Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie

Beáta Homolová

Baryum a stroncium v buňkách streptofytních zelených řas
Barium and strontium in cells of streptophyte green algae

Bakalářská práce

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

Praha, 2026

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto závěrečnou práci vypracovala 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, 21.04.2026

Beáta Homolová

Abstrakt

Krásivky jsou skupinou streptofytních řas s mimořádnou schopností akumulace stroncia a toxického barya i za velmi nízkých abundancí těchto kovů v prostředí. Baryum i stroncium bývají následně krásivkami inkorporovány do vznikajících intracelulárních krystalů a uchovávány uvnitř vakuol, či se koncentrují v jiných buněčných kompartmentech. Cílem této literární rešerše je podat ucelený přehled dosavadních poznatků od samotného příjmu barya a stroncia, přes akumulaci obou kovů, až po případnou formaci krystalů a jejich potenciální funkci v buňkách krásivek. Práce přibližuje geochemii barya a stroncia, jejich výskyt a přirozeně se vyskytující formy, včetně toxicity barya pro živé organismy a formaci barytu v mořích. Dále uvádí biologii krásivek a jejich ekologické charakteristiky. Bližší pozornost je rovněž věnována dalším skupinám organismů, jako jsou například parožnatky nebo strontnatci, u nichž byla také pozorována zvýšená akumulace barya a stroncia či tvorba krystalů probíhající obdobnými procesy jako tomu je u krásivek. Práce poukazuje na nedostatečné objasnění mechanismů akumulace barya a stroncia a zdůrazňuje, že potenciální výzkum v této oblasti naráží na metodologické obtíže.

klíčová slova: baryum, stroncium, Desmidiales, Zygnematophyceae, Closterium, síran barnatý

Abstract

Desmids are a group of streptophyte algae with a remarkable ability to accumulate strontium and barium, which can be highly toxic to other organisms. This accumulation occurs even at very low environmental abundances of both metals. Barium and strontium are often subsequently incorporated into intracellular crystals which precipitate mostly inside the cellular vacuoles. The aim of this literature review is to provide a comprehensive overview of current knowledge, from the uptake of both barium and strontium, through their accumulation, to the formation of different types of crystals, not only in desmid cells but also in other organisms, such as charophytes. This work also summarises basic information on the geochemistry of both metals, their naturally occurring forms, biological availability to organisms and the available information on barite precipitation in the oceans. It also presents an overview of desmid biology and their ecological characteristics. The main part focuses on the various processes included within the accumulation of barium and strontium in desmid cells. Lastly, other groups of organisms are presented in which enhanced accumulation of barium and strontium has also been observed. This review acknowledges the insufficient amount of research that has been concluded into the mechanisms of barium and strontium accumulation in desmids mainly due to methodological challenges.

key words: barium, strontium, Desmidiales, Zygnematophyceae, Closterium, barium sulphate

Obsah

1. Úvod 6
2. Baryum a stroncium v přírodě a mimo ni 7
2.1. Toxicita barya a jeho sloučenin 7
2.2. Baryum a baryt v mořích 8
3. Krásivky 11
4. Krystaly v buňkách krásivek 14
4.1. Příjem Ba a Sr z okolí 15
4.2. Formace krystalů 17
4.3. Vliv koncentrace iontových komponent na formaci a morfologii krystalů 18
4.4. Vliv různé koncentrace iontů Ba a Sr na buňky krásivek 19
4.5. Funkce krystalů Ba a Sr v buňkách krásivek 21
5. Baryum a stroncium u ostatních organismů 23
5.1. Parožnatky (Charophyceae) 23
5.2. Loxodidae 24
5.3. Xenophyophorea 25
5.4. Strontnatci (Acantharia) 25
5.5. Rostliny 26
6. Závěr 27
7. Seznam použité literatury 28

1. Úvod

Krásivky (Desmidiales) představují diverzifikovanou linii streptofytních řas blízce příbuznou cévnatým rostlinám. Jednou z jejich mnoha mimořádných vlastností je dosud neobjasněná schopnost výrazné akumulace stroncia (Sr) a pro mnohé organismy vysoce toxického barya (Ba) v prostředí, kde se oba tyto kovy vyskytují jen ve velmi malých abundancích (Brook et al., 1980). K neproporcionálnímu příjmu obou kovů krásivkami navíc dochází i za vysokých koncentrací jim analogického esenciálního makroprvku, totiž vápníku (Ca). V důsledku akumulace Ba a Sr se uvnitř buněk krásivek formují morfologicky a velikostně rozmanité krystaly, jejichž potenciálnímu fyziologickému významu či funkci se dostává různých interpretací (Wilcock et al., 1989). Přestože je tento jev znám již po více než dvě stě let, přesný mechanismus většiny dílčích kroků tohoto procesu zatím nebyl objasněn. Rozsáhlejší studie krystalů v buňkách krásivek byly atraktivní zejména v 80. letech 20. století a z této doby také pochází několik klíčových prací a hlavních zdrojů pro tuto rešerši. Novějších studií je naopak relativně méně, což je mimo jiné dáno metodologickými obtížemi spojenými s experimentálním studiem příjmu Ba a Sr buňkami.

Cílem této práce je představit ucelený pohled na problematiku včetně srovnání původních interpretací s těmi více recentními. Práce je rozvržena tak, aby pokryla veškeré informace potřebné k pochopení tématu a současně rozvedla dosavadní poznatky. První kapitola rámcově shrnuje potřebnou geochemii Ba i Sr, včetně výskytu obou kovů, jejich různých formem a chování v přírodě. Obsahuje také pasáže o toxicitě Ba a jeho sloučenin pro živé organismy, a účasti mořských organismů na geochemických cyklech Ba a precipitaci barytu v mořích. Druhá kapitola stručně uvádí fylogenetické vztahy v rámci streptofytních řas, a následně poskytuje představení biologie a ekologie řádu Desmidiales. Hlavní část práce sdružuje do kontextu dostupné informace a domněnky o příjmu Ba a Sr buňkami krásivek, jejich akumulaci a lokaci obou kovů uvnitř buněk. Dále rozvádí formaci a morfologii krystalů barytu a citrátu strontnatého a vliv koncentrace Ba a Sr v prostředí či v živném médiu na některé fyziologické funkce buňky. V neposlední řadě je kladen důraz na možné biologické funkce krystalů Ba a Sr. Závěrečná kapitola se věnuje obdobným procesům akumulace Ba a Sr a formace jejich krystalů nejen u další skupiny streptofytních řas, parožnatek (Charophyceae), ale také u jiných skupin organismů jako jsou například strontnatci (Acatharia).

2. Baryum a stroncium v přírodě a mimo ni

Baryum (Ba) a stroncium (Sr) jsou měkké, stříbroleskle kovy, které jsou značně reaktivní. Oba prvky reagují za pokojové teploty s vodou i vzduchem. Ba dokonce vykazuje nejvyšší reaktivitu z kovů alkalických zemin. V přírodě se tedy Ba a Sr vyskytují jen ve formě svých sloučenin, v nichž vystupují pouze v mocenství +2.

S výskytem 370 ppm je Sr 16. nejzastoupenější prvek v zemské kůře (Emsley, 2003). Mezi jeho hlavní minerály patří celestit ($SrSO_4$) a stroncianit ($SrCO_3$). Do prostředí se Sr, stejně jako Ba, dostává zvětráváním a vodní erozí sedimentárních a magmatických hornin (Yu et al., 2022). Výskyt Sr v půdě je v průměru 200 ppm, ale jeho koncentrace mohou dosahovat až 3 500 ppm. Největší množství Sr bývá naměřeno na pouštích a v lesní půdě. Sr je v přírodě imobilizováno precipitací v $SrCO_3$ nebo inkorporací do schránek bezobratlých, kde zastupuje Ca^{2+} v krystalové mřížce kalcitu a aragonitu (Emsley, 2003).

Množství Ba v litosféře odpovídá 500 ppm, jedná se o 14. nejvíce abundantní prvek v zemské kůře (Emsley, 2003). Většina Ba se v zemské kůře vyskytuje v asociaci s minerály obsahujícími draslík, jako jsou např. draselné živce a draselné slídy. V menší míře může Ba také zastupovat Ca v jeho křemičitanech (Griffith & Paytan, 2012). Mezi nejznámější minerály Ba patří baryt ($BaSO_4$), witherit ($BaCO_3$), a jako drahokam velmi ceněný benitoit ($BaTiSi_3O$). Obsah Ba v půdě se pohybuje v rozmezí 100 až 3 000 ppm, s průměrem okolo 500 ppm (Emsley, 2003, EPA-Ba, 2014). Ba se vyskytuje přirozeně ve většině povrchových vod, ale vzhledem k tomu, že jsou jeho nejčastější sloučeniny, síran barnatý a uhličitan barnatý, nerozpustné ve vodě, jsou jeho koncentrace ve vodním prostředí nízké: průměrně okolo 43 μg/l, ale mohou vzácně dosahovat až 340 μg/l (EPA-Ba, 2014). Zřídka se vyskytující rozpustné soli Ba (chlorid, nitrát, hydroxid) ve vodním prostředí disociují a Ba^{2+} ionty záhy reagují s dostupnými síranovými či uhličitanovými ionty za tvorby nerozpustného síranu barnatého ($BaSO_4$), resp. uhličitanu barnatého ($BaCO_3$). Ze stejných důvodů není Ba velmi mobilní ani ve většině půdních systémů (EPA-Ba, 2014).

Minerál baryt je složen hlavně z $BaSO_4$ a je hlavní rudou barya. Krystalizuje za středních a nízkých teplot, které často panují u hydrotermálních žilných ložisek. Baryt má velkou hustotu (4,5 g/cm^3) a je tak znatelně těžší oproti ostatním minerálům barytové skupiny, z čehož pramení jeho starší český název, těživec. Spolu s odpady z vrtných prací na nalezištích ropy a plynu se Ba uvolňuje do vody a půdy. Do atmosféry se Ba dostává převážně industriálními procesy souvisejícími s těžbou, rafinací a produkcí Ba a jeho sloučenin (EPA-Ba, 2014; Emsley, 2003).

2.1. Toxicita barya a jeho sloučenin

Ba a jeho rozpustné sloučeniny (chlorid, sulfid, hydroxid, acetát, nitrát) mají toxický vliv na živé organismy. Také $BaCO_3$, který je nerozpustný ve vodě, může působit toxicky po rozpuštění v kyselém prostředí žaludku, což podmiňuje jeho historické využití jako jedu na krysy (Emsley, 2003). $BaSO_4$ je oproti tomu vysoce stabilní a nerozpustný i v koncentrované HNO_3, HCl či HF (Bishop, 1988).

Nerozpustnost $BaSO_4$ je zapříčiněna velkou silou jeho iontových vazeb a vysokou symetrií jeho molekul, což ho činí prakticky inertním za běžných podmínek. $BaSO_4$ je využíván ve formě suspenze jako kontrastní médium při rentgenovém vyšetření gastrointestinálního traktu. V této formě je $BaSO_4$ obecně bezpečný, ale při použití nedostatečně kvalitního vzorku nebo nadměrného množství může rovněž dojít k otravě Ba (Emsley, 2003).

Vysoká toxicita Ba je mimo jiné důsledkem toho, že Ba^{2+} ionty narušují fyziologickou funkci K^+-kanálů, čímž způsobují hypokalemii, sníženou hranici draslíku v krvi, která může být život ohrožující (Bhoelan et al, 2014). Mezi symptomy otravy patří zpočátku zvracení, kolika nebo průjem, později i ventrikulární fibrilace, svalový třes a paralýza. Minimální množství způsobující otravu se liší u různých sloučenin Ba, pro $BaCl_2$ jde o 0,2 až 0,5 g. Při požití či inhalaci $BaCl_2$ v množstvím vyšším než 0,8 až 0,9 g dochází k respiračnímu selhání paralýzou dýchacích svalů (Wu & Liu, 2025). Pro srovnání, průměrný denní příjem Ba je odhadován na 0,5 až 0,6 mg na kg tělesné váhy, to pro dospělého člověka váhy 70 kg odpovídá přibližně 0,04 g/den (Dallas & Williams, 2001).

2.2. Baryum a baryt v mořích

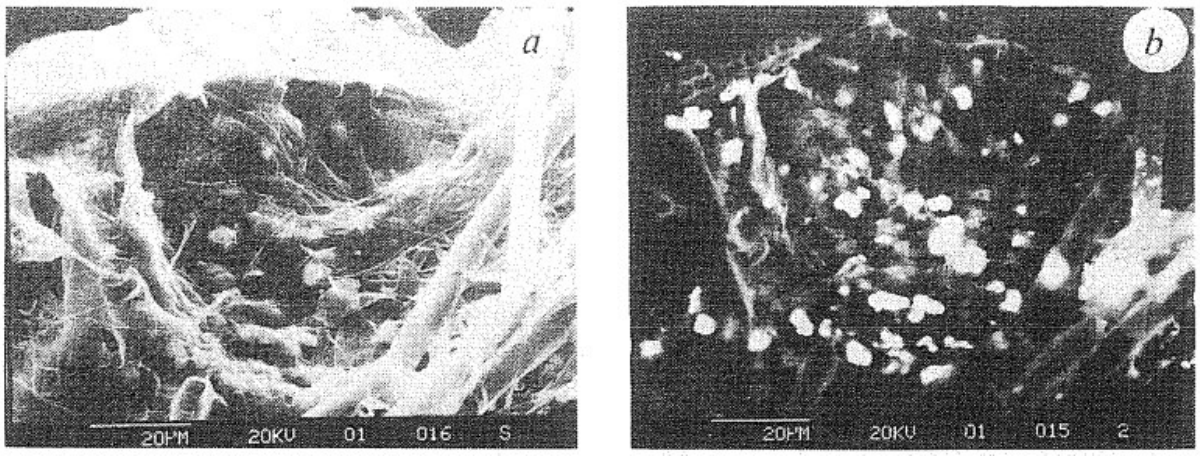
Koncentrace Ba v mořské vodě odpovídá pouhým 10 ppb v Atlantickém oceánu a 20 ppb v Tichém oceánu, je tedy podstatně nižší než abundance Sr o hodnotě 8 ppm (Emsley, 2003). Pobřežní ekosystémy mohou být bohatší na Ba než volné moře, protože jsou dotovány řekami a spodní vodou, které obsahují větší množství Ba než povrchová voda moří (Griffith & Paytan, 2012). V brakických oblastech navíc dochází při kontaktu s mořskou vodou k desorpci Ba ze sladkovodních sedimentů. Dalším zdrojem Ba v mořích jsou hydrotermální vývěry, u nichž se předpokládá, že mohou pokrývat až třetinu celkového přísunu Ba do oceánů. V tekutině z hydrotermálních vývěrů je koncentrace Ba od 10 do 40 μmol/kg (Griffith & Paytan, 2012). Oproti tomu méně významný zdroj mořského Ba, zaznamenaný při výzkumu formace barytu ve Středozemním moři, je eolický přísun písečných zrn obsahujících Ba, ze kterých se Ba uvolňuje desorpcí. K tomu dochází především během epizodických písečných bouří na severu Afriky (Dehairs et al., 1987). Do mořské vody se Ba dostává také rozpouštěním a reprecipitací z mořských sedimentů za anoxických podmínek (Henkel et al., 2012). V anoxických mořských pánvích, v hloubkách pod 100 m, byly naměřeny koncentrace Ba o hodnotě až 460 nmol/kg (Falkner et al., 1993). Hlavní formou Ba v mořských sedimentech je baryt (Bishop, 1988). V menší míře se Ba vyskytuje i v asociaci s karbonáty, organickou hmotou a částicemi detritu, dále s opály, ferromangany, oxyhydroxidy a silikáty (Dehairs et al., 1980).

Ba^{2+} ionty a rozpustné soli Ba mají v mořích stejně jako ve sladkovodním prostředí tendenci disociovat a precipitovat jako nerozpustné sulfáty a karbonáty, a to zejména jako $BaSO_4$, resp. baryt. Sulfát je totiž po chloridovém anionu (Cl^-) druhý nejvíce abundantní anion v mořské vodě, a jeho průměrná koncentrace odpovídá 28 mmol/kg. Baryt má extrémně nízkou rozpustnost, přibližně 10^{-10} při t = 25 °C, p = 1 atm, takže přirozené roztoky nemohou mít současně vysoké koncentrace rozpuštěného Ba^{2+} i SO_4^{2-}. Většina barytu obecně vzniká při kontaktu kapalin obsahujících Ba^{2+} a SO_4^{2-} tak, že jejich

smíšením je dosaženo supersaturace a následné tvorby krystalů (Griffith & Paytan, 2012). V oceánech dochází k formaci barytu např. v bezprostředním okolí studených a hydrotermálních vývěrů na oceánském dně, kde baryt precipituje při kontaktu mořské vody bohaté na sulfát a vyvěrající vody s vyšším obsahem Ba. K formaci barytu dochází i u dna v souvislosti s diagenetickými přeměnami mořských sedimentů. Baryt vzniklý u hydrotermálních vývěrů, studených průsaků a při diagenezi mořských sedimentů dosahuje velikosti od desítek mikronů až po 5 mm (Griffith & Paytan, 2012).

Více pozornosti přitahuje precipitace barytu, ke které dochází přímo ve vodním sloupci. Mikrokrystaly barytu o velikosti 0,5 až 5 μm jsou všudypřítomnou složkou oceánické suspendované hmoty a jejich produkce v povrchových vodách a následný rozklad v hloubkách je podstatnou částí mořského cyklu Ba (Bishop, 1988; Dehairs et al., 1987). Přesný mechanismus produkce barytu ve vodním sloupci dosud není znám, ale několik autorů odvodilo, že je pelagická tvorba barytu biologicky zprostředkovaná (Dehairs et al., 1987).

V oceánickém měřítku se ukázalo, že tvorba barytu je spjata s primární produkcí. Nejbohatší výskyt barytu se totiž nachází v sedimentech pod rovníkovými zónami vysoké biologické produktivity (Bishop, 1988). Není ale zcela jisté, zda je baryt aktivně precipitován planktonními organismy. Ve vodním sloupci jsou koncentrace Ba nejvyšší pod eufotickou zónou, což by naznačovalo jeho případné produkci heterotrofními organismy (Dehairs et al., 1987). Baryt byl ale zaznamenán převážně v asociaci s organickou hmotou a zbytky křemičitého planktonu a nebyl nalezen u žádných intaktních organismů (Bishop, 1988). Některé skupiny křemičitého planktonu mají zřejmě význam pro mořský cyklus Ba. Zbytky křemičitých organismů nejspíše katalyzují formaci barytu, protože dobře adsorbují ionty jako je Ba^{2+}. Čerstvě odumřelý křemičitý plankton tak poskytuje ideální podmínky pro precipitaci barytu: přítomnost silikátů a rozkládající se organické hmoty bohaté na síru (Bishop, 1988).



Obrázek 1, Mikrofotografie ze skenovacího elektronového mikroskopu (SEM) zobrazující krystaly barytu. (*a*) Krystaly barytu pozorované v prostředí bohatém na organickou hmotu a silikáty. (*b*) Krystaly barytu v tomtéž prostředí zachycené za využití BSE detektoru, který umožňuje zobrazit rozdíly v chemickém složení. Ba jako těžší prvek (Z = 56) rozptyluje elektrony efektivněji a na fotografiích se jeví výrazně světlejší. Škála (*a*, *b*): 20 μm (Bishop, 1988).

Obsah suspendovaného barytu může stejně jako jeho abundance v sedimentu indikovat intenzitu regenerace organické hmoty ve vodním sloupci (Bishop, 1988). Část barytu se i přes jeho velmi nízkou rozpustnost ve větších hloubkách rozpouští v důsledku snížené saturace mořské vody $BaSO_4$, ale většina dopadá na dno, mimo jiné jako součást rychle klesajících fekálních pelet. V pelagických sedimentech je prezervována až třetina jeho původního množství v padajícím detritu (Griffith & Paytan, 2012). V regionech s nízkou produktivitou se formuje málo barytu a sedimentační rychlost je malá, takže se ho v sedimentu zachovává méně. Rychlost akumulace mořského barytu a jeho obsah a distribuce v sedimentech může sloužit k rekonstrukci změn v oceánské produktivitě jako tzv. index paleoproduktivity (Griffith & Paytan, 2012). Také baryt vzniklý precipitací u hydrotermálních vývěrů může poskytnout cenné informace, a to především o změnách oceánské kůry v jejich bezprostředním okolí. Do barytu mohou být inkorporovány různé prvky, jako např. S, O, Ba, Sr, Ca, Ra, Pv, Nd. Zejména obsah Ra^{2+} v krystalové mřížce barytu může být využit k určení stáří depozitů barytu u hydrotermálních a studených vývěrů (Griffith & Paytan, 2012). Rostoucí krystaly barytu do sebe navíc mohou uzavírat inkluze kapaliny, jejíž analýza vypovídá o složení mořské vody v době vzniku krystalu (Bishop, 1988).

3. Krásivky

Krásivky (řád Desmidiales) jsou součástí třídy Zygnematophyceae, která spolu s dalšími několika skupinami řas, mechorosty (Bryophyta) a cévnatými rostlinami tvoří streptofytní linii zelených rostlin (Viridiplantae). Označení Streptophyta se typicky využívá pouze pro řasové zástupce této skupiny, kterými jsou málo zastoupené plesiomorfní taxony jako Chlorokybophyceae, Mesostigmatophyceae, Klebsormidiophyceae, Coelochaetophyceae, ale i početnější odvozené třídy Zygnematophyceae či Charophyceae (Engler et al., 2015). Synapomorfií streptofytní linie není mnoho, ale od uskupení Chlorophyta ji odlišuje např. přítomnost fragmoplastu při cytokinezi nebo otevřený způsob mitotického dělení.

Třída Zygnematophyceae je vývojovou linií blízce příbuznou cévnatým rostlinám. Zahrnuje asi 6 000 druhů a představuje tak většinu diverzity streptofytních řas (Hess et al., 2022; Gontcharov, 2008). Tradiční dělení na dva hlavní řády, Zygnematales a Desmidiales, ale neodpovídá fylogenezi skupiny (Gontcharov, 2008). Hess et al. ve své studii z roku 2022 publikovali aktuálnější členění třídy Zygnematophyceae na pět monofyletických řádů: Serritaeniales, Zygnematales, Desmidiales, Spirogyrales a Spirogloeales, které bylo vytvořeno na základě fylogenomických analýz (Hess et al., 2022). Starší členění krásivek podle struktury buněčné stěny na plakodermní („pravé“), mající dvoudílnou buněčnou stěnu s póry a buňky členěné na dvě semicely, a saccodermní, jejichž stěna je jednoduchá bez pórů, není zcela v souladu s fylogenezí a slouží již jen pro didaktické účely (Coesel & Meesters, 2007).

Mezi společné znaky Zygnematophyceae, které skupinu odlišují od všech ostatních zelených řas, patří mimo jiné absence bičíkatého stádia v životním cyklu a charakteristický způsob isogamního pohlavního rozmnožování, tzv. spájení, resp. konjugace (Engler et al., 2015). Při konjugaci se mezi buňkami vytvoří kopulační kanálek a protoplasty konjugujících buněk se přemění na améboidní gamety. Jedna z těchto gamet se přepraví skrze kopulační kanálek ke druhé a gamety následně splynou v zygotu. Zygota, posléze zygospora, má kulovitý tvar a tlustou buněčnou stěnu, takže je schopna přežít i poměrně nepříznivé podmínky. Klíčení zygospor zahrnuje meiotické dělení, v jehož důsledku vzniká haploidní vegetativní stélka (Coesel & Meesters, 2007; Engler et al., 2015).

Zatímco řasy řádu Zygnematales mívají povětšinou vláknitou nevětvenou stélku, v řádu Desmidiales převažují jednobuněční zástupci se stélkou kokální, méně je druhů se stélkou vláknitou nevětvenou (Brook, 1981). U krásivek dochází také k výrazné morfologické radiaci. Stélky kokálních druhů měří okolo 10 µm v průměru a bývají morfologicky velmi složité s velkou fraktální dimenzí buňky a komplikovanou symetrií podle několika rovin. Radiální symetrie buněk je pozorovatelná z apikálního pohledu (Brook, 1981). Buněčná stavba krásivek jako je *Euastrum*, *Micrasterias* či *Staurastrum* je z nejsložitějších v celé rostlinné říši. Vegetativní buňky krásivek jsou u odvozenějších druhů typicky rozděleny ve dvě symetrické semicely (půlbuňky) propojené úzkým můstkem (isthmus). V isthmu je lokalizováno jádro obsahující jediný set chromozómů, jedná se tedy o organismy haploidní (Coesel

& Meesters, 2007). U některých skupin krásivek (*Closterium*, *Gonatozygon*, *Penium*) může isthmus chybět (Engler et al., 2015). Semicely krásivek mohou být členěny na více laloků jako je tomu např. u rodu *Micrasterias*. Laloky se vyvíjejí jako samostatné celky během procesu tzv. modulární morfogeneze. Ta je na jednobuněčné úrovni vzácná a mezi jednotlivými laloky při ní probíhá jen omezená komunikace. Zástupci rodu *Micrasterias* tak nachází využití jakožto modelové organismy při studiu buněčné morfogeneze. Jejich buňky navíc vykazují největší fraktální dimenzi v říši rostlin, tzn. mají tvar nejodlehlejší od tvaru koule (Lütz-Meindl, 2016).

Půlbuňky obsahují jeden či více chloroplastů s pyrenoidy. Jedná se o kulovité bílkovinné struktury obsahující enzym Rubisco, který při sekundární fázi fotosyntézy fixuje oxid uhličitý do organických látek. Morfologie chloroplastů je velmi variabilní i mezi jedinci jednoho druhu (Brook, 1981). Chloroplasty tvoří struktury jako jsou lamely, provazce a laloky vzájemně oddělené kristami, což zvětšuje jejich celkový vnější povrch. Lamely chloroplastů mohou radiálně expandovat podle složité struktury buněčné stěny (Coesel & Meesters, 2007, Engler et al., 2015, Brook, 1981). U zástupců *Plenium*, *Pleurotaenium*, *Closterium* byly pozorovány také větší, apikálně umístěné vakuoly (Brook, 1981).

Složité tvary buněk krásivek se utvářejí během procesu růstu buněčné stěny. Rychlost růstu buněčné stěny je v různých částech semicely regulována množstvím a rychlostí dodání materiálu pro její syntézu cytoskeletárním transportem. Buněčná stěna krásivek je pevná a rigidní, což umožňuje to, že tvar morfologicky složitých vegetativních buněk zůstává fixní. Jejich buněčná stěna se typicky skládá z několika vrstev; vnější, primární buněčné stěny z celulózy impregnované pektinem, a vnitřní, sekundární buněčné stěny tvořené celulózou. Kolem buňky se navíc tvoří silný amorfní slizový obal (Brook 1981). Buněčná stěna je totiž perforovaná více či méně komplexním systémem pórů, skrze které je sliz ve velkém množství vylučován. Přítomnost slizové vrstvy umožňuje tvorbu slizem propojených kolonií či zachycení ve vodě rozpustných živin. Produkce slizu je u některých zástupců pouze lokální, což ovlivňuje lokomoci buněk. Například u rodu *Closterium* se pravé póry nacházejí pouze na vrcholech semicel. Rychlost lokomoce může dosahovat u *Micrasterias rotata* i 3 mm za hodinu (Brook, 1981). Zatímco složení vrstev buněčné stěny je u krásivek víceméně uniformní, kompozice slizové vnější vrstvy se liší mezi jednotlivými druhy (Brook, 1981). Buněčná stěna krásivek mívá na svém povrchu složitou ultrastrukturu, ale může být i hladká, jak je tomu u řádu Zygnematales, ale také u zástupců rodů *Cosmarium*, *Closterium*, *Staurastrum* či *Stauradesmus*. U některých zástupců *Closterium* a *Penium* obsahuje střední vrstva buněčné stěny soli železa, které dodávají charakteristický žlutý odstín (Brook, 1981).

Mimo konjugaci, resp. pohlavní dělení, se krásivky mohou rozmnožovat i dělením nepohlavním. Při něm se rozdělí jádro buňky v oblasti isthmu a mezi dvěma dceřinými jádry se utvoří buněčná stěna. U každé ze semicel mateřské buňky se začne tvořit nová, mladší semicela. Až během vývoje těchto komplementárních semicel se zcela oddělí nové dvojice mateřských a dceřiných semicel.

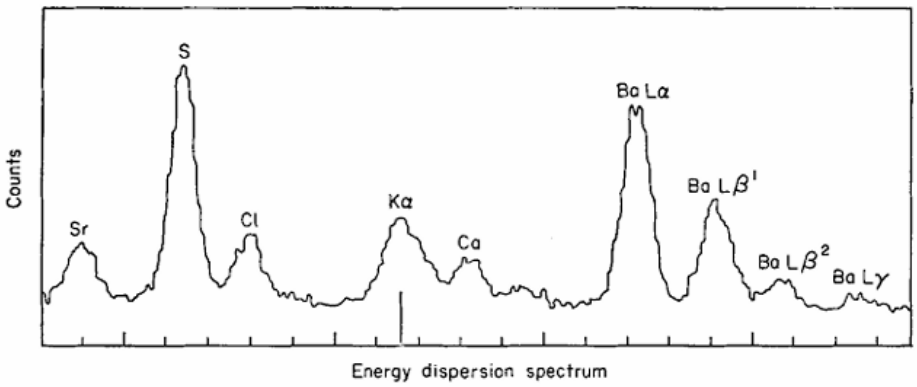
Během toho, co mladší semicela dorůstá plné velikosti původní, se také zvyšuje morfologická složitost její stavby (Coesel & Meesters, 2007). Semicely buněk krásivek mohou být ve výsledku až o několik generací vzdálené. Po určité době už ale není starší půlbuňka schopná dalšího dělení. Nově vytvořené semicely mají pouze primární buněčnou stěnu, která je u některých druhů odvržena po depozici vnitřní, sekundární buněčné stěny (Engler et al., 2015). U krásivek s isthmem musí být chloroplasty v nových semicelách znovu vytvořeny při každém buněčném dělení, zatímco u krásivek bez konstrikce je dceřiný chloroplast pokračováním původního chloroplastu z mateřské semicely (Brook, 1981).

Krásivky se vyskytují kosmopolitně, ač výhradně ve sladkých vodách. Dosud nebyl v řádu Desmidiales zaznamenán žádný mořský zástupce. Mezi typické lokality výskytu krásivek patří jezera, tůně, sladkovodní mokřady a rašeliniště, a to zejména v temperátních oblastech severní polokoule (Brook, 1981). Výskyt krásivek je obecně vázán spíše na dna vodních nádrží, jde tedy především o bentické organismy. Ale existuje i řada druhů typicky planktonních, zejména, ač ne výhradně, v rodu *Staurastrum*. Takové druhy mívají obecně menší velikost (Coesel & Meesters, 2007). Často tvoří také nárostová společenstva jako jsou mikrobiální biofilmy na povrchu vodních rostlin. Velká produkce slizu buňkami krásivek usnadňuje propojování buněk do slizových kolonií. Ojediněle mohou krásivky žít subaericky ve slizových nárostech, např. na povrchu půdy, rašelinišť a vlhkých stěnách skal (Brook, 1981).

Krásivky jsou dominantní skupinou řas obzvlášť v prostředí s nižším pH. To je typické pro např. pro regiony na žulovém, kyselém podloží a lokality ve vyšších nadmořských výškách, kde jsou vodní biotopy obohacovány živinami pouze minimálně. Nejlépe se krásivkám daří v prostředí, které je kyselé (okolo pH 5) až mírně zásadité (pH 8) (Coesel & Meesters, 2007). Při nízkém pH je velmi omezená dostupnost živin, a to hlavně organických látek, dusíku a fosforu. Jedná se o tzv. oligotrofní až dystrofní lokality, kde je koncentrace živin velmi nízká až minimální (Coesel & Meesters, 2007). V menším množství tedy mohou být krásivky zastoupeny i v čistých pomalu tekoucích řekách, rybnících a přehradních nádržích nepoškozených eutrofizací. Eutrofizace je proces obohacení vodního prostředí velkým množstvím živin, který může probíhat přirozeně, ale také působením člověka, a má potenciál zcela pozměnit strukturu takového ekosystému. Eutrofizace má negativní vliv na lokální populace krásivek, protože dojde k nárůstu společenstev řas a sinic schopných zvýšených koncentrací živin efektivně využít. V důsledku jejich metabolických procesů se mimo jiné zvýší pH prostředí, na což jsou společenstva krásivek citlivá. Vychýlení přirozených hodnot pH v opačném směru, tzv. acidifikace, je pro přežití velkého počtu druhů krásivek rovněž rizikem (Brook, 1981).

4. Krystaly v buňkách krásivek

Již v druhé polovině 19. století byly v průběhu zlaté éry viktoriánské mikroskopie pozorovány pohybující se útvary v terminálních vakuolách některých krásivek. Z důkladnějšího pozorování vyplynulo, že se jedná o nerozpustné krystaly různého počtu a velikostí, běžně v řádu několika mikrometrů. Po dobu následujících sto let panovala domněnka, že tyto krystaly tvořil minerál sádrovec (dihydrát síranu vápenatého) a v literatuře se tak až do 80. let hovořilo o tzv. *gypskristalle* (gipskomschen) či *gypsum crystals* (Fischer, 1884; Frey, 1926). V 80. letech byly tyto krystalické vakuolární inkluze u několika druhů krásivek podrobeny elektronové mikroanalýze, jejíž výsledky jednoznačně prokázaly, že tyto krystaly tvoří téměř výhradně síran barnatý, resp. minerál baryt (Brook et al., 1980; Brook, 1981). O pár let později byla v rámci studie Meindl (1984) provedena rentgenová spektroskopie (energy-dispersive X-ray analysis, EDAX) krystalů v oblasti rostoucího septa u dělících se buněk *Micrasterias denticulata*. Ta potvrdila, že hlavní složky těchto krystalů představuje Ba a S, a krystaly jsou tedy s velkou pravděpodobností rovněž tvořeny barytem.



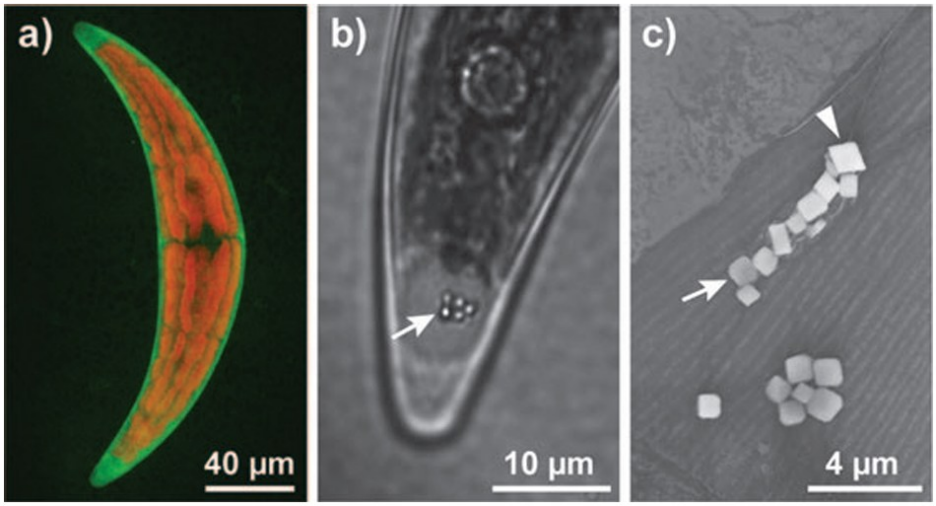
Obrázek 2, EDS spektrum krystalu z apikální části buňky *Closterium littorale*, které ukazuje mimo peak Ba a S také malý peak Sr (Brook et al., 1980).

Přestože je existence krystalů v buňkách krásivek známa po dobu již téměř 200 let, nebylo na tuto problematiku ke dnešnímu dni sepsáno přílišné množství vědeckých prací. Je to dáno zejména tím, že studium barytových krystalů krásivek naráží na značné metodologické obtíže. Mnohé se tak stále neví.

K přirozené akumulaci anorganických krystalů barytu, které jsou viditelné i pod optickým mikroskopem, dochází u většiny krásivek (Wilcock, 1989). Typické jsou zejména pro všechny druhy rodu *Closterium*, dále např. pro *Micrasterias*, *Pleurotaenium* či *Triploceras* (Felhofer et al., 2021). Krystaly barytu se mohou vyskytovat napříč buňkou, v menší míře třeba v asociaci s buněčnou stěnou a v záhybech jejích laloků, dále se mohou shlukovat mezi laloky chloroplastu nebo v oblasti septa či uzavřené uvnitř terminálních vakuol (Felhofer et al., 2021). V buňkách rodu *Micrasterias* se barytové krystaly nachází v rámci párových vakuol na vrcholech buňky jen zřídka. Většinou jsou k nalezení volně rozptýlené napříč aktivně cirkulující cytoplasmou, a to obzvlášť v oblasti septa jako tzv. "*Septumkristalle*". Krystaly do oblasti isthmu migrují laterálně právě během formace septa prouděním cytoplasmy (Meindl, 1984; Wilcock, 1989). U druhu *Closterium monoliferum* a mnoho dalších druhů se

krystalinní inkluze vyskytují pouze uvnitř terminálních vakuol (Brook et al., 1988; Niedermeier et al., 2018).

Apikální, resp. terminální vakuoly jsou k nalezení u zástupců Archidesmidiinae (např. *Penium*, *Pleurotaenium*, *Closterium*). Uvnitř těchto vakuol se může vyskytovat jeden až stovky krystalů, běžně je mikrokrystalů okolo pěti až sto v jedné terminální vakuole. Již byl pozorován vstup i výstup krystalů z vakuol, v terminálních vakuolách vzniklé krystaly tak mohou pronikat do prostoru cytoplasmy a případně i naopak (Brook et al., 1980). Krystaly uvnitř terminálních vakuol se nachází ve stavu konstantního pohybu (agitation), který není v případě krystalů způsoben prouděním cytoplasmy. Jedná se o tzv. *Brownův pohyb*, tedy náhodný, chaotický pohyb mikroskopických částic v kapalině či plynu (Brook et al., 1988; Brook, 1981). Buňky disponující terminálními vakuolami jsou současně nejvíce motilní ze všech krásivek. Odtud pramení myšlenka, že by mikrokrystaly barytu mohly plnit funkci statolitů (Brook et al., 1980; Brook, 1981).



Obrázek 3, Morfologie buňky a krystalů *Closterium monoliferum*. (a) Snímky z konfokálního mikroskopu zachycující laloky chloroplastů obou semicel (červeně), plasmatická membrána zeleně. (b) DIC snímky krystalů $BaSO_4$ (šipka) v terminální vakuole. (c) SEM fotografie krystalů barytu kosočtverečné (šipka) a šesterečné (trojúhelník) morfologie, které přetrvaly po vyžíhání buněk kvůli odstranění organického materiálu (Krejci et al., 2011b).

4.1. Příjem Ba a Sr z okolí

Jedna z hlavních otázek je následující. Proč právě krásivky akumulují Ba a Sr z prostředí, když k tomu samému nedochází u jiných organismů? Baryum je přitom pro mnohé životní formy toxické. Buňky krásivek jsou ale schopné Ba z prostředí vychytávat nejspíše cestou příjmu Ca, i když je samotný Ca v prostředí mnohem více abundantní. K akumulaci Ba a Sr totiž dochází u krásivek až za pětkrát vyšší koncentrace Ca v médiu (Krejci et al., 2011). Například zástupci rodů *Ankistrodesmus* a *Selenastrum* koncentrují nejen Ba, ale také jiné kovy i z velmi zředěných roztoků. Jejich vnitrobuněčná koncentrace Ba či U může být až 5 000 krát větší, než je v okolním prostředí (Mann & Fyfe, 1984). Co se týče Sr, je vhodné poznamenat, že jeho příjem rostlinami, kterým jsou krásivky blízce příbuzné, je závislý spíše na

vzájemném poměru Ca a Sr v prostředí než na vlastní koncentraci Sr. Při vyšším příjmu Ca z prostředí by mělo současně docházet i ke zvýšenému příjmu Sr (Isermann, 1981). Jako hyperakumulátora Sr mezi krásivkami lze uvést druh *C. monoliferum* (Krejci et al., 2011a).

Základním východiskem je skutečnost, že ionty Ca^{2+}, Sr^{2+} a Ba^{2+} jsou si chemicky velmi podobné. To vede u většiny organismů k jejich nepřednostnímu transportu membránovými přenašeči, protože transportní proteiny mezi ionty Ca^{2+}, Ba^{2+} a Sr^{2+} zřídka kdy silně diskriminují (Krejci et al., 2011b). Ve většině případů tyto ionty navíc vykazují i obdobnou buněčnou distribuci. Ionty Ca^{2+} a Sr^{2+} dosahují vyšších koncentrací v centrální části buněk. K akumulaci Sr a Ca dochází také mezi laloky chloroplastu a v terminální vakuole (Krejci et al., 2011b). Narozdíl od Ba a Sr figuruje Ca v celé škále fyziologických funkcí buňky. Ba a Sr mohou sice Ca v některých jeho metabolických funkcích zastupovat, ale kinetika těchto procesů je odlišná a jejich efektivita je obecně nižší (Nakazato a Onoda, 1980). Ca^{2+} je běžně ukládán do vnitřních prostor endoplasmatického retikula, a vzhledem k tomu, že jsou společně s ním ko-lokalizovány v endomembránovém systému i Sr^{2+} a Ba^{2+}, se dá usuzovat, že jsou tyto ionty společně skladovány i transportovány. Koncentraci Ca v cytosolu ale musí buňky dynamicky regulovat, primárně proto, že Ca působí jako sekundární posel v buněčné signalizaci. Kinetika příjmu a výdeje iontů Ba a Sr buňkou je tak závislá na koncentraci Ca v okolí a uvnitř buňky (Krejci et al., 2011b). Mezi místa, kde by buňka mohla diskriminovat mezi ionty Ba^{2+}, Sr^{2+} a Ca^{2+} patří cytoplasmatická membrána, membrány endoplasmatického retikula, vesiklů a vakuol (Niedermeier et al., 2018). Největší roli v selektivitě Sra Ba oproti Ca mají nejspíše právě membrány terminálních vakuol. Je ale možné, že je Ba a Sr jsou pouze do vnitřního prostoru vakuol transportovány rychleji než Ca (Krejci et al., 2011b).

Například u druhu *C. monoliferum* nevykazuje plasmatická membrána značnou iontovou selektivitu Ba a Sr vůči Ca. Při průchodu těchto iontů do terminálních vakuol je zřejmě iontová selektivita vyšší. Během studie Krejci et al. (2011b) byl pozorován vstup Sr do buněk. Ten sice probíhal na různých místech stejnou měrou, ale jeho koncentrace byla jednoznačně nejvyšší uvnitř terminálních vakuol. Větší koncentrace iontů Sr uvnitř vakuol oproti jiným buněčným kompartmentům a okolí buňky byla nejspíše zprostředkována jeho aktivním transportem přes membrány. Na takovém transportu se nejspíše podílejí i kationové ATPázy (pumpy) nebo struktury jako kation/proton antiporter (Krejci et al., 2011b). Předpoklad, že membránový transport iontů Ba a Sr je aktivní, podporuje skutečnost, že k precipitaci barytu uvnitř buněk dochází proti silně nepříznivému koncentračnímu gradientu (Wilcock, 1989). Krejci et al. (2011b) pozorovali větší příjem Sr buňkami krásivek při nižší koncentraci Ca v médiu oproti Sr. Ionty Ca^{2+} a Sr^{2+}, resp. i Ba^{2+}, spolu totiž kompetují o svůj příjem buňkou, což by odpovídalo mechanismu transportu obou iontů přes Ca-kanály (Krejci et al., 2011b). Ba a Sr zřejmě zpětně neinaktivují Ca-kanály, jak tomu je v případě Ca. To by mohlo umožňovat jejich zvýšený příjem buňkou i za nižší koncentrace Ca v prostředí.

U iontů Ba bylo také prokázáno, že jsou schopné hyperpolarizace plasmatické membrány řas. To může následně ovlivnit funkci iontových pump a Ca-kanálů a tím i příjem iontů Ba a Sr (Metlicka et al., 1996, Felhofer et al., 2021). Mezi další úvahy patří to, že by se na *sekvestraci* iontů kovů, tedy jejich zachycení buňkou a uložení ve stabilní formě, podílel slizový obal buněk krásivek (mucilage shield). Ten by mohl potencionálně fungovat jako difuzní bariéra, a tak vázat specifické ionty z prostředí a poskytovat je k příjmu buňkou (Brook et al., 1988). U rostlin se na sekvestraci některých kovů podílí síru-obsahující proteiny jako jsou např. fytochelatiny, které zajišťují jejich transport do vakuol, a tak pravděpodobně i detoxifikaci buněk. U krásivek se fytochelatiny zřejmě v procesu sekvestrace Ba a Sr neúčastní, ale jejich výskyt byl pozorován u rodu *Micrasterias* v médiu se zvýšenou koncentrací kadmia (Cd) (Krejci et al., 2011, Volland et al., 2013).

4.2. Formace krystalů

Samotná formace krystalů závisí především na koncentraci krystalových komponent v daném prostředí, resp. v konkrétním buněčném kompartmentu, jako je např. membránou ohraničený vnitřní prostor terminálních vakuol (Brook, 1981). Supersaturace těchto složek v roztoku vede ke vzniku nukleačních jader krystalů, z nichž krystaly následně narůstají. Uvnitř buněk krásivek tento proces probíhá jako tzv. *biomineralizace*, kdy dochází ke vzniku krystalů minerálů za spoluúčasti živých organismů (Niedermeier et al., 2018). Konkrétně formace krystalů barytu vyžaduje zvýšení (vakuolární) koncentrace některých z jeho komponent, resp. iontů Ba^{2+}, SO_4^{2-} a případně Sr^{2+}, na hodnoty vyšší, než je koncentrace těchto iontů v médiu. Ale také aby byla *aktivita*, tzn. „efektivní koncentrace“ těchto iontů v roztoku, vyšší, než je součin rozpustnosti $(Ba,Sr)SO_4$. Krejci et al. (2011) pozorovali, že při kultivaci krásivek v médiu s Ba měli téměř všechny buňky po několika krystalech. Nicméně po nahrazení stejné koncentrace Ba v médiu za Sr k formaci krystalů nedošlo. Přítomnost iontů Ba je tudíž nutnou prerekvizitou pro tvorbu krystalů (Krejci et al., 2011).

Sekvestrace iontů Ba a Sr záleží mimo jiné na koncentraci S v této buňce, jakožto komponentu vznikajících krystalů. Zvýšení koncentrace sulfátu v terminálních vakuolách, tzv. *sulfátová past*, vede k výraznému zvýšení množství Ba a Sr sekvestrovaného buňkou (Krejci et al., 2011b). Při vyšší koncentraci sulfátu dochází u krásivek k precipitaci nejméně rozpustné krystalové alternativy, kterou je právě baryt. Není ale jasné, proč stejný princip nefunguje u jiných organismů, kdy zvýšená abundance sulfátů ve vakuolách nevede ke vzniku krystalů. Obsah Sr je v krystalech krásivek proměnlivý a v menší míře vznikají kromě barytu za přítomnosti jeho krystalových komponent i směsné krystaly $(Ba,Sr)SO_4$. Vzhledem k jejich relativně vyšší rozpustnosti oproti barytu nedochází za žádných podmínek k formaci krystalů celestitu či sádrovce (Krejci et al., 2011b). Několik primitivnějších druhů krásivek je sice schopno tvorby krystalů sádrovce, ale u odvozenějších druhů se tato schopnost ztrácí a inkluze přítomné v terminálních vakuolách a v cytoplasmě tvoří téměř výhradně krystaly barytu (Brook et al., 1988).

Rostoucí krystaly mohou do své krystalové mřížky inkorporovat i atomy jiných prvků, než činí jejich majoritní složení. Vzhledem k velké chemické podobnosti atomů Sr a Ba, může Sr vcelku jednoduše zastoupit Ba na jeho pozici v krystalové mřížce barytu. Inkorporace iontů Sr do krystalové mřížky barytu je nevratná, narozdíl od jeho přítomnosti v cytoplasmě nebo vazby k buněčné stěně. Je to dáno tím, že se baryt po buněčné smrti nerozpouští (Krejci et al., 2011). Baryt a celestit mohou tvořit pevný roztok, (Ba,Sr)SO_4. Formace takových směsných krystalů je biogenní ko-precipitační proces, při kterém buňka inkorporuje do vznikajících krystalů ionty obou zmíněných kovů (Krejci et al., 2011). Konečný podíl Sr v těchto krystalech, určovaný jako podíl oxidu strontnatého (SrO), může představovat až 4,9 hmot. % (7 mol. %) u barytu s vysokým obsahem Sr (Hanor, 2000). Běžně je samotného Sr v barytu zastoupeno v hodnotách okolo 0,7 až 3 hmot. % vůči Ba, respektive okolo 7000 až 10 000 ppm Sr (Averyt et al., 2003). Atomy Ca jsou Ba méně podobné, než je Sr, mají mj. menší atomový poloměr, a tudíž jsou do krystalové mřížky barytu preferenčně inkorporovány ionty Sr^{2+} na úkor Ca^{2+}. V krystalové mřížce barytu tak Ca nesubstituuje více než 6 % Ba a jeho abundance činí 300 až 400 ppm (Hennessy et Graham, 2002; Averyt et al., 2003).

Je jen málo skupin organismů, jejichž zástupci jsou schopni biomineralizace Ba či Sr. Krásivky jsou z nich výjimečné v tom smyslu, že mohou být zcela zbaveny obsahu Ba, a tím pádem i samotných krystalů barytu. Buňky izolované z přírody mají po 20 až 30 krystalech v každé z terminálních vakuol. Po exponenciálním růstu v kultuře dochází k poklesu a téměř žádné nejsou pozorovány (Brook et al., 1988). V médiu s minimálním množstvím Ba je podstatně omezena formace krystalů a již vzniklé krystaly se postupně z vakuol buněk vytratí. K dělení buněk při tom dochází přibližně jednou denně a krystaly barytu jsou distribuovány mezi nově vznikajícími buňkami. Krystaly se rychle obnoví po opětovném dodání Ba do média (Brook et al., 1988, Krejci et al., 2011b). Při stejné dostupnosti Ba v médiu bude mít každá buňka v méně početné populaci v kultuře více krystalů, včetně shluků krystalinních inkluzí vystupujících z vakuol. Zatímco při vyšší hustotě populace budou mít za stejné dostupnosti Ba jednotlivé buňky jen po jednom až třech krystalech ve svých terminálních vakuolách (Krejci et al., 2011b).

4.3. Vliv koncentrace iontových komponent na formaci a morfologii krystalů

Síran barnatý a síran strontnatý mají jako čisté chemické látky každý jednu hlavní krystalovou formu a těmi jsou baryt a celestit. Jejich krystaly vzniklé biomineralizací mohou mít mnoho morfologických forem (Wilcock, 1989). Morfologie a kompozice vznikajících krystalů krásivek záleží především na obsahu a poměru krystalových komponent v roztoku. Při pozorování Wilckock et al., 1989 docházelo při vyšším poměru sulfátů v roztoku ke krystalizaci barytu přednostně v šesterečné krystalografické soustavě, zatímco při vyšším poměru Sr^{2+} a Ba^{2+} oproti SO_4^{2-} vznikaly krystaly eliptické. Při poměru 1:1 došlo k tvorbě směsi obou morfologických typů (Wilcock et al., 1989).

Změny krystalové morfologie zřejmě nejsou v případě krásivek cílené, ale spíše důsledek různé rychlosti příjmu jednotlivých iontových komponent tvořících se krystalů. Předpokládá se, že různé druhy krásivek ve stejném prostředí přijímají, resp. pumpují ionty Ba^{2+} a Sr^{2+} a sulfáty různou rychlostí, což tvoří odlišné iontové poměry v buňkách, které pak určují výslednou morfologii krystalů (Wilcock, 1989). Tento způsob kontroly formace krystalů by mohl být cíleně využíván pokročilejšími organismy, kteří rovněž tvoří biomineralizované struktury (Wilcock, 1989). U krásivek je biologická kontrola tvorby krystalů uvnitř buněk zřejmě minimální. Pokud skutečně existuje selektivita v příjmu iontů Ba a Sr oproti Ca, byla by možná jistá úroveň kontroly právě u těchto potencionálně selektivních iontových pump, jejichž aktivita by určovala výsledný iontový poměr uvnitř buňky (Wilcock, 1989). Mezi jednotlivými druhy krásivek je ale značná variabilita co do počtu a velikosti barytových krystalů. Zatímco některé druhy mohou mít po jednom či několika velkých krystalech, jiné mají uvnitř terminálních vakuol stovky mikrokrystalů. To podporuje tezi, že by jednotlivé druhy měly alespoň malý vliv na formaci a morfologii výsledných krystalů.

Morfologie krystalů barytu záleží také na konkrétním druhu a prostředí, ve kterém dané populace žijí. Různé krystalové morfologie byly pozorovány v buňkách stejného druhu z různého prostředí a v buňkách různých druhů ve stejném prostředí (Wilcock, 1989). Například krystalové depozity barytu v buňkách rodu *Closterium* jsou převážně šesterečné nebo kosočtverečné morfologie a běžně měří do 3 µm v průměru. Pro jiné druhy jsou charakteristické zaoblené až elipsoidní krystaly. U zástupců rodu *Micrasterias* se krystaly často vyskytují ve shlucích (Wilcock, 1989; Niedermeier et al., 2018). Dále se vyskytují i korálkovité řetízky krystalů uchycené v organické matrix. Vzácně byly pozorovány i jiné krystalové struktury, jako například vějířovité shluky krystalů mající na délku 5 až 33 µm, byly vzácně pozorovány ve vakuolách velké přírodní populace *Closterium lunula* (Wilcock, 1989).

Morfologie krystalů vznikajících při konkrétních poměrech iontů v buňkách krásivek odpovídají krystalům připraveným uměle za stejného poměru iontů *ex vivo*. Tímto se krásivky liší od jiných skupin organismů precipitujících Ba a Sr, jako jsou např. mořské améby ze skupin Acantharia či Radiolaria, kteří tvoří krystalinní depozity celestitu. Jejich biomineralizací vzniklé krystalové morfologie se totiž neshodují s morfologií jejich synteticky připravených analogů (Wilcock, 1989).

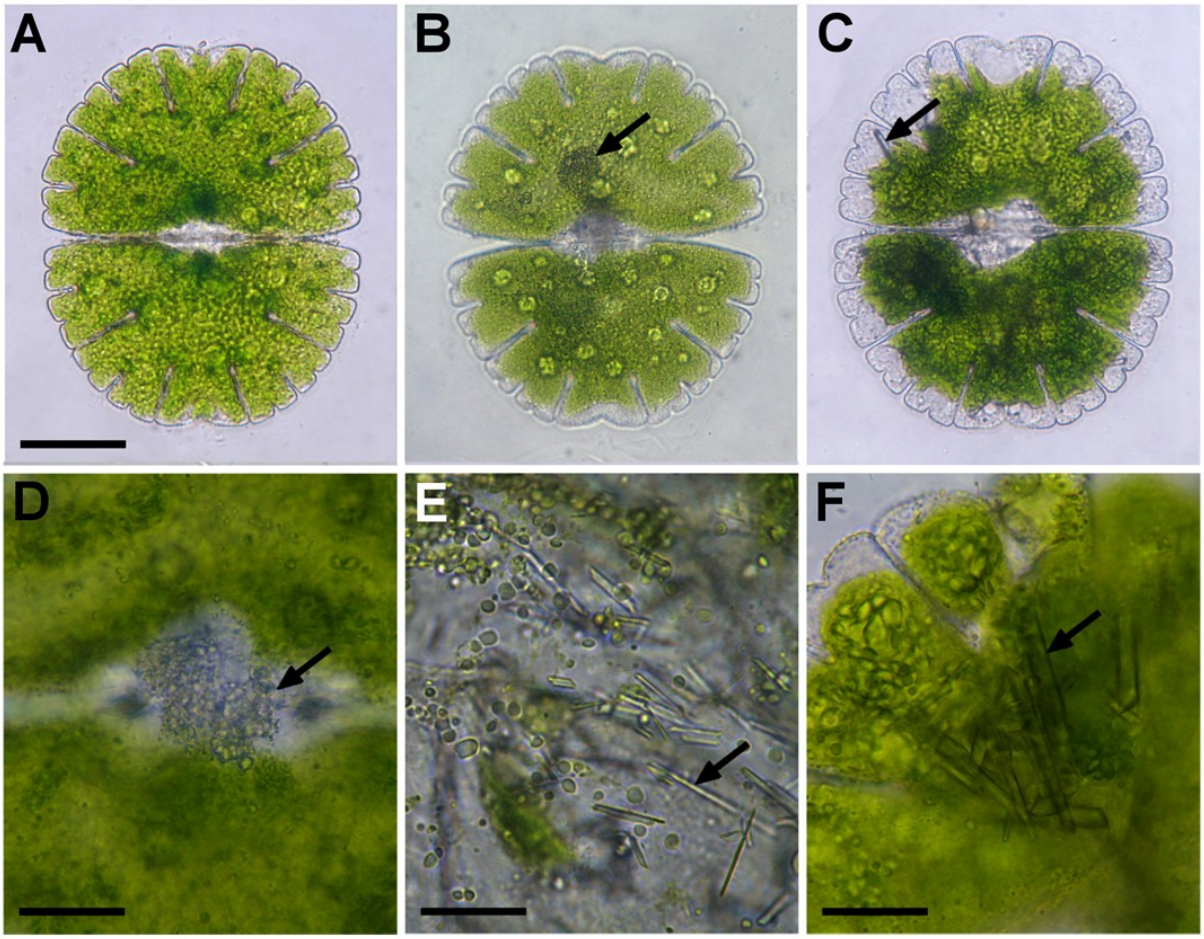
4.4. Vliv různé koncentrace iontů Ba a Sr na buňky krásivek

Brook et al. (1988) ve své studii vystavili populaci *C. moniliferum* škále koncentrací Ba v médiu od 0,001 až 30 mg/l, přičemž se ukázalo, že rostoucí koncentrace Ba nemá vliv na rychlost dělení buněk, resp. na růst populace (Brook et al., 1988). Při delší kultivaci buněk v médiu s Ba se pouze v jednotlivých buňkách vytvoří větší množství krystalů (Krejci et al., 2011). V médiu bohatém na Ba (např. 50 mg/l) jsou pak krystaly barytu pozorovatelné nejen v terminálních vakuolách, ale i rozptýlené napříč buňkou (Brook et al., 1988). Zajímavé je, že k nejnižšímu příjmu Ba buňkou nedochází při nejnižších koncentracích Ba v médiu, jak ve své studii pozorovali Brook and al. (1988). Příjem Ba buňkou byl

vyšší za koncentrace Ba v médiu kolem 0,001 až 0,01 mg/l, než za středních hodnot (okolo 1,0 mg/l). K maximální akumulaci docházelo při 10 mg/l, což byla současně nejvyšší měřená koncentrace Ba. Toto pozorování nelze zcela vysvětlit, ale lze doložit paralela s vystavením buněk škále koncentrací sloučenin těžkých kovů, jako jsou třeba chrom nebo vanad. V takové situaci jsou střední hodnoty tzv. „death zone“, kdy dochází k odumírání buněk populace, zatímco při vyšších koncentracích buňky přežívají, jelikož si vnější části jejich cytoplasmy vytvoří koagulovanou protektivní vrstvu, která brání průniku těžkých kovů. Při studii Brook et al. (1988), ale při středních hodnotách k odumírání buněk nedošlo. Kritická koncentrace Ba v prostředí je pro populaci krásivek až od 30 do 40 mg/l, ale menší počet buněk přežije koncentraci Ba až 100 mg/l (Brook et al., 1988).

V rámci o třicet let mladší studie Niedermeier et al. (2018) pozorovali, že při ošetření dodatečným množstvím Sr a Ba ve formě Cl_2Sr, resp. $BaCl_2$ poklesla rychlost dělení buněk krásivek a produkce kyslíku v závislosti na koncentraci dodaných kovů, ale vitalita buněk klesla jen málo (Niedermeier et al., 2018). Krátkodobé vystavení Ba i Sr mělo obdobný vliv v obou případech, kdy koncentrace vyšší než 1 mM vedly ke zpomalení růstu buněk. Toto opoždění rostlo se zvyšováním koncentrace Ba i Sr v médiu. Koncentrace vyšší než 80 mM měly za následek kompletní zastavení buněčného vývoje. U buněk se Sr v médiu byly častěji, než u zvýšeného obsahu Ba pozorovány morfologické defekty jako je absence některého z laloků semicel. Vystavení zvýšené koncentraci Sr občas vedlo k defektům septa během buněčného dělení a abnormálnímu spojení semicel. K většímu snížení vitality došlo u buněk ošetřených $BaCl_2$, a to až v 56,7 % případů. Krystaly byly více zřetelné u buněk, které byly vystaveny nižším koncentracím chloridům obou kovů po delší dobu. Krystaly Ba byly u pozorovaných buněk *Micrasterias* stabilnější než Sr, protože přetrvají i po buněčné smrti (jsou nerozpustné). Vyšší koncentrace Ba či Sr v médiu vedly k hůře tvarovaným krystalům (Niedermeier et al., 2018).

Po vystavení populace některých krásivek prostředí se zvýšenou koncentrací Sr může být pozorována formace podlouhlých tenkých krystalů obalených membránou. Tyto krystaly jsou organické povahy a tvoří je citrát strontnatý. Na rozdíl od krystalů barytu jsou ovšem nestabilní a rozpouštějí se po buněčné smrti, obdobně jako krystaly celestitu (Niedermeier et al., 2018). V případě ošetření populace dodatečným Sr byly za pomoci transmisní elektronové mikroskopie rozpoznány náznaky autofágie u některých buněčných organel indikující začátek degradačního procesu buňky (Niedermeier et al., 2018).



Obrázek 4, Fotografie *Micrasterias denticulata* pořízené při pozorování v optickém mikroskopu. (A) Kontrolní buňka. (B, D) Buňka ošetřená 500 µM BaCl2 po dobu 3 týdnů. (C) Buňka vystavená 1mM Cl2Sr po dobu 1 týdne. (E) Krystaly v cytoplasmě rozmáčknuté buňky Micrasterias ošetřené 2mM Cl2Sr po dobu 2 týdnů. (F) Buňka vystavená 1mM Cl2Sr po dobu 3 týdnů. Krystaly jsou vyznačeny šipkami. Škála (A–C) = 50 µm, škála (D–F) = 20 µm (Niedermeier, 2018).

4.5. Funkce krystalů Ba a Sr v buňkách krásivek

Fyziologická funkce krystalů v buňkách krásivek není dosud zcela objasněna. Podle prvních úvah mají krystaly barytu funkci v osmoregulaci buňky a vznikají pouze jako odpadní produkt (Frey, 1926). Pozdější práce polemizují o jejich uplatnění v gravicepci jako tzv. statolity (Brook et al., 1980). Krystaly barytu u krásivek by tak byly obdobou krystalů celestitu u krásivkám příbuzným parožnatek (Braun et al., 2001). Novější studie hovoří spíše o jejich funkci v detoxifikaci buňky převedením kontaminant do neškodlivého stavu v podobě málo rozpustných až nerozpustných krystalů v procesu biomineralizace. Studie Niedermeier et al. (2018) ukázala, že při vystavení vyšším koncentracím Ba či Sr dochází uvnitř buněk jen k malým morfologickým změnám. Biomineralizace Ba a Sr do podoby nerozpustných krystalů tedy může chránit buňky před rozsáhlým poškozením či buněčnou smrtí alespoň v určitém rozmezí koncentrací a doby trvání těchto suboptimálních stavů. Častá lokalizace krystalů v prostoru terminálních vakuol je důsledkem buněčné *kompartmentace*, tzn. vzájemného oddělování buněčných prostor do uzavřených celků, v tomto případě za účelem eliminace Ba a Sr z cytoplasmy buňky. Jedná

se o významný proces, který minimalizuje negativní vlivy environmentálních polutantů nebo cytotoxických sloučenin na buněčný metabolismus (Niedermeier et al., 2018). Akumulace krystalů barytu mezi buněčnou stěnou a plasmatickou membránou, ale také v pórech buněčné stěny, rovněž naznačuje to, že se buňka snaží Ba zbavit (Niedermeier et al., 2018).

Formace krystalů barytu a citrátu strontnatého u krásivek tak zřejmě působí jako efektivní detoxifikační mechanismus vysoce toxických kovů alkalických zemin, který buňkám umožňuje přežít podmínky prostředí, kdy je koncentrace těchto pro buňku potenciálně škodlivých kovů zvýšená (Niedermeier et al., 2018). Například zástupci rodu *Micrasteras* se tedy relativně dobře vyrovnávají i s vyššími koncentracemi Ba a Sr (1 až 2 mM). Tento fenomén je patrný zejména oproti vlivu kovů jako jsou Cr, Cd, Al, Cu či Zn (Niedermeier et al., 2018). Organické kyseliny jako jsou citráty přispívají detoxifikaci buňky tím, že vytvářejí komplexy s kationty kovů. Takto vznikající krystaly nejsou stabilní po buněčné smrti. Je možné, že se buňky snaží znovu využít Sr-obsahující organické sloučeniny, aby přežily nepříznivé podmínky. Nemůže být zcela vyloučena ani přítomnost bakterií uvnitř slizového biofilmu obklopujícího buňky krásivek, které by rozkládaly organické krystaly citrátu strontnatého, a tak napomáhaly koloběhu živin (Niedermeier et al., 2018).

5. Baryum a stroncium u ostatních organismů

Mimo krásivky je jen relativně málo dalších skupin organismů, u nichž je známa schopnost akumulace Ba a Sr ve větším množství. Ba ani Sr totiž nejsou biogenní, či dokonce esenciální prvky (Emsley, 2003). Naopak jejich potencionální toxicita bývá u těchto organismů většinou řešena jejich biomineralizací ve formě nerozpustného barytu, do jehož struktury je opět v různé míře sekvestrováno i Sr. Precipitace celestitu je podstatně méně častá, ale existují organismy, u nichž k ní dochází přednostně.

Korelace mezi rozložením Ba a Si v mořích vedla k myšlence, že např. rozsivky (Bacillariophyceae) mají, jako abundantní křemičitý fytoplankton, vliv na mořský cyklus Ba. Studie věnující se akumulaci Ba u rozsivek ovšem nepotvrdily vnitrobuněčnou precipitaci barytu v cytoplasmě nebo uvnitř jiných buněčných kompartmentů (Bishop, 1988; Dehairs et al., 1980). Většina Ba je u rozsivek asociována s vnější schránkou, *frustulou*, jejíž povrch by mohl sloužit jako vhodný substrát pro formaci barytu a katalyzovat jeho precipitaci. K formaci barytu dochází ale spíše až po odumření vlastního organismu v rozkládající se hmotě potápějící se rozsivky (Bishop, 1988). Ve výsledku je příjem a akumulace Ba rozsivkami nedostatečná vzhledem k množství barytu suspendovaného ve větších hloubkách, ale jeho asociace se schránkami rozsivek je zřejmě součásti cyklu rozpuštěného Ba v mořích (Dehairs et al., 1980).

Mezi organismy, u nichž byla vnitrobuněčná formace barytu v živých buňkách potvrzena, patří ovšem kokolitky (Haptophyta), téměř výhradně mořský fytoplankton tvořící schránky z různě složitých vápenitých destiček. Příjem Ba a intravakuolární precipitace barytu byla pozorována u několika kultur kokolitek z řádu Pavlovales (Stroobants et al., 1991; Jacquet et al., 2007). K akumulaci Ba dochází třeba také u hub (Aruguete et al., 1998).

5.1. Parožnatky (Charophyceae)

V rámci streptofytních řas se krystaly barytu vyskytují u parožnatek (Charophyceae), které tvoří relativně blízce příbuznou skupinu k třídě Zygnematophyceae. Jedná se o skupinu makroskopických řas s komplexní přeslenitou stélkou, které rostou ve sladkých či brakických vodách. Ba akumulované parožnatkami precipituje v podobě barytu (Schröter et al., 1975) v apikální zóně jednobuněčných rhizoidů a prvoklíčků (*protonemat*), které klíčí z klidových oospor, a z nichž posléze vzniká relativně komplexní stélka parožnatky (Braun et al., 2001). Ve vrcholu těchto buněk se nachází membránou ohraničené vezikuly měřící až 2 μm v průměru a obsahující matrix z cukrů a proteinů (Wang-Cahill & Kiss, 1995), ve které jsou radiálně uspořádány mikrokrystaly barytu (Schröter et al., 1975). Rentgenová analýza detekovala obsah Sr v těchto krystalech (Sievers & Schmitz, 1982). Tyto vezikuly jsou součástí struktury zvané také *spitzenkörper*, která sestává z množství sekretorických váčků obklopujících agregát endoplasmatického retikula (Braun et al., 2001). Stejnojmenná struktura vyskytující se u hyf hub je podstatně složitější a neobsahuje barytové inkluze, nicméně zajišťuje do jisté míry obdobnou funkci, a to orientaci apikálního růstu buňky.

Krystaly barytu obsažené ve *spitzenkörperu* fungují jako statolity a účastní se gravicepce buňky (Braun et al., 2001). V případě rhizoidů i protonemat parožnatek zajišťují krystaly barytu gravitropickou odpověď buňky, tj. její správnou reakci na gravitační vektor Země růstem v odpovídajícím směru. Ten se v obou případech liší; zatímco rhizoidy parožnatek jsou *pozitivně gravitropické*, rostou ve směru gravitačního vektoru Země, klíčící protonemata vykazují *negativní gravitropismus*, tedy růst proti gravitačnímu vektoru. Sedimentace statolitů v rhizoidech může působit lokální změny membránového potenciálu, což vede k tamnímu narušení procesů exocytózy. V případě protonemat vede sedimentace statolitů v blízkosti buněčného vrcholu k tvorbě signálu skrze membránu, který má vliv na aktivitu Ca-kanálů (Braun et al., 2001). Hlavní rozdíl je v aktinovém ukotvení Spitzenkörperu v buňce a v aktinem mediovaném transportu statolitů. Rhizoidy se vyvíjí, když je dostupné světlo jako odpověď na environmentální stres či fragmentaci stélky. Za principu pozitivního gravitropismu se apikální části buněk stáčí dolů a rhizoidy se noří do substrátu a upevňují tak svou část stélky v sedimentu (Braun et al., 2001). Ke vzniku protonemat dochází, pokud na buňky nedosahuje modré světlo, například když dojde k překrytí stélky substrátem. Buňky se následně ohýbají proti gravitačnímu vektoru, a tak prorůstají zpět na světlo. Poté, co se protonema dostane na světlo, dojde ke stimulaci regeneračního procesu, který zahrnuje vrcholový růst a formaci relativně komplexní mnohobuněčné stélky (Braun et al., 2001).

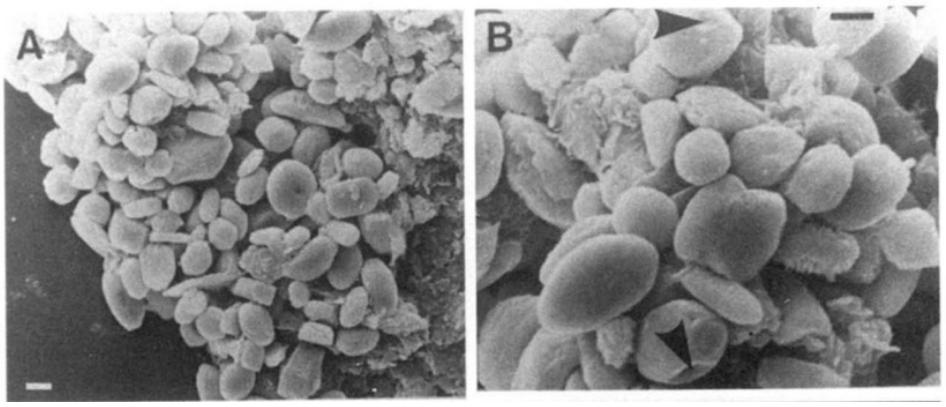
5.2. Loxodidae

Mezi další organismy, u nichž byla prokázána akumulace Ba patří sladkovodní nálevníci rodu *Loxodes* (Finlay et al., 1983). Tito nálevníci mohou být velmi abundantní v biologicky produktivních jezerech a podstupují sezónní migrace mezi bentosem a vodním sloupcem. Jejich přesun je vždy doprovázen odpovídajícím výrazným zvýšením v lokální koncentraci Ba. Akumulace Ba v těchto organismech by měla být dostatečná k vysvětlení většiny Ba precipitovaného v hypolimniu (Finlay et al., 1983). Rod *Loxodes* je schopen precipitace barytu, který využívá ve speciálním typu organel, tzv. *Mullerových tělíscích*. Ty plní funkci mechanoreceptorů a uplatňují se v gravitaktické odpovědi buňky (Hemmersbach et al., 1999). Jedná se o specializované vakuoly, které měří 7 až 10 μm v průměru a obsahují sférické granuly barytu velké okolo 3 μm. Jednotlivá Mullerova tělíska jsou uchycena k pelikule prostřednictvím komplexu brv tvořící *stonek*, který se ohýbá pod vlivem gravitačního pole Země a tím se mění membránový potenciál buňky (Rieder, 1977). Ztráta Mullerových organel vede ke kompletní ztrátě gravitaktické orientace (Hemmersbach et al., 1999).

Do stejné čeledi, Loxodidae, náleží i mořský nálevník rodu *Remanella*. Na místě Ba však do Mullerových organel akumuluje Sr a precipituje krystaly celestitu. Nižší hustota $SrSO_4$ oproti $BaSO_4$ je kompenzována větší velikostí minerálního tělesa v Mullerových tělíscích. Krystalinní inkluze celestitu měří v průměru 4 μm a obdobně jako v případě *Loxodes* plní funkci statolitů v gravitaxi buňky (Hemmersbach et al., 1999).

5.3. Xenophyophorea

Akumulace Ba byla pozorována i u zástupců nepříliš početné skupiny Xenophyophorea, která spadá do kmene dírkonošců (Foraminifera) (Pawlowski et al., 2003). Jedná se o hlubokomořské organismy žijící u mořského dna, jejichž jednobuněčné mnohojaderné tělo může dosahovat až 20 cm. Protoplasma většiny popsaných zástupců obsahuje krystaly barytu, zde označované jako tzv. *granellae*, které se vyskytují ve velkém množství napříč buňkou a hromadí se ve shlucích odpadního materiálu metabolismu. Stejně jako v ostatních případech obsahuje baryt u Xenophyophorea znatelný podíl Sr. Barytové krystaly neplní u těchto organismů žádnou zjevnou funkci (Hopwood at al., 1997).



Obrázek 5, Fotografie velkých krystalů barytu u *Aschemonella ramuliformis* (Xenophyophorea) ze skenovacího elektronového mikroskopu (SEM). (A,B) Shluky krystalů barytu, šipka poukazuje na krystal s velkou centrální rýhou. Škála: 1 µm (Hopwood et al., 1997).

5.4. Strontnatci (Acantharia)

Strontnatci (Acantharia) jsou velmi abundantní skupina mořského heterotrofního jednobuněčného mikroplanktonu, která patří do kmene Retaria spadajícího do eukaryotické „superskupiny“ SAR (Decelle et al., 2012). Jejich název byl odvozen od jedinečné schopnosti akumulace Sr buňkami strontnatců. Zatímco u ostatních zástupců mřížovců je buněčný skelet tvořený křemičitany, endoskelet strontnatců sestává výhradně z celestitu (Jacquet et al., 2007). Endoskelet tvoří radiálně uspořádané jehlice, resp. *spikuly* celestitu sekretované vakuolami, které jednotlivé spikuly obklopují. Celestitový endoskelet pomáhá vymezit části cytoplasmy na periferní ektoplasmu a vnitřní prostor endoplasmy obsahující větší množství jader. Hraniční oblast mezi těmito prostory tvoří plasmalema buňky strontnatce. Celestit je u strontnatců využíván také u klidových cyst. Vzhledem k vyšší rozpustnosti celestitu nedochází po odumření buněk k jejich fosilizaci. V důsledku inkorporace Ba do struktury celestitu obsahují skelet a cysty strontatců více Ba než okolní voda, takže při jejich rozkladu může docházet k formaci barytu stejně tak, jako tomu možná je u rozsivek (Sternberg et al., 2005; Jacquet et al., 2007).

5.5. Rostliny

Sr a Ba sice nejsou prvky esenciální pro růst rostlin, ale pokud se v půdě vyskytují ve větším množství, mohou růst ovlivnit přímo nebo nepřímo skrze kompetici s jinými prvky, např. Ca či Mg, o příjem rostlinou (He et al., 2012). Rostliny neumí omezit příjem Ca a Mg pod minimum nezbytné pro vlastní metabolismus, takže přebytek může být precipitován spolu s Ba a Sr. Ba a Sr mohou být pro rostliny spíše toxické a precipitace tak funguje jako detoxifikační proces (He et al., 2012). Fytotoxický efekt Ba byl pozorován např. u sóji (*Glycine max*), u níž měly vyšší koncentrace Ba vliv na regulaci průsvitu průduchů, inhibovaly fotosyntetickou aktivitu a celkový růst rostliny (Suwa et al., 2008).

Koncentrace Ba v půdách může být relativně vysoká, běžně okolo 100 až 3000 mg/kg, ale jen omezené množství Ba je akumulováno rostlinami (Nogueira et al., 2010). Mezi rostliny, resp. jejich části, u kterých byl prokázán aktivní příjem Ba, patří luštěniny, stébla obilnin, pícniny, listy severoamerického jasanu pensylvánského (*Fraxinus pennsylvanica*), ořešák černý (*Juglans nigra*), ořechovec (*Carya* sp.), juvie ztepilá (*Bertholletia excelsa*), douglaska tisolistá (*Pseudotsuga menziesii*) či zástupci rodu kozinec (*Astragallus*) (IPCS, 1990). Koncentrace barya ve většině rostlin se pohybuje od 2 do 13 mg/kg sušiny, jen borůvky vykazují výrazně zvýšené hladiny Ba. Zcela nejvyšší koncentrace Ba, okolo 3 000 až 4 000 mg/kg, byly naměřeny u para ořechů, tzn. semen juvie ztepilé (Nogueira et al., 2010; Smith, 1971). U juvie ztepilé dochází k akumulaci Ba v nejvyšší míře právě v endospermu semen. Značné množství Ba bylo zaznamenáno i v pletivu plodů. Některé části rostliny akumulují Ba a Sr lépe než jiné, například u juvie byl mj. vyšší poměr Ba a Sr vůči Ca naměřen v borce oproti vlastnímu dřevu stromu (Smith, 1971). Při pohybu iontů Ba^{2+}, Sr^{2+}, ale také Ra^{2+}, z půdy směrem k listům musí u dřevin docházet k diskriminaci vůči Ca. Je to zřejmě opak toho, k čemu dochází u bylin. U jednoletých rostlin bývá poměr Ba a Sr vůči Ca vyšší v pletivech stonku než v listech a jiných, ve výše položených rostlinných orgánech (Smith, 1971).

Jedno z množných vysvětlení tohoto fenoménu u uvedených dřevin je zprostředkovaná translokace Ba, Sr či Ra skrze xylém. Některé organické ligandy, např. anionty citrátu nebo malátu, mohou tvořit komplexy s ionty Ba^{2+} a Sr^{2+}, a tak zvyšovat jejich mobilitu a umožnit jejich transport xylémem. Je možné, že tyto organické ligandy preferenčně váží těžší iontové alternativy kovů alkalických zemin na úkor Ca (Smith, 1971). Ve formě organických komplexů nedochází k precipitaci těchto prvků uvnitř transportních elementů. V cílové části rostliny by pak mohlo Ba a Sr z organických komplexů disociovat a precipitovat s jinými organickými či anorganickými ligandy, např. oxaláty či sulfáty, za formace stabilnějších krystalinních depozitů. K redistribuci kovů alkalických zemin akumulovaných v listech či semenech dochází zřejmě jen minimálně (Smith, 1971).

6. Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo shrnout a představit dosavadní poznatky a domněnky o mechanismech akumulace Ba a Sr a formace jejich krystalů v buňkách krásivek. Původní poznatky a interpretace provedené především v 80. letech byly uvedeny ve srovnání s novějšími studiemi zabývajícími se zejména principy příjmu Ba a Sr do buněk a transportu obou kovů v nich.

Biologická funkce a princip akumulace Ba a Sr v krásivkových buňkách nejsou dosud zcela jednoznačně určeny. Je ale nejvýše pravděpodobné, že sekvestrace obou kovů je úzce spjata s příjmem a metabolismem Ca v buňce. Ve výsledku je možné, že následná formace krystalů, ať už se jedná o baryt nebo citrát strontnatý, nemá u krásivek jinou fyziologickou funkci mimo detoxifikaci buňky, která předchází potenciálnímu poškození buněčných struktur. V rámci toho je nicméně v procesu tzv. *fytoremediace* pro mnohé jiné organismy toxické Ba odebíráno z prostředí a imobilizováno ve formě nerozpustného barytu. Ten s odumřelou buňkou sedimentuje na dno vodní nádrže a může být následně dočasně uchován v sedimentech, kde je nedostupný jiným vodním organismům, které nejsou vůči jeho toxicitě tak dobře odolné jako krásivky (Singh et al., 2008). Obdobně by z prostředí mohly být krásivkami sekvestrovány i jiné prvky, a to nejen další kovy alkalických zemin, ale také některé kovy vzácných zemin (Chao & Chuang, 2011).

U krásivkám příbuzných cévnatých rostlin jsou hladiny kovů jako je Ra, Th či La spjaty stejně jako Ba a Sr s metabolismem Ca. Rostliny schopné akumulace Ba mívají většinou také zvýšené hladiny zejména Ra (Chao & Chuang, 2011; Smith, 1971). U Ra nebyla prokázána žádná známá biologická funkce, ale má přirozeně se vyskytující radionuklidy, které mohou být přijímány a akumulovány některými druhy rostlin i v podmínkách přirozeného radiačního pozadí (Chao et al., 2007; Chao & Chuang, 2011). Ra náleží do skupiny kovů alkalických zemin a je tudíž považováno za chemicky analogické Ba a Sr. Může spolu se sírany obou prvků ko-precipitovat v pevný roztok (Hedström et al., 2013) a je pravděpodobné, že krystaly barytu krásivek mohou obsahovat mimo Sr také malý podíl Ra. V tomto směru ale nebyly rozvedeny žádné dosavadní studie a případná sekvestrace Ra spjatá s příjmem Ba a Sr nebyla potvrzena.

Je vhodné zmínit, že schopnost krásivek hyperakumulovat Sr na úkor Ca je předmětem zájmu pro potenciální využití ve fytoremediaci radioaktivního izotopu ^{90}Sr, který se do prostředí dostává spolu s jaderným odpadem (Krejci et al., 2011b). U rostlin a jiných mikroorganismů totiž naráží pokusy o jeho fytoremediaci na kompetici iontů Sr^{2+} a Ca^{2+} o příjem buňkou minimalizující množství sekvestrovaného ^{90}Sr způsobem, k němuž u krásivek nedochází (Singh et al., 2008). Studie Krejci et al. (2011b) dokonce prokázala, že lze vytvořit takové podmínky, při kterých je druh *Closterium monoliferum* schopen precipitace krystalů, ve kterých je Sr v krystalové mřížce barytu zastoupeno až ze 45 mol. % (Krejci et al., 2011b). Veškeré polemiky o využití krásivek ve fytoremediaci umělých radioizotopů však stále omezuje nedostatek znalostí v oblasti regulace příjmu Ba a Sr buňkami.

7. Seznam použité literatury

1. Aruguete, D. M., Aldstadt, J. H., & Mueller, G. M. (1998). Accumulation of several heavy metals and lanthanides in mushrooms (Agaricales) from the Chicago region. *Science of The Total Environment*, *224*(1), 43-56. https://doi.org/10.1016/S0048-9697(98)00319-2

2. Averyt, K. B., Paytan, A., & Li, G. (2003). A precise, high-throughput method for determining Sr/Ca, Sr/Ba, and Ca/Ba ratios in marine barite. *Geochemistry, geophysics, geosystems: G3, 4*(4). https://doi.org/10.1029/2002GC000467

3. Bhoelan, B. S., Stevering, C. H., van der Boog, A. T. J., & van der Heyden, M. A. G. (2014). Barium toxicity and the role of the potassium inward rectifier current. *Clinical toxicology (Philadelphia, Pa.)*, *52*(6), 584-593. https://doi.org/10.3109/15563650.2014.923903

4. Bishop, J. K. B. (1988). The barite-opal-organic carbon association in oceanic particulate matter. *Nature (London)*, *332*(6162), 341-343. https://doi.org/10.1038/332341a0

5. Braun, M., Kern, V., & Kiss, J. (2001). Gravisensing in single-celled systems: characean rhizoids and protonemata. *Advances in space research*, *27*(5), 1031-1039. https://doi.org/10.1016/S0273-1177(01)00180-6

6. Brook, A. J., Fotheringham, A., Bradly, J., & Jenkins, A. (1980). Barium accumulation by desmids of the genus Closterium (Zygnemaphyceae). *British phycological journal*, *15*(3), 261-264. https://doi.org/10.1080/00071618000650251

7. Brook, A. J. (1981). The biology of desmids (Botanical monographs Vol. 16). *Blackwell Scientific Publications.*

8. Brook, A. J., Grime, G. W., & Watt, F. (1988). A study of barium accumulation in desmids using the Oxford scanning proton microprobe (SPM). *Nuclear instruments & methods in physics research. Section B, Beam interactions with materials and atoms*, *30*(3), 372-377. https://doi.org/10.1016/0168-583X(88)90027-4

9. Chao, J. H., Niu, H., Chiu, C. Y., & Lin, C. (2007). A potential dating technique using Th-228/Ra-228 ratio for tracing the chronosequence of elemental concentrations in plants. *Applied radiation and isotopes*, *65*(6), 641-648. https://doi.org/10.1016/j.apradiso.2007.01.001

10. Chao, J. H., & Chuang, C. Y. (2011). Accumulation of radium in relation to some chemical analogues in Dicranopteris linearis. *Applied radiation and isotopes*, *69*(1), 261-267. https://doi.org/10.1016/j.apradiso.2010.08.012

11. Coesel, P. F. M., & Meesters, K. (2007). Desmids of the the Lowlands: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European Lowlands. *KNNV Publishing.*

12. Dallas, C. E., & Williams, P. L. (2001). Barium: Rationale for a new oral reference dose. *Journal of toxicology and environmental health. Part B, Critical reviews*, *4*(4), 395-429. https://doi.org/10.1080/109374001753146216

13. Decelle, J., Suzuki, N., Mahé, F., de Vargas, C., & Not, F. (2012). Molecular Phylogeny and Morphological Evolution of the Acantharia (Radiolaria). *Protist*, *163*(3), 435-450. https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.10.002

14. Dehairs, F., Chesselet, R., & Jedwab, J. (1980). Discrete suspended particles of barite and the barium cycle in the open ocean. *Earth and planetary science letters*, *49*(2), 528-550. https://doi.org/10.1016/0012-821x(80)90094-1

15. Dehairs, F., Lambert, C. E., Chesselet, R., & Risler, N. (1987). The biological production of marine suspended barite and the barium cycle in the western Mediterranean Sea. *Biogeochemistry*, *4*(2), 119-140. https://doi.org/10.1007/BF02180151

16. Emsley, J. (2003). Nature's building blocks: An A-Z guide to the elements. *Oxford University Press.*

17. Engler, A., Frey, W., Hofbauer, W., Kawai, H., Nakayama, T., Cox, E. J., de Reviers, B., Rousseau, F., Silberfeld, T., Neustupa, J., Leliaert, F., Lopez-Bautista, J., De Clerck, O., Blindow, I., & Schudack, M. (2015). Syllabus of plant families = Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Part 2/1: Photoautotrophic eukaryotic algae: Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinozoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochrophyta, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta p.p. (13th ed.). *Borntraeger Science Publishers*.

18. Falkner, K. K., Klinkhammer, G. P., Bowers, T. S., Todd, J. F., Lewis, B. L., Landing, W. M., & Edmond, J. M. (1993). The behavior of barium in anoxic marine waters. *Geochimica et cosmochimica acta*, *57*(3), 537-554. https://doi.org/10.1016/0016-7037(93)90366-5

19. Felhofer, M., Mayr, K., Lütz-Meindl, U., & Gierlinger, N. (2021). Raman imaging of Micrasterias: new insights into shape formation. *Protoplasma*, *258*(6), 1323-1334. https://doi.org/10.1007/s00709-021-01685-3

20. Finlay, B. J., Hetherington, N. B., & Da Vison, W. (1983). Active biological participation in lacustrine barium chemistry. *Geochimica et cosmochimica acta*, *47*(7), 1325-1329. https://doi.org/10.1016/0016-7037(83)90071-6

21. Fischer, A. (1884). Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 14*.

22. Frey, A. (1926). Etudes sur les Vakuoles ä cristaux des Clostéres. *Revue générale de botanique, 38.*

23. Gontcharov, A. A., Marin, B., & Melkonian, M. (2003). Molecular Phylogeny of Conjugating Green Algae (Zygnemophyceae, Streptophyta) Inferred from SSU rDNA Sequence Comparisons. *Journal of molecular evolution*, *56*(1), 89-104. https://doi.org/10.1007/s00239-002-2383-4

24. Gontcharov, A.A. (2008). Phylogeny and classification of Zygnematophyceae (Streptophyta): current state of affairs. *Fottea, 8*(2), 87-104. https://doi.org/10.5507/fot.2008.004

25. Griffith, E. M., & Paytan, A. (2012). Barite in the ocean: occurrence, geochemistry and palaeoceanographic applications. *Sedimentology*, *59*(6), 1817-1835. https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2012.01327.x

26. Hall, J. D., Karol, K. G., McCourt, R. M., & Delwiche, C. F. (2008). Phylogeny of the conjugating green algae based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data. *Journal of Phycology, 44*(2), 467–477. https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00485.x

27. Hanor, J. S., Alpers, C. N., Nordstrom, D., & Jambor, J. L. (2000). Barite-celestine geochemistry and environments of formation. *Reviews in mineralogy and geochemistry*, *40*(1), 193-275. https://doi.org/10.2138/rmg.2000.40.4

28. He, H., Bleby, T. M., Veneklaas, E. J., Lambers, H., & Kuo, J. (2012). Precipitation of Calcium, Magnesium, Strontium and Barium in Tissues of Four Acacia Species (Leguminosae: Mimosoideae). *PloS one*, *7*(7), e41563. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041563

29. Hedström, H., Persson, I., Skarnemark, G., Ekberg, C., & Tripathi, S. C. (2013). Characterization of Radium Sulphate. *Journal of nuclear chemistry*, *2013*(2013), 1-4. https://doi.org/10.1155/2013/940701

30. Hemmersbach, R., & Häder, D. -P. (1999). Graviresponses of certain ciliates and flagellates. *The FASEB journal*, *13*(9001), S69-S75. https://doi.org/10.1096/fasebj.13.9001.s69

31. Henkel, S., Mogollon, J. M., Noethen, K., Franke, C., Bogus, K., Robin, E., Bahr, A., Blumenberg, M., Pape, T., Seifert, R., Maerz, C., de Lange, G. J., & Kasten, S. (2012). Diagenetic barium cycling in Black Sea sediments; a case study for anoxic marine environments. *Geochimica et cosmochimica acta*, *88*, 88-105. https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.04.021

32. Hennessy, A. J. B., & Graham, G. M. (2002). The effect of additives on the co-crystallisation of calcium with barium sulphate. *Journal of crystal growth*, *237*(1-4), 2153-2159. https://doi.org/10.1016/S0022-0248(01)02258-8

33. Hess, S., Williams, S. K., Busch, A., Irisarri, I., Delwiche, C. F., de Vries, S., Darienko, T., Roger, A. J., Archibald, J. M., Buschmann, H., von Schwartzenberg, K., & de Vries, J. (2022). A phylogenomically informed five-order system for the closest relatives of land plants. *BioRxiv*. https://doi.org/10.1101/2022.07.06.499032

34. Hopwood, J. D., Mann, S., & Gooday, A. J. (1997). The crystallography and possible origin of barium sulphate in deep sea rhizopod protists (Xenophyophorea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77(4), 969-985.

35. Hsieh, Y.-te, Yang, P.-kai, & Ho, T.-yuan. (2025). Barium uptake and isotope fractionation by a marine diatom: Implications for oceanic barium cycle. *Geochimica et cosmochimica acta*, *395*, 238-247. https://doi.org/10.1016/j.gca.2025.03.006

36. International Programme on Chemical Safety (IPCS). (1990). Barium (Environmental Health Criteria 107). *World Health Organization*. https://iris.who.int/handle/10665/39400

37. Isermann, K. (1981). Uptake of stable strontium by plants and effects on plant growth. In H. L. Rosenthal (Ed.) *Handbook of Stable Strontium* (pp. 503-514). Springer US.

38. Jacquet, S. H. M., Henjes, J., Dehairs, F., Worobiec, A., Savoye, N., & Cardinal, D. (2007). Particulate Ba-barite and acantharians in the Southern Ocean during the European Iron Fertilization Experiment (EIFEX). *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, *112*(G4). https://doi.org/10.1029/2006JG000394

39. Krejci, M. R., Finney , L., Vogt, S., & Joester, D. (2011a). Selective Sequestration of Strontium in Desmid Green Algae by Biogenic Co-precipitation with Barite. *ChemSusChem*, *4*(4), 470-473. https://doi.org/10.1002/cssc.201000448

40. Krejci, M. R., Biesinger, T., Richter, M., Wierzbicki, A., & Leroen, L. (2011b). Selectivity in biomineralization of barium and strontium. *Journal of Structural Biology*, *176*(2), 192-202. https://doi.org/10.1016/j.jsb.2011.08.006

41. Lütz-Meindl, U. (2016). Micrasterias as a Model System in Plant Cell Biology. *Frontiers in plant science*, *7*(2016), 999. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00999

42. Mann, H., & Fyfe, W. S. (1984). An experimental study of algal uptake of U, Ba, V, Co and Ni from dilute solutions. *Chemical geology*, *44*(4), 385-398. https://doi.org/10.1016/0009-2541(84)90150-5

43. Meindl, U. (1984). Nachweis von Bariumsulfat in den Kristallen kultivi erter Zellen von Micrasterias denticulata mittels energiedisper siver Röntgenanalyse (EDAX). *Phyton 24*(2), 273–276.

44. Metlicka, R., Rauferová, L., Sigler, K., & Janácek, K. (1996). Ba^{2+} ions hyperpolarize algal cell membrane and enhance plasmalemma resistance without affecting ion and water contents. *General physiology and biophysics*, *15*(2), 175–179.

45. Nakazato, Y., & Onoda, Y. (1980). Barium and strontium can substitute for calcium in noradrenaline output induced by excess potassium in the guinea-pig. *The Journal of physiology*, *305*(1), 59-71. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1980.sp013349

46. Niedermeier, M., Gierlinger, N., & Lütz-meindl, U. (2018). Biomineralization of strontium and barium contributes to detoxification in the freshwater alga Micrasterias. *Journal of plant physiology*, *230*, 80-91. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.08.008

47. Nogueira, T. A. R., Demelo, W. J., Fonseca, I. M., Marques, M. O., & He, Z. (2010). Barium uptake by maize plants as affected by sewage sludge in a long-term field study. *Journal of hazardous materials*, *181*(1), 1148-1157. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2010.05.138

48. Pawlowski, J., Holzmann, M., Fahrni, J., & Richardson, S. U. S. A. N. L. (2003). Small Subunit Ribosomal DNA Suggests that the Xenophyophorean Syringammina corbicula 1 is a Foraminiferan. *The Journal of eukaryotic microbiology*, *50*(6), 483-487. https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2003.tb00275.x

49. Rieder, N. (1977). Die Müllerschen Körperchen von Loxodes magnus (Ciliata, Holotricha): Ihr Bau und ihre mögliche Funktion als Schwererezeptor. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, *70*, 254.

50. Schröter, K., Läuchli, A. & Sievers, A. (1975). Mikroanalytische Identifikation von Bariumsulfat-Kristallen in den Statolithen der Rhizoide von Chara fragilis, Desv. *Planta*, *122*, 213-225. https://doi.org/10.1007/BF00385269

51. Sievers, A., & Schmitz, M. (1982). Röntgen-Mikroanalyse von Barium, Schwefel und Strontium in Statolithenkompartimenten von *Chara*-Rhizoiden. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 95*, 353–360.

52. Singh, S., Eapen, S., Thorat, V., Kaushik, C. P., Raj, K., & D'souza, S. F. (2008). Phytoremediation of cesium and strontium from solutions and low-level nuclear waste by Vetiveria zizanoides. *Ecotoxicology and environmental safety*, *69*(2), 306-311. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2006.12.004

53. Smith, K. A. (1971). Comparative uptake and translocation by plants of calcium, strontium, barium and radium. I. *Bertholletia excelsa* (Brazil nut tree). *Plant and soil*, *34*(2), 369-379.

54. Sternberg, E., Tang, D., Ho, T.-Y., Jeandel, C., & Morel, F. M. M. (2005). Barium uptake and adsorption in diatoms. *Geochimica et Cosmochimica Acta, 69*(11), 2745–2752. https://doi.org/10.1016/j.gca.2004.11.026

55. Stroobants, N., Dehairs, F., Goeyens, L., Vanderheijden, N., & Van Grieken, R. (1991). Barite formation in the Southern Ocean water column. *Marine chemistry*, *35*(1), 411-421. https://doi.org/10.1016/S0304-4203(09)90033-0

56. Suwa, R., Jayachandran, K., Nguyen, N. T., Boulenouar, A., Fujita, K., & Saneoka, H. (2008). Barium Toxicity Effects in Soybean Plants. *Archives of environmental contamination and toxicology*, *55*(3), 397-403. https://doi.org/10.1007/s00244-008-9132-7

57. EPA – United States Environmental Protection Agency. (n.d.). Technical Factsheet on: BARIUM. https://archive.epa.gov/water/archive/web/pdf/archived-technical-fact-sheet-on-barium.pdf

58. Volland, S., Schaumlöffel, D., Dobritzsch, D., Krauss, G.-Joachim, & Lütz-Meindl, U. (2013). Identification of phytochelatins in the cadmium-stressed conjugating green alga Micrasterias denticulata. *Chemosphere (Oxford)*, *91*(4), 448-454. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.11.064

59. Wang-Cahill, F., & Kiss, J. Z. (1995). The statolith compartment in Chara rhizoids contains carbohydrate and protein. *American journal of botany*, *82*(2), 220–229.

60. Wilcock, J. R., Perry, C. C., Williams, R. J. P., & Brook, A. J. (1989). Biological minerals formed from strontium and barium sulphates. II. Crystallography and control of mineral morphology in desmids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *238*(1292), 203-221. https://doi.org/10.1098/rspb.1989.0077

61. Wu, J., & Liu, Z. (2025). Clinical features and management strategies of acute soluble barium poisoning: a review of case reports. *Postgraduate medicine*, *137*(5), 338-343. https://doi.org/10.1080/00325481.2025.2511340

62. Yu, Y., Hathorne, E., Siebert, C., Felis, T., Rajendran, C. P., & Frank, M. (2022). Monthly resolved coral barium isotopes record increased riverine inputs during the South Asian summer monsoon. *Geochimica et cosmochimica acta*, *329*, 152-167. https://doi.org/10.1016/j.gca.2022.05.001