

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Katedra botaniky  
Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



Zuzana Herciková

Faktory ovlivňující výskyt vzácných druhů protist  
Factors affecting the occurrence of rare protist species

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce:  
Mgr. Pavel Škaloud, 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, 25. 4. 2024

Podpis:

## **Poděkování:**

Děkuji moc svému školiteli Mgr. Pavlu Škaloudovi, Ph.D. a všem, kteří mne při psaní této práce podpořili.

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce se snaží odpovědět na otázku, kterou si pokládal už Darwin, a která je dodnes aktuální: které faktory ovlivňují výskyt vzácných druhů?

V první části této práce je tato otázka vztažena obecně na všechny druhy organismů. Nejprve je definován pojem vzácný druh a jsou zmíněny další obecné informace o rozložení, podílu a významu vzácných druhů. Dále je zmíněno, jaké biotické a abiotické faktory ovlivňují výskyt a existenci vzácných druhů všech organismů. Jsou jimi například velikost organismu, abiotické podmínky prostředí, ve kterém se organismus nachází, atd.

Druhá část této práce se zabývá vzácností protist. Nejprve je diskutováno, zda vzácná protista existují. Díky své malé velikosti, velkým populacím, krátké generační době a snadné disperzi jsou totiž často považována za všudypřítomná. Dále jsou zmíněny faktory, které by mohly mít vliv na výskyt protist, například: velikost habitatu, schopnost disperze a změny prostředí ve kterém se vyskytují. Nelze jednoznačně říci, proč jsou některá protista vzácná a ani obecně kategorizovat, jaké faktory jsou pro výskyt vzácných protist klíčové.

Klíčová slova: vzácné druhy, biogeografie protist, faktory výskytu vzácných druhů, endemická protista, vlajkové druhy, habitat

## **Abstract**

This bachelor thesis aims to answer the question that even Darwin asked, and which is still relevant today: which factors influence the occurrence of rare species?

In the first part of this thesis, this question is applied in general to species of all organisms.

First, the term rare species is defined and other general information on the distribution, proportion of rare species in ecosystem and importance of rare species are mentioned. Then biotic and abiotic factors, that influence the occurrence and existence of rare species of all organisms are mentioned. These include, for example, the size of the organism, abiotic environmental conditions, in which the organism is found, etc.

The second part of this thesis is focused on the rarity of protists. First, it is discussed whether rare protists actually exist. Due to their small size, large populations, short generation time and easy dispersal, they are often considered ubiquitous. Factors that could influence the occurrence of protists are discussed next. These factors are for example habitat size, dispersal ability and changes in the environment in which they occur. It is not possible to clearly say why some protists are rare, or even to categorize in general terms what factors are key to the occurrence of rare protists.

Key words: rare species, protist biogeography, factors influencing occurrence of rare protists, endemic protists, flagship species, habitat

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Definice vzácného druhu.....	1
2.1 Vlastnosti vzácného druhu .....	1
2.2 Měřítko vzácnosti .....	2
2.3 Globální a lokální vzácnost .....	3
3. Rozložení a podíl vzácných druhů globálně .....	4
3.1 Podíl vzácných druhů v komunitách .....	4
3.2 Hotspoty vzácných druhů.....	5
4. Vzácný=ohrožený?.....	6
5. Význam vzácných druhů.....	7
5.1 Význam vzácných druhů v ekosystémech .....	7
5.2 Význam vzácných mikrobů.....	8
5.3 Další využití vzácných druhů .....	8
6. Faktory ovlivňující výskyt vzácných druhů .....	9
6.1 Abiotické podmínky prostředí.....	9
6.2 Velikost.....	10
6.3 Změny prostředí .....	11
7. Pohledy na vzácnost protistních druhů .....	11
7.1 Dva názory na existenci vzácných protist .....	13
7.1.1 Finlayova teorie.....	13
7.1.2 Foissnerova teorie .....	15
7.2 Důkazy k vyvrácení Finlayovy teorie .....	16
7.2.1 Endemická protista.....	16
7.2.2 Ohrožená protista .....	21
8. Faktory ovlivňující výskyt vzácných protist .....	22
8.1 Habitat .....	23
8.1.1 Typ habitatu.....	23
8.1.2 Stáří habitatu .....	25
8.1.3 Úzká ekologická valence.....	28
8.2 Závislost vzácných druhů na ostatních organismech .....	28
8.3 Disperze.....	30
8.4 Ohrožení vzácných druhů lidmi .....	31
9. Závěr.....	32
10. Zdroje .....	32

## MOTTO

“Kdo dokáže vysvětlit, proč má jeden druh široký areál rozšíření a je velmi početný a proč jiný, příbuzný druh, má areál rozšíření úzký a je vzácný?”

Charles Darwin, O původu Druhů, 1859

## 1. Úvod

Tato práce se zabývá faktory, jež mají vliv na rozšíření a výskyt vzácných druhů. Zvláštní pozornost věnuje protistům. Protista jsou eukaryotické jednobuněčné organismy. Říše Protista vznikla jako sběrná skupina druhů, které se nehodily ani do rostlin, ani do živočichů. Systém tří říší (Protista, Rostliny a Živočichové) se rozpadl na mnoho superskupin, ale definice protist se moc nezměnila: jsou to eukaryotické organismy, které nepatří do živočichů, vyšších rostlin ani hub (Čepička, 2019). Je diskutabilní, zda by do této skupiny měly být zařazeny i chaluhy. Mnoho vědců je vyčleňuje kvůli jejich mnohobuněčnosti. Protisty se totiž často myslí pouze mikroskopické druhy s početnými populacemi a krátkou generační dobou.

Což nás přivádí k myšlence, zda vůbec vzácná protista existují? Díky své mikroskopické velikosti mají obrovský disperzní potenciál a teoreticky by se mohly vyskytovat všude. Většina protist se opravdu všude dostane, jedná se ale o tzv. neutrální disperzi. To znamená, že po přenesení na nové stanoviště nevytvoří novou populaci a neencystují se. Abychom zjistili opravdový geografický areál výskytu protist, je třeba zkoumat jejich efektivní disperzi (Weisse, 2008).

Pokud vzácná protista existují, co má vliv na jejich rozšíření? Existují vůbec studie zabývající se tímto tématem?

Toto téma je důležité, protože mnoho vzácných druhů mizí a jejich role v ekosystémech mohou být nenahraditelné. Dozvíme-li se, co je limituje, budeme je moci lépe chránit, nebo aspoň odhadnout dopad jejich ztráty.

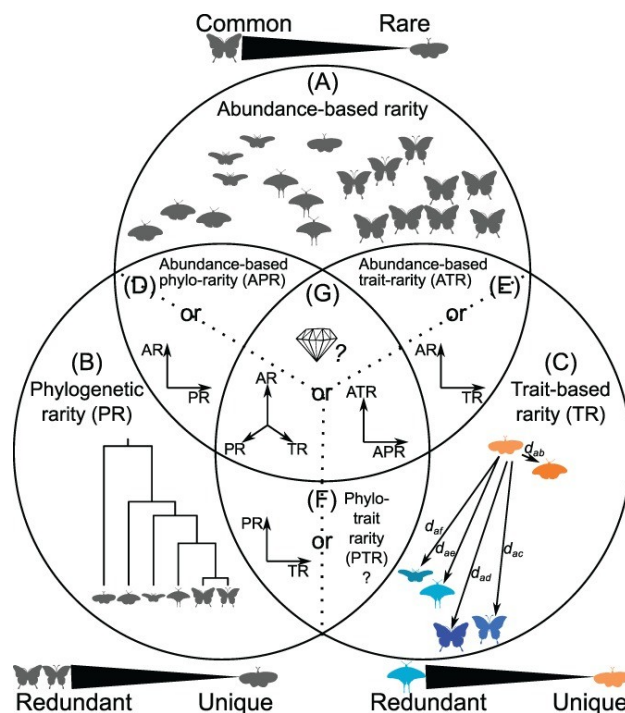
## 2. Definice vzácného druhu

### 2.1 Vlastnosti vzácného druhu

Na začátek je třeba položit si otázku, co znamená, že je druh vzácný. Vzácnost druhu byla nejprve založena na funkci počtu a početnosti druhů v určitém souboru (Kondratyeva et al., 1999). Práh vzácnosti ale není pevně stanoven, pro popis druhu jako vzácného je proto ve studiích používána hranice 0,1% nebo 0,01% relativní abundance druhu ve vzorku (Pascoal et al., 2021).

Vzácnost byla později určována i podle vlastností a fylogenetické vzácnosti druhů. Pro popis vzácnosti se používá i index originality druhů, jenž značí příspěvek k celkové rozmanitosti referenčního souboru (Kondratyeva et al., 1999). Tento index lze také definovat jako vzácnost

vlastnosti druhu, například stavu funkčního znaku. "Funkční znaky jsou spojeny se schopností druhů získávat zdroje, šířit se, rozmnožovat se, reagovat na ztráty a obecně přetrvávat (Weiher et al., 2011, cit. dle Kondratyeva et al., 1999)". O stavu funkčního znaku se často předpokládá, že reprezentuje pozici druhu na fylogenetickém stromu. Existuje snaha o propojení těchto měřítek vzácnosti (obr. 1), ale mnoho studií zabývajících se vzácností je nepropojuje a definuje vlastní měřítko vzácnosti v úvodu studie (Kondratyeva et al., 1999).



Obr. 1 Způsoby vzácnosti

Každý z kruhů reprezentuje jeden způsob popisu vzácnosti. Protnutí kruhů značí oblast, kde jsou způsoby popisu vzácnosti porovnávány, nebo kombinovány. Každý z konceptů je ilustrován teoretickými daty – sedmi druhy motýlů. **A** - Vzácnost založená na abundanci. AR – abundance rarity - ve vztahu k jedincům každého druhu. **B** - vzácnost založená na fylogenetických datech. PR – phylogenetic rarity - evoluční historie druhu (teoretický fylogenetický strom. **C** - vzácnost založená na vlastnostech. TR – trait rarity - odlišnosti vlastností druhů. (barva motýlů reprezentuje znak druhu – rozdílnosti **d** znaku **a** mezi druhy) Gradient nad kruhem A jde od běžného k vzácnému druhu. Gradienty dole jdou od běžnosti k jedinečnosti.

Nejvzácnější druhy jsou teoreticky v oblasti protnutí všech třech kruhů – **G** (Kondratyeva et al., 1999).

## 2.2 Měřítko vzácnosti

Existuje mnoho měřítek, podle kterých lze druh zařadit do kategorie „vzácný“. Rabinowitz (1981) vytvořila sedm kategorií vzácnosti podle tří faktorů: velikosti areálu výskytu, absolutní velikosti

populace a podle specifických nároků na habitat. Pomocí jejího systému vytvořili maďarští autoři 4 kategorie vzácnosti (Görgényi et al., 2023):

1. druh vyskytující se v hodně typech habitatů ve velkém počtu
2. druh vyskytující se v hodně typech habitatů v malém počtu
3. druh vyskytující se v málo typech habitatů ve velkém počtu
4. druh vyskytující se v málo typech habitatů v malém počtu.

Aby byl druh uznán jako vzácný (nebo ohrožený) podle IUCN, musí splňovat určité vlastnosti. Redukce velikosti populace, geograficky omezený výskyt, malá velikost populace, ústup malé, nebo omezené populace a kvantitativní analýza, která indikuje pravděpodobnost vymření (IUCN 2012, cit. dle Jurán a Kaštovský, 2019). Při sestavování Červeného seznamu ohrožených druhů používají autoři z různých zemí různé, i když často velmi podobné kategorie vzácnosti. Např. bulharští autoři vytvořili kategorie kriticky ohrožený, ohrožený, zranitelný, blízký ohrožení a nejmíň ohrožený. Tyto kategorie vytvořili podle ohodnocení sedmi kritérií: počtu lokalit a typů habitatů, kde se druh vyskytuje, vztahu druhu k množství hlavních ekologických skupin, výskytu druhu v ochránářsky významných oblastech, endemismu druhu, jeho areálu a celkové váze (Stoyneva-Gärtner et al., 2015, cit. dle Jurán a Kaštovský, 2019).

### **2.3 Globální a lokální vzácnost**

Druhy mohou být vzácné v lokálním, nebo globálním kontextu (Brodie et al., 2009). Byla snaha o vytvoření integrativního měřítka vzácnosti a běžnosti druhů kombinující lokální počet, geografický rozsah a šířku stanoviště (Leitão et al., 2016), ale tyto snahy ještě nepřinesly žádný výsledek. Určit vzácnost v globálním měřítku je těžké i z důvodu nedostatečného popisu mnoha druhů, celkovému nedostatku dat, atd.

Často popisujeme druhy jako globálně vzácné – vyskytující se jen na jednom omezeném areálu na světě a tedy endemické – právě kvůli nedostatku dat. Rozlišují se proto různé druhy endemismu:

Normální endemismus – druh se vyskytuje pouze na jednom omezeném území na světě. Může se jednat o stát, kontinent (často Austrálie), atd. Tyto druhy jsou prozkoumané a nejdou zaměnit s žádným jiným druhem.

Mikroendemismus - druh se vyskytuje na extrémně malém území. Tyto druhy se často vyskytují na izolovaných místech, jako jsou hory, ostrovy atd., kde mohly vzniknout např. alopatrickou speciací (Petrušek, 2019).

Umělý endemismus – do této kategorie spadají nově objevené druhy považované za endemické. Může se ale ukázat, že jde pouze o druhy přehlížené a další výzkum jejich endemismus popře (Palamar-Mordvintseva et al., 2000, cit. dle Jurán a Kaštovský, 2019).

Lokálně vzácné druhy mohou být kosmopolitní a na další lokalitě svého výskytu mohou být běžné.



### 3. Rozložení a podíl vzácných druhů globálně

#### 3.1 Podíl vzácných druhů v komunitách

Existují různé vzorce pro popis distribuce vzácných a běžných druhů v komunitách. Core-satellite hypotéza formulovaná Hanskim (1982) říká, že jádro komunit tvoří běžné druhy a na stejném typu lokalit se sporadicky vyskytují satelitní - vzácné druhy. Počítá také s druhy, které mají střední míru početnosti. Předpokládá bimodální distribuci, která se ale ukazuje být artefaktem. Model také nepočítá se změnami habitatu v průběhu roku. Křivky obsazenosti habitatů určitým počtem druhů a křivky počtu habitatů obsazených určitým počtem druhů na regionální úrovni ukazují model, kde je většina druhů vzácných (Görgenyi et al., 2023).

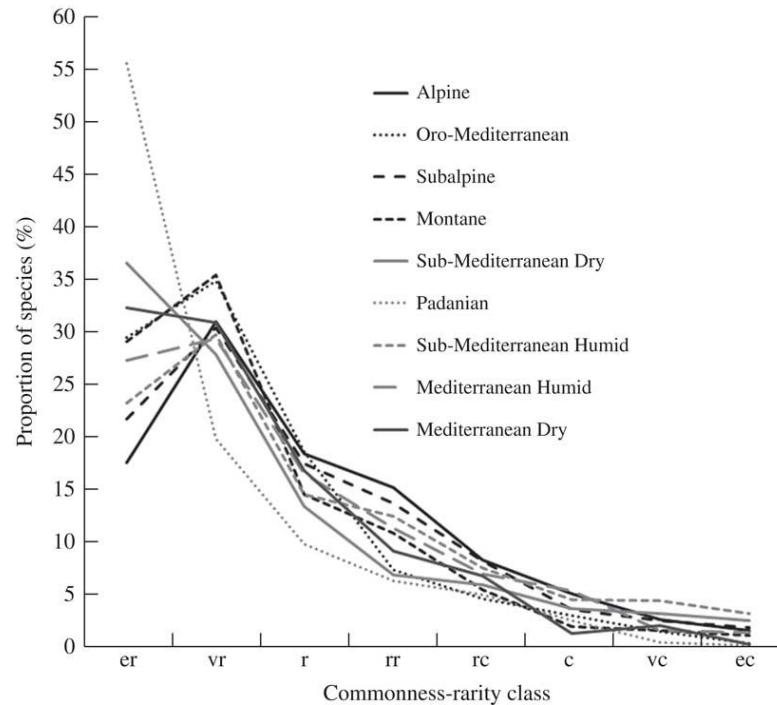
V poslední době se objevily dva hlavní modely globálního rozložení vzácných a běžných druhů na Zemi:

1. Poissonův log-normální model říká, že většina druhů je velmi vzácná, a že čím jsou druhy běžnější, tím méně jich je.
2. Fisherův log-seriální model, jenž tvrdí, že jen několik druhů je velmi vzácných, většina má střední úroveň běžnosti a jen velmi málo druhů je zcela běžných (Callaghan et al., 2023).

Pro ověření toho, který model více odpovídá skutečnosti, byly použity data z Globálního Informačního Systému o Biologické Rozmanitosti (GBIF). Jedná se o sbírku dat z pozorování různých druhů. Pro některé druhy (především běžné a dlouho zkoumané) je dat hodně, pro některé je jich málo a někdy nejsou k dispozici žádná data. Mnoho druhů totiž stále nebylo objeveno. Bez dostatečných dat to vypadá, jakoby většina druhů byla velmi vzácná, ale čím více údajů máme, tím více druhů se jeví jen jako vzácné (Callaghan et al., 2023). Problém s nedostatečnými daty by se dal vyřešit odhadem geografického rozložení druhů pomocí modelu ekologické niky (ENM). Tento model používá data o výskytu, které se propojí s daty o ekologických nárocích druhu a aplikuje se na oblasti, kam by se daný druh reálně mohl přenést (dají se vložit i data o biotických vlivech). Z těchto dat algoritmus (MaxEnt) vytvoří odhad geografického rozšíření druhu. Toto funguje spíše pro terestrické organismy. ENM byl zkoušen na rybě *Brycon henni*. Údaje z gSADu (gSAD – the global species abundance distribution - systém pro odhad globální abundance druhu pomocí kombinace záznamů o pozorování druhů na určitém místě v určitý čas z různých databází, studií, herbářových položek, atd.; Enquist et al., 2019) byly porovnány s daty výskytu vzniklými pomocí ENM a ve výsledku se data z gSADu a z ENM moc nelišily. Nikdo ale nezkoušel ENM aplikovat na protista. Pomocí ENM by se mohly dát odhadnout podmínky prostředí, které mají vliv na výskyt druhu použitím přesných záznamů o geografickém výskytu (Valencia-Rodríguez et al., 2021).

U cikád a ptáků, u nichž je dat z pozorování nejvíce (každý rok se vzorkuje celková diverzita), byl nepochybně potvrzen Poissonův model gSADu (Callaghan et al., 2023). I na diverzitu lišejníků zkoumanou v Itálii tento model sedí – viz Obr. 2 (Nimis et al., 2018). Téměř pro všechny pozorované

třídy organismů se nejlépe statisticky hodilo Poissonovo log-normální rozložení. Tento silný důkaz univerzálního vzorce globálního rozložení druhů napříč třídami organismů naznačuje, že mohou existovat obecné ekologické nebo evoluční mechanismy, které řídí běžnost a vzácnost života na Zemi (Callaghan et al., 2023).



Obr. 2 Podíl druhů v gradientu vzácnosti lišejníků založený na datech z Itálie

er- extrémně vzácné, vr – velmi vzácné, r – vzácné, rr - docela vzácné, rc – docela běžné, c – běžné, vc – velmi běžné, ec – extrémně běžné (Nimis et al., 2018)

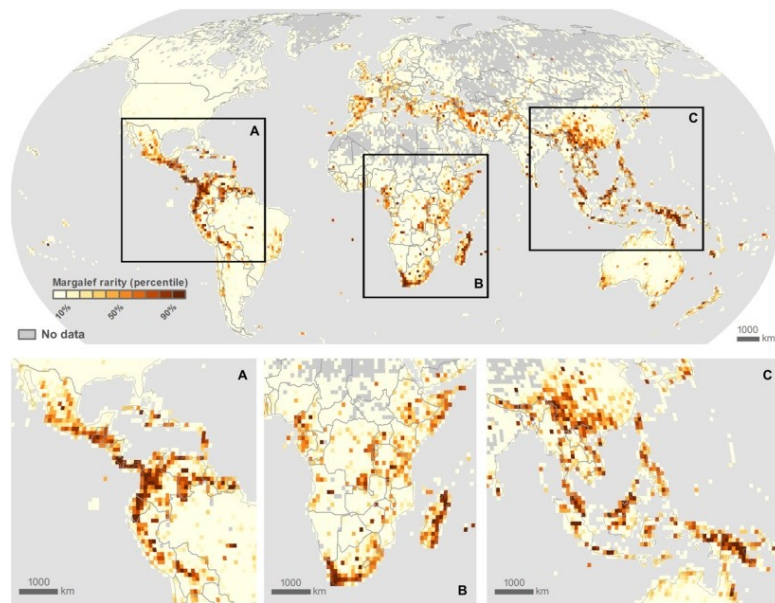
### 3.2 Hotspoty vzácných druhů

Druhy mohou být vzácné lokálně (jen v určitých oblastech svého výskytu, zatímco na většině území svého rozšíření jsou běžné), nebo globálně (což se mnohem hůř odhaduje). Globální abundance se bere jako kombinace průměrné lokální abundance a počtu míst výskytu skrz geografický rozsah rozšíření. Odhadem globální početnosti můžeme minimalizovat problémy s odhadem vzácnosti druhu (Enquist et al., 2019).

Některé lokality jsou hodnotné a vyskytuje se na nich víc vzácných druhů dohromady. Takovéto lokality jsou většinou chráněné. Jestli se lokalitu vyplatí chránit lze určit např. pomocí těchto kategorií: (1) přítomnost významné populace jednoho nebo více chráněných druhů; (2) velká diverzita druhů v biogeografickém kontextu; (3) lokalita je vzorovým příkladem typu habitatu, atp. (Brodie et al., 2009).

Hotspoty biodiverzity reflektují akumulaci vzácných druhů. Vzácnost koreluje s lokální abundancí a obsazeností habitatů. Biodiverzita vzniká náhodně skrze dynamickou rovnováhu speciace a extinkce, proto se více vzácných druhů vyskytuje v tropických horách a izolovaných místech, kde druhy nerušeně speciovaly v podmínkách, které se v průběhu času moc neměnily. Na tyto regiony, které se

vyvíjely ve stabilním klimatu, mají velký efekt lidské disturbance a klimatické změny (Enquist et al., 2019). Na obrázku 3 můžeme vidět rozložení vzácných druhů rostlin na Zemi.



Obr. 3 Kde se vzácné druhy nachází geograficky?

Obrázek ukazuje koordináty druhů s třemi nebo méně pozorováními. Šedé plochy jsou bez botanických záznamů, oblasti s relativně malým počtem vzácných druhů jsou oranžové až žluté. Tmavě hnědé jsou oblasti s vysokým počtem vzácných druhů. Hotspoty diverzity jsou většinou hory, ostrovy a tropické a subtropické regiony jakými jsou Nová Guinea, Indonésie, jihozápadní Čína, Madagaskar, Andy (Ekvádor, Kolumbie, Peru), centrální Amerika (Costa Rica a Panama), jižní Mexiko, atd. (Enquist et al., 2019).

#### 4. Vzácný=ohrožený?

Vzácnost je populační vlastnost, která je obvykle spojena s vysokým rizikem vyhynutí. Avšak chronicky vzácné druhy (druhy s nízkou populační hustotou po mnoho generací v celém svém areálu rozšíření) mohou mít na individuální úrovni vlastnosti, které jim umožňují být vzácné trvale. Pro živočichy je pro přetrvání při nízké hustotě klíčové úspěšné oplodnění. Chronicky vzácné druhy zvyšují svou šanci na přežití zvýšením pravděpodobnosti úspěšného oplodnění. Tuto šanci zvyšují následující vlastnosti:

1. Ke spojení vajíčka se spermií dochází uvnitř dospělého jedince nebo v jeho blízkosti
2. Při hledání partnera mohou jedinci vysílat signály na dlouhou vzdálenost
3. Samotní jedinci nebo disperzoři jejich gamet jsou vysoce mobilní
4. Pokud nejsou zástupci druhu nebo jejich disperzoři mobilní, zvýší spojení obou pohlaví v jediném jedinci šanci na přežití (Vermeij et al., 2017).

Naproti tomu vnější oplození a pasivní rozptyl gamet poháněný větrem nebo vodou, či pomalé, usedlé životní návyky dospělců kombinované s absencí přenašečů gamet se zdají být neslučitelné s trvalou vzácností (Vermeij et al., 2017).

Vzácnost může být klíčem k přežití krizi. Stromy v tropickém pralese jsou životně závislé na své vzácnosti. Svým sporadickým výskytem se vyhýbají specializovaným herbivorům a patogenům (Vermeij et al., 2017). Podle kill-the-winner hypotézy formulované Thigstadem a Lignellem (1997) je nejšchopnější taxon vždy nejvíc postižen predací. Vzácné druhy jsou také méně postižené virem, než druhy běžné. Bylo studováno, že mořští řasovci závislí na vzácném hostiteli jsou také vzácní (Sabbagh et al., 2020, cit. dle Pascoal et al., 2021).

Pořád ale platí, že pokud je druh vzácný, je více ohrožený vyhynutím, než druh běžný. I když by měl vzácný druh všechny výše zmíněné vlastnosti, pořád ho může zasáhnout nečekaná disturbance, epidemie, atd., která může způsobit jeho extinkci.

## 5. Význam vzácných druhů

### 5.1 Význam vzácných druhů v ekosystémech

Vzácné druhy se neúměrně podílejí na funkční struktuře druhových společenstev, ale vzhledem k potížím s jejich studiem bývají často opomíjeny. Diverzita funkčních znaků je pohonem ekologických procesů. Celá šíře funkcí v rámci druhových společenstev je klíčová k udržení ekosystémů zejména při dnešních rychlých změnách prostředí. Pro unikátní funkce, speciální využívání zdrojů, ekologické procesy, vyšší biodiverzitu a stabilitu je nezbytné udržet funkční strukturu ekosystému (Leitão et al., 2016).

Leitão et al. (2016) zkoumali konsekvence zvýšených lokálních a regionálních extinkcí v tropech (kde je většina druhů vzácná) pro funkční strukturu společenstva. Výše zmíněné bylo zkoumáno na druzích ryb, ptáků a stromů. Byly představeny různé scénáře ztráty druhů, z nichž některé měly disproporciální vliv na integritu ekologických procesů – došlo ke zhoršení ekosystémových služeb. Leitão a jeho skupina zkoumali vliv každého znaku, vliv nestejného počtu znaků i vliv počtu dimenzí a došli k těmto výsledkům:

1. Funkční bohatost – pokud vzácné druhy vyhynuly první, byla eroze funkční bohatosti vyšší než u náhodného extinkčního scénáře (pro všechny tři zkoumané druhy).
2. Funkční specializace – Při náhodné extinkci bylo pozorováno snížení funkční specializace více než bylo očekáváno, za podmínky, že byly nejprve odstraněny nejvzácnější druhy.
3. Funkční originalita - pokud bylo nejprve odstraněno 50% nejvzácnějších druhů – nelišila se funkční originalita od nulového modelu. Byla ale výrazně vyšší, pokud bylo nejprve odstraněno 50% nejběžnějších druhů.

Ekosystémy, kde autoři studii odstranili vzácné druhy, byly navíc více náchylné k osídlení exotickými druhy, než ekosystémy, z nichž odstranili stejnou biomasu běžných druhů (Pascoal et al., 2021).

## 5.2 Význam vzácných mikrobů

Jaký význam mají v ekosystémech vzácné mikroorganismy? Vzácné mikroby tvoří skrytou páteř mikrobiálních komunit, v nichž je relativně velký počet vzácných druhů. Tyto klíčové a zranitelné druhy mají nadproporcionální role v biogeochemických cyklech. Jsou skrytým faktorem ovlivňujícím funkci biomu. Například mikrobi rozkládají organické sloučeniny (včetně těch, které kontaminují životní prostředí) a zvyšují odolnost ekosystémů vůči antropogenním vlivům. Snížením druhové bohatosti mikrobiálního společenstva o 75% se denitrifikační aktivita sníží 4-5 krát. Nepodílejí se na ní tedy jen dominantní druhy (Jousset et al., 2017). Mimo jiné se vzácné druhy podílejí i na redukci sulfátů v půdě (Hausmann et al., cit dle Ramond et al., 2023).

Vzácné druhy tvoří genetickou banku aktivovanou za určitých podmínek jako odpověď na změnu prostředí nebo biotické vlivy. Je důležité determinovat část vzácných mikrobů, které jsou aktivní, a část, které jsou dormantní, abychom předpověděli dopad jejich ztráty na ekosystém (Jousset et al., 2017). Je jasné, že dopad ztráty aktivních mikrobů se projeví hned. Ale pokud jsou dormantní, nedozvíme se, jakou funkci by měli jako aktivní, vyhynou-li předtím, než se aktivními stanou. A proto je odhad jejich vlivu velmi složitý. Mohou se aktivovat jen za velmi specifických podmínek, ale za těchto podmínek mohou hrát klíčovou roli.

Pro zkoumání funkce vzácných druhů jsou dobré kultivační metody (vysoce výkonná jednobuněčná kultivace na mikrofluidních destičkách se projevila jako zvlášť účinná) i metody nekultivační (Pascoal et al., 2021). S kultivačními metodami může být problém, protože některé druhy nelze izolovat, natož kultivovat.

## 5.3 Další využití vzácných druhů

Vzácné druhy mohou mít význam i ve vědě jako neobvyklé modelové organismy. Jejich unikátní znaky by mohly pomoci modelovat a vyvracet vědecké hypotézy. Např. Cyanidiophyceae, které mají spoustu unikátních znaků – přežijí vysoké teploty, pH blízké nule, vysokou salinitu, fluktuaci světla, toxické kovy a mají geny z horizontálního genového přenosu (Van Etten et al., 2023). Mnoho vzácných druhů má unikátní vlastnosti (geny) které jim pomáhají přežít v neobvyklých prostředích, nebo překonat jiné překážky. Zkoumáním jejich genomu můžeme najít odpovědi na problémy, se kterými se potýkáme i my.

Vzácné druhy mohou sloužit i k odhadu hodnoty přírodní lokality. Dá se podle nich určit, zda, popř. jak moc, je důležité určitou lokalitu chránit. V Maďarsku byla pro tento účel použita diverzita krásivek v meandrových jezerech (Krasznai et al., 2008). Existuje totiž mnoho druhů krásivek, které jsou vázány na specifický typ lokality. Zároveň fungují jako indikátory změny pH či živin (Coesel, 1984, Borixs et al., 1998, cit. dle Krasznai et al. 2008). Ze stejného důvodu jsou často používány i rozsivky (Lenoir a Coste, 1996, cit. dle Krasznai et al., 2008). Hodnota lokality souvisí s výskytem vzácných druhů, celkovou diverzitou a vyspělostí krásivek (Coesel, 2003, cit. dle Krasznai et al., 2008).

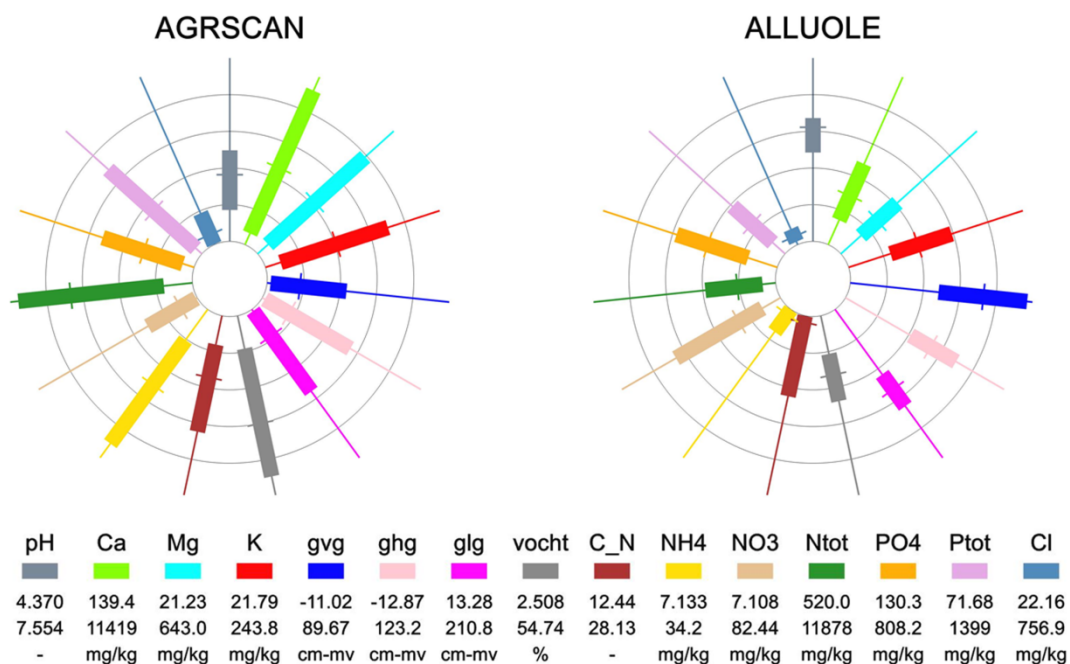
To, že v určité lokalitě začnou mizet vzácné druhy, nás může varovat, že se mění podmínky prostředí a my můžeme včas zareagovat (Payne 2013, cit. dle Juráš a Kašotvský, 2013).

## 6. Faktory ovlivňující výskyt vzácných druhů

Rostlinné i živočišné druhy mohou být vzácné z důvodu specifických nároků prostředí, kvůli limitaci disperze, nebo ztrátě, zničení, popř. degradaci jejich přirozeného prostředí (což je pravděpodobně největší hrozbou pro všechny druhy (Brodie et al., 2009)).

### 6.1 Abiotické podmínky prostředí

Celých 36,5% diverzity rostlin je mimořádně vzácných (Enquist et al., 2019). Rostliny mohou být vzácné z různých důvodů. Na jejich příkladu byl nejvíc zkoumán vliv abiotických podmínek na výskyt druhů. Nejdůležitější pro výskyt rostlin jsou hladina spodní vody, pH půdy a obsah živin v půdě. Průměrná odpověď běžného a vzácného druhu na abiotické faktory prostředí se liší: vzácné druhy mají užší preference abiotických i biotických parametrů: bylo zjištěno, že 20 z 23 vzácných druhů má výrazně užší preference abiotických půdních parametrů než druhy běžné. Po odebrání vzorků půdy s popsány nálezy rostlin byly odhaleny rozdíly mezi hranicemi výskytu u druhů *Agrostis canina* (běžný druh) a *Allium oleraceum* (vzácný druh). V hladině spodní vody a organické složce půdy byly malé rozdíly v nárocích u běžných a vzácných druhů. Největší rozdíl byl v koncentraci dusíku (viz Obr. 4). Mnoho rostlin netoleruje lidský přídavek dusíku - přerostou je kompetiční druhy. Důležitá je také kombinace podmínek – při dostatku fosforu jsou rostlinné druhy schopné růst v širokém gradientu pH, je-li ale fosforu málo, tento gradient se stává úzkým (Wieger Wamelink et al., 2014).



Obr. 4 Nároky běžného druhu *Agrostis canina* nalevo a vzácného druhu *Allium oleraceum* napravo. Měřítka je v rozsahu od 5 do 95 procent výskytu druhu ve vzorcích. Kruhy značí 0, 20, 40, 60 a 80 procent. Každá barva znamená jiný parametr prostředí. Hodnoty parametrů začínají minimální

hodnotou 0 a maximální hodnotou 100 procent. Z obrázku je patrné, že *Allium oleraceum* má mnohem užší rozsah tolerance podmínek prostředí. Bylo měřeno pH, obsah vápníku – Ca, hořčíku – Mg, draslíku – K. Všechny tyto parametry byly měřeny z extraktu půdy ve vodě. Dále měřili gvg – průměrnou hladinu spodní vody, ghg – nejvyšší hladinu spodní vody, glg – nejnižší hladinu spodní vody, vocht – vlhkost půdy, C\_N - poměr uhlíku a dusíku. Z extraktu půdy v CaCl<sub>2</sub> byl měřen obsah amoniaku - NH<sub>4</sub>, nitrátu NO<sub>3</sub>, Ntot – celkový obsah dusíku, obsah fosfátů – PO<sub>4</sub>, Ptot – celkový obsah fosforu a obsah chloridu – Cl (Wieger Wamelink et al., 2014).

Pro výskyt vzácných druhů rostlin jsou důležité i vegetační pokryv a biotické podmínky habitatu. Studie vzácných půdních mikrobů odhalila, že vzácní mikrobi pomáhají rostlinám přeměňovat energii z obranných mechanismů na příjem živin (Hol et al., 2015, cit dle Pascoal et al., 2021) a i vzácné mikroby by mohly mít vliv na výskyt vzácných rostlinných druhů.

Abiotické podmínky prostředí samozřejmě nemají vliv pouze na rostliny. Například na výskyt lišejníků má vliv nejen typ fotobionta, ale i substrát, na němž rostou, jejich bioklimatická nika, aridita a eutrofizace. Vzácné lišejníky jsou většinou epifytické, mají netrebuxiodního symbionta (často řasu rodu *Trentepohlia*) a vyžadují vysokou vzdušnou vlhkost. Nejvíce se vyskytovaly ve starých vlhkých stinných lesích (biotop, který je sám o sobě vzácný). Běžné druhy často rostou na kamenech, na suchých stanovištích a v eutrofizovaném prostředí. Na vzácnost mají vliv dva hlavní faktory: (1) bioklima, (2) málo vhodných habitatů. Růstová forma ani způsob reprodukce na běžnost druhů vliv nemá (Nimis et al., 2018).

I na zvířata mají vliv abiotické podmínky prostředí. Některé druhy jsou vázány na určitý typ habitatu, bez něhož nemohou žít. Například na Sonoranské poušti žije hlodavec *Xerospermophilus tereticaudus*, který řídí svůj životní cyklus a hmotnost podle období dešťů (Munroe a Koprowski, 2011). Na živočišné druhy mají abiotické podmínky prostředí hlavně nepřímý vliv – například je ovlivňuje, co na daném místě roste za rostliny.

## 6.2 Velikost

Vliv velikosti populace druhu je zřejmá, stejně jako velikost arálu výskytu druhu. Vliv má ale i velikost těla, nebo disperzních, popř. reprodukčních stádií druhu.

Za vzácné jsou považovány převážně druhy s velkými těly. Například sloni, nosorožci, tygři, atd. Velikost těla má vliv na počet vhodných a dostupných habitatů. Malé druhy se prostředí přizpůsobují lépe a jsou prostorově méně náročné než druhy velké. Menší druhy, nebo aspoň druhy s malými životními stádii, se zároveň lépe šíří – čím menší jsou, tím lépe se šíří a tím běžnější jsou. Toto tvrzení trohu popírají orchideje, které se šíří pomocí mikroskopických semínek, ale přesto jsou vzácné. Kapradiny, které se šíří mikroskopickými sporami jsou dost často také vzácné. Mohou za to jejich specifické nároky na prostředí (mohou například být endemiti hadců). Čím větší reprodukční stádia, tím hůř se druh šíří a tím vzácnější je. Příkladem takového druhu mohou být např. brouci rodu

*Scarelus* (Lycidae), kteří speciovali na malém prostoru kvůli snížené pohyblivosti neotenní samičky tohoto brouka, která se nedostane přes přírodní překážky (Bray et al., 2016).

Gaston s Blackburnem se ve svém článku z roku 1995 zabývají tím, zda má velikost opravdu vliv na rozsah výskytu druhů, nebo je používána jen proto, že je snadno měřitelná. Problémy s využitím velikosti těla jako faktoru pro vzácnost jsou např. nestejná měřítko velikosti druhů a rozsahu výskytu v různých studiích a to, že vztahy mezi velikostí těla a rozšířením nejsou tak jednoduché (Gaston a Blackburn, 1995). V roce 1996 stejní autoři publikovali, že velikost těla má na velikost areálu opravdu vliv. To, jestli se tento vztah projevuje, záleží na tom, zda studie pokryje celý geografický výskyt druhu. Ve studiích pracujících jen s částí areálu výskytu je detekován pozitivní, negativní, nebo žádný vztah mezi velikostí těla a rozsahem výskytu s relativně stejnou četností. Pokud studie pokrývá většinu geografického výskytu druhu, objevuje se pozitivní vztah mezi velikostí těla a velikostí areálu výskytu u většiny druhů (Blackburn a Gaston, 1996). Což si protirečí s předchozím tvrzením, že velké druhy jsou vzácnější. Žádná ze studií použitých v tomto článku se nezabývala protisty, pouze živočišnými druhy, z nichž drtivá většina byla suchozemských.

### 6.3 Změny prostředí

V souvislosti s vzácnými a ohroženými druhy se často zmiňuje klimatická změna. Dopad globálního oteplování na druhovou diverzitu je nepopíratelný. Druhy kvůli zvyšující se teplotě mohou vymřít, nebo, je-li to možné, se posunout více na sever. Tím se ve svém původním areálu stávají vzácnými. Výše zmíněné bylo pozorováno u chaluhy *Laminaria digitata*, vyskytující se na britském pobřeží. Laboratorními pokusy byl potvrzen vliv vyšších teplot na její výskyt: tato chaluha je sporogenní do 17 °C, od 18 do 19 °C je její sporogenita snížena a při 20 °C není sporogenní vůbec (I. Bartsch, cit. dle Brodie et al., 2009).

Dlouhodobé pozorování potvrdilo změnu distribuce a abundance druhů – důkaz, že klimatickou změnu nelze přehlížet. Severní druhy ustupují – *Alaria esculenta* od roku 1950 vykazuje dlouhodobý ústup za současného snížení počtu (Brodie et al., 2009). *Durvillaea potatorum* ustoupila o 35 km za 80 let (Millar, 2007, cit. dle Brodie et al., 2009). Není ale prokázáno, že klimatická změna a iradiance jsou jedinými důvody mizení těchto a dalších druhů.

Současná krize biodiverzity je zapříčiněná nejen klimatickou změnou, ale i přetěžováním krajiny, nadměrným chovem a zemědělstvím, znečištěním a invazními druhy (IPBES, 2019, cit. dle Görgenyi et al., 2023). Prostředí se tedy nemění pouze v důsledku klimatických změn, ale i lidskou činností.

## 7. Pohledy na vzácnost protistních druhů

Existují vůbec vzácná protista? V ekologii představuje vzácnost druhu obvykle nízkou pravděpodobnost, že se s ním setkáme. Ale to, že se s druhem nesetkáváme běžně, nemusí znamenat, že je vzácný. Alespoň u protist.



Některé druhy protist byly v minulosti nalézány jen zřídkakdy například proto, že bylo málo vědců, kteří se jimi zabývali, a popisovaly se pouze běžné druhy. Druhy obývající jedinečné, vzácné, nebo těžko dostupné habitaty byly hlášeny jen málo. Např. obrněnka *Ceratium carolinianum* byla po svém popisu znovu nalezena až po 50 letech, přitom se jedná o běžný druh kyselých hnědých vod (Whitford, 1983).

Pro to, abychom byly schopni protista považované za vzácné nalézat pravidelněji, je potřeba publikovat roční dobu, kdy byly nalezeny a detailní popis habitatu, v němž byly nalezeny (Whitford, 1983). Některé druhy mohou být vzácné pouze v určitém období (Pascoal et al., 2021): například *Tetrasporopsis reticulata* je nápadná řasa, která je početná jen pár týdnů v pozdní zimě, ve středních zeměpisných šířkách, při teplotách pod 15 °C v bažinách a potocích (Whitford, 1983). Jestliže by se vzorkovalo v průběhu celého roku, byl by odhad diverzity protist přesnější. Sezonalita vzácných a početných protist je odlišná od sezonality běžných druhů (Nolte et al., 2010).

Detailní popis habitatu je důležitý, protože některé řasy mohou vyžadovat specifické podmínky potřebné k jejich klíčení. Třeba druhy, které tvoří vodní květy, se vyskytují ve velkém počtu, ale pouze za specifických podmínek. Z tohoto důvodu mohou být hlášeny jen vzácně. Např. *Helicodictyon planctonicum* byl objeven až deset let po jeho prvním popisu (Whitford, 1983). Tyto druhy lze nazývat podmíněně vzácné a na jejich vzácnost má největší vliv selekce prostředí. Pokud se podmínky prostředí homogenizují, mohou se tyto druhy stát permanentně vzácnými (Ramond et al., 2023).

Protista jsou často mikroskopická a pouhým okem nejdou vůbec vidět, což také zhoršuje sledování výskytu druhů (Whitford, 1983). I makroskopické druhy lze často odlišit jen podle mikroskopických znaků. Ani pod mikroskopem ale nemusí být možné odlišit od sebe druhy, které jsou si morfologicky velmi podobné. Proto se v současné době vzácná mikrobiální biosféra zkoumá i pomocí jiných metod, než jen mikroskopií, například pomocí sekvenačních metod, které byly vyvinuty teprve relativně nedávno a umožňují odhalit kryptickou diverzitu (Pascoal et al., 2021).

Druhy nově popsání díky podrobnému zkoumání mohou být zprvu považovány za endemity. Tento endemismus však může být umělý. Např. Cotteril et al. (2013) popsal z jednoho malého efemerního jezírka v Rakousku 8 nových a 10 málo známých druhů nálevníků (např.: *Acropisthium mutabile*, *Actinorhabdos trichocystiferus*, *Apertospathula implicata*, *Apodileptus visscheri*, atd.). Tato lokalita je nyní chráněná z důvodu domnělého endemismu těchto nově popsáných druhů. Přitom vůbec není jisté, jestli se opravdu jedná o endemity. Je třeba položit si otázku, zda někdo zkoumal podobné habitaty, jestli domněle endemické druhy ostatní nepřehlédli a zda je možnost, že se objeví i jinde (Juráň a Kaštovský, 2019). Příkladem druhů považovaných za vzácné a později určených jako kosmopolitní je hodně. Jedním z příkladů je *Oedocladium operculatum* popsané z Portorika Tiffanym (1936), které bylo později nalezeno v Indii, USA a Japonsku (Whitford, 1983).

## 7.1 Dva názory na existenci vzácných protist

S protisty to není lehké proto, že nemají biogeografii ve smyslu ohraničeného prostoru výskytu, jako třeba zvířata nebo rostliny. Díky svým početným vektorům přenosu, jimiž jsou například distribuce ptáky, mořskými proudy, mořskou pěnou a dokonce i vzdušnými proudy, se životaschopné cysty dostanou do jakéhokoli vhodného prostředí na zemi (Brodie et al., 2009). Sladkovodní řasy jsou evolučně tak staré, že měly čas rozšířit se do všech habitatů pro ně vhodných po celém světě. Najdeme-li tedy nějakou řasu v určitém sladkovodním prostředí, vyskytuje se určitě v podobném prostředí na jiném kontinentu (Whitford, 1983). Ve velkých populacích protist je navíc vyšší míra mutace, přírodní selekce a genového toku a proto je i číslo výhodných mutací vyšší než u makroorganismů. Genetický drift je naopak nižší. Tyto vlastnosti by je mohly činit široce rozšířenými (Weisse, 2007). Existují dvě vzájemně soupeřící teorie o druhové bohatosti a velikosti areálu výskytu protist – Finlayova a Foissnerova.

Finlayův model neutrální disperze počítá s výše zmíněným a tvrdí, že protista jsou díky své malé velikosti, vysoké abundanci, krátké generační době a nízké míře extinkce kosmopolitní a převážně běžné (Finlay et al., 2004). Foissner naopak tvrdí, že většina protist je vzácná až endemická a mají omezený areál výskytu (Foissner, 2007).

### 7.1.1 Finlayova teorie

Finlay je zastáncem teorie, že vzácná protista neexistují. Snaží se dokázat, že řasy se nejen mohou dostat všude (tornády, hurikány, atmosférou, hmyzem, na srsti zvířete, na peří, podzemní a balastní vodou, lidmi atd.), ale že opravdu všude jsou. Svoje tvrzení se mimo jiné snažil podložit srovnáním endemismu rostlin a protist. Ve svém článku píše, že na Novém Zélandu je přibližně 70% druhů rostlin endemických, ale nejsou tam žádná endemická protista (Finlay et al., 2004). Avšak v době, kdy svůj článek psal, už bylo z Nového Zélandu popsáno mnoho endemických protist, mezi nimiž bylo i mnoho vlnkových druhů - druhů se specifickou morfologií, která je činí nepřehlédnutelnými. Dürschmidt (1986) z Nového Zélandu popsala *Mallomonas tongarirensis*, *Mallomonas roscida*, *Mallomonas conspersa* a *Mallomonas villosa*. A toto jsou příklady endemických druhů pouze z jedné rodiny zlativek z jednoho článku. Z Bacillaryophyceae můžeme zmínit například rozsivky *Actinella pulchella*, *Actinella aotearoia*, *Actinella comperei* a rod *Eunophora*, kteří jsou endemity oligotrofních jezírek Tasmánie a Nového Zélandu (Vyverman et al. 1995; Vanhoutte et al., 2006, cit. dle Vanormelingen et al., 2007). Dalším argumentem pro všudypřítomnost protist byl Finlayův pokus popsat převážnou část globální diverzity nálevníků z jednoho vzorku. Tohoto lze dosáhnout vytvořením vhodných podmínek ve vzorku (změna osvit, pH, teploty, atd.). Tímto způsobem zvýšil počet popsáných druhů nálevníků z jednoho vzorku z 20 na 135. Tvrdí, že kdyby změnil jiné podmínky a prodloužil čas pozorování, mohl by z jednoho vzorku popsat všechny druhy (Finlay, 2004). Takové změny podmínek by přirozeně nikdy nenastaly a druhy popsané díky těmto změnám by v přírodě nevytvorily životaschopné populace. To, že některé druhy nebyly nalezeny mimo svůj

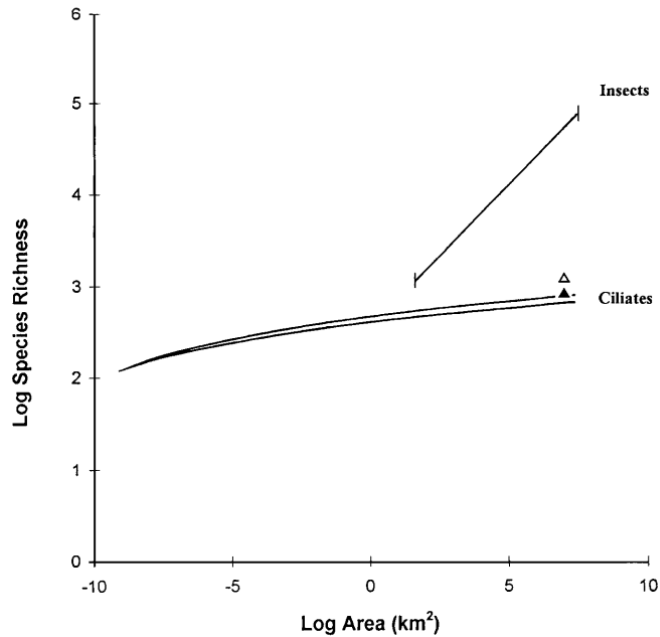
omezený areál, přičítá Finlay nedostatečnému ovzorkování. Ve velkém objemu vody je velmi těžké nalézt určitý druh - Monika Engels izolovala tři buňky krásivky *Genicularia spirotaenia* v roce 1977. Vytvořila z nich kulturu a od té doby, i přes intenzivní hledání, nebyla tato řasa nalezena (Brodie et al., 2009). Finlay také redefinuje kosmopolitní druh - není všude, ale je všude tam, kde jsou vhodné podmínky (Finlay et al., 2004). Například *Dunaliella viridis* je specializovaná na salinní jezera a vyskytuje se všude na světě (Lawrence Baas-Becking, 1923, cit. dle Finlay et al., 2004).

Globální diverzita protist je podle Finlaye na rozdíl od lokální diverzity malá. Finlay (2002) tvrdí, že volně žijících nálevníků je pouze 3000 druhů, podle jiných odhadů je druhů 4500, přičemž přes 80% diverzity není popsáno (Foissner et al., 2009). V souboru dat o výskytu protist vzácnost druhů klesá s počtem dat v souboru, zatímco běžnost stoupá: to by naznačovalo, že protista mají pár hodně vzácných a většinu hodně běžných druhů (Finlay et al., 1998). Na taxonu nezávislé studie diverzity používané pro mikroorganismy diverzitu spíše podceňují, s čímž je třeba počítat (Boenigk et al., 2012).

To, že se protista jeví jako druhově velmi bohatá, je podle Finlaye často způsobeno chaosem v pojetí druhu. Některé druhy se zásadními rozdíly v genomu nejsou reprodukčně izolované, ale jsou morfologicky jiné, některé druhy se mezi sebou nekříží, občas jsou úplně asexuální s občasnou mutací v genomu (Finlay, 1988). U protist jsou problémy i s evoluční konvergencí a konzervovanou morfologií. Také mají velkou morfologickou plasticitu (Boenigk et al., 2012). Odhad diverzity na základě morfologie je často nadhodnocen. Např. nové druhy krytenek jsou popisovány na základě minimálních morfologických odlišností jejich testy (Štěpánek 1952, cit. dle Finlay, 2004). Určit druh pomocí molekulárních metod také není jednoduché. V rámci protistních skupin jsou jiné fenotypové a genotypové rozdíly a máme celkově omezenou znalost genetické informace protistních rodů. Introgrese, různí symbionti v rámci druhu a horizontální genový přenos molekulární pojetí druhu také neusnadňují. Ani fylogenetický rámec environmentální DNA definici druhu nespasí (Boenigk et al., 2012). V dnešní době sekvenování DNA bylo prokázáno, že druhová diverzita je naopak podceněná.

Chaos vzniká i při pojmenovávání nových druhů: spousta vědců popíše jeden druh několikrát jiným jménem. Finlay předkládá příklad rodu *Spathidium*, jenž nebyl taxonomicky zrevidován už 30 let, je v něm více než 100 druhů, které jsou si navzájem velmi podobné a jsou do něj přidávány další (Finlay, 1998).

Lokální diverzita má velkou proporcii globální druhové diverzity – 100 ml vody obsahuje 10-20% celkového počtu druhů nálevníků (Finlay, 1998). Pokud aplikujeme vzorec závislosti počtu druhů na odběrové ploše, zjistíme, že křivka v grafu (viz Obr. 5) podporuje teorii všudypřítomnosti protist (Finlay, 1998)



Obr. 5 Vztah mezi druhovou bohatostí a velikostí plochy volně žijících nálevníků a hmyzu.

Horní oblá křivka reprezentuje sladkovodní bentické nálevníky, patří k ní prázdný trojúhelník, který značí globální odhad z taxonomické analýzy. Dolní zaoblená křivka reprezentuje mořské nálevníky, ti mají plný trojúhelník. Vypočteno podle vzorce  $S = CA^z$ , kde  $S$  je počet druhů,  $A$  je plocha a  $C$  a  $z$  jsou konstanty charakteristické pro druh ( $z$  pro hmyz je 0,31, zatímco pro nálevníky 0,04). Výsledky se shodují s extrapolací z ekologických datasetů a podporují teorii všudypřítomnosti protist. Vyšší linka pro hmyz všudypřítomnosti vůbec neodpovídá- hmyz má prokazatelně specifickou biogeografii (Finlay et al., 1998).

### 7.1.2 Foissnerova teorie

Foissner má na počet vzácných druhů a na hranice jejich areálu jiný názor. Tvrdí, že většina protist je vzácná, až velmi vzácná a jejich rozšíření je omezené. Obrovské rozdíly v morfologii a ekologii mikroorganismů naznačují, že 30 % protist je endemických (Foissner, 2006). Toto tvrzení podkládá třemi důkazy: (1) Rozdíly mezi Laurasijskou a Gondwanskou komunitou ciliát; (2) existencí vlajkových druhů; (3) vikariátními krytenkami. Finlayův argument, že protista jsou díky své malé velikosti a vysoké abundanci kosmopolitní, vyvrací za pomoci jätrovek, kapradin, které i přes mikroskopickou velikost spor jejich a vysoký počet mají nepopíratelně omezený výskyt. Vyrovnaný poměr globální a lokální diverzity protist vysvětluje využitím špatné určovací literatury a podceněním globální diverzity (Foissner, 2006). Podle něj bylo popsáno zhruba 50 % diverzity protist a další polovina čeká na objevení, což podporuje i studie od Chao (2006). Finlay (1998) tvrdí, že u nálevníků byly již popsány všechny druhy, což rozhodně neplatí (Chao et al., 2006, Foissner 2006). Biogeografie podle Foissnera musí být popisována na základě morfodruhů, protože rozdílné druhy mají často velmi podobné genové sekvence. Rozdíl je 1%, nebo méně např. u 18S rRNA, která se používá pro rozlišení protistních druhů nejčastěji. Ta se může vyskytovat v multikopiích s různým stupněm

intragenomických variací v rámci skupin. Proto je jistější popisovat na základě ITS rDNA, což ale není tak běžné. Nejlepší je data ze sekvenování přiřadit k fenotypu (Boenigk et al., 2012).

Je sice pravda, že Foissner označuje protista za druhy s omezenou distribucí občas poněkud ukvapeně: např. *Sauidithrix tericola* byl původně nalezen v Saudské Arábii, jeho druhý nález byl hlášen z Afriky a Foissner ho označil za druh s paleotropickou distribucí. Přesto dnes většina vědců za správný považuje Foissnerův pohled na věc.

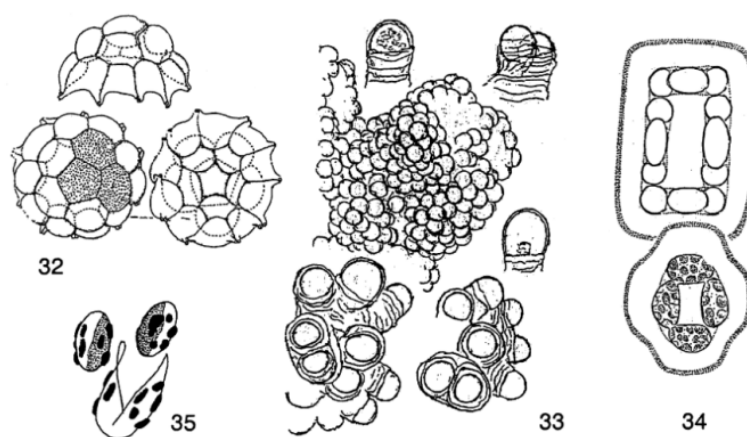
## 7.2 Důkazy k vyvrácení Finlayovy teorie

To, že všechny druhy nejsou přítomny všude, lze prokázat i tak, že když se přenese nějaký protistní druh, může způsobit invazi (Brodie et al., 2009). Kdyby se už na místě vyskytoval, tak by jeho náhlý nárůst provázela změna podmínek prostředí a nezpůsobil by náhlé drastické změny společenstva.

Některé řasy jsme schopni detekovat i v minimálním množství. Monitorujeme-li např. Chrysophyceae, nebo Bacillariophyceae, jsme schopni je detekovat i v minimální koncentraci díky jejich křemičitým šupinám a schránkám. Sice jsou také přenášeny větrem atd., ale ne všude přežijí kvůli svým specifickým nárokům na pH, salinitu, alkalinitu, živiny, přítomnost kovů, atd. (Brodie et al., 2009). Například *Neotessella volvocina* je známá pouze z Austrálie, i přes přítomnost mnoha zachovalých a snadno identifikovatelných robustních křemičitých šupin (Pipes et al., 1991; Pipes a Leedale, 1992, cit. dle Brodie et al., 2009). Lze s jistotou předpokládat, že pravděpodobnost nálezu tohoto taxonu jinde je nyní velmi nízká (Brodie et al., 2009). Nejlepším důkazem Foissnerovi teorie jsou endemické vlajkové druhy. Což jsou druhy se specifickou morfologií, které jsou nezaměnitelné s jinými druhy. Takže pokud by se vyskytovaly kosmopolitně, nešlo by je přehlédnout.

### 7.2.1 Endemická protista

Případy endemismu jsou dokumentovány z různých skupin protistů všude na Zemi (Obr. 6).

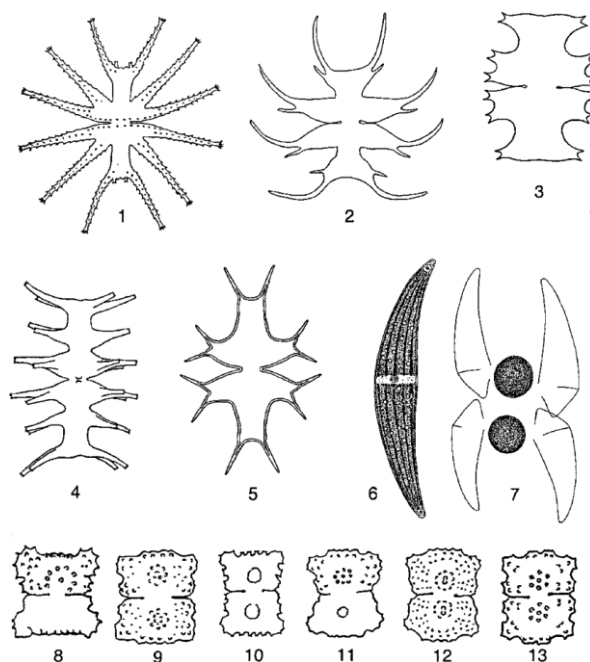


Obr. 6 Vzácné vlajkové druhy chlorokokálních řas

32 *Pediatrum marvillense* (Antarktida, podle Thérézien a Couté, 1997, cit. dle Coesel 2007), 33 *Botryococcus fernandoi* (Etiopie, podle Komárek a Marvan, 1992, cit. dle Coesel 2007), 34 *Makinoella tosaensis* (jihovýchodní Asie, podle Okada, 1949, cit. dle Coesel 2007) - tento druh byl

znám pouze z Japonska a z Koreje, v roce 2010 byl ale nalezen ve fontáně Bratislavské Akademie věd (Hindák a Hindáková, 2010), 35 *Amphikrikos variabilis* (Namibie, podle Krienitz, 1998, cit. dle Coesel 2007)

K vyvrácení Finlayovy teorie o všudypřítomnosti protist můžeme použít krásivkový rod *Micrasterias* (Obr. 7). I když i v tomto rodě se vyskytují kosmopolitní druhy (*M. foliacea*), mnoho druhů tohoto rodu je endemických a vyskytují se pouze na jednom kontinentu. Kromě Indo-Malajských endemitů (jako jsou *M. bogoriensis*, *M. radians*, *M. ceratofera*) je známo i hodně Severoamerických endemitů (*M. swainei*, *M. novae-terrae*, *M. muricata*) a existují i druhy, které se vyskytují pouze v subsaharské Africe (*M. radians* var. *evoluta*, *M. sudanensis*), nebo v Austrálii a na Novém Zélandu (*M. hardyi*). Důvodem jejich endemismu mohou být jejich vysoké nároky na prostředí, nebo netolerance vyschnutí jejich ploché buňky (Škaloud et al., 2011). *M. sudanensis*, vyskytující se pouze v Súdánu, by se dokonce dal díky své jedinečné morfologii označit za vlajkový druh. Nelze tedy tvrdit, že byl přehlédnut, nebo zaměněn za jiný druh a je kosmopolitní.

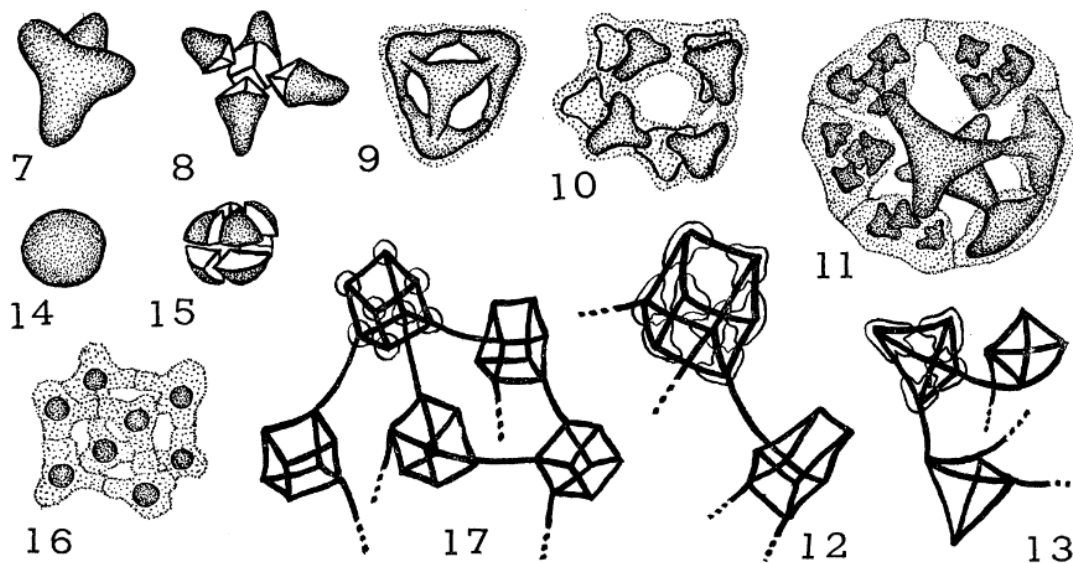


Obr. 7 Krásivky s geograficky omezenou distribucí (1-5)

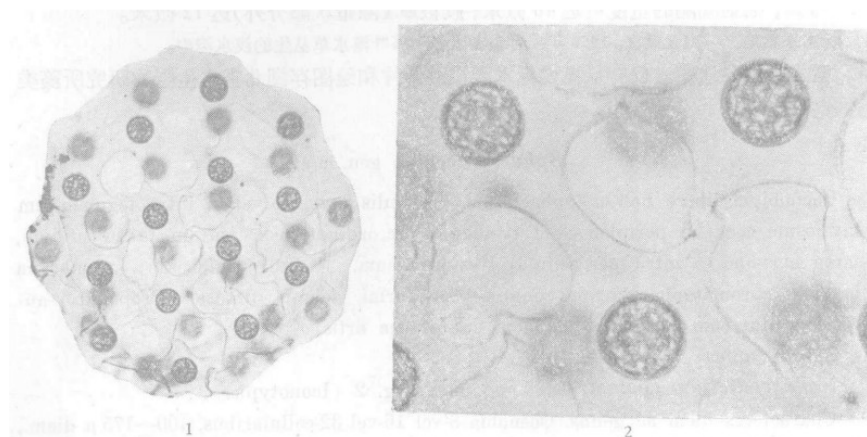
1 - *M. hardyi*, 2 - *M. sudanensis*, 3 - *M. depauperata*, 4 - *M. muricata*, 5 - *M. ceratophora*, kryptické druhy; 6, 7 - *Closterium ehrenbergii* (vegetativní a sexuální fáze) a 8–13 - šest druhů *Cosmarium*, které jsou pravděpodobně jeden druh (Coesel, 2007).

I druhy zelené řasy rodu *Pectodictyon* mají velmi specifickou morfologii (Obr. 8). *Pectodictyon cubicum* tvoří cenobiální síť do krychlí uspořádaných buněk, které jsou obalené slizem. Tento druh není endemický, na rozdíl od *Pectodictyon pyramidale*, který je vlajkovým endemickým druhem východní Asie. Další zelené řasy, které by se díky své morfologii daly považovat za vlajkové druhy

s omezeným výskytem, jsou *Sphaerodictyon coelastroides* (Jao, 1978) vyskytující se v jezerech v Číně (Obr. 9) a *Dictyastrum mirabile* (Beck, 1926) nenalezený od svého popisu v Rakousku.



Obr. 8 Schéma cenobia *Pectodictyon pyramidale* a *Pectodictyon cubicum* a jejich autospor 7-11 – autospory *P. pyramidale* zvětšeno 1000x, 12 – schéma osmibuněčného cenobia *P. pyramidale*, 13 – schéma čtyřbuněčného cenobia *P. pyramidale*, 14-16 – autospory *P. cubicum*, 17 – schéma cenobia *P. cubicum* (Akiyama a Hirose, 1962)



Obr. 9 *Sphaerodictyon coelastroides*: 1- celá kolonie buněk, 2- detail (Jao, 1978)

V souvislosti s omezenou distribucí protist jsou často zmiňovány krytenky, které jsou dobrým materiálem pro studie endemismu. Jedním z často diskutovaných druhů je *Nebela vas*, jež byla považována za druh s výskytem pouze na jižní polokouli. Foissner vyzval Finlaye, aby ji našel v Evropě, aby uvěřil jeho teorii, že všechno je všude. Finlay (2004) namítl, že se *N. vas* vyskytuje i na severní polokouli. Její nálezy jsou hlášeny z Kolumbie (van Oye, 1944, cit. dle Finlay 2004), Konga (van Oye 1958, cit. dle Finlay 2004), Guiney (Golemansky, 1963, cit. dle Finlay 2004), Mexika, Guatemaly a Kostariky (Laminger, 1959, cit. dle Finlay 2004). Je ale vhodné zmínit, že všechny tyto

země nejsou daleko od rovníku. Finlay dále tvrdil, že teoreticky mohla být nalezena v Evropě, ale její nález mohl být považován za misidentifikaci a mohla být zaměněna za morfologicky velmi podobný druh *Pontigulasia compressa* var. *flexa*. Detailní studie o *Nebela vas* však potvrdila její omezený Gondwanský výskyt (Smith a Wilkinson, 2007). Nevyskytuje se na sever od tropického pouštního pásu, pravděpodobně kvůli šíření vlhkými údolími. V Holoarktis chybí i přes přítomnost vhodných habitatů (Smith et al., 2008). *Nebela vas* není jediný druh, jenž vykazuje Gondwanský výskyt. Alespoň osmnáct dalších druhů mají Gondwanské rozšíření, např. *Certesella certesi*, *Alocodera cockayni*, atd. (Smith et al., 2008).

To, že jsou krytenky geograficky omezené, může být způsobeno tím, že jsou větší, tím pádem těžší a hůř se šíří. Jejich disperzi zabraňují přírodní bariéry, jako jsou větry (vzdušné proudy), nebo nevhodné habitaty v okolí (Smith et al., 2008). Je tedy možné, že druhy vyvracející Finlayovu teorii jsou prostě jen moc velké. Toto tvrzení popírá jedna z nejmenších krytenek, která je ale velmi vzácná. *Nebela kivuense* s diskovitou, nebo nálevkovitou hyalinní organickou schránkou pokrytou šupinami ostatních protist (Nicholls, 2015), která byla přesunuta do nového rodu *Alabasta* (Duckert et al., 2018) je velmi vzácná a donedávna byla považována za endemickou.

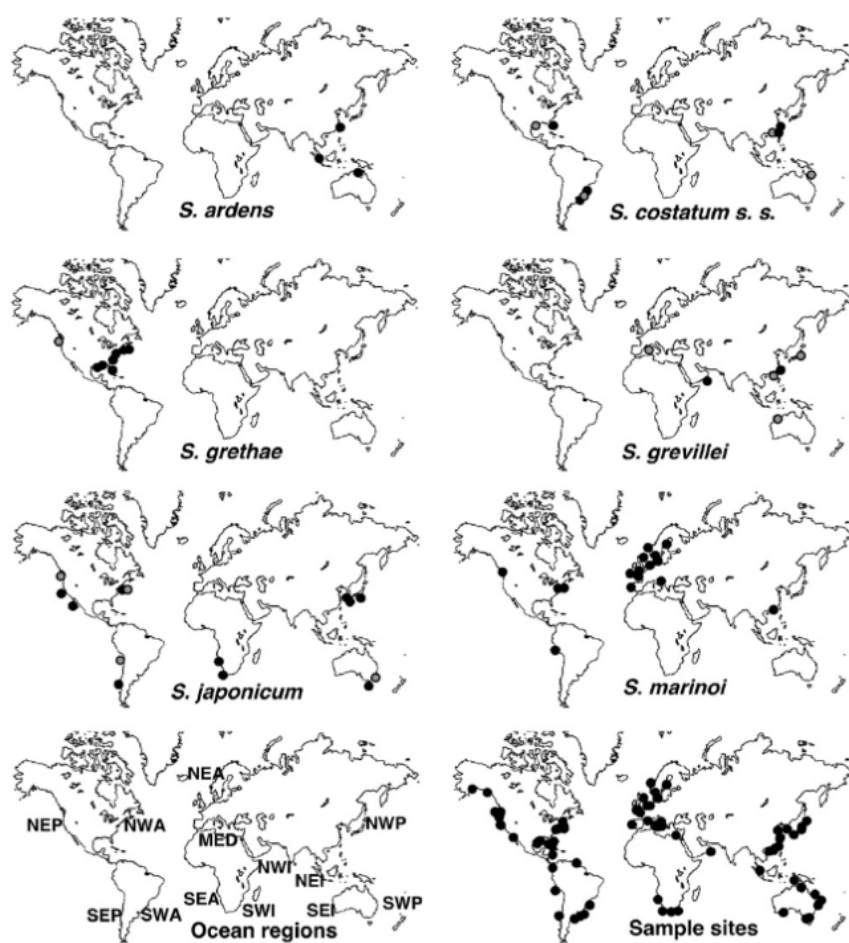
*Alabasta kivuense* byla známá pouze z jedné lokality v jižní centrální Africe (Gauthier-Lievre a Thomas 1961). Její sporadické nálezy by mohly vysvětlit chybné popisy, které mohou vést k špatnému odhadu rozšíření druhů (Mitchell a Meistrfeld, 2005). Díky své malé velikosti je ale *A. kivuense* dobře odlišitelná od ostatních. Od *Alabasta militaris*, s níž by se dala splést, lze odlišit pomocí šířky a velikosti pseudostomatální apertury. To, že se nejedná jen o ekologickou variantu *A. kivuense* dokazuje přítomnost obou krytenek v jednom vzorku (Nicholls, 2015). I přes nepatrné rozdíly v morfologii *A. kivuense* a *A. militaris* je jejich rozšíření drasticky odlišné. *Alabasta kivuense* byla považována za endemickou, až do jejího nálezů v Kanadě, Ontariu. Tam byla nalezena ve vlhkém mechu rostoucím na zastíněném místě - stejný habitat jako u prvního popisu (Nicholls, 2015). Na rozdíl od *A. kivuense* je *A. militaris* považována za kosmopolitní (s úzkou ekologickou tolerancí – suché mikrohabitaty *Sphagnum* (Mazei a Bubnova, 2007)). Studium jejich evoluce by mohlo vrhnout světlo na faktory mající vliv na rozšíření protist (Duckert et al., 2018).

Teoreticky by měl být přenos takto malých protist snadný a měly by se vyskytovat prakticky všude. Přesto jsou nálezy této krytenky vzácné. Dalo by se předpokládat, že má velmi specifické nároky na prostředí, ale její výskyt na dvou velmi odlišných stanovištích – v Kongu, kde je ekvatoriální subtropické klima a období dešťů, a v Kanadě, kde zima s průměrnou teplotou -4,7 °C a průměrnými srážkami 885 mm trvá od prosince do května - tuto domněnku vyvrací. *A. kivuense* má tedy širokou toleranci teplot a vlhkých habitatů s mechem je poměrně mnoho. I přesto je jejich nálezů málo a zachovává si regionální vzácnost (Nicholls, 2005).

Vzhledem k tomu, že původní nález nebyl osekvenován, mohlo by se jednat o dva kryptické druhy a *A. kivuense* by opravdu mohla být endemitem Konga. U více druhů s kosmopolitním rozšířením byla odhalena kryptická diverzita, která změnila pohled na jejich distribuci. Např. *Trentepohlia umbrina*



byla považována za kosmopolitní (Printz, 1939, cit. dle Rindi et al., 2009). Sekvence tohoto druhu ze subtropů ale ukázala, že je tento morfotyp komplexem kryptických druhů, z nichž evropská větev je vázána na temperátní regiony a tropická část druhového komplexu je geneticky výrazně jiná. Příklady takovýchto druhů je více, např. *Prasiola crista* (Rindi et al., 2009) nebo rozsivka *Pseudonitzschia pungens*, která se rozdělila na jednu subtropickou a dvě temperátní větve (Varnomeligen et al., 2007). Rozsivkový rod *Skeletonema* byl na základě sekvenování rozdělen do více druhů, u nichž bylo zkoumáno jejich rozšíření (Obr. 10). Tyto druhy se liší nároky na teplotu, která omezuje jejich výskyt, ale většinou jsou kosmopolitní. Jenom *S. grethae* našli pouze na východním pobřeží USA v teplých estuarinních habitatech (Kooistra et al., 2008). Sekvenováním rozsivek z rodiny Leptocylindraceae odhalili Nanjappa et al. (2014) nepopsaný rod *Leptocylindris*, který se vyskytuje pouze v Baffinově moři a zálivu u Osla.



Obr. 10 Rozšíření kryptických druhů rodu *Skeletonema*

Šedé kroužky znázorňují záznamy druhů na základě morfologie, černé kroužky znázorňují záznamy pomocí sekvenování. Regiony oceánu vlevo dole: NWP – severozápadní Pacifik, SWP – jihozápadní Pacifik, NEP – severovýchodní Pacifik, SEP – jihovýchodní Pacifik, NWA – severozápadní Atlantik, SWA – jihozápadní Atlantik, NEA – severovýchodní Atlantik, SEA – jihovýchodní Atlantik, MED – Středozemní moře, NWI – severozápadní Indický oceán, SWI –

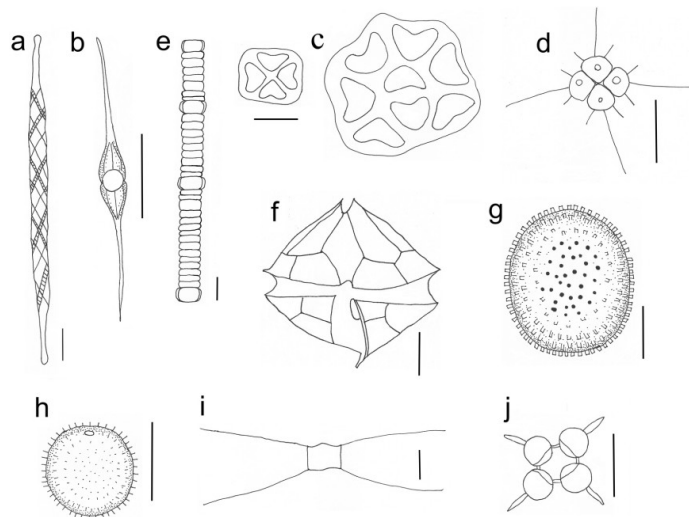
jihozápadní Indický oceán, NEI – severovýchodní Indický oceán, SEI – jihovýchodní Indický oceán. Vpravo dole jsou oblasti, ze kterých byly získány data (Kooistra et al., 2008).

Podle Tylera (1996) existují robustní endemiti tolerující širokou škálu podmínek. *Alabasta kivuense* by mohla být robustní vzácný druh, který nejvíc ovlivňuje faktor, o němž ještě nic nevíme (nejedná-li se o dva kryptické druhy). Druhým typem endemitů jsou podle Tylera křehcí endemiti, kteří se vyskytují pouze ve specifickém prostředí. Těmi jsou např. druhy z australských nížinných oligotrofních lagun s původní vegetací (Tyler, 1996). Z těchto habitatů v Tasmánii a na Novém Zélandu byly popsány další endemické druhy ze tříd Dinophyceae (*Thecadiniopsis tasmanica* - Croome et al., 1987) a Chrysophyceae (*Chrysonephele palustris* - Pipes et al., 1989, *Mallomonas marsupialis* – Croome et al., 1998).

Existují studie o endemismu půdních protist. Diverzita a distribuce půdních nálevníků byla zkoumána pomocí dat z 5 kontinentů (celkem 359 vzorků). Z 964 půdních nálevníků v datadisku bylo 644 známých 320 neznámých (Chao et al., 2006). Což potvrdilo myšlenku podcenění globální diverzity protist. V této studii odhadovali četnost neobjevených druhů na základě četnosti vzácných druhů a odhadují, že známe zhruba polovinu existujících půdních nálevníků. Distribuce nálevníků mezi páry kontinentů byly analyzovány upravenými indexy překryvů na základě hojnosti. Indexy (Jackardův, Sorensenův) zohledňují vliv neobjevených druhů a efekt malého počtu vzorků. Mezi každými dvěma kontinenty byl rozdíl v druhovém složení 30% podle Jackardova indexu (18% podle Sorensenova), což podporuje model mírného výskytu endemitů (Chao et al., 2006). Vzhledem k tomuto relativně velkému rozdílu lze s jistotou říct, že některá protista mají omezený výskyt.

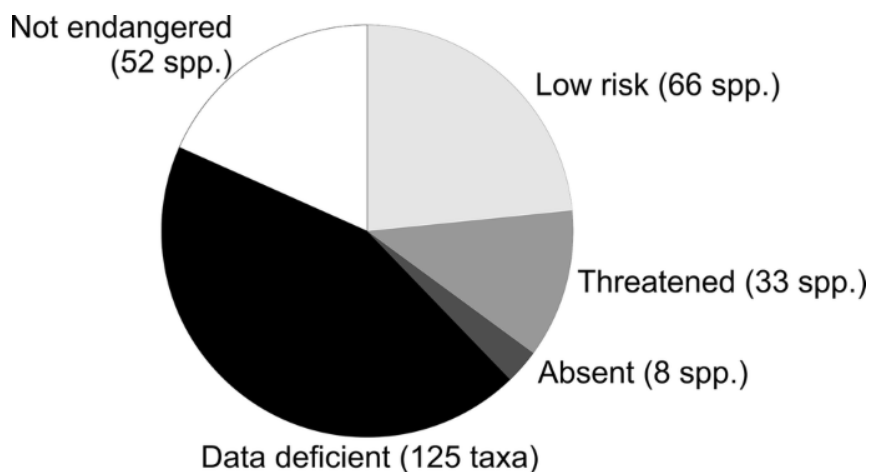
### 7.2.2 Ohrožená protista

Jak již bylo řečeno, dnes o endemismu a omezeném výskytu protist není pochyb. Protista jsou nejen vzácná, ale i ohrožená. Některá dokonce vymírají: např. ruducha *Vanvorstia bennetiana* (Harvey) byla první dokumentovaný případ historické extinkce řasy – nahlášena Millarem a Kraftem (1993, cit dle Brodie et al., 2009). Watanabe et al. v Japonsku označili 24 řas ze třídy Charophyceae za ohrožené (v současné době už jsou možná některé vyhynulé). Doložit ohrožení makrořas je snazší, než doložit ohrožení mikroskopických druhů. Publikace o ohrožených a vymřelých makroskopických druzích jsou početné (Brodie et al., 2009). I mikroskopické řasy jsou vzácné a ohrožené (viz. Obr. 12). Ve spoustě zemí vědci pozorují vzácné mikrořasy. Např. v Maďarsku - viz Obr. 11 (T-Krasznai et al., 2021). I v České republice existuje jedna lokalita spojená s ochranou řas – Křečovický potok. Podle Knížetové et al. (1987) se jedná o oligotrofní lokalitu se zajímavým druhovým složením. Vyskytovalo se tam např. *Batrachospermum*, *Spirogyra montana*, *S. rosai*, *S. hindakii*, *Vaucheria protracta*, *V. cornuta*, *Oedogonium verticale* a další (Juráň a Kaštovský 2019).



Obr. 11 Řasy vzácné v Maďarsku

**a** *Cylindrotheca gracilis*, **b** *Desmatractum indutum*, **c** *Stauridium privum*, **d** *Tetrastrum triacanthum*, **e** *Nodularia spumigena*, **f** *Kolkwitzia acuta*, **g** *Trachelomonas bacillifera* var. *minima*, **h** *Trachelomonas woycickii* var. *pusilla*, **i** *Chaetoceros muelleri*, **j** *Coronastrum ellipsoideum* (apikální pohled, měřítko 10 µm) (T-Krasznai et al., 2021)



Obr. 12 Porovnání ohroženosti zkoumaných vzácných druhů mikroskopických řas s běžnými a neprozkoumanými druhy (Jurán a Kaštovský, 2019)

## 8. Faktory ovlivňující výskyt vzácných protist

Faktorů, které mají vliv na frekvenci výskytu protistních druhů je mnoho. Například na výskyt a diverzitu krytenek má důležitý vliv vlhkost. Některé druhy lze použít jako indikátory vlhkosti nebo aridity ve fosilním záznamu. Málo zkoumaným faktorem je pro ně teplota. Je však známo, že se zvyšující se nadmořskou výškou a snižující se průměrnou lednovou teplotou se snižuje druhová diverzita (Smith and Wilkinson, 1987; Smith, 1996, cit dle Smith et al., 2008). U krásivek bylo pozorováno, že více druhů se vyskytuje blízko oceánu, a že se s globálním oteplením teplotou některé

druhy (např. *Euastrum germanicum*), které byly dříve regionálně vzácné, stávají běžnými a posouvají se na sever (Coesel et al., 2008).

Na vzácnost protist by mohla mít vliv i jejich potravní strategie. Studie mikroplanktonu odhalila, že velké, komplexní, autotrofní mikroplanktonní druhy jsou běžnější než malé, jednodušší, heterotrofní druhy. Toto ale platilo u mikroplanktonu, u pikoplanktonu tomu bylo naopak. Může to být proto, že větší mikroplankton tvoří početné květy a běžný heterotrofní pikoplankton se živí produkty ostatních, větších druhů. Vliv potravních strategií na vzácnost závisí i na vzdálenosti od pobřeží a s tím spojeným množstvím živin. Záleží tedy na podmínkách prostředí a nedá se kategorizovat, že heterotrofní protista jsou běžnější než autotrofní protista (Ramond et al., 2023).

Je důležité si uvědomit, že faktory jakými jsou potravní strategie, velikost, teplota prostředí, dostupnost určitého prvku, atd. často nelze zkoumat jednotlivě a v různých kombinacích mohou mít různé dopady na rozsah výskytu druhu.

## 8.1 Habitat

Je důležité popsat místo nálezu vzácného druhu, abychom věděli, na jakých místech ho hledat. Tento popis naleziště je ale třeba brát pouze orientačně. Například vzácná charofytní řasa *Nitella translucens*, nalezená v lobéliovém jezírku v Polsku, rostla mimo hlášené optimální podmínky (Rosinska et al., 2019). Za optimální se považovala nízká konduktivita, oligotrofní voda a limitní pH 7,5 (na lokalitě bylo pH 8,6 a voda byla eutrofní (Rosinska et al., 2019)). I maďarské autory překvapil nález mnoha vzácných druhů řas, považovaných za oligotrofní, v přirozeně vysoce eutrofních lokalitách (Krasznai a Béres, 2021).

To, že víme, kde vzácné druhy hledat, ještě neznamená, že je najdeme. Například chrysofytní řasa *Ochromonas triangulata*, popsána v roce 1887 (Vysotskii, 1887) byla znovu nalezena až v říjnu roku 2015 na stejné lokalitě – v jezeře Veysov na Ukrajině. Zajímavé je, že salinita tohoto jezera je zhruba dvakrát vyšší než salinita oceánu (Andersen et al., 2017). Vzhledem k tomu, že zlativky se většinou vyskytují ve sladkých vodách, je pravděpodobné, že vědci zabývající se zlativkami (kteří jsou schopni rozlišit jednotlivé druhy) neodebírali vzorky v habitatu s tak vysokou salinitou. I to může být důvod, proč nebyla *O. triangulata* tak dlouho objevena. Protistologové se většinou zaměří na jednu skupinu protist, v rámci níž jsou schopni rozlišovat druhy a soustředí se na jeden typ prostředí typický pro protista jejich skupiny. Většinou nehledají na místech netypických pro jejich skupinu zájmu. Popis podmínek prostředí nálezu druhu může být tedy dost limitující, pokud se na něj upneme.

### 8.1.1 Typ habitatu

Některé druhy mohou být vzácné, protože habitat, který obývají je sám o sobě přirozeně vzácný. Např. sinice *Loriella osteophila* byla původně popsána z ostrova Woodlark (jižní Nová Guinea) z lidských lebek Borzím (1892). Od té doby nebyla popsána z žádné jiné lokality až do roku 1990, kdy byla znovu objevena, tentokrát na vápenci a vápenitých zbytcích korálů v zastíněných lokalitách severní části Papuy Nové Guiney. Nevyskytuje se tedy jen na kostech, ale stále má dost omezený

výskyt a specifické nároky na prostředí – pravděpodobně je endemitem Melanésie. To, že se našla, ale byla nesprávně určena, je vysoce nepravděpodobné, díky unikátním znakům této sinice: dichotomické větvení, uniseriální trichomy a interkalární heterocyty (Hoffmann, 1990).

Podobná sinice, ale bez heterocytů, *Geitleria calcarea*, je pravděpodobně blíže příbuzná *L. Osteophila* (Hoffmann, 1990). Její stanoviště jsou také dost specifická: podle všeho se vyskytuje pouze v teplých jeskyních, je ale mnohem běžnější – vyskytuje se u východního pobřeží Severní Ameriky, kolem Středozemního moře a na dalších lokalitách (Friedmann, 1979). I přes to, že jsou si druhy příbuzné, se jejich rozšíření dost liší. Možná, kdyby se srovnal jejich genom, přišlo by se na to, co činí druh *L. osteophila* tak vzácný.

Maďarští autoři testovali hypotézu, zda se různé typy vodních ploch liší v počtu vzácných druhů (Görgenyi et al., 2023). Vodní plochy posuzovali podle kategorie vodního tělesa (hodnocení povrchových a podpovrchového vod, proudů a stojatých vod), chemického složení (organické složky, stupně alkalinity), původu (přírodní, vytvořené lidmi) vodní balance (stabilní nebo dočasné), velikosti a hloubky. Zkoumali 24 typů habitatů: bažiny, slepé meandry, potoky, jezera, jeskynní vody, solná jezírka, atd. Bažiny, meandrová jezera a prameny obsahovaly nejvíce vzácných druhů, zatímco jeskynní jezera, sníh, důlní jezera a thelmy měly druhů nejméně (Görgenyi et al., 2023).

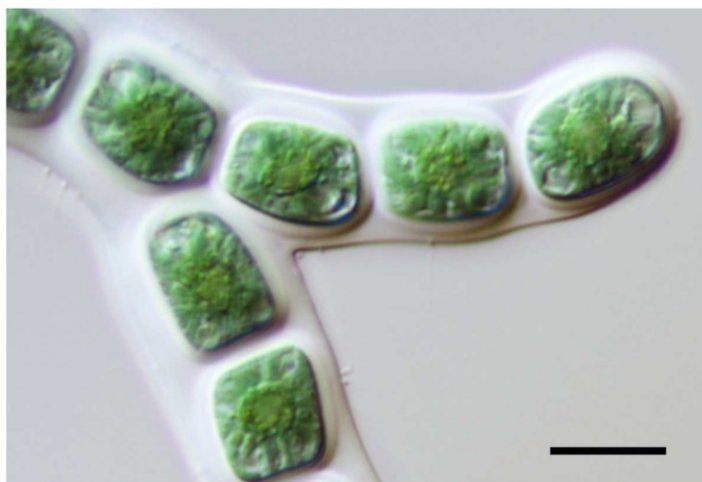
Mnoho druhů našli v řekách a potocích - to může být způsobeno intenzivními odběry vzorků, tím, že řeky propojují různé typy habitatů, nebo proudy (Görgenyi et al., 2023). To, že proudy mají vliv na počet vzácných druhů, bylo zkoumáno i srovnáním jezer a oceánů pomocí prostorově explicitního koalescenčního modelu. Rekonstrukce druhové diverzity ze vzorku ukázala, že tam, kde jsou proudy přítomny, je strmý nárůst počtu druhů a strmá nepřímá úměrnost abundance druhu a jeho distribuce. Velkou diverzitu lze vysvětlit tím, že v oceánu je více habitatů oddělených proudy, tzn. více příležitostí ke specializaci, chaotickou advekcí vznikají bariéry – kompetice mezi druhy se sníží a ony díky tomu spíše koexistují (Villa Martín et al., 2020).

Ukazuje se, že v malých typech habitatů se také vyskytuje více druhů (potenciálně i těch vzácných) i přesto, že větší vodní plochy by mohly mít větší druhovou diverzitu díky stabilnímu prostředí a nižší extinkci (Bolgovics et al., 2019). Důvodem větší diverzity malých vodních ploch může být Arrheniovův zákon (Lomolino, 2001 cit. dle Bolgovics et al., 2019), jenž říká, že nemůžeme předpokládat strmý nárůst diverzity druhů s velikostí habitatu. To může být způsobeno i tím, že v malém habitatu snáze zjistíme celkovou druhovou diverzitu než ve velkém objemu vody. Malé jezírka mohou být diverzifikovanější i proto, že v nich často chybí predátoři (Dareiva, 1987, cit dle Scheffer et al., 2006). Vodní plochy o velikosti hladiny  $10^5$ – $10^6$  m<sup>2</sup> jsou (na rozdíl od velkých jezer, která jsou turbulencemi větru homogenizovaná a uniformní) nejlépe přístupné větrům a mají kolem sebe hodně vegetace, která poskytuje mikrohabitaty protistům (Bolgovics et al., 2019). Nejen, že jsou obklopená vegetací, ale jsou často navštěvována ptáky (Scheffer et al., 2006), kteří mohou přenášet protistní druhy a zvyšovat jejich celkovou diverzitu.

V jezírčích s původní vegetací se také často vyskytují vzácné druhy. Například výše zmiňované endemické druhy z Tasmánie. I endemická zlativka *Mallomonas palaestrica* byla popsána z mělkého jezírka, které bylo obklopeno stromy, a nevyskytovala se v žádných jiných jezírčích v okolí. To ale mohlo souviset i s vysokou konduktivitou jezírka, výskytem sirovodíku, nebo s pravidelnou disturbancí tohoto jezírka jeleny (Hansen, 1993).

### 8.1.2 Stáří habitatu

Na výskyt vzácných druhů může mít vliv i stáří habitatu. V důlním jezeře Milada byla nalezena vzácná sinice *Chroodactylon ornatum* zachycená na obrázku 13 (Znachor et al., 2020). Toto jezero bylo vytvořeno relativně nedávno. V červnu roku 2001 se začalo se zatopováním jezera, jež bylo plně zatopeno 8. srpna 2010. Průhlednost tohoto jezera je vysoká, má dobrou kvalitu vody, je mírně mesotrofní a sinice se v něm celoročně vyskytují v malém množství. Má navíc vyšší slanost vody, což *Ch. ornatum* vyhovuje. Milada je mimo jiné domovem i pro 16 cévnatých makrofyt (ohrožené druhy), řas z čeledi Characeae a Vaucheriaceae (Znachor et al., 2020). Jezero ovšem zarůstá povlaky sifonálních řas, které by mohly mít vliv na výskyt vzácných druhů. Výskyt vzácných druhů tedy může být podmíněn tím, že se jedná o relativně mladý (a vhodný) habitat a vzácné druhy ještě nebyly vytlačeny druhy běžnými.

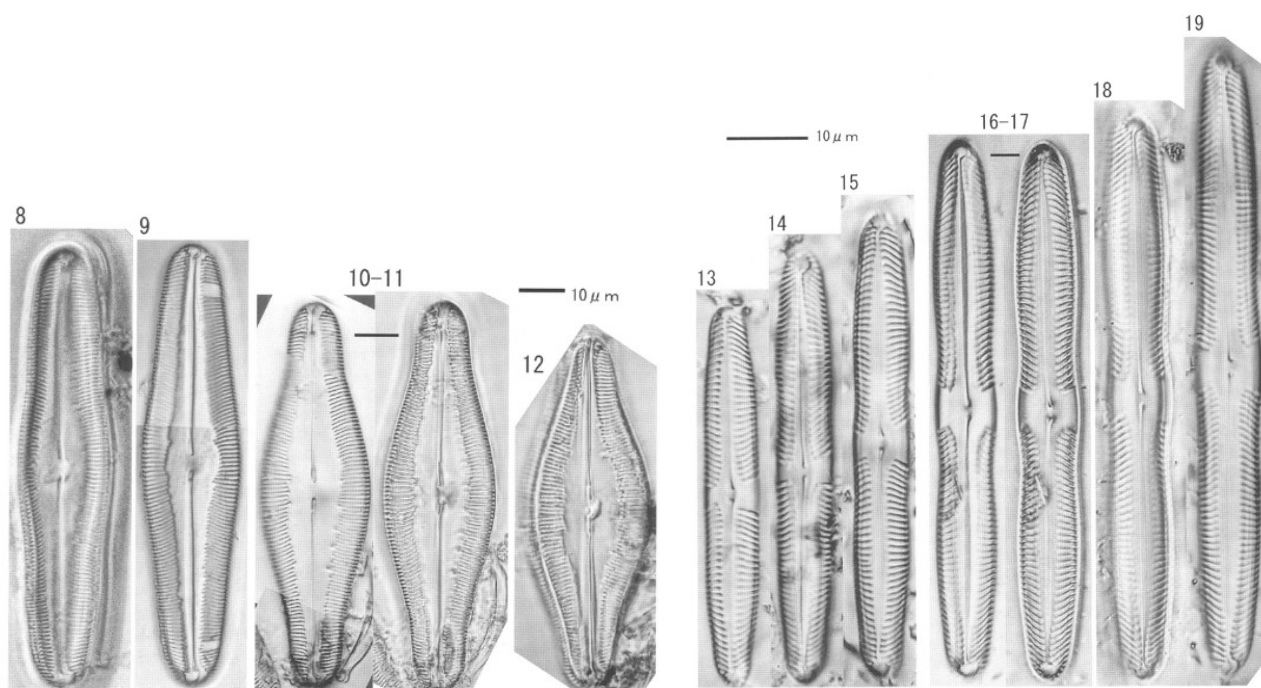


Obr. 13 *Chroodactylon ornatum* v jezeře Milada, zvětšeno 400x (Znachor et al., 2020)

Dalo by se očekávat, že nejvíc vzácných druhů se bude vyskytovat v oligotrofních lokalitách, ale maďarská studie diverzity řas našla většinu vzácných druhů v mezotrofních až eutrofních vodách (vyskytovaly se zde druhy, jež se normálně vyskytují v oligotrofních či acidických vodách – *Cylindrotheca gracilis*, *Stauridium parvum*, *Tetrastrum triacanthum*, *Nodularia spumigena* a další). Druhy popsané ze slepého meandru byly nalezeny v pelagiální zóně. Může to být tím, že jsou schopné se přizpůsobovat eutrofizaci (Krasznai et al., 2021). Nebo se v habitatu vyskytují v období jeho změny z mezotrofního na eutrofické (Rozinska et al., 2019). Rozdíl může být i mezi tím, když je stanoviště přirozeně eutrofní, nebo uměle eutrofní.

Více endemitů a vzácných druhů se vyskytuje na starých, izolovaných lokalitách, v nichž tyto druhy měly čas se vyvíjet, nebo zde našly refugium při globální změně klimatu (toto by podle Annenkové (2013) mohl být případ *Gymnodinium baicalense* a *Aulacoseira baicalensis*). Například v jezeře Bajkal se vyskytují endemické, monofyletické řasy ze třídy Cladophorales vzniklé parapatrickou, nebo sympatrickou speciací. Řadí se do čtyř rodů: *Chaetomorpha*, *Chaetocodiella*, *Cladophora* a *Gemmiphora*, které obsahují 14 druhů (Boedeker et al., 2018). V tomto jezeře se vyskytuje mnoho dalších endemických protist. Třeba nálevníci z rodiny Colepidae (Obolkina 1995), nebo sladkovodní obrněnka *Gymnodinium baicalense* (Annenkova, 2013), atd.

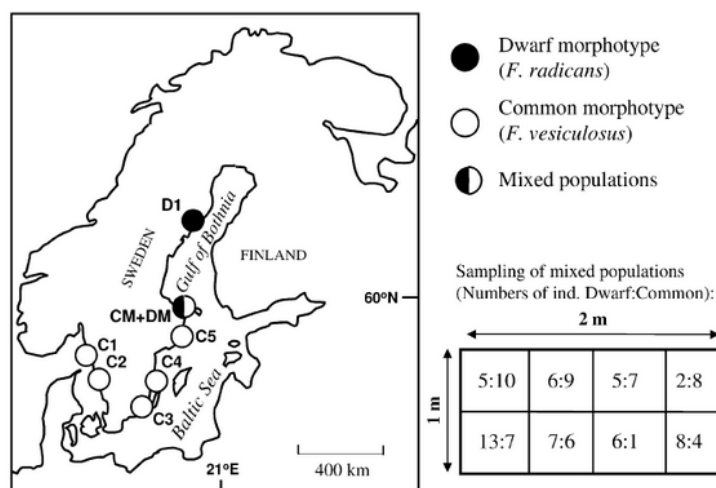
Další endemický druh popsáný ze starého jezera je krytenka *Diffugia biwae* (Kawamura 1918) endemit japonského jezera Biwa. V nedávné době byla popsána z čínských jezer Quiandao (Lipo a Yu et al., 2001, cit. dle Ichise et al., 2021), Poyang (Wang et al., 2003, cit. dle Ichise et al., 2021) a Mulan (Yang a Shen et al., 2005, cit. dle Ichise et al., 2021). Po srovnání s původním vzorkem bylo ale zjištěno, že se v Číně vyskytuje jiný druh, nebo poddruh rodu *Diffugia* (Ichise et al., 2021). V Japonsku je spousta starých acidických relativně izolovaných jezer. Z takovýchto lokalit (jezero Usori a Fudo) byly popsány nové endemické druhy rozsivek rodu *Pinnularia*: *Pinnularia acidobionta* a *Pinnularia kirisimaensis* – viz obr. 14 (Tuji a Watanabe, 2003).



Obr. 14 Rozsivky z japonských jezer

8-12 *Pinnularia acidobionta* z jezera Usori. Lineární forma této rozsivky je běžná v jezeře Usori a řece Sho-zu. Kosočtvercovo-kopinatá forma na obrázku je v řece i v jezeře vzácná. Obě formy jsou endemité Osorezanské oblasti 13-19 *Pinnularia kirisimaensis* je endemitem jezera Fudo (Tuji a Watanabe, 2003).

Protistní druhy, které se rychle vyvíjí, mohou být vzácné i proto, že u nich nastala změna v genomu ve snaze přizpůsobit se specifickému prostředí (Foissner, 2007). Tyto změny se nedějí jen ve starých izolovaných jezerech, ale například i v Baltském moři, jež je známé svým postupným gradientem salinity, jemuž se druhy Baltské moře obývající musí přizpůsobit. V tomto prostředí se z makroskopické chaluhy *Fucus vesiculosus* vyvinul *Fucus radians* (Bergström et al., 2005). Sice se jedná o makroskopický druh, ale tímto způsobem mohou vznikat endemité i z mikroskopických druhů. *F. radians* se vyskytuje sympatricky s *F. vesiculosus*, ale i sám v nižší salinitě, než snese *F. vesiculosus* (Obr. 15). To, že se opravdu jedná o nový druh a nejde jen o morfotyp *Fucus vesiculosus*, dokazuje analýza pěti polymorfních mikrosatelitních DNA lokusů. *F. Radians* vznikl z *F. vesiculosus* relativně nedávno v evoluci - důkazem je velmi podobná sekvence kódující Rubisco (Bergström et al., 2005). Baltské moře je samo o sobě mladé (130 000 let), což by vyhovovalo teorii, že *F. radians* vznikl v Baltském moři a nebyl tam pouze přenesen. Velmi podobný genom s běžným *Fucus vesiculosus* a klonální rozmnožování by mohlo způsobit zvětšení areálu výskytu *F. radians* v budoucnosti. Druhy vzniklé tlakem prostředí se tedy mohou jako vzácné jevit proto, že se ještě nestihly rozšířit. V takovém případě by byl druh vzácný jen dočasně.



Obr. 15 Rozšíření *Fucus radians* v Baltském moři

Populace D1 a DM druhu *Fucus radians* v oblastech s nižší salinitou a populace druhu *Fucus vesiculosus* - populace C1, C2 na pobřeží Švédska, populace C3-C5 a CM v Baltském moři. Populace CM a DM sestávaly z obou druhů a byly odebírány podle schématu napravo v hloubce 3 m (Bergström et al., 2005).

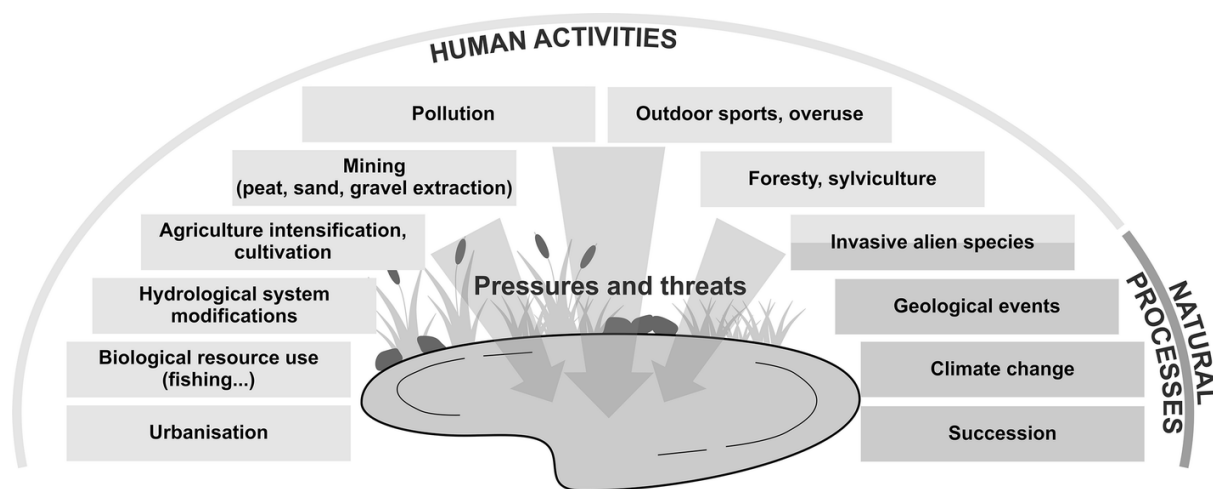
Z Austrálie byly popsány endemické druhy, které pravděpodobně vznikly na tomto relativně mladém kontinentu. Existuje tedy reálná šance, že se postupem času rozšíří (Tyler, 1996). Takovým druhem je např. krásivka *Amscottia gulungulana* (Ling a Tyler, 1985). Ta je endemitem tropické Austrálie a dodnes nebyla nalezena nikde jinde i přes dostupnost vhodných habitatů. Její disperze na tyto habitaty možná proběhne v příštích tisíciletích.



Studie o rozšíření sněžných řas v průběhu času ukazuje, ale ukazuje, že se z kosmopolitních druhů v průběhu evoluce vyvíjely druhy endemické. Ne naopak. Kosmopolitní druhy podle studie existovaly před nejméně  $1.4 \times 10^7$  lety, endemiti z nich vznikli se od nich začali oddělovat před  $9.2 \times 10^6$  lety a jsou endemity dodnes. A to i přes to, že *Raphidonema* se může šířit vzdušnými proudy a další sněžné řasy (například *Sanguina* nebo *Chloromonas*) mohou produkovat cysty odolné vysychání a UV záření (Segawa et al., 2023).

### 8.1.3 Úzká ekologická valence

Asi největší hrozbou pro všechny druhy je ztráta, zničení, nebo degradace jejich habitatu (Brodie et al., 2009). Některé druhy jsou vzácné kvůli svým velmi specifickým nárokům na prostředí. Jsou tedy citlivé na změny prostředí, tyto změny mohou vyústit ve vymizení druhu. Např. *Nitzshia vitrea* je citlivá na salinitu a *Ceratium cornutum* je citlivé na eutrofizaci (Jurán a Kaštovský, 2019). Liu et al. (2015) provedli v Čínských jezerech studii o vlivu faktorů prostředí na vzácný bakterioplankton a zjistili, že lokální podmínky jej ovlivňují více, než podmínky regionální. Teoreticky by se dalo předpokládat, že studie o vzácných protistech by dopadla podobně. Faktory, jež mohou způsobit změny habitatu a mají tedy vliv na výskyt protist, jsou ilustrované na obrázku 16.



Obr. 16 Potenciální hrozby pro biotop (Janssen et al., 2016, cit. Podle Jurán a Kaštovský 2019)

Častou hrozbou je v současnosti eutrofizace. Je ale třeba rozlišovat mezi přirozeně vysoce eutrofními lokalitami a lokalitami eutrofizací znečištěnými (Krasznai et al., 2019).

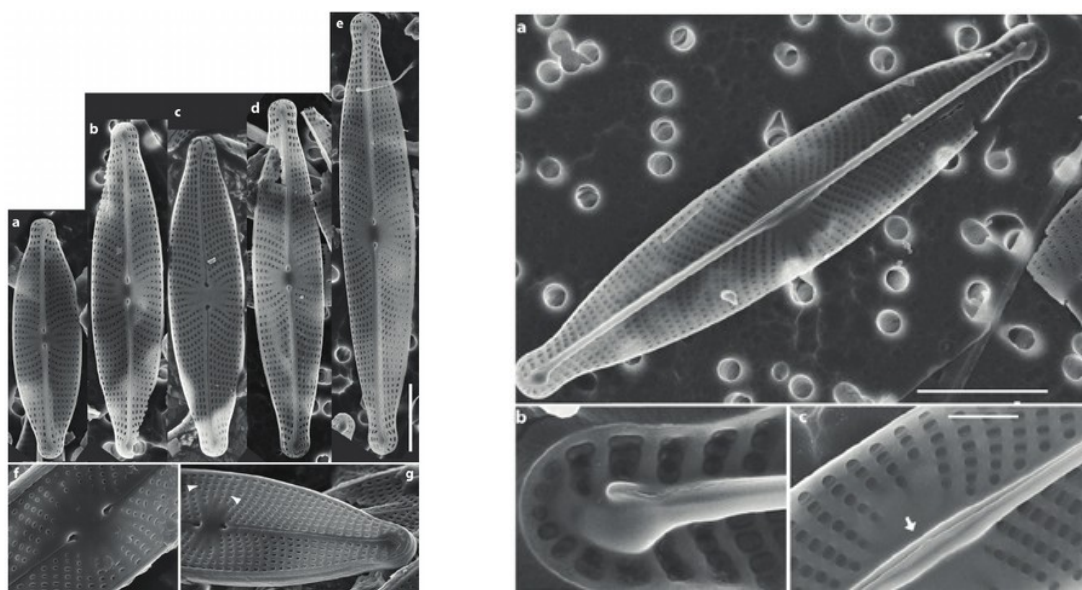
## 8.2 Závislost vzácných druhů na ostatních organismech

Některá protista mohou být vzácná proto, že jsou závislá na organismech, které jsou ohrožené, vzácné, nebo mají omezený areál výskytu. Např. symbiotické obrněnky korálů jsou běžné uvnitř korálu, ale vzácné v moři. Korály, které jsou ohrožené globálním oteplováním, se stávají ještě vzácnějšími. Mohly by je zachránit vzácné kryptické druhy rodu *Symbiodinium*, které se lépe vyrovnávají se změnami podmínek, než běžné druhy tohoto rodu. Kryptická diverzita rodu *Symbiodinium* byla zkoumána v Rudém, Ománském a Perském moři, z nichž bylo popsáno 46 druhů.

O obrovském počtu vzácných druhů rodu *Symbiodinium* svědčí to, že 90% druhů přispívalo k celkové biomase vzorku rodu *Symbiodinium* pouhým jedním procentem. Mnoho vzácných druhů se vyskytovalo pouze v malém počtu hostitelských korálů (Ziegler et al., 2017). Tyto kryptické druhy mohou být vzácné, protože hostitel, na něž jsou vázání, je vzácný a má geograficky omezený výskyt. Podobně by na tom mohly být epifytické, endofytické, popř. epizoické řasy vázané na vzácný druh.

Skvělým příkladem řasy závislé na jiných druzích je chlorofytní řasa rodu *Ulvella*. Tento rod je často závislý na jiných druzích řas (např. druh *U. cladophorae* roste endofyticky ve vláknitých zelených řasách rodu *Cladophora* a *Rhizoclonium*), na chaluhách, sinicích a dokonce existuje i druh vázaný na želvy. Tím je *U. involvens*, která prorůstá krunýře želv a peří kormoránů. Tento druh je popsán pouze z Jižní Ameriky a jihovýchodní Asie (Škaloud et al., 2018).

Želvy jsou substrátem pro více druhů vzácných řas. Studie zkoumající diverzitu epizoických rozsivek na 4 druzích mořských želv odhalila rozdílné složení rozsivkových společenstev mezi druhy želv a dokonce i jejich životními stádii. Složení společenstva záviselo i na oblasti vzorkování. Epizoické rozsivky tedy mají omezený areál výskytu: např. *Tursiocola guyanensis* a *T. yin-yangii* byly nalezeny jen na želvách z Martiniku a Francouzské Guajány. Některé rozsivky jsou výhradně epizoické, většinou se ale nespécializují pouze na jeden druh želvy. Výjimkou je *Navicula dermochelycola*, která roste pouze na želvě *Dermochelys coriacea* (Obr. 17). Všechny čtyři mořské želvy jsou vzácné a ohrožené a řasy na ně vázané jsou tedy vzácné také (Riaux-Gobin et al., 2021).



Obr. 17 *Navicula dermochelycola* ve skenovacím mikroskopu

Nalevo pohled zvenku: a-e - kompletní valvální pohled s vrcholy buňky, f,g - nepravidelná centrální oblast s alternujícími kratšími a delšími striemi. Napravo pohled zevnitř: a - kompletní valva se striemi prohlými u středu, b – laterální pozice na centrálním žebře, c - asymetrická pozice konců proximálního raphe (Riaux-Gobin et al., 2020).

Epizoické řasy rostou i na lenochodech. Studie o řase *Trichophilus welckeri*, která byla nalezena pouze na srsti lenochodů, nikoli na kůře okolních stromů odhalila, že *Trichophilus* rostoucí na lenochodovi rodu *Choloepus* se odlišuje od rodu *Trichophilus* rostoucím na lenochodovi rodu *Bradypus* (Suutari et al., 2010). Lenochod rodu *Bradypus* se vyskytuje pouze v Jižní Americe a jeho symbiotická řasa má tedy také omezený areál výskytu.

### 8.3 Disperze

Reálná disperze protist je nižší, než by se dalo u pasivně se šířících druhů předpokládat. Výsledné rozšíření je kombinací pasivní disperze (primárně fyzikální, nebo biologicky mediované) a různých fyzikálně-chemických a biologických procesů v novém habitatu. Vliv mají teplota, salinita a pH habitatu, limitace zdroji, predáčnÍ tlak, infekce parazity a další (Weisse, 2008).

Postupem času se protista pasivní disperzí dostanou všude, ale nemohou cestovat na dlouhé vzdálenosti jako aktivní buňky a ani cysty se neencystují tak často, jak se původně myslelo (Weisse, 2008). Například nahé vegetativní buňky řas z třídy Chrysophyceae netolerují desikaci, a proto je jejich přenos na dlouhé vzdálenosti nemožný. Palmeloidní stádia obalená gelem by se mohla šířit na peří ptáků, ale byla provedena jen jediná úspěšná kultivace zlativek z peří (Schlichting, 1960). Vzdušnými proudy se nešíří nikdy kvůli vyschnutí (není známa ani jedna úspěšná kultivace zlativek ze vzduchu). Na dlouhou vzdálenost by se mohly šířit uvnitř trávicího traktu, kde sice nehrozí vyschnutí, ale musí překonat vysoké pH a trávicí enzymy. Ještě není známá úspěšná kultivace zlativek z ptačího trusu (Kristiansen, 2007). Abychom odhalili míru efektivní disperze, je důležité zkoumat genetickou variabilitu protist (Weisse, 2008).

Nejúspěšnějším faktorem přenosu na dlouhé vzdálenosti je asi člověk. V sedimentech jezer existují nepřímé důkazy o přenosu nových druhů z balastní vody, při nabírání pitné vody, nebo vědci. Zlativka *Mallomonas vannigera* byla pravděpodobně přenesena z Baltského moře do Vekých jezer v Kanadě balastní vodou (Kristiansen, 2007). I o přenosu rozsivek lidmi existují doklady. Například *Asterionella formosa* se náhle objevila na Novém Zélandu po jeho kolonizaci Evropany a dnes je hojně rozšířená. Dalšími lidmi přenesenými druhy rozsivek jsou např.: *Thalassiosira baltica*, *Gomphoneis minuta*, *Encyonema triangulum*, *Odontella sinensis*, *Coscinodiscus wailesii* a další (Vanormelingen et al., 2007).

Maďaři ve své studii prokázali, že druhy s menší velikostí jsou schopné osídlit více habitatů, než druhy velké (Görgegyi et al., 2023). I Yang et al. (2010) porovnáním diverzity krytenek na obou pólech a v Tibetu potvrdili, že menší druhy se snáze šíří. Druhy menší než 20 mikrometrů mají víc než půl procentní šanci, že se vyskytují na obou pólech. V Tibetu odhalili celkově větší diverzitu, což může být způsobeno větším množstvím mikrohabitatů, v nichž mohly při poslední glaciaci přežít druhy, které na pólech vymizely a už se nepřenesly zpět. Autoři netvrdí, že všechny druhy menší než 25 mikrometrů jsou kosmopolitní, pouze, že pravděpodobnost kosmopolitního rozšíření se se zmenšující se velikostí zvětšuje (Yang et al., 2006).

Za vzácné jsou považovány druhy s omezenou disperzí, které se vyskytují jen na určitém území a jsou tedy globálně vzácné. Častým vektorem přenosu ve vodním prostředí jsou vodní proudy. Právě díky nim je většina mořských druhů považována za kosmopolitní. Existují ovšem kryptické druhy dírkonožců, které kosmopolitní nejsou (Hayward, 2004, cit. dle Mitchell a Meisterfeld, 2005).

Snížená turbidita a zvýšená teplota mořských proudů za posledních 50 let (McQuatters-Gollop et al 2007, cit dle Brodie et al., 2009) je také důležitým faktorem pro výskyt řas. Některé řasy jako např. *Saccharina latissima* jsou na pohyb vody citlivější (Brodie et al., 2009). Mořské a vzdušné proudy nejsou stejně jako směry migračních drah ptáků náhodné procesy. Jsou dlouhodobě stejné a mají vliv na kompetici, predaci a parazitizmus. Tyto jevy, které závisí na hustotě populace, mají také vliv na úspěšnou disperzi protistních druhů (Weisse, 2008).

Protista mohou být endemická i přes svou malou velikost a tedy teoreticky vysokou pravděpodobnost přenosu. Může to být způsobeno prostředím, v němž žijí. Druhy z hlubšího půdního horizontu se přenáší hůře, než druhy žijící ve vlhkých, popř. vodních prostředích (Mitchell a Meisterfeld, 2005).

#### 8.4 Ohrožení vzácných druhů lidmi

I řasy čelí změnám komunit, za něž může hlavně člověk: těžení šterku, rhodolitů, znečištění, úniku pesticidů, eutrofizací, nebo antropogenními emisemi CO<sub>2</sub>, jimiž se okyseluje oceán, což má negativní vliv na koralinní krustózní ruduchy (Kuffner et al., 2008, cit. dle Brodie et al., 2009). Snížení jejich počtu má kvůli jejich strukturální funkci ve společenstvech impakt na bentické ekosystémy (Brodie et al., 2009).

Současně je zaznamenáváno stále více invazí, jejichž impakt na místní flóru je těžké odhadnout. Lidské stavby (třeba doky) jsou častým zdrojem cizích druhů (Arenas et al., 2006, cit. dle Brodie et al., 2009). Invazní druhy často zaberou celé dno a původní endemické, popř. vzácné druhy nemají kde růst. Dělaví se spíše studie zkoumající příčinu a řešení invaze, než kolik vzácných druhů invazní druh ohrozil. Endemické druhy vytlačené druhy invazními mohou přetrvat jako cysty a po skončení invaze se znovu objevit. Ani invaze nemusí mít jen negativní aspekty na diverzitu společenstva. Na invazních druhích *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* a *Grateloupia turu-turu* v Nové Anglii byly zkoumány změny diverzity původního společenstva řas (Jones a Thornber, 2010). Autoři zkoumali diverzitu epifytů na invazních druhích v porovnání s diverzitou na původních druhích *Chondrus crispus* a *Fucus vesiculosus*. Pozorovali 16 epifytních druhů, z nichž šest našli jen na *Codium*. To si udržovalo největší diverzitu druhů a to hlavně v zimě. Navíc poskytovalo úkryt a potravu pro bezobratlé, takže zvyšovalo celkovou, nejen řasovou diverzitu oblasti (Jones a Thornber, 2010).

Lidé ohrožují vzácné druhy nejen těžbou, sběrem, zavlékáním invazních druhů atd., ale i lidmi podporovanými změnami. Například globálním oteplováním a s ním spojeným okyselováním oceánů. Očekává se, že okyselování oceánů ovlivní i fyziologii důležitých vápenatých mořských organismů, to

by mohlo mít vliv na odstraňování uhlíku z prostředí, čímž by se násobil skleníkový efekt, což by mělo vliv na spoustu vzácných druhů. Povaha a rozsah změn zatím nebyly stanoveny.

## 9. Závěr

Je jasné, že vzácná a ohrožená protista existují. Jejich zkoumání ovšem ztěžuje nejen mikroskopická velikost, ale i složité pojetí druhu. Často není jisté, jestli je druh opravdu endemický, nebo jen přehlížený. Důležitost vzácných druhů pro ekosystémové funkce je nepopíratelná. Je ovšem jasné, že poznatky dostupné v současné době jsou pořád jen špičkou ledovce. Stejně málo víme o tom, jaké faktory mají největší (nebo aspoň nějaký) vliv na distribuci vzácných druhů. Některé faktory, které mají na výskyt vzácných druhů protist vliv, již byly zkoumány. Jsou jimi např. vlhkost, teplota, velikost habitatu, velikost druhu a jeho schopnost disperze. Mnoho faktorů však zkoumáno nebylo.

Ve své diplomové práci bych se chtěla více zabývat faktory, jako jsou např. pH vody, konduktivita, teplota vody, okolní vegetace, hloubka habitatu, vystavení slunci atd. A zjistit, který faktor podmiňuje výskyt vzácných druhů, popř. který z nich má vliv největší.

## 10. Zdroje

Akiyama, M., Hirose, H. (1962) A New Species of *Pectodictyon*. Bot. Mag. Tokyo, 75, 140-142.

Andersen, R. A., Graf, L., Malakhov, Y., Yoon, H. S. (2019). Rediscovery of the *Ochromonas* type species *Ochromonas triangulata* (Chrysophyceae) from its type locality (Lake Veysove, Donetsk region, Ukraine). Phycologia, 56(6), 591–604.

Annenkova, N. (2013). Phylogenetic relations of the dinoflagellate *Gymnodinium baicalense* from Lake Baikal. Open Life Sciences, 8(4).

Beck, G. (1926). Neue Grünalgen aus Kärnten. Archiv für Protistenkunde, 55, 173–183.

Bergström, L., Tatarenkov, A., Johannesson, K., Jönsson, R., Kautsky, L. (2005). Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. Nov (Fucales, Phaeophyceae) in the brackish Baltic Sea. Journal of Phycology, 41, 1025 – 1038.

Boedeker, C., Leliaert, F., Timoshkin, O. A., Vishnyakov, V., Diaz Martinez, S., & Zuccarello, G. C. (2018). The endemic Cladophorales (Ulvophyceae) of ancient Lake Baikal represent a monophyletic group of very closely related but morphologically diverse species. Journal of Phycology.

Boenigk, J., Ereshefsky, M., Hoef-Emden, K., Mallet, J., Bass, D. (2012). Concepts in protistology: Species definitions and boundaries. European Journal of Protistology, 48, 96-102.

- Bolgovics, A., B-Béres, V., Várbíró, G., Krasznai-K, E. A., Ács, É., Kiss, K. T., Borics, G. (2019). Groups of small lakes maintain larger microalgal diversity than large ones. *Science of The Total Environment*, 678, 162-172.
- Bray, T. C., Bocak, L. (2016). Slowly dispersing neotenic beetles can speciate on a penny coin and generate space-limited diversity in the tropical mountains. *Scientific Reports*, 6, 33579.
- Brodie, J., Andersen, R. A., Kawachi, M., Millar, A. J. K. (2009). Endangered algal species and how to protect them. *Phycologia*, 48(5), 423-438.
- Callaghan, C. T., Borda-de-Água, L., van Klink, R., Rozzi, R., Pereira, H. M. (2023). Unveiling global species abundance distributions. *Nature Ecology & Evolution*, 7, 1600–1609.
- Coesel, P. F. M., & Krienitz, L. (2007). Diversity and geographic distribution of desmids and other coccoid green algae. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 381–392.
- Cotterill, F., Augustin, H., Medicus, R., & Foissner, W. (2013). Conservation of Protists: The Krauthügel Pond in Austria. *Diversity*, 5(2), 374–392.
- Croome, R. L., Hallegraeff, G. M., & Tyler, P. A. (1987). *Thecadiniopsis tasmanicagen. et sp. nov.* (Dinophyta: Thecadiniaceae) from Tasmanian freshwaters. *British Phycological Journal*, 22(4), 325–333.
- Čepička, I. (2019). Diverzita protist. *Živa*, 5, 220-224.
- Duckert, C., Blandenier, Q., Kupferschmid, F. A. L., Kosakyan, A., Mitchell, E. A. D., Lara, E., Singer, D. (2018). En garde! Redefinition of *Nebela militaris* (Arcellinida, Hyalospheniidae) and erection of *Alabasta* gen. Nov. *European Journal of Protistology*, 66, 156-165.
- Dürschmidt, M. (1986). New species of the genus *Mallomonas* (Mallomonadaceae, Chrysophyceae) from New Zealand. Kristiansen, J., Andersen, R. A. (ed.) *Chrysophytes: aspects and problems*, Cambridge University Press, Cambridge, 87–106.
- Enquist, B. J., *et al.* (2019). The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science Advances*, 5(11), eaaz0414.
- Fenchel T., Finlay, B. J. (2004). The Ubiquity of small species: patterns of Local and Global Diversity. *BioScience*, 54(8), 777-784.
- Finlay, B. (1998). The global diversity of protozoa and other small species. *International Journal for Parasitology*, 28, 29-48.

- Finlay, B. J. (2002). Global Dispersal of Free-Living Microbial Eukaryote Species. *Science*, 296(5570), 1061–1063.
- Finlay, B. (2004). Protist Diversity is Different? *Protist*, 155(1), 15–22.
- Flather, C, Sieg, H., Hull, C. (2007). Species rarity: definition, causes, and classification. Raphael, Martin, G., Molina, Randy, eds. *Conservation of rare or little-known species: Biological, social, and economic considerations*, Washington, DC, Island Press, 40-66.
- Foissner, W. (2006). Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review ephasizing protists. *Acta Protozoologia*, 45, 111-136.
- Foissner, W. (2007). Dispersal and Biogeography of Protists: Recent Advances. *Jpn. J. Protozool.*, 40(1), 1-16.
- Foissner, W., Hawksworth, D., Chao, A. (2009) Protist Diversity and Geographical Distribution. *Topics in Biodiversity and Conservation*, 111.
- Friedmann, E. I. (1979). The Genus *Geitleria* (Cyanophyceae or Cyanobacteria): Distribution of *G. calcarea* and *G. floridana n. sp.* *Plant Systematics and Evolution*, 131(3/4), 169–178.
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M. (1995). Rarity and Body Size: Some Cautionary Remarks. *Conservation Biology*, 9(1), 210–213.
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M. (1996). Range Size-Body Size Relationships: Evidence of Scale Dependence. *Oikos*, 75(3), 479-484.
- Görgényi, J., Krasznai, E., Ács, E., Kiss, K. T., Botta-Dukát, Z., Végvári, Z., Lukács, Á., Várbíró, G., BBéres, V., Kókai, Z., Tóthmérész, B., Borics, G. (2023). Rarity of microalgae in macro, meso, and microhabitats. *Inland Waters*, 13(2), 231-246.
- Han, B., Wang, T., Xu, L., Lin, Q. Q., Dumont, H. J. (2011). Dynamics in space and time of four testate amoebae (*Diffugia* spp.) co-existing in the zooplankton of a reservoir in southern China. *European Journal of Protistology*, 47, 224-230.
- Hansen, P., Johansen, J. E., Skovgaard, A., & Kristiansen, J. (1993). *Mallomonas palaestrica* sp. nov. (Synurophyceae), a new member of sect. *Torquatae* from Denmark. *Nordic Journal of Botany*, 13(1), 107–110.
- Hindák, F., Hindáková, A. (2010). First report of *Makinoella tosaensis* OKADA (Chlorophyta, Chlorococcales, Oocystaceae) outside East Asia. *Fottea*, 10(1), 141-144.

- Hoffman, L. (1990). Rediscovery of *Loriella osteophila* (Cyanophyceae). *British Phycological Journal*, 25(4), 391-395.
- Chao, A., C. Li, P., Agatha, S., Foissner, W. (2006). A statistical approach to estimate soil ciliate diversity and distribution based on data from five continents. *Oikos*, 114, 479-493.
- Ichise, S., Sakamaki, Y., Shimano, S. D. (2021). Neotypification of *Diffflugia biwae* (Amoebozoa: Tubulinea: Arcellinida) from the Lake Biwa, Japan. *Species Diversity*, 26, 171-186.
- Jao, C.-C. (1978). Phycological miscellanea I-III. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 9(1), 67-76.
- Jones, E., Thornber, C. S. (2010). Effects of habitat-modifying invasive macroalgae on epiphytic algal communities. *Marine Ecology Progress Series*, 400, 87-100.
- Jousset, A., Bienhold, C., Chatzinotas, A., et al. (2017). Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings. *ISME*, 11, 853–862.
- Juráň, J., Kaštovský, J. (2019). The procedure of compiling the Red List of microscopic algae of Czech Republic. *Biodiversity and Conservation*, 28, 2499- 1529.
- Kondratyeva, A., Grandcolas, P., Pavoine, S. (2019). Reconciling the concepts and measures of diversity, rarity and originality in ecology and evolution. *Biological Reviews*, 94(4), 1317-1337.
- Kooistra, W. H., Sarno, D., Balzano, S., Gu, H., Andersen, R. A., Zingone, A. (2008) Global diversity and biogeography of *Skeletonema* species (Bacillariophyta). *Protist* 159(2), 177-193
- Krasznai, E., Fehér, G., Borics, G., Várbíró, G., Grigorszky, I., Tóthmérész, B. (2008). Use of desmids to assess the Natural conservation value of a Hungarian oxbow (Malom-Tisza, NE- Hungary). *Biologie*, 63(6), 928-935.
- Kristiansen, J. (2007). Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 419–426.
- Kruckeberg, A. R., Rabinowitz, D. (1985). Biological Aspects of Endemism in Higher Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 447–479.
- Kurz, V., Putten, W. H. V. D., Weidner, S., Geisen, S., Snoek, B. L., Bakx, T., Hol, W. H. G. (2019). Competition and predation as possible causes of bacterial rarity. *Enviromentálního Microbiology*, 21(4), 1356-1368.



- Leitão, R. P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., ... Mouillot, D. (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20160084.
- Ling, H. U., Tyler, P. A. (1985). *Amscottia gulungulana* sp. nov. (Desmidiaceae) from tropical Australia. *British Phycological Journal*, 20, 335-339.
- Mitchell, E. A. D., Meisterfeld, R. (2005). Taxonomic confusion blurs the debate on cosmopolitanism versus local endemism of free-living protists. *Protist*, 156, 263–267.
- Munroe, K. E., Koprowski, J. L. (2011). Annual cycles in the desert: body mass, activity and reproduction in round-tailed ground squirrels (*Xerospermophilus tereticaudus*). *The Socioecology, MATING SYSTEM AND BEHAVIOR OF ROUND-TAILED GROUND SQUIRRELS (XEROSPERMOPHILUS TERETICAUDUS)*, 29.
- Nanjappa, D., Audic, S., Romac, S., Kooistra, W. H., Zingone, A. (2014) Assessment of species diversity and distribution of an ancient diatom lineage using a DNA metabarcoding approach. *PLoS One* 9(8)
- Neill, P. E., Alcalde, O., Faugeron, S., Navarrete, S. A., Correa, J. A. (2006). Invasion of *Codium fragile* ssp. *Tomentosoides* in northern Chile: A new Great for *Gracilaria* farming. *Aquaculture*, 259, 202-210.
- Nicholls, K. H. (2015). *Nebela kivuense* Gauthier-Lièvre et Thomas, 1961 (Amoebozoa, Arcellinida), Missing for a Half-century; Found 11,500 km from “home”. *Acta Protozool.*, 54, 283-288
- Nimis, L. P., Martellos, S., Spitale, D., Nascimbene, J. (2018). Exploring patterns of commonness and rarity in lichens: a case study from Italy (Southern Europe). *The Lichenologist*, 50(3), 385-396.
- Nolte, V., Pandey, R. V., Jost, S., Medinger, R., Ottenwälder, B., Boenigk, J., Schlötterer, C. (2010). Contrasting seasonal niche separation between rare and abundant taxa conceals the extent of protist diversity. *Molecular Ecology*, 19(14), 2908–2915.
- Obolkina, L. A. (1995). New Representatives of the Colepidae (Prostomatida, Ciliophora) from Lake Baikal. *Zoologicheskii zhurnal*, 74(9), 3-19.
- Pascoal, F., Costa, R., Magalhaes, C. (2021). The microbial rare biosphere: current concepts, methods and ecological principles. *FEMS Microbiology Ecology*, 97, 1-15.
- Petrusek, A. (2019). Mikroendemismus – bezobratlí s velmi malými areály. *Živa*, 5, 224 -225.

- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. Synge, H (ed.), The biological aspects of rare plant conservation, 205-217, John Wiley & Sons, Chichester.
- Ramond, P., Siano, R., Sourisseau, M. and Logares, R. (2023) Assembly processes and functional diversity of marine protists and their rare biosphere. *Environmental Microbiome* 18(1), 1-14.
- Riaux-Gobin, C., Ashworth, M. P., Kociolek, J. P., Chevallier, D., Saenz-Agudelo, P., Witkowski, A., ... Planes, S. (2021). Epizoic diatoms on sea turtles and their relationship to host species, behaviour and biogeography: a morphological approach. *European Journal of Phycology*, 1–14.
- Riaux-Gobin, C., Witkowski, A., Kociolek, P., Chevallier, D. (2020). *Navicula dermochelycola* sp. nov., presumably an exclusively epizoic diatom on sea turtles *Dermochelys coriacea* and *Lepidochelys olivacea* from French Guiana. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 49(2), 132-139.
- Rindi, F., Allali, H., Lam, D., Lopez-Bautista, J. (2009). An overview of the biodiversity and biogeography of terrestrial green algae. In: *Biodiversity Hotspots*, Rescigno, V., et al., Nova Science Publishers, Inc., (3), 1-25.
- Rosinska, J., Piotrowicz, R., Celinski, K., Dabert, M., Rzymiski, P., Klimaszuk, P. (2019). The reappearance of an extremely rare and critically endangered *Nitella translucens* (Charophyceae) in Poland. *J. Phycol.*, 55, 1412-1415.
- Segawa, T., Yonezawa, T., Matsuzaki, R., Mori, H., Akiyoshi, A., Navarro, F., Aizen, V. A., Li, Z., Mano, S., Takeuchi, N. (2023). Evolution of snow algae, from cosmopolitans to endemics, revealed by DNA analysis of ancient ice. *The ISME Journal*, 17, 491-501.
- Shen, Y. (2005). Morphology, Biometry and Distribution of *Diffugia biwae* Kawamura, 1918 (Protozoa: Rhizopoda). *Acta Protozoologica*, 44, 103-111.
- Scheffer, M., van Geest, G. J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Butler, M. G., De Meester, L. (2006). Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112(1), 227–231.
- Smith, G. H., Bobrov, A., Lara, E. (2008). Diversity and biogeography of testate amoebae. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 329-343.
- Smith, H. G., 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(10), 1822–1831.

- Suutari, M., Majaneva, M., Fewer, D. P., Voirin, B., Aiello, A., Friedl, T., ... Blomster, J. (2010). Molecular evidence for a diverse green algal community growing in the hair of sloths and a specific association with *Trichophilus welckeri* (Chlorophyta, Ulvophyceae). *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 86.
- Škaloud, P., Nemjová, K., Veselá, J., Černá, K., Neustupa, J. (2011). A multilocus phylogeny of the desmid genus *Micraterias* (Streptophyta): Evidence for the accelerated rate of morphological evolution in protists. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61, 933-943.
- Škaloud, P., Rindi, F., Boedeker, C., Laliert, F. (2018). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Bd. 13, Springer Spektrum.
- Taylor, F. J. R., Hoppenrath, M., & Saldarriaga, J. F. (2007). Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 407–418.
- Tuji, A., Watanabe, T. (2003). two new endemic *Pinnularia* species (Bacillariophyceae) from Japan. *Diatom*, 19, 47-53.
- Thingstad, T. F., Lignell, R. (1997). Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand. *Aquat. Microb. Ecol*, 13, 19-27.
- T-Krasznai, E., B-Béres, V. (2021). Rarely mentioned species in Hungary: Can se step info the same lake? *Biologie*, 76, 1661-1673.
- Tyler, P. A. (1996). Endemism in freshwater algae. *Hydrobiologia*, 336, 127-135.
- Valencia-Rodríguez, D., Jiménez-Segura, L., Rogéliz, C. A., Parra, J. L. (2021). Ecological niche modeling as an effective tool to predict the distribution of freshwater organisms: The case of the Sabaleta *Brycon henni* (Eigenmann, 1913). *PLOS ONE*, 16(3): e0247876.
- Van Etten, J., Benites, L. F., Stephens, T. G., Yoon, H. S., Bhattacharya, D. (2023). Algae obscura: The potential of rare species as model systems. *Journal of Phycology*, 59, 293–300.
- Vanormelingen, P., Verleyen, E., & Vyverman, W. (2007). The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 393–405.
- Vermeij, G. J., Grosberg, R. K. (2017). Rarity and persistence. *Ecology Letters*, 21(1), 3–8.
- Villa Martín, P. V., Buček, A., Bourguignon, T., Pigolotti, S. (2020). Ocean currents promote rare species diversity in protists. *Sci. Adv.*, 6(29), eaaz9037.

Vysotskii, A. (1887). Les mastigophores et rhizopodes trouvés dans les lacs Weissowo et Repnoie. *Trudy Obshchestva Ispytatelei Prirody pri Imperatorskom Kharkovskom Universitete, Kharkov*, 21, 119–140.

Weisse, T. (2007). Distribution and diversity of aquatic protists: an evolutionary and ecological perspective, *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 243–259.

Whitford, L. A. (1983). On Rare Fresh-Water Algae. *Transactions of the American Microscopical Society*, 102(4), 401–403.

Wieger Wamelink, G. W., Goedhart, P. W., Frissel, J. (2014). Why some plant species are rare. *PLOS ONE*, 9(7), e102674.

Yang, J., Smith, H. G., Sherratt, T. N., & Wilkinson, D. M. (2009). Is There a Size Limit for Cosmopolitan Distribution in Free-Living Microorganisms? A Biogeographical Analysis of Testate Amoebae from Polar Areas. *Microbial Ecology*, 59(4), 635–645.

Ziegler, M., Eguíluz, V. M., Duarte, C. M., & Voolstra, C. R. (2017). Rare symbionts may contribute to the resilience of coral–algal assemblages. *The ISME Journal*, 12(1), 161–172.

Znachor, P., Bešta, T., Čapková, K., Mareš, J., Řeháková, K., Čtvrtlíková, M., Kučerová, A. (2020). Výsledky průzkumu autotrofních společenstev jezera Milada a Most. *Biologické centrum AV ČR, v.v.i. Hydrobiologický ústav*, 1-20.