998). Buňky jsou také robustnější, těžší a rychleji klesají ve vodním sloupci (Hutchins & Bruland 1998).

2) Teplota a stratifikace: Dlouhodobé záznamy ve studii Bramburger et al. (2017) ukazují zmenšování buněčné velikosti v rámci druhů ve vztahu k oteplování a změnám stratifikace. U některých jezer byl doložen posun k menším jedincům v rámci téže populace, u jiných jezer tomu bylo naopak. To svědčí o složitosti interakcí a dalších stresorech, jako je například eutrofizace. Oteplování povrchových vod vede k delšímu a intenzivnějšímu období stratifikace (vrstvení vodního sloupce, Bramburger et al. 2017), silné promíchávání vrstev je typické pro chladnější, méně stratifikované podmínky (Rühland et al. 2015). Hloubka jarního míchání determinuje obsah dusíku v eufotické zóně (Winder et al. 2008). Hustotní gradienty mezi epilimniem a spodními vrstvami se stávají strmějšími, což vede ke zvýšené míře klesání velkých buněk ke dnu (Bramburger et al. 2017). Malé buňky mají vyšší poměry povrchu k objemu, což jim umožňuje účinněji odolávat klesání, udržovat vertikální pozici (Bramburger et al. 2017) a disponují účinnějším příjmem živin (Litchman et al. 2006). Rozsivky tak mohou být lokálně výjimkou z obecného „temperature–size rule“, které říká, že organismus v teplejších podmínkách dorůstá menších rozměrů (Angilletta & Dunham 2003). Zdála by se býti aplikovatelná teorie, že globální oteplování tedy zvýhodňuje menší vzrůst (O'Gorman et al. 2017), respektive že budou zvýhodněny malé buňky (k čemuž i dochází, např. Winder et al., 2008), ale změny velikosti druhů se vždy neshodují s očekávaným směrem vývoje (Bramburger et al. 2017; O'Gorman et al. 2017).

3) Světelný režim: Intenzita, fotoperioda a světelné spektrum mohou působit jako exogenní spouštěč pohlavního rozmnožování. Mají tak společně se zmenšenou velikostí buňky pod prahovou hodnotu vliv na frekvenci auxosporulace i při nedosažení kritické velikosti buňky (Mouget et al. 2009). Prahová velikost gametangia, které vstupuje do pohlavního procesu, se liší mezi populacemi (Mann et al. 2004). Vysoké ozáření a dlouhá fotoperioda mohou pohlavní proces potlačit, ke tvorbě auxospor dochází zřídkakdy v kontinuálním osvětlení, nikdy ve tmě a nejvíce při nízkém ozáření, krátkých fotoperiodách a u červeného světla (Mouget et al. 2009). Častější pohlavní proces a obnovování velikosti buněk zvyšuje průměrnou velikost buněk v populaci (Mouget et al. 2009).

4) Chemie uhlíkového systému a pH: Kinetika morfogeneze valvy, přinejmenším v jejích počátečních fázích, závisí na pH (Hervé et al. 2012). Kyselé podmínky mění dynamiku expanze váčků, ve kterých probíhá polymerace křemíku, a pravděpodobně i vnitřní pH v samotných

SDV (Hervé et al. 2012). Vnější pH má přímý vliv na vnitřní pH, acidifikace prostředí proto indukuje intracelulární acidózu (Hervé et al. 2012). Reakce na acidifikaci je ale druhově specifická, některé taxony na ni nereagují, jiné reagují zmíněnými změnami v silicifikaci a abundanci buněk (Petrou et al. 2019). U *Thalassiosira weissflogii* docházelo při optimálním pH k rychlejší expanzi SDV a ke vzniku větších nanopórů. Pokud byla rovnováha pH narušena, biomineralizace byla pomalejší, ukládalo se víc křemíku a vznikaly menší póry (Hervé et al. 2012). v kontrastu s tímto tvrzením je informace, že dochází ke snížení míry ukládaného křemíku na úrovni celého společenstva, a to jak v kyselém (Petrou et al. 2019), tak v zásaditém prostředí (Zepernick et al. 2021). Vliv pH na rozměry valv a jejich škálování je tedy naprosto minimální (Hervé et al. 2012).

5) Salinita a iontové složení: Osmotický tlak a salinita jsou významné faktory, které prokazatelně ovlivňují obrysy a morfologii valv rozsivek, a to jak v podmínkách umělých kultur, tak v přirozeném prostředí (Håkansson & Chepurnov 1999). Salinita může být indikována teratologickými formami rozsivkových frustul (Falasco et al. 2009b). Zvýšená salinita, tj. vyšší iontová síla prostředí, zvyšuje osmotický tlak a může během morfogeneze křemičité stěny působit jako mikrotubulární jed – výsledkem jsou abnormity obrysu valvy, změny striačního vzoru a poruchy raphe (Schmid 1980 v Falasco et al. 2009b). Současně bylo prokázáno, že mikrotubuly nejsou přímo zapojeny do kroků metabolismu křemíku vedoucích ke vzniku frustul, avšak i tak se objevují zásadní abnormality symetrie a struktury mineralizovaných schránek (Blank & Sullivan 1983). Předpokládá se, že abnormálně malá velikost buněk narušuje mikrotubulární systém a způsobuje tak podobné deformace, jako mikrotubulární jedy (Estes & Dute 1994). Naopak při snížení salinity pod optimum byly popsány změny tvaru a vzoru areol, zkosené centrum silicifikace a snížení průměru valv (Estes & Dute 1994).

Cyclotella meneghiniana je euryhalinní druh vyskytující se ve sladkých, brakických i slaných vodách (Guiry 2024). Za těchto podmínek může zvýšená salinita u *C. meneghiniana* indukovat auxosporulaci a tím vyvolat rejuvenaci buněk (Håkansson & Chepurnov 1999). Podle jedné hypotézy mohou specifické environmentální podmínky, včetně osmotického stresu během tvorby auxospor, indukovat morfologické změny, které se následně přenášejí do populace vegetativní reprodukcí (Lavoie et al. 2017). v odlišných případech byly krátké buňky v kombinaci s abnormalitami (např. dvojité raphe) považovány za stav, kdy linie po inhibici auxosporulace překročily dolní velikostní limit pro sexuální reprodukci a směřovaly k zániku (Estes & Dute 1994).

6) Hydrodynamika a mechanické síly: Turbulence a smykové napětí prokazatelně modifikují délku řetízků u rozsivek tvořících řetízky, např. *Chaetoceros decipiens* (Dell'Aquila et al. 2017). Průměrná délka kolonie s věkem klesá, v turbulentních podmínkách je však tento pokles výrazně pomalejší (Dell'Aquila et al. 2017). Míchání buněk v kultuře odkládá pohlavní cyklus. Pokud k míchání nedochází, může dojít například k usazování, a tak se sníží vzdálenosti mezi buňkami, zvýší se hustota populace (Scalco et al. 2014). Při expozici proudění dochází u rigidních řetězců (např. *Skeletonema costatum*) k předpovídatelné rotaci (Karp-Boss & Jumars 1998), přičemž rigidita buňkám poskytuje výhodu v podobě vyšších příjmů živin (Musielak et al. 2009). Doba rotace u rigidních sféroidů se zvyšuje s rostoucím poměrem nejdelší a nejkratší osy (Karp-Boss & Jumars 1998). Rotační pohyb flexibilních vláken (např. *Thalassiosira nordenskioeldii*) se podobá spíše chování pružných vláken, protože se při rotaci ohýbají a deformují, ale vlákna jsou odolnější vůči přetržení (Karp-Boss & Jumars 1998). Mechanické síly tedy selektivně zvýhodňují určité kombinace velikosti a tvaru v daném hydrodynamickém režimu.

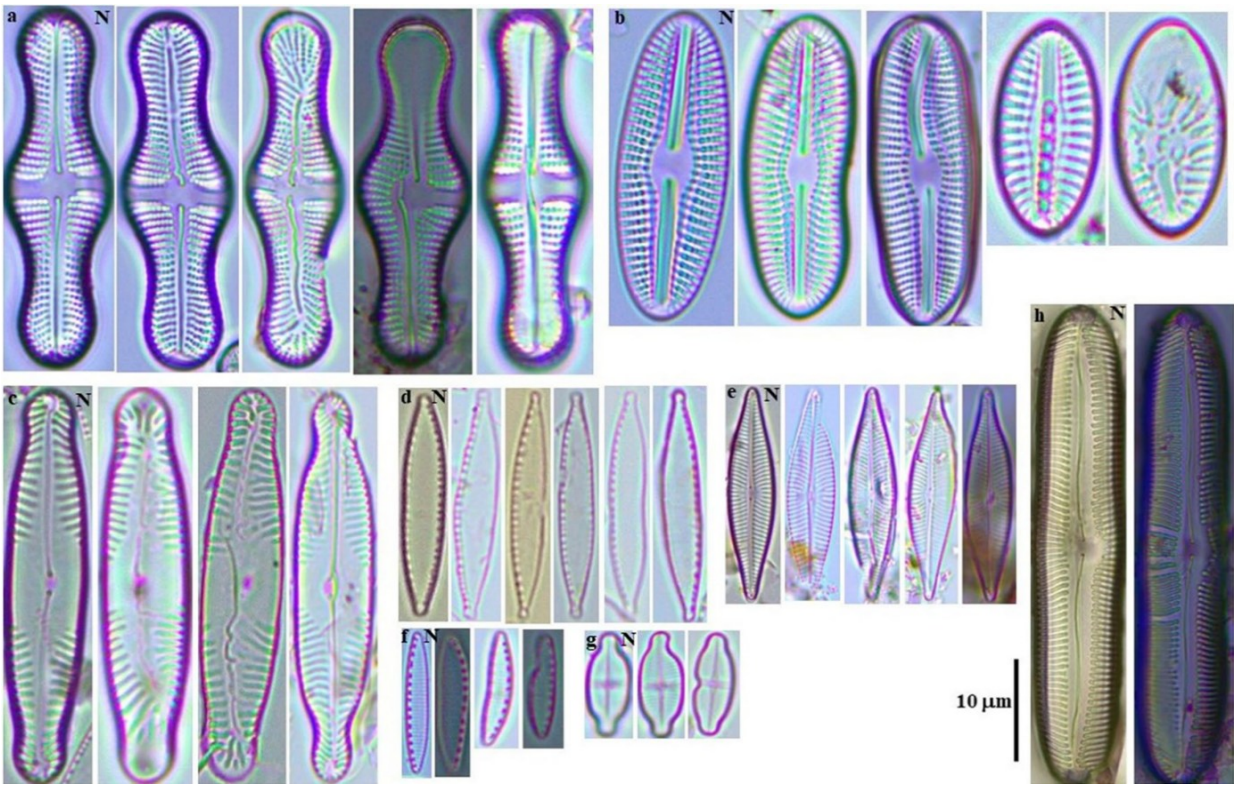
7) Hustota populace: Pohlavní rozmnožování probíhá u *Pseudo-nitzschia multistriata* u buněk, které jsou v exponenciální fázi růstu. v post-exponenciální či stacionární fázi sice vznikají gamety, ale nedojde ke vzniku auxospor (Scalco et al. 2014). Pro pohlavní proces je také potřeba dosáhnout prahové koncentrace buněk, dostačující hustoty populace (Scalco et al. 2014), a to z důvodu produkce feromonů, které u buněk blížících se kritické velikosti prioritizují hledání vhodného partnera (mating type + nebo −) před hledáním živin (Bondoc et al. 2019). Kritická velikost je tedy nutná, avšak meióza je zcela podřízena výskytu feromonů (Moeys et al. 2016).

8) Dlouhodobé klimatické a trofické změny: Při nižším obsahu živin začnou buňky dříve preferovat pohlavní proces. Když je živin málo, buňka volí sex při vyšších velikostech. To ukazuje, že kritická velikost pro pohlavní proces je kontextuálně závislá (Bondoc et al. 2019). Malá velikost buněk poskytuje konkurenční výhodu při nedostatku živin, protože malé buňky mají vysoký poměr plochy k objemu a tím i efektivnější příjem živin (Litchman et al. 2009; Winder et al. 2008). Objem buněk řas je pozitivně spojen s koncentracemi živin. Vyšší koncentrace živin (např. v důsledku eutrofizace) mohou podporovat větší buňky (Bramburger et al. 2017).

Paleolimnologické a monitoringové studie ze soustavy Velkých jezer ukázaly v průběhu 20. století pokles průměrné velikosti buněk. Pokles je vysvětlován dvěma mechanismy: demografickým posunem, tedy vnitrodruhovým zmenšením buněk v důsledku prodloužené otevřené vodní sezóny umožňující více kol nepohlavního dělení, a komunitním posunem

směrem k dominanci menších druhů, zejména z komplexu *Cyclotella sensu lato* (Bramburger et al. 2017). Oba procesy časově korelují se zvyšujícími se teplotami vzduchu i vody, delší periodou bez ledu a zesílenou stratifikací (Reavie et al. 2017).

9) Prostředí zatížené těžkými kovy: Těžké kovy jsou nejčastějším teratogenem (Cantonati et al. 2014). Velmi odolnou rozsivkou vůči vlivu těžkých kovů je *Achnanthidium minutissimum* (Cantonati et al. 2014). Obrázek 4 ukazuje deformity rozsivkových frustul po expozici podmínkám s těžkými kovy.



Obrázek 4: Deformované schránky rozsivek vystavených těžkým kovům (Negi et al. 2023).

Legenda: a Achnanthes, b Diploneis, c Pinnularia, d Nitzschia, e Navicula, f Nitzschia, g Gogorevia, h Caloneis. „N" značí normální frustulu, zbytek je deformovaný.

Arsenát je analogem fosfátu a rozsivky jej mohou přijímat prostřednictvím stejných transportních mechanismů, což způsobuje jeho toxicitu (Barral-Fraga et al. 2016). Populace rozsivek vystavené vlivům arsenu vykazovaly výrazné zmenšení buněk, což může být způsobeno častějším dělením ve stresových podmínkách (Barral-Fraga et al. 2016). Stejný jev byl pozorován i u rozsivek na lokalitách znečištěných mědí, nejvíce konkrétně u *Achnanthidium minutissimum* (Pandey & Bergey 2016). Měď indukuje deformity už při nízkých koncentracích a spolu se zinkem a antimonem způsobuje teratologie i u druhu *Achnanthidium minutissimum*, který je vůči účinkům kovů odolný (Cantonati et al. 2014). U arsenem znečištěných lokalit byl pozorován nárůst abundance *Ulnaria ulna* a *Achnanthidium*

minutissimum (Barral-Fraga et al. 2016), zatímco výrazné deformity postihly rody *Diploneis* a *Pinnularia* (Negi et al. 2023).

Zinek způsobuje deformity raphe méně často než měď (Pandey & Bergey 2016), převládají deformity obrysu a abnormální striace, stejně jako u železa (Negi et al. 2023). Kadmium naopak indukuje převážně deformaci raphe a striace (Tiam et al. 2019). Expozice antimonu vede k ohybu obou konců frustuly (Cantonati et al. 2014). Rtuť vede k teratologiím na úrovni obrysu, striace i raphe (Negi et al. 2023).

Důsledkem uvedených environmentálních vlivů na morfologii rozsivek je komplexní modulace jak adaptivních polymorfismů, tak neadaptivních teratologií. Tyto faktory nejenže přímo ovlivňují proces silicifikace a jemnou architekturu frustul, ale také zásadním způsobem modifikují průběh zmenšovací série a ovlivňují pravděpodobnost a načasování auxosporulace. v konečném důsledku tak environmentální proměnné formují alometrické trajektorie napříč generacemi, což má klíčové implikace pro ekologickou indikaci, taxonomii a paleoenvironmentální rekonstrukce (Cox 2014; Smol & Stoermer 2004). Chápání těchto mechanismů je proto nezbytné pro správnou interpretaci morfologických dat a odlišení geneticky podmíněných tvarových rozdílů od fenotypové plasticity a stresových odpovědí.

Závěr

Morfologická alometrie rozsivek byla v předložené práci vyložena jako inherentní důsledek jejich životního cyklu a současně jako citlivá odezva na podmínky prostředí. Zmenšovací série nepohlavních dělení snižuje absolutní rozměry buněk a systematicky mění proporce frustuly. Alometrické trajektorie tvaru byly v dostupné literatuře opakovaně popsány jako nelineární, přičemž v blízkosti minimálních velikostí se objevují prahové jevy související s indukcí sexuální reprodukce. U penátních forem převládá trend rychlejšího zkracování apikální osy v porovnání s osou transapikální, což vede k relativně širším malým frustulám. U centrických rozsivek jsou změny poměru hlavních os méně výrazné, avšak druhově specifické. Do alometrie se promítá i pervalvární rozměr, jehož dynamika souvisí s organizací cingula a perizonia.

Vnější prostředí moduluje jak tempo zmenšování, tak jemnou architekturu křemičité stěny. Limitace křemíku a živin mění kinetiku silicifikace i rozměry buněk, dostupnost železa ovlivňuje poměry prvků a robustnost schránek. Světelný režim a fotoperioda působí jako exogenní spouštěče sexuální fáze, čímž nepřímo regulují obnovu velikosti a velikostní strukturu populací. Acidobazické poměry se odrážejí v rychlosti expanze silicifikačních vezikul a ve velikosti nanopórů, zatímco salinita a osmotický stres jsou spojeny s poruchami symetrie a striace. Hydrodynamické síly selektivně zvýhodňují určité kombinace velikosti a tvaru a mohou měnit délku řetízků u koloniálních druhů. Hustota populace a feromonální signalizace determinují pravděpodobnost pohlavního procesu, a tím i frekvenci rejuvenace. Dlouhodobé klimatické a trofické změny vedou jak k vnitrodruhovým posunům velikosti přes více kol nepohlavního dělení, tak ke změnám v druhovém složení směrem k menším formám. Zvláštní skupinu představují těžké kovy a další toxické látky, které vyvolávají výrazné neadaptivní teratologie.

Popsané vzorce mají bezprostřední dopady na taxonomii a interpretaci environmentálních dat. Identifikace založená pouze na statických znacích je zatížena zkreslením, není-li kontrolována velikostní fáze. Fenotypová plasticita a akumulace deviací v průběhu zmenšovací série zvyšují riziko záměny teratologických morfotypů za odlišné taxony, a naopak mohou zastřít kryptickou diverzitu. Pro bioindikační využití je nezbytné oddělit alometrickou komponentu tvarové variability od skutečných environmentálních signálů a systematicky zahrnovat informaci o velikostní struktuře populací.

Geometrická morfometrika se ukázala jako vhodný nástroj k objektivnímu zachycení tvaru a jeho změn napříč životním cyklem. Její využití umožňuje kvantifikovat jak symetrické,

tak asymetrické komponenty variability a testovat alometrické vztahy. Perspektivní je propojení 2D morfometriky s 3D obrazovými technikami, s automatizovanou segmentací a klasifikací založenou na metodách strojového učení. Další pokrok lze očekávat z dlouhodobých experimentů sledujících celé klonální řady přes několik úplných zmenšovacích cyklů v kombinaci s řízenými environmentálními manipulacemi a pravidelně indukovanou pohlavní fází. v monitoringu vodních ekosystémů by měly být standardně reportovány velikostní distribuce a metriky alometrie cílových taxonů. Bioindikační indexy by měly být kalibrovány na fázi životního cyklu a na pravděpodobnost výskytu teratologií v daném stresovém režimu.

Při rozlišování plasticity od teratologií poskytují rozsivky spolehlivý nástroj jak pro taxonomii a systémovou biologii, tak pro bioindikaci, paleorekonstrukce a aplikace ve forenzní praxi. Standardizované metodiky a experimenty zaměřené na příčinné vztahy umožní zpřesnit interpretace a rozšířit využitelnost rozsivek napříč vědními i aplikovanými oblastmi.

Bibliografie

Aitken, Zachary H., Shi Luo, Stephanie N. Reynolds, Christian Thaulow, & Julia R. Greer. 2016. 'Microstructure Provides Insights into Evolutionary Design and Resilience of *Coscinodiscus Sp.* Frustule'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (8): 2017–22. https://doi.org/10.1073/pnas.1519790113.

Allen, Claire S. 2014. 'Proxy Development: A New Facet of Morphological Diversity in the Marine Diatom *Eucampia Antarctica* (Castracane) Mangin'. *Journal of Micropalaeontology* 33 (2): 131–42. https://doi.org/10.1144/jmpaleo2013-025.

Angilletta, Michael J., & Arthur E. Dunham. 2003. 'The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General'. *The American Naturalist* 162 (3): 332–42. https://doi.org/10.1086/377187.

Azam, Farooq, Barbara B. Hemmingsen, & Benjamin E. Volcani. 1974. 'Role of Silicon in Diatom Metabolism: V. Silicic Acid Transport and Metabolism in the Heterotrophic Diatom *Nitzschia alba*'. *Archives of Microbiology* 97 (1): 103–14. https://doi.org/10.1007/BF00403050.

Barral-Fraga, Laura, Soizic Morin, Marona D. M. Rovira, Gemma Urrea, Kit Magellan, & Helena Guasch. 2016. 'Short-Term Arsenic Exposure Reduces Diatom Cell Size in Biofilm Communities'. *Environmental Science and Pollution Research International* 23 (5): 4257–70. https://doi.org/10.1007/s11356-015-4894-8.

Bešta, Tomáš, Hana Hamrová, Petr Tomášek, et al. 2025. 'HNO3-PCF: A New Lossless Light Microscopy Method for Forensic Diatom Drowning Analysis'. *Forensic Science International* 370 (May): 112449. https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2025.112449.

Blank, Gregory S., & Cornelius W. Sullivan. 1983. 'Diatom Mineralization of Silicic Acid. Vi. The Effects of Microtubule Inhibitors on Silicic Acid Metabolism in *Navicula saprophila*'. *Journal of Phycology* 19 (1): 39–44. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1983.00039.x.

Bondoc, Karen Grace V, Christine Lembke, Stefan N Lang, et al. 2019. 'Decision-Making of the Benthic Diatom *Seminavis robusta* Searching for Inorganic Nutrients and

Pheromones'. *The ISME Journal* 13 (2): 537–46. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0299-2.

Bonner, John Tyler, & Thomas A. McMahon. 1983. *On Size and Life*. Scientific American Library New York.

Bramburger, A.J., E.D. Reavie, G.V. Sgro, L.R. Estepp, V.L. Shaw Chraïbi, & R.W. Pillsbury. 2017. 'Decreases in Diatom Cell Size during the 20th Century in the Laurentian Great Lakes: A Response to Warming Waters?' *Journal of Plankton Research* 39 (2): 199–210. https://doi.org/10.1093/plankt/fbx009.

Brzezinski, Mark A. 1992. 'Cell-Cycle Effects on the Kinetics of Silicic Acid Uptake and Resource Competition among Diatoms'. *Journal of Plankton Research* 14 (11): 1511–39. https://doi.org/10.1093/plankt/14.11.1511.

Cantonati, Marco, Nicola Angeli, Laura Virtanen, et al. 2014. 'Achnanthidium Minutissimum (Bacillariophyta) Valve Deformities as Indicators of Metal Enrichment in Diverse Widely-Distributed Freshwater Habitats'. *The Science of the Total Environment* 475 (March): 201–15. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.10.018.

Chepurnov, Victor A., David G. Mann, Koen Sabbe, & Wim Vyverman. 2004. 'Experimental Studies on Sexual Reproduction in Diatoms'. In *International Review of Cytology*, vol. 237. Elsevier. https://doi.org/10.1016/S0074-7696(04)37003-8.

Cox, Eileen J. 2014. 'Diatom Identification in the Face of Changing Species Concepts and Evidence of Phenotypic Plasticity'. *Journal of Micropalaeontology* 33 (2): 111–20. https://doi.org/10.1144/jmpaleo2014-014.

Davidovich, Nickolai A., & Stephen S. Bates. 1998. 'Sexual Reproduction in the Pennate Diatoms *Pseudo-Nitzschia multiseries* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae)'. *Journal of Phycology* 34 (1): 126–37. https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340126.x.

Davidovich, Nickolai A., Jean-Luc Mouget, & Pierre Gaudin. 2009. 'Heterothallism in the Pennate Diatom *Haslea Ostrearia* (Bacillariophyta)'. *European Journal of Phycology* 44 (2): 251–61. https://doi.org/10.1080/09670260802710301.

Dell'Aquila, Gianluca, Maria I. Ferrante, Marco Gherardi, et al. 2017. 'Nutrient Consumption and Chain Tuning in Diatoms Exposed to Storm-like Turbulence'. *Scientific Reports* 7 (May): 1828. https://doi.org/10.1038/s41598-017-02084-6.

Denys, Luc, Koenraad Muylaert, Kurt Krammer, Ton Joosten, Michael Reid, & Patrick Rioual. 2003. '*Aulacoseira subborealis* Stat. Nov. (Bacillariophyceae): A Common but Neglected Plankton Diatom'. *Nova Hedwigia* 77 (3): 407–27. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2003/0077-0407.

Desclés, Julien, Mathieu Vartanian, Abdeslam El Harrak, et al. 2007. 'New Tools for Labeling Silica in Living Diatoms'. *New Phytologist*, 3, no. 177 (December): 822–29.

Edgar, Robert K., Amal I. Saleh, & Stacy M. Edgar. 2015. 'A Morphometric Diagnosis Using Continuous Characters of *Pinnunavis edkuensis,* Sp. Nov. (Bacillariophyta: Bacillariophyceae), a Brackish-Marine Species from Egypt'. *Phytotaxa* 212 (1): 1. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.212.1.1.

Edlund, Mark B., & Eugene F. Stoermer. 1997. 'Ecological, Evolutionary, and Systematic Significance of Diatom Life Histories'. *Journal of Phycology* 33 (6): 897–918. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1997.00897.x.

English, Jonathan David, & Marina G. Potapova. 2012. 'Ontogenetic and Interspecific Valve Shape Variation in the Pinnatae Group of the Genus *Surirella* and the Description of *S. lacrimula sp. nov.*' *Diatom Research* 27 (1): 9–27. https://doi.org/10.1080/0269249X.2011.642950.

Estes, A., & R. R. Dute. 1994. 'Valve Abnormalities in Diatom Clones Maintained in Long-Term Culture'. *Diatom Research* 9 (2): 249–58. https://doi.org/10.1080/0269249X.1994.9705305.

Falasco, Elisa, & Guido Badino. 2011. 'The Role of Environmental Factors in Shaping Diatom Frustule: Morphological Plasticity and Teratological Forms'. In *Diatoms: Ecology and Life Cycle*.

Falasco, Elisa, Francesca Bona, Guido Badino, Lucien Hoffmann, & Luc Ector. 2009a. 'Diatom Teratological Forms and Environmental Alterations: A Review'. *Hydrobiologia* 623 (1): 1–35. https://doi.org/10.1007/s10750-008-9687-3.

Falasco, Elisa, Francesca Bona, Marco Ginepro, Daša Hlúbiková, Lucien Hoffmann, & Luc Ector. 2009b. 'Morphological Abnormalities of Diatom Silica Walls in Relation to Heavy Metal Contamination and Artificial Growth Conditions'. *Hydrobiologia* 35 (5). https://doi.org/10.4314/wsa.v35i5.49185.

Geitler, Lothar. 1932. 'Der Formwechesel der pennaten Diatomeen (Kieselagen).' *Archiv für Protistenkunde* 78: 1–226.

Geitler, Lothar. 1979. 'On Some Peculiarities in the Life History of Pennate Diatoms Hitherto Overlooked'. *American Journal of Botany* 66 (1): 91–97. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1979.tb06198.x.

Granetti, B. 1975. Alcune Forme Teratologiche Comparse in Colture Di *Nitzschia denticula Grun.*

Guiry, M. D. 2024. 'AlgaeBase'. *World-Wide Electronic Publication*, July 11. https://www.algaebase.org.

Håkansson, Hannelore, & Victor Chepurnov. 1999. 'A Study of Variation in Valve Morphology of the Diatom *Cyclotella meneghiniana* in Monoclonal Cultures: Effect of Auxospore Formation and Different Salinity Conditions'. *Diatom Research* 14 (2): 251–72. https://doi.org/10.1080/0269249X.1999.9705469.

Harbich, Thomas. 2025. 'Modeling Properties of Diatoms with Fibonacci Growth Using Lindenmayer Systems'. *Phycology* 5 (2). https://doi.org/10.3390/phycology5020020.

Harrison, P. J., H. L. Conway, R. W. Holmes, & C. O. Davis. 1977. 'Marine Diatoms Grown in Chemostats under Silicate or Ammonium Limitation. III. Cellular Chemical Composition and Morphology of *Chaetoceros debilis*, *Skeletonema costatum*, and *Thalassiosira gravida*'. *Marine Biology* 43 (1): 19–31. https://doi.org/10.1007/BF00392568.

Heintze, Christoph, Petr Formanek, Darius Pohl, Jannes Hauptstein, Bernd Rellinghaus, & Nils Kröger. 2020. 'An Intimate View into the Silica Deposition Vesicles of Diatoms'. *BMC Materials* 2 (1): 11. https://doi.org/10.1186/s42833-020-00017-8.

Hervé, Vincent, Julien Derr, Stéphane Douady, Michelle Quinet, Lionel Moisan, & Pascal Jean Lopez. 2012. 'Multiparametric Analyses Reveal the pH-Dependence of Silicon Biomineralization in Diatoms'. *PLOS ONE* 7 (10): e46722. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046722.

Hutchins, David A., & Kenneth W. Bruland. 1998. 'Iron-Limited Diatom Growth and Si:N Uptake Ratios in a Coastal Upwelling Regime'. *Nature* 393 (6685): 561–64. https://doi.org/10.1038/31203.

Ishino, Saki, Takuya Itaki, & Motohisa Fukuda. 2025. 'Deep Learning Object Detection for Fossil Diatom Counting: Assessing the Impact of Fossil Preservation and Intraspecific Morphological Variation'. *Marine Micropaleontology* 201 (December): 102519. https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2025.102519.

Jewson, David H. 1992. 'Life Cycle of a *Stephanodiscus sp.* (Bacillariophyta)'. *Journal of Phycology* 28 (6): 856–66. https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1992.00856.x.

Johansen, Jeffrey R., & Edward Theriot. 1987. 'The Relationship between Valve Diameter and Number of Central Fultoportulae in *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae)'. *Journal of Phycology* 23 (4): 663–65. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1987.tb04221.x.

Karp-Boss, Lee, & Peter A. Jumars. 1998. 'Motion of Diatom Chains in Steady Shear Flow'. *Limnology and Oceanography* 43 (8): 1767–73. https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.8.1767.

Kelly, Martyn, Steve Juggins, Robin Guthrie, et al. 2008. 'Assessment of Ecological Status in U.K. Rivers Using Diatoms'. *Freshwater Biology* 53 (2): 403–22. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01903.x.

Kerrigan, Elizabeth A., Andrew J. Irwin, & Zoe V. Finkel. 2015. 'Community- and Population-Level Changes in Diatom Size Structure in a Subarctic Lake over the Last Two Centuries'. *PeerJ* 3 (July): e1074. https://doi.org/10.7717/peerj.1074.

Kessenich, Colton R., Elizabeth C. Ruck, Andrew M. Schurko, Norman J. Wickett, & Andrew J. Alverson. 2014. 'Transcriptomic Insights into the Life History of Bolidophytes, the

Sister Lineage to Diatoms'. *Journal of Phycology* 50 (6): 977–83. https://doi.org/10.1111/jpy.12222.

Kim, Jin Ho, Penelope Ajani, Shauna A. Murray, et al. 2020. 'Sexual Reproduction and Genetic Polymorphism within the Cosmopolitan Marine Diatom *Pseudo-Nitzschia Pungens*'. *Scientific Reports* 10 (1): 10653. https://doi.org/10.1038/s41598-020-67547-9.

Klingenberg, Christian Peter. 2016. 'Size, Shape, and Form: Concepts of Allometry in Geometric Morphometrics'. *Development Genes and Evolution* 226 (3): 113–37. https://doi.org/10.1007/s00427-016-0539-2.

Lavoie, Isabelle, Paul B. Hamilton, Soizic Morin, et al. 2017. 'Diatom Teratologies as Biomarkers of Contamination: Are All Deformities Ecologically Meaningful?' *Ecological Indicators* 82 (November): 539–50. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.048.

Liao, Ji-Long, Zih-Ning Ding, Ya-Han Hsu, & Jui-Sheng Chang. 2025. 'Physiological and Molecular Insights into Color Variation and Light Intensity Adaptation in *Eucheuma perplexum* with Applications for Selective Cultivation'. *Algal Research* 89 (July): 104067. https://doi.org/10.1016/j.algal.2025.104067.

Litchman, E., C. A. Klausmeier, J. R. Miller, O. M. Schofield, & P. G. Falkowski. 2006. 'Multi-Nutrient, Multi-Group Model of Present and Future Oceanic Phytoplankton Communities'. *Biogeosciences* 3 (4): 585–606. https://doi.org/10.5194/bg-3-585-2006.

Litchman, E., C. A. Klausmeier, & K. Yoshiyama. 2009. 'Contrasting Size Evolution in Marine and Freshwater Diatoms'. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (8): 2665–70. https://doi.org/10.1073/pnas.0810891106.

Macdonald, John Denis. 1869. 'On the Structure of the Diatomaceous Frustule, and Its Genetic Cycle'. *Annals and Magazine of Natural History* 3 (13): 1–8. https://doi.org/10.1080/00222936908695866.

Mann, David G. 1981. 'A Note on Valve Formation and Homology in the Diatom Genus *Cymbella*'. *Annals of Botany* 47 (2): 267–69.

Mann, David G. 1982. ‘Structure, Life History and Systematics of *Rhoicosphenia* (Bacillariophyta). II. Auxospore Formation and Perizonium Structure of *Rh. curvata*’. *Journal of Phycology* 18 (2): 264–74. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1982.tb03183.x.

Mann, David G. 1983. ‘Symmetry and Cell Division in Raphid Diatoms’. *Annals of Botany* 52 (4): 573–81. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086612.

Mann, David G. 1988. ‘The Nature of Diatom Species: Analyses of Sympatric Populations’. *Proceedings of the 9th International Diatom Symposium*, 317–27. https://www.researchgate.net/profile/David-Mann-12/publication/262417496_The_nature_of_diatom_species_analysis_of_sympatric_populations/links/5465d55c0cf2f5eb17ffa67f/The-nature-of-diatom-species-analysis-of-sympatric-populations.pdf.

Mann, David G. 1994. ‘The Origins of Shape and Form in Diatoms: The Interplay between Morphogenetic Studies and Systematics’. *Shape and Form in Plants and Fungi*, 17–38.

Mann, David G., Sarah M. McDonald, Micha M. Bayer, et al. 2004. ‘The *Sellaphora pupula* Species Complex (Bacillariophyceae): Morphometric Analysis, Ultrastructure and Mating Data Provide Evidence for Five New Species’. *Phycologia* 43 (4): 459–82. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-4-459.1.

Mao, Yingjie, Yi Long, Jiang Gui, & Jun Sun. 2025. ‘Environmental Stresses on Diatom and Dinoflagellate Morphology and Community Structure in the Western Pacific Ocean’. *iScience* 28 (6): 112740. https://doi.org/10.1016/j.isci.2025.112740.

Moeys, Sara, Johannes Frenkel, Christine Lembke, et al. 2016. ‘A Sex-Inducing Pheromone Triggers Cell Cycle Arrest and Mate Attraction in the Diatom *Seminavis robusta*’. *Scientific Reports* 6 (January): 19252. https://doi.org/10.1038/srep19252.

Moore, Eric R., Briana S. Bullington, Alexandra J. Weisberg, Yuan Jiang, Jeff Chang, & Kimberly H. Halsey. 2017. ‘Morphological and Transcriptomic Evidence for Ammonium Induction of Sexual Reproduction in *Thalassiosira pseudonana* and Other Centric Diatoms’. *PLOS ONE* 12 (7): e0181098. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181098.

Mouget, Jean-Luc, Romain Gastineau, Olga Davidovich, Pierre Gaudin, & Nickolai A. Davidovich. 2009. 'Light Is a Key Factor in Triggering Sexual Reproduction in the Pennate Diatom *Haslea ostrearia*'. *FEMS Microbiology Ecology* 69 (2): 194–201. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00700.x.

Musielak, Magdalena M., Lee Karp-Boss, Peter A. Jumars, & Lisa J. Fauci. 2009. 'Nutrient Transport and Acquisition by Diatom Chains in a Moving Fluid'. *Journal of Fluid Mechanics* 638 (November): 401–21. https://doi.org/10.1017/S0022112009991108.

Negi, Sudeeksha, Taejun Han, Jihae Park, et al. 2023. 'Qualitative and Quantitative Assessment of Diatom Deformities and Protoplasmic Condition under Metal and Metalloid Stress'. *Protoplasma* 260 (6): 1501–13. https://doi.org/10.1007/s00709-023-01864-4.

O'Gorman, Eoin J., Lei Zhao, Doris E. Pichler, et al. 2017. 'Unexpected Changes in Community Size Structure in a Natural Warming Experiment'. *Nature Climate Change* 7 (9): 659–63. https://doi.org/10.1038/nclimate3368.

Pandey, Lalit K., & Elizabeth A. Bergey. 2016. 'Exploring the Status of Motility, Lipid Bodies, Deformities and Size Reduction in Periphytic Diatom Community from Chronically Metal (Cu, Zn) Polluted Waterbodies as a Biomonitoring Tool'. *The Science of the Total Environment* 550 (April): 372–81. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.11.151.

Parambath, Mithun, Quentin S. Hanley, Francisco J. Martin-Martinez, Tristan Giesa, Markus J. Buehler, & Carole C. Perry. 2016. 'The Nature of the Silicaphilic Fluorescence of PDMPO'. *Physical Chemistry Chemical Physics* 18 (8): 5938–48. https://doi.org/10.1039/C5CP05105C.

Petrou, Katherina, Kirralee G. Baker, Daniel A. Nielsen, Alyce M. Hancock, Kai G. Schulz, & Andrew T. Davidson. 2019. 'Acidification Diminishes Diatom Silica Production in the Southern Ocean'. *Nature Climate Change* 9 (10): 781–86. https://doi.org/10.1038/s41558-019-0557-y.

Pfitzer, E. 1869. 'Über den Bau und die Zellteilung der Diatomeen'. *Bot. Zeitung* 27: 774.

Preisig, H. R. 1994. 'Siliceous Structures and Silicification in Flagellated Protists'. *Protoplasma* 181 (1–4): 29–42. https://doi.org/10.1007/BF01666387.

Prigent, Léa, Julien Quéré, Martin Plus, & Mickael Le Gac. 2025. 'Sexual Reproduction during Diatom Bloom'. *ISME Communications* 5 (1): ycae169. https://doi.org/10.1093/ismeco/ycae169.

Reavie, Euan D., Gerald V. Sgro, Lisa R. Estepp, et al. 2017. 'Climate Warming and Changes in *Cyclotella* Sensu Lato in the Laurentian Great Lakes'. *Limnology and Oceanography* 62 (2): 768–83. https://doi.org/10.1002/lno.10459.

Rogato, Alessandra, & Edoardo De Tommasi. 2020. 'Physical, Chemical, and Genetic Techniques for Diatom Frustule Modification: Applications in Nanotechnology'. *Applied Sciences* 10 (23): 8738. https://doi.org/10.3390/app10238738.

Round, F. E., R. M. Crawford, & D. G. Mann. 1990. *Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press.

Rühland, Kathleen M., Andrew M. Paterson, & John P. Smol. 2015. 'Lake Diatom Responses to Warming: Reviewing the Evidence'. *Journal of Paleolimnology* 54 (1): 1–35. https://doi.org/10.1007/s10933-015-9837-3.

Scalco, Eleonora, Krzysztof Stec, Daniele Iudicone, Maria Immacolata Ferrante, & Marina Montresor. 2014. 'The Dynamics of Sexual Phase in the Marine Diatom *Pseudo-nitzschia multistriata* (Bacillariophyceae)'. *Journal of Phycology* 50 (5): 817–28. https://doi.org/10.1111/jpy.12225.

Schmid, A. M. M. 1980. 'Valve Morphogenesis in Diatoms: A Pattern-Related Filamentous System in Pennates and the Effect of APM, Colchicines and Osmotic Pressure'. *Nova Hedwigia* 33: 811–47.

Schmid, Anna-Maria M. 1994. 'Aspects of Morphogenesis and Function of Diatom Cell Walls with Implications for Taxonomy'. *Protoplasma* 181 (1–4): 43–60. https://doi.org/10.1007/BF01666388.

Smetacek, Victor. 1999. 'Diatoms and the Ocean Carbon Cycle'. *Protist* 150 (1): 25–32. https://doi.org/10.1016/S1434-4610(99)70006-4.

Smol, John P., & Eugene F. Stoermer, eds. 2004. *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*. 1st ed. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511763175.

Szczepocka, Ewelina, & Joanna Żelazna-Wieczorek. 2018. 'Diatom Biomonitoring – Scientific Foundations, Commonly Discussed Issues and Frequently Made Errors'. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 47 (3): 313–25. https://doi.org/10.1515/ohs-2018-0030.

Tambuzzi, Stefano, Guendalina Gentile, & Riccardo Zoia. 2024. 'Forensic Diatom Analysis: Where Do We Stand and What Are the Latest Diagnostic Advances?' *Diagnostics* 14 (20): 2302. https://doi.org/10.3390/diagnostics14202302.

Tiam, Sandra Kim, Isabelle Lavoie, Fengjie Liu, et al. 2019. 'Diatom Deformities and Tolerance to Cadmium Contamination in Four Species'. *Environments* 6 (9). https://doi.org/10.3390/environments6090102.

Veselá, Jana, Jiří Neustupa, Martina Pichrtová, & Aloisie Poulíčková. 2009. 'Morphometric Study of *Navicula morphospecies* (Bacillariophyta) with Respect to Diatom Life Cycle'. *Fottea* 9 (2): 307–16. https://doi.org/10.5507/fot.2009.030.

Whitton, Brian A., & Martyn G. Kelly. 1995. 'Use of Algae and Other Plants for Monitoring Rivers'. *Australian Journal of Ecology* 20 (1): 45–56. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1995.tb00521.x.

Winder, Monika, John E Reuter, & S. Geoffrey Schladow. 2008. 'Lake Warming Favours Small-Sized Planktonic Diatom Species'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1656): 427–35. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1200.

Woodard, Kateřina. 2023. 'Quantitative Shape Analysis of Diatom Frustules: Asymmetry, Allometry and Morphospace Structure'. Ph.D. thesis, Charles university. https://dspace.cuni.cz/bitstream/handle/20.500.11956/180052/140108775.pdf?sequence=1&isAllowed=y.

Yang, Chenfei, Chao Feng, Yuhang Li, et al. 2023. 'Morphological and Physicochemical Characteristics, Biological Functions, and Biomedical Applications of Diatom Frustule'. *Algal Research* 72 (May): 103104. https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103104.

Zepernick, Brittany N., Eric R. Gann, Robbie M. Martin, et al. 2021. ‘Elevated pH Conditions Associated with *Microcystis Spp.* Blooms Decrease Viability of the Cultured Diatom *Fragilaria crotonensis* and Natural Diatoms in Lake Erie’. *Frontiers in Microbiology* 12 (February). https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.598736.