

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Petra Klembarová

Diverzita anaerobních protist
Diversity of anaerobic protists

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Ivan Čepička, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 7.8.2024

Petra Klembarová

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli prof. RNDr. Ivanu Čepičkovi, PhD. za čas, ochotu a odborné vedení, díky kterým tato práce mohla vzniknout.

Abstrakt

Anaerobní protisti představují rozmanitý soubor eukaryotických organismů, které se přizpůsobily životu v prostředí s nízkým nebo nulovým obsahem kyslíku. Tato adaptace vedla ke změnám v jejich metabolismu. Mitochondrie anaerobních protist a od nich odvozené organely mají často redukované či modifikované struktury a funkce. Tyto organismy jsou ekologicky flexibilní, což jim umožňuje přechody mezi různými prostředími a způsoby života. Mnoho z těchto organismů může přecházet mezi volně žijící a endobiotickou formou. Známe jsou také tranzice mezi sladkovodním a mořským prostředím. Diverzitu anaerobních protist zvyšuje jejich schopnost vstupovat do syntrofních symbióz s prokaryotickými organismy, jako jsou bakterie a archea. Tito symbionti poskytují hostiteli metabolity a podporují tak jeho energetický metabolismus. Tato interakce protistům napomáhá přežít a prosperovat v nehostinných podmínkách. Další výzkumy, molekulární a fylogenetické analýzy jsou potřeba k porozumění vztahů mezi jednotlivými zástupci protist a k upevnění našich znalostí o diverzitě a vývoji těchto organismů. Tato práce shrnuje diverzitu doposud známých anaerobních protist s důrazem na obligátně anaerobní volně žijící zástupce. Cílem práce je zhodnotit, ve kterých skupinách popisovaných organismů došlo k přechodu mezi prostředími či způsoby života a u kterých se vyskytují syntrofní symbiózy.

Klíčová slova: mitochondrie, mitochondrion-related organelles, anaerobní protist, tranzice, syntrofní symbióza, volně žijící

Abstract

Anaerobic protists represent a diverse group of eukaryotic organisms that have adapted to life in environments with low or zero oxygen levels. This adaptation has led to changes in their metabolism. Mitochondria and derived organelles in anaerobic protists often have reduced or modified structures and functions. These organisms are ecologically flexible, allowing them to transition between different environments and lifestyle. Many of these organisms can switch between free-living and endobiotic form. Transitions between freshwater and marine environments are also documented. The diversity of anaerobic protists is further supported by their ability to enter syntrophic symbioses with prokaryotic organisms, such as bacteria and archaea. These symbionts provide metabolites to the host and support its energetic metabolism. Such interactions help protists survive and thrive in hostile conditions. Further research, including molecular and phylogenetic analyses, is needed to understand the relationships among different protist representatives and to strengthen our knowledge of the diversity and evolution of these organisms. This work summarizes the diversity of anaerobic protists known so far, with an emphasis on obligate anaerobic free-living representatives. The aim of this thesis is to evaluate which groups of described organisms have undergone transitions between environments or lifestyles and to identify those exhibiting syntrophic symbioses.

Keywords: mitochondria, mitochondrion-related organelles, anaerobic protists, transition, syntrophic symbiosis, free-living

Obsah

1	Úvod a cíle práce	1
2	Obligátní anaerobióza.....	2
3	Pozice anaerobních protist v rámci fylogenetického stromu eukaryot.....	3
4	Metamonada	4
4.1	Preaxostyla.....	5
4.2	Fornicata	6
4.3	<i>Barthelona</i>	7
4.4	Parabasalia	7
4.5	Anaeramoebae.....	8
5	Discoba	9
5.1	Jakobida	9
5.2	Heterolobosea.....	9
5.3	Euglenozoa	11
6	Stramenopiles.....	11
7	Rhizaria	12
8	Ciliophora.....	13
8.1	Plagiopylea	13
8.2	Anaerocyclidiidae.....	14
8.3	APM nálevníci	14
8.4	Copemetopea.....	16
8.5	Litostomatea	17
9	Apicomplexa	17
10	Amoebozoa.....	17
10.1	Archamoebae.....	18
10.2	Discosea a Variosea.....	19
11	Obazoa	19
11.1	Breviatea	19
11.2	Opisthokonta	20
12	Závěr	20
13	Přehled literatury.....	21

1 Úvod a cíle práce

Anoxické prostředí je prostředí bez dostupného volného kyslíku. Toto redukční prostředí nalezneme v různých habitatech. Patří mezi ně sladkovodní a mořské sedimenty, půdy (Broers *et al.*, 1990; Fenchel, 1967; Finlay, 1981), ale i trávící trakt živočichů, například termitů a přežvýkavců (Brugerolle *et al.*, 2003; Ohkuma, 2008; Williams, 1986). Mezi organismy, které se přizpůsobily životu bez kyslíku patří (mimo jiné) některé skupiny protist. Anaerobní protisti mají různé způsoby života. Jsou mezi nimi primárně volně žijící organismy, sekundárně volně žijící organismy, endobiotičtí mutualisti, komenzálové i paraziti.

Protisty najdeme i v mikrooxickém prostředí, kde obsah volného kyslíku není nulový. Různé skupiny protist jsou přizpůsobeny odlišným koncentracím volného kyslíku. Organismy, které žijí téměř bez kyslíku, ale které potřebují jeho nějakou nízkou koncentraci, nazýváme mikroaerofilové (např. některé druhy nálevníků rodu *Euplotes*) (Fenchel and Finlay, 1990). Jiné organismy, které jsou za normálních okolností aerobní, jsou schopny se dočasně přizpůsobit anoxickým podmínkám. Takovéto protisty označujeme jako fakultativně anaerobní. Mezi nimi lze zmínit zelenou řasu pláštěnku *Chlamydomonas reinhardtii* (Viridiplantae: Chlorophyta), která ve tmě krátkodobě přechází na anaerobní metabolismus (Mus *et al.*, 2007). Fakultativně anaerobní je také měňavka *Acanthamoeba castellanii* (Amoebozoa: Discosea), která má stejné enzymy pro tvorbu ATP jako hydrogenosomy obligátních anaerobů (Leger *et al.*, 2013). Améboflageláti rodu *Naegleria* (Discoba: Heterolobosea) umí v anaerobním prostředí, stejně jako dva předešlé zmíněné organismy, produkovat vodík (Fritz-Laylin *et al.*, 2011). Protisty, kteří žijí v úplně anoxickém prostředí, nazýváme obligátně anaerobní.

Anoxickému a mikrooxickému prostředí se přizpůsobilo mnoho skupin protist. Vycházíme-li ze současných fylogenetických stromů, volně žijící anaerobní protisti se vyskytují v mnoha skupinách protist: Metamonada, Discoba, Breviatea, Amoebozoa, Rhizaria, Alveolata a Stramenopiles (Simpson *et al.*, 2017). Kromě toho jsou známí i anaerobní živočichové a houby. Tyto organismy sice nejsou řazeny mezi protisty, budou ale v této práci také krátce zmíněni.

Cílem této práce je shrnout výskyt anaerobních protist napříč eukaryotickými skupinami. Pokusím se zhodnotit, nakolik je o dané skupině známé, že je skutečně obligátně anaerobní. Představím způsob života anaerobních protist, tedy zda jsou volně žijící, anebo endobiotičtí, a také prostředí, ve kterém žijí. Pokusím se zhodnotit, ve kterých skupinách protist došlo k přechodu z jednoho způsobu života na jiný či k přechodu do jiného prostředí. U organismů, u kterých se vyskytují, zmíním syntrofní symbiózy s prokaryotickými organismy, které jsou pro anaerobní protisty důležité.

Je nad rámec této bakalářské práce detailně popsat všechny anaerobní protisty, jejich morfologickou variabilitu, evoluci jejich anaerobního metabolismu a mitochondrií. V práci se budu věnovat především volně žijícím obligátně anaerobním protistům. Okrajově zmíním také endobiotické zástupce, které nelze opomenout. Diverzitu, syntrofní symbiózy, tranzice mezi mořským a sladkovodním prostředím, přechod k endobiotickému způsobu života či adaptaci mitochondrií, se pokusím u významných skupin shrnout.

2 Obligátní anaerobióza

Důležitou adaptací anaerobních eukaryot na anoxické prostředí jsou modifikované mitochondrie (označované jako *mitochondrion-related organelles* - MRO) či (vzácně) jejich sekundární úplná absence (Karnkowska *et al.*, 2016; Stairs *et al.*, 2015). Kristy mitochondrií anaerobů jsou redukované či chybějí (Gawryluk a Stairs, 2021; Stairs *et al.*, 2015). Metabolismus MRO je oproti metabolismu aerobních mitochondrií modifikovaný (Stairs *et al.*, 2015). Někteří anaerobové mají redukovaný mitochondriální genom, jiní jej nemají vůbec (León-Avila a Tovar, 2004; Müller, 1993; Müller *et al.*, 2012).

MRO mohou být podle morfologie a metabolismu děleny do několika typů (Müller *et al.*, 2012). Anaerobní mitochondrie mají zachovaný mitochondriální genom a kristy. Produkují ATP oxidativní fosforylací, konečným akceptorem elektronu v elektrontransportním řetězci však není kyslík, ale jiný substrát jako dusičnan nebo fumarát. Takové MRO mají třeba Foraminifera (dírkonožci) a druh *Nyctotherus ovalis* (Alveolata: Ciliophora) (Müller *et al.*, 2012; Risgaard-Petersen *et al.*, 2006; Stechmann *et al.*, 2008). Hydrogenosomy jsou organely produkující vodík díky oxidaci pyruvátu nebo malátu, postrádají elektrontransportní řetězec. Hydrogenosomy většiny organismů postrádají genom (Lindmark a Müller, 1973; Müller, 1993; Müller *et al.*, 2012). V této práci budou jako hydrogenosom označeny ty MRO, které produkují vodík a ATP. Mitosomy jsou organely, které neumí produkovat ATP a nemají tedy funkci v energetickém metabolismu. Též nemají kristy a mitochondriální genom (De Graaf a Hackstein, 2012; León-Avila a Tovar, 2004). Vodík produkující mitochondrie mají elektrontransportní řetězec a jako terminální akceptor elektronů využívají protony. Protony jakožto terminální akceptory elektronů umožňují produkci vodíku (Müller *et al.*, 2012). MRO anaerobních protist jsou ale mnohem variabilnější a ukazuje se, že je nelze rozdělit do několika málo kategorií. Např. MRO rodů *Retortamonas* (Metamonada: Fornicata), *Barthelona* (Metamonada) nebo *Paratrimastix* (Metamonada: Preaxostyla) produkují vodík, ale ne ATP (Hampl *et al.*, 2008; Hampl a Simpson, 2007; Yazaki *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2015).

Pokud elektrontransportní řetězec chybí, je produkce ATP zajišťována substrátovou fosforylací v MRO. Pokud v elektrontransportním řetězci chybí komplex III, komplex IV, nebo komponenty komplexu V

(ATP syntázy), předpokládá se, že organismus už není schopen přechodu zpět na oxidativní fosforylaci, a tím pádem na aerobní způsob života (Gawryluk a Stairs, 2021). V případě, že u organismu nenalezneme oxidativní fosforylaci jako součást energetických metabolických drah, považujeme jej za obligátního anaeroba.

Ne vždy je k dispozici sekvenci genomu, ze které bych se mohlo odhadnout, zda je konkrétní organismus schopen oxidativní fosforylace. Že jsou daní protisti anaerobní se usuzuje podle prostředí, z kterého pocházejí odebrané vzorky. U mnoha taxonů totiž nebyl studován metabolismus ani mitochondrie, díky kterým by mohl být anaerobní způsob života potvrzen. Někteří ze zástupců obligátních anaerobů nikdy nebyli nalezeni v prostředí s dostupným kyslíkem. V případě jejich ojedinělého nálezu v prostředí s kyslíkem je výskyt v tomto prostředí přisuzován míchaní jednotlivých vrstev sedimentu, ojedinělým disturbancím, proudění vody, teplotní stratifikace (Fenchel a Finlay 2008). Usuzuje se proto, že se v prostředí s kyslíkem běžně nevyskytují a nemohou v něm dlouhodobě přežít. Pro kultivaci protist v laboratoři jsou používána různá média. Některé kultury v médiu obsahující kyslík zanikají, protože buňky těchto kultur nejsou schopny v prostředí s kyslíkem přežít. I z tohoto lze soudit, že se jedná o obligátní anaeroby (Pánek *et al.*, 2015; Rotterová *et al.*, 2022).

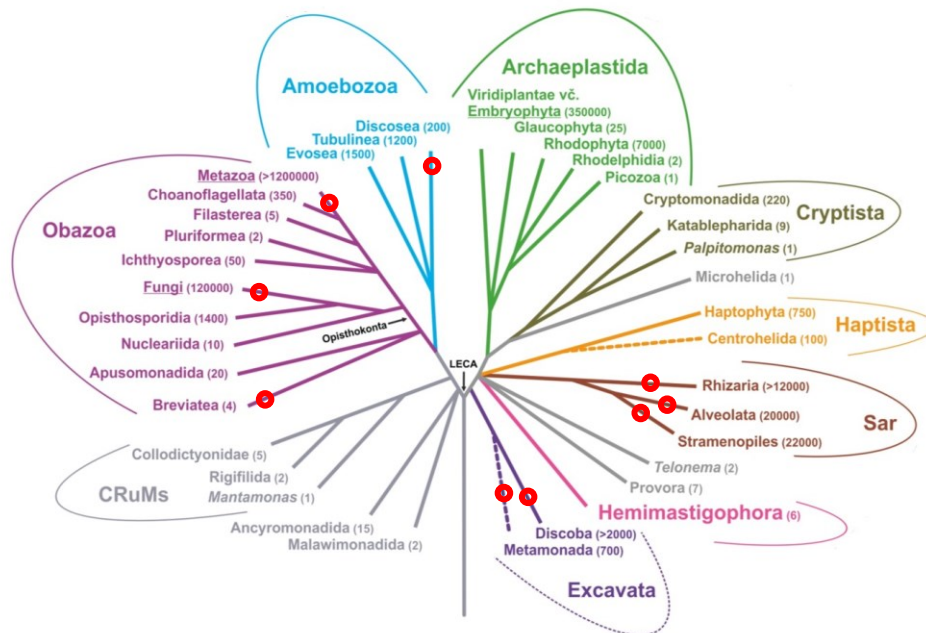
U mnohých anaerobních protist jsou známé symbiózy s prokaryotickými organismy. Jedná se o syntrofní symbiózy, tedy takové, kde mezi zúčastněnými organismy probíhá výměna metabolitů. Výměna metabolitů vede k jejich dalšímu zpracování a biochemickým reakcím, které by organismy bez poskytnutého substrátu nemohly provést. Zúčastněné organismy mohou z této výměny profitovat. Výhoda, kterou získáním dalšího metabolitu získají, může vést např. k osídlení nového habitatu (Dziallas *et al.*, 2012).

Anaerobní protisty nacházíme v různých prostředích. Na základě fylogenetických analýz předpokládáme, že během evoluce většiny skupin došlo k přechodům z jednoho prostředí do druhého. Přechody jsou pozorovány mezi mořským a sladkovodním prostředím a mezi volně žijícími formami a endobiotickými formami.

3 Pozice anaerobních protist v rámci fylogenetického stromu eukaryot

Následující kapitoly jsou přehledem anaerobních skupin protist, jejich diverzity, významných zástupců a symbióz. Podle článku od Lindsay R. Triplett a kolektivu (Triplett *et al.*, 2023) jsou protisti definováni takto: *The word "protist" is a catch-all term describing the many ancient lineages of eukaryotes that are neither animal, fungal, or plant.* Tato definice naznačuje, jak rozmanité jsou organismy, které ji

splňují. Na přiloženém obrázku fylogenetického stromu eukaryot vidíme, že zástupce protistů nalezneme v mnoha eukaryotických liniích a lze očekávat jejich velkou diverzitu.



Obr.1. *Fylogenetický strom eukaryot. Tento fylogenetický strom byl vytvořen podle učiva z předmětu Protistologie, který byl přednášen na Univerzitě Karlově v Praze v akademickém roce 2023/2024. Červeným kroužkem jsou znázorněny skupiny s výskytem anaerobních protistů.*

4 Metamonada

Metamonada je eukaryotická skupina, která zahrnuje více než 130 rodů organismů (Adl *et al.*, 2019). Všichni doposud popsání zástupci skupiny Metamonada byli nalezeni v anoxických či mikrooxických prostředích a jsou považováni za obligátní anaeroby. Všechny MRO studované u různých zástupců skupiny Metamonada jsou anaerobní a postrádají křisty a genom (Leger *et al.*, 2017; Stairs *et al.*, 2015, 2021). Předpokládá se, že již poslední společný předek skupiny Metamonada byl anaerob s MRO bez křisty a genomu (Roger *et al.*, 2017; Stairs *et al.*, 2015). Zástupci skupiny Metamonada mají MRO typu hydrogenosom (např. trichomonáda *Trichomonas vaginalis*) nebo mitosom (některé diplomonády, např. *Giardia intestinalis*) (Doležal *et al.*, 2005; Simpson a Čepička, 2019). Výjimkou jsou oxymonády (např. *Monoecomonoides exilis*), které mitochondrii úplně ztratily (Karnkowska *et al.*, 2016; Novák *et al.*, 2022). Dnes je skupina Metamonada dělena do pěti linií, kmenů Preaxostyla, Fornicata, Parabasalia, Anaeramoebae a rodu *Barthelona* (Adl *et al.*, 2019; Stairs *et al.*, 2021; Yazaki *et al.*, 2020).

Zástupci kmene Fornicata a rodu *Barthelona* jsou primárně mořští (v kmene Fornicata nalezneme sekundárně volně žijící sladkovodní diplomonády a endobiotické diplomonády, retortamonády a kaviomonády) (Mazancová *et al.*, 2023; Yazaki *et al.*, 2020). Protože sladkovodní linie metamonád (rod *Paratrimastix* z kmene Preaxostyla, volně žijící diplomonády z kmene Fornicata a některé volně žijící trichomonády z kmene Parabasalia) tvoří na fylogenetickém stromě metamonád terminální linie, lze vyvodit, že původní prostředí metamonád byl mořský sediment.

4.1 Preaxostyla

Kmen Preaxostyla se dělí se na tři skupiny: čeledi Trimastigidae a Paratrimastigidae a řád Oxymonadida (oxymonády) (Zhang *et al.*, 2015).

Zástupci čeledí Trimastigidae a Paratrimastigidae mají MRO, které neprodukují ATP (Hampl *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2015). Čeď Trimastigidae je zastoupena jediným rodem, *Trimastix*. Zástupci (např. *Trimastix marina*) jsou bičíkovci žijí v mořském sedimentu (Hampl, 2017; Zhang *et al.*, 2015). Čeď Paratrimastigidae je zastoupena rodem *Paratrimastix*, jehož zástupci (např. *P. eleionoma*, *P. pyriformis*) jsou bičíkovci žijící v sladkovodním sedimentu (Hampl, 2017; Zhang *et al.*, 2015). Rod *Trimastix* je zastoupen jen mořskými organismy, naopak rod *Paratrimastix* pouze sladkovodními. Zdá se, že předchůdce obou rodů pocházel z mořského prostředí a u rodu *Paratrimastix* došlo k přechodu do sladkovodního prostředí pravděpodobně sekundárně. Soudit tak lze z jeho terminální pozice na fylogenetickém stromě metamonád (Hampl, 2017; Mazancová *et al.*, 2023; Yazaki *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2015).

Řád Oxymonadida je nejvíce diverzifikovaná skupina kmene Preaxostyla a je tvořen pěti čeleděmi (Polymastigidae, Streblomastigidae, Pyrsonymphidae, Saccinobaculidae, Oxymonadidae) s více než 140 druhy (Hampl, 2017). Zástupci oxymonád jsou morfologicky velice diverzifikovaní (Hampl, 2017; Heiss *et al.*, 2010). Jsou to většinou endobiotičtí bičíkovci žijící ve střevech hmyzu (např. termitech a švábech) či obratlovců (Radek *et al.*, 2019; Treitli *et al.*, 2018). Druh *Monocercomonoides merkovicensis* byl nalezen i jako potenciálně volně žijící v sedimentu dvou žump (Treitli *et al.*, 2018). Pokud by byl *M. merkovicensis* skutečně volně žijící, přešel by k tomuto způsobu života sekundárně. Zdá se, že všichni zástupci oxymonád jsou sekundárně amitochondriální (Karnkowska *et al.*, 2016, 2019; Novák *et al.*, 2022). Některé oxymonády mají na svém povrchu symbiotické bakterie ze skupin *Spirochaetes* a *Bacteroidales* (Noda *et al.*, 2003, 2006) a v cytoplazmě bakterie ze skupiny *Endomicrobia* (Stingl *et al.*, 2005). U druhu *Streblomastix strix* bylo nalezeno patnáct různých ektsymbiontů z kmene *Bacteroidetes* (Treitli *et al.*, 2019). Tito symbionti hostitelské buňce poskytují dusík a mastné kyseliny. Hostitel je pro bakterie pravděpodobně vhodným povrchem, na kterém se bakterie mohou vyskytovat v blízkosti a tvořit jakési společenství (Treitli *et al.*, 2019). V případě, kdy

byl druh *S. strix* zbaven symbiontů, změnily jeho buňky tvar z podlouhlého na kapkovitý. Vypadá to tedy, že svůj tvar symbiontům přizpůsobuje (Dyer a Khalsa, 1993).

4.2 Fornicata

Kmen Fornicata je v současnosti zastoupen skupinami karpediemonády (*Carpediomonas-like organisms*), diplomonády (řád Diplomonadida), retortamonády (řád Retortamonadida) a kaviomonády (čeleď Caviomonadidae), které jsou dohromady tvořeny přibližně 150 druhy (Adl *et al.*, 2007; Kolisko *et al.*, 2010; Simpson, 2003; Yubuki *et al.*, 2017). Zástupci tohoto kmene jsou mořští, sladkovodní i endobiotičtí a jejich MRO mají různý charakter (Adam, 2017; Füßy *et al.*, 2021; Jerlström-Hultqvist *et al.*, 2013; Kulda *et al.*, 2017; Leger *et al.*, 2017; Vargová *et al.*, 2022).

Skupina organismů zvaná karpediemonády tvoří na fylogenetickém stromě kmene Fornicata ty nejbazálnější linie. Jedná se o parafyletickou skupinu, která původně zahrnovala jediný popsáný druh *Carpediomonas membranifera* (Simpson a Patterson, 1999). Od té doby byly popsány další karpediemonády, tzv. *Carpediomonas-like organisms* (CLOs) (např. druhy *Ergobibamus cyprinoides*, *Dysnectes brevis*), celkem je známo sedm druhů karpediemonád (např. Kolisko *et al.*, 2010; Park *et al.*, 2010; Takishita *et al.*, 2012). Jsou to volně žijící bičíkovci a všichni jsou popsáni z mořském sedimentu (Hamann *et al.*, 2017; Kolisko *et al.*, 2010; Takishita *et al.*, 2012). Z toho plyne, že kmen Fornicata vznikl v mořském prostředí. U předchůdce diplomonád a retortamonád došlo k přechodu na endobiotický způsob života. Zda k němu došlo ve slané nebo sladké vodě, není jasné. MRO většiny popsáných karpediemonád pravděpodobně umí produkovat vodík a ATP (ale např. MRO druhu *Dysnectes brevis* ATP produkovat neumí) (Leger *et al.*, 2017).

Diplomonády (řád Diplomonadida) jsou heterotrofní bičíkatí anaerobové, kteří jsou známí nejen jako významní lidské paraziti (např. *Giardia intestinalis*) a endobiotičtí symbionti živočichů, ale také jako volně žijící organismy v anoxických sladkovodních sedimentech (Adam, 2017; Mazancová *et al.*, 2023). Řád Diplomonadida je tvořen deseti rody (Adam, 2017). MRO diplomonád jsou typu mitosom (např. u druhu *Giardia intestinalis*) (Tovar *et al.*, 2003) nebo hydrogenosom (např. u druhu *Spironucleus vortens*) (Millet *et al.*, 2013). Volně žijící diplomonády jsou málo studované, jejich zástupce najdeme v pěti rodech, *Trigonomonas*, *Hexamita*, *Trepomonas*, *Gyromonas* a *Trimitus* (Adam, 2017; Mazancová *et al.*, 2023). Podle dostupných molekulárních a morfologických dat se předpokládá, že se volně žijící diplomonády vyvinuly z endobiotických předků, jsou tedy příkladem sekundárně volně žijících protist (Mazancová *et al.*, 2023). Přechod k volnému způsobu života se pravděpodobně odehrál ve sladké vodě, kde žil jejich hostitel a došlo k němu několikrát nezávisle (Simpson, 2003; Kolisko *et al.*, 2010; Mazancová *et al.*, 2023). Existují i nálezy diplomonád z brakického (rod *Hexamita*) a hypersalinního (druh *Gyromonas salinus*) sedimentu (Mazancová *et al.*, 2023; Ruinen, 1938).

Retortamonády (řád Retortamonadida) jsou tvořeny dvěma rody, *Retortamonas* a *Chilomastix* a přibližně šedesáti druhy (Kulda *et al.*, 2017). Tato skupina je však polyfyletická (Čepička *et al.*, 2008; Hendaro *et al.*, 2019). Rod *Chilomastix* má MRO typu hydrogenosom (Hampl a Simpson, 2007). MRO rodu *Retortamonas* umí produkovat vodík, neumí však produkovat ATP (Füssy *et al.*, 2021). Zástupci retortamonád jsou bičíkovci, kteří žijí převážně jako endobiotičtí komenzálové bezobratlých živočichů i obratlovců včetně člověka (např. druh *Chilomastix mesnili*) (Kulda *et al.*, 2017). Známý je také jeden volně žijící druh, *Chilomastix cuspidata*. Popsaný je ze sladkovodních, brakických i mořských sedimentů (Bernard *et al.*, 1997).

Nejedvozenější skupinou z kmene Fornicata jsou kaviomonády (čeleď Caviomonadidae). Jde zatím o málo prozkoumanou skupinu. Původně byl druh *Caviomonas mobilis* řazen mezi diplomonády (Brugerolle a Regnault, 2001; Yubuki *et al.*, 2017). Další zástupci jsou *Iotanema spirale*, který je endobiotický a popsán z výkalů gekona (Yubuki *et al.*, 2017), a druh *Euthynema mutabile* popsán z mořských sedimentů (Kolisko *et al.*, 2010; Vargová *et al.*, 2022; Yubuki *et al.*, 2017). MRO u těchto zástupců se liší, druh *E. mutabile* má pravděpodobně MRO typu hydrogenosom zatímco u *I. spirale* se předpokládá, že má MRO typu mitosom (Vargová *et al.*, 2022).

4.3 *Barthelona*

Rod *Barthelona* tvoří sesterskou linii kmene Fornicata. Popsaný druh *Barthelona vulgaris* (Bernard *et al.*, 2000) nebyl dlouhou dobu znovu nalezen. Zůstal popsán jen na základě morfologických znaků (Bernard *et al.*, 2000; Yazaki *et al.*, 2020). Do rodu *Barthelona* patří v současnosti pět evolučních linií. Jsou to v mořských sedimentech žijící bičíkovci (Yazaki *et al.*, 2020). Mitochondriím podobné organely těchto organismů zřejmě nejsou schopny generovat ATP, i když produkují vodík – jsou to tedy nejspíš mitosomy (Yazaki *et al.*, 2020).

4.4 *Parabasalia*

Kmen Parabasalia sestává převážně z endobiotických organismů, známí jsou i volně žijící zástupci (Čepička *et al.*, 2017). Je více než 450 popsáných druhů (přes 100 rodů) náležících do kmene Parabasalia (Adl *et al.*, 2007; Céza *et al.*, 2022; Čepička *et al.*, 2017). Endobiotičtí zástupci žijí jako komenzálové či paraziti. Jejich hostiteli jsou bezobratlí živočichové i obratlovců. Častými hostiteli v rámci hmyzu jsou (stejně jako u oxymonád) střeva termitů a švábů, někteří zástupci jsou popsáni z ploštic (Brugerolle, 2006; Čepička *et al.*, 2017; Smejkalová *et al.*, 2014). Existují rozsáhlé studie o specifitě bezobratlých hostitelů a jejich symbiontů a o probíhajících metabolických procesech v rámci těchto soužití a společné evoluci (Gile, 2023). Kromě savců jsou obratlovcími hostiteli také ptáci, ryby, obojživelníci (Čepička *et al.*, 2017). Většina zástupců jsou bičíkovci, někteří umí vytvořit měňavkovou

formu. Velikost jedinců je různá, např. brvitky žijící v termitech mají velké mnohobičíkaté buňky (Brugerolle, 2004; Čepička *et al.*, 2017). Druh *Dientamoeba fragilis* ztratil bičíky úplně (Garcia, 2016).

U těch popsaných zástupců kmene Parabasalia, u kterých byla MRO studována, se vyskytuje hydrogenosom. Hydrogenosom je hojně studovaný díky parazitickým trichomonádám (Leger *et al.*, 2017; Lindmark a Müller, 1973; Müller, 1993).

Někteří zástupci kmene Parabasalia mají své symbionty (Dolan, 2001). Druh *Mixotricha paradoxa* je v soužití se symbiotickými bakteriemi *Treponema* ze skupiny *Spirochaetales* a bakteriemi ze skupiny *Bacteroides* (Wenzel *et al.*, 2003). Symbionty ze skupiny *Spirochaetales* má také *Spirotrichonympha leidy* (Inoue *et al.*, 2008). *Trichonympha agilis* má v jádře symbionty ze skupiny *Verrucomicrobia* (Sato *et al.*, 2014). U bakteriálních symbiontů ze skupin *Spirochaetales* a *Bacteroides* bylo ukázáno, že využívají vodík produkovaný hostitelem a že umí fixovat dusík (Ohkuma *et al.*, 2015).

Volně žijící zástupci kmene Parabasalia jsou popsáni ze sladkovodních i mořských sedimentů (Céza *et al.*, 2022; Čepička *et al.*, 2010; Hampl *et al.*, 2007). Ze sedimentů jsou popsány rody *Honigbergiella*, *Monotrichomonas*, *Ditrichomonoides* (řád Honigbergiellida); *Pseudotrichomonas*, *Lacusteria* (řád Trichomonadida); *Pimpavicka*, *Alexandriella* (řád Pimpavickida) (Céza *et al.*, 2022). Není jasné, zda jsou tyto volně žijící anaerobové primárně či sekundárně volně žijící. Podle fylogenetické analýzy genu pro molekulu RNA malé ribozomální podjednotky jsou anaerobní volně žijící Parabasalia roztroušena po fylogenetickém stromě. Tato skutečnost napovídá tomu, že volnému způsobu života se alespoň některé trichomonády přizpůsobily sekundárně a opakovaně (Céza *et al.*, 2022). Preference habitatů se u jednotlivých trichomonád liší, některé nalezneme ve sladkých i mořských sedimentech (např. druh *Pseudotrichomonas keilini* a rod *Ditrichomonoides*), jiné se nachází jen ve sladkovodním (např. rod *Lacusteria*) nebo jen v mořském (např. rod *Monotrichomonas*) prostředí (Céza *et al.*, 2022).

4.5 Anaeramoebae

Kmen Anaeramoebae, který je blízce příbuzný kmene Parabasalia (Stairs *et al.*, 2021), tvoří sedm popsaných rodů *Anaeramoeba* (Táborský *et al.*, 2017; Pavlátová *et al.*, 2023). V životním cyklu převažuje měňavková životní forma, i když někteří zástupci jsou schopni vytvořit bičíkaté stádium (*A. ignava*, *A. gargantua*). Všichni zástupci jsou známi z mořského sedimentu (Táborský *et al.*, 2017; Pavlátová *et al.*, 2023). Na rozdíl od většiny zástupců skupiny Parabasalia jsou tedy zástupci skupiny Anaeramoebae volně žijící. Zástupci kmene Anaeramoebae mají nejkompexnější MRO (hydrogenosomy) ze všech zástupců skupiny Metamonada (Stairs *et al.*, 2021). Známí zástupci mají symbionty, síran redukující bakterie ze skupiny *Deltaproteobacteria* (Jerlström-Hultqvist *et al.*, 2023).

Druh *Anaeramoeba pumila* má oproti ostatním zástupcům jiné, zatím blíže nepopsané endosymbionty (Pavlátová *et al.*, 2023).

5 Discoba

Superskupina Discoba je v současné době dělena na čtyři evoluční linie: kmeny Euglenozoa a Heterolobosea, řád Jakobida a rod *Tsukubamonas* (Adl *et al.*, 2019; Yabuki *et al.*, 2011). Až na rod *Tsukubamonas*, který obsahuje jen jednoho zástupce (Yabuki *et al.*, 2011), nalezneme anaeroby ve všech skupinách.

5.1 Jakobida

Řád Jakobida je malá skupina protist tvořena přibližně dvaceti popsány druhy (Simpson, 2017). Enviromentální sekvenování ovšem naznačuje rozsáhlejší diverzitu skupiny Jakobida, přibližně 200 druhů (Adl *et al.*, 2007). Jsou to bičíkovci se dvěma bičíky (Simpson, 2017). Anaerobní zástupci ze skupiny Jakobida patří do čeledi Stygiellidae se dvěma rody, *Stygiella* a *Velundella*. Je popsáno deset anaerobních druhů, předpokládá se, že jich mohou být nízké desítky (Pánek *et al.*, 2015). Všichni popsaní anaerobní zástupci byli izolováni z mořských sedimentů (Bernard *et al.*, 2000; Pánek *et al.*, 2015). Dále byly získány enviromentální sekvence anaerobních jakobidů z hypersalinních a na síran bohatých mořských prostředí s nízkým obsahem kyslíku (Behnke *et al.*, 2006; Alexanderet *et al.*, 2009; Weber *et al.*, 2014). Při kultivaci v laboratoři byli zástupci rodů *Stygiella* a *Velundella* přeneseni do sladkovodního média, kde však zahynuli (Pánek *et al.*, 2015). Druhy *Velundella trypanoides* a *Stygiella incarcerata* mají MRO bez krist (Pánek *et al.*, 2015; Simpson a Petterson, 2001). MRO druhu *Stygiella incarcerata* je hydrogenosom (Leger *et al.*, 2016).

5.2 Heterolobosea

Kmen Heterolobosea není příliš druhově bohatý, popsáno je přibližně 150 druhů (Pánek *et al.*, 2012, 2017). Jeho zástupci jsou převážně améboflafeláti, kteří během života umí střídat stadium měňavky a bičíkovce (Pánek *et al.*, 2017). Primárně jsou protisti ze skupiny Heterolobosea volně žijící. Zástupci rodů *Naegleria* a *Paravahlkampfia* umí přejít na endobiotický způsob života (Pánek *et al.*, 2017). Druh *Naegleria fowleri* je známý fakultativní lidský parazit, který způsobuje meningoencefalitidu. Výskyt tohoto onemocnění je velmi vzácný a zdá se, že jde spíše o náhodné infekce (Schuster a Visvesvara, 2004). Kmen Heterolobosea se dělí na dva podkmeny, druhově chudý Pharyngomonada a druhově mnohem bohatší Tetramitia, ve kterém se také nachází všichni anaerobní zástupci (Hanousková *et al.*, 2018; Pánek *et al.*, 2017).

Obligátně anaerobní zástupce kmene Heterolobosea tvoří tři nezávislé evoluční linie: čeledi Psalteriomonadidae a Creneidae a rod *Dactylomonas* (Hanousková et al., 2018; O'Kelly et al., 2003; Pánek et al., 2012, 2014) Anaerobní či mikroaerofilní je pravděpodobně také rod *Pleurostomum* (Ettahi et al., 2021; Park et al., 2007).

Čeď Psalteriomonadidae je tvořena dvaceti popsány druhy ve čtyřech rodech (Foučková et al., 2024). Zástupci této čeledi jsou morfologicky diverzifikovaní (Pánek et al., 2012) a jsou nacházeni v sladkovodních, mořských i brakických sedimentech a v půdách (Foučková et al., 2024; Pánek et al., 2012, 2017). Soudě podle různorodosti habitatu, který zástupci čeledi osídli, došlo k tranzici mezi sladkovodním a mořským prostředím několikrát během evoluce. Rod *Psalteriomonas* je tvořen převážně sladkovodními druhy, ale najdeme zde i druh z brakických prostředí, *P. parva* (Foučková et al., 2024). Rod *Harpagon* je tvořen třemi druhy, z nichž dva jsou sladkovodní a jeden slanomilný (Pánek et al., 2012, 2014). Fylogenetické vztahy uvnitř čeledi Psalteriomonadidae dosud nebyly uspokojivě vyřešeny a není možné určit, který habitat byl původní (Pánek et al., 2012, 2014; Foučková et al., 2024). MRO zástupců Psalteriomonadidae je typu hydrogenosom a obvykle nemá kristy. Výjimkou je druh *Pseudoharpagon longus*, jehož hydrogenosomy pravděpodobně mají jednu nebo dvě kristy (Pánek et al., 2014). Někteří zástupci rodu *Psalteriomonas* (např. *P. lanterna*, *P. vulgaris*, *P. magna*) mají symbiotická metanogenní Archea asociovaná s hydrogenosomy (Broers et al., 1990; Barberà et al., 2010; Foučková et al., 2024; Pánek et al., 2012). V diplomové práci Martiny Foučkové (Foučková, 2022) byli metanogenní symbionti druhů *P. lanterna* a *P. magna* určeni jako rod *Methanoregula* (kmen *Euryarchaeota*, třída *Methanomicrobia*). Do té doby byli metanogenní symbionti považováni za zástupce rodu *Methanobacterium* (kmen *Euryarchaeota*, třída *Methanobacteria*) (Broers et al., 1992, 1993).

Druh *Creneis carolina* je jediný zástupce čeledi Creneidae. Je to améboidní bičíkovec, který umí k pohybu využít současně bičík a panožky. Jediný nález tohoto druhu pochází z mořského sedimentu. MRO druhu *Creneis carolina* nemají kristy (Pánek et al., 2014).

Rod *Dactylomonas* patří do čeledi Selenionidae a je popsán ze sladkovodních sedimentů. Jde o hlubokou evoluční linii podkmene Tetramitida. MRO tohoto rodu zřejmě postrádají kristy. Popsané jsou pouze dva druhy (Hanousková et al., 2018). Nejbližší známý příbuzný rodu *Dactylomonas*, slanomilný druh *Selenion koniopes*, je aerobní (Park et al., 2012).

U druhu *Pleurostomum flabellatum* (čeď Tulamoebidae) nebyly pozorované mitochondriální kristy, kóduje však geny elektrontransportního řetězce a proteiny, které se nachází v membráně krist. Předpokládá se, že jeho mitochondrie je buď mikroaerofilní či aerobní (Ettahi et al., 2021). Tento organismus je příkladem osídlení extrémních habitatů, žije v hypersalinním prostředí (Park et al.,

2007). Předpokládá se, že druh *P. flabellatum* je anaerobní. Nasvědčuje tomu ztráta mitochondriálních krist a fakt, že prostředí, ve kterém byl nalezen, má minimální obsah kyslíku (Ettahi *et al.*, 2021; Park *et al.*, 2007). Další zástupci rodu *Pleurostomum* jsou popsáni jen na základě morfologických znaků (Park *et al.*, 2007; Patterson, 1999). Že jsou anaerobní se usuzuje z jejich morfologické podobnosti s *Pleurostomum flabellatum* a podle prostředí, ze kterého byli popsáni (Park *et al.* 2007).

5.3 Euglenozoa

V kmeni Euglenozoa je jedna linie obligátních anaerobů, řád Symbiontida. Všichni jeho zástupci jsou popsáni z mořských sedimentů. Enviromentální sekvence DNA popisují diverzitu zástupců Symbiontida větší, než je aktuální počet popsáných druhů (Behnke *et al.*, 2006). Popsané jsou pouze tři druhy, *Bihospites baccati*, *Calkinsia aureus* (Leander *et al.*, 2017) a *Postgaardi mariagerensis* (Yubuki *et al.*, 2013; Yubuki a Leander, 2018). Mají mitochondriím podobné organely připomínající hydrogenosomy s redukovanými kristami. Na buněčném povrchu zástupců nalezneme symbiotické síran redukující proteobakterie (Edgcomb *et al.*, 2011; Yubuki a Leander, 2018). Druh *Bihospites baccati* má ektosymbionty podobné epixenosomům u nálevníků, ti patří do skupiny *Verrucomicrobia*, a také má ektosymbiotické tyčinkovité bakterie (Breglia *et al.*, 2010). Do řádu Symbiontida patří i další, dosud nepojmenovaní protisti z mořských sedimentů. U některých z nich byla popsána unikátní symbióza s magnetotaktickými bakteriemi ze skupiny *Deltaproteobacteria*. Díky těmto bakteriím jsou schopni reagovat na magnetické pole (Monteil *et al.*, 2019).

6 Stramenopiles

Stramenopiles jsou součástí superskupiny Sar. Skupina Stramenopiles je tvořena více než 10 000 popsánými druhy (Yoon *et al.*, 2009). Největší diverzitu skupiny tvoří řasy (linie Ochrophyta), ale najdeme zde i heterotrofní organismy a mezi nimi také anaeroby (Simpson *et al.*, 2017). Velké množství dat o diverzitě volně žijících anaerobních zástupců ze Stramenopiles pochází z environmentálního sekvenování části genu pro molekulu RNA malé ribozomální podjednotky. Z environmentálních sekvencí jsou popsány linie MAST (zkratka pro *MA*rine *ST*ramenopiles). Dělí se do 18 skupin, z nichž linie MAST-9 a MAST-12 jsou považovány za anaerobní (Massana *et al.*, 2004; Yubuki *et al.*, 2015). Druh *Cantina marsupialis* tvořil původně skupinu MAST-13, dnes je to samostatná anaerobní linie (Takishita *et al.*, 2007; Yubuki *et al.*, 2015). Je to volně žijící mořský bičíkovec a jeho MRO mají znaky hydrogenosomu, malé množství tubulárních krist a hodně redukovaný elektrontransportní řetězec (Noguchi *et al.*, 2015). Další samostatná linie je zastoupena druhem *Rictus lutensis*, který byl izolován z mořského sedimentu. Je považován za anaerobní organismus, protože byl nalezen v prostředí s malým obsahem kyslíku a jeho MRO mají redukované kristy (Yubuki *et al.*, 2010). Jeho pozice na

fylogenetickém stromě není vyjasněna, příbuznost vykazuje se skupinou Bicosoecida (Jirsová *et al.*, 2019; Yubuki *et al.*, 2010).

Endobiotickému způsobu života se přizpůsobila skupina sestávající z čeledi Opalinidae (česky opalinky) a rodů *Blastocystis*, *Karotomorpha* a *Proteromonas*. Celá skupina zahrnuje přibližně 400 druhů (Adl *et al.*, 2007).

Zástupci rodu *Blastocystis* jsou paraziti obratlovců včetně lidí. Byli považováni za původce nemoci IBS (syndrom dráždivého tračníku). Zdá se, že parazitické jsou spíše fakultativně, protože jsou hojně nacházeni i ve střevech zdravých osob (Clark *et al.*, 2013; Yason *et al.*, 2019). MRO *Blastocystis* jsou málo redukované, mají genom a krysty. Mají hydrogenázu a postrádají komplex III a IV elektrontransportního řetězce a také ATP syntázu (Nasirudeen a Tan, 2004; Pérez-Brocal a Clark 2008; Stechmann *et al.*, 2008). Tento rod je rozdělován na 17 evolučních linií a není jisté, z kolika druhů se vlastně skládá (Alfellani *et al.*, 2013).

Zástupci čeledi Opalinidae a rodů *Proteromonas* a *Karotomorpha* (dohromady tvořící skupinu Opalinata) jsou komenzálové střev plazů a obojživelníků (Kostka *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2018, 2024; Pérez-Brocal, 2010). Přibližně dvacet známých druhů zastupuje rody *Proteromonas* a *Karotomorpha* (Kostka *et al.*, 2007; Kostka, 2017). Druh *Opalina longa* žijící ve střevech žab má zachované mitochondriální krysty, ale stejně jako zástupci rodu *Blastocystis* postrádá komplex III a IV elektrontransportního řetězce, a také ATP syntázu (Li *et al.*, 2024; Zhao *et al.*, 2022). Druh *Proteromonas lacertae* má v buňce jednu velkou MRO, která má zachované krysty a mitochondriální genom (Pérez-Brocal *et al.*, 2010).

7 Rhizaria

Rhizaria jsou součástí superskupiny Sar. Je to velmi početná a diverzifikovaná skupina zahrnující více než 10 000 druhů, mezi které patří heterotrofní organismy, některé řasy a také paraziti živočichů (Adl *et al.*, 2007, 2019; Simpson *et al.*, 2017). Anaerobní protisty zde najdeme jako jednotlivé anaerobní linie, kterých je málo. Anaerobní rod cercomonád *Brevimastigomonas* má dva druhy. Druh *B. motovehiculus* má MRO kombinující znaky aerobní mitochondrie a anaerobních mitochondriálních derivátů. Postrádá komplexy III a IV elektrontransportního řetězce, má specifickou ATP syntázu, která není funkční (ATP produkuje díky substrátové fosforylaci) (Gawryluk *et al.*, 2016) a MRO má minimum krist (Gawryluk *et al.*, 2016). MRO druhu *B. anaerobica* má krysty početnější a její metabolismus je komplexnější (Bass *et al.*, 2009; Brabender *et al.*, 2012; Gawryluk *et al.*, 2016).

Druh *Mikrocytos mackini* je vnitrobuněčný parazit ústřic. Mitochondrii podobná organela u něj nebyla pozorována. Předpokládá se, že nějaký derivát mitochondrie má, protože u něj byly nalezeny geny, které jsou charakteristické pro mitosom (Burki *et al.*, 2013). Extrémní redukce mitochondrie je pravděpodobně důsledkem parazitického způsobu života.

Foraminifera (dírkonošci) je kmen jednobuněčných mořských protist, který je tvořen přibližně 950 rody (Adl *et al.*, 2019). Dírkonošci žijí převážně v mořském sedimentu a často mají vápenaté schránky (Boersma, 1998). Dírkonošci umí přežít v anoxickém prostředí. Přežít v takovém prostředí jim umožňuje jejich schopnost denitrifikovat dusičnany z okolí na oxid dusný nebo elementární dusík (Risgaard-Petersen *et al.*, 2006). Touto anaerobní respirací získají energii v podobě ATP i bez přítomnosti kyslíku. Zároveň jsou to důležité organismy uvolňující více než 50 % dusíku z mořských sedimentů (Glock *et al.*, 2013). Někteří dírkonošci v anoxickém prostředí umí nejen přežít, ale také prospívat. U zástupců rodů *Bolivina* a *Stainforthia* bylo pozorováno, že preferují dusičnany před kyslíkem jako akceptory elektronů v dýchacím řetězci a že se jejich metabolická aktivita v prostředí bez kyslíku zvýší (Orsi *et al.*, 2020). U dírkonožců byly pozorovány symbiotické bakterie z čeledi *Desulfobacteraceae*, které redukují sírany z okolního anoxického prostředí (Woehle *et al.*, 2022). Je možné, že kromě síranů umí tyto bakterie redukovat také dusičnany a oxid dusičitý. V takovém případě by jejich metabolismus mohl souviset s procesem denitrifikace dírkonožců. Bakterie by také mohly využívat přístup k dusičnanům k tvorbě organických sloučenin v rámci své vlastní buňky. Zatím není jasné, jestli schopnost dírkonožců denitrifikovat souvisí s metabolismem těchto symbiotických bakterií. (Woehle *et al.*, 2022).

8 Ciliophora

Kmen Ciliophora (nálevníci) náleží do superskupiny Sar a skupiny Alveolata. Kmen zahrnuje aerobní i anaerobní druhy, popsanych druhů je více než 8000 (Lynn, 2017). Jejich předpokládaná diverzita je mnohem větší, odhaduje se až na 30 000 druhů (Adl *et al.*, 2007, 2019). Kmen Ciliophora se dělí na dva podkmeny, Postciliodesmatophora a Intramacronucleata (Lynn, 2017). Review od J. Rotterové a kolektivu shrnuje výskyt anaerobních a mikroaerofilních organismů v rámci celého kmene Ciliophora (Rotterová *et al.*, 2022). Jedinou třídou nálevníků, ve které nenalezneme anaerobní zástupce, je Protocruzia (podkmen Intramacronucleata) (Rotterová *et al.*, 2022).

8.1 Plagiopylea

Zástupci třídy Plagiopylea jsou obligátně anaerobní, volně žijící či endobiotičtí. Nalezneme je v sladkých, mořských i brakických vodách (Lynn, 2008; Nitla *et al.*, 2019). Tyto organismy však nejsou

morfologicky moc diverzifikované a některé druhy jsou špatně kultivovatelné a mají kryptický způsob života (Nitla *et al.*, 2019). Mají MRO typu hydrogenosom, který postrádá krysty a úplně ztratil elektrontransportní řetězec (Embley a Finlay, 1994; Lewis *et al.*, 2020). Zástupci mají endosymbiotické metanogeny, kteří mohou být asociováni s hydrogenosomem, či ektosymbioty (Lynn, 2017). Druh *Plagiopyla ramani* má metanogenní endosymbionty z rodu *Methanocorpusculum* nahloučené v okolí hydrogenosomu, u *P. nasuta* byli pozorováni také ektosymbionti (Nitla *et al.*, 2019). Endosymbiont druhu *Trimyema finlayi* patří do rodu *Methanocorpusculum*, v buňce se pravděpodobně také nachází v asociaci s hydrogenosomem (Lewis *et al.*, 2018). U rodu *Trimyema* můžeme pozorovat tendenci k přechodu z mořského do sladkovodního prostředí. Na fylogenetickém stromě hlouběji se odvětvující druhy (*T. koreanum* a *T. minutum*) jsou mořské (Baumgartner *et al.*, 2002; Cho *et al.*, 2008), zatímco odvozenější druhy (*T. finlay* a *T. compressum*) jsou sladkovodní (Lewis *et al.*, 2018; Schinzato *et al.*, 2007).

8.2 Anaerocyclidiidae

Čeď Anaerocyclidiidae patří do třídy Oligohymenophorea a podtřídy Scuticociliatia. Její zástupci jsou volně žijící a obligátně anaerobní. Podle enviromentálních sekvencí je diverzita anaerobních zástupců podtřídy Scuticociliatia mnohem větší, než jakou ji ukazují doposud popsané organismy. Ty jsou reprezentovány jen rodem *Anaerocyclidium* (Poláková *et al.*, 2023).

Popsaní zástupci jsou sladkovodní i mořští. Rod *Anaerocyclidium* je zastoupen převážně sladkovodními druhy, výjimkou je druh *A. maritimum* nalezený v mořském sedimentu (Poláková *et al.*, 2023). Další mořští nálevníci příbuzní rodu *Anaerocyclidium* jsou známí z enviromentálních sekvencí a jsou děleny do čtyř linií (de Castro *et al.*, 2014). Všechny zkoumané MRO zástupců rodu *Anaerocyclidium* umí produkovat vodík a mají krysty (Lewis *et al.*, 2020; Poláková *et al.*, 2023). Známí zástupci mají metanogenní endosymbionty. U sladkovodních druhů se symbionti nachází v cytoplazmě a jsou blízce asociováni s MRO (Lewis *et al.*, 2020; Poláková *et al.*, 2023). Druh *A. maritimum* symbiotické metanogeny nemá, má ale blíže nepopsané symbiotické bakterie (Poláková *et al.*, 2023). Pozice anaerobních zástupců podtřídy Scuticociliatia v rámci fylogenetického stromu není jasná. Zdá se, že rod *Anaerocyclidium* je primárně sladkovodní a druh *A. maritimum* přešel do mořského prostředí sekundárně. Je možné, že absence metanogenních symbiontů by mohla souviset s přechodem do jiného habitatu.

8.3 APM nálevníci

Skupina APM nálevníků sestává ze tří tříd: Armophorea, Muranotrichea, Parablepharisma. Do této skupiny patří možná i třídy Odontostomatea a Cariacotrichea (Méndez-Sánchez *et al.*, 2023; Li *et al.*,

2023; Paiva *et al.*, 2013; Rotterová *et al.*, 2020). Všichni zástupci skupiny APM jsou obligátně anaerobní (Méndez-Sánchez *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2023; Paiva *et al.*, 2013; Rotterová *et al.*, 2020). MRO APM nálevníků mají zachovaný mitochondriální genom, přinejmenším u zástupců třídy Muranotrichea a rodu *Metopus* jsou v MRO zachované kristy (Rotterová *et al.*, 2020, 2022).

Zástupci tříd Parablepharismae a Muranotrichea žijí v brakických a mořských sedimentech, popsáno je jich málo druhů. Třída Parablepharismae je tvořena jediným rodem (*Parablepharisma*) a třída Muranotrichea je zastoupena třemi druhy (*Muranothrix gubernata*, *M. felix* a *Thigmothrix strigosa*) (Méndez-Sánchez *et al.*, 2023; Rotterová *et al.*, 2020). U zástupců obou tříd byly nalezeny tyčinkovité ektsymbiotické deltaproteobakterie, které se nacházejí v blízkosti hydrogenosomů hostitele. Symbiotická metanogenní Archaea byla pozorována jen u třídy Parablepharismae (Rotterová *et al.*, 2020).

Armophorea je rozsáhlá třída nálevníků. Najdeme zde převážně sladkovodní, ale i mořské a endobiotické zástupce v devíti čeledích reprezentující přibližně polovinu známých anaerobních nálevníků (Lynn, 2017; Rotterová *et al.*, 2018; Zhuang *et al.*, 2022). Většina známých druhů je volně žijící, endobiotickému způsobu života se přizpůsobil druh *Parametopidium circumlabens* (čeleď Metopidae) a zástupci řádu Clevelandellida (da Silva-Neto *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2023).

Čeleď Tropidoattractidae je tvořena dvěma rody, sladkovodním rodem *Tropidoattractus* a mořským rodem *Palmarella* (Rotterová *et al.*, 2018). Symbiotická metanogenní Archea byla přítomna u zkoumaných zástupců rodu *Tropidoattractus*, u druhu *T. spinosus* byly pozorovány také tyčinkovité endosymbiotické bakterie. Druhu *Palmarella salina* má blíže nepopsané bakteriální epibionty (Rotterová *et al.*, 2018).

Většina zástupců čeledi Metopidae je sladkovodní, ale najdeme zde tři linie, které jsou mořské či brakické. Jedna je zastoupena několika mořskými druhy (např. *M. spiculatus*, *M. major*, *M. paraes*) (Li *et al.*, 2023; Zhuang *et al.*, 2022). Pravděpodobně mořský je druh *Metopus* sp. SALKALUZ (Rotterová, 2015). Ten je možná příbuzný endobiotickému druhu *Parametopidium circumlabens*, který je komenzálem mořských ježovek (da Silva-Neto *et al.*, 2016). Ze sladkovodního prostředí popsáný druh *Heterometopus palaeformis* byl dvakrát nalezen v brakické vodě (Foissner, 2016; Zhuang *et al.*, 2024). Tyto linie jsou si vzájemně nepříbuzné, k přechodu do mořského prostředí zde došlo několikrát nezávisle. Většina zástupců čeledi Metopidae má symbiotická metanogenní Archea např. z rodů *Methanocorpusculum* (např. u druhu *M. cortortus*) a *Methanobacterium* (např. u druhu *H. palaeformis*) (Rotterová *et al.*, 2022). Je známý jen jediný druh nálevníka, který nemá metanogenní symbionty, *M. yantaiensis* (Omar *et al.*, 2017), ten má ale symbiotické bakterie z řádu *Clostridiales*. Druh

Brachonella comma má prokaryotické endosymbionty, pravděpodobně metanogenní Archea, uložené v cytoplazmě (Bourland *et al.*, 2022).

Čeď Apometopidae je zastoupena rodem *Urostomides*. Je to sladkovodní rod, u kterého se předpokládá, že má symbiotická metanogenní Archea. Ta byla zatím popsána jen u druhu *U. denarius* (Bourland *et al.*, 2017).

V rámci třídy Armophorea byla nedávno upevněna pozice čeledi Caenomorphidae (Armophorida) (Li *et al.*, 2023; Rotterová *et al.*, 2024). Organismy spadající do této čeledě jsou sladkovodní, brakické i mořské. Někteří zástupci této čeledi mají své symbionty. Druhy *Caenomorpha medusa* a *Sulfonecta uniserialis* mají symbiotické tyčinkovité bakterie (Li *et al.*, 2017).

Clevelandellida je řád sestávající jen z endobiotických organismů. Je dělen do pěti čeledí, Clevelandellidae, Nyctotheridae, Sicutophoridae, Neonyctotheridae a Inferostomatidae. Tato řád tvoří terminální linii třídy Armophorea a tvoří vnitřní skupiny řádu Metopida, jehož zástupci jsou převážně volně žijící. K endobiotickému způsobu života tak pravděpodobně přešel už společný předek zástupců řádu Clevelandellida (Kotyk *et al.*, 2023; Lynn a Wright, 2013). Jedná se o nálevníky žijící v trávícím traktu švábů, mnohonožek či žab (Lynn, 2017). MRO druhu *Nyctotherus ovalis* je vodík produkující mitochondrie. Postrádá geny pro komplexy III, IV a V elektrontransportního řetězce, přesto je její genom velice podobný genomu aerobní mitochondrie (De Graaf *et al.*, 2011; Van Hoek *et al.*, 2000).

Odontostomatea je málo prozkoumaná třída volně žijících nálevníků. Jejich pozice na fylogenetickém stromě není dosud vyjasněna, některé fylogenetické analýzy je řadí do blízkosti třídy Litostomatea, jiné do skupiny APM nálevníků (Méndez-Sánchez *et al.*, 2023; Rotterová *et al.*, 2020). Jsou to sladkovodní i brakické organismy. Druhy *Discomorphella pedroeneasi* a *Saprodinium dentatum* mají organely kombinující znaky mitochondrie a hydrogenosomu. U obou druhů se nachází endosymbiotické bakterie z několika blíže nespecifikovaných rodů (Paiva *et al.*, 2017).

8.4 Copemetopea

Rod *Copemetopus* byl popsáný teprve nedávno, jeho zástupci byli původně řazeni do třídy Heterotrichea. Nově byla pro tento rod vytvořena samostatná třída Copemetopea (Fokin *et al.*, 2023). Rod zahrnuje čtyři druhy, které pochází z brakických vod. Při jejich kultivaci v laboratoři proběhl pokus kultivovat je i v mořské vodě a v aerobním prostředí. Kultivaci v aerobním prostředí organismy nepřežily, což naznačuje, že jsou anaerobní (Campello-Nunes *et al.*, 2022; Fokin *et al.*, 2023). U druhu *C. mystakophoros* byly popsány dva typy mitochondrie, jeden typ podobný typické aerobní mitochondrii, druhý podobný MRO produkující vodík. Bylo u něj také nalezeno několik různých skupin symbiotických bakterií (Fokin *et al.*, 2023). Pozice rodu *Copemetopus* na fylogenetickém stromě není

vyjasněna, různé analýzy ukazují jeho příbuznost se skupinami Protocruziaea, Litostomatea a APM nálevníků (Campello-Nunes *et al.*, 2022; Fokin *et al.*, 2023).

8.5 Litostomatea

Třída Litostomatea je tvořena převážně aerobními druhy, anaerobní zástupce zde najdeme jako jednotlivé evoluční linie (Lynn, 2017). Zástupci podtřídy Trichostomatia jsou endobiotičtí protisti žijící ve střevech obratlovců. Mezi jejich hostiteli nalezneme domestikovaný dobytek, slony, nosorožce, gorily, šimpanze, ale třeba i žáby, ryby a lidi (Cedrola *et al.*, 2020; Cox, 2005; Kamra, 2005). Popsaných je přibližně 1000 druhů (Cedrola *et al.*, 2020). Mnoho z nich má symbiotická metanogenní Archea (Embley *et al.*, 2003). Mají derivát aerobní mitochondrie produkující vodík (Feng *et al.*, 2020).

Rody *Legendrea* a *Dactylochlamys* jsou sladkovodní volně žijící eukaryotní anaerobové. Rod *Legendrea* sestává ze tří druhů, z rodu *Dactylochlamys* je popsán jeden zástupce. Mají metanogenní symbionty. U rodu *Legendrea* z rodů *Methanobacterium* a *Methanosaeta*, u rodu *Dactylochlamys* z rodu *Methanocorpusculum* (Pomahač *et al.*, 2023). Ze sladkovodního sedimentu jsou popsány také rody *Apertospathula* a *Penardiella* (Weiss a Esteban, 2024). Nálezy těchto zástupců nejsou časté, ale pocházejí z anoxického prostředí. Předpokládá se proto, že popsaní zástupci jsou anaerobní (Weiss a Esteban, 2024).

9 Apicomplexa

Kmen Apicomplexa náleží do superskupiny Sar a skupiny Alveolata. Je tvořen více než 6000 popsánymi druhy a jeho diverzita je odhadovaná jako mnohonásobně větší (Adl *et al.*, 2007; Votýpka *et al.*, 2017). Zástupci tohoto kmene jsou paraziti bezobratlých živočichů i obratlovců včetně člověka (např. druh *Plasmodium falciparum* způsobuje smrtelné onemocnění, malárii) (Votýpka *et al.*, 2017). Paraziti se v různé míře přizpůsobili prostředí uvnitř těla hostitele, kde kyslík není dostupný ve velkých koncentracích. Zástupci mají různě redukované mitochondrie např. *Cryptosporidium parvum* umí produkovat ATP jen substrátovou fosforylací a někteří zástupci evoluční linie eugregarina ztratili mitochondriální genom a elektrontransportní řetězec (Salomaki *et al.*, 2021).

10 Amoebozoa

V superskupině Amoebozoa najdeme jednu skupinu anaerobních protist, Archamoebae. Dalšími možnými anaeroby jsou druhy *Vannella peregriina* a *Flamella citrensis*.

10.1 Archamoebae

Všichni zástupci skupiny Archamoebae jsou obligátně anaerobní a mají MRO v podobě hydrogenosomu (např. *Mastigamoeba balamuthi*) nebo mitosomu (např. *Entamoeba histolytica*) (Záhonová *et al.*, 2023). Patří sem volně žijící mořští i sladkovodní zástupci a paraziti střev živočichů. Jsou to améboidní bičíkovci nebo měňavky (Adl *et al.*, 2019; Pánek *et al.*, 2016). Popsáno je přibližně 260 volně žijících druhů (Ptáčková *et al.*, 2013).

Čeď Entamoebidae je převážně endobiotická, např. druh *Entamoeba histolytica* je lidský parazit způsobující úplavici (Walker *et al.*, 2017). Druh *Entamoeba moshkovskii* je amfizoický tj. má volně žijící i endobiotickou formu (Heredia *et al.*, 2012). Jediný známý druh této čeledi, který by mohl být čistě volně žijící, je *Entamoeba marina* (Shiratori a Ishida, 2016). Popsaný je z přílivové zóny moře. Zástupci čeledi Rhizomastixidae jsou endobiotičtí i volně žijící. Žijí ve střevech hmyzu a obojživelníků (Walker *et al.*, 2017). Volně žijící druhy *Rhizomastix libera* a *R. varia* jsou popsány ze sladkovodních sedimentů (Ptáčková *et al.*, 2013; Zadrobílková *et al.*, 2015). Volně žijící je potenciálně i druh *R. elongata*, který byl izolován z žumpy. Vzhledem k místu nálezu není jisté, zda je skutečně endobiotický (Zadrobílková *et al.*, 2015). Zda došlo k přechodu z endobiotického nebo volného způsobu života nelze podle pozice druhů na fylogenetickém stromě určit. Volně žijící zástupci jsou si nepříbuzní a netvoří jen jednu volně žijící linii.

Čeď Mastigamoebidae sestává převážně z volně žijících mořských i sladkovodních améboidních bičíkovců rodů *Mastigamoeba*, *Paramastigamoeba* a *Seravinia* a parazitických měňavek z rodů *Iodamoeba* a *Endolimax* (Chistyakova *et al.*, 2023; Pánek *et al.*, 2016; Ptáčková *et al.*, 2013; Walker *et al.*, 2017). Rod *Pelomyxa* je blíže příbuzný rodu *Mastigella* a společně tvoří čeď Pelomyxidae, jejíž zástupci jsou převážně sladkovodní (ale např. druh *Mastigella erinacea* byl izolován ze salinního sedimentu) a volně žijící (Chistyakova *et al.*, 2023; Pánek *et al.*, 2016; Ptáčková *et al.*, 2013; Zadrobílková *et al.*, 2015). Rod *Pelomyxa* má mnoho symbiontů. U druhu *P. palustris* byli určeni tři, metanogeni z rodu *Methanosaeta*, gramnegativní *Deltaproteobacteria* a grampozitivní *Actinobacteria* (Gutiérrez *et al.*, 2017). U druhu *P. schiedti* byli symbionti určeni jako metanogeni z rodu *Methanoregula*, gramnegativní *Deltaproteobacteria* a grampozitivní *Clostridia* (Treitli *et al.*, 2023). U těchto dvou zástupců jsou společenství velmi podobná, je zde přítomný metanogen a deltaproteobakterie. Symbionti jedné hostitelské buňky se navzájem pravděpodobně ovlivňují. Zatím není popsáno jak (např. by si mohli vyměňovat metabolity), přesto se předpokládá, že uskupení symbiontů v cytosolu hostitelské buňky není náhodné (Treitli *et al.*, 2023).

Méně známé jsou rody *Tricholimax* a *Endamoeba*. Jsou to endobiotické organismy nacházející se ve střevech žab (druh *Tricholimax hylae*) a hmyzu (rod *Endamoeba*). Jejich pozice na fylogenetickém stromu skupiny Archamoebae je neznámá (Zadrobílková, 2016).

10.2 Discosea a Variosea

Druh *Vannella peregrinia* (Discosea) je popsán z mořských anoxických sedimentů. Jeho mitochondrii podobné organely mají minimum krist (Smirnov a Fenchel, 1996; Smirnov, 1999). Druh *Flamella citrensis* (Variosea) je znám ze sladkovodního prostředí z nádrží s rozkládajícími se citrónovými slupkami (Bovee, 1956). Tyto druhy nejsou dostatečně popsány. Že jsou anaerobní se usuzuje podle prostředí, ve kterém byly nalezeny, a podle morfologie jejich mitochondrií.

11 Obazoa

Superskupina Obazoa je druhově nejbohatší superskupinou eukaryot. Patří sem živočichové (Metazoa), houby (Fungi) a několik linií protist. Superskupina Obazoa se dělí na tři linie, Opisthokonta, Breviatea a Apusomonadida (Adl *et al.*, 2019).

11.1 Breviatea

Breviatea jsou málo početnou skupinou protist. Známé a popsány jsou čtyři druhy a všechny jsou anaerobní a volně žijící. Vyskytují se v různých habitatech. Druh *Breviata ananthea* byl popsán z brakických mikrooxických habitatů (Walker *et al.*, 2006), druh *Pygsuia biforma* byl popsán ze sladkovodního sedimentu (Brown *et al.*, 2013), druhy *Subulatomonas tetraspora* a *Lenisia limosa* z mořských sedimentů (Hamann *et al.*, 2016; Katz *et al.*, 2011). Všichni zástupci jsou améboidní bičíkovci (Heiss *et al.*, 2017). MRO u zástupců skupiny Breviatea jsou typu hydrogenosom (Brown *et al.*, 2013; Hamann *et al.*, 2016; Stairs *et al.*, 2014; Walker *et al.*, 2006).

Druh *Lenisia limosa* je ve vztahu mutualistické symbiózy s ektobiotickou epsilonproteobakterií rodu *Arcobacter*. *Lenisia* umí přecházet mezi dvěma způsoby oxidace pyruvátu. Každý z těchto způsobů vede k jinému množství vyprodukovaného ATP. Epibiont umožňuje odebráním vodíku oxidaci pyruvátu až na acetát a oxid uhličitý, což produkci ATP zvyšuje (Hamann *et al.*, 2016). Tato symbióza zvyšuje fitness obou organismů.

11.2 Opisthokonta

Opisthokonta je rozsáhlá skupina zahrnující houby, živočichy a několik linií protist. I mezi houbami a živočichy nalezneme organismy, které se přizpůsobily životu v anoxickém prostředí. Tyto organismy nepatří mezi protisty, je však vhodné je zde krátce zmínit.

Anaerobní zástupci hub (Fungi) patří do oddělení Neocallimastigomycota. Tento kmen sestává z osmnácti anaerobních rodů (Ebersberger *et al.*, 2012; Hibbett *et al.*, 2007). Anaerobní houby byly popsány z trávicí soustavy býložravců (Hanafy *et al.*, 2020; Orpin, 1975).

Anaerobní jsou zástupci živočichů (Metazoa) z kmene Loricifera (korzetky). Jsou popsáni z mořských sedimentů (Bang-Berthelsen *et al.*, 2013; Donovaro *et al.*, 2010; Kristensen, 1983). U zástupců rodů *Spinoloricus*, *Rugiloricus* a *Pliciloricus* bylo ukázáno, že nemají aerobní mitochondrii (Donovaro *et al.*, 2010).

12 Závěr

Anaerobní způsob života se u protist vyvinul během evoluce několikrát nezávisle. Tyto organismy se vyskytují napříč různými superskupinami eukaryotického stromu života. Mezi protisty najdeme jak celé anaerobní skupiny, tak i osamocené anaerobní druhy.

Anaerobní protisti se přizpůsobili životu v různých prostředích, nalezneme je ve vodním sedimentu, půdě, ale také v trávicím traktu dalších organismů. Přejechy mezi různými prostředími jsou u anaerobních protist časté. Mnoho linií anaerobů proniklo do střev živočichů, kde existují buď jako komenzálové, mutualisti či paraziti. Mezi nimi najdeme např. oxymonády, většinu zástupců z kmene Parabasalia, řadu archaméb či celou podtřídu nálevníků Trichostomatia a řád Clevelandellida. Existují také protisti, kteří k volnému způsobu života přešli sekundárně. Tento přechod je známý u některých diplomonád, u oxymonády *Monocercomonoides mercovicensis* a předpokládá se, že k němu došlo i u některých trichomonád. Vyjímkou mezi anaeroby nejsou ani přechody mezi sladkovodním a mořským prostředím. Tyto přechody se v evoluci odehrály několikrát nezávisle na sobě. Sekundární přechod do sladkovodního prostředí je znám u několika linií metamonád. Další přechody můžeme pozorovat např. u čeledí Psalteriomonadidae (Discoba: Heterolobosea) a Metopidae (Alveolata: Ciliohora). Mnohdy je nemožné určit, ze kterého prostředí pocházel předek dané skupiny organismů. Děje se tak kvůli nevyjasněným fylogenetickým vztahům v rámci skupiny či kvůli různorodosti prostředí, ve kterých se jednotliví zástupci nachází.

Diverzita anaerobních protist je pravděpodobně mnohem rozsáhlejší, než jakou ji ukazují doposud popsané organismy. Stále jsou nacházeny nové druhy a jejich pozice v rámci fylogenetického stromu

je vyjasňována. Přesto zůstává mnoho protist nepopsaných a známých jen z environmentálních sekvencí. Je mnoho izolovaných linií anaerobních organismů, které byly popsány náhodou a s malou četností, některé pouze jednou. Patří mezi ně např. druhy *Creneis carolina* a *Rictus lutensis* představující samostatné anaerobní linie. Takto izolované a málo četné organismy budou pravděpodobně nadále postupně popisovány.

Mnoho anaerobních protist žije v symbiotickém vztahu s prokaryotickými organismy. Tyto vztahy jsou stále hojně a intenzivně studovány a mnohé z nich zůstávají nepopsané. Je možné, že podrobnější výzkum metabolických procesů a symbiotických soužití s prokaryotickými organismy povede k zařazení již známých skupin protist mezi anaeroby.

Doufám, že své získané vědomosti o diverzitě anaerobních protist a jejich symbiotických vztahů s prokaryotickými organismy dále využiji při tvorbě své magisterské práce. Ta se bude zaměřovat na inhibici metanogenních symbiontů u vybraných zástupců anaerobních protist.

13 Přehled literatury

- Adam, R. D. 2017. Diplomonadida. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, pp 1219–1246.
- Adl, S. M.; Bass, D.; Lane, C. E.; Lukeš, J.; Schoch, C. L.; Smirnov, A.; Agatha, S.; Berney, C.; Brown, M. W.; Burki, F.; Cárdenas, P.; Čepička, I.; Chistyakova, L.; Del Campo, J.; Dunthorn, M.; Edvardsen, B.; Eglit, Y.; Guillou, L.; Hampl, V.; Heiss, A. A.; Hoppenrath, M.; James, T. Y.; Karnkowska, A.; Karpov, S.; Kim, E.; Kolisko, M.; Kudryavtsev, A.; Lahr, D. J. G.; Lara, E.; Le Gall, L.; Lynn, D. H.; Mann, D. G.; Massana, R.; Mitchell, E. A. D.; Morrow, C.; Park, J. S.; Pawlowski, J. W.; Powell, M. J.; Richter, D. J.; Rueckert, S.; Shadwick, L.; Shimano, S.; Spiegel, F. W.; Torruella, G.; Youssef, N.; Zlatogursky, V.; Zhang, Q. 2019. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 66 (1), 4–119.
- Adl, S. M.; Leander, B. S.; Simpson, A. G. B.; Archibald, J. M.; Anderson, O. Roger.; Bass, D.; Bowser, S. S.; Brugerolle, G.; Farmer, M. A.; Karpov, S.; Kolisko, M.; Lane, C. E.; Lodge, D. J.; Mann, D. G.; Meisterfeld, R.; Mendoza, L.; Moestrup, Ø.; Mozley-Standridge, S. E.; Smirnov, A. V.; Spiegel, F. 2007. Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists. *Systematic Biology* 56 (4), 684–689.
- Alexander, E.; Stock, A.; Breiner, H.; Behnke, A.; Bunge, J.; Yakimov, M. M.; Stoeck, T. 2009. Microbial eukaryotes in the hypersaline anoxic L'Atalante deep-sea basin. *Environmental Microbiology* 11 (2), 360–381.

- Alfellani, M. A.; Taner-Mulla, D.; Jacob, A. S.; Imeede, C. A.; Yoshikawa, H.; Stensvold, C. R.; Clark, C. G. 2013. Genetic diversity of *Blastocystis* in livestock and zoo animals. *Protist* 164 (4), 497–509.
- Barberà, M. J.; Ruiz-Trillo, I.; Tufts, J. Y. A.; Bery, A.; Silberman, J. D.; Roger, A. J. 2010. *Sawyeria marylandensis* (Heterolobosea) has a hydrogenosome with novel metabolic properties. *Eukaryotic Cell* 9 (12), 1913–1924.
- Bass, D.; Howe, A. T.; Mylnikov, A. P.; Vickerman, K.; Chao, E. E.; Edwards Smallbone, J.; Snell, J.; Cabral Jr, C.; Cavalier-Smith, T. 2009. Phylogeny and classification of Cercomonadida (Protozoa, Cercozoa): *Cercomonas*, *Eocercomonas*, *Paracercomonas*, and *Cavernomonas* gen. nov. *Protist* 160 (4), 483–521.
- Baumgartner, M.; Stetter, K. O.; Foissner, W. 2002. Morphological, small subunit rRNA, and physiological characterization of *Trimyema minutum* (Kahl, 1931), an anaerobic ciliate from submarine hydrothermal vents growing from 28 degrees C to 52 degrees C. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 49 (3), 227–238.
- Behnke, A.; Bunge, J.; Barger, K.; Breiner, H.-W.; Alla, V.; Stoeck, T. 2006. Microeukaryote community patterns along an O₂/H₂S gradient in a supersulfidic anoxic fjord (Framvaren, Norway). *Applied and Environmental Microbiology* 72 (5), 3626–3636.
- Bernard, C.; Simpson, A. G. B.; Patterson, D. J. 2000. Some free-living flagellates (Protista) from anoxic habitats. *Ophelia* 52 (2), 113–142.
- Bernard, C.; Simpson, A. G. B.; Patterson, D. J. 1997. An ultrastructural study of a free-living retortamonad, *Chilomastix cuspidata* (Larsen & Patterson, 1990) n. comb. (Retortamonadida, Protista). *European Journal of Protistology* 33 (3), 254–265.
- Boersma, A. Foraminifera. 1998. *Introduction to Marine Micropaleontology*; Elsevier; pp 19–77.
- Bourland, W.; Rotterová, J.; Čepička, I. 2017. Morphologic and molecular characterization of seven species of the remarkably diverse and widely distributed metopid genus *Urostomides* Jankowski, 1964 (Armophorea, Ciliophora). *European Journal of Protistology* 61, 194–232.
- Bovee, E. C. 1956. Some observations on the morphology and activities of a new ameba from citrus wastes, *Flamella Citrensis* n.sp. *The Journal of Protozoology* 3 (3), 151–155.
- Brabender, M.; Kiss, Á. K.; Domonell, A.; Nitsche, F.; Arndt, H. 2012. Phylogenetic and morphological diversity of novel soil cercomonad species with a description of two new genera (*Nucleocercomonas* and *Metabolomonas*). *Protist* 163 (4), 495–528.
- Breglia, S. A.; Yubuki, N.; Hoppenrath, M.; Leander, B. S. 2010. Ultrastructure and molecular phylogenetic position of a novel euglenozoan with extrusive episymbiotic bacteria: *Bihospites bacati* n. gen. et sp. (Symbiontida). *BMC Microbiology* (1), 145.

- Broers, C. A. M.; Meijers, H. H. M.; Symens, J. C.; Stumm, C. K.; Vogels, G. D.; Brugerolle, G. 1993. Symbiotic association of *Psalteriomonas vulgaris* n. spec. with *Methanobacterium formicicum*. *European Journal of Protistology* 29 (1), 98–105.
- Broers, C. A. M.; Stumm, C. K.; Vogels, G. D.; Brugerolle, G. 1990. *Psalteriomonas lanterna* gen. nov., sp. nov., a free-living amoeboflagellate isolated from freshwater anaerobic sediments. *European Journal of Protistology* 25 (4), 369–380.
- Broers, C. A. M.; Stumm, C. K.; Vogels, G. D. 1992. Monoxenic cultivation of the anaerobic amoeboflagellate *Psalteriomonas lanterna* and isolation of the methanogenic endosymbiont. *FEMS Microbiology Letters* 92 (1), 115–118.
- Brown, M. W.; Sharpe, S. C.; Silberman, J. D.; Heiss, A. A.; Lang, B. F.; Simpson, A. G. B.; Roger, A. J. 2013. Phylogenomics demonstrates that breviate flagellates are related to opisthokonts and apusomonads. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*. 280 (1769), 20131755.
- Brugerolle, G. 2004. Devescovinid features, a remarkable surface cytoskeleton, and epibiotic bacteria revisited in *Mixotricha paradoxa*, a parabasalid flagellate. *Protoplasma*.
- Brugerolle, G.; Silva-Neto, I. D.; Pellens, R.; Grandcolas, P. 2003. Electron microscopic identification of the intestinal protozoan flagellates of the xylophagous cockroach *Parasphaeria boleiriana* from Brazil. *Parasitology Research* 90 (3), 249–256.
- Brugerolle, G. 2006. Comparative cytological study of four species in the genera Holomastigotes and Uteronympha n. comb. (Holomastigotidae, Parabasalia), symbiotic flagellates of termites. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 53 (4), 246–259.
- Brugerolle, G.; Regnault, J.-P. 2001. Ultrastructure of the enteromonad flagellate *Caviomonas mobilis*. *Parasitology Research* 87 (8), 662–665.
- Brune, A.; Ohkuma, M. 2010. Role of the termite gut microbiota in symbiotic digestion. *Biology of Termites: a Modern Synthesis*; Bignell, D. E., Roisin, Y., Lo, N., Eds.; Springer Netherlands: Dordrecht, pp 439–475.
- Burki, F.; Corradi, N.; Sierra, R.; Pawlowski, J.; Meyer, G. R.; Abbott, C. L.; Keeling, P. J. 2013. Phylogenomics of the intracellular parasite *Mikrocytos mackini* reveals evidence for a mitosome in Rhizaria. *Current Biology* 23 (16), 1541–1547.
- Campello-Nunes, P. H.; Silva-Neto, I. D.; Sales, M. H. O.; Soares, C. A. G.; Paiva, T. S.; Fernandes, N. M. 2022. Morphological and phylogenetic investigations shed light on evolutionary relationships of the enigmatic genus *Copemetopus* (Ciliophora, Alveolata), with the proposal of *Copemetopus verae* sp. nov. *European Journal of Protistology* 83, 125878.

- Cedrola, F.; Senra, M. V. X.; Rossi, M. F.; Fregulia, P.; D'Agosto, M.; Dias, R. J. P. 2020. Trichostomatid ciliates (Alveolata, Ciliophora, Trichostomatia) systematics and diversity: past, present, and future. *Frontiers in Microbiology* 10, 2967.
- Cepicka, I.; Hampl, V.; Kulda, J. 2010. Critical taxonomic revision of parabasalids with description of one new genus and three new species. *Protist* 161 (3), 400–433.
- Čepicka, I.; Kostka, M.; Uzlíková, M.; Kulda, J.; Flegr, J. 2008. Non-monophyly of Retortamonadida and high genetic diversity of the genus *Chilomastix* suggested by analysis of SSU rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48 (2), 770–775.
- Céza, V.; Kotyk, M.; Kubánková, A.; Yubuki, N.; Šťáhlavský, F.; Silberman, J. D.; Čepička, I. 2022. Free-living trichomonads are unexpectedly diverse. *Protist* 173 (4), 125883.
- Clark, C. G.; Van Der Giezen, M.; Alfellani, M. A.; Stensvold, C. R. 2013. Recent developments in *Blastocystis* research. *Advances in Parasitology*; Elsevier, pp 1–32.
- Cox, F. E. G. 2005. Human balantidiasis in Iran: Are camels reservoir hosts? *Trends in Parasitology* 21 (12), 553.
- Čepička, I.; Dolan, M. F.; Gile, G. H. 2017. Parabasalia. In *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, pp 1175–1218.
- Da Silva-Neto, I. D.; Da Silva Paiva, T.; Do Nascimento Borges, B.; Harada, M. L. 2016. Fine structure and molecular phylogeny of *Parametopidium circumlabens* (Ciliophora: Armophorea), endocommusal of sea urchins. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 63 (1), 46–61.
- Da Silva Paiva, T.; Küppers, G. C.; Lahr, D. J. G.; Schweikert, M.; Da Silva-Neto, I. D. 2017. *Discomorphella pedroeneasi* sp. nov. (Ciliophora, Odontostomatida): an anaerobic ciliate hosting multiple cytoplasmic and macronuclear endocytobionts. *European Journal of Protistology* 58, 103–134.
- Danovaro, R.; Dell'Anno, A.; Pusceddu, A.; Gambi, C.; Heiner, I.; Møbjerg Kristensen, R. 2010. The first Metazoa living in permanently anoxic conditions. *BMC Biology* 8 (1), 30.
- De Castro, L. A. M.; Küppers, G. C.; Schweikert, M.; Harada, M. L.; Paiva, T. D. S. 2014. Ciliates from eutrophized water in the northern Brazil and morphology of *Cristigera hammeri* Wilbert, 1986 (Ciliophora, Scuticociliatia). *European Journal of Protistology* 50 (2), 122–133.
- De Graaf, R. M.; Hackstein, J. H. P. 2012. Hydrogenosomes and mitosomes: mitochondrial adaptations to life in anaerobic environments. *Anoxia*; Altenbach, A. V., Bernhard, J. M., Seckbach, J., Eds.; Cellular origin, Life in extreme habitats and astrobiology; Springer Netherlands: Dordrecht, pp 83–112.
- De Graaf, R. M.; Ricard, G.; Van Alen, T. A.; Duarte, I.; Dutilh, B. E.; Burgtorf, C.; Kuiper, J. W. P.; Van Der Staay, G. W. M.; Tielens, A. G. M.; Huynen, M. A.; Hackstein, J. H. P. 2011. The organellar

- genome and metabolic potential of the hydrogen-producing mitochondrion of *Nyctotherus ovalis*. *Molecular Biology and Evolution* 28 (8), 2379–2391.
- Dolan, M. F. 2001. Speciation of termite gut protists: the role of bacterial symbionts. *International Microbiology* 4 (4), 203–208.
- Dolezal, P.; Smíd, O.; Rada, P.; Zubáčová, Z.; Bursać, D.; Suták, R.; Nebesárová, J.; Lithgow, T.; Tachezy, J. 2005. Giardia mitochondria and trichomonad hydrogenosomes share a common mode of protein targeting. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 102 (31), 10924–10929.
- Dyer, B. D.; Khalsa, O. 1993. Surface bacteria of *Streblomastix strix* are sensory symbionts. *Biosystems* 31 (2–3), 169–180.
- Dziallas, C.; Allgaier, M.; Monaghan, M. T.; Grossart, H.-P. 2012. Act together – Implications of symbioses in aquatic ciliates. *Frontiers in Microbiology*, 3.
- Ebersberger, I.; De Matos Simoes, R.; Kupczok, A.; Gube, M.; Kothe, E.; Voigt, K.; Von Haeseler, A. 2012. A consistent phylogenetic backbone for the fungi. *Molecular Biology and Evolution* 29 (5), 1319–1334.
- Edgcomb, V. P.; Breglia, S. A.; Yubuki, N.; Beaudoin, D.; Patterson, D. J.; Leander, B. S.; Bernhard, J. M. 2011. Identity of epibiotic bacteria on symbiontid euglenozoans in O₂-depleted marine sediments: evidence for symbiont and host co-evolution. *The ISME Journal* 5 (2), 231–243.
- Embley, T. M.; Van Der Giezen, M.; Horner, D.; Dyal, P.; Bell, S.; Foster, P. 2003. Hydrogenosomes, mitochondria and early eukaryotic evolution. *IUBMB Life* 55 (7), 387–395.
- Embley, T. M.; Finlay, B. J. 1994. The use of small subunit rRNA sequences to unravel the relationships between anaerobic ciliates and their methanogen endosymbionts. *Microbiology* 140 (2), 225–235.
- Ettahi, K.; Lhee, D.; Sung, J. Y.; Simpson, A. G. B.; Park, J. S.; Yoon, H. S. 2021. Evolutionary history of mitochondrial genomes in Discoba, including the extreme halophile *Pleurostomum flabellatum* (Heterolobosea). *Genome Biology and Evolution* 13 (2), evaa241.
- Feng, J.-M.; Jiang, C.-Q.; Sun, Z.-Y.; Hua, C.-J.; Wen, J.-F.; Miao, W.; Xiong, J. 2020. Single-cell transcriptome sequencing of rumen ciliates provides insight into their molecular adaptations to the anaerobic and carbohydrate-rich rumen microenvironment. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 143, 106687.
- Fenchel, T.; Finlay, B. J. 1990. Oxygen toxicity, respiration and behavioural responses to oxygen in free-living anaerobic ciliates. *Journal of General Microbiology* 136 (10), 1953–1959.
- Fenchel, T. 1967. The ecology of marine microbenthos I. The Quantitative importance of ciliates as compared with Metazoans in various types of sediments. *Ophelia* 4 (2), 121–137.

- Fenchel, T.; Finlay, B. 2008. Oxygen and the spatial structure of microbial communities. *Biological Reviews* 83 (4), 553–569.
- Finlay, B. J. 1981. Oxygen availability and seasonal migrations of ciliated Protozoa in a freshwater lake. *Microbiology* 123 (1), 173–178.
- Fokin, S. I.; Serra, V.; Gammuto, L.; Allievi, A.; Petroni, G.; Modeo, L. 2023. Multidisciplinary characterization of the new species *Copemetopus Mystakophoros* and its symbionts with a proposal for the new class Copemetopea (Alveolata: Ciliophora). *Zoological Journal of the Linnean Society* 198 (4), 1171–1200.
- Foissner, W. 2016. *Heterometopus meisterfeldi* nov. gen., nov. spec. (Protozoa, Ciliophora), a new metopid from Australia. *European Journal of Protistology* 55, 118–127.
- Foučková, M. 2022. Methanogenní symbionti u zástupců čeledi Psalteriomonadidae (Heterolobosea: Tetramitida). Diplomová práce, vedoucí Čepička, Ivan. Praha: Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie.
- Foučková, M.; Uhrová, K.; Kubánková, A.; Pánek, T.; Čepička, I. 2024. Lighting lantern above Psalteriomonadidae: Unveiling novel diversity within the genus *Psalteriomonas* (Discoba: Heterolobosea). *European Journal of Protistology* 93, 126052.
- Fritz-Laylin, L. K.; Ginger, M. L.; Walsh, C.; Dawson, S. C.; Fulton, C. 2011. The *Naegleria* genome: A free-living microbial eukaryote lends unique insights into core eukaryotic cell biology. *Research in Microbiology* 162 (6), 607–618.
- Füssy, Z.; Vinopalová, M.; Treitli, S. C.; Pánek, T.; Smejkalová, P.; Čepička, I.; Doležal, P.; Hampl, V. 2021. Retortamonads from vertebrate hosts share features of anaerobic metabolism and pre-adaptations to parasitism with diplomonads. *Parasitology International* 82, 102308.
- Garcia, L. S. 2016. *Dientamoeba fragilis*, one of the neglected intestinal Protozoa. *Journal of Clinical Microbiology* 54 (9), 2243–2250.
- Gawryluk, R. M. R.; Kamikawa, R.; Stairs, C. W.; Silberman, J. D.; Brown, M. W.; Roger, A. J. 2016. The earliest stages of mitochondrial adaptation to low oxygen revealed in a novel rhizarian. *Current Biology* 26 (20), 2729–2738.
- Gawryluk, R. M. R.; Stairs, C. W. 2021. Diversity of electron transport chains in anaerobic protists. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1862 (1), 148334.
- Gile, G. H. 2024. Protist symbionts of termites: diversity, distribution, and coevolution. *Biological Reviews* 99 (2), 622–652.
- Gill, E. E.; Diaz-Triviño, S.; Barberà, M. J.; Silberman, J. D.; Stechmann, A.; Gaston, D.; Tamas, I.; Roger, A. J. 2007. Novel mitochondrion-related organelles in the anaerobic amoeba *Mastigamoeba balamuthi*. *Molecular Microbiology* 66 (6), 1306–1320.

- Glock, N.; Schönfeld, J.; Eisenhauer, A.; Hensen, C.; Mallon, J.; Sommer, S. 2013. The role of benthic Foraminifera in the benthic nitrogen cycle of the Peruvian oxygen minimum zone. *Biogeosciences* 10 (7), 4767–4783.
- Gutiérrez, G.; Chistyakova, L. V.; Villalobo, E.; Kostygov, A. Y.; Frolov, A. O. 2017. Identification of *Pelomyxa palustris* endosymbionts. *Protist* 168 (4), 408–424.
- Hamann, E.; Gruber-Vodicka, H.; Kleiner, M.; Tegetmeyer, H. E.; Riedel, D.; Littmann, S.; Chen, J.; Milucka, J.; Viehweger, B.; Becker, K. W.; Dong, X.; Stairs, C. W.; Hinrichs, K.-U.; Brown, M. W.; Roger, A. J.; Strous, M. 2016. Environmental Breviatea harbour mutualistic *Arcobacter* epibionts. *Nature* 534 (7606), 254–258.
- Hamann, E.; Tegetmeyer, H. E.; Riedel, D.; Littmann, S.; Ahmerkamp, S.; Chen, J.; Hach, P. F.; Strous, M. 2017. Syntrophic linkage between predatory *Carpodomonas* and specific prokaryotic populations. *The ISME Journal* 11 (5), 1205–1217.
- Hampl, V. 2017. Preaxostyla. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, pp 1139–1174.
- Hampl, V.; Cepicka, I.; Flegr, J.; Tachezy, J.; Kulda, J. 2007. Morphological and molecular diversity of the monocercomonadid genera *Monocercomonas*, *Hexamastix*, and *Honigbergiella* gen. nov. *Protist* 158 (3), 365–383.
- Hampl, V.; Silberman, J. D.; Stechmann, A.; Diaz-Triviño, S.; Johnson, P. J.; Roger, A. J. 2008. Genetic evidence for a mitochondriate ancestry in the ‘amitochondriate’ flagellate *Trimastix pyriformis*. *PLOS ONE* 3 (1), e1383.
- Hampl, V. and Simpson, A.G.B. 2007. Possible mitochondria-related organelles in poorly studied ‘amitochondriate’ eukaryotes. *Hydrogenosomes and Mitosomes: Mitochondria of Anaerobic Eukaryotes*; Tachezy, J. (Ed.); Springer Berlin Heidelberg, Microbiology Monographs, pp. 265–282.
- Hanafy, R. A.; Lanjekar, V. B.; Dhakephalkar, P. K.; Callaghan, T. M.; Dagar, S. S.; Griffith, G. W.; Elshahed, M. S.; Youssef, N. H. 2020. Seven new Neocallimastigomycota genera from wild, zoo-housed, and domesticated herbivores greatly expand the taxonomic diversity of the phylum. *Mycologia* 112 (6), 1212–1239.
- Hanousková, P.; Táborský, P.; Čepička, I. 2019. *Dactylomonas* gen. nov., a novel lineage of heterolobosean flagellates with unique ultrastructure, closely related to the amoeba *Selenaion koniopes* Park, De Jonckheere & Simpson, 2012. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 66 (1), 120–139.
- Heiss, A. A.; Brown, M. W.; Simpson, A. G. B. 2017. Apusomonadida. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 1619–1645.

- Heiss, A. A. 2006. Molecular phylogeny of the oxymonads. University of British Columbia.
- Hendarto, J.; Mizuno, T.; Hidayati, A. P. N.; Rozi, I. E.; Asih, P. B. S.; Syafruddin, D.; Yoshikawa, H.; Matsubayashi, M.; Tokoro, M. 2019. Three monophyletic clusters in *Retortamonas* species isolated from vertebrates. *Parasitology International* 69, 93–98.
- Heredia, R. D.; Fonseca, J. A.; López, M. C. 2012. *Entamoeba moshkovskii* perspectives of a new agent to be considered in the diagnosis of amebiasis. *Acta Tropica* 123 (3), 139–145.
- Hibbett, D. S.; Binder, M.; Bischoff, J. F.; Blackwell, M.; Cannon, P. F.; Eriksson, O. E.; Huhndorf, S.; James, T.; Kirk, P. M.; Lücking, R.; Thorsten Lumbsch, H.; Lutzoni, F.; Matheny, P. B.; McLaughlin, D. J.; Powell, M. J.; Redhead, S.; Schoch, C. L.; Spatafora, J. W.; Stalpers, J. A.; Vilgalys, R.; Aime, M. C.; Aptroot, A.; Bauer, R.; Begerow, D.; Benny, G. L.; Castlebury, L. A.; Crous, P. W.; Dai, Y.-C.; Gams, W.; Geiser, D. M.; Griffith, G. W.; Gueidan, C.; Hawksworth, D. L.; Hestmark, G.; Hosaka, K.; Humber, R. A.; Hyde, K. D.; Ironside, J. E.; Kõljalg, U.; Kurtzman, C. P.; Larsson, K.-H.; Lichtwardt, R.; Longcore, J.; Miądlikowska, J.; Miller, A.; Moncalvo, J.-M.; Mozley-Standridge, S.; Oberwinkler, F.; Parmasto, E.; Reeb, V.; Rogers, J. D.; Roux, C.; Ryvarden, L.; Sampaio, J. P.; Schüßler, A.; Sugiyama, J.; Thorn, R. G.; Tibell, L.; Untereiner, W. A.; Walker, C.; Wang, Z.; Weir, A.; Weiss, M.; White, M. M.; Winka, K.; Yao, Y.-J.; Zhang, N. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* 111 (5), 509–547.
- Chistyakova, L. V.; Yu. Kostygov, A.; Goodkov, A. V.; Radaev, A. V.; Frolov, A. O. 2023. Phylogenetic position of the pelobiont *Mastigamoeba aspera* and revision of the family Mastigamoebidae (Archamoebae, Pelobiontida). *European Journal of Protistology* 91, 126029.
- Cho, B. C.; Park, J. S.; Xu, K.; Choi, J. K. 2008. Morphology and molecular phylogeny of *Trimyema koreanum* n. sp., a ciliate from the hypersaline water of a solar saltern. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 55 (5), 417–426.
- Inoue, J.-I.; Noda, S.; Hongoh, Y.; Ui, S.; Ohkuma, M. 2008. Identification of endosymbiotic methanogen and ectosymbiotic spirochetes of gut Protists of the termite *Coptotermes formosanus*. *Environmental Microbiology* 23 (1), 94–97.
- Jerlström-Hultqvist, J.; Einarsson, E.; Xu, F.; Hjort, K.; Ek, B.; Steinhilber, D.; Hultenby, K.; Bergquist, J.; Andersson, J. O.; Svärd, S. G. 2013. Hydrogenosomes in the diplomonad *Spironucleus salmonicida*. *Nat Commun* 4 (1), 2493.
- Jerlström-Hultqvist, J.; Gallot-Lavallée, L.; Salas-Leiva, D. E.; Curtis, B. A.; Záhonová, K.; Čepička, I.; Stairs, C. W.; Pipaliya, S.; Dacks, J. B.; Archibald, J. M.; Roger, A. J. 2023. A unique symbiosome in an anaerobic single-celled eukaryote. *bioRxiv*, 530753.

- Jirsová, D.; Füssy, Z.; Richtová, J.; Gruber, A.; Oborník, M. 2019. Morphology, ultrastructure, and mitochondrial genome of the marine non-photosynthetic bicosoecid *Cafilera marina* gen. et sp. nov. *Microorganisms* 7 (8), 240.
- Karnkowska, A.; Hampl, V. 2016. The curious case of vanishing mitochondria. *Microbial Cell* 3 (10), 491–494.
- Karnkowska, A.; Treitli, S. C.; Brzoň, O.; Novák, L.; Vacek, V.; Soukal, P.; Barlow, L. D.; Herman, E. K.; Pipaliya, S. V.; Pánek, T.; Žihala, D.; Petrželková, R.; Butenko, A.; Eme, L.; Stairs, C. W.; Roger, A. J.; Eliáš, M.; Dacks, J. B.; Hampl, V. 2019. The oxymonad genome displays canonical eukaryotic complexity in the absence of a mitochondrion. *Molecular Biology and Evolution* 36 (10), 2292–2312.
- Karnkowska, A.; Vacek, V.; Zubáčová, Z.; Treitli, S. C.; Petrželková, R.; Eme, L.; Novák, L.; Žárský, V.; Barlow, L. D.; Herman, E. K.; Soukal, P.; Hroudová, M.; Doležal, P.; Stairs, C. W.; Roger, A. J.; Eliáš, M.; Dacks, J. B.; Vlček, Č.; Hampl, V. 2016. A eukaryote without a mitochondrial organelle. *Current Biology* 26 (10), 1274–1284.
- Katz, L. A.; Grant, J.; Parfrey, L. W.; Gant, A.; O’Kelly, C. J.; Anderson, O. R.; Molestina, R. E.; Nerad, T. 2011. *Subulatomonas tetraspora* nov. gen. nov. sp. is a member of a previously unrecognized major clade of eukaryotes. *Protist* 162 (5), 762–773.
- Kolisko, M.; Silberman, J. D.; Cepicka, I.; Yubuki, N.; Takishita, K.; Yabuki, A.; Leander, B. S.; Inouye, I.; Inagaki, Y.; Roger, A. J.; Simpson, A. G. B. 2010. A wide diversity of previously undetected free-living relatives of diplomonads isolated from marine/saline habitats. *Environmental Microbiology* 12 (10), 2700–2710.
- Kostka, M. 2017. Opalinata. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 543–565.
- Kostka, M.; Cepicka, I.; Hampl, V.; Flegr, J. 2007. Phylogenetic position of Karotomorpha and paraphyly of Proteromonadidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43 (3), 1167–1170.
- Kotyk, M.; Bourland, W. A.; Soviš, M.; Méndez-Sánchez, D.; Škaloud, P.; Kotyková Varadínová, Z.; Čepička, I. 2023. Morphology matters: congruence of morphology and phylogeny in the integrative taxonomy of Clevelandellidae (Ciliophora: Armophorea) with description of six new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* zlad154.
- Kristensen, R. M. 2009. Loricifera, a new phylum with aschelminthes characters from the meiobenthos. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 21 (3), 163–180.
- Kulda, J.; Nohýnková, E.; Čepička, I. 2017. Retortamonadida (with notes on Carpediemonas-Like Organisms and Caviomonadidae). *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 1247–1278.

- Leander, B. S.; Lax, G.; Karnkowska, A.; Simpson, A. G. B. 2017. Euglenida. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 1047–1088.
- Leger, M. M.; Eme, L.; Hug, L. A.; Roger, A. J. 2016. Novel hydrogenosomes in the microaerophilic jakobid *Stygiella ilncarcerata*. *Molecular Biology and Evolution* 33 (9), 2318–2336.
- Leger, M. M.; Gawryluk, R. M. R.; Gray, M. W.; Roger, A. J. 2013. Evidence for a hydrogenosomal-type anaerobic ATP generation pathway in *Acanthamoeba castellanii*. *PLOS ONE* 8 (9), e69532.
- Leger, M. M.; Kolisko, M.; Kamikawa, R.; Stairs, C. W.; Kume, K.; Čepička, I.; Silberman, J. D.; Andersson, J. O.; Xu, F.; Yabuki, A.; Eme, L.; Zhang, Q.; Takishita, K.; Inagaki, Y.; Simpson, A. G. B.; Hashimoto, T.; Roger, A. J. 2017. Organelles that illuminate the origins of *Trichomonas* hydrogenosomes and *Giardia* mitosomes. *Nature Ecology and Evolution* 1 (4), 0092.
- León-Avila, G.; Tovar, J. 2004. Mitosomes of *Entamoeba histolytica* are abundant mitochondrion-related remnant organelles that lack a detectable organellar genome. *Microbiology* 150 (5), 1245–1250.
- Lewis, W. H.; Lind, A. E.; Sendra, K. M.; Onsbring, H.; Williams, T. A.; Esteban, G. F.; Hirt, R. P.; Ettema, T. J. G.; Embley, T. M. 2020. Convergent evolution of hydrogenosomes from mitochondria by gene transfer and loss. *Molecular Biology and Evolution* 37 (2), 524–539.
- Lewis, W. H.; Sendra, K. M.; Embley, T. M.; Esteban, G. F. 2018. Morphology and phylogeny of a new species of anaerobic ciliate, *Trimyema finlayi* n. sp., with endosymbiotic methanogens. *Frontiers in Microbiology* 9, 140.
- Li, J.; Li, S.; Su, H.; Yu, M.; Xu, J.; Yi, Z. 2023. Comprehensive phylogenomic analyses reveal that order Armophorida is most closely related to class Armophorea (Protista, Ciliophora). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 182, 107737.
- Li, M.; Hu, G.; Zhao, W.; Zou, H.; Li, W.; Wu, S.; Wang, G.; Ponce-Gordo, F. 2024. A revised taxonomy and phylogeny of opalinids (Stramenopiles: Opalinata) inferred from the analysis of complete nuclear ribosomal DNA genes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 201 (2), 269–289.
- Li, M.; Ponce-Gordo, F.; Grim, J. N.; Li, C.; Zou, H.; Li, W.; Wu, S.; Wang, G. 2018. Morphological redescription of *Opalina undulata* Nie 1932 from *Fejervarya limnocharis* with molecular phylogenetic study of opalinids (Heterokonta, Opalineae). *Journal of Eukaryotic Microbiology* 65 (6), 783–791.
- Li, S.; Bourland, W. A.; Al-Farraj, S. A.; Li, L.; Hu, X. 2017. Description of two species of caenomorphid ciliates (Ciliophora, Armophorea): morphology and molecular phylogeny. *European Journal of Protistology* 61, 29–40.

- Lindmark, D. G.; Müller, M. 1973. Hydrogenosome, a cytoplasmic organelle of the anaerobic flagellate *Tritrichomonas foetus*, and its role in pyruvate metabolism. *Journal of Biological Chemistry* 248 (22), 7724–7728.
- Lynn, D. H. 2017. Ciliophora. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 679–730.
- Lynn, D. H.; Wright, A. G. 2013. Biodiversity and molecular phylogeny of Australian *Clevelandella* Species (class Armophorea, order Clevelandellida, family Clevelandellidae), intestinal endosymbiotic ciliates in the wood-feeding roach *Panesthia cribrata* Saussure, 1864. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 60 (4), 335–341
- Massana, R.; Castresana, J.; Balagué, V.; Guillou, L.; Romari, K.; Groisillier, A.; Valentin, K.; Pedrós-Alió, C. 2004. Phylogenetic and ecological analysis of novel marine Stramenopiles. *Applied and Environmental Microbiology* 70 (6), 3528–3534.
- Mazancová, E.; Zadobílková, E.; Yubuki, N.; Čepička, I. 2023. Phylogenetic and morphological diversity of free-living diplomonads. *European Journal of Protistology* 91, 126024.
- Méndez-Sánchez, D.; Pomahač, O.; Rotterová, J.; Bourland, W. A.; Čepička, I. 2023. Morphology and phylogenetic position of three anaerobic ciliates from the classes Odontostomatea and Muranotrichea (Ciliophora). *Journal of Eukaryotic Microbiology* 70 (3), e12965.
- Millet, C. O. M.; Williams, C. F.; Hayes, A. J.; Hann, A. C.; Cable, J.; Lloyd, D. 2013. Mitochondria-derived organelles in the diplomonad fish parasite *Spironucleus vortens*. *Experimental Parasitology* 135 (2), 262–273.
- Monteil, C. L.; Vallenet, D.; Menguy, N.; Benzerara, K.; Barbe, V.; Fouteau, S.; Cruaud, C.; Floriani, M.; Viollier, E.; Adryanczyk, G.; Leonhardt, N.; Faivre, D.; Pignol, D.; López-García, P.; Weld, R. J.; Lefevre, C. T. 2019. Ectosymbiotic bacteria at the origin of magnetoreception in a marine protist. *Nature Microbiology* 4 (7), 1088–1095.
- Muller, M. 1993. Review article: The hydrogenosome. *Journal of General Microbiology* 139 (12), 2879–2889.
- Müller, M.; Mentel, M.; Van Hellemond, J. J.; Henze, K.; Woehle, C.; Gould, S. B.; Yu, R.-Y.; Van Der Giezen, M.; Tielens, A. G. M.; Martin, W. F. 2012. Biochemistry and evolution of anaerobic energy metabolism in eukaryotes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 76 (2), 444–495.
- Mus, F.; Dubini, A.; Seibert, M.; Posewitz, M. C.; Grossman, A. R. 2007. Anaerobic acclimation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Journal of Biological Chemistry* 282 (35), 25475–25486.
- Nasirudeen, A. M. A.; Tan, K. S. W. 2004. Isolation and characterization of the mitochondrion-like organelle from *Blastocystis hominis*. *Journal of Microbiological Methods* 58 (1), 101–109.

- Nitla, V.; Serra, V.; Fokin, S. I.; Modeo, L.; Verni, F.; Sandeep, B. V.; Kalavati, C.; Petroni, G. 2019. Critical revision of the family Plagiopylidae (Ciliophora: Plagiopylea), including the description of two novel species, *Plagiopyla ramani* and *Plagiopyla narasimhamurtii*, and redescription of *Plagiopyla nasuta* Stein, 1860 from India. *Zoological Journal of the Linnean Society* 186 (1), 1–45.
- Noda, S.; Inoue, T.; Hongoh, Y.; Kawai, M.; Nalepa, C. A.; Vongkaluang, C.; Kudo, T.; Ohkuma, M. 2006. Identification and characterization of ectosymbionts of distinct lineages in *Bacteroidales* attached to flagellated protists in the gut of termites and a wood-feeding cockroach. *Environmental Microbiology* 8 (1), 11–20.
- Noda, S.; Ohkuma, M.; Yamada, A.; Hongoh, Y.; Kudo, T. 2003. Phylogenetic position and in situ identification of ectosymbiotic spirochetes on protists in the termite gut. *Applied and Environmental Microbiology* 69 (1), 625–633.
- Noguchi, F.; Shimamura, S.; Nakayama, T.; Yazaki, E.; Yabuki, A.; Hashimoto, T.; Inagaki, Y.; Fujikura, K.; Takishita, K. 2015. Metabolic capacity of mitochondrion-related organelles in the free-living anaerobic stramenopile *Cantina marsupialis*. *Protist* 166 (5), 534–550.
- Novák, L. V. F.; Treitli, S. C.; Pyrih, J.; Hałakuc, P.; Pipaliya, S. V.; Vacek, V.; Brzoň, O.; Soukal, P.; Eme, L.; Dacks, J. B.; Karnkowska, A.; Eliáš, M.; Hampl, V. 2022. Genomics of *Preaxostyla* flagellates illuminates the path towards the loss of mitochondria. bioRxiv, 517819.
- Oaposskelly, C. N. 2003. *Monopylocystis visvesvarai* gen., n. sp. and *Sawyeria marylandensis* n. gen., n. sp.: two new amitochondrial heterolobosean amoebae from anoxic environments. *Protist* 154 (2), 281–290.
- Ohkuma, M. 2008. Symbioses of flagellates and prokaryotes in the gut of lower termites. *Trends in Microbiology* 16 (7), 345–352.
- Ohkuma, M.; Noda, S.; Hattori, S.; Iida, T.; Yuki, M.; Starns, D.; Inoue, J.; Darby, A. C.; Hongoh, Y. 2015. Acetogenesis from H₂ plus CO₂ and nitrogen fixation by an endosymbiotic spirochete of a termite-gut cellulolytic protist. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 112 (33), 10224–10230.
- Omar, A.; Zhang, Q.; Zou, S.; Gong, J. 2017. Morphology and phylogeny of the soil ciliate *Metopus yantaiensis* n. sp. (Ciliophora, Metopida), with identification of the intracellular bacteria. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 64 (6), 792–805.
- Orpin, C. G. 1975. Studies on the rumen flagellate *Neocallimastix frontalis*. *Journal of General Microbiology* 91 (2), 249–262.
- Orsi, W. D.; Morard, R.; Vuillemin, A.; Eitel, M.; Wörheide, G.; Milucka, J.; Kucera, M. 2020. Anaerobic metabolism of Foraminifera thriving below the seafloor. *The ISME Journal* 14 (10), 2580–2594.

- Paiva, T. D. S.; Borges, B. D. N.; Silva-Neto, I. D. D. 2013. Phylogenetic study of class Armophorea (Alveolata, Ciliophora) based on 18S-rDNA data. *Genetics and Molecular Biology* 36 (4), 571–585.
- Pánek, T.; Silberman, J. D.; Yubuki, N.; Leander, B. S.; Cepicka, I. 2012. Diversity, evolution and molecular systematics of the Psalteriomonadidae, the main lineage of anaerobic/microaerophilic heteroloboseans (Excavata: Discoba). *Protist* 163 (6), 807–831.
- Pánek, T.; Simpson, A. G. B.; Brown, M. W.; Dyer, B. D. 2017. Heterolobosea. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 1005–1046.
- Pánek, T.; Simpson, A. G. B.; Hampl, V.; Čepička, I. 2014. *Creneis carolina* gen. et sp. nov. (Heterolobosea), a novel marine anaerobic protist with strikingly derived morphology and life cycle. *Protist* 165 (4), 542–567.
- Pánek, T.; Táborský, P.; Pachiadaki, M. G.; Hroudová, M.; Vlček, Č.; Edgcomb, V. P.; Čepička, I. 2015. Combined culture-based and culture-independent approaches provide insights into diversity of Jakobids, an extremely plesiomorphic eukaryotic lineage. *Frontiers in Microbiology* 6.
- Pánek, T.; Zadrobílková, E.; Walker, G.; Brown, M. W.; Gentekaki, E.; Hroudová, M.; Kang, S.; Roger, A. J.; Tice, A. K.; Vlček, Č.; Čepička, I. 2016. First multigene analysis of Archamoebae (Amoebozoa: Conosa) robustly reveals its phylogeny and shows that Entamoebidae represents a deep lineage of the group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 98, 41–51.
- Park, J. S.; De Jonckheere, J. F.; Simpson, A. G. B. 2012. Characterization of *Selenaion koniopes* n. gen., n. sp., an amoeba that represents a new major lineage within Heterolobosea, isolated from the Wleliczka Salt Mine. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59 (6), 601–613.
- Park, J. S.; Simpson, A. G. B.; Lee, W. J.; Cho, B. C. 2007. Ultrastructure and phylogenetic placement within Heterolobosea of the previously unclassified, extremely halophilic heterotrophic flagellate *Pleurostomum flabellatum* (Ruinen 1938). *Protist* 158 (3), 397–413.
- Park, J. S.; Kolisko, M.; Simpson, A. G. B. 2010. Cell morphology and formal description of *Ergobibamus cyprinoides* n. g., n. sp., another *Carpediemonas*-like relative of Diplomonads. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 57 (6), 520–528.
- Patterson, D. J. 1999. The Diversity of eukaryotes. *The American Naturalist* 154 (S4), S96–S124.
- Pavlátová, M.; Hanousková, P.; Čepička, I. 2024. *Anaeramoeba pumila* sp. nov. and *Anaeramoeba* sp. OCE22C represent two novel types of symbiosis of Anaeramoebae and prokaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 71 (1), e13008.
- Perez-Brocal, V.; Clark, C. G. 2008. Analysis of two genomes from the mitochondrion-like organelle of the intestinal parasite *Blastocystis*: Complete sequences, gene content, and genome organization. *Molecular Biology and Evolution* 25 (11), 2475–2482.

- Perez-Brocail, V.; Shahar-Golan, R.; Clark, C. G. 2010. A linear molecule with two large inverted repeats: the mitochondrial genome of the Stramenopile *Proteromonas lacertae*. *Genome Biology and Evolution* 2 (0), 257–266.
- Poláková, K.; Bourland, W. A.; Čepička, I. 2023. Anaerocyclidiidae fam. nov. (Oligohymenophorea, Scuticociliatia): A newly recognized major lineage of anaerobic ciliates hosting prokaryotic symbionts. *European Journal of Protistology* 90, 126009.
- Pomahač, O.; Méndez-Sánchez, D.; Poláková, K.; Müller, M.; Solito, M.-M.; Bourland, W. A.; Čepička, I. 2023. Rediscovery of remarkably rare anaerobic tentaculiferous ciliate genera *Legendrea* and *Dactylochlamys* (Ciliophora: Litostomatea). *Biology* 12 (5), 707.
- Ptáčková, E.; Kostygov, A. Yu.; Chistyakova, L. V.; Falteisek, L.; Frolov, A. O.; Patterson, D. J.; Walker, G.; Čepička, I. 2013. Evolution of Archamoebae: morphological and molecular evidence for pelobionts including *Rhizomastix*, *Entamoeba*, *Iodamoeba*, and *Endolimax*. *Protist* 164 (3), 380–410.
- Radek, R.; Meuser, K.; Altinay, S.; Lo, N.; Brune, A. 2019. Novel lineages of oxymonad flagellates from the termite *Porotermes adamsoni* (Stolotermitidae): The genera *Oxynympha* and *Termitimonas*. *Protist* 170 (6), 125683.
- Risgaard-Petersen, N.; Langezaal, A. M.; Ingvarsdén, S.; Schmid, M. C.; Jetten, M. S. M.; Op Den Camp, H. J. M.; Derksen, J. W. M.; Piña-Ochoa, E.; Eriksson, S. P.; Peter Nielsen, L.; Peter Revsbech, N.; Cedhagen, T.; Van Der Zwaan, G. J. 2006. Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nature* 443 (7107), 93–96.
- Roger, A. J.; Muñoz-Gómez, S. A.; Kamikawa, R. 2017. The origin and diversification of mitochondria. *Current Biology* 27 (21), R1177–R1192.
- Rotterová, J.; Bourland, W.; Čepička, I. 2018. Tropidoatractidae fam. nov., a deep branching lineage of Metopida (Armophorea, Ciliophora) found in diverse habitats and possessing prokaryotic symbionts. *Protist* 169 (3), 362–405.
- Rotterová, J.; Edgcomb, V. P.; Čepička, I.; Beinart, R. 2022. Anaerobic ciliates as a model group for studying symbioses in oxygen-depleted environments. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 69 (5), e12912.
- Rotterová, J.; Pánek, T.; Salomaki, E. D.; Kotyk, M.; Táborský, P.; Kolísko, M.; Čepička, I. 2024. Single cell transcriptomics reveals UAR codon reassignment in *Palmarella salina* (Metopida, Armophorea) and confirms Armophorida belongs to APM clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 191, 107991.
- Rotterová, J.; Salomaki, E.; Pánek, T.; Bourland, W.; Žihala, D.; Táborský, P.; Edgcomb, V. P.; Beinart, R. A.; Kolísko, M.; Čepička, I. 2020. Genomics of new ciliate lineages provides insight into the evolution of obligate anaerobiosis. *Current Biology* 30 (11), 2037-2050.e6.

- Ruinen, J. 1938. Notizen über Ciliaten aus konzentrierten Salzwässern. *Zoologische Mededelingen* 20(22), 243–256.
- Salomaki, E. D.; Terpis, K. X.; Rueckert, S.; Kotyk, M.; Varadínová, Z. K.; Čepička, I.; Lane, C. E.; Kolisko, M. 2021. Gregarine single-cell transcriptomics reveals differential mitochondrial remodeling and adaptation in apicomplexans. *BMC Biology* 19 (1), 77.
- Sato, T.; Kuwahara, H.; Fujita, K.; Noda, S.; Kihara, K.; Yamada, A.; Ohkuma, M.; Hongoh, Y. 2014. Intranuclear verrucomicrobial symbionts and evidence of lateral gene transfer to the host protist in the termite gut. *The ISME Journal* 8 (5), 1008–1019.
- Shinzato, N.; Watanabe, I.; Meng, X.-Y.; Sekiguchi, Y.; Tamaki, H.; Matsui, T.; Kamagata, Y. 2007. Phylogenetic analysis and fluorescence in situ hybridization detection of archaeal and bacterial endosymbionts in the anaerobic ciliate *Trimyema compressum*. *Microbial Ecology* 54 (4), 627–636.
- Shiratori, T.; Ishida, K. 2016. *Entamoeba marina* n. sp.; a new species of *Entamoeba* isolated from tidal flat sediment of Iriomote Island, Okinawa, Japan. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 63 (3), 280–286.
- Hochberg, R. 2015. Review of: Gastrotricha and Gnathifera. *Handbook of Zoology: Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*. Schmidt-Rhaesa A., Ed.; De Gruyter W., Acta Zoologica 97.
- Schuster, F. L.; Visvesvara, G. S. 2004. Free-living amoebae as opportunistic and non-opportunistic pathogens of humans and animals. *International Journal for Parasitology* 34 (9), 1001–1027.
- Simpson, A. G. B. 2003. Cytoskeletal organization, phylogenetic affinities and systematics in the contentious taxon Excavata (Eukaryota). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 53 (6), 1759–1777.
- Simpson, A. G. B. 2017. Jakobida. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 973–1003.
- Simpson, A. G. B.; Patterson, D. J. 2001. On core jakobids and excavate taxa: the ultrastructure of *Jakoba incarcerata*. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 48 (4), 480–492.
- Simpson, A. G. B.; Slamovits, C. H.; Archibald, J. M. 2017. Protist diversity and eukaryote phylogeny. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 1–21.
- Simpson, A. G. B.; Čepička, I. 2019. Amitochondriate protists (diplomonads, parabasalids and oxymonads). *Reference Module in Life Sciences*; Elsevier, B9780128096338208881.
- Simpson, A. G. B.; Patterson, D. J. 1999. The ultrastructure of *Carpediemonas membranifera* (Eukaryota) with reference to the “excavate hypothesis”. *European Journal of Protistology* 35 (4), 353–370.

- Smejkalová, P.; Votýpka, J.; Lukeš, J.; Čepička, I. 2014. First report on trichomonads from true bugs. *Folia Parasit* 61 (3), 189–194.
- Smirnov, A. V.; Fenchel, T. 1996. *Vahlkampfia anaerobica* n. sp. and *Vannella peregrinia* n. sp. (Rhizopoda) - anaerobic amoebae from a marine sediment. *Archiv für Protistenkunde* 147 (2), 189–198.
- Smirnov, A. V. 1999. An illustrated survey of gymnamoebae isolated from anaerobic sediments of the Niva Bay (The Sound) (Rhizopoda, Lobosea). *Ophelia* 50 (2), 113–148.
- Stairs, C. W.; Eme, L.; Brown, M. W.; Mutsaers, C.; Susko, E.; Delleire, G.; Soanes, D. M.; van der Giezen, M.; Roger, A. J. 2014. A SUF Fe-S cluster biogenesis system in the mitochondrion-related organelles of the anaerobic protist *Pygusua*. *Current Biology* 24 (11), 1176–1186.
- Stairs, C. W.; Leger, M. M.; Roger, A. J. 2015. Diversity and origins of anaerobic metabolism in mitochondria and related organelles. *Philosophical Transactions Royal Society of London B: Biological Sciences* 370 (1678), 20140326.
- Stairs, C. W.; Táborský, P.; Salomaki, E. D.; Kolisko, M.; Pánek, T.; Eme, L.; Hradilová, M.; Vlček, Č.; Jerlström-Hultqvist, J.; Roger, A. J.; Čepička, I. 2021. Anaeramoebae are a divergent lineage of eukaryotes that shed light on the transition from anaerobic mitochondria to hydrogenosomes. *Current Biology* 31 (24), 5605-5612.e5.
- Stechmann, A.; Hamblin, K.; Pérez-Brocal, V.; Gaston, D.; Richmond, G. S.; Van Der Giezen, M.; Clark, C. G.; Roger, A. J. 2008. Organelles in *Blastocystis* that blur the distinction between mitochondria and hydrogenosomes. *Current Biology* 18 (8), 580–585.
- Stingl, U.; Radek, R.; Yang, H.; Brune, A. 2005. “*Endomicrobia*”: Cytoplasmic symbionts of termite gut Protozoa form a separate phylum of prokaryotes. *Applied Environmental Microbiology* 71 (3), 1473–1479.
- Táborský, P.; Pánek, T.; Čepička, I. 2017. Anaeramoebidae fam. nov., a novel lineage of anaerobic amoebae and amoeboflagellates of uncertain phylogenetic position. *Protist* 168 (5), 495–526.
- Tachezy, J., Ed. 2019. *Hydrogenosomes and Mitosomes: Mitochondria of Anaerobic Eukaryotes*, Microbiology monographs; Springer: Cham, Switzerland.
- Takishita, K.; Kolisko, M.; Komatsuzaki, H.; Yabuki, A.; Inagaki, Y.; Cepicka, I.; Smejkalová, P.; Silberman, J. D.; Hashimoto, T.; Roger, A. J.; Simpson, A. G. B. 2012. Multigene phylogenies of diverse *Carpediemonas*-like organisms identify the closest relatives of ‘amitochondriate’ diplomonads and retortamonads. *Protist* 163 (3), 344–355.
- Takishita, K.; Tsuchiya, M.; Kawato, M.; Oguri, K.; Kitazato, H.; Maruyama, T. 2007. Genetic diversity of microbial eukaryotes in anoxic sediment of the saline meromictic Lake Namako-Ike (Japan): On the detection of anaerobic or anoxic-tolerant lineages of eukaryotes. *Protist* 158 (1), 51–64.

- Tovar, J.; León-Avila, G.; Sánchez, L. B.; Sutak, R.; Tachezy, J.; Van Der Giezen, M.; Hernández, M.; Müller, M.; Lucocq, J. M. 2003. Mitochondrial remnant organelles of *Giardia* function in iron-sulphur protein maturation. *Nature* 426 (6963), 172–176.
- Treitli, S. C.; Hanousková, P.; Beneš, V.; Brune, A.; Čepička, I.; Hampl, V. 2023. Hydrogenotrophic methanogenesis is the key process in the obligately syntrophic consortium of the anaerobic ameba *Pelomyxa schiedti*. *The ISME Journal* 17 (11), 1884–1894.
- Treitli, S. C.; Kolisko, M.; Husník, F.; Keeling, P. J.; Hampl, V. 2019. Revealing the metabolic capacity of *Streblomastix strix* and its bacterial symbionts using single-cell metagenomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 116 (39), 19675–19684.
- Treitli, S. C.; Kotyk, M.; Yubuki, N.; Jirouňková, E.; Vlasáková, J.; Smejkalová, P.; Šípek, P.; Čepička, I.; Hampl, V. 2018. Molecular and morphological diversity of the oxymonad genera *Monocercomonoides* and *Blattamonas* gen. nov. *Protist* 169 (5), 744–783.
- Triplett, L. R.; Taerum, S. J.; Patel, R. R. 2023. Protists at the plant-bacterial interface: impacts and prospective applications. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 125, 102011.
- Van Hoek, A. H. A. M.; Akhmanova, A. S.; Huynen, M. A.; Hackstein, J. H. P. 2000. A mitochondrial ancestry of the hydrogenosomes of *Nyctotherus ovalis*. *Molecular Biology and Evolution* 17 (1), 202–206.
- Vargová, R.; Hanousková, P.; Salamonová, J.; Žihala, D.; Silberman, J. D.; Eliáš, M.; Čepička, I. 2022. Evidence for an independent hydrogenosome-to-mitosome transition in the CL3 lineage of fornicates. *Frontiers in Microbiology* 13, 866459.
- Votýpka, J.; Modrý, D.; Oborník, M.; Šlapeta, J.; Lukeš, J. 2017. Apicomplexa. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, pp 567–624.
- Walker, G.; Dacks, J. B.; Martin Embley, T. 2006. Ultrastructural description of *Breviata anathema*, n. gen., n. sp., the organism previously studied as “*Mastigamoeba invertens*”. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 53 (2), 65–78.
- Walker, G.; Zadrobílková, E.; Čepička, I. 2017. Archamoebae. *Handbook of the Protists*; Archibald, J. M., Simpson, A. G. B., Slamovits, C. H., Eds.; Springer International Publishing: Cham, 1349–1403.
- Weber, F.; Anderson, R.; Foissner, W.; Mylnikov, A.; Jürgens, K. 2014. Morphological and molecular approaches reveal highly stratified protist communities along Baltic sea pelagic redox gradients. *Aquatic Microbial Ecology* 73 (1), 1–16.
- Weiss, J.; Esteban, G. F. 2024. Tracking down the rare ciliate biosphere. *Frontiers in Protistology* 1, 1308546.

- Wenzel, M.; Radek, R.; Brugerolle, G.; König, H. 2003. Identification of the ectosymbiotic bacteria of *Mixotricha paradoxa* involved in movement symbiosis. *European Journal of Protistology* 39 (1), 11–23.
- Williams, A. G. 1986. Rumen holotrich ciliate Protozoa. *Microbiological Reviews* 50 (1), 25–49.
- Woehle, C.; Roy, A.-S.; Glock, N.; Michels, J.; Wein, T.; Weissenbach, J.; Romero, D.; Hiebenthal, C.; Gorb, S. N.; Schönfeld, J.; Dagan, T. 2022. Denitrification in Foraminifera has an ancient origin and is complemented by associated bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 119 (25), e2200198119.
- Yabuki, A.; Nakayama, T.; Yubuki, N.; Hashimoto, T.; Ishida, K.; Inagaki, Y. 2011. *Tsukubamonas globosa* n. gen., n. sp., a novel excavate flagellate possibly holding a key for the early evolution in “Discoba”. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 58 (4), 319–331.
- Yason, J. A.; Liang, Y. R.; Png, C. W.; Zhang, Y.; Tan, K. S. W. 2019. Interactions between a pathogenic *Blastocystis* subtype and gut microbiota: in vitro and in vivo studies. *Microbiome* 7 (1), 30.
- Yazaki, E.; Kume, K.; Shiratori, T.; Eglit, Y.; Tanifuji, G.; Harada, R.; Simpson, A. G. B.; Ishida, K.; Hashimoto, T.; Inagaki, Y. 2020. Barthelonids represent a deep-branching metamonad clade with mitochondrion-related organelles predicted to generate no ATP. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 287 (1934), 20201538.
- Yoon, H. S.; Andersen, R. A.; Boo, S. M.; Bhattacharya, D. 2009. Stramenopiles. *Encyclopedia of Microbiology*; Elsevier. 721–731.
- Yubuki, N.; Galindo, L. J.; Reboul, G.; López-García, P.; Brown, M. W.; Pollet, N.; Moreira, D. 2020. Ancient adaptive lateral gene transfers in the symbiotic *Opalina–Blastocystis* stramenopile lineage. *Molecular Biology and Evolution* 37 (3), 651–659.
- Yubuki, N.; Leander, B. S. 2018. Diversity and evolutionary history of the Symbiontida (Euglenozoa). *Frontiers in Ecology and Evolution* 6, 100.
- Yubuki, N.; Leander, B. S.; Silberman, J. D. 2010. Ultrastructure and molecular phylogenetic position of a novel phagotrophic stramenopile from low oxygen environments: *Rictus lutensis* gen. et sp. nov. (Bicosoecida, incertae sedis). *Protist* 161 (2), 264–278.
- Yubuki, N.; Pánek, T.; Yabuki, A.; Čepička, I.; Takishita, K.; Inagaki, Y.; Leander, B. S. 2015. Morphological identities of two different marine stramenopile environmental sequence clades: *Bicosoeca kenaiensis* (Hilliard, 1971) and *Cantina marsupialis* (Larsen and Patterson, 1990) gen. nov., comb. nov. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 62 (4), 532–542.
- Yubuki, N.; Simpson, A. G. B.; Leander, B. S. 2013. Reconstruction of the feeding apparatus in *Postgaardia mariagerensis* provides evidence for character evolution within the Symbiontida (Euglenozoa). *European Journal of Protistology* 49 (1), 32–39.

- Yubuki, N.; Simpson, A. G. B.; Leander, B. S. 2013. Comprehensive ultrastructure of *Kipferlia bialata* provides evidence for character evolution within the Fornicata (Excavata). *Protist* 164 (3), 423–439.
- Yubuki, N.; Zadrobílková, E.; Čepička, I. 2017. Ultrastructure and molecular phylogeny of *Iotanema spirale* gen. nov. et sp. nov., a new lineage of endobiotic Fornicata with strikingly simplified ultrastructure. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 64 (4), 422–433.
- Zadrobílková, E. 2016. Diverzita a fylogeneze archaméb. Dizertační práce, vedoucí Čepička, Ivan. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie.
- Zadrobílková, E.; Walker, G.; Čepička, I. 2015. Morphological and molecular evidence support a close relationship between the free-living Archamoebae *Mastigella* and *Pelomyxa*. *Protist* 166 (1), 14–41.
- Záhonová, K.; Füßy, Z.; Stairs, C. W.; Leger, M. M.; Tachezy, J.; Čepička, I.; Roger, A. J.; Hampl, V. 2023. Comparative analysis of mitochondrion-related organelles in anaerobic amoebozoans. *Microbial Genomics* 9 (11).
- Zhang, Q.; Tábořský, P.; Silberman, J. D.; Pánek, T.; Čepička, I.; Simpson, A. G. B. 2015. Marine isolates of *Trimastix marina* form a plesiomorphic deep-branching lineage within Preaxostyla, separate from other known trimastigids (*Paratrimastix* n. gen.). *Protist* 166 (4), 468–491.
- Zhao, W.; Bu, X.; Zou, H.; Li, W.; Wu, S.; Li, M.; Wang, G. 2022. The genome of the mitochondrion-related organelle in *Cepedea longa*, a large endosymbiotic opalinid inhabiting the recta of frogs. *International Journal of Molecular Sciences* 23 (21), 13472.
- Zhuang, W.; Feng, X.; Li, R.; Al-Farraj, S. A.; Hu, X. 2024. Morphogenesis of an anaerobic ciliate *Heterometopus palaeformis* (Kahl, 1927) Foissner, 2016 (Ciliophora, Armophorea) with notes on its morphological and molecular characterization. *Protist* 175 (1), 126007.
- Zhuang, W.; Li, R.; Feng, X.; Al-Farraj, S. A.; Hu, X. 2022. New contribution to the diversity of the anaerobic genus *Metopus* (Ciliophora, Armophorea), with descriptions of three new marine species. *Frontiers in Marine Science* 9, 884834.