



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

Pomocné oddělení: *DEUTEROMYCOTA (FUNGI IMPERFECTI)*

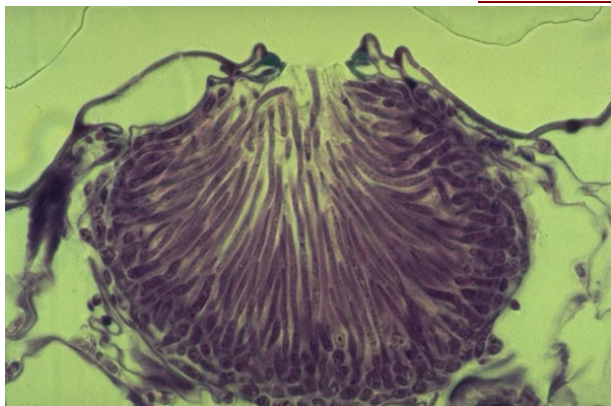
není přirozenou taxonomickou jednotkou, je vytvořena pro účely klasifikace **hub v anamorfní fázi**

- různé pojetí šíře této skupiny
 - buď zahrnuje pouze druhy, u nichž se nevytváří teleomorfa (žijí tedy v mitotické holomorfě - rozmnožují se pouze mitosporami, příp. "přesedlaly" na parasexuální proces) nebo teleomorfa není známa (v přirozených podmínkách nevzniká anebo vzniká, ale zatím nebyla objevena spojitost s danou anamorfoou) => po objevení spojitosti s teleomorfoou jsou pak takovéto druhy zařazeny do přirozeného systému a z takto pojatého systému *Fungi imperfecti* vypadnou
 - anebo (podle mého logičtější pojetí) 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
- členění na pomocné třídy, řády, čeledi a rody na základě morfologické podobnosti konidiového stadia (není zde snaha o přirozené uspořádání)
- podle vlastností mycelia (přehrádkované, jednojaderné buňky, jednoduché póry v přehrádkách) lze soudit, že *Deuteromycota* reprezentují převážně anamorfy vřeckatých hub

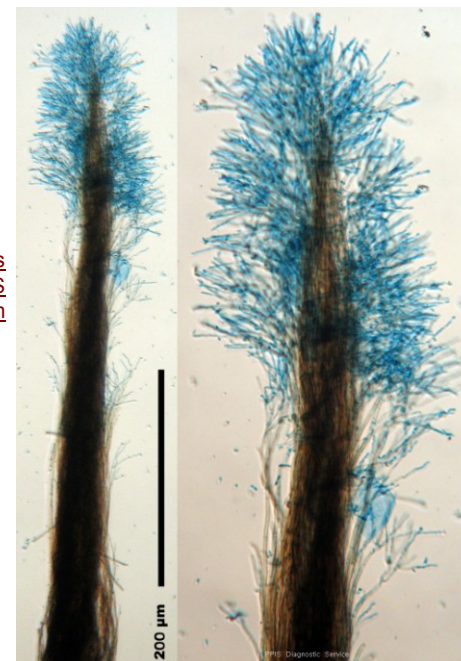
základním způsobem **rozmnožování** je tvorba **konidií**, a to jak přímo na myceliu, tak na **konidioforech**; konidiofory vyrůstají jednotlivě nebo v **konidiomatech** (obdoba plodnic) – pyknidách, acervulech, sporodochiích nebo synnematech)

<http://www.pri.wur.nl/UK/research/research+themes/Interaction+between+plants+pests+and+diseases/photowheat/>

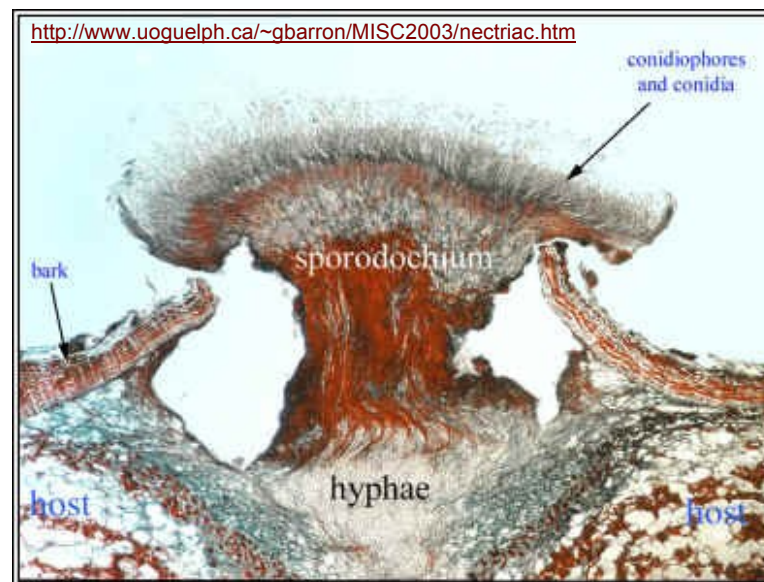
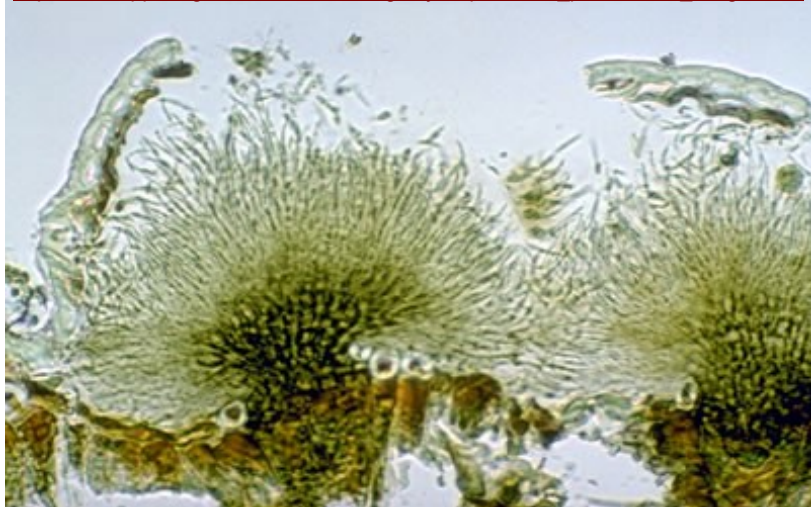
http://www.ppis.moag.gov.il/ppis/plant_disease_gallery/D_S_W_S/Rosellinia_necatrix_08-9.htm



Vlevo: pyknida *Mycosphaerella graminicola*; vlevo dole: acervulus *Mycosphaerella pini* (anamorfa *Dothiostroma*); vpravo dole: sporodochium *Nectria cinnabarina* (anamorfa *Tubercularia*); vpravo: synnema (= korémie) *Rosellinia necatrix*.



http://www.eppo.org/QUARANTINE/fungi/Mycosphaerella_pini/SCIRPI_images.htm



- ke genetickým kombinacím dochází prostřednictvím **parasexuálního procesu**: styk dvou haploidních mycelií => vytvoření můstků => jimi přejdou jádra => heterokaryotické mycelium => v něm může dojít ke splývání jader (různých i shodných genotypů) => diploidní jádra => během jejich dělení nastane mitotický crossing-over => tvoří se diploidní mycelium a konidie => haploidizace bez meiozy - v anafázi chromosomy nerovnoměrně rozděleny k pólům => některé haploidní konidie odlišné od rodičovských
– tímto procesem je zabezpečena genetická proměnlivost a tím i přizpůsobivost změnám podmínek

výskyt: na všech možných biotopech, suchozemských i vodních, zástupci saprofytičtí i parazitičtí (většinou fakultativně, ale i obligátně, někteří dokonce hyperparazitě), i významné patogenní houby

system se zdaleka nemusí krýt v pojetí rodů a druhů se systémem přirozeným, v němž jsou klasifikovány teleomorfy (1 teleomorfní rod může mít druhy ve více anamorfních a naopak <= dáno tím, že jeden teleomorfní rod i druh může tvořit více typů konidií a naopak různé teleomorfní rody tvoří konidie, příp. konidiomata stejného typu)

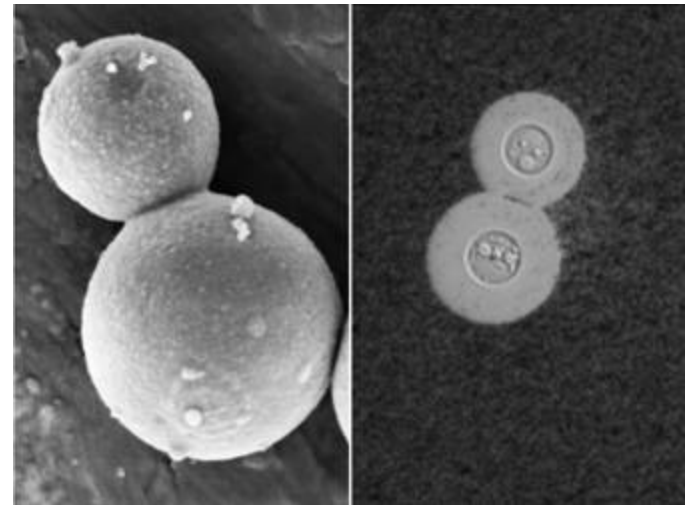
historicky byl systém založen na morfologii konidií (dnes již ustupuje do pozadí), v současnosti preferováno členění podle tvorby mycelia a konidiomat

Pomocná třída: *BLASTOMYCETES*

- nesporogenní (imperfektní) kvasinky
- zahrnuje kvasinkovitá stadia vřeckatých i stopkovýtrusných hub
- stélka jednobuněčná (max. pučivé pseudomycelium, vzácně tvoří i vláknité mycelium)
- rozmnožování tvorbou blastospor, vzácně arthrospor
- primárně saprofyté, některé druhy fakultativně parazitické
- patogenní zástupci, působící onemocnění od dermatomykóz po vážné choroby celého organismu - *Cryptococcus* (anamorfa r. *Filobasidiella*), *Candida albicans*
- *Rhodotorula* - kvasinkovitá stadia snětí, *Torulopsis* - zřejmě anamorfy pravých kvasinek

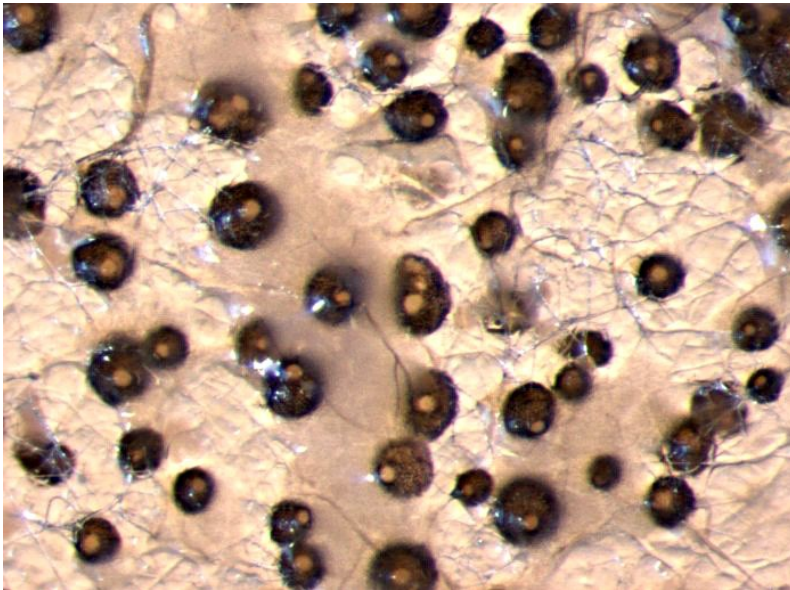
Cryptococcus neoformans, kvasinkovité stadium
stopkovýtrusné houby z rodu *Filobasidiella*
(*Tremellomycetes*)

<http://www.bio.tamu.edu/USERS/xlin/research1.html>



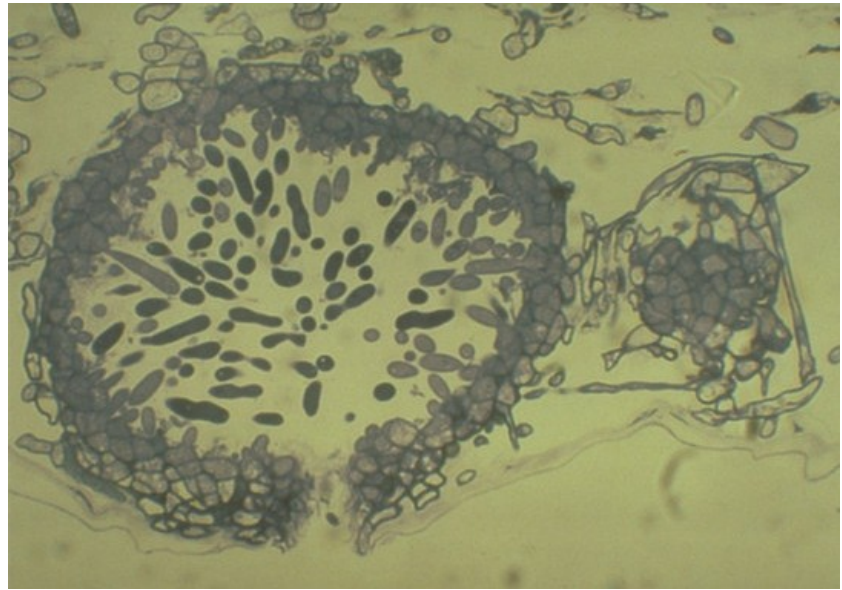
Pomocná třída: *COELOMYCETES*

- myceliální houby, větš. anamorfy vřeckatých hub, tvoří uzavřená konidiomata
- konidie se tvoří z konidiogenních buněk v ohraničených útvarech - acervulech (podle staršího členění řád *Melanconiales*) - nebo uzavřených lahvicovitých pyknidách (řád *Sphaeropsidales*) nebo zploštělých ložiscích pod epidermis (řád *Pycnothyriales*; členění na tyto řády opouštěno pro řadu přechodných typů)
- mohou se vytvářet i stromatické útvary, do nichž jsou pyknidy zanořeny
- třída zahrnuje saprofyty (*Phoma*) i mnohé fytopatologicky významné druhy (*Septoria*, *Ascochyta* aj.)



Phoma trachelii (Pleosporales), pyknidy

Foto: Magnus Gammelgaard, <http://www.plante-doktor.dk/phoma.htm>



Ascochyta fabae (Pleosporales), průřez pyknidou

B. Tivoli, <http://www.inra.fr/hyp3/images/6030092.jpg>

Pomocná třída: *HYPHOMYCETES*

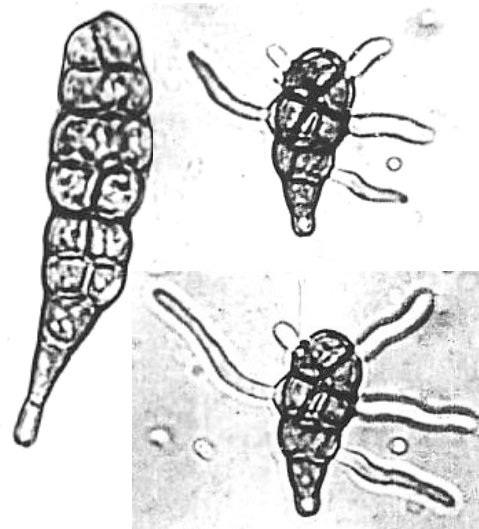
- nejpočetnější skupina imperfektních hub, též většinou anamorfy vřeckatých
- myceliální houby, saprofyté i parazité
- netvoří uzavřená konidiomata, konidie vznikají přímo na myceliu nebo na volných konidioforech (pomocný řád *Hyphomycetales*) nebo jsou konidie pospojované v korémie = synnemata (řád *Stilbellales*) nebo sdružené v ložiscích = sporodochiích (řád *Tuberculariales*), často se tvoří tlustostěnné chlamydospory
- většina druhů má známy teleomorfy, které již byly zmíněny v systému oddělení *Ascomycota* - *Aspergillus*, *Penicillium*, *Paecilomyces* (*Eurotiales*), *Graphium* (*Ophiostomatales*), *Oidium* (*Erysiphales*), *Monilia*, *Botrytis* (*Helotiales*), *Tubercularia*, *Fusarium* (*Hypocreales*), *Cladosporium*, *Cercospora* (*Capnodiales*)



Botrytis,
konidiofor
s konidii



Fusarium,
vícebuněčné
makrokonidie



„Zřovitá“
konidie
Alternaria
tenuissima
a klíčení
Alternaria
alternata
(*Dothideom.*,
Pleosporales)
z pěti buněk
současně
(čas. odstup
1 hodina)

- pomocný řád *Agonomycetales* (bývalá *Mycelia sterilia*) – myceliální houby bez fruktifikačního stadia
- druhy šířící se pouze vegetativně (netvoří ani konidie, jen fragmenty stélky; některé též pletivné útvary, sloužící k šíření i přežívání)
- rod *Sclerotium* zahrnuje sklerociové typy, rody *Rhizoctonia* a *Rhizomorpha* rhizomorfy stopkovýtrusných hub, patří sem i lichenizované typy (*Lepraria* aj.)



Lepraria incana

Foto J. K. Lindsey, <http://www.commanster.eu/commanster/Mushrooms/Lichens/Lichens/Lepraria.incana.html>



Rhizoctonia sp.

<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Deuteromycota/rhizoc2.jpg>



Sclerotium rolfsii

http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Deuteromycota/Sclerotium_rolfsii1.jpg

Pomocné oddělení: *LICHENES* - LIŠEJNÍKY

je obtížné přesně definovat, co je lišejník – definice různých autorů se o to pokouší zhruba ve smyslu, že jde o morfologicko-fyziologickou jednotku, ve které je obligátně vázán určitý druh houby (mykobiont) s určitým druhem řasy nebo sinice (fotobiont)

mykobiont – houbová složka je u více než 90 % druhů vřeckatá houba, zbytek tvoří houby stopkovýtrusné

- mezi vřeckatými houbami najdeme řadu rodů, čeledí i některé řády pouze s lichenizovanými zástupci – u stopkovýtrusných jde nanejvýš o rody, ale v řadě případů obsahuje jeden rod lichenizované i nelichenizované druhy (*Omphalina*)
- druhy hub tvořící lišejníky jsou obvykle specificky lichenizované, neschopné samostatného života
- problematické je zařazení houby *Geosiphon pyriforme* (*Glomeromycota*), tvořícího symbiózu se sinicemi, které jsou však ve stélce lokalizovány ve vezikulech (nejde tedy o běžný typ lišejníkové stélky)



Vpravo lichenizovaná *Omphalina umbellifera*, vlevo nelichenizovaná *O. discorosea* (kalichovka lužní)

Foto Jaroslav Malý, <http://www.naturfoto.cz/kalichovka-luzni-fotografie-3676.html>

Foto Stephen et Sylvia Sharnoff, <http://www.lichen.com/bigpix/Oumbellifera.html>

fotobiont – fotosyntetizující složka řasová (v tom případě lze mluvit o fykobiontu) nebo sinicová (cyanobiont)

- nejčastějšími fotobionty jsou zelené řasy, po nich sinice a v ojedinělých případech různobrvky a chaluhy
- fotobionty lišejníků jsou běžně řasy (*Trebouxia* aj.) nebo sinice (*Nostoc* aj.), které se vyskytují jak volně, tak vázané v symbióze s houbou
- jeden druh řasy nebo sinice může být fotobiontem mnoha (i systematicky zcela nepříbuzných) lichenizovaných hub
- přímý kontakt mezi buňkami jednotlivých složek (ale nemusí k němu dojít) – z hyf mykobionta pronikají haustoria do buněk fotobionta



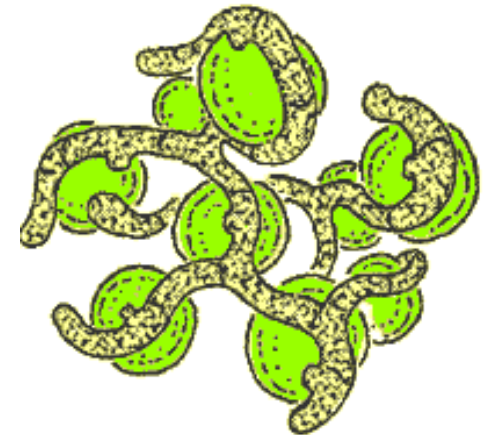
Terčovka brázditá (*Parmelia sulcata*) a buňky rodu *Trebouxia* ve stélce terčovky (měřítko 20 μm)

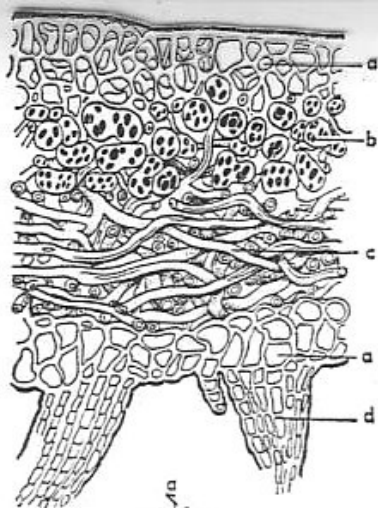
vztah mykobionta a fykobionta je zjednodušeně označován jako **mutualistická** (oboustranně prospěšná) **symbióza**

- spojení více mykobiontů s jedním fotobiontem může vést ke vzniku parasymbiózy (současné symbiózy obou mykobiontů s tím fotobiontem), ale také může "nový" mykobiont zlikvidovat "starého" (stávajícího)
 - naopak setkání jednoho mykobionta s více fotobionty => vznik cefalodií - výběžků na povrchu stélky, ve kterých je další fotobiont lokalizován
 - případ polysymbiózy: s lišejníkem žije v symbióze *Azotobacter*
- ve vztahu myko- a fotobionta nemusí jít vždy o pravou symbiózu – jde i o případy, že houba žije saprofyticky na odumřelých buňkách fotobionta, nebo dochází i k parazitismu z jedné i druhé strany (=> vede k teoriím, že v lišejníku jde obecně o "kontrolovanou" formu parazitismu – čím fylogeneticky starší, tím ustálenější)

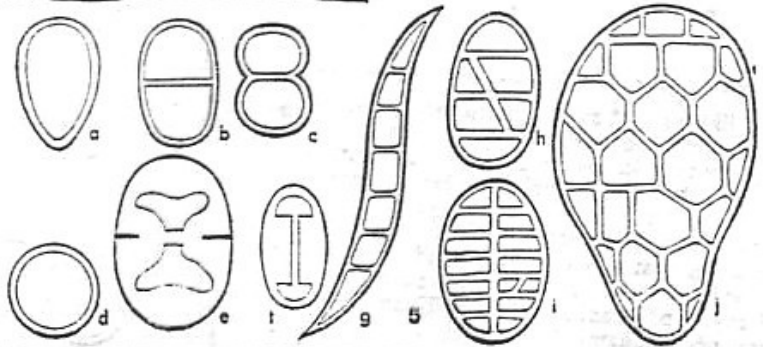
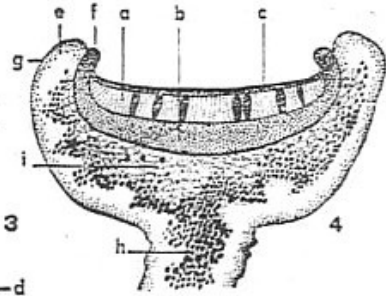
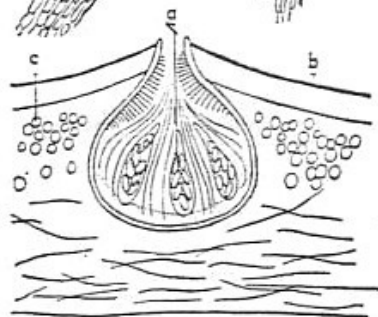
stavba stélky – podle anatomie rozlišujeme dva typy:

- **stélka homeomerická** – buňky fotobionta a vlákna mykobionta volně rozptýleny mezi sebou; tyto lišejníky mívají stélku rosolovité konzistence (pod tento typ lze zařadit i vláknité lišejníky – vlákno fotobionta obklopené hyfami mykobionta)
 - tvar homeomerických stélek určuje spíše fotobiont, zatímco tvar heteromerických stélek určuje mykobiont





<http://research.kahaku.go.jp/botany/chii-e/02/index.html>

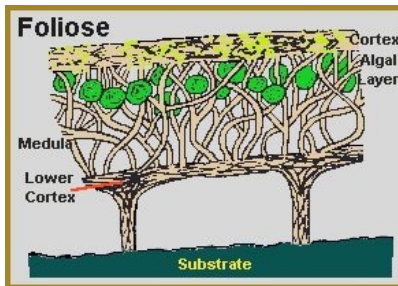
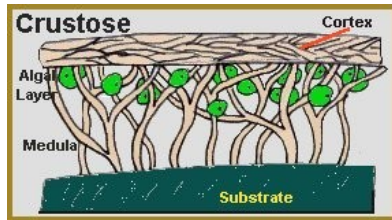
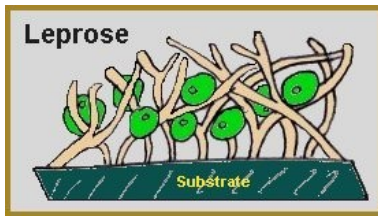


Stavba stélky a plodnic lišejníků: 1 svislý řez heteromerickou stélkou, a kůra, b stélkové řasy, c dřeň, d rhiziny; 2 různé druhy sorálů, a rtovitý, b jazykovitý, c kápovitý; 3 svislý řez peritheciem, a vřečka s výtrusy, b kůra, c stélkové řasy, d dřeň; 4 svislý řez apotheciem, a thecium, b hypothecium, c epithecium, e stélkový okraj apothecia, f viasní okraj apothecia (excipulum), g kůra, h stélkové řasy, i dřeň; 5 různé druhy výtrusů, a, d jednobuněčné, b, c, e, f dvoubuněčné, g mnohobuněčné s příčnými přehrádkami, h, i mnohobuněčné s příčnými a podélnými přehrádkami

• **stélka heteromerická**

- diferencovaná
- na jednotlivé vrstvy:
- **svrchní kůru** tvoří pevné izodiametrické buňky mykobionta (mechanická ochrana, omezení výparu),

- ve vrstvě **gonidiové** jsou buňky fotobionta, mezi nimi řídce hyfy (pronikají do buněk haustorii nebo ne),
- vrstva **dřeňová** obsahuje rozvolněná vlákna mykobionta,
- případně je u některých vytvořena spodní kůra stejné stavby jako svrchní (v ní bývají vytvořeny "otvory", jimiž proniká dřeňová vrstva na podklad – tzv. **cyfely** – slouží pro čerpání vody a živin; je-li namísto "otvorů" spodní kůra přerušena, mluvíme o pseudocyfelách);
- ze spodní kůry mohou vybíhat do substrátu **rhiziny** (obdoba kořínků)



Leprariová, korovitá
a lupenitá stélka
na příčném řezu

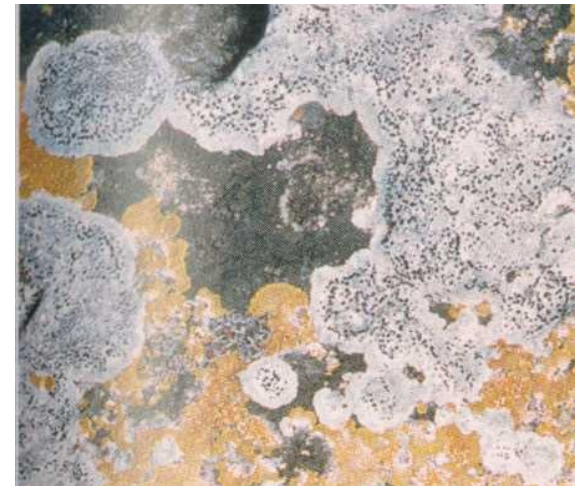
<http://www.earthlife.net/lichens/lichen.html>

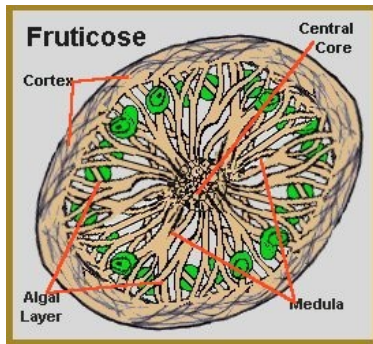
dělení typů stélek podle **morfologie**:

podle morfologie dělíme vlastně jen heteromerické stélky; homeomerické jsou rosolovité (díky slizu cyanobionta), vláknité nebo tzv. leprariové (práškovité, rozpadavé – anamorfní stadium)

- stélka **korovitá** je celou svou plochou přirostlá (nebo vrostlá) na substrát, obvykle chybí spodní kůra

- stélka **lupenitá** je také rozložená do plochy, ale k podkladu přirůstá jen některými místy, část zláčnatělé stélky může od podkladu odstávat; na spodní straně stélky bývají vytvořeny rhiziny – "kořenující" svazky hyf vrůstající do substrátu





Příčný řez svislou částí
keříčkovité stélky

<http://www.earthlife.net/lichens/lichen.html>



- stélka **keříčkovitá** je v kontaktu se substrátem jen svojí "bází", je vystoupavá nebo naopak visící ("vousatá" u epifytických druhů), je charakteristická radiální stavbou (na řezu tvoří vrstvy korová, gonidiová a dřeňová soustředné kruhy, nejsou "nad sebou" jako u ploše rozložených stélek)
 - přechodným typem je stélka **dimorfická** – část stélky je lupenitá (thallus horizontalis) a část keříčkovitě vystoupavá (thallus verticalis)
- keříčkovité, válcovité nebo pohárkovité útvary - **podecia** – na svém vrcholu nesou plodnice (např. u dutohlávek)

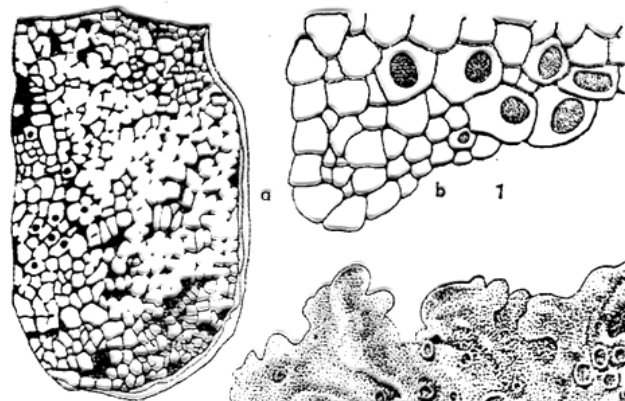
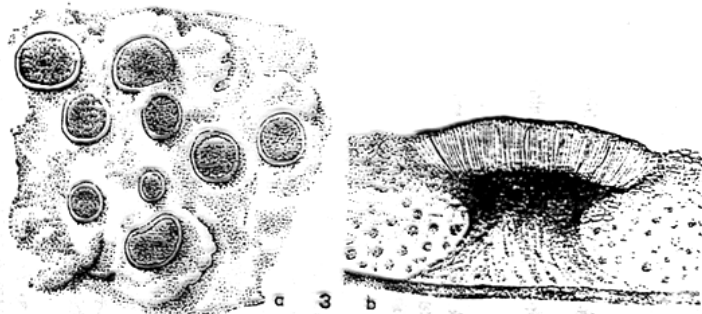
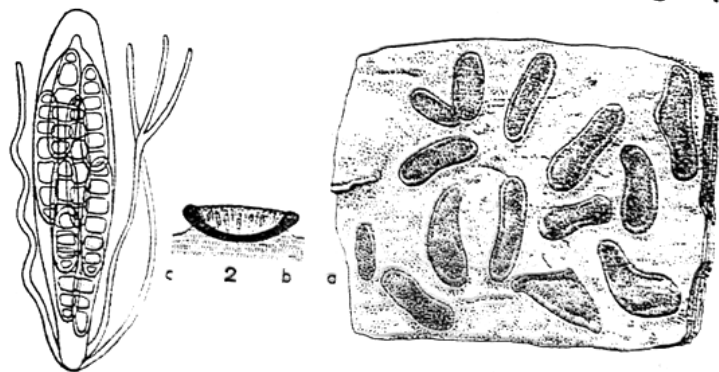
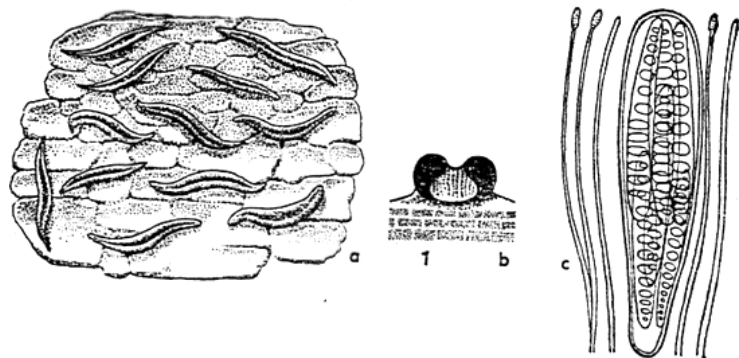


R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich: Botany, 1995 (2x).



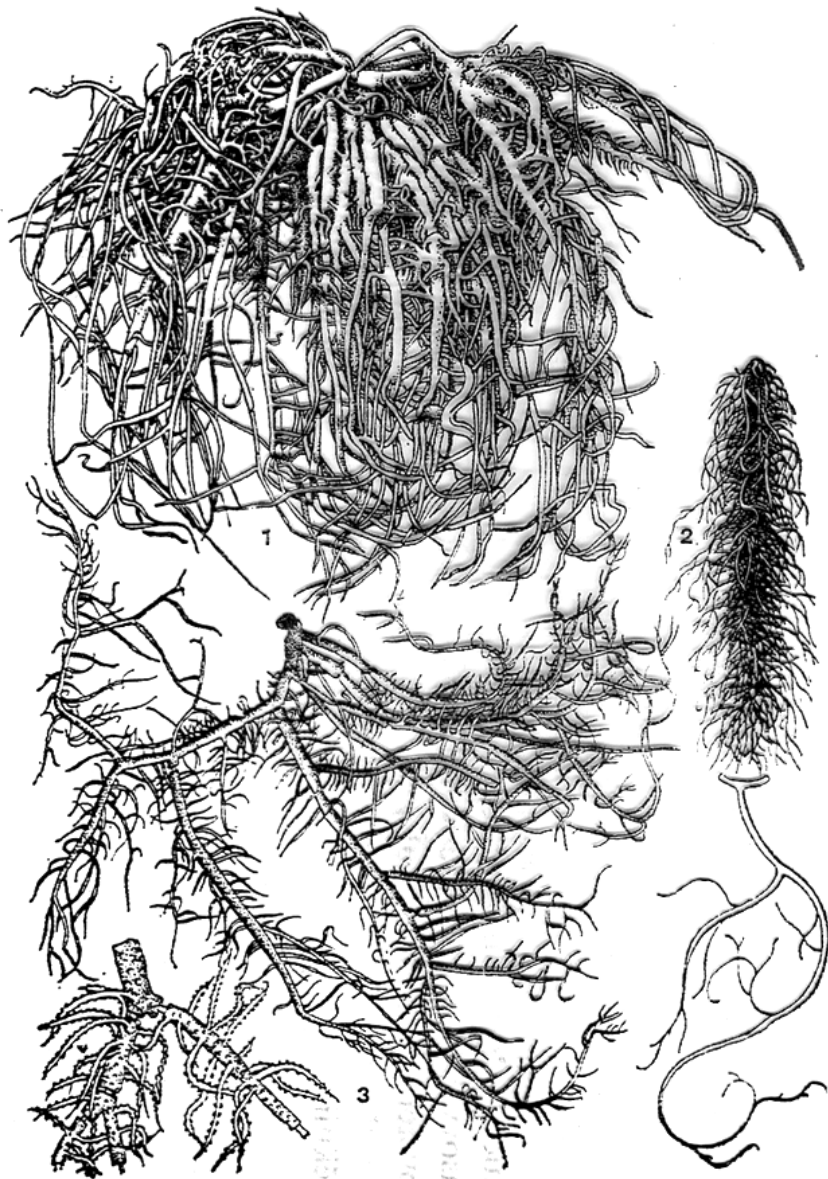
Foto Pavel Hošek, <http://www.vesmir.kav.cas.cz/Madagascar>

Vpravo keříčkovitá stélka, uprostřed dimorfická, vlevo podecia dutohlávky

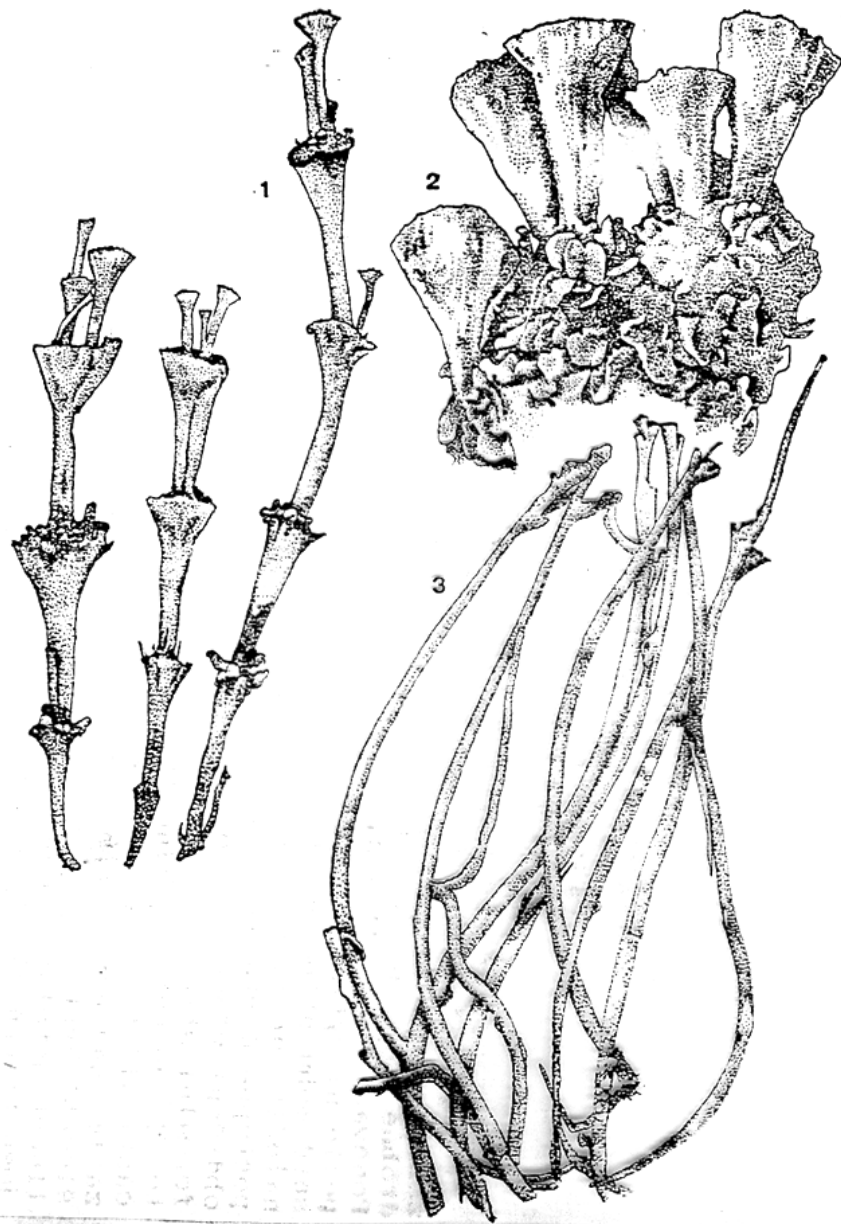


Lišejníky se stélkou korovitou: 1 čárnička psaná — *Graphis scripta*, a celkový vzhled (skutečná velikost plodniček asi 3 mm), b svislý řez apotheciem, c vřečko s výtrusy a parafýzami; 2 *Opegrapha varia*, a celkový vzhled (skutečná velikost plodniček asi 1 mm), b svislý řez apotheciem, c vřečko s výtrusy a parafýzami; 3 *Schismatomma abietinum*, a celkový vzhled (skutečná velikost plodniček asi 2 mm), b svislý řez apotheciem

Lišejníky se stélkou korovitou (1) a lupenitou (2, 3): 1 lišejník zeměpisný — *Rhizocarpon geographicum*, a celkový vzhled (skutečná velikost), b detail stélky; 2 terčeka zední — *Xanthoria parietina* (skutečná velikost), 3 dalkatec plicní — *Lobaria pulmonaria* (2, 3 zm.)



Lišejníky se stélkou keříčkovitou: 1 provazovka srstnatá — *Usnea hirta*, 2 vousatec spletený — *Alectoria implexa*, 3 provazovka chocholatá — *Usnea subfloridana*



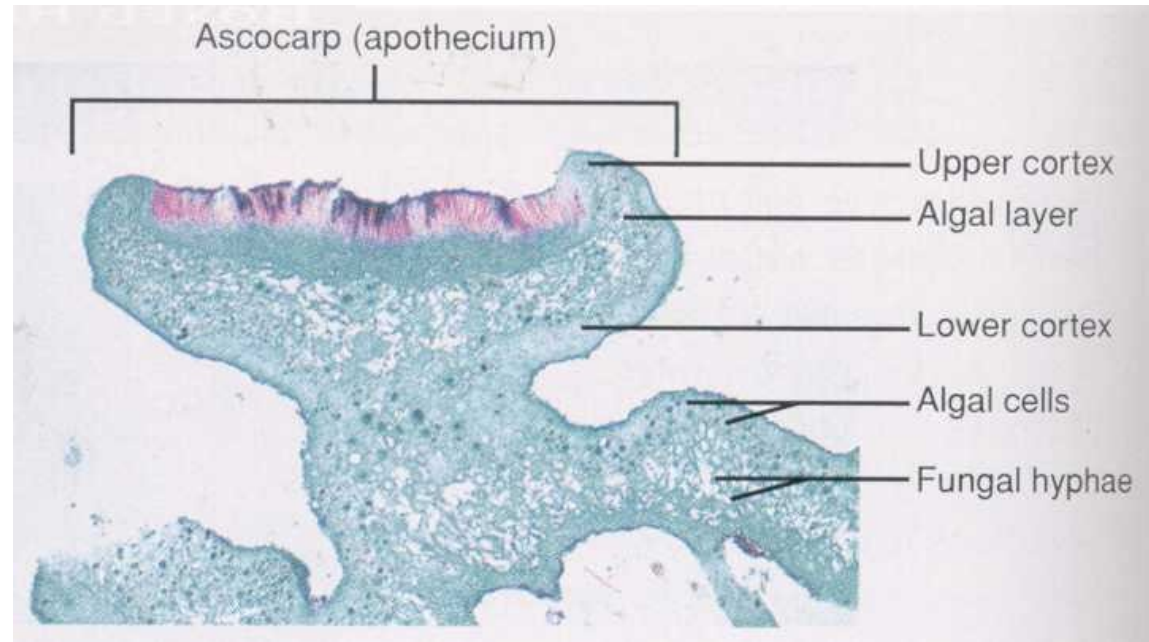
Lišejníky se stélkou dvojtvarou: 1 dutohlávka přeslenitá — *Cladonia verticillata*, 2 d. pohárkatá — *C. pyxidata*, 3 d. štíhlá — *C. gracilis* (vše 3 × zvětš.)

rozmnožování:

pohlavní rozmnožování je pouze záležitostí mykobionta – v případě rozmnožování askosporami (resp. bazidio-sporami) je pak odkázán na opětovné "setkání" se svým fotobiontem; některé druhy proto tvoří tzv. hymeniální gonidie – buňky řas, které pronikají do thecia (hymenia) plodnic a šíří se spolu se sporama

Průřez apotheciem
vystupujícím z povrchu
heteromerické stélky

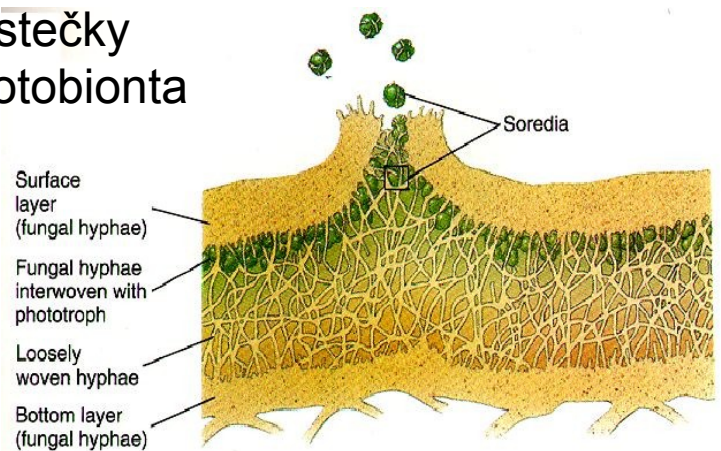
Zdroj: R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich:
Botany. - Wm. C. Brown Publ., 1995.



společné šíření obou složek zajišťuje rozmnožování **nepohlavní**

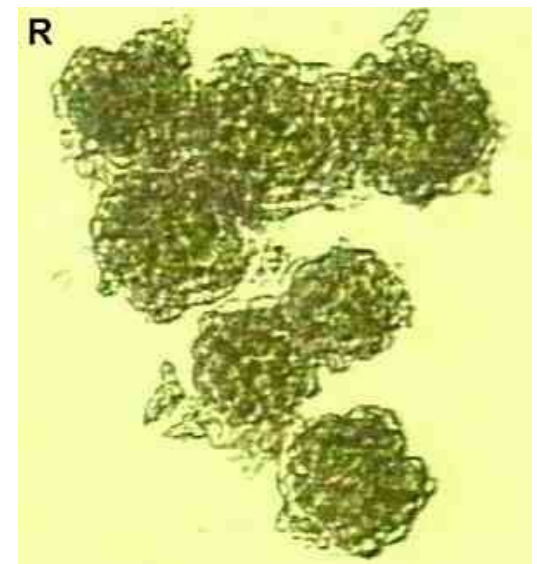
- nejjednodušším typem je fragmentace stélky a růst nových stélek z úlomků

- o něco složitější typ představují **soredie** – částičky stélky tvořící se na povrchu, obsahující buňky fotobionta propletené hyfami houby => jejich odlomení od stélky vede k šíření
- soredie se tvoří buď nahodile na povrchu stélky, nebo na určitých okrajových částech zvaných sorály
- odvozeným typem rozmnožovacích útvarů jsou **isidie** - válcovité výrůstky z povrchu stélky, v nichž je zachována heteromerická stavba všech tří vrstev => také šíření jejich odlomením
- bývají odlišovány též fylidie (lupenitá obdoba isidií) a schizidie (odtržení povrchu stélky s fotobiontem)



Isidie *Xanthoparmelia australasica*

<http://www.anbg.gov.au/cryptogams/underworld/panel-4/index.html>



Nahoře: schéma uvolňování soredií z povrchu stélky

http://biology.unm.edu/ccouncil/Biology_203/Summaries/Fungi.htm

Dole: soredie *Physcia grisea*

<http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/ideacon/microbes/lichen.htm>

ekologicko-fyziologická charakteristika: autotrofní organismy; spojení houby a řasy/sinice umožňuje těmto organismům růst na místech, kde by se samotné jednotlivé složky "nechytly" - fotosyntéza umožňuje život na anorganickém substrátu, mykobiont zprostředkovává čerpání vody, živin a ochranu proti výparu (růst na extrémně suchých stanovištích - až 62 týdnů bez vody), příp. kompetiční výhody

příjem CO₂ zajišťuje fotobiont, příjem O₂ a nitrátů obě složky (cyanobionti, příp. symbiotický *Azotobacter* též atmosférický dusík)

lišejníky vrůstají hyfami po celé ploše do substrátu (kámen, půda, u epifytických lišejníků 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)

hromadění radioaktivních látek ve stélkách – možnost sledování zamoření oblastí jejich výskytu

produkce "lišejníkových látek" - mohou sloužit jako zásobní látky, působit antibioticky (proti bakteriím i jiným houbám) i odpuzovat býložravce, ale klidně být i prostým "odpadem" metabolismu

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

výskyt: od rovníku k pólům, na nejružnějších stanovištích (extrém v Antarktidě – zcela uvnitř kamenů)

kvůli svému pomalému růstu nejsou kompetičně silné, rostou hlavně na stanovištích, kde jiné organismy růst nemohou – zde jsou často prvotním sukcesním stadiem, jejich odumřelé stélky tvoří první organickou složku půdy tvořící se na čistě minerálním podkladu

využití: vzácně jako potrava ("mana" - *Lecanora esculenta*), spíše jako krmivo, potrava pro zvěř

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

slouží jako dobré indikátory čistoty ovzduší

systém:

dnes jsou lichenizované houby řazeny do systému hub podle svého mykobionta

- v rámci vřeckatých hub některé řády obsahují jen lichenizované houby (*Lecanorales*, *Verrucariales* a pár dalších), jiné obsahují některé lichenizované zástupce (*Ostropales*, *Helotiales*)
- lichenizované stopkovýtrusné houby nalezneme jen mezi houbami rouškatými (z pododdělení *Agaricomycotina*) v čeledích *Thelephoraceae*, *Corticaceae*, *Clavariaceae* a *Tricholomataceae*