

# **System a fylogeneze hub**

## ***(pro pokročilé)***

**Díl pátý:**  
**umělé pomocné skupiny: *Lichenes, Deuteromycota.***

## **LECANOROMYCETES**

rozsáhlá třída, která obsahuje v několika řádech většinu lichenizovaných hub, a proto zde je zařazena obecná charakteristika organismů tradičně sdružovaných v umělém oddělení LICHENES – LIŠEJNÍKY

lišejník je morfologicko-fyziologická jednotka, ve které je obligátně vázán určitý druh houby (mykobiont) s určitým druhem řasy nebo sinice (fotobiont)

vztah mykobionta a fykobionta je zjednodušeně označován jako mutualistická (oboustranně prospěšná) symbióza

obecně jde ale spíše o "kontrolovanou" formu parazitismu

**fotobiont** - složka řasová (fykobiont) nebo sinicová (cyanobiont)

nejčastěji zelené řasy (*Trentepohlia*, *Coccomyxa*, *Trebouxia* aj.), pak sinice (20 %; *Nostoc*, *Chroococcus*, *Stigonema* aj.) a zcela výjimečně různobrvky a chaluhy

relativně málo zástupců (jen 40 rodů)

fotobiont zpravidla znám i jako samostatně žijící (výjimka - *Trebouxia*)

jeden druh může být tedy fotobiontem mnoha (i systematicky zcela nepříbuzných) lichenizovaných hub

## mykobiont - houbová složka

velké množství druhů (téměř 20 % známých hub je lichenizováno!)

> 90 % případů je jím vřeckatá houba, zbytek tvoří houby stopkovýtrusné

mezi vřeckatými houbami nalezneme řadu rodů, čeledí i některé řády výhradně s lichenizovanými zástupci, u stopkovýtrusných hub jde nanejvýš o rody

mykobiont obvykle specificky lichenizovaný, není schopen samostatné existence (nemusí platit absolutně, viz dále)

výjimka je druh *Geosiphon pyriforme* (*Glomeromycota*), tvořící symbiózu se sinicemi, které jsou však ve stélce lokalizovány ve vezikulech (nejde tedy o běžný typ lišejníkové stélky)

současné spojení více mykobiontů s jedním fotobiontem může vést ke vzniku tzv. **parasymbiózy**; existují i lichenikolní houby

naopak setkání jednoho mykobionta s více fotobionty vyústí v tvorbu **cefalodií** - výběžků na povrchu stélky, ve kterých je další fotobiont lokalizován

ve vztahu myko- a fotobionta nemusí jít vždy o pravou symbiózu - jde i o případy, že houba žije saprofytický na odumřelých buňkách fotobionta, nebo dochází i k parazitismu z jedné i druhé strany

významná je skupina tzv. lichenikolních hub, existují i lichenikolní lišejníky



**stavba stélky** - podle anatomie rozlišujeme dva typy:

**A) stélka homeomerická** - buňky fotobionta a vlákna mykobionta volně rozptýleny mezi sebou; stélky rosolovité (díky slizu cyanobionta), vláknité nebo tzv. leprariové (práškovité, rozpadavé - anamorfní stadium); tvar většinou určuje fotobiont

**B) stélka heteromerická** (tvar určuje mykobiont) - diferencovaná na jednotlivé vrstvy:

**(1) svrchní kůra** tvořená obvykle pseudo-parenchymem mykobionta (mechanická ochrana, omezení výparu)

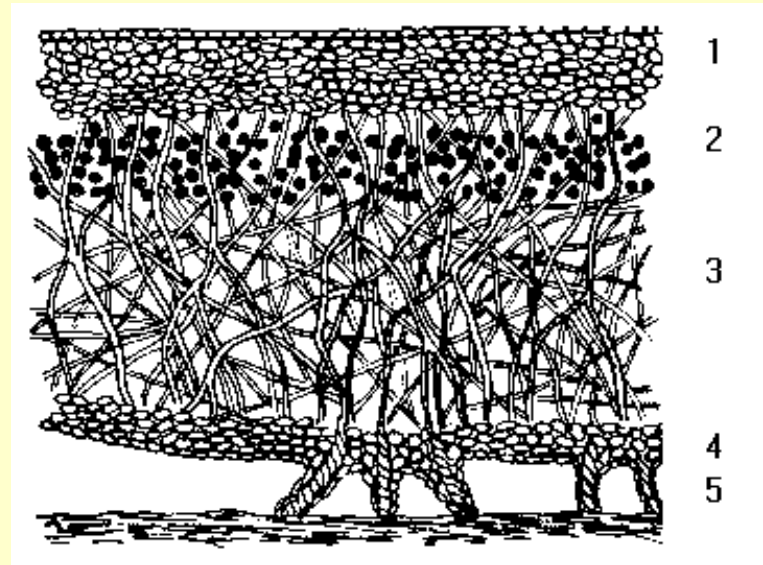
**(2) řasová (gonidiová) vrstva** - buňky fotobionta, mezi nimi řídce hyfy

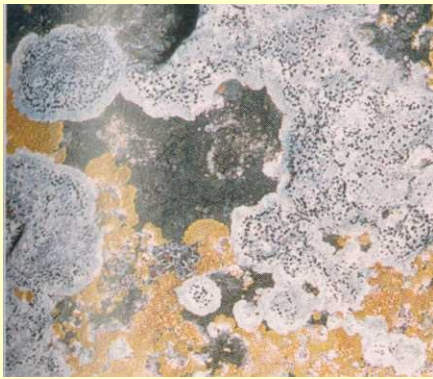
**(3) dřevná vrstva** obsahuje pouze rozvolněná vlákna mykobionta

případně je u některých vytvořena **spodní kůra (4)** stejné stavby jako svrchní, může být opatřena kořínkovitými útvary - **rhizinami (5)**

tzv. **cyfely** – „otvory“ ve spodní kůře, jimiž proniká dřevná vrstva na podklad; slouží pro čerpání vody a živin

je-li namísto „otvorů“ kůra (i svrchní) jen přerušena, mluvíme o pseudocyfelách





dělení typů heteromerických stélek podle morfologie:

**korovitá** (vlevo) - celou svou plochou přirostlá na substrát (nebo do něj vrostlá), obvykle chybí spodní kůra

**lupenitá** (vpravo) - je taktéž ploše rozložená, ale k podkladu přirůstá jen některými místy, část zlátočnatělé stélky může od podkladu odstávat; na spodní straně stélky bývají vytvořeny rhiziny – "kořenující" svazky hyf vrůstající do substrátu



**keříčkovitá** (vlevo) - v kontaktu se substrátem jen svojí "bází", je vystoupavá nebo naopak visící ("vousatá" u epifytických druhů), je charakteristická radiální stavbou (na průřezu tvoří vrstvy korová, gonidiová a dřeňová soustředné kruhy, nejsou "nad sebou" jako u ploše rozložených stélek)

přechodným typem je stélka **dimorfická** (vpravo) – vegetativní část stélky je lupenitá (thallus horizontalis) a plodná část keříčkovitě vystoupavá (thallus verticalis)

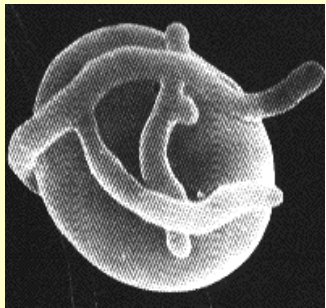
thallus verticalis představují **podecia** (kmínky), na jejichž vrcholu dochází k tvorbě plodnic (např. u dutohlávek)



## rozmnožování:

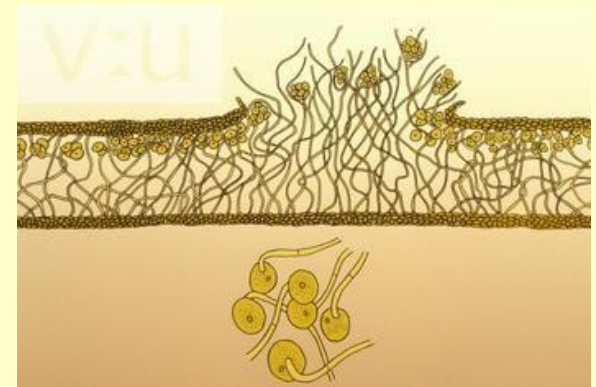
**pohlavní** je pouze záležitostí mykobionta - ten je pak odkázán na opětovné "setkání" se svým fotobiontem

tzv. **hymeniální gonidie** (hymeniální řasy - r. *Endocarpon*) - buňky řas, které pronikají do thecia (hymenia) plodnic a šíří se spolu se spory



společné šíření obou složek zajišťuje rozmnožování **nepohlavní**:

- **fragmentace** stélky a růst nových stélek z úlomků
- **soredie**: mikroskopické částičky stélky tvořící se na povrchu, obsahující buňky fotobionta propletené hyfami houby => jejich odlomení od stélky vede k šíření



hující buňky fotobionta propletené hyfami houby =>

jejich odlomení od stélky vede k šíření

**sorály** - specifická místa tvorby soredií (okraje stélky)

- **isidie** - výrůstky z povrchu stélky, v nichž je zachována heteromerická stavba všech tří vrstev (obr. vlevo), taktéž šíření odlomením

bývají odlišovány též **fylidie** (lupenitá obdoba isidií) a **schizidie** (odtržení povrchu stélky s fotobiontem)



## ekologicko-fyziologická charakteristika:

autotrofní organismy

růst v extrémních prostředích - fotosyntéza umožňuje život na anorganickém substrátu, mykobiont zprostředkovává čerpání vody, živin a ochranu proti výparu

příjem CO<sub>2</sub> zajišťuje fotobiont, O<sub>2</sub> a nitrátů obě složky (cyanobionti, případně symbiotický *Azotobacter* též atmosférický dusík)

lišejníky vrůstají hyfami po celé ploše do substrátu (kámen, půda, u epifytických povrch rostlin, nejčastěji kůra), případně kontakt se substrátem zajišťují rhiziny  
růst je oproti jiným organismům pomalý (roky, i desítky let, nejstarší korovité stélky odhadem 4500 let)

u některých hub zřejmě existuje výběrový lichenismus (optional lichenisation) – popsáno u čeledi *Stictidaceae*, že týž druh může být epifytickým lišejníkem na živých větvích nebo saprotrofní houbou bez partnera na mrtvém dřevě

<http://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/neviditelny-svet-mikrolisejniku.pdf>

produkce „lišejníkových látek“ (lišejníkových kyselin) - zásobní látky, antibiotika, odpuzování býložravců, nebo jen prostý odpad metabolismu

některé druhy produkují jedovaté látky (deriváty kyseliny vulpinové - *Letharia vulpina*) působící na nervovou soustavu (používány ve Skandinávii k hubení vlků)

## **výskyt:**

hlavně extrémní stanoviště (kompetičně velmi slabé)

často v prvních sukcesních stadiích, půdotvorní činitelé

## **využití:**

některé druhy využívány v lidovém lékařství (*Lobaria pulmonaria*, *Cetraria islandica*), při výrobě barviv (lakmus), v parfumerii aj.

potrava (biblická "mana" - *Lecanora esculenta*), spíše jako krmivo či potrava pro zvěř

citlivé indikátory čistoty ovzduší

## **system:**

lišejníky dnes řazeny do systému hub podle mykobionta

vřeckaté houby - některé řády výhradně lichenizované (kromě *Lecanorales* též *Verrucariales*, *Gyalectales*, *Lichinales*, *Arthoniales*, *Pyrenulales*), jiné obsahují lichenizované i nelichenizované zástupce (*Ostropales*, *Caliciales*, *Helotiales*)

stopkovýtrusné houby - ojedinělí zástupci z různých skupin

*viz též části přednášky věnované vřeckatým a stopkovýtrusným houbám*



## **Lecanoromycetidae**

- početná skupina lichenizovaných hub (přes 7500 druhů; zahrnuje asi polovinu druhů lišejníků), různé typy stélek i fotobiontů
- plodnice apothecia s askohymeniálním vývojem, u někt. druhů sterilní okraj
- u některých zástupců (bývalý řád *Caliciales*, ukázal se být heterogenním) dochází k tvorbě mazaedia – pletivo rouška se drolí v práškovitou hmotu, do které se ve zralosti uvolňují askospory
- vřecka tlustostěnná, tzv. lekanorový typ (něco mezi uni- a bitunikátními vřecky)
- otevírání vřecka je dvoustupňové, ale nedojde k vyhřeznutí vnitřní vrstvy)
- ve vřecku je 2-8 (i více) spor, jsou jedno- i vícebuněčné (i zdřovitě)
- anamorfy (pokud jsou známy) pyknidiální nebo sterilní stélky (leprariový typ)

## **řád *Teloschistales***

- stélka lupenitá nebo keříčkovitá, často pestře zbarvená, pigmenty antrachinony
- apothecia obvykle silně prohloubená, s dobře vyvinutým sterilním valem
- v roušku bývají nevětvené parafýzy, askospory tlustostěnné (zúžené lumen, silné jsou i přehrádky mezi buňkami)
- fotobionti jsou zelené řasy
- rostou zejména na živinami bohatých nebo bazických substrátech

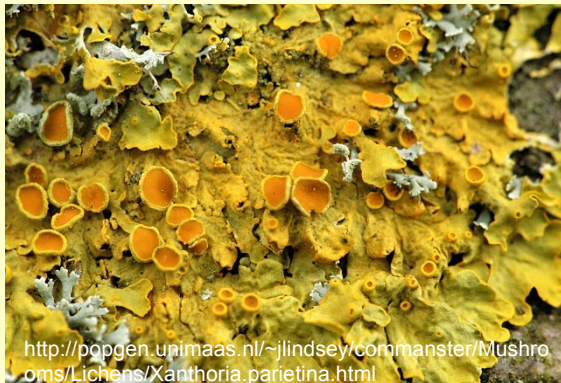
## řád *Peltigerales*

- stélka lupenitá (vzácněji jiné typy), obvykle se svrchní i spodní korovou vrstvou
- plodnice apothecia, mívají na povrchu krycí vrstvu, která se ve zralosti trhá a obnažuje rouško
- fotobionti jsou zelené řasy nebo sinice (i soužití se dvěma fotobionty, zelená řasa v pletivu stélky, sinice lokalizována na povrchu stélky v cefalodiích)

## řád *Lecanorales*

- základní znaky viz v charakteristice podtřídy *Lecanoromycetidae*
- v roušku bývá výrazně vyvinut hymeniální gel
- fotobionti jsou takřka výhradně zelené řasy typu *Protococcus*
- někteří zástupci jsou saprotrofní (rostou na dřevě v suchých oblastech)

Zleva: *Xanthoria parietina* (terčník zední, *Teloschistales*), *Parmelia sulcata* (terčovka brázditá), *Hypogymnia physodes* (terčovka bublinatá, *Lecanorales*)



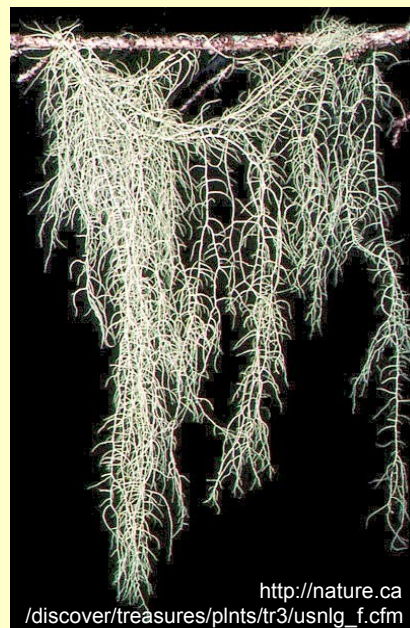


<http://www.walkcarmarthenshire.com/imageCrawler.asp>



[http://www.folk.de/kraeuterhexe/de/pflanzen/cetraria\\_islandica.htm](http://www.folk.de/kraeuterhexe/de/pflanzen/cetraria_islandica.htm)

Nahoře zleva: *Peltigera canina* (hávnatka psí),  
*Lobaria pulmonaria* (důlkatec plicnatý, *Peltigerales*),  
*Cetraria islandica* (pukléřka islandská, *Lecanorales*)



[http://nature.ca/discover/treasures/plnts/tr3/usnlg\\_f.cfm](http://nature.ca/discover/treasures/plnts/tr3/usnlg_f.cfm)

Dole zleva: *Cladonia* (dutohlávka, asi *C. macilenta* nebo *C. cristatella*),  
*Usnea* (provazovka, tu *U. trichodea*),  
*Rhizocarpon geographicum* (mapovník zeměpisný; vše *Lecanorales*)



<http://botany.upol.cz/atlas/system/pojmy/korovita-stelka.html> © M.Sedlářová, 2004

**Ostropomycetidae** (<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S105579030400140X>)

- stélka korovitá, šupinkovitá nebo vláknitá
- plodnice apothecia (zanořená, přisedlá nebo stopkatá) nebo perithecia
- v roušku parafýzy jednoduché, větvené až anastomózované
- vřecka unitunikátní nebo bitunikátní, ale funkčně se chovají jako unitunikátní
- askospory jednobuněčné, přehrádkované či „zdřovité“, 8 nebo méně ve vřecku
- fotobionty jsou zelené řasy typu *Chlorococcus* nebo *Trentepohlia*
- skupina zahrnuje i nelichenizované zástupce



*Graphis scripta* (dříve samost. řád *Gyalectales*)

Zdroj: [http://www.britishlichens.co.uk/pi\\_crust\\_lirellae.html](http://www.britishlichens.co.uk/pi_crust_lirellae.html)

**řád *Ostropales***

- silně polymorfický taxon, klasifikace zde zřejmě není konečná
- stélka korovitá (u nelichenizovaných hub tvorba stromatického pletiva)
- plodnice: zanořená apothecia nebo perithecia, v roušku jednoduché parafýzy, často dochází ke gelatinizaci; askospory často protáhle čárkovité
- anamorfy (pokud jsou známy) pyknidiální

- zástupci lichenizovaní, lichenikolní i saprotrofní zejména na kůře nebo dřevě

## řád *Baeomycetales*

- stélka korovitá až práškovitá, na povrchu se oddolují schizidie
- terčovitá apothecia přisedlá nebo stopkatá
- druhově nepočetný řád lišejníků rostoucích často na holém povrchu půdy

## řád *Pertusariales*

Zdroj: <http://www.fungalpunknature.co.uk/Others/MossLichGall/PertusHymen.html>

*Pertusaria hymenea*

- stélka korovitá (vzácněji lupenitá)
- apothecia bývají zahloubená, s otvorem navrchu, vypadají až jako perithecia
- velké jednobuněčné askospory (tvoří se jich i méně než 8) se silnou mnohohvrstevnou stěnou
- časté rozmnožování jen sorediemi nebo isidiemi



## řád *Agyriales*

(někdy přiřazován k předchozímu)

- nevytváří se vegetativní stélka
- apothecia někdy protažená, rouško obvykle gelatinózní
- anastomózující parafýzy, někdy vytvářejí pigmentované epithecium
- saprotrofové na kůře a dřevě, zejména jehličnanů



Foto Paul Cannon; <http://fungi.myspecies.info/all-fungi/agyrium-rufum>

*Agyrium rufum*, apothecia na mrtvých stoncích vřesu, detail vřecek (barveno)

## čeleď *Acarosporaceae*

[samostatný taxon, i jako podtř. ***Acarosporomycetidae***]

(<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S105579030400140X>)

- stélka korovitá, šupinkatá, zřídka lupenitá
- fotobionti jsou chlorokokální řasy
- zanořená nebo přisedlá apothecia, vzácněji perithecia
- v jednom vřecku se tvoří i více než 100 askospor (bezbarvé, jednobuněčné)

*Acarospora glaucocarpa* (měř. 1 mm)

Foto Jason Hollinger; [http://en.wikipedia.org/wiki/Acarospora#mediaviewer/File:Acarospora\\_glaucocarpa\\_45871.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/Acarospora#mediaviewer/File:Acarospora_glaucocarpa_45871.jpg)

[Acarospora#mediaviewer/File:Acarospora\\_glaucocarpa\\_45871.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/Acarospora#mediaviewer/File:Acarospora_glaucocarpa_45871.jpg)

Mimo výše uvedené

skupiny (jako *Lecanoromycetes incertae sedis*) stojí:

## **řád *Umbilicariales*** [jediná čeleď *Umbilicariaceae*]

- lupenitá stélka (často na povrchu políčkovitě rozpraskaná), přirůstající k substrátu širší stopkou, nazývanou „pupek“ (odtud i české jméno pupkovka)
- růst zejména na skalách, často vytvářejí rozsáhlé porosty

*Umbilicaria cylindrica*, stélka a detail apothecií (— 300 µm)

Foto Ralf Wagner; [http://www.dr-ralf-wagner.de/Flechten/Umbilicaria\\_cylindrica-englisch.html](http://www.dr-ralf-wagner.de/Flechten/Umbilicaria_cylindrica-englisch.html)

## **řád *Candelariales***

- drobné lupenité lišejníky (připomínají korovité, ale mají spodní kůru s rhizinami) na kůře či dřevě



## **LICHINOMYCETES** (<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S105579030400140X>)

- stélka korovitá, lupenitá nebo keříčkovitá, často gelatinózní konzistence
- fotobionty jsou sinice
- apothecia terčovitá, u některých druhů zanořená, u jiných kulovitá, kyjovitá nebo stopkatá, s dužnatou konzistencí; obvykle není vyvinut sterilní okraj
- vřecka prototunikátní (vzácněji unitunikátní), tenkostěnná, ale zasílená v apikální oblasti, bez zřetelné apikální struktury, na povrchu obvykle s amyloidní gelatinózní vrstvou, obsahují 8 nebo větší počet spor (až stovku)
- anamorfy tvoří pyknidy

*Lichina pygmaea*

Foto Jenny Seawright;

<http://www.irishlichens.ie/pages-lichen/l-134.html>

### **řád *Lichinales***

je charakterizován výše uvedenými znaky

### **řád *Eremithallales*** ([http://www.inbio.ac.cr/papers/liquenes/pdf/p2008\\_Letal\\_eremithallus.pdf](http://www.inbio.ac.cr/papers/liquenes/pdf/p2008_Letal_eremithallus.pdf))

- monotypický taxon, *Eremithallus costaricensis*
- netvoří se lišejníková stélka, ale shluky buněk fotobionta (*Trentepohlia*) jsou mezi peridermálními buňkami borky dřevin propojeny volnými hyfami, na nichž se tvoří apothecia





*Cryptothecia rubrocincta*

Foto Millifolium; <http://en.wikipedia.org/wiki/Cryptothecia#mediaviewer/File:Cryptothecia.jpg>

## **ARTHONIOMYCETES** [jediný řád *Arthoniales*]

- stélka korovitého charakteru, někdy ale velmi chabě vyvinuta
- apothecia, v některých případech spíše hysterothecia (uzavřená, otevírají se protáhlou štěrbinou)
- rouško vyplněno větvenými parafyzoidy, tvořícími až gelovitou matrix
- vřecka bitunikátní, tlustostěnná, amyloidní
- askospory jednobuněčné nebo přehrádkované, některé hnědě zbarvené a ornamentované
- anamorfy tvoří pyknidy
- saprotrofové (foliikolní nebo kortikální), lichenikolní nebo lichenizované houby (se zelenými řasami, nejč. *Trentepohliophyceae*)
- patří sem např. rod *Roccella*, využívaný už od starověku jako zdroj vzácného purpurového barviva

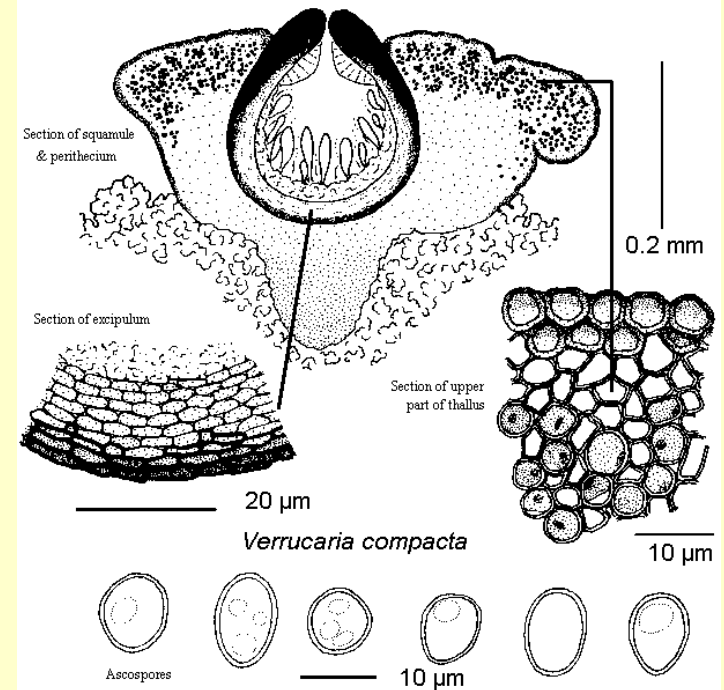


## CHAETOTHYRIOMYCETIDAE (více viz u třídy Eurotiomycetes)

Dvě čeledi vydělené z řádu *Dothideales* (třída *Dothideomycetes*) na základě molekulárních analýz + nově přiřčené řády lichenizovaných hub *Verrucariales* (podle Váni u rodu *Dermatocarpon* zjištěn askohymeniální vývoj plodnice, podle [Mycokey](#) askolokulární skupina) a *Pyrenulales*.

Sjednocujícími znaky jsou přítomnost apikálních perifýz (perifýzoidů) a bitunikátní vřecka. Aktuálně tato skupina ztrácí samostatnost třídy a bývá vřazena do třídy *Eurotiomycetes*.

na obrázku zástupce řádu *Verrucariales* – drobné stélky na povrchu kamenů i endolitické, do stélek zanořená perithecia



[http://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/images/VERR\\_COMP.gif](http://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/images/VERR_COMP.gif)

## Pomocné oddělení: DEUTEROMYCOTA (FUNGI IMPERFECTI)

není přirozenou taxonomickou jednotkou, je vytvořena pro účely klasifikace hub v anamorfní fázi

dvě možná pojetí:

- buď zahrnuje pouze druhy žijící v mitotické holomorfě a ty u nichž teleomorfa není známa
- anebo zahrnuje anamorfy všech druhů, tedy i těch, u kterých teleomorfa známa je (souběžně jsou samozřejmě klasifikovány v přirozeném systému); u většiny těchto druhů je anamorfa převládajícím stadiem, ke tvorbě teleomorfy dochází vzácněji (použití hl. v aplikovaných oborech)

systematické členění na základě morfologické podobnosti konidiového stadia

*Deuteromycota* reprezentují převážně anamorfy vřeckatých hub (soudě podle vlastností mycelia - přehrádkované, jednojaderné buňky, jednoduché póry v přehrádkách)

rozmnožování - tvorba konidií (přímo na myceliu či na konidioforech vyrůstajících jednotlivě nebo v konidiomatech - pyknidy, acervuly, sprodochia, synnemata)

genetické rekombinace prostřednictvím **parasexuálního procesu**:

- 1) heterokaryotické mycelium - vzniká stykem dvou haploidních mycelií (přechod jader anastomózami), případně mutací
- 2) karyogamie a vznik diploidních jader
- 3) mitóza a mitotický crossing-over => tvoří se diploidní mycelium a konidie
- 4) haploidizace bez meiozy - v anafázi chromosomy nerovnoměrně rozděleny k pólům => aneuploidie, produkce haploidních konidií

### **Pomocná třída *BLASTOMYCETES***

nesporogenní kvasinky - anamorfy vřeckatých i stopkovýtrusných hub

stélka kvasinkovitá nebo pučivé pseudomycelium (vzácně i vláknité mycelium)

rozmnožování tvorbou blastospor, vzácně arthrospor

primárně saprofyté, některé druhy fakultativně parazitické, i patogenní zástupci, působící onemocnění od dermatomykóz po vážné choroby celého organismu

*Cryptococcus neoformans* (anamorfa r. *Filobasidiella*), *Candida albicans*,  
*Trichosporon cutaneum* - mykózy

*Rhodotorula* - kvasinkovitá stadia snětí

*Torulopsis* - zřejmě anamorfy pravých kvasinek; *T. kefir*

## **Pomocná třída *HYPHOMYCETES***

myceliální typy, tvoří uzavřená konidiomata (jen synnemata či sporodochia)  
nejpočetnější skupina imperfektních hub, většinou anamorfy vřeckatých hub  
saprotrofové i parazité

zástupci: *Aspergillus*, *Penicillium* (*Eurotiales*), *Graphium* (*Ophiostomatales*),  
*Oidium* (*Erysiphales*), *Monilia*, *Botrytis* (*Helotiales*), *Tubercularia*, *Fusarium*  
(*Hypocreales*), *Cladosporium*, *Cercospora* (*Capnodiales*)

***Agonomycetales*** (dříve pomocná třída *Agonomycetes*, předtím *Mycelia sterilia*)  
myceliální typy bez fruktifikačního stadia, vytvářejí nejvýš specializované výběžky  
hyf nebo útvary sloužící vegetativnímu rozmnožování nebo přežívání – allocysty,  
bromatia, chlamydostry, hlízky, sklerocia

*Sclerotium* - sklerociové typy; *Rhizoctonia*, *Rhizomorpha* - rhizomorfy  
stopkovýtrusných hub; *Lepraria* - lichenizované typy

## **Pomocná třída *COELOMYCETES***

uzavřená konidiomata (pyknidy - *Sphaeropsidales*, acervuli - *Melanconiales*)

mohou se vytvářet i stromatické útvary, do nichž jsou pyknidy zanořeny

třída zahrnuje saprotrofy (*Phoma*) i mnohé fytopatologicky významné zástupce  
(*Septoria*, *Ascochyta* aj.)