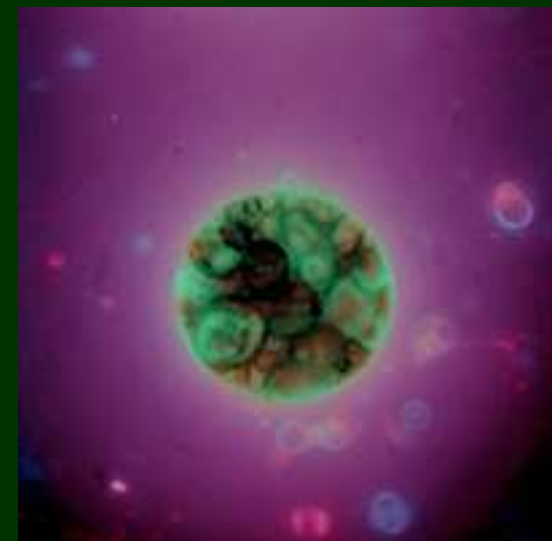


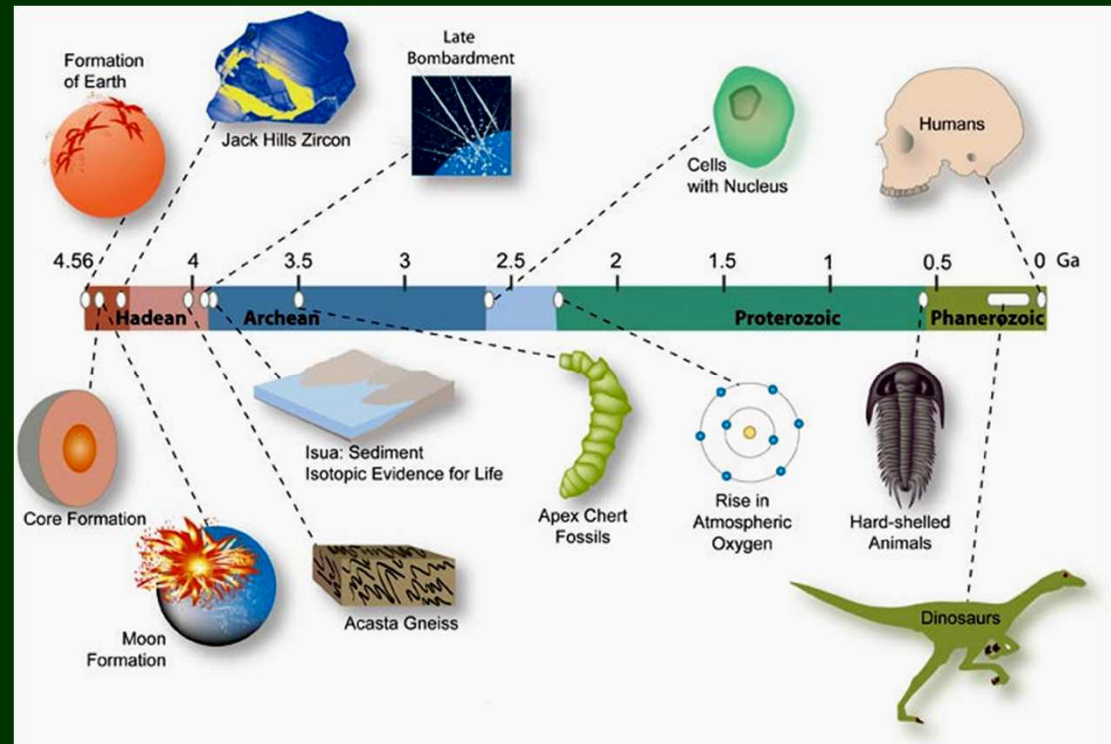
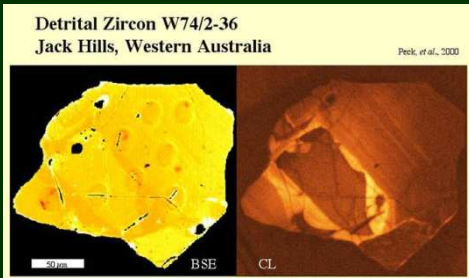
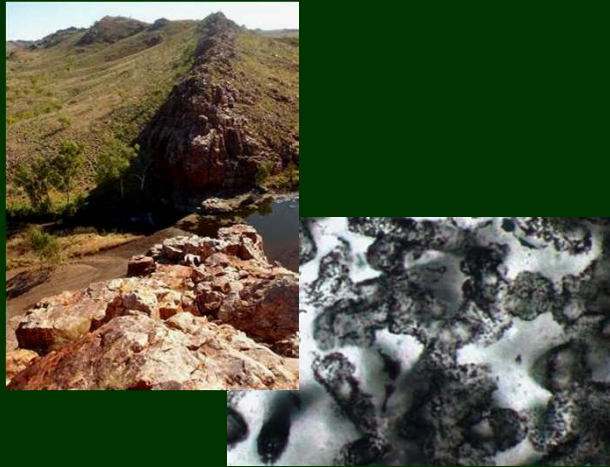
Co je vlastně život / Život?

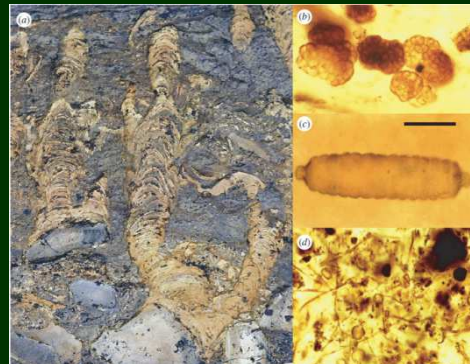
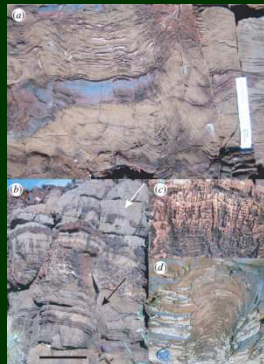
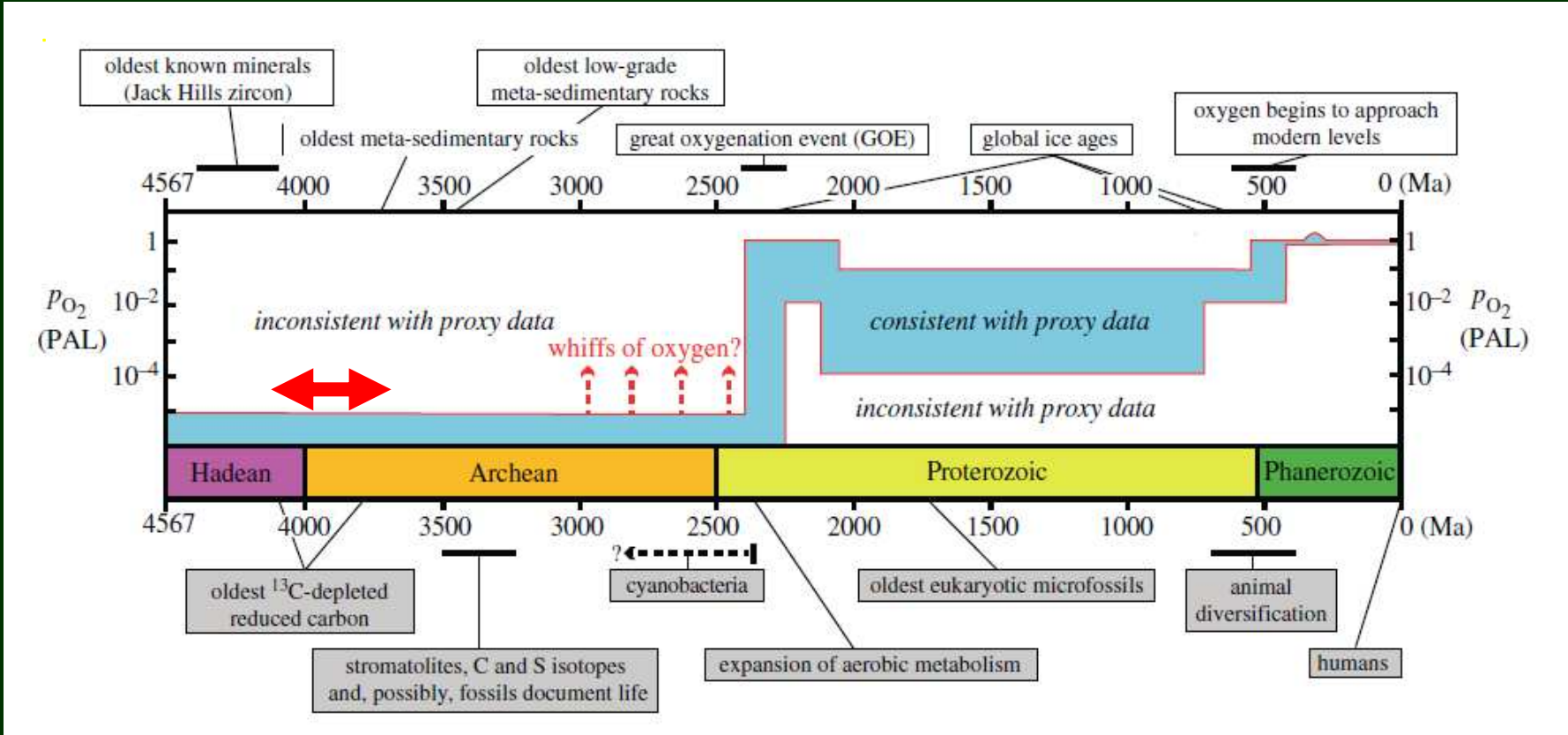
- „**fenotypová**“ **definice** (co všechno dělá, jak vypadá: pohyb, růst, metabolismus...)
- „**hereditární**“ („**darwinovská**“) **definice** (rozmnožování, variabilita, dědičnost, „biologická evoluce“)
- propojení metabolismu a dědičnosti (metabolismus dodává monomery, z nichž se staví replikační makromolekuly, ty zase ovlivňují chemické reakce v metabolismu)



Nejstarší fosilie

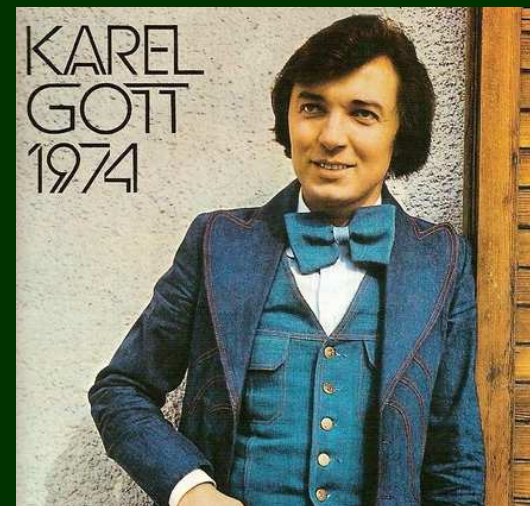
3,5 Gya (nejstarší sedimenty nejsou o moc starší: 3,85)
izotopové doklady života: 3,7–3,8 Gya
Z Austrálie (Jack Hills): až 4,1 Gya??? (jenom izotopy)





Protobiologie

- nauka o vzniku **ž**ivota (v podstatě experimentální)
 - ALE
- je to vůbec legitimní?
- reálně zkoumáme **unikátní** vznik **ž**ivota na planetě Zemi před cca 3,5 miliardami let...
- ... tedy událost srovnatelnou se vznikem savců nebo vznikem Karla Gotta



Existuje Život ve Vesmíru?

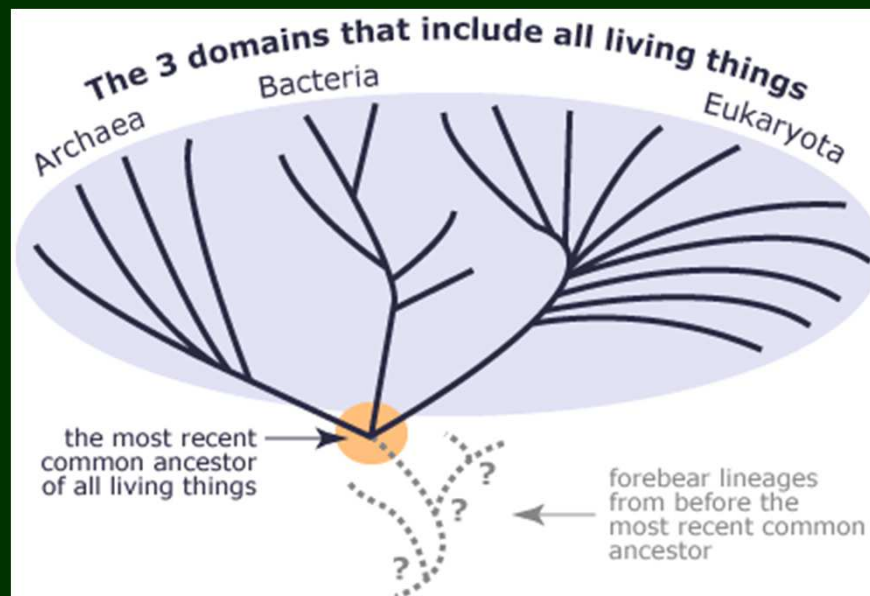
- jistěže **NE**
- (ledaže by na Marsu atp. byl Život pozemského původu, anebo naopak)
- Život je to, co **vzniklo**
- vzniklo-li někde jinde někde jinde něco jiného, není to (ten) Život, ale něco, co se Životu v něčem podobá a v něčem ne...
- (tj. patrně budeme mít problém rozhodnout, zda je to „živé“)



Protobiologie

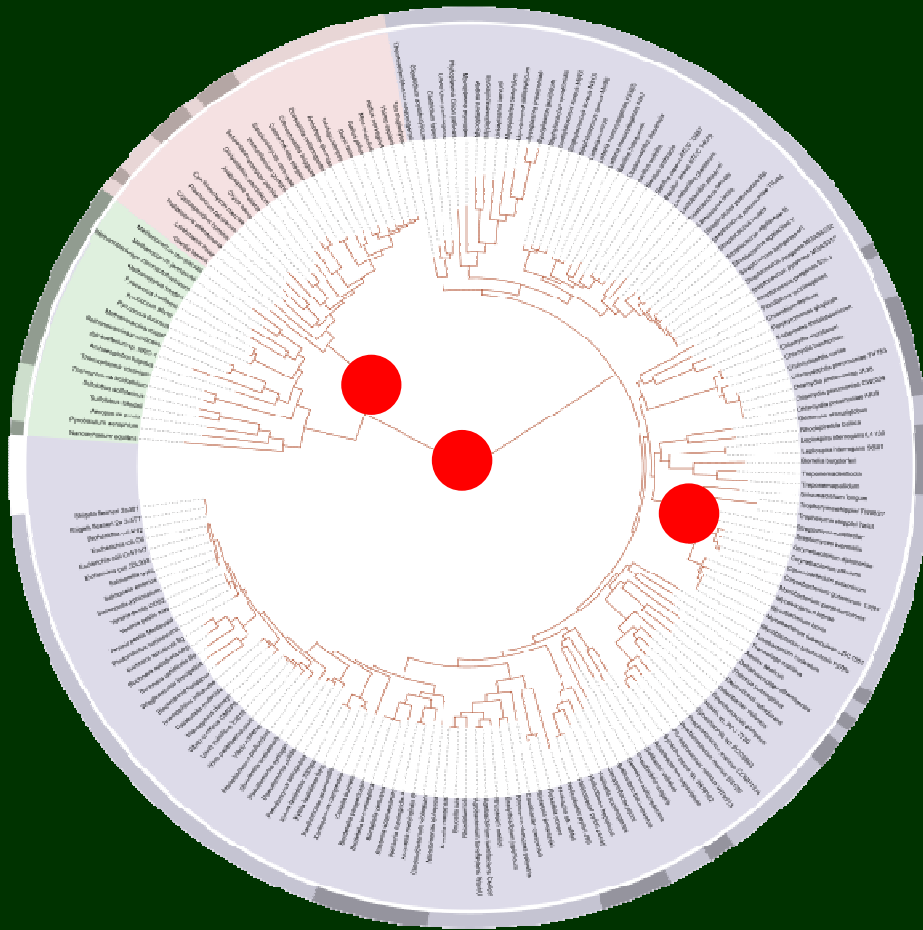
- vznik Života = historická událost, která je principiálně nepřístupná experimentálnímu přístupu
- ALE
- tak jako můžeme rekonstruovat předka savců nebo „mitochondriální Evu“, můžeme rekonstruovat i **předka dnešních organismů (LUCA)**

???



LUCA

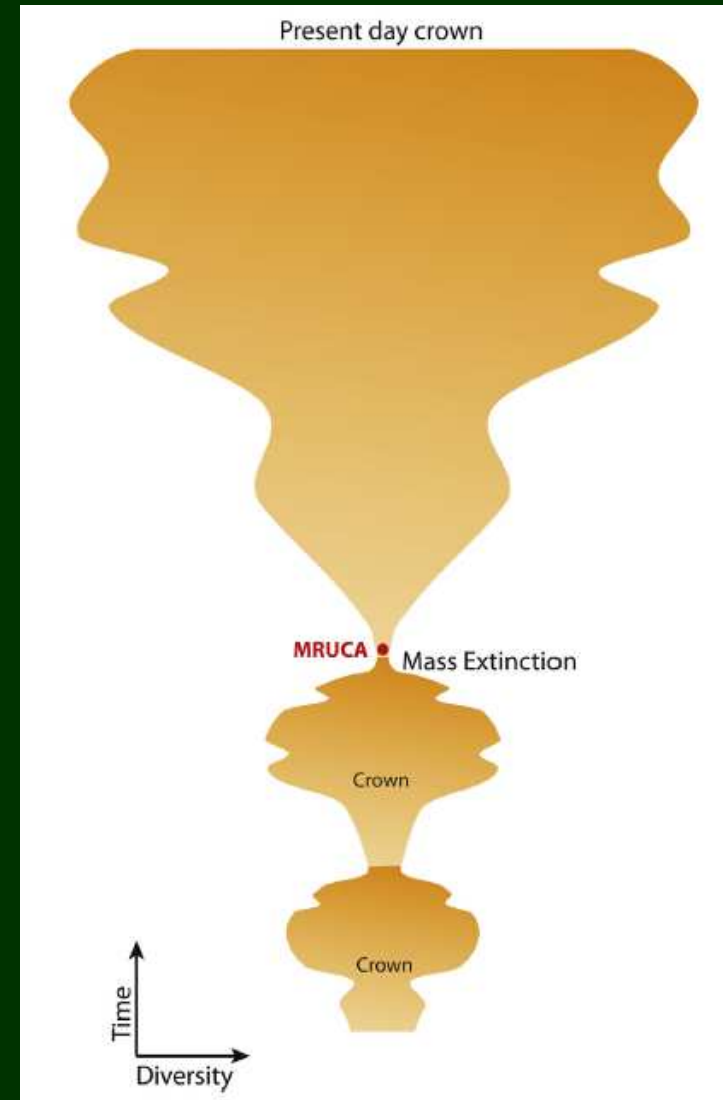
(= *last universal common ancestor*)



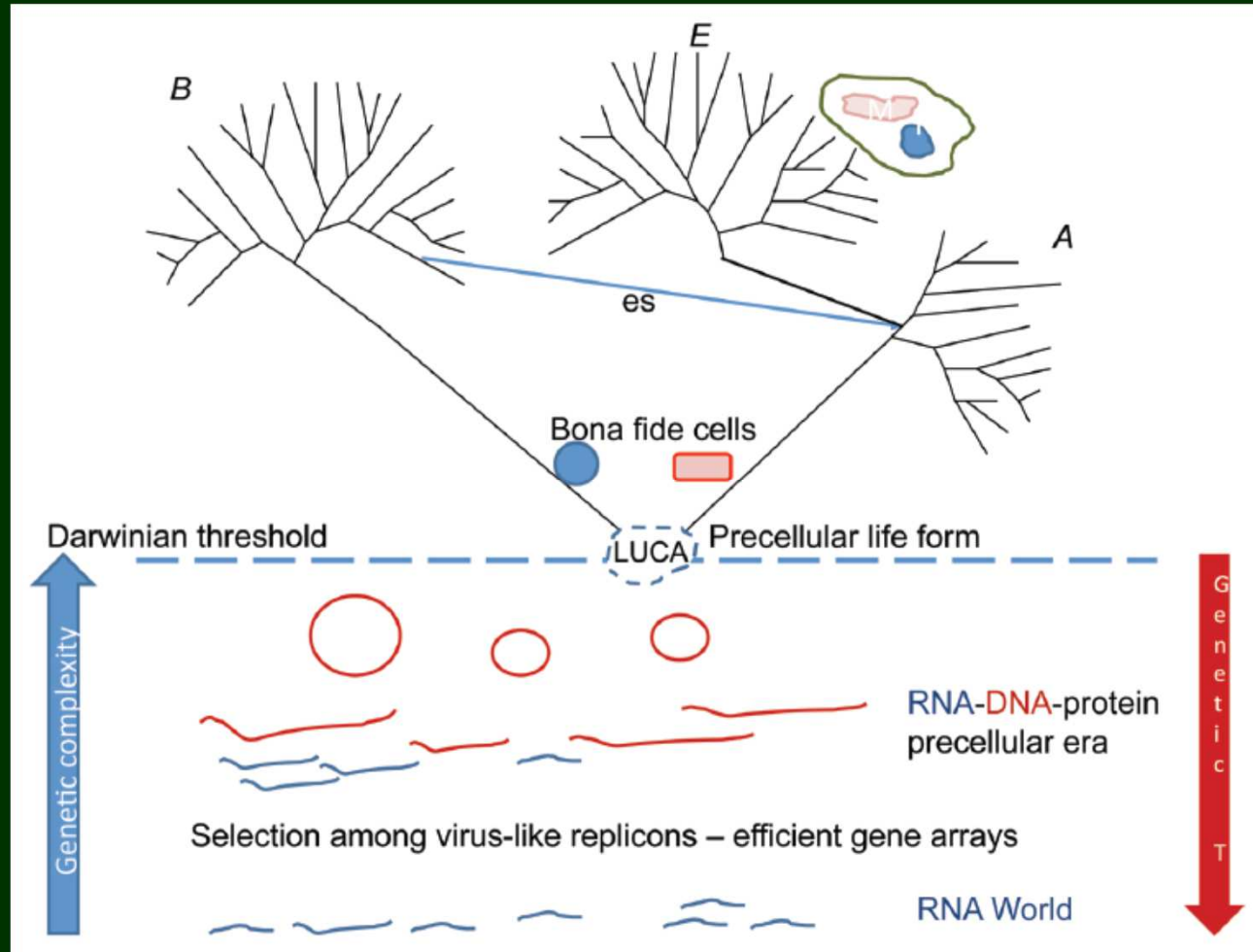
- společný předek bakterií, archeí a eukaryot
- nejde o „**první** živý organismus“
- vlastnosti záleží na topologii „Stromu života“ (např. pokud Neomura vznikla uvnitř bakterií, byl by *LUCA* negibakterie)

LUCA

- kořen uvnitř „domény“ Bacteria
 - LUCA = (gramnegativní) bakterie
- kořen mezi „doménami“
 - LUCA = buňka nepatřící do žádné „domény“
 - LUCA = „progenot“ (neúplná buněčná organizace, buněčnou strukturu si každá „doména“ vyvinula zvlášť)



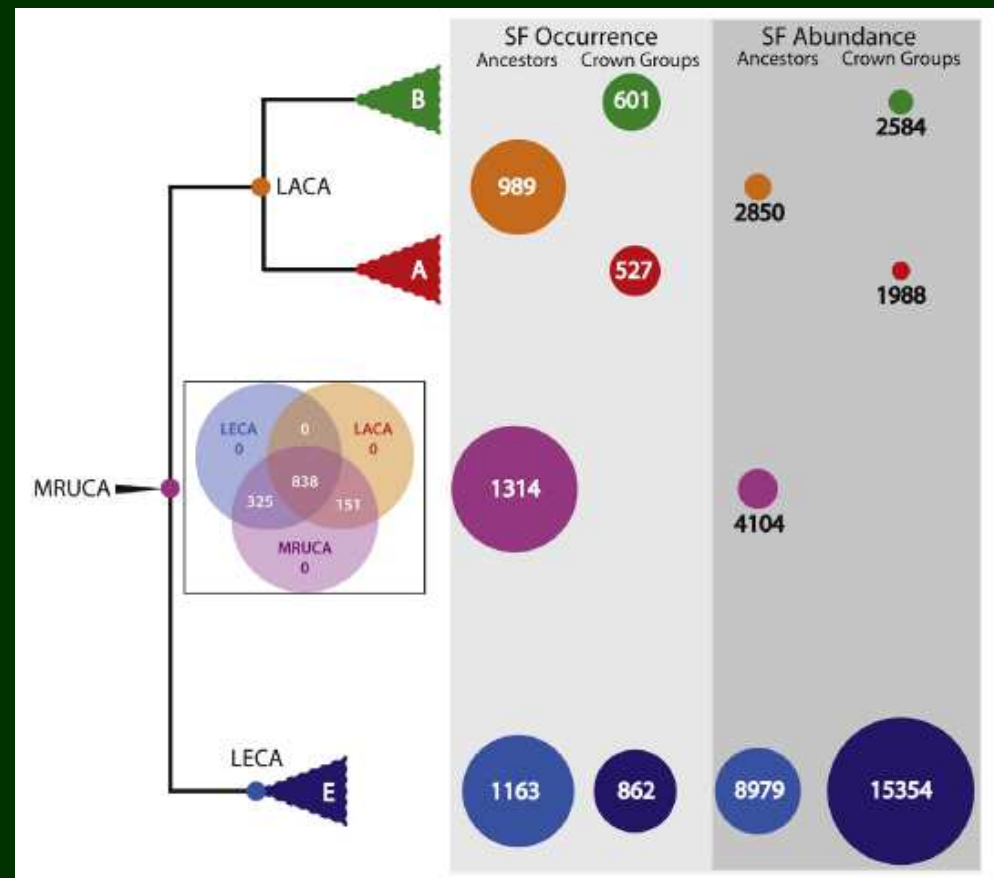
„Progenot“



LUCA

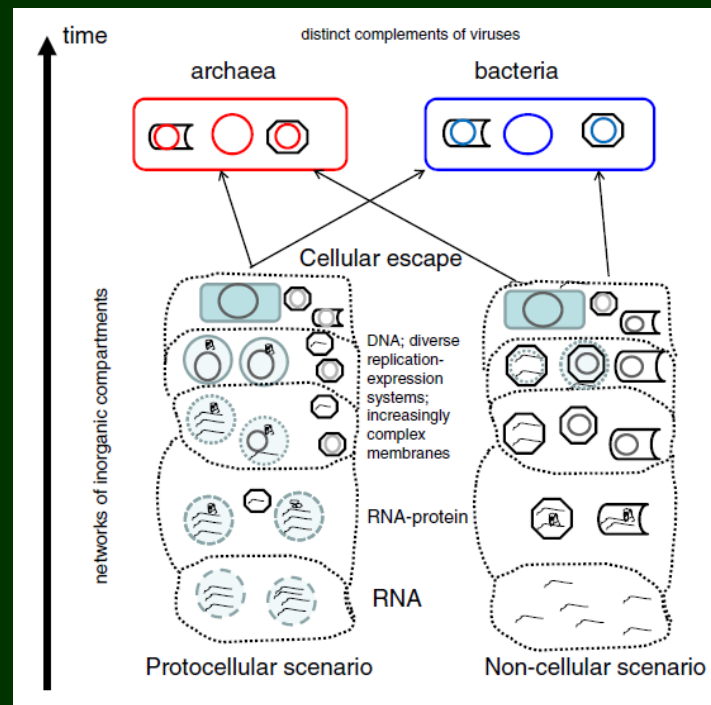
analýza strukturálních typů proteinů (*SCOP*)

- nápadně složitý LUCA
- tj. není to „progenot“
- → ke vzniku Života nám chybí mezi dnešními organismy „klíč“
- předbuněčný „progenot“ jistě existoval, ale v hlubší minulosti – dnešní buněčná struktura vznikla jednou, před diverzifikací „domén“

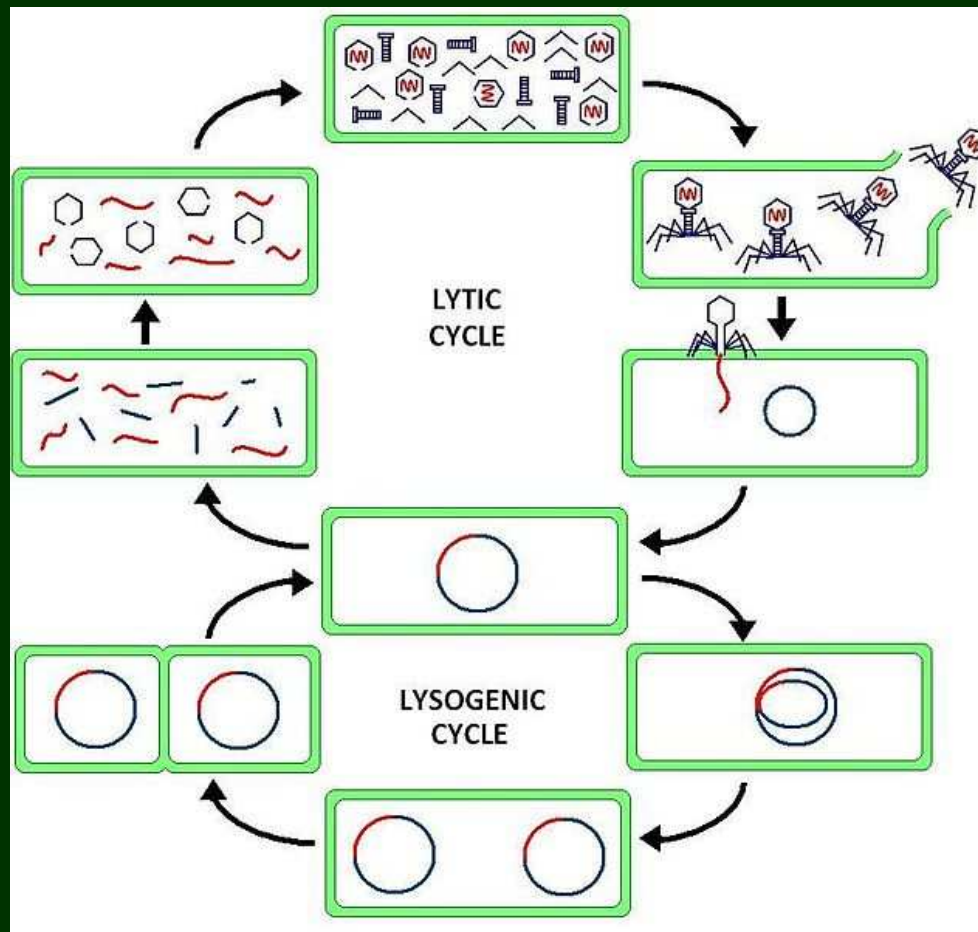


Evoluce virů a buněk

- parazitů je víc než hostitelů (každý druh má svého parazita, svého vira a geny virového původu)
- parazitace vzniká už u nejjednodušších simulovaných hypercyklů → parazitismus jistě předcházel vznik buněčného života

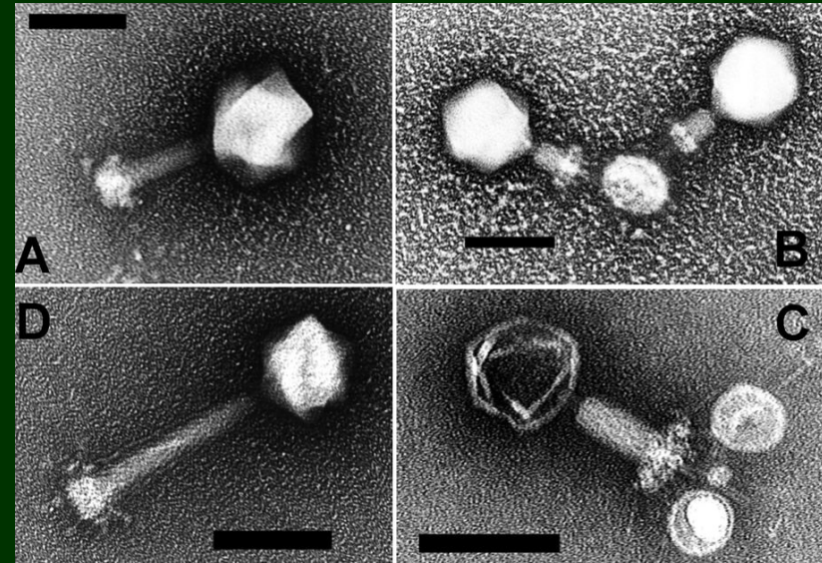
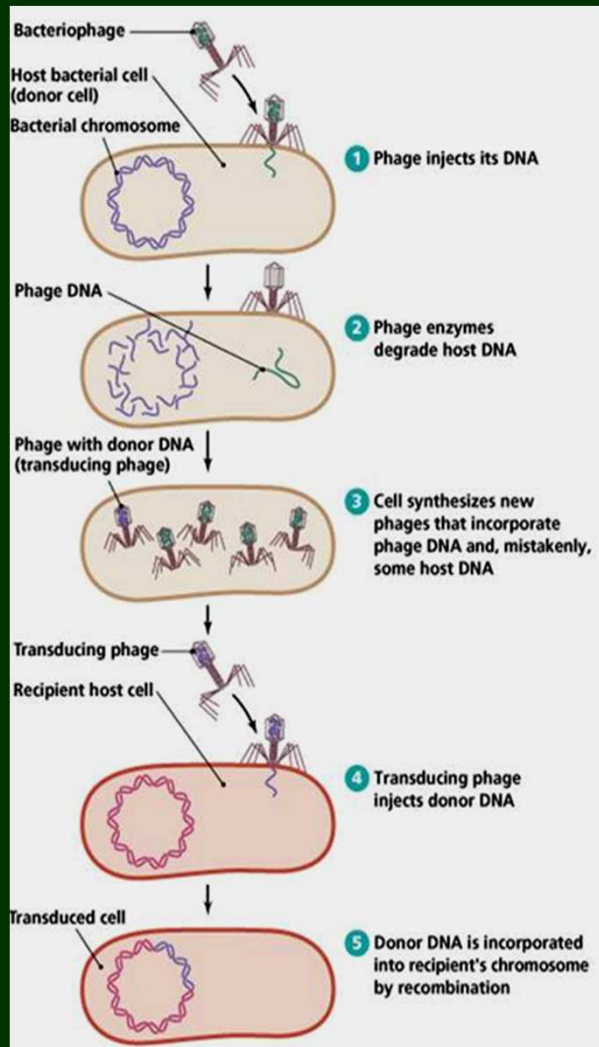


Lytický a lyzogenní cyklus virů



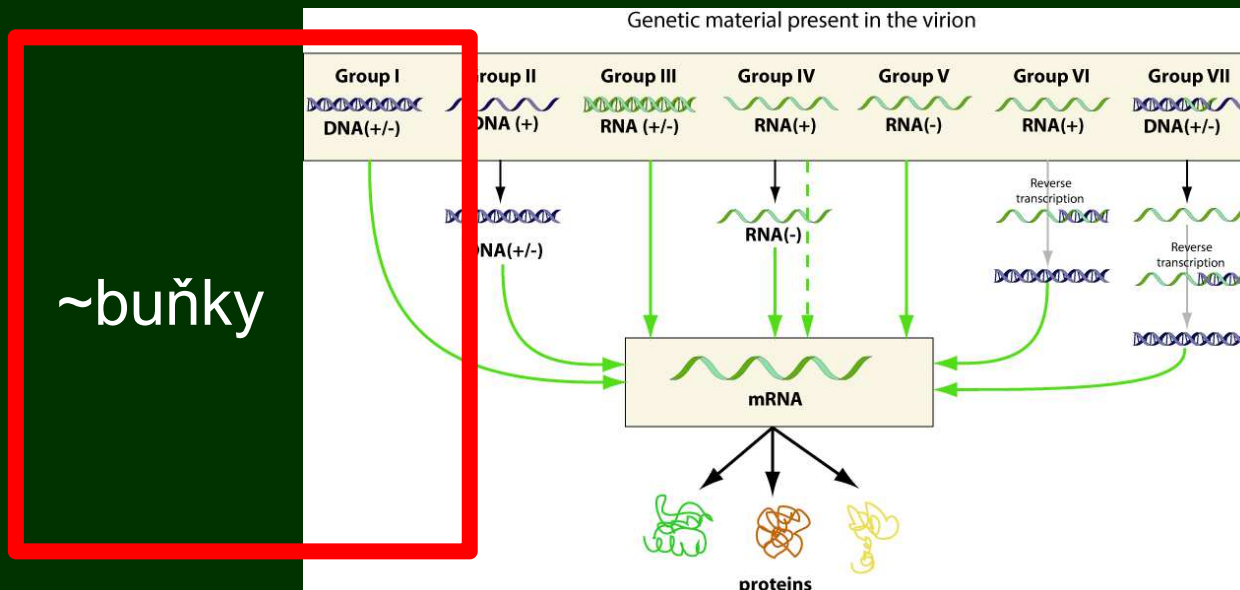
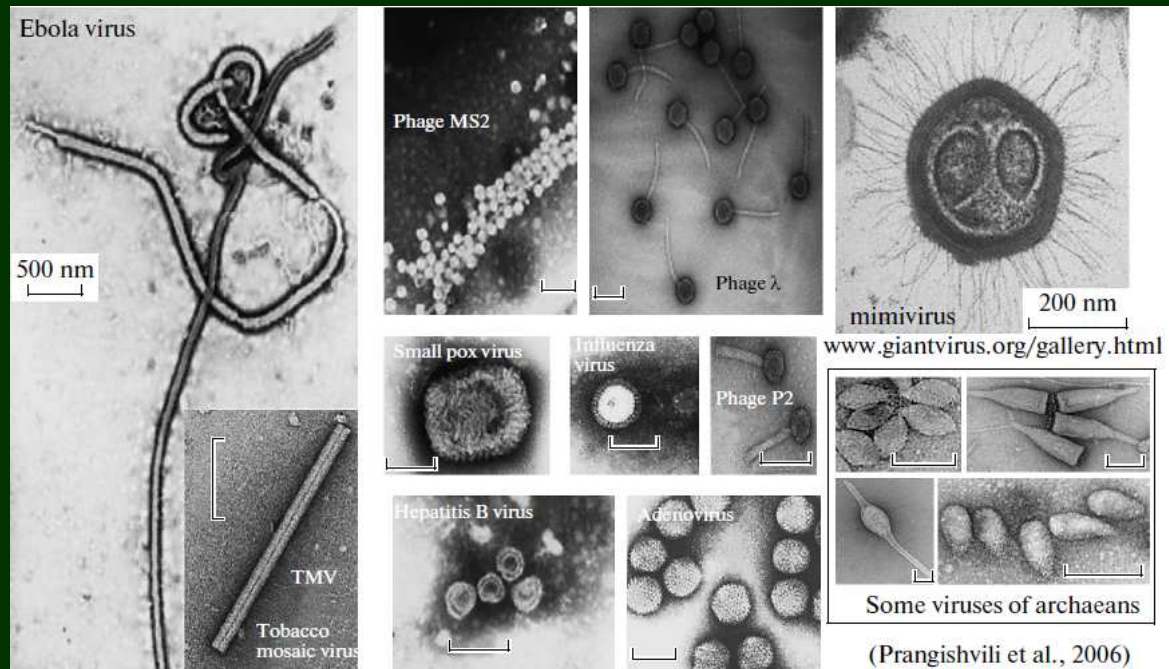
- virus se nechá buňkou zreplikovat, vytvořit viriony a infikuje novou buňku, čímž tu původní ničí
- x virus se zapojí do buněčného chromosomu a replikuje se s ním (i natrvalo) → provirus (profág)
- viry nemusí „žít“ samostatně, mohou se skrývat v genomech buněk

Fágy



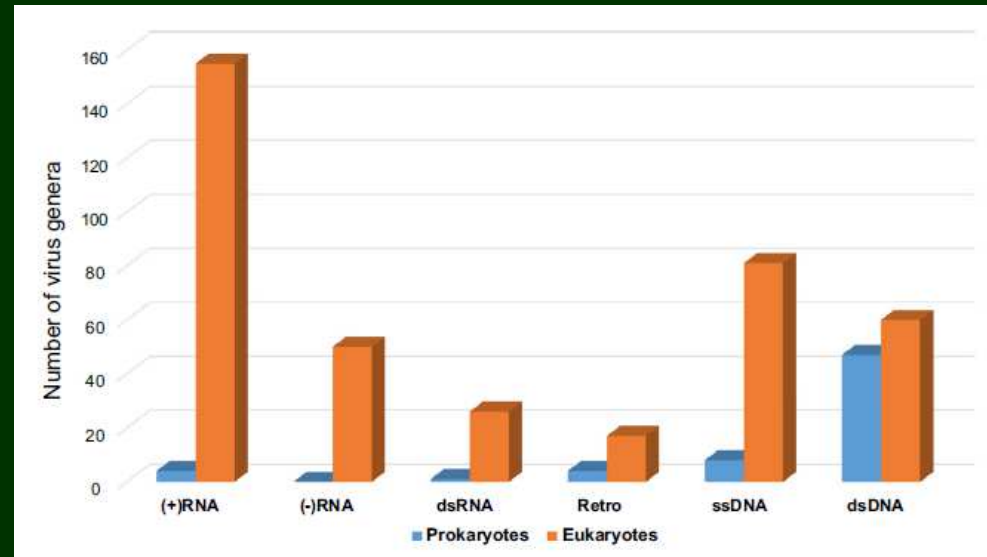
- různého typu i původu: nejpočetnější a nejpestřejší entity planety (5×10^7 fágů na 1 ml mořské vody)
- významný vliv na globální biogeochemii: role při tvorbě sedimentů, ovlivňují cykly klíčových prvků (C, N, P, O) – např. cyanofág zlikviduje fotosystém sinice a nahradí ho vlastním → metabolismus virového původu

Diverzita virů

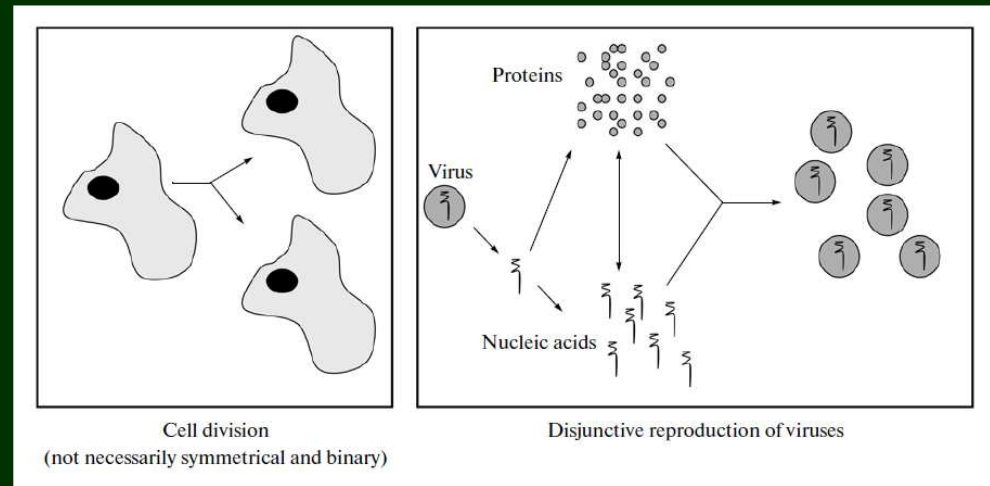


Prokaryotní x eukaryotní viry

- některé viry u bakterií *a* archeí, ale žádné viry u eukaryot *a* kterékoli skupiny prokaryot
- nápadná převaha eukaryotních RNA virů (x u prokaryot dsDNA, méně ssDNA, výjimečně RNA) – je v kompartmentalizované eukaryotní buňce víc příležitostí pro RNA replikaci?
- časté evoluční propojení mezi viry a jinými sobeckými elementy (transpozony, plazmidy)



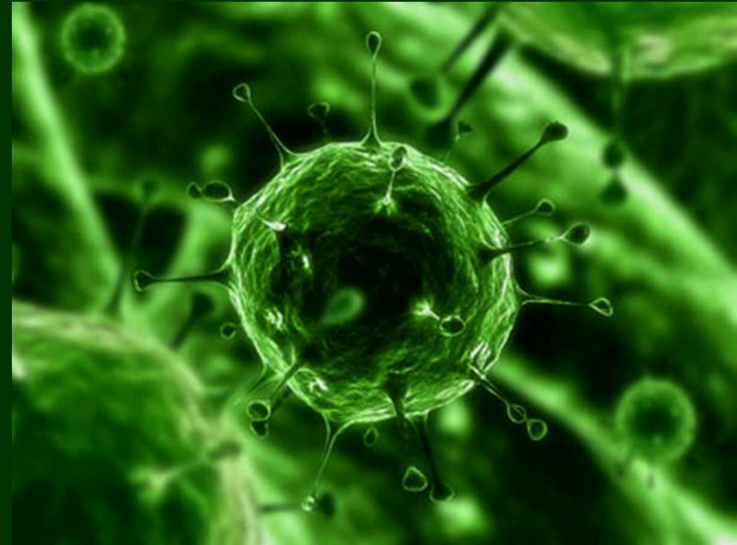
Viry: biologická podstata a původ



Trait	Cells	Viruses
Information content	Yes	Yes
Self-maintenance	Yes	No
Self-replication	Yes	No
Evolution	Yes	By cells
Common ancestry	Yes	No
Structural historical continuity	Yes	No
Genes involved in carbon metabolism	Yes	Cellular origin
Genes involved in energy metabolism	Yes	Cellular origin
Genes involved in protein synthesis	Yes	Cellular origin

- jsou živé? – viriony jistě ne, živé jsou jenom v buňce
- mají časovou kontinuitu? – ne (virion *nevzniká* z virionu)
- monofyletické? – ne

Původ virů



- (a) zbytky předbuněčného života?
- (b) redukované buňky? (ale buňky *čeho?*)
- (c) vzbouřené skupiny genů (např. transpozony)
- není žádný důvod předpokládat jednotný původ – jejich struktura, genomy, strategie etc. jsou strašlivě variabilní

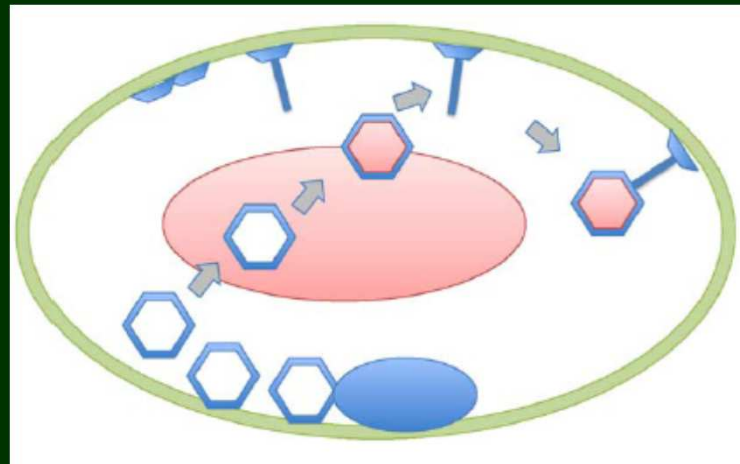
Původ virů

Table 4: Major concepts in virus evolution

Concept	Principal message	References	Brief critique/comment
Cell degeneration model of virus origin	Viruses, at least complex ones, evolved as a result of degeneration of cells, perhaps, through a stage of intracellular parasites	[40, 43, 45, 50]	This route of virus evolution appears to be inconsistent with the results of viral comparative genomics, in particular, the prominence of genes without cellular counterparts in the conserved cores of viral genomes
Escaped-genes model of virus origin	Viruses evolved from within cells, through autonomization of the appropriate genes, e.g., those coding for polymerases	[40, 43, 45, 55]	Similarly, this model lacks support from virus genome comparison
Origin of viruses from a primordial gene pool	Viruses are direct descendants of primordial genetic elements	[40, 43, 87]	Generally, this appears to be the most plausible path for the origin of viruses. However, non-trivial conceptual development is required, given that viruses are intracellular parasites and, technically, could not precede cells during evolution
An ancient lineage of viruses spanning the three domains of cellular life	The presence of JRC in a variety of groups of DNA viruses is taken as evidence of the existence of an ancient lineage of viruses infecting all three domains of cellular life	[13–15]	This concept capitalizes on a truly remarkable observation of the near ubiquity of JRC in viruses. However, inferring an ancient lineage of viruses on the basis of the conservation of a single protein smacks of essentialism and does little to explain the trajectories of most other virus-specific and virus hallmark genes. Besides, this concept does not specify the cellular context in which the ancient virus lineage might have emerged
Three DNA viruses to replicate genomes of RNA cells	The hypothesis postulates that at least three major lineages of RNA viruses emerged by the escaped-genes route from RNA-based progenitors of archaea, bacteria and eukaryotes. These ancient RNA viruses are thought to have given rise to three independent lineages of DNA viruses that imparted DNA replication onto their cellular hosts	[49, 55]	This concept is based on important general notions of the ancient origin of viruses and their major role in evolution of cells. However, the specific model of Forterre appears to be critically flawed as it stems from a model of cellular evolution that appears not to be defensible (see text)

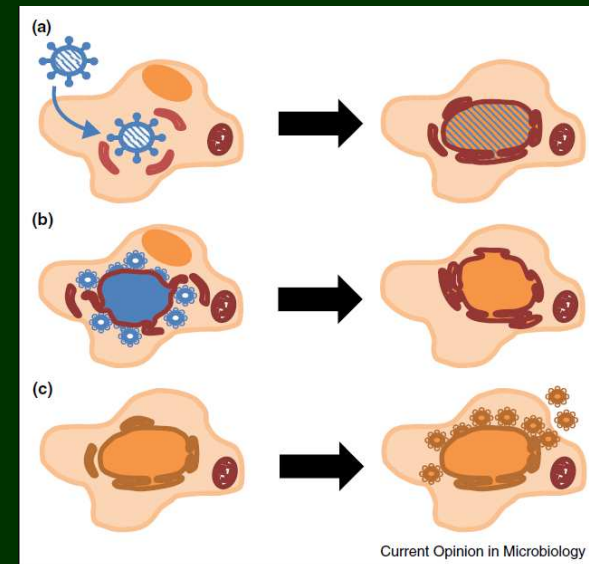
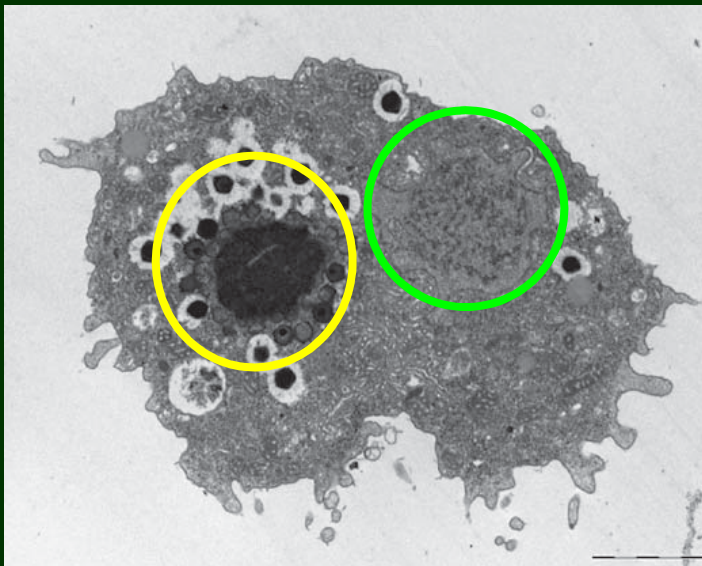
Viry nejsou (jenom) viriony

- kde se berou geny virového původu?
- jistě nevznikají ve virionu, ale v napadené buňce (duplikace, rekombinace, transpozice...)
- viry jako specifické buněčné organismy („virové továrny“)
- buňka po infekci virem už není ta původní buňka, původní genom je někdy zničen a buněčná struktura a metabolismus pozměněné (T4) → *buněčný organismus produkující virion*
- tento organismus ukradl buněčnou strukturu od původnímu organismu, který už je mrtev („nepřátelské převzetí buňky“)



„Virobuňka“

- virová továrna mimiviru o velikosti hostitelského **jádra** a infikovaná „sputnikem“ ...
- *viral factory* (VF) ~ minijadro (jadro virobuňky)
- membrána z ER, někdy i z jaderného obalu (některé viry přímo invadují jádro a mění ho ve VF)
- vznik jádra je pořád záhadný – nehrály v tom roli viry???
- (x nejsou některé obří viry „vzbouřená jádra“???)



Viry – proč nevíme, kam patří

- 1. extrémně rychlá molekulární evoluce → skrytá homologie (homologické geny nemusí být identifikovatelné) x obvykle chybí i strukturální homologie proteinů
- 2. extrémně malé genomy
- 3. „krádeže genů“ (rekombinace, integrace do hostitelského genomu) → gen buněčného původu nemusí značit původ viru (kolagen v nimaviru, fotosystém II v cyanofágu, kus kuřecího chromozomu 19 v herpesviru ...)
- 4. neexistuje ani jedna molekula, která by byla společná všem virům (x ribozomy buněčných organismů) + malý (obvykle žádný) překryv s genomy buněčných organismů
- → známe fylogenezi různých linií virů, ale netušíme, odkud pocházejí

Monofyletické linie virů a ultrasobeckých genetických elementů

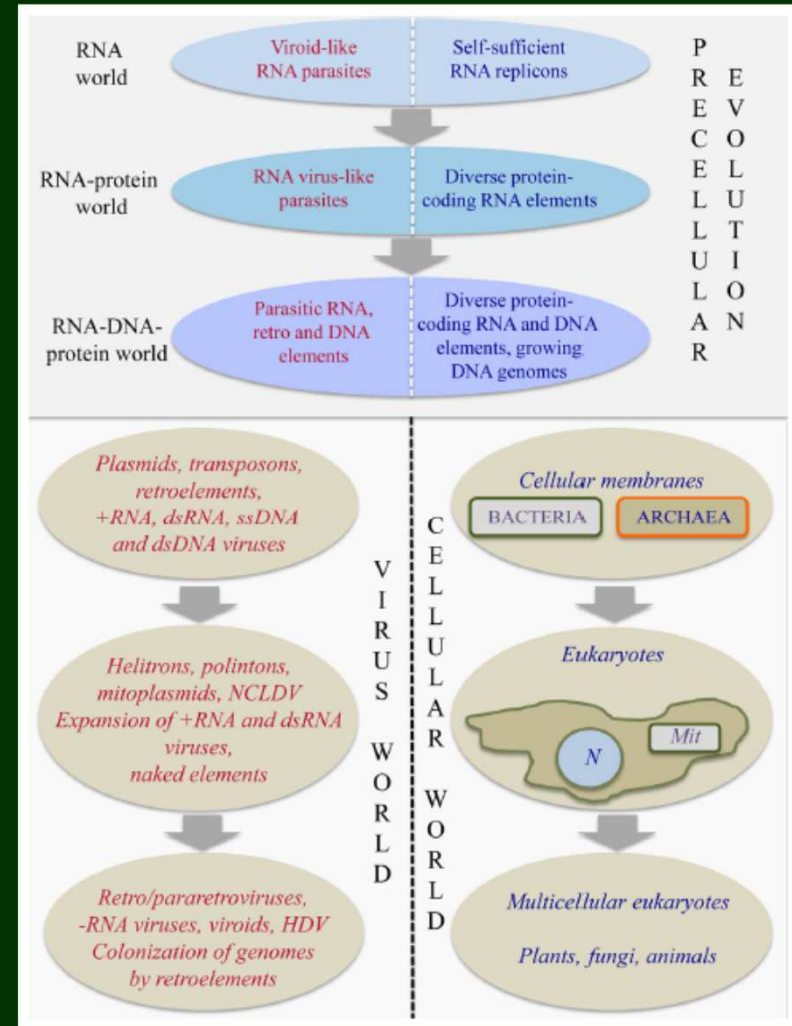
Table 1: The major monophyletic classes of viruses and selfish genetic elements

Class of viruses	Constituent virus lineages	Hosts	Support for monophyly	Refs
Positive-strand RNA viruses	Superfamily I: picorna-like; superfamily II: alpha-like; superfamily III: flavi-like; the exact affinity of RNA bacteriophages within this class of viruses remains uncertain (possibly, a fourth lineage)	Animals, plants, protists, bacteria (one family of bacteriophages)	Conserved RdRp; JRC in most superfamily I viruses, and subsets of superfamilies 2 and 3 viruses. Reconstructed ancestor with RdRp and JRC	[87]
Retroid viruses and elements	Retroviruses, hepadnaviruses, caulimoviruses, badnaviruses; LTR- and nonLTR retroelements; retrons; group II self-splicing introns – the progenitors of eukaryotic spliceosomal introns	Animals, fungi, plants, protists, bacteria, archaea	Conserved RT	[103, 104]
Small DNA viruses, plasmids, and transposons with rolling circle replication	Gemini-, circo-, parvo-, papovaviruses, phages (e.g., ϕ X174), archaeal and bacterial plasmids, eukaryotic helitron transposons	Animals, plants, archaea, bacteria	Conserved RCRE, JRC, S3H (in eukaryotic viruses)	[17, 18, 20]
Tailed bacteriophages (Caudovirales)	Families: Myoviridae (e.g., T4), Podoviridae (e.g., T7), Siphoviridae (e.g., λ)	Bacteria, euryarchaea	Complex, overlapping arrays of genes conserved in subsets of tailed phages; genes of all tailed phages thought to comprise a single pool	[11, 93, 94, 105, 106]
Nucleo-cytoplasmic large DNA viruses (NCLDV)	Poxviruses, asfarviruses, iridoviruses, phycodnaviruses, mimiviruses	Animals, algae, protists	Core set of 11 conserved genes, including JRC, S3H, and a FtsK-like packaging ATPase, found in all NCLDVs; reconstructed ancestor with ~40 genes	[50–53, 107]

Abbreviations: JRC, Jelly-Roll Capsid protein; LTR, Long Terminal Repeat; RdRp, RNA-dependent RNA polymerase; RCRE, Rolling Circle Replication (initiation) Endonuclease; RT, Reverse Transcriptase; S3H, Superfamily 3 Helicase.

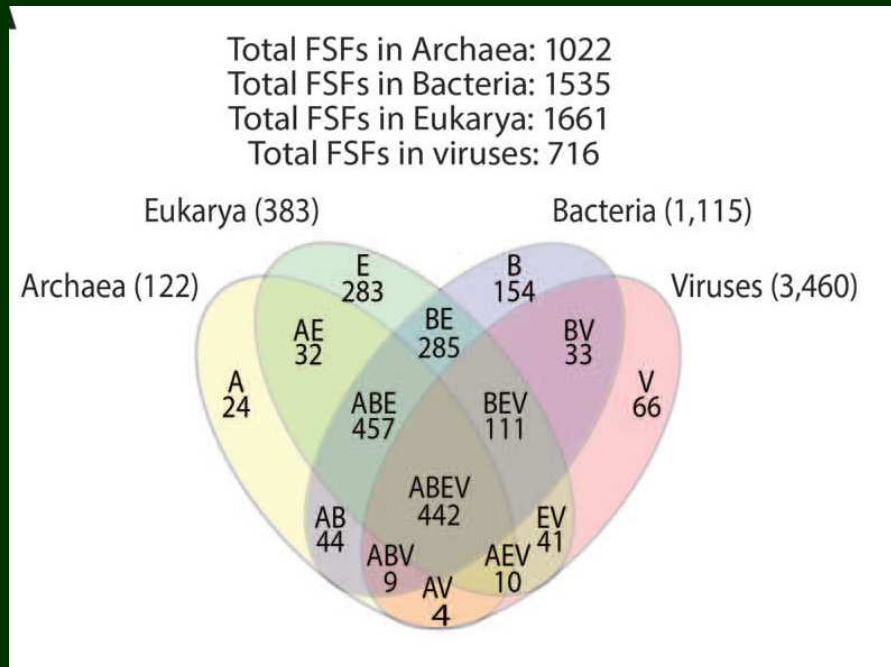
Paralelní evoluce celulárního a virálního světa

- redukce buněčných organismů vede až k úplné ztrátě genomu (mitozomy)
- ale nikdy nevytváří virální entity
- dokonale oddělené světy?



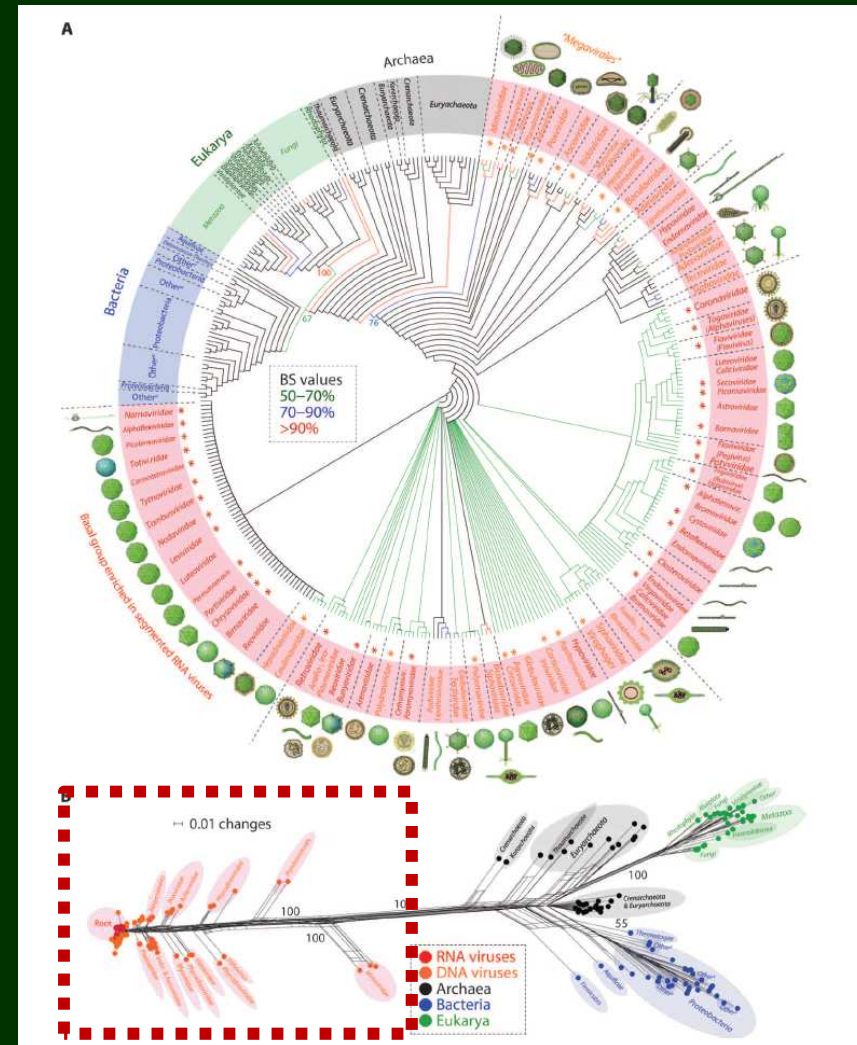
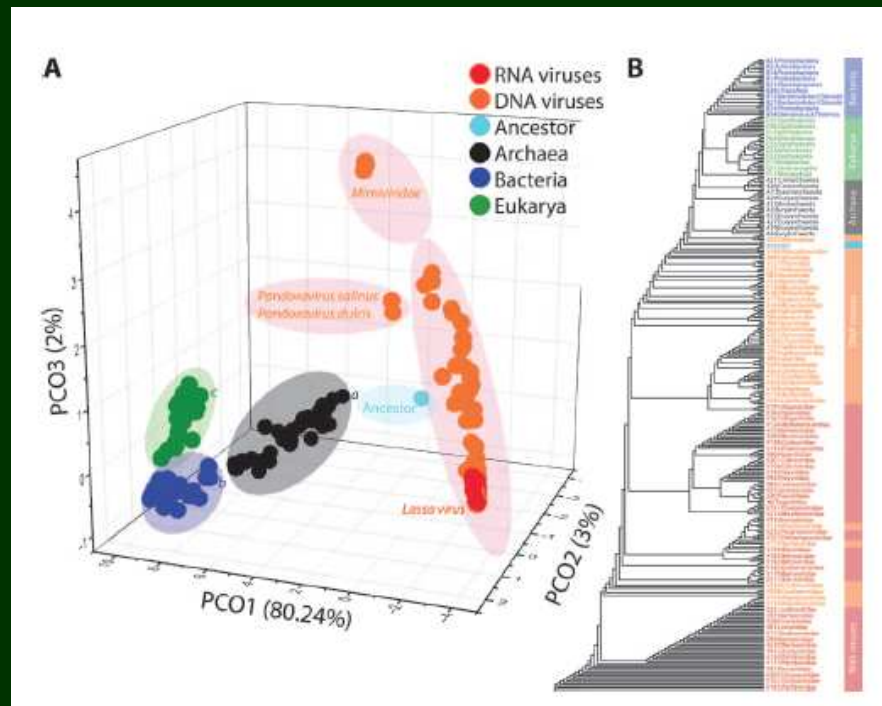
Společná fylogeneze virů a buněk

- založena na FSF (*fold superfamilies*): proteiny sdílející 3D strukturu (je 3–10krát konzervativnější než sekvence)
- velký překryv (457 ABE, 442 ABEV) – 66 FSF specifických pro jednotlivé skupiny virů



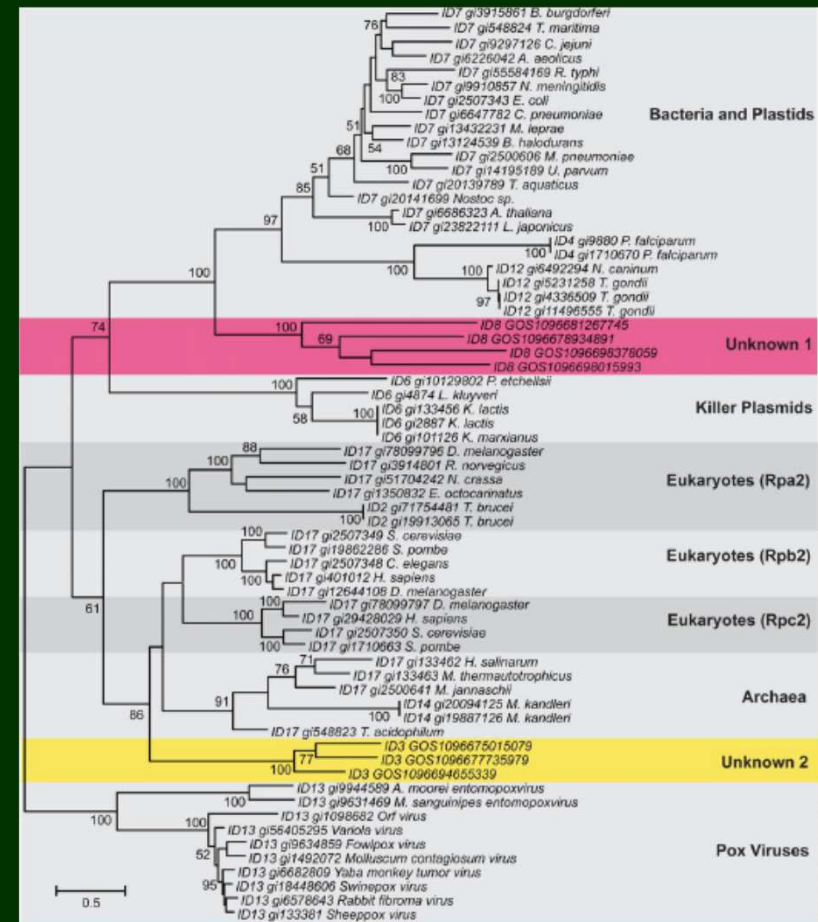
Fylogeneze virů a buněk

- viry vznikly z proto-buněk před vznikem současných buněčných skupin



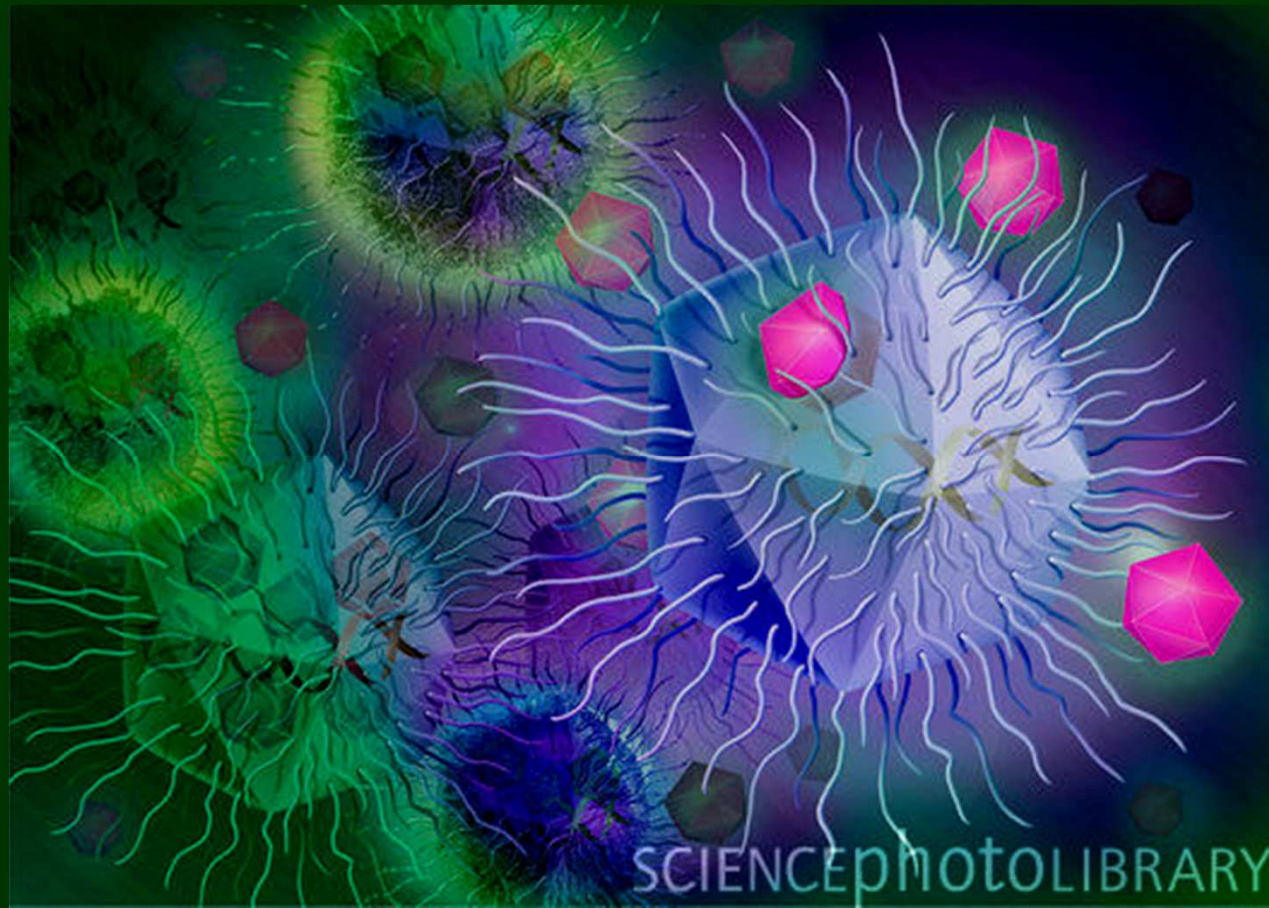
„Čtvrtá doména“?

- hluboko zakořeněné větve z přírodních vzorků ve stromech založených na *recA* (rekombináza) a *rpoB* (RNA polymeráza)
- „4. doména“ (*buněčného života*) – přežívá v redukované podobě (megaviry), anebo zmizela, ale její geny přežívají v megavirech?



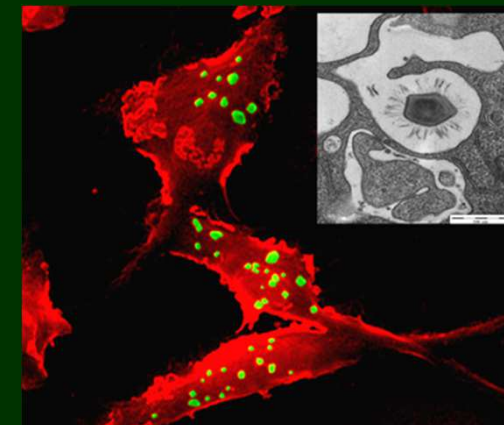
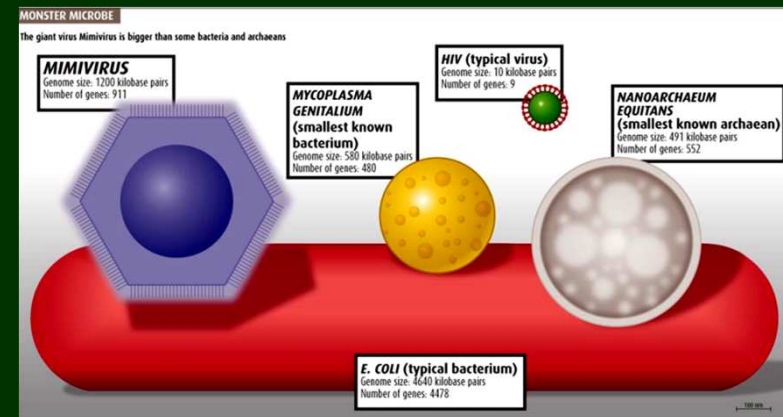
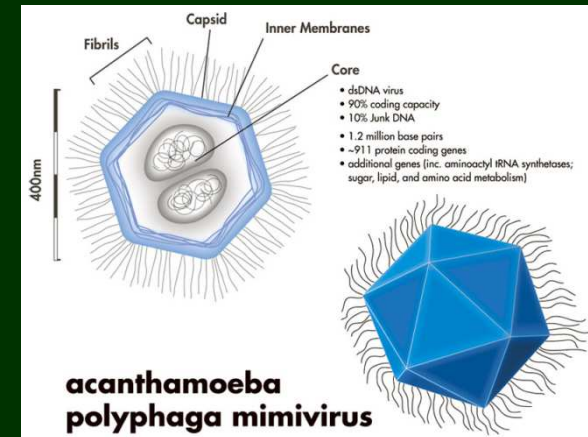
Megaviry („giry“)

NCLDV (*nucleocytoplasmic large DNA viruses*)



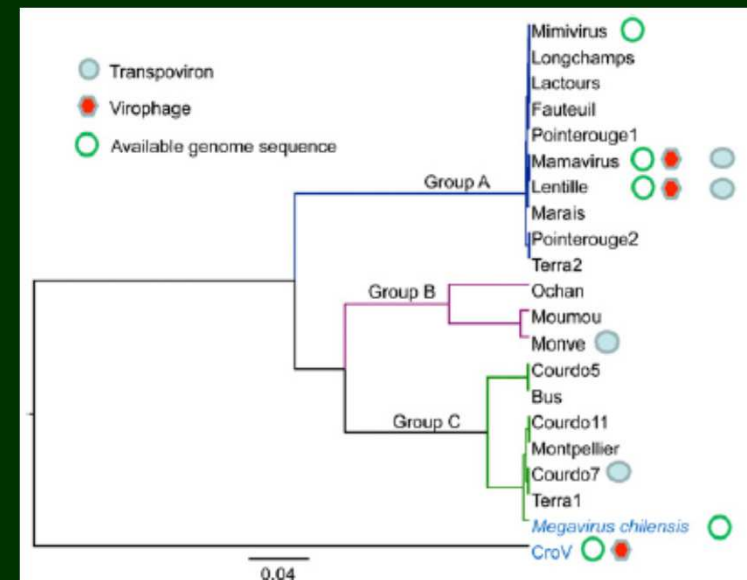
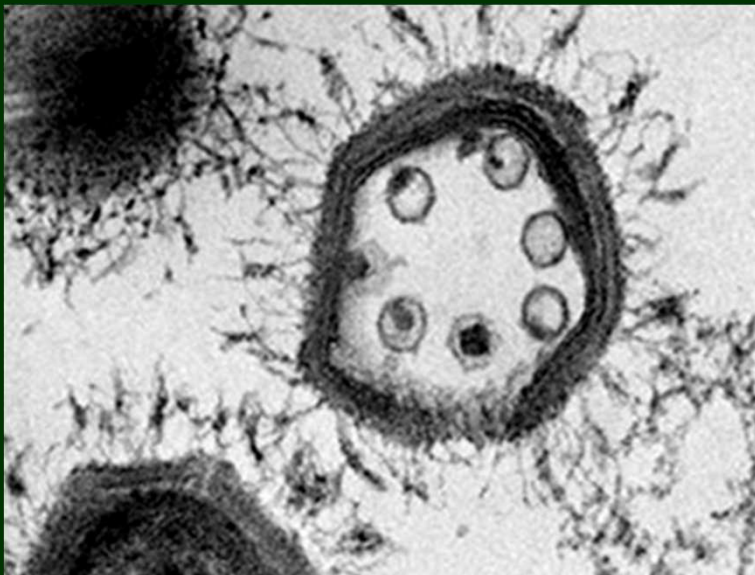
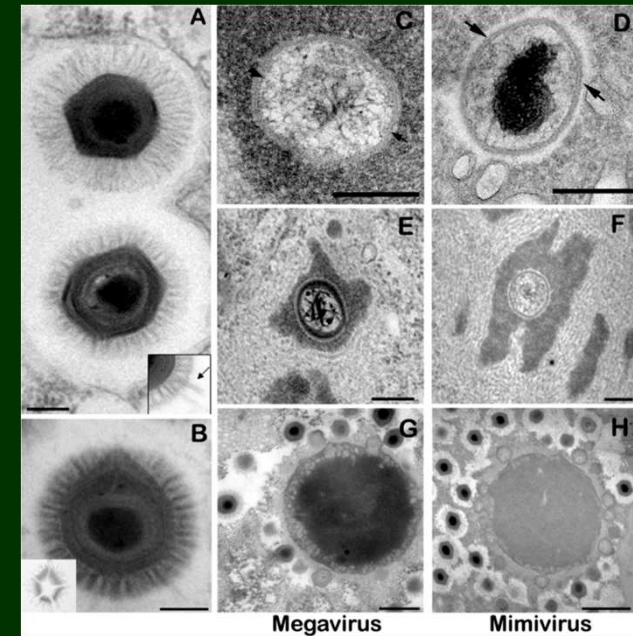
Mimivirus (APMV)

- 2003 – parazit *Acanthamoeba* (Amoebozoa)
- původně považován za G⁺ bakterii
- velikost genomu srovnatelná s bakteriemi (1,2 Mb, >900 genů, >450 unikátních, vlastní tRNA a aa-tRNA-syntetázy)
- „nukleocytoplazmatický velký DNA virus“ (NCLDV)
- **zloději genů nebo živé fosilie?** (sesterská skupina eukaryot???)
- (nebo **obojí?**)



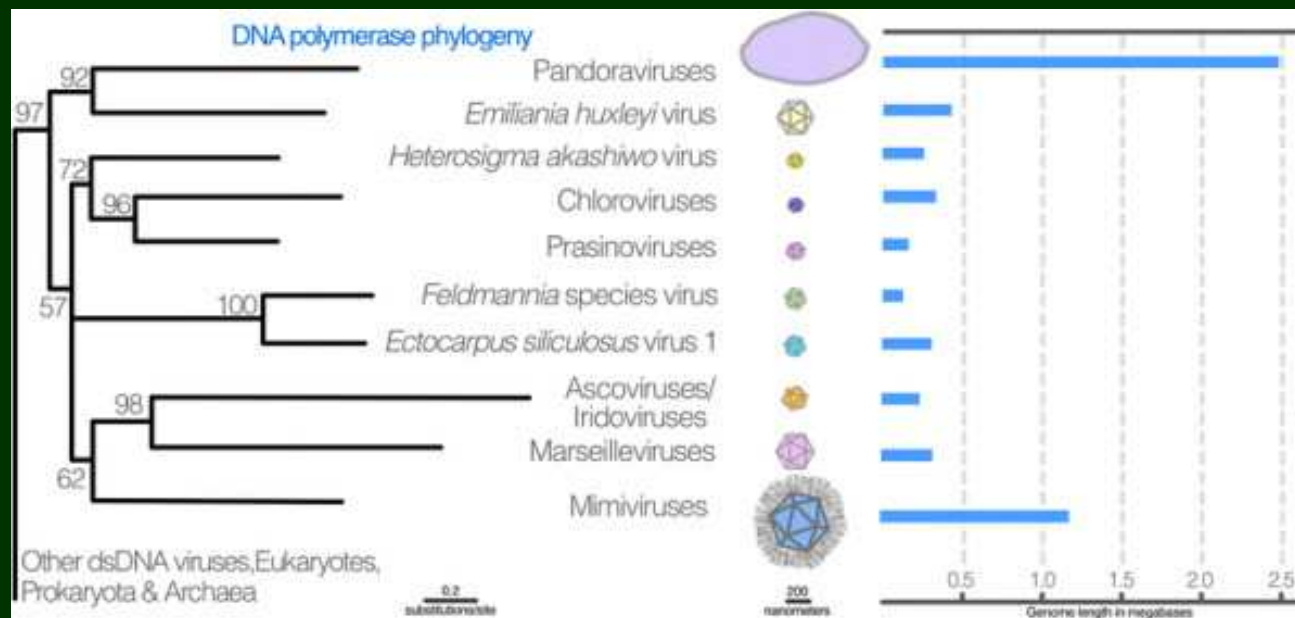
Megaviry

- *Megavirus*, *Mamavirus*, *Lentille virus*...
- virofágy („*Sputnik*“, parazitují na virech – vznikly z nich transpozony typu „Maverick“ živočichů), transpovirony (TE uvnitř virů...)



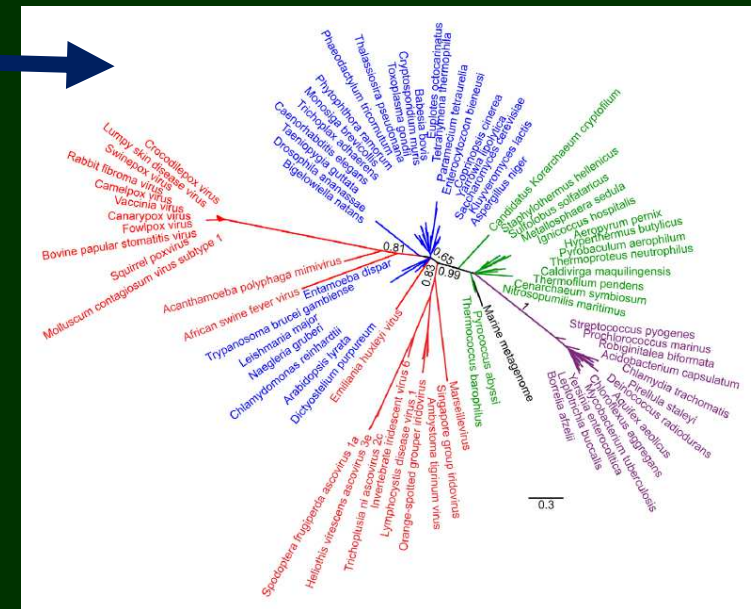
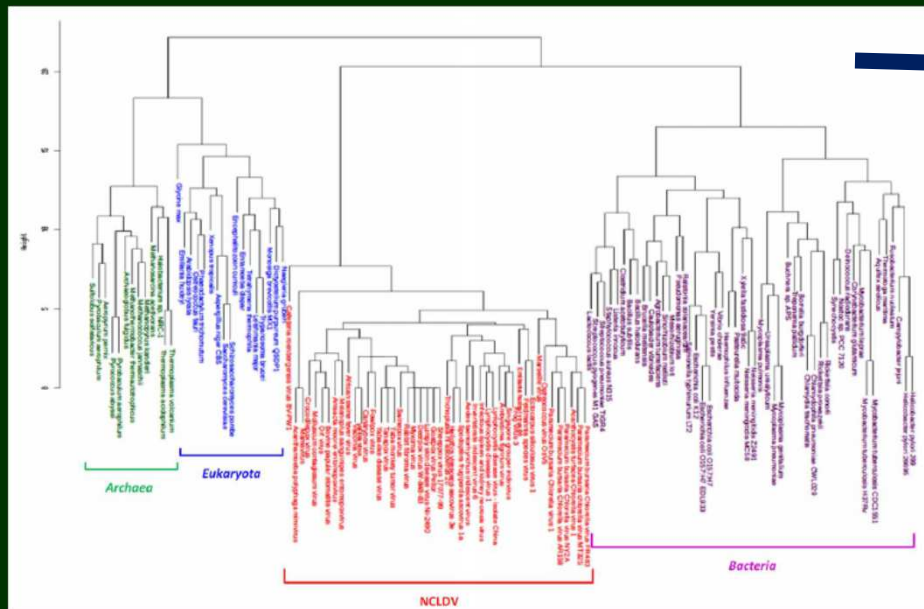
Evolution of giant viruses

- giant viruses arose at least twice from small megaviruses
- eukaryotic genes of large viruses are always within the phylogeny of their eukaryotic hosts → secondary acquisition
- + different genes from different eukaryotic groups

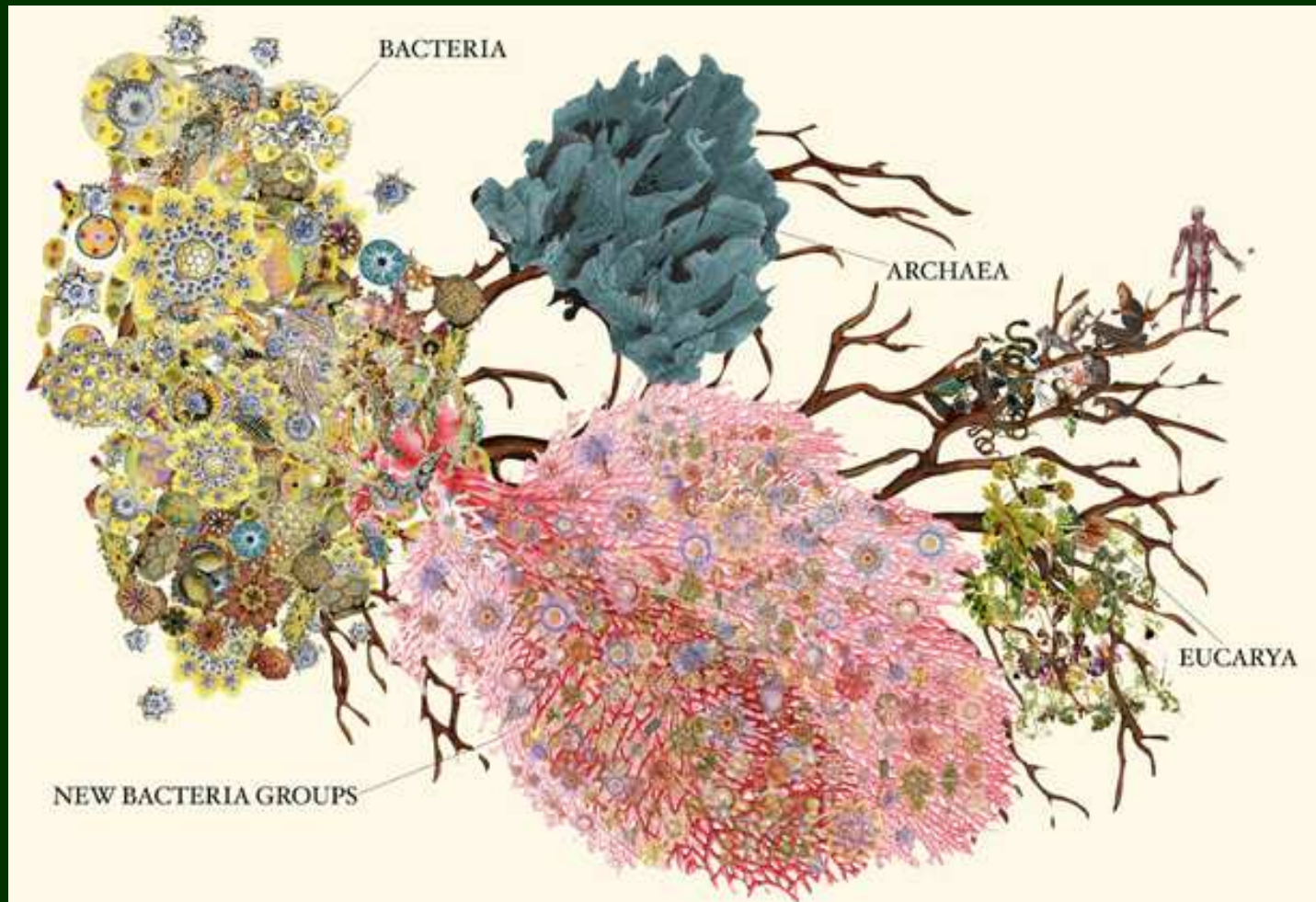


„Čtvrtá doména“?

- monofylie nepravděpodobná
- x neobsahují velké viry skutečné geny „čtvrté domény“, která jinak nepřežila?

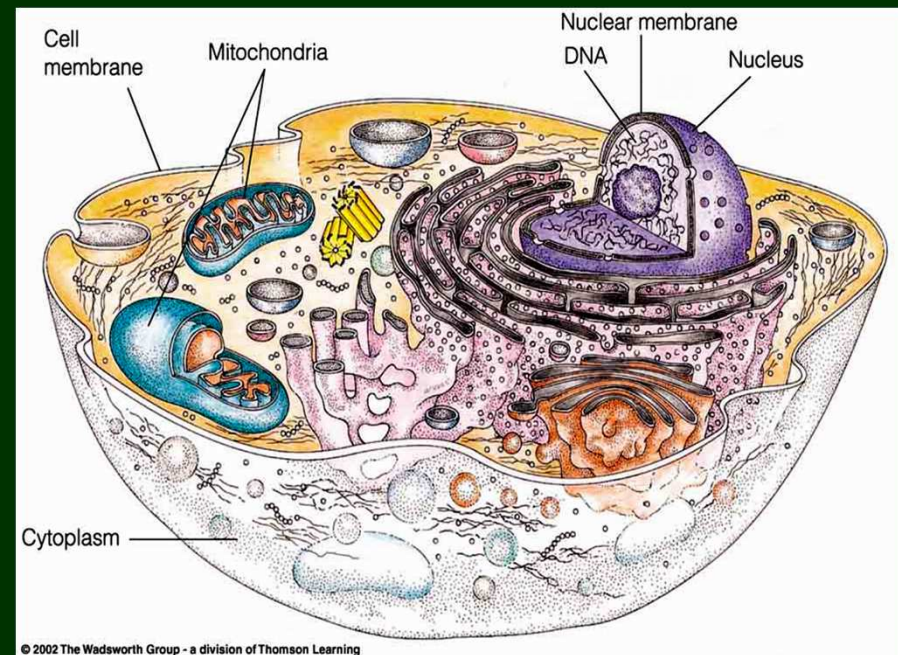
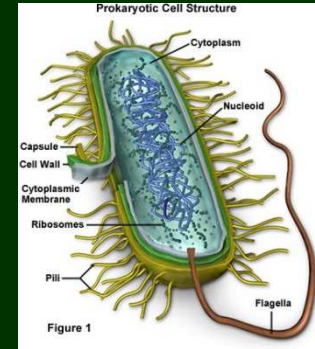


Buněčné organismy (Cytota)



Buněčné organismy

- tradičně Prokaryota × Eukaryota
- Prokaryota: malé jednoduše stavěné buňky, bez organel a cytoskeletu, bez endocytózy, kruhový chromosom bez histonů, jednoduše stavěné geny, kompaktní genom s operonovou regulací genové exprese, horizontální přenos genů, buněčná stěna
- **mnohé z toho ovšem není pravda**

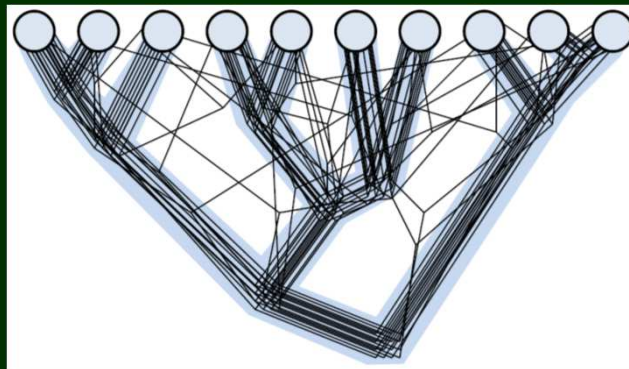


Fylogeneze prokaryot

- „Prokaryota“ nepřírozená (parafyletická) skupina
- dvě zcela zásadně odlišné skupiny („domény“), rozlišené na počátku 80. let (16S rRNA)
- 1. Eubacteria = **Bacteria**
- 2. Archaeobacteria = **Archaea**
- 3. **Eukaryota**
- Archaea a Eukaryota patří k sobě (→ **Neomura** = **Arkaryota**), nebo Eukaryota patří přímo dovnitř archeí

Vertikální x horizontální přenos?

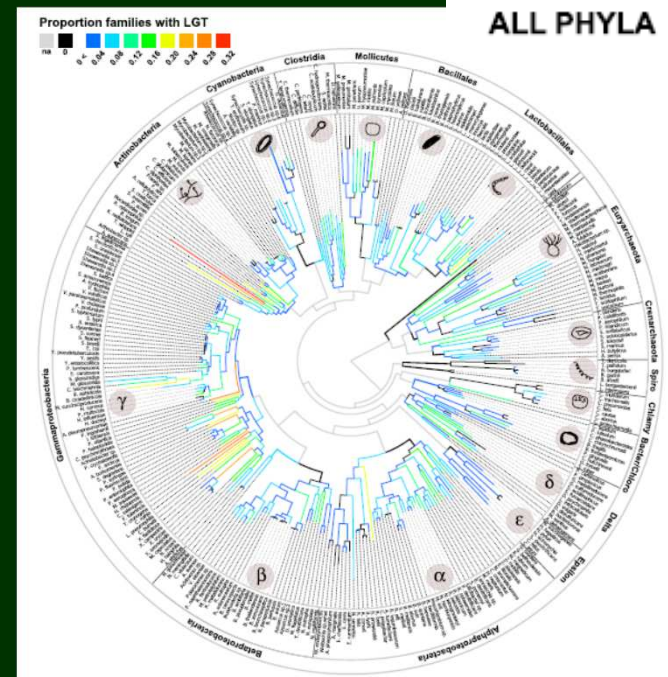
- vertikální = „strom života“ (*Tree of Life, ToL*)
- znamená vysoký podíl HGT, že ToL neexistuje???
- hodně genů → strom → existuje většinový fylogenetický signál (jinak by se konfliktní signály pocházející z různých genů „vyrušily“)
- vertikálnost určitě existuje (buňka vzniká z buňky) – je podíl horizontality opravdu zásadní? (zkuste si to v laboratoři: jak často se dělí buňky a jak často přeleze gen z buňky do buňky?)
- mnoho skupin bakterií vychází zcela konzistentně (Cyanobacteria, Proteobacteria, Actinobacteria)



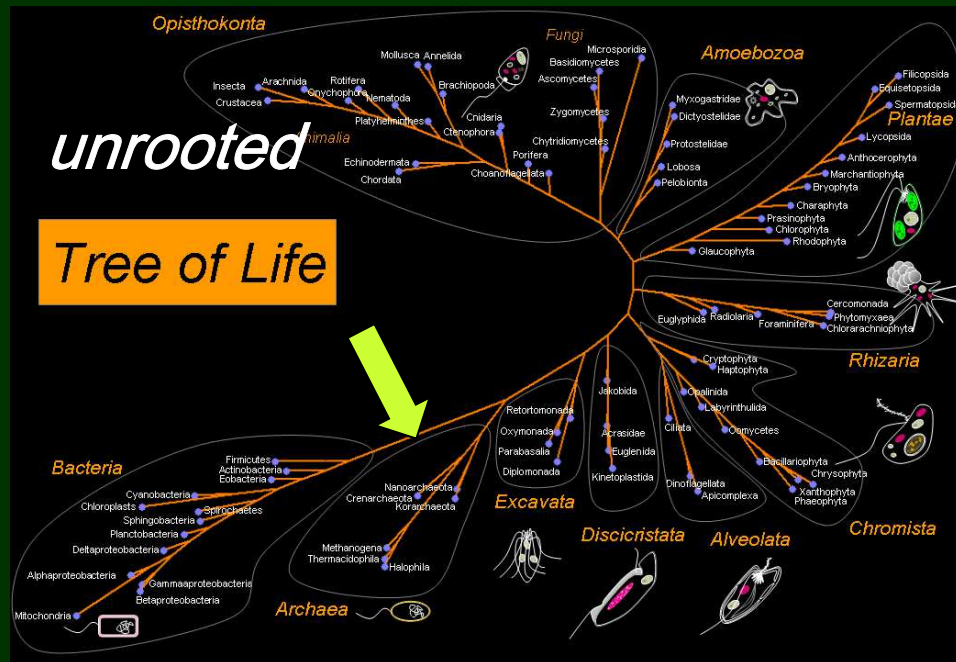
Horizontální přenos genů

- HGT není náhodný ani taxonomicky, ani „tématicky“
- buněčné procesy a signalizace (CELL)
- uložení a zpracování informace (INFO)
- **metabolismus (META)**
- v různých skupinách různě silné (Actinobacteria, Proteobacteria)

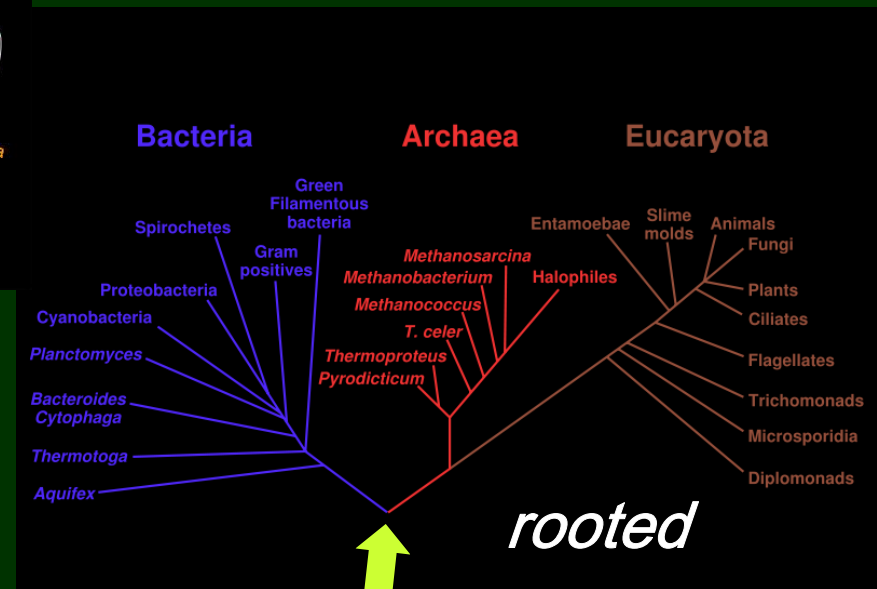
	CELL	INFO	META
Actinobacteria	3.3	4.1	4.8
Alphaproteobacteria	3.2	3.3	5.8
Bacillales	2.6	2.5	3.5
Bacteroidetes/Chlorobi	1.9	2.8	2.1
Betaproteobacteria	3.1	3.2	4.1
Chlamydiales-Verruco	2.2	1.8	2.0
Clostridia	4.5	3.9	5.8
Crenarchaeota	3.4	2.7	2.8
Cyanobacteria	2.2	2.3	2.7
Deltaproteobacteria	4.3	3.3	5.3
Epsilonproteobacteria	0.7	0.8	1.6
Euryarchaeota	2.1	3.0	3.9
Gammaproteobacteria	3.8	4.2	4.8
Lactobacillales	5.2	5.1	8.0
Mollicutes	2.9	2.3	3.3
Spirochaetes	0.0	0.2	0.0
ALL PHYLA	3.0	3.0	4.2



Zakořeněný a nezakořeněný „Strom života“

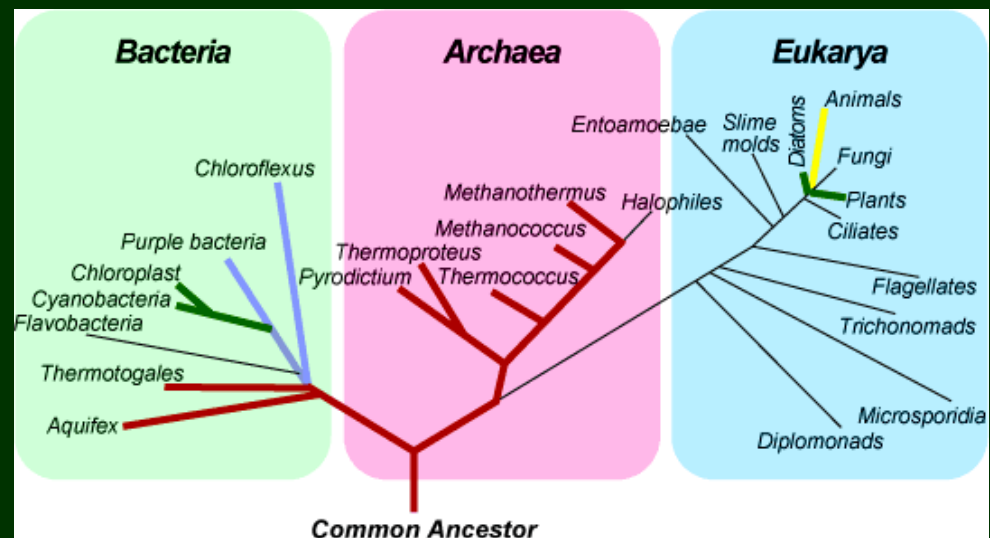


zjevně žádný
použitelný outgroup



- x určitě nejde o tři rovnocenné skupiny: Eukaryota jsou blízka archeím (Neomura = Arkaryota) nebo patří přímo mezi Archaea → 2 „domény“: Bacteria + Neomura nebo Bacteria + Archaea
- (pokud jsou i bakterie parafyletické, je jenom jedna „doména“)
- → zásadní implikace pro rekonstrukci LUCA

„Tři domény“ Bacteria, Archaea a Eukaryota



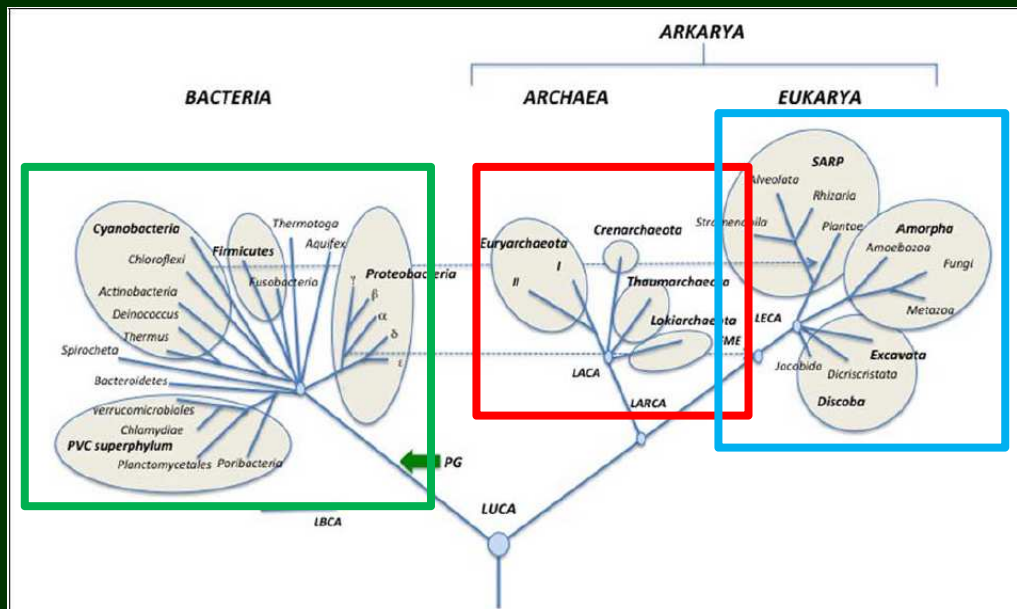


FIGURE 4 | Schematic simplified universal tree updated from Woese et al. (1990). Abbreviations are the same as in Figure 3.

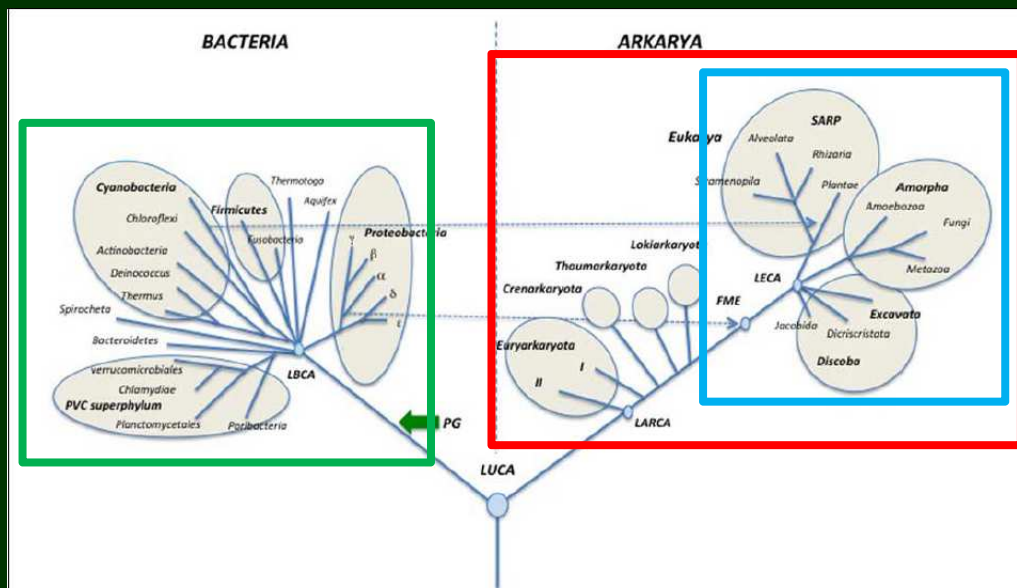
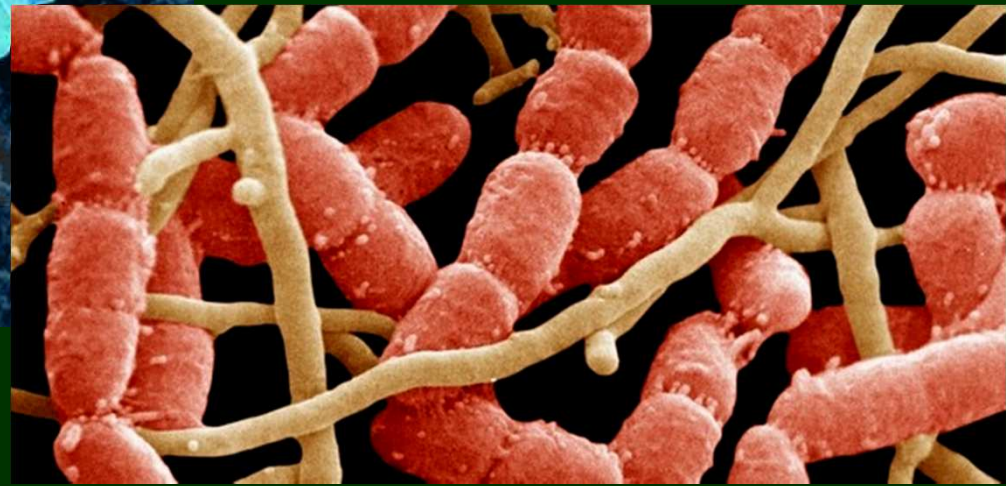
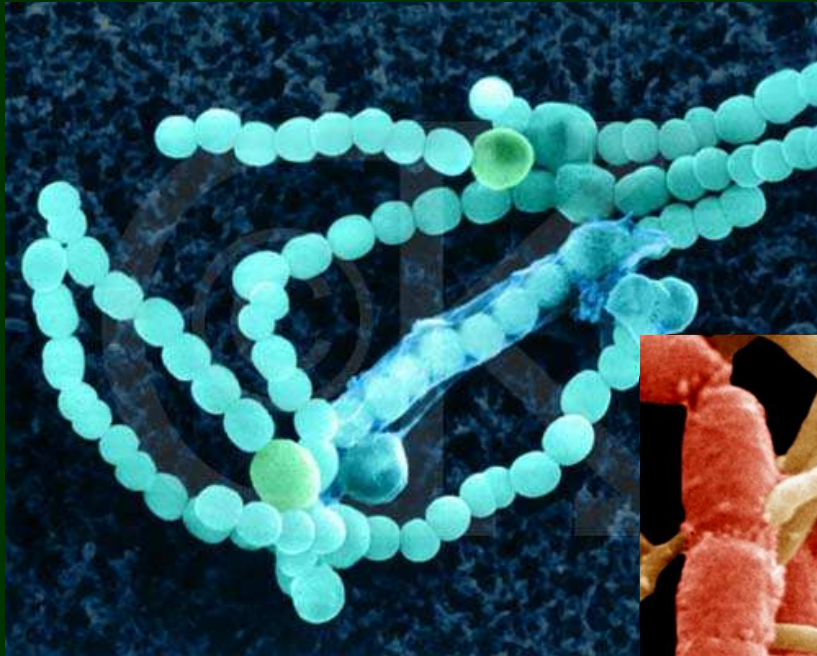


FIGURE 5 | Schematic universal tree updated from Woese et al. (1990) and modified according to the "eocyte" hypothesis. Abbreviations are the same as in Figure 3. In this configuration, Archaea is no more a valid taxon

since "Archaea" are paraphyletic (LACA is also an ancestor of Eukarya) suggesting using the suffix karyota for the various "archaeal" phyla. Together with Eukarya, these phyla became various phyla of Arkarya.

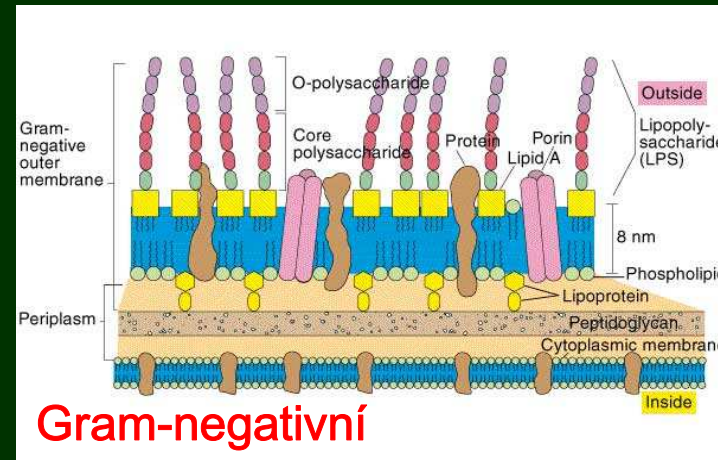
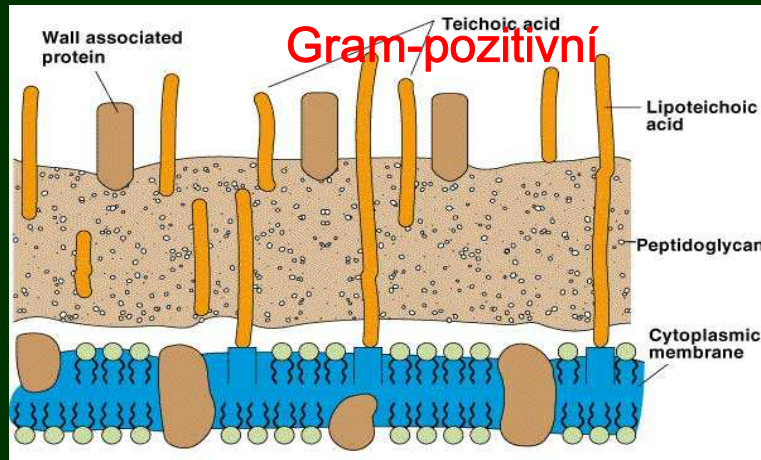
Bacteria



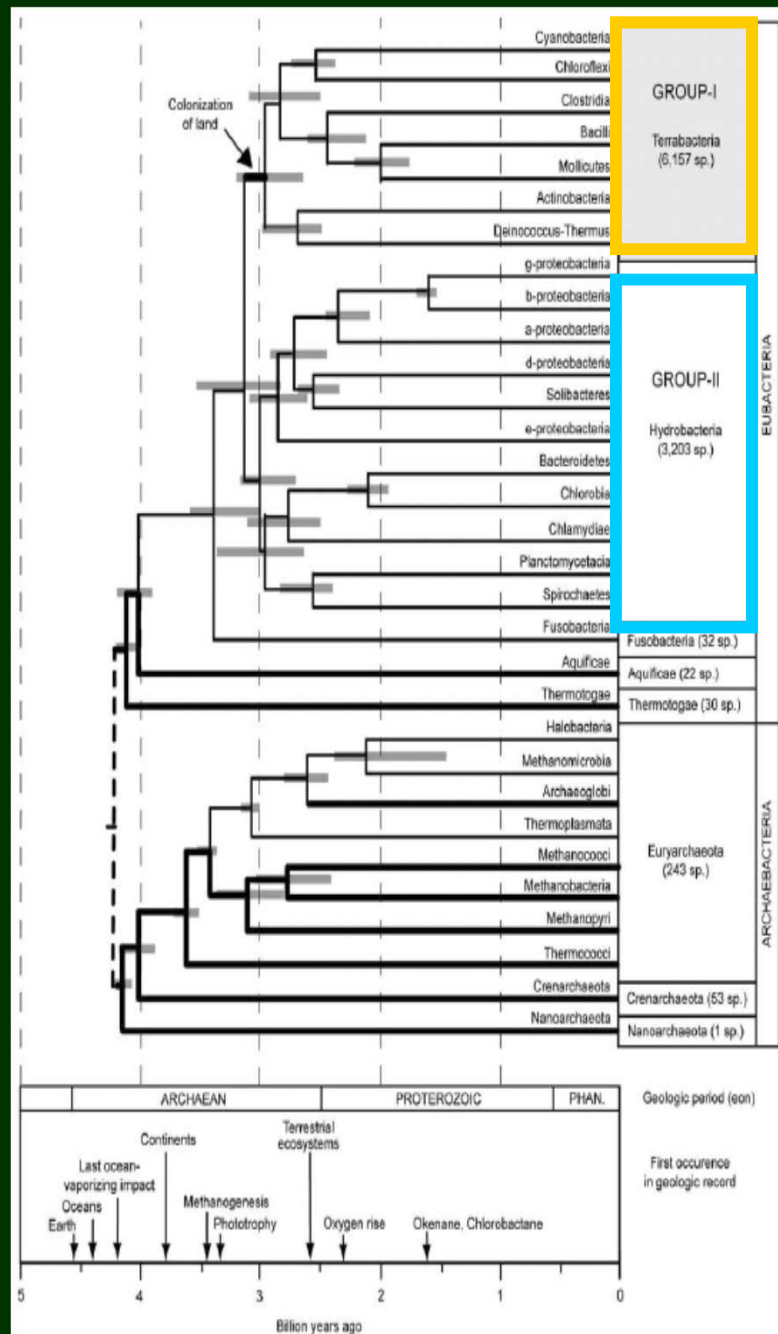
Bacteria

- obrovská diverzita biochemická, fyziologická a ekologická
- zásadní role v ekosystémech (fotosyntéza, chemosyntéza)
- zásadní role v symbiotických komplexech
- → mitochondrie, chloroplasty

Bacteria



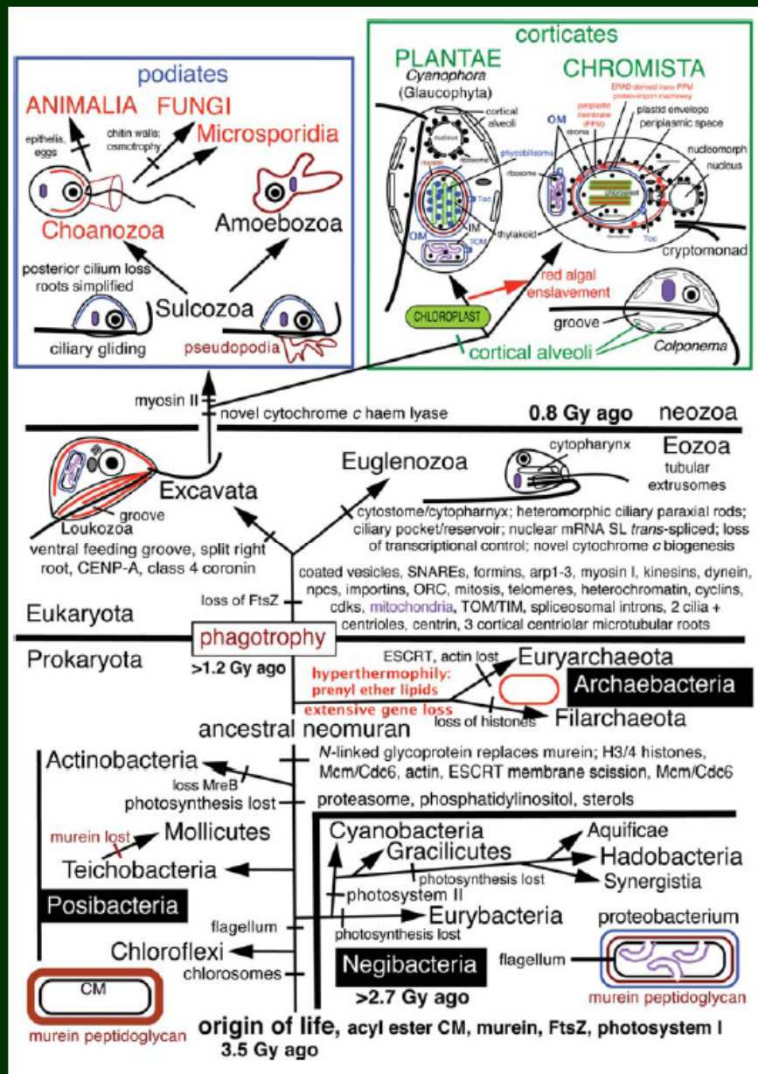
- buněčná stěna s peptidoglykanem a kyselinou muramovou
- translace bílkoviny nezačíná methioninem, ale N-formylmethioninem
- dva typy stavby buněčného povrchu („gramnegativní“ a „grampozitivní“)



Fylogeneze bakterií: základní rozdělení ekologické?

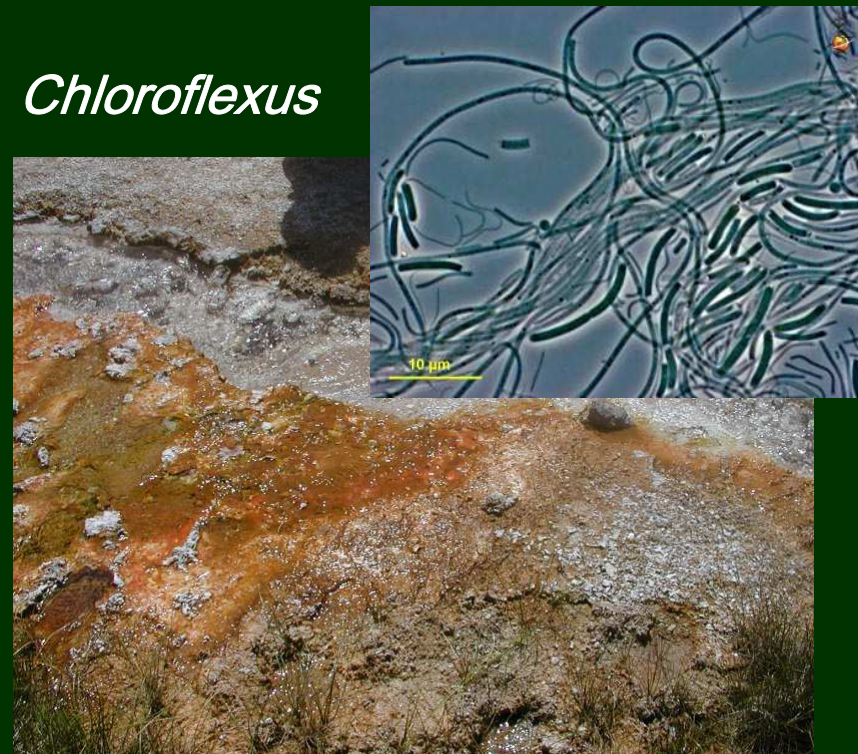
- dvě superskupiny x nejasná pozice kořene
- bazální hypertermofilové (*Thermotoga*, *Aquifex*)?
- **Hydrobacteria**
- **Terrabacteria** (G+, rezistence vůči vyschnutí, radioaktivitě a vysoké salinitě, spóry)

Fylogeneze bakterií podle velkých evolučních novinek



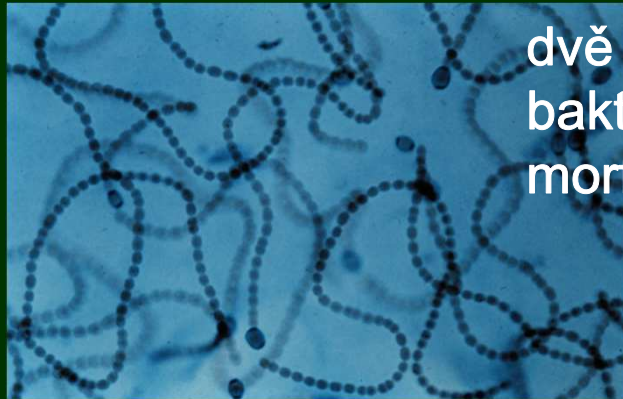
pozor: jiná pozice kořene – ne mezi Bacteria a Neomura, nýbrž uvnitř bakterií, u skupiny Chlorobacteria

Chloroflexus



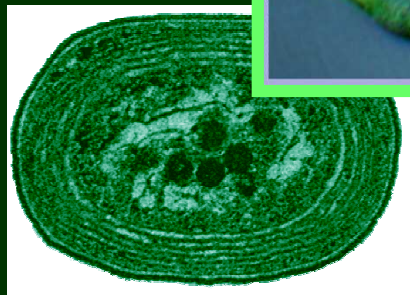
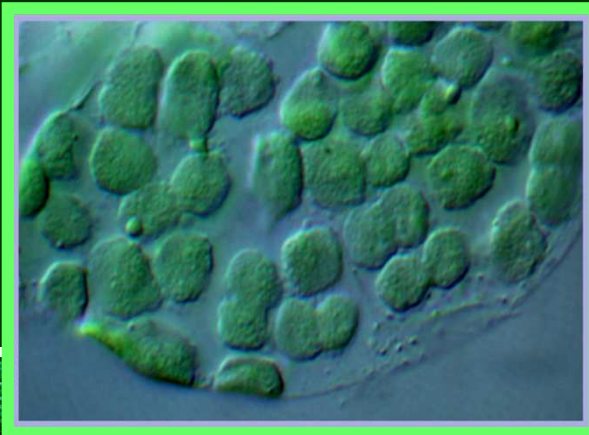
Cyanobacteria (G-)

„Terrabacteria“



dvě výjimečné skupiny
bakterií, které jsou rozlišitelné i
morfologicky

Nostoc

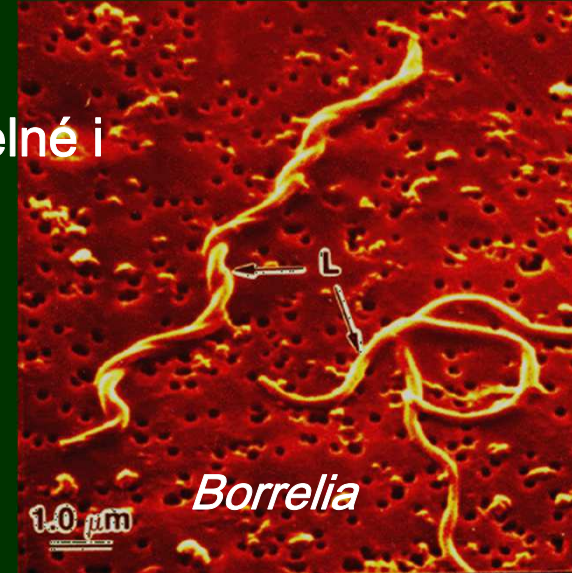


Prochlorococcus

plastidy

Spirochaetes (G-)

„Hydrobacteria“



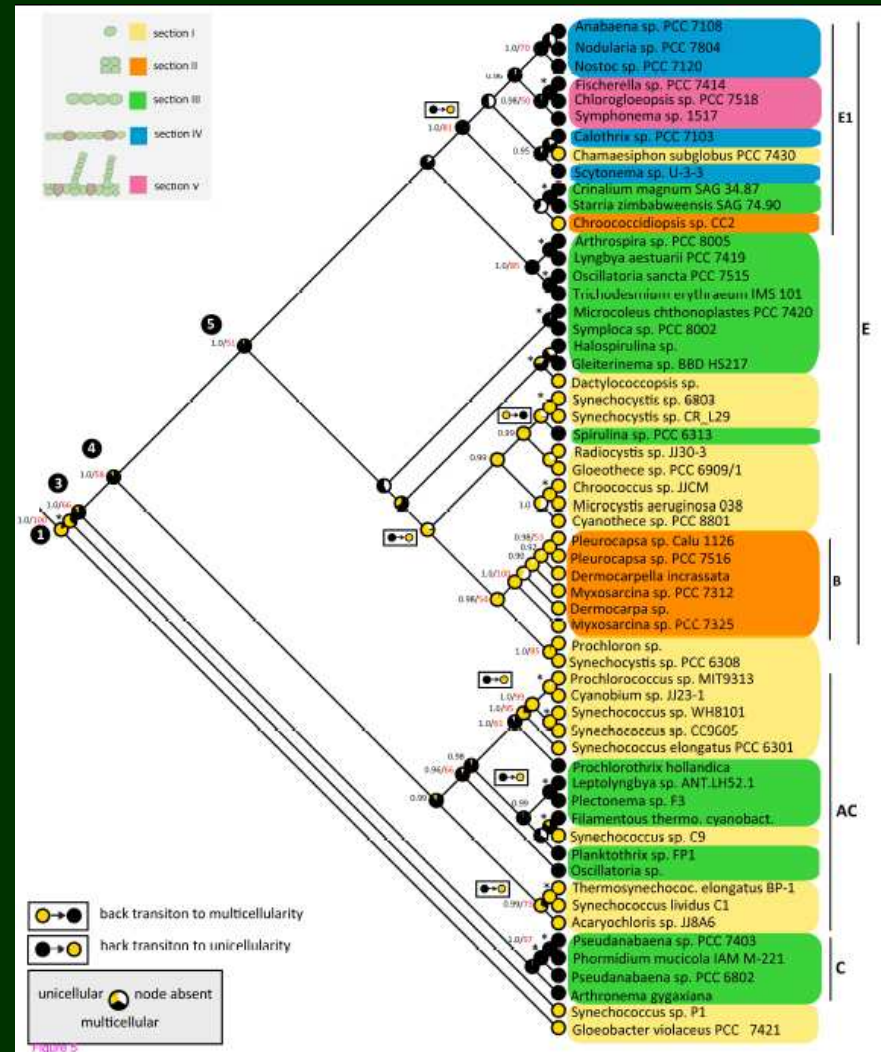
Borrelia



Treponema

„Terrabacteria“ Cyanobacteria

- většinou mají mnohobuněčné předky
- sinice s „rostlinným“ typem chlorofylů ($a+b$) netvoří žádnou skupinu („Prochlorophyta“)



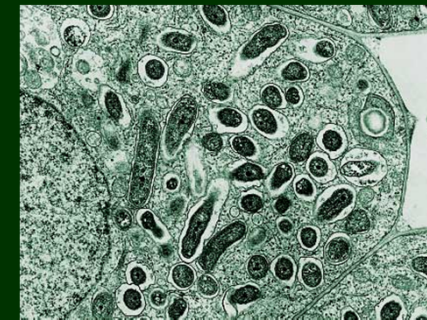
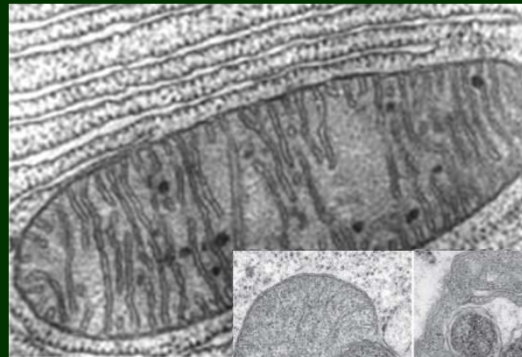
Proteobacteria (G-)

„Hydrobacteria“

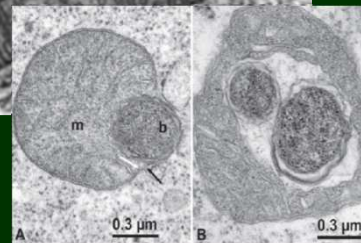
- zdroj mnoha symbióz: mitochondrie, rickettsie, hlízkové bakterie



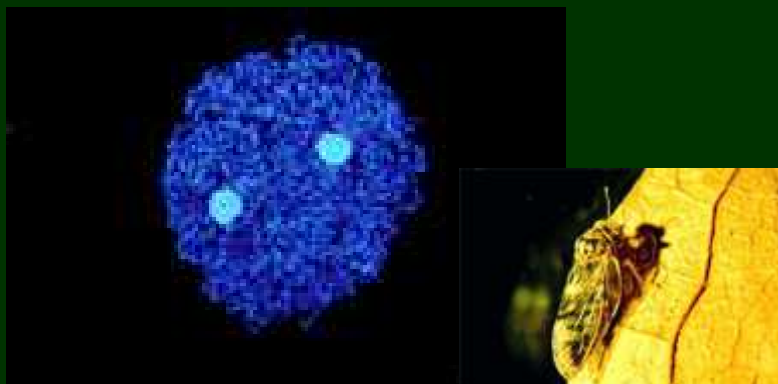
mitochondrie



Rhizobium



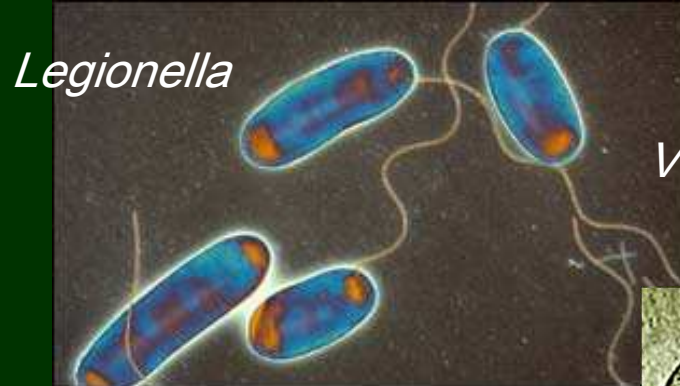
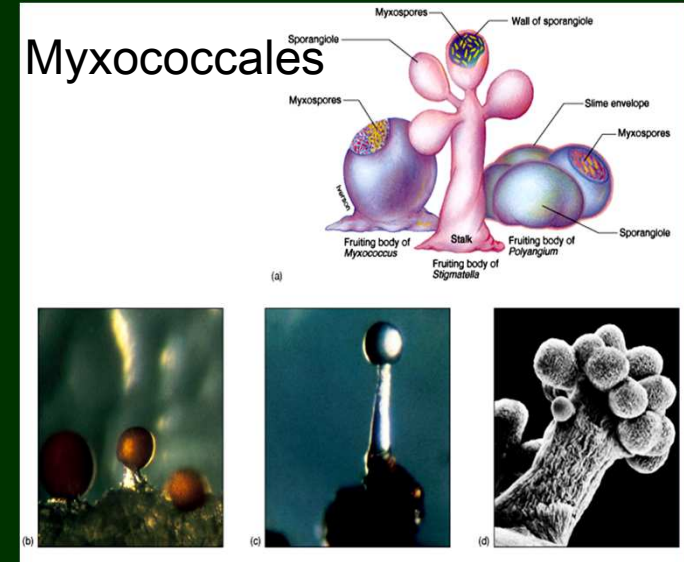
Midichloria: v mitochondriích klíšťat (příbuzná rickettsiím i mitochondriím)



Carsonella
endosymbiont v bakteriomu mer
„nejmenší známý genom“: 182
genů, 160 kbp

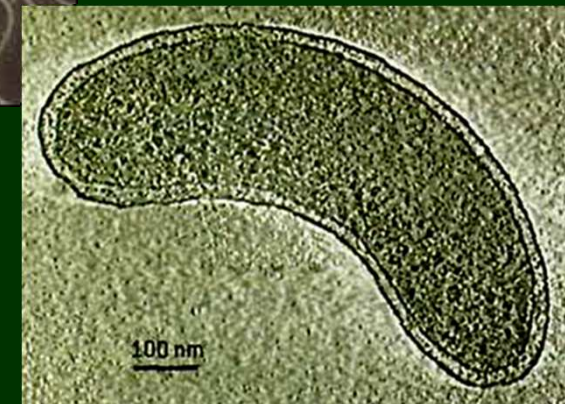
Proteobacteria (G-)

„Hydrobacteria“



Haemophilus influenzae

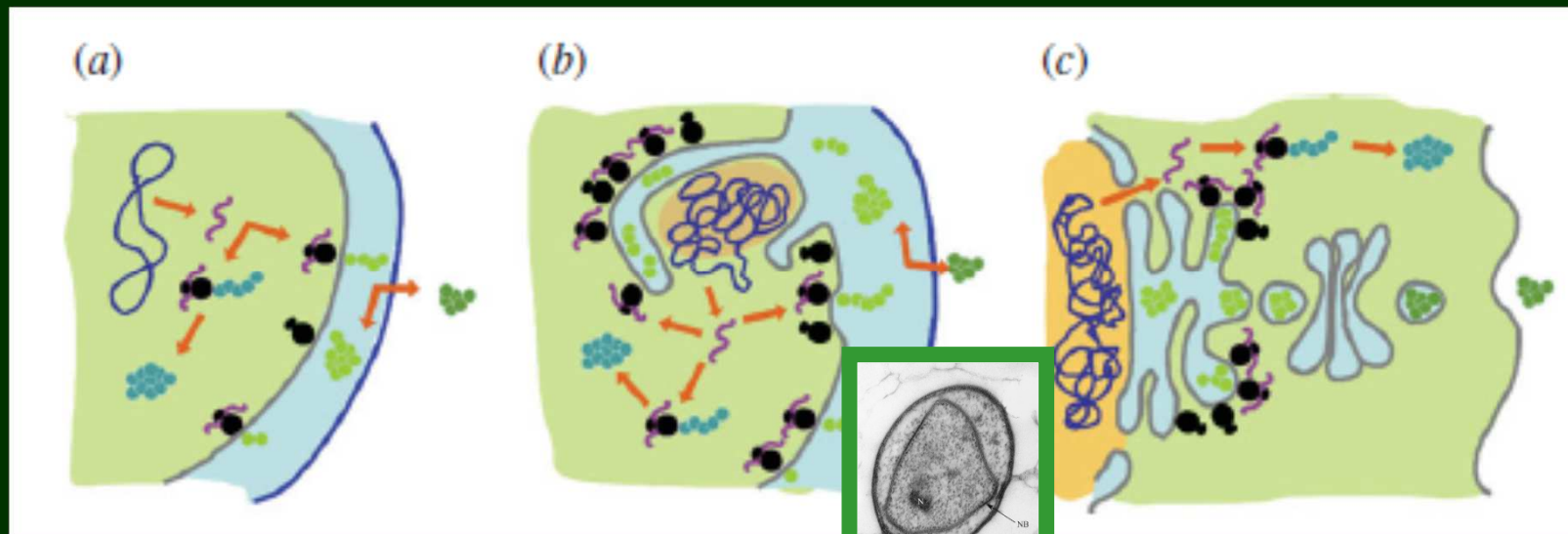
Pelagibacter
nejhojnější bakterie na světě
(10^{28} buněk), plankton, velmi
kompaktní genom



Planctobacteria (G-)

„Hydrobacteria“

- složité buňky s vchlípeninami vnitřní membrány (některé mají „jádro“: kondenzovaný chromosom v membránovém obalu) – endocytóza? tubulin (sesterský eukaryotnímu?)
- příbuzní eukaryotům??? x patří do bazální (?) skupiny planktobakterií (PVC: + chlamydie aj.)

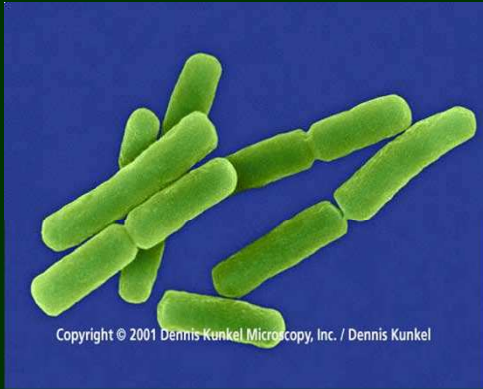


bakterie

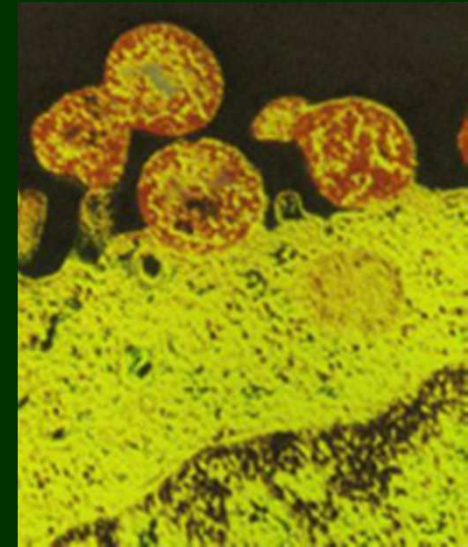
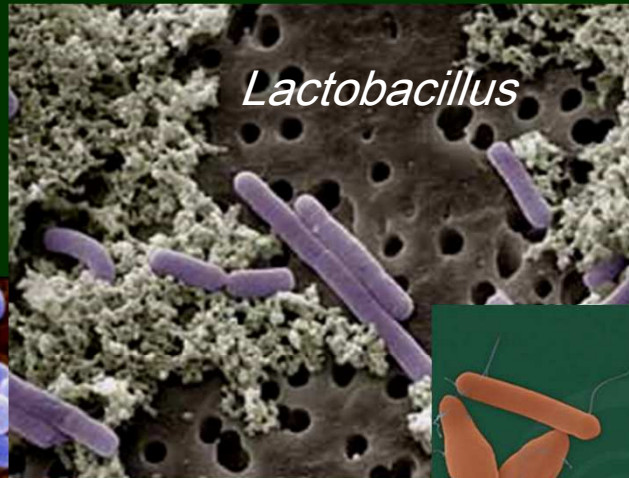
Gemmata

eukaryota

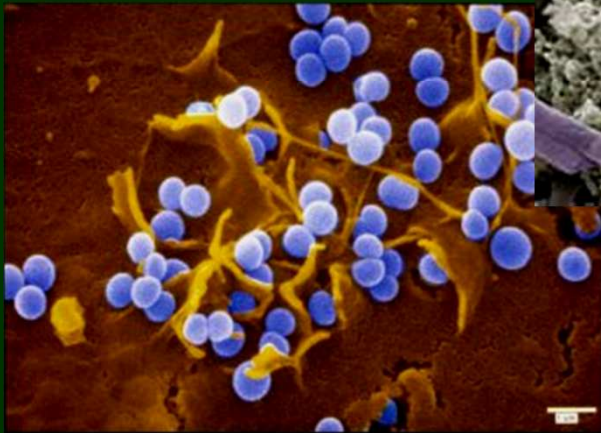
„Terrabacteria“
Endobacteria = Firmicutes
(G+)



Bacillus



Mycoplasma
paraziti, druhotně
bez buněčné
stěny



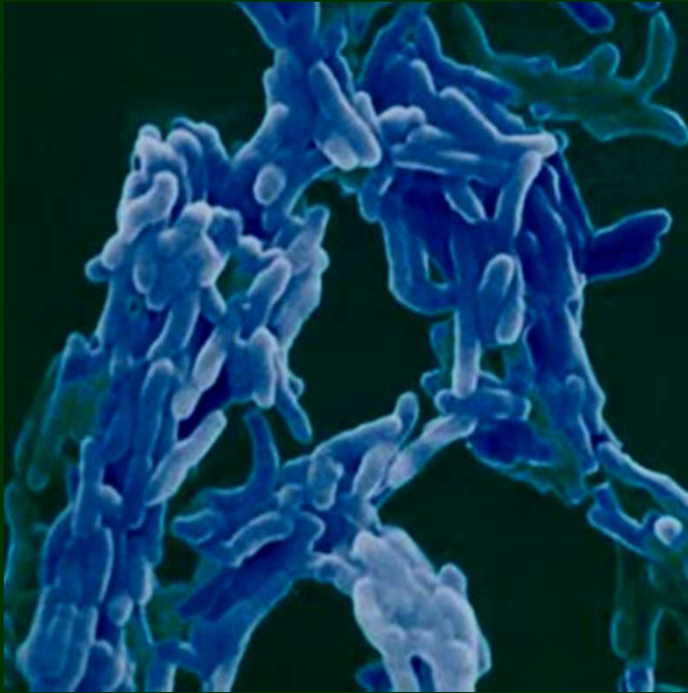
Staphylococcus



Clostridium

Actinobacteria (G+)

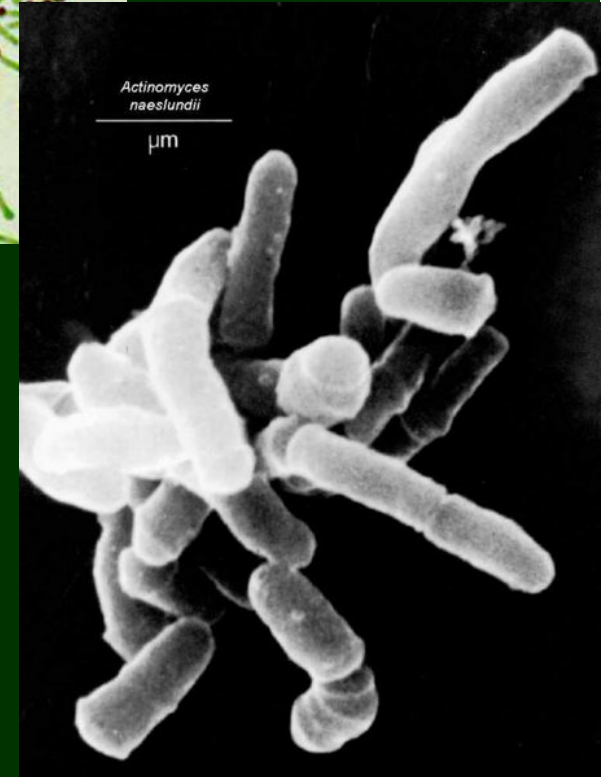
„Terrabacteria“



Mycobacterium



Corynebacterium

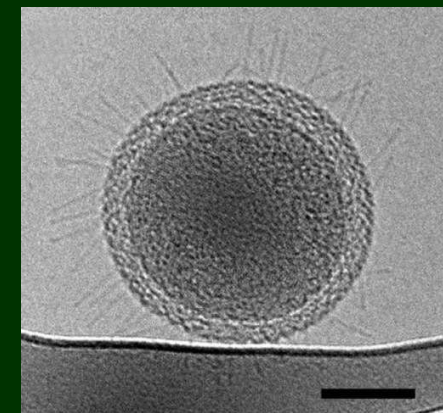
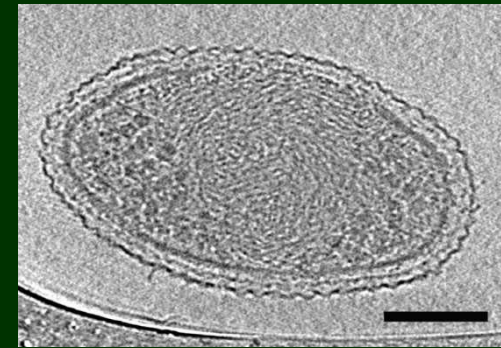


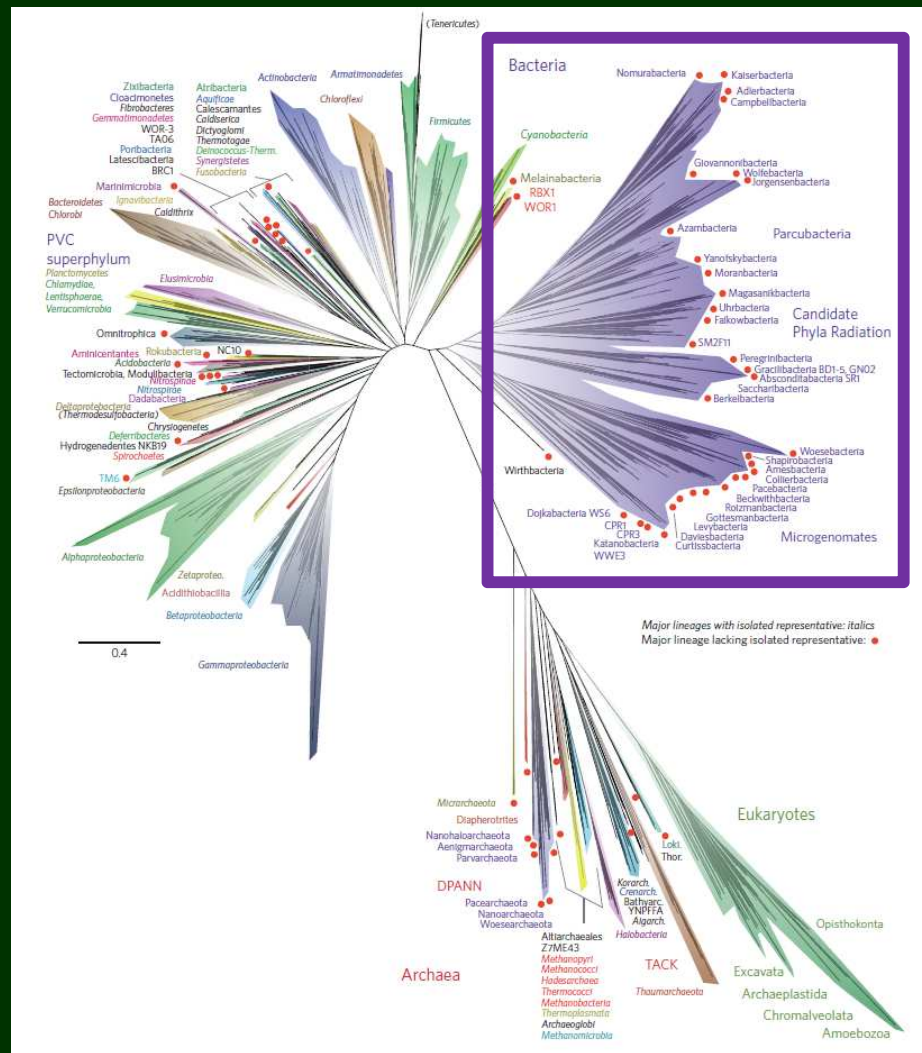
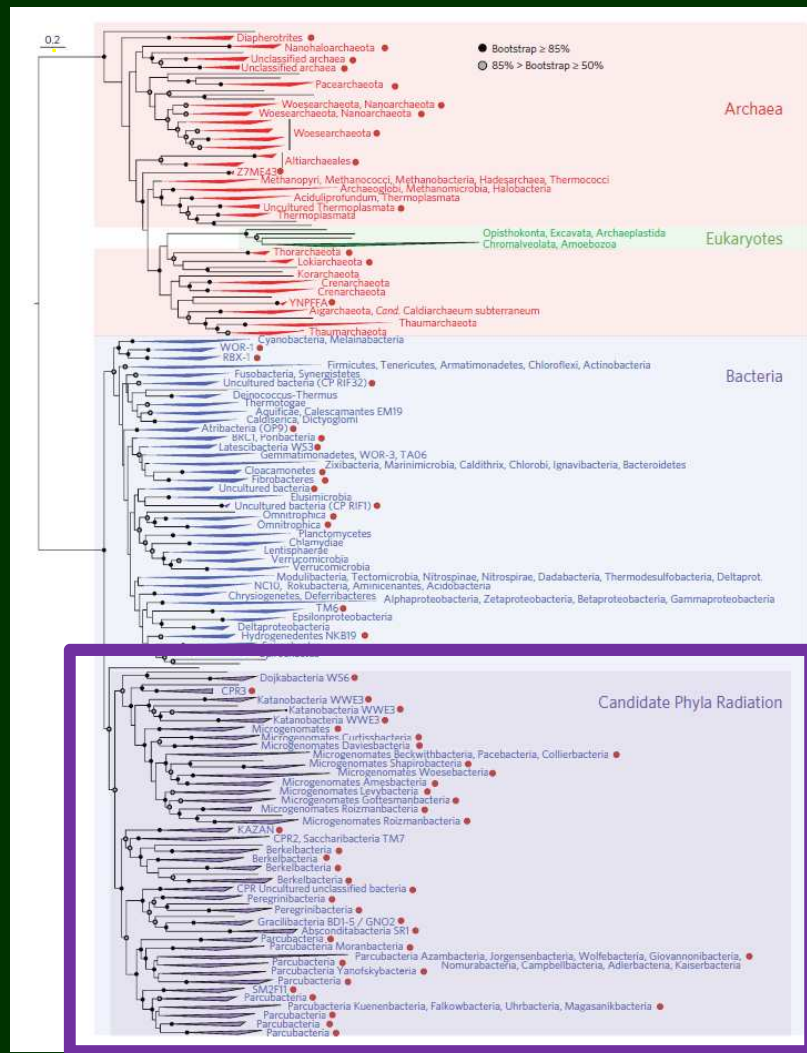
Actinomyces

„*Candidate Phyla Radiation*“ (CPR)

> 35 kmenů

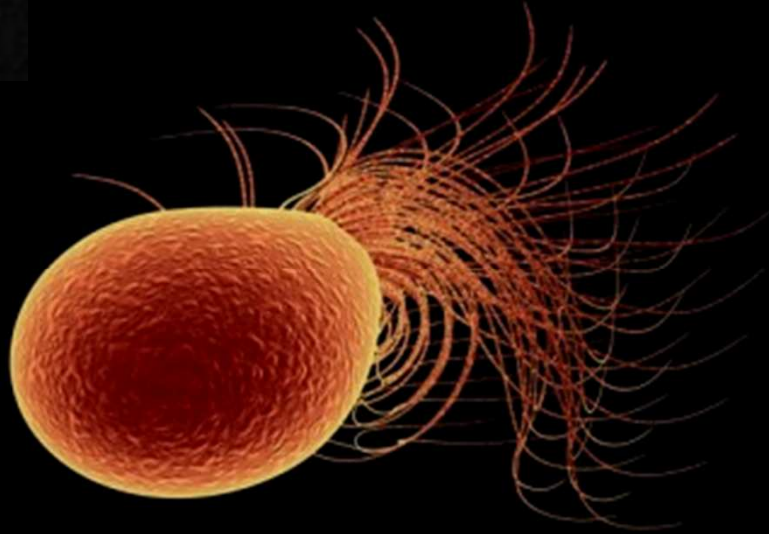
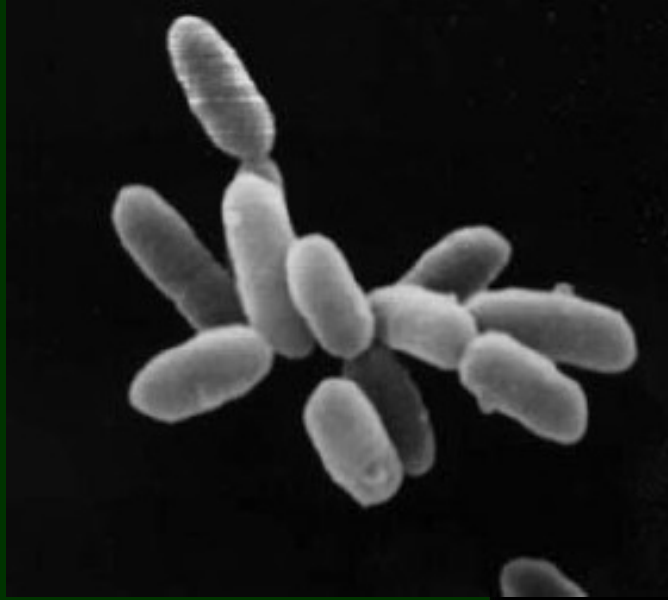
- 2015 – zvědeň (*aquifer*) řeky Colorado
- „kandidátské kmeny“ mají malé genomy → malé buňky → husté filtry (0,1 μm)
- 16S rDNA → zvláštní skupina CPR (*self-splicing* introny, proteinové geny uvnitř rRNA, divné ribozomy)
- neúplný Krebsův cyklus, nemají elektrontransportní řetězce, obvykle nemají kompletní nukleotidové a aminokyselinové biosyntetické dráhy, někdy chybí ATPsyntáza → patrně fermentoři pevně závislí na bakteriálních konsorciích
- nové skupiny pojmenované po laureátech ceny *Americké mikrobiologické společnosti* za celoživotní zásluhy...





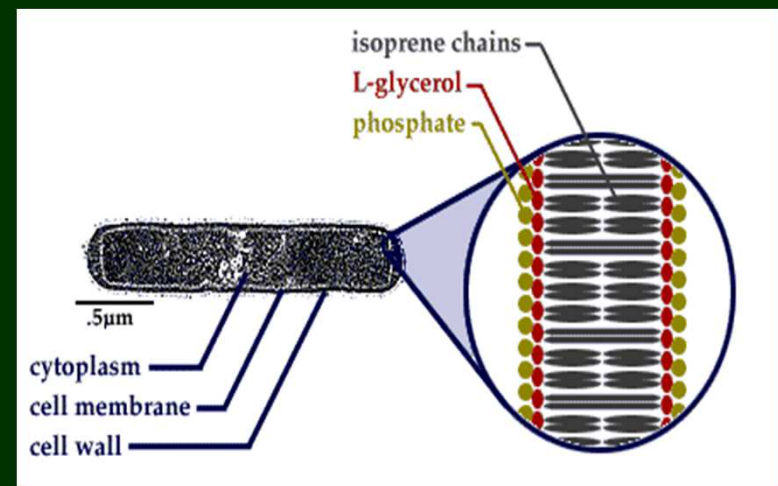
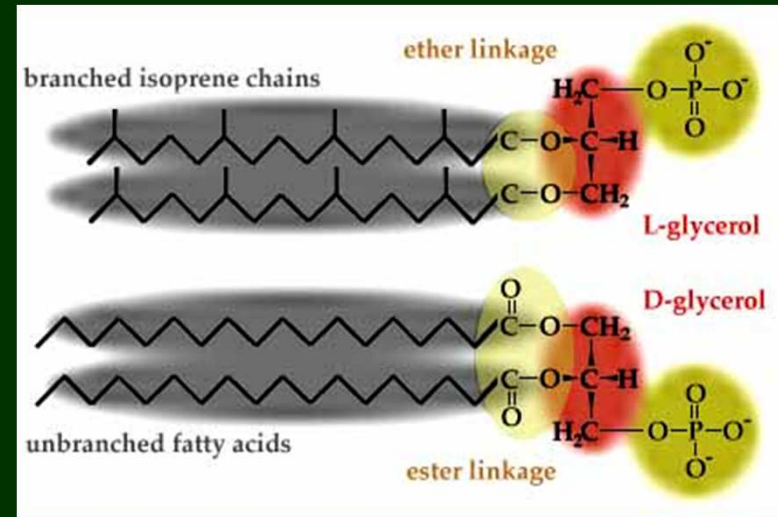
• 16 ribozomálních proteinů

Archaea



Archaea

- častá (původní?) hypertermofilie
- unikátní stavba membránových lipidů (etherová vazba, rozvětvené isoprenové řetězce)
- tetraethery v membránách = membrány nelze podélně rozdělit
- unikátní molekulární znaky
- 85 % metanu na planetě (metanogeneze mimo Archaea neexistuje)



Neomura = Archaea + Eukaryota

Table 2. Major archaebacterial properties not found in eubacteria

(a) Neomuran properties (i.e. those shared with eukaryotes)

1. Signal recognition particle (SRP) with 7S RNA with a helix 6 that binds SRP19 protein; protein secretion generally co-translational; SecA absent
2. Co-translational glycosylation of surface glycoproteins by transfer of GlcNAc and mannose-containing oligosaccharides from a dolichol isoprenoid carrier to *N*-asparagine; homologous oligosaccharyl transferases; murein absent
3. Ribosomal rRNA pseudouridylated by C/D-box snoRNAs
4. Core histones with histone fold [secondarily lost in some archaebacteria (e.g. *Thermoplasma*) and some eukaryotes (dinoflagellates)]
5. Replicative DNA polymerases B type; inhibited by aphidicolin; replicative sliding clamp is PCNA-type, not part of a type C DNA polymerase holoenzyme; novel replication factor complex
6. Flap endonuclease and RAD2 DNA-repair enzymes
7. Seven or more RNA polymerase holoenzyme subunits (not four as in eubacteria)
8. Many similarities of ribosomal RNA and proteins; a more substantial projecting bill on the small ribosomal subunit; ribosomes insensitive to chloramphenicol; anisomycin inhibits peptidyl transferase by binding to 23S/28S rRNA
9. CCT-type group II chaperonins with eightfold symmetry, not sevenfold symmetry as in their distant eubacterial Hsp60 relatives; with built-in cap; co-chaperonin Hsp10 absent; prefoldin (GimC) channels nascent proteins to the chaperonin lumen
10. Some similar tRNA modification
11. Exosomes; complex of 11–16 proteins involved in exonucleolytic digestion of RNA; exonucleases, helicases and RNA-binding proteins (Koonin *et al.*, 2001)
12. More similar protein synthesis elongation factors (e.g. sensitive to ADP ribosylation by diphtheria toxin)
13. Co-translational selenocysteine insertion requires a SECIS-binding protein in addition to a selenocysteine-specific elongation factor
14. CCA 3' terminus of tRNA added post-translationally, not encoded by the gene
15. Protein synthesis initiated by methionine not *N*-formyl methionine; several extra initiation factors (eIF-2, 2A, 2B and 5A)
16. 5'-OH/3'-phosphate protein-spliced tRNA introns with homologous endonucleases
17. Novel type II DNA topoisomerase VI/meiotic protein
18. Insertion in catalytic subunit of the vacuolar-type proton-pumping ATPase
19. Hexameric replicative DNA helicase Mcm instead of eubacterial DnaB (Poplawski *et al.*, 2001)

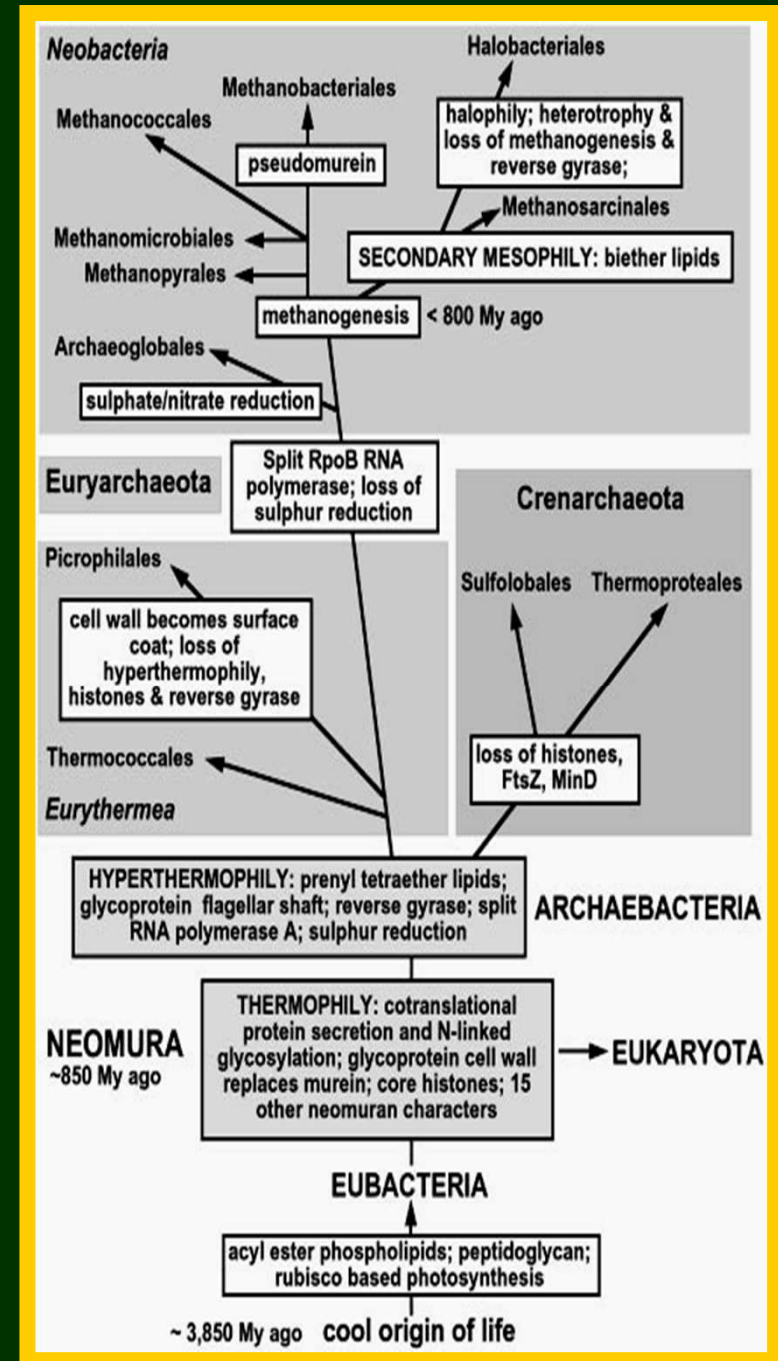
histony

buněčná
stěna/
glykokalyx
bez
peptido-
glykanu

introny a
sestřih
RNA

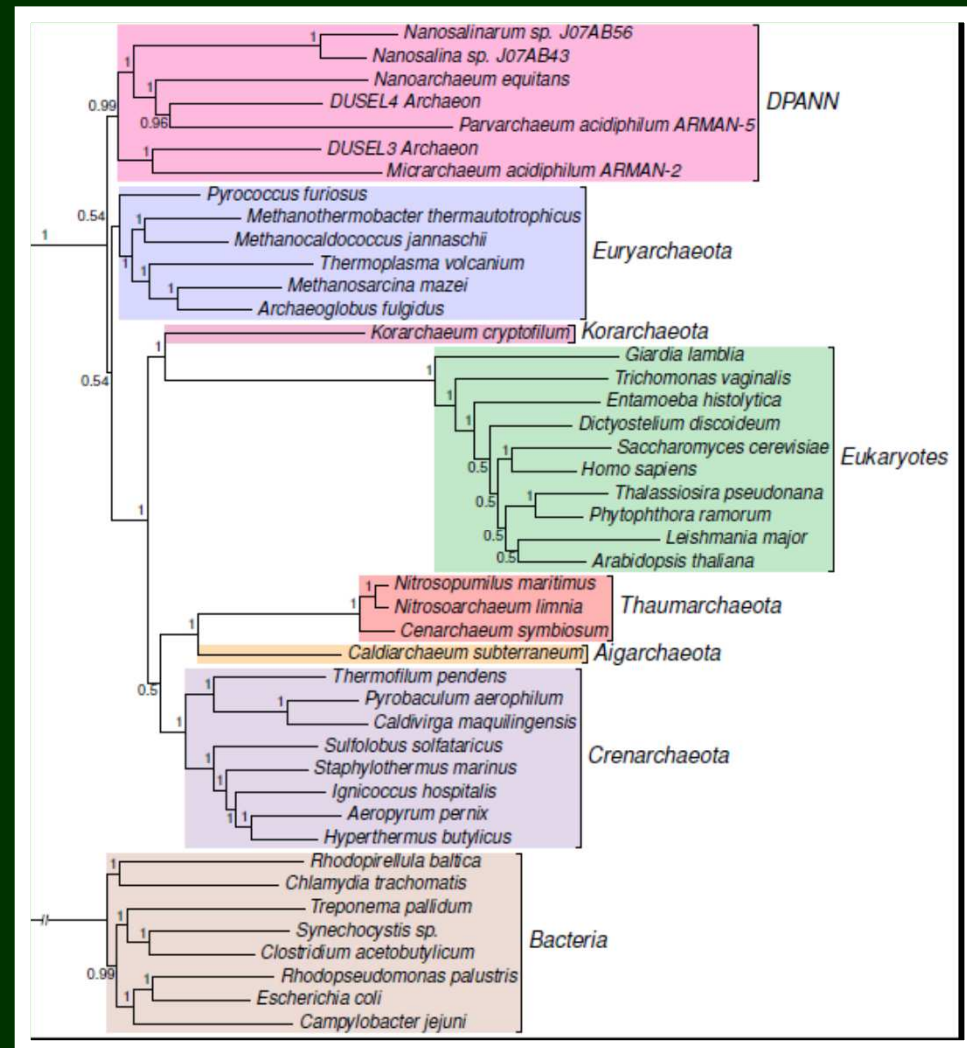
Archaea

- 1. **Crenarchaeota** (hypertermofilové)
- 2. **Euryarchaeota** (metanogeni, halofilové)
- ALE:
- + **Nanoarchaeota**
- + **Korarchaeota**
- + **Thaumarchaeota**
- + **Aigarchaeota**
- ...
- + **Lokiarchaeota!!!**



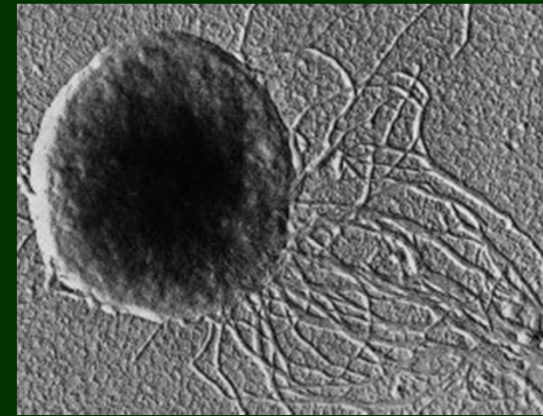
Fylogeneze archeí

- konzervované homologické geny všech domén (29) – obvykle spojené s translací
- 1. Euryarchaeota
- 2. Proteoarchaeota (= Filarchaeota = TACK)
- + „*DPANN*“ (velká skupina pro příbuzné nanoarcheot) – možná patří dovnitř euryarcheot

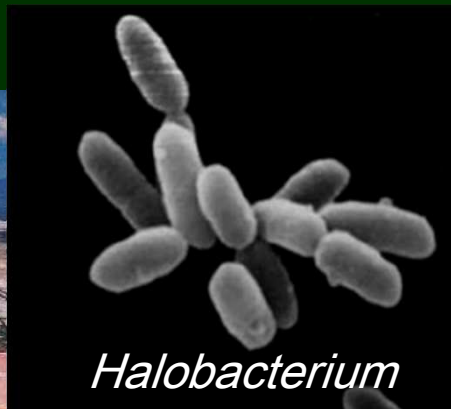


Euryarchaeota

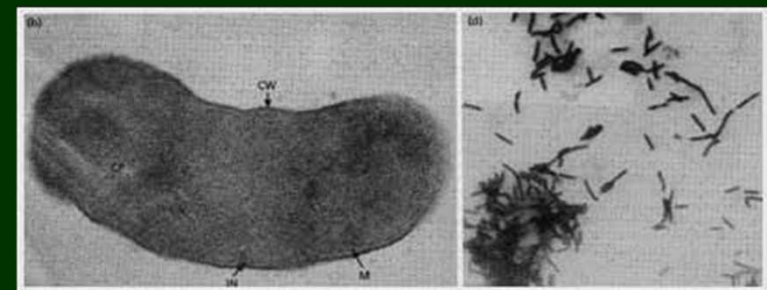
- někteří termofilní (primitivně)
- většina metanogenních
- halofilie, fotergie



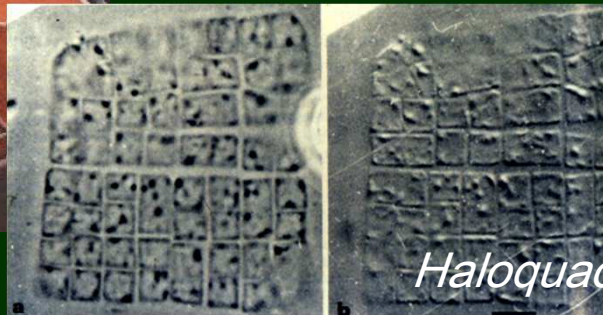
Methanocaldococcus



Halobacterium

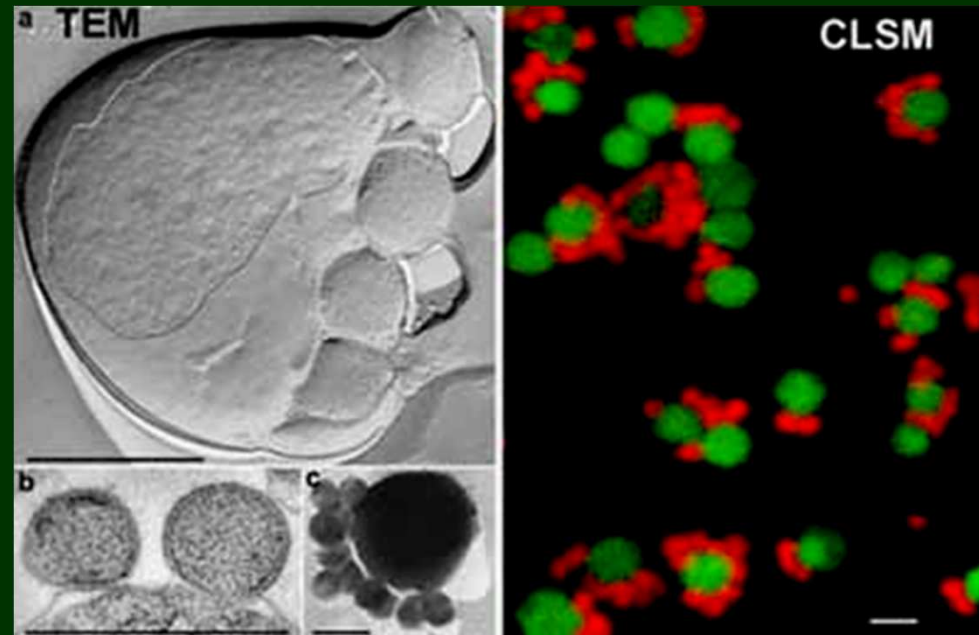


Methanobacterium



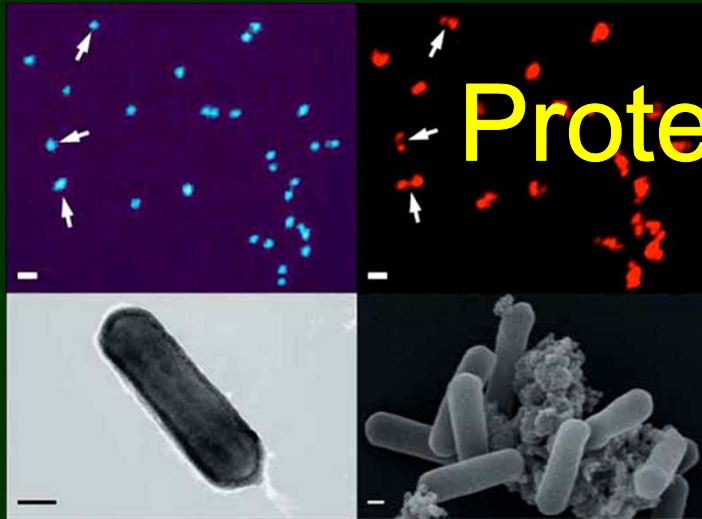
Haloquadratum

Nanoarchaeota (*DPANN*)



- *Nanoarchaeum* (na *Ignicoccus*)
- epibiont archeí, hypertermofil
- nejmenší známý genom „volně žijícího“ organismu: 490 kbp)

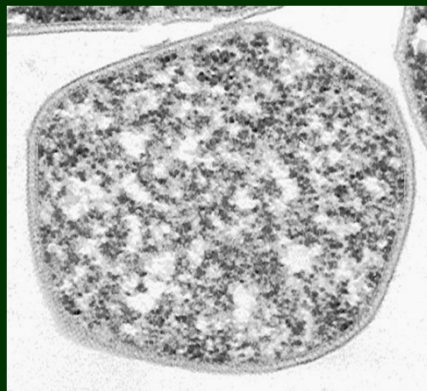
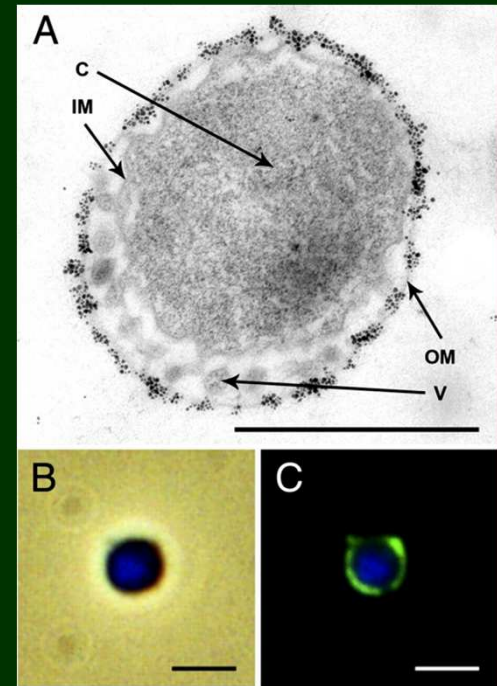
Proteoarchaeota



Nitrosopumilus
mezofil oxidující amoniak,
běžně v oceánu

Pyrobolus
preferovaná
teplota 113 °C

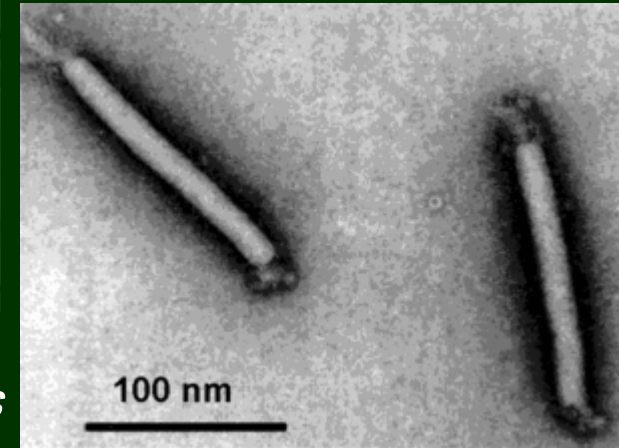
Ignicoccus



Sulfolobus

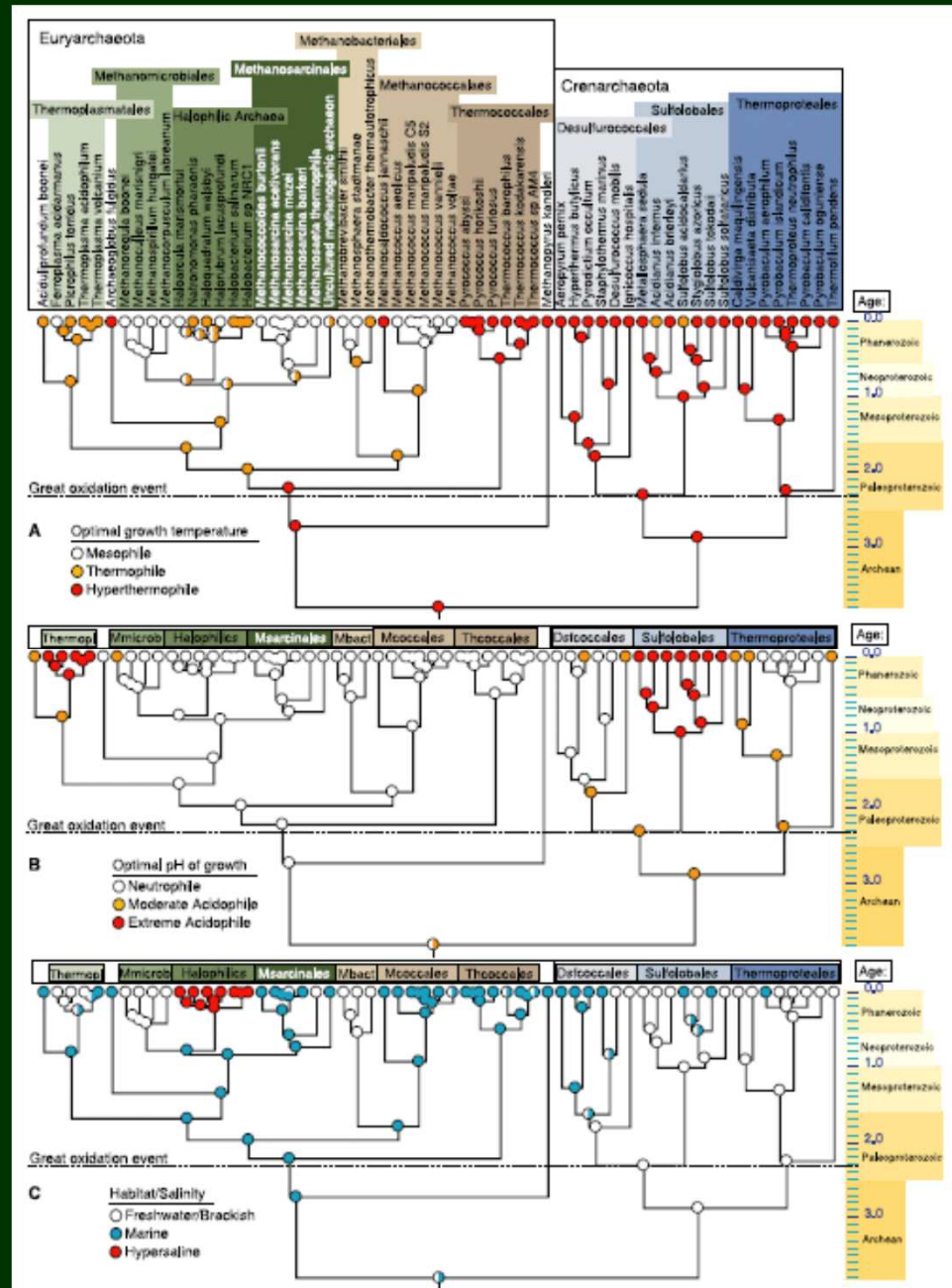


Thermoproteus



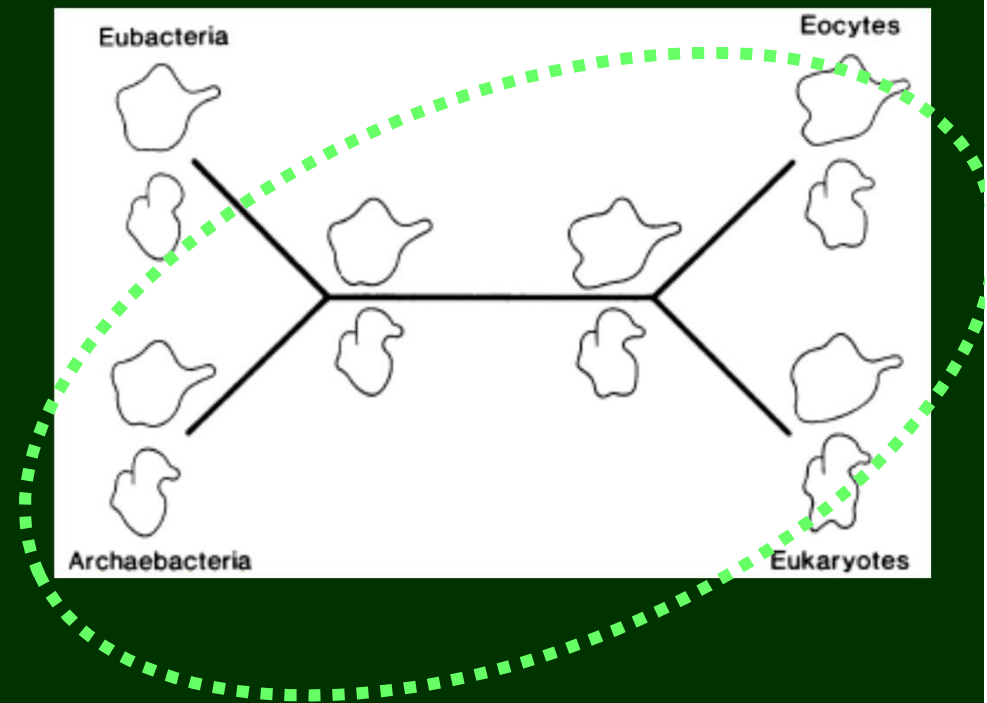
Fylogeneze, stáří a ekologie archeí

(55 genů)

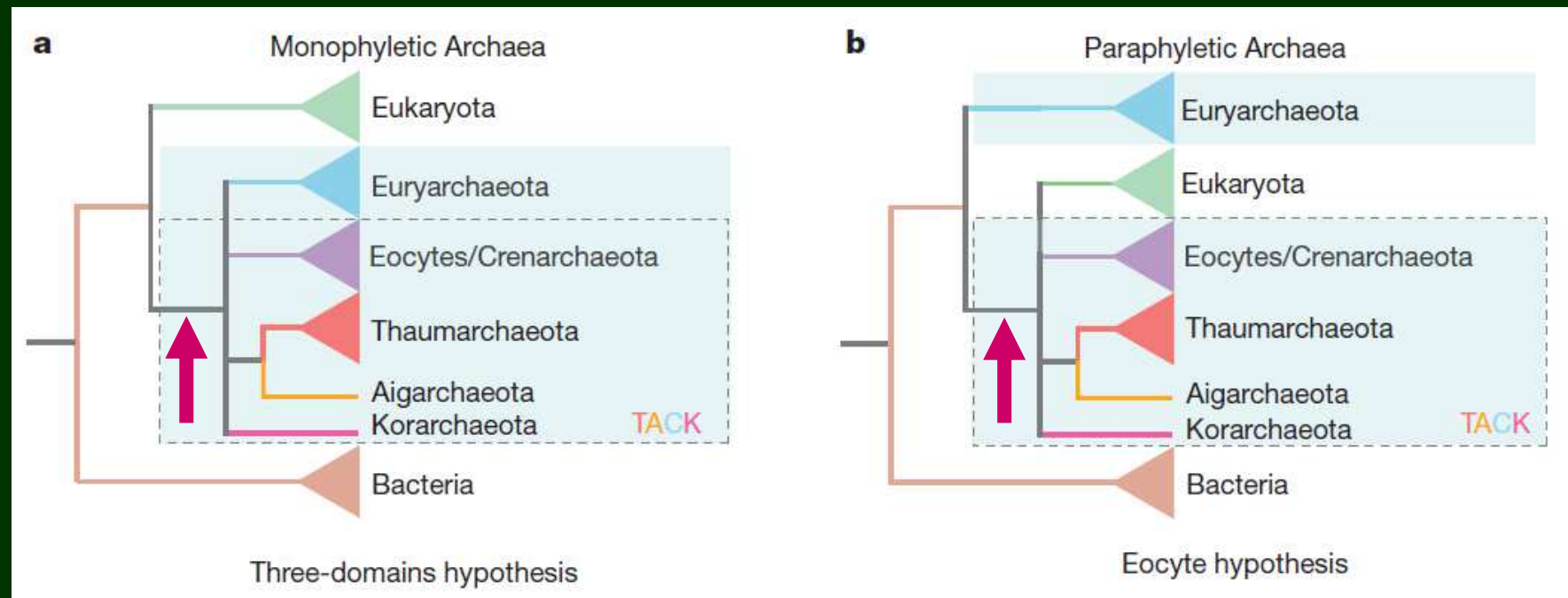


Eocyta?

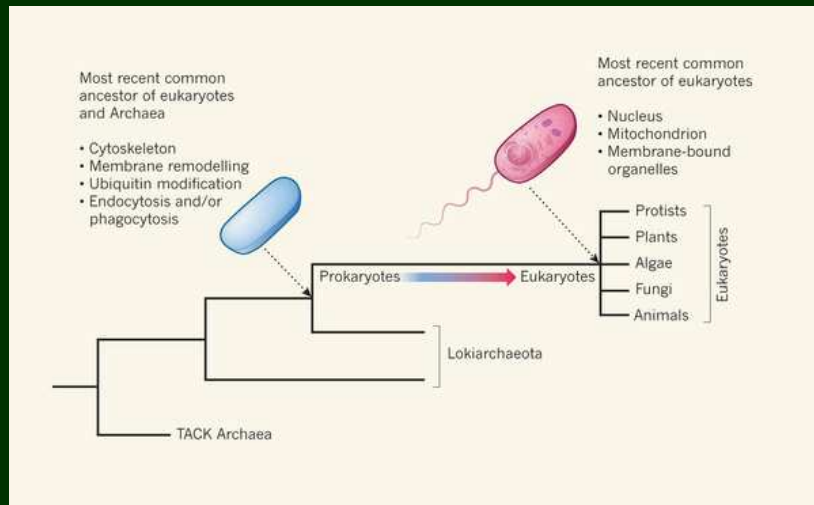
- **Eocyta**: hypotéza předpokládající, že Archaea jsou parafyletická skupina a že Crenarchaeota (nebo **Proteoarchaeota**) jsou sesterská skupina eukaryot
- původně podle tvaru ribosomů, podpořeno některými molekulárními analýzami (proteiny) a unikátním způsobem dělení buněk u krenarcheot (některé geny homologické eukaryotním)



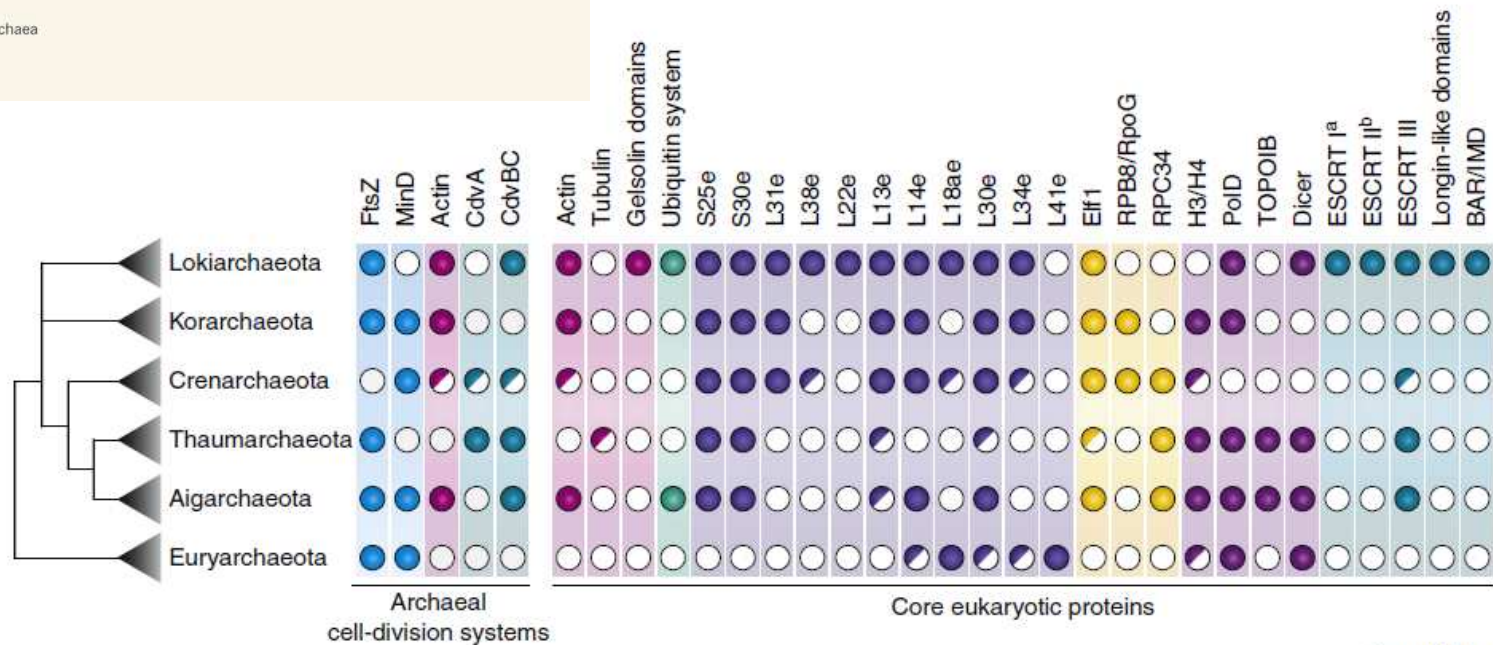
Eocyta a pŕivod eukaryot



Lokiarchaeota

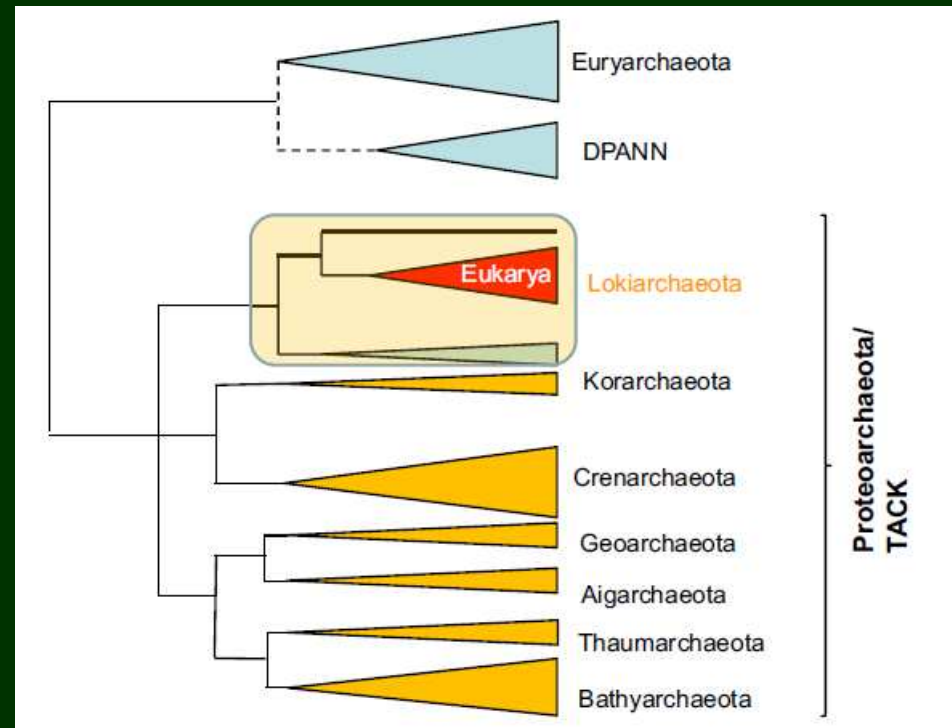


dynamický aktinový cytoskelet + endo/fagocytóza (přestavby biomembrán, tvorba vezikulů)

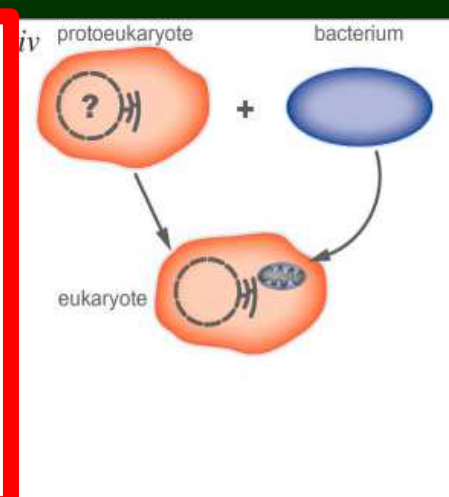
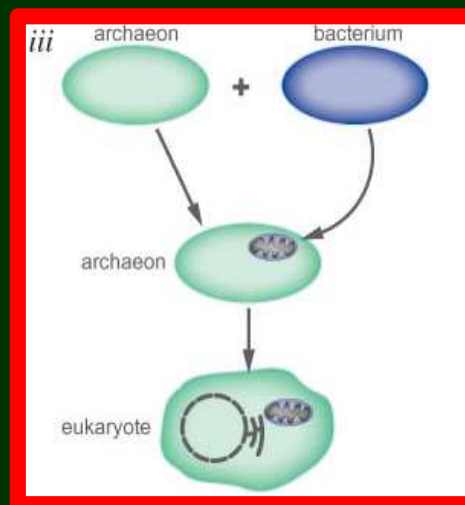
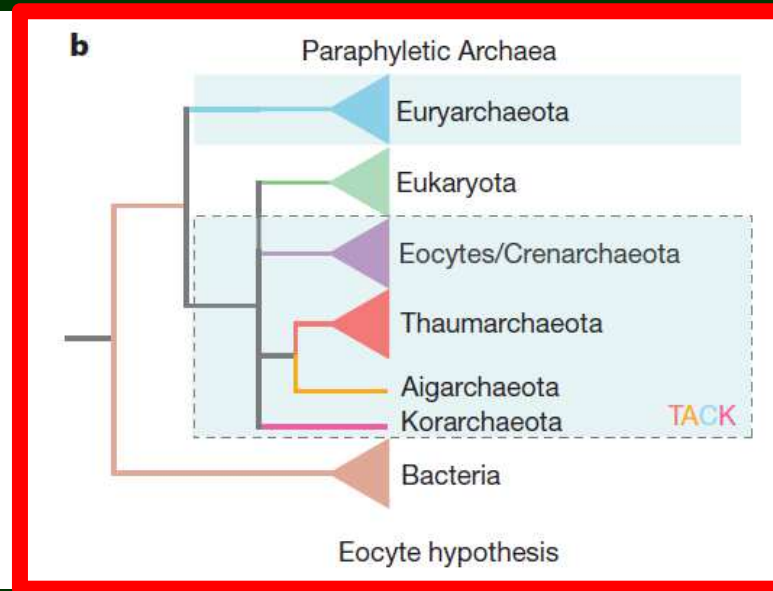
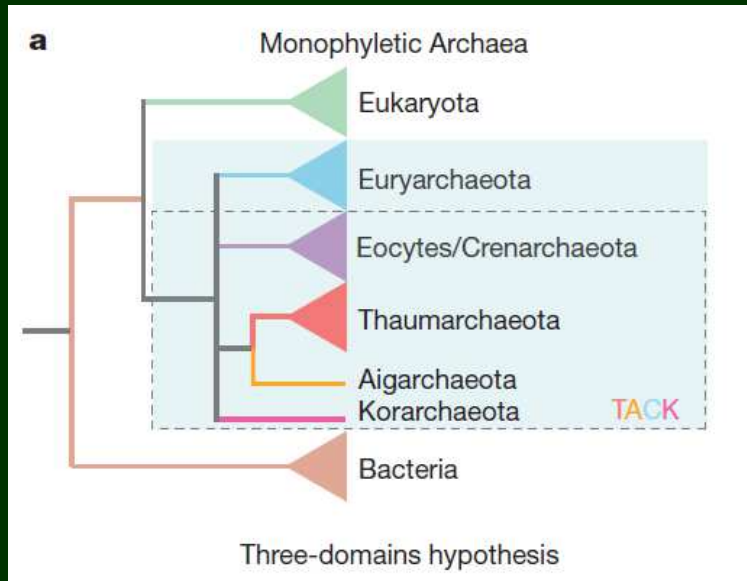


Loki a evoluce eukaryot

- není to HGT?
- *Loki* obsahují všechny eukaryotní znaky roztroušené mezi různými skupinami archeí („archeální eukaryom“)
- x neznáme fenotyp lokiarcheot!



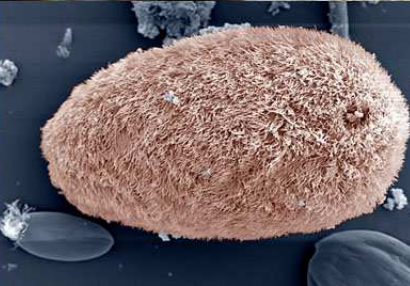
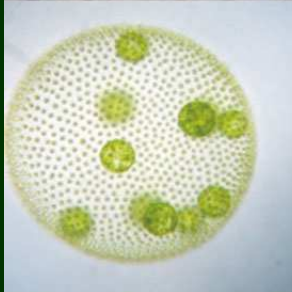
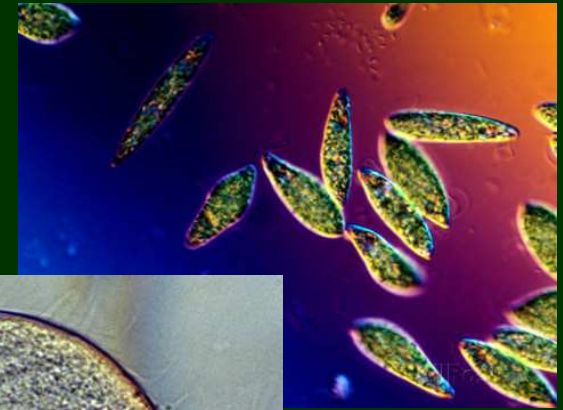
Původ eukaryot



Eukaryota a Eocyta

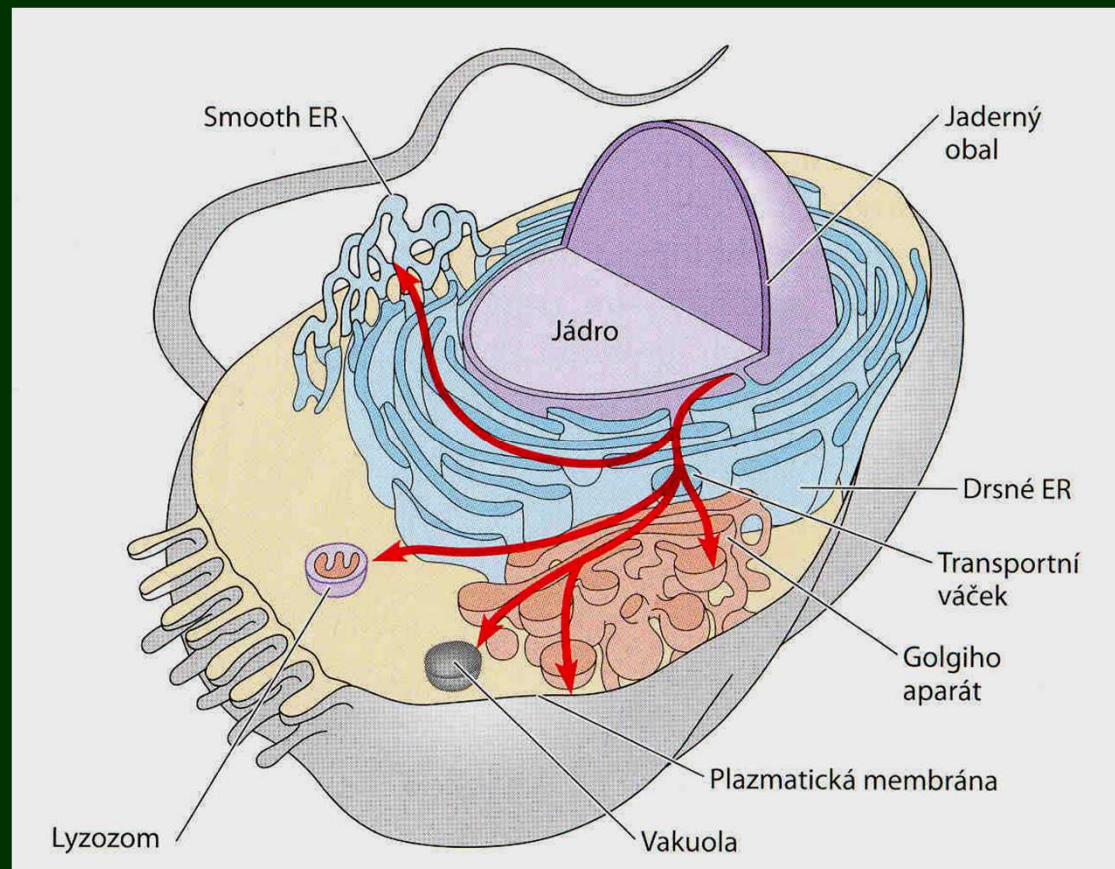
- zásadní problém: Eukaryota mají stejnou membránu jako Bacteria, ale jinou než všechna Archaea
- x geny potřebné pro biosyntézu obou typů lipidů jsou u všech organismů
- některé bakterie mají archeální lipidy (i endomembrány eukaryot)
- Haloarchaea: HGT – bakteriální transportéry bez problémů fungují v archeální membráně

Eukaryota



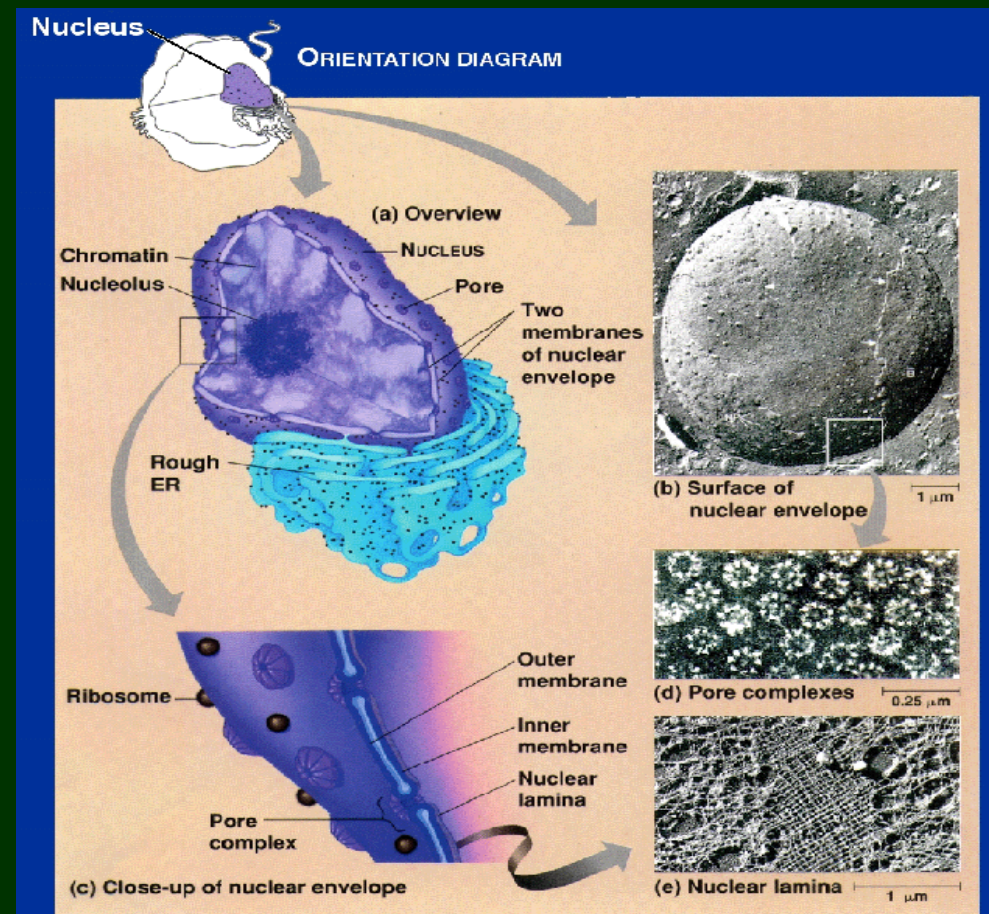
Eukaryota

- velká a složitá buňka s endomembránovým systémem (kompartimentalizace buňky)



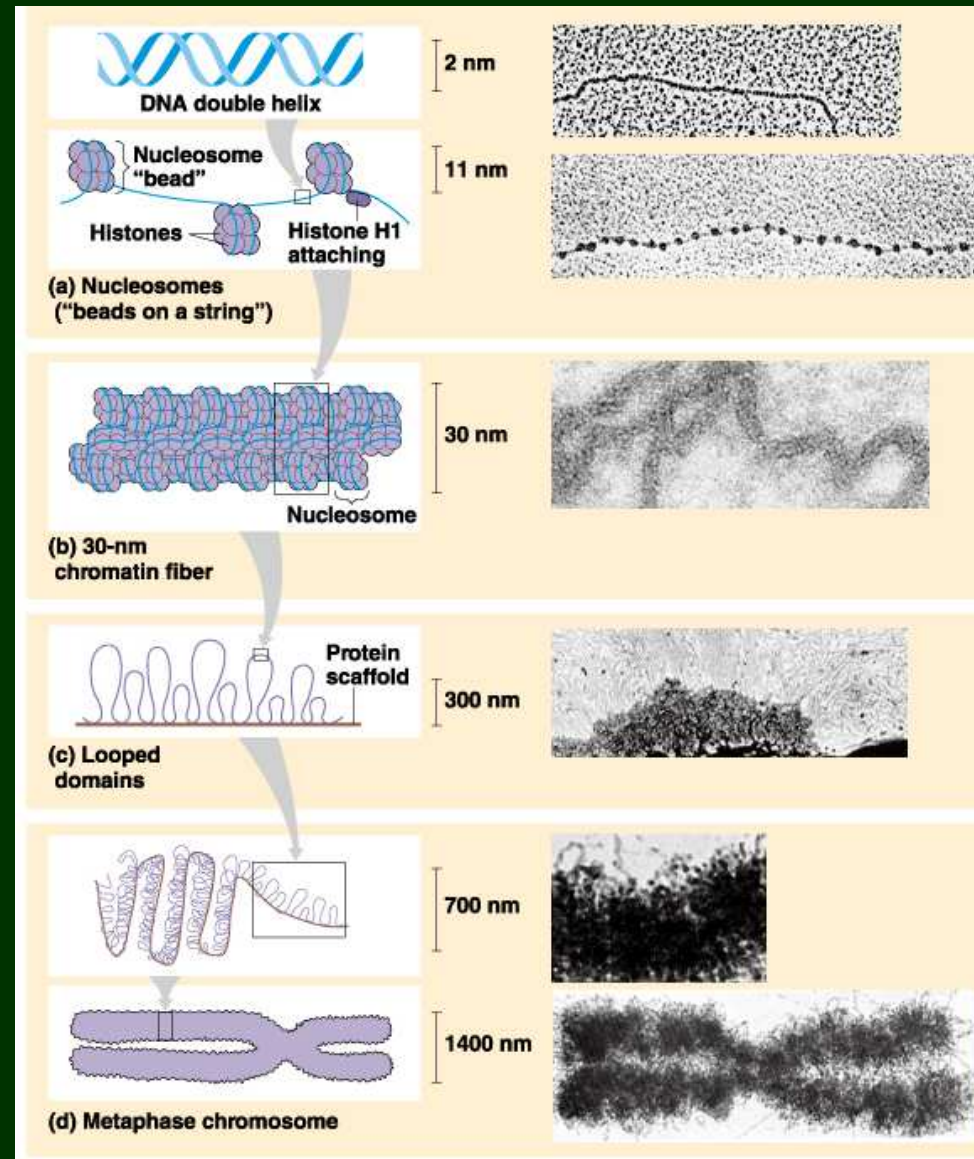
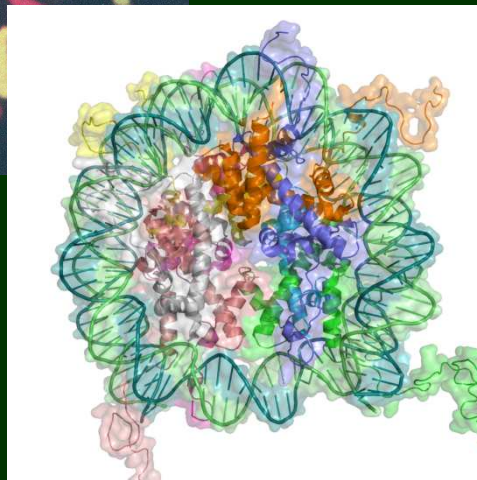
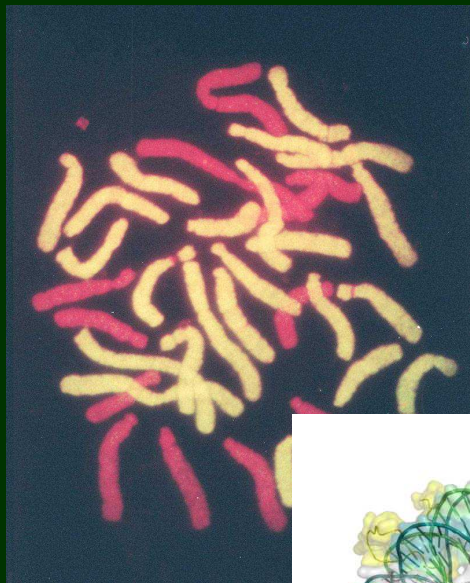
Eukaryota

- DNA v jádře s endomembránovým obalem



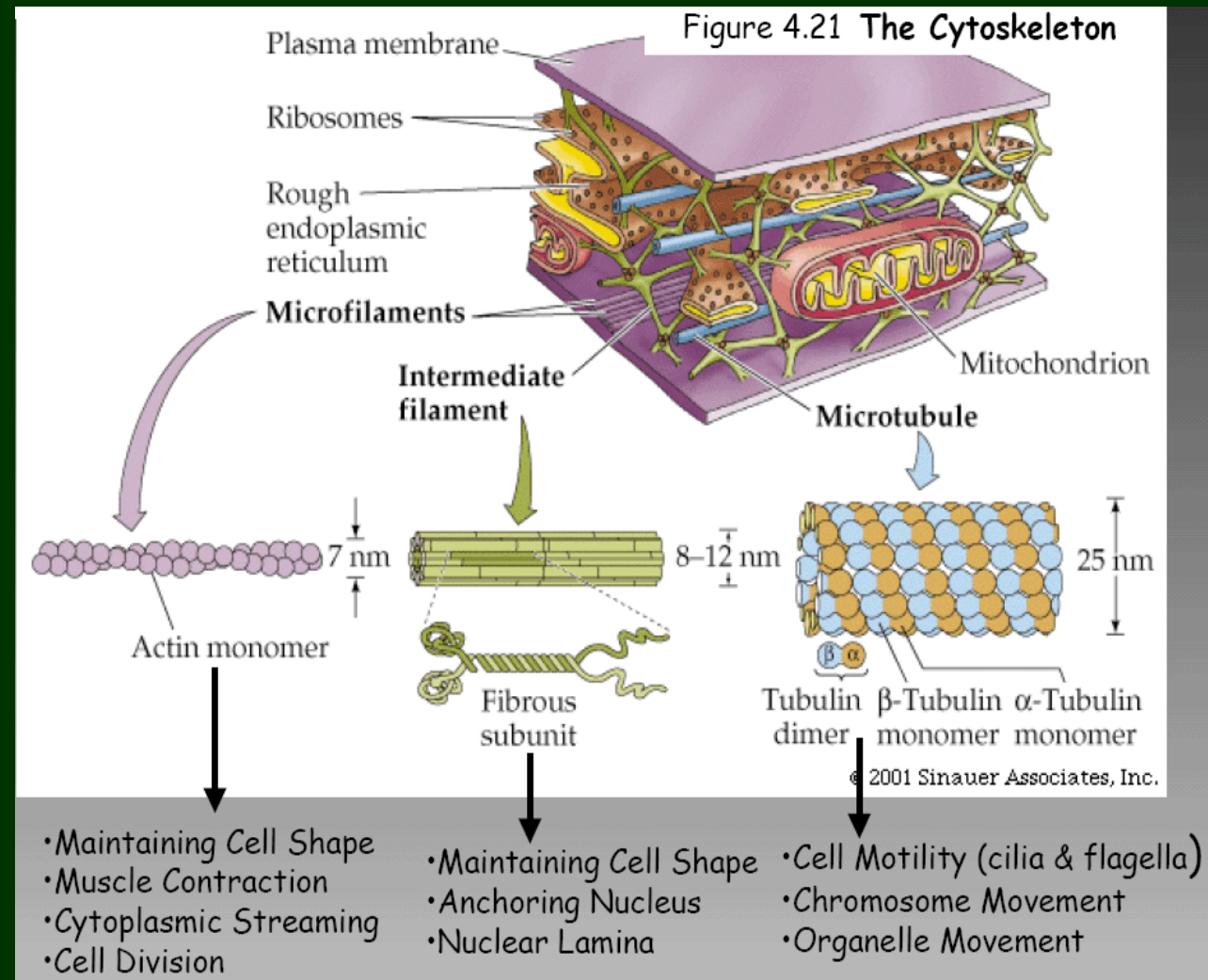
- lineární chromosomy s nukleosomovou strukturou

Eukaryota



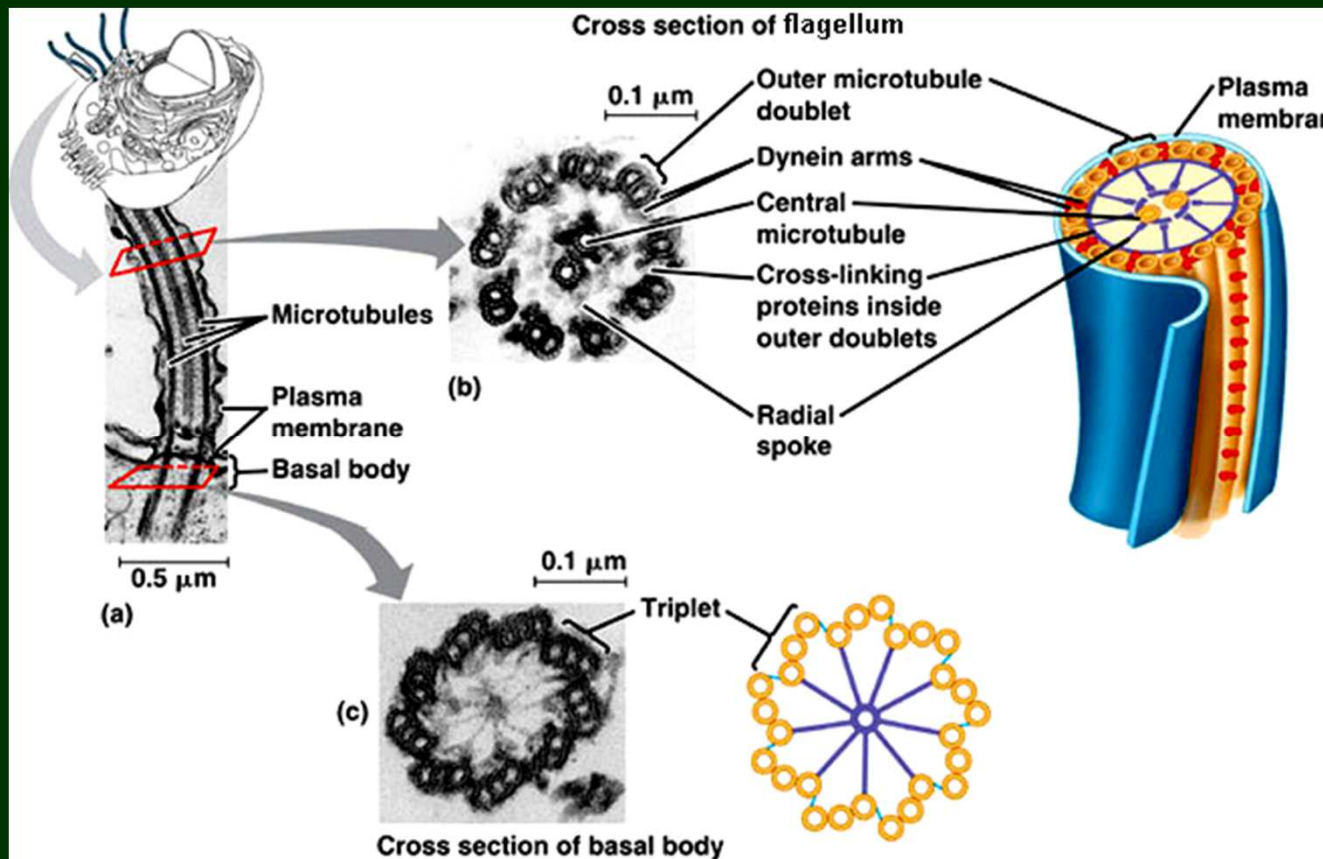
Eukaryota

- cytoskelet



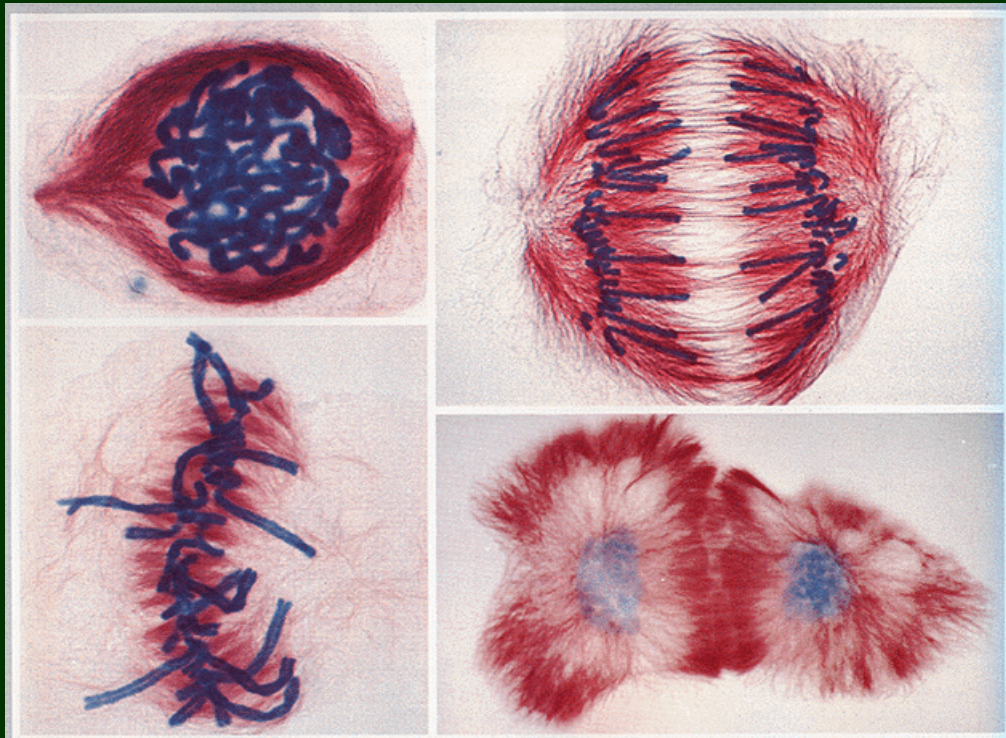
Eukaryota

- bičíky/brvy (undulipodia) s tubulinovým cytoskeletem (axonema)

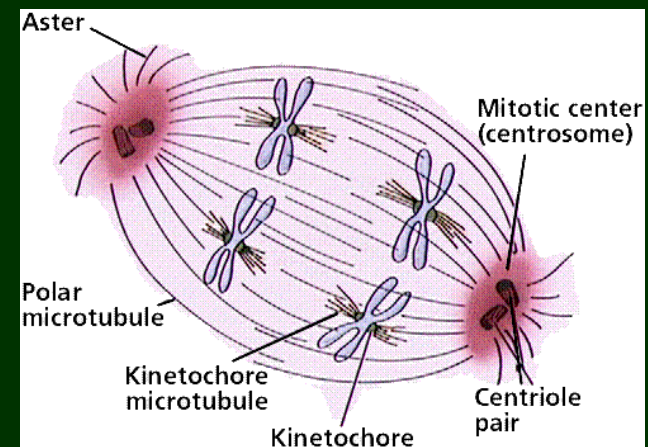


Eukaryota

- dělení buněk: mitóza organizovaná tubulinovým cytoskeletem (centrioly, dělicí vřeténka)

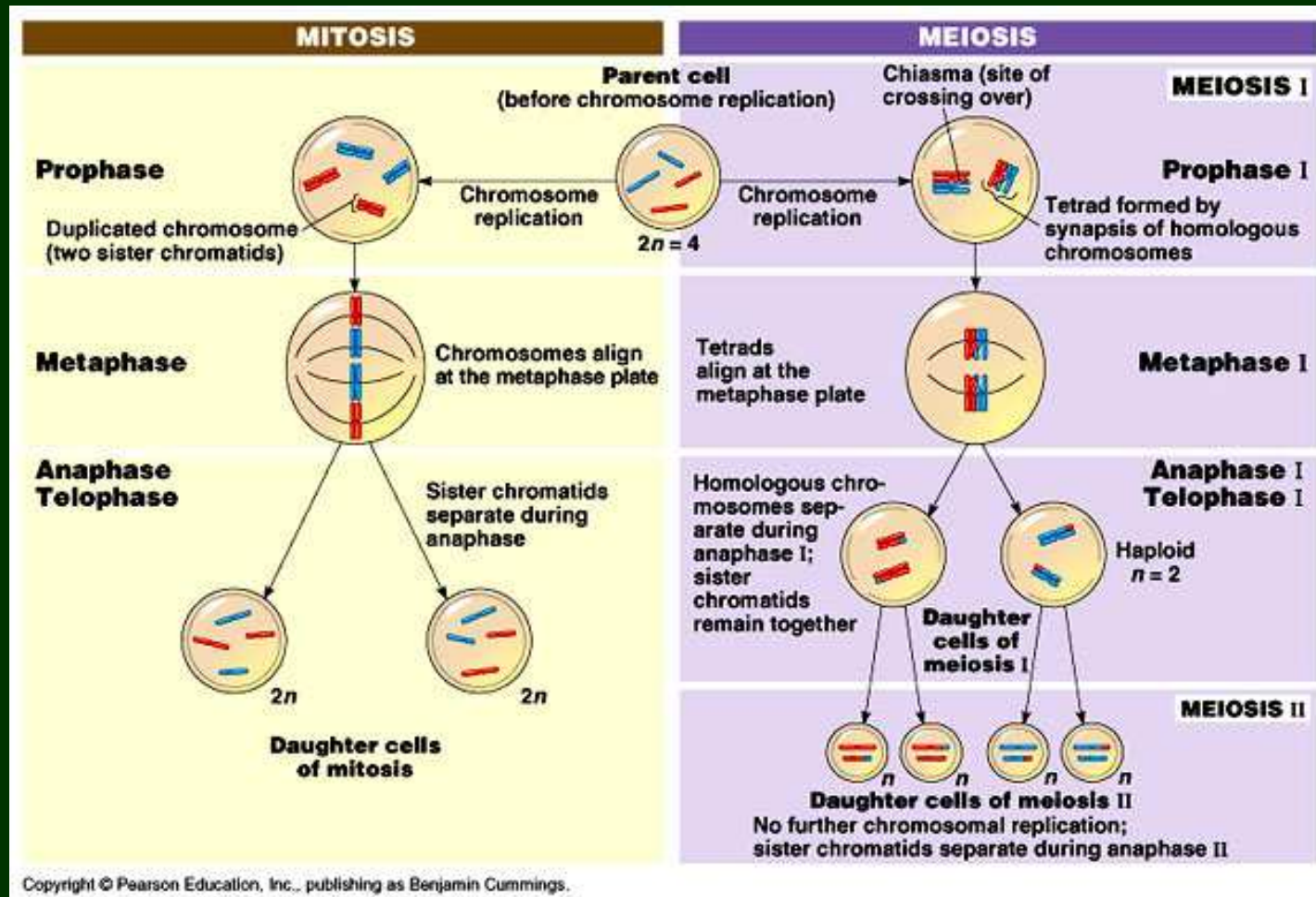


Plant cells in various stages of mitosis: (a) prophase; (b) metaphase; (c) anaphase; (d) telophase (all magnified about 2,700 times).



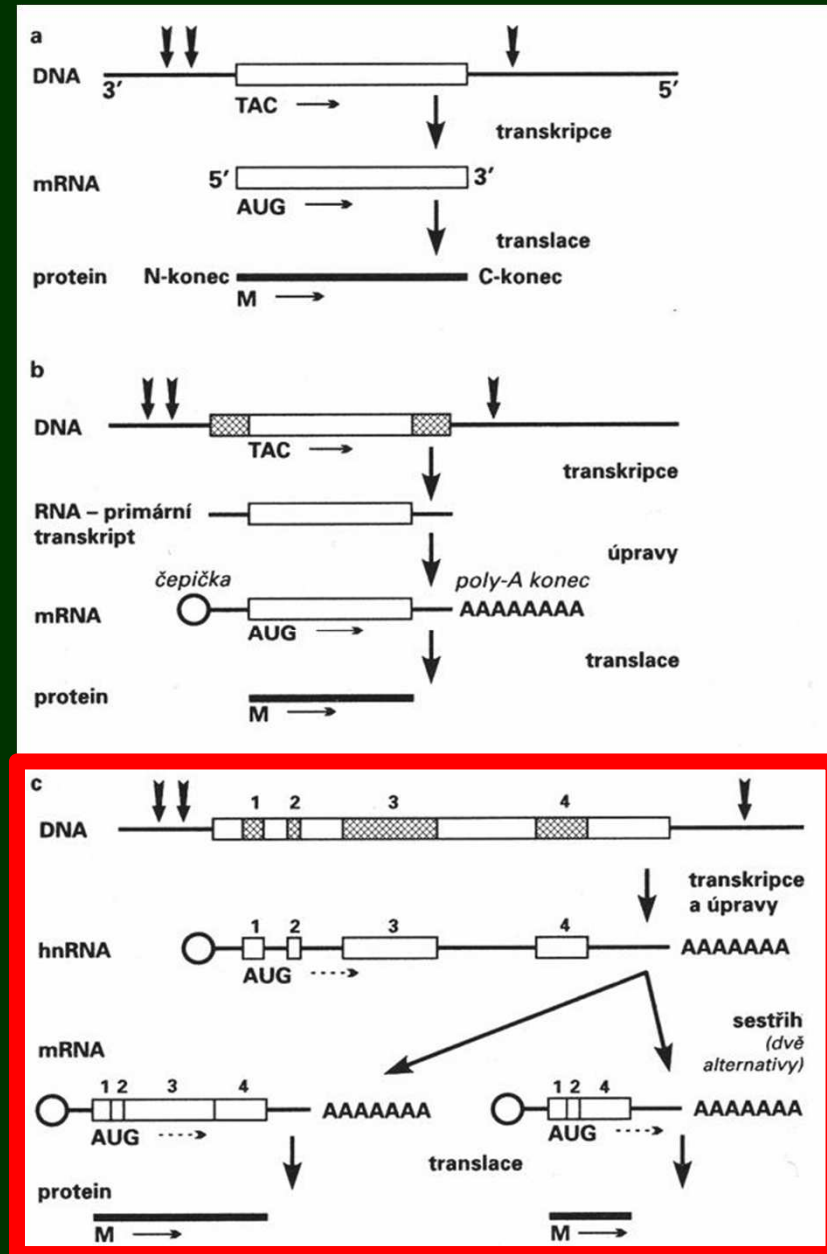
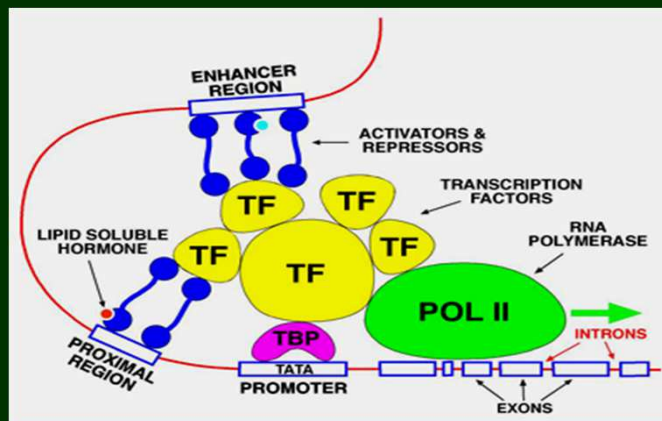
Eukaryota

- sex, meióza, rekombinace



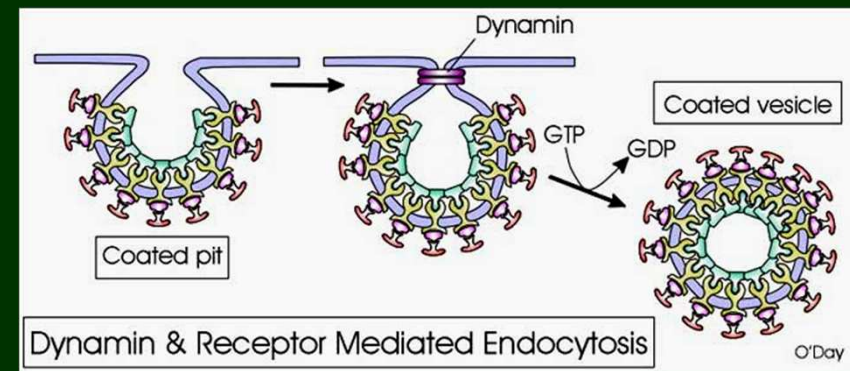
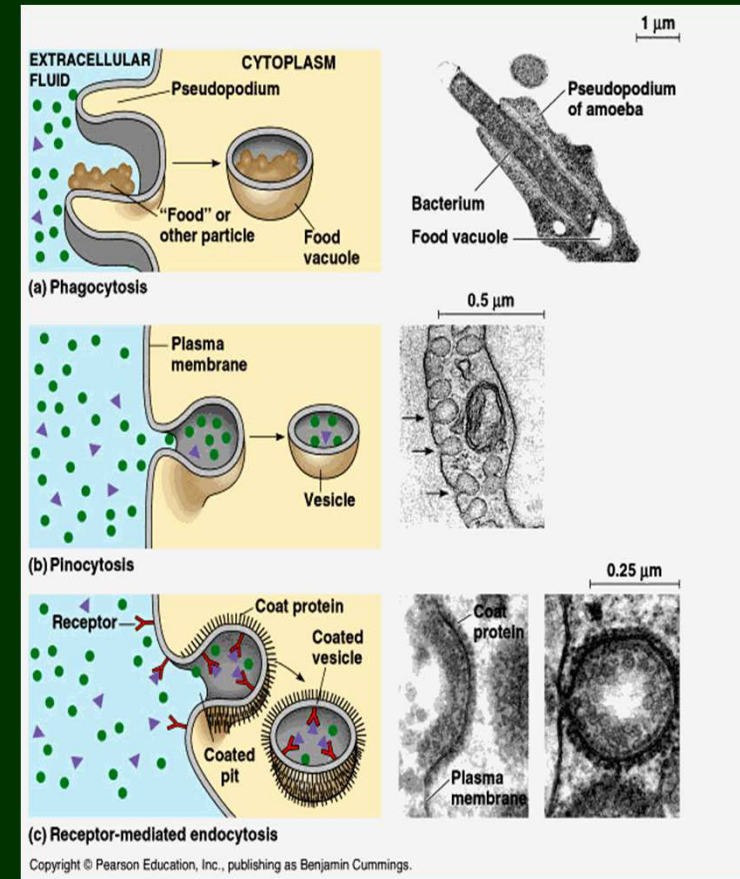
Eukaryota

- sestřih (*splicing*): **spliceozom** („sestřihový komplex“)
- sestřih u „prokaryot“ (vč. mitochondrií): bez spliceozomů



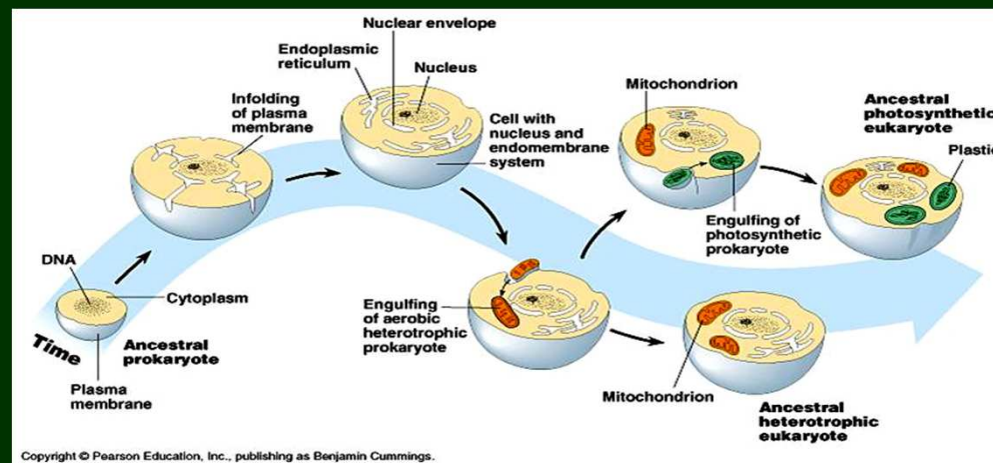
Eukaryota

- základní „klíčová inovace“ eukaryot:
- **schopnost endocytózy** (tj. pinocytóza, fagocytóza)?
- → vznik endomembrán a kompartmentalizace
- → schopnost pozřít endosymbionta



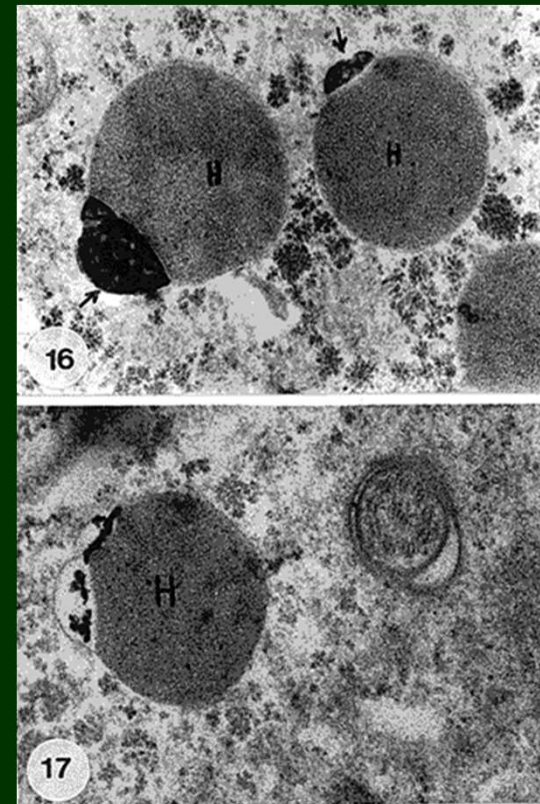
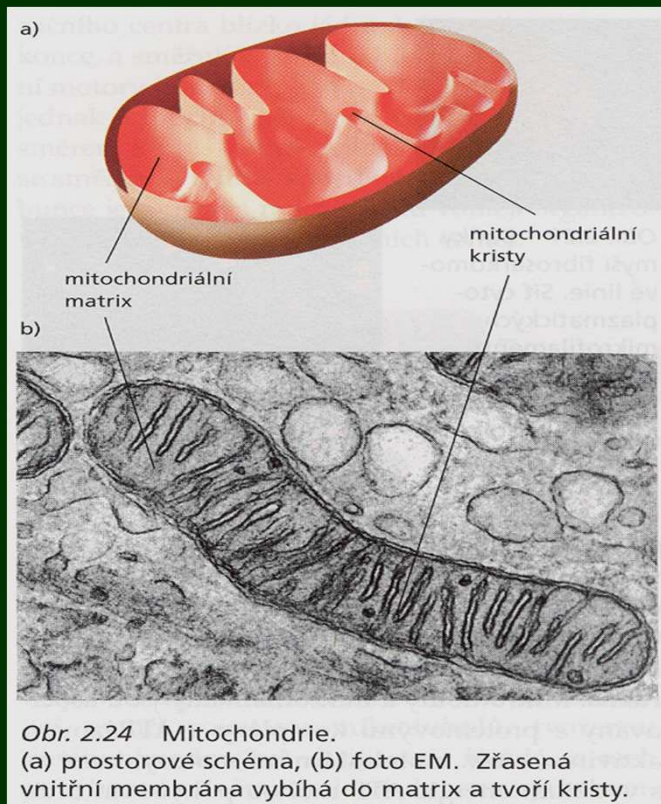
Eukaryota: 2-3 genomy

- 1. **nukleocytoplasma** (= hostitelská buňka ~ Archaea???)
- 2. redukovaná symbiotická proteobakterie „**mitochondrie**“ (nebo „hydrogenosom“)
- 3. redukovaná symbiotická sinice „**chloroplast**“
- eukaryotní „buňka“ není žádná buňka, nýbrž ekosystém mnoha buněk různého evolučního původu

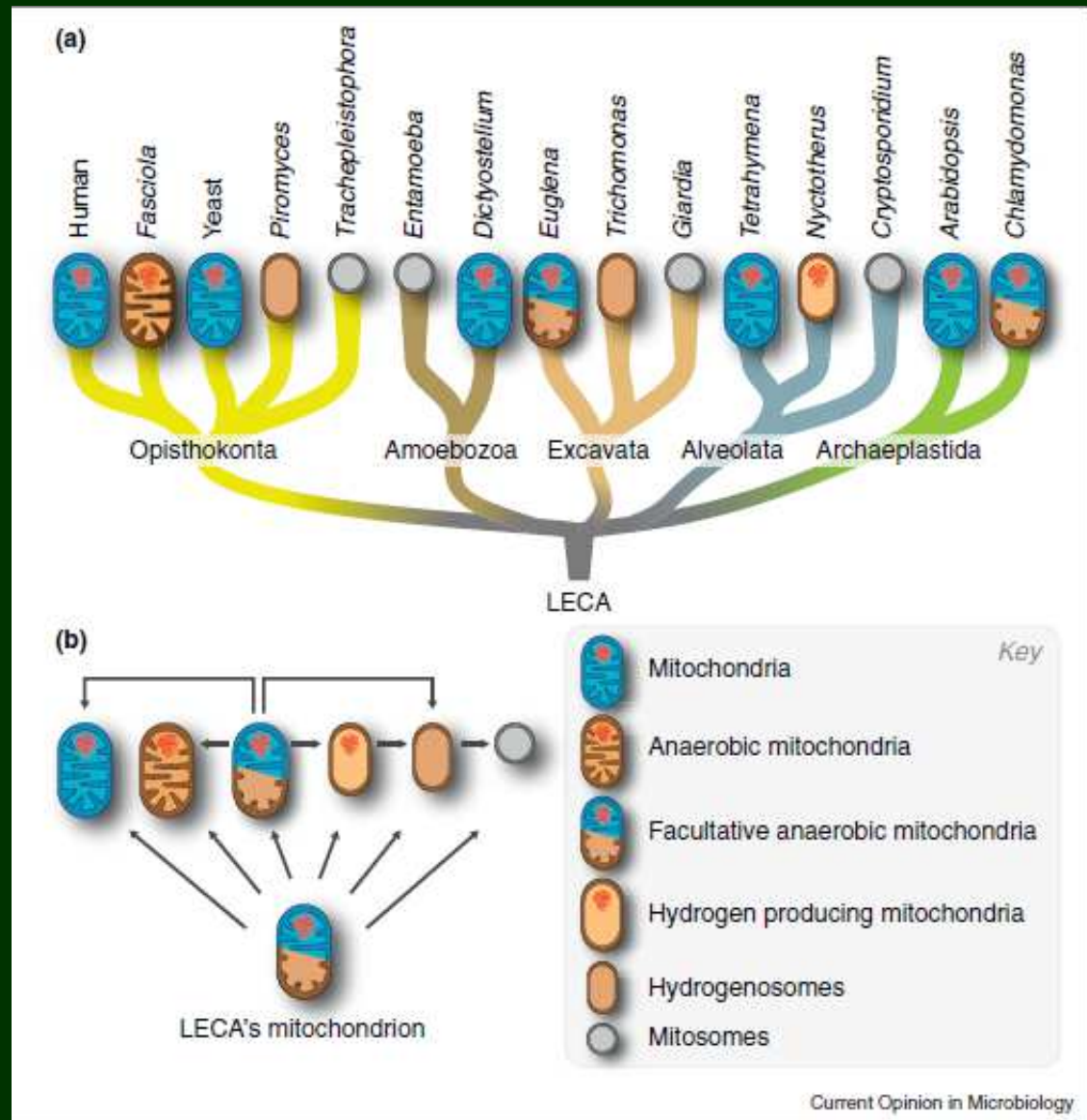


Mitochondrie

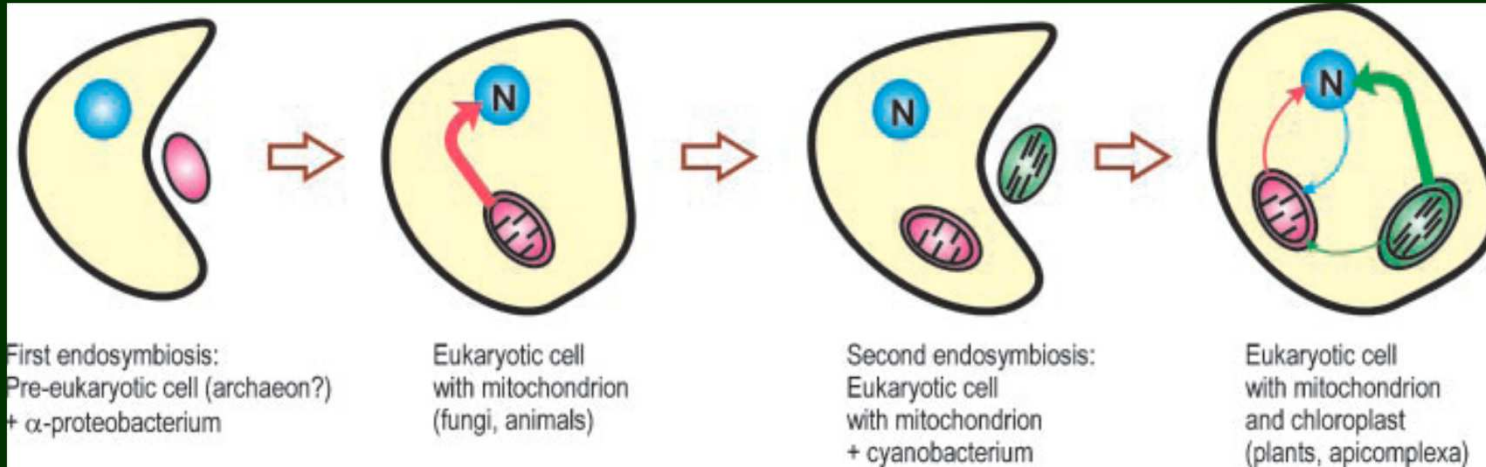
- endosymbiotické proteobakterie = mitochondrie → hydrogenozomy (+ mitozomy)
- → aerobní i anaerobní metabolismus



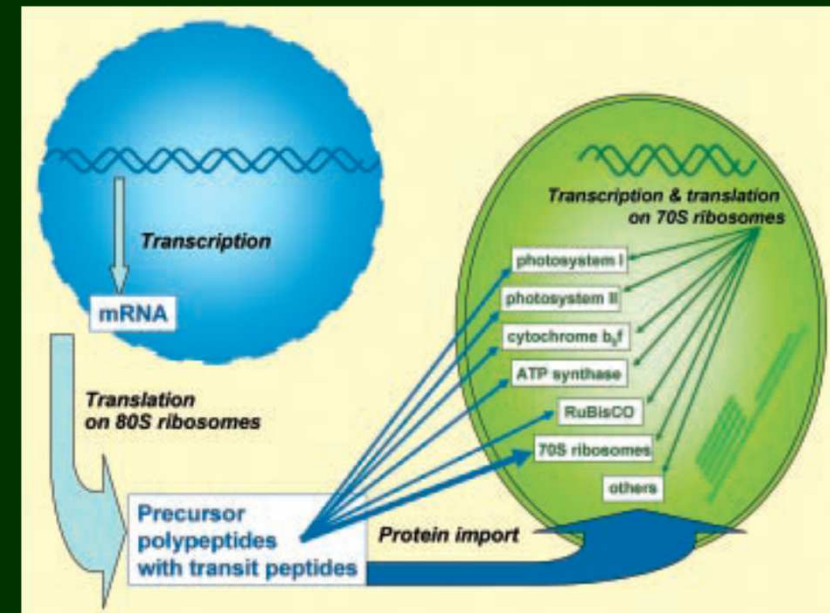
- organely si ponechávají geny pro vlastní ribozomy a pro elektrontransportní řetězce
- redukce až po mitozomy (bez genomu)
- úplný zánik: *Monocercomonoides* (Metamonada: Preaxostyla)

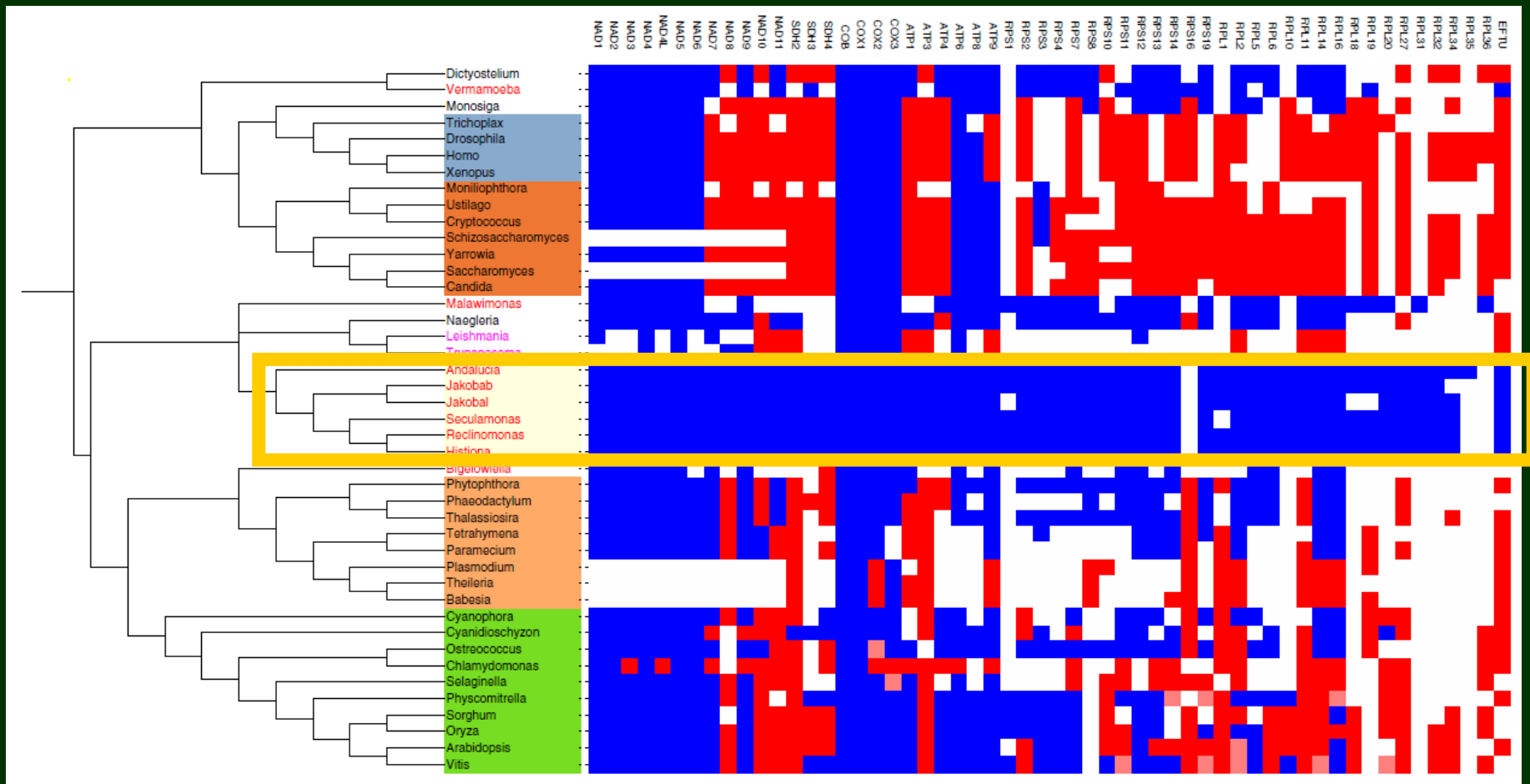


„Promiskuitní DNA“



tok genů mezi genomy a
buněčnými kompartmenty
(např. „*numt*“)



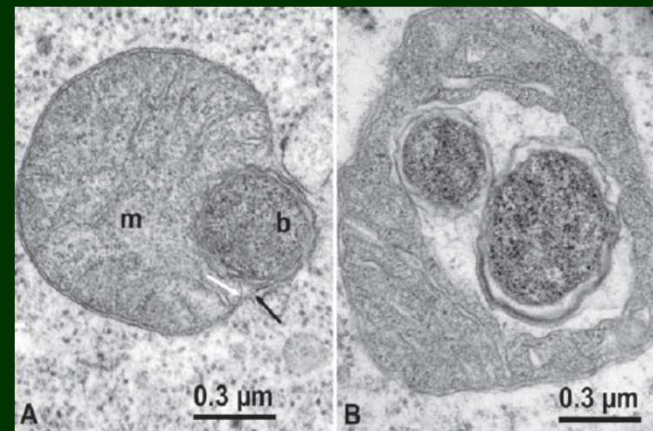
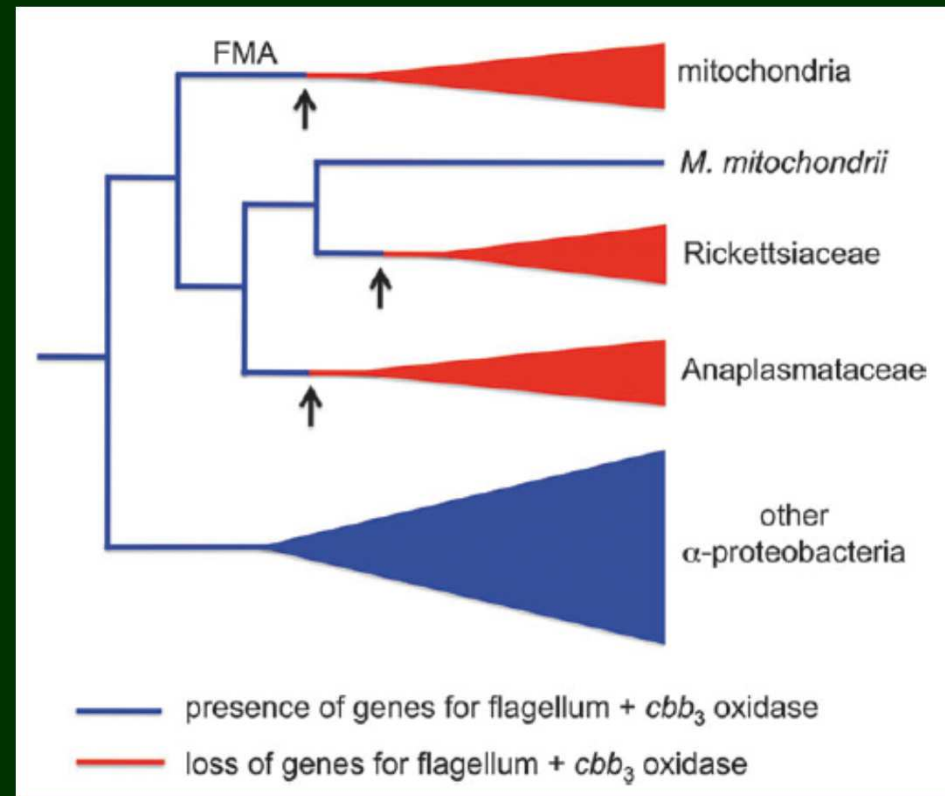


přesun **mt** genů do **jádra**

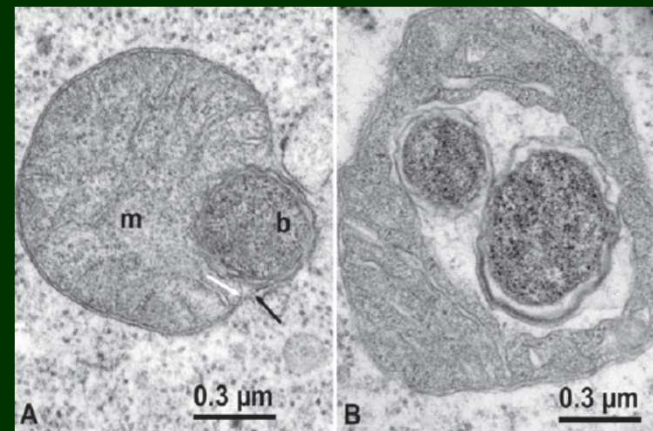
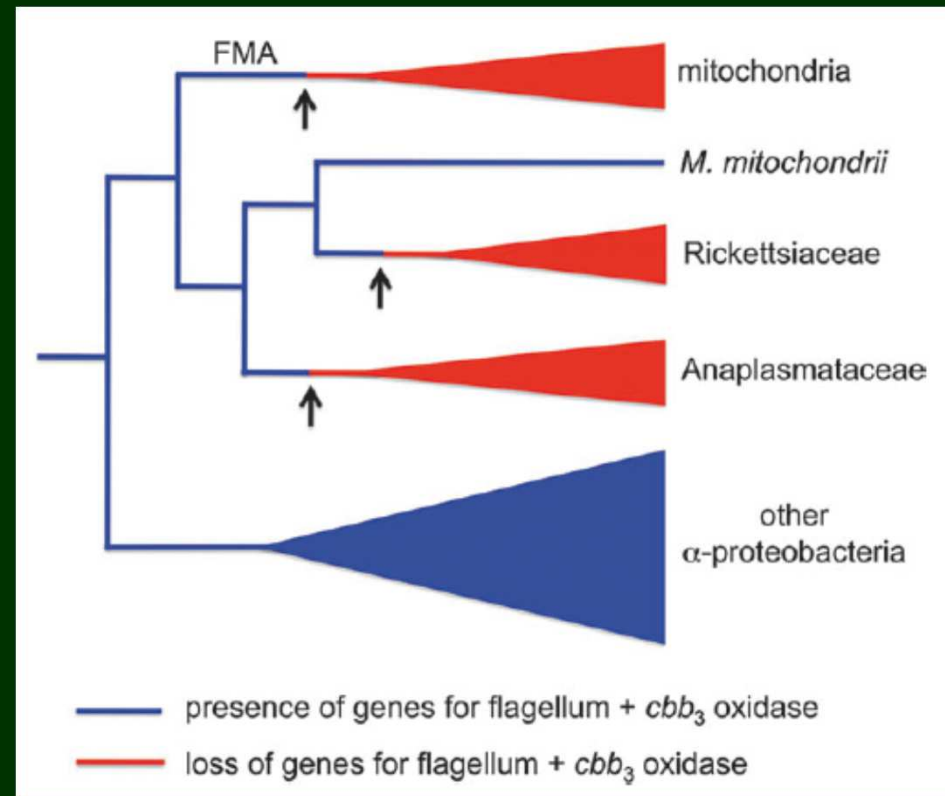
Jakobea: k přenosu dosud nedošlo

Původ mitochondrií

- nějaká Alphaproteobacteria
- mitochondrie – blízce příbuzné skupiny SAR11 (volně žijící, např. *Pelagibacter*) a rickettsie
- *Mitochondria mitochondrii* (parazit v mitochondriích klíšťat) → protomitochondrie s bičíky, mikroaerob, energetický parazit

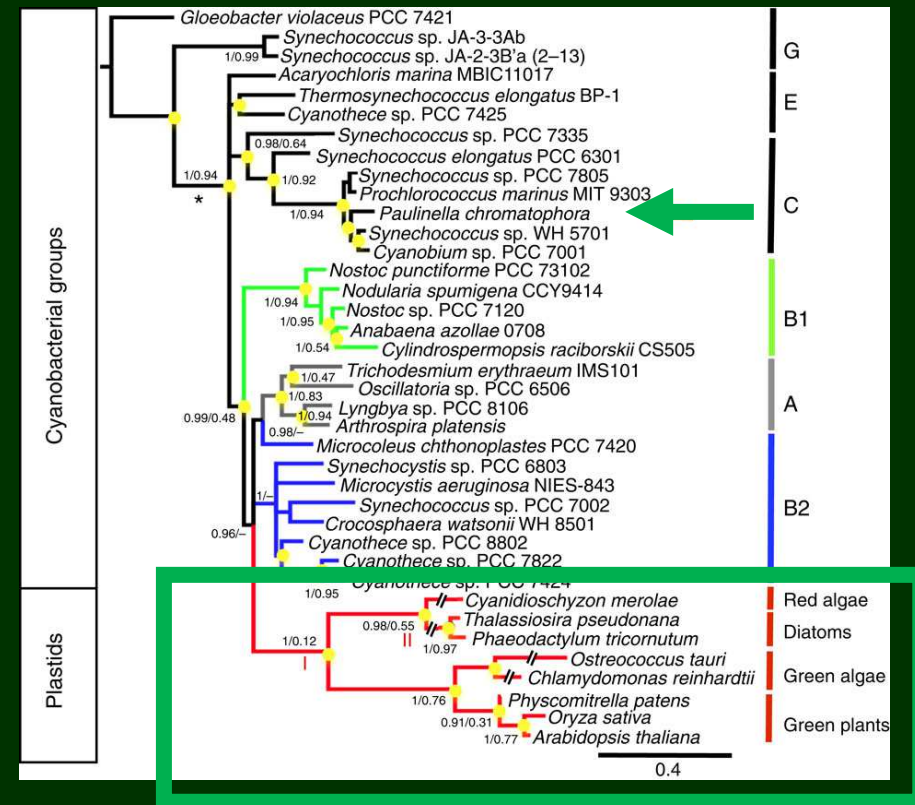
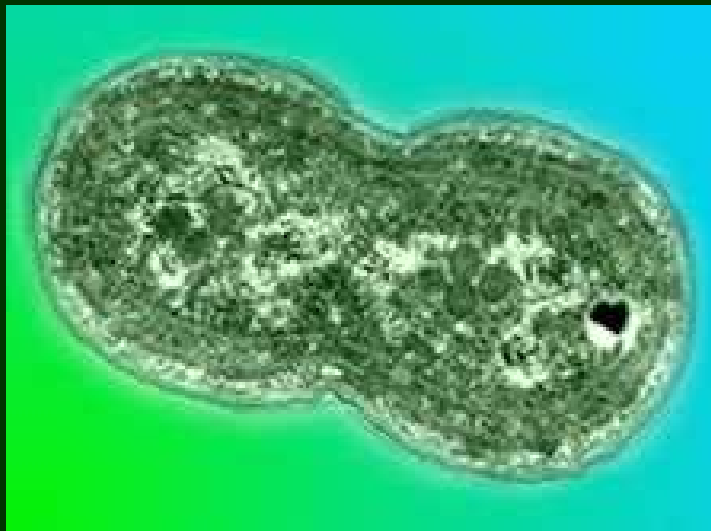


Původ mitochondrií



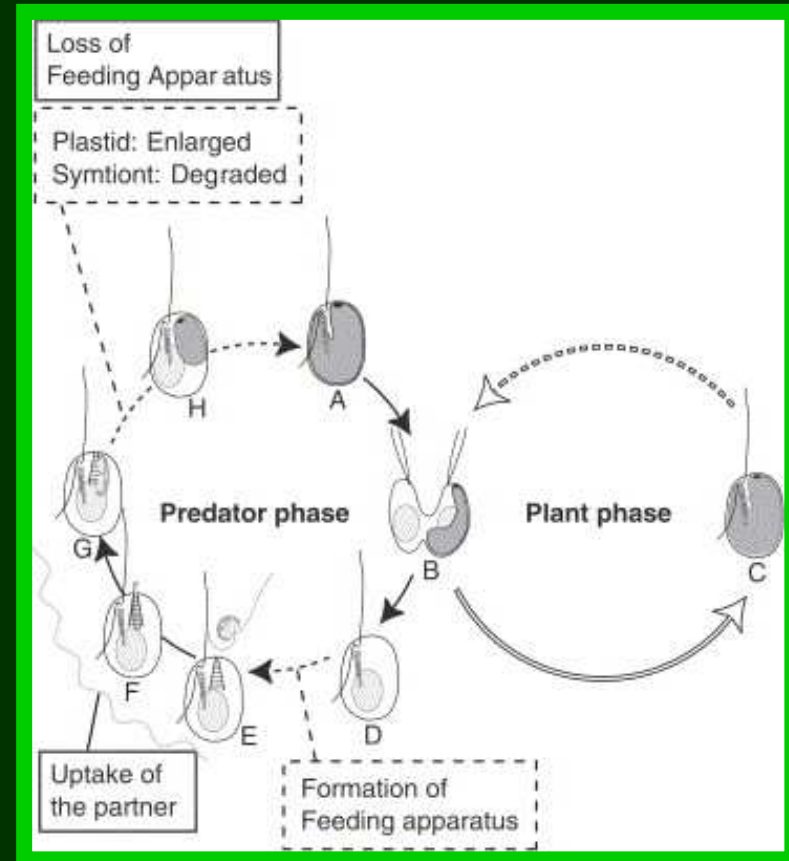
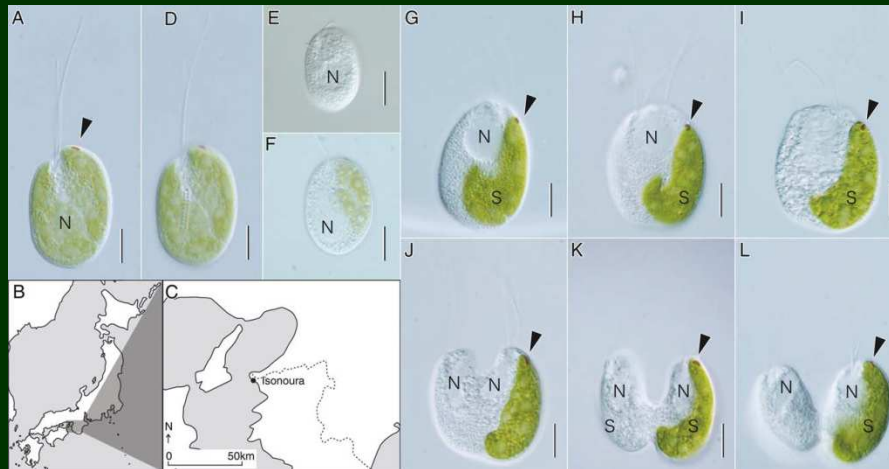
Chloroplasty (plastidy)

- jedna z hlavních skupin sinic
- plastidy blízko skupinám fixujícím N_2 a tvořícím heterocysty
- x chloroplasty *Paulinella chromatophora* patří mezi sinice *Synechococcus*



Počátek endosymbiózy: *Hatena arenicola*

(Hacrobia: Katablepharida)



- cyklus střídá predátora a „rostlinu“ (pozřená zelená řasa *Nephroselmis*)

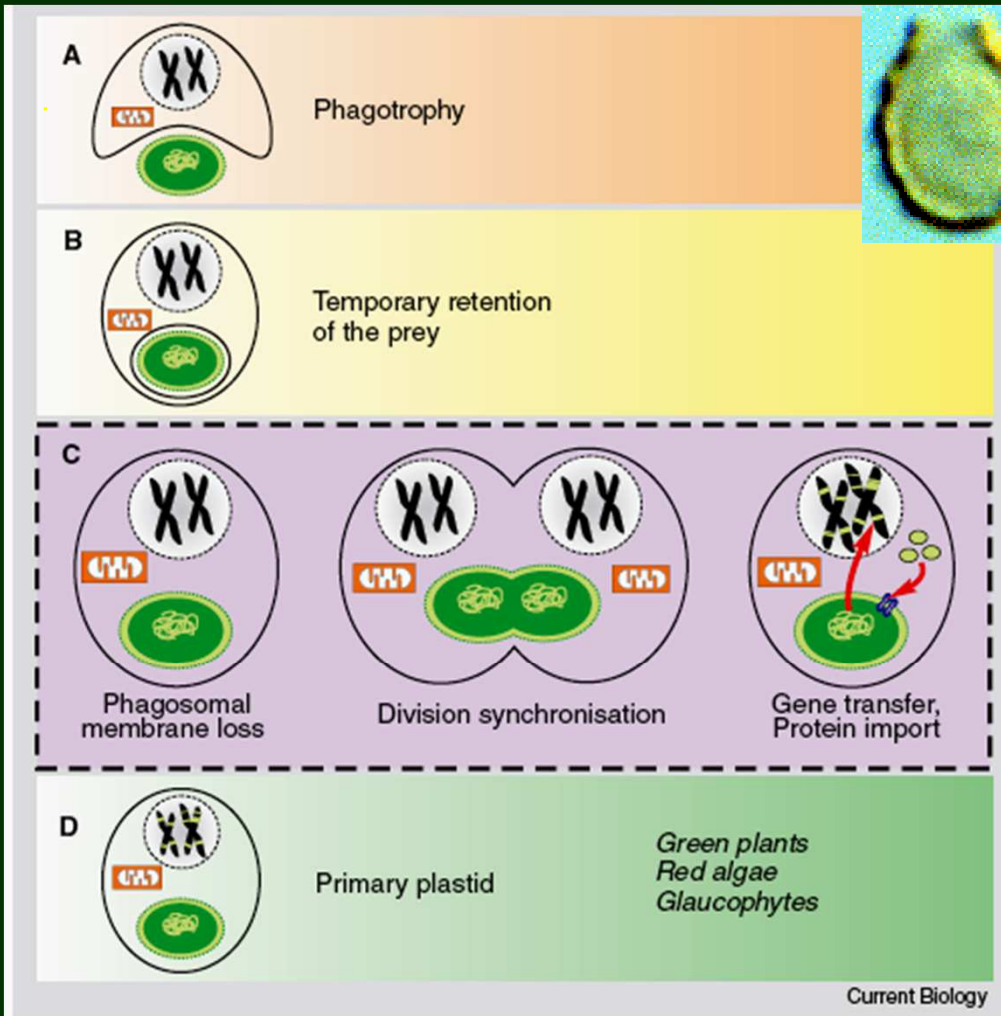
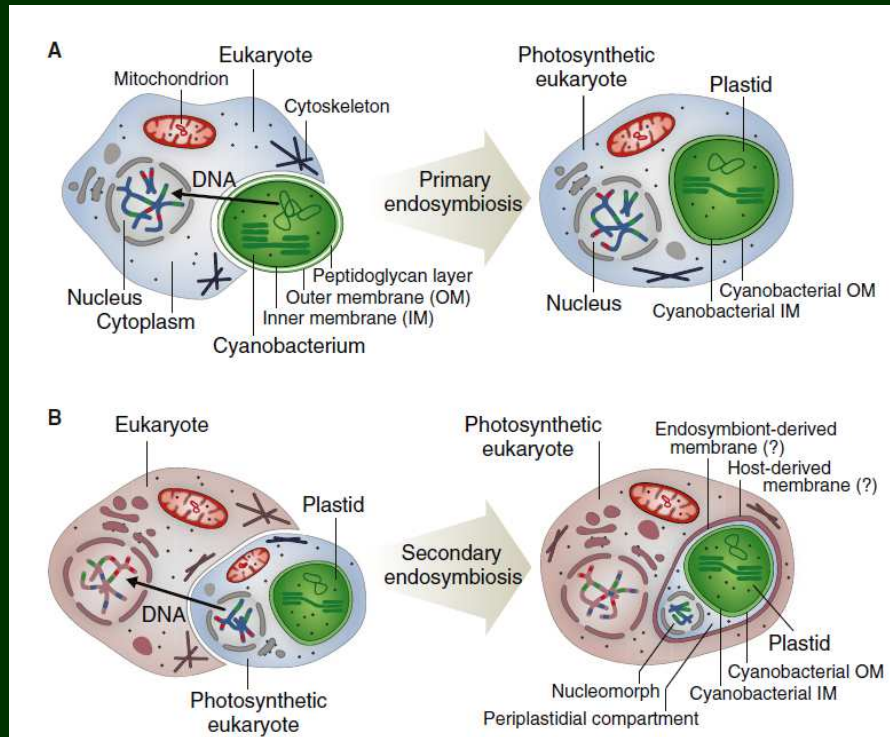


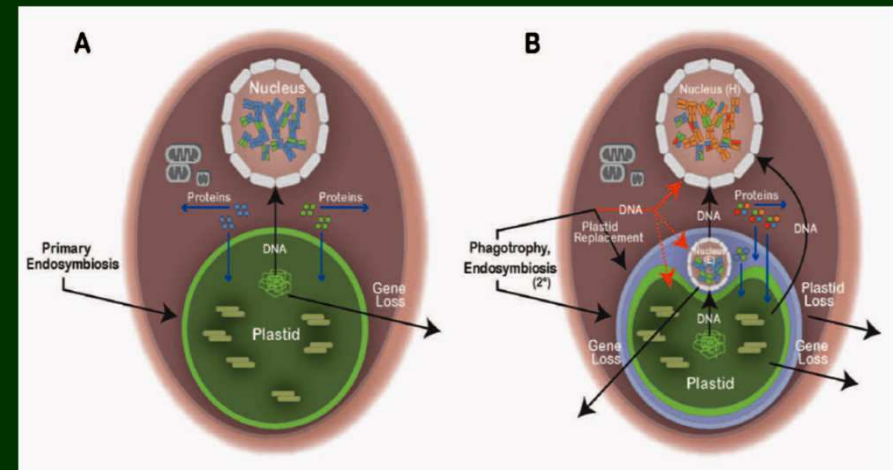
Figure 1. Main steps required for the transformation of a cyanobacterium into a plastid.

(A) A eukaryote that feeds on cyanobacteria (e.g. *Paulinella ovalis*); (B) The temporary retention and use of the cyanobacteria by the host (e.g. *Petalomonas sphagnophila*); (C) Loss of one of the membranes of the symbiont, synchronisation of host and symbiont divisions, gene transfer from the symbiont to the host genome and development of a protein import system. (D) Once these steps are achieved, we consider the cyanobacterial endosymbiont fulfilling the criteria for a primary plastid.

Symbiogeneze



- primární symbióza
- sekundární a terciární symbióza



Stáří eukaryot

- Molekulární hodiny nedávají jasnou odpověď
- každý gen říká něco jiného (různá rychlost evoluce)
- není čím to kalibrovat (žádné věrohodné fosilie z té doby)
- ~1,700-1,900 Mya
- nejstarší fosilie cca 1,800–2,100 Mya (?)
- to znamená, že buď ani Archaea nemohou být starší, anebo nám chybí spousta „kmenových“ eukaryot!
- **mladá Eukaryota uvnitř starých archeí**
- x Euryarchaeota: produkce methanu ~3,500 Mya

Systematika eukaryot

- tradiční učebnicová systematika
- 1. **živočichové** (heterotrofní pohlčovači)
- 2. **houby** (heterotrofní nasávači)
- 3. **rostliny** (autotrofové)



- tj. dělení eko-fyziologické, s fylogenezí nemá nic společného

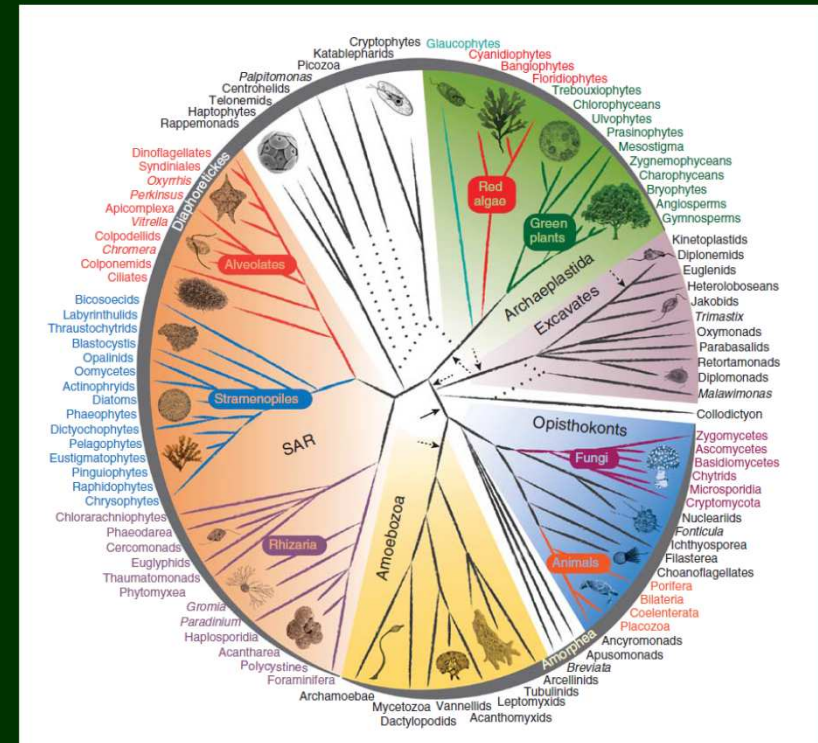
Systematika eukaryot

- od 70. let: elektronová mikroskopie
- od 80. let: molekulární fylogenetika

- systém 5 říší (T. Cavalier-Smith):
 - **Protozoa** (parafyl.)
 - **Animalia** (monofyl. – pouze Metazoa)
 - **Fungi** (monofyl. – pouze Eumycota)
 - **Chromista** (???)
 - **Plantae** (monofyl. – pouze Glaucophyta + Rhodophyta + Viridaeplantae)

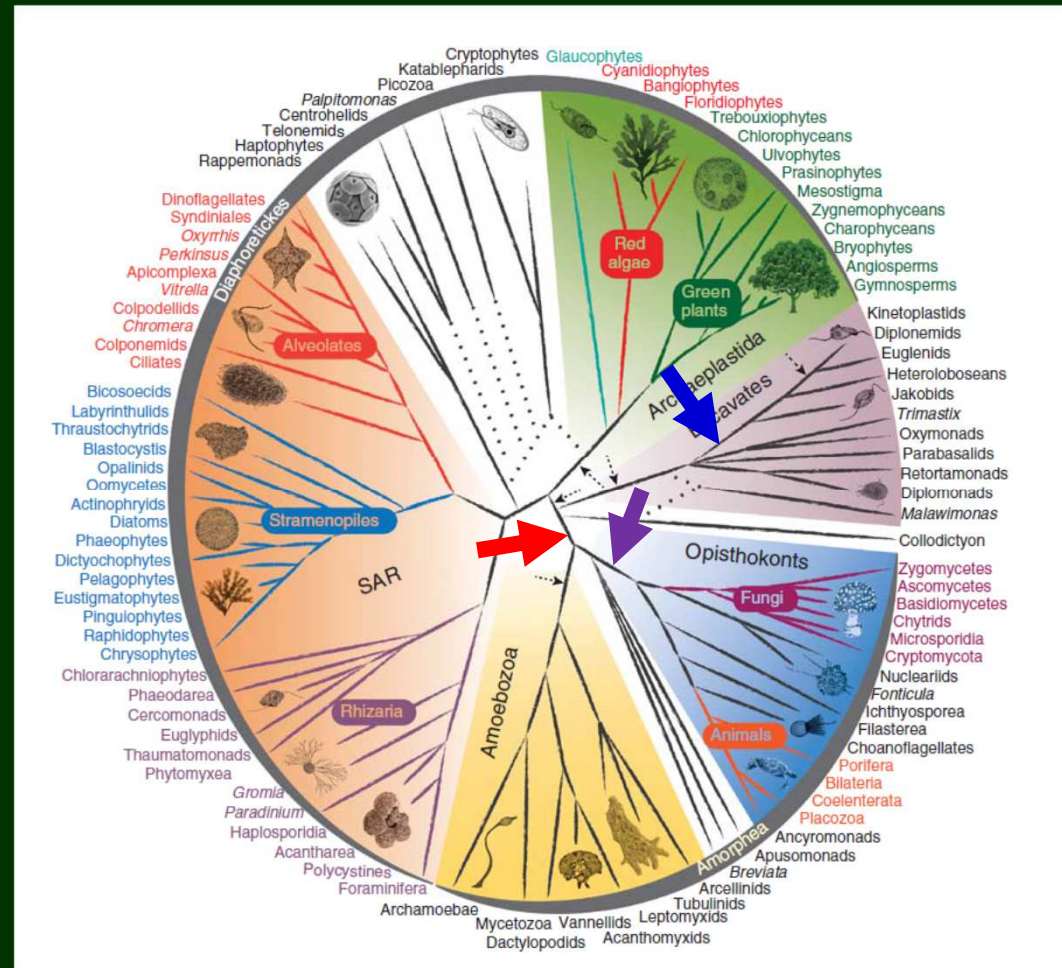
Systematika eukaryot

- **Excavata** (Protozoa part.)
- **Amoebozoa** (Protozoa part.)
- **Opisthokonta** (Protozoa part. + Animalia + Fungi)
- **Archaeplastida** (Plantae)
- **„SAR“** (Chromista + Protozoa part.)
- + několik dalších malých skupin „prvoků“ a „řas“



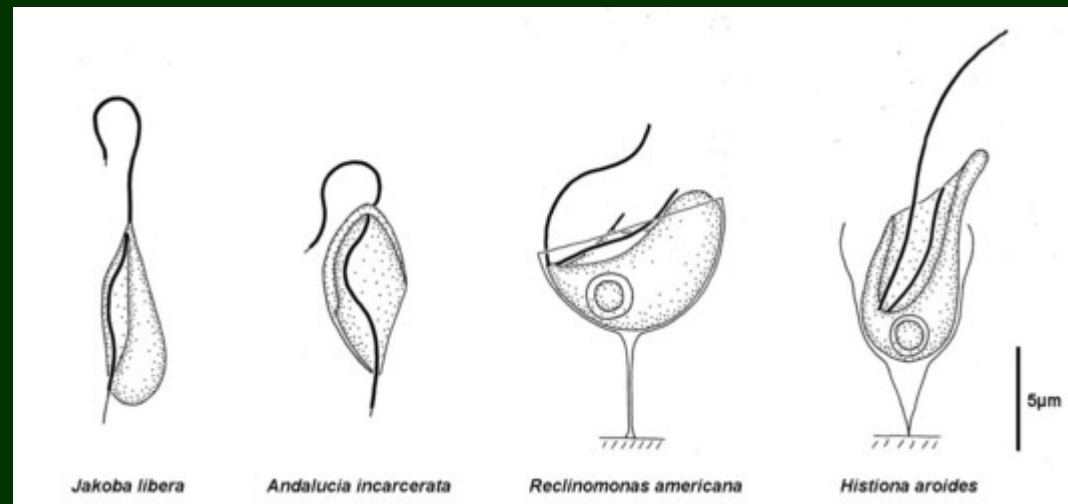
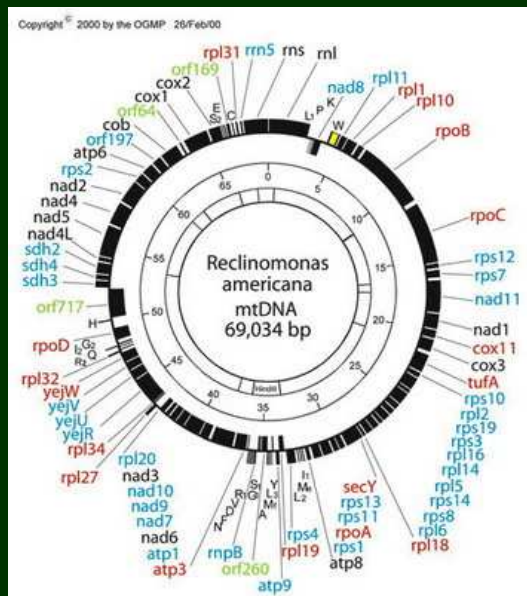
Fylogeneze eukaryot

- problém : kde je kořen?
- 1. Opisthokonta vs. zbytek eukaryot? (asi ne)
- 2. Opisthokonta-Amoebozoa vs. zbytek eukaryot?
- 3. (uvnitř) Excavata? (různé varianty)

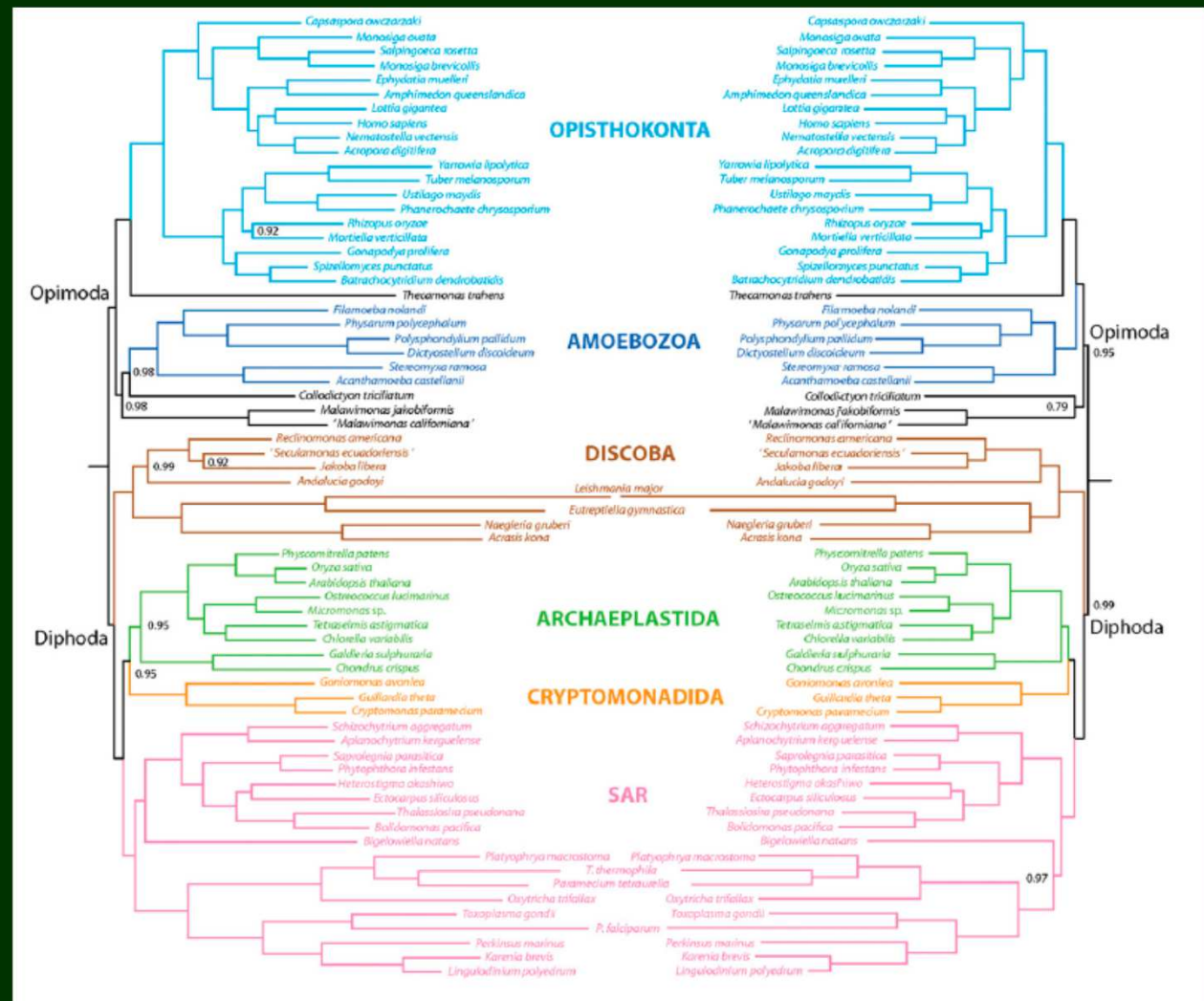


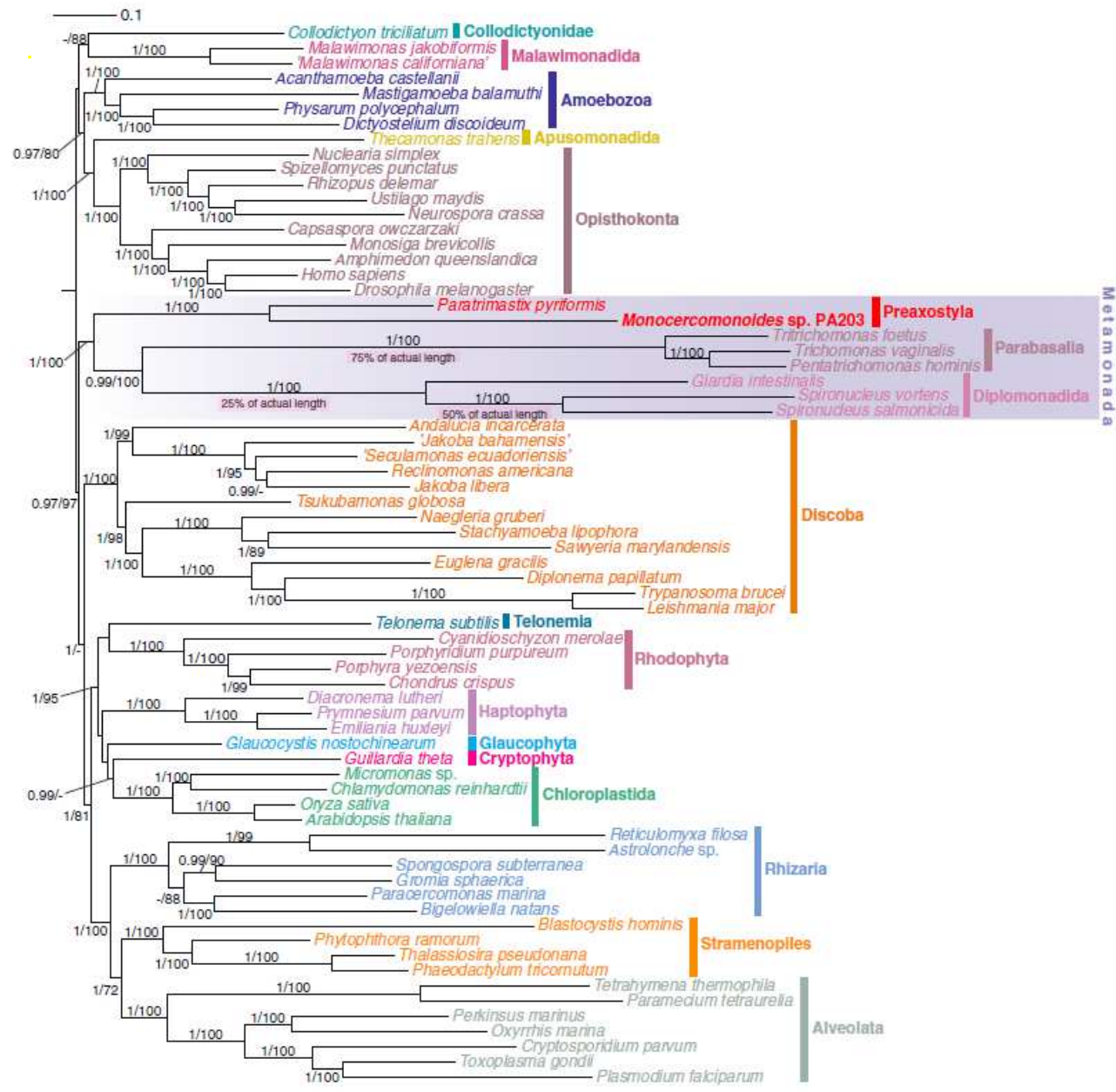
Bazální postavení jakobidů?

- Jakobeia: bakteriální RNA polymeráza v mitochondriích
- ostatní Eukaryota: RNA polymeráza z bakteriofágů (enkódovaná v jádře)
- → bazální postavení Jakobeia? (Discoba???)



- proteiny bakteriálního původu:
- **Opimoda** = Opisthokonta + Amoebozoa + „Sulcozoa“ + *Malawimonas*
- **Diphoda** = Discoba + Corticata
- chybí Metamonada (málo bakteriálních proteinů, dlouhé větve) – fylogenomika: sesterská skupina Discoba x když se užívá pouze *Trimastix* (krátké větve), vychází k malawimonádám → Opimoda?

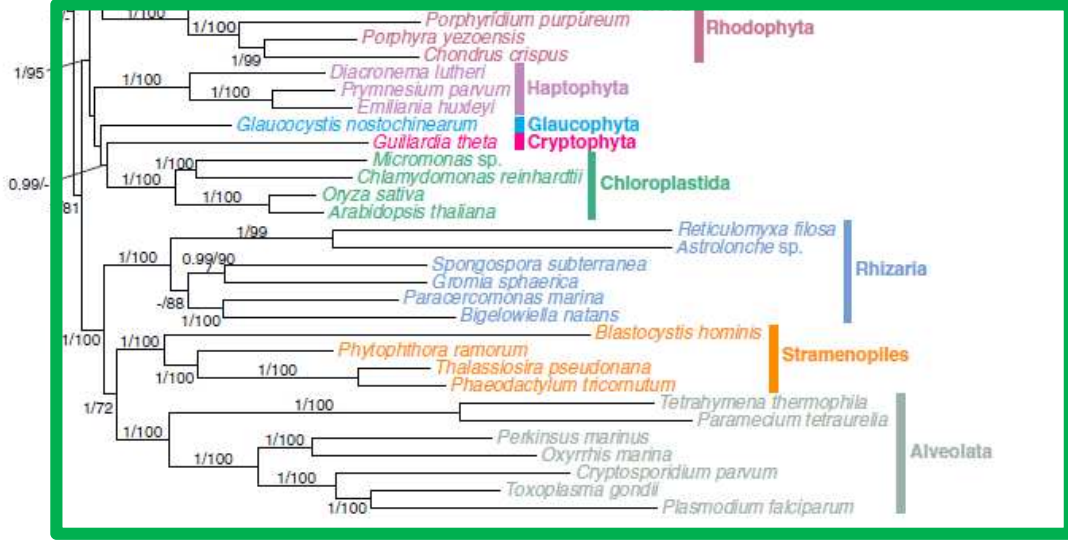
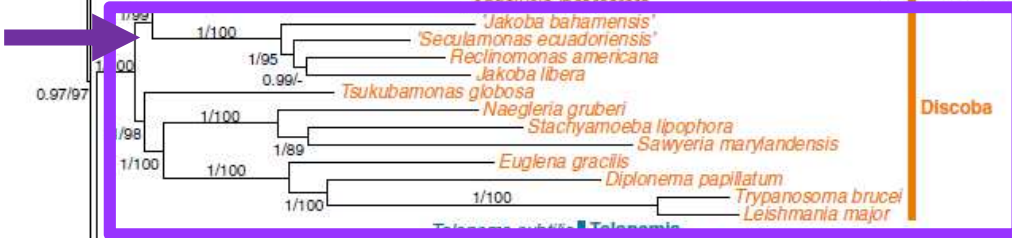
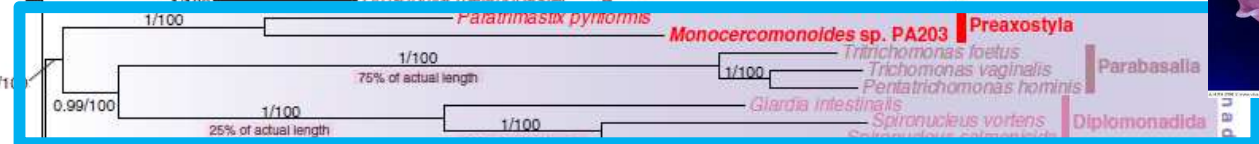




Opimoda

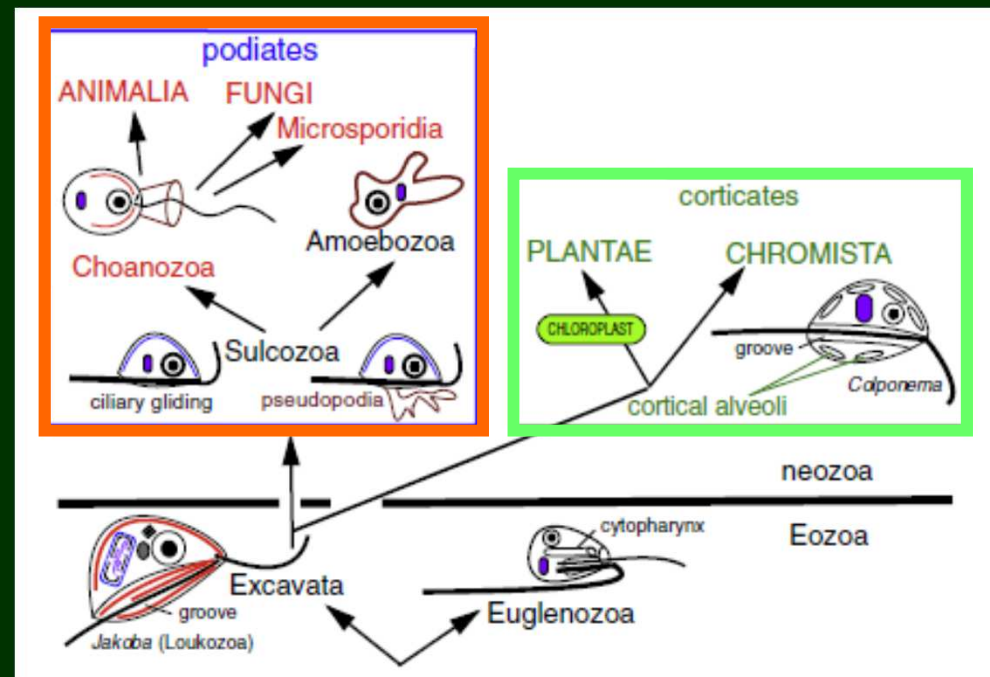
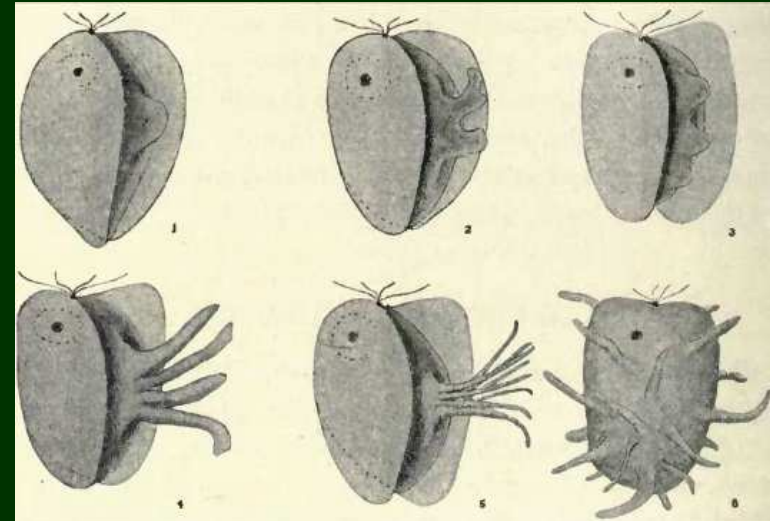
???

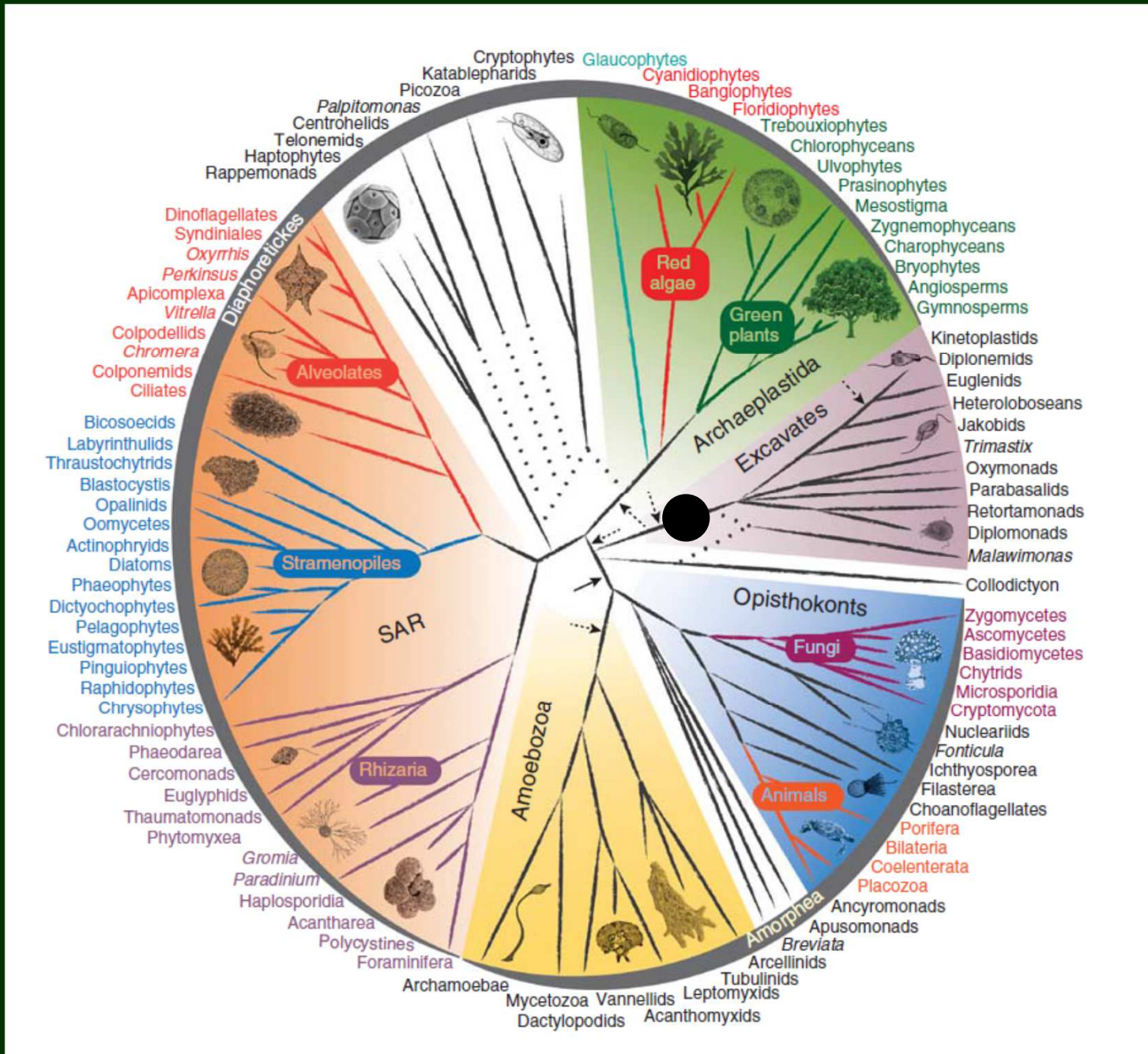
Diphoda



2–4 skupiny s nejistými vztahy:
 Opimoda
 Metamonada
 Discoba
 (bazální?)
 „Corticata“

- **původní eukaryota**: ~ 2 bičíky s membránami, potravní žlábek
- → **Opimoda**: pseudopodia v potravním žlábků, dorsální pelikula → Amoebozoa + Opisthokonta: pseudopodia na celém povrchu buňky
- Opisthokonta: pseudopodia loví bakterie z vodního sloupce, bičík → proud vody
- → **Corticata**: alveoly zpevňují povrch planktonních buněk





„Excavata“

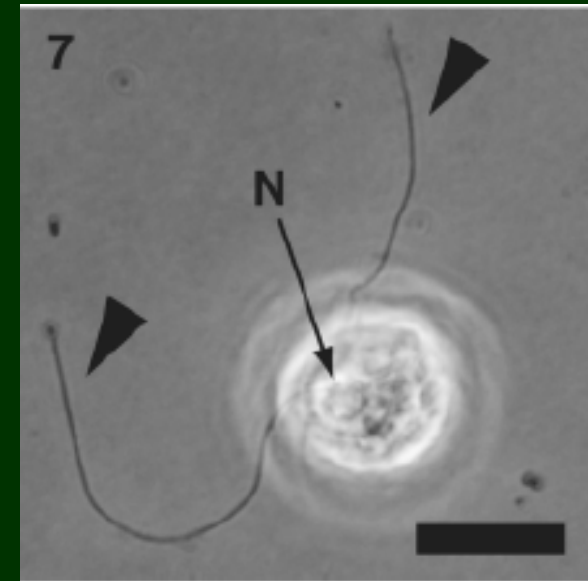
- výhradně jednobuněční bičíkovci (různý počet bičíků, původně dva) bez pseudopodií (améboidní povrch druhotně u Heterolobosea)
- cytostom a cytofarynx („exkavace“) u volně žijících zástupců (původně planktonní)
- velká diverzita mitochondrií (od nejprimivnějších mitochondrií v rámci eukaryot až po bizarní editační systémy trypanosom), častá úplná redukce
- výjimečně sekundární chloroplasty
- často paraziti/komenzálové



„Excavata“

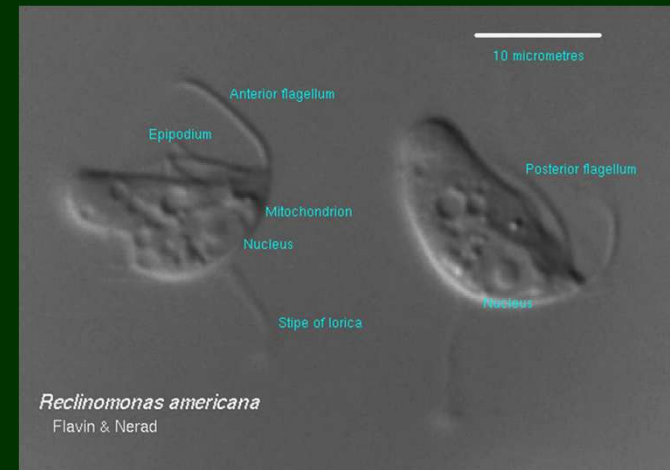
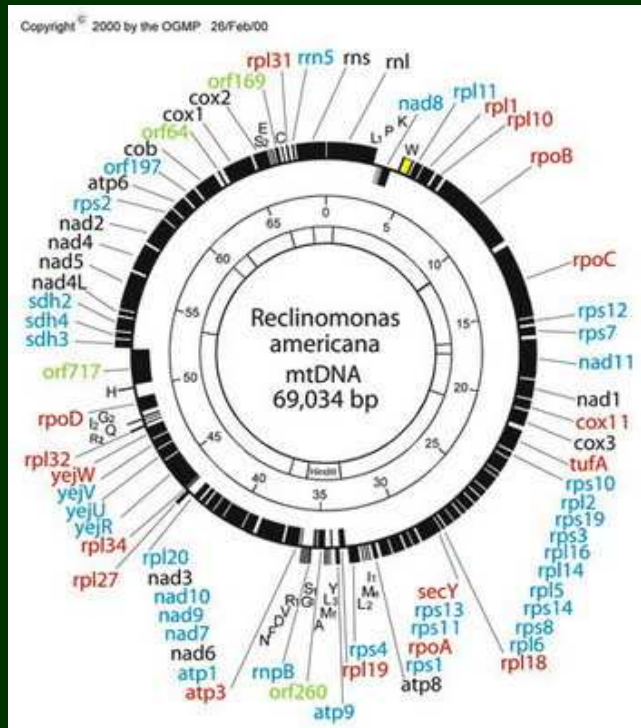
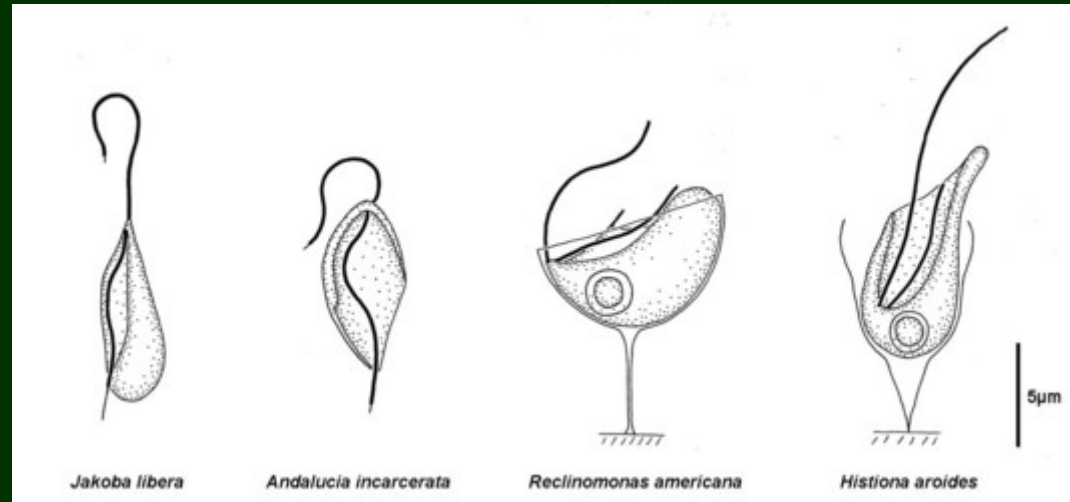
Fylogeneze a systematika

- monofylie se dnes jeví spíš nepravděpodobná
- 1. **Discoba**
- Jakobea + Tsukubea + Discicristata (= Euglenozoa + Heterolobosea)
- 2. **Metamonada**
- Preaxostyla (= Oxymonadida + Trimastigida) + Parabasala (= Trichomonadida + Hypermastigida) + Fornicata



Tsukubamonas
(2011)

Discoba Jakobea

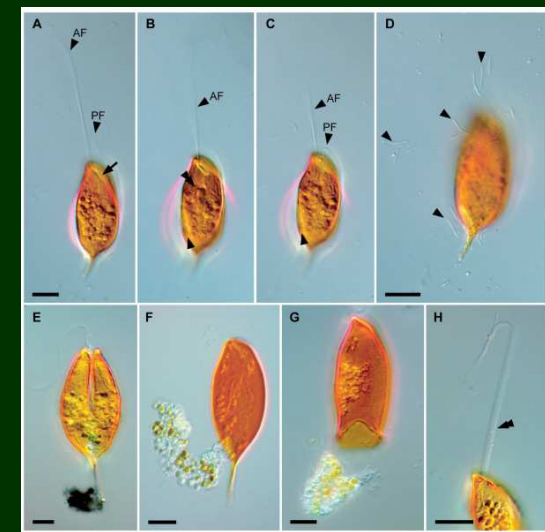
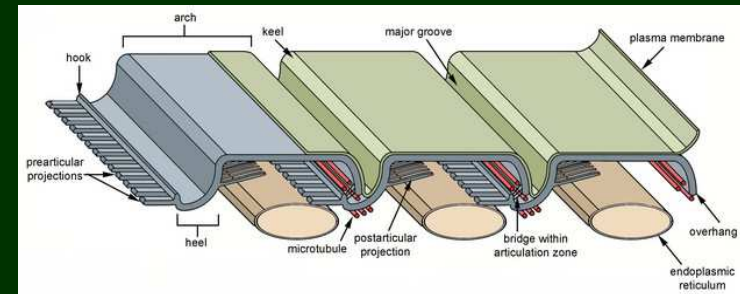


„bakteriální“ mitochondriální DNA

Discoba

Discicristata

- diskoidální mitochondriální krysty
- kortikální mikrotubuly pod buněčnou membránou
- 1. **Euglenozoa**
 - Euglenoida: původně heterotrofové, (zelené) chloroplasty jen u jedné podskupiny (Euglenophyceae)
 - Symbiotida: hlubokomořští bičíkovci s epibiotickými bakteriemi (*Postgaardia*, *Calkinsia*)
 - Glycomonada (= Kinetoplastea + Diplonemea): glykosomy (organely pro glykolýzu)
- 2. **Heterolobosea** (= Percolozoa)

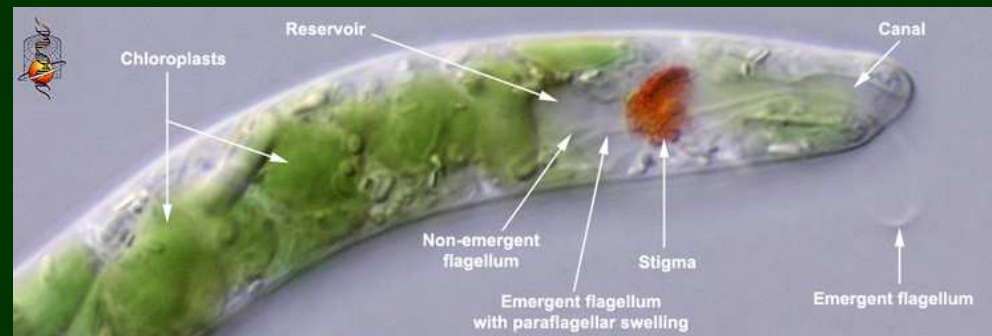


Calkinsia

Euglenozoa

Euglenoida

- sekundární endosymbióza se zelenou řasou („chloroplast“ s 3 membránami a chlorofyly *a + b*)



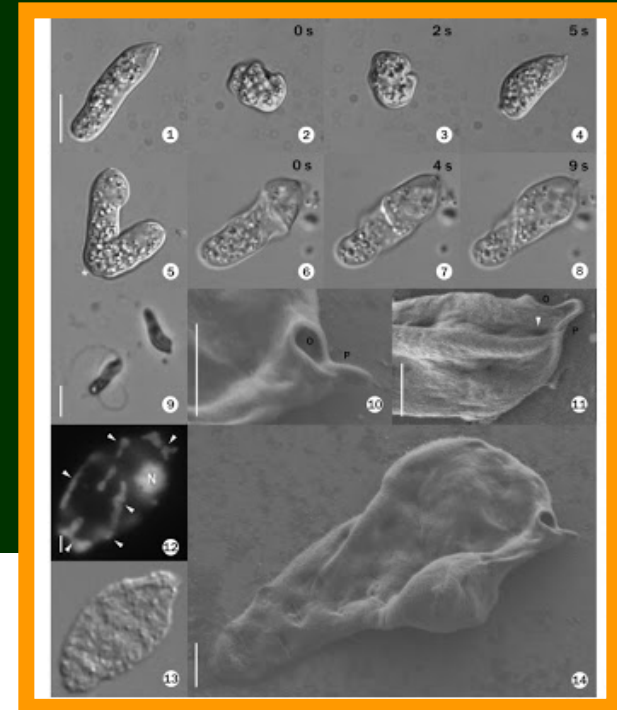
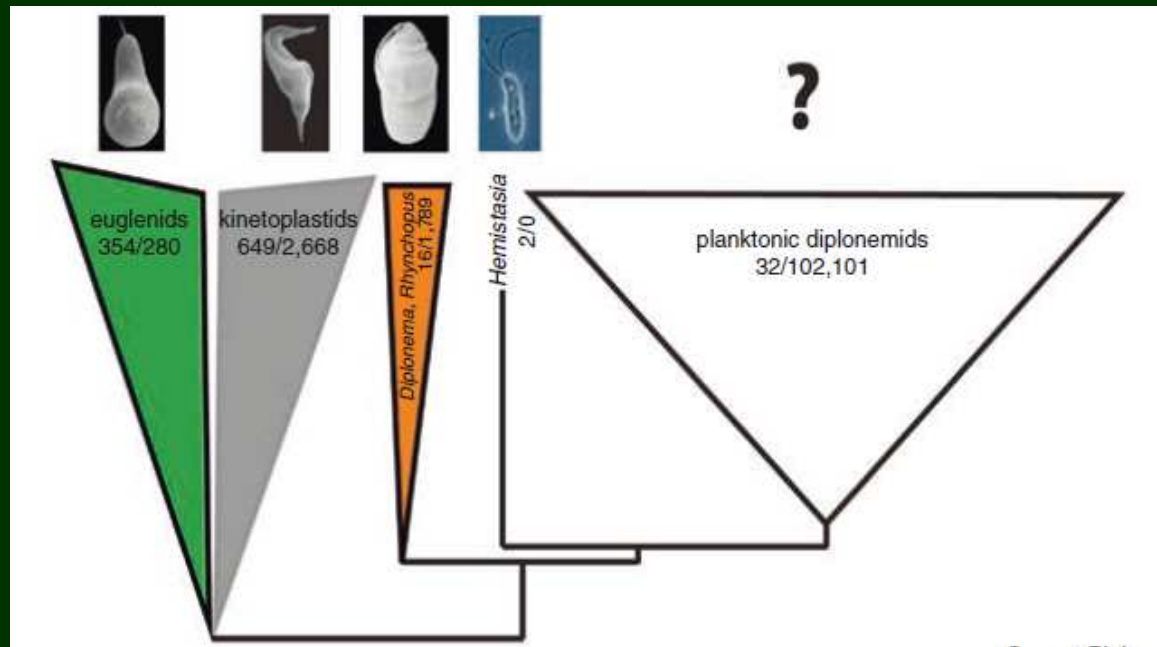
Euglena

Phacus

All after Entwisle et al. (1997)

Euglenozoa

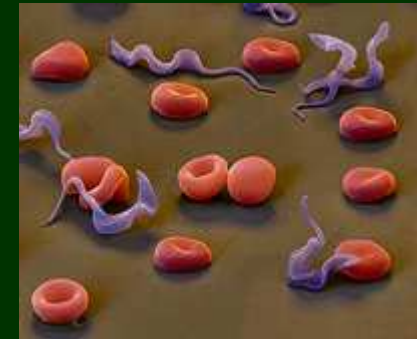
Diplonemea



- většinou mořští fagotrofové
- obrovská abundance
- neznámá, diverzita...

Euglenozoa

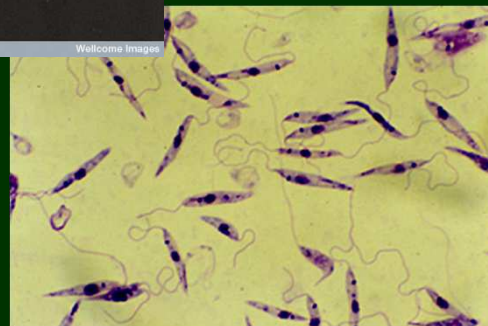
Kinetoplastea



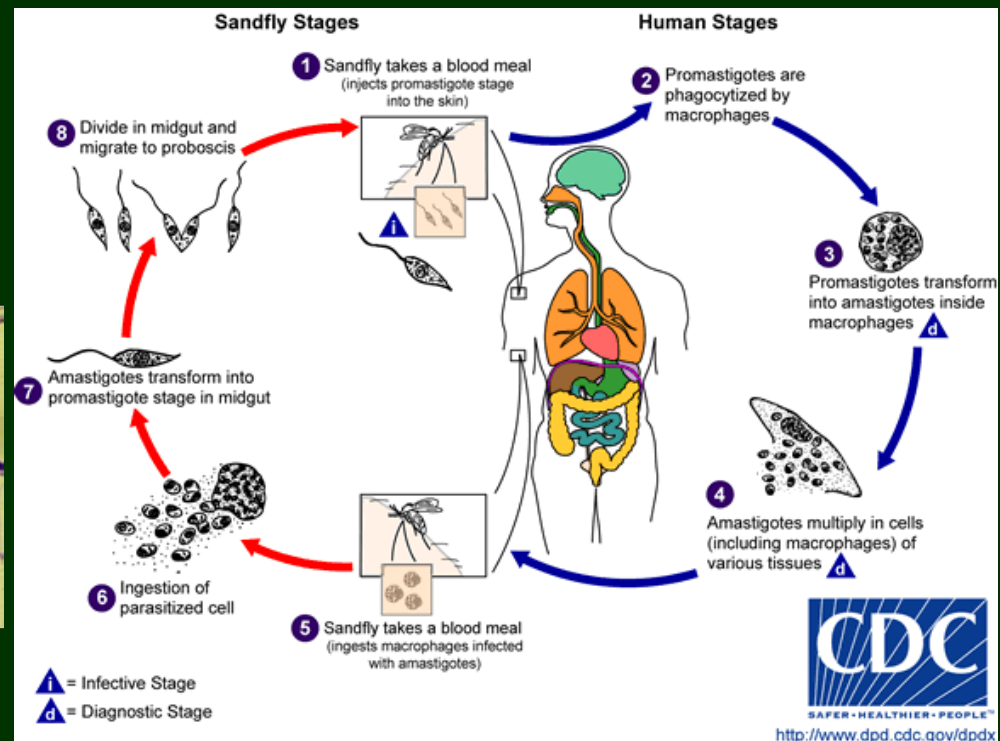
Trypanosoma



Bodo

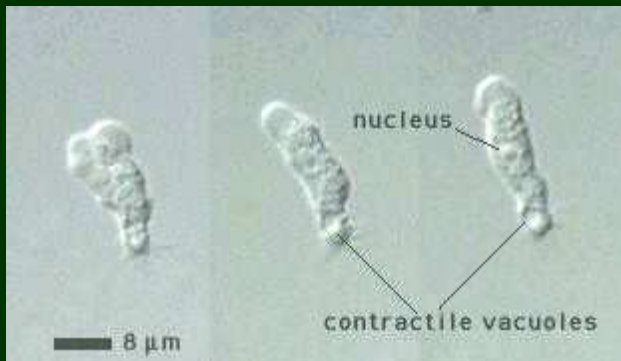


Leishmania



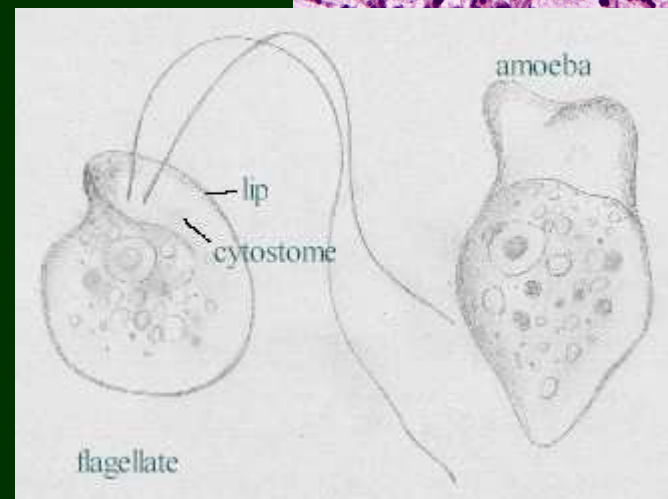
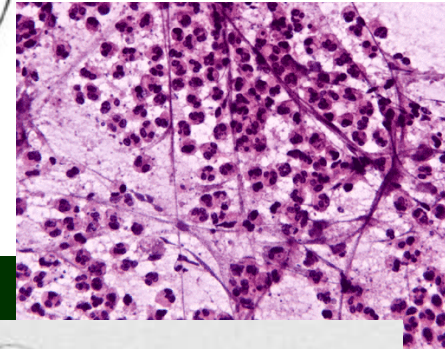
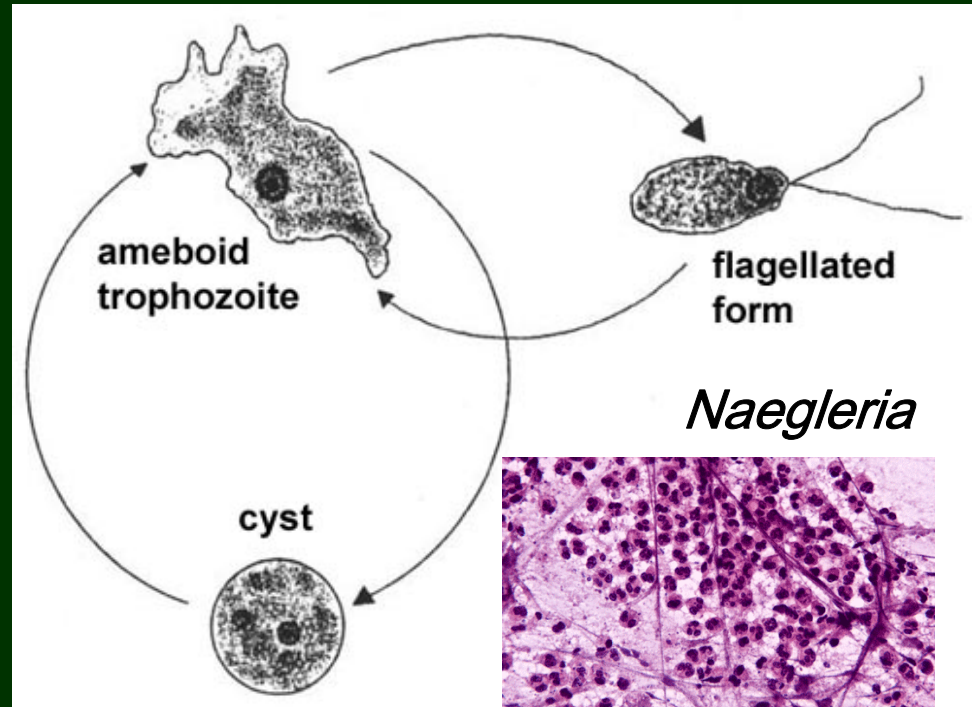
Discicristata Heterolobosea

améboflageláti: „améby“ s 1 pseudopodiem („*limax-améby*“)



Stephanopogon
konvergentně
vzniklá
„nálevníkovitá
morfologie“

Acrasida:
Vahlkampfia
dříve řazené
mezi „hlenky“



Metamonada

1. **Preaxostyla** (Oxymonadida + Trimastigida)

2. Trichozoa

2.1. **Parabasala** (Trichomonadida + Hypermastigida)

2.2. **Fornicata** (Diplomonadida + Retortamonadida)

- anaerobní (hydrogenosomy), paraziti, komenzálové
- obvykle 4 bičíky
- obvykle bez cytofaryngu (x *Trimastix*)

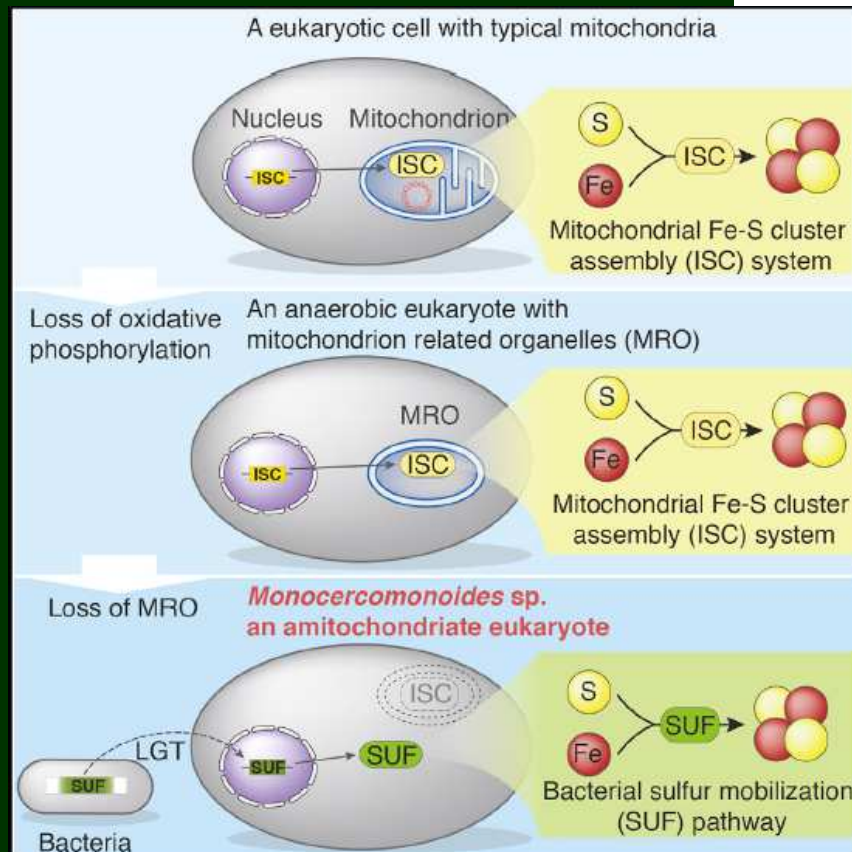
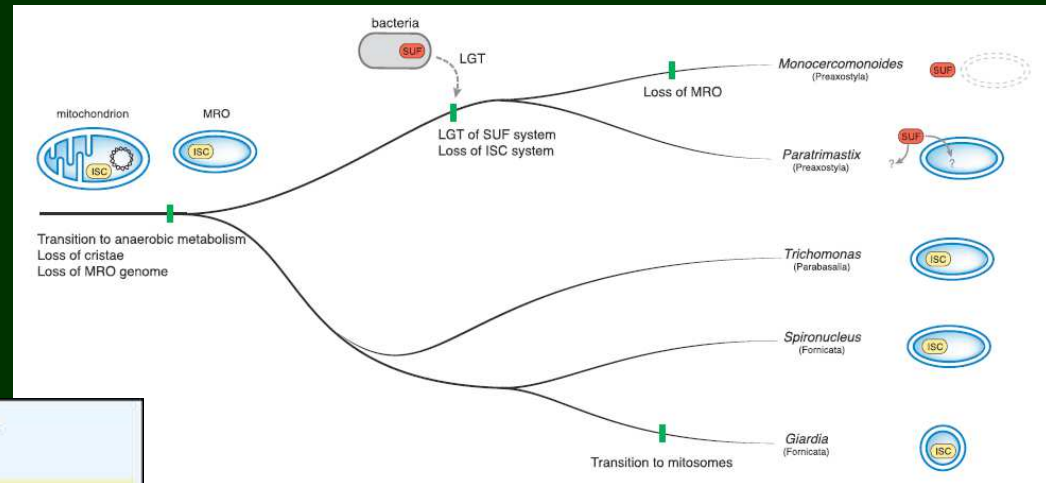


Oxymonadida
Pyrrsonympha



Trimastix

Metamonada Preaxostyla



Monocercomonoides: jediný eukaryotní organismus zcela bez mitochondrií



Metamonada Fornicata

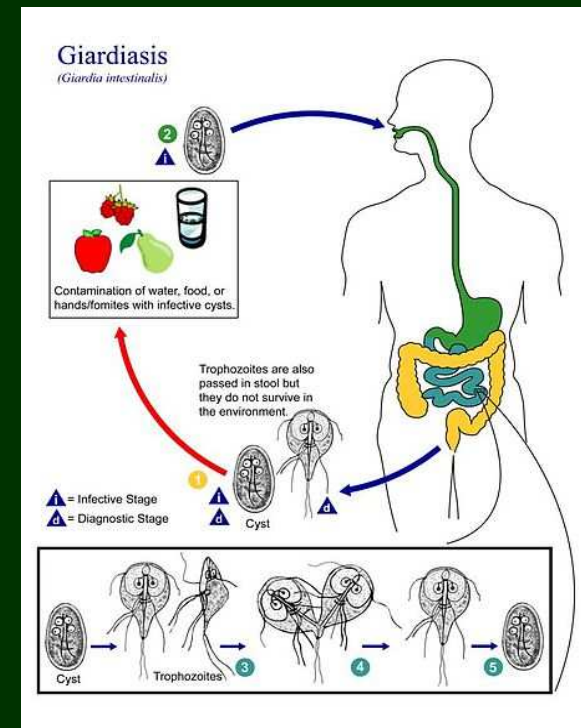
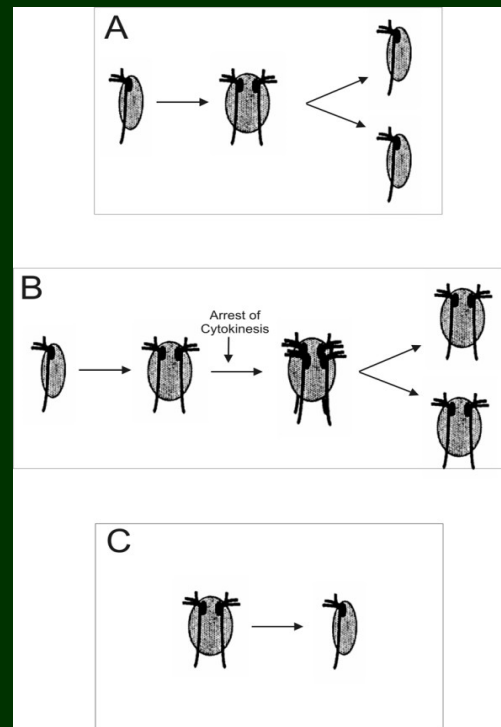
- Retortamonadida
- Diplomonadida



Diplomonadida:
Giardia



Retortamonadida:
Chilomastix (jediný
volně žijící)



Metamonada Parabasala

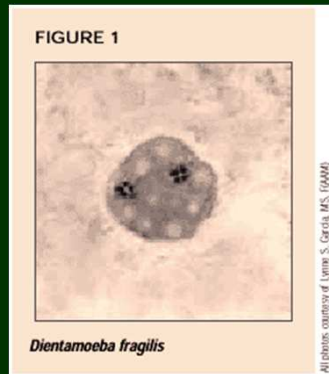
mimořádně
komplikovaný vnitřní
mikrotubulový
cytoskelet



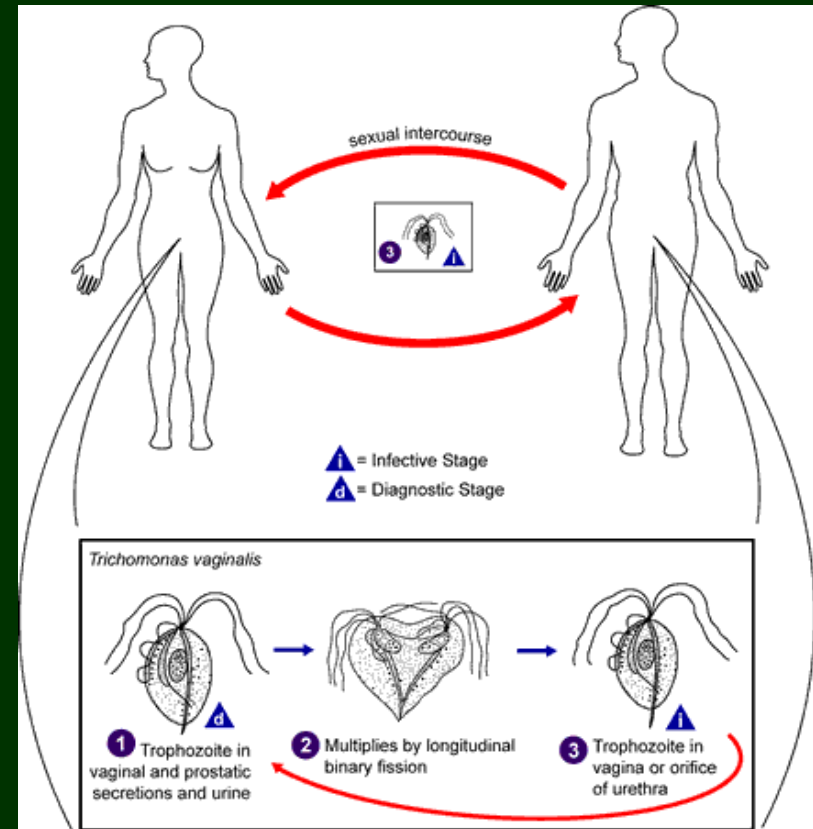
Trichonympha



Mixotricha



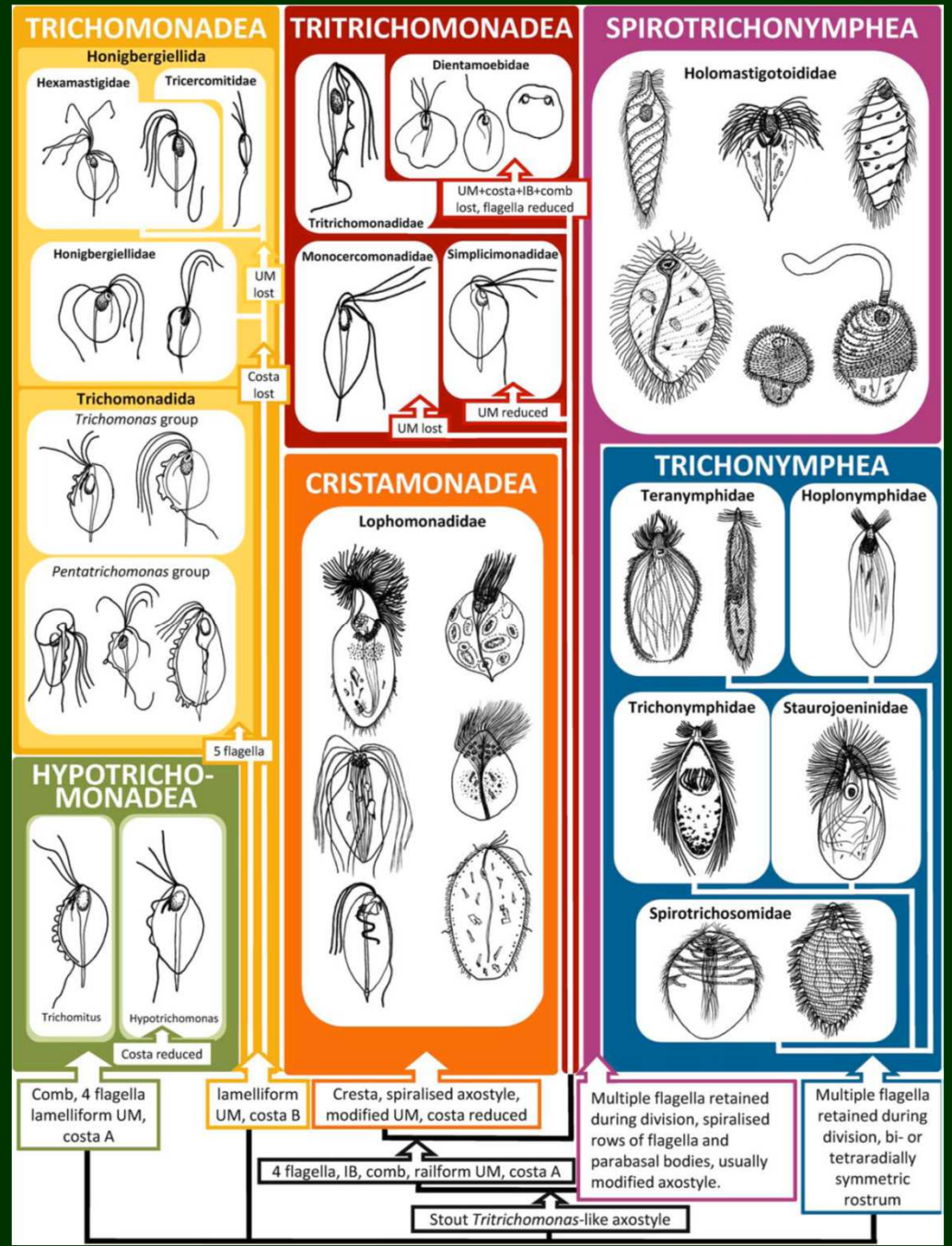
Dientamoeba

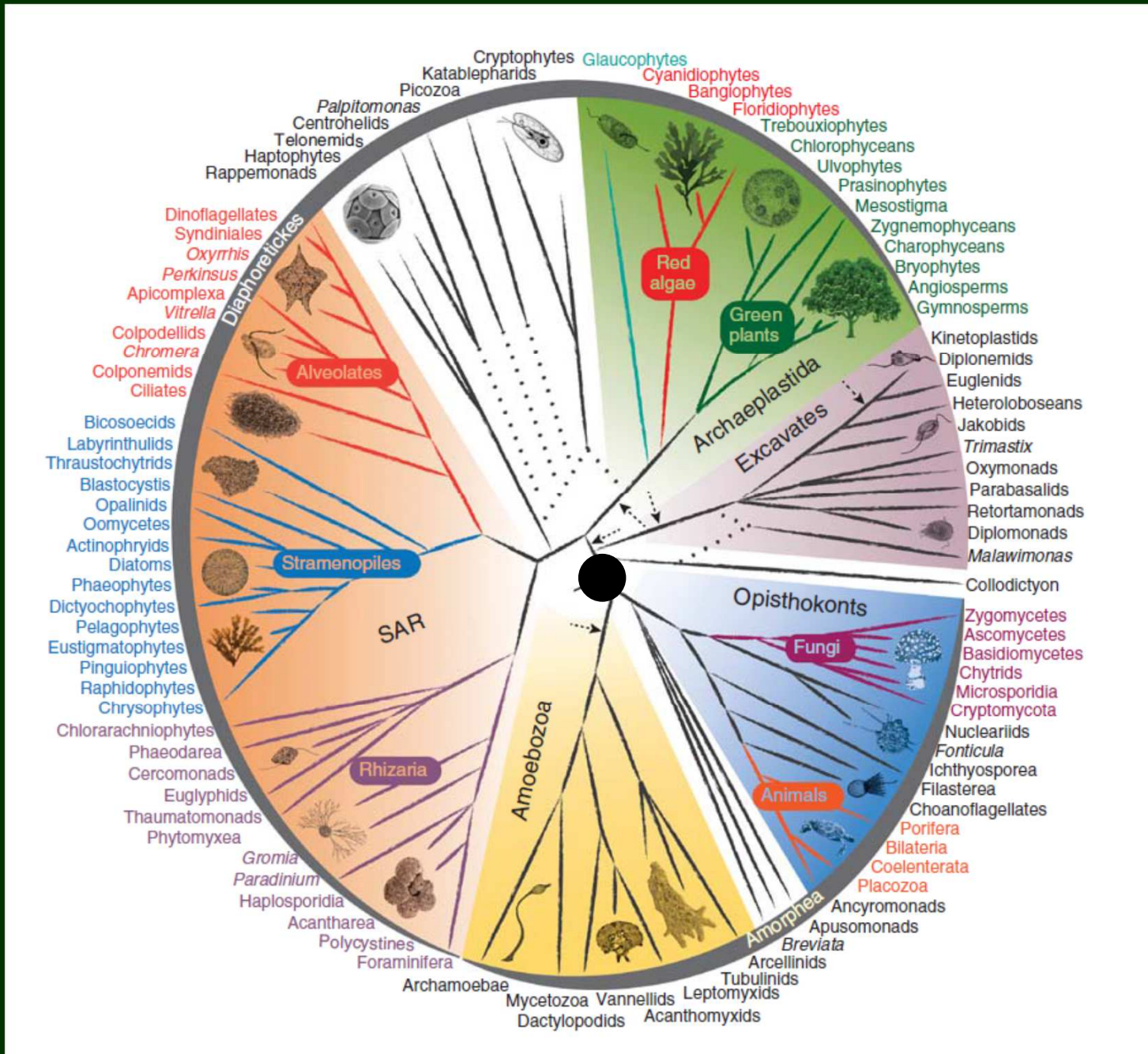


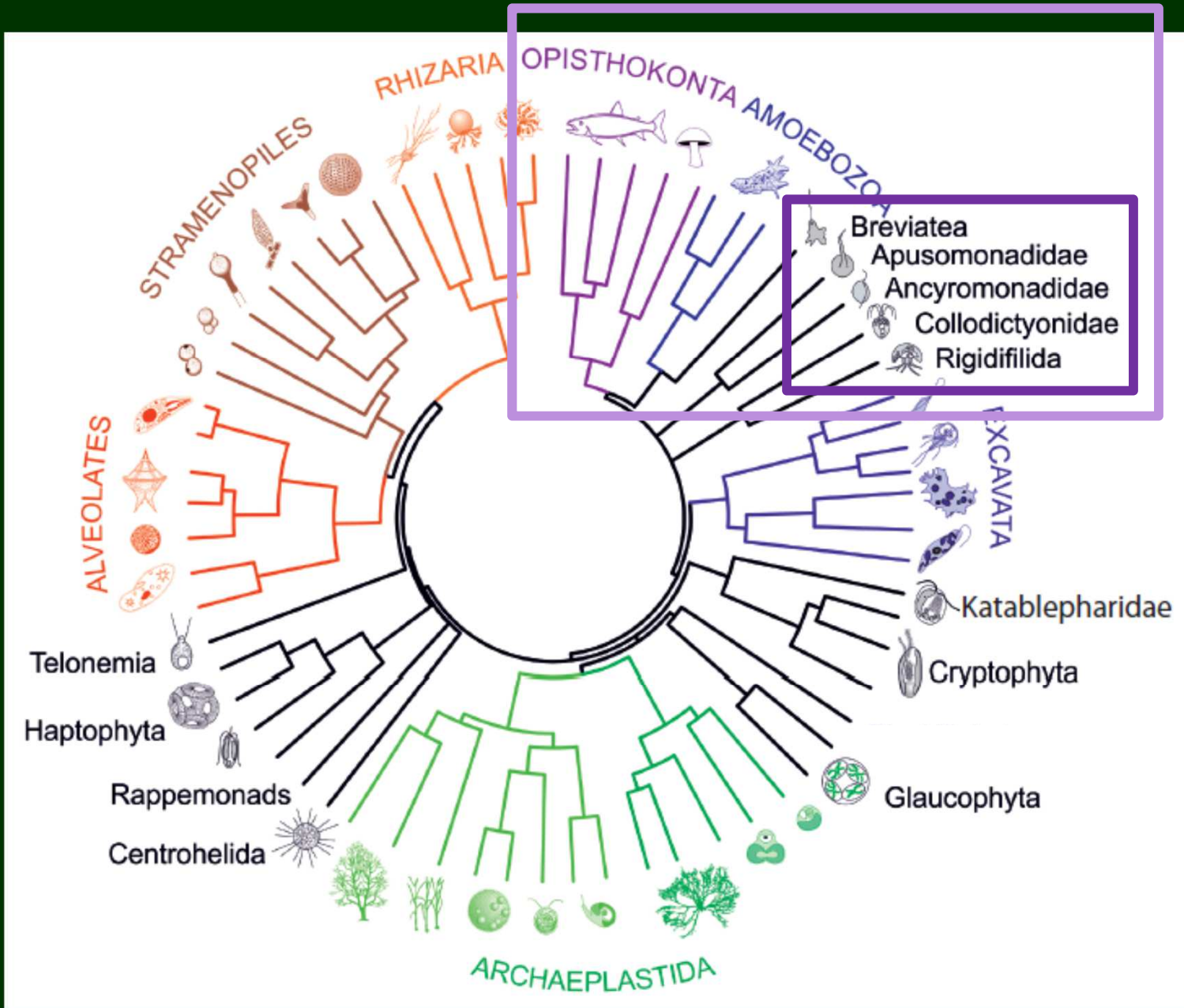
Trichomonas

Metamonada Parabasala

fylogeneze a
diverzita

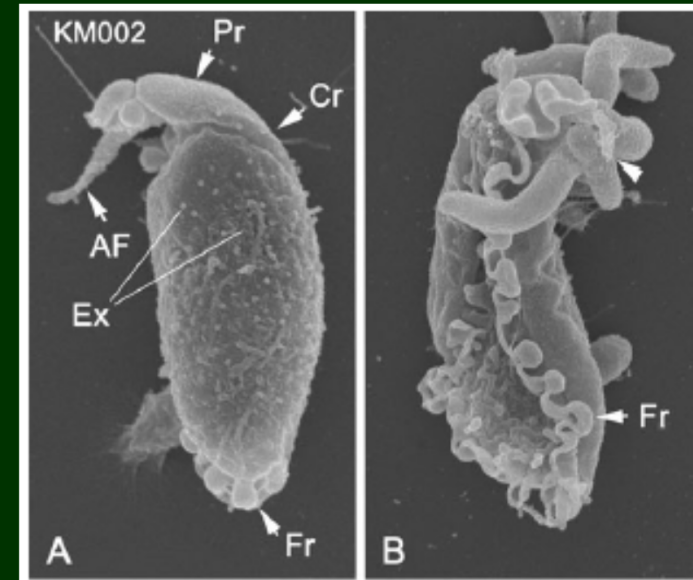
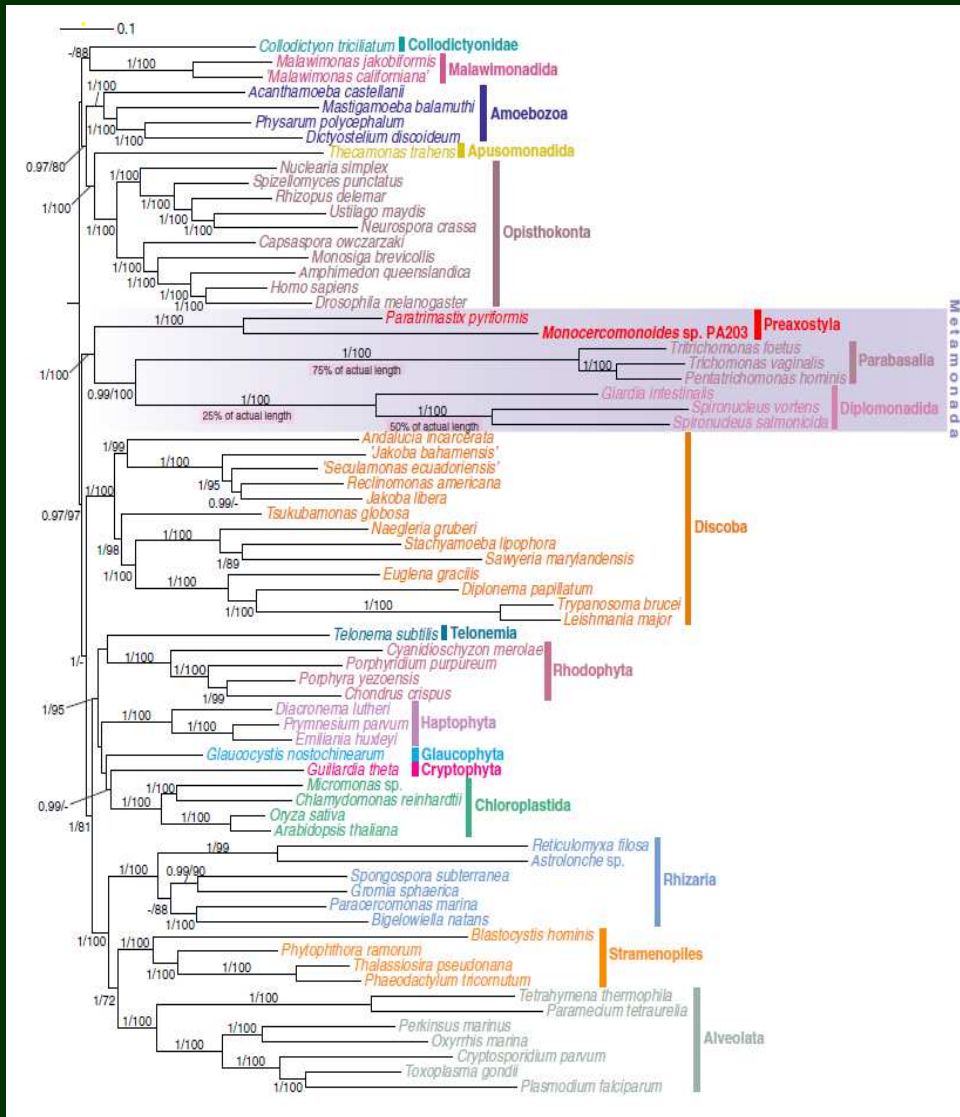






Opimoda

- Amoebozoa
- Opisthokonta
- + několik malých skupin



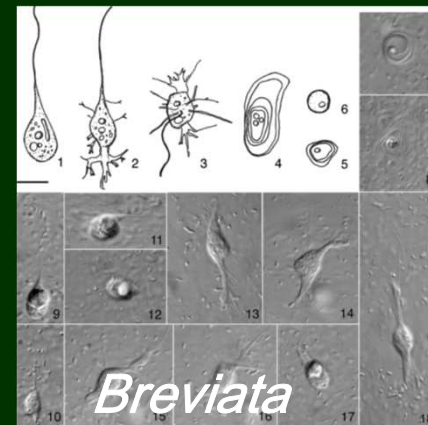
Multimonas

„Sulcozoa“

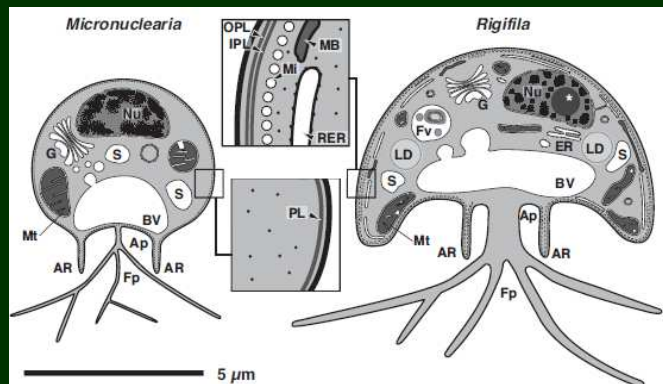
- ploší bentičtí bičíkovci s obvykle 2 bičíky a někdy s ventrálními filopodií (~ primitivní Excavata)
- až 6 skupin, různě příbuzní **opisthokontům (Obazoa)** a amebozoím nebo na bázi Opimoda: **Apusomonadida, Breviatea, Ancyromonadida, Rigifilida, Diphyllatea (+ Malawimonas?)**



Diphyllatea: Collodictyon



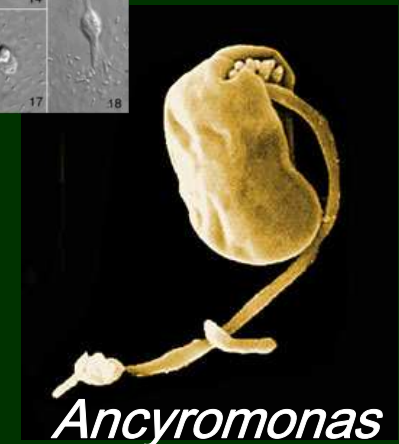
Breviatea



Rigifilida



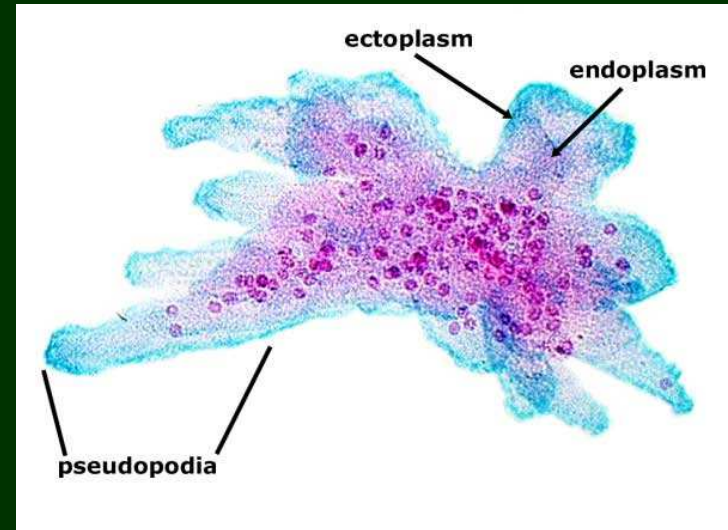
Malawimonas



Ancyromonas

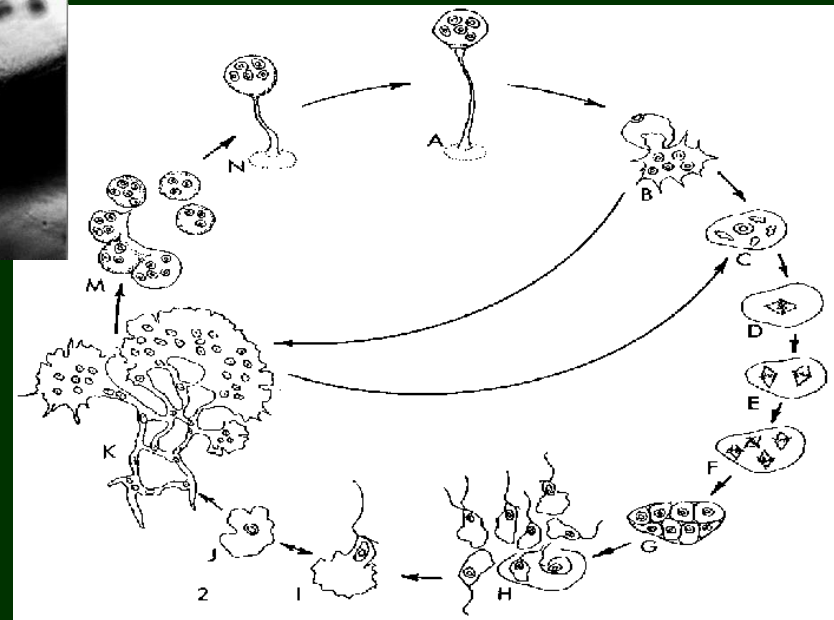
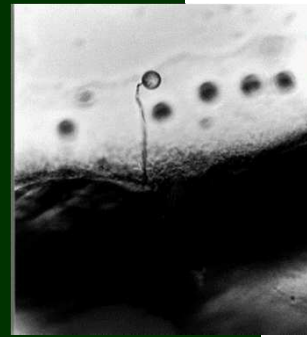
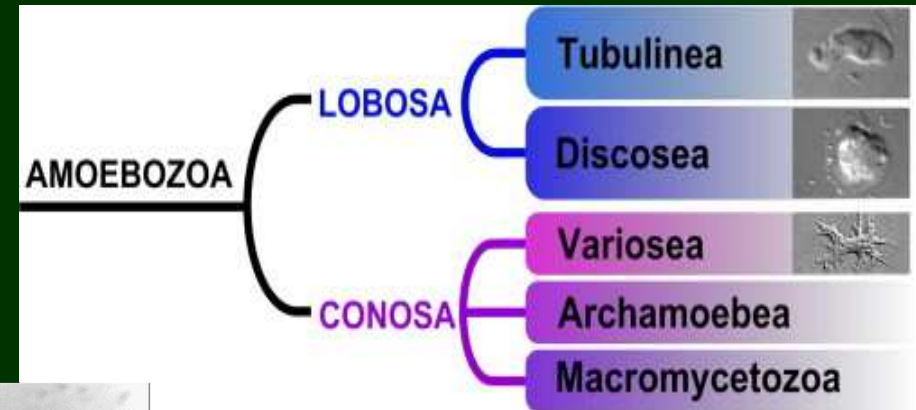
Amoebozoa

- „kořenonožci“ se širokými a pomalu se pohybujícími lobopodiemi
- bičíkatá stadia (pokud jsou) obvykle s jedním, předním bičíkem
- mitochondrie s větvenými trubicovitými kristami
- heterotrofové, vzácně paraziti, občas mnohobuněční („hlenky“ – nejasná monofylie)
- pozor: některé tradiční „hlenky“ (Plasmodiophorida, Acrasida) patří jinam!!!



Amoebozoa

Fylogeneze a systematika



Protostelium plodničky na jednotlivých amébách

- 1. Lobosa
- 2. Conosa
 - Archamoeba
 - Variosea (např. Protostelida)
 - (Macro)mycetozoa

Amoebozoa
Lobosa



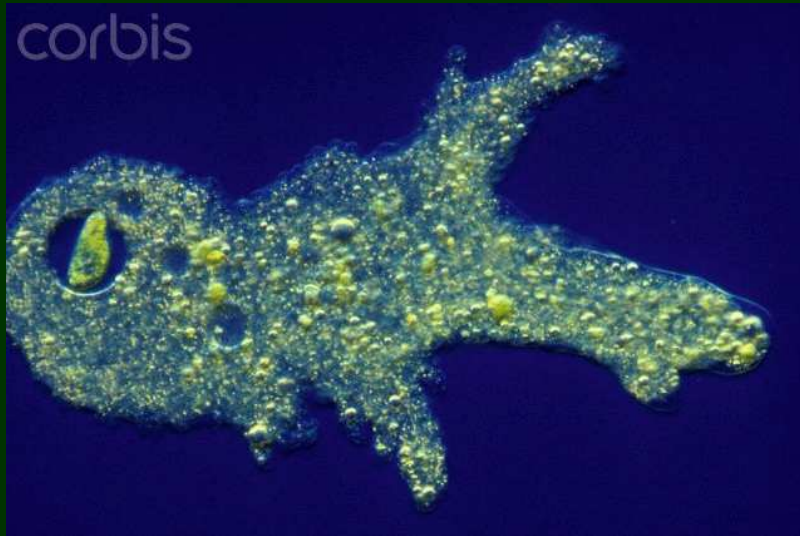
Amoeba



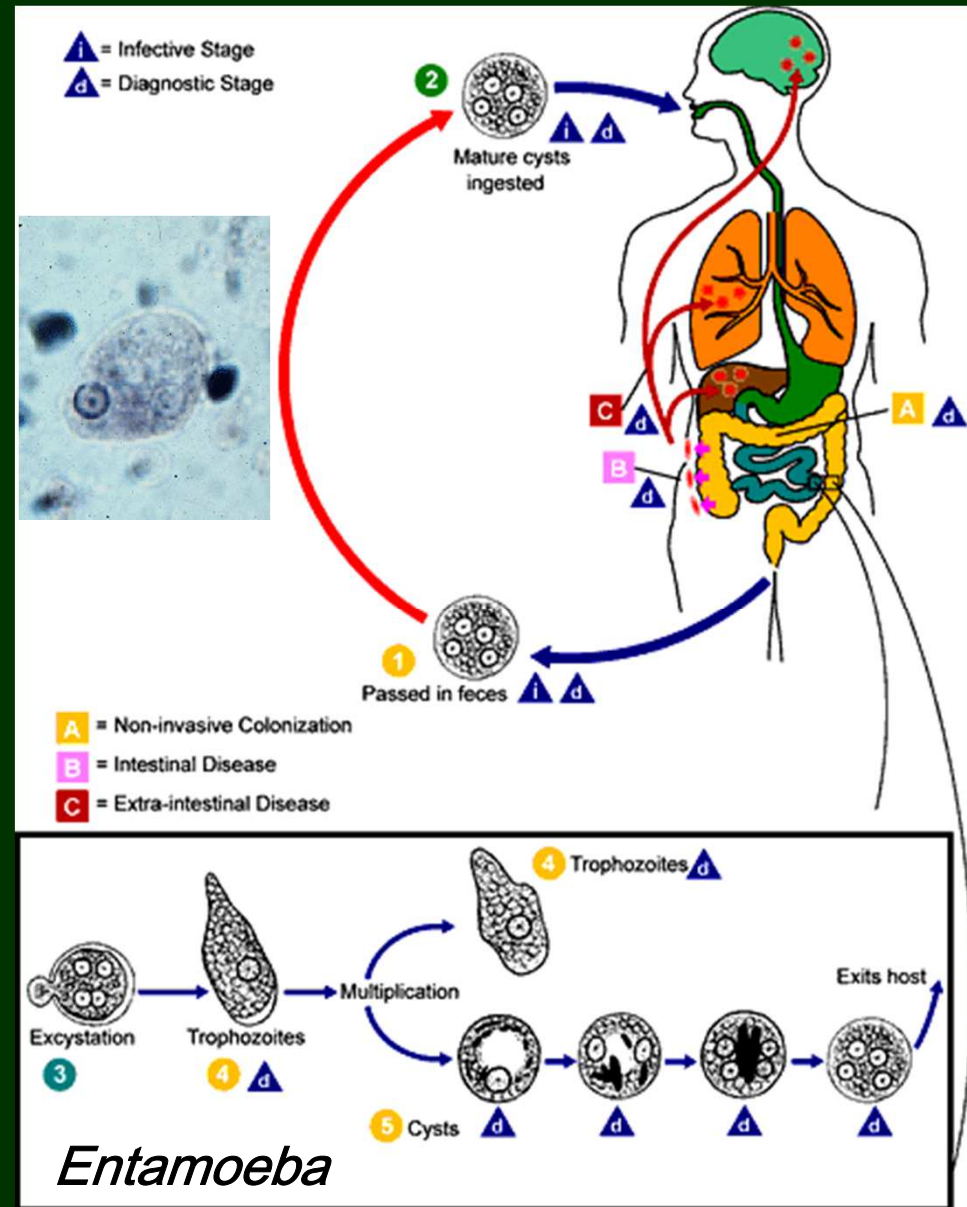
Difflugia

Amoebozoa

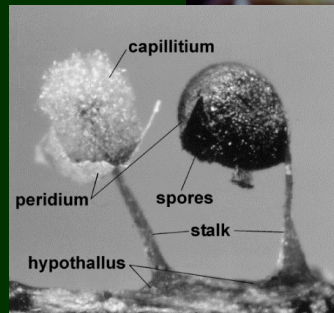
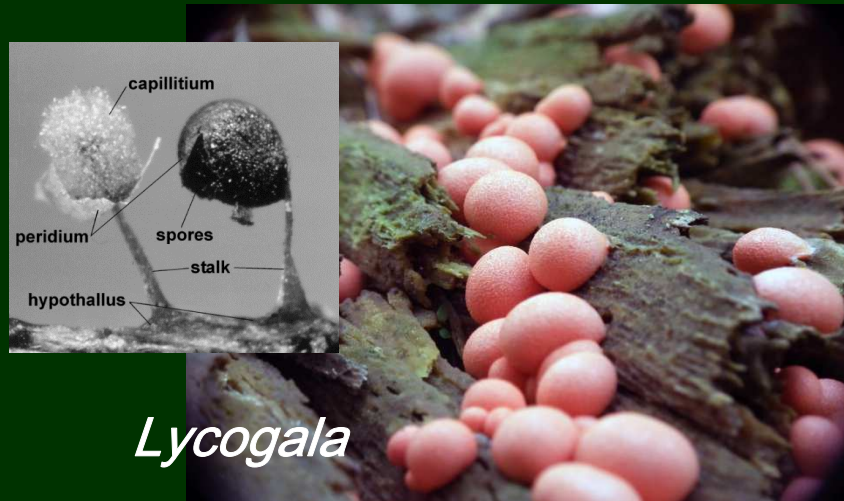
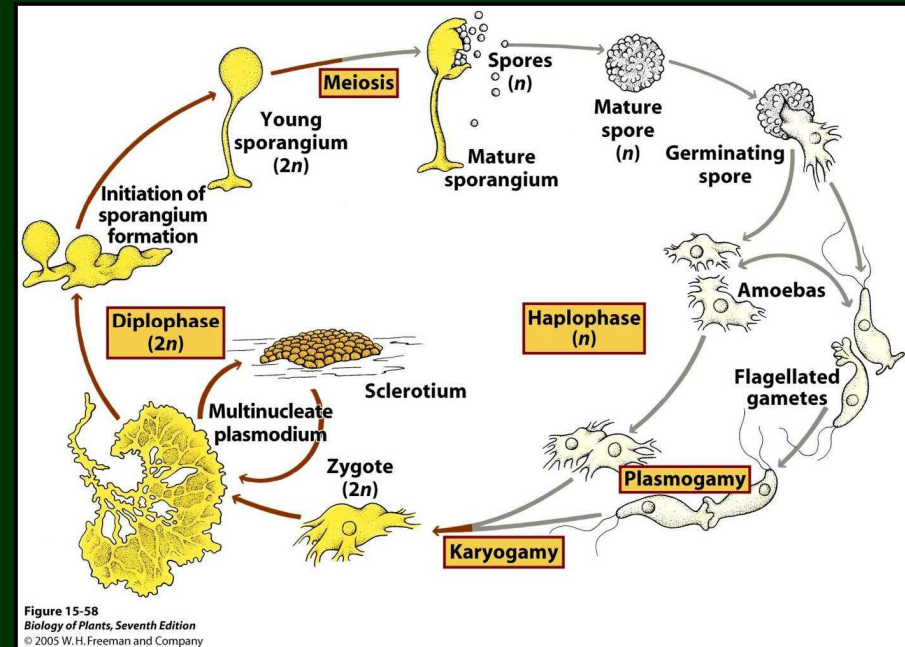
Archamoebae



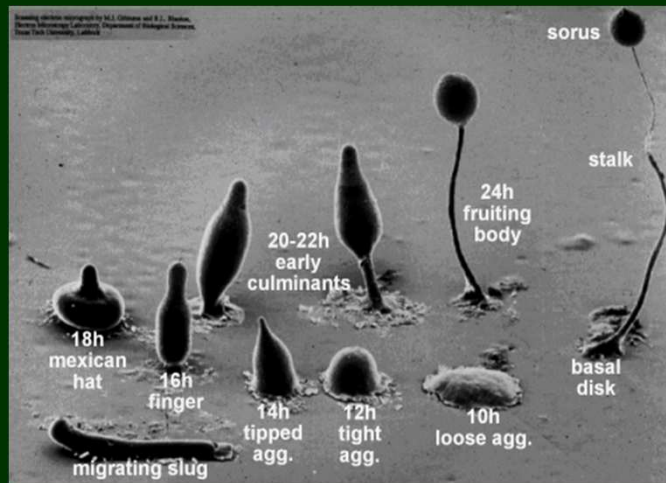
Pelomyxa



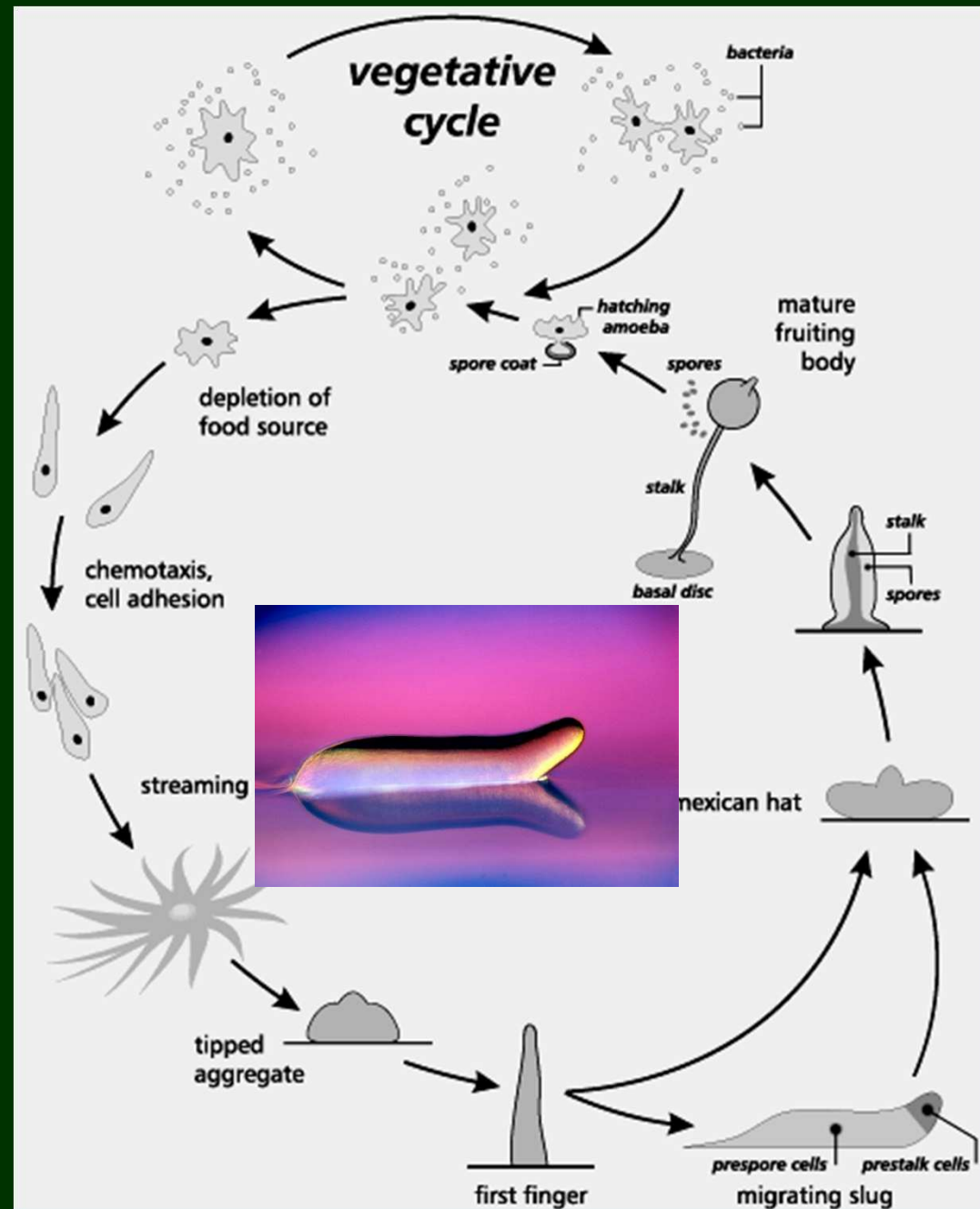
Amoebozoa Mycetozoa



Amoebozoa Mycetozoa

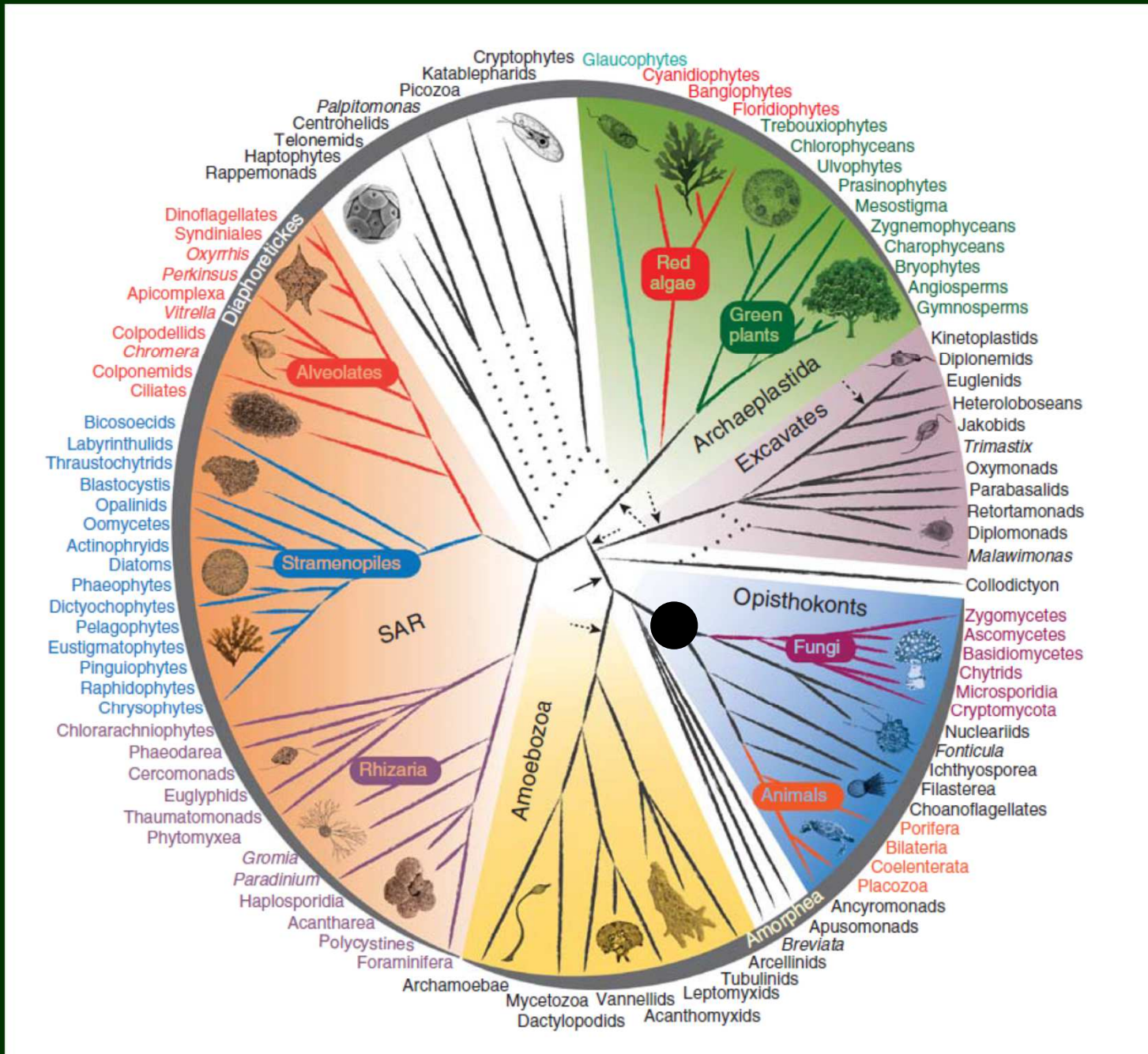


Dictyostelium

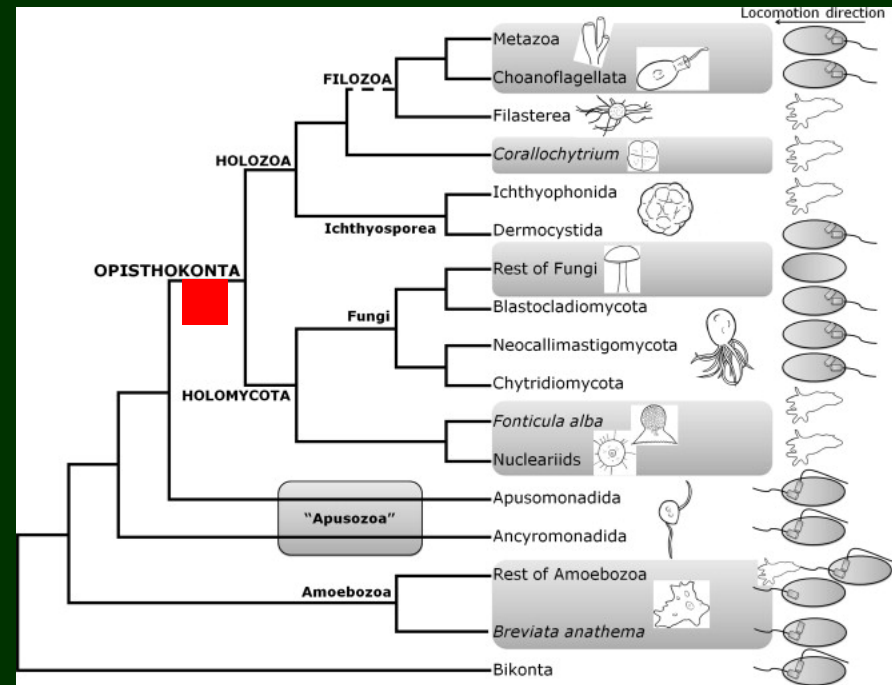


Opisthokonta

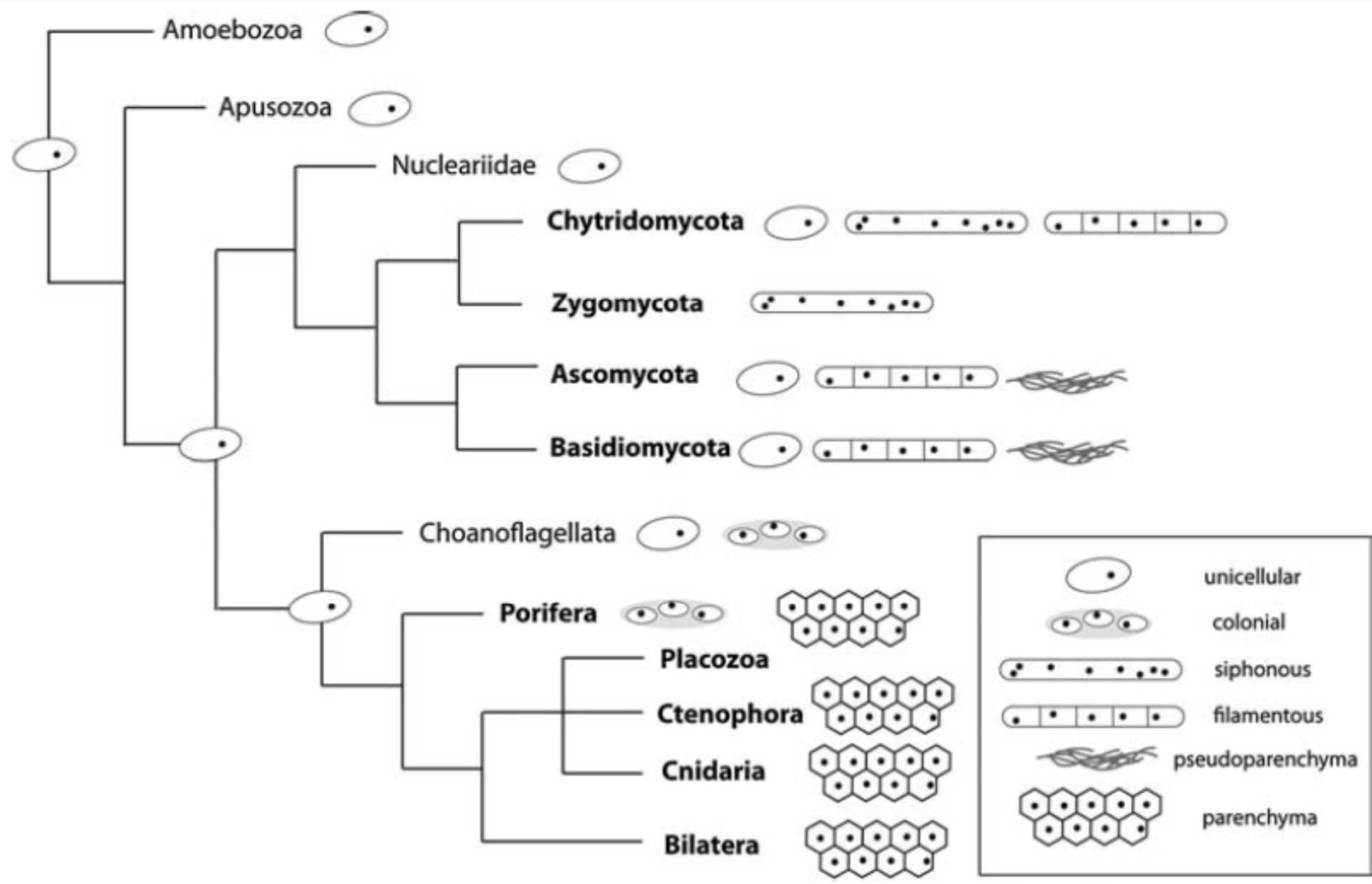




Opisthokonta

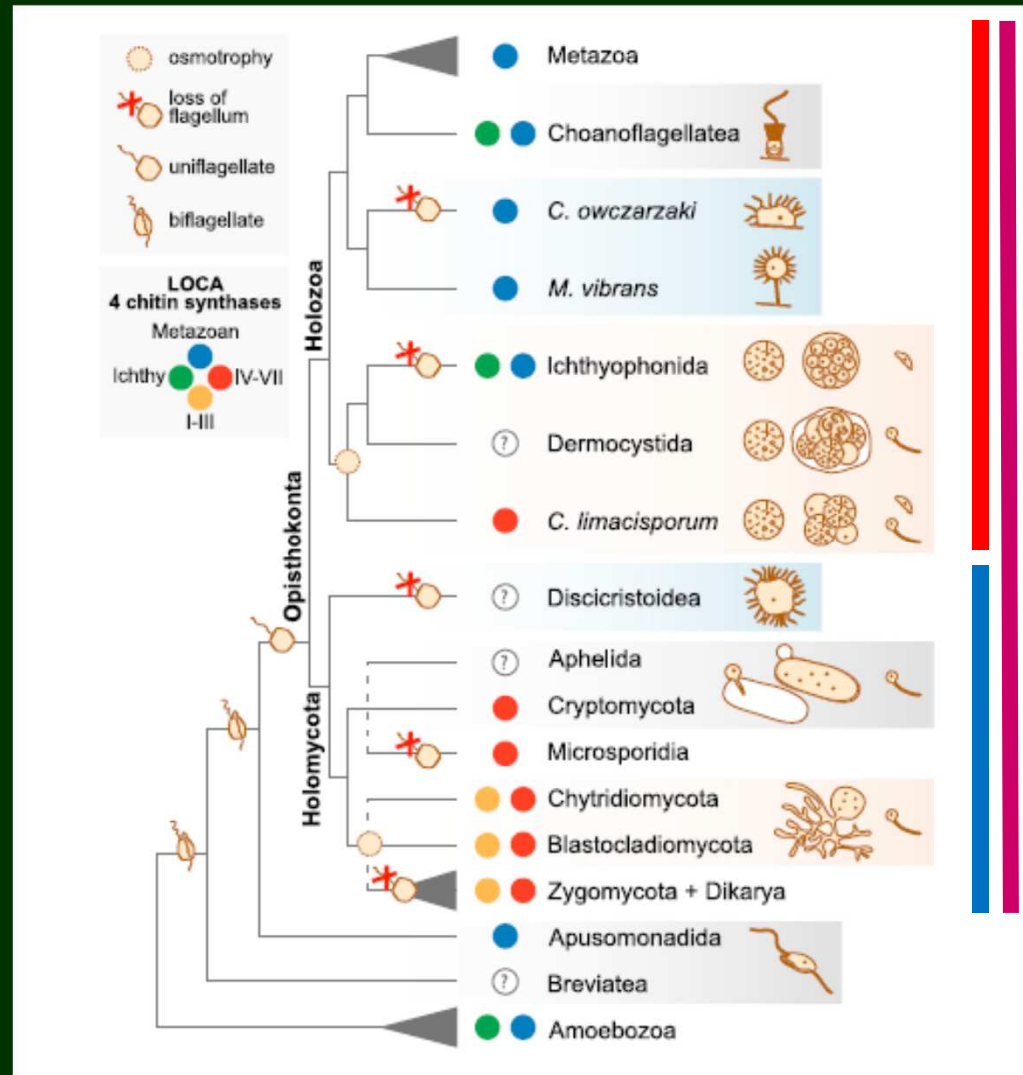


- zdaleka největší skupina eukaryot (cca 2 miliony *popsaných* druhů), heterotrofní
- 1. jeden zadní („tlačný“) bičík
- 2. syntéza chitinu (?)
- 3. syntéza kolagenu
- 4. glykogen jako zásobní látka
- 5. ploché mitochondriální kristy



Opisthokonta fylogeneze a systematika

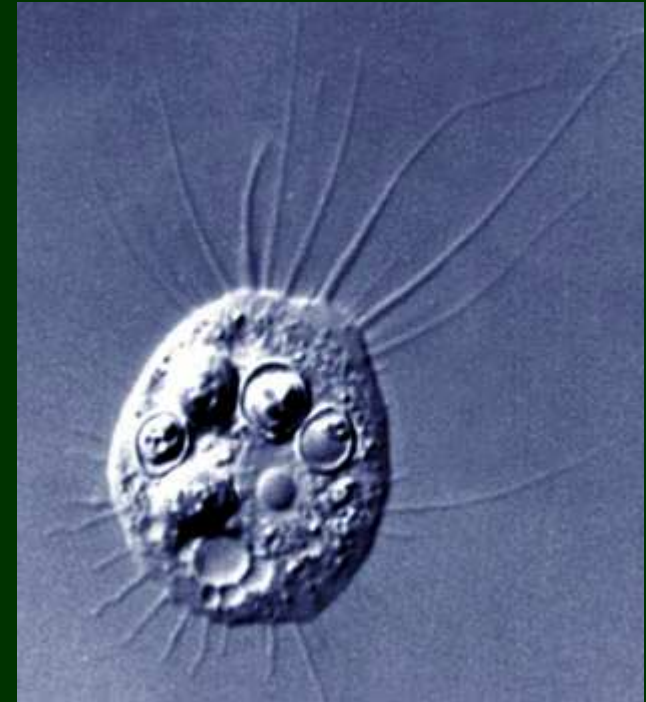
- **Holomycota**
 - Cristidiscoida
 - Opisthosporida
 - Fungi
- **Holozoa**
 - Teretosporea
 - Ichthyosporea
 - Corallochytra
 - Filozoa
 - Filasterea
 - Choanimalia
 - Choanoflagellata
 - Metazoa



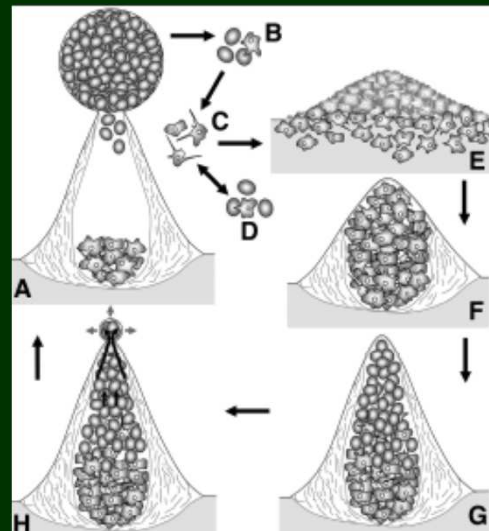
Holomycota

Cristidiscoida

- fagotrofní „améby“ bez buněčné stěny, bez bičíků
- **Nucleariida**
- **Fonticulida** (agregátní mnohobuněčnost)



Nuclearia

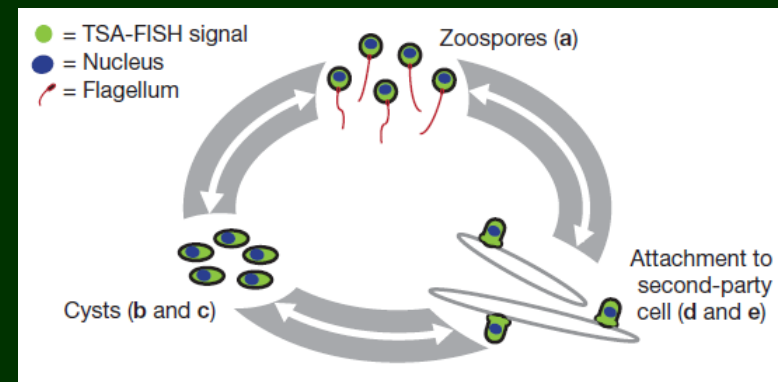
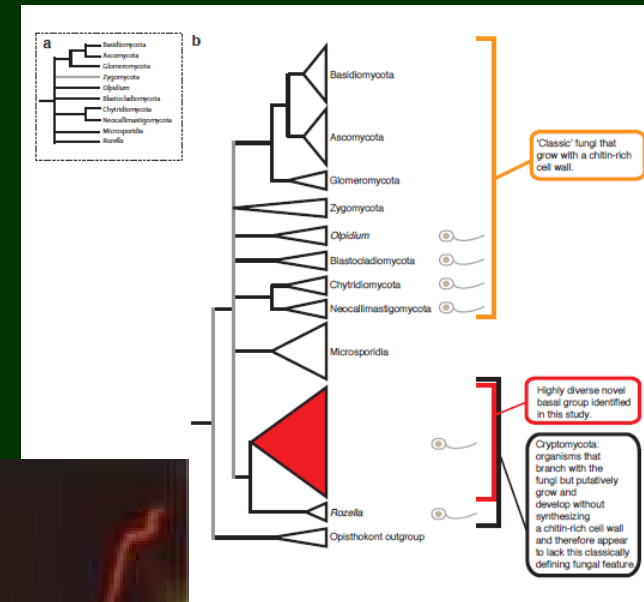
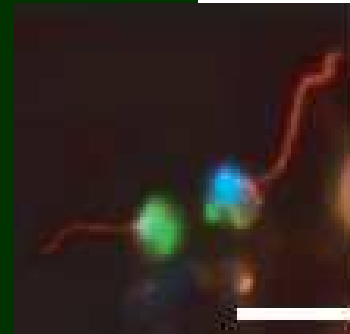


Fonticula

Holomycota

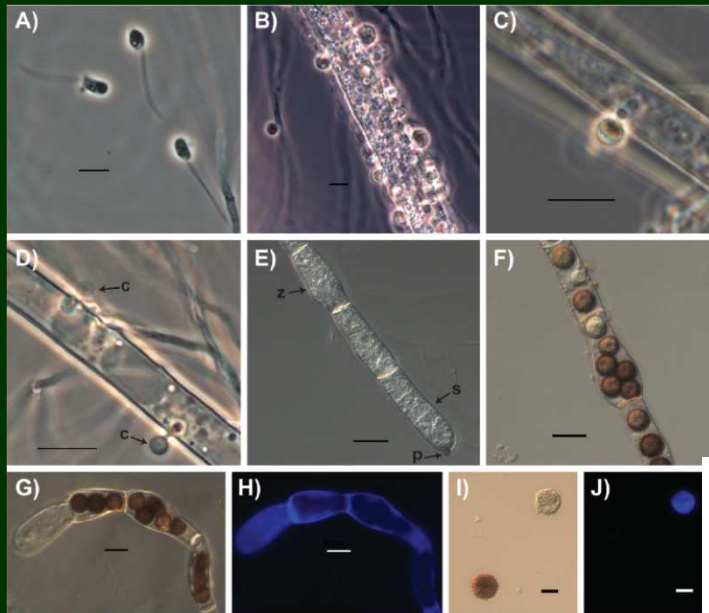
Opisthosporida

- „Cryptomycota“ – 2011: velká skupina založená na environmentálních vzorcích (mořské, sladkovodní, půdní)
- epibionti na jiných buňkách, bičíky, bez chitinové buněčné stěny
- ???

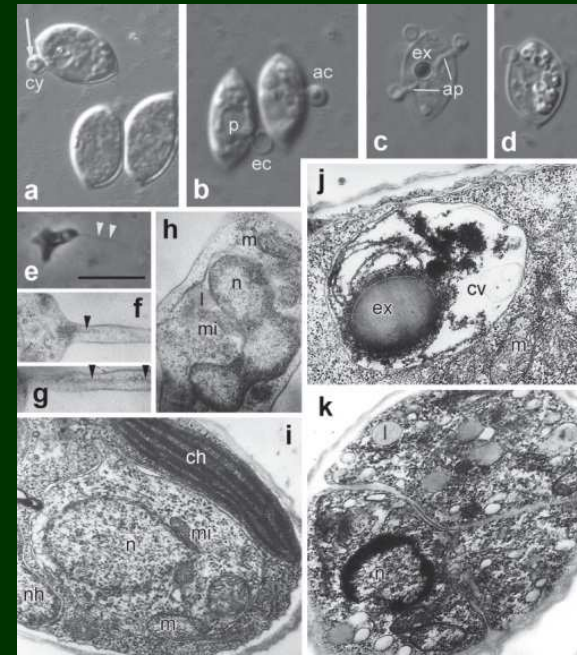


Holomycota

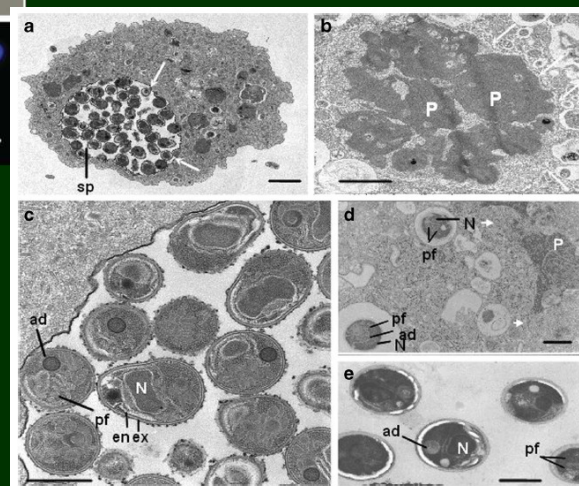
Opisthosporida



Rozella: parazit hub,
oomycet i zelených řas
(*Coleochaete*)



Amoebaphelidium:
parazit zelených řas

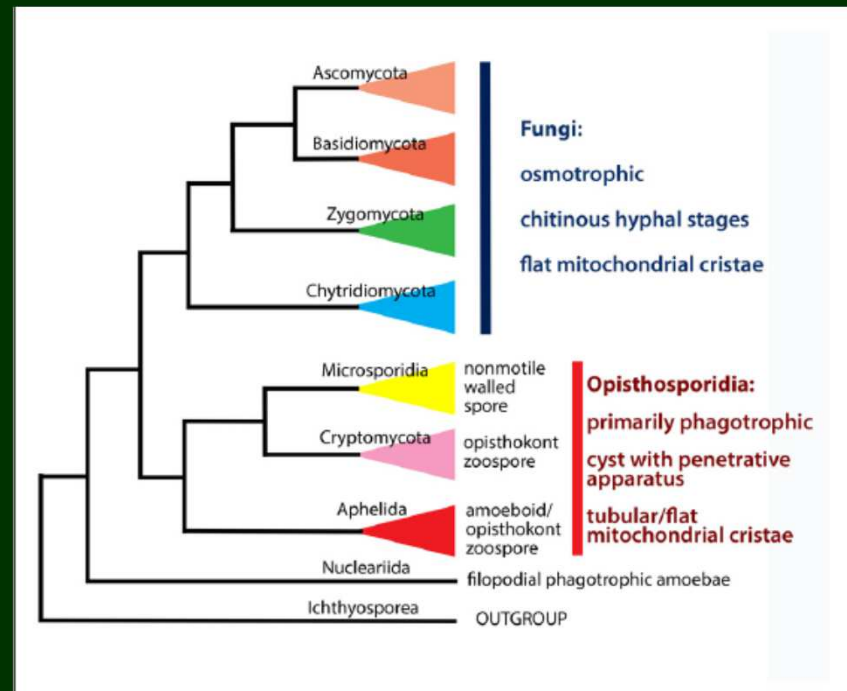
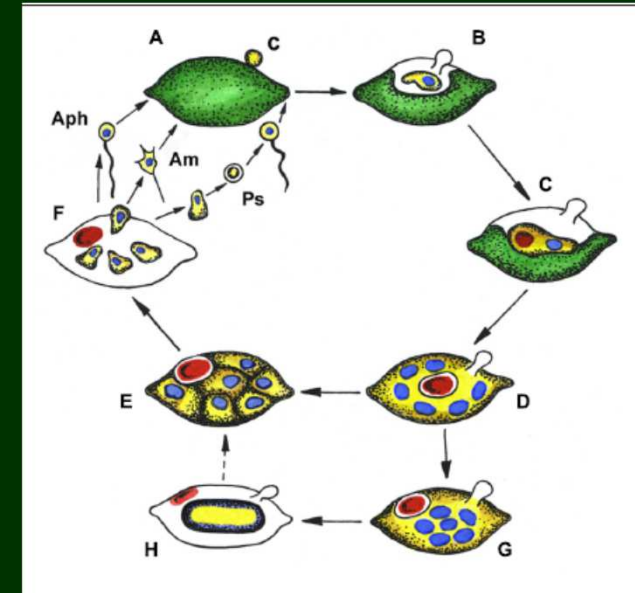


Nucleophaga a
Paramicrosporidium:
endonukleární (!)
paraziti améb

Holomycota

Opisthosporida

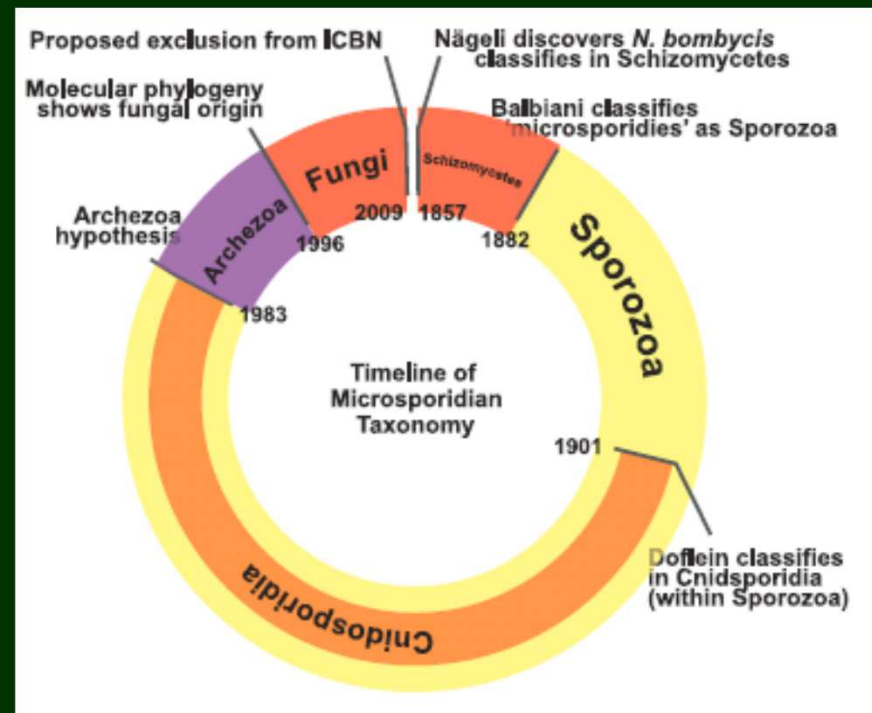
- intracelulární paraziti/parazitoidi + endonukleární paraziti
- améboidní vegetativní stadium
- invazivní spory/cysty s chitinovou buněčnou stěnou a penetračním aparátem (penetrační trubice, posteriorní vakuola – injekce protoplazmy do hostitele)
- → **Microsporidia**



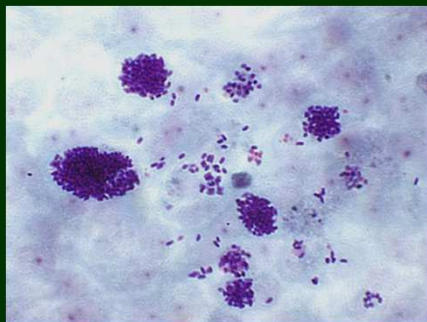
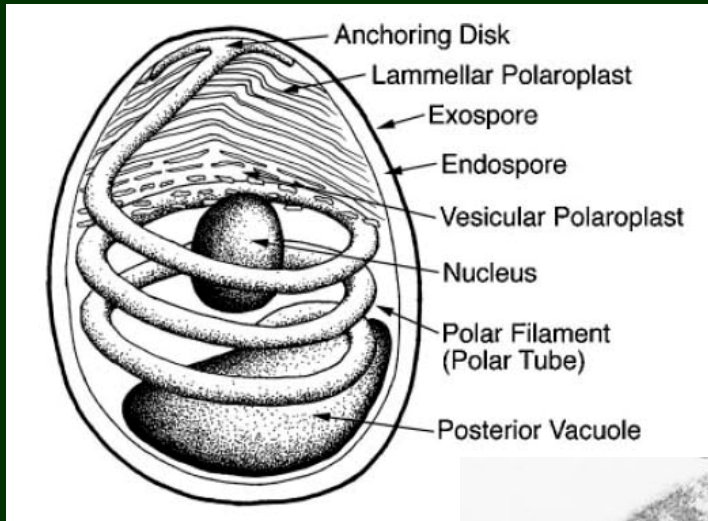
Opisthosporidia

Microsporidia

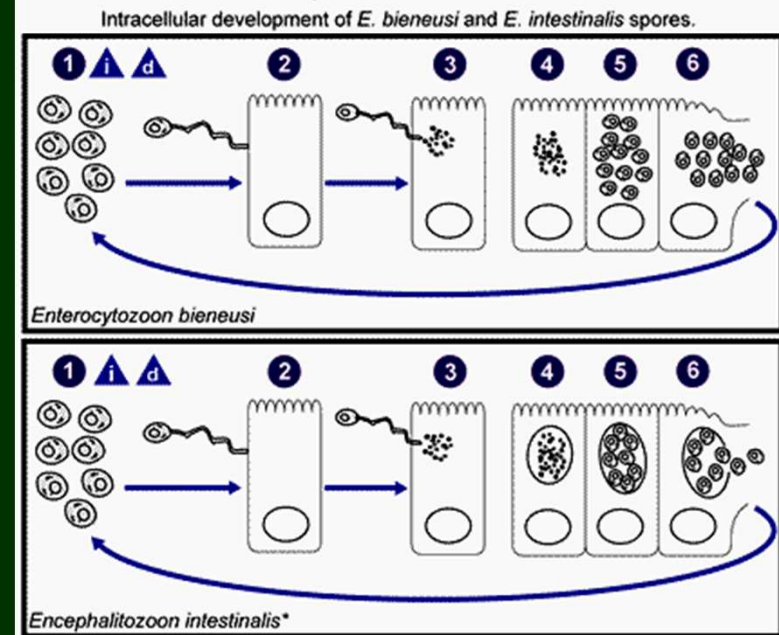
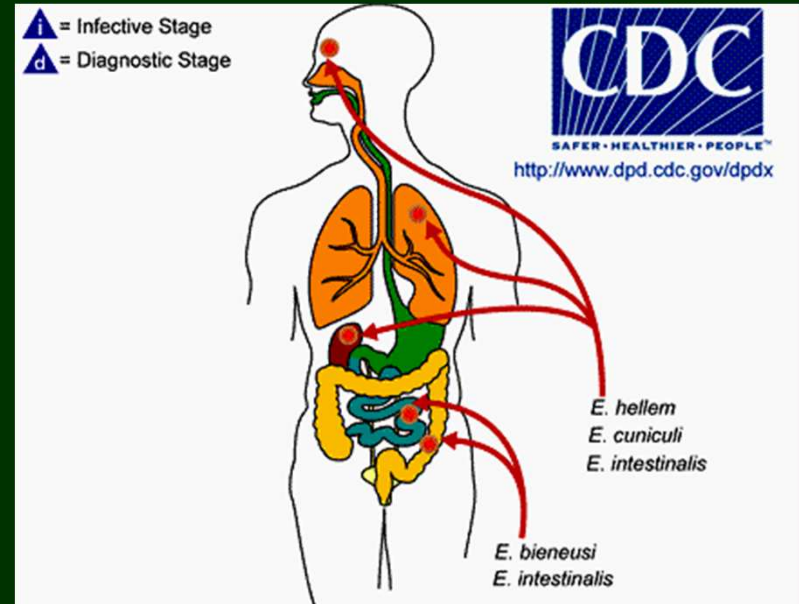
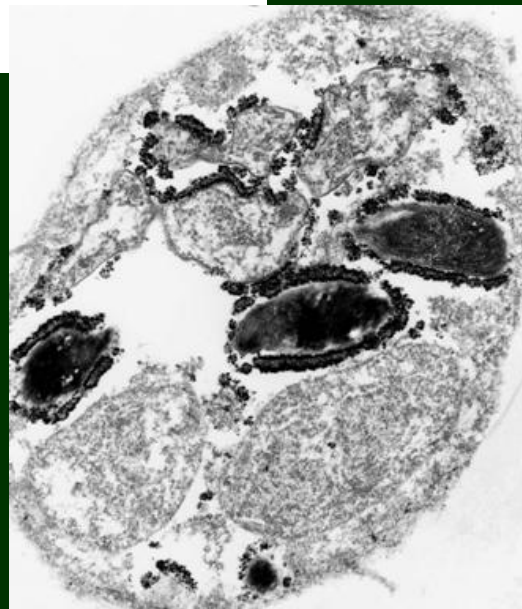
- jednobuněční endoparaziti živočichů a výjim. alveolát
- bez mitochondrií
- bez bičíků
- spory s chitinovou stěnou
- složitý infekční aparát (z Golgiho komplexu)



Opisthosporidia Microsporidia



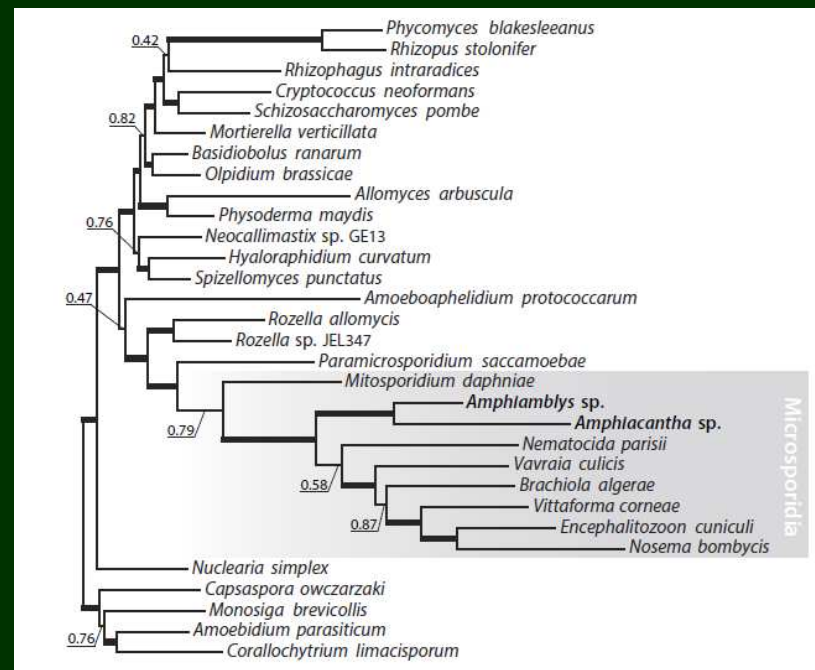
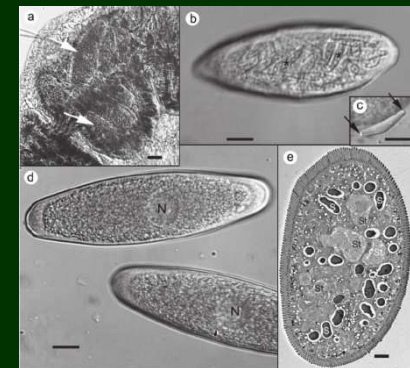
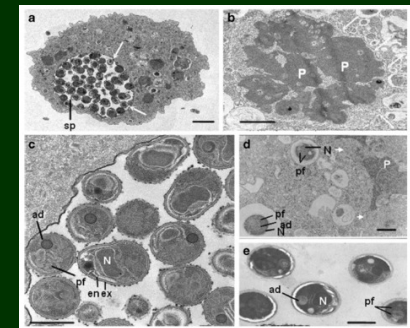
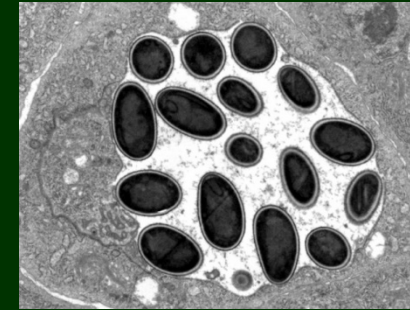
Encephalitozoon



*Development inside parasitophorous vacuole also occurs in *E. hellem* and *E. cuniculi*.

Opisthosporida Microsporidia

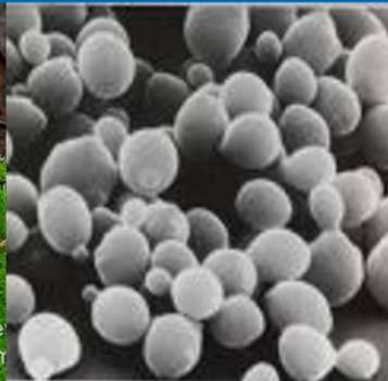
- *Paramicrosporidium* – endonukleární parazit améb
- *Mitosporidium* – zachované mitochondrie, parazit perlooček
- *Metchnikovellida* – hyperparaziti gregarin (Apicomplexa) v kroužkovcích, redukovaný infekční aparát



Holomycota Fungi

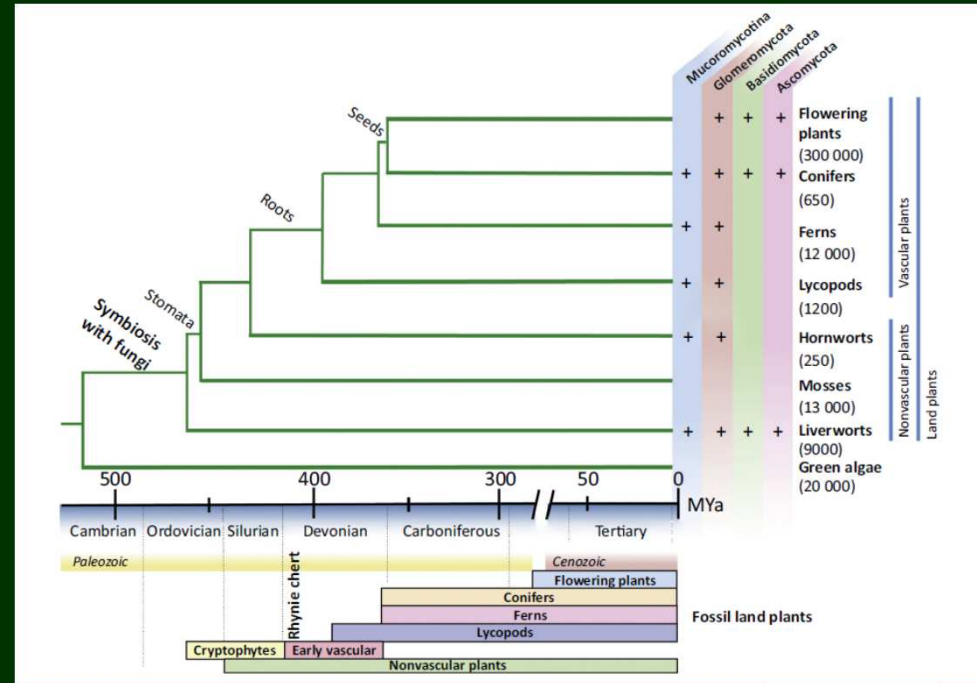


KINGDOM
FUNGI



©Tom Dempse
Photoseek.com

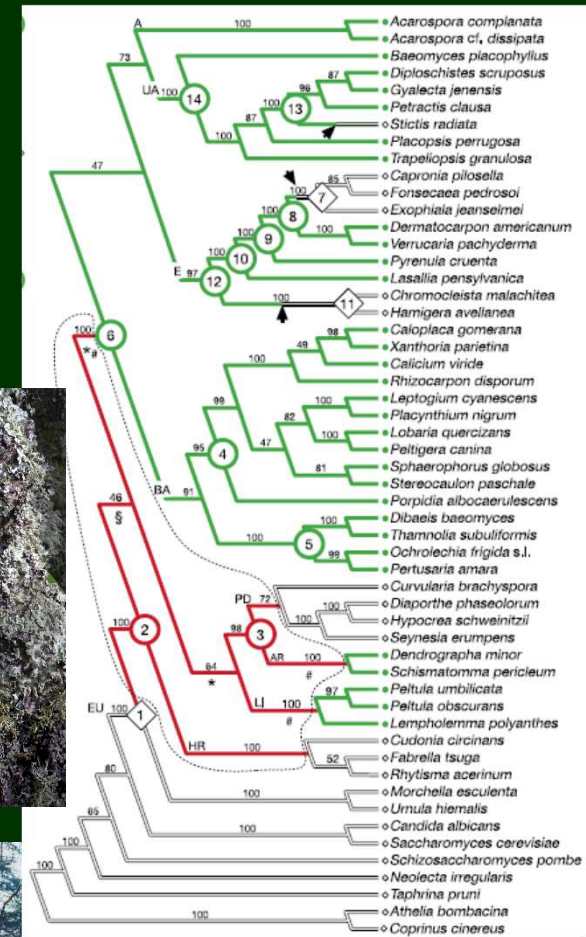
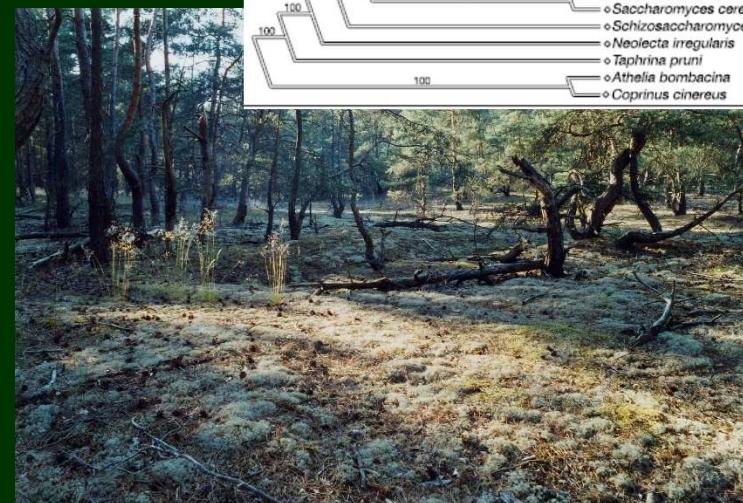
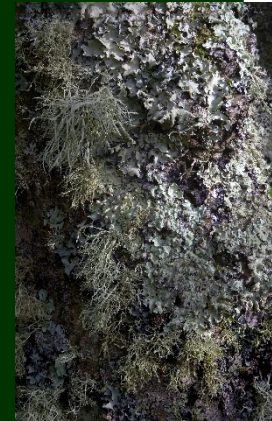
Holomycota Fungi



- cca 70 tis. *popsaných* druhů (ve skutečnosti zřejmě přes milion)
- heterotrofové schopní exportovat hydrolytické enzymy (žijí uvnitř své potravy), obvykle dekompozitoři, ale často i paraziti a symbionti (**lišejníky, mykorrhiza, endofyty**)
- jednobuněčné nebo vláknité formy (nepohyblivé hyfy)
- chitino-glukanová buněčná stěna (výjimečně druhotně i celulóza u některých askomycet)
- unikátní biosyntéza lysinu

Houby a symbióza: „lišejníky“

- pozor: lišejníky jsou „lichenizované“ houby (LH; „houby, které vynalezly zemědělství“ – 40 % všech hub), nemají nic společného s mechorosty!
- LH vznikly několikrát nezávisle (hlavně v rámci askomycet – 98 % všech „lišejníků“), ale také několikrát zanikly (volně žijící sinice uvnitř „lišejníkových“ skupin, volně žijící houby odvozené od „lišejníků“)
- houby specializované, řasy/sinice obvykle ne



Holomycota

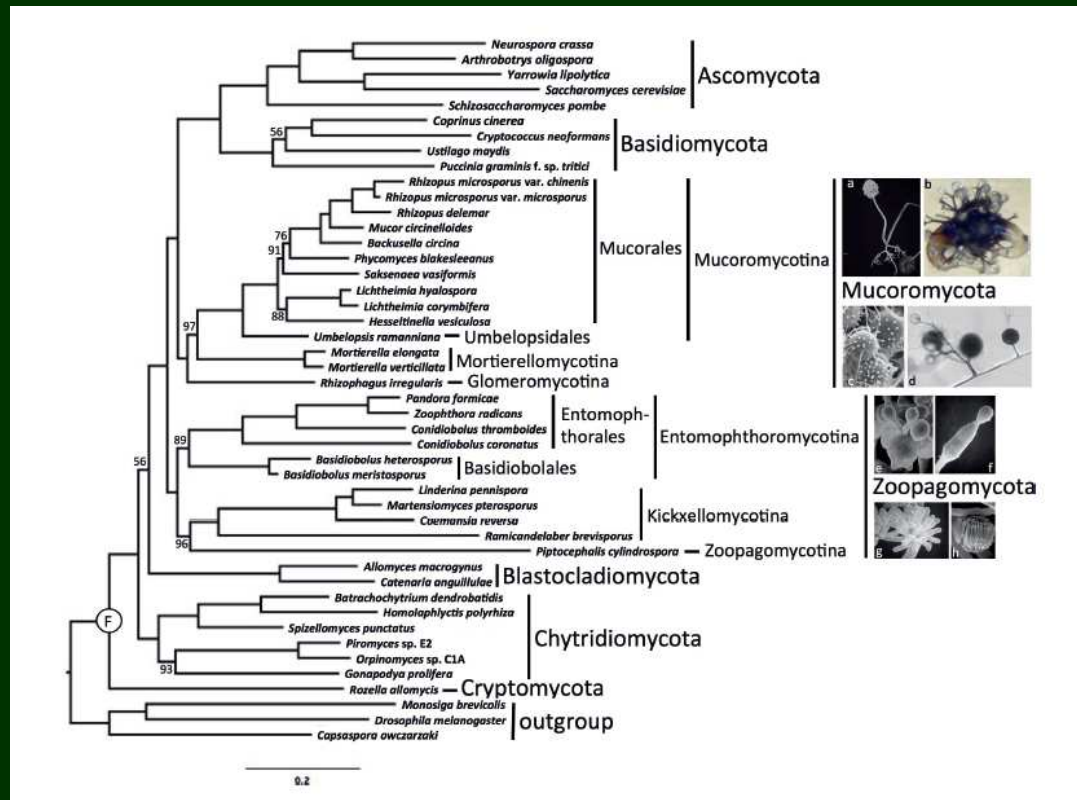
Fungi

Fylogeneze a systematika

- tradiční systematika:
- **Chytridiomycota** (vodní, bičíkatá stadia, často jednobuněčné)
- **Zygomycota**
- Dikarya: **Ascomycota + Basidiomycota**
- (Z + D = Eumycota: suchozemské houby bez bičíků)
- pozor: ostatní „-mycota“ nejsou vůbec houby! (nýbrž Amoebozoa, Excavata, SAR)



Prototaxites
silur, až 8 m



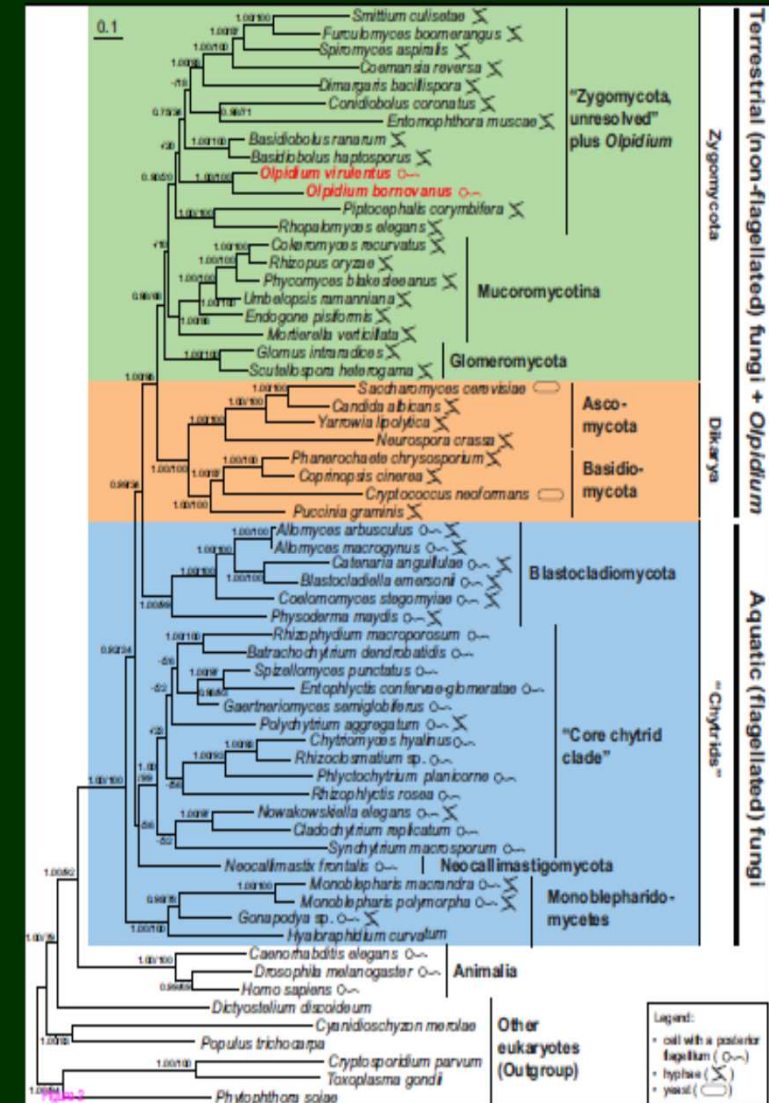
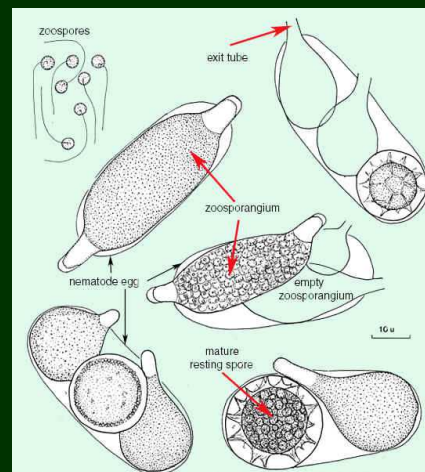
Holomycota Fungi

- „chytridiomycety“ tvoří 2 samostatné skupiny: **Chytridiomycota** (incl. Neocallimastigomycetes a Monoblepharidomycetes) a **Blastocladiomycota**)
- „zygomycety“ jsou určitě umělá skupina: **Zoopagomycota** (incl. Entomophthoromycotina) a **Mucoromycota** (incl. Glomeromycotina)

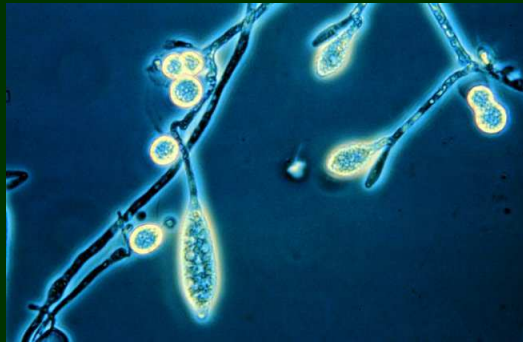
Fungi

Chytridiomycota

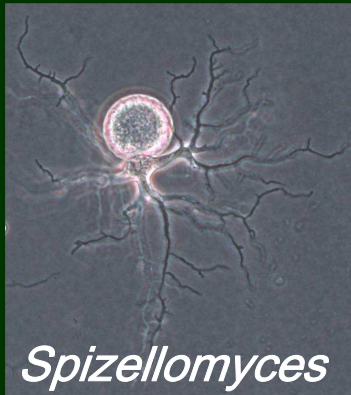
- sesterská skupina všech hub
- x *Olpidium*: paraziti rostlin i živočichů – postavení nejisté: uvnitř „zygomycet“ (Zoopagomycota?), anebo sesterská skupina eumykot?



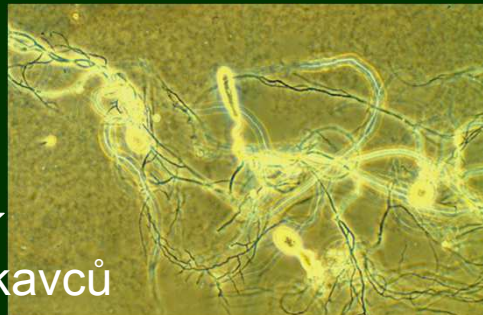
- vodní, půdní saprotrófové i paraziti
(Neocallimastigomycetes: anaerobní v trávicí soustavě herbivorních savců a plazů, mitochondrie změněné v hydrogenosomy)



Batrachochytrium



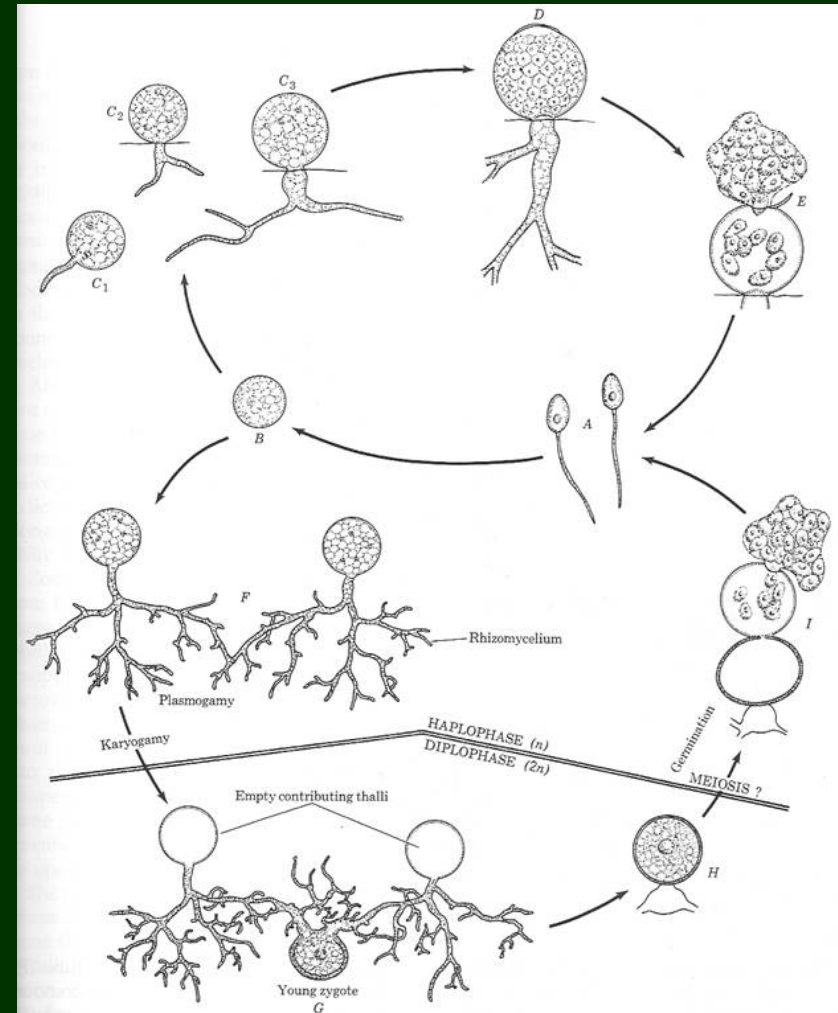
Spizellomyces



Neocallimastix
bachor přežvýkavců

Fungi

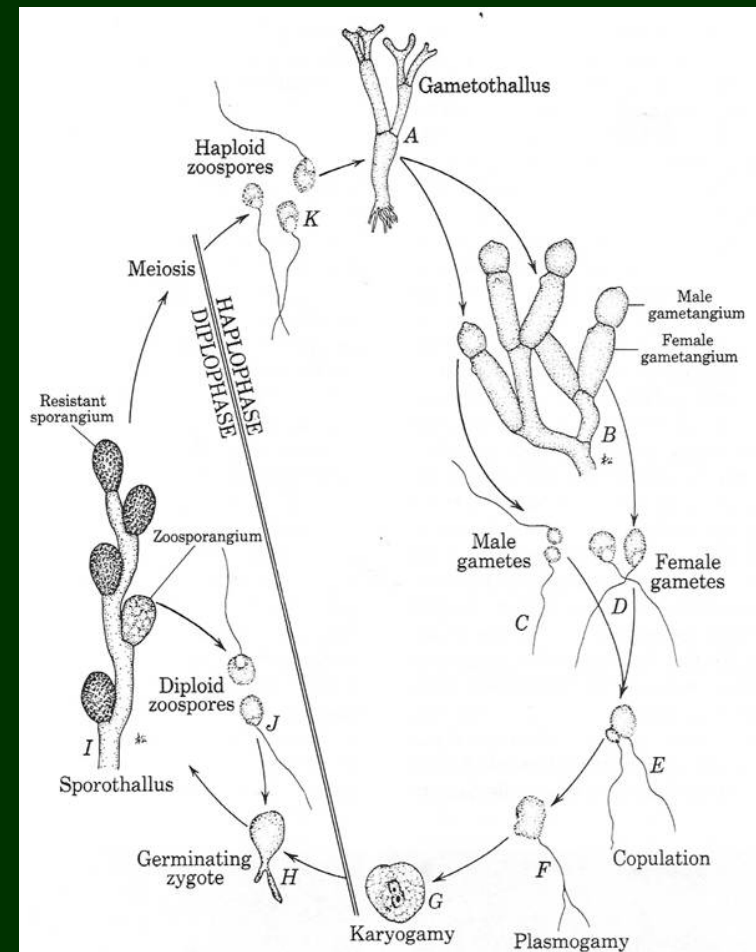
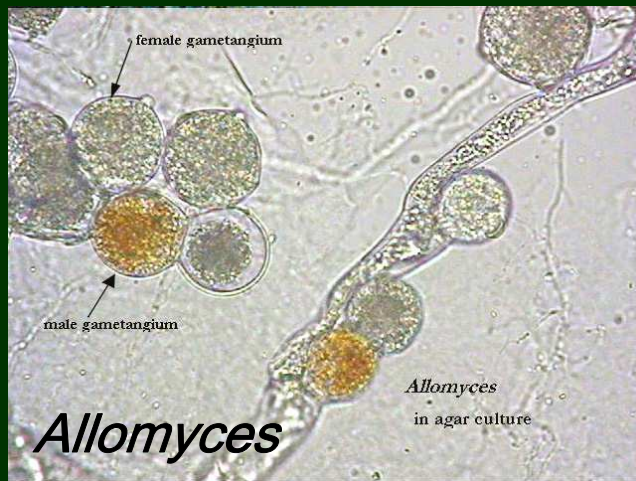
Chytridiomycota



Fungi

Blastocladiomycota

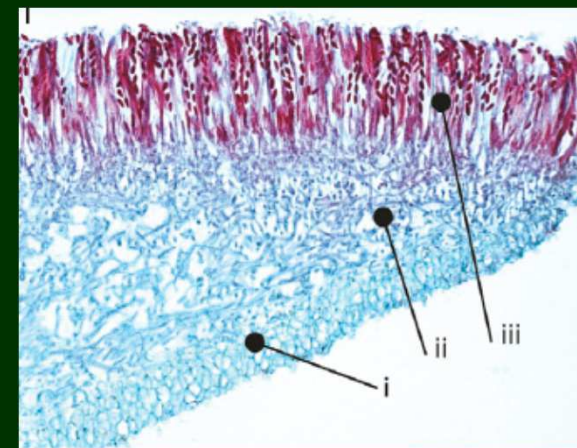
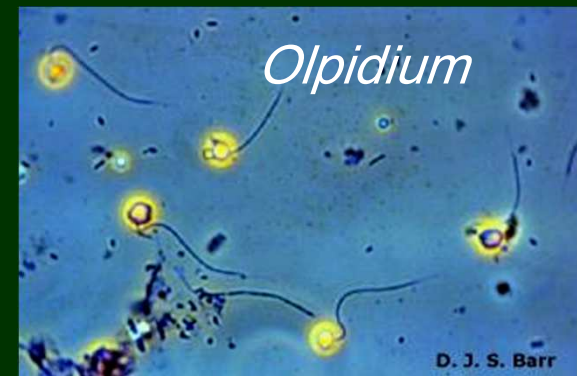
- izolovaná skupina (bližší eumykotům?)
- často paraziti rostlin i živočichů, jindy saprotrofové (keratin, chitin, celulóza)



Fungi

Eumycota

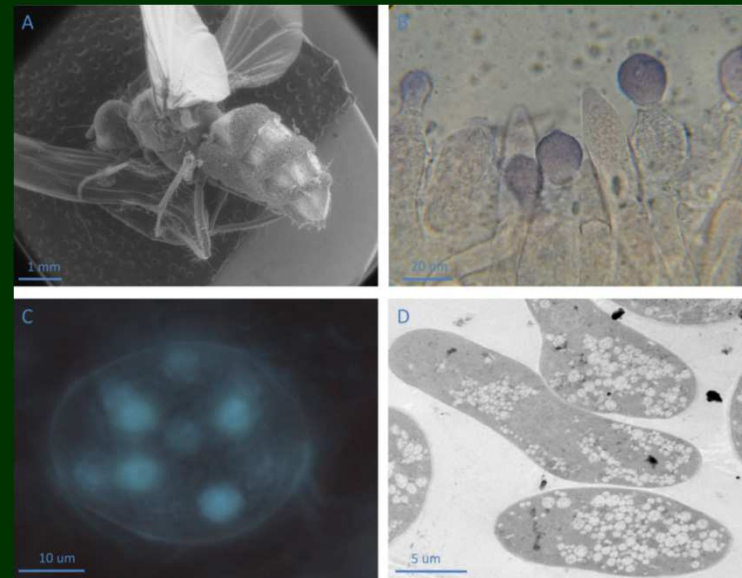
- primárně suchozemské houby, vždy bez bičíků (x *Olpidium*: uvnitř Zoopagomycota, anebo sesterská skupina eumykot?)
- 1. **Zoopagomycota**: obvykle paraziti/komenzálové živočichů, hub a améb, vzácně saprotrófové
- 2. **Mucoromycota** (incl. Glomeromycotina): obvykle saprotrófové na rostlinném materiálu, kořenoví symbionti rostlin, mykorrhiza (druhotně i paraziti živočichů a hub, ale vždy jde o odvozené saprotrófy)
- 3. **Dikarya**: diverzifikace se suchozemskými rostlinami, dvojjaderné stadium a přepážkové hyfy



Fungi

Zoopagomycota

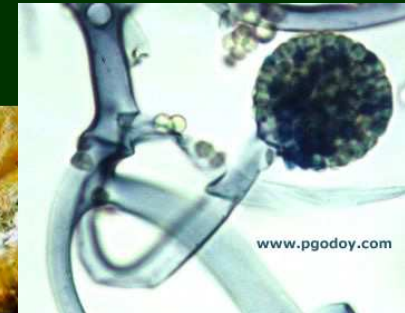
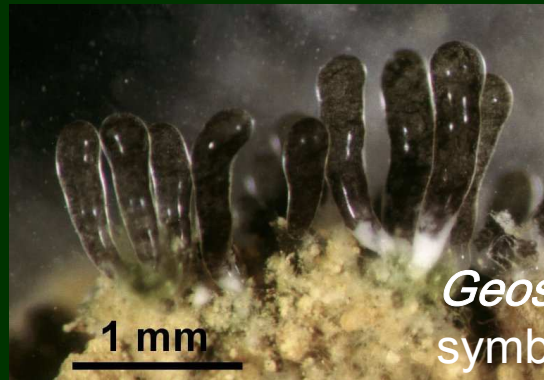
- většinou patogeni členovců (i jiných živočichů), vzácně saprotrofové nebo specializovaná fytopatogeni
- vzácně fakultativní patogeni obratlovců (*Basidiobolus*)
- zbytky bičíků: centrioly (chybí u Mucoromycota + Dikarya) x *Olpidium*?



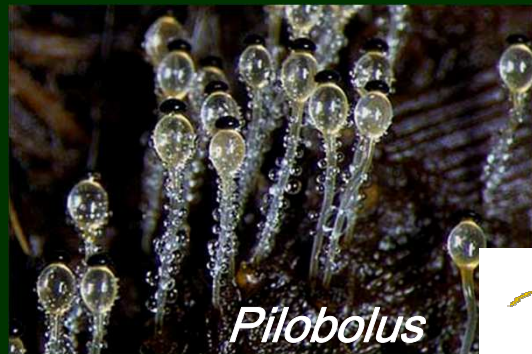
Entomophthora

Fungi

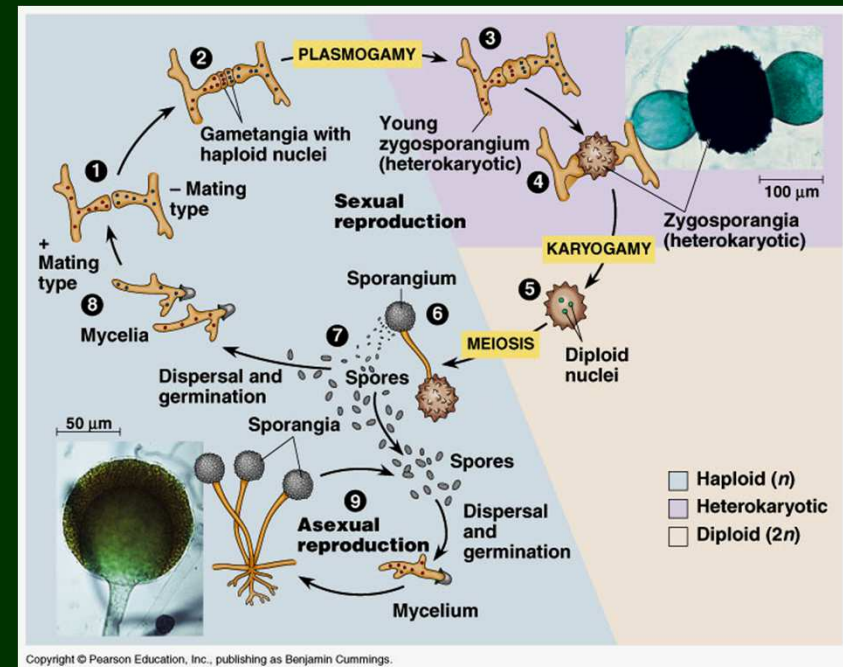
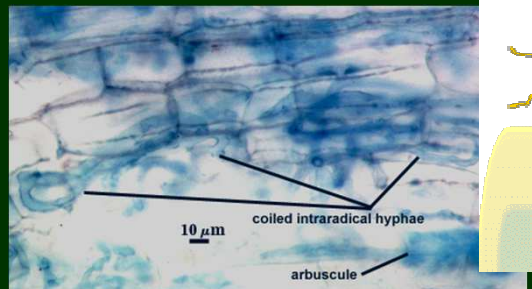
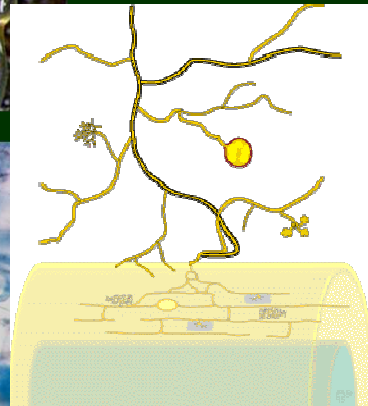
Mucoromycota



Mucor



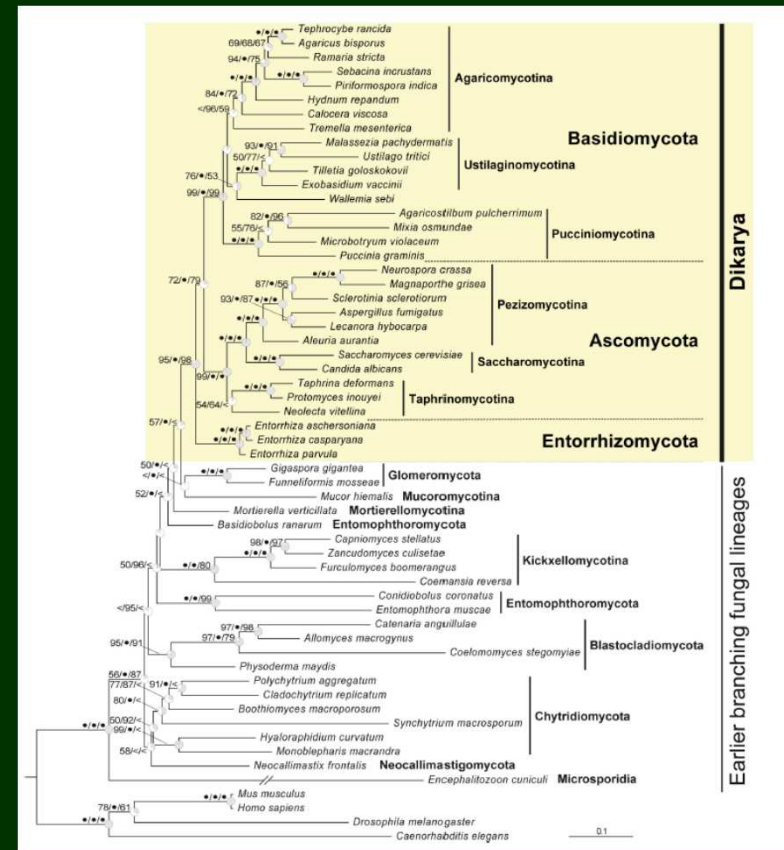
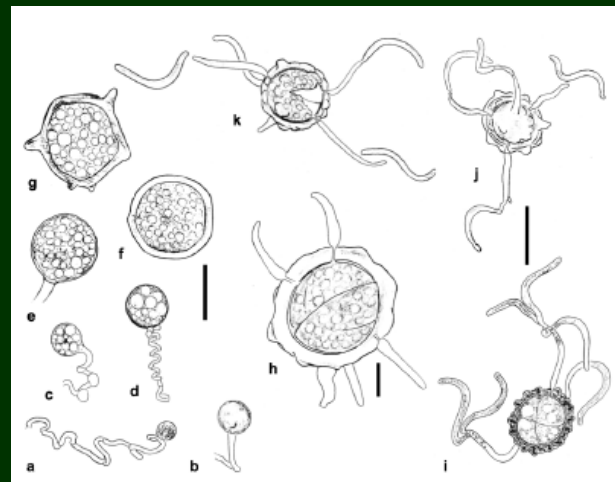
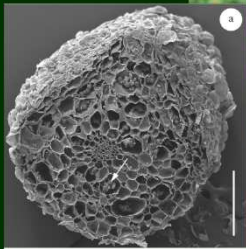
Paraglomus
arbuskulární
mykorhiza



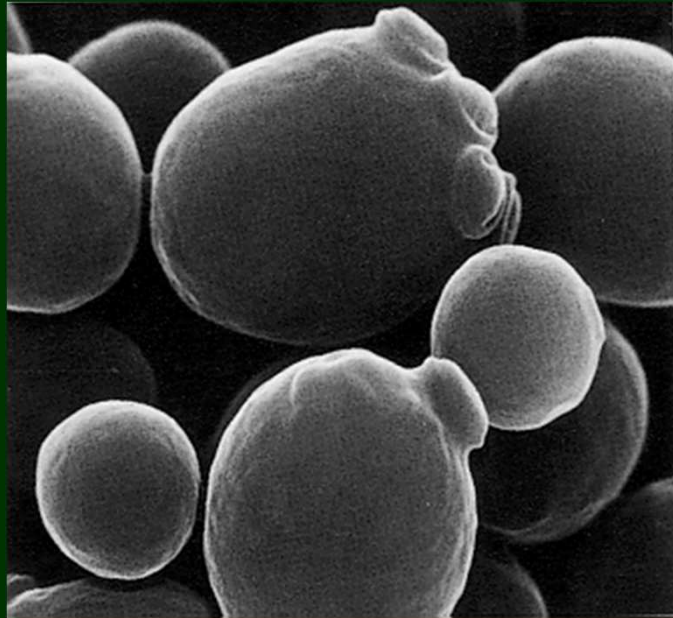
Fungi

Entorrhizomycota (?)

- hálky na kořenech sítinovitých a šáchorovitých rostlin
- nově rozpoznány jako bazální skupina dikaryí x chybí genomická data!



Fungi
Ascomycota



Saccharomyces



Taphrina

Copyright: Hörður Kristinnsson 2000



Peziza

Fungi

Ascomycota



Cladonia



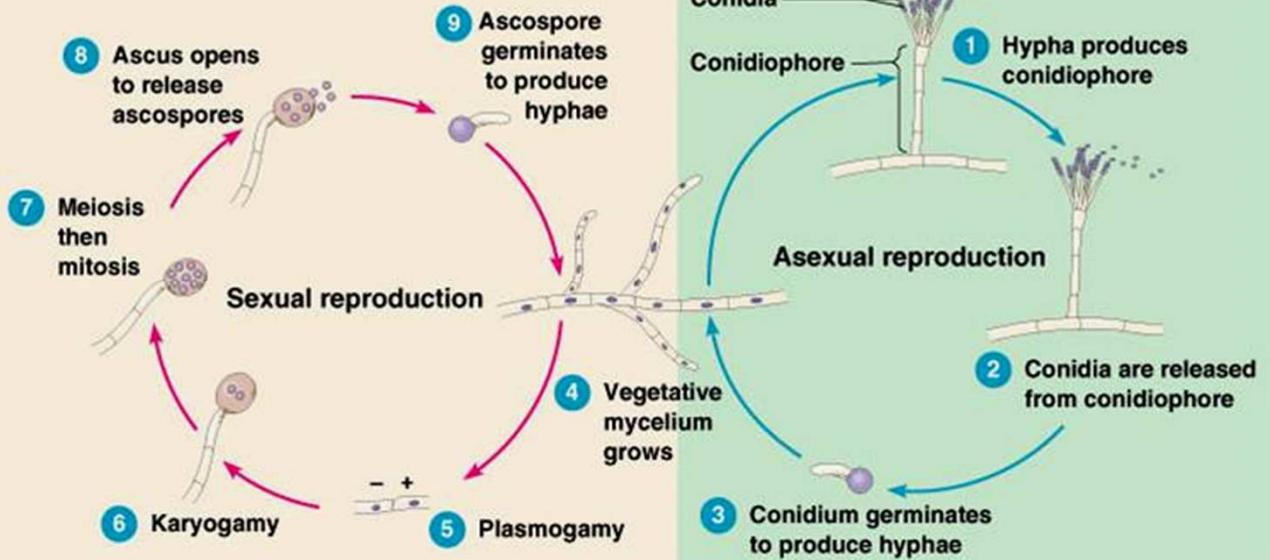
Aspergillus



Aspergillus conidia



Ascospore



Fungi

Basidiomycota



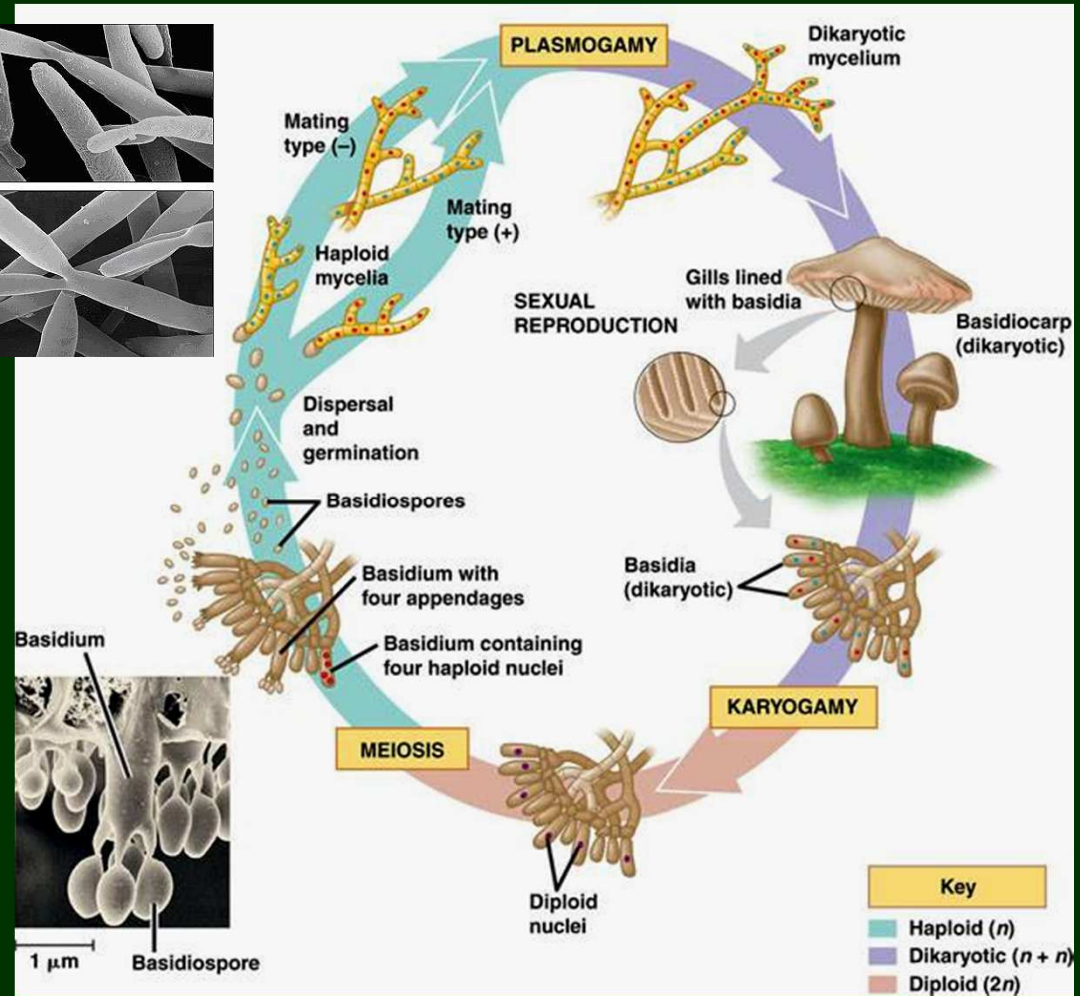
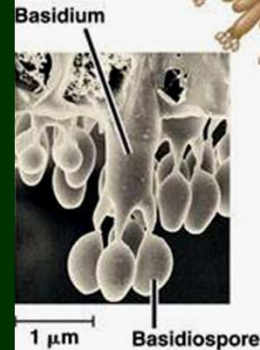
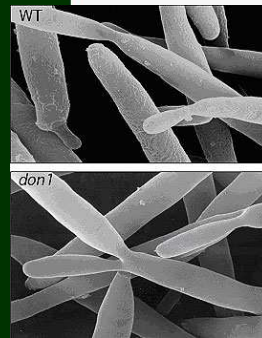
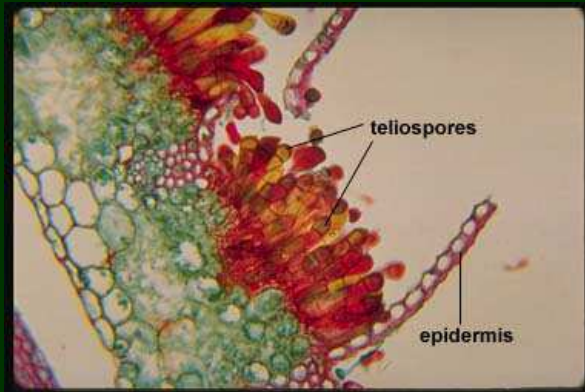
Fungi

Basidiomycota



Ustilago

Puccinia



blíže o fylogenezi živočichů
**KZO/571 Evoluce
živočichů**



Opisthokonta

Holozoa

- cca 1,2 milionu popsaných druhů
- obvykle pohyblivé diploidní mnohobuněčné formy s haploidními gametami (**Metazoa**)
- vždy heterotrofní
- + 3 skupiny jednobuněčných forem
 - **Teretosporea**: Corallochytrea + Ichthyosporea (= Mesomycetozoa)
 - **Filasterea**
 - **Choanoflagellata**

Ichthyosporea:
Sphaeroforma



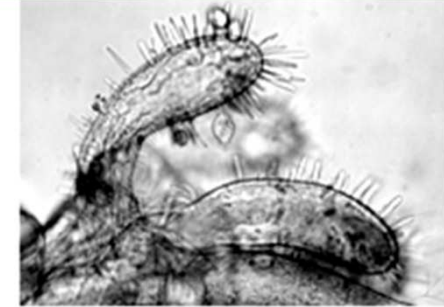
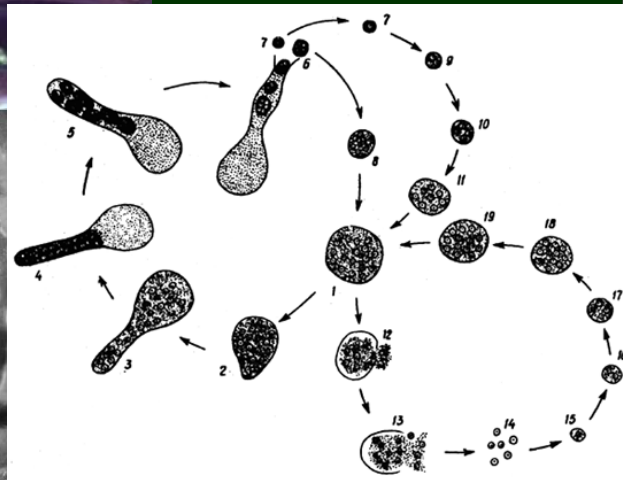
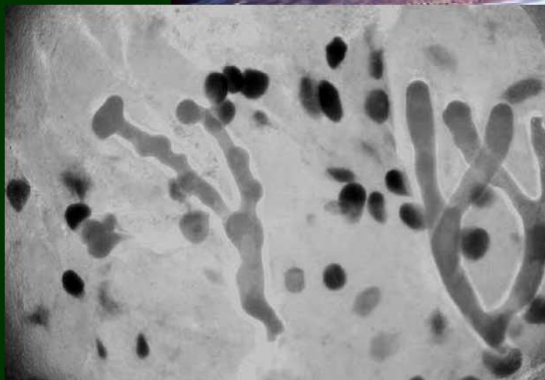
Holozoa

Ichthyosporea

- konvergence s houbami (osmotrofie, buněčná stěna), kdysi považovaní za houby („Trichomycetes“)
- obvykle komenzálové či paraziti živočichů



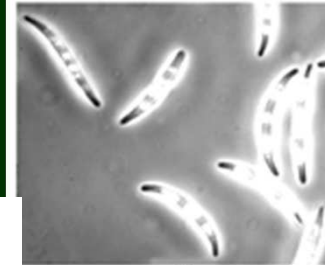
Ichthyophonus



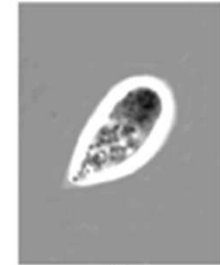
A



B



C



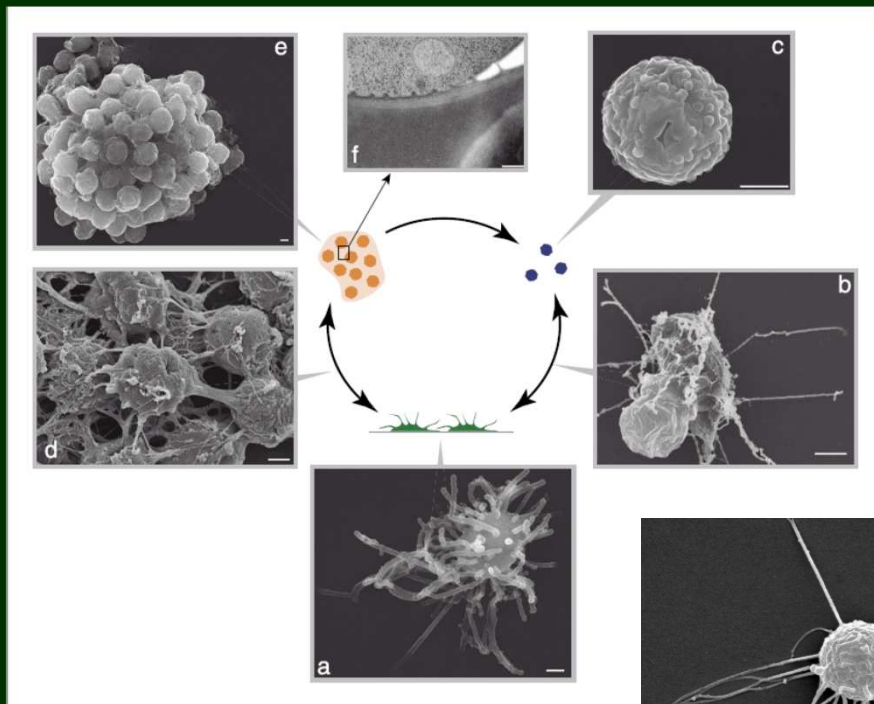
D

Amoebidium

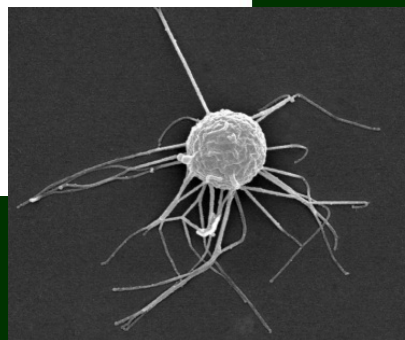
Amoebidium

Holozoa

Filasterea



Capsaspora



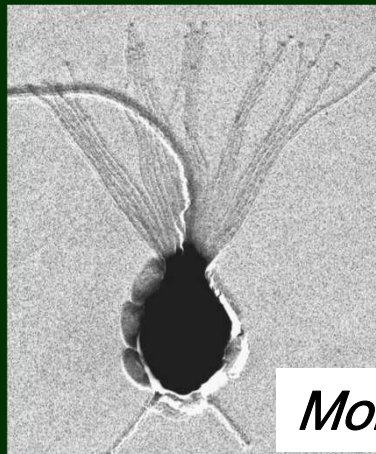
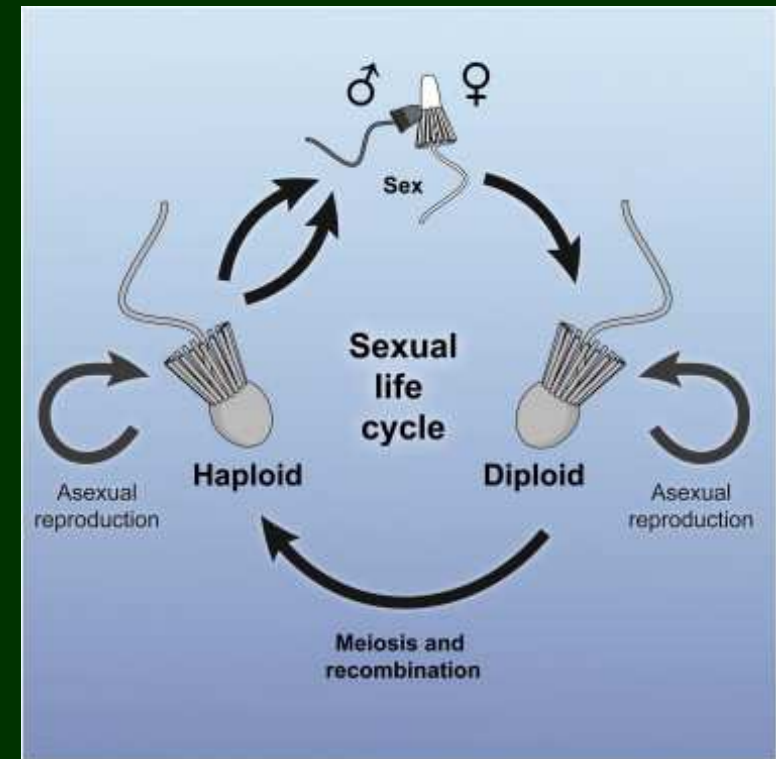
Ministeria

- prvoci se zpevněnými filopodiemi, přisedlí modifikovaným bičíkem (*Ministeria*), nebo symbionti měkkýšů (*Capsaspora*)
- agregátní mnohobuněčnost

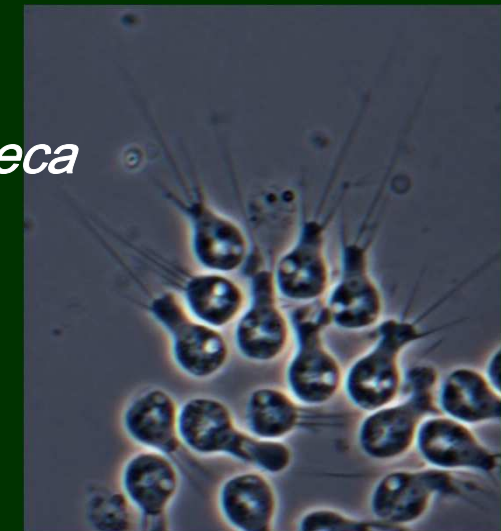
Holozoa

Choanoflagellata

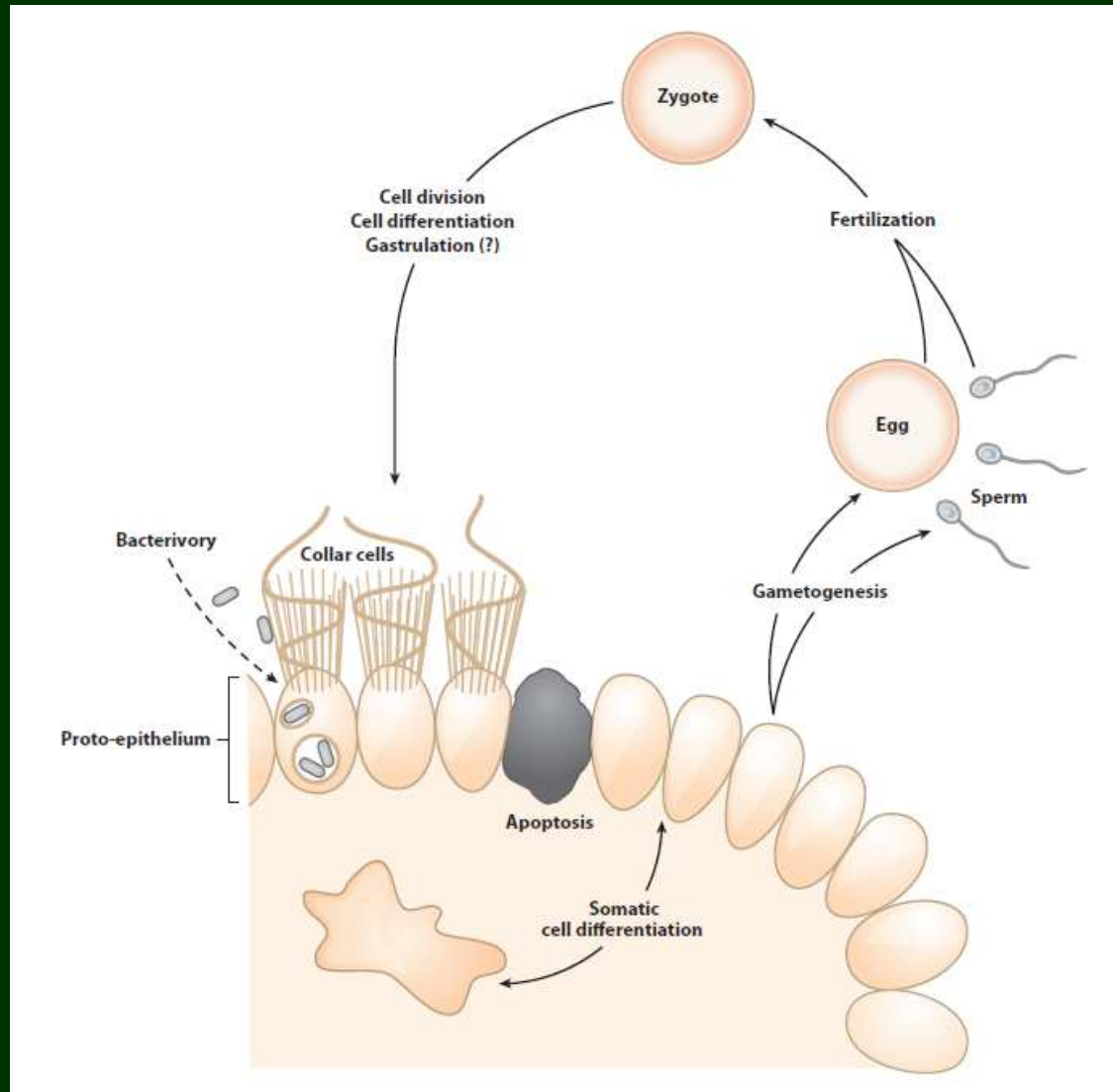
- jednobuněční nebo koloniální prvoci
- někdy s křemičitými lorikami
- filopodia uspořádaná kolem bičíku: filtrační orgán trubének a primitivních mnohobuněčných živočichů (choanocyty)



Salpingoeca



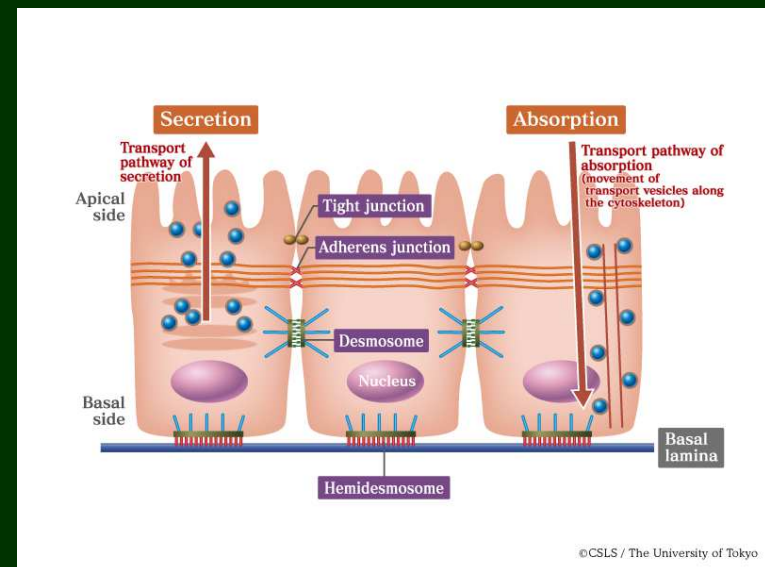
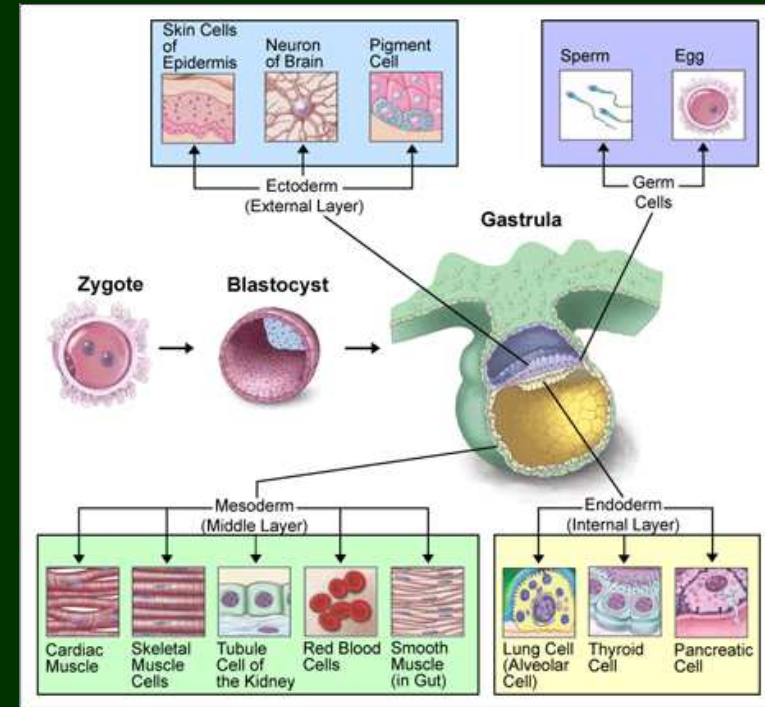
Metazoa

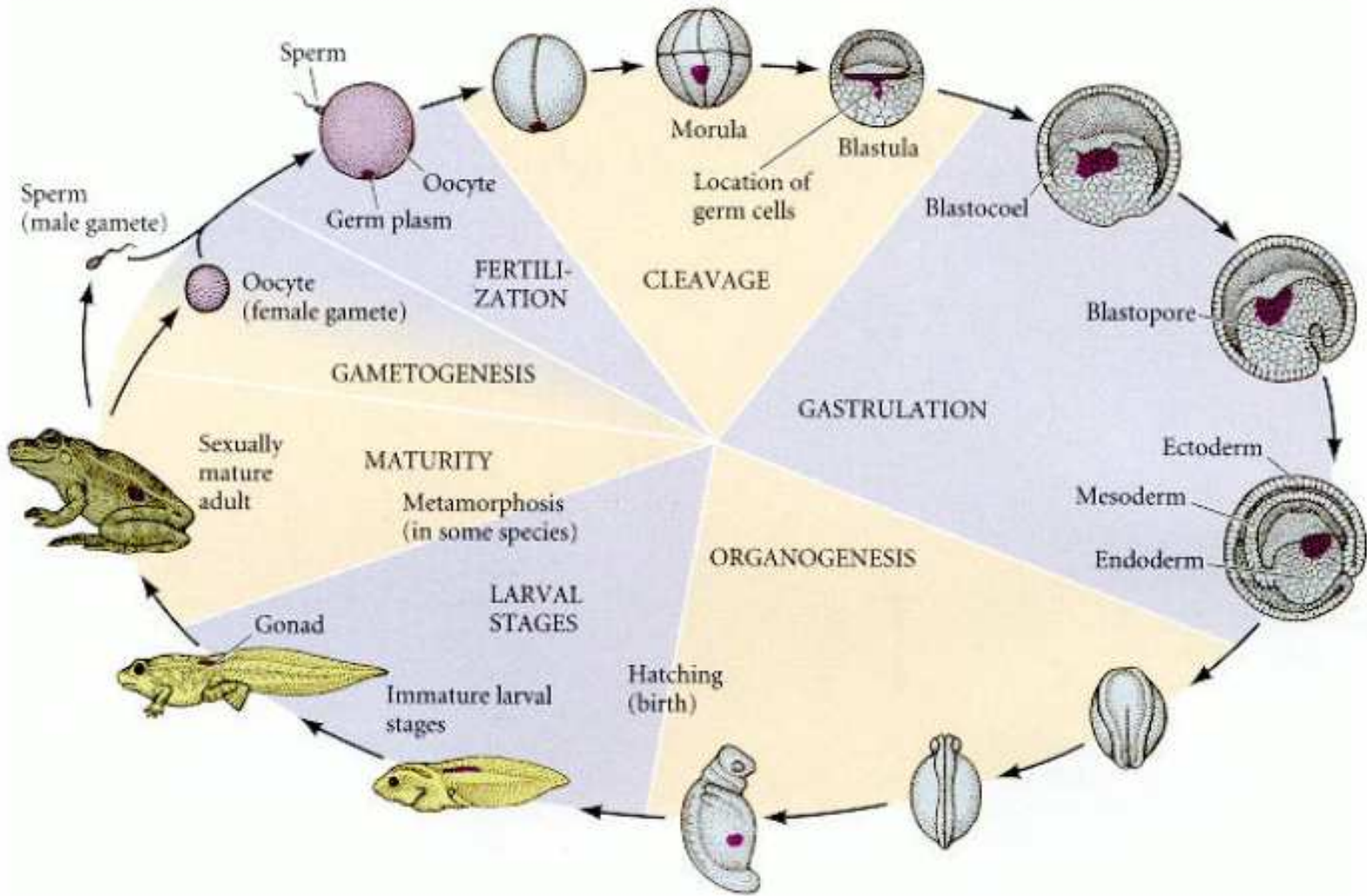


Holozoa

Metazoa

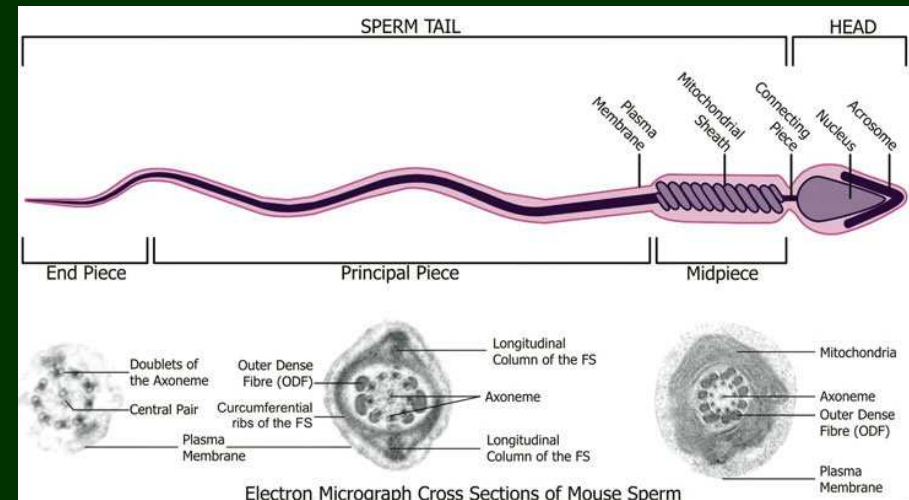
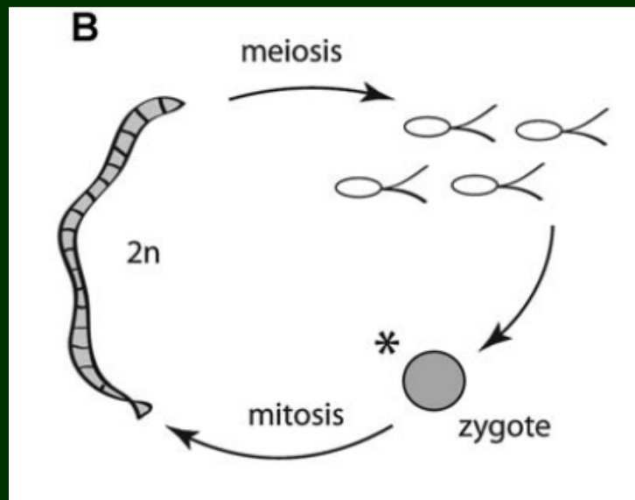
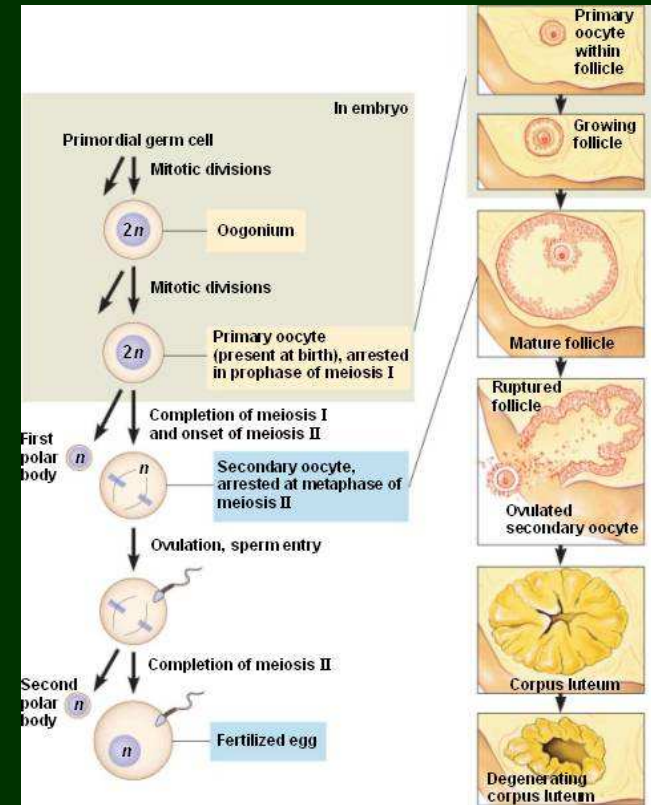
- mnohobuněčnost: adheze a komunikace – spojení fagotrofních buněk
- dva typy tkání: epitel a pojivo (mezenchym)
- mimobuněčná hmota (s kolagenem), rozdělená na dvě vrstvy: 1. vnější → kutikula; 2. vnitřní → bazální lamina epitelů, propojení pojivových buněk
- unikátní typy mezibuněčných spojení
- primitivně jednobíčíkaté buňky epitelů s přídatnou centriolou na bázi bičíku

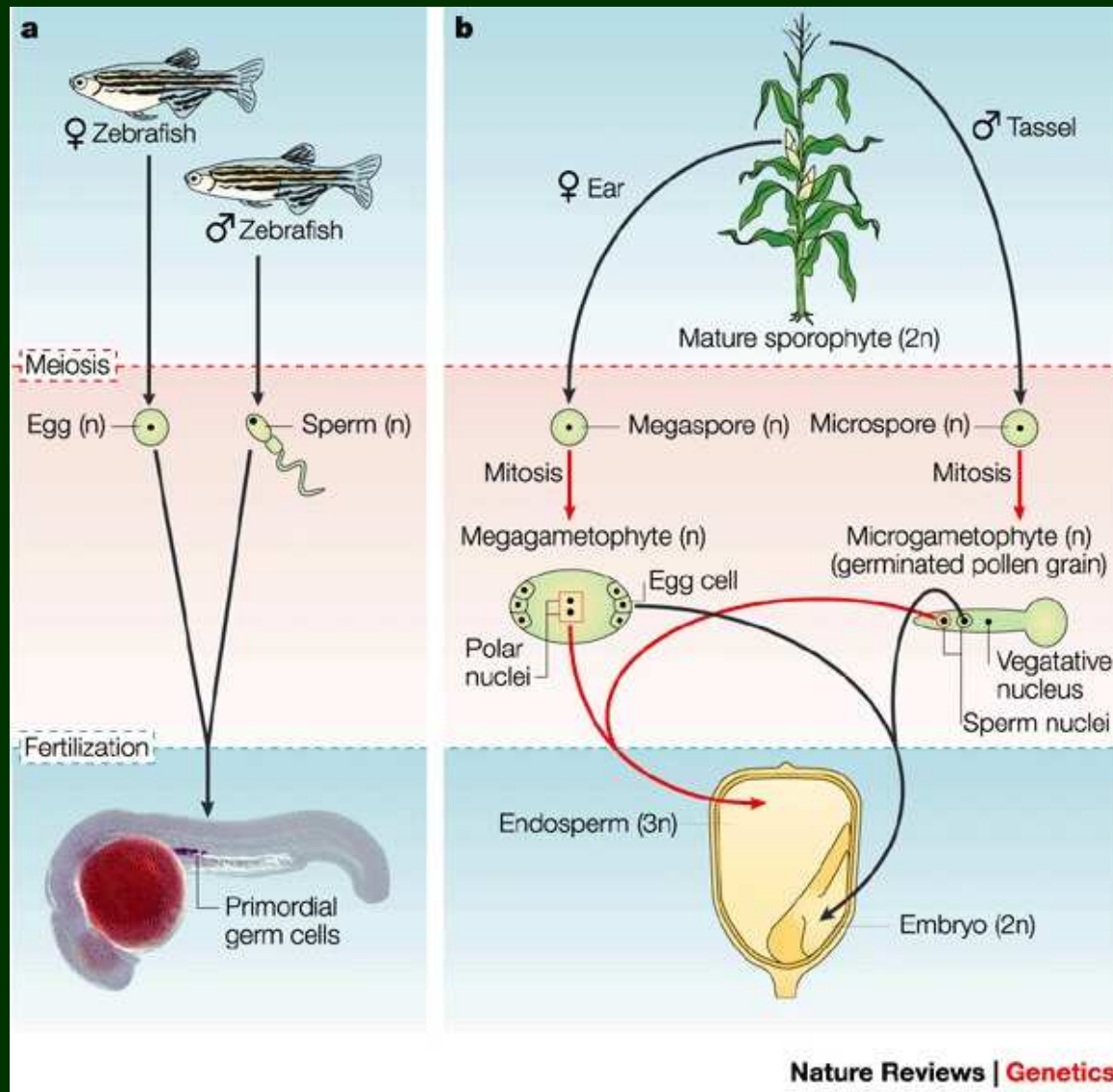




Holozoa Metazoa

- unikátní ontogeneze: meióza produkuje přímo gamety (ne spory), skoro celý vývojový cyklus v $2n$ fázi
- oogeneze: jedno vajíčko a 2-3 pólocyty
- spermie: akrosom, modifikované mitochondrie a jeden zadní bičík

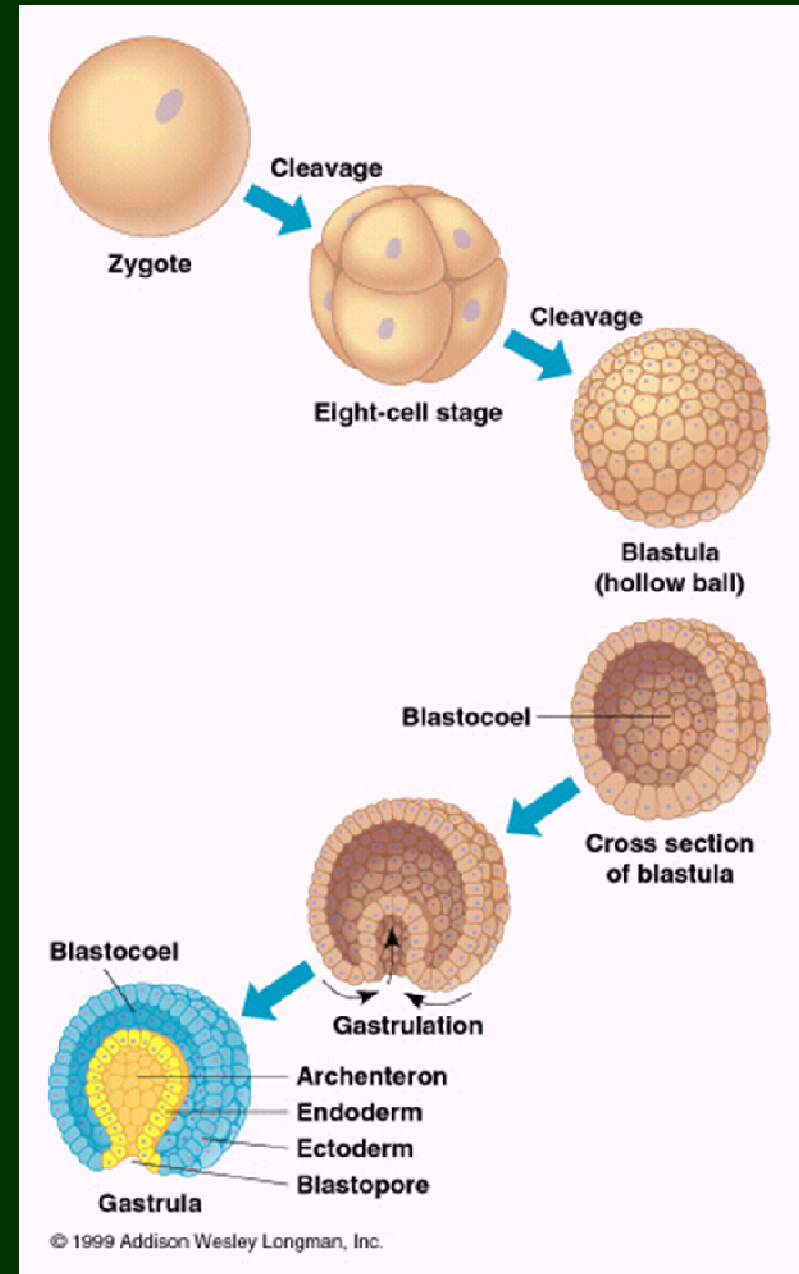




Holozoa

Metazoa

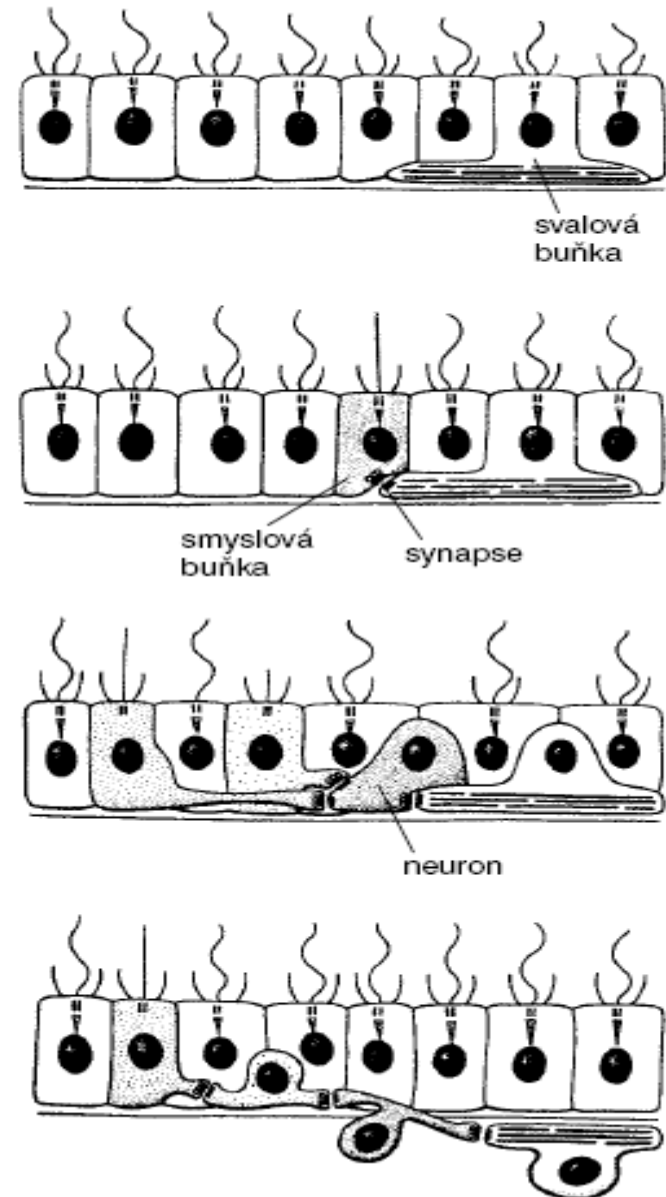
- embryonální vývoj
- 1. rýhování
- 2. migrace buněk
- 3. pohyby „zárodečných listů“ (propojení buněk v tkáních)
- 4. kmenové buňky (nerovnocenné dělení buněk $X \rightarrow X + Y$)
- 5. apoptóza



Holozoa

Metazoa

- nervová tkáň (z epitelů)
- svalová tkáň (z epitelů i pojiva)
- mnohobuněčné smyslové orgány

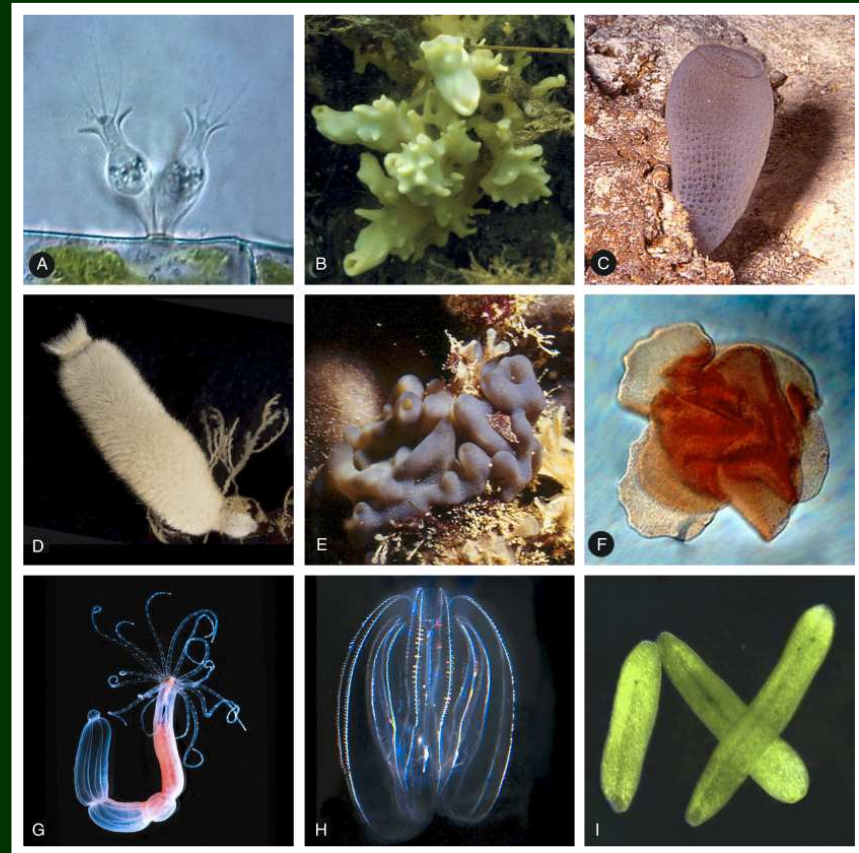


Holozoa

Metazoa

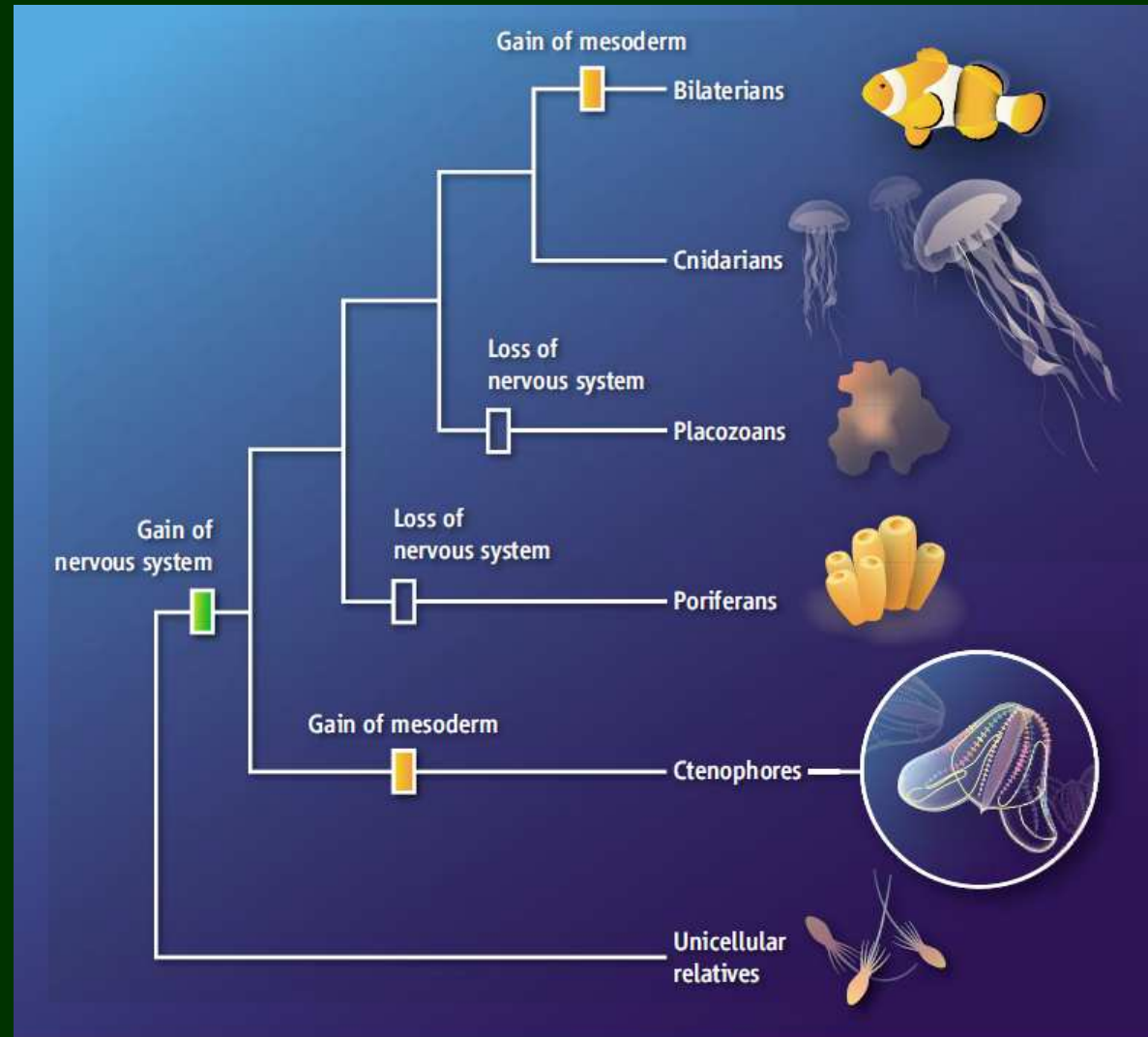
Fylogeneze a systematika

- 1. **Ctenophora**
- 2. **Porifera**
- 3. Parahoxozoa
 - 3.1. **Placozoa**
 - 3.2. Planulozoa
 - 3.2.1. **Cnidaria**
(včetně myxozoi)
 - 3.2.2. **Bilateria**
(včetně mesozoi)



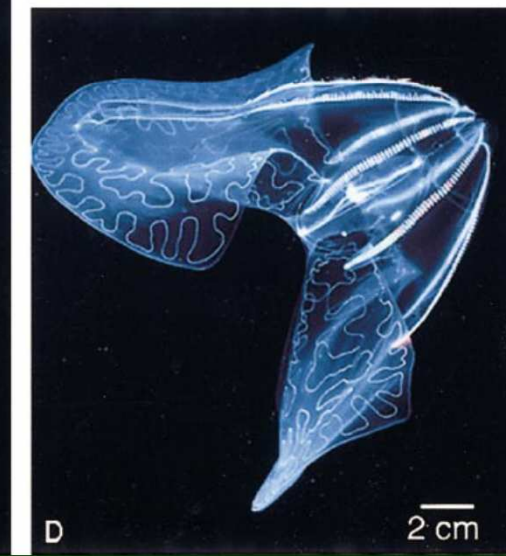
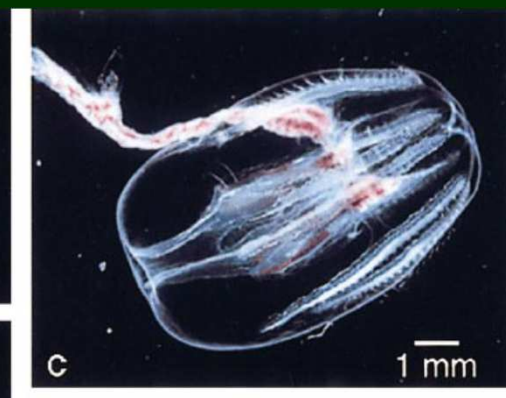
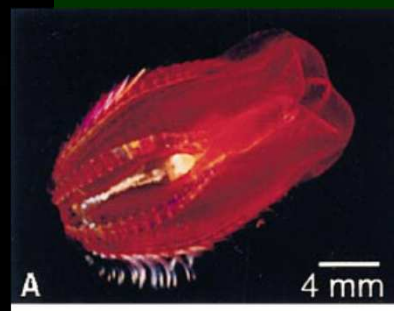
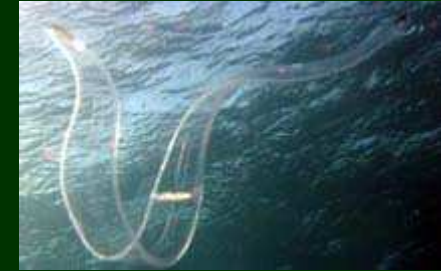
Fylogeneze metazoí

- předek živočichů složitý, s NS (homologická pro všechna Metazoa → několik redukcí



Metazoa

Ctenophora



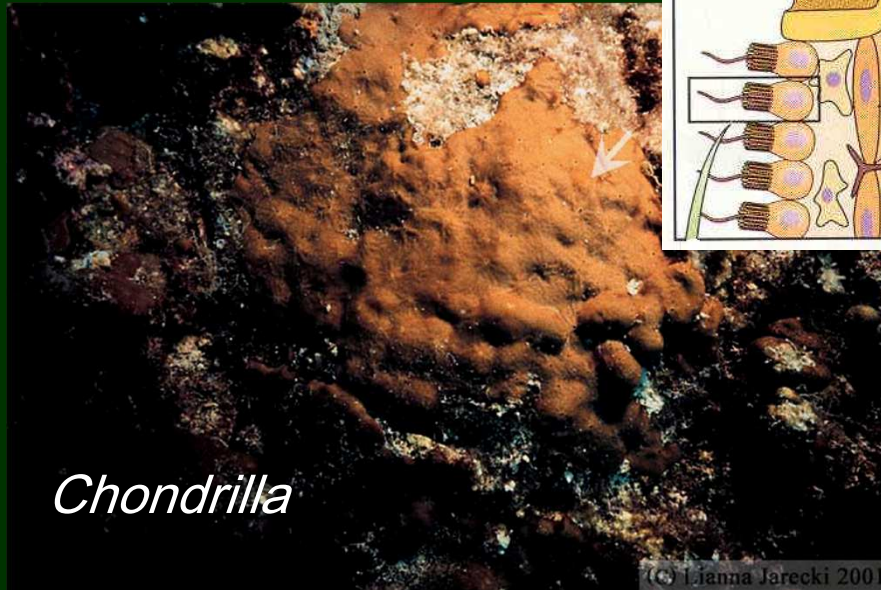
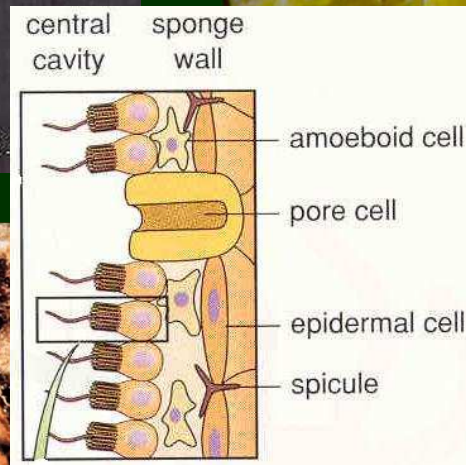
Metazoa Porifera



Euplectella



Clathrina



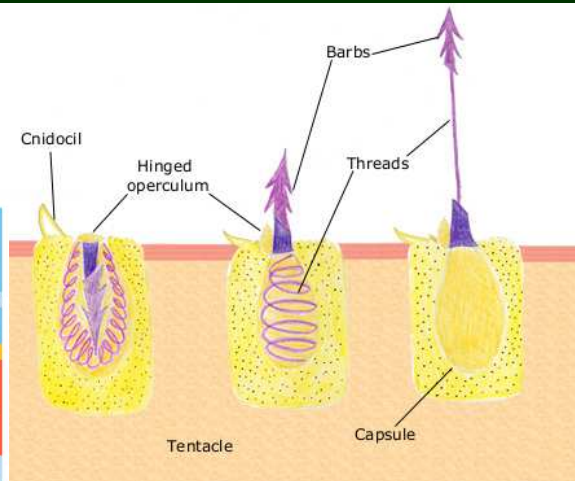
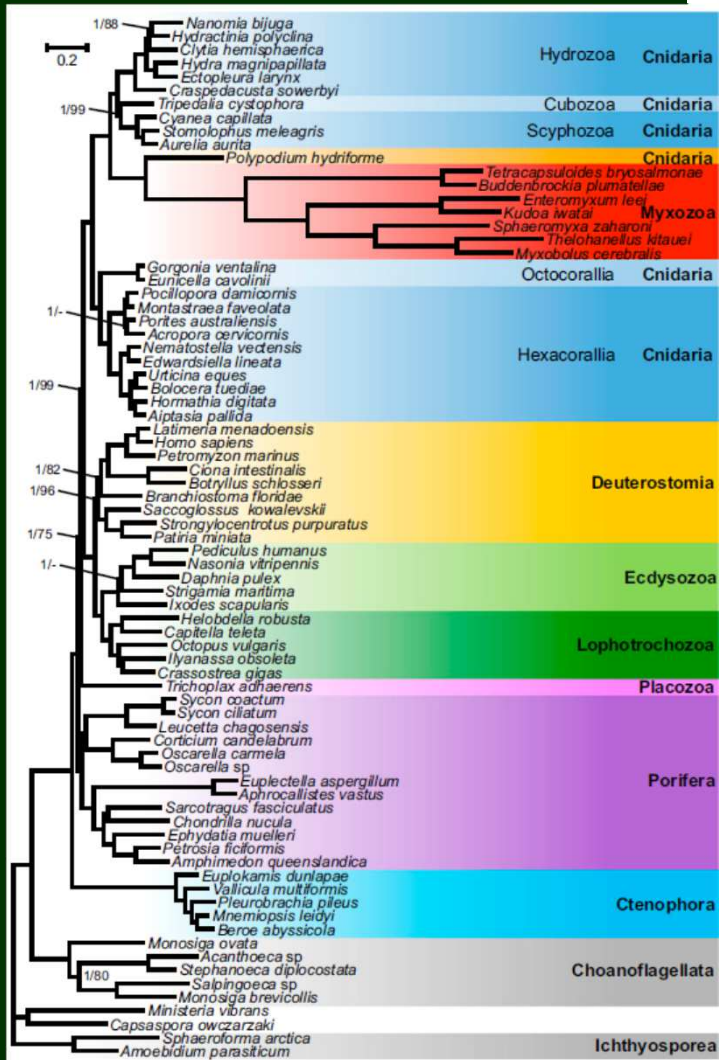
Chondrilla



Oscarella

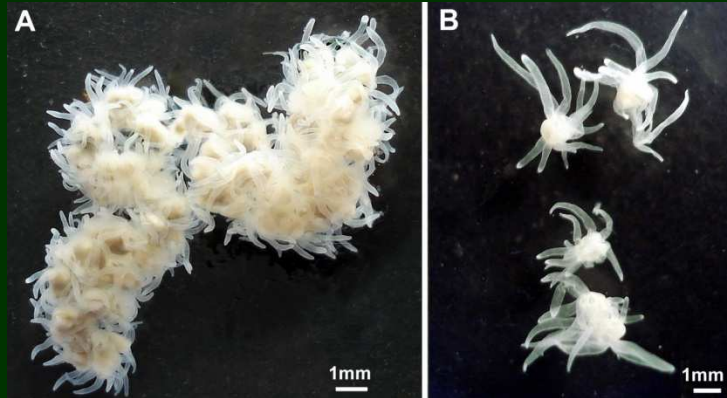
Metazoa

Cnidaria

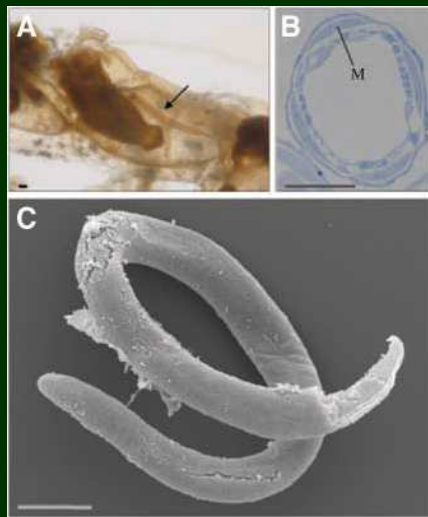


Cnidaria

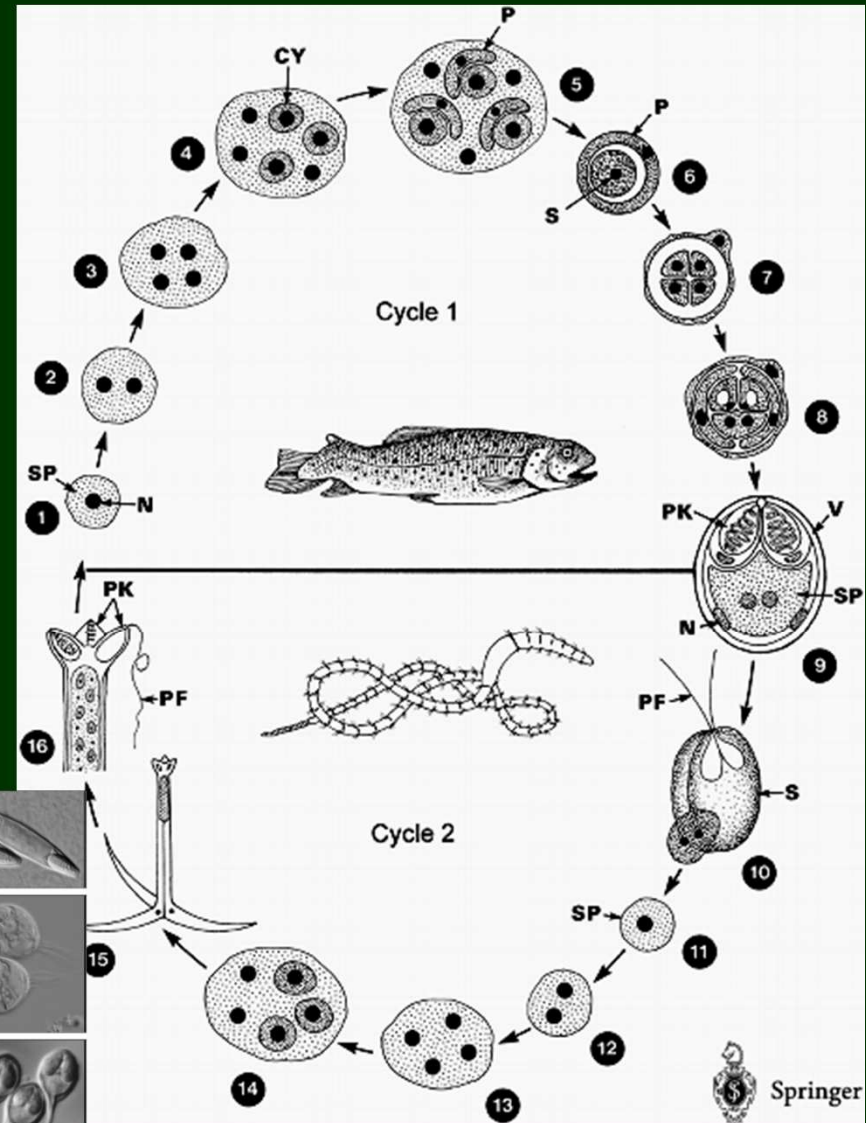
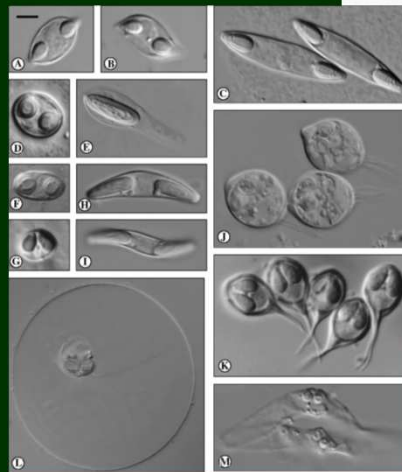
Endocnidozoa



Polypodium



Buddenbrockia



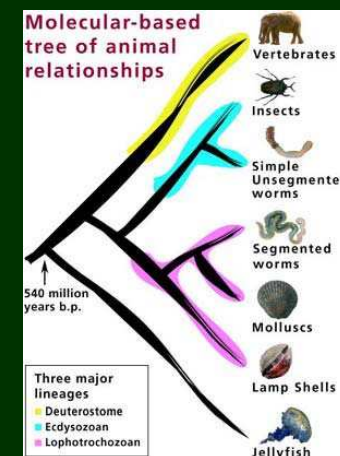
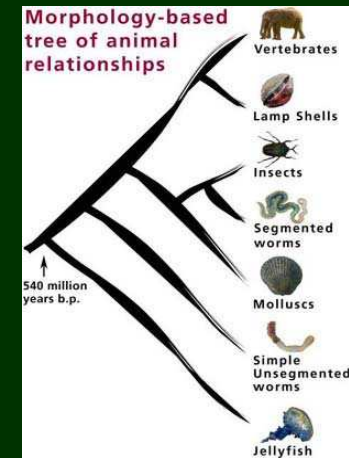
Myxobolus

Metazoa

Bilateria

Fylogeneze a systematika

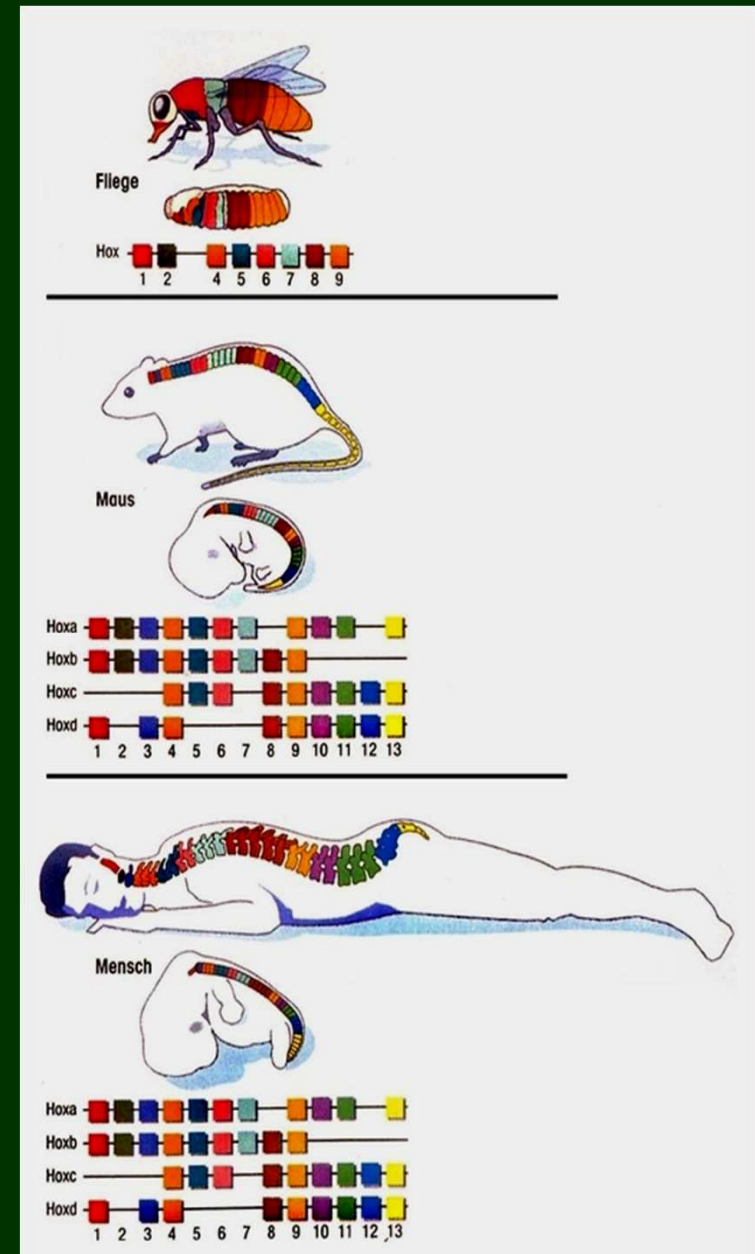
- 1. Xenacoelomorpha
- 2. Nephrozoa
 - 2.1. Hyponeuria
 - 2.1.1. Chaetognatha
 - 2.1.2. Protostomia
 - 2.1.1. Spiralia
 - 2.1.2. Ecdysozoa
 - 2.2. Deuterostomia
 - 2.2.1. Ambulacraria
 - 2.2.2. Chordata



Metazoa

Bilateria

- dvě tělní osy: antero-posteriorní a dorso-ventrální
- *Hox* komplex
- obvykle mnohobičkaté buňky epitelů
- + trubicovitá trávicí soustava, céloom, cévní soustava, protonefridie (společné znaky bilaterií, nebo nefrozoí???)



Bilateria

Xenacoelomorpha

- přímý vývoj nebo jednoduchá planktonní larva bez trávicí trubice, nefridií, célomu...



Xenoturbella



Convolutriloba

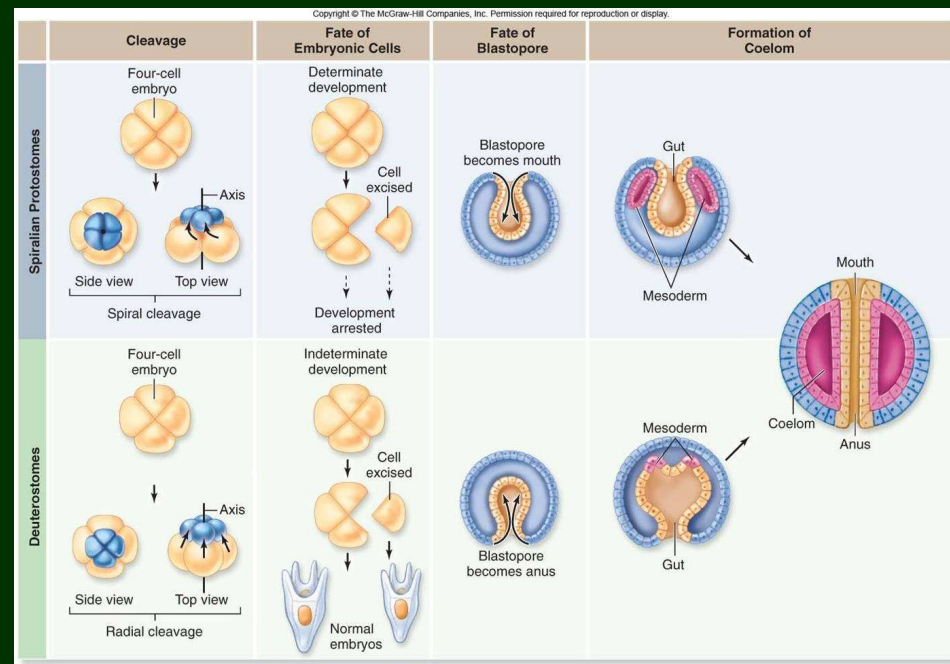


Flagellophora

Bilateria

Deuterostomia

- zvláštní typ embryonálního vývoje (rýhování, vznik střeva, vznik céloru, druhotný ústní otvor)
- původně síťovitá nervová soustava

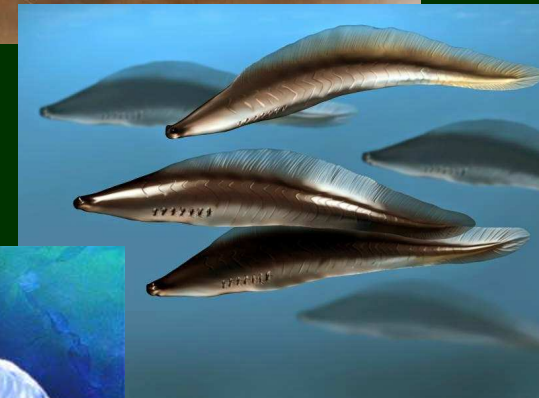


Bilateria

Deuterostomia

Fylogeneze a systematika

- 1. Ambulacraria
 - 1.1. Echinodermata
 - 1.2. Hemichordata
- 2. Chordata
 - 2.1. Cephalochordata
 - 2.2. Urochordata
 - 2.3. Vertebrata



Deuterostomia

Ambulacraria



Hemichordata



Echinodermata



Deuterostomia

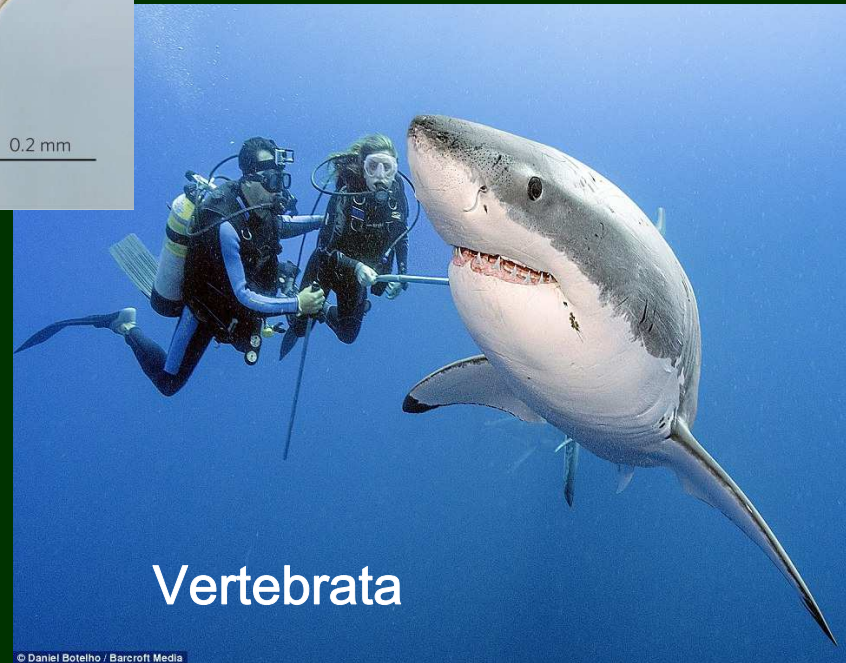
Chordata



Cephalochordata



Urochordata



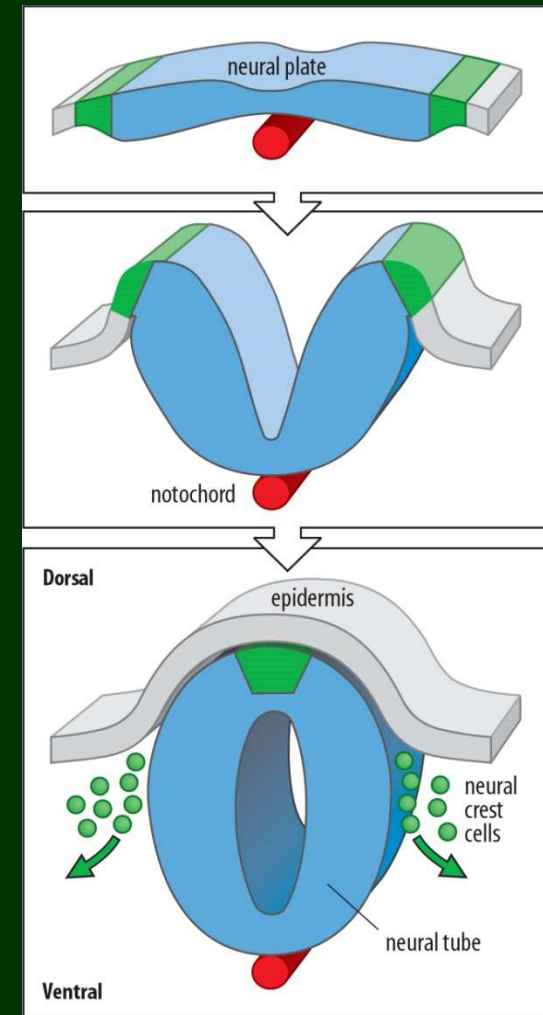
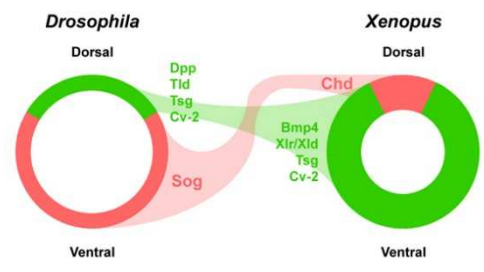
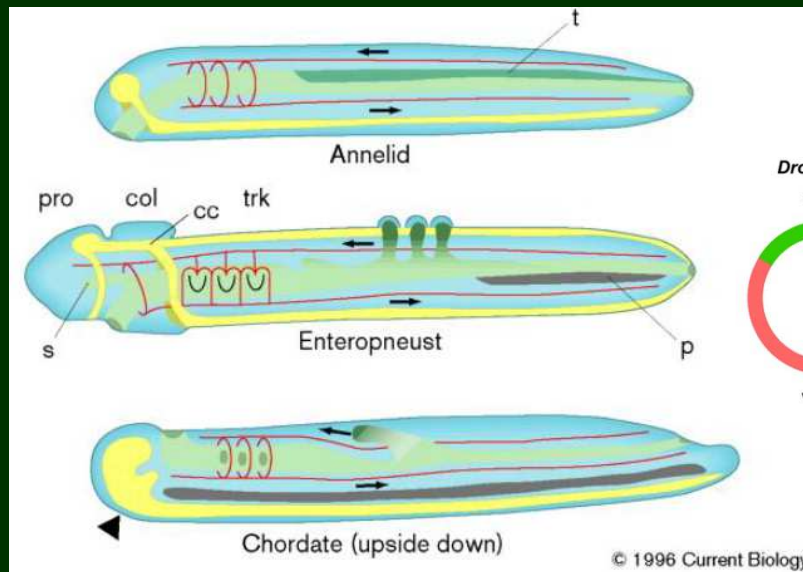
Vertebrata

© Daniel Botelho / Barcroft Media

Deuterostomia

Chordata

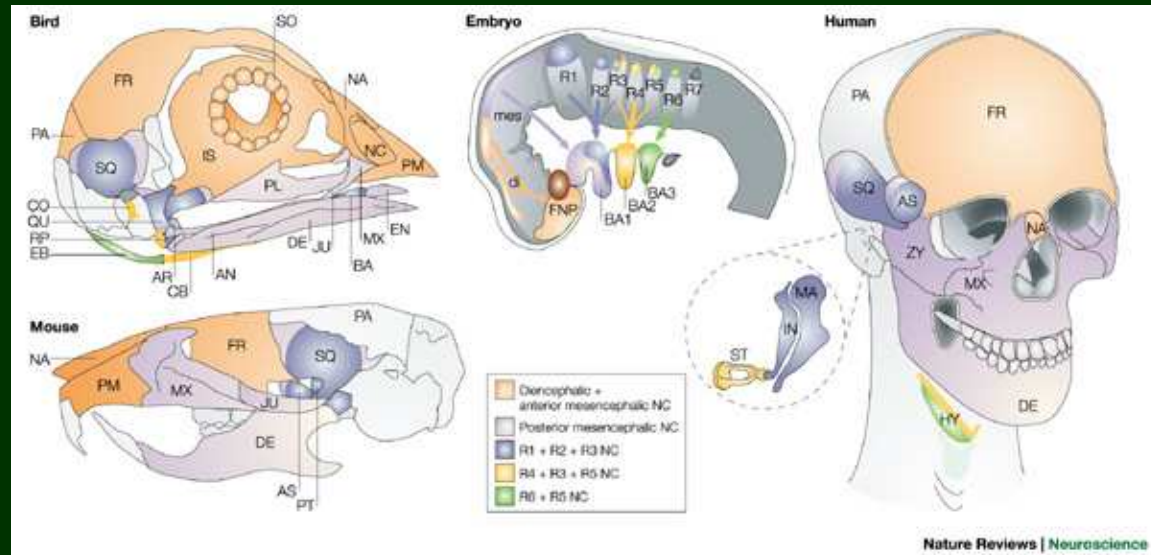
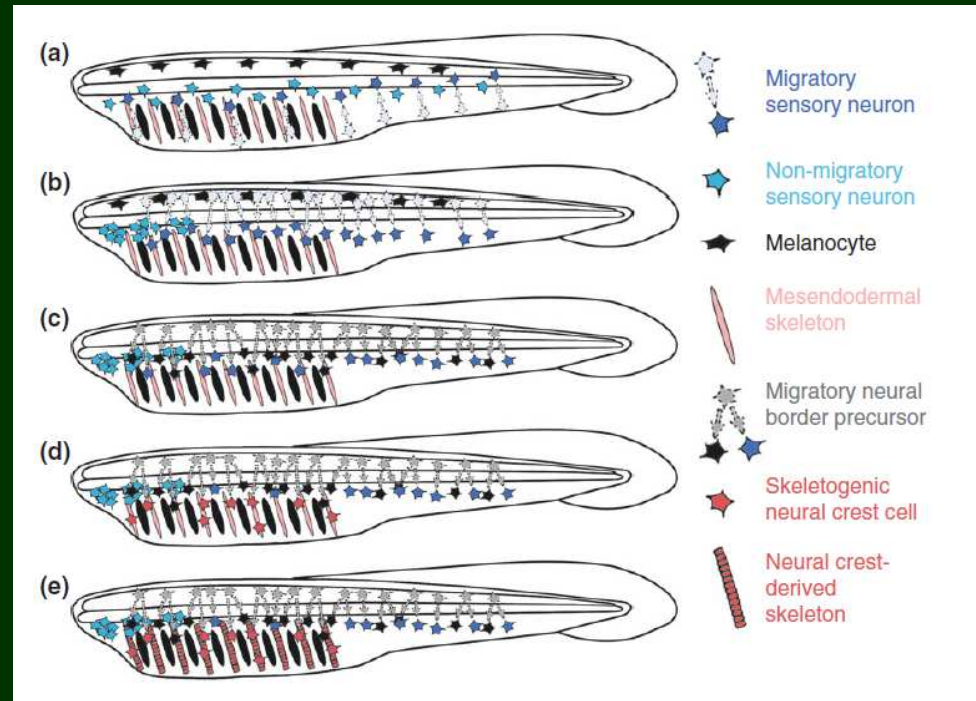
- notochord (chorda)
- trubicovitá nervová soustava
- dorso-ventrální inverze
- neurální lišta (Urochordata + Vertebrata)



Chordata

Urochordata + Vertebrata

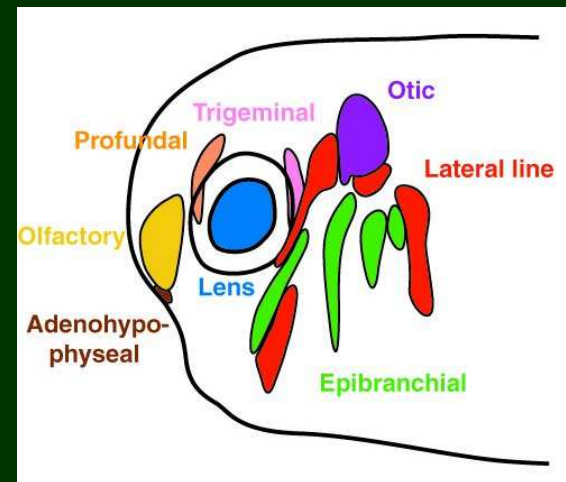
- neurální lišta:
kompletní předělání
embryonálního
vývoje
- neurální lišta je
„čtvrtý zárodečný list“



Chordata

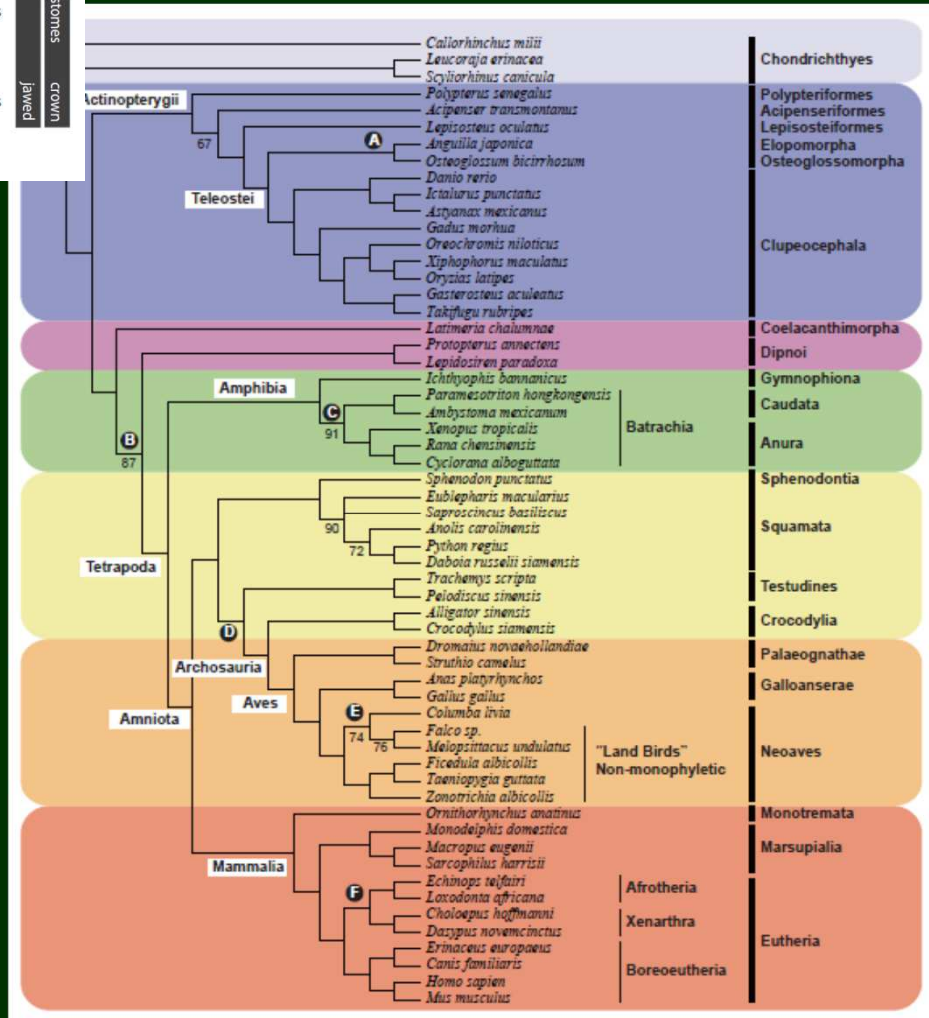
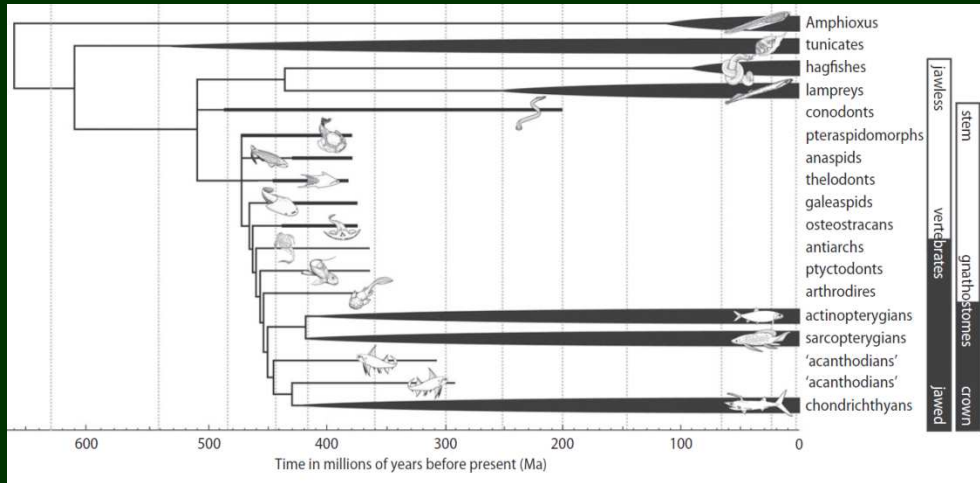
Vertebrata

- vícevrstevná multiciliátní pokožka + mezodermální dermis
- vznik skeletálních tkání (původně dermální kosti a chrupavčitý endoskelet)
- diferencovaná nervová trubice
- cévy s mezodermálním epitelem (célom + améboocyty)
- žaberní koš: redukce slizového filtru (→ dýchání), poháněn hltanovými svaly, redukce počtu štěrbin, endostyl → štítná žláza
- smyslové a neurogenní plakody
- neurální lišta → skelet, svaly, smyslové orgány, pigmentace
- adaptivní imunitní systém
- duplikace genomu



Chordata

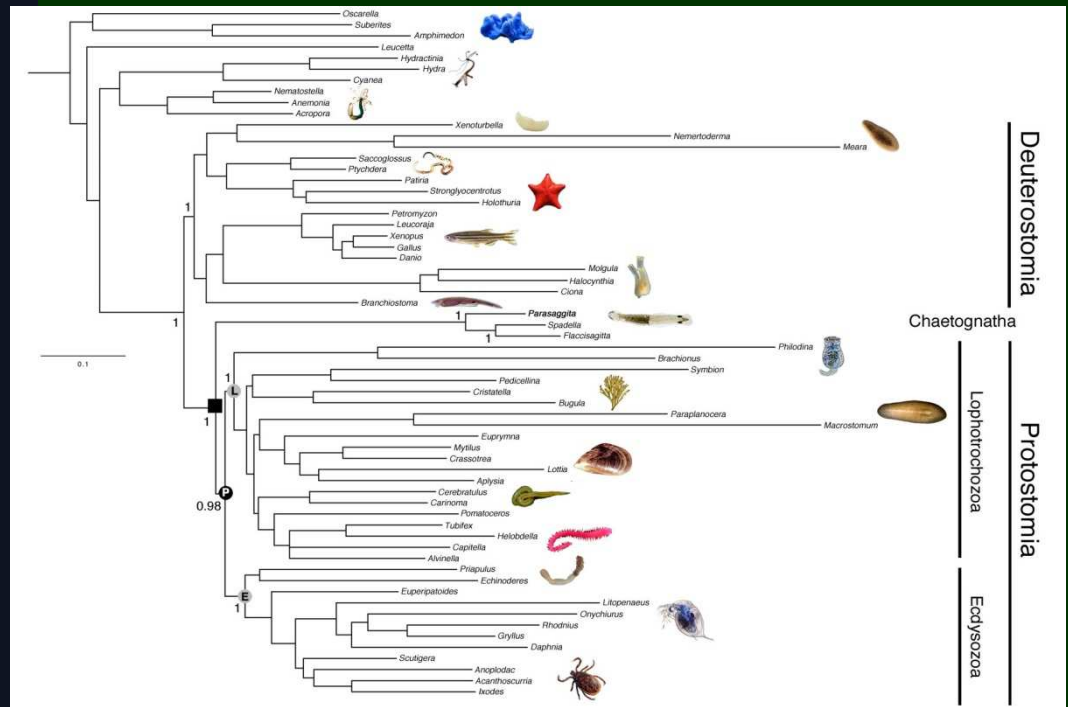
Vertebrata





Bilateria

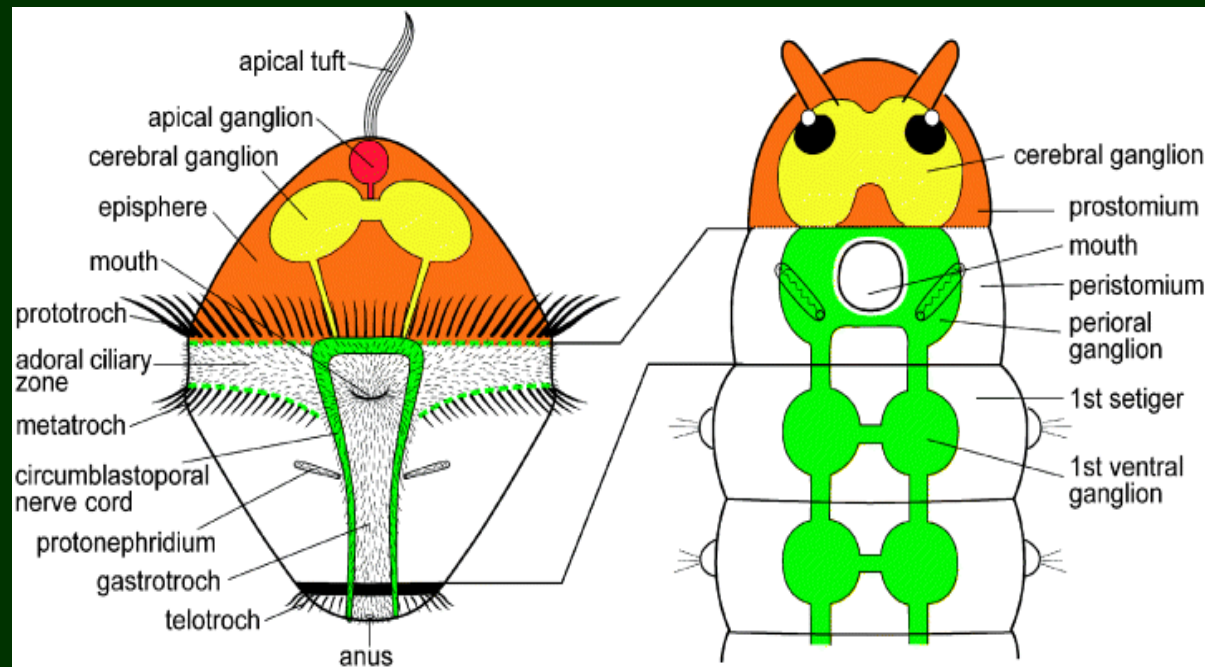
Chaetognatha



Bilateria

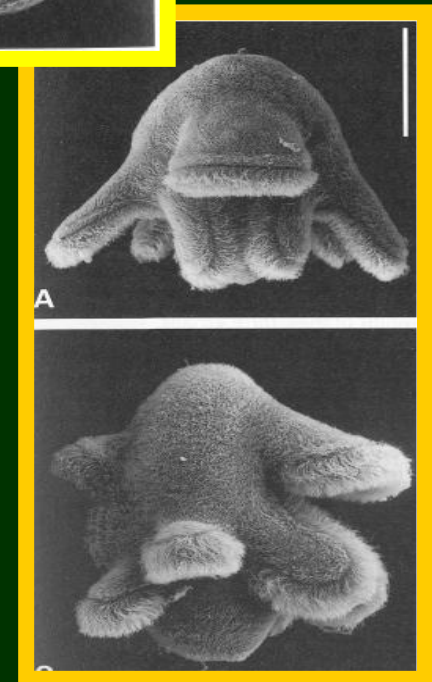
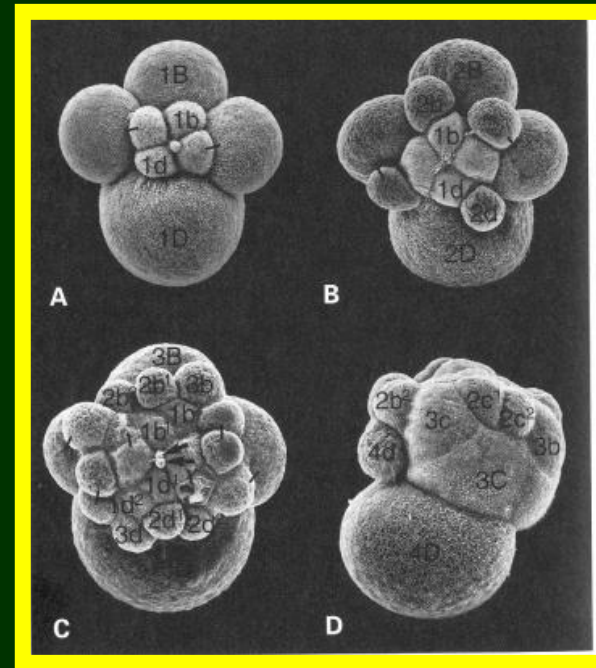
Protostomia

- blastopór se mění v ústní i řitní otvor
- břišní nervová soustava



Protostomia Spiralia

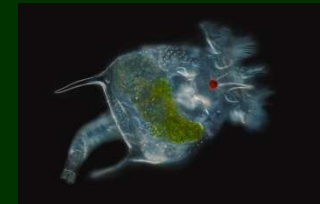
- mnohobičkaté buňky
- trochoforové larvy
- spirální rýhování
- céloom často redukovaný, střevo někdy druhotně vakovité (ploštěnci)



Protostomia

Spiralia

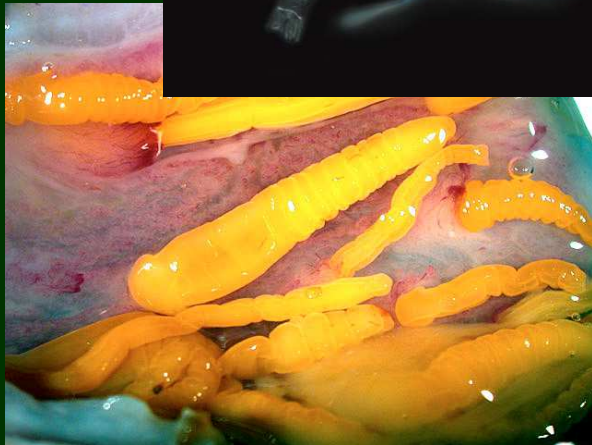
- 1. Gnathifera (= Gnathostomulida + Micrognathozoa + Rotifera)
- 2. Rousphozoa
 - Platyhelminthes
 - Gastrotricha
- 3. Lophotrochozoa
 - Trochozoa (?)
 - Mollusca
 - Annelida (vč. Echiurida, Sipunculida, Pogonophora, Myzostomida)
 - Nemertea
 - Lophophorata (?)
 - Entoprocta
 - Cycliophora (???)
 - Bryozoa (= Ectoprocta)
 - Brachiozoa (Brachiopoda + Phoronida)



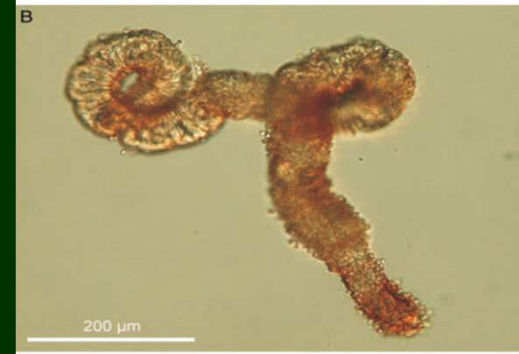
Spiralia

Gnathifera

Rotifera



Micrognathozoa



Gnathostomulida

Spiralia

Rouphozoa



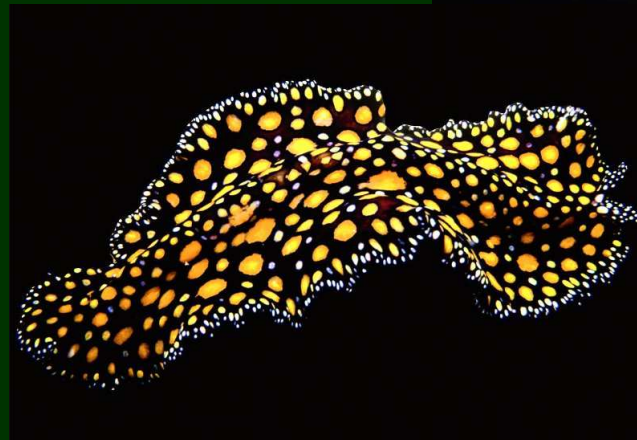
Gastrotricha



© Science Picture Co.



Platyhelminthes



Spiralia „Trochozoa“



Nemertea



Mollusca

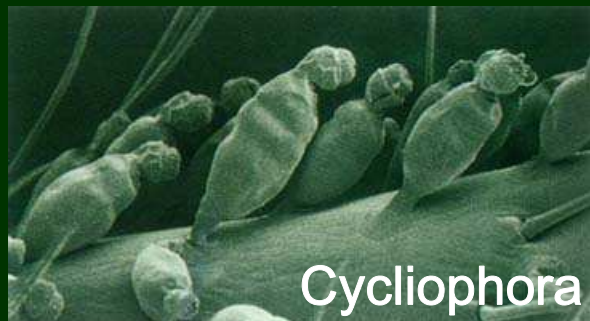


Annelida



Spiralia „Lophophorata“

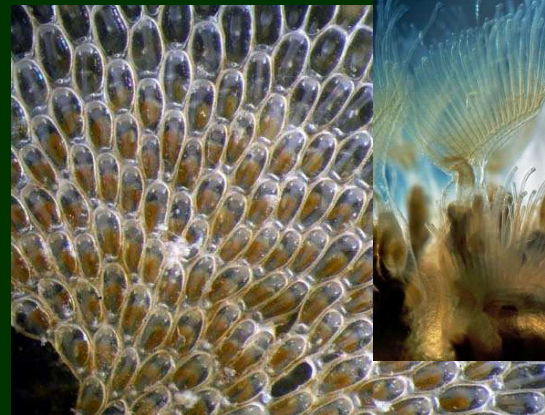
Entoprocta



Cyclophora



Phoronida



Bryozoa

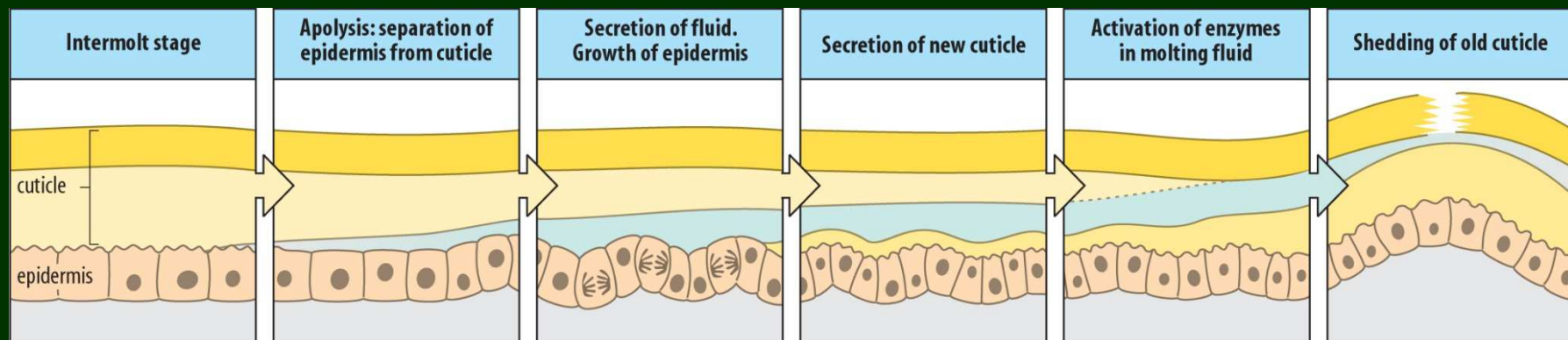


Brachiopoda

Protostomia

Ecdysozoa

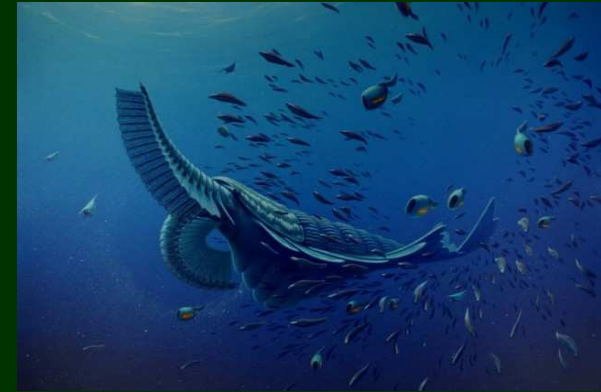
- epitely bez bičků
- mnohvrstevná kutikula
- svlékací cyklus řízený ekdysteroidy
- přímý vývoj (bez jednoduchých planktonních larev trochoforového typu)



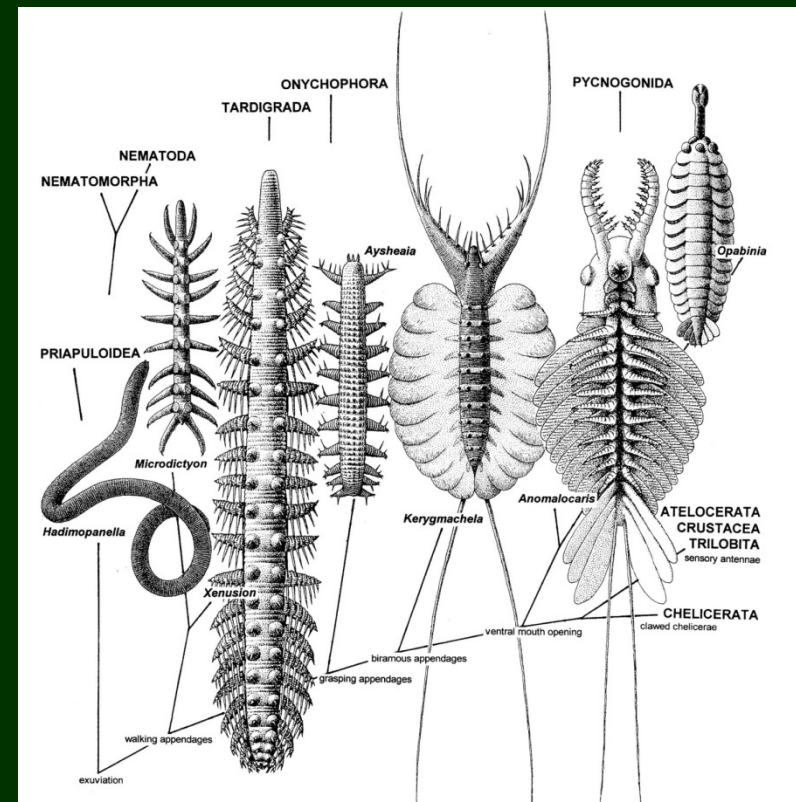
Protostomia

Ecdysozoa

Fylogeneze a systematika



- 1. Cycloneuralia (?)
 - 1.1. Scalidophora (= Priapula + Kinorhyncha + Loricifera)
 - 1.2. Nematomorpha
 - 1.3. Nematoda
- 2. Panarthropoda
 - 2.1. Tardigrada
 - 2.2. Onychophora
 - 2.3. Arthropoda



Ecdysozoa
Cycloneuralia



Nematoda



Scalidophora



Nematomorpha

Ecdysozoa
Panarthropoda



Tardigrada



Onychophora



Arthropoda

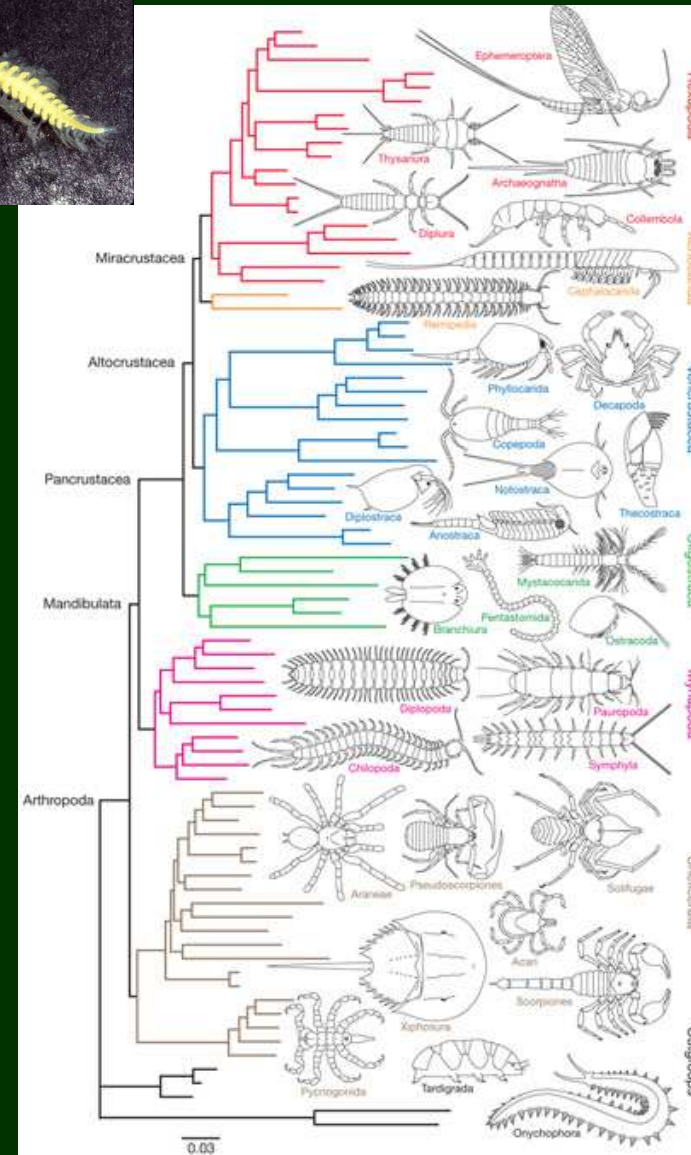


Panarthropoda

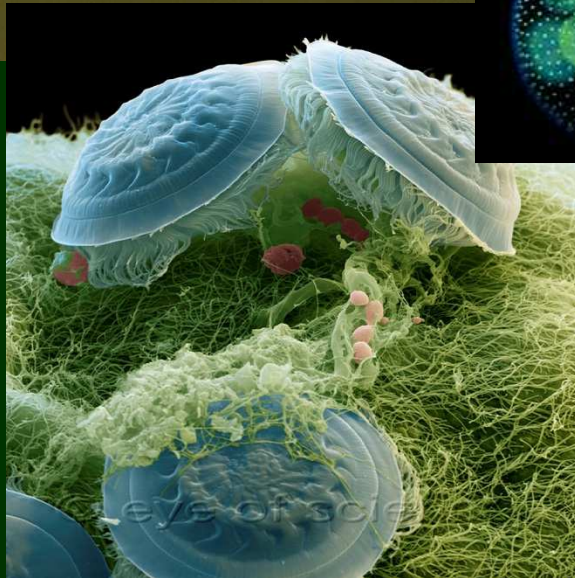
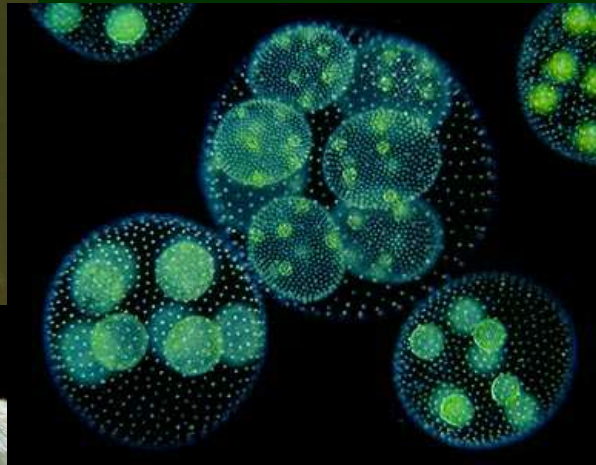
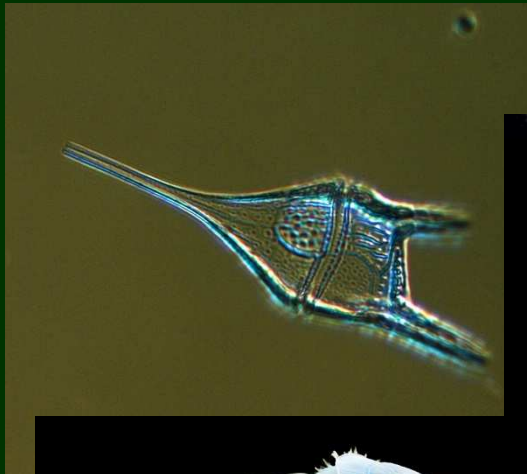
Arthropoda



Remipedia



Corticata (= „Photokaryota“ = „Diaphoretickes“)



Corticata

- **Archaeplastida** (PSymb) + „**Chromista**“ s.lat. (SSymb)
- monofylie obou skupin nejistá, zvláště Chromista
- x všechno dohromady asi patří k sobě („**Corticata**“ = „**Diaphoretickes**“)
- x problém s HGT přes sekundární symbiózu!

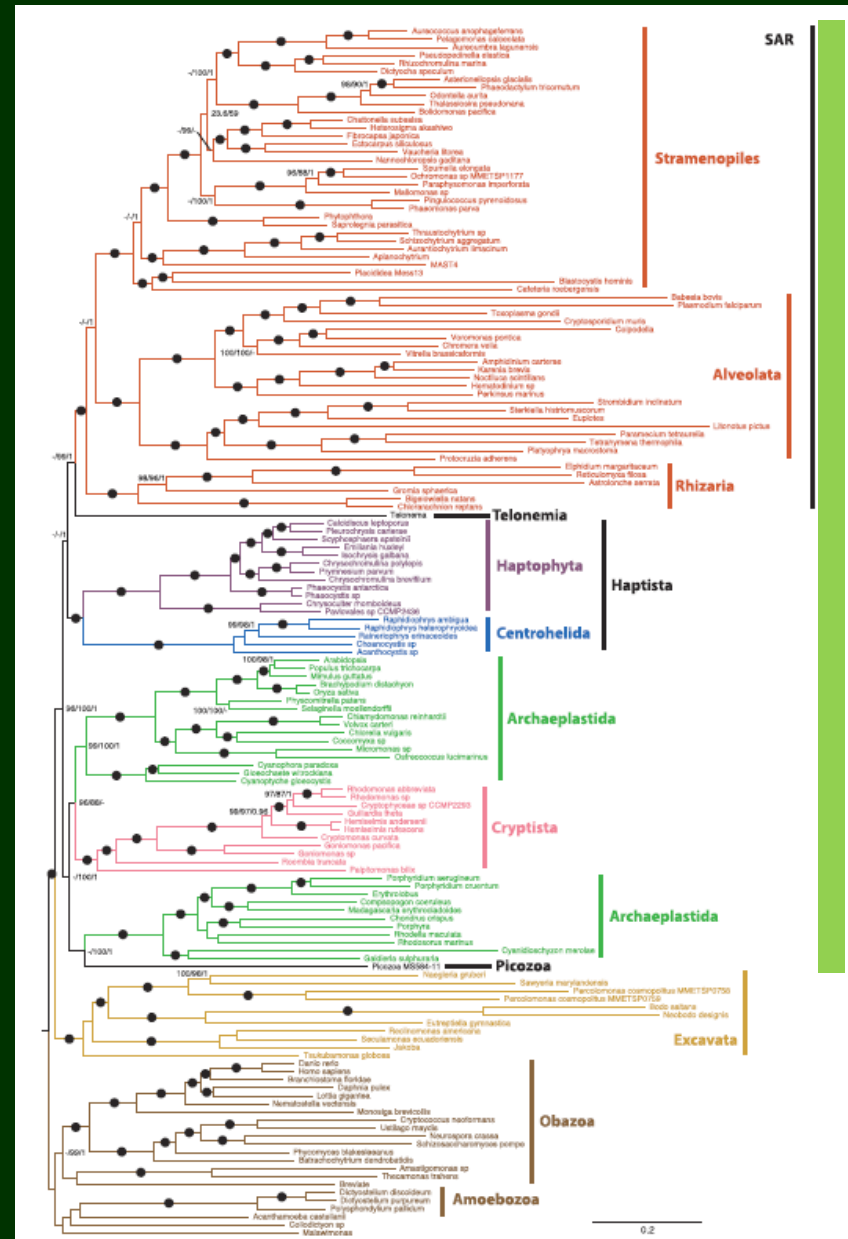
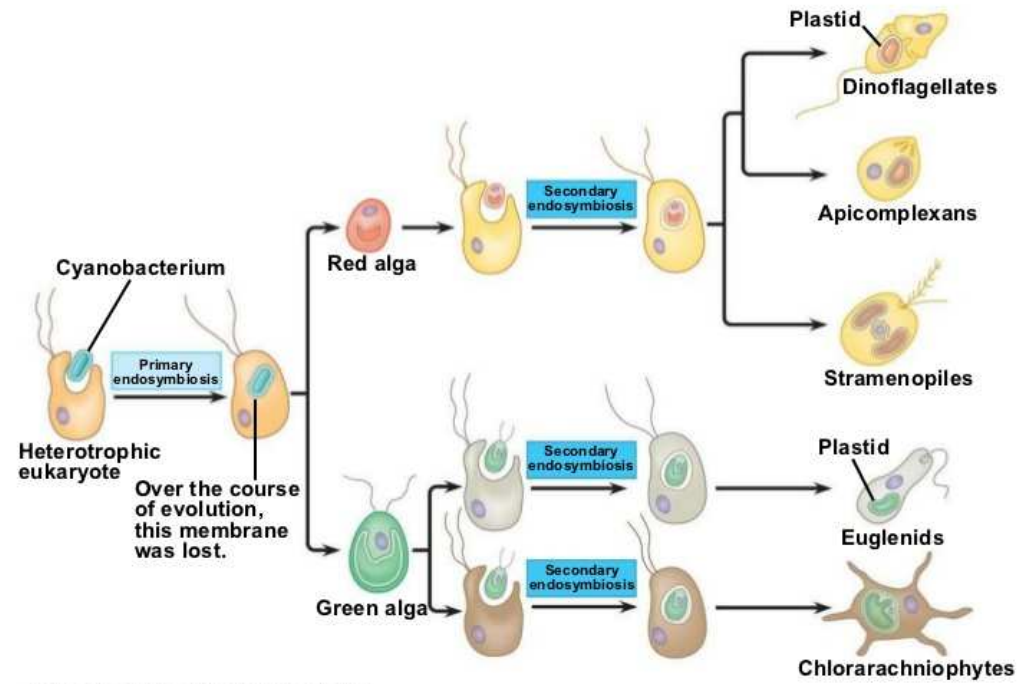


Fig. 28-02-2

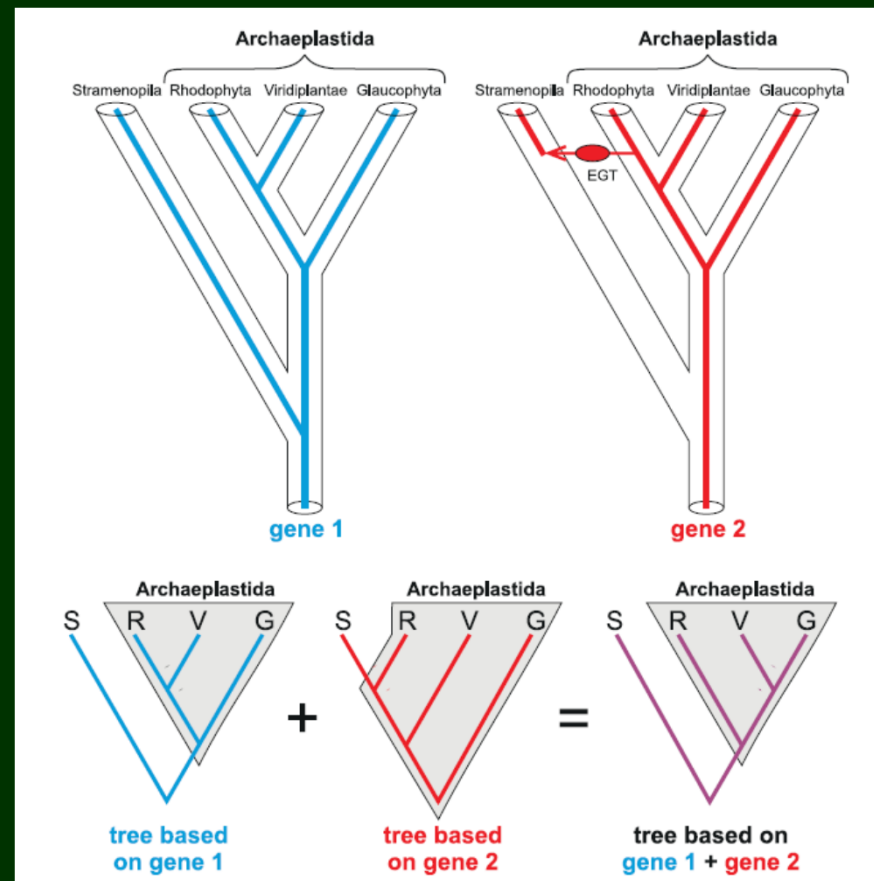


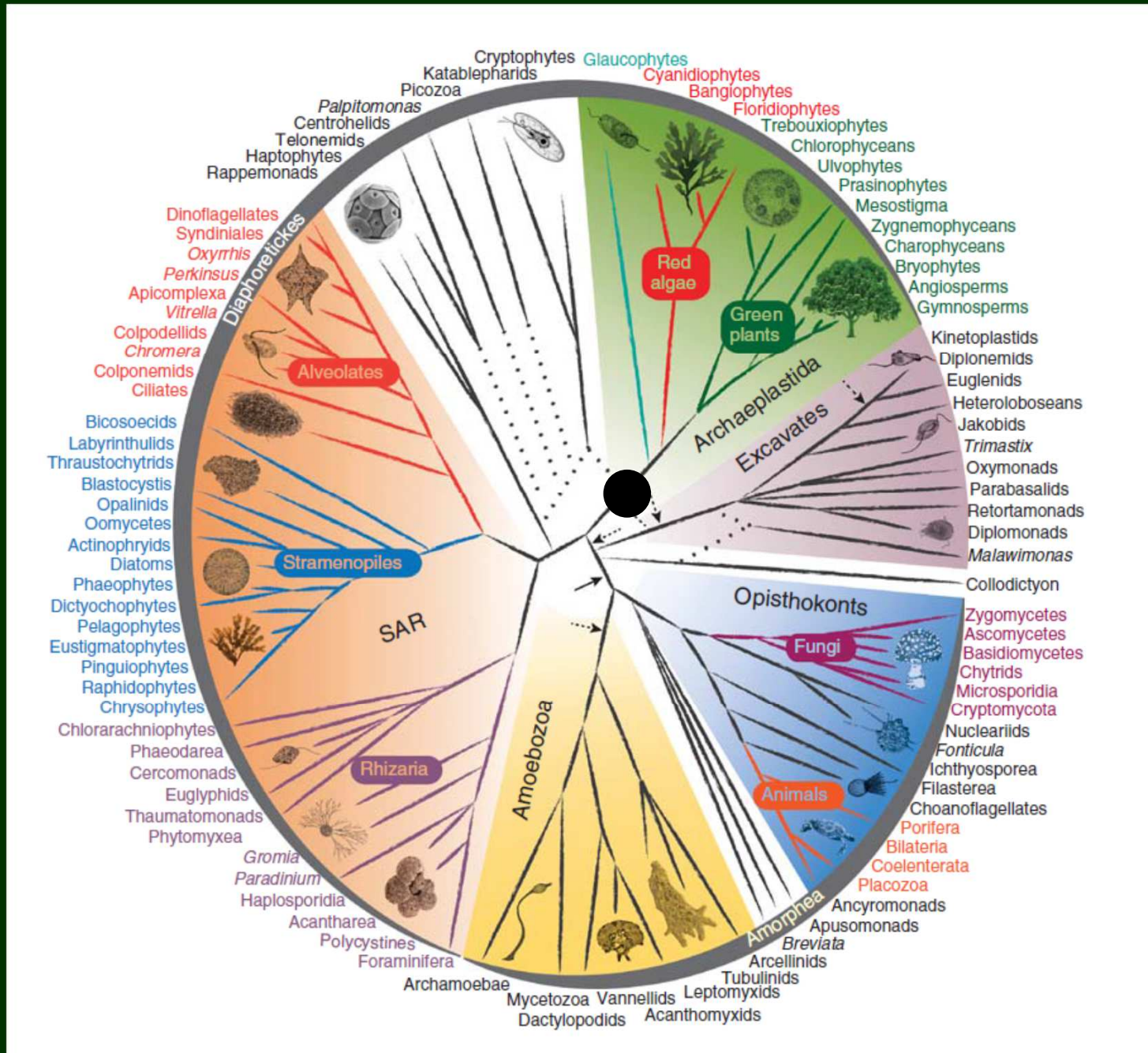
Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.

Taxon	Conserved, diagnostic plastid features ^a	Presumed plastid ancestor	Approximate time of vertical descent ^b
Glaucophyta	Two-membrane envelope, peptidoglycan wall, phycobilisomes	Cyanobacteria	1500 MY
Rhodophyta	Two-membrane envelope, phycobilisomes	Cyanobacteria or serial endosymbiosis	1400 MY
Viridiplantae	Two-membrane envelope, Chl <i>a</i> and <i>b</i>	Cyanobacteria or serial endosymbiosis	1400 MY
<i>Paulinella chromatophora</i>	Two-membrane envelope, peptidoglycan wall, phycobilisomes	<i>Synechococcus</i> -like cyanobacterium	60 MY ^c
Euglenophyta	Three-membrane envelope, Chl <i>a</i> and <i>b</i>	Green alga	100 MY
Chlorarachniophyta	Four-membrane envelope with nucleomorph, Chl <i>a</i> and <i>b</i>	Green alga	(no clear estimate found)
Cryptophyta	Four-membrane envelope with nucleomorph, Chl <i>a</i> and <i>c</i> and phycobilins	Red alga	800 MY
Haptophyta	Four-membrane envelope, Chl <i>a</i> and <i>c</i>	Red alga, or by serial endosymbiosis	700 MY
Ochrophyta	Four-membrane envelope, Chl <i>a</i> and <i>c</i>	Red alga, or by serial endosymbiosis	750 MY
Dinophyta	Three-membrane envelope and pigment peridinin in ancestral plastid. Various pigments and structures in tertiary replacements	Red alga, or by serial endosymbiosis	700 MY

Sekundární symbióza a fylogeneze

- když najdeme v genomu rozsivky gen z ruduchy...
- ... příbuznost?
- ... HGT?
- a jak to poznáme, když obojí jsou eukaryota?





Archaeplastida (= Plantae s.str.)



Archaeplastida

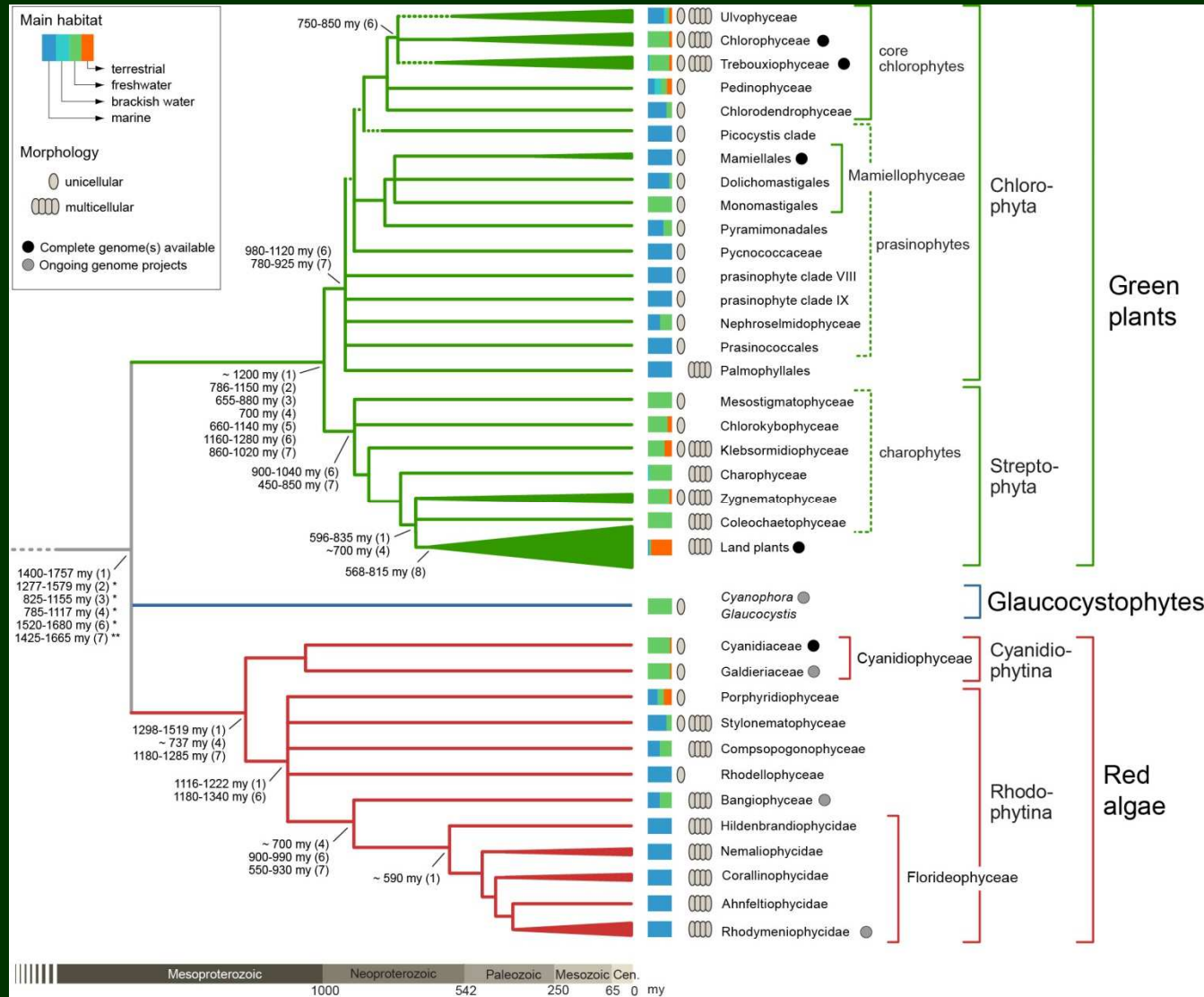
- chloroplasty (**primární endosymbióza**), původně se zachovanou peptidoglykanovou buněčnou stěnou (= „cyanely“)
- chlorofyl *a* nebo *a + b*, škrob mimo chloroplasty
- izokontní buňky (oba bičíky stejné, bez mastogoném)

Archaeplastida

Fylogeneze a systematika

- 1. **Glaucophyta** (= Glaucocystophyta: sladkovodní jednobuněčné řasy s cyanelami)
- 2. **Rhodophyta** (ruduchy)
- 3. **Chloroplastida** (= Viridaeplantae)
 - 3.1. **Chlorophyta** (většina zelených řas, obvykle mořské)
 - 3.2. **Streptophyta** (část zelených řas a vyšší rostliny, obvykle sladkovodní/terestrické)

Archaeplastida



Archaeplastida
Glaucophyta



Glaucocystis



Cyanophora

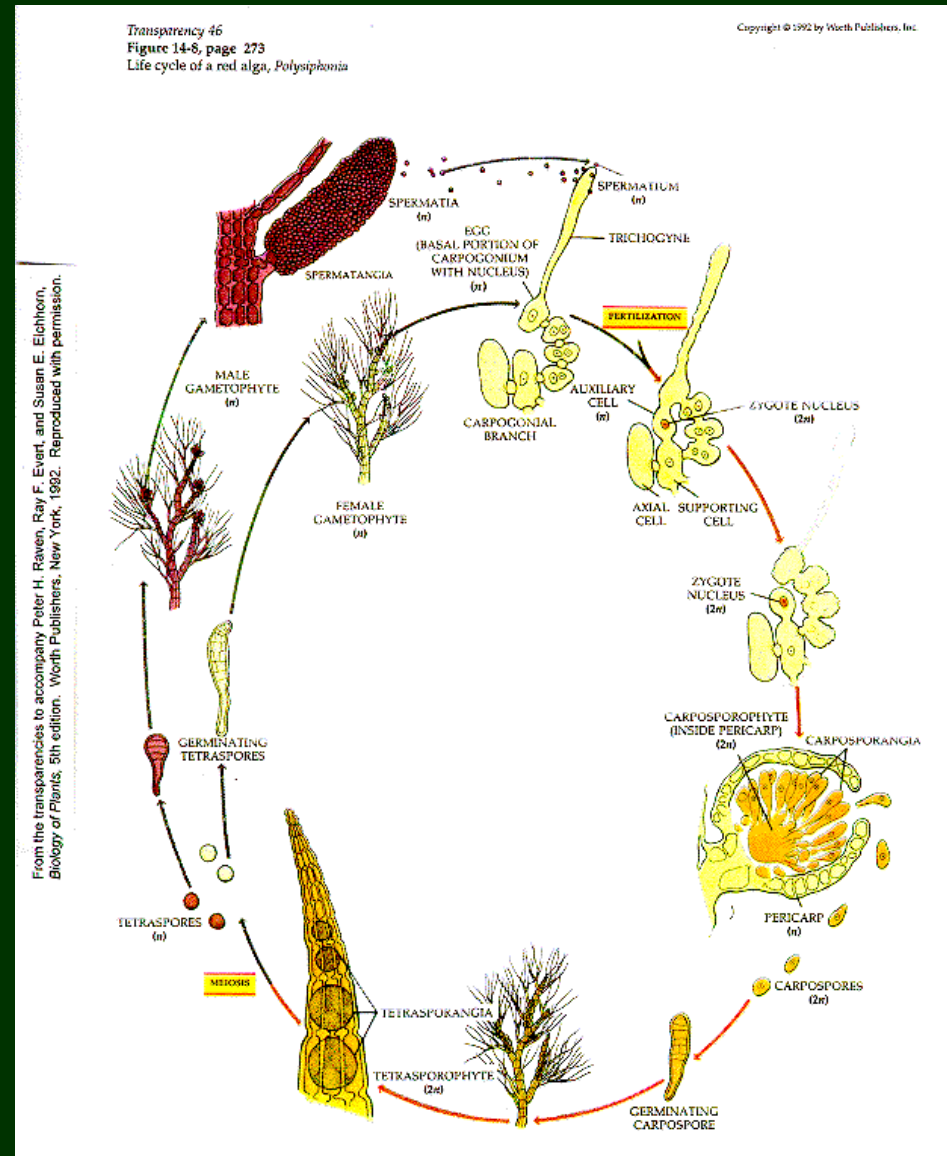


Gleochaete

Jason Oyadomari

Archaeplastida Rhodophyta

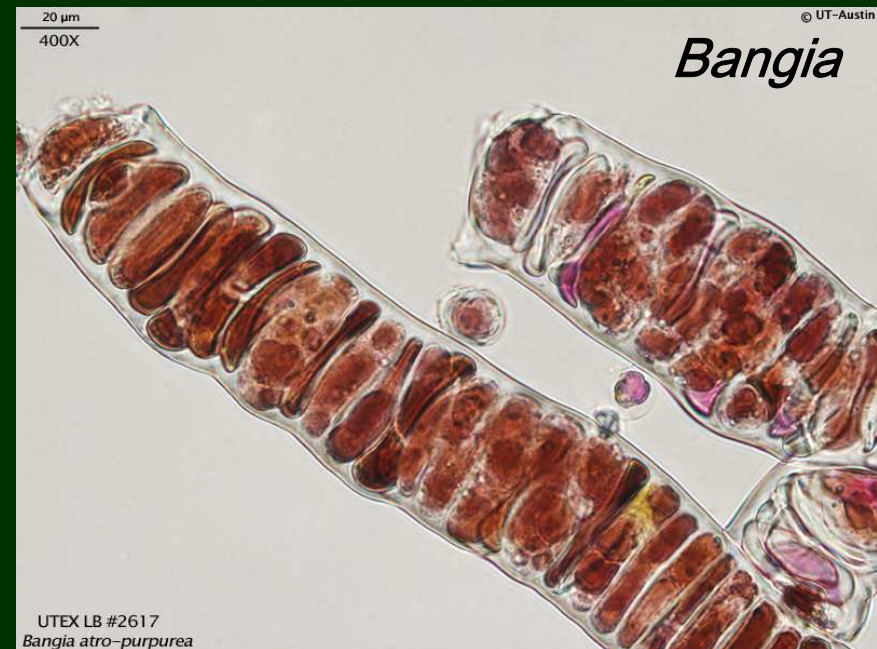
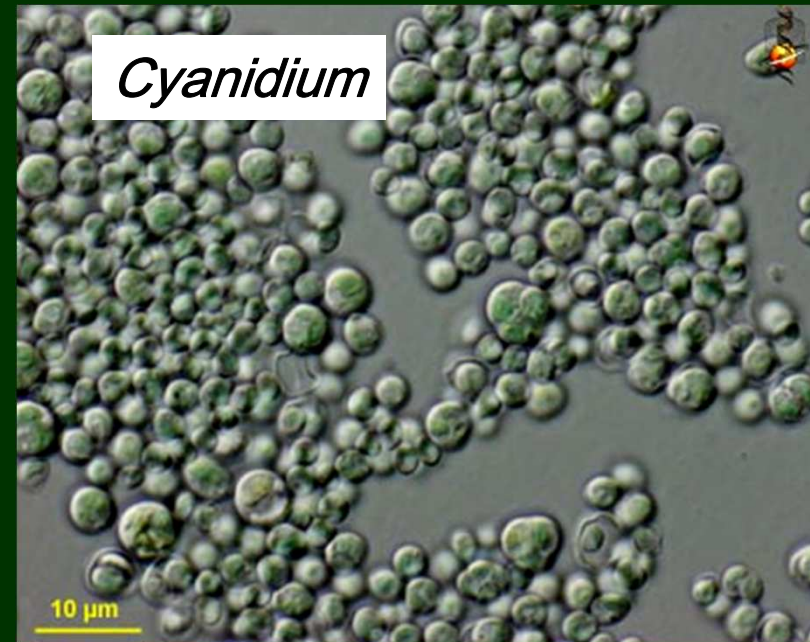
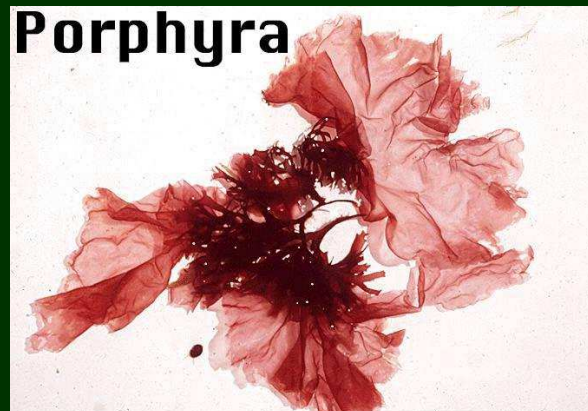
- redukce bičků a centriol + unikátní typ mitózy
- v chloroplastech chlorofyl *a*, fykoerythrin a fykocyanin
- obvykle mořské, často mnohobuněčné



Archaeplastida
Rhodophyta



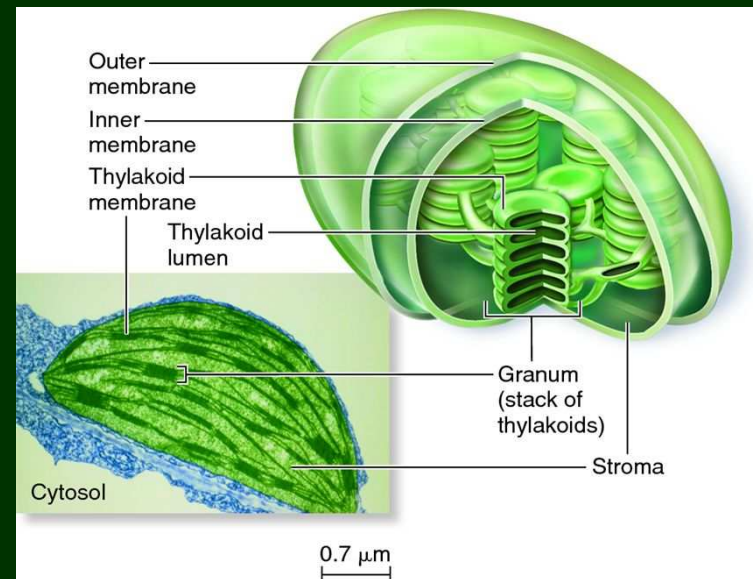
Callophyllis



Archaeplastida

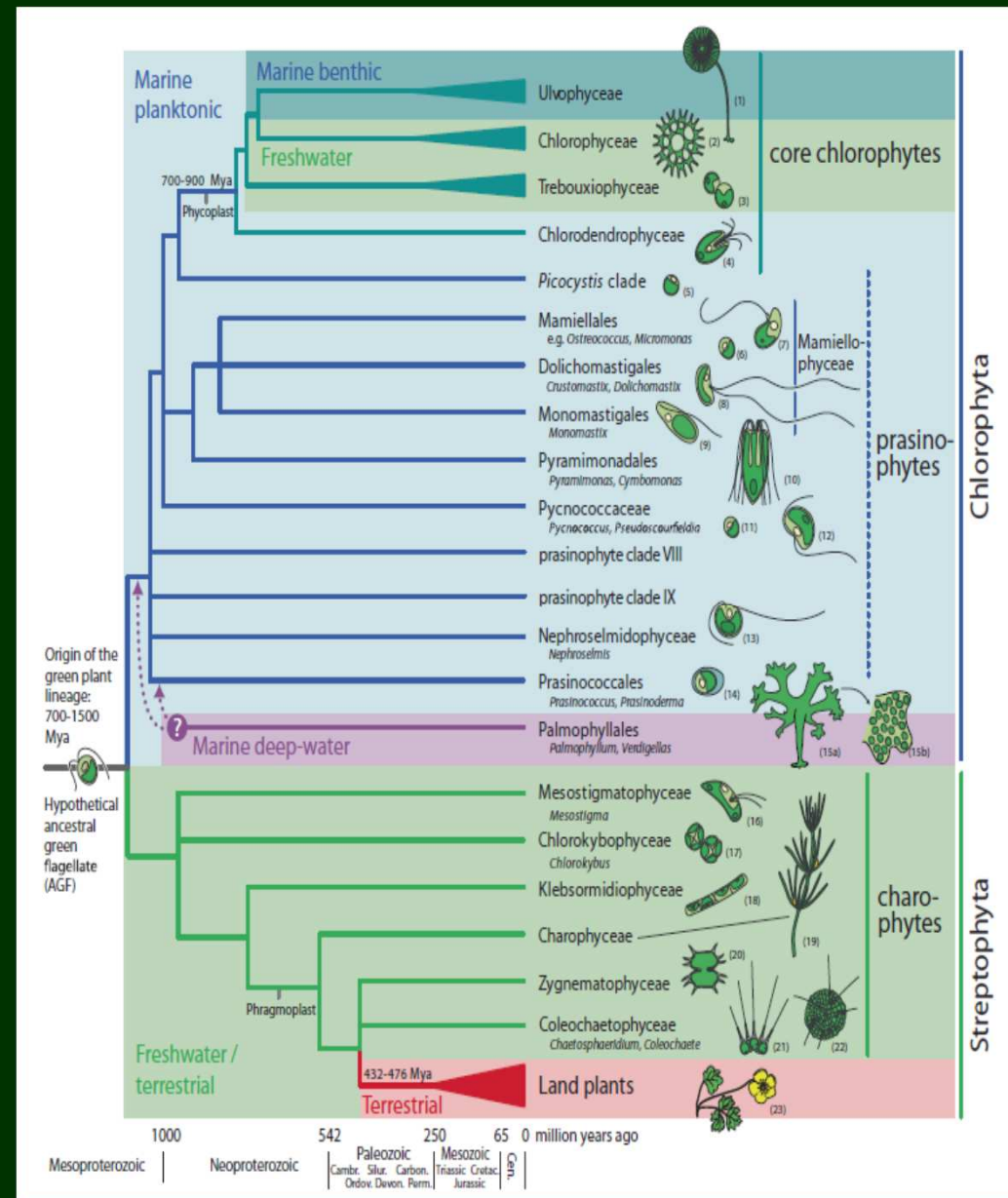
Chloroplastida

- chloroplasty s chlorofyly $a + b$, ztráta fykobilinů
- chloroplasty s lamelátními thylakoidy a s pyrenoidem
- gen pro *RuBisCO* přesunut z chloroplastů do jádra



Archaeplastida Chloroplastida

- základní diverzifikace ekologická: moře (Chlorophyta) x sladké vody a vlhké půdy (Streptophyta)



Chloroplastida

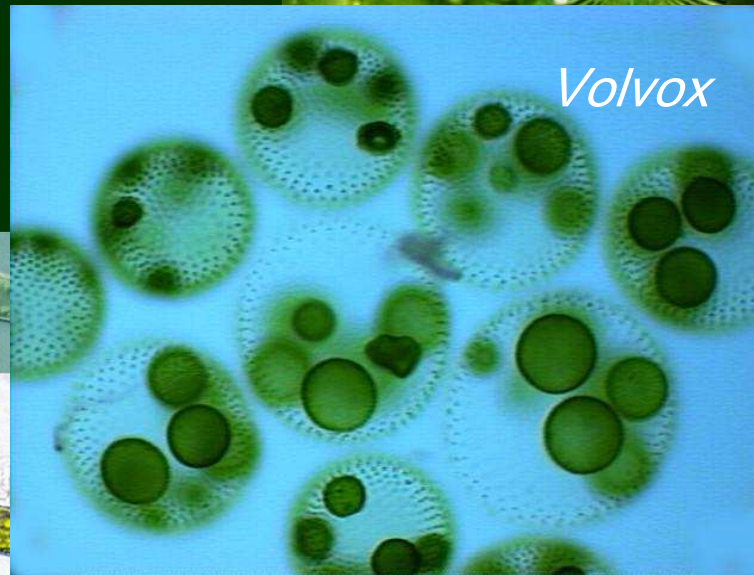
Chlorophyta



Acetabularia



Chlorella



Volvox



Oedogonium

All after Entwisle et al. (1997)



Ulva

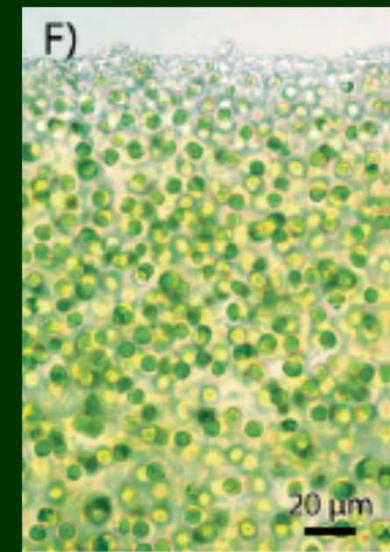
Chloroplastida

Palmophyllophyceae

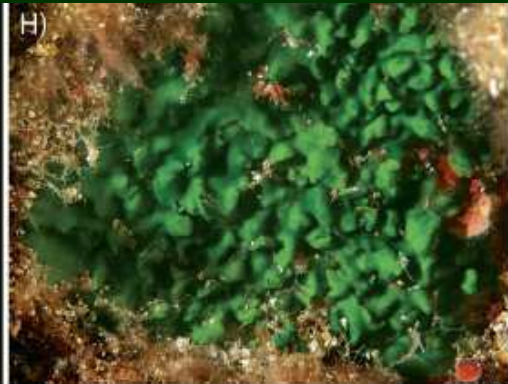
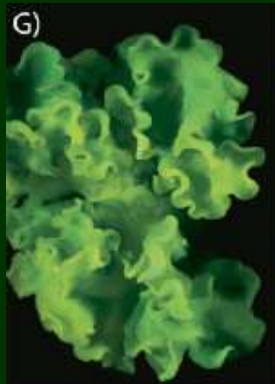
- bazální Chlorophyta (ctDNA) nebo bazální Chloroplastida??? (rDNA)
- jednobuněčné nebo unikátní typ mnohobuněčnosti (buňky v želatinózní matrix) v mořských hlubinách (až do 200 m: ~0.05 % záření)



Prasinococcus



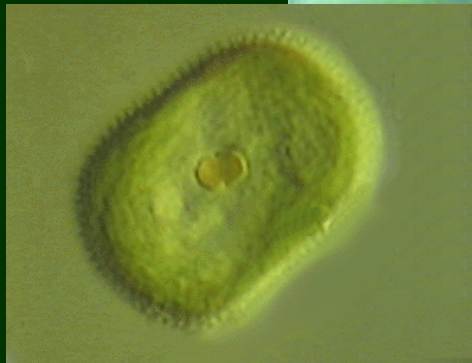
Palmophyllum



Chloroplastida

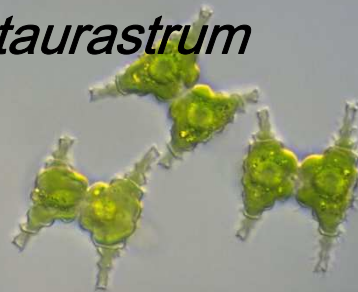
Streptophyta

Chlorokybus

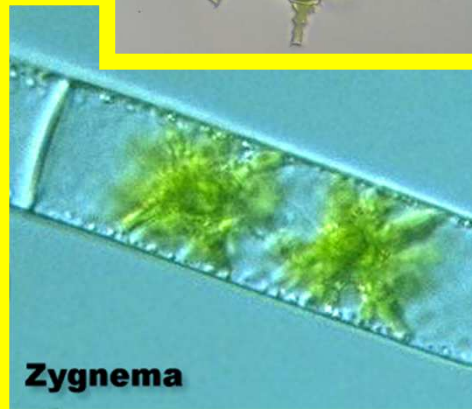


Mesostigma:
jediný zástupce
s pohyblivým
vegetativním
stadiem

Staurastrum

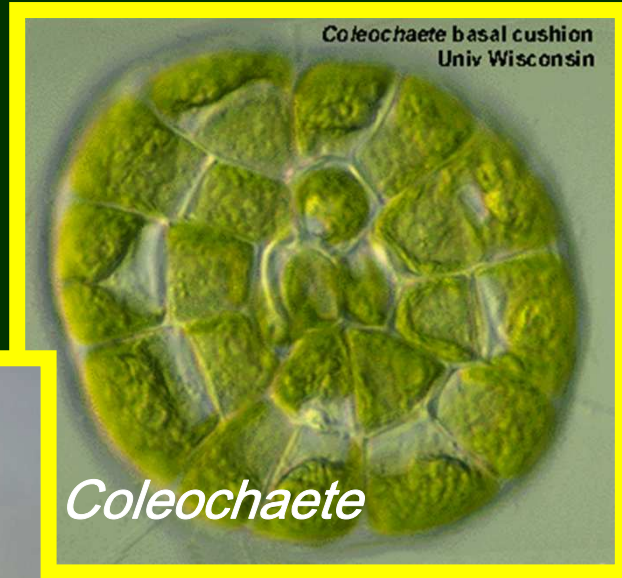


Zygnema



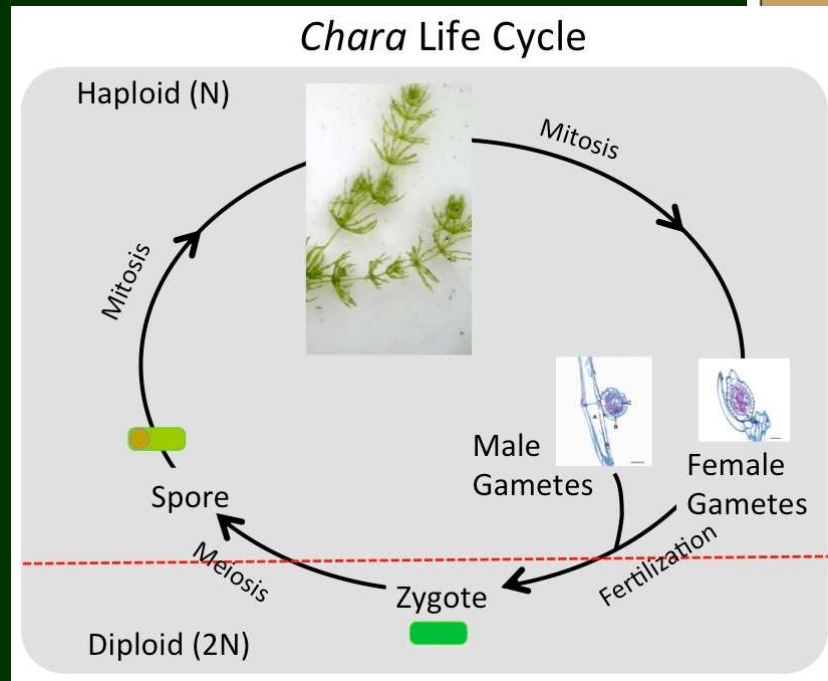
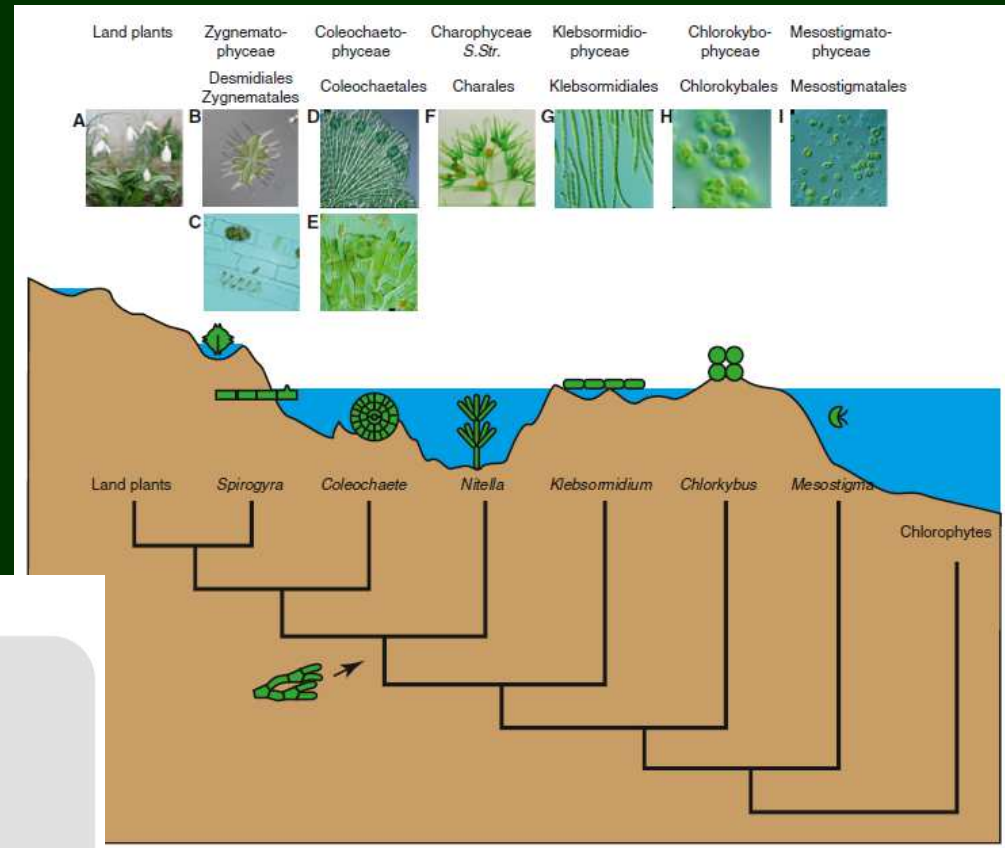
Coleochaete basal cushion
Univ Wisconsin

Coleochaete

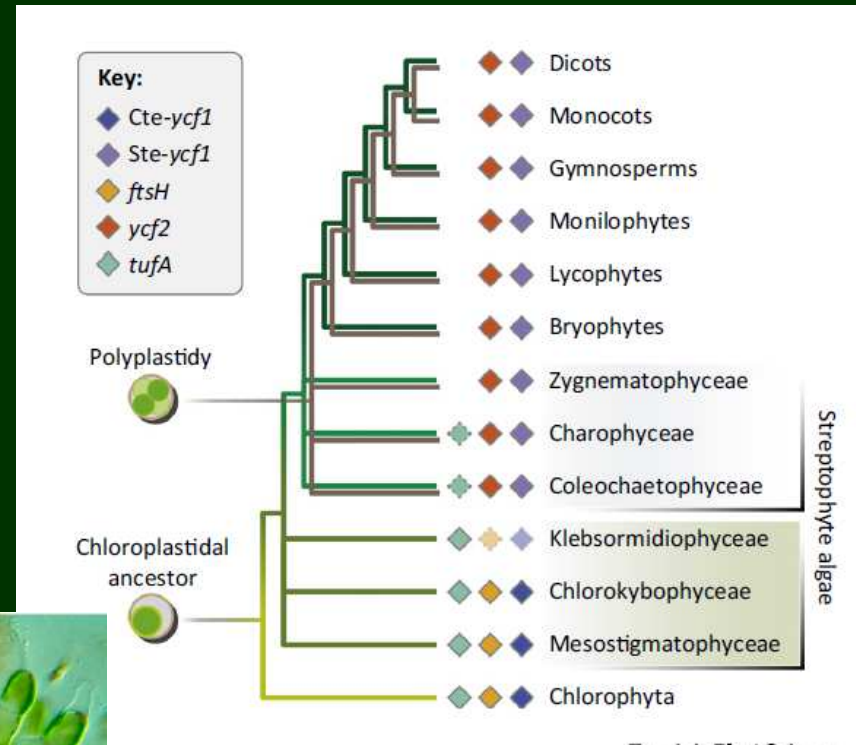


Chara

Chloroplastida Streptophyta



Vznik vyšších rostlin

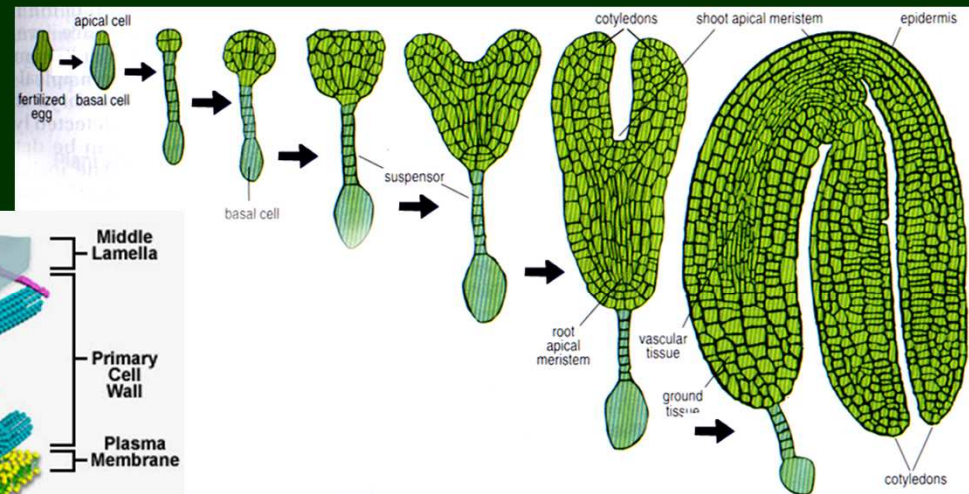
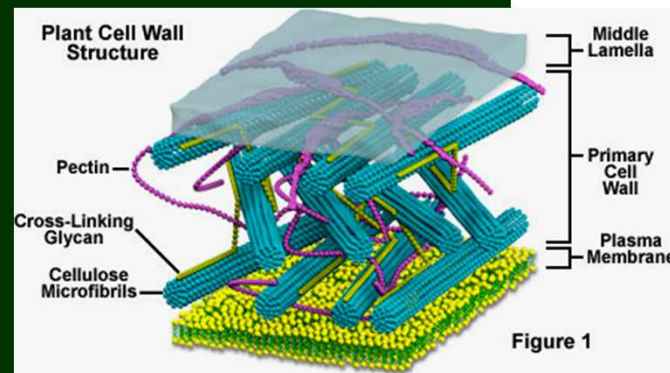


- „skupina ZCC“: polyplastidie
- Z + Embryophyta: přesun některých plastidových genů do jádra

Streptophyta

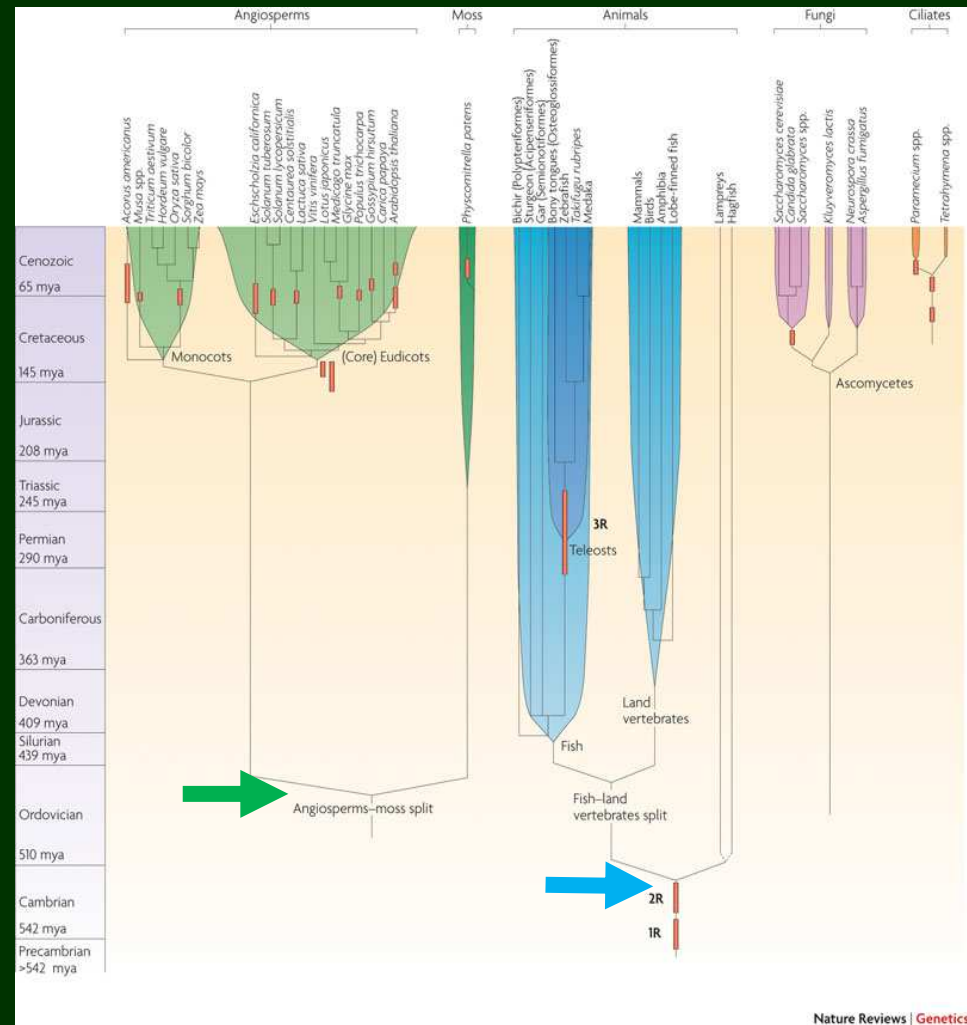
Embryophyta

- mnohobuněčnost (buněčné stěny → ontogeneze založená pouze na diferenciálním růstu a množení buněk)
- malá skupina (300 tis. druhů), ale obrovský ekologický význam → architektura ekosystému



Streptophyta Embryophyta

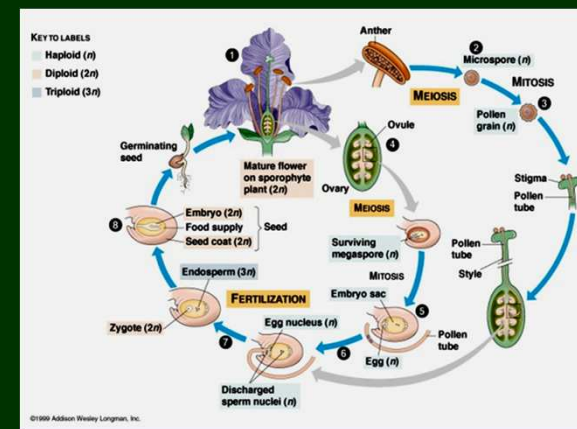
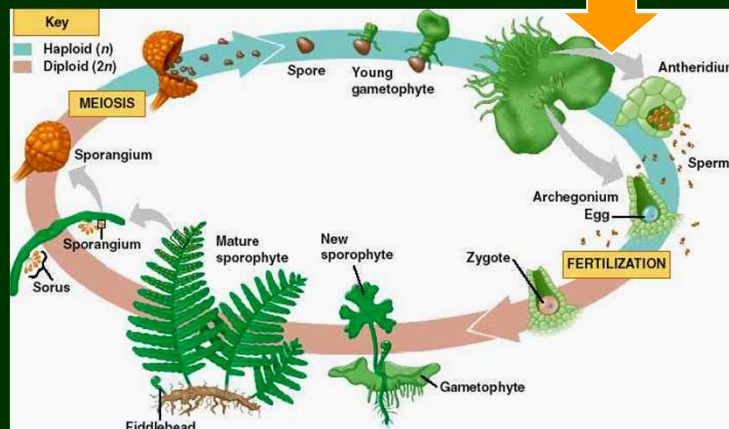
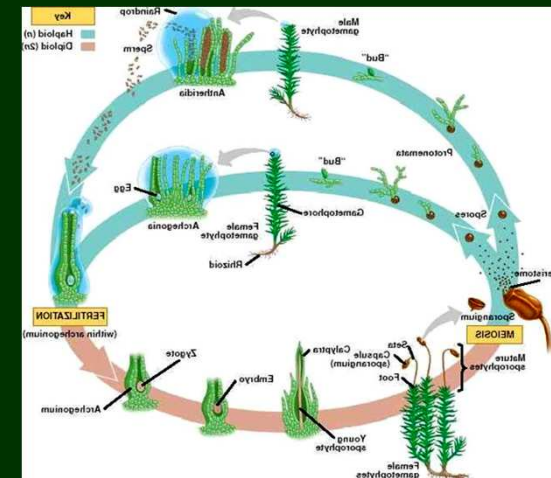
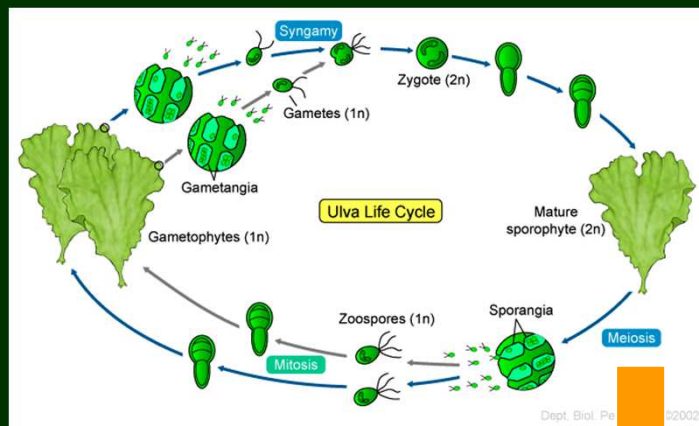
- pozor: rostliny jsou podstatně mladší než živočichové!
- oddělení semenných rostlin od mechů je mladší než základní rozdělení *obratlovců*

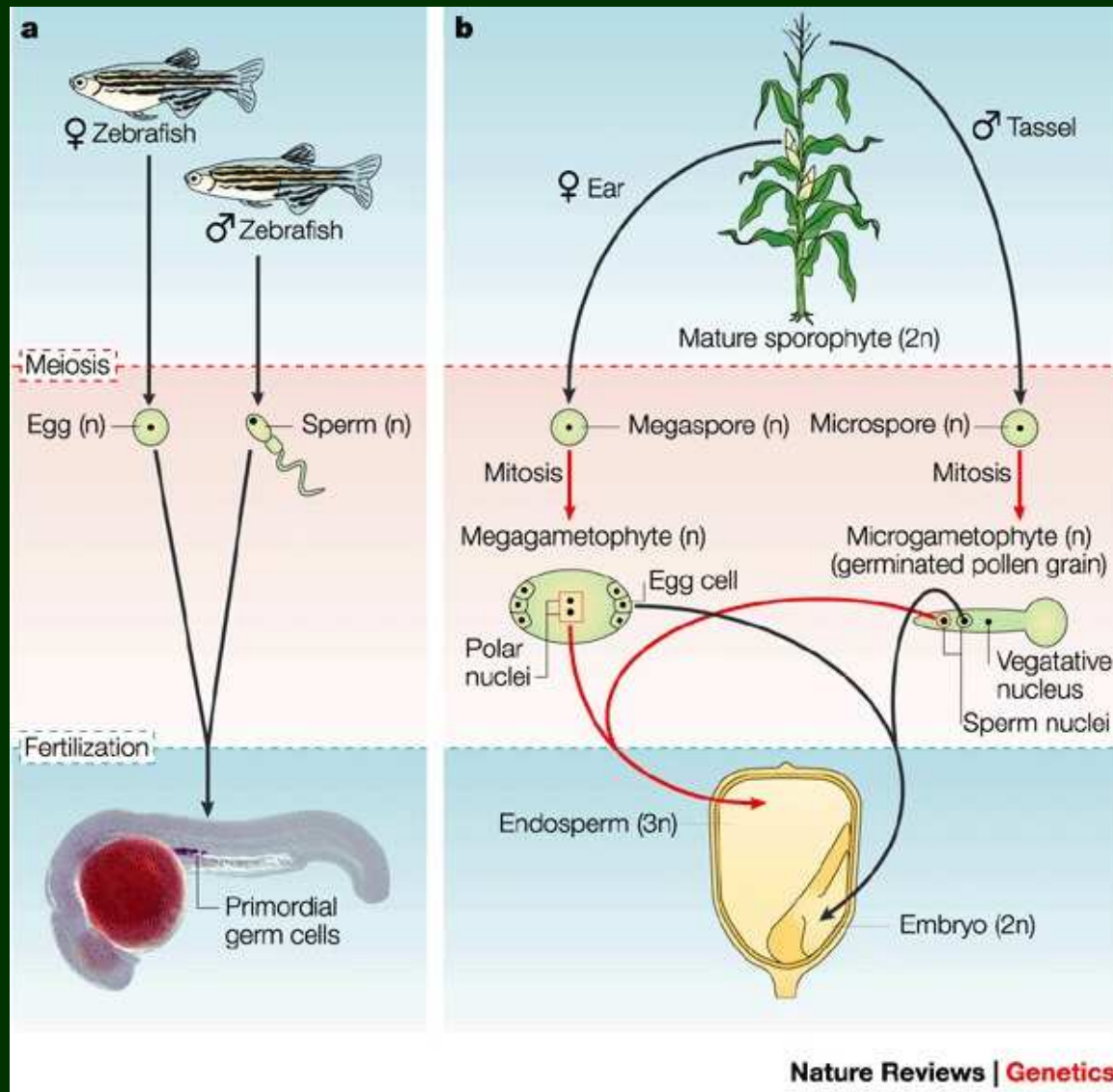


Streptophyta

Embryophyta

- změny vývojových cyklů (střídání gametofytní a sporofytní generace, postupná redukce jedné z nich)





Streptophyta Embryophyta

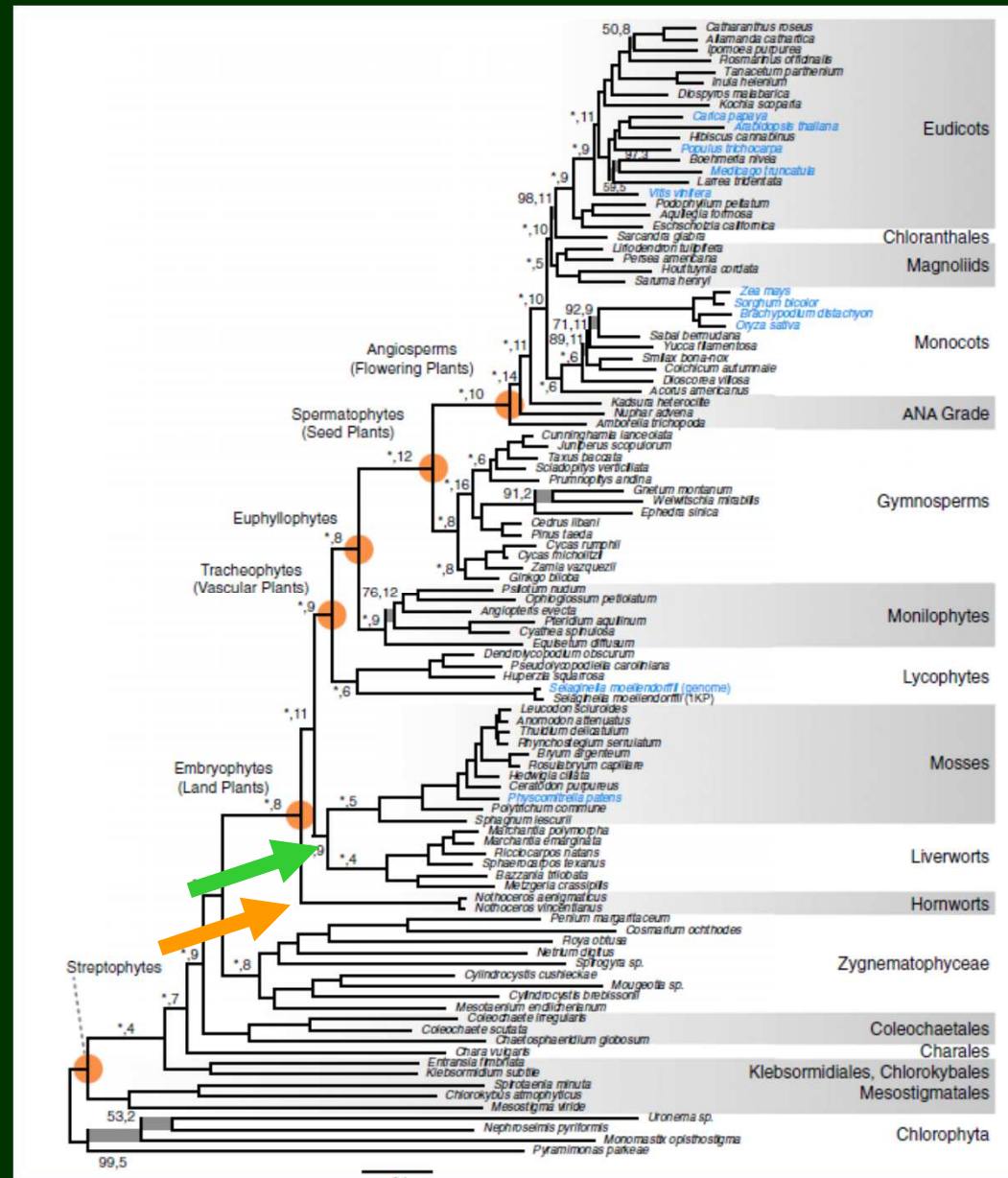
- 1. **Bryophyta** (parafyl. nebo monofyl.?)
- 2. **Tracheophyta**
- 2.1. Lycophyta
- 2.2. Monilophyta
- 2.3. Spermatophyta



Streptophyta

Embryophyta

- fylotranskriptomika (852 jaderných genů):
- mechy + játrovky
- bazální hlevíky (pyrenoidy v chloroplastech /metabolismus C/, stavba spermií)
- konvergentní vznik mnohobuněčného sporofytu? (interkalární x apikální růst)



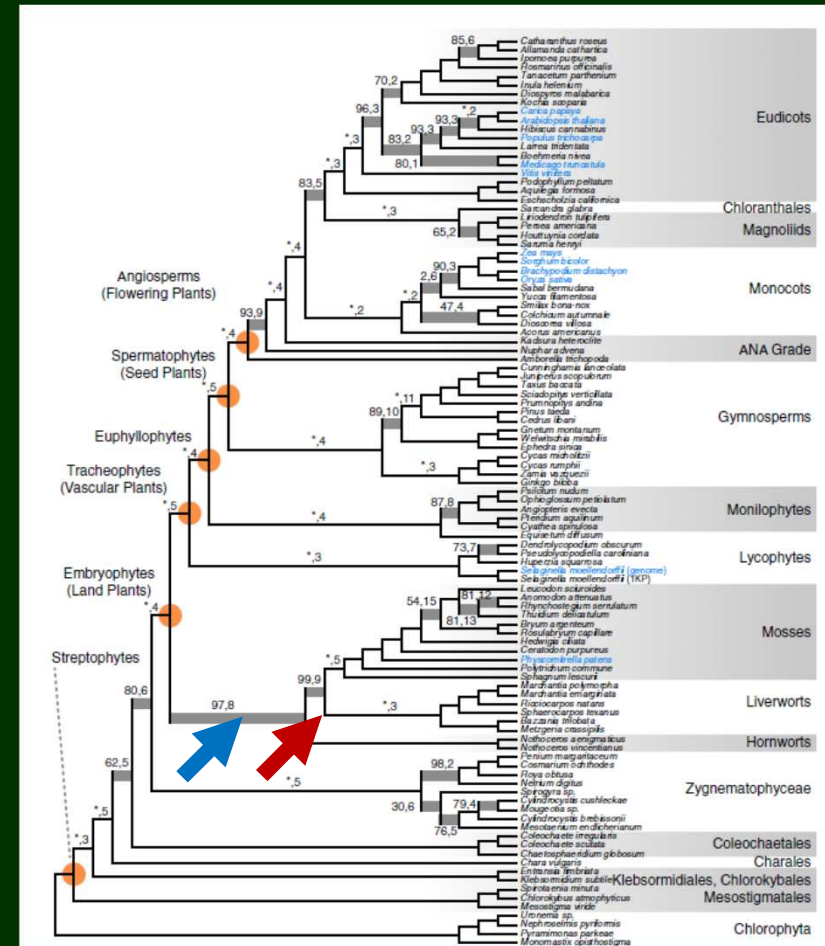
Streptophyta

Embryophyta

- totéž, ale po pročištění matice → monofyletické mechorosty???

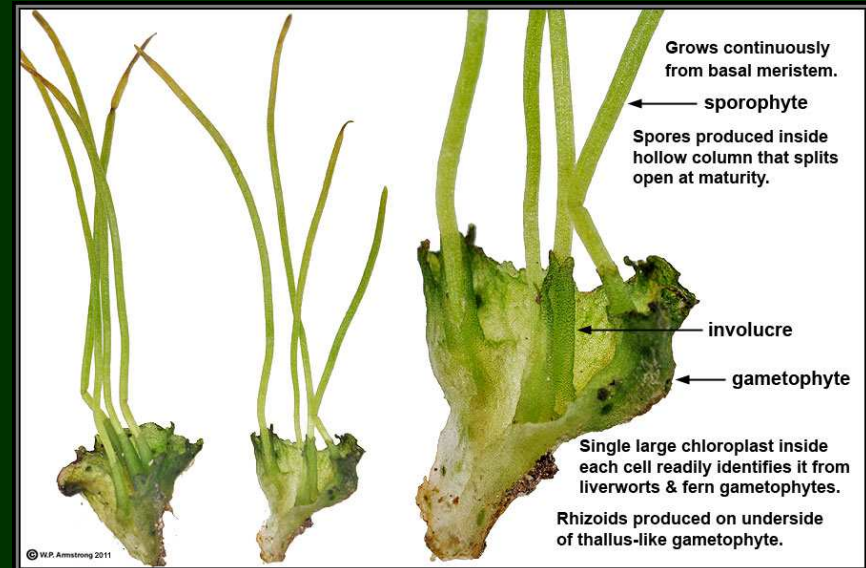
Matrix type	Supermatrix				ASTRAL			
	AA	DNA to AA	DNA	AA	DNA to AA	DNA	DNA	
	NA	1 and 2	all	NA	1 and 2	all	NA	
Codon positions								
Sister to land plants								
Zygnematophyceae-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Charales-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Coleochaetales-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Bryophytes								
Mosses + liverworts	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Bryophytes monophyletic	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Hornworts-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Liverworts-basal	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Hornworts-basal	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Gymnosperms								
Gnetales	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Conifers monophyletic	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Gnetales-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Angiosperms								
Eudicots + magnoliids	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Eudicots + mag/Chlor	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Magnoliids + Chloranthales	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Mag + Chlor, monocots	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Monocots + eudicots	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
ANA-grade angiosperms								
Amborella + Niphar	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	
Amborella-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	

■ Strong Support
 ■ Weak Support
 ■ Compatible (Weak Rejection)
 ■ Strong Rejection

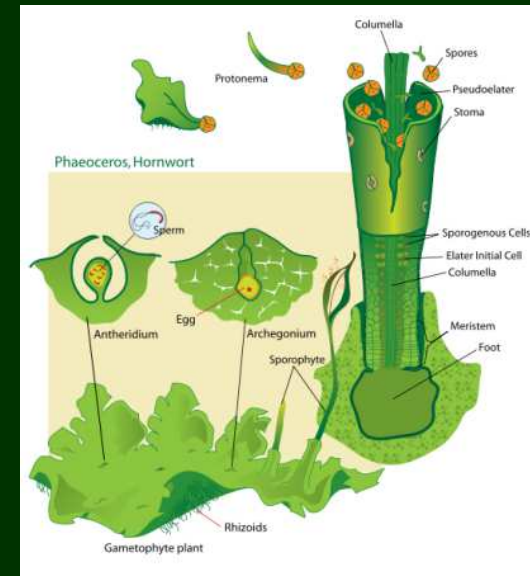


Embryophyta

Anthocerotophyta

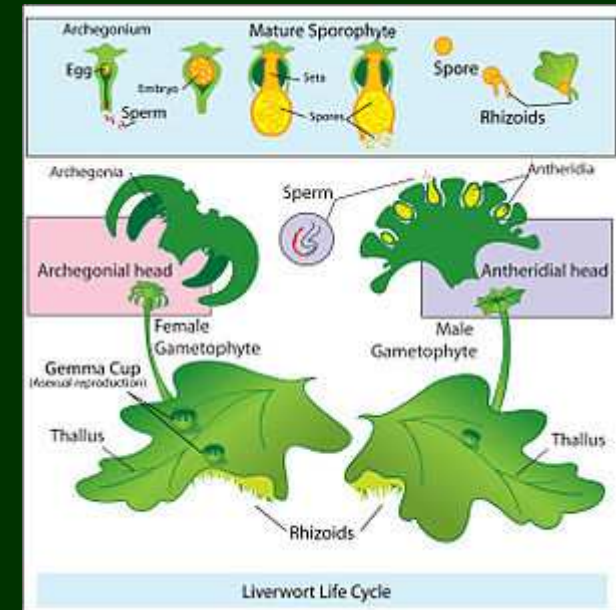


Anthoceros



Embryophyta

Marchantiophyta



Plagiochila



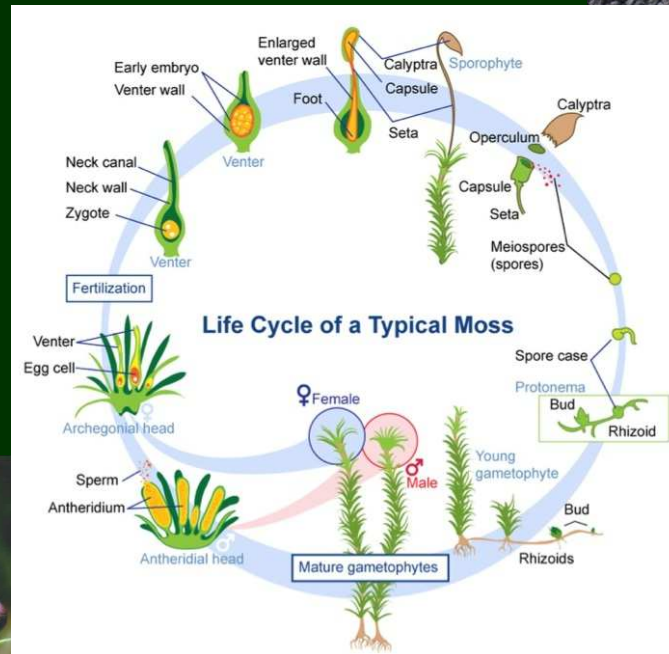
Marchantia



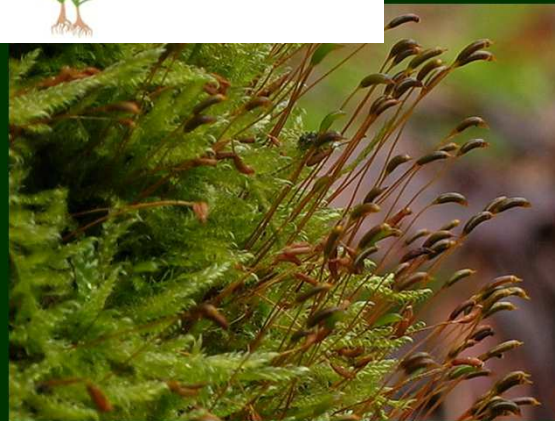
Conocephalum

Embryophyta

Bryophyta



Sphagnum



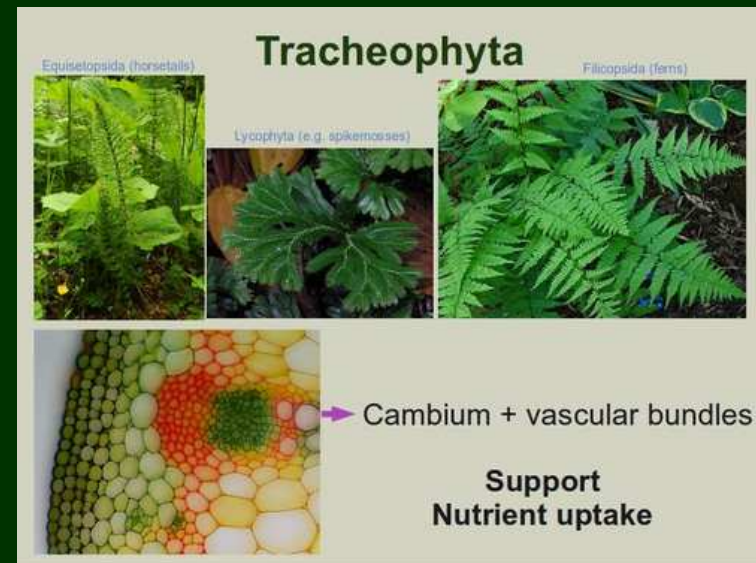
Hypnum



Andraea

Embryophyta
Tracheophyta
Fylogeneze a systém

- 1. **Lycophyta** (= Lycopodiophyta)
- 2. **Euphyllophyta**
 - 2.1. **Monilophyta**
 - 2.2. **Spermatophyta**
 - 2.2.1. Acrogymnospermae
 - 2.2.2. Angiospermae



Tracheophyta

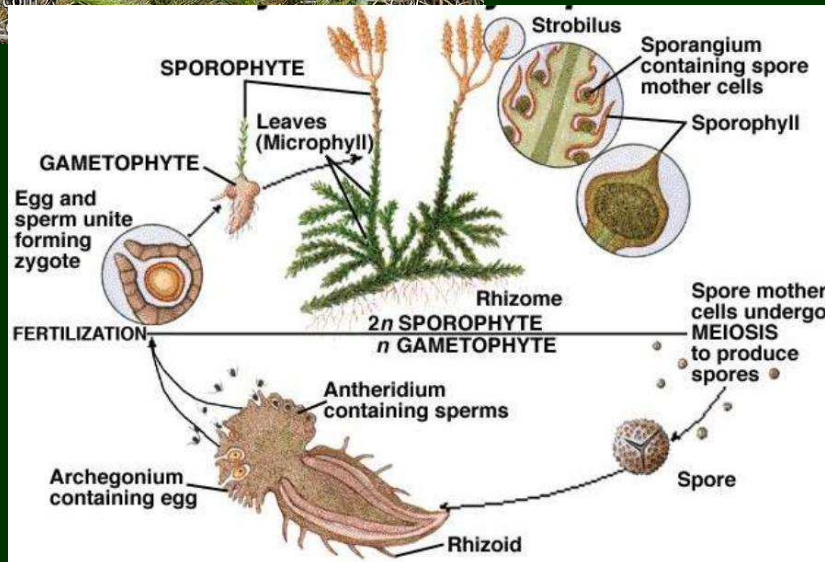
Lycophyta



Lycopodium



Isoetes



Selaginella

Embryophyta

Monilophyta



Psilotum



Botrychium



Azolla



Cyathea



Polypodium

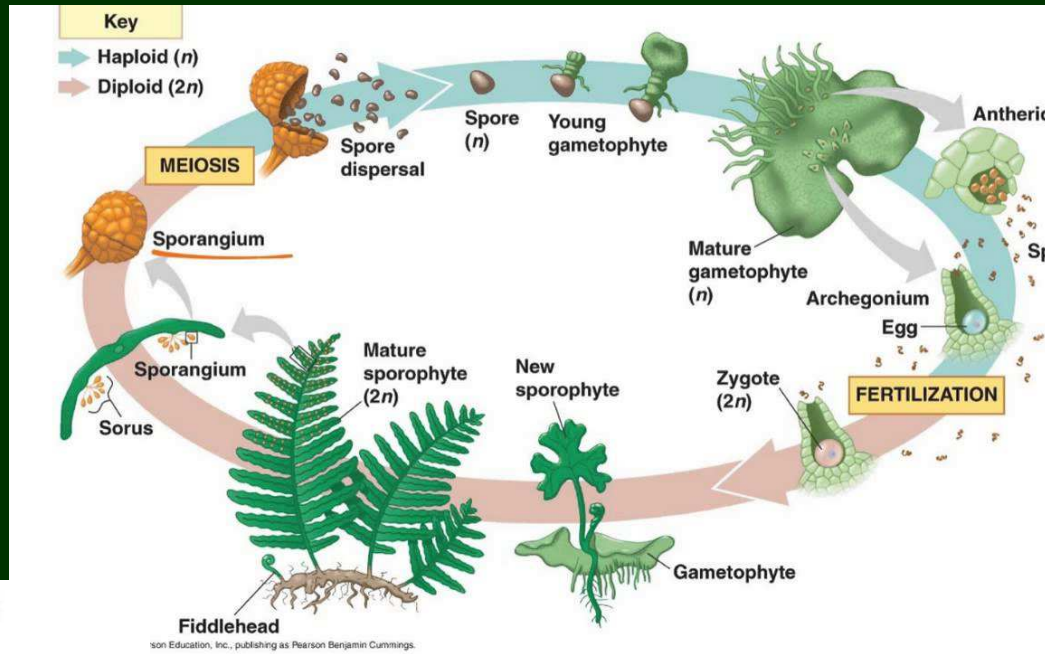


Equisetum

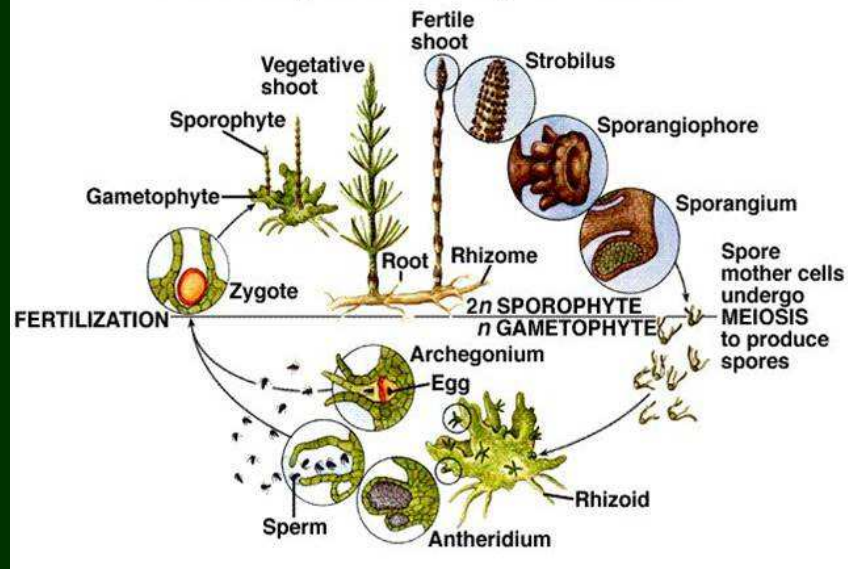


Angiopteris

Embryophyta Monilophyta

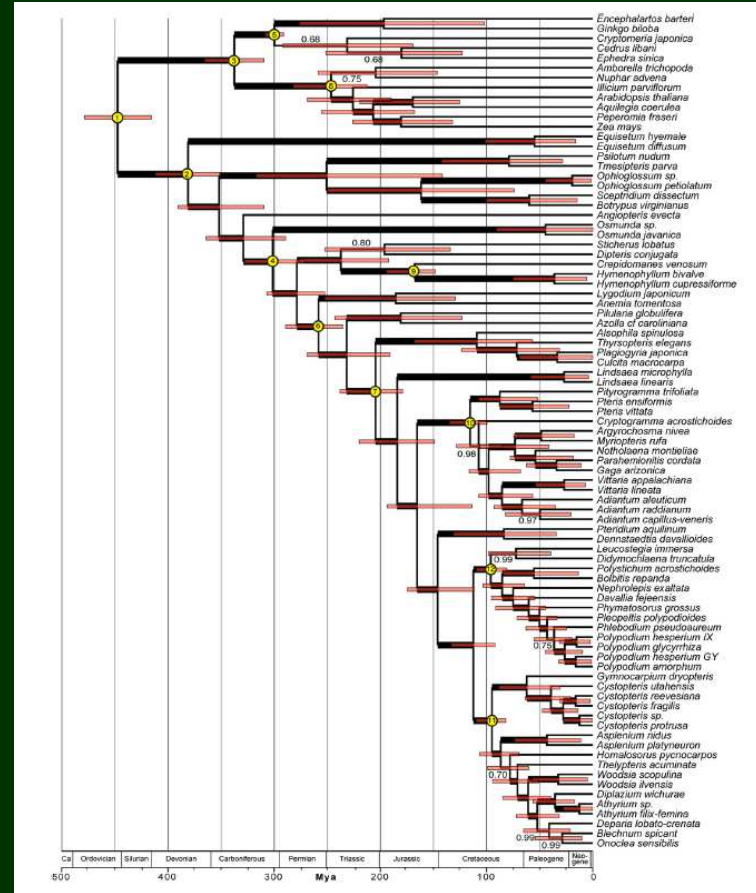
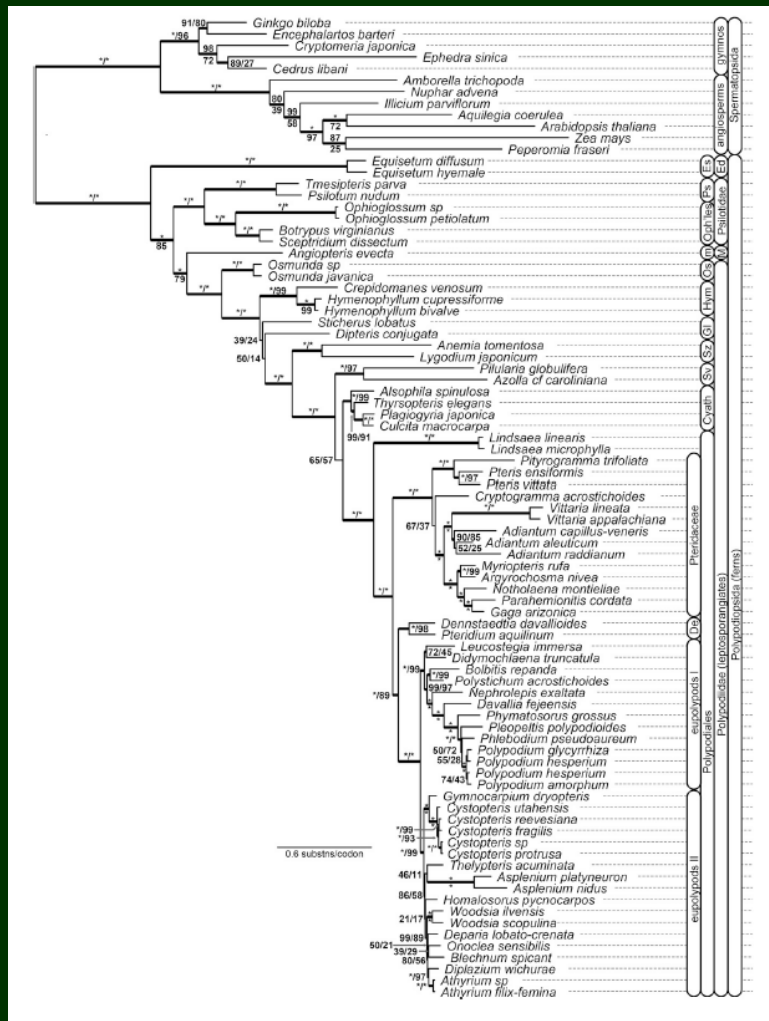


Life Cycle of *Equisetum*



Embryophyta

Monilophyta



25 jaderných genů:

1. Equisetopsida
2. Filicopsida
 - 2.1. Psilotidae + Ophioglossidae
 - 2.2. Marattiidae + Polypodiidae

dodatečně potvrzeno i analýzou 4,000 ctDNA

Embryophyta

Spermatophyta

1. Acrogymnospermae

1.1. Cycadopsida

1.2. Ginkgoopsida

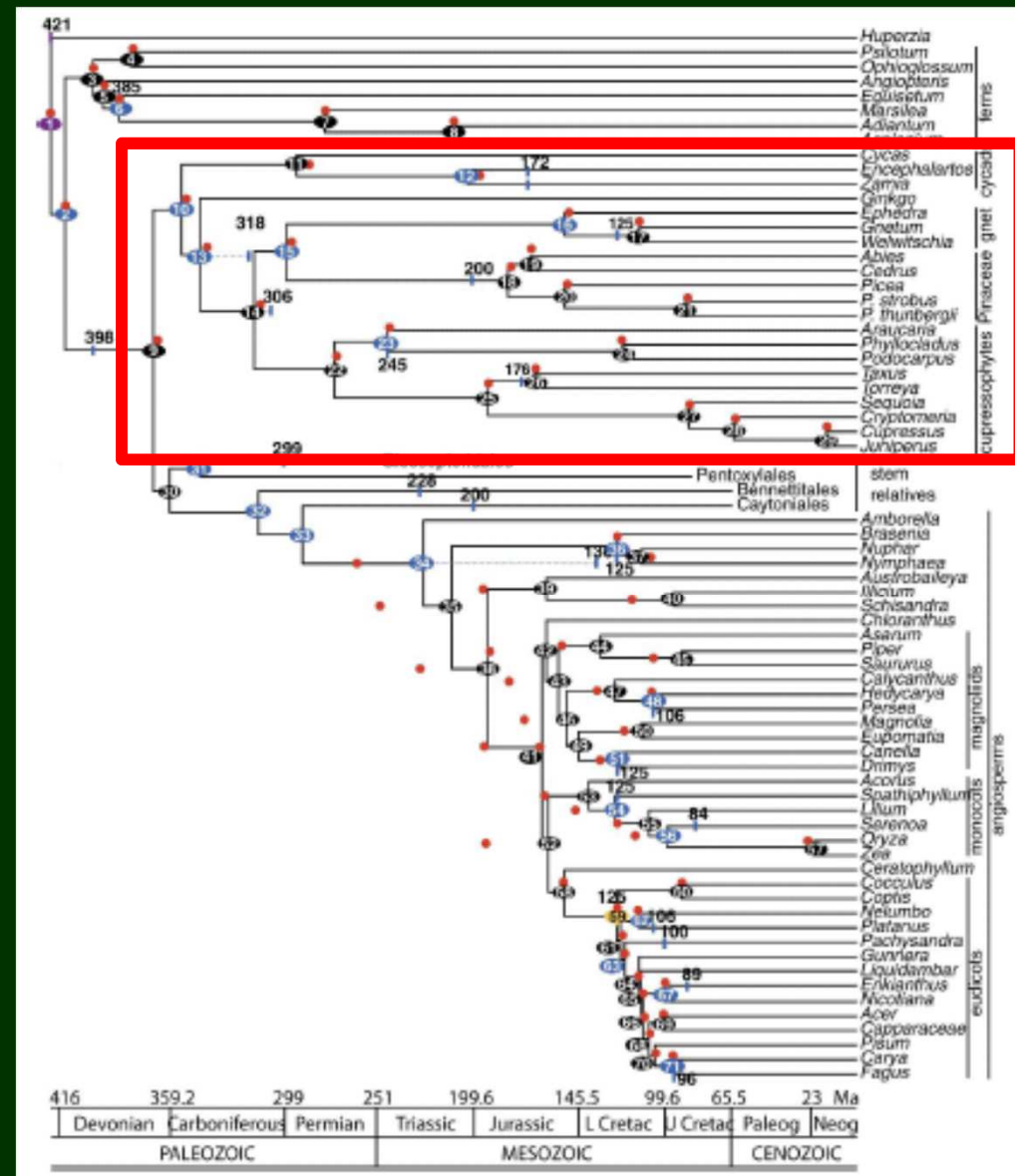
1.3. „Gnetifera“

1.3.1. Gnetopsida

1.3.2. Pinopsida

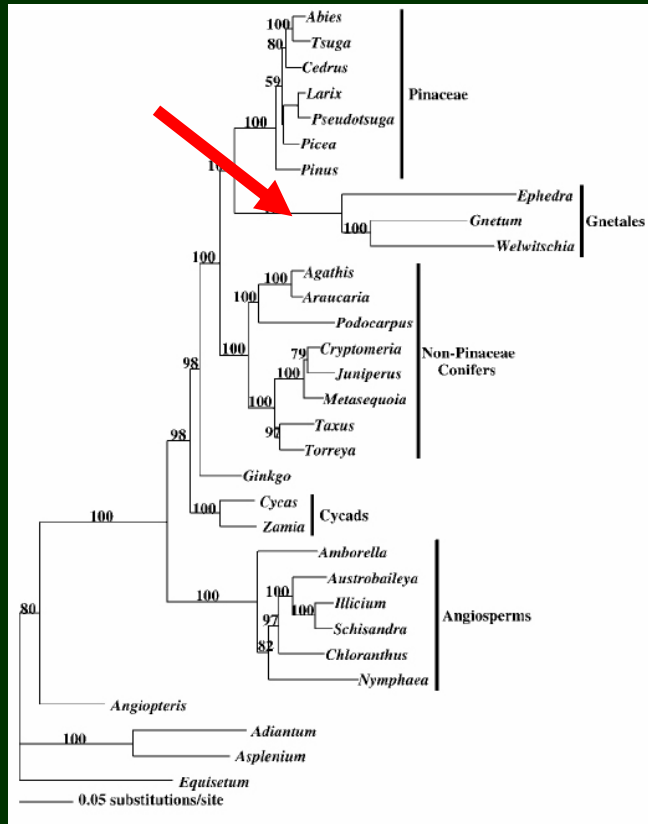
1.3.3. Cupressopsida (= Taxopsida)

2. Angiospermae



Spermatophyta

Acrogymnospermae



Ephedra



(3-locus above 50)



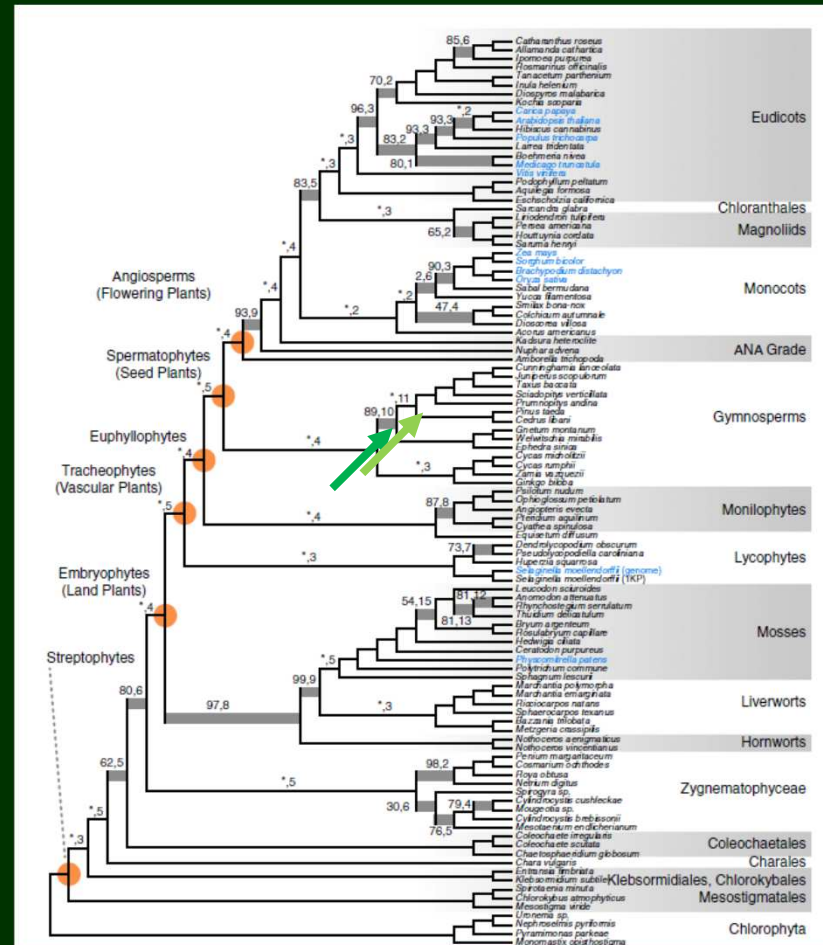
Spermatophyta

Acrogymnosperame

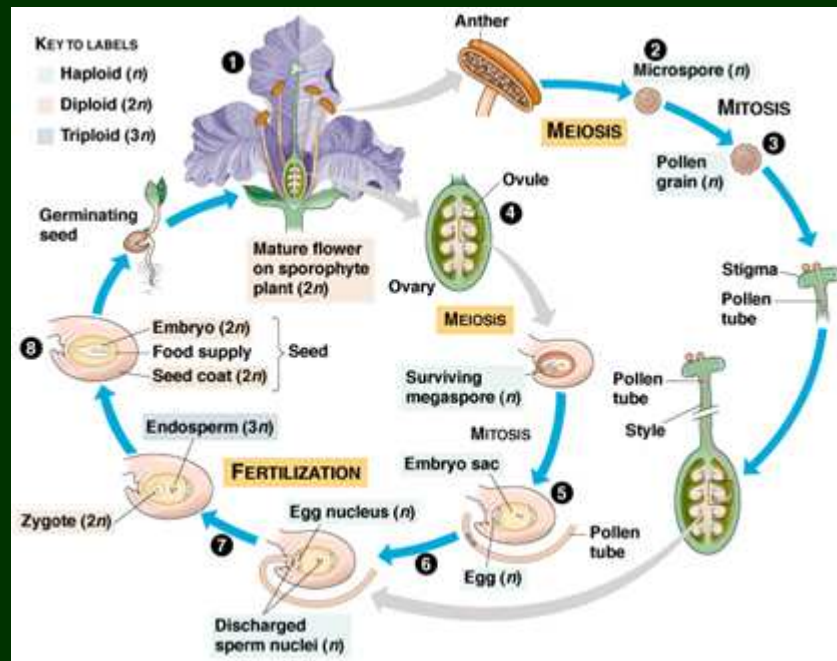
- po pročistění matice → monofyletické jehličnany („Gnetifera“)??

Matrix type	Supermatrix				ASTRAL			
Alignment	AA		DNA to AA		AA		DNA to AA	
Codon positions	NA	1 and 2	all	NA	NA	1 and 2	all	NA
Sister to land plants								
Zygnematomyceae-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Charales-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Coleochaetales-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Bryophytes								
Mosses + liverworts	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Bryophytes monophyletic	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Liverworts-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Hornworts-basal	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Gymnosperms								
Gnetine	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Conifers monophyletic	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Gnetifer	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Gnetales-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Angiosperms								
Eudicots + magnoliids	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Eudicots + mag/Chlor	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Magnoliids + Chloranthales	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Mag + Chlor, monocots	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Monocots + eudicots	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
ANA-grade angiosperms								
Amborela + Niphar	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
Amborella-sister	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
untirm.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.2X.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.gamma.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.2X.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.2X.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support
50genes.50kites.unpart	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support	Strong Support

■ Strong Support
■ Weak Support
■ Compatible (Weak Rejection)
■ Strong Rejection

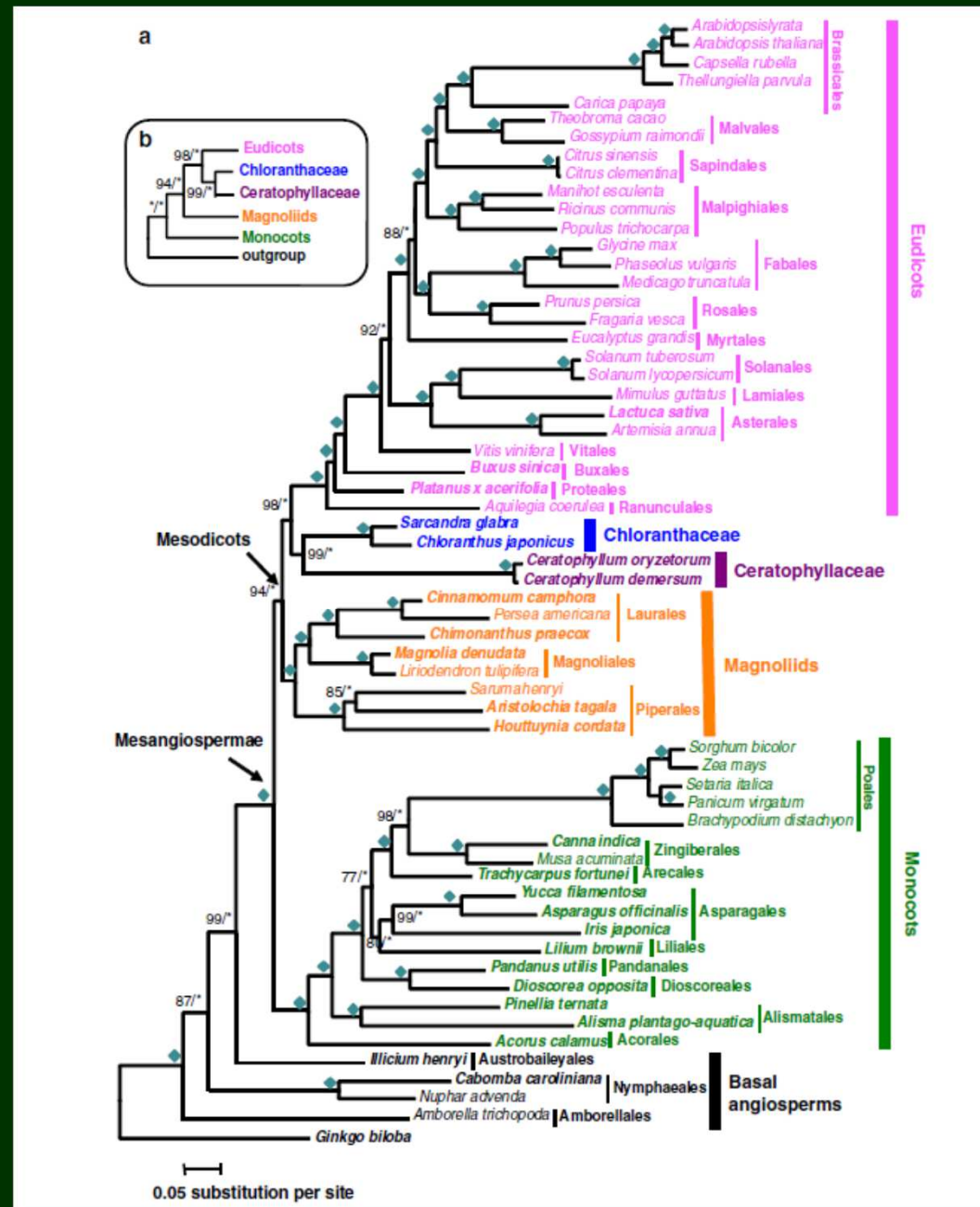


Spermatophyta Angiospermae



Spermatophyta Angiospermae

59 genů



Spermatophyta Angiospermae

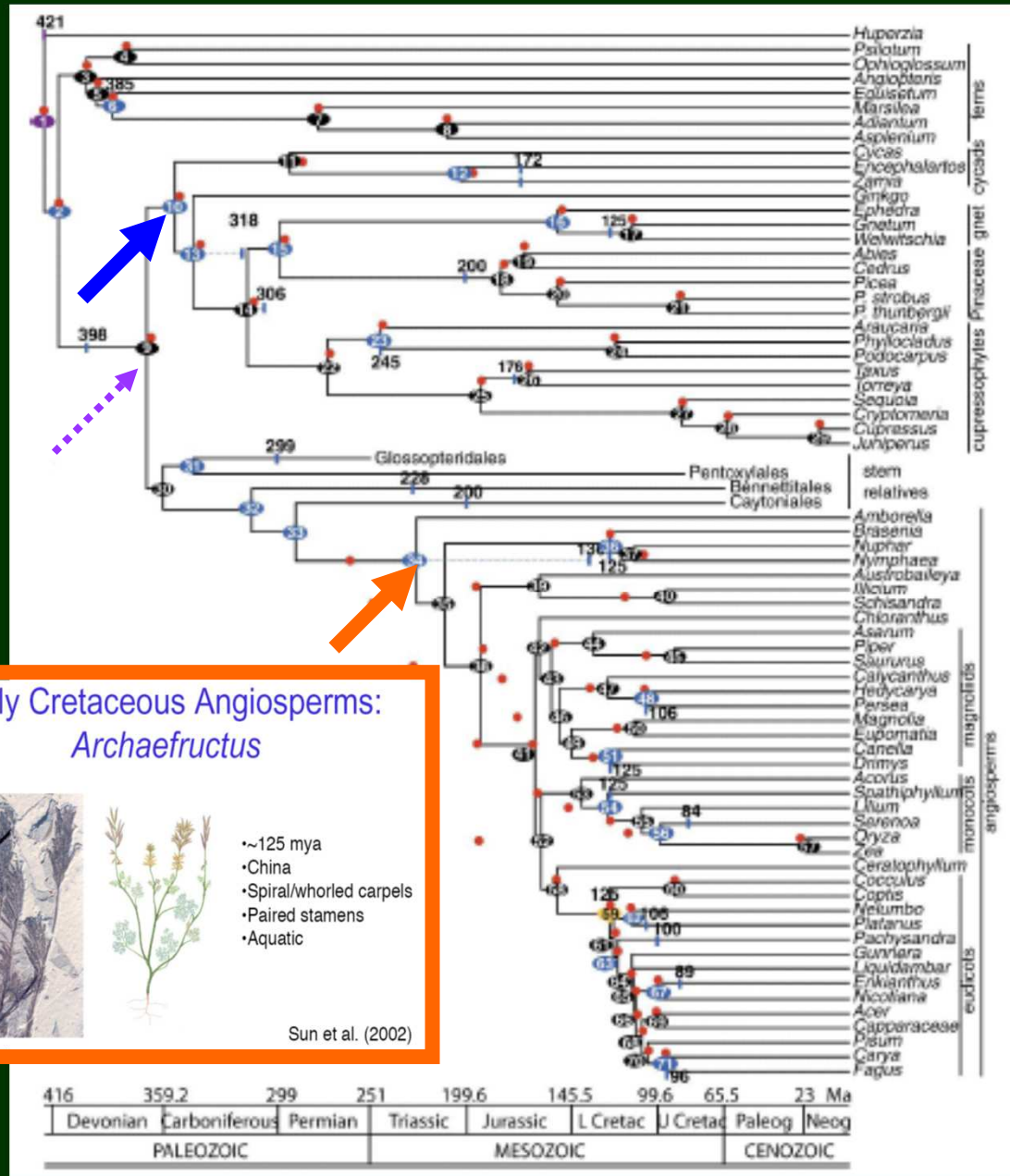


†Bennettiales

Early Cretaceous Angiosperms:
Archaeofructus

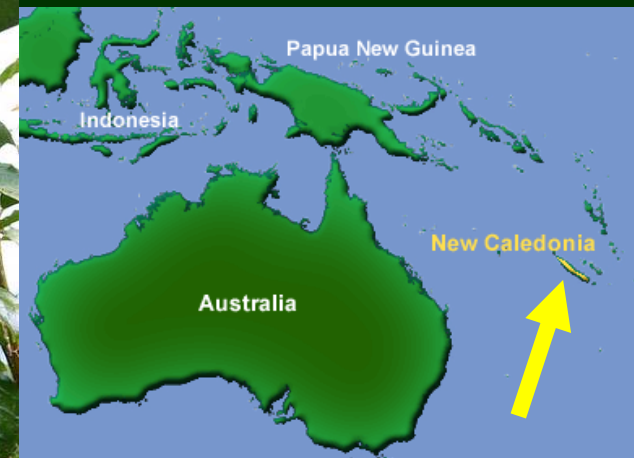
- ~125 mya
- China
- Spiral/whorled carpels
- Paired stamens
- Aquatic

Sun et al. (2002)



Angiospermae
Amborellanae

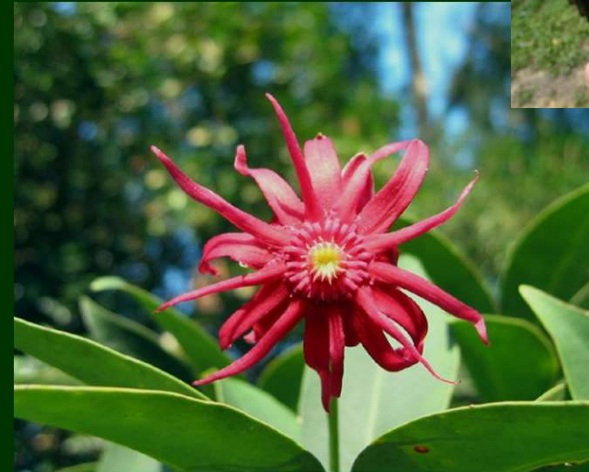
Amborella trichopoda



Angiospermae
Nymphaeanae
Austrobaileyanae



Illicium



Trithuria



Victoria



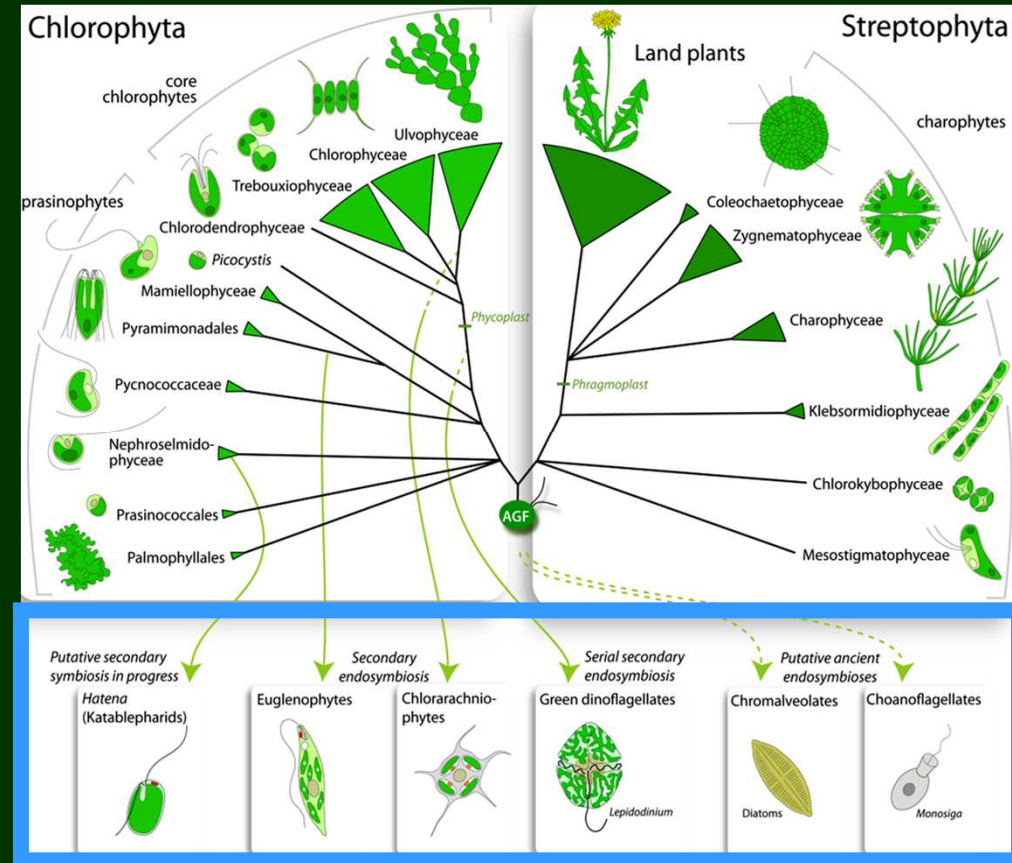
Cabomba

Angiospermae

Mesangiospermae

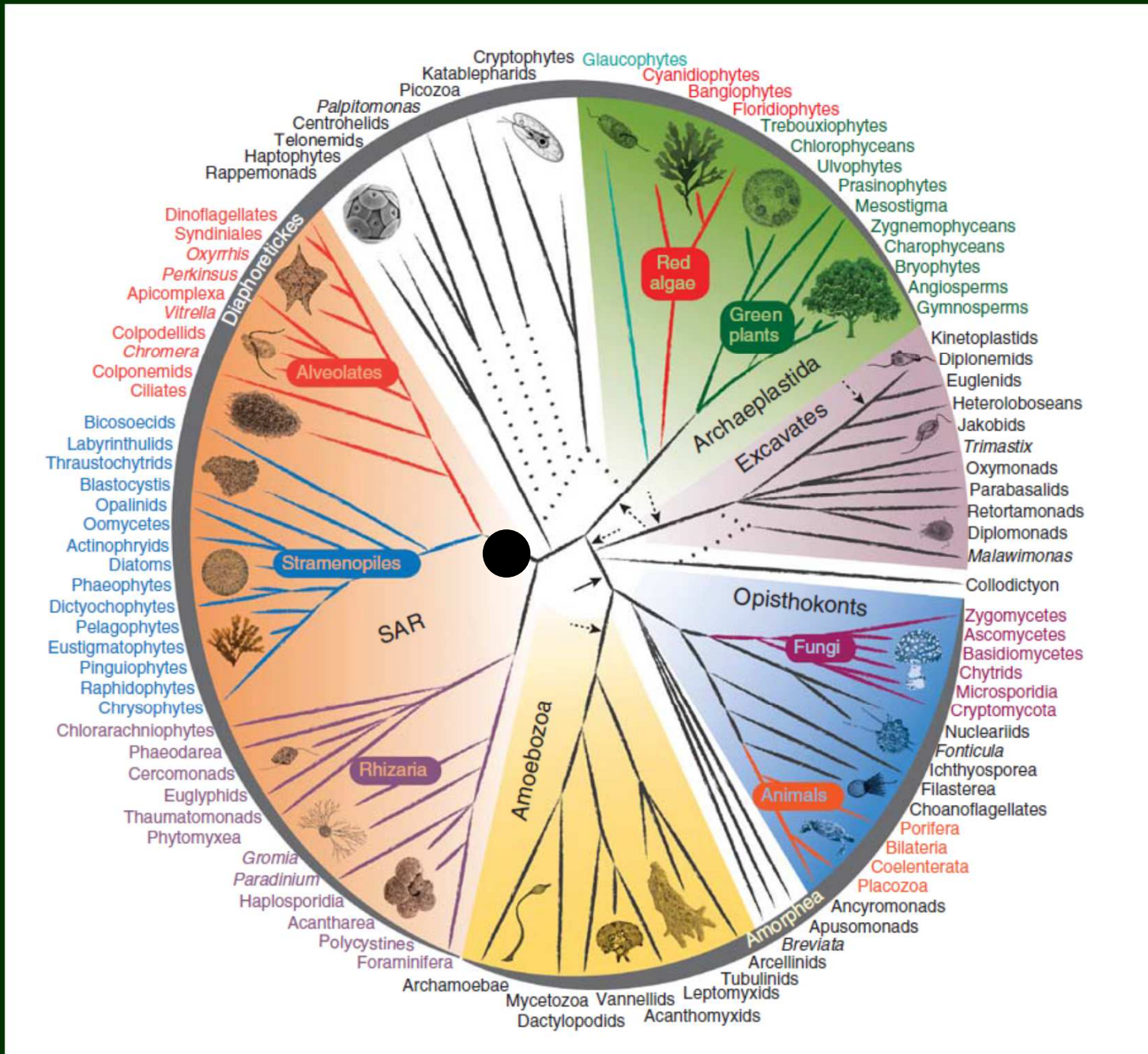
1. **Magnolianaes**
2. **Monocotyledoneae** (= Lilianae)
3. **Eudicotyledoneae**
- (+ 4. Ceratophyllales a 5. Chloranthales)



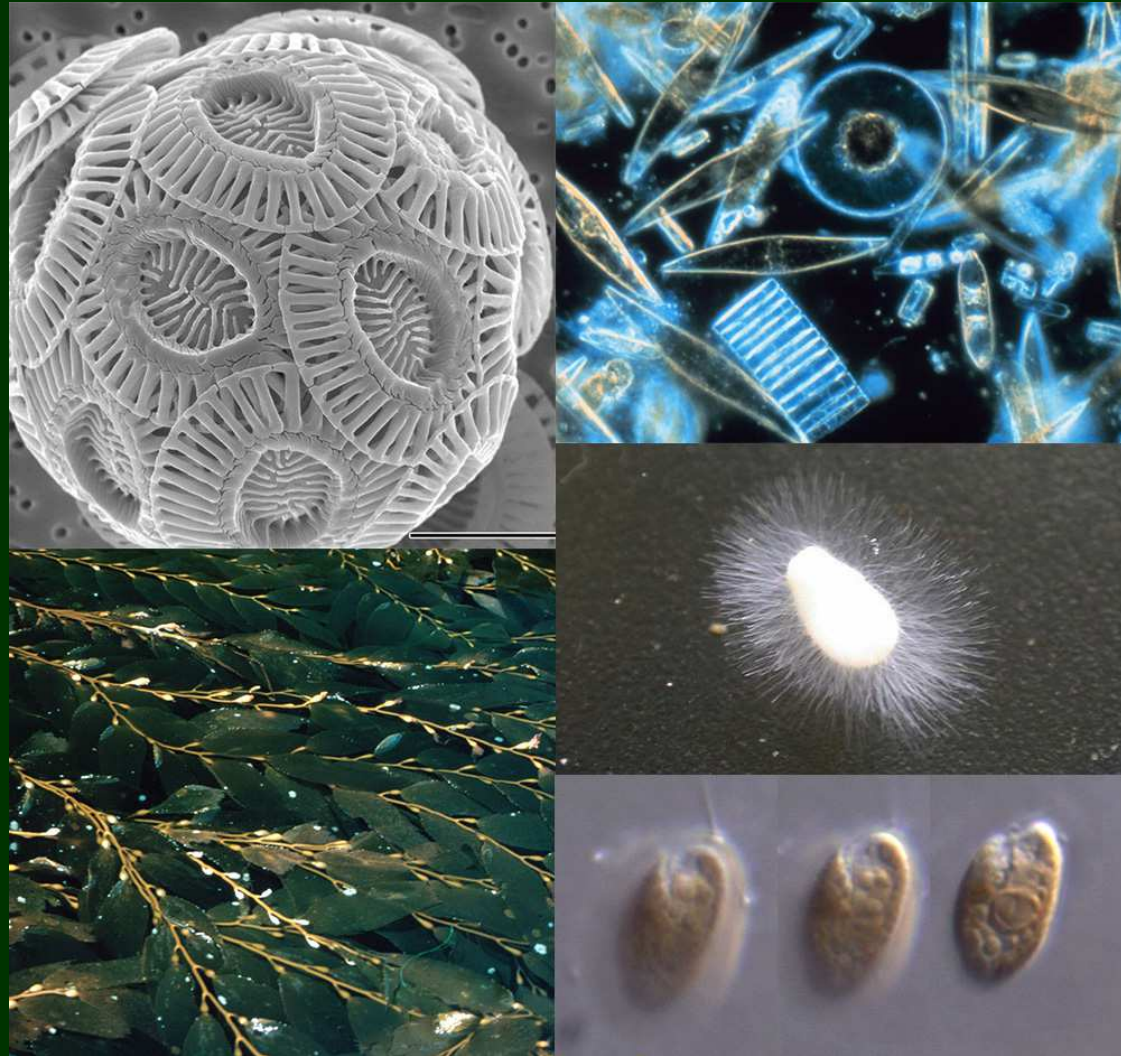


• **Archaeplastida jako vnitrobuněční symbionti**

- 1. uvnitř Heterokonta a Alveolata (endosymb. ruduchy, výjimečně druhotně i zelené řasy)
- 2. uvnitř Rhizaria: Chlorarachnea (endosymb. zelené řasy)
- 3. uvnitř Excavata: Euglenophyceae (endosymb. zelené řasy)

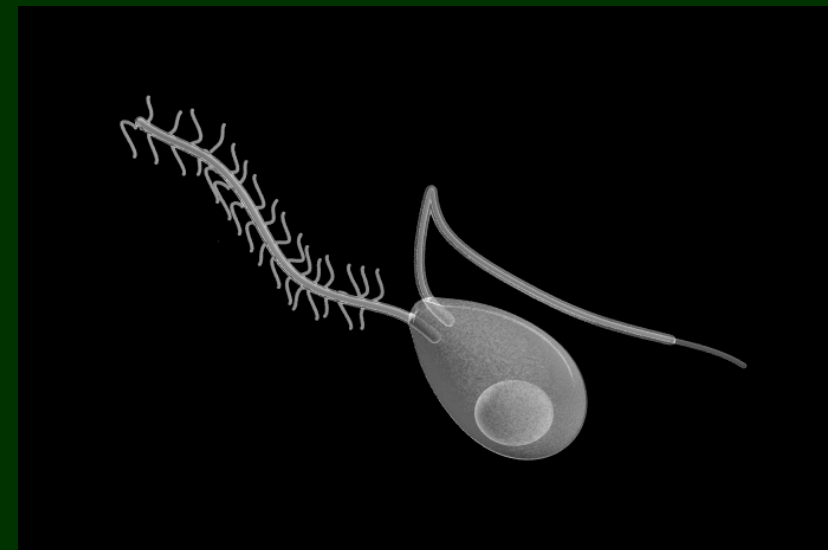
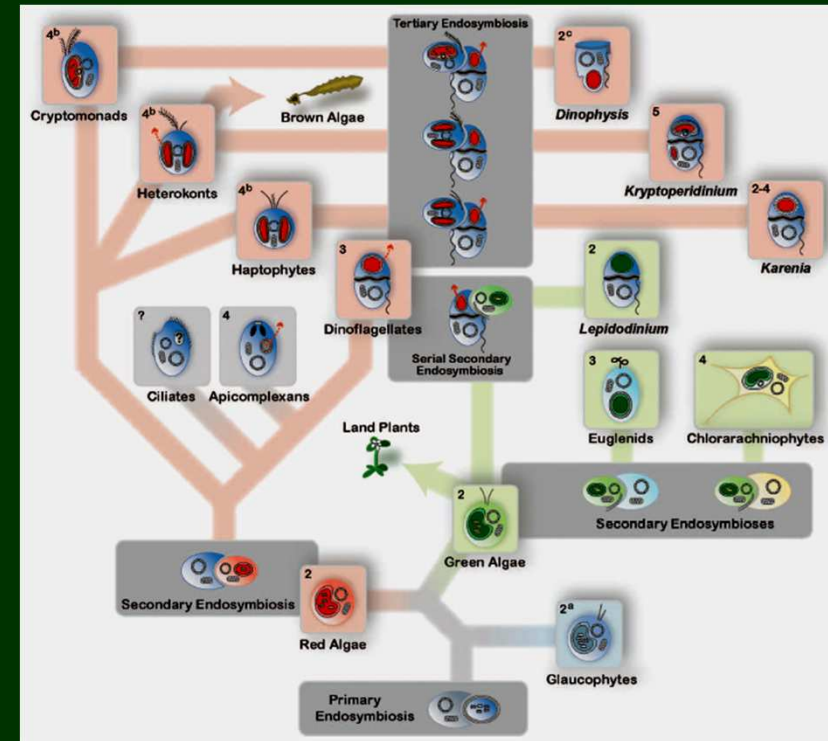


„Chromista“



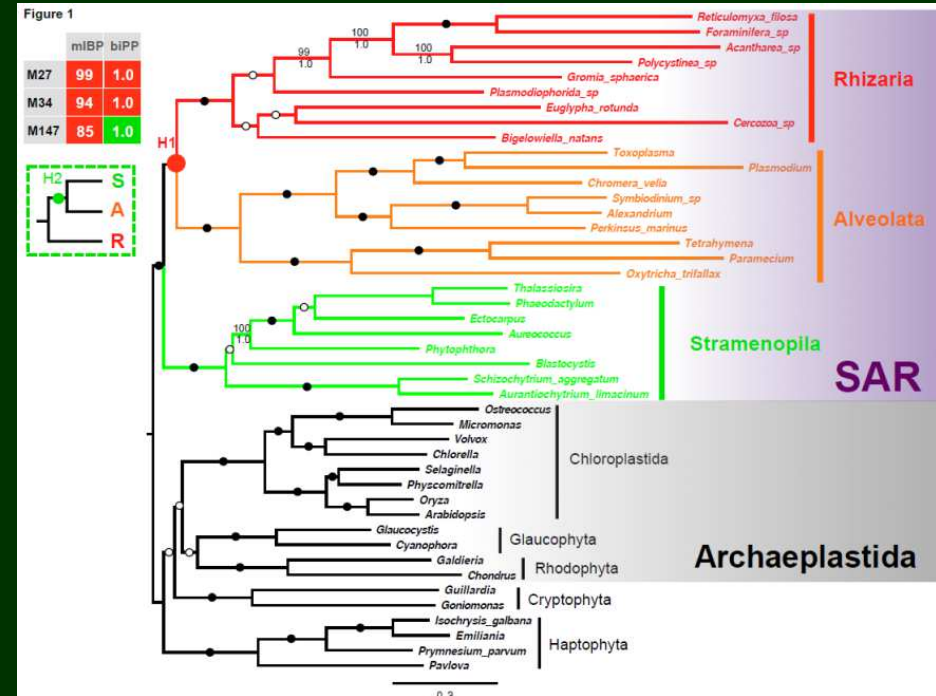
„SAR“

- heterotrofové i fototrofové s endosymbiotickou rudou („chloroplast“)
- „chloroplast“ s 4 membránami (vnější pochází z ER) a s chlorofyly *a + c*
- několik nezávislých sekundárních endosymbióz
- dva odlišné bičíky



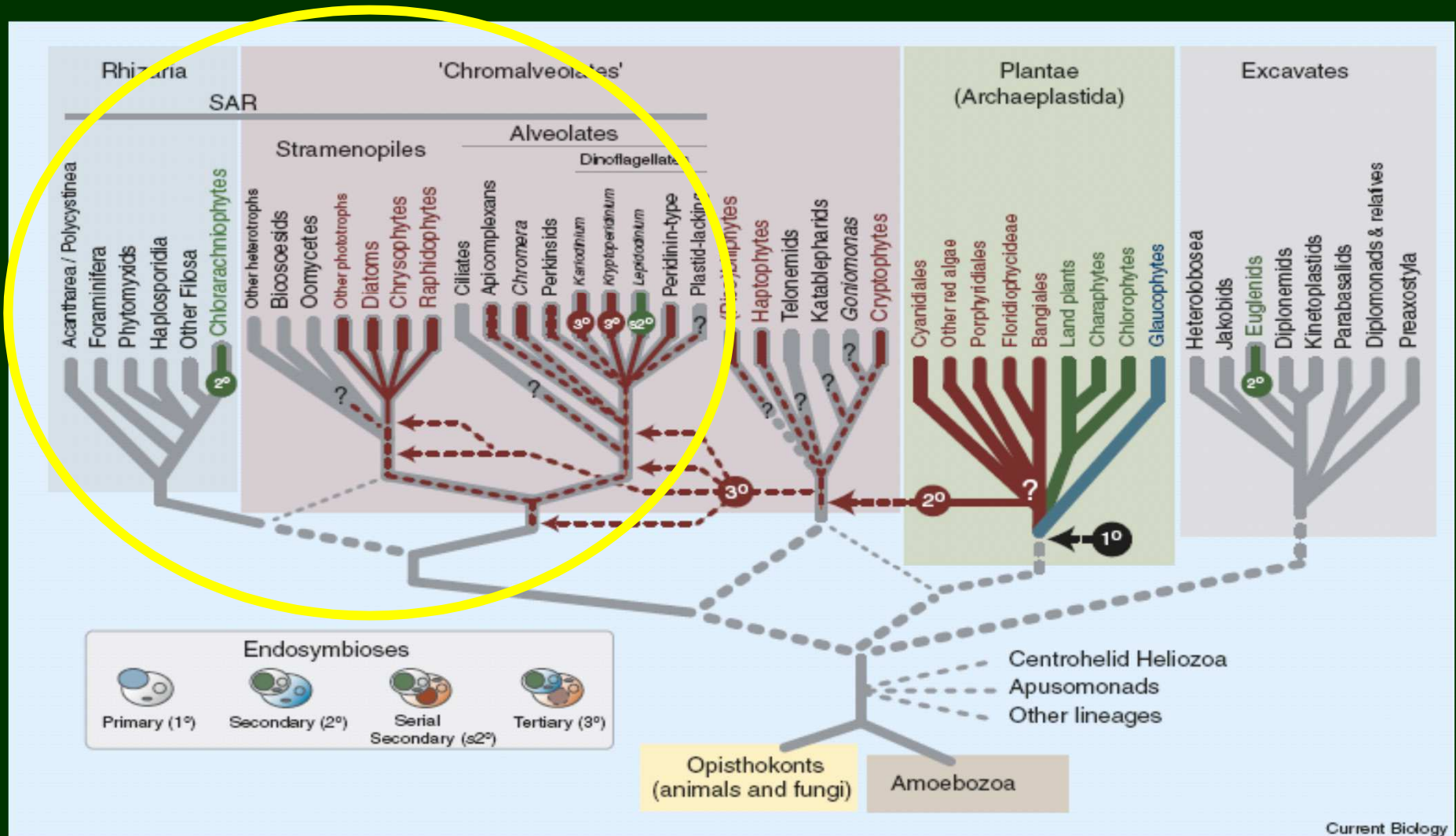
„SAR“

- „SAR“ (Stramenopila + Alveolata + Rhizaria) = Harosa = Sar
- 1. Stramenopila (= Heterokonta)
- 2. Alveolata
- 3. Rhizaria
- sesterská skupina **Hacrobia**? (sesterská skupina Archaeplastida?)
 - 2.1. **Haptista**
 - 2.2. **Cryptista** (sesterská skupina Archaeplastida?)



- pozor: název „Chromista“ původně pro Stramenopila část Hacrobia
- později Stramenopila + Alveolata + Hacrobia = „Chromalveolata“
- po zjištění, že sem patří i Rhizaria, obnoven název Chromista v širokém smyslu (Cavalier-Smith 2010) – zatím se neujal

„SAR“



„SAR“
Stramenopila
(= Heterokonta)



STRAMENOPILES

WITH STRAW HAIRS

Chrysophytes

Diatoms

macrophytic brown algae

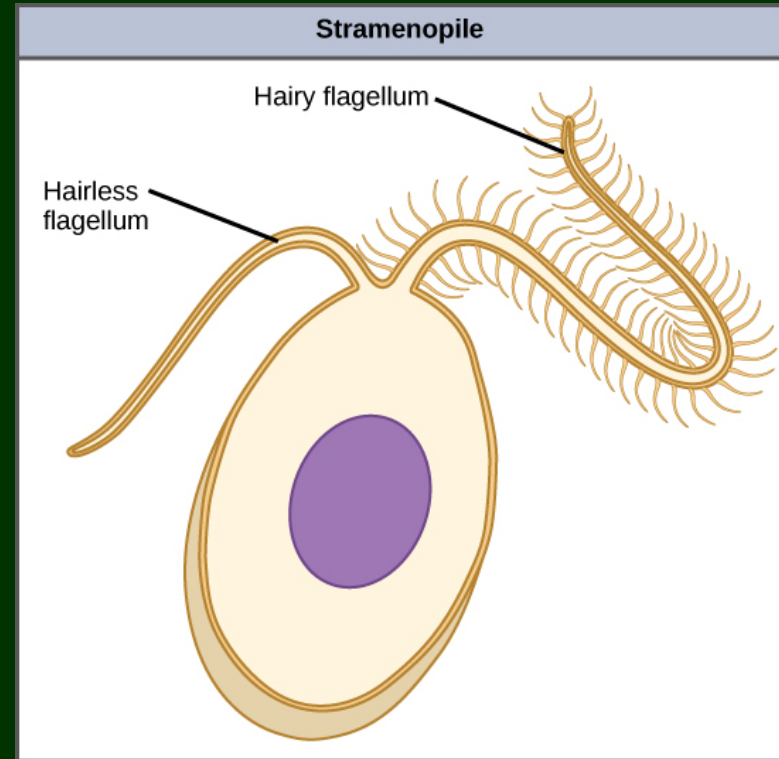
opalines

Cafeteria

A collage of images illustrating various organisms within the Stramenopiles group. At the top left is a Chrysophyte, a single-celled organism with a long flagellum. To its right is a Diatom, a single-celled organism with a glass-like shell. Below the Diatom is a Cafeteria, a small, multi-ciliated organism. To the right of the Cafeteria is a macrophytic brown alga, a large, multicellular organism. Below the macrophytic brown alga is an opaline, a single-celled organism with a glass-like shell. The text "WITH STRAW HAIRS" is written in the upper right corner of the collage.

„SAR“
Stramenopila
(= Heterokonta)

- „heterokontní bičíky“
(přední a zadní odlišného tvaru, přední nese trojdílné mastigonemy)
- unikátní stavba báze bičíku
- obrovská heterogenní skupina (foto- i heterotrofové, někdy mnohobuněční)

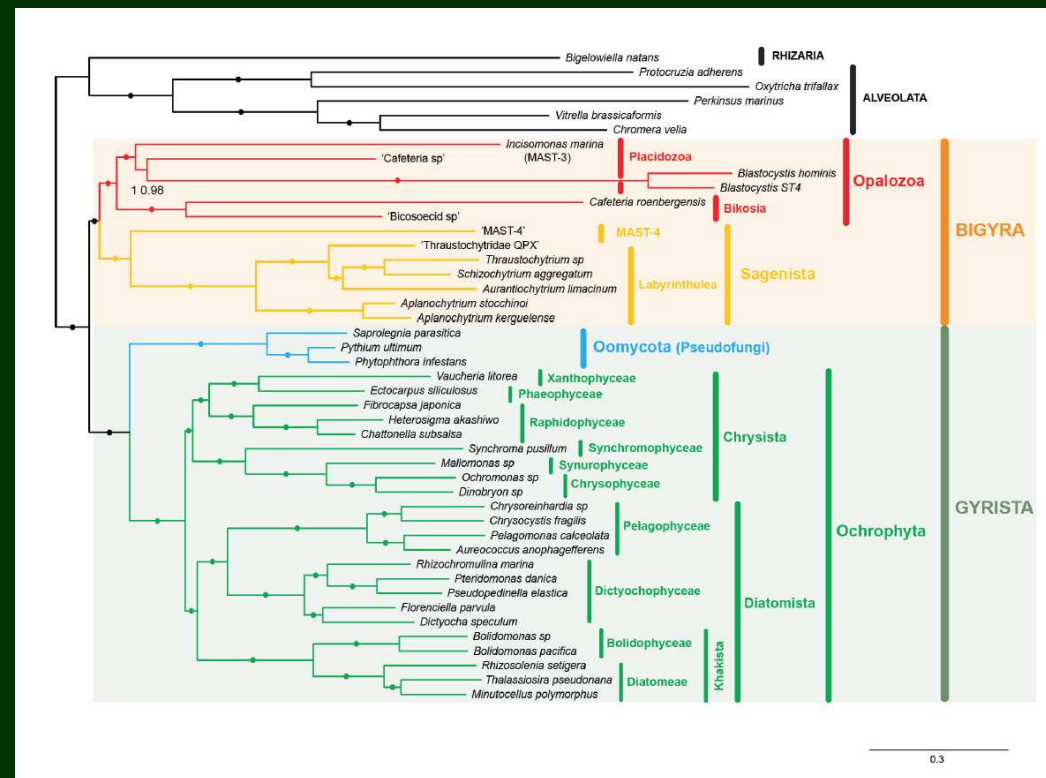


„SAR“

Stramenopila

Fylogeneze a systematika

- 1. Bigyra
- 1.1. Opalozoa
- 1.2. Sagenista
- 2. Gyrista
- 2.1. „Pseudofungi“
- 2.2. Ochrophyta („zlaté“, „hnědé“ a „žlutozelené řasy“ + druhotní heterotrofové: mnoho tradičních taxonů není monofyletických!)

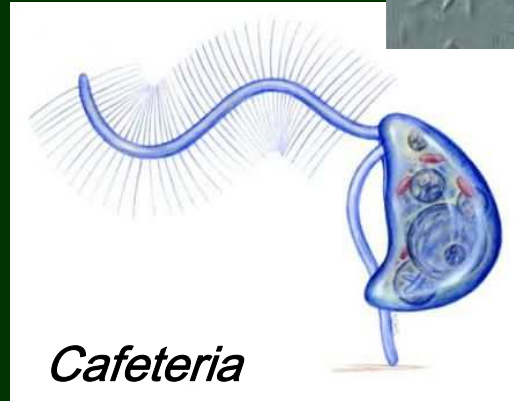


Stramenopila: Bigyra

Opalozoa



draví
heterotrofní
bičíkovci, někdy
přisedlí, někdy s
lorikou



Bicosoeca

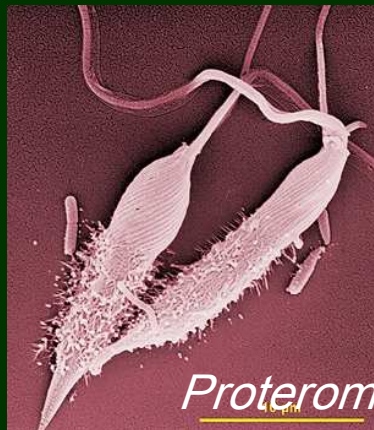
Cafeteria



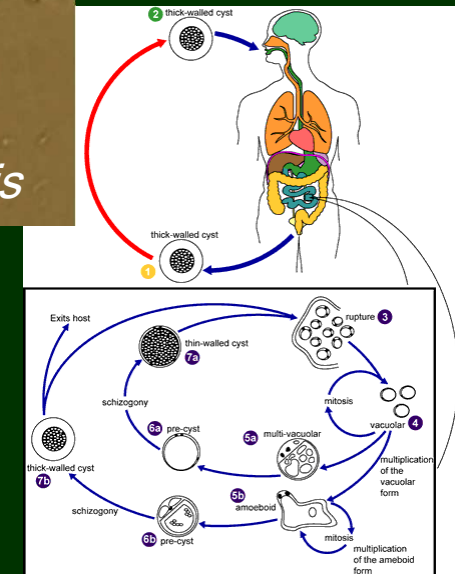
Blastocystis



Opalina



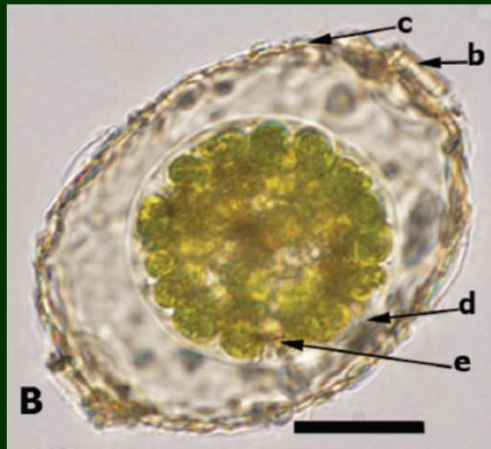
Proteromonas



paraziti/
komezálové
obratlovců

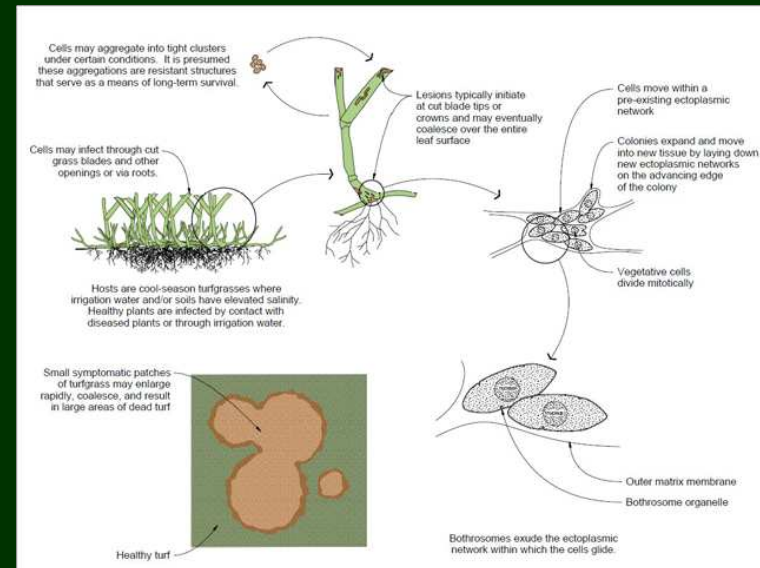
Stramenopila: Bigyra

Sagenista



Amphitrema: bazální jsou fagotrofní „krytenky“ (s dvěma otvory pro filopodia)

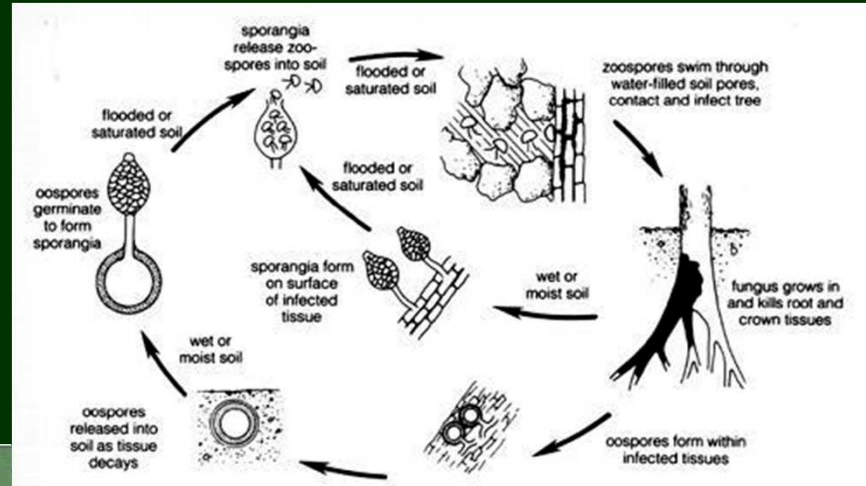
Labyrinthula



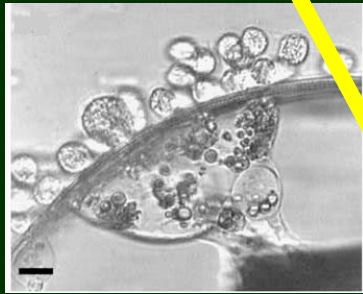
bothrosom: organela produkující vnější cytoplazmatickou síť (absorpce živin, klouzavý pohyb)

Stramenopila

„Pseudofungi“



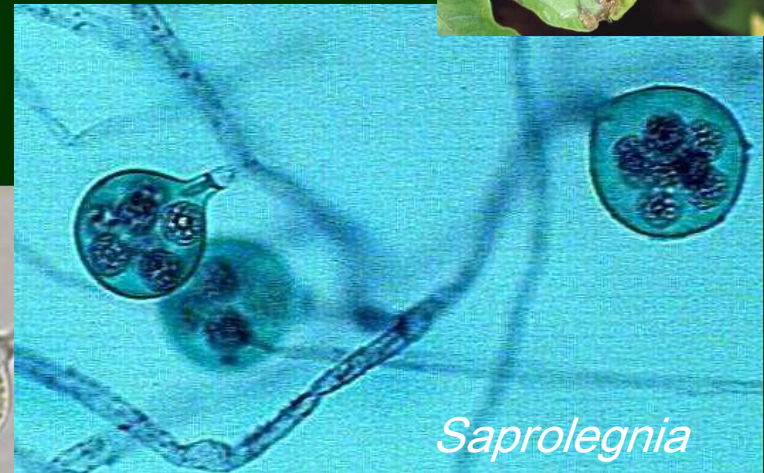
Disease cycle of *Phytophthora* root and crown rots.



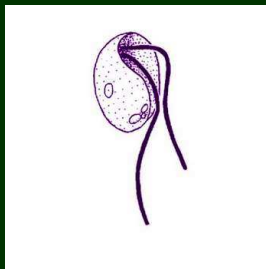
Pirsonia:
parazitoid rozsviek



Phytophthora



Saprolegnia



Developyella



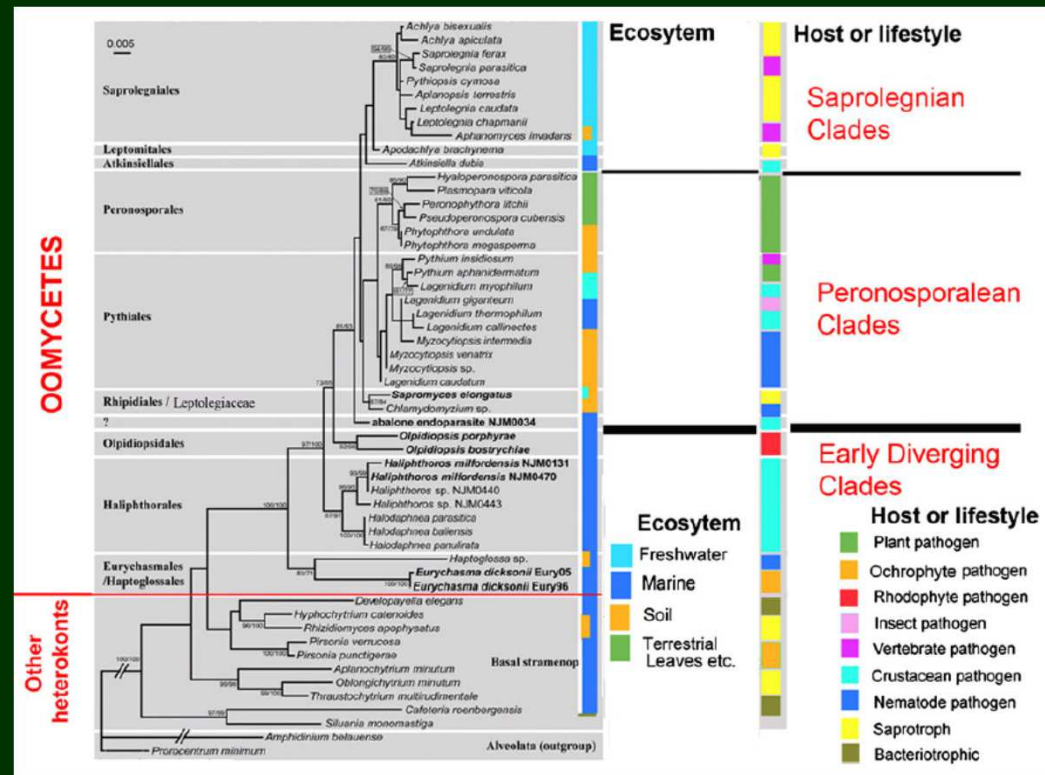
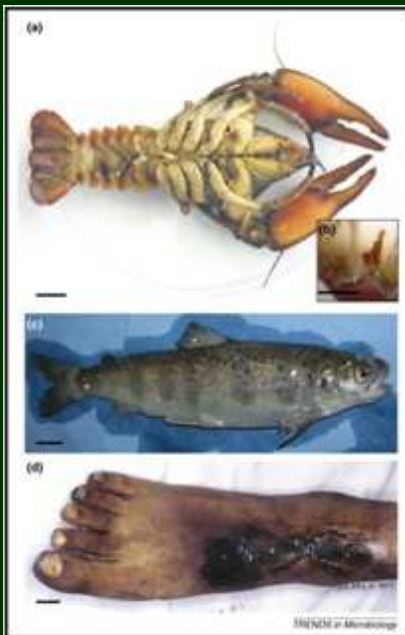
Pythium

„Bigyromonada“

Oomycetes

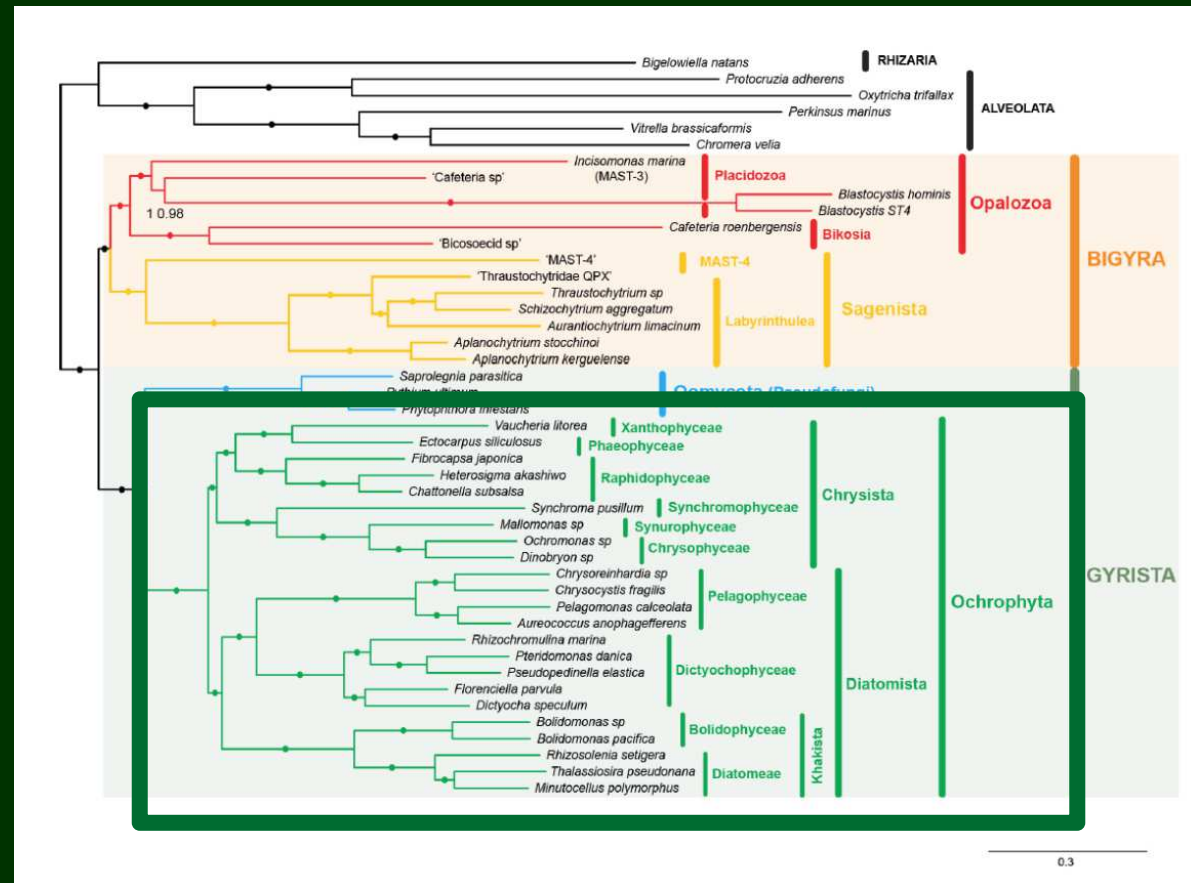
„Pseudofungi“ Oomycetes

- původně paraziti,
druhotně saprotrofové
- původně mořští



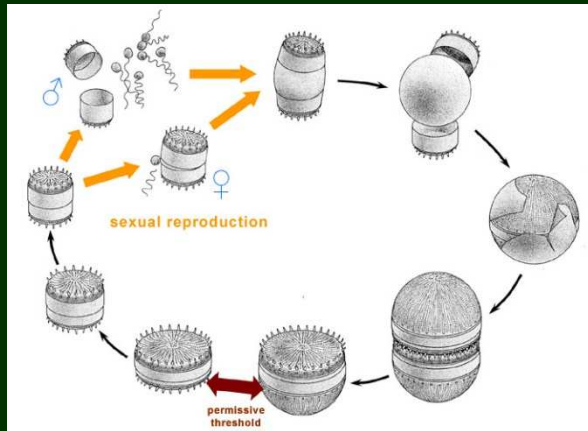
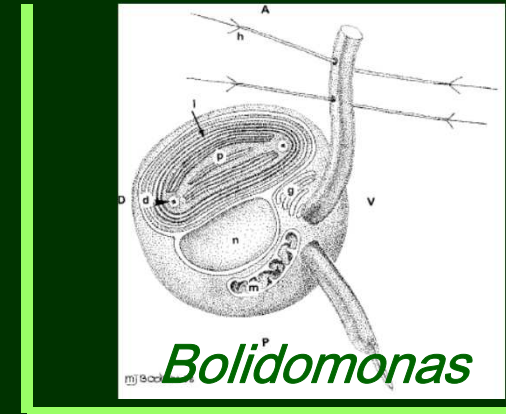
Stramenopila Ochrophyta

- Diatomista:** Khakista (rozsivky a bolidomonády) + Dictyochophyceae + Pelagophyceae
- Chrysista:** zlativky, chaluhy, různobrvky etc.

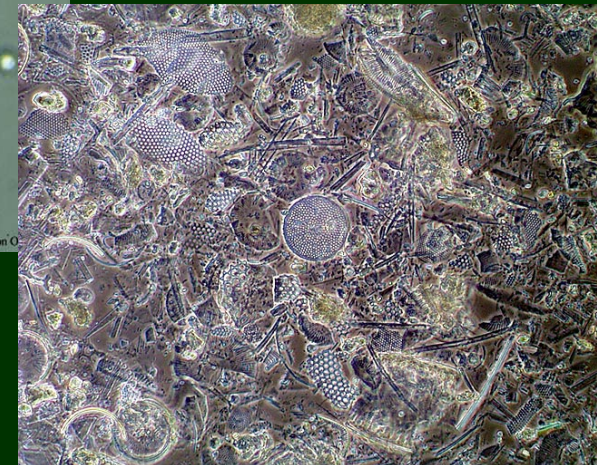
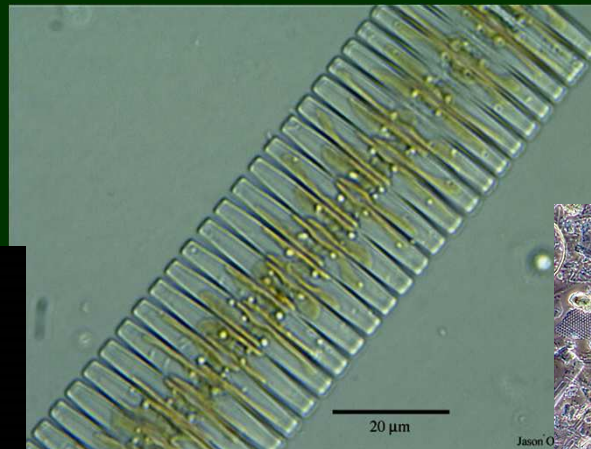
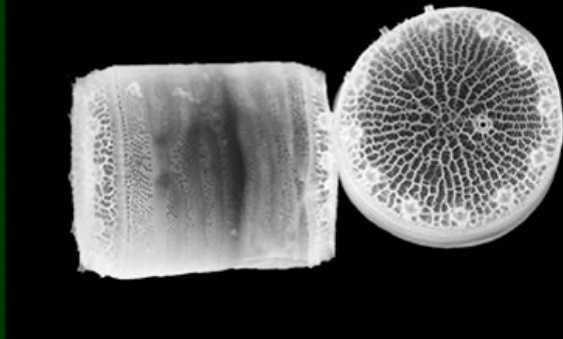


Diatomista
Khakista

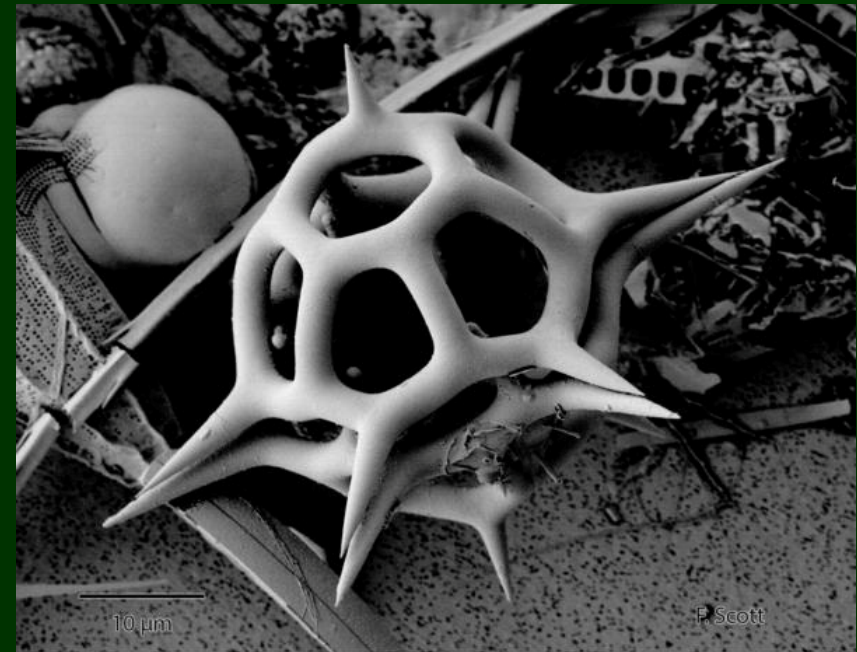
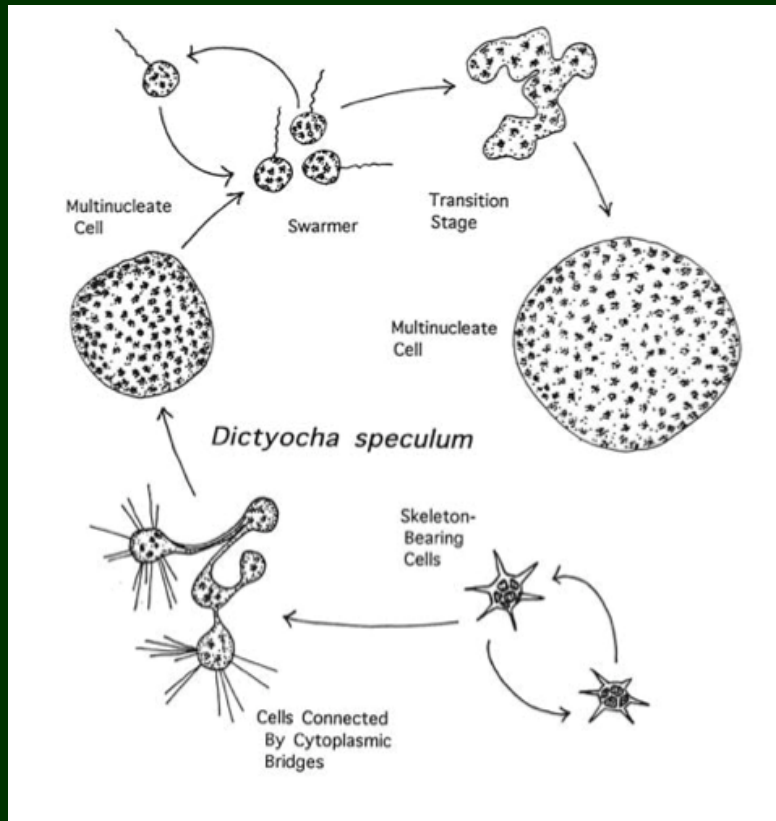
Bolidophyceae + Bacillariophyceae
(= Diatomeae)



Thalassiosira



Diatomista
Dictyochophyceae
(= Silicoflagellata)



Dictyocha speculum, SEM skeleton of cell undergoing division.

Chryista
Chrysophyceae



Phaeoplaca

Ochromonas

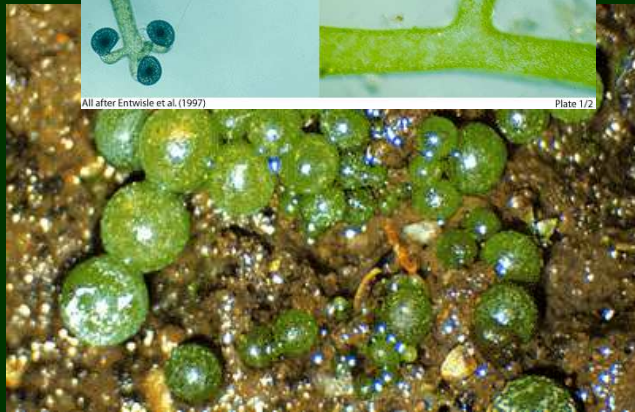
Chryista
Xanthophyceae
Eustigmatophyceae



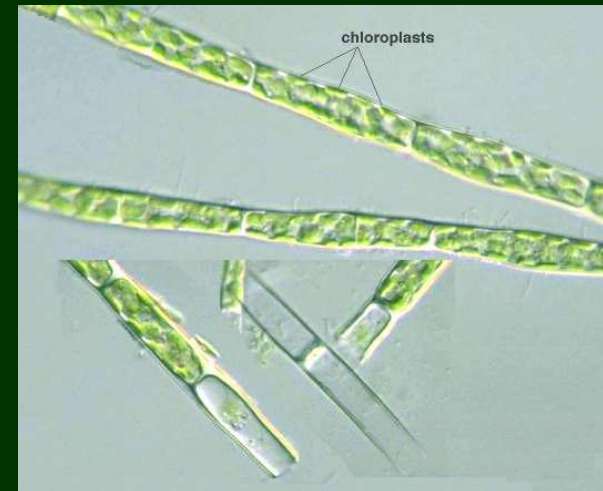
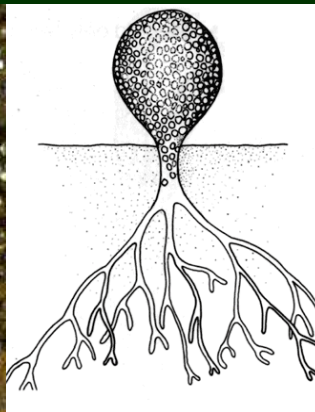
E: *Chlorobotrys*



X: *Vaucheria*



X: *Botrydium*



X: *Tribonema*

Chryista
Phaeophyceae



Macrocystis



Sargassum



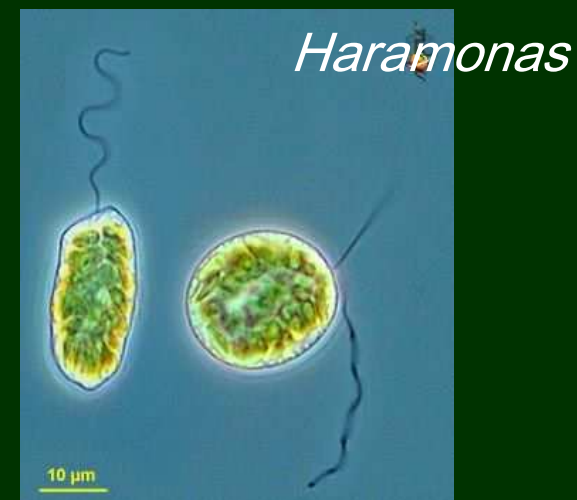
Fucus

Chrysista
Raphidomonadea

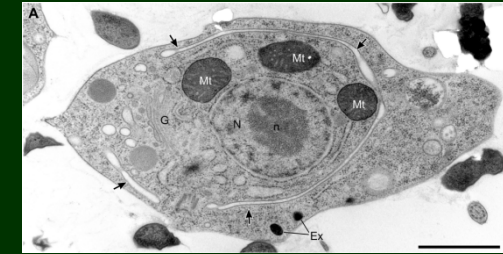


Actinophryida: tradičně
řazené do umělé skupiny
„slunivek“ („Heliozoa“)

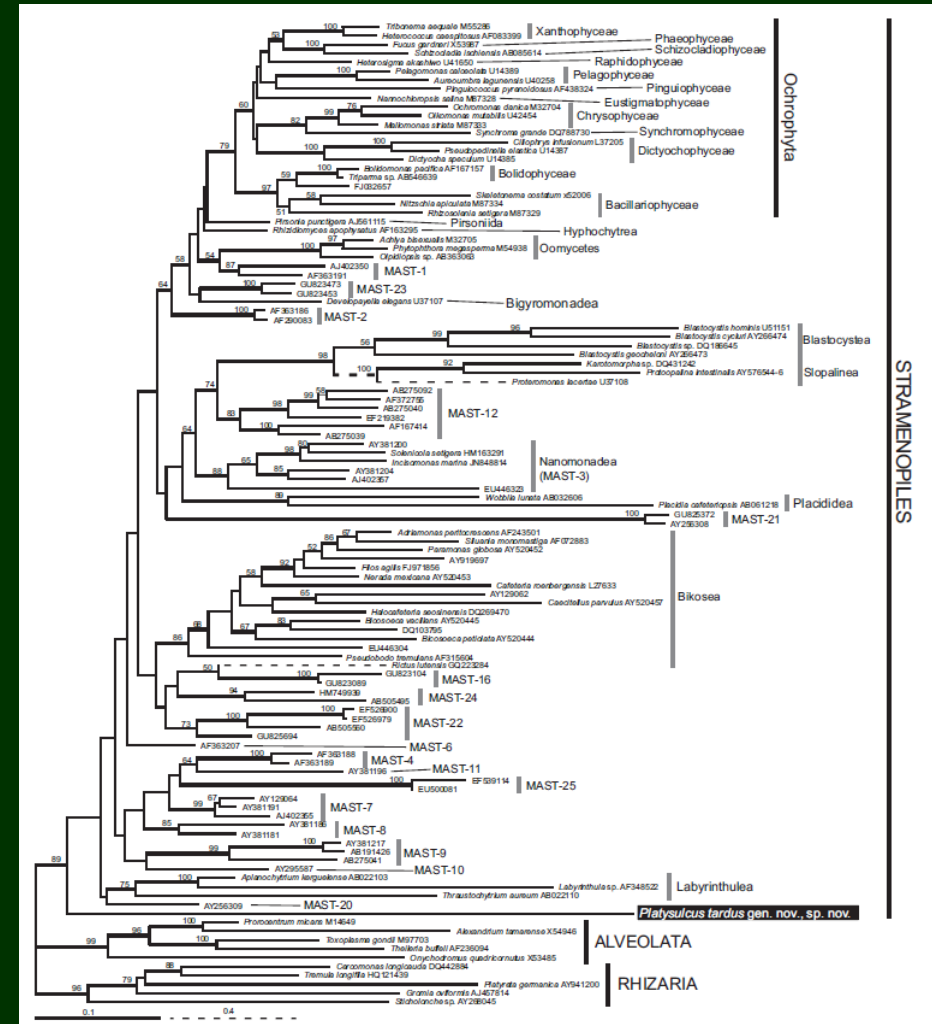
příbuzné fototrofním řasám
Raphidophyceae („chloromonády“)



Stramenopila Platysulca

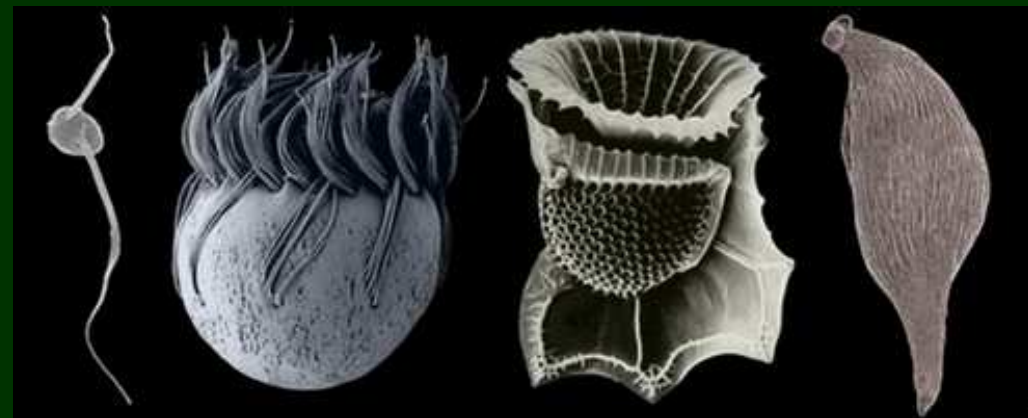
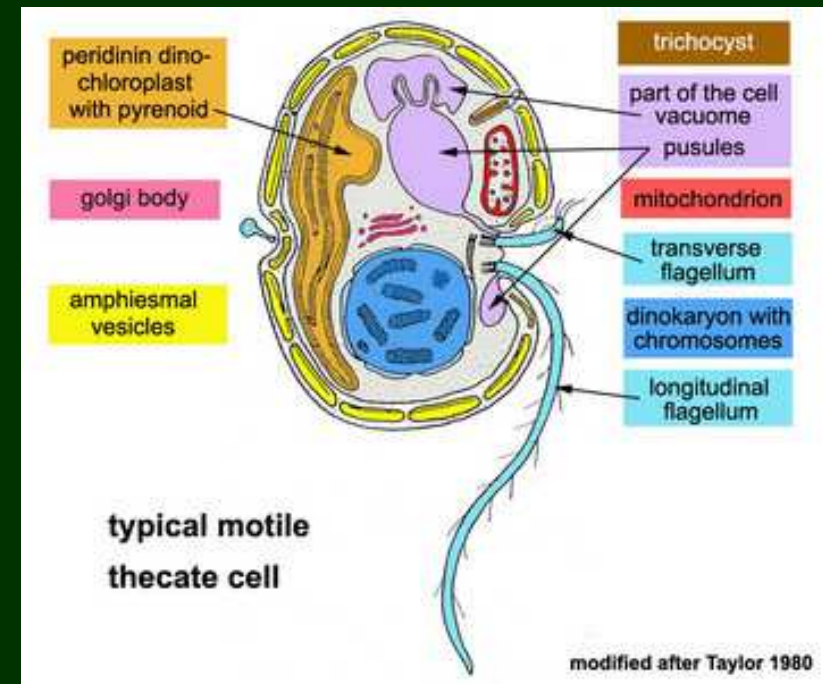


- *Platysulcus*: objeven 2011, ostrov Ngerutkabel (Palau)
- mořský bakterivorní heterokontní 2-bičíkovec (klouzání po povrchu řas – běžné u eukaryot, vzácné u chromist)
- fylogeneze (zatím jen 18S)



„SAR“ Alveolata

- fototrofové, volně žijící heterotrofové, paraziti včetně vnitrobuněčných
- zbytky endosymbiotické ruduchy obvykle zachovány (→ apikoplast)
- alveoly (submembranózní váčky) – metabolismus vápníku (?)
- → schránky obrněnek
- extruzivní orgány (trichocysty)
- kryptomitóza

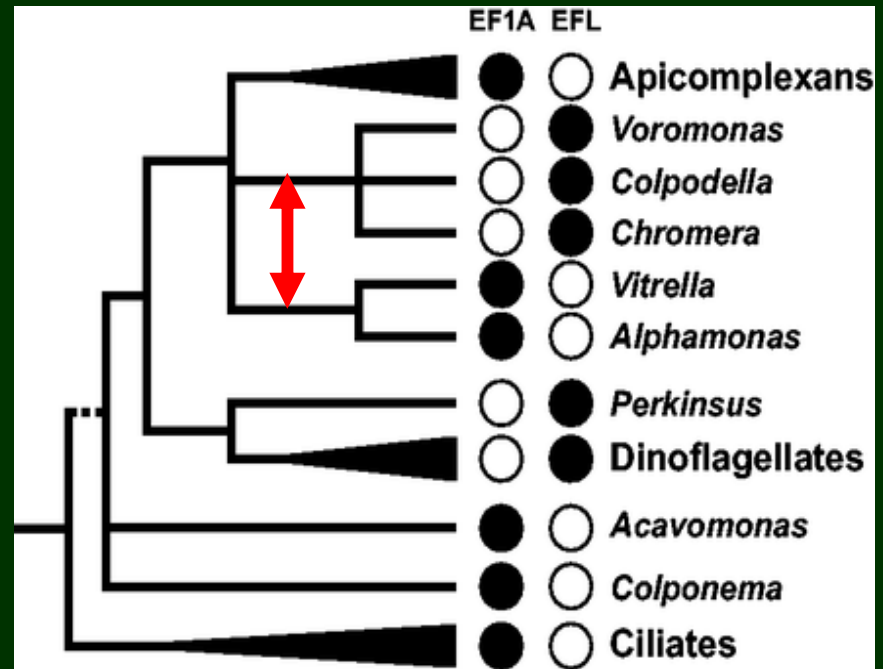


„SAR“

Alveolata

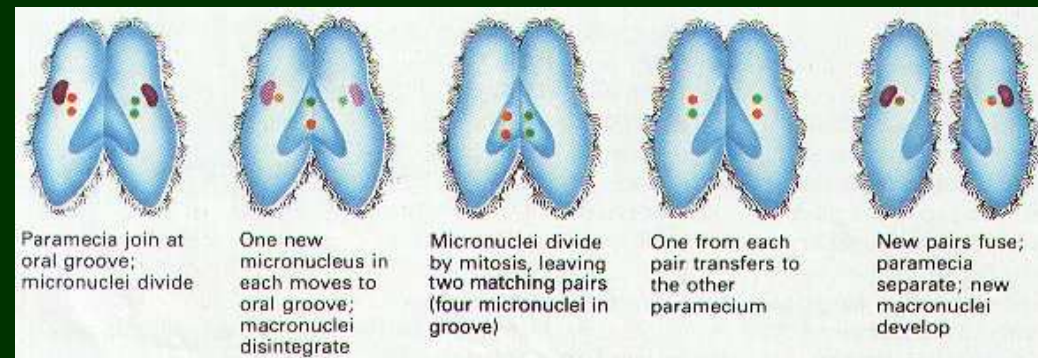
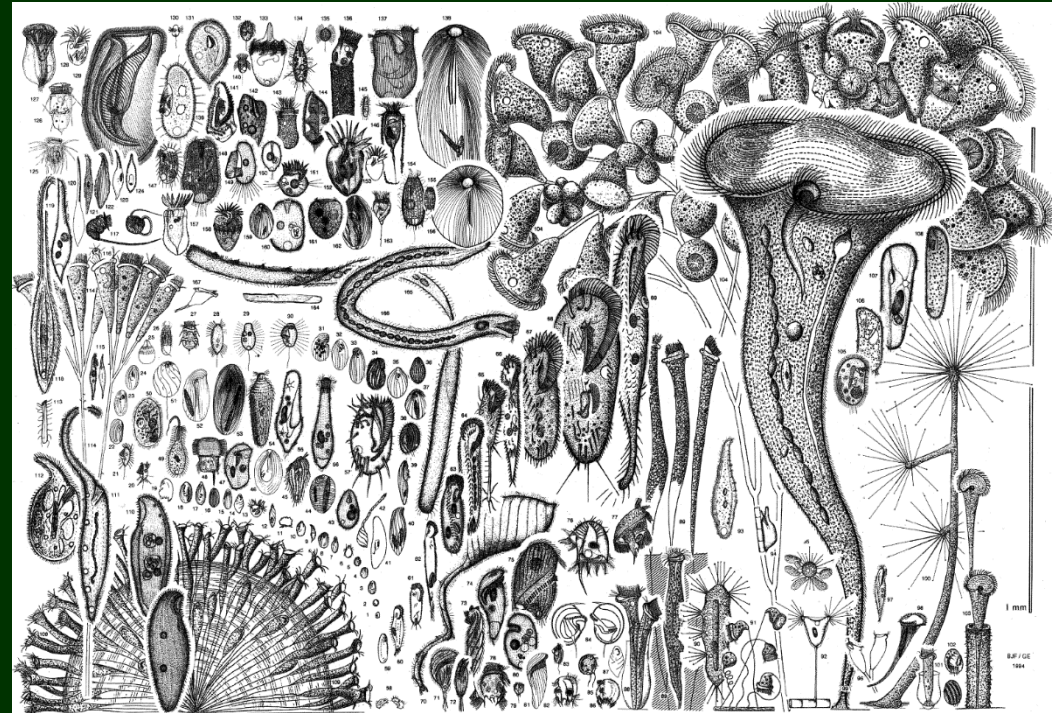
Fylogeneze a systematika

- 1. **Ciliophora**
- 2. **Colponemidia** (dravci)
- 3. **Acavomonidia** (dravci)
- 4. **Myzozoa** (původní myzocytóza)
 - a) **Dinozoa** (fototrofové se sekundární a terciární symbiózou, dravci i paraziti – druhotně ztracená myzocytóza)
 - b) **Chrompodellida** (fototrofové, dravci)
 - c) **Apicomplexa** (paraziti)



Alveolata Ciliophora

- nejsložitější eukaryotní buňky (cytostoma, cytofarynx, exkretční vakuoly)
- extrémně složitý buněčný povrch s mnohočetnými bičíky („brvami“)
- konjugace
- dimorfní jádra (makronukleus s metabolickými funkcemi ~ soma)

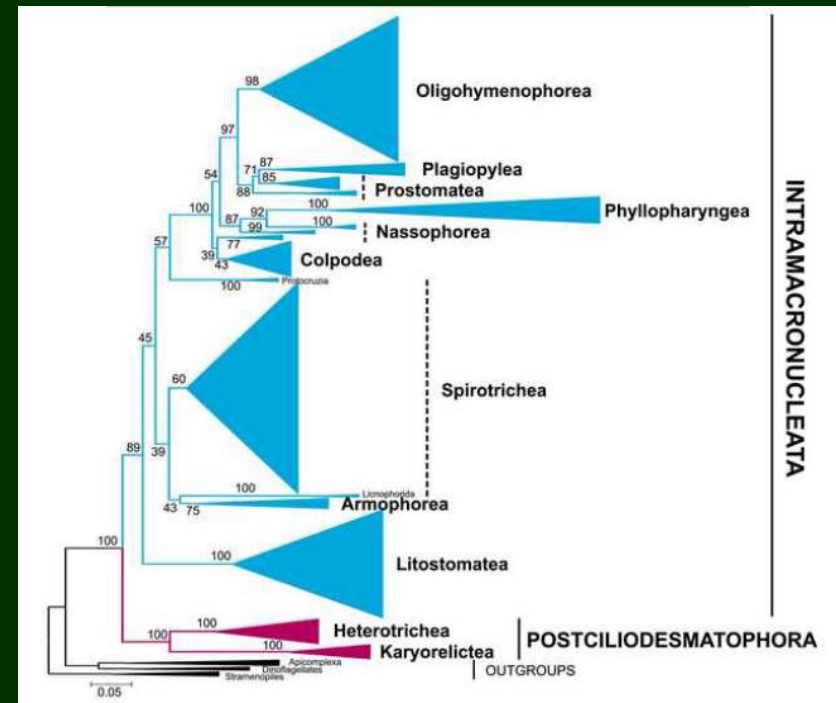


Alveolata

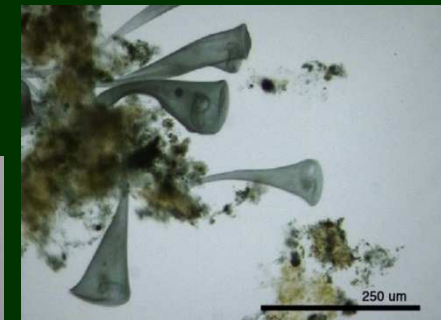
Ciliophora

Fylogeneze a systematika

- 1. **Postciliodesmatophora**
 - 1.1. **Karyorelictea** (makroN se nedělí a je skoro diploidní)
 - 1.2. **Heterotrichea** (makroN se dělí pomocí vnějších mikrotubulů)
- 2. **Intramacronucleata** (makroN se dělí pomocí vnitřních mikrotubulů)



Loxodes

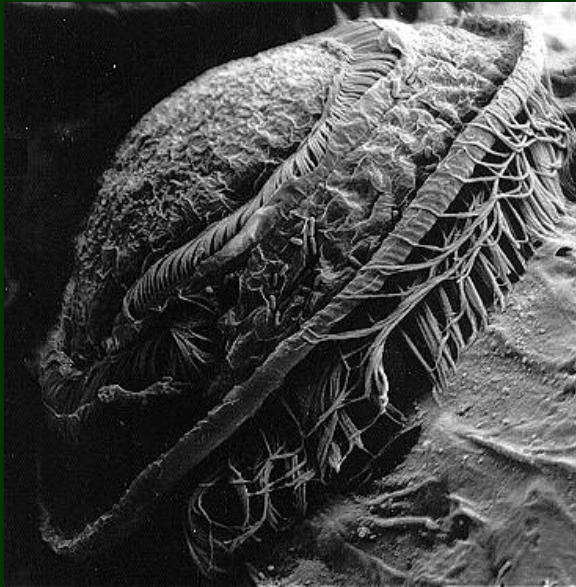
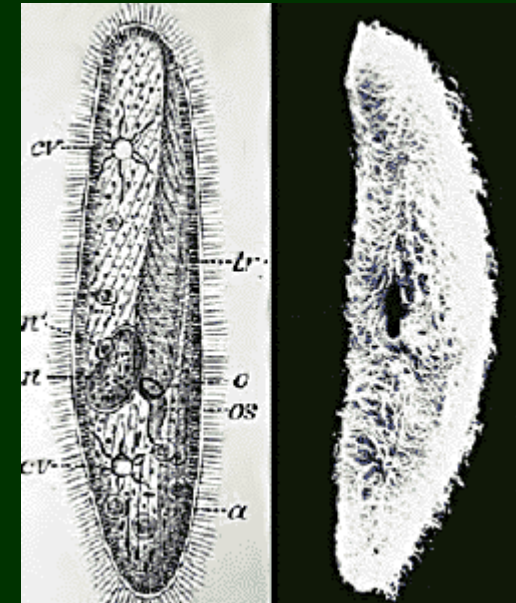


Stentor

Ciliophora

Intramacronucleata

Paramecium



Trichodina

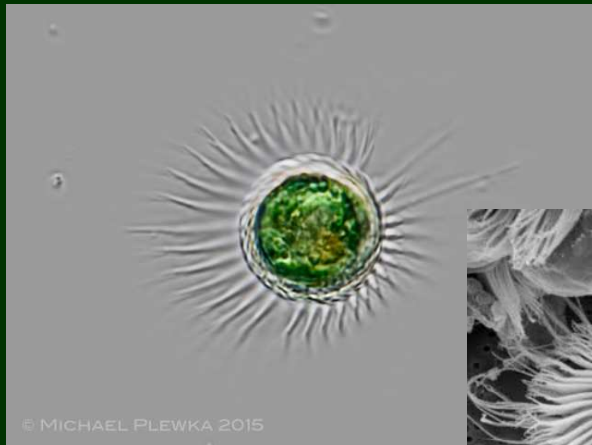
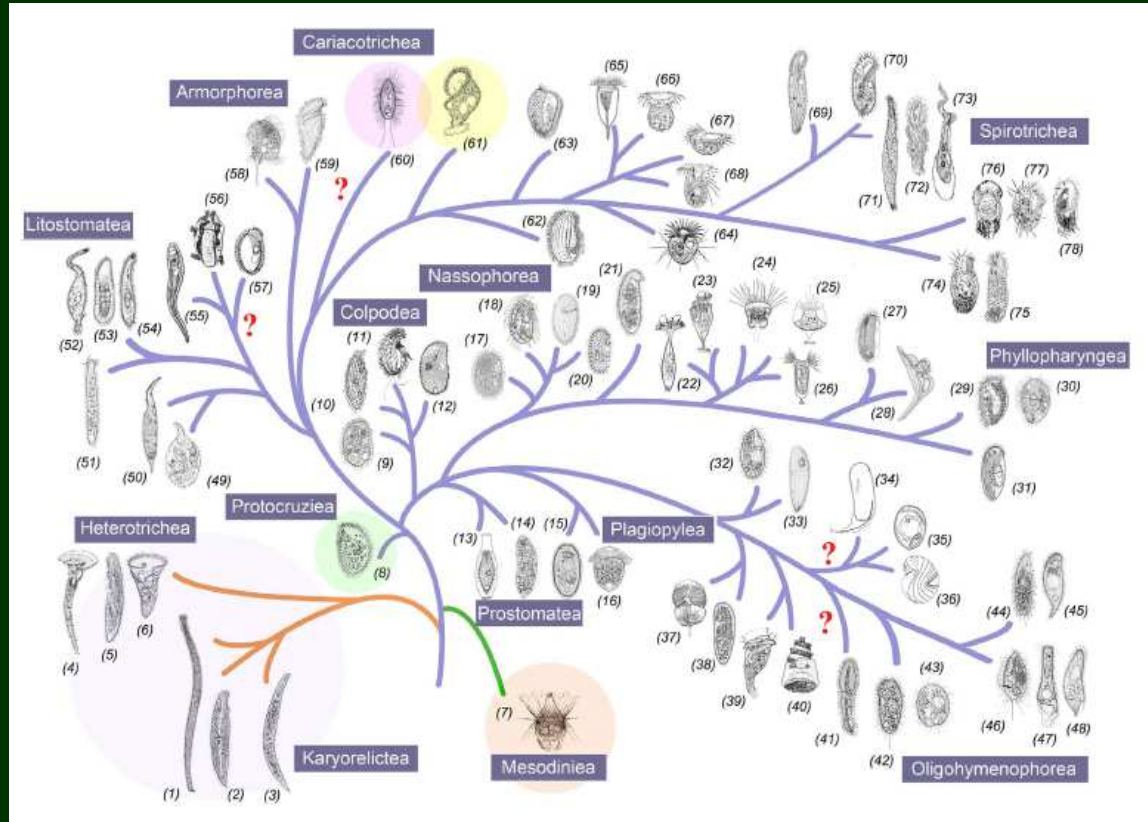


Vorticella

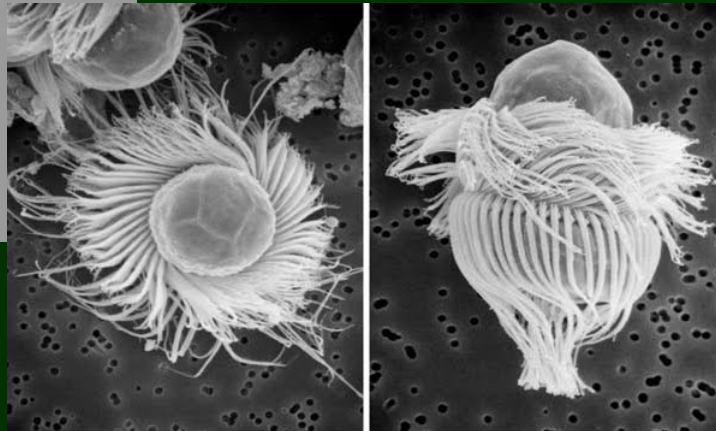


Alveolata Ciliophora

- možná ještě další bazální skupina:
Mesodinea

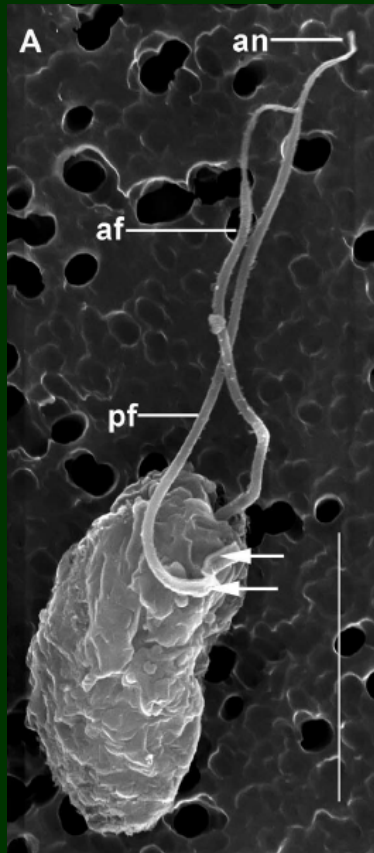


© MICHAEL PLEWKA 2015

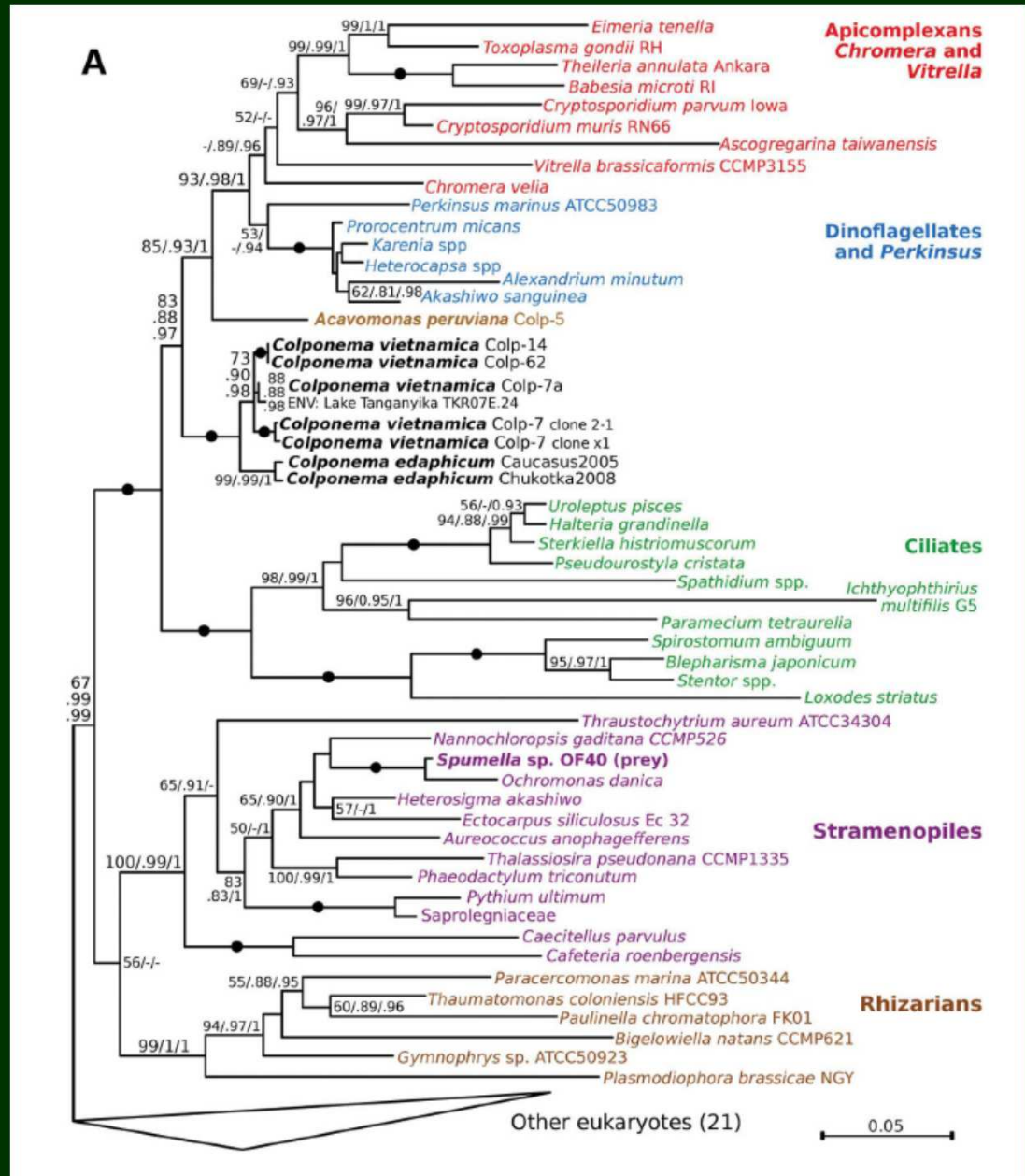


Myrionecta:
endosymbiotické
plastidy z kryptomonád

„SAR“
Alveolata

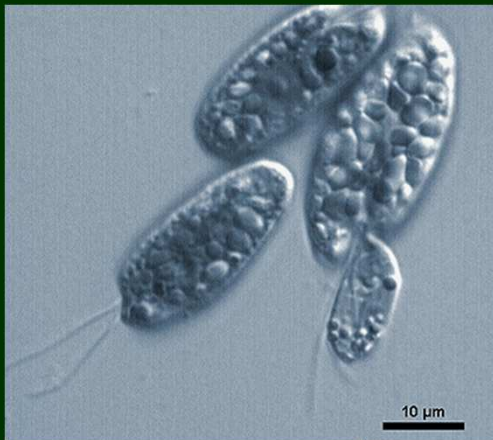


Colponema

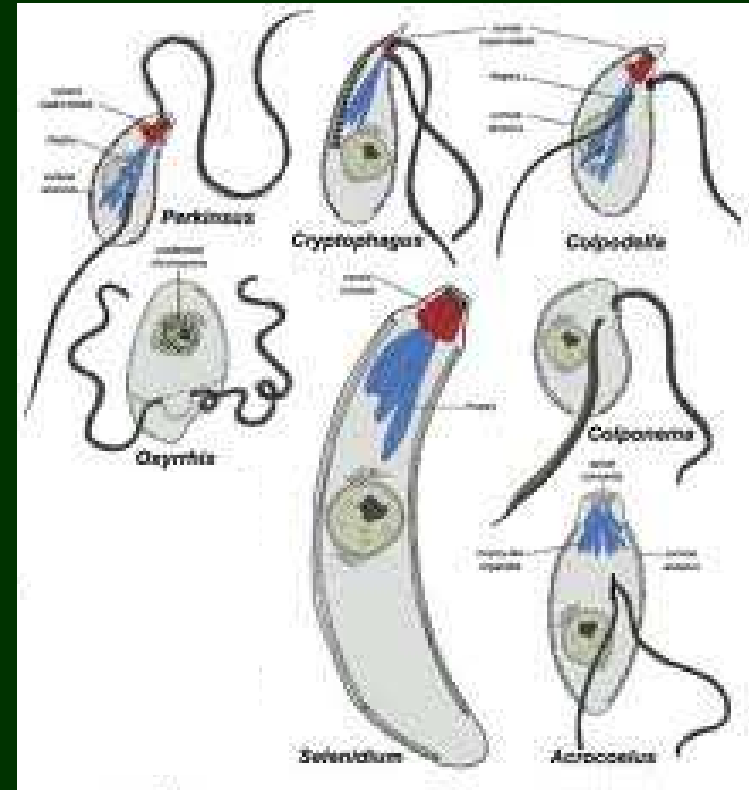
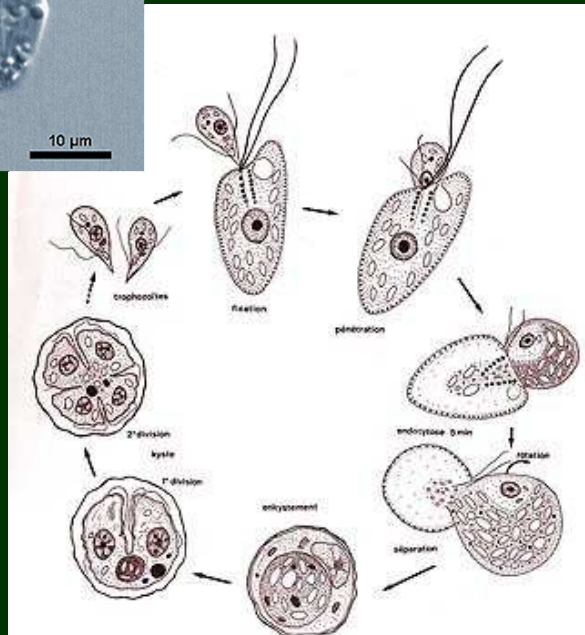


Alveolata

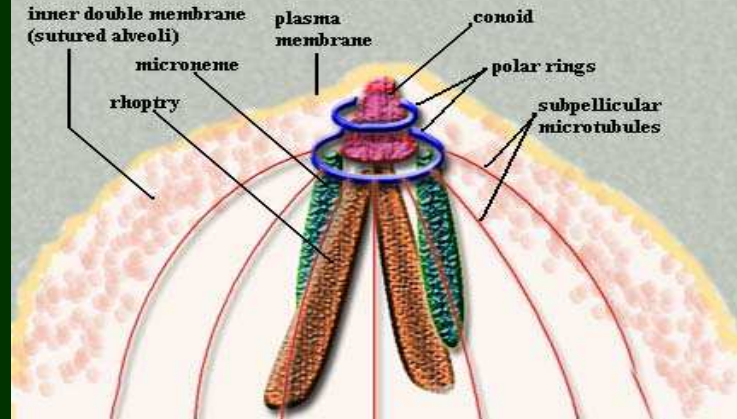
Myzozoa



Colpodella (na *Cryptomonas*)



Apicomplexan apical complex



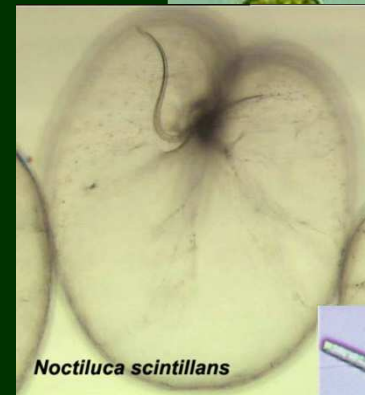
Myzozoa

Dinozoa

- většinou jednobuněční sekundární či terciární fototrofové (**Dinoflagellata**), vzácně paraziti (*Perkinsus*: ústřice) a endosymbionti (*Symbiodinium*: koráli)
- dinokaryon (bez nukleosomů)
- redukce apikomplexu



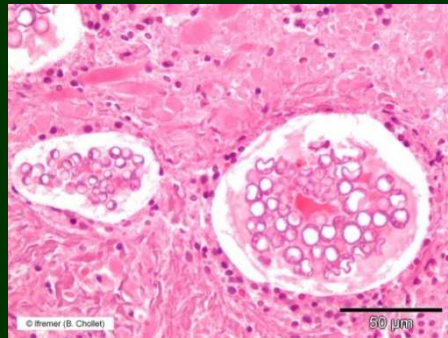
Peridinium



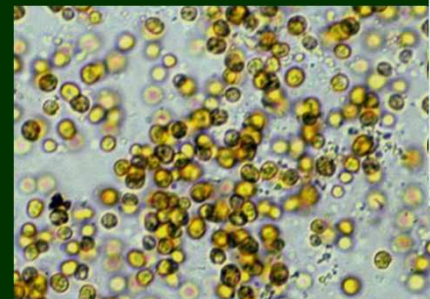
Noctiluca scintillans



Ceratium

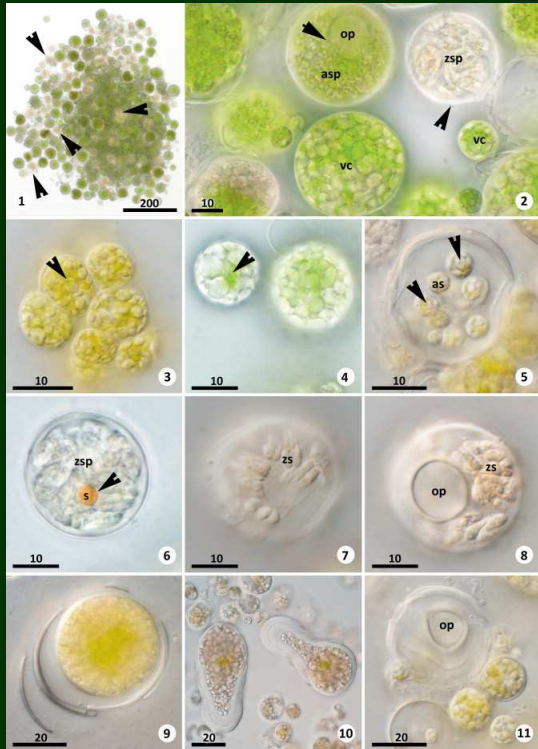


Perkinsus



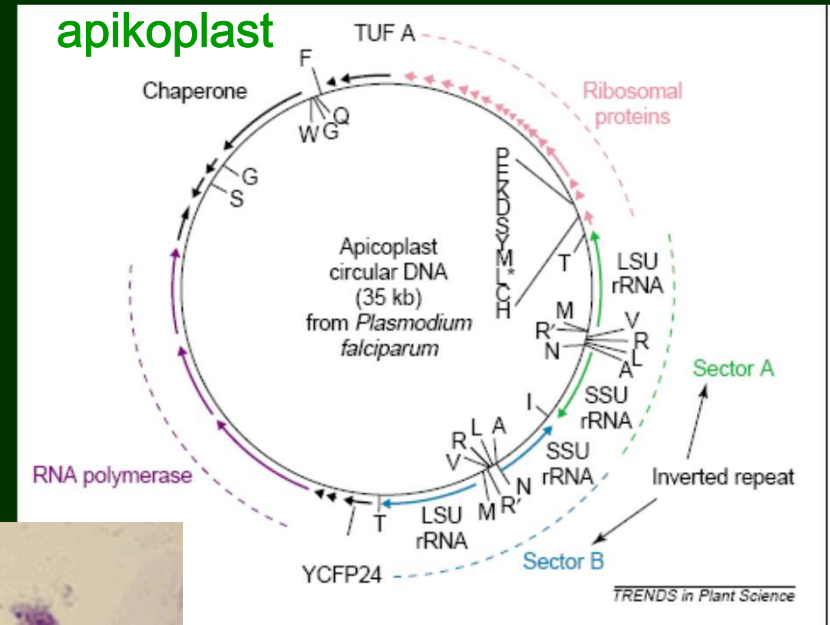
Symbiodinium

Alveolata Myzozoa



Chromerida:
Vitrella

Apicomplexa



Toxoplasma Genomes

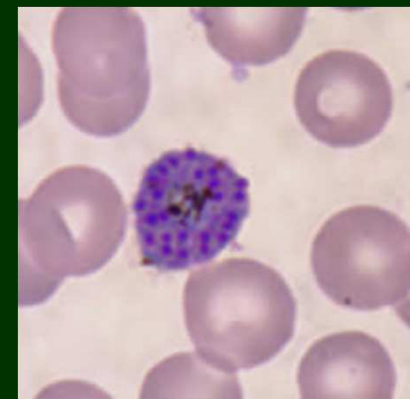
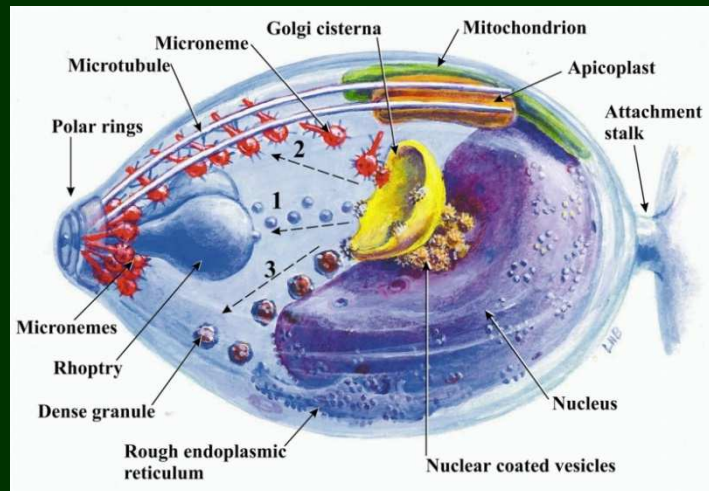
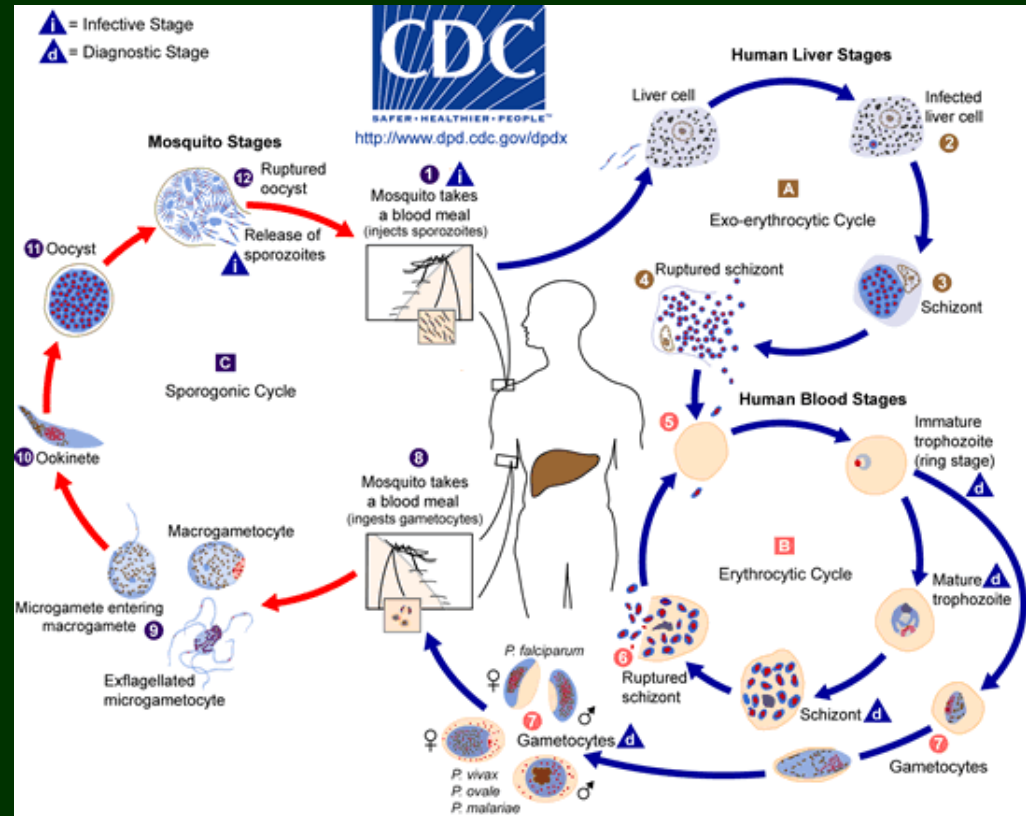
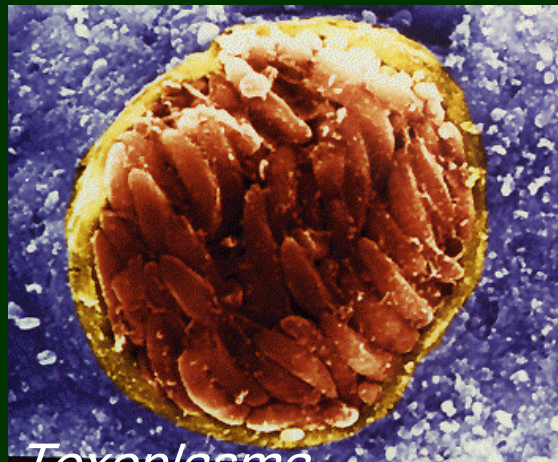
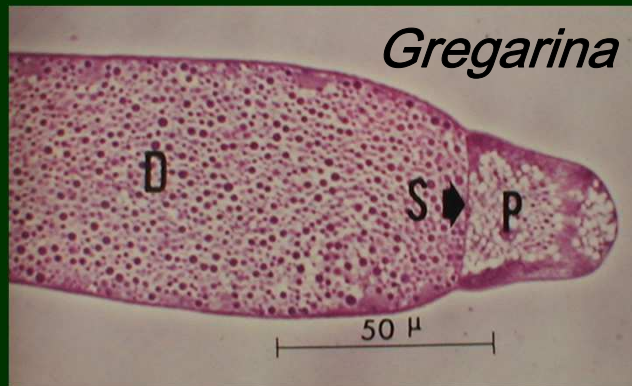
Mitochondrial
6 kb tandem repeat
COI, COII, Cytb
Fragmented rRNA

Nuclear Genome
14 chromosomes
 65×10^7 bp haploid
Map unit 100 kb

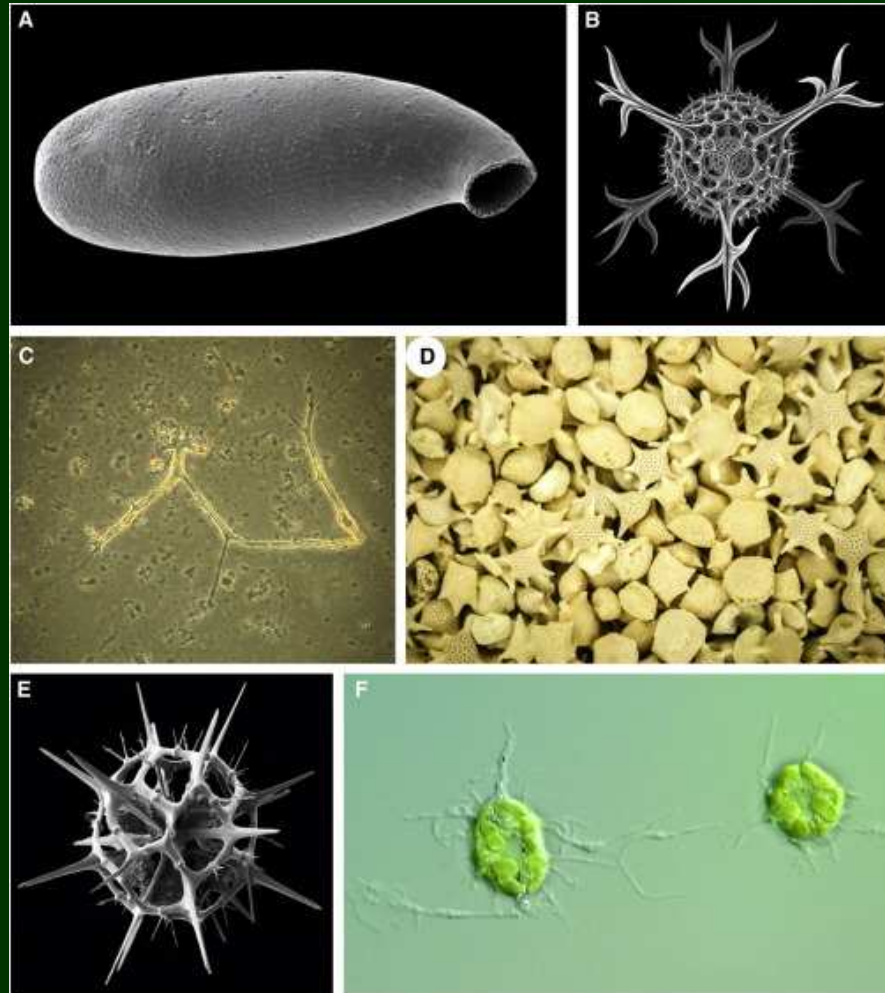
Apicoplast
35 kb genome
Plastid like rRNA
rpoB, tufA, clpC

Myzozoa

Apicomplexa (= Sporozoa)



„SAR“
Rhizaria



„SAR“

Rhizaria

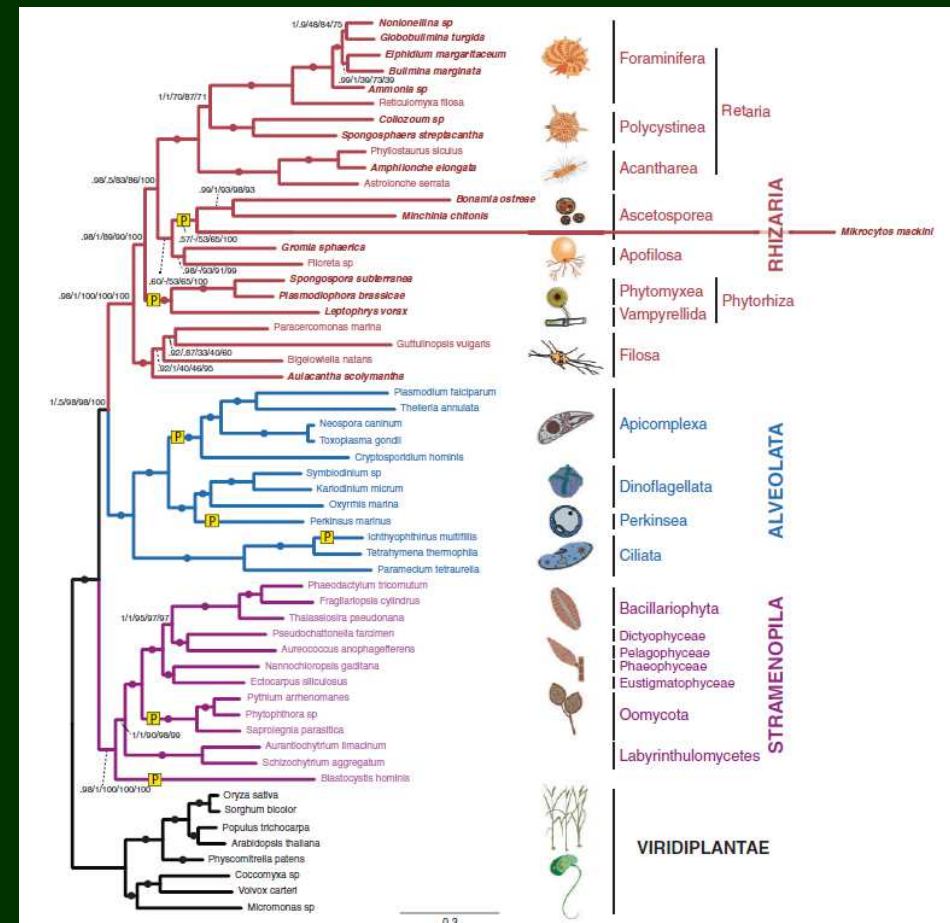
- morfologicky heterogenní seskupení „prvoků“, obvykle s tenkými filopodiemi, nebo s vyztuženými axopodiemi
- obvykle 2 bičíky
- heterotrofní (výjimečně fototrofní se sekundárními endosymbionty), vzácně parazitičtí
- mořští, sladkovodní, půdní, někdy makroskopické formy (Xenophyophorea, Gromiida)
- minerální schránky vznikly několikrát nezávisle (zásadní pro geologii a paleontologii)

„SAR“

Rhizaria

Fylogeneze a systematika

- tradičně **Cercozoa**, **Radiozoa**, **Foraminifera** – ale „Cercozoa“ a „Radiozoa“ nejsou monofyletické skupiny
- 1. Filosa** (= Cercozoa s.str.)
- 2. Ascetospora + Apofilosa**
- 3. Phytorhiza**
- 4. Retaria**
 - 4.1. **Polycystinea**
 - 4.2. **Acantharea**
 - 4.3. **Foraminifera**

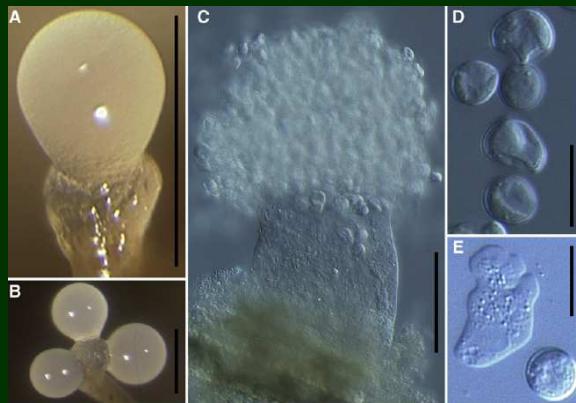


Rhizaria

Filosa

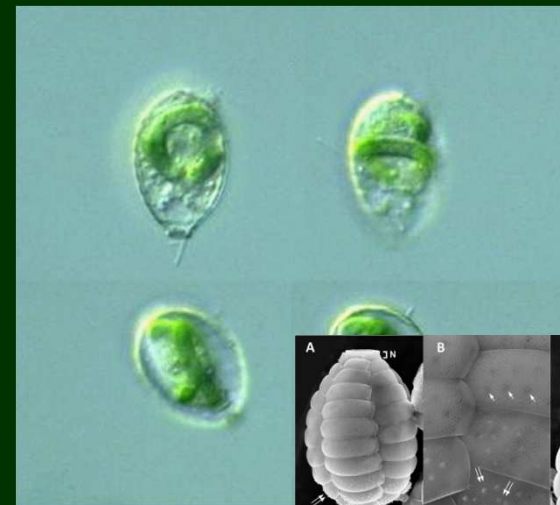


Euglypha

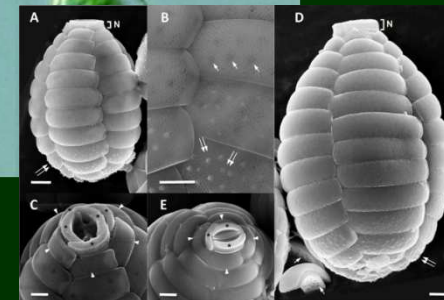


Guttulinopsis

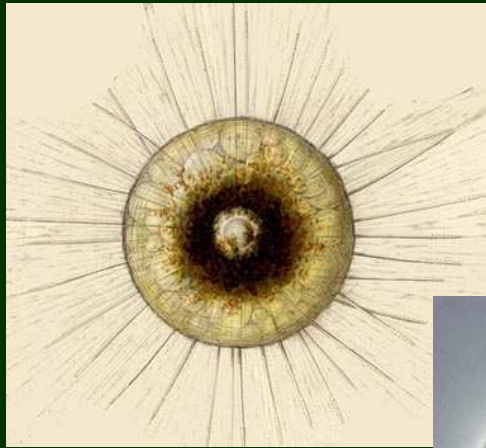
agregátní mnohobuněčnost



Paulinella
primární
endosymbióza
se sinicí



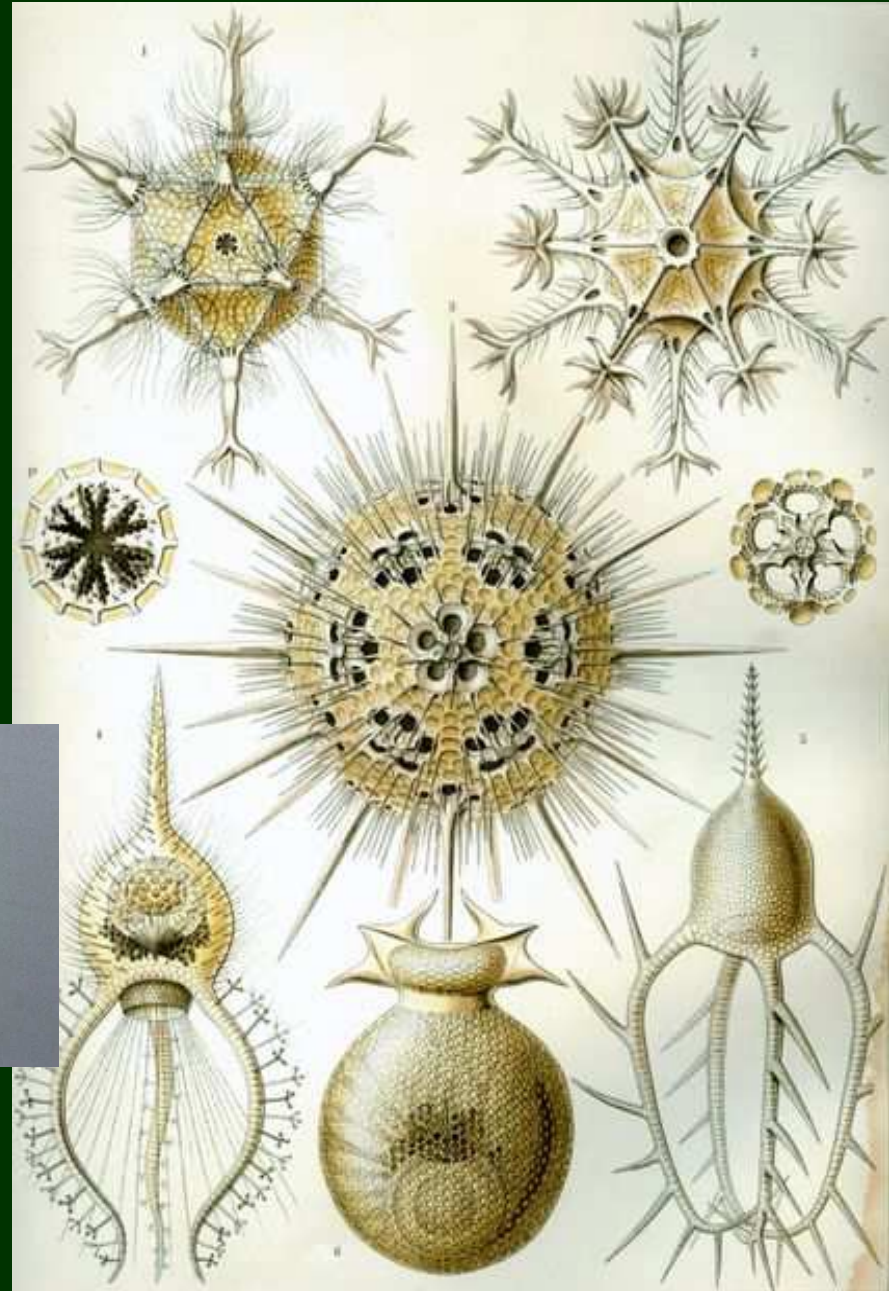
Filosa
Phaeodarea



Aulacantha



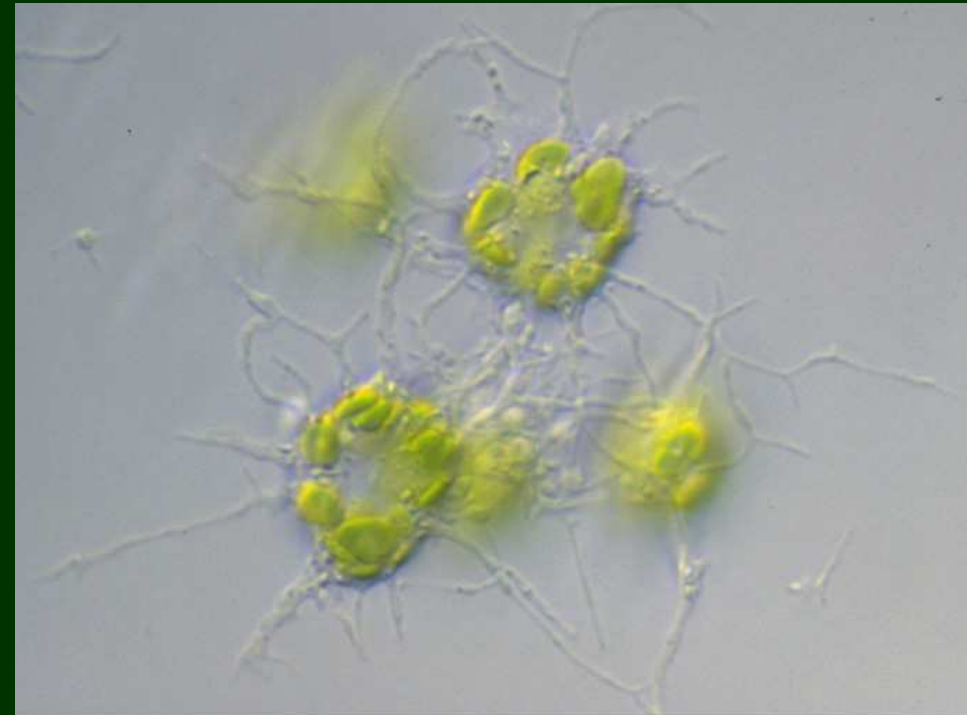
omyem řazené k mřížovcům
(Radiozoa)



Filosa Chlorarachnea

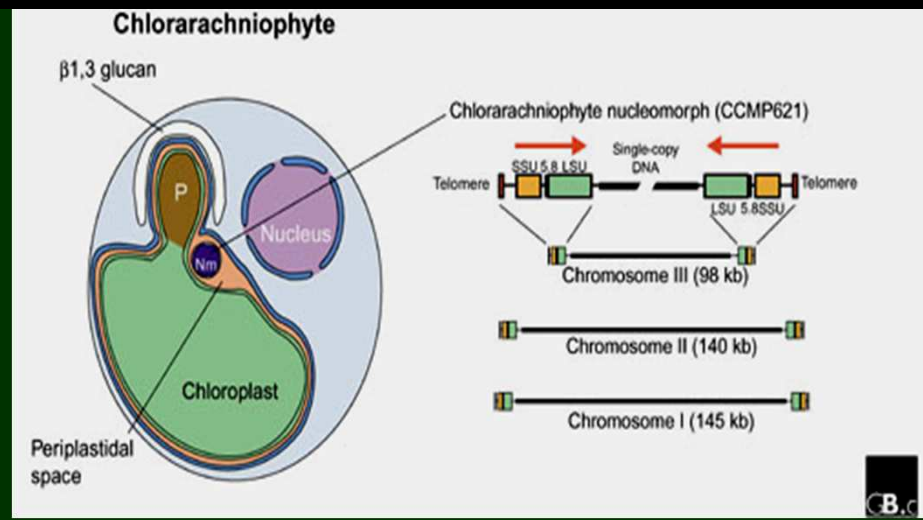


endosymbióza
se zelenou
řasou



NIES-624 *Chlorarachnion reptans*

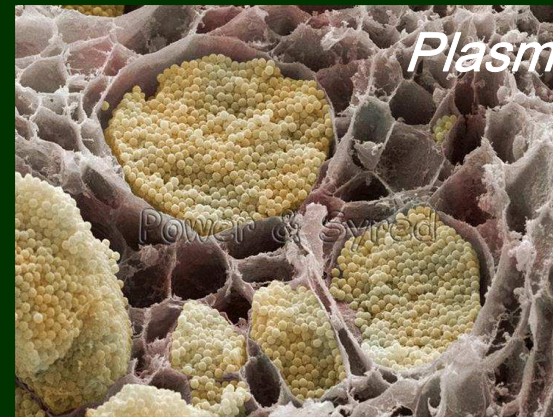
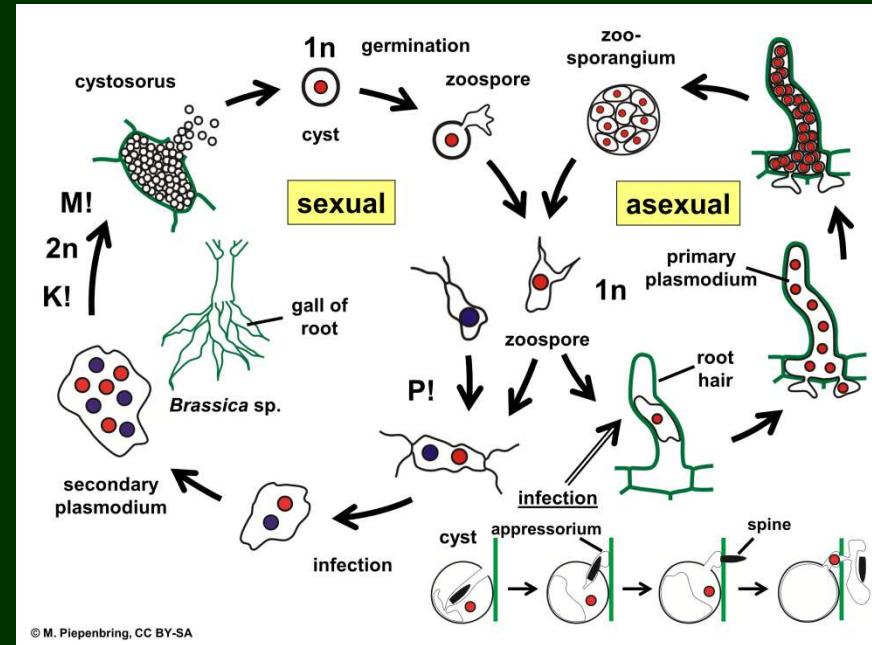
10 μ m



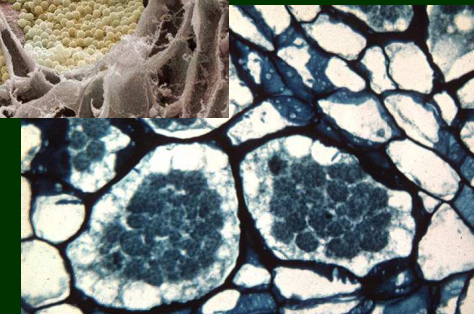
Rhizaria Phytorrhiza



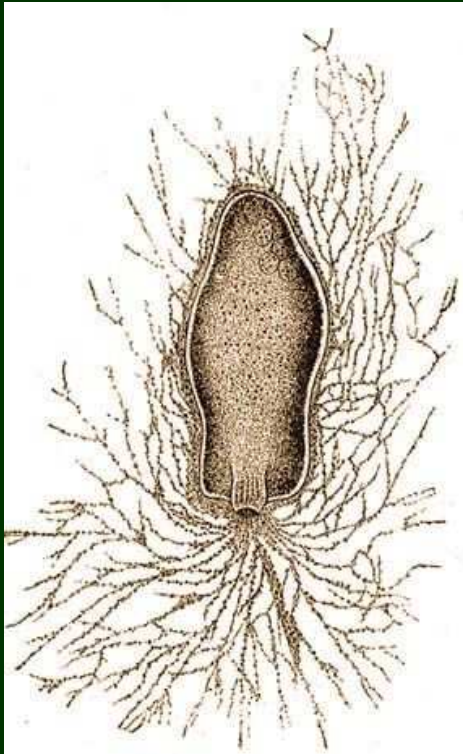
Vampyrella



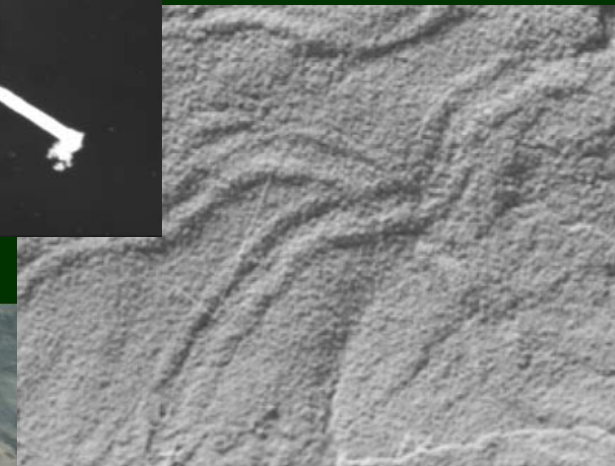
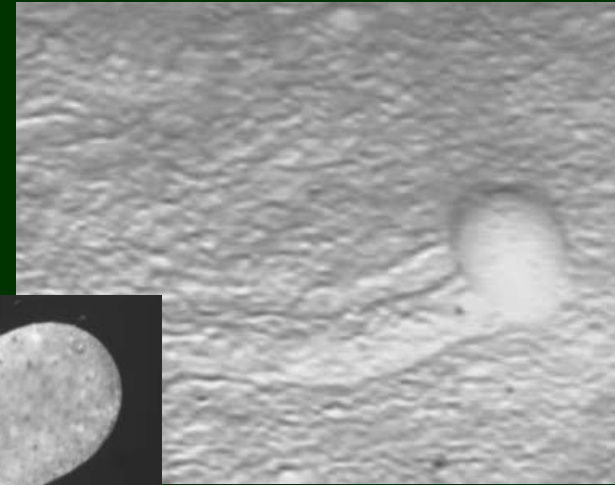
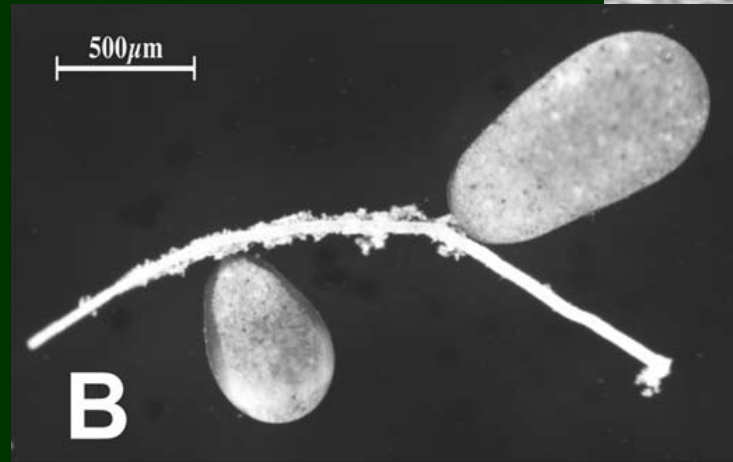
Plasmodiophora



Rhizaria Apofilosa



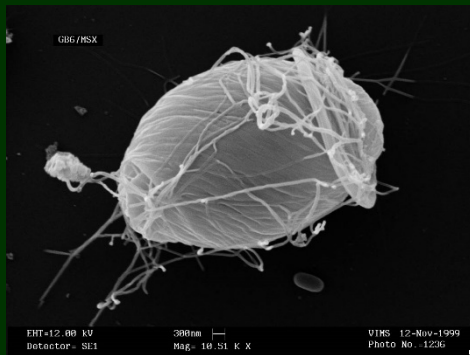
duté koule vyplněné
vodou, živá povrchová
vrstva



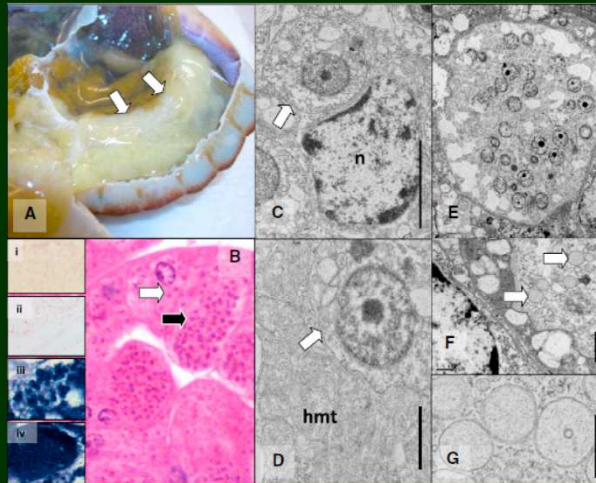
Gromia

Rhizaria

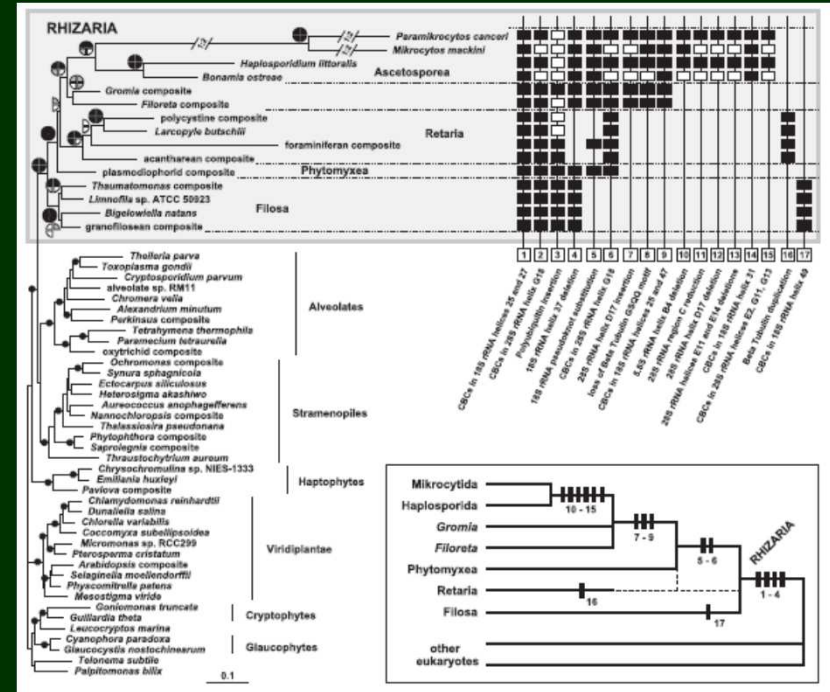
Ascetospora



Haplosporidium



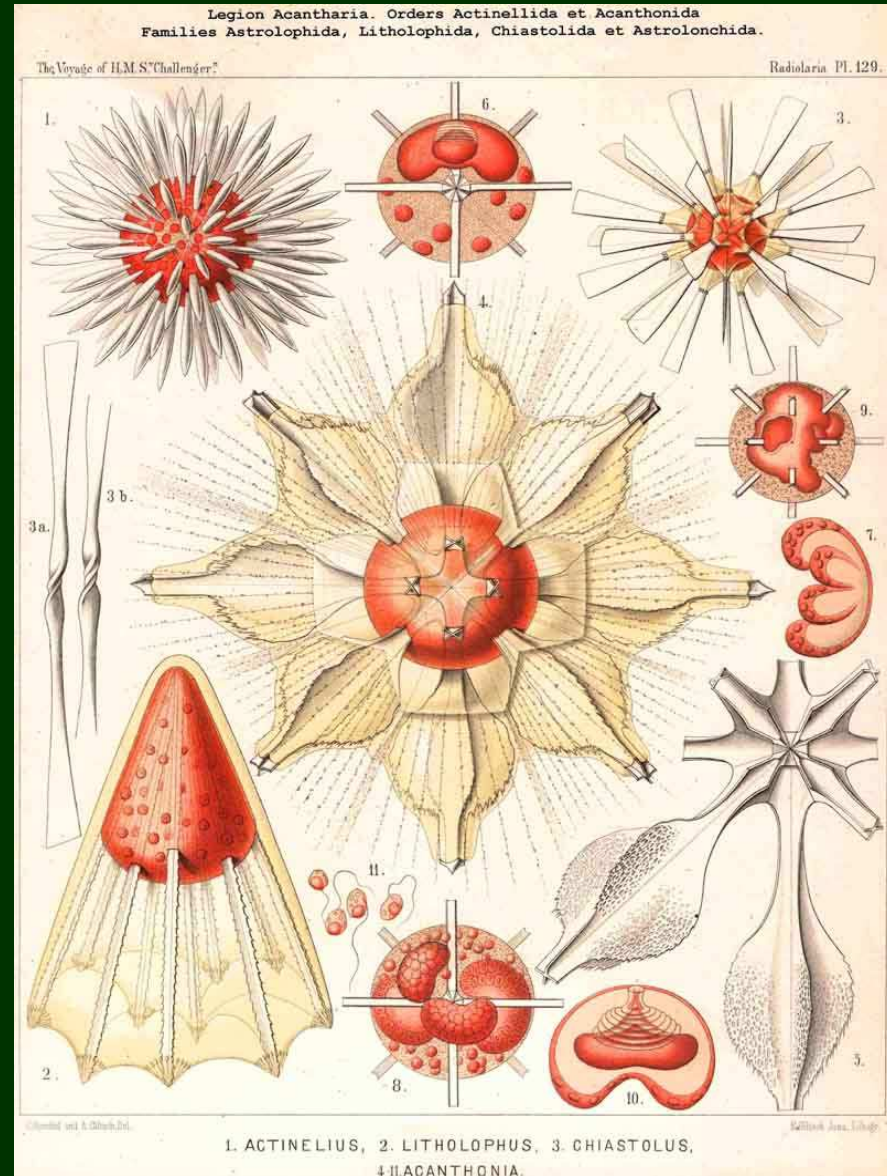
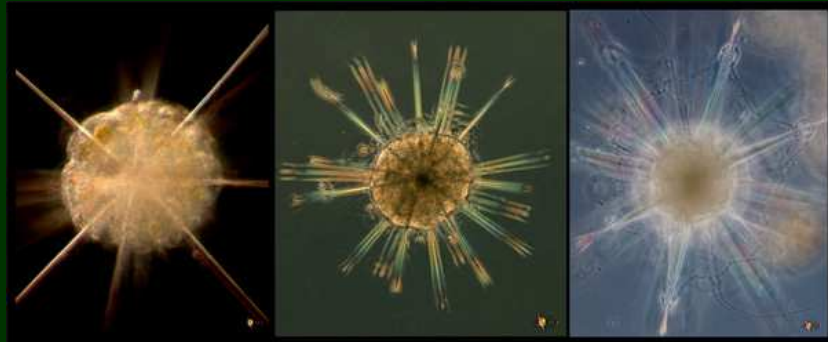
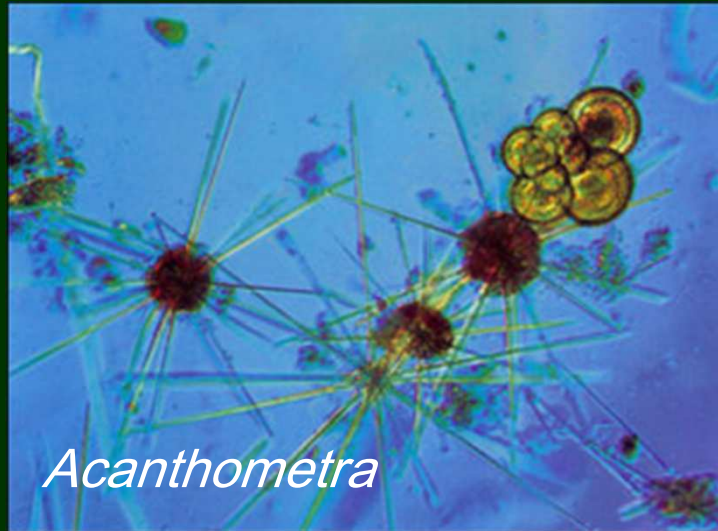
Mikrocytos



- paraziti měkkýšů, kroužkovců, členovců
- parazitické plazmodium

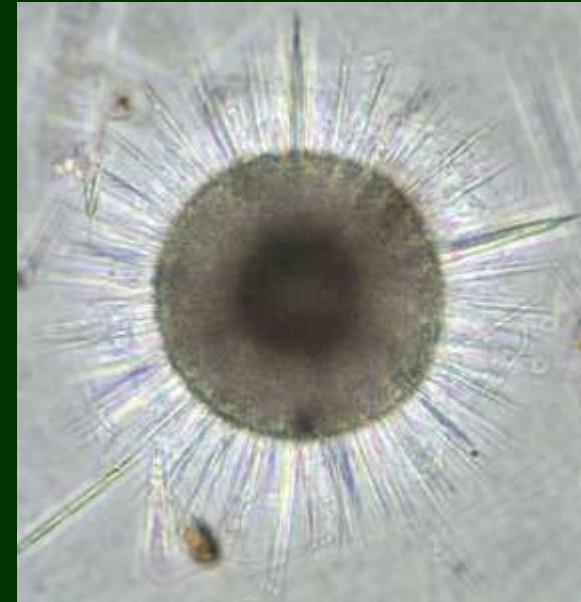
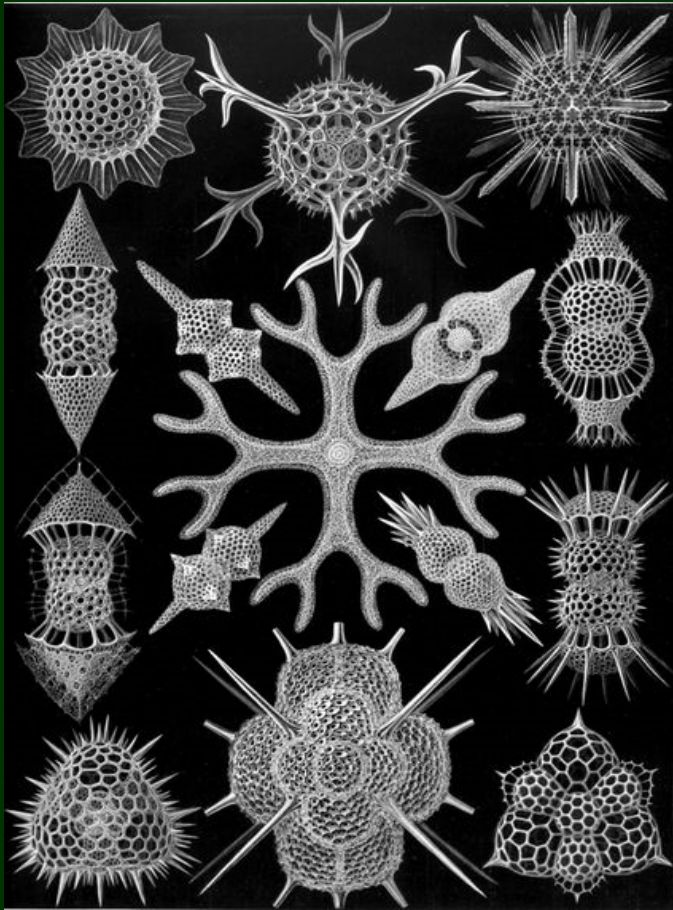
Rhizaria: Retaria

Acantharia

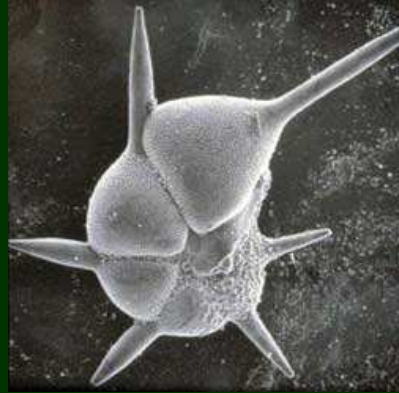


Rhizaria: Retaria

Polycystinea



Rhizaria: Retaria
Foraminifera



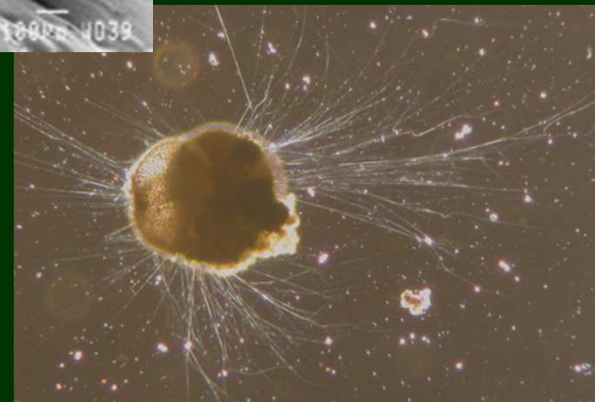
Hantkenina



Reticulomyxa
sladkovodní bez
schránek



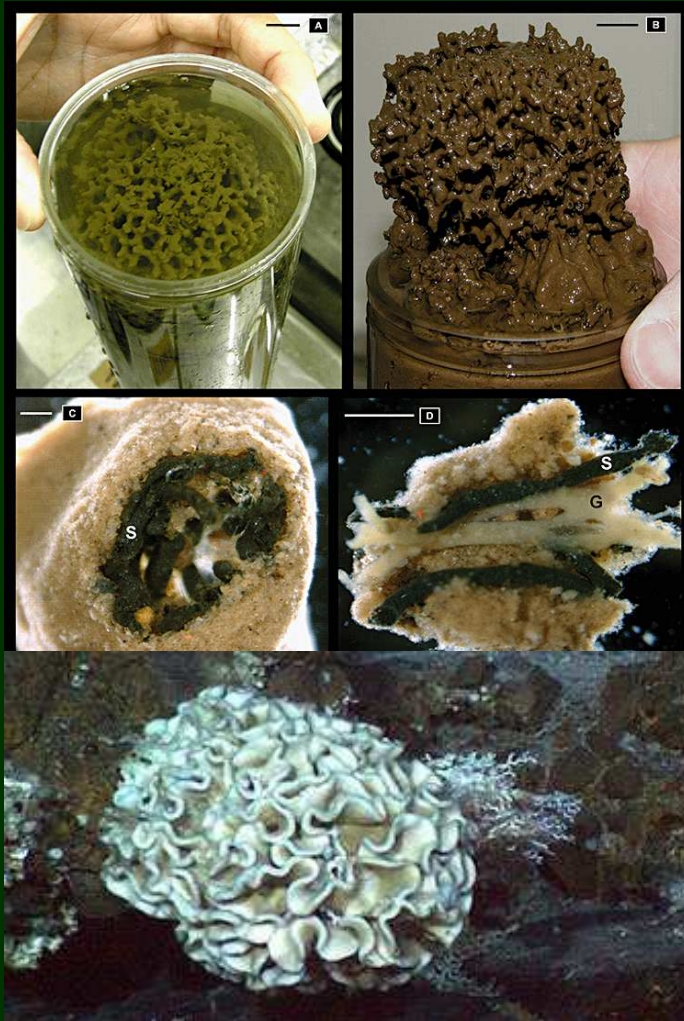
Globigerina



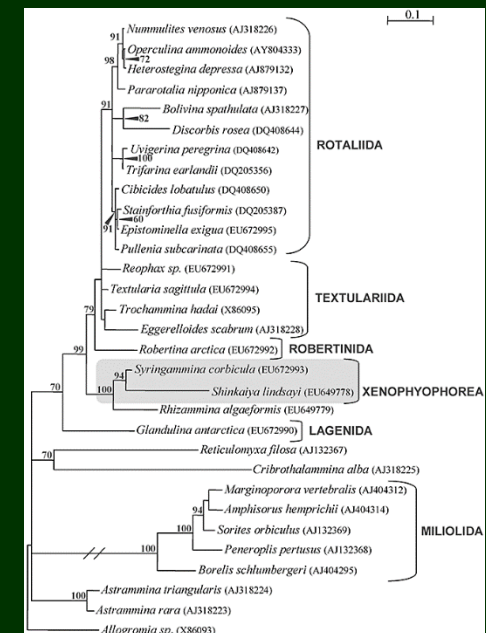
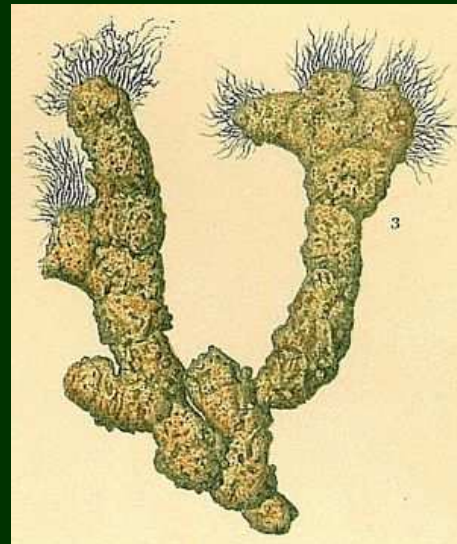
Ammonia

Foraminifera

Xenophyophorea

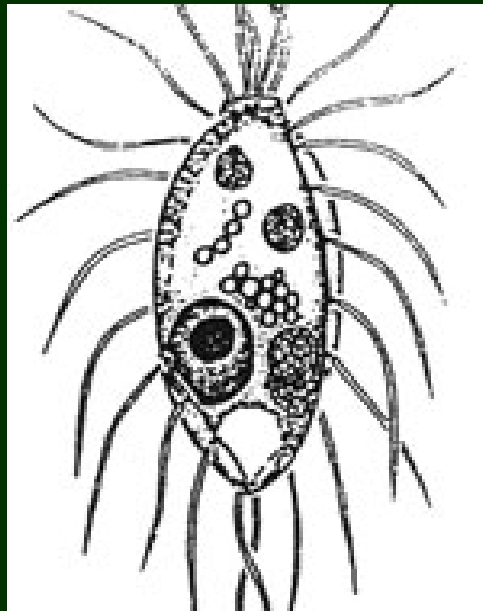


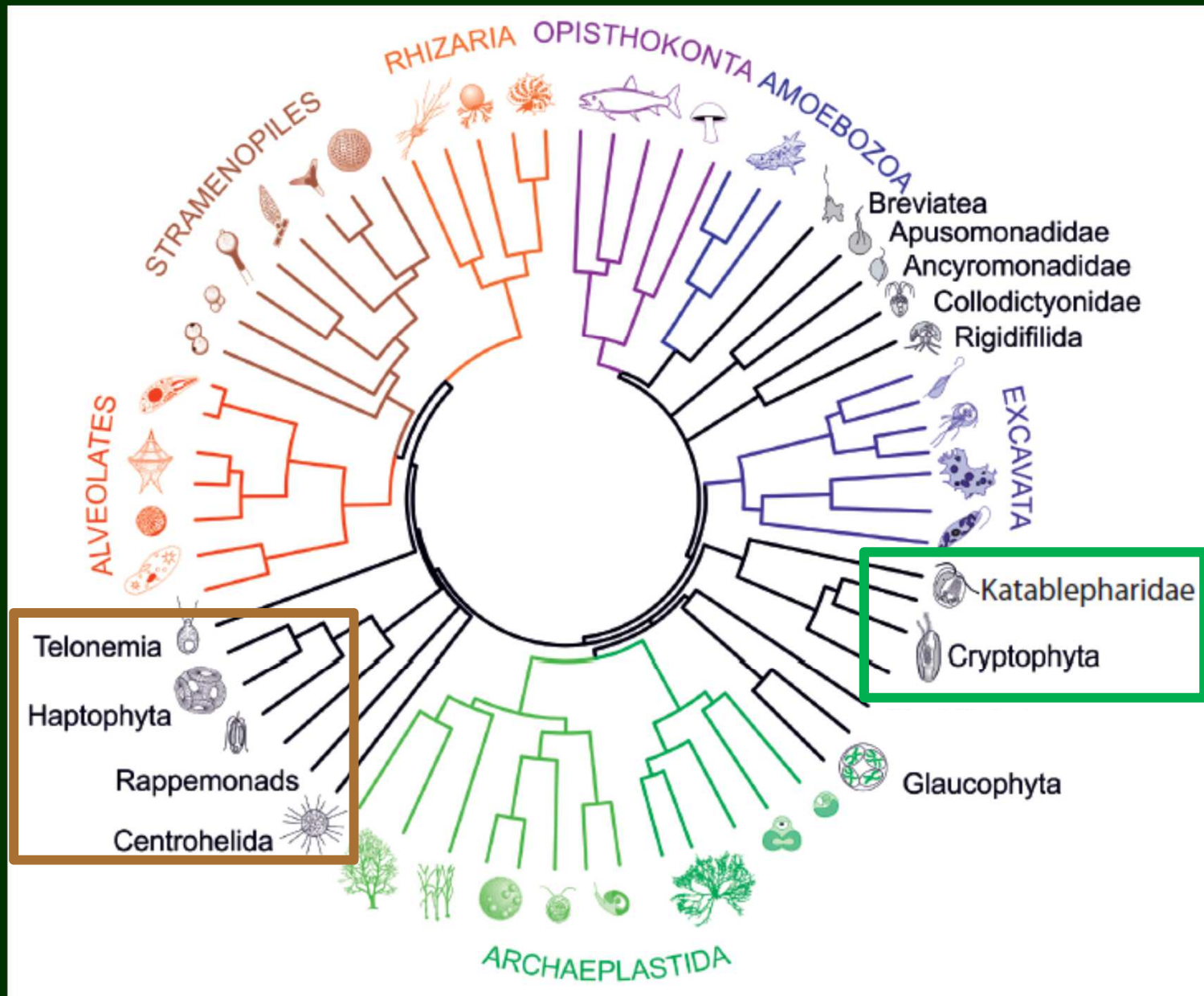
- hlubokomořský bentos
- až 20 cm v průměru!
- schránky postavené z „xenofyí“ = aglutinovaných částic z vnějšího prostředí (hlavně vlastní výkaly)



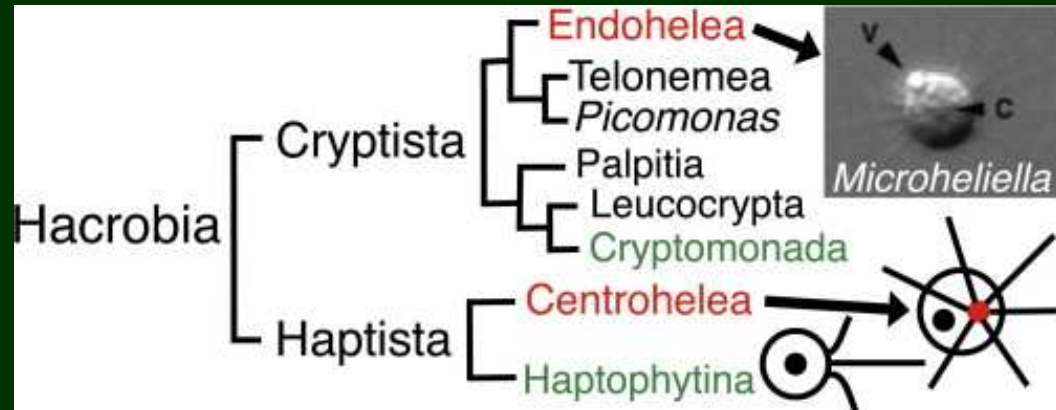
Hemimastigophora (= Spirochemida)

- poslední významná skupina, od níž nemáme *žádné* sekvence – Euglenozoa??? „Apusozoa“??? **Rhizaria**?
- heterotrofní sladkovodní a půdní bičíkovci s 2 řadami bičíků





„Hacrobia“

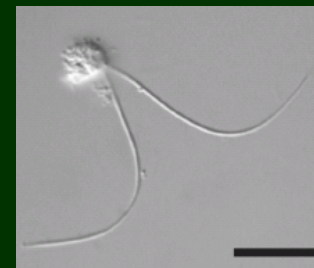


- **1. Haptista**

- Haptophyta
- Centrohelea

- **2. Cryptista**

- Cryptomonada (+ Leucocrypta = Katablepharida)
- Palpitia (= *Palpitomonas*)
- Corbihelia (= Endohelea + Picomonadea + Telonemea)



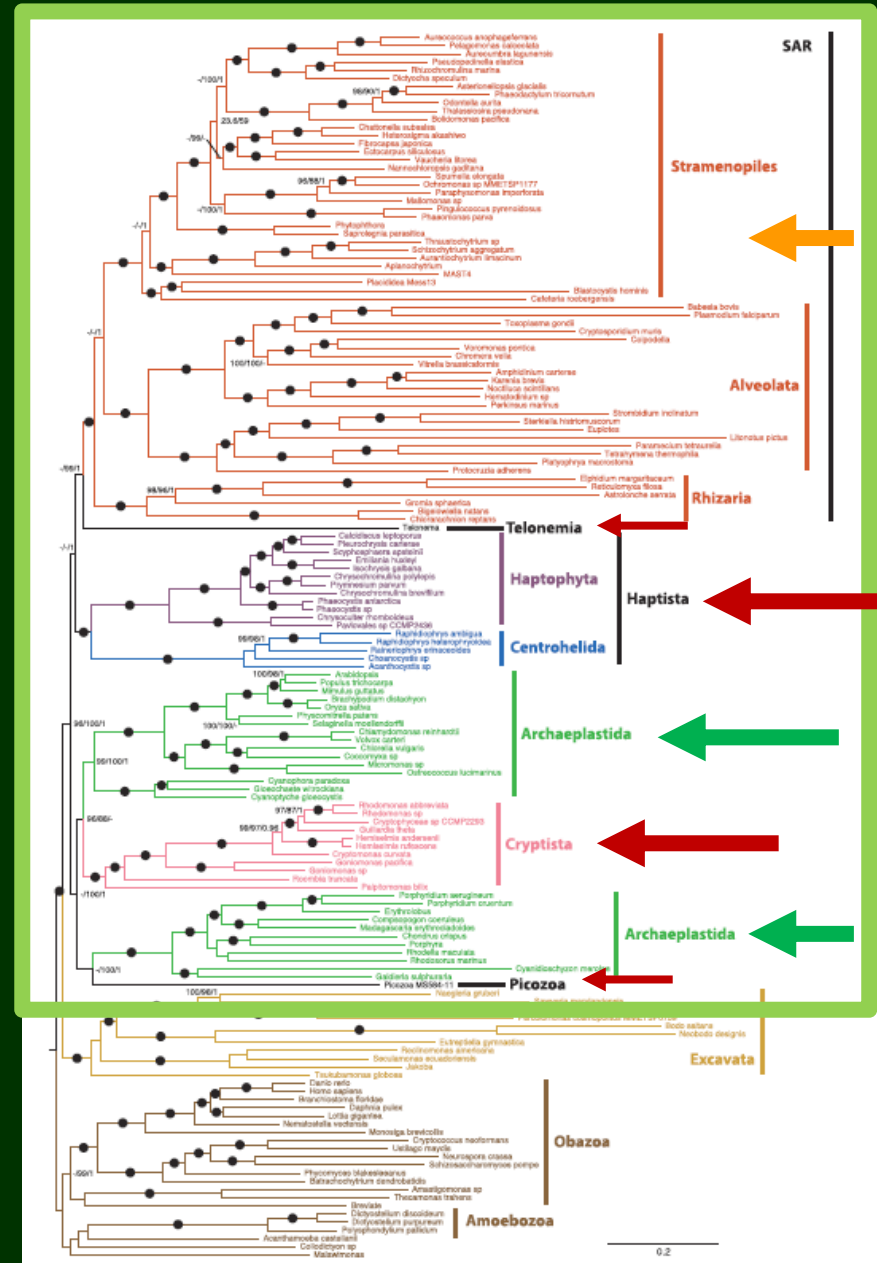
mořský
heterotrofni
bičikovec
Palpitomonas
(2010)



Telonema

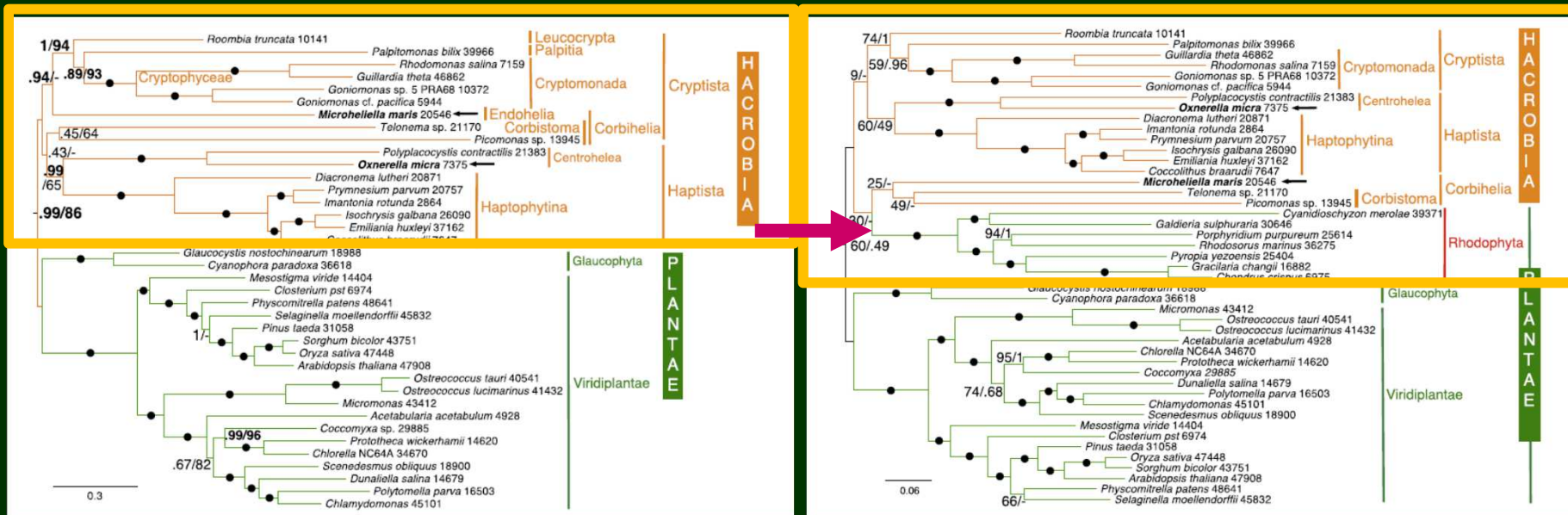
„Hacrobia“?

- monofylie?
- x podivná a málo podpořená fylogeneze archeplastidů!
- x nejasné postavení Telonemea a Picomonadea (Cryptista?)



Monofylie hakrobií?

- sekundární symbióza s rudouchou → rhodofytní geny v (některých?) hakrobiích, spojení Cryptista–Archaeplastida
- x experimenty s přidáváním/ubíráním ruduch vedou ke spojení Hacrobia–Archaeplastida, ne k polyfylii hakrobií!



- haptonema („třetí bičík“)
- povrchové destičky, někdy vápenaté („kokolity“)

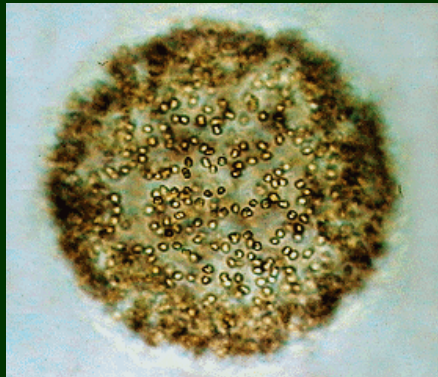
Haptista Haptophyta



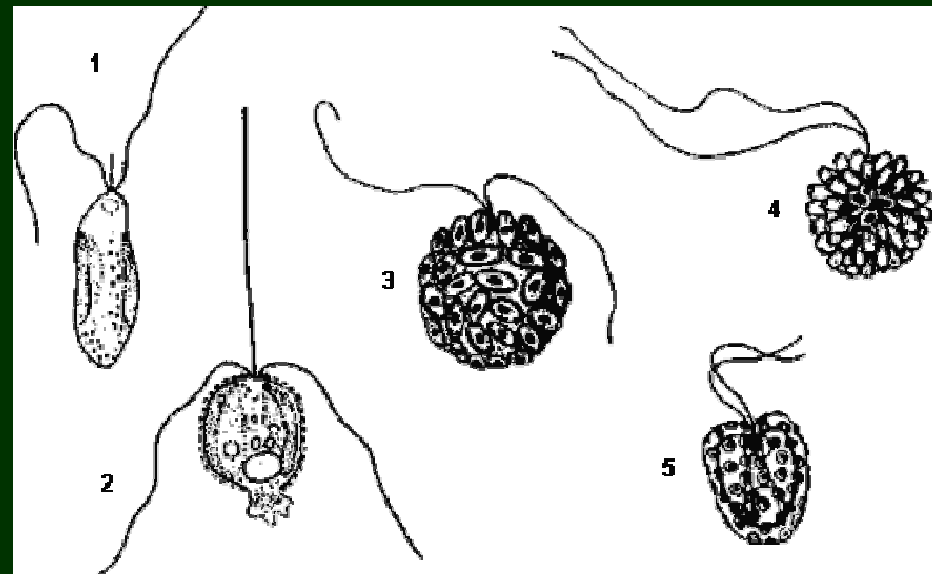
Prymnesium



Emiliana

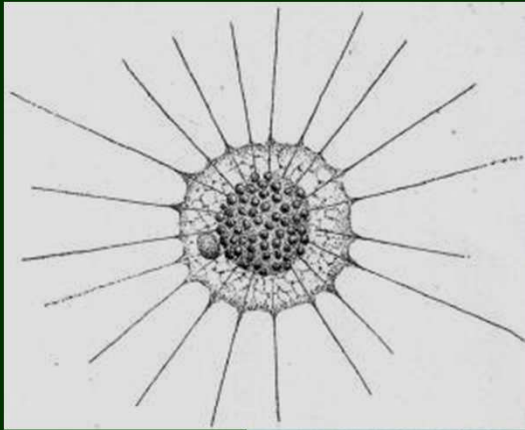


Phaeocystis

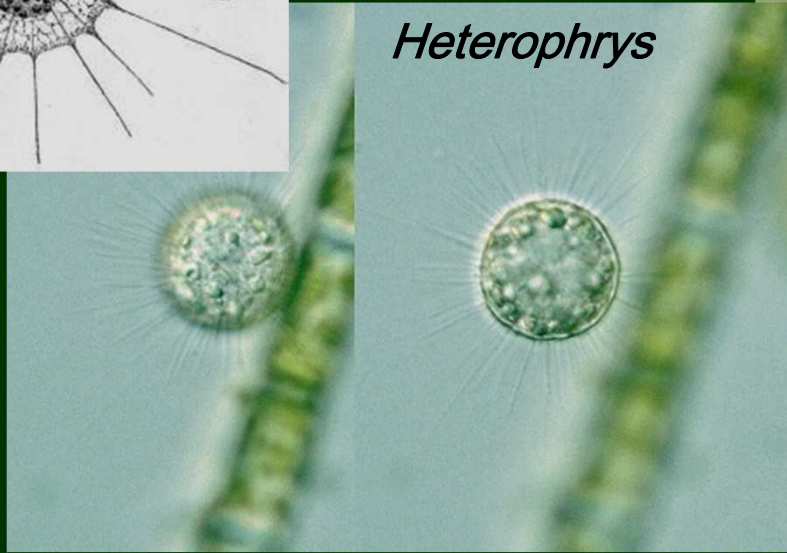


Haptista

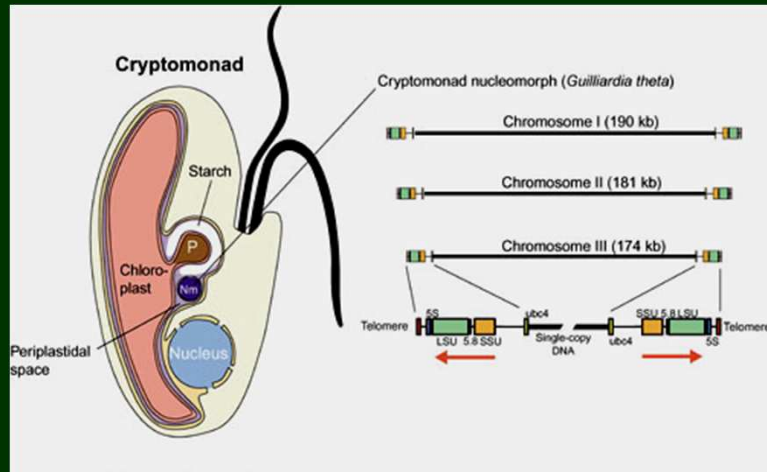
Centrohelea



Heterophrys



Cryptista



Cryptomonas

- buňky s ústní rýhou
- unikátní ultrastruktura
- symbiont se zachovaným nukleomorfem

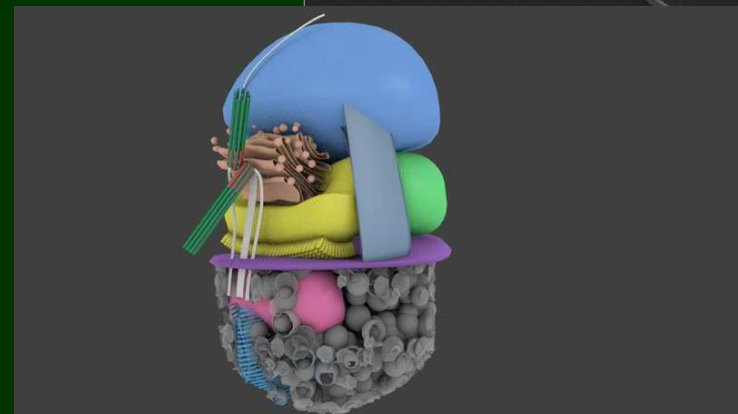


Hatena: iniciální fototrofie: jedna dceřiná buňka zdědí „chloroplast“, druhá musí sežrat novou řasu

Cryptista?

Picomonadea (=Picozoa)

- 2007: z environmentálních vzorků: fototrofové blízcí kryptomonádám → „**Picobiliphyta**“ – později zpochybněna fototrofie
- spíš nano- než piko- (větší než 2 μm ?) → „Biliphyta“
- první kultivovatelný zástupce: pikoplankton, heterotrofie, dva nestejně bičíky bez vlásků, dvě části buňky (přední s organelami, zadní s vakuolami a potravním aparátem)



Picomonas