

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)
s pozdějšími úpravami

- SAR - Straminipila: Peronosporomycota
- Rhizaria: Plasmodiophorida • Amoebozoa: Mycetozoa
 - Opisthokonta - Fungi: Chytridiomycota
 - / skupina Zygomycota - Mucoromycota / Glomeromycota
 - / Dikarya - Ascomycota: Taphrinomycotina, Saccharomycotina, Pezizomycotina
 - *pomocné skupiny Deuteromycota a Lichenes*
 - Basidiomycota: Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina, Agaricomycotina



Pomocné oddělení: *DEUTEROMYCOTA (FUNGI IMPERFECTI)*



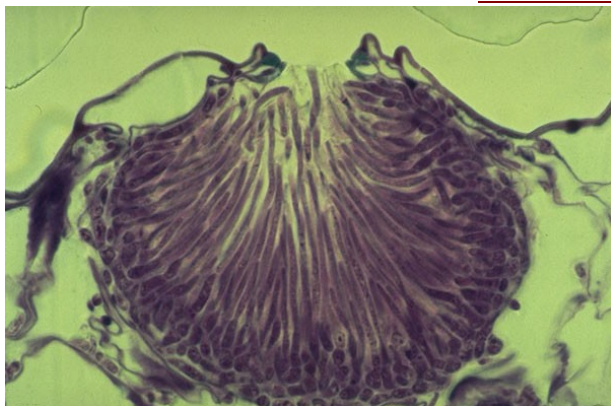
není přirozenou taxonomickou jednotkou, je vytvořena pro účely klasifikace
hub v anamorfní fázi

- 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

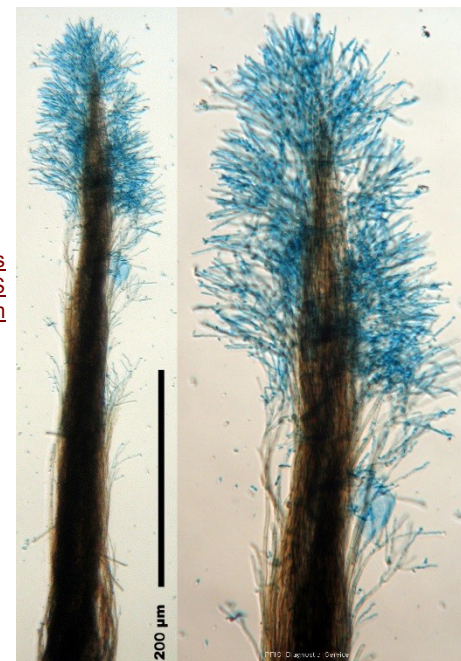
základním způsobem **rozmnožování** je tvorba **konidií**, a to jak přímo na myceliu, tak na **konidioforech**; konidiofory vyrůstají jednotlivě nebo v **konidiomatech** (obdobu plodnic) – pyknidách, acervulech, sporodochiích nebo synnematech)

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

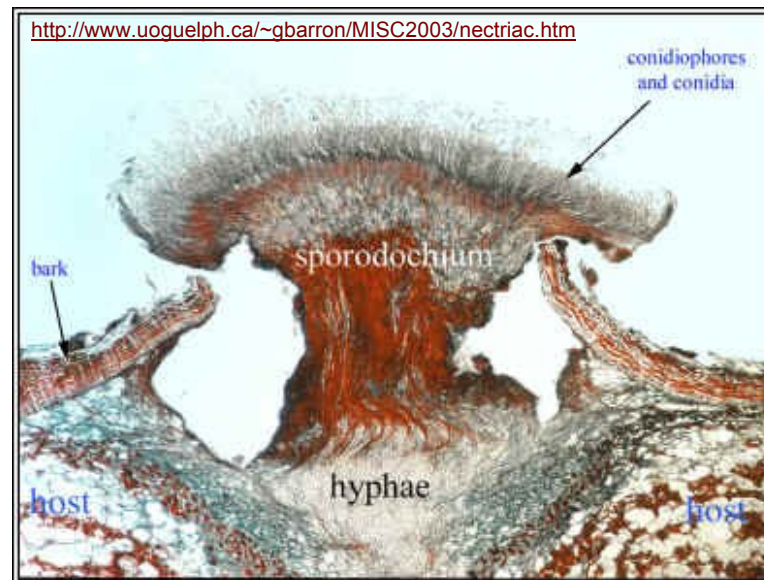
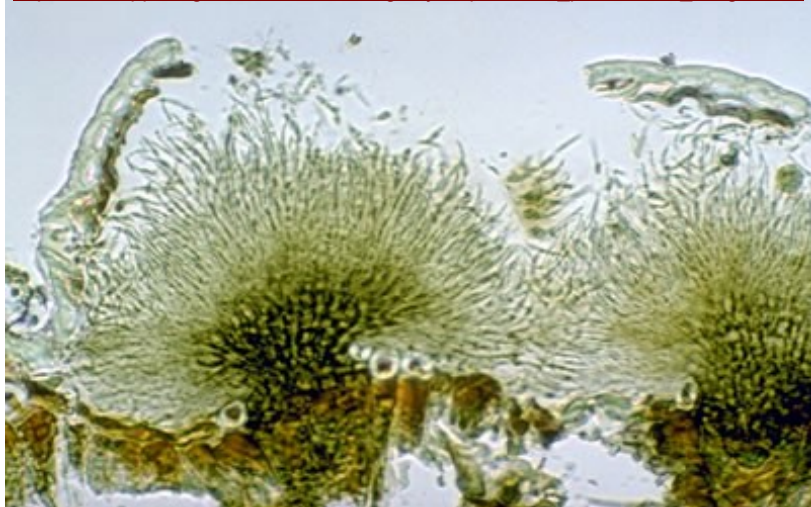
http://www.ppis.moag.gov.il/ppis/plant_disease_gallery/D_S_W_S/Rosellinia_necatrix_08-9.htm



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



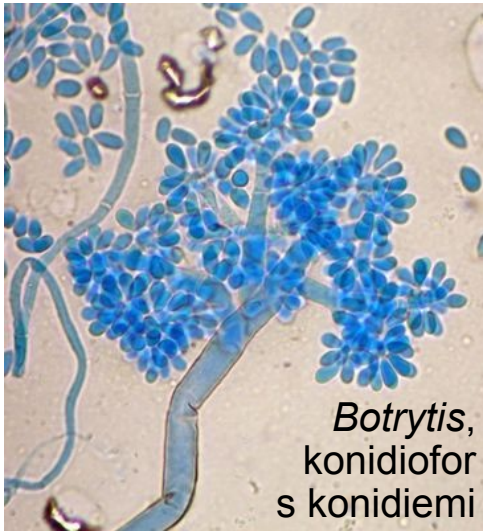
- ke genetickým kombinacím dochází prostřednictvím **parasexuálního procesu**: styk dvou haploidních mycelií => vytvoření můstků => jimi přejdou jádra => heterokaryotické mycelium => v něm může dojít ke splývání jader (různých i shodných genotypů) => diploidní jádra => během jejich dělení nastane mitotický 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



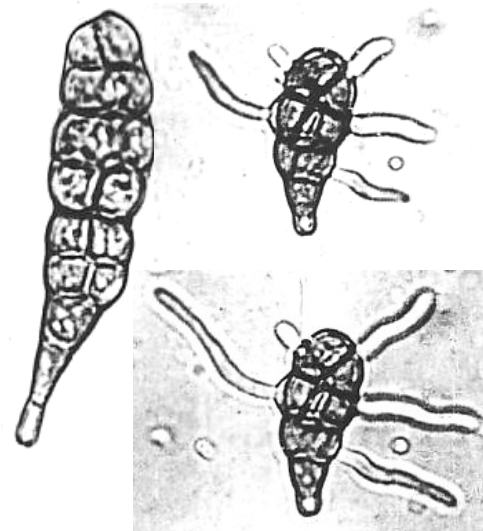
Botrytis,
konidiofor
s konidii

Joëlle Dupont, <http://www.mnhn.fr/microchampignons/joelle.html>

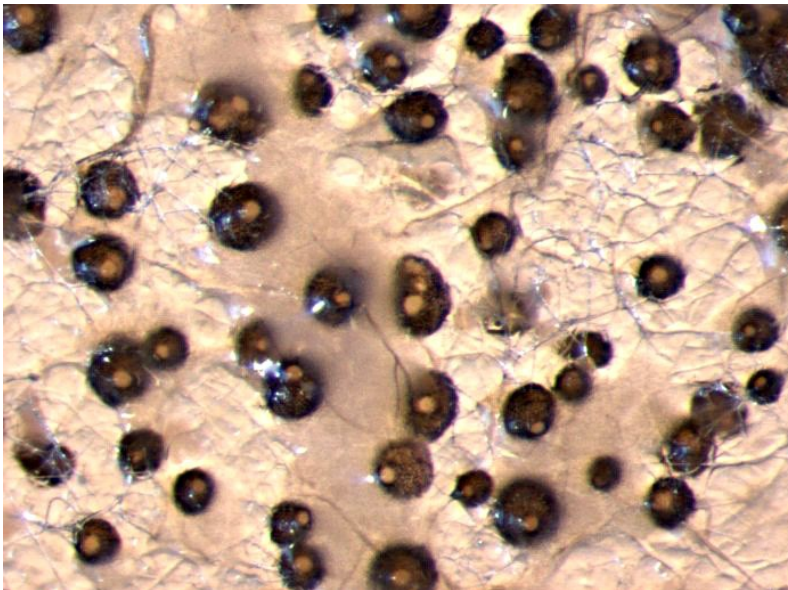


Fusarium,
vícebuněčné
makrokonidie

<http://www.globalcyran.com/usmicro/newimages/Fusarium.jpg>

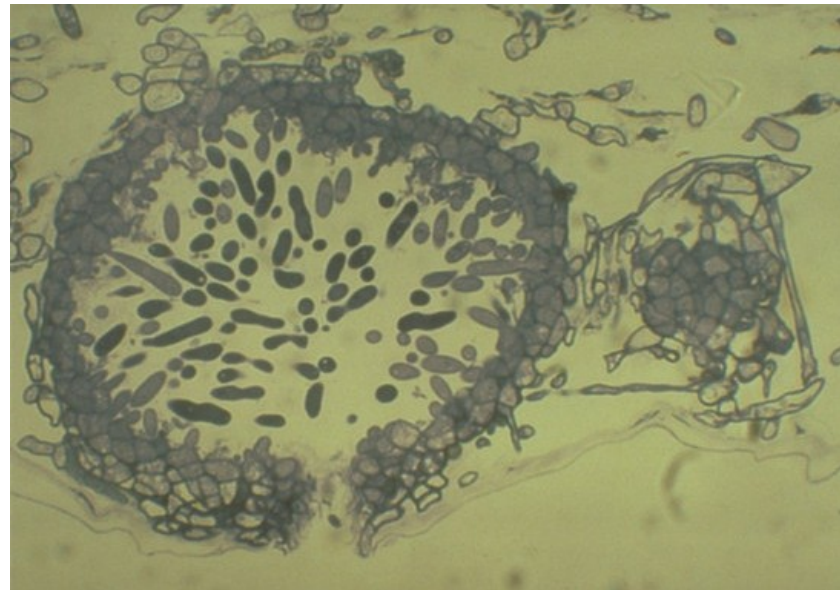


„Zd'ovitá“
konidie
Alternaria
tenuissima
a klíčení
Alternaria
alternata
(Dothideom.,
Pleosporales)
z pěti buněk
současně
(čas. odstup
1 hodina)



Phoma trachelii (Pleosporales), pyknidy

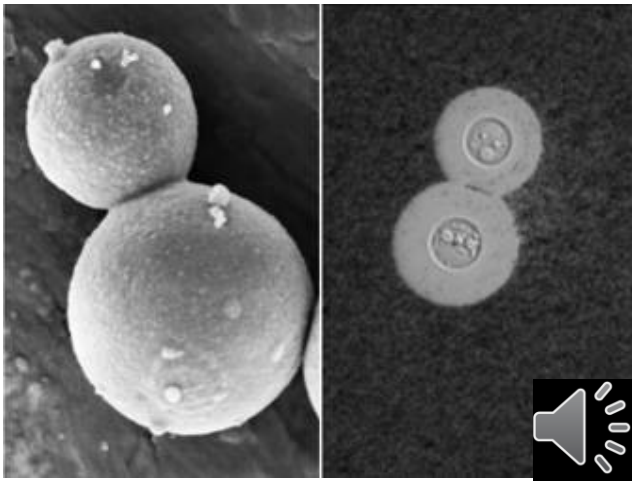
Foto: Magnus Gammelgaard, <http://www.plante-doktor.dk/phoma.htm>



Ascochyta fabae (Pleosporales), průřez pyknidou

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





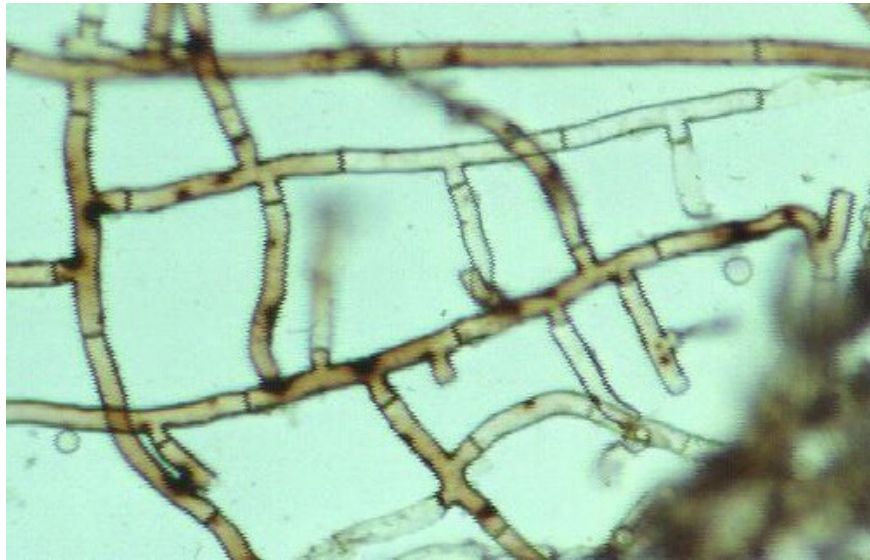
Cryptococcus neoformans,
kvasinkovité
stadium
stopkovýtrusné
houby z rodu
Filobasidiella

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



Vpravo nahoře: *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*), tvořící 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



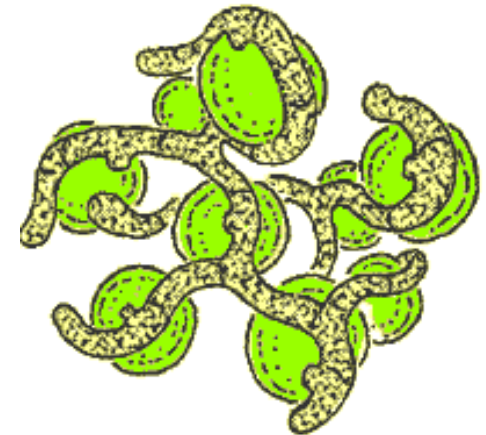
Terčovka brázditá (*Parmelia sulcata*) a buňky rodu *Trebouxia* ve stélce terčovky (měřítko 20 μm)

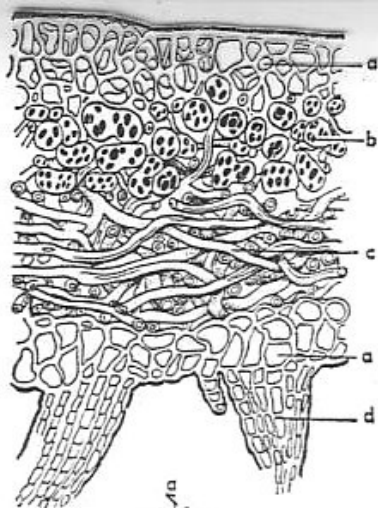
vztah mykobionta a fykobionta je zjednodušeně označován jako **mutualistická** (oboustranně prospěšná) **symbióza**

- 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





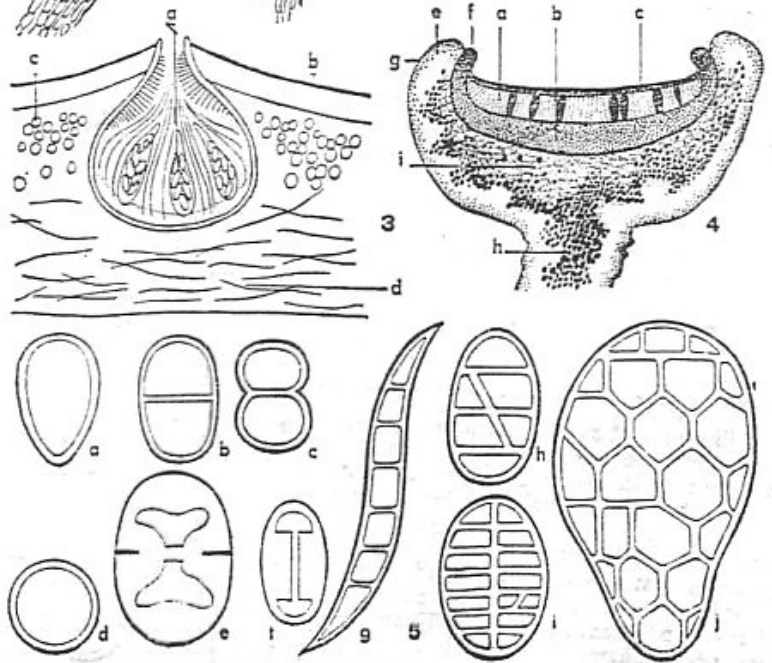
upper cortex
algal layer
madulla
lower cortex

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

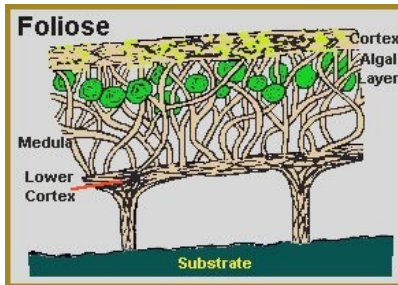
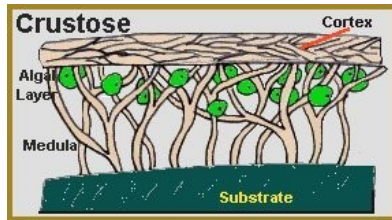
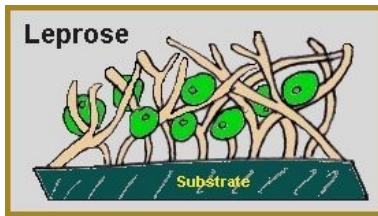


<http://research.kahaku.go.jp/botany/chii-e/02/index.html>

- 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)



Stavba stélky a plodnic lišejníků: 1 svislý řez heteromerickou stélkou, a kůra, b stélkové řasy, c dřeň, d rhiziny; 2 různé druhy sorálů, a rtovité, b jazykovité, c kápořité; 3 svislý řez peritheciem, a vřecha 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



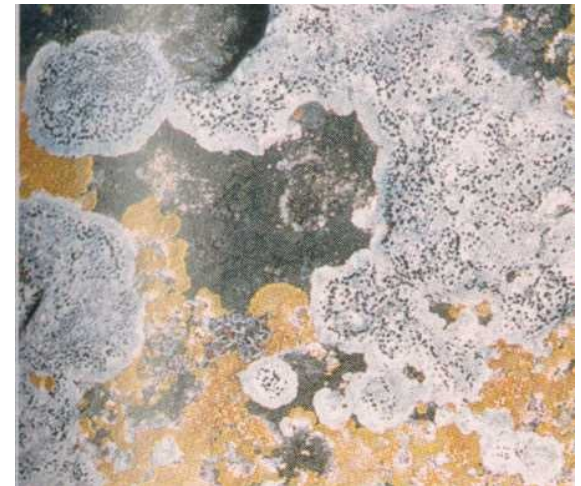
Leprariová, korovitá
a lupenitá stélka
na příčném řezu

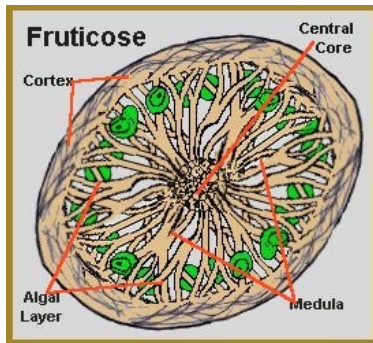
<http://www.earthlife.net/lichens/lichen.html>

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>

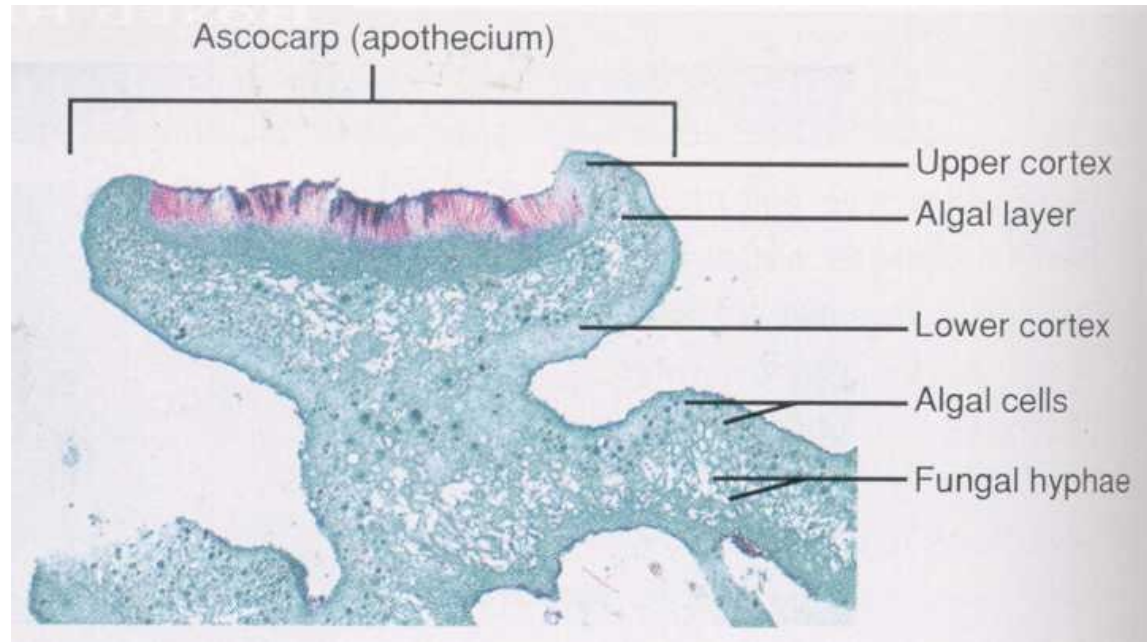
Vpravo keříčkovitá stélka, uprostřed dimorfická, vlevo podecia dutohlávky

rozmnožování:

pohlavní rozmnožování je pouze záležitostí mykobionta – v případě rozmnožování askosporami (resp. bazidiosporami) 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

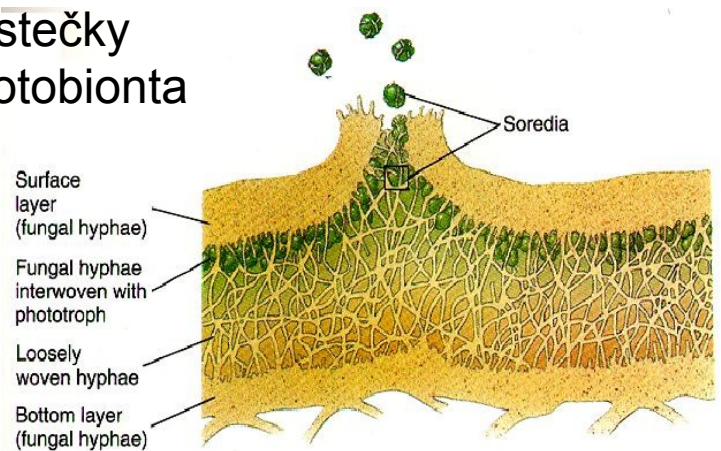
Zdroj: R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich:
Botany. - Wm. C. Brown Publ., 1995.



společné šíření obou složek zajišťuje rozmnožování **nepohlavní**

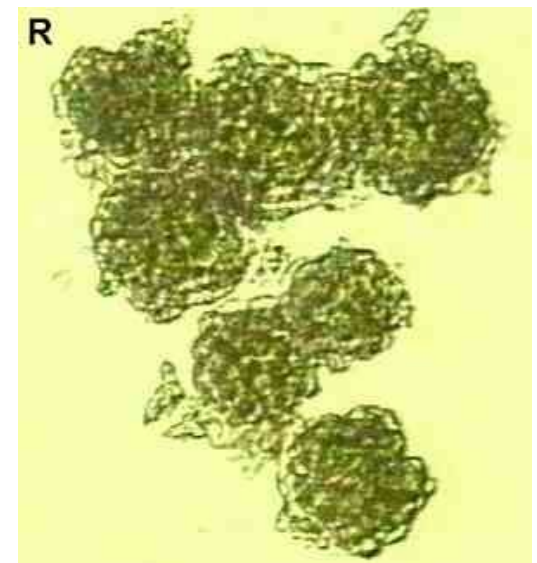
- nejjednodušším typem je fragmentace stélky a růst nových stélek z úlomků

- 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 "nechytyly" - 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

system:

dnes jsou lichenizované houby řazeny do systému hub podle svého mykobionta

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

Třída: *LECANOROMYCETES* (pokračování přehledu pododd. *Pezizomycotina*)

obsahuje několik řádů lichenizovaných hub, zde je zmíněn nejvýznamnější *Lecanorales* v širším pojetí

(pro účely redukované přednášky jsou sem vřazeny též zástupci dalších řádů lichenizovaných vřeckatých hub)

řád *Lecanorales* – početný řád (přes 5800 druhů) lichenizovaných hub (zahrnuje asi polovinu druhů lišejníků)

- různé typy stélek i fotobionti, plodnice apothecia s askohymeniálním vývojem, parafýzy někdy vytvářejí epithecium

vřecka tlustostěnná, tzv. lekanorový typ (něco mezi uni- a bitunikátními vřečky otevírání vřecka je dvoustupňové, ale nedojde k vyhrěznutí vnitřní vrstvy mimo vnější)

- spor je ve vřecku 2-8 (i víc), jsou jedno- i vícebuněčné

– *Collema* (huspeník) – slizovitá homeomerická stélka, promísena vlákna houby a buňky fotobionta (*Nostoc*)



Huspeník *Collema coccophorum*

<http://www.lichen.com/bigpix/Ccoccophorum.html>



- běžné rody s lupenitou stélkou: *Parmelia*, *Hypogymnia* (česky oboje terčovka), *Physcia* (terčovník), *Xanthoria* (terčník), *Peltigera* (hávnatka), *Lobaria* (důlkatec), *Umbilicaria* (pupkovka) – přirostlá k substrátu jen v jednom místě
- stélku lupenitě-keříčkovitou mají *Cetraria* (pukléřka), *Pseudevernia*, *Evernia* (větvičník)

Terčovka bublinatá (*Hypogymnia physodes*)

Foto Jiří Bohdal, <http://www.naturephoto-cz.eu/hypogymnia-physodes-picture-1610.html>

Větvičník otrubičný
(*Pseudevernia furfuracea*)

Foto Stephen Sharnoff, http://www.sharnoffphotos.com/lichensF/pseudevernia_furfuracea.html



Vpravo dole:

Hávnatka psí (*Peltigera canina*)

<http://www.mezistromy.cz/cz/fotogalerie/byliny>

Terčník zední (*Xanthoria parietina*)

<http://www.fotoaparar.cz/index.php?r=25&rp=464151&gal=photo>





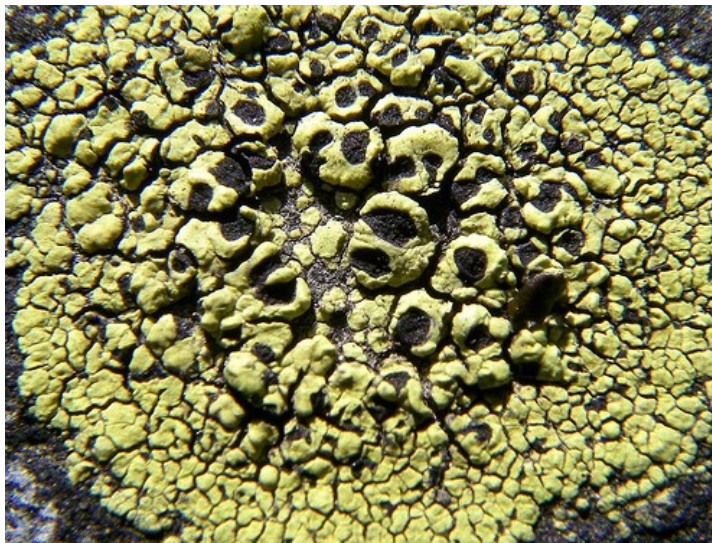
- *Cladonia* (dutohlávka) – druhy s lupenitým základem stélky a vzhůru trčícími podecii, nesoucími apothecia
- čistě keříčkovité jsou druhy rodů *Usnea* (provazovka), *Alectoria* (vousatec) – oboje epifyté, stélky visí z větví
- k substrátu zcela přirostlé korovité lišejníky – *Rhizocarpon* (mapovník), *Lecidea* (šálečka)

Vlevo nahoře: Dutohlávka *Cladonia diversa*

Foto Carl Farmer, <http://www.nature-diary.co.uk/2007-05-26.htm>

Vlevo dole: Provazovka *Usnea florida*

Foto J. R. Crellin, <http://www.floralimages.co.uk/pusneafiori.htm>



Mapovník
Rhizocarpon sp.

<http://www.flickr.com/photos/laajala/485461821/>

