

SYSTÉM A EVOLUCE HUB A PODOBNÝCH ORGANISMŮ

(část přednášky Systém a evoluce rostlin)

system založený na pojetí taxonů v 10. vydání Dictionary of the Fungi (Kirk et al. 2008)

• Amoebozoa: Mycetozoa • Rhizaria: Plasmodiophorida

• Chromalveolata: Peronosporomycota

• Opisthokonta: Chytridiomycota

/ *Eumycota* / Zygomycota / Glomeromycota

/ Ascomycota: Taphrinomycotina, Saccharomycotina, Pezizomycotina

/ pomocná oddělení *Deuteromycota* a *Lichenes*

/ Basidiomycota: Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina, Agaricomycotina

Říše: AMOEBOZOA

Oddělení: MYCETOZOA (MYXOMYCOTA, MYXOPROTISTA) – HLENKY

dříve spojovány do jednoho oddělení s akrasii, se kterými se spojují některé společné znaky:

- **výživa je heterotrofní**, a to holozoická (fagocytóza – pohlcování jiných organismů)
- v trofické fázi se vyskytují v podobě měňavkovitých **myxaméb**, bičíkatých **myxomonád** nebo tvoří mnohojaderná **plazmodia**, není vytvořena pevná buněčná stěna
- v reprodukční fázi se vytváří plodničky – **sorokarpy** nebo **sporokarpy** a spory s pevnou buněčnou stěnou
- v klidové fázi tvoří mikrocysty, sférocysty nebo sklerocia

naopak oproti akrasii jsou hlenky vymezeny těmito znaky: **ploché myxaméby** mají pseudopodia **se subpseudopodii**; buněčná stěna je **celulózní**; vytvářejí **plazmodia** a **sporokarpy**; dochází k pohlavnímu procesu

trofickou fázi představují **myxaméby**, **myxomonády**, **pseudoplazmodia** nebo **plazmodia**

z pseudoplazmodií vznikají **sorokarpy**, z myxaméb nebo plazmodií **sporokarpy** (útvary, v nichž se tvoří spory)

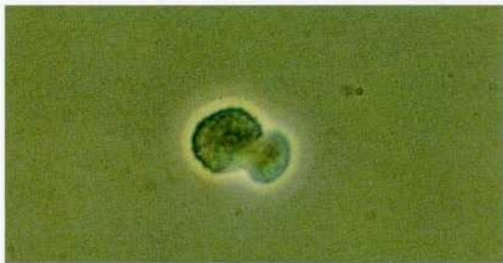
klidovými stadii jsou mikrocysty nebo sklerocia

Třída: *MYXOGASTREA (MYXOMYCETES)* – VLASTNÍ HLENKY

životní cyklus je haplodiplobiotický, tvoří se haploidní myxomonády i myxaméby a následně diploidní plazmodia

různý průběh mitózy – myxaméby (resp. myxomonády) mají otevřenou mitózu s centriolami, v plazmodiích probíhá uzavřená mitóza bez centriol

výživa všech stadií holozoická (pohlcování – fagocytóza)



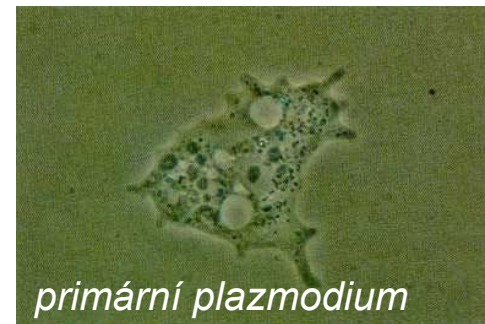
uvolnění monády ze spory

životní cyklus:

za příznivých podmínek (teplota, vlhkost) se ze spory uvolní myxaméby - volně se mění na myxomonády a zpět vytvořením/ztrátou bičíků anebo v nepříznivých podmínkách vytvoří cysty a pak z nich zase vyrejdí; myxaméby i myxomonády fungují jako gamety => kopulace + a – jedinců => diploidní myxaméby (po kopulaci monád zatažení bičíků) => řada mitóz bez dělení protoplastu => mnohojaderné plazmodium

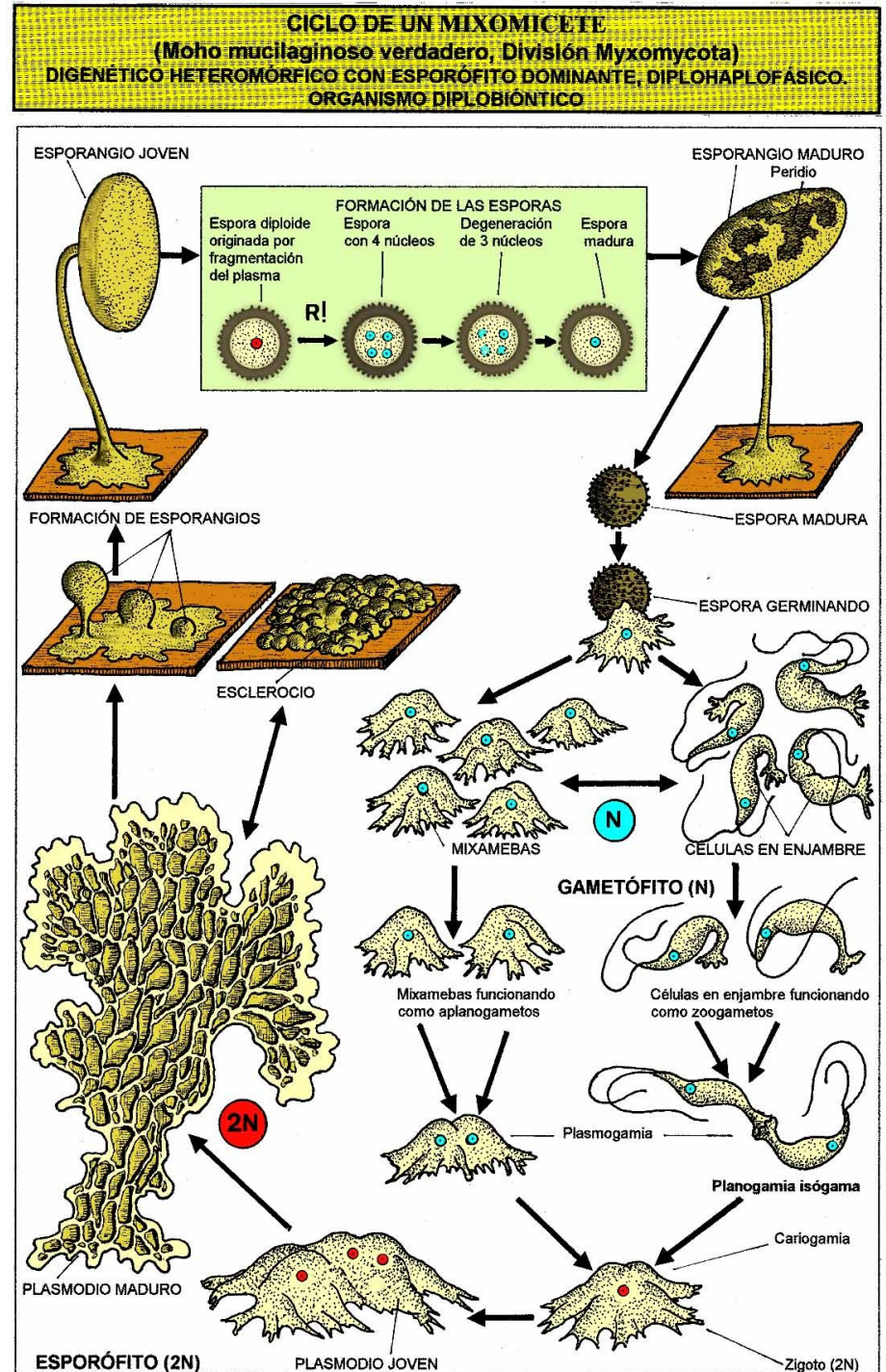


kopulace myxomonád



primární plazmodium

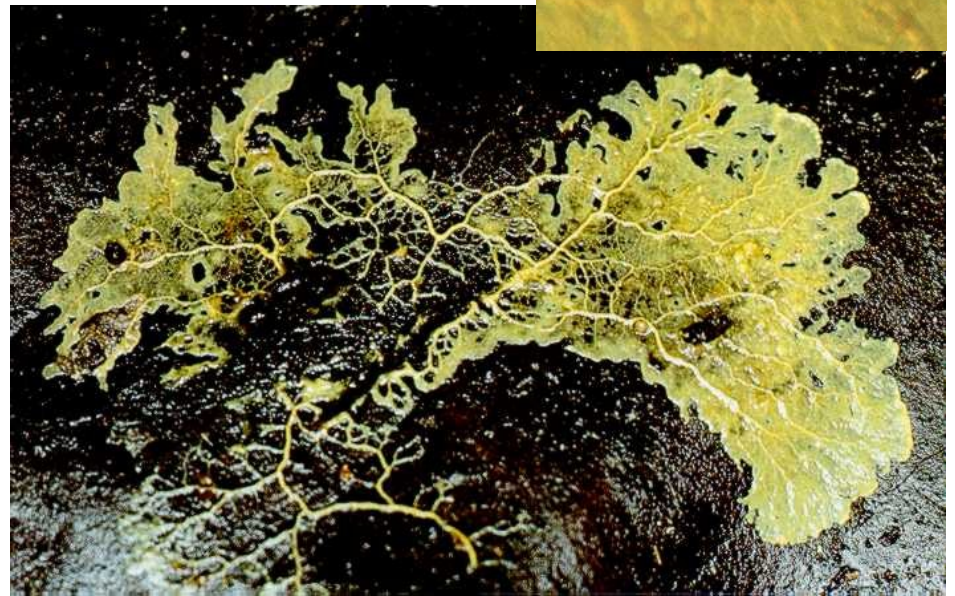
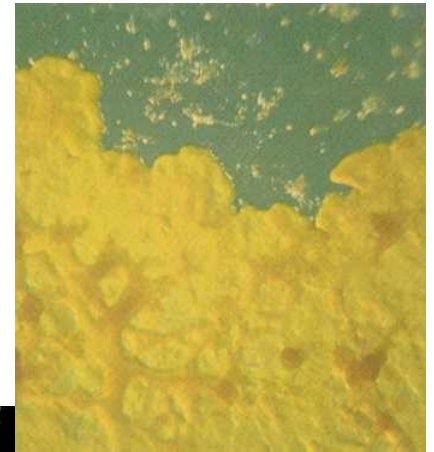
=> mnohojaderné plazmodium je v trofické fázi negativně fototaktické
=> při přechodu do reprodukční fáze pozitivní fototaxe, plazmodium ztrácí vodu a na povrchu se tvoří tenká blanka - **hypothalus** => z něj vyrůstají sporokarpy => uvnitř nich vakuolizace => tvorba kapilicia; vlastní plazmodium se mění ve spory: sporokarp se rozpadá => diploidní jádra se obalují buněčnou stěnou => dochází k meiozi => 3 jádra degenerují, výsledná spora je jednojaderná (jsou známy i vícejaderné v případě následných mitóz => z nich klíčí více myxaméb)



plazmodia se vyznačují prouděním plazmy, synchronizovaným dělením jader, schopností růstu i po rozdělení a naopak splývání plazmodií téhož druhu

- **protoplazmodium** je mikroskopické, jen pomalé proudění plazmy; vzniká z něj jeden sporokarp
- **afanoplazmodium** je zpočátku jako protoplazmodium, ale zvětší se; strukturu tvoří síťovitá žilnatina, kterou obklopuje cytoplazma, rychle proudící; vzniká z něj více sporokarpů
- **faneroplazmodium** je též zpočátku jako protoplazmodium, leč naroste do makroskopických rozměrů; jeho struktura je složitější, členěná na gelatinózní a tekutou část, protoplazma je zrnitá; též z něj vzniká více sporokarpů

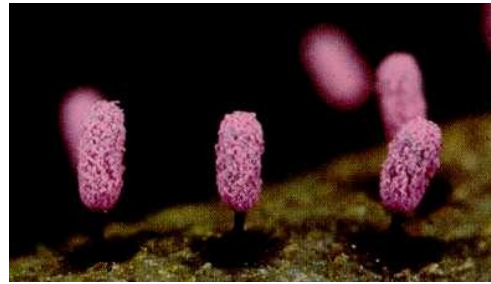
Vpravo: faneroplazmodium rodu *Physarum*



v nepříznivých podmínkách se plazmodia mění na **sklerocia** (tvrdé nebuněčné útvary)

z plazmodií vznikají reprodukční struktury – **sporokarpy**

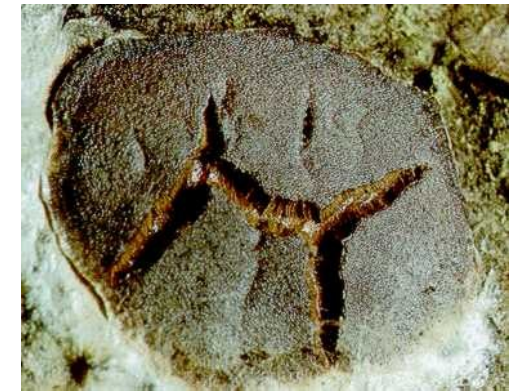
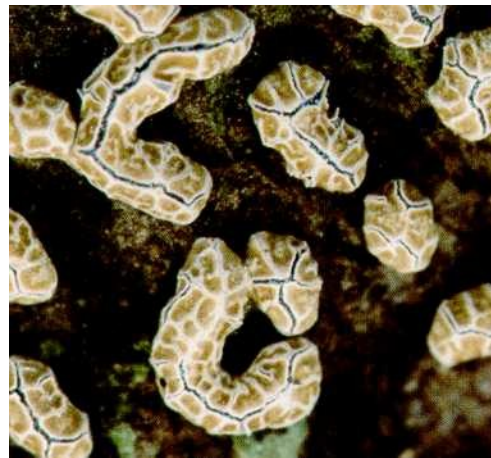
- **sporangia** (stopkatá nebo přisedlá) vznikají z protoplazmodií nebo malých částí plazmodií



- **aethalia** (nestopkatá, rozlitá) vznikají z větších částí plazmodií – je to vlastně útvar vzniklý sloučením řady sporangií v celistvý útvar se společným obalem – peridií (u některých druhů jsou ještě zřetelné stěny původních sporangií – tzv. **pseudoaethalium**)



- **plazmodiokarp** vzniká z velkých částí síťovitého plazmodia, gelatinózní plazma se koncentruje podél žilnatiny, postupně se tvoří peridie (celý výsledný útvar může být síťovitý)

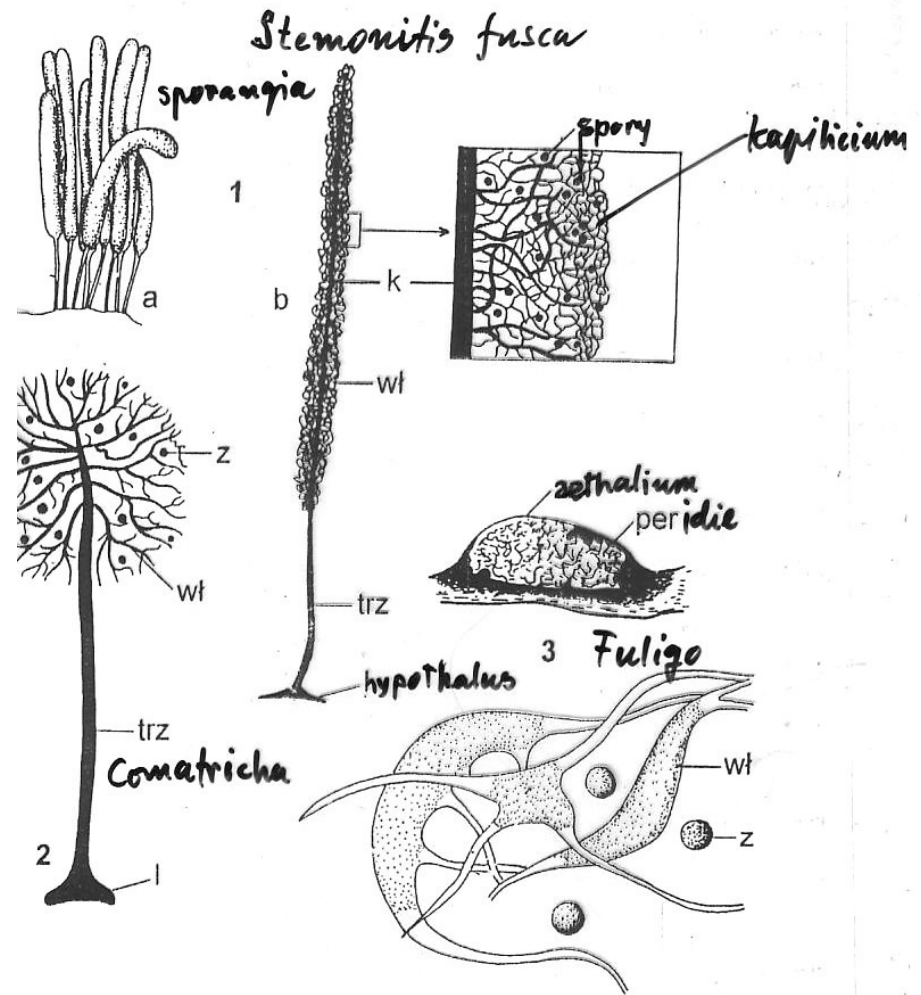


Nahoře sporangia,
níže aethalium
a pseudoaethalium,
vlevo plazmodiokarp

uvnitř sporokarpů se tvoří vlákna (jednotlivá nebo větvená)
 – **kapilicium**, nebuněčná struktura vzniklá z vyloučenin vakuol, uchycená na peridii, bázi sporokarpu nebo kolumelu (pseudokapilicium – nepravidelné niťovité útvary)
 spory mají dvoj- (příp. tří-)vrstevnou stěnu, vnitřní vrstva je celulózni, ve vnější jsou různé látky

výskyt: zcela kosmopolitní, závislé na dostatečné teplotě a vlhkosti – preferují chladná, stinná, vlhká místa; v mírném pásu růst omezen na letní sezónu
 substrát: organické zbytky, zejména rostlinné, ale žijí i v půdě, živí se mikroorganismy tam žijícími

system: 5(-6) řádů ve 2(-3) skupinách (některými autory jsou do této třídy řazeni i zástupci čeledi *Ceratiomyxaceae*)





Vlevo vývin sporangií *Stemonitis fusca*, uprostřed sporangia *Trichia* sp., vpravo sporangium *Arcyria pomiformis*

Foto Dalibor Matýsek (*Physarum*, *Arcyria*), Oldřich Roučka (*Fuligo*, *Stemonitis*), Pavol Baksy (*Lycogala*), Anton Mocik (*Trichia*); zdroj fotografií: <http://www.nahuby.sk>

Zleva: aethalia *Lycogala epidendrum*, sporangia *Physarum leucophaeum*, aethalium *Fuligo septica*



Říše: RHIZARIA

Oddělení: CERCOZOA

Třída: PHYTOMYXEA

– protozoální organismy, mezi které patří **řád *Plasmodiophorida* - nádorovky**

silně specializovaná skupina, **obligátní endoparazité**

kdysi řazeny k hlenkám pro podobnost vegetativních útvarů – nádorovky tvoří tzv. **paraplazmodia**, mnohojaderné útvary, které na rozdíl od plazmodií hlenek nevznikají splýváním menších plazmodií

další odlišnosti:

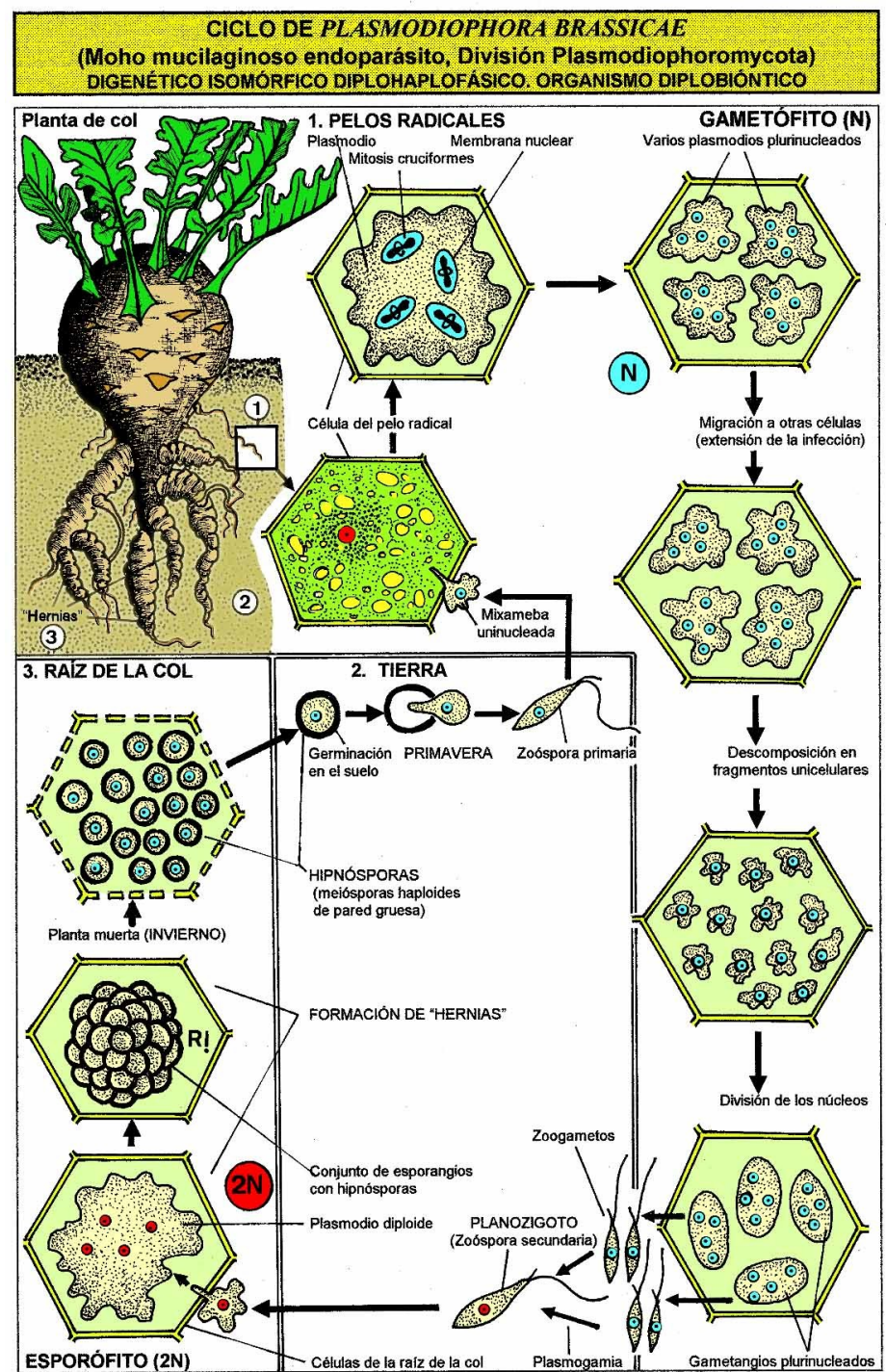
- výživa je osmotrofní (ne holozoická jako u hlenek);
- chybí zde stadium myxaméby;
- hlavní složkou buněčné stěny (cyst, sporangií) je chitin, chybí celulóza;
- netvoří se sporokarpy (možná adaptace na obligátní parazitismus)

životní cyklus:

z cysty vyklíčí bičíkatá primární zoospora => přichytí se na povrch buňky hostitele => směrem k buněčné stěně hostitele se vytvoří "trn" => vakuola v buňce se zvětšuje => tlak plazmy na "trn" prorazí stěnu hostitele => protoplast parazita se přelije do buňky hostitele => dělení jader bez dělení protoplastu => vznik mnohojaderných primárních (haploidních) neboli sporangiogenních paraplazmodií =>

primární paraplazmodia se v létě dělí na jednotlivá sporangia (gametangia) obsahující 4–8 spor (gamet) => uvolní se z hostitele do půdy => další infekce; některé spory přejmou v půdě úlohu gamet a kopulují => v této fázi pouze plazmogamie => 2-jaderné zoospory pronikají zase do buněk hostitele => pomnožením jader vzniká sekundární (diploidní) neboli cystogenní paraplazmodium => v něm karyogamie => meioza => rozpadá se na tlustostěnné cysty

zvláštní způsob dělení jádra v primárním paraplazmodiu (uvnitř uzavřené jaderné blány): metafázové chromosomy utvoří prstenec kolem jádérka, které se protáhne kolmo na rovinu prstence => vznik struktury připomínající kříž – tzv. "křížové dělení" (kromě nádorovek známo u některých jiných skupin prvoků)



výskyt, ekologie: obligátní nekrotrofní parazité řas, rostlin a *Oomycetes* jejich výskyt a rozšíření je spjat s výskytem hostitelských organismů

hospodářský **význam** je jedině negativní – škody na kulturních plodinách stadium sekundárního paraplazmodia působí na rostlinách hypertrofie (zvětšení) a hyperplazie (zmnožení buněk) => z nich se pak po rozpadu buněk uvolňují cysty do půdy => šíření infekce

system: jeden z řádů v rámci třídy *Phytophycea* – nejznámější druh *Plasmodiophora brassicae* (nádorovka kapustová, na snímku vpravo symptomy na kořenech) je parazit brukvovitých

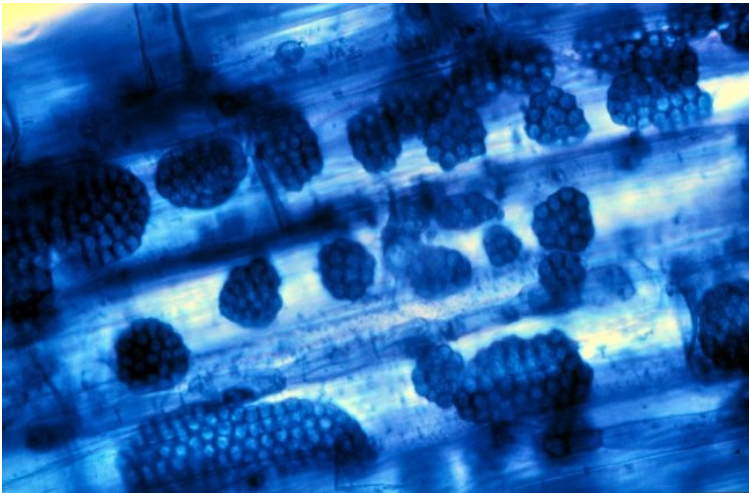


Foto Don Barr, <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>



Foto: Michaela Sedlářová,

<http://botany.upol.cz/atlas/system/nazvy/plasmodiophora-brassicae.html>

Polymyxa (na snímku cysty v kořenu pšenice) – přenašeči virů

Říše: CHROMALVEOLATA

Oddělení: PERONOSPOROMYCOTA (OOMYCOTA) - OOMYCETY

Třída: PERONOSPOROMYCETES (OOMYCETES)

primitivní typy mají stélky endobiotické (intra- nebo intercelulární), monocentrické (ze stélky vznikne 1 sporangium) a eukarpické (jen část stélky se změní v rozmnožovací útvar), vzácněji holokarpické (celá stélka se změní) stélka většiny zástupců je **nepřehrádkované mycelium** (nanejvýš s tzv. nepravými přehrádkami), bývá eukarpické a polycentrické parazitické druhy vytvářejí na myceliu haustoria, pronikající do buněčných stěn hostitele

vnitrobuněční parazité mají amorfní stélku bez buněčné stěny

buněčná stěna mycelia obsahuje hlavně celulózu (fibrilární struktura) a amorfní směs polyglukanů, v menší míře jiné látky

protoplast je cenocytický (odpovídá sifonální stélce u řas), mnohojaderný někdy je vytvořena centrální vakuola, mitochondrie mají trubicovité přepážky DBV (dense body vesicles) systém – bohatý na glukany, podílí se na jejich polymeraci při tvorbě buněčné stěny nebo zoospor zásobní látkou je mykolaminaran (rozpuštěný polyglukan)

nepohlavní rozmnožování

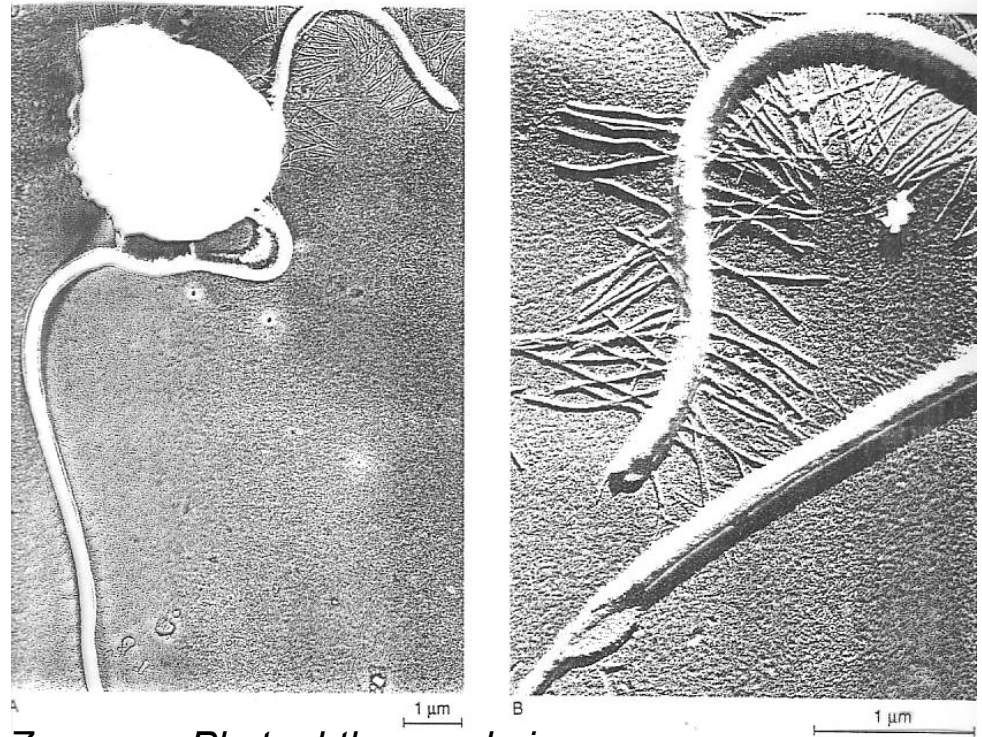
– tvorba zoospor či aplanospor
základním typem jsou sekundární pleurokontní zoospory (bičíky vycházejí z boku buňky, jsou heterokontní, přední péřitý, zadní jen s jemnými vlásky) – je-li jen toto jedno pohyblivé stadium v životním cyklu, jde

o **monoplanetismus** (druhy označeny jako monomorfní)
některé skupiny tvoří nejprve primární akrokontní zoospory (bičíky apikální, téměř stejné),

z kterých po encystaci vznikají sekundární (**diplanetismus**, druhy dimorfní)
vzácnější případy - polyplanetismus (více generací sekund. zoospor: zoospora => encystace => zase zoospora) nebo aplanetismus (zoospory se encystují ještě uvnitř sporangia, ven už vycházejí pouze aplanospory)

možnost změny zoosporangia na monosporické sporangium (tzv. "konidii", ale s konidii to nemá nic společného; tvoří se u *Peronosporales*) => klíčí přímo hyfou

kromě zoospor se vytvářejí také tlustostěnné nepohyblivé chlamydozospory



Zoospory *Phytophthora palmivora*

Zdroj: Desjardins et al. (1969): Electron microscopic observations ..., Can. J. Bot. 47: 1077-1079

pohlavní rozmnožování je oogametangiogamie

– nejde o oogamii, protože nedochází k tvorbě volných gamet (souvisí zřejmě s přechodem z vody na souš; tento proces je i u vodních druhů – jsou sekundárně vodní?)

anteridia jsou hormonálně přitahována k oogoniím
=> po kontaktu kopulačními kanálky přejdou samčí jádra do oogonia => oplozená oosféra se mění v tlustostěnnou oosporu
meioza i mitóza jsou uzavřené



Bremia lactucae, gametangia

Foto I. Petřelová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=oogonium>

výskyt, ekologie: saprofyté nebo parazité, primitivnější typy ve vodním (nebo vlhkém) prostředí, nejodvozenější *Peronosporales* na nadzemních částech suchozemských rostlin

evoluční tendence spojené s přechodem z vody na souš: menší počet pohyblivých stadií, přechod od saprofytismu k obligátnímu parazitismu, s tím spojená specializace vedoucí až k tzv. organotropii (specializace na určité orgány hostitele)

význam: z pohledu člověka negativní, řada fytopatogenních druhů

system: v rámci oddělení 1 třída; oddělení řazeno v systému chromalveolat, předpoklad vývojové spojitosti s heterokontními řasami

podtřída *Saprolegniomycetidae* (tzv. "vodní plísně")

- tvorba primárních i sekundárních zoospor,
- v oogoniu často více oosfér,
- centrifugální hromadění periplasmy při tvorbě oospor,
- přítomnost glukosaminů v buněčné stěně a tzv. K₂-bodies v cytoplazmě zoospor,
- příjem síry pouze v organické formě

Saprolegnia sp. –
více oosfér v oogoniu



R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich: Botany. - Wm. C. Brown Publ., 1995.

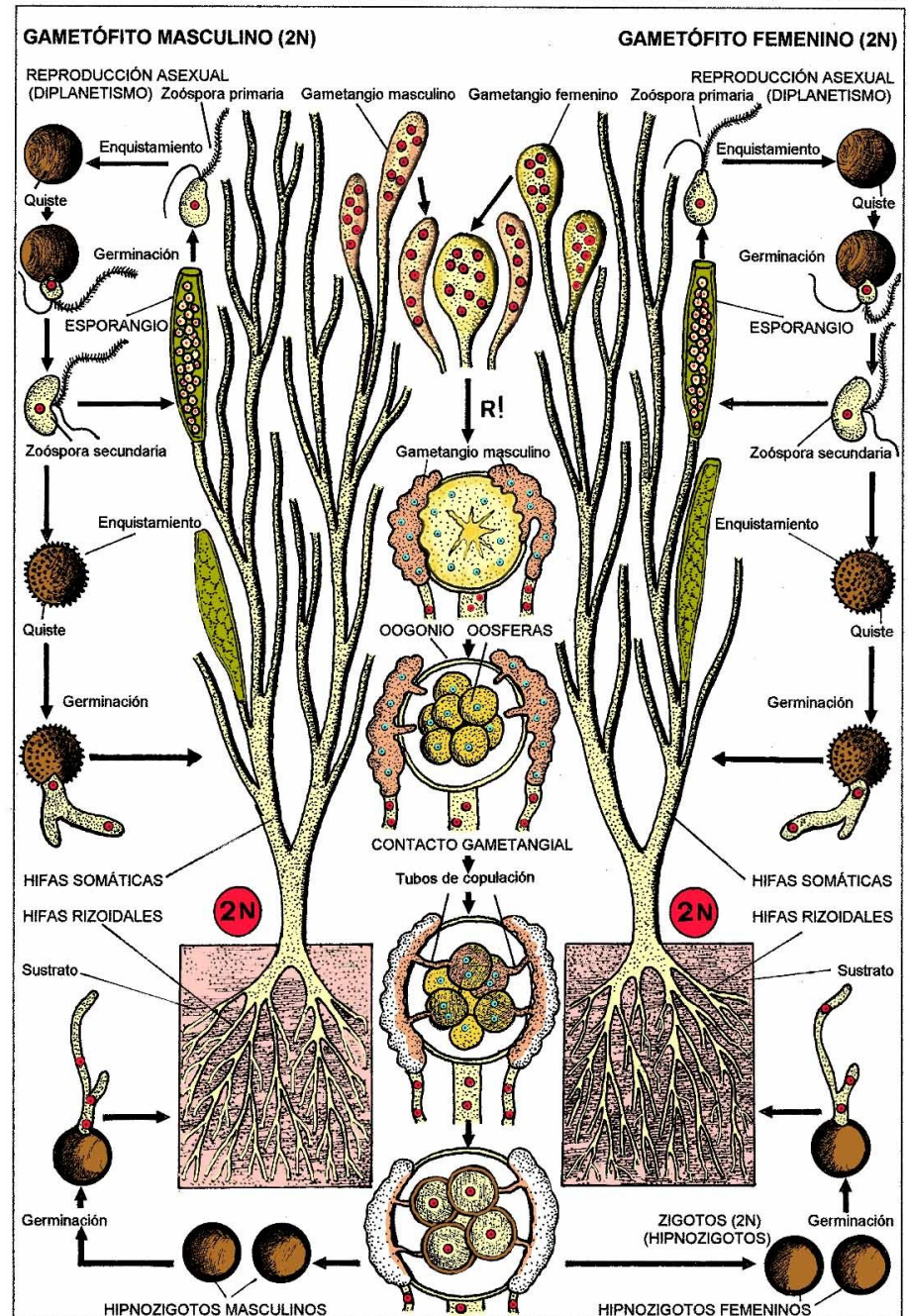
řád *Saprolegniales* - stélka eukarpická, charakteristický diplanetismus (odvozeně poly- a aplanetismus); počet chromosomů $n=3$

většinou saprofyté ve sladkých vodách, příp. v půdě nebo na kořenech, druhotně i parazité řas, hub, živočichů (*Saprolegnia parasitica* – parazit ryb, *Achlya* – parazité raků i zeleniny)

životní cyklus: na koncích hyf se tvoří sporangia (často proliferující) => rozpad jejich obsahu na primární zoospory => encystace v primární cisty => z nich sekundární zoospory => encystace v sekundární cisty => z nich klíčí hyfy

pohlavní proces: na starších hyfách se vytváří gametangia (oddělená přehrádkou) => v oogoniu se vytvoří více jader => více oosfér (vznikají při povrchu oogonia – centrifugální tvorba oosfér); anteridia obklopí oogonium => vytvářejí oplozovací hyfy, které vniknou do oogonia => jimi přejdou samčí jádra => oplození oosfér => vytvořením pevné stěny vznikají oospory => po několika-měsíčním klidu klíčí hyfou klidové stadium – tvorba chlamydo-spor (terminálně i interkalárně)

CICLO DE SAPROLEGNIA
(Moho acuático, División Oomycota)
MONOGENÉTICO DIPLOFÁSICO. ORGANISMO HAPLOBIÓNTICO



podtřída *Peronosporomycetidae*

- tvorba pouze sekundárních zoospor (nebo aplanetismus),
- v oogoniu (až na výjimky) jedna oosféra,
- centripetální hromadění periplasmy při tvorbě oospor,
- nepřítomnost glukosaminů v bun. stěně a tzv. K_2 -bodies v cytoplazmě zoospor,
- počet chromosomů $n=5$,
- schopny přijímat anorganickou síru (SO_4^{2-} ionty)

řád *Olpidiopsidales* – redukovaná stélka, holokarpická, monocentrická; růst endobiotický (uvnitř protoplastů hostitele) nebo intramatrikální (v mezibuněčných prostorech)

stélka v mládí nahá (ale nesplývá s protoplastem hostitele), později vytváří stěnu ve stáří se celá stélka mění na reprodukční struktury – sporangia (=> zoospory jednoho typu, vzácně polyplanetismus) nebo gametangia obligátní parazité řas nebo hub

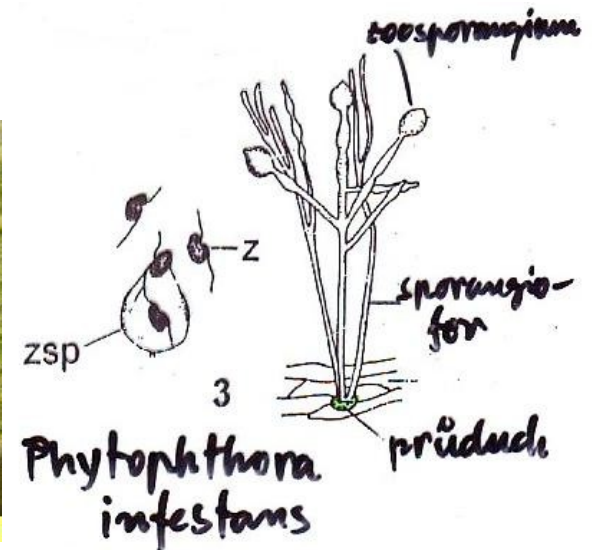
řád *Pythiales* – stélka cenocytická (u starších hyf se tvoří i přehrádky), intracelulární nebo intramatrikální, většinou netvoří haustoria na nediferencovaných hyfách s neukončeným růstem se tvoří sporangia apriori terminálně, ale další růst hyfy je odsune do boční pozice zoospory obvykle pouze sekundární (vzácně polyplanetismus), sporangium může klíčit i přímo hyfou (chová se jako sporangium s 1 aplanosporou) zástupci řádu jsou vodní a půdní saprofyty nebo parazité řas, hub nebo rostlin

řád *Peronosporales* ("nepravá padlí") – obligátní parazité cévnatých rostlin

Phytophthora infestans (plíseň bramborová) napadá nadzemní části (listy) i hlízy – nejzávažnější patogen brambor, jeho zavlečení v 19. století vedlo k hladomoru
přezimuje na povrchu hlíz => na jaře napadá očka => vyroste s rostlinou => skrz průduchy vyrůstají sporangiofory => zoosporangia roznášena větrem => uvolní se zoospory => v kapce vody vyklíčí v hyfu (při nižší vlhkosti se netvoří zoospory a celé sporangium vyklíčí v hyfu) => průduchem pronikne do dalšího listu => haustoria vnikají do buněk, tvorba nových sporangioforů
v zimě se tvoří oogonia (nejprv vznikne více jader, ale zůstane jen jedno) a anteridia (zůstanou mnohojaderná, ale jen jedno jádro projde do oogonia) => oospora klíčí vláknem, nesoucím zoosporangium

Phytophthora infestans, symptomy napadení

Foto Jaroslav Rod, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Phytophthora%20infestans>





Albugo candida na stonku kokošky, *Plasmopara viticola* na listu vinné révy

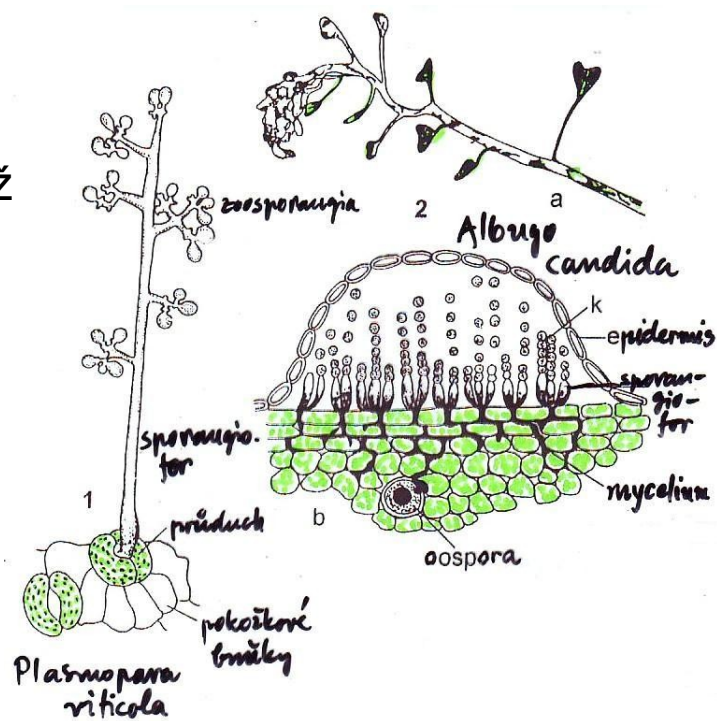
Foto Jaroslav Rod, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Albugo%20candida>,
 Michaela Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Plasmopara%20viticola>

Plasmopara viticola (skvrny na listech, nedostatečné dozrání plodů vinné révy), *P. ribicola* (totéž na rybízu), *Pseudoperonospora humuli* (parazit chmele), *Bremia lactucae* (semenáčky salátu), druhy rodu *Peronospora* na různých rostlinách;

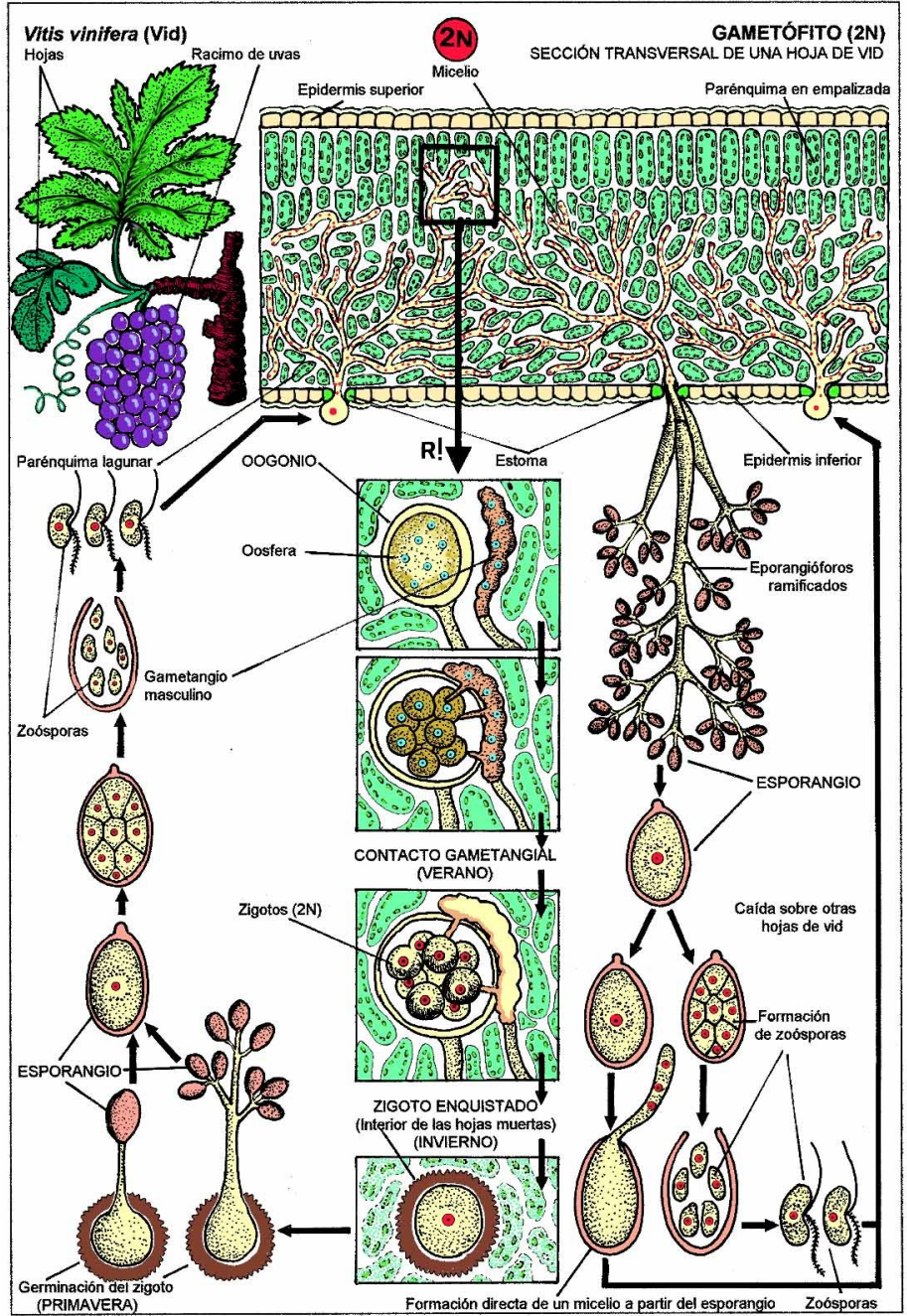
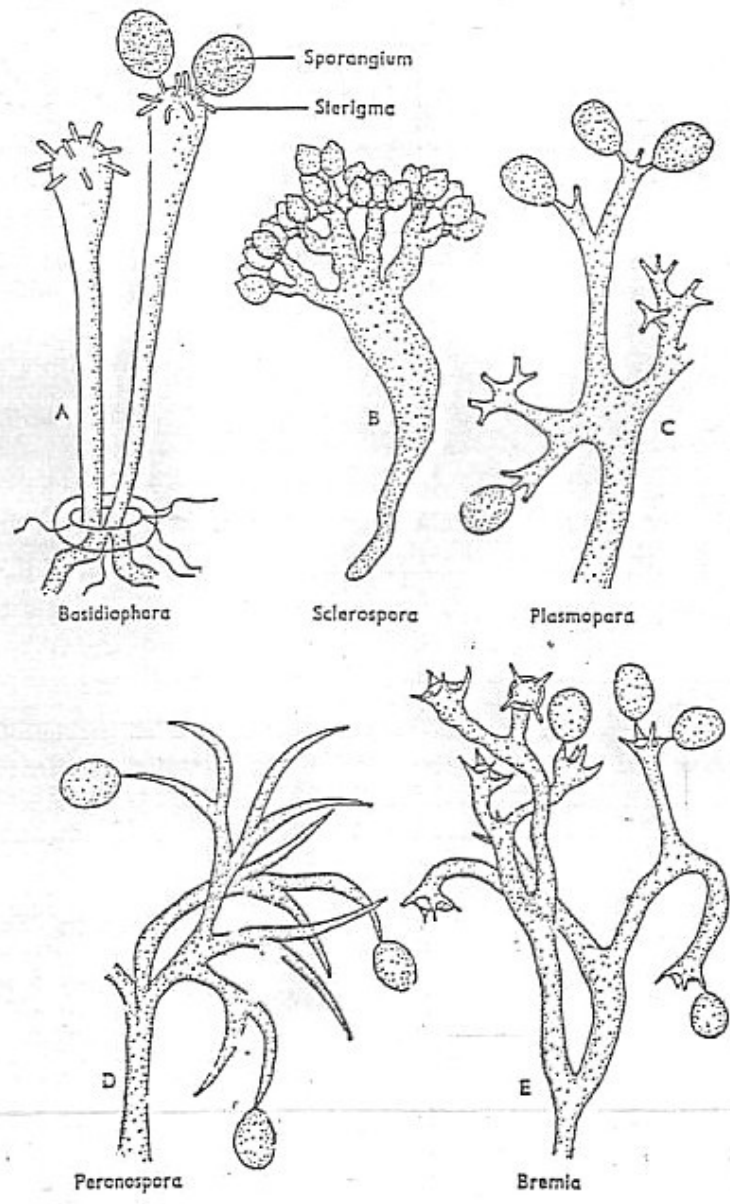
řád *Albuginales* („bílě rzi“)

Albugo candida (plíseň bělostná) tvoří ložiska s nevětenými sporangiofory nesoucími řetízky sporangií => jejich tlakem ložisko praská a dochází k uvolnění sporangií

typická pro řád *Peronosporales* je cenocytická stélka, intercelulární mycelium vytváří haustoria
 zoosporangia se vytváří na větvených sporangioforech; vzácněji se tvoří zoospory, obvykle jednosporové sporangium klíčí přímo hyfou
 pohlavní proces: oogametangiogamie
 řada druhů má hospodářský význam



CICLO DE PLASMOPARA VITICOLA
 ("Mildiu" de la vid, División Oomycota)
 MONOGENÉTICO DIPLOFÁSICO. ORGANISMO HAPLOBIÓNTICO



Obr. 12: Sporangiofori u rodů čeledi Peronosporaceae (podle ALEXOPOULOSE).