

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: *OPISTHOKONTA*

Oddělení: *CHYTRIDIOMYCOTA - CHYTRIDIE*

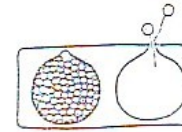
Třída: *CHYTRIDIOMYCETES*

- **stélka** u jednodušších typů **holokarpická**, u odvozenějších **eukarpická**
- vytváří se rhizoidy (mohou/nemusí být odděleny od stélky přehrádkou), nevětvené nebo větvené => rhizomycelium
- nejodvozenější typy tvoří **cenocytické mycelium** s buněčnou stěnou (chitin a polyglukany), rozdělené tzv. pseudosepty (perforované přehrádky z jiných látek než buněčná stěna)

nepohlavní rozmnožování: zoospory vznikající v zoosporangiích (mono- nebo polycentrické typy) zoosporangia zpočátku mnohojaderná => rozdělení na 1-jaderné části => jednotlivé zoospory
otevírání sporangia: víčkem u operkulátních typů, jinak (obvykle štěrbinou) u inoperkulátních typů

zoospory jednobičíkaté (výjimečně více), bičík opisthokontní (vychází ze zadního konce buňky), není péřitý

Holokarpické stélky



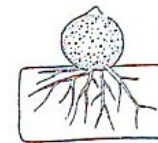
Eukarpické stélky

monocentrické

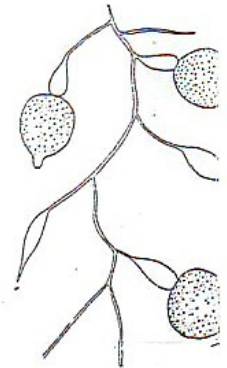
polycentrické



stélka endobiotická



stélka epibiotická



pohlavní rozmnožování: izogamie (za urč. podmínek se zoospory chovají jako gamety, dochází ke kopulaci), anizogamie i oogamie, vzácněji gametangiogamie nebo somatogamické splývání rhizomycelia

životní cyklus je obvykle haplobiotický (ale jsou i případy, kdy zygota neprodělá meiozu a vyroste z ní diploidní stélka nesoucí sporangia)

výskyt, ekologie: vodní a půdní organismy, některé mohou žít i anaerobně (řád *Neocallimastigales* obsahuje obligátní anaeroby), výživa heterotrofní, absorpční saprofyté i parazité na různých skupinách řas, hub, rostlin i bezobratlých (nenapadají obratlovce)

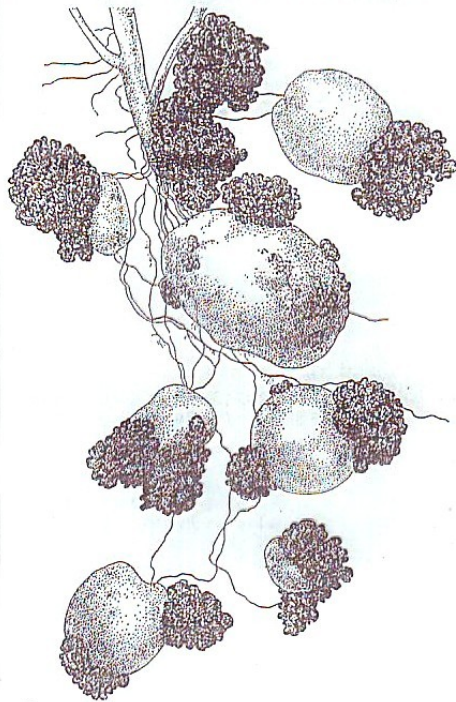
system založen na ultrastruktuře zoospor, 4 řády

řád *Chytridiales* – jednobuněčné stélky, bez rhizoidů a buněčné stěny (vnitrobuněční parazité) nebo s bun. stěnou a jednoduchým systémem rhizoidů stélky endobiotické (celé uvnitř buněk hostitele) nebo epibiotické (rhizomycelium v buňce, sporangia vně), příp. interbiotické (rhizomycelium zasahuje do více b.) stélky mono- i polycentrické, sporangia operkulátní i inoperkulátní

- charakteristický znak zoospor – centrálně umístěná "jaderná zóna", kinetosom nespojen s jádrem, jedna velká tuková kapka

při povrchu je organela spojená mikrotubuly s kinetosomem – **rumposom** (zřejmě fotoreceptor)

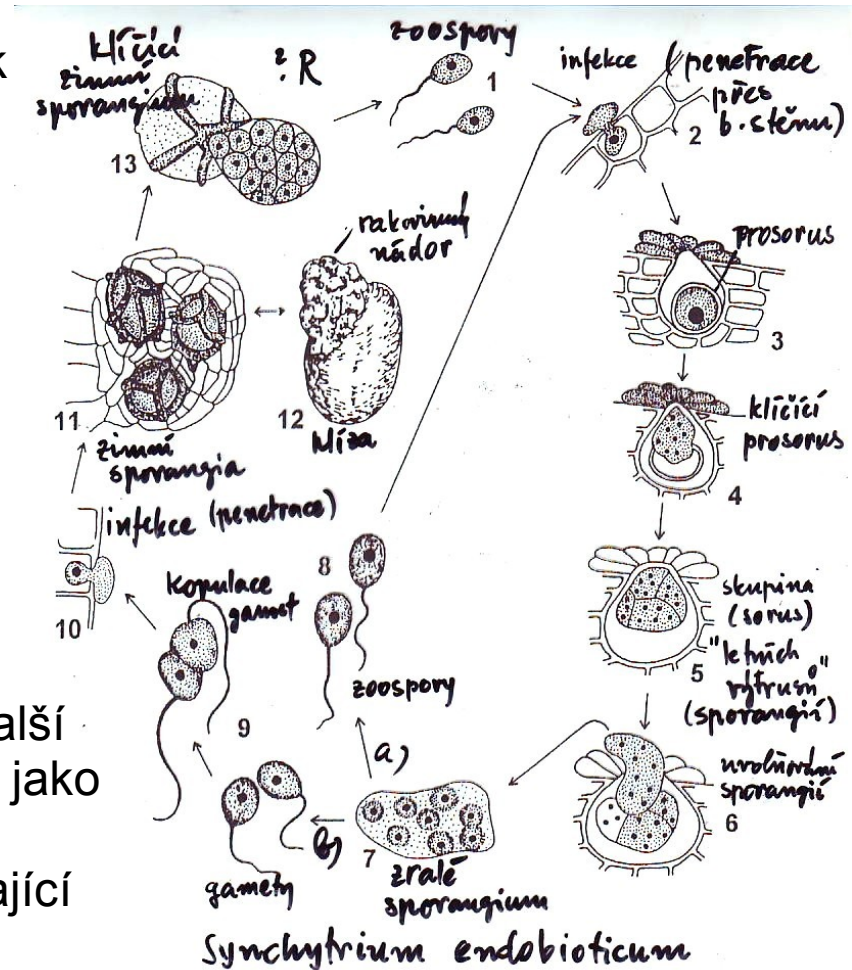
- pohlavní rozmnožování je nejčastěji izogamie (i anizo- či somatogamie), obvykle zoospory mohou být gametami

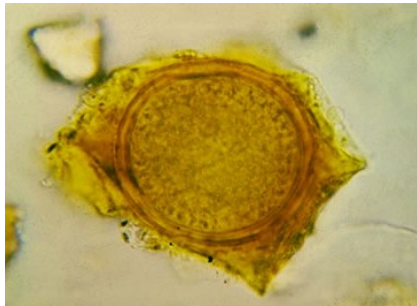


Obr. 19: *Synchytrium endobioticum* (Chytridiales)
Nádory na hlízách brambor (podle URBANA a KALINY).

Synchytrium endobioticum (rakovinec bramborový) – hospodářsky významný parazit, přísně karanténní choroba (klíčivost spor až 20 let)
životní cyklus: z odpočívajících sporangii vyklíčí na jaře zoospory => když se dotknou oka nebo lenticely na hlíze, zatáhnou bičík a oblaní se => průnik do buněk hostitele => obalí se tlustou stěnou => vzniká prosorus (letní výtrus); v okolních buňkách současně neorganiz. dělení

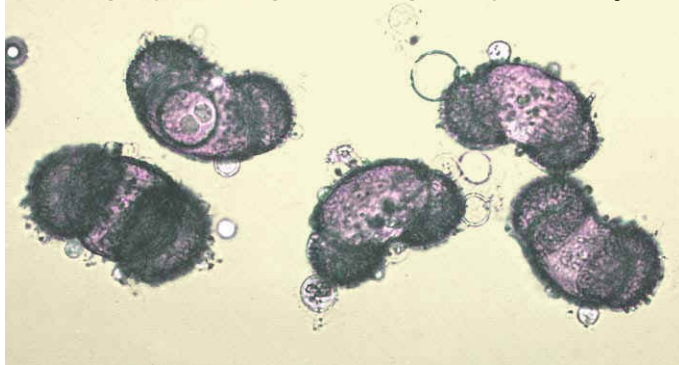
=> stěna prosoru praskne => do buňky vyhřezne protoplast, který se rozdělí => sorus sporangii => po prasknutí stěny buňky hostitele se uvolní zoospory => za optimálního počasí (teplota, vlhkost) další infekce; za sucha menší zoospory fungují jako izogamety => kopulace => zygota infikuje hostitele => v jeho buňce vzniká odpočívající (trvalé) sporangium => přečkává zimu





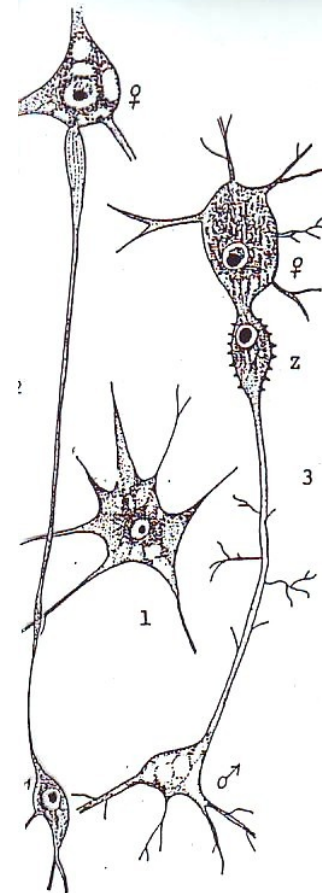
Synchytrium endobioticum –
nahore symptomy
napadení na bramboro-
vých hlízách, vlevo
odpočívající sporangium

Rhizophydium pollinis-pini („kuličky“ na pyl. zrnech)



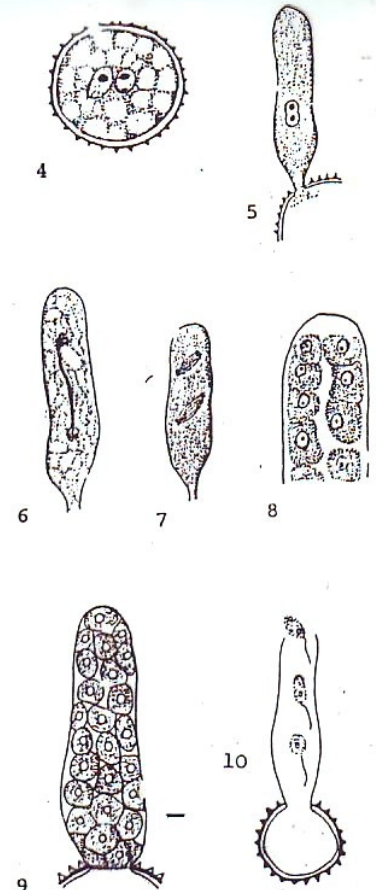
další
zástupci:

<= *Rhizophydium* napadá pylová zrna ve vodě,
Polyphagus má interbiotické stélky, rhizomyce-
lium napadá až 50 krásnooček (*P. euglenae*),
Chytridium – epibiotický parazit řas a hub



20: *Polyphagus euglenae* (Chytriciales),

- 1 – vegetativní buňka,
- 2, 3 – kopulace dvou gametangií,
mladá zygota (Z) mezi nimi,
- 4 – zralá zygota,
- 5 – klíčení dvoujaderné zygoty a karyogamie,



- 6, 7 – jader: é dělení,
- 8 – tvorba zoospor (zoosporangium),
- 9 – zralé zoosporangium,
- 10 – vyprazdňující se zoosporangium
(podle GORLENKA et al.).

Skupina oddělení označovaná jako *EUMYCOTA* – VLASTNÍ HOUBY

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

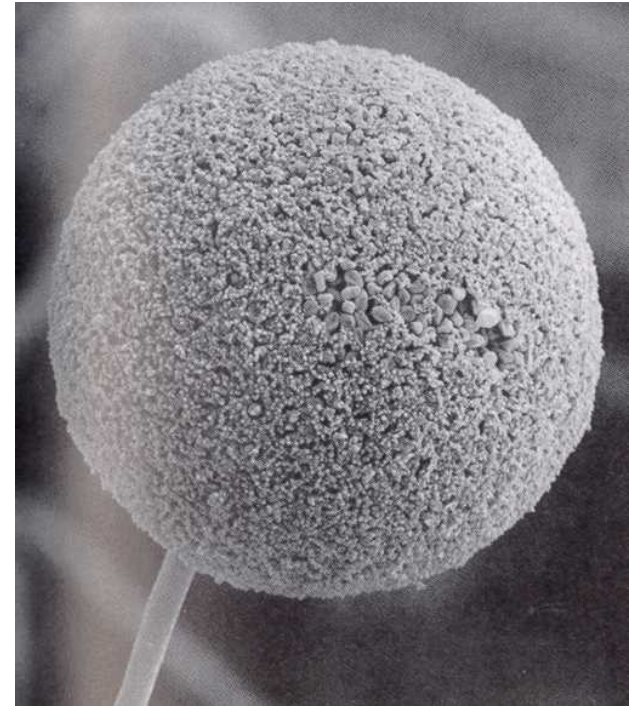
- v určitých fázích životního cyklu (např. plodnice) některých skupin se z hyf tvoří nepravá pletiva - **plektenchymy**:
 - je-li ještě patrná hyfová struktura, jedná se o **prozenchym**, naproti tomu jsou-li již buňky pozměněny a jednotlivé hyfy nejsou zřetelné, jde o **pseudoparenchym**
 - plektenchymatické 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
- nejdůležitější 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 **teleomorfe**
 - není-li u dané houby v dané fázi přítomno perfektní stadium (= je přítomno pouze imperfektní stadium), mluvíme o **anamorfe**
- <= 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*)

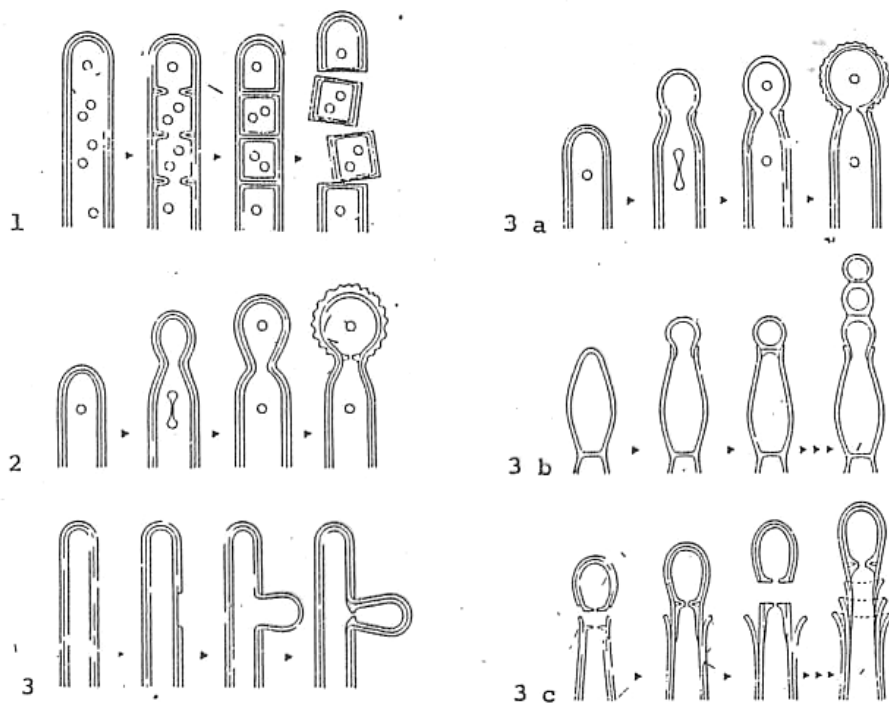
konidiofory se tvoří buď izolovaně nebo v útvarech zvaných **konidiomata**

- 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 přehrádkami;
- 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 leterálních 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), fialospory (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

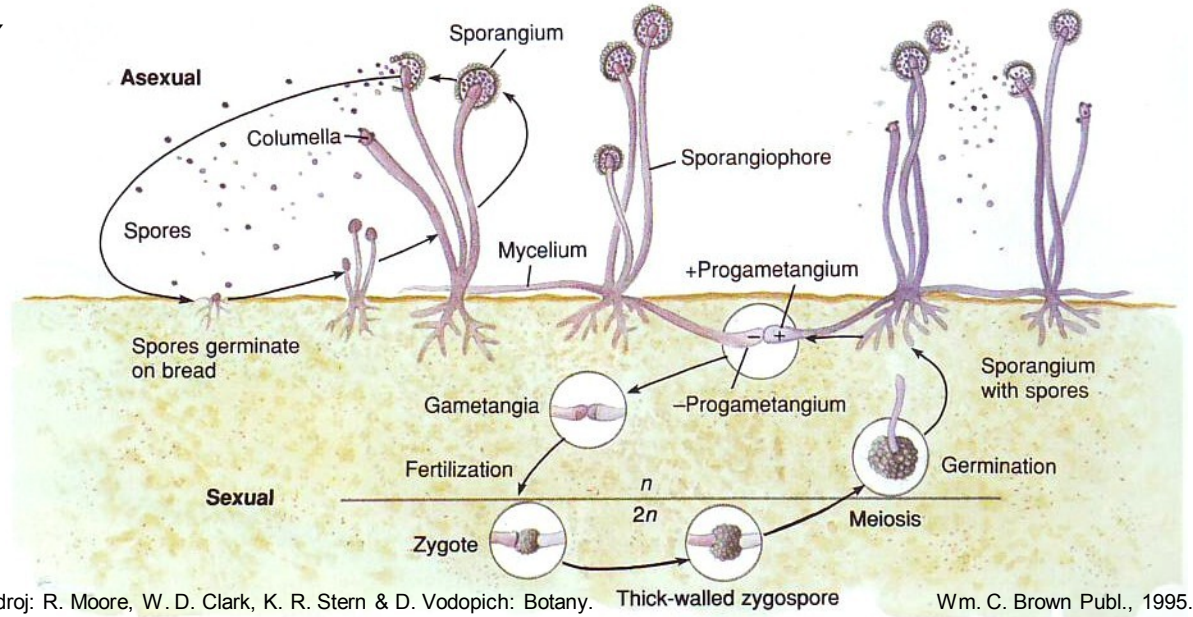
- mnohojaderné cenocytické hyfy, přehrádky většinou oddělují jen rozmnožovací struktury (neplatí absolutně)
 - u vývojově odvozených skupin již dochází k tvorbě přehrádek, ale zůstávají i vícejaderné úseky (obdoba sifonokladální stélky)
 - základní složkou bun. stěn je chitin, doprovázený chitosanem, příp. jinými cukry
- nepohlavní rozmnožování: ve sporangiích se tvoří **sporangiospory**, v hyfách se tvoří tlustostěnné chlamydo-spory
 - 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 suspenzorech 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

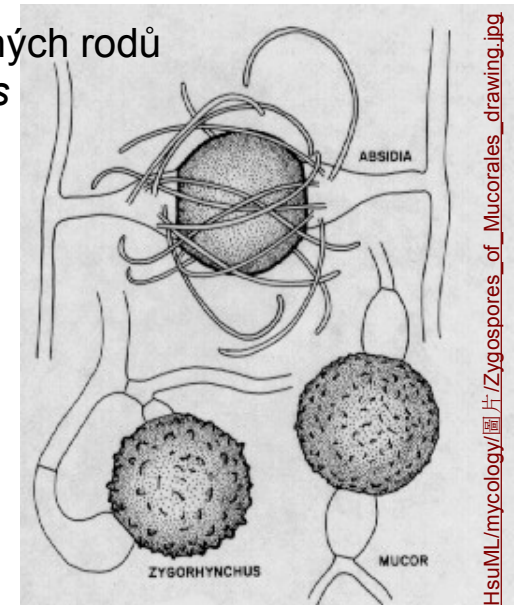
- **výskyt, ekologie:** saprofyté půdní, koprofilní aj., některé skupiny zahrnují parazity rostlin, hub i živočichů
- řada druhů využívána v biotechnologii pro produkci různých látek

Pododdělení: **MUCOROMYCOTINA**

řád *Mucorales*

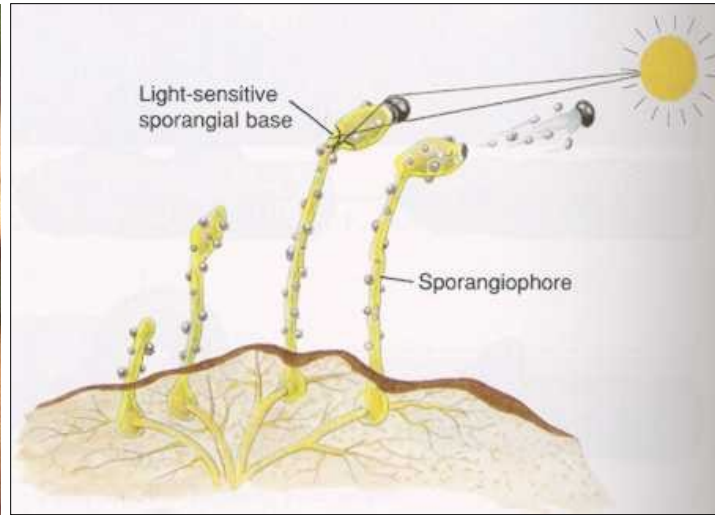
- u většiny druhů málo přehrádkované mycelium
- u někt. druhů se v tekutých médiích vytvoří přehrádky nebo mycelium rozpadne na buňky => tzv. dimorfismus (různý charakter stélky v různých podmínkách)
- sporangia mnohosporová (až 1000 spor), u odvozenějších typů méně spor ve sporangiu (až jedna => nesprávně 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





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

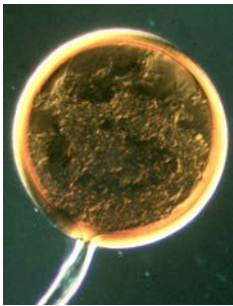
Zdroj: R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern &
D. Vodopich: Botany. - Wm. C. Brown Publ., 1995.

Oddělení: GLOMEROMYCOTA

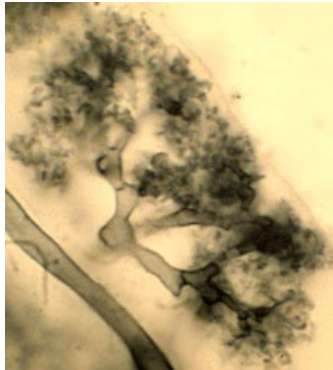
Třída: GLOMEROMYCETES

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

arbuskulus,
chlamydospora



<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.)

