

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Klára Koritenská**

**Diverzita, rozšíření a ekologie nivikolních hlenek**

Diversity, distribution and ecology of nivicolous myxomycetes

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. Linda Nedbalová, Ph.D.

Praha, 2024

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci na téma „Diverzita, rozšíření a ekologie nivikolních hlenek“ vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité zdroje a literaturu. Tato práce ani žádná její část nebyla použita k získání jiného či stejného akademického titulu.

V Praze, dne 31.7.2024

Klára Koritenská

## Poděkování

Chtěla bych poděkovat doc. RNDr. Lindě Nedbalové, PhD. za odborné vedení mé práce, za trpělivost a čas, který mi věnovala, a za cenné rady a připomínky, které mi pomohly tuto práci zkompletovat. Mé poděkování patří také přátelům a rodině, kteří mě podporovali při psaní této práce.

## Abstrakt

Nivikolní hlenky (Myxomycetes) jsou relativně málo prozkoumaná skupina organismů patřících do skupiny Amoebozoa, která se adaptovala na prostředí tajícího sněhu. Tyto druhy tvoří plodnice za odtávajícími sněhovými poli na lokalitách s dlouho vytrvávající sněhovou pokrývkou. Nivikolní hlenky se adaptovaly na extrémní prostředí spojené s nízkými teplotami a vysokou vlhkostí. Jsou schopné přežít a rychle se rozmnožovat i v tomto relativně nestabilním prostředí. Na základě dostupných zdrojů je zřejmé, že jsou nivikolní druhy celosvětově rozšířený horský prvek, i když jejich detailní rozšíření je v mnoha případech neznámé. Dosud bylo popsáno asi 100 druhů, avšak mnoho z nich se zdá být spíše druhovými komplexy kryptických druhů. Výskyt nivikolních hlenek je podmíněn třemi základními faktory: načasování sněhové pokrývky, stabilita sněhové pokrývky až do skončení mrazů a její dostatečná mocnost jako ochrana před mrazy. Přestože těžiště jejich výskytu je v nadmořské výšce mezi 1500–2500 m n. m., nálezy těchto druhů jsou čím dál častěji také z nížinných oblastí. Tato práce se věnuje jejich fylogenetickému postavení a diversitě, podmínkám ovlivňujícím jejich výskyt, speciálním adaptacím a ekologickému významu. Práce zdůrazňuje jejich význam jakožto půdní složky a poukazuje na potřebu dalších studií pro lepší pochopení jejich diverzity, rozšíření a významu na ekosystémové úrovni.

**Klíčová slova:** nivikolní hlenky, Myxomycetes, ekologie, diverzita, rozšíření, horské prostředí, sníh

## Abstract

Nivicolous slime moulds (Myxomycetes) are a relatively understudied group of organisms belonging to Amoebozoa, which have adapted to melting snow environment. These species form fruiting bodies behind melting snowbanks on sites with long-lasting snow cover. Nivicolous myxomycetes have adapted to extreme environments associated with low temperatures and high humidity. They show the ability to survive and reproduce rapidly even in this relatively unstable environment. Based on available data, it is clear that nivicolous species are globally widespread montane element, although their detailed distribution patterns are not yet fully known. About 100 species have been described so far, but many of them appear to be species complexes of cryptic species. The occurrence of nivicolous myxomycetes is conditioned by three factors: the timing of the snow cover, the stability of the snow cover and its sufficient strength as protection against frost. Although they are mostly found at altitudes between 1500–2500 m a. s. l., these species are being found in lowland areas as well. This work focuses on their phylogenetic position and diversity, the conditions affecting their occurrence, special adaptations and ecological significance. The work emphasizes their importance as a soil component and highlights the need for further studies for a better understanding of their diversity, distribution and importance on ecosystem level.

**Keywords:** nivicolous myxomycetes, Myxomycetes, ecology, diversity, distribution, mountain environment, snow

## Obsah

1. Úvod a cíl práce.....	1
2. Hlenky (Myxomycetes) – obecná charakteristika .....	3
2.1. Životní cyklus .....	4
2.2. Morfologie .....	5
3. Nívikolní hlenky.....	8
3.1. Diverzita .....	8
3.1.1. Physarales.....	9
3.1.2. Stemonitales .....	12
3.1.3. Trichiales.....	12
3.2. Rozšíření a ekologie .....	13
3.2.1. Rozšíření.....	14
3.2.2. Faktory prostředí ovlivňující výskyt .....	17
3.2.3. Interakce a význam v ekosystému.....	20
3.2.4. Kultivace a potenciální využití.....	21
4. Závěr.....	23
5. Seznam literatury.....	24

# 1. Úvod a cíl práce

Nivikolní hlenky jsou relativně málo prozkoumanou skupinou améboidních protist, které se vyznačují tím, že tvoří plodnice na okrajích odtávajících sněhových polí. Patří do třídy vlastních hlenek – Myxomycetes, jsou to eukaryotické organismy v rámci skupiny Amoebozoa.

Nivikolní hlenky jsou adaptovány na extrémní prostředí spojené s tajícím sněhem, které je charakterizováno vysokou vlhkostí, nízkými teplotami (Alexopoulos 1963) a prudkými změnami těchto dvou faktorů (Schnittler et al. 2015; Woyzichovski et al. 2022). Tyto druhy se dokázaly přizpůsobit výše zmíněným podmínkám tak, že jsou schopny se v jedné fázi svého životního cyklu velmi rychle rozmnožovat za nízkých teplot udržovaných pod sněhovou pokrývkou (Schnittler et al. 2015), a v druhé fázi svého životního cyklu dokáží plodit a pohlavně se rozmnožovat za vysoce kolísavých teplot na povrchu půdy za odtávajícím sněhem (Schnittler et al. 2015; Woyzichovski et al. 2022). Vyskytují se především v montánním a subalpínském stupni (Ronikier a Ronikier 2009). Hlenky obecně tvoří významnou složku půdní mikrobioty, kde améboidní populace těchto organismů predují bakterie a ostatní mikroorganismy a ovlivňují tak jejich aktivitu, čímž ovlivňují koloběh živin (Madelin 1984; Kamono et al. 2013; Borg Dahl et al. 2018).

I přes svoji unikátní životní strategii jsou nivikolní hlenky stále velmi málo probádaná skupina, mimo jiné kvůli jejich složité kultivaci a nedostatku morfologických dat (Borg Dahl et al. 2018). Hlenky obecně byly dříve přehlíženy, protože se považovaly za organismy velmi vzácné organismy a s minimálním ekologickým významem v biosféře. Dnes už víme, že kromě okem-viditelných plodnic jsou hlenky jedny z nejhojnějších složek půdní bioty, což naznačuje, že jejich význam je daleko větší (Madelin 1984; Stephenson a Feest 2012; Shchepin et al. 2024). Rozvoj molekulárních metod umožnil jejich detailnější studium, avšak navzdory množství prací zaměřených na tuto skupinu, je stále mnoho nezodpovězených otázek, a to především týkajících se fylogenetického postavení a příbuznosti jednotlivých taxonů včetně identifikace kryptických druhů, jejich významu v ekosystému a také jejich rozšíření (Borg Dahl et al. 2018). Většina studií se dosud zaměřovala pouze na morfologii plodnic a mikroskopických struktur (spory, kapilícium, perídium), v posledních letech sice přibývá prací založených na molekulárních datech, ale pro lepší poznání této jedinečné skupiny organismů je potřeba další výzkum.

Jelikož nivikolní hlenky patří do skupiny vlastních hlenek (Myxomycetes), první část této bakalářské práce se bude zabývat stručným shrnutím dosavadních poznatků o této skupině, jejich morfologické charakteristice a životním cyklu. Druhá část této práce se pak zaměřuje

přímo na skupinu nivikolních hlenek, a to konkrétně na diverzitu, ekologii a rozšíření této skupiny.

Prvním cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o nivikolních hlenkách; o fylogenetických problémech v diverzitě, distribuci, podmínkách výskytu, adaptacích a ekologickém významu této skupiny. Druhým cílem je pak odhalit a shrnout nedostatky v dosavadním poznání této skupiny.



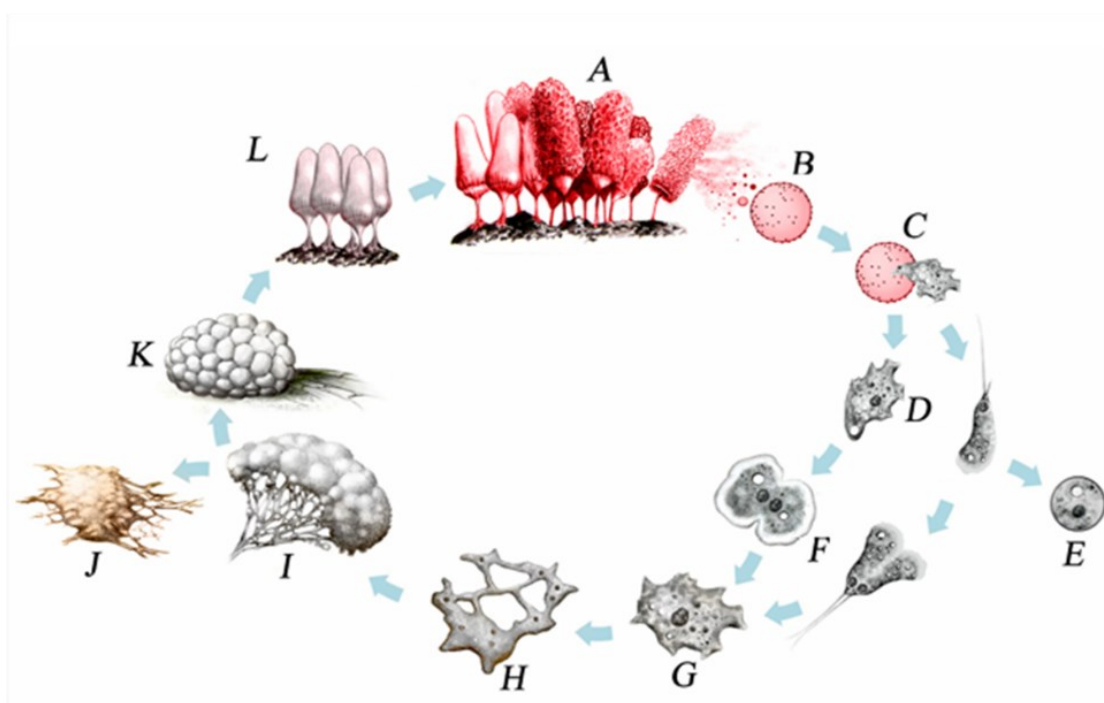
## 2. Hlenky (*Myxomycetes*) – obecná charakteristika

Kmen hlenky (*Mycetozoa*) - také známe jako slizovky, houbám podobné organismy nebo slizové plísně, jsou skupina eukaryotických organismů tvořící makroskopické plodnice. *Mycetozoa sensu stricto* obsahuje ovšem i skupiny netvořících makroskopické plodnice, jde o skupiny pouze améboidních taxonů (Leontyev a Schnittler 2017). Patří do říše Amoebozoa a jsou druhově nejbohatší skupinou v rámci této říše. Dle nálezů hlenky obývají všechny terestrické ekosystémy (Stephenson et al. 2008) a některé druhy byly nalezeny i ve vodním prostředí (Lindley et al. 2007). Podle tradiční taxonomie tento kmen zahrnuje tři nepříbuzné linie – třídy *Myxomycetes* (nebo také *Myxogastria* – vlastní hlenky), *Dictyosteliomycetes* (diktyostelidy) a *Protosteliomycetes* (protostelidy). Recentní fylogenetické analýzy však podporují blízkou příbuznost *Myxomycetes* a *Dictyosteliomycetes*, kterou řadí do společné monofyletické nadtrždy *Macromycetozoa* a třídu *Protosteliomycetes* jako sesterskou linii této nadtržde (Baldauf a Doolittle 1997; Fiore-Donno et al. 2009; Cavalier-Smith 2013; Leontyev a Schnittler 2017). Při nepříznivých podmínkách, jako může být například nedostatek živin, vytváří výše zmíněnou plodnici, ve které se tvoří odolná stádia – spory, které jsou následně rozneseny větrem do okolí. U jednotlivých tříd se plodnice tvoří odlišnými způsoby – u *Protosteliomycetes* vznikají plodnice z jedné buňky (z jedné améby), jsou to nejjednodušší slizové plísně a mají méně složitý životní cyklus. U *Dictyosteliomycetes* vznikají plodnice agregací více buněk, a u *Myxomycetes* vznikají z jednobuněčného mnohjaderného útvaru – plazmodia (Cavalier-Smith 2013; Stephenson a Schnittler 2017).

Třída *Myxomycetes* neboli pravé hlenky, je skupina volně žijících heterotrofních organismů. Do pravých hlenek patří řády *Echinosteliales*, *Liceales*, *Trichiales*, *Stemonitales* a *Physarales* (Martin and Alexopoulos, 1969 v Stephenson and Schnittler, 2017). Značný potenciál šíření pomocí spor naznačuje, že by se jednotlivé druhy hlenek mohly vyskytovat celosvětově (Kamono et al. 2009). Ovšem studie ukazují, že reálné rozšíření obvykle závisí na dostupnosti mikrohabitatů vhodných pro jejich růst a vývoj (Schnittler a Mitchell 2000), mezi nejčastější patří například rozkládající se rostlinné zbytky či kůra stromů. I přes obecně kosmopolitní rozšíření mají některé druhy nečekaně úzké ekologické niky (Schnittler 2001; Rojas a Stephenson 2010). Avšak stanovištní preference jsou zatím známy pouze z nálezů plodnic a pro kompletní znalost rozšíření těchto organismů jsou zapotřebí studie využívající sekvenování environmentálních vzorků (Stephenson a Schnittler 2017).

## 2.1. Životní cyklus

V životním cyklu hlenek se vyskytují dvě trofické fáze. První jsou jednobuněčné formy – améby a bičíkovci, souhrnně se jim říká améboflageláti, druhé je pak mnohjaderné plazmodium (Martin et al. 1983 v Stephenson a Schnittler 2017). Améboflageláti se živí dravě bakteriemi, vyvíjí se a dělí a budují tak obrovské klonální populace v daném mikrohabitat. Poté dochází ke splynutí gamet mezi kompatibilními amébami a přechází tak do dalšího trofického stádia – plazmodia. Ty se mohou dorůstat až metr v průměru. Tato velká plazmodia pak obsahují i tisíce diploidních jader, která se synchronizovaně dělí (Stephenson a Schnittler 2017). Plazmodium se živí kromě bakterií také kvasinkami, spory nebo hyfami hub či mikrořasami (Stephenson a Stempen 1994; Smith a Stephenson 2007). Z plazmodia se dále za určitých podmínek tvoří jedna nebo více plodnic – sporokarpy nebo sporofory. V životním cyklu hlenek se tvoří také tři dormantní stádia – spory, mikrocyty a sklerocia. Mikrocyty (z améb) a sklerocia (z plazmodia) přežívají několik málo let, spory jsou pak schopny přežít i několik desetiletí, a to i ve velmi nepříznivých podmínkách. Spory jsou přenášeny zejména větrem. Životní cyklus se uzavírá klíčením spor za vzniku jednojaderných améb nebo bičíkovců (Obr. 1).



Obr. 1 – Životní cyklus Myxomycetes: A – zralé plodnice, B – spory, C – protoplast oddělující se ze spory, D – 1.trofická fáze = améba/bičíkovec, E – mikrocyta (klidová fáze), F – tvorba zygoty, G – zygota, H – tvorba plazmodia, I – 2.trofická fáze = plazmodium, J – sklerocium (klidová fáze), L,K – plodnice. Převzato z Stephenson (2023), upraveno.

Životní cyklus obsahuje sexuální i asexuální reprodukci. V sexuální části dochází k splývání kompatibilních améb, to je kontrolováno párovacími typy (mating type genes), této reprodukční strategii se říká heterothalismus (Clark a Haskins 2013). U druhů rodu *Physarum*, v pěstovaných izolátech monosporických kultur, bylo zjištěno, že životní cyklus se může dokončit pomocí automixie, což je forma apogamie. Při té dojde k fúzi jader/gamet jednoho jedince, dále dochází k degenerované meióze a vzniknou diploidní spory a cyklus je tak zakončen v diploidním stádiu (Clark a Haskins 2013). U některých druhů ovšem dosud nebyla potvrzena asexuální reprodukce, např. u rodu *Lamproderma* (Fiore-Donno et al. 2011). Předpokládá se, že populace hlenek se většinou skládají z klonálních améb, ale vývoj plodnic je stádium především spojené se sexuálním rozmnožováním. Apogamické linie hlenek jsou přizpůsobeny rychlému růstu a využití dostupných zdrojů ve velmi proměnlivém prostředí, zatímco sexuální linie mají schopnost dlouhodobého přežívání na stabilnějším stanovišti. Proč jsou tedy obě strategie v životním cyklu a co přesně ovlivňuje střídání mezi nimi není dosud známo (Clark a Haskins 2013).

## 2.2. Morfologie

### Plazmodium

Plazmodia jsou velmi proměnlivá a jsou schopná penetrovat i velmi odolné materiály jako dřevo (Feest et al. 2015). Často obsahují nejrůznější barevné pigmenty, ovšem obecně mají velmi málo znaků, které by se daly využít k rozlišení jednotlivých druhů. Rozeznáváme tři základní typy – protoplazmodium, faneroplazmodium a afanoplazmodium.

Protoplazmodia jsou mikroskopická a mají jen malý počet jader. Faneroplazmodia a afanoplazmodia se vyvíjí přes protoplazmodium, dorůstají se podstatně větších rozměrů a jsou mnohoaderná. Faneroplazmodia jsou více robustní a pigmentované – jsou nejčastěji pozorovány v přírodě. Afanoplazmodia jsou tenčí a průhledná a v přírodě se tak špatně pozorují (Stephenson a Schnittler 2017).

### Plodnice

Plodnice hlenek jsou velmi morfologicky rozmanité, mohou být stopkaté nebo přisedlé. Některé produkují externí spory na jednotlivých stopkách, u jiných se mohou spory tvořit interně (Obr. 2). Faneroplazmodia a afanoplazmodia se rozdělí do podčástí a z každé této části se vyvine jedna plodnice – sporokarp.

U některých druhů můžeme nalézt plodnice sdílející jednu stopku, což může být jakýmsi prvním krokem v evoluci složené plodnice. Velké složené přisedlé plodnice se vyvinuly nezávisle v rámci několika linií, u některých jsou jednotlivé plodničky stále zřetelné – tzv. pseudoaethalia, u některých již zřetelné nejsou – tzv. aethalia.

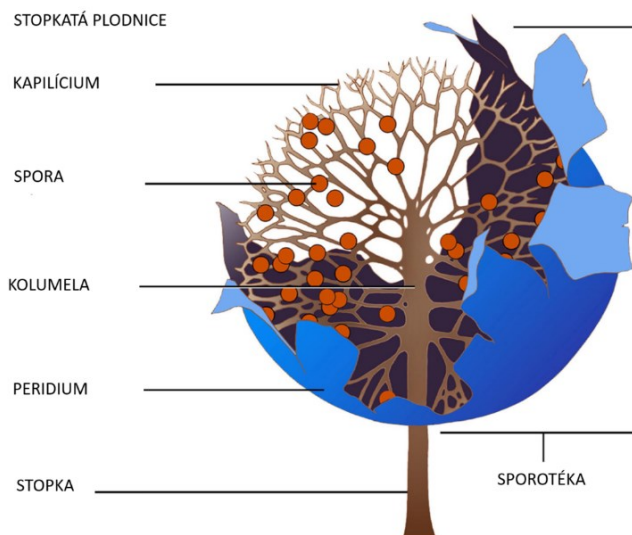
Stopka vystupuje z plazmodiální hmoty, je nebuněčná. U některých zástupců Trichiales může být vyplněna sporám-podobnými buňkami. U některých řádů může stopka vznikat interně – invaginací (vnořením buněčné stěny dovnitř) do tvořící se plodnice. Takto vzniklé stopky často navazují do hmoty spor jako kolumela, která se může větvit (Stephenson a Schnittler 2017) (Obr. 2).

Všechna hmota držící spory, se nazývá **kapilícium**, (Obr. 3) a umožňuje sporám vyschnout. Kapilícium u stopek vzniklých invaginací se rovná kolumele – u některých taxonů může být spojena s perídiem (např. rod *Meriderma*). Kapilícium může být tedy různého typu – např. prodloužení stopky (kolumela), tubulární vlákna vyplněná vápníkem nebo ornamentované vláknité struktury (Stephenson a Schnittler 2017).

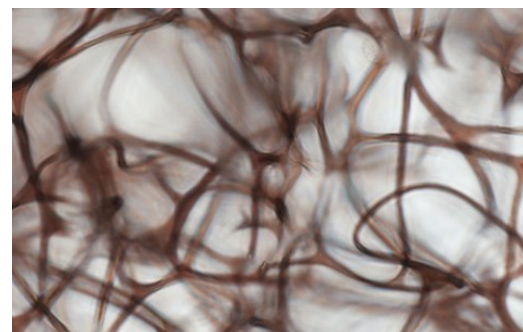
Plodnice jsou často obaleny vnější extracelulární vrstvou – perídiem. **Perídium** může být pouze jedno- i vícevrstvé, může být také obaleno organickým materiálem nebo krystalickými sloučeninami vápníku (Stephenson a Schnittler 2017).

### Spory

Spory jsou odolné stádium a jsou roznášeny větrem. Spory většiny taxonů jsou kulovité, měří v průměru 4–22  $\mu\text{m}$ . Často jsou zdobeny výrůstky nebo jehličkami, které způsobují jejich extrémní hydrofobnost. (Obr. 4) Spory mohou být světlé nebo tmavé. Světlé spory mají často různé pigmenty – např. žlutý či červený. Tmavé spory mají relativně jednotnou hnědo-černou barvu způsobenou pigmentem melaninem. (Obr. 5)

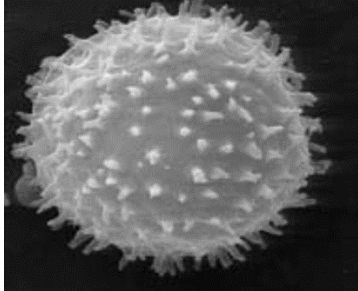


Obr. 2 – Popis stopkaté plodnice – sporokarpu. Převzato z Leontyev et al. (2019), upraveno.

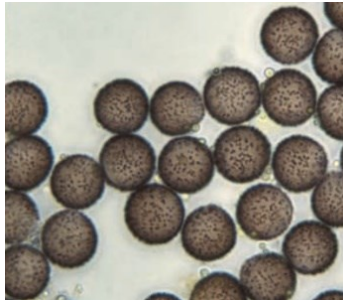


Obr. 3 – Kapilícium druhu *Comatrichia appendiculata*. Převzato z Moreno et al. (2023).

Barva plodnice jako celku je dána především barvou spor, ovšem u některých druhů je dána také vrstvou vnějšího materiálu na perídiu. Mimo to se u některých druhů (např. z rodu *Lamproderma*) může objevovat modré zbarvení či iridiscence – to je dáno odraženým světlem na povrchu tenkých peridií (Stephenson a Schnittler 2017).



Obr. 4 – Spora druhu *Diderma fallax*.  
Převzato z Moreno et al. (2018).



Obr. 5 – Spory druhu *Physarum albescens*.  
Převzato z Antonopoulos et al. (2018).

### 3. Nivikolní hlenky

Nivikolní hlenky jsou taxonomicky rozrůzněná skupina patřící do pravých hlenek Myxomycetes (Myxogastria), zahrnují asi 10 % morfodruhovú diverzity této třídy (Shchepin et al. 2021). Nivikolní hlenky nejsou monofyletická skupina, spíše ekologická gilda (Schnittler et al. 2015). Jsou definovány jako organismy vyskytující se v blízkosti tající sněhové pokrývky, kdy tvoří plodnice (=fruktifikují) na jaře za odtávajícími sněhovými poli. Nalézt je můžeme většinou do pěti metrů od jejich okraje (Schnittler et al. 2015). Jsou také definovány výskytem ve vysokých horských polohách a vyšších zeměpisných šířkách. Obecně jsou považovány za kosmopolitní, vzhledem k jejich větrem roznášeným sporám. Zahrnují asi 100 popsáných druhů (Antonopoulos et al. 2018), ovšem u většiny z těchto druhů se předpokládá, že se jedná o druhové komplexy více kryptických druhů (Feng a Schnittler 2015; Feng et al. 2016; Shchepin et al. 2016; Antonopoulos et al. 2018; Shchepin et al. 2021; 2024; Janik et al. 2020). Některé druhy tvoří plodnice pouze během tání sněhu – takové druhy se označují jako striktně nivikolní; druhy, které nemají tak přísné nároky označujeme jako fakultativně nivikolní a můžeme je nalézt i později v sezóně. Obecně je však můžeme považovat za široce rozšířený horský prvek (Ronikier a Ronikier 2009).

#### 3.1. Diverzita

Diverzita nivikolních hlenek je zatím relativně málo prostudovaná, vzhledem k jejich složité kultivaci a nedostatku vhodných morfologických znaků pro jejich determinaci. V posledních letech se s rozvojem molekulárních technik jejich studium usnadňuje díky pokročilejším technologiím, jako například přímou amplifikací DNA z environmentálních vzorků (ePCR) a pomocí sekvenování nové generace (NGS) (Stephenson et al. 2011; Borg Dahl et al. 2018). Dle recentních studií je aktuálně popsáno zhruba 100 morfodruhů (Antonopoulos et al. 2018; Borg Dahl et al. 2018). Největší diverzita je v montánním, subalpínském a alpínském stupni severní polokoule, z čehož bylo nejvíce druhů nalezeno a popsáno v Evropě, západní Asii a Severní Americe (Antonopoulos et al. 2018; Dagamac et al. 2021). Vysoký podíl operačních taxonomických jednotek (OTU) zřejmě patřících půdním formám nivikolních hlenek napovídá, že diverzita půdních améboidních populací bude podstatně větší než okem-viditelných plodnic (Antonopoulos et al. 2018), to podporuje také fakt, že značná část životního cyklu Myxomycetes probíhá v půdě ve formě améboidní populace. Díky tomu jsou také zaznamenány nálezy z půdních sekvencí v místech, kde nejsou vhodné podmínky pro fruktifikaci, jako například nížinné lesy a pastviny v Německu (Fiore-Donno et al. 2016).

Jelikož jsou plazmodia často skrytá, plodnice jsou jediný okem-pozorovatelný indikátor jejich přítomnosti a v taxonomii tak dominuje koncept založený na morfologických znacích. Avšak důsledkem apomixie, při které dojde k izolaci genetických linií a akumulují se znaky zděděné od sexuálně se rozmnožujících mateřských forem, navíc se tvoří nové znaky mutacemi a vznikají tak sady kombinací znaků, které se liší pouze v drobných rysech. Mimo to má na variabilitu plodnic vliv také proměnlivost prostředí během jejich vývoje. To vše dohromady poněkud ztěžuje tento systém a je samozřejmě potřeba více molekulárních metod a studií pro přesné rozpoznání druhů (Schnittler a Mitchell 2000).

Nivikolní hlenky jsou zastoupeny ve třech z pěti řádů Myxomycet, klasifikovaných dle Martina a Alexopoulose (1969) (Keller et al. 2020) – jde o řády Trichiales, Stemonitales a Physarales; v těchto řádech jsou i druhy z jiných ekologických skupin. Druhové popisy nivikolních druhů byly výhradně založeny na základě morfologických vlastností plodnic a spor, ovšem recentní studie založené na analýze několika nezávislých genetických markerů prokázaly, že několik morfodruhů se ukázalo být spíše druhovými komplexy než samostatnými druhy – např. *Trichia varia* (Feng a Schnittler 2015), *Meriderma* spp. (Feng et al. 2016), *Lepidoderma chailletii* (Shchepin et al. 2016), *Physarum albescens* (Shchepin et al. 2021), *Didymium nivicola* (Janik et al. 2020). Jednotlivé druhy v rámci těchto komplexů totiž vykazují mnohem užší rozšíření než jednotlivé morfodruhy, a tak vzniká problém při interpretaci dat o celosvětovém rozšíření. Tento problém je možno vyřešit pomocí DNA-barcodingu, což je molekulární metoda pro získání podrobnějších informací o distribuci druhů, která má potenciál zachytit kryptické druhy. Ovšem jsou stále potřeba podrobnější studie, které by se zabývaly konkrétními skupinami a ověřily tak, zda je vymezení druhů podpořeno sekvenčními daty a zda DNA-barcoding poskytuje dostatečné rozlišení pro stanovení rozšíření jednotlivých druhů (Shchepin et al. 2024). Obecně se na základě dostupných dat zdá, že většina druhů je vzácných, a pouze několik jich je běžných (Fiore-Donno et al. 2016). Níže blíže popíšu jednotlivé řády nivikolních hlenek – řád Physarales, Stemonitales a Trichiales, přičemž řád Physarales je nejvíce studovaný řád a je tak popsán nejvíce podrobněji. Počet studií zaměřených na druhy z řádů Stemonitales a Trichiales je omezený.

### 3.1.1. Physarales

Řád Physarales je jeden ze dvou řádů nivikolních hlenek, které se vyznačují tmavými melanizovanými sporami. Ty slouží jako ochrana před pohlcováním většího množství ultrafialového záření (UV) a umožňují jim tak přežívání v tomto extrémním prostředí. Díky této adaptaci tmavosporé taxony dominují v počtu nálezů druhů v blízkosti sněhových polí

horských oblastí ve vyšších nadmořských výškách (Keller et al. 2020). Většina nálezů byla na severně orientovaných svazích a převážně na vápenatých substrátech (Antonopoulos et al. 2018). V této práci autoři také poukázali na nejasnost, zda je morfologická variabilita dána mikroenvironmentálními faktory nebo zda jsou přítomny kryptické druhy. Z mapování fylogenetických znaků tohoto řádu bylo zjištěno, že makroskopické znaky, které se používali k definicím jednotlivých rodů v rámci tohoto řádu, procházely v evoluci častými zvraty a často docházelo také k paralelismu (García-Martín et al. 2023). Do tohoto řádu patří rody *Diderma*, *Didymium*, *Elaeomyxa*, *Lepidoderma* a *Physarum*.

### **Rod *Physarum***

Tento rod se vyznačuje přítomností vápníku, a to buď ve formě nekrystalových granulí v perídiu nebo v nodech kapilícia. Spory jsou tmavé, ornamentované výrůstky či jehličkami. Druh *Physarum vernum* je vysoce variabilní v typech kalcifikace – buď je vápník uložen v perídiu i kapilíciu nebo je vápník uložen pouze v kapilíciu anebo je vápník-deficientní a kapilícium je z transparentních tubul. Vzhledem k tomu, že v jednom vzorku mohou být nalezeny všechny tři typy, a to včetně přechodných stádií, mohlo by se jednat o druhový komplex. Ovšem pro objasnění jsou nutné další morfologické i molekulární studie (Antonopoulos et al. 2018).

### **Rod *Diderma***

Molekulární fylogeneze vytvořena na základě sekvenování dvou nezávislých markerů pro šest dosud známých druhů nivikolních hlenek rodu *Diderma* ukázala, že by nivikolní druhy rodu *Diderma* mohly tvořit monofyletický klád. Avšak po porovnání s pouze omezeným počtem druhů z jiných ekologických skupin tohoto rodu se ukázalo, že nivikolní druhy spolu nejsou blízce příbuzné a netvoří jako celek monofyletickou skupinu (Novozhilov et al. 2022; Shchepin et al. 2024) a objevují se na několika pozicích mezi druhy jiných ekologických skupin. To poukazuje na skutečnost, že nivikolní životní strategie se musela vyvinout minimálně třikrát v rámci rodu *Diderma* (Shchepin et al. 2024). V různých oblastech nálezů byly zjištěny různé sady sekvenčních variant pro stejné druhy, což naznačuje, že navzdory schopnosti šíření vzduchem pomocí spor není tok genů mezi horskými pásy dostatečně silný na to, aby se homogenizovaly frekvence variant i jen v rámci Evropy (Shchepin et al. 2024).

### **Rod *Didymium***

Většina taxonomických studií zaměřených na nivikolní hlenky pochází z hor severní polokoule. Co se týče jižní polokoule, zde je obecně vysoká mikrobiální diverzita, avšak je



velmi málo prostudovaná z hlediska nivikolních hlenek. V posledních letech však přibývají data i z této oblasti, v horách jižní Ameriky byly objeveny nové druhy a předpokládá se vysoký stupeň endemismu (Janik et al. 2021).

Příkladem může být relativně nově popsáný druh *Didymium pseudonivicola*, který byl na rozdíl od příbuzného kosmopolitního druhu *Didymium nivicola* zaznamenán pouze z jižních And v Chile a Argentině (Janik et al. 2021; Novozhilov et al. 2022). *D. pseudonivicola* (Obr. 6) je oproti *D. nivicola* velice variabilní, co se týká morfologických struktur, ovšem molekulárními analýzami bylo potvrzeno, že se jedná vždy o stejný druh. (Janik et al. 2021) To opět poukazuje na fakt, že neexistuje žádný univerzální morfologický znak, díky kterému by se mohly jednoznačně identifikovat jednotlivé druhy, a tedy že ornamentace spor může být v některých skupinách mnohem méně diagnostická, než se předpokládalo. (Lado a Ronikier 2009; Antonopoulos et al. 2018; Janik et al. 2021; Shchepin et al. 2024).

Zajímavostí může být také druh *Didymium dubium*, u kterého se na základě dat předpokládá, že se jedná o komplex forem nivikolních i forem majících jiné ekologické nároky (Moreno et al. 2018b).



Obr. 6 – *Didymium pseudonivicola*. Převzato z Janik et al. (2021).

### **Rod *Lepidoderma***

Od rodu *Diderma* se tento rod až na výjimky odlišuje především krystalickými šupinami na kapiliciu, ovšem u některých druhů je postavení v rámci těchto dvou rodů nejasné. Například druh *Diderma fallax* – původně byl řazen k rodu *Diderma*, ale jelikož má výrazněji odlišné zdobení spor a molekulární afinitu spíše k rodu *Lepidoderma*, mnoho novějších studií jej proto řadí k tomuto rodu (Moreno et al. 2018c; Novozhilov et al. 2022; Shchepin et al. 2024). Druh *Lepidoderma chailletii* byl na základě molekulárních studií rozdělen do tří různých kládů, ovšem nebyly nalezeny žádné výrazné morfologické rozdíly, které by pomohly k oddělení jednotlivých druhů, a tak autoři navrhovali využití skenovací elektronové mikroskopie pro podrobnější zkoumání (Shchepin et al. 2016). Pomocí této metody byly nalezeny pouze malé odlišnosti ve velikostech spor a v kapiliciu, takže je tento druh zatím brán jako komplex kryptických druhů (Moreno et al. 2018c).

### 3.1.2. Stemonitales

Řád Stemonitales je druhý řád s tmavými sporama poskytujícími evoluční výhodu pro tyto extremofily. Jedná se o nejpočetnější řád nivikolních hlenek na severní polokouli, který tvoří více než 55 % všech nivikolních druhů (Ronikier a Lado 2015). Molekulární a genetické analýzy prokázaly, že mnoho kosmopolitních druhů nalezených na jižní polokouli je odlišných od příbuzných populací na severní polokouli, což naznačuje, že se nejedná o stejné genetické linie (Ronikier a Lado 2015). Společně s řádem Physarales tvoří velká plazmodia, která jsou schopna migrace i na velké vzdálenosti, díky čemuž je můžeme nalézt i například na kmenech stromů několik metrů nad zemí (Keller et al. 2020). Vztahy jak mezidruhové, tak vnitrodruhové v tomto řádu nejsou stále vyřešené a pro stanovení druhové koncepce i morfologické variability je zapotřebí podrobnějších molekulárních studií (Lado a Ronikier 2009). Do této čeledi patří rody *Comatrichia*, *Diacheopsis*, *Enerthenema*, *Lamproderma* a *Meriderma*. Morfologické analýzy a porovnání dat mezi nálezy ze severní a jižní polokoule prokázaly u většiny druhů tohoto řádu vysoký stupeň vnitrodruhové variability, což ukazuje na izolaci a nezávislé evoluční procesy vzdálených populací. Na druhou stranu u některých jiných zástupců je jednotná morfologie, která ukazuje na účinný, ale ne univerzální mechanismus šíření na velké vzdálenosti. Mimo to bylo také pozorováno neobvyklé časování výskytu, a to v létě a na podzim, což by mohl být fenomén specifický pro populace na jižní polokouli (Ronikier a Lado 2015). Příkladem zástupce z tohoto řádu může být například druh *Lamproderma carestiae*, který je značně variabilní. Tvoří přisedlé i stopkaté sporokarpy a má širokou škálu velikostí i ornamentace spor. Někteří autoři by na základě této variability odlišili jednotlivé morfotypy do různých vnitrodruhových taxonů, ale dle Lado a Ronikier (2009) je tato variabilita pouze přizpůsobením se extrémnímu prostředí.

### 3.1.3. Trichiales

Nivikolní hlenky z řádu Trichiales se vyznačují světlými sporama. Světlá barva je způsobena nedostatkem melaninu, což způsobuje menší odolnost vůči UV záření a tím také jejich nižší druhové i početní zastoupení na vysokohorských lokalitách poblíž sněhových polí. Plazmodium tohoto řádu netvoří velké formy a nemigruje na velké vzdálenosti, takže zástupce tohoto řádu můžeme nalézt především na zemi, opadu a rozkládajícím se dřevě (Keller et al. 2020). Není mnoho záznamů o nálezech zástupců z rodu Trichiales v blízkosti odtávajících sněhových polí a je uznáváno pouze 11 striktně nivikolních druhů (Ronikier et al. 2020). Většina těchto druhů je vzácná nebo omezená na určitou geografickou oblast (Ronikier et al. 2020), například *Dianema inconspicuum* je známa pouze z francouzských Alp (Poulain et al.

2011 v Ronikier et al. 2020). V řádu Trichiales rozlišujeme dvě čeledi – Dianemataceae, která tvoří nedutá, kapilární vlákna, a Trichiaceae, která má dutá kapilární vlákna (Keller et al. 2020). Do tohoto řádu patří rody *Arcyria*, *Dianema*, *Hemitrichia*, *Perichaena* a *Trichia*. Tyto rody mají na základě fylogenetických analýz polyfyletický charakter a zdá se, že každý nově objevený morfologický taxon je fylogeneticky odlišný (Ronikier et al. 2020).

U čeledi Trichiaceae se vyskytuje zvláštní struktura – kapilární nody. U některých druhů se tyto nody vyvíjejí z potravních vakuol, ovšem u jiných jde spíše o odolné struktury bez dutiny. Právě díky této variabilitě se tato struktura nedá sama o sobě považovat za taxonomický znak (Keller et al. 1973). U stopkatých druhů čeledi Trichiaceae (*Arcyria*, *Hemitrichia*, *Trichia*) se vyskytují sporovitá tělíska. Jde o struktury vyvinující se ze segmentů protoplazmy na spodních částech stonku pod sporami. Jsou větší a hustěji naplněné na bázi stopky, směrem k horní části stopky se jejich hustota zmenšuje. Tvarově jsou podobné sporám, ovšem mají hladký povrch bez jakékoli ornamentace a jejich pokusy o klíčení v laboratoři byli neúspěšné, což vede k závěru, že by mohlo jít o nedozrálé spory, ovšem pro vyjasnění funkční úlohy této struktury je potřeba více zkoumání (Lado & Pando, 1997 v Keller et al. 2020).

Příkladem tohoto rodu může být druh *Trichia varia*, u které bylo zjištěno, že tvoří velmi různorodé plodnice v závislosti na podmínkách aktuálního prostředí. Některé tyto nálezy byly mylně označovány jako nové druhy, avšak pomocí molekulárních metod bylo zjištěno, že se jedná stále o stejný druh, který je pouze velice variabilní (Singer et al. 2003).

### 3.2. Rozšíření a ekologie

Nivikolní hlenky byly původně popsány jako alpské druhy vzhledem k jejich převažujícímu rozšíření nad hranicí lesa. Tato charakteristika byla však pozměněna, jelikož se zjistilo, že jejich výskyt v alpínském stupni není zdaleka tak rozšířený a že mnohem více druhů se vyskytuje v montánním, případně v subalpínském stupni. Pouze jeden druh byl zatím zaznamenán pouze z alpínského stupně, a to konkrétně druh *Dianema inconspicuum* (Ronikier a Ronikier 2009). Podmínky pro výskyt nivikolních hlenek jsou tedy následující: 1. sněhová pokrývka musí napadnout před prvními velkými mrazy, 2. stabilní sněhová pokrývka musí trvat až do jara, kdy už nehrozí mrazy, 3. sněhová pokrývka musí být vyšší než 30 cm (Schnittler et al. 2015).

Většina druhů nivikolních hlenek je považována za kosmopolitní, přestože některé taxony vykazují určité geograficky ohraničené rozšíření (Kamono et al. 2013). Plodnice byly pozorovány pouze tehdy, když sněhová pokrývka vytrvávala alespoň tři měsíce (Meylan 1931). Améboidní trofická stádia žijí ve vodním filmu pod sněhovou pokrývkou, ve kterém je přes

zimou velká biomasa mikroorganismů, kterými se tyto améby živí (Lipson a Schmidt 2004). Myxomycetes obecně mohou být kvantitativně jedny z nejdůležitějších organismů živící se mikroorganismy v půdě (Kamono et al. 2013).

### **Adaptace**

Jako adaptaci pro přežití v extrémním prostředí mají nivikolní hlenky hned tři odolná stádia – spory, mikrocyty a sklerocium. Mikrocyty se formují při postupném ochlazení z améboidních buněk. Při pěstování v kulturách bylo zjištěno, že při pomalém ochlazení na teplotu 0 °C se zacystuje asi 1/3 populace améb (Schnittler et al. 2015). Spory jsou u nivikolních druhů větší než u druhů z jiných ekologických skupin, což může ovlivnit jejich šíření i odolnost (Lado 2004).

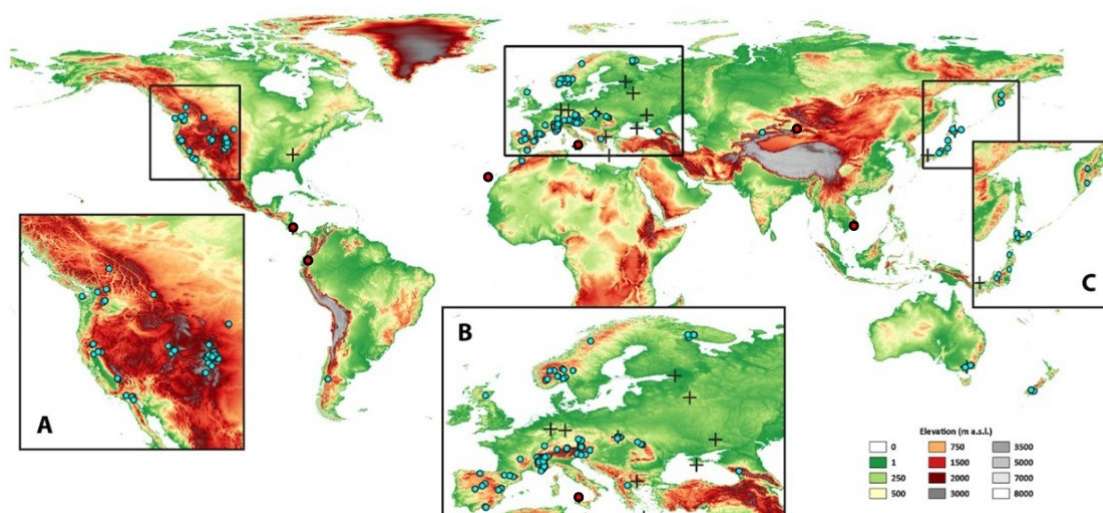
Melanizace spor je jedna z evolučních výhod pro tyto organismy. Ve vyšších nadmořských výškách dochází k většímu pohlcování UV záření, a melanin slouží jako ochrana před účinky nadměrného pohlcování UV, díky tomu jsou melanizované spory odolnější pro přežití v těchto extrémních podmínkách. Druhy nivikolních hlenek s tmavými sporami (Physarales, Stemonitales) tak výrazně dominují ve vyšších lokalitách nad druhy se světlými sporami (Trichiales) (Keller et al. 2020). Mimo to jsou tmavé spory také výhodné díky větší absorpci tepla, dojde tak ke zvýšení teploty a to indukuje klíčení spory i pod sněhovou vrstvou (Lado 2004).

V nálezech převažují druhy s bílými, vápenatými nebo naopak s duhovými (iridiscentními) perídií. To bude pravděpodobně sloužit jako ochrana při tvorbě spor, aby nedošlo k vyschnutí protoplastu. Bílé perídium odráží více světla, duhové perídium využívá strategii rozptylu světla (Lado 2004). Druhy s vápenatými sloučeninami (rod *Diderma*) se vyskytují výhradně v polohách nad 1500 n. m., zatímco druhy bez vápenatých sloučenin (rod *Lamproderma*) mají širší výškovou distribuci (Inoue et al. 2024).

#### **3.2.1. Rozšíření**

Většina nivikolních hlenek se vyskytuje celosvětově, avšak fragmentovaně, jejich výskyt je spojen právě s horskými masivy (Fiore-Donno et al. 2009; Ronikier et al. 2010). Většina studií zaměřených na nivikolní hlenky byla provedena na severní polokouli a o rozšíření na těchto organismů na jižní polokouli není zatím tolik informací (Janik et al. 2021; Lado a Ronikier 2008), což bude ovlivněno tzv. sampling effort, tedy faktem, že na jižní polokouli byl výzkum těchto organismů dosud omezen na velmi malé množství studií (Obr.7) (Stephenson a Shadwick 2009; Schnittler et al. 2015). Absolutně nejlépe je prozkoumána Evropa (Dagamac et al. 2021),

kde v jednotlivých oblastech probíhalo mnoho studií – příkladem těchto lokalit mohou být Pyreneje (López-Villalba et al. 2022; Lado a Ronikier 2008; 2009), centrální Španělsko (Lado et al. 2005; Sánchez et al. 2002; Moreno et al. 2023), Tyrolsko (Singer et al. 2001), polské Tatry a Karpaty (Paul et al. 2023; Chachuła et al. 2017; Ronikier et al. 2008), Alpy (Meylan 1908; Ronikier a Ronikier 2009; Borg Dahl et al. 2018; Inoue et al. 2024) a různé lokality v Rusku – Kavkaz, Kamčatka a další (Novozhilov et al. 2012; Erastova et al. 2017; Shchepin et al. 2019; Borzov et al. 2021; Novozhilov et al. 2022; Gmoschinskii a Kireeva 2023; Gmoschinskii et al. 2023). Ve studiích můžeme vysledovat zajímavý fakt, a to, že většina nálezů nivikolních hlenek byla zaznamenána na severních svazích hor (Schnittler a Novozhilov 1999; Novozhilov et al. 2012; Inoue et al. 2024).



Obr. 7 – Světové rozšíření fakultativně nivikolní hlenky *Physarum albescens*: ● výskyt *P. albescens*, + výskyt jiných nivikolních druhů, ● vysokohorské prostředí bez nálezů nivikolních druhů; A -Severní Amerika, B -Evropa, C -severovýchodní Asie  
Převzato z Dagamac et al. (2021).

Nejpočetnější skupinou severní polokoule je řád Stemonitales (Ronikier et al. 2020; Borg Dahl et al. 2018) ovšem na jižní polokouli dominuje řád Trichiales (Ronikier et al. 2020). Mezi hlavní faktory prostředí ovlivňující výskyt a životní cyklus nivikolních hlenek patří výška sněhové pokrývky, světlo, kolísající teploty a dostupnost potravy pro trofická stádia (Keller et al. 2020). Obecně se nivikolní hlenky více nalézají na otevřených plochách (Ronikier et al. 2008; Schnittler et al. 2015) jako alpinská zakrslá keřová společenstva, porostlé nízkými keříky jako rododendrony (*Rhododendron* sp.) či brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), nebo jsou to alpinské louky, kde převládají porosty kostřav (*Festuca* spp.), ostřic (*Care* spp.), kakostů (*Geranium* spp.) či konikleců (*Pulsatilla* spp.). V neposlední řadě je pak můžeme nalézt v tzv. krivolesech – světlé, křivolaké porosty stromů a keřů, zastoupeny převážně břízou (*Betula*

*pubescens*). V těchto biotopech pak můžeme nalézt jistou zákonitost, kdy diverzita hlenek vzrůstá od subalpínských lesů k alpínským keřovým porostům a pak opět klesá na alpínských loukách (Novozhilov et al. 2012). Můžeme říci, že druhy s přisedlými sporokarpy se vyskytují ve vyšších nadmořských výškách než druhy se stopkatými sporokarpy (Schnittler et al. 2015).

Celosvětový distribuční model byl vytvořen pro striktně nivikolní druh *Didymium nivicola*, jehož rozšíření je relativně dobře zmapováno a je omezeno jen na nejvyšší nadmořské výšky. Jeho nálezy byly zdokumentovány po celé severní polokouli, od severní Ameriky přes Evropu až po Asii. Nedávno byl tento druh nalezen i v Patagonii v jižní Americe, ovšem na rozdíl od severní polokoule, kde jsou jeho nálezy rozptýlené a považuje se za vzácný druh, v jižních Andách je nejběžnějším druhem. Pomocí sekvenování dvou různých markerů bylo zjištěno, že na jižní polokouli se vyskytuje 17 unikátních ribotypů tohoto druhu, zatímco na severní polokouli je pouze jeden ribotyp, odlišný od těch na jižní polokouli. Mezi populacemi severní polokoule nebyly nalezeny žádné genetické rozdíly, což poukazuje na efektivní šíření na velké vzdálenosti spojené s rychlým asexuálním množením. To vše naznačuje, že jižní Andy jsou tzv. „hotspot“ rozmanitosti tohoto druhu (Janik et al. 2020) a že v distribuci těchto organismů zabraňují bariéry mezi polokoulemi. To bylo také podpořeno tím, že vítr většinou vane v horizontálním směru a žádné proudy nejdou napříč polokoulemi (Gillespie et al. 2012). Kolonizace severní polokoule, alespoň u tohoto druhu, musela tedy proběhnout jednou událostí, což mohlo být například přenos migrujícími živočichy nebo nějaká výjimečná klimatická událost (Finlay 2002; Wilkinson et al. 2012).

V České republice se můžeme s nivikolními hlenkami také setkat, poměrně hojně jsou například v Krkonoších, kde na jaře poblíž odtávajících sněhových plání můžeme nalézt běžný druh – *Physarum albescens* (M. Kociánová, os. sdělení, Obr. 8).



Obr. 8– *Physarum albescens*. Převzato z Antonopoulos et al. (2018).

### 3.2.2. Faktory prostředí ovlivňující výskyt

#### Nadmořská výška

Dle recentních studií nadmořská výška není faktor určující výskyt nivikolních hlenek. Přestože se většinově zástupci této skupiny nacházejí v nadmořské výšce mezi 1500–2500 m n. m. (Moreno et al. 2003; Lado 2004; Ronikier a Ronikier 2009; Stephenson a Shadwick 2009; Novozhilov et al. 2012; Borg Dahl et al. 2018) existují i nálezy z nižších nadmořských výšek. Příkladem mohou být druhy *Meridera echiunulatum* a *Meriderma fuscatum*, jejichž časté nálezy pocházejí z nadmořské výšky okolo 850 m n. m. (Janik a Ronikier 2016) nebo druh *Diderma globosum* var. *europaeum*, který byl nalezen i v 550 m n. m. (Müller 2002; Nowak v Ronikier et al. 2008). Dalším příkladem jsou druhy *Lamproderma pseudomaculatum* a *Lamproderma* aff. *pulchellum*, které byly dříve považovány za striktně nivikolní, avšak byly nalezeny v nížině na východní Ukrajině v 116–192 m n. m. (Yatsiuk a Leontyev 2020). Naopak jedním z druhů nalezených v nejvyšší nadmořské výšce je například druhy *Lamproderma sauteri*, *Lamproderma pseudomaculatum* a *Lamproderma aeneum*, které byly nalezeny v polohách až 3240 m n. m. (Moreno et al. 2018a) nebo druh *Perichaena megaspora* nalezen ve výšce až 3479 m n. m. (Ronikier et al. 2013). Jak bylo zmíněno výše, výskyt nivikolních hlenek je dán třemi základními podmínkami. V nižších polohách sněhová pokrývka často nenapadne dříve, než přijdou mrazy, ovšem prudké mrazy nepřicházejí tak náhle a jsou spíše postupné, a tomu se améby dokáží přizpůsobit. Sněhová pokrývka je relativně stabilní a po jejím odtání už mrazy nepřichází, ovšem její mocnost je méně než 30 cm. To však nemusí být problém, tloušťka sněhu sloužící jako ochrana půdy před mrazy bude korelovat s teplotou vzduchu, a jelikož v nižších nadmořských výškách nejsou teploty v zimě tak nízké jako v horských oblastech, může menší vrstva sněhu být dostačující izolace (Yatsiuk a Leontyev 2020). Aktuálně je známo asi 20 nivikolních druhů vyskytujících se v nížinách, tyto populace jsou geneticky vzdálené od horských populací, což naznačuje potenciál pro objevení nových nížinných druhů nivikolních hlenek (Yatsiuk a Leontyev 2020).

Pokud jde o vztah mezi nadmořskou výškou a výskytem nivikolních hlenek, můžeme pozorovat, že tyto organismy se s rostoucí zeměpisnou šířkou vyskytují v nižších nadmořských výškách. Tuto hypotézu potvrzují také chybějící nálezy ze střední Asie a středních a východních And, které splňují požadavek vysoké nadmořské výšky, avšak jsou v oblasti suchého horského pásma, kde není dostatečná vlhkost pro výskyt těchto organismů. Naopak byly nivikolní hlenky nalezeny v nízkých nadmořských výškách boreální zóny (Dagamac et al. 2021). Nejlepší predikce pro výskyt v korelaci s nadmořskou výškou tak platí mezi 35 a 65° severní šířky, kde

převládá mírné boreální podnebí, je dost zimních srážek, které se střídají s vlhkým a teplým létem (Dagamac et al. 2021). Optimální nadmořská výška pro jejich výskyt se však každoročně mění v závislosti na sněhové pokrývce (Inoue et al. 2024).

### **Substrát**

Biomasa i diverzita nivikolních hlenek narůstá se biomasou vegetace, která vede k většímu množství rostlinného detritu, ten zas vede k většímu množství bakterií a jiných mikroorganismů, kterými se živí obě trofická stádia - améboflageláti i plazmodium (Madelin 1984; Stephenson et al. 2008). Mimo to je rostlinná vegetace důležitá jako substrát, protože nivikolní hlenky rostou nejčastěji právě na rostlinných zbytcích, popřípadě některé druhy můžeme nalézt i na částech živých rostlin (Stephenson et al. 2008; Antonopoulos et al. 2018). Druhová bohatost se v rámci substrátů liší, snižuje se od přízemního opadu po kůru stromů a listy živých rostlin. Většina druhů se vyskytuje právě na pozemní podestýlce (Novozhilov et al. 2012) a zbytcích rostlin, v průměru ve výšce do 0.5 cm od povrchu země (Schnittler et al. 2015). Na pozemním opadu dominují druhy s plodnicemi bez stopek, zatímco druhy se stopkatými plodnicemi můžeme nalézt více na živých rostlinách (Erastova et al. 2017). Výjimkou jsou druhy řádu Stemonitales, které mají pohyblivější afaneroplazmodium a díky tomu jsou často nacházeny na živých větvích trčících z tajícího sněhu i několik desítek centimetrů nad povrchem (Novozhilov et al. 2012; Schnittler et al. 2015) – jde např. o druhy *Lamproderma arcyrioides*, *Lamproderma echinosporum* (Novozhilov et al. 2012).

### **Teplota, vlhkost a význam sněhové pokrývky**

Faktory ovlivňující výskyt budou také teplota a vlhkost (Alexopoulos 1963). Z měření relativní vlhkosti vyplynulo, že ideální je přes den konstantní 100 %. Jako dny vhodné pro růst améb jsou považovány ty, kdy je stálá sněhová pokrývka a relativní vlhkost je nad 98 %, a denní teploty zůstávají nad 0.5 °C, což jsou teploty optimální pro růst a rozmnožování se améb, jak bylo zjištěno i kultivací améb v kulturách. Améby jsou schopny přežít i při 0 °C, ovšem dochází k částečné encystaci populace, a cysty tak jsou schopny přežít i větší mrazy. (Schnittler et al. 2015). Ovšem jak bylo zjištěno, doba trvání sněhové pokrývky ne nutně koreluje s biomasou nalezených hlenek. Sníh má vysokou izolační schopnost, je proto důležité, kdy napadne – pokud napadne sníh na půdu která má kolem 0 °C, udrží tuto teplotu konstantně a améboidní populace se tak může rozmnožovat a na jaře fruktifikovat. Když však budou sněžení předcházet hluboké mrazy (-10 °C), sníh zaizoluje půdu s touto teplotou a améboidní populace nejsou schopny v takových podmínkách přežít (Ronikier a Ronikier 2009; Schnittler et al. 2015). Jsou dva faktory způsobující teploty kolem nuly pod silnou sněhovou pokrývkou



na konci zimy – první je malá teplotní konvekce, za předpokladu půdy bez permafrostu, druhý je pak tající sníh, který se zasytí vodou – ztratí tak izolační schopnost, ale tání pokračuje, obojí dohromady tak zabezpečí, že teplota i nadále zůstane konstantní na 0 °C (Schnittler et al. 2015). Za jarních slunečních dní pak dochází k intenzivnímu tání na okrajích sněhových plání, toto tání ochlazuje zbývající sníh, sluneční záření pak ohřívá odhalenou půdu a na okraji sněhových plání tak dochází k příkrému teplotnímu gradientu. Přejít z konstantní nulové teploty pod tajícím sněhem do kolísavých teplot na okraji tajícího sněhového pole je pravděpodobně jeden ze spouštěcích mechanismů pro tvorbu plodnic – fruktifikaci. Dalším předpokladem pro tvorbu plodnic, je kritická hodnota hustoty populace améb, při jejímž překročení se ještě pod sněhem tvoří makroplazmodia, a pod tajícím sněhem se tvoří plodnice (Schnittler et al. 2015; Woyzichovski et al. 2022). Teploty na bodu mrazu také indukují klíčení spor (Ronikier a Ronikier 2009).

### **pH**

Dle některých studií je významným faktorem také pH (Härkönen 1977; Stephenson 1989; Rojas et al. 2010). Přestože spousta druhů má zřejmě vysokou toleranci, jsou druhy které se vyskytují jen na substrátech o konkrétním pH – například některé druhy Physarales můžeme nalézt pouze na substrátech s  $\text{pH} > 5.0$  (Schnittler a Stephenson 2002). Pro většinu druhů je však optimální  $\text{pH} = 4,5-6$ , což je o něco kyselější než pro druhy z jiných ekologických skupin (Tamayama 2000), pro klíčení spor je pak ideální  $\text{pH} = 4,5-8$  (Madelin 1984).

### **Sluneční záření**

Dalším faktorem ovlivňujícím výskyt je UV záření. Intenzita UV záření stoupá s nadmořskou výškou, čemuž se některé taxony přizpůsobily melanizací spor (konkrétně se jedná o řády Physarales a Stemonitales). Díky tomu tmavospore druhy dominují ve vyšších nadmořských výškách (Keller et al. 2020).

Kromě UV záření ovlivňuje jejich životní cyklus také červené a modré světlo, obojí indukuje sporulaci, tedy tvorbu sporokarpů a spor. Jakmile je vrstva sněhové pokrývky natolik tenká, že plazmodium pod sněhem je schopno přijmout červené světlo – začíná tvorba sporokarpů (Schnittler et al. 2015).

### **Vliv člověka**

Nivikolní hlenky byly i nalezeny na místech ovlivněných člověkem. Takovým příkladem mohou být městské parky v Rusku (Gmoschinskii a Kireeva 2023). Jak vyplývá z této studie, nivikolní druhy zde čelí antropogennímu tlaku, konkrétně sešlapávání. Ovšem zdá se, že to pro

ně není limitující faktor, nalezeny nebyly pouze na stezkách, na kterých ovšem chyběly i cévnaté rostliny, které tvoří jejich substrát, a tak se předpokládá, že jejich absence zde byla dána spíše vymizením habitatu než samotným sešlapáváním.

Dalším faktorem způsobeným člověkem je devastace rostlinné vegetace způsobená nadměrným spásáním chovaným dobyt看em v horských oblastech. S rozvojem silniční sítě a techniky zůstávají zvířata na pastvinách až do počátku zimy a zlikvidují veškerou vegetaci. Na holých skalách bez vegetace i za přítomnosti dostatečné sněhové pokrývky pak nebyly zaznamenány žádné nálezy nivikolních hlenek, jelikož nemají substrát pro svůj růst (Schnittler a Novozhilov 1999).

### **Klimatická změna**

Další faktor ovlivňující výskyt je klimatická změna. S ní zimní srážky přichází později a končí mnohem dříve, což ovlivňuje schopnost vegetace se zotavit, zároveň se tak snižuje mocnost sněhové pokrývky. Tenčí sněhová vrstva pak nevydrží dostatečně dlouho, zmizí ještě za chladných dnů a tím naruší cyklus nivikolních hlenek (Schnittler a Novozhilov 1999). Například v horských povodích v České republice se v nadmořské výšce 700–1400 m n. m. v období 1965–2014 zkrátilo období se sněhovou pokrývkou až o 6,8 dne/dekádu (Nedělcov a Jeníček 2021). Dalším důsledkem klimatické změny může být nízká vlhkost substrátu, která opět ovlivňuje životní cyklus těchto organismů (Kellomäki et al. 2010; Klein et al. 2016).

### **3.2.3. Interakce a význam v ekosystému**

Nivikolní hlenky využívají nedostatek potenciální konkurence v prvotních okamžicích tání sněhu ke svému rychlému růstu, k čemuž jim napomáhá také nahromaděný organický materiál. V průměru byly pozorovány vždy 3–4 druhy nivikolních hlenek na 1 m<sup>2</sup> plochy, což poukazuje na určitou míru kompatibility těchto druhů (Lado 2004). V některých studiích byly ovšem v nivikolním habitatu nalezeny také druhy z jiných ekologických skupin společně s nivikolními druhy (Singer et al. 2001).

Trofická stádia jsou predátoři bakterií a jiných mikroorganismů, čímž regulují jejich aktivitu a ovlivňují tak dekompozici, koloběh dusíku a uhlíku a nepřímo tak ovlivňují vyšší trofické úrovně – především růst rostlin (Borg Dahl et al. 2018). Pod sněhovou pokrývkou se v zimním období teplota pohybuje kolem bodu mrazu i ve vysokohorském prostředí a vzhledem k dobré dostupnosti živin se zde rozvíjejí na chlad adaptovaná mikrobiální společenstva (Ley et al. 2004). Tyto mikroorganismy pod sněhem fungují jako zásobárna dusíku, během tání sněhu odumírají a slouží pak jako jeho zdroj. O tom svědčí i prudce vzrůstající dostupnost dusíku

v tomto období (Schmidt a Lipson 2004). Améby nivikolních hlenek predují tyto mikroorganismy, ovlivňují tak jejich populace a tím ovlivňují dostupnost dusíku pro rostliny, pro které je dusík na jaře jedním z limitujících faktorů pro růst (Stephenson a Feest 2012; Kamono et al. 2013). Kvantitativně mohou být tyto améby nejdůležitější predátoři živící se mikroby v půdě (Kamono et al. 2013).

Zástupci třídy Myxomycetes mají mimo jiné také roli bioakumulátorů v ekosystému. Dle studie porovnáující obsah 11 prvků v substrátu a plodnicích devíti druhů nivikolních hlenek, byly zjištěny poměrně velké koeficienty přechodu, které například u prvků, jako je měď, kadmium, železo, nikl a olovo, přesahovaly i 100 jednotek. Například druhy *Diderma alpinum*, *Diderma fallax* nebo *Lamproderma pseudomaculatum* měly nejvyšší obsah vápníku, železa a hořčíku. Byla také pozorována obecná tendence k akumulaci mědi, nejvíce u druhů *Diderma globosum*, *Physarum alpestre* a *Lamproderma arcyrioides*, u kterých analýza prokázala podobný obsah v mědi plodnicích zástupců z více různých lokalit. To ukazuje na možnost, že schopnost bioakumulace různých prvků bude specifickou vlastností jednotlivých druhů. U většiny druhů hlenek byla zjištěna také schopnost akumulovat vysoce toxické těžké kovy, jako kadmium a olovo. Rozdíly v koncentracích především železa a křemíku na různých lokalitách poukazují na možnost, že obsah prvků v plodnicích hlenek závisí na vlastnostech prostředí a že tyto druhy by mohly sloužit jako bioindikátory (Kryvomaz et al. 2016). Dle závěru autorů dochází ke kumulaci ve fázi plazmodia.

#### **3.2.4. Kultivace a potenciální využití**

Laboratorní kultivace nivikolních druhů je relativně náročná a omezená. V kultuře se zatím úspěšně podařilo pěstovat jen některé druhy a získání většího množství biomasy je relativně obtížné. Jelikož je potřeba získat materiál v terénu, velmi snadno dochází ke kontaminaci jinými mikroorganismy, bakteriemi či houbami (Liu et al. 2015). Nejvíce kultivované jsou druhy s tmavými sporami, tedy zástupci řádu Physarales a Stemonitales (Feng a Schnittler 2015).

Nivikolní hlenky se kultivují ve vlhkých komorách, některé druhy jsou schopny klíčit i v agaru – například druhy *Physarum nivale*, *Physarum albescens*, *Lepidoderma chailletii*, *Diderma niveum* – všechny tyto druhy náleží do řádu Physarales. Tyto druhy jsou schopny vyklíčit i v laboratorních podmínkách pro hlenky z jiných ekologických skupin, mezi tyto podmínky patří například pokojová teplota (20 °C). Z řádu Stemonitales se ovšem dosud podařilo vyklíčit pouze druhy *Lamproderma ovoideum* a *Lamproderma carestiae*, to naznačuje, že druhy z této taxonomické skupiny vyžadují více specifické podmínky. Pro jejich zjištění je

však potřeba více pokusů v různých mediích a za různých kombinací teploty, vlhkosti a světla (Shchepin et al. 2014). Druh *Lamproderma carestiae* byl schopen tvořit plodnice pouze při trvale udržovaných nízkých teplotách kolem 4 °C (Schinner 1982).

U některých druhů pěstovaných v kulturách byly i po jejich brzkém odumření objeveny stopy (prohlubně) v agaru po plazmodiích. Ty ukazují, že některé druhy vylučují extracelulární agarolytické enzymy. Jedná se například o zástupce rodu *Diderma* (Shchepin et al. 2014).

Některé druhy hlenek produkují různé bioaktivní látky, které mohou mít potenciál pro využití ve farmaceutickém průmyslu. Doposud bylo ze zástupců *Myxomycetes* vyizolováno přes 100 sekundárních metabolitů a mnoho těchto extraktů vykazovalo protinádorové a antimikrobiální účinky (Dembitsky et al. 2005; Nguyen et al. 2017).

## 4. Závěr

V této literární rešerši jsem se pokusila shrnout všechny dosavadní poznatky o nivikolních hlenkách. Na základě dostupných zdrojů můžeme říci, že nivikolní hlenky patří mezi kosmopolitně rozšířený horský prvek, data o detailním rozšíření druhů však dosud chybí. Nejde o monofyletický klád, ale spíše o ekologickou skupinu. Dosud je známo asi 100 druhů, ovšem většina těchto druhů se ukazuje být spíše druhovými komplexy, objevuje se stále více kryptických druhů a v mnoha studiích se poukazuje na otázku, do jaké míry jsou jednotlivé druhy variabilní a do jaké míry se jedná právě o kryptické druhy. To vše ovšem nasvědčuje tomu, že reálný počet nivikolních druhů hlenek bude mnohem vyšší.

Jejich výskyt je ovlivněn třemi hlavními faktory – načasování prvního zimního sněhu, u kterého je důležité, aby napadl už před prvními silnými mrazy; stabilita sněhové pokrývky trvající až do posledních mrazů a dostatečně silná vrstva sněhové pokrývky, která by měla být alespoň 30 cm vysoká. Dle dostupných studií se nivikolní hlenky hojně vyskytují v montánním a subalpínském pásu, většinou v nadmořských výškách mezi 1000–2500 m n. m., avšak čím dál více nálezů je i z nížinných oblastí, což nasvědčuje tomu, že většina druhů pravděpodobně není striktně nivikolní. Otázkou tedy zůstává, zda lze takto označit vůbec některý z popsaných druhů, a zda za určitých podmínek by všechny druhy v této skupině nebyly schopny růst i mimo charakteristické lokality. Ovšem pro lepší pochopení a potvrzení těchto teorií je potřeba více studií zaměřených na konkrétní druhy a jejich ekologické nároky. Otázkou také zůstává, proč byly nivikolní hlenky zaznamenány z nížin až v nedávném období, zda byly pouze přehlíženy nebo zda jde o důsledek klimatické změny.

Je známo, že nivikolní hlenky tvoří podstatnou část půdní mikrobioty, kde predují jiné mikroorganismy a tím nepřímo ovlivňují dostupnost živin pro vyšší trofické úrovně, především pro rostliny. Nejsou ovšem žádné studie zaměřující se na to, jak velký význam mají konkrétně nivikolní hlenky, a také zda nejsou součástí symbiotických vztahů s jinými organismy.

## 5. Seznam literatury

- \*ALEXOPOULOS, Constantine J., 1963. The Myxomycetes II. *Botanical Review*. **29**(1), 1–78. doi: 10.1007/BF02860818
- ANTONOPOULOS, Zissis, Thomas GIANNAKIS, Giannis KARAGKIOZIS a Antonis ATHANASIADIS, 2018. A contribution to the study of nivicolous myxomycetes in Greece. Part I: The genus *Physarum*. *Nova Hedwigia*. **107**(3–4), 473–485. doi:10.1127/nova\_hedwigia/2018/0484
- BALDAUF, Sandra L. a W. Ford DOOLITTLE, 1997. Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **94**(22), 12007–12012. doi:10.1073/pnas.94.22.12007
- BORG DAHL, Mathilde, Oleg SHCHEPIN, Christian SCHUNK, Annette MENZEL, Yuri NOVOZHILOV a Martin SCHNITTNER, 2018. A four year survey reveals a coherent pattern between occurrence of fruit bodies and soil amoebae populations for nivicolous myxomycetes. *Scientific Reports*. **8**, 11662. doi:10.1038/s41598-018-30131-3
- BORZOV, Nikita, Fedor BORTNIKOV, Andrey MATVEEV a Vladimir GMOSCHINSKII, 2021. First data on plasmodial slime moulds (Myxomycetes = Myxogastrea) of Rdeysky Nature Reserve (Novgorod Region, Russia). *Новости систематики низших растений*. **55**(2), 361–377. doi:10.31111/nsnr/2021.55.2.361
- CAVALIER-SMITH, Thomas, 2013. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla Loukozoa, Sulcozoa, and Choanozoa. *European Journal of Protistology*. **49**(2), 115–178. doi:10.1016/j.ejop.2012.06.001
- CLARK, Jim a Edward HASKINS, 2013. The nuclear reproductive cycle in the myxomycetes: a review. *Mycosphere*. **4**, 233–28. doi:10.5943/mycosphere/4/2/6
- DAGAMAC, Nikki Heherson A., Barbara BAUER, Jan WOYZICHOVSKI, Oleg N. SHCHEPIN, Yuri K. NOVOZHILOV a Martin SCHNITTNER, 2021. Where do nivicolous myxomycetes occur? – Modeling the potential worldwide distribution of *Physarum albescens*. *Fungal Ecology*. **53**, 101079. doi:10.1016/j.funeco.2021.101079
- DEMBITSKY, Valery, Tomáš ŘEZANKA, Jaroslav SPÍŽEK a Lumír HANUŠ, 2005. Secondary metabolites of slime molds (Myxomycetes). *Phytochemistry*. **66**(7), 747–69. doi:10.1016/j.phytochem.2005.02.017
- ERASTOVA, Daria A., Yuri K. NOVOZHILOV a Martin SCHNITTNER, 2017. Nivicolous myxomycetes of the Khibiny Mountains, Kola Peninsula, Russia. *Nova Hedwigia*. **104**(1–3), 85–110. doi:10.1127/nova\_hedwigia/2015/0274
- FEEST, Alan, Katherine TAYLOR a Stephen STEPHENSON, 2015. The occurrence of myxomycetes in wood? *Fungal Ecology*. **17**(4), 179–182. doi:10.1016/j.funeco.2015.05.008
- FENG, Yun a Martin SCHNITTNER, 2015. Sex or no sex? Group I introns and independent marker genes reveal the existence of three sexual but reproductively isolated biospecies in *Trichia varia* (Myxomycetes). *Organisms Diversity & Evolution*. **15**, 631–650. doi:10.1007/s13127-015-0230-x
- FENG, Yun, Anja KLAHR, Paulina JANIK, Anna ROKIER, Thomas HOPPE, Yuri K. NOVOZHILOV a Martin SCHNITTNER, 2016. What an intron may tell: Several sexual biospecies coexist in *Meriderma* spp. (Myxomycetes). *Protist*. **167**(3), 234–253. doi:10.1016/j.protis.2016.03.003

- FINLAY, Bland, 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*. **296**, 1061. doi:10.1126/science.1070710
- FIORE-DONNO, Anna Maria, Yuri K. NOVOZHILOV, Marianne MEYER a Martin SCHNITTLER, 2011. Genetic structure of two protist species (Myxogastria, Amoebozoa) suggests asexual reproduction in sexual amoebae. *PLOS ONE*. **6**(8), e22872. doi:10.1371/journal.pone.0022872
- FIORE-DONNO, Anna Maria, Jan WEINERT, Tesfaye WUBET a Michael BONKOWSKI, 2016. Metacommunity analysis of amoeboid protists in grassland soils. *Scientific Reports*. **6**, 19068. doi:10.1038/srep19068
- FIORE-DONNO, Anna Maria, Sergey NIKOLAEV, Michaela NELSON, Jan PAWLOWSKI, Thomas CAVALIER-SMITH a Sandra BALDAUF, 2009. Deep phylogeny and evolution of slime moulds (Mycetozoa). *Protist*. **161**, 55–70. doi:10.1016/j.protis.2009.05.002
- GARCÍA-MARTÍN, Joaquina, Juan Carlos ZAMORA a Carlos LADO, 2023. Multigene phylogeny of the order Physarales (Myxomycetes, Amoebozoa): shedding light on the dark-spored clade. *Persoonia*. **51**, 89–124. doi:10.3767/persoonia.2023.51.02
- GILLESPIE, Rosemary, Bruce BALDWIN, Jon WATERS, Ceridwen FRASER, Raisa NIKULA a George RODERICK, 2012. Long-distance dispersal: A framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology & Evolution*. **27**(1), 47–56. doi:10.1016/j.tree.2011.08.009
- GMOSCHINSKII, Vladimir a Nadezhda KIREEVA, 2023. First data on nivicolous Myxomycetes in the „Bitsevski forest" natural and historical park (Moscow, Russia). *Микология и фитопатология*. **57**, 372–377. doi:10.31857/S0026364823050045
- GMOSCHINSKII, Vladimir, Yuri NOVOZHILOV, Ilya PRIKHODKO, Fedor BORTNIKOV, Oleg SHCHEPIN a Martin SCHNITTLER, 2023. Morphology and phylogeny of *Diderma aurantiacum* (Myxomycetes) — a new species for Russia from the Far East. *Новосты систематики низших растений*. **57**(1), 27–42. doi:10.31111/nsnr/2023.57.1.27
- HÄRKÖNEN, Marja, 1977. Corticolous Myxomycetes in three different habitats in southern Finland. *Karstenia*. **17**, 19–32. doi:10.29203/ka.1977.121
- CHACHUŁA, Piotr, Marek FIEDOR a Anna RONIQUIER, 2017. First record of a cold-period myxomycete species *Dianema depressum* (Lister) Lister in Poland. *Acta Mycologica*. **52**(1), 1095. doi:10.5586/am.1095
- INOUE, Maho, Jan WOYZICHOVSKI, Ángela LÓPEZ-VILLALBA, Oleg SHCHEPIN, Anja KLAHR, Yuri K. NOVOZHILOV a Martin SCHNITTLER, 2024. Using barcoding to reveal ecological patterns of nivicolous myxomycetes in the German Alps: How do they deal with varying snow conditions? *Fungal Ecology*. **71**, 101374. doi:10.1016/j.funeco.2024.101374
- JANIK, Paulina a Anna RONIQUIER, 2016. *Meriderma* species (Myxomycetes) from the Polish Carpathians: A taxonomic revision using SEM-visualized spore ornamentation. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. **85**(1), 3492. doi:10.5586/asbp.3492
- JANIK, Paulina, Carlos LADO a Anna RONIQUIER, 2020. Range-wide phylogeography of a nivicolous protist *Didymium nivicola* Meyl. (Myxomycetes, Amoebozoa): Striking contrasts between the northern and the southern hemisphere. *Protist*. **171**(6), 125771. doi:10.1016/j.protis.2020.125771
- JANIK, Paulina, Magdalena SZCZEPANIAK, Carlos LADO a Anna RONIQUIER, 2021. *Didymium pseudonivicola*: A new myxomycete from the austral Andes emerges from broad-

- scale morphological and molecular analyses of *D. nivicola* collections. *Mycologia*. **113**(6). doi:10.1080/00275514.2021.1961068
- KAMONO, Akiko, Hisaya KOJIMA, Jun MATSUMOTO, Kimitaka KAWAMURA a Manabu FUKUI, 2009. Airborne myxomycete spores: Detection using molecular techniques. *Naturwissenschaften* . **96**, 147–151. doi:10.1007/s00114-008-0454-0
- KAMONO, Akiko, Marianne MEYER, Thomas CAVALIER-SMITH, Manabu FUKUI a Anna Maria FIORE-DONNO, 2013. Exploring slime mould diversity in high-altitude forests and grasslands by environmental RNA analysis. *FEMS Microbiology Ecology*. **84**(1), 98–109.. doi:10.1111/1574-6941.12042
- KELLER, Harold W., Henry C. ALDRICH a Travis E. BROOKS, 1973. Corticolous Myxomycetes II: Notes on *Minakatella longifila* with ultrastructural evidence for its transfer to the Trichiaceae. *Mycologia*. **65**(4), 768–778. 1557-2536. doi:10.1080/00275514.1973.12019492
- \*KELLER, Harold, Relf PRICE, Billy STONE a Edward FORRESTER, 2020. *Arcyria versicolor* of western mountains, U.S.A. (Myxomycetes: Trichiales: Trichiaceae): a morphological and taxonomic study with observations of nivicolous species. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. **14**(2), 435–459. doi:10.17348/jbrit.v14.i2.1021
- KELLOMÄKI, Seppo, Matti MAAJÄRVI, Harri STRANDMAN, Antti KILPELÄINEN a Heli PELTOLA, 2010. Model computations on the climate change effects on snow cover, soil moisture and soil frost in the boreal conditions over Finland. *Silva Fennica*. **44**(2), 213–233. doi:10.14214/sf.455
- KLEIN, Geoffrey, Yann VITASSE, Christian RIXEN, Christoph MARTY a Martine REBETEZ, 2016. Shorter snow cover duration since 1970 in the Swiss Alps due to earlier snowmelt more than to later snow onset. *Climatic Change*. **139**, 637–649. doi:10.1007/s10584-016-1806-y
- KRYVOMAZ, Tetyana, Olena VOLOSHKINA, Alain MICHAUD a Irina ANDRUSISHINA, 2016. The analysis of metals biotransformation by alpine nivicolous myxomycetes from substrates. *Восточно-Европейский журнал передовых технологий*. **5**(10), 50–57. 1729-3774. doi:10.15587/1729-4061.2016.79440
- LADO, Carlos, 2004. Nivicolous Myxomycetes of the Iberian Peninsula: considerations on species richness and ecological requirements. *Systematics and Geography of Plants*. **74**(1), 143–157. doi:10.2307/3668564
- LADO, Carlos a Anna RONIQUIER, 2008. Nivicolous myxomycetes from the Pyrenees: Notes on taxonomy and species diversity. Part 1. Physarales and Trichiales. *Nova Hedwigia* . **87**(3–4), 337–360. doi:10.1127/0029-5035/2008/0087-0337
- LADO, Carlos a Anna RONIQUIER, 2009. Nivicolous myxomycetes from the Pyrenees: notes on the taxonomy and species diversity. Part 2. Stemonitales. *Nova Hedwigia*. **89**(1–2), 131–145. doi:10.1127/0029-5035/2009/0089-0131
- LADO, Carlos, Anna RONIQUIER, Michal RONIQUIER a Anna DROZDOWICZ, 2005. Nivicolous Myxomycetes from the Sierra de Gredos (central Spain). *Nova Hedwigia*. **81**(3–4), 371–394. doi:10.1127/0029-5035/2005/0081-0371
- LEONTYEV, Dmytro a Martin SCHNITTLER, 2017. The Phylogeny of Myxomycetes. In: *Myxomycetes*. s. 83–106. doi:10.1016/B978-0-12-805089-7.00003-2
- LEY, Ruth E., Mark W. WILLIAMS a Steven K. SCHMIDT, 2004. Microbial population dynamics in an extreme environment: controlling factors in talus soils at 3750 m in the



- Colorado Rocky Mountains. *Biogeochemistry*. **68**(3), 297–311. doi:10.1023/B:BIOG.0000031032.58611.d0
- LINDLEY, Lora A., Steven L. STEPHENSON a Frederick W. SPIEGEL, 2007. Protostelids and myxomycetes isolated from aquatic habitats. *Mycologia*. **99**(4), 504–509. doi:10.1080/15572536.2007.11832544
- LIPSON, David a Steven SCHMIDT, 2004. Seasonal changes in an alpine soil bacterial community in the Colorado Rocky Mountains. *Applied and Environmental Microbiology*. **70**(5), 2867–2879. doi:10.1128/AEM.70.5.2867-2879.2004
- LIU, Qi-Sha, Shu-Zhen YAN a Shuang-Lin CHEN, 2015. Species diversity of myxomycetes associated with different terrestrial ecosystems, substrata (microhabitats) and environmental factors. *Mycological Progress*. **14**, 27., 1861-8952. doi:10.1007/s11557-015-1048-9
- LÓPEZ-VILLALBA, Ángela, Gabriel MORENO a M. TAPIA, 2022. Nivicolous myxomycetes from the Navarran and French Pyrenees. *Mycotaxon*. **137**, 359–369. doi:10.5248/137.359
- MADELIN, M., 1984. Myxomycete data of ecological significance. *Transactions of The British Mycological Society*. **83**(1), 1–19. doi:10.1016/S0007-1536(84)80240-5
- MEYLAN, C., 1908. Contribution à la connaissance des myxomycètes du Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*. **44**(164), 285–302. doi:10.5169/seals-268386
- MEYLAN, C., 1931. Les espèces nivales du genre *Lamproderma*. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*. **57**(228), 359–373. doi:10.5169/SEALS-284203
- MORENO, Gabriel, H. SINGER, Carlos ILLANA a A. SÁNCHEZ, 2003. SEM-studies on nivicolous Myxomycetes. The *Diderma niveum* complex in Europe. *Cryptogamie Mycologie*. **24**(1), 39–58.
- MORENO, Gabriel, Ángela LÓPEZ-VILLALBA, Aurelio CASTILLO a S.L. STEPHENSON, 2018a. Some nivicolous species of *Lamproderma* and *Meriderma* from the Himalayan Mountains of northwestern India. *Phytotaxa*. **373**(3), 221–230. doi:10.11646/phytotaxa.373.3.5
- MORENO, Gabriel, Ángela LÓPEZ-VILLALBA a S.L. STEPHENSON, 2018b. Notes on four taxa of nivicolous myxomycetes from northwestern India. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*. **42**, 3–10.
- MORENO, Gabriel, Alfonso SÁNCHEZ, M MEYER, Ángela LÓPEZ-VILLALBA a Aurelio CASTILLO, 2018c. Revision of the nivicolous species of the genus *Lepidoderma*. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*. **42**, 39–77.
- MORENO, Gabriel, A SÁNCHEZ a Aurelio CASTILLO, 2023. *Comatrichia appendicula*, a new nivicolous myxomycete from Sierra de Guadarrama National Park (Spain). *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*. **47**, 9–15.
- MÜLLER, Holger, 2002. Beitrag zur Kenntnis und verbreitung nivicoler Myxomyceten im Thüringer Wald. *Zeitschrift für Mykologie*. **68**(2), 199–208.
- NEDĚLČEV, Ondřej a Michal JENÍČEK, 2021. Trends in seasonal snowpack and their relation to climate variables in mountain catchments in Czechia. *Hydrological Sciences Journal*. **66**(16), 2340–2356. doi:10.1080/02626667.2021.1990298
- NGUYEN, Nguyen, Tuyen HUYNH, Steve STEPHENSON a Hanh TRAN, 2017. Study of the biological activities of *Physarum polycephalum* and *Physarella oblonga* plasmodial extracts. *Mycosphere*. **8**(7), 968–976. doi:10.5943/mycosphere/8/7/12

- NOVOZHILOV, Yuri K., Oleg N. SHCHEPIN, Ilya PRIKHODKO a Martin SCHNITTLER, 2022. A new nivicolous species of *Diderma* (Myxomycetes) from Kamchatka, Russia. *Nova Hedwigia*. **114**(1–2), 181–196. doi:10.1127/nova\_hedwigia/2022/0670
- NOVOZHILOV, Yuri, Martin SCHNITTLER, Daria ERASTOVA, Mikhail OKUN, Oleg SHCHEPIN a Eva HEINRICH, 2012. Diversity of nivicolous myxomycetes of the Teberda State Biosphere Reserve (Northwestern Caucasus, Russia). *Fungal Diversity*. **59**. 109–130. doi:10.1007/s13225-012-0199-0
- PAUL, Wojciech, Paulina JANIK a Anna RONIQUIER, 2023. Checklist of Myxomycetes (Amoebozoa) of the Polish Tatra Mts. *Acta Mycologica*. **58**, 178396. doi:10.5586/am/178396
- ROJAS, Carlos a Steve STEPHENSON, 2010. Notes on a rapid assessment of myxomycetes for Kabylie, Algeria. *Sydowia*. **63**(1), 113–123.
- ROJAS, Carlos, Randall VALVERDE-GONZALEZ, Steve STEPHENSON a María VARGAS, 2010. Ecological patterns of Costa Rican myxomycetes. *Fungal Ecology*. **3**, 139–147. doi:10.1016/j.funeco.2009.08.002
- RONIQUIER, Anna a Michal RONIQUIER, 2009. How „alpine" are nivicolous myxomycetes? A worldwide assessment of altitudinal distribution. *Mycologia*. **101**(1), 1–16. doi:10.3852/08-090
- RONIQUIER, Anna a Carlos LADO, 2015. Nivicolous Stemonitales from the austral Andes: analysis of morphological variability, distribution and phenology as a first step toward testing the large-scale coherence of species and biogeographical properties. *Mycologia*. **107**(2), 258–283. doi:10.3852/14-164
- RONIQUIER, Anna, Michal RONIQUIER a A. DROZDOWICZ, 2008. Diversity of nivicolous myxomycetes in the Gorce mountains - A low-elevation massif of the Western Carpathians. *Mycotaxon*. **103**, 337–352.
- RONIQUIER, Anna, Carlos LADO, Marianne MEYER a Diana WRIGLEY DE BASANTA, 2010. Two new species of nivicolous *Lamproderma* (Myxomycetes) from the mountains of Europe and America. *Mycologia*. **102**(3), 718–728. doi:10.3852/09-223
- RONIQUIER, Anna, Carlos LADO a Diana WRIGLEY DE BASANTA, 2013. *Perichaena megaspora*, a new nivicolous species of myxomycete from the Andes. *Mycologia*. **105**(4), 938–944. doi:10.3852/12-191
- \*RONIQUIER, Anna, Iván GARCÍA-CUNCHILLOS, Paulina JANIK a Carlos LADO, 2020. Nivicolous Trichiales from the austral Andes: unexpected diversity including two new species. *Mycologia*. **112**(4), 753–780. doi:10.1080/00275514.2020.1759978
- SÁNCHEZ, A., Gabriel MORENO a Carlos ILLANA, 2002. *Diderma cristatosporum*, a nivicolous myxomycete from Spain. *Persoonia*. **17**(4), 643–647.
- SHCHEPIN, Oleg, Yuri NOVOZHILOV a Martin SCHNITTLER, 2014. Nivicolous myxomycetes in agar culture: some results and open problems. *Protistology*. **8**(2), 53–61.
- SHCHEPIN, Oleg, Yuri NOVOZHILOV a Martin SCHNITTLER, 2016. Disentangling the taxonomic structure of the *Lepidoderma chailletii-carestianum* species complex (Myxogastria, Amoebozoa): genetic and morphological aspects. *Protistology*. **10**, 117–129. doi:10.21685/1680-0826-2016-10-4-1
- SHCHEPIN, Oleg N., Martin SCHNITTLER, Daria A. ERASTOVA, Ilya S. PRIKHODKO, Mathilde BORG DAHL, Daniil V. AZAROV, Ekaterina N. CHERNYAEVA a Yuri K.

- NOVOZHILOV, 2019. Community of dark-spored myxomycetes in ground litter and soil of taiga forest (Nizhne-Svirskiy Reserve, Russia) revealed by DNA metabarcoding. *Fungal Ecology*. **39**, 80–93. doi:10.1016/j.funeco.2018.11.006
- SHCHEPIN, Oleg, Yuri NOVOZHILOV, Jan WOYZICHOVSKI, Manuela BOG, Ilya PRIKHODKO, Nadezhda BORTNIKOVA, Vladimir GMOSCHINSKII, Mathilde BORG DAHL, Nikki Heherson DAGAMAC, Yuka YAJIMA a Martin SCHNITTLER, 2021. Genetic structure of the protist *Physarum albescens* (Amoebozoa) revealed by multiple markers and genotyping by sequencing. *Molecular Ecology*. **00**, 1–19. doi:10.1111/mec.16239
- SHCHEPIN, Oleg, Ángela LÓPEZ-VILLALBA, Maho INOUE, Ilya PRIKHODKO, Daria ERASTOVA, Mikhail OKUN, Jan WOYZICHOVSKI, Yuka YAJIMA, Vladimir GMOSCHINSKII, Gabriel MORENO, Yuri NOVOZHILOV a Martin SCHNITTLER, 2024. DNA barcodes reliably differentiate between nivicolous species of *Diderma* (Myxomycetes, Amoebozoa) and reveal regional differences within Eurasia. *Protist*. **175**, 126023. doi:10.1016/j.protis.2024.126023
- SCHINNER, Franz, 1982. Myxomycetes des Großglockner Gebietes (Hohe Tauern, Österreich) (Eine ökologische Studie). *Zeitschrift für Mykologie*. **48**(1), 165–170.
- SCHMIDT, Steven a D.A. LIPSON, 2004. Microbial growth under the snow: Implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant and Soil*. **259**, 1–7. doi:10.1023/B:PLSO.0000020933.32473.7e
- SCHNITTLER, Martin, 2001. Ecology of Myxomycetes of a winter-cold desert in Western Kazakhstan. *Mycologia*. **93**(4), 653–669. doi:10.2307/3761820
- SCHNITTLER, Martin a Yuri NOVOZHILOV, 1999. *Lepidoderma crustaceum*, a nivicolous myxomycete, found on the island of Crete. *Mycotaxon*. **71**, 387–392.
- SCHNITTLER, Martin a D.W. MITCHELL, 2000. Species diversity in Myxomycetes based on the morphological species concept - A critical examination. *Stappia*. **73**(155), 55–62.
- SCHNITTLER, Martin a Steve STEPHENSON, 2002. Inflorescences of Neotropical herbs as a newly discovered microhabitat for myxomycetes. *Mycologia*. **94**(1), 6–20. doi:10.2307/3761841
- SCHNITTLER, M., D. A. ERASTOVA, O. N. SHCHEPIN, E. HEINRICH a Y. K. NOVOZHILOV, 2015. Four years in the Caucasus – observations on the ecology of nivicolous myxomycetes. *Fungal Ecology*. **14**, 105–115. doi:10.1016/j.funeco.2015.01.003
- SINGER, Harald, Gabriel MORENO, Carlos ILLANA a Martin KIRCHMAIR, 2001. Nivicolous Myxomycetes from Tyrol (Austria). I. *Cryptogamie Mycologie*. **22**(2), 79–94. doi:10.1016/S0181-1584(01)80002-6
- SINGER, H., Gabriel MORENO, Carlos ILLANA a M. LIZÁRRAGA, 2003. *Trichia synspora*, a synonym of *Trichia varia*. *Mycotaxon*. **87**, 243–248.
- SMITH, Thomas a Stephen STEPHENSON, 2007. Algae associated with Myxomycetes and leafy liverworts on decaying spruce logs. *Castanea*. **72**(1), 50–57. doi:10.2179/0008-7475(2007)72[50:AAWMAL]2.0.CO;2
- STEPHENSON, Steven L., 1989. Distribution and ecology of Myxomycetes in temperate forests. II. Patterns of occurrence on bark surface of living trees, leaf litter, and dung. *Mycologia*. **81**, 608–621. doi:10.1080/00275514.1989.12025792

- STEPHENSON, Steven L., 2023. Past and ongoing field-based studies of Myxomycetes. *Microorganisms*. **11**, 2283. doi:10.3390/microorganisms11092283
- STEPHENSON, Steven L. a H. STEMPEN, 1994. *Myxomycetes: A handbook of slime molds*. B.m.: Timber Press. ISBN 978-0-88192-277-6.
- STEPHENSON, Steven L. a John SHADWICK, 2009. Nivicolous myxomycetes from alpine areas of south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany*. **57**, 116–122. doi:10.1071/BT09022
- STEPHENSON, Steven L. a Alan FEEST, 2012. Ecology of soil Eumycetozoans. *Acta Protozoologica*. **51**(3), 201–208. ISSN 00651583.
- \*STEPHENSON, Steven L. a Martin SCHNITTLER, 2017. Myxomycetes. In: John M. ARCHIBALD, Alastair G.B. SIMPSON a Claudio H. SLAMOVITS, ed. *Handbook of the Protists*. 2. vyd. Cham: Springer International Publishing, s. 1405–1431. doi:10.1007/978-3-319-28149-0\_44
- STEPHENSON, Steven L., Martin SCHNITTLER a Yuri NOVOZHILOV, 2008. Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present. *Biodiversity and Conservation*. **17**, 285–301. doi:10.1007/s10531-007-9252-9
- STEPHENSON, Steven L., Anna Maria FIORE-DONNO a Martin SCHNITTLER, 2011. Myxomycetes in soil. *Soil Biology and Biochemistry*. **43**, 2237–2242. doi:10.1016/j.soilbio.2011.07.007
- TAMAYAMA, M., 2000. Nivicolous taxa of the Myxomycetes in Japan. *Stappia*. **73**, 121–129.
- WILKINSON, David, Symeon KOUMOUTSARIS, Edward MITCHELL a Isabelle BEY, 2012. Modeling the effect of size on the aerial dispersal of microorganisms. *Journal of Biogeography*. **39**, 89–97. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02569.x
- WOYZICHOVSKI, Jan, Oleg N. SHCHEPIN a Martin SCHNITTLER, 2022. High environmentally induced plasticity in spore size and numbers of nuclei per spore in *Physarum albescens* (Myxomycetes). *Protist*. **173**(5), 125904. doi:10.1016/j.protis.2022.125904
- YATSIUK, Iryna a Dmitry LEONTYEV, 2020. Two species of nivicolous myxomycetes that formed fruiting bodies during three spring seasons in the lowlands of the Eastern Ukraine. *Phytotaxa*. **437**(3), 147–155. doi:10.11646/phytotaxa.437.3.3

\*sekundární citace