

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

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie



**Petra Dagmar Chrtová**

**Vertikální pohyb planktonních rozsivek ve vodním sloupci**

Vertical movement of planktonic diatoms in the water column

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Jana Kulichová Ph.D.

Praha, 2025

### *Poděkování*

Ráda bych poděkovala své školitelce doc. Mgr. Janě Kulichové, Ph.D. za velkou ochotu, cenné rady a nadšení pro téma práce.

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto závěrečnou 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 22.04.2025

Petra Dagmar Chrtová

## **Abstrakt**

Rozsivky jsou jedny z hlavních skupin fytoplanktonu, hrají velkou roli v globální primární produkci a biogeochemickém cyklu uhlíku a křemíku. Jejich charakteristickým znakem je křemičitá schránka, zvaná frustula. Planktonní rozsivky postrádají bičík, nebo jiný aparát vykonávající aktivní pohyb, avšak disponují strategiemi, které jim umožňují různě efektivní vertikální migrace ve vodním sloupci. Cílem této literární rešerše je shrnutí současných poznatků o mechanismech umožňujících planktonním rozsivkám měnit svou polohu ve vodním sloupci, a to pasivně (např. turbulence, environmentální faktory), ale i aktivně (např. iontová výměna, změna hustoty). Důraz je kladen na typickou vlastnost rozsivek – silicifikaci neboli inkrustaci jejich buněčné stěny oxidem křemičitým. Důsledkem silicifikace je zvýšená hustota frustul rozsivek, což vede k urychlení jejich klesání ve vodním sloupci. Dále je diskutován vliv dostupnosti živin, světla a také predančního tlaku. Porozumění těmto mechanismům je důležité pro predikci pohybu rozsivek v měnícím se vodním prostředí, například v souvislosti s klimatickými změnami, kterou se zabývá závěr práce.

## **Klíčová slova:**

Acidifikace, frustula, hustota, iontová výměna, křemík, sedimentace, silicifikace, vznášení

## **Annotation**

Diatoms are one of the main groups of phytoplankton, playing a significant role in global primary production and the biogeochemical cycles of carbon and silicon. Their characteristic feature is a silica shell called a frustule. Planktonic diatoms lack a flagellum or another apparatus performing active movement, however they have strategies that enable them to migrate vertically in the water column with varying efficiency. The main goal of this literature review is to summarize current knowledge about the mechanisms that allow planktonic diatoms to change their position in the water column, both passively (e.g. turbulence, environmental factors) and actively (e.g. ion exchange, density changes). Characteristic trait of diatoms – silicification, which is encrustation of their cell walls with silicon dioxide, is emphasized. The consequence of silicification is an increased density of diatom frustules, which leads to an acceleration of their sinking rate in the water column. The influence of nutrient and light availability and predation pressure is also discussed. Understanding these mechanisms is important for predicting the movement of diatoms in a changing aquatic environment, for example in relation with climate change, which is addressed in the conclusion of the thesis.

## **Keywords:**

Acidification, buoyancy, density, frustule, ion exchange, sedimentation, silicification, silicon

## Obsah

1	Úvod–život ve vodním sloupci .....	6
2	Faktory významné pro planktonní rozsivky .....	10
2.1	Vertikální gradienty .....	10
2.2	Turbulence a míchání.....	11
3	Morfologické adaptace rozsivek .....	14
3.1	Velikost buněk .....	15
3.2	Stokesův zákon a tvar odporu .....	16
3.1	Interakce rozsivek .....	18
4	Strategie klesání a stoupání.....	19
4.1	Změny v rámci životního cyklu .....	19
4.2	Kolektivní sedimentace.....	20
4.3	Start–stop sinking.....	22
4.4	Iontová výměna.....	23
4.5	Epizodické zvětšení objemu vakuoly.....	26
5	Klimatická změna a její dopad na rozsivky .....	26
6	Závěr .....	28
7	Použitá literatura .....	29

# 1 Úvod–život ve vodním sloupci

Vodní ekosystémy jsou oproti těm terestrickým značně proměnlivé. Jsou neustále v pohybu, působí zde míchání vodního sloupce, oceánské proudy a jiné jevy, které ovlivňují polohu planktonu, ale i živin. Na plankton také působí mnoho vnějších vlivů, a to od environmentálních faktorů, přes vertikální gradienty či predaci, po fyzikální a chemické vlastnosti vody, jež je obklopuje (Round 1990, Smetacek 1984). Pro život v takovémto prostředí plankton potřebuje specifické adaptace pro přežití i reprodukci. Tyto adaptace jsou různé, už jen z důvodu tvarové, ale i taxonomické rozmanitosti planktonních organismů, které jsou kosmopolitně všudypřítomné jak v mořských, tak sladkovodních i brakických ekosystémech (Brierley 2017). Tlak je vyvíjen obzvláště na plankton, jelikož na rozdíl od bentických organismů není přichycen k pevnému substrátu (Smetacek 1984).

Malá velikost planktonních organismů je omezuje v pohybu napříč vodním sloupcem. Plankton pohybující se velikostí v řádu milimetrů má velmi nízké Reynoldsovo číslo, a tak je pro něj odpor vody výrazně viskózní. Zvětšením povrchové plochy, pomocí výběžků a jiných morfologických struktur, se zvyšuje hydrodynamický odpor a doba klesání se prodlužuje (Edgar 1981, Miklasz a Denny 2010). Proto se plankton obvykle nechává unášet vodními proudy, avšak i přesto je schopný samostatného pohybu a umí tak ovlivnit do určité míry svoji polohu ve vodním sloupci. Je poměrně snadné představit si, jak organismy mající bičík, jako například obrněnky (*Dinophyceae*), mohou svoji pozici ve vodním sloupci aktivně ovlivnit. Pro planktonní rozsivky je naopak typické, že bičík, nebo jiný pohybový aparát postrádají a až na výjimky (některé druhy planktonních rozsivek mohou vykazovat klouzavý pohyb, který jim jen mírně napomáhá v pohybu ve vodním sloupci) se pohybují především pasivně (Edgar 1981, Arrieta et al. 2020). I tak jsou ale schopny ovlivnit svou polohu ve vodním sloupci, a to především různými mechanismy klesání a stoupání (Grandmann a Boyd 2002, Arrieta et al. 2020). Na rozdíl od bičíkovců je tedy jejich aktivní pohyb velmi limitovaný. Schopnost pohybu, ať už aktivní nebo pasivní, je pro planktonní organismy velmi důležitá z hlediska optimalizace přístupu k živinám či světlu, ale i jako únik před nepříznivými podmínkami nebo predátory (Salonen et al. 2024).

Rosivky jsou schopné vertikálních migrací, kdy benefitují z výhod environmentálních faktorů u hladiny i v hlubších vrstvách vodního sloupce. Tyto migrace obvykle nejsou tolik efektivní, jako například u pohybu schopnějších bičíkovců (Font-Muñoz et al. 2019). Horní

vrstvy fotické zóny jsou dostatečně prosvětleny pro optimální fotosyntézu, zatímco v hlubších vrstvách bývá více živin. Těch zde bývá více než u hladiny zejména z důvodu menší konkurence ostatních fototrofních organismů, ale i díky mísení vody, kdy ve větších hloubkách dochází k menšímu míchání než na povrchu (Huisman et al. 2002, Arrieta et al. 2020).

Fytoplankton je tvořen fotosyntetizujícími eukaryotickými, ale i prokaryotickými mikroorganismy, a to zejména rozsivkami (*Bacillariophyceae*), kokolitkami (*Haptophyta*), obrněnkami (*Dinophyceae*), sinicemi (*Cyanobacteria*), zelenými řasami (*Chlorophyceae*) a dalšími skupinami (Brierley 2017). Jelikož potřebují k získání energie světelné záření, jejich výskyt je nejhojnější ve svrchních, dobře prosluněných vodách. Většina fytoplanktonu má však vyšší hustotu než voda, a proto přirozeně klesají (Smetacek 1984, Huisman et al. 2002). S tímto aspektem jejich života se rozsivky vypořádaly různými způsoby.

Rosivky jsou kosmopolitně velmi úspěšné a jsou jednou z hlavních linií fotosyntetizujících eukaryot. Jsou zodpovědné za 20–25 % globální primární produkce (Field et al. 1998) a až za 40 % oceánské primární produkce (Armbrust 2009). Rosivky rychle rostou v turbulentních, na živiny bohatých vodách (Liu et al. 2024). Často dominují společenstvům v polárních a pobřežních oblastech a pokud se jim velmi daří, mohou formovat i vodní květy (Font-Muñoz et al. 2019).

Jejich schránka, známá jako frustula, je inkrustovaná oxidem křemičitým. Tento jev se nazývá silicifikace, což je typ biomineralizace. Z energetického hlediska není pro rozsivky nikterak nákladná, buňku stojí odhadem pouze 2% energie. (Round et al. 1990, Pančić a Kjørboe 2018). Právě frustuly jsou jedním z hlavních určovacích znaků pro zařazení do druhu a vyznačují se vysokou variabilitou tvarů a morfologických struktur, které jsou druhově specifické (Round et al. 1990). Planktonní rozsivky se musí vyrovnat s klesáním, které je sice přirozené, ale vysoká hustota křemíku v jejich frustule jej značně umocňuje (Kjørboe et al. 1996, Finkel a Kotrc 2010, Pančić et al. 2019). Frustuly z oxidu křemičitého přispívají k velké mechanické odolnosti, ale také ke zvýšení hustoty. Právě vysoká hustota hraje klíčovou roli při jejich klesání ve vodním sloupci. Silicifikace a následné klesání má zásadní význam pro celé ekosystémy (Knoll a Kotrc 2015, Arrieta et al. 2020). Křemičitá frustula zprostředkovává pasivní klesání. Čím větší je, tím je těžší a tím rychleji klesá (Smetacek 1984, Raven a Waite 2004).

Rozsivky hrají velkou roli v biogeochemickém cyklu křemíku, uhlíku, ale i primární produkci. Ke stavbě svých schránek používají nejčastěji kyselinu křemičitou a po smrti organismu, nebo někdy i během života, klesnou na dno, kde se ukládají jako sediment (Yool 2003). U rozsivek někdy dokonce dochází k hromadné sedimentaci, což je jev, kdy se hromadně usazují odumřelé frustuly na dno vodních ekosystémů. Tato sedimentace je epizodická a krátkodobá a typicky probíhá při terminaci vodního květu (Smetacek 1984). Po odumření rozsivky, kdy frustula přestane být chráněna organickou vrstvou, začíná být křemík vlivem mořské vody rozpouštěn (Martin-Jézéquel et al. 2000). Ve skutečnosti se ho naprostá většina rozpustí v okolním vodním sloupci. Passow et al. (2011) odhaduje, že se do sedimentu průměrně uloží okolo pouhých 3 % křemíku z frustuly.

Rozsivky mají řádově vyšší růst populace než mesoplanktonní spásáči (*grazers*), kteří je pojídají. Za vhodných světelných podmínek a dostatku živin pak vznikají ohromné rozsivkové vodní květy, které mohou být viděny i na satelitních snímcích (Smetacek 1984, NASA 2023). Tyto ohromné populace tímto získávají výhodu proti predaci, kdy je predátoři nestíhají požírat a většina rozsivek tak neumírá na predaci ve vodním sloupci, ale jejich život končí hromadnou sedimentací na dno moře, když se vyčerpají živiny (Smetacek 1984, Kjørboe et al. 1996). Mechanismů, jak se hromadně dostat ke dnu mimo fotickou zónu, je hned několik. Může jimi být agregace rozsivek, nebo interakce se zooplanktonem či jílovými částicemi. (Kjørboe et al. 1996, Smetacek 1984). Rozsivky tedy velmi výrazně přispívají k akumulaci organického i anorganického materiálu na mořském dně. Ovlivňují složení mořských sedimentů a také geochemický cyklus křemíku a uhlíku (Smetacek 1984).

Globální distribuce rozsivek souvisí velmi úzce s dostupností živin ve svrchních částech oceánů. Aby mohly tvořit své biomineralizované schránky, je pro ně důležitý biologicky dostupný křemík. Proto jejich rozšíření značně závisí na poměru křemíku k dusíku, zanedbatelný není ani vliv fosforu (Bienfang et al. 1982, Taucher et al. 2022). Existence rozsivek je velmi úzce spjata s dostupností křemíku v prostředí. Je esenciální pro syntézu frustuly, takže bez dostatečného množství křemíku ji nemohou vytvářet a nemohou se ani rozmnožovat (Finkel et al. 2010). Pokud se rozsivky ocitnou v situaci, kdy mají nedostatek křemíku, dochází ke snížení silicifikace, pozastaví své dělení a pozmění metabolismus (Bienfang et al. 1982, Arrieta 2020).

Silicifikace je v přírodě velmi častým jevem, jelikož křemík je druhým nejhojnějším prvkem Zemské kůry (Parker 1967) a často se nachází v biologicky dostupných formách (Marron et

al. 2016). Tato strategie je přítomna u všech superskupin (Knoll a Kotrc 2015, Marron et al. 2016). Mnoho zástupců silicifikujících planktonních protist najdeme především ve skupině *Stramenopiles*, kde silicifikují zejména *Bacillariophyceae* (rozsivky) a *Chrysophyceae* (zlativky). Další významnou skupinou jsou *Radiolaria* (mřížovci) a *Alveolata*, kde umí silicifikovat například některé druhy *Dinophyceae* (obrněnky) (Knoll a Kotrc 2015, Marron et al. 2016).

Když je silicifikace ale tak častým jevem napříč různými skupinami, proč jsou právě rozsivky tak úspěšné? Částečně se jejich úspěch často připisuje jejich frustulám (Smetacek 1984). Dle Medlin (2016), k tomuto úspěchu zase značně přispěly specializované Si transportéry (SIT), což jsou proteiny, které rozsivkám napomáhají velmi efektivně čerpat rozpuštěný křemík (DSi) z okolního prostředí (Medlin 2016). Jako důsledek radiace rozsivek v Kenozoiku, dochází k útlaku jejich hlavních kompetitorů o zdroj DSi (zejména *Radiolaria* a *Porifera*) (Knoll a Kotrc 2015, Medlin 2016). Následující velké globální rozšíření rozsivek vedlo k nárůstu spotřeby DSi v oceánech a ovlivnilo tak nejen jejich kompetici, ale i biogeochemický cyklus křemíku. Svojí aktivitou rozsivky dokonce ovlivnily i samy sebe. Postupem času u nich jako důsledek na menší koncentraci dostupného křemíku v prostředí dochází k upřednostnění podlouhlého, méně silicifikovaného tvaru těla a menší velikosti (Finkel et al. 2005, Armbrust 2009, Knoll a Kotrc 2015).

Evoluční vznik frustuly není doposud zcela objasněn, avšak existují hypotézy o jejím vzniku na základě studií zkoumajících environmentální podmínky za dob jejich speciace. Pevná schránka jim poskytuje mechanickou ochranu před poškozením, zároveň slouží ke snížení predčního tlaku. Účinná je také proti virovým infekcím, a dokonce může rozsivkám pomáhat lépe využívat světlo (Finkel a Kotrc 2010). Pravděpodobně právě tato vlastnost z nich udělala jednu z dominantních, druhově variabilních, kosmopolitních skupin fytoplanktonu (Kiorbøe et al. 1996, Raven a Waite 2004).

Tato práce se zaměřuje především na mořské rozsivky, pokud není uvedeno jinak. Důvodem je zejména fakt, že moře a oceány pokrývají oproti sladkovodním tělesům vody mnohonásobně větší plochu Země, a tedy jsou mořské rozsivky mnohem častěji předmětem studií a odborných článků.

Práce se zabývá fyzikálními, chemickými a environmentálními faktory, které působí na planktonní rozsivky a jak se s nimi vypořádávají v souvislosti pohybu ve vodním sloupci. Mohou se přemísťovat různě rychle všemožnými způsoby. Jeden z rychlejších způsobů jsou

rozmanité strategie klesání a stoupání. Ty jsou obvykle využívány jako okamžitá reakce na okolní prostředí, často slouží k lepší regulaci poměru živin a světla. Další možnost změny rychlosti klesání jsou například morfologické adaptace, které je však obvykle smysluplné využívat v dlouhodobějším horizontu, rozsivky je mohou využít pro urychlení i zpomalení klesání, i jako obranu proti predaci. Hlavním cílem práce je přiblížit čtenáři rozmanité a specifické strategie klesání a stoupání planktonních rozsivek. Ukázat, že i přes omezený aktivní pohyb jsou schopny urazit velké vzdálenosti skrze vodní sloupec, a že neklesají pouze ke dnu, ale pomocí míchání i mechanismu pozitivního vznášení se mohou vracet zpět do fotické zóny. V neposlední řadě se práce zabývá problematikou a predikcemi reakce rozsivek na klimatické změny v důsledku globálního oteplování.

## 2 Faktory významné pro planktonní rozsivky

Život planktonu ve vodních ekosystémech je silně ovlivněn vertikálními rozdíly hodnot environmentálních faktorů. Nejvýznamnějšími hodnotami jsou teplotní stratifikace vodního sloupce, světelné záření a vertikální distribuce živin (Petrucciani et al. 2023). Vertikální gradienty představují proměnlivost fyzikálních a chemických vlastností vody, které se projevují dle hloubky vodního sloupce. Tyto různé podmínky mají tak významný vliv na distribuci a život rozsivek (Pujoni et al. 2019). Dále jsou rozsivky ovlivněny prouděním, turbulencí a mícháním, a to nejen jako jednotlivci, ale i na úrovni populací (Petrucciani et al. 2023).

### 2.1 Vertikální gradienty

Intenzita světla klesá s narůstající hloubkou a s vyšším zakalením vody. Rozsivky se převážně vyskytují v eufotické svrchní vrstvě, kde je dostatek světla pro jejich fotosyntézu. Ukládání křemíku ve frustulách silně ovlivňuje vlivy prostředí. Petrucciani et al. (2023) tvrdí, že výsledky studií o vlivu světla na ukládání křemíku se značně liší. Často se studie neshodují v jedné podstatné věci, a to, jestli nedostatek světla silicifikaci podporuje, či naopak.

Cílem výzkumu Petrucciani et al. (2023) tedy bylo experimentálně prozkoumat, jak se klesání rozsivek odvíjí na základě jejich morfologie, velikosti a silicifikaci za expozice různým intenzitám světla. Byly zkoumány čtyři druhy rozsivek (*Chaetoceros muelleri*, *Conticribra weissflogii*, *Phaeodactylum tricorutum*, a *Cylindrotheca fusiformis*). Ty byly aklimatizovány na 3 úrovně světla (15, 60, and 180  $\mu\text{mol photon}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

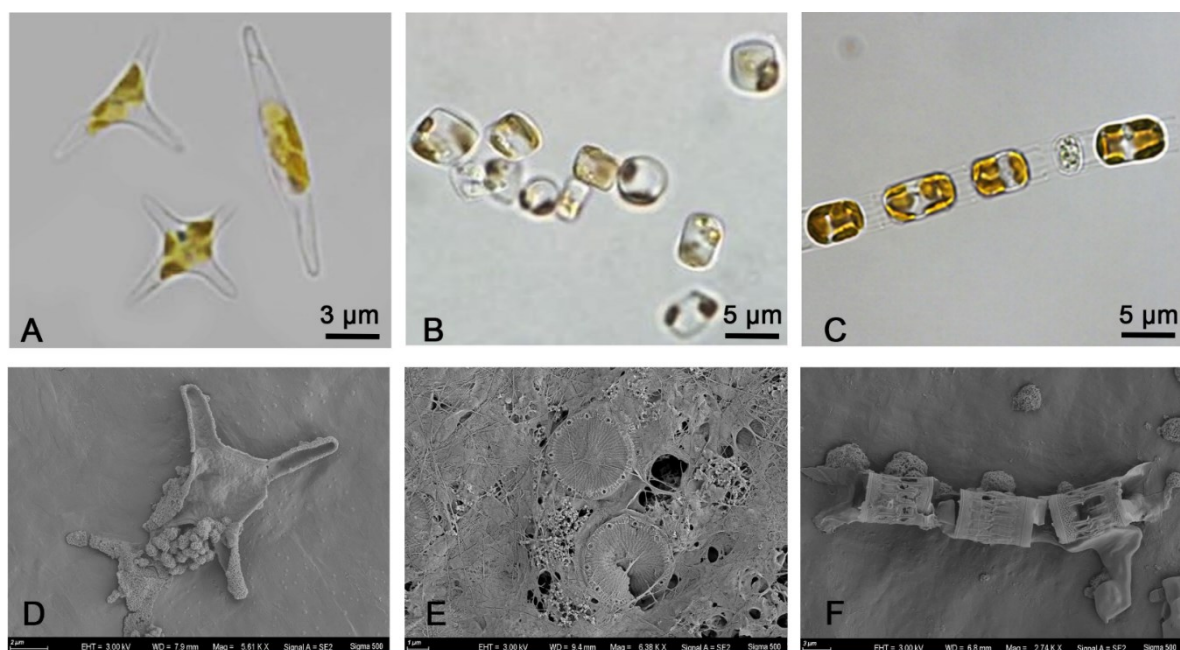
Jejich měření ukázalo přímou souvislost mezi vznášením rozsivek a intenzitou světla, při které byly rozsivky kultivovány. U všech čtyř pozorovaných druhů byla doba klesání výrazně delší při vyšší intenzitě světla, a tedy jejich sedimentační rychlost byla pomalejší s vyšším osvětlením (Petrucciani et al 2023). Jedním z důvodů, proč tomu tak je, může být potřeba světelné energie pro fotosyntézu, a tedy nutnost setrvat v dobře osvětlené vrstvě vody tak dlouho, dokud je to možné, popřípadě dokud buňku nezačnou limitovat jiné faktory, jako například živiny. V takovém případě se totiž i přes vhodné světelné podmínky pro růst musí posunout jinam nebo hlouběji ve vodním sloupci. Zároveň energie, získaná díky vyšší intenzitě světla, může být využita k různým mechanismům upravujícím polohu rozsivky ve vodním sloupci, jako je například iontová výměna (Grandmann a Boyd 2002, Arrieta et al. 2020, Petrucciani et al 2023).

Limitace živinami je častý důvod urychleného klesání, ale ne jediný, jelikož i ostatní faktory prostředí mohou mít výrazný vliv, často je to například teplota či salinita (Bienfang a Szyper 1982). Pokud nejsou okolní podmínky optimální, nebo jsou přímo nevyhovující, rozsivky se s tím mohou vypořádat několika způsoby, a to tvorbou klidových stádií (Kuwata a Hama 1993), změnou metabolismu nebo migrací ve vodním sloupci (Valenzuela et al. 2018). Výhodnou strategií je také klesání při nedostatku živin, kdy se přesunou níže ve vodním sloupci, kde jich může být více (Moore a Villareal 1996). Možnost změnit či pozastavit svoji vertikální polohu ve vodním sloupci má pro rozsivky různé ekologické výhody. Například optimalizace světla, kdy mohou být ve fotické zóně tak, aby měly ideální světelné podmínky pro fotosyntézu a zároveň, aby světla neměly příliš mnoho, což může vést k fotoinhibici (Arrieta et al. 2020). Metabolismus rozsivek může být výrazně ovlivněn při růstu v prostředí chudém na živiny. Poměr látek jako jsou lipidy, proteiny a sacharidy se obvykle mění oproti růstu v optimálním prostředí, a to podle limitace dané živiny a její míry (Valenzuela et al. 2018). Rozsivky, které jsou limitovány jinými živinami než křemíkem, mají tendenci více silicifikovat, jelikož mají sníženou rychlost růstu z nedostatku živin. To jim však nebrání přijímat křemík ze svého okolí (Martin-Jézéquel et al. 2000).

## **2.2 Turbulence a míchání**

Vertikální míchání vodního sloupce nastává jak ve sladkovodních, tak v oceánských prostředích, může jej způsobovat proudění nebo vítr. Značně ovlivňuje způsob života planktonních rozsivek, kdy má dokonce vliv na jejich morfologii (Huisman et al. 2002, Liu et al. 2024).

Liu et al. (2024) zkoumali vliv turbulence na tři druhy rozsivek *Thalassiosira pseudonana*, *Phaeodactylum tricornutum* a *Skeletonema costatum* (viz obrázek 1) v laboratorních podmínkách. Ty byly kultivovány při rozdílných intenzitách turbulence (0, 60, 120 a 180 otáček za minutu). Zjistili, že turbulence může zlepšit schopnost rozsivek přijímat živiny, což vede k vyššímu růstu. Je však nutné poznamenat, že každý druh měl různou citlivost pro turbulenci, což může být způsobeno odlišnou morfologií, dostupností živin nebo stresem buněk při přílišném míchání.

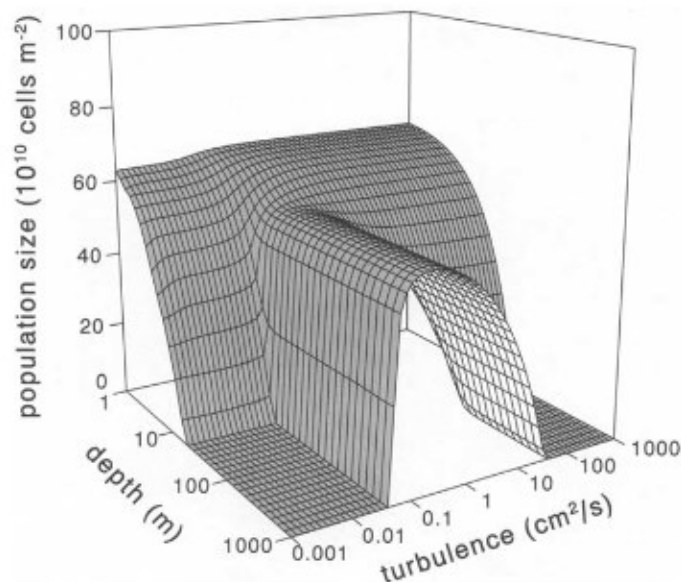


Obrázek č. 1, Horní řádek – fotografie z optického mikroskopu (A) *P. tricornutum*, (B) *T. pseudonana*, (C) *S. costatum*

Dolní řádek – fotografie ze skenovacího elektronového mikroskopu (SEM) (A) *P. tricornutum*, (B) *T. pseudonana*, (C) *S. costatum* (Liu et al. 2024)

Nejlépe silně turbulentní prostředí snášela *Skeletonema costatum*, která má velmi vhodnou morfologii, tvoří totiž kolonie, které mají mezi sebou velké mezery. To je výhodné pro příjem živin, ale při přílišné turbulenci hrozí přetržení kolonie. Naopak nejhůře turbulenci snášela *Phaeodactylum tricornutum*, které dělala obtíže i slabší turbulence (Liu et al. 2024).

Huisman et al. (2002) zkoumali růst vodních květů klesajícího fytoplanktonu. Podle výzkumu, jejich růst závisí na hloubce vodního sloupce a míře turbulentního míchání. Ideálním prostředím pro rozsivkové květy se tedy zdají být mělčiny, nebo hlubší vody se středně silnou turbulencí (viz obrázek 2).



Obrázek 2, Velikost populace na jednotku povrchu v závislosti na hloubce a síle míchání  
(Huisman et al. 2002).

Z grafu vyplývá, že populace fytoplanktonu v mělkých vodách je vysoká, jelikož je zde velmi dobře dostupné světlo. Navíc míchání je zde slabší, než je prahová hodnota, rozsivky porostou rychleji, jelikož je nebude voda míchat a způsobovat jejich rozptýl. Toto míchání jim umožňuje rozrůst se tak moc, že mohou vzniknout i vodní květy. Pokud je ale míchání až moc slabé, může se stát, že nebude dostatečně silné pro udržení rozsivek ve fotické zóně a jako důsledek může nastat pokles (Huisman et al. 1999).

Dále si lze všimnout, že udržení vodního květu ve větší hloubce (cca 10–50 metrů) velmi závisí na turbulenci, kdy optimální je střední turbulence. Ta je dostatečně silná, aby rozsivkám zabránila klesnout příliš hluboko, ale není ani příliš silná, aby rozptýlila plankton do příliš velké hloubky bez dostatku světla (Huisman et al. 2002).

### 3 Morfologické adaptace rozsivek

Rozsivky obývají rozmanité vodní ekosystémy po celém světě, kde jsou ovlivněny působením chemických i fyzikálních faktorů, které ale mohou dosahovat velmi odlišných hodnot. Tyto faktory do jisté míry přispívají k formování tvarů frustul, které jsou různorodé, jak morfologií, tak mírou silicifikace (Armbrust 2009). Tedy rozsivky miliony let čelily a stále čelí selekčnímu i predačnímu tlaku, a tudíž se jejich morfologie dobře adaptovala na různá prostředí. Základními adaptacemi jsou zejména tvar frustuly, který ovlivňuje hydrodynamiku, jejich velikost nebo tvorba kolonií a míra silicifikace (Fu et al. 2022).

Samotný tvar schránek jim sice nezprostředkuje aktivní pozitivní vznášení, může pro ně být však velmi výhodný, a to tak, že jejich pokles zpomalí (Smetacek 1984, Padisák et al. 2003, Petrucciani et al. 2023). Mnoho morfologických struktur jako trny či výběžky se vyvinulo v důsledku evolučního tlaku environmentálních faktorů (Padisák 2003, Sommer 2016).

Experimentální studie Petrucciani et al. (2023) zkoumání morfologie a míry silicifikace rozsivek za přítomnosti různé intenzity ozáření ukázala, že míra silicifikace má na klesání rozsivek větší vliv, než jejich velikost nebo morfologie. Například *C. fusiformis* byla ze zkoumaných subjektů druhem s nejvyšší mírou silicifikace na jednotku objemu. I přesto, že nebyla největší ani nejtěžší, klesala nejrychleji. Dále se porovnávalo klesání centrické *C. muelleri* a penátní *P. tricornutum*. Oba druhy měly při pozorování podobný buněčný objem, a i přesto byla sedimentační doba penátní rozsivky delší než té centrické. Proto podle tohoto měření Petrucciani et al. (2023) potvrzují, že protáhlý tvar buněk podporuje delší sedimentační dobu. Dalším faktem, který tato studie potvrzuje, je tvrzení, že velikost buněk není hlavním faktorem ovlivňujícím jejich klesání. Při pozorování *C. mulleri* a *C. weisflogi*, které měly podobnou morfologii, ale odlišnou velikost bylo zjištěno, že tyto dva druhy měly podobnou sedimentační dobu. Tedy výraznější vliv na klesání měl hydrodynamický odpor frustuly (Petrucciani et al. 2023). Tato studie byla však provedena pouze na čtyřech druzích rozsivek a musí být bráno v potaz, že zde může hrát roli více faktorů, než jsou ty, které studie sledovala. Těmi mohou být ostatní environmentální faktory, produkce organických látek nebo chemická signalizace (Arrieta 2020). Zároveň rozsivky své morfologické adaptace nemohou nějak cíleně pozměnit či ovlivnit v dostatečně krátkém čase jako reakci na okolní prostředí (Fu et al. 2022).

### 3.1 Velikost buněk

Velikost buňky je nezanedbatelná ve vztahu ke klesání. Obvykle se rozsivky pohybují ve velikostním rozmezí 10–200 $\mu\text{m}$  (Round 1990). Jelikož menší buňky mají malé Reynoldsovo číslo, budou klesat pomaleji než velké buňky. Na to mají adaptaci postupného zmenšování buněk při rozmnožování (Kaczmarska 2021). Rozsivky se dělí především nepohlavně dělením, kdy se frustula rozpadá na dvě poloviny a ke každé z nich je dotvořena její menší polovina. Tento proces se neustále opakuje a na pohlavní rozmnožování dochází až když jsou buňky kriticky malé. Tato adaptace jim umožňuje zvýšit počet jedinců během krátké doby a zároveň snížit rychlost klesání menších buněk (Smetacek 1984, Kaczmarska 2021).

Malé rozsivky (cca 20  $\mu\text{m}$  a méně)<sup>1</sup> mají omezenější strategie, jak ovlivnit svoji pozici ve vodním sloupci ve srovnání s většími jedinci. Vzhledem k jejich velmi malé velikosti jsou relativně lehké, jejich klesání je výrazně pomalejší než u větších rozsivek. Velké rozsivky (cca 100  $\mu\text{m}$  a více) mohou, narozdíl od malých jedinců, mít i neutrální a pozitivní vznášení (Villareal 1988, Raven a Waite 2004). Pozitivní vznášení je strategií, kterou rozsivky využívají k získávání živin poklesem do subeufotické zóny, kde klesnou blíže k nutriklině a zároveň mají možnost návratu zpět do eufotické zóny (Moore a Villareal 1996). Tato strategie je velmi výhodná například v oligotrofních mořích, kdy zároveň tyto rozsivky plní ekologickou funkci tak, že představují nový zdroj dusíku, který přináší z hlubších oblastí do eufotické zóny (Moore a Villareal 1996). Villareal (1988) uvádí, že pozitivního vznášení jsou schopny pouze velké mořské rozsivky (cca 100  $\mu\text{m}$  a více) s velkou vakuolou. Na druhou stranu pro neutrální vznášení stačí rozsivce vyvážit hustotu buňky s hustotou prostředí podle Stokesova zákonu.

Villareal (1988) tvrdí, že existuje hranice pro minimální velikost, pod kterou není buňka již schopna pozitivního vznášení. S úbytkem silicifikace se tato hranice snižuje, takže pokud by byla buňka menší, ale silicifikace zůstala konstantní, hustota buňky by velmi výrazně narostla. To by vedlo ke znemožnění pozitivního vznášení. Tuto pomyslnou hranici však lze snížit snížením míry silicifikace (Villareal 1988). Je několik faktorů, které silně ovlivňují

---

<sup>1</sup> U velikostních rozmezí definujících, kdy je rozsivka malá či velká, tato práce vychází ze studie, kde Gemmel (2016) nastavil při výzkumu klesání rozsivek nastavil rozhraní pro malé rozsivky jako 20  $\mu\text{m}$  a méně a pro velké 100  $\mu\text{m}$  a více.

tento typ vznášení. Hlavními jsou průměr buňky, její tvar, objem a poměr povrchu a objemu (Moore a Villareal 1996). Zásadní roli při pozitivním vznášení hraje vakuola, konkrétně její obsah. S přibývajícím objemem buňky bude i objem její vakuoly větší. Protoplast je někdy i z více než 90 % vyplněn vakuolou (Boyd a Grandmann 2002). Tekutina ve vakuole tvoří tedy podstatnou část buňky a rozsivka dokáže regulovat její obsah a tím, v případě potřeby, tuto tekutinu udělat méně hustou (Raven a Waite 2004). Pokud buňka dokáže regulovat rozpuštěné látky v její vakuole tak, aby byl její obsah lehčí než voda, je pak schopná pozitivního nadnášení (Boyd a Grandmann 2002).

### 3.2 Stokesův zákon a tvar odporu

Různá míra silicifikace přímo ovlivňuje rychlost klesání rozsivek podle Stokesova zákona (viz obrázek 3), který se využívá při výpočtech rychlosti sedimentace malých kulovitých částic. Společně s jinými faktory, jako je míra silicifikace nebo regulace vznášení, nám Stokesův zákon pomáhá odhadnout, jak bude rozsivka během života klesat. Tento zákon popisuje vztah mezi odporem prostředí a rychlostí sedimentace sférických částic v kapalině. Dá se popsat rovnicí, kde rychlost sedimentace závisí na poloměru částice, rozdílu hustot částice a kapaliny, viskozitě kapaliny a gravitačním zrychlení (Stokes 1850). Větší rozdíl mezi hustotou částice a hustotou vody povede k rychlejšímu klesání. Stokesův zákon zároveň předpokládá nízké Reynoldsovo číslo a laminární proudění vody, tedy že rychlost proudění je nízká.

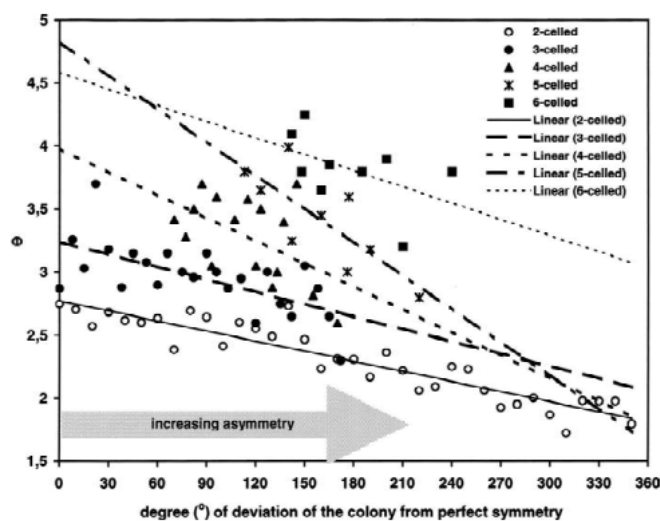
$$V_s = \frac{2(\rho_p - \rho_F)ga^2}{9\mu}$$

Obrázek 3, Vztah pro rychlost sedimentace kulovitých částic, kde hustota částice ( $V_s$ ) závisí na průměru klesající částice ( $a$ ), Zemské gravitaci ( $g$ ), hustotě kapaliny ( $\rho_F$ ) a její viskozitě ( $\mu$ ). (Arrieta et al. 2020)

Při aplikaci tohoto zákona na rozsivky nastává problém, že rozsivky nejsou zcela sférické částice. Jejich frustuly nejsou hladké, navíc morfologie je velmi variabilní a buňky mohou mít různé výčnělky, které ovlivňují hydrodynamický odpor, proto se často při výpočtech klesání rozsivek speciálně upravuje (Febvre-Chevalier & Febvre 1994, Miklasz a Denny 2010, Arrieta et al. 2020) a také zde z důvodu přesnějšího vyjádření klesání nalézá využití další významná veličina, kterou je tvar odporu (*form resistance*  $\Phi$ ). Tvar odporu je číslo,

vyjadřující jak rychleji či pomaleji konkrétní částice klesá ve srovnání s kulovitým tělesem o stejném objemu. Nižší  $\Phi$  vede k rychlému klesání a naopak.

Cílem studie (Padisák et al. 2003) bylo měření  $\Phi$  modelů běžných typů sladkovodního fytoplanktonu z PVC v glycerinu. Výsledky měření ukázaly, že u oválných tvarů  $\Phi$  roste s poměrem délky k šířce, zatímco vinutí (*coiling*) u vláknitých forem  $\Phi$  snižuje. Symetrické tvary vykazovaly vyšší  $\Phi$  než asymetrické, delší ramena a výčnělky jej zvyšovaly. Celkově se studie u rozsivek zaměřila na vliv velikosti kolonie a její symetrie na  $\Phi$ , konkrétně u rozsivek rodu *Asterionella* a *Fragilaria* (viz obrázek 4) Bylo zjištěno, že s klesající symetrií kolonie se snižoval  $\Phi$ . Stupeň symetrie, která se dá vyjádřit ideálními úhly mezi jednotlivými buňkami. Vliv asymetrie na malý  $\Phi$ , a tedy i rychlejší klesání byl nejvýraznější u kolonií čítajících 2–5 buněk, u početnějších kolonií se  $\Phi$  zvyšoval. Nejvyšší hodnoty  $\Phi$  byly zaznamenány u osmibuněčných kolonií a zároveň u nich neměla asymetrie tak negativní vliv jako u méně početných kolonií (Padisák et al. 2003).



Obrázek 4, Změny ve tvaru odporu s narůstající asymetrií (měřena jako kumulativní stupeň odchylky od modelové kolonie s perfektní symetrií. Tyto kolonie byly 2, 3, 4, 5 a 6 buněčné). Experiment byl proveden na rozsivce *A. formosa*, vyrobené z modelovacího materiálu. Trendové linie ukazují proměnlivost  $\Phi$  s rostoucí asymetrií (Padisák et al. 2003)

Výrazný vliv na morfologii a následné klesání má i koloniální způsob života. Buňky rozsivek tvoří kolonie různých tvarů, velmi častý tvar je řetězkový, spirálovitý, ale může být i komplexnější. Zajímavým příkladem může být typická hvězdovitá stavba kolonií

sladkovodní rozsivky *A. formosa*, která je úkazem uskupení podlouhlých, obvykle osmi buněk. Kolonie má velmi velký povrch oproti objemu a zvyšuje tření. Je naprosto minimálně hydrodynamická a její setrvání ve vodním sloupci je značně prodlouženo (Jaworski et al. 1988). Klesání je tedy silně ovlivněno morfologií kolonie i jedince.

### 3.1 Interakce rozsivek

Selekční tlak, který predace vyvíjí na rozsivky je silný a vedl u nich k vytvoření různých adaptací. Velmi efektivní morfologickou adaptací je tvorba silněji silicifikovaných frustul. Někteří predátoři takto tvrdou schránku vůbec nedokážou porušit, nebo to pro ně zkrátka není výhodné, jelikož silněji silicifikované rozsivky pro ně znamenají mnohem delší zpracovávání kořisti (*handling time*) než ty s tenčí frustulou (Grønning a Kiørboe 2020). Studie, kterou provedli (Grønning a Kiørboe 2020) zjistila, že rozsivky dokážou přímo reagovat na přítomnost predátorů, kdy je vystavili predaci ze strany klanonožců (*Copepoda*). Výsledky studie ukázaly, že všech sedm sledovaných rozsivek navýšilo v reakci na predační tlak svoji silicifikaci až o 35 %. Intenzita zvýšení silicifikace je rozdílná mezidruhově a je přímo úměrná predačním signálům z okolního prostředí. Uplatňují tedy *trade-off* mezi obranou proti predaci a omezením růstu, což pro ně v prostředí s vyšší predací může být velmi důležité (Grønning a Kiørboe 2020). Petrucciani et al. (2021) provedli podobnou studii, kdy vystavili predačnímu tlaku klanonožců sedm druhů rozsivek. Mnoho rozsivek opět reagovalo různým navýšením silicifikace, ale ne všechny. Například penátní rozsivka *Phaeodactylum tricornutum*, která má i za normálních okolností poměrně málo silicifikovanou frustulu, neprojevila nikterak výrazné navýšení silicifikace. Avšak podstoupila změnu v morfologii, kdy se její tvar výrazně prodloužil. Obrana proti predaci tedy nemusí být nutně pouze tvorba silnější frustuly, ale například změna tvaru, který jim poskytne výhodnější dobu klesání pod predačním tlakem. Navíc některé rozsivky jsou schopny produkce chemických látek, které je brání proti predaci. Petrucciani et al. (2021) se domnívají, že *P. tricornutum*, která umí produkovat apofucoxanthinoidy, by se touto látkou mohla bránit predaci, jelikož v jejích kulturách během experimentu byla zaznamenaná nadměrná mortalita klanonožců (Petrucciani et al. 2021).

## 4 Strategie klesání a stoupání

Rozsivky si nemusí při svém klesání vystačit pouze se svými morfologickými adaptacemi a pasivně se spoléhat na to, kam je zaneseno jejich prostředí. Jsou schopné změnit svůj životní cyklus, nebo své chování a ovlivnit tak vlastní klesání dle podmínek okolí tak, aby jim to bylo v daný moment co nejvíce užitečné (Kuwata a Hama 1993, Gemmel et al. 2016). Mohou tedy klesat, pokud jsou podmínky nepříznivé pro růst a spoléhat se, že při míchání se opět dostanou vzhůru do vodního sloupce, nebo změni svoji hustotu a mohou si regulovat vhodné množství živin či světla, které zrovna potřebují. Tyto strategie jsou různé a mohou mít všelijaká omezení (velikost, tvar, ...), proto používají tyto strategie typicky na úrovni populací druhů než například mezidruhově (Boyd a Grandmann 2002, Lavoie a Raven 2020).

I tak není rychlost sedimentace (*sinking rate*) rozsivek u populací daného druhu jednotná, naopak je důležité si uvědomit, že různé druhy mají jinou míru silicifikace, a tedy hustotu, a že i v rámci jednoho druhu mohou mít jednotlivé rozsivky řádově odlišnou velikost (Jaworski et al. 1988). Rychlost klesání závisí také na tom, zdali je buňka zdravá, senescentní nebo parazitovaná (Smetacek 1984). Klesání je tedy komplexní fyzikální děj, který je ovlivněn environmentálními faktory, fyziologií, morfologickými adaptacemi, fyzikálními vlastnostmi prostředí a životním stádiem buňky. Podle těchto faktorů pak mohou mít rozsivky různé strategie klesání, kdy často velkou roli hraje jejich velikost. (Smetacek 1984, Boyd a Grandmann 2002, Gemmel et al. 2016, Arrieta et al 2020). Mezi hlavní strategie pro klesání patří regulace pozice ve vodním sloupci pomocí chemických procesů nebo odezva rozsivek na proměnné environmentální faktory.

### 4.1 Změny v rámci životního cyklu

Rozsivky dobře osidlují místa, kde díky sezonnímu míchání vody nebo upwellingu došlo k obohacení živinami. Množí se enormní rychlostí a tvoří i rozsivkové vodní květy (Kjørboe et al. 1996, Armbrust 2009). Zvrat v jejich životě nastává, když se přemnoží až prakticky zcela vyčerpají všechny okolní živiny. Toto je moment, na který mají důmyslné adaptace. Rozsivky žijí obvykle ve formě vegetativních buněk, ale když nastanou nepříznivé podmínky, mají v zásobě ještě dvě další životní formy. Těmi jsou klidové buňky (*Resting cells*) nebo klidové spory (*Resting spores*) (Smetacek 1984, Round 1990).

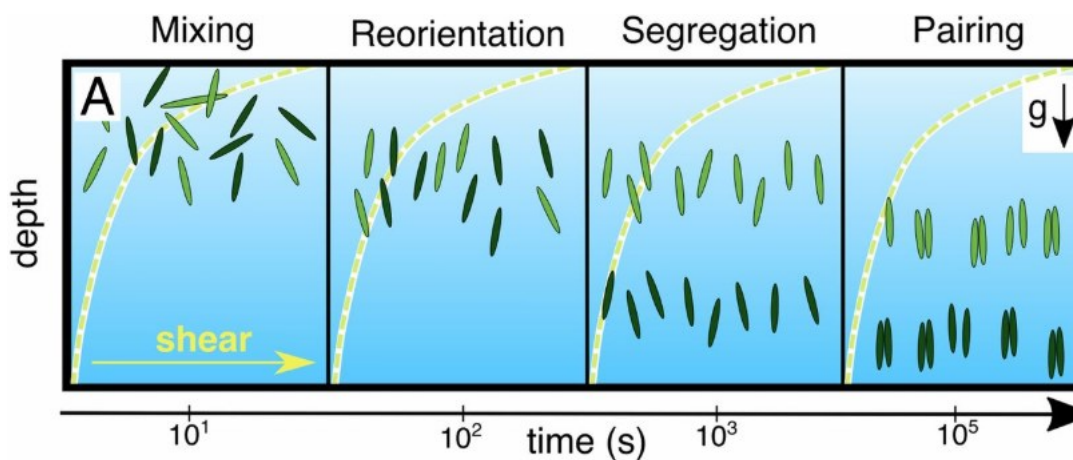
Tato klidová stádia pak čeká klesání, kdy mohou dorazit až na dno. Zde se stávají součástí sedimentu a dokážou zde přežít jednotky, desítky, ale někdy i tisíce let (Sanyal 2021). Při klesání záleží, v jakém prostředí se rozsivka nachází, jelikož sladkovodní prostředí bývají obvykle hluboká jen pár metrů, zatímco odhadovaná průměrná hloubka oceánů je přes 3 kilometry (Charette a Smith 2010). To činí velký rozdíl v době klesání, ale také mají usazené mořské spory mnohem delší cestu zpět ze sedimentu do fotické zóny (Pelusi 2019). Jak klidové buňky, tak klidové spory se vyznačují tím, že mají značně zpomalený metabolismus, vysoký podíl zásobních látek, jejich cytoplazma podléhá kondenzaci a omezují fotosyntézu i respiraci (Kuwata a Hama 1993, Pelusi 2019). Především ale akumulují spoustu křemíku a silně silicifikují stěnu frustuly. Tato adaptace pomáhá klidovým stádiím získat vyšší hustotu a také kulovitější tvar, což jim umožňuje rychleji sedimentovat (Kuwata a Hama 1993). Je nutné podotknout, že klidové buňky vytváří hlavně bentické rozsivky a u planktonních převládá tvorba klidových spor.

Hlavním spouštěčem pro rejuvenaci buňky je obvykle teplota. Například u druhu *Thalassiosira pseudonana* je po přečkání těžkých podmínek životaschopných přes 90 % buněk (Kuwata a Hama 1993, Wang et al. 2024). Zajímavou ukázkou sezónní změny v životním cyklu je sladkovodní planktonní rozsivka *Aulacoseira baicalensis*, žijící v jezeře Bajkal. Jewson et al. (2010) sledovali její morfologické sezónní přeměny, kdy při pobytu v povrchové vrstvě jezera pod ledem měla maximálně 20 µm krátké buňky, které byly slabě silicifikované. Při míchání v hloubce pod 100 metrů se tyto buňky zřetelně zvětšily (až 150 µm), což bylo v důsledku doputování do vyšší hloubky, kde bylo více živin. S tím i ztloustla jejich frustula, ale světelné podmínky v takto velké hloubce jsou pro fytoplankton nevyhovující, tudíž došlo k formaci klidových stádií. Ta pak mohou být vynesena zpět k hladině (Jewson et al. 2010). Na tomto příkladě jde dobře vidět, že rozsivky mohou být velmi přizpůsobivé, a to jak změnou morfologie frustuly, tak tvorbou klidových stádií. Klesání mimo fotickou zónu představuje pro rozsivky riziko, že už se nikdy nevrátí zpět a stanou se sedimentem, avšak tento risk jim za to stojí, jelikož taková cesta do hlubin může zvýšit jejich konkurenceschopnost (Smetacek 1984).

## 4.2 Kolektivní sedimentace

Botte et al. (2013) navrhli mechanismus, který by mohl být užíván penátními planktonními rozsivkami v mořském prostředí, a to kolektivní klesání. Bylo zjištěno, že v klidných hydrodynamických podmínkách mají rozsivky tendenci se k sobě přibližovat a interagovat

spolu, což ovlivňuje i jejich pokles (Botte et al. 2013). Podrobněji se tento jev rozhodli prozkoumat Font-Muñoz et al. (2019), kteří sledovali klesání a reorientaci rozsivek druhu *Phaeodactylum tricornutum* ve vodním sloupci. Mořské prostředí je rozsáhlé a proměnlivé, proto když musí pohybově omezené rozsivky obnovit svoji velikost pomocí pohlavního rozmnožování, může pro ně být obtížné najít partnera (Font-Muñoz et al. 2019, Kaczmarzka et al. 2021). Jejich výsledky v laboratoři i v mořském prostředí potvrdily, že klesání podlouhlých buněk s nízkým Reynoldsovým číslem zvyšuje pravděpodobnost jejich kontaktu, což je výhodným mechanismem pro efektivnější sexuální reprodukci (Font-Muñoz et al. 2019). Jak rozsivky klesají, jejich pohyb směrem ke dnu skrze vodní sloupec vytváří okolo nich lokální proudění, kterým mohou přitáhnout okolní buňky blíže k sobě. Tato interakce vede k vytvoření oblasti, kde se dočasně zvýší koncentrace rozsivek, a to zvyšuje pravděpodobnost koagulace (Font-Muñoz et al. 2019). Nejdříve se musí rozsivky reorientovat (viz obrázek 5). Tato synchronní vertikální orientace buněk je řízena gravitací a důsledkem je postavení rozsivek kolmo k sobě, což je nezbytné pro úspěšnou pohlavní reprodukci. Dále dochází k segregaci, která je řízena selekčním tlakem, kdy se ve vertikálním sloupci buňky oddělují dle své velikosti, ale i fyzikálních vlastností rozdílných životních fází (zdravé, senescentní, mrtvé i parazitované rozsivky budou klesat jinak rychle). Segregace tedy zdravým penátním rozsivkám zvyšuje pravděpodobnost následovného spárování s jinou zdravou, podobně velkou, rozsivkou (Font-Muñoz et al. 2019).



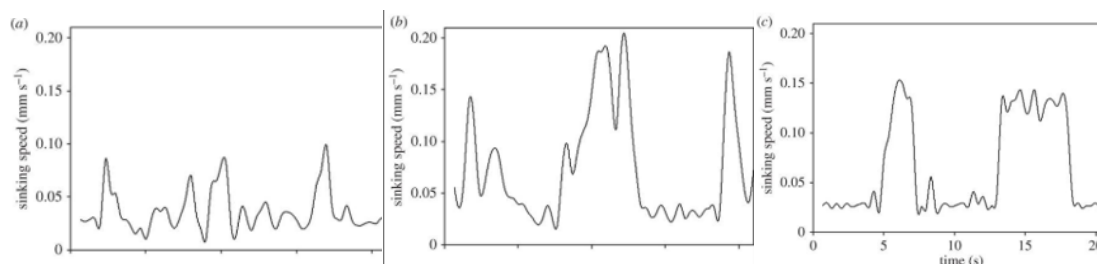
Obrázek 5, Čtyři různé fáze mechanismu párování při kolektivním klesání. Světle zelené rozsivky znázorňují živé a tmavě zelené zase mrtvé jedince. Šipka na ose  $x$  znázorňuje přibližnou dobu trvání jednotlivých fází pro živé a mrtvé buňky *P. tricornutum* při koncentraci  $10^5$  buněk na litr. Párování závisí na hloubce,

kde na buňky působí smykové napětí (*shear vertical profile*) (žlutá linie). Teprve až pod ní dochází k segregaci a párování. Gravitační síla je značena jako *g*. (Font-Muñoz et al. 2019).

Kolektivní klesání je tedy hromadný pokles určitého množství buněk. Pokud buněk klesá málo, doba koagulace může být i několik dní. Pokud však klesá zároveň více jedinců, je i mnohem větší šance na spárování a může k němu dojít i jen během několika hodin. Nejefektivnější je tedy využití této strategie na konci vodního květu. Velká výhoda této strategie je tedy snazší sexuální reprodukce, ale také se zde selektují zdravé a podobně velké buňky, jelikož fyzikální rozdíly zdravých, parazitovaných, senescentních i uhynulých rozsivek jim zprostředkovávají odlišnou dobu sedimentace (Font-Muñoz et al. 2019).

### 4.3 Start–stop sinking

Gemmel et al. (2016) pozorovali klesání tří druhů velkých (nad 100  $\mu\text{m}$ ) centrických rozsivek (*Coscinodiscus wailesii*, *Coscinodiscus radiatus* a *Palmenrina hardmaniana*). Objevili u nich dosud nepopsaný typ klesání, který pojmenovali start–stop sinking, které spočívá v přerušovaném, velmi rychlém klesání a dobou téměř neutrálního vznášení (viz obrázek 6). Navrhují, že by toto chování mohlo mít vliv na příjem živin ve svém bezprostředním okolí. Jakmile jsou totiž živiny v okolí buňky vyčerpány, spustí na 5–10 sekund velmi rychlé klesání (start fáze). Tím se zvýší tok živin a své klesání na cca 10 sekund přeruší, kdy se pohybuje jen velmi nepatrnou rychlostí. Autoři se domnívají, že se takto tok živin může zvýšit i o 170 %. Menší buňky mají větší poměr povrchu ku objemu, což je velmi výhodné pro efektivní příjem živin. Gemmel et al. (2016) navrhuje, že toto chování by mohlo být možnou strategií pro větší rozsivky (okolo 100  $\mu\text{m}$  a více), jak vyvážit svůj méně výhodný poměr povrchu ku objemu. Přesný mechanismus tohoto typu klesání není doposud zcela známý, avšak Gemmel et al. (2016) položili hypotézu o ovládní klesání změnou hustoty výměnou iontů.



Obrázek 6, Okamžitá rychlost klesání tří modelových druhů rozsivek, které vykazují *start-stop* strategii klesání. Jednalo se o přírodní vzorky. (a) *C. wailesii* (b) *C. radiatus* (c) *P. hardmaniana* (Gemmel et al. 2016)

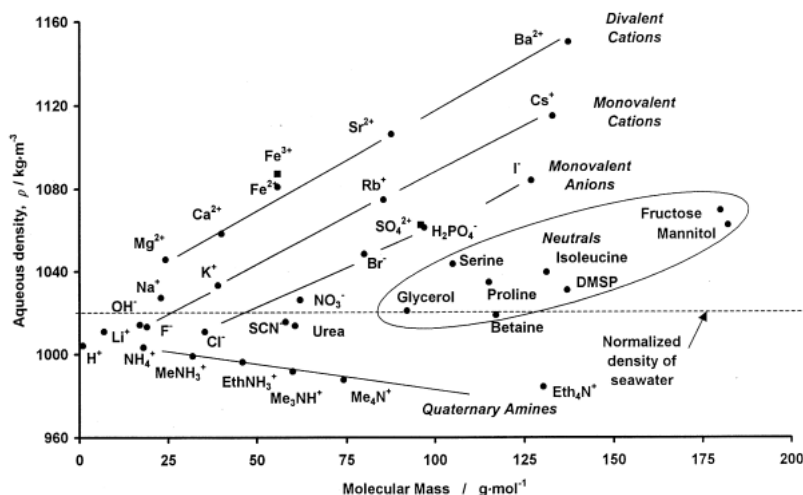
#### 4.4 Iontová výměna

Iontové výměny, může využít pouze taková rozsivka, která má dostatečně velkou vakuolu, jejíž pomocí může regulovat svoji vlastní hustotu výměnou těžších iontů za lehčí (Moore a Villareal 1996). Například velké rozsivky jako *Rhizosolenia debyana* dokážou nahradit těžší ionty ( $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $SO_4^{2-}$ ) ve své vakuole za lehčí ionty ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ) ze svého prostředí (Villareal 1988). Pozitivního a neutrálního vznášení jsou tedy schopny dosáhnout jen takové buňky, které dokážou kompenzovat svoji vysokou hustotu zabudováním složek, které jsou lehčí než slaná voda (Villareal 1988, Boyd a Grandmann 2002). Tyto mechanismy jsou možné díky interakci buňky s prostředím (mořskou vodou) a záleží zde na typu látky, kterou vyměňují (Olson et al. 1986, Villareal 1988).

Lavoie a Raven (2020) popsali strategii klesání, založenou na výměně  $Na^+$  a  $K^+$  iontů, kterou zprostředkovává buněčná membrána. Uskutečňuje se převážně u rozsivek, které mají přirozeně nízký podíl lehčích  $Na^+$  iontů ( $\rho=1028.4 \text{ kg m}^{-3}$ ) a naopak vyšší těžších podíl  $K^+$  iontů ( $\rho=1034.3 \text{ kg m}^{-3}$ ). mezi takové rozsivky patří například *Coscinodiscus granii*. Tento poměr iontů jim přirozeně přidává na rychlosti klesání, ale dokážou ho zpomalit vypuštěním těžších  $K^+$  iontů a jejich následným nahrazením za lehčí  $Na^+$  ionty. Tento proces zajišťuje snížení jejich hustoty a nestojí je skoro žádnou energií. Naopak, pokud buňka chce vyrovnat poměr iontů do původního stavu, autoři uvádějí, že dle jejich výpočtů může tento mechanismus výměny iontů stát až 48 % energie potřebné pro růst. To ho dělá velmi energeticky náročným (Lavoie a Raven 2020).

Více zeširoka zaměřeným principem výměny iontů se zabývá studie, kterou provedli Grandmann a Boyd (2002). Pojednávají o vyrovnávání hustoty obecně u fytoplanktonu a poté se zaměřují na měření několika zástupců z různých taxonů, mezi kterými je i obří rozsivka *Ethmodiscus rex* (až 2 mm). Autoři navrhuje, že hlavním mechanismem,

který umožňuje rozsivkám regulovat svou pozici ve vodním sloupci jiným směrem než ke dnu, je již zmíněná výměna těžších iontů a sloučenin za lehčí, jako jsou například kvartérní sloučeniny amoniaku nebo deriváty amoniaku (viz obrázek 7). Tento mechanismus byl dříve již popsán u bezobratlých živočichů, ale u fytoplanktonu nebyl doposud dobře prozkoumán (Grandmann a Boyd 2002).



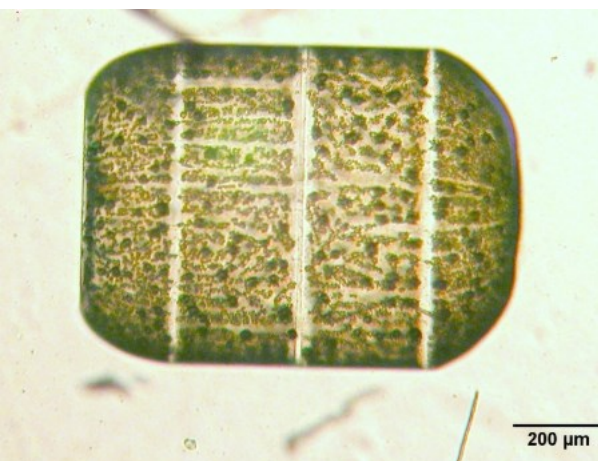
Obrázek 7, Vizuální znázornění hustoty různých iontů a sloučenin ( $\rho$ ) v závislosti na jejich molární hmotnosti ( $M$ ). Čárami jsou spojené podle skupin bivalentní kationty, monovalentní kationty, monovalentní anionty a kvartérní aminy. Přerušovaná čára představuje hustotu mořské vody, kde látky nad čarou zvyšují hustotu buňky, zatímco látky pod čarou ji snižují. V kruhu jsou označeny látky, které mají na vznášení buňky neutrální vliv. Cílem grafu je tedy znázornit, jak různé chemické látky mohou ovlivnit hustotu buňky (Grandmann a Boyd 2002).

Dále se studie zaměřila i na *E. rex*, kde zjistili, že malí jedinci tohoto druhu mají tendence klesat, ale jedinci větší velikosti (cca od 800  $\mu\text{m}$  a více) dokážou udržovat neutrální, a dokonce i pozitivní vznášení. To je způsobeno ohromnou velikostí jejich vakuoly, kterou mohou regulovat tyto látky a značně tak ovlivnit svoji hustotu (Grandmann a Boyd, 2002). Obecně jsou pozitivního vznášení schopné pouze obří rozsivky (Moore a Villareal, 1996).

Těmito rozsivkami a jejich vznášením se více do hloubky zabývá Moore a Villareal (1996). Ti zkoumali vztah velikosti buněk a pozitivního vznášení u *E. rex* a čtyř rozsivek rodu *Rhizosolenia* (*R. formosa*, *R. acuminata*, *R. castracaneia* a *R. debyana*). Tyto dva rody rozsivek spojuje jejich enormní velikost, na druhou stranu jsou však velmi morfologicky odlišné (viz obrázek 8 a 9). Co jim umožňuje provádět tento typ klesání, je jejich velká vakuola (Moore a Villareal, 1996).



Obrázek 8, *Rhizosolenia* sp.



Obrázek č. 9, *Ethmodiscus* sp.

Moore a Villareal (1996) zjistili, že u čtyř druhů rozsivky rodu *Rhizosolenia* a *Ethmodiscus rex* bylo vznášení pro každý druh specifické. Vysvětlují to jinými poměry faktorů jako jsou: průměr buňky, její tvar, objem a poměr povrchu a objemu. Zároveň pokládají hypotézu o tom, jak vznášení ovlivňuje hustota vnitřního prostředí (Moore a Villareal, 1996), kterou výše rozvíjí Boyd a Grandmann (2002).

Villareal se pozitivním vznášením zabýval již o dekádu dříve, kdy ve studii Villareal (1987) zkoumal vznášení rozsivky *Rhizosolenia debyana*. Ta je charakteristická svojí nadměrnou velikostí a tvorbou řetízkoovitých kolonií. Při porovnání pozitivně vznášející se rozsivky rodu *Rhizosolenia* a negativně vznášejících se rozsivek, došel Villareal (1987) k závěru, že u negativně vznášejících se koloniálních rozsivek je obvykle větší velikost a koloniální forma života táhne ke dnu kvůli malému tvarovému odporu. Naopak u *R. debyana* je zajímavé, že stejný princip u ní funguje opačně a je naopak nadnášena směrem vzhůru. Přesto studie nenašla žádnou korelaci mezi mírami buněk (průměr, objem a délka kolonie) a rychlostí vzestupu. Villareal (1987) naznačuje, že by zde mohly hrát roli fyziologické procesy jako míra silicifikace a hustota obsahu vakuoly (Villareal 1987).

## 4.5 Epizodické zvětšení objemu vakuoly

Mechanismus epizodických změn v hustotě buňky napomáhá rozsivkám regulovat svoji hustotu, a tedy i svoji polohu ve vodním sloupci. Týká se především větších rozsivek (cca 100  $\mu\text{m}$ ), jelikož je k tomuto mechanismu opět potřeba dostatečně velká vakuola. Jedná se o strategii, kdy buňka dokáže během poměrně krátké doby snižovat nebo zvyšovat svoji hustotu (Olson et al. 1986, Lavoie a Raven 2020). Pro její snížení buňka potřebuje přijmout vodu, a tím vyrovnat svoji hustotu s hustotou okolí. To může vést k mírnému pozitivnímu či neutrálnímu vznášení. Po ukončení této expanze nastává příjem okolních těžších iontů, což vede k opětovnému zvýšení hustoty buňky a urychlenému klesání (Lavoie a Raven 2020).

Obecně se přijímá, že tato strategie funguje na principu řízení osmotickým tlakem, zanedbatelný není ani buněčný cyklus, ve kterém se buňka nachází (Olson et al. 1986). Lavoie a Raven (2020) navrhuje, že zde ale velmi pravděpodobně hraje velkou roli i funkce cytoskeletu. Také odhadují, že tento proces není pro buňky moc energeticky náročný, kdy odhadují že spotřebovává maximálně okolo 16 % energetických nákladů pro růst. Možnost regulace polohy tímto způsobem je velmi ekologicky výhodná, zejména jim umožňuje optimalizaci přístupu k živinám či světlu, což, je velmi výhodnou strategií. Zároveň se dá říct, že by z dlouhodobého hlediska mohla tato strategie, vzhledem k energetické úspornosti, být výhodnější, než například klesání výměnou iontů (Lavoie a Raven 2020).

## 5 Klimatická změna a její dopad na rozsivky

Přírodními procesy, ale i antropogenní činností se do atmosféry uvolňuje  $\text{CO}_2$ . Ten je absorbován a fixován jak na souši, tak v oceánech. V oceánech je slabě kyselé  $\text{CO}_2$  pufrováno zásaditými látkami jako jsou například uhličitanové ionty, a pH vody se tak udržuje v rovnováze. Avšak  $\text{CO}_2$  je absorbováno příliš rychle a tato rovnováha je narušena, což vede k acidifikaci oceánů (Findlay a Turley 2021). Zásadní otázkou je, jak ovlivní kyselější pH oceánu silicifikaci. Rozsivky hrají klíčovou roli v primární produkci, především ve vodních ekosystémech (Armbrust 2009). Pokud by je měla změna prostředí znevýhodnit, prázdnou niku by zabraly jiné organismy, jako například sinice (Armbrust 2009)

nebo obrněnky (Hinder et al. 2012). To by mělo velký dopad na potravní řetězec, ekosystémy i na schopnost oceánů absorbovat CO<sub>2</sub> a regulovat klima (Bach a Taucher 2019).

Během období Kenozoika (posledních 66 milionů let) došlo ke znatelným změnám ve velikosti a druhovém složení rozsivek (Finkel et al. 2005). Ty mají významnou spojitost s tehdejšími klimatickými a oceánografickými změnami. Když je v oceánu méně živin, mění se složení fytoplanktonu. V obdobích, kdy bylo oceánské míchání omezené kvůli vyšší stabilitě vodního sloupce, mají menší rozsivky nesporné výhody. Menší rozsivky se obvykle dokážou lépe vypořádat s podmínkami chudými na živiny a jejich klesání je pomalejší než u velkých rozsivek (Finkel et al. 2005).

Jaké jsou tedy predikce ohledně vlivu změny klimatu na rozsivky? Do konce 21. století se předpokládá zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře, což by mělo vést ke snížení oceánskému pH o 0,3–0,4 jednotky, predikuje se také zvýšení průměrné teploty o až 3,2 °C (Sheehan et al. 2020). Změny v koncentraci CO<sub>2</sub> a dalších skleníkových plynů mohou ovlivnit množství živin v eufotické zóně. Vyšší teplota oceánů způsobuje horší míchání a živiny z hlubších vrstev se hůř dostávají do eufotické zóny. Zároveň tyto změny silně ovlivňuje zvětrávání hornin a přísun živin z pevniny do oceánů (Finkel et al. 2005). Mezi dostupnými studiemi převládá názor, že se bude velikost buněk rozsivek v důsledku klimatické změny zmenšovat.

Winder et al. (2008) zkoumající velikost rozsivek ve sladkovodním jezeře Tahoe uvádí, že průměrná velikost rozsivek v roce 1982 činila 67 μm, ale v roce 2006 pouze 35 μm. Toto zmenšování probíhalo jak v horní vrstvě (0–30 m), která je limitována na živiny, tak v hlubší vrstvě (30–90 m), která je na živiny bohatá. Tento trend bylo možné pozorovat napříč celým profilem jezera, tudíž není zmenšování způsobeno vlivem dostupnosti živin, ale změnami v celém sloupci. Zároveň se diverzita rozsivek nezměnila, tudíž nelze říct, že by menší druhy nahradily druhy větší, naopak dochází ke zmenšení velikosti stávajících druhů. Hlavními pozorovanými změnami byla především zvýšená stratifikace vodního sloupce vlivem oteplování (Winder et al. 2008).

Reakce rozsivek na vyšší koncentraci CO<sub>2</sub> se liší u různých druhů, což bude velmi pravděpodobně dáno jejich různými velikostmi, životními strategiemi, způsobem fixace uhlíku a ostatními např. environmentálními faktory (Bach a Taucher 2019). Přesné důsledky klimatických změn na rozsivky nejsou zcela jasné. Dle Kemp a Villareal (2013) současné teoretické modely ukazují, že dojde vlivem změny klimatu ke zvýhodnění menších druhů

rozsivek, což by mohlo nést jako následek pokles produktivity. Avšak je zde několik problémů při měření, které tyto výsledky mohou dělat nepřesnými. Například primární produkce bývá často měřena pouze ve svrchních 25 metrech oceánu, ale ta může probíhat v celých svrchních 100 metrech. Je tedy velmi časově i finančně nákladné zkoumat mikroskopické organismy, na které působí mnoho vlivů ve velmi dynamickém vodním prostředí, a proto je velmi těžké udělat konkrétnější závěr a je potřeba toto důležité téma více prozkoumat a uskutečnit více studií (Kemp a Villareal 2013).

## 6 Závěr

Cílem práce bylo poukázat na různé strategie pohybu rozsivek ve vodním sloupci a čím by mohl být ovlivněn. Ukázat, že jejich život je dynamický, i přes to, že nemají pohybový aparát a že na klesání má vliv mnoho faktorů—jak fyzikálních, tak chemických, ale i těch, které mohou, a naopak nemohou ovlivnit. Na základě rešerše dostupných studií bylo zjištěno, že míra silicifikace, morfologie, ale i velikost rozsivek ovlivňují jejich klesání ve vodním sloupci, kdy velikost hraje menší roli, než by se dalo předpokládat. Rychlost sedimentace rozsivek je rozdílný mezidruhově i vnitrodruhově a celkově je klesání komplexní proces balancování mezi dostatkem světla a dostatkem živin.

Více silicifikované druhy mají tendenci sedimentovat rychleji než druhy méně silicifikované, což urychluje jejich ukládání do sedimentů. Naopak druhy menší nebo méně silicifikované klesají obvykle pomaleji. Roli též hraje morfologie rozsivek, kdy protáhlý tvar buňky zbrzdí klesání a sedimentační doba je z morfologického hlediska delší než u kulovitějších buněk. Podobného zbrzdění mohou dosáhnout i kolonie, kde hraje v rychlosti sedimentace velkou roli jejich symetrie. Větší velikost a vyšší míra silicifikace poskytují výhodu obrany proti predaci. Díky jejich ohromné variabilitě, co se druhů i tvarů týče a jejich přítomnosti v různých habitatech, kde na ně působí různé podmínky prostředí, si vyvinuly mnoho strategií klesání. Tyto strategie nemusí vždy odpovídat očekávanému klesání podle Stokesova zákona, jako například pozitivní vznášení. Jedním z nejlépe popsaných mechanismů klesání je iontová výměna. Výměna iontů a jiných chemických látek jako strategie pro klesání má své výhody (rychlost a dobrá regulace polohy ve vodním sloupci), ale i nevýhody (energetická náročnost). U různých druhů rozsivek dochází k regulaci pomocí různých chemických látek. Je to velmi komplexní typ regulace vznášení,

který je vymezen především mořským rozsivkám s velkou vakuolou. Vzhledem k velkému počtu druhů rozsivek a iontů i chemických látek, které rozsivky využívají k regulaci své polohy a na druhé straně omezenému počtu studií, věnujících se tomuto tématu, je potřeba dalšího zkoumání těchto mechanismů pro lepší pochopení životních strategií rozsivek.

Vliv změny klimatu a acidifikace oceánů by mohl ovlivnit nejen rozsivky, jako taxonomickou skupinu, ale díky jejich důležité roli v primární produkci a různých biogeochemických cyklech, tento jev může mít značný dopad i na celé mořské ekosystémy. V důsledku oteplení klimatu se odhaduje zhoršená schopnost promíchávání vodního sloupce, což povede k horší dostupnosti živin v eufotické zóně. Z tohoto důvodu a také na základě paleoekologických dat z období Kenozoika mnoho studií tvrdí, že by se měly rozsivky zmenšovat.

## 7 Použitá literatura

AMO, Y. D. a BRZEZINSKI, M. A. The chemical form of dissolved Si taken up by marine diatoms. Online. *Journal of Phycology*. 2002, roč. 35, č. 6, s. 1162-1170. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1529-8817.1999.3561162.x>. [cit. 2025-02-16].

ARMBRUST, E. V. The life of diatoms in the world's oceans. Online. *Nature*. 2009, č. 459, s. 185–192. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/nature08057>. [cit. 2024-11-11].

ARRIETA, J.; JEANNERET, R. a TUVAL, I. On the fate of sinking diatoms: the transport of active buoyancy-regulating cells in the ocean. Online. *Philosophical transactions a*. 2020, č. 378. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rsta.2019.0529>. [cit. 2024-11-11].

BACH, L. T. a TAUCHER, J. CO<sub>2</sub> effects on diatoms: a synthesis of more than a decade of ocean acidification experiments with natural communities. Online. *Ocean science*. 2019, roč. 15, č. 4, s. 1159–1175. Dostupné z: <https://os.copernicus.org/articles/15/1159/2019/>. [cit. 2025-03-11].

BIENFANG, P. K. a SZYPER, J. P. Effects of Temperature and Salinity on Sinking Rates of the Centric Diatom *Ditylum brightwelli*. Online. *Biological Oceanography*. 1982, roč. 1, č. 3, s. 211-223. Dostupné

z: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01965581.1982.10749440>. [cit. 2025-02-17].

BIENFANG, P. K.; HARRISON, P. J. a QUARMBY, L. M. Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. Online. *Marine Biology*. 1982, roč. 67, s. 295–302. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00397670>. [cit. 2025-02-18].

BOTTE, V.; RIBERA D'ALCALÀ, M. a MONTRESOR, M. Hydrodynamic interactions at low Reynolds number: an overlooked mechanism favouring diatom encounters. Online. *Journal of plankton research*. 2013, roč. 35, č. 4, s. 914–918. Dostupné z: <https://academic.oup.com/plankt/article/35/4/914/1529648?login=true>. [cit. 2025-04-01].

BOYD, C. a GRANDMANN, D. Impact of osmolytes on buoyancy of marine phytoplankton. Online. *Marine Biology*. 2002, č. 141, s. 605–618, Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00227-002-0872-z>. [cit. 2024-11-13].

BRIERLEY, A.S. Plankton. Online. *Current Biology*. 2017, roč. 27, č. 11. Dostupné z: [https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822\(17\)30215-4](https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822(17)30215-4). [cit. 2025-04-06].

CHARETTE, M. A. a SMITH, W. H. F. The Volume of Earth's Ocean. Online. *Oceanography*. 2010, roč. 23, č. 2, s. 112-114. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/24860721>. [cit. 2025-03-10].

EDGAR, L. A. Diatom locomotion: A consideration of movement in a highly viscous situation. Online. *British Phycological Journal*. 1981, s. 243-251. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/00071618200650261>. [cit. 2024-11-11].

=FEBVRE-CHEVALIER, C. a, FEBVRE, J. Buoyancy and swimming in marine planktonic protists. Online. In: *The Mechanics and Physiology of Animal Swimming*. Cambridge University Press, 1994, s. 13–26. Dostupné z: <https://www.cambridge.org/core/books/abs/mechanics-and-physiology-of-animal-swimming/buoyancy-and-swimming-in-marine-planktonic-protists/7D904B880D28FF61CA3DBD1CE99ED21C>. [cit. 2024-11-10].

FIELD, C.B.; RANDERSON, M.J. a FALKOWSKI, P. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. Online. *Science*. 1998, roč.

281, č. 5374, s. 237-240. Dostupné z: <https://www.science.org/doi/full/10.1126/science.281.5374.237>. [cit. 2025-04-05].

FINDLAY, H.S. a TURLEY, C. Climate Change. Online. 3. 2021. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B978012821575300013X>. [cit. 2025-04-07].

FINKEL, Z. V.; KATZ, M. E.; WRIGHT, J. D. a FALKOWSKI, P. G. Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms over the Cenozoic. Online. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2005, roč. 102, č. 25. Dostupné z: <https://www.pnas.org/doi/abs/10.1073/pnas.0409907102>. [cit. 2025-02-17].

FINKEL, Z. V.; MATHESON, K. A.; REGAN, K. S. a IRWIN, A. J. Genotypic and phenotypic variation in diatom silicification under paleo-oceanographic conditions. Online. *Geobiology*. 2010, roč. 8, č. 5, s. 433-445. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1472-4669.2010.00250.x>. [cit. 2025-02-18].

FINKEL, Z. V a KOTRC, B. Silica Use Through Time: Macroevolutionary Change in the Morphology of the Diatom Frustule. Online. *Geomicrobiology Journal*. 2010, roč. 6, č. 7, s. 596-608. Dostupné z: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01490451003702941>. [cit. 2025-02-18].

FONT-MUÑOZ, J.S.; JEANNERET, R.; ARRIETA, J. a BASTERRETXEA, G. Collective sinking promotes selective cell pairing in planktonic pennate diatoms. Online. 2019, roč. 116, č. 32, s. 15997-16002. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1073/pnas.1904837116>. [cit. 2025-04-01].

FU, W.; SHU, Y.; YI, Z.; SU, Y.; PAN, Y. et al. Diatom morphology and adaptation: Current progress and potentials for sustainable development. Online. *Sustainable Horizons*. 2022, č. 2. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.horiz.2022.100015>. [cit. 2025-04-06].

GRØNNING, J. a KIØRBOE, T. Diatom defence: Grazer induction and cost of shell-thickening. Online. *Functional Ecology*. 2020, roč. 34, č. 9, s. 1790-1801. Dostupné z: <https://www.nhbs.com/the-diatoms-book-2?srsId=AfmBOor96N9h6ZqOucVtDTk0yMs1sMKLgQnNJ26Ad7Y7YEEie465v4Pe>. [cit. 2025-04-03].

HINDER, S.L.; HAYS, G.C.; EDWARDS, M.; ROBERTS, E.C. a WALNE, A.W. Changes in marine dinoflagellate and diatom abundance under climate change. Online. *Nature Climate Change*. 2021, č. 2, s. 271–275. Dostupné z: <https://botany.natur.cuni.cz/algo/soubory/algologie/Hinder-et-al-2012.pdf>. [cit. 2025-04-07].

HUISMAN, J.; VAN OOSTVEEN,, P. a WEISSING, F.J. Critical depth and critical turbulence: Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. Online. *Limnology and Oceanography*. 1999, roč. 44, č. 7, s. 1781-1787. Dostupné z: <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.4319/lo.1999.44.7.1781>. [cit. 2025-04-03].

HUISMAN, J.; ARRAYÁS, M.; EBERT, U.; SOMMEIJER, J. a ELSER, B. How Do Sinking Phytoplankton Species Manage to Persist? Online. *The American Naturalist*. 2002, roč. 159, č. 3. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/338511?journalCode=an>. [cit. 2025-03-12].

GEMMEL, B. J; OH, G.; BUSKEY, E. J. a VILLAREAL, T. A. Dynamic sinking behaviour in marine phytoplankton: rapid changes in buoyancy may aid in nutrient uptake. Online. *Royal Society*. 2016, roč. 283, č. 1840. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2016.1126>. [cit. 2025-02-17].

JAWORSKI, G.H.M.; WISEMAN, S.W. a REYNOLDS, C.S. Variability in sinking rate of the freshwater diatom *Asterionella formosa*: the influence of colony morphology. Online. *British Phycological Journal*. 1988, roč. 23, č. 2, s. 167-176. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/00071618800650201>. [cit. 2024-11-24].

JEWSON, D.H.; GRANIN, N.G.; ZHDARNOV, A.A.; GORBUNOVA, L.A. a GNATOVSKY, R.U. Vertical mixing, size change and resting stage formation of the planktonic diatom *Aulacoseira baicalensis*. Online. *European Journal of Phycology*. 2010, roč. 45, č. 4, s. 354-364. Dostupné z: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/09670262.2010.492915>. [cit. 2025-03-17].

KACZMARSKA, I. a EHRMAN, J. M. Enlarge or die! An auxospore perspective on diatom diversification. Online. *Organisms Diversity & Evolution*. 2021, roč. 21, s. 1–23. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13127-020-00476-7>. [cit. 2024-11-11].

KEMP, A.E.S. a VILLAREAL, T.A. High diatom production and export in stratified waters – A potential negative feedback to global warming. Online. *Progress in Oceanography*. 2013, roč. 119, s. 4-23. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0079661113000852>. [cit. 2025-04-03].

KIØRBOE, T.; HANSEN, J. L. S.; ALLDREDGE, A. L.; JACKSON, G. A.; PASSOW, U. et al. Sedimentation of phytoplankton during a diatom bloom: Rates and mechanisms. Online. *Journal of Marine Research*. 1996, roč. 54, s. 1123-1148. Dostupné z: [https://elischolar.library.yale.edu/journal\\_of\\_marine\\_research/2212/](https://elischolar.library.yale.edu/journal_of_marine_research/2212/). [cit. 2025-03-10].

KNOLL, A. H. a KOTRC, B. Protistan Skeletons: A Geologic History of Evolution and Constraint. Online. 2015, roč. 6, s. 1–16. Dostupné z: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-017-9398-8\\_1](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-017-9398-8_1). [cit. 2025-02-17].

KUWATA, A. a HAMA, T. Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocunisetus*, formed under nutrient depletion. Online. *Marine Ecology Progress Series*. 1993, roč. 102, č. 3, s. 245-255. Dostupné z: <https://doi.org/10.3354/meps102245>. [cit. 2024-11-11].

LIU, Y.; YU, L.; YAO, Z.; SHEN, Y. a PAN, Y. The effects of turbulence on the growth of three different diatom species. Online. *Sec. Aquatic Microbiology*. 2024, roč. 11. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/journals/marine-science/articles/10.3389/fmars.2024.1400798/full>. [cit. 2025-04-03].

MALVIYA, S.; SCALCO, E.; AUDIC, S.; VINCENT, F.; VELUCHAMY, A. et al. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. Online. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2016, roč. 15, č. 113, s. 1516-1525. Dostupné z: <https://doi.org/10.1073/pnas.1509523113>. [cit. 2024-11-25].

MANN, D. G. a DROOP, S. J. M. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms. Online. *Developments in Hydrobiology*. 1996, č. 118, s. 19–32. Dostupné z: [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-017-0908-8\\_2](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-017-0908-8_2). [cit. 2025-02-13].

MARRON, Alan O. et al. The Evolution of Silicon Transport in Eukaryotes. Online. *Molecular Biology and Evolution*. 2016, roč. 33, č. 12, s. 3226–3248. Dostupné z: <https://doi.org/doi.org/10.1093/molbev/msw209>. [cit. 2024-11-10].

MARTIN-JÉZÉQUEL, V.; HILDEBRAND, M. a BRZEZINSKI, M. A. Metabolism in diatoms: implications for growth. Online. *Journal of Phycology*. 2000, roč. 36, č. 5, s. 821-840. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1529-8817.2000.00019.x>. [cit. 2025-03-11].

MEDLIN, L. K. Evolution of the diatoms: major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence. Online. 2016, roč. 55, č. 1, s. 79-103. Dostupné z: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.2216/15-105.1>. [cit. 2025-02-17].

MIKLASZ, K. A. a DENNY, M. W. Diatom sinkings speeds: Improved predictions and insight from a modified Stokes' law. Online. *Limnology and oceanography*. 2010, roč. 55, č. 6, s. 2513-2525. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.6.2513>. [cit. 2025-01-21].

MOORE, J. K. a VILLAREAL, T. A. Size-ascent rate relationships in positively buoyant marine diatoms. Online. *Limnology and oceanography*. 1996, roč. 41, č. 7, s. 1515-1520. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.7.1514>. [cit. 2024-11-25].

NASA. *Bloomin' Atlantic*. Online. NASA earth observatory. 2023. Dostupné z: <https://earthobservatory.nasa.gov/images/151261/bloomin-atlantic>. [cit. 2025-03-10].

OLSON, R. J.; WATRAS, C. a CHISHOLM, S. W. Patterns of Individual Cell Growth in Marine Centric Diatoms. Online. *Microbiology society*. 1986, roč. 132, č. 5. Dostupné z: <https://www.microbiologyresearch.org/content/journal/micro/10.1099/00221287-132-5-1197>. [cit. 2025-03-17].

PADISÁK, J.; SOROCZKI-PINTER, E. a REZNER, Z. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – An experimental study. Online. *Hydrobiologia*. 2003, roč. 1, č. 500, s. 243-257. Dostupné z: <https://doi.org/10.1023/A:1024613001147>. [cit. 2025-01-21].

PANČIĆ, M. a T. KIØRBOE. Phytoplankton defence mechanisms: traits and trade-offs [online]. 2018, **93**(2), 1269-1303 Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/brv.12395> . [cit. 2025-02-18].

- PANČIĆ, M.; TORRES, R. R.; ALMEDA, R. a KIØRBOE, T. Silicified cell walls as a defensive trait in diatoms. Online. *Proceedings of the royal society B*, 2019 Roč. 286, č. 1901. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0184>. [cit. 2024-11-10].
- PARKER, R.L. Composition of the Earths crust. Online. *Data of geochemistry*. 1967. Dostupné z: <https://pubs.usgs.gov/pp/0440d/report.pdf>. [cit. 2025-04-01].
- PASSOW, U.; FRENCH, M. A. a ROBERT, M. Biological controls on dissolution of diatom frustules during their descent to the deep ocean: Lessons learned from controlled laboratory experiments. Online. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2011, roč. 58, č. 12, s. 1147-1157. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0967063711001671>. [cit. 2025-03-11].
- PELUSI, A.; SANTELIA, M. E.; BENVENUTO, G.; GODHE, A. a MONTRESOR, M. The diatom *Chaetoceros socialis*: spore formation and preservation. Online. *European Journal of Phycology*. 2019, roč. 55, č. 1, s. 1-10. Dostupné z: [doi.org/10.1080/09670262.2019.1632935](https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1632935). [cit. 2024-11-11].
- PERRY, Carole C. Silicification: The Processes by Which Organisms Capture and Mineralize Silica. Online. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*. 2003, roč. 54, č. 1, s. 291–327. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.2113/0540291>. [cit. 2024-11-10].
- PETRUCCIANI, A.; CHAERLE, P. a NORICI, A. Diatoms Versus Copepods: Could Frustule Traits Have a Role in Avoiding Predation? Online. *Aquatic Microbiology*. 2021, č. 8. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fmars.2021.804960>. [cit. 2025-04-07].
- PETRUCCIANI, A.; KNOLL, A. H. a NORICI, A. Si decline and diatom evolution: Insights from physiological experiments. Online. *Sec. Marine Biogeochemistry*. 2022, roč. 9. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/journals/marine-science/articles/10.3389/fmars.2022.924452/full>. [cit. 2025-02-17].
- PETRUCCIANI, A.; MORETTI, P.; ORTORE, M. G. a NORICCI, A. Integrative effects of morphology, silicification, and light on diatom vertical movements. Online. *Frontiers in Plant Science*. 2023, č. 14. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1143998/full>. [cit. 2025-02-15].
- PUJONI, D.G.; BRIGHENTI, L.S; BEZERRA-NETO, J.F.; BARBOSA, F.A.R.; ASSUNÇÃO, R.M. et al. Modeling vertical gradients in water columns: A parametric

- autoregressive approach. Online. *Limnology and Oceanography Methods*. 2019, roč. 17, č. 5, s. 320-329. Dostupné z: <https://aslopubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/lom3.10316>. [cit. 2025-04-01].
- RAVEN, J. A. a WAITE, A. M. The evolution of silicification in diatoms: inescapable sinking and sinking as escape? Online. 2004, roč. 162, č. 1, s. 45-61. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01022.x>. [cit. 2024-11-13].
- ROUND, F.E.; CRAWFORD, R.M. a MANN, D.G. The diatoms: biology and morphology of the genera. Online. Cambridge University Press, 1990. Dostupné z: [https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=xhLJvNa3hw0C&oi=fnd&pg=PP13&dq=round+1990+diatoms&ots=qShcSfU52t&sig=zehYOIKMtXLut\\_\\_ycHRZbaqnNFE&redir\\_esc=y#v=onepage&q=round%201990%20diatoms&f=false](https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=xhLJvNa3hw0C&oi=fnd&pg=PP13&dq=round+1990+diatoms&ots=qShcSfU52t&sig=zehYOIKMtXLut__ycHRZbaqnNFE&redir_esc=y#v=onepage&q=round%201990%20diatoms&f=false). [cit. 2025-04-03].
- SALONEN, K.; JÄRVINEN, M.; AALTO, T. a, et. al. Dynamic adaptation of phytoplankton vertical migration to changing grazing and nutrient conditions. Online. *Hydrobiologia*. 2024, roč. 851, s. 3639–3663. Dostupné z: [Dynamic adaptation of phytoplankton vertical migration to changing grazing and nutrient conditions](#). [cit. 2025-02-15].
- SANYAL, A.; LARSSON, J.; WIRDUM, F.; ANDRÉN, T.; MOROS, M. et al. Not dead yet: Diatom resting spores can survive in nature for several millennia. Online. *American Journal of Botany*. Roč. 109, č. 1. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ajb2.1780>. [cit. 2024-11-11].
- SHEEHAN, C. E.; BAKER, K. G.; NIELSEN, D. A. a PETROU, K. Temperatures above thermal optimum reduce cell growth and silica production while increasing cell volume and protein content in the diatom *Thalassiosira pseudonana*. Online. *Hydrobiologia*. 2020, roč. 847, s. 4233–4248. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10750-020-04408-6>. [cit. 2025-03-11].
- SMETACEK, V. S. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. Online. *Marine Biology*. 1984, roč. 84, s. 239–251. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/bf00392493>. [cit. 2024-11-11].
- SOMMER, U.; CHARLAMPOUS, E.; GENITSARIS, S. a MOUTSAKA – GOUNI, M. Benefits, costs and taxonomic distribution of marine phytoplankton body size. *Journal of Plankton Research*. 2016, roč. 39, č. 3, s. 494–508. Dostupné z: <https://academic.oup.com/plankt/article/39/3/494/2527635>. [cit. 2024-11-25].

STOKES, G.G. On the effect of the internal friction of fluids on the motion of pendulums Online. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society*. 1850, roč. 9, č. 3, s. 1880-1905. Dostupné z: <https://mural.uv.es/daroig/documentos/stokes1850.pdf>. [cit. 2025-04-03].

TAUCHER, J.; BACH, L. T.; FRIEDERIKE PROWE, A. E.; BOXHAMMER, T.; KVALE, K. et al. Enhanced silica export in a future ocean triggers global diatom decline. Online. *Nature*. 2022, roč. 605, s. 696–700. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/s41586-022-04687-0>. [cit. 2025-02-16].

VALENZUELA, J. J.; LÓPEZ GARCÍA DE LOMANA, A.; LEE, A.; ARMBRUST, E. V. a ORELLANA, M. V. Ocean acidification conditions increase resilience of marine diatoms. Online. *Nature Communications*. 2018, roč. 9, č. 2328. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/s41467-018-04742-3>. [cit. 2025-03-11].

VILLAREAL, T. A. Positive buoyancy in the oceanic diatom *Rhizosolenia debaryana* H. Peragallo. Online. *Deep Sea Research Part A*. 1988, roč. 35, č. 6, s. 1037-1045. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(88\)90075-1](https://doi.org/10.1016/0198-0149(88)90075-1). [cit. 2024-11-25].

WAITE, A. a HARRISON, P. J. Role of sinking and ascent during sexual reproduction in the marine diatom *Ditylum brightwellii*. Online. *Marine Ecology Progress*. 1992, roč. 87, č. 1, s. 113-122. Dostupné z: <https://doi.org/10.3354/meps087113>. [cit. 2024-11-25].

WALSBY, A. E. Gas vesicles. Online. *Microbiological Reviews*. 1994, roč. 58, č. 1. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1128/mr.58.1.94-144.1994>. [cit. 2024-11-13].

WANG, G.; HUANG, L.; ZHUANG, S.; HAN, F.; HUANG, Q. et al. Resting cell formation in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. Online. *New Phytologist*. 2024, č. 243, s. 1284–1286. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.19646>. [cit. 2024-11-11].

WINDER, M.; REUTER, J.E. a SCHLADOW, S.G. Lake warming favours small-sized planktonic diatom species. Online. *Royal society*. Roč. 276, č. 1656. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2008.1200>. [cit. 2025-04-09].

WISEMAN, S.W.; JAWORSKI, G.H.M. a REYNOLDS, C.S. Variability in sinking rate of the freshwater diatom *Asterionella formosa* Hass.: The influence of the excess density of colonies. Online. *British Phycological Journal*. 1983, roč. 18, č. 4, s. 425-432. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/00071618300650401>. [cit. 2024-11-24].

YOOL, A. a TYRELL, T. Role of diatoms in regulating the ocean's silicon cycle. Online. *Global Biogeochemical Cycles*. 2003, roč. 17, č. 4. Dostupné z: <https://doi.org/https://doi.org/10.1029/2002GB002018>. [cit. 2024-11-11].

Obrázky:

*Ethmodiscus* [https://www.algaebase.org/search/images/detail/?img\\_id=23704](https://www.algaebase.org/search/images/detail/?img_id=23704)

*Rhizosolenia* <https://ncma.bigelow.org/CCMP1330>