



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

Oddělení: ASCOMYCOTA – HOUBY VŘECKATÉ

- skupina sdružující houby, jejichž výtrusy vznikají ve (více či méně dokonale vyvinutém) **vřecku** (latinsky **ascus**, množné číslo **asci**)
- vřecko má povahu meiosporangia - zralé vřecko je diploidní buňka, ve které dochází k meiozi 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, ale může jich být i jiný počet)
- u mnoha zástupců se vřeka a askospory za normálních podmínek vůbec netvoří a houba žije jen v imperfektním stadiu (anamorfa)
- vegetativní stélka - přehrádkované **mycelium** (u kvasinek i jednotlivé buňky, resp. jejich kolonie, příp. pučivé pseudomycelium); vegetativní mycelium je haploidní (výjimky opět u kvasinek)
 - přehrádky mají ve středu **jednoduchý pór** (výjimečně chybí)
- při pohlavním procesu dochází ke vzniku dikaryotických hyf, tvořících **plodnice (askomata)** => v plodnicích pak dochází ke karyogamii v koncových buňkách tzv. **askogenních hyf** – z nich vznikají vřeka
 - vegetativní dikaryotické mycelium se vyskytuje u *Taphrin*
- jedná se o nejpočetnější skupinu hub, zahrnující cca 60 % známých taxonů
- do tohoto pododdělení patří většina známých lichenizovaných hub a taktéž většina známých imperfektních hub (žijících pouze jako anamorfy) přísluší sem

bazální skupiny vřeckatých hub (dříve označované názvy *Hemiascomycetes*, *Protoascomycetes* nebo *Endomycetes*)

=> v aktuálním pojetí pododdělení *Taphrinomycotina* a *Saccharomycotina*

- dost heterogenní "slepenec", ve kterém bylo sdružováno několik skupin relativně jednoduchých organismů, v některých systémech oddělovaných (někým jako celek, někým jen některé skupiny) mimo vřeckaté houby
- zástupci jsou hlavně půdní nebo epifytičtí/epizoičtí saprofyty (někteří žijí v trávicím traktu), někteří i parazité rostlin
- mycelium redukované (jednotlivé buňky, pučivé pseudomycelium) nebo vláknité
 - přehrádky vytvořeny nebo ne, celistvé nebo s pórem, buňky jedno- nebo vícejaderné
 - dikaryofáze vzniká pouze u čeledi *Taphrinaceae*
- buněčná stěna jednovrstevná, převažující složkou jsou glukany a manany, u kvasinek zjištěn i chitin, u *Protomycetaceae* celulóza
- nepohlavní rozmnožování: pučení, tvorba blastospor
- pohlavní rozmnožování: somatogamie (hologamie i hyfogamie), vzácně jiné typy (gametangiogamie, gametogamie)
- u této třídy se netvoří plodnice, vřecka nevznikají z askogenních buněk a nemají otevírací aparát

Pododdělení: ***TAPHRINOMYCOTINA***

pravděpodobně parafyletická skupina, "slepená" na základě molekulárních analýz, stojí na bázi vývoje vřeckatých hub

Třída: ***SCHIZOSACCHAROMYCETES***

- morfologicky podobná třídě *Saccharomycetes*, ale znaky v sekvencích DNA a RNA ukazují spíše na příbuznost s dalšími řády než s pravými kvasinkami
- jednotlivé buňky, netvoří se vláknité typy
- nepohlavní rozmnožování **dělením a rozpadem buněk**

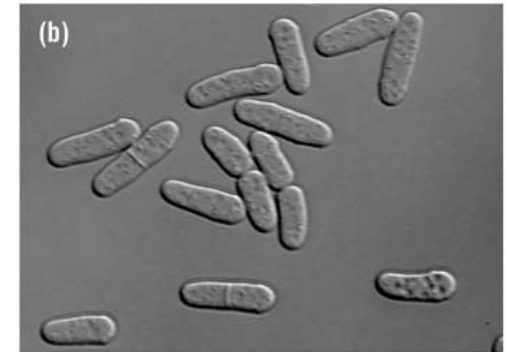
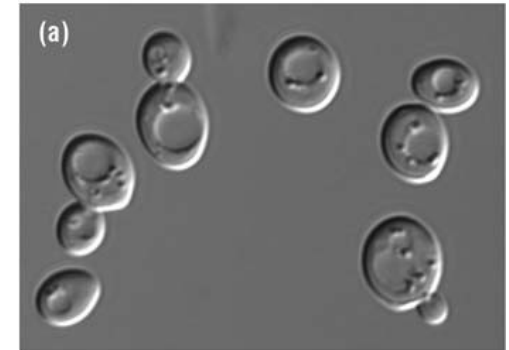
Schizosaccharomyces pombe

- výroba "afrického piva" z prosa,

Schizosaccharomyces octosporus

- ve fíciích a hroznech (kvašení vína)

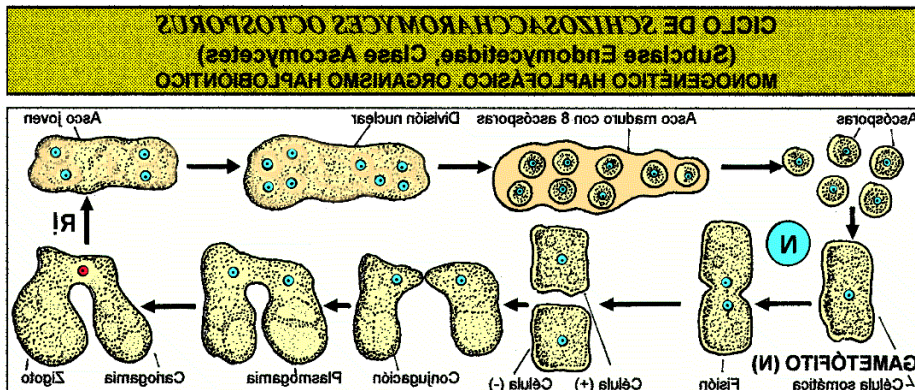
From **The Cell Cycle: Principles of Control**
by David O Morgan



© 1999–2007 New Science Press

Zdroj:
<http://www.uniovi.es/bos/Asignaturas/Botanica/9.htm>

Srovnání způsobů tvorby nových buněk:
(a) pučení u *Saccharomyces cerevisiae*,
(b) dělení buněk *Schizosaccharomyces pombe*

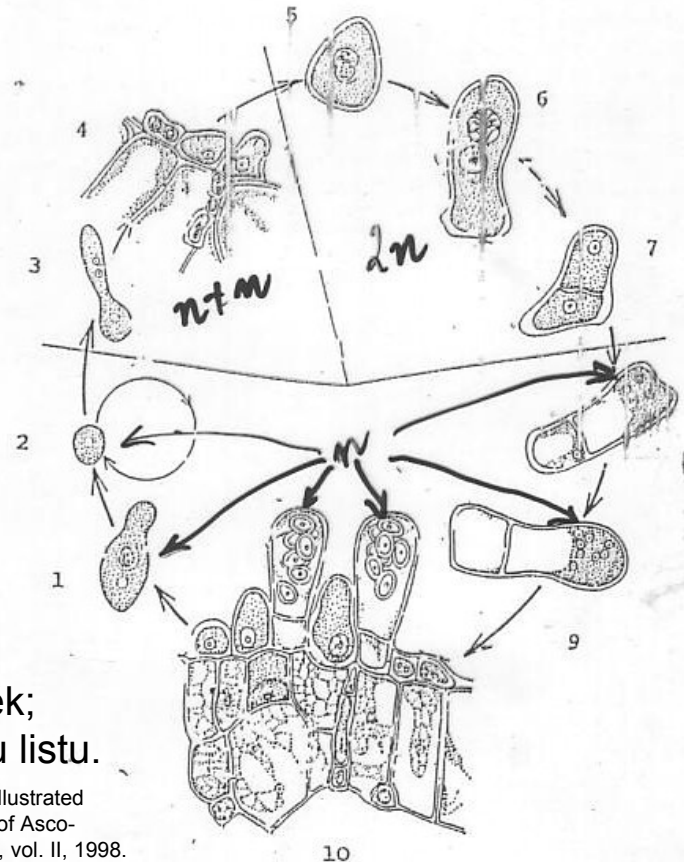


<http://www.new-science-press.com/browse/cellcycle/illustrations/2/>

Třída: *TAPHRINOMYCETES*

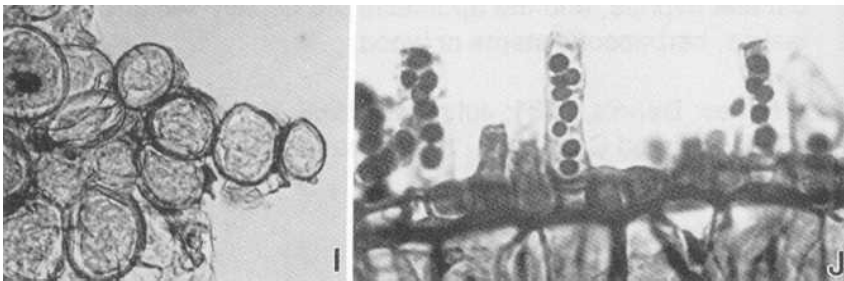
řád *Taphrinales*, čeleď *Taphrinaceae* - také parazité, liší se od předchozích tříd (i od druhé čeledi v této třídě) tvorbou dikaryotického parazitického mycelia

haploidní fáze je saprofytická – kvasinkovité buňky => kopulace vypučivších blastospor nebo párování jader v pseudomyceliu => dikaryotické mycelium (parazitické, přehrádkované; netvoří se gametangia ani askogenní hyfy), vytváří na povrchu hostitele chlamydospory => v nich karyogamie => zygota => rozdělení ve dvě buňky => bazální degeneruje, z terminální se vyvine vřecko s dvojrstevnou stěnou => spory se uvolňují pod tlakem štěrbinou => zase pučí (mohou se takto pomnožit už ve vřecku)



I: *Protomyces macrosporus*, shluk askogenních buněk;

J: *Taphrina deformans*, vřečka se sporama na povrchu listu.



Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.

Obr. 40: Životní cyklus druhu *Taphrina deformans* (*Taphrinales*).

- 1 – pučící askospora,
- 2 – tvorba blastospor,
- 3 – plazmogamie a vznik dikaryotického mycelia,
- 4 – chlamydospory na povrchu hostitele,
- 5 – karyogamie,
- 6 – mitotické dělení buňky,
- 7 – bazální buňka a základ vřetka,
- 8 – vřečko po meiozi,
- 9 – vřečko po následující mitóze,
- 10 – zralá vřečka se sporama v pletivu hostitele (podle URBANA a KALINY).

***Taphrina deformans* způsobuje kadeřavost listů broskvoní**

/kresba: a. listy, b. vřecka, c. spora

Zdroj: R. T. Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.

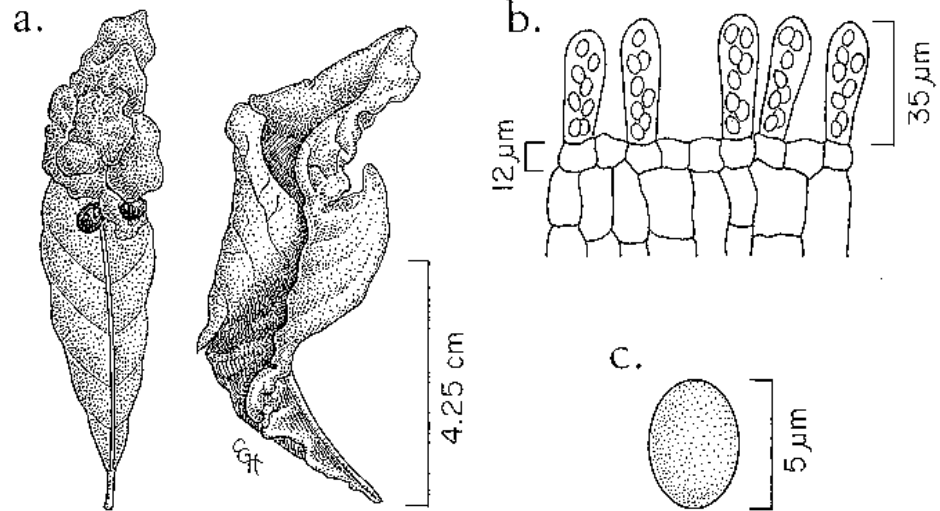
+ foto vpravo/

***T. pruni* - bouchoře (nedozrávající a zpotvořené plody slivoní)**

/foto uprostřed/

***T. cerasi*, *T. betulina* parazitují v pletivech pupenů, způsobují tvorbu čarověníků (zmnožení větví)**

/foto vlevo/



<http://www.commanster.eu/commanster/Mushrooms/Asco/SpAsco/Taphrina.betulina.html>



<http://www.nature-diary.co.uk/2005-09-16c.htm>



http://ocwus.us.es/produccion-vegetal/sanidad-vegetal/Sanidad_vegetal/Tema%2021_HTML/page_09.htm

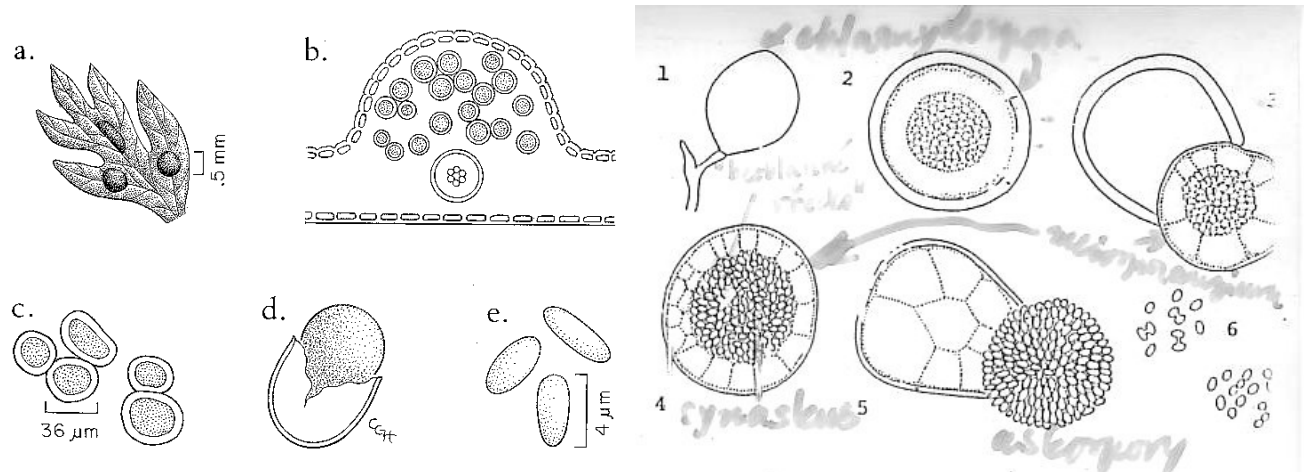
čeled' *Protomycetaceae* – parazité rostlin s mezibuněčným, přehrádkovaným myceliem s mnohjadernými buňkami

na myceliu se vytvářejí interkalárně tlustostěnné chlamydospory s dvouvrstevnou stěnou – po přezimování praská vnější exospor, vyhřezne endospor => je z něj meiosporangium => meioza => čtveřice jader vzniklých dělením jednotlivých jader představují "bezblanné vřecko", celý útvar se nazývá synaskus => tlakem zvětšující se vakuoly jsou jádra vypuzena ze synasku => buď se množí pučením, nebo kopulují => diploidní mycelium => další infekce

Protomyces macrosporus - parazit miříkovitých



Foto Carl Farmer, <http://www.nature-diary.co.uk/2007-09-15.htm>



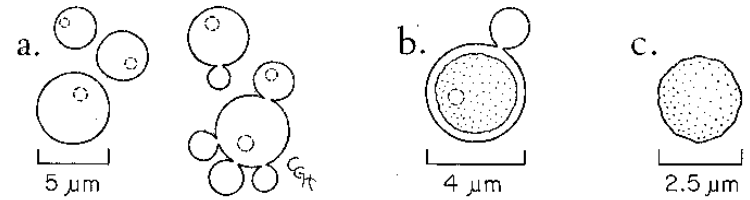
Vlevo „hálky“ *Protomyces macrosporus* na bršlici; uprostřed a. „hálky“, b. průřez hálkou, c. askogenní buňky, d. uvolnění vřečka, e. askospora;

Obr. 39: *Protomyces macrosporus* (Protomycetales).
 1 – mladá chlamydospóra,
 2 – zralá chlamydospóra,
 3 – klíčená chlamydospóra v aktivním meiosporangiu,
 4 – synaskus,
 5 – uvolňování askospor (podle URBAŇA a KALINY).

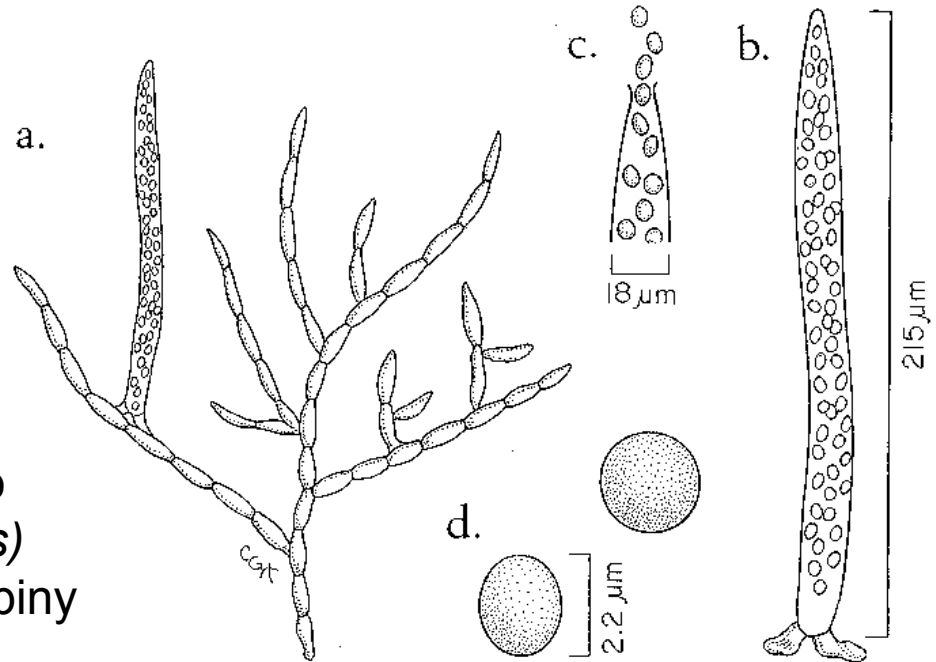
Pododdělení: **SACCHAROMYCOTINA**

Třída: **SACCHAROMYCETES - KVASINKY**

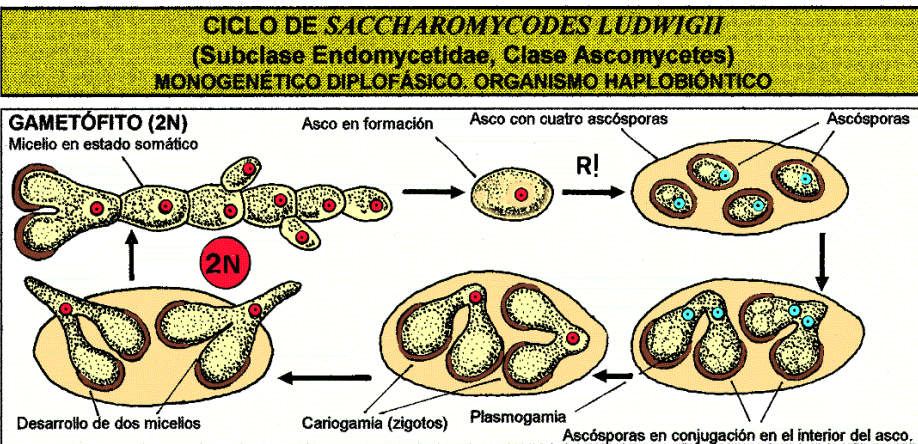
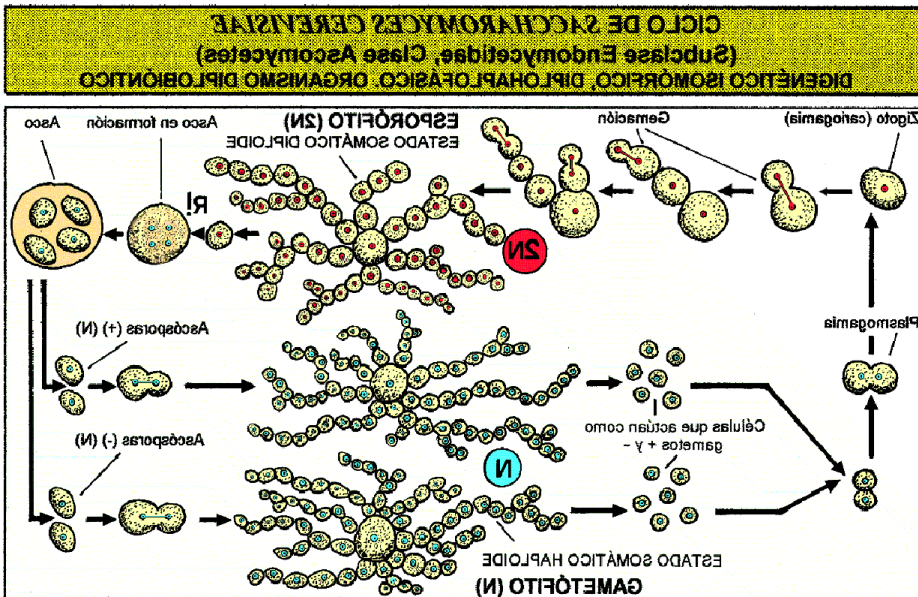
- samostatné buňky nebo pučivé pseudo-mycelium, převažuje nepohlavní rozmnožování (tvorba blastospor)
- převážně saprofyté, jejich fermentace cukrů (rozklad na etanol a CO₂) a syntéza různých organických látek jsou bohatě využívány v biotechnologii



Saccharomyces cerevisiae (kvasinka pivní) - výroba piva, droždí; haplo-diplobiotický cyklus, v kultuře pohromadě haploidní i diploidní buňky
Endomyces - tvorba arthrospor (mycelium se rozpadá na úseky)
Dipodascus - vláknité endofytické mycelium, zvláštností je kopulace gametangií; na podobnosti pohlavního procesu s *Endogonales* (*Zygomycetes*) byla založena teorie o vývinu této skupiny právě od předků spájivých hub



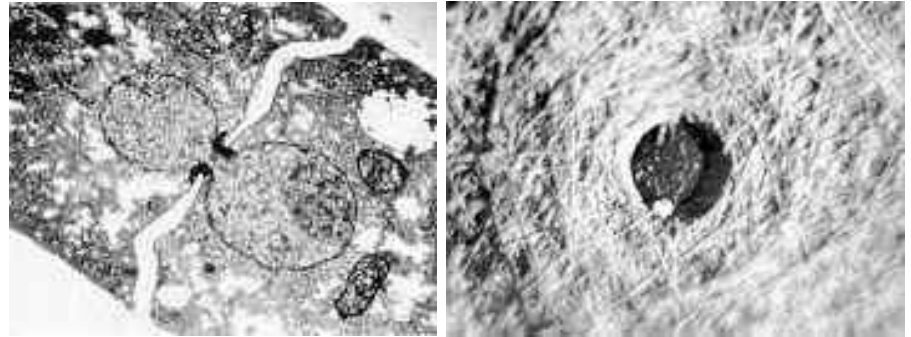
Obr. nahoře: *Debaryomyces hansenii*, a. veget. buňky, pučení, b. jednoduché vřecko, c. askospora;
dole: *Dipodascus albidus*, a. mycelium, b. a c. vřecka, d. askospory. Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.



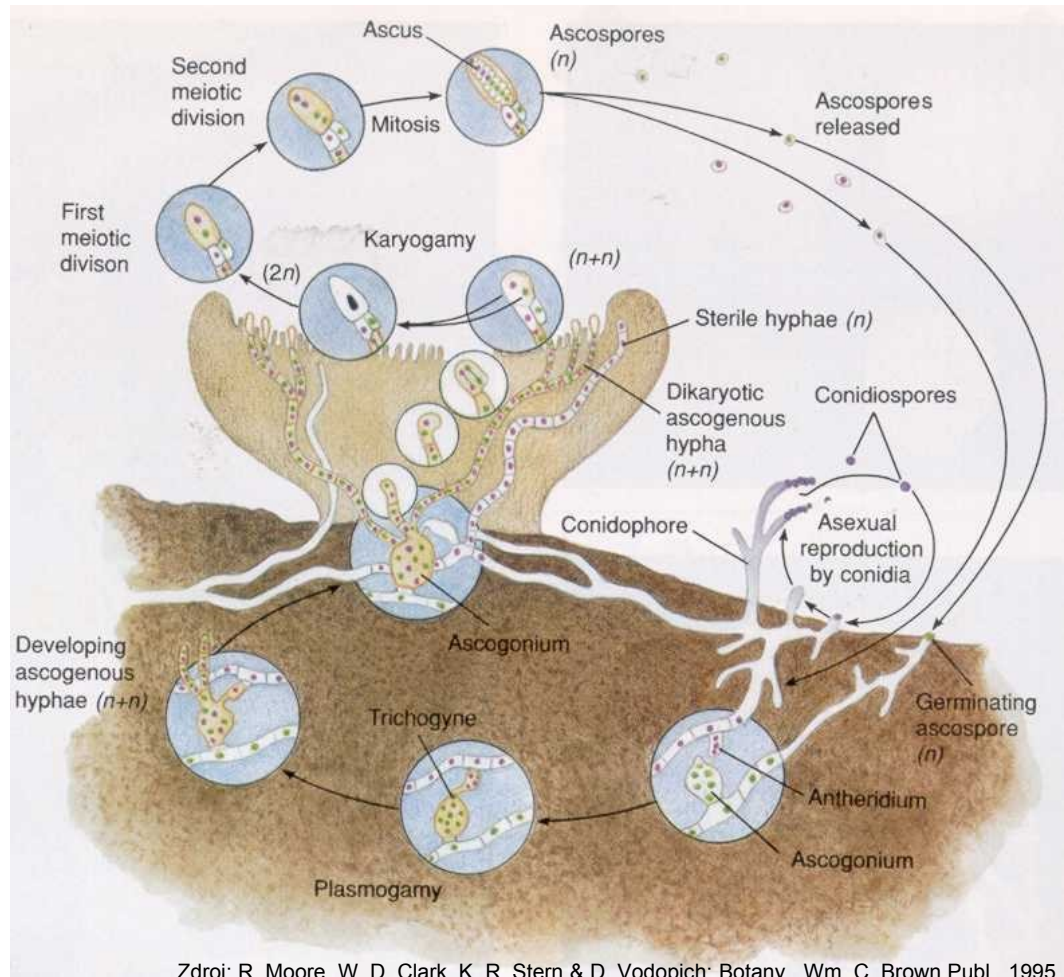
- pohlavní rozmnožování somatogamické (vzácněji kopulují gametangia nebo aplanogamety) => v zygotě je pouze 1 jádro (splývaly-li vícejaderné buňky, ostatní jádra degenerují) => vřečka vznikají přímo ze zygoty (holozygotní) nebo jako výrůstek ze zygoty (exozygotní druhy) nebo ze zygoty vyroste diploidní mycelium a na něm se vytvoří vřečka => spory se uvolní rozpadem vřečka nebo pórem na vrcholku
- životní cyklus u různých druhů haplobiotický, haplo-diplobiotický (převážně izomorfická rodozměna, viz *Saccharomyces*) nebo diplobiotický (*Saccharomycodes*)

Pododdělení: **PEZIZOMYCOTINA (ASCOMYCOTINA)**

- "**pravé**" **vřeckaté** houby, u kterých dochází k tvorbě **plodnic** (askomat, askokarpů)
- přítomna pravá **dikaryotická fáze** - tu představují **askogenní hyfy**, na kterých se vytvářejí vřečka
- vegetativní stélku tvoří vláknité, větvené, přehrádkované **mycelium**; přehrádky vrůstají centripetálně, uprostřed zůstává jednoduchý pór (umožňuje přechod plazmy i jader) – póry uzavírají různá tělísky, jejichž vznik je spojen s Woroninovými tělísky (krystalické útvary v buňce poblíž pórů)
/na obr. vlevo průchod jádra pórem; vpravo pór z pohledu z nitra buňky, při spodním okraji Woroninovo tělísko/
Zdroj: <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>
- buněčná stěna dvouvrstevná, základní složkou je chitin a β -1,3-polyglukan, příp. další látky
- nepohlavní **rozmnožování** dělením (vzácné), fragmentací stélky nebo **konidiami**
- pohlavní rozmnožování - základním typem je **gametangiogamie** (gametangia obvykle vícejaderná): samčí větev mycelia nese **anteridium**, samičí i několik obvykle kulovitých **askogonů**, z nichž vybíhají vláknité výrůstky – **trichogyny**



- Životní cyklus je haplo-dikaryotický s převažující haploidní fází: askospora klíčí v haploidní (monokaryotické) mycelium => na něm (resp. v základu plodnice u asko- lokulárních typů – viz později) se tvoří gametangia – na jednoduché samčí větvi anteridium, na větvené samičí (tzv. archikarpu) askogony => k trichogynu (jehož jádra degenerovala) se přiblíží anteridium => splynutí obsahů buněk – plazmogamie => v oplozeném askogonu párování jader => vyrůstají dikaryotické hyfy – askogenní hyfy, tvořící plodnice => koncové buňky askogenních hyf ve výtrusorodé vrstvě se stávají mateřskými buňkami vřecek (askogenními b.) => v nich karyogamie => meioza => obvykle ještě jedna mitóza (nebo ne anebo více) => výsledkem je zralé vřecko se (4-)8(-více) askosporami

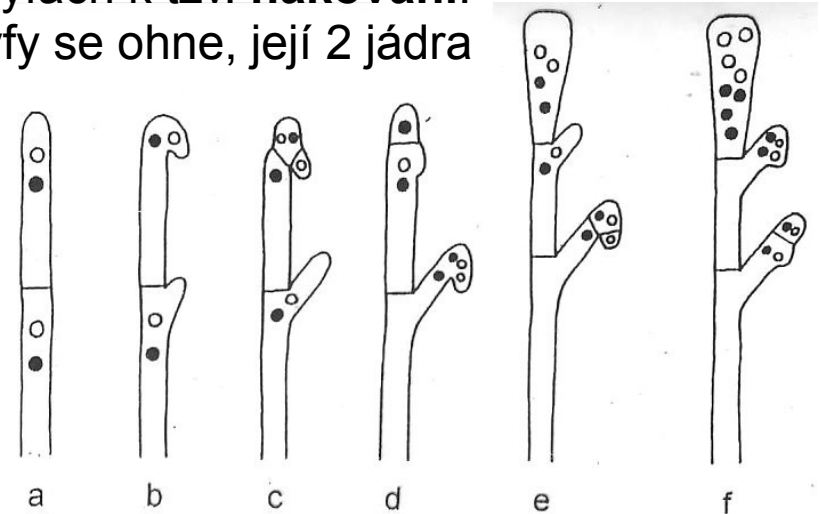


Zdroj: R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich: Botany. Wm. C. Brown Publ., 1995.

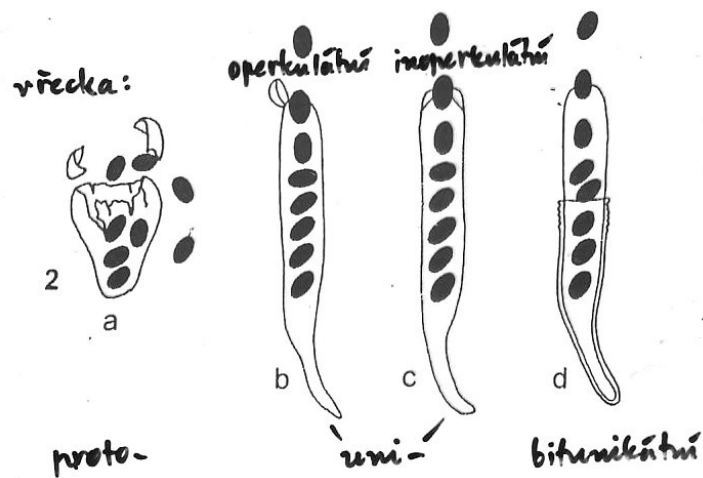
- modifikace pohlavního procesu:
 - gameto-gametangiogamie (= spermatizace): namísto anteridií oplodňují askogon aplanogamety - spermacie, vznikající na spermacioforech nebo v ložiscích - spermogoniích (funkci spermacií mohou převzít i konidie, sloužící jinak k nepohlavnímu rozmnožování)
 - somato-gametangiogamie: askogon oplodněn přímo jádrem ze somatické hyfy, anteridia se netvoří
 - somatogamie: splynutí dvou somatických hyf => póry v přehrádkách se přesunou jádra do tvořícího se základu askogonu
 - autogamie (vzácná): párování jader uvnitř mnohojaderného askogonu

• **vřecko** je meiosporangium, v jeho vývoji jediná diploidní buňka v životním cyklu vřecko je obvykle protáhlé nebo elipsoidní až kulovité, je vždy jednobuněčné

– při jeho tvorbě dochází na askogenních hyfách 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 => vřečkem, v něm karyogamie => meioza; "zbytky" splynou zase v dikaryotickou (nyní subterminální) buňku (=> ta se může znovu hákovat => pak vzniká svazek vřecek)



– důležitou charakteristikou je struktura stěn vřecka – dle ní rozlišujeme vřecka



- **pro(to)tunikátní** s jednovrstevnou stěnou bez otevíracího aparátu, spory se pasivně uvolňují po rozpadu nebo zeslizovatění stěny vřecka

- **unitunikátní** s dvouvrstevnou stěnou členěnou na exoascus a endoascus – obě vrstvy tenké a spojené, otevírají se současně pórem či štěrbinou (vřecka **inoperkulátní**) nebo víčkem (**operkulátní**)

- **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); z uni- a bitunikátních vřecíků jsou spory vymršťovány turgorem buněk

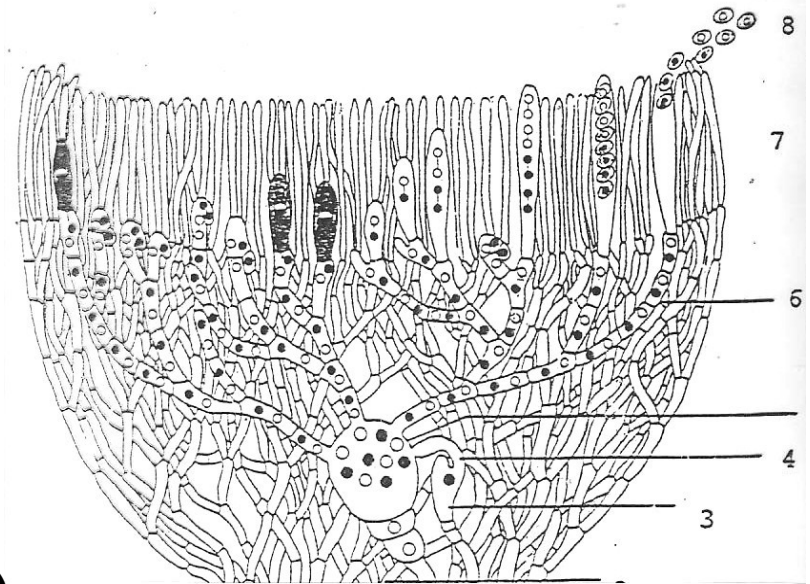
• **spory** vznikají obvykle po 8 ve vřecku najednou (simultánní dělení), vzácněji postupně (sukcesivně)

– výjimky: namísto 8 jednojaderných mohou vzniknout 4 dvoujaderné, případně více dělení jader ve sporách => oddělení přehrádkami => vícebuněčné spory - dvoubuněčné didymospory, vícebuněčné fragmospory (buňky v jedné řadě) a diktyospory (dělení ve více směrech => zdřovité uspořádání)

– jednobuněčné spory nazýváme amerospory; popsané názvy jsou používány i pro konidie

- **plodnice (askokarpy, askomata)**

jsou tvořeny jednak pletivou z haploidních (monokaryotických) hyf, tvořícími sterilní část plodnice, a jednak hyfami dikaryotickými, vzniklými na základě pohl. procesu – stěna plodnice (**peridie**) obklopuje tzv. **centrum** (obojí tvořeno z haploidních hyf), kde dochází k vytváření vřecek (na dikaryotických askogenních hyfách) vřeačka pak u odvozenějších typů vystylají výtrusorodou vrstvu - **thecium (hymenium)**



členění typů plodnic podle ontogenetického vývoje:

- typ **askohymeniální**: nejprve dojde k pohlavnímu procesu, poté se v tom místě vytváří plodnice souběžně s růstem askogenních hyf => vřeačka (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 vřeačka (obvykle bitunikátní)

členění plodnic podle morfologie

(základní askohymeniální typy):

- **kleistothecium** je uzavřená plodnice s vytvořenou stěnou, otvírá se rozpadem;

vřecka nejsou nijak uspořádána

- **apothecium** je primárně miskovitá

plodnice (odvozeně pak různých tvarů);

vřecka jsou uspořádána v theciu na povrchu plodnice, parafýzy vytvořeny (někdy

přesahují v tzv. epithecium); vrstva hyf pod

theciem tvoří tzv. hypothecium, sterilní okraj apothecia (tvořen haploidními hyfami)

je nazýván excipulum; vřecka dozrávají

současně, spory jsou též vystřelovány

(stimulem bývá vnější podnět, např. světlo)

Nahoře vlevo kleistothecia *Eurotium amstelodami*,

vpravo plodnice padlí *Microsphaera penicillata*

(označované různými autory jako kleistothecia

nebo erysiphální perithecia);

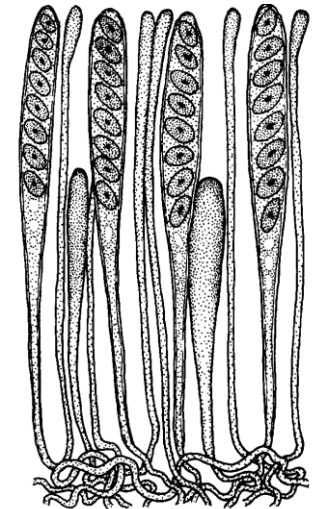
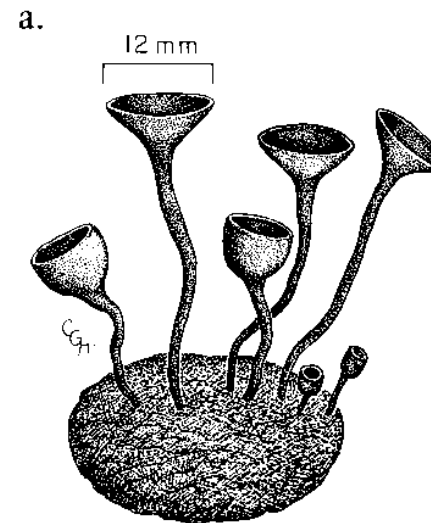
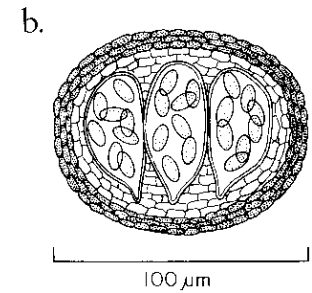
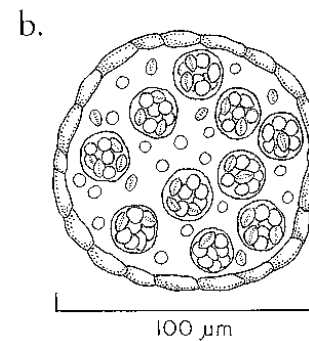
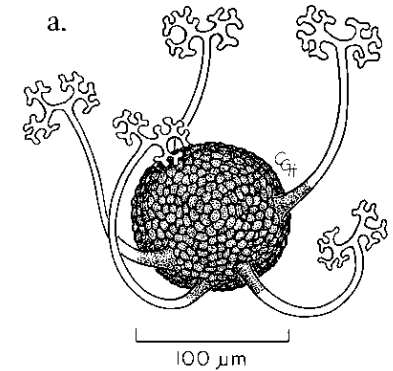
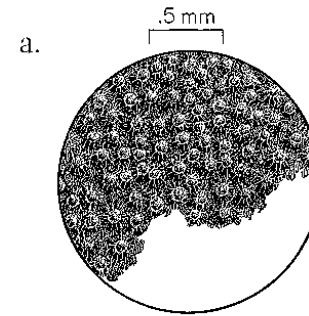
dole vlevo apothecia *Monilia fructicola* (vyrůstající

ze sklerocia), vpravo vřecka a parafýzy v theciu

Zdroj obrázků ozn. a nebo b: Hanlin, Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. I a II., 1990 a 1998.

Obr. vpravo dole: kresba Rebecca Stritch,

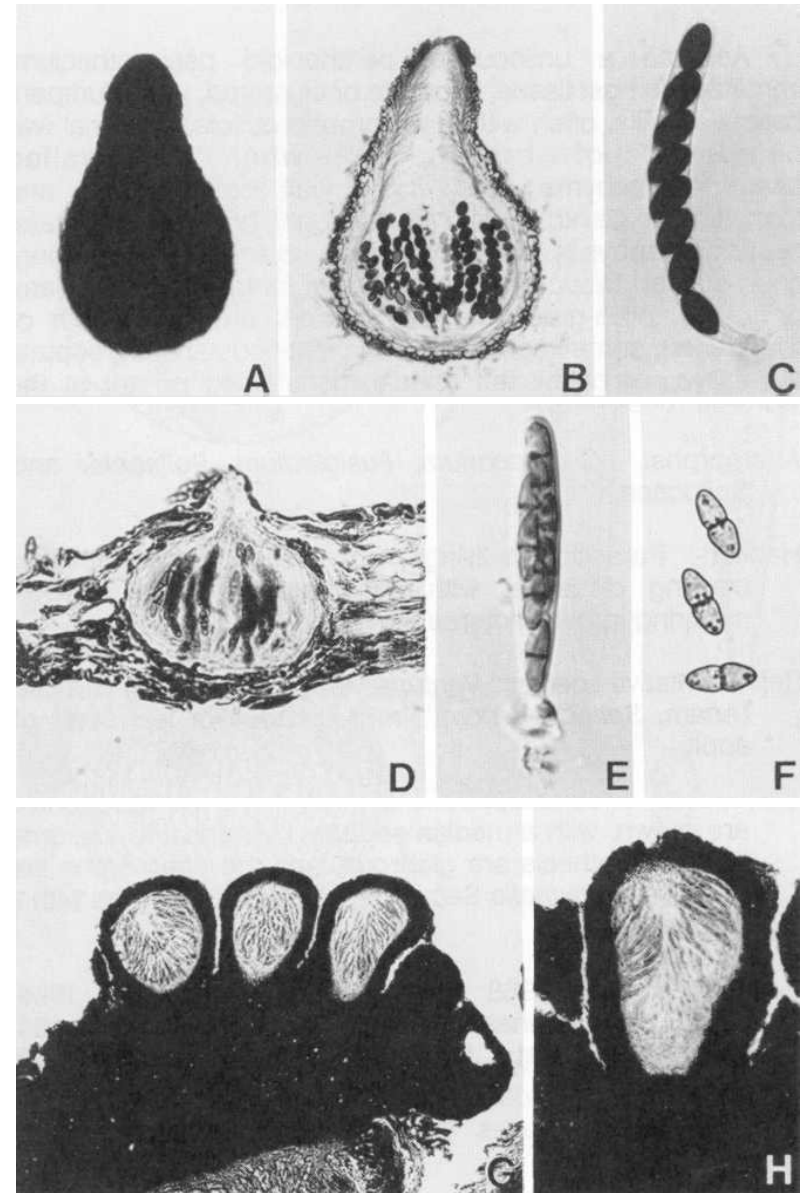
http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm?File_name=Asco012b&File_type=gif



- **perithecium** je kulovitá nebo protáhlá plodnice (často bývají zanořeny ve sterilní hmotě stromatu), vřecka jsou 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)

- kromě těchto základních typů rozlišujeme protothecium (jen spleť hyf obklopujících vřecka), tuberothecium (jak je někdy odlišováno druhotně uzavřené apoth.) nebo myriothecium (polštářovitá plodnice se sestavou dutin, v každé 1 vřecko)

- askolokulární houby mají pseudoapothecia, pseudoperithecia (morfologicky podobná, ale s askolokul. vývojem), thyriothecia (síťovité pseudoperith.) nebo hysterothecia (štěrbínovitá pseudoapoth.)

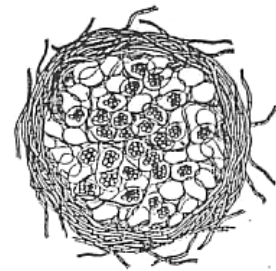


ABC: volné perithecium *Sordaria fimicola*, DEF: pseudoperithecium *Venturia liriodendri*, GH: lokuli ve stromatu *Apiosporina morbosa*.

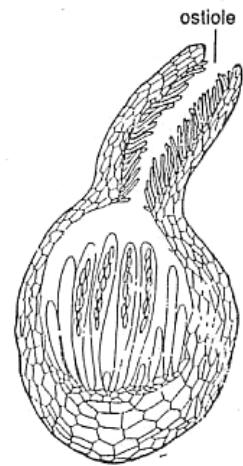
Zdroj: Hanlin 1990.

pro zopakování ...

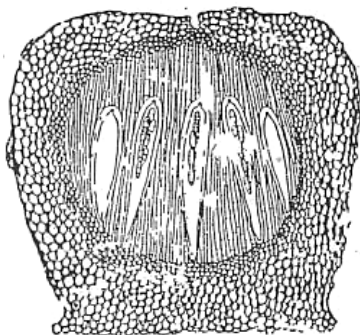
Smple & Kendrick, 1992



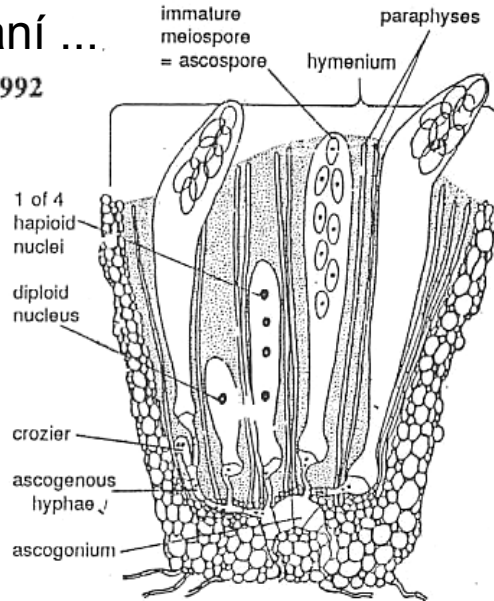
4.5 Cleistothecial ascoma.



4.4 Perithecial ascoma.



4.6 Pseudothecial ascoma.



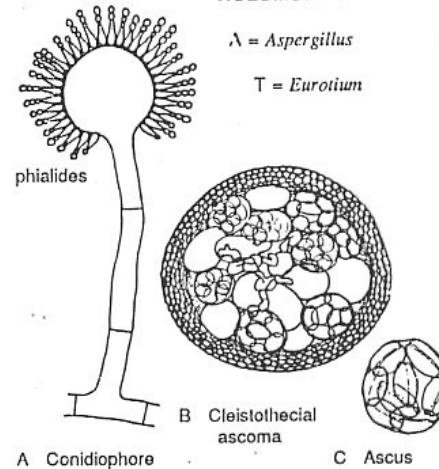
4.3 Apothecial ascoma.

T6-

HOLOMORPH = TELEOMORPH (T) + ANAMORPH (A)

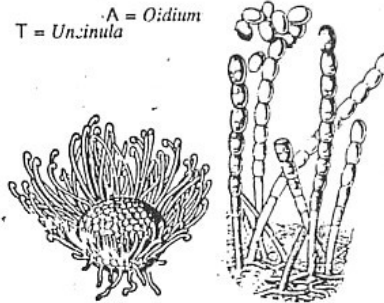
A = *Aspergillus*

T = *Eurotium*



A Conidiophore

4.7 Eurotialean holomorph.



A Ascoma

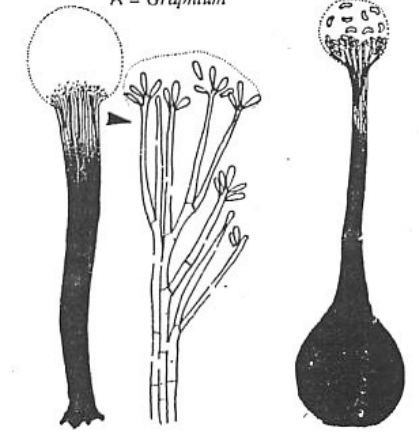
B Conidiophores

4.9 Erysiphalean holomorph.

Evolutionary Survey of Fungi, Algae and Plants

T = *Ophiostoma*

A = *Graphium*



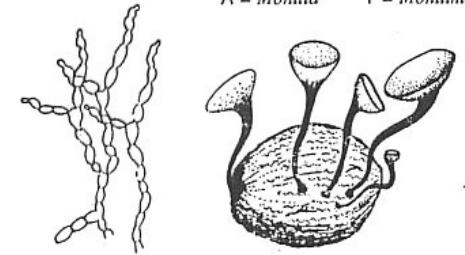
A Synnema

B Detail of Head

C Ascoma

4.8 Ophiostomatalean holomorph.

A = *Monilia* T = *Monilinia*



A Conidial chains

B Apothecial ascomata on peach

4.10 Leotialean holomorph.

nemnoho zástupců (10–12 %) se vyskytuje v pleomorfické holomorfě (vytváří teleo- i anamorfu, tzv. pleomorfický životní cyklus); většina jich je známa v meiotické holomorfě (netvoří anamorfu) anebo v mitotické holomorfě (netvoří teleomorfu)

výskyt, ekologie:

- saprofyté, fakultativní i obligátní parazité rostlin i živočichů (patogenní druhy)
- symbiotické vztahy – lichenismus (mykobionti většiny lišejníků jsou právě *Pezizomycotina*), mykorhiza
- zastoupeny ve všech možných biotopech vodních i suchozemských
- využití některých druhů jako jedlé houby, ale zejména pak průmyslově v potravinářství a farmacii (zejména různé druhy anamorfního rodu *Penicillium*)

system:

původní členění morfologické, podle typu plodnic (dnes používané již pouze pro souhrnné označení skupin se shodným typem plodnice): *Plectomycetes* (*Plectomycetidae*) - kleistotheciální typy; *Pyrenomycetes* (-*idae*) - peritheciální typy (včetně příbuzných typů, i pseudoperith.), "tvrdohouby"; *Discomycetes* (-*idae*) - apotheciální typy (včetně příbuzných typů, i pseudoapoth.), "terčoplodé" fylogeneticky věrnější je systém členící vřeckaté houby podle vývoje plodnice - primitivní *Protoascomycetidae*, askohymeniální *Ascohymenomycetidae* a askolokulární *Ascoloculomycetidae*

i tento systém je však v aktuálním pojetí opuštěn jakožto neodpovídající fylogenezi a pododdělení *Pezizomycotina* je členěno na více menších tříd