



OBEČNÁ MYKOLOGIE

(místy se zvláštním zřetelem k makromycetům)

- Vymezení pojmů „houby“ a „mykologie“ • **Historický výskyt a teorie o původu hub**
- Stavba houbové buňky (cytoplazma, organely, jádro a bun. cyklus, bun. stěna)
 - Výživa a obsahové látky hub • Vegetativní stélka hub (nemyceliální houby, hyfy, hyfové útvary, pletivé útvary, stélka lišejníků, růst houbové stélky)
 - Rozmnožování hub (vegetativní, nepohlavní, pohlavní) • Genetika hub
 - Plodnice hub (sporokarpy, askokarpy, bazidiokarpy, anatomie plodnic, hymenofor, hymeniální elementy) • Spory hub (typy a stavba, šíření a klíčení)

HISTORICKÝ VÝSKYT A TEORIE O PŮVODU HUB

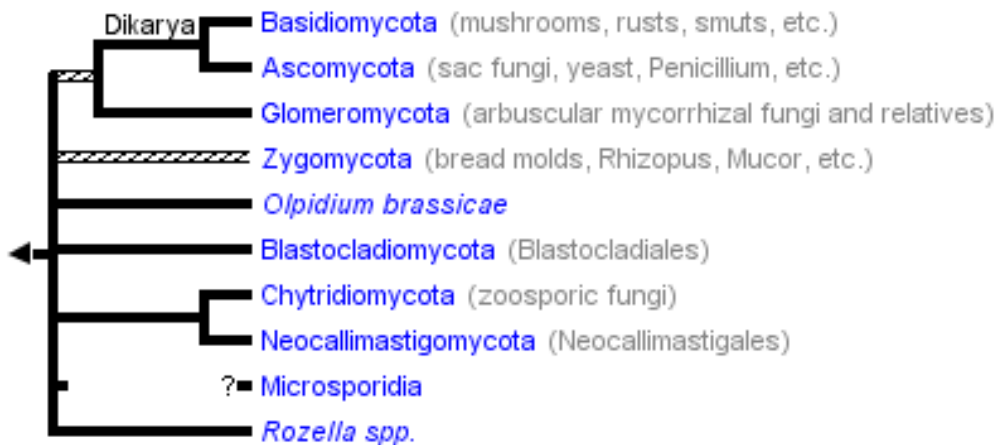
NÁZORY NA PŮVOD HUB

Ačkoli práce zabývající se postavením hub v systému a jejich klasifikací jsou (v míře větší než malé) publikovány již od 18. století, otázka jejich původu zůstávala dlouho otevřená. Není na tomto místě účelem podat úplný historický přehled o vývoji pohledu na původ hub, ale zmiňme si alespoň nejvýznamnější teorie:

- Sachs (1874): dlouho úspěšná teorie o vývinu vlastních hub z ruduch, případně společném původu těchto skupin. Oddělení *Rhodophyta* a skupinu *Eumycota* spojuje několik společných znaků (které, jak je dnes zřejmé, jsou důsledkem vývojové konvergence):

- přítomnost plektenchymu – prosenchymu a pseudoparenchymu (tato nepravá pletiva se nevyskytují u jiných organismů);
- nemají bičíkatá stadia v ontogenezi (tradije se, že ontogeneze kopíruje fylogenezi, leč brát za bernou minci absenční znak bývá ošemetné – což platí i zde);
- nejnižší organizační stupeň není rhizopodový nebo monadoidní (asi ani nikdy ve vývoji nebyly), ale kokální, jednobuněčné s pevnou buněčnou stěnou (typicky kvasinky, ale jednobuněčná stadia se vyskytují i u jiných zástupců spájivých, vřeckatých a stopkovýtrusných hub);
- perforované přehrádky (septa);
- pohlavní proces (oplození askogonu u vřeckatých hub, resp. podobného karpogonu u ruduch).

- Bartnicki-Garcia (1970) stavěl na složení buněčných stěn – ani to už dnes v plné míře neplatí, základní stavební složky buněčných stěn lze brát jako jeden ze znaků charakterizujících jednotlivé taxony, ale ne stavět na nich systém a odvozovat společný původ skupin s obdobnou stavbou stěny (typicky lze demonstrovat na příkladu chitinu, který je základní složkou buněčných stěn většiny pravých hub – stejně tak plní tuto úlohu např. u nádorovek, naopak se téměř nevyskytuje u kvasinek nebo taphrin).
- Recentní teorie, založené na molekulárních analýzách (sekvence DNA, RNA) dobře řeší postavení hub v systému a vzájemnou příbuznost jednotlivých taxonů, obtížněji pak otázku jejich původu a vývojové trendy.



Podoba „vývojového stromu“ hub podle projektu Tree of Life v první dekádě 21. století.

Zdroj: Blackwell, Meredith, Rytas Vilgalys, Timothy Y. James, and John W. Taylor. 2008. Fungi. Eumycota: mushrooms, sac fungi, yeast, molds, rusts, smuts, etc. Version 21 February 2008. <http://tolweb.org/Fungi/2377/2008.02.21> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>

VÝVOJOVÉ TRENDY V EVOLUCI

Na dobu zhruba před miliardou let je odhadováno dělení impéria *Eukarya* (*Eukaryota*) na základní **vývojové větve** víceméně odpovídající říším popsaným v předchozí kapitole.

Peronosporomycota = *Oomycota* mají nejbliže k heterokontním řasám a jsou zřejmě heterotrofní větví, jež se vyvinula paralelně s autotrofními skupinami; tomu odpovídá i jejich zařazení v říši *Chromista* / *Chromalveolata* / SAR.

Za předpokladu společného vývojového základu s autotrofními řasami lze usuzovat, že původní zástupci oddělení *Oomycota* byli pravděpodobně vodní saprotrofové. Základní trendy ve vývoji odvozenějších skupin představují přechody od vodních zástupců k suchozemským, od saprotrofů k fakultativním a obligátním parazitům, od nekrotrofie k biotrofii, zvyšuje se substrátová specializace.

Do heterokontní vývojové větve ve 20. století Dick přiřadil i *Plasmodiophorea* (*Plasmodiophoromycota*) se zoosporami disponujícími dvojicí různých bičíků, nicméně v rámci "houbových" organismů nemá blízké příbuzné.

Podobně jsou na tom i *Mycetozoa* (*Myxomycota*), kde je zjevná určitá příbuznost s jinými skupinami prvoků (pravé améby) a možný společný základ (někým podporovaný, někým zpochybňovaný) améboidní větve s říší *Opisthokonta*.

Ke skupině *Fungi* aneb "pravým houbám" (+ mikrosporidiím, o jejichž původu se toho dosud moc neví) se ukazují jako jedny z potenciálně nejpříbuznějších *Choanoflagellata* – tedy skupina jednobuněčných "prvků", která je považována za vývojového předka skupiny *Metazoa*, mnohobuněčných živočichů!

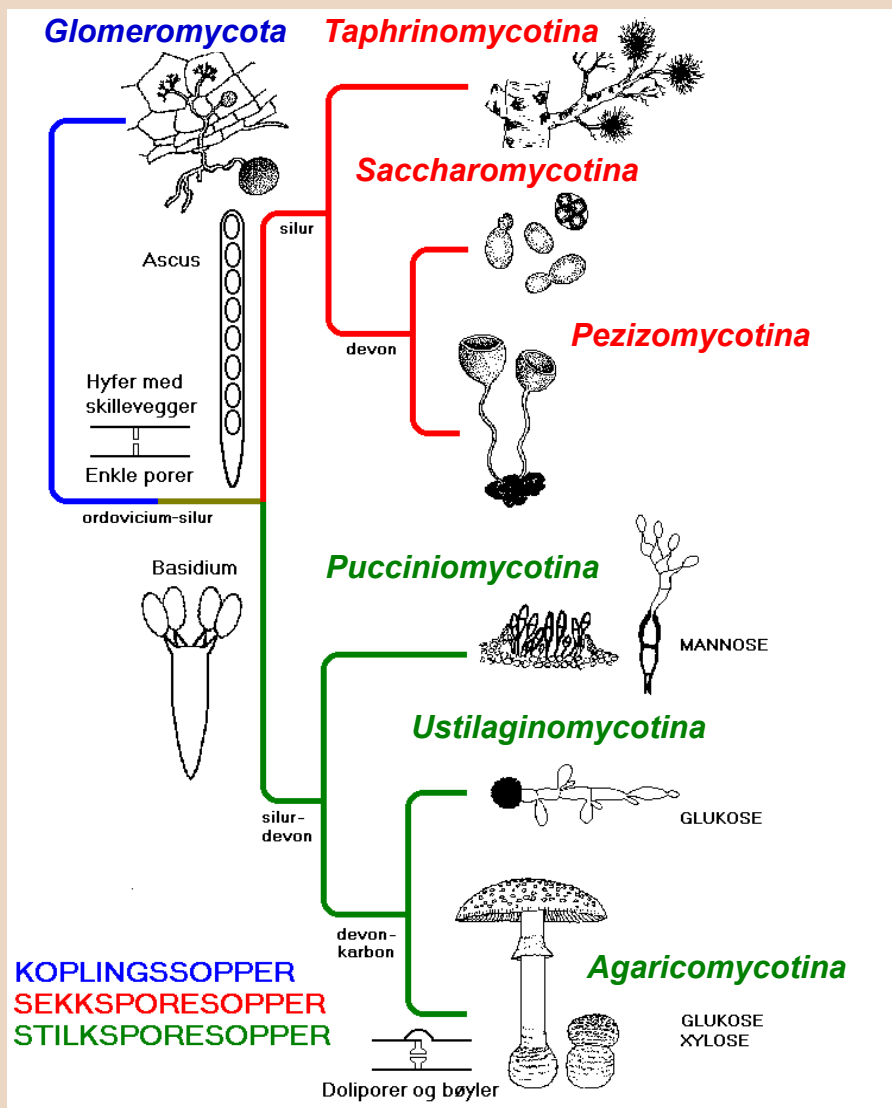
Vypadá to, že houby jsou příbuzné živočichům více než se obecně soudilo (nejen ve srovnání s rostlinami, ale i jinými skupinami organismů; toto tvrzení mohou dokládat i některé dílčí skutečnosti, např. metabolismus arsenu je u hub podobný jako u obratlovců) => tyto poznatky se odrážejí i ve změnách systému na úrovni říší, konkrétně v ustavení již zmíněné "veleříše" *Opisthokonta*, zahrnující vedle několika menších skupin jednobuněčných organismů "tradiční říše" *Fungi a Animalia* (= *Metazoa*).

Vycházíme-li z předpokladu, že bičík vznikl v evoluci jen jednou (což pravděpodobně platí pro "tlačný" opisthokontní typ, jaký nacházíme právě u hub a živočichů), jsou vodní houby s bičíkatými stadii (*Chytridiomycota* sensu lato) původním typem (nelze v tomto ohledu brát v úvahu houby, které se do vodního prostředí druhotně "vrátily", např. vodní hyfomycety). Zatímco dříve se jednoduše předpokládalo, že základním vývojovým článkem pro skupinu *Eumycota* je nějaký ancestrální typ chytridií, dnes lze soudit, že vývoj se ubíral více směry a různé skupiny vlastních hub (konkrétně v rámci skup. *Zygomycota*, protože další oddělení už jsou považována za monofyletická) pocházejí z různých bičíkatých předků.

Jaké byly hlavní směry vývoje hub? Od jednobuněčných k hyfovým typům (řada hub tvoří druhotně kvasinkovitá stadia, která jsou výhodnější v prostředí s kolísavými podmínkami, zejména jde o vlhkost), formují se specializovanější vztahy (biotrofní parazitismus; mykorhiza), v životním cyklu dochází k vyššímu zastoupení diploidní nebo dikaryotické fáze (dvě sady chromosomů znamenají menší ohrožení genetickým defektem). Pojdme si teď na několika příkladech ukázat, jak (ne)souhlasí tradiční (morfologický, anatomický, fyziologický) pohled na vývojové vztahy s výsledky molekulárních studií:

U některých spájitých hub (řád *Endogonales*) byl hledán původ oddělení *Ascomycota* na základě vzniku přehrádkovaného mycelia a časového oddálení plazmogamie a karyogamie. Na další úrovni bylo teoreticky předpokládáno možné spojení primitivních vřeckatých hub (*Ascomycota*, řád *Taphrinales*) s oddělením *Basidiomycota* (řád *Pucciniales*) – tvoří dikaryotické mycelium a jednoduché póry v přehrádkách. Naproti tomu jiný možný výklad původu stopkovýtrusných hub (*Basidiomycota*) přinesl objev primitivních doliporů u některých spájitých hub (*Dimargaritales*, *Kickxellales*, *Harpellales*).

Analýzy sekvencí DNA přinesly určité korekce těchto názorů, založených na podobnostech stélek, reprodukčních struktur anebo životních cyklů – podle nich je původ oddělení *Ascomycota* a *Basidiomycota* předpokládán vedle oddělení *Glomeromycota*, případně se hovoří o společném základu těchto tří oddělení (coby monofyletické skupiny, tzv. "crown fungi") vycházejícím z vývojové větve spájitých hub, dnešního odd. *Mucoromycota*.



Pravděpodobné fylogenetické vztahy „crown fungi“ (*Glomeromycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*).

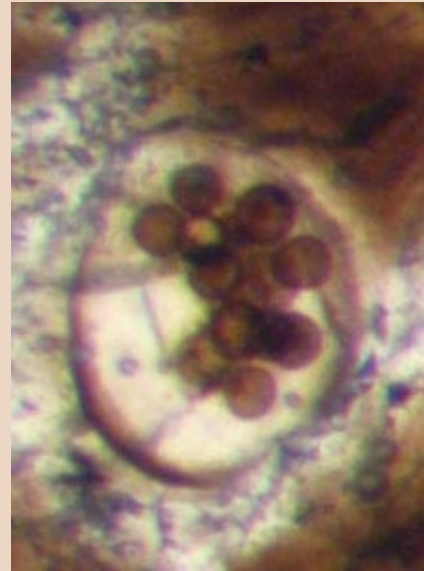
Zdroj: <http://folk.uio.no/klaush/basi.htm>, názvy pododdělení upraveny

Vývojově kompaktní skupinou nejsou lišejníky, lichenizované druhy najdeme v různých skupinách – ke vzniku obligátní symbiózy houby s řasou nebo sinicí zřejmě došlo mnohokrát nezávisle na sobě a lichenismus vřeckatých hub (s vyhraněnými řády zahrnujícími pouze lichenizované druhy) se vyvíjel nejspíš souběžně s vývojem tohoto oddělení; podstatně mladšího data jsou případy symbiotického spojení u zástupců hub stopkovýtrusných (kde jsou vyvinuty i lichenizované a nelichenizované druhy v rámci jednoho rodu).

Co dodat? Vývoj byl sotva jednotným procesem; nepochybně šlo o spoustu odboček, slepých větví, spojovacích článků dnes již vymřelých.

PALEONTOLOGICKÉ DOKLADY

Fosilní doklady hub se těžko dochovávají na rozdíl od inkrustujících řas nebo zelených rostlin s pevnějšími pletivy (zejména plodnice rychle podléhají hnilobě). Nejlépe se zachovávají výtrusy, struktury parazitů v pletivech hostitelů, z plodnic ještě tak "choroše", případně pevné pletivné útvary jako stromata nebo sklerocia. Nejvíce houbových fosilií zůstalo zachováno v uhelných slojích, rašeliništích, travertinech nebo jantarech (fosilní pryskyřice). Dnes jsou známy výtrusy z výbrusů algonkických hornin, ale těžko zjistit, jakému organismu vlastně patřily. Cévnaté rostliny jsou známy už ze siluru, houby by teoreticky měly být starší, odhady směřují až k miliardě let (<https://www.nature.com/articles/s41586-019-1217-0>).

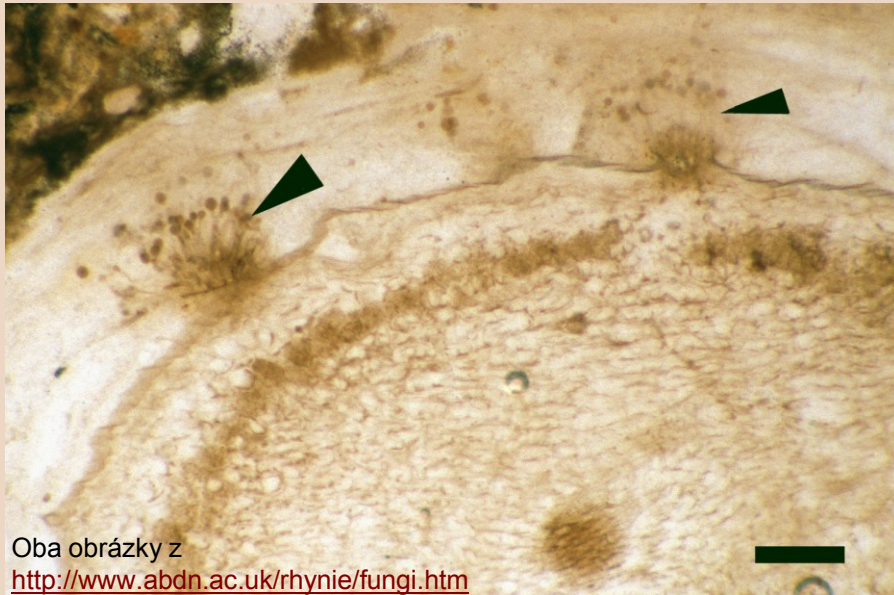


Fosilní rostlina *Aglaophyton major* ze skotského Rhyne Chert: Vlevo podélný řez korovým pletivem s cystami houby *Palaeomyces gordonii*, vpravo detail cysty s obsaženými sporami.

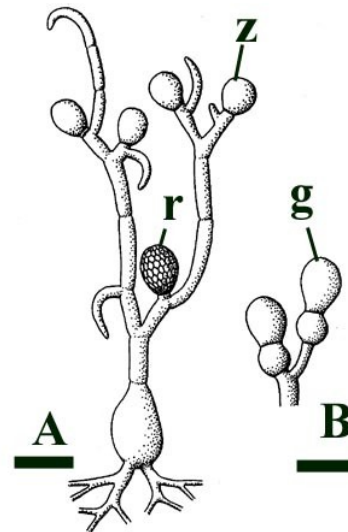
<http://www.rhyniechert.com/rhynieII.html>
<http://www.rhyniechert.com/rhynie.html>

Lépe zachované fosilní zbytky mají vodní houby a jim podobné organismy.

- *Oomycota* – pár rodů (*Achlyites* ad.) je známo ze siluru, *Peronosporites* (jména fosilních rodů mají koncovku *-ites*) z karbonu; jsou i určité důkazy o výskytu vodních oomycet již v pozdním algonkiu, kdy pravděpodobně došlo k oddělení vývojových větví heterokontních řas a jejich heterotrofních příbuzných.
- Chytridie (s. l.) – poprvé v období kambria (podle jiného pojetí "vendian period", závěrečné fáze pozdních starohor – cca před 600 miliony let); k tomuto oddělení patřily zřejmě i suchozemské houby, parazitující na ryniofytch (devon).



Oba obrázky z
<http://www.abdn.ac.uk/rhynie/fungi.htm>

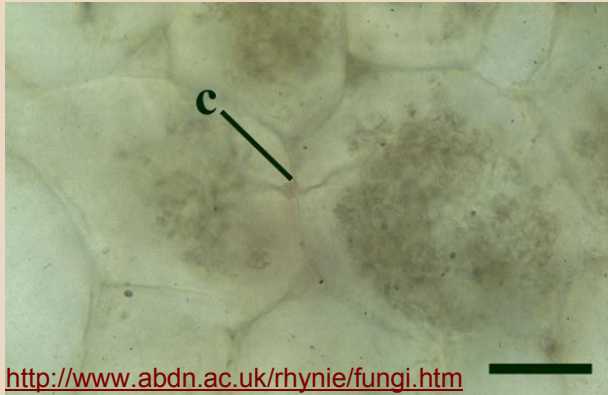
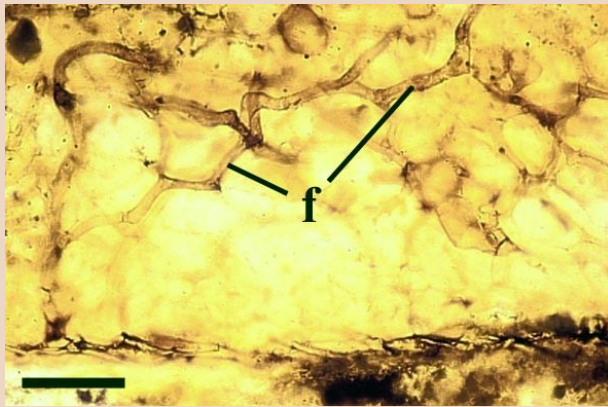


Francoise Gantet, Le Monde des Végétaux, 1997;

<http://palaeos.com/plants/tracheophyta/aglaophyton.html>



Vlevo příčný řez stonkem rodu *Aglaophyton* se svazky sporangioforů *Palaeoblastocladia milleri* na epidermis (měřítko 200 μ m). Vpravo rekonstrukce podoby této houby: **z** = zoosporangia, **r** = trvalá (odpočívající) sporangia, **g** = gametangia (měřítko 20 μ m). Zcela vpravo rekonstrukce *A. major*.



Nahoře hyfy *Glomites rhyniensis* pronikající pletivem stonku *Aglaophyton major* (měřítko 200 μm). Níže buňky vnější kůry se zřetelnými arbuskuly (c = místo penetrace buněčné stěny a průniku hyfových výběžků do buněk; měřítko 20 μm). Vpravo srovnání arbuskulů v recentní (*Hyacinthoides*) a fosilní rostlině (*Aglaophyton*).

Suchozemské organismy se vyvinuly později, i když některé mají jednoduchou stavbu.

- Zjištění mycelia u ryniofyt ze siluru a devonu lze považovat za nejstarší doklady o mykorhize – jde o útvary velmi shodné se současnou (vezikulo-) arbuskulární mykorhizou (arbuskuly v buňkách rhizomů). Fosilní doklady (viz obr.) jsou datovány zhruba 400 milionů let zpět, ...

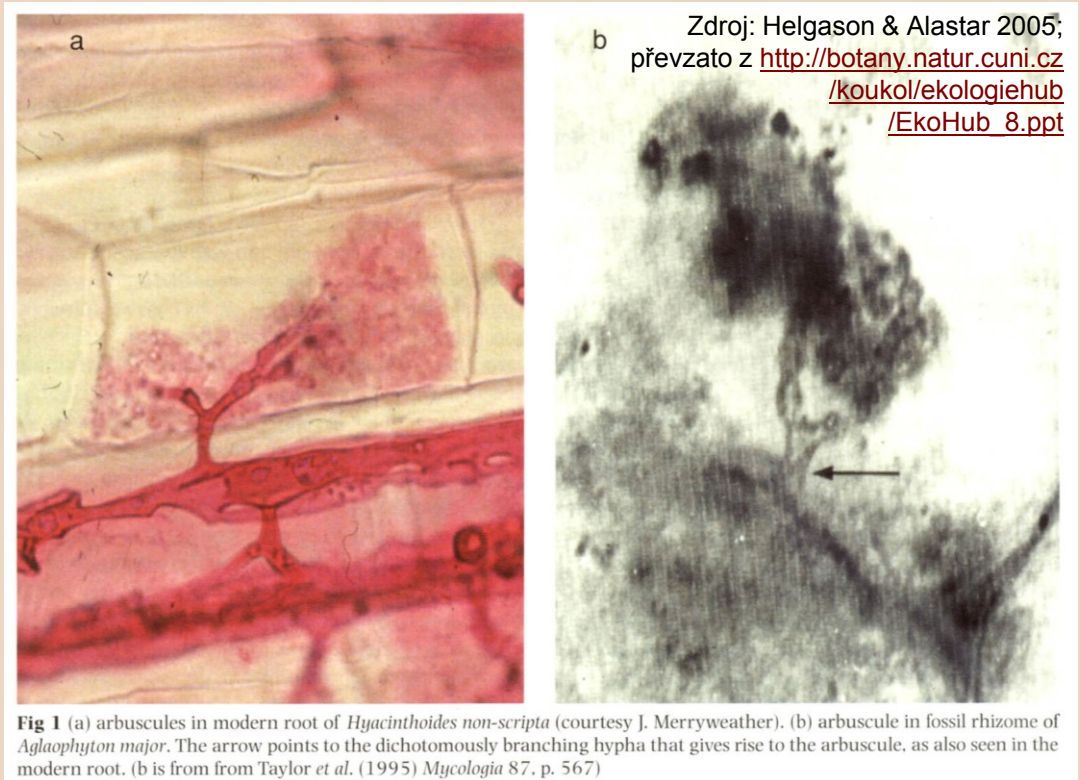
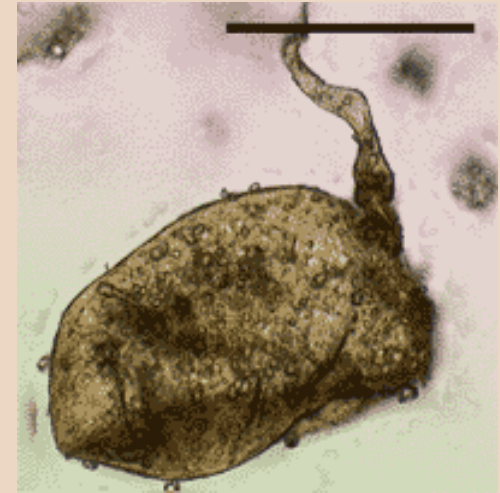


Fig 1 (a) arbuscules in modern root of *Hyacinthoides non-scripta* (courtesy J. Merryweather). (b) arbuscule in fossil rhizome of *Aglaophyton major*. The arrow points to the dichotomously branching hypha that gives rise to the arbuscule, as also seen in the modern root. (b is from Taylor et al. (1995) *Mycologia* 87, p. 567)

... i když vznik arbuskulární mykorrhizy je předpokládán cca před 460 miliony let (spory rodu *Palaeoglomus* v ordovických vápencích) a oddělení vývojové větve *Glomeromycota* od *Ascomycota* a *Basidiomycota* již zhruba 600 milionů let před dneškem.

Mikroskopický snímek fosilní houbové spory s hyfou z ordoviku, stáří datováno na 460 milionů let.

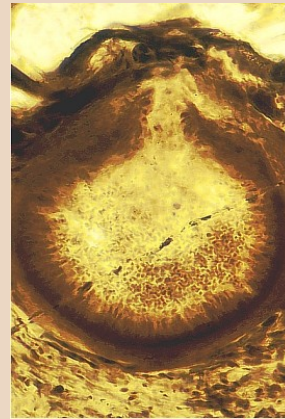
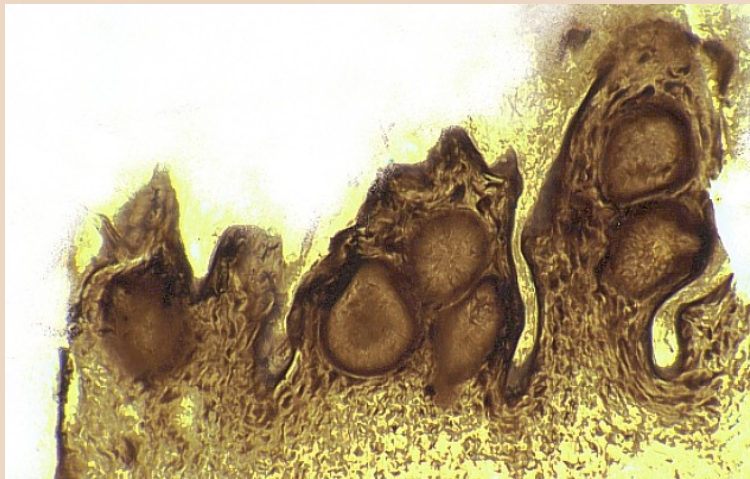
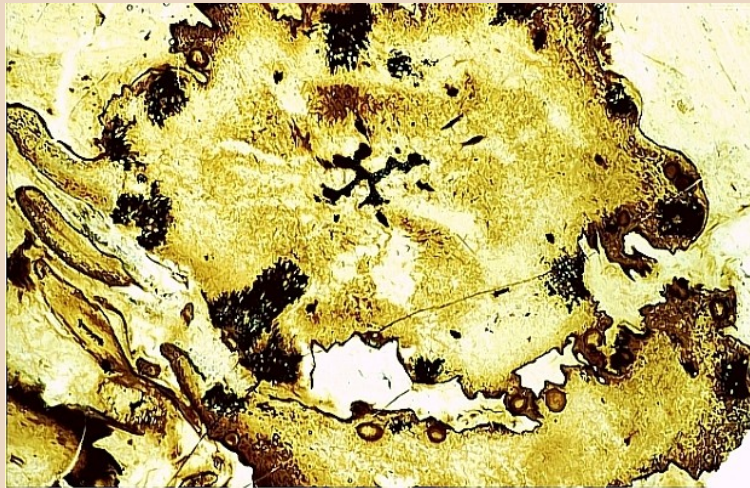
Foto Dirk Redecker, (C) Science,
http://www.berkeley.edu/news/media/releases/2000/09/14_funghi.html



Ektomykorrhiza je mnohem mladší, nejstarší fosilní nálezy jsou z doby před 50 miliony let, ale dle fylogeneze odhadujeme stáří na až 180 milionů let. Pro srovnání: kořenové bakterie fixující N_2 mohly vstoupit do symbiózy s rostlinami před cca 200–160 miliony let.

- V jemných sedimentech v karbonském mělkém moři byly též nalezeny zbytky velkých zelených rostlin s jejich parazitickými houbami.

• *Ascomycota* – dost dokladů je k dispozici ze starších třetihor, různé druhy z různých období; z křídly je známo perithecium rodu *Pleosporites* a v poslední době byly zveřejněny i nálezy z devonu (viz obrázky). Předpokládá se, že vřeckaté houby se vyvinuly nejpozději právě v devonu (nález kvasinek v devonských břidlicích, i tvorba plodnic je přizpůsobením suchozemskému způsobu života); pravděpodobně jsou ze siluru. Vývojově starší by měly být skupiny spájivých hub, ale doklady chybí.

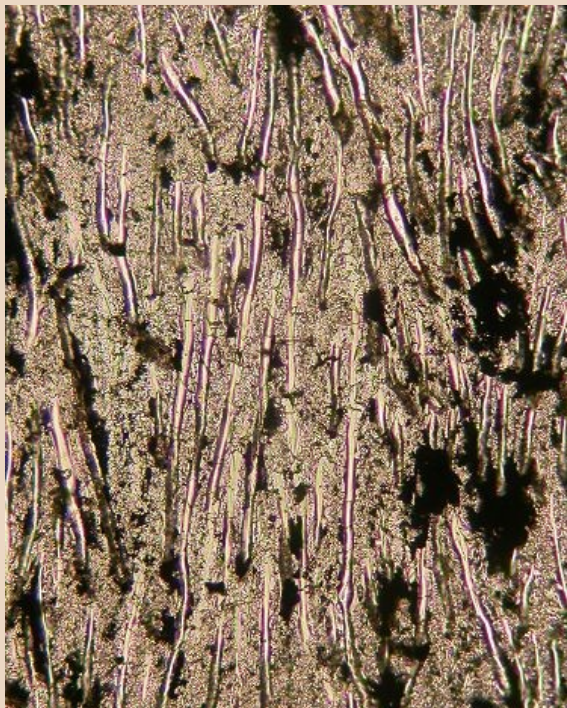


Snímky shora doprava: průřez stonkem devonského rodu *Asteroxylon* (vlevo zřetelné šupinové listy); báze listů se zanořenými perithecií; jedno perithecium a detail vnitřku perithecia se zřetelnými vřečky a sporami.

<http://www.uni-muenster.de/GeoPalaeontologie/Palaeo/Palbot/ascos.htm>

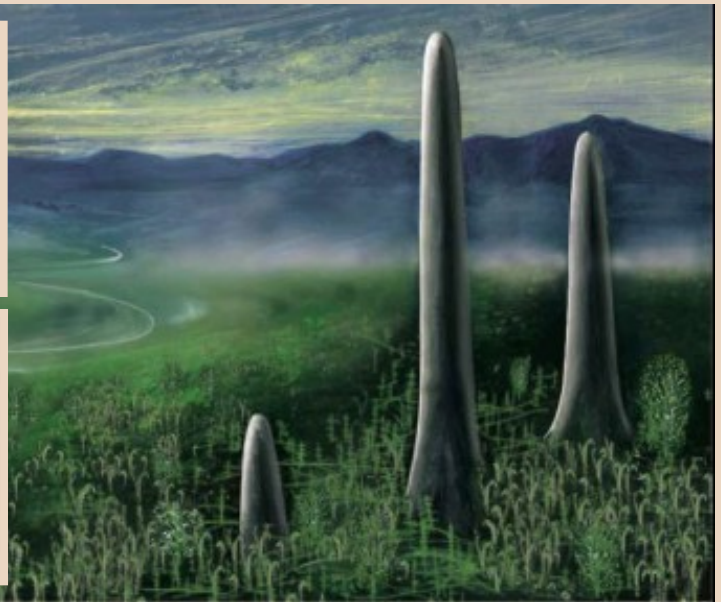
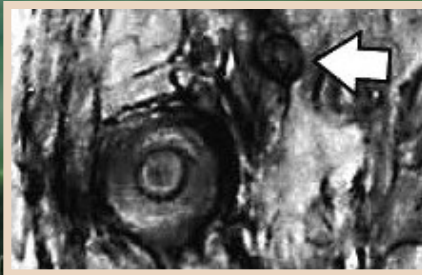
Viz též snímky *Paleopyrenomycites devonicus*: <http://www.mycologia.org/cgi/content/full/97/1/269>

- *Basidiomycota* – bohatý rozvoj v třetihorách; nejstarší známé jsou rzi, poté břichatky, též "chorošé" (*Fomes* z počátku třetihor), z kloboukatých hub *Hydnites* z oligocénu, jsou i doklady z druhohor (*Phellinites digiustoi* z jury, *Palaeofibulus antarctica* z triasu). V karbonských vrstvách byly nalezeny hyfy s přezkami, což odpovídá výskytu dikaryotického mycelia (typického pro *Basidiomycota*) již v této době – tím ale "cesta do minulosti" nekončí, pokud *Prototaxites* je stopkovýtrusná houba (viz [studii z r. 2007](#)), jsou i ony doloženy nejpozději z devonu.



Vlevo: hyfy v pletivu *Prototaxites*.

<http://www.xs4all.nl/~steurh/engprot/eprototx.html>



Vpravo: rekonstrukce „plodnic“ (± 6 m).
Detaily shora: septum; struktura, v níž je spatřován dolipor; neúplná přezka.

<http://www.xs4all.nl/~steurh/engprot/eprotot2.html>

- Nejstarší fosilie lupenaté houby byla nalezena v Brazílii – *Gondwanagaricites magnificus* je datována do spodní křídy (viz [studii z r. 2017](#)). Oproti jiným fosiliím hub, obvykle zachovaným v jantaru, se tato zachovala ve vrstveném vápenci.

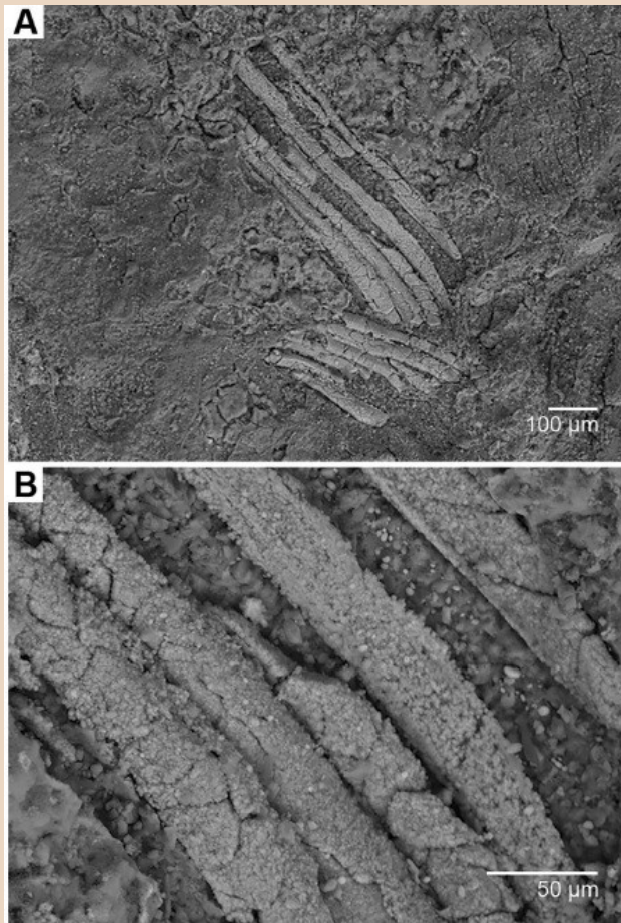


Fig 2. Scanning electron micrographs of the gills of *Gondwanagaricites magnificus* gen. et sp. nov. (A) Section of preserved gills (location indicated by red box on Fig 1B). (B) close-up view of (A) showing detailed structure.

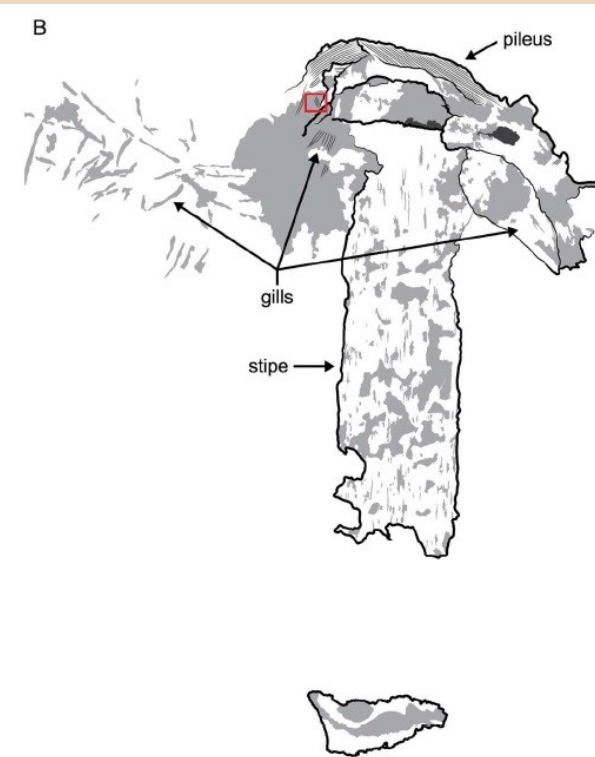


Fig 1. *Gondwanagaricites magnificus* gen. et sp. nov. (A) Photomicrograph of holotype (URM 88000) showing general habitus. (B) Interpretive drawing of (A) with major morphological features indicated. The red box indicates the position of gills shown in Fig 2.

Heads SW, Miller AN, Crane JL, Thomas MJ, Ruffatto DM, Methven AS, et al. (2017) The oldest fossil mushroom. PLoS ONE 12(6): e0178327. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178327>

- Lišejníky

– výskyt symbiotických organismů tohoto typu je předpokládán již v prvohorách (jeden z názorů na devonský rod Prototaxites tvrdí, že jde o lišejník, i když pravděpodobně jde o stopkovýtrusnou houbu), jinak jsou doloženy s pochybnostmi z druhohor, jistě z třetihor.



Foto: Fosilie z oligocénu, podobná dnešnímu rodu *Lobaria*. <http://www.ucmp.berkeley.edu/fungi/lichens/lichenfr.html>

Z třetihor viz *Phyllopsora dominicanus*: <http://jxb.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/ern004v1>

- *Myxomycota* – velmi obtížné datování, snad jejich spory (ale je otázkou, zda patří hlenkám) byly pozorovány na výbrusech z karbonu; s jistotou jsou ale doloženy až z třetihor (není moc divu, žijí ve vlhkém prostředí a z jejich stélek se nemá moc co zachovat).