

FYLOGENEZE A DIVERZITA HUB A PODOBNÝCH ORGANISMŮ

(část přednášky *Fylogeneze a diverzita řas a hub*)

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

- Amoebozoa: Mycetozoa • Excavata: Acrasida • Rhizaria: Plasmodiophorida
- Chromalveolata: Peronosporomycota / Labyrinthulomycota / Hyphochytriomycota
- Opisthokonta: Microsporidiomycota / Chytridiomycota / Blastocladiomycota
/ *Eumycota* / *Zygomycota* / *Glomeromycota*
/ Ascomycota: Taphrinomycotina, Saccharomycotina, Pezizomycotina
/ *pomocná oddělení Deuteromycota a Lichenes*
/ Basidiomycota: Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina, Agaricomycotina

Skupina oddělení označovaná jako *EUMYCOTA* – VLASTNÍ HOUBY

historicky vymezená skupina zahrnující houby, u kterých **nejsou** vytvořena žádná **bičíkatá stadia** (tedy všechny kromě mikrosporidií, *Chytridiomycota* a *Blastocladiomycota*)

- stélka je obvykle tvořena houbovými vlákny – **hyfami**, ve vegetativní fázi tvořícími **mycelium** (podhoubí); výjimečně jsou jednobuněčné, schopné tvořit pučivé pseudomycelium (kvasinky)
- jednodušší typy mají stélky nepřehrádkované (přehrádky oddělují pouze reprodukční struktury), vývojově odvozenější mají hyfy rozdělené centripetálně rostoucími přehrádkami – **septy**
septum má uprostřed pór (různého typu u různých skupin), kterým mohou procházet látky i organely
- mycelium u parazitických hub může růst na povrchu pletiv hostitele, ale i vnikat dovnitř – intercelulárně nebo intracelulárně
na takovémto myceliu se vytvářejí apresoria (jen přichycovací funkce) nebo haustoria (vnikající do buněk, slouží k absorpci látek z napadené buňky)

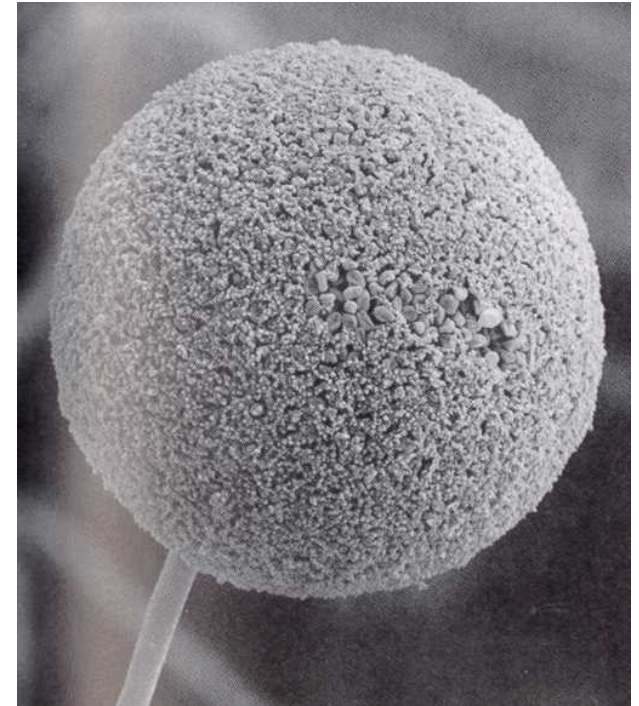
- v určitých fázích životního cyklu (např. plodnice) některých skupin se z hyf tvoří nepravá pletiva - **plektenchymy**:
 - je-li ještě patrná hyfová struktura, jedná se o **prozenchym**, naproti tomu jsou-li již buňky pozměněny a jednotlivé hyfy nejsou zřetelné, jde o **pseudoparenchym**
 - plektenchymatické struktury se kromě plodnic tvoří i ve sterilních útvarech, jako jsou **stroma** (sterilní útvar, ve kterém se tvoří plodnice) nebo **sklerocium** (slouží k přežívání nepříznivých podmínek)
- **buněčná stěna** je vícevrstevná, složená z lamel tvořených různě orientovanými fibrilami
- nej důležitější složkou buněčné stěny je **chitin** v kombinaci s jinými složkami; u některých skupin chitin chybí
- v buňkách vlastních hub **chybí** jakékoli **plastidy** a fotosyntetické pigmenty; jsou však přítomna jiná barviva (karoteny, xanthofyly aj.)
- v jádře jedno nebo více jadérek, obvykle malý počet chromosomů
- mitochondrie mají ploché přepážky
- jsou přítomny vakuoly, chybí pulzující vakuoly
- **zásobní látkou** je nejčastěji **glykogen**, ojediněle i škrob (u primitivních vřeckatých)

- v životním cyklu hub nacházíme buď **rozmnožování** pohlavní i nepohlavní nebo jen nepohlavní
 - stadium, kdy houba vytváří nepohlavní **mitospory**, se nazývá stadium **imperfektní**
 - stadium, kdy houba vytváří pohlavní **meiospory**, se nazývá stadium **perfektní**
 - je-li u dané houby v dané fázi přítomno perfektní stadium, mluvíme o **teleomorfě**
 - není-li u dané houby v dané fázi přítomno perfektní stadium (= je přítomno pouze imperfektní stadium), mluvíme o **anamorfě**
- <= zde je důvod, proč nelze zcela klást rovnítko mezi anamorfu = imperfektní stadium a teleomorfu = perfektní stadium – rozhodující je (ne-)přítomnost perfektního stadia, takže když se v dané fázi tvoří současně mitospory a meiospory (tedy imperfektní i perfektní stadium), jedná se také o teleomorfu
- houba v celém životním cyklu (tj. anamorfa i teleomorfa dohromady) se označuje jako **holomorfa**
 - je-li v životním cyklu jen pohlavní rozmnožování, je to meiotická holomorfa,
 - je-li v životním cyklu jen nepohlavní rozmnožování, je to mitotická holomorfa;
- v případě obou typů rozmnožování jde o pleomorfickou holomorfu (mluvíme pak také o houbách s pleomorfickým životním cyklem)

- **nepohlavní** rozmnožování probíhá v haploidní i diploidní fázi
- nejjednodušší způsob je prostá fragmentace hyf
- nepohlavní spory vznikají
 - endogenně ve sporangiích – označovány jako **sporangiospory** (typické pro odd. *Zygomycota*),
 - exogenně na hyfách (specializovaných odnožích - konidioforech) – nazývají se **konidie** (běžné u hub z oddělení *Ascomycota*, v menší míře *Basidiomycota*)

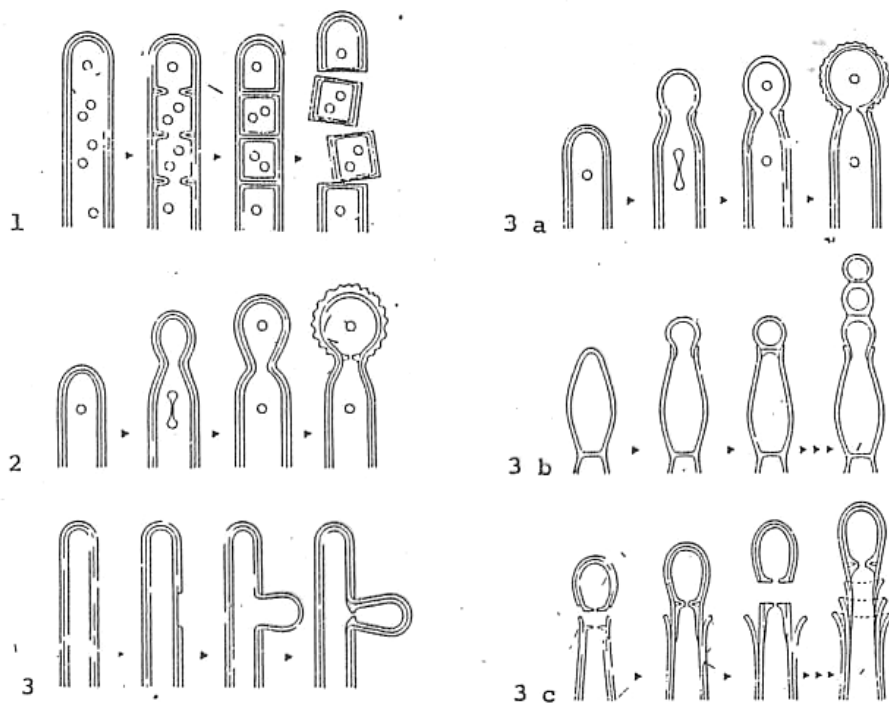
konidiofory se tvoří buď izolovaně nebo v útvarech zvaných **konidiomata**

- koremie (= synnema; svazek konidioforů),
 - sporochium (palisáda konidioforů v ložisku na povrchu substrátu),
 - acervulus (shluk konidioforů pod povrchem plativa hostitele, u parazitů),
 - pyknida (lahvicovitý útvar s vnitřkem vystlaným konidiofory)
- => více u pomocného oddělení *Deuteromycota*



Sporangium; v jeho pravé části praská stěna a vystupují spory.

R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich: Botany, 1995.



Obr. 26: Vznik konidií (konidiogeneze).

- 1 – thalický (arthrický) typ: konidie vznikají z již existující buňky, která se rozdělí přepážkami;
- 2 – holoblastický typ: konidie vypučí z konidiogenní buňky, na tvorbu konidie se účastní všechny vrstvy buněčné stěny;
- 3 – enteroblastický typ: konidie vypučí z konidiogenní buňky, na tvorbu konidie se účastní pouze vnitřní vrstva stěny konidiogenní buňky;
- 3 – vznik laterálních porospor
- 3a – vznik terminálních porospor,
- 3b – vznik fialospor,
- 3c – vznik aneurospor (podle LĀMONA et al.).

základní typy vzniku konidií:

– thalický: hyfa se rozdělí přepážkami a pak rozpadne na jednotl. buňky => thalokonidie = arthrokonidie (thalokonidiiemi jsou v jistém smyslu i chlamydospory - tlustostěnné přetrvávající buňky vznikající na myceliu)

– blastický: konidie vypučí z konidiogenní buňky holoblasticky (účasť všech vrstev bun. stěny) nebo enteroblasticky (vnější stěna se protrhne, konidii utváří vnitřní vrstva/-y/) => porospory (vypučí z buňky a následně se oddělí buněčnou stěnou), fialospor (vytvářejí se ve specializovaných

buňkách - fialidách a uvolňují se ústím z těchto buněk), aneospory (také se vytvářejí ve specializovaných buňkách; každá další konidie protrhne přepážku po oddělení předchozí konidie => vznikají "límečky")

- při **pohlavním** rozmnožování u většiny vlastních hub není spojena plazmogamie s karyogamií – karyogamie následuje s určitým zpožděním a do životního cyklu je vložena **dikaryotická fáze** (označovaná **n+n**), charakteristická tzv. konjugovanými mitózami (současné mitózy obou jader)
celý cyklus tedy je: haploidní fáze => plazmogamie => dikaryofáze => karyogamie => diploidní fáze (obvykle omezena jen na zygotu) => meioza => zpět haplofáze
- různé typy pohlavního procesu u vlastních hub:
 - gametogamie (vzácná),
 - gametangiogamie (typická hlavně pro *Zygomycota* a *Ascomycota*),
 - gameto-gametangiogamie (spermatizace, oplodnění samičího gametangia samčí spermacií, též *Ascomycota*),
 - somato-gametangiogamie (vzácná),
 - somatogamie (splývání hyf, hlavně *Basidiomycota*),
 - gametosomatogamie (spermatizace u rzí, oplodnění somatické hyfy spermacií),
 - autogamie (ojediněle, *Ascomycota*)
 tvoří-li se gamety, nejsou **nikdy pohyblivé**
- **životní cykly** všech možných typů: haplobiotický, haplo-diplobiotický, vzácný je diplobiotický (kvasinky) a naopak velmi častý haplo-dikaryotický
- u hub z oddělení *Ascomycota* a *Basidiomycota* při pohlavním rozmnožování vznikají spory na specializovaných útvarech – **plodnicích**

výskyt, ekologie:

- saprofyté i parazité, vytvářejí symbiotické vztahy (lichenismus, mykorhiza)
- rostou po celém světě, ve všech možných biotopech – půda, vzduch, voda (méně časté), v případě parazitů hostitelské organismy
- hospodářské využití – jedlé druhy, výroba antibiotik, ale i jedovaté a patogenní houby

system: zařazení v systému vedle skupin s bičíkatými stadii
systematické členění na jednotlivá oddělení:

- *Zygomycota* (primárně cenocytické mycelium, chybí dikaryofáze i plodnice, tvoří se 1 meiospora); pravděpodobně polyfyletická skupina s příbuzenskými vazbami na různé skupiny odd. *Chytridiomycota* nebo *Blastocladiomycota*
- následující oddělení už jsou považována za monofyletický „vrchol vývoje hub“
 - *Glomeromycota* (endomykorhizní houby, oddělení dříve řazené k předchozímu, ale podle současných poznatků je sesterskou skupinou následujících)
 - *Ascomycota* (přehrádkované mycelium, dikaryofáze přítomna, tvoří se plodnice, meiospory vznikají endogenně ve vřeckách)
 - *Basidiomycota* (taktéž přehrádkované mycelium, dikaryofáze přítomna, tvoří se plodnice, ale meiospory vznikají exogenně na bazidiích)

Oddělení: ZYGOMYCOTA

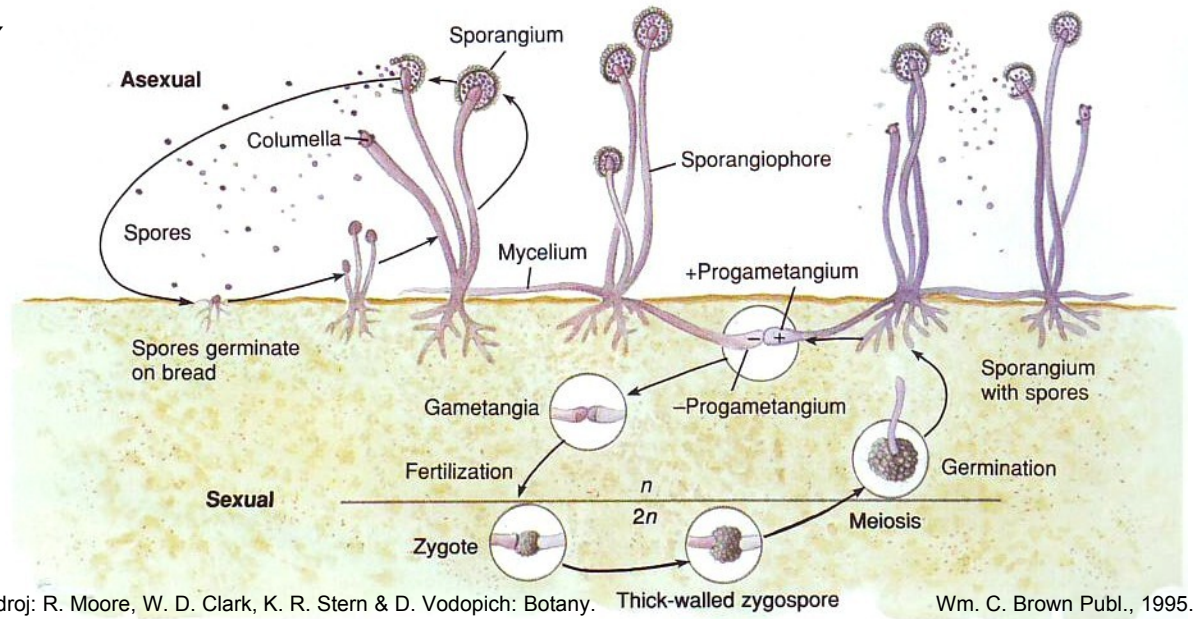
- mnohojaderné cenocytické hyfy, přehrádky většinou oddělují jen rozmnožovací struktury (neplatí absolutně)
 - u vývojově odvozených skupin již dochází k tvorbě přehrádek, ale zůstávají i vícejaderné úseky (obdoba sifonokladální stélky)
 - základní složkou bun. stěn je chitin, doprovázený chitosanem, příp. jinými cukry
- nepohlavní rozmnožování: ve sporangiích se tvoří **sporangiospory**, v hyfách se tvoří tlustostěnné chlamydospory
 - tvorba sporangiospor: na myceliu se vytvoří svazky sporangioforů => vrcholové části zduří => vytvoří se sporangium (obvykle kulovité) => sem se přesune část cytoplazmy s jádry => z centrální části vznikne tzv. kolumela (střední sloupek, přetrvávající i po rozpadu sporangia), cytoplazma v periferní části se rozdělí => části se obalí stěnou => spory
 - část sporangioforu pod sporangiem je u některých druhů rozšířena v tzv. apofýzu
 - u původních typů mnohosporová sporangia, vývojová tendence vede k jednosporovým (podobně jako u odd. *Oomycota* jsou tu dvě stěny – stěna sporangia a stěna spory – rozdíl oproti konidii)



Gongronella butleri

<http://zygomycetes.org/index.php?id=90>

- pohlavní rozmnožování
 - izo- (vzácněji anizo-) **gametangiogamie** (též označení "zygogamie"), splývání gametangií
 - **homothalické** druhy
 - kopulace gametangií i ze stejného mycelia,
 - **heterothalické** druhy
 - musí být z různých mycelií (+ a –)



- průběh pohl. procesu: výběžky z mycelií jsou chemotakticky přitahovány => kontakt, tvoří se na nich progametangia => jejich oddělení přehrádkou => mnohojaderná gametangia => splynutí, plazmogamie a karyogamie => zygota => vytvoří se zygosporangium, obsahující 1 tlustostěnnou zygosporu - odpočívající stadium => po období klidu klíčí hyfou
- gametangia a následně zygospory jsou nesený rozšířenými konci hyf - **suspensory**
 - u některých zástupců na suspensorech vyrůstají hyfy, které obalují zygosporu (u některých až úplně) – předzvěst tvorby plodnice u vývojově pokročilejších pododdělení (připomínají primitivní kleistothecium u vřeckatých hub)
 - k meiozi dochází při zrání nebo klíčení zygospory, živ. cyklus je haplobiotický

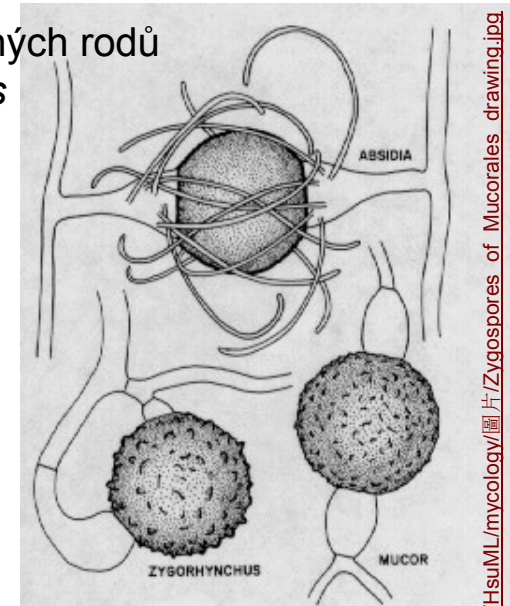
- **výskyt, ekologie:** saprofyté půdní, koprofilní aj., některé skupiny zahrnují parazity rostlin, hub i živočichů
- řada druhů využívána v biotechnologii pro produkci různých látek

Pododdělení: **MUCOROMYCOTINA**

řád *Mucorales*

- u většiny druhů málo přehrádkované mycelium
- u někt. druhů se v tekutých médiích vytvoří přehrádky nebo mycelium rozpadne na buňky => tzv. dimorfismus (různý charakter stélky v různých podmínkách)
- sporangia mnohosporová (až 1000 spor), u odvozenějších typů méně spor ve sporangiu (až jedna => nesprávně označováno za "konidii")
- kromě pohlavně vzniklých zygospor tvoří některé druhy též partenogeneticky tzv. azygospory
- většinou saprofyté na půdě, trusu, potravinách – *Mucor*, *Rhizopus* (kropidlovec), *Zygorhynchus*, *Pilobolus* (měchomršť – pod sporangiem má vak, v němž se hromadí voda => zvětšující se tlak nakonec odmrští celé sporangium), některé druhy i parazitické
- využití: fermentace cukrů a bílkovin, výroba různých organických kyselin

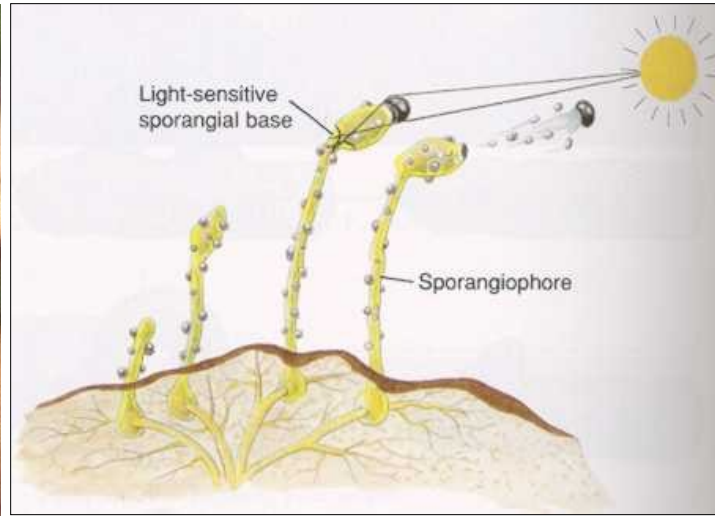
Zygospory různých rodů řádu *Mucorales*



http://www.dipbot.unict.it/sistematica_es/Mucor.html

Mucor sp., zygospora se suspenzory

http://www.med.ncku.edu.tw/HsuML/mycology/圖片/Zygosporas of Mucorales drawing.jpg



Vlevo: Houbáš,
Spinellus fusiger –
parazit na helmovce

Foto Mirek Junek,
<http://www.idsystem.cz/mushrooms/fotoframe.htm>

Vpravo: Měchomršť,
Pilobolus sp. – koprofilní
druh, natáčí a vystřeluje
sporangia ke světlu

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

Endogone lactiflua, sporokarp

Foto M. Trappe, <http://www.natruffling.org/enla.htm>

řád *Endogonales*

- podzemní druhy, starší mycelia přehrádkovaná
- vytvářejí nestejně velká gametangia => zygospora se tvoří na tzv. epigoniu - výrůstku většího gametangia => jsou hustě obaleny hyfami => vzniká útvar označovaný jako sporokarp
- jediný rod *Endogone*, uvažovaný svého času jako možný vývojový předchůdce vřeckatých hub pro odvozené znaky: přehrádky v myceliu, tvorbu sporokarpů, oddálení plazmogamie a karyogamie (plazmogamie předchází karyogamii, ale nelze ještě hovořit o skutečné dikaryofázi, jen párování jader v mladé zygospoře)



řád *Mortierellales* – půdní saprofyty bez kolumely ve sporangiu

Pododdělení: ***ENTOMOPHTHOROMYCOTINA***

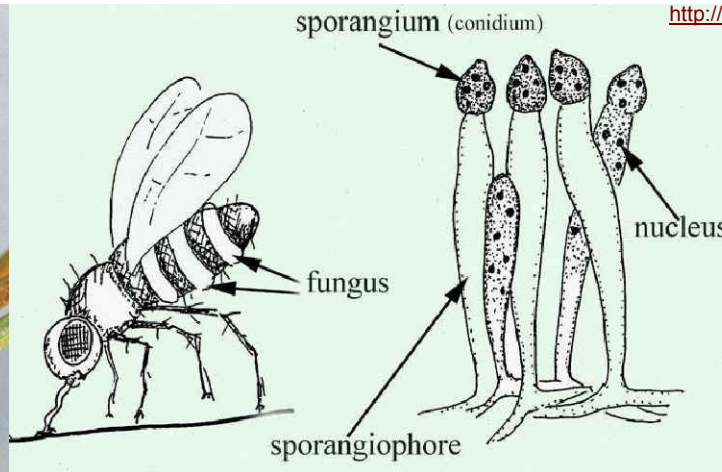
řád *Entomophthorales*

- mycelium v dospělosti přehrádkované, u řady zástupců se rozpadá na tzv. hyfová tělíska (mohou spolu i somatogamicky kopulovat)
- sporangia monosporická, odmršťovaná pod tlakem
- fakultativní či obligátní parazité rostlin, hub nebo živočichů (i lidí), především hmyzu

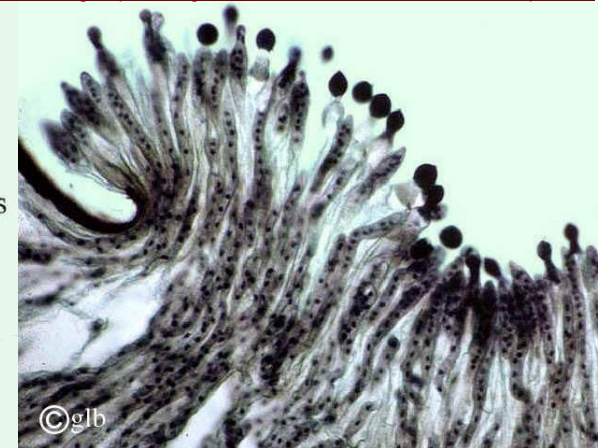
Entomophthora muscae – původce mušího moru (sporangium vyklíčí na povrchu těla mouchy ve vlákno => vrostle dovnitř => rozroste se a rozpadne na hyfová tělíska; moucha uhynie => na povrch těla vyrostou sporangiofory => vytvoří se a jsou odmrštěna sporangia)



Masa sporangií na povrchu těla mouchy, nahoře sporulace



<http://www.uoguelph.ca/~gbarron/MISCELLANEOUS/entomoph.htm>



řád *Basidiobolales* – saprofyté (*Basidiobolus* na trusu žab), asi příbuzní chytridí

Pododdělení: **ZOOPAGOMYCOTINA**

řád ***Zoopagales*** – obligátní parazité hub, prvoků a živočichů

Pododdělení: **KICKXELLOMYCOTINA**

řád ***Dimargaritales*** – taktéž parazité, pro změnu na *Mucorales*

řád ***Kickxellales*** – většinou půdní nebo koprofilní saprofyté, jejich sporangia se tvoří na specializovaných větvích zvaných sporokladiá

řád ***Harpellales*** - přehrádkované mycelium, pozorován pohlavní proces a tvorba zygospory; žijí v larvách sladkovodního hmyzu, podobné znaky s *Kickxellales*

řád ***Asellariales*** - přehrádkované mycelium, pohl. proces pozorován, zygospory neznámy; rozmnožují se arthrosporami, žijí na koryšcích nebo chvostoskocích

poslední dva řády mají společnou ekologii

– žijí v zažívacím traktu členovců –

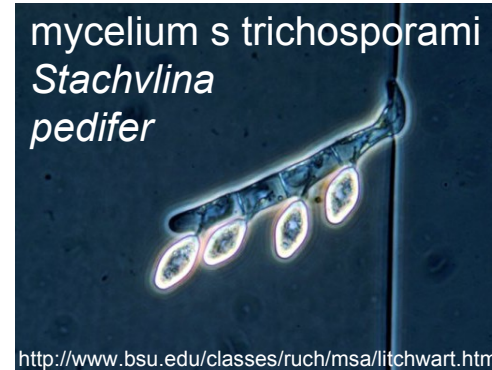
a byly dříve řazeny do samostatné třídy *Trichomycetes*

– jejich mycelium je pouze přichyceno na stěnách, neproniká do buněk; pravděpodobně jsou komenzálové (přiživují se na potravě živočichů)

– na bázi reduk. mycelia je speciální přichycovací aparát

– složení bun. stěny různé u různých skupin – chitin, glukosamin, galaktosamin

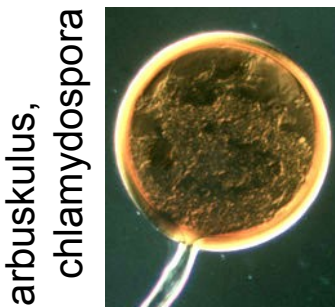
– nepohlavní rozmnožování: sporangiospory, arthrospory (rozpad vláken), u řádu *Harpellales* trichospory – jednosporová sporangia s přívěsky (spojeny se stěnou sporangia), po dozrání vystřelována



Oddělení: GLOMEROMYCOTA

Třída: GLOMEROMYCETES

• recentně až na úrovni samostatného oddělení jsou hodnoceny houby z dřívějšího řádu *Glomerales*



<http://tolweb.org/Glomeromycota>



- vegetativní stélka je cenocytická, většinou se netvoří sporangia, ale chlamydospory
- tyto houby vytvářejí s velkým počtem druhů cévnatých rostlin

arbuskulární mykorhizu

(dříve vezikulo-arbuskulární = VAM; má ji asi 80 % cévnatých rostlin): mycelium proniká do rostlinných buněk a vytváří tam větvené keříčkovité útvary - arbuskuly (někdy též zásobní měchýřky - vezikuly) => výměna látek pomáhá růstu a výživě hostitele (*Glomus* aj.)

- specifickou ekologii má druh *Geosiphon pyriforme*, který má ve své stélce symbiotické endocyany – je považován za jediný lichenizovaný druh, jehož mykobiontem je jiná houba než vřeckatá nebo stopkovýtrusná

