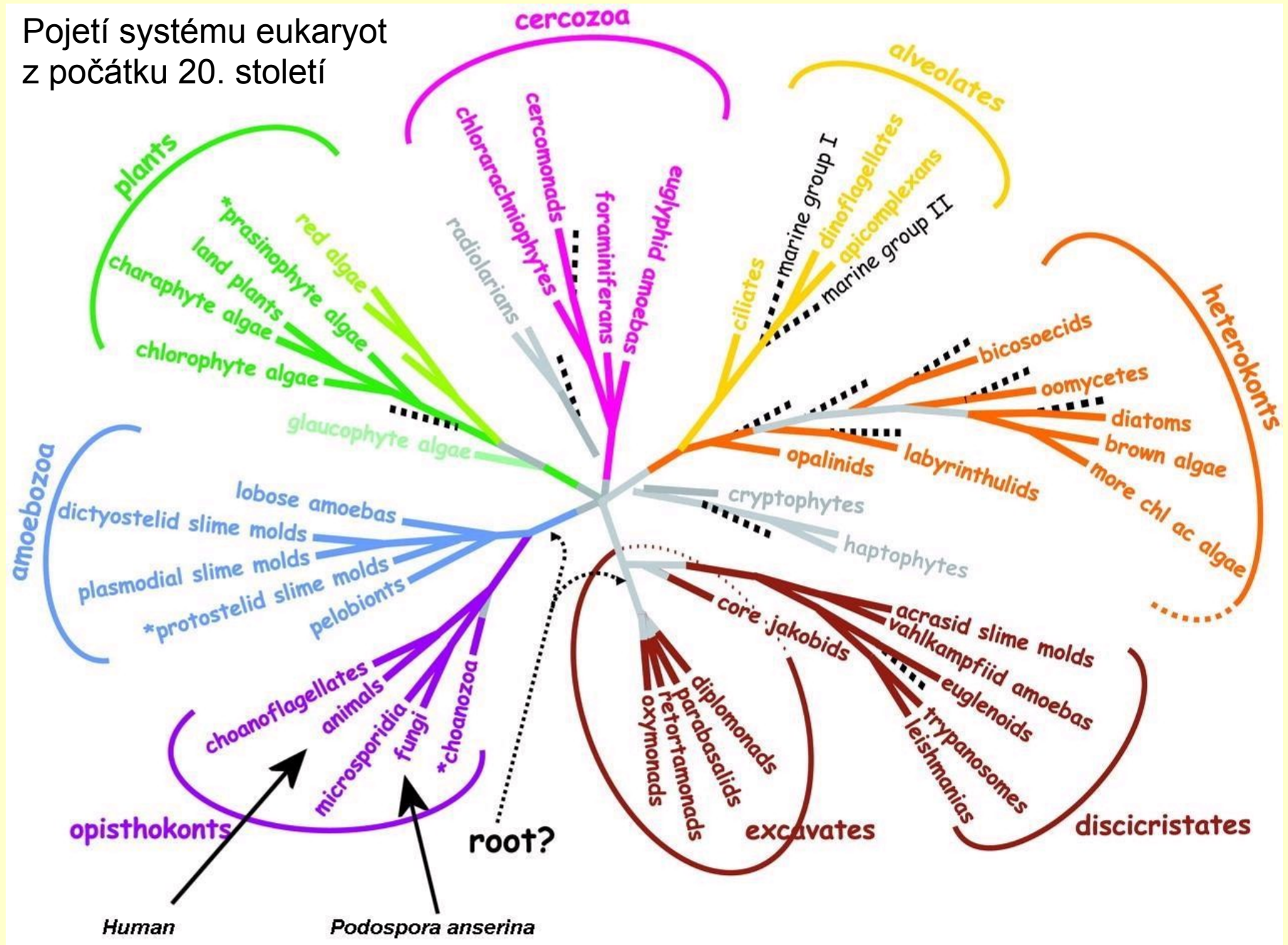


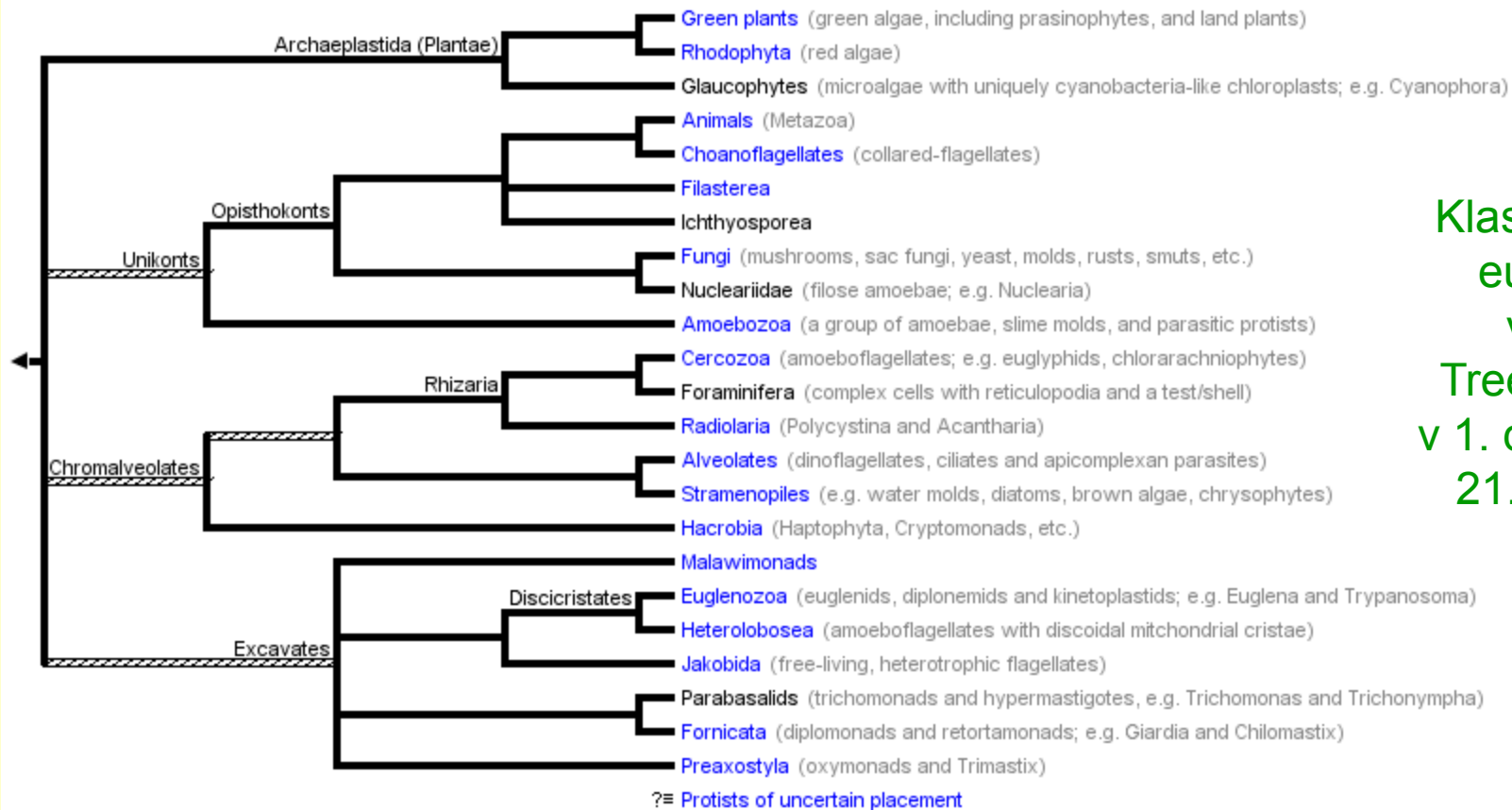
System a fylogeneze hub a podobných organismů (*pro pokročilé*)

Díl první:

přehled systému eukaryot, houbám podobné skupiny z říše *Excavata* (*Acrasida*), říše *SAR* – podříše *Rhizaria* (*Plasmodiophorida*) a podříše *Stramenopila* (*Peronosporomycetes*, *Labyrinthulomycetes*, *Hyphochytriomycetes*) a říše *Amoebozoa* (*Protostelia*, *Dictyostelia*, *Myxogastria* – hlenky).

Pojetí systému eukaryot z počátku 20. století





Klasifikace
eukaryot
v pojetí
Tree of life
v 1. dekádě
21. století

Archaeplastida (Plantae) – jediná skupina, která nezahrnuje nic houbového ani houbám podobného

The Archaeplastida, or Plantae, comprises glaucophytes, red algae, green algae and plants. They are united by the possession of a plastid derived from primary endosymbiosis (see [Symbiosis](#) section). There has long been strong support for the monophyly of plastids in Archaeplastida based on molecular phylogeny and also plastid genome structure (Turner, 1997; Turner et al., 1999), and molecular phylogenies based on large numbers of protein coding genes have more recently demonstrated the monophyly of the nuclear/cytosolic lineage as well (Burki et al., 2008; Moreira et al., 2000; Reyes-Prieto et al., 2007).

Bývalá říše *PROTOZOA* (pojímaná v různé šíři též pod názvy *Protista* nebo *Protoctista*) coby „sběrný koš“ pro všechny skupiny, které nelze zařadit mezi rostliny, živočichy, houby a *Chromista*, je na základě molekulárních analýz neudržitelná. Ačkoli systém prezentovaný na předchozích stránkách (coby v současné době uznávané členění „říší“) nemusí být posledním a nové analýzy mohou přinést ještě ne jeden převrat, jedno je jisté – polyfyletický „slepenec“ jménem *Protozoa* jednotnou skupinou nebyl a sotva kdy bude.

Protozoa jsou v současném pojetí už jen čistě umělou a pomocnou skupinou, zahrnující lidově řečeno "vše jednobuněčné, co není zvíře, kytky ani houba"; různá oddělení (zde zmíněna pouze ta "historicky houbová") se na základě předloženého systému dostávají do několika nově navržených říší:

- *Heterolobosea* (obsahující akrasie) do říše *Excavata*
- *Phytomyxea* (obsahující nádorovky) do říše *SAR*, resp. *Rhizaria*
- vlastní hlenky do říše *Amoebozoa*

Zdroje: Simpson et Roger 2004, cit. sec. Kalina et Váňa 2005: str. 32; dobře problematiku rozebírá též článek [Počátky živočišné říše](#), viz <http://www.vesmir.cz/clanek.php3?CID=6785>

Tree of life web project: <http://tolweb.org/tree/>

Nedávné pojetí systému (jak je přednášen v prvním ročníku)

Říše: ***OPISTHOKONTA*** (incl. ***FUNGI***)

Oddělení: ***Microsporidiomycota***

Oddělení: ***Chytridiomycota***

Oddělení: ***Neocallimastigomycota***

Oddělení: ***Blastocladiomycota***

Skupina oddělení: ***Eumycota***

Podskupina oddělení: ***Zygomycota***

Oddělení: ***Mucoromycota***

Oddělení: ***Zoopagomycota***

Pododdělení: ***Entomophthoromycotina***

Pododdělení: ***Zoopagomycotina***

Pododdělení: ***Kickxellomycotina***

Oddělení: ***Glomeromycota***

Pomocné oddělení: ***Deuteromycota***

Pomocné oddělení: ***Lichenes***

Oddělení: ***Ascomycota***

Pododdělení: ***Taphrinomycotina***

Třída: ***Taphrinomycetes***

Třída: ***Schizosaccharomycetes***

Pododdělení: ***Saccharomycotina***

Pododdělení: ***Pezizomycotina***

Třída: ***Laboulbeniomyces***

Třída: ***Pezizomycetes***

Třída: ***Eurotiomycetes***

Podtřída ***Eurotiomycetidae***

Podtřída ***Chaetothyriomycetidae***

Třída: ***Leotiomyces***

Třída: ***Sordariomycetes***

Podtřída: ***Hypocreomycetidae***

Podtřída: ***Sordariomycetidae***

Podtřída: ***Xylariomycetidae***

Třída: ***Lecanoromycetes***

Třída: ***Dothideomycetes***

Podtřída ***Dothideomycetidae***

Podtřída ***Pleosporomycetidae***

Nedávné pojetí systému (jak je přednášen v prvním ročníku)

Oddělení: [Basidiomycota](#)

Pododdělení: [Pucciniomycotina](#)

Třída: [Pucciniomycetes](#)

Pododdělení: [Ustilaginomycotina](#)

Třída: [Ustilaginomycetes](#)

Třída: [Exobasidiomycetes](#)

Pododdělení: [Agaricomycotina](#)

Třída: [Tremellomycetes](#)

Třída: [Dacrymycetes](#)

Třída: [Agaricomycetes](#)

V jejím rámci vylišovány samostatné řády a 2 podtřídy *Agaricomycetidae* („crown group“ *Agaricales*, *Boletales*, *Russulales*) a *Phallomycetidae* (*Phallales*, *Geastrales*, *Gomphales*)

Říše: **AMOEBOZOA**

Oddělení: [Mycetozoa \(Myxomycota\)](#)

Třída: [Protostelea \(Protosteliomycetes\)](#)

Třída: [Dictyostelea \(Dictyosteliomycetes\)](#)

Třída: [Myxogastrea \(Myxomycetes\)](#)

Říše: **SAR / Podříše:** **STRAMINIPILA**

Oddělení: [Labyrinthulomycota](#)

Oddělení: [Oomycota](#)

Oddělení: [Hyphochytriomycota](#)

Říše: **SAR / Podříše:** **RHIZARIA**

Oddělení: [Cercozoa](#)

Třída: [Phytomyxea](#)

(incl. [Plasmodiophorida](#))

Říše: **EXCAVATA**

Oddělení: [Percolozoa](#)

Třída: [Heterolobosea](#)

(incl. [Acrasida](#))

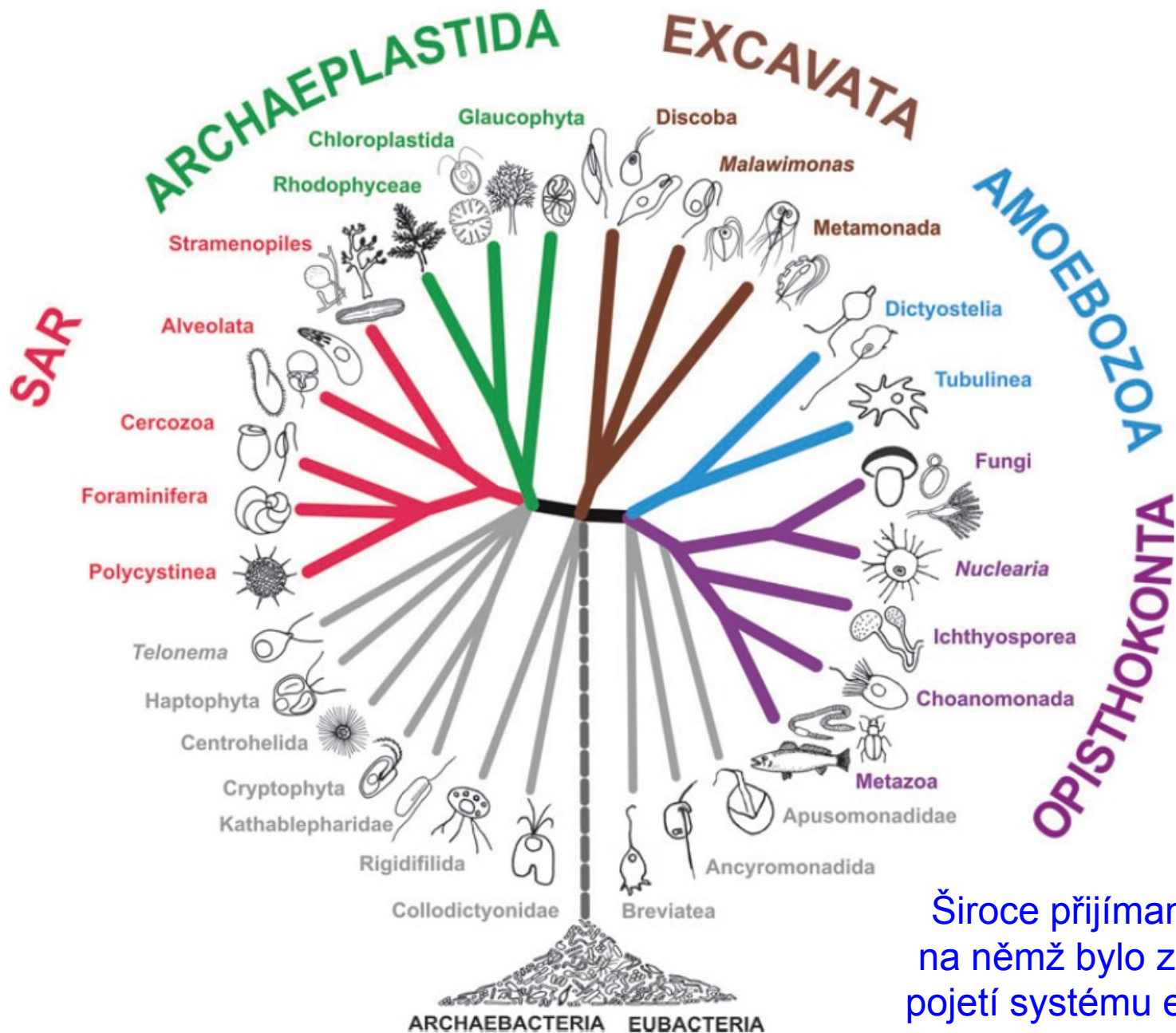
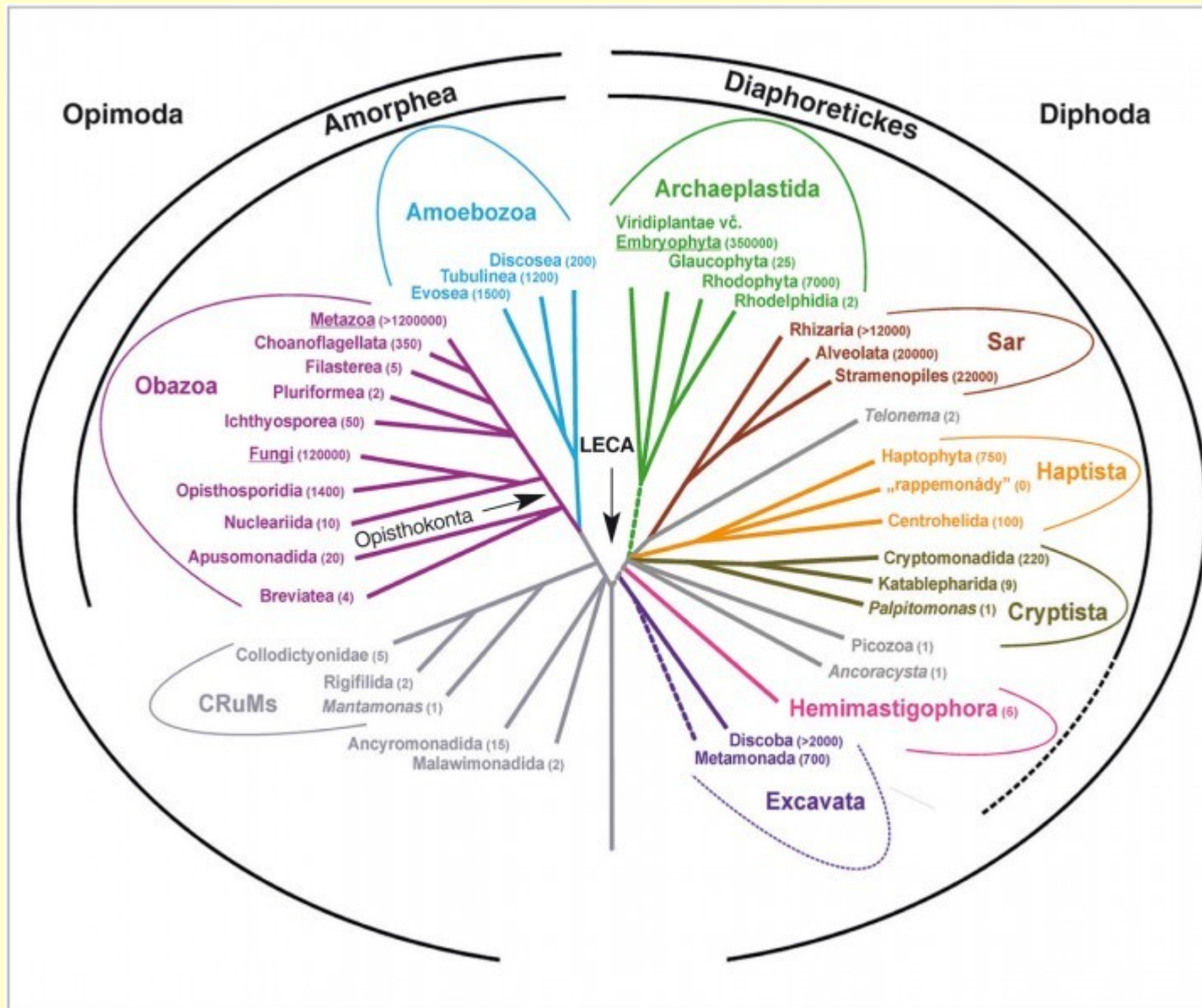


Fig. 1. A view of eukaryote phylogeny reflecting the classification presented herein.

Široce přijímaný zdroj,
na němž bylo založeno
pojetí systému eukaryot
v 2. dekádě 21. století

Aktuální český zdroj, na němž je založeno pojetí superskupin eukaryot v této přednášce



Ivan Čepička: Diverzita protist. Živa 5/2019, str. 220. <https://ziva.avcr.cz/2019-5/diverzita-protist.html>

Přehled hlavních evolučních linií eukaryot. Neprotistní linie jsou podtrženy, superskupiny vyznačeny barevně.

Uvedeny jsou i taxony nadřazené superskupinám – Diaphoretickes, Amorphea, Opimoda a Diphoda. Orig. I. Čepička.

EXCAVATA, zahrnující různé skupiny bičíkovců, ale i měňavkovitých organismů, jsou asi nejheterogennější ze všech navržených říší; možná jde o parafyletickou skupinu (dříve považováno za pravděpodobné, aktuální analýzy více podporují pojetí této říše jako monofyletické), která podle některých výkladů stojí na bázi vývojového stromu eukaryotických organismů. Přinejmenším se dělí na dvě (podle Cavalier-Smithě tři) výrazné vývojové větve; hlenkám podobné akrasie nalezneme vedle krásnooček na vývojové větvi *Discicristata*, charakterizované plochými mitochondriálními kristami a některými autory oddělované až na úrovni samostatné říše (již neplatí, nyní součást „podříše“ *Discoba*, viz dále). (Pro většinu protozoálních organismů, jakož i zástupce říší *Archaeplastida* /syn. *Plantae*/ a *SAR* /*Chromalveolata* + *Rhizaria*/, jsou typické krusty trubcovité /“tubular cristae”/ – ploché krusty jsou pak typické už jen pro říši *Opisthokonta*.)

Excavata is a large and diverse grouping that has been proposed based on a synthesis of molecular and morphological data. Many excavates share a similar feeding groove structure (from which the name is derived) (Simpson and Patterson, 2001; Simpson and Patterson, 1999). Many others lack this structure, but are demonstrably related to lineages that possess it in molecular phylogenies (Simpson, 2003; Simpson et al., 2006; Simpson et al., 2002). Putting this evidence together led to the suggestion of shared ancestry, and some recent multi-gene phylogenies in fact provide tentative support for the monophyly of the whole group (Burki et al., 2008; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007). Many excavates are anaerobes/microaerophiles and contain mitosomes or hydrogenosomes (e.g. diplomonads and parabasalids). Some are important parasites of animals (e.g. trypanosomes, *Giardia*). One lineage, the euglenids, includes photosynthetic species that have plastids derived from a green alga by secondary endosymbiosis (Breglia et al., 2007; Leander et al., 2007).

Charakteristika říše *Excavata*:

- společným znakem je rýhovitě vhloubený cytostom (buněčná ústa, jejich stěny jsou vyztuženy mikrotubuly), kde jsou z vodní suspenze zachycovány potravní částice (drobní prokaryoti) přiháněné proudem od dozadu orientovaného bičíku – u různých taxonů mohlo docházet k sekundární ztrátě těchto struktur

Fylogenetické členění říše *Excavata*:

Malawimonas (aktuálně vyčleňované i mimo *Excavata* jako skup. *Malawimonadida*)

- dvojbičíkaté buňky žijící volně ve sladké vodě nebo v půdě
- typické mitochondrie s plochými kristami, vlastním genomem a dýchací funkcí
- „single vane“ na ventrální straně zadního bičíku (viz <http://megasun.bch.umontreal.ca/protists/malawi/ultrastructure.html>)

Metamonada – základním společným znakem skupiny jsou organely typu redukovaných mitochondrií, které postrádají kristy, neslouží k dýchání buňky a postrádají i genom (hydrogenosomy nebo mitosomy)

- většinou bičíkaté buňky, obvykle se čtyřmi kinetosomy
- anaerobní (případně mikroaerofilní) organismy, některé volně žijící (*Trimastix*), většinou jde o endobioticky žijící parazity (*Giardia*, *Trichomonas*)

Discoba – „molekulární slepenec“, ve kterém kromě *Discicristata* (viz dále) jsou:

- *Jakobida* – buňky se dvěma bičíky v přední části ventrálně umístěné rýhy, v ní se pohybuje zadní bičík se „single vane“ na dorzální straně (to je charakteristický znak jakobid, jedinečný v říši *Excavata*, i když plesiomorfie není vyloučena)
- *Tsukubamonas* – volně plovoucí kulaté buňky s dvěma bičíky

DISCICRISTATA jsou skupinou jednobuněčných organismů, kterou sjednocuje jeden znak – ploché mitochondriální krysty; tento znak může být apomorfní, ale může být i plesiomorfní (ploché krysty má též výše uvedený *Malawimonas*). Mezi *Discicristata* patří dvě skupiny organismů, *Heterolobosea* a *Euglenozoa*.

- *Euglenozoa* – buňky se dvěma bičíky (může dojít k redukci a některé mají jeden, naopak vzácně se vyskytují druhy s více bičíky), vycházejícími z apikální (nebo subapikální) ampuly; dva funkční kinetosomy se třemi asymetricky uspořádanými mikrotubulárními kořeny; bičíky vybíhající do prostředí jsou obvykle vybaveny paraflagelární lištou, apomorfním znakem je zde zřejmá heteromorfie: paraflagelární lišta předního bičíku bývá svinutá, zatímco na zadním bičíku má charakter mřížky z rovnoběžných fibril
 - *Euglenida* jsou autotrofní i heterotrofní krásnoočka, jejichž povrch buňky pokrývá typická pelikula z bílkovinných proužků, umožňující rychlou změnu tvaru
 - *Diplonemea* jsou heterotrofní bičíkovci, kteří mají v rozmnožovací fázi delší bičíky s paraflagelární lištou, zatímco v trofické fázi jsou bičíky kratší a lišta chybí
 - *Symbiontida* jsou anaerobní nebo částečně aerobní organismy, jejichž mitochondrie se změnilly v organely s redukovánými nebo chybějícími krystami; charakteristická je jejich symbióza s epibiotickými bakteriemi
 - *Kinetoplastea* mají v buňkách kinetoplast, obsahující množství mitochondriální DNA; fagotrofní (s dobře vyvinutým cytostomem) nebo osmotrofní, známými zástupci jsou obligátní parazité jako *Leishmania* nebo *Trypanosoma*

- *Heterolobosea** – typicky améboidní organismy s eruptivními pseudopodii (vystřelování cytoplazmy do panožek, nejde o homologickou strukturu s podobně formovanými panožkami u zástupců říše *Amoebozoa*); některé druhy mohou přejít do bičíkatého stadia (se 2 nebo 4 bičíky, v tomto stadiu často nepřijímají potravu), u jiných zase úplně chybí buď bičíkatá, nebo améboidní fáze; k příjmu potravy obvykle slouží rýhovitý cytostom; nebyly pozorovány oddělené diktyosomy
 - *Pharyngomonadidae* přijímají potravu velkou rýhou navazující na cytofarynx (buněčný hltan); buňky mají čtyři bičíky vybíhající vedle sebe, je zde známo i améboidní stadium; zástupcem je *Pharyngomonas*
 - *Tetramitia* [taxon odpovídající dříve popsané skupině *Vahlkampfiidae*] mají buňky se čtyřmi bičíky, uspořádanými po dvou s rovnoběžnými kinetosomy (ale rod *Stephanopogon* má početné bičíky, ukotvené jednotlivě); skupina obsahuje typické vahlkampfiidní a gruberellidní kořenonožce a vedle nich zde najdeme akrasie – améboidní a plazmodiální organismy podobné hlenkám

* V některých systémech se můžete setkat s taxonem *Percolozoa*, který obsahem (které dílčí taxony jsou v něm zařazeny) více či méně odpovídá skupině *Heterolobosea*; ta byla popsána Pagem a Blantonem a v jejich pojetí vymezena jako třída améboidních organismů. V pojetí Cavalier-Smithe má taxon *Percolozoa* hodnotu oddělení, které zahrnuje améboidní typy (třída *Heterolobosea*) a jejich bičíkaté příbuzné (třída *Percolatea*).

Acrasida (akrasie) jsou možná polyfyletická skupina; známým zástupcem je *Acrasis rosea* (oranžové myxaméby a pseudoplazmodia)

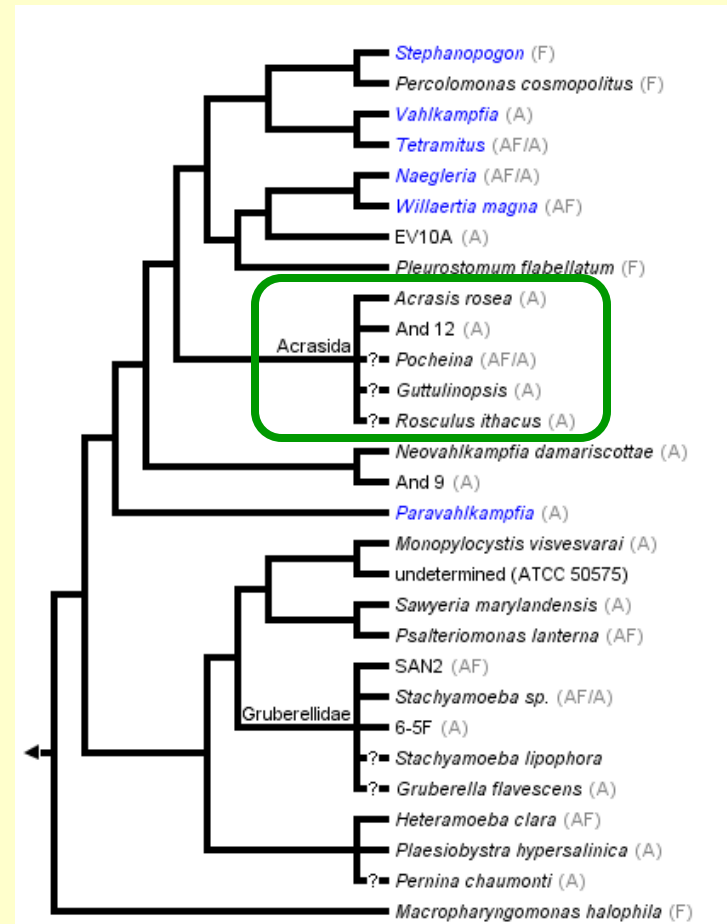
výskyt: v půdě nebo na organických substrátech

stavba buněk: válcovité myxaméby, panožky bez subpseudopodií; v buněčné stěně nebyla zjištěna celulóza

jen výjimečně vznik myxomonád (2 akrokontní bičíky bez mastigonemat), za nepříznivých podmínek dochází ke vzniku tenkostěnných mikrocyst či sférocyst

výživa myxaméb holozoická, pohlcují bakterie, kvasinky aj. (fagocytóza)

životní cyklus je haplobiotický: ze spor se uvolní myxaméby => rozmnožování dělením => shlukováním myxaméb vznikají pseudoplazmodia => postupně se diferencují na stopku a sorogen => na stopce se vytvoří buněčná stěna, zatímco sorogen (stále tvořený shlukem buněk) se rozčlení do laloků => v nich se vytvářejí řetězce spor (již s buněčnou stěnou) => vzniká sorokarp => i buňky stopky se promění ve spory



SAR = Stramenopila + Alveolata + Rhizaria

RHIZARIA jsou taxonem (možná lze říci podříší), kde převládají organismy s rhizopodovou stélkou, vytvářející větvená nebo anastomózující pseudopodia; i zde ovšem nechybí bičíkovci nebo alespoň bičíkatá stadia. Tak je tomu i u skupiny *Cercozoa*, kde nalezneme vedle kořenonožců i nádorovky s dvoubičíkatými zoosporami (na základě heterokontních bičíků se objevila i teorie o příbuznosti nádorovek s tehdejší říší *Chromista* a zatímco ještě nedávno byl většinový názor odlišný, dnes se prosazuje pojetí řadící *Rhizaria*, *Stramenopila* a *Alveolata* na společnou větev vývojového stromu eukaryot).

Rhizaria comprises several very large and diverse groups of amoebae, flagellates and amoeboflagellates (Cavalier-Smith and Chao, 2003). Many of these will not be familiar to many readers, but they are ubiquitous in nature and important predators in many environments. Major lineages include Cercozoa, Foraminifera, and Radiolaria. Rhizaria is the most recently recognized supergroup, having been identified exclusively from molecular phylogenetic reconstruction (Cavalier-Smith, 2002; Cavalier-Smith, 2003; Nikolaev et al., 2004). Prior to this, there was little reason to anticipate this grouping, because there is no major structural character that unites them. (Although the amoeboid members of the group tend to produce fine pseudopodia, rather than the broad pseudopodia seen in many Amoebozoa) However, analyses of molecular phylogenies based on nearly all genes examined, as well as rare molecular markers such as insertions and deletions, initially identified the Cercozoa as a group that has then expanded to include the Foraminifera and eventually the Radiolaria (Archibald et al., 2002; Bass et al., 2005; Burki et al., 2007; Burki et al., 2008; Keeling, 2001; Longet et al., 2003; Moreira et al., 2007; Nikolaev et al., 2004; Polet et al., 2004). Analyses of multiple protein coding genes have further supported the monophyly of Rhizaria, and suggested a relationship to chromalveolates (viz dále u této skupiny).

Fylogenetické členění skupiny *Rhizaria*:

Cercozoa zahrnují organismy s améboidními buňkami, často s filopodii, nebo se dvěma bičíky, jejichž kinetosomy jsou spojené mikrotubuly s jádrem. Jde o velkou skupinu rhizarií, do které patří:

- *Cercomonadida* – buňky různého tvaru bez buněčné stěny, vytvářejí dva bičíky bez mastigonem a pseudopodia, která využívají k fagotrofní výživě
- *Pansomonadida* – malá skupina heterotrofů se dvěma volnými bičíky
- *Glissomonadida* – buňky bez buněčné stěny, ale ne přímo améboidní, původně dvojbičíkaté, využívající delší zadní bičík ke klouzavému pohybu; dochází i k tvorbě plazmatických výběžků, ale v mnohem menší míře než u cercoconád
- rod *Tremula* – fagotrofní bičíkovci bez viditelného pokryvu buňky; klouzají po substrátu za pomoci obou bičíků (anteriorní směřuje dopředu, posteriorní dozadu)
- *Metromonadea* – mořští predátoři jiných eukaryot; dvojbičíkaté buňky nemají pevnou stěnu, ale mohou tvořit jedno- nebo vícevrstevný obal (*surface coat*), který může přesáhnout i bičíky; tvoří protáhlé extrusomy (vyvrhovací tělíska)
- *Granofilosea* – buňky s málo (nebo vůbec) větvenými granuloreticulopodii (na jejich povrchu zřetelné extrusomy, viditelné jako pravidelně rozestá zrnka) nebo vybíhajícími axopodii (s podobnými zrnky); tato pseudopodia jsou zpevněna mikrotubuly a při krmení typicky přitisklá k substrátu (zčásti nepohyblivé stadium)

- *Thecofilosea* – buňky kryté silnou extracelulární thékou z organického materiálu (čímž se liší od většiny rhizarií, jež mají buňky holé nebo s šupinkami na povrchu), ve théce jsou otvory pro bičíky a pseudopodia (někteří zástupci mají kolem buňky pseudopodiální síť); v buňkách některých zástupců je dutý křemitý endoskelet; původní typy se dvěma bičíky (příp. došlo k druhotné ztrátě nebo jsou jen u zoospor); původně bentické s klouzavým pohybem s využitím zadního bičíku, odvozené planktonní typy ztratily pseudopodia
- *Imbricatea* – buňky kryté křemitými šupinkami, vyloučenými na povrch (možná druhotná ztráta u odvozených typů); početná skupina s různými modifikacemi ve stavbě buňky u dílčích taxonů
- rod *Filoreta* – volně žijící améboidní organismy tvořící mnohojaderné sítě, bez bičíků a pevné stěny; živí se zejména bakteriemi
- rod *Gromia* – mnohojaderné, na povrchu testa z organického materiálu s jedním otvorem; větvená filopodia (jemné hyalinní výběžky, nezpevněné žádnými mikrotubuly) tvoří anastomózy, ale ne síť; bičíkaté gamety nebo zoospory
- *Ascetosporea* – parazité bezobratlých, charakterističtí tvorbou komplexních spor: jedna nebo více buněk, v případě více buněk má každá svoji sporoplazmu

- *Chlorarachniophyta* – autotrofní organismy s améboidními buňkami a plastidy získanými sekundární endosymbiózou (chlorofyl a+b, nukleomorf, 4 membrány); vytvářejí síťovitá pseudopodia s extrusomy, dochází ke tvorbě anastomóz mezi jednotlivými buňkami (do podoby filoplazmodia); zoospory dvojbičíkaté
- *Vampyrellida* – fagotrofní améboidní organismy bez pevné stěny, žijící v půdě, sladké vodě i mořích; jejich životní cyklus zahrnuje volně pohyblivé trofozoity, jež střídá stadium cyst, ve kterých obvykle probíhá buněčné dělení (ale není zde znám pohlavní proces); u některých zástupců mohou buňky splývat v plazmodia dosahující větších velikostí; cytoplazma je obvykle rozdělena na zrnitou část (často silně vakuolizovanou) a hyaloplazmu bez zřetelné struktury, jež je obvykle při povrchu buňky a zejména tvoří pseudopodia
- *Phytomyxea* – parazité rostlin nebo zástupců skupiny *Stramenopila*, trofická stadia améboidní nebo plazmodiální, zoospory dvojbičíkaté nebo čtyřbičíkaté; k průniku do hostitelských buněk vytvářejí „trn“ (v principu jde o pevný extrusom, který je „vtlačen“ skrz buněčnou stěnu hostitele a vytvoří v ní kanálek, kterým cytoplazma parazita proteče do napadené buňky); dalším charakteristickým znakem této skupiny je „křížové dělení“ – v průběhu mitózy se jadérko nerozpustí, ale protáhne kolmo na rovinu mitotické destičky (z bočního pohledu tak vytvoří „kříž“ s rovinou, ve které jsou shromážděny chromosomy)
– do této skupiny patří taxony *Plasmodiophorida* a *Phagomyxida*

Plasmodiophorida (nádorovky) byly kdysi přiřazovány k hlenkám, s nimiž nemají nic společného kromě tvarové podobnosti plazmodiálních stadií



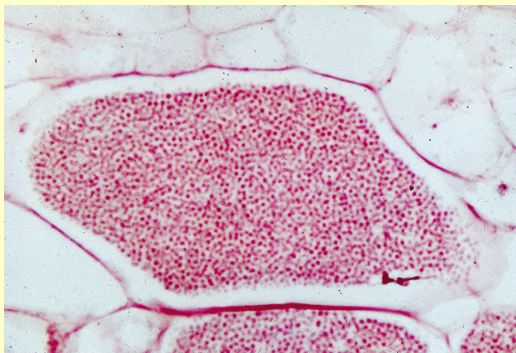
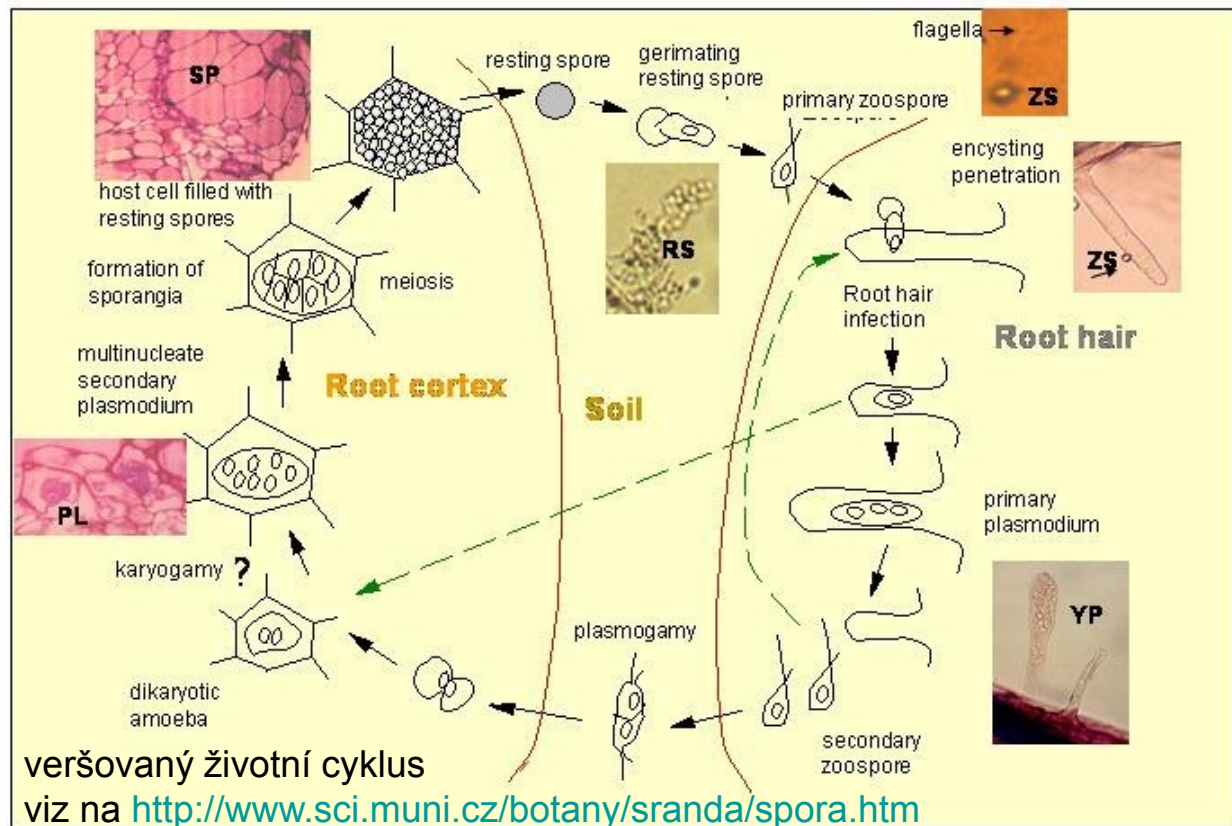
výskyt a ekologie: obligátní nekrotrofní parazité řas, rostlin a oomycet
jejich výskyt a rozšíření je spjat s výskytem hostitelských organismů

negativní hospodářský **význam** – škody na kulturních plodinách
působí na rostlinách hypertrofie (zvětšení) a hyperplazie (zmnožení buněk)

system: dvě čeledi (podle některých autorů jediná)

Plasmodiophora brassicae (nádorovka kapustová) – parazit brukvovitých rostlin
Spongospora subterranea – prašná strupovitost bramborových hlíz

The Life Cycle of *Plasmodiophora brassicae*



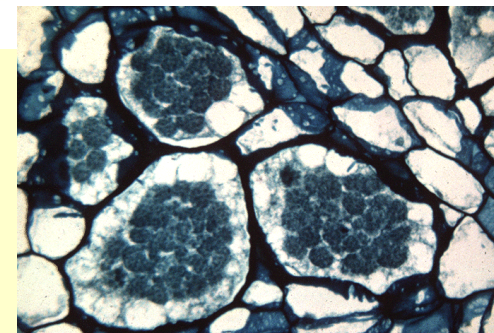
specializovaní
obligátní
endoparazité

paraplazmodia –
mnohojaderné útvary,
které na rozdíl od
plazmodií hlenek
nevznikají splýváním
menších plazmodií

bičíkatá stadia heterokontní, akrokontní, bičíky hladké

výživa osmotrofní (ne holozoická jako u hlenek), chybí
améboidní stadium

hlavní složkou buněčné stěny (cyst, sporangií) je chitin,
chybí celulóza



Phagomyxida jsou zatím málo prostudovaná skupina mořských mikroorganismů, které parazitují na vláknitých hnědých řasách a rozsivkách. Oba známé rody *Phagomyxa* a *Maullinia* byly dříve řazeny ke skupině *Plasmodiophorida*, nedávno však začaly být klasifikovány odděleně na základě morfologických a biologických studií (viz dále) a analýzy sekvencí ribosomální DNA.

Zoospory se dvěma heterokontními bičíky napadají hostitelské buňky, v nichž pak dochází k dělení jader a vzniku mnohojaderného plazmodia. Z něj se následně stává sporangium a z něj uvolněné zoospory opět představují infekční agens; v tomto ohledu mají *Phagomyxida* shodný životní cyklus s nádorovkami.

U rodu *Maullinia* bylo také zaznamenáno charakteristické "křížové" dělení jádra a mechanismus průniku skrz buněčnou stěnu hostitele pomocí specializovaného „ostnu“ (viz charakteristiku *Phytomyxea*).

Jsou zde ale i zásadní rozdíly oproti skupině *Plasmodiophorida*:

- u zástupců skupiny *Phagomyxida* nebyly pozorovány odpočívající spory nebo shluky cyst (cystosori); zdá se že tato část životního cyklu nádorovek zde chybí;
- známé druhy fagocytují částičky potravy a tráví je ve specializovaných potravních vakuolách.

Známymi zástupci jsou *Maullinia ectocarpae* (parazit několika mořských vláknitých Ectocarpales), *Phagomyxa algarum* (také parazit mořských vláknitých hnědých řas), *Phagomyxa bellerocheae* a *P. odontellae* (které jsou parazity rozsivek).

Fylogenetické členění skupiny *Rhizaria* (pokračování):

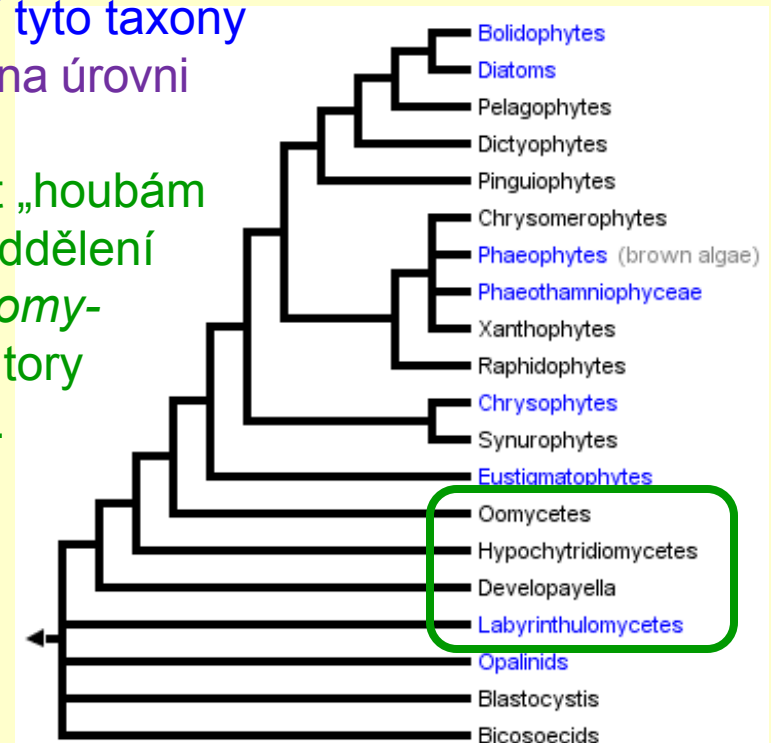
Druhou skupinou rhizarií jsou ***Retaria***, zahrnující zejména mořské organismy s reticulopodií nebo axopodií; buňky většiny z nich jsou vybaveny nějakým typem „buněčné kostry“ (skeletu). Do této skupiny patří následující taxony (žádné z nich nebyly nikdy řazeny mezi houby ani houbám podobné):

- *Foraminifera* – z buněk vybíhají filopodia, obvykle větvená, u některých zástupců anastomózují až k vytvoření síťovité struktury (reticulopodia); v rámci skupiny lze najít taxony s holými buňkami, ale většinou jsou buňky vybaveny pevným obalem, u různých druhů inkrustovaným organickou hmotou nebo vápnitým, příp. křemitým (filopodia v takových případech vybíhají skrz otvory v pevné stěně)
- *Acantharia* – buňky jsou na povrchu vybavené fibrilární kapsulí vně plazmatické membrány; skrz ni vybíhají axopodia (panožky vyztužené mikrotubuly) nebo nepravidelná pseudopodia tvořící síť vně buněk (ektoplazma krytá periplazmickou „kůrou“); ze středu buňky vybíhají radiální jehlice, jejichž špičky jsou napojeny na myonemy (kontraktilní plazmatická vlákna) v periplazmě; mořské organismy, v buňkách mají často řasové symbionty a v ektoplazmatické síti chycenou kořist
- *Polycystinea* – buňky s okrouhlými póry v kapsulární stěně, rozmístěnými buď pravidelně u kulovitých typů nebo na pólech vejčité či oválné stěny; buněčný skelet chybí nebo je tvořen jehlicemi nebo tvoří různé geometrické tvary (pórovitý nebo mřížovitý „krunýř“)

Již zhruba čtvrt století byla dobře zavedená říše *CHROMISTA* (resp. *Straminipila* v novějším pojetí Cavalier-Smithe a Dicka – upřednostňují toto jméno s argumentem, že fylogeneticky původní jsou heterotrofní organismy*); k této říši byly následně přiřazeny protozoální skupiny tvořící dohromady skupinu *Alveolata* (obrněnky, nálevníci a výtrusovci) do společné říše s názvem *CHROMALVEOLATA*. Pojetí spojující tyto dvě skupiny organismů do jedné říše je dnes akceptováno, není však jediné – můžeme se setkat se systémy zachovávajícími *Chromista* a *Alveolata* jako samostatné vývojové větve, nověji pak i s vyčleněním tradičně „chromistových“ skupin *Haptophyta* a *Cryptophyta* zcela mimo taxon *SAR*. V dnešním pojetí mají tyto taxony zcela izolované postavení mezi eukaryoty, až na úrovni superskupin *Haptista* a *Cryptista*.

Nás ovšem z uvedené skupiny mohou zajímat „houbám podobné“ heterotrofní organismy, řazené do oddělení *Labyrinthulomycota*, *Oomycota* a *Hyphochytriomycota* (poslední dvě oddělení byla některými autory spojována dohromady mezi tzv. *Pseudofungi*).

* Nemusí se vždy týkat dnes existujících skupin – třeba u labyrintul je předpokládán původ mezi autotrofními heterokontními organismy (za doklad je považováno např. zachované stigma u zoospor).



Chromalveolates comprises six major groups of primarily single celled eukaryotes: apicomplexans, dinoflagellates and ciliates are members of the alveolates, they are hypothesised to be related to stramenopiles, cryptomonads, and haptophytes (Cavalier-Smith, 2004; Keeling, 2009). The basis for this hypothesis is the widespread presence of plastids in these groups that are all derived from secondary endosymbiosis with a red alga. It was therefore proposed that all chromalveolates share a common ancestor where this endosymbiosis took place (Cavalier-Smith, 1999). The monophyly of the plastids has been demonstrated with limited sampling (Hagopian et al., 2004; Rogers et al., 2007; Yoon et al., 2002), and some phylogenies inferred from many different nuclear genes show that the Chromalveolata are monophyletic with the Rhizaria nested within ([see below](#)) (Hackett et al., 2007). Additional support comes from two genes with unusual evolutionary histories involving lateral gene transfer and/or re-targeting to the plastid that are most consistent with a common origin of chromalveolate plastids (Fast et al., 2001; Harper and Keeling, 2003; Patron et al., 2004).

<http://tolweb.org/Eukaryotes/3>

Do rhizarians branch within the chromalveolates?

There has long been very strong evidence from several kinds of data for the monophyly of alveolates. Multi-gene trees have also consistently and strongly supported a relationship between alveolates and stramenopiles (Burki et al., 2007; Burki et al., 2008; Hackett et al., 2007; Patron et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2005; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007; Simpson et al., 2006). There is now also very strong evidence from molecular phylogenies and a shared lateral gene transfer for the monophyly of cryptomonads, haptophytes, and their relatives (Burki et al., 2008; Hackett et al., 2007; Patron et al., 2007; Rice and Palmer, 2006). In addition there is evidence from the plastid genome and plastid targeted proteins for the monophyly of chromalveolates and their plastids (Fast et al., 2001; Hagopian et al., 2004; Harper and Keeling, 2003; Patron et al., 2004; Rogers et al., 2007; Yoon et al., 2002). However, multi-gene trees also consistently show that the entire rhizarian supergroup is closely related to alveolates and stramenopiles (Burki et al., 2007; Burki et al., 2008; Hackett et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007), and some support the monophyly of chromalveolates as a whole with the Rhizaria nested within the group. These relationships will doubtless be refined with further data, but for now we follow the consensus of the available evidence and place the Rhizaria within the Chromalveolata.

STRAMENOPILO (nebo *Stramenopiles*) mají dvojbičíkaté buňky s heterokontními bičíky; přední (anterior) bičík s dvěma protistojnými řadami mastigonemat, zadní (posterior) je obvykle hladký; kinetosom typicky se 4 mikrotubulárními kořeny.

Vedle autotrofních organismů, řazených mezi tzv. „barevné řasy“ (známé jako oddělení *Heterokontophyta*, resp. *Chromophyta*) sem patří i heterotrofní skupiny:

PERONOSPOROMYCETES (OOMYCETES)

[tradičně hodnocené na úrovni oddělení *Peronosporomycota (Oomycota)* (dříve známé jako *Oomycetes*; dle doporučení Mezinárodního kódu nomenklatury řas, hub a rostlin je preferováno jméno odvozené od stávajícího rodu)

česky označované jako oomycety, nebo též „vaječné houby“ nebo „řasovky“

vodní i suchozemští saprotrofové i paraziti

skupina zřejmě představuje apoplastickou větev vyvinutou z předků sifonálních řas

pokročilejší typy s **nepřehrádkovaným (coenocytickým) myceliem** (odpovídá sifonální stélce u řas) = eukarpická polycentrická stélka, protoplast mnohojaderný vnitrobuněční parazité mají amorfní stélku bez buněčné stěny

buněčná stěna mycelia obsahuje celulózu (může být i menší množství chitinu) zásobní látkou je mykolaminaran (rozpustný polyglukan)

bičíkatá stadia (zoospory) mají dva bičíky se 4 kořeny (vzácně redukce na jeden bičík), typicky heterokontní, dopředu orientovaný bičík je péřitý a bývá kratší přechodová destička kinetosomu je uložena nad plazmatickou membránou

nepohlavní rozmnožování - tvorba zoo- nebo aplanospor:

monoplanetismus - tvorba sekundárních pleurokontních zoospor, jediné pohyblivé stadium v životním cyklu (**pravděpodobně vývojově původní**)

dipplanetismus - nejprve primární akrokontní zoospory, z nich po encystaci vznikají sekundární pleurokontní zoospory

vzácnější případy – polyplanetismus, aplanetismus

někdy monosporické sporangium (*Peronosporales*) => klíčí přímo hyfou (pohyblivé stadium chybí)

kromě zoospor se vytvářejí také tlustostěnné nepohyblivé **chlamydoospory**

pohlavní rozmnožování – oogametangiogamie

většinou **diplobionti** (meiotické dělení při tvorbě jader v gametangiích); anteridia hormonálně přitahována k oogoniím => po kontaktu kopulačními kanálky přejdou samčí jádra do oogonia => oplozená oosféra se mění v tlustostěnnou oosporu

výskyt, ekologie:

saprotrofové nebo paraziti, primitivnější typy ve vodním (nebo vlhkém) prostředí, nejodvozenější *Peronosporales* na nadzemních částech suchozemských rostlin
negativní význam z pohledu člověka – řada fytopatogenních druhů

evoluční tendence spojené s přechodem z vody na souš:

menší počet pohyblivých stadií

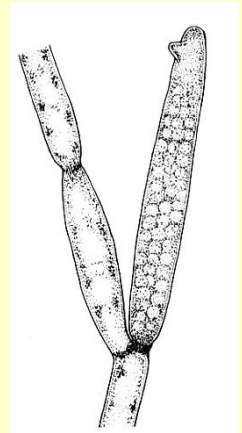
přechod od saprotrofie k obligátnímu parazitismu, s tím spojená specializace vedoucí až k tzv. organotropii (specializace na určité orgány hostitele)

[podtřída] **Saprolegniomycetidae** (tzv. "vodní plísně")

Novinkou oproti systému z 90. let je přesun řádů *Leptomitales* a *Sclerosporales* (obsahující rody vyčleněné z řádu *Peronosporales*, zde dále nezmiňován) do podtřídy *Saprolegniomycetidae*.

Tato podtřída je tak nyní vymezena

- přítomností glukosaminů v buněčné stěně
- tzv. K₂-bodies v cytoplazmě zoospor
- tvorbou primárních zoospor
- centrifugálním hromaděním periplasmy při tvorbě oospor
- počtem chromosomů n=3 nebo n=4
- příjmem síry jen v organické podobě



http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid_es-006/hesla/img_d10e11458.html

Pozn.: Bartnicki-Garcia uvažoval o možném původu odd. *Hyphochytriomycota* u předků řádů *Leptomitales* nebo *Saprolegniales*, aktuálně spojených do této podtřídy. Ačkoli *Hyphochytriomycota* jsou dnes na základě více charakteristik považována za samostatné oddělení, není vyloučeno, že právě poblíž podtřídy *Saprolegniomycetidae* lze hledat společný vývojový základ obou oddělení.

řád *Leptomitales*

bun. stěna obsahuje chitin, zákl. počet chromosomů n=4

mycelium zaškrcované s celulinovými zátkami

Leptomitus (na obr. nahoře sporangium, dole mycelium)



http://protist.i.hosei.ac.jp/PDB/Galleries/Klos/Bavaria/Leptomitus_1.html

řád *Saprolegniales*

cenocytická stélka

diploplanetismus, příp. polyplanetismus až aplanetismus (r. *Aplanes*)

v oogoniu více oosfér, které se tvoří centrifugálně

základní počet chromosomů $n=3$

klidové stadium - chlamydospory

většinou saprofyti ve sladkých vodách, příp. v půdě nebo na kořenech, druhotně i parazité řas, hub, živočichů

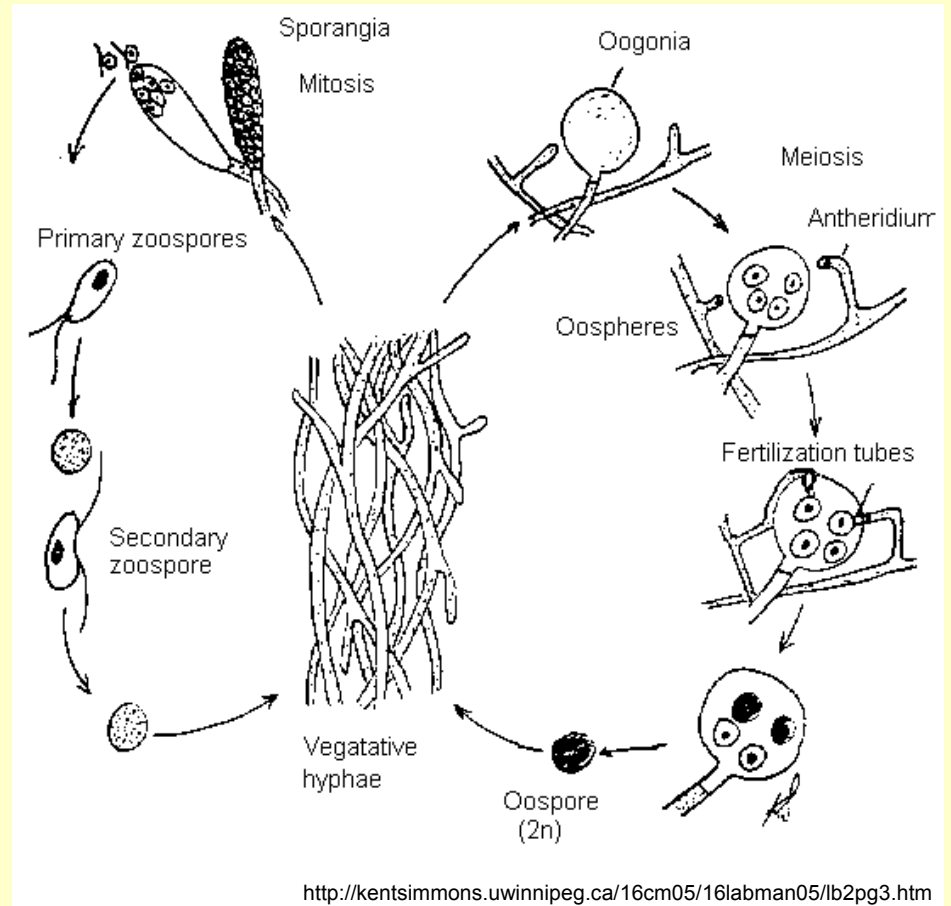
Achlya - parazité raků i zeleniny

Aphanomyces astaci - „račí mor“

Saprolegnia parasitica

- parazit ryb

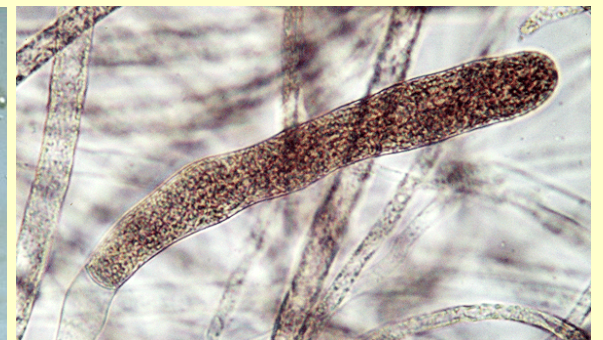
(na obr. nahoře životní cyklus *Saprolegnia* sp., na foto vlevo oogonia, vpravo zoosporangium)



<http://kentsimmons.uwinnipeg.ca/16cm05/16labman05/lb2pg3.htm>



<http://protist.i.hosei.ac.jp/pdb/images/Eumycota/Saprolegnia/index.html>



[podtřída] **Peronosporomycetidae**

stélka cenocytická nebo redukovaná (monocentrická), počet chromosomů $n=5$
zoospory (pokud se tvoří) jen sekundární
centripetální oosporogeneze, v oogoniu v typickém případě jediná oosféra

řád *Olpidiopsidales*

intracelulární (příp. intercelulární) holokarpická redukovaná stélka
v dospělosti se celá mění na sporangium (resp. gametangium)
obligátní parazité na jiných zástupcích odd. *Peronosporomycota*

zanikl dřívější řád *Lagenidiales*, obsahující silně redukované parazity – část druhů zahrnuje řád *Olpidiopsidales*, zatímco vlastní rod *Lagenidium* spadl do čeledi *Pythiaceae* v následujícím řádu

řád *Pythiales*

stélka cenocytická, intracelulární nebo intramatrikální, většinou bez haustorií
málo diferencované sporangiofory, za zralosti laterální
monoplanetismus (vz. polyplanetismus), sporangium
někdy odpadá, může klíčit i přímo hyfou (sporangium
s jedinou aplanosporou)

vodní a půdní saprofyté (*Pythium*) nebo parazité řas,
hub i cévnatých rostlin

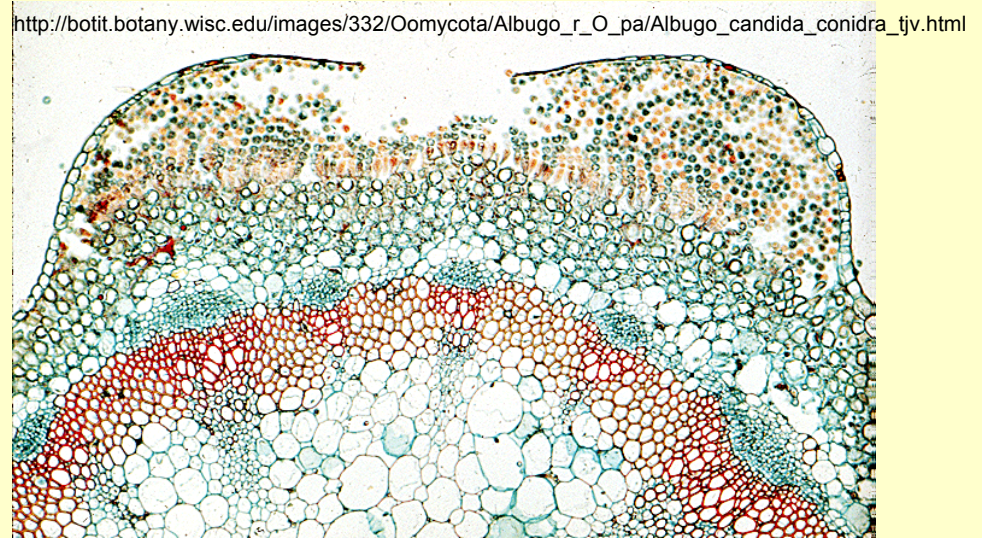
P. debaryanum - padání klíčnicích rostlin (zelenina, řepa)



řád *Albuginales*

rod *Albugo* (tzv. "bílá rez") tvoří ložiska s nevětvenými sporangiofory nesoucími řetízky sporangií pod pokožkou hostitele (tlakem praská a sporangia se uvolňují)

Albugo candida - nejčastěji na *Capsella bursa-pastoris*



aktuálně samostatný řád *Albuginales* byl dříve součástí následujícího řádu

řád *Peronosporales* („nepravá padlí“)

stélka cenocytická, intercelulární mycelium s haustorií

výrazně diferencované sporangiofory ukončeného růstu

obvykle monosporická, opadavá sporangia klíčí přímo hyfou (zoospory vzácné)

gametangia v orgánech hostitele

obligátní parazité suchozemských (obvykle dvouděložných) rostlin, mnoho z nich má hospodářský význam



rod *Peronospora* - nikdy se netvoří zoospory (*P. brassicae* - vřetenatka kapustová)

Pseudoperonospora cubensis (v. okurková) – tykvovité rostliny,
P. humuli – chmel

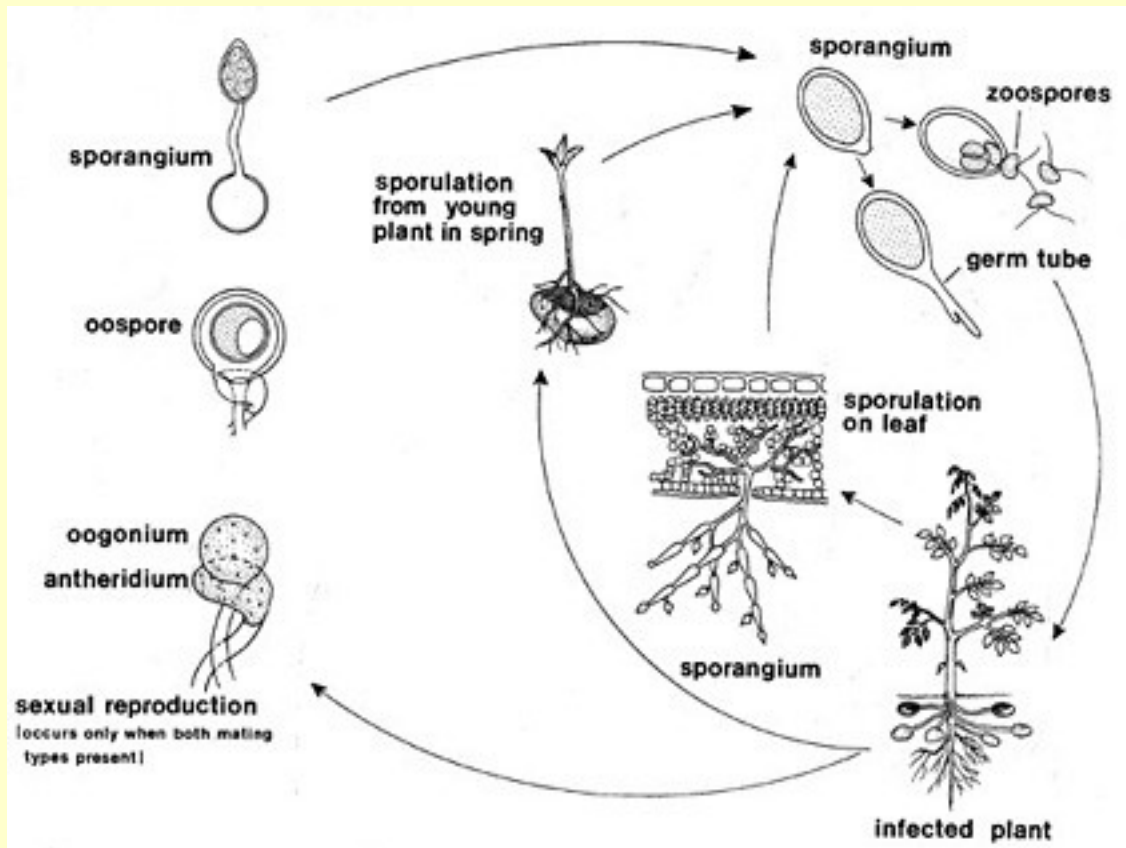
Bremia lactucae (viz skleněný model vpravo) – ničí semenáčky salátu („plíseň salátová“)

Plasmopara viticola (vřetenatka révová)
parazit zavlečený v 70. letech 19. století z Ameriky
ochrana - bordeauxská jícha

typické „olejové“ skvrny na svrchní straně listů vinné révy ([životní cyklus](#))



životní cyklus *Phytophthora infestans*



uvolňování zoospor



sporangiofor se sporangii

Phytophthora infestans - plíseň bramborová
napadá nadzemní části (listy) i hlízy (infekce očky)
nejzávažnější patogen brambor, jeho zavlečení v 19. století vedlo k hladomoru
(Irsko 1845–1847 - smrt až 1 milionu obyvatel)

LABYRINTHULOMYCETES [tradičně hodnocené na úrovni oddělení *Labyrinthulomycota*, resp. aktuálně jediné třídy *Labyrinthulomycetes*]

vodní, převážně mořské organismy;
buněčná stěna tvořená jen tenkými šupinkami (vyloučeniny Golgiho aparátu);
tvorba ektoplazmatických výběžků, vycházejících ze specifických organel
– **botrosomů** – na povrchu buňky; vytváří síťovité útvary („filoplasmodia“);
ze sporangií se uvolňují heterokontní pleurokontní zoospory (přední bičík péřitý,
zadní hladký) nebo aplanospory (pravděpodobně možnost amébovitého pohybu)

řád *Labyrinthulales*

slizovitá bezbarvá ektoplazmatická síť obklopuje vřetenovité buňky, i více buněk
ve spol. ektoplazmě; pohyb uvnitř těchto "trubic" umožňují kontraktilní bílkoviny;
výživa osmotrofní; je u nich znám pohlavní proces a světločivná skvrna u zoospor
výskyt: mořské a brakické vody, v organickém detritu, na povrchu řas i rostlin;
některé parazitické, **recentně objeven parazitismus na suchozemských rostlinách**
(*Labyrinthula terrestris*), mohou být rozšířeny i v terrestrických ekosystémech více
než bylo dosud známo (<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0953756209001476>)
systém: 1 řád, 1 čeleď, 1 rod *Labyrinthula*

řád *Thraustochytriales* (dříve na úrovni samost. třídy *Thraustochytriomycetes*)

vegetativní buňky kulovité nebo elipsoidní, na bázi mají síť ektoplazmatických výběžků („rhizoidů“), habituálně připomínají některé chytridiomycety;

nebyl zde pozorován pohlavní proces ani světločivná skvrna u zoospor

výskyt: mořské vody, saprotrofové v detritu nebo na povrchu řas, rostlin aj.

systém: 1 řád, několik rodů, nejznámější *Thraustochytrium*

mořští zástupci, klasifikovaní dříve v rodu *Schizochytrium* a nyní v rodu *Aurantiochytrium*, jsou vyhledávanými producenty nenasycených mastných kyselin

HYPHOCHYTRIALES [tradičně hodnocené na úrovni oddělení *Hyphochytrio-*
mycota, resp. třídy *Hyphochytriomycetes*, s jediným řádem tohoto jména]

malá skupina jednoduchých organismů (vzhledem podobné odd. *Chytridiomycota*, ale příbuznější oomycetům, dnes považovány za samostatnou vývojovou linii)

skupina považovaná donedávna za nejpříbuznější k odd. *Peronosporomycota* (viz poznámku u podtř. *Saprolegniomycetidae*), recentně však podle některých molekulárních analýz více příbuzné autotrofním heterokontním řasám

– *Anisopidiaceae*: holokarpická a monocentrická stélka, vlastně jen jedna bezblanná buňka (tato čeleď je v pojetí některých autorů řazena do samostatného blíže nezařazeného řádu v rámci oddělení *Peronosporomycota*)

– *Rhizidiomycetaceae*: eukarpická monocentrická stélka (buňka, resp. zoosporangium s rhizomyceliem)

– *Hyphochytrium* (monotypická čeleď *Hyphochytriaceae*, dříve též *Hyphochytridiomycetaceae*): eukarpická polycentrická stélka (zoosporangia propojená hyfami)

složení buněčné stěny (známo dosud pouze u dvou druhů) – celulózní vnější, chitinózní vnitřní vrstva

zoosporangia oddělena přehrádkami, v hyfách přehrádky vzácné

zoospory s jedním apikálním péřitým bičíkem se vytváří extrasporangiálně (z vyhřeznutého protoplastu)

parazité na řasách, houbách či živočiších ve vodě nebo v půdě, příp. saprotrofové

Další heterotrofní zástupci skupiny *Stramenopila*:

- rod *Developayella* – mořští planktonní bičíkovci, dva bičíky vybíhají z výrazné prohlubně, jež zabírá většinu přední poloviny buňky; příbuzný heterokontních řas, charakteristický přítomností kortikálních vezikulů a stavbou kořenů zadního bičíku

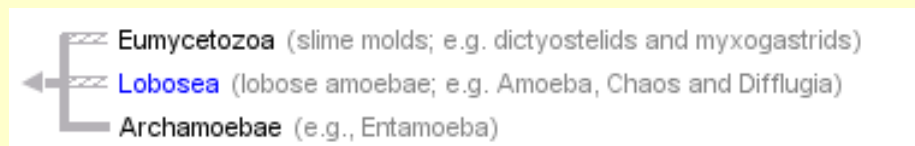
Susan M. Tong, <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0932473911803524>

- *Opalinata* – vícebičíkaté buňky s dvojláknovou šroubovitou strukturou v přechodové oblasti mezi kinetosomem a axonematem bičíku; při povrchu buňky jsou rovnoměrně rozložená kortikální žebra, podložená mikrotubuly; opalinky žijí endobioticky v trávicím traktu různých skupin obratlovců, jejich životní cyklus je sladěn s reprodukcí hostitelů (pohlavní proces je indukován hormony hostitele)
- rod *Blastocystis* – anaerobní parazité či komenzálové v trávicím traktu živočichů; kulaté buňky bez bičíků; na základě mol. analýz řazené do příbuzenstva opalinek
- *Bicosoecida* – buňky se 2 bičíky (s nebo bez mastigonemat), bez přechodové šroubovice; fagotrofní organismy s cytostomem zpevněným mikrotubulárními kořeny zadního bičíku; žijí převážně přisedle (některé jsou připojeny k substátu zadním bičíkem), jako jednotlivé buňky nebo kolonie, někteří zástupci tvoří loriku
- *Placidida* – též dvojbíčíkaté buňky (mastigonemata na předním bičíku) s dvojláknovou přechodovou šroubovicí, přirostlé zadním bičíkem k substrátu
- *Actinophryidae* – buňky vybavené axopodii (pseudopodia vyztužená mikrotubuly, vybíhajícími z amorfních centrosomů poblíž jádra) s extrusomy k lapání kořisti; v buňce může být jedno centrální nebo více periferních jader; klidovým stadiem jsou křemité cysty

Společným znakem skupiny **ALVEOLATA** je přítomnost tzv. kortikálních alveol – plochých vakuol pod cytoplazmatickou membránou, vyztužujících povrch buňky (dohromady tvoří pevnou a zároveň pružnou pelikulu).

- *Protalveolata* – možná bazální, zjevně parafyletická skupina, primitivní organismy vykazující morfologickou podobnost s některou z následujících skupin.
- *Dinoflagellata* (obrněnky) – pohyblivé buňky se dvěma bičíky; typicky jeden páskovitý, vlnící se v příčné rýze, a druhý dozadu orientovaný, zajišťující pohyb buňky vpřed; jádro (dinokaryon) neobsahuje centrioly a histony (pro eukaryota typické), mitóza je uzavřená s mimojaderným vřetenkem a chromosomy zůstávají kondenzované i v interfázi.
- *Apicomplexa* (výtrusovci) – parazité charakterističtí apikálním komplexem mikrotubulárních útvarů a plochými váčky pod pelikulou; pokud je znám pohlavní proces, je haplobiotický; nepohlavní rozmnožování dělením nebo rozpadem na více dceřinných jedinců. Patří sem např. *Coccidia* nebo *Gregarinasina*.
- *Ciliophora* (nálevníci) – buňky pokryté řadami brv (krátkých bičíků), jejichž synchronní pohyb je umožněn díky síti mikrotubulů propojující bazální tělíska; mají dvě jádra: diploidní mikronucleus nese DNA důležitou pro reprodukci, zatímco větší macronucleus obsahuje informace pro životní procesy buňky; při konjugaci (pohlavní proces) dochází k výměně haploidních jader (vzniklých meiotickým dělením micronucleu) mezi dvěma buňkami.

AMOEBOZOA stojí na společné vývojové větvi s říší *Opisthokonta*, v krajním případě jsou dokonce s touto říší slučována do jednotné říše *Unikonta*. Méně „extremističtí“ autoři pak dělí vývojový strom eukaryot na dvě základní větve – *Unikonta* a *Bikonta*, kam řadí vše ostatní, tedy *Plantae*, *Chromalveolata*, *Rhizaria* a snad i *Excavata*, pokud tato nejsou brána jako že stojí na úplné bázi vývojového stromu a nepatří tak přímo ani k jedné ze zmíněných větví. (Základní dělení podle primárního vývoje pohyblivých buněk s jedním nebo dvěma bičíky však dostává drobnou trhlinu zrovna v případě hlenek, konkrétně jejich myxomonád se dvěma bičíky; jiné charakteristiky ovšem staví skupiny *Amoebozoa* a *Opisthokonta* do určité blízkosti, takže problém tkví spíše ve zvolení ne zcela šťastného jména. Aktuálně je pro větev *Amoebozoa* + *Opisthokonta* prosazován název *Amorphea*, zatímco pro *Archaeplastida* + *SAR* název *Diaphoretickes* a *Excavata* zůstávají bokem.) Uvedené dělení eukaryot podpořilo i zjištění fúzí různých genů pro syntézu určitých látek (shodné pro unikontní a jiné shodné pro bikontní říše; genová fúze byla považována za natolik vzácný úkaz, že by mohla být v evoluci jedinečná), ani to však již neplatí úplně (zjištění „unikontní“ fúze u ruduchy). Říše *Amoebozoa* zahrnuje jednobuňčné měňavkovité a plazmodiální organismy; základními skupinami taxonů jsou vlastní améby a hlenky.



[Název *Eumycetozoa* je používán též pro celou říši; v tom případě by mělo toto jméno prioritu (Zopf 1884, emend. Olive 1975 versus Lühe 1913, emend. Cavalier-Smith 1998), nicméně jméno *Amoebozoa* je obecně zažité, takže by bylo vhodné je zakonzervovat.]

The Amoebozoa are a diverse collection of protozoan eukaryotes, almost all of which are amoebae (i.e. cells that produce pseudopodia, but lack flagella) for some or all of their life cycle. Many produce lobose or fan-shaped pseudopodia (in contrast to the elongate, fine pseudopodia typical of Rhizaria), although short, fine sub-pseudopodia are also common. Amoebozoa includes lineages of 'lobose amoebae' (e.g. the well known *Amoeba* and *Chaos*), the lobose testate amoebae (with the cell enclosed in a shell), most of the lineages of 'slime molds', the pelobionts and Entamoebae, which lack classical mitochondria, and a few mitochondriate flagellates. Amoebozoa were only recently united as group. Detailed microscopy studies had shown that amoebae as a whole were polyphyletic, and thus when early molecular phylogenetic studies based especially on ribosomal RNA sequences placed slime molds, lobose amoebae, pelobionts and entamoebae as multiple independent lineages (Hinkle et al., 1994; Sogin, 1989), this result seemed plausible. In the last few years, increasingly sophisticated molecular phylogenies incorporating many more taxa and/or genes have tended to unite these previously disparate groups (Baptiste et al., 2002; Fahrni et al., 2003), though not always with strong statistical support. A recent study suggests that the pseudopodia-producing flagellate *Breviata* represents the deepest branch within a monophyletic amoebozoa clade (Minge et al., 2008).

'Unikonts': A Clade Consisting of Opisthokonts & Amoebozoans

There is now considerable evidence from molecular phylogenies that the opisthokonts and amoebozoans are closely related (Baldauf et al., 2000; Baptiste et al., 2002), and they also share a handful of other molecular characteristics in common (Richards and Cavalier-Smith, 2005). They have been proposed to be a clade called 'unikonts' because many of these organisms have a single flagellum (Cavalier-Smith, 2002), but biflagellated lineages are also known in this group.

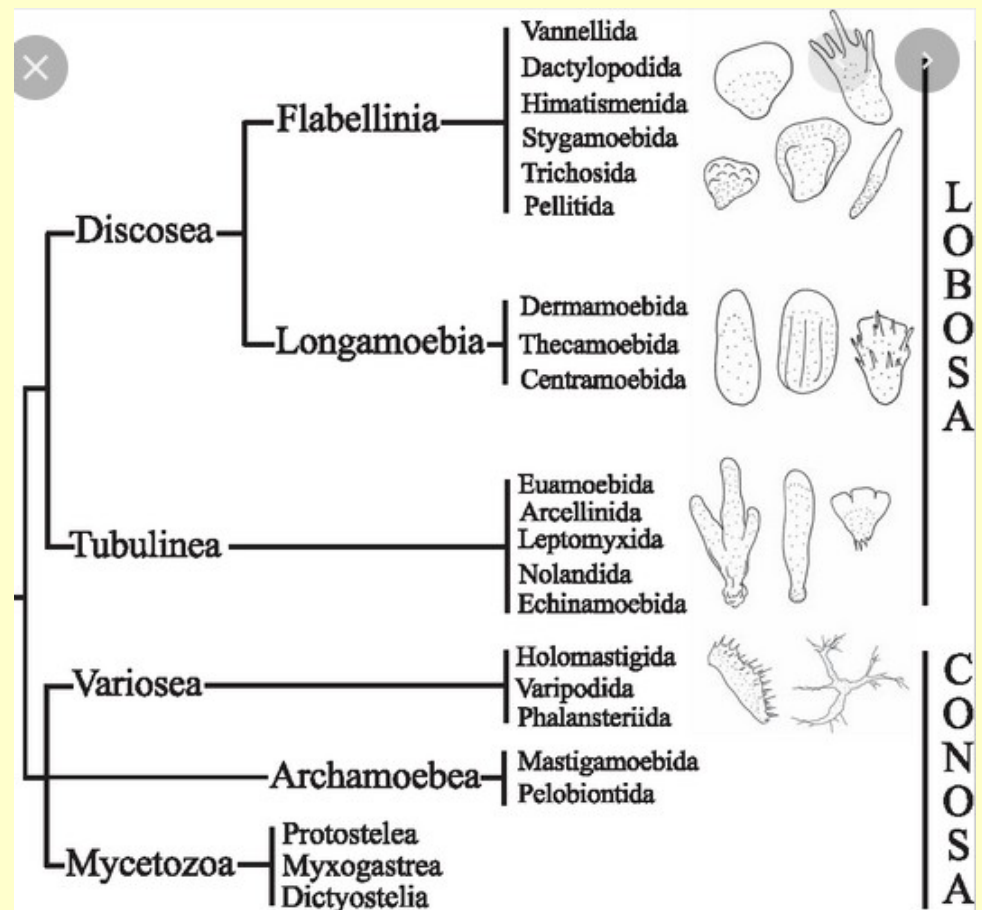
The root of the tree of eukaryotes has been proposed to be somewhere near this lineage, so it is possible the 'unikonts' are paraphyletic (Stechmann and Cavalier-Smith, 2002; Stechmann and Cavalier-Smith, 2003).

Charakteristika říše *Amoebozoa*:

- buňky „nahé“ nebo s pevnou stěnou
- v buňkách může být jedno, dvě nebo více jader
- mitochondriální kristy trubicovité, často větvené (ramikristátní typ; u některých zástupců možná sekundární ztráta)
- běžným jevem je encystace, cysty tvarově různorodé
- buňky většiny zástupců améboidní (přinejmenším některá stadia) s holozoickou výživou (fagocytóza), mnohé taxony mají v životním cyklu více améboidních stadií – tvarově jsou buňky amoebozoí natolik různorodé, že je nelze s jistotou označit za homologické typy ani určit, jaký tvar mohl mít společný předek celé skupiny
- pohyb améboidní, dochází k vytváření panožek (pseudopodií) různých tvarů
- u některých zástupců (vlastní hlenky) se tvoří bičíkaté buňky
 - ancestrální typ pravděpodobně dvojbičíkatý, u mnohých zástupců redukce bičíkového aparátu
- rozmnožování pohlavní nebo nepohlavní
- jako plodné struktury se vytvářejí
 - sporokarpy (subaerické struktury, často stopkaté, které se diferencují z jednotlivých améboidních buněk nebo plazmodií a dávají vznik vzácně jedné, obvykle většímu množství spor)
 - nebo sorokarpy (sdružením mnoha améboidních buněk vzniká mnohobuněčná masa, ze které se vyvíjí mnohobuněčný plodný útvar)

- společné znaky s akrasiiemi: - holozoická výživa
- tvorba měňavkovitých myxaméb, bičíkatých myxomonád nebo plazmodií, u nichž chybí pevná buněčná stěna
- v reprodukční fázi se vytváří plodničky a spory s pevnou buněčnou stěnou
- v klidové fázi tvoří mikrocyty, sférocyty nebo sklerocia
- znaky odlišné od akrasiií:
 - ploché myxaméby, pseudopodia se subpseudopodii
 - buněčná stěna celulózni
 - dochází k pohlavnímu procesu

Recent molecular genetic data appear to support this primary division of the Amoebozoa into Lobosa and Conosa. The former, as defined by Cavalier-Smith and his collaborators, consists largely of the classic Lobosea: non-flagellated amoebae with blunt, lobose pseudopods (*Amoeba*, *Acanthamoeba*, *Arcella*, *Dictyostelium* etc.). The latter is made up of both amoeboid and flagellated cells, characteristically with more pointed or slightly branching subpseudopodia (Archamoebae and the Mycetozoa slime molds).



Cavalier-Smith T, Fiore-Donno AM, Chao E, Kudryavtsev A, Berney C, Snell EA, Lewis R (2015). Multigene phylogeny resolves deep branching of Amoebozoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 83: 293–304. doi:10.1016/j.ympev.2014.08.011

Fylogenetické členění říše *Amoebozoa*:

- *Tubulinea* – vlastní améby (patří sem např. známé měňavky nebo krytenky), pro které jsou charakteristická tubulární, subcylindrická pseudopodia nebo změna tvaru pohyblivé formy mezi zploštělou (roztaženou do šířky) a subcylindrickou; při pohybu dochází k jednosměrnému pohybu cytoplazmy v jednotlivých pseudopodiích nebo i v celé buňce
- *Discosea* – zploštělé nahé améby, u kterých nikdy nedochází k tvorbě tubulárních pseudopodií ani změně tvaru pohyblivé formy; tok cytoplazmy je vícesměrný nebo bez zřetelného směru; subpseudopodia chybí nebo jsou nanejvýš krátká, nikdy současně větvená a zašpičatělá
- *Archamoebae* – vnitřní parazité nebo komenzálové živočichů, u kterých došlo k redukci mitochondrií na nefunkční organely a přizpůsobení anerobním podmínkám
- *Gracilipodida* – zploštělé, vějířovitě roztažené nebo nepravidelné améby bez bičíku nebo centrosomů, s krátce válcovitými nebo jemně vláknitými subpseudopodii; cysty s hladkou jednovrstevnou stěnou
- rod *Multicilia* – více bičíků vyrůstajících z jednotlivých kinetosomů; z každého kinetosomu se rozrůstají mikrotubuly cytoskeletu a interkinetosomální vlákna spojují sousední kinetosomy mezi sebou
- *Evosea* – jádrová skupina hlenek (*Eumycetozoa*) a protosteliátní typy, viz dále

Table 2 Position of the cellular (C) and plasmodial (P) slime mold taxa in the classification of Eukaryotes, according to Adl et al. (2019)

Supergroups of Eukarya		Group of slime molds	
<i>Amoebozoa</i>	<i>Evosea</i>	<i>Eumycetozoa</i>	<i>Dictyosteliomycetes</i> (C) <i>Ceratiomyxomycetes</i> (P) = <i>Protosporangiida</i> <i>Myxomycetes</i> (P)
		<i>Protosteliida</i>	<i>Protostelium</i> (P)
		<i>Fractovitellida</i>	<i>Ceratiomyxella</i> (P) <i>Nematostelium</i> (P) <i>Schizoplasmodium</i> (P) <i>Soliformovum</i> (P)
		<i>Cavosteliida</i>	<i>Cavostelium</i> (P) <i>Schizoplasmodiopsis</i> (P) <i>Tychosporium</i> (P)
	<i>Tubulinea</i>	<i>Euamoebida</i>	<i>Copromyxa</i> (C)
	<i>Discosea</i>	<i>Centramoebia</i>	<i>Endostelium</i> (P) <i>Luapelamoeba</i> (P) <i>Protosteliopsis</i> (P)
		<i>Flabellinea</i>	<i>Vannella</i> (P)
<i>Discoba</i>	<i>Heterolobosea</i>	<i>Tetramitia</i>	<i>Acrasidae</i> (C)
<i>Obazoa</i>	<i>Opisthokonta</i>	<i>Nucleomycea</i>	<i>Fonticulida</i> (C)
<i>Sar</i>	<i>Alveolata</i>	<i>Ciliata</i>	<i>Sorogena</i> (C)
	<i>Rhizaria</i>	<i>Guttulinopsida</i>	<i>Guttulinopsis</i> (C)
	<i>Stramenopiles</i>	<i>Sagenista</i>	<i>Sorodiplophrys</i> (C)

Protosteliální skupiny hlenek [dříve třída *Protostelea* (*Protosteliomycetes*)]

- nejjednodušší mikroskopické hlenky; vytvářejí améboidní (myxaméby), příp. též améboviliální buňky (běžně známé jako myxomonády) s akrokontrními bičíky
- mohou vznikat plazmodia; stopkaté sporokarpy obsahují málo spor (max. 8)
- vyskytují se v půdě i na rozkládajících se organických substrátech, jsou součástí společenstev dekompozitorů



- *Protosteliida* – primitivní typy, jednojaderné améby s do špičky zúženými subpseudopodii
 - nevytváří se bičíkaté buňky (jen jeden taxon tzv. améboviliální, redukovaná bazální tělíska nepropojená s jádrem) ani plazmodia
 - k přežívání slouží tenkostěnné kulovité cysty
 - v živ. cyklu chybí pohlavní proces: ze spory vyklíčí améba => z ní se postupně tvoří sporokarp (dlouhá tenká stopka, na vrcholu se tvoří jediná spora – viz snímek rodu *Protostelium*)

- *Cavosteliida* – jedno- nebo vícejaderné améby až síťovitá plazmodia
 - společným znakem je tvorba dlouhých vláknitých subpseudopodií, u některých zástupců propojených anastomózami
 - u jednoho taxonu ze spory klíčí améboviliální stadium (baz. tělíska též nejsou propojena s jádrem), které přechází v amébu a následně se vyvíjí sporokarp; u ostatních ze spor klíčí jen améby, jež se mohou vyvinout ve sporokarpy
 - sporokarpy všech nesou jednotlivé neodpadávající spory, různě skulpturované

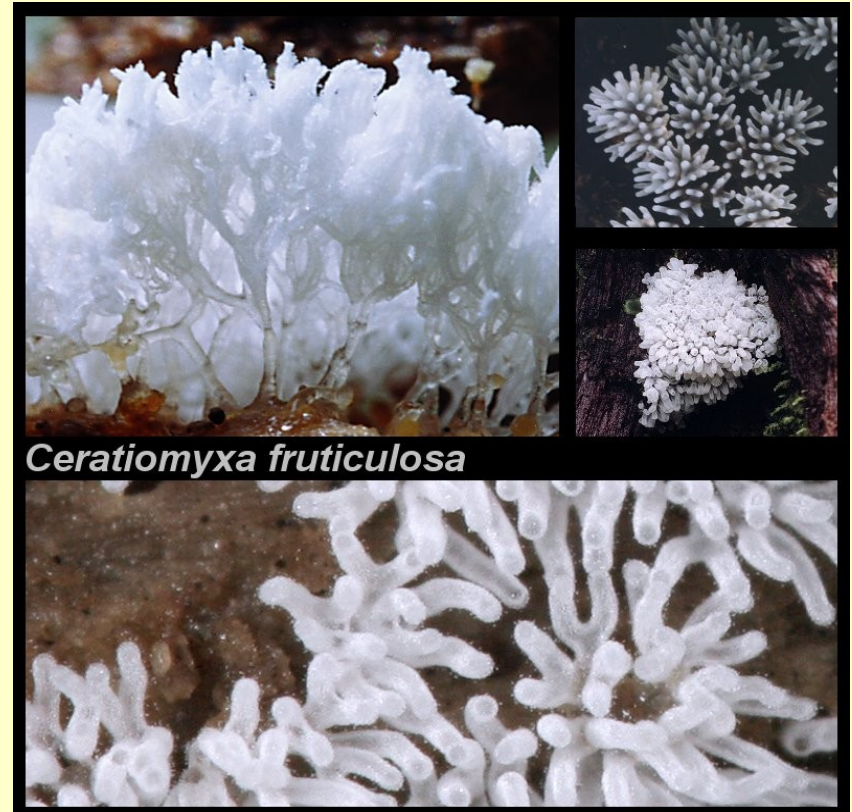
- *Fractovitelliida* – není známo amébovité stadium, vlastní améby jsou vějířovitě rozlité, obsahují obvykle jedno jádro s difúzním jádérkem
 - ze sporokarpů ve zralosti odpadávají spory
- *Schizoplasmodiida* – z améb se vytvářejí mnohojaderná síťovitá plazmodia
 - u jednoho taxonu pozorována tvorba zoocyst oddělujících se z plazmodia (to vzniká buď vyklíčením ze spory nebo fragmentací na dceřinná plazmodia)
=> v zoocystě původně jedno jádro, které prodělá dvě nebo tři následná dělení (což napovídá na meiotické dělení) a následně buněčným dělením vzniká čtyři nebo osm šupinkatých amébovitéů se dvěma bičíky
 - sporokarpy stopkaté, na vrcholku každé stopky je nálevkovitá apofýza, která přiléhá k prstencovitému hilu na spoře (spory jsou vždy vícejaderné)
 - zástupcem je např. *Nematostelium*
 - v pojetí některých autorů není tento taxon samostatný, ale je součástí výše uvedené skupiny *Fractovitelliida*

EUMYCETOZOA

- jádrová skupina hlenek, zahrnující dále uvedené, vývojově pokročilé skupiny

PROTOSPORANGIIDA [též třída **Ceratiomyxomycetes**]

- skupina, ve které se vyskytuje pohlavní proces: předpokládá se, že k meiotickému dělení dochází ve sporách, ze kterých se uvolní zřejmě haploidní améboviliati (dva bičíky spojené mikrotubuly s jádrem), z nich se vyvinou zřejmě diploidní améby a z těch se pak vyvinou sporokarpy
- *Protosporangiidae* (jádro skupiny) mají zakulacené améby s krátkými subpseudopodii, jedno- nebo vícejaderné, ze kterých se tvoří sporokarpy se stopkami, nesoucími dvě nebo více spor
- samostatně stojí rod *Ceratiomyxa* - válečkovka (liší se v ultrastruktuře, mikrotubulární struktury a ukotvení bičíků u améboviliatů), poznatelný i v naší přírodě: substrát pokrývají síťovitá plazmodia (rozměr v řádu decimetrů, u některých druhů až metrů), z nichž vyrůstají typické „slizové“ sloupky; následně dochází k fragmentaci a vznikají dlouze stopkaté, čtyřjaderné sporokarpy
- poznámka: dřívější řád *Ceratiomyxales* byl řazený v různých systémech do třídy *Protostelea* (spory se tvoří exogenně) nebo *Myxogasterea* (při klíčení se tvoří bičíkaté buňky, je zde pohlavní proces)



DICTYOSTELIA [též třída **Dictyostelea (Dictyosteliomycetes)**]

- označované též jako „cellular slime moulds“ (oproti vlastním hlenkám vytvářejícím pravá plazmodia); chybí bičíkatá stadia
- tvorba pseudoplazmodií a sorokarpů (znaky shodné s akrasiiemi, od nichž je odlišuje stavba myxaméb, diferenciacce sorokarpů a celulózní stěna spor)

životní cyklus je haplobiotický:

ze spor se uvolní améby (jednojaderné, trofické stadium) => množení dělením
=> v případě nedostatku (potravy, vody, světla) nastává agregační fáze:
améby produkují atraktant akrasin a jejich shluky fungují jako mnohobuněčná
agregační centra => akrasin přitahuje další améby => shlukování => vzniká
pseudoplazmodium z jednojaderných améb

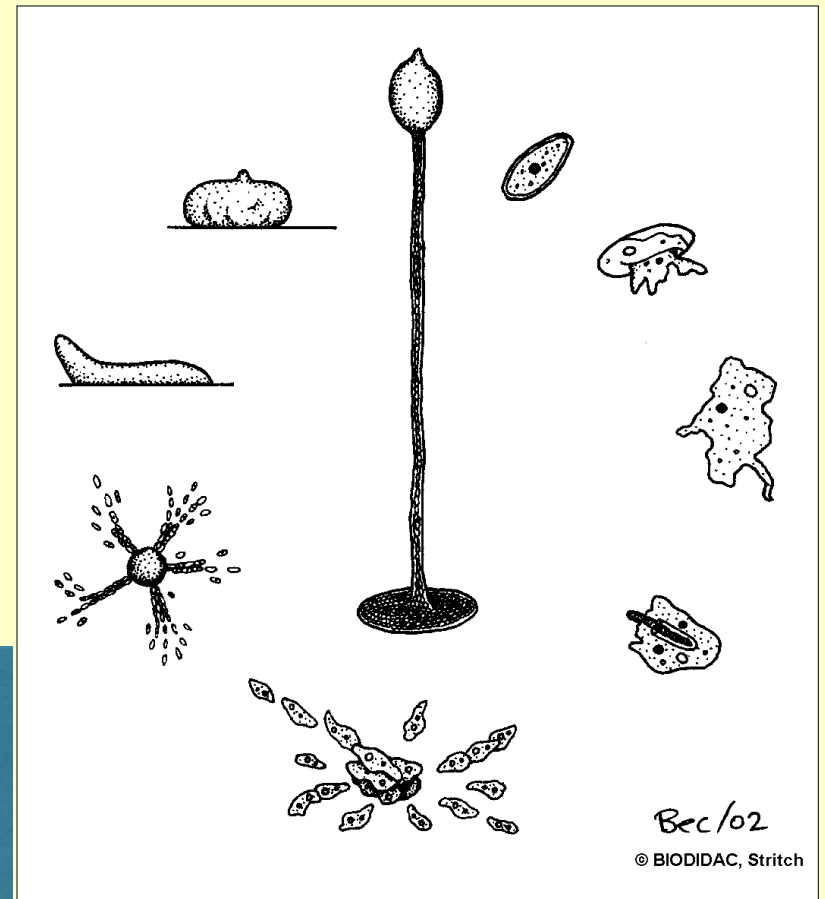
=> v tomto stadiu může docházet k migraci (pseudoplazmodium „leze jako
slimák“ po substrátu) => na povrchu diferenciacce sorogenu => vznik sorokarpu
– stopky sorokarpů (sorofory) vznikají z migrujícího pseudoplazmodia nebo
sorogenu (přinejmenším na jejich přední straně); stopka může být nebuněčné
povahy (typ *Acytostelium*), nebo tvořená buňkami, nevětvená (*Dictyostelium*)
nebo bohatě větvená (*Polysphondylium*);

- u buněčných typů zůstávají vrcholové buňky uzavřené ve stopce, vytvoří
buněčné stěny, vakuolizují a postupně odumírají, čímž vzniká zralá stopka
- ze zbývajících buněk na bázi se tvoří spory rozptýlené ve slizové matrix

kopulací vznikají pohlavní améby (zygotické), které se stanou agregačními centry pro haploidní améby, jež jsou zygotami pohlceny => vyloučením pevné stěny vznikají dormantní makrocysty => s koncem období dormance probíhá meiotické dělení a z makrocyst klíčí haploidní améby

za nepříznivých podmínek myxaméby přímo vytvoří buněčnou stěnu => vznikají mikrocyty (a naopak)

na obrázku schematický nákres životního cyklu *Dictyostelium discoideum* =>



MYXOGASTRIA [též třída *Myxogastrea (Myxomycetes)*] – VLASTNÍ HLENKY

trofickou fázi představují amébociliáti (myxomonády) nebo améby (myxaméby), následně diploidní plazmodia; výživa všech stadií je holozoická (pohlcování)

amébociliáti mají dva bičíky – delší orientovaný dopředu (anteriorní), kratší otočený dozadu (posteriorní) v drážce na povrchu buňky

plazmodia – mnohojaderné cenocytické útvary

– proudění plazmy, synchronizované dělení jader,

– růst i po rozdělení a naopak splývání různých plazmodií téhož druhu

- protoplazmodium – mikroskopické, 8–100 jader, bez plazmatických proudů (žilnatiny); vzniká z něj jeden sporokarp
- afanoplazmodium - síťovitá žilnatina (na pohled může být průsvitná), obklopená rychle proudící cytoplazmou; vzniká z něj více sporokarpů
- faneroplazmodium – makroskopické, stovky až miliony jader; obsah bývá diferencován na gelatinózní a tekutou část, protoplazma zrnitá; vzniká z něj více sporokarpů

nepříznivé podmínky =>

z jednotlivých buněk vznikají mikrocysty (dormantní tenkostěnné buňky)

z plazmodií vznikají sklerocia (tvrdé nebuněčné útvary se spojitou cytoplazmou, lze je považovat za útvary vzniklé splynutím více makrocyst)

životní cyklus je haplodiplobiotický:

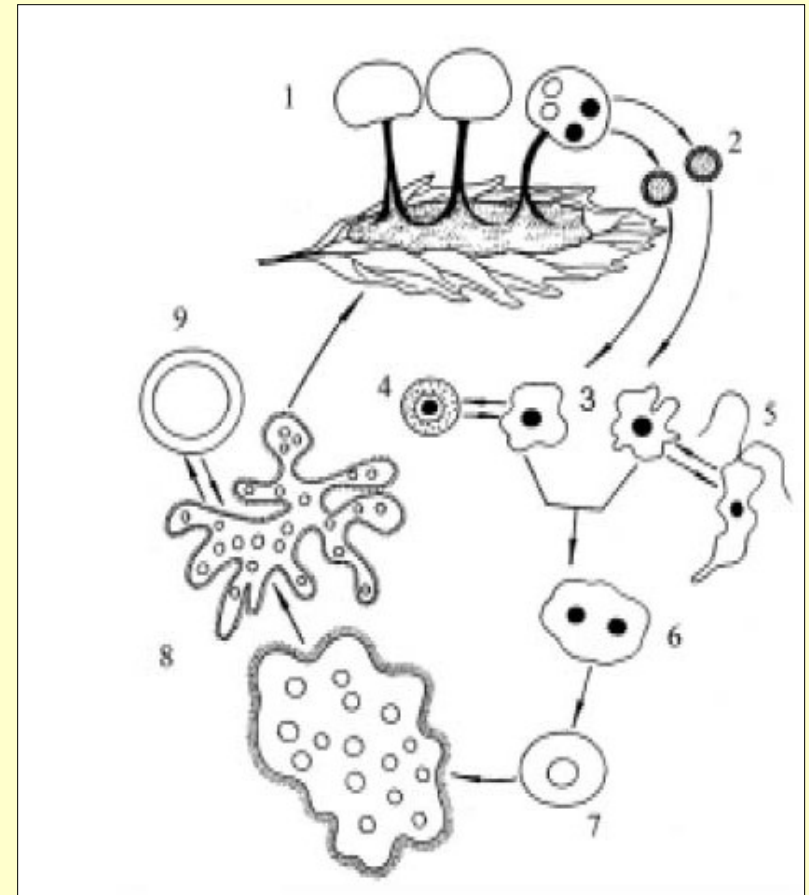
ze spor [2] dochází k uvolnění améb [3] nebo améboviliátů [5] (v závislosti na podmínkách prostředí je možná volná přeměna jednoho stadia v druhé a zpět)

oboje fungují jako gamety => kopulace + a – jedinců => diploidní améby [7] => řada mitóz => mnohojaderné plazmodium [8] (negativně fototaktické)

při přechodu do reprodukční fáze pozitivní fototaxe, na povrchu plazmodia se tvoří tenká blanka – hypothalus => z něj vyrůstají sporokarpy [1] => diploidní jádra se obalují buněčnou stěnou => dochází k meiozi, 3 jádra degenerují => rozpad (jsou známy i vícejaderné spory => při klíčení se uvolní více myxaméb)

u apomiktických druhů se plazmodia vytvářejí přímo z améboviliátů

ve sporokarpech se vytváří kapilicium – vláknitá nebuněčná struktura, uchycená na peridii, bázi sporokarpu nebo kolumelu (případně jako pseudokapilicium jsou označovány nepravidelné niťovité útvary)



typy sporokarpů:

- sporangia (stopkatá nebo přisedlá) vznikají z protoplazmodií nebo malých částí plazmodií
- aethalia (nestopkatá, rozlitá) vznikají z větších částí plazmodií; je to vlastně útvar vzniklý sloučením řady sporangií => celistvý útvar se společným obalem – peridií
 - přechodný typ, ve kterém jsou ještě zřetelné stěny původních sporangií, je označován jako pseudoaethalium
- plazmodiokarp vzniká z velkých částí síťovitého plazmodia, gelatinózní plazma se koncentruje podél žilnatiny, postupně se tvoří peridie (celý výsledný útvar může být síťovitý)

spory mají celulózní vnitřní vrstvu stěny

výskyt: zcela kosmopolitní, závislé na dostatečné teplotě a vlhkosti

– preferují chladná, stinná, vlhká místa;

v mírném pásu růst omezen na letní sezónu

substrát: organické zbytky, zejména rostlinné, ale i půda

– živí se mikroorganismy tam žijícími

system: dříve členění na podtřídy dle typu plazmodií a vzniku sporokarpu (viz poznámku před *Stemonitales*), v poslední době byly hlenky členěny na dvě základní větve označované pracovníě jako „světlovýtrusé“ a „tmavovýtrusé“

[podtřída] *Lucisporomycetidae* (tradiční „světlovýtrusé“)

Liceales – proto- nebo faneroplazmodia, sporokarpy různých typů
– zpravidla chybí kolumela a kapilicium

Lycogala – vlčí mléko, růžová kulovitá aethalia (vlevo), *Enteridium* – několik cm velká aethalia s pevnou peridií, *Tubifera* – jasně oranž. pseudoaethalia (vpravo)

v pojetí některých autorů je vyčleňován řád *Reticulariales*, hlenky tvořící velká „pýchavkovitá“ aethalia; ze zde uvedených do něj patří rod *Enteridium*



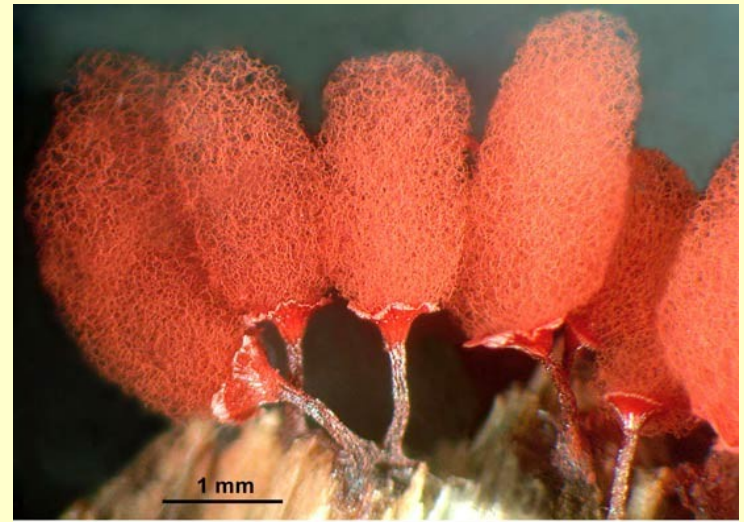
http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=49413



http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=33972

Trichiales – přechodný typ mezi fanero-
a afanoplazmodiem, tvoří sporangia
nebo plazmodiokarpy, kapilicium bohatě
strukturované

Trichia (vlasatka, snímek vlevo),
Arcyria (vlnatka, snímky vpravo)



[podtřída] *Columellomycetidae*

Echinosteliales – tvoří protoplazmodia a sporangia, nejmenší zástupci;

možná příbuznost s podtřídou *Protosteliomycetidae*, spekulace o společném původu (*Echinostelium*, sporokarp na obr. vpravo)

Physarales – faneroplazmodia, sporokarpy různých typů, tvoří se kolumela a kapilicium, často inkrustované CaCO_3 – to je případ aethalií pěnítky popelavé, *Mucilago crustacea* (vpravo)

Fuligo (slizovka) – žlutá aethalia (vlevo)

Physarum – tvoří sporangia (foto uprostřed)

nebo plazmodiokarpy



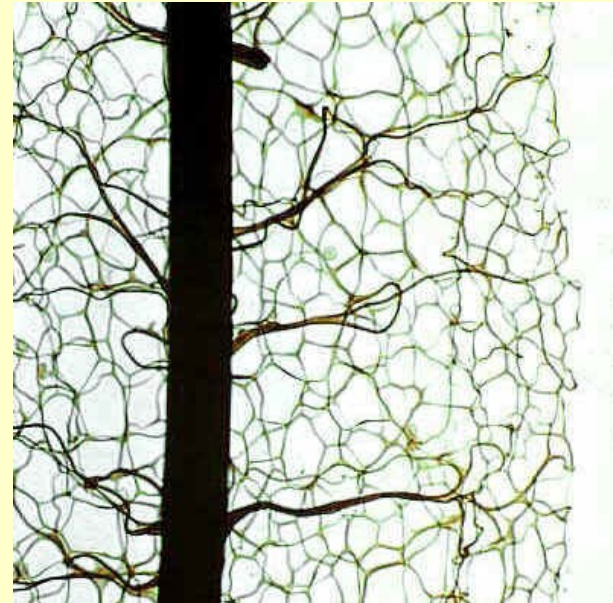
http://www.vogeldagboek.nl/Vogeldagboek/2006/Dec06_04.html



Poznámka: předchozí řády bývaly řazené do podtřídy *Myxogastromycetidae*, tvoří protoplazmodia nebo faneroplazmodia a mají myxogastroidní (subhypothalický) typ vzniku sporokarpu (na povrchu plazmodia se vytváří hypothalus), zatímco *Stemonitomycetidae* tvoří afanoplazmodia a mají stemonitoidní (epihypothalický) typ vzniku sporokarpu (hypothalus se vytváří na spodní straně plazmodia na substrátu)

Stemonitales

sporangia s jemnou peridií, vytvořena kolumela a větvené kapilicium *Stemonitis* – pazderek (vlevo celkový pohled na shluk sporangií, vpravo detail části kolumely se síťovitě větveným kapiliciem)



poznámka: taxony *Echinosteliales*, *Liceales*, *Physarales*, *Trichiales*, *Stemonitales* jsou tradičně hodnoceny na úrovni řádů; přinejmenším některé z tradičních řádů jsou zjevně parafyletické