



FYLOGENEZE A DIVERZITA HUB A PODOBNÝCH ORGANISMŮ

(část přednášky *Fylogeneze a diverzita řas a hub*)

- TSAR - Straminipila: Peronosporomycota / Labyrinthulomycota / Hyphochytriom.
 - Rhizaria: Plasmodiophorida • Excavata: Acrasida • Amoebozoa: Mycetozoa
 - Obazoa (Opisthokonta) - Fungi:
 - Microsporidiomycota / Chytridiomycota / Blastocladiomycota
 - / skupina *Zygomycota* - Mucoromycota, Zoopagomycota, Glomeromycota
 - / **Dikarya** - **Ascomycota**: **Taphrinomycotina**, **Saccharomycotina**, **Pezizomycotina**
 - *pomocné skupiny Deuteromycota a Lichenes*
 - Basidiomycota: Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina, Agaricomycotina

Skupina: *DIKARYA* Oddělení: *ASCOMYCOTA* – HOUBY VŘECKATÉ

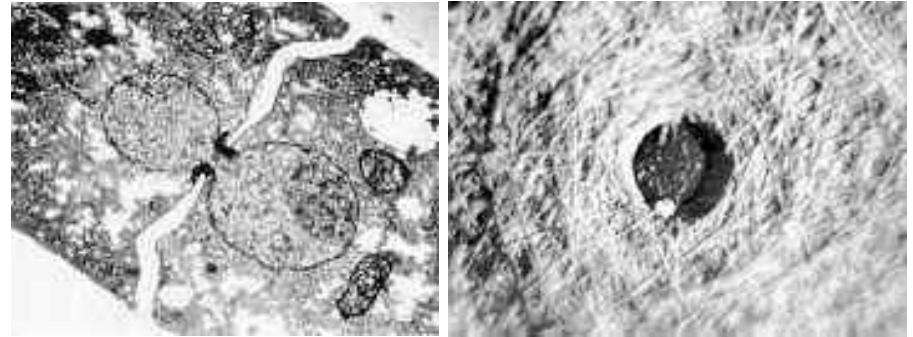
- skupina sdružující houby, jejichž výtrusy vznikají ve (více či méně dokonale vyvinutém) **vřecku** (latinsky **ascus**, množné číslo **asci**)
- vřecko má povahu meiosporangia - zralé vřecko je diploidní buňka, ve které dochází k meiozi při vzniku spor (obvykle je jedinou diploidní buňkou v živ. cyklu)
- spory se tvoří endogenně, obvykle v počtu 8 v jednom vřecku (po meioze ještě 1 mitóza, ale může jich být i jiný počet)
- u mnoha zástupců se vřeka a askospory za normálních podmínek vůbec netvoří a houba žije jen v imperfektním stadiu (anamorfa)
- vegetativní stélka - přehrádkované **mycelium** (u kvasinek i jednotlivé buňky, resp. jejich kolonie, příp. pučivé pseudomycelium); vegetativní mycelium je haploidní (výjimky opět u kvasinek)
 - přehrádky mají ve středu **jednoduchý pór** (výjimečně chybí)
- u zástupců pododd. *Pezizomycotina* při pohlavním procesu dochází ke vzniku dikaryotických hyf, tvořících **plodnice (askomata)** => v plodnicích pak dochází ke karyogamii v koncových buňkách **askogenních hyf** – z nich vznikají vřeka
 - vegetativní dikaryotické mycelium se vyskytuje u *Taphrinomycetes*
- jedná se o nejpočetnější skupinu hub, zahrnující cca 60 % známých taxonů
- do tohoto pododdělení patří většina známých lichenizovaných hub a taktéž většina známých imperfektních hub (žijících pouze jako anamorfy) přísluší sem

Pododdělení: ***PEZIZOMYCOTINA***



- "**pravé**" **vřeckaté** houby, u kterých dochází k tvorbě **plodnic** (askokarpů nebo askomat /1. pád jedn. č. askoma/)
- přítomna pravá **dikaryotická fáze** - tu představují **askogenní hyfy**, na kterých se vytvářejí vřečka

- vegetativní stélku tvoří vláknité, větvené, přehrádkované **mycelium**; přehrádky vrůstají centripetálně, uprostřed zůstává jednoduchý pór (umožňuje přechod plazmy i jader) – póry uzavírají různá tělísky, jejichž

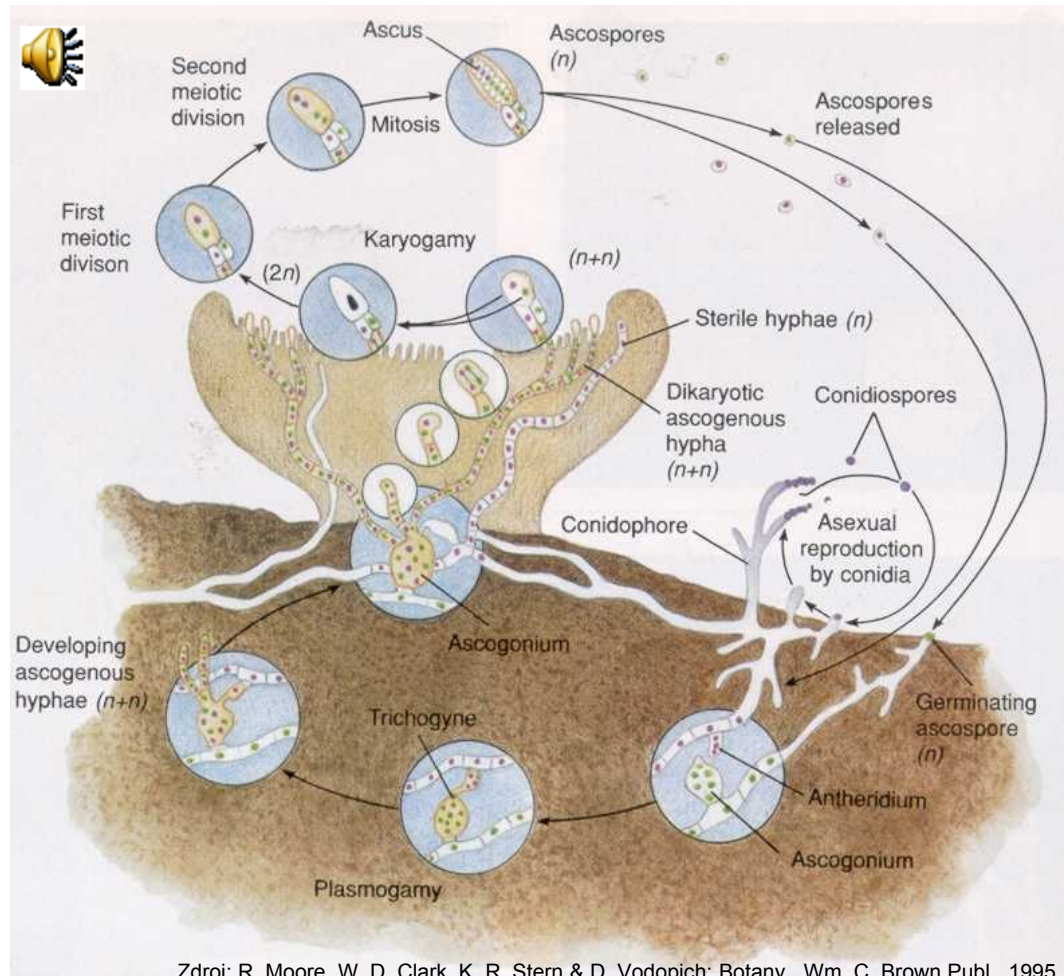


- vznik je spojen s Woroninovými tělísky (krystalické útvary v buňce poblíž pórů)
/na obr. vlevo průchod jádra pórem; vpravo pór z pohledu z nitra buňky, při spodním okraji Woroninovo tělísko/

Zdroj: <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>

- buněčná stěna dvouvrstevná, základní složkou je chitin a β -1,3-polyglukan, příp. další látky
- nepohlavní **rozmnožování** dělením (vzácné), fragmentací stélky nebo **konidiemi** (to je zde naopak velmi běžné)
- pohlavní rozmnožování - základním typem je **gametangiogamie** (gametangia obvykle vícejaderná): samčí větev mycelia nese **anteridium**, samičí i několik obvykle kulovitých **askogonů**, z nichž vybíhají vláknité výrůstky – **trichogyny**

- Životní cyklus je haplo-dikaryotický s převažující haploidní fází: askospora klíčí v haploidní (monokaryotické) mycelium => na něm (resp. v základu plodnice u asko- lokulárních typů – viz později) se tvoří gametangia – na jednoduché samčí větvi anteridium, na větvené samičí (tzv. archikarpu) askogony => k trichogynu (jehož jádra degenerovala) se přiblíží anteridium => splynutí obsahů buněk – plazmogamie => v oplozeném askogonu párování jader => vyrůstají dikaryotické hyfy – askogenní hyfy, tvořící plodnice => koncové buňky askogenních hyf ve výtrusorodé vrstvě se stávají mateřskými buňkami vřecek (askogenními b.) => v nich karyogamie => meioza => obvykle ještě jedna mitóza (nebo ne anebo více) => výsledkem je zralé vřecko se (4-)8(-více) askosporami

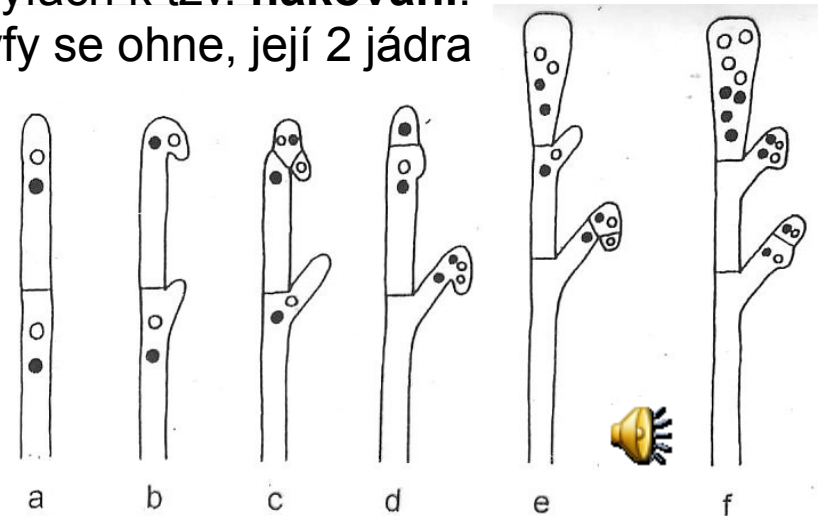


Zdroj: R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich: Botany. Wm. C. Brown Publ., 1995.

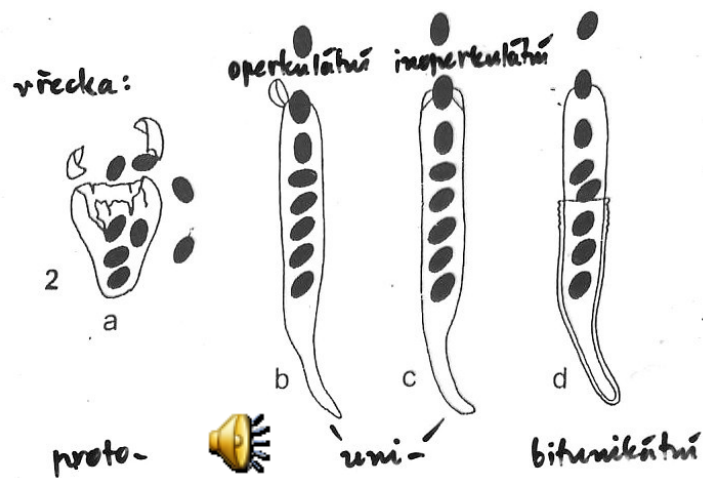
- modifikace pohlavního procesu:
 - gameto-gametangiogamie (= spermatizace): namísto anteridií oplodňují askogon aplanogamety - spermacie, vznikající na spermacioforech nebo v ložiscích - spermogoniích (funkci spermacií mohou převzít i konidie, sloužící jinak k nepohlavnímu rozmnožování)
 - somato-gametangiogamie: askogon oplodněn přímo jádrem ze somatické hyfy, anteridia se netvoří
 - somatogamie: splynutí dvou somatických hyf => póry v přehrádkách se přesunou jádra do tvořícího se základu askogonu
 - autogamie (vzácná): párování jader uvnitř mnohojaderného askogonu

• **vřecko** je meiosporangium, v jeho vývoji jediná diploidní buňka v životním cyklu vřecko je obvykle protáhlé nebo elipsoidní až kulovité, je vždy jednobuněčné

– při jeho tvorbě dochází na askogenních hyfách 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 => vřečkem, v něm karyogamie => meioza; "zbytky" splynou zase v dikaryotickou (nyní subterminální) buňku (=> ta se může znovu hákovat => pak vzniká svazek vřecek)



– důležitou charakteristikou je struktura stěn vřecka – dle ní rozlišujeme vřecka



- **pro(to)tunikární** s jednovrstevnou stěnou bez otevíracího aparátu, spory se pasivně uvolňují po rozpadu nebo zeslizovatění stěny vřecka

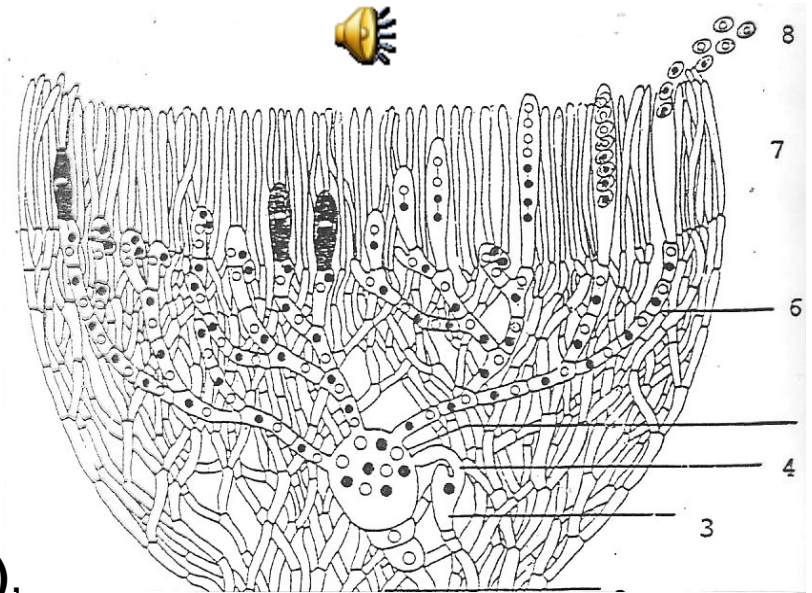
- **unitunikární** s dvouvrstevnou stěnou členěnou na exoascus a endoascus – obě vrstvy tenké a spojené, otevírají se současně pórem či štěrbinou (vřecka **inoperkulární**) nebo víčkem (**operkulární**)

- **bitunikární** se stěnou vícevrstevnou rozdělenou na dvě funkčně rozdílné vrstvy => zde exoascus praská, endoascus vyhřezne a prodlouží se a teprve ten se později otevírá (vždy inoperkulární); z uni- a bitunikárních vřecek jsou spory vymršťovány turgorem buněk

- **spory** vznikají obvykle po 8 ve vřecku najednou (simultánní dělení), vzácněji postupně (sukcesivně)
 - výjimky: namísto 8 jednojaderných mohou vzniknout 4 dvoujaderné, případně více dělení jader ve sporách => oddělení přehrádkami => vícebuněčné spory - dvoubuněčné didymospory, vícebuněčné fragmospory (buňky v jedné řadě) a diktyospory (dělení ve více směrech => zdřovité uspořádání)
 - jednobuněčné spory nazýváme amerospory; popsané názvy jsou používány i pro konidie

- **plodnice (askokarpy, askomata)**

jsou tvořeny jednak pletivou z haploidních (monokaryotických) hyf, tvořícími sterilní část plodnice, a jednak hyfami dikaryotickými, vzniklými na základě pohl. procesu – stěna plodnice (**peridie**) obklopuje tzv. **centrum** (obojí tvořeno z haploidních hyf), kde dochází k vytváření vřecek (na dikaryotických askogenních hyfách) vřečka u odvozených typů plodnic vystylají výtrusorodou vrstvu - **thecium (hymenium)**, česky výtrusorodé rouško



členění typů plodnic podle ontogenetického vývoje:

- typ **askohymeniální**: nejprve dojde k pohlavnímu procesu, poté se v tom místě vytváří plodnice souběžně s růstem askogenních hyf => vřečka (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 vřečka (obvykle bitunikátní)

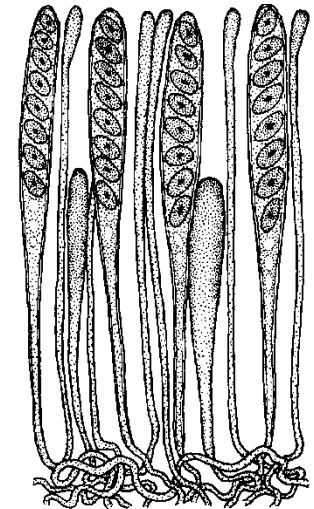
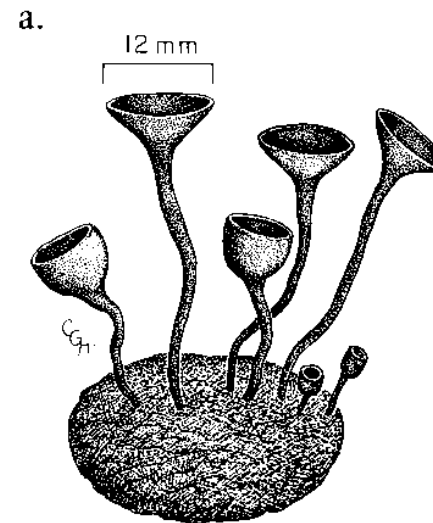
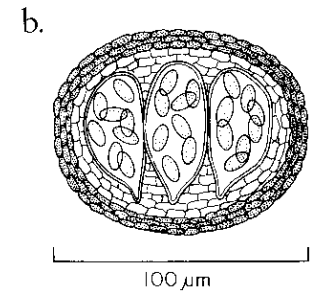
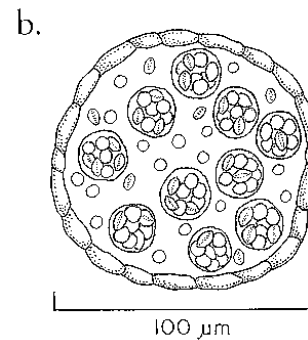
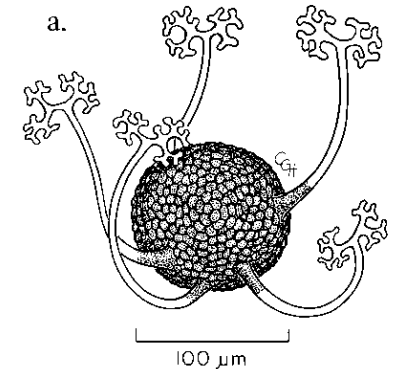
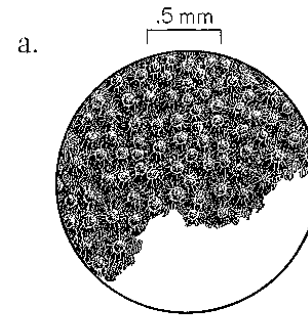
členění plodnic podle morfologie
(základní askohymeniální typy):

- **kleistothecium** je uzavřená plodnice s vytvořenou stěnou, otvírá se rozpadem; vřečka nejsou nijak uspořádána

- **apothecium** je primárně miskovitá plodnice (odvozeně pak různých tvarů); vřečka a parafýzy – konce haploidních hyf (někdy přesahují v tzv. epithecium) jsou uspořádány v theciu na povrchu; vrstva hyf pod theciem tvoří tzv. hypothecium, sterilní okraj apothecia (tvořen haploidními hyfami) je nazýván excipulum; vřečka dozrávají současně, spory jsou též vystřelovány (stimulem bývá vnější podnět, např. světlo)

Nahoře vlevo kleistothecia *Eurotium amstelodami*, vpravo plodnice padlí *Microsphaera penicillata* (označované různými autory jako chasmothecia, kleistothecia nebo erysiphální perithecia); dole vlevo apothecia *Monilia fructicola* (vyrůstající ze sklerocia), vpravo vřečka a parafýzy v theciu

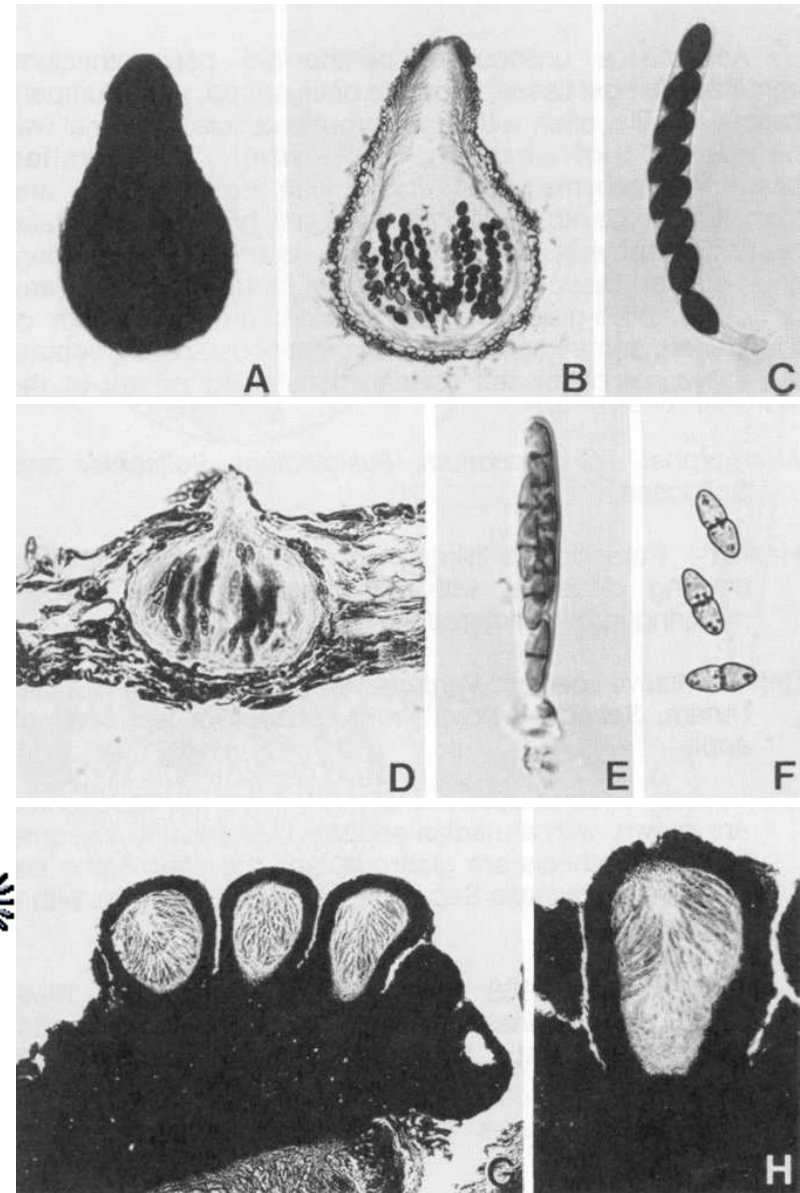
Zdroj obrázků ozn. a nebo b: Hanlin, Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. I a II., 1990 a 1998.
Obr. vpravo dole: kresba Rebecca Stritch,
http://biodidac.bio.uottawa.ca/thumbnails/filedet.htm?File_name=Asco012b&File_type=gif



- **perithecium** je kulovitá nebo protáhlá plodnice (často bývají zanořeny ve sterilní hmotě stromatu), vřecka jsou 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)

- kromě těchto základních typů rozlišujeme protothecium (jen spleť hyf obklopujících vřecka), tuberothecium (jak je někdy odlišováno druhotně uzavřené apoth.) nebo myriothecium (polštářovitá plodnice se sestavou dutin, v každé 1 vřecko)

- askolokulární houby mají pseudoapothecia, pseudoperithecia (morfologicky podobná, ale s askolokul. vývojem), thyriothecia (síťovité pseudoperith.) nebo hysterothecia (štěrbínovitá pseudoapoth.)

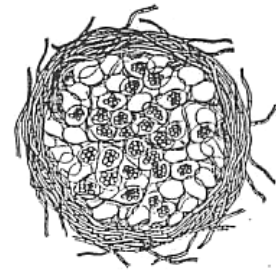


ABC: volné perithecium *Sordaria fimicola*, DEF: pseudoperithecium *Venturia liriodendri*, GH: lokuli ve stromatu *Apiosporina morbosa*.

Zdroj: Hanlin 1990.

pro zopakování ...

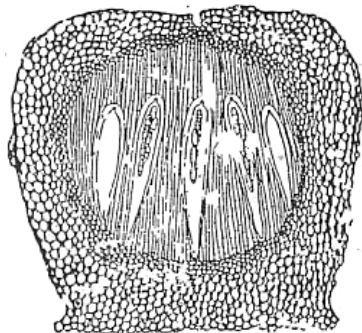
Smple & Kendrick, 1992



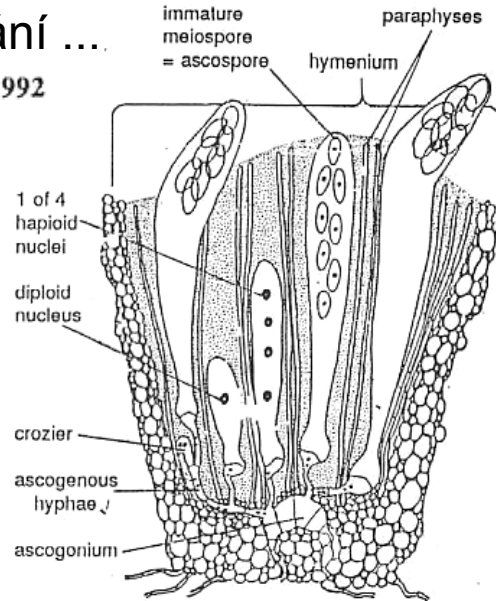
4.5 Cleistothecial ascoma.



4.4 Perithecial ascoma.



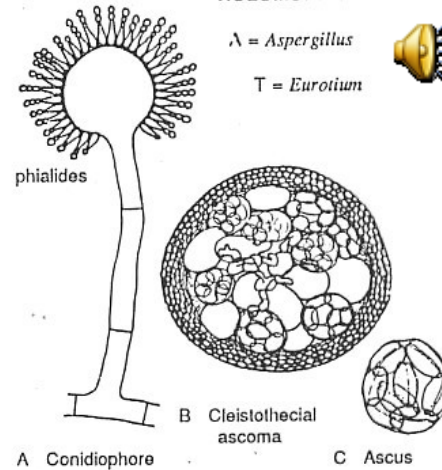
4.6 Pseudothecial ascoma.



4.3 Apothecial ascoma.

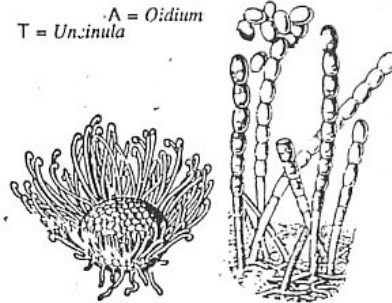
T6-

HOLOMORPH = TELEOMORPH (T) + ANAMORPH (A)



A Conidiophore

4.7 Eurotialean holomorph.



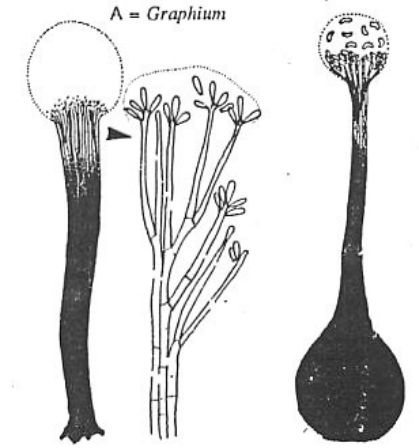
A Ascoma

B Conidiophores

4.9 Erysiphalean holomorph.

Evolutionary Survey of Fungi, Algae and Plants

T = *Ophiostoma*

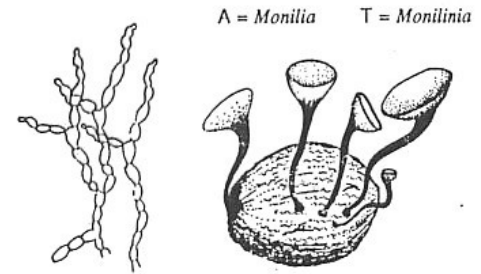


A Synnema

B Detail of Head

C Ascoma

4.8 Ophiostomatalean holomorph.



A Conidial chains

B Apothecial ascomata on peach

4.10 Leotialean holomorph.

nemnoho zástupců (10–12 %) se vyskytuje v pleomorfické holomorfě (vytváří teleo- i anamorfu, tzv. pleomorfický životní cyklus); většina jich je známa v meiotické holomorfě (netvoří anamorfu) anebo v mitotické holomorfě (netvoří teleomorfu)


výskyt, ekologie:

- saprotrofové, fakultativní i obligátní parazité rostlin i živočichů (patogenní druhy)
- symbiotické vztahy – lichenismus (mykobionti většiny lišejníků jsou právě *Pezizomycotina*), mykorhiza
- zastoupeny ve všech možných biotopech vodních i suchozemských
- využití některých druhů jako jedlé houby, ale zejména pak průmyslově v potravinářství a farmacii (především různé druhy rodu *Penicillium*)

system:

větší množství tříd, odpovídajících fylogenetickým liniím

původní členění morfologické, podle typu plodnic, je dodnes používané v praxi pro souhrnné označení skupin se shodným typem plodnice):

- *Plectomycetes* (též česky plektomycety) - kleistotheciální typy
- *Pyrenomycetes* (česky tvrdohouby, pyrenomycety) - peritheciální typy 
- (včetně příbuzných typů, i pseudoperithecia)
- *Discomycetes* (česky terčoplodé, diskomycety) - apotheciální typy
- (včetně příbuzných typů, i pseudoapothecia)

fylogeneticky věrnější byl systém členící vřeckaté houby podle vývoje plodnice - primitivní *Protoascomycetidae*, askohymeniální *Ascohymenomycetidae* a askolokulární *Ascoloculomycetidae*

Třída: *EUROTIOMYCETES*

podtřída *Eurotiomycetidae*

tvoří protothecia nebo primitivní kleistothecia s prototunikátními vřecy zhruba odpovídá dřívější podtřídě *Protoascomycetidae*



řád *Eurotiales* (tzv. „nepravé plísně“) – bohatý řád mikroskopických hub, v jehož rámci převažuje zastoupení anamorf (u mnohých zástupců se v jejich životě ani teleomorfa nevyskytuje) => díky mohutné produkci konidií jsou rozšířeny prakticky všude

- vzácné pohlavní rozmnožování – červovitý askogon, kolem kterého se ovíjí anteridia => z buněk nesoucích askogon vyrůstají hyfy, které vytvoří stěnu kolem anteridií a dají základ plodnici typu protothecia nebo kleistothecia

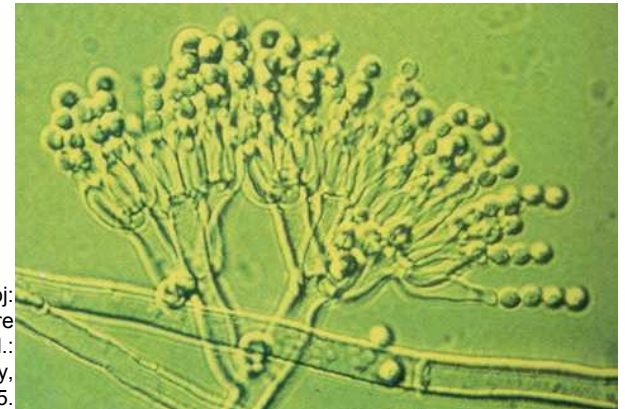
– dochází i k somatogamii

- zástupci jsou saprotrofové, řidčeji parazité rostlin i živočichů, řada z nich produkuje mykotoxiny

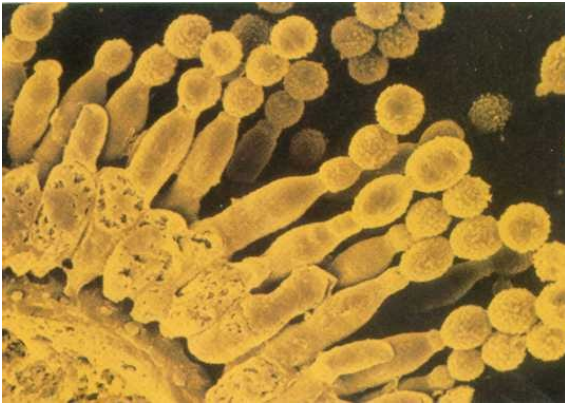
- značný hospodářský význam zejména v potravinářském, farmaceutickém a chemickém průmyslu, ale i značné škody („plesnivění“)

Penicillium (štětičkovec) - druhy vytvářející především štětičkovité konidiofory; využívány

k produkci antibiotik (*P. chrysogenum*, *P. griseofulvum*), zrání sýrů (*P. roqueforti*, *P. camemberti*), i druhy způsobující běžné plesnivění ovoce (*P. italicum*)



Zdroj:
Moore
et al.:
Botany,
1995.

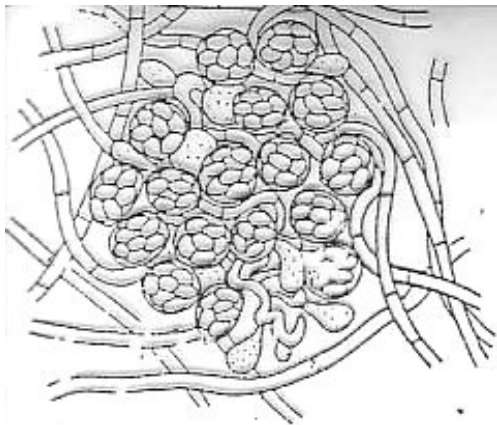


Aspergillus (kropidlák) - též hojně anamorfy, druhy s konidiofory na konci měchýřkovitě rozšířenými; patogenní druhy (způsobující těžká onemocnění, např. *A. fumigatus*), produkce aflatoxinů (*A. flavus*), i druhy využívané k fermentaci nebo produkci organických kyselin (*A. niger*)

Zdroj: R. Moore, W. D. Clark, K. R. Stern & D. Vodopich: Botany. Wm. C. Brown Publ., 1995.

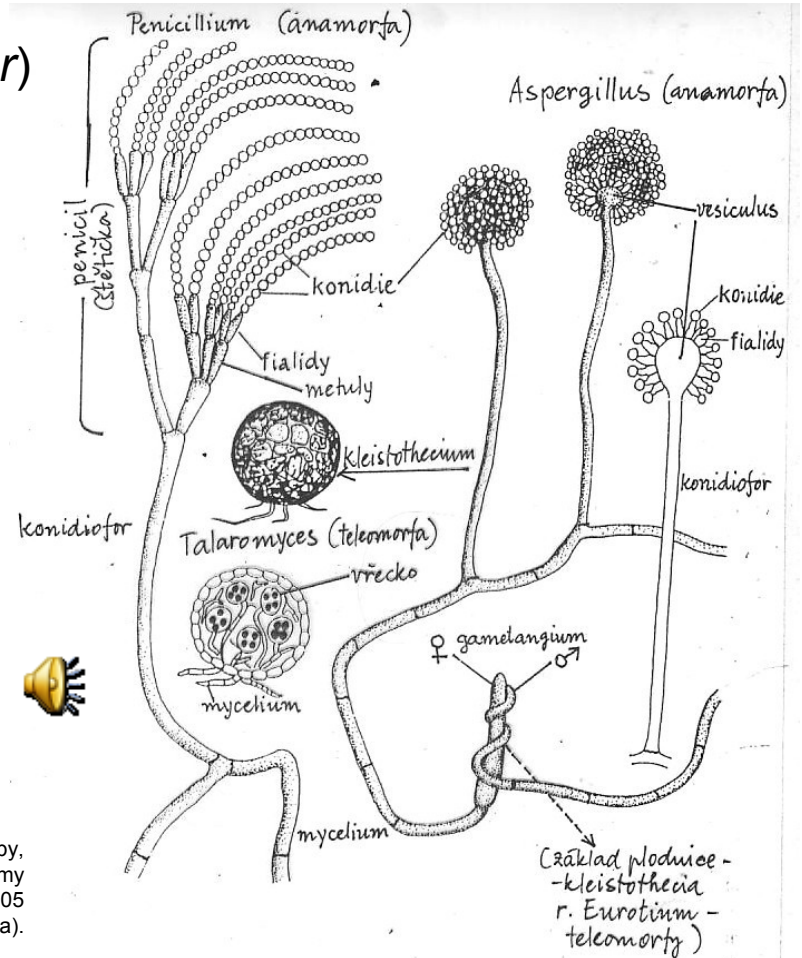
jejich teleomorfy (pro *Penicillium* v rodech *Talaromyces*, *Eupenicillium*, pro *Aspergillus* v rodech *Eurotium* a dalších) tvoří mikroskopická kleistothecia a uvnitř nich volně uložená prototunikátní vřecka;

jiné rody (*Byssochlamys*) tvoří jen plodnice typu protothecium - shluky hyf kolem vřecek



Vlevo: Protothecium *Byssochlamys nivea*

Zdroj: Kalina et Váňa: Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii, Karolinum, Praha, 2005 (podle Müllera a Loefflera).





čeled' *Elaphomycetaceae* (v pojetí některých autorů řád *Elaphomycetales*) – makroskopická podzemní kleistothecia pokrytá silnou peridií, prototunikátní vřecka

půdní saprotrfové nebo mykorrhizní houby, díky vůni často vyhrabávané zvěří (*Elaphomyces* - jelenka)



řád *Onygenales* – plodnice protothecia nebo primitivní kleistothecia, vřecka prototunikátní

- nepohlavní rozmnožování – tvorba konidií, u některých druhů rozpad mycelia na kvasinkovité buňky
- saprotrfové nebo koprofilní druhy, řada z nich má enzymy umožňující rozklad celulózy nebo keratinu

Onygena (kaziroh) – saprotrof na rozkládajících se rozích, kopytech, paznehtech aj.

jiné rody rostou na živé kůži a kožních útvarech => způsobují dermatomykózy (*Trichophyton*) nebo mykózy plic (*Chrysosporium*) i jiných orgánů (*Histoplasma*)

Obr. nahoře: jelenka obecná (*Elaphomyces cervinus*); dole: kaziroh ovčí (*Onygena corvina*)

podtřída *Chaetothyriomycetidae*

řád *Verrucariales* – lichenizované houby s obvykle korovitou stélkou (vzácněji jiných typů), rostoucí ponejvíce endoliticky (zanořené ve skalním substrátu)

- vývoj plodnice je u studovaného rodu

Dermatocarpon askohymeniální (platí pro celý řád?), ale vřečka bitunikátní, plodnice perithecia nebo pseudoperithecia; nepohlavní pykno-spory se tvoří v pyknidách

- osídlují hlavně anorganické substráty, suchozemské i vodní (*Verrucaria* - bradavnice, *Dermatocarpon* - nitroplodka)



*Dermatocarpon
miniatum*

<http://www.britishlichens.co.uk/species/Dermatocarpon%20miniatum%20small.jpg>



Třída: **PEZIZOMYCETES** 📢

tzv. operkulátní diskomycety – tvoří plodnice typu apothecií (příp. tuberothecií, viz níže) s unitunikátními operkulátními vřecky

- třída obsahuje jediný **řád *Pezizales*** tvořící často pestře zbarvená apothecia, jejichž vřecka se otvírají víčkem
- u většiny druhů známa pouze teleomorfa
- mycelium je podzemní, někdy se tvoří sklerocia (nikdy stromata)
- gameto-gametangiogamie (spermatizace) – askogon oplodněn spermacií, netvoří se anteridium
- vřecka unitunikátní, operkulátní, výjimka (praskají štěrbinou) u koprofilního rodu *Ascobolus* (hovník), spory aktivně vymršťovány (až několik centimetrů)
- plodnice miskovité, kalichovité, přisedlé i stopkaté, u odvozených typů kuželovité nebo čepcovité se zprohýbaným povrchem a sterilním "třeněm"; gymnokarpní (od počátku otevřené) nebo hemiangiokarpní (zpočátku uzavřené, posléze se otevírající)

saprotrofové na půdě nebo organických zbytcích, příp. spáleništích (*Pyronema* – ohnivka); červeně zbarvené miskovité plodnice mají *Sarcoscypha* (ohnivec), *Aleuria* (mísenka), *Scutellinia* (kosmatka), ...

Mísenka oranžová (*Aleuria aurantia*)

Zdroj: L. Hagara, V. Antonín, J. Baier: Houby, Aventinum, Praha, 1999.



žluté protáhle stopkaté plodnice – *Otidea* (ouško),
hnědé miskovité plodnice – *Peziza* (řasnatka),
Discina (destice), poduškovité plodnice na půdě –
Rhizina (kořenitka)

ve stipitátních rodech (plodnice se "třeněm")
najdeme dobré jedlé houby – *Morchella* (smrž),
Verpa (kačenka), *Helvella* (chřapáč), i prudce
jedovaté – *Gyromitra* (ucháč)



Smrž jedlý



Kačenka
česká



Chřapáč
kadeřavý



Řasnatka
olivově
hnědá



Ucháč obecný

čeleď *Tuberaceae* – odvozená v rámci tohoto řádu (některými autory hodnocena jako samostatný řád)



- podzemní plodnice - druhotně uzavřená apothecia (tzv. tuberothecia), na povrchu krytá peridií, vnitřní část (nazývaná gleba) se zprohýbanými stěnami => systém komůrek s theciem na stěnách, kde se formují vřečka
- plodnice angiokarpní - uzavřené až do zralosti, rozpadají se až tlakem zralých vřecek
- vřečka inoperkulátní, spory (bývá jich méně, 2–4) se uvolňují rozpadem plodnice
- vyhledávané jedlé houby – černé plodnice *Tuber* (lanýž) s výraznou vůní, méně pak světle okrové *Choiromyces* (bělolanýž)
- mykorrhizní houby, aromatické, vyhrabávané zvěří



Lanýž černovýtrusý
(*Tuber melanosporum*)

Zdroj: L. Hagara, V. Antonín, J. Baier: Houby, Aventinum, Praha, 1999.

Třída: *LEOTIOMYCETES*

Foto Jaroslav Rod, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Microsphaera%20alphitoides>

v aktuálním pojetí jediná **podtřída** *Leotiomycetidae* zahrnuje houby rozdílného vzhledu i ekologie – saprofyty i parazity rostlin, drobné i s makroskopickými apothecii několik řádů, sdružených na základě molekulárních analýz tyto houby mají unitunikátní vřecka, plodnicemi jsou chasmothecia, apothecia nebo hysterothecia

řád *Erysiphales* - padlí

bývá v současnosti vřazován do řádu *Helotiales*

- obligátní parazité cévnatých rostlin, jejich porosty tvoří jakoby "pomoučení", vytvářejí na povrchu pletiv hostitele (extramatrikálně) přehrádkované mycelium, pronikající haustorii do buněk epidermis (mycelium některých druhů proniká i intramatrikálně)
- nepohlavní rozmnožování – tvorba oidií (arthrokonidie, rozpadá se myceliální vlákno), anamorfy zvané *Oidium*
- pohlavní rozmnožování na povrchu hostitele, askogon (bez trichogynu) oplodněn anteridiem



© 2007 Jaroslav Rod



© 2007 JH+MS



Foto Michaela Sedlářová, <http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=konidie>



Shora padlí dubové (*Microsphaera alphitoides*), askomata s vřečky *Erysiphe* sp. a oidie *Podosphaera xanthii*

- askomata jsou drobná chasmothecia (některými autory považována za primitivní perithecia nebo kleistothecia) s větvenými přívěsky (rodově charakteristické) plodnice se otvírají štěrbinou pod tlakem zralých vřecek, i ta praskají štěrbinou na povrchu (ve ztenč. prstenci pod vrcholem)
- vřečka jsou unitunikátní, spory aktivně vymršťovány

Uncinula necator

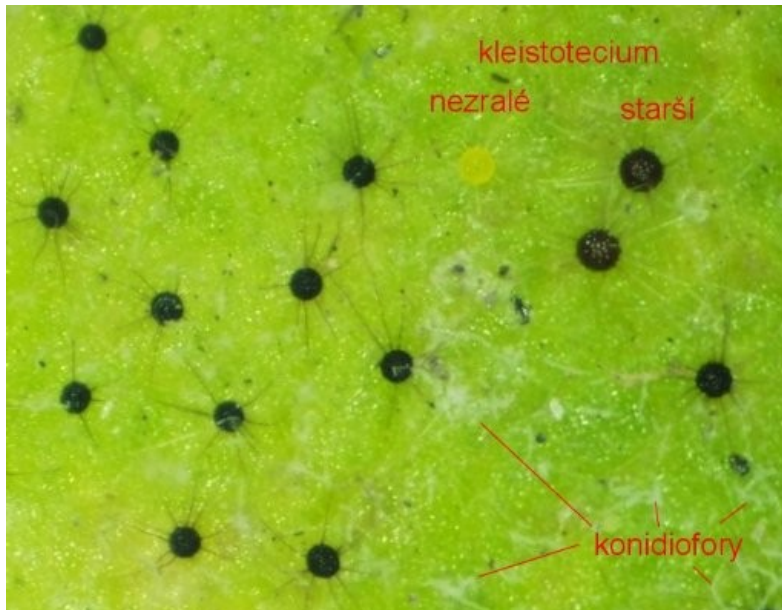
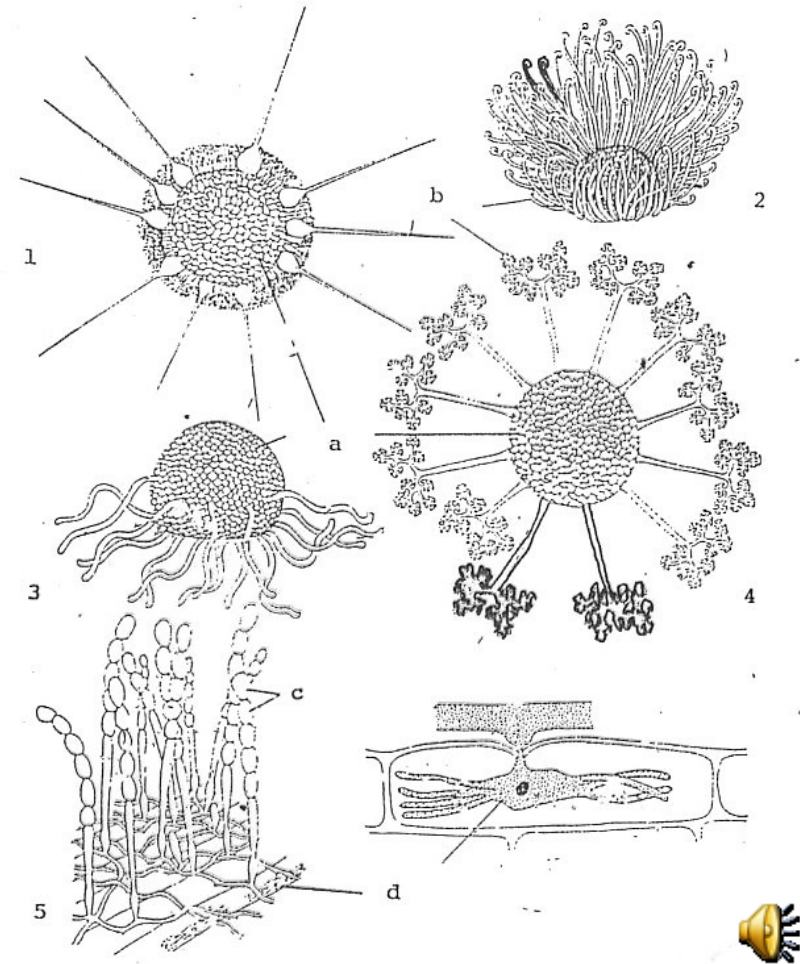


Foto Michaela Sediářová, <http://botany.upol.cz/atlas/sy/system/gallery.php?entry=Uncinula%20necator>



Obr. 53: Askomata a mycelium zástupců řádu Erysiphales.

- | | |
|------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| 1 – Phyllactinia, | a – askomata, |
| 2 – Uncinula, | b – přívěsky, |
| 3 – Erysiphe, | c – peridie, |
| 4 – Microsporaera, | d – větvené haustorium v buňce hostitele (podle KENDRICKA). |
| 5 – anamorf z rodu Didymium. | |

- některé druhy významné jako fytopatogenní – *Sphaerotheca mors-uvae* (padlí angreštové), *Erysiphe graminis* (p. travní), *Uncinula necator* (p. révové) a další

řády *Helotiales* a *Leotiales* – inoperkulátní diskomycety



- časté nepohlavní rozmnožování, tvorba blastokonidií
- askogony oplodňovány spermaciemi, anteridia se netvoří
- apothecia přisedlá nebo stopkatá, velikosti několik milimetrů až centimetrů, vznikají někdy na sterilních útvarech – sklerociích nebo stromatech
- vřecka unitunikátní, inoperkulátní, otevírají se pórem, spory jsou jedno- nebo vícebuněčné
- zástupci saprotrofní i parazitičtí

Vlevo vodnička potoční (*Hymenoscyphus clavus*),
vpravo patyčka rosolovitá (*Leotia lubrica*) Hagara et al., 1999.

• řád *Leotiales*

- *Bulgaria* (klihatka) tvoří makroskopická černá miskovitá apothecia na borce
- *Leotia* (patyčka) s hnědými apothecii na zbytcích rostlin



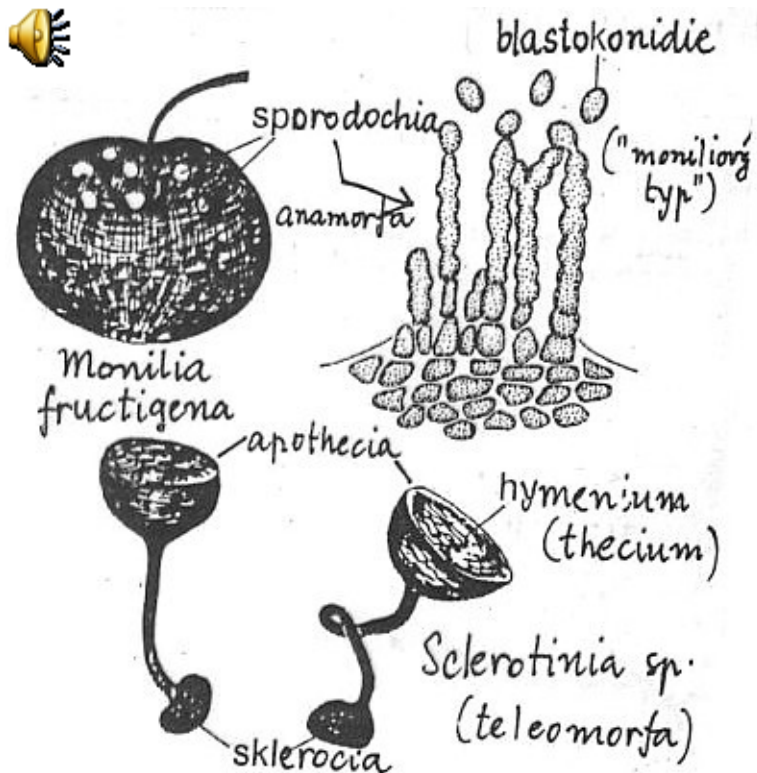
• řád *Helotiales*

- *Mitrula* (čapulka) - žlutá kyjovitá apothecia na organických zbytcích ve vodě nebo vlhku, *Helotium* (voskovička) - drobné terčovitě plodnice na dřevě, *Chlorociboria* (zelenitka) způsobuje zelenání dřeva, *Lachnellula* (brvenka) - plodnice na nádorech modřínů

- do řádu *Helotiales* patří i řada hospodářsky významných parazitů - *Botryotinia* (anamorfa *Botrytis*) na plodech rostlin, *Drepanopeziza* na rybízu, *Pseudopeziza* na jeteli (tvorba stromat => usychání listů)
- *Sclerotinia* (hlízenka) tvoří sklerocia a stromata na podzemních orgánech bylin, *Monilinia* (anamorfa *Monilia*) napadá větve a plody => plod prorostlý myceliem se stává pseudosklerociem

Mumifikované jablko se sporodochii *Monilia fructigena*

<http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/ideacon/microbes/applerot.htm>



- zcela mimo tyto řády stojí *Geoglossum* (jazourek) - černá kyjovitá apothecia

řád *Rhytismatales* – parazitické houby s intracelulárním myceliem, tvořící stromata v asimilačním pletivu rostlin; vzácněji saprotrofové

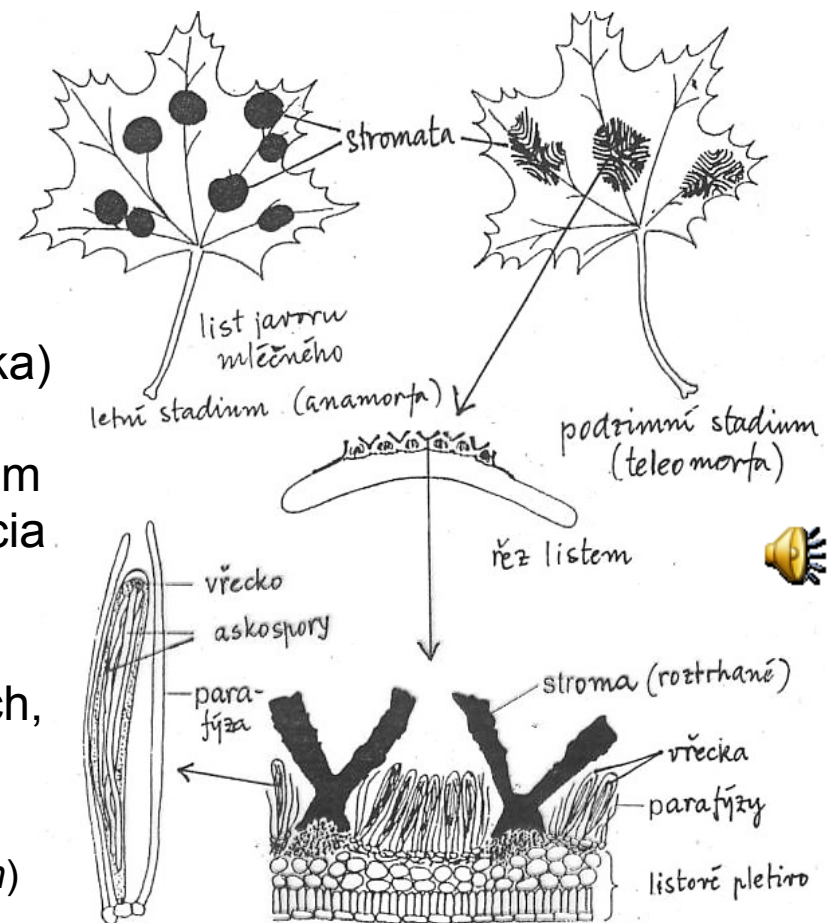
- nepohlavní rozmnožování – ve stromatech zanořeny pyknidy
- vývoj plodnice spíše askolokulární, vytváří se nejprve stroma a v něm mnohojaderné askogony s trichogyny
- netvoří se anteridia, oplození spermacií, jádry z trichogynu nebo somatogamie
- unitunikátní vřecka vrůstají do pletiva stromatu, spory vystřelovány (až 1 metr)
- plodnice jsou v širším pojetí apothecia, v užším pojetí zanořená pseudoapothecia /vzhledem k askolokulárnímu vývoji/ nebo štěrbinovitá hysterothecia



Rhytisma (svrašťelka) - černá stromata na listech, na podzim se tvoří hysterothecia.
Lophodermium (sypavka) - černá stromata na jehlicích, působí usychání a předčasný opad

Foto i obr.: Svrášťelka javorová (*Rhytisma acerinum*)

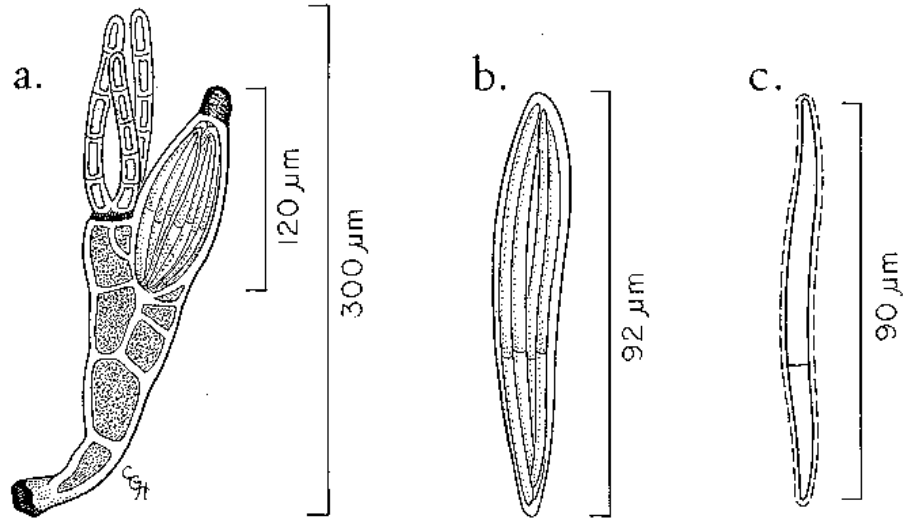
Zdroj fotografie: L. Hagara, V. Antonín, J. Baier: Houby, Aventinum, Praha, 1999.



Třída: **LABOULBENIOMYCETES** 🍄

obsahuje jediný řád **Laboulbeniales** – velmi specializovaná skupina obligátních parazitů členovců

- netvoří žádné mycelium, stélku tvoří jen jedna nebo několik řad buněk (počet je druhově specifický) s přívěsky; ukotvení bazální buňkou v těle hostitele
- jsou známy pouze jako teleomorfy
- vývoj plodnice askohymeniální, je zde gameto-gametangiogamie – askogon oplodněn spermacií (tvoří se v anteridiu), vytváří se askoma tvaru perithecia, vřecka prototunikátní
- výskyt zejména v subtropích a tropech, obligátní ektoparazité především na tělech hmyzu (nejeví známky onemocnění => úvahy o komenzalizmu)



Laboulbenia, a. veget. stélka s peritheciem, b. vřecko, c. askospora.

R. T. Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.

Třída: **SORDARIOMYCETES**

obsahuje tvrdohouby (*Pyrenomycetes* v dřívějším pojetí, vytvářejí perithecia) s askohymeniálním vývojem a unitunikátními vřecky (výjimkou jsou zřejmě nejpůvodnější *Microascales* a *Ophiostomatales*)

podtřída **Hypocreomycetidae**

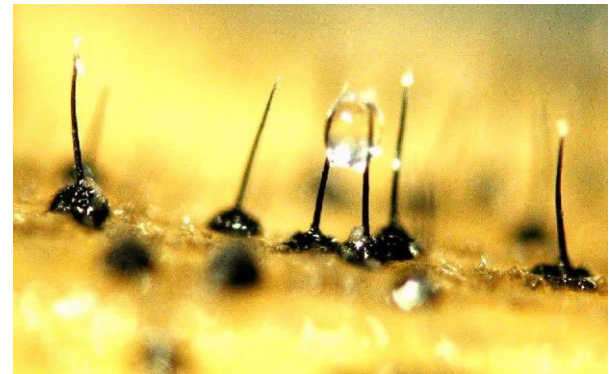
řád *Microascales* – netvoří se stromata, plodnice jsou drobná perithecia nebo kleistothecia; většina druhů jsou půdní saprotrofové
– patří sem rod *Ceratocystis*, způsobující (zejména jeho anamorfy) tracheomykózní onemocnění dřevin

řád *Hypocreales* – plodnicemi jsou perithecia, u mnoha rodů zanořena do sterilní hmoty stromat

- u rodů, kde se stromata nevytvářejí, může perithecium obklopovat spleť hyf; kromě stromat též tvorba sklerocií (též sterilní útvary, které ovšem neobsahují perithecia; mohou být kromě houbových pletiv tvořena i pletivy napadené rostliny)
- podstata vývoje plodnice je askohymeniální
- vřecky unitunikátní, inoperkulátní, spory dvou- až vícebuněčné
- převažuje nepohl. rozmnožování, tvorba blastokonidií, často ve sporodochiích
- saprotrofové nebo parazité na rostlinách, řídčeji živočiších nebo houbách



http://draaf.lorraine.agriculture.gouv.fr/phpwebgallery/picture.php?cat=6&image_id=70



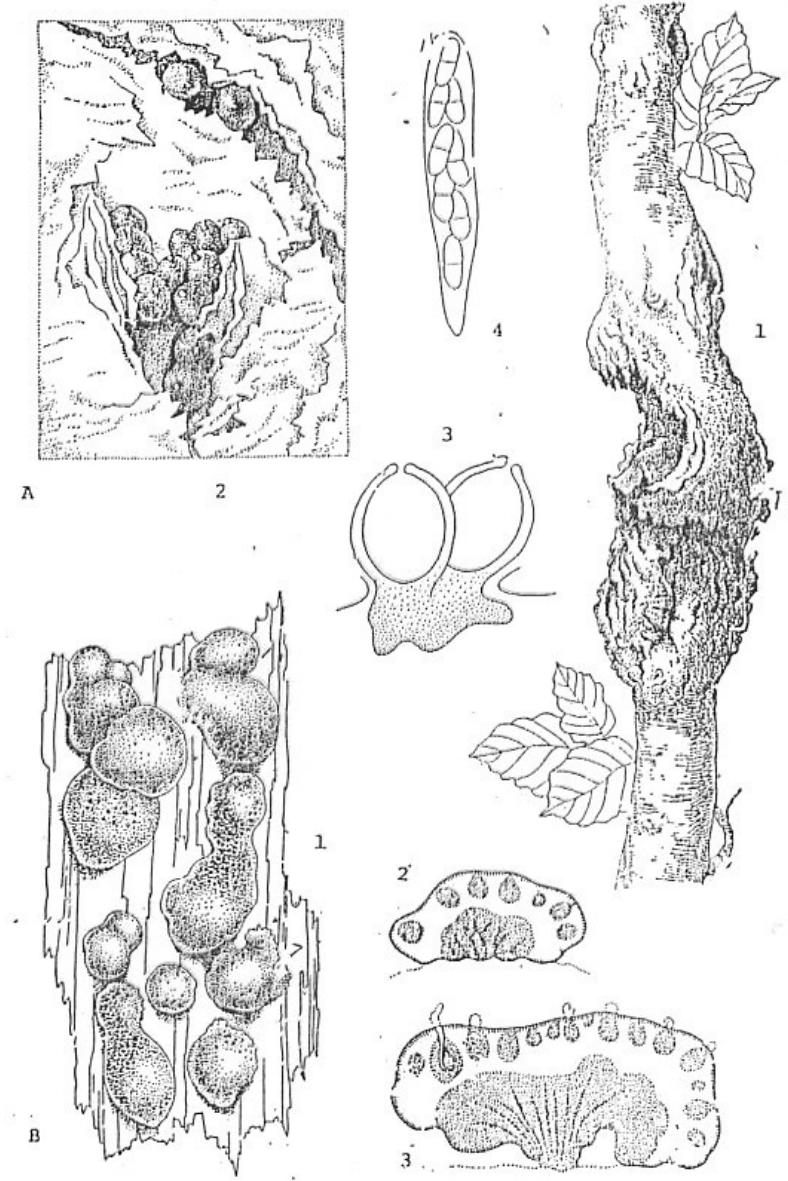
Perithecia *Ceratocystis fimbriata*

- *Hypocrea* (masenka) - barevná stromata na dřevě, *Nectria* (rážovka) - volná červená perithecia na dřevě, *Gibberella* - modrá perithecia, produkuje gibereliny (růstové hormony rostlin), druhy rodu *Fusarium* působí choroby rostlin
- parazity na plodnicích vřeckatých a stopkovýtrusných hub jsou druhy rodu *Hypomyces* (nedohub)



Vlevo:
Nedohub
zelený
(*Hypomyces
viridis*) na
lupenech
holubinky

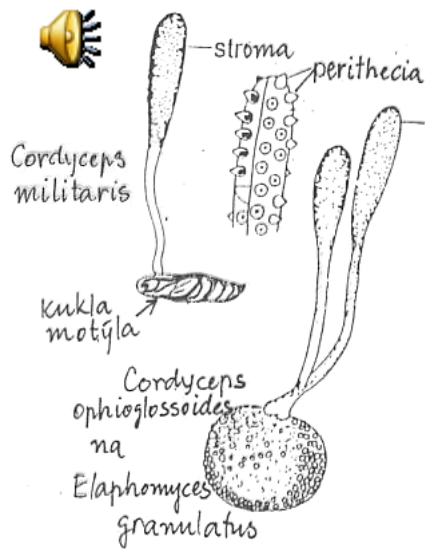
Zdroj: L. Hagara,
V. Antonín, J. Baier:
Houby, Aventinum,
Praha, 1999.



Obr. 58: *Hypocreales*.

- A – *Nectria ditissima*:
 1 – rakovinný nádor na buku,
 2 – ložisko s perithecií,
 3 – řez perithecií a bazálním stromatem,
 4 – vřečko s dvoubuněčnými askosporami;
 B – *Hypocrea rufa*:
 1 – stromata na substrátu,
 2-3 – řezy stromatem s různě zralými perithecií
 (zdroj: HIRÁNEK a KALINA)



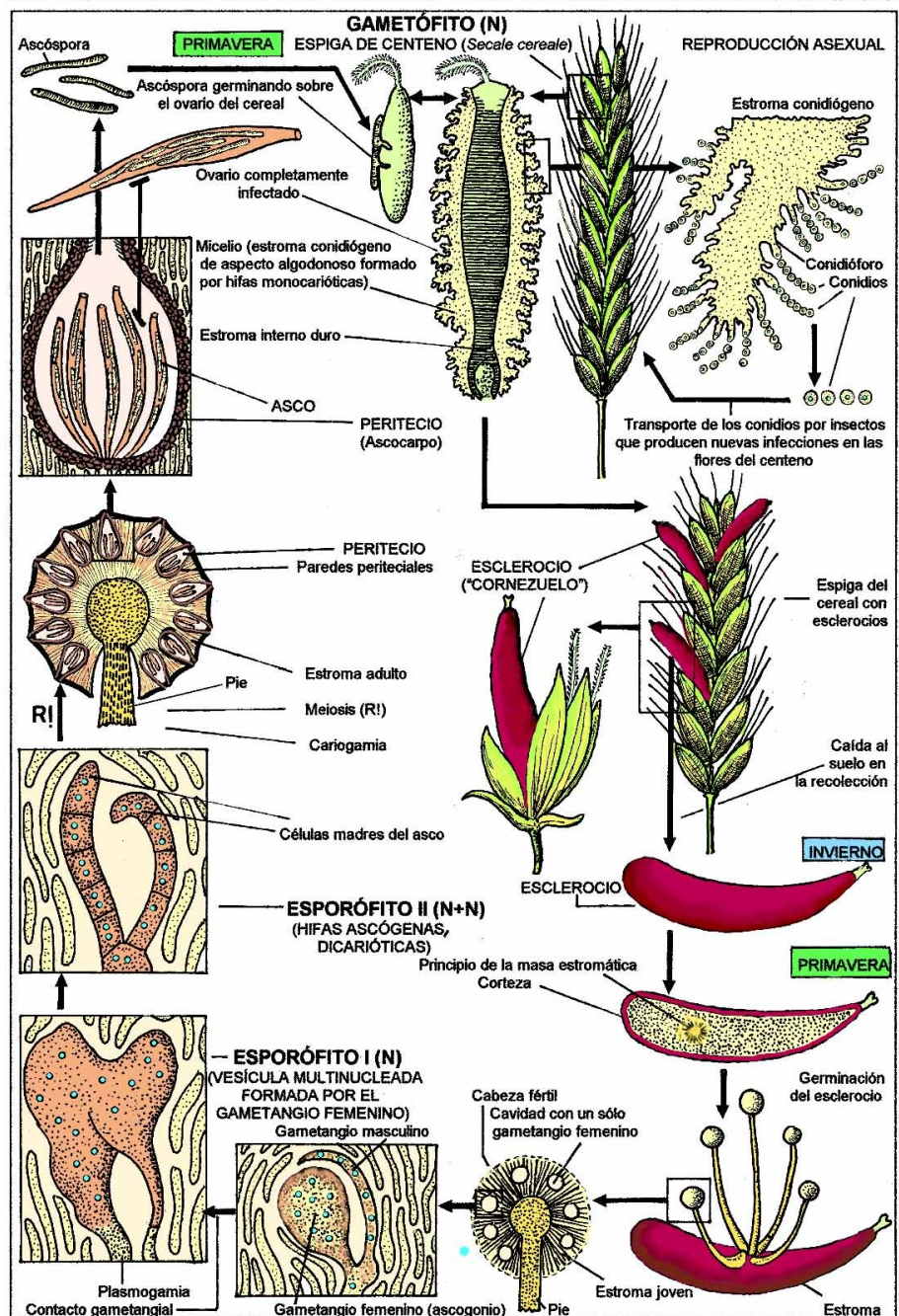


Vpravo: L. Hagara, V. Antonín, J. Baier: Houby, Aventinum, Praha, 1999.

Housenice červená (*Cordyceps militaris*)

- *Cordyceps* (housenice) cizopasí na larvách hmyzu nebo jelenkách
- *Claviceps* (paličkovice) - parazit trav, z napadeného semeníku se vytváří sklerocium - přezimující útvar, ze kterého další sezónu vyrostou stromata s perithecií;
- Claviceps purpurea* (p. nachová) obsahuje jedovaté alkaloidy, využívané i k výrobě léčiv

CICLO DE CLAVICEPS PURPUREA ("CORNEZUELO DEL CENTENO")
(Subclase Ascomycetidae, Clase Ascomycetes)
TRIGÉNICO HETEROMÓRFICO CON GAMETÓFITO DOMINANTE

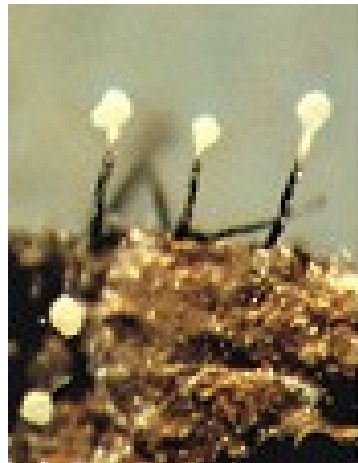
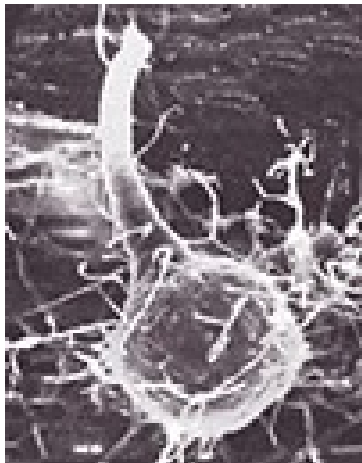


podtřída *Sordariomycetidae*

řád *Ophiostomatales* – milimetrová perithecia protažená v dlouhé rostrum (několik mm), v něm ostiolum vystlané perifýzami



- vřecka prototunikátní, zralé spory se seskupují v řetízky nebo zůstávají v kapičce u ústí perithecií
- saprotrofové nebo významní parazité, způsobující tzv. tracheomykózy dřevin – růstem ve vodivých pletivech způsobují jejich ucpání a usychání korun a následně celých dřevin (některé též produkují mykotoxiny)
 - tzv. "ambrosiové houby" patří mezi výše uvedené parazity, jsou roznášeny kůrovci (určitá forma symbiózy)
 - *Ophiostoma ulmi* (synonymum *Graphium ulmi*) - původce grafiózy jilmů, hubící jilmy po celém světě



Vlevo: *Ophiostoma ulmi*, perithecium s dlouhým rostrem;
uprostřed a vpravo: anamorfa *Graphium ulmi*, synnemata (svazky konidioforů).

<http://www.apsnet.org/Education/LessonsPlantPath/DutchElm/pathbio.htm>

řád *Diaporthales* – většinou dřevní houby, vytvářející stroma zanořené do dřevního a lýkového pletiva (část spolutvořená pletivem dřeviny se označuje jako endostroma, část na povrchu jako ekstostroma; méně druhů stroma netvoří)

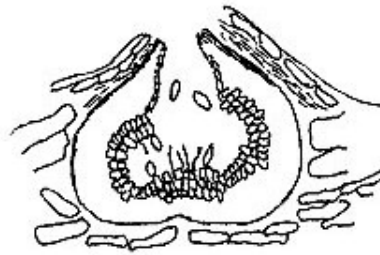
- nepohlavní rozmnožování: tvorba konidií v pyknidách nebo acervulech
- vývoj plodnice askohymeniální, vřecka unitunikátní, inoperkulátní
- většina zástupců jsou saprotrofové, někteří zhoubní parazité rostlin (*Diaporthe* - čárovka)

řád *Sordariales* – vytváří volná perithecia většinou přímo na myceliu na povrchu substrátu, málo druhů tvoří stromata

- vývoj plodnice askohymeniální, vřecka pseudounitunikátní, inoperkulátní, spory se uvolňují po zeslizovatění stěn vřecek
 - saprotrofové nebo koprofilní druhy
- *Chaetomium* (chlupatec) je rozkladačem celulózy, *Neurospora* je častým objektem genetických studií

Perithecium *Neurospora terricola* se zřetelnými perifýzami v ostiolu

Zdroj: Kalina et Váňa: Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii, Karolinum, Praha, 2005 (podle Müllera a Loefflera).



Cross-section

Pyrenidium in dead branch

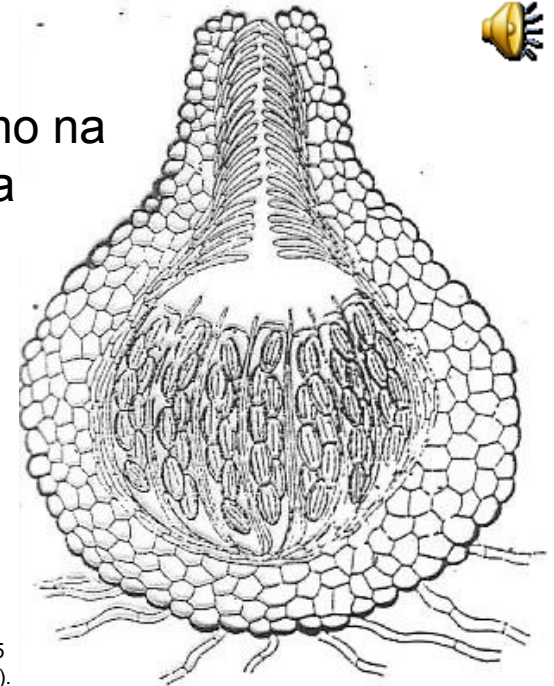


Exudation of picnidiospores to form spore horn. Spores are embedded in a viscid substrate and dispersed when struck by raindrops

Diaporthe citri

[http://](http://www.agnet.org/library/eb/481/)

www.agnet.org/library/eb/481/



podtřída *Xylariomycetidae*

řád *Xylariales* – mycelium ve dřevě, na jeho povrchu se vytváří pevná makroskopická stromata, v nichž jsou zanořena černá perithecia

- vývoj plodnice askohymeniální, vřecka unitunikátní nebo pseudounitunikátní, inoperkulátní (pod vrcholovým pórem mají zónu s 1 nebo více prstenci)
- převážně endofyti a saprotrofové na mrtvém dřevě (*Xylaria* - dřevnatka, *Hypoxylon*

- dřevomor),
vzácněji parazité dřevin (spálenka - *Kretzschmaria*)

Dřevomor červený (*Hypoxylon fragiforme*)

Ladislav Hoskovec,

<http://botany.cz/cs/hypoxylon-fragiforme/>



holomorfa

Xylaria hypoxylon

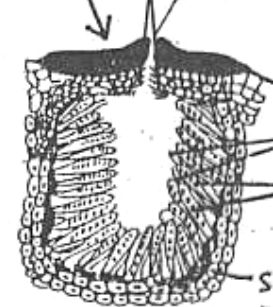
konidionosná část

část v níž jsou ponořena perithecia



X. polymorpha

stroma
perifízy
ostiolum



parafízy

vřecka

stěna perithecia



Dřevnatka parohatá (*Xylaria hypoxylon*)

Zdroj: L. Hagara, V. Antonín, J. Baier: Houby, Aventinum, Praha, 1999.

Třída: **DOTHIDEOMYCETES** 📢

- samičí pohlavní orgány představují archikarpy tvořené 1 nebo více askogony a jedním trichogynem; k oplození dochází procesem gametangiogamie, spermatizace nebo somatogamie
- vývoj plodnice askolokulární, tvoří se askostroma, v něm se vytvoří dutiny a do nich vrůstají vřecka a pseudoparafýzy;
morfologicky jsou plodnice typu pseudoperithecia nebo odvozených typů
- vřecka bitunikátní, po prasknutí exoasku se endoaskus prodlouží asi třikrát, spory se přesunou do jeho vrcholové části a jsou aktivně uvolňovány
- ekologicky různé skupiny – saprofyté i parazité rostlin, řas, živočichů i hub

podtřída **Dothideomycetidae**

řád Capnodiales – sem patří tzv. "černě", saprotrofní houby žijící epifyticky na listech a čerpající živiny z výměšků rostlin a hmyzu (při vniknutí haustorií do buněk mohou i parazitovat)

- významným parazitickým rodem je *Mycosphaerella* (tečkovka), resp. anamorfní stadia druhů z rodů *Cladosporium*, *Phoma*, *Cercospora* (různé anamorfy s různými typy konidií)

Mycosphaerella fragariae Foto Michal Maňas, <http://eol.org/pages/6112>



podtřída *Pleosporomycetidae*

řád *Pleosporales* – početně velký řád zahrnující většinu askolokulárních hub
– druhy rodu strupatka - *Venturia* (resp. *Fusicladium*) způsobují strupovitost na různých ovocných stromech

Tom Volk, http://botit.botany.wisc.edu/toms_fungi/sep2002.html

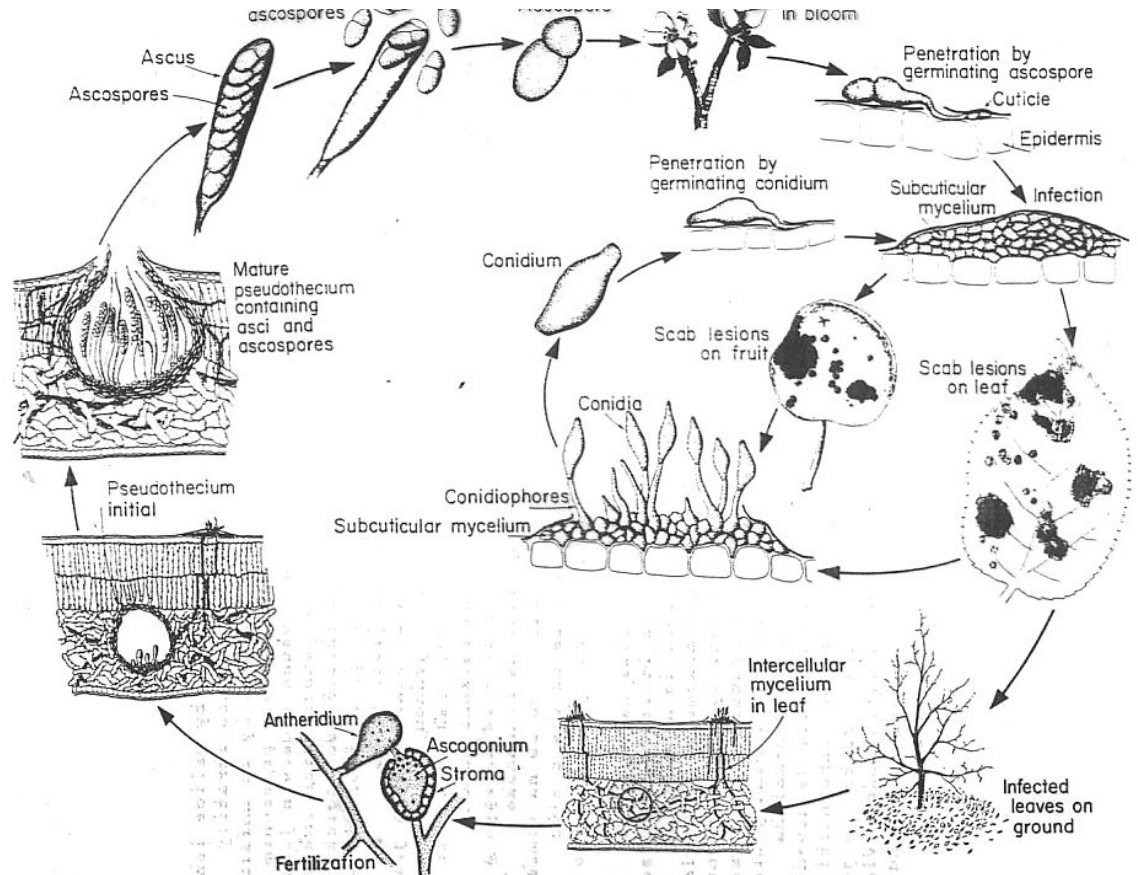
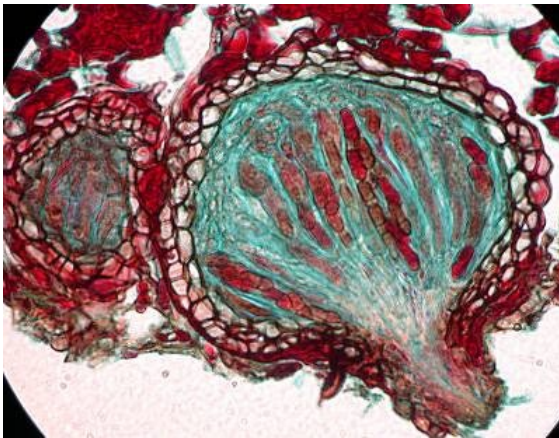


FIGURE 11-71 Disease cycle of apple scab caused by *Venturia inaequalis*.

Strupatka jabloňová (*Venturia inaequalis*) – vlevo pseudoperitheciium, vpravo životní cyklus

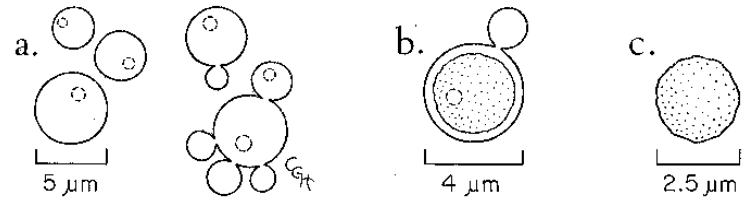


Pododdělení: **SACCHAROMYCOTINA**

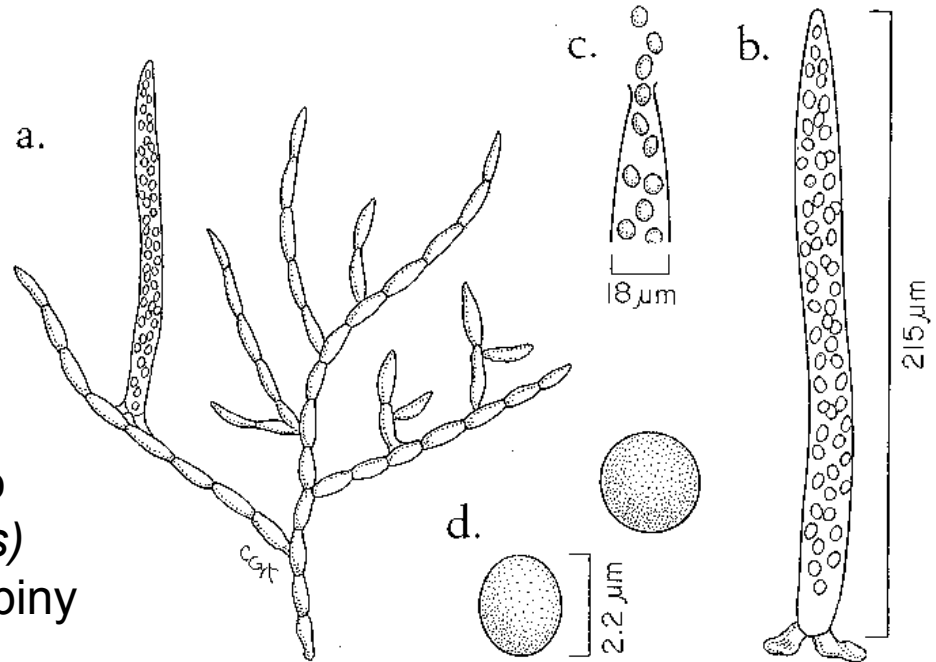


Třída: **SACCHAROMYCETES - KVASINKY**

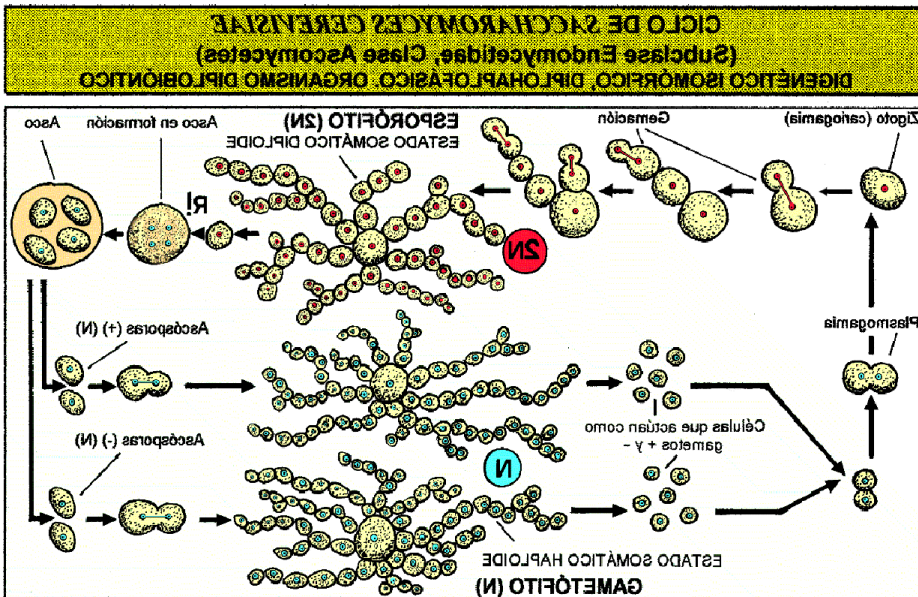
- samostatné buňky nebo pučivé pseudo-mycelium, převažuje nepohlavní rozmnožování (tvorba blastospor)
- převážně saprotrofové, jejich fermentace cukrů (rozklad na etanol a CO₂) a syntéza různých organických látek jsou bohatě využívány v biotechnologii



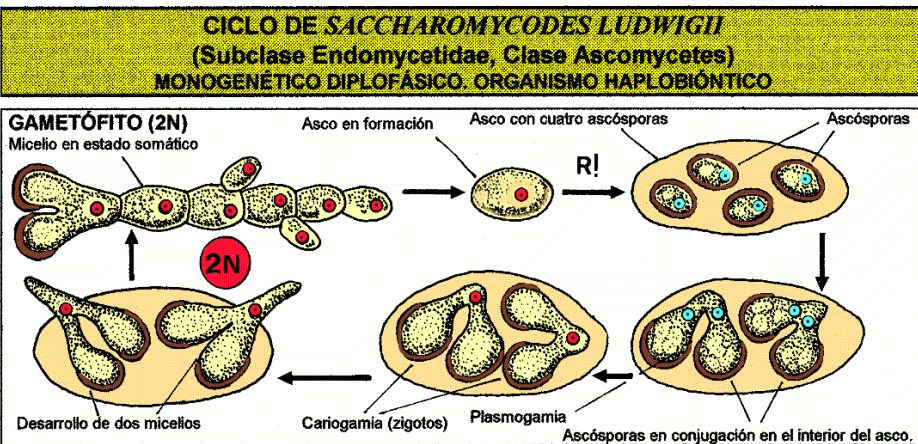
Saccharomyces cerevisiae (kvasinka pivní) - výroba piva, droždí; haplo-diplobiotický cyklus, v kultuře pohromadě haploidní i diploidní buňky
Endomyces - tvorba arthrospor (mycelium se rozpadá na úseky)
Dipodascus - vláknité endofytické mycelium, zvláštností je kopulace gametangií; na podobnosti pohlavního procesu s *Endogonales* (*Zygomycetes*) byla založena teorie o vývinu této skupiny právě od předků spájivých hub



Obr. nahoře: *Debaryomyces hansenii*, a. veget. buňky, pučení, b. jednoduché vřecko, c. askospora;
dole: *Dipodascus albidus*, a. mycelium, b. a c. vřecka, d. askospory. Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.



- pohlavní rozmnožování somatogamické (vzácněji kopulují gametangia nebo aplanogamety) => v zygotě je pouze 1 jádro (splývaly-li vícejaderné buňky, ostatní jádra degenerují) => vřečka vznikají přímo ze zygoty (holozygotní) nebo jako výrůstek ze zygoty (exozygotní druhy) nebo ze zygoty vyroste diploidní mycelium a na něm se vytvoří vřečka => spory se uvolní rozpadem vřečka nebo pórem na vrcholku
- životní cyklus u různých druhů haplobiotický, haplo-diplobiotický (převážně izomorfická rodozměna, viz *Saccharomyces*) nebo diplobiotický (*Saccharomycodes*)



Zdroj: <http://www.uniovi.es/bos/Asignaturas/Botanica/9.htm>



Pododdělení: ***TAPHRINOMYCOTINA***

pravděpodobně parafyletická skupina, "slepená" na základě molekulárních analýz, stojí na bázi vývoje vřeckatých hub

Třída: ***SCHIZOSACCHAROMYCETES***

- morfologicky podobná třídě *Saccharomycetes*, ale znaky v sekvencích DNA a RNA ukazují spíše na příbuznost s dalšími řády než s pravými kvasinkami
- jednotlivé buňky, netvoří se vláknité typy
- nepohlavní rozmnožování **dělením a rozpadem buněk**

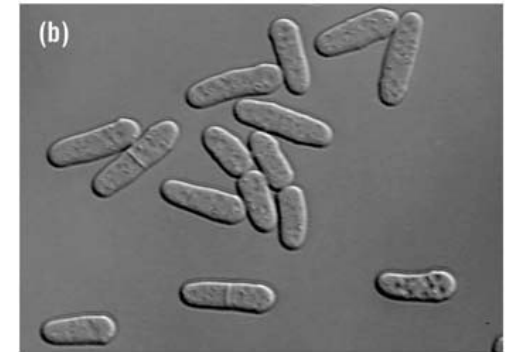
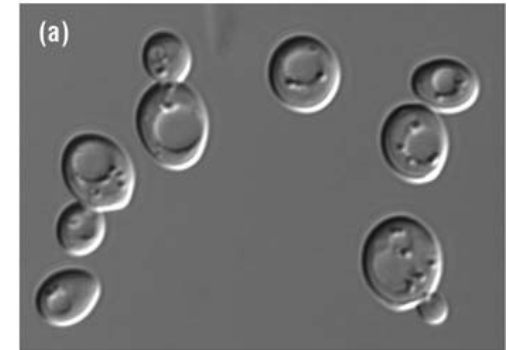
Schizosaccharomyces pombe

- výroba "afrického piva" z prosa,

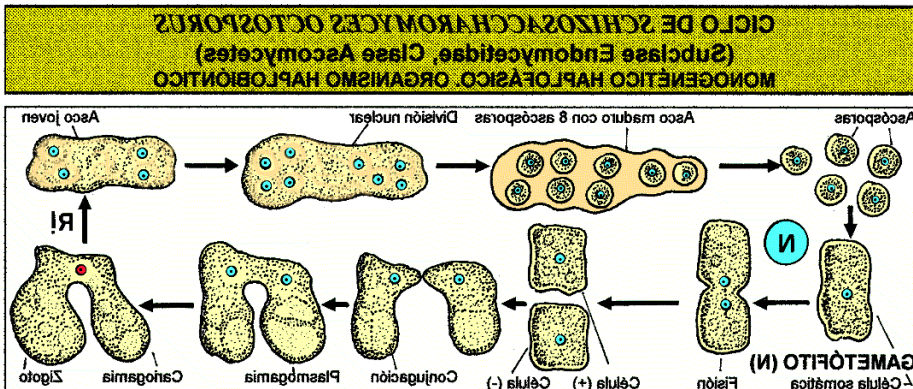
Schizosaccharomyces octosporus

- ve fících a hroznech (kvašení vína)

From **The Cell Cycle: Principles of Control**
by David O Morgan



© 1999–2007 New Science Press



Zdroj:

<http://www.uniovi.es/bos/Asignaturas/Botanica/9.htm>

Srovnání způsobů tvorby nových buněk:
(a) pučení u *Saccharomyces cerevisiae*,
(b) dělení buněk *Schizosaccharomyces pombe*

<http://www.new-science-press.com/browse/cellcycle/illustrations/2/>

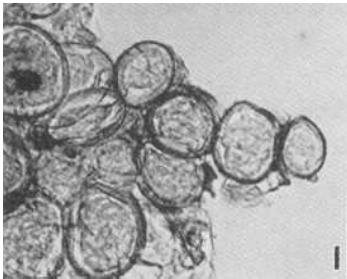
Třída: *TAPHRINOMYCETES*

řád *Taphrinales*, čeleď *Taphrinaceae* – parazité rostlin, liší se od předchozích tříd (i od druhé čeledi v této třídě) tvorbou dikaryotického parazitického mycelia

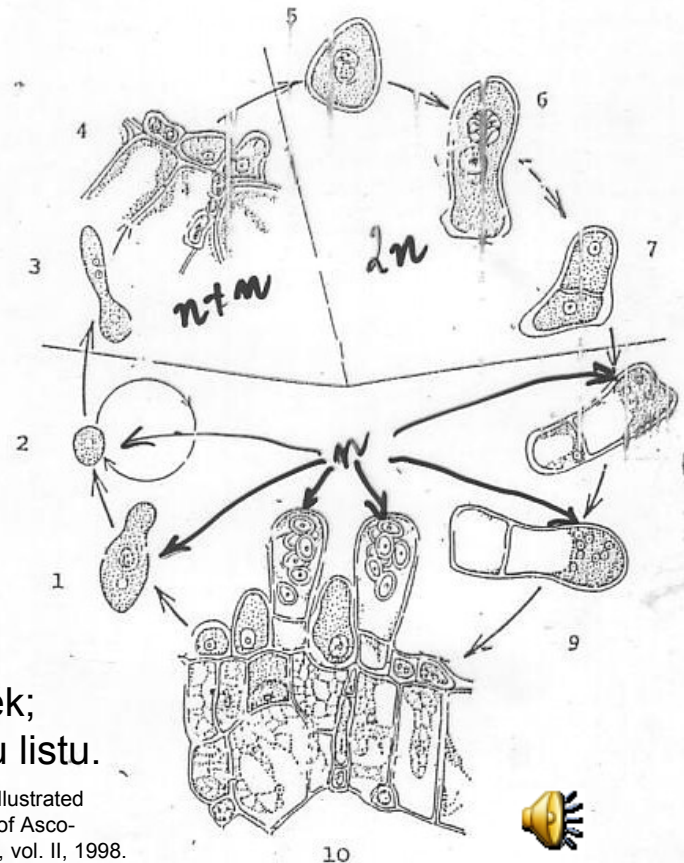
haploidní fáze je saprotrofní – kvasinkovité buňky => kopulace vypučivších blastospor nebo párování jader v pseudomyceliu => dikaryotické mycelium (parazitické, přehrádkované; netvoří se gametangia ani askogenní hyfy), vytváří na povrchu hostitele chlamydospory => v nich karyogamie => zygota => rozdělení ve dvě buňky => bazální degeneruje, z terminální se vyvine vřecko s dvojrstevnou stěnou => spory se uvolňují pod tlakem štěrbinou => zase pučí (mohou se takto pomnožit už ve vřecku)

I: *Protomyces macrosporus*, shluk askogenních buněk;

J: *Taphrina deformans*, vřečka se sporama na povrchu listu.



Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.



Obr. 40: Životní cyklus druhu *Taphrina deformans* (*Taphrinales*).

- 1 – pučící askospora,
- 2 – tvorba blásky spor,
- 3 – plazmogamie a vznik dikaryotického mycelia,
- 4 – chlamydy, spory na pletivu hostitele,
- 5 – karyogamie,
- 6 – mitotické dělení buňky,
- 7 – bazální buňka a základ vřesky,
- 8 – vřečko s meozí,
- 9 – vřečko po následující mitóze,
- 10 – zralá vřečka se sporama v pletivu hostitele (podle URBANA a KALINY).

***Taphrina deformans* způsobuje kadeřavost listů broskvoní**

/kresba: a. listy, b. vřecka, c. spora

Zdroj: R. T. Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.

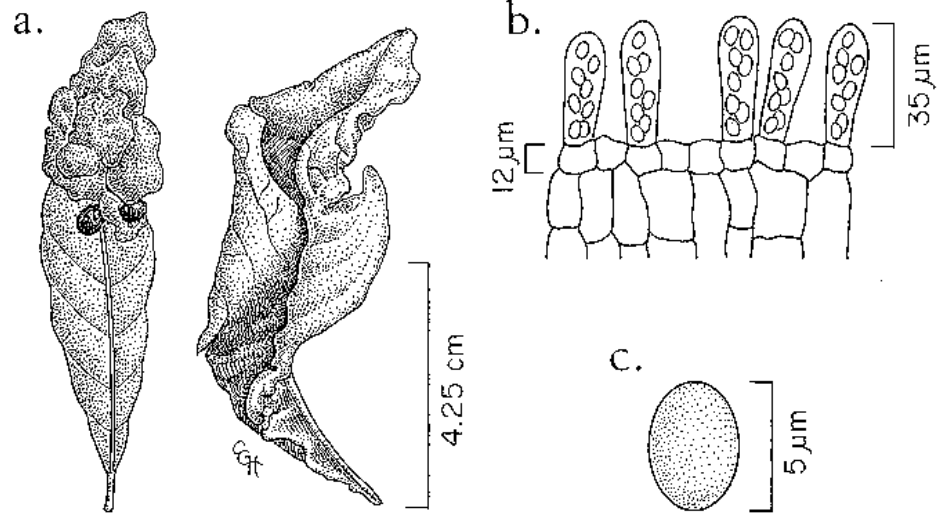
+ foto vpravo/

***T. pruni* - bouchoře (nedozrávající a zpotvořené plody slivoní)**

/foto uprostřed/

***T. cerasi*, *T. betulina* parazitují v pletivech pupenů, způsobují tvorbu čarověníků (zmnožení větví)**

/foto vlevo/



<http://www.commanster.eu/commanster/Mushrooms/Asco/SpAsco/Taphrina.betulina.html>



<http://www.nature-diary.co.uk/2005-09-16c.htm>



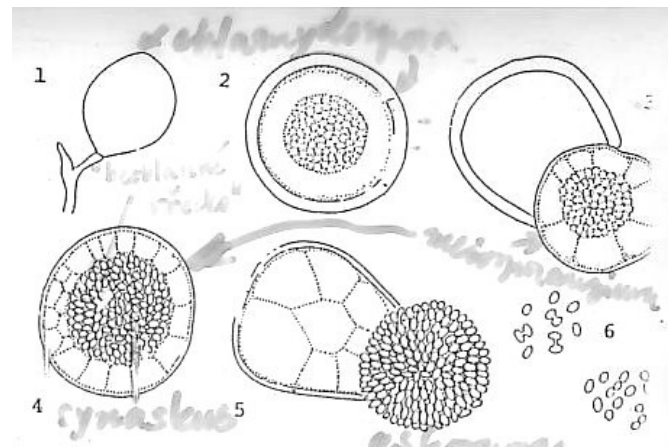
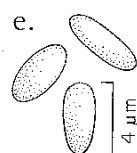
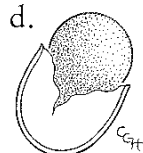
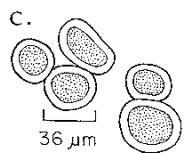
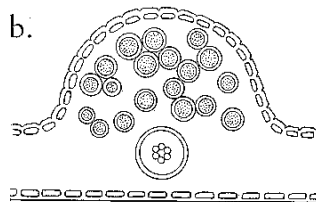
http://ocwus.us.es/produccion-vegetal/sanidad-vegetal/Sanidad_vegetal/Tema%2021_HTML/page_09.htm

čeled' *Protomycetaceae* – parazité rostlin s mezibuněčným, přehrádkovaným myceliem s mnohjadernými buňkami, zjištěna u nich celulóza v buněčné stěně na myceliu se vytvářejí interkalárně tlustostěnné chlamydospory s dvouvrstevnou stěnou – po přezimování praská vnější exospor, vyhřezne endospor => je z něj meiosporangium => meioza => čtveřice jader vzniklých dělením jednotlivých jader představují "bezblanné vřecko", celý útvar se nazývá synaskus => tlakem zvětšující se vakuoly jsou jádra vypuzena ze synasku => buď se množí pučením, nebo kopulují => diploidní mycelium => další infekce

Protomyces macrosporus - parazit miříkovitých



Foto Carl Farmer, <http://www.nature-diary.co.uk/2007-09-15.htm>



Obr. 39: *Protomyces macrosporus* (Protomycetales).
 1 – mladá chlamydospóra,
 2 – zralá chlamydospóra,
 3 – klíčící chlamydospóra v aktivním meiosporangiu,
 4 – synaskus,
 5 – uvolňování askospor (podle URBAHA a KALINY).

Vlevo „hálky“ *Protomyces macrosporus* na bršlici; uprostřed a. „hálky“, b. průřez hálkou, c. chlamydospory - askogenní buňky, d. uvolnění vřecka, e. askospora

Kresba: R. T. Hanlin: Illustrated Genera of Ascomycetes, vol. II, 1998.

