

System a fylogeneze „nižších rostlin“ (*pro pokročilé*)

Díl třetí:

***Ascomycota: Taphrinomycotina, Saccharomycotina,
Pezizomycotina (charakteristika pododdělení).***

ODDĚLENÍ: ASCOMYCOTA – HOUBY VŘECKATÉ

výtrusy vznikají ve **vřecku (ascus)** - je to meiosporangium: zralé vřecko $2n$, meioza při vzniku spor (obvykle je jedinou diploidní buňkou v životním cyklu)

spory se tvoří endogenně, obvykle v počtu 8 v jednom vřecku - po meioze ještě 1 mitóza (nebo i další mitózy a pak 16, 32 i více spor)

u mnoha zástupců se však vřecka a askospory za normálních podmínek vůbec netvoří a houba žije jen v imperfektním stadiu (anamorfa)

vegetativní stélka - přehrádkované **mycelium** (u kvasinek i jednotlivé buňky, příp. pučivé pseudomycelium), které je zpravidla haploidní (výjimka - diploidní mycelium - ř. *Protomycetales*, dikaryotické mycelium - ř. *Taphrinales*)

přeřádky mají ve středu **jednoduchý pór** (výjimečně chybí)

při pohlavním procesu dochází ke vzniku dikaryotických hyf v **plodnicích (askomatech)** => v koncových buňkách tzv. **askogenních hyf** karyogamie a vznik vřecek

nejpočetnější skupina hub (cca 50-60 % známých taxonů)

zahrnuje i většinu známých lichenizovaných hub a takéž většinu známých imperfektních hub (skupina *Deuteromycota*)

Molecular phylogenetic analyses of nuclear and mitochondrial ribosomal RNA genes and protein coding genes support a monophyletic Ascomycota (Lutzoni et al 2004, James et al 2006, Spatafora et al 2006). Early diverging lineages of Ascomycota have been classified in Taphrinomycotina (Eriksson 2004; =Archiascomycetes Nishida and Sugiyama 1994). Due to the lack of strong support for the monophyly of Taphrinomycotina (Nishida and Sugiyama 1994) and the paraphyletic resolution of these taxa in some analyses (Lutzoni et al 2004), Taphrinomycotina is not recognized in some classifications (Eriksson 2005). More recent analyses, however, that included multiple protein coding genes and RNA genes recovered a monophyletic Taphrinomycotina with greater support (James et al 2006, Liu et al 2006, Spatafora et al 2006).

The Taphrinomycotina includes yeast species (*Pneumocystis*, *Schizosaccharomyces*), dimorphic taxa (*Taphrina* spp.) and a filamentous sporocarp producing genus (*Neolecta*). The placement of *Neolecta* among the basal lineages of the Ascomycota is surprising because of the presence of an ascoma, a feature not found in the other basal lineages or in any Saccharomycotina (Landvik et al. 1992). However, there is no reason that the Saccharomycotina could not have lost ascomata as hyphal growth became suppressed in favor of yeasts. The Saccharomycotina form a well-supported monophyletic taxon, as do the Pezizomycotina (Gargas et al. 1995, Lutzoni et al 2004, Spatafora et al 2006). Asexual fungi sharing morphological or molecular characters of sexual Ascomycota are classified in the Ascomycota and its subtaxa; examples include *Candida albicans* (Saccharomycotina, Saccharomycetes) and *Penicillium chrysogenum* (Pezizomycotina, Eurotiomycetes).

By comparing nucleic acid sequences from 50 genes, the timing of Ascomycota evolution has been estimated, although results produced a wide geological time span depending on calibrations points used (Taylor and Berbee 2006). The Taphrinomycotina, Saccharomycotina and Pezizomycotina were likely established in the early Devonian, a bit more than 400 million years ago (mya). Some estimates, however, suggest a much earlier Ascomycota origin of ca. 1000 mya (Hedges et al 2001, Taylor and Berbee 2006). Fossils of early Ascomycota are not easy to recognize and the utility of some of them as exemplars of extant lineages is problematical (e.g., *Paleopyrenomycites devonicus* as a fossil Sordariomycetes). Thus, we still rely on generally accepted fossil dates external to Fungi (e.g., dicot-monocot split) for potentially more robust calibration points.

Pododdělení: TAPHRINOMYCOTINA

pravděpodobně parafyletická skupina (zahrnující zbytky heterogenní umělé skupiny *Hemiascomycetes* po odštěpení pravých kvasinek), již sjednocují pouze molekulární charakteristiky, stojí na bázi vývojového stromu vřeckatých hub

povětšinou primitivní, morfologicky jednoduché organismy

mycelium redukované (jednotlivé buňky, pučivé pseudomycelium) nebo vláknité (a pak diploidní nebo dikaryotické), Voroninova tělíška chybí

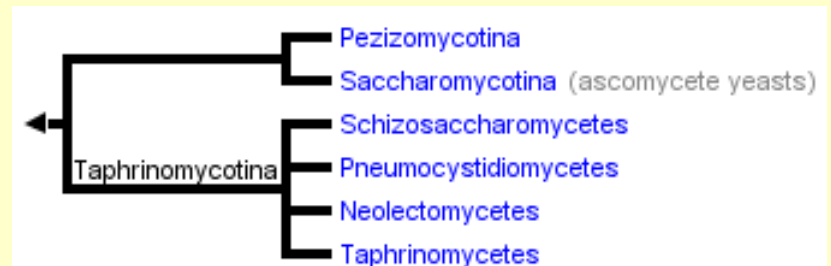
v buněčné stěně chitin buď zcela chybí, nebo přítomen jen ve stopách

nepohlavní rozmnožování: pučení, tvorba blastospor

pohlavní rozmnožování: somatogamie (hologamie i hyfogamie), vzácně jiné typy (gametangiogamie, gametogamie)

chybí plodnice (výjimka - *Neolecta?*), vřecka nevznikají z askogenních buněk a nemají otevírací aparát

zástupci jsou hlavně půdní nebo epifytičtí / epizoičtí saprofyty (někteří žijí v trávicím traktu), někteří parazité rostlin



Třída: *NEOLECTOMYCETES*

jediný řád s jedinou čeledí a jediným rodem *Neolecta* - na pohled normální vřeckaté houby, vytvářejí stopkatá apothecia vzhledu zástupců ř. *Helotiales*

Voroninova tělíska u sept přítomna!

parafýzy chybí, kyjovitá vřecka aktivně vystřelují spory

záhadný a fylogeneticky významný rod, podporuje teorie o vzniku askomycetů z vláknitých zástupců s plodnicemi (kvasinkovitá stadia jsou považována za sekundárně redukovaná)

separaci této třídy od vlastních vřeckatých hub (bývalá třída */Eu-/Ascomycetes*, aktuálně odpovídá pododd. *Pezizomycotina*) má na svědomí společný cluster s taphrinami při molekulární analýze

není vyloučeno že jde o bazální skupinu jednoho z následujících pododdělení



Třída: PNEUMOCYSTIDOMYCETES

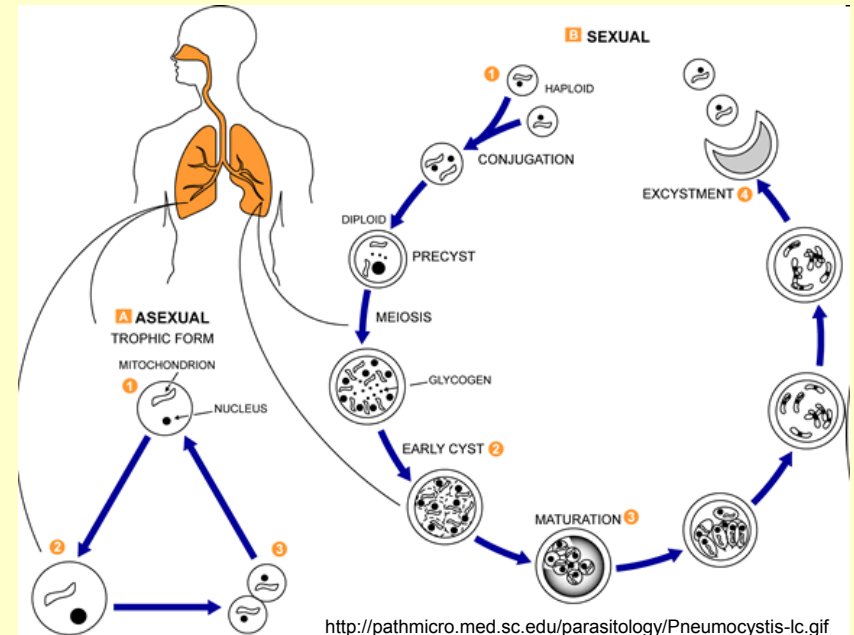
jediný druh *Pneumocystis carinii* (nebo soubor blízce příbuzných druhů)

houby kvasinkovitého charakteru,
tenkostěnné vegetativní buňky žijí
na povrchu plicního epitelu savců

obligátní parazité

při konjugaci dochází ke vzniku cysty,
v níž vzniká 4-8 dceřinných buněk
(primitivní vřečka, askospory?)

při imunitním selhání (u člověka
typicky AIDS) dojde k přemnožení
a vzniku pneumocystózy – zánětu plic
(až smrtelnému)



Třída: SCHIZOSACCHAROMYCETES

přes morfológickou podobnost s kvasinkami stojí tyto houby nejbliže třídě *Taphrinomycetes*; některými autory byly dokonce spojeny do jedné skupiny, která je považována za stojící na pomezí (řekněme v místě "větvení vývojového stromu") mezi vřeckatými a stopkovýtrusnými houbami

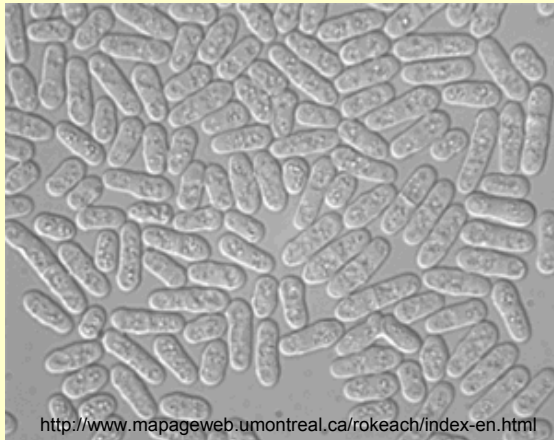
morfológicky podobní zástupcům ř. *Saccharomycetales*

vláknitá stadia chybí, vegetativní buňky válcovité

vegetativní rozmnožování - schizotomie (rozpad buněk na 4-8 dceřinných)

haplobionti, hologamie

Schizosaccharomyces pombe – výroba "afrického piva" z prosa, biotechnologická produkce citrulinu



Třída: TAPHRINOMYCETES

řád *Taphrinales*

buněčná stěna bez chitinu

enteroblastická konidiogeneze
(výjimka v rámci vřeckatých hub)

dvě skupiny navzájem nepodobných organismů dříve oddělovány jako dva řády, leč podle současných poznatků jim náleží pouze úroveň čeledí v rámci jediného řádu

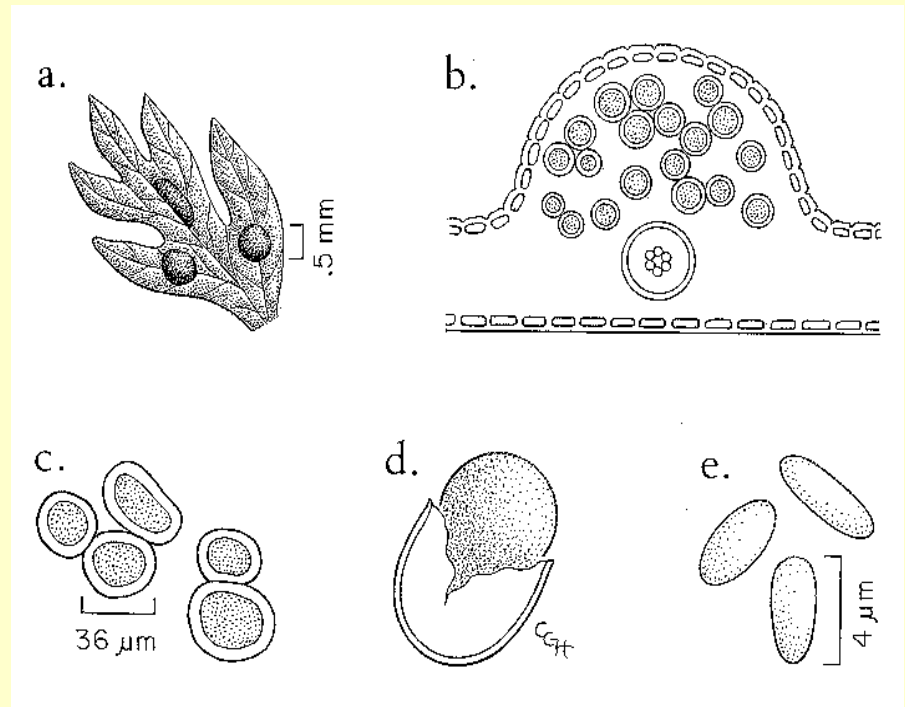
čeleď *Protomycetaceae*

intercelulární přehrádkované mnohojaderné diploidní mycelium

tvorba přezimujících askogenních buněk (chlamydospor) s dvouvrstevnou stěnou
po přezimování praská vnější exospor, vyhřezne meiosporangium; meioza =>
čtveřice jader vzniklých dělením jednotlivých jader představují "bezblanné
vřecko", celý útvar se nazývá synaskus (ve stěně synasku i celulóza!)

Protomyces macrosporus - parazit miříkovitých (hl. *Aegopodium podagraria*)

na obrázku: **a** – zduřeniny na listu, **b** – průřez zduřeninou s askogenními b.,
c – askogenní buňka, **d** – uvolnění vřecka, **e** – askospory



čeleď *Taphrinaceae*

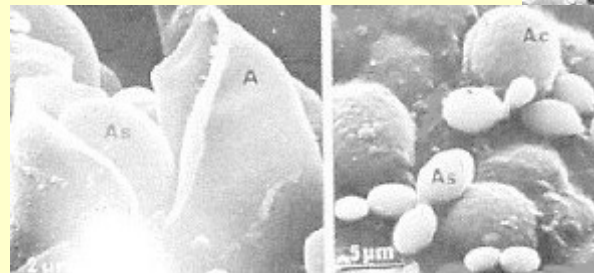
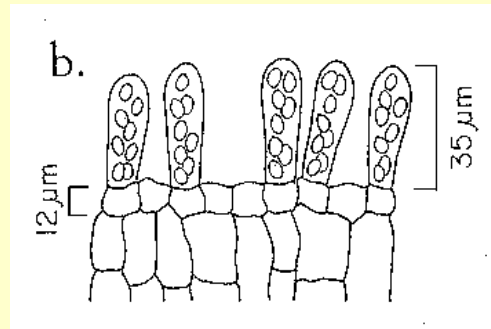
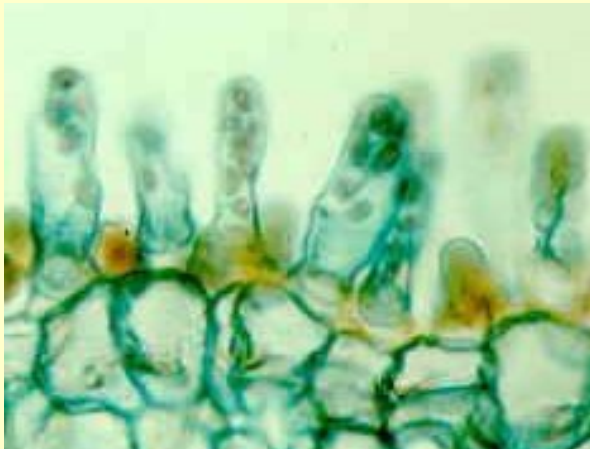
specializovaní obligátní parazité dřevin (několik čeledí dvouděložných)

tvorí dikaryotické parazitické mycelium

kvasinkovité buňky či pučivé pseudomycelium žije saprofytycky na povrchu budoucího hostitele

=> kopulací blastospor (nebo párováním jader pseudomycelia) vzniká dikaryotické mycelium infikující hostitele, vytváří pod povrchem hostitele askogenní buňky („chlamydospory“) => karyogamie => zygota, prorážející kutikulu

2n fáze: mitóza - vznik 2 buněk; tzv. bazální buňka degeneruje, horní se mění ve vřecko s obvykle 8 sporami (viz obr. a foto vlevo), otevírá se štěrbinou spory mohou začít pučet už ve vřecku



Taphrina deformans (kadeřavka broskvoňová)
způsobuje kadeřavost listů broskvoní
(zavlečena z Číny, dnes všude, kde se pěstují
broskve)

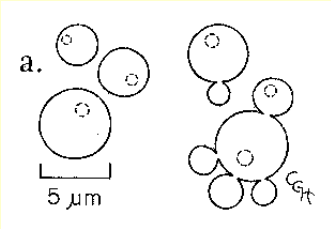


T. betulina - v pletivech pupenů břízy,
způsobují zmnožení větví a tvorbu
čarověníků



T. pruni (k. švestková, puchýřnatec slívový)
plody švestek mění na tzv. bouchoře (puchry,
zpotvořené plody, křivačky, kohoutky)





Pododdělení: SACCHAROMYCOTINA

Třída: SACCHAROMYCETES

veget. fáze - jednotlivé buňky nebo pučivé pseudomycelium

buněčná stěna jen někdy a ve stopách (převažují glukany a mannany)

převažuje nepohlavní rozmnožování (holoblastické pučení, tvorba blastospor)

pohlavní rozmnožování somatogamie (vz. gametangiogamie či gametogamie)

životní cyklus haplobiotický, haplo-diplobiotický (převažuje izomorfická rodozměna) nebo i diplobiotický

holozygotní druhy - vřecko vzniká přeměnou zygoty

exozygotní druhy - vřecko se zakládá jako výrůstek na zygotě

převážně saprofyté, fermentace cukrů (rozklad na etanol a CO₂) a syntéza organických látek (-> využití v biotechnologii); někteří i parazité

! pozor - kvasinky v širším smyslu nezahrnují jen zástupce této třídy !

kvasinkovitá stadia (dimorfickou stélku) mají kromě pododd. *Taphrinomycotina* i zástupci odd. *Zygomycota*, *Basidiomycota* a ostatní skupiny odd. *Ascomycota*

kromě toho známe i asporogenní kvasinky, řazené do pomocného oddělení *Deuteromycota* (pom. tř. *Blastomycetes*)

třída *Saccharomycetes* zahrnuje primárně kvasinkovité (netvořící vláknitou stélku) houby, které nespadly do některé z tříd pododdělení *Taphrinomycotina*

Members of the subphylum Saccharomycotina constitute a monophyletic group of ascomycetes that are well defined by ultrastructural and DNA characteristics. Saccharomycotina have been well established in numerous studies of ascomycetes as the sister group to Pezizomycotina. The basal ascomycete group, Taphrinomycotina, is the sister to Saccharomycotina and Pezizomycotina. Although members of Saccharomycotina were considered to be primitive by some early mycologists, they are best viewed as a highly divergent group from the sister taxon. The subphylum contains a single class and order (Saccharomycetes and Saccharomycetales).

Early yeast classification involved the defining of a monophyletic group in the absence of DNA analysis. The classification of yeasts as a monophyletic group meant removing the basidiomycetes following the discovery of clamps and basidiospores in some species (Kurtzman and Fell 1998). Several physiological characters also were useful. DNA sequence analysis allowed the transfer of yeast forms now placed in Taphrinomycotina (e.g., *Neolecta*, *Schizosaccharomyces*) and Pezizomycotina (e.g., *Symbiotaphrina*, yeast-like symbionts of plant hoppers) to their correct phylogenetic position.

Saccharomyces cerevisiae (k. pivní) - výr. piva, vína, droždí; haplodiplobiotický cyklus, v kultuře pohromadě haploidní i diploidní buňky (ve šlechtěných kulturách diploidní buňky)

http://www.life.uiuc.edu/ib/471/lectures/371_day17/Lecture17_gallery/pages/S.%20octosporus%202A.htm



Saccharomyces ludwigii
- bipolární pučení, diplobiont (askospory kopulují ještě ve vřecku)

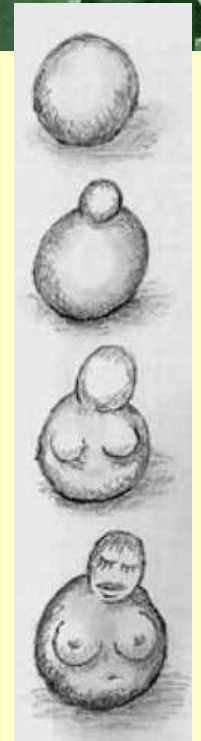
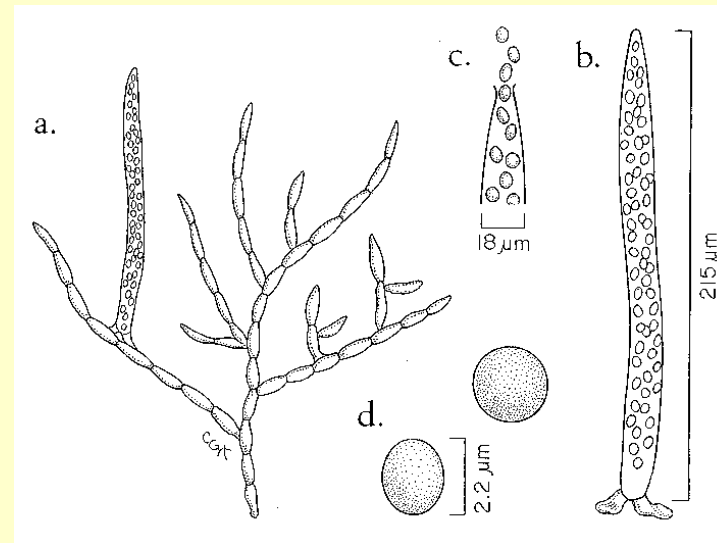


biopact.com/2006_06_15_archive.html

Endomyces - myceliální rod, tvorba arthrospor, rozpad mycelia na úseky



www.rci.rutgers.edu/~microlab/applied%20micro/schedulelinks/dipodascus.htm



Dipodascus - vláknité mycelium nejč. v mizotoku dřevin, anizogametangiogamie mnohojaderná gametangia jako postranní výrůstky mycelia, po kopulaci ihned R! (haplobiont), vznik polysporických vakovitých vřecek (obr.: **b** – vřecko, **d** – spora)

Pododdělení PEZIZOMYCOTINA (dříve tř. Ascomycetes)

"pravé" vřeckaté houby:

- tvorba **plodnic** - askomat (askokarpů)

- přítomna pravá **dikaryotická fáze** - **askogenní hyfy**, na nich vřecka

vegetativní stélku tvoří vláknité, větvené, přehrádkované **mycelium**

přehrádky vrůstají centripetálně, uprostřed zůstává jednoduchý pór (umožňuje přechod plazmy i jader), většinou uzavřený (jejichž vznik souvisí s přítomností tzv. Voroninových tělísek)

v plodnicích, sklerociích a stromatech nepravá pletiva - plektenchymy

nepohlavní rozmnožování: konidiemi, vzácně dělením či fragmentací stélky

pohlavní rozmnožování – výchozím typem je anizogametangiogamie:

gametangia obv. mnohojaderná, samčí kopulační větev mycelia nese válcovité či kyjovité **anteridium**, samičí – **archikarp** – nese i několik obvykle kulovitých

askogonů s vláknitými výrůstky – **trichogyny**

menšina zástupců (10-12 %) se vyskytuje v **pleomorfné holomorfné** (rozmnožuje se nepohlavně i pohlavně, vytváří teleo- i anamorfu)

většina jich je známa v meiotické holomorfné (netvoří anamorfu) anebo v mitotické holomorfné (netvoří teleomorfu, tyto řadíme mezi *Deuteromycota*)

životní cyklus haplo-dikaryotický:

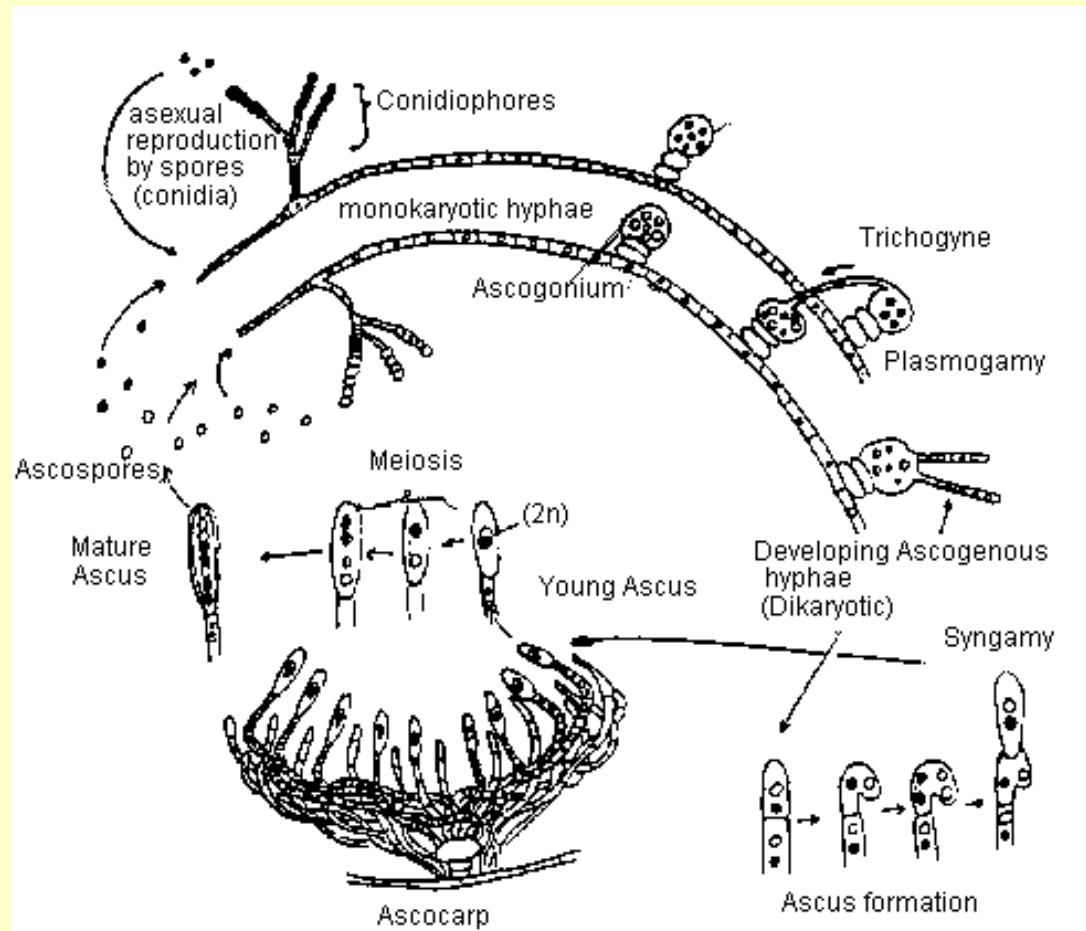
askospora klíčí v monokaryotické vegetativní mycelium, v této fázi často nepohlavní rozmnožování (konidie)

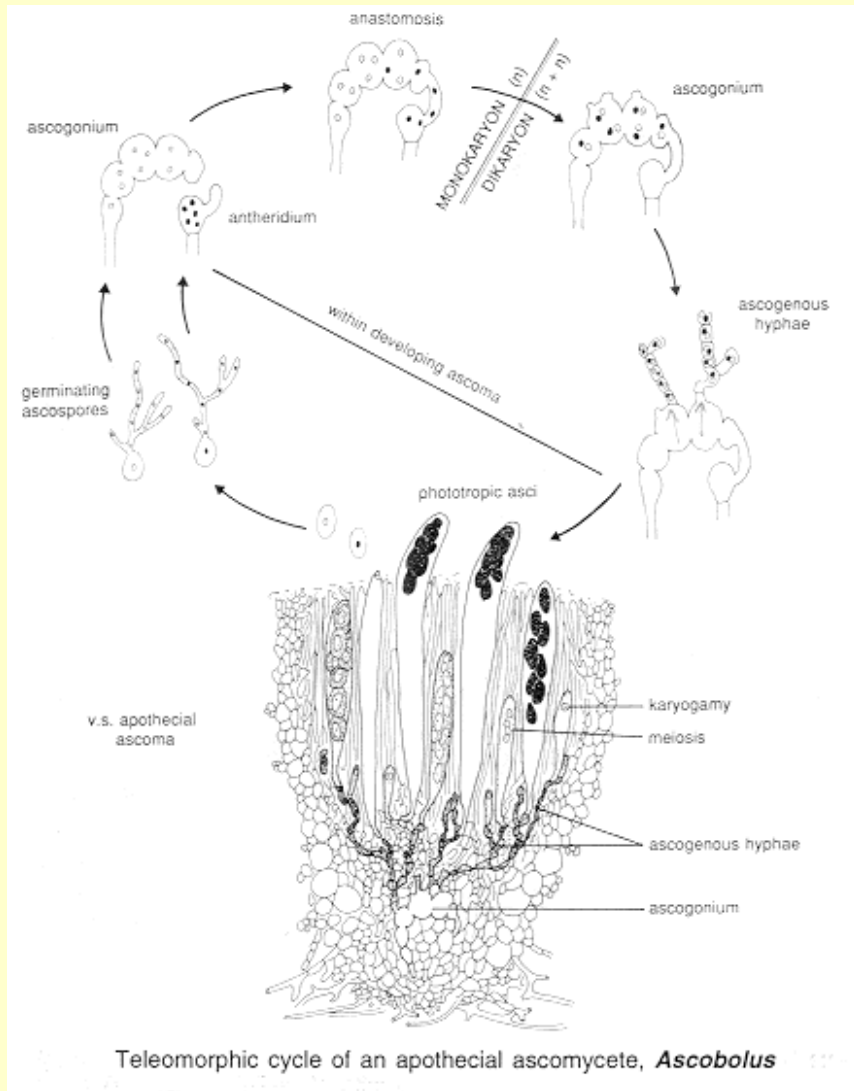
=> tvorba gametangií – na jednoduché samčí větvi anteridium, na větvené samičí (tzv. archikarpu) askogony

=> k trichogynu (jehož jádra degenerují) se přiblíží anteridium => plasmogamie

=> v oplozeném askogonu párování jader => vyrůstají askogenní hyfy, tvořící plodnice

=> koncové buňky askogenních hyf v roušku se stávají askogenními buňkami
=> karyogamie => meioza => obvykle ještě jedna mitóza => zralé vřecko s 8 askosporami





modifikace pohlavního procesu:

gameto-gametangiogamie

(= spermatizace):

namísto anteridií oplodňují askogon aplanogamety - spermacie, vznikající na spermacioforech nebo v ložiscích - spermogoniích (funkci spermacií mohou převzít i konidie, sloužící jinak k nepohlavnímu rozmnožování)

somato-gametangiogamie:

askogon oplodněn přímo jádrem ze somatické hyfy, anteridia se netvoří u vřeckatých hub pouze ojediněle

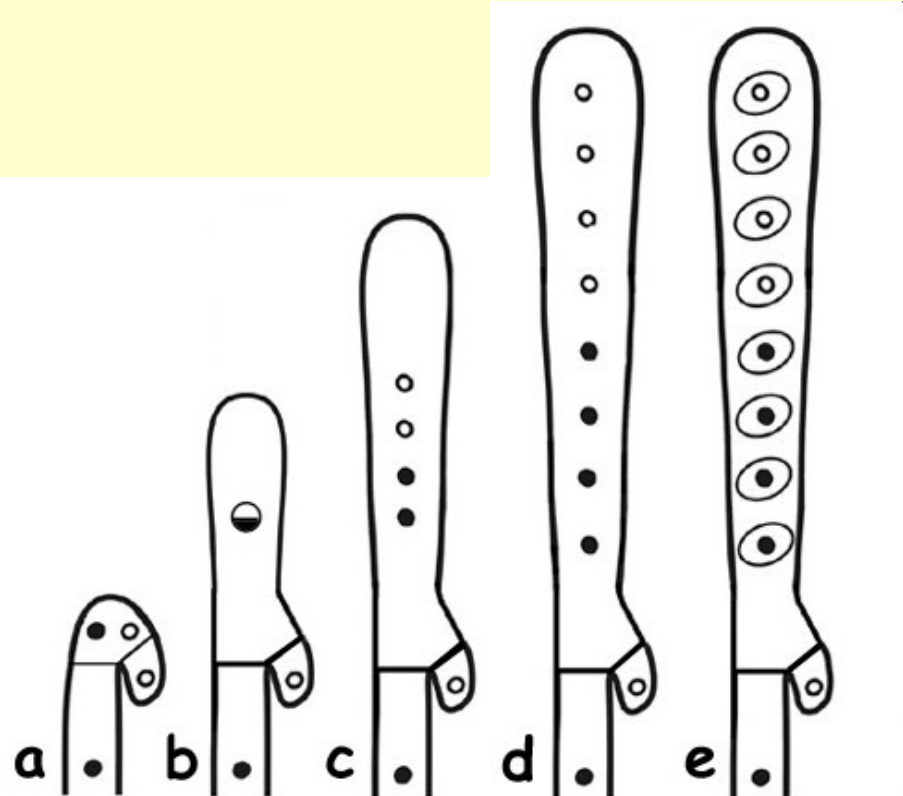
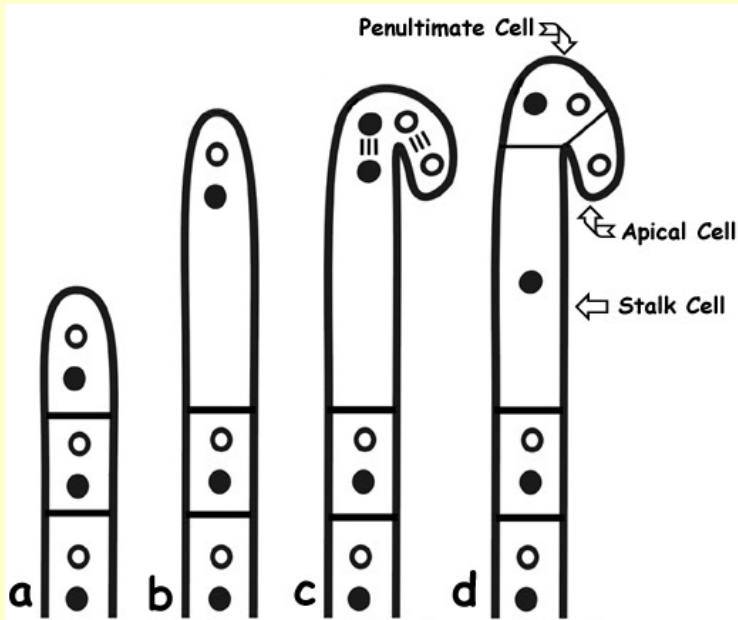
somatogamie:

splynutí dvou somatických hyf (hyfogamie) => přes póry v přehrádkách se jádra přesunou do tvořícího se základu askogonu

autogamie (vzácná): párování jader uvnitř mnohojaderného askogonu nebo mezi jádry askogonu a trichogonu

při tvorbě věceck dochází k tzv. **hákování**:

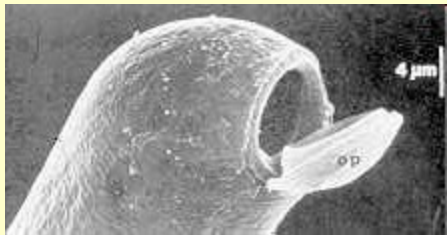
terminální buňka dikaryotické askogenní hyfy se ohne, její 2 jádra se rozdělí
=> přehrádky oddělí střed buňky se 2 různými jádry od 1-jaderných "zbytků"
=> středový úsek se stává terminální buňkou => věckem, v něm karyogamie
meioza; "zbytky" splynou zase v dikaryotickou (nyní subterminální) buňku
(=> ta se může znovu hákovat
=> pak vzniká svazek věceck)



vřecko je vždy jednobuněčné!!

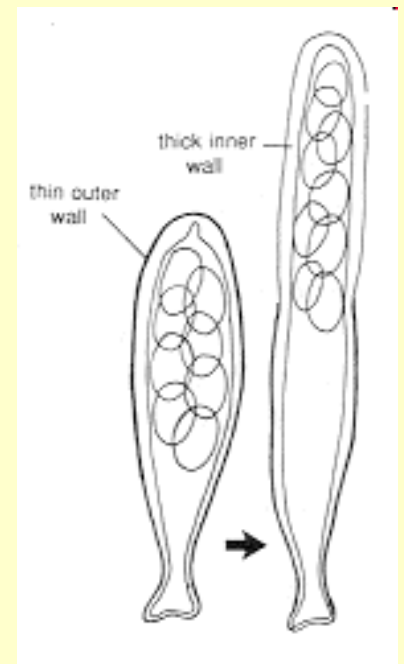
podle stavby stěn a otevíracího aparátu rozlišujeme vřečka:

- **pro(to)tunikátní** s jednovrstevnou stěnou bez otevíracího aparátu, spory se pasivně uvolňují po rozpadu nebo zeslizovatění stěny vřečka; takováto vřečka nalézáme u nejjednodušších vřeckatých hub
- **unitunikátní** s dvouvrstevnou stěnou členěnou na exoaskus a endoaskus obě vrstvy tenké a spojené, otevírají se současně pórem nebo štěrbinou („askoapikální aparát“ často s vrcholovým prstencem - vřečka **inoperkulátní**, viz průřez na obr. uprostřed) nebo jsou vybavena víčkem (dva obr. vlevo, vřečka **operkulátní**)



všechny obrázky na této straně: www.mycolog.com

- **bitunikátní** se stěnou vícevrstevnou rozdělenou na dvě funkčně rozdílné vrstvy - zde exoascus praská, endoascus vyhřezne a prodlouží se a teprve ten se později otevírá (vždy inoperkulátní, viz obr. vpravo); z uni- a bitunikátních vřeček jsou spory vymršťovány turgorem buněk



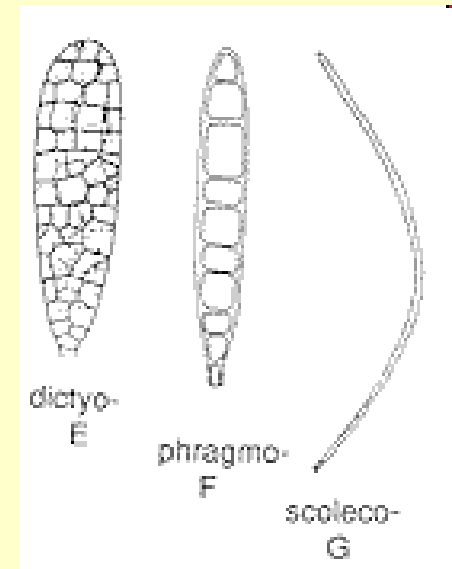
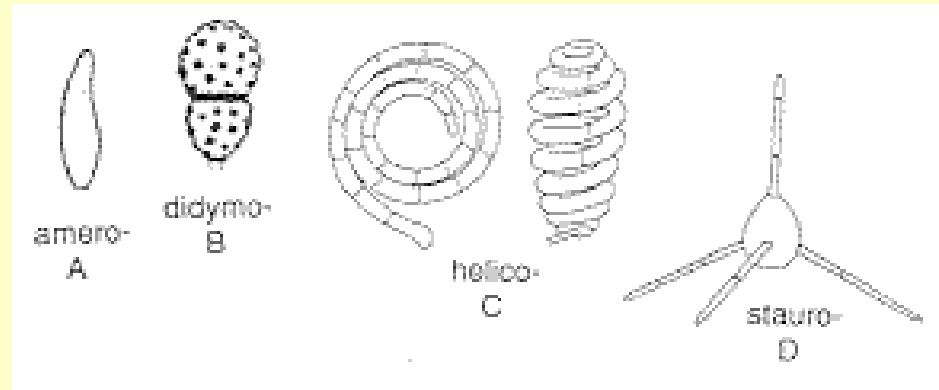
spory jsou obvykle jednobuněčné a po 8 ve vřecku, ale:

namísto 8 jednojaderných mohou vzniknout 4 dvoujaderné spory, případně proběhnou další mitózy a spor je 16 (32)

nebo více dělení jader ve sporách a jejich oddělení přehrádkami
=> vícebuněčné spory:

- dvoubuněčné **didymospory** (příklad *Nectria*)
- vícebuněčné **fragmospory** (buňky v jedné řadě; příklad *Geoglossum*)
- **diktyospory** (dělení ve více směrech => zdřovité uspořádání; příklad *Cucurbitaria*)
- jednobuněčné spory nazýváme **amerospory**

(popsané názvy jsou používány i pro konidie, dalšími typy jsou hvězdovité staurospory, spirálně stočené helikospory apod.)



plodnice - askomata

vždy smíšená stavba:

monokaryotické hyfy tvoří většinu pletiva plodnice (jejich soubor se zove hamathecium) dikaryotické hyfy jsou askogenní, na nich se tvoří vřecka

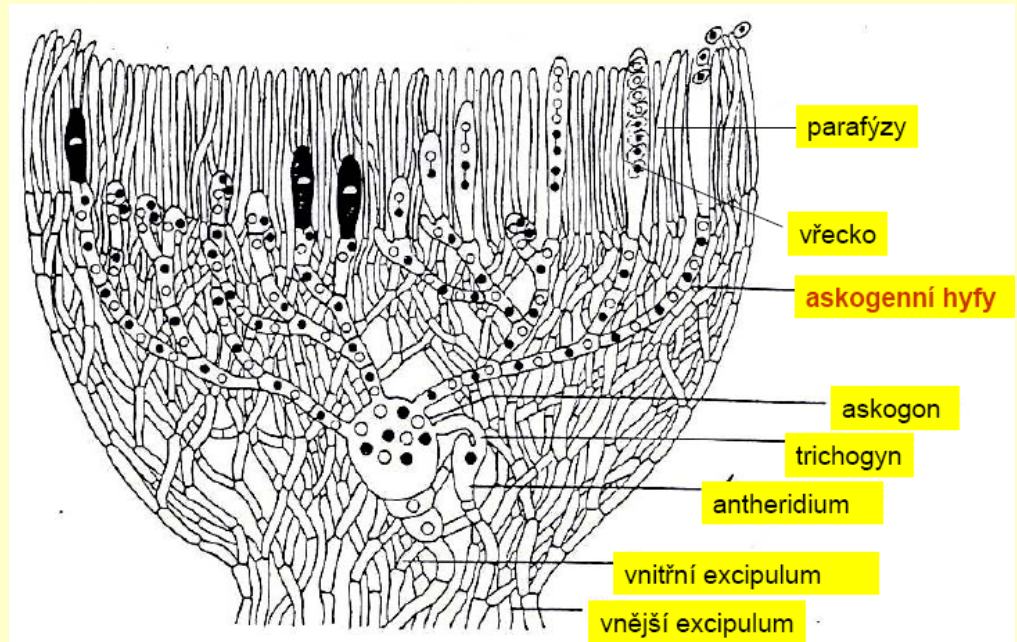
členění typů plodnic podle ontogeneze:

typ **askohymeniální**: nejprve

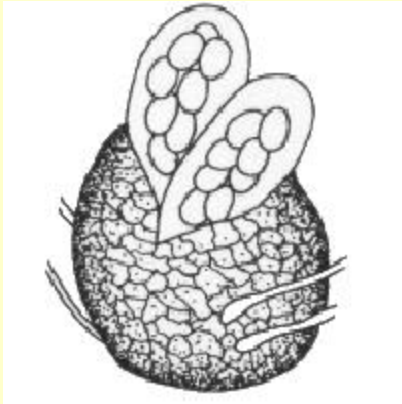
dojde k pohlavnímu procesu, poté se v tom místě vytváří plodnice souběžně s růstem askogenních hyf => vřecka (obvykle unitunikátní) se tvoří na povrchu plodnice nebo v primárních dutinách (vzniklých při vývoji plodnice)

typ **askolokulární**: primárně se vytvoří pseudoparenchymatický útvar (askostroma - základ plodnice), ve kterém teprve dojde k vytvoření gametangií a k pohlavnímu procesu => následně teprve vznikají lyzigenně tzv. sekundární dutiny, do nichž prorůstají již vytvořeným pletivem askogenní hyfy a v nichž se tvoří vřecka (obvykle bitunikátní)

(dříve se odráželo v systematickém členění - podtřídy *Ascoloculomycetidae* vs. *Ascohymenomycetidae*)



členění plodnic podle morfologie (základní **askohymeniální** typy):



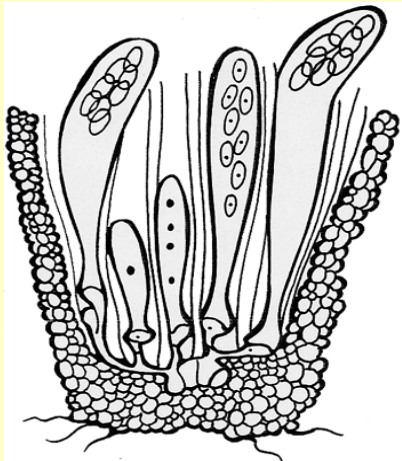
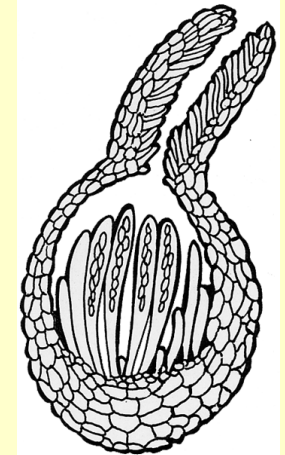
kleistothecium

uzavřená plodnice s vytvořenou stěnou, otvírá se rozpadem; vřecka nejsou nijak uspořádána

perithecium

kulovitá nebo protáhlá plodnice (často zanořená ve stromatu), vřecka uspořádána uvnitř v theciu (dozrávají postupně), mezi nimi se

tvoří sterilní hyfová zakončení - parafýzy; spory jsou vystřelovány z vřecek a vycházejí ven ústím (ostiolem) vystlaným perifýzami (parafýzy a perifýzy se tvoří z haploidních hyf)



apothecium

primárně miskovitá plodnice (odvozeně pak různých tvarů); vřecka jsou uspořádána v theciu na povrchu plodnice, parafýzy vytvořeny; vrstva hyf pod theciem tvoří tzv. hypothecium, sterilní okraj apothecia (tvořen haploidními hyfami) je nazýván excipulum; vřecka dozrávají současně, spory jsou vystřelovány (stimulem bývá vnější podnět, například světlo)

kromě těchto základních typů plodnic rozlišujeme ještě:

protothecium (jen spleť hyf obklopujících vřecka)

gymnothecium (intermediární typ mezi proto- a kleistotheciem, má stěnu tvořenu spletenými hyfami (nikoliv pseudoparenchymem))

tuberothecium (jak je někdy odlišováno druhotně uzavřené apothecium)

a některé další typy

askolokulární typy mají následující typy plodnic:

myriothecium - polštářovitá plodnice s dutinami, v každé jediné vřecko

pseudoapothecium - obdoba apothecia askohymeniálních hub

pseudoperithecium - obdoba perithecia askohymeniálních hub

thyriothecium - síťovité pseudoperithecium

hysterothecium - štěrbinovité pseudoapothecium (*Lophodermium*)

výskyt, ekologie: suchozemští, vodní (i mořští) zástupci

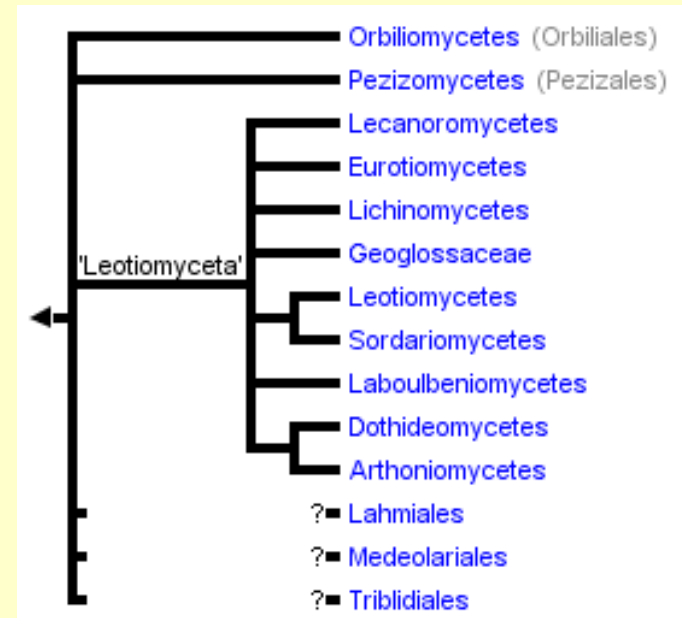
saprofyté, fakultativní i obligátní parazité rostlin i živočichů

symbiotické vztahy - **lichenismus** (mykobionti většiny lišejníků jsou právě *Ascomycetes*), **mykorhiza** (méně časté)

využití: některých druhů jako jedlých hub; průmyslově v potravinářství a farmacii (zejména různé druhy anamorfního rodu *Penicillium*, *Claviceps*)

system se v průběhu věků výrazně měnil

- původní členění morfologické, dle typu plodnic:
 - Plectomycetes (-idae)* - kleistotheciální typy
 - Pyrenomycetes (-idae)* - peritheciální typy (včetně příbuz. typů, i pseudoperith.), "tvrdohouby"
 - Discomycetes (-idae)* - apotheciální typy (včetně příbuz. typů, i pseudoapoth.), "terčoplodé"
- později dle vývoje plodnice: *Protoascomycetidae*, *Ascohymenomycetidae*, *Ascoloculomycetidae*
- aktuální členění na více skupin na úrovni tříd =>



The two earliest diverging lineages of Pezizomycotina are Orbiliomycetes and Pezizomycetes. Both taxa produce apothecial ascomata but are distinguished by Pezizomycetes producing operculate asci (Hansen & Pfister 2006) and Orbiliomycetes producing small, inoperculate asci. Current analyses cannot distinguish between either class being the earliest diverging lineage of the Pezizomycotina. The remaining classes of the Pezizomycotina form a well-supported superclass taxon that is informally referred to as 'Leotiomyceceta'. Classes of 'Leotiomyceceta' include Arthoniomycetes, Dothideomycetes (Schoch et al. 2006), Eurotiomycetes (Geiser et al. 2006), Laboulbeniomycetes, Lecanoromycetes (Miadlikowska et al. 2006), Leotiomycecetes (Wang et al. 2006), Lichinomycetes, and Sordariomycetes (Ning et al. 2006). Superclass relationships among these taxa are mostly unresolved with the exception of the sister group relationships of Arthoniomycetes and Dothideomycetes, and Leotiomycecetes and Sordariomycetes, respectively. Geoglossaceae was classified in the Leotiomycecetes, but is strongly rejected as a member of the class. It is currently classified 'Leotiomyceceta' incertae sedis and may form a clade with Lichinomycetes or represent another class-level lineage.