

System a fylogeneze hub

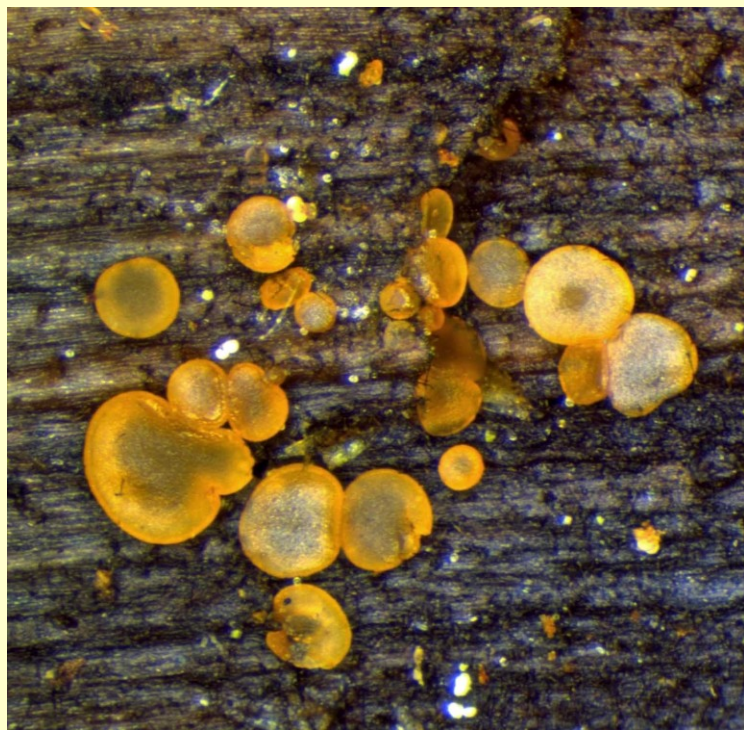
(pro pokročilé)

Díl čtvrtý:

Ascomycota: Pezizomycotina (přehled systému).

Izolované postavení v rámci pododdělení *Pezizomycotina* mají taxony *Orbiliaceae* a *Pezizales* (v hierarchické klasifikaci je jim přisouzena úroveň tříd). Ostatní vřeckaté houby mají zřejmě společný vývojový základ a tato vývojová větev bývá označována jako skupina 'Leotiomyceta' (bez taxonomického ranku).

ORBILIOMYCETES [jediná čeleď *Orbiliaceae* v řádu *Orbiliales*]



- dříve řazené k inoperkulátním diskomycetům z řádu *Helotiales*
- houby tvořící drobná voskovitá apothecia, průsvitná nebo světle pigmentovaná
- rouško s parafýzami; vřecka s uťatým vrcholem, unitunikátní a inoperkulátní
- drobné válcovité askospory, hyalinní a obvykle jednobuněčné
- saprotrofové, nejčastěji na vlhkém dřevě

Orbilia alnea, apothecia na mrtvém dřevě dubu zimního

Foto Paul Cannon; <http://fungi.myspecies.info/all-fungi/orbiliaceae>

- anamorfní stadia jsou hyfomycety;

patří sem známé nematofágní rody jako např. *Arthrobotrys*, *Dactylella* aj.

PEZIZOMYCETES [jediný řád *Pezizales*]

- tzv. operkulátní diskomycety (plodnice typu apothecia, vřečka s víčkem)
- u většiny druhů známa jen teleomorfa (jde tedy o meiotickou holomorfu),
v některých případech tvorba anamorf typu hyfomycetů
- někdy se tvoří sklerocia, nikdy však stromata!
- pohlavní proces gameto-gametangiogamie (spermatizace), gametangiogamie, vzácně i jiné
- plodnice miskovité, kalichovité, přisedlé i stopkaté, u odvozených typů kuželovité nebo čepcovité se zprohýbaným povrchem a sterilním "třeněm";
u podzemních typů jsou plodnice druhotně uzavřené
- vřečka unitunikátní, u typů s otevřenými apothecii jsou operkulátní, protáhlá, spory uspořádané za sebou a z vřecek aktivně vymršťovány (až několik cm), zatímco vřečka podzemek jsou spíše vakovitá až kulovitá a bez víčka
- saprotrofové na půdě, dřevě nebo jiných organických zbytcích, trusu, případně na spáleništích; podzemní rody jsou mykorhizní



přehled zástupců: viz též přednášku Systematický přehled makroskopických hub

Sarcoscypha (ohnivec) - červené miskovité plodnice brzy zjara na dřevě



Aleuria (mísenka) – jedlá houba na lesní půdě

Peziza (řasnatka) - hnědé miskovité plodnice na zemi či dřevě



Pyronema
(ohnivka)
hustě
nahloučená
apothecia na
spáleništích





Morchella (smrž) - stipitátní plodnice, klobouk jamkatý, výborné jedlé houby

Gyromitra esculenta (ucháč obecný) - jedovatý druh s mozkovitě zprohýbaným kloboukem



Verpa (kačenka) – též jedlá houba, oproti smrži třeň přirůstá až ve vrcholu klobouku



Helvella (chřapáč) – zprohýbaný klobouk, zvrásnělý třeň

čeleď *Tuberaceae* - podzemní plodnice

zástupci někdejšího řádu *Tuberales* jsou zde aktuálně vřazeni do řádu *Pezizales*

odvozená druhotně uzavřená apothecia (tzv. **tuberothecia**), na povrchu krytá peridií, vnitřní část nazývaná gleba se zprohýbanými stěnami

vřecka inoperkulátní (v podstatě prototunikátní), spory (bývá jich méně, 2–4) se uvolňují pasivně po rozpadu plodnice

vyhledávané jedlé houby

Tuber (lanýž) - tmavé plodnice s výraznou vůní

Choiromyces (bělolanýž)



EUROTIOMYCETES

– molekulárně vymezený taxon, zahrnující morfologicky heterogenní zástupce

***Mycocaliciomycetidae* [1 řád *Mycocaliciales*]**

– zřejmě bazální skupina v rámci třídy *Eurotiomycetes*

– saprotrofové, komenzálové nebo parazité na lišejnících nebo jiných houbách

– terčovitá apothecia, přisedlá

nebo stopkatá (na snímčích apothecia *Phaeocalicium polyporaeum*); hyfy ve stopce alespoň zčásti sklerotizované, stejně jako hyfy pohárovitého excipula

– uvolňování spor z rouška aktivní (vystřelování z vřecek) nebo pasivní (u těchto zástupců se tvoří mazaedium – rozpadavé pletivo vyplněné výtrusným prachem)

– vřecka válcovitá, unitunikátní se ztlustlým vrcholem, v nich 8 spor

– askospory jednobuněčné nebo přehrádkované, hladké nebo s ornamentikou

– anamorfy: různé formy hyfomycetů nebo coelomycetů

– u některých druhů zaznamenána tvorba derivátů kyseliny vulpinové



podtřída **Eurotiomycetidae** odpovídá dřív. *Plectomycetes* tvoří protothecia či primitivní kleistothecia s prototunikátními vřecky (na obr. kleistoth. s vřecky *Aspergillus amstelodami* = *Eurotium a.*)

řád Eurotiales (tzv. „nepravé plísně“)

– převažuje zastoupení anamorf (u mnohých zástupců teleomorfa chybí, resp. nebyla pozorována)

– díky mohutné produkci konidií (**arthrokonidie nebo blasto-konidie vyrůstající z fialid**) jsou rozšířeny prakticky všude

pohlavní rozmnožování (vzácné):

– **gametangia nerozlišená nebo** červovitý spirálně stočený askogon, kolem kterého se ovíjí anteridia (zde po oplození vzniká základ plodnice); vzácně i somatogamie

– plodnice protothecia nebo kleistothecia, max. 1 mm velká

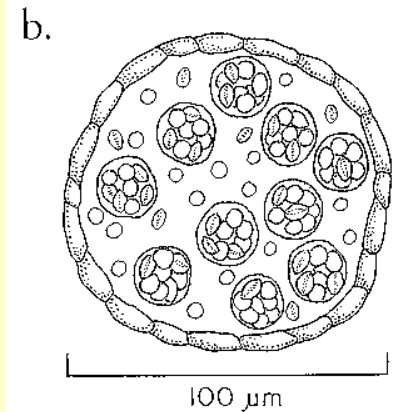
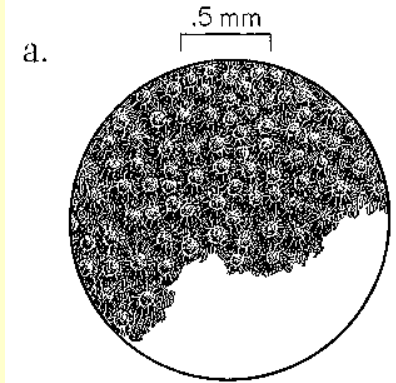
– vřecka prototunikátní, kulovitá

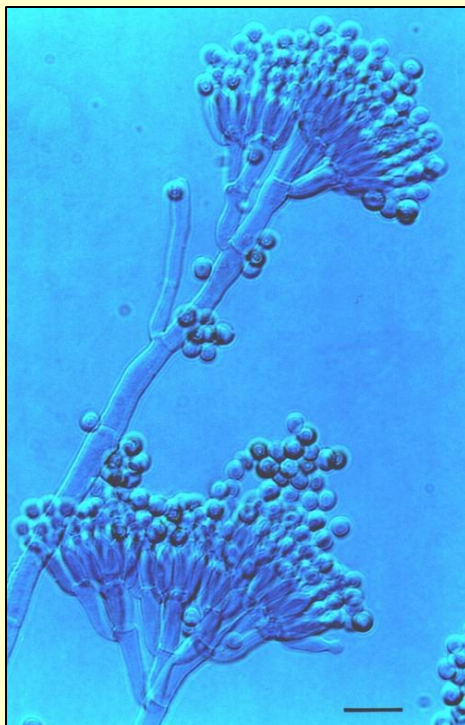
saprofyté i parazité rostlin i živočichů, produkce mykotoxinů
značný pozitivní hospodářský význam zejména v potravinářském, farmaceutickém a chemickém průmyslu, ale i značné škody („plesnivění“)

Penicillium - štětičkovec (teleomorfy **bývaly v rodech** *Eupenicillium*, *Talaromyces*):

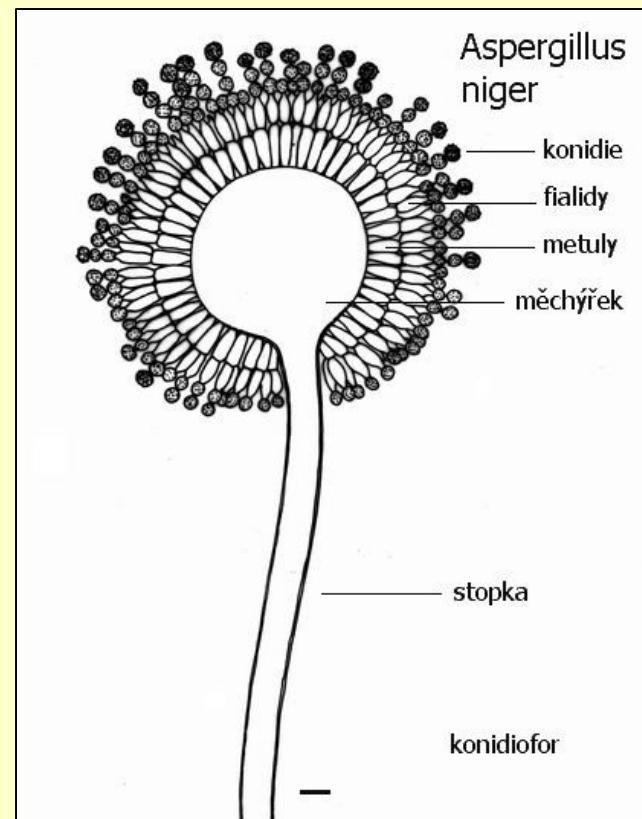
produkce antibiotik (penicilin - *P. chrysogenum*, griseofulvin - *P. griseofulvum*)

zrání sýrů (*P. roqueforti*, *P. camemberti*) a salámů (*P. nalgiovense*)

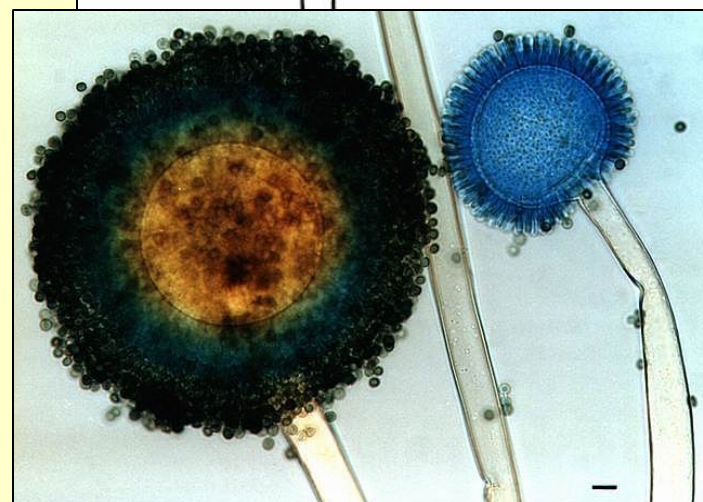




Penicillium chrysogenum



Aspergillus - kropidlák (teleomorfy bývaly v rodech *Eurotium*, *Emericella* aj.):
 patogenní druhy, způsobující i těžká onemocnění (*A. fumigatus* aj.),
 produkce aflatoxinů (karcinogenní - *A. flavus*),
 i druhy využívané k fermentaci nebo produkci organických kyselin (k. citronová - *A. niger*)
 fermentace poživatin (sójová omáčka, saké, káva)



Elaphomyces - jelenka

čeleď *Elaphomycetaceae* byla některými autory povýšena (pro předpokládanou příbuznost s *Pezizales*) na samostatný řád, aktuálně je vřazena zpět do řádu *Eurotiales*



plodnice jsou makroskopická podzemní kleistothecia (až 3 cm) pokrytá silnou ornamentovanou peridií, uvnitř se vytvářejí prototunikátní vřečka; za zralosti vyplňuje plodnici výtrusný prach

mykorhizní houby, silně aromatické
=> vyhrabávané lesní zvěří
údajně afrodiziakální účinky



Elaphomycetaceae, Onygenales:

viz též přednášku Systematický přehled makroskopických hub

řád *Onygenales*

protothecia nebo primitivní kleistothecia, někdy plodnice vůbec chybí, vřecka prototunikátní

nepohlavní rozmnožování: tvorba konidií, u některých druhů rozpad mycelia na kvasinkovité buňky

saprofyté nebo koprofilní druhy, řada z nich má enzymy umožňující rozklad celulózy nebo keratinu

Onygena (kaziroh, obr.) - stopkatá kleistothecia na rozkládajících se rozích, kopytech, paznehtech aj.



řada zástupců způsobuje dermatomykózy (plovárny - *Trichophyton*; teleomorfa *Arthroderma*) nebo mykózy plic či jiných orgánů (histoplasmóza - *Histoplasma capsulatum*; teleomorfa *Ajellomyces*)

mimo výše uvedené je k *Eurotiomycetidae* řazen řád **Coryneliales** – parazité tropických a subtropických dřevin (popsány ze Střední a Jižní Ameriky)

Chaetothyriomycetidae

skupina spojující lichenizované houby z řádů **Pyrenulales** a **Verrucariales** s nelichenizovanými **Chaetothyriales**

(ty se vyskytují hlavně jako anamorfy, ale tvoří i perithecia; nelichenizovaní zástupci jsou saprotrofové nebo parazité)

- perithecia na povrchu stélky nebo zanořená v pletivu stélky
- bitunikátní vřecka (mohou být i sekundárně prototunikátní)
- další společný znak je struktura hamathecia (sterilní vlákna, pseudoparafýzy nebo perifyzoidy, vyplňují prostor mezi vřečky v centru plodnic)

na snímku lichenizovaná houba *Pyrenula acutispora*

viz též téma Lišejníky v další části přednášky



foto Cecile Gueidan, det. A. Aptroot

<http://tolweb.org/Chaetothyriomycetidae/29062>

Charakteristika tříd LECANOROMYCETES, LICHINOMYCETES a ARTHONIOMYCETES je též uvedena dále v části přednášky věnované lichenizovaným houbám.

XYLOBOTRYOMYCETES [jediná čeleď *Xylobotryaceae* v řádu *Xylobotryales*]
(Voglmayr et al. (2019): Two new classes of *Ascomycota* ..., <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.02>)
třída saprotrofních nebo saproparazitických hub, rozšířených v sub- a tropech,
fylogeneticky stojící vedle *Eurotiomycetes*



Stromata, z nichž vyrůstají
perithecia.

Zdroj: https://www.inaturalist.org/taxa/942618-Xylobotryomycetes/browse_photos

GEOGLOSSOMYCETES

[jediná čeleď *Geoglossaceae* v řádu *Geoglossales*]

- houby dříve řazené k inoperkulátním diskomycetům z řádu *Helotiales*, dle molekulárních charakteristik však stojí zcela separátně (teoreticky uvažována možná příbuznost s třídou *Lichinomycetes*)
- kyjovitá apothecia s hladkým nebo otrubičnatým povrchem
- rouško na povrchu, plodný povrch plynule přechází ve sterilní část plodnice („třeň“)
- vřečka tenkostěnná, unitunikátní, inoperkulátní
- askospory protáhlé, přehrádkované, obvykle tmavě zbarvené (vzácněji hyalinní, podobně zbarvené bývají i vláknité parafýzy)
- pozemní saprotrofové, rostoucí jednotlivě či ve skupinách na vlhkých stanovištích (mokřadní a rašelinná stanoviště s bohatým mechovým patrem)



Geoglossum glabrum Foto Lukáš Jurek

XYLONOMYCETES (Gazis et al. (2012): Culture-based study of endophytes associated with rubber trees in Peru ..., <https://doi.org/10.1016/j.ympyv.2012.06.019>)

- další separátní linie, pyknidiální anamorfy, endofyté v běli jihoamerických dřevin

LEOTIOMYCETES

zahrnuje několik skupin vzájemně nepodobných hub, jež spojily molekul. analýzy

Stěžejním řádem je *Helotiales*, publikovaný též pod jménem *Leotiales*.

Platně publikováno nebylo napoprvé ani jméno *Helotiales* (Nannfeldt 1932), ani *Leotiales* (Carpenter 1988, navrženo právě kvůli neplatné publikaci *Helotiales* :o); dnes je platné jméno *Helotiales*, validizované Korfem a Lizoněm v roce 2000.

Tiž autoři ale posléze vystavují nový řád *Leotiales* v podstatně užším pojetí.

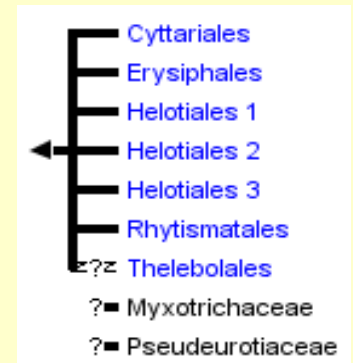
Relativně mladé (Barr ex Minter 1986) je vymezení řádu *Rhytismatales*; čeleď *Rhytismataceae* byla dříve řazena v řádu *Phacidiales*. Vzhledem k tomu, že došlo k vyloučení čeledi *Phacidiaceae* (nyní součást *Helotiales*), bylo nutno pro zbylé "sirotky" najít nové jméno.

Podle některých autorů dokonce není jisté, zda by *Rhytismatales* měly být oddělovány od *Helotiales* na úrovni řádu; askolokulárnímú vývoji již není přikládána taková váha a jejich pseudoapothecia a štěrbinovitá hysterothecia jsou někdy zjednodušeně označována též jako apothecia.

Padlí (*Erysiphales*) nemají blízkou příbuznost s plektomycety (ač mají uzavřené plodnice jako kleistothecia) nebo pyrenomycety (pl. považovány i za primitivní uzavřená perithecia), ale jeví se že patří k bazální větvi apotheciálních a pseudoapotheciálních hub, poblíž předků podtřídy *Leotiomycetidae* - na první pohled těžko pochopitelnou příbuznost podporují molekulární studie (sekvence 18S rRNA).

The Leotiomyces represents a morphologically and ecologically diverse class of Pezizomycotina whose evolutionary history is only beginning to be unraveled through phylogenetic analyses of molecular data. The traditional view of relationships within the Leotiomyces has experienced significant changes. With very limited sampling, the Leotiomyces (Eriksson 2005; Hibbett et al. 2007) excluding the Geoglossaceae and including the Pseudeurotiaceae is supported as a monophyletic group by rDNA data and protein coding gene data (Spatafora et al. 2006; Wang et al. 2006). Here we accept the Cyttariales, Erysiphales, Helotiales, Rhytismatales, Thelebolales, Myxotrichaceae and Pseudeurotiaceae as members of the Leotiomyces based on analyses by the Assembling the Fungal Tree of Life ([AFTOL](#)) project and other previously published molecular phylogenies.

The placement of the Thelebolales in the Leotiomyces is based on SSU-rDNA sequence data, and many representatives of this order have still not been included in molecular phylogenetic studies (e.g. Gernandt et al. 2001, Landvik et al. 1998, Momol et al. 1996). The Thelebolales may not be monophyletic, and its position in the Leotiomyces should be regarded as a temporary treatment until sufficient proof becomes available. Myxotrichaceae and Pseudeurotiaceae are two families of cleistothecial ascomycetes, both of which contain genera linked to the Leotiomyces in molecular studies (Sogonov et al. 2005, Sugiyama et al. 1999, Suh & Blackwell 1999). The molecular-based phylogenies are supported by electron microscope studies, with the highly reduced cleistothecial ascomata of Myxotrichum showing a striking similarity in morphogenesis and gross morphology to typical helotialean fungi such as Hymenoscyphus species (Tsuneda & Currah 2004). Inclusion of Pseudeurotiaceae in the Leotiomyces is tentative, however, analysis of protein coding data of Pseudeurotium also supported its affinity to Leotia (Spatafora et al. 2006).



řád *Thelebolales*

koprofilní a extremofilní houby, některé druhy popsány z antarktických biotopů

Thelebolus terrestris, *T. microsporus* (vřečka) =>

Foto David Kelly;
<http://www.first-nature.com/fungi/thelebolus-terrestris.php>



Within the Leotiomyces, the Cyttariales, Rhytismatales and Erysiphales of current definition have been supported as monophyletic with both morphological and molecular characters. The current concept of the Helotiales (Eriksson 2005) almost certainly includes non-monophyletic taxa, and the Helotiales has received more attention recently (e.g. Gernandt et al. 2001, Lutzoni et al. 2004, Wang et al. 2005). Even with exclusion of groups such as the Cyttariales, Erysiphales, Myxotrichaceae, Pseudeurotiaceae, Geoglossaceae and genetically widely divergent taxa such as Chlorociboria and Neobulgaria species, the monophyly of the Helotiales is not supported by rDNA data, and relationships among major helotialean clades are uncertain. Relationships among major groups in the Leotiomyces (equal to backbones of all published Leotiomyces trees) were not resolved at all. However, several small and world-wide distributed genera, such as Ascocoryne, Bisporella, Bulgaria, Chlorociboria, Cordierites, Leotia and Microglossum, might be the key taxa for understanding the evolutionary history of the Leotiomyces. Unfortunately molecular data for these fungi from different geographic regions are not available.

Significant advancements have been made in the phylogeny of the Leotiomyces and include: the classification of Cudoniaceae in the Rhytismatales; the inclusion of the Erysiphales, Cyttariales, and Pseudeurotiaceae in the Leotiomyces; and the exclusion of Geoglossaceae from the Leotiomyces. Current taxon and character sampling is insufficient to address many of the internal nodes of the class, and future phylogenetic studies must strive to significantly increase character sampling, especially that of protein-coding genes, from the diversity of species characterized as inoperculate discomycetes.

řád *Cyttariales*

jediný rod *Cyttaria* rostoucí na jižní polokouli
parazit na *Nothofagus*, tvoří stromata
s komůrkami, ve kterých se tvoří vřečka

na snímku *Cyttaria gunnii*



foto Clive Shivley; <http://tolweb.org/Leotiomyces/29048>

řád *Helotiales*

„inoperkulární diskomycety“ (tvoří apothecia s inop. vřecky)

často tvoří sterilní útvary - sklerocia, příp. stromata

časté nepohlavní rozmnožování (anamorfy mohou v životním cyklu i dominovat), tvorba blastokonidií

pohlavní proces - gameto-gametangiogamie (jednojaderný askogon oplodněn spermacií, anteridia se netvoří)

askohymeniální apothecia přisedlá nebo stopkatá, velikosti několik milimetrů až centimetrů, masitá, kožovitá či voskovitá

vřecka unitunikátní, inoperkulární, otevírají se pórem, spory jsou jedno- nebo vícebuněčné (fragmospory)

saprotrofové, ale především parazité rostlin

Botrytis cinerea (býv. teleomorfa *Botryotinia fuckeliana*)

- plíseň šedá na plodech různých rostlin

(cibéby - tokajské víno; hniloba jahod, viz obr. vpravo)

Pseudopeziza trifolii - tvorba stromat na jeteli

=> usychání listů

Lachnellula willkomii - brvenka modřínová (horní obr.)

=> rakovina modřínu - nápadné nádory na kmenech



Monilinia fructigena (anamorfa *Monilia fructigena*) – hlízenka ovocná napadá větve a plody jabloní, vytváří charakteristické koncentrické skupiny sporodochií na plodech, některé černají a mění se na pseudosklerocia („černá hniloba“)



Dumontinia tuberosa (hlízenka sasanková) – sklerocia na oddencích sasenek, na nich v době květu hnědá apothecia



Helotium (voskovička) – drobná apothecia na rostlinných zbytcích



řád *Leotiales*

Leotia lubrica (patyčka rosolovitá) – stopkatá apothecia, na vlhkých místech v lesích (vlevo)



viz též Systematický přehled makroskopických hub

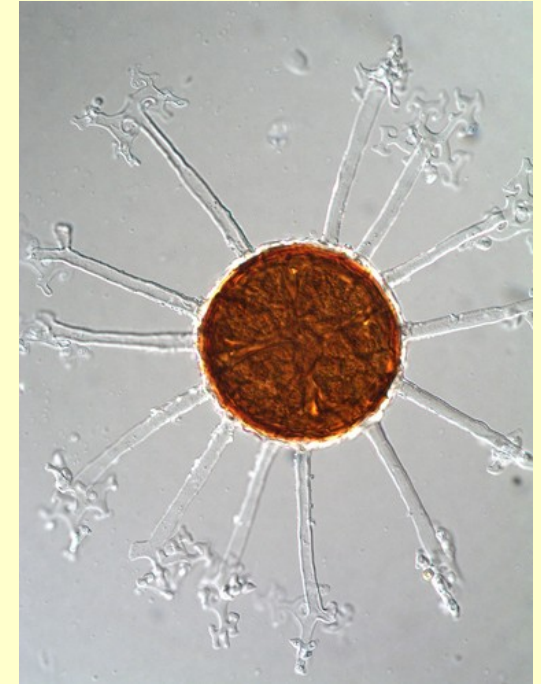
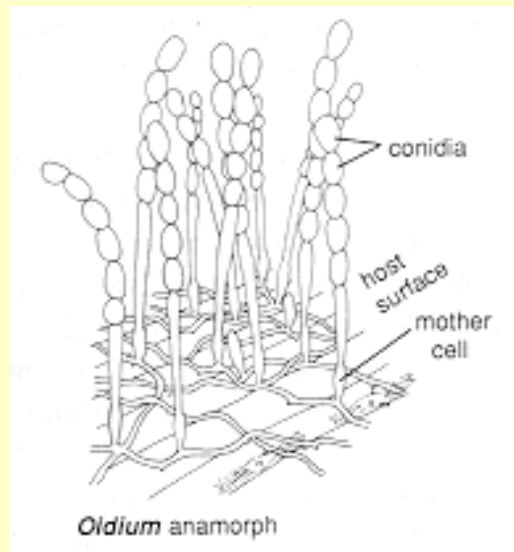
Řád *Erysiphales* (padlí) – podle některých autorů čeled' *Erysiphaceae*, včleněná do *Helotiales*, podle jiných dobrý řád, navíc jasně vymezený morfolog. znaky a ekologií

obligátní paraziti cévnatých rostlin

vytvářejí na povrchu pletiv hostitele extramatrikální mycelium (bílé povlaky - jakoby "pomoučení"), pronikající haustorií do epidermálních buněk

nepohlavní rozmnožování - tvorba **oidií** (podle anamorfního rodu *Oidium*)

arthrokonidie zvláštního typu, postupně zrající (nejstarší na konci)



pohlavní rozmnožování - gametangiogamie přímo na povrchu hostitele, obě gametangia jednojaderná, askogon bez trichogynu

askomata jsou drobná kulovitá **chasmothecia**

(v různém pojetí též kleistothecia nebo „erysifální perithecia“) s větvenými přívěsky - **apendixy** (rodově specifickými); v plodnicích jedno nebo více vřecek

plodnice se otvírají štěrbinou pod tlakem zralých vřecek

vřecka zvláštního typu - inoperkulární, ale praskají štěrbinou na povrchu (ve ztenčeném prstenci pod vrcholem), spory aktivně vymršťovány

některé významné fytopatogenní druhy:

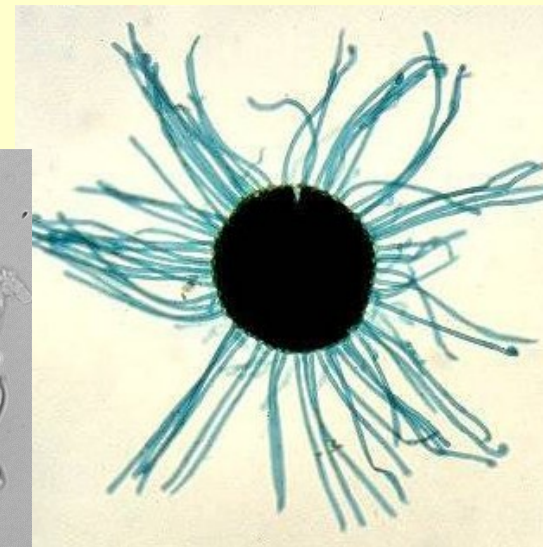
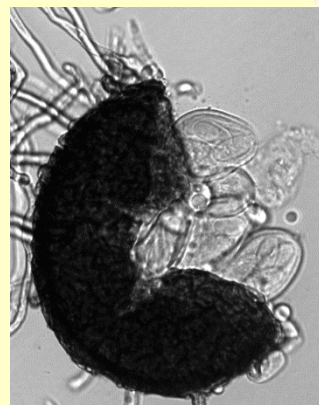
Erysiphe alphitoides (syn. *Microsphaera a.*, anam. *Oidium quercinum*; p. dubové) -
duby, vzácně jiné dřeviny

Sphaerotheca mors-uvae (americké p. angreštové) - zavlečen z Ameriky, angrešt

Blumeria graminis (p. obilní) - jednoděložné rostliny, včetně obilí

Podosphaera leucotricha (anam. *O. farinosum*; p. jabloňové)

Erysiphe necator (syn. *Uncinula n.*, anam. *O. tuckeri*; p. révové - dole) - zavlečeno
z Orientu



řád *Rhytismatales*

intracelulární mycelium tvoří stromata v asimilačním pletivu rostlin

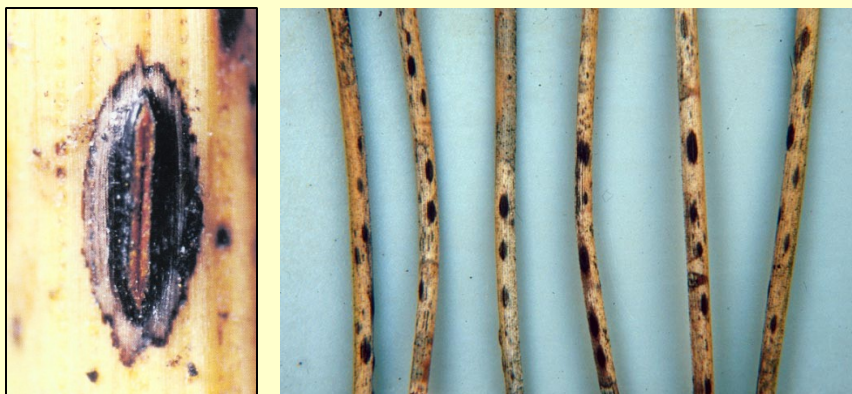
nepohlavní rozmnožování - pyknidy zanořené ve stromatech

pohlavní rozmnožování - vývoj plodnice spíše askolokulární, vytváří se nejprve stroma a v něm mnohojaderné askogony s trichogyny; netvoří se anteridia, oplození spermacií, somatogamické nebo jádry z trichogynu (autogamie)

plodnice jsou pseudoapothecia nebo hysterothecia

vřečka unitunikátní, inoperkulátní, spory vystřelovány

Lophodermium pinastri (sypavka borová)
černá stromata s hysterothecii na jehlicích,
působí usychání a předčasný opad



Rhytisma acerinum (svrašťelka javorová) - černá stromata na listech javorů



LABOULBENIOMYCETES

- zástupci řádu *Laboulbeniales* jsou známi jen jako teleomorfy,
- netvoří žádné mycelium (!!!), stélku tvoří jen 1 nebo několik řad buněk s přívěsky, bazální buňkou („noha“) je ukotvena v těle hostitele
- vývoj plodnice askohymeniální,

pohlavní rozmnožování je gameto-gametangiogamie: askogon oplodněn spermacií, vytvoří se perithecium, vřetka prototunikátní, tvoří se 4 dvoubuněčné spory se slizovým obalem, schopné přichycení na hostitele

výskyt hl. v (sub)tropech, ve vztahu k hostitelům rodově specifictí, někdy vazba na určité části těla či na pohlaví

vysoce specializované organismy, obligátní ektoparazité (nebo možná komensálové)

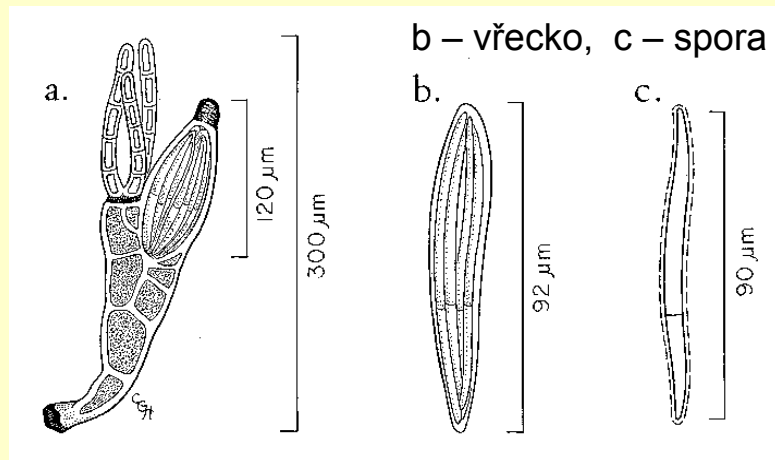
především v tělech hmyzu, hlavně brouků

– molekul. příbuzný řád *Pyxidiophorales*: koprofilní houby, anamorfy typu hyfomycetů



www.bsu.edu/classes/ruch/msa/blackwell.html

<http://nh.kanagawa-museum.jp/tobira/9-1/9-1.html>



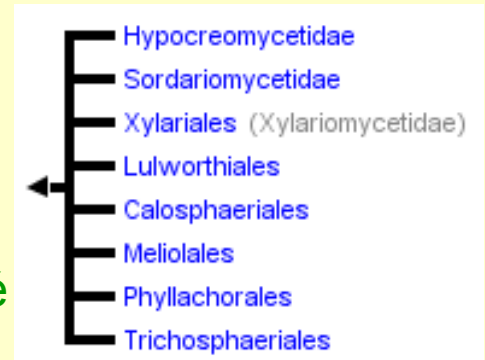
SORDARIOMYCETES

zahrnuje pyrenomycety (vytvářejí perithecia)
s unitunikátními vřecky (výjimkou jsou zřejmě
nejpůvodnější *Ophiostomatales*)

třída v současnosti dělena na tři vývojové větve hodnocené
na úrovni podtříd + několik řádů nejasného zařazení

- do této třídy patří i řády *Microascales* a *Ophiostomatales*, kvůli protunikátním vřeckům dříve zařazované do blízkosti primitivních skupin z třídy *Eurotiomycetes*
- vedle nich je aktuálně do třídy *Sordariomycetes* přičleněn řád *Meliolales* (na přelomu století oddělován do samostatné podtřídy *Meliolomycetidae*) - jednoduché askolokulární houby s protunikátními vřecky (často jen se 2 sporami), projevující se jako "černě" na rostlinách hlavně v tropech (více o něm nebude řeč)
- více též nebude řeč o řádech *Koralionastetales* a *Lulworthiales* (tropické mořské houby), *Phyllachorales* (biotrofní parazité rostlin, méně nekrotrofové nebo saprotrofové, anamorfy typu coelomycetů) a *Trichosphaerales* (saprotrofové na dřevě či kůře, příležitostně na jiných houbách, volná perithecia, netvoří se stroma)

poznámka: V dřívějších publikacích se můžete setkat s řádem *Sphaeriales*. V historii bylo jméno *Sphaeria* používáno pro nejrůznější houby tvořící perithecia nebo pyknidy; z tohoto důvodu je dnes nomen rejciendum (řazené mezi synonyma rodu *Hypoxylon* z čeledi *Hypoxylaceae*). Širší pojetí řádu *Sphaeriales* víceméně odpovídá rozsahu třídy *Sordariomycetes*.



In the past two decades, the classification of the Sordariomycetes has changed dramatically. Molecular phylogenetics rejected many traditional classifications especially at the subclass and ordinal levels. In the current classification sensu Hibbett et al (2007), the Sordariomycetes comprises 16 orders in three subclasses (i.e. the Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae and Xylariomycetidae). The monophyly of the Sordariomycetes and the three subclasses were highly supported by phylogenetic analyses based on multi-gene sequences (Zhang et al. 2006).

Phylogenetic studies provide a foundation for developing hypotheses on the dynamic process of evolutionary patterns, and an insight into the long and diverse evolution of the nutritional mode/fungal symbioses in the Sordariomycetes.

A synapomorphy of the Sordariomycetes is the perithecial ascoma, which is evolved from the apothecium of ancestral Pezizomycotina (Spatafora et al. 2006). However, taxa in a number of unrelated lineages of the Sordariomycetes have lost ostioles, which is usually associated with the loss of forcible discharge of ascospores (Malloch 1981, Suh and Blackwell 1999). Most members of the Xylariomycetidae and some of the Sordariomycetidae have dark perithecia, amyloid asci, true paraphyses, and periphysate ostioles. These traits may be plesiomorphies in the Sordariomycetes, although the relationships among the three subclasses still are not confidently resolved.

The majority of members of the Sordariomycetes are terrestrial, and life in aquatic habitats is considered a derived character for the class (Samuels and Blackwell 2001). The Diaporthales, Microascales, Sordariales, Xylariales, and Magnaporthaceae contain freshwater species, while most marine species are classified in the Lulworthiales and the Halosphaeriaceae in the Microascales. Most of these fungi break down lignin and cellulose from plant debris in intertidal and subtidal zones, very rarely also in the deep sea. All the major lineages in the Sordariomycetes contain aquatic species (Shearer 1993, Spatafora et al 1998). The move to aquatic environments may have occurred multiple times in the class. The Xylariomycetidae comprises saprophytes and plant pathogens, which are also abundant in the other two subclasses. Therefore, the saprophytic and plant parasitic habits may be the ancestral states of the Sordariomycetes. Most mycoparasites and insect associates are derived from the Hypocreomycetidae, and the Sordariomycetidae is rich in coprophilous taxa.

Sordariomycetidae

řád *Sordariales*

volná, tmavá, často chlupatá perithecia většinou přímo na povrchu substrátu
stromata zpravidla chybí

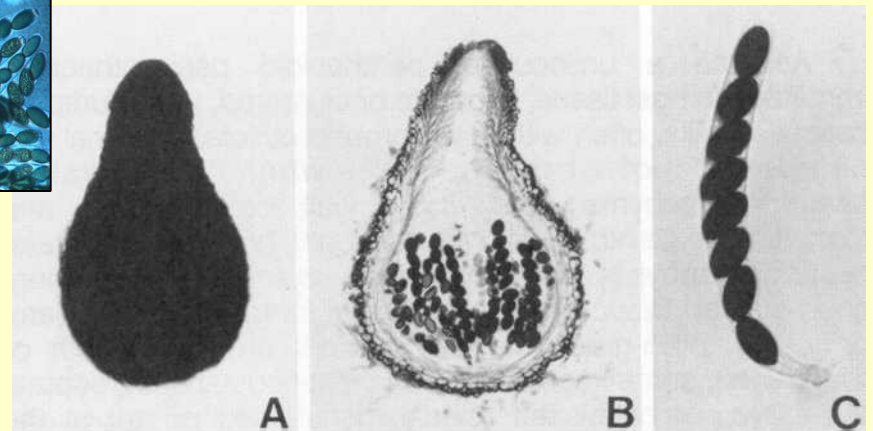
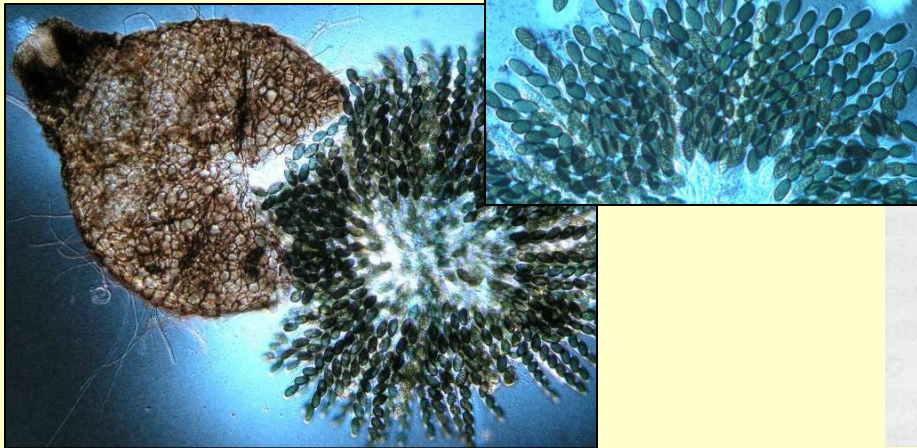
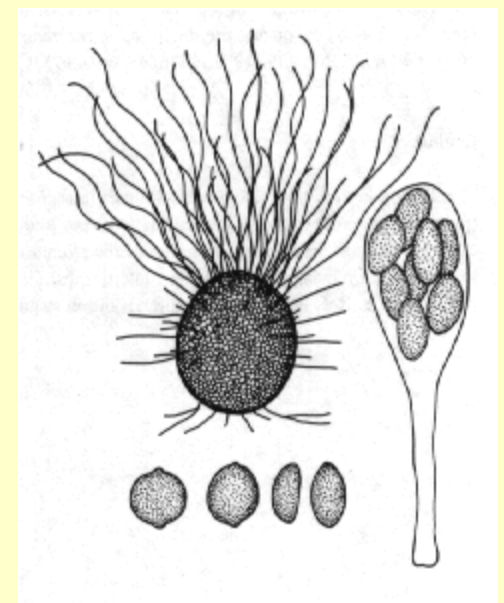
vřecka inoperkulární, spory se uvolňují po zeslizovatění
stěn vřecek

spory obvykle pigmentované, často se slizovým obalem
saprofyté nebo koprofilní druhy (často schopny rozkládat
celulózu)

Neurospora crassa - častý objekt genetických studií

Chaetomium (chlupatec, obr. vpravo) - celulólytické druhy

Sordaria (hnojinka, obrázky dole)



Boliniales – široce rozšíření dřevní saprotrofové, perithecia obvykle zanořena v makroskopických stromatech; viz *Systematický přehled makroskopických hub*)

Chaetosphaeriales – saprotrofové se značnou variabilitou anamorfních stadií

Coniochaetales – koprofilní nebo dřevní houby; znakem vymezujícím řád je klíční štěrbina na askosporách

Diaporthomycetidae

Calosphaeriales – saprotrofové na kůře či dřevě, zejména v mírném pásu

Diaporthales – parazité rostlin, druhově bohatý řád zahrnuje některé významné patogeny kulturních rostlin (např. *Cryphonectria parasitica* – nekrózy *Castanea*)

Magnaporthales – sem patří např. *Gaeumannomyces*, půdní houby způsobující kořenové hniloby trav



Valsa sordida (*Diaporthales*), imperfektní stadium – barevné exudáty z pyknid (zanořené v pletivu hostitele) obsahují konidie

Zdroj: Waste magazine; <http://waste.ideal.es/valsasordida.htm>

Natantiella ligneola (*Chaetosphaeriales*), perithecia

Zdroj: Björn Wergen; <https://www.sites.google.com/site/funghiparadise/d---ascomycota-sordariomycetes/calosphaeriales/calosphaeriaceae/natantiella-ligneola-berk-broome-reblova-2009>

řád *Ophiostomatales*

askohymeniální perithecia s dlouhým rostrem,
ústí (ostiolum) vystlané perifýzami

anamorfní stadia často tvoří synnemata
(koremie)

vřecka prototunikátní

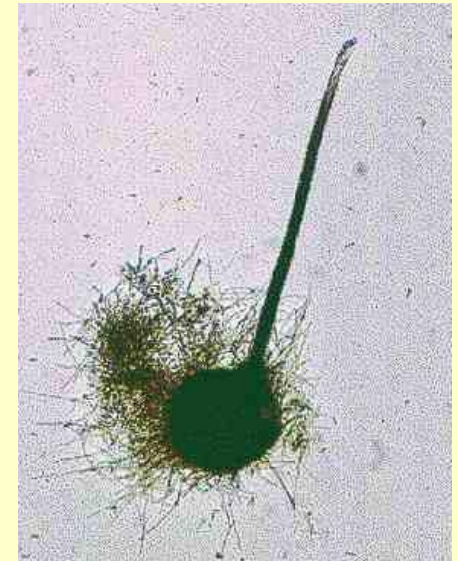
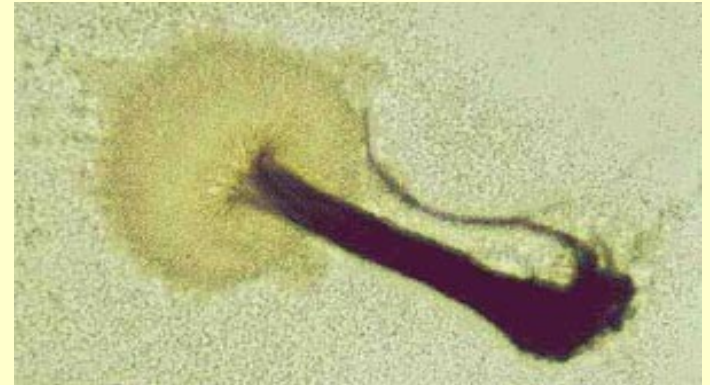
zralé spory se seskupují v řetízky nebo zůstávají v kapičce
u ústí perithecií

saprofyté nebo významní parazité, způsobující
tracheomykózy dřevin - růstem ve vodivých pletivech
způsobují jejich ucpání a usychání korun

tzv. "ambrosiové houby" - roznos kůrovci (čel. *Scolytidae*),
kteří se jimi živí (symbióza)

Ophiostoma novo-ulmi (anamorfa *Graphium ulmi*)
původce grafiózy jilmů, hubící jilmy po celém světě
(„holandská nemoc jilmů“)

pozn.: čeleď *Ceratocystidaceae* (v dřívějším pojetí patřící k *Ophiostomatales*) je
nyní řazena do řádu *Microascales* v podtřídě *Hypocreomycetidae*



Xylariomycetidae

řád *Xylariales* (viz též *Systematický přehled makroskopických hub*; alantoidní spory nejsou dostatečný znak pro samostatný řád *Diatrypales*)

typické stromatické tvrdohouby (pyrenomycety) tvořící dřevnatá tmavá makroskopická stromata



s vnořenými černými perithecií (obr. vpravo)

převážně dřevní saprofyti, vzácněji paraziti dřevin

<= *Hypoxylon* (dřevomor)

– rod dřevních saprotrofů

=> *Xylaria* (dřevnatka, černá stromata vpravo)



Kretzschmaria
(dříve *Ustulina*,
spálenka)

– parazit dřevin

(šedá, zaschnutím
černající stromata
na obr. vlevo)



Hypocreomycetidae

řád Hypocreales

živě zbarvená perithecia, často vnořená do hmoty masitých (též pestrých) stromat
někdy se vytváří i sklerocia

dvou- až vícebuněčné spory, někdy ve vřecku rozpad (pak zdánlivě 16 spor)

převažuje nepohlavní rozmnožování – tvoří blastokonidie, často ve sporodochiích

řád zahrnuje saprotrofy i parazity na rostlinách a živočiších

zástupci: *Hypomyces* (nedohub) – paraziti na plodnicích hub (obr. uprostřed)

Hypocrea (masenka;
anam. *Trichoderma* aj.)
– polštářovitá stromata
na dřevě (obr. vlevo)



Nectria cinnabarina (rážovka
rumělková) – plodnice na
dřevě, růžové vlevo je ana-
morfa (*Tubercularia vulgaris*)



do řádu *Hypocreales* jsou řazeni i zástupci dřívějšího řádu *Clavicipitales*:

Claviceps purpurea (anam. *Sphacelia segetum*; paličkovice nachová) – sklerocia („námel“, viz obr. vpravo) na lipnicovitých (i obilninách), na nich po opadnutí paličkovitá stromata (detailní záběr vedle)

C. paspali – výroba kys. lysergové (=> LSD)

Cordyceps (housesnice) – různé druhy jsou parazity hmyzu (foto vlevo: *C. militaris*);

Tolyptocladium ophioglossoides (syn. *Elaphocordyceps* o.) je parazitem jelenek



Epichloë typhina (obalka stéblová) – stromata na stéblech trav („dusivá plíseň“)

mezi *Hypocreomycetidae* jsou dále řazeny:

Coronophorales – dřevní saprotrofové, někteří zástupci jsou lichenikolní

Melanosporales (nyní včleněn do předch.) – saprotrofové v půdě nebo na rostlinných zbytcích, někteří zástupci jsou fungikolní

Microascales – nestromatické houby s volnými perithecií (příp. kleistothecií), u některých se tvoří výrazné sety; věcka v plodnicích volná nebo v řetízcích, mezi věckami nejsou žádné nebo jen zřídka vyvinuté sterilní hyfy; významné anamorfy typu hyfomycetů; saprotrofové v půdě nebo na rostlinných zbytcích, někteří zástupci mořští, někteří oportunní patogeni rostlin nebo živočichů

Foto J. Scott; http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scopulariopsis_brevicaulis.jpg

Konidie oportunního patogena *Scopulariopsis brevicaulis* (obr. dole, anamorfa od *Microascus brevicaulis*, dermatomykózy)

Glomerellales – nedávno popsáný taxon (čeleď *Glomerellaceae* byla jako nezařazená v rámci podtřídy); tmavá perithecia, někteří zástupci tvoří sklerocia

Savoryellales – mořské a sladkovodní houby z Asie [i v podtř. **Savoryellomycetidae**]

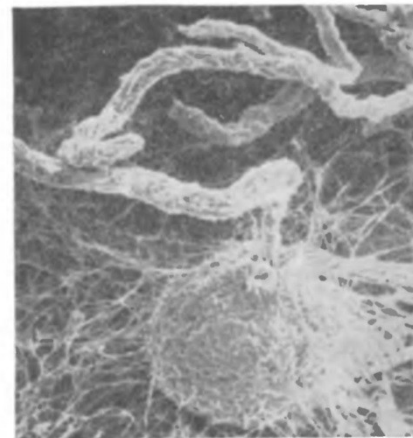


Рис. 85. Микроаскус (*Microascus*). Перитеций с выходящим из него шнуром аскоспор.

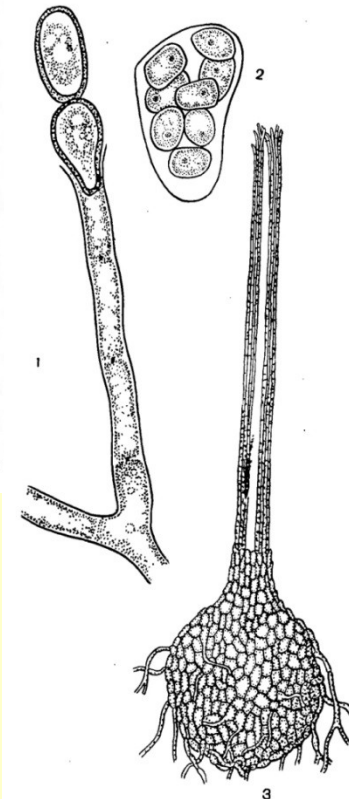


Рис. 84. Цератостис бахромчатый (*Ceratocystis fimbriata*):
1 – конидиальное скоронопение; 2 – сумка; 3 – перитеций.

Obr. 85: *Microascus*, perithecium; ve slizové hmotě jsou vytlačovány askospory. Obr. 84: *Ceratocystis fimbriata* (*Microascales*), konidie, věcko a perithecium s dlouhým rostrem.

Zdroj: A. L. Tachtadžjan (red.): *Žizň rastěnij*; http://dic.academic.ru/dic.nsf/enc_biology/1658/Порядок

DOTHIDEOMYCETES

vývoj plodnice u většiny zástupců askolokulární, tvoří se askostroma, plodnice typu pseudoperithecií nebo odvozených typů

mezi věckami se tvoří větvené parafyzoidy nebo pseudoparafyzy

vřecka bitunikátní – po prasknutí exoasku se endoaskus prodlouží, spory se přesunou do jeho vrcholové části a jsou aktivně uvolňovány; málokdy se tvoří apikální aparát

spory zpravidla vícebuněčné (přehrádkované fragmospory, časté „zdřovité“ diktyospory), bezbarvé i výrazně pigmentované (tmavě hnědé)

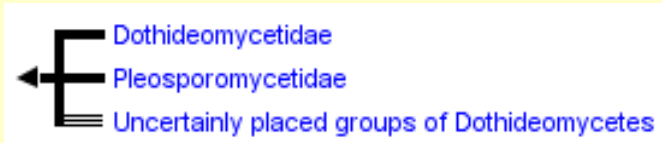


běžně se vyskytují anamorfy typu hyfomycetů nebo coelomycetů

Třída tvoří základní skupinu vřeckatých hub s askolokulárním vývojem plodnice; typu vývoje plodnice však již není přikládána taková váha, aby jen na základě tohoto znaku byly houby tříděny do tříd, podtříd či jiných systematických jednotek.

Z askolokulárních hub jsou mimo tuto třídu postaveny jednoduché houby řádu *Meliolales* (nyní ve třídě *Sordariomycetes*), lichenizované nebo lichenikolní *Arthoniales* (v samostatné třídě) a lichenizované *Verrucariales* (nyní v podtřídě *Chaetothyriomycetidae*, přiřazené k třídě *Eurotiomycetes*). Do stejné podtřídy byl přesunut řád *Pyrenulales*, korovité lichenizované houby (zejména tropické) s bitunikátními vřeckami, ale spíše askohymeniálním vývojem.

saprotrofové v pozemních, sladkovodních i mořských biotopech, též koprofilní nebo lichenizované houby, epifyti, endofyti i paraziti rostlin, řas, živočichů i hub
aktuální členění na dvě podtřídy + několik nezařazených skupin



The use of molecular data, mainly as DNA sequences obtained from the ribosomal RNA genes, has added additional challenges for mycologists trying to describe a defining morphology for the Dothideomycetes. A group of fungi with bitunicate asci and ascolocular development, broadly known as "black yeasts" were moved from this class to the Eurotiomycetes and the subclass Chaetothyriomycetidae, mainly based on DNA sequence data. Some species in this informal group are still retained in the Dothideomycetes however. This emphasizes the fact that a number of morphological characters in these groups are either due to the retention of ancestral characters, or convergent evolution. The large number of genera that remain uncertainly classified in either Dothideomycetes or Chaetothyriomycetidae is a testament to this.

The latest phylogenetic evidence (Schoch et al. 2006) finds support for at least two large groups (newly designated as subclasses) correlating with the three orders mentioned above. The two orders without pseudoparaphyses (Dothideales and Myriangiales) were shown to be related in Dothideomycetidae, while the large order with pseudoparaphyses (Pleosporales) formed most of Pleosporomycetidae. This builds on pioneering molecular studies done by several authors before (e. g. Berbee, 1996; Liew et al 2000; Lindemuth et al 2001). Several orders and groups remain unplaced, and several more do not have representative DNA sequences. For example, a number of lichen lineages in the Trypetheliaceae previously thought to be related to groups in the Eurotiomycetes are now placed in Dothideomycetes based on molecular data (Del Prado et al. 2006). It therefore seems clear that this part of the tree of life will remain quite dynamic for the foreseeable future.

Dothideomycetidae

- růst na/v tělech rostlin, příp. tvorba stromat (pseudoparenchymatické pletivo)
- plodnice zanořené v pletivu, prorážející na povrch, někdy i povrchové, jednotlivé nebo mohou tvořit shluky na bazálním stromatu, unilokulární nebo multilokulární (plodnice se vytvoří v jedné dutině nebo jsou svazky vřecek ve více dutinkách)
- k vyústění plodnice slouží ostiolum, v ostiolárním kanálu bývají perifyzoidy, zatímco pseudoparafýzy v plodnici chybí, netvoří se hamathecium
- vřecka různých tvarů, askospory jednobuněčné, přehrádkované nebo „zdřovité“

řád Capnodiales

tzv. „černě“ (černá padlí), saprotrofní mycelium na větvích nebo listech (u některých druhů se může za vlhka nacucat do podoby houbovitého „pletiva“), fakultativně mohou i parazitovat *Mycosphaerella* (terčovka, na obr. *M. fragariae*); h. běžné jako anamorfy (*Cladosporium*, *Phoma*, *Cercospora*) jsou významnými parazity rostlin



© 2007 Jaroslav Rod
<http://bolany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Mycosphaerella>

řád Myriangiales – saprotrofní houby nebo endofyté dřevin ve všech biomech, korovitá stromata, plodnice jako zprohýbaná apothecia, anamorfy tvoří acervuli

řád Dothideales – saprotrofové nebo nekrotrofní (řídčeji biotrofní) parazité rostlin

řád Trypetheliales – lichenizované houby, zejména v tropických oblastech

Pleosporomycetidae

- plodnice různých typů (pseudoperithecia, hysterothecia, ale i kleistotheciální typ), zanořené v pletivu, prorážející na povrch nebo povrchové, různých tvarů
- v dutině plodnice se tvoří hamathecium, které tvoří různě široké pseudoparafýzy (hyfy vrůstající shora mezi vřecka, jejich buňky se někdy ve zralosti roztékají)
- vřecka různých tvarů, askospory též různých typů co se týče tvaru, pigmentace, počtu buněk a směru tvorby případných přehrádek

řád *Hysteriales* – hojně rozšíření saprotrofové, tvoří shluky hysterothecií nebo pseudoapothecií, jež se otvírají podélnou štěrbinou nebo „do hvězdy“

Rhytidhysteron hysterinum

<http://www.ascofrance.com/uploads/forum/10623.jpg>

řád *Pleosporales*

- stroma se netvoří nebo jen chabě vyvinuté
- plodnice nejčastěji pseudoperithecia, někdy s vlákny nebo setami kolem ostiola
- askospory přehrádkované (často „zdřovité“), u některých druhů s gelatinózním obalem
- významně zastoupeny anamorfy, různé typy hyfomycetů nebo coelomycetů

Zdroj: Björn Wergen

Pleospora vitalbae, pseudoperithecia v mrtvých větvích *Clematis vitalba*

<https://www.sites.google.com/site/funghiparadise/ascomycota-dothideomycetes/pleosporales/pleosporaceae/pleospora-vitalbae-de-not-berl-1888>



řád *Botryosphaeriales* – saprotrofové, endofyté nebo parazité dřevin

řád *Mytilidinales* – saprotrofové na rostlinných zbytcích, tvořící nejrůznější typy spor (didymospory, fragmospory, dictyospory, ale i málo časté scolecospory)

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0953756209000021>



řád *Venturiales* – saprotrofové nebo parazité v pletivech listů a stonků dvouděložných rostlin, případně na povrchu plodů

– drobná pseudoperithecia, kolem často sety

– běžně se šíří jako anamorfy typu hyfomycetů

Venturia (anam. *Fusicladium*, strupatka) – strupovitost na ovocných stromech: *V. inaequalis* (*F. pomi*)

– jabloně (obr.), *V. pirina* (*F. pirinum*) – hrušně

Mimo uvedené podtřídy jsou mezi *Dothideomycetes* řazeny řády:

Jahnulales – sladkovodní saprotrofové na ponořeném dřevě

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0953756208601537>

Acrospermales – saprotrofové na zbytcích rostlin, plodnice s eliptickými ostioly

Patellariales – saprotrofové zejména na suchém dřevě, tvoří pseudoapothecia, silně připomínají gymnokarpní lišejníky