

## Původ hub

**Ačkoli houby (Fungi) představují jednu z nejstarších vývojových linií, pravděpodobně první eukaryota, která kolonizovala souš a která se v současnosti svou předpokládanou biodiverzitou řadí mezi druhově nejbohatší skupiny vůbec, existuje pro ně minimum fosilních záznamů neboli zkamenělin. Jejich původ tak nemůžeme sledovat podobně jako u rostlin nebo živočichů a musíme spoléhat na nepřímé metody datování pomocí molekulárních hodin. Bohatá diverzita se bohužel zrcadlí i v mnoha odborných termínech, a tak je součástí tohoto čísla Živy i terminologický slovník na str. CXXXVII kulérové přílohy.**

Důvod, proč máme tak málo fosilií, je zřejmý, podíváme-li se na dnešní houby. Jejich tělo tvoří mycelium (případně kvasinkovité buňky), útvary nesoucí nepohlavní spory a plodnice. Většina těchto struktur je mikroskopická a velmi křehká, v případě plodnice tvořená převážně z vody a navíc obvykle jen po velmi krátkou dobu. Kvůli těmto faktorům houbové struktury téměř vylučují dlouhodobé uchování fosilizací, otiskem, zuhelnatěním či petrifikací. Vcelku dobře se zachovávají houbové struktury v rostlinných pletivech, typicky v kořenech, na listech, nebo ve dřevě zuhelnatělých kmenů. Ve všech případech ale bývá obtížné odvodit, zda šlo o parazitickou houbu nebo saprotrofa rozkládajícího mrtvou organickou hmotu.

Za nejstarší nálezy svědčící o existenci hub lze považovat části hyf a spory, které je možné datovat do starohor (viz tab. 1 na str. 200). Nejenže nedovolují žádné úvahy, jak se vyvíjela jejich morfologie a jak tehdejší houby vypadaly, u některých z nich byla později prokázána příslušnost k jiným organismům. To je příklad mikroskopických vláken nalezených v Austrálii, jejichž stáří bylo datováno na 811 milionů let. Původně byla považována za houbové hyfy, podle toho také pojmenována

*Eomycetopsis*, následně se však prokázalo, že jde o zachovalou povrchovou strukturu vláknité sinice. U mladších fosilií, jako jsou např. zuhelnatělé kmeny stromů pocházející z miocénu, před 23–5,3 milionu let, bývá už zjevné, že pozorované vláknité útvary odpovídají houbám (obr. 1 a na 2. str. obálky). Způsob větvení, průměr do 10 µm, kolmé přehrádky a tmavší buněčná stěna patří mezi typické znaky i dnešních hub. Tím ale interpretace končí, a pokud mycelium nemá přezky (obr. 2), které by ukazovaly na příslušnost k houbám stopkovýtvarným (Basidiomycota), nejsou možné jakékoli spekulace o taxonomickém zařazení nalezené houby.

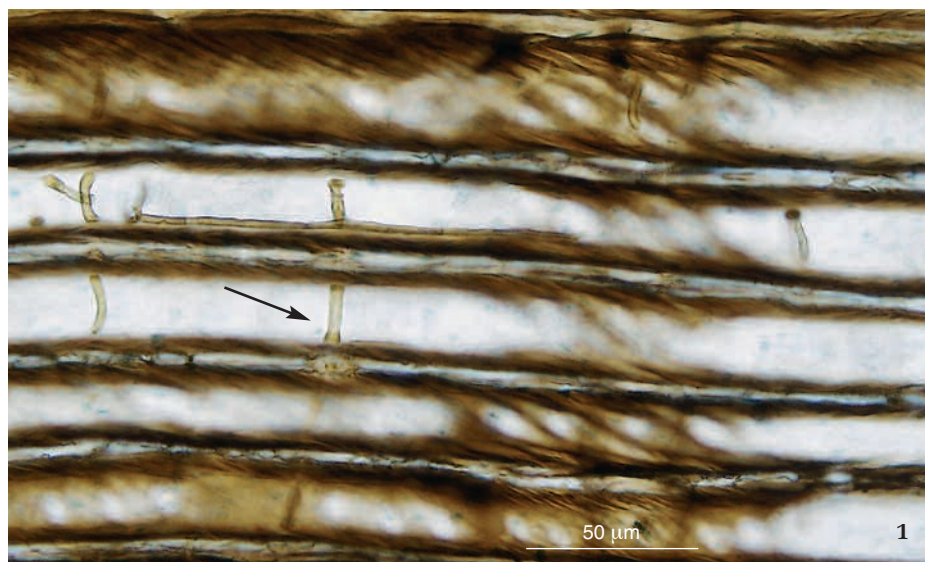
O obtížnosti interpretace makroskopických fosilií svědčí také postupně se vyvíjející názor na obří fosilie řazené do rodu *Prototaxites*, datované do období od středního ordoviku do časného devonu. Tyto morfologicky jednoduché sloupcovité fosilie, nalézané různě po světě, dosahují výšky až několika metrů a průměru přes 1 m. Původní názor, že jde o kmeny primitivních jehličnanů (viz název upomínající na tis neboli *Taxus*), byl brzy vyvrácen a paleontologové se víceméně shodli, že před sebou mají houby. Studium poměru stabilních izotopů uhlíku ukázalo, že jed-

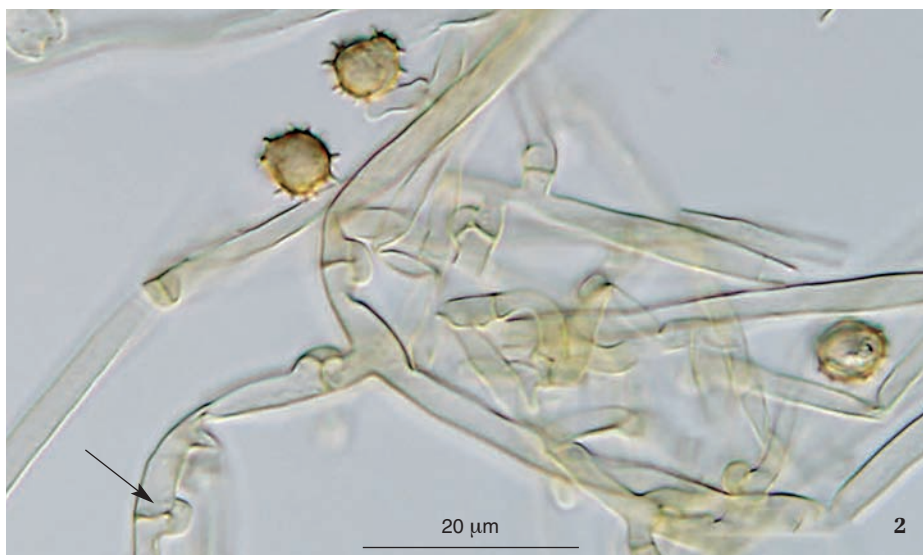
notlivé fosilie se lišily v poměru izotopů podle aktuálního zdroje živin (pravděpodobně sinice, řasy a první primitivní mechorosty a lišejníky), a tudíž lze předpokládat, že se živily saprotrofně. Současně byla na příčných řezech odhalena struktura s trubicemi o různých průměrech připomínající řez plodnicí dnešních stopkovýtvarných hub s trimitickým hyfovým pletivem (tedy tvořeným tenkostěnnými generativními hyfami, tlustostěnnými největšími skeletovými hyfami a bohatě větvenými vazbovými hyfami). Přepážky v trubicích rovněž odpovídaly tvarem přepážkám v hyfách dnešních stopkovýtvarných, podobně jako útvary, které připomínaly přezky. Podle některých autorů šlo dokonce o lichenizované houby, s řasou uloženou v povrchové vrstvě, nicméně přímé doklady této symbiózy se nedochovaly. *Prototaxites* tak podle těchto poznatků zřejmě představoval první fosilně zaznamenanou houbu, která byla ve své době navíc největším suchozemským organismem vůbec.

### Čím mladší, tím lepší

Některé způsoby fosilizace umožňují dokonalé zachování celých plodnic a jiných struktur v naprosto netknuté podobě. Řeč je o fosiliích v jantaru, zkamenělé pryskyřici jehličnatých dřevin, z nichž ty nejstarší pocházejí z období křídly (viz také článek v Živě 2014, 5: 198–202). Ačkoli je možné najít v jantaru i mikroskopické houby, nedochovali se v něm téměř žádní zástupci chytridií (Chytridiomycota) a hub spájičových (Mucoromycota). Důvodem může být fakt, že je ani v současnosti nenacházíme jako živé druhy v jehličnatých lesích.

Počínaje obdobím před 400 miliony let (v devonu) se už předpokládá existence všech hlavních houbových linií, takže tyto nálezy neprozradí o rané evoluci hub nic. Na druhou stranu dokládají velmi pomalou evoluci morfologie u hub. Např. v jantaru nalezeném v Dominikánské republice a datovaném do spodního miocénu (před 20–15 miliony let) byly dokonale zachovalé konidiofory (nesoucí nepohlavní spory – konidie) zcela jasně náležející některému z druhů rodu kropidlák (*Aspergillus*, houby vřeckovýtvarné – Ascomycota). Podrobným studiem a měřením konidioforů charakteristicky rozšířených na vrcholu v měchýřek, konidiogenních buněk a jednobuněčných konidií byl tento nález ztotožněn se současným druhem *A. janus* (obr. 3), který je znám jako půdní saprotrof s výskytem mimo jiné i ve Střední Americe. Je až neuvěřitelné, že se za 20 milionů let tento druh morfologicky nezměnil! Mezi velmi důležité nálezy patří i stopkovýtvarná houba *Lycoperdites tertiaris*, objevená v Mexiku v jantaru z přelomu oligocénu a miocénu (před 26–22 miliony let). Jde o nejstarší nález houby s břichatkovitým, tedy uzavřeným typem plodnice (gastrotecium). V dobrém stavu se v dominikánském jantaru zachovaly i plodnice několika druhů stopkovýtvarných hub členěné na třeň a klobouk s lupenitým hymenoforem. Tyto plodnice velké několik milimetrů ukazují opět značnou podobnost s některými dnešními zástupci řádu pečárkotvaré (Agaricales), především s rody špička (*Marasmius*, obr. 5) a hnojník (*Coprinus*).





1 Houbové hyfy na výbrusu kmene zuhelnatělého jehličnanu *Taxodioxydon taxodii*, spodní miocén, Mostecká pánev

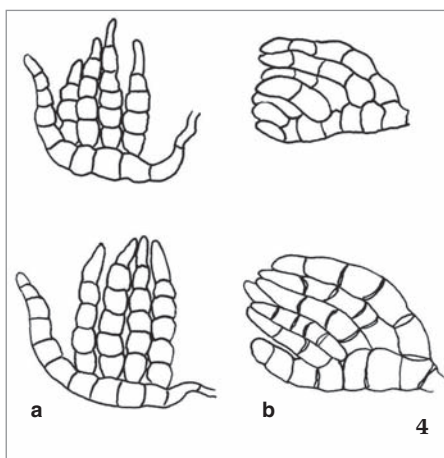
2 Přežky (viz šipka) na přehrádkách hyf stopkovýtusné vratičky granátové (*Tomentella punicea*, plesňákovité – Theleporales)

3 Konidiofory zakončené charakteristickým měchýřkem s konidiogenními buňkami, fialidami, u kropidláku *Aspergillus janus*. Morfologicky identické konidiofory byly nalezeny i v třetihorním jantaru.

4 Konidie současné vřeckovýtusné houby druhu *Ctenosporium pectinatum* (a) se velmi podobají sporám nalezeným v eocenních a oligocenních sedimentech a pojmenovaným *Ctenosporites* (b).

Podle: R. Kirschner a M. Piepenbring (2006), P. H. Smith (1978), W. C. Elsik a J. Jansonius (1974). Orig. O. Koukol

5 Plodnice špičky Wettsteinovy (*Marasmius wettsteinii*, pečárkovité – Agaricales) charakteristické tenkými a rýhovanými klobouky



představuje nejprimitivnějšího zástupce jinak dobře známé a velké skupiny organismů. Na rozdíl od jiných primitivních zástupců z dalších velkých a dobře popsaných skupin (např. kopinatci mezi strunatci) ho můžeme pozorovat celkem snadno, stačí se na podzim prohrabat listím jinanu v opadu v parku nebo zahradě.

#### Když se houbám daří

Houbové fosilie však mohou přinést zajímavé informace o jejich ekologii. Fosilní záznamy hub totiž nejsou zastoupeny



#### Živoucí fosilie

Mezi mikroskopickými houbami dokonce známe jeden druh, který lze označit termínem živoucí fosilie – byl nejprve nalezen ve fosilním materiálu a posléze i v současnosti. Tato mikroskopická houba *Ctenosporium pectinatum* (nejasnějšího postavení v rámci hub vřeckovýtusných) byla popsána v r. 2006 z Panamy (obr. 4a). Její konidie mají unikátní tvar, který nebyl pozorován dosud u žádného druhu, kromě fosilního zástupce *Ctenosporites* nalezeného v různých částech světa v eocenních a oligocenních sedimentech, z doby před 55–24 miliony let (obr. 4b).

Jako živoucí fosilie bývá nepřesně nazýván i druh stopkovýtusné houby *Barthelia paradoxa*. Zasloužil se o to jednak striktní vazbou na listy jinanu dvoulaločného (*Ginkgo biloba*), který je rovněž označován jako živoucí fosilie, a také kvůli pozici ve fylogenetickém systému. Na základě sekvencí DNA i morfologie jde o vývojově původní druh, bazální ke všem zástupcům pododdělení Agaricomycotina. Na listech jinanu se vytvářejí na podzim ložiska konidií (obr. 6), která se později přetvářejí na shluk tlustostěnných teliospor a z nich vyrůstají podélně dělené bazidie s bazidiosporami. Spíše než živoucí fosilii tedy



rovnoměrně pro jednotlivé historické úseky, ale sledujeme období s jejich náhlým nárůstem. Jedno z nich je datováno do pozdního permu a následuje po tzv. permsko-triaském vymírání před 251 miliony let, kdy pravděpodobně až 70 % suchozemských obratlovců a většina vegetace vyhynula po sérii silné vulkanické aktivity. Druhé období souvisí s vymíráním dinosaurů na přelomu křídý a paleogénu, před 65 miliony let, kdy se podmínky na Zemi prudce změnilo po srážce s Chicxulubským meteoritem. Odhaduje se, že v tomto období vymřelo spolu s dinosaurů až 75 % všech druhů, které tehdy naši planetu obývaly. Tyto organismy nedokázaly přežít snížení intenzity dopadajícího slunečního záření, způsobené prachem v atmosféře a vysokou koncentrací iridia, uvolněného z asteroidu. Ačkoli obě tyto události měly katastrofický efekt na tehdejší rostliny i živočichy, ohromný nárůst objemu mrtvé organické hmoty zjevně prospěl houbám. Některé teorie zvažují i jejich podíl na vymření dinosaurů kvůli obrovskému množství spor v ovzduší, a tím pádem častějšímu výskytu houbových onemocnění, se kterým se nedokázal vypořádat dinosaurů imunitní systém.

#### Nepřímé datování

Bez dostatečných fosilií se datování hlavních vývojových událostí v evoluci hub zakládá na molekulárních hodinách. Jedno „tiknutí“ odpovídá vzniku bodové mutace v genomu, čili změně jedné báze DNA. Rozdílem oproti běžným hodinám je, že nevíme přesně, jak často k takové mutaci dojde. Lépe řečeno, i když máme tuto rychlost pro některé geny u některých organismů změřenou celkem přesně (může se pohybovat řádově v jednotkách mutací za několik stovek tisíc až milionů let), ukázalo se, že u různých vývojových linií a u různých genů je rychlost jiná. Toto „nepřesné tikání“ je sice možné v analýzách uvolnit, aby byly zohledněny odlišné rychlosti, a upřesnit (kalibrovat) podle konkrétní fosilie, ale i tento postup skýtá omezení. Pokud např. máme k dispozici přesně datovanou a prokazatelně houbovou fosilii (její stáří bylo zjištěno rozpadem radionuklidů určitých prvků), znamená to, že v dané době tyto houby existovaly, nevíme ale, kdy vznikly. Navíc u některých



**6** Světlé kupky na listech jinanu dvou-  
laločného (*Ginkgo biloba*) – ložiska  
konidií stopkovýtusné houby *Bartheletia  
paradoxa*. Snímky O. Koukoly

fosilií se postupně vyvíjel názor, do které skupiny vlastně patří. Typickým příkladem je *Paleopyrenomycites devonicus* – nejstarší a současně nejlépe zachovalá fosilie vřeckovýtusné houby, jež byla datována do devonu, před 410 miliony let. Jde o několik lahvicovitých plodnic typu perithecium, zanořených ve stonku primitivní plavuně *Asteroxylon mackiei*. Díky ultratenkým řezům se v nich podařilo rozeznat operkulární typ vřeka (otevřít se na vrcholu víčkem), vícebuněčné askospory a dokonce byla nalezena i anamorfa s konidiogenními buňkami produkujícími konidie. Nebylo sporu, že patří k vřeckovýtusným houbám, nicméně panují neshody, jestli je možné tento druh považovat za předka hub ze třídy Sordariomycetes (vytvářejí plodnice typu perithecium), nebo Pezizomycetes (pro něž je typické operkulární vřecko a vzácně tvoří uzavřený typ plodnice podobný periteciu).

Na základě posledních studií tak lze odhadovat, že houby vznikly v období před 710 až 1 060 miliony let, ve středních až pozdních starohorách. Chytridie a houby spájkivé se zřejmě oddělily před 630 miliony let, houby vřeckovýtusné před 650–550 miliony let a stopkovýtusné před 500 miliony let. Některé studie ale vznik hub kladly do dřívější doby (1,6 miliardy let) a do doby před 1,2 miliardy let dokonce řadily oddělení vřeckovýtusných a stopkovýtusných, čímž by ovšem vznik hub předběhl vznik rostlin. Důvody takto velkých rozdílů vyplývají právě z odlišné kalibrace molekulárních hodin. Prokazatelně starší původ hub by mohly podpořit pouze nálezy dalších fosilií, nebo vyjasnění nejistého zařazení fosilií z počátku starohor.

### Nejpůvodnější struktury

Jeden z největších otazníků zůstává také kolem toho, jak vypadaly vývojově nejprimitivnější houby a jak a proč vznikaly morfologické struktury, které známe u současných druhů. Vzhledem k předpokládanému původu hub mezi protistními jednobuněčnými organismy šlo zcela zjevně o mikroskopické organismy (viz též článek o systematice eukaryot v *Živě* 2016, 1: 27–30). Prvotním místem jejich výskytu mohly být biofilmy – společenstva mikroorganismů přichycených k povrchu substrátu. Biofilmy byly tvořeny jak bakteriemi, tak eukaryoty s různou ekologií od foto-

**Tab. 1** Zjednodušená stratigrafická tabulka s významnými událostmi v evoluci hub doloženými na základě fosilií. Časová rozmezí v milionech let. Orig. O. Koukol

Éra	Perioda	Trvání	
Čtvrtohory	Holocén	0,01–dosud	
	Pleistocén	2,6–0,01	
Třetihory	Neogén	23–2,6	
	Paleogén	66–23	
Druhoohory	Křída	145–66	– nejstarší nálezy hub v jantaru
	Jura	201–145	
	Trias	252–201	
Prvohory	Perm	299–252	} <i>Paleopyrenomycites devonicus</i> <i>Prototaxites</i>
	Karbon	359–299	
	Devon	419–359	
	Silur	443–419	
	Ordovik	485–443	
	Kambrium	541–485	
Starohory		2 500–541	– pravděpodobný vznik hub
Prahory		4 000–2 500	

syntetizujících po heterotrofní zástupce (o současných mikrobiálních biofilmech viz seriál v *Živě* 2012, 3, 5 a 6). V těchto „prabiofilmech“ mohly hrát houby významnou roli jako paraziti i saprotrofové s unikátní schopností kolonizovat nový substrát díky ojedinělému způsobu růstu pomocí hyf. Hyfy jakožto vlákna tvořená řadou protáhlých buněk oddělených přehrádkou (u vývojově původních nepřehrádkovaných) představují významnou evoluční novinku. Tento morfologický fenomén byl natolik výhodný, že se nezávisle na houbách vyvinul ještě u několika skupin v rámci Stramenopila (především u řasovek – Peronosporomycota). Navíc ani v rámci hub nedošlo ke vzniku vláknitého mycelia pouze jednou, ale minimálně třikrát. Kromě hlavní linie zahrnující vláknité houby spájkivé, vřeckovýtusné a stopkovýtusné byly dvě linie s pravděpodobně nezávislým vznikem hyf nalezeny mezi chytridiami.

Dalším významným pokrokem evoluce u hub se stala přítomnost buněčné stěny s chitinem. Její vznik může souviset s předpokládanou ekologií nejprimitivnějších hub. Uvažuje se, že byly nejpodobnější současným zástupcům bazální linie oddělení Cryptomycota. Druhy tohoto oddělení jsou velmi málo prostudované, ale pravděpodobně široce rozšíření vnitrobuněční paraziti jiných organismů. Neumíme je kultivovat, takže je nejsme schopni studovat v laboratorních podmínkách. Jedinou výjimku představuje druh *Rozella allomycis*, který parazituje v hyfách chytridie *Allomyces arbuscula* (řád Blastocladales) a lze pěstovat i v kultuře. U tohoto druhu byl detekován chitin v buněčné stěně odpočívajících spor a v ostrém hrotu infekčního stadia (infekční cesty), kterým napadají hyfy hostitele. Na druhou stranu není tato vlastnost společná všem zástupcům Cryptomycota. Na základě studia přírodních vzorků metodou, která fluorescenčně zobrazuje konkrétní sloučeniny nebo struktury jen u zástupců určité taxonomické skupiny, nebyla u ostatních druhů zjištěna chitinová stěna, a to v žádném stadiu, tedy u bičíkaté zoospory ani u cesty. Chitinovou buněčnou stěnu dále nacházíme u blízké příbuzné skupiny, která se skupinou Cryptomycota tvoří společnou vývojovou linii – u mikrosporidií (Microsporidia; blíže v článku na str. 257). Fakt, že mikrosporidie se vyvi-

nuly z Cryptomycota, byl potvrzen nejen na základě sekvenční podobnosti několika desítek genů, ale i podle genů kódujících přenašeče ATP, které u obou těchto skupin získávají ATP přímo z hostitelské buňky (jejich mitochondrie jsou silně reduované a bez schopnosti získávat energii dýchacím řetězcem). Přítomnost těchto genů klíčových pro parazitismus ukazuje, že původní ekologií nejprimitivnějších hub mohl být právě endoparazitismus. Poté, co si vyvinuly pevnou buněčnou stěnu z chitinu, získaly i pevnou oporu vegetativních struktur a odolnost proti osmotickému stresu, což jim umožnilo rozsáhlou kolonizaci suchozemského prostředí.

Řadu otázek vzbuzuje i vývoj morfologicky složitějších struktur, jako jsou různé typy sporangií, konidiogenních buněk, vřeců, bazidií a plodnic. V případě bazidií se předpokládá, že vývojově původnější je typ s příčnými přehrádkami, tedy nikoli morfologicky jednodušší nepřehrádkovaná bazidie (holobazidie). Naopak původ holobazidií je zřejmě polyfyletický a jejich vývoj u tříd Ustilaginomycetes, Dacrymycetes a Agaricomycetes proběhl nezávisle. Podobné otázky vyvstávají rovněž u původního a odvozeného typu hymenoforu, tvaru, ornamentiky a zbarvení bazidiospor. Nicméně zůstávají zatím nezodpovězené a kvůli častému opakovanému vzniku podobných struktur (jejich konvergenci) nelze ve většině případů odhalit původní formu.

Mnoho otázek přináší i evoluce ekologických strategií, např. typu rozkladu dřeva – zda je vývojově původní bílá, nebo hnědá hniloba (také *Živa* 2013, 2: 54–57). Předpokládá se, že odvozenější jsou druhy se schopností hnědé hniloby, neboť u nich byly v genomu nalezeny sekvence pro enzymy lakázy a oxidativní enzymy typické pro houby bílé hniloby. Tudíž lze očekávat, že jejich předchůdci byli houbami bílé hniloby, ale tuto schopnost ztratili.

Dlouhé diskuze o původu dalších struktur by přesáhly rozsah tohoto článku, a tak nezbývá než konstatovat, že ať už vývoj probíhal jakkoli, nad výslednou diverzitou morfologických struktur a ekologických strategií, z nichž některé jsou podrobně rozepsány v následujících článcích, můžeme v současnosti jen zasnout.

Použitá literatura uvedena na webu *Živy*.