Systém a fylogeneze hub

(pro pokročilé)

Díl druhý:
Holomycota*: bazální skupina *Opisthosporidia,
charakteristika skupiny *Fungi*, *Chytridiomycota,*
***Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota*,**
Entomophthoromycota, Zoopagomycota,
***Kickxellomycota, Glomeromycota*,**
***Mucoromycota, Mortierellomycota*.**

Překvapení (pro někoho) dokonáno jest: Zjištění, že houby jsou (na základě molekulárních dat) příbuznější živočichům než rostlinám, není již tak úplně novinkou.
Nyní však přestávají být *Animalia* a *Fungi* hodnoceny jako samostatné říše a jsou slučovány spolu s některými drobnějšími skupinami dřívějších protozoí (mj. *Ichthyosporea*, *Choanoflagellata*) do říše ***OPISTHOKONTA***.

Opisthokonta is a grouping consisting of Animals (Metazoa), the true Fungi and their close protistan relatives. The closest relatives of animals include choanoflagellates, which are free-living unicellular or colonial flagellates, and the parasitic Ichthyosporea (also known as Mesomycetozoea). Fungi are most closely related to a group of amoebae called nucleariids.

Opisthokonts share two conspicuous features that are uncommon in other eukaryotes: Almost all cells in this group have flat mitochondrial cristae, while flagellated cells typically have a single emergent flagellum that inserts at the posterior end of the cell (Cavalier-Smith, 1987). The monophyly of this group has been shown convincingly by molecular phylogenies (Baldauf and Palmer, 1993; Lang et al., 1999; Ragan et al., 1996; Ruiz-Trillo et al., 2006; Steenkamp et al., 2006; Wainright et al., 1993), and also by a large, conserved insertion within the protein Elongation Factor 1-alpha (Baldauf and Palmer, 1993; Steenkamp et al., 2006). Recently a possible shared lateral gene transfer has been reported (Huang et al., 2005).

http://tolweb.org/Eukaryotes/3

Společnými znaky zástupců této říše jsou jeden posteriorní = opistokontní bičík (vyjma skupin, kde se bičíkaté buňky netvoří, resp. došlo k jeho druhotné ztrátě – „tlačný“ bičík je mezi ostatními říšemi unikum) a mitochondrie s plochými kristami (které pak už nalezneme jen u skupiny *Discicristata* /viz říši *Excavata*/).

Říše *Opisthokonta* je některými autory považována za zcela bazální skupinu eukaryot (od které se postupně odštěpovaly větve vedoucí k dalším říším) nebo jinými autory za skupinu stojící na společné větvi s říší *Amoebozoa*, odděleně od říší ostatních.
(Dobré pojednání o evoluční problematice skupiny *Opisthokonta* přináší Počátky živočišné říše, viz http://www.vesmir.cz/clanek.php3?CID=6785.)

Zřejmě hned na počátku vývoje se oddělily dvě základní větve směřující k živočichům (*Metazoa*) a k houbám (*Fungi*).

Podříše ***HOLOZOA*** obsahuje vedle živočichů (u nichž došlo k vývinu mnohobuněčných těl) několik sesterských skupin jednobuněčných organismů.

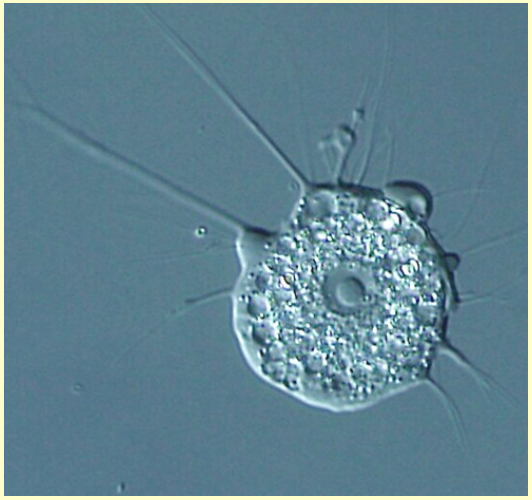
- *Filasterea* jsou jednobuněčné organismy s dlouhými rovnými, mikrofilamenty vyztuženými tentakulemi (označovanými i jako filopodia nebo pseudopodia), kterými jsou schopné pronikat do těl vodních živočichů, např. larev motolic; zástupci: *Capsaspora*, *Ministeria*

- *Corallochytrium* (monotypický taxon) – kulovité buňky, po jejichž dělení se uvolní četné améboidní buňky; mořští saprotrofové známí z korálových útesů v Indickém oceánu

- *Ichthyosporea* (též *Mesomycetozoea*) jsou též jednobuněčné (některé druhy tvoří protáhlé améboidní buňky), ale mohou tvořit i hyfám podobná vícejaderná vlákna; většinou jde o parazity živočichů (ryb nebo členovců), někteří zástupci jsou volně žijící saprotrofové
– do této skupiny patří mimo jiné *Amoebidium parasiticum* nebo zástupci někdejšího řádu *Eccrinales* – organismy dříve řazené na základě morfologické podobnosti a shodné ekologie (žijí v trávicím traktu korýšů, mnohonožek nebo hmyzu) mezi trichomycety (více u skupiny *Kickxellomycota*)

- *Choanomonada* (*Choanoflagellata*) jsou považovány za nejbližší příbuzné živočichů; jde o jednotlivě nebo koloniálně žijící jednobuněčné organismy (volně plovoucí nebo přisedlé na stopce, v tom případě jsou pohyblivá jen reprodukční stadia) s posteriorním bičíkem, kolem kterého je vytvořen vějíř vybíhající z povrchu buňky; výživa je fagotrofní, pohyb bičíku nahání bakterie aj. potravu do zmíněného vějíře, kde je zachycena; na povrchu buňky může být u různých zástupců testa z organické hmoty (skupina *Craspedida*, sem patří přisedlé typy) nebo křemitá lorika (skupina *Acanthoecida*)

- *METAZOA* – mnohobuněční živočichové



Nuclearia thermophila.

„Houbovou podříši“ představuje taxon, vystavený pod jmény ***NUCLETMYCEA*** nebo ***HOLOMYCOTA*** – i ten obsahuje vedle vlastních hub několik sesterských skupin jednobuněčných organismů.

- ***Nucleariida*** – organismy známé z půdy nebo sladkých vod; mají zakulacené améboidní buňky, ze kterých vybíhají protáhlá filopodia

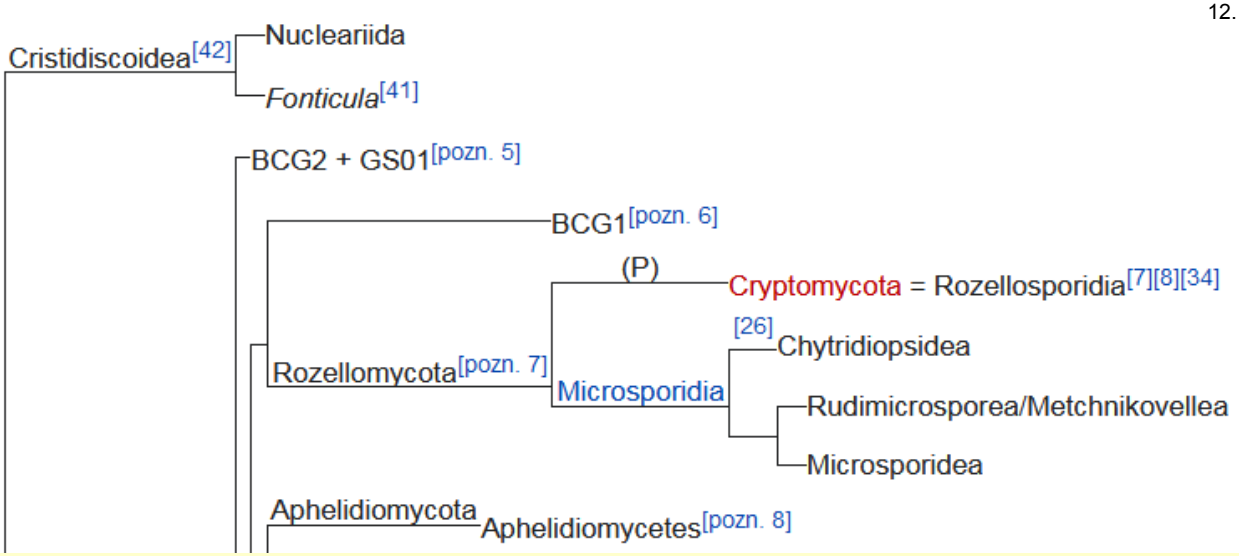
Zdroj: NEON; http://en.wikipedia.org/wiki/Nucleariid#mediaviewer/File:Nuclearia_sp_Nikko.jpg

Fylogenetický strom hlavních skupin hub (do úrovně tříd) vypadá podle současných (r. 2021) představ následovně[2][17]

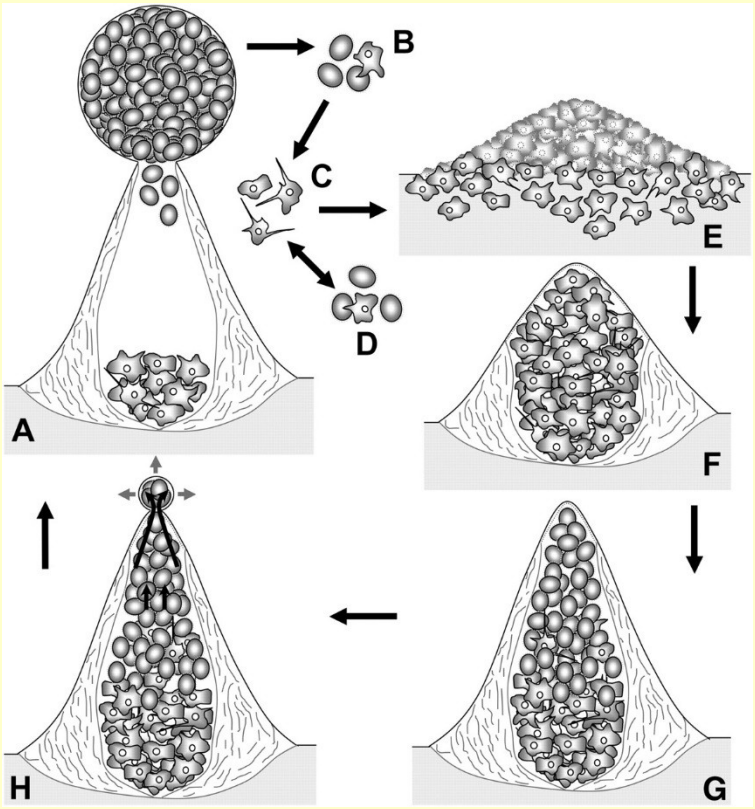
(P) značí skupinu s nedostatečně průkaznou přirozeností, která se může ukázat parafyletickou, případně polyfyletickou

Bazální linie hub [editovat | editovat zdroj]

https://cs.wikipedia.org/wiki/Klasifikace_hub
12. 10. 2022



- *Fonticula alba* – monotypický taxon, dříve považovaný za příbuzný akrasií nebo diktyostelií, protože i zde dochází k agregaci améboidních buněk a vzniku stopkatého „sorokarpu“ – nahloučené buňky vytvoří dutou stopku z extracelulárně vyloučené hmoty, vyztuženou fibrilární matrix; buňky uvnitř této stopky se následně encystují a stanou se z nich spory s pevnou stěnou, které jsou vytlačeny stopkou vzhůru a vytvoří shluk (sorus), ze kterého se pak uvolňují



Life cycle of *Fonticula alba* based on (Worley et al. 1979; Deasey 1982). (*A*) Mature fruiting body (sorocarp) with a mucoid spore mass (sorus) atop the stalk made of extracellular matrix material. Not all spores get incorporated into the spore mass at maturity, note spores subtending the sorus. At the bottom of the sorocarp, some amoebae remain, which do not become spores. (*B*) Spores, which are surrounded by a mucus sheath, germinate as amoebae. (*C*) Trophic amoebae with filopodia. (*D*) Amoebae can encyst to form cysts morphologically identical to spores. Cysts germinate as amoebae. (*E*) Amoebae aggregate to form a mound. (*F*) The aggregate forms a common slime sheath, and sorogenic amoebae secrete an extracellular matrix of stalk material. (*G*) The upper two-thirds of amoebae within the stalk begin to encyst to form spores. (*H*) When the stalk reaches maturity, a bulge forms at the apex and spores are mechanically forced upward into the sorus, which expands as spores are forced upward.

Zdroj: Phylogeny of the “Forgotten” Cellular Slime Mold, *Fonticula alba*, Reveals a Key Evolutionary Branch within Opisthokonta.
http://mbe.oxfordjournals.org/content/26/12/2699/F1.expansion.html
Copyright © 2014 Society for Molecular Biology and Evolution

Classification of basal clades

The higher level classification of basal clades has been subjected to drastic changes as in Tedersoo et al. (2018), who took up *Rozellomycota* to include *Cryptomycota* and *Microsporidia* and also accepted *Aphelidiomycota* in a fungal clade as did Letcher & Powell (2019) in a synopsis of that group. Moreover, classes and orders of respective phyla were also provided in Tedersoo et al. (2018).

Placement of the *Rozellomycota* in the tree of life

The position of *Microsporidia* in the Eukaryotic Tree of Life has been a subject of discussion. Primarily identified as yeast-like fungi in *Schizomycetes* (Nägeli 1857), they were further recognized as protists, while drastic reconsiderations of taxonomy of unicellular eukaryotes resulted in placing to *Sporozoa* (Balbiani 1882), and particularly *Cnidosporidia* (Labbé 1899); *Sarcodina* in *Protozoa* (Cavalier-Smith 1981); *Archezoa* (Cavalier-Smith 1983) and *Protista* (Puytorac et al. 1987); as well as to different classes of *Fungi* (Keeling et al. 2000, Gill & Fast 2006, James et al. 2006, 2013). The mycological community has widely accepted the affiliation of *Microsporidia* with the early diverging clades of *Fungi*. The *Microsporidia*, *Cryptomycota* and *Aphelidea*, have also been considered to represent a monophyletic lineage with shared ecological and structural features, defined as superphylum *Opisthosporidia* belonging to supergroup *Opisthokontha* and separated from *Fungi* (Karpov et al. 2014). In another system, however, it was proposed that *Cryptomycota* (also known as *Rozellida*, *Rozellomycota*, or *Rozellosporidia*) and *Microsporidia* join the phylum *Rozellomycota*, while *Aphelidea* were considered as a separate, though related phylum and all these groups were considered basal lineages of the kingdom *Fungi* (Tedersoo et al. 2018). The taking up of the name *Rozellomycota* in such a broad sense appears premature, especially as the structure and biological features of a larger part of these organisms are unclear as they are known only from environmental sequences. The borders between *Fungi* and *Protista* are therefore unstable and final delimitation of taxa is problematic due to poor coverage of molecular data for the representatives of the most basal groups. However, whatever the conclusion is on placement, it has been decided that the nomenclature of the names in *Microsporidia* will continue to follow the *International Code of Zoological Nomenclature* even if they are treated as fungi (Turland et al. 2018).

Wijayawardene et al. (2020): Outline of Fungi and fungus-like taxa. – Mycosphere 11(1): 1060–1456.
DOI: https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8

[superphylum] ***OPISTHOSPORIDIA***

možná parafyletická skupina, jsou-li *Aphelidea* bližší houbám než rozellidům

APHELIDEA [též *APHELIDIOMYCOTA*]

jsou vnitrobuněční parazité řas, do nichž pronikají améboidní buňky skrz výběžky spor, jež se připojí na stěnu hostitelské buňky; živí se v principu fagotrofně (je pro ně charakteristická centrální potravní vakuola s exkrečním tělískem); šíří se prostřednictvím bičíkatých nebo améboidních buněk, jež se uvolní z hostitele

ROZELLIDA [též *CRYPTOMYCOTA*]

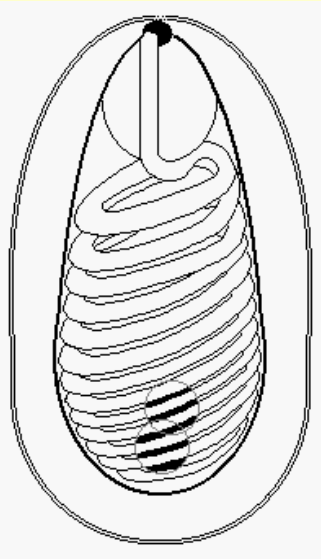
jsou spojovány s mikrosporidiemi do skupiny *Rozellomycota*

- rod ***Rozella*** byl kladen mezi *Chytridiomycota* v klasickém pojetí (houby s bičíkatými stadii), dnes je základem samostatného taxonu, zahrnujícího četné vývojové větve (jež lze těžko charakterizovat na základě viditelných znaků); obecně jde o jednotlivé buňky, žijící obvykle endo- nebo epibioticky na buňkách jiných organismů; tvoří zoospory s jedním bičíkem a cysty bez chitinózní nebo celulózní stěny

Cysty *Rozella allomycis* v buňkách *Allomyces*.
Foto Timothy James; http://en.wikipedia.org/wiki/Rozella#mediaviewer/File:Rozella_allomycis2.jpg

MICROSPORIDIA [též *MICROSPORIDIOMYCOTA*]
- MIKROSPORIDIE (HMYZOMORKY)

obligátní intracelulární silně specializovaní parazité živočichů (hl. ryb a členovců)
– stélka velmi redukovaná, jednobuněčná
– bičíkatá stadia chybí (nejsou vyvinuty ani kinetosomy ani centrioly)
vegetativní buňka (tzv. meront) bez buněčné stěny, mitochondrií (jsou redukované na tzv. mitosomy – ztratily vlastní genom, jsou tedy syntetizovány dle genů v jádře; není zde ani schopnost oxidativní fosforylace), zásobních látek, lyzosomů aj., ribosomy se sedimentační konstantou 70S (jako prokaryota!!)

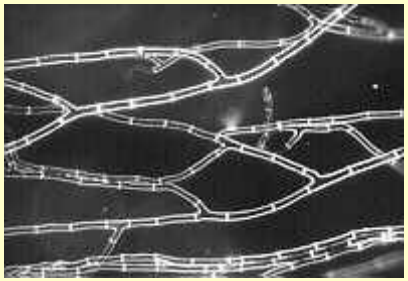


sporulace: meront se mění na sporont, oblaňuje se a vzniká spora (stěna - exospor bílkovinný, endospor chitinózní)
– specifická vnitřní stavba - pólové vlákno, polaroplast, „vakuola“
– při podráždění v tkáních hostitele se polární vlákno vychlípí a obsah spory (sporoplazma) je vytlačen vakuolou ven

Zástupci:
Nosema apis (hmyzomorka včelí) - včelí úplavice
N. bombycis (h. bourcová) - žloutenka bourců
N. locustae - „biologický boj“ se sarančaty

[superphylum] ***FUNGI* - HOUBY**

stélka obvykle tvořena **hyfami,** ve vegetativní fázi tvořícími **mycelium** (výjimečně jednobuněčné, schopné tvořit pučivé pseudomycelium (kvasinky)



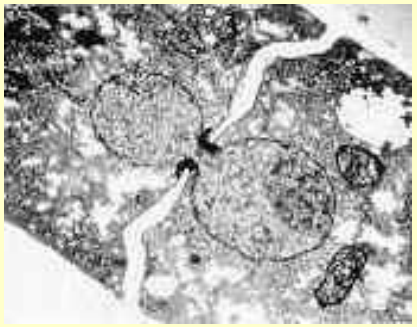
jednodušší typy mají stélky nepřehrádkované (přehrádky oddělují pouze reprodukční struktury), vývojově odvozenější mají hyfy rozdělené centripetálně rostoucími přehrádkami - **septy** (obr. vlevo)

vše z http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm

septum má uprostřed **pór** (různého typu u různých skupin), kterým mohou procházel látky i organely

nejdůležitější složkou buněčné stěny (přinejmenším ve stěnách spor) je **chitin** v kombinaci s jinými složkami (typicky **β-glukan**; zřídka chitin chybí)

zásobní látkou je nejčastěji **glykogen**, ojediněle i škrob (u primitivních vřeckatých - *Taphrina*)



výživa heterotrofní, příjem potravy osmotrofní (ne fagocytóza)

chybí jakékoli **plastidy** a fotosyntetické pigmenty; jsou však přítomna jiná barviva (karoteny, xanthofyly aj.)

jsou vytvořeny mitochondrie (druhotná redukce u mikrosporidií) a peroxisomy

tvoří-li se gamety, jsou bičíkaté u vývojově původních skupin (chybí mikrotubulární struktury typu mastigonemat); u odvozených skupin **nejsou pohyblivé buňky**

nepravá pletiva - **plektenchymy**:
prozenchym - ještě je patrná hyfová struktura
pseudoparenchym - jednotlivé hyfy nejsou zřetelné
plektenchymatické struktury se tvoří v plodnicích i ve sterilních útvarech (stroma, sklerocium)

rozmnožování:
imperfektní stadium - houba vytváří nepohlavní **mitospory**
perfektní stadium - houba vytváří pohlavní **meiospory**
teleomorfa - v dané fázi přítomno perfektní stadium
anamorfa - je přítomno pouze imperfektní stadium
holomorfa - houba v celém životním cyklu (tj. anamorfa i teleomorfa dohromady)
meiotická holomorfa - v životním cyklu jen pohlavní rozmnožování
mitotická holomorfa - v životním cyklu jen nepohlavní rozmnožování
pleomorfický životní cyklus - střídá se pohlavní i nepohlavní rozmnožování

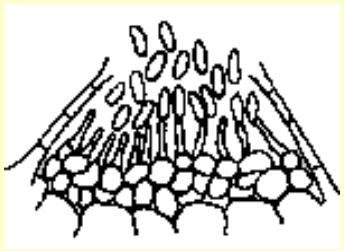
nepohlavní rozmnožování (v haploidní i diploidní fázi):
- prostá fragmentace hyf
- tvorba sporangiospor **–** endogenně ve sporangiích (zoospory
- tvorba konidií - exogenně na hyfách (specializované odnože - konidiofory)

základní typy vzniku **konidií**:

- thalický (arthrický): rozpad na jednotlivé thalokonidie (arthrokonidie)
  (zvláštním typem artrokonidií jsou chlamydospory - primárně odpočinkové spory)
- blastický: konidie vypučí z konidiogenní buňky (nejznámějším typem fialospory)

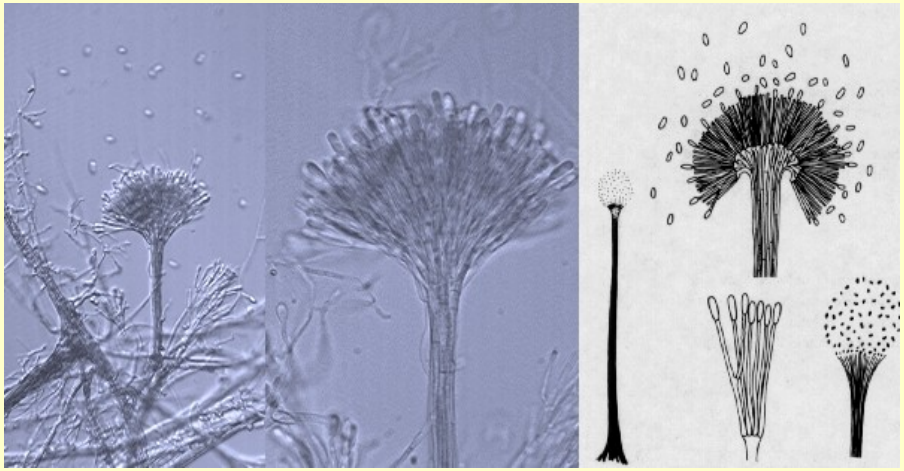
konidiofory se vyskytují jednotlivě nebo se seskupují do zvláštních útvarů,
tzv. **konidiomat:**

acervulus (klubíčko) - shluk konidioforů pod povrchem pletiva hostitele, při dozrání pletivo praská

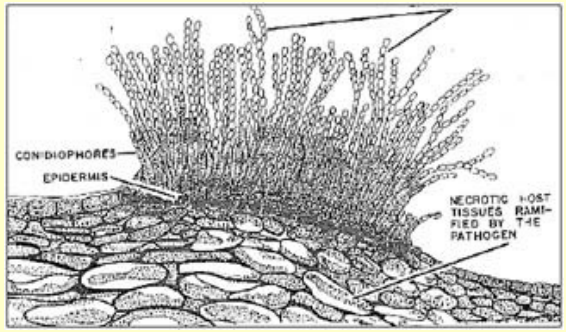


pyknida
lahvicovitý útvar s vnitřkem vystlaným konidiofory

koremie (= synnema) - svazek slepených, na vrcholu větvených konidioforů



sporodochium (ložisko)
palisáda konidioforů na povrchu substrátu



pohlavní rozmnožování:

u většiny vlastních hub nenásleduje karyogamie bezprostředně plazmogamii (u *Chytridiomycetes* jen náznaky)

do životního cyklu je vložena **dikaryotická fáze** (označovaná **n+n**), charakteristická tzv. konjugovanými mitózami (současné mitózy obou jader)

celý cyklus tedy je:

haploidní fáze (n) => plazmogamie => dikaryofáze (n + n) => karyogamie => diploidní fáze (2n; obvykle omezena jen na zygotu) => meioza => haplofáze

typy pohlavního procesu u hub:

gametogamie (vývojově bazální skupiny s bičíkatými stadii, jinak ojediněle)

gametangiogamie (typická hlavně pro skupinu *Zygomycota*)

gameto-gametangiogamie (spermatizace, oplodnění samčí spermacií, *Ascomycota*)

somato-gametangiogamie (vzácná)

somatogamie (splývání hyf, hlavně *Basidiomycota*)

gameto-somatogamie (spermatizace u rzí)

autogamie (ojediněle, *Ascomycota*)

životní cykly:

haplobiotický - skupina *Zygomycota*

haplo-diplobiotický - vzácně

diplobiotický - velmi vzácně (kvasinky)

haplo-dikaryotický - *Ascomycota*

dikaryotický - některá *Basidiomycota*

tvorba plodnic:

skupina *Zygomycota* - náznaky (obalná vlákna zygosporangií)

Ascomycota - askoma(ta)

Basidiomycota - bazidioma(ta)

výskyt, ekologie:

saprofyté i parazité, některé vytvářejí symbiotické vztahy (lichenismus, mykorhiza)

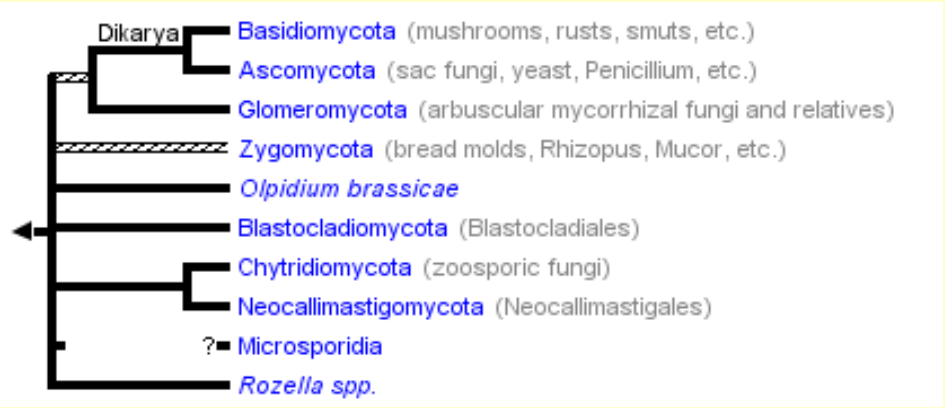
rostou po celém světě, ve všech možných biotopech - půda, zbytky organismů, vzduch, voda (méně časté), v případě parazitů hostitelské organismy

hospodářské využití - výroba antibiotik, potravinářství, jedlé druhy, ale i jedovaté a patogenní houby

Systém (jak je přednášen v prvním ročníku):

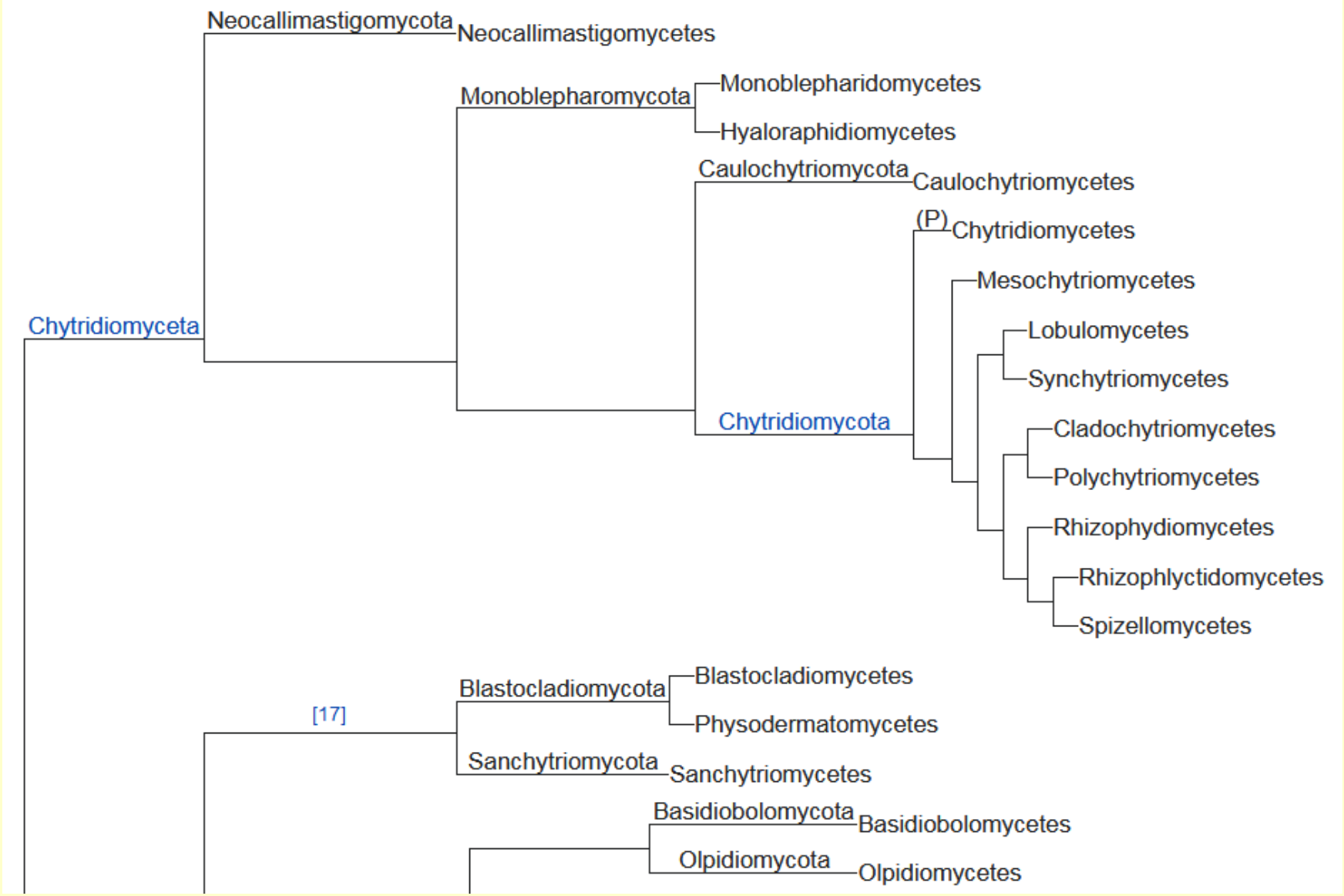
- ***Microsporidiomycota* – mikrosporidie** (viz výše)
- ***Chytridiomycota* – chytridie**
- ***Neocallimastigomycota***
- ***Blastocladiomycota***
- ***Mucoromycota* – houby spájivé**
- ***Zoopagomycota***
- ***Glomeromycota*** (endomykorhizní houby)
- ***Ascomycota* – houby vřeckaté**
- ***Basidiomycota* – houby stopkovýtrusné**

Systém, jaký byl podle Tree of life:



Systém na počátku třetí dekády 21. století:

https://cs.wikipedia.org/wiki/Klasifikace_hub
12. 10. 2022



CHYTRIDIOMYCOTA sensu lato (v tradičním pojetí, parafyletická skupina)

V dřívějším širokém pojetí odd. *Chytridiomycota* představovalo skupinu s bičíkatými stadii, kde stranou od zřejmě monofyletické větve (*Chytridiomycota s.str.*) stojí pokročilejší *Monoblepharidales*, dále *Blastocladiales* a dosti izolovaně i *Neocallimastigales*, hodnocené dnes jako samostatná oddělení.

V rámci tohoto (dnes již překonaného) systému byly v pojetí některých autorů odlišovány dvě třídy *Chytridiomycetes* a *Rumpomycetes*, resp. podtřídy *Spizellomycetidae* a *Rumpomycetidae*. Druhá jmenovaná obsahovala organismy, jejichž zoospory jsou vybaveny rumposomem (viz níže) – řády *Chytridiales* (problém nevhodného pojmenování, pokud se tento řád dostává mimo třídu *Chytridiomycetes*, je v případě podtříd vyřešen), *Rhizophydiales* a *Monoblepharidales*.

Charakteristika skupiny oddělení, tradičně známé jako *Chytridiomycota*:

– vegetativní stélka holokarpická (primitivní jednobuněčné zástupci) nebo eukarpická, monocentrická nebo polycentrická
– nevětvené nebo větvené rhizoidy (obvykle bezjaderné) => u polycentrických typů tvoří **rhizomycelium**
– odvozené typy tvoří **cenocytické** mycelium s **chitinózní** buněčnou stěnou, případně rozdělené pseudosepty

– Golgiho aparát (sestava cisteren) + komplex microbodies a lipidových globulí
– jaderná blána v průběhu mitózy otevřená na pólech jádra
– **rumposom** je specifická struktura pod stěnou zoospor, spojená mikrotubuly s kinetosomem – pravděpodobně jde o fotoreceptor

nepohlavní rozmnožování:
– tvorba zoospor ve sporangiích, která se otevírají víčkem (operkulátní) či jinak (zpravidla štěrbinou - inoperkulátní)
– zoospory typicky jednobičíkaté (běžný stav; oproti tomu vícebičíkaté zoospory jsou v samostatné skupině *Neocallimastigomycota*), opistokontní, bičík hladký

pohlavní rozmnožování:
– izogamie, anizogamie, oogamie, vzácně gametangiogamie nebo somatogamie
– 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 saprotrofové nebo paraziti na různých skupinách řas, hub, rostlin i bezobratlých živočichů

CHYTRIDIOMYCOTA sensu stricto - CHYTRIDIOMYCETY

– houby se stélkou monocentrickou nebo polycentrickou s rhizomyceliem; znaky většinou odpovídají celkové charakteristice oddělení *Chytridiomycota*
– pohlavní proces typicky izogamický nebo anizogamický

Podrobné informace o jednotlivých skupinách:
Martha Powell et al., Chytrid Fungi Online;
http://bama.ua.edu/~nsfpeet/index.html

CHYTRIDIOMYCETES

– jednobuněčné stélky s jednoduchým systémem rhizoidů nebo bez rhizoidů a buněčné stěny (vnitrobuněční parazité), nikdy vláknitá myceliální stélka

– typické znaky na pohyblivých buňkách: = neprůhledná zátka u báze bičíku

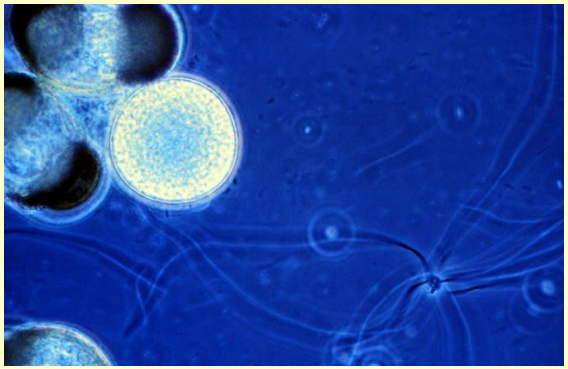
= rovnoběžně uspořádané mikrotubuly vybíhající z jedné strany kinetosomu

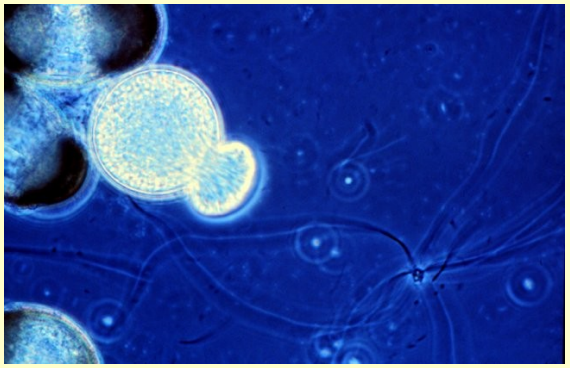
= kinetosom bičíku propojen fibrilami s druhým kinetosomem (bez bičíku)

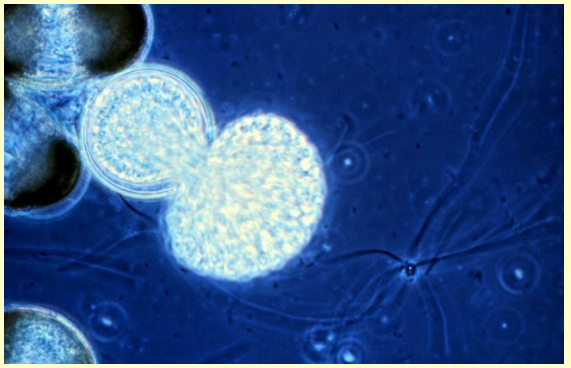
= jádro není spojeno s kinetosomy, kolem něj jsou nahloučeny ribosomy

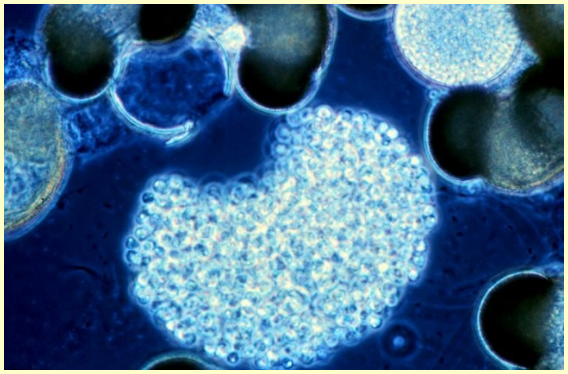
= k rumposomu (v podobě cisterny s otvory) přiléhají lipidové globule

– pohlavní rozmnožování: nejčastěji izogamie (zřídka anizogamie)





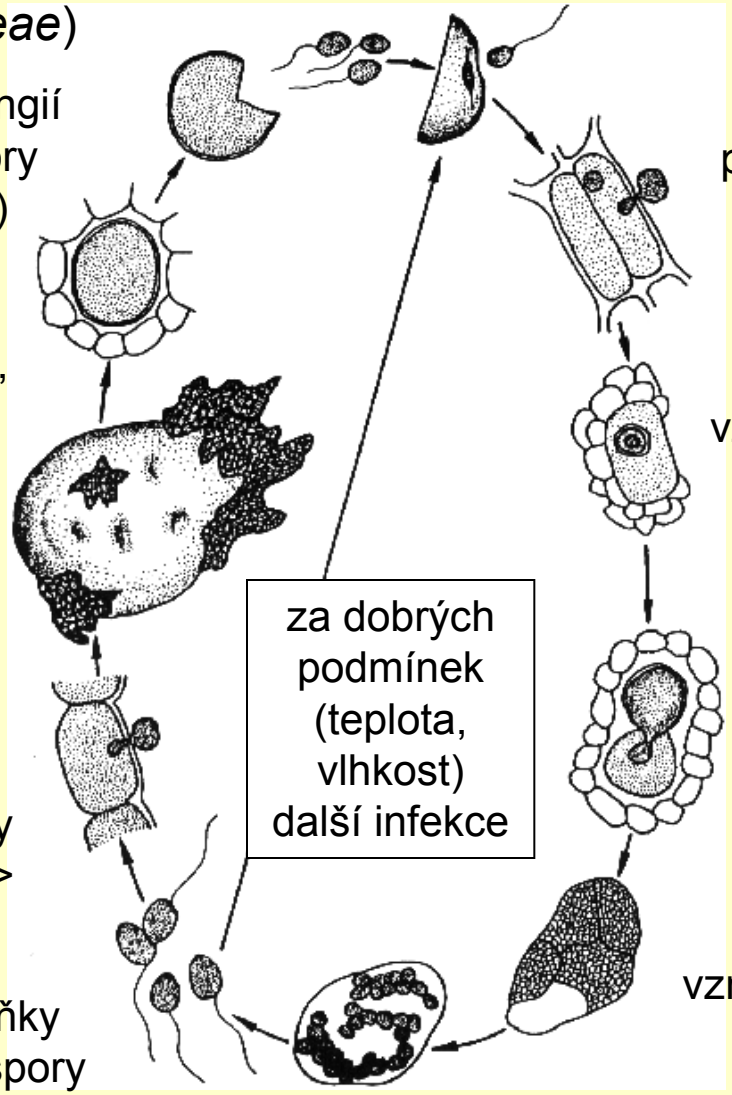




Zoospory *Chytridium confervae* se uvolňují do vodního prostředí v bezblanném shluku. Sporangium je operkulátní – zbytek odklopeného víčka je vidět na posledním záběru vlevo dole.

Foto Don Barr; http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html

SYNCHYTRIOMYCETES *Synchytrium endobioticum* (rakovinec bramborový)
hospodářsky významný parazit, přísně karanténní choroba (klíčivost spor až 20 let)
nádory na hlízách, napadá ale i nadzemní orgány brambor
choroba pravděpodobně nepochází z jižní Ameriky, ale z Evropy (na planých druzích čeledi *Solanaceae*)



z odpočívajících sporangií vyklíčí na jaře zoospory (zde zřejmě meioza)

v jeho buňce vzniká odpočívající sporangium, přečkávající zimu

vzniklá zygota infikuje hostitele

za sucha menší zoospory fungují jako izogamety => kopulace

po prasknutí stěny buňky hostitele se uvolní zoospory

při dotyku s očkem na hlíze zatáhnou bičík, oblaní se a proniknou do buněk hostitele

obalí se tlustou stěnou => vzniká prosorus (letní výtrus)

v okolních buňkách současně neorganizované dělení (nádor) => stěna prosoru praskne => do buňky vyhřezne protoplast, který se dělí

vzniká sorus sporangií

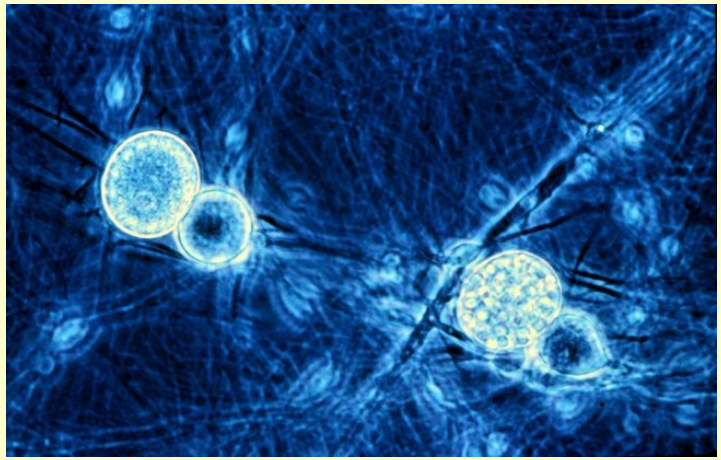
POLYCHYTRIOMYCETES (http://www.mycologia.org/content/104/1/276.full)

– chitinofilní, půdní nebo vodní houby
– mono- nebo polycentrická stélka; monocentrické druhy s více rhizoidy
– bičíkaté buňky kulovité, může se u nich vyskytovat rumposom, mikrotubulární kořen (je-li vytvořen) sestává z max. 3 mikrotubulů
– kinetosom bez bičíku (označovaný též jako nefunkční centriola) je stejně dlouhý nebo delší než kinetosom bičíku; oba přiléhají k sobě po celé délce

CLADOCHYTRIOMYCETES

(http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0953756209000057)

– eukarpická stélka (mono- nebo polycentrická) se svazkem rhizoidů
– sporangia mohou být operkulátní nebo inoperkulátní
– mikrotubulární kořen, tvořený svazkem až 25 spojených mikrotubulů, propojuje kinetosom s cisternou rumposomu
– zástupci: *Cladochytrium, Nowakowskiella*



Zralá sporangia *Nowakowskiella elegans*.

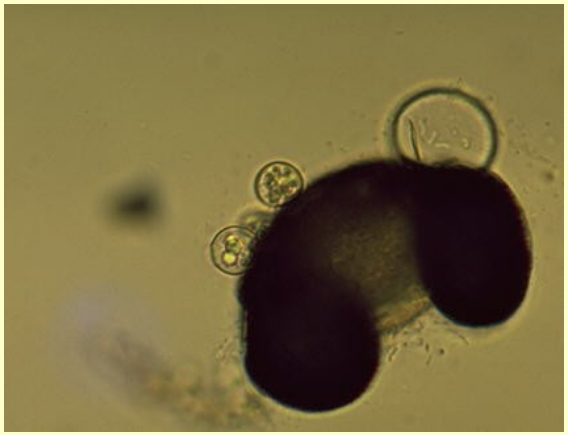
Foto Don Barr; http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html

RHIZOPHYDIOMYCETES

– shluky ribosomů jsou obklopeny dvojitou membránou
– microbodies, lipidové globule a membránová cisterna tvoří komplex (MLC)
– mikrotubulární kořeny (pokud jsou vytvořeny) vybíhají rovnoběžně od kinetosomu k cisterně rumposomu s lipidovými globulemi
– kinetosomy rovnoběžné nebo se rozbíhají pod ostrým úhlem, jsou spojeny fibrilárním můstkem
– u báze bičíku není žádná elektrondenzní zátka

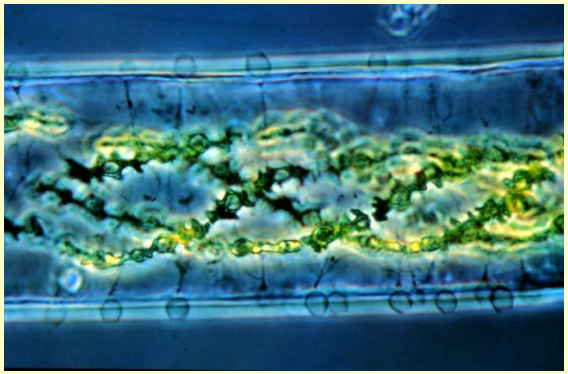
Vpravo: Sporangia *Rhyzophidium pollinis-pini* na pylových zrnech borovice napadaných ve vodě.

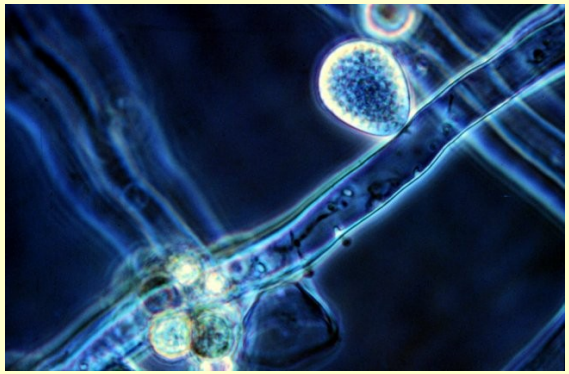
http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Chytridiomycota/Chytridiomycota.htm



Dole zleva: *Rhyzophidium granulosporum*, sporangia na vláknu *Oedogonium* sp., prázdná sporangia na vláknu *Spirogyra* sp.; *Rhizophydium graminis*, zralé a prázdné sporangium na kořenovém vlásku pšenice (do něj jsou vrostlé jemné rhizoidy).

Foto Don Barr; http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html

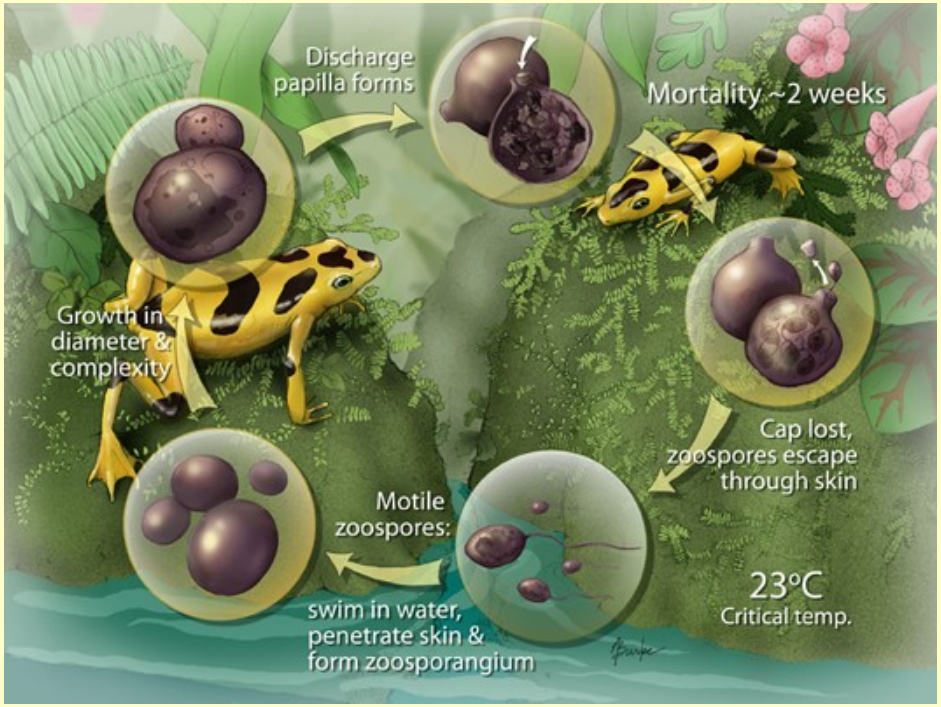




Aktuálně jsou ve středu pozornosti parazitické druhy *Batrachochytrium dendrobatidis* a *B. salamandrivorans*, decimující populace obojživelníků (kožní infekce, omezující funkci kůže, při silné nákaze může vést k úhynu napadených jedinců), které se v poslední době staly celosvětovou hrozbou.

Životní cyklus *Batrachochytrium dendrobatidis*

Zdroj: D. Knight, The world of frogs, Chytrid fungus; http://theworldofrogs.weebly.com/chytrid-fungus.html



Rozbor problematiky v češtině:
Civiš et al., Chytridiomykóza – hrozba pro naše obojživelníky?
http://www.casopis.ochranaprirody.cz/res/data/020/002383.pdf

RHIZOPHLYCTIDOMYCETES

(http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0953756208000993)

– půdní houby, degradující celulózu

– na stélce (eukarpická, monocentrická) se tvoří interbiotické sporangium, které je buď inoperkulátní nebo endo-operkulátní s jedním nebo více kanálky, kterými jsou uvolňovány zoospory

– kinetosom bičíku svírá ostrý úhel (< 40°) s druhým kinetosomem, který je k němu podélně připojen fibrilárním můstkem

– v cytoplazmě ribosomy (rozptýlené nebo ve shlucích), jedna nebo více lipidových globulí, ale nebyly pozorovány mikrotubuly

LOBULOMYCETES (http://digitalcommons.library.umaine.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1684&context=etd)

– saprotrofové v půdě, sladké nebo mořské vodě, preferují kyselé prostředí

– eukarpická monocentrická stélka s endogenním vývojem, rhizoidy vybíhají do šířky 0,5–1,5 μm

– oproti většině chytridií postrádají na ultrastrukturní úrovni:

= Golgiho aparát

= mikrotubulární kořeny

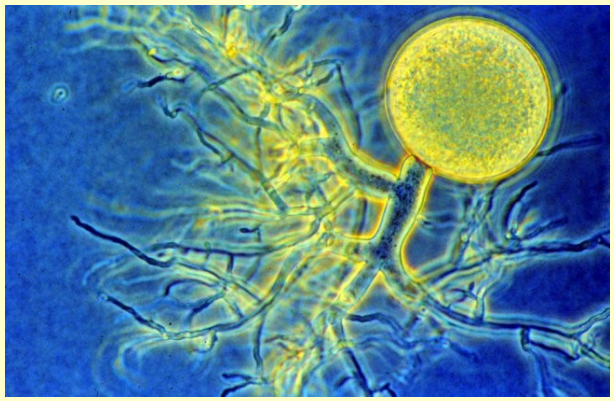
= [striated inclusion]

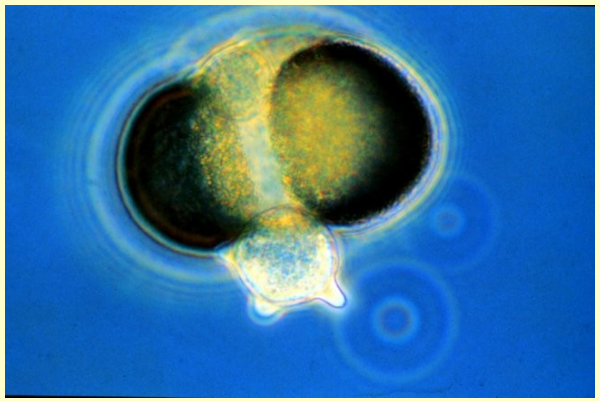
= neprůhledná tělíska kolem kinetosomu

= rumposom nebo cisternu s otvory napojenou na lipidové globule

SPIZELLOMYCETES

– řád byl vymezen dle znaků v ultrastruktuře zoospor (viz kresbu vpravo):
= jádro leží blízko kinetosomu nebo je přímo propojeno s jeho kořeny
= mikrotubuly vybíhající radiálně od kinetosomu do přední části buňky
= není přímé propojení mezi mitochondriemi a microbody-lipidovým komplexem
– další znaky: = rumposom chybí = ribosomy jsou rozptýlené v cytoplazmě
= kinetosom bičíku a druhý kinetosom nejsou rovnoběžné, svírají určitý úhel
= v přechodné zóně kinetosomu není žádná neprůhledná [electron-opaque] hmota

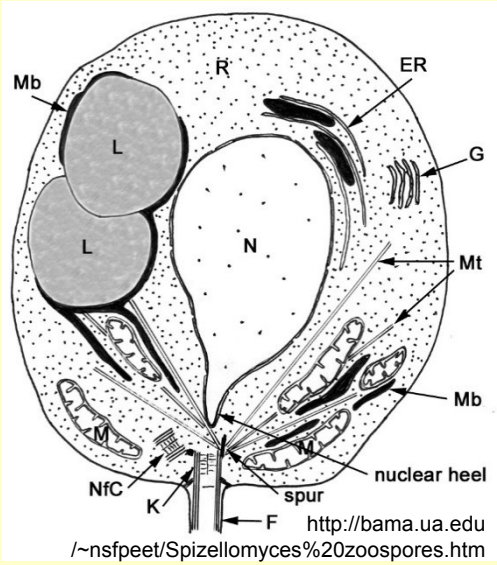




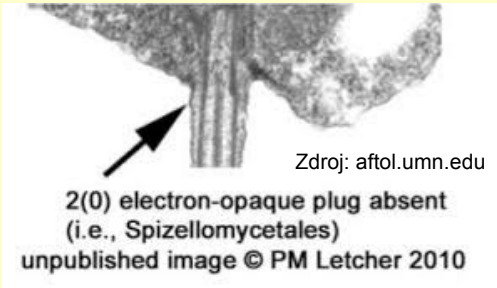
Vlevo: *Spizellomyces punctatus*, sporangium se systémem rhizoidů (snímek z kultury).

Vpravo: *Spizellomyces pseudodichotomus*, sporangia v/na pylovém zrnu.

Foto Don Barr; http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html



http://bama.ua.edu/~nsfpeet/Spizellomyces%20zoospores.htm



Rod *Caulochytrium* je recentně oddělen v samostatném oddělení *CAULOCHYTRIOMYCOTA.*

http://www.indexfungorum.org/Publications/Index%20Fungorum%20no.49.pdf

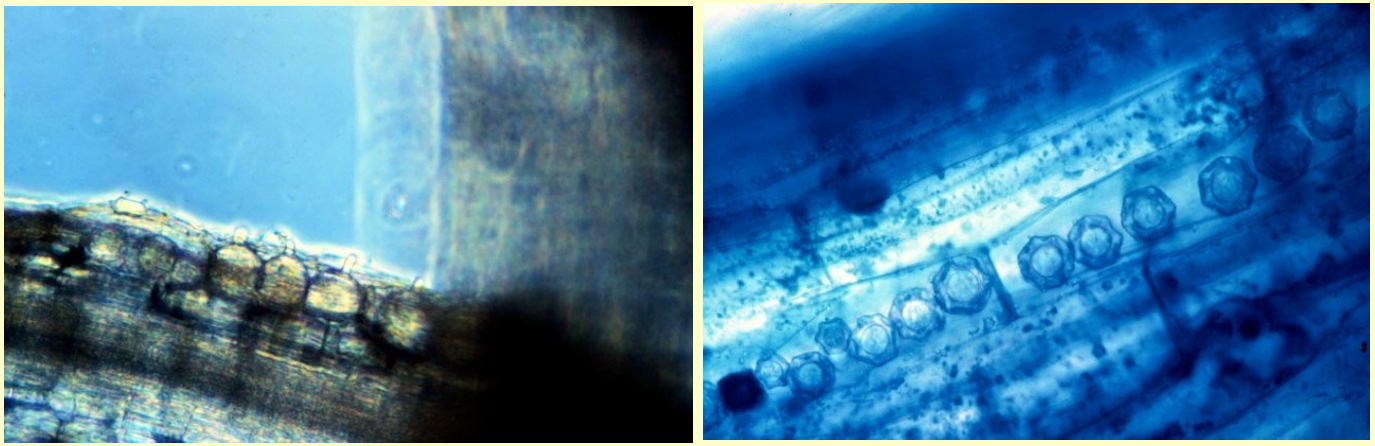
Mezi organismy, které aktuálně nejsou pevně zařazeny v systému hub (taxony standardně označované „incertae sedis“), je mimo jiné rod *Olpidium* (nepatří do řádu *Spizellomycetales*, kam byl tradičně řazen).

Posléze pro něj byl vystaven řád *Olpidiales* (Cavalier-Smith 2013: Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla *Loukozoa*, *Sulcozoa*, and *Choanozoa*. European Journal of Protistology 49(2): 115–178)

a recentně samostatné oddělení: *OLPIDIOMYCOTA*

(dle recentních analýz může jít o sesterský taxon oddělení *Basidiobolomycota*)

Olpidium brassicae (lahvičkovka zelná, české jméno podle tvaru endobiotických zoosporangií), parazitický druh způsobující padání klíčních rostlinek brukvovitých (odumření hypokotylu), navíc fungující jako vektor virů



Olpidium brassicae v kořenových buňkách – vlevo sporangia, vpravo odpočívající spory.

Foto Don Barr; http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html

MONOBLEPHAROMYCOTA

– nejodvozenější skupina chytridiomycet, zřejmě konečný vývojový článek
– hlavně vodní a půdní saprotrofové
– rozvětvené cenocytické mycelium s pseudosepty (pravá septa oddělují pouze gametangia), jednodušší typy mají stélku nevětvenou
– nepohlavní rozmnožování zajišťují autospory nebo zoospory s těmito znaky:
= kinetosom bičíku rovnoběžný s druhým kinetosomem, z disku v oblasti kinetosomu vybíhají mikrotubuly směrem do přední části buňky
= ribosomy nahloučené kolem jádra = microbody přiléhá k rumposomu
– pohlavní proces: oogamie – oplození nepohyblivých oosfér spermatozoidy (anterozoidy); u různých druhů typ epigynní (s oogoniem umístěným termínálně) nebo hypogynní (oogonium je umístěno subterminálně pod anteridiem)

Monoblepharella sp., stélka s anteridii (protáhlé útvary) a oogonii; tlustostěnné kulaté útvary jsou pravděpodobně trvalé spory vzniklé z oplozených oosfér.

Foto Don Barr; http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html

NEOCALLIMASTIGOMYCOTA (samostatná vývojová linie mimo chytridie)

[jediná čeleď *Neocallimastigaceae* v řádu *Neocallimastigales*]

– obligátně anaerobní saprobionti, žijící v trávicím traktu (bachoru nebo střevech) býložravých savců, kde se podílí na rozkladu sacharidů (ve zřejmé symbióze s bakteriemi a protozoálními mikroorganismy)

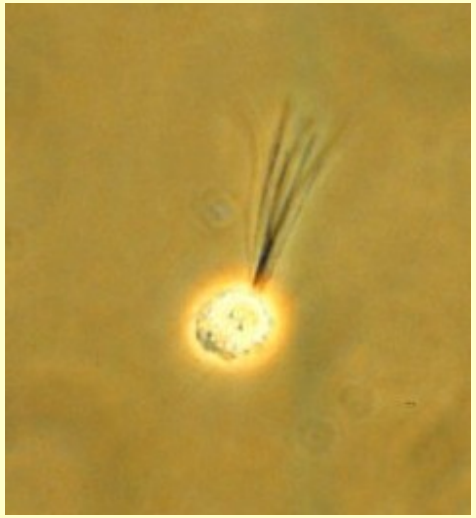
– není vyloučeno, že se mohou vyskytovat i v jiných typech anaerobního prostředí (ve vodních či suchozemských ekosystémech)

– stélka monocentrická nebo polycentrická

– postrádají mitochondrie, namísto nich mají redukované hydrogenosomy

– mitóza uzavřená, jaderná blána zůstává zachována

– vytvářejí jedno- nebo mnohobičíkaté zoospory (viz snímek níže); s kinetosomem je spojen komplex mikrotubulů, vybíhajících kolem jádra



http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/wubah/10-1.jpg

Zdroj: T. R. Preston & R. A. Leng, Matching Ruminant Production Systems with Available Resources in the Tropics and Sub-Tropics; http://www.utafoundation.org/P&L/chapter3.htm

Plate 3.1 Scanning electron-micrographs of sporangia of rumen anaerobic fungi attached to lucerne stem from rumen digesta of a steer 24 hours after feeding. Bar marker = 50mum (Source: Bauchop 1985).

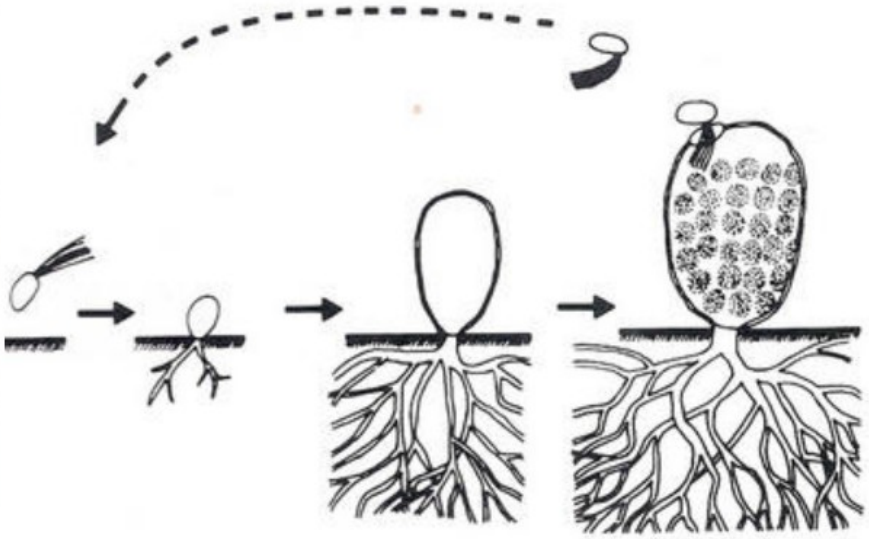


Figure 3.3 Life cycle of the anaerobic fungi in the rumen showing the release of the zoospores from the sporangia and re-infection of particulate digesta (Source: Bauchop 1985).

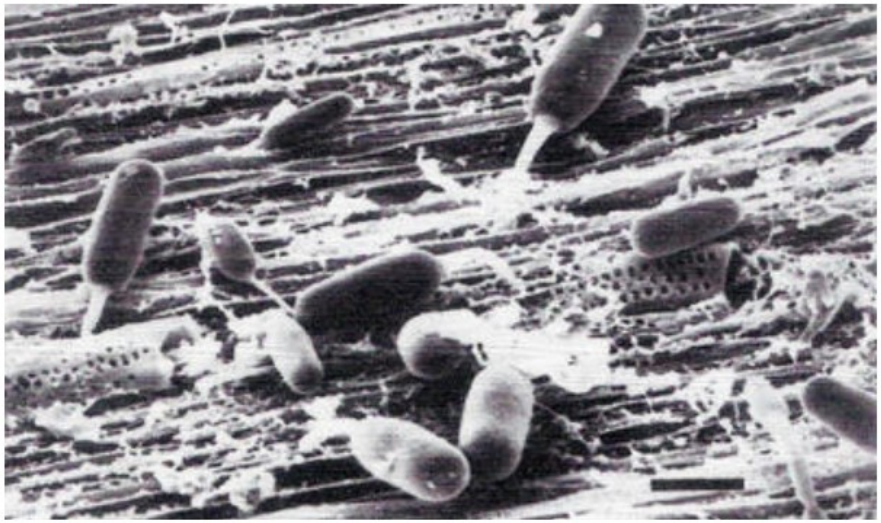


Plate 3.2 Scanning electron-micrographs of sporangia of rumen anaerobic fungi on red clover fragments from the digesta of a steer 24 hours after feeding with meadow hay. Bar marker = 50mum (Source: Bauchop 1985).

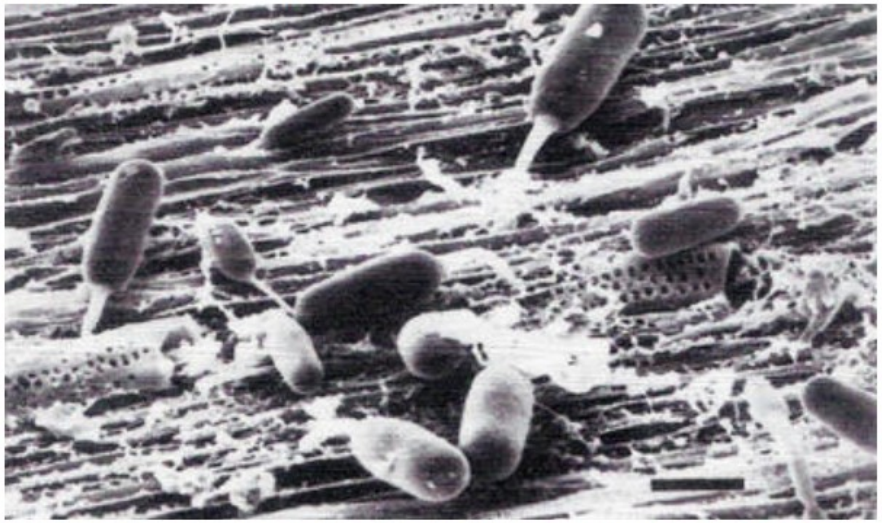


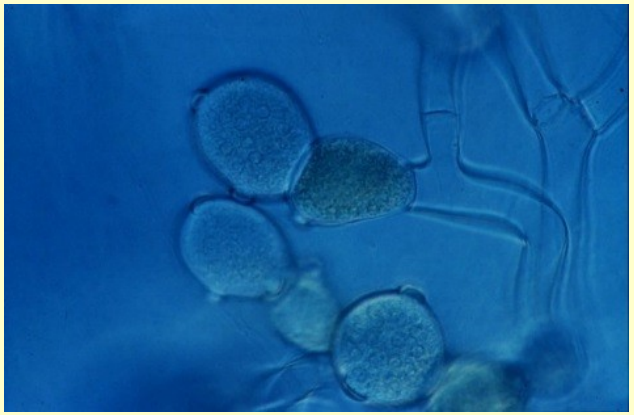
Plate 3.3 Rumen anaerobic fungi colonising wheat straw leaves that had been incubating in a nylon bag in the rumen for 24 hours. Bar marker = 50mum (Source: Bauchop 1985).

První skupinou, odštěpenou v rámci změn pojetí systému od parafyletického oddělení *Chytridiomycota*, byl řád *Blastocladiales* (mj. pro chybějící diktyosomy). Tento řád stojí naopak blízko odd. *Mucoromycota*; buď představuje rovnocennou sesterskou skupinu nebo možná i skupinu, ze které se tyto spájivé houby vyvinuly.

BLASTOCLADIOMYCOTA

[taxon byl klasifikován v pojetí některých autorů též na úrovni třídy *Allomycetes*]

– aerobní nebo fakultativně anaerobní organismy, žijící ve vodním i sucho-zemském prostředí jako saprobionti nebo parazité hub, rostlin nebo živočichů
– cenocytická stélka, mono- nebo polycentrická
– bičíkaté zoospory charakterizují následující znaky:
= od kinetosomu vybíhají mikrotubuly kolem membrány jádra kuželovitého tvaru (zúžené směrem ke kinetosomu; na druhé straně k němu přiléhá masa ribosomů obalených společnou membránou)
= v přechodové zóně kinetosomu není neprůhledná zátka
= na jedné straně buňky je vytvořen side-body complex (microbodies + lipidové globule)
– pohlavní proces: izogamie či anizogamie (pohyblivé gamety)
– poprvé u hub se objevuje rodozměna v případě haplo-diplobiotického živ. cyklu
– zástupci: *Allomyces* (půdní druhy), *Blastocladiella* (půdní i vodní saprotrofové), *Physoderma* (parazité cévnatých rostlin), *Coelomomyces* (parazité členovců)

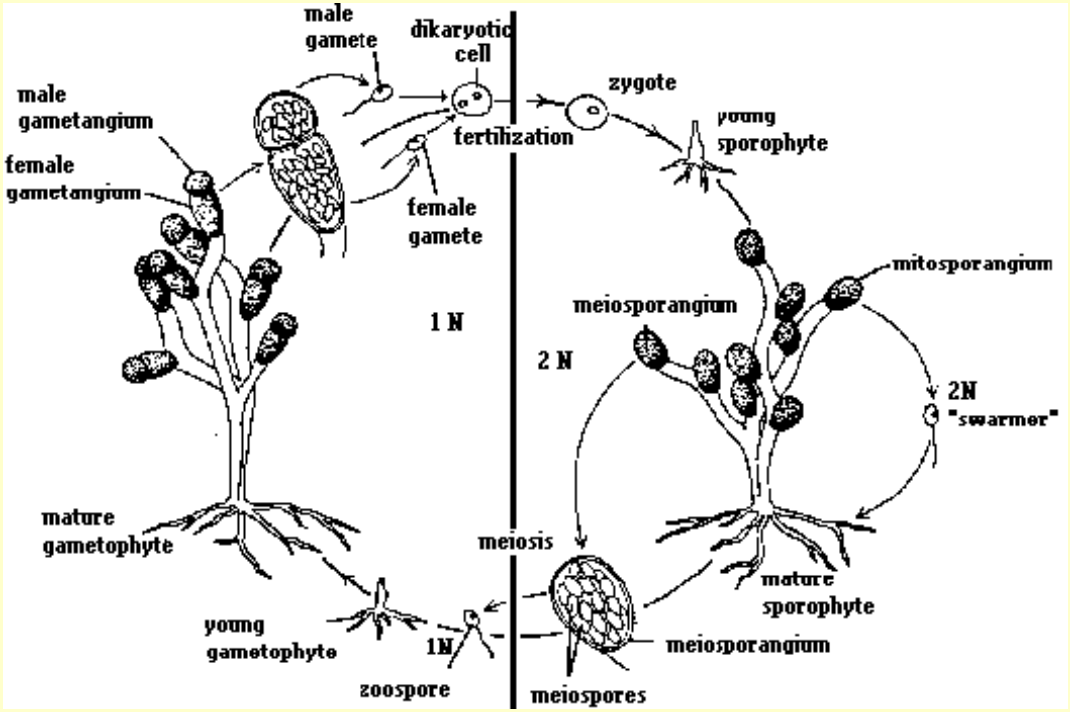


Nahoře: *Blastocladiella emersoni*, sporangiofor se sporangiem; na bázi je viditelný systém rhizoidů.

Uprostřed: *Allomyces arbuscula*, gametangia: v terminální pozici anteridia, pod nimi oogonia.

Dole: *Allomyces arbuscula*, odpočívající spory (po klidovém období se stávají sporangii, z nichž se uvolňují zoospory).

Foto Don Barr; http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html



SANCHYTRIOMYCOTA

– epibiotičtí parazité řas s monocentrickou stélkou
– améboidní zoospory s nejdelším známým kinetosomem mezi houbami (1–2 μm) a nepohyblivoupseudocilií
– centrosom ve sporangiu má dvě centrioly, složené z 9 mikrotubulárních singletů nebo dubletů
– 1 třída, 1 řád, 1 čeleď, rody *Sanchytrium* a *Amoeboradix* (popsané 2017, resp. 2018)

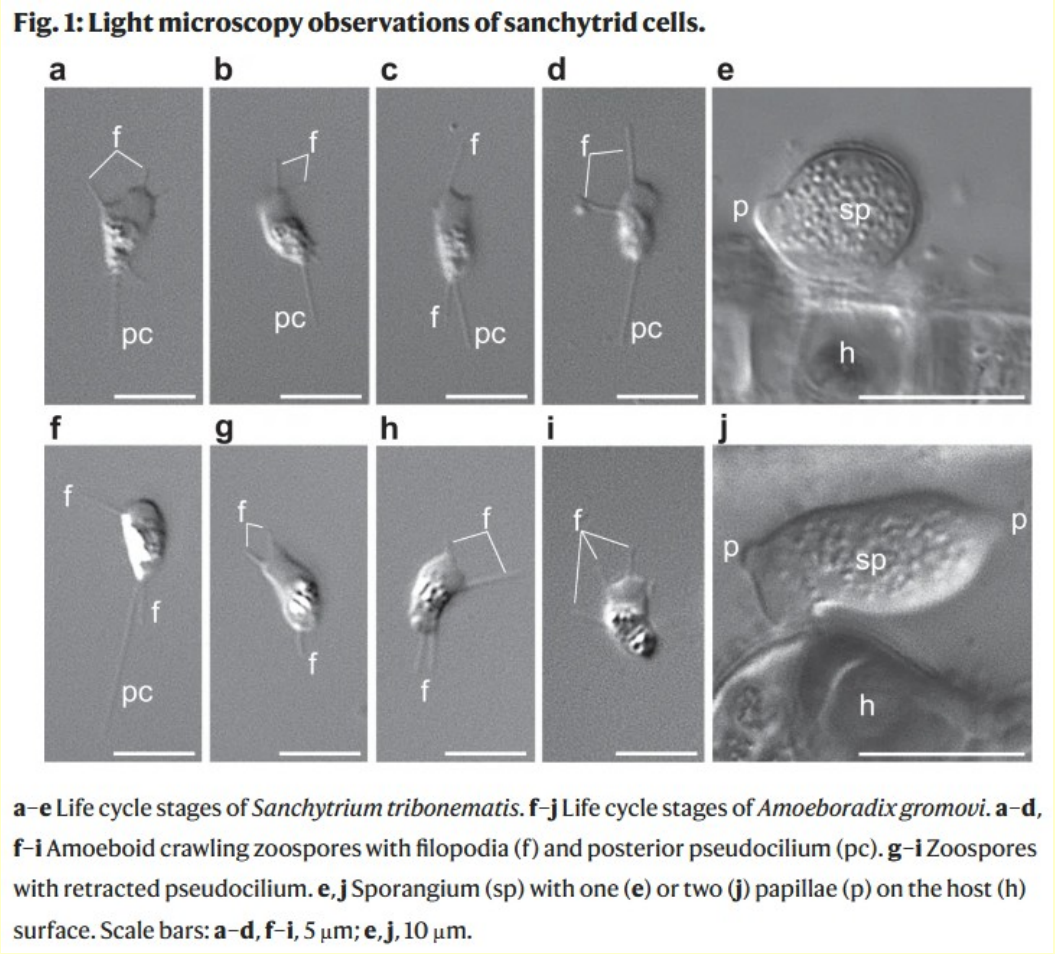


Fig. 1: Light microscopy observations of sanchytrid cells.

a–e Life cycle stages of *Sanchytrium tribonematis*. **f–j** Life cycle stages of *Amoeboradix gromovi*. **a–d**, **f–i** Amoeboid crawling zoospores with filopodia (f) and posterior pseudocilium (pc). **g–i** Zoospores with retracted pseudocilium. **e**, **j** Sporangium (sp) with one (**e**) or two (**j**) papillae (p) on the host (h) surface. Scale bars: **a–d**, **f–i**, 5 μm; **e**, **j**, 10 μm.

Luis Javier Galindo, Purificación López-García, Guifré Torruella, Sergey Karpov & David Moreira (2021): Phylogenomics of a new fungal phylum reveals multiple waves of reductive evolution across Holomycota. – Nature Communications volume 12, Article number: 4973. https://www.nature.com/articles/s41467-021-25308-w

ZYGOMYCOTA – HOUBY SPÁJIVÉ (dnes již jen pomocná skupina)

mnohojaderné cenocytické mycelium (u odvozených skupin i přehrádky)

základní složka buněčných stěn chitin, doprovázený chitosanem, příp. jinými cukry

nepohlavní rozmnožování – sporangiospory, příp. tlustostěnné chlamydospory a jiné typy nepohlavních spor

pohlavní rozmnožování – gametangiogamie, vzniká **zygospora** (zygosporangium)

V tradičních systémech stojí toto oddělení na bázi vývoje skupiny *Eumycota* neboli vlastních hub, stojící vývojově „nad“ nejprimitivnějším skupinou hub, oddělením *Chytridiomycota*. Již dlouho je zpochybňována prezence/absence bičíkatých stadií coby znak, na němž je založena separace taxonů na tak vysoké úrovni, jakou představuje oddělení (u jiných skupin organismů tomu tak není).

Již u oddělení *Chytridiomycota* jsme si navíc zmínili, že jde zřejmě o taxon parafyletický, a zmíněna byla i zřejmá příbuznost oddělení *Blastocladiomycota* (resp. třídy *Allomycetes* v některých systémech) právě se spájivými houbami.

Aby to nebylo tak jednoduché, ani tradičně pojímané oddělení *Zygomycota* není monofyletickou skupinou. V první řadě byly odštěpeny skupiny symbioticky žijících hub, řazené do samostatného oddělení *Glomeromycota*.

Minulosti již patří i ekologicky vymezená třída *Trichomycetes* – u *Amoebidiales* to bylo zřejmé již dlouho, ale dnes též řád *Eccrinales* (na základě molekulárních dat) vůbec nepatří mezi houby (více u této ex-třídy).

The Zygomycota are thought to have diverged from the remaining fungi before the colonization of land by plants 600-1,400 million years ago (Berbee and Taylor 2001; Heckman et al. 2001).

Molecular phylogenetic studies place the Zygomycota near the base of the kingdom Fungi, diverging after the Chytridiomycota, the most basal fungal lineage (James et al. 2006; White et al. 2006). However, as presently circumscribed, it is uncertain whether the Zygomycota represent a monophyletic group. Studies using SSU rDNA sequence data have generated molecular phylogenies suggesting the Zygomycota may be either para- or polyphyletic (Bruns et al. 1992; Tanabe et al. 2000, 2004). With the recent removal of the Glomales from the Zygomycota (Schüßler et al. 2001), this phylum is restricted to species which form zygospores through mycelial conjugation, at least in those species where sexual reproduction is known.

Prior to the use of molecular phylogenetics, the Zygomycota were classified into two classes, the Zygomycetes and Trichomycetes (Alexopoulos et al. 1996). Analyses of SSU rDNA sequences, however, have shown that the Trichomycetes are polyphyletic, comprising what we now know are Ichthyosporean protozoans related to animals (Benny and O'Donnell 2000; Ustinova et al. 2000) and also some true Fungi, the Harpellales, which are nested within the Zygomycetes (O'Donnell et al. 1998; Tanabe et al. 2000).

Although relationships among the orders are poorly understood, analyses of RPB1 DNA sequences resolved a clade comprising the Kickxellales-Harpellales-Dimargaritales (Tanabe et al. 2004).
A morphological synapomorphy for this clade is the possession of a uniperforate septum with a lenticular cavity (Figure 10; Benny et al. 2001). A large-scale phylogeny of the Mucorales, using three genes and at least one member of each recognized genus, suggests that several of the largest families and the two largest genera (Mucor and Absidia) are polyphyletic (O'Donnell et al. 2001).

Podíváme-li se na zbytek spájivých hub (mimo trichomycety), různé molekulární studie přinášejí informace o příbuzenských vztazích s různými zástupci oddělení *Chytridiomycota* a *Blastocladiomycota*. Jsou-li tedy dnes na společnou vývojovou větev kladeny *Blastocladiales* (resp. *Allomycetes*) se spájivými houbami, je nutno rovnou dodat, že se tato skutečnost možná týká pouze některých řádů tradiční třídy *Zygomycetes* – i když recentně jsou spájivé houby vývojově kladeny vedle předků *Blastocladiales*, interpretace některých autorů odvozují část spájivých hub od vlastních chytridií, typicky řádu *Chytridiales*.

Jisté je jedno – tak jako tradiční *Chytridiomycota* jsou taxonem parafyletickým, jsou tradiční *Zygomycota* taxonem polyfyletickým a zaběhlé „horizontální“ členění na „bičíkaté“ a „bezbičíkaté“ houby by mělo být výhledově nahrazeno systémem „vertikálním“, kde taxony kopírují jednotlivé vývojové větve.

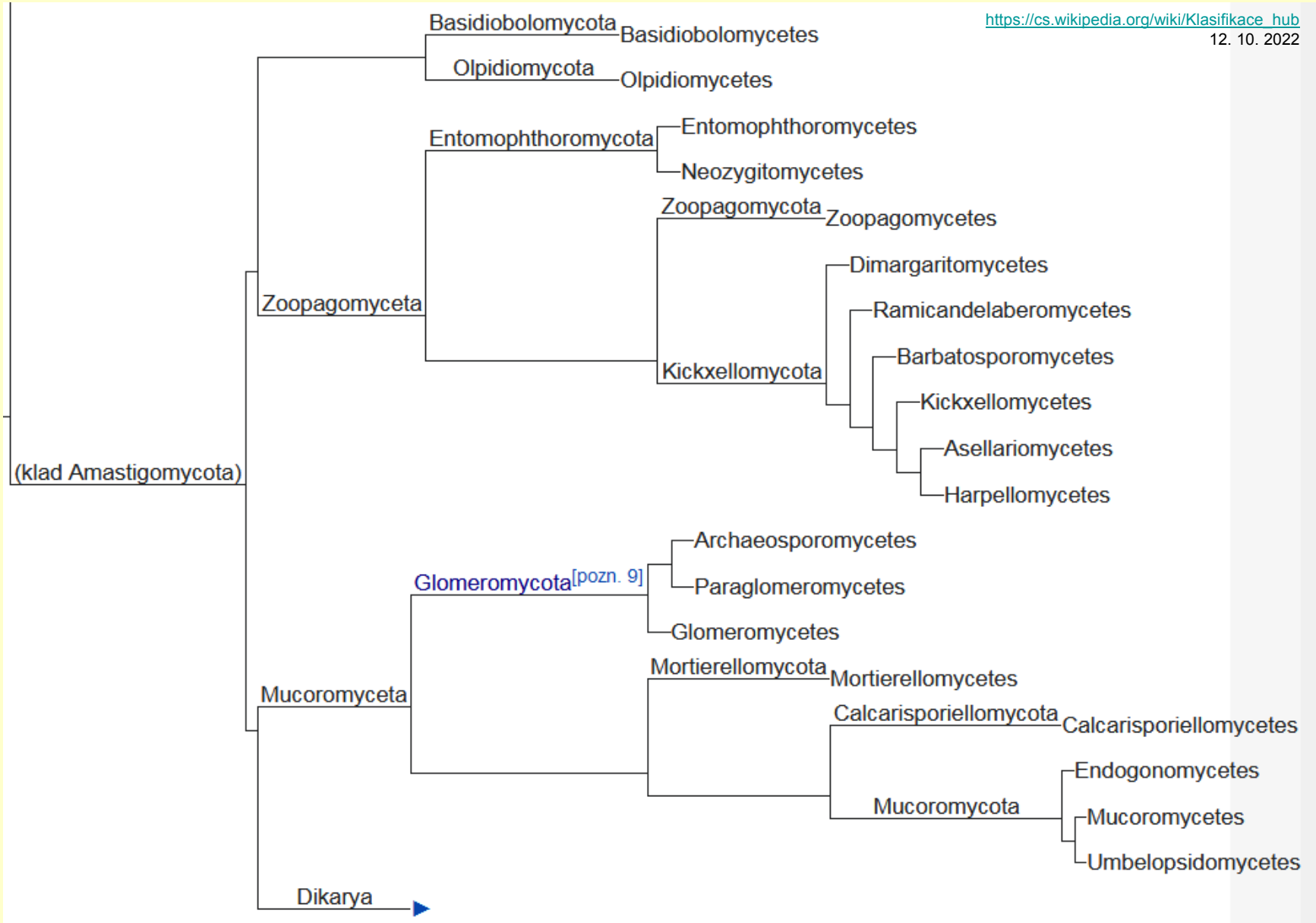
Bývalé členění na 4 pododdělení podle Tree of life:

Fylogenetický původ spáj. hub poblíž mikrosporidií?

Though controversial, congruent evidence from alpha- and beta-tubulin gene phylogenies support a zygomycete origin of the microsporidia, a group of highly reduced obligate intracellular parasites of a wide variety of animals including humans (Keeling et al. 2000; Keeling 2003). Because several microsporidian species have emerged as major pathogens of immuno-compromised patients over the past two decades, this enigmatic group has received considerable attention recently by the scientific community. Placement of the microsporidia, however, remains controversial.

http://tolweb.org/Zygomycota/

Systém na počátku třetí dekády 21. století (pokračování s překryvem):

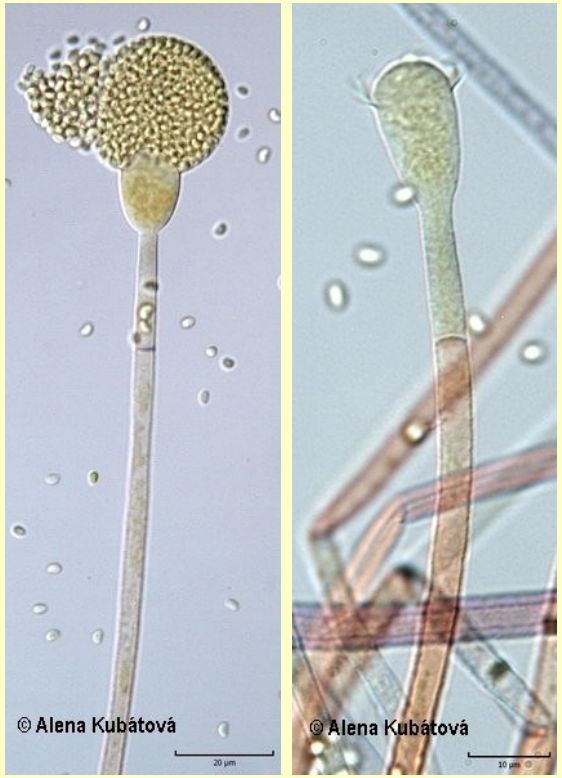


Obecná charakteristika spájivých hub:

cenocytické mnohojaderné mycelium (přehrádky oddělují reprodukční struktury nebo se vyvíjejí na starších hyfách)

někdy tvorba rhizoidů, jejichž svazečky jsou spojeny tzv. stolony (hyfy s poléhavým růstem, rozrůstající se na povrchu substrátu)

nepohlavní rozmnožování: sporangia
apofýza – rozšířená část sporangioforu pod sporangiem (snímek vlevo)
kolumela – zakončení sporangioforu uvnitř sporangia
límeček – zbytek stěny sporangia (zde je přechod mezi apofýzou a kolumelou, viz snímek vpravo)



http://botany.natur.cuni.cz/cs/book/export/html/972

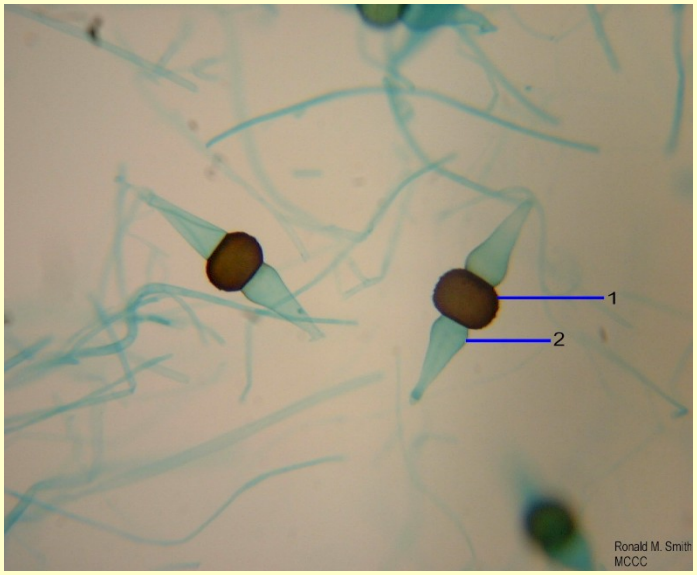
u původních typů mnohosporová sporangia, vývojová tendence vede až k monosporickému typu (sporangia mají podobně jako u odd. *Peronosporomycota* 2 stěny – stěnu sporangia a stěnu spory – to je zásadní rozdíl oproti konidii!)

pohlavní rozmnožování:
izo-, méně často anizo**gametangiogamie** (též označení "**zygogamie**")

homothalické druhy – kopulace gametangií i ze stejného mycelia,
heterothalické druhy – gametangia musí být z pohlavně různých mycelií (+ a –)

gametangia a následně **zygosporangia** (1) jsou neseny **suspensory** (2)

u některých zástupců na suspenzorech vyrůstají hyfy, které obalují zygosporu (u některých až úplně) - předzvěst tvorby plodnice u vývojově pokročilejších oddělení (připomínají primitivní kleistothecium vřeckatých hub, př. r. *Endogone*)
k redukčnímu dělení dochází při zrání nebo klíčení zygospory



některí zástupci i **somatogamie**

hablobiotický životní cyklus

výskyt, ekologie:

saprofyté půdní, koprofilní aj., některé skupiny zahrnují parazity rostlin, hub i živočichů

druhy z ř. *Endogonales* – ektomykorhiza (oproti arbuskulární mykorhize, typické pro druhy ze skupiny *Glomeromycota*, viz dále)

řada druhů využívána v biotechnologii pro produkci různých látek

mnoho různých zástupců a jejich struktury představuje atlas spájivých hub s českými popisy: https://botany.natur.cuni.cz/cs/book/export/html/501

ENTOMOPHTHOROMYCOTA

– fakultativní nebo obligátní parazité rostlin, hub i živočichů (i lidí), především však hmyzu, roztočů a pavouků

– pohlavní rozmnožování: tvorba tlustostěnných zygospor; jde striktně o homothalické houby (nejsou známi heterothaličtí zástupci)

– nepohlavní rozmnožování: tvorba jednotlivých buněk (nepřesně „konidií“), které jsou aktivně uvolňovány; často se z nich tvoří sekundární „konidie“

Foto: George Barron.
Zdroj: Timothy Y. James and Kerry O'Donnell. 2007, Zygomycota; http://tolweb.org/Zygomycota.

ENTOMOPHTHOROMYCETES

mycelium v mládí cenocytické, záhy přehrádkované (úplné přehrádky), u řady zástupců se rozpadá na tzv. hyfová tělíska (jedno- či mnohojaderná)

pohlavní proces: (an)izogametangiogamie, někdy kopulace hyfových tělísek (somatogamie) či tvorba azygospor

Entomophthora muscae – původce mušího moru

sporangium vyklíčí na povrchu těla mouchy ve vlákno => vroste dovnitř => rozroste se a rozpadne na hyfová tělíska; moucha uhyne => na povrchu těla vyrostou sporangiofory => monosporická sporangia („konidie“) aktivně vystřelena (lepkavý povrch - další infekce)

The Entomophthorales appears to be one of the most distinctive and problematical lineages of Zygomycota for two reasons: 1) SSU rDNA analyses suggest that it may be more closely related to the Blastocladiales (Chytridiomycota) (James et al. 2000; Tanabe et al. 2004), rather than other Zygomycota, and 2) they are morphologically distinct from other Zygomycota in the way their sporangia are formed and in the frequent production of secondary sporangiospores (Cole and Samson 1979; Benny et al. 2001).

Phylogenetic placement of one of the most problematic species, *Basidiobolus ranarum*, is uncertain (Jensen et al. 1998), but a recent phylogenetic analysis using RPB1 sequence data suggests that it is nested within the Zygomycota (Tanabe et al. 2004). However, this species appears to be distinct from the Entomophthorales with which it has been classified traditionally. Although *B. ranarum* possesses many of the features of other entomophthoralean species, such as forcibly discharged spores, morphologically similar zygospores, and symbiotic associations with insects (Krejzova 1978; Blackwell and Malloch 1989), this species does not appear to group with other Entomophthorales in molecular phylogenetic studies using SSU rDNA sequences (Nagahama et al. 1995; James et al. 2000). *Basidiobolus* spp. possess centriole-like nuclear-associated organelles (McKerracher and Heath 1985; Cavalier-Smith 1998), however, only members of the Chytridiomycota, the only flagellated true Fungi, possess functional centrioles.

http://tolweb.org/Zygomycota/

BASIDIOBOLOMYCOTA [1 třída, 1 řád, 1 čeleď *Basidiobolaceae*]

taxon vyčleněný z předchozí skupiny, nejprve jako řád *Basidiobolales*

kromě subsporangiálního vaku je odlišným znakem také procentriola (podle teorie redukovaný kinetosom), obdobná jako u některých chytridií; též výsledky některých molekulárních studií sbližují tento řád s *Chytridiales*

saprotrofní houby, zástupce např. *Basidiobolus ranarum* na trusu žab a ještěrek

ZOOPAGOMYCOTA

ZOOPAGOMYCETES [jediný řád ***Zoopagales***]

– obligátní parazité půdních hub (*Mucorales*), prvoků (*Rhizopoda*) a živočichů (např. *Nematoda*)

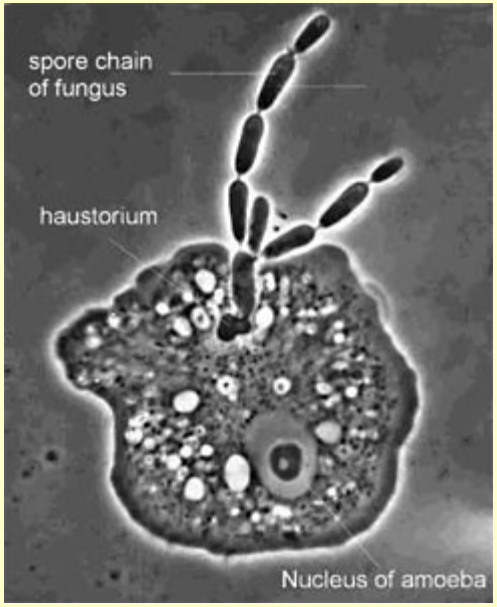
– mycelium cenocytické, ve stáří septované

– nepohlavní rozmnožování: tvorba monosporických sporangií („konidií“) nebo řetízkovitých merosporangií

– pohlavní rozmnožování: tvorba kulovitých zygospor se suspensory v apozici (vedle sebe)

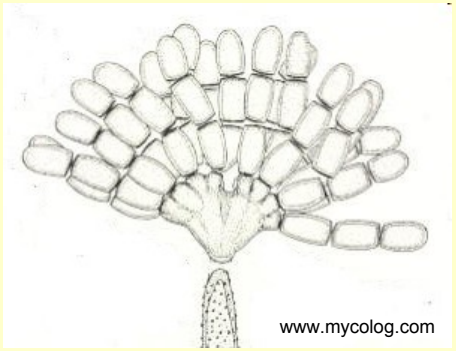
– zástupci: např. *Zoophagus* - parazit vířníků (!!! jména vyšších taxonů nejsou založena na tomto rodu, ale na jménu rodu *Zoopage*);

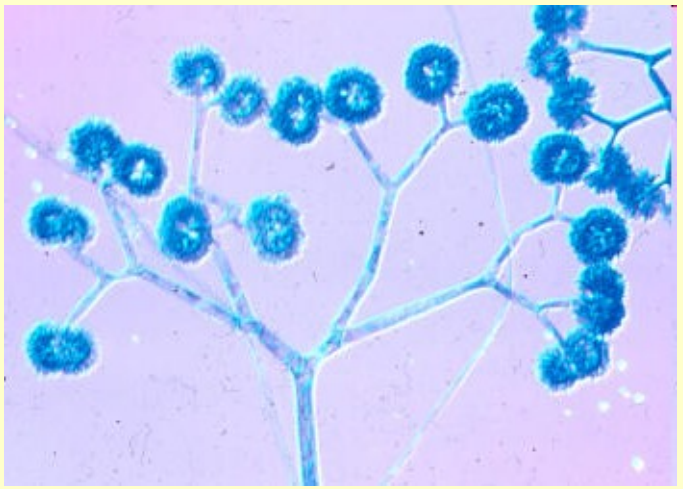
Piptocephalis - parazit *Mucorales*, který tvoří spory v paprsčitě uspořádaných opadavých merosporangiích
(viz obrázky dole)



Amoebophilus simplex čerpá živiny haustoriem vnořeným do hostitelské buňky.

Zdroj: Timothy Y. James and Kerry O'Donnell. 2007, Zygomycota; http://tolweb.org/Zygomycota. Foto: George Barron.





KICKXELLOMYCOTA

– houby saprotrofní, parazitické (na jiných houbách) nebo žijí v obligátní symbióze

– stélka vyrůstá z místa, kde je přichycena na hostiteli (v případě haustoriálních parazitů) nebo vytváří přehrádkované subaerické hyfy

– hyfy tvořící mycelium jsou pravidelně přehrádkované (ve středu septa je otvor, uzavíratelný zátkou), větvené nebo nevětvené

– nepohlavní rozmnožování: tvorba merosporangií (obsahujících 1 nebo 2 spory), trichospor nebo arthrospor

– pohlavní rozmnožování: tvorba zygospor různého tvaru (kulovitých, bikónických nebo alantoidních = ledvinitých a stočených)

V rámci tohoto taxonu se scházejí řády dosti vzdálené ostatním spájivým houbám; na základě molekulárních dat vykazují příbuznost některé skupiny řazené mezi vlastní *Zygomycetes* se zástupci ex-třídy *Trichomycetes*.

DIMARGARITOMYCETES [1 řád *Dimargaritales*, 1 čeleď *Dimargaritaceae*]

– obligátní parazité hub (typicky *Mucorales*), pronikají haustorii do hostitel. buněk

– mycelium pravidelně přehrádkované, přehrádky se zátkami; septa perforována otvorem čočkovitého tvaru

– nepohlavní rozmnožování: tvorba spor v bisporických merosporangiích

– pohlavní rozmn.: somatogamie, zygospory často s ornamentovanou stěnou

KICKXELLOMYCETES [1 řád *Kickxellales*, 1 čeleď *Kickxellaceae*]

– většinou půdní nebo koprofilní saprotrofové, méně často parazité jiných hub

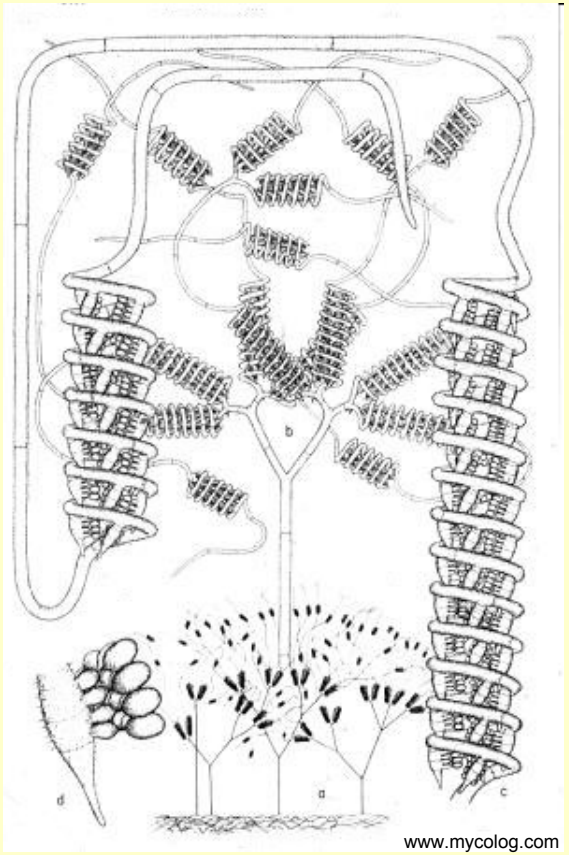
– myceliální hyfy jsou přehrádkované, septa s čočkovitým otvorem

– nepohlavní rozmnožování: monosporická sporangia (příp. merosporangia) se tvoří na specializovaných větvích (tzv. sporokladiích)

– pohlavní rozmn.: zygospory podobné jako u *Dimargaritales*, suspensory stejné

rod *Spirodactylon* – saprotrof na trusu myší a krys

kresba vpravo: složitě utvářené sporangiofory slouží k uchycení v srsti



Dispira cornuta (*Dimargaritales*, viz předchozí stranu), sporangiofory s bisporickými merosporangii.

Zdroj: Gerald L. Benny, http://zygomycetes.org/index.php?id=115

Někdejší třída *Trichomycetes* je polyfyletická skupina, jejíž řády byly pospolu provizorně zařazeny na základě společné ekologie: žijí v zažív. traktu členovců.

– mycelium je pouze přichyceno na stěnách, neproniká do buněk

– pravděpodobně komenzálové (přiživují se na potravě živočichů)

– pohlavní proces: konjugace pozorována u *Harpellales* a *Asellariales*, u obou je již známa i tvorba zygospor (pouze tyto dva řády mají dnes své pevné místo v ekologické skupině *Trichomycetes*, zbylé dva nepatří mezi houby)

HARPELLOMYCETES [1 řád *Harpellales*]

– žijí v larvách sladkovodního hmyzu, vláknitá stélka vyrůstá z bazální buňky, přichycené ke stěně trávicí trubice hostitele

– přehrádkované mycelium (v septech čočkovitý otvor), větvené nebo nevětvené

– nepohlavní rozmnožování:
bočně narůstající trichospory
(protáhlá monosporická sporangia)

– pohlavní rozmnožování: tvorba zygospor
kónického nebo bikónického tvaru

Genistellospora homothallica, tvorba trichospor na stélce, přichycené na stěně trávicí trubice.

Zdroj: Timothy Y. James and Kerry O'Donnell. 2007, Zygomycota; http://tolweb.org/Zygomycota.
Foto: © 2000 Misra and Lichtwardt .

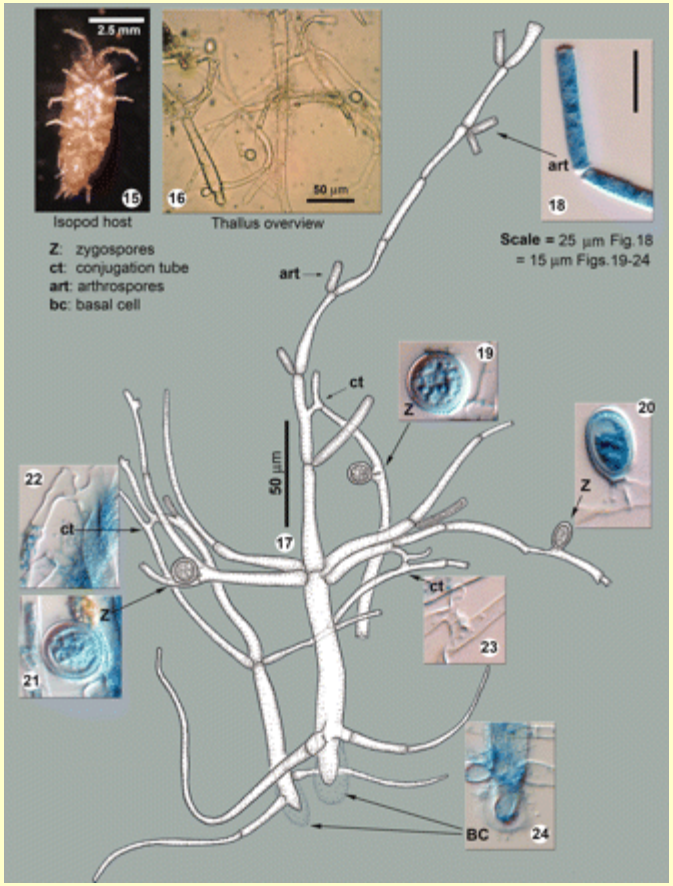
ASELLARIOMYCETES [1 řád, 1 čeleď]

– žijí v trávicím traktu korýšů (terrestričtí, sladkovodní i mořští *Isopoda*) nebo chvostoskoků

– větvené přehrádkované mycelium

– rozmnožují se arthrosporami, které se oddělují od mateřské stélky

– zygospory dlouho neznámy, recentně objeveny



Asellaria jatibonicua and host. 15. *Litthorophiloscia culebrae* (host). 16. Thalli overview with zygospores. 17. Composite of sexually reproducing thallus (stippled drawing). 18. (LPCB) Arthrospores detaching from terminal branches. 19–21. (LPCB) Details of the zygospores, where the thick cell-wall can be appreciated. 22–23. (LPCB) Conjugation tube. 24. (LPCB) Detail of the basal cell with secreted holdfast material.

Zdroj: Valle & Cafaro 2008, http://www.mycologia.org/content/100/1/122

(řád) *Eccrinales* je aktuálně řazen do skupiny *Ichthyosporea*, tedy mimo houby**!** – viz *Holozoa*

– cenocytické mycelium, tvoří 2 typy spor pro přenos uvnitř jednoho jedince a na jiného jedince, žijí na různých členovcích

(řád) *Amoebidiales* býval řazen i mezi *Choanoflagellata*, nyní též *Ichthyosporea***!**

– krátká cenocytická stélka se celá mění na sporangium, ve kterém vznikají buď spory nebo améboidní buňky => jejich encystace => cytospory

– žijí paraziticky na korýších a larvách hmyzu (*Amoebidium parasiticum*)

GLOMEROMYCOTA

Skupina, která prodělala ze všech spájivých hub v poslední době největší posun. V dřevních dobách bylo možno zástupce této skupiny zaznamenat v řádu *Endogonales* (odtud pramení i dlouho poté tradované mylné tvrzení, že řád *Endogonales* obsahuje endomykorhizní houby), v průběhu 20. století pak na úrovni řádu *Glomales*, resp. opraveně *Glomerales*.

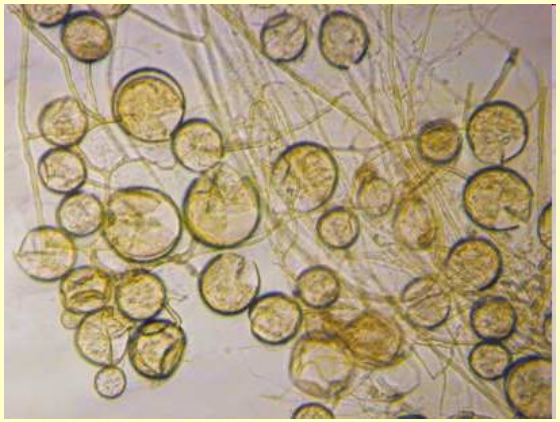
Recentně byly tyto houby, tvořící arbuskulární mykorhizu s většinou druhů rostlin, na základě značné odlišnosti molekulárních dat hodnoceny zcela mimo vlastní *Zygomycota* v samostatném oddělení *Glomeromycota*. Tradičně je tato skupina považována za monofyletickou, zřejmě v ní však existují nejméně dvě vývojové linie (potvrdí-li se jejich návaznost na různé předky spájivých hub, může být konec teorii o monofyletičnosti tohoto oddělení, ale zatím to tak nevypadá).

jediný nemykorhizní zástupce - *Geosiphon pyriforme* - má symbiotické endocyanely (*Nostoc punctiforme*) ve speciálních měchýřcích; vytváří spory podobné sporám u ř. *Glomerales* příslušnost tohoto „lišejníku“ ke *Glomeromycota* potvrzena i na molekulární úrovni, dříve hodnocen v samostatném řádu *Geospihonales*, v recentních studiích ztrácí tuto hodnotu

Pojetí samostatného oddělení je od roku 2001 (kdy bylo vystaveno) relativně pevně zakořeněno v klasifikaci hub. V pojetí některých autorů dokonce tento taxon představoval jednu ze tří vrcholných větví v „koruně“ vývojového stromu hub (tzv. „crown fungi“,spolu s vřeckatými a stopkovýtrusnými houbami). Dále byl hodnocen jako jeden z dílčích taxonů v rámci skupiny *Kickxellomycotina*, nebo vřazen k oddělení *Mucoromycota* (kterým jsou příbuzensky bližší).

– pouze nepohlavní rozmnožování - tvorba chlamydospor, řidčeji sporangia (často velké sporokarpy), ? snad parasexuální proces
spory a přežívací buňky v půdě nebo kořenech, není zde přenos vzduchem

– tvorba endotrofní, arbuskulární mykorhizy (AM; dříve vezikulo-arbuskulární, VAM) - mycelium proniká do rostlinných buněk, kde vytváří větvené keříčkovité útvary (arbuskuly) a často i měchýřky (vezikuly)
= tvoří ji cca 95 % suchozemských rostlin



http://www.genetik.biologie.uni-muenchen.de/research/parniske/research/Mycorrhiza/ http://helios.bto.ed.ac.uk/bto/microbes/arbuimag.htm

členění na řády: *Glomerales*, *Diversisporales* (2 hlavní vývojové linie), *Gigasporales* (vyčleněný z předchozího řádu), *Paraglomerales* (malý samostatný řád) a *Archaeosporales* (totéž v bledě modrém + je sem recentně přiřazován rod *Geosiphon* z předminulé stránky)

PARAGLOMEROMYCETES [1 řád *Paraglomerales*]

– arbuskulární mykorhiza, někdy s tvorbou vezikulů
– chlamydospory se tvoří obvykle v půdě, někdy uvnitř kořene či jiného pletiva hostitelské (partnerské) rostliny

ARCHAEOSPOROMYCETES [1 řád *Archaeosporales*]

– arbuskulární nebo vezikulo-arbuskulární mykorhiza v kořenech rostlin nebo stélkách mechorostů; výjimkou je rod *Geosiphon* s endosymbiotickými sinicemi
– v rámci skupiny se tvoří dva morfologické typy spor, u konkrétních druhů je obvykle jeden z nich

GLOMEROMYCETES

– arbuskulární nebo vezikulo-arbuskulární mykorhiza
– glomoidní chlamydospory se tvoří na povrchu půdy, v půdě nebo v kořenech rostlin; terminálně, subterminálně nebo interkalárně v hyfách; jednotlivě, ve volných shlucích nebo kompaktních sporokarpech; na sporogenních strukturách, ve „sporiferous saccule“ nebo intrahyfálně ve stopce tohoto váčku

Glomerales

– spory narůstají na vrcholech hyf nebo se tvoří interkalárně v hyfách, obvykle v půdě, příležitostně v kořenech nebo jiných podzemních strukturách (rhizoidy), jednotlivě, ve shlucích nebo kompaktních útvarech
– sporokarpy s jedno- nebo vícevrstevnou stěnou, která je volným pokračováním stěny hyfy (na které se spory nebo sporokarpy tvoří); tyto hyfy bývají stejně zbarvené nebo světlejší, případně až hyalinní, trychtýřovité, válcovité nebo zaškrcené

Diversisporales

– spory narůstají na hyfách jako chlamydospory nebo se vytvářejí „komplexní spory“ s až třemi stěnami; vnější stěna je vícevrstevná, obvykle zabarvená; střední a vnitřní stěny bývají hyalinní, mohou být též tvořeny několika složkami nebo vrstvami
– někdy je zřetelný výrazný barevný přechod mezi sporogenní hyfou a sporou (kolem nejbližšího septa u báze spory)

Gigasporales

– spory se tvoří na sporogenních buňkách
– netvoří vezikuly v buňkách kořenů, ale tvoří auxiliární buňky v mykorhizosféře

Silva et al. (2012): Phylogenetic systematice of the *Gigasporales*. – Mycotaxon 122: 207–220. https://doi.org/10.5248/122.207

MUCOROMYCOTA

MUCOROMYCETES

– saprobionti, některé druhy přecházejí fakultativně k mykoparazitismu, jiné mají ektomykorhizní vztah

– mycelium větvené, mladé hyfy cenocytické, u starších hyf někdy dochází k tvorbě sept, perforovaných mikropory

– nepohlavní rozmnožování: tvorba sporangií, případně modifikací jako jsou sporangioly (obsahují malé množství spor, mohou se tvořit i bočně vedle větších sporangií), merosporangia (v nich dochází k tvorbě spor v řetízcích)
= vzácně se tvoří chlamydospory, arthrospory nebo blastospory

– pohlavní rozmnožování: tvorba víceméně kulovitých zygospor
= suspensory jsou u různých zástupců umístěny vedle sebe nebo proti sobě

řád *Mucorales*

mycelium ± cenocytické (přehrádky oddělují pohlavní orgány, případně se vzácně tvoří na starších úsecích mycelia)

existují i dimorfické druhy, u nichž se tvoří i pučivá kvasinkovitá stélka

sporangia mnohosporová (až 1000 spor), s kolumelou, u odvozenějších typů méně spor ve sporangiu (až jedna – nesprávně označ. "konidie")

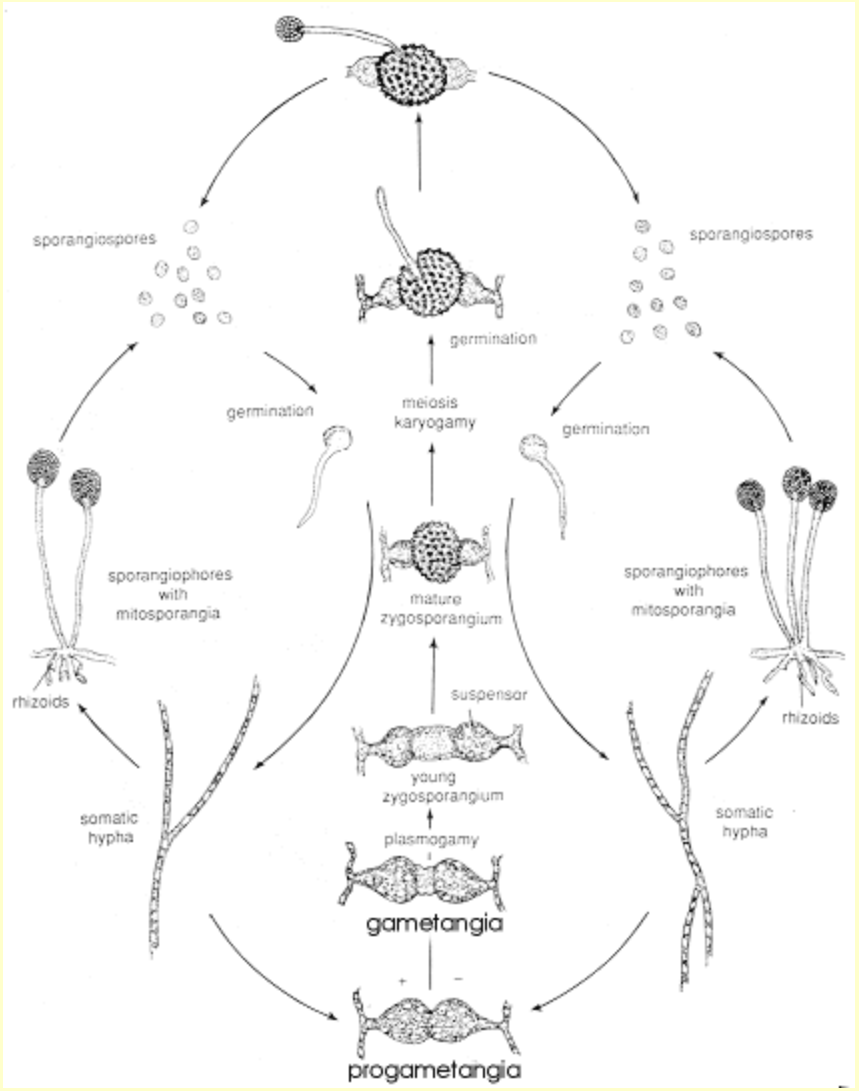
pohlavní rozmnožování: zpravidla heterothalismus, izogamentangiogamie, zygospory narůstají typicky na protistojných suspensorech

někt. druhy též partenogeneticky tvoří azygospory

výskyt: většinou saprofyté na půdě, trusu, potravinách, některé druhy parazitické

využití: fermentace cukrů a bílkovin (produkce alkoholů), výroba různých organických kyselin (kys. fumarová, mléčná, citronová aj.)

řada zástupců potenciálně patogenní (i na člověku - zygomycetózy)

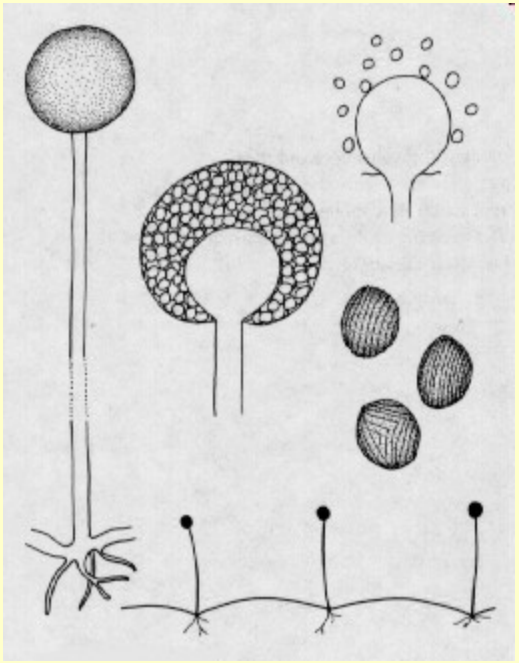


životní cyklus *Rhizopus nigricans*

zástupci řádu *Mucorales*:
Mucor mucedo (plíseň hlavičková) na koňském trusu a zbytcích rostlin

Zygorhynchus - homothalický rod, gametangia různé velikosti (anizo-gametangiogamie)

Rhizopus (kropidlovec) - svazečky sporangioforů s rhizoidy, spojené stolony
zástupci schopni zkvašovat cukry

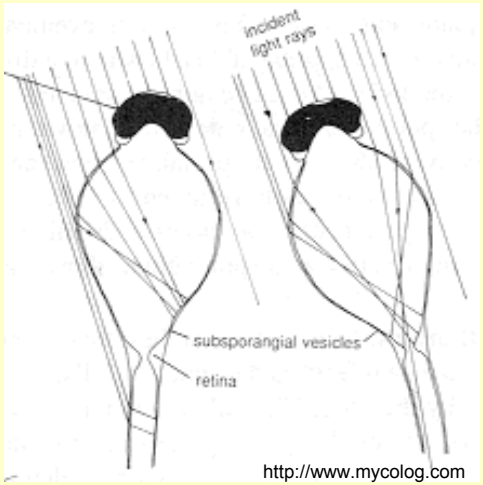


http://www.botany.utoronto.ca/ResearchLabs/MallochLab/Malloch/Moulds/Rhizopus.html

Spinellus (houbáš, ježohubka)
- zástupci parazitují na kloboukatých houbách (hlavně na helmovkách)

Cunninghamella echinulata - sporangia redukovaná na ostnité monosporické sporangioly vyrůstající na měchýřcích na koncích větví

http://www.zygomycetes.org/index.php?id=96



http://www.mycolog.com

Pilobolus (měchomršť) - koprofilní zástupci; aktivní otáčení sporangia za světlem => tlak nakonec odmrští celé sporangium až 2 m daleko, to se zachycuje na vegetaci, je spaseno dobytkem a po průchodu trávicím traktem spory klíčí na exkrementu

ENDOGONOMYCETES [1 řád *Endogonales*]

podzemní druhy (nebo v opadu žijící), starší mycelia přehrádkovaná

pohlavní proces: anizogametangiogamie, gametangia při kopulaci postavena paralelně (tím pádem jsou pak suspensory na zygospoře v apozici = vedle sebe)

zygospory se tvoří na tzv. epigoniu (výrůstku většího gametangia),
v ontogenezi je časový posun plazmo- a karyogamie (dočasně dvojjaderný stav)

sporokarp - zygospora hustě obalená hyfami (tvoří se pletivný útvar, vypadá jako primitivní plodnice)

zástupci saprotrofní nebo ektomykorizní
(rod *Endogone*)

Endogone flammicorona

dřívější teorie: jsou to vývojoví předchůdci vřeckatých hub? (dokonce byly tyto houby řazeny i mezi kleistotheciální askomycety)

- přehrádky v myceliu,
- oddálení plazmogamie a karyogamie,
- tvorba sporokarpů

... dnes už se o tom neuvažuje,
jde o věc vývojové konvergence

Čeleď *Calcarisporiellaceae* je recentně oddělena v samostatném oddělení *CALCARISPORIELLOMYCOTA.* https://link.springer.com/article/10.1007/s13225-018-0401-0

Tedersoo et al. (2018): High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. – Fungal Diversity 90: 135–159.

Z řádu *Mucorales* byly již dříve vyčleněny rody tvořící sporangia s chybějící nebo rudimentární kolumelou; toto vyčlenění potvrdily i další analýzy ukazující i na možnou příbuznost s řádem *Basidiobolales* (posléze vyloučeno).
Nejprve jako řád *Mortierellales* zachovaný v pododdělení *Mucoromycotina*, ale ...

MORTIERELLOMYCOTA [1 třída, 1 řád, 1 čeleď *Mortierellaceae*]

– mycelium s dichotomicky větvenými hyfami, mezi nimi se tvoří anastomózy; rhizoidy se tvoří jen příležitostně

– na hyfách se vytvářejí stylospory (stopkaté chlamydospory)

– nedochází k tvorbě mnohojaderných „giant cells“

– jemně větvené mycelium se zprvu rozrůstá horizontálně, posléze dochází k tvorbě vzpřímených hyf, nesoucích sporangia nebo sporangioly

– sporangiofory (sporangiferní hyfy) na bázi ztlustlé, vzpřímené a prodloužené směrem k vrcholu, zpočátku cenocytické, ale ve zralosti nepravidelně septované

– sporangia kulovitá, mnohosporová, chybí v nich kolumela

– spory kulovité až elipsoidní nebo nepravidelného tvaru, na povrchu hladké nebo s ornamentikou

– většinou heterothalické druhy, u kterých kopulují nestejně velká gametangia; různě velké jsou pak i suspensory

– zygospory jsou u většiny zástupců „nahé“, jen vzácně s hyfovým obalem

– zástupci jsou saprotrofové nebo saproparazité (i na jiných houbách, viz foto)

Mortierella armillariicola

Foto J. K. Lindsey;
http://www.commanster.eu/commanster/Mushrooms/Asco/AAsco/Mortierella.armillariicola.html

Mortierella vinacea, sporangium