

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Natálie Junková

**Šíře niky eukaryotického mořského fytoplanktonu s ohledem na současnou a
budoucí změnu klimatu**

Niche width of eukaryotic marine phytoplankton with respect to recent and future
climate change

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jana Kulichová, Ph.D.

Praha, 2022

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, 03.08. 2022

Podpis:

Poděkování:

Velké poděkování patří vedoucí mé práce Mgr. Janě Kulichové Ph.D. za neskutečnou dávku trpělivosti a cenných rad. Dík patří také mé rodině za celkovou podporu během studia a přátelům za pomoc s technikou a psychickou podporu.

Abstrakt

Tato práce popisuje koncept šíře niky fotoautotrofních protist a pokouší se nás seznámit se základními pojmy, s nimiž se při studiu ekologické niky můžeme setkat. Rešerše objasňuje, co je to nika a její složky fundamentální a realizovaná nika a představuje některé příklady organismů, které jsou specializované nebo naopak generalistické. Na rozsivkách, obrněnkách a Haptofytech práce popisuje, jaký na ně mohou mít dopad klimatické změny. Jelikož se prostředí neustále mění, je velmi složité předpovědět, jak spolu budou generalisté a specialisté v budoucnu koexistovat. Práce představuje některé z hlavních metod užívaných při měření šíře ekologické niky protist, kterými mohou být metody MaxEnt, ONE a nejčastěji zmiňovaná metoda OMI (outlying mean index), která je v práci popsána podrobněji. Vzhledem k zaměření práce na fotoautotrofní mořský plankton jsou nejčastěji zmiňovanými organismy rozsivky, obrněnky a Haptofyta. Závěrem shrnuji hlavní faktory oceánů, na které by mohly mít vliv klimatické změny a těmi jsou především pH, teplota, salinita či množství dostupných živin (uhlík, dusík, fosfor, křemík a železo).

Klíčová slova: realizovaná nika, fundamentální nika, klimatické změny, faktory prostředí, fytoplankton, rozsivky, obrněnky, Haptofyta, generalista, specialista

Abstract

This paper describes the concept of niche breadth of photoautotrophic protists and attempts to introduce us to the basic concepts we may encounter when studying the ecological niche. The review clarifies what a niche is and its components fundamental and realized niche and presents some examples of organisms that are specialists or generalists. It uses diatoms, dinoflagellates and Haptophytes to describe how they can be affected by climate change. Since the number of environmental changes is steadily increasing, it is very difficult to predict the changes in the coexistence of generalists and specialists. The thesis presents some of the main methods used in measuring the width of the ecological niche of protists, which can be MaxEnt, ONE and the most frequently mentioned OMI (outlying mean index) method, which is described in more detail in the thesis. Given the focus of the thesis on photoautotrophic marine plankton, the most frequently mentioned organisms are diatoms, dinoflagellates and Haptophyta. Finally, I summarize the main ocean factors that could be affected by climate change, which are mainly pH, temperature, salinity or the amount of available nutrients (carbon, nitrogen, phosphorus, silicon and iron).

Key words: realised niche, fundamental niche, climate changes, environmental factors, phytoplankton, Diatoms, Dinoflagellates, Haptophytes, generalist, specialist

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Šíře niky	2
2.1	Fundamentální a realizovaná nika.....	3
2.2	Specialisté a generalisté.....	6
	Rozsivky.....	7
	Obrněnky	8
	Haptofyta.....	8
2.3	Liebigův zákon minima	9
3	Metody měření šíře niky.....	11
3.1	Pokročilé metody měření šíře niky.....	11
3.2	Metody měření šíře niky zaměřené na fitness	11
3.3	Kvantitativní metody měření šíře niky.....	12
4	Proměny faktorů působících na fytoplankton v rámci klimatických změn.....	13
4.1	pH.....	13
4.2	Teplota a živiny.....	15
4.3	Salinita.....	16
5	Závěr.....	17
6	Seznam literatury	18

1 Úvod

Mořské organismy se dají rozdělit dle ekologie na bentos, nekton a plankton. Bentos zahrnuje přisedlé organismy na dně moří a oceánů, součástí nektonu jsou pelagické organismy jako př. ryby a hlavonožci. Plankton, jímž se článek zabývá, je pak skupina plovoucích organismů vznášejících se ve vodním sloupci a schopných nechat se unášet mořskými proudy (Johnson 1957). Plankton bychom mohli zjednodušeně dle funkčních skupin, což značí rozdělení založené spíše na základě ekologických funkcí než na evoluční historii (Mitra et al. 2016), rozdělit na fytoplankton a zooplankton, tedy plankton rostlinného a živočišného původu. Plankton mikroskopických rozměrů, jemuž se práce převážně věnuje, je velice rozmanitou skupinou sinic, řas, prvoků, drobných korýšů a bakterií (Reynolds 2006). Tato práce bude však zaměřena pouze na jednobuněčná fotoautotrofní eukaryota, tudíž se věnuje řasám. Jednobuněčné eukaryotní organismy jsou široce rozšířené (na souši i ve sladké a slané vodě). Heterotrofní prvoci jsou hlavními konzumenty bakterií a autotrofní řasy zase hrají hlavní roli v primární produkci (Vogt et al. 2021). Zástupci fytoplanktonu jsou výborné modelové organismy, vhodné k řešení otázek ekologie (např. interakce v potravních sítích, jako je predátor-kořist (Lakeman, Von Dassow, Cattolico 2009)), jelikož disponují krátkou generační dobou, snadnou manipulací v laboratorních podmínkách a pro tyto účely jsou vhodné i mikroskopické rozměry (Litchman, Klausmeier 2008), které ale nemusí být výhodné pro účely jiné. Dle mých zkušeností je fytoplankton velmi často laicky považován za zbytečný, ale pravdou je, že je zodpovědný zhruba za 50% primární produkce (Falkowski et al. 2004). Tato práce bude zaměřena převážně na fytoplankton a jejím cílem je zjistit, jaké hlavní faktory niky by mohly být ovlivněny klimatickými změnami, jaké existují metody měření šíře niky a jaké hlavní organismy v rámci fytoplanktonu by mohly být zasaženy klimatickými změnami.

2 Šíře niky

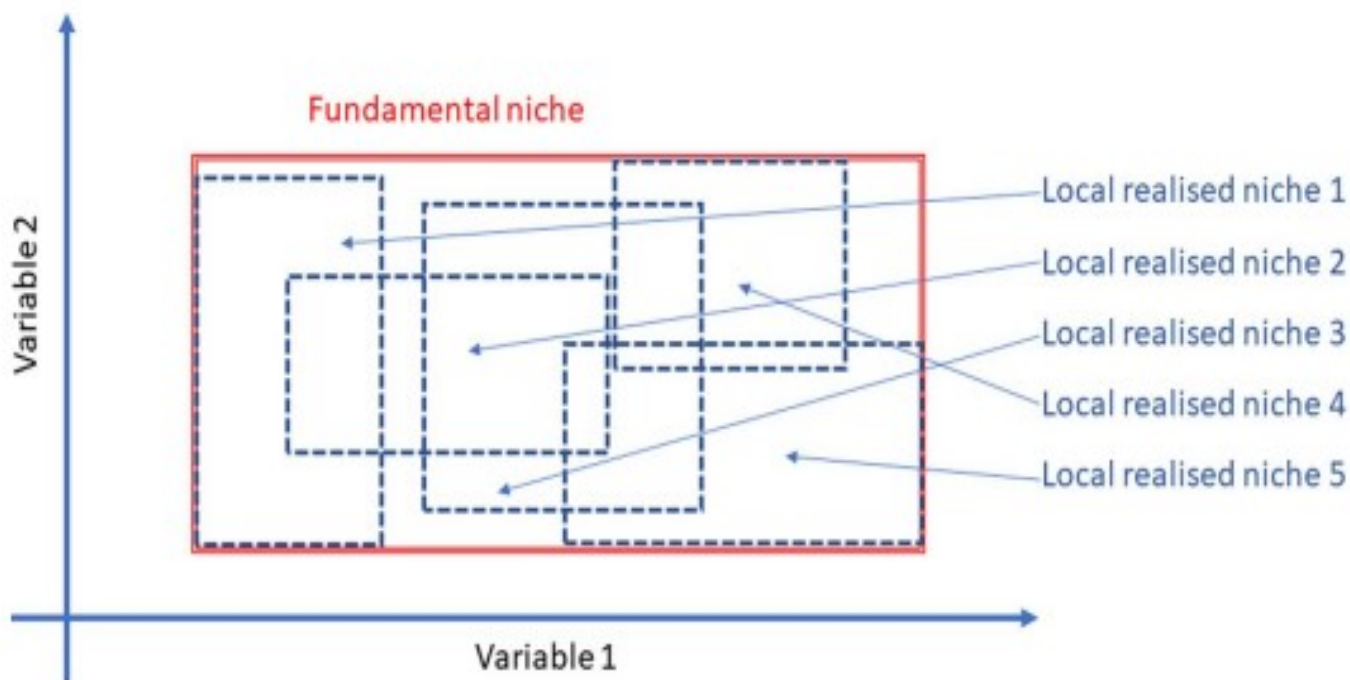
Šíře ekologické niky je souborem prostředí, jež může druh využívat (Gaston, Blackburn, Lawton 1997). Tím se rozumí podmínky pro život určité populace, které jsou určeny biotickými, či abiotickými faktory prostředí, což je fakt, který je třeba znát k pochopení pojmu fundamentální a realizovaná ekologická nika. Hypotéza o šíři niky je jednou z klíčových otázek ekologie patrně proto, že pokud by byla pravdivá, pomohla by předpovídat ohroženost druhů vůči velkým vymíráním při rychlých změnách prostředí (Harcourt, Coppeto, Parks 2002). Šíře niky je proměnlivá, jak v rámci geografického pohledu, tak mezidruhově. Úzká šířka niky by mohla mít spojitost s vysokou diverzitou, na čemž se podílí i rozdělení zdrojů stanoviště (Bramburger et al. 2020).

Koncept ekologické niky je nejkonfliktnějším tématem ekologie (Pocheville 2015) a byl představen hned několikrát. Poprvé niku definoval Grinnell (1917) jako prostor v prostředí zaujímaný druhem. Další definici přinesl Elton (1927). Jeho definice se zaměřuje na funkční roli druhu a to, jak jeho role ovlivňuje společenstvo. Obě definice niky jsou přiřazovány k prostředí (na základě: Rodriguez-Cabal, Barrios-Garcia, Nuñez (2012)). Teorie niky se však stala populární až díky Hutchinsonovi (1957) (na základě: Grüner et al. (2011)). Hutchinson (1957) přisuzoval niku druhu a tato definice se využívá nejčastěji (na základě: Rodriguez-Cabal, Barrios-Garcia, Nuñez (2012)).

V díle Hutchinsona (1961), kde se objevuje myšlenka ohledně oceánských taxonů řas, autor se zajímá o to, jak je možné, že v jednom prostředí žije několik druhů řas, které mají stejnou ekologickou funkci. Jako odpověď pak uvádí, že vodní prostředí nemusí být tak stejnorodé, jak na první pohled vypadá. Zmiňuje zde i efekt hrdla lahve, který říká, že pokud dojde k poklesu populace pod 50 % původního množství, pak se snižuje genetická diverzita (Nei, Maruyama, Chakraborty 1975). Šíře niky se nemění, jelikož v tomto případě není ekologická specializace důležitá pro koexistenci druhů. Velmi často se v přírodě objevují generalisté a specialisté v jednom ekologickém prostředí (Kassen 2002).

2. 1 Fundamentální a realizovaná nika

Fundamentální nika je často přirovnávána k „dokonalým“ laboratorním podmínkám, které jsou udržovány konstantní, jelikož se jedná o stav, kdy na jeden organismus nepůsobí organismy jiné. Realizovaná nika je naopak příkladem přírodního ekosystému, což by se dalo laicky přirovnat k práci v terénu oproti nice fundamentální. Obr. 1 označuje plochu fundamentální niky v níž se nachází několik menších, lokálních, realizovaných nik, které se vzájemně překrývají. Na osy bychom si mohli dosadit dvě náhodné proměnné. Je pravidlem, že realizovaná nika je menší než nika fundamentální (Obr. 1). Avšak uvažujeme-li jev zvaný facilitace, vyskytující se velmi často v rostlinných společenstvech, v rámci teorie niky, pak může nastat situace, kdy realizovaná nika bude zahrnovat větší prostor než nika fundamentální (Callaway 2007). Dojde-li ke zvětšení prostoru rozšíření druhu, pak bude druh vystaven podmínkám, kterým doposud vystaven nebyl, tudíž prostor realizované niky může zahrnout větší plochu, než nika fundamentální (Bruno, Stachowicz, Bertness 2003). V terénu pak kolísají biotické i abiotické faktory. Z toho vyplývá, že laboratorní experimenty se od terénních dat mohou značně lišit (Devictor et al. 2010). Jedná se o pojmy, s nimiž se často můžeme setkat právě v pracích G. E. Hutchinsona, který niku označil jako „n-dimensional hypervolume“ („n-rozměrný hyperprostor“). Právě mnohorozměrnost značí počet všech ekologických faktorů vztahujících se k druhu a zahrnuje všechny podmínky prostředí umožňující druhu existenci po neomezenou dobu. Vzhledem k tomu, že se zde uvažuje o druhu za určitých daných podmínek, jedná se o základní, tedy fundamentální niku. N-rozměrný hyperprostor kde se druh aktuálně vyskytuje je právě realizovaná nika (Grüner et al. 2011).

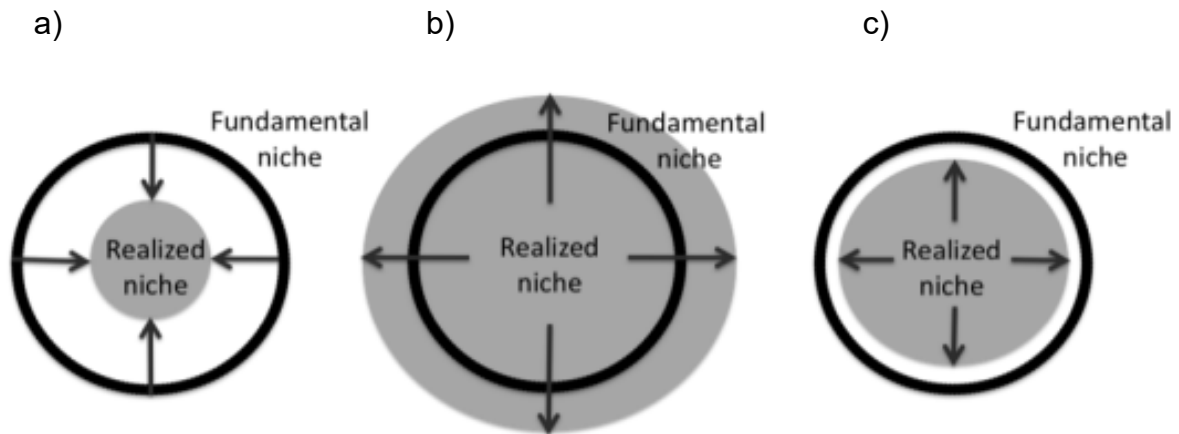


Obr. 1: Dvourozměrná fundamentální nika s několika lokálními realizovanými nikami (převzato: Marrone, Fontaneto, Naselli-Flores (2022))

Abiotické faktory jsou v rámci fundamentální niky konstantní a biotické faktory bývají vyloučeny. Pokud si však vezmeme niku realizovanou, pak musíme brát v potaz i biotické faktory a interakce s prostředím (McGill et al. 2006), jelikož může docházet k výkyvům. Právě tento rozdíl mezi fundamentální a realizovanou nikou je důvod, proč se od sebe může jejich projekce značně lišit (Grüner et al. 2011).

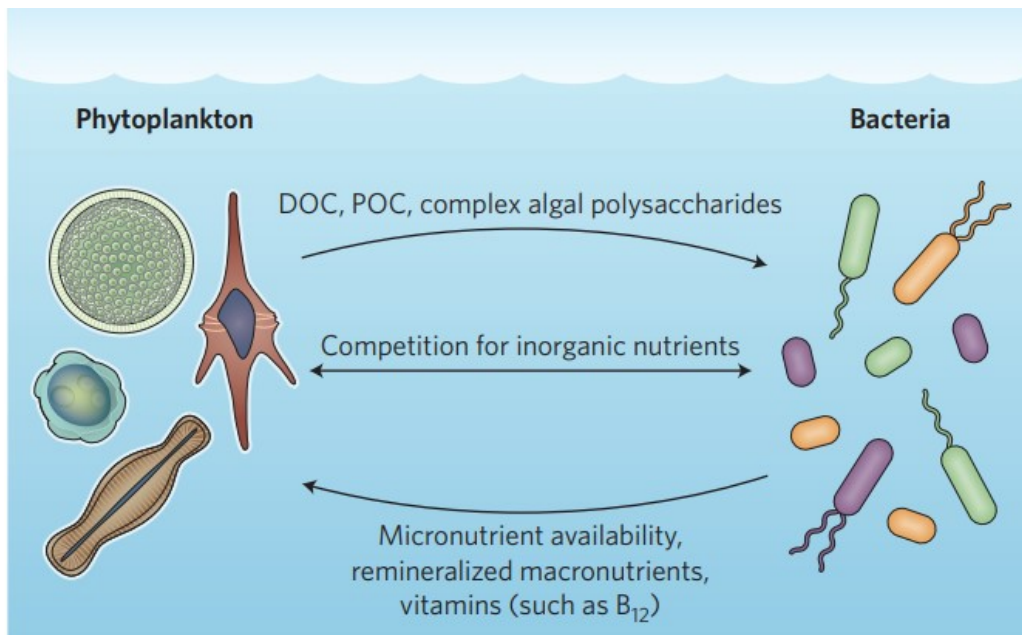
Vliv negativních interakcí (př. konkurence) při utváření společenstev je v ekologii středem zájmu několik desetiletí (Janzen 1970), zatímco interakce pozitivní byly donedávna opomíjeny (Callaway et al. 2002). Negativní interakce zapříčiňují, že je realizovaná nika vždy menší než nika fundamentální. Avšak studie v posledním desetiletí ukazují na to, že důležitou roli hrají i pozitivní interakce, a tak došlo k přehodnocení konceptu niky. Několik vědců navrhlo, že díky pozitivním interakcím může dojít k tomu, že fundamentální nika druhu bude menší než ta realizovaná (Obr. 2). Článek Rodrigueze Cabala 2012 to však vyvrací a říká, že pozitivní interakce

mohou pouze neutralizovat vliv negativních interakcí a realizovaná nika nemůže být nikdy větší než nika fundamentální.



Obr. 2: a) původní myšlenka, kdy je realizovaná nika díky negativním interakcím menší než nika fundamentální, b) názor několika vědců (př. (Bruno, Stachowicz, Bertness 2003), že nika fundamentální může být vlivem pozitivních interakcí menší než nika realizovaná, c) názor vědců př. (Rodriguez-Cabal, Barrios-Garcia, Nuñez (2012)), že pozitivní interakce pouze neutralizují vliv negativních interakcí (převzato: Rodriguez-Cabal, Barrios-Garcia, Nuñez (2012)).

Pozitivní interakce se jeví tak, že jeden druh zvyšuje šance na přežití druhého druhu (Choler, Michalet, Callaway 2001). Jako příklad pozitivní interakce lze použít vztah mezi bakteriemi a fytoplanktonem (Obr. 3). Může se jednat o mutualismus, komensalismus či dokonce kompetice. Interakce těchto dvou skupin mohou být od vzájemné výměny zdrojů potřebných pro růst (například živin a vitaminů) až po soupeření o limitující anorganické živiny. Tato interakce ovlivňuje koloběh živin, uhlíku, produkci biomasy a projevuje se i v případě vlivu toku chemických látek mezi oceánem a atmosférou. Příkladem mikroskopických řas, které se na této interakci podílejí jsou např. obrněnky či rozsivky (Seymour et al. 2017)



Obr. 3: Pozitivní interakce mezi fytoplanktonem a bakteriemi (převzato: Seymour et al. (2017)).

2.2 Specialisté a generalisté

Specializované druhy jsou ty, které se v přírodě odlišují malou tolerancí k podmínkám prostředí a omezují se na určitá stanoviště, na která se skvěle adaptují. Generalistické druhy mají naopak velikou toleranci k podmínkám prostředí a daří se jim téměř na všech stanovištích. Obecně se uvažuje o tom, že specializované druhy mohou oproti generalistickým druhům dosahovat lepších výsledků, pokud mají k dispozici své optimální podmínky pro život (Levins 1968). Díky tomu by mohla nastat situace, kdy specializované druhy vytlačí z území, kde mají optimální podmínky, generalisty (MacArthur, Levins 1964). Ale přesně naopak v dnešní době ubývá specialistů na úkor generalistů kvůli ztrátě podmínek stanovišť (Warren et al. 2001), což vede k homogenizaci (Olden et al. 2004). Koexistence generalistů a specialistů vyvolává rozpory. Objevují se dva pohledy na jejich koexistenci. První pohled naznačuje, že specialisté ve svých optimálních podmínkách fungují lépe a jsou schopni konkurovat generalistům, což by mohlo vést k dominanci specialistů (Berenbaum 1996). Druhý pohled však naznačuje, že citlivost vůči fragmentaci stanovišť specialistů povede

k jejich globálnímu úbytku (Tilman 1994). Budoucnost přinese veliké změny klimatu, což povede k velkým proměnám ekosystémů, a právě klima má vliv na různá společenstva fytoplanktonu (Behrenfeld et al. 2006). Dá se tedy předpokládat, že v následujícím století dojde k proměně ledové pokrývky oceánů a zároveň nastanou teplotní i srážkové změny (Meehl et al. 2007), což zapříčiní změnu podmínek pro zmíněný fytoplankton, a tudíž i ovlivní primární produkci (Sarmiento, Slater, Barber 2004). Vzhledem k tomu, že dochází k razantnímu snižování množství ozonu v atmosféře, mění se ve vrchní části vodního sloupce oceánů také množství UV-B (Beardall, Raven 2004). Dále dochází k eutrofizaci, znečištění pobřežních oblastí (Ryther, Dunstan 1971) a nadměrnému rybolovu (Myers, Worm 2003), což vede ke změně struktur společenstev fytoplanktonu, dynamiky potravní sítě oceánů a biogeochemickému koloběhu uhlíku a prvků, které omezují růst a reprodukci organismu nebo populace (Beardall, Raven 2004). V mořských biotopech jsou hlavními limitujícími prvky železo a křemík (Sabine et al. 2014), přičemž křemík je limitující převážně pro rozsivky.

V současném mořském fytoplanktonu jsou pro export uhlíku nejdůležitějšími skupinami rozsivky, obrněnky a Haptofyta (zejména kokolitky) (Falkowski et al. 2004). Tyto organismy jsou dohromady se sinicemi zodpovědné za téměř 50 % globální fotosyntézy a v důsledku toho jsou důležitými regulátory globálních toků uhlíku a kyslíku (Seymour et al. 2017).

Rosivky

Nejdiverzifikovanější skupinou autotrofních řas jsou rozsivky. Vyskytují se ve slaných, sladkých i brakických vodách na celém světě. Velkou část mořského fytoplanktonu zaplňují právě rozsivky a podílí se zhruba na 20 % celosvětové fixace uhlíku v rámci fotosyntézy. Většina druhů rozsivek je bentická (Mann, Crawford, Round 2017). Rosivky se na planetě Zemi objevily již zhruba před 200 miliony let. Jedná se o jediné organismy, které jsou schopné fotosyntézy a zároveň mají přeměněné buněčné stěny na vnější schránky z oxidu křemičitého (Behrenfeld et al. 2021). Výzkum Pithera a Aarssena (2005) se zabývá specializací rozsivek vůči pH a říká, že pH specialisté v rámci sladkovodních rozsivek nepřevažují nad generalisty. Výsledek

jejich práce naznačuje, že analýza niky na úrovni druhů má velmi nízkou míru specializace. I přesto, že se dlouhou dobu vědci z řad ekologů, a především tropických ekologů domnívali, že je specializace u rostlinných druhů běžná, článek (Pither, Aarssen 2005) to vyvrací.

Obrněnky

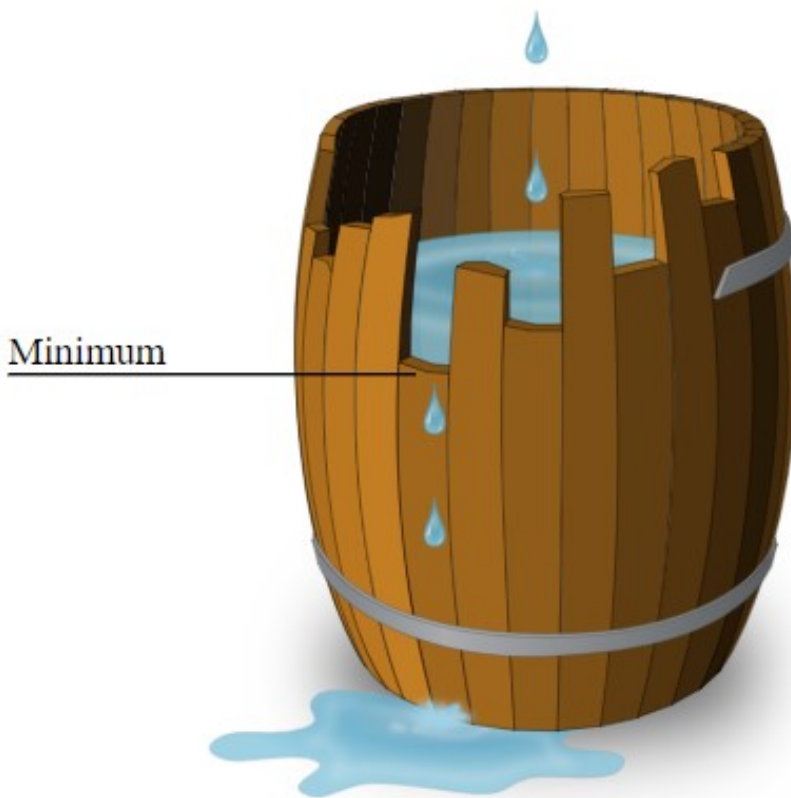
Obrněnky jsou organismy vyskytující se, v určitém množství, téměř ve všech vodních prostředích (sladká voda, sníh a slaná voda) (Archibald et al. 2017). Velká část obrněnek je fotosyntetizujících, mohou však být i heterotrofní, mixotrofní a parazitické (Schnepf, Elbrächter 1992). Tyto organismy jsou po rozsivkách považovány za druhé nejdůležitější primární producenty v rámci mořského planktonu a jsou v symbiotickém vztahu s organismy, které stojí za tvorbou korálových útesů (Archibald et al. 2017).

Haptofyta

Haptofyta jsou převážně fototrofní organismy rozšířené v mořích v podobě planktonu. Většina rodů má své mořské planktonní zástupce. Jedná se o významné účastníky globálního cyklu uhličitánů díky fotosyntéze a kalcifikaci (Robert 2008). V rámci Haptofyt musíme brát v úvahu různá stadia životního cyklu (haploidní a diploidní) a vnitrodruhovou variabilitu. Dochází totiž k morfologickým změnám a může, ale i nemusí docházet ke kalcifikaci, což znamená, že se může lišit i jejich citlivost na okyselování oceánů (Archibald et al. 2017). Při srážení CaCO_3 se při kalcifikaci uvolňuje CO_2 . Do budoucna se předpokládá, že nárůst emisí CO_2 by mohl do 80 let stoupnout až na téměř dvojnásobek dnešních emisí, tudíž až na více, než 750 μatm . V rámci kmene *Emiliana huxleyi* se očekává negativní, nebo žádný dopad při hodnotách CO_2 očekávaných pro konec století (Langer et al. 2009). Článek (Hoppe, Langer, Rost 2011) očekává, že kalcifikace kmene *E. huxleyi* bude kvůli okyselování oceánů nižší.

2. 3 Liebigův zákon minima

Za zmínění pak stojí i Liebigův zákon minima (Obr. 4), který byl původně aplikován na cévnaté rostliny Justusem von Liebigem a podpořen mnoha experimenty. Tento zákon říká, že růst je řízen nejvzácnějším zdrojem (limitujícím faktorem) (Gorban et al. 2011). Tento zákon by se dal aplikovat na protista, jelikož např. fytoplankton je velice citlivý na koncentraci železa, což by byl onen limitující faktor. Liebigův barel ukazuje (Obr. 4), že stejně jako barel na obrázku je kapacitně limitován nejkratším prknem, rostliny jsou omezeny množstvím živin. Pokud množství nějaké živiny klesne pod limitující hranici, je to neslučitelné se životem rostliny.



Obr. 4: Liebigův barel – zákon minima (převzato z: Wikipedia (2013)).

Dříve bylo myšleno, že jsou mikroorganismy všudypřítomné, díky Beckingově hypotéze, že „vše je všude a prostředí si vybírá“ (De Wit, Bouvier 2006), ale ukázalo se, že některé protistní taxony mají omezenou možnost šíření (Foissner 2006). Schopnosti velkého množství řas se rozptýlit jsou důvodem jejich všudypřítomnosti (Bramburger et al. 2020).

3 Metody měření šíře niky

3.1 Pokročilé metody měření šíře niky

Metoda MaxEnt je odvozena od maximalizace entropie, která bývá prováděna při odhadu funkčních vztahů. Jedná se o statistickou techniku využívající přítomnost druhu a údaje o prostředí. Pravděpodobnost výskytu druhu se vyjadřuje pomocí Bayesovy věty. V článku Irwina 2012 touto metodou zkoumali niku mořských druhů, převážně obrněnek a rozsivek (Irwin, Nelles, Finkel 2012).

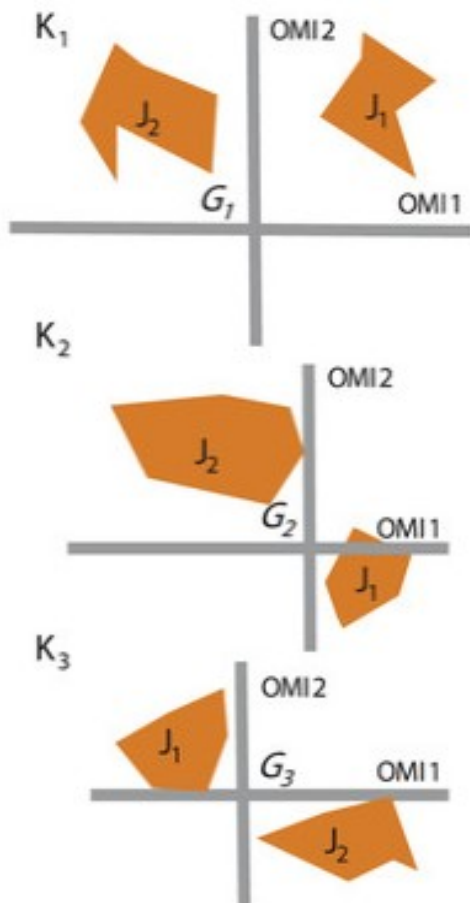
Pokud známe popis realizované niky, jsme schopni sledovat variabilitu ve funkčních skupinách fytoplanktonu. Velmi důležité by mohly být pravděpodobnostní modely, které jsou využívány při vzniku statistických modelů budoucího klimatu a rozložení taxonů fytoplanktonu (Irwin, Nelles, Finkel 2012).

3.2 Metody měření šíře niky zaměřené na fitness

Většina metod se zabývá početností, avšak existuje metoda nazývaná ONE (Optimal Niche Estimate). Rekonstrukce druhově specifické niky probíhá tak, že se odstraní exponenciální fáze růstu. Původně byla nika definována jako n-rozměrný hyperprostor, ve kterém druh existuje neomezenou dobu. Nastane-li však situace, kdy se podmínky začnou rychle měnit, je těžké odhadnout, zda se jedná o podmínky neomezené existence nebo ty, které vedou k vymírání (Grüner et al. 2011).

3. 3 Kvantitativní metody měření šíře niky

Existují různé statistické metody pro popis nik druhů. Mezi nejrozšířenější patří kvantifikace šíře niky skrze index proporcionální podobnosti (Feinsinger, Spears, Poole 1981), či určení vztahů mezi organismem a prostředím pomocí ordinační metody (Ter Braak 1986). Z nových metod stojí za zmínění ta, jež měří vzdálenost mezi průměrnými podmínkami stanoviště dané oblasti či období odběru vzorků a určitého druhu. Této metodě se říká analýza odlehlého průměrného indexu (outlying mean index, OMI) (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000) (Obr. 5). Jedná se o ordinační techniku, která má za úkol explicitně zohledňovat ekologickou niku druhu v rámci společenstva (Dolédec, Chessel, Gimaret-Carpentier 2000). Při této analýze závisí pozice druhu na odchylce niky od ideálního teoretického druhu, který je rovnoměrně rozložený. Tento druh by byl všudypřítomný. Při této



metodě jsou získány informace ohledně šíře niky druhu a toleranci. Generalistické druhy by pak díky této metodě dosahovaly vysoké tolerance, zatímco specialisté mají nižší toleranci vzhledem k omezenému spektru podmínek (Fariñas et al. 2015).

Jako příklad si můžeme ukázat obrázek převzatý od (Karasiewicz, Dolédec, Lefebvre 2017) kde vidíme dva druhy jako j₁ a j₂ a oblasti vzorkování K₁, K₂, K₃. Pro každý soubor se provede jedna samostatná analýza OMI a vytvoří se tak pro každou analýzu nový gradient prostředí. Každý soubor má dále nové počátky G₁, G₂, G₃, které odpovídají průměrným podmínkám prostředí.

Obr. 5: OMI analýza dvou druhů ve 3 podskupinách (převzato: Karasiewicz, Dolédec, Lefebvre (2017)).

4 Proměny faktorů působících na fytoplankton v rámci klimatických změn

Tato kapitola se v rámci fytoplanktonu zaměří na vliv hlavních aspektů jako pH, množství dostupných živin, teploty a salinity. Vědci se zaměřují převážně na omezené „resource niches“, jež vychází z rozsahu konzumovaných potravních složek (Vázquez, Stevens 2004) či „habitat niches“, které berou v potaz proměnlivost velikosti populací v rámci jednoho či dvou limitujících faktorů prostředí (Chase, Leibold 2003). Je obtížné změřit najednou všechny požadavky jednoho druhu na jeho niku, proto se ekologové zaměřují pouze na jeden, či velmi málo znaků. Tyto znaky jsou většinou právě ony limitující faktory. Avšak kvůli tomu dochází velmi často k zanedbání nelimitujících ekologických rozdílů v rámci taxonů (Bramburger et al. 2020). Jedním z hlavních řídících faktorů v oceánu jsou živiny. Jedná se především o uhlík, dusík, fosfor, křemík, stopové kovy (železo) a vitaminy (Vaulot 2001). Hlavním limitujícím faktorem růstu v některých pobřežních oblastech je koncentrace železa (Hutchins, Bruland 1998).

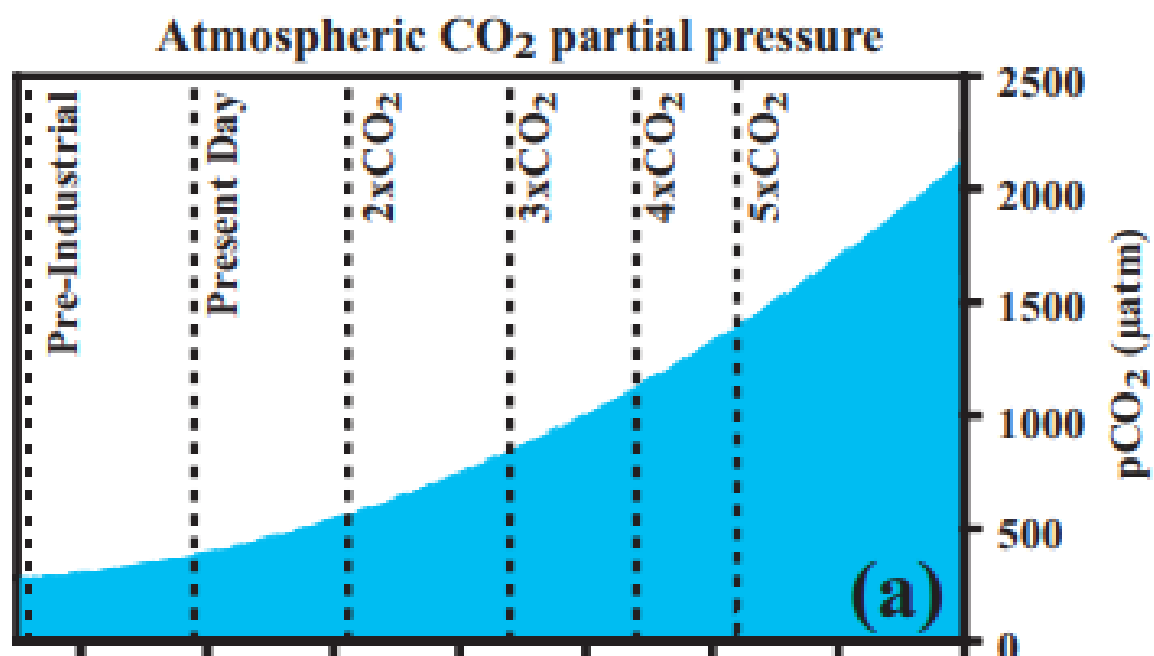
4.1 pH

Jedním z velice významných faktorů vodního prostředí je pH, které se dá regulovat díky karbonátové rovnováze. Existuje mnoho procesů, které ovlivňují pH vody a těmi nejdůležitějšími jsou biologické procesy, jako dýchání a fotosyntéza, jež hrají roli především v sezónních změnách v pH dané vody. Rychlost růstu protist ve vodním prostředí je závislá na gradientu pH. Změny pH ji ovlivňují v negativním slova smyslu. Na pH sladkých vod má dále vliv i druh horniny v povodí (Weisse, Stadler 2006).

Rozsivky, které mají pevné buněčné stěny, jsou využívány k dedukci změn pH. Oproti tomu na prvky nebyl dlouhou dobu brán zřetel i přesto, že jsou schopni převládat ve vodách s nízkým pH (Packroff 2000). Společenstva bývají ovlivněna i teplotou, množstvím živin a predátory (Fenchel 2013). Vliv pH na otázku výskytu a konkurenceschopnosti planktonu není moc dobře znám, jelikož denní a roční rozdíly pH jsou minimální oproti př. teplotě (Weisse, Stadler 2006). Některé rody planktonních

protist byly podrobeny výzkumu v oblasti schopnosti adaptace při změnách pH (Knitt, Herschlag 1996). V Chile se vyskytuje druh *E. huxleyi*, který žije v zálivu, kde je trvale nízké pH a tudíž je pravděpodobné, že tento druh bude schopný přizpůsobit se změnám pH v budoucnu (Mann, Crawford, Round 2017).

Na pH povrchové vody moří a oceánů má vliv množství CO_2 . Pokud se zvýší množství CO_2 v oceánech (Obr.6), pak dojde ke snížení pH. Tab.1 uvádí, jak množství CO_2 může ovlivnit pH oceánů. Seznamuje nás s proměnou pH oceánů v závislosti na zvyšující se koncentraci CO_2 . Z dat v tabulce se tudíž očekává, že by při zvyšování koncentrace CO_2 hladina pH měla klesat, tudíž by se vody okyselovaly. Stav snížení pH je mnohem výraznější v případě ztrojnásobení koncentrace CO_2 než při přechodu z doby ledové do interglaciálu. Při tomto jevu, kdy dochází ke snižování pH na základě zvyšování koncentrace CO_2 , se často používá výraz „okyselování oceánů“, avšak o okyselování se vlastně nejedná. Článek Kleypase et al. 2005 říká, že se neočekává, že by pH oceánských vod kleslo pod 7,0, z čehož vyplývá, že pokud bude pH klesat podle prognóz, oceány nebudou kyselé, ale pouze méně zásadité (Kleypas et al. 2005).



Obr. 6: Parciální tlak CO_2 v atmosféře (převzato: Kleypas et al. (2005)).

4. 2 Teplota a živiny

Velmi důležitými abiotickými faktory jsou teplota (Sunagawa et al. 2015) a živiny (Redfield 1958). Teplota může regulovat růst a buněčný metabolismus fytoplanktonu (Eppley 1972) a živiny ovlivňují biomasu díky poskytnutí prvků potřebných na vznik buněčných struktur (Sterner, Elser 2017), zároveň posilují fotosyntézu (Morel, Price 2003). Tyto dva faktory jsou schopny působit jako selekční tlak na diverzitu společenstev a zároveň koncentrace živin formuje distribuci velikostí (Litchman et al. 2010). Teplota pak může určovat druhovou sukcesi (Anderson, Ryneerson 2020), což je ekologický termín, pro vývoj a změnu ve složení určitého společenstva v ekosystému (Begon, Harper, Townsend 1999). V rámci klimatických změn dochází v závislosti na koncentraci CO₂ ke změnám teploty oceánských vod. Tab.1 ukazuje proměnu teploty povrchu vody oceánů od glaciálního období po současnost a dále v posledních dvou sloupcích předpovídá, jak se bude měnit teplota v případě, že hladina CO₂ stoupne na dvojnásobek či dokonce trojnásobek současného množství. V závislosti na tabulce se tudíž očekává, že teplota by při zvyšování koncentrace CO₂ nadále rostla, a to až o 3 °C oproti dnešním hodnotám.

Parametr	Jednotka	Glaciál	Před prům. revolucí	Současnost	Dvojnásobek CO ₂	Trojnásobek CO ₂
Teplota	°C	15,7	19	19,7	20,7	22,7
Celkové pH		8,32	8,16	8,05	7,91	7,76

Tab. 1: Proměny teploty a pH povrchu mořské vody v čase (podle: Kleypas et al. (2005)).

4.3 Salinita

Mořské fytoplanktonní druhy mají velikou toleranci vůči salinitě. Pobřežní oblasti bývají euryhalinní (jelikož salinita na otevřeném moři či oceánu podléhá výkyvům méně, než vody na pobřeží a v ústí řek). Druhy žijící na pobřeží však vykazují také velikou toleranci vůči salinitě (Brand 1984). (Brown et al. 2006) se zabývali porovnáním rozšíření druhů rodu *Karenia* (obrněnky) s rychlostí růstu při různých salinitách. Rod *Karenia* odebíraný ze slané prostředí vykazoval nejnižší hranici tolerance vůči salinitě (Brown et al. 2006). Existují mořské rozsivky, které mají vůči salinitě vysokou toleranci a jsou schopné žít a růst i při hodnotách blízkých sladké vodě. Naopak se najdou i druhy, které snášejí hypersalinní podmínky. Obecně se však dá říct, že s rostoucí mírou salinity klesá množství druhů (Ehrlich 1975).

5 Závěr

Tato práce přibližuje ekologickou stránku fytoplanktonních společenstev a dopad klimatických změn. Fytoplankton mikroskopických rozměrů je ideálním modelovým organismem ke studiu ekologie hned z mnoha důvodů jako např. velikost, snadná manipulovatelnost a dostupnost. Fytoplanktonní společenstva mají vliv na koloběh prvků a jsou zodpovědná za zhruba 50% primární produkce celé planety Země. Práce představuje koncept ekologické niky a rozšiřuje povědomí o fundamentální a realizované nize. Vyskytuje se zde i rozdělení organismů na generalisty a specialisty. Jelikož se podmínky prostředí neustále modifikují, je velmi složité předpovědět, jak spolu budou generalisté a specialisté koexistovat.

Práce zahrnuje i stručný popis některých často využívaných metod v rámci měření šíře niky fytoplanktonu. Nejčastěji se však v pracích zmiňuje metoda OMI, což je ordinační technika, která má za úkol explicitně zohledňovat ekologickou niku druhu v rámci společenstva. Je velice složité určit, jak se v rámci klimatických změn budou fytoplanktonní společenstva a jejich niky proměňovat v čase, jelikož, co se týče proměn klimatu, stále se jedná pouze o předpovědi. Nejčastějšími skupinami fotoautotrofního mořského planktonu využívanými ve výzkumu vlivu klimatických změn jsou Haptofyta, obrněnky a rozsivky. Studium klimatických změn a proměn fytoplanktonních společenstev a niky obecně je dle mého názoru oblast, která si zaslouží pozornost a biologický svět by se k ní neměl obracet zády.

6 Seznam literatury

ANDERSON, S. I. a RYNEARSON, T. A., 2020. Variability approaching the thermal limits can drive diatom community dynamics. *Limnology and Oceanography*. 2020. Vol. 65, no. 9, pp. 1961–1973.

ARCHIBALD, J. M., SIMPSON, A. GB, SLAMOVITS, C. H., MARGULIS, L., MELKONIAN, M., CHAPMAN, D. J. a CORLISS, J. O., 2017. *Handbook of the protists*. Springer.

BEARDALL, J. a RAVEN, J. A., 2004. The potential effects of global climate change on microalgal photosynthesis, growth and ecology. *Phycologia*. 2004. Vol. 43, no. 1, pp. 26–40.

BEGON, M., HARPER, J. L. a TOWNSEND, C. R., 1999. *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého.

BEHRENFELD, M. J., HALSEY, K. H., BOSS, E., KARP-BOSS, L., MILLIGAN, A. J. a PEERS, G., 2021. Thoughts on the evolution and ecological niche of diatoms. *Ecological Monographs*. 2021. Vol. 91, no. 3, pp. e01457.

BEHRENFELD, M. J., O'MALLEY, R. T., SIEGEL, D. A., MCCLAIN, Ch. R., SARMIENTO, J. L., FELDMAN, G. C., MILLIGAN, A. J., FALKOWSKI, P. G., LETELIER, R. M. a BOSS, E. S., 2006. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature*. 2006. Vol. 444, no. 7120, pp. 752–755.

BERENBAUM, M. R., 1996. Introduction to the symposium: on the evolution of specialization. *The American Naturalist*. 1996. Vol. 148, pp. S78–S83.

BRAMBURGER, A. J., HAMILTON, P. B., HAFFNER, G. D. a HEHANUSSA, P. E., 2020. Variable niche breadth in benthic diatoms: Implications of ecological specialization and generalization for community structure. *Journal of Great Lakes Research*. 2020. Vol. 46, no. 5, pp. 1131–1139.

BRAND, L. E., 1984. The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1984. Vol. 18, no. 5, pp. 543–556.

BROWN, A. F. M., DORTCH, Q., VAN DOLAH, F. M., LEIGHFIELD, Tod A., MORRISON, W., THESSSEN, A. E., STEIDINGER, K., RICHARDSON, B., MONCREIFF, C. A. a PENNOCK, J. R., 2006. Effect of salinity on the distribution, growth, and toxicity of *Karenia* spp. *Harmful Algae*. 2006. Vol. 5, no. 2, pp. 199–212.

BRUNO, J. F., STACHOWICZ, J. J. a BERTNESS, M. D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*. 2003. Vol. 18, no. 3, pp. 119–125.

CALLAWAY, R. M., 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer.

CALLAWAY, R. M., BROOKER, R. W., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, Ch. J., MICHALET, R., PAOLINI, L., PUGNAIRE, F. I., NEWINGHAM, B. a ASCHEHOUG, E. T., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. 2002. Vol. 417, no. 6891, pp. 844–848.

DE WIT, R. a BOUVIER, T., 2006. Everything is everywhere, but, the environment selects'; what did Baas Becking and Beijerinck really say? *Environmental Microbiology*. 2006. Vol. 8, no. 4, pp. 755–758.

DEVICTOR, V., CLAVEL, J., JULLIARD, R., LAVERGNE, S., MOUILLOT, D., THUILLER, W., VENAIL, P., VILLEGGER, S. a MOUQUET, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*. 2010. Vol. 47, no. 1, pp. 15–25.

DOLÉDEC, S., CHESSEL, D. a GIMARET-CARPENTIER, C., 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*. 2000. Vol. 81, no. 10, pp. 2914–2927.

EHRlich, A., 1975. The diatoms from the surface sediments of the bardawil lagoon (northern sinai)-paleoecological significance. . 1975.

EPPLEY, R. W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.* 1972. Vol. 70, no. 4, pp. 1063–1085.

- FALKOWSKI, P. G., KATZ, M. E., KNOLL, A. H., QUIGG, A., RAVEN, J. A., SCHOFIELD, O. a TAYLOR, F. J. R., 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*. 2004. Vol. 305, no. 5682, pp. 354–360.
- FARIÑAS, T. H., BACHER, C., SOUDANT, D., BELIN, C. a BARILLÉ, L., 2015. Assessing phytoplankton realized niches using a French national phytoplankton monitoring network. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2015. Vol. 159, pp. 15–27.
- FEINSINGER, P., SPEARS, E. E. a POOLE, R. W., 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*. 1981. Vol. 62, no. 1, pp. 27–32.
- FENCHEL, T., 2013. *Ecology of Protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists*. Springer-Verlag.
- FOISSNER, W., 2006. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists. *Acta Protozoologica*. 2006. Vol. 45, no. 2, pp. 111–136.
- GASTON, K. J., BLACKBURN, T. M. a LAWTON, J. H., 1997. Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*. 1997. pp. 579–601.
- GORBAN, A. N., POKIDYSHEVA, L. I., SMIRNOVA, E. V. a TYUKINA, T. A., 2011. Law of the Minimum Paradoxes. *Bulletin of Mathematical Biology*. září 2011. Vol. 73, no. 9, pp. 2013–2044. DOI 10.1007/s11538-010-9597-1.
- GRÜNER, N., GEBÜHR, Ch., BOERSMA, M., FEUDEL, U., WILTSHIRE, K. H. a FREUND, J. A., 2011. Reconstructing the realized niche of phytoplankton species from environmental data: fitness versus abundance approach. *Limnology and Oceanography: Methods*. 2011. Vol. 9, no. 10, pp. 432–442.
- HARCOURT, A. H., COPPETO, S. A. a PARKS, S. A., 2002. Rarity, specialization and extinction in primates. *Journal of Biogeography*. 2002. Vol. 29, no. 4, pp. 445–456.
- HOPPE, C. J. M., LANGER, G. a ROST, B., 2011. *Emiliana huxleyi* shows identical responses to elevated pCO₂ in TA and DIC manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2011. Vol. 406, no. 1–2, pp. 54–62.

- HUTCHINS, D. A. a BRULAND, K. W., 1998. Iron-limited diatom growth and Si: N uptake ratios in a coastal upwelling regime. *Nature*. 1998. Vol. 393, no. 6685, pp. 561–564.
- CHASE, J. M. a LEIBOLD, M. A., 2003. *Ecological niches: interspecific interactions*. . 2003. The University of Chicago Press, Chicago.
- CHOLER, P., MICHALET, R. a CALLAWAY, R. M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*. 2001. Vol. 82, no. 12, pp. 3295–3308.
- IRWIN, A. J., NELLES, A. M. a FINKEL, Z. V., 2012. Phytoplankton niches estimated from field data. *Limnology and Oceanography*. 2012. Vol. 57, no. 3, pp. 787–797.
- JANZEN, D. H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*. 1970. Vol. 104, no. 940, pp. 501–528.
- JOHNSON, M. W., 1957. Plankton. *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*. 1957. Vol. 1, pp. 443–460.
- KARASIEWICZ, S., DOLÉDEC, S. a LEFEBVRE, S., 2017. Within outlying mean indexes: refining the OMI analysis for the realized niche decomposition. *PeerJ*. 2017. Vol. 5, pp. e3364.
- KASSEN, R., 2002. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*. 2002. Vol. 15, no. 2, pp. 173–190.
- KLEYPAS, J. A., FEELY, R. A., FABRY, V. J., LANGDON, Ch., SABINE, Ch. L. a ROBBINS, L. L., 2005. Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: a guide for future research. In: *Report of a Workshop Held*. Citeseer. 2005. pp. 20.
- KNITT, D. S. a HERSCHLAG, D., 1996. pH dependencies of the Tetrahymena ribozyme reveal an unconventional origin of an apparent p K a. *Biochemistry*. 1996. Vol. 35, no. 5, pp. 1560–1570.

LAKEMAN, M. B., VON DASSOW, P. a CATTOLICO, R. A., 2009. The strain concept in phytoplankton ecology. *Harmful Algae*. 2009. Vol. 8, no. 5, pp. 746–758.

LANGER, G., NEHRKE, G., PROBERT, I., LY, J. a ZIVERI, P., 2009. Strain-specific responses of *Emiliana huxleyi* to changing seawater carbonate chemistry. *Biogeosciences*. 2009. Vol. 6, no. 11, pp. 2637–2646.

LEVINS, R., 1968. *Evolution in changing environments* Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 1968.

LITCHMAN, E., DE TEZANOS PINTO, P., KLAUSMEIER, Ch. A., THOMAS, M. K. a YOSHIYAMA, K., 2010. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Fifty Years after the “Homage to Santa Rosalia”: Old and New Paradigms on Biodiversity in Aquatic Ecosystems*. 2010. pp. 15–28.

LITCHMAN, E. a KLAUSMEIER, Ch. A., 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 2008. pp. 615–639.

MACARTHUR, R. a LEVINS, R., 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1964. Vol. 51, no. 6, pp. 1207–1210.

MANN, D. G., CRAWFORD, R. M. a ROUND, F. E., 2017. Journal: Handbook of the Protists, 2017, p. 205-266. *Journal: Handbook of the Protists*. 2017. pp. 205–266.

MARRONE, F., FONTANETO, D. a NASELLI-FLORES, L., 2022. Cryptic diversity, niche displacement and our poor understanding of taxonomy and ecology of aquatic microorganisms. *Hydrobiologia*. 2022. pp. 1–16.

MCGILL, B. J., ENQUIST, B. J., WEIHER, E. a WESTOBY, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 2006. Vol. 21, no. 4, pp. 178–185.

MEEHL, G. A., STOCKER, T. F., COLLINS, W. D., FRIEDLINGSTEIN, P., GAYE, A. T., GREGORY, J. M., KITO, A., KNUTTI, R., MURPHY, J. M. a NODA, A., 2007. Global climate projections. Chapter 10. . 2007.

- MITRA, A., FLYNN, K. J., TILLMANN, U., RAVEN, J. A., CARON, D., STOECKER, D. K., NOT, F., HANSEN, P. J., HALLEGRAEFF, G. a SANDERS, R., 2016. Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition: incorporation of diverse mixotrophic strategies. *Protist*. 2016. Vol. 167, no. 2, pp. 106–120.
- MOREL, F. M. M. a PRICE, N. M., 2003. The biogeochemical cycles of trace metals in the oceans. *Science*. 2003. Vol. 300, no. 5621, pp. 944–947.
- MYERS, R. A. a WORM, B., 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*. 2003. Vol. 423, no. 6937, pp. 280–283.
- NEI, M., MARUYAMA, T. a CHAKRABORTY, R., 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*. 1975. pp. 1–10.
- OLDEN, J. D., POFF, N. L., DOUGLAS, M. R., DOUGLAS, M. E. a FAUSCH, K. D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*. 2004. Vol. 19, no. 1, pp. 18–24.
- PACKROFF, G., 2000. Protozooplankton in acidic mining lakes with special respect to ciliates. *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 433, no. 1, pp. 157–166.
- PITHER, J. a AARSSSEN, L. W., 2005. Environmental specialists: their prevalence and their influence on community-similarity analyses. *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8, no. 3, pp. 261–271.
- POCHEVILLE, A., 2015. The ecological niche: history and recent controversies. In: *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*. Springer. pp. 547–586.
- REDFIELD, A. C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*. 1958. Vol. 46, no. 3, pp. 230A–221.
- REYNOLDS, C. S., 2006. *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.
- ROBERT, Ch. M., 2008. Chapter Eleven Biogenic Sediments. *Developments in Marine Geology*. 2008. Vol. 3, pp. 365–413.

- RODRIGUEZ-CABAL, M. A., BARRIOS-GARCIA, M. N. a NUÑEZ, M. A., 2012. Positive interactions in ecology: filling the fundamental niche. *Ideas in Ecology and Evolution*. 2012. Vol. 5.
- RYTHER, J. H. a DUNSTAN, W. M., 1971. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*. 1971. Vol. 171, no. 3975, pp. 1008–1013.
- SABINE, Ch. L., HEIMANN, M., ARTAXO, P., BAKKER, D. CE, CHEN, Chen-Tung Arthur, FIELD, Ch. B., GRUBER, N., LE QUÉRÉ, C., PRINN, R. G. a RICHEY, J. E., 2014. Global carbon cycle. *Encyclopedia of Life Sciences*. 2014.
- SARMIENTO, J. L., SLATER, R. a BARBER, R., 2004. *Response of ocean ecosystems to climate warming, Glob. Biogeochem. Cy.*, 18. . 2004.
- SEYMOUR, J. R., AMIN, S. A., RAINA, J.-B. a STOCKER, R., 2017. Zooming in on the phycosphere: the ecological interface for phytoplankton–bacteria relationships. *Nature Microbiology*. 2017. Vol. 2, no. 7, pp. 1–12.
- SCHNEPF, E. a ELBRÄCHTER, M., 1992. Nutritional strategies in dinoflagellates: a review with emphasis on cell biological aspects. *European journal of protistology*. 1992. Vol. 28, no. 1, pp. 3–24.
- STERNER, R. W. a ELSER, J. J., 2017. Ecological stoichiometry. In: *Ecological Stoichiometry*. Princeton university press.
- SUNAGAWA, S., COELHO, L. P., CHAFFRON, S., KULTIMA, J. R., LABADIE, K., SALAZAR, G., DJAHANSCHIRI, B., ZELLER, G., MENDE, D. R. a ALBERTI, A., 2015. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science*. 2015. Vol. 348, no. 6237, pp. 1261359.
- TER BRAAK, C. JF, 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 1986. Vol. 67, no. 5, pp. 1167–1179.
- TILMAN, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*. 1994. Vol. 75, no. 1, pp. 2–16.
- VAULOT, D., 2001. Phytoplankton. e *LS*. 2001.

VÁZQUEZ, D. P. a STEVENS, R. D., 2004. The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. *The American Naturalist*. 2004. Vol. 164, no. 1, pp. E1–E19.

VOGT, J. C., OLEFELD, J. L., BOCK, Ch., BOENIGK, J. a ALBACH, D. C., 2021. Patterns of protist distribution and diversification in alpine lakes across Europe. *MicrobiologyOpen*. 2021. Vol. 10, no. 4, pp. e1216.

WARREN, M. S., HILL, J. K., THOMAS, J. A., ASHER, J., FOX, R., HUNTLEY, B., ROY, D. B., TELFER, M. G., JEFFCOATE, S. a HARDING, P., 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*. 2001. Vol. 414, no. 6859, pp. 65–69.

WEISSE, T. a STADLER, P., 2006. Effect of pH on growth, cell volume, and production of freshwater ciliates, and implications for their distribution. *Limnology and Oceanography*. 2006. Vol. 51, no. 4, pp. 1708–1715.