

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Natálie Čížková**

Vývoj křemičitých struktur u protist z linie SAR  
Evolution of silica structures in SAR protists

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Dora Čertnerová

Konzultant: doc. Mgr. Pavel Škaloud, Ph.D.

Praha, 2021

### **Prohlášení**

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

V Praze 6.5.2021

.....  
Natálie Čížková

## **Poděkování**

Ráda bych nejprve poděkovala své vedoucí práce Mgr. Dorce Čertnerové za její ochotu, trpělivost, mnoho užitečných rad, a především rychlou komunikaci. Dále bych chtěla poděkovat svému konzultantovi doc. Mgr. Pavlu Škaloudovi, Ph.D. a lidem z algologické laboratoře za veškerou pomoc, podporu a vytvoření přátelského prostředí. Velké poděkování patří také mé rodině, přítelovi Strahinjovi a kamarádce Luce za technickou podporu a motivaci.

**Abstrakt:**

Křemík je důležitým prvkem v zemské kůře vyskytující se v přírodě především ve formě kyseliny křemičité. Tento prvek je využíván mořskými i sladkovodními organismy k utváření jejich křemičitých struktur. Organismy tvořící tyto struktury se nachází napříč celým fylogenetickým stromem a nejsou omezeny pouze na protistní skupiny. Do linie SAR spadají Stramenopila, Alveolata a Rhizaria. V těchto skupinách se nachází hlavní protistní taxony tvořící zmiňované křemičité struktury. Jedná se především o rozsivky, silikoflageláty, mřížovce a zlativky. Vznik křemičitých struktur většinou poskytuje organismům evoluční výhody, jako je např. ochrana buňky před působením biotických a abiotických faktorů. Dostupnost rozpuštěného křemíku se v průběhu evoluce měnila, a tím ovlivňovala vzhled a funkčnost struktur jednotlivých druhů. Strukturální změny se projevovaly ztenčováním schránek, změnou velikosti buňky, zvětšováním či zmenšováním pórů, zvyšováním počtu trnů/ostnů či naopak jejich ztrátou. Jednotlivé linie si tak musely vybírat v reakci na snižující se dostupnost kyseliny křemičité co nejlepší strategie. Mezi skupinami tak docházelo k časté kompetici o zbývající rozpuštěný křemík. Současná diverzita druhů v jednotlivých skupinách odráží evoluční výhody a nevýhody zvolených strategií pro efektivnější využití rozpuštěného křemíku.

**Klíčová slova:** křemík, evoluce, protista, SAR, schránky, kostry, šupiny, rozsivky, mřížovci, silikoflageláty, zlativky

**Abstract:**

Silicon is an important element in the earth's crust. In nature it mainly occurs in the form of silicic acid. This element is used by marine and freshwater organisms to form their siliceous structures. The organisms that make up these structures are located throughout the phylogenetic tree and are not limited just to protist groups. The SAR line includes Stramenopila, Alveolata and Rhizaria. The main protist taxa forming the mentioned siliceous structures are in these groups. These are mainly diatoms, silicoflagellates, radiolarians and the group chrysophyceae. The formation of siliceous structures usually provides evolutionary benefits to organisms, such as protection of the cell from actions of biotic and abiotic factors. The availability of dissolved silicon changed during evolution, thus affecting the appearance and functionality of the structures of individual species. Structural changes were manifested by thinning of the shells, change of cell size, enlargement or decrease of pores, increase of the number of thorns or, conversely, their loss. The individual lines thus had to choose the best possible strategies in response to the decreasing availability of silicic acid. Therefore, there was frequent competition between the groups for the remaining dissolved silicon. The current diversity of species in individual groups reflects the evolutionary advantages and disadvantages of the chosen strategies for more efficient use of dissolved silicon.

**Key words:** silica, evolution, protists, SAR, shells, skeletons, scales, diatoms, Radiolaria, silicoflagellates, golden-brown algae

## Obsah

1	Úvod.....	1
2	Křemík .....	2
2.1	Biominalizace .....	2
2.2	Dostupnost křemíku ve vodních ekosystémech.....	3
2.2.1	Dostupnost křemíku v oceánech .....	3
2.2.2	Dostupnost křemíku v kontinentálních vodách .....	5
3	Rozsivky .....	6
3.1	Schránka rozsivek.....	6
3.2	Evoluce frustuly rozsivek .....	7
3.3	Silicifikace a tvorba frustuly.....	9
4	Silikoflageláti.....	10
4.1	Křemičité kostry .....	10
4.2	Evoluce křemičitých koster silikoflagelátů .....	12
5	Křemičité chrysomonády .....	15
5.1	Křemičité šupiny.....	15
5.2	Obecné trendy v evoluci křemičitých šupin Synurales .....	15
5.2.1	Evoluce šupin rodu <i>Mallomonas</i> .....	16
5.2.2	Evoluce šupin rodu <i>Synura</i> .....	18
6	Mřížovci.....	20
6.1	Křemičitá kostra .....	20
6.2	Evoluce křemičité kostry mřížovců.....	21
7	Další skupiny vytvářející křemičité struktury .....	24
8	Závěr .....	25
9	Přílohy.....	26
10	Zdroje.....	27

# 1 Úvod

V průběhu evoluce docházelo k tvorbě velkého množství křemičitých struktur. Tyto struktury nenacházíme pouze u jednobuněčných eukaryot (protist), ale také u mořských hub, živočichů či cévnatých rostlin (Bovee, 1981). Ve srovnání s makroskopickými organismy existuje jen málo studií, které by vysvětlovaly morfologickou rozmanitost u protist. Ta jsou v tomto ohledu málo prostudovanou skupinou kvůli nedostatku morfologických znaků, dále kvůli chybějícím fosilním záznamům a nevyřešeným fylogenetickým vztahům mezi většinou protistních taxonů (Martín-González, a kol., 2009; Roger & Hug, 2006). Právě mikrofosilní záznamy obvykle poskytují jedinečný pohled na vztah mezi evolucí protist a měnícím se životním prostředím v jednotlivých geologických etapách (Lazarus, a kol., 2009).

Křemičité struktury protist mají nejčastěji podobu vnitřních a vnějších koster, schránek, šupin nebo lorik. Ty mohou dále vytvářet sekundární struktury jako jsou ostny či trny (Preisig, 1994). Některé druhy protist jsou schopné utvářet i křemičité cysty, například tzv. stomatocysty zlativek (Holen, 2014). Vzhledem k tomu, že o evoluci cyst není příliš mnoho známo, tato bakalářská práce se jimi nebude dále zabývat. Kromě toho, že křemičité struktury v evoluci vznikaly, mnoho z nich se také druhotně ztratilo (Čertnerová, a kol., 2019).

Křemičité struktury protist mohou poskytovat mechanicky odolnou ochranu vůči predátorům. Přítomnost ostnů často vede k poranění trávicího traktu nebo ústního ústrojí predátorů a prodlužuje tak čas na zpracování kořisti (Van Tol, a kol., 2012). Podobnou ochranu může poskytovat i materiální složení a architektura struktury. Schránka rozsivek například zajišťuje mechanickou odolnost vůči drtícímu aparátu predátorů. Křemičitá struktura dokáže poskytovat protistům i ochranu před patogeny, viry nebo škodlivým UV-B zářením (Finkel & Kotrc, 2010).

Pro tvorbu ochranných struktur využívají protista mimo křemíku i jiné prvky. Například u ruduch, ale i zelených řas či Haptophyt nacházíme vápenaté struktury (Mayama & Kuriyama, 2002). Naopak u euglenoidních řas, jako např. u rodu *Trachelomonas*, dochází ke zpevnění stěn pomocí prvků železa a manganu (Dunlap & Walne, 1985). Protista dokážou využívat kromě anorganického materiálu i materiál organický. Například obrněnky (Dinoflagellata) si staví své schránky z celulózy (Chan, a kol., 2019).

Cílem bakalářské práce je obecná charakteristika křemičitých struktur vybraných skupin protist z linie SAR a popis jejich změny v čase v závislosti na měnících se biotických a abiotických podmínkách (především dostupnosti kyseliny křemičité).

## 2 Křemík

Křemík je druhým nejrozšířenějším terestrickým prvkem na Zemi. V přírodě se nikdy nenachází jako surový prvek, ale je vázaný do sloučenin společně s kyslíkem za vzniku oxidu křemičitého, křemičitanů a skel (amorfní hydratovaný polymer oxidu křemičitého). Křemík tvoří v kombinaci s kyslíkem až 75% zemské kůry (Lane & Burns, 1996). Využívání oxidu křemičitého, jako jednoho z nejhojnějších minerálů na Zemi, je dobře známé pro tvorbu kosterních struktur u mnoha organismů. Několik skupin protistních mikroorganismů je schopno pomocí křemík-depositních váčků (angl. silica deposition vesicles, SDVs) vnitrobuněčně ukládat tento prvek v podobě amorfního oxidu křemičitého. Další možností je vnější ukládání oxidu křemičitého za vzniku lorik či křemičitých koster (Preisig, 1994).

### 2.1 Biomineralizace

Při procesu biomineralizace dochází k vývoji složitých biologických struktur za využití minerálů (Sprio, a kol., 2014). Pomocí metabolismu daného organismu jsou minerály uloženy v jeho tkáních nebo v jejich bezprostředním okolí (Skinner, 2000).

Oxid křemičitý je nejstarším a nejrozšířenějším minerálem tvořícím přírodní kostry protist (Konstantinos, 2018). Biosilicifikace se dá vyjádřit následnou rovnicí:  $\text{Si(OH)}_4 \rightarrow \text{SiO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ , ve které je výchozím materiálem hydroxid křemičitý  $[\text{Si(OH)}_4]$  (Raven & Giordano, 2009). Knoll (2003) poukázal na to, že se silicifikace vyvinula v evoluci eukaryot několikrát. Například podle Ravena a Giordana (2009) se vnitrobuněčné ukládání křemíku vyvíjelo nezávisle u skupin mořských hub, mřížovců, zelených prasinophytních řas, euglenophytních améb, slunivek a Haptophyt. Stejní autoři však předpokládají, že se biosilicifikace vyvinula pouze jednou u předka skupin rozsivek a zlativek patřících do široce obsáhlé skupiny Ochrophyta, kam spadají také biosilicifikující Parmophyceae, Silicoflagellata a Prymnesiophyceae. V současnosti přesto není jasné, jestli má silicifikace v rámci celých Ochrophyt společný evoluční původ.

Dalším minerálem, který je protisty hojně využíváný, je vápník. Kalcifikace je jedinou formou biomineralizace u dírkonošců a Haptophyt (kromě druhu *Hyalolithus neolepis*). Využití různých prvků pro biomineralizaci značí její opakovaný a pravděpodobně nezávislý vznik u různorodých skupin protist (Preisig, 1994).

## 2.2 Dostupnost křemíku ve vodních ekosystémech

V průběhu několika milionů let docházelo ve vodních ekosystémech ke značným změnám dostupnosti kyseliny křemičité. Protože je její koncentrace v současnosti ve vodních ekosystémech velice nízká (např. v oceánech v rozmezí pouhých 10-180  $\mu\text{M}$ ; Sarmiento, a kol [2007]), často se stává limitujícím faktorem pro růst organismů s křemičitými strukturami (Ragueneau, a kol., 2000). Porozumění jak dřívějšího cyklu křemíku, tak toho dnešního, je klíčové pro pochopení vývoje křemičitých struktur u jednotlivých skupin. Přesto bylo provedeno jen málo studií pro rekonstrukci jak mořského, tak terestrického cyklu křemíku pro jednotlivá geologická období. Geologické záznamy, jako jsou minerály nesoucí oxid křemičitý (cerium, křemen a opál) či fosilie křemičitých organismů, poskytují materiály pro analýzu cyklu křemíku (Maliva, a kol., 1989; Racki & Cordey, 2000; Siever, 1962). Současný cyklus křemíku je datován od konce křídly (Tréguer & De La Rocha, 2013). Pro období křídly byla charakteristická vyšší hladina moří, rozšířené oceánské dno a přítomnost rozsáhlých mělkých moří pokrývajících šelfy nebo vnitřní části kontinentů. Díky skalním fosiliím křemičitých organismů z kontinentálních šelfů byla prokázána vyšší koncentrace kyseliny křemičité v pozdní křídě (Jurkowska & Swierczewska-Gładysz, 2020; Jurkowska, a kol., 2019).

### 2.2.1 Dostupnost křemíku v oceánech

Křemík se dostává do oceánů pomocí biotických a abiotických faktorů. Hlavním abiotickým faktorem je zvětrávání hornin, které jsou zároveň největším rezervoárem křemíku (Jurkowska & Swierczewska-Gładysz, 2020). Abiotický přísun křemíku zajišťuje také tok podzemní vody, splav hornin z řek a jejich ústí do oceánu, větrem zprostředkovaný přenos prachu z pouští a hydrotermální aktivita (Van Tol, a kol., 2012). Za biotický přísun kyseliny křemičité je zodpovědná především silicifikace suchozemských rostlin, zejména trav. Rostliny absorbují křemík svými kořeny a ukládají ho buď podél buněčné stěny, nebo dovnitř buňky a do mezimembránového prostoru. Rostliny tím vytvářejí tzv. křemičité fytolity, které se dostávají po odumření rostlin do půdy, kde může dojít k jejich rozpuštění a zpětnému uvolnění vázaného křemíku. Fytolity se zvětrávají rychleji než abiogenní minerály, proto jsou významnou součástí biogeochemického cyklu křemíku (Alexandre, a kol., 1997; Falkowski, a kol., 2004). Za další biotický faktor je považována tvorba křemičitých struktur mořskými fotosyntetickými i nefotosyntetickými organismy (Raven & Giordano, 2009). Protože je hustota oxidu křemičitého přibližně 2,5krát větší než hustota mořské vody, přítomnost křemičité schránky způsobuje rychlejší pokles mikroorganismů ze svrchní slunné zóny (tzv. fotické zóny) oproti mikroorganismům bez těchto struktur. Klesající fytoplankton tak vytváří

neustálý tok křemíku, který se hromadí v hlubinách oceánu (Dugdale & Wilkerson, 1998; Garrels, 1983; Reynolds, 1984). Na dně oceánů dochází k následnému rozkladu křemičitých struktur a zpětnému uvolnění křemíku do vodního sloupce (Raven & Giordano, 2009).

Předpokládá se, že za posledních 600 milionů let klesla dostupnost kyseliny křemičité společně s výskytem organismů využívající křemík (Maliva, a kol., 1989). Snížení koncentrace kyseliny křemičité lze také prokázat zmenšením a ztenčením frustuly rozsivek (Finkel & Kotrc, 2010). Dalším důkazem je druhohorní vymizení křemičitých hub z pobřežních šelfů a jejich produkce lehčích koster (Maldonado, a kol., 1999). Pokles dostupnosti kyseliny křemičité je spojen s kambrijskou explozí na počátku prvohor, rozvojem mřížovců v ordoviku a expanzí rozsivek v druhohorách. Tyto skupiny hojně využívají křemík pro tvorbu svých ochranných struktur, proto je pokles kyseliny křemičité dáván do souvislosti s jejich rozvojem (Maliva, a kol., 1989). Například rozsivky dokáží ročně spotřebovat dokonce až 240 teramolů křemíku (Tréguer, a kol., 1995).

V jednotlivých zeměpisných šířkách je rozdílná distribuce rozpuštěného křemíku. V oblastech rovníku je vodní sloupec rozčleněn (stratifikován) v důsledku absence cirkulace vody tzv. upwellingu (Ragueneau, a kol., 2000). Díky tomu nedochází k vynesení křemíku ze schránek odumřelých organismů ze dna moří. V těchto oblastech je kvůli tomu pozorována nižší silicifikace organismů (Lazarus, a kol., 2009). Na organismy zde působí evoluční tlak a jsou tak nuceny k vytváření či upravování již existujících struktur takovým způsobem, aby došlo k zachování funkčních vlastností, a zároveň úspornějšímu využívání křemíku (Finkel, a kol., 2007; Schmidt, a kol., 2004). Opačná situace je v oblastech mírného až polárního pásu, kde nedochází k tak silné stratifikaci, a proto je zde k dispozici více křemíku (Ragueneau, a kol., 2000). Právě v období Kenozoika, nejmladší geologické éry po druhohorách, docházelo k vyšší stratifikaci vodního sloupce způsobeného polárním ochlazením (Garabato, a kol., 2004). Stratifikace ovlivnila velikost buňky u několika planktonních skupin protist, jako jsou obrněnky (Finkel, a kol., 2007), rozsivky (Finkel & Kotrc, 2010) a dírkonožci (Schmidt, a kol., 2004).

V oceánech se liší množství kyseliny křemičité na hladině a u dna oceánů. Zatímco u dna je koncentrace až 180  $\mu\text{M}$ , na hladině dosahuje necelých 2  $\mu\text{M}$ , což je způsobeno odebíráním křemíku organismy s křemičitými strukturami (Tréguer, a kol., 1995). Biogenní oxid křemičitý se tvoří v prostředí, které je málo nasycené na křemík, a za podmínek přibližně neutrálního pH a relativně nízkých teplot od 4 až do 40 stupňů Celsia (Belton, a kol., 2012).

Obecně lze tedy říct, že je křemík dodáván do oceánů zvětráváním zemské kůry, kdy následuje jeho horizontální tok vodním sloupcem a jeho další odebrání mořským planktonem pro tvorbu křemičitých struktur, které jsou po smrti organismů „pohřbeny“ do mořského sedimentu (Jurkowska & Swierczewska-Gladysz, 2020).

### **2.2.2 Dostupnost křemíku v kontinentálních vodách**

Protistní mikroorganismy využívající křemík se nachází nejen v mořích, ale také ve sladkých vodách, jako jsou jezera či rašeliniště. Křemík se do těchto stanovišť dostává pomocí biotických a abiotických faktorů podobně jako v oceánech. Přesto je studium kontinentálního cyklus křemíku často opomíjeno. Dříve se předpokládalo, že je jeho přínos v porovnání s mořským cyklem bezvýznamný (Tréguer, a kol., 1995). Dnes se ví, že oba cykly spolu úzce souvisí, vzhledem k tomu, že křemík vyprodukovaný v terestrickém prostředí často končí v oceánech. Cestou do oceánů je však ještě odebrán sladkovodními křemičitými organismy (Conley, 2002). Na rozdíl od oceánů nedochází ve sladkých vodách ke stratifikaci vodního sloupce, jelikož se jedná o mělké vody, které se snadněji promíchávají pomocí větru. Výjimkou jsou hluboká jezera, kde často dochází k sezonní stratifikaci (Borics, a kol., 2015). Terestrický cyklus křemíku je spojen především s rozmachem suchozemských rostlin a jejich vlivem na zvětrávání (Berner, 1997). Prostřednictvím jejich růstu totiž dochází ke zrychlenému rozpuštění skalního podloží. Zásadní změny zároveň nastaly přetvořením krajiny činností člověka. Přeměna lesních vegetací na pastviny změnila biologické, chemické a mineralogické vlastnosti půdy a tím i rozdělení křemíku (Conley, 2002). Sladkovodní organismy se vždy vyskytovaly v blízkosti rezervoáru křemíku, ať už ve formě fytolitů či hornin, proto lze obecně říct, že nebyly v evoluci tolik omezeny jeho dostupností.

### 3 Rozsivky

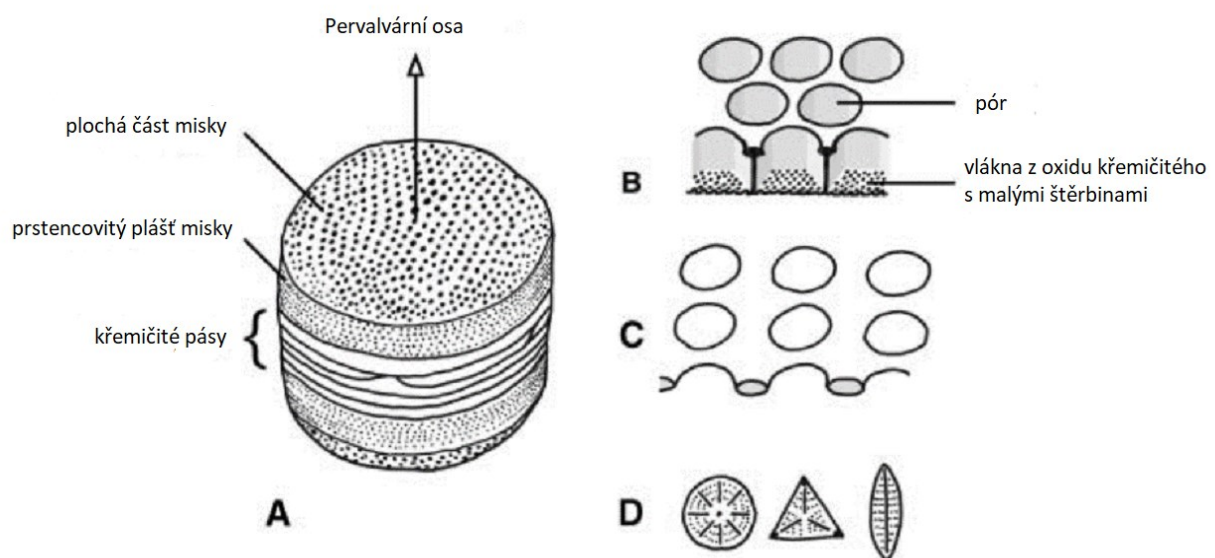
Rozsivky (Bacillariophyta) jsou jednobuněčné eukaryotické řasy se sekundárním ruduchovým plastidem, které se řadí na fylogenetickém stromě mezi tzv. Stramenopila, přesněji Ochrophyta, tedy fotosyntetizující Stramenopila (Ševčíková, a kol., 2015). Jedná se o mořské i sladkovodní organismy, které se vyskytují i na vlhkých terestrických stanovištích. Rozsivky jsou obzvláště důležitou skupinou, jelikož jsou zodpovědné za téměř polovinu primární produkce v oceánech a za téměř 25% globální fixace uhlíku (Smetacek, 1999).

Hlavní rozvoj rozsivek nastal v období Kenozoika, hlavně v průběhu Neogénu (Cervato, 1999). Rychlý nárůst počtu rozsivek je dáván do souvislosti se zvyšujícím se počtem suchozemských trav, které uvolňovaly oxid křemičitý ve formě fytolitů. Tato hypotéza byla ale otestována a následně vyvrácena (Rabovsky & Sorhannus, 2009). Dnes převládá hypotéza, že je nástup rozsivek spojen se snižující se silicifikací mřížovců a s vytlačení křemičitých hub z eufotické zóny do větších hloubek moří (Harper & Knoll, 1975). Dle Rabovskyho a Sorhannuse (2009) docházelo v Oligocénu k poklesu diverzity rozsivek, a to pravděpodobně v důsledku globálního snížení teploty související se sníženou koncentrací oxidu uhličitého.

#### 3.1 Schránka rozsivek

Rozsivky vytvářejí křemičité schránky pomocí ukládání křemíku přímo do buněčných stěn. Takto mineralizovaná buněčná stěna se nazývá frustula (viz obr. 1), ta je obvykle tvořena jednou či dvěma vrstvami amorfního oxidu křemičitého. Frustula se skládá ze dvou částí neboli ték (angl. valve). Ty se navzájem překrývají a spojují pomocí křemičitých pásů (angl. girdle bands; Crawford, a kol. [2001]). Každá téka je tvořena plochou částí misky (angl. valve face) a prstencovitým pláštěm misky (angl. valve matle). Frustula je perforovaná póry (areoly), jejichž tvar je ovlivněn tím, kde se na frustule nacházejí. Na ploché části misky mohou být póry kruhové či podélně prodloužené (Round, a kol., 1990). Na vnitřní straně frustuly se nacházejí malé póry uzavřené tenkou porézni vrstvou z oxidu křemičitého, tzv. velum (angl. sieve plate). Póry ve dvouvrstvých stěnách se mohou v průřezu lišit v důsledku zakřivení příčných stěn uspořádaných do vzoru šestiúhelníkové včelí plástve. Tvar frustuly a její strukturální uspořádání (např. umístění pórů) společně s ostny a dalšími výrůstky jsou druhově specifickými znaky potřebnými pro správné určení druhu (Finkel & Kotrc, 2010).

Dle symetrie plochých částí misky jsou rozlišovány tři základní morfotypy rozsivek. Jedná se o rozsivky centrické, víceosé centrické (multipolární) a penátní. Centrické rozsivky mají kruhový tvar a dobře definovanou střední oblast, od které vycházejí póry směrem k okraji. U multipolárních rozsivek je téka často protáhlá, nebo má trojúhelníkovitý, obdélníkový či hvězdicovitý tvar (Finkel & Kotrc, 2010). Penátní rozsivky jsou protáhlé a dvoustraně symetrické. Tento typ je dále rozdělován do dvou skupin, v závislosti na přítomnosti či absenci struktury raphe (Round, a kol., 1990). Raphe je otvor v buněčné stěně, který je vidět z valvárního pohledu, a je důležitý pro pohyb buňky (Medlin, 2016).



**Obr. 1.** obecná morfologie frustuly rozsivek (A), průřez dvouvrstevnou stěnou (B), průřez jednovrstevnou stěnou (C), tři morfotypy rozsivek: centrické, multipolární centrické, bilaterální penátní (D); upraveno dle Finkel & Kotrc (2010)

### 3.2 Evoluce frustuly rozsivek

Fosilní záznamy o prvních dobře zachovalých druhohorních rozsivkových společenstev pocházejí z pozdní křídy z Antarktidy. Rozsivky preferovaly centrickou morfologii, proto se ve fosilních záznamech téměř nevyskytovaly rozsivky penátní – pouze 2 z 22 zaznamenaných druhů byly penátní (Harwood & Gersonde, 1990).

S prvními dvěma hypotézami o evoluci rozsivek přišli Round a Crawford (1981). Podstatou první hypotézy byla nahá buňka, která si pro ochranu okrajů své buňky vyvinula dvě polarizovatelné téky. Její prostřední část byla chráněna až později vytvořenou strukturou zvanou křemičité pásy. Druhá hypotéza těchto autorů zahrnovala nahou buňku chráněnou

několika šupinami. Dvě z těchto šupin se polarizovaly a vytvořily jednotlivé téky. Křemičité pásy pak mohly vzniknout buď spojením zbylých šupin do pásů anebo ztrátou některých šupin a následným zvětšením zbývajících šupiny.

Rozsivky ze spodní křídly se vyznačovaly poměrně jednotným, robustním a vysoce silicifikovaným vzhledem frustuly a vyskytovaly se hlavně v kontinentálních mořích. Od pozdní křídly až po Neogén docházelo k nárůstu rozmanitosti tvarů ték a jejich zdobení. Podobně jako v rané křídě měly centrické rozsivky na začátku tohoto období prodlouženou tzv. perivalvární osu (osa kolmá na apikální osu procházející středem buňky). Je zde ale pozorována změna tvaru směrem k více knoflíkovému a zploštělému tvaru (Finkel & Kotrc, 2010; Harwood, a kol., 2007). Tento tvar je však méně efektivní pro získávání světla a živin, což ukazuje na to, že živiny a světlo nejsou jedinými faktory, které pohánějí evoluční změny morfologie frustuly. Řada centrických rozsivek nadále vytvářela tlusté dvouvrstevné stěny, u některých skupin však docházelo k utváření tenčích dvouvrstevných stěn či pouze stěn jednovrstevných. Tvorba tenčích buněčných stěna nejspíše odráží snahu efektivnějšího využívání oxidu křemičitého (Finkel & Kotrc, 2010). Ke konci Neogénu pak převládly penátní rozsivky s extra tenkou jednovrstevnou stěnou perforovanou malými areoly (do 15 nm; Ross, a kol. [1979]). Tato tendence k tvorbě malých pórů byla navíc doprovázena omezením celkového počtu pórů. Snížení minimální velikosti pórů mohlo být evoluční reakcí na selekční tlaky způsobené predátory-spásači, parazitoidy a viry. Na konci Neogénu se kromě penátních rozsivek s jednovrstevnou buněčnou stěnou nacházely v menším počtu i ty dvouvrstevné. Změna velikosti pórů byla také pozorována u centrických rozsivek, kde docházelo mimo jiné i k tvorbě větších pórů. V souvislosti s neustále se snižující koncentrací potřebných živin v průběhu Kenozoika docházelo k celkovému vzrůstu druhové bohatosti menších druhů, které dokázaly na přicházející změny lépe reagovat. Tyto poznatky pocházejí z analýzy velikosti frustul dominantních mořských fosilií rozsivek (Finkel, a kol., 2005).

V souhrnu rozsivky reagovaly na snižující se dostupnost kyseliny křemičité ztenčováním stěn, prodlužováním buňky, zmenšením počtu pórů, či snižováním jejich průměru. Neustálé oteplování a stratifikace vodního sloupce by měly snižovat dostupnost kyseliny křemičité, což by mohlo vést ke zmenšení velikosti rozsivek, slabší silicifikaci, a nakonec ke snížení celkové druhové diverzity (Finkel & Kotrc, 2010).

### 3.3 Silicifikace a tvorba frustuly

Jak již bylo popsáno výše, frustula rozsivek se skládá z vysoce strukturovaného amorfního křemíku. Rozsivky jsou schopné za využití speciálních transportérů (silicic acid transporters; SITs) transformovat kyselinu křemičitou do komplexní struktury složené z nanostruktur (Kent, a kol., 2009). Přes tyto transportéry dochází k transportu kyseliny křemičité se sodíkem (u mořských druhů) nebo i spolu s draslíkem (u sladkovodních druhů). Struktura SITs je mnohdy neznámá, jelikož má velmi malou sekvenční podobnost s již dobře prozkoumanými transportéry kyseliny křemičité ostatních skupin (např. mořské houby nebo rýže; Thamatrakoln, a kol. [2006]). Kyselina křemičitá přirozeně polymeruje v kyselém prostředí. Nano-struktura architektury póru je tak pravděpodobně řízena kyselým pH uvnitř silikon deponitního váčku (SDV; Geddes & Birch [2000]). Za transformaci kyseliny křemičité a iniciaci tvorby oxidu křemičitého jsou zodpovědné polyaminy s dlouhým řetězcem a kationtové polypeptidy silaffiny (Kent, a kol., 2009). Parkinson, a kol. (1999) zjistili, že se na lokalizaci ukládání nově nasyntetizovaného křemičitého materiálu podílejí i mikrotubuly. Navíc poukázaly na fyzikální faktory, jako povrchové napětí nebo teplota, které by mohly ovlivnit přirůstání křemičitých útvarů (Parkinson, a kol., 1999).

Kyselina křemičitá je pro rozsivky životně důležitá, protože při jejím nedostatku nedochází k buněčnému dělení. U rozsivek je pozorovaný jedinečný způsob nepohlavního rozmnožování, kdy dochází k oddělení mateřských ték a k tvorbě dvou nových dceřiných. Vždy je dodržováno pravidlo přirůstání menších ték, což způsobuje neustálé zmenšování velikosti v dalších generacích. Rozsivky dokážou svou velikost obnovit pohlavním rozmnožováním spojeným s tvorbou tzv. auxospor (Round, a kol., 1990). Při koncentracích nižších, než 2  $\mu\text{M}$  dochází k omezení dělení rozsivek (Brzezinski, a kol., 1990). Sullivan (1977) zjistil, že existuje úzký vztah mezi buněčným cyklem a metabolickými procesy spojenými s produkcí křemíku. K syntéze transportního systému křemíku totiž dochází na konci buněčného cyklu, po jehož dokončení dochází k rychlé degradaci transportérů. Rozsivky tak prodlužují při nedostatku křemíku část svého buněčného cyklu (G2 a S fázi), aby docházelo k co největšímu transportu a depozici křemíku (Brzezinski, a kol., 1990). Delší buněčný cyklus ale způsobuje pomalejší růst rozsivek, což dává prostor ostatním planktonním skupinám k nárůstu jejich biomasy (Egge & Aksnes, 1992).

## 4 Silikoflageláti

Silikoflageláti (Dictyochales) patří do třídy Dictyochophyceae a řadí se tak do Stramenopil, přesněji do Ochrophyt (Ševčíková, a kol., 2015). Jedná se o skupinu jednobuněčných mořských řas (Daugbjerg & Henriksen, 2001), jejichž fosilie sahají nejméně do spodní křídy (McCartney, a kol., 1990). Silikoflageláti mají pouze částečně známý životní cyklus, což zabraňuje hlubšímu porozumění jejich biologie. Teprve nedávno se zjistilo, že součástí životního cyklu jsou stádia s křemičitými strukturami (Moestrup & Thomsen, 1990). Ovšem dodnes není známo, zda je stádium s křemičitou kostrou tím převládajícím (Henriksen, a kol., 1993).

### 4.1 Křemičité kostry

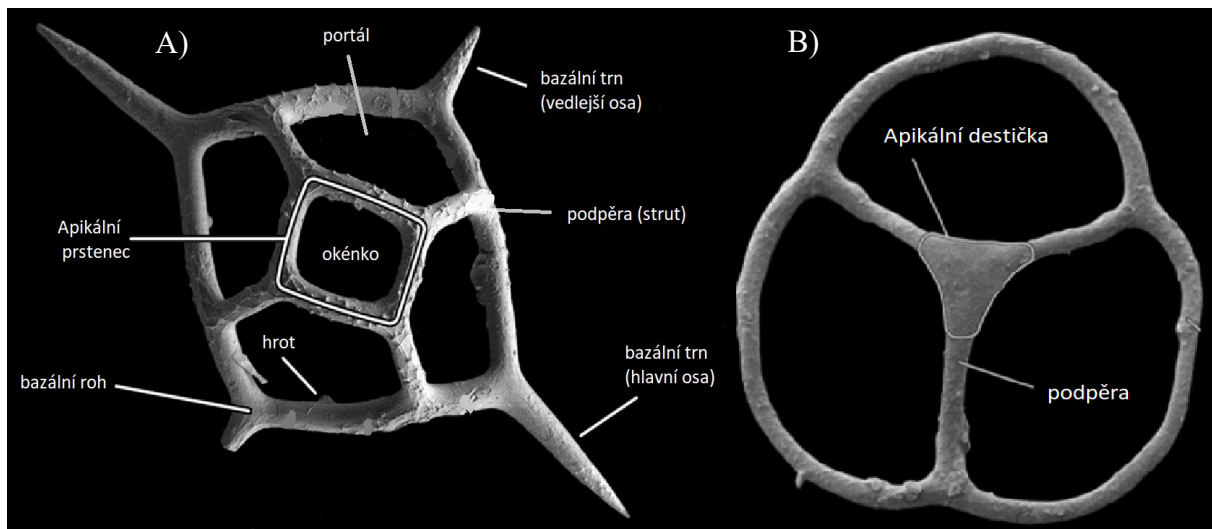
Kostry silikoflagelátů mají podobu křemičité tubulární sítě se stopami vápníku, hliníku, hořčíku a chlóru (Lipps, 1970). Jejich tvar se dá také připodobnit mělkému košíku skládajícího se z bazální a apikální struktury, v jehož dutině je uložena samotná buňka. Košíkový tvar je zajištěn propojením tří tyčovitých křemičitých součástí (angl. elements) pod úhlem 120° za vytvoření trojitých spojů. Bazální prsteneček se skládá z rovných i zahnutých tyčovitých součástí, které se spojují a vytvářejí kruhovitou až protáhlou strukturu s často mnohoúhelníkovým tvarem. Na bazálním prstenci jsou umístěny hroty a trny, které se odlišují svou orientací, tvarem a umístěním. Ke vzniku trnů/hrotů dochází v místech spojení dvou tyčovitých součástí, kdy právě zbývající třetí součást nahrazuje vytvořený trn či hrot. Zmiňovaná apikální struktura se skládá z méně tlustých tyčovitých součástí, které jsou připojené k bazálnímu prstenci pomocí podpěr (angl. struts). Na apikálním prstenci se občas vyskytují struktury zvané destičky (angl. plates), které jsou charakteristické svým plochým zaobleným tvarem (McCartney & Witkowski, 2016). Kostra silikoflagelátů vytváří nekryté oblasti, které se označují jako okénka (angl. windows) a portály (angl. portals; McCartney & Witkowski [2016]). Tyto struktury umožňují volný průchod patogenů do buňky, čímž dochází k častějším nákazám silikoflagelátů (Hamm & Smetacek, 2007).

Rozlišujeme dva základní morfotypy silikoflagelátů – s otrněnými kostrami a s kostrami bez trnů (viz obr. 2.). Do skupiny s otrněnými kostrami patří například rod *Distephanus*, charakteristický svým hexagonálním tvarem kostry se šesti trny, nebo rod *Dictyocha* s kosočtvercovou kostrou se čtyřmi trny. Právě počet trnů je jedním z hlavních taxonomických znaků silikoflagelátů. Druhy s trny jsou charakterizovány menší kostrou i buňkou a menším apikálním a bazálním prstencem. I když mají tyto druhy malé buňky, spotřebovávají více

křemíku kvůli tvorbě trnů. Vytváření trnů je zřejmě výhodná strategie pro kompenzaci malé velikosti buňky, jelikož trny zajišťují zvětšený povrch (Van Tol, a kol., 2012).

Kostra s absencí trnů je druhým z vytvářených morfotypů. Patří sem například rody *Naviculopsis* a *Mesocena*. Velikost kostry u druhů bez trnů je v průměru o 40% větší než kostra druhů s trny. Právě větší velikost zajišťuje obranný mechanismus vůči predaci. Predátoři mívají menší ústní ústrojí, tudíž nejsou schopni pohltit buňku s větším průměrem (Van Tol, a kol., 2012).

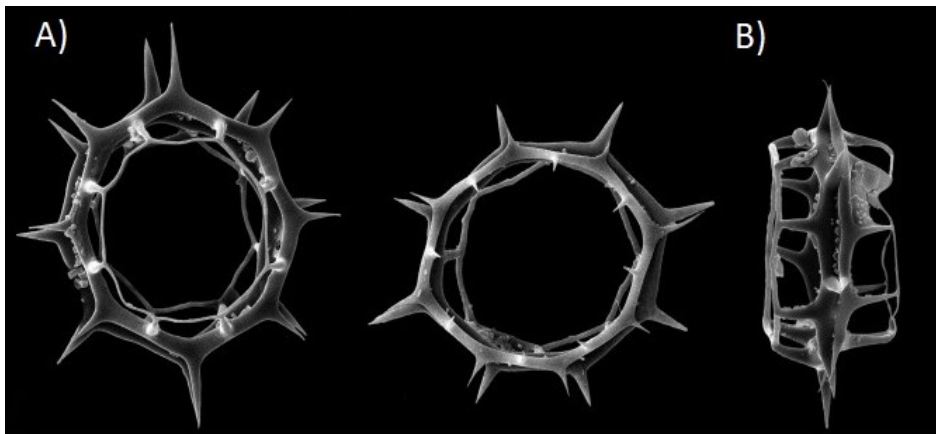
Zvláštním typem je rod *Corbisema*, který trny mít může, ale nemusí. U tohoto rodu se tvoří typicky třístranné kostry mající uvnitř bazálního prstence apikální destičku připojenou podpěrami (Van Tol, a kol., 2012).



**Obr. 2.** popis jednotlivých struktur kostry silikoflagelátů pořízených skenovacím elektronovým mikroskopem, A) otrněný zástupce druhu *Distephanopsis crux*, B) zástupce druhu bez trnů *Corbisema spp.*; upraveno dle McCartney & Witkowski (2016)

Další formou křemičitých struktur silikoflagelátů jsou kostry dvojité, takzvané párové kostry či dublety (viz obr. 3). Jedná se o zajímavý a do značné míry přehlížený aspekt biologie silikoflagelátů. Párové kostry pravděpodobně vznikají před rozdělením buňky a skládají se z mateřské a dceřiné kostry (Boney, 1981; Moestrup & Thomsen, 1990). Stále není jasné, kdy během buněčného cyklu dochází k tvorbě dceřiné kostry. Je možné, že je dceřiná kostra tvořena mateřskou buňkou ještě před rozdělením buňky, nebo je tvořena souběžně s procesem dělení. Dvojice koster je k sobě připojena bazálním prstencem v oblasti bazálních hrotů a trnů. Právě hroty zajišťují pevné propojení koster, které se přesto dají během buněčného dělení snadno rozdělit. V případě nepřítomnosti hrotů drží dublety pohromadě díky organickým strukturám.

Podrobnější prozkoumání tvorby a morfologie dubletů by do budoucna mělo poskytnout dnes stále chybějící informace o evoluci silikoflagelátů (McCartney, a kol., 2014).



**Obr. 3.** snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu zobrazující dva pohledy na dvojitou kostru druhu *Octactis pulchra*, A) pohled zepředu B) pohled z boku; upraveno dle McCartney, a kol. (2014)

#### 4.2 Evoluce křemičitých koster silikoflagelátů

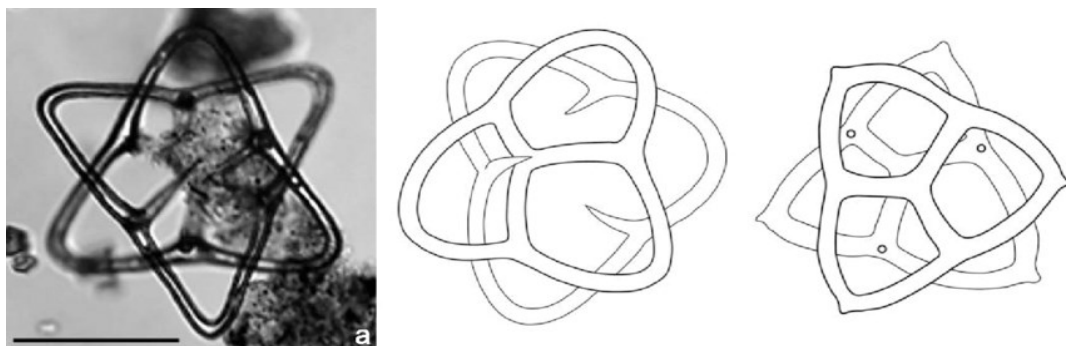
V minulosti byla diverzita silikoflagelátních druhů mnohem vyšší s velkým nárůstem od křídý po Miocén. Během Eocénu a Oligocénu byla jejich druhová bohatost dokonce srovnatelná s druhovou bohatostí rozsivek. Ke konci Oligocénu a začátku Miocénu ale došlo ke snížení diverzity silikoflagelátů kvůli poklesu množství kyseliny křemičité v tomto období. Rozsivky a silikoflageláti zvolili stejnou strategii pro úpravu stavby křemičitých struktur – celkové ztenčení. Rozsivky ale dokázaly efektivněji využívat křemík i při nízkých koncentracích, což vedlo k nárůstu jejich diverzity, zatímco počet silikoflagelátů dále klesal. Dnes má nízký počet silikoflagelátů pouze malý dopad na biogeochemické oceánské cykly (na rozdíl od mřížovců a rozsivek; Van Tol, a kol. [2012]).

Taxony vyhynulých silikoflagelátů jsou paleontology tradičně určovány na základě morfologie jejich koster (Van Tol, a kol., 2012). Fosilní druhy ze spodní křídý vykazovaly větší asymetrii a morfologickou rozmanitost než fosilní druhy z Kenozoika (McCartney, a kol., 1990). U dnešních silikoflagelátů se ví, že je kostra fenotypicky plastická (Thomas, a kol., 1980; Van Valkenburg & Norris, 1970).

Existují dva pohledy na tvorbu koster. Podle Van Valkenburga (1970) dochází k vnitřní tvorbě koster díky sekreci pomocí čtyř velkých vakuol. Kolem cytoplazmy druhu *Dictyocha fibula* totiž pozoroval strukturu podobnou křemičité stěně. Naopak Moestrup & Thomsen (1990) se přikláněli k teorii tvorby vnější kostry, jako tomu je u rodu *Distephanus*. V současnosti je tato teorie považována za pravděpodobnější.

Matematické modely sledující jednotlivé kroky tvorby křemičitých koster zjistily, že se silikoflageláti v průběhu evoluce snažili minimalizovat svou apikální povrchovou plochu. Otázkou je, proč si pro zmenšení plochy zvolili tvorbu apikálního prstence namísto toho, aby začali vytvářet kostru kulovitého tvaru, jako mají například mřížovci. Z hlediska úspornosti kyseliny křemičité se tvorba apikálního prstence jeví jako nevýhodná strategie. Pro jeho vytvoření je totiž zapotřebí více rozpuštěného křemíku. Pro silikoflageláty je naopak výhodnější vytvářet dvě odlišné kosterní struktury (apikální a bazální prsteneček) s odlišnou funkcí, protože je proces mitózy doprovázen tvorbou párových koster. Účel bazálního prstenečku spočívá v umožnění konstrukce a vazby párových koster, zatímco apikální prsteneček zajišťuje optimální povrchovou plochu pro buňku s dvojitou kostrou (McCartney, a kol., 2014).

U některých druhů docházelo do konce Eocénu k uspořádání bazálních prstenečků dubletů do tvaru Davidovy hvězdy (viz obr. 4; McCartney, a kol. [2015]). Tvar je způsoben otočením kostry o 1/6 otáčky vzhledem ke kostře druhé. Tvorba této konfigurace byla pozorována u rodu *Corbisema*. Tento rod dnes zaujímá klasické postavení koster, kdy jsou jednotlivé rohy uspořádané přímo nad sebou. V současnosti stále není jasné, jestli měly všechny druhy v rámci rodu *Corbisema* tvar Davidovy hvězdy, a zda byl vytvářen i jinými, v křídě hojně rozšířenými, rody jako je například *Cornua*. Stejně tak se neví, proč druhy z Kenozoika již tento morfotyp nevytváří (McCartney, a kol., 2010)



**Obr. 4.** Dublety zástupců rodu *Corbisema* vytvářející tvar Davidovy hvězdy; převzato z McCartney, a kol. (2010)

Změna dostupnosti kyseliny křemičité se u druhů s trny projevila zvýšením celkového počtu trnů při zachování využití stále stejného množství rozpuštěného křemíku. V průběhu Kenozoika byl zaznamenán nárůst průměrného počtu trnů ze tří na pět a jejich celkové ztenčení, zatímco délka trnů zůstávala stejná. V evoluci tak docházelo k procentuálnímu vzrůstu výskytu druhů se čtyřmi až osmi trny (např. rody *Dictyocha*, *Octactis*, *Distephanus*), a zároveň vymizení druhů s méně než třemi trny (rody *Corbisema* nebo *Lynamula*). Tvorba trnů je pro buňku energeticky náročnější oproti vytváření koster bez trnů. Otázkou tedy je, proč v evoluci vymíraly právě silikoflageláti bez trnů. Dospělo se k závěru, že tvorba trnů, i při nižší koncentraci kyseliny křemičité, poskytuje buňce evoluční výhody pro její přežití (Van Tol, a kol., 2012). V pozdním Miocénu si druhy, jako je *Distephanus speculum* var. *Bispicatus*, vyvinuly apikální hroty v reakci na zvýšenou predaci a cirkulaci vody. Tuto teorii také potvrdil výskyt druhů s prodlouženou buňkou (např. druh *Dictyocha neonautica*) a druhy s velice dlouhými trny (druhy ze skupiny *Distephanus speculum*). Z toho vyplývá, že tvorba otněných koster mohla být souhrou reakcí na sezónní podmínky nebo se mohlo jednat o pouhou náhodu, tedy výsledek neutrální evoluce (Bukry, 1984).

Druhy bez trnů reagovaly na měnící se podmínky zmenšením celé buňky. Během Paleocénu, Eocénu a Oligocénu byla šířka bazálního prstence u druhů bez trnů výrazně větší než u druhů s trny, ale během Miocénu a Pliocénu docházelo k tvorbě menších koster i buněk. Silikoflageláti bez trnů tak ztratily svou obranu vůči predaci, což se projevilo snížením jejich celkového počtu (Van Tol, a kol., 2012).

V souhrnu nižší dostupnost kyseliny křemičité ve svrchních vrstvách oceánu způsobila zvýšení nákladů pro výstavbu a údržbu křemičité kostry. Z tohoto důvodu byly upřednostňovány malé a lehké kostry. Pro silikoflageláty bylo ale zachování křemičité kostry nezbytné kvůli přetrvávajícímu predáčnímu tlaku. Vymírání druhů bez trnů a zvyšující se diverzita druhů s trny značí, že pouze jedna ze strategií se v průběhu Kenozoika stala evolučně úspěšnou. V současnosti je veškerá diverzita silikoflagelátů tvořena druhy s otněnou kostrou (Van Tol, a kol., 2012).

## 5 Křemičité chrysomonády

Křemičité chrysomonády (Synurales) se řadí v rámci fylogenetického stromu mezi fotosyntetizující Stramenopila, tedy Ochrophyta (Ševčíková, a kol., 2015). Jedná se o poměrně nově vytvořenou skupinu, ve které převládají hlavně rody *Synura* a *Mallomonas* (Andersen, 1987). Z hlediska ekologie se řadí mezi sladkovodní fytoplanktonní organismy žijící především v jezerech, rybnících a pomalu tekoucích řekách. Existují i mořské druhy, ty ale nejsou příliš probádané. Některé druhy křemičitých chrysomonád se vyskytují jen v určitých podmínkách prostředí a slouží tak jako bioindikátory. Mohou se nacházet v teplých i studených vodách, zásaditých a kyselých vodách či v prostředích bohatých nebo chudých na živiny (Siver, 1991).

### 5.1 Křemičité šupiny

Křemičité chrysomonády se vyznačují vysoce organizovanými křemičitými šupinami pokrývajícími celý povrch buňky (Siver, a kol., 2015). U některých druhů jsou pokryté šupinami i celé řasové kolonie – např. rod *Neotessella* (dříve *Tesselaria*; Jo, a kol. [2016]). Šupiny se na buňce nachází v přesně daných pozicích, což zajišťuje vznik kontinuální křemičité schránky (Siver, a kol., 2015). Například u rodů *Synura* a *Mallomonas* dochází ke spirálovitému překrývání šupin (Asmund & Kristiansen, 1986). Všechny šupiny se skládají z obvykle perforovaného základního štítu (angl. base plate) a přes něj ohnutého okraje (angl. upturn rim). Ten se nachází na posteriorním konci šupiny tzv. zadním okraji (Siver, 1991). Existuje mnoho typů šupin. Podle umístění na buňce se rozlišují tzv. šupiny apikální, tělní a kaudální, přičemž tělních je nejvíce (Siver, a kol., 2015). Tvarová odlišnost apikálních a kaudálních šupin umožňuje efektivnější pokrytí měnícího se tvaru buňky (Siver, 1987). Šupiny jsou také rozdělovány dle přítomnosti sekundárních struktur – např. s dómem, bez dómu, okřídlené (angl. winged) či ostnaté (Siver, a kol., 2015). Morfologie a zdobnost šupin je ovlivněna umístěním šupin na buňce (Siver, 1987), hodnotou pH (Gavrilova, a kol., 2005), změnou teploty a intenzity UV-záření (Němcová, a kol., 2010).

### 5.2 Obecné trendy v evoluci křemičitých šupin Synurales

Analýza fosilního záznamu je mnohdy komplikovaná. Křemičité šupiny jsou hodně křehké, a tak dochází k jejich časté fragmentaci. Navíc u některých taxonů jsou zachována pouze jejich klidová stádia (cysty; Martín-González, a kol. [2009]). Díky rozvoji molekulární biologie, a s tím související kalibrací molekulárních hodin, se podařilo zjistit, že synurofytní řasy pocházejí přibližně z období jury (Siver, a kol., 2015).

Velikost šupin souvisí s velikostí buněk. Menší buňky jsou většinou pokryty menšími šupinami, zatímco větší šupiny pokrývají buňky větší. Velké šupiny se nedokážou zcela přizpůsobit tvaru malé buňky a vznikala by tak odkrytá místa dobře přístupná pro patogeny (Siver, a kol., 2015). Obecně platí, že protista lineárně zvětšují svoji velikost se snižující se teplotou (Atkinson, a kol., 2003). Průměrná velikost buněk byla u vyhynulých taxonů (období Paleocénu) v porovnání s těmi dnešními dvojnásobná. Velké buňky pokryté velkými šupinami a ostny byly příliš těžké, což způsobovalo jejich omezený pohyb a následnou zvýšenou predaci. Změna velikosti buněk souvisí s teplejším podnebím v Paleogénu, kdy vyšší teplota znesnadňovala přežití druhům s velkými buňkami. Výjimkou jsou například dnes již vyhynulé druhy *M. bangladeshica* nebo *M. lychenensis*, vytvářející menší šupiny ve srovnání s jejich dnešními příbuznými druhy. Mírně zvětšená šupina současných druhů je pravděpodobně výsledkem postupně chladnějších teplot panujících od pozdního Eocénu (Siver, a kol., 2015).

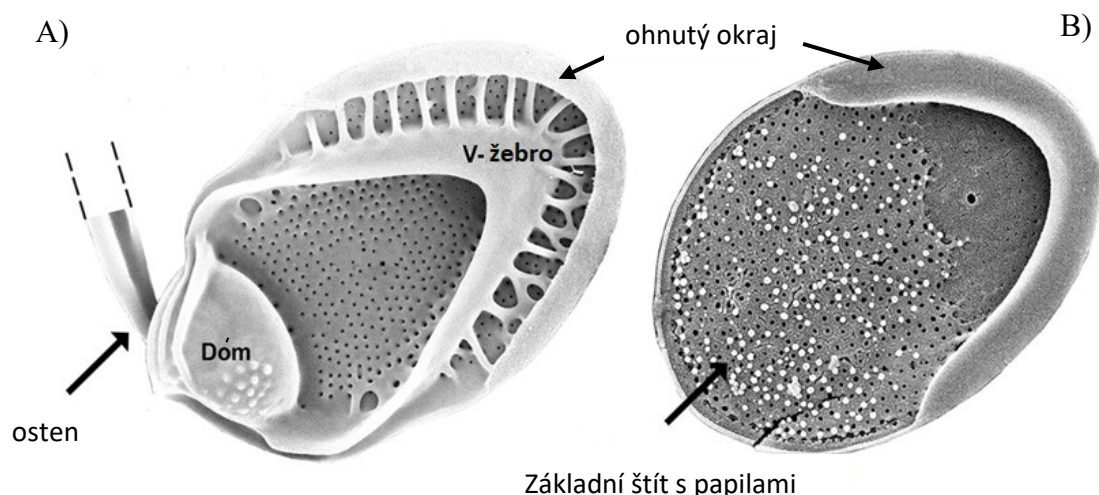
Existovala hypotéza, že původnější druhy produkovaly šupiny s jednoduchými vzory, zatímco mladší taxony měly na svých šupinách složitější, sekundární struktury. Takovéto tvrzení bylo vyvráceno, protože evolučně starší druhy jako je *M. bangladeshica*, *M. insignis*, *S. uvella* a *S. macracantha*, mají šupiny s relativně složitou ornamentací. Naopak mladší druh *M. caudata* má nejjednodušší typ šupin charakteristických hladkým štítem. Totéž platí pro *S. sphagnicola* (Korshikov), další z mladých druhů s jednoduchými šupinami bez sekundárních struktur (Siver, a kol., 2015).

### 5.2.1 Evoluce šupin rodu *Mallomonas*

Rod *Mallomonas* je tvořen jednobuněčnými bičíkatými řasami s šupinami (viz obr.5; Sheath & Wehr [2003]). U jejich společného předka se patrně po celém povrchu buněk nacházely šupiny proděravělé póry a jejich základní štít byl pokrytý papilami. Schránka buněk byla také pravděpodobně opatřena několika ostny (Čertnerová, a kol., 2019). Mezi nejzákladnější sekundární struktury šupin patří dóm a žebro ve tvaru písmene V (angl. V-rib). Tyto struktury jsou zřejmě velice konzervativní, což znamená, že v průběhu evoluce docházelo k jejich minimálním změnám nebo ztrátě. V-žebro a dóm se společně podílejí na připevnění ostnů a uspořádání šupin do kompaktní křemičité struktury (Siver, 1991). V-žebro se vyvinulo před 113 miliony lety buď ze společného předka rodu *Mallomonas*, nebo při oddělení tzv. linie A1 a stává se tak nejspíše vůbec první vzniklou sekundární strukturou. Rod *Mallomonas* byl na základě molekulárních dat a přítomnosti V-žebra rozdělen do dvou hlavních linií A1 a A2, kdy v linii A2 chybí (Siver, a kol., 2015). Existují dva druhy, kterým chybí V-žebro i přesto, že patří do linie A1 (*M. punctifera* a *M. akrokomos*). U těchto druhů se však stále nachází jeho

pozůstatky (Siever, 1991). Dóm se na většině šupin (na tzv. tělních šupinách) objevil zhruba před 70 miliony lety, v období Paleocénu, je ale pravděpodobné, že na okrajových šupinách buňky byl přítomen již předtím. U rodu *M. akrokomos* došlo k sekundární ztrátě dómu z tělních šupin, ty se zachovaly pouze na okrajových šupinách (na apikálních šupinách). Dómu podobná struktura se nezávisle vyvinula i u jednoho zástupce linie A2 – *M. heterospina*, kde také slouží k upevnění ostnu (Čertnerová, a kol., 2019). Alternativní mechanismus uchycení ostnu má druh *M. porifera*. Tento druh ovšem vyhynul, a tak se alternativní způsob uchycení v evoluci dále nezachoval. Existuje však možnost, že je *M. porifera* extrémně vzácným druhem, který doposud nebyl v současných vodních ekosystémech objeven (Siver & Wolfe, 2010). Mezi nejmladší struktury, vzniklé před 60 miliony lety v Paleocénu, patří submarginální žebra. V Paleocénu docházelo k environmentálním změnám (zvyšování teploty a kosmického záření), proto se předpokládá, že vznik žeber mohl zprostředkovávat ochranu před těmito nežádoucími vlivy (Gingerich, 2006). Submarginální žebra vznikají prodloužením konce V-žeber a zajišťují tak jeho propojení se strukturou dómu (Siver, 1991).

Ostny jsou struktury vznikající svinutím ploché šupiny, která je následně po jejím otočení připevněna na šupinu vně buňky. Je velmi pravděpodobné, že se tyto struktury nejprve vyskytovaly na okrajových šupinách a až později i na tělních šupinách, a to z důvodu umístění dómu na šupině (Wetherbee, a kol., 1995). V průběhu evoluce docházelo k postupnému zvětšování ostnů. Zvětšování pravděpodobně nesouvisí s klimatickými změnami, ale spíše s efektivnější obranou vůči predaci či klesáním ve vodním sloupci (Čertnerová, a kol., 2019).



**Obr. 5.** Struktury křemičitých šupin rodu *Mallomonas*, A) šupina se strukturou V-žebro B) šupina bez struktury V-žebro; upraveno dle Siver (2015).

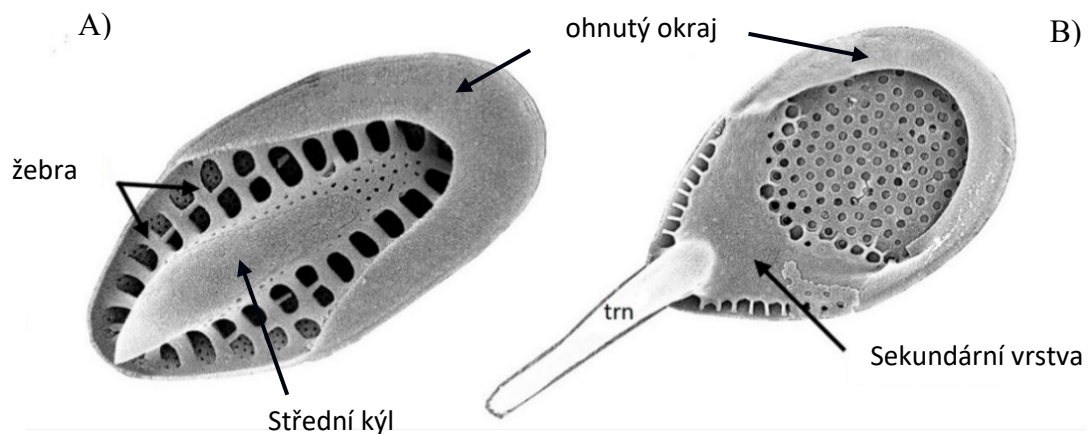
Současné zvětšování nebo zmenšování šupin do šířky a délky vedlo ke změnám velikosti šupin při zachování jejich celkového tvaru (např. u druhu *M. bronchartiana*; Čertnerová, a kol. [2019]). Pouhá změna délky či naopak šířky je doprovázena vznikem nového tvaru šupin. O tom, jak moc budou šupiny stabilní, rozhoduje přítomnost sekundárních struktur, jako jsou například žebra (Jo, a kol., 2011).

Existují 2 strategie pro sestavení celistvé schránky z šupin. Linie A2 zvolila strategii velkých jednoduchých šupin, které se navzájem překrývaly (např. druh *M. caudata*). Linie A1 šla cestou tvorby menších šupin s výraznějšími strukturami (jako je např. V-žebro) zajišťující rovnoměrný překryv jednotlivých šupin (Čertnerová, a kol., 2019).

### 5.2.2 Evoluce šupin rodu *Synura*

*Synura* je rod sladkovodních řas tvořící pohyblivé kolonie, kdy jednotlivé buňky jsou obaleny křemičitými šupinami (viz obr. 6; Siver, a kol [2015]). Apikální šupiny jsou často menší, zaoblenější a s delšími trny, zatímco kaudální šupiny jsou podlouhlé a s kratšími trny. U některých zástupců rodu *Synura* se nachází i tzv. tubulární šupiny (např. u druhu *S. spinosa*). Jejich vznik je způsoben srolováním ploché šupiny, podobně jako vznik ostnů rodu *Mallomonas*. Předpokládá se, že právě tubulární šupiny mohou být raným stádiem evoluce ostnů (Kristiansen & Vigna, 1994). Pro všechny zlativky platí, že je každá šupina tvořena endogenně ve specializovaném vezikulu na depozici oxidu křemičitého (SDV – silica deposition vesicule). Na základě invaginace těchto vezikulů je u rodu *Synura* určováno, jestli dojde k vytvoření kýlu či trnu. Pokud dojde k invaginaci dopředu, pryč od SDV, tak se vytvoří trn. V opačném případě se tvoří kýl (Škaloud, a kol., 2021). V závislosti na přítomnosti morfologických znaků (jako jsou trn a kýl) a výsledků molekulárních analýz, je rod *Synura* rozdělen do tří linií. Jedna linie je tvořena sekci *Curtispinae*. Pro tuto sekci je charakteristická tvorba trnu (angl. spine) vyčnívajícího z distálního konce šupiny. Přítomnost trnu u raně odděleného druhu *S. uvella* (sekce *Synura*, spodní křída) značí, že v druhé linii muselo dojít k sekundární ztrátě trnu a vzniku středního kýlu připojeného k horní části základního štítu (Siver, a kol., 2015). U evolučně starších druhů (spodní – pozdní křída), jako je *S. punctulosa* a *S. splendida*, došlo k protažení původně kulatého tvaru šupiny. S tvorbou protáhlého tvaru bylo potřeba šupiny zesílit, aby byly více mechanicky odolné. *S. splendida* zesilovala šupinu celkovým zvětšením a tvorbou trnů, zatímco *S. punctulosa* posílila šupiny žebry (Škaloud, a kol., 2021). Taxony s trny mohou také vytvářet krátká žebra, která jsou nejspíše homologní s žebry vycházejícími ze středního kýlu (Wee & Andersen, 1997). Raně oddělené druhy měly také šupiny s jednoduchým, málo perforovaným základním štítem a mohutným ohnutým

okrajem. V průběhu evoluce docházelo ke zmenšení ohnutého okraje a snížení počtu pórů. Některé morfologické znaky se v evoluci objevily pouze jednou (např. labyrintový žebrový vzor nebo kýl). Kýl vznikl na rozhraní spodní a pozdní křídy. Následně docházelo pouze k postupnému zkracování jeho délky. Na druhé straně se některé struktury, jako je hexagonální síťový vzor, vyvinuly několikrát a nezávisle na sobě. Žebra vytvářející labyrintový a hexagonální síťový vzor jsou pravděpodobně tvořena pomocí křemík-depozitních váčků během vytváření základního štítu. V třetí sekci *Pereseniana*e (linie se středním kýlem) bylo v období Eocénu zaznamenáno hlavní zmenšení průměru pórů (Škaloud, a kol., 2021). Od Neogénu docházelo v této sekci ke zvýšení diverzity druhů (Škaloud, a kol., 2020). V současnosti je tak ve vodním prostředí více druhů se středním kýlem než druhů s vyčnívajícím trnem. To značí, že je tvorba středního kýlu pro zesílení šupin evolučně výhodnější (Pichrtová, a kol., 2007).



**Obr. 6.** Struktury křemičitých šupin rodu *Synnura*, A) šupina se středním kýlem B) šupina s trnem; upraveno dle Siver (2015).

Obecně lze říct, že křemičité chrysomonády v evoluci zmenšovaly a prodlužovaly své křemičité šupiny v reakci na souhrnné působení biotických a abiotických faktorů. Ztenčování a prodlužování šupin vyžadovalo jejich celkové zesílení, což zajišťovaly nově vznikající sekundární struktury (trn, kýl).

## 6 Mřížovci

Mřížovci (Radiolaria) jsou jednobuněčná protista řadící se na fylogenetickém stromě mezi Rhizaria (Afanasieva & Amon, 2014). Mřížovci jsou polyfyletickou skupinou (nemají tedy předka, který by byl společný pouze jim) a patří sem pět řádů – Acantharia, Taxopodia, Spumellaria, Nassellaria a Collodaria (De Wever, a kol., 2002). Tyto organismy žijí v oceánech již od raného Kambria, což je řadí mezi jedny z nejstarších mikroorganismů. Výskyt mřížovců je ovlivněn teplotou vody, koncentrací rozpuštěného křemíku a případnou symbiózou s mikroskopickými jednobuněčnými řasami (obrněnkami). Jejich symbionti se nachází zejména v horní vrstvě oceánů, z tohoto důvodu žije většina známých mřížovců do hloubky 500 metrů. Některé druhy však mohou obývat i hlubokomořské oblasti (Afanasieva, a kol., 2005). Symbiotické obrněnky pomáhají mřížovcům získat více cukrů. Další potřebné látky si mřížovci obstarávají pomocí cytoplazmatických výběžků tzv. axopodií. Ty zároveň slouží k nadlehčení buňky a pohybu (Petrushevskaya, 1981).

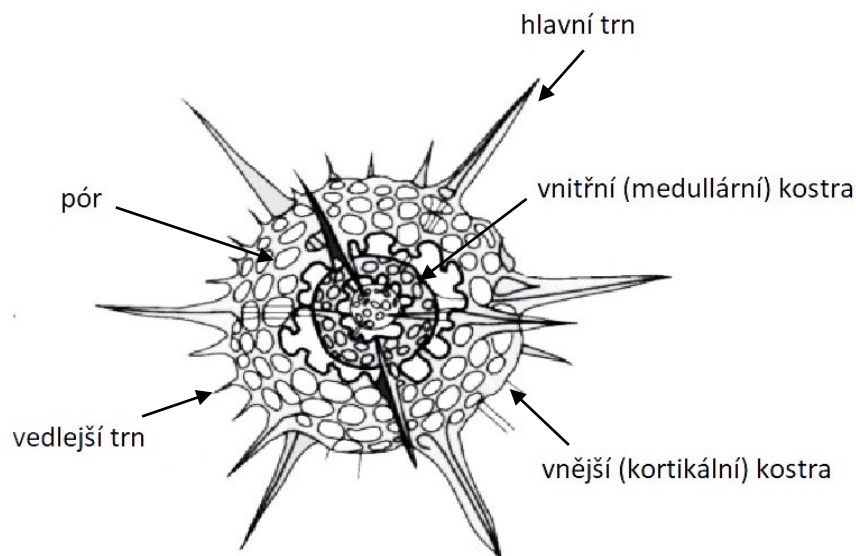
### 6.1 Křemičitá kostra

U mřížovců dochází ke dvojité kompartmentaci buňky. Vnitřní oblast buňky tzv. endoplazma je ohraničena chitinovou kostrou, zbytek buňky vyplňuje ektoplazma. Tyto dva kompartmenty jsou od sebe oddělené stěnou centrální kapsule (Afanasieva, a kol., 2005). Celá buňka mřížovců je zpevněna druhou kostrou složenou z amorfního křemíku nebo síranu strontnatého (viz obr. 7; Reshetnyak [1966]). Kostra mřížovců je z geometrického hlediska jednou z nejkomplicovanějších struktur, kterou kdy protista byla schopna vytvořit (Afanasieva & Amon, 2014). Tvar kostry může být kulovitý, elipsoidní, kuželový, válcový, trojúhelníkový, mnohoúhelníkový a mnoho dalších (Afanasieva, a kol., 2005). Existuje 5 možných typů organizace kostry, ty jsou dále rozdělené do dvou skupin podle typu kosterního růstu (De Wever, a kol., 2002). Kostra mřížovců je vždy vnitrobuněčná a vzniká vně centrální kapsule. Vývoj křemičité kostry probíhá téměř po celý život. Centrální části se tvoří během raných ontogenetických stádiích, zatímco krajní části vznikají až později (Afanasieva, a kol., 2005). Nejzákladnějším stavebním prvkem koster jsou malé ostré křemičité výběžky tzv. spikule. Dalším důležitým prvkem jsou tzv. tyče, které následně splývají za vzniku mříží. Ty svým dalším rozšiřováním vytváří perforované křemičité pláty (De Wever, a kol., 2002). Póry mohou být nejrůznějších tvarů – kruhové a mnohoúhelníkové. Z hlediska úspory materiálu jsou kruhové póry nejvýhodnější, naopak pro lepší mechanické vlastnosti jsou vhodnější póry šestistranné a čtyřstranné. Šestistranné se vyznačují zejména odolností vůči všestrannému tlaku (např. hydrostatický tlak), čtyřstranné pak zejména odolností proti nárazu. Některé organismy

kombinují více druhů mřížek, kdy je například vnitřní kostra tvořena šestiúhelníkovou mřížkou a vnější kostra mřížkou čtyřstrannou (Mordukhai-Boltovskoy, 1936).

Trny jsou hlavním morfologickým prvkem kostry mřížovců. V rámci druhů se liší svým tvarem, tloušťkou, geometrií, počtem, orientací a polohou (Afanasieva & Amon, 2013). Počet a pozice trnů jsou v rámci kostry pevně dané, jelikož slouží jako osy pro vytvářející se panožky (De Wever, a kol., 2002). Hlavní trn může nabývat mnoha tvarů – válcový, kuželovitý, čepelovitý. Podle tloušťky se trny rozdělují na tenké a tlusté. Tenké trny minimálně mění kulatý tvar kostry, zatímco tlusté způsobují protažení buňky ve směru růstu trnu (Afanasieva, a kol., 2005). Na kostře se kromě trnů hlavních vyskytují i trny vedlejší (angl. byspines). Ty nejsou na rozdíl od těch hlavních podporované vnitřními tyčemi (angl. bars; De Wever, a kol. [2002]).

Po odumření organismů dochází k zániku centrální kapsule a zachování pouhé křemičité kostry. Ta klesá na dno oceánů, kde se jejím hromaděním vytváří tzv. radiolarinové bahno (De Wever, a kol., 2002).



**Obr. 7.** Popis základní morfologie kulovité kostry mřížovců druhu *Actinomma mediterraneis*; upraveno dle Afanasieva, a kol. (2005)

## 6.2 Evoluce křemičité kostry mřížovců

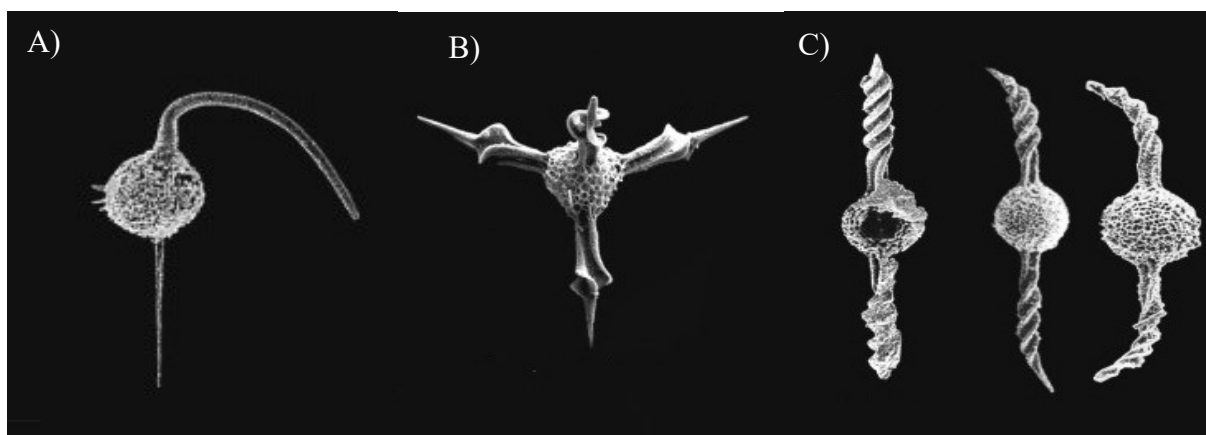
Oceány byly v minulosti bohaté na síran. Do oceánů se dostávalo více síranů kvůli oxidaci atmosféry, a tak docházelo ke zvýšené produkci celestinu (síranu strontnatého) jakožto stavebního materiálu koster. Předpokládá se, že společný předek mřížovců uměl syntetizovat pouze celestin. V průběhu evoluce došlo u některých mřížovců k postupné ztrátě

schopnosti syntézy této sloučeniny a namísto toho začaly využívat křemík pro tvorbu opálových koster. Některé skupiny mřížovců (např. rod *Collosphaera*) jsou stále schopné ukládat jak křemík, tak celestin. Linie *Acantharia* si naopak zachovala pouze tvorbu celestinových koster (Afanasieva, a kol., 2005).

Absence symetrie poukazuje na archaismus, jednoduchost mřížovců, zatímco vznik komplexních, složitých, symetrických struktur naznačuje vyšší úroveň evolučního vývoje (Afanasieva & Amon, 2014). Symetrie stále hraje velkou roli v dnešní klasifikaci mřížovců, přesto se dává větší důraz na celkovou geometrii kostry (Afanasieva, a kol., 2005). První mřížovci v raném kambriu měli radiální a občas i elipsoidní symetrii. S postupem času bylo zapotřebí vytvářet nové geometrické tvary, a tak docházelo ke vzniku struktur se smíšenou symetrií. Ta vzniká připojením různých křemičitých ornamentů (např. trnů) z vnější strany kostry. Výstavba koster s těmito ornamenty je ale energeticky mnohem náročnější (Afanasieva & Amon, 2014). Tvorba ornamentů výrazně usnadňovala vznášení mřížovců ve vodním sloupci při měnících se fyzikálně-chemických podmínkách (teplota, hustota, viskozita, salinita, obsah plynů a minerálních látek; Petrushevskaya [1986]) a pomáhala tak při kolonizaci nových mořských oblastí. Zvýšená tvorba kosterních ornamentů (schránek, trnů, komor a pórů) je pozorována během celého Fanerozoika, kdy bylo potřeba rozdělit cytoplazmu na více kompartmentů (Afanasieva & Amon, 2014). V tomto období docházelo i k opakovanému vzniku dutých kosterních struktur. Ty nejspíše umožňovaly lepší adaptaci na planktonní způsob života a mohly tak hrát klíčovou roli při adaptaci na působící stresové faktory (Afanasieva & Amon, 2013). Opačná situace nastala na začátku Kenozoika, kdy došlo ke snížení počtu kosterních ornamentů a utvoření lehkých a jednoduchých koster (Nazarov & Petrushevskaya, 1995).

Pokles diverzity mřížovců je spojen s rozvojem rozsivek, se kterými docházelo k časté kompetici o rozpuštěný křemík. Rozsivky dokážou ve většině případů lépe využívat nízké koncentrace kyseliny křemičité a odebírat tak větší množství křemíku z prostředí (Lazarus, a kol., 2009). Mřížovci si nedokázali vytvořit tak účinný mechanismus pro srážení oxidu křemičitého jako rozsivky, a tak zvolili strategii tvorby méně silicifikovaných a lehčích koster (Harper & Knoll, 1975). Existují ale i druhy mřížovců schopných efektivně soutěžit o rozpuštěný křemík při koncentracích okolo 1,0  $\mu\text{M}$ . To značí, že nízká koncentrace rozpuštěného křemíku nemá tak dramatický vliv na velikost, geometrii či hmotnost kostry (Sugiyama & Anderson, 1997). Změny prostředí, jako je změna teploty a salinity, způsobovaly nápadnější strukturální změny kostry (Afanasieva, a kol., 2005). Tyto změny se neprojevovaly

pouze ztenčením koster, ale také zvětšením pórů. Tvorba velkých pórů byla pozorována například u řádu Nasselaria, kdy docházelo k mnohonásobnému splývání malých pórů (Guex, a kol., 2012). Neměnila se pouze velikost pórů, ale také jejich uspořádání. Póry byly seskupovány do pravidelných řad, čímž vytvářely charakteristické mřížky. Mezi další strukturální změnu patřilo zmenšení šířky podpěrných tyčí (angl. bars; Harper & Knoll [1975]). Řadou změn si prošly také trny (viz obr. 8.). U řádu Spumellaria je pozorováno zahnutí horního polárního trnu do komplikovaného oblouku. V průběhu evoluce docházelo u mřížovců ke zkracování vzdálenosti mezi jednotlivými trny a k tvorbě zkroucených trnů. Zkroucení se poprvé objevilo u řádu Spumellaria ve středním triasu. Přechod z rovných trnů na trny zkroucené byl velice komplikovaným procesem a dodnes není jasné, jakou výhodu tím organismy získávaly. V juře docházelo k dalším strukturálním modifikacím trnů. Jedná se hlavně o rozvětvení špičky trnu či připojení sekundárních struktur. Všechny tyto změny primárně vedly ke zvětšení povrchu trnu (Guex, a kol., 2012).



**Obr. 8.** Možné morfologie trnů, A) zahnutý trn u rodiny Oertlispongidae, B) zkroucené trny rodu *Spongotortilispinus*, C) trny se sekundární strukturou rodu *Acanthotetrapaurinella*; upraveno dle Guex, a kol. (2012)

Dnes je prostudováno více fosilních nežli současně žijících mřížovců. Řádné prozkoumání dnešních mřížovců značně komplikuje jejich malá velikost buněk, složitá buněčná organizace a jejich obtížná kultivace (De Wever, a kol., 2002).

V souhrnu mřížovci reagovali na měnící se abiotické faktory tvorbou nových geometrických tvarů kostry, vznikem sekundárních struktur, změnou vzhledu trnů a zvětšováním pórů. Rozmach rozsivek v kombinaci s nízkou koncentrací rozpuštěného křemíku zapříčinil u mřížovců tvorbu lehčích, méně silicifikovaných koster.

## 7 Další skupiny vytvářející křemičité struktury

Ve výše uvedených kapitolách byly popisovány největší skupiny protistních organismů vytvářející křemičité struktury. Tyto struktury se v evoluci vyvinuly i u jiných skupin, patřících do linie SAR. Další známou skupinou využívající křemík jsou Slunivky (Helizoa). Jejich název je odvozen od kulatého tvaru buňky s vyčnívajícími panožkami připomínajícími svým vzhledem slunce. Slunivky jsou polyfyletickou skupinou řadící se do několika linií na základě rozdílného uspořádání jednotlivých mikrotubulů v axonemách [svazků mikrotubulů; Smith, a kol. (1986)]. V rámci SAR se nachází křemičité desmothoracidní slunivky (Newman & Patterson, 1993). Schránky neboli loriky slunivek nemusí být pouze křemičitého charakteru, některé jsou tvořeny například chitinem nebo mohou zcela chybět. Ke ztrátě jejich schránek došlo v evoluci nejméně třikrát. Rod *Oxnerella* si v evoluci nevyvinul žádnou náhradu, a tak jeho buňka zůstala stále nahá. Naopak rod *Chlamydaster* si buňku obalil mukózním slizem (Cavalier-Smith & von der Heyden, 2007).

Další menší skupinou patřící do Stramenopil je řád Parmales. Tento řád má buňku pokrytou buněčnou stěnou složenou z pěti až osmi do sebe zapadajících křemičitých desek (Ichinomiya, a kol., 2011). Dříve se předpokládalo, že se jedná o pouhá klidová stádia, následně bylo zjištěno, že jsou to vegetativní fytoplanktonní buňky (Marchant & McEldowney, 1986).

V linii Rhizaria se nachází další dva rody s vnitřními trojrozměrnými křemičitými kostrami – rod *Ebria* a *Hermesinum* (Dugdale & Wilkerson, 1998). Rody se od sebe liší počtem kosterních os. Rod *Ebria* má kostru se třemi osami – triaxiální kostra, zatímco rod *Hermesinum* má kostru tvořenou čtyřmi osami – tetraaxiální kostra (Deflandre, 1934).

V rámci linie SAR byly zmiňovány druhy patřící do skupiny Stramenopila a Rhizaria. Do poslední skupiny, Alveoláta, spadá velká skupina organismů zvaná nálevníci (Ciliophora). Jediným doposud objeveným silicifikovaným nálevníkem je *Maryna umbrellata*. V tomto organismu byla nalezena křemičitá granula podobná těm u rostlin a živočichů, což nejspíše naznačuje jejich společný mechanismus vzniku. Předpokládá se, že granula poskytují buňce lepší vnímání světla a ochranu před mechanickým stresem (Foissner, a kol., 2009). Mezi alveolární mikroorganismy patří i obrněnky. Z této skupiny vytváří křemičité struktury především druh *Actiniscus pentasterias*, kdy jsou jeho buňky vyztužené vnitřními kostrami (Rai, a kol., 2008).

## 8 Závěr

Křemík je velice důležitým prvkem využívaným celou řadou mikroorganismů pro stavbu křemičitých struktur – např. schránky, šupiny, kostry, lorika. Nejvíce protistních organismů vytvářejících křemičité struktury se nachází v linii Stramenopila a následně Rhizaria. Naopak v linii Alveoláta je zaznamenáno minimum organismů s křemičitými strukturami. Tyto struktury vytváří i protista mimo linii SAR. Mezi takovéto organismy patří řád Acanthoecida (Choanoflagellata, Obazoa), který má buňku krytou křemičitou lorikou.

Podoba křemičitých struktur se v evoluci měnila především v závislosti na dostupnosti rozpuštěného křemíku, jejich vývoj však ovlivnili i dalších faktory prostředí (např. měnící se intenzita UV záření, teplota, pH, kompetice o zdroje). Pokles dostupnosti rozpuštěného křemíku zapříčinil relativně rychlý nárůst počtu druhů využívajících tohoto prvku pro stavbu ochranných struktur. Neustále klesající koncentrace křemíku způsobovala časté kompetice mezi jednotlivými skupinami, což způsobilo snížení diverzity druhů s ne optimálně zvolenými evolučními strategiemi. U rozsivek docházelo hlavně k protažení buněk, a tudíž k převládnutí penátních rozsivek. Dále byla ztenčována frustula a zmenšován průměr a celkový počet pórů. Silikoflageláti šli cestou tvorby lehčích, méně silicifikovaných koster. U druhů s trny byl navýšen průměrný počet trnů a jejich celkové ztenčení. U druhů bez trnů docházelo ke zmenšování buněk, a tím i koster, což vedlo k jejich vymírání. Šupiny křemičitých chrysomonád byly ovlivňovány především teplotou. Klesání teploty zapříčinilo zmenšování buněk, a tím i šupin. Jak u rodu *Mallomonas*, tak rodu *Synura* docházelo ke vzniku charakteristických sekundárních struktur, které hrají roli hlavně ve zpevnění šupin. Z výše popisovaných skupin jsou evolučně nejstarší mřížovci. Tato skupina musela nejdéle reagovat na měnící se fyzikálně-chemické podmínky, což se projevilo na jejich morfologii kostry. Docházelo především k vytváření nových geometrických tvarů připojováním dalších křemičitých prvků. U této skupiny je pozorováno ztenčování kostry a tvorba větších pórů a jejich uspořádání do specifických mřížek. Obecně protistní mikroorganismy volily podobné strategie v závislosti na přizpůsobení se nově panujícím podmínkám. Jedná se především o ztenčování křemičitých struktur a změnu velikosti pórů. Předpokládá se, že rozsivky jsou schopné efektivněji využívat nižší koncentrace rozpuštěného křemíku nežli ostatní skupiny. Zvyšující se počet rozsivek byl s velkou pravděpodobností jedním z hlavních faktorů zapříčiňujících změny křemičitých struktur u ostatních skupin. Studium protist bývá často obtížné, a tak je fylogeneze a morfologie mnohdy nejasná. Je tedy možné, že jejich hlubší prozkoumání by mohlo odhalit doposud chybějící informace o jejich evoluci.

## 9 Přílohy

Hadaikum		4 600 – 4 000 mil. let	
Archaikum (prahory)		4 000 – 2 500 mil. let	1. výskyt prokaryot
Proterozoikum (starohory)		2 500 – 541 mil. let	1. výskyt eukaryot
F A N E R O Z O I K U M	Paleozoikum (prvohory)	Kambrium 541 – 485 mil. let	křemičité houby
		Ordovik 485 – 443 mil. let	Rozšíření silicifikovaných organismů
		Silur 443 – 419 mil. let	Mřížovci dominantou oceánu
		Devon 419 – 359 mil. let	Rozvoj suchozemských rostlin
		Karbon 359 – 299 mil. let	
		Perm 299 – 252 mil. let	
	Mezozoikum (druhohory)	Trias 252 – 201 mil. let	
		Jura 201 – 145 mil. let	Rozvoj křemičitých chrysonád
		Křída 145 – 66 mil. let	Rozvoj rozsivek Rozvoj silikoflagelátů
	Kenozoikum (třetihory)	Paleogén 66 – 23 mil. let Paleocén, Eocén, Oligocén	
		Neogén 23 – 3 mil. let Miocén, Pliocén	Snížená silicifikace
		Kvartér 3 – x mil. let Pleistocén, Holocén	Vliv člověka na cyklus křemíku

**Tabulka 1.** Stručný přehled geologických etap a jednotlivých geologických událostí.

## 10 Zdroje

- Afanasieva, M. S., Amon, E. O., Agarkov, Y. V., & Boltovskoy, D. S. (2005). Radiolarians in the geological record. *Paleontological Journal c/c of Paleontologicheskii Zhurnal*, 39.
- Afanasieva, M. S., & Amon, E. O. (2013). Hollow structures in radiolarian skeletons. *Paleontological Journal*, 47(10), 1116-1134.
- Afanasieva, M. S., & Amon, E. O. (2014). Symmetry in radiolarian skeletons: Rules and exceptions. *Paleontological Journal*, 48(11), 1163-1171.
- Alexandre, A., Meunier, J.-D., Colin, F., & Koud, J.-M. (1997). Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61(3), 677-682.
- Andersen, R. A. (1987). Synurophyceae classis nov., a new class of algae. *American Journal of Botany*, 74(3), 337-353.
- Asmund, B., & Kristiansen, J. (1986). The genus *Mallomonas* ('Chrysophyceae'). *Opera Botanica* 85: 5-128
- Atkinson, D., Ciotti, B. J., & Montagnes, D. J. S. (2003). Protists decrease in size linearly with temperature: ca. 2.5% °C<sup>-1</sup>. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1533), 2605-2611.
- Belton, D. J., Deschaume, O., & Perry, C. C. (2012). An overview of the fundamentals of the chemistry of silica with relevance to biosilicification and technological advances. *Febs Journal*, 279(10), 1710-1720.
- Berner, R. A. (1997). The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO<sub>2</sub>. *Science*, 276(5312), 544-546.
- Boney, A. D. (1981). *Distephanus speculum*: Double skeletons with one aberrant partner. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 61(4), 1027-1029.
- Borics, G., Abonyi, A., Várbiro, G., Padisák, J., & T-Krasznai, E. (2015). Lake stratification in the Carpathian basin and its interesting biological consequences. *Inland Waters*, 5(2), 173-186.
- Bovee, E. C. (1981). Distribution and forms of siliceous structures among protozoa. In T. L. Simpson & B. E. Volcani (Eds.), *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems* (pp. 233-279). New York, NY: Springer New York.
- Brzezinski, M. A., Olson, R. J., & Chisholm, S. W. (1990). Silicon availability and cell-cycle progression in marine diatoms. *Marine ecology progress series*, 83-96.
- Bukry, D. (1984). Cenozoic silicoflagellates from Rockall Plateau, Deep Sea Drilling Project Leg 81. *Initial Reports of the D.S.D.P.*, 81, 547-563.
- Cavalier-Smith, T., & von der Heyden, S. (2007). Molecular phylogeny, scale evolution and taxonomy of centrohelid heliozoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44(3), 1186-1203.
- Cervato, C. (1999). The Cenozoic deep sea microfossil record: Explorations of the DSDP/ODP sample set using the NEPTUNE database. *Palaeontologia Electronica*, 2.
- Conley, D. J. (2002). Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 68-61-68-68.
- Crawford, S. A., Higgins, M. J., Mulvaney, P., & Wetherbee, R. (2001). Nanostructure of the diatom frustule as revealed by atomic force and scanning electron microscopy. *Journal of Phycology*, 37(4), 543-554.
- Čertnerová, D., Čertner, M., & Škaloud, P. (2019). Molecular phylogeny and evolution of phenotype in silica-scaled chrysophyte genus *Mallomonas*. *Journal of Phycology*, 55(4), 912-923.

- Daugbjerg, N., & Henriksen, P. (2001). Pigment composition and rbcL sequence data from the silicoflagellate *Dictyocha speculum*: A heterokont alga with pigments similar to some haptophytes. *Journal of Phycology*, 37(6), 1110-1120.
- De Wever, P., Dumitrica, P., Caulet, J. P., Nigrini, C., & Caridroit, M. (2002). *Radiolarians in the sedimentary record*: CRC Press.
- Deflandre, G. (1934). Nomenclature du squelette des Ebriacees et description de quelques formes nouvelles. *Ann. Protistenk.*, 4, 75-96.
- Dugdale, R. C., & Wilkerson, F. P. (1998). Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. *Nature*, 391(6664), 270-273.
- Dunlap, J. R., & Walne, P. L. (1985). Fine Structure and Biomineralization of the Mucilage in Envelopes of *Trachelomonas lefevrei* (Euglenophyceae)1. *The Journal of Protozoology*, 32(3), 437-441.
- Egge, J. K., & Aksnes, D. L. (1992). Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine ecology progress series.*, 83(2), 281-289.
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O., & Taylor, F. J. R. (2004). The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, 305(5682), 354-360.
- Finkel, Z. V., Katz, M. E., Wright, J. D., Schofield, O. M., & Falkowski, P. G. (2005). Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms over the Cenozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(25), 8927-8932.
- Finkel, Z. V., Sebbo, J., Feist-Burkhardt, S., Irwin, A. J., Katz, M. E., Schofield, O. M. E., et al. (2007). A universal driver of macroevolutionary change in the size of marine phytoplankton over the Cenozoic. *National Academy of Sciences*, 104(51), 20416-20420.
- Finkel, Z. V., & Kotrc, B. (2010). Silica Use Through Time: Macroevolutionary Change in the Morphology of the Diatom Fustule. *Geomicrobiology Journal*, 27(6-7), 596-608.
- Foissner, W., Weissenbacher, B., Krautgartner, W., & Lütz-Meindl, U. (2009). A cover of glass: first report of biomineralized silicon in a ciliate, *Maryna umbrellata* (Ciliophora: Colpodea). *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 56(6), 519-530.
- Garabato, A. C. N., Polzin, K. L., King, B. A., Heywood, K. J., & Visbeck, M. (2004). Widespread intense turbulent mixing in the Southern Ocean. *Science*, 303(5655), 210-213.
- Garrels, R. M. (1983). The carbonate-silicate geochemical cycle and its effect on atmospheric carbon dioxide over the past 100 million years. *American Journal of Science*, 283, 641-683.
- Gavrilova, O. V., Nogina, N. V., & Voloshko, L. N. (2005). Scale structures and growth characteristics of *Synura petersenii* (Synurophyceae) under different pH conditions. *Nova Hedwigia Beiheft*, 128, 249.
- Geddes, C. D., & Birch, D. J. S. (2000). Nanometre resolution of silica hydrogel formation using time-resolved fluorescence anisotropy. *Journal of Non-Crystalline Solids*, 270(1), 191-204.
- Gingerich, P. (2006). Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Trends in ecology & evolution*, 21, 246-253.
- Gueux, J., O'Dogherty, L., Carter, E. S., Goričan, Š., Dumitrica, P., & Bartolini, A. (2012). Geometrical transformations of selected Mesozoic radiolarians. *Geobios*, 45(6), 541-554.
- Hamm, C., & Smetacek, V. (2007). Armor: why, when, and how. In *Evolution of primary producers in the sea* (pp. 311-332): Elsevier.

- Harper, H. E., Jr., & Knoll, A. H. (1975). Silica, diatoms, and Cenozoic radiolarian evolution. *Geology*, 3(4), 175-177.
- Harwood, D. M., & Gersonde, R. (1990). *Lower Cretaceous diatoms from odp leg 113 site 693 (weddel sea). part 2: resting spores, chrysophycean cysts, an endoskeletal dinoflagellate, and notes on the origin of diatoms1*. Paper presented at the Proceedings of the Ocean Drilling Program, scientific results.
- Harwood, D. M., Nikolaev, V. A., & Winter, D. M. (2007). Cretaceous Records of Diatom Evolution, Radiation, and Expansion. *The Paleontological Society Papers*, 13, 33-59.
- Henriksen, P., Knipschildt, F., Moestrup, Ø., & Thomsen, H. A. (1993). Autecology, life history and toxicology of the silicoflagellate *Dictyocha speculum* (Silicoflagellata, Dictyochophyceae). *Phycologia*, 32(1), 29-39.
- Holen, D. A. (2014). Chrysophyte stomatocyst production in laboratory culture and descriptions of seven cyst morphotypes. *Phycologia*, 53(5), 426-432.
- Chan, W. S., Kwok, A. C. M., & Wong, J. T. Y. (2019). Knockdown of Dinoflagellate Cellulose Synthase CesA1 Resulted in Malformed Intracellular Cellulosic Thecal Plates and Severely Impeded Cyst-to-Swarmer Transition. *Frontiers in Microbiology*, 10(546).
- Ichinomiya, M., Yoshikawa, S., Kamiya, M., Ohki, K., Takaichi, S., & Kuwata, A. (2011). Isolation and characterization of parmales (Heterokonta/Heterokontophyta/Stramenopila) from the Oyshio region, western North Pacific1. *Journal of Phycology*, 47(1), 144-151.
- Jo, B. Y., Shin, W., Boo, S. M., Kim, H. S., & Siver, P. A. (2011). Studies on ultrastructure and three-gene phylogeny of the genus *Mallomonas* (Synurophyceae) 1. *Journal of Phycology*, 47(2), 415-425.
- Jo, B. Y., Kim, J. I., Škaloud, P., Siver, P. A., & Shin, W. (2016). Multigene phylogeny of *Synura* (Synurophyceae) and descriptions of four new species based on morphological and DNA evidence. *European Journal of Phycology*, 51(4), 413-430.
- Jurkowska, A., Świerczewska-Gładysz, E., Bąk, M., & Kowalik, S. (2019). The role of biogenic silica in the formation of Upper Cretaceous pelagic carbonates and its palaeoecological implications. *Cretaceous Research*, 93, 170-187.
- Jurkowska, A., & Swierczewska-Gładysz, E. (2020). New model of Si balance in the Late Cretaceous epicontinental European Basin. *Global and Planetary Change*, 186, 17.
- Kent, M. S., Murton, J. K., Zendejas, F. J., Tran, H., Simmons, B. A., Satija, S., & Kuzmenko, I. (2009). Nanosilica Formation At Lipid Membranes Induced by the Parent Sequence of a Silaffin Peptide. *Langmuir*, 25(1), 305-310.
- Knoll, A. H. (2003). Biomineralization and evolutionary history. *Reviews in mineralogy geochemistry*, 54(1), 329-356.
- Konstantinos, D. D. (2018). Biosilica: Structure, function, science, technology, and inspiration *American Mineralogist*, 103(7), 1009-1010.
- Kristiansen, J., & Vigna, M. S. (1994). Tubular scales in *Synura* and the possible origin of bristles in *Mallomonas* (Synurophyceae). *Phycologia*, 33(2), 67-70.
- Lane, T. H., & Burns, S. A. (1996). Silica, silicon and silicones ... unraveling the mystery. In M. Potter & N. R. Rose (Eds.), *Immunology of Silicones* (Vol. 210, pp. 3-12). Berlin 33: Springer-Verlag Berlin.
- Lazarus, D. B., Kotrc, B., Wulf, G., & Schmidt, D. N. (2009). Radiolarians decreased silicification as an evolutionary response to reduced Cenozoic ocean silica availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(23), 9333-9338.
- Lipps, J. H. (1970). *Ecology and evolution of silicoflagellates*. Paper presented at the Proceedings of the North American Paleontological Convention. Chicago.

- Maldonado, M., Carmona, M. C., Uriz, M. J., & Cruzado, A. (1999). Decline in Mesozoic reef-building sponges explained by silicon limitation. *Nature*, 401(6755), 785-788.
- Maliva, R. G., Knoll, A. H., & Siever, R. (1989). Secular change in chert distribution; a reflection of evolving biological participation in the silica cycle. *Palaios*, 4(6), 519-532.
- Marchant, H. J., & McEldowney, A. (1986). Nanoplanktonic siliceous cysts from Antarctica are algae. *Marine Biology*, 92(1), 53-57.
- Martín-González, A., Wierzchos, J., Gutiérrez, J. C., Alonso, J., & Ascaso, C. (2009). Microbial Cretaceous park: biodiversity of microbial fossils entrapped in amber. *Naturwissenschaften*, 96(5), 551-564.
- Mayama, S., & Kuriyama, A. (2002). Diversity of mineral cell coverings and their formation processes: a review focused on the siliceous cell coverings. *Journal of Plant Research*, 115(4), 289-295.
- McCartney, K., Wise Jr, S. W., Harwood, D. M., & Gersonde, R. (1990). Enigmatic Lower Albian silicoflagellates from ODP Site 693: progenitors of the order silicoflagellata? *Proc., scientific results, ODP, Leg 113, Weddell Sea, Antarctica*, 427-442.
- McCartney, K., Harwood, D., & Witkowski, J. (2010). A rare double skeleton of the silicoflagellate *Corbisema*. *Journal of Micropalaeontology*, 29, 185-186.
- McCartney, K., Witkowski, J., Jordan, R. W., Daugbjerg, N., Malinverno, E., van Wezel, R., et al. (2014). Fine structure of silicoflagellate double skeletons. *Marine Micropaleontology*, 113, 10-19.
- McCartney, K., Abe, K., Witkowski, J., & Jordan, R. W. (2015). Two rare silicoflagellate double skeletons of the Star-of-David configuration from the Eocene. *Journal of Micropalaeontology*, 34(1), 97-99.
- McCartney, K., & Witkowski, J. (2016). Cenozoic silicoflagellate skeletal morphology: a review and suggested terminology. *Journal of Micropalaeontology*, 35, 179-189.
- Medlin, L. (2016). Evolution of the diatoms: Major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence. *Phycologia*, 55, 79-103.
- Moestrup, Ø., & Thomsen, H. A. (1990). *Dictyocha speculum* (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. *Biologiske Skrifter*, 37, 1-57.
- Mordukhai-Boltovskoy, D. D. (1936). Geometry of Radiolarians. In (pp. 1–91): Uch. Zap. Rostov. Univ., No. 8
- Nazarov, B. B., & Petrushevskaya, M. G. (1995). Class Radiolaria (Radiolarians). *Manual on Micropaleontology*, 111-158.
- Němcová, Y., Neustupa, J., Kviderová, J., & Řezáčová-Škaloudová, M. (2010). Morphological plasticity of silica scales of *Synura echinulata* (Synurophyceae) in crossed gradients of light and temperature—a geometric morphometric approach. *Nova Hedwigia Beiheft*, 136, 21-32.
- Newman, P. J., & Patterson, D. J. (1993). The role of an organic matrix during the formation of siliceous scales in the Heliozoon *Actinophryis-sol* (Actinophryida, protista). *European Journal of Protistology*, 29(3), 334-343.
- Parkinson, J., Brechet, Y., & Gordon, R. (1999). Centric diatom morphogenesis: a model based on a DLA algorithm investigating the potential role of microtubules. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Cell Research*, 1452(1), 89-102.
- Petrushevskaya, M. G. (1981). *Radiolarians of the Order Nassellaria of the World Ocean*. In: Nauka, Leningrad.
- Petrushevskaya, M. G. (1986). Radiolarian analysis. *Akademiya Nauk SSSR, Zoological Institute*
- Pichrtová, M., Řezáčová-Škaloudová, M., & Škaloud, P. (2007). The silica-scaled chrysophytes of the Czech-Moravian Highlands. *Fottea*, 7(1), 43-48.

- Preisig, H. R. (1994). Siliceous structures and silicification in flagellated protists. In R. Wetherbee, J. D. Pickett-Heaps, & R. A. Andersen (Eds.), *The Protistan Cell Surface* (pp. 29-42). Vienna: Springer Vienna.
- Rabosky, D. L., & Sorhannus, U. (2009). Diversity dynamics of marine planktonic diatoms across the Cenozoic. *Nature*, 457(7226), 183-186.
- Racki, G., & Cordey, F. (2000). Radiolarian palaeoecology and radiolarites: is the present the key to the past? *Earth-Science Reviews*, 52, 83.
- Ragueneau, O., Tréguer, P., Leynaert, A., Anderson, R. F., Brzezinski, M. A., DeMaster, D. J., et al. (2000). A review of the Si cycle in the modern ocean: recent progress and missing gaps in the application of biogenic opal as a paleoproductivity proxy. *Global and Planetary Change*, 26, 317.
- Rai, J., Garg, R., & Khare, N. (2008). *Actiniscus pentasterias*, an endoskeletal siliceous dinoflagellates from Southern Ocean sediments. *Indian Journal of Marine Sciences*, 37.
- Raven, J. A., & Giordano, M. (2009). Biomineralization by photosynthetic organisms: Evidence of coevolution of the organisms and their environment? *Geobiology*, 7(2), 140-154.
- Reshetnyak, V. V. (1966). The deep-sea radiolarians Phaeodaria of the northwestern part of the Pacific Ocean. *Fauna, SSSR*.
- Reynolds, C. S. (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*: Cambridge university press.
- Roger, A. J., & Hug, L. A. (2006). The origin and diversification of eukaryotes: problems with molecular phylogenetics and molecular clock estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1470), 1039-1054.
- Ross, R., Cox, E. J., Karayeva, N. I., Mann, D. G., Paddock, T. B. B., Simonsen, R., & Sims, P. A. (1979). An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia*.
- Round, F. E., Crawford, R. M., & Lund, J. W. G. (1981). The lines of evolution of the Bacillariophyta. I. Origin. *Royal Society*, 211(1183), 237-260.
- Round, F. E., Crawford, R. M., & Mann, D. G. (1990). *Diatoms: biology and morphology of the genera*: Cambridge university press.
- Sarmiento, J. L., Simeon, J., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Key, R. M., & Schlitzer, R. (2007). Deep ocean biogeochemistry of silicic acid and nitrate. *Global Biochemical Cycles*, 21(1).
- Sheath, R. G., & Wehr, J. D. (2003). 1 - Introduction to freshwater algae. In J. D. Wehr & R. G. Sheath (Eds.), *Freshwater Algae of North America* (pp. 1-9). Burlington: Academic Press.
- Schmidt, D. N., Thierstein, H. R., Bollmann, J., & Schiebel, R. (2004). Abiotic forcing of plankton evolution in the Cenozoic. *Science*, 303(5655), 207-210.
- Siever, R. (1962). Silica Solubility, 0°-200° C., and the Diagenesis of Siliceous Sediments. *The Journal of Geology*, 70(2), 127-150.
- Siever, R. (1991). Silica in the oceans: Biological-geochemical interplay. *Scientists on gaia*, 287-295.
- Siver, P. A. (1987). The distribution and variation of *Synura* species (Chrysophyceae) in Connecticut, USA. *Nordic Journal of Botany*, 7(1), 107-116.
- Siver, P. A. (1991). The Ecology of *Mallomonas*. In *The Biology of Mallomonas: Morphology, Taxonomy and Ecology* (pp. 130-221). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Siver, P. A. & Wolfe, A. (2010). A whole-cell reconstruction of *Mallomonas porifera* Siver & Wolfe from the Eocene: Implications for the evolution of Chrysophyte cell architecture. *Nova Hedwigia*, 136.
- Siver, P. A., Jo, B. Y., Kim, J. I., Shin, W., Lott, A. M., & Wolfe, A. P. (2015). Assessing the evolutionary history of the class Synurophyceae (Heterokonta) using molecular,

- morphometric, and paleobiological approaches. *American Journal of Botany*, 102(6), 921-941.
- Skinner, H. C. W. (2000). Minerals and human health. *Environmental mineralogy*, 2, 383-412.
- Smetacek, V. (1999). Diatoms and the Ocean Carbon Cycle. *Protist*, 150(1), 25-32.
- Smith, R. M., Patterson, D. J., & Follett, B. K. (1986). Analyses of heliozoan interrelationships: an example of the potentials and limitations of ultrastructural approaches to the study of protistan phylogeny. *The royal society*, 227(1248), 325-366.
- Sprio, S., Sandri, M., Panseri, S., Iafisco, M., Ruffini, A., Minardi, S., & Tampieri, A. (2014). 1 - Bone substitutes based on biomineralization. In K. Mallick (Ed.), *Bone Substitute Biomaterials* (pp. 3-29): Woodhead Publishing.
- Sugiyama, K., & Anderson, O. R. (1997). Experimental and observational studies of radiolarian physiological ecology, 6. Effects of silicate-supplemented seawater on the longevity and weight gain of spongiöse radiolarians *Spongaster tetras* and *Dictyocoryne truncatum*. *Marine Micropaleontology*, 29(2), 159-172.
- Sullivan, C. W. (1977). Diatom mineralization of silicic acid. II. regulation of Si (OH)<sub>4</sub> transport rates during the cell cycle of *Naviscula pelliculosa* 1. *Journal of Phycology*, 13(1), 86-91.
- Ševčíková, T., Horák, A., Klimeš, V., Zbránková, V., Demir-Hilton, E., Sudek, S., et al. (2015). Updating algal evolutionary relationships through plastid genome sequencing: did alveolate plastids emerge through endosymbiosis of an ochrophyte? *Scientific Reports*, 5(1), 10134.
- Škaloud, P., Škaloudová, M., Jadrná, I., Bestová, H., Pusztai, M., Kapustin, D., & Siver, P. A. (2020). Comparing morphological and molecular estimates of species diversity in the freshwater genus *Synura* (Stramenopiles): A model for understanding diversity of eukaryotic microorganisms. *Journal of Phycology*, 56(3), 574-591.
- Škaloud, P., Jadrná, I., & Siver, P. A. (2021). Morphological evolution of silica scales in the freshwater genus *Synura* (Stramenopiles). *Journal of Phycology*, 15.
- Thamatrakoln, K., Alverson, A., & Hildebrand, M. (2006). Comparative sequence analysis of diatom silicon transporters: Toward a mechanistic model of silicon transport. *Journal of Phycology*, 42, 822-834.
- Thomas, W. H., Hollibaugh, J. T., & Seibert, D. L. R. (1980). Effects of heavy metals on the morphology of some marine phytoplankton. *Phycologia*, 19(3), 202-209.
- Tréguer, P., Nelson, D. M., Van Bennekom, A. J., Demaster, D. J., Leynaert, A., & Quéguiner, B. (1995). The silica balance in the world ocean: a reestimate. *Science*, 268(5209), 375-379.
- Tréguer, P. J., & De La Rocha, C. L. (2013). The World Ocean Silica Cycle. *Annual Review of Marine Science*, 5(1), 477-501.
- Van Tol, H. M., Irwin, A. J., & Finkel, Z. V. (2012). Macroevolutionary trends in silicoflagellate skeletal morphology: the costs and benefits of silicification. *Paleobiology*, 38(3), 391-402.
- Van Valkenburg, S. D., & Norris, R. E. (1970). The Growth and morphology of the silicoflagellate *Dictyocha Fibula* Ehrenberg in culture 1,2. *Journal of Phycology*, 6(1), 48-54.
- Wee, J. L., & Andersen, R. A. (1997). Scale Biogenesis in Synurophycean Protists: Phylogenetic Implications. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 16(6), 497-534.
- Wetherbee, R., Ludwig, M., & Koutoulis, A. (1995). Immunological and ultrastructural studies of scale development and deployment in *Mallomonas* and *Apedinella*. In *Chrysophyte algae: ecology, phylogeny, and development* (pp. 165-178). Cambridge: Cambridge University Press.