

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie



Tereza Vošická

Morfologická obrana planktonních protist proti predaci

Morphological defence of planktonic protists against predation

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jana Kulichová, Ph.D.

Praha, 2022

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně za použití uvedené literatury a konzultací se školitelem. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 4. 8. 2022

Tereza Vošická

Abstrakt

Změna morfologie je jednou z možných odpovědí planktonu na selekční tlak, kterým na ně působí jejich predátoři. U některých morfotypů byl pozorován výrazný vliv na snížení predace. Tlak na změnu morfologie je však vytvářen i dalšími biotickými i abiotickými faktory prostředí, ve kterých se dané organismy pohybují. Při hledání nejvhodnějšího tvaru, velikosti a struktury povrchu tak musí planktonní organismy vytvářet kompromisy mezi ideální morfologií určenou predacním tlakem a selekčním tlakem dalších ovlivňujících faktorů prostředí. Cílem této rešerše je shrnout, jaké jsou nejčastější typy morfologické obrany planktonních protist, jak dokáží predaci zamezit a jak ovlivňují své nositele a dynamiku vodního prostředí.

Annotation

Change in morphology is one way planktonic organisms react to selection pressure caused by their predators. Some morphotypes have shown to have a significant effect on lowering grazing. But predation is not the only factor that influences morphology of planktonic organisms. Biotic and abiotic environmental factors play a crucial role too. Planktonic organisms must thus adjust their size, shape and surface structure in response to predation pressure and selection pressure caused by other environmental factors, and often make compromises between those two. The goal of this review is to summarize the most common types of morphological defenses, the way they reduce predation and how their implementation influences their bearers and the dynamics of aquatic environment.

Klíčová slova:

morfologie, obrana, protistní plankton, predace, indukovaná obrana, kairomony

Keywords:

morphology, defence, plankton protists, predation, induced defence, kairomones

Obsah

1 Úvod.....	5
2 Změna morfologie v reakci na predátora.....	6
3 Typy morfologické obrany.....	7
3.1 Velikost	7
3.1.1 Větší velikost.....	8
3.1.2 Menší velikost	10
3.1.3 Řešení protichůdných selekčních tlaků na velikost.....	11
3.2 Tvorba kolonií	11
3.2.1 Tvorba kolonií ve vztahu k predaci	11
3.2.2 Princip obrany pomocí kolonií	13
3.2.3 Velikost kolonie a faktory prostředí	14
3.2.4 Řešení protichůdných selekčních tlaků na velikost kolonie.....	15
3.3 Biomineralizace.....	16
3.3.1 Silicifikace.....	16
3.3.2 Kalcifikace.....	19
3.3.3 Biomineralizace a faktory prostředí	19
3.3.4 Řešení protichůdných selekčních tlaků na ukládání biominerálů.....	21
3.4 Tvar buněk.....	22
3.4.1 Tvar povrchu a výběžky ve vztahu k predaci	22
3.4.2 Základní tvar buňky ve vztahu k predaci.....	23
3.4.3 Tvarová struktura a faktory prostředí	24
3.4.4 Řešení protichůdných selekčních tlaků na tvar	24
4 Význam morfologické obrany v pelagických společenstvech	25
4.1 Vliv na predátory.....	25
4.2 Role ve vodních květech	26
4.3 Vliv na diverzitu.....	27
5 Závěr.....	28

1 Úvod

Spásání vytváří jeden z nejsilnějších selekčních tlaků ve vodním prostředí. Pro organismy, které jsou nízko v potravním žebříčku a tudíž trpí predací nejvíce, je obrana hlavní hnací silou evoluce (Tollrian a Harvell 1999). Při vysokém predacním tlaku může v takovém systému převládnout kompletní top-down kontrola (Nicolle et al. 2011).

Během evoluce vzniklo mnoho způsobů, pomocí kterých se planktonní primární producenti snaží spásání vyhnout. Některé strategie jsou založeny na omezení styku s predátorem, jiné zabraňují pozření, či strávení. Mezi tyto strategie patří tvorba toxických látek, aktivní pohyb směrem od predátora, změna životního stádia, vylučování mukózních látek nebo právě změna morfologie (Lurling 2021). Pomocí změny velikosti, tvaru či struktury povrchu dokáží mnohá planktonní protista uniknout polapení, pozření, či strávení predátorem. Takovéto obranné mechanismy však mohou své nositele znevýhodňovat v jiných ohledech. Mohou být náročné na energii, zdroje, či ovlivňovat nositelův příjem živin a světla, populační růst pohyblivost nebo klesání. To je jakási daň, kterou organismy za obranu platí. Cílem je tuto daň co nejvíce snížit. Rozlišné typy obrany o různých intenzitách společně s různými kompenzacemi, které organismy za tímto účelem volí, mají zásadní dopad na jejich úspěšnost i na dynamiku celého vodního systému (Pančić a Kjørboe 2018).

Typy morfologické obrany jsou v této práci rozděleny do čtyř hlavních kategorií. Jsou jimi uzpůsobení velikosti buňky, tvorba a štěpení kolonií, inkrustace anorganickými sloučeninami a uzpůsobení tvaru. U každé z těchto kategorií bylo cílem zjistit, které planktonní organismy tuto obranu využívají a jak, jaké jsou další výhody i nevýhody této obrany a jaké strategie organismy volí, aby tyto výhody a nevýhody vyvážily. Práce zároveň shrnuje, jak tyto typy obrany mohou působit na dynamiku vodních společenstev. Morfologie a její změna se totiž ukázala jako zásadní faktor hrající roli v diverzitě primárních planktonních producentů, evoluci jejich predátorů a zřejmě je klíčová i při tvorbě vodních květů, jejichž vznik je v mnohých směrech stále neobjasněný.

Nutno podotknout, že existují i jiné morfologické adaptace s možným vlivem na spásání predátory. Často je však jejich schopnost snížení predace čistě spekulativní nebo není podložena dostatkem studií a jejich zpracování by bylo nad rámec této bakalářské práce. Z tohoto důvodu je tato rešerše zaměřená na výše uvedené, nejvíce prozkoumané fenomény v morfologické obraně.

2 Změna morfologie v reakci na predátora

Obranné mechanismy mohou být konstitutivní, které vznikly ve společné koevoluci s predátorem a projevují stále, nebo indukované, které se projeví až po indukci podnětem predátora. Některé organismy kombinují oba typy obrany, některé dokáží podle podnětů predátorů uzpůsobovat intenzitu dané obrany tak, aby pro ně byla co nejvýhodnější.

Indukovaná obrana je jedním ze způsobů, kterým mohou organismy snížit svoje výdaje za obranu. Investují do ní jen v případě ohrožení predátory, což jim umožňuje vkládat mimo jejich přítomnost více energie do kompetice. Vyplatí se zejména, když je risk predace nepředvídatelný. Často spoléhá na primární metabolity, které jsou přeměňovány až po indukci konkrétním podnětem (Van Donk et al. 2011). Existují různé typy podnětů, které mohou obranu spouštět. Nejčastěji spouští organismy obranné mechanismy v reakci na kairomony. Kairomony jsou látky, které vyvolávají fyziologické nebo behaviorální změny jejich příjemců, na které mají, na rozdíl od jejich odesílatelů, pozitivní efekt. V tomto případě dávají výhodu planktonní kořisti, které tak umožňují se připravit na útok predátora, který je vysílá (Lass a Spaak 2003). Reakce na kairomony byla pozorována u zelených řas nálevníků, vířníků, planktonních korýšů i larev hmyzu. Různí predátoři vytvářejí různé selekční tlaky. Proto i reakce na jejich specifické kairomony jsou různé (Kusch 1993; Stibor a Lüning 1994). Díky tomu může být reakce zaměřena na predátora, který v tu chvíli představuje největší nebezpečí (Long et al. 2007).

V některých případech pouhé látky vypouštěné predátory nestačí, a pro indukci obrany musí dojít k přímému kontaktu s predátorem. Některé typy obrany jsou spouštěny až v reakci na chemikálie poškozených buněk či chemikálie související s kontaktem trávicího systému predátora a daného spásaného druhu. Jedinci, kteří prošli trávicím systémem, mohou ostatním předat informaci o predátorovi a navýšit tak jejich pravděpodobnost přežití (Stabell et al. 2003). Někdy je reakce založena na změnách podmínek prostředí. Například reakce na zvýšenou teplotu, která může souviset s častějším setkáváním s predátory v letních měsících (Krueger a Dodson 1981). Mnohé organismy reagují na více těchto podnětů najednou. Například rozsivky zřejmě potřebují pro indukci tvorby tlustších křemičitých schránek jak kairomony od svých predátorů, tak látky uvolněné z poškozených buněk (Pondaven et al. 2007).

Indukovaná obrana je předpokládaným ukazatelem toho, že je obrana pro organismus nákladná. V opačném případě by se více vyplatila obrana konstitutivní (Tollrian a Harvell 1999). Spousta

typů obrany však může být bez nákladů jen zdánlivě. V přírodních nebo stresových podmínkách se pak cena za tuto obranu projevit může (Pančič a Kiørboe 2018).

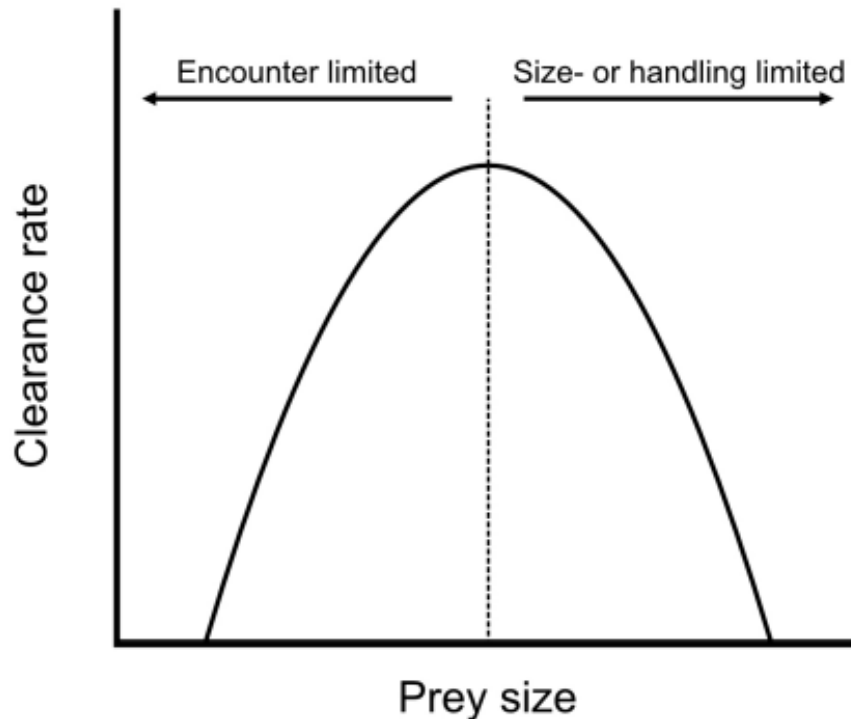
Změna morfologie v reakci na predátora je umožněna buďto rychlou evolucí nebo fenotypovou plasticitou. Jeden fenotyp může kombinovat více typů obrany, někdy dokonce indukovanou a konstitutivní dohromady. Zároveň dokáže reagovat na více typů podnětů vypovídajících o přítomnosti predátora (Agrawal 2001). I když může být indukovaná obrana dobrým indikátorem obranné funkce dané vlastnosti organismu, komplexita reakcí na podmínky prostředí a interakcí s predátory dělá z morfologické obrany poměrně obtížně studovatelný fenomén.

3 Typy morfologické obrany

3.1 Velikost

Velikost buněk ovlivňuje planktonní organismy v mnoha fyziologických i ekologických aspektech. (Marañón et al. 2009). Má vliv na metabolický obrat, příjem světla, příjem a transport živin, sedimentaci, maximální hustotu populace ale i právě na intenzitu predace (Finkel et al. 2010). Velikost planktonních protist je do značné míry udávána predátory a jejich potravními preferencemi. Za hlavní predační nátlak primárních producentů je považováno spásání mikrozooplanktonem (60 - 70%) (Calbet a Landry 2004), následovaný mesozooplanktonem, zejména klanonožci (10 - 40 %) (Calbet 2001). Preferovaná velikost kořisti se liší dle druhu, velikosti predátora i jeho způsobu obstarávání potravy. Klanonožci obecně preferují částice pod 1mm, filtrující perloočky částice v rozmezí od 5 do 70 μm , obratlovci částice nad 1mm, maximálně však několik centimetrů (Dodson 1974). Fytoplankton požírající vířníci se omezují na velikost potravy 10 μm a menší, zatímco větší vířníci, nespécializovaní na fytoplanktonní organismy, požírají i větší částice (Pejler 1957; Edmondson 1965). Obecně platí, že čím větší predátoři, tím větší kořist (Dodson 1974). Při měření efektivity sklizení *Brachionus rubens* a *B. calyciflorus* (korýši, členovci) v závislosti na velikosti kořisti byla zjištěna závislost s normálním rozložením. Toto rozložení lze předpokládat i pro jiné skupiny predátorů protistního planktonu. Pro kořist je tedy výhodné být buďto výrazně menší nebo naopak výrazně větší, než je optimum jeho predátora (Rothhaupt 1990). Dle Ryderheima (2021) je predace buněk přesahujících toto optimum snížena kvůli prodloužení času zpracování kořisti nebo překročení velikostního limitu potravy predátora,

zatímco predace buněk výrazně menších, než je optimum, je snížena díky méně častému setkávání s predátorem (obr. 1).



Obrázek 1: Hypotetická křivka intenzity spásání v závislosti na velikosti kořisti zooplanktonu. Přerušovaná čára značí velikostní optimum kořisti. Nalevo od ní je intenzita predace snižována méně častým setkáváním s predátorem, napravo kvůli příliš velké velikosti pro pozření a době zpracování potravy. (Ryderheim, 2021)

3.1.1 Větší velikost

3.1.1.1 Větší velikost ve vztahu k predátorům

V obecném měřítku platí mezi velikostí a intenzitou predace nepřímá úměra (Smetacek et al. 2004), jelikož biomasa predátorů se snižuje s jejich narůstající velikostí (Kiørboe 2011). Jednou z efektivních strategií proti predaci je proto zvětšení velikosti (Lehman 1988). Tato strategie je účinná zejména proti mikrozooplanktonu a menšímu mezozooplanktonu (Storm 2007). Jednotlivé buňky mohou investovat více energie do růstu již existujících buněčných struktur nebo mohou pro zvětšení objemu tvořit vakuoly. (Menden-Deuer a Lessard 2000).

Selekce ve prospěch větší velikosti byla pozorována například při spásání *Staurastrum pinque* (Zygnematophyceae) jeho predátorem *Daphnia galeata mendotae* (lupenonožci, členovci). Dafnie upřednostňovaly menší buňky s kratšími výběžky, jelikož větší jedinci překračovali

rozpětí, které ještě dokáže pozřít (Dodson 1974). U korýšů je výběr potravy omezen velikostí ústního otvoru. Právě u dafnií se setkáváme zejména s výběrem malé kořisti (o velikosti kolem 1-5 μm , čili zhruba tisícina jejich tělesné velikosti). To však nemusí platit vždy. Při experimentu Petrucciani et al. (2022) byly při přidání dafnií do nádrže se sníženou dostupností zdrojů ještě více znevýhodňovány už tak znevýhodněné větší druhy rozsivek oproti menším. Při experimentech s inertními částicemi, které měly za úkol určit velikostní selektivitu predátorů, bylo zároveň zjištěno, že větší částice mají větší pravděpodobnost aktivního odmítnutí predátory (DeMott 1988). DeMott, ale zároveň upozorňuje, že výsledky s inertními částicemi se mohou od těch s přirozenou potravou lišit, jelikož minimálně u dvou druhů byla v přírodě pozorována opačná preference velikosti potravy než v experimentu.

Kromě přesažení optimální velikosti pro pozření, může zvětšení velikosti ovlivňovat spásání planktonu i nepřímo. S větší velikostí se totiž zvyšuje rychlost klesání buněk (Reynolds et al. 1994) i působení turbulencí (Karp-Boss et al. 1997). To může napomáhat vyhnutí se kontaktu s predátorem.

3.1.1.2 Větší velikost a faktory prostředí

Zvětšení tělesné velikosti dává planktonním organismům i další výhody, než jen únik před predací, jako větší úspěšnost reprodukce, nižší mortalitu, dlouhověkost a různé metabolické výhody (Stanley 1973). Zároveň však musí počítat se spoustou nevýhod, které s sebou tato strategie nese. Zatímco pro některé predátory se stávají s narůstajícím objemem nepoživatelnými, pro některé se zároveň stávají atraktivnějšími, jelikož se dostávají do jejich velikostního optima potravy (Pančić a Kiørboe 2018). Nevýhodou může být i již zmíněné klesání, které sice může v některých případech omezit střet s predátory, zároveň však dostává planktonní buňky mimo eufotickou zónu, kde je množství světla i tepla omezené (Zinser et al. 2007; Pančić a Kiørboe 2018).

Další nevýhodou velkých buněk je omezený příjem živin. To jednak kvůli větší difuzní bariéře (Kiørboe 1993; Ploug et al. 1999) a jednak kvůli menšímu poměru povrch : obsah (dále S/V poměr). Povrch sférické buňky roste s velikostí zhruba 0,66x a jedinci bez výraznějších tvarových struktur tak mohou mít snížený specifický difuzí limitovaný příjem živin, který se s velikostí snižuje. (Reynolds 2006).

Mezi další nevýhody spjaté se zvětšováním tělesné velikosti patří snížený absorpční koeficient chlorofylově specifického světla, který přímo koreluje s velikostí buňky a je důležitý zejména

pro fotosyntetizující protista (Raven a Kübler 2002). Nevýhodami jsou též snížený růst (i když existují taxony bez velikostní závislosti) (Maranon 2015) nebo nižší hustoty populace, které jsou pro větší organismy typické (Luterbacher 1964). Všechny tyto faktory mohou snižovat kompetiční schopnost daných organismů nebo zpomalovat populační růst.

3.1.2 Menší velikost

3.1.2.1 Menší velikost ve vztahu k predaci

Efektivní obranou proti predaci se ukázala být i zcela opačná strategie, a to snaha být co nejmenší (Yoshida et al. 2004). Při této strategii sice narůstá efektivita útoku predátorů, ale zároveň se snižuje rychlost pohybu kořisti, což vede ke snížení pravděpodobnosti kontaktu jedince s predátorem (Riessen 2015). Výhodou malých částic je též horší detekovatelnost na velkou vzdálenost, alespoň pro klanonožce (DeMott 1989).

Velká část predátorů zároveň aktivně vyhledává větší kořist. To je typické například pro klanonožce. V nádrži s více druhy zelených řas byla nejvyšší míra predace klanonožci zaznamenávána právě u druhů s největším průměrem buněk, a to i v případech, kdy byly porovnávány dvojice druhů se stejnou výživovou hodnotou (DeMott 1989). Preference klanonožců pro větší druhy se projevila i v nádrži s více velikostně odlišnými druhy rozsivek (Petrucciani et al. 2022). Zmenšení vlastní velikosti lze jako únikovou strategii pozorovat například u zástupce zelených řas *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae). Při pěstování pod stálým, intenzivním nátlakem vířníků začali noví jedinci nabývat menších rozměrů a jejich výživová hodnota se v porovnání s populací pěstovanou bez přítomnosti vířníků podstatně snížila.

3.1.2.2 Menší velikost a faktory prostředí

Co se kompetičních schopností týče, mají menší jedinci oproti těm větším řadu výhod. To jak v rámci populace, tak mezidruhově. Malé řasy s velkým S/V poměrem nejpomaleji klesají a zároveň mají nejefektivnější příjem živin (Reynolds 2006). U populací jedinců s menšími velikostmi buněk byl zaznamenán i vyšší denní přírůstek (Maranon 2015).

Mezi negativa menší velikosti patří horší vyrovnávání se s nebezpečným UV zářením nebo méně efektivní příjem světla (Key 2009), větší mortalita a další již zmíněné nevýhody oproti větším druhům. Značné znevýhodnění menších druhů rozsivek oproti větším, řetězce tvořícím druhům bylo pozorováno při zvýšených letních koncentracích CO₂. (Tortell et al. 2008) Při jeho nedostatku mají naopak zřejmě menší buňky výhodu. Vzhledem k některým protichůdným

studiím i závislosti na konkrétní spotřebě CO₂ u jednotlivých druhů, nelze však jasně určit závislost mezi odolností k jeho výkyvům a velikostí daných organismů (Beardall et al. 2009).

3.1.3 Řešení protichůdných selekčních tlaků na velikost

Jak již bylo zmíněno, různé typy obrany s sebou mohou nést určitou daň. Organismy se tuto daň snaží co nejvíce snížit. Jedním ze způsobů je, uchýlit se k danému typu obrany až po indukci predátorem. Změna velikosti po takovéto indukci byla pozorována u obrněnek, které dokáží v reakci na infochemikálie klanonožců zmenšit velikost buňky až o 25% (Grønning a Kiorbøe 2020; Ryderheim et al. 2021). *Phaeocystis globosa* (Haptophyta) dokonce rozlišuje typy svých predátorů a tomu přizpůsobuje obranu. V přítomnosti nálevníků zvětšuje jednotlivé buňky a tvoří kolonie, které velikostní rozpětí kořisti nálevníků přesahují. Pokud však v prostředí převládnu klanonožci, kolonie se rozpadají a velikost vlastních buněk se začne zmenšovat (Hay 2009). Některé druhy protistního planktonu naopak nejvíce investují do růstu v zimě, kdy jsou koncentrace predátorů nejnižší. V letních měsících pak mohou vložit energii do jiných typů obrany (Naselli-Flores a Barone 2011).

Některé organismy se naučily cenu spojenou s obranou kompenzovat. *Coscinodiscus* a nejméně dva další druhy rozsivek umí měnit rychlost svého klesání téměř o celý řád. Jeho regulace však není zcela objasněná. Dvě dosavadní teorie se jí snaží vysvětlit buďto extruzí polymerních sekretů nebo vnitřní regulací vztlaku změnou hustoty. K přesnému objasnění tohoto mechanismu je však třeba dalšího výzkumu. Ať už však mechanismus funguje jakkoliv, pomáhá větším buňkám regulovat vlastní klesání. U rozsivek *Coscinodiscus wailesii*, *C. radiatus* a *Palmerina hardmaniana* bylo pozorováno dynamické zrychlení z téměř nehybného stavu a jeho opětovné ustání. Tento akt je označován jako „start-stop sinking“ a pomáhá druhům s větší velikostí těla narušit nutričně vyčerpanou vodní sféru kolem sebe a nabrat tak více živin, což jim umožňuje konkurovat i menším buňkám s výhodnějším S/V poměrem (Gemmell et al. 2016). Větším buňkám to tak umožňuje využívat jindy nežádoucí klesání ve svůj prospěch.

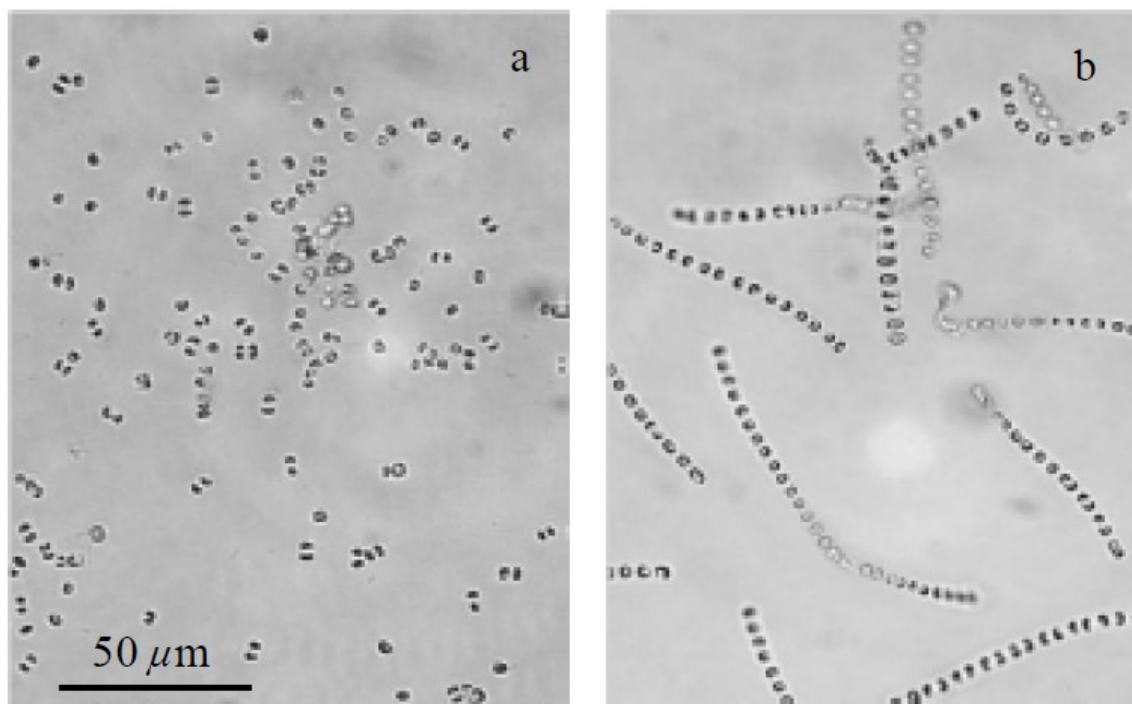
3.2 Tvorba kolonií

3.2.1 Tvorba kolonií ve vztahu k predaci

Mnoho fytoplanktonních organismů má schopnost se shlukovat a tvořit vzájemně provázané struktury. Vznikají tak jednoduché řetízky, 2D shluky nebo prostorové struktury. Strategie je často velmi podobná jako při změnách velikosti jednotlivých buněk. Dostat se mimo velikostní optimum potravy svého predátora. V reakci na přítomnost organismů, které je potenciálně ohrožují predací, tak kořist tvorbu kolonií buďto indukuje nebo inhibuje (Bjærke et al. 2015).

Phaeocystis globosa) (Haptophyta) i *Scenedesmus subspicatus* (Chlorophyta) se predaci vyhýbají pomocí tvorby kolonií, které velikostí přesahují velikost zachycení (capture size) svých predátorů. (Hessen a Vandonk 1993) *Phaeocystis* přitom dokáže tvořit kolonie, jejichž průměr obvykle přesahuje $10^2 \mu\text{m}^3$, což je velikost, kterou většina pelagických konzumentů nepozře (Hansen et al. 1994). Klanonožci zachycené kolonie *Phaeocystis* jsou opět aktivně odvrhovány (Ryderheim et al. 2022b).

Tvorba kolonií efektivně zvyšuje přežití i u rozsivky *Skeletonema marinoi* (Bjærke et al. 2015). U ní bylo navíc pozorováno i aktivní štěpení kolonií. *Skeletonema* se tak přizpůsobuje dvěma hlavním skupinám predátorů, které jsou funkčně odlišné – mikrozooplanktonu a mezozooplanktonu. Na jaře, kdy dosahuje vyšších koncentrací mikrozooplankton, hlavně nálevníci, tvoří *Skeletonema* dlouhé řetězce. Naopak v létě reaguje na zvýšený výskyt zooplanktonu, jako jsou klanonožci, štěpením řetězců (obr.2) (Bergkvist et al. 2012). Potlačením tvorby kolonií reaguje na přítomnost klanonožců i již zmíněný *Phaeocystis globosa* (Hay 2009), některé druhy řetězcích se rozsivek (Bergkvist et al. 2012) nebo obrněnek (Selander et al. 2011).



Obrázek 2: Vliv predátorů na délku řetězců *Skeletonema marinoi*. a) V přítomnosti klanonožců *Acartia clausi* a *Centropages hamatus*. b) V kontrolní nádrži bez predátorů. (Bergkvist 2012)

Jako zástupce obrněnek lze zmínit například *Alexandrium tamarense*, jehož kolonie se po vystavení látek uvolňovaných klanonožci začnou štěpit na jednotlivé buňky, čímž se sníží poměr řetězců v celé populaci. Stávající řetězce vystavené těmto látkám mají zároveň menší pohyblivost, čímž zamezují četným srážkám s predátory (Selander et al. 2011).

Mezi rozsivkami využívá štěpení jako únikovou strategii například rod *Asterionella*, který ve chvíli, kdy jeho populace začne řídnout, začne štěpit své 8 až 16členné kolonie na menší, 1-3 buněčné kolonie. Ty díky svému nižšímu tvarovému odporu (form resistance) klesnou do hypolimnionu, aby tak unikly predaci (Padisák et al. 2003). Tento fenomén byl zaznamenán i ve sladké vodě, při vystavení zelených řas dafniím (Hessen a Vandonk 1993; Lüring a Van Donk 2000).

3.2.2 Princip obrany pomocí kolonií

Princip snížení predace regulací tvorby a velikosti kolonií se u jednotlivých druhů může lišit a není vždy zcela objasněn. Optimální odpověď a její efektivita závisí na složení komunity predátorů (Bjærke et al. 2015; Kenitz et al. 2020). Tvorba kolonií navíc nemusí být vždy nutně efektivní a adaptivní obrana. Záleží na dalších faktorech, které musí organismy vyvážit. Například *Phaeocystis globosa* (Haptophyta) tvoří kolonie i bez detekce predátorů. Jejich přítomnost však ovlivňuje počet jedinců v koloniích (Jakobsen a Tang 2002) a na různá složení predátorů dokonce reaguje tvorbou kolonií o různém počtu buněk (Tang 2003).

Do hloubky se vztahy mezi tvorbou kolonií a efektivitou predace snažili v nedávné studii zkoumat F. Ryderheim, P. Hanse a T. Kiørboe (2022). Pozorovali změny velikosti kolonie různých druhů kořisti a intenzitu predace odlišných druhů jejich spásáčů. Cílem bylo zjistit, zdali snížení predace spočívá ve změnách intenzity zachycení kořisti (capture rate), délky zadržení (handling time), četnosti setkávání s predátory nebo čistě velikostní selekci predátorů a které strategie jsou vhodné proti kterým predátorům.

V případě klanonožců prodlužovalo zvětšování kolonie handling time, požití však nezabránilo. Pozřeny byly i větší řetězce rozsivek, jen velké sférické kolonie *Phaeocystis globosa* byly po zachycení odvrhnuty, u nich byl však handling time na velikosti kolonie nezávislý. Některé druhy predátorů jako *Temora longicornis* (korýši) nebo *Oxyrrhis marina* (obrněnky) naopak navyšovaly míru spásání se zvětšující se velikostí kolonie. Studie celkově ukázala vyšší intenzitu spásání klanonožci se zvětšující se velikostí kolonie. Štěpení řetězců se tedy zdá být vhodnou reakcí na přítomnost klanonožců. Naproti tomu nálevníci jsou omezeni na kořist mnohem menší, než jsou oni sami. Růst kolonií je tedy zřejmě dobrou obranou právě

proti této skupině. To se prokázalo například u *Strombidium spiralis* (nálevníci), které nedokázalo požírat *Skeletonema marinoi* (rozsivky) tvořící řetězce, nebo *Euplotes sp.*(nálevníci), jehož populační růst byl snížen tvorbou kolonií *P. globosa*. (Ryderheim et al. 2022b)

V předchozích případech spoléhal fytoplankton při regulaci délky kolonií zejména na velikostní selekci svých predátorů. U obrněnek je zřejmě strategie založená převážně na ovlivňování pohyblivosti jednotlivců. Při vystavení predátorům reagují zmenšením délky řetězce, což snižuje jejich motilitu a tím pádem omezuje setkávání s predátory. Erik Selander označil takovéto chování jako „stealth behavior“ (Selander et al. 2011).

Dle dosavadních studií spočívá obrana skrze tvorbu a štěpení kolonií ve vyhnutí se přijatelné velikosti kořisti svých predátorů nebo omezení vzájemného kontaktu. Pravděpodobnost zachycení potravy ani změna délky zadržení zřejmě příliš velkou roli nehraje.

3.2.3 Velikost kolonie a faktory prostředí

To, že některé druhy protistního planktonu tvoří kolonie i bez přítomnosti predátorů vypovídá, že toto chování s sebou nese i další výhody než jen potlačení predace a nárůstu populací predátora. Tvorba kolonií umožňuje rychlejší přesun mezi větší hloubkou, kde jsou lépe dostupné živiny, a menší hloubkou, kde lze snáze zachycovat světlo. Migrace mezi hlubšími a mělkými vrstvami vody je stěžejní pro mnoho druhů obrněnek (Selander et al. 2011). Zřetězené obrněnky se pohybují o 40-60% rychleji než samostatné buňky. Zřejmě právě kvůli optimalizaci sbírání živin a světla (MacIntyre et al. 1997). *Alexandrium tamarense* (obrněnky) provádí vertikální migraci právě díky řetězcům. Samostatné buňky by takovéto migrace nebyly schopny (Fauchot et al. 2005). Dalším benefitem shlukování může být již zmíněný zvýšený pohyb částic v klidné vodě. Je to způsob, jak zvýšit tok živin, ale i jejich příjem, a to buďto vyšším klesáním (Smayda 1970), nebo malými turbulencemi (Musielak et al. 2009).

Koloniální organismy tedy mohou mít vyšší příjem živin než samostatné buňky, ale potvrdilo se to jen v živinami nasyceném prostředí (Arin et al. 2002). V prostředí se sníženou dostupností zdrojů, je tvorba řetězců může naopak omezovat ještě větším vyčerpáváním potřebných zdrojů. Závisí to na lokální turbulenci i množství živin (Pahlow et al. 1997). U *Alexandrium tamarense* byl změřený transportem limitovaný příjem živin snížený u dvoubuněčných řetězců o 13%, u čtyřbuněčných až o 45% oproti samostatným buňkám (Selander et al. 2011). Pokud tedy množství nebo výměna látek v okolní vodě není dostatečně vysoká, mohou být koloniální buňky oproti těm osamoceným kompetičně znevýhodněny (Langlois et al. 2009).

Tím se dostáváme k nevýhodám, které s sebou tvorba kolonií nese. Zvýšené klesání s narůstajícím počtem buněk v kolonii již bylo zmíněno v pozitivním světle, jako možný způsob úniku před predací a regulace toku živin. Příliš velké klesání je však pro planktonní organismy jednoznačně nevýhodné. Přípravují se tak o příjem živin, světla, a dostávají se z tepelného optima. Například koloniální *Scenedesmus* (Chlorophyta) klesá až 4x rychleji než nekoloniální. Částečně to však kompenzuje tvorba vyšších mastných kyselin, která klesání u koloniálních jedinců zpomaluje (Lüring a Van Donk 2000). Kromě mastných kyselin však koloniální *Scenedesmus* vykazuje zvýšenou tvorbu lipidů, která zpomaluje jeho růst a snižuje příjem světla, což opět navyšuje celkovou cenu tvorby kolonií. Tyto nevýhody se však projevovaly jen při snížených světelných podmínkách. Při experimentech se standardním osvětlením zpomalení růstu pozorováno nebylo (Lurling 1999). Opačný vliv na klesání má tvorba kolonií u rozsivek rodu *Skeletonema*. U něj jsou to právě nekoloniální jedinci, kteří klesají rychleji. V tomto ohledu tedy pro ně shlukování nevýhodné není. (Bjærke et al. 2015)

Dalšími omezujícími faktory při narůstání kolonie jsou, stejně jako u zvětšování velikosti jednotlivců, snižující se S/V poměr (Hessen a Vandonk 1993), zpomalení růstu populace (Kapsetaki a West 2019) nebo snazší detekce predátory. Shluky buněk vytváří větší hydromechanický signál než buňky samostatné a je tak snazší je zaznamenat (Visser 2001).

3.2.4 Řešení protichůdných selekčních tlaků na velikost kolonie

Negativní dopady tvorby kolonií se organismy snaží co nejvíce vykompenzovat. Často proto uzpůsobují velikost kolonie až v přítomnosti predátorů, dle jejich množství a potravní strategie, jak tomu je třeba právě u rodu *Skeletonema* (rozsivky) či *Phaeocystis* (Haptophyta). Tvorba kolonie má pak často sezónní charakter, jelikož se odvíjí od složení společenstva predátorů v daném období (Bjærke et al. 2015; Kenitz et al. 2020). Plasticita délky řetězce je způsob, jakým obrněnky dělají kompromisy mezi příjmem živin a obranou (Selander et al. 2011). Zvýšená produkce mastných kyselin zabraňujících klesání rodu *Scenedesmus* (Chlorophyceae) je zřejmě také kompenzací negativních dopadů tvorby kolonií.

Je zřejmé, že i přes cenu, kterou planktonní organismy platí za obranu v podobě tvorby kolonií, se tento způsob boje s predací vyplatí. Tvorba kolonií zřejmě hraje důležitou roli při vzniku vodních květů a pravděpodobně je jedním z důvodů, proč například nálevníci nejsou schopni jejich rozvoj potlačit (Ryderheim et al. 2022b).

3.3 Biomineralizace

3.3.1 Silicifikace

3.3.1.1 Silicifikace ve vztahu k predaci

$\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ je taxonomicky nejrozšířenější biominerál (Marron et al. 2016). Vyznačuje se svou tvrdostí, kterou v poměru k hustotě předčí všechny ostatní známé biominerály (Pancic et al. 2019). Právě na základě mechanické odolnosti tohoto materiálu byla navržena jeho obranná funkce. Přesto, že jsou dnes četné důkazy o tom, že inkrustace touto sloučeninou predaci skutečně snižuje, není jasné, zdali ke vzniku tohoto mechanismu došlo právě za tímto účelem. Allan O. Maroon navrhuje, že se původně mohlo jednat o detoxifikační mechanismu (Marron et al. 2016), J.A. Raven a A. M. Waite spekulují, že mohl souviset se zvýšením hustoty buněk a nemusel být evolučně vůbec relevantní (Raven a Waite 2004), zatímco Christian E. Hamm pojí vznik inkrustace oxidem křemičitým právě s predačním tlakem (Hamm et al. 2003). Ať za vznikem biomineralizace stálo cokoliv, vedla nejspíše k evolučním závodům ve zbrojení se snahou snížit ztráty predací, která vyústila v kompetici o společné zdroje (Szathmáry a Smith 1995).

Nejhojnějšími planktonními zástupci s křemičitou schránkou jsou rozsivky. Téměř všechny druhy potřebují křemík pro tvorbu buněčné stěny a dělení (Darley a Volcani 1969). Díky velkému zájmu o rozsivky jakožto modelový organismus existuje mnoho studií dokládajících obrannou funkci jejich křemičitých schránek. Inkrustaci křemičitými sloučeninami najdeme i u dalších taxonů jako jsou *Dictyochales* (Ochrophyta, SAR), *Radiolaria* (SAR), nebo *Chrysophyceae* (Ochrophyta, SAR). Jelikož jsou ale poznatky o jejich křemičitých strukturách, zvláště ve vztahu k predaci, v porovnání s rozsivkami značně omezené, jsou v této práci pro demonstraci silicifikace jakožto obranného mechanismu využity výhradně rozsivky.

Vztah mezi ukládáním křemíku a intenzitou predace různých druhů rozsivek zkoumali M. Pančić a kol. (Pancíc et al. 2019). Jejich studie prokázala až čtyřnásobné snížení požívání klanonožci při šestinásobném navýšení obsahu křemíku. Pro příklad požívání ze strany korýše *Temora longicornis* se s narůstajícím obsahem oxidu křemičitého snižovalo napříč druhy rozsivek. Tato obrana se však neukázala účinnou vůči prvokům, kteří rozsivky pohlcují vcelku. Obrana tedy zřejmě funguje na principu zamezení pohlcení, nikoliv strávení, což dokládá i fakt, že pouze jediné procento buněk nalezených v peletách predátorů, bylo živé.

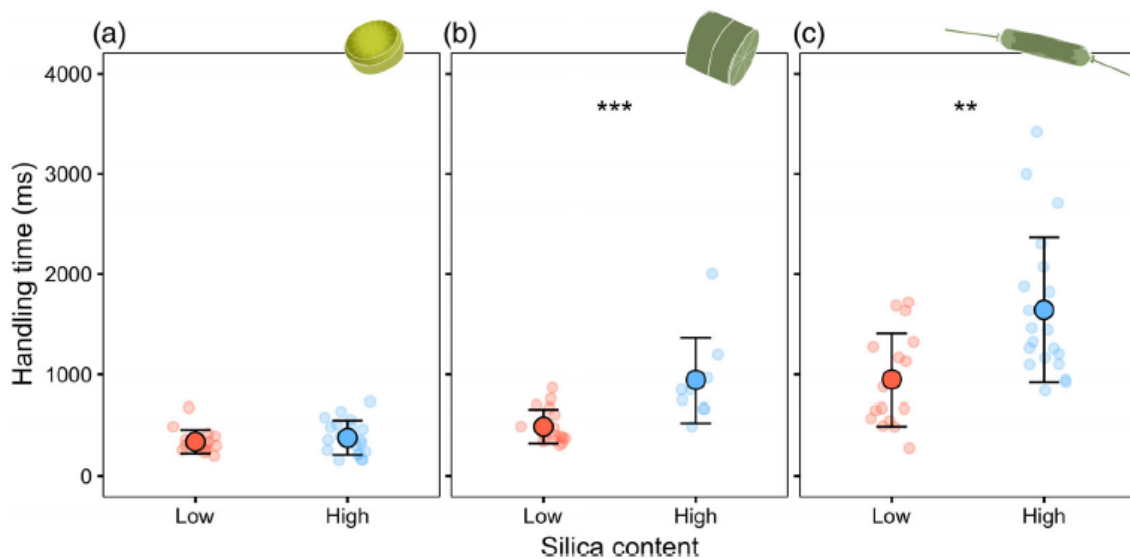
Vztah predace – inkrustace sledovali i J. (Grønning a Kiorbøe 2020). Dokázali, že rozsivky umí navyšovat obsah křemíku v reakci na predátory, a to až o 35 %. V jejich experimentu reagovalo

na přítomnost látek vylučovaných predátory 6 ze 7 druhů rozsivek. Intenzita této obrany byla navíc uzpůsobena koncentraci látek od predátorů. Jedním z těchto druhů byla *Thalassiosira weissflogii*, jejíž schopnost indukovat obranu a přizpůsobovat její intenzitu v závislosti na predátorech potvrdily i další experimenty (Pondaven et al. 2007; Liu et al. 2016). U druhu *Parvocalanus crassiostris* (klanonožci) byla jasně potvrzena preference méně silicifikovaných jedinců *T. weissflogii* oproti těm s větším obsahem křemíku (Liu et al. 2016). Stejná preference byla pozorována i u *Parvoclanus pravus*, který více obrněné jedince požíral s 2 až 3x menší četností (Xu et al. 2021). Při požívání rozsivky *Amphora coffeaeformis* však *Parvoclanus* preferoval jedince s vyšším obsahem oxidu křemičitého. To napovídá, že hlavní roli při tomto typu obrany nehraje obsah křemičitých sloučenin, nýbrž fyzikální vlastnosti schránky. Mezi biogenními křemičitými sloučeninami totiž existuje variace, která má za následek různou elasticitu a tvrdost křemičitých schránek (Grønning a Kiorbøe 2020).

3.3.1.2 Princip obrany

Nabízí se mnoho vysvětlení, proč ukládání $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ navyšuje fitness. Nejčastěji zmiňovaná je právě mechanická odolnost, která odrazuje predátory drtící svou kořist. Některá obrněnky a nálevníci sice požírají rozsivky vcelku, nehledě na obsah křemíku, velká část druhů z těchto kmenů však upřednostňuje rozsivky s jeho nižším obsahem (Zhang et al. 2017). Jedincům s vyšším stupněm silicifikace se vyhýbají i menší, několikamilimetroví klanonožci, zatímco větší zástupci polykají buňky celé nebo dokáží tvrdou křemičitou frustulu prolomit (Atkinson 1995). Proti větším klanonožcům tedy tvrdost zřejmě zásadní roli nehraje (Raven a Waite 2004).

Jak přesně predátoři odvrhující silně obrněnou kořist rozpoznají vyšší obsah křemičitých sloučenin, není jasné. Klanonožci svou kořist před pozřením prozkoumávají pomocí přívěšků s mechanoreceptory a chemoreceptory (Hallberg a Skog 2011), přesný mechanismus zkoumání však není znám. Jeho čas je však výrazně delší u více silicifikovaných buněk (obr. 3), a to i v případech, kdy jsou následně pozřeny. (Ryderheim et al. 2022a). Právě prodloužení času zkoumání kořisti bylo proto navrženo jako jeden z možných mechanismů snížení intenzity predace (Smetacek 1999). Dosavadní studie však tuto hypotézu nepotvrdily (Pancic et al. 2019).



Obrázek 3: Handling time kořisti klanonožců v závislosti na obsahu křemičitých sloučenin tří druhů rozsivek. a) *Cyclotella cryptica* b) *Thalassiosira weissflogii* c) *Ditylum brightwellii*. S nízkým obsahem křemičitých sloučenin (červeně) a vysokým obsahem křemičitých sloučenin (modře). (Ryderheim 2022)

Dalším možným mechanismem je snížení fitness predátorů. Rodu *Parvocalanus* se při krmení *T. weissflogii* s vyšším obsahem křemíku snížil počet vajíček i úspěšnost líhnutí (Xu et al. 2021). To by mohlo mít za následek snížení hustoty predátora a predačního tlaku. Spekulováno bylo i o umožnění průchodu trávicí soustavou. Například u rozsivky *Fragilariopsis kerguelensis*, která se pyšní velice tlustou schránkou, je takovýto průchod možný (Assmy et al. 2013). U většiny rozsivek se však tato strategie nepotvrdila, poměr živých buněk prošlých trávicí soustavou se pohybuje kolem 0,5 – 1 %. (Pancic et al. 2019) Procento živých buněk navíc není nijak ovlivněno obsahem křemíku. Samotný proces trávení korýšem *Temora longicornis* trvá však u více silicifikovaných jedinců déle (Ryderheim et al. 2022a). Prodloužení doby trávení tak může být jedním ze způsobů, jak pomocí silicifikace snížit míru požití predátorem.

Jelikož má míra silicifikace vliv i na pohyblivost buněk, mohla by se společně s větší velikostí podílet na strhávání buněk od predátora pomocí proudů vody (Raven a Waite 2004; Gemmill et al. 2016). Žádné pokusy ani pozorování se zaměřením na tuto strategii však zatím provedeny nebyly. Potvrzen byl však vliv schránky na obranu před bičíkovci živíci se pomocí pedunklu, trubičkovitého výběžku membrány, který jim umožňuje vysát svou kořist. Ti dominantně napadají buňky bez silicifikované stěny (Hamm a Smetacek 2007). Ať už tvorba křemičitých schránek snižuje množství predátorů, četnost jejich útoků nebo je nutí k výběru jiné kořisti, její

vliv na snížení spásání je možná důvodem, proč se právě rozsivky staly nejrozšířenějšími planktonními organismy.

3.3.2 Kalcifikace

3.3.2.1 Kalcifikace ve vztahu k predaci

Některé organismy využívají pro vyztužení svých těl uhličitán vápenatý. Mezi fytoplanktonními organismy se tato strategie ujala u kokolitek. Ty ve svém diploidním stádiu vytváří malé kalcifikované pláty – heterokokolity, které kolem nich tvoří ochrannou vrstvu – kokosféru (Monteiro et al. 2016). Tato schránka jim zřejmě poskytuje dobrou obranu před napadení viry, které nedokáží kalcifikovanou vrstvu překonat (Mackinder et al. 2009). Efekt kokosféry na spásání predátory je však stále relativně málo prozkoumaný. Největší vliv má při spásání kokolitek mikrozooplankton. Mezi nimi najdeme selektivní i neselektivní predátory. Neselektivním predátorům mohou kokolity uniknout zvětšením kokosféry pomocí prodloužených kokolitů nebo kokolitů s ostny. Tyto extenze využívá zhruba 50% kokolitek s heterokokolitní fází. Některé v přímé reakci na přítomnost predátora (Young et al. 2003). Obranou proti selektivním predátorům může být navýšení podílu vápenatých částí, které musí predátoři v energeticky náročném procesu odstranit. Tím sníží svou výživovou hodnotu a stanou se tak pro predátory neatraktivními (Thornton 2002). Význam obranné funkce kokosféry potvrdilo několik pokusů i pozorování, v nichž se predátoři v přítomnosti jiných zdrojů potravy kokolitkám vyhýbali (Hansen et al. 1996; Huskin et al. 2000; Fileman et al. 2002). Při srovnání doby trávení kalcifikovaných a nekalcifikovaných buněk nebyla nalezena žádná korelace. Někdy byly kalcifikované buňky tráveny déle, někdy stejnou a někdy kratší dobu. Pro určení tohoto vztahu jsou důležité další studie se zaměřením na typ spásání (Monteiro et al. 2016).

Dalšími organismy hojně využívajícími CaCO_3 jsou dírkonošci. V jejich případě je však schránka spíše obranou proti patogenům, jako jsou bakterie nebo viry, než proti větším predátorům. Znalosti o predátorech planktonních dírkonošců, jsou navíc velmi limitované (Grigoratou et al. 2019).

3.3.3 Biomineralizace a faktory prostředí

3.3.3.1 Silicifikace faktory prostředí

Schránky z biominerálů jsou z energetického hlediska poměrně levný materiál. Energetické náklady jejich syntézy jsou nižší než při tvorbě odpovídajících organických struktur (Darley a Volcani 1969). Při ukládání křemíku se na 1 mol Si spotřebuje 1 mol ATP, což je méně než při

ukládání polysacharidů (Raven 1983). Buňka tím ztratí zhruba pouze 2% energie (Pančić a Kjørboe 2018). Toto ukládání je však časově náročné. Množství inkorporovaného křemíku se odvíjí od délky fáze tvorby buněčné stěny. Důležitá je tedy délka G2 a M fáze (Brzezinski 1992). Buňky vytvářející křemičité struktury proto trpí pomalejším růstem, průměrně o 10% (Grønning a Kjørboe 2020). Souvislost vyšší silicifikace s pomalejším růstem však může skýtat i jisté výhody. Buňky v neoptimálních růstových podmínkách, které mohou být zapříčiněny napadením patogenem, ukládají více křemičitých sloučenin, což zvyšuje jejich klesání. Ukládání křemíku tak může oddělovat infikované buňky od zdravé populace. Při nedostatku některých prvků může zároveň zvýšená míra klesání dostat buňky do míst s vyrovnanějšími zdroji. (Raven a Waite 2004). Křemičité schránky mohou také napomáhat příjmu živin (Mitchell et al. 2013), absorpci světla jeho modulací na ideální vlnovou délku a směr (Yamanaka et al. 2008; Valmalette et al. 2015) a zároveň chránit před škodlivým UV zářením (Ingalls et al. 2010).

Nevýhodou organismů tvořících křemičité schránky je kromě sníženého růstu a zvýšená sedimentace, která může způsobovat nechtěné klesání z eufotické zóny, jejich kompetiční podřadnost oproti ostatním fytoplanktonním druhům při limitovaném množství křemíku. Menší velikost buněk spojená se silicifikací s sebou navíc často nese vyšší mortalitu (Pančić a Kjørboe 2018).

3.3.3.2 Kalcifikace a faktory prostředí

Energetická náročnost tvorby schránek z CaCO_3 je sice vyšší než u těch křemičitých, ale stále poměrně nízká. Pohybuje se mezi 10 a 30% celkového fotosyntetického energetického rozpočtu a zřejmě se mění s intenzitou kalcifikace (Pondaven et al. 2007; Raven a Crawford 2012). Kokolity také minimalizují ztráty fotosynteticky aktivního světla a zároveň chrání před nebezpečným zářením (Quintero-Torres et al. 2006). Kokosféra *Emiliana huxleyi* dokáže redukovat PAR a UV záření o 10 až 20% (Paasche 1968). Nadměrná produkce kokolitů navíc může poskytovat rychle indukovatelný energetický sink při vysoké intenzitě světla a tím krátkodobě disipovat energii (e Ramos et al. 2012). Pro kokolity zřejmě klesání ke dnu velký problém nepředstavuje. Zvláště u menších druhů, jako je *E. huxleyi* jsou ztráty klesáním téměř zanedbatelné (Pondaven et al. 2007).

3.3.4 Řešení protichůdných selekčních tlaků na ukládání biominerálů

Snaha snížit cenu tvorby inkrustovaných schránek vedla ke vzniku mnoha strategií. Jednou z nich je již mnohokrát zmiňovaná indukovaná obrana, která zajišťuje, že náklady na obranu budou buňky platit jen v případě, kdy je to opravdu nezbytné. Extrémně rychlá je reakce u rozsivky *Conticribra weissflogii*, která vytváří prokazatelně tlustší schránky již 24h po vystavení predátorům (Petrucciani et al. 2022). Některé druhy rozsivek reagují už jen na médium, které predátory obsahovalo před nějakou dobou, u jiných se ukazuje, že pro indukci obrany jsou nutné látky uvolněné z napadených jedinců (Pondaven et al. 2007). Při vyšších množstvích kyseliny křemičité v okolní vodě dokáží rozsivky kontrolovat svůj příjem křemíku (Hendry et al. 2018). *Phaeodactylum tricornutum* například optimalizuje stupeň silicifikace v hlubších, studenějších vodách (Zhao et al. 2014). V obsahu křemičitých sloučenin existuje díky odlišným nikám velká variabilita, často i v rámci jednoho druhu (Queguiner 2013).

Některé rozsivky volí strategii obětovat tvorbu schránky ve prospěch častějšího dělení (McNair et al. 2018), některá schránku tvoří i v křemíkem limitovaných podmínkách (Grønning a Kiorbøe 2020). Rozdělují se tak specialisté na obranu a kompetiční specialisté. Obráněné druhy sice méně trpí predací, ale kompetitoři to dohánějí rychlejším nárůstem (Assmy et al. 2013). Některá méně silicifikované rozsivky se mohou vyhnout predaci tvorbou rychle klesajících agregátů, a predátorům tak uniknout klesnutím do hlubší vrstvy, přičemž se vyhnou investici do schránky. Dalším způsobem, jak navýšit svůj objemově specifický obsah oxidu křemičitého, je zmenšením tělesné velikosti. To rozsivkám umožňuje zvýšit svou mechanickou odolnost při nižší investici do množství inkorporovaného křemíku (Grønning a Kiorbøe 2020). Obrana pomocí křemičité schránky může dávat organismům výhodu v prostředí s jinými limitujícími prvky, kde díky snížené rychlosti růstu více silicifikují (Martin-Jézéquel et al. 2000).

Kokolitky čelí poměrně malé míře predace při nízké biomase. Proti generalistickým predátorům se tato strategie zdá být účinnější než tvorba schránek. Před požíváním je ale nejlépe chránit kombinace obojího (Grigoratou et al. 2019). Schránka navíc zřejmě kompenzuje jejich nepohyblivost. Často také využívají svou schopnost přejít z diploidního do haploidního stádia. Jeho povrch tvoří místo holokokolitů heterokokolity – mikroskopické kalcifikované mnohostěny navázané v řadách, které pohromadě drží organická hmota. Tuto strategii však využívají zejména při napadení parazity (Frada et al. 2008).

3.4 Tvar buněk

Od 19. století byl tvar buněk protistního planktonu využíván k jeho taxonomické klasifikaci. To, jak tvar ovlivňuje přírodní selekci, je však dodnes v mnohých směrech neobjasněné. V porovnání s tematikou velikosti či tvorby schránek je totiž množství literatury týkající se tvarové struktury ve vztahu k predaci poměrně plytké. Důkazy o funkci tvaru jako obranném mechanismu však existují, a to jak v rámci konstitutivní, tak indukované obrany.

3.4.1 Tvar povrchu a výběžky ve vztahu k predaci

Indukovanou změnu tvaru v reakci na predátora můžeme pozorovat u zástupce nálevníků – *Euplotes octarinatus*. Na přítomnost svých predátorů reaguje tvorbou laterálních výběžků, které zároveň s jeho mírně prodlouženým tvarem a dorzálním hřebenem znesnadňují jeho požití potenciálními predátory. Jako spouštěči této obrany byly zjištěny minimálně tři predátoři *Lembadion bullinum* (Alveolata, SAR), *Sternostomum sphagnetorum* (ploštěnci) a *Amoeba proteus* (Tubulicia). Zároveň bylo zjištěno, že intenzita reakce závisí jednak na koncentraci látek uvolňovaných predátory a jednak na hustotě vlastního druhu. *Euplotes octarinatus* (nálevníci) tak uzpůsobuje obranu skutečnému riziku útoku, nikoliv jen množství predátora (Wiackowski a Staronska 1999). Přetvářením svého povrchu reaguje na přítomnost predátorů i *Micractinium pusillum* (Chlorophyta). Při pěstování v kultuře se svým predátorem *Brachionus calyciflorus* (vířníci) začalo *Micractinium* tvořit štětiny, které snižovaly četnost jeho spásání. Na rozdíl od *Euplotes octarinatus* však rozdíl v intenzitě obrany nejvíce neovlivňovala hustota predátora, ale původ jednotlivých použitých kmenů, což poukazuje na důležitost role prostředí při indukci obrany (Luo et al. 2006). Některé druhy rodu *Scenedesmus* (Chlorophyta) kombinují dříve zmíněnou tvorbu kolonií právě s obranou ve formě ostnů. V experimentu Hessena a Van Donka z roku 1993 navýšil rod *Scenedesmus* při vystavení predátorům z rodu *Daphnia* (korýši) počet kolonií a buněk s ostny, které navíc vykazovaly větší tvrdost než v kulturách bez predátora. Z experimentu však nešlo jasně určit, zdali jsou ostny indukovanou obranou, či zdali byl poměrný nárůst jedinců s ostny způsoben větším požíváním nebráněných jedinců (Hessen a Vandonk 1993). Výběžky a ostny jsou nicméně často spjaty s tvorbou koloniálních forem různých druhů *Scenedesmaceae*, přičemž tvorba kolonií v přímé reakci na přítomnost predátora v mnoha případech prokázána byla. Je ale nutno podotknout, že obtížná identifikace jednotlivých druhů rodu *Scenedesmus* může mít za následek zkreslení některých výsledků týkajících se indukce určitých morfotypů. Bylo však prokázáno, že tvorba ostnů u rodu

Scenedesmus má významně negativní vliv na jejich predátory. U rodu *Daphnia* byl zaznamenán o 24% nižší nárůst populace a o 40% nižší reprodukce, když jim byla potrava v podobě *Scenedesmus acutus*, která nedisponuje ostny, nahrazena ostnatým druhem *S. subspicatus* (Lürling a Beekman 1999).

O účinnosti obrany v podobě ostnů a výběžků však vypovídají i případy, kde k indukci dané obrany predátorem nedochází, ale v porovnání s organismy bez výrazných povrchových struktur trpí organismy s povrchovými výběžky menší intenzitou predace. Pozorovat to lze například u *Cerasterias staurastroides* (Chlorophyta). Jedná se o organismus tetragonálního tvaru se čtyřmi dlouhými výběžky. Zřejmě právě díky nim měl při pěstování v nádobě se zooplanktonem výhodu vůči ostatním fytoplanktonním druhům, které predací trpěli více, a měl tak nejvyšší nárůst (Bergquist et al. 1985). Podobnou výhodu oproti neobráněným fytoplanktonním druhům lze pozorovat i v případě rodů *Ceratium* (obrněnky) a *Chaetoceros* (rozsivky), které disponují dlouhými výběžky, jež zabraňují požívání jejich predátory z řad vířníků (Edmondson 1965). Příkladem je i již zmiňovaný *Scenedesmus quadricaudata* (Chlorophyta), který byl díky svým ostnům v nádrži se zooplanktonními spásáči zvýhodněn oproti dvěma druhům rodu *Euglena* (Euglenozoa) o podobné velikosti. Zatímco populace obou druhů *Euglena* zaznamenaly pokles, populace *S. quadricaudata* narůstala. Při introdukci větších zooplanktonních druhů však tuto výhodu ztrácel a jeho populace taktéž začala zaznamenávat pokles. Z toho vyplývá, že ostny jsou zřejmě účinné proti malým zooplanktonním druhům (<0,5 mm), ale proti větším (> 2mm) tuto účinnost ztrácejí (Bergquist et al. 1985). To, že je tvorba výběžků odpovědí zejména na predátory velikostně omezené na malou kořist, platí zřejmě obecně. Nejčastěji jsou tvořeny právě za účelem zvětšení celkové tělesné velikosti, a tudíž přesažení škály vhodné velikosti kořisti (Kusch 1993).

3.4.2 Základní tvar buňky ve vztahu k predaci

Co se základního tvaru buňky týče, je jeho role v úniku predaci prozkoumána ještě méně. V prostředí bez přítomnosti predátorů jsou úspěšnější druhy s podlouhlými tvary než radiálními (Naselli-Flores a Barone 2011). Z toho vyplývá, že predátoři zřejmě hrají důležitou roli při tvorbě alternativních tvarů.

Četnost setkávání s predátorem a efektivita zpracování kořisti jsou závislé na orientaci částice v prostoru. Tvar tedy může hrát důležitou roli i v tomto ohledu. Sférické částice mohou být pozřeny bez nutnosti prostorové manipulace, zatímco podlouhlé musí být přeorientovány. To například klanonožci zvládají v klidných vodách bez obtíží, ale vysoké turbulence jim

schopnost reorientace potravy zhoršují (Visser a Jonsson 2000). Turbulentní vody proto mohou selektovat na tyčinkovité tvary snížením predace podlouhlých buněk. Podlouhlí jedinci zároveň méně trpí klesáním a mají lepší stabilitu ve vodním sloupci (Durante et al. 2019).

3.4.3 Tvarová struktura a faktory prostředí

Tvorba povrchových struktur přináší fytoplanktonním buňkám kromě redukce predace i další výhody. Mezi ně patří navýšení tvarového odporu (form resistance), které snižuje klesání ke dnu. U rodů *Scenedesmus* (Haptophyta) nebo *Thalassiosira* a *Rhizosolenia* (rozsivky) bylo u jedinců s ostny pozorováno pomalejší klesání než u forem bez ostnů nebo jedinců jimž byly odstraněny (Padisák et al. 2003). Velký vliv má struktura povrchu i na difuzi látek. Hrbolky a výběžky zvětšují povrch bez toho, aby byly energeticky příliš náročné. Sférický tvar má nejnižší S/V poměr. Odchýlení od kulovitosti dává proto buňkám kompetiční výhodu, zejména těm velkým. To se netýká jen povrchových výběžků, ale i základního tvaru. Podlouhlé tyčinkovité buňky mají lepší tok živin než kulovité a cylindrické (Karp-Boss a Boss 2016). Úzké buňky a buňky s konvexními tvary mají zároveň lepší absorpci světla. Ta je totiž závislá na průřezu. (Gibson et al. 2007). Změna základního tvaru může zároveň snížit míru klesání při zvětšení celkové velikosti (Durante et al. 2019).

Negativy změny tvaru spojeného s navyšováním povrchové plochy jsou energetické ztráty při tvorbě extra materiálu pro buněčnou stěnu (Karp-Boss a Boss 2016). Oproti jiným typům obrany se však zdá být změna tvaru povrchu co do nákladů poměrně výhodná. Vzhledem k tomu, že spousta negativ spjatých s obranou se projevuje až v konkrétních podmínkách, může mít tvarová obrana takzvanou skrytou cenu.

3.4.4 Řešení protichůdných selekčních tlaků na tvar

Organismů, které mění svůj tvar až po kontaktu s predátorem je poměrně málo. Snad právě díky mnohým dalším výhodám vytváření komplexnějších tvarů je tato obrana většinou konstitutivní. I přesto se ale některé organismy přiklonily k indukované obraně, aby snížili daň za tento typ obrany. Asi nejpropracovanější mechanismus má výše zmíněný nálevník *Euplotes octarinatus*, který nejenže obranný mechanismus spouští až po indukci, ale dokáže i modulovat jeho intenzitu v závislosti na riziku útoku. Toto riziko může navíc snížit navýšením vlastní hustoty populace (Wiackowski a Staronska 1999).

Změna tvaru může naopak fungovat jako kompenzační mechanismus pro jiné typy obrany jako je zvětšení velikosti, jelikož umožňuje jednotlivým buňkám zachovat S/V poměr (Karp-Boss a Boss 2016).

To, že se jednotlivé druhy do různé míry odchyľují od kompetičně výhodného protáhlého tvaru, svědčí o významu predace a rozmanitosti strategií souvisejících s různými tvary. Důležitou roli však hrají i podmínky prostředí. V zátocě Narragansett bylo po dobu dvou let sledováno jak různé ekologické podmínky (teplota, salinita, turbidita...) měnily složení tvarového spektra organismů. Typy tvarů během roku v závislosti na těchto podmínkách různě oscillovaly. (Délka korelovala se salinitou, tloušťka s teplotou.) Z toho vyplývá, že různé typy tvarů mají výhodu v různých podmínkách a tvar zřejmě hraje důležitou roli při udávání ekologické niky organismů (Sonnet et al. 2022).

4 Význam morfologické obrany v pelagických společenstvech

4.1 Vliv na predátory

Stejně jako kořist hledá strategie, které by jí pomohly zbavit se nátlaku predátorů, hledají predátoři způsoby, jak jejich odpověď obejít. Predátoři si vyvinuly různé potravní strategie od filtrace přes selektivní i neselektivní požírání až po vysávání kořisti pedunklem či fagotrofními mechanismy, které jim umožní požírat kořist mnohem větší než jsou oni sami (Young et al. 2003). Často jsou schopni přejít z jedné potravní strategie na jinou a zaměřit se tak na kořist, která je pro ně výhodnější. Vybírají si na základě velikosti, zpracovatelnosti a stravitelnosti, dostupnosti, výživové hodnoty nebo toxicity kořisti. To je typické pro klanonožce, kteří jsou do jisté míry omnivorní. Mohou užívat různé lovicí strategie pro fytoplankton a mikrozooplankton. Často přepínají mezi pohyblivou a nepohyblivou kořistí, aby dosáhla co největšího výtěžku (Berggreen et al. 1988; Jonsson a Tiselius 1990). Například *Eudiatomus* si vybírá na základě kvality potravy a dostupnosti ostatních zdrojů (Bairagi et al. 2019). Pro rozlišení kvality potravy se klanonožci naučili před pozřením svou potravu examínovat pomocí ústních přívěsků. Dokáží se tak vyhnout nevyhovující potravě, jako jsou například silně obrněné rozsivky (Hallberg a Skog 2011).

Někteří predátoři se místo vyhnout se nevyhovující, dobře obráněné kořisti zaměřili na to, jak se s touto kořistí vypořádat. Ostré silicifikované zuby, kterými disponují klanonožci se zřejmě vyvinuly v koevoluci s křemičitými schránkami rozsivek. Díky nim dokáží klanonožci rozdrtit

tvrdou frustulu (Miller et al. 1990). I tyto zuby se však mohou opotřebovat, což nutí klanonožce k častějšímu svlékání. Mnoho z nich si proto i přes schopnost drtit schránky vybírá jako potravu jedince s menším obsahem křemičitých sloučenin (Ryderheim et al. 2022a). nálevníci ani obrněnky takovéto struktury netvoří. Místo toho si však vyvinuli mechanismy, které jim umožňují trávit rozsivky bez drcení jejich frustul (Smetacek 1981; JACOBSON 1999).

Tvrde schránky rozsivek není to jediné, s čím si klanonožci dokáží poradit. Jsou schopni manipulovat řetězci zelených řas tak, aby eliminovaly ostny, požírat kalcitem obrněné kokolítky a poradit si dokáží i s velké kolonie tvořícím *Phaeocystis globosa* (Haptophyta), který je pro většinu jiných predátorů neprozřetelný (Irigoién et al. 2005).

Přesto, že i predátoři procházejí evolucí v závislosti na kořisti, není zřejmě tak intenzivní, jako v opačném směru (Vermeij 1994). Na vině mohou být delší generační časy predátorů nebo fakt, že pokud má predátor k dispozici alternativní zdroj potravy, nemusí ho obranné mechanismy znatelně ovlivnit (Kusch 1998).

4.2 Role ve vodních květech

Řádné prozkoumání vztahů mezi predátory a kořisti by mohlo vnést světlo do problematiky vodních květů a napomoci objasnění, jak se květy tvořící fytoplankton dokáže vymanit z kontroly predátorů. Jednu z klíčových rolí nejspíše hraje právě morfologická obrana.

Vodní květy se tvoří, když jeden nebo více druhů planktonního společenstva přesáhne svým nárůstem úmrtnost. Hlavní roli zde hraje zřejmě náhlý vyšší přísun živin. Květy často tvoří malé, kolonie tvořící obrněné organismy, které často produkují toxiny. Najdeme zde zástupce z řad rozsivek, obrněnek nebo kokolítek. Ve vodním květu najdeme však i celou řadu spásáčů od filtrujícího mikrozooplanktonu a metazooplanktonu po větší klanonožce, selektivně pojídající protistní predátory (Assmy a Smetacek 2009). Ty tvoří celou trofickou kaskádu. Otázkou tedy je, proč tito predátoři nejsou schopni tvorbu květů zastavit.

Jako jedno z možných vysvětlení se udává časová prodleva v reakci predátorů, kteří nejsou schopni tak rapidně zvýšit nárůst populace tak, aby zabránili přemnožení kořisti. To může platit u například u klanonožců. Nálevníci jsou však schopni v tomto ohledu reagovat rychle, a stejně nedokáží tvorbě květu zabránit. Zde přichází v úvahu právě role morfologické obrany. Organismy vodních květů jako například *Phaeocystis globosa* často tvoří kolonie, které už nálevníci nejsou schopni pozřít (Ryderheim et al. 2022b). Důležitou roli mohou hrát i schránky,

jako v případě korýše *Temora longicornis*, která je při tvorbě tlustějších schránek častěji odmítána a prodlužuje dobu trávení svých predátorů (Ryderheim et al. 2022a). Rychlý populační růst a dobrá obrana jsou zřejmě důvodem, proč v jarních květech, kontrolovaných zejména klanonožci, dominují právě rozsivky (Assmy a Smetacek 2009). Příčinou by mohly také být toxiny, které druhy vodních květů často vytváří, a odrazují tak mikrozooplankton od jejich požívání (Miralto et al. 1999).

Nárůst vodních květů navíc často podporují samotní predátoři, kteří při nárůstu nepreferovaných druhů řas přepínají na jiného fototrofa nebo se i uchylují ke kanibalismu. Tím vzniká pozitivní zpětná vazba způsobující ještě intenzivnější nárůst řas vodního květu (Assmy a Smetacek 2009). Například *Phaeocystis* začne v květu vytvářet slizovité kolonie, čímž se změní chemické procesy a *Phaeocystis* se tak stane nevhodnou potravou pro mezozooplankton, který v reakci na to přepne na mikrozooplankton, jako na svůj hlavní zdroj potravy. To ještě navýší nárůst květu. (Verity 2000).

Predátoři nemusí ani být tím faktorem, který vodní květ ukončí. Příčinou mohou být i patogeny nebo programovaná buněčná smrt v reakci na stresové podmínky způsobené přemnožením organismů vodního květu. I zde však může hrát morfologická obrana svou roli. Nadměrná tvorba kokolitů v květech kokolitek může zamezovat přístupu světla a způsobovat stres (Paasche 2001; e Ramos et al. 2012). Tvorba křemičitých schránek kvetoucích rozsivek zase zpomaluje nárůst jejich květů vyčerpáváním kyseliny křemičité ve vodě. Ukázalo se, že toho často využívá *Emiliana huxleyi* (Haptophyta), která dokáže křemíkem limitované rozsivky vykompetovat a navázat tvorbou vlastních květů (Durak et al. 2016). Dynamiku vodních květů však udává souhra mnoha faktorů. Pro pochopení všech principů ovlivňujících tento proces je třeba dalšího výzkumu vztahů mezi predátory, kořisti a jejich prostředím.

4.3 Vliv na diverzitu

Fytoplanktonní společenstva jsou více diverzní, než by předpokládal princip kompetičního vyloučení. Ten říká, že v homogenním prostředí nemohou existovat dva druhy se stejnými nároky, jelikož silnější kompetitor by slabšího vytlačil. (Hutchinson 1961). Předpokládaným důvodem pro to je právě predace a obrana proti ní (Pančić a Kiørboe 2018). To dokazují pokusy, ve kterých odebrání predátorů z nádob simulujících podmínky přírodních nádrží způsobilo pokles biodiverzity. (Leibold et al. 2017). Predátoři svým působením snižují úroveň kompetice jejich kořisti, což umožňuje koexistenci velkého množství druhů. V absenci predace klesá množství pro predátory nepoživatelných druhů a ke slovu se dostávají kompetitoři (McCauley

a Briand 1979). Udržení většího množství druhů může napomoci i schopnost predátorů přepínat z jedné kořisti na druhou, ať už z důvodu nízké hustoty kořisti nebo její obrany (Lazzaro 1997). Důležitou roli hraje zvláště obrana indukovaná, která zabraňuje většímu kolísání velikostí populací primárních producentů a tím i vymírání na vyšších trofických úrovních, čímž pomáhá zachovat diverzitu. V potravních řetězcích, kde by se vyskytovala pouze konstitutivní obrana, by navýšení obsahu živin mohlo celý systém destabilizovat (Vos et al. 2004).

5 Závěr

Zjištění a kvantifikace vlivu jednotlivých faktorů ovlivňujících strukturu planktonních společenstev je důležité pro správné porozumění i management vodních ekosystémů, jako například při tvorbě stále intenzivně zkoumaných vodních květů. I malé evoluční změny ve fenotypu kořisti mají velký vliv na jejich predátory a tím i na dlouhodobou dynamiku potravního řetězce. Velikost, tvorba kolonií, biomineralizace i tvar protistního planktonu se ukázali být zásadními proměnnými při zkoumání vztahů pelagických společenstev. Dosavadní výzkumy však často sledují pouze malé populace a komunity či interakce pouze dvou druhů, což se nedá aplikovat na komplexnější komunity. Chybí také detailní studie sledující jak predační tlak, tak mezidruhovou kompetici zároveň. Laboratorní výzkumy reakce kořisti na predátory se mohou lišit od skutečnosti i z důvodu zanedbání různých faktorů prostředí (jako změna množství živin, teploty či vliv turbulencí) a neodpovídajícím koncentracím predátorů či kairomonů, které by byli v přirozených koncentracích neměřitelné. Při dalších výzkumech by proto bylo vhodné zaměřit se na interakce organismů ve větším měřítku a zahrnout i měnící se podmínky prostředí, včetně stresových podmínek, které mohou odhalit některé skryté náklady obrany. Více pozornosti by se také mělo věnovat méně prozkoumaným typům obrany, jako je tvar, tloušťka buněčné stěny, tvorba slizové pochvy a ostatní morfologické vlastnosti, u kterých byl vliv na snížení predace navržen, ale málo prozkoumán či zatím nepotvrzen. Nové poznatky o vlivu morfologické obrany spolu s porovnáním s ostatními obrannými mechanismy by mohly vnést světlo do komplexity dynamiky vodních ekosystémů a tím napomoci vysvětlit a predikovat změny ve složení mořských i sladkovodních populací.

Použitá literatura:

- AGRAWAL, A. A., 2001. Ecology - Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* [online]. **294**(5541), 321–326. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1060701
- ARIN, Laura, Cèlia MARRASÉ, Marie MAAR, Francesc PETERS, Maria-Montserrat SALA a Miquel ALCARAZ, 2002. Combined effects of nutrients and small-scale turbulence in a microcosm experiment. I. Dynamics and size distribution of osmotrophic plankton. *Aquatic Microbial Ecology*. **29**(1), 51–61.
- ASSMY, Philipp a Victor SMETACEK, 2009. Algal blooms. In: *Encyclopedia of Microbiology/Moselio Schaechter, Editor. Oxford: Elsevier (Academic Pr.)*. s. 27–41.
- ASSMY, Philipp, Victor SMETACEK, Marina MONTRESOR, Christine KLAAS, Joachim HENJES, Volker H. STRASS, Jesus M. ARRIETA, Ulrich BATHMANN, Gry M. BERG, Eike BREITBARTH, Boris CISEWSKI, Lars FRIEDRICH, Nike FUCHS, Gerhard J. HERNDL, Sandra JANSEN, Soeren KRAEGEFSKY, Mikel LATASA, Ilka PEEKEN, Ruediger ROETTIGERS, Renate SCHAREK, Susanne E. SCHUELLER, Sebastian STEIGENBERGER, Adrian WEBB a Dieter WOLF-GLADROW, 2013. Thick-shelled, grazer-protected diatoms decouple ocean carbon and silicon cycles in the iron-limited Antarctic Circumpolar Current. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **110**(51), 20633–20638. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1309345110
- ATKINSON, Angus, 1995. Omnivory and feeding selectivity in five copepod species during spring in the Bellingshausen Sea, Antarctica. *ICES Journal of marine Science*. **52**(3–4), 385–396.
- BAIRAGI, Nandadulal, Suman SAHA, Sanjay CHAUDHURI a Syamal Kumar DANA, 2019. Zooplankton selectivity and nutritional value of phytoplankton influences a rich variety of dynamics in a plankton population model. *Physical Review E* [online]. **99**(1), 012406. Dostupné z: doi:10.1103/PhysRevE.99.012406
- BEARDALL, John, Slobodanka STOJKOVIC a Stuart LARSEN, 2009. Living in a high CO₂ world: impacts of global climate change on marine phytoplankton. *Plant Ecology & Diversity*. **2**(2), 191–205.
- BERGGREEN, U., B. HANSEN a Thomas KIØRBOE, 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: Implications for determination of copepod production. *Marine biology*. **99**(3), 341–352.
- BERGKVIST, Johanna, Peter THOR, Hans Henrik JAKOBSEN, Sten-Åke WÄNGBERG a Erik SELANDER, 2012. Grazer-induced chain length plasticity reduces grazing risk in a marine diatom. *Limnology and Oceanography*. **57**(1), 318–324.
- BERGQUIST, Ann M., Stephen R. CARPENTER a John C. LATINO, 1985. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages 1. *Limnology and Oceanography*. **30**(5), 1037–1045.
- BJÆRKE, Oda, Per R. JONSSON, Asraful ALAM a Erik SELANDER, 2015. Is chain length in phytoplankton regulated to evade predation? *Journal of Plankton Research* [online]. fbv076. ISSN 0142-7873, 1464-3774. Dostupné z: doi:10.1093/plankt/fbv076
- 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), 1511–1539.

- CALBET, Albert, 2001. Mesozooplankton grazing effect on primary production: A global comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* [online]. **46**(7), 1824–1830. ISSN 1939-5590. Dostupné z: doi:10.4319/lo.2001.46.7.1824
- CALBET, Albert a Michael R. LANDRY, 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography* [online]. **49**(1), 51–57. ISSN 1939-5590. Dostupné z: doi:10.4319/lo.2004.49.1.0051
- DARLEY, W. Marshall a B. E. VOLCANI, 1969. Role of silicon in diatom metabolism: a silicon requirement for deoxyribonucleic acid synthesis in the diatom *Cylindrotheca fusiformis* Reimann and Lewin. *Experimental Cell Research*. **58**(2–3), 334–342.
- DEMOTT, William R., 1988. Discrimination between algae and artificial particles by freshwater and marine copepods. *Limnology and Oceanography* [online]. **33**(3), 397–408. ISSN 1939-5590. Dostupné z: doi:10.4319/lo.1988.33.3.0397
- DEMOTT, William R., 1989. Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension-feeding copepods. *Limnology and Oceanography* [online]. **34**(1), 140–154. ISSN 1939-5590. Dostupné z: doi:10.4319/lo.1989.34.1.0140
- DODSON, Stanley I., 1974. Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnology and Oceanography* [online]. **19**(5), 721–729. ISSN 1939-5590. Dostupné z: doi:10.4319/lo.1974.19.5.0721
- DURAK, Grażyna M., Alison R. TAYLOR, Charlotte E. WALKER, Ian PROBERT, Colomban DE VARGAS, Stephane AUDIC, Declan SCHROEDER, Colin BROWNLEE a Glen L. WHEELER, 2016. A role for diatom-like silicon transporters in calcifying coccolithophores. *Nature communications*. **7**(1), 1–12.
- DURANTE, Giulia, Alberto BASSET, Elena STANCA a Leonilde ROSELLI, 2019. Allometric scaling and morphological variation in sinking rate of phytoplankton. *Journal of phycology*. **55**(6), 1386–1393.
- EDMONDSON, W. T., 1965. Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. *Ecological Monographs*. **35**(1), 61–111.
- E RAMOS, Joana Barcelos, Kai Georg SCHULZ, Sarah FEBIRI a Ulf RIEBESELL, 2012. Photoacclimation to abrupt changes in light intensity by *Phaeodactylum tricornutum* and *Emiliana huxleyi*: the role of calcification. *Marine Ecology Progress Series*. **452**, 11–26.
- FAUCHOT, Juliette, Maurice LEVASSEUR a Suzanne ROY, 2005. Daytime and nighttime vertical migrations of *Alexandrium tamarensis* in the St. Lawrence estuary (Canada). *Marine Ecology Progress Series*. **296**, 241–250.
- FILEMAN, E. S., D. G. CUMMINGS a C. A. LLEWELLYN, 2002. Microplankton community structure and the impact of microzooplankton grazing during an *Emiliana huxleyi* bloom, off the Devon coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. **82**(3), 359–368.
- FINKEL, Zoe V., John BEARDALL, Kevin J. FLYNN, Antonietta QUIGG, T. Alwyn V. REES a John A. RAVEN, 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* [online]. **32**(1), 119–137. ISSN 0142-7873. Dostupné z: doi:10.1093/plankt/fbp098
- FRADA, Miguel, Ian PROBERT, Michael J. ALLEN, William H. WILSON a Colomban DE VARGAS, 2008. The “Cheshire Cat” escape strategy of the coccolithophore *Emiliana huxleyi* in response to viral infection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **105**(41), 15944–15949.

- GEMMELL, Brad J., Genesok OH, Edward J. BUSKEY a Tracy A. VILLAREAL, 2016. Dynamic sinking behaviour in marine phytoplankton: rapid changes in buoyancy may aid in nutrient uptake. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **283**(1840), 20161126.
- GIBSON, R. N., R. J. A. ATKINSON a J. D. M. GORDON, 2007. Inherent optical properties of non-spherical marine-like particles from theory to observation. *Oceanography and marine biology: an annual review*. **45**, 1–38.
- GRIGORATOU, Maria, Fanny M. MONTEIRO, Daniela N. SCHMIDT, Jamie D. WILSON, Ben A. WARD a Andy RIDGWELL, 2019. A trait-based modelling approach to planktonic foraminifera ecology. *Biogeosciences*. **16**(7), 1469–1492.
- GRØNNING, Josephine a Thomas KIORBØE, 2020. Diatom defence: Grazer induction and cost of shell-thickening. *Functional Ecology* [online]. **34**(9), 1790–1801. ISSN 0269-8463. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.13635
- HALLBERG, E. a M. SKOG, 2011. *Chemical communication in crustaceans*. 2011. B.m.: Springer-Verlag New York.
- HAMM, Christian E., Rudolf MERKEL, Olaf SPRINGER, Piotr JURKOJC, Christian MAIER, Kathrin PRECHTEL a Victor SMETACEK, 2003. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature* [online]. **421**(6925), 841–843. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/nature01416
- HAMM, Christian a Victor SMETACEK, 2007. Armor: why, when, and how. In: *Evolution of primary producers in the sea*. B.m.: Elsevier, s. 311–332.
- HANSEN, Benni, Peter Koefoed BJORNSEN a Per Juel HANSEN, 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography* [online]. **39**(2), 395–403. ISSN 1939-5590. Dostupné z: doi:10.4319/lo.1994.39.2.0395
- HANSEN, Frank C., Harry J. WITTE a Jutta PASSARGE, 1996. Grazing in the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: size selectivity and preference for calcified *Emiliania huxleyi* cells. *Aquatic Microbial Ecology*. **10**(3), 307–313.
- HAY, Mark E., 2009. Marine Chemical Ecology: Chemical Signals and Cues Structure Marine Populations, Communities, and Ecosystems. *Annual Review of Marine Science*. **1**, 193–212. ISSN 1941-1405.
- HENDRY, Katharine R., Alan O. MARRON, Flora VINCENT, Daniel J. CONLEY, Marion GEHLEN, Federico M. IBARBALZ, Bernard QUÉGUINER a Chris BOWLER, 2018. Competition between Silicifiers and Non-silicifiers in the Past and Present Ocean and Its Evolutionary Impacts. *Frontiers in Marine Science* [online]. **5** [vid. 2022-05-03]. ISSN 2296-7745. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fmars.2018.00022>
- HESSEN, Do a E. VANDONK, 1993. Morphological-Changes in Scenedesmus Induced by Substances Released from Daphnia. *Archiv Fur Hydrobiologie*. **127**(2), 129–140. ISSN 0003-9136.
- HUSKIN, I., R. ANADÓN, F. ÁLVAREZ-MARQUÉS a R. P. HARRIS, 2000. Ingestion, faecal pellet and egg production rates of *Calanus helgolandicus* feeding coccolithophorid versus non-coccolithophorid diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **248**(2), 239–254.

- HUTCHINSON, Ge, 1961. The Paradox of the Plankton. *American Naturalist* [online]. **95**(882), 137–145. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/282171
- INGALLS, Anitra E., Kenia WHITEHEAD a Maxime C. BRIDOUX, 2010. Tinted windows: The presence of the UV absorbing compounds called mycosporine-like amino acids embedded in the frustules of marine diatoms. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. **74**(1), 104–115.
- IRIGOIEN, X., K. J. FLYNN a R. P. HARRIS, 2005. Phytoplankton blooms: a 'loophole' in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research* [online]. **27**(4), 313–321. ISSN 1464-3774, 0142-7873. Dostupné z: doi:10.1093/plankt/fbi011
- JACOBSON, DEAN M., 1999. A Brief History of Dinoflagellate Feeding Research 1. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. **46**(4), 376–381.
- JAKOBSEN, Hans H. a Kam W. TANG, 2002. Effects of protozoan grazing on colony formation in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) and the potential costs and benefits. *Aquatic Microbial Ecology*. **27**(3), 261–273.
- JONSSON, Per R. a Peter TISELIUS, 1990. Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Marine Ecology Progress Series*. 35–44.
- KAPSETAKI, Stefania E. a Stuart A. WEST, 2019. The costs and benefits of multicellular group formation in algae. *Evolution*. **73**(6), 1296–1308.
- KARP-BOSS, L., E. BOSS a P. A. JUMARS, 1997. Nutrient fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion. *Oceanographic Literature Review*. **5**(44), 530. ISSN 0967-0653.
- KARP-BOSS, Lee a Emmanuel BOSS, 2016. The elongated, the squat and the spherical: selective pressures for phytoplankton shape. In: *Aquatic microbial ecology and biogeochemistry: a dual perspective*. B.m.: Springer, s. 25–34.
- KENITZ, Kasia M., Eric C. ORENSTEIN, Paul LD ROBERTS, Peter JS FRANKS, Jules S. JAFFE, Melissa L. CARTER a Andrew D. BARTON, 2020. Environmental drivers of population variability in colony-forming marine diatoms. *Limnology and Oceanography*. **65**(10), 2515–2528.
- KEY, Kerry, 2009. 1D inversion of multicomponent, multifrequency marine CSEM data: Methodology and synthetic studies for resolving thin resistive layers. *Geophysics*. **74**(2), F9–F20.
- KIØRBOE, T., 1993. Turbulence, Phytoplankton Cell Size, and the Structure of Pelagic Food Webs [online]. Dostupné z: doi:10.1016/S0065-2881(08)60129-7
- KIØRBOE, Thomas, 2011. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews* [online]. **86**(2), 311–339. ISSN 1469-185X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00148.x
- KRUEGER, Donald A. a Stanley I. DODSON, 1981. Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and oceanography*. **26**(2), 219–223.
- KUSCH, Jürgen, 1993. Behavioural and morphological changes in ciliates induced by the predator *Amoeba proteus*. *Oecologia*. **96**(3), 354–359.
- KUSCH, Jürgen, 1998. Long-term effects of inducible defense. *Écoscience* [online]. **5**(1), 1–7. ISSN 1195-6860. Dostupné z: doi:10.1080/11956860.1998.11682449

LANGLOIS, V. J., A. ANDERSEN, T. BOHR, A. W. VISSER a T. KIØRBOE, 2009. Significance of swimming and feeding currents for nutrient uptake in osmotrophic and interception-feeding flagellates. *Aquatic Microbial Ecology* [online]. **54**(1), 35–44. ISSN 0948-3055, 1616-1564. Dostupné z: doi:10.3354/ame01253

LASS, Sandra a Piet SPAAK, 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia* [online]. **491**(1), 221–239. ISSN 1573-5117. Dostupné z: doi:10.1023/A:1024487804497

LAZZARO, Xavier, 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*. **26**(2), 719–730.

LEHMAN, J. T., 1988. Selective herbivory and its role in the evolution of phytoplankton growth strategies [online]. Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton [vid. 2022-04-01]. ISSN 369-387. Dostupné z: https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Selective%20herbivory%20and%20its%20role%20in%20the%20evolution%20of%20phytoplankton%20growth%20strategies&publication_year=1988&author=J.T.%20Lehman

LEIBOLD, M., S. HALL, V. SMITH a D. LYTLE, 2017. Herbivory enhances the diversity of primary producers in pond ecosystems. *Ecology* [online]. Dostupné z: doi:10.1002/ecy.1636

LIU, Hongbin, Mianrun CHEN, Feng ZHU a Paul J. HARRISON, 2016. Effect of Diatom Silica Content on Copepod Grazing, Growth and Reproduction. *Frontiers in Marine Science* [online]. **3**, 89. Dostupné z: doi:10.3389/fmars.2016.00089

LONG, Jeremy D., Gabriela W. SMALLEY, Todd BARSBY, Jon T. ANDERSON a Mark E. HAY, 2007. Chemical cues induce consumer-specific defenses in a bloom-forming marine phytoplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **104**(25), 10512–10517. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0611600104

LUO, Wei, Stephan PFLUGMACHER, Thomas PRÖSCHOLD, Norbert WALZ a Lothar KRIENITZ, 2006. Genotype versus phenotype variability in *Chlorella* and *Micractinium* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae). *Protist*. **157**(3), 315–333.

LURLING, M., 1999. Grazer-induced coenobial formation in clonal cultures of *Scenedesmus obliquus* (Chlorococcales, Chlorophyceae). *Journal of Phycology* [online]. **35**(1), 19–23. ISSN 0022-3646. Dostupné z: doi:10.1046/j.1529-8817.1999.3510019.x

LÜRLING, M. a W. BEEKMAN, 1999. Grazer-induced defenses in *Scenedesmus* (Chlorococcales; Chlorophyceae): coenobium and spine formation. *Phycologia*. **38**(5), 368–376.

LURLING, Miquel, 2021. Grazing resistance in phytoplankton. *Hydrobiologia* [online]. **848**(1), 237–249. ISSN 0018-8158. Dostupné z: doi:10.1007/s10750-020-04370-3

LÜRLING, Miquel a Ellen VAN DONK, 2000. Grazer-induced colony formation in *Scenedesmus*: are there costs to being colonial? *Oikos* [online]. **88**(1), 111–118. ISSN 1600-0706. Dostupné z: doi:10.1034/j.1600-0706.2000.880113.x

LUTERBACHER, Hans-Peter, 1964. Biostratigrafia del limite Cretaceo-Terziario nell'Appennino centrale. *Riv. Ital. Paleont.* **70**, 67–128.

- MACINTYRE, Jg, Jj CULLEN a Ad CEMBELLA, 1997. Vertical migration, nutrition and toxicity in the dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. *Marine Ecology Progress Series* [online]. **148**, 201–216. ISSN 0171-8630, 1616-1599. Dostupné z: doi:10.3354/meps148201
- MACKINDER, Luke CM, Charlotte A. WORTHY, Gaia BIGGI, Matthew HALL, Keith P. RYAN, Arvind VARSANI, Glenn M. HARPER, William H. WILSON, Colin BROWNLEE a Declan C. SCHROEDER, 2009. A unicellular algal virus, *Emiliana huxleyi* virus 86, exploits an animal-like infection strategy. *Journal of general virology*. **90**(9), 2306–2316.
- MARANON, Emilio, 2015. Cell Size as a Key Determinant of Phytoplankton Metabolism and Community Structure. In: C. A. CARLSON a S. J. GIOVANNONI, ed. *Annual Review of Marine Science, Vol 7* [online]. Palo Alto: Annual Reviews, s. 241–264 [vid. 2022-03-27]. ISBN 978-0-8243-4507-5. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-marine-010814-015955
- MARAÑÓN, Emilio, J. STEELE, A. THORPE a K. TUREKIAN, 2009. Phytoplankton size structure. *Elements of physical oceanography: A derivative of the encyclopedia of ocean sciences*. **85**.
- MARRON, Alan O., Sarah RATCLIFFE, Glen L. WHEELER, Raymond E. GOLDSTEIN, Nicole KING, Fabrice NOT, Colomban DE VARGAS a Daniel J. RICHTER, 2016. The evolution of silicon transport in eukaryotes. *Molecular biology and evolution*. **33**(12), 3226–3248.
- MARTIN-JÉZÉQUEL, Véronique, Mark HILDEBRAND a Mark A. BRZEZINSKI, 2000. Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *Journal of phycology*. **36**(5), 821–840.
- MCCAULEY, Edward a Frédéric BRIAND, 1979. Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field tests of the predation hypothesis 1. *Limnology and Oceanography*. **24**(2), 243–252.
- MCNAIR, Heather M., Mark A. BRZEZINSKI a Jeffrey W. KRAUSE, 2018. Diatom populations in an upwelling environment decrease silica content to avoid growth limitation. *Environmental microbiology*. **20**(11), 4184–4193.
- MENDEN-DEUER, Susanne a Evelyn J. LESSARD, 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography* [online]. **45**(3), 569–579. ISSN 1939-5590. Dostupné z: doi:10.4319/lo.2000.45.3.0569
- MILLER, C. B., D. M. NELSON, C. WEISS a A. H. SOELDNER, 1990. Morphogenesis of opal teeth in calanoid copepods. *Marine Biology*. **106**(1), 91–101.
- MIRALTO, A., G. BARONE, G. ROMANO, S. A. POULET, A. IANORA, G. L. RUSSO, I. BUTTINO, G. MAZZARELLA, M. LAABIR, M. CABRINI a M. G. GIACOBBE, 1999. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. *Nature* [online]. **402**(6758), 173–176. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/46023
- MITCHELL, James G., Laurent SEURONT, Mark J. DOUBELL, Dusan LOSIC, Nicolas H. VOELCKER, Justin SEYMOUR a Ratnesh LAL, 2013. The role of diatom nanostructures in biasing diffusion to improve uptake in a patchy nutrient environment. *PLoS One*. **8**(5), e59548.
- MONTEIRO, Fanny M., Lennart T. BACH, Colin BROWNLEE, Paul BOWN, Rosalind E. M. RICKABY, Alex J. POULTON, Toby TYRRELL, Luc BEAUFORT, Stephanie DUTKIEWICZ, Samantha GIBBS, Magdalena A. GUTOWSKA, Renee LEE, Ulf RIEBESELL, Jeremy YOUNG a Andy RIDGWELL, 2016. Why marine phytoplankton calcify. *Science Advances* [online]. **2**(7), e1501822. ISSN 2375-2548. Dostupné z: doi:10.1126/sciadv.1501822

MUSIELAK, Magdalena M., Lee KARP-BOSS, Peter A. JUMARS a Lisa J. FAUCI, 2009. Nutrient transport and acquisition by diatom chains in a moving fluid. *Journal of Fluid Mechanics*. **638**, 401–421.

NASELLI-FLORES, Luigi a Rossella BARONE, 2011. Invited Review - Fight on Plankton! or, Phytoplankton Shape and Size as Adaptive Tools to Get Ahead in the Struggle for Life. *Cryptogamie, Algologie* [online]. **32**(2), 157–204. ISSN 0181-1568, 1776-0984. Dostupné z: doi:10.7872/crya.v32.iss2.2011.157

NICOLLE, Alice, Lars-Anders HANSSON, Jakob BRODERSEN, P. Anders NILSSON a Christer BRÖNMARK, 2011. Interactions between predation and resources shape zooplankton population dynamics. *PLoS One*. **6**(1), e16534.

PAASCHE, E., 1968. THE EFFECT OF TEMPERATURE, LIGHT INTENSITY, AND PHOTOPERIOD ON COCCOLITH FORMATION 1. *Limnology and Oceanography*. **13**(1), 178–181.

PAASCHE, E., 2001. A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae), with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions. *Phycologia*. **40**(6), 503–529.

PADISÁK, Judith, Éva SORÓCZKI-PINTÉR a Zsuzsanna REZNER, 2003. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton — an experimental study. *Hydrobiologia* [online]. **501**(1), 219–219. ISSN 1573-5117. Dostupné z: doi:10.1023/A:1026255328741

PAHLOW, Markus, Ulf RIEBESELL a Dieter A. WOLF-GLADROW, 1997. Impact of cell shape and chain formation on nutrient acquisition by marine diatoms. *Limnology and Oceanography*. **42**(8), 1660–1672.

PANCIC, Marina, Rocio Rodriguez TORRES, Rodrigo ALMEDA a Thomas KIORBOE, 2019. Silicified cell walls as a defensive trait in diatoms. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* [online]. **286**(1901), 20190184. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2019.0184

PANČIĆ, Marina a Thomas KIORBOE, 2018. Phytoplankton defence mechanisms: traits and trade-offs. *Biological Reviews* [online]. **93**(2), 1269–1303. ISSN 1469-185X. Dostupné z: doi:10.1111/brv.12395

PEJLER, Birger, 1957. Taxonomical and ecological studies on planktonic rotatoria from Central Sweden. *K. Svenska. Vetensk. Akad. Handl.* **6**, 1–52.

PETRUCCIANI, Alessandra, Peter CHAERLE a Alessandra NORICI, 2022. Diatoms Versus Copepods: Could Frustule Traits Have a Role in Avoiding Predation? *Frontiers in Marine Science* [online]. [vid. 2022-05-06]. ISSN 2296-7745. Dostupné z: doi:10.3389/fmars.2021.804960

PLOUG, Helle, Willem STOLTE a Bo Barker JØRGENSEN, 1999. Diffusive boundary layers of the colony-forming plankton alga *Phaeocystis* sp.—implications for nutrient uptake and cellular growth. *Limnology and Oceanography*. **44**(8), 1959–1967.

PONDAVEN, Philippe, Morgane GALLINARI, Sophie CHOLLET, Eva BUCCIARELLI, Geraldine SARTHOU, Sabine SCHULTES a Frederic JEAN, 2007. Grazing-induced changes in cell wall silicification in a marine diatom. *Protist* [online]. **158**(1), 21–28. ISSN 1434-4610. Dostupné z: doi:10.1016/j.protis.2006.09.002

QUEGUINER, Bernard, 2013. Iron fertilization and the structure of planktonic communities in high nutrient regions of the Southern Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. **90**, 43–54.

QUINTERO-TORRES, R., J. L. ARAGÓN, M. TORRES, Marta ESTRADA a Lluïsa CROS, 2006. Strong far-field coherent scattering of ultraviolet radiation by holococcolithophores. *Physical Review E*. **74**(3), 032901.

RAVEN, J. A. a A. M. WAITE, 2004. The evolution of silicification in diatoms: inescapable sinking and sinking as escape? *New Phytologist* [online]. **162**(1), 45–61. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01022.x

RAVEN, John A., 1983. The Transport and Function of Silicon in Plants. *Biological Reviews* [online]. **58**(2), 179–207. ISSN 1469-185X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-185X.1983.tb00385.x

RAVEN, John A. a Katharine CRAWFURD, 2012. Environmental controls on coccolithophore calcification. *Marine Ecology Progress Series*. **470**, 137–166.

RAVEN, John A. a Janet E. KÜBLER, 2002. New Light on the Scaling of Metabolic Rate with the Size of Algae. *Journal of Phycology* [online]. **38**(1), 11–16. ISSN 1529-8817. Dostupné z: doi:10.1046/j.1529-8817.2002.01125.x

REYNOLDS, C. S., 2006. *The Ecology of Phytoplankton* [online]. Cambridge: Cambridge University Press. Ecology, Biodiversity and Conservation [vid. 2022-04-01]. ISBN 978-0-521-60519-9. Dostupné z: doi:10.1017/CBO9780511542145

REYNOLDS, C. S., J.-P. DESCY a Judit PADISÁK, 1994. Are phytoplankton dynamics in rivers so different from those in shallow lakes? In: *Phytoplankton in Turbid Environments: Rivers and Shallow Lakes*. B.m.: Springer, s. 1–7.

RIESSEN, Howard P., 2015. Water temperature alters predation risk and the adaptive landscape of induced defenses in plankton communities. *Limnology and Oceanography* [online]. **60**(6), 2037–2047. ISSN 0024-3590. Dostupné z: doi:10.1002/lno.10150

ROTHHAUPT, Karl O., 1990. Population growth rates of two closely related rotifer species: effects of food quantity, particle size, and nutritional quality. *Freshwater Biology* [online]. **23**(3), 561–570. ISSN 1365-2427. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2427.1990.tb00295.x

RYDERHEIM, Fredrik, 2021. Opening the black box on predator-induced phytoplankton defenses: Mechanisms, traits, and trade-offs.

RYDERHEIM, Fredrik, Josephine GRØNNING a Thomas KIØRBOE, 2022a. Thicker shells reduce copepod grazing on diatoms. *Limnology and Oceanography Letters*.

RYDERHEIM, Fredrik, Per HANSEN a Thomas KIØRBOE, 2022b. Predator Field and Colony Morphology Determine the Defensive Benefit of Colony Formation in Marine Phytoplankton. *Frontiers in Marine Science* [online]. **9**, 829419. Dostupné z: doi:10.3389/fmars.2022.829419

RYDERHEIM, Fredrik, Erik SELANDER a Thomas KIØRBOE, 2021. Predator-induced defence in a dinoflagellate generates benefits without direct costs. *The ISME Journal* [online]. **15**(7), 2107–2116. ISSN 1751-7362, 1751-7370. Dostupné z: doi:10.1038/s41396-021-00908-y

- SELANDER, Erik, Hans H. JAKOBSEN, Fabien LOMBARD a Thomas KIØRBOE, 2011. Grazer cues induce stealth behavior in marine dinoflagellates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **108**(10), 4030–4034. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1011870108
- SMAYDA, Theodore J., 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **8**, 353–414.
- SMETACEK, V., 1981. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Marine Biology.* **63**(1), 1–11.
- SMETACEK, Victor, 1999. Diatoms and the ocean carbon cycle. *Protist.* **150**(1), 25–32.
- SMETACEK, Victor, Philipp ASSMY a Joachim HENJES, 2004. The role grazing in structuring Southern Ocean pelagic ecosystem and biogeochemical cycles. *Antarctic science* [online]. **16**(4), 541–558. Dostupné z: doi:10.1017/S0954102004002317
- SONNET, Virginie, Lionel GUIDI, Colleen B. MOUW, Gavino PUGGIONI a Sakina-Dorothee AYATA, 2022. Length, width, shape regularity, and chain structure: time series analysis of phytoplankton morphology from imagery. *Limnology and Oceanography.*
- STABELL, O. B., F. OGBEBO a R. PRIMICERIO, 2003. Inducible defences in *Daphnia* depend on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators. *Chemical Senses* [online]. **28**(2), 141–153. ISSN 0379-864X. Dostupné z: doi:10.1093/chemse/28.2.141
- STANLEY, Steven M., 1973. An Explanation for Cope's Rule. *Evolution* [online]. **27**(1), 1–26. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.2307/2407115
- STIBOR, H. a J. LÜNING, 1994. Predator-induced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea: Cladocera). *Functional Ecology.* 97–101.
- STORM, 2007. *Microzooplankton grazing in the coastal Gulf of Alaska: Variations in top-down control of phytoplankton* [online] [vid. 2022-05-24]. Dostupné z: <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.4319/lo.2007.52.4.1480>
- SZATHMÁRY, Eörs a John Maynard SMITH, 1995. *The major transitions in evolution*. B.m.: WH Freeman Spektrum Oxford, UK:
- TANG, Kam W., 2003. Grazing and colony size development in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): the role of a chemical signal. *Journal of plankton research.* **25**(7), 831–842.
- THORNTON, Daniel CO, 2002. Individuals, clones or groups? Phytoplankton behaviour and units of selection. *Ethology Ecology & Evolution.* **14**(2), 165–173.
- TOLLRIAN, Ralph a C. Drew HARVELL, 1999. *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. B.m.: Princeton University Press. ISBN 978-0-691-00494-5.
- TORTELL, Philippe D., Christopher D. PAYNE, Yingyu LI, Scarlett TRIMBORN, Björn ROST, Walker O. SMITH, Christina RIESSELMAN, Robert B. DUNBAR, Pete SEDWICK a Giacomo R. DITULLIO, 2008. CO2 sensitivity of Southern Ocean phytoplankton. *Geophysical Research Letters* [online]. **35**(4) [vid. 2022-06-25]. ISSN 1944-8007. Dostupné z: doi:10.1029/2007GL032583

- VALMALETTE, J.-C., J. ROMANN, A. RØYSET a M.-A. EINARSRUD, 2015. 3D-Hyperspectral mapping of light propagation through diatom frustule silica nanostructures. In: *2015 Opto-Electronics and Communications Conference (OECC)*. B.m.: IEEE, s. 1–3.
- VAN DONK, Ellen, Adrianna IANORA a Matthijs VOS, 2011. Induced defences in marine and freshwater phytoplankton: a review. *Hydrobiologia* [online]. **668**(1), 3–19. ISSN 0018-8158. Dostupné z: doi:10.1007/s10750-010-0395-4
- VERITY, P. G., 2000. Grazing experiments and model simulations of the role of zooplankton in Phaeocystis food webs. *Journal of Sea Research*. **43**(3–4), 317–343.
- VERMEIJ, Geerat J., 1994. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. *Annual review of ecology and systematics*. 219–236.
- VISSER, André W., 2001. Hydromechanical signals in the plankton. *Marine Ecology Progress Series* [online]. **222**, 1–24. ISSN 0171-8630, 1616-1599. Dostupné z: doi:10.3354/meps222001
- VISSER, André W. a Per R. JONSSON, 2000. On the reorientation of non-spherical prey particles in a feeding current. *Journal of plankton research*. **22**(4), 761–777.
- VOS, M., A. M. VERSCHOOR, B. W. KOOI, F. L. WACKERS, D. L. DEANGELIS a W. M. MOOIJ, 2004. Inducible defenses and trophic structure. *Ecology* [online]. **85**(10), 2783–2794. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.1890/03-0670
- WIACKOWSKI, K. a A. STARONSKA, 1999. The effect of predator and prey density on the induced defence of a ciliate. *Functional Ecology*. 59–65.
- XU, Huo, Zhiyuan SHI, Xiaodong ZHANG, Mengwen PANG, Ke PAN a Hongbin LIU, 2021. Diatom frustules with different silica contents affect copepod grazing due to differences in the nanoscale mechanical properties. *Limnology and Oceanography* [online]. **66**(9), 3408–3420. ISSN 0024-3590. Dostupné z: doi:10.1002/lno.11887
- YAMANAKA, Shigeru, Rei YANO, Hisanao USAMI, Nobuaki HAYASHIDA, Masakatsu OHGUCHI, Hiroyuki TAKEDA a Katsumi YOSHINO, 2008. Optical properties of diatom silica frustule with special reference to blue light. *Journal of Applied Physics*. **103**(7), 074701.
- YOSHIDA, T., N. G. HAIRSTON a S. P. ELLNER, 2004. Evolutionary trade-off between defence against grazing and competitive ability in a simple unicellular alga, *Chlorella vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* [online]. **271**(1551), 1947–1953. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2004.2818
- YOUNG, J. R., Markus GEISEN, Lluisa CROS, Annelies KLEIJNE, Claudia SPRENGEL, Ian PROBERT a Jette ØSTERGAARD, 2003. A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nannoplankton Research, Special Issue*. **1**, 1–132.
- ZHANG, Shuwen, Hongbin LIU, Ying KE a Beatrice LI, 2017. Effect of the silica content of diatoms on protozoan grazing. *Frontiers in Marine Science*. **4**, 202.
- ZHAO, Peipei, Wenhui GU, Songcui WU, Aiyu HUANG, Linwen HE, Xiujun XIE, Shan GAO, Baoyu ZHANG, Jianfeng NIU a A. PENG LIN, 2014. Silicon enhances the growth of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin under green light and low temperature. *Scientific reports*. **4**(1), 1–10.

ZINSER, Erik R., Zackary I. JOHNSON, Allison COE, Erdem KARACA, Daniele VENEZIANO a Sallie W. CHISHOLM, 2007. Influence of light and temperature on *Prochlorococcus* ecotype distributions in the Atlantic Ocean. *Limnology and Oceanography*. **52**(5), 2205–2220.