

Univerzita Karlova

Pedagogická fakulta

Katedra biologie a environmentálních studií

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Krásnoočka (Excavata: Euglenophyta): významné druhy

Euglenids (Excavata: Euglenophyta): Important Species

Tereza Bryxová

Vedoucí práce: Mgr. Dagmar Říhová, Ph.D.

Studijní program: Specializace v pedagogice

Studijní obor: Chemie se zaměřením na vzdělávání se sdruženým studiem Biologie, geologie a environmentalistika se zaměřením na vzdělávání

Odevzdáním této bakalářské práce na téma Krásnoočka (Excavata: Euglenophyta): významné druhy potvrzují, že jsem ji vypracovala pod vedením vedoucího práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále potvrzují, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne 17.4.2022

Ráda bych v první řadě poděkovala vedoucí práce Mgr. Dagmar Říhové, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce, nepostradatelné rady a skvělý přístup. Jisté poděkování patří panu Mgr. Josefu Juráňovi, PhD. za poskytnutí materiálů s výskytem a přehledem krásnooček v ČR. Velké poděkování patří, také mé sestřenici Ing. Lence Kotrchové, Ph.D., která byla neustále nápomocná a ochotná mi vždy při psaní bakalářské práce poradit. Dále děkuji rodině i přátelům, za vytvoření podmínek, bez kterých by tato bakalářská práce nevznikla.

ABSTRAKT

Tato rešeršní bakalářská práce se zabývá detailním popisem třídy krásnooček (Excavata: Euglenozoa) a jednotlivými zástupci, kteří jsou významní právě pro třídu Euglenophyta.

Krásnoočka jsou jednobuněční, většinou volně žijící bičíkovci. Nejvíce příbuzní jsou jim prvoci ze skupiny Kinetoplastida.

Krásnoočka jsou výjimečná především stavbou buňky. Specifická organela, stigma (oční skvrna), tvořena velkým množstvím pigmentových granulí, pomáhá krásnoočku zachytit směr, odkud přichází světlo. Významnou součástí buňky jsou dále plastidy, které způsobují různé zbarvení krásnooček, a tím i (hladiny) vod.

U pohyblivých stádií krásnooček nacházíme dva bičíky (někdy pouze jeden – rod *Euglena*), které jsou upevněné ve vchlípené dutince nazývané ampula. Povrch bičíku je opatřen jemnými vlásky, mastigonemami.

Práce se dále věnuje třem druhům krásnooček zblízka. *Euglena viridis*, krásnoočko zelené, je typickým druhem, který je charakteristický pro svou zelenou barvu a vytváří zelené shluky, které můžeme pozorovat na povrchu vod. *Euglena gracilis*, krásnoočko štíhlé, má velký význam coby potenciální zdroj v biotechnologickém využití. Je považováno za jeden z budoucích zdrojů biopaliv či zdravých bioproduktů. Posledním podrobněji popsaným zástupcem v bakalářské práci je *Euglena sanguinea*, krásnoočko rudé či krvavé. Jak již je zřejmé z názvu, toto krásnoočko je charakteristické svým zbarvením do červena, a také třeba velkou produkcí toxinu euglenophycinu, který způsobuje mnohočetné úmrtí ryb.

KLÍČOVÁ SLOVA

sladkovodní řasy, chloroplast, astaxanthin, vodní květy

ABSTRACT

This bachelor thesis focuses on a detailed description of euglenids (Excavata: Euglenozoa), and selected important species from the class Euglenophyta.

Euglenids are unicellular mostly free-living flagellates. Their most closely related protozoans are those from the group called Kinetoplastida.

Members of Euglenophyta have specific and unique cell structure. A specific organelle, the stigma (also called eye spot), formed by a large number of pigment granules, helps them to perceive the direction from which light comes. An important part of the cell are also plastids, which cause different colouration of euglenids, and thus also colour of freshwater bodies in which they occur.

Mobile stages of euglenids possess two flagella (sometimes only one flagellum is present – e.g. genus *Euglena*) which are anchored in small cavity called ampula. The surface of the flagellum is covered with fine hairs, mastigonemes.

The thesis closely focuses on three euglenid species. *Euglena viridis* is characterized by its green colour and forms characteristic green clusters visible on the water surface of water bodies. *Euglena gracilis* is of great importance as a potential source in biotechnological use. It is one of the future sources of biofuels or healthy bioproducts. The last closely described model representative is *Euglena sanguinea*. As the name suggests, this euglenid species is characterized by its red colouration, as well as large production of euglenophycin, toxin which causes multiple fish deaths.

KEYWORDS

freshwater algae, chloroplast, astaxanthin, algae blooms

Obsah

1	Úvod	6
2	Eukaryota.....	7
2.1	Eukaryotická buňka	7
2.1.1	Vznik a původ plastidů	9
2.1.2	Vznik a původ mitochondrií	10
2.2	Fylogeneze eukaryot.....	11
2.2.1	Historie rozdělení	11
3	Krásnoočka a jejich buňka.....	19
3.1	Seznámení s vybranými druhy krásnooček	22
3.1.1	Krásnoočko zelené (<i>Euglena viridis</i>)	22
3.1.2	Krásnoočko štíhlé (<i>Euglena gracilis</i>).....	27
3.1.3	Krásnoočko krvavé (<i>Euglena sanguinea</i>)	30
3.2	Výskyt krásnooček na území České republiky	35
3.2.1	Rod <i>Trachelomonas</i> a zástupce <i>Trachelomonas caudata</i>	35
3.2.2	Rod <i>Phacus</i> a zástupce <i>Phacus moraviensis</i>	37
3.2.3	<i>Euglena longa</i>	38
	Závěr.....	40
	Seznam použitých informačních zdrojů	42

1 Úvod

Krásnoočka (Euglenophyta), řazená do říše Excavata, kmene Euglenozoa, jsou pozoruhodné organismy, o kterých není moc jasné, kam je opravdu zařadit ve stromu všeho živého. Krásnoočka jsou poměrně tajemnou skupinou organismů, protože zahrnují zástupce, kteří nikdy chloroplasty neměli, zástupce fotosyntetické, ale i zástupce sekundárně heterotrofní neboli ty, kteří sekundárně ztratili schopnost provádět fotosyntézu. Organismy, jako jsou právě krásnoočka, můžeme považovat za řasy (ve smyslu fotosyntetických stélkatých vodních organismů), a to za velice tvárné a na první pohled velice rozmanité tvarem i barevností. Tradičně jsou řazena mezi řasy, ale to se týká především těch fotosyntetických a apochlorických (bezbarvých), protože jsou jim společné biologické a ekologické znaky.

Obecně bych krásnoočka charakterizovala jako skupinu protistních organismů, v současné době s nejasným postavením v systému eukaryot, pro kterou je společná stavba buňky a která zahrnuje zástupce s různým typem výživy. S krásnoočky se můžeme setkat převážně ve sladkých stojatých vodách jako jsou rybníky či jezera, která jsou znečištěné organickými látkami.

Cílem mé bakalářské práce je seznámit čtenáře s krásnoočky jako takovými: se stavbou jejich buňky a se specifickými organelami. Dalším cílem je nastínění jejich aktuálního fylogenetického postavení, a to i přesto, že stále není zcela jisté, kam krásnoočka řadit. Jelikož jsou krásnoočka velice rozmanitou a dobře pozorovatelnou skupinou, v posledních částech své bakalářské práce čtenáři představuji významné konkrétní zástupce krásnooček, a blíže se na ně zaměřuji. V bakalářské práci je čtenář seznámen jak s druhy, se kterými se můžeme setkat po celém světě, také právě s těmi, které se vyskytují na území České republiky.

2 Eukaryota

Krásnoočka jsou zástupci eukaryotických organizmů. Proto je úvodní kapitola věnována právě seznámení se skupinou Eukaryota jako takovou. Eukaryota jsou organismy, které mají značně složitější stavbu buňky oproti organismům prokaryotním (sem jsou řazeny bakterie a Archaea). Mezi eukaryotní organismy řadíme rostliny, živočichy, houby, ale i jednobuněčná protista (Macháček et al., 2016). Jednobuněčné organismy jsou závislé pouze samy na sobě, vše si obstarávají samy. Nazýváme je prvoky, nebo též protisty (viz níže).

Každá eukaryotická buňka, a tedy i buňka prvoků, obsahuje organely, které jsou ohraničené membránou (Šípek, 2010). Eukaryota mají buněčné jádro, které je od okolní cytoplazmy oddělené dvojitou membránou; naopak buňka prokaryotická má nukleoid, který ohraničený dvojitou membránou není. Eukaryotické organismy navíc mohou být jak jednobuněčné, tak mnohobuněčné (Pedersen & Dutfield, 2020).

2.1 Eukaryotická buňka

První fosilní záznam eukaryotické buňky se datuje do doby před 1,6 biliony lety, ačkoli je velice pravděpodobné, že eukaryotická buňka existovala už dlouho dobu předtím (Baluška & Lyons, 2021). Existuje však jen málo důkazů o tom, že eukaryotická buňka se datuje do doby před 1,6 biliony let. Byly popsány fosilní nálezy protist již ze starohor, které považujeme jako za předchůdce prvních eukaryot. Další záznamy o vzniku eukaryot byly nalezeny v australských břidlicích, jejichž stáří se datuje do doby před 2,7 miliardami let. Většinu nálezů ze starohor však nejsou vědci schopni rozlišit (Javaux, 2007).

Eukaryotická buňka má složitou, kompartmentalizovanou, stavbu, které bude věnována následující kapitola.

V jádře eukaryotních buněk se nachází genetická informace ve formě dvoušroubovice DNA, která je uspořádána („smotána“) do chromozomů (Pedersen & Dutfield, 2020). Oproti tomu prokaryotické organismy mají genetickou informaci připojenou na cytoplazmatickou membránu ve formě nukleoidu (Borowitzka, 2018). DNA, která se nachází v eukaryotních organismech, je uspořádána do jednotek, kterým se říká chromozomy. Eukaryotická DNA je lineární, a na každém konci chromozomů se nacházejí nekódující sekvence DNA, které se neustále opakují. Tyto části nazýváme telomery, a slouží jako ochrana konců chromozomů před poškozením. U eukaryot se setkáváme s dělením buněčného jádra, mitózou. U prokaryot dělení buněčného jádra také probíhá, nikoli dějem mitózy, ale štěpením, kdy se buňka rozdělí na dvě

(Borowitzka, 2018). Velká část obsahu eukaryotického jádra je tvořena chromatinem, což je hmota složená z nukleozomů a z histonů.

Eukaryotická buňka je dále kompartmentalizována – dělena – na součásti endomembránového systému (Golgiho aparát, endoplazmatické retikulum a další). Vyskytují se v ní však také tzv. semiautonomní organely jako jsou mitochondrie a plastidy, které u prokaryotických organismů nenajdeme (Šípek, 2010).

Endoplazmatické retikulum je považováno za největší samostatnou jednotku v eukaryotické buňce. Retikulum je membránový systém a podobně jako Golgiho aparát (viz dále) je tvořeno soustavou malých cisteren. Endoplazmatické retikulum (ER) se u většiny eukaryotických buněk nachází v cytoplazmě a je napojeno na jádro. V retikulu probíhají důležité metabolické procesy. Na vnějším povrchu jsou přisedlé ribozomy, tuto stranu označujeme jako *drsne* nebo *hrubé* ER. Na této straně ER se uskutečňuje syntéza některých bílkovin, skládání proteinů nebo na druhou stranu rozklad špatně složených bílkovin. Na vnitřním povrchu ER přisedlé ribozomy nejsou, tato část je označována jako *hladké* ER. V hladkém ER dochází k odstraňování škodlivých látek nebo látek metabolismu lipidů (Almeida & Amaral, 2020).

Golgiho aparát zpracovává makromolekuly jako jsou lipidy nebo proteiny před tím, než jsou přesunuty na místo určení. Lipidy či proteiny jsou do tohoto aparátu dopraveny pomocí vezikul (transportních váčků) z endoplazmatického retikula (Bártová, 2014). Aparát je sestaven z několika malých buněčných váčků, které jsou poskládány vedle sebe, tyto útvary nazýváme cisterny. Golgiho aparát je napojen na endoplazmatické retikulum, další součást endomembránového systému (Rogers, 2021).

Peroxisomy jsou další nezbytnou součástí eukaryotické buňky. Obsahují enzymy, díky kterým mohou oxidovat mastné kyseliny či aminokyseliny. Název peroxisomy získaly proto, že provádí oxidaci, jejíž produktem je peroxid vodíku. Ten je však pro buňku vysoce toxický (reaguje s dalšími molekulami). Peroxisomy obsahují ale i další enzymy jako je například kataláza, která dokáže peroxid vodíku přeměnit na vodu a kyslík, produkty, které už nejsou pro buňku toxické. Díky tomuto procesu peroxisomy zajišťují bezpečné prostředí pro oxidační děje metabolismu v buňce (Cooper, 2020).

Další důležitou součástí eukaryotické buňky jsou **mitochondrie**. Jsou to tzv. semiautonomní organely a nejsou součástí endomembránového komplexu. Tyto kulovité či oválné organely mají vnitřní a vnější membránu, mezi nimi je tzv. mezimembránový prostor (Frey & Mannella, 2000). Vnější membrána obsahuje poriny, což jsou proteiny, které umožňují pohyb iontů z vně

dovnitř buňky. Vnitřní membrána mitochondrií obklopuje prostor vyplněný tzv. matrix. Na vnitřní straně vnitřní membrány je uložena RNA, ribozomy nebo enzymy jako je například ATP syntéza. Vnitřní strana membrány je zřasená a tvoří výchlípky (Mitochondria - Structure - Function - TeachMePhysiology, 2020). Mitochondrie plní mnoho důležitých funkcí, vytvářejí teplo a zprostředkovávají růst a smrt buněk. Nejvýznamnější funkcí mitochondrií je přeměna energie, a to za pomoci procesu zvaného oxidativní fosforylace (Novák & Vanclová Novák, 2018). Mitochondrii či organely odvozené z mitochondrie mají krom endobiotických zástupců rodu *Monocercomonoides* (Karnkowska et al., 2016) všechna známá eukaryota.

Další specifickou součástí buněk některých eukaryot jsou plastidy. **Plastidy** jsou stejně jako mitochondrie semiautonomní organely, které mají svůj vlastní genom a kdysi fungovaly jako samostatní prokaryotičtí jedinci (Kutík, 2019). Všeobecně známé plastidy jsou chloroplasty zelených rostlin a řas. Hlavní funkcí plastidů je fotosyntéza. Plastidy obsahují chlorofyl a další barviva, která mohou za jejich specifické zbarvení. Díky fotosyntetickým barvivům jsou plastidy schopné zachycovat energii ze slunečního záření a tu ukládat do chemických vazeb. Nutno zmínit, že v plastidech probíhají další důležité děje jako je například syntéza mastných kyselin (Novák & Vanclová Novák, 2018).

2.1.1 Vznik a původ plastidů

Mitochondrie a plastidy vznikly velmi podobnou evoluční událostí a jejich vznik popisuje tzv. endosymbiotická teorie. Původně to byly samostatně žijící prokaryotické buňky, které se později staly součástí buněk eukaryotických (Zimorski et al., 2014). Některé eukaryotní organismy díky přítomnosti těchto organel mohou být fotoautotrofní a mají genomy, které jsou složeny z více částí, a to jak původně prokaryotických, tak původně eukaryotických (Oborník, 2009).

Plastidy, fotosyntetické organely rostlin a zelených řas (Chlorophyta), vznikly primární endosymbiózou. Při tomto procesu došlo k pohlcení prokaryotické buňky, konkrétně fotosyntetické bakterie, heterotrofním eukaryotem (heterotrofní eukaryota jsou organismy, které přijímají uhlík z organické hmoty, neumí ho využít či přijmout z anorganických látek). Vznikly tak semiautonomní organely, dnes známé jako plastidy (Oborník, 2009). Zelené plastidy rostlin (chloroplasty), červené plastidy ruduch (rhodoplasty) a tzv. muroplasty malé skupiny řas pojmenovaných Glaukophyta tedy vznikly primární endosymbiózou, pohlcením sinice společným předkem těchto organismů (Oborník, 2009; Novák & Vanclová Novák, 2018).

Při zkoumání plastidů dalších skupin (především Euglenophyta a Chlorarachniophyta) se však ukázalo, že vykazují složitější morfologii. Vznikly totiž endosymbiózou vyššího řádu (sekundární či terciární).

Plastidy vzniklé sekundární či terciální endosymbiózou mají složitější morfologii, protože došlo k seriálnímu pohlcení fotoautotrofních organismů. Například krásnoočka mají plastidy, které jsou ohraničené nikoli pouze dvojitou membránou, ale 3–4 membránami a říkáme o nich, že vznikly sekundární endosymbiózou. Při sekundární endosymbióze došlo k pohlcení fotosyntetické eukaryotické řasy heterotrofním eukaryotickým organismem. Součástí fotosyntetické řasy byly již primární plastidy.

Účastníky sekundární endosymbiózy byly zelené i červené řasy. Zelené řasy (a tedy chloroplasty) vstoupily do sekundární endosymbiózy podle aktuálních poznatků dvakrát (vznikly tak skupiny Euglenophyta a Chlorarachniophyta). Plastidy ruduchového typu daly vzniknout většímu počtu větví vícenásobné endosymbiózy. Příkladem jsou obrněnky, které mají plastidy ohraničené čtyřmi membránami a vznikly při tzv. terciární endosymbióze (Oborník, 2009).

2.1.2 Vznik a původ mitochondrií

Mitochondrie jsou odvozené z endosymbiotické bakterie, konkrétně alfa-proteobakterie. Této bakterii se při vzniku eukaryotické buňky podařilo transformovat na semiautonomní organelu, mitochondrii. Tato teorie je podpořena tím, že jak alfa-proteobakterie, tak mitochondrie jsou ohraničeny (dvojitou) membránou a mají podobné sekvenční úseky genů, které jsou kódované mitochondriální DNA (Doležal, 2010).

Jelikož existuje řada eukaryotních organismů, které jsou přizpůsobeny životu bez kyslíku (anaerobní organismy), muselo dojít také ke změně struktury jejich mitochondrií. „Původní“ mitochondrie mají aerobní metabolismus. Mitochondrie anaerobních organismů oproti nim postrádají například dráhy pro oxidativní fosforylaci.

Protože mitochondrie prošly značným vývojem, lze je rozdělit do čtyř kategorií. První jsou fakultativně anaerobní mitochondrie, které si ponechaly dráhy pro aerobní metabolismus (nacházejí se například právě u krásnoočka štíhlého (*Euglena gracilis*)). Dalším typem jsou mitochondrie, které navíc produkují vodík. Již tyto dva zmíněné typy mají zřasenou vnitřní membránu, která vytváří tzv. krysty. Stavbou jsou jednodušší následující dva typy, hydrogenozomy a mitozomy (Novák & Vanclová Novák, 2018).

Hydrogenozomy se podobají svou funkcí i vzhledem mitochondriím. Stejně jako ony produkují ATP a jsou obklopené dvojitou membránou. Hlavním produktem hydrogenozomů ale je vodík. Rozdíl mezi mitochondriemi a hydrogenozomy je takový, že hydrogenozomy ztratily téměř veškerou svou DNA a na rozdíl od mitochondrií fungují v anaerobním prostředí (Storchová, 1999).

Mitozomy, stejně jako některé hydrogenozomy, nemají svou vlastní DNA vůbec. Mitozomy na rozdíl od hydrogenozomů neprodukují vodík ani molekuly ATP (Vrtiška, 2016).

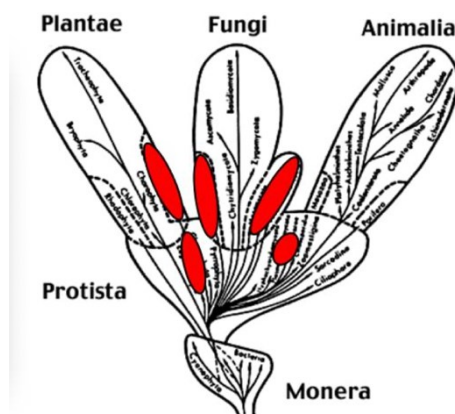
2.2 Fylogeneze eukaryot

Názor na příbuznost jednotlivých skupin v rámci skupiny Eukaryota – na fylogenezi eukaryot – se neustále vyvíjí. Tradiční dělení organismů na rostliny, živočichy a houby (tedy dle způsobu výživy a organelové výbavy a stavby buněk) bylo v průběhu posledních let pozměněno a nahrazeno klasifikací organismů dle ultrastrukturálních morfologických znaků (studie, při nichž se využívá elektronová mikroskopie) a hlavně dle výsledků molekulárně-fylogenetických analýz (Earnest-Pravel, 2017). Díky narůstajícímu množství informací o jednobuněčných eukaryotech (protistech) dochází neustále ke změnám klasifikace.

2.2.1 Historie rozdělení

První ucelený pohled na celou systematiku eukaryot přinesl Carl Linné. Ten přírodu dělil na tři říše: „kameny“, „rostliny“ a „živočichy“. Už v té době byla kladena otázka, kam budou řazeny jednobuněčné organismy (myšleno bakterie a protista). Nejisté bylo, zda jednobuněčné organismy mají blíže vzhledem a chováním spíše k rostlinám či k živočichům (Müller-Wille, 2022).

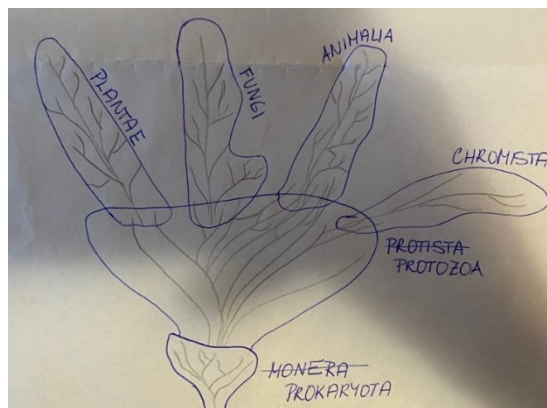
Richard Owen (1858) byl první, který oddělil samostatnou říši Protozoa, jeho následovník John Hogg pak přejmenoval tuto říši na Protoctista. Třetím v pořadí byl Ernst Haeckel, který říši Protoctista přejmenoval na Protista. V průběhu let došlo k oddělení organismů na Prokaryota a Eukaryota a dalším krokem v historii bylo vyčlenění hub z říše rostlin. Za definitivním oddělením hub z říše rostlin stojí Robert Whittaker, který v roce 1969 říši pojmenoval Fungi. V tomto období je tedy uznávána jedna říše prokaryotických organismů (pojmenována byla Monera) a čtyři říše, kam zahrnujeme organismy eukaryotické (Protista, Plantae, Fungi a Animalia – viz obrázek č. 1) (Macháček et al., 2016).



Obrázek 1 Whittakerovo rozdělení eukaryotických organismů do čtyř říší dle způsobu výživy. Obrázek převzat ze studijních textů pro střední školy Macháček et al., 2016

Další zásahy do rozdělení eukaryotických organismů umožnily nové metodické přístupy vědy. Velkou změnu v systému zapříčinila tzv. endosymbiotická teorie, která změnila pohled biologů především na jednobuněčná eukaryota. Thomas Cavalier-Smith, který navrhl systém sedmi říší (Fungi, Animalia, Biliphyta, Viridiplantae, Euglenozoa, Protista, Chromista), rozděлил organismy nejen dle jejich způsobu výživy, ale také například dle vzhledu krist v mitochondriích (Cavalier-Smith, 1981).

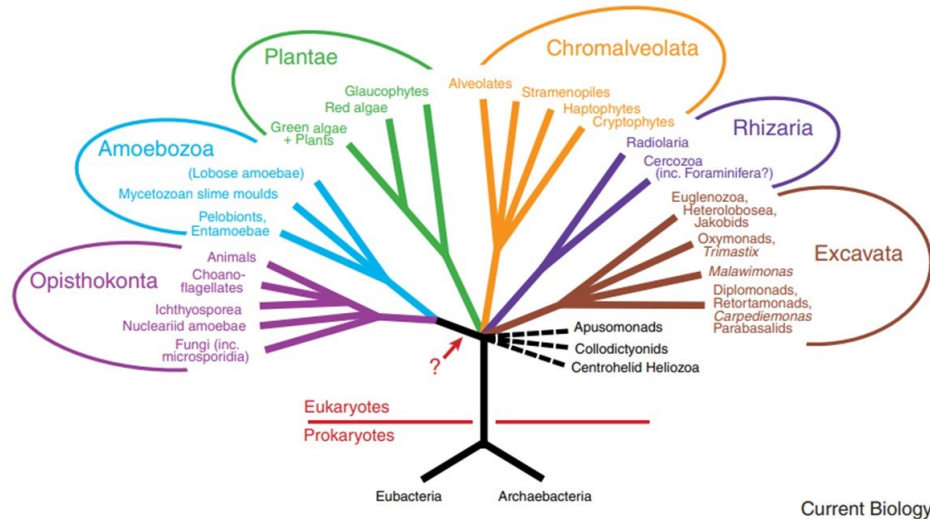
O několik let později Thomas Cavalier-Smith svůj koncept upravil a vytvořil systém šesti říší (viz obrázek č. 2), z nichž u pěti je jasná návaznost na předchozí; Protozoa (~ Protista + Euglenozoa), Plantae (~ Biliphyta + Viridiplantae), Animalia, Fungi, Chromista a Archezoa (viz obrázek č.2). Krom rozdělení eukaryot na šest říší, Cavalier-Smith rozděluje organismy i na dvě velké „superříše“, a to Prokaryota a Eukaryota.



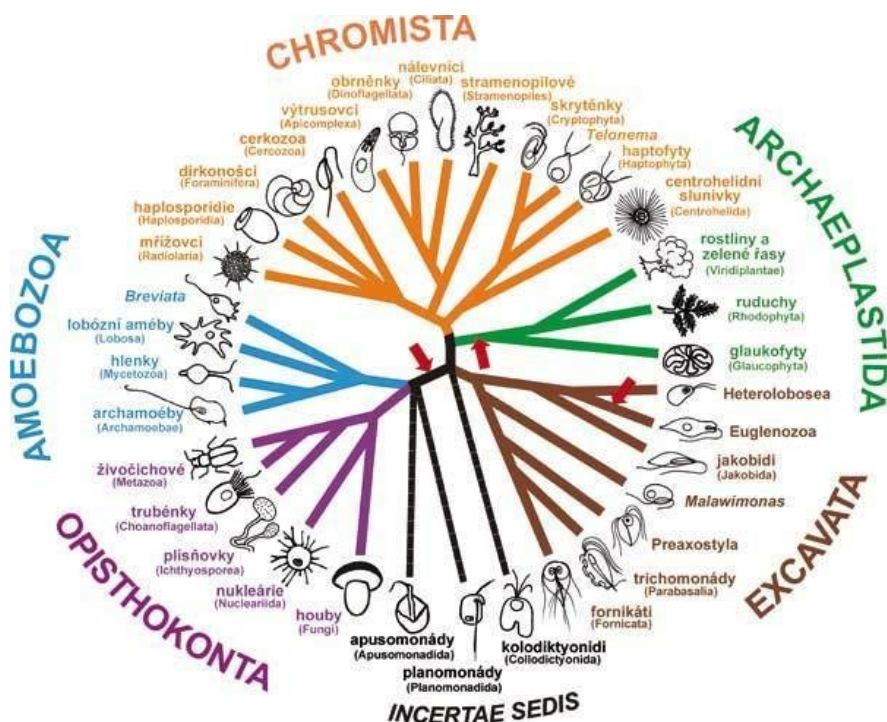
Obrázek 2 Systém šesti říší Cavaliera-Smithe. Kresba Tereza Bryxová, 2022

Zavedení konceptu superskupin

V roce 2004 byl představen koncept tzv. „superskupin“ (Simpson & Roger, 2004). Těchto superskupin bylo nejprve navrženo šest, a to Opisthokonta, Amoebozoa, Plantae, Chromalveolata, Rhizaria a Excavata (viz obrázek č. 3).



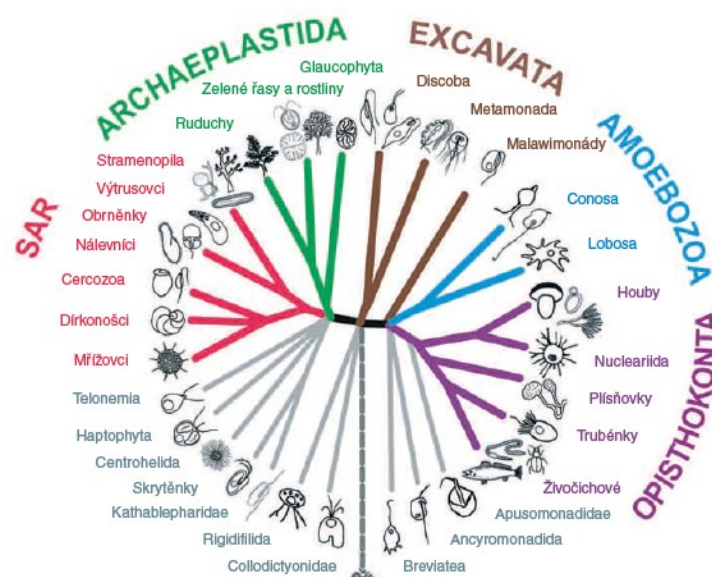
Obrázek 3 Šest superskupin. Obrázek převzat ze studie Simpsona a Rogera 2004



Obrázek 4 Koncept superskupin. Obrázek převzat ze studijního textu Macháček et al., 2016

Tento systém superskupin představoval obsáhlé skupiny organismů, které tvořily monofyletické taxony (tj. taxon, který zahrnuje společného předka a všechny jeho potomky). Následně byl tento úvodní koncept opakovaně přepracováván. Např. v roce 2010 byla publikována nová varianta (viz obrázek 4), dělící eukaryota do pěti velkých skupin: Opisthokonta, Amoebozoa, Chromista, Archaeplastida a Excavata (Macháček et al., 2016). Původně samostatná skupina Rhizaria byla včleněna do skupiny Chromista. Avšak i tento systém byl následně přepracován (Macháček et al., 2016). V té době to byl konkrétně systém pěti superskupin: SAR, Archaeplastida, Excavata, Amoebozoa a Opisthokonta (viz obrázek č. 5). Asi nejvýznamnější změnou je rozpad skupiny, která byla v dřívějších publikacích pojmenována Chromalveolata či Chromista. Tato skupina byla totiž definována tzv. chromalveolátní hypotézou. Ta říkala, že společný předek celé této skupiny měl sekundární ruduchový plastid. Nicméně se ukázalo, že tato hypotéza není platná, což vedlo ke zrušení skupiny jako takové (Macháček et al., 2016).

Část náplně původní skupiny označované jako Chromalveolata či Chromista byla seskupena do velké linie, která se označuje akronymem složeným z prvních písmen názvů těchto skupin: Stramenopila, Alveolata (skupina linií, které mají původní chromalveolátní znaky) a dřívější skupiny Rhizaria tak tvoří nová superskupinu – SAR. Tato skupina, na rozdíl od původních skupin Chromalveolata/Chromista, není založena na monofyletickém (a tedy jediném, unikátním) znaku – vzniku plastidu. Některé linie potomků totiž ruduchový plastid nikdy neměly, nebo jej ztratily, a jiné organismy naopak velmi výrazně přetvořily. Plastidy v



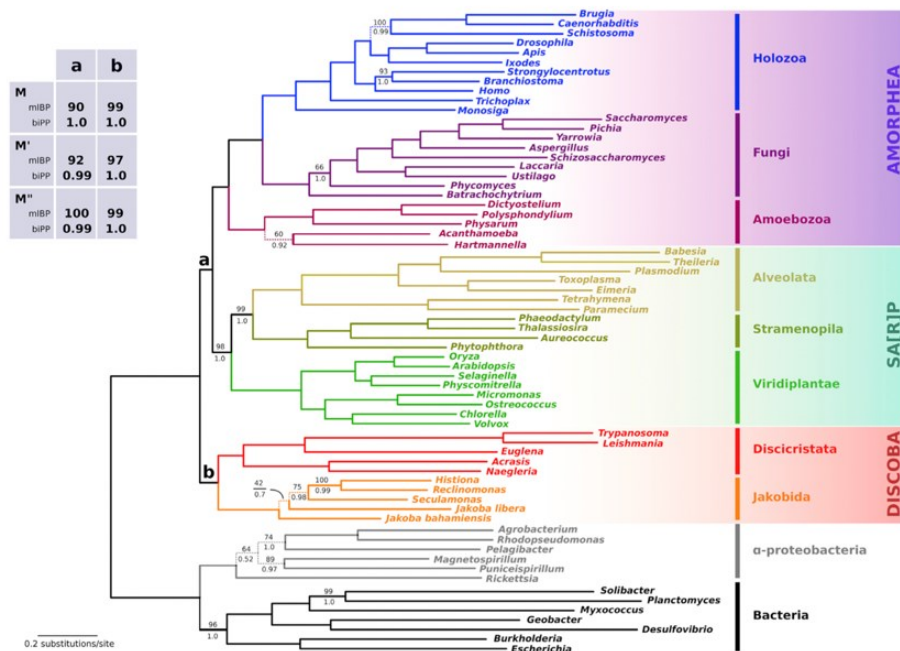
Obrázek 5 Rozdělení organismů na pět významných skupin. Obrázek převzat z práce Macháček et al., 2016

superskupině SAR však nevznikly odvozením z jediného společného předka. Vznik plastidů u této linie vysvětluje tzv. seriální hypotéza původu plastidů (Oborník, 2009).

Jak bylo zmíněno výše, vzájemné postavení (velkých linií) eukaryotických organismů se neustále mění. Posledních 15 let se vymezují některé nové skupiny, a ty staré buď byly zahrnuty mezi tyto nově vymezené taxony, nebo byly zrušeny a nepoužívají se. Novými superskupinami se staly např. TSAR, Haptista, Cryptista, Archaeplastida, Amorphea, CRuMs, Excavata a Hemimastigophora.

Superskupina **TSAR** je superskupina, která se skládá z linií Stramenopila, Alveolata, Rhizaria a Telonema (Tikhonenkov et al., 2022). Pojmenování skupiny TSAR předcházely názvy jako SAR, a ještě dříve SA[R]P. Název SA[R]P vznikl složením prvních písmen jmen těchto jednotlivých kmenů: Stramenopila+Alveolata+[Rhizaria] +Plantae (He et al., 2014).

V roce 2014 se fylogenetické rozdělení eukaryot vyvíjelo na základě zkoumání jednotlivých proteinových sekvencí a bylo zjištěno, že živé organismy lze dělit dokonce do deseti větví. Osm z nich je eukaryotických, a tyto se navíc dají seskupit do tří linií, které se označují jako tzv. megaskupiny: Discoba (dříve přibližně Excavata), Amorphea (dříve také nazývána Unikonta) a již zmíněné SA[R]P (viz obrázek č.6). O dva roky později (2016) již byla skupina SA[R]P přejmenována na SAR (Stramenopiles + Alveolata + Rhizaria).



Obrázek 6 Rozdělení eukaryot v roce 2014. Obrázek převzat ze článku Baldauf et al., 2014

Nám již známé je spojení SAR (Stramenopila, Alveolata, Rhizaria). Samotná superskupina SAR obsahuje větší polovinu všech eukaryot. **Stramenopiles** obsahují dobře známé jednobuněčné řasy (např. rozsivky), ale také makroskopické mnohobuněčné mořské řasy, a organismy sem řazené představují velkou rozmanitost volně žijících heterotrofních nebo mixotrofních prvoků. Řadíme sem také důležité patogeny živočichů a rostlin (např. blastocysty nebo oomycety).

Druhou část původního názvu SAR tvoří skupina **Alveolata**. Ta obsahuje tři dobře prostudované jednobuněčné skupiny (Ciliophora – nálevníci, například trepka velká či mrskvavka; Dinoflagellata – obrněnky, například rody *Zooxantella* nebo *Symbiodinium*; a Apicomplexa – výtrusovci, například kokcidie jaterní či *Toxoplasma gondii*). Třetí a poslední skupinou, která tvoří superskupinu SAR, jsou **Rhizaria**. Ti zahrnují širokou škálu převážně améboidních prvoků s tenkými, filózními (nitkovitými) pseudopodiemi používanými více při příjmu potravy než při pohybu.

Nedávno ((Strasser et al., 2019) byl jako sesterská linie linii SAR navržen kmen *Telonemia* obsahují pouze dva popsání druhy, které by mohly být základem pro novou sesterskou linii organismů řazených do SAR (viz obrázek č.5).

Další superskupiny:

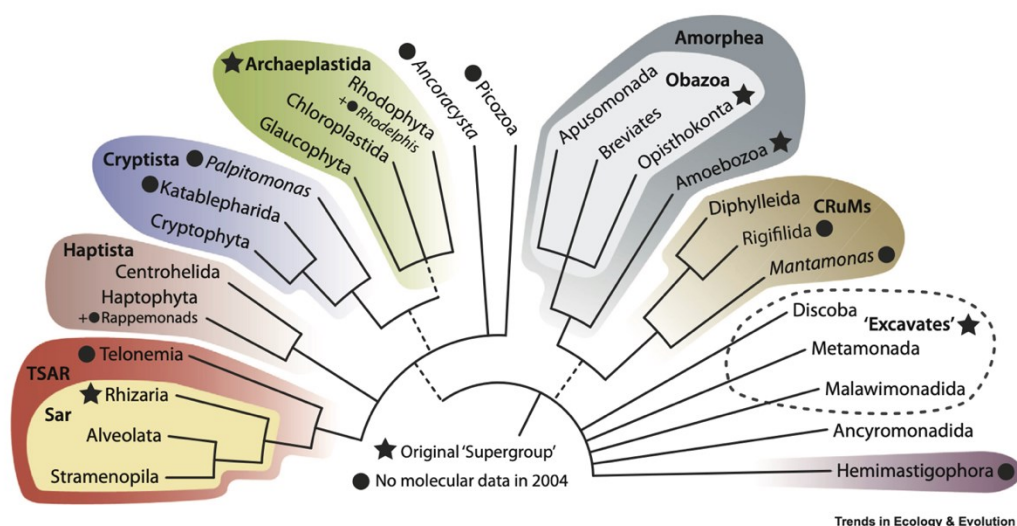
- **Haptista** (skupina, která obsahuje řasy Haptophyta, dříve přiřazené chromalveolátům) a **Centrohelida**. **Haptophyta** hrají klíčovou roli v mořských ekosystémech a globálních biogeochemických cyklech, jsou to fotosyntetiční jedinci. **Centrohelida** jsou volně žijící prvoci s paprskovitými pseudopodiemi podporovanými mikrotubuly (axopodia), které vystupují z těla buňky – jsou to jedny z nejnámějších slunivek.
- **Cryptista** skupina, která zahrnuje Cryptophyta
- **Archaeplastida** zahrnuje fotoautotrofní červené řasy (Rhodophyta), zelené řasy, suchozemské rostliny (Chloroplastida) a menší skupinu glaukofytů (Glaucophyta). Všechny tyto tři linie mají primární plastidy, což jsou fotosyntetické organely pocházející přímo ze sinic.
- **Amorphea** seskupuje Opisthokonta (živočichové, houby a jejich příslušné jednobuněčné příbuzné) s améboidními protisty Amoebozoa. Součástí Amorphea jsou také dvě malé linie heterotrofních bičíkovců, Breviata a Apusomonada, které se shlukují s Opisthokonta a tvoří velkou skupinu Obazoa.

- **CRuMs** sejně jako TSAR představuje novou navrhovanou superskupinu, jejíž název je zkratkou prvních písmen názvů členů, kteří tuto skupinu tvoří: Collodictyonidae (syn. Diphyllleida) + Rigifilida + Mantamonas. Tyto tři volně žijící taxony mají velmi odlišnou základní morfologii, ale jsou to bičíkovci, kteří jsou schopni se převážně pohybovat ve vodě).
- **Discoba a Metamonada.** Právě tyto dvě linie označujeme jako Excavata. Excavata však považujeme za samostatnou superskupinu, protože mají výrazné morfologické znaky. Doposud nebylo podloženo dostatečné množství informací, které by dokázalo, že Excavata a Discoba + Metamonada jsou dvě odlišné skupiny. Discoba zahrnují rody jako je například fotosyntetická *Euglena* z kmene Euglenozoa, a parazity například *Trypanosoma*. Kmen Metamonada obsahuje anaerobní protisty, včetně několika patogenních rodů (např. *Giardia*, *Trichomonas*) a také symbiontů, kteří žijí v tělech živočichů (např. *Trichonympha*).
- **Hemimastigophora** představují skupinu volně žijících prvoků se dvěma řadami bičíků. Jsou známi již od 19. století, nikdy však nebyli kultivováni a také chybělo pro bližší zkoumání dostatečné množství genetického materiálu. Nedávné zkoumání, které bylo založeno na porovnání ručně vybraných buněk dvou rodů, ukázalo, že Hemimastigophora tvoří jednu z nejhlubších větví ve stromu eukaryot. Nebylo možné je zařadit jako podskupinu či jako sesterskou skupinu, protože se žádné z nich nepodobaly, a proto bylo navrženo je zavést jako novou superskupinu.

Krom výše uvedených superskupin existuje stále velké množství taxonů (např. Ancoracysta, Picozoa, Malawimonanida a Ancyromonadida), u kterých není známo ani přibližné umístění na eukaryotickém stromu života. Tyto skupiny však mohou být sesterskými liniemi superskupin.

Většina původních superskupin se vyznačovala vždy nějakým typickým znakem. Například mezi Chromalveolata se řadily organismy, jejichž předek získal plastid sekundární endosymbiózou ruduchy (znak byl později vyvrácen, nicméně skupina takto byla původně definována). Dalším příkladem jsou Opisthokonta, u nichž je společným znakem jediný tlačný bičík a převládá typ mitochondrií s plochými kristami. Sesterskými skupinami linie Opisthokonta jsou podle současných znalostí nepočtené skupiny Breviatea a Apusomonadida. Tyto skupiny spolu pak tvoří velkou nadskupinu Obazoa. Ten pak spolu se skupinou Amoebozoa vytváří superskupinu Amorphea (viz obrázek č.7).

Excavata je superskupina, která byla v roce 2002 oficiálně definována Cavalierem-Smithem. Excavata představovala společně s Rhizaria, Archaeplastida, Opisthokonta a Amoebozoa, pět původních superskupin, které tvořily tzv. strom eukaryotních organismů čili organismů, které se řadily mezi Eukaryota (Burki et al., 2019). Všechny původní superskupiny krom Archaeplastida v nových analýzách vymizely nebo byly zahrnuty do nově zavedených taxonů – viz obrázek 7 (Burki et al., 2019).



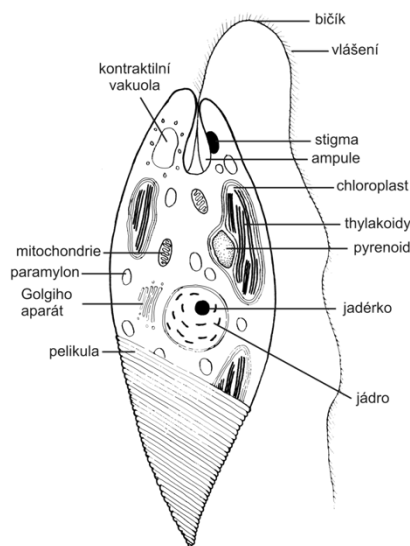
Obrázek 7 Nový systém eukaryot. Obrázek převzat ze studie Burki et al., 2019.

3 Krásnoočka a jejich buňka

Krásnoočka neboli Euglenida jsou třídou jednobuněčných eukaryotických organismů, jejichž tělíčko je většinou opatřeno jedním či dvěma bičíky. Krásnoočka jsou řazena do říše (v předchozí kapitole zmíněné superskupiny) Excavata a kmene Euglenozoa (The Editors of Encyclopaedia Britannica, 1998a).

Krásnoočka nazýváme eukaryotickými organismy a to protože jejich buňka má jádro a součástí buňky jsou také orgány, které jsou ohraničené membránou. Orgány jsou části (miniaturní ekvivalenty orgánů mnohobuněčných organismů) v buňce, které jsou zodpovědné za to, aby buňka fungovala (Vellai & Vida, 1999).

Krásnoočka bývají řazena mezi řasy (autotrofní fotosyntetizující jednobuněčné i mnohobuněčné organismy, žijící ve sladkých i slaných vodách), a to proto, že mnoho z nich má chloroplasty. Chloroplasty jsou buněčné orgány a řadíme je mezi plastidy. Tento typ plastidů nikdy v buňce nevzniká nově, ale vždy dělením původních organel. Chloroplasty nemají stálý tvar a neustále se mění, většinou jsou protáhlé. Jsou oddělené od okolního prostředí dvěma membránami, které se liší složením jak lipidů, tak proteinů. Chloroplasty jsou důležitým centrem, kde probíhá fotosyntéza. K pohlcení světla dochází v proteinových komplexech, které obsahují pigmenty důležité pro fotosyntézu (Hudák, 2010).

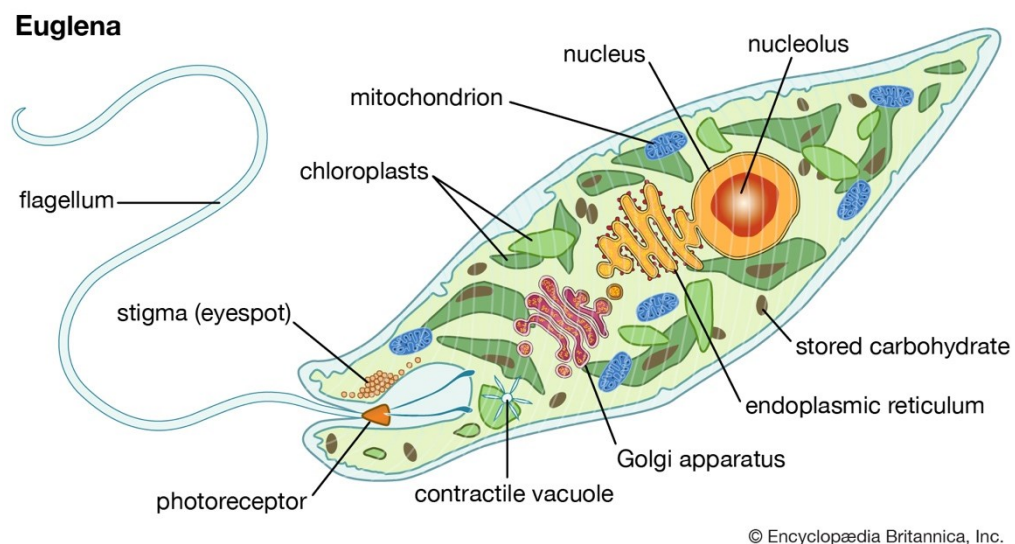


Obrázek 8 *Euglena sp.*, stavba buňky. Kresba Markéta Krautová.

Krásnoočka mají charakteristickou stavbu buňky. Jejich buňka je prodloužená a obsahuje jedno jediné jádro s jadérkem (viz obrázek č. 8). Jádro je stabilní struktura, která je pevně vázaná a obsahuje DNA. Menší útvar, jadérko, které se nachází uvnitř jádra, je tvořeno DNA a

produkuje tzv. ribozomální RNA pro pozdější syntézu ribozomů (Bailey, 2018). Další nezbytnou součástí buňky krásnooček je kontraktilní vakuola (viz obrázek č.9), která zajišťuje, aby přebytečná voda byla vytlačena z buňky (The Editors of Encyclopaedia Britannica, 1998b). Kontraktilní vakuoly nemají za úkol jen vytlačovat přebytečnou vodu, ale také odstraňovat nadbytečné množství dusíkatých odpadních látek. U organismů, jako jsou krásnoočka, se kontraktilní vakuoly výrazně nepohybují a zůstávají na jednom místě (The Editors of Encyclopaedia Britannica, 1998b).

Důležitou součástí krásnooček je speciální organela, oční skvrna. Oční skvrna (viz obrázky č.8 a 9), která se nazývá cizím slovem stigma, je místo, kde je nahromaděné velké množství karotenoidního (tedy červeno-oranžového) pigmentu. Tento pigment je uložen v tzv. granulích. Tato světločivná skvrna umožňuje buňkám vnímat směr a intenzitu světla, na kterou následně reaguje. Buď krásnoočko pluje směrem ke světlu, tento jev pak nazýváme pozitivní fototaxe, či buňka pluje směrem od světla, a tento jev pak nazýváme negativní fototaxe. U buňky krásnooček se také můžeme setkat s pohybem, kdy se buňka zastaví, následně krátký čas plave dozadu a pak náhle změni směr. Tento druh pohybu se nazývá „photoshock“ neboli fotofóbní reakce. Takto reaguje buňka, pokud je vystavena intenzivnímu záření po krátkou dobu (Häder et al., 2017).



© Encyclopædia Britannica, Inc.

Obrázek 9 Stavba buňky krásnoočka. Obrázek převzat z Encyclopædia Britannica, 2020

Většina krásnooček má buňku opatřenou dvěma bičíky, které slouží k pohybu. Vychází z tzv. ampuly, což je vchlípená dutinka. Například rody *Euglena*, *Trachelomonas* nebo *Phacus* mají

bičík jeden. Zástupci, kteří mají bičíky dva, jsou například z rodu *Petalomonas* či rod *Heteronema*. Hlavním úkolem bičíku je vyvinout sílu a tím umožnit pohyb krásnoočka, plavání. U některých druhů krásnooček dochází k zakrnění jednoho bičíku, zůstává mu tedy jen jeden. Stejně tak může dojít u některých životních stádií krásnooček k tomu, že bičík zcela odhodí a následně se obalí slizem a vytvoří tzv. palmeloidní stádium, které je přisedlé (Elsevier, 2012).

Na rozdíl od rostlinných buněk (zástupců skupiny Plantae) postrádá buňka krásnooček pevnou celulóзовou stěnu a místo ní má pružnou pelikulu, která chrání buňku pod plazmatickou membránou. Díky této pružné „obálce“ dokáže krásnoočko efektivně měnit tvar svého těla (The Editors of Encyclopaedia Britannica, 1998a). Pelikula je tvořena bílkovinnými proužky, které jsou šroubovitě uspořádány. Pod pelikulou se nacházejí tzv. mukocysty, což jsou drobné útvary, které jsou schopné produkovat sliz. Ne zcela všechny druhy krásnooček mají pelikulu, u některých druhů se setkáváme s jiným typem pokryvu – s pevnou schránkou, tzv. lorikou. Je to do hněda zbarvená schránka, která je tvořena slizem a mineralizována je železem a manganem. Tento typ schránky mají rody jako je *Trachelomonas* či *Strombomonas* (JČU 2003-2021).

Neposlední součástí buňky krásnooček jsou mitochondrie, organely podélného tvaru, které zajišťují buněčné dýchání. Někdy se těmto organelám říká, že představují elektrárnu buňky. Mitochondrie jsou obalené dvěma membránami, vnější a vnitřní. Na vnitřní membráně a také uvnitř mitochondrie probíhají ty nejdůležitější metabolické procesy, např. Krebsův cyklus, beta oxidace mastných kyselin či dýchací řetězec. Vnější membrána je oproti té vnitřní značně pórovitá, a proto umožňuje průchodu větších molekul dovnitř mitochondrie. Mimo zmíněné důležité procesy, které se v mitochondriích odehrávají, se tyto nesmírně důležité organely podílejí například na buněčné smrti. Konkrétně u krásnooček se setkáváme s fakultativně anaerobními mitochondriemi, tedy těmi, které krom kyslíku mohou využívat i jiný zdroj elektronů (Novák & Vanclová Novák, 2018).

Stejně jako mnohé další organismy, i krásnoočka nemohou žít bez toho, aniž by přijímaly živiny. Krásnoočka jsou organismy, které se živí jak autotrofně, tak heterotrofně. Způsob získávání živin, kdy je kombinována autotrofie s heterotrofií – a který bývá často u krásnooček nacházen, nazýváme mixotrofie (Vohník, 2010). Krásnoočka jsou schopna absorbovat potravu přímo přes povrch buňky, tzv. fagocytózou. Při tomto způsobu příjmu potravy buněčná membrána zachycuje části potravy do vznikající potravní vakuoly, kde následně dochází k trávení (The Editors of Encyclopaedia Britannica, 1998c).

3.1 Seznámení s vybranými druhy krásnooček

Krásnoočka jsou velice rozmanitou skupinou organismů a obsahují mnoho zástupců, kteří se od sebe dosti liší. To, co mají společné, je, že se vyskytují ve sladkých vodách jako jsou rybníky a jezera; nebo se s nimi můžeme setkat i ve vodách brakických. Všechny druhy krásnooček jsou velice významné už jen proto, že vytváří velké množství organické hmoty. Některé druhy přímo vytvářejí tzv. vodní květy (Borowitzka, 2018). Jedny z nejvíce zmiňovaných druhů krásnooček jsou: *Euglena viridis* neboli krásnoočko zelené, *Euglena gracilis* neboli krásnoočko štíhlé; a v neposlední řadě velice významný druh, který se liší i svou barvou – *Euglena sanguinea*, krásnoočko krvavé či rudé. Právě těmto zástupcům budou věnovány následující kapitoly.

3.1.1 Krásnoočko zelené (*Euglena viridis*)

Prvním popisovaným zástupcem je krásnoočko zelené, *Euglena viridis* (obr.10). Původní název *Cercaria viridis* dal krásnoočku O.F.Müller roku 1786, následně ho roku 1830 přejmenoval Ehrenberg na *Euglena viridis*, a tento název se zachoval až dodnes. Krásnoočko zelené je uznáváno jako nomenotypický organismus celého rodu *Euglena* (Shin & Triemer, 2004).

I když docházelo ke změnám názvu organismu, anatomie krásnoočka zeleného se nemění. Jedná o krásnoočko, které má uprostřed svou buňku zelenou díky chloroplastům a na koncích je buňka průhledná. Buňka se na jednom konci zužuje a připomíná tvarem lodičku. V buňce krásnoočka zeleného je také umístěna oční skvrna, stigma (Shin & Triemer, 2004). Součástí buňky krásnoočka štíhlého jsou již zmíněné struktury, které jsou detailně popsány výše (viz kapitola Eukaryotická buňka na str. 8).

Následující kapitola bude věnována jedné z mnoha zajímavých studií o fylogenetickém rozdělení a zařazení jednotlivých druhů rodu *Euglena* s konkrétnějším zaměřením na druh *Euglena viridis*.

Fylogenetická analýza rodu *Euglena*

Celý rod *Euglena* zahrnuje několik druhů, které jsou řazeny do jednotlivých podrodů nebo skupin (viz níže). Rozdělení nebylo dlouhou dobu jednoznačné, protože se jednotlivé druhy řadily například podle podobného charakteristického vzhledu, vlastností nebo podle vzhledu chloroplastů. Došlo tedy k několika pokusům o navržení vnitřní systematiky rodu *Euglena* (Shin & Triemer, 2004).

Roku 1947 Chu rozdělil rod *Euglena* na základě vzhledu hvězdicovitého chloroplastu a centrálního pyrenoidu, který byl pokryt zrníčky paramylonu, do základních čtyř skupin. O několik let později byl rod rozdělen do osmi skupin namísto původních čtyř, a morfologie chloroplastů byla použita také na úrovni druhové. K dalším pokusům o rozdělení rodu *Euglena* došlo ještě mnohokrát. Dalším z nich byl pokus o vyčlenění rodu *Astasia*, jako samostatného bezbarvého rodu, z fotosyntetického rodu *Euglena*. Jeden z posledních názorů na systematiku na druhové úrovni byl publikován v roce 2003 Marinem a kolektivem (Shin & Triemer, 2004). Celá studie se zaměřuje na rozdělení krásnooček na základě vzhledu plastidů, které obsahují jadernou podjednotku rDNA (tj. ribozomální DNA, úsek, který má za úkol kódovat ribozomální RNA). Ve studii se rDNA označuje i jako SSU (z anglického jazyka *small subunit*, malá podjednotka). Při celé studii byl dán důraz na jediný gen, nikoli na celé klády (tzn. označení pro skupinu organismů, která zahrnuje společného předka a všechny z něho vzešlé potomky) (Shin & Triemer, 2004).

Jeden z problémů, který se při studii objevil, byl vzhled chloroplastů, který se vlivem vnějšího prostředí a podmínek měnil (Shin & Triemer, 2004).

Euglena viridis, krásnoočko zelené, bylo použito při této studii jako modelový druh, ale celkem došlo ke zkoumání šesti taxonů (taxon je skupina konkrétních organismů, které mají společné určité znaky a tím se odlišují od ostatních taxonů). Těchto šest taxonů bylo pro studii získáno z malých jezírek v New Jersey. Jednotlivé druhy byly pro řádnou studii nejprve laboratorně kultivovány. Všechny kultury byly pěstovány na konkrétních médiích, jako například médium půda-voda, a dále byly udržovány v konkrétních světelných a teplotních podmínkách.



Obrázek 10 Krásnoočko pozorované pod mikroskopem. Autor obrázku Ralf Wagner, 2009

Dalším nezbytným krokem, který bylo ve studii potřeba provést, bylo zajištění a pozorování krásnooček pro následné vytvoření fotografií za pomoci světelné mikroskopie (Shin & Triemer, 2004). Nezbytnými kroky, které byly ve studii provedeny, však byla také izolace DNA, následné kopírování jednotlivých úseků DNA nebo RNA (tzv. amplifikace metodou PCR) a dále čištění jednotlivých úseků (tzv. purifikace) (Shin & Triemer, 2004). Výsledkem celé studie bylo následující: pozorování organismů pod světelným mikroskopem ukázalo, že velikost buněk, základní tvar těla a délka bičíků se shoduje v rámci druhů s druhem modelovým, kterým bylo krásnoočko zelené *Euglena viridis*. Dále byl společným znakem druhů, které se podobají *Euglena viridis*, vzhled chloroplastů a červená skvrna, stigma (viz obrázek č. 10) uprostřed buňky.

Dalším rozřazovacím znakem pro jednotlivé jedince byl typ a uspořádání mukocyst v buňce. Při celé studii byly organismy rozděleny do osmi hlavních kládů: stellata I., laciniata, stelatta II., geniculata, cantabrica, viridis, gracilis a mutabilis (Shin & Triemer, 2004).

Bližší charakteristika *Euglena viridis*

Buňky *Euglena viridis* měly při pozorování pod světelným mikroskopem jeden konec buňky výrazně zúžený a v buňce byly k pozorování i kulaté mukocysty. Všichni tři autoři předchozích popisů – Müller (1786, podle Shin & Triemer, 2004), Ehrenberg (1830, podle Shin & Triemer, 2004) a Dujardin (1841, podle Shin & Triemer, 2004) – uvádějí jako již potvrzenou zmínku, že krásnoočko zelené má zelenou buňku, na obou koncích průhlednou a připomínající tvarem lodičku, tedy se na jednom konci zužuje. Müller u krásnoočka vyzdvihl zaoblení buňky a bičík, který krásnoočko má. Ehrenberg Müllera doplnil o další poznatek a to, že součástí buňky krásnoočka je i stigma, oční skvrnu. Dujardin již přidal podrobnější popis buňky, kam dodal přítomnost chloroplastů v buňce.

Podle těchto detailnějších popisů tak vědci mohli alespoň neformálně přiřadit, který kmen nejlépe reprezentuje organismus, který popsal Ehrenberg jako *Euglena viridis* (Shin & Triemer, 2004).

Morfologické variace a hustota populace *Euglena viridis* v městských odvodňovacích systémech

Jednou z dalších zajímavých studií, která je zaměřena na druh *Euglena viridis*, je studie o morfologických odlišnostech a hustotě druhu *Euglena viridis*, nacházející se v městských odvodňovacích systémech. Ve studii autorů Kim a Boo bylo prokázáno, že různorodé tvary krásnooček souvisejí s tím, v jakém prostředí žijí a jaké faktory prostředí je ovlivňují. Krásnoočko zelené s typickým hvězdicovitým shlukem chloroplastů může měnit nejen tvar chloroplastů, ale i velikost a tvar celé buňky (Kim & Boo, 2001). Studie byla provedena v Koreji v zimním období, konkrétně ve znečištěných městských vodách, kde je vysoká pravděpodobnost výskytu dusíkatých a fosforečných látek (Kim & Boo, 2001).

Cílem studie bylo zjistit, zda se v těchto odpadních vodách vyskytují i odlišné populace *Euglena viridis*; a pokud ano, která z populací má větší zastoupení a v poslední řadě, zda existuje mezi okolními podmínkami a prostředím vztah k morfologii krásnooček (Kim & Boo, 2001).

Pro potřeby studie byla odebrána voda z několika lokalit ve městě, a na základě odebraných vzorků při daných podmínkách byly zkoumány jednotlivé faktory (zastoupení krásnooček a

jejich hustota zastoupení). Při zkoumání byla první část vzorků odebrána do prostředí ve tmě a druhá část byla fixována pomocí Lugolova roztoku za světla (Kim & Boo, 2001).

Výsledkem celé studie bylo rozpoznání dvou morfotypů. První morfotyp byl spirálovitého tvaru a zadní část buňky byla špičatá. Odlišné od druhého pozorovaného morfotypu byla také granula v cytoplazmě, pelikula i chloroplasty, které měly hvězdicovitý tvar a uprostřed nich se nacházel pyrenoid. Bičík měl první morfotyp o něco kratší než byla celá délka buňky (viz Tabulka č.1). Druhý nalezený morfotyp neměl zadní část buňky zašpičatělou a chloroplasty nenabývaly hvězdicovitého tvaru, ale byly nerovnoměrně uspořádané a vypadaly spíše jako jakýsi shluk. Bičík byl asi dvojnásobně delší než délka samotné buňky (Kim & Boo, 2001).

Dalším zkoumaným faktorem bylo množství zastoupení jednotlivých populací v odpadních vodách. Celkový počet buněk *Euglena viridis* byl 5592 buněk v 1 ml vody ve vybrané lokalitě na jihu Korejské republiky. První morfotyp měl zastoupení 5149 buněk na 1 ml vody ve vybrané lokalitě, kde dochází k soutoku dvou řek. Druhý morfotyp měl největší zastoupení buněk v odpadních vodách, a to 1 410 buněk na 1 ml vody, přesto zastoupení druhého morfotypu oproti morfotypu prvnímu bylo o mnoho menší (Kim & Boo, 2001).

Posledním zkoumaným faktorem byl ten, zda existuje nějaký vztah mezi vnějším prostředím a krásnoočky. Bylo potvrzeno, že výskyt a proměnlivost krásnooček závisí na množství rozpuštěných látek ve znečištěných vodách, to konkrétně obsahu dusitanů, dusičnanů a fosforečnanů. Hustota buněk prvního morfotypu rostla společně s větším množstvím rozpuštěného amoniaku ve vodě, a naopak klesala s vyšším množstvím rozpuštěného dusičnanu. U druhého morfotypu tomu však bylo naopak. Hustota buněk rostla s vyšším množstvím rozpuštěného dusičnanu a klesala s vyšším množstvím rozpuštěného amoniaku (Kim & Boo, 2001). Studií bylo dále prokázáno, že růst či pokles početnosti populací *Euglena viridis* je závislý na přítomnosti dusíkatých látek, ale nikoliv na fosfátech, a že v Korejských znečištěných vodách dokážou existovat dva morfotypy jednoho druhu krásnoočka najednou (Kim & Boo, 2001).

Tabulka 1: Shrnující informace o nově objevených morfortypech I. a II. ze studie zabývající se morfologickými variacemi a hustotou *Euglena viridis* v městských odvodňovacích systémech. Převzato z práce Kim & Boo, 2001.

Charakteristické znaky	Morfotyp I.	Morfotyp II.
Velikost buňky v μm	55×19 až 68×11 (proměnlivost buňky)	38×19 až 49×9 (proměnlivost buňky)
Tvar buňky	Zašpičatělý konec (ostrý)	Prodloužený spíše zaoblený konec
Uspořádání cytoplazmatických granulí	Uspořádané do spirály	Náhodně rozptýlené
Délka bičíku	Kratší než délka celé buňky	Dvojnásobně delší než délka buňky
Velikost rýh na pelikule (vztaheno na 10 μm cytoplasmu)	16.3±1.7	20.8±1.4
Chloroplasty	Vytvářely hvězdicovitý útvár	Nerovnoměrně rozptýlené, netvořily žádný tvar

3.1.2 Krásnoočko štíhlé (*Euglena gracilis*)

Druhým vybraným zástupcem je krásnoočko štíhlé, *Euglena gracilis*. Tento zástupce ze třídy krásnoočka byl popsán již roku 1684 Leeuwenhoekem (Ebenezer et al., 2019). Jedná se o hojně zastoupený druh jak ve sladkých, tak v mořských vodách. Tím, že krásnoočko štíhlé se tak hojně vyskytuje, je velice dobře popsán a prostudovaným druhem. Jak již bylo zmíněno (viz kapitola 3 Krásnoočka a jejich buňka, str. 21), krásnoočka, taktéž krásnoočko štíhlé, mají pelikulu, pružnou „schránku“, díky níž jsou schopné vlnivého, „popolézacího“ pohybu (Archibald, 2012). Stejně tak si krásnoočko štíhlé zachovává i další významné součásti buňky jako jsou plastidy, které vznikly sekundární endosymbiózou (Ebenezer et al., 2019). *Euglena gracilis* neztrácí ani fakultativně anaerobní mitochondrie, tedy ty, které mohou mimo kyslíku dále využívat i jiné nahraditelné zdroje elektronů (Novák & Vanclová Novák, 2018). Krásnoočko štíhlé je odlišné svou buněčnou strukturou a specifiky metabolismu, díky kterým se považuje za potenciální zdroj v biotechnologickém využití. Mnozí uvažují krásnoočko štíhlé jako budoucí zdroj biopaliv (Gissibl et al., 2019; Mahapatra et al., 2013) a to z toho důvodu, že celá buňka krásnoočka je nesmírně odolná vůči okolnímu prostředí (např. nízkým hodnotám

pH či vysokému množství iontů kovů) a tudíž je lze snadno kultivovat. V některých částech Asie se již krásnoočka využívají jako plnohodnotný doplněk stravy (Ebenezer et al., 2019).

Aplikace bioproduktů z *Euglena gracilis*

Krásnoočka štíhlé bylo v posledních letech prozkoumáno a následně bylo zjištěno, že by mohlo sloužit jako výborný zdroj bílkovin, vitamínů a lipidů (Gissibl et al., 2019). Jak je známo, právě krásnoočka obsahují paramylon, což je zásobní látka podobající se škrobu. Paramylon je uložen v cytoplazmě ve formě tzv. paramylonových tělísek, které pod mikroskopem vypadají jako bezbarvé nebo bílé částičky. Paramylon se lehce rozkládá a je tak rychlým zdrojem uhlíku (Monfils et al., 2011). Jak již bylo zjištěno, výtěžky přípravy paramylonu z *Euglena gracilis* v porovnání s mikrořasami¹ bylo o dosti větší. Krásnoočka *Euglena gracilis* je také odolné vůči okolním vlivům prostředí jako je ionizující záření, znečištění vody či přítomnost těžkých kovů. To, že krásnoočka obsahují paramylon a jiné β – 1,3 – glukany je více jak přínosné, protože právě tyto látky snižují hladinu cholesterolu, jsou antidiabetické nebo dokonce byly využity při léčbě kolorektálního karcinomu a léčbě rakoviny žaludku (Gissibl et al., 2019). Jelikož se *Euglena gracilis* jeví jako velice přínosný a všestranný organismus, roste tak o něj i větší zájem a poptávka. Lze se z něj syntetizovat velké množství unikátních a velice potřebných bioproduktů pro lidskou populaci a to například: provitamin A, vitamín C, vitamín E, lipidy, dietní proteiny či již zmíněný paramylon (Gissibl et al., 2019).

Výživová hodnota *Euglena gracilis* v proteinech

Obecně mikrořasy jsou velkou náhražkou masa a ryb jako zdroj proteinů. Při průzkumu, proč tomu tak je, bylo zjištěno, že *Euglena gracilis* obsahuje všech 20 proteinogenních aminokyselin a může proto být vhodnou substitucí těchto produktů (Gissibl et al., 2019). To, jak velké množství proteinu zrovna bude *Euglena gracilis* obsahovat, závisí na způsobu kultivace a typu výživy konkrétní kultury (myšleno, zda je krásnoočka v této kultuře heterotrofní či mixotrofní). V porovnání heterotrofního a fotoautotrofního způsobu příjmu potravy, krásnoočka, které přijímalo potravu heterotrofně, mělo větší množství bílkovin pro stavbu proteinů než

¹ Jedná se o řasy, které se vyskytují v jednobuněčných formách, mluvíme tedy o mikroskopických řasách neboli mikrořasách. Obývají jak sladkovodní tak mořské ekosystémy. Jsou schopny provádět fotosyntézu. Biodiverzita mikrořas je obrovská, a produkují jedinečné produkty jako jsou například karotenoidy či mastné kyseliny a peptidy. Velký potenciál mají také v biotechnologiích nebo se uplatňují jakožto surovina při výrobě nejen doplňků stravy.

fotoautotrofní krásnoočko. Bylo však zjištěno, že sušený produkt bez ohledu na kultivaci je obsahem bílkovin srovnatelný s živočišnými produkty jako je hovězí, rybí či kuřecí maso. Tyto druhy masa mají po uvaření 0,4 g bílkovin/g (Gissibl et al., 2019). Usušený vzorek krásnooček obsahoval 0,5 g bílkovin/g, bylo tedy zjištěno, že hodnoty v porovnání s jednotlivými druhy masa se výrazně neliší (Gissibl et al., 2019).

(Pro)vitamin A, vitamín C a vitamín E

Retinol, retinal a kyselina retinová jsou různé chemické formy látky, která se označuje jako **vitamín A**. Jsou nezbytnou součástí pro správné fungování lidského organismu (Gissibl et al., 2019). Nedostatek vitamínu A, který se však v Evropě objevuje jen zřídka (například u pacientů, kteří mají celiakii), může způsobovat závažné komplikace jako je postižení oka nebo porucha imunity. Poruchou imunity je myšlena snížená obranyschopnost vůči infekcím (WHO, 2009). Je známo, že vitamín A je součástí pouze živočišných produktů, ale v současné době jej lidská populace doplňuje ještě o provitamin A, který je rostlinného původu (Gissibl et al., 2019). Provitamin A je jiné označení pro β - karoten. *Euglena gracilis* produkuje jako jiné fotosyntetické organismy β – karoten jako ochranný pigment. Díky dvoukolovému kultivačnímu procesu bylo zjištěno, že za předepsaných podmínek buněčná hmota *Euglena gracilis* obsahuje až 10× více β – karotenu než sušená mrkev obsahující β – karoten. Pro efektivnější β – karotenu z krásnoočka byly vyzkoušeny dva druhy metabolických cest (obě z nich vedly k vyšší produkci β – karotenu). Závěrem je nutno říct, že *Euglena gracilis* a jeho produkce β – karotenu je výborným doplňkem potřebného množství vitamínu A pro lidskou populaci (Gissibl et al., 2019).

Ovoce, zelenina nebo například játra jsou zdrojem dalšího důležitého vitamínu nejen pro lidský organismus, a to **vitamínu C**. Vitamín C neboli kyselina askorbová například urychluje detoxikaci cizorodých látek nebo zvyšuje aktivitu některých enzymů. To, že se z *Euglena gracilis* dá separovat kyselina askorbová, bylo potvrzeno několika studiemi a experimenty (Shigeoka et al., 1987, Kiyota et al., 2006), které byly na krásnoočku provedeny. Jelikož ale dostačující příjem pro dospělého člověka je 100–200 ml šťávy z citrusových plodů na den, složitá separace vitamínu C z *Euglena gracilis* není tak významná pro potřeby vitamínu C lidskou populací (Gissibl et al., 2019).

Posledním zmiňovaným vitamínem ve spojitosti s *Euglena gracilis* je **vitamín E**. Pod pojem vitamín E řadíme chemické sloučeniny tokoferoly. Nedostatek tohoto vitamínu může způsobovat odumření jater a následnou anémii. α -tokoferol je jedna z nejhojnějších forem tohoto vitamínu a lze jej získávat také z *Euglena gracilis*. Na rozdíl od jiných zdrojů, z *Euglena gracilis* lze separovat pouze α - formu (Gissibl et al., 2019). Množství syntetizovaného vitamínu E u krásnoočka závisí na okolních podmínkách, jako je například světlo či tma. Studie prokázala (Gissibl et al., 2019), že větší množství vitamínu E je krásnoočkem produkováno za světla, a že mitochondrie v tomto případě jsou hlavní „aktéři“ při regulaci produkce právě vitamínu E. Aktuálně používané rostlinné oleje, které se považují za dobrý zdroj vitamínu E (dávka 1,5 mg/g) v budoucnu mohou být nahrazeny *E. gracilis* jako vhodným producentem (produkce 3,7 mg/g) (Gissibl et al., 2019).

Využití biopaliv, vyrobených z látek syntetizovaných *Euglena gracilis*, je dalším nadějným krokem pro lidskou populaci, stejně tak jako aplikace řas ve výživě.

3.1.3 Krásnoočko krvavé (*Euglena sanguinea*)

Posledním vybraným zástupcem, kterému bych se chtěla věnovat, je *Euglena sanguinea*, česky krásnoočko krvavé. Bývá také nazýváno jako krásnoočko rudé. Druhové jméno *sanguinea* (tedy krvavý) dostalo kvůli charakteristickému červenému zbarvení (viz obrázek č. 11).



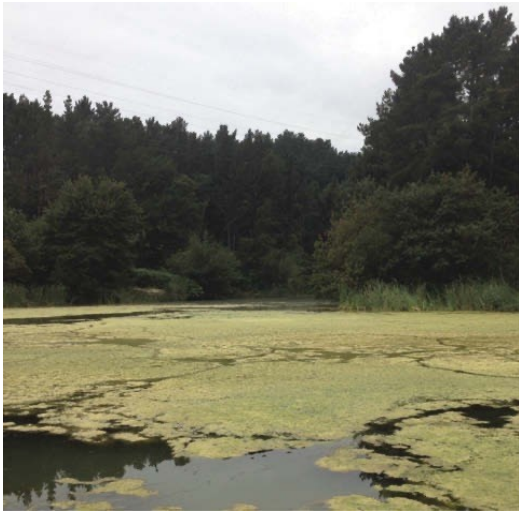
Obrázek 11 *Euglena sanguinea* – krásnoočko krvavé. Obrázek převzat z Alchetron - Free Social Encyclopedia for the World, 2021

S krásnoočkem *Euglena sanguinea* se setkáváme jak ve sladkých, tak ve slaných vodách. Důvodem, proč má krásnoočko krvavé červenou barvu, je přítomnost tzv. astaxanthinu

(Laza-Martínez et al., 2019). Astaxanthin řadíme mezi karotenoidy, má tedy typicky červenooranžovou barvu. Vyskytuje se nejen u krásnoočka krvavého, ale také u korýšů nebo ryb a může za jejich červené zbarvení. Má výrazné antioxidační vlastnosti, proto dokáže lidský organismus chránit před různými druhy onemocnění imunitního systému nebo například před kardiovaskulárními problémy (Higuera-Ciapara et al., 2006). *Euglena sanguinea* obsahuje astaxanthin, a to ze 75 hmotnostních procent. Proto, když se krásnoočka krvavá shlukují, dochází ke změnám barvy vody na krvavě červenou. Mimo mnoha studií byl na základě tohoto jevu postaven i jeden z mýtů, o přeměně vody v krev (Laza-Martínez et al., 2019).

Rychlé změny barvy u *Euglena sanguinea*

Ke studii (Laza-Martínez et al., 2019), která posloužila jako základ této kapitoly, byl využit vzorek červených povlaků, které se vytvářely na povrchu vody v rybníce (viz obrázek 12) za letních slunečních dnů. Vzorky byly odebrány na Petriho misky a následně byly za pomoci skleněných kapilár oddělené jednotlivé kolonie. Mikroskopováním bylo identifikováno, že červené povlaky jsou právě *Euglena sanguinea*. Pro detailnější výzkum byly buňky krásnoočka nejprve izolovány v malém množství média, po následném pozorování, kdy se buňky začaly rozrůstat, jim byly dodány plnohodnotné podmínky pro rychlejší růst (světlo, teplo, voda obohacená o dusičnany a vitamíny) (Laza-Martínez et al., 2019). Vědci zjistili, že při odebrání řasy z terénu a následném přenosu do laboratoře řasa změnila během několika hodin svou barvu, a to z červené na zelenou. Naopak, když použili prudké ozáření, buňky krásnoočka svou barvu změnilly na červenou. Tato změna proběhla během osmi minut. Při ozáření, které nebylo tak prudké, změna barvy nastala v řádu 20 minut.



Obrázek 12 *Euglena sanguinea* – barevná změna v závislosti na vnějších podmínkách.
Obrázek převzat ze studie Martínez et al., 2019

Výsledkem studie bylo zjištění, že za změnu barvy u *Euglena sanguinea* může migrace lipidových globulí, obsahujících astaxanthin. *Euglena sanguinea* pod mikroskopem měla červeně zbarvené jen ty části, které se shlukovaly uprostřed buňky. Astaxanthin byl v buňce umístěn v jednotlivých zrníčkách, nikoli v chloroplastech – ty si uchovaly svou typickou zelenou barvu. Při změně osvětlení došlo k migraci červeně zbarvených částí, které se původně shlukovaly uprostřed buňky, na její okraj. Všechny části v buňce, které obsahovaly alespoň malé množství astaxanthinu, byly vzhledově podobné stigmatu, tedy červené oční skvrně, očnímu aparátu, který pozorujeme u ostatních druhů krásnooček (Laza-Martínez et al., 2019). Důvodem, proč u krásnoočka červeného dochází k migraci pigmentových granulí je záření viditelného světla, zejména kratších vlnových délek (Johnson & Jahn, 1939). Červený pigment je přesouván, aby chránil fotosystémy v chlorofylu před přílišným množstvím světelného záření, které je mohou poškozovat (Janse van Vuuren & Levanets, 2021).

To, že krásnoočka mohou být pro lidskou populaci více než prospěšná, bylo již zmíněno. Krásnoočko krvavé má velký potenciál ve výrobě bionafty podobně jako to bylo zjištěno již u zmiňovaného druhu *Euglena gracilis*. Dlouhodobé problémy spojené se znečišťováním životního prostředí či problémy spojené s nedostatkem paliv by mohly být vyřešeny změnou při jejich výrobě, a to nahrazením ropy za produkty mikrořas (Kings et al., 2017).

***Euglena sanguinea* coby zdroj bionafty**

Vědci v této experimentální studii nejprve kultivovali řasy za laboratorních podmínek a následně provedli kultivaci v přírodních nádržích, kde byly po celou dobu kontrolovány standardní hodnoty pH či množství dusičnanů ve vodě. V nádržích narostlo velké množství biomasy, která byla následně sušena ve speciálně určených sušárnách a byla provedena extrakce oleje (Kings et al., 2017). Oleje vyrobené z řas nejsou nic jiného než lipidy, za běžné teploty kapalné. Jelikož řasy produkují i omega-3-mastné kyseliny, jsou také součástí oleje.

Bylo zjištěno, že *Euglena sanguinea* je bohatým zdrojem oleje, který by potenciálně mohl být využíván na výrobu biopaliv, konkrétně bionafty a mohl by tak nahradit tradiční ropu. Výtěžek byl okolo 25 ml oleje ze 100 g sušené biomasy. Po rozboru složení oleje bylo zjištěno, že největší zastoupení v oleji mají triglyceridy, a volné mastné kyseliny jsou zastoupeny pouze ze 3,8 %. Takto malé množství zastoupení volných mastných kyselin by proto umožnilo mnohem jednodušší proces esterifikace a tím pádem i jednodušší výrobu biopaliv (Kings et al., 2017).

***Euglena sanguinea* jako nebezpečný organismus**

Euglena sanguinea je, stejně jako jiné mikrořasy, velice prospěšné. Stejně tak jako i jiné organismy ale může být krásnoočko krvavé nejen pro lidskou populaci, ale i zvířecí svět velice nebezpečné. *Euglena sanguinea* tvoří rozsáhlé kolonie, které jsou zbarvené do červena kvůli vysokému množství karotenoidního pigmentu, a mají tak za následek červené zbarvení vody. Mnohem závažnějším problémem je však velká produkce tzv. ichtyotoxinu. (Janse van Vuuren a Levanets 2021). Ichtyotoxin způsobuje mnohočetné úmrtí ryb. Prvotní zmínka o tom, že by *Euglena sanguinea* mohla produkovat toxin, pochází z roku 1991, kdy Xavier a kolegové pozorovali v nádrži obtíže ryb s dýcháním, a následně vymírání velkého množství ryb. Po separaci látky, která byla objevena v těle ryby (nejspíše produkována krásnoočky), bylo zjištěno, že se jedná o toxin, který byl pojmenován jako euglenophycin. Produkovat toxin však neumí pouze tento jeden druh řasy, *Euglena sanguinea*, ale i některé další (např. *E. sociabilis* či *E. stellata*). Díky mnoha experimentům bylo prokázáno, že euglenophycin způsobuje zkrácení životaschopnosti buněk v těle savců, ale naopak, že

dokáže také pomoci při boji s leukémií či kolorektálním karcinomem (Janse van Vuuren & Levanets, 2021).

Studie, která dokazovala přítomnost euglenophycinu v řasách, byla prováděna na vzorcích ze dvou míst z jezírka v Krugerově národním parku (viz obrázek 14) a z přírodního jezírka poblíž Louis Trichardt v Jižní Africe (viz obrázek 13). Po odebrání vzorků bylo zjištěno, že daleko větší množství řas, které obsahují euglenophycin, bylo v Krugerově národním parku. Po zmapování, které proběhlo po celém světě, bylo zjištěno, že nejnižší množství produkce euglenophycinu druhem *Euglena sanguinea* je v Jižní Americe a Africe v porovnání s celým zbytkem světa. Tento fakt však je způsoben i tím, že v těchto místech je pouze malé množství biologů, kteří by se právě tímto problémem zabývali (Janse van Vuuren & Levanets, 2021).



Obrázek 14 Euglena sanguinea v Krugerově národním parku. Obrázek převzat ze studie Janse van Vuuren & Levanets 2021



Obrázek 13 Euglena sanguinea v místě poblíž Louis Trichardt. Obrázek převzat ze studie Janse van Vuuren & Levanets 2021

3.2 Výskyt krásnooček na území České republiky

Záznamy o výskytu sinic a řas na území České republiky byly zpracovány již Antonínem Hansgirgem v letech 1892 a 1899, ale o úplné dokončení seznamu se pokusila až Aloisie Pouličková a kolegové v roce 2004 (Pouličková et al., 2004). Celkový seznam řas a sinic vyskytující se na území České republiky se neustále rozšiřuje a není stále považován za kompletní (Juráň, 2017). Seznam, který byl na základě několika studií sestaven, obsahuje celkem 284 euglenoidních taxonů, z toho 11 rodů je zastoupeno na území České republiky (Juráň, 2017). Z toho rod řas *Colacium* patřící do čeledi Euglenaceae představuje šest taxonů; *Cryptoglena*, rod fotosyntetických euglenoidů, představují dva druhy; dále jeden druh rodu *Discoplastis* a jeden rodu *Euglenaformis*; tři druhy rodu *Euglenaria*; *Lepocinclis* (ve studii uvedeno 36 taxonů); *Monomorphina* (7 druhů); *Phacus* (71 taxonů); *Strombomonas* (16 taxonů) a *Trachelomonas* (93 taxonů). A nejznámějším rodem, který byl popsán, je rod *Euglena*, zahrnující 48 taxonů (Juráň, 2017).

Krásnoočka obecně zahrnují druhy, které mají chloroplasty získané sekundární endosymbiózou, a jsou zeleně zbarvené. Většina takovýchto zelených druhů se živí mixotrofií (kombinace heterotrofního či autotrofního nebo fototrofního či chemotrofního způsobu výživy). Jiné druhy jsou bezbarvé a jsou to tzv. heterotrofní organismy. Velké množství druhů, které jsou fotosyntetické, se vyskytují ve stojatých vodách (jezera, rybníky či další (umělé) nádrže) na rozdíl od taxonů bezbarvých, které se pohybují v mělkých tůních s dostatkem organického materiálu. Rody *Colacium*, *Cryptoglena*, *Discoplastis*, *Euglenaformis*, *Euglenaria*, *Lepocinclis*, *Monomorphina*, *Phacus*, *Strombomonas* i *Trachelomonas*, které byly objeveny na území České republiky jsou rody fotosyntetickými (Juráň, 2017).

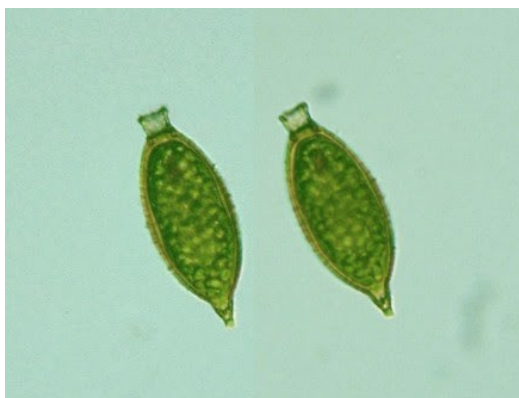
V následujícím textu jsou zmíněny význačné rody s konkrétními modelovými druhovými zástupci, se kterými se lze v České republice potkat. Vybírány byly tak, aby pokryly extrémy morfologie našich krásnooček, a poskytly přehled, jak odlišně mohou krásnoočka vypadat.

3.2.1 Rod *Trachelomonas* a zástupce *Trachelomonas caudata*

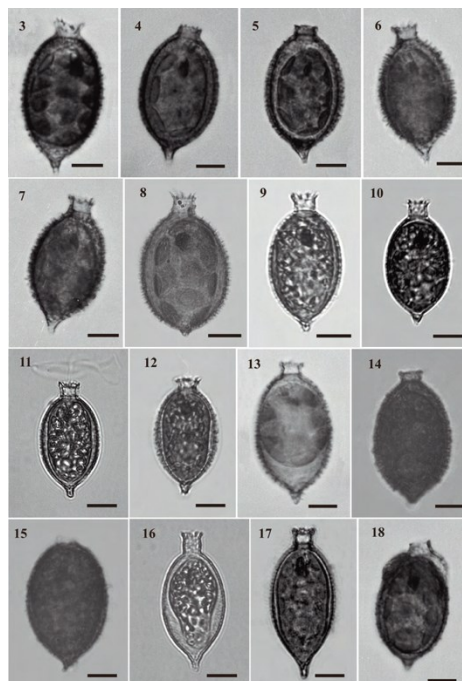
Rod *Trachelomonas* je významný pro svůj vzhled. Typické je pro všechny druhy toto rodu lorika, pevná schránka. Je charakteristická svou žlutou či hnědou barvou (Rosowski, 2003). Tyto barvy má kvůli akumulaci hydroxidu železitého a oxidu manganického. Variabilita této

pevné schránky je stabilní a používá se tak pro definici jednotlivých druhů tohoto rodu (Rosowski, 2003).

Zajímavým druhem z rodu *Trachelomonas*, který se vyskytuje v oblasti Rakovnícka v České republice, je druh *Trachelomonas caudata* (Juráň, 2017). Český byl tento zástupce pojmenován jako 'kulenka ocasatá'. Tento druh se vyznačuje především vzhledem loriky. Lorika *Trachelomonas caudata* má protáhlý tvar, vzhledově připomíná vajíčko (nejspíše, proto ten český název 'kulenka'), a je bezbarvá. Jeden konec je protáhlý do špičky a naopak ten druhý je zaoblený a jemně zřasený (viz obrázek č. 16). *Trachelomonas caudata* má bičíky, které jsou zhruba stejně dlouhé jako je velikost loriky. Vzhled loriky tohoto druhu závisí na životní fázi řasy, ve které se zrovna nachází (viz obrázek č. 15) (Juráň, 2017).



Obrázek 15 *Trachelomonas caudata*, převzato z *Protist Information Server*, 1995–2018



Obrázek 16 Vzhled loriky. Převzato ze studie autorů Wolowski et al., 2016

Při zkoumání bylo zjištěno, že povrch loriky je hrubý a místy se objevují drobné výstupky, které připomínají vzhledem bradavice. To, že je povrch loriky drsný, způsobují malé ostny, které z povrchu loriky vystupují. Tato skořápkovitá vrstva není celistvá a místy se objevují póry (Wolowski et al., 2016). Typický vejčitý tvar skořápky má jeden konec, který je zaoblený a připomíná jemně ozubený límeček. Druhý konec loriky, který je protažený do špičky, je tupý a zaoblený. Právě takovýto popis loriky je charakteristickým znakem pro druh *Trachelomonas caudata*, ale i další jako *Trachelomonas molesta* nebo *Trachelomonas allorgei* (Wolowski et al., 2016). S rodem *Trachelomonas* se můžeme setkat ve sladkých vodách s pH kolem 4,5-7. Často v lokalitách, které jsou bohaté na železo, mangan a organickou hmotu například rašeliniště či tůně.

Zástupce rodu *Trachelomonas*, *Trachelomonas caudata* jsem zvolila jako zástupce, který je ukázkovým příkladem variability schránky loriky.

3.2.2 Rod *Phacus* a zástupce *Phacus moraviensis*

Druhým vybraným zástupcem je *Phacus moraviensis*, který je znám pouze pod latinským názvem. Samotný rod *Phacus* se vyznačuje neobvyklým tvarem buňky, připomíná totiž tvarem list. Vyskytuje se po celém světě, konkrétně ve sladkých brakických vodách. Bylo objeveno a popsáno kolem 564 druhů, pečlivou revizí ale prošlo jen 171 z nich a jsou nyní uznávány jako druhy (Kim & Shin, 2014). *Phacus* je považován za rod holofyletický², tedy takový, že zahrnuje společného předka a všechny jeho potomky (Kim & Shin, 2014). Je také rodem, který je potravou pro řadu sladkovodních korýšů (Shin et al., 2001).

Phacus moraviensis jakožto vybraný modelový druh je zvláštní svým tvarem buňky. Buňka je ve střední části hodně rozšířená do stran a je zbarvená do světle zelena (viz obrázek č. 17 a 18). Na jedné straně se buňka stahuje do špičatého výběžku, kde se nachází i rýha, kterou prochází bičík. Ten je až dvakrát delší než celá buňka (Juráň, 2012). Stigma se nachází na druhé straně buňky, než je umístěn bičík, a pod mikroskopem je dobře viditelná. S tímto zástupcem se můžeme setkat na dolním toku řeky Dyje nebo například v Horní Lužnici. *Phacus moraviensis* je nalézán také ve světě a to konkrétně ve Španělsku (Juráň, 2012).

² Pojem holofyletický je synonymem ke slovu monofyletický, avšak monofyletické druhy (monofyletismus) má širší význam.

Druhové jméno *Phacus moraviensis*, odráží místo jeho výskytu při prvním setkání s druhem. V České republice se s tímto zástupcem setkáme například na dolním toku Dyje či v tůni Moravy u Tvrdoňovic. Jedná se tedy o oblasti, které se nacházejí na území Moravy, kde byl také popsán, proto druhový název *moraviensis*.



Obrázek 18 *Phacus moraviensis*.
Převzato ze stránky *Discover Life Mobile*, 2011



Obrázek 17 *Phacus moraviensis*.
Převzato ze stránky *Discover Life Mobile*, 2011

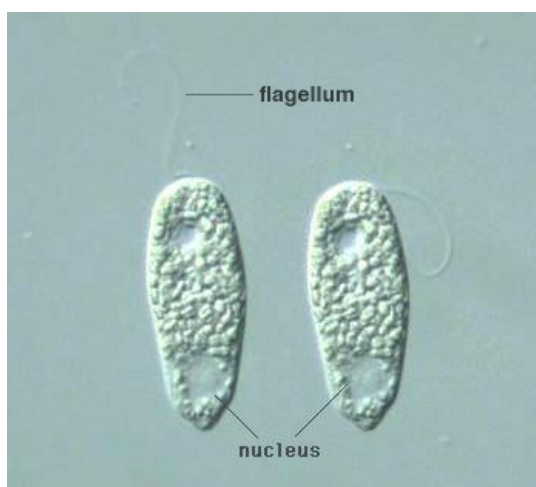
3.2.3 *Euglena longa*

Krásnoočko *Euglena longa*, dříve označováno jménem *Astasia longa*, je dalším vybraným druhem z třídy krásnooček. Jedná se o druh, který má bezbarvé plastidy (viz obrázky 19 a 20), které nejsou schopné fotosyntézy. Tento zvláštní nefotosyntetický druh má zhruba o polovinu menší plastid než jeho vzdálený druh *Euglena gracilis* (fotosyntetické krásnoočko, viz kapitola 3.1.2 Krásnoočko štíhlé *Euglena gracilis*) (Záhonová et al., 2018). Typ plastidu, který se vyskytuje u tohoto nefotosyntetického druhu, nazýváme jako reliktní plastidy, konkrétně apikoplastidy (Zoltán et al., 2022). Tyto plastidy ztratily svůj genom a jsou fotosynteticky neaktivní. *Euglena longa* je řazena do skupiny Euglenophyta, která je považována za monofyletickou, tedy tu, jejíž počátek tvoří pouze jedna jediná endosymbiotická událost. Přesto většina ostatních zástupců, kteří jsou také z této skupiny, má v buňce přítomný sekundární zelený plastid, který vznikl sekundární symbiózou se zelenou řasou (Vanclová, 2014). Zástupce *Euglena longa* ztratil schopnost fotosyntézy a příslušné pigmenty, obsahuje pouze bezbarvé plastidy. Zvláštností u tohoto druhu je zachování genu, který kóduje enzym RuBisCO (ribulosa-1,5-bisfosfát-

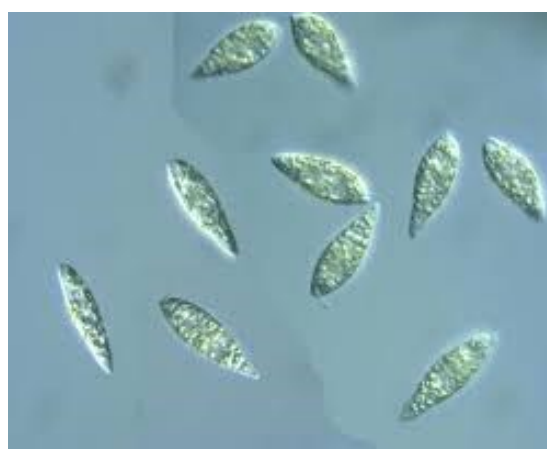
karboxylasa/oxygenasa) (Füssy et al., 2020). Jedná se o enzym neboli funkční bílkovinu, která má za úkol vázat oxid uhličitý do organických látek. U rostlin, sinic a (jako v našem případě) u většiny řas nacházíme enzym RuBisCo typu IB. Tento enzym funguje takto: když ku příkladu na rostliny, které rostou v zastíněném místě, zasvítí sluneční paprsek, enzym RuBisCO bude využit ve velkém množství, tím rostliny dosáhnou ve velké rychlosti fotosyntézy a umožní jim to tak rychlejší růst a vývoj (Kubásek, 2019).

U *Euglena longa* má enzym RuBisCO doposud nejistou úlohu, ale nepřímé důkazy poukázaly na to, že *Euglena longa* není schopná bez této bílkoviny žít (Zoltán et al., 2022).

Zástupce *Euglena longa* jsem zvolila jako vhodný příklad, na kterém se dá dokonale pozorovat přítomnost bezbarvého plastidu a přiblížit čtenáři pojem apikoplastid. Zajímavostí u zástupce *Euglena longa* je i přítomnost genu, který kóduje enzym RuBisCo, tedy enzym, který má schopnost vázat oxid uhličitý do organických látek ve velkém množství a díky tomu dosahuje rychlého vývoje.



Obrázek 20 *Euglena longa*, Foto: Marin & Melkonian, 2003



Obrázek 19 *Euglena longa*, Foto: Marin & Melkonian, 2003

Závěr

Tato bakalářská práce je zaměřena na rešerši poznatků o krásnoočkách (Excavata: Euglenoidea) na popis jejich buňky a seznámení s druhy, které se vyskytují v přírodě a s těmi, které jsou pro společnost něčím zvláštní či užitečné.

První část práce seznamuje čtenáře s detailním popisem eukaryotické buňky, a samotnou fylogenezí eukaryot.

Čtenářům je představena buňka krásnooček, pro které jsou typické některé organely a její součásti. Jsou to např. chloroplasty, které nemají stálý tvar a jsou důležitým centrem, kde probíhá fotosyntéza; nebo mitochondrie. To jsou organely, kde probíhají nejdůležitější metabolické procesy jako je Krebsův cyklus či dýchací řetězec.

Součástí buňky je jádro a jadérko, které produkuje ribozomální RNA, pro syntézu ribozomů. Kontraktilní vakuola, která zajišťuje, aby v buňce nebyla přebytečná voda, je také neodmyslitelnou částí buňky krásnooček. Neopominutelnou součástí je i stigma, oční skvrna, místo s nahromaděným množstvím karotenoidního pigmentu. Umožňuje buňkám vnímat směr a intenzitu světla, na kterou následně reaguje. Bičík, který je nápadný na buňce krásnoočka, je vchlípený v dutince nazývaná ampula. Bičík (u některých zástupců bičíky dva) je schopen vyvinout mrštný pohyb a umožnit tak krásnoočku plavání.

V další části jsem čtenáře seznámila s vybranými druhy krásnooček. Krásnoočko zelené (*Euglena viridis*) je sladkovodní, jednobuněčnou řasa, která má zelenou buňku díky chloroplastům, které jsou v ní zastoupeny. Dalším zástupcem je *Euglena gracilis* – krásnoočko štíhlé, které má na povrchu buňky pružnou pelikulu a zachovalo si chloroplasty, které vznikly sekundární endosymbiózou. Je významným potenciálním zdrojem biopaliv. Posledním vybraným zástupcem je *Euglena sanguinea* – krásnoočko krvavé, které své druhové jméno dostalo kvůli charakteristickému červenému zbarvení. Příčinou červené barvy u krásnoočka je přítomnost karotenoidního barviva astaxanthinu. U jednotlivých druhů jsem se zaměřila na jejich bližší charakteristiku a u každého zástupce jsem vybrala studii, která byla s krásnoočkem spojena. Jednalo se o morfologické variace a hustotu populace *Euglena viridis* v městských odvodňovacích systémech, dále studii, spojenou

s aplikací bioproduktů z *Euglena gracilis* či studii, zaměřenou na pozorování rychlých změn barvy u *Euglena sanguinea* a další.

Poslední části bakalářské práci jsem věnovala výskytu krásnooček na území České republiky. Opět jsem vybrala zástupce, kteří se na území Česka vyskytují a byli zde spatřeni nebo dokonce i podrobněji popsáni. Prvním je rod *Trachelomonas* a zástupce *Trachelomonas caudata*, který je typický pevnou schránkou, lorikou, která slouží jako hlavní rozeznávací znak u tohoto rodu. Výskyt tohoto druhu rodu *Trachelomonas* situujeme do oblasti Rakovnícka v České republice. Dalším rodem je rod *Phacus* a zástupce *Phacus moraviensis*, který vzhledem své buňky připomíná list. Setkáme se s ním jak ve sladkých tak slaných vodách, slouží totiž i jako potrava mnoha korýšům. Posledním popsáním zástupcem vyskytujícím se v České republice je *Euglena longa*. Jedná se o zástupce, který má bezbarvé plastidy, tzv. apikoplastidy. *Euglena longa* ztratilo schopnost fotosyntézy, ale ponechalo si zvláštnost a to zachování genu, který kóduje enzym RuBisCo. Díky tomuto enzymu mohou fotosyntetické organizmy vázat oxid uhličitý do organických látek – jeho role v metabolismu nefotosyntetického krásnoočka *Euglena longa* je však v současnosti neznámá.

Seznam použitých informačních zdrojů

- Alastair G B Simpson, A. J. R. (2004). The real “kingdoms” of eukaryotes. *Current Biology : CB*, 14(17), 693–696.
- Almeida, C., & Amaral, M. D. (2020). A central role of the endoplasmic reticulum in the cell emerges from its functional contact sites with multiple organelles. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 77, 4729–4745. <https://doi.org/10.1007/s00018-020-03523-w>
- Archibald, J. M. (2012). The Evolution of Algae by Secondary and Tertiary Endosymbiosis. *Advances in Botanical Research*, 64, 87–118. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-391499-6.00003-7>
- Badrick, A. (2020). *Mitochondria - Structure - Function* -. TeachMePhysiology. <https://teachmephysiology.com/histology/cell-structures/mitochondria/>
- Bailey, R. (2018, January 26). *What Are Euglena?* Science, Tech, Math . <https://www.thoughtco.com/about-euglena-cells-4099133>
- Baluška, F., & Lyons, S. (2021). Archaeal Origins of Eukaryotic Cell and Nucleus. *Biosystems*, 203, 104375. <https://doi.org/10.1016/J.BIOSYSTEMS.2021.104375>
- Bártová, E. (2014). *Biologie a genetika pro bakaláře*. Eukarya (Eukaryota) – Živočišná Buňka, Protozoa. https://cit.vfu.cz/opvk2014/?title=teorie-eukarya_zivocisna_bunka_a_protozoa&lang=cz
- Borowitzka, M. A. (2018). Chapter 3 - Biology of Microalgae. In I. A. Levine & J. Fleurence (Eds.), *Microalgae in Health and Disease Prevention* (pp. 23–72). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811405-6.00003-7>
- Burki, F., Roger, A. J., Brown, M. W., & Simpson, A. G. B. (2019). The New Tree of Eukaryotes. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(1), 43–55. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2019.08.008>
- Cavalier-Smith, T. (1981). Eukaryote kingdoms: Seven or nine? *Biosystems*, 14(3), 461–481. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0303-2647\(81\)90050-2](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0303-2647(81)90050-2)
- Cooper, A. J. (2020). peroxisome. In The Editors of Encyclopaedia Britannica (Ed.), *Britannica*. <https://www.britannica.com/science/peroxisome>

- Doležal, P. (2010). Mitochondriální evoluce: Jak dostat protein přes membránu. *Vesmír* 89/617: , 617–619. <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2010/cislo-10/mitochondrialni-evoluce.html>
- Earnest-Pravel, D. (2017, June 21). *What is the Difference Between Plants, Fungi & Animals?* Sciencing. <https://sciencing.com/what-is-the-difference-between-plants-fungi-animals-12307278.html>
- Ebenezer, T. E., Zoltner, M., Burrell, A., Nenarokova, A., Novák Vanclová, A. M. G., Prasad, B., Soukal, P., Santana-Molina, C., O'Neill, E., Nankissoor, N. N., Vadakedath, N., Daiker, V., Obado, S., Silva-Pereira, S., Jackson, A. P., Devos, D. P., Lukeš, J., Lebert, M., Vaughan, S., ... Field, M. C. (2019). Transcriptome, proteome and draft genome of *Euglena gracilis*. *BMC Biology* 2019 17:1, 17(1), 1–23. <https://doi.org/10.1186/S12915-019-0626-8>
- Frey, T. G., & Mannella, C. A. (2000). The internal structure of mitochondria. *Trends in Biochemical Sciences*, 25(7), 319–324. [https://doi.org/10.1016/S0968-0004\(00\)01609-1](https://doi.org/10.1016/S0968-0004(00)01609-1)
- Füssy, Z., Záhonová, K., Tomčala, A., Krajčovič, J., Yurchenko, V., Oborník, M., & Eliáš Marek. (2020). The Cryptic Plastid of *Euglena longa* Defines a New Type of Nonphotosynthetic Plastid Organelle. *MSphere*, 5(5). <https://doi.org/https://doi.org/10.1128/mSphere.00675-20>
- Gissibl, A., Sun, A., Care, A., Nevalainen, H., & Sunna, A. (2019). Bioproducts From *Euglena gracilis*: Synthesis and Applications. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 7, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2019.00108>
- Häder, D.-P., Iseki, M., Häder, D.-P., & Iseki, M. (2017). Photomovement in *Euglena*. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 979, 207–235. https://doi.org/10.1007/978-3-319-54910-1_11
- He, D., Fiz-Palacios, O., Fu, C.-J., Fehling, J., Tsai, C.-C., & Baldauf, S. L. (2014). An Alternative Root for the Eukaryote Tree of Life. *Current Biology*, 24(4), 465–470. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.036>

- Higuera-Ciapara, I., Félix-Valenzuela, L., & Goycoolea, F. M. (2006). Astaxanthin: A Review of its Chemistry and Applications. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 46(2), 185–196. <https://doi.org/10.1080/10408690590957188>
- Hudák, J. (2010). Chloroplasty – zelené organely. *Živa*, 3, 107–109. <https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/chloroplasty-zelene-organely.pdf>
- Janse van Vuuren, S., & Levanets, A. (2021). Mass developments of *Euglena sanguinea* Ehrenberg in South Africa. *African Journal of Aquatic Science*, 46(1), 110–122. <https://doi.org/10.2989/16085914.2020.1799743>
- Javaux, E. J. (2007). The Early Eukaryotic Fossil Record. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 607, 1–19. https://doi.org/10.1007/978-0-387-74021-8_1
- Johnson, L., & Jahn, T. (1939). The Cause of the Red-Green Color Change in *Euglena Rubra*. *Proceedings of the Iowa Academy of Science*, 45(1), 309–310. <https://www.jstor.org/stable/30151636>
- Juráň, J. (2017). The checklist of photosynthetic euglenoids (order Euglenales) of the Czech Republic: Ecology, taxonomy, distribution. *Phytotaxa*, 317(1), 1–16. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.317.1.1>
- Juráň Josef. (2012). *Pilotní studie k problematice výskytu Euglenophyta v České republice [Diplomová práce, Jihočeská univerzita]*. https://theses.cz/id/i7cgu4/juran_dp_2012.pdf
- Karnkowska, A., Vacek, V., Zubáčová, Z., Treitli, S. C., Petrželková, R., Eme, L., Novák, L., Žárský, V., Barlow, L. D., Herman, E. K., Soukal, P., Hroudová, M., Doležal, P., Stairs, C. W., Roger, A. J., Eliáš, M., Dacks, J. B., Vlček, Č., & Hampl, V. (2016). A eukaryote without a mitochondrial organelle. *Current Biology*, 26(10), 1274–1284. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2016.03.053/ATTACHMENT/0503A670-7AD3-45EE-A093-79626F1318D2/MMC7.XLSX>
- Kim, I. J., & Shin, W. (2014). Molecular Phylogeny and Cryptic Diversity of the Genus *Phacus* (Phacaceae, Euglenophyceae) and the Descriptions of Seven New Species. *Journal of Phycology*, 50(5), 948–959.

- Kim, J.-T., & Boo, S.-M. (2001). Morphological Variation and Density of *Euglena viridis* (Euglenophyceae) Related to Environmental Factors in the Urban Drainages. *Korean Journal of Ecology and Environment*, 34(3), 185–191.
- Kings, A. J., Raj, R. E., Miriam, L. R. M., & Visvanathan, M. A. (2017). Cultivation, extraction and optimization of biodiesel production from potential microalgae *Euglena sanguinea* using eco-friendly natural catalyst. *Energy Conversion and Management*, 141, 224–235. <https://doi.org/10.1016/J.ENCONMAN.2016.08.018>
- Kiyota, M., Numayama, N., & Goto, K. (2006). Circadian rhythms of the l-ascorbic acid level in *Euglena* and spinach. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 84(3), 197–203. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2006.03.004>
- Kubásek, J. (2019, September). Rubisco stále nejhojnější bílkovinou. *Vesmír* 98, 490–491. <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2019/cislo-9/rubisco-stale-nejhojnejsi-bilkovinou.html>
- Kutík, J. (2019, September 2). Plastidy - Specifické orgány rostlinných buněk. *Vesmír* 98/518, 126–129. <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2019/cislo-9/plastidy.html>
- Laza-Martínez, A., Fernández-Marín, B., & García-Plazaola, J. I. (2019). Rapid colour changes in *Euglena sanguinea* (Euglenophyceae) caused by internal lipid globule migration. *European Journal of Phycology*, 54(1), 91–101. <https://doi.org/10.1080/09670262.2018.1513571>
- Macháček, T., Mikešová, K., Turjanicová, L., & Hamp, V. (2016). Proměny vyšší systematiky eukaryot a její odraz ve středoškolské biologii. *Živa*, 1, 27–30. <https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/promeny-vyssi-systematiky-eukaryot-a-jeji-odraz-ve.pdf>
- Mahapatra, D. M., Chanakya, H. N., & Ramachandra, T. v. (2013). *Euglena* sp. as a suitable source of lipids for potential use as biofuel and sustainable wastewater treatment. *Journal of Applied Phycology*, 25(3), 855–865. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-9979-5>

- Monfils, A. K., Triemer, R. E., & Bellairs, E. F. (2011). Characterization of paramylon morphological diversity in photosynthetic euglenoids (Euglenales, Euglenophyta). *Phycologia* 50/2, 50(2), 156–169. <https://doi.org/https://doi.org/10.2216/09-112.1>
- Müller-Wille, S. (2022). Carolus Linnaeus. In *Britannica*. <https://www.britannica.com/biography/Carolus-Linnaeus>
- Novák, L., & Vanclová Novák, A. (2018). Kdo ztrácí, nalézá! Život bez semiautonorních organel. *ŽIVA – Rozhled v Oboru Veškeré Přírody* 1, 1–3.
- Oborník, M. (2009). Endosymbióza jako akcelerátor evoluce. *Živa* 9/2009 , 50–52. <https://ziva.avcr.cz/2009-2/endosymbioza-jako-akcelerator-evoluce.html>
- Pedersen, T., & Dutfield, S. (2020). *What are the differences between prokaryotic and eukaryotic cells?* LiveScience. <https://www.livescience.com/65922-prokaryotic-vs-eukaryotic-cells.html>
- Pouličková, A., Lelková, E., & Kočárková, A. (2004). Krásnoočka (Euglenophyta) aluviálních tůní v Poodří a Litovelském Pomoraví a jejich sezónní výskyt. *Časopis Slezkého Zemského Muzea, Série A - Vědy Přírodní*, 53, 121–130.
- Rogers, K. (2021). Golgi apparatus. *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/Golgi-apparatus>
- Rosowski, J. R. (2003). 10 - PHOTOSYNTHETIC EUGLENOIDS. In J. D. WEHR & R. G. SHEATH (Eds.), *Freshwater Algae of North America* (pp. 383–422). Academic Press. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-012741550-5/50011-8>
- Shigeoka, S., Onishi, T., Nakano, Y., & Kitaoka, S. (1987). Change of l-Ascorbic Acid Content in Synchronized Cultures of *Euglena gracilis*. *Microbiology*, 133(2), 221–226. <https://doi.org/https://doi.org/10.1099/00221287-133-2-221>
- Shin, W., Boo, S. M., & Triemer, R. E. (2001). Ultrastructure of the basal body complex and putative vestigial feeding apparatus in *Phacus pleuronectes* (euglenophyceae). *Journal of Phycology*, 37(5), 913–921. <https://doi.org/10.1046/J.1529-8817.2001.01041.X>
- Shin, W., & Triemer, R. E. (2004). PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE GENUS EUGLENA (EUGLENOPHYCEAE) WITH PARTICULAR REFERENCE TO THE

- TYPE SPECIES EUGLENA VIRIDIS1. *Journal of Phycology*, 40(4), 759–771.
<https://doi.org/10.1111/J.1529-8817.2004.03142.X>
- Šípek, A. (2010). *Eukaryotní buňka*. Genetika-Biologie. <http://www.genetika-biologie.cz/eukaryotni-bunka>
- Storchová, R. (1999). Mitochondrie, či hydrogenozomy? *Vesmír*, 78(116), 115–117.
<https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/1999/cislo-2/mitochondrie-ci-hydrogenozomy.html>
- Strassert, J. F. H., Jamy, M., Mylnikov, A. P., Tikhonenkov, D. v., & Burki, F. (2019). New Phylogenomic Analysis of the Enigmatic Phylum Telonemia Further Resolves the Eukaryote Tree of Life. *Molecular Biology and Evolution*, 36(4), 757–765.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1093/molbev/msz012>
- The Editors of Encyclopaedia Britannica. (1998a). Euglena. In *Britannica*.
<https://www.britannica.com/science/Euglena>
- The Editors of Encyclopaedia Britannica. (1998b). contractile vacuole. In *Britannica*.
<https://www.britannica.com/science/contractile-vacuole>. Accessed 9 April 2022
- The Editors of Encyclopaedia Britannica. (1998c). eyespot. In *Britannica*.
<https://www.britannica.com/science/eyespot-biology>
- Tikhonenkov, D. v., Jamy, M., Borodina, A. S., Belyaev, A. O., Zagumyonnyi, D. G., Prokina, K. I., Mylnikov, A. P., Burki, F., & Karpov, S. A. (2022). On the origin of TSAR: morphology, diversity and phylogeny of Telonemia. *Open Biology*, 12(3), 210325. <https://doi.org/10.1098/rsob.210325>
- Vanclová, A. (2014). *Membránový proteom plastidu euglenidů [Diplomová práce, Univerzita Karlova]*. <http://hdl.handle.net/20.500.11956/68019>
- Vellai, T., & Vida, G. (1999). The origin of eukaryotes: the difference between prokaryotic and eukaryotic cells. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1428), 1571–1577.

- Vrtiška, O. (2016). Dějiny buněčných elektráren. *Vesmír* 95/354, 355–357.
<https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2016/cislo-6/dejiny-bunecných-elektřaren.html>
- WHO. (2009). *Global prevalence of vitamin A deficiency in populations at risk 1995–2005*.
https://apps.who.int/iris/bitstream/handle/10665/44110/9789241598019_eng.pdf;jsessionid=E8DF1420BC85B2630A11F3514D2D851B?sequence=1
- Wolowski, K., Poniewozik, M., & Juráň, J. (2016). Morphological variability of loricae in trachelomonas caudata complex (euglenophyta). *Cryptogamie, Algologie*, 37(2), 97–108. <https://doi.org/10.7872/crya/v37.iss2.2016.97>
- Záhonová, K., Füßy, Z., Birčák, E., Novák Vanclová, A. M. G., Klimeš, V., Vesteg, M., Krajčovič, J., Oborník, M., & Eliáš, M. (2018). Peculiar features of the plastids of the colourless alga *Euglena longa* and photosynthetic euglenophytes unveiled by transcriptome analyses. *Scientific Reports*, 8(1), 17012. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35389-1>
- Zimorski, V., Ku, C., Martin, W. F., & Gould, S. B. (2014). Endosymbiotic theory for organelle origins. *Current Opinion in Microbiology*, 22, 38–48. <https://doi.org/10.1016/J.MIB.2014.09.008>
- Zoltán, F., Kristína, Z., Aleš, T., Juraj, K., Vyacheslav, Y., Miroslav, O., Marek, E., & Yonghua, L.-B. (2022). The Cryptic Plastid of *Euglena longa* Defines a New Type of Nonphotosynthetic Plastid Organelle. *MSphere*, 5(5), e00675-20. <https://doi.org/10.1128/mSphere.00675-20>

Seznam obrázků

Obrázek 1 Whittakerovo rozdělení eukaryotických organismů do čtyř říší dle způsobu výživy. Obrázek převzat ze studijních textů pro střední školy Macháček et al., 2016.....	12
Obrázek 2 Systém šesti říší Cavaliera-Smithe. Kresba Tereza Bryxová, 2022.....	12
Obrázek 3 Šest superskupin. Obrázek převzat ze studie Simpsona a Rogera 2004	13
Obrázek 4 Koncept superskupin. Obrázek převzat ze studijního textu Macháček et al., 2016	13
Obrázek 5 Rozdělení organismů na pět významných skupin. Obrázek převzat z práce Macháček et al., 2016	14
Obrázek 6 Rozdělení eukaryot v roce 2014. Obrázek převzat ze článku Baldaufa et al., 2014	15
Obrázek 7 Nový systém eukaryot. Obrázek převzat ze studie Burki et al., 2019.	18
Obrázek 8 Euglena sp., stavba buňky. Kresba Markéta Krautová.	19
Obrázek 9 Stavba buňky krásnoočka. Obrázek převzat z Encyclopedia Britannica,2020 ..	20
Obrázek 10 Krásnoočko pozorované pod mikroskopem. Autor obrázku Ralf Wagner, 2009	24
Obrázek 11 Euglena sanguinea – krásnoočko krvavé. Obrázek převzat z Alchetron - Free Social Encyclopedia for the World, 2021	30
Obrázek 12 Euglena sanguinea – barevná změna v závislosti na vnějších podmínkách. Obrázek převzat ze studie Martínez et al., 2019.....	32
Obrázek 13 Euglena sanguinea v místě poblíž Louis Trichardt. Obrázek převzat ze studie Janse van Vuuren & Levanets 2021	34
Obrázek 14 Euglena sanguinea v Krugerově národním parku. Obrázek převzat ze studie Janse van Vuuren & Levanets 2021	34
Obrázek 16 Trachelomonas caudata, převzato z Protist Information Server, 1995–2018 .	36
Obrázek 15 Vzhled loriky. Převzato ze studie autorů Wolowski et al., 2016.....	36
Obrázek 17 Phacus moraviensis. Převzato ze stránky Discover Life Mobile, 2011	38
Obrázek 18 Phacus moraviensis. Převzato ze stránky Discover Life Mobile, 2011	38
Obrázek 19 Euglena longa, Foto: Marin & Melkonian, 2003	39
Obrázek 20 Euglena longa, Foto: Marin & Melkonian, 2003	39

