

Univerzita Karlova
Pedagogická fakulta
Katedra biologie a environmentálních studií

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Myxomycety a ceratiomyxomycety Česka
Myxomycetes and Ceratiomyxomycetes of Czechia

Anežka Cermanová

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

Studijní program: Specializace v pedagogice

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

Odevzdáním této bakalářské práce na téma *Myxomycety a ceratiomyxomycety Česka* potvrzuji, že jsem ji vypracovala pod vedením vedoucího práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále potvrzuji, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne 19. 4. 2022

Anežka Cermanová

Mám za milou povinnost srdečně poděkovat vedoucí práce Mgr. Dagmar Říhové, Ph.D. za cenné rady a připomínky při mé cestě kouzelným světem hlenek. Dále si dovoluji poděkovat RNDr. Aleně Kubátové, CSc. za laskavé propůjčení literatury a RNDr. Jiřímu Kubáskovi, Ph.D. za poskytnutí fotografií.

Abstrakt

Pojem plazmodiální hlenky zahrnuje skupinu améboidních organismů tříd Myxomycetes a Ceratiomyxomycetes. Česká republika jako stát s mírným klimatem tvoří vhodné podmínky pro jejich vysokou diverzitu. Poslední systematický přehled myxomycet a ceratiomyxomycet uváděných pro ČR byl zpracován Radmilou Dvořákovou (1999). Současná klasifikace však s příchodem fylogenetických poznatků prošla četnými změnami. Z tohoto důvodu byla provedena revize systematického přehledu. Na základě kvalitativní rešerše dostupných publikací byly v práci také popsány současné poznatky o morfologii, životním cyklu a ekologii plazmodiálních hlenek a vývoj jejich klasifikace.

Klíčová slova

pravé hlenky

plazmodiální hlenky

klasifikace

Abstract

The term plasmodial slime moulds includes a group of amoeboid organisms from the classes Myxomycetes and Ceratiomyxomycetes. The Czech Republic, as a country with a temperate climate, creates suitable conditions for their high diversity. The last systematic review of Myxomycetes and Ceratiomyxomycetes listed for the Czech Republic was compiled by Radmila Dvořáková (1999). However, the current classification has undergone numerous changes with the advent of phylogenetic knowledge. Therefore, a revision of the systematic review was performed. Based on a qualitative research of available publications, current knowledge about the morphology, life cycle and ecology of plasmodial slime moulds and the development of their classification were also described.

Keywords

true slime moulds

plasmodial slime moulds

classification

Obsah

Úvod	8
1 Stádia životního cyklu myxomycet	10
1.1 Spora	11
1.1.1 Morfologie spor	11
1.1.2 Rozšiřování spor	12
1.1.3 Klíčení spor	13
1.2 Améboflagelát.....	14
1.2.1 Myxaméba	14
1.2.2 Myxoflagelát.....	15
1.2.3 Heterothalismus, neheterothalismus a fúze améboflagelátů.....	16
1.2.4 Mikrocysta	18
1.3 Plazmodium	19
1.3.1 Výživa, růst, koalescence a regenerace plazmodia.....	21
1.3.2 Pohyb plazmodia	23
1.3.3 Typy plazmodií.....	25
1.3.4 Sklerocium.....	27
1.3.5 Kultivace plazmodia	27
1.4 Sporokarp.....	30
1.4.1 Typy a morfologie sporokarpů	30
1.4.2 Fruktifikace a sporulace.....	37
2 Životní cyklus myxomycet	40
3 Ekologie a rozšíření myxomycet	42
3.1 Sběr myxomycet a metoda vlhkých komůrek.....	42
3.2 Mikrohabitaty.....	43
3.2.1 Rozkládající se dřevo (lignikolní myxomycety)	46
3.2.2 Borka živých dřevin (kortikolní myxomycety)	47
3.2.3 Listový opad (folikolní myxomycety).....	48
3.2.4 Plodnice hub a stélky lišejníků a mechorostů.....	49
3.2.5 Vzdušné mikrohabitaty, rostlinná vegetace	49
3.2.6 Trus (fimikolní myxomycety)	50
3.2.7 Sněhová pokrývka (nivikolní myxomycety)	50

3.3	Vztahy myxomycet s jinými organismy	51
4	Ceratiomyxomycety	53
4.1	Sporofor	53
4.2	Životní cyklus	54
4.3	Ekologie a rozšíření	55
5	Tradiční a současný význam pojmu hlenky a jejich klasifikace	56
5.1	Buněčné (nepravé) hlenky	56
5.2	Plazmodiální (pravé) hlenky	57
5.2.1	Postavení Myxomycetes v rámci Amoebozoa.....	58
5.2.2	Postavení Ceratiomyxomycetes v rámci Amoebozoa	60
6	Revize systematického přehledu plazmodiálních hlenek uvedených na území ČR....	63
6.1	Názvosloví plazmodiálních hlenek	63
6.2	Metodologie	63
7	Výsledky a diskuze.....	66
8	Závěr.....	68
9	Seznam použitých informačních zdrojů	69
10	Přílohy	i
10.1	Systematický přehled plazmodiálních hlenek (třídy Myxomycetes a Ceratiomyxomycetes) uváděných pro ČR.....	i

Úvod

Následující text pojednává převážně o myxomycetech (Myxomycetes), též nazývaných jako plazmodiální, nebuněčné, vlastní nebo pravé hlenky. Dále jsou zmíněny ceratiomyxomycety (Ceratiomyxomycetes), též plazmodiální hlenky, které se od myxomycet mimo jiné liší exogenním vznikem spor. Tyto jednobuněčné eukaryotické organismy popsané zásluhou mykologů byly dříve za houbám (Opisthokonta: Fungi) příbuzné organismy považovány. Postavení myxomycet ve stromu života bylo až donedávna značně kontroverzní a měnilo se podle toho, která fáze jejich životního cyklu byla upřednostněna. Dnes na základě molekulárních důkazů řadíme myxomycety do skupiny Amebozoa.

Jedná se o kosmopolitní organismy, se kterými se setkáme na různých stanovištích po celém světě. Myxomycety vyvinuly řadu biologických strategií přežití, díky čemuž osídlují i místa s extrémními podmínkami, jako vysokohorské oblasti či pouště. S největší druhovou rozmanitostí se však setkáme v mírném pásu tedy i na území České republiky. Většina z nás se s nimi tak již pravděpodobně nevědomky setkala a možná je mylně považovala za houby. V naší přírodě není těžké na pravé hlenky narazit, pokud víme, jak vypadají a jaké podmínky jsou pro ně ideální. Řadu z nich jsme schopni pozorovat pouhým okem, u jiných je nezbytnou výbavou botanická lupa. Právě možnost spatřit tyto organismy pouhým okem je mezi protisty zcela unikátní.

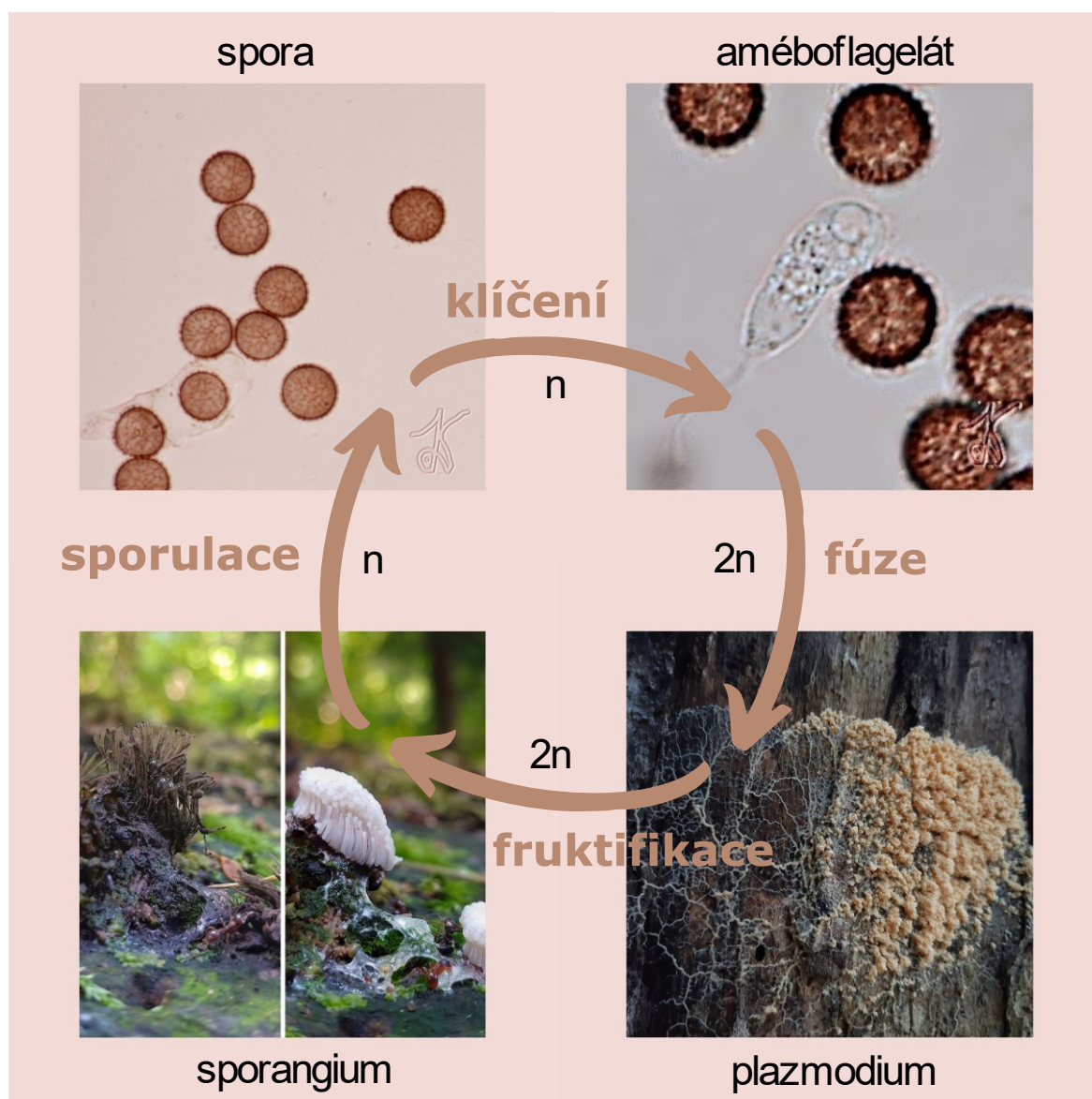
Nejpozoruhodnějším stádiem jejich životního cyklu je plazmodium. Některá plazmodia (např. druh *Physarum polycephalum*) je možné s trochou znalostí vypěstovat i za domácích podmínek. Díky tomu mohou hlenky najít využití i ve výuce. Na plazmodiu lze demonstrovat například améboidní pohyb směřovaný za potravou nebo protoplazmické proudění.

Plazmodiálním hlenkám je u nás věnováno jen málo pozornosti a stále zůstávají na okraji zájmu některých mykologů. Jen malá část území ČR proto byla doposud prozkoumána.

Tato práce si klade za cíl zmapovat současné poznatky o morfologii, životním cyklu, ekologii a klasifikaci plazmodiálních hlenek na základě dosavadních publikací. Jejím dalším cílem je revidovat systematický seznam hlenek uváděných pro ČR vytvořený v rámci diplomové práce Radmily Dvořákové (1999).

1 Stádia životního cyklu myxomycet

Rozlišujeme dvě základní životní stádia plazmodiálních hlenek (dále jen „hlenek“). Jsou to haploidní (n) jednojaderná myxaméba či myxoflagelát (viz kapitola 1.2, s. 14) a diploidní ($2n$) mnohojaderné plazmodium (viz kapitola 1.3, s. 19), které za příznivých podmínek tvoří plodničky (viz kapitola 1.4, s. 30) produkující haploidní (n) spory (Clark & Haskins, 2016). Tyto dvě fáze, haploidní a diploidní, se během života hlenek střídají (viz Obr. 1).



Obrázek 1. Generalizované schéma životního cyklu myxomycet. Foto: spora a améboflagelát Jiří Kubásek, foto: plazmodium a sporangium autor.

1.1 Spora

Spory nebo též výtrusy jsou mikroskopické (4–22 μm) haploidní jednojaderné útvary nejčastěji kulovitého tvaru. Vznikají v plodničce procesem redukčního dělení (meiózy). Spory se zde vyskytují samostatně či ve shlucích. V období své zralosti se z plodničky uvolňují procesem zvaným sporulace. Toto dormantní (klidové) stádium slouží k rozmnožování, rozšiřování hlenek na nová stanoviště a také k přežívání nepříznivých podmínek (Keller et al., 2021).

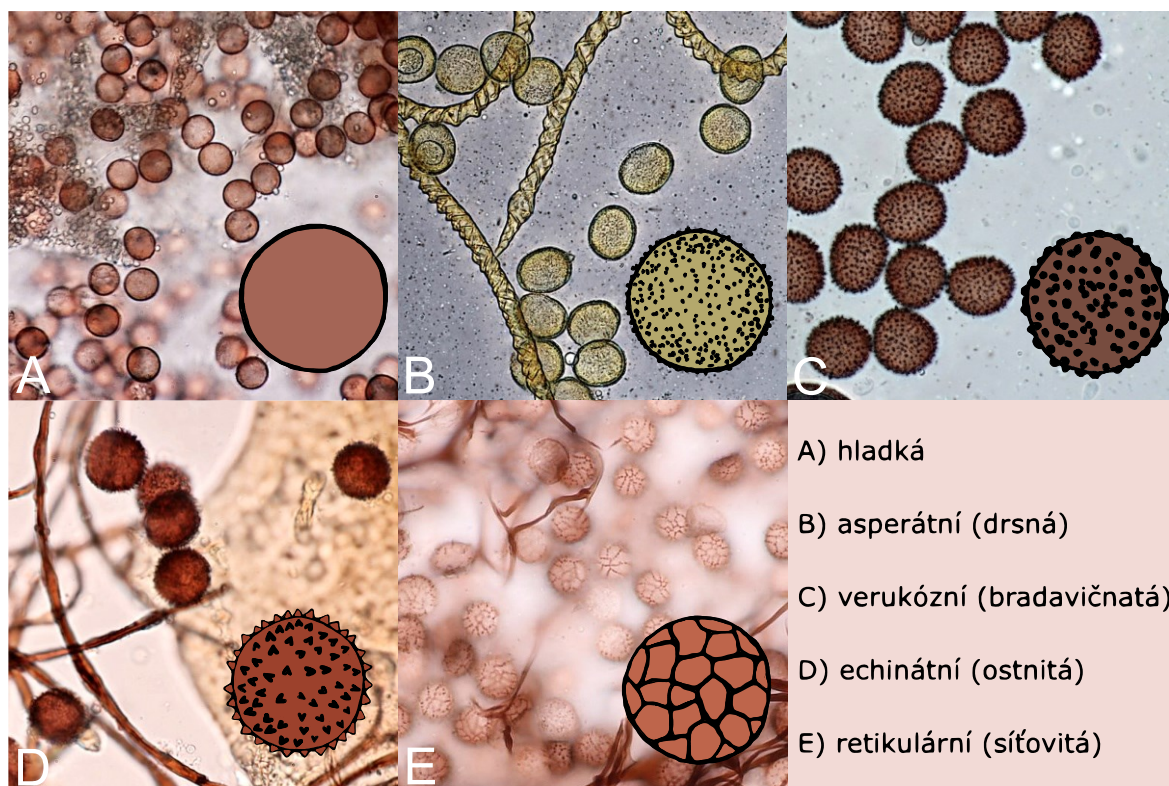
1.1.1 Morfologie spor

Spory jednotlivých druhů myxomycet se liší svou velikostí, tvarem, barvou a povrchovou skulpturací. Tato skutečnost je velmi zásadní pro jejich bližší determinaci (Stephenson & Stempen, 1994). Převážně potom povrchová skulptura spor je jednou z nejdůležitějších indicií pro diferenciaci druhů (Fiore-Donno et al., 2011). Stěna spor má u řady zástupců dvouvrstvou strukturu a její hlavní složkou jsou aminopolysacharidy. Součástí vnější vrstvy je také melanin a jiné pigmenty (Clark & Haskins, 2014). McCormick et al. (1970) na základě provedené chromatografie určil sacharid stěny spor druhu *Physarum polycephalum* jako galaktosoamin.

Povrchová skulptura spor (viz Obr. 2, A–E) je velmi rozmanitá, od téměř hladké (A), přes více či méně drsnou (B), bradavičnatou (C), ostnitou (D), až po síťovitou (E); (Stephenson & Stempen, 1994). Hoppe a Schwippert (2014) dělí spory dle povrchové skulptury do tří hlavních skupin: hladké, síťovité a ostnité. Poslední dva typy skulptury způsobují na základě výpočtu povrchové energie nesmáčivost těchto spor. Vysoká hydrofobnost umožňuje, aby se spory i z vlhkých povrchů dostaly do vzduchu a mohly se následně snáze rozšiřovat (Schnittler et al., 2017).

Také škála barev spor je pestrá, od zcela hyalinní po téměř černou (Stephenson & Stempen, 1994). Pigmentová vrstva tvoří důležitou ochranu před UV zářením (Clark & Haskins, 2016). Na základě barvy výtrusného prachu za zralosti na přirozeném světle lze myxomycety dělit na tmavovýtrusé (např. řád Stemonitales) a

světlovýtrusé (např. řád Trichiales). Toto rozdělení koreluje se dvěma hlavními klady určenými fylogenezí DNA (Clark & Haskins, 2016; Fiore-Donno et al., 2010).



Obrázek 2. *Skulpturace spor.* Filamentární struktury na obrázcích jsou vlákna tvořící podpůrnou síť spor tzv. kapilicium. Foto Jiří Kubásek, schéma autor.

1.1.2 Rozšiřování spor

Rozšiřování spor je zprostředkováno převážně činností větru, a to i na poměrně velké vzdálenosti. Roli zde hraje zejména jejich velikost. Spory menších velikostí by měly dosahovat větších vzdáleností. Také skulpturace a její vliv na nesmáčivost spor zmíněná výše je pro schopnost rozšiřování zásadní (Schnittler et al., 2017).

Plodničky mnoha hlenek jsou stopkaté. Stopka spolu s dalšími strukturami nese apikálně umístěné centrum tvorby spor tzv. sporothéku (Clark & Haskins, 2014; Keller et al., 2021). Vyzdvižení sporothéky pomocí stopky nad vodní film substrátu napomáhá vysušení spor, a tím i jejich snazšímu rozptýlu (Schnittler et al., 2017).

Vektory náhodného přenosu spor mohou být také různí bezobratlí živočichové pohybující se v bezprostřední blízkosti sporulujících myxomycet. Tyto organismy poté spory přenáší na povrchu svého těla či v útrokách, jelikož někteří živočichové využívají hlenek coby zdroje potravy (viz kapitola 3.3, s. 51); (Clark & Haskins, 2016; Keller & Snell, 2002).

1.1.3 Klíčení spor

Spora vyklíčí za uvolnění jednoho až čtyř améboflagelátů. Mnohočetná uvolnění jsou způsobena mitotickým dělením původního jediného jádra (Clark & Haskins, 2013). K uvolnění améboflageláta skrze stěnu může docházet třemi způsoby: 1) přes pór, 2) prolomením stěny spory, nebo 3) jejím rozpuštěním. Klíčení spory probíhá nejčastěji prvními dvěma způsoby, které jsou si navzájem relativně podobné. V obou těchto typech klíčení nejprve dochází k zeslabení stěny spory v určitém místě, pravděpodobně vlivem tlaku protoplazmy. V prvním případě se následně vytvoří mikroskopický otvor, kterým se vynoří améboflagelát. V druhém případě v místě oslabení stěny dochází ke klínovému rozštěpení a opět uvolnění améboflageláta (Clark & Haskins, 2016; Everhart & Keller, 2008). Způsob klíčení spor je pro daný druh stálý (Wang et al., 2017).

Gilbert (1929) uvádí tři hlavní příčiny ovlivňující klíčivost spor: 1) stáří spor, 2) stupeň zrání spory, 3) individuální rozdíly napříč druhy. Spory mají určitou životaschopnost, která s postupem času klesá. Po uplynutí této doby spory již nejsou schopny vyklíčit (Clark & Haskins, 2016). Doba mezi sporulací a počátkem klíčení se u různých druhů liší. Většina spor klíčí ihned, jiné jako například druh *Lycogala epidendrum* musí projít různě dlouhým obdobím zrání (Clark & Haskins, 2016; Gilbert, 1929).

Pro klíčení spor jsou též zásadní optimální vnější podmínky. Těmito podmínkami myslíme převážně přítomnost vody, bez které spora není schopna vyklíčit (Clark & Haskins, 2016). Dále určitou teplotu. Smart (1937) zkoumal vliv teploty u řady zástupců a uvádí, že optimální teplota pro klíčení byla v rozmezí od 22 °C do 30 °C. Teplotní rozsah, ve kterém testované hlenky ještě klíčily, byl 2–36 °C. Jak již bylo

řečeno v úvodu, hlenky jsou schopny přežívat ve velmi suchých pouštních oblastech a existuje i řada tzv. nivikolních hlenek (viz kapitola 3.2.7, s. 50) klíčících v chladných vyšších polohách.

Dalším důležitým environmentálním parametrem je pH prostředí, jelikož příliš kyselé nebo bazické prostředí u většiny druhů proces klíčení zcela inhibuje. Maximální rychlost klíčení u většiny zkoumaných spor byla okolo neutrální hodnoty pH = 7 (Clark & Haskins, 2016).

Také dostatek živin a světlo může hrát roli. Přidání některých živin získaných z rozkládajícího se dřeva či humusu při kultivaci myxomycet zvyšuje klíčivost jejich spor (Shi & Li, 2003 cit. Wang et al., 2017). Víme, že ke vzniku plodniček dochází většinou v noci nebo v časných ranních hodinách (Keller et al., 2021), avšak o vlivu světla na klíčivost spor není doposud příliš informací.

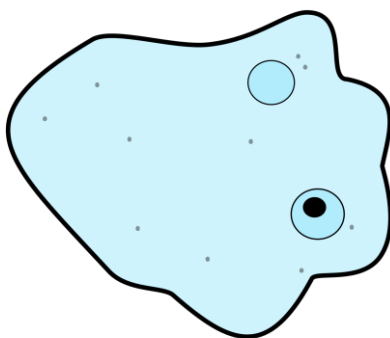
1.2 Améboflagelát

Améboflagelát, jak souhrnně označujeme vzájemně interkonvertibilní (přeměnitelná) stadia myxaméby a myxoflageláta (Stephenson & Stempen, 1994), je vegetativním stádiem myxomycet. Améboflageláti jsou schopni přijímat potravu a u heterothalických myxomycet (viz kapitola 1.2.3, s. 16) zároveň plní funkci gamety (pohlavní buňky) v procesu jejich splývání tzv. syngamie (Clark & Haskins, 2010).

1.2.1 Myxaméba

Myxaméby (viz Obr. 3) jsou mikroskopické jednojaderné většinou haploidní amébovité buňky s lobožními (laločnatými) pseudopodiemi (=panožky). Tyto buněčné výběžky jsou na molekulární úrovni utvářeny prostřednictvím kontraktilního aktin-myosinového systému a také tokem protoplazmy (Clark & Haskins, 2016). Jedná se o dočasné struktury sloužící k typickému měňavkovitému pohybu. Tento pohyb je založen na kontinuální extenzi a retrakci panožek (Matsumoto et al., 2008). Další funkcí pseudopodií je pohlcování potravy, nejčastěji v podobě bakterií či kvasinek (Clark & Haskins, 2016; Keller et al., 2021).

Myxaméby nemají buněčnou stěnu a obsahují běžné eukaryotické organely, jako jádro s jaderným obalem, mitochondrie s tubulárními kristami, kontraktilní vakuolu, potravní vakuoly a další membránové útvary (Clark & Haskins, 2016). Oproti myxoflagelátům jsou myxaméby nezbytné k dokončení životního cyklu myxomycet pro jejich schopnost se mitoticky dělit. Mitózou mateřské buňky myxaméby (n) v buňky dceřinné (n) se tvoří velké klonální populace geneticky identických buněk (Clark & Haskins, 2010, 2016).



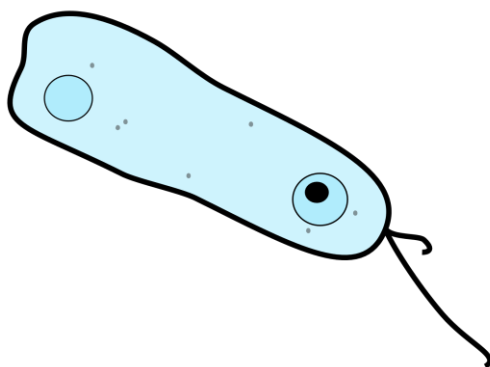
Obrázek 3. *Myxaméba*. Schéma autor.

1.2.2 Myxoflagelát

Myxaméby se vyskytují spíše v sušším prostředí. V případě vlhčích podmínek se mohou reverzibilně transformovat (zpětně přeměnit) v myxoflageláty (viz Obr. 4). Pro existenci tohoto stádia je volná voda nezbytná. Myxoflagelát je mikroskopický jednobuněčný bičíkatý (flagellum = bičík) a ve zralosti protáhlý. Buňka myxoflageláta se pohybuje pomocí dvou nejčastěji heterokontních (různě dlouhých) bičíků ukotvených v předním konci buňky. K pohybu ve vodě slouží převážně delší bičík (Aldrich, 1968; Keller et al., 2021). Pohyb těla je charakteristicky rotační, podobný pohybu vývrtky (Keller et al., 2008). Jádro myxoflageláta se nachází též na předním konci pod bází bičíků (Gilbert, 1927). Tvar této části buňky je udržován kuželovitým uspořádáním mikrotubulů. Kontraktilní vakuola se vyskytuje na opačném améboidním pólu buňky. Právě těmito zadními konci (zde se nenachází bičíky) dochází k fúzi mezi myxoflageláty (Keller et al.,

2008). Bičíkaté stádium stejně jako to améboidní přijímá potravu pomocí pseudopodií (Aldrich, 1968; Clark & Haskins, 2016).

Myxoflageláti se na rozdíl od jiných bičíkatých organismů (např. krásnoočka) mitoticky nedělí. Mohou se však transformovat v myxamébové stadium, a jak již víme, myxaméby jsou schopné svoji buňku dělit. Při této transformaci dochází k resorpci bičíků myxoflageláta a vzniklá myxaméba již bičíky postrádá (Everhart & Keller, 2008). Vzájemná interkonvertibilita obou stádií zvyšuje schopnost myxomycet přežít za nepříznivých podmínek prostředí. Přispívá tomu zejména vlastnost myxoflagelátů vyživovat se i v podmínkách, ve kterých myxaméby nejsou schopny ani dělení ani výživy (Keller et al., 2021).



Obrázek 4. *Myxoflagelát*. Schéma autor.

1.2.3 Heterothalismus, neheterothalismus a fúze améboflagelátů

Pořadí jednotlivých fází reprodukčního cyklu myxomycet (viz Obr. 1) je víceméně konzistentní, zatímco jaderný cyklus může být variabilní. Vzhledem k tomu rozlišujeme myxomycety heterothalické a neheterothalické (Clark & Haskins, 2013).

Pro myxomycety je typický především heterothalismus (Keller et al., 2021). Jedná se o sexuální rozmnožovací systém s párovacími typy (viz níže); (Clark & Haskins, 2010). Nejprve syngamií heterothalických haploidních (n) améboflagelátů vzniká diploidní ($2n$) zygota (Clark & Haskins, 2013). Zygota následně prochází mnohonásobným dělením jádra, avšak bez cytokineze (dělení buňky). V životě

myxomycet se objevuje další stádium tzv. plazmodium, které je diploidní a koenocytární neboli mnohoaderné (Clark & Haskins, 2011; Everhart & Keller, 2008). Říkáme, že životní cyklus heterothalických myxomycet je haplodiploidní.

Syngamie mezi améboflageláty a následná produkce diploidního plazmodia je regulována heterothalickým párovacím systémem s jedním genovým lokusem¹ (u *P. polycephalum* dvěma), který je multialelický² (viz Clark & Haskins, 2010). Aby mohlo dojít k sexuální syngamii musí oba améboflageláti nést různou alelu tohoto systému (Clark & Haskins, 2013; Collins, 1963). Jednosporové izoláty heterothalických myxomycet proto nikdy nebudou tvořit zygotu a produkovat plazmodia. Heterothalismus má velký význam v zabránění inbrední deprese či hromadění nežádoucích alel (Keller et al., 2021).

U neheterothalických myxomycet k tomuto typu párování nedochází (Clark & Haskins, 2010). Neheterothaličtí améboflageláti jsou potom buď homothaliční (sexuální; fúze nastává mezi jakýmkoli dvěma améboflageláty) nebo apogamičtí též apomiktičtí (asexuální; nedochází k žádné sexuální fúzi). V cyklu apogamických myxomycet na rozdíl od homothalických nedochází ke změně ploidie (Clark & Haskins, 2010, 2011, 2013).

Homothalismus by tedy znamenal fúzi jakýchkoli dvou haploidních gamet za produkce diploidního plazmodia, a to i identických pocházejících z jedné spory (Keller et al., 2021). Ke splnutí améboflagelátů u homothalických myxomycet za změny ploidie v diploidní dojít může, avšak plazmodium se nevyvíjí (Bailey et al., 1990; Clark & Haskins, 2010). Jádra se buď oddělí, nebo degenerují (Clark & Haskins, 2013). Máme za to, že homothalismus jako takový neexistuje (Keller et al., 2021) a většina neheterothalických izolátů je apogamických (Clark & Haskins, 2013).

Hlavní příčinou neheterothalismu je automixie (neplést s apomixií). Tzv. automiktický model neheterothalismu definuje Clark & Haskins (2013)

¹ konkrétní místo na chromozomu, kde se gen nebo více genů vyskytuje

² podmíněný více geny

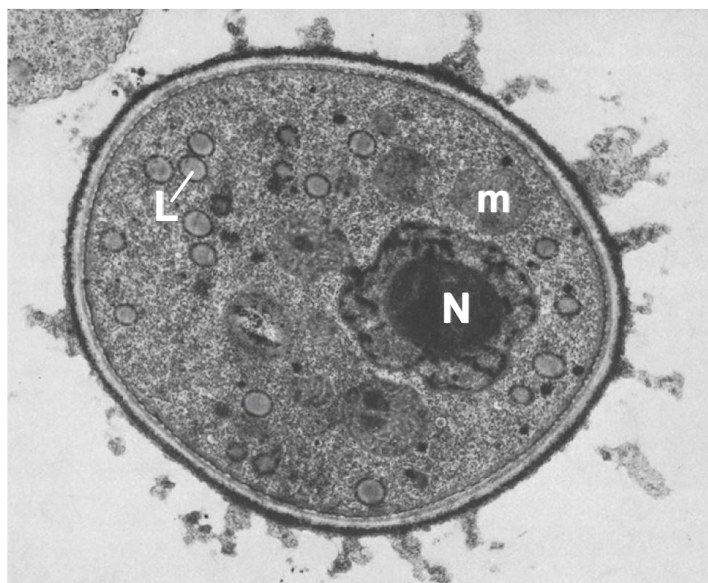
pro myxomycety následujícím způsobem. Ve spoře buď neproběhne druhé meiotického dělení, a proto dochází k produkci dvou $2n$ jader. Jedno z nich degeneruje a vzniklá spora je již pouze jednojaderná. Nebo meióza II proběhne za splynutí sesterských projader a produkce $2n$ jádra. U neheterothalických myxomycet na rozdíl od heterothalických nedochází k tvorbě haploidních gamet. Některé neheterothalické kultury se mohou navrátit zpět k heterothalismu (Clark & Haskins, 2013).

Chování vegetativního stádia améboflageláta coby gamety vyžaduje jeho kompetenci. To znamená, že populace améboflagelátů musí dosáhnout určité minimální hustoty (Clark & Haskins, 2010). V rámci syngamie těchto gamet dochází ke dvěma procesům: 1) splynutí páru myxaméb nebo myxflagelátů tzv. plasmogamií, 2) následné splynutí haploidních jader v diploidní jádro tzv. karyogamií (Clark & Haskins, 2013).

1.2.4 Mikrocysta

Výdobytkem myxomycet sloužícím pro přežití nepříznivých podmínek, jakými jsou nedostatek živin, sucho nebo naopak přílišná vlhko, je schopnost encystace améboflagelátů v klidové stádium tzv. mikrocysty (viz Obr. 5); (Keller et al., 2008). Jedná se o mikroskopické tenkostěnné struktury s kondenzovanou cytoplazmou bez potravních a kontraktilních vakuol (Clark & Haskins, 2016; Keller et al., 2021).

Při obnovení optimálních podmínek může proběhnout excystace mikrocysty následujícím způsobem. Působením aktinových fibril dochází k prasknutí stěny a protoplast prostupuje prostřednictvím póru ven z mikrocysty (Raub & Aldrich, 1981).

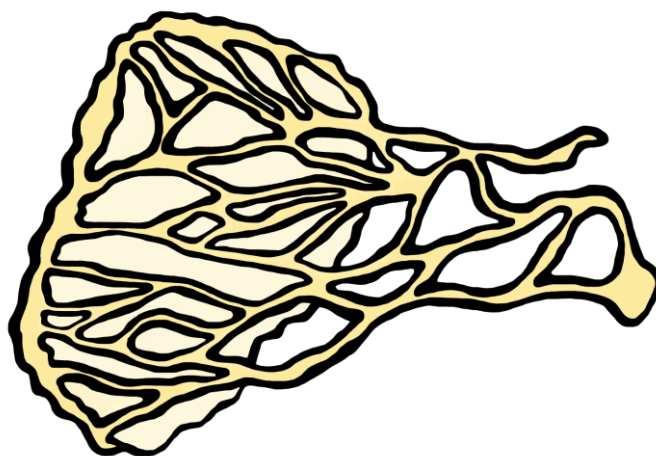


Obrázek 5. *Mikrocysta* druhu *Didymium iridis*. Mitochondrie (**m**) obklopují jádro (**N**). V cytoplasmě jsou viditelná četná lipidová tělíska (**L**) obklopená ribozomy. Převzato z Raub & Aldrich (1981, s. 386).

1.3 Plazmodium

Zajisté nejzajímavějším stádiem životního cyklu myxomycet, dle kterého získaly označení jako plazmodiální hlenky, je plazmodium (viz Obr. 6). Tato acelulární a amorfní protoplazmatická hmota je obklopena pouze cytoplazmatickou membránou a někdy slizovou pochvou. Protoplasma obsahuje organely jako jádra, mitochondrie či kontraktilní a potravinové vakuoly (Clark & Haskins, 2015; Keller et al., 2021).

Plazmodium je tvořeno sítí vzájemně propojených žil obklopených slizovou pochvou. Pochva při pohybu plazmodia ulpívá na substrátu a tvoří tzv. slizovou stopu (Clark & Haskins, 2015). Pod vrstvou hyalinní pochvy se nachází cytoplazmatická membrána uzavírající protoplazmu, která se skládá z vnější gelovité ektoplazmy a vnitřní tekutější endoplazmy (Keller et al., 2021). Právě odlišnou viskozitou protoplazmy jsou žíly diferenciovány (Komnick et al., 1973).



Obrázek 6. Charakteristická síťovitá struktura plazmodia *Physarum polycephalum*.
Obrázek autor.

Jak již bylo řečeno, vznik plazmodia u heterothalických myxomycet probíhá následujícím způsobem. Syngamií heterothalických améboflagelátů vzniká diploidní zygota (Clark & Haskins, 2013), ta následně prochází mnohonásobným dělením jádra bez cytokineze. Výsledné plazmodium je diploidní a koenocytární (Clark & Haskins, 2011; Everhart & Keller, 2008).

U neheterothalických apogamických myxomycet vlivem částečné blokace meiózy (automixis) nevznikají v plodničce haploidní spory. Z tohoto důvodu je výsledná spora diploidní (nebo i polyploidní). Jádro takové spory obsahuje více sad chromozomů nesoucích dvě různé alely párovacího typu. Po vyklíčení může docházet ke tvorbě diploidního (polyploidního) plazmodia bez nutnosti fúze s jinou gametou. Proto u neheterothalických myxomycet mohou vznikat zygoty a následně plazmodia z jednosporových izolátů (Keller et al., 2021).

Zajímavostí je, že mitotická dělení jader plazmodia probíhají téměř synchronně. To znamená, že se všechna jádra v tutéž dobu nachází ve stejné fázi mitózy (Keller & Everhart, 2010). Kauffman & Wille (1975) uvádí, že plazmodium druhu *P. polycephalum* obsahuje i 10^7 – 10^9 jader, která jsou v téměř synchronní mitóze. Mitóza jader navíc probíhá intranukleárně, jedná se o tzv. uzavřenou mitózu. Plazmodium neobsahuje žádné centrioly, karyolema zůstává neporušena

a segregace chromozomů probíhá prostřednictvím mikrotubulů dělicího vřeténka v jádře (Clark & Haskins, 2015; Keller et al., 2021).

Tvorba plazmodia je závislá na podmínkách prostředí, které jsou napříč druhy specifické. Jedná se o přítomnost volné vody v substrátu. Dále optimální teplotu, ta se například u druhu *Fuligo septica* pohybuje v rozmezí 7–30 °C. Avšak u řady myxomycet je rozptýl teplot nižší. Hlenky nivikolní jsou schopny produkovat plazmodium i při teplotách kolem nuly. Dalším klíčovým faktorem je pH prostředí, jehož optimální hodnota se u některých zkoumaných druhů pohybuje v rozmezí od 5 do 6,2 (Clark & Haskins, 2015).

Plazmodia se napříč zástupci liší svou barevností. Některá jsou hyalinní či bílá a jiná obsahují pigmenty situované v pigmentových granulích, díky kterým mohou nabývat různých barevností. Nejčastěji se jedná o odstíny žluté (viz Obr. 8), oranžové, dále mohou být plazmodia i červená, růžová, namodralá, nazelenalá či dokonce černá. Barva plazmodia se v rámci jednoho druhu mění v závislosti na podmínkách prostředí (změna pH) či přijímané potravě a stáří (Keller et al., 2021; Stephenson & Stempen, 1994). Z tohoto důvodu není možná spolehlivá determinace druhu pouze na základě barvy plazmodia (Keller et al., 2021).

Některá plazmodia jsou makroskopická a mají i několik cm v průměru. S trochou štěstí je proto můžeme pozorovat v terénu. Jiná plazmodia jsou naopak mikroskopická a menší než pouhý milimetr (Clark & Haskins, 2015).

1.3.1 Výživa, růst, koalescence a regenerace plazmodia

Životní cyklus myxomycet zahrnuje dvě vegetativní stádia, améboflageláta a plazmodium. Plazmodiální stádium fagocyticky přijímá potravu v podobě bakterií, kvasinek, spor hub a také včetně myxaméb (kanibalismus), což umožňuje jeho růst. Na zpracování částic potravy se podílí množství potravních vakuol (Keller et al., 2008, 2021). Aby byl zajištěn dostatečný přísun potravy, preferuje většina plazmodií prostředí s vysokou koncentrací mikroorganismů. Jedná se o substráty jako tlející dřevo či vlhký opad (viz kapitola 3.2, s. 44); (Stephenson & Landolt,

1996). Pro pěstování většiny plazmodií v laboratorních podmínkách je nutná přítomnost živých mikroorganismů. Jen málo druhů je možné pěstovat axenicky čili bez živé potravy. Většina druhů však nebyla vypěstována ani v xenických kulturách (Clark & Haskins, 2015).

Plazmodium může zvětšit svůj objem také prostřednictvím tzv. koalescence, fúze s jiným plazmodiem (Clark & Haskins, 2011). Koalescence probíhá díky nepřítomnosti buněčné stěny (Clark & Haskins, 2015). Proto aby nedocházelo k fúzi mezi geneticky nepříbuznými plazmodii a bylo zajištěno zachování jejich genetické individuality, je tento proces řízen genetickým systémem popsaným níže (Clark & Haskins, 2012).

Ke splynutí různých plazmodií stejného druhu může dojít pouze tehdy, jsou-li obě identická pro celý systém genetické nekompatibility. Tento systém je tříúrovňový, polygenní³ a obsahuje dominantní a recesivní alely. Obě plazmodia musí být fenotypově totožná pro všech přibližně 16 různých lokusů. Množství lokusů zvyšuje možnosti výskytu různých fenotypů (minimálně 65 536). Tato rozrůzněnost má za následek, že koalescence mezi plazmodii stejného druhu často neprobíhá (Clark & Haskins, 2011; Clark & Haskins, 2015). Fúze může probíhat i mezi částmi vlastního plazmodia, poněvadž jsou geneticky identická (Clark & Haskins, 2012).

Pokud dojde ke kontaktu dvou kompatibilních plazmodií, začnou na sebe vyvíjet tlak a v místě styku dochází k úbytku slizové pochvy až na plazmatickou membránu. Následně se tvoří společné žíly (Clark & Haskins, 2012). Závěrečnou fází koalescence je vznik jediného funkčního plazmodia (Collins & Haskins, 1972). Schopnost koalescence se vyskytuje u s faneroplazmodií a afanoplasmodií (viz typy plazmodií, kapitola 1.3.3, s. 25); (Clark & Haskins, 2015).

Při setkání dvou plazmodií a jejich kontaktu mohou nastat různé scénáře. Dle výše zmíněného buď společně dají vzniknout jednomu novému plazmodium, nebo naopak vzájemnou fúzi vůbec nepodstoupí. Dále může proběhnout koalescence plazmodií, která je však následována letální reakcí. Při pomalé letální reakci

³ obsahuje tři nebo více pozorovaných alel (variant genu)

(hodiny až dny) dochází k eliminaci jedné sady jader. Při rychlé letální reakci je po krátké chvíli fúzovaná část lyzována. Tyto reakce souvisí s neúplnou genetickou kompatibilitou plazmodií (Clark, 2012).

Plazmodia mají dobrou schopnost regenerace, mohou fragmentovat a tvořit nová plazmodia. Proto je možné část kultivovaného plazmodia (např. *P. polycephalum*) opatrně špachtlí odříznout a následně subkultivovat na agaru (Clark & Haskins, 2011; Keller et al., 2021).

1.3.2 Pohyb plazmodia

V žilách plazmodia dochází k tzv. rytmickému, reverzibilnímu, pulzujícímu nebo kyvadlovému protoplazmatickému proudění. Protoplazma se v jednu chvíli pohybuje jedním směrem, a po určité době dojde ke zpomalení toku a následnému otočení směru proudění (Keller et al., 2021). Perioda rytmického proudění v plazmodiích je cca 100 s (Matsumoto et al., 2008). S prouděním protoplazmy se setkáme u afanoplazmodia a faneroplazmodia. Zkoumáno však doposud bylo především na faneroplazmodiu modelové myxomycety *P. polycephalum* (Wang et al., 2017), pro vysokou rychlost a velký objem jeho proudící protoplazmy (Komnick et al., 1973).

Hybnou silou tohoto protoplazmatického pohybu je aktivita kontraktilního fibrilárního aktin-myosinového systému poháněná energií nukleotidů ATP (Matsumoto et al., 2008). Aktin je globulární protein schopný polymerizace za tvorby filament, které mají strukturu dvoušroubovice. Plazmodiální myosin má strukturu s hlavovou a ocasní částí, stejně jako je tomu v lidských svalech (Komnick et al., 1973). Kontrakce aktin-myosinového systému generují lokalizovaný hydraulický tlak. Endoplazma proto proudí pasivně ve směru tlakového gradientu, jedná se o tzv. hydraulický tlakový mechanismus (Clark & Haskins, 2015). Jak popisuje Komnick et al. (1973): „Kontrakce ektoplazmy na jednom konci segmentu žíly vytváří hydraulický tlak, který pohání kapalnou endoplazmu na druhý konec segmentu žíly. Kontrakce na tomto konci poté způsobí obrácení proudění“ (s. 182).

Protoplazmatické proudění má pro plazmodium dvě životně důležité funkce. První je funkce lokomoční – proudění způsobuje pohyb plazmodia. Druhá je funkce transportní. Při pohybu protoplazmy zároveň dochází k přesunu živin a jiných částic napříč plazmodiem, a tím i k jeho homogenizaci (Clark & Haskins, 2015).

Pohyb celého plazmodia nastává, pokud je migrační vzdálenost protoplazmy v jednom směru větší než v opačném. Tato asymetrie je zdrojem výsledného pohybu plazmodia (Komnick et al., 1973; Matsumoto et al., 2008). Protoplazmatické proudění má v tomto ohledu stejný účel jako v případě pohybu améboidního. Proudění endoplazmy v buňce améby mění tvar její buňky a taktéž je zdrojem lokomoce (Kamiya, 1959). Matsumoto et al. (2008) na malých (1 mm^3) fragmentech plazmodií *P. polycephalum* zkoumali améboidní pohyb. Bylo zjištěno, že tok protoplazmy v obou směrech a smršťování nebo roztahování plazmodia při kontrakci i relaxaci začínají na jeho zadním konci, a poté se šíří směrem k přednímu.

Rychlost pohybu plazmodií drobných rozměrů (100–200 μm) je velmi nízká a nedochází zde k reverzibilnímu proudění. Až při dosažení určité kritické velikosti plazmodia (200–300 μm) se rychlost toku zvyšuje a objevuje se i rytmičnost. Protoplazma v žilách proudí vysokou rychlostí až 1,35 mm/s (Matsumoto et al., 2008). Zatímco samotné plazmodium se pohybuje rychlostí okolo 6 mm/h (Collins & Haskins, 1972). Informaci o rychlosti proudu je možné určit na základě pohybu částic v protoplazmě (Matsumoto et al., 2008).

Protoplazmatické proudění plazmodia *P. polycephalum* je možné pozorovat již s menším zvětšením 20 až 40 $\times$ za použití stereomikroskopu (Keller & Everhart, 2010). Toto migrující plazmodium má typický vzhled s přední téměř souvislou hranicí protoplazmy a zadní nepravidelnou sítí širších žil (viz Obr. 6); (Komnick et al., 1973).

1.3.3 Typy plazmodií

Plazmodia mohou nabývat různých tvarů a velikostí. Obecně rozlišujeme tři morfologické formy, které jsou charakteristické pro konkrétní řády (uvedeny v závorkách). Jedná se o protoplazmodium (Echinosteliales), afanoplazmodium (Stemonitales) a faneroplazmodium (Physarales). Někdy bývá rozlišován ještě čtvrtý typ jako mezistupeň mezi druhým a třetím (Keller et al., 2008).

Protoplazmodium je mikroskopické (průměr 20–200 μm). Na rozdíl od dalších typů netvoří charakteristickou žilní síť a je pouze deskovité. Také zde nedochází k reverzibilnímu protoplazmatickému proudění. Protoplazma proudí nepravidelně a pomalu (Clark & Haskins, 2015; Everhart & Keller, 2008), protože je protoplazmodium schopno pouze malého pohybu. Z jednoho plazmodia vzniká jediné drobné sporangium (typ plodničky). Protoplazmodium nalezneme u rodů jako *Echinostelium*, *Clastoderma* či *Licea* (Keller et al., 2008, 2021). Plazmodia některých druhů rodu *Licea* mohou svým vzhledem připomínat raná stadia faneroplazmodia (viz níže) a tvořit více plodniček (Clark & Haskins, 2015).

Afanoplazmodium je makroskopické. Ke svému růstu vyžaduje přítomnost volné vody v prostředí (Everhart & Keller, 2008). Nezralé plazmodium postrádá předozadní polaritu, jeho žilky jsou tenké, hyalinní a bez zřetelně odlišené ektoplazmy a endoplazmy. Tato skutečnost umožňuje jeho pohyb v mezerách rozkládajícího se dřeva (Keller et al., 2008). Zralé afanoplazmodium tvoří síťovitou strukturu (Clark & Haskins, 2015). S tímto typem se setkáme u rodů jako *Stemonitis*, *Comatricha* a další (Keller et al., 2021). Afanoplazmodium dosahuje různých velikostí například u druhu *Stemonitis flavogenita* může mít v průměru i 15 cm (Clark & Haskins, 2015). Původně síťovitá afanoplazmodia rodu *Stemonitis* těsně před počátkem produkce plodniček tvoří bílé až žluté koraloidní stádium neboli koraloid (viz Obr. 7). Tato fáze ve vývoji plazmodia znamená konec jeho asimilace a začátek diferenciaci v pigmentované plodničky (Haskins, 1981).



Obrázek 7. Koraloidní stádium *afanoplazmodia* *Stemonitis* sp. Foto autor.

V přírodě se nejčastěji setkáme s faneroplazmodiem (viz Obr. 8), které je obvykle největší a často též výrazně barevné (Keller et al., 2021). Zralé faneroplazmodium je předozadně polarizované s vějířovitě rozšířenou přední trofickou částí a sítí značně vyvinutých zadních žil. Protoplazmické proudění je rytmické a umožňuje směrovaný pohyb (Keller et al., 2008). Toto plazmodium v protikladu k afanoplazmodiu vyžaduje spíše sušší podmínky (Keller et al., 2008). Faneroplazmodium nalezneme u řádů Physarales a většiny Liceales (Clark & Haskins, 2015).

Někdy bývá rozlišován ještě čtvrtý typ tzv. vlasatkové plazmodium (ang. *trichiaceous plasmodium*), jehož morfologie je na pomezí mezi afanoplazmodiem a faneroplazmodiem. Nalezneme jej u druhů řádu Trichiales (vlasatkovité).



Obrázek 8. Pigmentované faneroplazmodium na substrátu rozkládajícího se dřeva. Vlevo jsou viditelné bílé plodničky ceratiomyxomycety *Ceratiomyxa fruticulosa*. Foto autor.

1.3.4 Sklerocium

V popisu životního cyklu pravých hlenek jsme se již setkali se dvěma dormantními stádii, sporou a mikrocystou. Třetím a posledním je tzv. sklerocium (viz Obr. 15, L). Toto stádium se tvoří za nepříznivých podmínek (sucho, extrémní teploty, nedostatek potravy) encystací plazmodia jeho dehydratací (Keller et al., 2021). Sklerocium je sférula skládající se z buněk různé velikosti s variabilním počtem (0–14) jader (Clark & Haskins, 2015). Tyto ztvrdlé útvary mohou v podmínkách mírného podnebí přečkat zimu (Keller et al., 2021). Schopnost tvorby sklerocia je také důležitá pro druhy vyskytující se v extrémních prostředích, jako jsou pouště, chladné oblasti či borka stromů (Clark & Haskins, 2015).

1.3.5 Kultivace plazmodia

Plazmodium pravých hlenek *Physarum polycephalum* či *Badhamia vulgaris* tvoří na filtračním papíře tenká sklerocia, která lze po hydrataci znovu oživit na agaru (viz Obr. 9). V laboratorních podmínkách mohou být i po několika letech stále životaschopná (Clark & Haskins, 2015). Tato sklerocia je možné objednat

na některých specializovaných stránkách (např. Blobshop.fr). Na plazmodiu můžeme sledovat reverzibilní protoplazmatické proudění nebo směrovaný pohyb za potravou po přidání potravy (např. ovesné vločky) (Keller & Everhart, 2010). V tomto ohledu tvoří *P. polycephalum* výjimku, jelikož plazmodia většiny druhů nelze pěstovat bez zdroje živé potravy (Wang et al., 2017). Následující experiment byl inspirován tutoriálem Dr. Audrey Dussutour (n.d.), která se mimo jiné zabývá právě kultivací *P. polycephalum* známým jako „blob.“

Pomůcky pro kultivaci

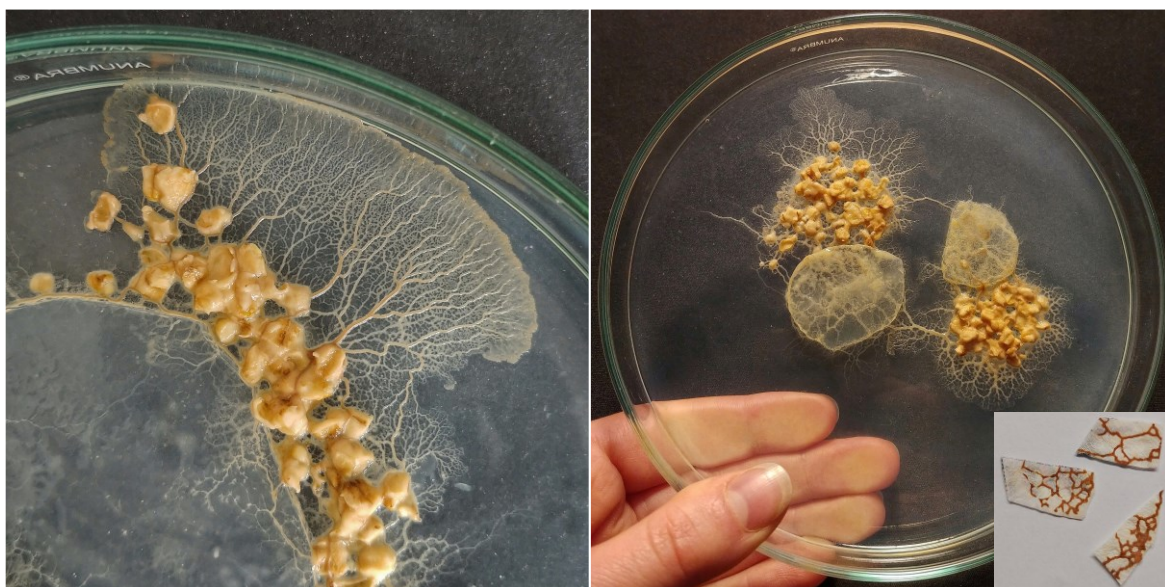
- plazmodium v dormantním stádiu čili dehydratované sklerocium na kousku filtračního papíru (pro tento pokus bylo použito sklerocium *P. polycephalum*⁴)
- Petriho miska (skleněná nebo plastová, nemusí být sterilní, nejlépe d × h: 150 × 25 mm)
- agar (postačí z obchodu s potravinami)
- ovesné vločky (nejlépe jemné)
- pinzeta
- pipeta (=kapátko)
- plastová špachtle (popřípadě jídelní nůž)

Postup kultivace

- Celé dno Petriho misky pokryjeme agarem (1 g agaru na 100 ml vody). Agar vytvoří žádoucí vlhké prostředí. Lze použít i vlhký filtrační papír.
- Na ztuhlý agar položíme sklerocium, které následně kapátkem s vodou navlhčíme.

⁴ Nutno poznamenat, že vypěstované plazmodium nemělo zářivě žlutou barvu typickou pro *P. polycephalum*. Jak již víme, barva plazmodia může být mírně proměnná a myxomycety v tomto stádiu nejsou určitelné. Proto nevyklučujeme, že se mohlo jednat o jinou myxomycetu, než bylo prodejcem uvedeno.

- Vedle sklerocia pinzetou umístíme pár ovesných vloček (nepokládáme je na sklerocium). Vločky též kapátkem navlhčíme.
- Misku uzavřeme, ale víko podložíme (např. papírovými utěrkami), aby byla vytvořena mezera k větrání.
- Misku následně ponecháme ve tmavé místnosti (plazmodium je citlivé na světlo) s pokojovou teplotou. Plazmodiální žíly se objeví již v řádu několika hodin (např. přes noc).
- Následně můžeme část plazmodia spolu s agarem špachtlí vyříznout (plazmodium necítí bolest) a vložit na nový agar spolu s několika ovesnými vločkami. Za pár hodin se žíly rozšíří do míst s potravou. Zhruba za tři dny můžeme pozorovat již poměrně hustě vyvinutou žilní síť.
- Jednou za čas je vhodné plazmodium kapátkem opatrně opláchnout a přebytečnou vodu z misky vylít.
- Nikdy nepřidáváme příliš mnoho potravy, plazmodiu stačí málo a mohlo by dojít k nežádoucímu napadení houbami.



Obrázek 9. *Plazmodium* koncentrující se v místech s potravou. Vpravo dole jsou kousky filtračního papíru s dehydratovaným sklerociem. Foto autor.

Pokud chceme plazmodium přivést zpět do dormantního stádia, vyřízneme část agaru s plazmodiem a položíme jej na navlhčený filtrační papír do Petriho misky. Následně plazmodium ponecháme na tmavém místě bez potravy a vody. Poté co se žíly z agarového ostrůvku rozšíří na papír, vyčkáme až zcela dehydratují (asi týden). Následně z papíru vystříháme ty části, kde plazmodium zaschlo a skladujeme je v zip sáčku a obálce v chladničce.

U plazmodia stárí alespoň dvou týdnů můžeme stimulovat tvorbu plodniček tak, že jej necháme vyhladovět a vytavíme ho krátkému osvitu. V našem experimentu však fruktifikace nebylo docíleno.

1.4 Sporokarp

Závěrečnou fází vývoje plazmodia může být tvorba dormantního sklerocia nebo plodničky (také sporokarp, sporofor nebo fruktifikace). Proces tvorby plodničky označujeme jako fruktifikaci a následný vznik spor jako sporulaci. Tento proces je však většinou souhrnně označován pouze jako sporulace.

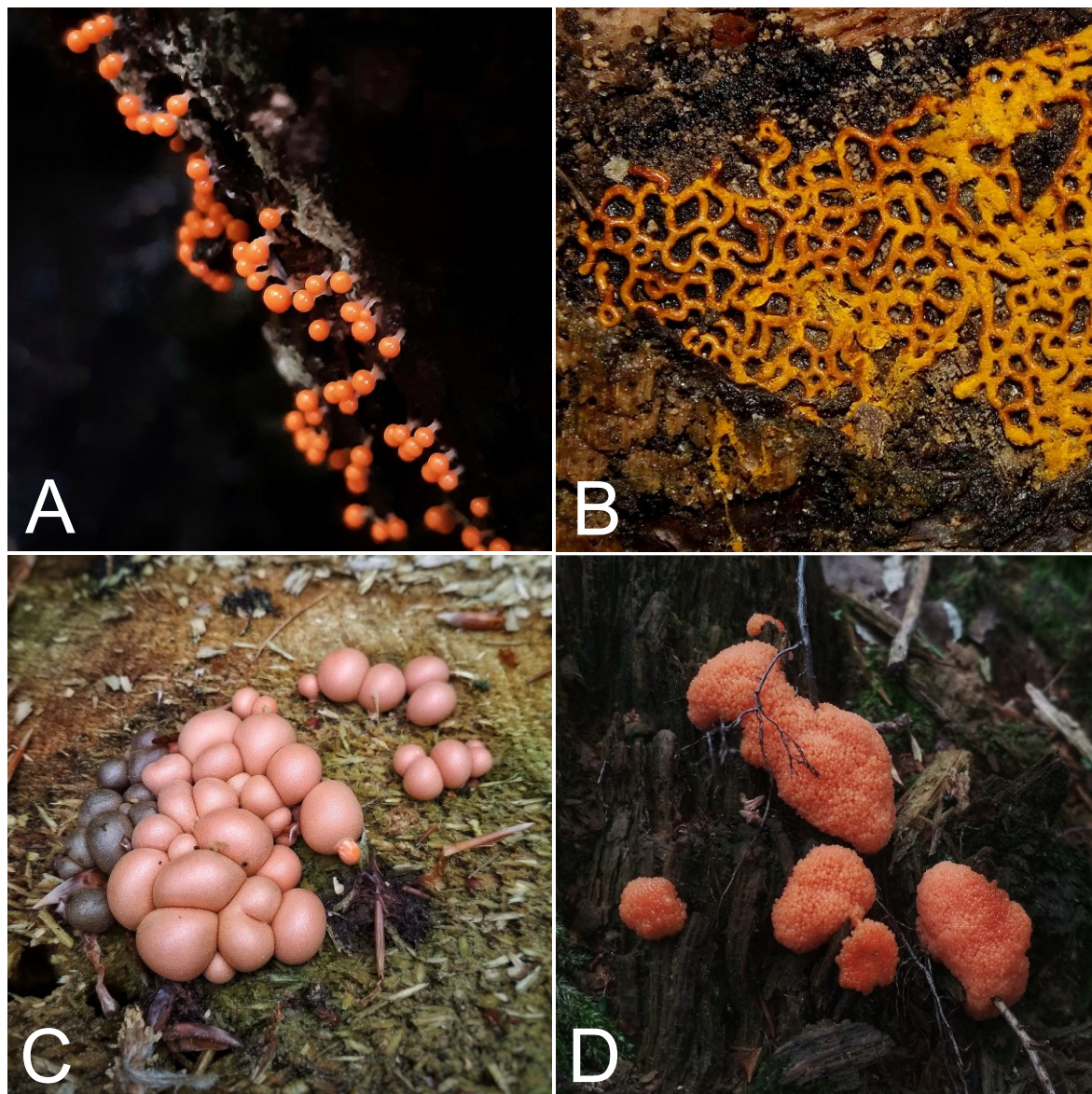
Morfologie zralých plodniček nese význam pro determinaci rodů a druhů plazmodiálních hlenek. Určení většiny druhů je možné až kombinací morfologických charakteristik vnějších a vnitřních struktur (kolumela, kapilicium a spory) plodničky (Keller et al., 2008). K tomu využíváme botanické lupy (zvětšení 20 × a víc) a mikroskopu (Keller & Everhart, 2010). Ještě donedávna byla klasifikace založena pouze na poznatcích o morfologii (viz kapitola 5.2.1, s. 58).

1.4.1 Typy a morfologie sporokarpů

Sporokarpy se napříč druhy liší svojí velikostí a tvarem. Některé jsou mikroskopické a oku neviditelné. Například plodničky některých druhů rodů *Echinostelium* a *Licea* jsou menší než 100 μm (Keller & Marshall, 2019). Jiné jako druh *Fuligo septica* tvoří makroskopické plodničky, které v přírodě nelze přehlédnout (Keller & Everhart, 2010).

Plodničky se obvykle řadí do jednoho z několika základních typů (viz Obr. 10, A–D). Jedná se o endosporické (produkují spory uvnitř sporokarpu) sporangium (A),

plazmodiokarp (B), aethalium (C) a pseudoaethalium (D). Některé druhy myxomycet jsou schopny produkovat kombinaci dvou různých typů, kdy je vždy jedna, pravděpodobně v závislosti na podmínkách, preferována (Stephenson, 2021).

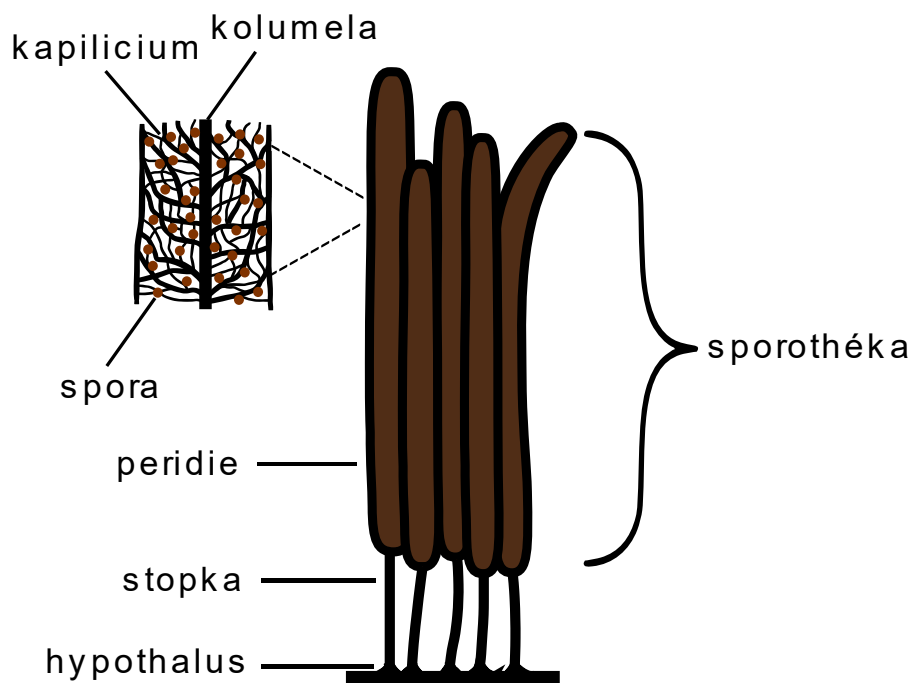


Obrázek 10. Typy sporokarpů. **(A)** sporangium (*Trichia*), **(B)** plazmodiokarp (*Hemitrichia*), **(C)** aethalium (*Lycogala*), **(D)** pseudoaethalium (*Tubifera*). Foto: (B) Jiří Kubásek, foto: (A), (C), (D) autor.

Ve čtvrté kapitole si uvedeme také exosporické plodničky (produkují spory vně sporoforu). S tímto typem fruktifikace se u třídy Myxomycetes nesetkáme, nalezneme jej u rodu *Ceratiomyxa* třídy Ceratiomyxomycetes (viz Obr. 19).

Sporangium (mn. č. sporangia) je nejběžnějším typem fruktifikace. Jeho velikost a tvar je pro daný druh poměrně uniformní (Stephenson & Stempen, 1994). Plazmodium většinou produkuje mnoho sporangií vyskytujících se ve skupinách, avšak jak již víme, protoplazmodium rodu *Echinostelium* dává vzniknout jediné stopkaté plodničce (Keller et al., 2008).

Plodnička se obvykle skládá ze dvou hlavních částí – stopky a sporothéky (viz Obr. 11). Ne všechna sporangia však stopku mají a v závislosti na její přítomnosti je můžeme dělit na stopkatá a přisedlá. Stopka sporangia spolu s hypothalem (strukturou tvořenou plazmodiem na bázi stopky a na substrátu) a kolumelou (sférickou nebo protáhlou strukturou prodlužující stopku do sporothéky) mají nosnou funkci sporothéky (Clark & Haskins, 2014).



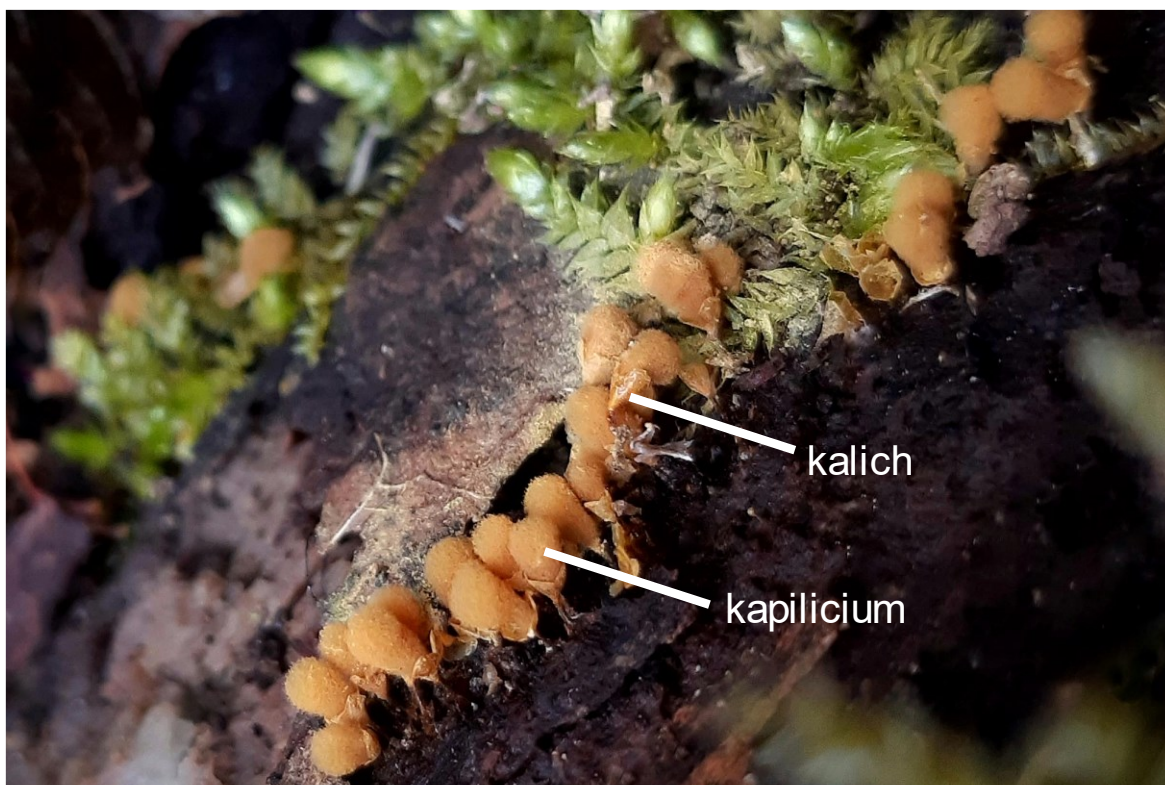
Obrázek 11. Schéma sporangií *Stemonitis* sp. Peridie tohoto rodu je evanescentní (má krátkou životnost) a ve zralosti úplně mizí. Schéma autor.

Hypothalus (viz Obr. 11) je tvořen plazmodiem na povrchu substrátu. Tato struktura ukotvuje bázi stopky na místě u stopkatých plodniček, nebo samotnou sporothéku v případě plodniček přisedlých. Také může propojovat báze více plodniček ve skupině. Hypothalus nemusí být vždy přítomen a vyskytuje se v různých modifikacích (Stephenson & Stempen, 1994).

Stejně tak stopka (viz Obr. 11) může nabývat různých délek, barev a textur. Její hlavní funkcí je vyzdvihnout sporothéku nad povrch substrátu do oblasti turbulentního proudění vzduchu. Vyzdvihnutí zajišťuje snadnější rozptýl spor v době jejich zralosti (Clark & Haskins, 2014; Stephenson & Stempen, 1994).

Posledním útvarem podpůrné části sporangia je kolumela (viz Obr. 11). Jedná se o sterilní strukturu s různou mocností navazující na stopku. Kolumela vstupuje do sporothéky, kde je umístěna centrálně. Tato struktura ve sporothéce slouží jako kostra pro připojení kapilicia (systému vláken podporujících spory). Kolumelu postrádají zástupci řádů Liceales a Trichiales (Stephenson, 2021). U některých zástupců řádu Physarales se objevuje tzv. pseudokolumela. Tento útvar je tvořený uhličitánem vápenatým, volně umístěným v centru sporothéky. Pseudokolumela je pravé kolumele pouze podobná a není žádným způsobem spojena se sporami (Keller et al., 2021).

Vedle nosných struktur tvoří nejdůležitější část sporangia centrum tvorby spor neboli sporothéka (viz Obr. 11). Ta se u plodničky na rozdíl od stopky vyskytuje vždy. Spory jsou uvnitř této struktury uzavřeny vnější acelulární vrstvou tzv. peridiem (viz Obr. 11). Peridium je jedno i vícevrstvé a může být trvalé nebo prchavé (evanescentní). Například membránové peridium většiny zástupců řádu Echinosteliales nesetrvává do zralosti sporangií (Clark & Haskins, 2014). Zbytky peridia mohou ve zralosti například u druhu *Hemitrichia calyculata* tvořit bazální miskovitou strukturu tzv. kalich (viz Obr. 12); (Stephenson & Stempen, 1994).



Obrázek 12. *Sporangia* Hemitrichia sp. Na bázi kapilicia je viditelný zbytek peridie tzv. kalich. Foto autor.

Pro řád Physarales je typická inkrustace peridia uhličitánem vápenatým (CaCO_3), který může tvořit i samostatnou vrstvu na povrchu sporothéky. Uhličitán vápenatý se vyskytuje ve formě jak amorfni (čeled' Physaraceae) tak krystalické (čeled' Didymiaceae, viz Obr. 13). Napříč druhy se setkáme s řadou variant vápenatých usazenin, ty mohou být sypké či tvořit krusty (Clark & Haskins, 2014). Vápník je nejčastějším prvkem uloženým v peridiu myxomycet. Běžně se vyskytuje u dvou výše zmíněných čeledí řádu Physarales. Dále se s ním setkáme u zástupců čeledi Cribrariaceae (řád Cribrariales) a to v podobě tzv. dictydinových granulí (podle rodu *Dictydium*, dnes *Cribraria*); (Schoknecht, 1975). Tato mikroskopická zrna se například u sporangií rodu *Cribraria* vyskytují na vnitřní nebo vnější straně peridie nebo na kalichu (Hatano et al., 1996).



Obrázek 13. *Krystalický uhličitan vápenatý tvořící vrstvu na sporothéce druhu Didymium melanospermum. Foto Jiří Kubásek.*

Vápník nemusí být přítomen pouze v podobě uhličitanu vápenatého. Bylo zjištěno, že výskyt dalších prvků může mít vliv na barevnost peridie (Aldrich, 1982). Zdá se, že barevnost sporokarpů může být v rámci druhu poměrně variabilní a podílí se na ní řada organických sloučenin (Clark & Haskins, 2014). Různorodá barevnost peridií láká řadu fotografů, převážně pak iridescentní (duhově metalická) peridia některých druhů rodu *Lamproderma*, která připomínají drahokamy (Dennison, 1945).

Spory jsou ve sporothéce stabilizovány pomocí kapilicia (viz Obr. 11, 12 a 14), sítě sterilních vláknitých struktur vycházejících z kolumely (pokud je přítomna). Tato vlákna mohou být připojena i k peridii (Keller et al., 2008). Kapilicium je u řady zástupců redukováno nebo může zcela chybět (Clark & Haskins, 2014). Vlákna mohou být jednoduchá, různě se větvit či vytvářet anastomózy, díky čemuž tvoří podpůrnou síť pro spory (Keller et al., 2021). Plná i dutá, hladká či skulpturovaná

vlákna (viz Obr. 14) se formují z materiálu vakuol. Některá kapilicia se svojí rozpínavostí (například rod *Arcyria*) nebo hygroskopií podílejí na snazším uvolňování spor ze sporothéky. Hygroskopické kapilicium zvlhnutím a vysušením mění tvar a roztahuje se (Keller et al., 2008; Stephenson & Stempen, 1994). Samostatné vláknité elatery (=mrštníky) jsou tvořeny kapiliciem rodu *Trichia*. Vlákná některých zástupců řádu Physarales mohou obsahovat uhličitán vápenatý (Clark & Haskins, 2014). Zajímavostí je kapilicium sukulentikolního (vyskytuje se na fylokladiích opuncií) druhu *Didymium subreticulosporum*, které je nahrazeno řadou krystalů uhličitanu vápenatého. Nejedná se však o kapilicium jako takové (Mosquera et al., 2000).

Dalším typem sporokarpu myxomycet je plazmodiokarp (viz Obr 10, B). Tvar této nejčastěji přisedlé plodničky je odvozen od morfologie hlavních plazmodiálních žil, ve kterých plazmodium během svého vývoje koncentruje protoplazmu in situ (Everhart & Keller, 2008; Keller et al., 2021). Vzhled plazmodiokarpu je proto protáhlý, červovitý, může být celistvý a tvořit sítě nebo produkovat řadu menších úseků (Clark & Haskins, 2014; Keller et al., 2021). Typickým příkladem je druh *Hemitrichia serpula* (serpula = hadí), českým názvem vlasenka plazivá. Oba názvy reagují na charakteristický hadovitý vzhled plazmodiokarpu. Někteří zástupci mohou z jediného plazmodia tvořit stopkatá i přisedlá sporangia i plazmodiokarpy (např. druh *Physarum compressum*); (Keller et al., 2021). Plazmodiokarpy jsou stejně jako sporangia připevněna k podkladu pomocí hypothalu a spory jsou spolu s kapiliciální sítí uzavřeny peridiem ve sporothéce (Clark & Haskins, 2014).

Aethalium (mn. č. aethalia, viz Obr. 10, C) je vždy přisedlý obecně větší typ plodničky, který tvoří kupolovité či polštářovité útvary (Clark & Haskins, 2014). Typicky se s aethaliem setkáme u rodů *Fuligo*, *Mucilago* nebo *Lycogala*. Na tuto plodničku můžeme, díky její velikosti a častému výskytu v městské krajině, narazit poměrně běžně (Keller et al., 2021). Polštářovité aethalium rodu *Brefeldia* s jediným zástupcem *Brefeldia maxima* tvoří nejrozsáhlejší (až 12 × 10 cm) fruktifikace mezi myxomycetami (Adamonytė, 2010). Aethalium je k substrátu ukotvené hypothalem. Silný obal, který kryje plodničku se sporami v tomto případě

neoznačujeme jako peridii, ale jako peridiální kůru (Clark & Haskins, 2014; Stephenson & Stempen, 1994), avšak funkce zde zůstává stejná. Kůra běžného druhu *Fuligo septica* (čeleď Physaraceae) je tvořena amorfním uhličitánem vápenatým, zatímco u druhu *Mucilago crustacea* (čeleď Didymiaceae) je CaCO_3 krystalický (Keller et al., 2021). Podpůrnou síť spor může tvořit buď kapilícium nebo pseudokapilícium, jehož prvky jsou na rozdíl od pravého kapilicia značně nepravidelné. Toto nepravé kapilícium je tvořeno vlákny, membránovými rozšířeními nebo různě perforovanými strukturami (Clark & Haskins, 2014; Stephenson & Stempen, 1994). Například v aethaliu druhu *Lycogala epidendrum* jej nacházíme v podobě nepravidelných trubic (Keller et al., 2021).

Posledním typem sporokarpu uváděného pro endosporické myxomycety je pseudoaethalium (mn. č. pseudoaethalia, viz Obr. 10, D). Jak vyplývá z názvu, tato plodnička svým vzhledem připomíná aethalium. Narozdíl od něj však není tvořena jednou celistvou strukturou, ale mnoha sporangii v těsné blízkosti, která jsou spojena v jeden sporokarp (Clark & Haskins, 2014). Jednotlivá sporangia pseudoaethalia jsou více či méně rozlišitelná. Typickým příkladem je druh *Tubifera ferruginosa* agg. (Stephenson & Stempen, 1994).

Morfologický typ fruktifikace myxomycet je tedy založen na přítomnosti nebo nepřítomnosti a odlišnosti stavby struktur popsaných výše. Jedná se o vnější struktury jako: hypothalus, stopka, peridiium a vnitřní struktury jako: kolumela, pseudokolumela, kapilícium a pseudokapilícium. Znalost morfologického popisu jednotlivých stádií životního cyklu myxomycet, a to nejen sporokarpů ale i spor, je důležitá pro determinaci jednotlivých zástupců.

1.4.2 Fruktifikace a sporulace

Proces fruktifikace a sporulace (většinou souhrnně označovaný pouze jako sporulace) zahrnuje transformaci plazmodia v jednu či více plodniček a následnou produkci spor. Tato přeměna je ireverzibilní (Keller et al., 2021). Zahájení fruktifikace plazmodia je závislé na vnějších podmínkách, které se mezi jednotlivými zástupci liší. Jedná se o kombinaci optimálního růstového stáří,

nedostatek potravy, změny vlhkosti, teploty, pH a světelných podmínek (Wang et al., 2017). Indukci tvorby plodniček hladověním lze na *P. polycephalum* demonstrovat přenesením vyvíjejícího se plazmodia na vodní agar (Keller et al., 2021). Pro řadu zástupců je hladovění důležitým spouštěčem fruktifikace, neplatí to však u všech (Wang et al., 2017). Ke tvorbě plodniček dochází většinou v noci, avšak u některých pigmentovaných plazmodií je spouštěčem fruktifikace vystavení plazmodia světlu (Keller et al., 2021; Stephenson & Stempen, 1994).

Popsány byly dva základní typy sporokarpického vývoje: subhypothalický a epihypothalický. V případě subhypothalického vývoje plodničky se plazmodium na substrátu nejprve segmentuje a koncentruje do jednotlivých primordií (zárodků plodniček). Hypothalus je produkován ze slizové pochvy plazmodia na jeho povrchu. Protoplazmatická hmota se postupně tlačí směrem vzhůru a produkuje budoucí stopku. Protoplasma poté dále pulzuje stopkou nahoru, aby vytvořila sporothéku. Centrální jádro stopky je nakonec utvořeno zrnitým zejména odpadním materiálem protoplazmy. Hypothalus tvoří bázi stopky a upevňuje ji k substrátu. Plazmodiální membrána a koncentrovaná protoplasma tvoří peridii na povrchu sporothéky. Od zbylé protoplazmy je odvozena i síť kapilicie. Se subhypothalickým typem se setkáme u zástupců vyvíjejících se z faneroplazmodia jako například řád Physarales nebo Trichiales (Clark & Haskins, 2014; Keller et al., 2021).

V případě epihypothalického vývoje plodničky se plazmodium též nejprve segmentuje a koncentruje do jednotlivých zárodků plodniček. Hypothalus je však na substrát vylučován na spodní straně primordií. Na vrcholu hypothalu se tvoří trubice z fibrilárního materiálu, budoucí stopka, která se postupně prodlužuje vnitřní sekrecí protoplazmatické hmoty. Na vrcholu stopky vzniká sporothéka. Peridium je často tenké a vzniká z plazmodiální membrány (Clark & Haskins, 2014; Keller et al., 2021). Zralá stopka je plná nebo dutá a neobsahuje zrnitý odpadní materiál (Leontyev et al., 2019). S epihypothalickým typem se setkáme u zástupců vyvíjejících se z afanoplazmodia jako například řád Stemonitales (Keller et al., 2021).

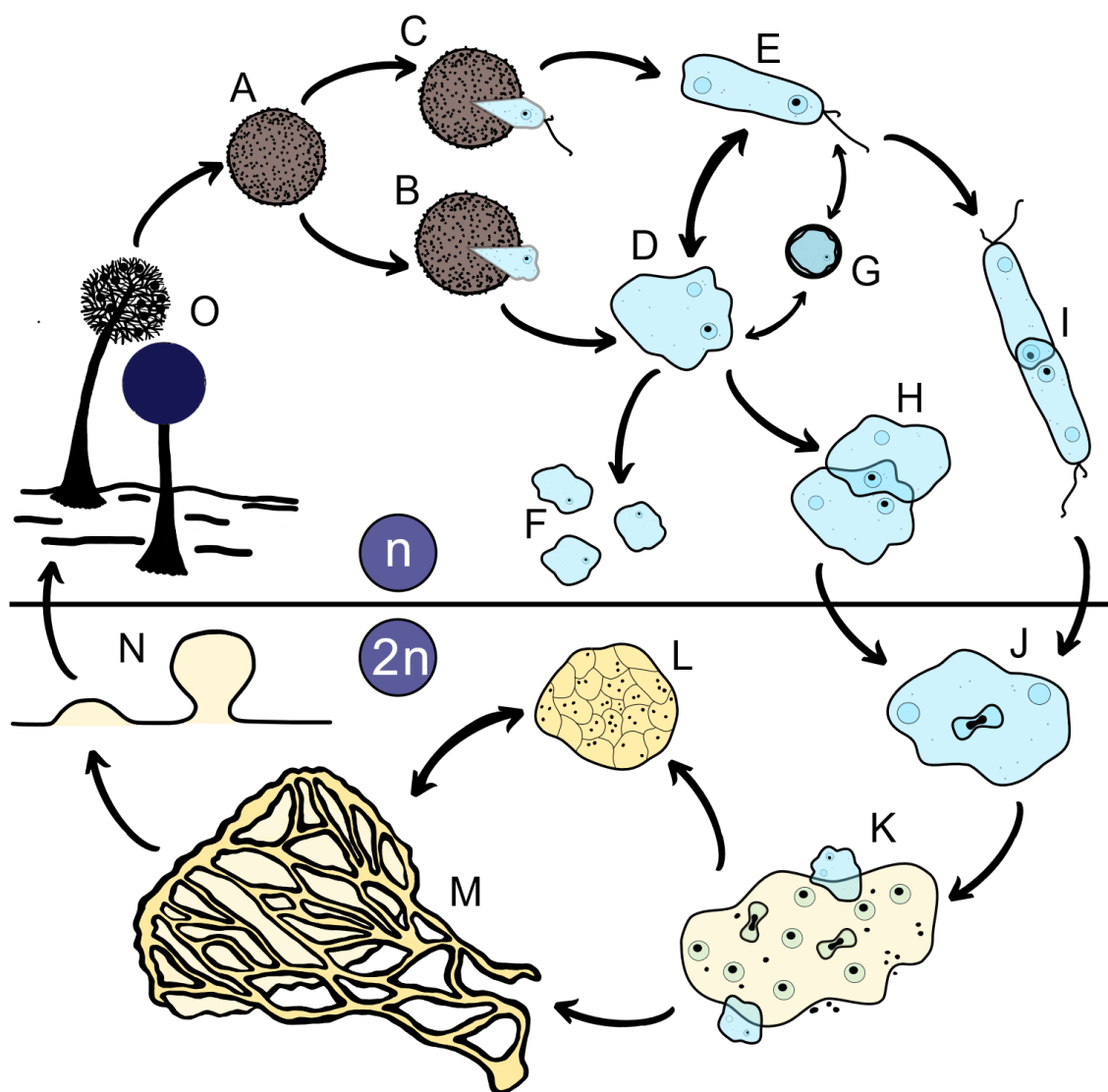
Sporokarpy řádu Echinosteliales vznikají z protoplazmodia a obsahují prvky jak subhypothalického, tak epihypothalického vývoje. Tento řád je sesterskou skupinou k výše zmíněným Physarales (subhypothalický) a Stemonitales (epihypothalický); (Clark & Haskins, 2014).

Zbylá protoplazma sporothéky se štěpí v jednojaderné části čili budoucí spory, kolem kterých se vylučuje materiál stěny (Clark & Haskins, 2014). V nezralých sporách probíhá redukční dělení, čímž dochází k obnovení haploidního stavu (Stephenson & Stempen, 1994).

2 Životní cyklus myxomycet

V životním cyklu myxomycet v návaznosti na předchozí kapitoly nacházíme tři morfologicky odlišná stádia: améboflageláta, plazmodium a sporokarp produkující spory. Dále se v cyklu v závislosti na podmínkách prostředí mohou objevit další dvě stádia, kterými jsou dormantní mikrocysta a sklerocium.

Životní cyklus (viz obr. 15, A–O) je obvykle popisován od haploidní spory (A); (Keller et al., 2021), která vyklíčí v mikroskopickou myxamébu (D) či myxoflageláta (E). Tato dvě stádia jsou v závislosti na podmínkách prostředí vzájemně interkonvertibilní a souhrnně je označujeme jako améboflageláty. Za nepříznivých podmínek může améboflagelát encystovat v silně rezistentní mikrocystu (G). V případě podmínek příznivých dochází u heterothalických myxomycet k fúzi nesesterských geneticky kompatibilních myxaméb (H) nebo myxoflagelátů (I) za vzniku diploidní zygoty (J). Zygota se následně vyvíjí v plazmodiální stádium (M). Plazmodium za nepříznivých podmínek může produkovat sklerocium (L). Nedostatek potravy a jiné změny vnějšího prostředí indukují fruktifikaci plazmodia v plodničky (O). Ve sporothékách plodniček následně dochází k redukčnímu dělení za vzniku spor. Obnovením haploidního stavu se životní cyklus myxomycet uzavírá.



Obrázek 15. Heterothalický životní cyklus. **(A)** spora, **(B)** a **(C)** klíčení spor, **(D)** myxaméba, **(E)** myxoflagelát, **(F)** mitotické dělení, **(G)** mikrocysta, **(H)** a **(I)** fúze gamet, **(J)** karyogamie (zygota), **(K)** mladé plazmodium pohlující částice potravy včetně myxaméb, **(L)** sklerocium, **(M)** zralé plazmodium, **(N)** fruktifikace sporangií, **(O)** sporulace (zralá sporangia). Schéma autor.

3 Ekologie a rozšíření myxomycet

Hlenky v rámci svého života interagují jak s prostředím, tak s dalšími organismy (bezobratlí živočichové či houby). V souvislosti s prostředím nás zajímá ekologická nika čili konkrétní fyzikální a chemické podmínky, které umožňují výskyt jednotlivým druhům myxomycet. V předešlých kapitolách jsme zjistili, že například pro klíčení spor nebo tvorbu plodniček jsou potřeba různé podmínky, které se navíc napříč druhy mohou i diametrálně lišit. Myxomycétám byla do života dána řada výhod (tři dormantní stádia, přítomnost pohlavního i nepohlavního reprodukčního cyklu), které umožňují jejich výskyt v rozmanitých environmentálních podmínkách.

3.1 Sběr myxomycet a metoda vlhkých komůrek

Vzhledem k malé velikosti je většina myxomycet, až na druhy s nápadnými makroskopickými plodničkami nebo plazmodii, běžně přehlížena. Z tohoto důvodu není výzkum druhové bohatosti konkrétních lokalit a ekologie hlenek zdaleka tak jednoduchý, jako u jiných skupin organismů (cévnaté rostliny nebo makroskopické houby). Identifikace myxomycet na úrovni druhu je možná pouze na základě plodniček. Pro měření abundance se též používají počty záznamů plodniček, jelikož vegetativní stádia améboflageláta nebo plazmodia vykazují pouze zanedbatelné taxonomické znaky. Sporokarpy jsou získávány sběrem exemplářů v terénu nebo s využitím vlhkých komorových kultur (viz níže); (Novozhilov et al., 2017).

Pouze malé procento myxomycet bylo kultivováno na agarové kultuře od spory ke spoře. I tak může být tato klasická metoda účinná k detekci drobných myxomycet. Jako velice nápomocná se ukázala technika vlhkých komor, a to zejména k určení druhů, které kvůli jejich velikosti není prakticky možné při sběru v terénu detekovat. Technika tedy cílí na velmi drobné a často i efemerní (mající krátký životní cyklus) myxomycety (Novozhilov et al., 2017). Tato poměrně jednoduchá a zároveň účinná technika zahrnuje pouze Petriho misku (lépe plastovou) nebo jinou nádobu s poklopem (např. plastovou misku na potraviny).

Do Petriho misky je na dno položen kruh filtračního papíru (lze použít i kousky papírové kuchyňské utěrky). Poté je vložen suchý organický materiál nasbíraný v terénu tak, aby ho nebylo v misce příliš a jednotlivé objekty se nedotýkaly. Použity mohou být například větvičky a borka živých stromů, úlomky tlejícího dřeva, listový opad, zvětralý trus býložravých savců atd. (obvykle 1–10 g suchého substrátu do Petriho misky (d × h: 100 × 15 mm). Následně je dno včetně vzorků pokryto vodou. Popsaná miska je uzavřena a ponechána v místnosti s pokojovou teplotou a rozptýleným světlem. Případná přebytečná voda, která nebyla pohlcena podkladovým materiálem je druhý den vylita.

Kultura by se měla následně pravidelně pozorovat po dobu minimálně čtrnácti dnů, ale je možné ji udržovat i několik měsíců. Pro kontrolu přítomnosti plodniček je použito mikroskopu (někdy stačí i lupa, min. 10 ×). Kontrola je v nejlepším případě prováděna skrze víko misky, aby nedošlo k narušení vývoje kultury. Pro udržení vlhkosti je nutné v případě potřeby do komůrky přidat vodu (Novozhilov et al., 2017; Stephenson & Stempen, 1994).

Pokud jsou detekovány zralé plodničky, co nejdříve by mělo dojít k jejich odebrání, aby nebyly infikovány houbami. Plodničky jsou vyjmuty spolu s částí substrátu a následně ponechány vysušení na vzduchu. Poté mohou sloužit ke studiu nebo být uchovány (Stephenson & Stempen, 1994).

Studie myxomycet díky metodě vlhkých komůrek nemusí být odkázána pouze na sběry z terénu. Na druhou stranu se jedná o nepřírozenou metodu, díky které mohou být produkovány i plodničky, jež by se v přirozených podmínkách objevovaly jen zřídka nebo vůbec. Některé druhy jsou tak mikroskopické (např. *Echinostelium bisporum* s výškou plodniček 18–25 µm), že obvykle zcela uniknou detekci (Novozhilov et al., 2017).

3.2 Mikrohabitaty

Hlenky považujeme za kosmopolitně rozšířené organismy (Stephenson & Stempen, 1994). V různé abundanci se s nimi setkáme napříč kontinenty,

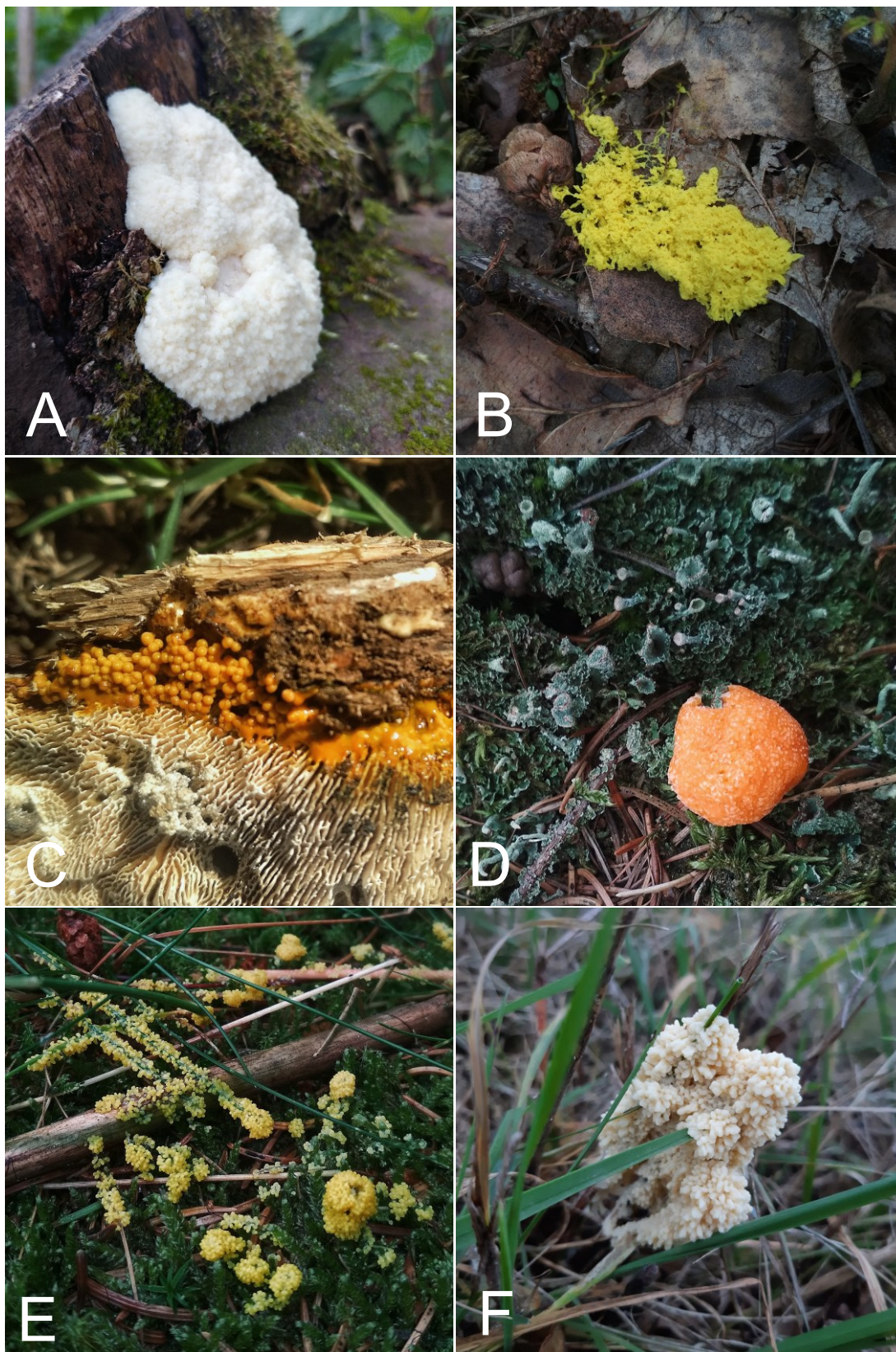
vegetačními pásy a v široké škále suchozemských ekosystémů (Liu et al., 2015). Nejvhodnější podmínky pro výskyt myxomycet tvoří biom listnatých lesů mírného pásma. Ten je druhově i početně nejbohatší, protože pro většinu hlenek je zvláště příznivé klima se střídavým obdobím vlhka a sucha (Schnittler et al., 2017). Produktivita našich lesů vrcholí v létě za vydatných dešťových srážek (Kubásek, 2018).

V současné době bylo celosvětově popsáno okolo 1000 druhů myxomycet (Lado, 2022), většina z nich je terestrických, avšak byly nalezeny i hlenky osídlující vodní stanoviště (Lindley et al., 2007). Plazmodia a améboflageláti některých druhů myxomycet jsou schopny přežít pod vodou (Novozhilov et al., 2017). Mezi hlenkami prakticky nenajdeme endemity. Tento fakt je zapříčiněn jejich vysokou schopností rozptylu (Stephenson et al., 2000).

Výskyt myxomycet je nepochybně omezen zejména makroklimatickými parametry a dostupností vegetace v rámci stanoviště (Novozhilov et al., 2017). Stejně tak významným faktorem ovlivňujícím rozšíření druhů je dostupnost vhodných mikrostanovišť (mikrohabitatů, substrátů). Mikrohabitat je označení pro stanoviště s velmi malým rozsahem, například se může jednat o úlomek borky stromu či trs trávy (viz Obr. 16). Toto stanoviště je, co se týká biotických i abiotických faktorů relativně homogenní. Klíčové parametry mikrohabitatu jsou: typ, velikost a průměr substrátu, vlhkost (schopnost substrátu zadržovat vodu), pH substrátu, výška nad zemí a s ní související expozice větru a intenzita osvětlení (Novozhilov et al., 2017).

Podmínky panující v substrátu mají vliv na přítomnost zdrojů potravy (zejména bakterií), a tudíž i na myxomycety. Z těchto důvodů se myxomycety v přírodě nevyskytují rovnoměrně po celý rok. Navíc různé druhy vyžadují různé podmínky, a často proto mají i více či méně specifické substrátové preference (Liu et al., 2015). Na základě výčtu biologických substrátů, které je možné použít pro metodu vlhkých komůrek, je zřejmé, že hlenky osídlují velkou škálu mikrohabitatů.

Dle preferovaného mikrostanoviště (substrátu) můžeme hlenky dělit do několika níže popsanych skupin.



Obrázek 16. *Myxomycety na různých typech substrátů. (A)* *Aethalium Reticularia lycoperdon* na tlejícím dřevě, **(B)** *aethalium Fuligo septica* na lesním opadu, **(C)** *Badhamia utricularis* plodící na tlejícím dřevě a plodnici dřevokazné houby, **(D)** *pseudoaethalium Tubifera ferruginosa* agg. na pařezu s porostem *Cladonia* sp., **(E)** sporangia *Physarum virescens* na mechovém a travním porostu lesní půdy, **(F)** *aethalium Mucilago crustacea* na travním porostu. Foto autor.

3.2.1 Rozkládající se dřevo (lignikolní myxomycety)

Dřevěné úlomky různé velikosti, pařezy, větve a jiné kusy tlejícího dřeva představují řadu ekologických nik pro tzv. lignikolní hlenky. Dřevo v různé fázi rozpadu osídlují různé skupiny mikroorganismů a tím i myxomycet. Mrtvé dřevo je kolonizováno zejména druhy, které tvoří velké plodničky (Novozhilov et al., 2017). Typickým příkladem je u nás běžná *Lycogala epidendrum* (viz Obr. 17), která je téměř výhradně vázaná na dřevo (Stephenson et al., 2000). Vzhledem k makroskopické velikosti řady dalších lignikolních myxomycet (např. rody *Tubifera*, *Fuligo*, *Reticularia*, *Stemonitis*) se s nimi v přírodě setkáme poměrně běžně. Také u nás častá ceratiomyxomyceta *Ceratiomyxa fruticulosa* (viz Obr. 17) osídluje tento mikrohabitat. Na druhou stranu pěstování těchto hlenek technikou vlhkých komůrek značně selhává (Novozhilov et al., 2017).

Negativní vliv na rozšíření lignikolních hlenek má nedostatek substrátů v přírodě. Za severní hranicí lesa, kde končí stromový porost, je výběr možného substrátu již značně omezený, proto se zde *L. epidendrum* skoro nevyskytuje (Stephenson et al., 2000).



Obrázek 17. Organismy kolonizující substrát mrtvého dřeva. Vlevo; narůžovělé aethalium druhu *Lycogala epidendrum* (Myxomycetes), uprostřed; bílé ne zcela vyvinuté sporofory druhu *Ceratiomyxa fruticulosa* (Ceratiomyxomycetes), vpravo; oranžové bochánkovité plodnice *Dacrymyces* sp. (Fungi). Foto autor.

3.2.2 Borka živých dřevin (kortikolní myxomycety)

Povrch borky různých druhů živých stromů poskytuje vhodný substrát pro tzv. kortikolní myxomycety. Sporokarpy těchto hlenek jsou často velmi drobné (např. druh *Echinostelium minutum*). Využití metody vlhkých komůrek má proto pro jejich studium značný význam.

Ne všechny borky poskytují stejně vhodné podmínky. Limitujícím faktorem pro výskyt řady myxomycet je hodnota pH. Borka jehličnatých stromů je obecně kyselější než listnatých. Jehličnany proto mají tendenci být kolonizovány méně pestrým společenstvím myxomycet (Novozhilov et al., 2017; Snell & Keller, 2003). Snell & Keller (2003) uvádí, že jimi studované druhy se nejčastěji vyskytovaly na borce s pH v rozmezí od 4,2 do 5,8. Obecně je pro kortikální myxomycety

příznivější více členitá a rozpraskaná borka, která snáze zadržuje vodu (Novozhilov et al., 2017).

Borka je odumřelá vrstva, která i na stromě přirozeně podléhá pomalému rozkladu. Z tohoto důvodu se na starších živých stromech vyskytují i myxomycety, pro které je přirozenějším substrátem mrtvé tlející dřevo. Například zralý plazmodiokarp druhu *Hemitrichia serpula* byl získán z borky stromu 18 m nad zemí (Snell & Keller, 2003). Některé myxomycety si proto mikrohabitat borky vybírají pouze příležitostně, zatímco jiné jsou obligátní (Liu et al., 2015).

3.2.3 Listový opad (folikolní myxomycety)

Tři mikrohabitaty významné pro hlenky osídlující lesní ekosystém zahrnují: povrch borky živých stromů, rozkládající se mrtvé dřevo a vrstvu listového odpadu na lesní půdě. Třetí mikrohabitat je poměrně heterogenní a kolonizují jej tzv. folikolní hlenky. Jeho složkami jsou rozkládající se vegetace (listy, plody, květy), ale i fragmenty borky a větviček (Stephenson, Urban, et al., 2008). Především v lesích mírného pásma a tropů tvoří opad pro hlenky vhodné prostředí k osídlení, jelikož obsahuje zásobu potenciálních zdrojů potravy. Významnou rozmanitost myxomycet nalézáme v poměrně rozloženém dílčím eluviálním půdním horizontu A1 (Novozhilov et al., 2017). Dále na drobných větvičkách, tyto hlenky však mohou být lignikolní (preferující dřevo). Prominentním příkladem druhu, se kterým se na listovém opadu běžně setkáme i u nás, je *Fuligo septica* (viz Obr. 16); (Stephenson, Urban, et al., 2008). Tato myxomyceta se vyskytuje i na tlejícím dřevě nebo vegetaci.

Opadový substrát je dostupný tehdy, jeli dostupná vegetace, ze které je tvořen (alespoň keře – např. *Betula nana*). S hlenkami v opadu se tedy můžeme v menší míře setkat i v drsných subarktických a arktických oblastech tundry (Stephenson et al., 2000).

3.2.4 Plodnice hub a stélky lišejníků a mechorostů

Lignikolní i folikolní myxomycety mohou náhodně tvořit plodničky na plodnicích dřevokazných hub rostoucích na padlém dřevě. Některé jsou skutečně považované za fungikolní (nejedná se o parazitismus), jako druh *Badhamia utricularis* (viz Obr. 18). Tu nalézáme například na dřevokazném druhu *Stereum hirsutum* a jiných houbách (Ing, 1994).

S fruktifikacemi myxomycet se poměrně běžně setkáme i na dřevě pokrytém mechorosty nebo lišejníky (viz Obr. 16). Jejich asociace však ve většině případech není preferencí, ale vzniká náhodně. Všechny tyto organismy se totiž vyskytují na stejném substrátu (např. tlející dřevo). Porosty mechorostů tvoří vhodné vlhké prostředí a některé myxomycety mohou být skutečně takzvaně muscikolní (s vazbou na mech); (Dudka & Romanenko, 2006). Na mechorostech rostoucích na lesní půdě fruktifikuje například druh *Physarum virescens* (viz Obr. 16); (Ing, 1994).

3.2.5 Vzdušné mikrohabitaty, rostlinná vegetace

Stromy mohou kromě své borky poskytovat substráty jako odumřelé listy, plody, květy a kousky větvíček. Ty jsou kolonizovány i v případě, kdy jsou stále ještě přichyceny k rostlině (Novozhilov et al., 2017).

Za vzdušný mikrohabitat považujeme i bylinnou vegetaci. Myxomycety osídlují trávy i trávoidy (rostliny s morfologií trávy pocházející z jiných čeledí) a dvouděložné rostliny; (např. Rollins & Stephenson, 2013). Na živých travních porostech pastvin mírného pásma se často vyskytuje druh *Mucilago crustacea* (viz Obr. 16). Tato myxomyceta tvoří bílá poměrně velká aethalia na krátké trávě i v blízkosti lidských obydlí a v parcích. *Physarum cinereum* je další druh plodící na listech trav (Ing, 1994). Pro tyto hlenky se zdají být druhově pestré i stepi a prémie (např. Rollins & Stephenson, 2013), kde je nedostatek vhodných substrátů pro lignikolní druhy (Liu et al., 2015).

Pravděpodobně vzhledem k vysoké vlhkosti tropických lesů jsou zde vzdušné mikrohabitaty na myxomycety bohatší než ty pozemní. Hlenky mají vyšší šanci vyschnout a sporulovat na místech, která nejsou tolik exponovaná dešti (Schnittler et al., 2017). Kolonizovány jsou odumřelé a k rostlině stále přichycené listy, ale i epifylní játrovky pokrývající živé listy, rozkládající se části květů v květenství jinak živých rostlin (rod *Heliconia*); (např. Stephenson et al., 2004) a dřevité úlomky stonků lián (např. Lado et al., 2003).

Ani nedostatek vlhkosti v pouštních oblastech nezabránil výskytu myxomycet. Myxomycety zde tvoří buď přisedlé sporokarpy s dobře vyvinutým peridiem nebo rychle se vyvíjející drobná stopkatá sporangia (Schnittler, 2001). Strategie jejich přežití zahrnuje i osídlování rostlinných mikrohabitátů, jako jsou sukulентní rostliny. Tzv. sukuléntikolní myxomycety osídlují například fylokladia opuncí nebo listy agáve (García-Martín et al., 2018).

3.2.6 Trus (fimikolní myxomycety)

Zvětralý trus býložravých zvířat obsahuje rostlinné zbytky s množstvím bakterií, které mohou sloužit jako zdroj potravy pro tzv. fimikolní myxomycety. Jejich výskyt na trusu je ale většinou spíše náhodný. Pro jejich detekci je značně nápomocná metoda vlhkých komůrek. Myxomycety využívají tento substrát převážně v místech, kde je nedostatek jiných substrátů (např. pouště). Také pastviny jsou na fimikolní myxomycety bohatší než jiná stanoviště (Novozhilov et al., 2017).

3.2.7 Sněhová pokrývka (nivikolní myxomycety)

Opravdovými specialisty na přežití jsou hlenky plodící na okrajích odtávající sněhové pokrývky v chladných vysokohorských oblastech (např. otevřené vysokohorské louky). Tzv. nivikolní myxomycety nejčastěji fruktifikují zjara na zbytcích vegetace z minulé sezóny (např. *Vaccinium myrtillus*) nebo větvičkách keřů a stromů (např. *Juniperus communis*) v subalpínské a alpské krajině severní polokoule. Mohou se však objevit i v oblastech nížin. Příkladem jsou rody

Didymium, *Diderma*, *Physarum*, *Lamproderma* (Novozhilov et al., 2013; Schnittler et al., 2015).

Hlavním limitujícím faktorem pro výskyt nivikolních hlenek je teplota. Pro vývoj améboflagelátů je vhodná teplota okolo nuly. Souvislá sněhová pokrývka má značné izolační schopnosti, je však důležité, aby první trvanlivý sníh napadl zavčas, než zamrzne půda (Schnittler et al., 2015).

3.3 Vztahy myxomycet s jinými organismy

Myxomycety se přirozeně vyskytují v přítomnosti jiných organismů. V některých případech se dokonce mohou stát zdrojem potravy, úkrytem nebo hostitelem jiného organismu (Stephenson & Stempen, 1994). V přítomnosti myxomycet se nejčastěji vyskytují různí bezobratlí živočichové, převážně zástupci brouků (Coleoptera). Příkladem je čeleď Latridiidae, jejíž zástupci se obvykle živí houbami. Některé druhy však příležitostně požírají i myxomycety. Ve střevech těchto brouků byly přítomny spory, ale živí se i plazmodii. Mohou se tak částečně podílet na šíření spor na nová stanoviště, avšak pod podmínkou, že spora zažívacím traktem projde bez poškození. Sporokarpy myxomycet mohou také sloužit jako úkryt pro larvy a dospělce (Dudka & Romanenko, 2006). Myxomycety tvoří zdroj potravy nejen brouků, ale i některých dalších členovců, jako jsou chvostoskoci, roztoči či suchozemští stejnonožci (Keller & Snell, 2002).

Na hlenkách se dále živí někteří zástupci měkkýšů. Pozorován byl například plicnatý stopkooký nahý plž rodu *Philomycus* pojídající nezralá sporangia myxomycety *Stemonitis axifera*. Plži byly nalezeny na kmenech živých stromů (např. na *Quercus alba* ve výšce přibližně 13,7 m); (Keller, 2004).

Výskyt hlenek a hub na společném substrátu je v přírodě poměrně běžný (Dudka & Romanenko, 2006). Některé houby dokonce obligátně kolonizují fruktifikace myxomycet (Rogerson & Stephenson, 1993). Hyfy těchto parazitických hub pronikají do sporové hmoty hostitele (myxomycety), čímž nepříznivě ovlivní jejich životaschopnost. Tyto houby vykazují různý stupeň hostitelské specificity. Druh

Nectriopsis violacea (viz Obr. 18) byl nalezen pouze na myxomycetě *Fuligo septica*. *Polycephalomyces tomentosus* (viz Obr. 18) se zase výhradně specializuje na členy řádu Trichiales (Rogerson & Stephenson, 1993). S oběma parazitickými houbami se můžeme setkat i v naší přírodě.



Obrázek 18. Houby parazitující na sporokarpech myxomycet. Vlevo *Nectriopsis violacea* na aethaliu *Fuligo septica*, vpravo *Polycephalomyces tomentosus* na pseudoplasmodiokarpu *Hemitrichia serpula*. Foto: *Nectriopsis violacea* (Krisp, 2021), foto: *Polycephalomyces tomentosus* (Evans, 2019).

4 Ceratiomyxomycety

V následující kapitole se budeme věnovat některým vybraným zástupcům třídy Ceratiomyxomycetes, která je sesterskou skupinou třídy Myxomycetes (viz kapitola 5.2, s. 57). Konkrétně jedinému zástupci čeledi Ceratiomyxaceae, kterým je rod *Ceratiomyxa* s výskytem i na našem území.

4.1 Sporofor

Spory exosporických plodniček rodu *Ceratiomyxa* se na rozdíl od endosporických plodniček myxomycet tvoří na vnější straně sporoforu (Clark & Haskins, 2014). Záměrně zde používáme označení sporofor a ne sporokarp, jako u myxomycet. Sporokarpem tradičně označujeme plodničku hlenek, u kterých se spory tvoří uvnitř této struktury. Vzhledem k tomu, že *Ceratiomyxa* tvoří spory vně, jeví se jako vhodnější používat botanické označení pro orgán nesoucí spory externě, tedy sporofor. Vývoj exosporózního sporoforu je jednodušší a postrádá většinu struktur charakteristických pro endosporózní sporokarpy (Clark & Haskins, 2014).

Tvar plodničky nejvíce prozkoumaného druhu *Ceratiomyxa fruticulosa* (viz obr. 19) odpovídá českému názvu válečkovka keříčkovitá. Fruktifikace jsou tvořeny několika vzpřímenými válečky (výšky 1–2 mm), které jsou jednoduché až dendroidní, zcela hyalinní nebo bílé či nažloutlé barvy (Cavalcanti et al., 2008; Olive & Stoianovitch, 1979). Celkový vzhled je keříčkovitý či korálovitý. Tento typ plodničky nevytváří struktury jako peridie, kolumelu ani kapilicium (Cavalcanti et al., 2008) známé ze sporokarpů myxomycet. Válečky jsou kryty pouze tenkou pochvou (Olive & Stoianovitch, 1979). Zralé spory jsou nesený jednotlivě na stopkách (Scheetz, 1972).

Zdá se, že *C. fruticulosa* má variabilnější morfologii než zbylé dva makroskopické druhy zmíněné níže. A to jak vzhledem k barvě (bílá, růžová, nažloutlá), tak tvaru sporoforů. Varieta *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *arbuscula* (Berk. & Broome) Nann.-Bremek. má vysoce rozvětvený vzhled připomínající drobné stromečky. *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *descendens* Emoto je nerozvětvená. *Ceratiomyxa*

fruticulosa f. *aurea* (Link) Y. Yamam. má žlutě zbarvené keříčkovité sporokarpy. *Ceratiomyxa porioides* (Alb. & Schwein.) J. Schröt. (viz Obr. 19), která je někdy uváděna pouze jako varieta *C. fruticulosa* čili *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *porioides* (Alb. & Schwein.) G. Lister (např. Stephenson & Stempen, 1994) má porézní či voštinovitý vzhled (Rojas et al., 2008).



Obrázek 19. Exosporické plodničky. Vlevo plodničky *Ceratiomyxa fruticulosa*, vpravo *Ceratiomyxa porioides*. Foto autor.

4.2 Životní cyklus

Zralá spora *C. fruticulosa* je čtyřjaderná, protože prošla dvěma meiotickými děleními jádra. Spory jsou hladké a jejich uvolnění ze stopek je způsobeno proudy vzduchu nebo otřesy (Olive & Stoianovitch, 1979; Scheetz, 1972). Klíčením spory je uvolněna haploidní myxaméba, která se v některých případech formuje do vláknitého útvaru, jenž se poté zakulacuje. Následně dochází k mitotickému dělení a tvorbě osmi bičíkatých buněk (Cavalcanti et al., 2008; Olive & Stoianovitch, 1979). Diploidní plazmodium pravděpodobně vzniká fúzí dvou flagelátů (Scheetz, 1972). Olive & Stoianovitch (1979) v několika hlavních žilách plazmodia *C. fruticulosa* pozorovali reverzní toky protoplazmy. Plazmodium za vhodných podmínek začne produkovat drobné podlouhlé válečky, jejichž protoplazma je

velmi vakualizovaná (Scheetz, 1972). Protoplasma se poté segmentuje do jednojaderných protospor (presporových buněk), které jsou stopkami vyneseny na povrch sporoforu, kde dozrají (Olive & Stoianovitch, 1979).

4.3 Ekologie a rozšíření

Tři ze čtyř morfospecíes (druhy definované pouze na základě morfologie) rodu *Ceratiomyxa* tvoří makroskopické fruktifikace. Prvním z nich je *C. fruticulosa*, druh s kosmopolitní distribucí (Rojas et al., 2008). Nalezneme jej v různých zeměpisných šířkách a nadmořských výškách. Snáší suché a chladné i vlhké a teplé lokality (Cavalcanti et al., 2008). Běžně se převážně v letních měsících vyskytuje i na našem území.

Zbývající dva makroskopické druhy se vyskytují v tropických a subtropických oblastech. Jsou jimi *C. morchella*, která tvoří bílé kulovité fruktifikace (výšky 1–1,5 mm) připomínající miniaturní smrž s krátkou hyalinní stopkou (Cavalcanti et al., 2008; Stephenson, Schnittler, et al., 2008). Tato ceratiomyxomyceta se vyskytuje na tlejícím dřevě a vyžaduje poměrně nízká pH (3–4,5). Druhý druh nalezený v tropech je *C. sphaerosperma* (Stephenson, Schnittler, et al., 2008). Její plodnička (výšky 1–1,5 mm) je tvořena drobnými výtrusnými větvemi bílé barvy, které jsou seskupené na vrcholu hyalinní stopky (Cavalcanti et al., 2008). *C. sphaerosperma* preferuje spíše bylinné substráty, ale kolonizuje i tlející dřevo a vyžaduje vyšší hodnoty pH než *C. morchella* (Rojas et al., 2008; Stephenson, Schnittler, et al., 2008). Všechny tyto tři druhy se chovají jako lignikolní (osídlují tlející dřevo) a vyhovují jim vlhká a stinná stanoviště. Jediná *C. fruticulosa* snáší i sušší a slunečnější prostředí (Cavalcanti et al., 2008).

Čtvrtým druhem rodu *Ceratiomyxa* je mikroskopická *C. hemisphaerica*. Její sporokarp je polokulovitý hyalinní a stopkatý. Stopka je na rozdíl od ostatních druhů tenká a relativně dlouhá. *C. hemisphaerica* byla poprvé nalezena ve státě Jižní Karolína (Olive & Stoianovitch, 1979), dále pak například na Novém Zélandu (Zahn et al., 2014).

5 Tradiční a současný význam pojmu hlenky a jejich klasifikace

Souhrnným pojmem hlenky (ang. *slime molds*) jsou tradičně označovány jednobuněčné fagotrofně se vyživující organismy schopné tvořit plodničky a následně spory (Wijayawardene et al., 2020). Tvorba plodniček a spor vedla k mylné domněnce, že hlenky patří mezi houby (Fungi). Jednu z našich nejběžnějších hlenek *Lycogala epidendrum* by nezasvěcený pozorovatel opravdu mohl označit za pýchavku (rod *Lycoperdon*). Tato myxomyceta byla Linném roku 1753 skutečně k tomuto rodu přiřazena (Lado & Eliasson, 2017).

Že jsou hlenky spíše améby než houby, bylo zjištěno až s příchodem lepší techniky v polovině 19. století, kdy skupina také získala svůj název Mycetozoa. Toto označení odkazuje na houbám podobný vzhled plodniček a výskyt pohyblivého stádia „živočichů“ v životním cyklu. Vzhledem ke skutečnosti, že se zařazení hlenek, ať už k houbám nebo jiným organismům, měnilo a různí autoři na něj nahlíželi odlišně, můžeme o nich hovořit jako o ambiregnální skupině organismů.

S označením Myxomycetes se poprvé setkáme až v polovině 20. století a název stále odkazuje na podobnost s houbami. Dnes víme, že hlenky čili i myxomycety a ceratiomyxomycety řadíme do skupiny Amoebozoa, která neobsahuje ani houby ani živočichy (Lado & Eliasson, 2017). Pojem hlenky zahrnuje dvě polyfyletické skupiny: buněčné někdy též nepravé hlenky a hlenky pravé čili plazmodiální (Wijayawardene et al., 2020).

5.1 Buněčné (nepravé) hlenky

Buněčné hlenky netvoří plazmodia, ale pseudoplazmodia agregací svých jednobuněčných amébovitých stádií. Následně produkují tzv. sorokarpy (neplést se sporokarpy), které jsou též mnohobuněčné (Wijayawardene et al., 2020). Se sorokarpickým vývojem se setkáme u dvou linií Amoebozoa, je jimi třída Dictyosteliomycetes (kmen Eumycetozoa) a rod *Copromyxa* (kmen Tubulinea); (Adl et al., 2019).

Nejznámější a nejprozkoumanější sorokarpické buněčné hlenky patří do třídy Dictyosteliomycetes. Jejich vegetativní amébovitá stadia jsou při nedostatku potravy schopna syntetizovat a zároveň přijímat chemický signál tvořený produkcí molekuly cyklického adenosinmonofosfátu (cAMP). K agregaci těchto améb dochází na základě pozitivní chemotaxe. Některé buňky začnou produkovat cAMP, jiné reagují pohybem směrem za signálem a tvorbou dalšího cAMP. Tyto seskupené buňky následně formují pseudoplazmodium, ze kterého se vyvíjí samotný sorokarp. Některé buňky formují stopku a jiné spory. Důležitým modelovým organismem této skupiny, a to jak pro biologii tak chemii, je druh *Dictyostelium discoideum* (Čejková, 2013).

K buněčným hlenkám jsou dále tradičně přiřazovány například akrazie (Acrasidae), jelikož améby některých druhů se shlukují v plodničky. Akrazie jsou však pravým hlenkám nepříbuzné a řadíme je do jednoho ze tří kladů exkavát (Excavata) skupiny Discoba (Adl et al., 2019).

5.2 Plazmodiální (pravé) hlenky

Životní strategie tvorby sorokarpu se u eukaryot objevila několikrát nezávisle na sobě, zatímco tvorba sporokarpu u plazmodiálních hlenek je pro skupinu Amoebozoa zcela unikátní (Kang et al., 2017). Nejdůležitější zástupce tvořící sporokarpy řadíme mezi protosteloidní hlenky a nám známé myxomycety. První skupina je tradičně souhrnně označována jako protostelidy (Protosteliomycetes též Protostelida). Protostelidy však nejsou monofyletické a jejich zástupce dnes řadíme do myxomycetám (Myxomycetes též Myxogastria) sesterské třídy Ceratiomyxomycetes. Konkrétně se jedná o rody *Ceratiomyxa*, *Clastostelium* a *Protosporangium* (Leontyev et al., 2019; Shadwick et al., 2009). Ostatní zástupci bývalé skupiny Protosteliomycetes jsou s myxomycetami již vzdáleněji příbuzné. Jedná se například o skupinu Protostellida s rodem *Protostelium* (Adl et al., 2019; Leontyev et al., 2019).

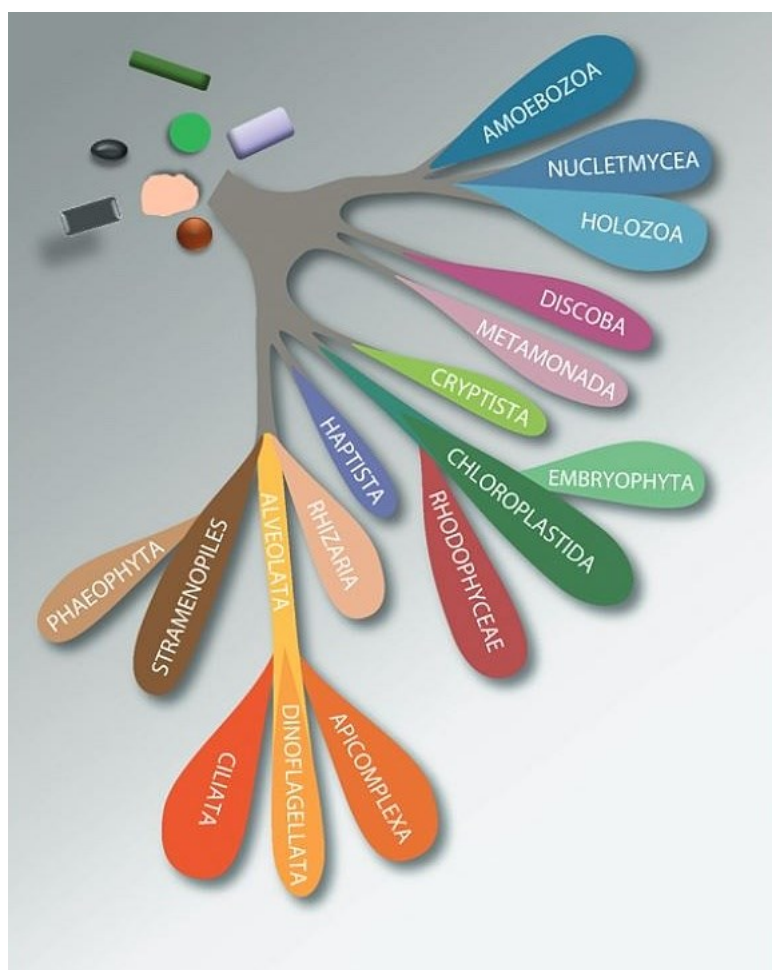
Termínem protosteloidní améby označujeme améby tvořící jednoduché stopkaté plodnice s jednou či několika sporami. V této práci se věnujeme převážně třídě

Myxomycetes, kde většina zástupců na rozdíl od protosteloidních hlenek tvoří složitější sporokarpy obsahující velké množství spor. Výjimku v rámci myxomycet tvoří například protosteloidní améby *Echinosteliopsis oligospora*, *Echinostelium bisporum* či *Echinostelium minutum* (Shadwick et al., 2009).

5.2.1 Postavení Myxomycetes v rámci Amoebozoa

Termínem hlenky dnes označujeme zejména zástupce řazené do skupiny Amoebozoa. Tato velmi různorodá eukaryotická skupina je příbuzná s Opisthokonta, skupinou zahrnující i živočichy (klad Holozoa) a houby (klad Nucletmycea = Holomycota); viz Obr. 20 (Adl et al., 2019; Cavalier-Smith et al., 2015). Rozmanitost Amoebozoa nacházíme jak po stránce morfologické, tak ekologické, a i přesto ji považujeme za monofyletickou (Kang et al., 2017).

Pro dnešní taxonomii se stávají převládajícím směrem fylogenetické poznatky (Patterson, 1999). Pouhá informace o morfologických znacích je však k přesné determinaci fylogeneze skupiny Amoebozoa nedostačující (Kang et al., 2017; Patterson, 1999). Stejně tak metody založené na sekvenování rRNA malé ribozomální podjednotky (Kang et al., 2017). Až masivním vzorkováním taxonů a analýzou genů, především využitím jednobuněčné transkriptomiky, bylo možné Amoebozoa definovat (Kang et al., 2017).



Obrázek 20. Přehled diverzity protistů mezi eukaryoty. Amoebozoa, Nucleomycetes a Opisthokonta společně tvoří Amorphea. Převzato z Adl et al. (2019, s. 6).

Amoebozoa dělíme do tří hlavních kladů – Tubulinea, Evosea a Discosea. Pro Myxomycetes je stěžejní skupina Evosea, která zahrnuje čtyři větve – Eumycetozoa, Variosea, Archamoebae a Cutosea (Kang et al., 2017). Fiore-Donno et al. (2010) navrhla pro skupinu zahrnující Myxomycetes spolu s Dictyosteliomycetes a Ceratiomycetes název Macromycetozoa. Později Kang et al. (2017) označil tento kmen sorokarpicky i sporokarpicky plodících améb starším názvem Eumycetozoa. Současné systematické postavení třídy Myxomycetes znázorňuje Tabulka 1.

Myxomycetes jsou monofyletickou skupinou, která se štěpí do dvou hlavních kladů. Tyto klady korelují s jejich dělením na základě barvy zralého výtrusného

prachu (Fiore-Donno et al., 2005). Zástupci řádu Echinosteliales mohou mít spory obou typů. Tmavě pigmentované spory nalezneme u rodů *Clastoderma* a *Barbeyella* a hyalinní u rodu *Echinostelium* (Fiore-Donno et al., 2008). Bezbarvost spor u *Echinostelium* je pravděpodobně výsledkem sekundární ztráty pigmentů. Řád Echinosteliales byl tedy přiřazen ke kladu tmavovýtrusých myxomycet (Fiore-Donno et al., 2012).

Na základě světlovýtrusého a tmavovýtrusého kladu vytvořil Cavalier-Smith (2013) v rámci třídy Myxomycetes dva nadřády Lucisporidia a Columellidia. Názvy byly vytvořeny s použitím zoologické nomenklatury (Leontyev & Schnittler, 2021), avšak pro klasifikaci hlenek se používá nomenklatura botanická (viz kapitola 6, s. 63). Leontyev et al. (2019) proto přejmenoval tyto nadřády na základě botanické nomenklatury na podtřídy Lucisporomycetidae (světlovýtrusé myxomycety) a Columellomycetidae (tmavovýtrusé myxomycety).

Dřívější tradiční a uznávané dělení myxomycet do pěti řádů – Echinosteliales, Liceales, Trichiales, Stemonitidales a Physarales – vycházející z řady morfologických kritérií je dnes již překonáno, protože nereflektovalo evoluční vztahy v rámci třídy. Součástí podtřídy Lucisporomycetidae jsou dnes řády: Cribrariales, Reticulariales, Liceales a Trichiales. Druhá podtřída Columellomycetidae zahrnuje řády: Echinosteliopsidales, Echinosteliales, Clastodermatales, Meridermatales, Stemonitidales a Physarales (Leontyev et al., 2019; Wijayawardene et al., 2020). Jako výrazný problém se však stále jeví nedostatek fylogenetických studií. Některé velké rody jako například *Physarum* jsou proto pravděpodobně polyfyletické (Leontyev & Schnittler, 2021).

5.2.2 Postavení Ceratiomyxomycetes v rámci Amoebozoa

Rod *Ceratiomyxa* byl historicky považován za exosporickou myxomycetu v rámci podtřídy Exosporeae. Druhou skupinou myxomycetů byla endosporická podtřída Endosporeae. Později bylo postavení rodu přeneseno mimo Myxomycetes do výše zmíněné samostatné polyfyletické třídy Protostelida (=Protosteliomyxomycetes). Následně byl tento rod spolu *Clastostelium* a *Protosporangium* zařazen

do monofyletické skupiny s názvem Protosporangiida (Kang et al., 2017). Současně se třída označuje jako Ceratiomyxomycetes a je stejně jako Myxomycetes součástí kmene Eumycetozoa (Leontyev et al., 2019).

Tabulka 1. Systematické postavení třídy Myxomycetes, její podtřídy, řády, čeledi a počet rodů. Klasifikace dle (Wijayawardene et al., 2020).

Kmen	Třída	Podtřída	Řád	Čeď	Rod (počet)
Eumycetozoa	Dictyosteliomycetes				
	Ceratiomyxomycetes		Ceratiomyxales	Ceratiomyxaceae	1
				Protosporangiidae	2
	Myxomycetes		Cribrariales	Cribrariaceae	3
			Reticulariales	Reticulariaceae	6
	Lucisporomycetidae	Liceales	Liceaceae	3	
		Trichiales	Dianemataceae	4	
			Trichiaceae	8	
		Incertae sedis		4	
	Columellomycetidae	Echinosteliopsidales	Echinosteliopsidaceae	1	
		Echinosteliales	Echinosteliaceae	3	
		Clastodermatales	Clastodermataceae	1	
		Meridermatales	Meridermataceae	1	
		Stemonitidales	Amaurochaetaceae	7	
			Stemonitidaceae	3	
		Physarales	Lamprodermataceae	5	
			Didymiaceae	4	
			Physaraceae	9	
		Incertae sedis		5	

6 Revize systematického přehledu plazmodiálních hlenek uvedených na území ČR

6.1 Názvosloví plazmodiálních hlenek

Základním taxonem biologické klasifikace je druh. Zasludou Carla Linného používáme binární nomenklaturní systém, ve kterém se název druhu skládá ze dvou jmen (první rodové a druhé jako druhový přívlastek). Rody jsou dále seskupeny do vyšších taxonů. Pravidly pro vytváření a používání těchto jmen se zabývá nomenklatura (Lado & Eliasson, 2017).

Názvosloví pravých hlenek se řídí Mezinárodním kódem nomenklatury řas, hub a rostlin (viz Turland et al., 2018). Kód botanické ani zoologické nomenklatury však nemůže odrážet jejich správné postavení ve stromu života. I přes to je používána mykologická verze botanické nomenklatury, jelikož zoologická nomenklatura hlenky nebo myxomycety vůbec nezmiňuje (Wijayawardene et al., 2020).

Morfologická charakteristika druhu by měla být stabilní, avšak různé izoláty stejného druhu se mohou v různé míře morfologicky lišit. Také existují morfologické variace, ty jsou zapříčiněné převážně vlivy prostředí. Taxon druh však nelze vždy použít, proto existují i označení jako sourozenecký druh, morfospecies či komplex druhů (Lado & Eliasson, 2017).

6.2 Metodologie

S ohledem na cíle práce byl revidován systematický přehled zpracovaný Radmilou Dvořákovou (1999). Ta jej v rámci své diplomové práce vytvořila na základě revize dostupné literatury publikované do roku 1991, dále vlastního sběru, kultivace hlenek ve vlhkých komůrkách a revize herbářových položek Národního muzea v Praze. Její výzkum probíhal v letech 1996 až 1999 na území CHKO Český Kras a na severu Brdských Hřebenů (Dvořáková, 1999).

Dvořáková (1999) v abecedním přehledu uvádí 188 druhů a variet nalezených na území ČR do roku 1991. V systematickém přehledu zahrnuje i 16 nově

nalezených myxomycet na Hřebenech a v Českém Krasu, avšak ve skutečnosti jich bylo objeveno 17 (Dvořáková, 2002). Seznam nezahrnoval druh *Fuligo leviderma* zmíněný v přehledu zpracovaných druhů hlenek (viz Dvořáková, 1999). V systematickém přehledu Dvořáková (1999) uvádí 204 druhů, avšak seznam obsahuje pouze 199 druhů. Pravděpodobně nepozorností byly vynechány druhy a variety: *Comatricha typhoides* (aktuální název: *Stemonitopsis typhina*), *Fuligo septica* var. *flava*, *Hemitrichia chrysospora*, *Physarum viride* var. *incanum*, *Physarum viride* var. *aurantium*, naopak druh *Didymium clavus* seznam obsahoval dvakrát. Šeniglová (2004) uvádí 205 myxomycet a ceratiomyxomycet zaznamenaných na území ČR.

Systematický přehled Radmily Dvořákové (1999) byl vytvořen na základě taxonomie hlenek v publikaci Neubert et al. (1993), který řadí hlenky mezi Protozoa. Taxonomie hlenek byla v této době založena převážně na základě morfologických charakteristik (Dvořáková, 1999). Klasifikace myxomycet a ceratiomyxomycet prošla za poslední roky řadou změn, dle kterých byl systematický přehled Radmily Dvořákové (1999) revidován. Revidovaný přehled (viz kapitola 10 v přílohách, s. i) se řídí systematikou uvedenou v přehledu klasifikace říše hub (viz Wijayawardene et al., 2020). Tato publikace zahrnuje i taxony organismů, jež byly tradičně považovány za houby, ale do skupiny Fungi aktuálně řazeny nejsou. Rod *Ceratiomyxa* je v přehledu zahrnut kvůli jeho ekologické ekvivalenci s myxomycetami.

V rámci revize systematického přehledu byla provedena kvalitativní rešerše dostupných zdrojů týkající se sběru a kultivace hlenek na našem území v období po publikování diplomové práce Radmily Dvořákové. Druhy a variety pro ČR nově uvedené byly zařazeny do revidovaného přehledu. Výzkumu plazmodiálních hlenek na území Národního parku Podyjí se věnovala Radmila Šeniglová (2004) dříve Dvořáková. Z 56 nalezených druhů nebyl žádný pro ČR nový. Sběru a kultivaci plazmodiálních hlenek metodou vlhkých komůrek se dále věnovalo několik studentů ve svých závěrečných pracích pod vedením paní doktorky RNDr. Lenky Němcové, CSc (Katedra biologie PřF UJEP). Jedná se o bakalářské práce

(Fischerová, 2021; Frišová, 2019; Huňáček, 2020) a diplomovou prací (Štěpka, 2020). Nově uvedené myxomycety v těchto závěrečných pracích byly: *Diderma umbilicatum*, *Trichia decipiens* var. *olivacea* a *Trichia persimilis*. Sběru hlenek se také v rámci středoškolské odborné činnosti věnovala Kateřina Neubergerová (2018). Práci zadávala paní doktorka RNDr. Alena Kubátová, CSc (Katedra botaniky PřF UK). Nově uvedeným druhem v této publikaci byla *Trichia persimilis*. Sběru, fotografování a kultivaci hlenek metodou vlhkých komůrek se na Ostravsku věnoval Dr. Ing. Dalibor Matýsek, který zde objevil okolo 130 druhů a variet (D. Matýsek, osobní komunikace, 1. 11. 2020). Fotografie svých nálezů sdílel na webové stránce nahuby.sk (Matýsek, n.d.). Celkově zde bylo uvedeno 30 druhů a variet plazmodiálních hlenek, které nejsou obsaženy v systematický přehledu Radmily Dvořákové. Jedná se o následující druhy a variety: *Arcyria nutans*, *Badhamia affinis*, *Badhamia melanospora*, *Ceratiomyxa fruticulosa* f. *aurea*, *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *descendens*, *Clastoderma debaryanum*, *Craterium leucocephalum* var. *scyphoides*, *Cribraria cancellata* var. *fusca*, *Diacheopsis vermicularis*, *Dianema harveyi*, *Diderma saundersii*, *Didymium bahiense* var. *microsporum*, *Didymium megalosporum*, *Hemitrichia imperialis*, (aktuální název: *Arcyria imperialis*), *Hemitrichia pardina*, *Licea eleanorae*, *Lycogala exiguum*, *Lycogala terrestre*, *Metatrichia horrida*, *Stemonitis foliicola*, *Symphytocarpus amaurochaetoides*, *Trichia contorta* var. *attenuata*, *Trichia decipiens* var. *olivacea*, *Trichia fernbankensis*, *Trichia persimilis*, *Physarum album*, *Physarum auriscalpium*, *Physarum licheniforme*, *Physarum pusillum* a *Physarum scoticum*.

Odborné názvy druhů byly porovnány a popřípadě upraveny dle současných názvů uvedených v online databankách MycoBank (mycobank.org) a Index Fungorum (indexfungorum.org). Tyto databáze fungují jako globální úložiště mykologických taxonomických dat a mimo jiné tak dokumentují i názvy taxonů myxomycet, ceratiomyxomycet a související údaje. České názvy druhů byly doplněny (pokud existují) na základě databáze BioLib (biolib.cz).

7 Výsledky a diskuze

Průkopníkem ve výzkumu hlenek na našem území byl botanik a mykolog Ladislav František Čelakovský syn botanika Ladislava Josefa Čelakovského a vnuk českého obrozence Františka Ladislava Čelakovského. L. F. Čelakovský se věnoval sběru hlenek a ve své disertační práci (Čelakovský, 1890) zpracoval taxonomii jím nalezených zástupců a nálezů ze sbírek jiných sběratelů. Organismům, které Čelakovský nazývá jako slizovky nebo Myxomycety se u nás později věnovali převážně mykologové. Za zmínku patří Evžen Wichanský, Karel Cejp nebo Mirko Svrček. Druhým dílem souborně zpracovávajícím hlenky na našem území je již zmíněná diplomová práce Radmily Dvořákové (1999). Ani s příchodem nového století není hlenkám v Česku, až na skromné výjimky, věnováno příliš pozornosti. Tyto organismy proto stále zůstávají převážně v povědomí mykologů a zapálených fotografů přírody.

Práce přináší rešerši dosavadních poznatků publikovaných o třídách Myxomycetes a Ceratiomyxomycetes ze skupiny Amoebozoa. Popsán byl životní cyklus plazmodiálních hlenek s důrazem na jeho jednotlivá stadia a reprodukci, dále potom ekologie se zaměřením na jejich životní nároky a mikrohabitaty. Součástí je také popis nejednoduché cesty za zařazením plazmodiálních hlenek v rámci stromu života. Tyto ucelené informace mohou posloužit k zorientování se v problematice těchto často přehlížených, avšak po mnoha stránkách unikátních organismů.

Prostřednictvím pokusu bylo ověřeno, že plazmodium lze poměrně jednoduše vypěstovat i v domácích podmínkách, a proto může posloužit jako objekt pozorování například v laboratorním cvičení. Předností tohoto až poněkud výstředního stadia životního cyklu hlenek je reverzibilní protoplazmatické proudění, schopnost podstoupení fúze, vysoká schopnost regenerace nebo směřovaný pohyb za potravou.

Spolu s prací byla také provedena revize systematického přehledu Radmily Dvořákové (1999). Názvy taxonů a klasifikace byly upraveny tak, aby seznam

odpovídal současnému pohledu na klasifikaci plazmodiálních hlenek. Přehled byl doplněn o 31 druhů a variet pro ČR nově uvedených. Seznam celkem obsahuje 233 myxomycet a ceratiomyxomycet ve 43 rodech (viz kapitola 10 v přílohách, s. i).

Plazmodiální hlenky nejsou neviditelnou skupinou améboidních organismů. Ba naopak tvoří makroskopická plazmodia a plodničky různorodých velikostí, barev a typů, které můžeme pozorovat v přírodě a dokonce i v městské krajině. Na území Česka, jakožto státu s mírným klimatem jsou utvářeny ideální podmínky pro jejich výskyt. Z tohoto důvodu autor vidí jako žalostný fakt, že pouze zlomek našeho území byl v tomto ohledu doposud prozkoumán.

8 Závěr

Na základě kvalitativní rešerše dostupných publikací byly v práci popsány současné poznatky o morfologii a životním cyklu myxomycet od spory k améboflagelátům a jejich fúzi, tvorba diploidního mnohoaderného plazmodia a následná fruktifikace sporokarpů. Práce se dále věnovala ekologii myxomycet zejména se zaměřením na rozmanitost kolonizovaných mikrohabitátů. Sesterskou skupinou myxomycet jsou ceratiomyxomycety. Kosmopolitní druh *Ceratiomyxa fruticulosa* a její variety patří mezi hlenky, se kterými se v naší přírodě setkáme nejčastěji. Nad zařazením těchto organismů v rámci stromu života se dlouho spekulovalo. Pokud dnes použijeme pojem hlenky myslíme jím kmen Eumycetozoa ze skupiny Amoebozoa a jeho tři třídy Dictyosteliomycetes, Ceratiomyxomycetes a Myxomycetes. V rámci této práce byla také provedena revize systematického přehledu plazmodiálních hlenek uváděných pro Českou republiku, ten nyní čítá 233 druhů a variet.

9 Seznam použitých informačních zdrojů

- Adamonytė, G. (2010). Lithuanian Stemonitales (Myxomycetes). Genera Amaurochaete and Brefeldia. *Botanica Lithuanica*, 16(2), 75–82.
https://bit.ly/Lithuanian_Stemonitales_Myxomycetes_Genera_Amaurochaete_and_Brefeldia
- Adl, S. M., Bass, D., Lane, C. E., Lukeš, J., Schoch, C. L., Smirnov, A., Agatha, S., Berney, C., Brown, M. W., Burki, F., Cárdenas, P., Čepička, I., Chistyakova, L., Campo, J., Dunthorn, M., Edvardsen, B., Eglit, Y., Guillou, L., Hampl, V., ... Zhang, Q. (2019). Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66(1), 4–119.
<https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Aldrich, H. C. (1968). The Development of Flagella in Swarm Cells of the Myxomycete *Physarum flavicomum*. *Microbiology*, 50(2), 217–222.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1099/00221287-50-2-217>
- Aldrich, H. C. (1982). Influence of Inorganic Ions on Color of Lime in the Myxomycetes. *Mycologia*, 74(3), 404–411.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1080/00275514.1982.12021525>
- Bailey, J., Anderson, R. W., & Dee, J. (1990). Cellular events during sexual development from amoeba to plasmodium in the slime mould *Physarum polycephalum*. *Journal of General Microbiology*, 136(4), 739–751.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1099/00221287-136-4-739>
- Cavalcanti, L. de H., Bezerra, A. C. C., Costa, A. A. A., Ferreira, I. do N., & Bezerra, M. de F. de A. (2008). Occurrence and Distribution of the Ceratiomyxales (Myxomycetes) in Northeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 51(5), 971–980.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1590/S1516-89132008000500014>
- Cavalier-Smith, T. (2013). Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla Loukozoa, Sulcozoa, and Choanozoa. *European Journal of Protistology*, 49(2), 115–178.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ejop.2012.06.001>
- Cavalier-Smith, T., Fiore-Donno, A. M., Chao, E., Kudryavtsev, A., Berney, C., Snell, E. A., & Lewis, R. (2015). Multigene phylogeny resolves deep branching of Amoebozoa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 83, 293–304.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.011>
- Clark, J., & Haskins, E. F. (2010). Reproductive systems in the myxomycetes: a review. *Mycosphere*, 1(4), 337–353.
https://www.mycosphere.org/pdfs/MC1_4_No9.pdf

- Clark, J., & Haskins, E. F. (2011). Principles and protocols for genetical study of myxomycete reproductive systems and plasmodial coalescence. *Mycosphere*, 2(4), 487–496. https://www.mycosphere.org/pdfs/MC2_4_No11.pdf
- Clark, J., & Haskins, E. F. (2012). Plasmodial incompatibility in the myxomycetes: a review. *Mycosphere*, 3(2), 131–141. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/3/2/3>
- Clark, J., & Haskins, E. F. (2013). The nuclear reproductive cycle in the myxomycetes: a review. *Mycosphere*, 4(2), 233–28. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/2/6>
- Clark, J., & Haskins, E. F. (2014). Sporophore morphology and development in the myxomycetes: a review. *Mycosphere*, 5(1), 153–170. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/5/1/7>
- Clark, J., & Haskins, E. F. (2015). Myxomycete plasmodial biology: a review. *Mycosphere*, 6(6), 643–658. <https://doi.org/10.5943/Mycosphere/6/6/1>
- Clark, J., & Haskins, E. F. (2016). Mycosphere Essays 3. Myxomycete spore and amoebflagellate biology: a review. *Mycosphere*, 7(2), 86–101. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/7/2/1>
- Collins, O. R. (1963). Multiple alleles at the incompatibility locus in the Myxomycete *Didymium iridis*. *American Journal of Botany*, 50(5), 477–480. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1963.tb07217.x>
- Collins, O. R., & Haskins, E. F. (1972). Genetics of somatic fusion in *Physarum polycephalum*: the PpII strain. *Genetics*, 71(1), 63–71. <https://doi.org/10.1093/genetics/71.1.63>
- Čejková, J. (2013). Hlenka *Dictyostelium discoideum*: modelový systém nejen pro biology. *Chemické Listy*, 107(7), 565–572. <http://w.chemicke-listy.cz/ojs3/index.php/chemicke-listy/article/view/655/655>
- Čelakovský, L. (1890). České Myxomycety [Disertační práce, Botanický ústav české univerzity]. Národní digitální knihovna. https://bit.ly/Ceske_Myxomycety
- Dennison, M. L. (1945). The Genus *Lamproderma* and its Relationships. I. *Mycologia*, 37(1), 80–108. <https://doi.org/10.1080/00275514.1945.12023971>
- Dudka, I. O., & Romanenko, K. O. (2006). Co-existence and interaction between myxomycetes and other organisms in shared niches. *Acta Mycologica*, 41(1). <https://agro.icm.edu.pl/agro/element/bwmeta1.element.agro-65f5d793-083d-4b3d-ad04-23561682e7b6>
- Dussutour, A. (n.d.). *Le blob, le tutoriel [OFFICIEL]* [Video]. YouTube. <https://www.youtube.com/watch?v=iHoyFaE8FdY>

- Dvořáková, R. (1999). *Myxomycety v Českém Krasu a na Hřebenech* [Diplomová práce]. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta.
- Dvořáková, R. (2002). Myxomycetes in Bohemia Karst and Hrebenty Mts. *Czech Mycology*, 53(4), 319–349. http://www.czechmycology.org/_cm/CM53409.pdf
- Evans, H. (2019). *Polycephalomyces tomentosus* (Schrad.) Seifert. Image location: Shutesbury, Massachusetts, USA. On *Hemitrichia serpula*. Recognized by sight [Photograph]. Wikimedia Commons. https://bit.ly/Polycephalomyces_tomentosus
- Everhart, S. E., & Keller, H. W. (2008). Life history strategies of corticolous myxomycetes: the life cycle, plasmodial types, fruiting bodies, and taxonomic orders. *Fungal Diversity*, 29(1), 1–16. <https://www.fungaldiversity.org/fdp/sfdp/29-1.pdf>
- Fiore-Donno, A. M., Berney, C., Pawlowski, J., & Baldauf, S. L. (2005). Higher-Order Phylogeny of Plasmodial Slime Molds (Myxogastria) Based on Elongation Factor 1-A and Small Subunit rRNA Gene Sequences. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52(3), 201–210. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2005.00032.x>
- Fiore-Donno, A. M., Kamono, A., Meyer, M., Schnittler, M., Fukui, M., & Cavalier-Smith, T. (2012). 18S rDNA Phylogeny of *Lamproderma* and Allied Genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa). *PLoS ONE*, 7(4), e35359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035359>
- Fiore-Donno, A. M., Meyer, M., Baldauf, S. L., & Pawlowski, J. (2008). Evolution of dark-spored Myxomycetes (slime-molds): Molecules versus morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(3), 878–889. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.011>
- Fiore-Donno, A. M., Nikolaev, S. I., Nelson, M., Pawlowski, J., Cavalier-Smith, T., & Baldauf, S. L. (2010). Deep Phylogeny and Evolution of Slime Moulds (Mycetozoa). *Protist*, 161(1), 55–70. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2009.05.002>
- Fiore-Donno, A. M., Novozhilov, Y. K., Meyer, M., & Schnittler, M. (2011). Genetic Structure of Two Protist Species (Myxogastria, Amoebozoa) Suggests Asexual Reproduction in Sexual Amoebae. *PLoS ONE*, 6(8), e22872. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022872>
- Fischerová, M. (2021). *Hlenky (Myxomycetes) na území PP Bobří soutěska* [Bakalářská práce, Univerzita Jana Evangelisty Purkyně v Ústí nad Labem, Přírodovědecká fakulta]. Theses.cz. <https://theses.cz/id/tyjpmc/?lang=en>
- Frišová, L. (2019). *Hlenky (Myxomycetes) v údolí potoka Rytina u Sebužína* [Bakalářská práce, Univerzita Jana Evangelisty Purkyně v Ústí nad Labem,

- Přírodovědecká fakulta]. Theses.cz. https://www.strekov.cz/files/cz/urad-mestskeho-obvodu/stipendium-starosty/bakalarska_prace_lucie_frisova.pdf
- García-Martín, J. M., Mosquera, J., & Lado, C. (2018). Morphological and molecular characterization of a new succulenticolous Physarum (Myxomycetes, Amoebozoa) with unique polygonal spores linked in chains. *European Journal of Protistology*, 63, 13–25. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2017.12.004>
- Gilbert, F. A. (1927). On the Occurrence of Biflagellate Swarm Cells in Certain Myxomycetes. *Mycologia*, 19(5), 277–283. <https://doi.org/10.1080/00275514.1927.12020554>
- Gilbert, F. A. (1929). Factors Influencing the Germination of Myxomycetous Spores. *American Journal of Botany*, 16(5), 280–286. <https://doi.org/10.2307/2435779>
- Haskins, E. F. (1981). Some observations on sporulation in the myxomycete *Stemonitis flavogenita*. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 97(2), 139–144. <https://www.jstor.org/stable/24333844>
- Hatano, T., Arnott, H. J., & Keller, H. W. (1996). The genus *Lindbladia*. *Mycologia*, 88(2), 316–327. <https://doi.org/10.1080/00275514.1996.12026657>
- Hoppe, T., & Schwippert, W. W. (2014). Hydrophobicity of myxomycete spores: An undescribed aspect of spore ornamentation. *Mycosphere*, 5(4), 601–606. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/5/4/12>
- Huňáček, M. (2020). *Hlenky (Myxomycetes) přírodní památky Bezručovo údolí u Chomutova* [Bakalářská práce, Univerzita Jana Evangelisty Purkyně v Ústí nad Labem, Přírodovědecká fakulta]. Theses.cz. https://bit.ly/Hlenky_Myxomycetes_prirodni_pamatky_Bezrucovo_udoli_u_Chomutova
- Ing, B. (1994). Tansley Review No. 62 The phytosociology of myxomycetes. *New Phytologist*, 126(2), 175–201. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb03937.x>
- Kamiya, N. (1959). Protoplasmic Streaming in myxomycete plasmodia (shuttle streaming). In *Protoplasmic Streaming* (pp. 13–14). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-5750-3>
- Kang, S., Tice, A. K., Spiegel, F. W., Silberman, J. D., Pánek, T., Čepička, I., Kostka, M., Kosakyan, A., Alcântara, D. M. C., Roger, A. J., Shadwick, L. L., Smirnov, A., Kudryavtsev, A., Lahr, D. J. G., & Brown, M. W. (2017). Between a Pod and a Hard Test: The Deep Evolution of Amoebae. *Molecular Biology and Evolution*, 34(9), 2258–2270. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx162>

- Kauffman, S., & Wille, J. J. (1975). The mitotic oscillator in *Physarum polycephalum*. *Journal of Theoretical Biology*, 55(1), 47–93.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(75\)80108-1](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-5193(75)80108-1)
- Keller, H. W. (2004). Tree canopy biodiversity: student research experiences in Great Smoky Mountains National Park. *Systematics and Geography of Plants*, 74(1), 47–65. <https://www.jstor.org/stable/3668557>
- Keller, H. W., & Everhart, S. E. (2010). Importance of Myxomycetes in Biological Research and Teaching. *Fungi*, 3(1), 13–27.
<https://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1366&context=plantpathpapers>
- Keller, H. W., Everhart, S. E., & Kilgore, C. M. (2021). The myxomycetes: introduction, basic biology, life cycles, genetics, and reproduction. In Rojas, C., & Stephenson, S. L. (Eds.), *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography and Ecology* (2nd ed., pp. 1–45). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824281-0.00003-8>
- Keller, H. W., Kilgore, C. M., Everhart, S. E., Carmack, G. J., Crabtree, C. D., & Scarborough, A. R. (2008). Myxomycete Plasmodia and Fruiting Bodies: Unusual Occurrences and User-friendly Study techniques. *Fungi*, 1(1), 24–37.
<http://fungimag.com/spring-08-articles/keller-low-res.pdf>
- Keller, H. W., & Marshall, V. M. (2019). A new iridescent corticolous myxomycete species (*Licea*: Liceaceae: Liceales) and crystals on American elm tree bark in Texas, USA. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 13(2), 367–386.
<https://www.jstor.org/stable/10.2307/26844038>
- Keller, H. W., & Snell, K. L. (2002). Feeding activities of slugs on Myxomycetes and macrofungi. *Mycologia*, 94(5), 757–760.
<https://doi.org/10.1080/15572536.2003.11833169>
- Komnick, H., Stockem, W., & Wohlfarth-Bottermann, K. E. (1973). Cell motility: mechanisms in protoplasmic streaming and ameboid movement. In Bourne G. H., Danielli J. F. (Eds.) *International review of cytology* (vol. 34, pp. 169–249). Elsevier. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)61937-3](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)61937-3)
- Krisp, H. (2021). *Nectriopsis violacea*, Location: Germany, Erbach-Ringinggen [Photograph]. Wikimedia Commons. https://bit.ly/Nectriopsis_violacea
- Kubásek, J. (2018). Právě hlenky (Myxomycetes) pod drobnohledem mykologů. *Mykologický Sborník*, 95(4), 102–119.
- Lado, C. (2022). *An online nomenclatural information system of Eumycetozoa*. [Nomen.eumycetozoa.com](https://eumycetozoa.com). <https://eumycetozoa.com>

- Lado, C., & Eliasson, U. (2017). Taxonomy and Systematics: Current Knowledge and Approaches on the Taxonomic Treatment of Myxomycetes. In Stephenson, S. L. & Rojas, C., (Eds.), *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography and Ecology* (1st ed., pp. 205–251). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805089-7.00007-X>
- Lado, C., Estrada-Torres, A., Stephenson, S. L., Wrigley de Basanta, D., & Schnittler, M. (2003). Biodiversity assessment of myxomycetes from two tropical forest reserves in Mexico. *Fungal Diversity*, 12(1), 67–110. <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.531.7828&rep=rep1&type=pdf>
- Leontyev, D. V., & Schnittler, M. (2021). The phylogeny and phylogenetically based classification of myxomycetes. In Rojas, C., & Stephenson, S. L. (Eds.), *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography and Ecology* (2nd ed., pp. 97–124). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-824281-0.00008-7>
- Leontyev, D. V., Schnittler, M., Stephenson, S. L., Novozhilov, Y. K., & Shchepin, O. N. (2019). Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes. *Phytotaxa*, 399(3), 209–238. <https://doi.org/10.11646/PHYTOTAXA.399.3.5>
- Lindley, L. A., Stephenson, S. L., & Spiegel, F. W. (2007). Protostelids and myxomycetes isolated from aquatic habitats. *Mycologia*, 99(4), 504–509. <https://doi.org/10.1080/15572536.2007.11832544>
- Liu, Q.-S., Yan, S.-Z., & Chen, S.-L. (2015). Species diversity of myxomycetes associated with different terrestrial ecosystems, substrata (microhabitats) and environmental factors. *Mycological Progress*, 14(27), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s11557-015-1048-9>
- Matsumoto, K., Takagi, S., & Nakagaki, T. (2008). Locomotive Mechanism of *Physarum* Plasmodia Based on Spatiotemporal Analysis of Protoplasmic Streaming. *Biophysical Journal*, 94(7), 2492–2504. <https://doi.org/10.1529/biophysj.107.113050>
- Matýsek, D. (n.d.). *Slizovky - Myxomycetes*. Nahuby.sk. https://www.nahuby.sk/fotogaleria_autora.php?galeria_id=31608
- McCormick, J. J., Blomquist, J. C., & Rusch, H. P. (1970). Isolation and Characterization of a Galactosamine Wall from Spores and Spherules of *Physarum polycephalum*. *Journal of Bacteriology*, 104(3), 1119–1125. <https://doi.org/10.1128/jb.104.3.1119-1125.1970>
- Mosquera, J., Lado, C., & Tejera, E. B. (2000). Morphology and ecology of *Didymium subreticulosporum*. *Mycologia*, 92(5), 978–983. <https://doi.org/10.1080/00275514.2000.12061241>

- Neubergerová, K. (2018). *Hlenky Čech: příručka k určování* [Středoškolská odborná činnost]. Gymnázium Jana Nerudy.
- Neubert, H., Nowotny, W., & Baumann, K. (1993). *Die Myxomyceten: Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Band 1: Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales*. Gomaringen
- Novozhilov, Y. K., Rollins, A. W., & Schnittler, M. (2017). Ecology and Distribution of Myxomycetes. In Stephenson, S. L. & Rojas, C., (Eds.), *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography and Ecology* (1st ed., pp. 253–297). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805089-7.00008-1>
- Novozhilov, Y. K., Schnittler, M., Erastova, D. A., Okun, M. v., Schepin, O. N., & Heinrich, E. (2013). Diversity of nivicolous myxomycetes of the Teberda State Biosphere Reserve (Northwestern Caucasus, Russia). *Fungal Diversity*, 59(1), 109–130. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0199-0>
- Olive, L. S., & Stoianovitch, C. (1979). Observations on the Mycetozoan Genus *Ceratiomyxa*: Description of a New Species. *Mycologia*, 71(3), 546–555. <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/00275514.1979.12021037>
- Patterson, D. J. (1999). The Diversity of Eukaryotes. *The American Naturalist*, 154(4), 96–124. <https://doi.org/10.1086/303287>
- Raub, T. J., & Aldrich, H. C. (1981). Ultrastructural Events and Kinetics of Microcyst Germination in the Myxomycete *Didymium iridis*. *Archives of Microbiology*, 128(4), 384–389. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00405917>
- Rogerson, C. T., & Stephenson, S. L. (1993). Myxomyceticolous Fungi. *Mycologia*, 85(3), 456–469. <https://doi.org/10.1080/00275514.1993.12026296>
- Rojas, C., Schnittler, M., Biffi, D., & Stephenson, S. L. (2008). Microhabitat and niche separation in species of *Ceratiomyxa*. *Mycologia*, 100(6), 843–850. <https://doi.org/https://doi.org/10.3852/07-197>
- Rollins, A. W., & Stephenson, S. L. (2013). Myxomycetes associated with grasslands of the western central United States. *Fungal Diversity*, 59(1), 147–158. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0204-7>
- Scheetz, R. W. (1972). The ultrastructure of *Ceratiomyxa fruticulosa*. *Mycologia*, 64(1), 38–54. <https://doi.org/10.1080/00275514.1972.12019234>
- Schnittler, M. (2001). Ecology of myxomycetes of a winter-cold desert in western Kazakhstan. *Mycologia*, 93(4), 653–669. <https://doi.org/10.1080/00275514.2001.12063197>

- Schnittler, M., Dagamac, N. H. A., & Novozhilov, Y. K. (2017). Biogeographical Patterns in Myxomycetes. In Stephenson, S. L. & Rojas, C., (Eds.), *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography and Ecology* (1st ed., pp. 299–331). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805089-7.00009-3>
- Schnittler, M., Erastova, D. A., Shchepin, O. N., Heinrich, E., & Novozhilov, Y. K. (2015). Four years in the Caucasus – observations on the ecology of nivicolous myxomycetes. *Fungal Ecology*, 14, 105–115. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.01.003>
- Schoknecht, J. D. (1975). SEM and X-ray Microanalysis of Calcareous Deposits in Myxomycete Fructifications. *Transactions of the American Microscopical Society*, 94(2), 216–223. <https://doi.org/10.2307/3224983>
- Shadwick, L. L., Spiegel, F. W., Shadwick, J. D. L., Brown, M. W., & Silberman, J. D. (2009). Eumycetozoa=Amoebozoa?: SSUrDNA Phylogeny of Protosteloid Slime Molds and Its Significance for the Amoebozoan Supergroup. *PLoS ONE*, 4(8), e6754. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006754>
- Smart, R. F. (1937). Influence of Certain External Factors on Spore Germination in the Myxomycetes. *American Journal of Botany*, 24(3), 145–159. <https://doi.org/10.2307/2436830>
- Snell, K. L., & Keller, H. W. (2003). Vertical distribution and assemblages of corticolous myxomycetes on five tree species in the Great Smoky Mountains National Park. *Mycologia*, 95(4), 565–576. <https://doi.org/10.1080/15572536.2004.11833060>
- Stephenson, S. L. (2021). *Secretive Slime Moulds: Myxomycetes of Australia*. CSIRO Publishing. https://bit.ly/Secretive_Slime_Moulds
- Stephenson, S. L., & Landolt, J. C. (1996). The vertical distribution of dictyostelids and myxomycetes in the soil/litter microhabitat. *Nova Hedwigia*, 62(1), 105–118. https://bit.ly/The_vertical_distribution_of_dictyostelids_and_myxomycetes_in_the_soil_litter_microhabitat
- Stephenson, S. L., Novozhilov, Y. K., & Schnittler, M. (2000). Distribution and ecology of myxomycetes in high-latitude regions of the Northern Hemisphere. *Journal of Biogeography*, 27(3), 741–754. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00442.x>
- Stephenson, S. L., Schnittler, M., & Lado, C. (2004). Ecological characterization of a tropical myxomycete assemblage—Maquipucuna Cloud Forest Reserve, Ecuador. *Mycologia*, 96(3), 488–497. <https://doi.org/10.1080/15572536.2005.11832948>

- Stephenson, S. L., Schnittler, M., & Novozhilov, Y. K. (2008). Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present. *Biodiversity and Conservation*, 17(2), 285–301. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9252-9>
- Stephenson, S. L., & Stempen, H. (1994). *Myxomycetes: a handbook of slime molds*. Timber Press.
- Stephenson, S. L., Urban, L. A., Rojas, C., & McDonald, M. S. (2008). Myxomycetes associated with woody twigs. *Revista Mexicana de Micología*, 27, 21–28. <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmm/v27/v27a3.pdf>
- Šeniglová, R. (2004). Hlenky (Myxomycetes) v Národním parku Podyjí. *Thayensia*, 6, 21–29. https://www.nppodyji.cz/uploads/soubory/thayensia/cislo6/Hlenky_v_Narodnim_parku_Podyji.pdf
- Štěpka, J. (2020). *Hlenky (Myxomycetes) na vybraných lokalitách v Českém středohoří a okolí* [Diplomová práce, Univerzita Jana Evangelisty Purkyně v Ústí nad Labem, Přírodovědecká fakulta]. Theses.cz. https://bit.ly/Hlenky_Myxomycetes_na_vybranych_lokalitach_v_Ceskem_stredohori_a_okoli
- Turland, N., Wiersema, J., Barrie, F., Greuter, W., Hawksworth, D., Herendeen, P., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T., McNeill, J., Monro, A., Prado, J., Price, M., & Smith, G. (Eds.). (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)*. Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>

10 Přílohy

10.1 Systematický přehled plazmodiálních hlenek (třídy *Myxomycetes* a *Ceratiomyxomycetes*) uváděných pro ČR

t = třída (uvedeno verzálkami), ř = řád (uvedeno tučně a verzálkami), č = čeleď.
České názvy jsou uvedeny tam, kde byly dohledány.

Eukarya Woese

Amorphea Adl et al.

Amoebozoa Lühe

Evosea Kang et al.

Eumycetozoa L.S. Olive

t. CERATIOMYXOMYCETES D. Hawksw., B. Sutton & Ainsw. in Leontyev et al. (2019)

ř. **CERATIOMYXALES** G.W. Martin ex M.L. Farr & Alexop.

č. Ceratiomyxaceae J. Schröt. Ceratiomyxa J. Schröt.

Ceratiomyxa J. Schröt.

válečkovka

***Ceratiomyxa fruticulosa* f. *aurea* (Link) Y. Yamam.**

***Ceratiomyxa fruticulosa* var. *descendens* Emoto**

***Ceratiomyxa fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr.**

válečkovka keříčkovitá

***Ceratiomyxa porioides* (Alb. & Schwein.) J. Schröt.**

válečkovka síťovitá

t. MYXOMYCETES G. Winter

podtřída Lucisporomycetidae Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov & Shchepin

ř. **CRIBRARIES** T. Macbr.

č. Cribrariaceae Corda

řešetovkovité

Cribraria Pers.

řešetovka

***Cribraria argillacea* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.**

řešetovka stříbrná

***Cribraria aurantiaca* Schrad.**

řešetovka oranžová

***Cribraria cancellata* (Batsch.) Nann.-Bremek.**

řešetovka mřížkovitá

***Cribraria cancellata* var. *fusca* (Lister) Nann.-Bremek.**

***Cribraria elegans* Berk. & M.A. Curtis**

řešetovka krásná

***Cribraria intricata* Schrad.**

řešetovka vetkaná
***Cribraria languescens* Rex**
řešetovka statná
***Cribraria macrocarpa* Schrad.**
řešetovka velkoplodá
***Cribraria microcarpa* (Schrad.) Pers.**
řešetovka maloplodá
***Cribraria minutissima* Schwein.**
řešetovka maličká
***Cribraria mirabilis* (Rostaf.) Masee**
řešetovka nádherná
***Cribraria persoonii* Nann.-Bremek.**
řešetovka Persoonova
***Cribraria purpurea* Schrad.**
řešetovka purpurová
***Cribraria pyriformis* Schrad.**
řešetovka hruškovitá
***Cribraria rubiginosa* Fr.**
řešetovka hnědočervená
***Cribraria rufa* (Roth) Rostaf.**
řešetovka rezavá
***Cribraria splendens* (Schrad.) Pers.**
řešetovka skvostná
***Cribraria tenella* Schrad.**
řešetovka útlá
***Cribraria violacea* Rex**
řešetovka fialová
***Cribraria vulgaris* Schrad.**
řešetovka obecná

Lindbladia Fr.

lindblatka

***Lindbladia tubulina* Fr.**

lindblatka válcovitá

ř. **RETICULARIALES** Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov & Shchepin

č. Reticulariaceae Chevall. ex Corda

Lycogala Adans.

vlčí mléko

***Lycogala conicum* Pers.**

vlčí mléko kuželovité

***Lycogala epidendrum* (L.) Fr.**

vlčí mléko červené

***Lycogala exiguum* Morgan**

***Lycogala flavofuscum* (Ehrenb.) Rostaf.**

vlčí mléko žlutohnědé

***Lycogala terrestre* Fr. & Lindgr.**

vlčí mléko oranžové

Reticularia Bull.
síťovka

***Reticularia lobata* Lister**
síťovka laločnatá

***Reticularia lycoperdon* Bull.**

síťovka pýchavkovitá

***Reticularia olivacea* (Ehrenb.) Fr.**

síťovka olivová

Tubifera J.F. Gmel.
rourkovka/zlepniček

***Tubifera ferruginosa* agg. (Batsch.) J.F. Gmel.**

rourkovka rezavá

Siphoptychium Rostaf.

***Siphoptychium casparyi* Rostaf.**

rourkovka Casparyho

ř. **LICEALES** E. Jahn
koromilkotvaré

č. Liceaceae Chevall
koromilkovité

Licea Schrad.
koromilka

***Licea biforis* Morgan**

koromilka dvojlaločná

***Licea castanea* G. Lister**

koromilka kaštanová

***Licea eleanorae* Ing**

***Licea kleistobolus* G.W. Martin**

koromilka terčovitá

***Licea minima* Fr.**

koromilka drobná

***Licea operculata* (Wingate) G.W. Martin**

koromilka víčková

***Licea parasitica* (Zukal) G.W. Martin**

koromilka příživná

***Licea variabilis* Schrad.**

koromilka proměnlivá

ř. **TRICHIALES** T. Macbr.
vlasatkovité

č. Dianemataceae T. Macbr.
ostružkovité

Calomyxa Nieuwl.
krásnoslizovka

***Calomyxa metallica* (Berk.) Nieuwl.**

krásnoslizovka kovová

Dianema Rex

***Dianema harveyi* Rex**

Dictydiaethalium Rostaf.
rozvětvenka

***Dictydiaethalium plumbeum* (Schumach.) Rostaf. ex Lister**

rozvětvenka olovová

č. Trichiaceae Chevall.
vlasatkovité

Arcyodes O.F. Cook

síťovečka

Arcyria Hill ex F.H. Wigg.

vlnatka

***Arcyodes incarnata* (Alb. & Schwein.) O.F. Cook**

síťovečka pletová

***Arcyria affinis* Rostaf.**

vlnatka příbuzná

***Arcyria cinerea* (Bull.) Pers.**

vlnatka šedá

***Arcyria denudata* (L.) Wettst.**

vlnatka červená

***Arcyria ferruginea* Saut.**

vlnatka rezavá

***Arcyria globosa* Schwein**

vlnatka kulovitá

***Arcyria imperialis* (G. Lister) Q. Wang & Yu Li**

***Arcyria incarnata* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.**

vlnatka pletová

***Arcyria insignis* Kalchbr. & Cooke**

vlnatka význačná

***Arcyria nutans* (Bull.) Grev.**

vlnatka žlutá

***Arcyria major* (G. Lister) Ing**

vlnatka velká

***Arcyria minuta* Buchet**

vlnatka drobná

***Arcyria obvelata* (Oeder) Onsberg**

vlnatka žlutá

***Arcyria oerstedii* Rostaf.**

vlnatka Oerstedtova

***Arcyria pomiformis* (Leers) Rostaf.**

vlnatka jablkovitá

***Arcyria stipata* (Schwein.) Lister**

vlnatka stopkatá

Hemitrichia Rostaf.

vlasenka

***Hemitrichia abietina* (Wigand) G. Lister**

vlasenka jedlová

***Hemitrichia calyculata* (Speg.) M.L. Farr**

vlasenka kalíškovitá

***Hemitrichia clavata* (Pers.) Rostaf.**

vlasenka kyjovitá

***Hemitrichia chrysospora* Lister**

***Hemitrichia minor* G. Lister**

rozvorka menší

***Hemitrichia pardina* (Minakata) Ing**

***Hemitrichia serpula* (Scop.) Rostaf.**

vlasenka plazivá

Metatrichia Ing

***Metatrichia floriformis* (Schwein.) Nann.-Bremek.**

vosnatka	vosnatka kvítkovitá <i>Metatrichia horrida</i> Ing <i>Metatrichia vesparia</i> (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin & Alexop.
<i>Oligonema</i> Rostaf. holohlávka	vosnatka červená <i>Oligonema flavidum</i> (Peck) Peck holohlávka žlutavá <i>Oligonema schweinitzii</i> (Berk.) G.W. Martin holohlávka Schweinitzova
<i>Perichaena</i> Fr. rozvorka	<i>Perichaena corticalis</i> (Batsch) Rostaf. rozvorka korovitá <i>Perichaena depressa</i> Lib. rozvorka stlačená <i>Perichaena chrysosperma</i> (Curr.) Lister rozvorka žlutovýtrusá <i>Perichaena vermicularis</i> (Schwein.) Rostaf. rozvorka červovitá
<i>Trichia</i> Haller vlasatka	<i>Trichia affinis</i> de Bary vlasatka příbuzná <i>Trichia botrytis</i> (J.F. Gmel.) Pers. vlasatka hroznatá <i>Trichia contorta</i> (Ditmar) Rostaf. vlasatka zkroucená <i>Trichia contorta</i> var. <i>attenuata</i> (Meyl.) G. Lister <i>Trichia contorta</i> var. <i>karstenii</i> (Rostaf.) Ing vlasenka Karstenova <i>Trichia decipiens</i> (Pers.) T. Macbr. vlasatka klamná <i>Trichia decipiens</i> var. <i>olivacea</i> (Meyl.) Meyl. <i>Trichia favoginea</i> (Batsch.) Pers. vlasatka zlatožlutá <i>Trichia fernbankensis</i> Frederick, R. Simons & I.L. Roth <i>Trichia lutescens</i> (Lister) Lister vlasatka žlutavá <i>Trichia munda</i> (Lister) Meyl. vlasatka úpravná <i>Trichia persimilis</i> P. Karst. <i>Trichia scabra</i> Rostaf. vlasatka drsná <i>Trichia subfusca</i> Rex vlasatka hnědavá <i>Trichia varia</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers. vlasatka okrová

podtřída Columellomycetidae Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov & Shchepin

ř. **ECHINOSTELIALES** G.W. Martin

chloupkovcotvaré

č. Echinosteliaceae Rostaf. ex Cooke

chloupkovcovité

Echinostelium de Bary

chloupkovec

***Echinostelium minutum* de Bary**

chloupkovec drobný

ř. **CLASTODERMATALES** Clastodermatales Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozh. & Shchepin

č. Clastodermataceae Alexop. & T.E. Brooks

Clastoderma A. Blytt

***Clastoderma debaryanum* A. Blytt**

ř. **STEMONITIDALES** T. Macbr.

pazderkotvaré

č. Amaurochaetaceae Rostaf. ex Cooke

Amaurochaete Rostaf.

hřívovka

***Amaurochaete atra* (Alb. & Schwein.) Rostaf.**

hřívovka černá

***Amaurochaete tubulina* (Alb. & Schwein.) T. Macbr.**

hřívovka válcovitá

Brefeldia Rostaf.

brefeldka

***Brefeldia maxima* (Fr.) Rostaf.**

brefeldka největší

Comatricha Preuss

vlasnatka/větvenka

***Comatricha laxa* Rostaf.**

větvenka chabá

***Comatricha nigra* (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schröt.**

větvenka černá

***Comatricha pulchella* (C. Bab.) Rostaf.**

větvenka vzhledná

***Comatricha tenerrima* (Berk. & M.A. Curtis) G. Lister**

větvenka nejútlejší

Enerthenema Bowman

vláknovka

***Enerthenema papillatum* (Pers.) Rostaf.**

vláknovka bradavkatá

Paradiacheopsis R.J.G. Hertel

holoblanka

***Paradiacheopsis acanthodes* (Alexop.) Nann.-Bremek.**

holoblanka ostnatá

***Paradiacheopsis fimbriata* (G. Lister & Cran) R.J.G. Hertel
ex Nann.-Bremek.**

holoblanka brvitá

***Paradiacheopsis solitaria* (Nann.-Bremek.) Nann.-
Bremek.**

holoblanka osamocená

Stemonitopsis (Nann.-Bremek.)

Nann.-Bremek.

pazderek

***Stemonitopsis aequalis* (Peck) Y. Yamam.**

větvenka shodná

***Stemonitopsis hyperopta* (Meyl.) Nann.-Bremek.**

pazderek vyžádaný

***Stemonitopsis gracilis* (G. Lister) Nann.-Bremek.**

č. Stemonitidaceae Fr.

Macbrideola H.C. Gilbert

macbridovka

Stemonitis Gled.

pazderek

Symphytocarpus Ing

& Nann.-Bremek.

ponožka

ř. **PHYSARALES** T. Macbr.

vápenatkovité

č. Lamprodermataceae T. Macbr.

Collaria Nann.-Bremek.

Diacheopsis Meyl.

Lamproderma Rostaf.

lesklokožka

pazderek štíhlý

***Stemonitopsis reticulata* (H.C. Gilbert) Nann.-Bremek. & Y. Yamam.**

***Stemonitopsis subcaespitosa* (Peck) Nann.-Bremek.**

pazderek trsnatý

***Stemonitopsis typhina* (F.H. Wigg.) Nann.-Bremek.**

pazderek orobincový

***Macbrideola cornea* (G. Lister & Cran) Alexop.**

macbridovka rohovitá

***Stemonitis axifera* (Bull.) T. Macbr.**

pazderek osový

***Stemonitis flavogenita* Jahn**

pazderek statný

***Stemonitis foliicola* Ing**

***Stemonitis fusca* Roth**

pazderek hnědý

***Stemonitis herbatica* Peck**

pazderek bylinný

***Stemonitis pallida* Wingate**

pazderek bledý

***Stemonitis splendens* Rostaf.**

pazderek nádherný

***Symphytocarpus amaurochaetoides* Nann.-Bremek.**

***Symphytocarpus confluens* (Cooke & Ellis) Ing & Nann.-Bremek.**

pazderek splývavý

***Symphytocarpus herbaticus* Ing**

ponožka bylinná

***Collaria arcyrionema* (Rostk.) Nann.-Bremek. ex Lado**

lesklokožka stříbřitá

***Collaria lurida* (G. Lister) Nann.-Bremek.**

větvenka hnědofialová

***Diacheopsis vermicularis* Nann.-Bremek. & Y. Yamam.**

***Lamproderma arcyrionides* (Sommerf.) Rostaf.**

lesklokožka vlnatkovitá

***Lamproderma atrosporum* Meyl.**

lesklokožka černovýtrusá

***Lamproderma columbinum* (Pers.) Rostaf.**

lesklokožka holubí

č. Didymiaceae Rostaf. ex Cooke
dvojblankovité

Diderma Pers.
dvojkožka

Didymium Schrad.
dvojblanka

***Lamproderma gulielmae* Meyl.**

lesklokožka Gulielmova

***Lamproderma sauteri* Rostaf.**

lesklokožka Sauterova

***Lamproderma scintillans* (Berk. & Broome) Morgan**

lesklokožka blýsknavá

***Diderma cingulatum* Nann.-Bremek.**

dvojkožka prstenatá

***Diderma crustaceum* Peck**

dvojkožka korovitá

***Diderma deplanatum* Fr.**

dvojkožka prstencová

***Diderma effusum* (Schwein) Morgan**

dvojkožka rozlitá

***Diderma floriforme* (Bull.) Pers.**

dvojkožka kvítkovitá

***Diderma globosum* Pers.**

dvojkožka kulovitá

***Diderma hemisphaericum* (Bull.) Hornem.**

dvojkožka polokulovitá

***Diderma chondrioderma* (de Bary & Rostaf.) Kuntze**

dvojkožka zauzlená

***Diderma montanum* (Meyl.) Meyl.**

dvojkožka horská

***Diderma niveum* (Rostaf.) T. Macbr.**

dvojkožka sněžná

***Diderma ochraceum* Hoffm.**

dvojkožka okrová

***Diderma radiatum* (L.) Morgan**

dvojkožka paprsečítá

***Diderma saundersii* (Berk. & Broome ex Masee) Lado**

***Diderma simplex* (J. Schröt.) G. Lister**

dvojkožka jednoduchá

***Diderma spumarioides* (Fr. & Palmquist) Fr.**

dvojkožka pěnitkovitá

***Diderma testaceum* (Schrad.) Pers.**

dvojkožka miskovitá

***Diderma umbilicatum* Pers.**

***Didymium anellus* Morgan**

dvojblanka prstenovitá

***Didymium bahiense* var. *microsporum* Hochg., Gottsb. & Nann.-Bremek.**

	<i>Didymium clavus</i> (Alb. & Schwein.) Rabenh.
	dvojbílanka kyjovitá
	<i>Didymium crustaceum</i> Fr.
	dvojbílanka korovitá
	<i>Didymium difforme</i> (Pers.) Gray
	dvojbílanka dvojtvará
	<i>Didymium dubium</i> Rostaf.
	dvojbílanka pochybná
	<i>Didymium iridis</i> (Ditmar) Fr.
	dvojbílanka kosatcová
	<i>Didymium macrospermum</i> Rostaf.
	dvojbílanka velkovýtrusá
	<i>Didymium megalosporum</i> Berk. & M.A. Curtis
	<i>Didymium melanospermum</i> (Pers.) T. Macbr.
	dvojbílanka černovýtrusá
	<i>Didymium minus</i> (Lister) Morgan
	dvojbílanka menší
	<i>Didymium nigripes</i> (Link) Fr.
	dvojbílanka černonohá
	<i>Didymium serpula</i> Fr.
	dvojbílanka plazivá
	<i>Didymium squamulosum</i> (Alb. & Schwein.) Fr. & Palmquist
	dvojbílanka šupinkatá
	<i>Didymium trachysporum</i> G. Lister
	dvojbílanka drsnovýtrusá
	<i>Didymium vaccinum</i> (Durieu. & Mont.) Buchet
	dvojbílanka kravská
<i>Lepidoderma</i> de Bary	<i>Lepidoderma chailletii</i> Rostaf.
krásnobílanka	krásnobílanka Chailletova
	<i>Lepidoderma trevelyanii</i> (Grev.) Poulain & Mar. Mey.
	dvojkočka Trevelynova
	<i>Lepidoderma tigrinum</i> (Schrader.) Rostaf.
	krásnobílanka tygrovaná
<i>Mucilago</i> P. Micheli ex Adans.	<i>Mucilago crustacea</i> P. Micheli ex F.H. Wigg.
pěnitka	pěnitka bílá
č. Physaraceae Chevall.	
vápenatkovité	
<i>Badhamia</i> Berk.	<i>Badhamia affinis</i> Rostaf.
badhamovka	<i>Badhamia capsulifera</i> (Bull.) Berk
	badhamovka tobolková
	<i>Badhamia dubia</i> Nann.-Bremek.
	badhamovka pochybná
	<i>Badhamia foliicola</i> Lister
	badhamovka listomilná

	<i>Badhamia macrocarpa</i> (Ces.) Rostaf.
	badhamovka velkoplodá
	<i>Badhamia melanospora</i> Speg.
	<i>Badhamia ovispora</i> Racib.
	badhamovka vejcovýtrusá
	<i>Badhamia panicea</i> (Fr.) Rostaf.
	badhamovka prosovitá
	<i>Badhamia papaveracea</i> Berk. & Ravenel
	badhamovka maková
	<i>Badhamia utricularis</i> (Bull.) Berk.
	badhamovka láčkovitá
	<i>Badhamia viridescens</i> Meyl.
	badhamovka zelenající
Craterium Trentep.	<i>Craterium aureum</i> (Schumach.) Rostaf.
poháreček	poháreček zlatý
	<i>Craterium concinnum</i> Rex
	poháreček ozdobný
	<i>Craterium leucocephalum</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar
	poháreček bělohavý
	<i>Craterium leucocephalum</i> var. <i>scyphoides</i> (Cooke & Balf. f.) G. Lister
	<i>Craterium minutum</i> (Leers) Fr.
	poháreček drobný
	<i>Craterium obovatum</i> Peck
	badhamovka obvejčitá
	<i>Craterium paraguayense</i> (Speg.) G. Lister
	poháreček paraguayský
Fuligo Haller	<i>Fuligo candida</i> Pers.
slizovka	slizovka bělostná
	<i>Fuligo cinerea</i> (Schwein.) Morgan
	slizovka šedá
	<i>Fuligo gyrosa</i> (Rostaf.) E. Jahn
	vápenatka růžicová
	<i>Fuligo intermedia</i> T. Macbr.
	slizovka prostředí
	<i>Fuligo leviderma</i> H. Neubert, Nowotny & K. Baumann
	<i>Fuligo muscorum</i> Alb. & Schwein.
	slizovka mechová
	<i>Fuligo rufa</i> Pers.
	slizovka ryšavá
	<i>Fuligo septica</i> (L.) F.H. Wigg.
	slizovka práškovitá (syn. tříslovitá)
	<i>Fuligo septica</i> var. <i>flava</i> (Pers.) Morgan
Leocarpus Link	<i>Leocarpus fragilis</i> (Dicks.) Rostaf.

leklík/leskoplodka

Physarum Pers.

vápenatka

leklík křehký

***Physarum album* (Bull.) Chevall.**

***Physarum auriscalpium* Cooke**

***Physarum bitectum* G. Lister**

vápenatka dvoukrytá

***Physarum bivalve* Pers.**

vápenatka dvoulobá

***Physarum carneum* G. Lister & Sturgis**

vápenatka masová

***Physarum cinereum* (Batsch) Pers.**

vápenatka šedivá

***Physarum citrinum* Schumach.**

vápenatka citronová

***Physarum compressum* Alb. & Schwein.**

vápenatka stlačená

***Physarum contextum* (Pers.) Pers.**

vápenatka propletená

***Physarum decipiens* M.A. Curtis**

vápenatka klamná

***Physarum didermoides* (Ach. ex Pers.) Rostaf.**

vápenatka dvojkožkovitá

***Physarum flavidum* (Peck) Peck**

vápenatka žlutavá

***Physarum galbeum* Wingate**

vápenatka zlatožlutá

***Physarum globuliferum* (Bull.) Pers.**

vápenatka kulonosná

***Physarum leucophaeum* Fr. & Palmquist**

vápenatka bělošedá

***Physarum leucopus* Link**

vápenatka bělonohá

***Physarum licheniforme* (Szabó ex Schwein.) Lado**

***Physarum melleum* (Berk. & Broome) Massee**

vápenatka medová

***Physarum murinum* Lister**

vápenatka zd'ovitá

***Physarum mutabile* (Rostaf.) G. Lister**

vápenatka měnlivá

***Physarum notabile* T. Macbr.**

vápenatka pozoruhodná

***Physarum nucleatum* Rex**

vápenatka kulovitá

***Physarum nutans* Pers.**

vápenatka převislá

	<i>Physarum polycephalum</i> Schwein.
	vápenatka mnohohlavá
	<i>Physarum psittacinum</i> Ditmar
	vápenatka papouščí
	<i>Physarum pusillum</i> (Berk. & M.A. Curtis) G. Lister
	<i>Physarum rubiginosum</i> Fr. & Palmquist
	vápenatka rezavá
	<i>Physarum scoticum</i> Ing
	<i>Physarum sulphureum</i> Alb. & Schwein.
	vápenatka sírová
	<i>Physarum virescens</i> Ditmar
	vápenatka nazelenalá
	<i>Physarum viride</i> (Bull.) Pers
	vápenatka zelená
	<i>Physarum viride</i> var. <i>aurantium</i> (Bull.) Lister
	<i>Physarum viride</i> var. <i>incanum</i> Lister
<i>Willkommlangea</i> Kuntze	<i>Willkommlangea reticulata</i> (Alb. & Schwein.) Kuntze
plazivka	plazivka síťovitá
Columellomycetidae genera incertae sedis	
<i>Diachea</i> Fr.	<i>Diachea leucopoda</i> (Bull.) Rostaf.
lysoblanka	lysoblanka bělonohá
	<i>Diachea splendens</i> Peck
	lysoblanka nádherná