

FYLOGENEZE A DIVERZITA HUB A PODOBNÝCH ORGANISMŮ

(část přednášky *Fylogeneze a diverzita 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: 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

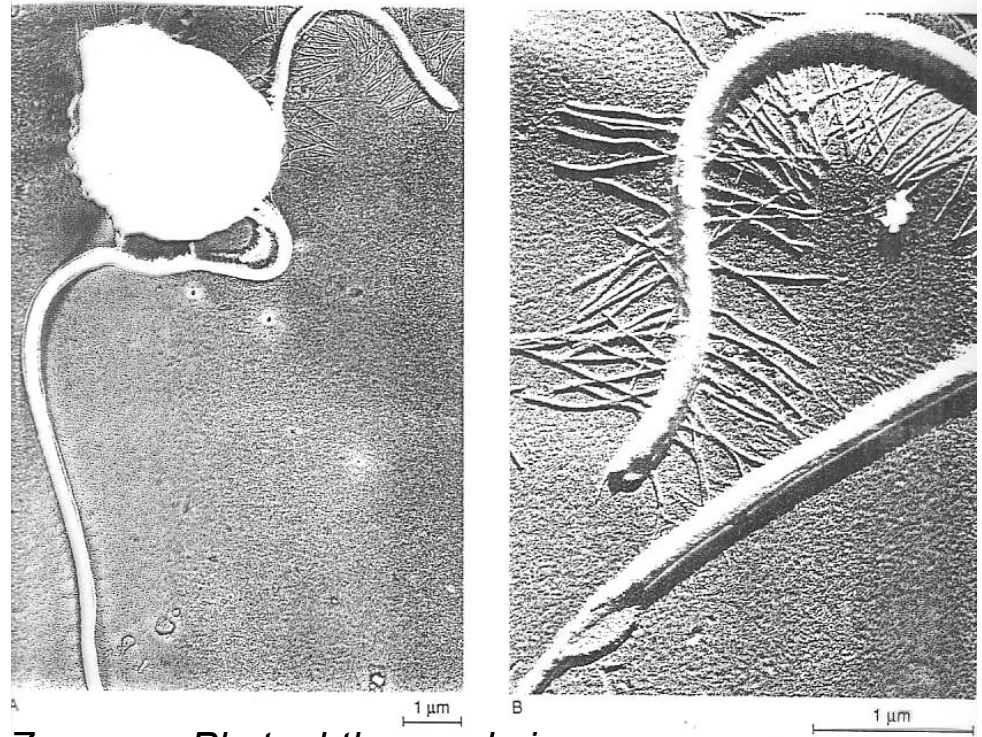
– tvorba zoospor či aplanospor
základním typem jsou sekundární pleurokontní zoospory (bičíky vycházejí z boku buňky, jsou heterokontní, přední péřitý, zadní jen s jemnými vlásky) – je-li jen toto jedno pohyblivé stadium v životním cyklu, jde

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*) => klíčící 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. K_2 -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.

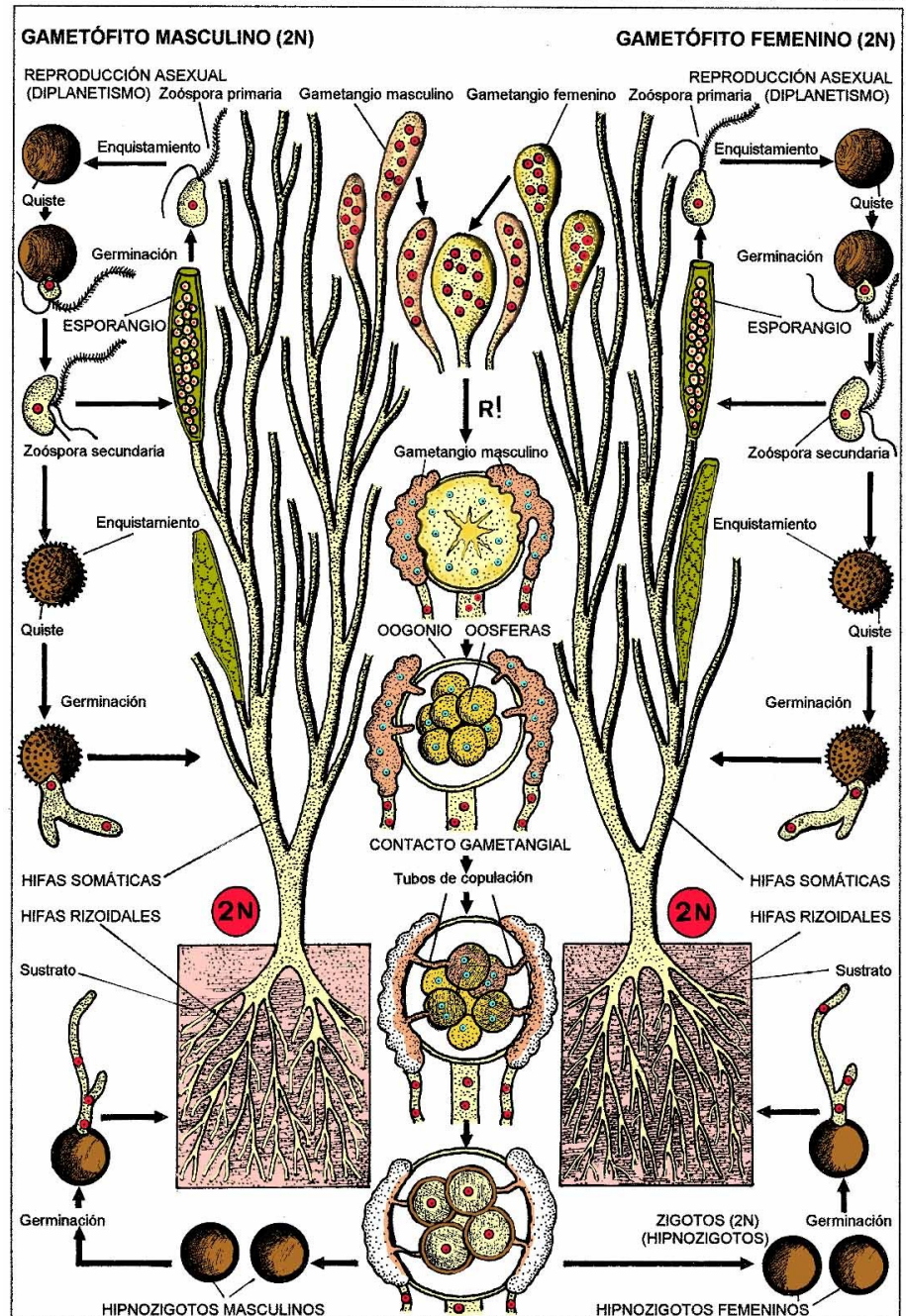
řád *Saprolegniales* - stélka eukarpická, charakteristický diplanetismus (odvozeně poly- a aplanetismus); počet chromosomů $n=3$

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 cysty => z nich sekundární zoospory => encystace v sekundární cysty => 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

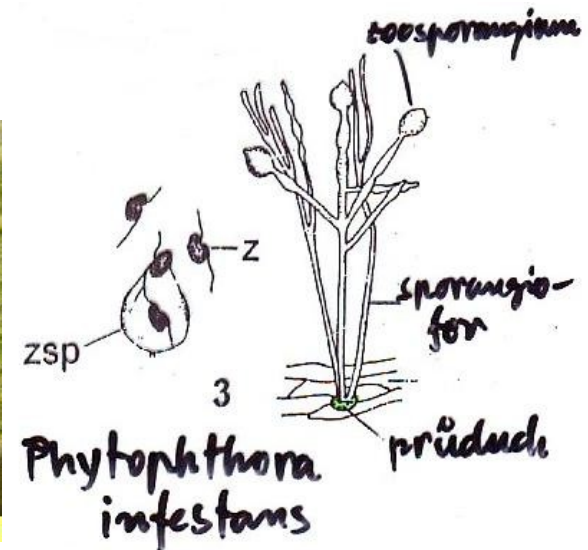
řád *Pythiales* – stélka cenocytická (u starších hyf se tvoří i přehrádky), intracelulární nebo intramatrikální, většinou netvoří haustoria na nediferencovaných hyfách s neukončeným růstem se tvoří sporangia apriori terminálně, ale další růst hyfy je odsune do boční pozice zoospory obvykle pouze sekundární (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

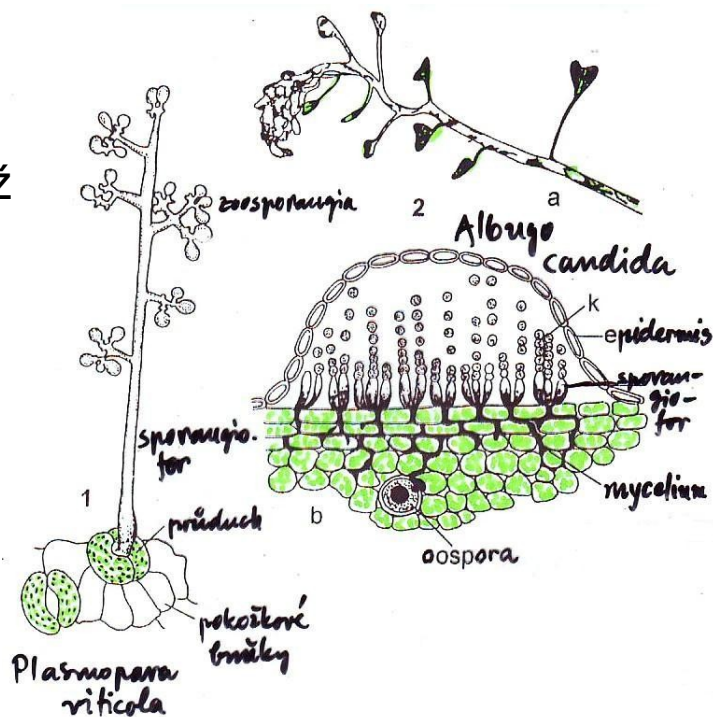
Foto Jaroslav Rod, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Albugo%20candida>,
 Michaela Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Plasmopara%20viticola>

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

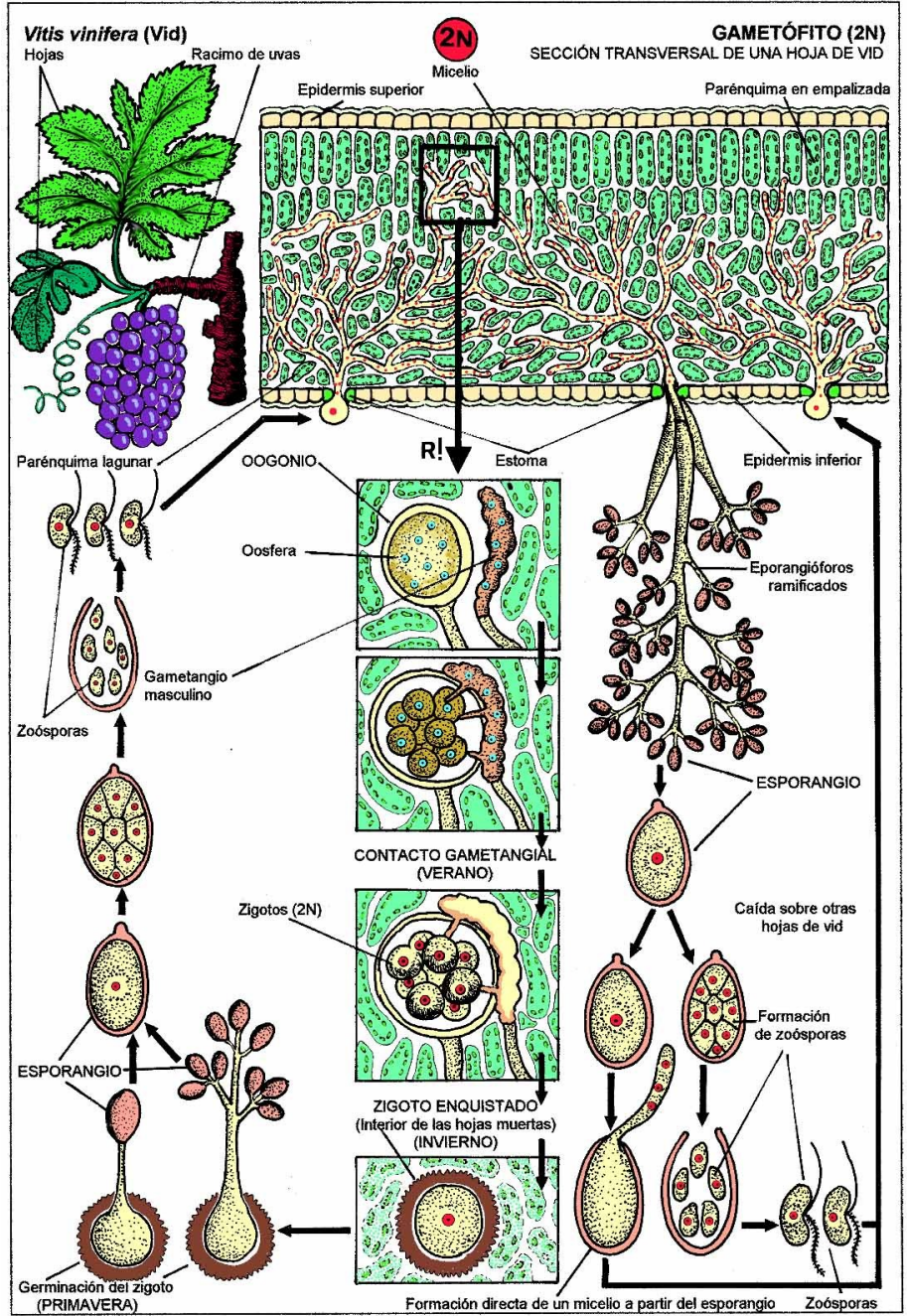
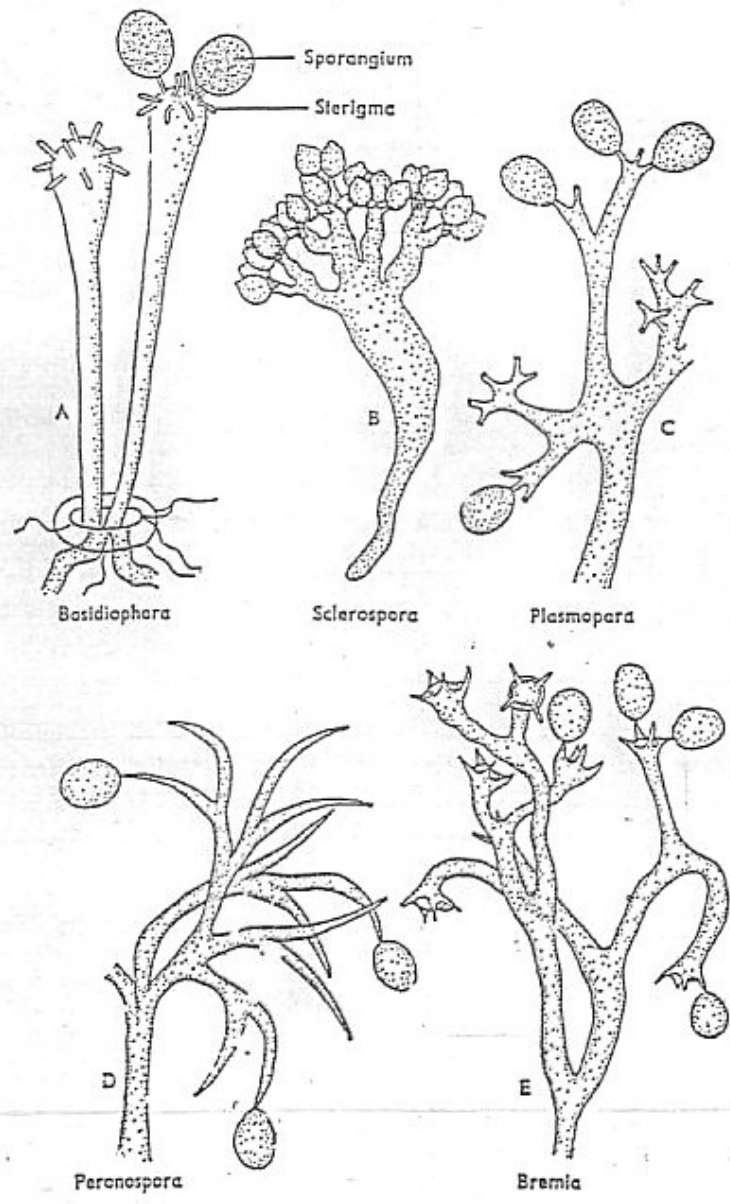
řád *Albuginales* („bílé rzi“)

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: Sporangiofory u rodů čeledi Peronosporaceae (podle ALEXOPOULOSE).

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)

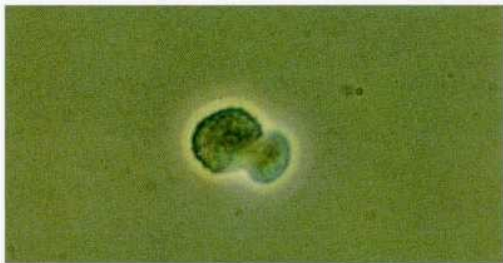
klidovými stadii jsou mikrocysty nebo sklerocia

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)



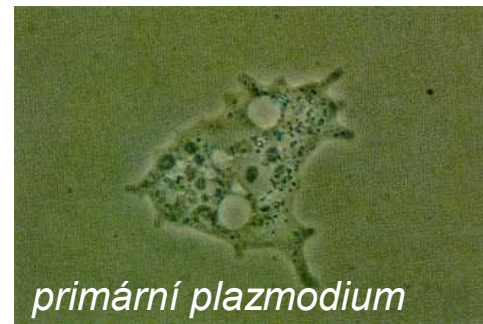
uvolnění monády ze spory

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



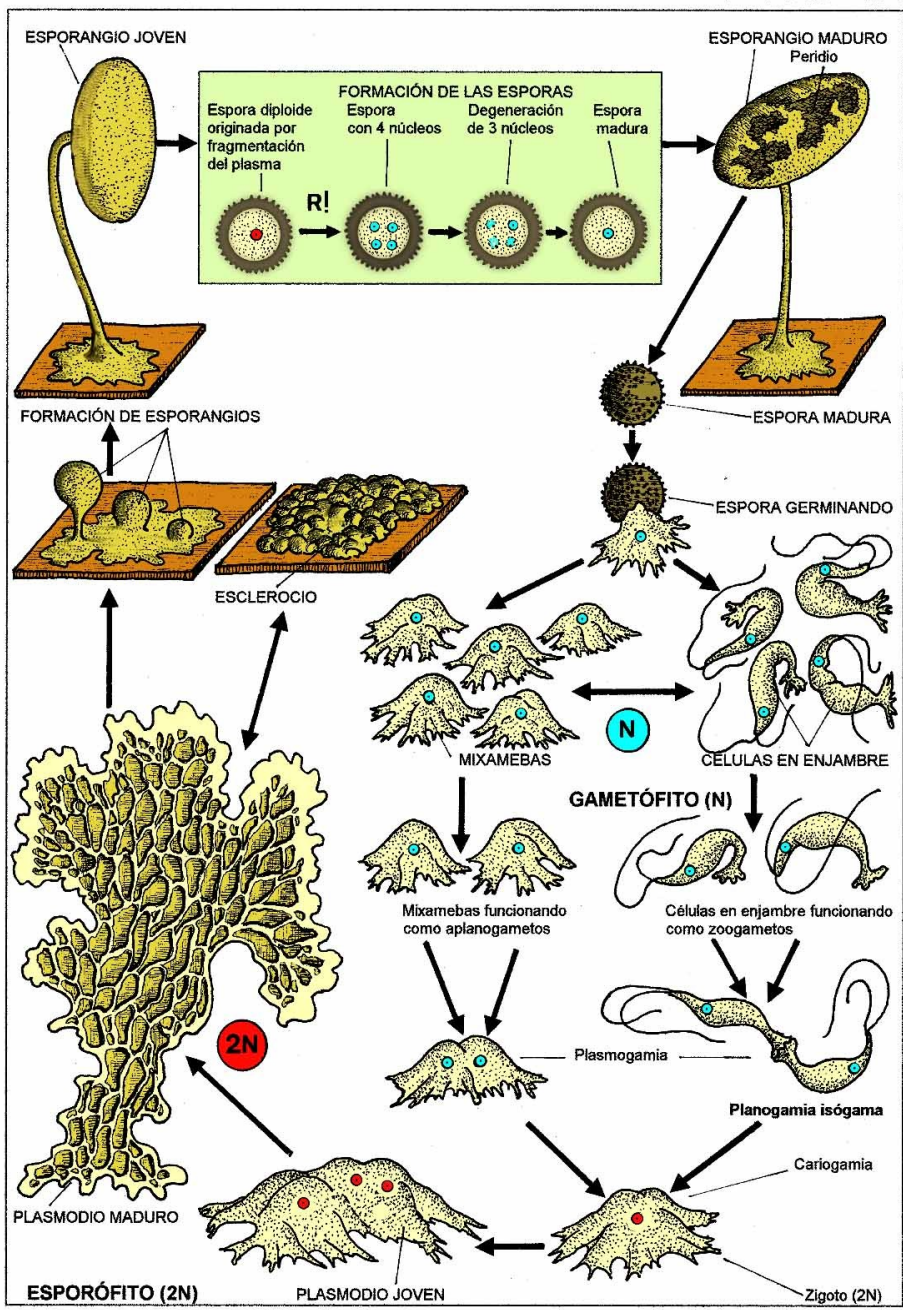
kopulace myxomonád



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)

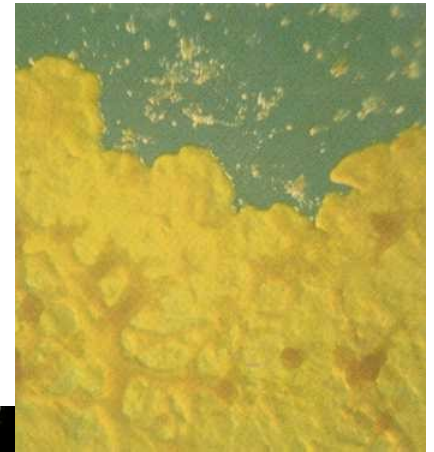
CICLO DE UN MIXOMICETE
 (Moho mucilaginoso verdadero, División Myxomycota)
 DIGENÉTICO HETEROMÓRFICO CON ESPORÓFITO DOMINANTE, DIPLOHAPLOFÁSICO.
 ORGANISMO DIPLOBIÓNTICO



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

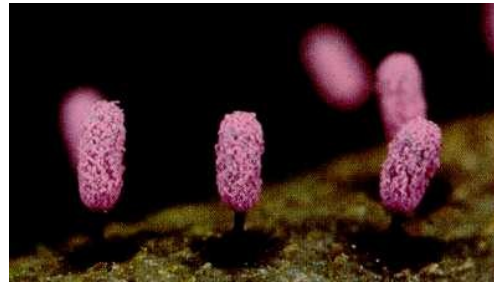
Vpravo: faneroplazmodium rodu *Physarum*



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

z plazmodií vznikají reprodukční struktury – **sporokarpy**

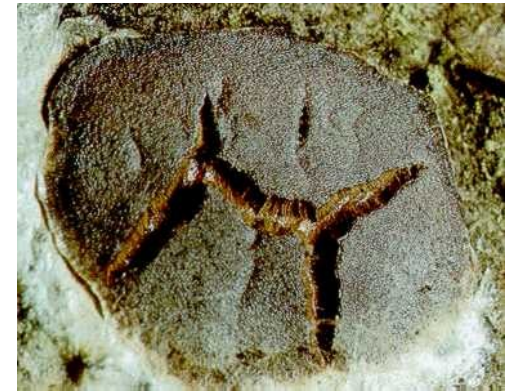
- **sporangia** (stopkatá nebo přisedlá) vznikají z protoplazmodií nebo malých částí plazmodií



- **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)

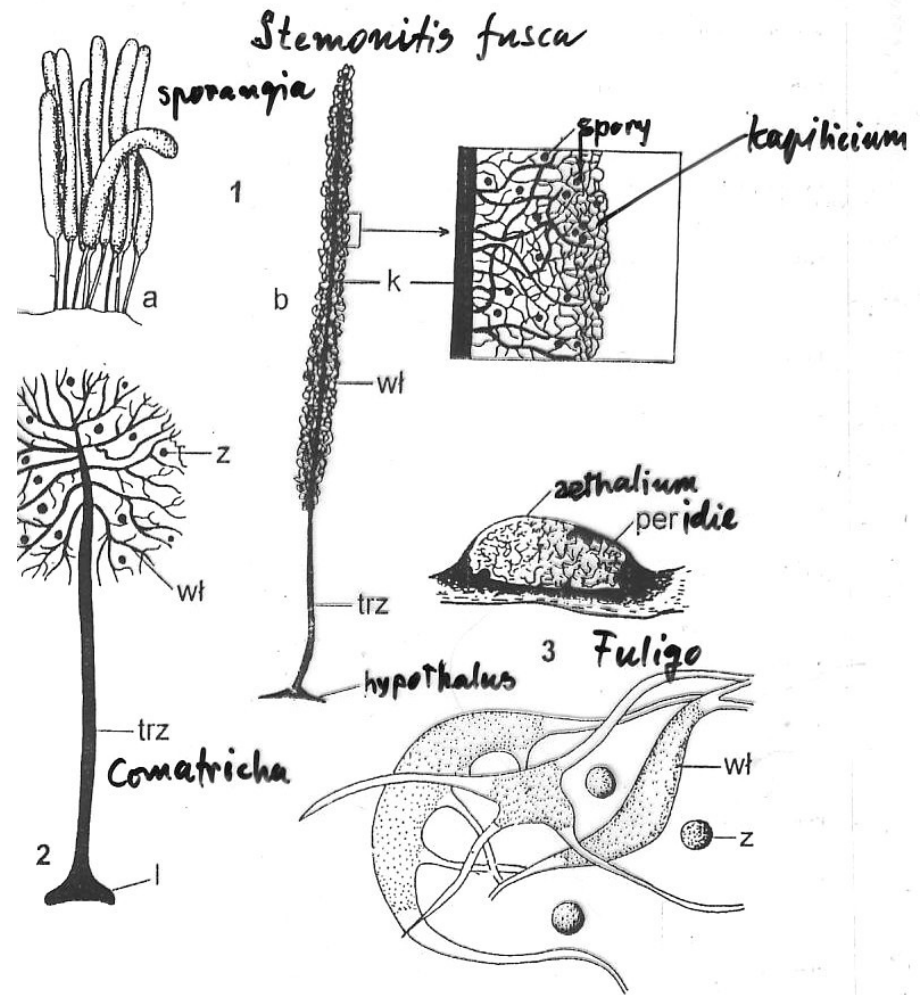


Nahoře sporangia,
níže aethalium
a pseudoaethalium,
vlevo plazmodiokarp

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) řadů 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:

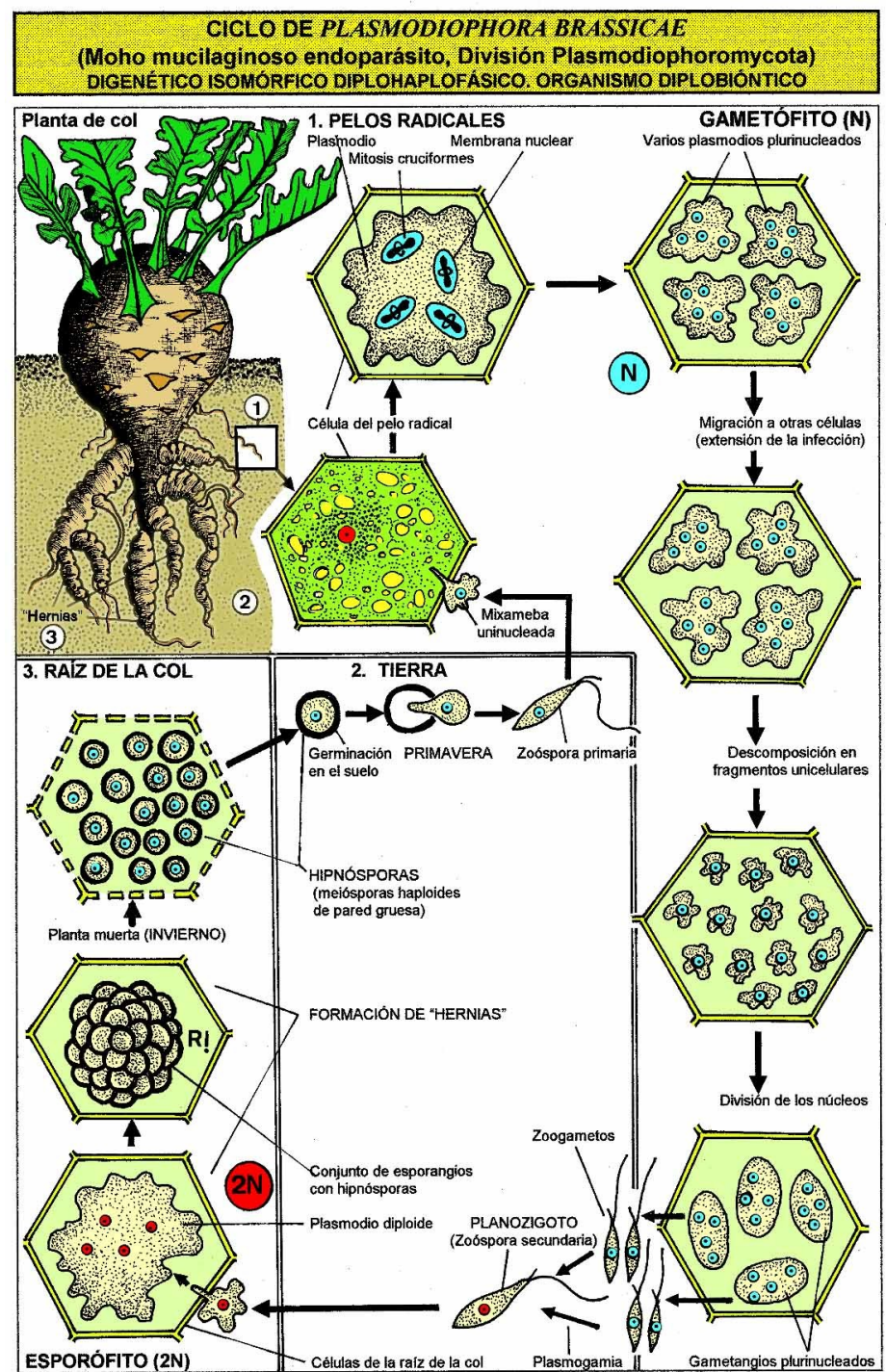
- výživa je osmotrofní (ne holozoická jako u hlenek);
- chybí zde stadium myxaméby;
- hlavní složkou buněčné stěny (cyst, sporangií) je chitin, chybí celulóza;
- netvoří se sporokarpy (možná adaptace na obligátní parazitismus)

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 plasmogamie => 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

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

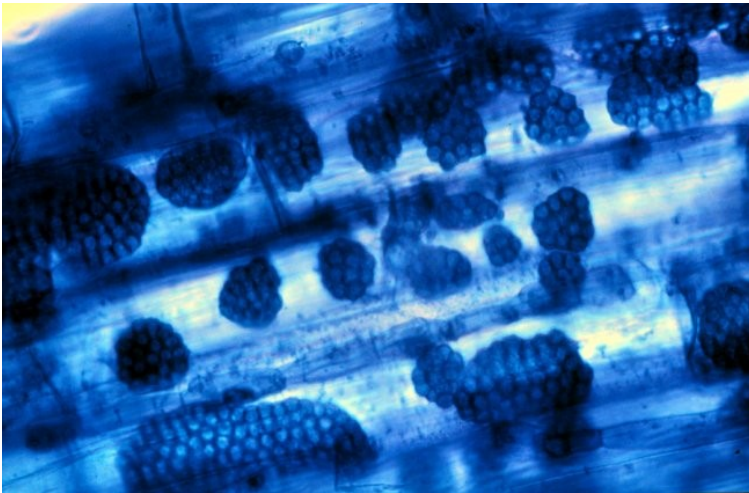


Foto Don Barr, <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>



Foto: Michaela Sedlářová,

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

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