

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Lucie Křivská

Mechanismy šíření protistních organismů

Dispersal mechanisms of protists

Bakalářská práce

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

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 16.8.2016

Podpis

Poděkování

Tímto bych ráda poděkovala svému školiteli doc. Mgr. Pavlu Škaloudovi, Ph.D. za neuvěřitelně pevné nervy, zajímavé nápady k této práci a pomoc v jakoukoli denní i noční hodinu. Dále bych ráda poděkovala své adoptivní rodině, bez které bych se nikdy nedostala tam, kde jsem.

Abstrakt

Protistní organismy jsou všudypřítomné, jsou základem potravních řetězců, ovšem způsobují i nemalé ekonomické škody v oblasti zdravotnictví, zemědělství a potravním průmyslu. Jejich rozšíření je dlouhou dobu v debatách mnoha vědců a přes poměrně pokročilé metody, které dnešní věda nabízí, stále není přiřčena pravdivost pouze jedné teorii ze dvou primárně nabízených, i když v dnešní době pomalu začíná převládat podpora moderátní endemické teorie rozšíření mikroorganismů.

Tato rešerše shrnuje dosavadní poznatky z oblasti šíření protistních organismů na celé planetě, ve vodním i terestrickém prostředí. Mechanismy šíření pokrývají mnoho oblastí studia a je to velice komplexní a složité téma. Pro přenos jsou důležitá dormantní stádia organismů donedávna považovaná pouze za adaptace pro nepříznivé podmínky bez primární možnosti šíření. Šíření je ovlivněno klimatickými podmínkami na daném území a tudíž není snadné jej předpovědět. Je zde shrnut i nemalý vliv člověka na biogeografii mikroorganismů a možnosti disperze těchto organismů včetně zahrnutí historického hlediska. Tomuto tématu začíná být v posledních letech právem věnována zvýšená pozornost. Zmíněné jsou také adaptace a odolnosti organismů pro přenos různými druhy vektorů.

Klíčová slova: faktory prostředí, šíření, distribuce, endemické druhy

Abstract

Protists are ubiquitous organisms, they are main particles in foodchains, but they also cause many economical problems in areas of healthcare, agriculture and in food industry. Their biogeography is discussed in many academical debates and even that our methods are relatively advanced, there is still not only one accepted theory but two of them. However it is true that the moderate endemicity model is probably the correct one.

This text sums up our existing knowledge in the field of protist distribution and their dispersal over whole planet, in terrestrial and aquatic environments. Mechanisms of dispersal are very complicated and complex problematics. The resting stages are also important for successful dispersal, not only as a reaction to unfavourable conditions. Dispersal is affected by climatic conditions in investigated area and thus it is not easy to predict the patterns of dispersal. Human influence is getting more important on biogeography of microorganisms, including the history. This topic is becoming more popular these days as it becomes obvious it is important to know the patterns of dispersal. There are also adaptations and tolerances discussed.

Keywords: environmental factors, dispersal, distribution, endemic species

Obsah

1 Úvod	1
2 Biogeografie protist	2
2.1 Ubikvitní model	3
2.2 Moderátní endemický model	4
3 Mechanismy šíření	5
3.1 Historické geologické procesy	6
3.2 Šíření v aktivním stavu	8
3.3 Šíření pomocí cyst	11
3.4 Pasivní šíření	13
3.41 Fyzikální vektory	14
3.42 Biotické vektory	16
3.43 Šíření člověkem	17
Vodní prostředí	17
Půda	18
4 Závěr	20
5 Seznam použité literatury	21

1 Úvod

Pojem protista byl používán již od 19. století Ernstem Haeckelem pro jednobuněčné organismy. Jeho definice i obsah od té doby prošly mnoha změnami. Po nějakou dobu tvořila protista samostatnou říši. Dnešní protistní organismy se vyskytují napříč taxonomickými skupinami. Dřívější názor vycházel především z morfologie, dnes se využívá kombinace genetiky a molekulárních metod. Novější pohled na taxonomické skupiny a jejich rozdělení není ustálený a konečný, dnes můžeme zmínit zařazení protistních organismů do skupin *Amoebozoa*, *Opisthokonta*, *Excavata* a dalších (Adl *et al.*, 2007). Nicméně i tato studie je dnes překonána, ale udává alespoň základní pohled.

Rozšíření protist se v poslední době věnuje mnoho vědců a toto téma rozpoutává vášnivé debaty. I přes to je zvláštní, jak málo pozornosti je věnováno samotným mechanismům jejich šíření a důvodům, proč jsou některé druhy kosmopolitní a jiné nikoli (Foissner, 2011). Objasnění mechanismů přenosu mikroorganismů a faktorů, které toto šíření ovlivňují by mohlo pomoci v rozřešení otázky biogeografie protist. Je také důležité znát obecná pravidla, která u mikroorganismů, jejich distribuci a šíření, platí. Může nám to pomoci v boji proti invazivním druhům. Toto téma může být také důležité z hlediska medicíny, mnoho vzdušných řas způsobuje alergické reakce, proto je dobré znát jejich šíření, reakce na globální změnu klimatu a možná rizika z hlediska lidského zdraví. V neposlední řadě mnoho protistních druhů, například obrněnek, způsobuje nemalé ekonomické škody. Proto lepší znalosti v oblasti šíření, rezistencí a odolností by mohly pomoci i v tomto oboru.

2 Biogeografie protist

Biogeografii protist je v posledních letech věnována zvýšená pozornost. Vědecká společnost, která se věnuje tomuto tématu zastává především dvě hypotézy, každá z nich se opírá o vlastní důkazy. Jedna skupina zastupuje ubikvitní model, proti kterému téměř v opozici stojí moderátní endemický model. Tyto teorie mají některé body společné, jiné v rozporu. Obě trpí nedostatky moderní vědy, a to především zastaralými technologiemi, nemožností potvrdit či vyvrátit dané teorie. Podle dosavadních poznatků je množství protistních druhů dosud nepopsané, ať už díky nízkému počtu v oboru vzdělaných taxonomů, což může vést ke špatné identifikaci objektu či k nemožnosti popisovat mnoho nových druhů, nebo obtížnosti ve vzorkování, nedostatečnou kvalitou vědeckých metod (Foissner, 2006). Navíc je důležité odlišit, zda se dotýčný organismus ve vzorku opravdu nevyskytuje nebo jen nebyl díky použití nevhodných metod identifikován.

Znalost původního areálu rozšíření druhů je důležitá pro interpretaci znaků v ekologii, evoluci i biogeografii (Carlton and Geller, 1993). Pro snadno určitelné druhy může neznalost například historického přenosu člověkem vést k chybnému určení kosmopolitního rozšíření. Biogeografie organismů a jejich šíření je důležité v boji s invazivními druhy a předcházení jejich dalšímu šíření. Invazivní druhy nejspíše původně vedly k větší pozornosti pro toto téma, a to především studii na ostrovních oblastech, jako příklad lze uvést Nový Zéland a Havajské ostrovy (Carlton and Geller, 1993).

2.1 Ubikvitní model

Tento model prezentuje ubikvitní rozšíření mikroorganismů, které shrnuje věta „všechno je všude, prostředí vybírá“, podobné zmínil již M. W. Beijerinck brzy na začátku dvacátého století, na jehož pokusy dále navázal L. Baas-Becking v roce 1934. Ubikvitní teorie byla později rozpracována, a její pravdivost se opírá především o velkou početnost mikroorganismů a jejich malou velikost. Kombinace těchto faktorů dohromady zajišťuje snadné šíření a z toho vyplývající kosmopolitní rozšíření. Tato teorie je dnes zastávána mnoha autory, je podpořena i mnoha studii (např. Finlay *et al.*, 2001).

Jako důsledek velké početnosti je vzácně omezení v jejich šíření přes geografické bariéry. Jejich rozšiřování je tím pádem více méně náhodné a to může probíhat například v kožichu zvířat či skrze vodní ptactvo (Finlay, 2002). Náhodnost rozšiřování se liší pro velmi početné a vzácné druhy. Početné druhy mají dle studie šíření náhodné, druhy vzácné téměř náhodné, což se ve výsledku jeví stejně (Finlay *et al.*, 2001). Tato studie mimo jiné vyvozuje, že biodiverzita na lokální a globální škále je stejné míry. Pokud nebyl někde organismus nalezen, je to díky nízkému počtu vzorků, encystovaným stádiím, která nebylo možno najít nebo identifikovat. Podle této teorie by při pečlivém vzorkování v dostatečném množství bylo možné organismy najít všude. Stejně tak bylo uvedeno, že čím menší organismus, tím větší pravděpodobnost kosmopolitního rozšíření (Fenchel and Finlay, 2004). Tato studie byla provedena na rybníce ve Velké Británii a na mělkém moři v Dánsku. Získaná data byla následně porovnána s dalšími moři Evropy a světovým oceánem. Fenchel a Finlay z nasbíraných dat vyvozují teorii, kdy ve velké rychlosti šíření a nízké rychlosti vymírání je prostě všechno všude a historické faktory proto nehrají žádnou roli (2004).

2.2 Moderátní endemický model

Tato teorie zastává názor, že mnohé mikroorganismy vykazují biogeografii, stejně jako je tomu u makroorganismů. Hlavní zastávce této teorie sice souhlasí, že mnoho druhů je kosmopolitních, ale některé druhy mohou být endemické (Foissner, 1999). Jako hlavní důvody pro chybné určení kosmopolitního rozšíření všech organismů bývá uváděn vliv člověka a „undersampling“. Undersampling může být uváděn i proti této teorii, často se stává, že daný organismus není na lokalitě při použití běžných metod nalezen a později, když k tomu dojde, je prohlášen za endemický (Finlay, Esteban and Fenchel, 1998). Undersampling může ovšem sloužit i pro tuto teorii, a je velkým problémem. Cysty a všeobecně malé organismy není snadné ve vzorku najít, navíc je nutné použít vhodné metody, což může být občas těžké ne-li přímo nemožné. Proto detekce vzácných a endemických druhů není snadná. V úvahu se také musí vzít správné taxonomické zařazení. (Foissner, 1999)

Lidská populace má přímý vliv na rozšíření organismů, mikroorganismy nevyjímaje. Především se jedná o používání balastní vody, transport zboží, konstrukce kanálů (Foissner, 2006) a v neposlední řadě samotný cestovní ruch osob (Wilkinson, 2010). Proto jsou některé druhy rozšířené na místech, na kterých by jejich přirozený areál bez působení člověka nebyl.

Hlavním důkazem pro endemismus mikroorganismů se udávají vlajkové druhy. Toho si povšiml už Tyler v roce 1996 (Tyler, 1996). Jsou to druhy nápadně veliké, s jasně viditelným zbarvením či jinými morfologickými znaky. Pokud je takový druh nazván endemickým, předpokládá se, že jím opravdu bude. Jelikož je nepřehlédnutelný, pokud by byl někde jinde, byl by už nalezen. Hodně zástupců je známo z řasových skupin (Foissner, 2006), jako nejvhodnější zástupce můžeme jmenovat například *Ceratium egyptiacum*. Podobně můžeme uvést stentory z nálevníků, kteří mají výrazné zbarvení. Mimo jiné je ve studii zmíněno i že známou větu „všechno je všude“ není možné vyvrátit, což se v dnešní době považuje za základ vědecké teorie, čemuž dal základ v roce 1962 Popper a dnešní vědci se tím více méně řídí. Proto by bylo vhodné se nad tímto také zamyslet, zda je uvedená ubikvitní teorie právoplatnou vědeckou hypotézou.

3 Mechanismy šíření

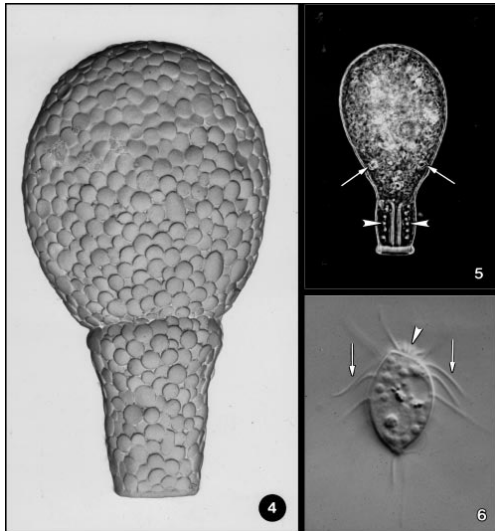
Šíření protistních organismů se děje skrze pasivní transport, a to větrem, vodou, živočichy včetně člověka (Kristiansen, 1996). Samozřejmě toto téma přímo souvisí s biogeografií protist. Kromě klasických ekologických metod byly v tomto oboru nově použity i molekulární metody studia. Díky nim bylo zjištěno, že šíření těchto organismů má podobné charakteristiky jako najdeme u makroorganismů, jejich rozšiřování není vždy jednoduché a je zde i ovlivněno historickými faktory (Bass *et al.*, 2007). Tato studie je mimo jiné v souladu s výše zmíněným endemickým modelem rozšíření protist a podala důkazy DNA pro vysoký endemismus protist, konkrétně byla ve studii studována *Cercozoa*. Po srovnání sekvencí bylo též stanoveno, že diverzita protist je větší než bylo do nedávna myšleno.

Na šíření organismů lze nahlížet například podle čtyř významných hledisek (Foissner, 2011). Prvním je v aktivním stavu, kdy se buňky musí vypořádat s řadou překážek, včetně hrozby vysušení, zmrznutí a dalších. Dále hraje důležitou roli v disperzi tvorba cyst, které nejsou jen reakcí na nevhodné podmínky prostředí, jak se donedávna myslelo. V neposlední řadě je důležité zvážit roli člověka v šíření organismů. Důležitá je minulost Země a geologické procesy v minulosti probíhající. Dále je nasnadě rozdělovat šíření podle abiotických a biotických vektorů, které mikroorganismy mohou více či méně úspěšně přenášet.

3.1 Historické geologické procesy

Pro rozšíření organismů jsou důležité geologické procesy a to především rozpad Pangei na Laurasii a Gondwanu před 120 miliony lety (Foissner, 2011).

Studie na rozšíření organismů podle rozdělení kontinentů byla provedena na zástupci *Nebela vas* (Obr. 1.), který má rozšíření kontinentální výhradně Gondwanské, navíc je možné ho nalézt na ostrovech jižní polokoule (Smith and Wilkinson, 2007). Tento druh chybí například v celé Holarktické oblasti, na Dálném Východě a na Antarktidě. Pro nenalezení tohoto druhu v Holarktické oblasti se dá vyloučit nedostatek vhodných stanovišť, podobně tak můžeme zanedbat undersampling, jelikož oblasti Evropy, severní Ameriky včetně Grónska jsou jedny z nejvíce studovaných. Morfologie tohoto druhu je těžko zaměnitelná s jiným druhem, proto můžeme vyloučit i špatné určení organismu. *Nebela vas* pravděpodobně speciovala po rozdělení kontinentů na Gondwanských oblastech a dnešní rozšíření je nejspíše díky kontinentálnímu driftu, který probíhá už mnoho milionů let. Nicméně rozšíření na některých ostrovech je staré pouze několik tisíc let, takže je nasnadě se ptát, proč se tento organismus nerozšířil i do dalších oblastí a to především z Nepálu a Mexika směrem na sever a nekolonizoval Holarktidu. Prozatím se zdá, že za tímto stojí větrná cirkulace. Díky nedostatku větru nejsou tyto organismy přeneseny přes pohoří v Nepálu a přes poušť u Mexika (Smith and Wilkinson, 2007). I když přenos u Nepálu by byl pravděpodobnější než u pouště u Mexika, jelikož poblíž je více vhodných habitatů, přesto nebyl tento úspěšný přenos dosud zaznamenán (Smith, Bobrov and Lara, 2008). Naproti tomu, pokud se podíváme na jižní polokouli, je zde v oceánu hlavním přenašečem právě vítr. V této oblasti převládá silný západní vítr (McDowall, 2005) a je schopen tohoto zástupce po nových ostrovech dopravit. Přesto nalezneme pro rozšíření zástupce *Nebela vas* protichůdné názory. Smith a Wilkinson ve svých studiích uvádí čistě Gondwanské rozšíření (Smith and Wilkinson, 2007), kdežto Finlay a kol. tvrdí opak a to že *Nebela vas* má Holarktické rozšíření (Finlay, Esteban and Fenchel, 2004).



Obr. 1. Příklady vlajkových druhů

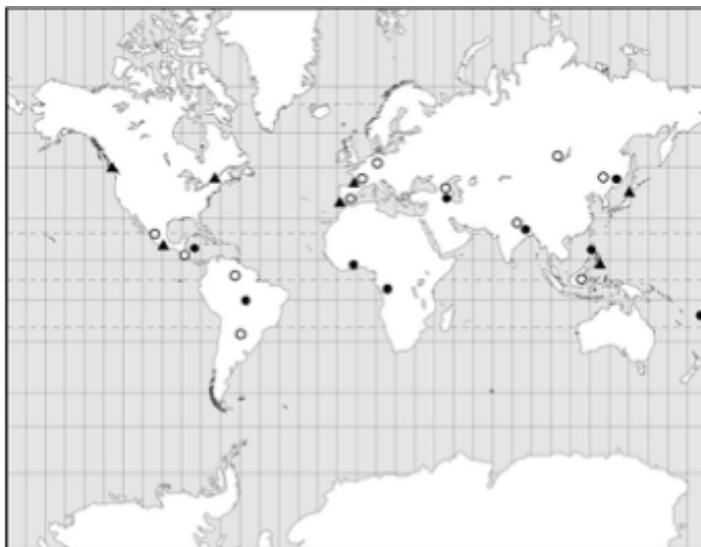
Obrázek 4 – *Nebela vas* (výše zmíněná)

Obrázek 5 – *Certesella certesi*

Obrázek 6 – *Hemimastix amphikineta*

Podle (Foissner, 2006)

Dalším typickým gondwanským organismům se věnovali ve své studii v roce 2008 Smith, Bobrov a Lara. Mapa rozšíření je na obrázku 2 níže.



Obr. 2. uvádí příklad globálního rozložení nálezů zástupců tropické skupiny organismů Gondwanského rozšíření, organismy patří do testátních améb

● rod *Hoogenraadia*

○ rod *Planhoogenraadia*

◆ rod *Distomatopyxis*

Podle (Smith, Bobrov and Lara, 2008)

3.2 Šíření v aktivním stavu

Protistní organismy jsou obecně poměrně křehké organismy, pokud nejsou v encystovaném stavu nebo nemají jinou mechanickou oporu například ve formě křemičité schránky. I přes tento nedostatek se protista šíří i v aktivním stavu, nejnáze ve vodním prostředí, díky proudům v mořích. To zajišťuje jejich distribuci po celé planetě (Foissner, 2011).

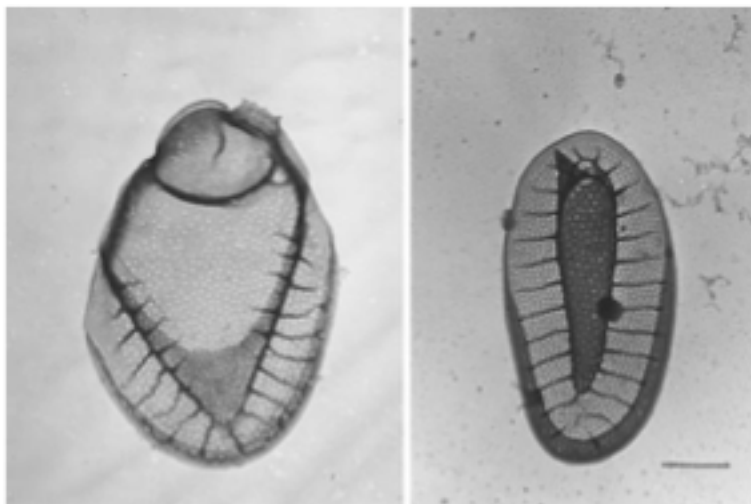
U šíření vodních organismů vzduchem nastávají mnohé problémy, především s odolností. Při šíření je největším rizikem vysychání. Tento problém je trochu zanedbaný, přesto a možná právě proto se mu v dnešní době začíná věnovat více vědců. K dosavadním znalostem můžeme přiřadit velice nízkou toleranci k vysychání u *Chrysophyta* (Kristiansen, 2008), lokality zkoumaných vzorků jsou uvedeny na mapce na obrázku 3. To je skupina převážně sladkovodních organismů, jejich příklady jsou na obrázku 4. Výhodněji jsou na tom organismy v mořském prostředí, kde je jejich transport více méně kontinuální a není třeba přenosu přes souš. Také pro krátké vzdálenosti vysychání není největším problémem. Ovšem při transportu na delší vzdálenosti tyto organismy netolerují vysychání a nejsou poté schopny osídlit nové území. Dalším řešením je přenos v trávicím traktu organismů, který je prozkoumaný pro rostlinná semena a bezobratlé živočichy (van Leeuwen *et al.*, 2012) . Zde ovšem organismy musí být odolné vůči trávicím šťávám živočicha, nejčastěji ptáka (Kristiansen, 2008).



Obr. 3 Lokality zkoumaných zlativek, Podle (Kristiansen, 2008)

U rozsivek byla provedena studie v laboratorních podmínkách pro toleranci k vysychání a teplotnímu stresu. Je to jedna z mála studií prováděná v laboratoři a tak otevírá možnosti dalším podobným pokusům. Vzorky půdních a vodních rozsivek byly dány do nevhodných podmínek, pro dané druhy. Při zahřívání na teplotu 40°C měly vyšší přežívání buňky z terestrických biomů než u vodních zástupců. Naproti tomu zmražení na -20°C bylo letální pro téměř všechny vzorky. Zmražení přežily pouze tři terestrické druhy *Pinnularia borealis*, *Mayamaea atomus* a *Hantzschia amphioxys*. Žádný ze zkoumaných druhů nebyl tolerantní k vysychání (Souffreau *et al.*, 2010).

Poněkud odlišná situace byla prokázána u zelených řasových skupin žijících na poušti. Tyto druhy byly odolné k vysychání až na dobu 4 týdnů kultivace ve tmě. Rozdílná odolnost vůči vysychání je pravděpodobně dána prostředím vhodným pro život organismů a jejich adaptacím na biotické podmínky (Gray, Lewis and Cardon, 2007). Řasy žijící na poušti, kde reálné riziko nedostatku vody hrozí, jsou lépe přizpůsobeny než řasy z vodního prostředí, kde by nedostatek vody mohl být přímo fatální, ale ne příliš předpokládaný.



Obr. 4 sladkovodní zástupci z Chrysophyceae

Zástupce nalevo *Mallomonas acaroides*

Zástupce napravo *Synura petersenii*

(Kristiansen, 2008)

osa – 1 μm

Další možnou bariéru v šíření může představovat odlišné pH. Rozdílnost v závislosti na pH je zjištěna u několik druhů z rodu *Synura*. *Synura sphagnicola* je zřetelně acidofilní, *Synura spinosa* je nalézána v prostředí s neutrálním až alkalickým pH. *Synura uvella* je naproti tomu téměř alkalická. Pro nejznámějšího zástupce *Synura petersenii* je vhodné široké rozpětí pH (Kristiansen, 1975). Nicméně se zdá, že situace u *Synura petersenii* není zcela vyřešená. Recentní molekulární analýzy poukázaly na fakt, že tento druh je ve skutečnosti komplexem kryptických druhů, které mají často úzké ekologické valence (Škaloud *et al.*, 2014). Podobné vzory nalézáme i u *Mallomonas* (Lak Lee *et al.*, 2007).

Obdobné téma bylo zkoumáno i pro terestrické organismy a to konkrétně pro krytenky (Wanner and Dunger, 2001). Tato studie zkoumala kolonizaci pro znovu zalesněné oblasti povrchových těžebních oblastí. Jako výsledky studie byla uvedena vcelku rychlá kolonizace, především druhy s širokou ekologickou valencí, ale později většina druhů potřebujících specifický substrát do roka zmizela. Výše zmíněné souhlasí se studií, kterou zmínil Foissner pro pozorování nálevníků. Pouze devět druhů bylo schopno kolonizovat malý rybníček během jednoho roku (Foissner, 2011). Proto je při šíření organismů nutné vzít v úvahu mnoho faktorů, včetně odolnosti organismů, vhodných podmínek konečné destinace, časového hlediska a mnoha dalších.

Pro organismy, které neumí tvořit dormantní stádia například ve formě cyst se předpokládá postupné šíření, opět především pro druhy s širokou ekologickou valencí (Green and Bohannan, 2006). To stejné by mohlo platit pro druhy s kosmopolitním rozšířením. Druhou možností je, že jsou starší než bylo rozpadnutí Pangei (Foissner, 2011)

Protistní organismy jsou obecně považovány za malé. Nejsnazší šíření je pro ně skrze vzdušné proudy nebo pomocí živočišných vektorů (Maguire, 1963).

3.3 Šíření pomocí cyst

Cysty nemusí znamenat jen reakci organismů k nepříznivým podmínkám, ale mohou sloužit i pro lepší šíření organismů (Foissner, 2011). Obecně jsou cysty odolnější než vegetativní buňky a tak jsou pro distribuci organismů vhodnější (Gutierrez and Martin-Gonzalez, 2002).

Obecně pokud mluvíme o cystách například u nálevníků, jejich obal se skládá z několika vrstev, pro které bohužel zatím nemáme přesné funkce, ale u několika zástupců známe alespoň chemické složení (Foissner, 2011).

Strategie jak dormantní stádia získávají odolnost nejsou dosud příliš prozkoumané, přesto je jejich diverzita ohromná, ať už se jedná o morfologické adaptace či přizpůsobení fyziologická. To vede k názoru, že pro šíření organismů může být tvorba cyst stěžejním bodem (Foissner, 2011). Odpočívající cysty mohou tvořit obaly ze skleněných granulí, produkovaných na začátku encystace, jako je tomu například u zástupce severní polokoule *Maryna umbrellata*, která je prvním druhem nálevníků, u kterého bylo toto zjištěno (Foissner *et al.*, 2009). Tento zástupce se ve svém dormantním stavu zdá být poměrně odolný k vysychání, což mu zajišťuje silná buněčná stěna, zatímco vysoká elasticita vnitřních obalů a skleněné granule mu dávají schopnost odolnosti vůči mechanickému namáhání a stresu (Yang *et al.*, 2009).

Dalším zajímavým zástupcem je *Strombidium oculatum* (Obr. 5), který vykazuje cirkadiánní encystaci, která se odvíjí od toho, zda je právě doba přílivu či odlivu (Montagnes *et al.*, 2002). Encystace tohoto organismu se zdá být řízena více faktory, mezi nimi jsou i roční klimatický cyklus, globální změna klimatu a přílivové cykly.



Obr. 5

zástupce *Strombidium oculatum*

podle (Montagnes *et al.*, 2002), SEM

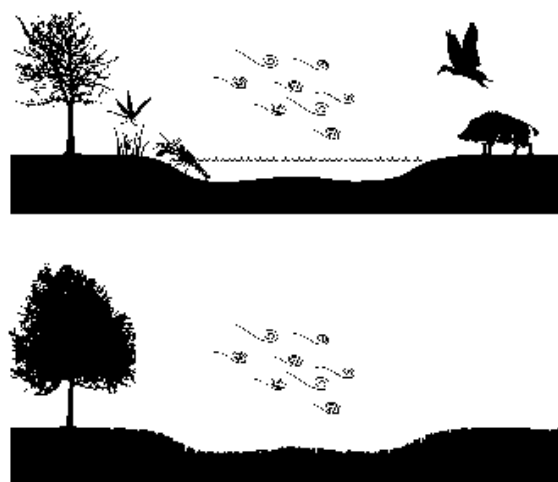
Pozoruhodná je schopnost přežívání cyst, zejména jejich odolnost vůči vysychání. Podle publikovaných studií byly cysty rozděleny na dva typy, více a méně odolné. Obecně cysty protist žijících v deštných lesích jsou méně odolné k vysychání než dormantní stádia protist z pouští. Rozdílnost v odolnosti může být způsobená například tloušťkou ochranných vrstev (Foissner, 2011).

3.4 Pasivní šíření

Nejvhodnější strategie pro úspěšné šíření a následnou kolonizaci území je tvorba odpočívajících stádií (akinety, cysty, spory apod). Organismy produkující dormantní stadia mají větší šanci vykazovat kosmopolitní rozšíření (Dumont and Negrea, 2002). Zdá se, že obecně pro pasivní organismy je vhodnější tvorba dormantních stádií, jelikož jsou odolnější (Rundle *et al.*, 2002) a je pro ně tak snadnější šíření ať už fyzikálními nebo biologickými vektory. To platí pro malé i velké vzdálenosti.

Pro dormantní stadia, speciálně u endozoochorie, je pravděpodobnější úspěšné šíření a kolonizace spíše pro specificky se pohybující vektory (například vodní ptactvo) než u přenosu větrem, který je náhodný (Rogers, 2014). Ke stejnému závěru došla i studie, ve které je mimo jiné zmíněno i že úspěšnost šíření závisí také na stádiu organismu, zda je v juvenilní fázi vývoje či už je to dospělý jedinec. Dospělec má větší šanci ke kolonizaci nového území (Allen, 2007). Nicméně k tomuto tématu lze najít i jiné názory. Někteří autoři považují za hlavní vektor v šíření zooplanktonu vítr (Cohen and Shurin, 2003). Je možné, že způsob šíření obecně záleží na lokálních podmínkách a vhodnosti různých vektorů v na daných oblastech, což bylo zjištěno např. u bezobratlých (Vanschoenwinkel *et al.*, 2008).

Obrázek 6. ukazuje příklady přenašečů pro efemerní vodní plochy (vodní fáze – organismy, suchá fáze – vítr), (Incagnone *et al.*, 2015)



3.41 Fyzikální vektory

Úspěšné kolonizaci nového území předchází jako prerekvizita schopnost transportu v životaschopném stavu. Autotrofní organismy jsou prvními kolonizátory nového území (Marshall and Chalmers, 1997). Při srovnání délky přenosu vítr obecně přenáší na větší vzdálenosti než voda (Sharma, Malcolm and Jr, 2007)

Vítr hraje hlavní roli v šíření mikroorganismů. Tato distribuce může probíhat buďto z vody (Sharma, Malcolm and Jr, 2007) nebo z půdy (Graham and Wirth, 2008). Tyto organismy mohou být zachyceny ve vodních kapkách, což platí pro buňky ve vegetativním stavu i pro dormantní stádia (Reynolds, 2007). Vzdálenost možného šíření obou stádií je stále diskutován a jsou na něj různé názory.

Velikost organismů pro šíření větrem byla zkoumána na studii prováděné na obou pólech naší planety. Větší organismy, konkrétně krytenky, vykazovaly spíše omezené rozšíření, zatímco menší organismy byly spíše kosmopolitní. Z toho plyne závěr, že šíření větrem je mimo jiné ovlivněno velikostí organismů (Wilkinson, 2001). Je udáváno, že kosmopolitně rozšířené organismy by měly mít velikost menší než 100-150 mikrometrů (Wilkinson, 2001).

Výška v atmosféře pro nalezené řasy je také velice variabilní. Pro aeroplankton (tento výraz použil prvně Molish v roce 1920) je rozhraní od výšky těsně nad zemí až po stovky až tisíce metrů vysoko (van Overeem, 1937). Vzdálenost pro disperzi je závislá na druhu přenosu a výsledkem mohou být naprosto rozdílné vzory rozšíření (Bullock *et al.*, 2003). Nedají se vyloučit ani kombinace různých druhů šíření pro vybrané druhy. Podle matematických výpočtů by měly organismy menší než 1mm mít kosmopolitní rozšíření díky šíření větrem. To ovšem není potvrzeno ani pro nahosemenné rostliny, u kterých stádia v životním cyklu této podmínce také vyhovují. Na matematiku proto není vhodné se zde spoléhat (Sharma, Malcolm and Jr, 2007). Diverzita aeroplanktonu se liší podle roční doby, klimatického pásu a různých sezónních proměnných (Sharma, Malcolm and Jr, 2007). Největší diverzita je nalézána v tropických oblastech (Schlichting, 1974). Pokud zmiňujeme určité taxony, pak sinice jsou nejpočetnější skupinou v tropech, zatímco temperátním oblastem vládou chlorofytální řasy (Sharma, Singh and Rai, 2006). Na nejvyšší diverzitu během ročních období jsou různé názory. Pravděpodobně nejstarší studie uvádí největší diverzitu pro zimu (Schlichting, 1974), kdežto novější studie se

přiklání spíše k letnímu období (Tiberg *et al.*, 1983). Koncentrace řasových jedinců v atmosféře je dále závislá i na meteorologických podmínkách ve studované oblasti (Sharma, Rai and Singh, 2006). Mezi nejvýznamnější faktory patří humidita a teplota. Déšť a vítr zvyšuje uvolňování organismů do ovzduší. Nicméně déšť působí i opačným směrem, vymývá organismy ze vzduchu. Proto je složité u srážek předpovídat, která ze situací převládá (Burge and Rogers, 2000).

Původ řas v atmosféře je různý. Můžeme zde jmenovat terestrické i vodní zdroje. V mnoha případech se jedná o řasy rostoucí na stromech, střechách, výškových budovách (Schlichting, 1969). Zde je potřeba zmínit, že už v této době v roce 1969, se vědělo, že řasy terestrické jsou více odolné k vysychání během šíření než organismy vodní a proto lépe adaptované k šíření vzduchem (Schlichting, 1969). Environmentální faktory přímo i nepřímo ovlivňují šíření řas vzduchem. Klimatické podmínky mohou regulovat dynamiku zdrojů a tím ovlivňovat řasová společenstva (Sharma, Malcolm and Jr, 2007). V budoucnu se očekává i vliv klimatické změny na složení společenstev. K tomuto můžeme připočítat zvyšující se eutrofizaci vod a větší využívání půdy (Sharma, Malcolm and Jr, 2007).

Hydrochorie je další možností šíření. Ta je možná díky mořským proudům, ve vodních tocích, či při pohybech povrchové vody během záplav (Vanschoenwinkel *et al.*, 2008). Tomuto tématu přirozeného přenosu vodou se nevěnuje příliš studií, jelikož způsob přenosu je očividný (Incagnone *et al.*, 2015).

3.42 Biotické vektory

Jako biologické vektory jsou uváděna zvířata, v poslední době se jako významný vektor uvádí i člověk. Pro zoonózy jsou nejčastěji studováni ptáci a to přenos v jejich peří, dále se pak zkoumá disperze v kožichu savců. Přenos pomocí člověka může být přímo spojen s pohybem osob nebo může být na člověka vázán nepřímo, tím je myšleno budování kanálů, pohyb prachových částic s organismy z důsledku zemědělství a podobně.

Šíření pomocí vodních ptáků bylo zkoumáno na mnoha studiích. Tento přenos může být uskutečněn na povrchu zvířat epizoonózy, nebo v trávicím traktu endozoonózy. Sezónně migrující druhy mohou hrát velkou roli pro přenos druhů na velké vzdálenosti (Incagnone *et al.*, 2015).

Šíření mikroorganismů v peří se zdá být závislé na ročním období a migraci ptáků (Bisson *et al.*, 2009). Tato studie se soustředila na porovnání mikroorganismů nalezených v peří juvenilních jedinců a dospělých ptáků. Vzala také v úvahu roční období. Jako srovnávací vzorek byli použiti ptáci, kteří žijí v oblastech celoročně. Nalezené vzorky se zásadně lišili pro obě skupiny ptactva. Výsledky z této studie je dobré aplikovat na populace mikroorganismů v průběhu roku co se ekologie a složení společenstev týká. Zkoumání přenosu mikroorganismů je důležité zatím především z hlediska přenosu nebezpečných patogenů.

3.43 Šíření člověkem

Šíření člověkem je obecně věnováno poměrně málo pozornosti, nejméně studovaný je především vliv člověka na přenos terestrických protistních organismů. Nové techniky molekulární ekologie dávají nové možnosti ve studiu tohoto problému (Wilkinson, 2010). Pro vodní mikroby již bylo provedeno několik studií, články pro terestrická protista jsou spíše ojedinělé.

Rozšiřování prostřednictvím člověka ve vodním prostředí

Ke studiu šíření protistních organismů vedou především katastrofy, které způsobují invazivní druhy a to nejen u mikroorganismů. Nejvíce to prve bylo vidět na větších organismech. Toto téma je aktuální třeba na Novém Zélandu, který je tímto doslova devastován (Crawley, 1985). Invazivní druhy jsou ohrožením pro druhy původní, navíc mohou měnit životní prostředí, a to bylo speciálně zmíněno například u mořského prostředí (Carlton and Geller, 1993). Jako velmi úspěšný invazivní druh je možné uvést rozsivku *Didymosphenia geminata*, která je původní pro severní polokouli. Na jižní polokouli tvoří velice invazivní druh a způsobuje potíže. Na Novém Zélandu, kde byl tento druh poprvé objeven v roce 2004, musela být přijata opatření k zamezení dalšímu šíření. Opatření zahrnují pečlivou kontrolu obuvi a její osušení při přechodu mezi vodními plochami (<http://www.biosecurity.govt.nz/pests/didymo> 17.7.2016).

Balastní voda

Velikost balastních nádrží umožňuje převoz obrovského množství mořské vody. S touto vodou se přepravuje i velké množství organismů, které jsou v této vodě přítomné. Jejich přenos se děje mnohdy na obrovské vzdálenosti. Speciálně na obsah balastní vody byla provedena studie (Carlton and Geller, 1993), ve které se zkoumala diverzita druhů v převážené vodě. Tato studie byla provedena na 159 nákladních lodích v Oregonu. Tyto lodě a voda v nich převážená měly původ v Japonsku. Rozmanitost identifikovaných vzorků byla obrovská. Byli nalezeni zástupci ze 3 protistních kmenů, 16 zvířat a 3 rostlinná oddělení. Co se trofických vztahů týká, bylo nalezeno mnoho zástupců různých skupin, dokonce byli vzácně identifikováni i paraziti. Balastní voda byla určena jako fylogeneticky i ekologicky nespécifický druh transportu, jelikož ve vzorcích byli nalezeny organismy meroplanktonní, holoplanktonní,

organismy bentické, které migrují do vodního sloupce, i druhy tychoplanktonu. U některých organismů se předpokládá procentuálně menší pravděpodobnost přenosu balastní vodou a to jsou organismy bentické, a organismy planktonní jen na krátkou dobu. Také živočichové s aktivním pohybem mohou uniknout. V závislosti na této studii byl uveřejněn seznam invazí vodních druhů rozšířených v nedávné době, u kterých se předpokládá transport balastní vodou. Mezi uvedenými jsou z protistních organismů uvedeny dva druhy obrněnek *Alexandrium catenella* a *Alexandrium minutum*. Oba dva tyto zástupci byly introdukovány do Austrálie.

Balastní voda je nabírána v oblastech, které bývají značně narušeny činností člověka a proto jsou navíc náchylnější k disturbancím a úspěšné introdukci nového invazivního druhu. Invaze jsou také spojené s globální změnou klimatu a celkovými globálními změnami (Dukes and Mooney, 1999).

Rozšiřování pomocí člověka půdou

Rozšiřování protistních organismů s půdou má také bohatou minulost. Probíhaly studie na ostrově Ascension na více lokalitách s rozdílným pH, konkrétně na krytenkách. Zkoumala se diverzita nalezených druhů. Tento ostrov je vhodný ke studiím, jelikož je poměrně izolovaný (Wilkinson and Smith, 2006). Je také zajímavý co se člověkem zavlečených organismů týká. Zdá se, že půda byla na ostrov navážena už v průběhu 19. století, například ze zahrad Kew ve Velké Británii. Půda byla převážena spolu s rostlinami a předpokládá se, že tato půda též obsahovala značné množství protistních organismů. Na tomto ostrově bylo nalezeno mnoho druhů krytenek, které mají kosmopolitní rozšíření a vyskytují se v polárních oblastech stejně jako v tropech. Toto zjištění souhlasí s teorií Finlaye. Nicméně někteří předpokládají zástupci ve vzorcích nebyli nalezeni (Wilkinson, 2010). Diverzitu těchto protist by bylo velmi vhodné prostudovat i pomocí molekulárních přístupů, a zjistit tak původ organismů. Zda jsou geneticky bližší organismům z Kew Garden a je tedy pravděpodobnější převoz s člověkem, nebo je jejich genetická výbava bližší vzorkům ze západní Afriky, což by mohlo poukazovat na pravděpodobnější přirozený způsob kolonizace (Wilkinson, 2010).

Další způsob přenosu půdou je nasadě, a to při cestování na obuvi. Ve vzorcích, které prošly několikaměsíčním zamražením a rentgenovými paprsky byly stále nalezeny životaschopné krytenky (Wilkinson, 2010). Při dnešním objemu cestovního ruchu a

mezikontinentálním cestováním musí být tudíž přenos půdy a v ní obsažených organismů ohromný (Wilkinson, 2010).

Celkem netypickým přenosem půdních mikroorganismů jsou prašné bouře, které mohou být spojeny se zemědělstvím a antropogenně způsobenou erozí půdy, která dosahuje obrovských rozměrů (Arimoto, 2001).

Nicméně není vhodné zapomínat, že doprava nefunguje ve spojení s lidmi jen v nedávné době. Námořní doprava, při které byl převoz mikroorganismů možný, funguje už několik staletí (Wilkinson, 2010).

Člověk také ovlivňuje distribuci organismů nepřímo, jako příklad může být uveden Suezský průplav, díky kterému se rozšiřuje fauna tropický a indopacifických druhů do Středoziemního moře. Této migraci říkáme lessepská (Foissner, 2006).

Nadále zůstává otázkou, zda je přenos organismů pomocí člověka důležitý, jelikož se organismy poměrně snadno šíří i jinými cestami, jakými jsou již výše zmíněné vzdušné proudy nebo migrující vodní ptactvo (Wilkinson, 2010).

4 Závěr

Tématu biogeografie se věnuje mnoho vědců už po dlouhou dobu. Je s podivem jak malé množství je věnováno mechanismům šíření a především bariérám, které v tomto šíření zabraňují, pokud se vezme v potaz množství problémů, které mikroorganismy mohou způsobovat. Tyto potíže zahrnují různé zdravotní potíže u lidí, například astma či alergie, dále je možné jmenovat kontaminace vodních zdrojů nebo tvorbu vodních květů.

V budoucnu bude nutné tento problém studovat podrobněji, hlavně kvůli globální změně klimatu, která sama o sobě je velkým problémem a s touto problematikou přímo souvisí. Nejen změna klimatu, která se odráží v rozložení vody na zemi, problémech s pitnou vodou a nedostatkem potravy, ale i šíření vektorů nesoucích nebezpečné nemoci z tropických oblastí s ní souvisejících, jsou důležité pro pochopení. Mění se přirozené areály výskytu druhů a to platí nejen pro makroorganismy ale i pro mikroorganismy. Bude dobré studovat v laboratorních podmínkách odolnosti organismů, jejich tolerance k vyšším teplotám, vysychání a dalším stresům.

Laboratorních studií je ve dnešní době stále malé množství, v nejbližších letech snad přibude těchto prací a nové možnosti molekulárních metod by mohly leckteré problémy vyřešit nebo alespoň poukázat správným směrem.

Mnoho studií je věnovaných tématu biogeografie protist a argumentaci pouze pro jednu či druhou teorii. S narůstajícím vlivem člověka na jejich distribuci by měly spíše narůst počty studií, které se věnují faktorům ovlivňujícím toto šíření. Možná by pak bylo snazší teorie vyvrátit či potvrdit. Spousta článků opakuje to stejné bez praktické novinky, která by se přikláněla na jednu či druhou stranu. Myslím, že by bylo vhodné se s dnešními možnostmi posunout do oblasti studia v laboratorních podmínkách.

5 Seznam použité literatury

Adl, S. M., Leander, B. S., Simpson, A. G. B., Archibald, J. M., Anderson, O. R., Bass, D., Bowser, S. S., Brugerolle, G., Farmer, M. a, Karpov, S., Kolisko, M., Lane, C. E., Lodge, D. J., Mann, D. G., Meisterfeld, R., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S. E., Smirnov, A. V and Spiegel, F. (2007) 'Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists.', *Systematic biology*, 56(4), pp. 684–689. doi: 10.1080/10635150701494127.

Allen, M. R. (2007) 'Measuring and modeling dispersal of adult zooplankton', *Oecologia*. Springer-Verlag, 153(1), pp. 135–143. doi: 10.1007/s00442-007-0704-4.

Arimoto, R. (2001) 'Eolian dust and climate: relationships to sources, tropospheric chemistry, transport and deposition', *Earth-Science Reviews*, 54(1–3), pp. 29–42. doi: 10.1016/S0012-8252(01)00040-X.

Bass, D., Richards, T. A., Matthai, L., Marsh, V. and Cavalier-smith, T. (2007) 'DNA evidence for global dispersal and probable endemism of protozoa', *BMC Evolutionary Biology*, 13(September), pp. 1–13. doi: 10.1186/1471-2148-7-162.

Bisson, I. A., Marra, P. P., Burt, E. H., Sikaroodi, M. and Gillevet, P. M. (2009) 'Variation in plumage microbiota depends on season and migration', *Microbial Ecology*, 58(1), pp. 212–220. doi: 10.1007/s00248-009-9490-3.

Bullock, J. M., Moy, I. L., Coulson, S. J. and Clarke, R. T. (2003) 'Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*', *Ecography*, 5(April), pp. 692–704. doi: 10.1034/j.1600-0587.2003.03525.x.

Burge, H. A. and Rogers, C. A. (2000) 'Outdoor allergens', *Environmental Health Perspective*, 108, pp. 653–659.

Carlton and Geller (1993) 'Ecological_Roulette_The_Global_Transport_of_Nonind.pdf', *Science*, 261(July), pp. 78–82.

Cohen, G. M. and Shurin, J. B. (2003) 'Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton', *Oikos*. Munksgaard International Publishers, 103(3), pp. 603–617.

doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12660.x.

Crawley, M. (1985) 'Immigrant Killers. Introduced predators and the conservation of birds in New Zealand', *New Zealand Journal of Zoology*, 12, pp. 433–435.

Dukes, J. S. and Mooney, H. A. (1999) 'Does global change increase the success of biological invaders?', *Trends in Ecology and Evolution*, 14(4), pp. 135–139. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01554-7.

Dumont, H. J. and Negrea, S. V. (2002) *Introduction to the Class Brachiopoda*.

Fenchel, T. O. M. and Finlay, B. J. (2004) 'The Ubiquity of Small Species : Patterns of Local and Global Diversity', *BioScience*, 54(8), pp. 777–784.

Finlay, B. J. (2002) 'Global Dispersal of Free-Living Microbial Eukaryote Species', *Environmental microbiology*, 296(May), pp. 1061–1063.

Finlay, B. J., Esteban, G. F., Clarke, K. J. and Olmo, J. L. (2001) 'Biodiversity of Terrestrial Protozoa Appears Homogeneous across Local and Global Spatial Scales', *Protist*, 152(December), pp. 355–366.

Finlay, B. J., Esteban, G. F. and Fenchel, T. (1998) 'Protozoan Diversity : Converging Estimates of the Global Number of Free-Living Ciliate Species', *Protist*. Elsevier, 149(February), pp. 29–37. doi: 10.1016/S1434-4610(98)70007-0.

Finlay, B. J., Esteban, G. F. and Fenchel, T. (2004) 'Protist diversity is different?', *Protist*, 155(May), pp. 15–22.

Foissner (1999) 'Protist Diversity : Estimates of the Near-Imponderable', *Protist*, 150(December), pp. 363–368.

Foissner, W. (2006) 'Biogeography and Dispersal of Micro-organisms : A Review Emphasizing Protists', *Acta Protozoologica*, 45(March), pp. 111–136.

Foissner, W. (2011) *Biogeography of Microscopic Organisms: Is Everything Small Everywhere?* Edited by D. Fontaneto. Cambridge University Press.

Foissner, W., Weissenbacher, B., Krautgartner, W.-D. and Lütz-Meindl, U. (2009) 'A cover of glass: first report of biomineralized silicon in a ciliate, *Maryna umbrellata* (Ciliophora: Colpodea).', *The Journal of eukaryotic microbiology*, 56(6), pp. 519–30. doi: 10.1111/j.1550-7408.2009.00431.x.

Graham, T. B. and Wirth, D. (2008) 'Dispersal of large branchiopod cysts: potential movement by wind from potholes on the Colorado Plateau', *Hydrobiologia*. Springer Netherlands, 600(1), pp. 17–27. doi: 10.1007/s10750-007-9171-5.

Gray, D. W., Lewis, L. A. and Cardon, Z. G. (2007) 'Photosynthetic recovery following desiccation of desert green algae (Chlorophyta) and their aquatic relatives', *Plant, Cell and Environment*, 30(10), pp. 1240–1255. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01704.x.

Green, J. and Bohannan, B. J. M. (2006) 'Spatial scaling of microbial biodiversity', *Trends in Ecology and Evolution*, 21(9), pp. 501–507. doi: 10.1016/j.tree.2006.06.012.

Gutierrez, J. C. and Martin-Gonzalez, A. (2002) 'Ciliate encystment-excystment cycle: A response to environmental stress', *Microbial Development Under Environmental Stress*, pp. 29–49. Available at: <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=14558830> (Accessed: 9 August 2016).

Incagnone, G., Marrone, F., Barone, R., Robba, L. and Naselli-Flores, L. (2015) 'How do freshwater organisms cross the ???dry ocean???? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds', *Hydrobiologia*, 750(1), pp. 103–123. doi: 10.1007/s10750-014-2110-3.

Kristiansen, J. (1975) 'On the Occurrence of the Species of *Synura*(Chrysophyceae).', *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 19, pp. 2709–2715.

Kristiansen, J. (1996) 'Dispersal of freshwater algae', *Hydrobiologia*, 336(1–3), pp. 151–157.

Kristiansen, J. (2008) 'Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes', *Biodiversity and Conservation*, 17(2), pp. 419–426. doi: 10.1007/s10531-007-9259-2.

Lak Lee, K., Yoon, H.-S., Jae Kim, Y. and Soon Kim, H. (2007) 'Growth characteristics of

three *Mallomonas* species (silica-scaled chrysophytes) at different temperatures and pH', *Nordic Journal of Botany*. Blackwell Publishing Ltd, 25(1–2), pp. 113–118. doi: 10.1111/j.0107-055X.2007.00029_21.x.

van Leeuwen, C. H. A., van der Velde, G., van Groenendael, J. M. and Klaassen, M. (2012) 'Gut travellers: Internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl', *Journal of Biogeography*, 39(11), pp. 2031–2040. doi: 10.1111/jbi.12004.

Maguire, B. J. (1963) 'The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water', *Ecological monographs*, 33, pp. 161–185.

Marshall, W. and Chalmers, M. (1997) 'Airborne dispersal of Antarctic terrestrial algae and cyanobacteria', *Ecography*, 20, pp. 585–594. doi: 10.1111/j.1600-0587.1997.tb00427.x.

McDowall, R. M. (2005) 'Falkland Islands biogeography: Converging trajectories in the South Atlantic Ocean', *Journal of Biogeography*, 32(1), pp. 49–62. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01167.x.

Montagnes, D. J. S., Wilson, D., Brooks, S. J., Lowe, C. and Campey, M. (2002) 'Cyclical behaviour of the tide-pool ciliate *Strombidium oculatum*', *Aquatic Microbial Ecology*, 28(1), pp. 55–68. doi: 10.3354/ame028055.

van Overeem, M. A. (1937) 'On green organisms occurring in the lower troposphere', *Rec. Trav. Botan. Neerl.*, 34, pp. 389–439.

Reynolds, C. S. (2007) 'Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: facultative responses to the environment', *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers, 578(1), pp. 37–45. doi: 10.1007/s10750-006-0431-6.

Rogers, D. C. (2014) 'Larger hatching fraction inavian dispersed anostracan eggs (Branchiopoda)', *Journal of Crustacean Biology*, 34, pp. 135–143.

Rundle, D. S., Foggo, A., Choiseul, V. and Bilton, D. T. (2002) 'Are distribution patterns linked to dispersal mechanism? An investigation using pond invertebrate assemblages', *Freshwater Biology*. Blackwell Science Ltd, 47(9), pp. 1571–1581. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00886.x.

Sharma, N. K., Malcolm, R. and Jr, B. (2007) 'Airborne algae: Their present status and relevance 1', *Journal of Phycology*, 627(43), pp. 615–627. doi: 10.1111/j.1529-8817.2007.00373.x.

Sharma, N. K., Rai, A. K. and Singh, S. (2006) 'Meteorological factors affecting the diversity of airborne algae in an urban atmosphere', *Ecography*, 29, pp. 766–772.

Sharma, N. K., Singh, S. and Rai, A. K. (2006) 'Diversity and seasonal variation of viable algal particles in the atmosphere of a subtropical city in India', *Environmental Research*, 102(3), pp. 252–259. doi: 10.1016/j.envres.2006.04.003.

Schlichting, H. E. (1969) 'The importance of airborne algae and protozoa.', *Journal of the Air Pollution Control Association*, 19(12), pp. 946–951. doi: 10.1080/00022470.1969.10469362.

Schlichting, H. E. (1974) 'Periodicity and seasonality of airborne algae and protozoa', *Phenology and Seasonality modelling*, pp. 407–413.

Smith, H. G., Bobrov, A. and Lara, E. (2008) 'Diversity and biogeography of testate amoebae', *Biodiversity and Conservation*, 17(2), pp. 329–343. doi: 10.1007/s10531-007-9260-9.

Smith, H. G. and Wilkinson, D. M. (2007) 'Not all free-living microorganisms have cosmopolitan distributions - The case of *Nebela* (Apodera) *vas Certes* (Protozoa: Amoebozoa: Arcellinida)', *Journal of Biogeography*, 34, pp. 1822–1831. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01733.x.

Souffreau, C., Vanormelingen, P., Verleyen, E., Sabbe, K. and Vyverman, W. (2010) 'Tolerance of benthic diatoms from temperate aquatic and terrestrial habitats to experimental desiccation and temperature stress', *Phycologia*, 49(July), pp. 309–324. doi: 10.2216/09-30.1.

Škaloud, P., Škaloudová, M., Procházková, A. and Němcová, Y. (2014) 'Morphological delineation and distribution patterns of four newly described species within the *Synura petersenii* species complex (Chrysophyceae, Stramenopiles)', *European Journal of Phycology*,

49(2), pp. 213–229. doi: 10.1080/09670262.2014.905710.

Tiberg, E., Bergman, B., Wictorin, B. and Willen, T. (1983) 'Occurrence of microalgae in indoor and outdoor environments in Sweden', *Nordic Aerobiology*, pp. 24–9.

Tyler, P. A. (1996) *Biogeography of Freshwater Algae*.

Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Vandewaerde, H., Seaman, M. and Brendonck, L. (2008) 'Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity', *Ecography*, 31(5), pp. 567–577. doi: 10.1111/j.0906-7590.2008.05442.x.

Wanner, M. and Dunger, W. (2001) 'Biological activity of soils from reclaimed open-cast coal mining areas in Upper Lusatia using testate amoebae (protists) as indicators', *Ecological engineering*, 17, pp. 323–330.

Wilkinson, D. M. (2001) 'What is the upper size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms?', *Journal of Biogeography*, 28(3), pp. 285–291. doi: 10.1046/j.1365-2699.2001.00518.x.

Wilkinson, D. M. (2010) 'Have we underestimated the importance of humans in the biogeography of free-living terrestrial microorganisms?', *Journal of Biogeography*. Blackwell Publishing Ltd, 37(3), pp. 393–397. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02236.x.

Wilkinson, D. M. and Smith, H. G. (2006) 'An initial account of the terrestrial protozoa of Ascension Island', *Acta Protozoologica*, 45(4), pp. 407–413.

Yang, S. H., Lee, K. B., Kong, B., Kim, J. H., Kim, H. S. and Choi, I. S. (2009) 'Biomimetic encapsulation of Individual Cells with Silica', *Angewandte Chemie - International Edition*, 48(48), pp. 9160–9163. doi: 10.1002/anie.200903010.