



FYLOGENEZE A DIVERZITA HUB A PODOBNÝCH ORGANISMŮ

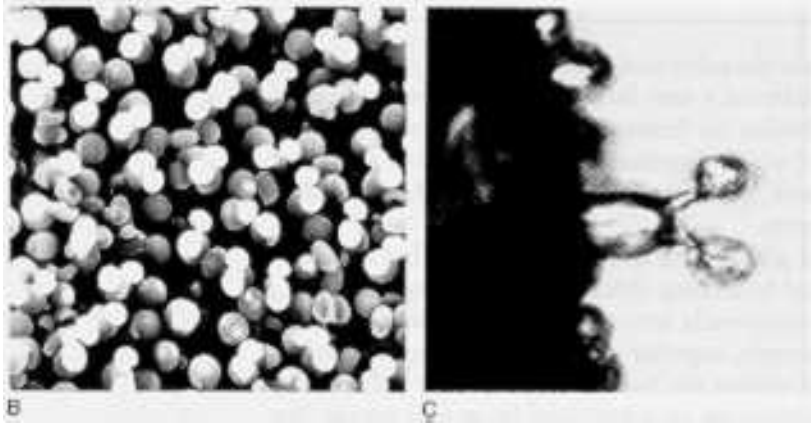
(část přednášky *Fylogeneze a diverzita řas a hub*)

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**

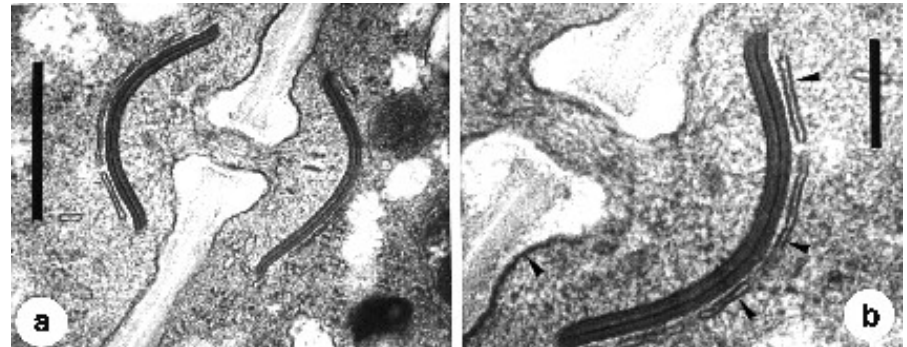
Oddělení: *BASIDIOMYCOTA* – HOUBY STOPKOVÝTRUSNÉ

- charakteristickým rysem oddělení je karyogamie a meioza probíhající v terminální buňce dikaryotické hyfy - **bazidii** (bazidie = meiosporangium)



- v tomto je podobnost s vřeckatými houbami, ale zásadní rozdíl - **bazidiospory** se tvoří **exogenně** na stopkách vyrůstajících z bazidie - **sterigmatech** (nejčastěji po 4, ale počet může být 2–8)

Měřítka: (a) 0,5 μm , (b) 0,2 μm



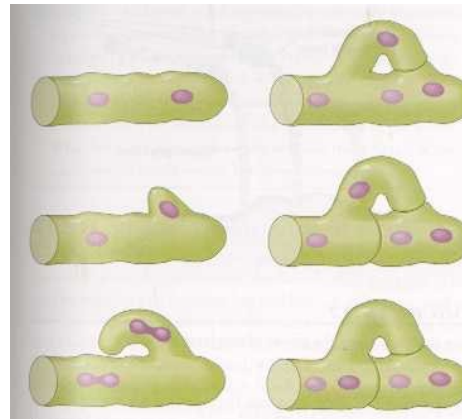
- vegetativní stélka - **vláknité přehrádkované mycelium**, spletáním více myceliálních vláken vznikají pevné provazce, rhizomorfy nebo sklerocia

- ve stěně přehrádek vytvořeny **dolipory** - póry, jejichž obě strany jsou kryty membránovou čepičkou - parentosomem (dolipory nejsou vytvořeny u všech stopkovýtrusných hub, např. u rzí)

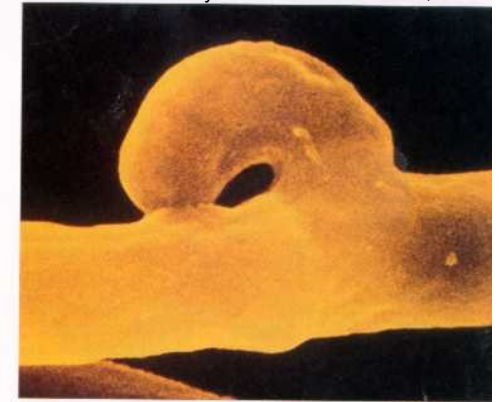
- hlavní složkou vícevrstevné buněčné stěny je chitin

- klíčením bazidiospory vzniká haploidní **primární mycelium** (jednojaderné buňky, někdy při klíčení dělení jader rychlejší než růst přehrádek, ale takto vzniklá vícejadernost je dočasná); výjimečně tato fáze může chybět, pokud dojde již ke kopulaci bazidiospor (mazlavé sněti)

- pohlavní proces vede ke vzniku dikaryotického **sekundárního mycelia** – v něm probíhají konjugované mitózy spojené s tvorbou **přezek** (zajišťují rovnoměrné rozdělení + a – jader do dceřinných buněk; ne u všech skupin k tvorbě přezek dochází)



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



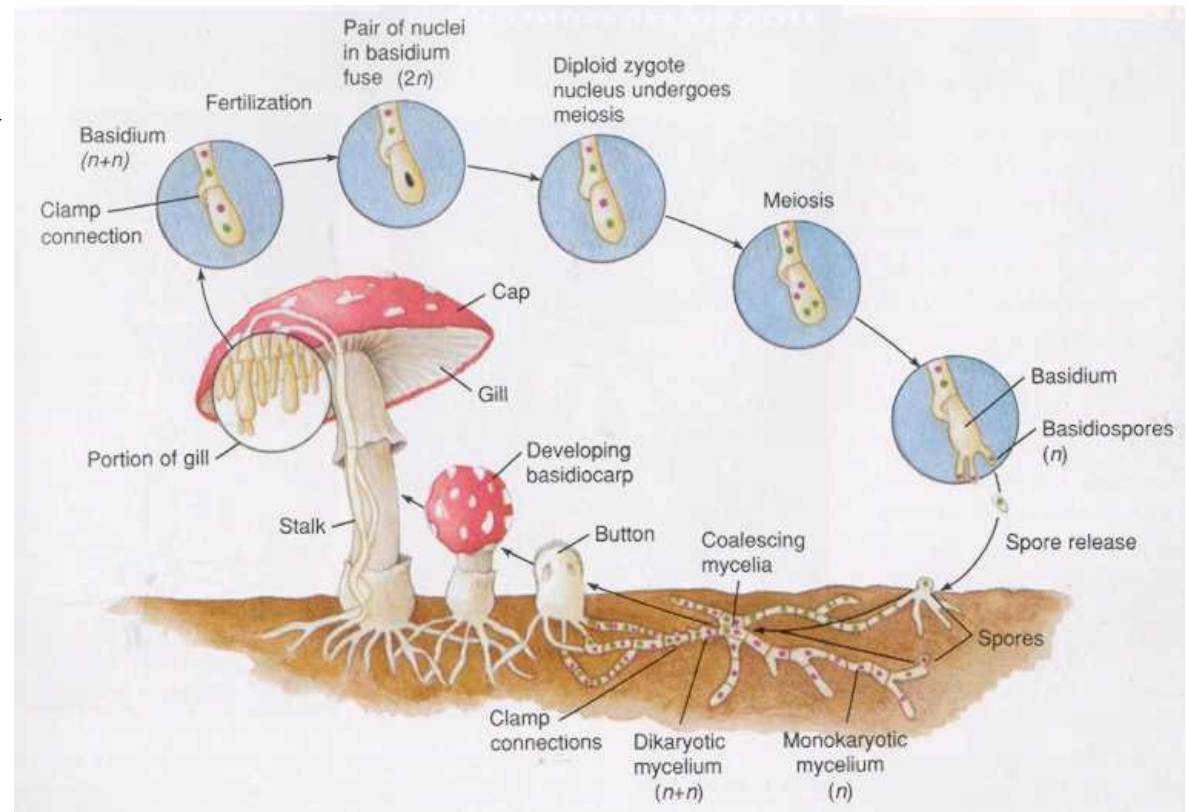
=> na sekundárním myceliu dochází k tvorbě plodnic (není časově a prostorově vázána, nemusí se tvořit hned a v místě somatogamie – naopak, dikaryotické mycelium může růst řadu let bez vytvoření plodnic; zde je zásadní rozdíl oproti vřeckatým houbám)

- hyfy tvořící plektenchymatická pletiva v plodnicích jsou někdy označovány jako terciální mycelium, ačkoli se jedná v podstatě stále o mycelium sekundární
- z hlediska životního cyklu jsou *Basidiomycota* **dikaryonty** – značně omezena je délka života haploidního primárního mycelia a diploidní fázi představuje jediná buňka

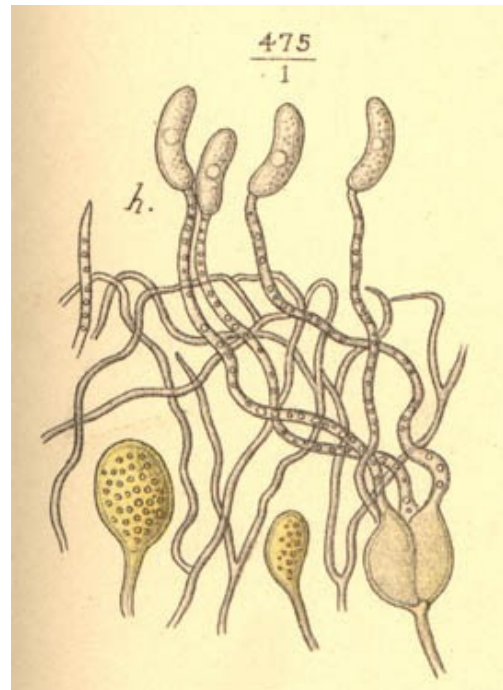
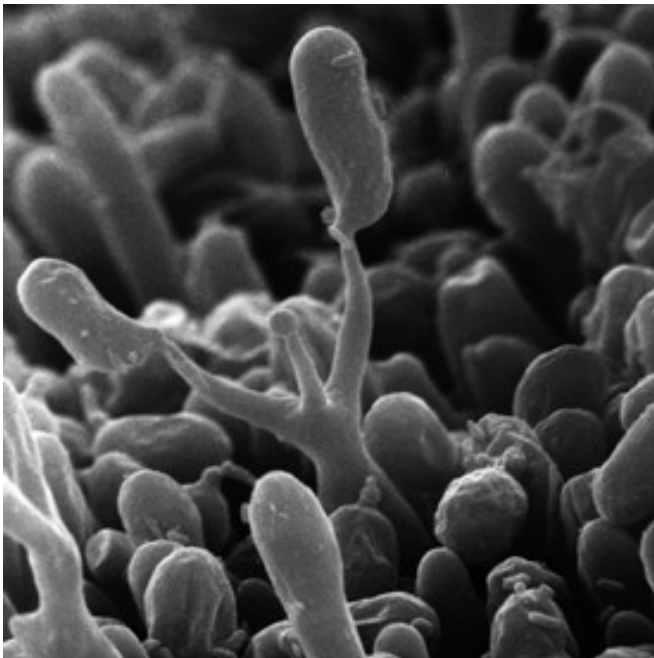
- nepohlavní rozmnožování - tvoří se konidie, obvykle na dikaryotickém myceliu, ale dominujícím stadiem je u stopkovýtrusných hub teleomorfa
- pro **pohlavní rozmnožování** je typické, že se vůbec nevytváří gametangia; nejčastějším pohlavním procesem je **somatogamie** dvou mycelií (vzácněji rovnou bazidiospor), u rzí se setkáme s gametosomatogamií (oplození hyfy spermacií)

Životní cyklus stopkovýtrusné houby – primární a sekundární mycelium, tvorba plodnic a bazidií

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



- bazidie je koncovou buňkou dikaryotické hyfy, oddělenou příčnou přehrádkou karyogamie a meioza mohou bezprostředně navazovat v téže buňce, nebo může být odlišena probazidie (v ní dochází ke karyogamii) a metabazidie (místo, kde probíhá meioze)
- dělení bazidií podle jejich stavby: nepřehrádkovaná **holobazidie** přehrádkami rozdělená (podélně nebo příčně) **fragmobazidie**
- dělení podle postavení vřeténka při meiozi: **chiastická** (vřeténko v příčné poloze, bazidie bývá "tlustá") **stichická** (vřeténko v podélné poloze, bazidie obvykle štíhlá, protáhlá)



Vlevo:
Tvorba spor na stichické
holobazidii lišky obecné

Zdroj: E. Danell (1994): *Cantharellus cibarius*:
Mycorrhiza formation and Ecology. Acta Univ. Ups.
35, 75 pp., Uppsala;
<http://www-mykopat.slu.se>
[/Newwebsite/mycorrhiza/kantarellfiler/texter/rtf.htm](http://Newwebsite/mycorrhiza/kantarellfiler/texter/rtf.htm)

Vpravo: Chiastická
fragmobazidie rosolovky
s dlouhými sterigmaty

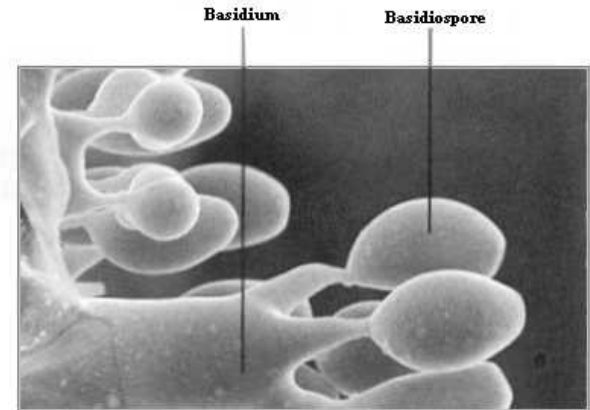
Zdroj: Jean Louis Émile Boudier: *Icones mycologicae*
ou iconographie des champignons de France,
principalement Discomycètes, 1904–1909;
[http://www.mushroomthejournal.com/greatlakesdata/
Terms/steri702.html](http://www.mushroomthejournal.com/greatlakesdata/Terms/steri702.html)

- bazidie mohou vyrůstat přímo na myceliu, příp. z jiných buněk (např. teliospor u rží nebo snětí), ale nejčastěji je jejich tvorba soustředěna do omezené vrstvy **hymenia** nebo se tvoří uvnitř plodnice v **glebě**

- tvorba spor: haploidní jádra po meiozi projdou sterigmaty ven z buňky a obalí se buněčnou stěnou
- místo, kde spora přirůstá na sterigma, se nazývá hilum (obvykle zde je



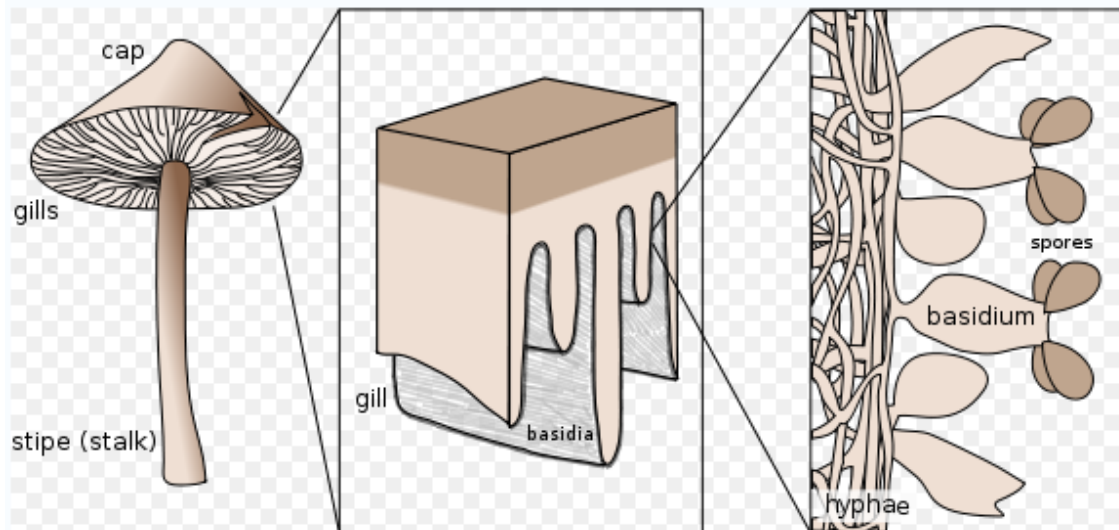
<http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/mims.html>



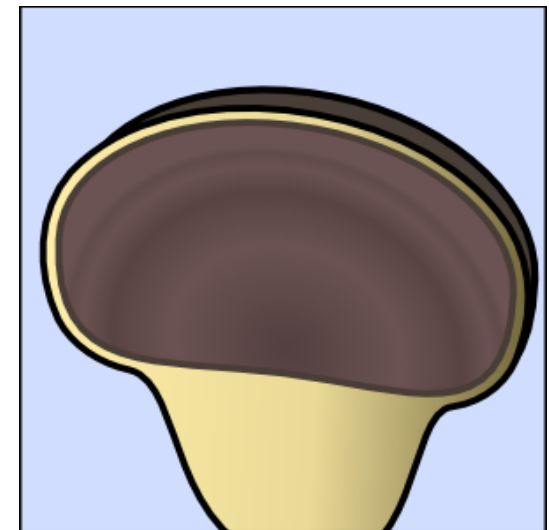
<http://pollen.utulsa.edu/Spores/basidiospores.html>

- i klíční pór, ale může být také na vrcholové straně spory)
- z bazidií hymenomycetoidních jsou spory aktivně odmršťovány (balistospory), zatímco z gastroidních se pasivně uvolňují (tvorba těchto typů bazidií neodpovídá přesně skupinám rouškatých hub a břichatek)
- bazidiospory jsou různého tvaru i velikosti, mají různé barevné reakce na chemická činidla (cyanofilní, amyloidní, dextrinoidní) – pomůcka při určování
- spory jsou vždy jednobuněčné, většinou jednojaderné
- klíčení bazidiospor – základní typ je klíčení hyfou (=> primární mycelium), kromě tohoto mohou z bazidiospor klíčit jednotlivé buňky (kvasinkovité buňky, konidie nebo sekundární spory, pouze u některých řádů z bývalé skupiny *Heterobasidiomycetes*)

- v pododdělení *Agaricomycotina* se tvoří útvary nazývané **plodnice** (**bazidiokarpy, bazidiomata**); k tomu poznámka: plodnice v užším smyslu tohoto slova by měly obsahovat pohlavní orgány – podle tohoto užšího pojetí u stopkovýtusných hub nejsou pravé plodnice
- základní dělení na typy hymeniální a gastrální
 - hymeniální plodnice /obr. vlevo/ jsou charakterizovány přítomností **hymenia** (buď pokrývá celý povrch plodnice, nebo jen specializovanou část povrchu - **hymenofor** (lupeny, rourky, ostny, póry, lamely, i hladký hymenofor); v hymeniu se kromě bazidií tvoří sterilní buňky zakončující hyfy (cystidy aj.)
 - v gastrálních plodnicích /vpravo/ se bazidie tvoří uvnitř v **glebě**, obalené **peridií**



http://en.wikipedia.org/wiki/File:Basidium_schematic.svg



http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gleba_icon.png

- typy **hymeniálních plodnic**:

- **holothecium** - rozlitá, kyjovitá, keříčkovitá, hymenium pokrývá celý povrch plodnice
- **pilothecium** - plodnice jednoletá, s jednorázovým vývojem, diferencovaná na klobouk a třeň, hymenofor pokrývá spodní část klobouku;

u plodnic tohoto typu se vytváří plachetky: **velum universale**, kryjící celou plodnici, z něž po roztrhání zbývá pochva na bázi třeň nebo strupy na vrcholu klobouku, a **velum parziale**, kryjící mladý hymenofor, jehož pozůstatkem je pak prsten nebo pavučinka na třeni anebo cáry na okraji klobouku

- **krustothecium** - plodnice s postupným vývojem (přirůstající), jedno- nebo víceletá, může a nemusí být členěna na klobouk a třeň, hymenofor pokrývá spodní část klobouku (nebo nerozlišené plodnice)



L. Hagara, V. Antonín, J. Baier: Houby, Aventinum, Praha, 1999.

Shora: kuřátka lososová, pavučinec šupinonohý (vlevo), muchomůrka císařka, hlinák červenající.

- typy **gastrálních plodnic**

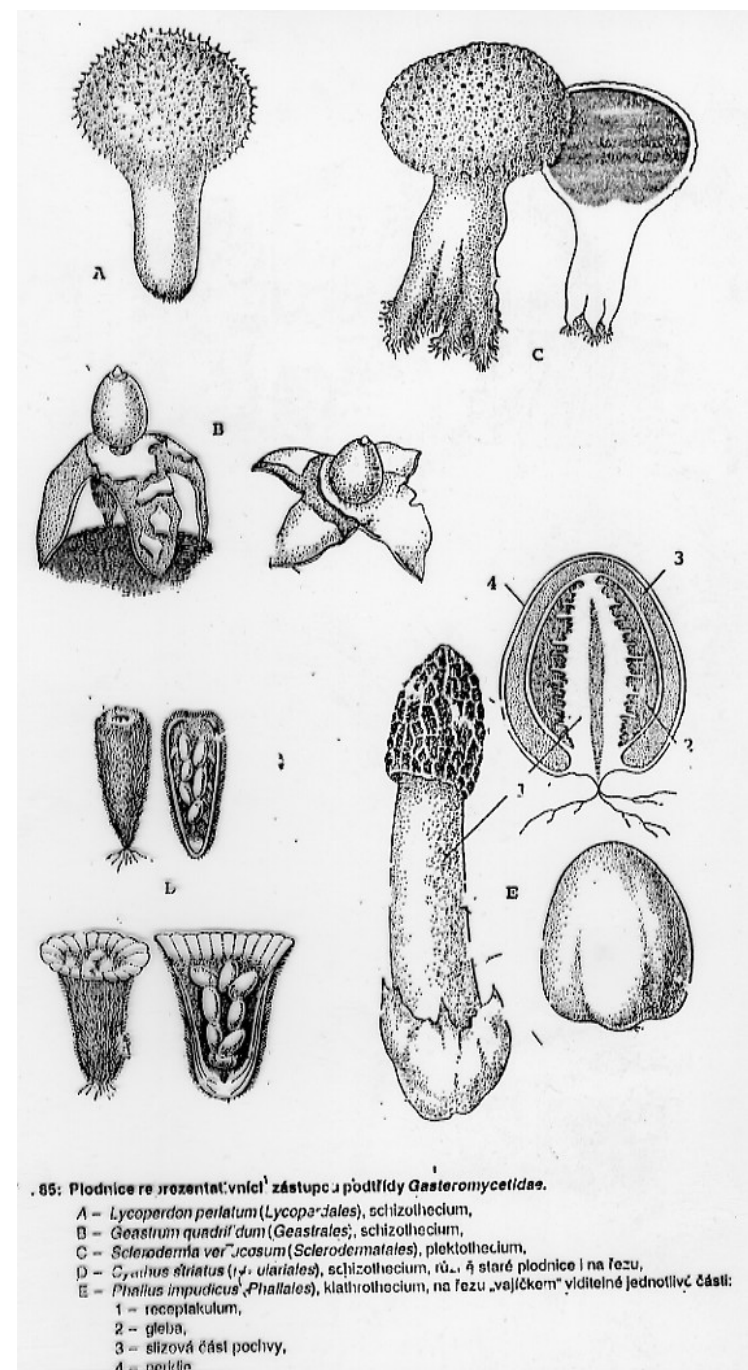
(všechny uzavřené):

- plektothecium - plodnice s roztroušenými bazidiemi
- lysothecium, schizothecium - uvnitř plodnice jsou dutiny vystlané hymeniem
- auliothecium - plodnice, do jejíhož nitra vrůstají lamely, pokryté hymeniem
- klathrothecium - gleba je rozdělena větvenými lamelami a v době zralosti vynesena nahoru přídatným receptakulem

Běžné typy gastroidních plodnic =>

(řády v popiscích dle historického systému)

T. Kalina et J. Váňa: Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii, Karolinum, Praha, 2005.



85: Plodnice reprezentující zástupce podtřídy *Gasteromycetidae*.

A - *Lycoperdon perlatum* (Lycoperdales), schizothecium,

B - *Geastrum quadrifidum* (Geastrales), schizothecium,

C - *Scleroderma vermicosum* (Sclerodermatales), plektothecium,

D - *Cyathus striatus* (Cyathiales), schizothecium, růžňá staré plodnice i na řezu,

E - *Phallus impudicus* (Phallales), klathrothecium, na řezu „vajíčkem“ viditelné jednotlivé části:

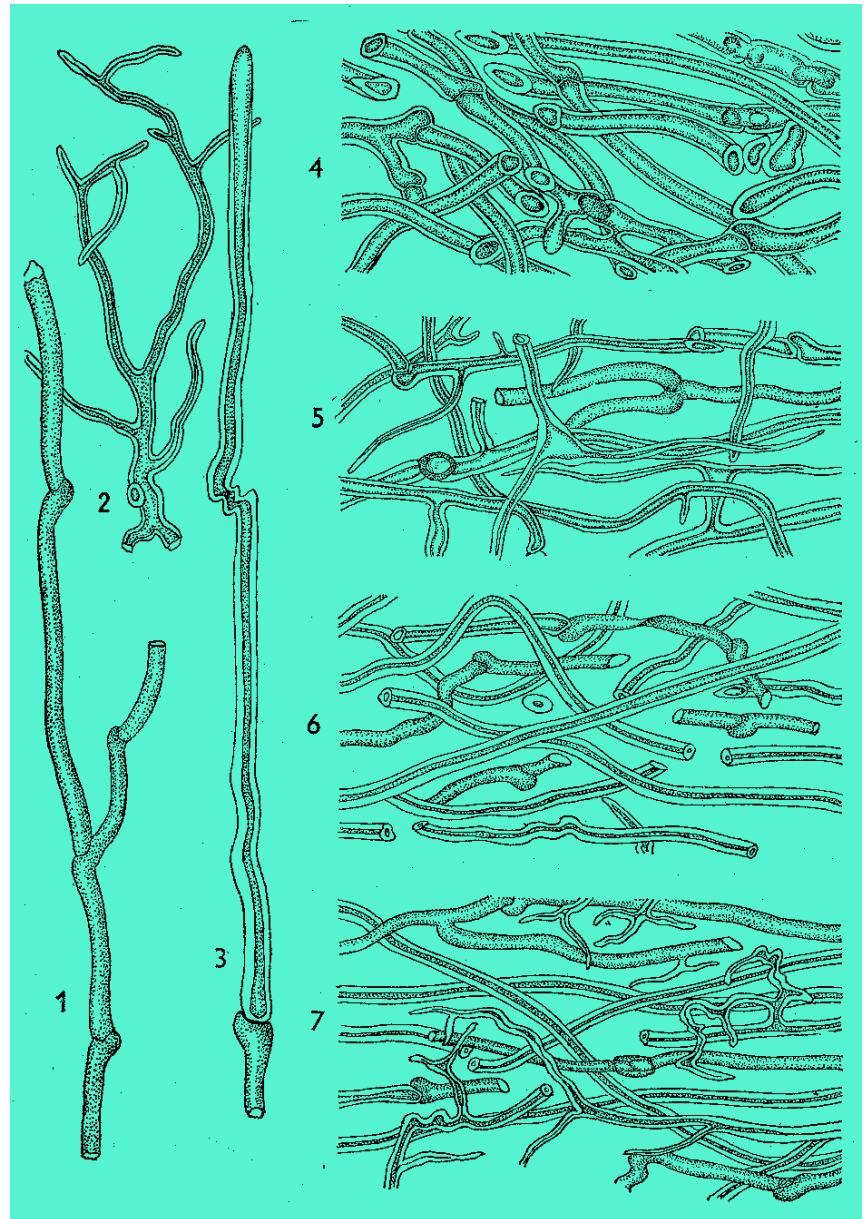
1 - receptakulum,

2 - gleba,

3 - slizová část pochvy,

4 - periklie

- plektenchymatická pletiva tvořící plodnice (prosenchym, pseudo-parenchym) jsou utvářena hyfami trojího typu:
 - základním typem jsou hyfy **generativní** (1) - tenkostěnné, větvené, přehrádkované, dávají vznik bazidiím
 - odvozené typy jsou pak hyfy **skeletové** (3) - tlustostěnné, nevětvené, nepřehrádkované
 - případně ještě **vazbové = ligativní** (2) - tlustostěnné, větvené, nepřehrádkované, oproti skeletovým téměř nemají lumen
- => pletivo je pak **monomitické** (4; jen generativní hyfy, ty jsou vždy přítomny), **dimitické** (6; generativní + skeletové), **amfimitické** (5; generativní + ligativní) nebo **trimitické** (7; všechny tři typy hyf)



ekologie:

- houby ponejvíce saprofytické, z nichž řada má schopnost přejít fakultativně k parazitismu, ale i specializované skupiny biotrofních parazitů (rzi, sněti)
- významná je symbióza s cévnatými rostlinami - **mykorhiza** (vzájemný podíl na výživě a ochraně, odumření jednoho partnera často vážně oslabí i druhého)
 - ektotrofní mykorhiza - hyfový plášť obaluje kořínky, houba proniká jen do mezibuněčných prostor (převládá u dřevin – viz foto, kořínky obalené hyfami muchomůrky)
 - endotrofní mykorhiza - hyfy pronikají do buněk rostlin, více u bylin
- minimum je lichenizovaných hub, jen některé druhy (nejsou zde ohraničené taxonomické skupiny zahrnující lichenizované zástupce)
- hospodářsky významné jsou kromě fytopatogenních parazitů houby rozkládající celulózu a lignin - "dřevokazné" houby
- řada zástupců zejména "masitých" hub jsou vyhledávané jedlé houby, u některých jsou využívány halucinogenní látky



<http://cs.wikipedia.org/wiki/Mykorhiza>

výskyt: nalézáme je v různých suchozemských biotopech, často ve spojení s určitými porosty vyšších rostlin

stopkovýtrusné houby známy ze starších třetihor, symptomy na cévnatých rostlinách přisuzované napadení parazitickými zástupci známy již z křídy

za evoluční vrchol stopkovýtusných hub jsou považovány houby z pododdělení *Agaricomycotina*, tvořící holobazidie (dříve jako skupina *Homobasidiomycetes*)

jako vývojově starší jsou hodnoceny skupiny řazené v aktuálním pojetí systému v pododděleních *Pucciniomycotina* a *Ustilaginomycotina*, spolu s houbami z pododdělení *Agaricomycotina* tvořícími fragmobazidie

=> heterogenní soubor zahrnující všechny skupiny, jejichž zástupci mají fragmobazidii, a k nim organismy, u nichž byla zjištěna tvorba sekundárních spor (pučících z bazidiospor) nebo kvasinkovitých buněk (v dřívějších pramenech jako skupina *Heterobasidiomycetes*)

u těchto skupin se můžeme setkat s rozmanitostí znaků:

- z bazidiospor klíčí hyfy nebo kvasinkovité buňky, sekundární spory nebo mikrokonidie
- primární mycelium může být déletrvajícím (u mikrocyklických rzí je dokonce jedinou formou vegetativní stélky)
- pohlavní proces - vznik sekundárního mycelia: somatogamická hyfogamie, kopulace bazidiospor (*Tilletiales*) nebo gameto-somatogamie (*Pucciniales*)
- póry v přehrádkách hyf jsou různých typů - jednoduché, se zátkou i mohou zcela chybět
- bazidie různých typů (stichické i chiastické, fragmobazidie i holobazidie, hymenomycetoidní i gastroidní), tvoří se v hymeniu, přímo na myceliu nebo na sekundárních sporách

Pododdělení: **PUCCINIOMYCOTINA**

Třída: PUCCINIOMYCETES (UREDINIOMYCETES)

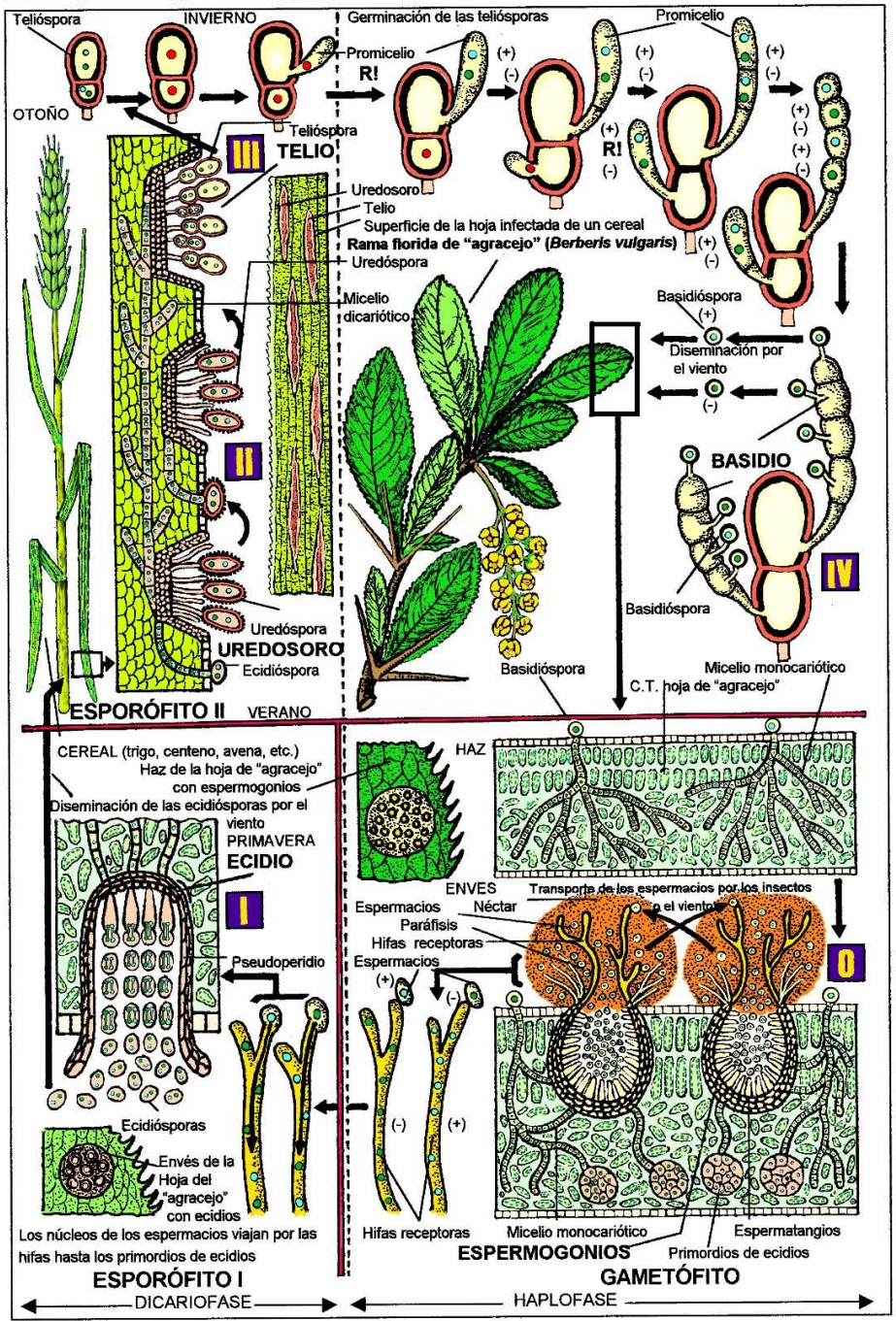
řád Pucciniales (Uredinales) - rzi jsou obligátní biotrofní parazité rostlin

- intercelulární mycelium vysílá haustoria do buněk hostitele => způsobují hypertrofie, hyperplazie
- na myceliu jsou jednoduché póry (nejsou vytvořeny dolipory), hyfy bez přezek
- netvoří se plodnice, zato se vytváří několik typů nepohlavních spor
- většina druhů během svého životního cyklu střídá hostitele (heteroecické, dioecické = dvoubytné), některé druhy prožijí celý životní cyklus na jednom hostiteli (autoecické, monoecické = jednobytčné)
- řada druhů má životní cyklus zkrácený o jednu nebo více fází
- pravděpodobně se jedná o nejprimitivnější stopkovýtrusné houby – hyfy nemají přezky a dolipory, dlouhá haploidní fáze, gameto-somatogamie, více stadií nepohlavních spor
- parazité cévnatých rostlin - druhy rodů *Puccinia* (na travách aj., různí mezihostitelé), *Uromyces* (na bobovitých aj.), *Phragmidium* a *Gymnosporangium* (na růžovitých)

vývojový cyklus dvoubytné rzi: na mezihostiteli bazidiospora vyklíčí v hyfu => haploidní mycelium infikuje tkáň => pod svrchní epidermis se tvoří ložisko - **spermogonium** (ozn. 0) => na něm se z hyf odškrcejí spermacie - samčí gamety

**CICLO DE PUCCINIA GRAMINIS ("Roya del trigo") (Heterobasidiomycetidae)
TRIGENÉTICO HETEROMÓRFICO**

spolu s gametami se vytváří sladký "nektar"; ve spermatogoniích vyrůstají také receptivní hyfy => hmyz sající "nektar" na ně přenese spermacie => oplození => dikaryotická buňka => sekundární mycelium => vytvářejí se a epidermis prorážejí ložiska - **aecia** (prášilky, označ. I) => aeciospory => infekce hlavního hostitele (u autoecických rzí téhož hostitele) => vývin dikaryotického mycelia => tvorba ložisek - **uredií** (II) => urediospory => další šíření nákazy během vegetační sezóny => před dozráním hostitele se vytvoří ložiska - **telia** (III) => teliospory - oproti krátce žijícím a ihned klíčícím urediosporám jsou sporami přetrvávajícími a nejsou infekční => v teliosp. karyogamie - fungují jako probazidie => vyklíčí z nich bazidie (příčně přehrádkované) => zde mejoza => **bazidiospory** (IV)





Vlevo nahoře spermogonia s kapkami nektaru, dole aecia, uprostřed řez listem s ložisky *Puccinia graminis*. Vpravo nahoře uredia a řez ložiskem *Puccinia graminis*, pod nimi teliospory a telia *Puccinia graminis*, dole telia *Gymnosporangium* sp. na cypřišku a bazidie vyrůstající z teliospory.



© Copyright APS Press

Foto B. Steffenson, <http://www.apsnet.org/online/archive/1998/barley70.htm>



<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/BOT135/2009/Lecture07/Lect08.htm> (spermogonia, uredia + řez ložiskem, telia + řez ložiskem)

<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Basidiomycota/Uredinomyces/Uredinomyces.htm> (řez spermog. + aecia, teliosp. + bazidie)



řád *Septobasidiales* – specializovaní parazité (nebo symbionti?) červců

- mycelium porůstá povrch rostliny, proniká haustorii do těla červce – zde získává živiny, které on saje z rostliny; naopak je chráněn několikavrstevnou strukturou, kterou hyfy na substrátu vytvářejí
- na povrchové vrstvě tvorba hymenia (příčně přehrádkované bazidie) a spor – roznáší je hmyz pronikající z hyfové struktury ven

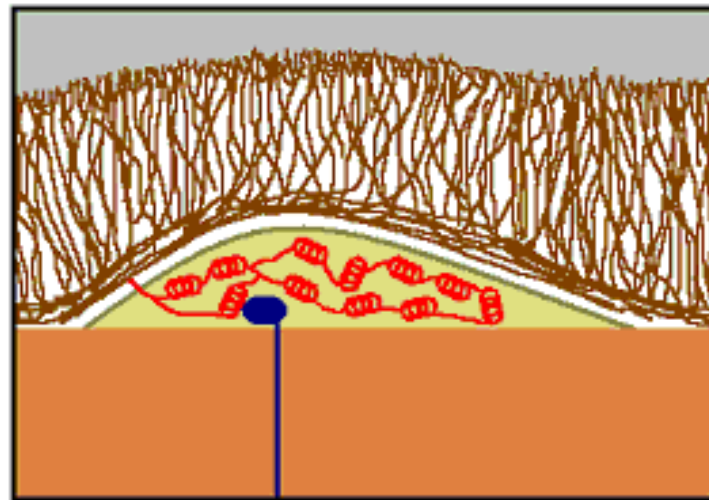


Foto Heino Lepp, <http://www.anbg.gov.au/fungi/images-captions/septobasidium-sp-0201.html>

<http://www.anbg.gov.au/fungi/ecology-invertebrates.html>

Vlevo houba pokrývající povrch větve s přísátými červci; vpravo schematický průřez – rezavá větev, okrové tělo červce, modrý „chobotek“, kterým nasává živiny, hnědé mycelium porůstající větev, červené hyfy vrůstající do těla červce.

Pododdělení: USTILAGINOMYCOTINA

Třída: *USTILAGINOMYCETES*

pozn.: dnes je této třídy řazen i řád *Urocystidales*, zahrnující rody, patřící v tradičním systému k mazlavým snětím

řád *Ustilaginales* - sněti prašné

jsou obligátní parazité se silně redukovanou haploidní fází

- sekundární mycelium vzniká kopulací primárních mycelií nebo primárního mycelia s bazidiosporou nebo dvou sekundárních spor (vypučivších z bazidiospory); často se tvoří kvasinkovité stadium nahrazující primární mycelium
- sekundární mycelium - jednoduché póry, tvorba přezek, intercelulární mycelium s haustorií (řídčeji intracelulární)
- vysoce specializovaní (nejen na hostitele, ale i jen na některé nadzemní orgány - listy, květy aj.) parazité cévnatých rostlin – druhy rodu *Ustilago* (na travách, nahoře vlevo *U. tritici*, vpravo *U. maydis*), *Anthracoidea caricis* (na ostřicích, foto vpravo)

http://www.agric.wa.gov.au/PC_92016.html?s=1001



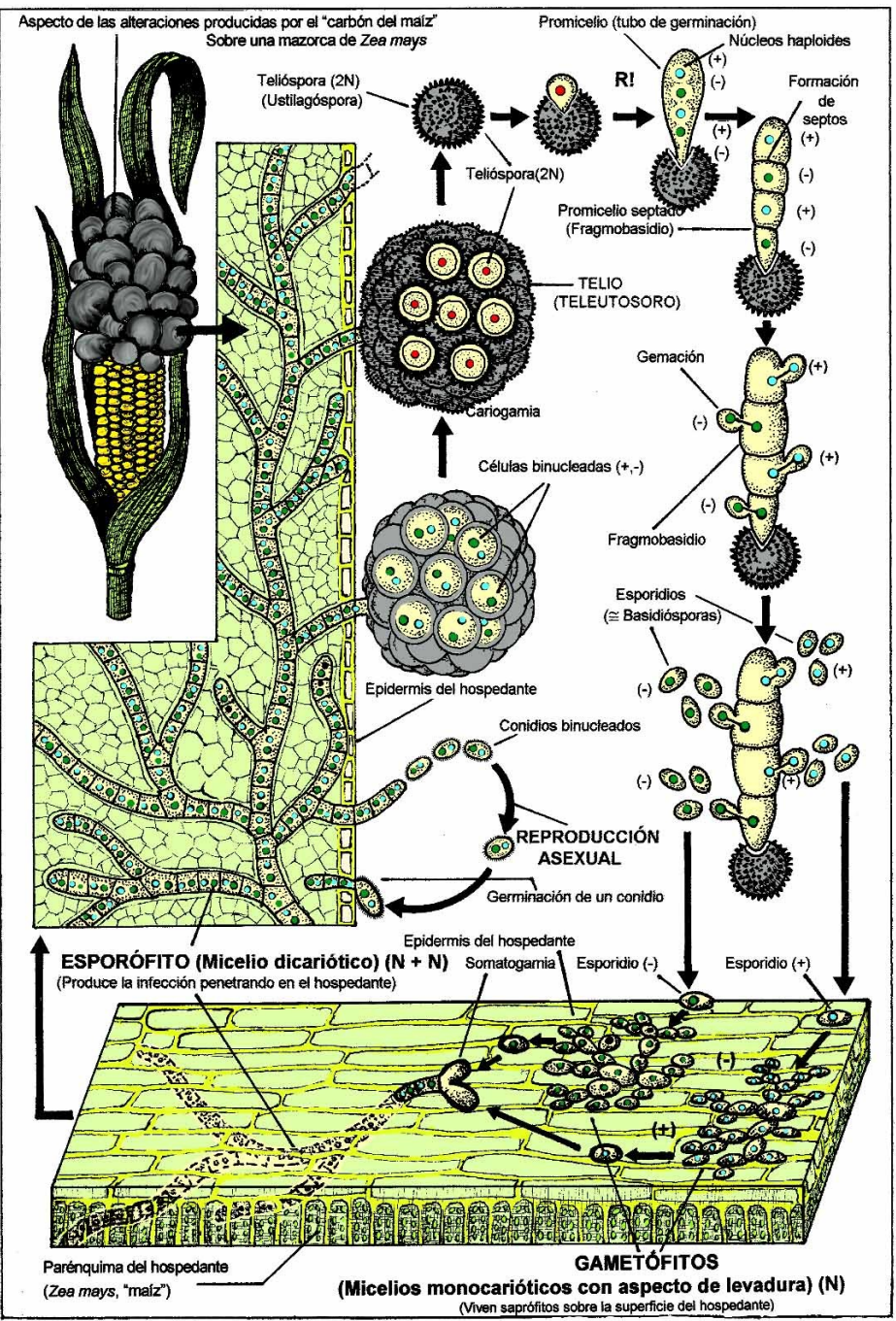
<http://www.broadinstitute.org/news/169>



Foto Carl Farmer, <http://www.nature-diary.co.uk/2008/06-11.htm>

**CICLO DE USTILAGO MAYDIS ("Carbón del maíz") (Heterobasidiomycetidae)
DIGENÉTICO HETEROMORFICO CON ESPORÓFITO DOMINANTE**

- pohlavní rozmnožování: netvoří se plodnice, na dikaryotickém myceliu se tvoří tlustostěnné teliospory (= chlamydospory) => v nich dojde ke karyogamii => vyklíčí tzv. promycel => v něm meioza - stává se metabazidií (příčně přehr.) => tvorba bazidiospor = sporidií (každé jádro v metabazidii se ještě mitoticky rozdělí na 2 => přejdou do bazidiospor) => ty pak spolu kopulují rovnou anebo kopulují buňky z nich vpučivší => vyrůstá dikaryotické mycelium => infekce => časté napadení embrya, po vyklíčení sněť prorůstá rostlinou a projeví se až v dospělosti přeměnou obsahu plodu v masu teliospor
- nepohlavní rozmnožování: hyfy prorážející na povrch hostitele odškrcují dikaryotické blastospory => další infekce



Třída: *EXOBASIDIOMYCETES*

taktéž parazitické houby, na rozdíl od třídy *Ustilaginomycetes* mají holobazidie

řád *Exobasidiales* – vysoce specifiční parazité, mezibun. mycelium s haustorií

- holobazidie se tvoří na povrchu hostitele
- napadají zástupce některých čeledí rostlin (nádory, skvrny na listech, deformace), *Exobasidium vaccinii* – červenobílé skvrny na brusnicích

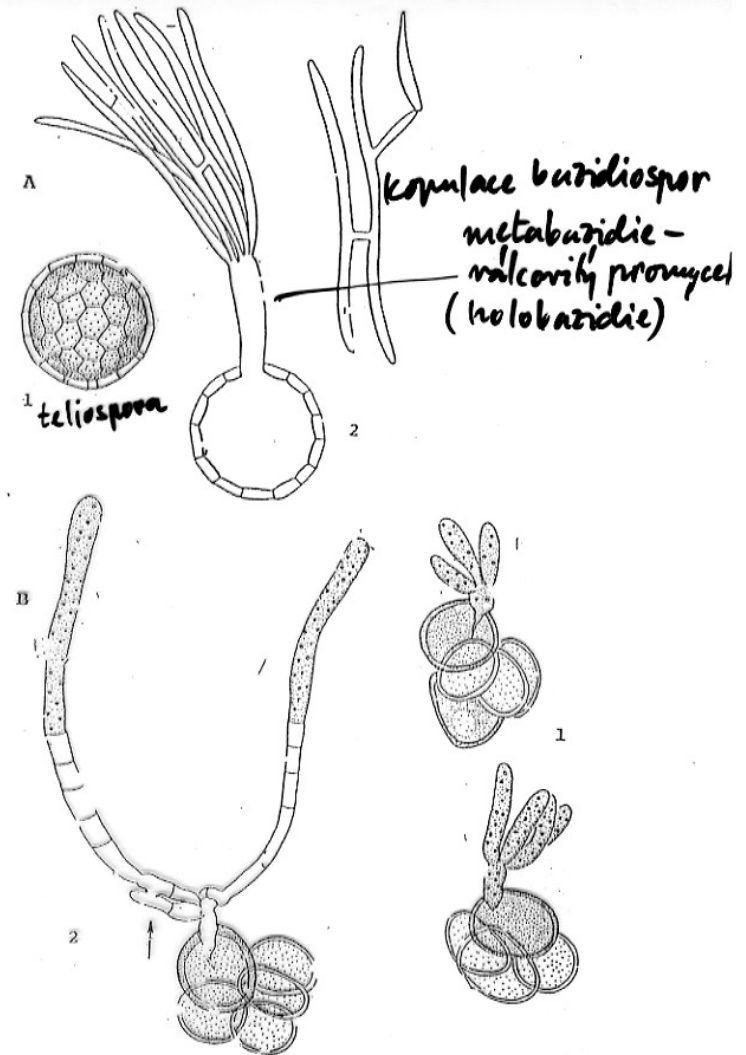


Foto Witold Wójciak, http://www.grzyby.pl/gatunki/Exobasidium_vaccinii.htm

řád *Tilletiales* - sněti mazlavé

jsou obligátní parazité, odlišní v mnohém od snětí prašných:

- nevytváří se primární mycelium, na dikaryotickém myceliu primitivní dolipory (ale ještě i jednoduché póry)
- na dikaryotickém myceliu se též tvoří teliospory (chlamydospory), z nichž klíčí promycel – meioza někdy v něm a někdy už v teliospoře => pak přesun haploidních jader do promycelu => z něj se tak stává holobazidie (promycel je tedy už vlastně metabazidií) => tvorba bazidiospor => kopulují ještě na bazidii pomocí kopulačních kanálků => přesun jádra z jedné do druhé => ta pak vyklíčí hyfou nebo sekundárními sporama (nikdy pučením)
- hostitele infikuje dikaryotická hyfa, nejčastěji v půdě při klíčení rostliny (infekce není předem v embryu!)



Obr.81: Teliospory u řádu *Tilletiales*.

A - *Tilletia caesia*,

1 - teliospora,

2 - teliospora s promyceliem a jehlicovitými bazidiosporami,

3 - kopulace bazidiospor;

B - *Urocystis anemones*,

1 - klíčící teliospory obklopené sterilními buňkami,

2 - později, po kopulaci bazidiospor (šipka) se již vyvíjí přetráčkované sekundární mycelium

(A - podle URBANA a KALINY, B - podle ALEXOPOULOSE).

- obligátní parazité cévnatých rostlin, v napadených orgánech často vytváří při tvorbě teliospor páchnoucí ložiska se zbytky hyf (druhy rodů *Tilletia* aj.)



<http://www.viarural.com.ar/viarural.com.ar/insumosagropecuarios/agricolas/agroquimicos/rizobacter/aa-enfermedades/tilletia-carries-01.htm>

Foto B. Goates, <http://www.apsnet.org/online/archive/1998/barley81.htm>

Vlevo pšeničné klasy napadené *Tilletia caries* (= *T. tritici*); vpravo teliospory *Tilletia controversa*.

Poznámka: tzv. bazidiogenní kvasinky, známé jako anamorfy *Sporobolomyces*, byly některými autory řazeny k řádu *Tilletiales*, leč podle aktuálních poznatků se jedná o anamorfy hub z pododdělení *Pucciniomycotina*