

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Adléta Černá

Význam prioritního efektu na vývoj rozsivkových společenstev

The importance of the priority effect on the development of diatom communities

Bakalářská práce

Školitel Mgr. Jana Kulichová, Ph.D.

Praha, 2024

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

Podpis:

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala především své školitelce Mgr. Janě Kulichové Ph.D. za velkou trpělivost, ochotu a podporu.

Abstrakt:

V ekologii se prioritním efektem rozumí vliv historie při formování společenstev, kdy pořadí a načasování příchodu druhů je kritickým faktorem ekologické dynamiky ovlivňující strukturu a funkci společenstva. Prioritní efekt může být pro druhy jak inhibiční, tak pozitivní. K inhibici dochází, když druh, který se na lokalitě objeví mezi prvními, negativně ovlivňuje pozdějšího kolonizátora, například tím, že snižuje dostupnost prostoru nebo zdrojů. Pozitivní prioritní efekt nastává v případě, kdy dřívější kolonizátor změnil abiotické nebo biotické podmínky způsobem, který pozitivně ovlivní druh přicházející později. Tato práce zkoumá roli prioritního efektu při utváření společenstev rozsivek. Zpracovává publikace, ve kterých jsou přímé či nepřímé doklady působení prioritního efektu na časové škále několika dekad. V práci je pojednáno také o jevech souvisejících s prioritním efektem jako je invazibilita společenstev a dlouhodobá perzistence druhů na lokalitách.

Klíčová slova: invazibilita, monopolizační efekt, prioritní efekt, protista, rozsivky

Abstract:

This work examines the importance of the priority effect on diatom community composition. In ecology, the priority effect refers to the influence of history in the community assembly, where the order of colonization of a site by each species matters. The priority effect can be both inhibitory and positive for species. Inhibition occurs when a species that appears first at a site negatively affects a later colonizer, for example by reducing the availability of space or resources. A positive priority effect occurs when an earlier colonizer alters abiotic or biotic conditions in a way that positively affects a species arriving later. This bachelor's thesis will discuss the importance of the priority effect on the establishment of diatom communities. It will compile publications in which there is direct or indirect evidence of the priority effect on a time scale of several decades. The thesis will also discuss phenomena related to the priority effect such as invasiveness of communities and long-term persistence of species on sites.

Key words: diatoms, invasiveness, monopolization effect, priority effect, protist

OBSAH

1 Úvod	1
2 Typy prioritních efektů	1
2.1 Monopolizační efekt	2
2.1.1 Vzájemné působení monopolizace a prioritních účinků	2
3 Vznik teorie prioritního efektu a jeho pojetí v historii	3
4 Metody studia prioritního efektu	6
4.1 Laboratorní experimenty	6
4.2 Experimenty v terénu	7
4.3 Záznamy sedimentů	7
4.4 Simulační a matematické modely	7
4.5 Genové analýzy	8
4.6 Statistické analýzy	8
5 Význam prioritního efektu pro vodní ekosystémy	8
6 Efekt zakladatele v kontextu prioritního efektu	10
7 Rozsivky	10
7.1 Stabilita rozsivkových společenstev v čase a jejich adaptabilita vůči globálním změnám klimatu	11
8 Případové studie na rozsivkách	11
8.1 Planktonní společenstva	12
8.2 Bentická společenstva	16
9 Závěr	17
10 Shrnutí	18
11 Seznam použité literatury:	19

1 Úvod

Prioritní efekt je ekologický koncept, který popisuje, jak může pořadí a načasování příchodu druhů ovlivnit vývoj společenstva a strukturu ekosystému. Zdůrazňuje vliv prvních kolonizátorů na úspěch a usídlení následujících druhů. Klíčové aspekty prioritního efektu jsou načasování – počáteční druh, který kolonizuje stanoviště, může významně ovlivnit, které další druhy jsou schopny se později usadit, a konkurenční vyloučení ostatních druhů (Debray et al., 2022). Druhy přicházející na počátku mohou zabírat zdroje, jako jsou živiny, světlo nebo prostor, a ztěžovat tak později přicházejícím druhům, aby se prosadily. To může vést ke konkurenčnímu vyloučení, kdy druhy, které se ve společenstvu objeví jako první, v něm převládnu. V některých případech mohou první druhy ovlivnit prostředí tak, aby bylo vhodnější pro další druhy. Tento proces může zvýšit biologickou rozmanitost tím, že umožní koexistenci více druhů (De Meester, 2016). Ve vodním prostředí může časná kolonizace substrátu určitými řasami určovat budoucí druhové složení lokality (Sefbom, 2015). A právě rozsivky, jakožto skupinu jednobuněčných fotosyntetických protist, tato práce využívá jako modelový organismus. Pochopení dynamiky rozsivkových společenstev je klíčové pro pochopení širších ekologických a environmentálních procesů. Dva koncepty, monopolizace a prioritní efekt, se staly ústředními při zkoumání toho, jak rozsivková společenstva vytvářejí a udržují dominantní postavení v určitých biotopech (Sefbom, 2015). Tato práce se zabývá vývojem pohledů na tyto koncepty, zkoumá jejich ekologické důsledky, základní mechanismy a jejich vzájemné působení při utváření struktury rozsivkových společenstev.

2 Typy prioritních efektů

Prioritní efekt může být genetický či evoluční (De Meester, 2016). Při genetickém prioritním efektu ovlivňuje pořadí příchodu genotypů genetickou strukturu populace. V evolučním pak pořadí příchodu genetických linií nebo druhů (a jejich evoluce) ovlivňuje genetickou dynamiku společenstva či populace. Genetické a evoluční prioritní účinky se téměř vždy posuzují odděleně, často se však vzájemně ovlivňují (De Meester, 2016).

Dále se prioritní efekt dělí na inhibiční a pozitivní (De Meester, 2016). K inhibičním prioritním účinkům dochází tehdy, když druhy přicházející dříve brání usídlení druhů přicházejících později prostřednictvím mechanismů, jako je vyčerpání zdrojů, změna stanoviště nebo přímý antagonismus. K pozitivním prioritním účinkům dochází, když druhy, které se objevují na

počátku, mění prostředí způsobem, který je prospěšný pro následné druhy. Může jít o procesy, jako je koloběh živin, stabilizace substrátu nebo vytváření mikrostanovišť.

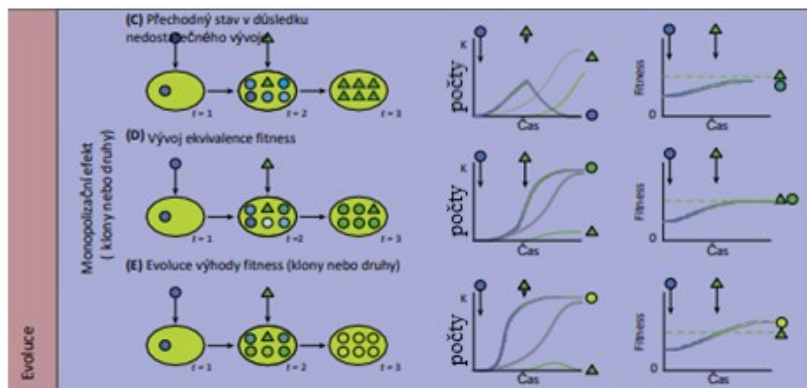
2.1 Monopolizační efekt

Monopolizační efekt je specifickým případem prioritního efektu (De Meester, 2016). Zatímco prioritní efekt může zahrnovat jak pozitivní, tak negativní důsledky pro následné kolonizátory, monopolizační efekt specificky popisuje situaci, kdy první kolonizátor znevýhodňuje následné kolonizátory natolik, že jim prakticky brání v úspěšném osidlování. Popisuje sestavování společenstev mezi konkurujícími si druhy. První kolonizátoři stanoviště získají konkurenční výhodu, která jim umožní dominovat ve společenstvu a potlačit nově přichozí kolonizátory. Tento efekt je často usnadněn různými faktory, jako je schopnost rychlého růstu. Druhy rozmnožující se asexuálně mají rychlý růst, ale s tím přichází také menší genetická variabilita a schopnost adaptace. Nejlepšími monopolizátory nakonec tedy jsou fakultativně sexuální druhy (Vass & Langenheder, 2017). Raní kolonizátoři mohou díky rychlému růstu populace rychle využít dostupné zdroje a ponechat jen málo pro následující druhy. A právě rozsivky jsou známé svou vysokou reprodukční rychlostí, která může několika málo druhům umožnit rychlé vytvoření velkých populací. Dalším usnadňujícím faktorem jsou vlastnosti snižující populační fluktuace, tedy například překrývající se generace či schopnost tvořit tzv. „semenné banky“ (De Meester, 2016). I rozsivky tvoří obdobu takových semenných bank, jak ze záznamů pobřežních sedimentů popsala spolu se svým týmem Ellegaard et al. (2017). Existují také faktory inhibující monopolizační efekty, například patogeny a parazité rychle se přizpůsobující genotypům svých rezidentních hostitelů. Dalším případem může být snížení velikosti rezidentní populace. Pokud k takovému jevu dojde, vzniká větší prostor pro invazi, a tedy snížení monopolizačních efektů (De Meester, 2016).

2.1.1 Vzájemné působení monopolizace a prioritních účinků

Monopolizace a prioritní efekty se často vzájemně složitě ovlivňují a utvářejí strukturu společenstev. Monopolizace může posílit inhibiční prioritní efekty tím, že umožní raným kolonizátorům dominovat a potlačit nově přichozí. Naopak usnadňující prioritní efekty mohou monopolizaci oslabit tím, že umožní vznik rozmanitějšího společenstva (De Meester, 2016). Prioritní a monopolizační efekty mohou být přechodné (dočasné) - například pokud přijde preadaptovaný imigrant dříve, než se stihne u rezidentního podobná fitness vyvinout (De Meester, 2016). V opačném případě, kdy se u rezidenta vyvine fitness výhoda (Obrázek 1-E), která umožní potlačení přistěhovalce, může nastat ustálený a potenciálně trvalý prioritní efekt.

Antropogenní vlivy mohou narušit ustálený prioritní efekt, ale podporují monopolizaci, tudíž lze časem dojít k novému prioritnímu efektu (De Meester, 2016).



Obrázek 1. V levém sloupci jsou zobrazeny různé genotypy nebo druhy pomocí koleček a trojúhelníků. Jejich relativní fitness je naznačena shodou barev mezi kolonisty a stanovištěm (např. zelený má vyšší fitness v zeleném stanovišti než modrý). Střední sloupec ukazuje počty potomků kolonistů a imigrantů v čase, s kolonizačními a imigračními událostmi znázorněnými šipkami a barevnými čarami označujícími fenotypy. Šedá čára reprezentuje základní růstovou rychlost nepřizpůsobeného modrého kolonisty pro srovnání. V pravém sloupci je fitness kolonistů (plná čára) zobrazená ve vztahu k zelenému předadaptovanému přistěhovalci (šrafovaná čára) pro scénáře (C-E). Pro sexuální nebo hybridizující druhy je pravý sloupec vyhrazen pro frekvence neutrálních lokusů. V bodech (C-E) jsou popsány tři úrovně monopolizace pro druhy nebo asexuální klony, které se liší nikou. V (C) se modrý kolonista přizpůsobuje zelenému stanovišti a zvyšuje svou fitness oproti nevyvojevanému kolonistovi (šedá čára), což zpomaluje růst předem adaptovaného zeleného přistěhovalce. Monopolizační efekt je zde přechodný, protože pozdější přistěhovalec s vyšší fitness nakonec dominuje. V (D) se počáteční kolonista vyvíjí rychleji než v (C) a dosahuje stejné fitness jako předadaptovaný přistěhovalec, což vede k neutrální numerické dynamice. V (E) se počáteční kolonista vyvíjí tak, že má vyšší fitness než přistěhovalec, a tak dominuje díky početní i fitness výhodě. Převzato a upraveno z De Meester et al., 2016.

3 Vznik teorie prioritního efektu a jeho pojetí v historii

V roce 1975 Jared Diamond vyvinul kvantitativní pravidla sestavování, aby předpověděl složení ptačího společenstva na souostroví. Práce Jareda Diamonda (1975) sehrála významnou roli při rozvoji teorie prioritních efektů v ekologii. Jeho výzkum zdůraznil význam historické náhodnosti a více stabilních stavů a ukázal, že pořadí a načasování příchodů druhů může významně ovlivnit konečnou strukturu společenstva (Cody et al., 1941). I když byla myšlenka deterministického složení společenstva zpočátku kritizována, postupně si získala podporu. Drake (1991) použil model sestavování, aby ukázal, že různé typy společenstev vznikají v důsledku různých sekvencí invazí druhů. Další modelové studie naznačily, že prioritní účinky mohou být obzvláště důležité, pokud je frekvence invazí dostatečně nízká, aby se druhy mohly

usadit před nahrazením, nebo pokud jsou ostatní faktory, jako konkurence či abiotický stres, relativně méně významné (Post & Pimm, 1983). Post & Pimm zjistili, že po počátečním rychlém nárůstu počtu druhů v systému se jejich počet stabilizuje, protože každá úspěšná invaze jednoho druhu obvykle vede k úbytku jiného. Jak systém stárne, intervaly mezi úspěšnými invazemi se prodlužují, což znamená, že proniknutí nových druhů do systému je obtížnější. To naznačuje, že systémy s podobnou druhovou bohatostí mohou mít různou náchylnost k invazím v závislosti na svém „ekologickém stáří“. Ukázali také, že čím je systém více propojený (složitější), tím obtížněji ho lze napadnout, což přináší nový pohled na debatu o stabilitě a složitosti. Pimm (1991) ilustruje, jak může být proces postupného příchodu v tomto kontextu důležitý. Staví zjištění Posta & Pimma (1983) proti výsledkům Robinsona & Valentina (1979), kteří zkoumali napadnutelnost náhodně sestavených společenstev. Obě studie zjistily, že nově vzniklá druhově bohatá společenstva jsou obtížněji invadovatelná než společenstva s menším počtem druhů, ale stále snáze napadnutelná než dospělá druhově bohatá společenstva.

Podobný výsledek jako Post & Pimm (1983) získal i Drake (1998, 1990), který však také ukázal, že se mohou vyvinout alternativní stabilní druhové struktury. Zjistil, že počáteční složení společenstev ovlivňuje vznik koncových bodů společenstev, ve kterých nejsou společenstva napadnutelná žádným zbývajícím druhem v druhovém fondu. Pro daný druhový fond může existovat jeden či více takových koncových bodů, který koncový bod se realizuje záleží na pořadí, v jakém druhy přicházejí.

Těmto výsledkům odporují zjištění studie Law et al. (1996), kteří ukázali, že obsazení niky rezidentními druhy samo o sobě nedokáže zabránit invazi dalších druhů. Zkoumali růstovou rychlost protist zavedených v nízké hustotě do experimentálních společenstev různých kombinací koexistujících druhů. Law et al. (2000) se zabývali hlavně interakcemi mezi druhy protist, jako jsou *Paramecium*, *Tetrahymena* a *Blepharisma* včetně rozsivek, ale konkrétní druhy rozsivek nebyly uvedeny. Výzkum byl prováděn za kontrolovaných experimentálních podmínek, vytvořením mikrokosmů. Spočíval v naočkování různých rezidentních společenstev jedním z introdukovaných druhů protist, které v těchto společenstvech chyběly, přičemž každá kombinace invazního a rezidentního společenstva byla testována zvlášť. Každý mikrokosmos tvořila skleněná miska o objemu 200 ml naplněná tekutým médiem, ve kterém byli protisté pěstováni za kontrolovaných podmínek (tma při 20 °C). Experimentální plán zahrnoval několik opakování pro každou kombinaci invazního činitele a společenstva, obvykle šestkrát, což vedlo k celkovému počtu 280 mikrokosmů. Pouze *Parameciu* se podařilo invadovat do všech testovaných rezidentních společenstev, zatímco úspěšnost ostatních druhů závisela na

konkrétním společenstvu. Přítomnost některých rezidentních druhů výrazně ovlivnila úspěch invaze introdukovaných druhů. Například všežravec *Blepharisma* zvýšil rychlost růstu při zavedení do společenstev obsahujících jeho kořist – *Tetrahymenu*, i přes možnou konkurenci o zdroje. Byly zaznamenány výrazné interakce mezi introdukcí a společenstvem, což naznačuje, že úspěšnost invaze se může značně lišit podle konkrétních přítomných rezidentních druhů. Například rychlost nárůstu améb byla vyšší ve společenstvech obsahujících *Paramecium*. Studie také zjistila, že druhy s větším tělem, jako je *Amoeba*, mají kvůli pomalejší dynamice větší potíže ivadovat, zatímco menší druhy, jako *Tetrahymena* a *Paramecium*, jsou v invazích úspěšnější. Přítomnost určitých rezidentních druhů vedla také k negativním interakcím, jako je konkurence o zdroje. Růstová rychlost *Paramecia* byla negativně ovlivněna konkurencí s většími predátory, jako je *Blepharisma*. Zajímavé je, že samotný počet rezidentních druhů neměl konzistentní vliv na růstovou rychlost introdukovaných druhů. Druhové bohatství rezidentního společenstva nemělo žádný vliv na růstovou rychlost pěti z šesti protist. Důležitější, než druhové bohatství byly specifické interakce mezi druhy. Ke stejnému závěru došli také Law & Morton (1996), kteří studovali prioritní účinky v kontextu rostlinných společenstev. Zaměřili se na luční ekosystémy a interakce mezi různými druhy rostlin a uvádí, že odolnost vůči invazím se časem zvyšuje, a de Meester (2016), který ve své studii zjišťující, jak evolucí zprostředkované prioritní efekty ovlivňují ekologické vzorce dospěl k závěru, že prioritní efekty také závisí na časové prodlevě před příchodem přistěhovalců, na rychlosti růstu rezidentní populace či nosné kapacitě prostředí.¹

O významu časové prodlevy před příchodem nového druhu se ve své studii zmiňují také Vass & Langenheder (2017), kteří studovali vodní prostředí, konkrétně sladkovodní systémy, jako jsou jezera a řeky. Zaměřili se na mikrobiální společenstva. Zabývali se efekty dědictví. Termín „efekt dědictví“ se v ekologii používá od počátku 90. let 20. století autory zabývajících se sukcesí rostlin, vlivem invazních rostlin, herbivorií, ekosystémovým inženýrstvím a vlivem lidského využívání půdy. Ačkoli existuje určitá variabilita v jeho používání, obvykle označuje dopady druhu na abiotické nebo biotické vlastnosti ekosystémů, které přetrvávají dlouho po vymizení druhu nebo ukončení jeho činnosti a ovlivňují další druhy. Například zemědělská činnost člověka může mít trvalý vliv na strukturu půdy a rostlinná společenstva, který přetrvává po staletí a mění současná společenstva. Tento koncept může souviset s myšlenkou prioritního efektu v evoluční biologii, ale vztahuje se pouze na některé aspekty tohoto konceptu. Zejména

¹ Nosná kapacita prostředí je maximální velikost populace biologického druhu, kterou může dané prostředí udržet vzhledem k dostupným zdrojům potravy, životního prostředí, vody a dalším zdrojům. (De Meester 2016).

se efekt dědictví může vztahovat na případy, kdy jeden druh způsobí fyzikální nebo biologickou změnu stavu ekosystému, a tato změna přetrvává i po jeho vymizení a ovlivňuje selekční tlak na jiné druhy v budoucnu (Cuddington et al., 2011).

Jedním z mechanismů, který může způsobit efekty dědictví, jsou prioritní efekty, kdy časní kolonizátoři získávají výhodu oproti později přicházejícím druhům (Obrázek 1–C, D). Pokud mají tito časní kolonizátoři schopnost rychle se přizpůsobit změnám prostředí nebo narušením, mohou nadále dominovat místnímu společenstvu i po změně podmínek (Vass & Langenheder, 2017).

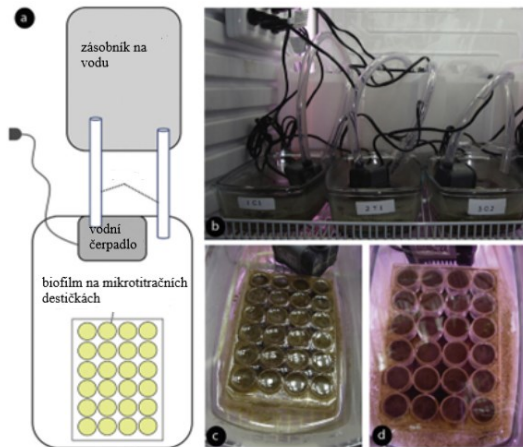
Prioritní efekty mohou vést k přetrvávajícím zděděným efektům, pokud první kolonizátoři, vybraní původně podmínkami prostředí, dokážou rychle reagovat na jakékoli změny nebo narušení, a tak i nadále dominují místnímu společenstvu, i když se podmínky změní. To může vést k dočasným prioritním efektům, pokud jsou tito monopolizátoři nakonec nahrazeni lépe adaptovanými později přicházejícími druhy, nebo k trvalým účinkům, pokud k tomu nedojde. Vass & Langenheder (2017) uvádí, že prioritní efekty předpokládají, že časná kolonizace poskytuje druhu výhodu v interakcích s budoucími kolonisty, takže druh dosahuje vysokých relativních početností v místním společenstvu jen proto, že přišel jako první. Tento efekt může vzniknout, protože druhy, které přišly dříve, buď spotřebovávají dostupné zdroje a převzali niku, nebo mění typy dostupných nik (modifikace niky). Vass & Langenheder (2017) naznačují, že pravděpodobnost prioritních efektů se zvyšuje při nižší míře disperze, protože se tím snižuje počet přichozích potenciálních kolonizátorů/konkurentů. Současně však upozorňují, že monopolizační efekty by měly být v mikrobiálních společenstvech vysoké, což by mohlo být v rozporu s teoretickou předpovědí, že vyšší disperze by měla oslabit význam prioritních efektů.

4 Metody studia prioritního efektu

4.1 Laboratorní experimenty

Existuje několik metod, jak lze prioritní účinky měřit a studovat. Jednou z nich jsou kontrolované experimenty v laboratoři, kde vytvoření umělých společenstev umožňuje kontrolovat proměnné a sledovat, jak časně zavedení určitého druhu ovlivňuje následné kolonizátory (Koedooder et al., 2019). Laboratorní uměle vytvořený mikrokosmos (Obrázek 2), často nazývaný také "mikrokosmický systém" nebo "umělý ekosystém", je kontrolované prostředí vytvořené ve vědeckých laboratořích za účelem studia ekologických a biologických procesů v malém měřítku (Law et al., 2000; Sefbom et al., 2015). Tento přístup umožňuje

vědci provádět experimenty, které by byly v přirozeném prostředí složité nebo nemožné. Této metody ve svém výzkumu využili Zhang et al. (2018) a Sefton et al. (2015) pro studium planktonních rozsivek či Law et al. (2000) pro studium invazí různých druhů protist.



Obrázek 2. (a) Návrh mikrokosmu. (b) Experimentální mikrokosmy umístěné v laboratorním inkubátoru. Detail mikrokosmu během simulace přílivu (c) a odlivu (d). Převzato a upraveno z (Licursi & Gómez, 2013).

4.2 Experimenty v terénu

Další metodou jsou terénní experimenty, při nichž se zasahuje do přirozených společenstev v lokalitách, například odstraněním nebo přidáním určitých druhů, aby se sledovalo, jak změny v časně kolonizaci ovlivňují dynamiku společenstva (Miyake et al., 2003). Empirické studie zahrnují dlouhodobé monitorování, kdy se sledují společenstva v průběhu času, aby bylo možné zaznamenat změny ve složení společenstva v souvislosti s časnou kolonizací a následnými invazemi druhů (Dunck et al., 2021). Tuto metodu ve své studii planktonních rozsivek využili Wiese et al. (2011) a Connor & Simberloff (1979).

4.3 Záznamy sedimentů

Dalším přístupem je analýza historických dat, která zahrnuje zkoumání záznamů sedimentů, historických záznamů o složení společenstva a jeho změnách v průběhu času, což může odhalit vzory související s prioritními účinky (Lohnbeck et al., 2012; Mergeay et al., 2011). Tuto metodu využili pro svůj výzkum planktonních rozsivek Harnstrom et al. (2011) či Lohnbeck et al. (2012) při zkoumání záznamů sedimentů.

4.4 Simulační a matematické modely

Simulační modely vytvářejí počítačové simulace ekologických procesů a interakcí mezi druhy, což umožňuje zkoumat hypotetické scénáře a předpovědět, jak by prioritní efekty mohly ovlivnit společenstva. Matematické modely využívají rovnice, algoritmy k popisu a analýze

dynamiky společenstva, což pomáhá identifikovat podmínky, za kterých jsou prioritní efekty nejvýznamnější (Post & Pimm, 1983; Drake, 1990).

4.5 Genové analýzy

Molekulární a genetické metody zahrnují genovou analýzu, která studuje genetickou diverzitu a strukturu populací, aby odhalila historii kolonizace a interakce mezi druhy. Metabarcoding využívá DNA sekvenování k identifikaci druhů v ekosystému a sledování jejich dynamiky, což poskytuje detailní informace o složení společenstva a jeho změnách (Zimmermann et al., 2014). Genovou analýzu ve své studii bentických rozsivek zmiňují Pinseel et al. (2020).

4.6 Statistické analýzy

Metody jako je analýza časových řad, využívají statistické postupy k rozboru dat z dlouhodobého monitorování a identifikaci vzorců spojených s prioritními efekty. Multivariační analýzy, například analýza hlavních komponent (PCA) nebo kanonická korelační analýza (CCA), pomáhají identifikovat vztahy mezi druhy a jejich interakce v kontextu prioritních efektů (Lopez-Paz et al., 2014).

5 Význam prioritního efektu pro vodní ekosystémy

Studii ve vodním prostředí na zooplanktonu je velké množství, pro ilustraci uvádím jen některé. Mnoho z prvních empirických důkazů o prioritních efektech pochází ze studií na vodních organismech. Sutherland (1974) například zjistil, že konečné složení společenstva drobných mořských organismů, jako jsou houby, pláštěnci a hydroidi, závisí na pořadí, ve kterém se larvy usazují. Později, v roce 1983, Shulman pozoroval výrazné prioritní efekty u ryb korálových útesů. V druhé polovině 80. let se několik studií soustředilo na prioritní efekty v mořských mikrokosmech, což jsou umělé a zjednodušené ekosystémy. Robinson & Dickerson (1987) zjistili, že prioritní efekty mohou být v některých případech významné, ale dodali, že úspěch prvního kolonizátora závisí na dostatečném čase pro růst populace, aby zabránila dalším kolonizacím. Robinson & Edgemon (1988) následně vytvořili 54 společenstev fytoplanktonních druhů, měníce pořadí, rychlost a načasování invazí. Zjistili, že zatímco pořadí invazí (prioritní efekty) může vysvětlit malou část výsledné variability ve složení společenstva, většina variability byla způsobena změnami v rychlosti a načasování invazí. Tyto závěry potvrzují výsledky studií Post & Pimm (1983) a Drake (1990), které zkoumaly rozsivková společenstva a dospěly ke stejným závěrům. Prioritní efekty byly následně pozorovány v

širokém spektru různorodých vodních ekosystémů, zahrnujících jak planktonní, tak bentické druhy (Post & Pimm, 1983; Drake, 1990).

Interakce mezi rezidentními a invazními druhy mohou mimo jiné zahrnovat predaci, mutualismus nebo parazitismus. První predátoři v ekosystému mohou kontrolovat populace kořisti a ovlivnit strukturu potravních sítí (Oro et al., 2021). Symbiotické vztahy, jako je mutualismus mezi určitými druhy, mohou podporovat zdravý a růst obou partnerů, což výrazně ovlivňuje ekologickou rovnováhu a fungování ekosystémů. Vodní ekosystémy zajišťují řadu ekosystémových jevů, jako je čistota vody, množství ryb a regulace klimatu. Prioritní efekty mohou ovlivnit, jak efektivně tyto jevy fungují. Změny v biologické rozmanitosti mohou ovlivnit schopnost ekosystému filtrovat a čistit vodu. Množství kořisti může pozitivně či negativně ovlivnit množení ryb. Také při obnově narušených vodních ekosystémů je důležité brát v úvahu prioritní efekty. Vhodný výběr druhů pro první kolonizaci může zlepšit šance na úspěšnou obnovu a dlouhodobou udržitelnost ekosystému. Efektivní obnova zahrnuje monitorování, aby se zabránilo opětovné invazi nežádoucích druhů. Modelování a simulace jsou dalšími užitečnými nástroji pro studium prioritních efektů. Simulační modely umožňují vytvářet hypotetické scénáře a předpovědět, jak by prioritní efekty mohly ovlivnit společenstva. Matematické modely mohou pomoci identifikovat podmínky, za kterých jsou prioritní efekty nejvýznamnější. Toho lze využít pro obnovu stanovišť jako jsou přirozené mokřady a rašeliniště. Kontrola hustoty populací rozsivek může přispět k zajištění dostatečného průtoku vody v řekách, jezerech a přehradách, což je důležité pro ekologické potřeby. Rovněž pomáhá vytvářet a udržovat ekologické koridory, které umožňují migraci a pohyb druhů mezi různými vodními ekosystémy, čímž se zvyšuje jejich odolnost a biodiverzita.

Prioritních efektů lze využít také ve smyslu opatření pro prevenci a kontrolu šíření invazních druhů, které mohou představovat hrozbu pro původní druhy a narušovat ekosystémy. Nepůvodní druhy totiž mohou konkurovat a vytlačovat původní flóru a faunu a narušovat rovnováhu místních ekosystémů. Výběr časných kolonizátorů, kteří podporují žádoucí struktury společenstev, může zvýšit úspěšnost obnovy. Naopak zabránění usídlení nežádoucích druhů může zmírnit negativní dopady na složení společenstva (Connor & Simberloff, 1979). Invazivní druhy se také mohou stát kořistí původních druhů, zavléct nové choroby nebo změnit strukturu stanovišť a potravní řetězce. Tyto dopady se mohou kaskádovitě šířit ekosystémem a vést ke ztrátě biologické rozmanitosti a změnám ve složení společenstev (Edwards, 2001).

6 Efekt zakladatele v kontextu prioritního efektu

Efekt zakladatele a prioritní efekt mají spojitost tím, že oba ovlivňují vývoj společenstev na základě počátečních podmínek kolonizace nového prostředí. Efekt zakladatele se zaměřuje na genetické důsledky malé zakladatelské populace, což může vést k omezené genetické variabilitě a ovlivnit dlouhodobou adaptabilitu populace. Prioritní efekt se týká pořadí příchodu druhů, kde dříve přichodící druhy mohou měnit podmínky prostředí a dostupnost zdrojů, což ovlivňuje úspěch následných kolonizátorů. Společně tyto efekty určují jak genetickou strukturu, tak ekologickou dynamiku nově osídleného prostředí, čímž ovlivňují celkový vývoj a stabilitu společenstva (De Meester, 2016).

7 Rozsivky

Rozsivky, jsou skupinou mikroskopických řas, které se vyznačují svými unikátními křemíkovými schránkami, zvanými frustuly. Frustuly mají různorodé tvary a vzory, od hladkých až po složité, s jemnými rýhami či ornamenty a mohou být viditelné pod mikroskopem. Díky tomu jsou klíčovým prvkem v identifikaci různých druhů rozsivek. Frustuly jsou tvořeny dvěma částmi, které se navzájem zakrývají jako krabíčka a víko.

Rozsivky se nacházejí v širokém spektru vodních prostředí – sladkovodních, mořských, a dokonce se vyskytují i ve vlhkých půdních vrstvách a rašeliništích. Jsou přítomné v takřka všech vodních ekosystémech, kde tvoří důležitou součást fytoplanktonu. Jejich vysoká četnost je důsledkem jejich schopnosti rychle se množit, obzvláště v oblastech s dostatkem živin a slunečního světla. V těchto prostředích mohou rozsivky tvořit masivní kolonie, známé jako fytoplanktonové květy, které mají zásadní vliv na ekologickou rovnováhu (Field, 1998; Mann, 1999).

Životní cyklus rozsivek zahrnuje jak asexuální, tak sexuální reprodukci. Asexuální reprodukce probíhá dělením, kdy se rozsivky dělí na dvě nové buňky, které jsou obvykle menší než původní buňka. Jakmile se velikost buňky zmenší na kritickou hodnotu, rozsivky přecházejí do sexuálního rozmnožování, které vede ke tvorbě spor. Tyto spory mohou sloužit jako odpočívající stádia a přežít tak nepříznivé podmínky.

Rozsivky jsou pro nás mimořádně důležité z ekologického, klimatického a hospodářského hlediska. Jako primární producenti tvoří základ potravního řetězce ve vodních ekosystémech, poskytují potravu pro široké spektrum vodních organismů. Jejich fotosyntetická aktivita rovněž přispívá k produkci kyslíku a k regulaci atmosférického oxidu uhličitého, což má vliv na

globální klima. Také hrají důležitou roli v řízení globálního biogeochemického cyklu křemíku, protože většina tohoto prvku je v oceánech vázána ve formě biopolymerů, konkrétně ve schránkách organismů, které biomineralizují (Conley, 2002). V neposlední řadě jsou rozsivky také využívány v různých vědeckých a průmyslových aplikacích, včetně sledování kvality vody a biotechnologických procesů.

7.1 Stabilita rozsivkových společenstev v čase a jejich adaptabilita vůči globálním změnám klimatu

Globální změny klimatu, které zahrnují oteplování oceánů, změny v cirkulaci oceánských proudů, acidifikaci oceánů a změny v přísunu živin, mají potenciál výrazně ovlivnit rozsivková společenstva. Zvyšující se teploty vody mohou ovlivnit rychlost metabolismu rozsivek, jejich růstové cykly a časování reprodukce. Některé druhy rozsivek jsou přizpůsobeny určitým teplotním rozmezím a změny teplot mohou způsobit změny ve složení druhů v rámci společenstva. Například druhy preferující studené vody, mohou být vytlačeny druhy adaptovanými na teplejší podmínky. (Obrázek 1–C) Právě takovýto jev popisuje ve své studii Edwards et al. (2001). K úspěšným invazím rezidentních společenstev došlo zejména tehdy, pokud byla původní společenstva organismů narušena anormálními podmínkami prostředí, např. proměnlivostí klimatu.

8 Případové studie na rozsivkách

Planktonní a bentická společenstva jsou pojata v této práci zvláště, jelikož čelí různým výzvám v závislosti na svém prostředí. V bentickém prostředí je vysoká kompetice o prostor, světlo a živiny. Bentické rozsivky musí být schopné rychlého růstu a umět se vyrovnat s omezeným přístupem ke světlu (Zepernick et al., 2024). Světlo je často omezené ve spodních vrstvách vody, zejména pokud je voda zakalená nebo pokud je dno pokryté sedimenty či organickým materiálem. Aby se s tímto problémem vypořádaly, přichytávají se na povrchy, které jsou světlu více exponované, jako jsou kameny nebo rostliny. Dalším úskalím je sedimentace a pohyb sedimentů. Pohyb sedimentů může rozsivky pohřbit nebo odstranit z jejich optimálního prostředí. Adaptací na tuto výzvu je schopnost mnoha bentických rozsivek pevně se přichytit na povrchy nebo se pohybovat pomocí specifické struktury nazvané rafe (Jesus et al., 2009).

Planktonní rozsivky mají své vlastní výzvy. Nemají schopnost aktivního pohybu, a proto se spoléhají na vodní proudy, které jim pomáhají zůstat v eufotické zóně, kde mohou fotosyntetizovat (Zepernick et al., 2024). Mají tvary či struktury zvyšující jejich vztlak, čímž

zpomalují klesání-sedimentaci. Další výzvou, se kterou se musí planktonní rozsivky potýkat je predace. Jsou často loveny zooplanktonem, jinými mikroorganismy a rybami. Některé druhy planktonních rozsivek mají ochranné struktury nebo produkují chemické látky, které je před predátory chrání (Spitale et al., 2005).

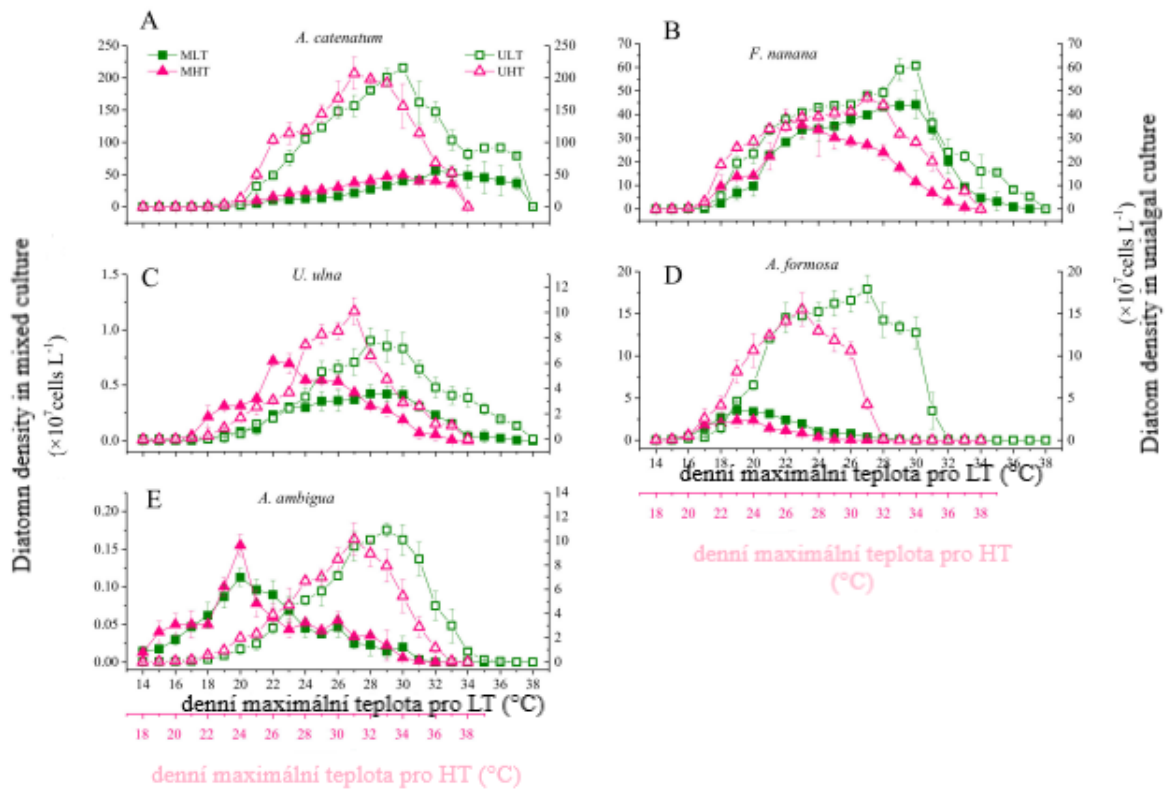
8.1 Planktonní společenstva

Schopnost rychle se adaptovat na podmínky prostředí a zvýšit tím svou fitness, stojí za úspěchem raných kolonizátorů – jak ve svých studiích ukazují Harnstrom et al. (2011), Zhang et al. (2018) a Weisse et al. (2011).

Harnstrom et al. (2011) odhalili, že si *Skeletonema marinoi* ve vysoce eutrofním fjordu Mariager v Dánsku navzdory změnám prostředí udržuje stabilní genetickou strukturu. Uvádí, že fjord Mariager zažil období extrémní eutrofizace, zejména kolem roku 1980. Přesto genetická analýza neodhalila žádný významný genetický rozdíl mezi skupinami kmenů před a po eutrofizaci, což naznačuje, že se populace *S. marinoi* dokázaly přizpůsobit měnícím se živinovým podmínkám, aniž by ztratily genetickou identitu. Oživením kmenů ze starých vrstev sedimentů odhalili pozoruhodnou kontinuitu této populace po více než 40 000 generací. Analyzovali 158 monoklonálních izolátů z jádra sedimentu, které pocházely z období více než 100 let, a porovnali je s klony z otevřeného moře (Kattegat). Autoři studie přímo neuvádí, jak je možné, že je tento druh trvalou součástí ekosystému, je však pravděpodobné, že usazené populace *S. marinoi* efektivně využívaly dostupné zdroje (např. živiny, světlo) v prostředí, a tím omezovaly zdroje dostupné pro nové druhy. Tato konkurenční výhoda mohla bránit usídlení nových druhů. Další možností je, že díky adaptacím odolávaly změnám lépe než nově příchozí. Obě tyto možnosti podporují teorii prioritního efektu.

O dlouhodobé perzistenci na lokalitě, dosažené prioritním efektem, pojednávají také Zhang et al. (2018), kteří izolovali pět dominantních druhů rozsivek z nádrže s pitnou vodou Jinshahe v čínské provincii Hubei: *Fragilaria nanana*, *Achnantheidium catenatum*, *Aulacoseira ambigua*, *Ulnaria ulna* a *Asterionella formosa*. Kultivovali těchto pět druhů jak v podmínkách konstantní teploty, tak v podmínkách kolísající teploty, které simulovaly jarní oteplování. S cílem posoudit vliv mezidruhových interakcí porovnávali růst a reakce rozsivek v jednodruhových kulturách a ve smíšených kulturách (Obrázek 3). Zhang et al. (2018) uvádí, že specifické reakce rozsivek na simulované jarní oteplení byly ovlivněny mezidruhovými interakcemi, a to jak z hlediska jejich početnosti, tak z hlediska načasování jejich růstových vrcholů. Například nárůst početnosti druhů *Achnantheidium catenatum* a *Ulnaria ulna* adaptovaných na teplo byl podle

scénáře oteplování ve smíšených kulturách výrazně menší než v jednobuněčných kulturách. To naznačuje, že mezidruhové interakce tlumily podpůrný účinek oteplování na tyto druhy. Naopak druh *A. formosa* adaptovaný na chlad měl negativní reakci na oteplení v přítomnosti jiných rozsivek, ale pozitivní reakci při samostatném pěstování. Mezidruhové interakce mohou buď oslabit, nebo zesílit účinky oteplení na různé druhy rozsivek. Oteplení vedlo mimo jiné také k dřívějšímu vrcholu růstu všech druhů rozsivek v jednodruhových kulturách.



Obrázek 3. Změny hustoty buněk v jednobuněčných a smíšených kulturách pěti druhů rozsivek při kolísavých teplotách. Na ose x je znázorněn gradient teploty a na ose y vlevo hustota rozsivek pro multi-kultury, vpravo pro uni-kultury. MLT (mixed low temperature): smíšené kultury při nízké teplotě. MHT (mixed high temperature): smíšené kultury při vysoké teplotě (+4 °C). ULT (unialgal low temperature): jednodruhové kultury při nízké teplotě. UHT (unialgal high temperature): jednodruhové kultury při vysoké teplotě (+4 °C). Plný čtverec znamená MLT, otevřený čtverec znamená ULT, Plný trojúhelník směřující nahoru znamená ULT, otevřený trojúhelník směřující nahoru znamená UHT. (A) *Achnanthydium catenatum*; (B) *Fragilaria nanana*; (C) *Ulnaria ulna*; (D) *Asterionella formosa*; (E) *Aulacoseira ambigua*. Převzato a upraveno ze Zhang et al., 2011.

Stejně tak, jako Zhang et al. (2011), zkoumali vliv mezidruhových interakcí na dynamiku společenstev Wiese et al. (2011), kteří pozorovali, jak různá stanoviště, konkrétně kyselá těžební jezera (AML)², ovlivňují fitness a lokální adaptaci sladkovodních protist. Studie zpochybňuje názor, že rozšíření vodních mikroorganismů je určováno pouze charakteristikami stanoviště, a naznačuje, že klíčovou roli hrají interakce mezi druhy a místní adaptace. Výzkum poskytuje důkazy o tom, že v nově vytvořených biotopech, jako je AML, může u protistů dojít k lokální adaptaci v relativně krátkém časovém horizontu (přibližně 50 let). Stejně prostředí může mít na různé kmeny stejného druhu různý vliv, což posiluje myšlenku, že prioritní efekty hrají v dynamice společenstev zásadní roli. Srovnání, jak si místní kmeny vedou oproti nově přichozím zdůraznilo, že rezidentní populace často vykazují vyšší fitness než populace přistěhovalců. Rezidentní populace vykazují vyšší fitness díky lokální adaptaci na specifické podmínky prostředí. Například protista z jezera ML111 se přizpůsobila vyšším koncentracím hliníku a zinku – tato adaptace jim poskytla konkurenční výhodu nad nově přichozími.

Dalším výše nezmíněným úskalím je boj o živiny. Planktonní rozsivky musí soupeřit s jinými planktonními organismy o živiny dostupné ve vodním sloupci. V některých pobřežních mořských ekosystémech se na jaře vytvoří dominantní populace rozsivek díky rychlému růstu a vysoké dostupnosti zdrojů. (Ferris & Lehman, 2007). K takovým jevům dochází zejména v oblastech, kde pulsy živin (např. v oblastech s vzestupným prouděním tzv. upwelling zones) vytvářejí příležitosti pro rychlou kolonizaci. Příkladem může být případová studie v Coastal Upwelling Zones. V těchto oblastech u pobřeží Kalifornie byly pozorovány *Thalassiosira* spp. jako první kolonizátoři po vzestupu hladiny živin. Tyto rozsivky rychle využily zvýšené dostupnosti živin, zejména dusičnanů a fosforečnanů, a vytlačily ostatní druhy, jako jsou *Skeletonema costatum* a *Chaetoceros* spp. Počáteční rychlý růst *Thalassiosira* vedl k vyčerpání těchto klíčových živin a vytvořil prostředí, ve kterém se jiným druhům nedařilo (Connor & Simberloff, 1979).

² AML (Acidic Mining Lakes) je zkratka pro kyselá těžební jezera. Jedná se o uměle vytvořená jezera, která vznikají v důsledku důlní činnosti, zejména v oblastech, kde těžba nerostných surovin vedla k obnažení sulfidických minerálů. Když jsou tyto minerály vystaveny působení vzduchu a vody, mohou produkovat kyselinu sírovou, což má za následek vysoce kyselá vodní plochy s nízkou úrovní pH (často kolem 2,7 nebo nižší). AML se obvykle vyznačují sníženou biologickou rozmanitostí, což může významně ovlivnit organismy žijící na těchto stanovištích. Tato jezera jsou často oddělená od ostatních vodních ploch, což vytváří izolované ekosystémy, které mohou vést k jedinečným evolučním tlakům a místním adaptacím mezi místními mikrobiálními společenstvy. (Weise et al., 2011)

Naproti tomu ve sladkovodních systémech mohou časně se objevující druhy usnadňovat vznik rozmanitých společenstev vytvářením stabilních substrátů a koloběhem živin. V Michiganském jezeře Connor & Simberloff (1979) sledovali střídání druhů rozsivek v průběhu několika ročních období. Zpočátku v jezeře dominoval raně příchozí druh *Asterionella formosa*, který se rychle etabloval díky účinnému příjmu živin a schopnosti využívat nízké světelné podmínky během časného jara. Tato počáteční dominance vytvořila konkurenční prostředí, které bránilo usazování později přicházejících druhů, jako jsou *Fragilaria crotonensis* a *Cyclotella meneghiniana*. Hustá populace *Asterionella* snižovala množství světla dostupného pro ostatní druhy, což dále posilovalo její dominanci (Connor & Simberloff, 1979). Rozsivky vyvinuly různá uspořádání chloroplastů, aby maximalizovaly absorpci světla. To zahrnuje umístění chloroplastů blízko povrchu buňky a ve vakuolách či různé komplexy pigmentů a proteinů, které optimalizují absorpci světla různých vlnových délek, čímž zvyšují účinnost fotosyntézy. Také produkují karotenoidy a další ochranné pigmenty, které chrání jejich chlorofyl před fotooxidačním poškozením.

Lze říci, že schopnost rychlého růstu raných kolonizátorů je klíčová pro schopnost konkurovat nově příchozím druhům – což potvrzují ve své práci Sefton et al. (2015). Sefton et al. (2015) zkoumali roli prioritních efektů u mořské rozsivky *Skeletonema marinoi*, druhu známého svou výraznou genetickou diferenciací na malé geografické vzdálenosti. Předpokládali, že časný příchod kmene zvýší jeho konkurenční schopnost, čímž ovlivní složení a genetickou strukturu společenstva. Vytvořili kontrolované prostředí mikrokosmů, do něhož byly nasazeny různé kmeny *S. marinoi*. Toto uspořádání jim umožnilo simulovat přírodní podmínky a zároveň kontrolovat různé faktory, jako je právě načasování příchodu kmene. Poté porovnávali rychlost růstu a konkurenční schopnosti jak v bikultuře (kde byly přítomny dva kmeny), tak v monokultuře (byl přítomen pouze jeden kmen). Tento přístup jim pomohl určit, jak konkurence ovlivňuje rychlost růstu a relativní početnost při různých scénářích. Shromažďovali údaje o rychlosti růstu a relativní početnosti kmenů v průběhu času. Zjistili, že kmeny, které dorazily jako první, vykazovaly vyšší rychlost růstu ve srovnání s kmeny, které dorazily současně nebo později.

8.2 Bentická společenstva

Pinseel et al. (2020) zkoumali globální vzorce diverzity a biogeografie druhu *Pinnularia borealis* – terestrických rozsivek přizpůsobených různým stanovištím, jako jsou vlhké půdy a mechy. Použili automatizované metody molekulárního vymezení druhů k posouzení hranic druhů a stanovení současného geografického rozšíření. Výsledky odhalují nebývalou úroveň druhové rozmanitosti v rámci *P. borealis*, která je způsobena především alopatickou speciací v důsledku geografické izolace a omezených možností šíření. Studie zdůrazňuje význam efektu zakladatele, kdy malé zakladatelské populace mohou vést ke genetické divergenci a speciaci v těchto izolovaných prostředích. Navíc rozdílnost nik mezi druhy ukazuje na lokální adaptaci, což naznačuje, že raní kolonizátoři mohou měnit podmínky prostředí a ovlivňovat úspěch později přichozících druhů, což je jev odpovídající prioritnímu efektu.

Těmto tvrzením odporuje studie Brislawn et al. (2019), kteří identifikovali zakladatelské druhy, které byly v rané fázi kolonizace velmi hojné. Většina těchto zakladatelských druhů však byla později, jak společenstvo dospívalo vytlačena a přeměněna. To naznačuje, že počáteční hojní kolonizátoři si neudrželi svou dominanci, čímž ztratili jakýkoli potenciální prioritní efekt. Brinslawn et. al. (2019) odhalili, že změny v prostředí, hrají mnohem výraznější roli než prioritní efekt. Dalším aspektem, důležitějším, než prioritní efekt je jejich ekologický valenční rozsah.

9 Závěr

Výzkum rozsivek ukázal, že prioritní efekt má zásadní vliv na dynamiku jejich společenstev. Rychlé kolonizace substrátu prvotními druhy rozsivek může ovlivnit druhy nově přichozí. Buď vytvoří nepříznivé podmínky pro nově přicházející druhy, monopolizuje si dostupné zdroje a zajistí si tak svou dlouhodobou perzistenci na lokalitě. Nebo naopak, svou přítomností přispěje k rozvoji jiného druhu, který by za normálních podmínek tolik neprosperoval. Rozsivky, s jejich schopností rychlého růstu a monopolizace zdrojů, poskytují ideální příklad toho, jak prioritní efekty mohou ovlivňovat složení a stabilitu společenstev.

Prioritní efekt má zásadní význam pro pochopení ekologické dynamiky a struktury společenstev, ať už jde o rostlinné sukcese nebo vodní ekosystémy, jeho studium je ovšem náročné, jelikož má dlouhodobé dopady, které se nemusí projevit okamžitě, je potřeba provádět dlouhodobé experimenty a pozorování, což je nákladné a časově náročné. Provádění experimentů v přírodě může být obtížné kvůli ochranným a praktickým omezením. V laboratorních podmínkách je zase obtížné simulovat komplexitu přirozených ekosystémů. Ekosystémy jsou často velmi složité, s mnoha druhy vzájemně propojenými složitými vztahy. Izolace konkrétních příčin a následků spojených s prioritním efektem je obtížná kvůli množství proměnných, které je třeba vzít v úvahu. Například klimatické změny, změny půdních podmínek, sezónní variace nebo lidské zásahy, ale také konkurenční vztahy, predace a mutualistické interakce mohou ovlivnit výsledky. Rozsivková společenstva jsou citlivá na změny v prostředí, jako jsou změny v dostupnosti živin, pH, teplotě, salinitě a světelných podmínkách. Tyto faktory mohou maskovat účinky prioritního efektu, což znesnadňuje izolaci a identifikaci konkrétního vlivu prvotního kolonizátora. Význam prioritního efektu může být často přehlížen ve srovnání s jinými, více prozkoumanými jevy. Výzkumy, které přinášejí jasné, snadno interpretovatelné výsledky, jsou více atraktivní. Prioritní efekt je složitý a proměnlivý, což ztěžuje jeho modelování a kvantifikaci. Na rozdíl od jednodušších a dobře definovaných modelů, jako je např. Lotka-Volterra model predátor-kořist, prioritní efekt zahrnuje mnoho proměnných, které se liší mezi ekosystémy a v čase. Studií prioritního efektu je poměrně málo a je složité je srovnávat, jelikož se liší různým metodickým přístupem, designem experimentu, různým měřítkem, biotopem či typem dat o druzích a populacích. Některé studie se o prioritním efektu zmiňují pouze okrajově.

10 Shrnutí

Celkově lze říci, že prioritní efekt má dalekosáhlé důsledky pro ochranu biodiverzity, ekologii obnovy a pochopení dynamiky přírodních i řízených ekosystémů. Tento efekt se projevuje jak na genetické, tak na evoluční úrovni, a jeho pochopení je klíčové pro efektivní řízení a ochranu ekosystémů v měnícím se světě. Výzkum prioritního efektu a jeho interakcí s monopolizačními efekty nám poskytuje hlubší vhled do složitosti přírodních společenstev a jejich odolnosti vůči změnám a invazím.

11 Seznam použité literatury:

- Amaral, D.C., Dunck, B., Braghin, L.S.M., Fernandes, U.L., Bomfim, F.F., Bonecker, C.C., Lansac-Tôha, F.A., 2021. Predation by an omnivorous fish and food availability alter zooplankton functional diversity: a microcosm approach. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 93, e20200778. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120200778>
- Bowman, W.D., Hacker, S.D., Cain, M.L., 2017. *Ecology*, 4th edition. ed. Sinauer Associates is an imprint of Oxford University Press, Sunderland, Massachusetts.
- Brislawn, C.J., Graham, E.B., Dana, K., Ihardt, P., Fansler, S.J., Chrisler, W.B., Cliff, J.B., Stegen, J.C., Moran, J.J., Bernstein, H.C., 2019. Forfeiting the priority effect: turnover defines biofilm community succession. *The ISME Journal* 13, 1865–1877. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0396-x>
- Cody, M.L., Diamond, J.M., 1975. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Mass. : Belknap Press of Harvard University Press.
- Conley, D., 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle. *Global Biogeochemical Cycles - GLOBAL BIOGEOCHEM CYCLE* 16. <https://doi.org/10.1029/2002GB001894>
- Connor, E.F., Simberloff, D., 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology* 60, 1132–1140. <https://doi.org/10.2307/1936961>
- Cuddington, K., 2011. Legacy Effects: The Persistent Impact of Ecological Interactions. *Biol Theory* 6, 203–210. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0027-5>
- De Meester, L., Vanoverbeke, J., Kilsdonk, L.J., Urban, M.C., 2016. Evolving Perspectives on Monopolization and Priority Effects. *Trends in Ecology & Evolution* 31, 136–146. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.009>
- Debray, R., Herbert, R.A., Jaffe, A.L., Crits-Christoph, A., Power, M.E., Koskella, B., 2022. Priority effects in microbiome assembly. *Nat Rev Microbiol* 20, 109–121. <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00604-w>
- Drake, J.A., 1990. Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? *Trends in Ecology & Evolution* 5, 159–164. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90223-Z](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90223-Z)
- Edwards, M., John, A.W.G., Johns, D.G., Reid, P.C., 2001. Case history and persistence of the non-indigenous diatom *Coscinodiscus wailesii* in the north-east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81, 207–211. <https://doi.org/10.1017/S0025315401003654>
- Ellegaard, M., Godhe, A., Ribeiro, S., 2018. Time capsules in natural sediment archives—Tracking phytoplankton population genetic diversity and adaptation over multidecadal timescales in the face of environmental change. *Evolutionary Applications* 11, 11–16. <https://doi.org/10.1111/eva.12513>

- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science* 281, 237–240. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237>
- Godhe, A., Rynearson, T., 2017. The role of intraspecific variation in the ecological and evolutionary success of diatoms in changing environments. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 372, 20160399. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0399>
- Härnström, K., Ellegaard, M., Andersen, T.J., Godhe, A., 2011. Hundred years of genetic structure in a sediment revived diatom population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 4252–4257. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013528108>
- Jesus, B., Brotas, V., Ribeiro, L., Mendes, C., Cartaxana, P., Paterson, D., 2009. Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. *Continental Shelf Research* 29, 1624–1634. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2009.05.006>
- Kaempf, J., Chapman, P., 2016. Upwelling Systems of the World. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-42524-5>
- Koedooder, C., Stock, W., Willems, A., Mangelinckx, S., De Troch, M., Vyverman, W., Sabbe, K., 2019. Diatom-Bacteria Interactions Modulate the Composition and Productivity of Benthic Diatom Biofilms. *Front. Microbiol.* 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01255>
- Law, R., Weatherby, A.J., Warren, P.H., 2000. On the Invasibility of Persistent Protist Communities. *Oikos* 88, 319–326.
- Leibold, M.A., Govaert, L., Loeuille, N., Meester, L.D., Urban, M.C., 2022. Evolution and Community Assembly Across Spatial Scales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 53, 299–326. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102220-024934>
- Licursi, M., Gómez, N., 2013. Short-term toxicity of hexavalent-chromium to epipsammic diatoms of a microtidal estuary (Río de la Plata): responses from the individual cell to the community structure. *Aquat Toxicol* 134–135, 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.03.007>
- Lohbeck, K.T., Riebesell, U., Reusch, T.B.H., 2012. Adaptive evolution of a key phytoplankton species to ocean acidification. *Nature Geosci* 5, 346–351. <https://doi.org/10.1038/ngeo1441>
- Lopez-Paz, D., Sra, S., Smola, A., Ghahramani, Z., Schoelkopf, B., 2014. Randomized Nonlinear Component Analysis, in: *Proceedings of the 31st International Conference on Machine Learning*. Presented at the International Conference on Machine Learning, PMLR, pp. 1359–1367.
- Mann, D.G., 1999. The species concept in diatoms. *Phycologia* 38, 437–495. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-6-437.1>
- Mergeay, J., De Meester, L., Eggermont, H., Verschuren, D., 2011. Priority effects and species sorting in a long paleoecological record of repeated community assembly through time. *Ecology* 92, 2267–2275. <https://doi.org/10.1890/10-1645.1>

- Miyake, H., Iwata, T., Irikura, K., 2004. Source Characterization for Broadband Ground-Motion Simulation: Kinematic Heterogeneous Source Model and Strong Motion Generation Area. *Bulletin of the Seismological Society of America* 93, 2531–2545. <https://doi.org/10.1785/0120020183>
- Molles, M.C., Sher, A.A., 2018. *Ecology: Concepts and Applications*, 8th edition. ed. McGraw Hill, New York, NY.
- Morton, R., Law, R., Pimm, S., Drake, J., 1996. On Models for Assembling Ecological Communities. *Oikos* 75, 493–499. <https://doi.org/10.2307/3545891>
- Oro, D., Sanz-Aguilar, A., Carbonell, F., Grajera, J., Torre, I., 2021. Multi-species prey dynamics influence local survival in resident and wintering generalist predators. *Oecologia* 197, 437–446. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05042-2>
- Pinseel, E., Janssens, S.B., Verleyen, E., Vanormelingen, P., Kohler, T.J., Biersma, E.M., Sabbe, K., Van de Vijver, B., Vyverman, W., 2020. Global radiation in a rare biosphere soil diatom. *Nat Commun* 11, 2382. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16181-0>
- Robinson, J.F., Dickerson, J.E., 1987. Does Invasion Sequence Affect Community Structure? *Ecology* 68, 587–595. <https://doi.org/10.2307/1938464>
- Robinson, J.V., Edgemon, M.A., 1988. An Experimental Evaluation of the Effect of Invasion History on Community Structure. *Ecology* 69, 1410–1417. <https://doi.org/10.2307/1941638>
- Robinson, J.V., Valentine, W.D., 1979. The concepts of elasticity, invulnerability and invadability. *Journal of Theoretical Biology* 81, 91–104. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(79\)90083-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(79)90083-3)
- Sefbom, J., Sassenhagen, I., Rengefors, K., Godhe, A., 2015. Priority effects in a planktonic bloom-forming marine diatom. *Biology letters* 11, 20150184. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0184>
- Shulman, M.J., Ogden, J.C., Ebersole, J.P., McFarland, W.N., Miller, S.L., Wolf, N.G., 1983. Priority Effects in the Recruitment of Juvenile Coral Reef Fishes. *Ecology* 64, 1508–1513. <https://doi.org/10.2307/1937505>
- Spitale, D., Tardio, M., Cantonati, M., 2005. Competition between a planktonic diatom and a dinoflagellate during enclosure experiments in a mountain lake. *Phycologia* 44:, 320–327. [https://doi.org/10.2216/0031-8884\(2005\)44\[320:CBAPDA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2216/0031-8884(2005)44[320:CBAPDA]2.0.CO;2)
- Sutherland, I.E., Sproull, R.F., Schumacker, R.A., 1974. A Characterization of Ten Hidden-Surface Algorithms. *ACM Comput. Surv.* 6, 1–55. <https://doi.org/10.1145/356625.356626>
- Vass, M., Langenheder, S., 2017. The legacy of the past: Effects of historical processes on microbial metacommunities. *Aquatic Microbial Ecology* 79, 13–19. <https://doi.org/10.3354/ame01816>

- Weisse, T., Berendonk, T., Kamjunke, N., Moser, M., Scheffel, U., Stadler, P., Weithoff, G., 2011. Significant habitat effects influence protist fitness: evidence for local adaptation from acidic mining lakes. *Ecosphere* 2, art134. <https://doi.org/10.1890/ES11-00157.1>
- Wolf, K.K.E., Hoppe, C.J.M., Rost, B., 2018. Resilience by diversity: Large intraspecific differences in climate change responses of an Arctic diatom. *Limnology and Oceanography* 63, 397–411. <https://doi.org/10.1002/lno.10639>
- Zepernick, B.N., Chase, E.E., Denison, E.R., Gilbert, N.E., Truchon, A.R., Frenken, T., Cody, W.R., Martin, R.M., Chaffin, J.D., Bullerjahn, G.S., McKay, R.M.L., Wilhelm, S.W., 2024. Declines in ice cover are accompanied by light limitation responses and community change in freshwater diatoms. *The ISME Journal* 18, wrad015. <https://doi.org/10.1093/ismejo/wrad015>
- Zimmermann, J., Glöckner, G., Jahn, R., Enke, N., Gemeinholzer, B., 2015. Metabarcoding vs. morphological identification to assess diatom diversity in environmental studies. *Mol Ecol Resour* 15, 526–542. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12336>
-