

Klasifikacija živog sveta sa posebnim osvrtom na novu klasifikaciju gljiva

Autori: Branislav Uzelac i Damjan Krstajić

Uvod

„Sve se menja, samo je promena konstantna“ kaže stara kineska poslovica. Što se nauke tiče, to nikad nije bilo izraženije nego danas. Gotovo svakodnevno čitamo o novim naučnim otkrićima iz raznih oblasti i svako novo otkriće daje nov pogled na nas same i na svet oko nas. Neki pronašli se pojavljuju na naslovnim stranicama novina, a neki ostaju nezapaženi. To je na slučaj i sa novijom naučnom podelom živog sveta o kojoj kod nas, bar koliko znamo, do sada nije pisano. Želja nam je da upoznamo širu javnost sa najnovijim dešavanjima na tom polju sa posebnim osvrtom na kladistiku i na carstvo gljiva.



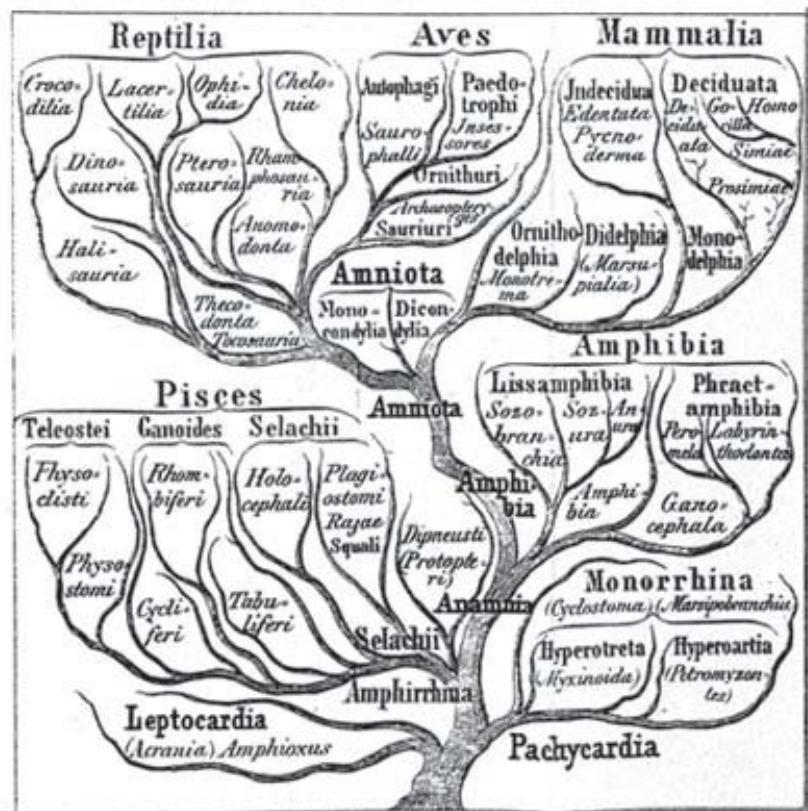
Kako ste u školi učili da se deli živi svet oko nas? Odgovor, primera radi, da se živi svet deli na biljke i životinje, zastareo je već više od sto godina. Jedna od poslednjih deoba koju je predložio Vitaker 1969. je klasifikacija na pet carstva – Animalia, Plantae, Fungi, Protocista i Monera – i ona se danas nalazi u našim boljim udžbenicima iz biologije.

Međutim, od sedamdesetih do danas došlo je do tektonskih promena u ovoj oblasti. Dva čoveka su najviše zaslужna za to: nemački entomolog Vili Henig (Willi Hennig) (1913-1976) u oblasti metodologije i američki mikrobiolog Karl Vouz (Carl Woese) (1928-) u oblasti molekularno-genetskih razlika između organizama.

Vili Henig i kladistika

Carls Darwin je tvrdio da sva živa bića verovatno potiču od jednog zajedničkog pretka i da se evolucija vrsta može prikazati kao drvo života. Na slici je poznato drvo života koje je uradio Erns Hekl (Ernst Haeckel 1834 - 1919) nekoliko godina posle objavljivanja knjige „Poreklo vrsta“.

Posle Darvina je bilo očigledno da grupisanje živih bića treba da bude uradjeno po tome koliko bliskog zajedničkog pretka imaju. To je lakše reći nego uraditi. Problem je u tome što su se tokom evolucije različiti organizmi prilagodjavali istim uslovima. Počeli su da liče jedni na druge, iako nisu srodni. Kako su se podele većinom svodile na vidljive fizičke karakteristike, to je neminovno dovodilo do grešaka i do grupisanja organizama po načinu života, a ne poreklu. Dakle, bitno je zajedničko poreklo, a ne fizička sličnost!



Filogenetika (*phylos* na starogrčkom znači pleme ili rasa) je oblast biologije koja proučava koje vrste imaju zajedničkog pretka i koliko su evoluciono bliske. Kažemo da su dve vrste filogenetski bliže u odnosu na treću, ako i samo ako dele bližeg pretka. Često se kao školski primer uzimaju riba, čovek i delfin. Zbog života u sličnim uslovima, ribe i delfini imaju na prvi pogled više zajedničkih fizičkih karakteristika nego što i jedno od njih ima sa čovekom. Međutim, delfin i čovek su filogenetski bliži u odnosu na ribu, jer imaju bližeg zajedničkog pretka, a to su prvobitni sisari. Osobine koje su nasledjene od zajedničkog pretka nazivamo *homognim* osobinama, a osobine koje su nastale prilagodjavanjem istim uslovima nazivamo *analognim* osobinama. Posao taksonoma je da čitajući neprekidnu evolucijsku dramu dešifruje koje osobine su homologne, a koje analogne.

Postoje neke osobine koje se tokom evolucije lako menjaju, kao što su recimo veličina zuba, dužina udova ili veličina tela. Sa druge strane, postoje osobine koje se teško menjaju i za koje sa velikom sigurnošću možemo da kažemo da nisu nastale nezavisno dva puta tokom evolucije. To je, na primer, slučaj sa perjem kod ptica. Niko sa apsolutnom sigurnošću ne može reći da je perje nastalo samo jednom. Međutim, uzimajući u obzir koliko je to kompleksna promena i koliko je mnogo vremena trebalo da se perje izgradi, smatra se da se perje pojavilo samo jedanput tokom evolucije. S toga možemo reći da je perje homologna osobina svih ptica.

Važno je napomenuti da kao što se tokom evolucije neke jednostavne strukture mogu lako stvoriti, isto tako lako se mogu i izgubiti funkcije celih struktura. Geni funkcionišu u hijerarhijama. Ceo konzorcijum gena je potreban da se proizvede oko kičmenjaka ili krilo ptice, ali će oni biti kontrolisani sa nekoliko „master“ (glavnih) gena. Mutacija jednog „master“ gena može teorijski da suzbije ceo genetski kompleks za čije stvaranje je bilo potrebno milione godina. Ima razloga zašto prirodna selekcija neki put favorizuje uprošćavanje, odnosno gubitak funkcija organa. Uzmimo za primer ptice i sposobnost letenja. Let ptici omogućuje opstanak, ali na malim ostrvima gde nema većih predatora i gde zbog vetra može lako da bude oduvana ka moru, let više stvara probleme nego što ih rešava. Otuda ne čudi što u takvim uslovima često nailazimo na ptice koje su izgubile moć letenja. Slično je i sa kičmenjacima koji žive u mračnim pećinama. U takvim situacijama oko nema funkciju i može lako da bude oštećeno i inficirano. Pošto oči gube funkciju, one vremenom zakržljavaju.

Evoluciju sagledavamo kao neprekidan proces usložnjavanja i uprošćavanja, radi bolje adaptacije organizama postojećim uslovima. Valja primetiti kako smo neoprezno podučavani da je evolucija proces razvoja organizama od primitivnih ka složenijim, gde je čovek takoreći kulminacija. Takvo antropocentrično stanovište je pogrešno i štetno. Kao što ćemo kasnije videti, ceo životinjski svet čini mali deo današnjeg biodiverziteta i čovek je samo kap u moru različitih živih bića. Još jednom napominjemo da evoluciju ne čini samo proces usložnjavanja, već i proces uprošćavanja, čiji je značaj po našem mišljenju dosta potcenjen!

Da se sada vratimo Viliju Henigu. On svakako nije bio prvi koji je insistirao da se organizmi grupišu filogenetski, ali je zato bio prvi koji je zacrtao jasna pravila koja će to garantovati prilikom klasifikovanja. Ta metoda je danas poznata pod imenom kladistika (*clados* na starogrčkom znači grana). Henig je shvatio da je homologija potreban, ali ne i dovoljan kriterijum za klasifikaciju. Kao što smo ranije rekli, homologne osobine su osobine nasledjene od zajedničkog pretka. Henig je shvatio da je za klasifikaciju bitno da li je osobina nasledjena od bližeg pretka ili daljeg pretka. Uveo je nove pojmove i razvio novu metodologiju. Suština je u tome da se organizmi grupišu u kladove, a ne rodove, familije ili klase kako je to do sada bilo uobičajeno. Organizmi koji pripadaju jednom kladu imaju zajedničkog pretka. Kako se taj zajednički predak na različite načine i pod različitim okolnostima menjao tokom vremena, mi u sledećem koraku evolucije imamo potomke koji se razlikuju medju sobom. Tako, svaki klad u teoriji može da se dalje grana na nove gladove.

Kao rezultat ovog načina klasifikacije, kladističari su odbacili Lineovu hijarhiju i filogenetski bliske organizme grupišu samo u kladove. Mi teorijski ne možemo da im zamerimo, ali problemi koji nastaju su više praktične prirode. Kako kladističari nazivaju dinosauruse? Ne-ptice dinosaurusi (engleski - „non-avian dinosaurs“). Zašto? Kao što je poznato, ptice su jedini potomci dinosaurusa koji su preživeli do danas. Imamo klad dinosaurusa koji se grana na više kladova, od kojih je samo jedan klad (ptice) danas prisutan. Kladistički gledano, kad govorimo o izumrlim dinosaurusima mi u stvari govorimo o onim dinosaurusima koji nisu ptice. Ovaj kladistički naziv za dinosauruse je u stvari evoluciono tačan, ali ne mnogo komunikativan. Evo još jednog primera. Šta mislite kako kladističari nazivaju gmizavce? Ni-ptice ni-sisari gmizavci (engleski – „non-avian, non-mammalian reptiles“), jer i sisari i ptice i gmizavci filogenetski pripadaju kladističkoj grani *Reptilia*. Apsolutno tačan naziv, ali u komunikaciji teško upotrebljiv!

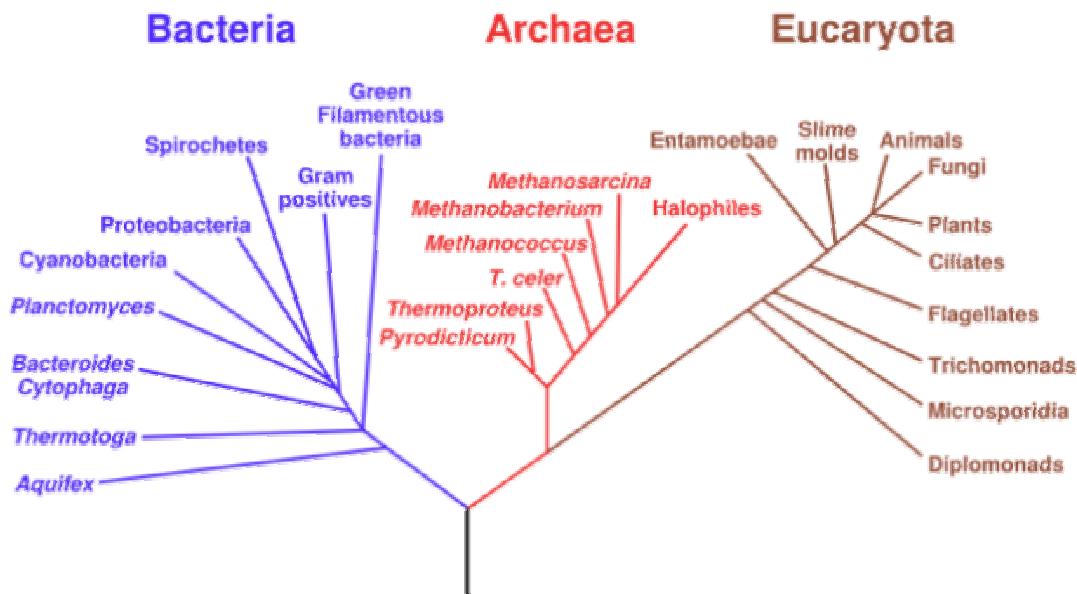
Ovde bismo ukazali na još tri nova pojma koji će nam kasnije pomoći pri razumevanju nove podele živog sveta. Grupa organizama koja sadrži svog zajedničkog pretka i sve svoje potomke se naziva *monofletična* grupa. Ako bi smo iz monofletične grupe izbacili nekoliko članova onda bi grupa postala *parafletična*. Primer parafletične grupe je tradicionalna klasa *Reptilia*, jer sadrži pretka gmizavca i sve njegove potomke, osim one koji su se razvili u ptice i sisare. Grupa koja sadrži organizme različitih predaka se zove *polifletična* grupa. Ono što se tradicionalno podrazumevalo pod pojmom gljiva, tj skup organizama koje je Vitaker stavio u carstvo *Fungi*, je primer polifletične grupe.

Kao što smo videli, dosadašnja podela živog sveta, koristeći Lineovu hijerarhiju, u nekim svojim delovima ne odgovara evoluciji. Sa druge strane, potpuni prelaz na kladistiku otežava komunikaciju. Po našem mišljenju, rešenje je kao što Kolin Tudž predlaže u jednom vidu **neolineizma**, gde bi se zadržala osnova Lineove hijerarhije (klasa, red, familija, rod itd) pri čemu je poželjno da grupe budu monofletične, a nepoželjno da budu polifletične.

Za kraj ovog dela, želeti bi staknemo značaj Henigovog rada koji nije tako očigledan. Time što je definisao pravila koja će garantovati da organizmi budu grupisani filogenetski, on je u stvari stavio van snage celu dotadašnju podelu živog sveta. On je taksonomima dao alat da tačnije klasifikuju živa bića. Tako, na primer, niko više ne može da kaže da je Vitakerovo definisanje carstva gljiva dobro, pošto je polifletično! Posle Heniga neminovno sledi veliko spremanje!

Karl Vouz i domeni

I dok su se Henigove ideje, uz velika početna protivljenja, postepeno probijale u naučnim krugovima, došlo je do velikog tehnološkog napredka u proučavanju molekula. Karl Vouz je bio taj koji je upotrebom novih tehnologija uspeo da uoči nove odnose među živim bićima. Posle više godina proučavanja genetskog materijala prokariotskih bakterija, on je ustanovio da među njima postoje toliko velike razlike da je nemoguće da budu grupisane zajedno i predložio podelu živih organizama na tri domena – Bacteria (Bakterija), Archaea (Arhea) i Eucarya (Eukarija) – i ta podela je danas opšte prihvaćena.



Šta se desilo sa pet carstva? Ako razmišljamo kladistički o osnovnoj podeli živog sveta, najpre treba da nadjemo zajedničkog pretka svih živih bića. Šta je to što svi imamo zajedničko sa našim pra-pretkom? Odgovor čemo potražiti u genima, jer se o filogenetskoj bliskosti može govoriti kao o stepenu sličnosti između gena jedne i gena druge vrste. Koji su to geni koji su prisutni u svim živim bićima, dovoljno veliki, a opet dovoljno dobro očuvani, koji bi nam bili dobar pokazatelj? Pod hipotezom da takvi geni postoje, Vouz je krajem šezdesetih godina prošlog veka prepostavio da su to SSU rRNK (eng. SSU rRNA je skraćenica za small subunit ribosomal RNA) koji čine centralni deo ribozoma, koji je ogromna i kompleksna struktura. SSU rRNK je jedan od retkih svuda prisutnih skupova gena koji su se u to vreme mogli izolovati. Imajući u vidu da se genetska analiza krajem šezdesetih nije mogla tako lako uraditi kao danas, Vouzu je trebalo nekoliko mukotrpnih godina da izvrši eksperimente na različitim prokariotskim i eukariotskim mikroorganizmima. U to vreme se smatralo da je osnovna podela živih bića na prokariotska i eukariotska. Vouzovi rezultati, međutim, su pokazali da postoje tri očigledno veoma različite grupe. Dve grupe čine prokariotski organizmi (Archaea i Bacteria) a jednu grupu eukarioti (Eucarya). Od tada je tehnologija mnogo napredovala, pa je dosta istraživača pokušalo da nadje bolje, reprezentativnije skupove gena za klasifikaciju, ali im to nije pošlo za rukom. Danas se i dalje se smatra da su SSU rRNK najpouzdaniji pokazatelj za određivanje osnovne filogenetske bliskosti.

Prokarioti

Prokariotske ćelije su ćelije koje nemaju jedro i njihov genetski materijal je „razasut“ po ćeliji. Pojedinačno ih je nemoguće videti golim okom, ali je zato njihov broj i raznovrsnost zapanjujuća. Većinu života na zemlji, većinu životne mase, kao i lavovski deo biodiverziteta čine prokarioti. Ima ih svugde i veoma su neistraženi, ima ih heterotrofnih i autotrofnih... Prokariote karakteriše neverovatna raznolikost u načinima ishrane koje uključuje čak i hemoautotrofiju.

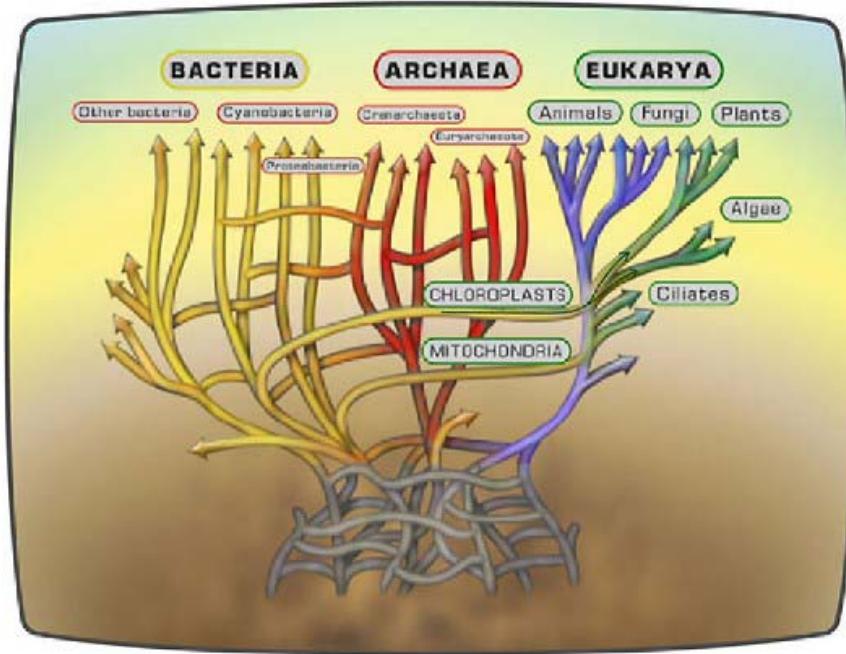
Molekularno genetska istraživanja su pokazala slabu korelaciju između filogenije i fenotipa, tj. između porekla i fizičkog izgleda. Kako se to, recimo, fotosinteza pojavljuje u toliko različitim grupama? Kako to da su tolika aerobna i anaerobna bića genetski bliska? Otkud to da su neki autotrofni i heterotrofni organizmi veoma filogenetski bliski? Tradicionalna biologija je pretpostavljala da su prvi organizmi bili heterotrofni i da su od njih evolucijom nastali autotrofni. Ako je tako, onda bismo mogli da kažemo da su svi fotoautotrofni prokariotski organizmi filogenetski bliski, ali proučavanja RNK-a to demantuju. Mogli bismo da pretpostavimo da je fotosinteza nastala više puta tokom evolucije, ali je to složen proces koji zavisi od molekula hlorofila u različitim formama, sva je prilika da se to nije dogodilo - slično kao u primeru evolucione pojave perja. Ono što je Vouz video kao jedino ekonomično rešenje je da je zajednički predak svih današnjih prokariota (i svih današnjih organizama uopšte) u stvari jedan autotrofni organizam, od kojeg su se razvile različite forme heterotrofnih i autotrofnih organizama. Prelaz sa autotrofnog načina ishrane na heterotrofan nije uopšte komplikovan. Gubitak par enzima i promena životnog prostora i to je to - još jedan primer uprošćavanja, odnosno gubitka funkcije tokom evolucije. Uzimajući u obzir logičnost pretpostavke tradicionalne biologije, uz Vouzovo objašnjenje najnovijih rezultata, možemo da pretpostavimo da su verovatno prvi organizmi bili heterotrofni i da su iz njih evoluirali prvi autotrofi, ali da su originalni heterotrophi nestali tokom evolucije, verovatno pojavom nove generacije heterotrofa nastalih iz autotrofa.

Do Karla Vouza se smatralo da su najkrupniji taksoni carstva. Na osnovu uočenih razlika medju prokariotima, Vouz je smatrao da treba uesti pojam domena. Zašto? Osim ključnih genetskih razlika između Arheja i Bakterija, kod Arheja su uočeni lipidni koji ne postoje nigde drugde u živom svetu. Takođe, Vouzu nije promakla ni činjenica da su Arheji filogenetski bliži eukariotima. (Sam naziv Arheja, izvorno Archebacteria, je došao od netačnog uverenja da su ovi organizmi stariji od bakterija pošto su prvobitno pronađeni u vrelim izvorima. Tek kasnije se ispostavilo da ova bića žive i u ekstremno hladnim uslovima, u okeanskim dubinama itd i da se ne radi ni o kakvom prvobitnom obliku života, već o visoko evoluiranim mikroorganizmima.)

Istraživanja prokariotskih domena *Bacteria* i *Archaea* su i dalje u toku. Čitaoci na prethodnoj shemi mogu da vide kako ih je Vouz klasifikovao, ali nama je teško da izvedemo odredjeniju klasifikaciju unutar Archaea i Bacteria iz sledećih razloga: Prvo, konstantan priliv novih rezultata istraživanja prokariota iz novih ekotipova, kao na primer termofila, uz pomoć sve boljih instrumenata, čini da je naše razumevanje ili zastarelo ili trenutno nejasno. Drugo, činjenica je da je latelarni transfera gena i kod Archaea i kod Bacteria, pa čak i međusobno, mnogo češća pojava nego što se dosada mislilo. Koliko možemo da primetimo, konfuzija trenutno vlada i medju stručnjacima. (Latelarni transfer gena je bilo koji proces u kojem jedan organizam prenosi genetski materijal na drugu ćeliju koja nije njegov potomak. Kad govorimo o prenosu genetskog materijala, navikli smo da razmišljamo o tzv vertikalnom transferu, gde se geni prenose sa pretka na potomstvo. Međutim, najnovija istraživanja ukazuju da medju prokariotama pojava latelarnog transfera gena nije uopšte retka. Svima je poznato da posle dužeg korišćenja antibiotika bakterije postaju rezistentne na njih. Smatralo se da usled brze reprodukcije dolazi do nekoliko mutacija gena, pri čemu je jedna od tih mutacija otporna na lek i nastavlja da se razmnožava. Pokazalo se, međutim, da ne dolazi do mutacije već do latelarnog transfera gena između različitih vrstama bakterija pri čemu one genetski materijal razmenjuju uz pomoć plazmida.) Za ovu pojavu se, inače, zna još od šezdesetih godina prošlog veka i u literaturi se ponekad nalazi pod nazivom horizontalan transfer gena. Tada se, međutim, s smatralo da je to retka i slučajna pojava medju prokariotama. Danas znamo da je to mnogo češća pojava, pa nam drvo života više ne izgleda kao Hekelovo lepo razgranato stablo, već pre kao na sledećoj slici.

Eukarioti

Eukariotske ćelije imaju jedro! Eukariotske ćelije su kompleksnije i generalno veće od prokariotskih, onoliko puta koliko je nosorog veći od zeca. Takođe, eukariotske ćelije imaju razvijen kompaktan citoskelet koji im daje čvrstinu i rastegljivost. Većina eukariotskih ćelija ima mitohondrije koje sadrže enzime za razlaganje ugljenih hidrata. Mitohondrije imaju sopstveni genetski materijal i sposobnost autoreplikacije. Na kraju, deoba eukariotske ćelije je veoma precizna i odvija se koordinisano, kao po naredjenju., dok je to kod prokariota prilično nasumičan proces.



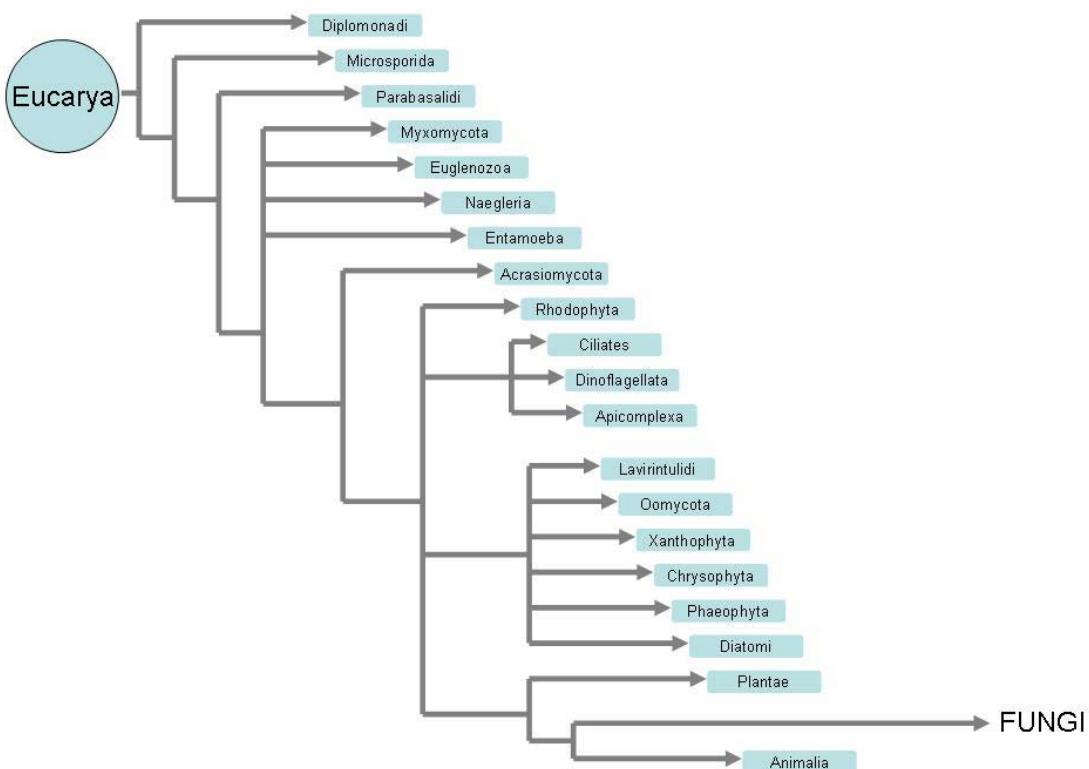
Evolucijski prelaz izmedju prokariota i eukariota nije očigledan. Tačno je da neke prokariotske ćelije imaju rudimentaran oblik citoskeleta, a druge imaju genetski materijal smešten u tzv jedarnu oblast (en. nucleoid), ali su razlike u organizaciji i stepenu složenosti ogromne. S jedne strane smatra se da su se eukariotske ćelije razvile od nekog prokariotskog pretka kod koga se postepeno napravila membrana oko jedarne oblasti i stvorilo jedro. Međutim, postojanje mitohondrija i nekih drugih organela kod eukariota nije tako lako objasniti. Početkom prošlog veka ruski biolog Konstantin Mereškovski je predložio teoriju po kojoj su se ove organele razvile od bakterija koje su izvršile invaziju na eukariotskog pretka i ostale unutra kao sastavni deo ćelije. Do ove ideje Mereškovski je došao zato što su mu mitohondrije ličile na neke prokariote koje je proučavao. Hipoteza o koaliciji dva organizma kao načinu postanka eukariota je bila odbačena do 70.-ih godina prošlog veka, kada je Lin Margulis (Lynn Margulis) počela ponovo da je propagira. Molekularna istraživanja genetskog materijala jedra, mitohondrija i drugih organela su pokazala da eukariotske ćelije imaju bez sumnje najmanje dva različita prokariotska pretka: jednog od kojeg potiče citoplazma i jedro i najmanje još jednog od kojeg potiču mitohondrije. Za eukariotske ćelije koje imaju plastide (hloroplaste) smatra se da imaju bar tri prokariotska pretka koji su živeli zajedno i vremenom počeli da funkcionišu kao jedno! (Interesantno je napomenuti egzotičan stav Ervea Filipa (Herve Phillipé) koji smatra da ne postoji nijedan dokaz koji bi pobjio tezu da su prvi organizmi bili eukarioti i da su prokarioti tokom evolucije nastali uprošćavanjem.)

Molekularna istraživanja su u ogromnoj meri promenila naše shvatjanje podele eukariotskih organizama. U Vitakerovoj podeli je bilo četiri eukariotska carstva. Danas, međutim, možemo sa sigurnošću govoriti o gotovo petnestak kladova unutar domena Eukarija. Nije nebitno

hoće li opstati taksonomska odrednica „carstvo“, što pogotovu važi za niže taksone. Važnije od toga je, međutim, hoćemo li umeti da ne nedvosmisleno odredimo kladove.

Preglednosti radi, da bismo se lakše snašli eukariote možemo neformalno da podelimo po fenotipu na tri podgrupe: **mega-eukariotski kladovi** (carstva), **fungoidni kladovi** (carstva) i **protistoidni kladovi** (carstva). U mega-eukariotska carstva spadaju *Animalia*, *Plantae*, *Fungi*. Njihova zajednička karakteristika je da ih većinom čine višećelijski organizmi. Tačno je da kod raznih drugih eukariotskih, pa i prokariotski organizama, imamo slučaj da pojedinačne ćelije saraduju formirajući kolonije, ali to ne može da se poredi sa veličinom i stepenom složenosti do kojeg su megaeukarioti tu kooperaciju usavršili. Važno je napomenuti da u mega-eukariotskim kladovima imamo i jednoćelijske organizme i da svaki klad mora da definiše pre svega filogenetska bliskost njegovih pripadnika. Tako, na primer, jednoćelijske zelene alge legitimno pripadaju carstvu *Plantae*.

Protistoidni kladovi su većinom sastavljeni od jednoćelijskih organizama. Kod Vitakera to je bilo jedno jedino carstvo *Protoctista*. Dosadašnja klasifikacija protista je zbog manjka podataka i odgovarajuće teorije bila većinom bazirana na fizičkim karakteristikama i orientisana da pomogne praktičnim biologima u medicini i industriji.



Fungoidni kladovi

Fungoidna kladovi su za nas zanimljivi, zato što je nekad medju biologima bio običaj da se svaki neobičan organizam svrsta u carstvo Fungi. Ovde spadaju sledeća četiri klada: Oomycota, Myxomycota, Acrasiomycota i labyrinthulidi (en, labyrinthulids). Svaki od ovih kladova, carstava, je ili po nečemu ličio na gljive, ili prema Vitakerovoj klasifikaciji nije mogao da se svrsta u Protociste, Plantae i Animalia.

Oomycota su organizmi najsličniji gljivama. Imaju hife, hrane se slično gljivama, ima ih i saproba i parazita. Međutim, njihov ćelijski zid je sačinjen od celuloze (kod gljiva od hitina!) što je i pre genetskih istraživanja ukazivalo na bitne biohemijske razlike. Ovi organizmi su široko

rasprostranjeni u vodi i vlažnim sredinama. Mada gljive imaju zajedničkog pretka sa biljkama i životinjama, dok je srodnost sa Oomycota veoma daleka, gotovo identični životni uslovi su doveli do neobične, ali površne sličnosti između gljiva i njihovih nesudjenih srodnika.

Acrasiomycota je naziv koji potiče od starogrčkog *Akrasia* što znači „loša mešavina“ i više govori o prvoj stepenu zbnjenosti istraživača, nego o razumevanju ovih organizama. Radi se o organizmima sa gotovo neverovatnim načinom života. Tokom svoje ameboidne faze, ćelije se nezavisno jedna od druge kreću i hrane bakterijama. U jednom trenutku se, kao po komandi, hiljade ovih ćelija skupe i stvore višećelijsku pokretnu masu koja podseća na malog puža golača. U ovoj fazi, ovaj proto-organizam puzi dok ne nadje povoljno mesto gde će se pretvoriti u nepokretnu vrečastu sporonosnu strukturu. Kada spore budu izbačene u spoljnju sredinu iz svake će se razviti ponovo jednoćelijski organizam.

Myxomycota je grupa koja je dobila naziva od starogrčkog *myxa* što znači sluz. Kao Acrasiomycota i one imaju jednoćelijsku fazu. Karakteriše ih plazmodijalna faza gde u zajedničkoj sluzavojoj masi postoji mnoštvo jedara koje nisu razdvojeni ćelijskim membranama. Na našim slikama se vide *Stemonitis axifera* u prelazu između plazmodijalne i sporonosne faze i *Arcyria denudata* u sporonosnoj fazi.



Stemonitis axifera



Arcyria denudata

Lavirintulidi su dobili naziv od starogrčkog *labyrinthulum* što znači „mali lavirint“. Ovi organizmi formiraju kolonije u vlažnim sredinama nasumice se krećući i grupišu se tako da podsećaju na lavirint. Starije ćelije se od isušivanja brane fromiranjem tvde membrane. Mada ovaj klad ima samo dva roda (*Labyrinthula* i *Labyrinthorhiza*) može biti u skladu sa starom nomenklaturom smatran posebnim carstvom, sa onoliko razloga koliko i biljke ili životinje.

Fungi

Sad kad smo videli šta gljive nisu hajde da vidimo kako da ovaj klad (carstvo) precizno definišemo. Dve osobine su zajedničke za sve organizme koji ovde pripadaju:

- a) ćelijski zid sadrži hitin
- b) poseduju specifičan skupa enzima

Molekularna istraživanja su pokazala da su gljive filogenetski bliske i životinjama i biljkama i da ta tri carstva čine jedan klad. Takodje, izgleda da su se ta tri klada odvojila jedno od drugog gotovo u isto vreme - pre otprilike milijardu godina.

Malo je poznato da je jedno od najvećih i najstarijih živih bića danas na Zemlji gljiva! U državi Mičigen, u SAD, pronadljeno je da se jedna *Armillaria gallica* raspostire na oko 600 hektara, da je teška više od hiljadu tona i da je verovatno oko 1500 godina stara.

Način na koji se gljive hrane je interesantan. Gljive su heterotrofi i nemaju sposobnost fagocitoze, kao većina životinjskih ćelija, ali su se zato specijalizovale da luče enzime koji vare organsku materiju koja ih okružuje. Njihova uspešna strategija tokom evolucije, slobodno rečeno, je bila da žive u organskoj materiji i da ostvaruju što bliži dodir sa njom. Neke gljive su se specijalizovale da kao paraziti obitavaju unutar živih organizama i da ih polako vare i uništavaju. Neke su se specijalizovale da ulaze u simbiozu sa biljkama, a neke su se specijalizovale da razgrađuju mrtvu organsku materiju. Posebnu strategiju su razvile gljive koje žive u simbiozi sa

algama ili cianobakterijama, tvoreći lišajeve. Skoro sve biljke formiraju simbiozu sa gljivama i smatra se da je njihova evolucija tekla kroz razvijanje tog odnosa. Postoje dobri fosilni ostaci koji pokazuju simbiozu između gljiva i prvih biljaka na zemlji.

Gljive su tokom evolucije počele da grade hife da bi ostvarile što veću dodirnu površinu sa organskom materijom. Hife su končaste strukture, analogne ćelijama biljaka i životinja. Omotač im se uglavnom sastoji od hitina i mogu biti podelje poprečnim zidovima. Bilo da su podeljene ili ne, kroz njih slobodno putuju jedra. Micelija je somatsko telo gljive i sastoji se od prepletenih hifa i kao paukova mreža prorastra organsku materiju u kojoj se hrani i raste.

Gljive su razvile više načina razmnožavanja, koje može biti seksualno i aseksualno. Strogo govoreći, kod seksualnog razmnožavanja gljiva ne postoji muški i ženski pol, već bilo koja dva entiteta mogu obaviti razmenu i kombinaciju polovine svojih hromozoma. Ono što kod gljiva još može da zbuni je da su spore rezultat kako polnog tako i bespolnog razmnožavanja. Spore koje su rezultat polnog razmnožavanja se nazivaju mejospore, dok su mitospore rezultat bespolne reprodukcije. Neke vrste mogu da se u različitim fazama rasta bespolno razmnožavaju i tako proizvode nekoliko tipova spora.

Iako dosta gljiva ima mogućnost razmnožavanja na dva ili više načina, neke vrste su se tokom evolucije skoncentrisale na jedan. Ne treba da nas čudi što postoji dosta gljiva za koje nema morfoloških dokaza da se polno razmnožavaju. Sve takve gljive su ranije bile svrstavane u grupu *Deuteromycota*. Odsustvo polnog razmnožavanja je osobina gljiva različitog porekla, a grupa *Deuteromycota* je primer loše zasnovanog taksonomskog određenja, obzirom da je polifletična i bazirana na u osnovi nebitnoj osobini, zbog čega se danas taj pojam više ne koristi.

Prepostavlja se da danas postoji čak 1.5 milion različitih vrsta gljiva, od kojih je samo oko sto hiljada do sada opisano. Najjednostavnija podela gljiva je po kompleksnosti na **niže** i **više**. Ova podela je zasnovana na fizičkim karakteristikama, ali je (srećom!) i filogenetski utemeljena.

U **niže** gljive spadaju *Chytridiomycota* i *Zygomycota* koje su jednostavnije gradje. Njihove hife su bez septi (poprečnih zidova) a kod *Chytridiomycota* spore imaju flagela za razliku od spora ostalih gljiva. (Flagela je končasti izraštaj poput biča na ćeliji koji joj omogućava da se kreće u vodenoj sredini. Do sada se smatralo da se tokom evolucije gljiva samo jednom desio gubitak flagela, međutim najnovija istraživanja¹ pokazuju da se to desilo nezavisno bar četiri puta i da *Chytridiomycota* nije monofletična grupa.)

U **više** gljive spadaju *Ascomycota* i *Basidiomycota* i zajedno čine klad *Dikarya*. Zajedničke karakteristike Dikarya su:

- a) hife imaju septe (poprečne zidove)
- b) poseduju oligopeptidne feromone za razmnožavanje (engleski – „oligopeptide mating pheromones“)
- c) kod hifa nastalih polnim spajanjem par različitih jedara se ne spaja sve dok ne dodje do deobe.

Kod gljiva postoje dva osnovna oblika rasta:

- 1) **ćelijski**, poput kvasca, pri čemu se razmnožavanje obavlja podelom
- 2) **pomoću hifa** – građenjem micelije

Za mnoge vrste gljiva je karakterističan dimorfizam. To znači da one tokom života prolaze kroz fazu rasta kao kvasac i kroz fazu rasta uz pomoć hifa. Nije ni čudo da su naučnici pravili greške u prethodnim klasifikacijama!

U daljem tekstu ćemo gljive iz grupe Zygomycota, Chytridiomycota, Ascomycota i Basidiomycota nazivati redom zigomicete, kitridi, askomicete i bazidiomicete.

(Najnovija istraživanja¹ pokazuju eventualnu filogenetsku bliskost između *Microsporidia* i gljiva, koja je u suprotnosti sa Vouzovim shvatanjima. Vouz je *Microsporidia* svrstao medju filogenetski najudaljenije eukariote u odnosu na gljive. Organizmi iz kladova (carstava) *Microsporidia*, *Diplomonada* i *Trichomonada* uopšte nemaju mitohondrije i zbog toga se smatraju primitivnim eukariotama. Neki današnji autori, opet, smatraju da *Microsporidia* pripada carstvu gljiva zajedno sa *Dikarya*, *Chytridiomycota* i *Zygomycota*. Ovo se argumentuje genetskim pokazateljima da su ovi organizmi nekad imali mitohondrije, pa su ih tokom evolucije uprošćavanjem izgubili.)

Zygomycota

Iako čine samo 1-2% svih opisanih gljiva, njih ima skoro svuda. Kad se neko voće ili parče hleba ubuđa, ta buđ je najverovatnije neka zigomiceta. Zigomicete u ogromnoj meri učestvuju u mikorizi olakšavajući biljkama pre svega unos fosfata. (Mikoriza je simbioza između gljiva i biljaka pri čemu gljiva ili samo dodiruje korenje biljke (ektomikoriza) ili prodire u sam koren (endomikoriza), povećavajući apsorpcionu površinu korena, a biljka je za uzvrat snabdeva ugljenim hidratima.) One su imale instrumentalnu ulogu u evoluciji biljaka tokom njihovog izlaska iz vodene sredine i zauzimanju zemlje.

Za zigomicete je karakteristično odsustvo flagela na sporama i nepostojanje septi u hifama, a prilikom polnog spajanja hifa formira se loptica koja se naziva zigosporangia. Sva je prilika da ova grupa nije monofiletična jer nije jednoznačno definisana. Najčešće se određuje odsustvom osobina koje jednoznačno definišu druge grupe. (Po našem mišljenju, ovo je očekivana slepa ulica u postupku klasifikacije. Postoji nekoliko dobro definisanih grupa (u našem slučaju askomicete, bazidiomicete i kitridi) i onda se svi organizmi koji se ovde ne uklapaju, smeštaju u posebnu grupu, u našem slučaju zigomicete. To najviše govori o generalno slabom razumevanju i poznavanju zigomiceta.)

Trenutno su molekularno-genetska istraživanja zigomiceta u toku i rezultati nisu dovoljno jasni. Jedino je sigurno da je Glomales poseban klad. Glomales su obligatni simbionti viših biljaka i razmnožavaju se isključivo bespolno. Otuda i predlozi da se taj klad nazove Glomeromycota.

Chytridiomycota

Slično kao zigomicete i kitridi čine svega oko 1-2% svih opisanih gljiva. Slabo su proučavani zbog male ekonomske važnosti. Veoma su jednostavne gradje i mikroskopske su veličine. U nekim ranijim klasifikacijama su zbog svoje jednostavnosti bili svrstani medju protiste. Imaju, međutim, veliki ekološki značaj zato što su ključni faktor u dekompoziciji organske materije.

U početku se mislilo da su većinom paraziti i saprobi na algama, kao i da su pretežno orijentisani na vodenu sredinu, ali novija istraživanja ističu da se redovno nalaze i u zemljji! Zajednička karakteristika im je da imaju zoospore, odnosno pokretne mitospore koje imaju jednu ili više flagela, zbog čega se i verovalo da su najviše vezani za vodu.

Ranije smo istakli da se gubitak flagela nije desio samo jednom tokom evolucije, već najmanje četiri puta. To nam signalizira da ni Chytridiomycota ni Zygomycota nisu monofiletične grupe i da su najverovatnije ispepletane. Na žalost danas ne raspolažemo u dovoljnoj meri podacima koji bi ukazali na jasniju filogenetsku razliku medju njima. Dok je to tako, mi ćemo i dalje koristiti termine kitridi i zigomicete.

Smatra se da je svakako daleki predak svih današnjih gljiva bio sličan današnjim kitridima.

Ascomycota

Naziv potiče od grčke reči *ascus* što znači vreća. Zajednička karakteristika svih Ascomycota je da se mejospore proizvode u ćelijama oblika vreće koji se nazivaju askusi. To je najbrojnija klasa gljiva sa oko 45 000 opisanih vrsta. Skoro sve poznate gljive (preko 98%) koje formiraju lišajeve, u simbiozi sa zelenim algama ili cijanobakterijama, su askomicete. Takođe, većina gljiva za koje nema morfoloških dokaza da se polno razmnožavaju i koje su pre svrstavane u Deuteromycota, filogenetski pripadaju kladu Ascomycota. Medju askomicetama mogu da se nadju vrste jednostavnih struktura kao na primer pekarski kvasac, ali i kompleksne jestive gljive kao npr smrčci ili tartufi.



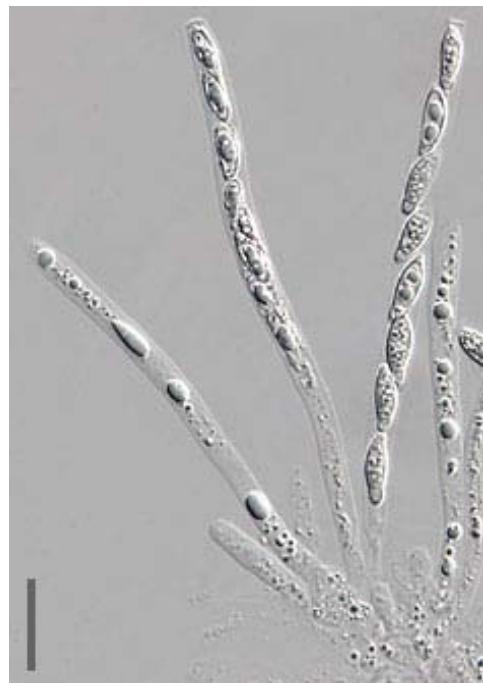
Smrčak, *Morchella elata*

Mejospore proizvedene u askusima se nazivaju askospore. Broj askospora u askusu zavisi od vrste i može da ih bude od jedne do sto, ali ih najčešće ima osam.

Askomicete su monofiletična grupa i dele se na tri klada – Taphrinomycotina, Saccharomycotina i Pezizomycotina. Zajednička karakteristika Taphrinomycotina i Saccharomycotina je da su im aksusi „goli“. Kod Pezizomycotina askusi su najčešće poredjani u niz i razvijaju se u zaštićenjoj sredini.

Saccharomycotina je grupa koju većinom čine jednoćelijski organizmi, ali ima i onih koji se razvijaju uz pomoć hifa. Pekarski kvasac, *Saccharomyces cerevisae*, je jedan od najpoznatijih predstavnika. Iako imaju veoma jednostavnu strukturu, gotovo kao protiste, njihova jednostavnost je rezultat uprošćavanja tokom evolucije - njihovi preci su imali hife!

Taphrinomycotina je klad sličan Saccharomycotina. Za oba klada je karakteristično da ih čine ekološki i morfološki raznovrsne vrste. Teško je naći fizičku karakteristiku koja bi razdvojila ova dva klada, ali su genetske razlike očigledne. Taphrinomycotina čine organizmi koji mogu biti jednoćelijski kao *Schizosaccharomyces pombe* i dimorfični kao vrste iz roda *Taphrina*.



Askusi vrste *Hypomyces chrysospermus*
Na slici je vidljiv jedan potpuno razvijen askus sa osam askospora.

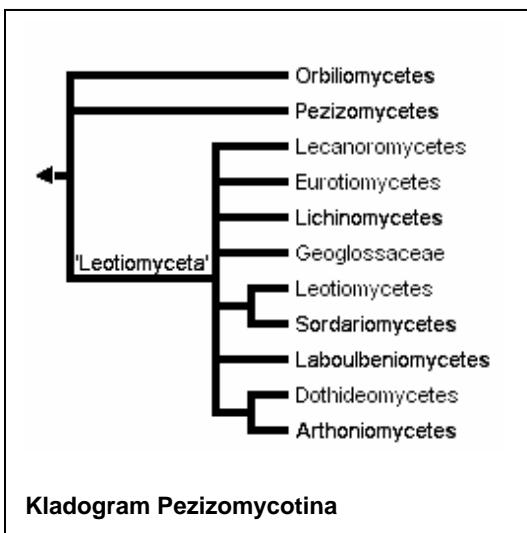


Lišajevi na kamenu

Pezizomycotina je klad koji sadrži više od 90% svih poznatih Ascomycota. Većina pokazuje dominantan razvoj uz pomoć hifa. Većina vrsta smešta askuse u plodna tela različitog oblika. Skoro sve gljive (preko 98%) koje formiraju lišajeve su iz grupe Pezizomycotina i one čine polovinu ovog klada. Slobodno govoreći, to je neverovatno uspešna grupa. Lišajevi su ekološki važni metaorganizmi, jer je oko 8% celokupne kopnene površi zemlje prekriveno njima i važan su izvor hrane za životinje u teškim arktičkim uslovima. Lišajevi, kao simbioza između gljiva i algi ili gljiva i cijanobakterija, su nastajali nezavisno nekoliko puta tokom evolucije. Neke vrste gljiva su tokom evolucije izgubile mogućnost formiranja lišajeva. Preci penicilijuma (*Penicillium*) su ranije živeli isključivo u lišajevima.

Iako se dosta molekularnih istraživanja bavilo medusobnim vezama unutar klada Pezizomycotina, odnosi medju pojedinim grupama nisu do kraja razjašnjeni.

Poznavaoci prethodnih klasifikacija će verovatno biti zburjeni kada vide novu podelu grupe Pezizomycotina. Prethodne su se izvodile



iz zajedničkih morfoloških osobina, odnosno klasifikacija je vršena po obliku plodnog tela u kojem su askusi poredjani. Molekularna istraživanja su pokazala da su oblici plodnih tela rezultat paralelne evolucije i da se ovde radi o analognim, a ne homolognim osobinama.

Problem klasifikacije uz pomoć genetskog materijala može biti da klad nije dovoljno ubedljivo obrazložen jedinstvenim fizičkim karakteristikama. Ovaj problem se redje javlja kod većih kladova, jer su uzorci veći i poređenja sa drugim većim kladovima omogućuju da se lakše nadju potvrde u fizičkim osobinama. Kod manjih uzoraka su statističke greške veće i teže je pronaći zajedničke fizičke karakteristike. Na kraju krajeva, klasifikovanje na osnovu genetskog materijala mora na kraju biti potvrđeno i fizičkim ili biohemijskom osobinama ili mora biti dovedena u pitanje!

Basidiomycota

Zajednička karakteristika svih bazidiomiceta je bazidijum, modifikovana hifa batinastog oblika na kojoj se razvija jedna ili više mejospora, koje se nazivaju bazidiospore. Većina bazidiomiceta odbacuje spore u spoljnju sredinu odvajajući ih od bazidijuma snažnim mehanizmom balistosporijuma. Balistosporijum je jedinstven za bazidiomicete, mada su neke vrste tokom evolucije izgubile ovu mehaničku sposobnost.

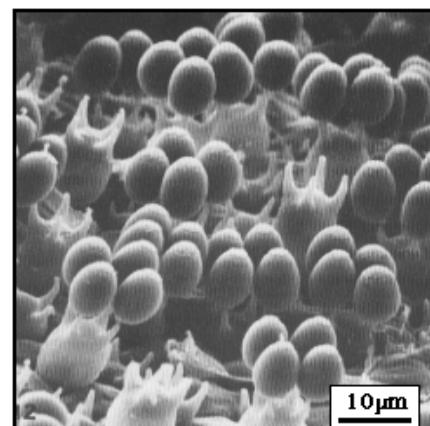
Klad Basidiomycota sadrži oko 22000 opisanih vrsta. Većina ih živi u zemlji, ali se neke mogu naći u vodenoj sredini, uključujući i one koje rastu ćelijski, poput kvasaca.

Medju bazidiomicetama se mogu naći jestive i ekonomski značajne vrste kao što su šampinjoni (*Agaricus spp.*), lisičarke (*Cantharellus spp.*) i shii-take (*Lentinula edodes*), ali i smrtonosne pečurke kao što je zelena pupavka (*Amanita phalloides*).

Basidiomycota je monofletična grupa i deli se na tri klada – Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina i Agaricomycotina.

Pucciniomycotina je klad koji sadrži oko 7400 opisanih vrsta, odnosno 34% svih opisanih bazidiomiceta. Zajedničke karakteristike su im biohemiske osobine ćelijskog zida, ultrastrukturalni aspekti septi i druge, koje su vidljive samo uz pomoć elektronskog mikroskopa. Njihova plodna tela su najčešće mala i neprimetna. Za neke od njih se smatra da imaju najkomplikovaniji životni ciklus medju bazidiomicetama, jer spore mogu da se stvaraju u nekoliko etapa koje se odvijaju na dve biljke. Najveći klad unutar Pucciniomycotina su Pucciniomycetes, kojih ima preko 7000 vrsta, većinom biljnih patogena. Predmet su intenzivnog naučnog proučavanja jer nanonse štete žitaricama.

Ustilaginomycotina je klad koji sadrži oko 1300 opisanih vrsta, odnosno 6% svih opisanih bazidiomiceta. Zajedničke karakteriste su im specifikan sastav šećera u ćelijskom zidu i ultrastrukturalni aspekti interakcije izmedju biljke domaćina i gljiva. Većinom su paraziti na monokotilama. Zanimljivo je da u prirodi formiraju miceliju, dok u laboratorijskim uslovima rastu samo kao kvasci!



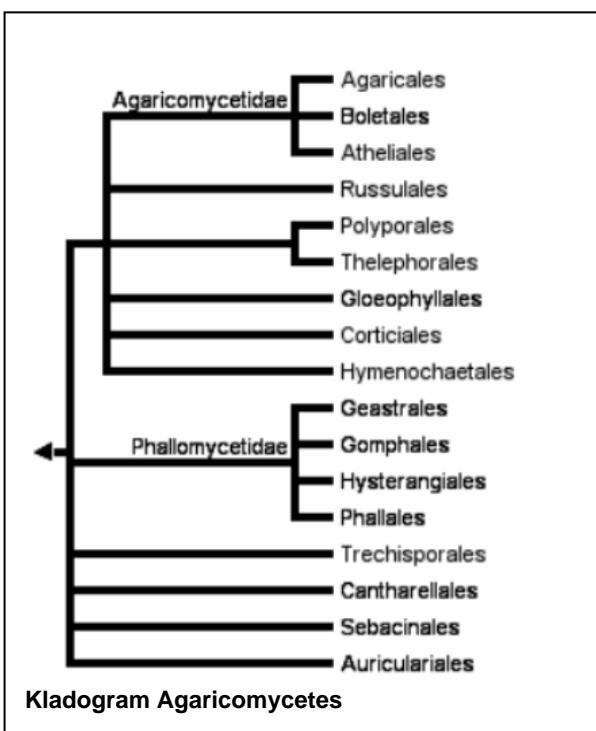
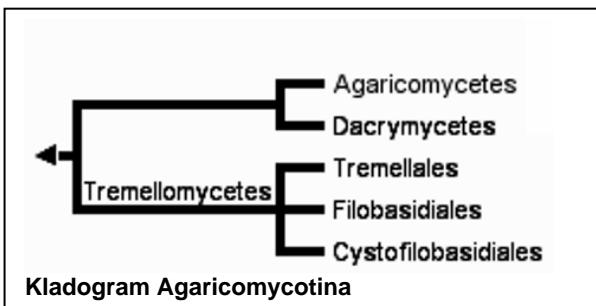
Mikroskopska slika listića vrste
Coprinus cinereus
Vidljivi su bazidijumi sa četiri spore.

Agaricomycotina je klad koji sadrži oko 13500 opisanih vrsta, odnosno 60% opisanih bazidiomiceta. Različite vrste gljiva su se specijalizovale za dekompoziciju organske materije, ali što se tiče drveta i drugih biljnih tkiva, smatra se da su bazidiomicete iz klada Agaricomycotina najviše razvile sposobnost „varenja“ celuloze i lignina.

Prilikom ranijih klasifikacija naučnici su insistirali na karakteristikama bazidijuma – da li je fragmentisan i da li je septiran. U zavisnosti od odgovora na to, razlikovali su heterobazidiomicete i homobazidiomicete. Međutim, klad Tremellomycetes ima vrsta kod kojih bazidijum nije septiran, a u kladu Agaricomycetes postoje vrste (*Auricularia*, *Sebacina* ...) sa podeljenim bazidijumom.

Jedinstvenu karakteristiku klada Agaricomycotina čini postojanje jedinstvene vrste „brane“ izmedju ćelija (dolipore septum), koja reguliše protok jedara i citoplazme. Na nju se naslanja specifična struktura nazvana parentozom (engleski „parenthosome“) čije prisustvo ili odsustvo, ili pak konfiguracija, služi kao bitan činilac za klasifikaciju.

Kladovi Tremellomycetes i Dacrymycetes su po staroj klasifikaciji činili heterobazidiomicete i tu su na silu „uguravani“ rodovi *Auricularia* i *Sebacina*. Za klad Agaricomycetes se ranije smatralo da čine samo homobazidiomicete, tj gljive čiji bazidijum nije ni na koji način podeljen.



Većina gljiva koje srećemo šetajući prirodom pripadaju kladu Agaricomycetes. Postoji veliki diverzitet ovih vrsta, a mnoge od njih su od velikog interesovanja za ljudе. Jedan deo vrsta se specijalizovao za razgradnju mrtve biljne mase, drugi živi u mikorizi sa višim biljkama, dok jedan broj vrsta učestvuјe u patologiji šuma kao fakultativni ili obligatni paraziti.

Vrste na sledećim fotografijama pripadaju kladu Agaricomycetes.



Literatura

1. James, T. Y. et al. *Nature* 443, 818-822 (2006)
2. Joel Cracraft, Michael J. Donoghue 'Assembling the Tree of Life', Oxford University Press 2004
3. Colin Tudge ' The Variety of Life: a survey and a celebration of all the creatures that have ever lived.', Oxford University Press 2000.
4. Hibbett, D. S., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, T. Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. McLaughlin, M. J. Powell, S. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y.-C. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. Hyde, J. E. Ironside, U. Köljalg, C. P. Kurtzman, K.-H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miądlikowska, A. Miller, J.-M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schüßler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiß, M. M. White, K. Winka, Y.-J. Yao, N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* (u štampi)