

# **System a fylogeneze hub (*pro pokročilé*)**

**Díl třetí: *Dikarya***

**– *Ascomycota*: *Taphrinomycotina*, *Saccharomycotina*,  
*Pezizomycotina* (charakteristika pododdělení).**

## DIKARYA

představují vrcholovou skupinu vývojového stromu hub – jednobuněčné i vláknité typy bez bičíkatých stadií, jejichž jednotícím znakem je dikaryotická fáze v životním cyklu: *Ascomycota* a *Basidiomycota*

### ASCOMYCOTA – HOUBY VŘECKATÉ

Charakteristika skupiny (oddělení) *Ascomycota*:

- vegetativní stélka – přehrádkované **mycelium** (u kvasinek i jednotlivé buňky, příp. pučivé pseudomycelium), které je zpravidla haploidní (výjimky: diploidní mycelium – čeled' *Protomycetaceae*, dikaryotické mycelium – *Taphrinaceae*)
  - přehrádky mají ve středu **jednoduchý pór** (výjimečně chybí)
  - buněčná stěna je tvořena zejména chitinem nebo různými typy glukanů
- výtrusy vznikají ve **vřecku (ascus)**; vřecká bývají různého tvaru (válcovitá, vřetenovitá, kyjovitá i kulovitá) a s různou dobou trvání u různých hub
  - zralé vřecko je diploidní (obvykle je jedinou diploidní buňkou v životním cyklu) a představuje meiosporangium (meioza probíhá při vzniku spor)
  - spory se tvoří endogenně, obvykle v počtu 8 v jednom vřecku – po meioze ještě 1 mitóza (nebo i další mitózy a pak 16, 32 i více spor, **extrém přes tisíc**)

- při pohlavním procesu dochází ke vzniku dikaryotických hyf v **plodnicích (askomatech)** => v koncových buňkách tzv. **askogenních hyf** probíhá karyogamie a vznik věceček
  - u jednodušších hub mohou věcečka vznikat přeměnou jednotlivých buněk
- u mnoha zástupců se však věcečka a askospory za normálních podmínek vůbec netvoří a houba žije jen v imperfektním stadiu (anamorfa)
  - nepohlavní rozmnožování je zajištěno tvorbou konidií (mitospor s exogenním vznikem), které se tvoří thalicky (fragmentací stélky na jednotlivé buňky) nebo blasticky (pučením z jednotlivých buněk, buněk hyf nebo koncových buněk konidioforů)
- nejpočetnější skupina hub (cca 50–60 % známých taxonů)
  - zahrnuje i většinu známých lichenizovaných hub a také většinu známých imperfektních hub (skupina *Deuteromycota*)
  - z ekologického hlediska jsou mezi věcekatými houbami saprotrofové, parazité (zejména cévnatých rostlin) i houby žijící v některém typu symbiózy (zmíněný lichenismus, v menší míře mykorrhiza, mnoho zástupců roste endofyticky)

Molecular phylogenetic analyses of nuclear and mitochondrial ribosomal RNA genes and protein coding genes support a monophyletic Ascomycota (Lutzoni et al 2004, James et al 2006, Spatafora et al 2006). Early diverging lineages of Ascomycota have been classified in Taphrinomycotina (Eriksson 2004; =Archiascomycetes Nishida and Sugiyama 1994). Due to the lack of strong support for the monophyly of Taphrinomycotina (Nishida and Sugiyama 1994) and the paraphyletic resolution of these taxa in some analyses (Lutzoni et al 2004), Taphrinomycotina is not recognized in some classifications (Eriksson 2005). More recent analyses, however, that included multiple protein coding genes and RNA genes recovered a monophyletic Taphrinomycotina with greater support (James et al 2006, Liu et al 2006, Spatafora et al 2006).

The Taphrinomycotina includes yeast species (*Pneumocystis*, *Schizosaccharomyces*), dimorphic taxa (*Taphrina* spp.) and a filamentous sporocarp producing genus (*Neolecta*). The placement of *Neolecta* among the basal lineages of the Ascomycota is surprising because of the presence of an ascoma, a feature not found in the other basal lineages or in any Saccharomycotina (Landvik et al. 1992). However, there is no reason that the Saccharomycotina could not have lost ascomata as hyphal growth became suppressed in favor of yeasts. The Saccharomycotina form a well-supported monophyletic taxon, as do the Pezizomycotina (Gargas et al. 1995, Lutzoni et al 2004, Spatafora et al 2006). Asexual fungi sharing morphological or molecular characters of sexual Ascomycota are classified in the Ascomycota and its subtaxa; examples include *Candida albicans* (Saccharomycotina, Saccharomycetes) and *Penicillium chrysogenum* (Pezizomycotina, Eurotiomycetes).

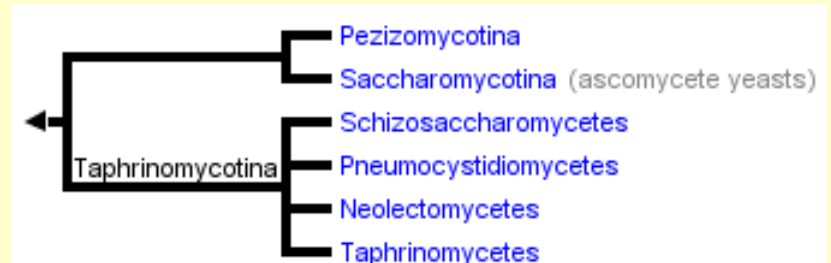
By comparing nucleic acid sequences from 50 genes, the timing of Ascomycota evolution has been estimated, although results produced a wide geological time span depending on calibrations points used (Taylor and Berbee 2006). The Taphrinomycotina, Saccharomycotina and Pezizomycotina were likely established in the early Devonian, a bit more than 400 million years ago (mya). Some estimates, however, suggest a much earlier Ascomycota origin of ca. 1000 mya (Hedges et al 2001, Taylor and Berbee 2006). Fossils of early Ascomycota are not easy to recognize and the utility of some of them as exemplars of extant lineages is problematical (e.g., *Paleopyrenomycites devonicus* as a fossil Sordariomycetes). Thus, we still rely on generally accepted fossil dates external to Fungi (e.g., dicot-monocot split) for potentially more robust calibration points.

## TAPHRINOMYCOTINA

pravděpodobně parafyletická skupina (zahrnující zbytky heterogenní umělé skupiny *Hemiascomycetes* po odštěpení pravých kvasinek), již sjednocují pouze molekulární charakteristiky, stojí na bázi vývojového stromu vřeckatých hub

- povětšinou primitivní, morfologicky jednoduché organismy
- mycelium redukované (jednotlivé buňky, pučivé pseudomycelium) nebo vláknité (a pak diploidní nebo dikaryotické), Voroninova tělíska chybí
- v buněčné stěně chitin buď zcela chybí, nebo přítomen jen ve stopách
- nepohlavní rozmnožování: pučení, tvorba blastospor
- pohlavní rozmnožování: somatogamie (hologamie i hyfogamie), vzácně jiné typy (gametangiogamie, gametogamie)
- chybí plodnice (výjimku představuje rod *Neolecta*), vřečka nevznikají z askogenních buněk a nemají otevírací aparát

zástupci jsou hlavně saprotrofové půdní nebo epifytičtí / epizoičtí (někteří žijí v trávicím traktu), někteří parazité rostlin

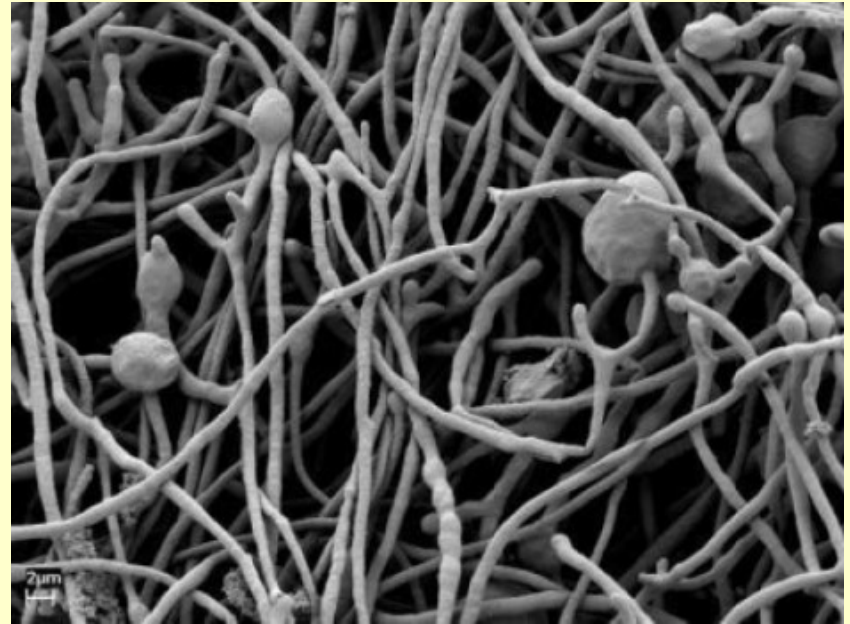


## ARCHAEORHIZOMYCETES (<http://www.sciencedaily.com/releases/2011/08/110811142823.htm>)

- nově vymezený taxon, fylogeneticky umístěný do skupiny *Taphrinomycotina* (dříve známý pod označením “SCG1”, resp. “Soil Clone Group 1”)
- představují zřejmě starobylou skupinu půdních hub; jsou známy z tundrových oblastí Skandinávie a Severní Ameriky, ale mohou mít širokou ekologickou amplitudu

*Archaeorhizomyces finlayi*, hyfy a chlamydospory.

SEM: Anna Rosling & Karelyn Cruz Martinez; odkaz na zdroj viz v záhlaví stránky.



- ačkoli v půdě tvoří asociace s kořeny rostlin (dřeviny jehličnaté i listnaté, též *Ericaceae*), zřejmě se nejedná o obligátní parazity nebo ektomykorhizní houby, neboť jsou schopné i růstu v kultuře na umělých půdách (schopné využít jako zdroj uhlíku různé cukry, glukózu i celulózu); spíše je předpokládána koexistence s jinými houbami v půdě
- taxon aktuálně zahrnuje jediný známý rod *Archaeorhizomyces*, ale na základě molekulárně ekologických dat (environmental sequencing data) tyto houby mohou mít významný podíl v celém společenstvu půdních hub a předpokládá se postupné objevování dalších druhů

## NEOLECTOMYCETES

– jediný řád s jedinou čeledí a jediným rodem *Neolecta* – na pohled normální vřeckaté houby, vytvářejí stopkatá apothecia vzhledu zástupců řádu *Helotiales*

– přehrádkované mycelium s vícejadernými buňkami, u sept jsou přítomna Voroninova tělíška

– kyjovitá vřečka vznikají typickým způsobem: dvojjaderné buňky => karyogamie => meioza + 1 synchronní mitóza => 8 spor s tenkými amyloidními stěnami

– vrchol vřečka je uťatý, jemně ztlustlý s širokou apikální štěrbinou

– mezi vřečky nejsou parafýzy, spory jsou z vřeček aktivně vystřelovány

– saprotrofní houby, nalézané ve vlhkých lesích různého složení

– záhadný a fylogeneticky významný rod, podporuje teorie o vzniku vřeckatých hub z vláknitých zástupců s plodnicemi (kvasinkovitá stadia jsou považována za sekundárně redukovaná)

– separaci této třídy od vlastních vřeckatých hub (bývalá třída /*Eu-/Ascomycetes*, aktuálně odpovídá pododd. *Pezizomycotina*) má na svědomí společný cluster s taphrinami při molekulární analýze

– není vyloučeno že jde o bazální skupinu jednoho z následujících pododdělení



*Neolecta vitellina*

# **PNEUMOCYSTIDOMYCETES**

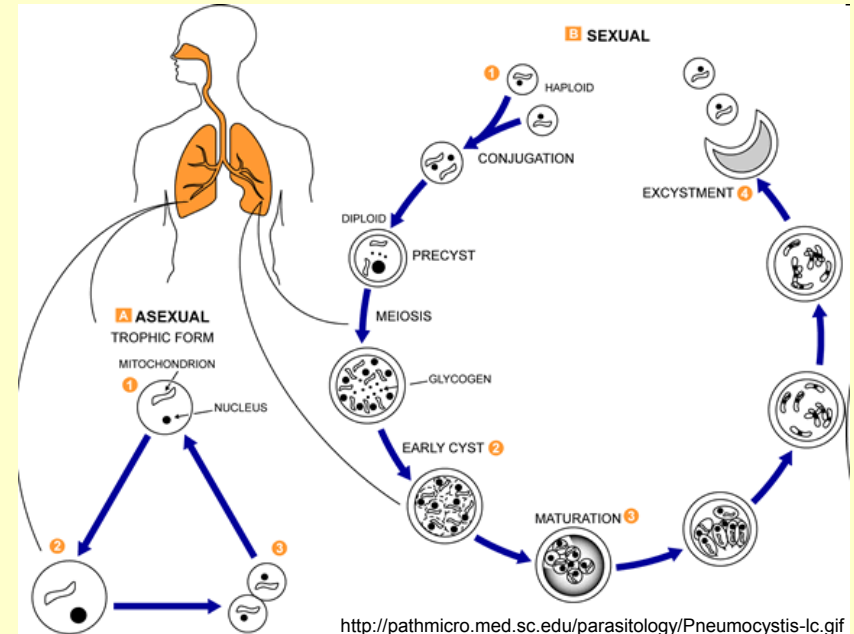
původně jediný druh *Pneumocystis carinii*, dnes soubor blízce příbuzných druhů

– houby kvasinkovitého charakteru,  
tenkostěnné vegetativní buňky žijí  
na povrchu plicního epitelu savců

– množení prostým dělením buněk

– pohlavní proces: při konjugaci (fúze dvou vegetativních buněk, plasmogamie i karyogamie) dochází ke vzniku cysty, v níž vzniká 4-8 dceřinných buněk (meiotické dělení + může dojít k jedné navazující mitóze) => primitivní vřečka, obsahující askospory => prasknutí stěny umožní uvolnění spor

– obligátní parazit; při imunitním selhání (u člověka typicky v případě AIDS; člověka napadá druh *Pneumocystis jirovecii*) dojde k přemnožení a vzniku pneumocystózy – zánětu plic (až smrtelnému)







<http://www.mapageweb.umontreal.ca/rokeach/index-en.html> <http://www.umassmed.edu/faculty/show.cfm?start=Figures&faculty=213>



## **SCHIZOSACCHAROMYCETES** („fission yeasts“)

přes morfológickou a ekologickou podobnost s kvasinkami stojí tyto houby nejbliže třídě *Taphrinomycetes*; některými autory byly dokonce spojeny do jedné skupiny, která je považována za stojící na pomezí (řekněme v místě "větvení vývojového stromu") mezi vřeckatými a stopkovýtrusnými houbami

– jednobuněčné houby, morfológicky podobné zástupcům řádu *Saccharomycetales* (ale liší se složením buněčné stěny nebo způsobem tvorby dceřiných buněk)

– vláknitá stadia chybí, vegetativní buňky válcovité; vegetativní rozmnožování: schizotomie (rozpad buněk na 2-4-8 dceřiných)

– životní cyklus je haplobiotický; pohlavním procesem je prostá hologamie – splynutí dvou vegetativních buněk, po karyogamii následuje meiotické dělení a případně ještě synchronní mitóza => buňka se stává vřeckem s 4–8 spori (hyalinní nebo pigmentované, amyloidní)

– saprotrofové, v přírodě mají jako zdroj živin cukerné exudáty rostlin; v anaerobních podmínkách jsou schopné fermentace (shodný znak s kvasinkami)

– jeden rod, několik druhů; nejznámější je *Schizosaccharomyces pombe* – užívaný k výrobě "afrického piva" z prosa, biotechnologické produkci citrulinu

# TAPHRINOMYCETES

## řád *Taphrinales*

- buněčná stěna bez chitinu
- enteroblastická konidiogeneze (výjimka v rámci *Taphrinomycotina*)

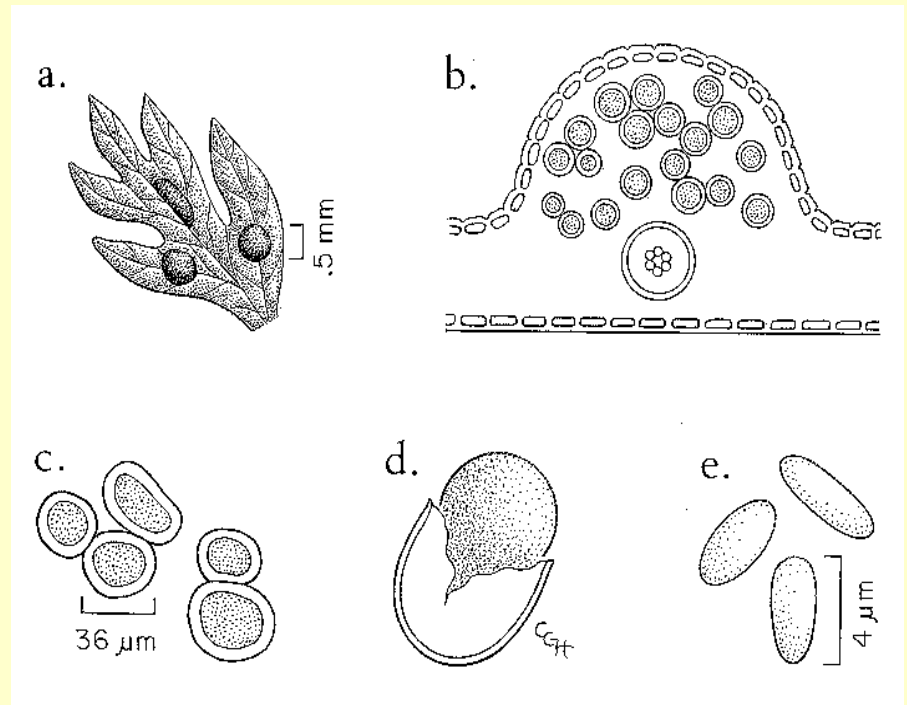
dvě skupiny navzájem nepodobných organismů dříve oddělovány jako dva řády, leč podle současných poznatků jim náleží pouze úroveň čeledí v rámci jediného řádu

## čeleď *Protomycetaceae*

- intercelulární přehrádkované mnohojaderné diploidní mycelium
- tvorba přezimujících askogenních buněk (chlamydospor) s dvouvrstevnou stěnou => po přezimování praská vnější exospor, vyhřezne meiosporangium; meioza => čtveřice jader vzniklých dělením jednotlivých jader představují "bezblanné vřecko", celý útvar se nazývá synaskus (ve stěně synasku i celulóza!)

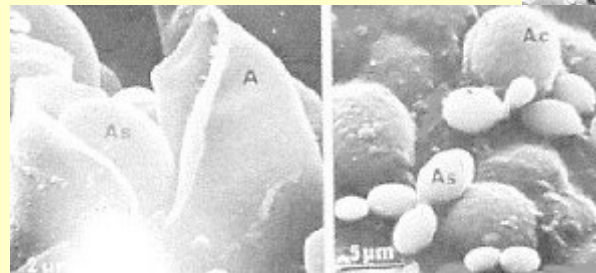
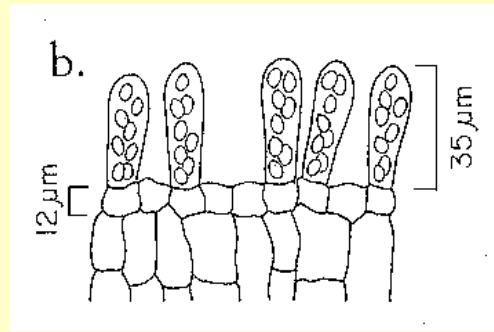
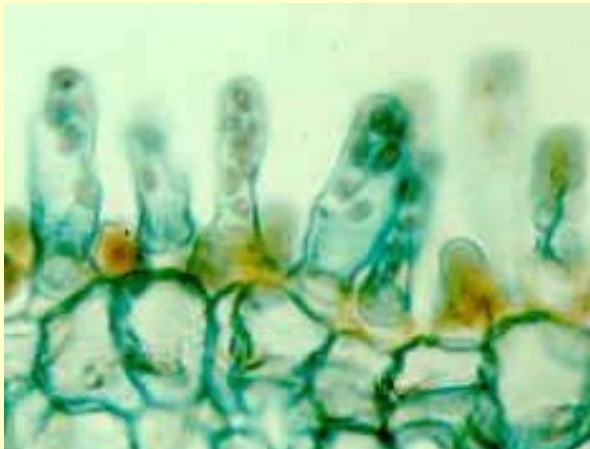
*Protomyces macrosporus* - parazit miříkovitých (hlavně *Aegopodium podagraria*)

na obrázku: **a** – zduřeniny na listu, **b** – průřez zduřeninou s askogenními b., **c** – askogenní buňka, **d** – uvolnění vřeka, **e** – askospory



## čeleď *Taphrinaceae*

- specializovaní obligátní parazité dřevin (několik čeledí dvouděložných)
- ze spor pučí haploidní buňky, posléze se tvoří dikaryotické parazit. mycelium
- kvasinkovité buňky či pučivé pseudomycelium žije saprotrofně na povrchu budoucího hostitele => z těchto buněk mohou pučet blastospory => kopulací blastospor (nebo párováním jader pseudomycelia) vzniká dikaryotické mycelium infikující pletivo hostitele, vytváří pod povrchem hostitele askogenní buňky („chlamydospory“) => karyogamie => zygota, prorážející kutikulu
- 2n fáze: mitóza => vznik 2 buněk; tzv. bazální buňka degeneruje, horní se mění ve vřecko s obvykle 8 sporami (viz obr. a foto vlevo), otevírá se štěrbinou
- spory mohou začít pučet už ve vřecku



*Taphrina deformans* (kadeřavka broskvoňová)  
způsobuje kadeřavost listů broskvoní  
(zavlečena z Číny, dnes všude, kde se pěstují  
broskve)

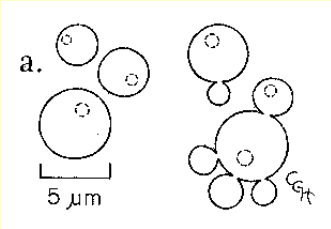


*T. betulina* - v pletivech pupenů břízy,  
způsobují zmnožení větví a tvorbu  
čarověníků



*T. pruni* (k. švestková, puchýřnatec slívový)  
plody švestek mění na tzv. bouchoře (puchry,  
zpotvořené plody, křivačky, kohoutky)





## SACCHAROMYCOTINA [1 třída SACCHAROMYCETES]

veget. fáze – jednotlivé buňky nebo pučivé pseudomycelium

– vzácně přehrádkované hyfy, v septech mnoho mikroporů

– chitin v bun. stěně jen někdy, stopové množství (kolem jizev po pučení buněk), převažují glukany a mannany

převažuje nepohlavní rozmnožování – holoblastické pučení, tvorba blastospor

pohlavní rozmnožování: somatogamie – splynutí dvou haploidních buněk, případně haploidních jader v buňce (vzácně gametangiogamie či gametogamie)

– diploidní buňka prodělá meiotické dělení, v některých případech ještě jednu synchronní mitózu => buňka se stává jednoduchým vřeckem s 4–8 spori

– životní cyklus haplobiotický, haplo-diplobiotický (izomorfická rodozměna) nebo i diplobiotický

– holozygotní druhy: vřecko vzniká přeměnou zygoty

– exozygotní druhy: vřecko se zakládá jako výrůstek na zygotě

převážně saprotrofové, fermentace cukrů (rozklad na etanol a CO<sub>2</sub>) a syntéza organických látek (=> využití v biotechnologii); někteří mohou být i parazité živočichů (*Candida* – tenká hranice mezi neškodnou symbiózou a parazitismem)

třída *Saccharomycetes* zahrnuje primárně kvasinkovité (netvořící vláknitou stélku) houby, které nespady do některé z tříd pododdělení *Taphrinomycotina*

! pozor - kvasinky v širším smyslu nezahrnují jen zástupce této třídy !

- kvasinkovitá stadia (dimorfickou stélku) mají kromě pododd. *Taphrinomycotina* i zástupci odd. *Zygomycota*, *Basidiomycota* a ostatní skupiny odd. *Ascomycota*
- kromě toho známe i asporogenní kvasinky, řazené do pomocného oddělení *Deuteromycota* (pomocná třída *Blastomycetes*)

Members of the subphylum Saccharomycotina constitute a monophyletic group of ascomycetes that are well defined by ultrastructural and DNA characteristics. Saccharomycotina have been well established in numerous studies of ascomycetes as the sister group to Pezizomycotina. The basal ascomycete group, Taphrinomycotina, is the sister to Saccharomycotina and Pezizomycotina. Although members of Saccharomycotina were considered to be primitive by some early mycologists, they are best viewed as a highly divergent group from the sister taxon. The subphylum contains a single class and order (Saccharomycetes and Saccharomycetales).

Early yeast classification involved the defining of a monophyletic group in the absence of DNA analysis. The classification of yeasts as a monophyletic group meant removing the basidiomycetes following the discovery of clamps and basidiospores in some species (Kurtzman and Fell 1998). Several physiological characters also were useful. DNA sequence analysis allowed the transfer of yeast forms now placed in Taphrinomycotina (e.g., *Neolecta*, *Schizosaccharomyces*) and Pezizomycotina (e.g., *Symbiotaphrina*, yeast-like symbionts of plant hoppers) to their correct phylogenetic position.

*Saccharomyces cerevisiae* (k. pивní) - vřr. piva, vřna, drořdí; haplodiplobiotický cyklus, v kultuře pohromadě haploidní i diploidní buňky (ve řlechtěných kulturách diploidní buňky)

[http://www.life.uiuc.edu/ib/471/lectures/371\\_day17/Lecture17\\_gallery/pages/S.%20octosporus%202A.htm](http://www.life.uiuc.edu/ib/471/lectures/371_day17/Lecture17_gallery/pages/S.%20octosporus%202A.htm)



*Saccharomyces ludwigii*  
- bipolární pučení, diplobiont (askospory kopulují jeřtě ve vřecku)

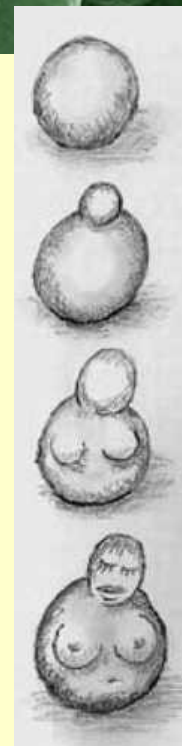
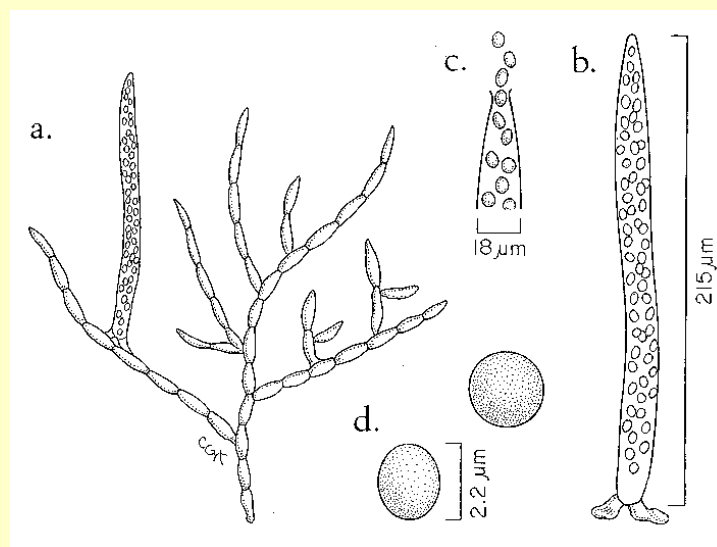


biopact.com/2006\_06\_15\_archive.html

*Endomyces* - myceliální rod, tvorba arthrospor, rozpad mycelia na úseky



[www.rci.rutgers.edu/~microlab/applied%20micro/schedulelinks/dipodascus.htm](http://www.rci.rutgers.edu/~microlab/applied%20micro/schedulelinks/dipodascus.htm)



*Dipodascus* - vláknité mycelium nejč. v mřzotoku dřevin, anizogametangiogamie mnohojaderná gametangia jako postranní vřrůstky mycelia, po kopulaci ihned R! (haplobiont), vznik polysporických vakovitých vřrecek (obr.: **b** – vřrecko, **d** – spora)

## PEZIZOMYCOTINA [dříve třída *Ascomycetes*, "pravé" vřeckaté houby]

- tvorba **plodnic** - askomat (askokarpů)
- přítomna pravá **dikaryotická fáze: askogenní hyfy**, na nich se tvoří vřečka
  - vegetativní stélku tvoří vláknité, větvené, přehrádkované **mycelium**
- přehrádky vrůstají centripetálně, uprostřed zůstává jednoduchý pór (umožňuje přechod plazmy, organel i jader) s možností uzavření (souvisí s přítomností Voroninových tělísek, v některých případech bývají póry spíš trvale uzavřeny)
  - v plodnicích, sklerociích a stromatech nepravá pletiva – plektenchymy
- **nepohlavní rozmnožování: konidiemi**, vzácně dělením či fragmentací stélky
- **pohlavní rozmnožování** – výchozím typem je anizogametangiogamie: gametangia jsou obvykle mnohojaderná, samčí kopulační větev mycelia nese válcovité či kyjovité **anteridium**, samičí větev (**archikarp**) nese i několik obvykle kulovitých **askogonů** s vláknitými výrůstky – **trichogyny**
- menšina zástupců (10-12 %) se vyskytuje v **pleomorrické holomorfě** (rozmnožuje se nepohlavně i pohlavně, vytváří teleomorfu i anamorfu)
  - většina jich je známa v meiotické holomorfě (netvoří anamorfu) anebo v mitotické holomorfě (netvoří teleomorfu, tyto řadíme mezi *Deuteromycota*)



## životní cyklus haplo-dikaryotický:

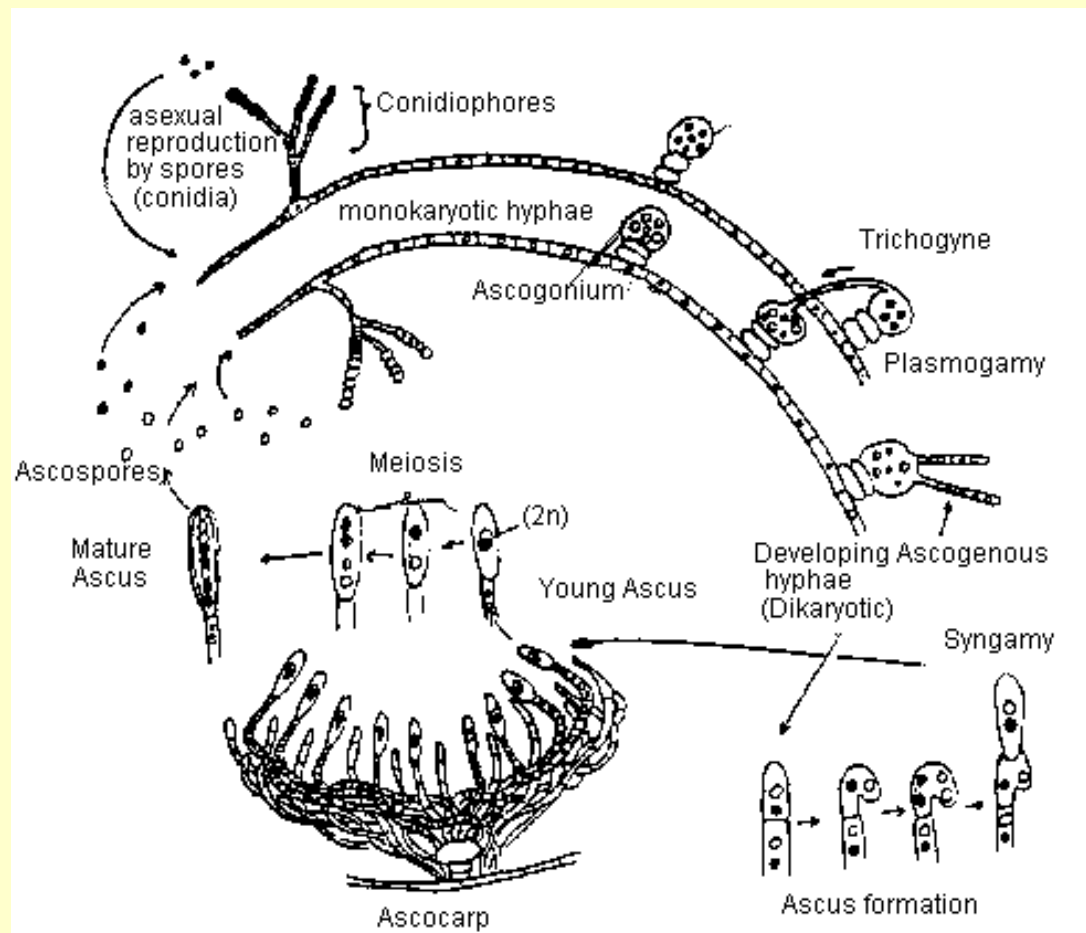
askospora klíčí v monokaryotické vegetativní mycelium, v této fázi často nepohlavní rozmnožování (konidie)

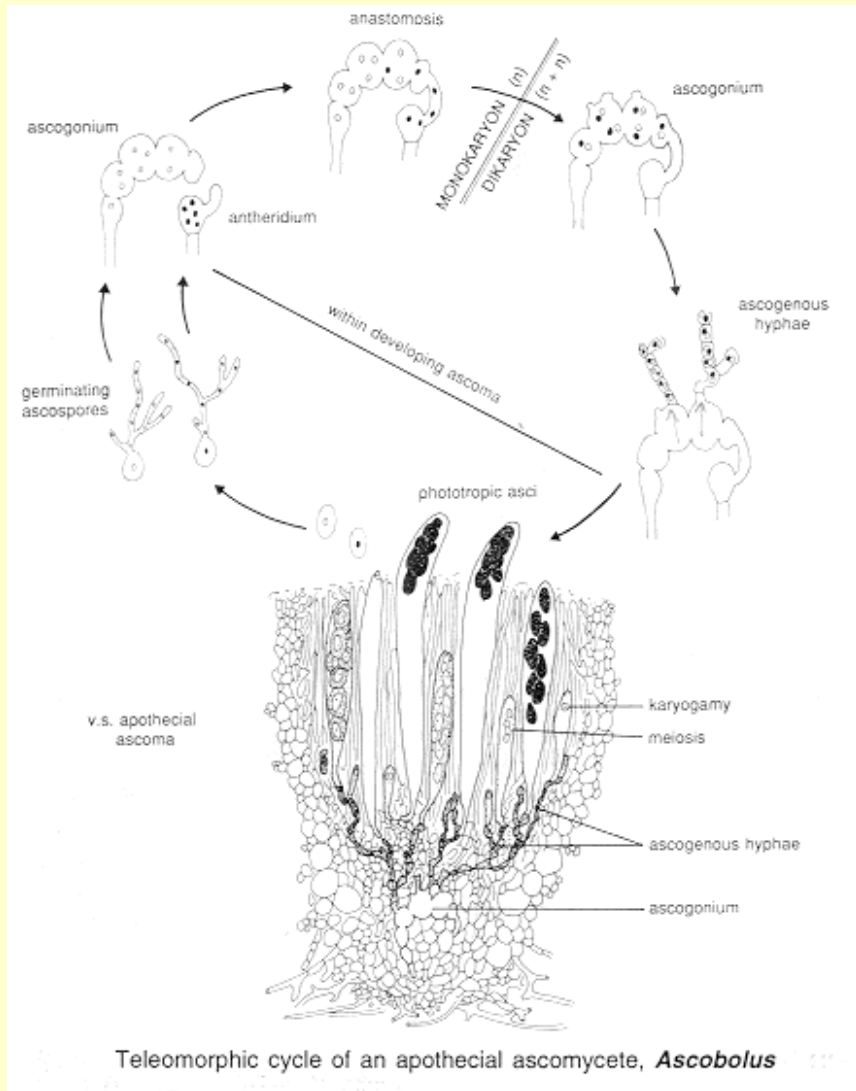
=> tvorba gametangií – na jednoduché samčí větvi anteridium, na větvené samičí (tzv. archikarpu) askogony

=> k trichogynu (jehož jádra degenerují) se přiblíží anteridium => plasmogamie

=> v oplozeném askogonu párování jader => vyrůstají askogenní hyfy, tvořící plodnice

=> koncové buňky askogenních hyf v roušku se stávají askogenními buňkami  
=> karyogamie => meioza => obvykle ještě jedna mitóza => zralé vřecko s 8 askosporami





## modifikace pohlavního procesu:

### gameto-gametangiogamie

(= spermatizace):

namísto anteridií oplodňují askogon aplanogamety - spermacie, vznikající na spermacioforech nebo v ložiscích - spermogoniích (funkci spermacií mohou převzít i konidie, sloužící jinak k nepohlavnímu rozmnožování)

### somato-gametangiogamie:

askogon oplodněn přímo jádrem ze somatické hyfy, anteridia se netvoří u vřekatých hub pouze ojediněle

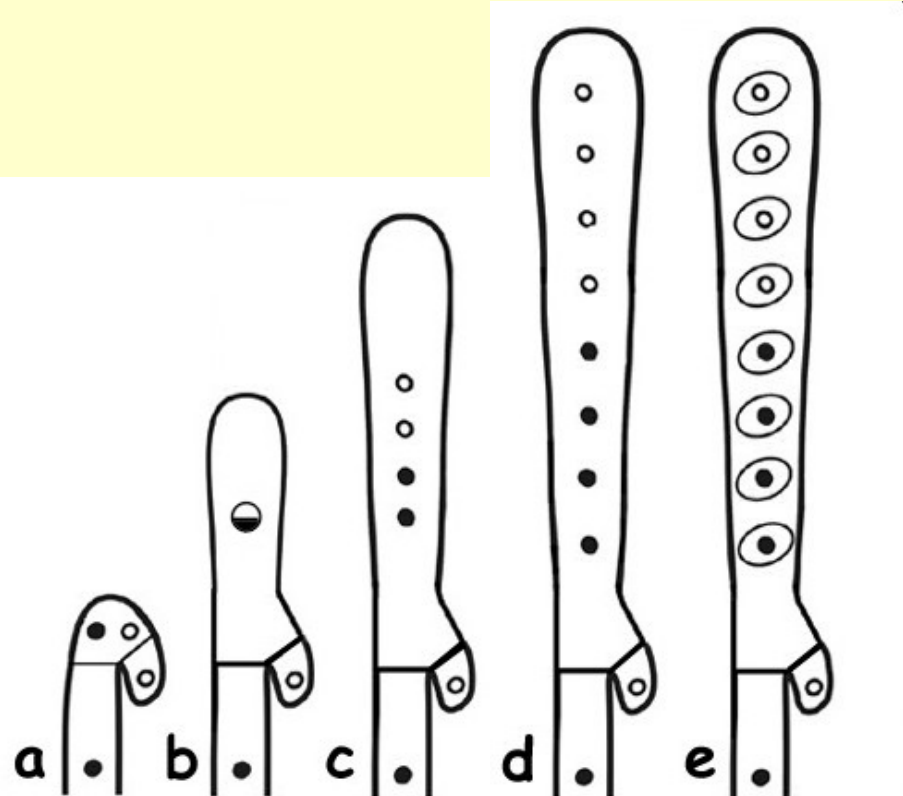
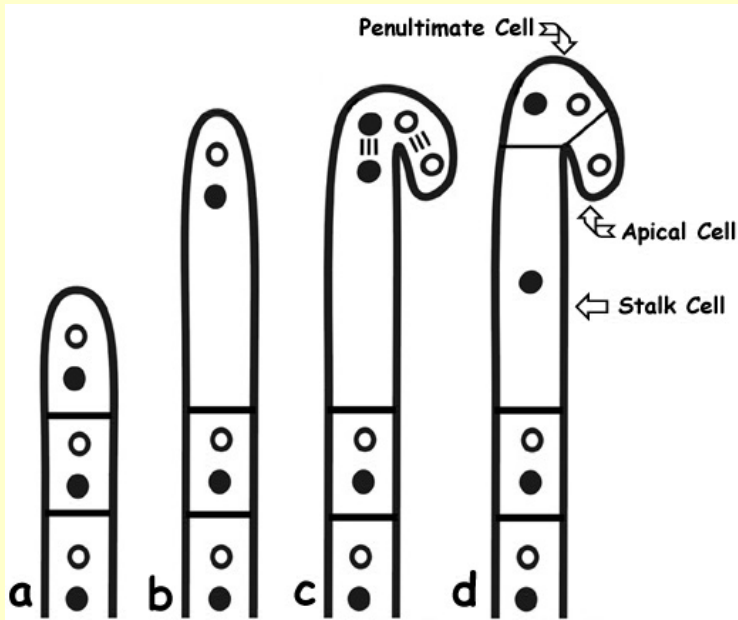
### somatogamie:

splynutí dvou somatických hyf (hyfogamie) => přes póry v přehrádkách se jádra přesunou do tvořícího se základu askogonu

autogamie (vzácná): párování jader uvnitř mnohojaderného askogonu nebo mezi jádry askogonu a trichogynu

při tvorbě věceck dochází k tzv. **hákování**:

terminální buňka dikaryotické askogenní hyfy se ohne, její 2 jádra se rozdělí  
=> přehrádky oddělí střed buňky se 2 různými jádry od 1-jaderných "zbytků"  
=> středový úsek se stává terminální buňkou => věckem, v něm karyogamie  
meioza; "zbytky" splynou zase v dikaryotickou (nyní subterminální) buňku  
(=> ta se může znovu hákovat  
=> pak vzniká svazek věceck)

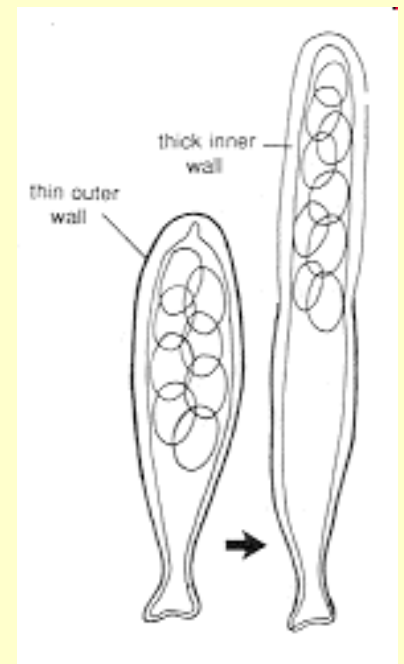
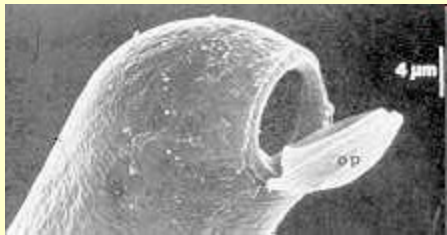


**vřecko** je vždy jednobuněčné!!

podle stavby stěn a otevíracího aparátu rozlišujeme vřečka:

- **pro(to)tunikátní** s jednovrstevnou stěnou bez otevíracího aparátu, spory se pasivně uvolňují po rozpadu nebo zeslizovatění stěny vřecka; takováto vřečka nalézáme u nejjednodušších vřeckatých hub

- **unitunikátní** s dvouvrstevnou stěnou členěnou na exoaskus a endoaskus obě vrstvy tenké a spojené, otevírají se současně pórem nebo štěrbinou („askoapikální aparát“ často s vrcholovým prstencem - vřečka **inoperkulátní**, viz průřez na obr. uprostřed) nebo jsou vybavena víčkem (dva obr. vlevo, vřečka **operkulátní**)



všechny obrázky na této straně: [www.mycolog.com](http://www.mycolog.com)

- **bitunikátní** se stěnou vícevrstevnou rozdělenou na dvě funkčně rozdílné vrstvy - zde exoascus praská, endoascus vyhřezne a prodlouží se a teprve ten se později otevírá (vždy inoperkulátní, viz obr. vpravo); z uni- a bitunikátních vřecek jsou spory vymršťovány turgorem buněk

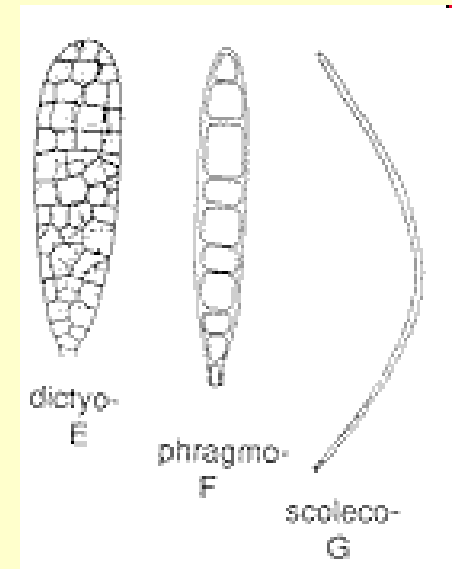
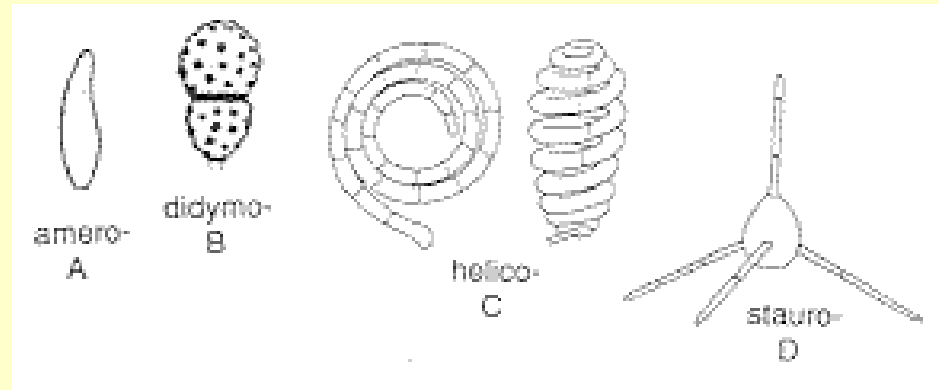
**spory** jsou obvykle jednobuněčné a po 8 ve vřecku, ale:

namísto 8 jednojaderných mohou vzniknout 4 dvoujaderné spory, případně proběhnou další mitózy a spor je 16 (32)

nebo více dělení jader ve sporách a jejich oddělení přehrádkami  
=> vícebuněčné spory:

- dvoubuněčné **didymospory** (příklad *Nectria*)
- vícebuněčné **fragmospory** (buňky v jedné řadě; příklad *Geoglossum*)
- **diktyospory** (dělení ve více směrech => zdřovité uspořádání; příklad *Cucurbitaria*)
- jednobuněčné spory nazýváme **amerospory**

(popsané názvy jsou používány i pro konidie, dalšími typy jsou hvězdovité staurospory, spirálně stočené helikospory apod.)



## plodnice - askomata

vždy smíšená stavba:

monokaryotické hyfy tvoří většinu pletiva plodnice (jejich soubor se zove hamathecium) dikaryotické hyfy jsou askogenní, na nich se tvoří vřecka

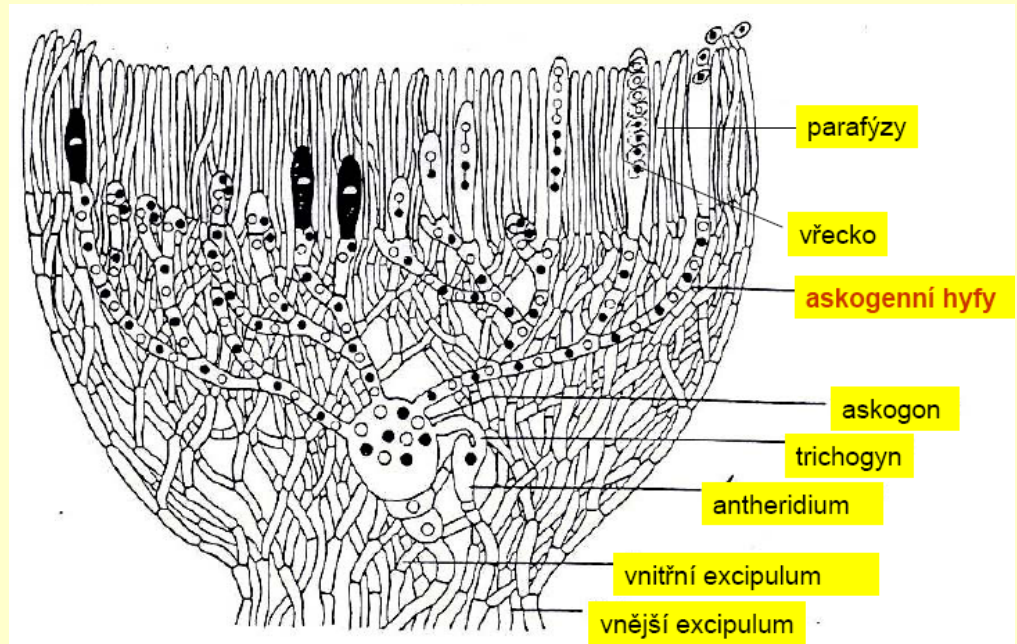
členění typů plodnic podle ontogeneze:

typ **askohymeniální**: nejprve

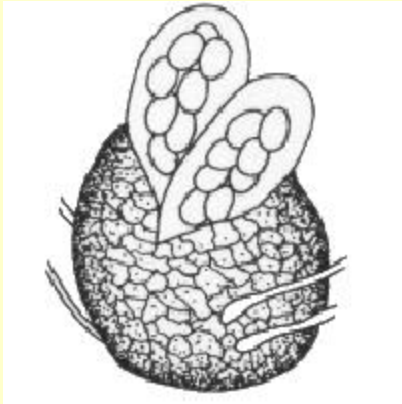
dojde k pohlavnímu procesu, poté se v tom místě vytváří plodnice souběžně s růstem askogenních hyf => vřecka (obvykle unitunikátní) se tvoří na povrchu plodnice nebo v primárních dutinách (vzniklých při vývoji plodnice)

typ **askolokulární**: primárně se vytvoří pseudoparenchymatický útvar (askostroma - základ plodnice), ve kterém teprve dojde k vytvoření gametangií a k pohlavnímu procesu => následně teprve vznikají lyzigenně tzv. sekundární dutiny, do nichž prorůstají již vytvořeným pletivem askogenní hyfy a v nichž se tvoří vřecka (obvykle bitunikátní)

(dříve se odráželo v systematickém členění - podtřídy *Ascoloculomycetidae* vs. *Ascohymenomycetidae*)



členění plodnic podle morfologie (základní **askohymeniální** typy):



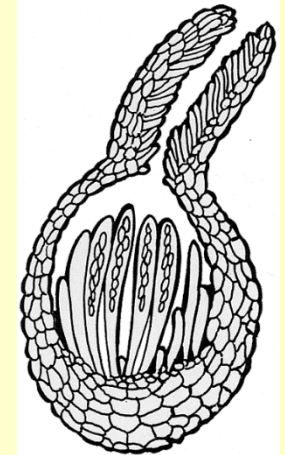
### **kleistothecium**

uzavřená plodnice s vytvořenou stěnou, otvírá se rozpadem; vřecka nejsou nijak uspořádána

### **perithecium**

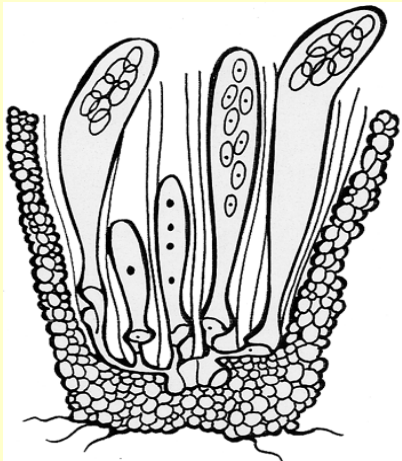
kulovitá nebo protáhlá plodnice (často zanořená ve stromatu), vřecka uspořádána uvnitř v theciu (dozrávají postupně), mezi nimi se

tvoří sterilní hyfová zakončení - parafýzy; spory jsou vystřelovány z vřecek a vycházejí ven ústím (ostiolem) vystlaným perifýzami (parafýzy a perifýzy se tvoří z haploidních hyf)



### **apothecium**

primárně miskovitá plodnice (odvozeně pak různých tvarů); vřecka jsou uspořádána v theciu na povrchu plodnice, parafýzy vytvořeny; vrstva hyf pod theciem tvoří tzv. hypothecium, sterilní okraj apothecia (tvořen haploidními hyfami) je nazýván excipulum; vřecka dozrávají současně, spory jsou vystřelovány (stimulem bývá vnější podnět, například světlo)



kromě těchto základních typů plodnic rozlišujeme ještě:

**protothecium** (jen spleť hyf obklopujících vřecka)

**gymnothecium** (intermediární typ mezi proto- a kleistotheciem, má stěnu tvořenu spletenými hyfami (nikoliv pseudoparenchymem))

**tuberothecium** (jak je někdy odlišováno druhotně uzavřené apothecium)

a některé další typy

**askolokulární** typy mají následující typy plodnic:

myriothecium - polštářovitá plodnice s dutinami, v každé jediné vřecko

**pseudoapothecium** - obdoba apothecia askohymeniálních hub

**pseudoperithecium** - obdoba perithecia askohymeniálních hub

thyriothecium - síťovité pseudoperithecium

**hysterothecium** - štěrbinovité pseudoapothecium (*Lophodermium*)

**výskyt, ekologie:** suchozemští, vodní (i mořští) zástupci

saprofyté, fakultativní i obligátní parazité rostlin i živočichů

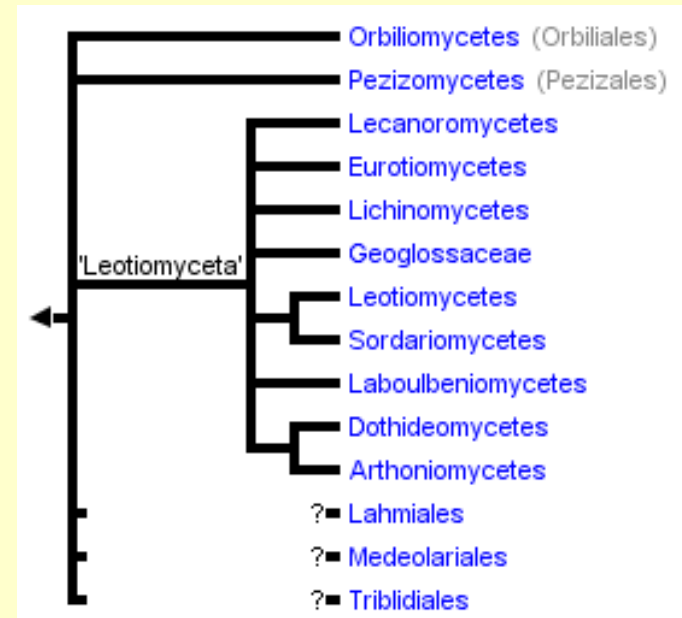
symbiotické vztahy - **lichenismus** (mykobionti většiny lišejníků jsou právě *Ascomycetes*), **mykorhiza** (méně časté)

**využití:** některých druhů jako jedlých hub; průmyslově v potravinářství a farmacii (zejména různé druhy anamorfního rodu *Penicillium*, *Claviceps*)



**system** se v průběhu věků výrazně měnil

- původní členění morfologické, dle typu plodnic:
  - Plectomycetes (-idae)* - kleistotheciální typy
  - Pyrenomycetes (-idae)* - peritheciální typy (včetně příbuz. typů, i pseudoperith.), "tvrdohouby"
  - Discomycetes (-idae)* - apotheciální typy (včetně příbuz. typů, i pseudoapoth.), "terčoplodé"
- později dle vývoje plodnice: *Protoascomycetidae*, *Ascohymenomycetidae*, *Ascoloculomycetidae*
- aktuální členění na více skupin na úrovni tříd =>



The two earliest diverging lineages of Pezizomycotina are Orbiliomycetes and Pezizomycetes. Both taxa produce apothecial ascomata but are distinguished by Pezizomycetes producing operculate asci (Hansen & Pfister 2006) and Orbiliomycetes producing small, inoperculate asci. Current analyses cannot distinguish between either class being the earliest diverging lineage of the Pezizomycotina. The remaining classes of the Pezizomycotina form a well-supported superclass taxon that is informally referred to as 'Leotiomyceata'. Classes of 'Leotiomyceata' include Arthoniomycetes, Dothideomycetes (Schoch et al. 2006), Eurotiomycetes (Geiser et al. 2006), Laboulbeniomycetes, Lecanoromycetes (Miadlikowska et al. 2006), Leotiomyces (Wang et al. 2006), Lichinomycetes, and Sordariomycetes (Ning et al. 2006). Superclass relationships among these taxa are mostly unresolved with the exception of the sister group relationships of Arthoniomycetes and Dothideomycetes, and Leotiomyces and Sordariomycetes, respectively. Geoglossaceae was classified in the Leotiomyces, but is strongly rejected as a member of the class. It is currently classified 'Leotiomyceata' incertae sedis and may form a clade with Lichinomycetes or represent another class-level lineage.