

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

Díl třetí: *Dikarya – Ascomycota:*
Taphrinomycotina, Saccharomycotina, Pezizomycotina.

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 (Ericksson 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.

Classification of *Ascomycota*

Periodic outlines of the *Ascomycota* have been issued since 1982, with notes in the journal *Systema Ascomycetum* which was devoted to this project, and later by Lumbsch & Huhndorf (2010) who accepted three subphyla: *Pezizomycotina* with eleven classes, the *Saccharomycotina* with one class, and *Taphrinomycotina* with four classes. The taxonomy of the phylum has been rapidly updated over the last few years (Hyde et al. 2013, 2017, 2020, Jaklitsch et al. 2016a, Ekanayaka et al. 2017, Hongsanan et al. 2017, Liu et al. 2017).

Recently, two studies were published on the classification of *Leotiomycetes*. These are Ekanayaka et al. (2019) based on a five-locus phylogeny, Johnston et al. (2019) based on genomic-scale and 15-gene phylogenies. We provide two outlines; i) based on Johnston et al. 1067 (2019), Karakehian et al. (2019) and Quijada et al. (2020); and ii) based on Ekanayaka et al. (2019). These classifications are placed in the general outline and discussion, respectively.

Moreover, the concept of *One fungus-One name*, which ended the use of different names for morphs of the same fungus in July 2011, has resulted in several name changes in pleomorphic genera. Wijayawardene et al. (2018a) provided an updated outline of *Ascomycota* with three subphyla - *Pezizomycotina* (including the 13 classes *Arthoniomycetes*, *Coniocybomycetes*, *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Geoglossomycetes*, *Laboulbeniomycetes*, *Lecanoromycetes*, *Leotiomycetes*, *Lichinomycetes*, *Orbiliomycetes*, *Pezizomycetes*, *Sordariomycetes*, *Xylonomycetes* and *Xylobotryomycetes*), *Saccharomycotina* (with only class *Saccharomycetes*) and *Taphrinomycotina* (with five classes *Archaeorhizomycetes*, *Neoelectromycetes*, *Pneumocystidomycetes*, *Schizosaccharomycetes* and *Taphrinomycetes*).

Wijayawardene et al. (2020):

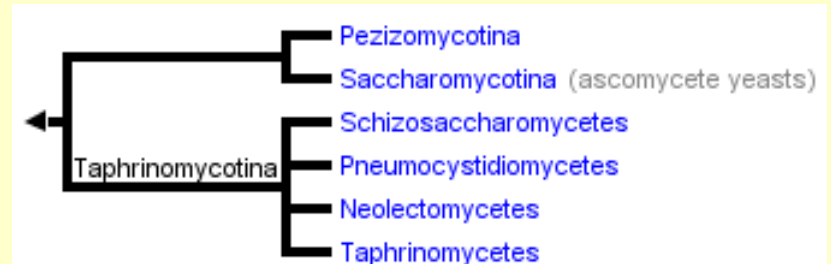
Outline of Fungi and fungus-like taxa. – *Mycosphere* 11(1): 1060–1456. DOI: <https://doi.org/10.5943/mycosphere/11/1/8>

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

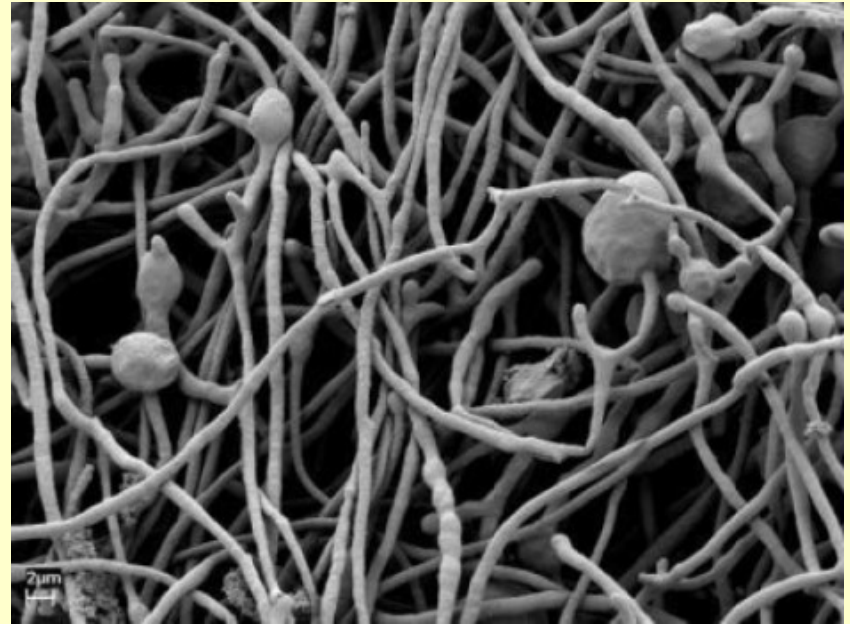


ARCHAEORHIZOMYCETES (<http://www.sciencedaily.com/releases/2011/08/110811142823.htm>)

- 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*



<http://www.uoguelph.ca/~gbarron/SAC%20FUNGI/neolecta.htm>

Neolecta vitellina

– 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, nalézány 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

PNEUMOCYSTIDOMYCETES

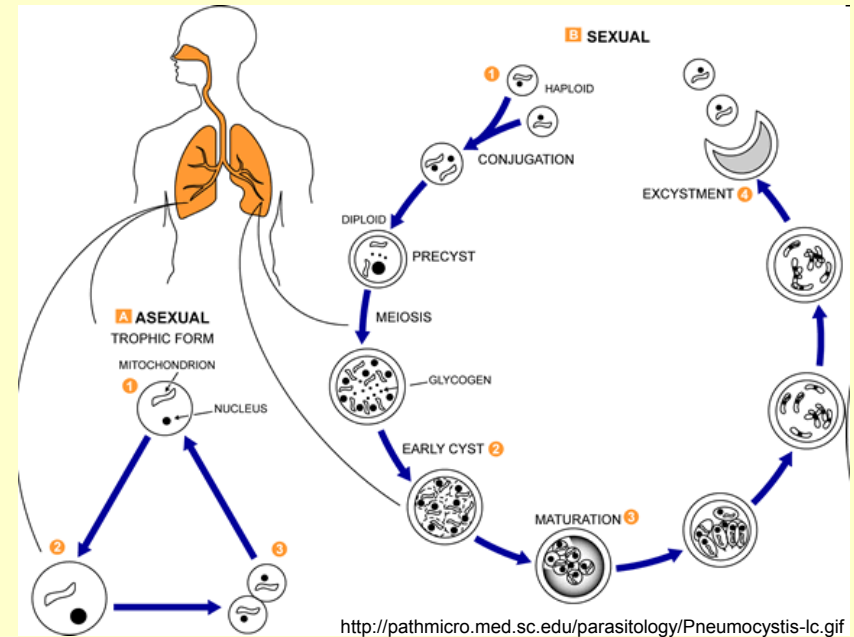
původně jediný druh *Pneumocystis carinii*, dnes soubor blízce příbuzných druhů

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

– množení prostým dělením buněk

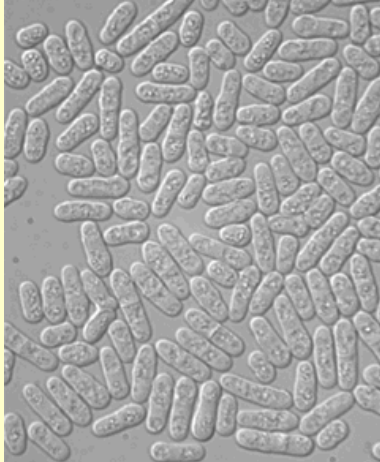
– pohlavní proces: při konjugaci (fúze dvou vegetativních buněk, plasmogamie i karyogamie) dochází ke vzniku cysty, v níž vzniká 4-8 dceřinných buněk (meiotické dělení + může dojít k jedné navazující mitóze) => primitivní vřečka, obsahující askospory => prasknutí stěny umožní uvolnění spor

– 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 předchozí třídě; někteří autoři je i spojují do tř. *Pneumocystidomyces*, a spolu s *Taphrinomyces* je považují za skupinu na pomezí (řekněme v místě "větvení vývojového stromu") mezi vřeckatými a stopkovýtusnými h.

– 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*)

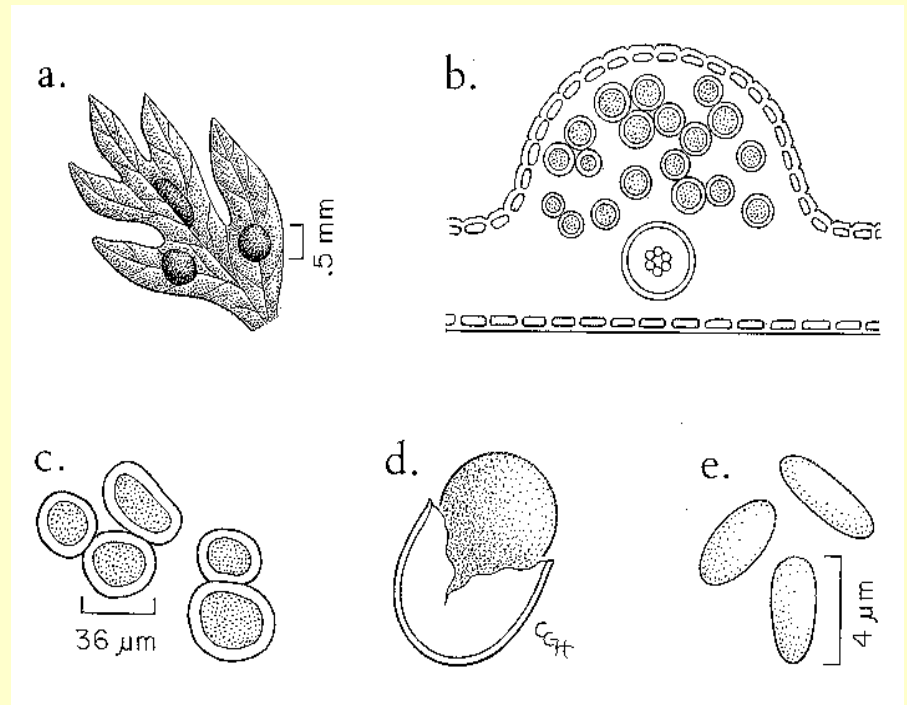
dvě skupiny navzájem nepodobných organismů dříve oddělovány jako dva řády, leč podle současných poznatků jim náleží pouze úroveň čeledí v rámci jediného řádu

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!)

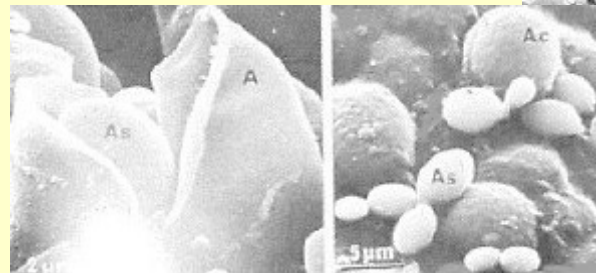
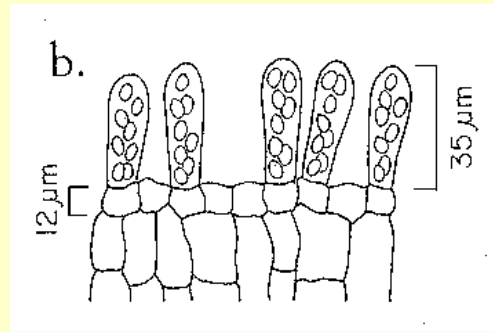
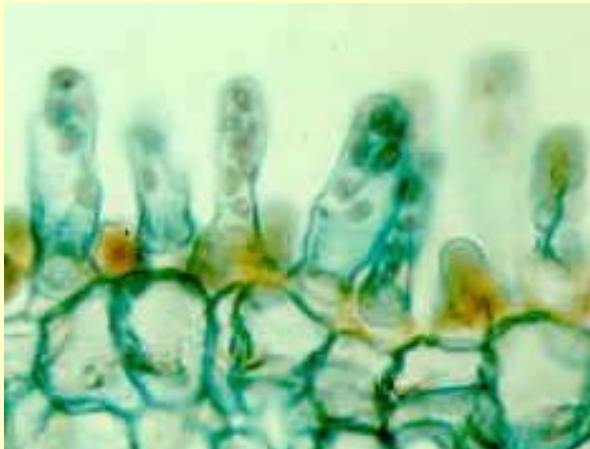
Protomyces macrosporus - parazit miříkovitých (hlavně *Aegopodium podagraria*)

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 vřečku



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

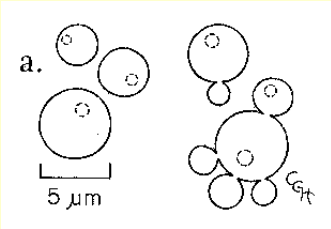


T. betulina - v pletivech pupenů břízy,
způsobují zmnožení větví a tvorbu
čarověníků



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 CO₂) a syntéza organických látek (=> využití v biotechnologii); někteří mohou být i parazité živočichů (*Candida* – tenká hranice mezi neškodnou symbiózou a parazitismem)

třída *Saccharomyces* zahrnuje primárně kvasinkovité (netvořící vláknitou stélku) houby, které nespadly 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 spájivých hub, odd. *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) - výr. piva, vína, droždí; haplodiplobiotický cyklus, v kultuře pohromadě haploidní i diploidní buňky (ve šlechtěných kulturách diploidní buňky)

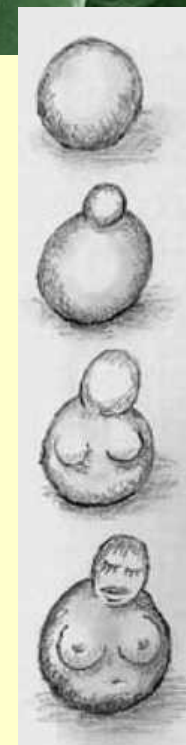
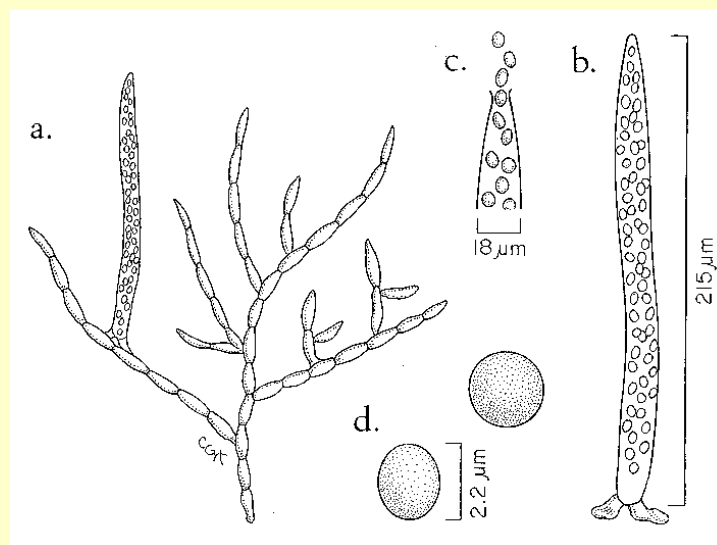
http://www.life.uiuc.edu/ib/471/lectures/371_day17/Lecture17_gallery/pages/S.%20octosporus%202A.htm



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



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



Dipodascus - vláknité mycelium nejč. v mizotoku dřevin, anizogametangiogamie mnohojaderná gametangia jako postranní výrůstky mycelia, po kopulaci ihned R! (haplobiont), vznik polysporických vakovitých vřecek (obr.: **b** – vřecko, **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:

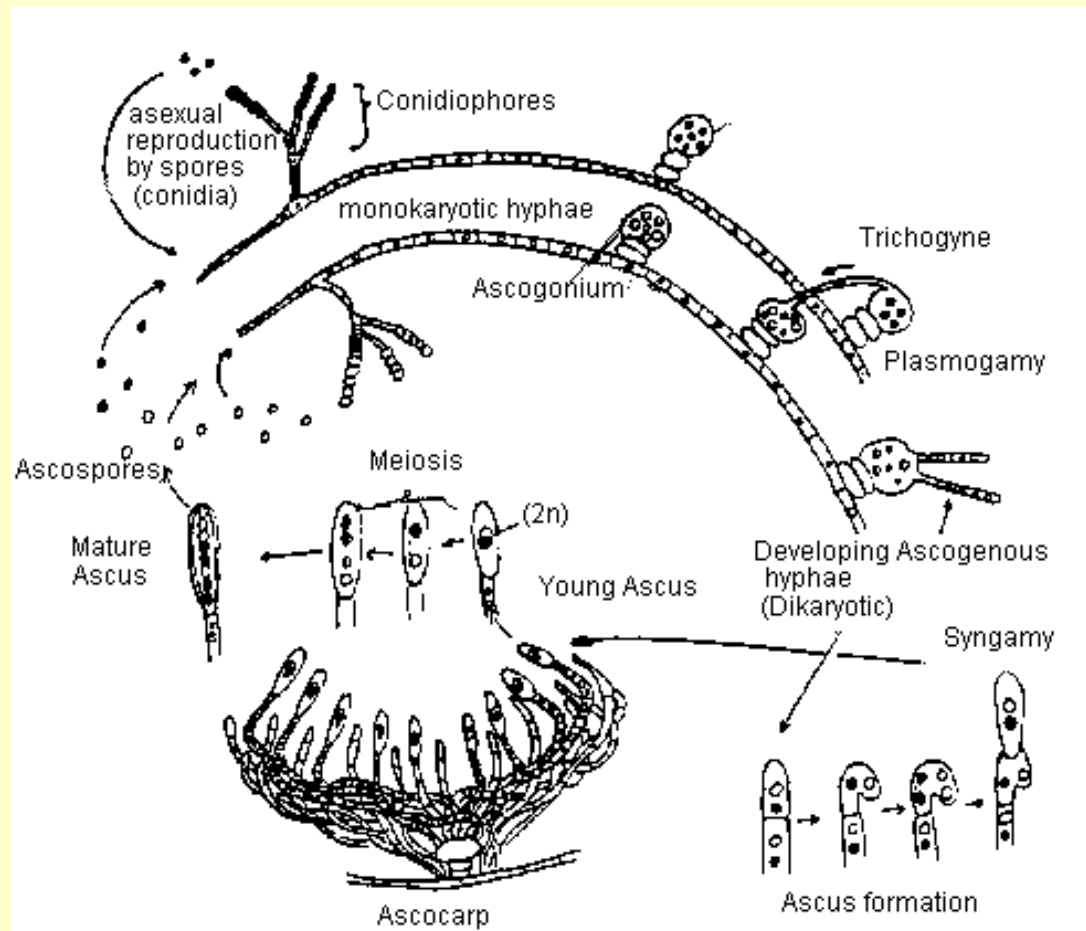
askospora klíčí v monokaryotické vegetativní mycelium, v této fázi často nepohlavní rozmnožování (konidie)

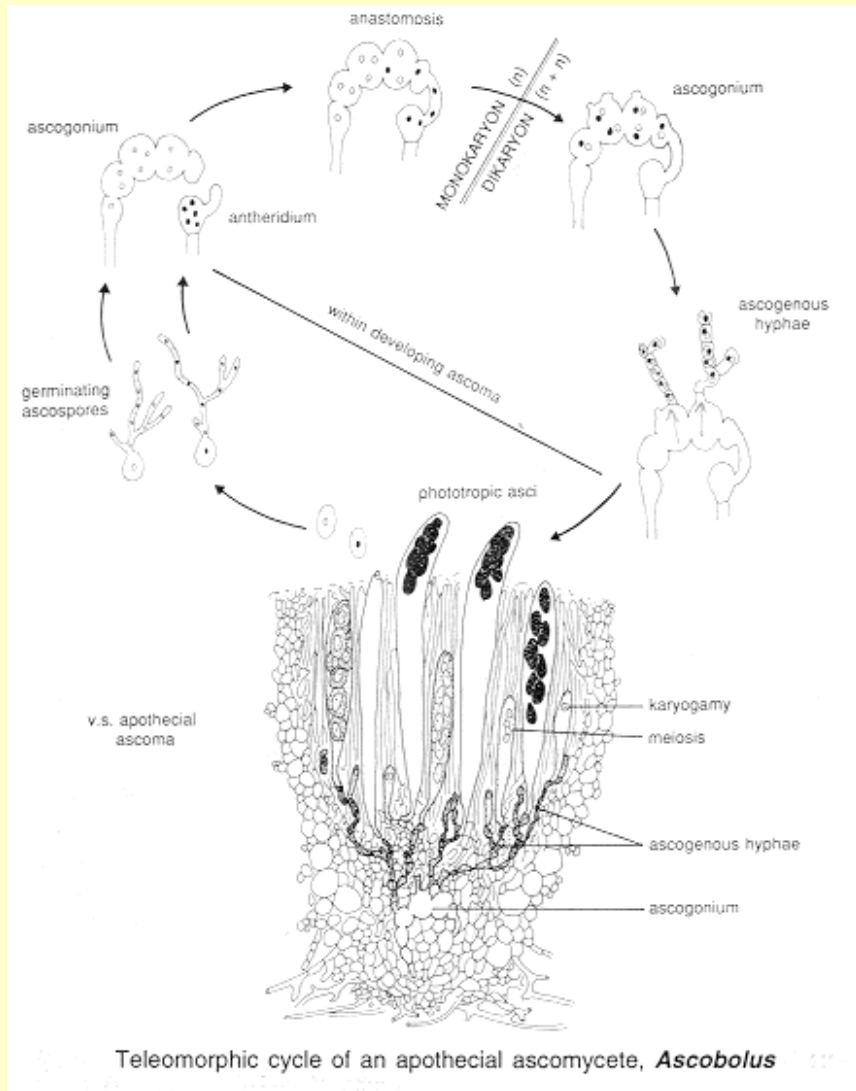
=> tvorba gametangií – na jednoduché samčí větvi anteridium, na větvené samičí (tzv. archikarpu) askogony

=> 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

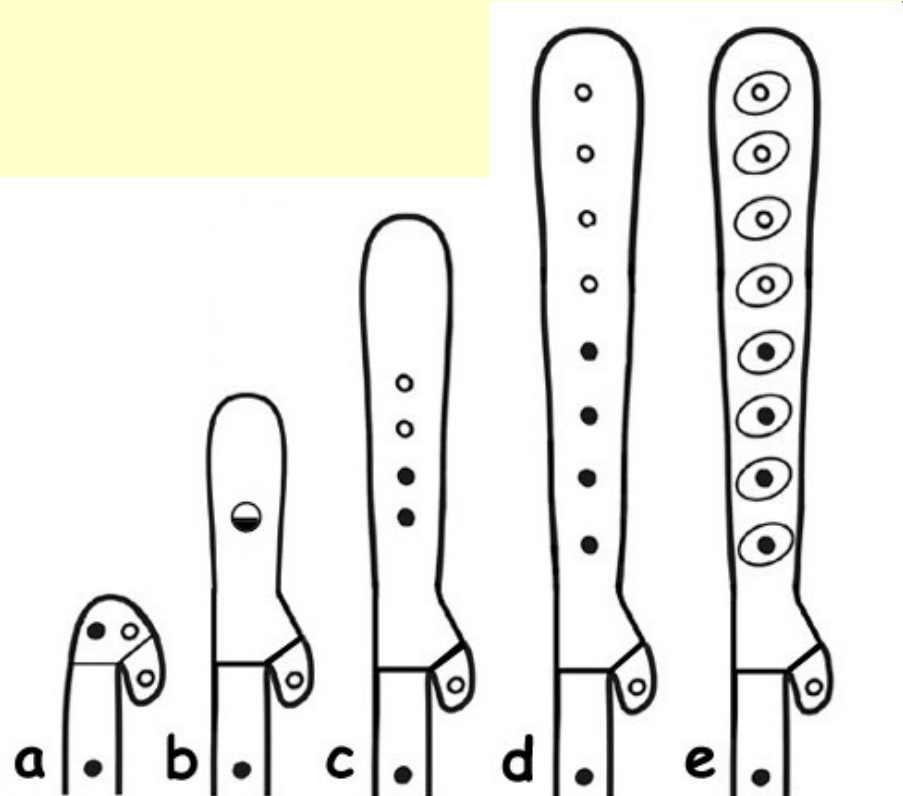
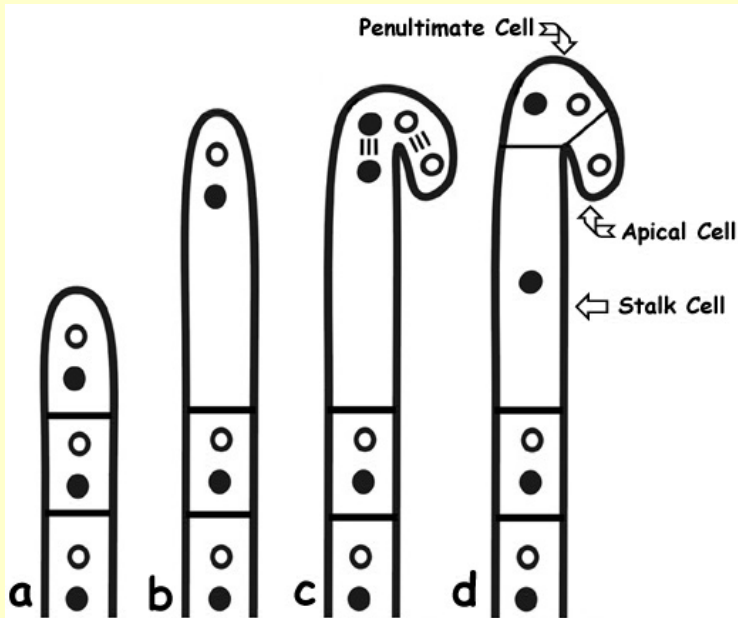
somatogamie:

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 trichogonu

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)

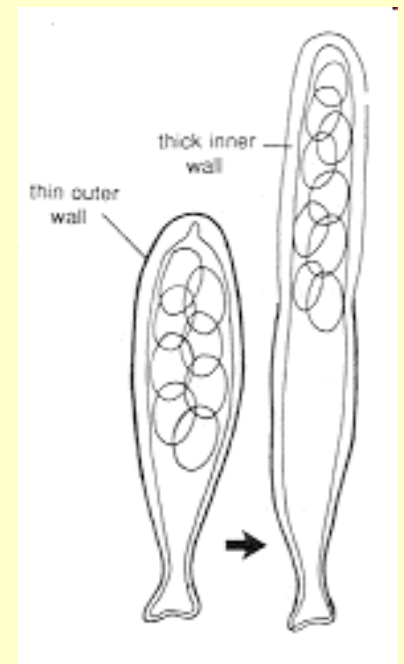
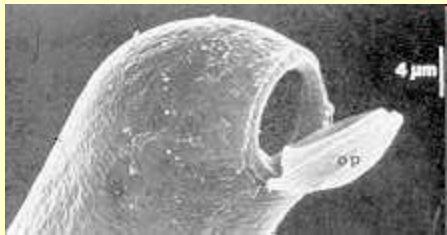


vřecko je vždy jednobuněčné!!

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 vřečka; 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

- **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 vřeček jsou spory vymršťovány turgorem buněk

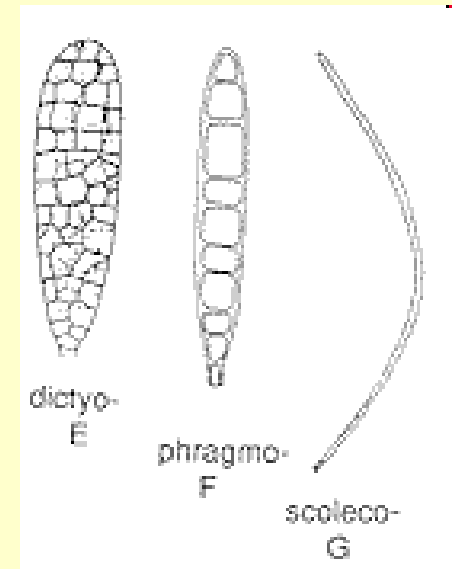
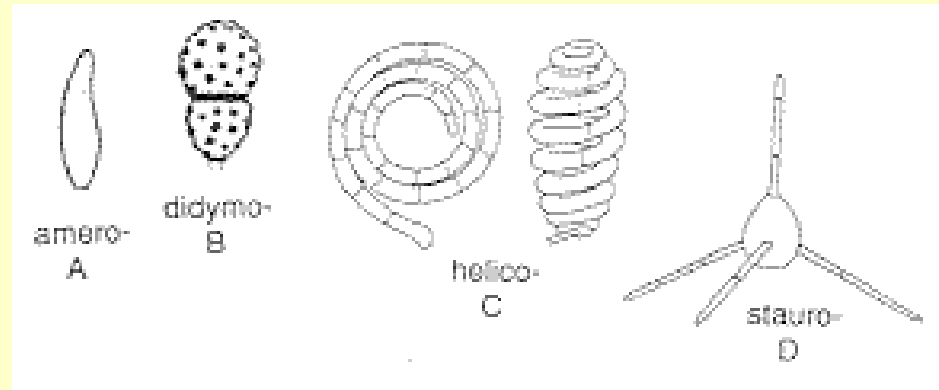
spory jsou obvykle jednobuněčné a po 8 ve vřecku, ale:

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 vřečka

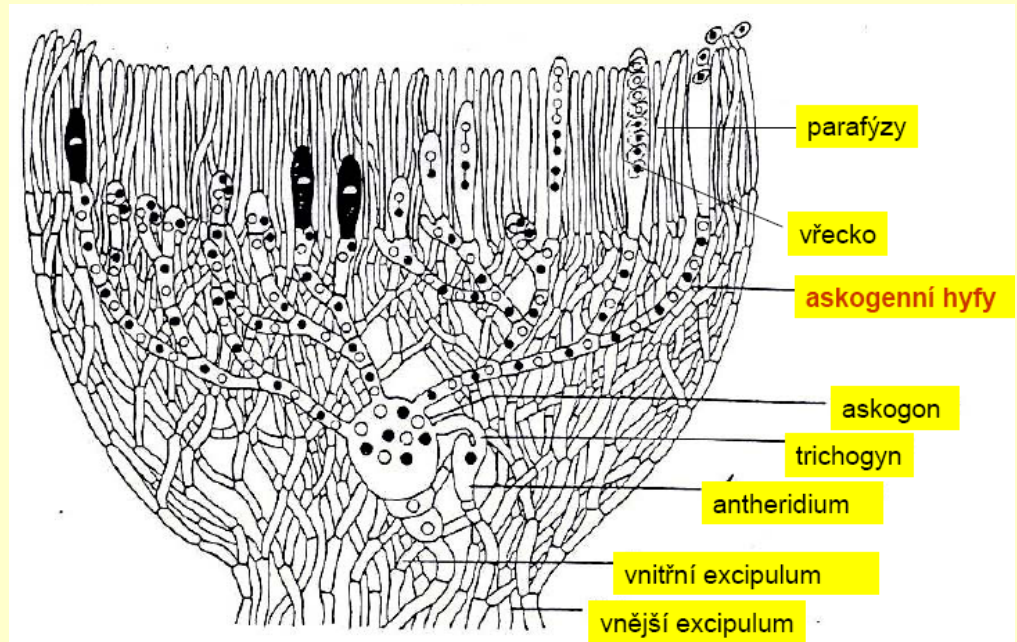
členění typů plodnic podle ontogeneze:

typ **askohymeniální**: nejprve

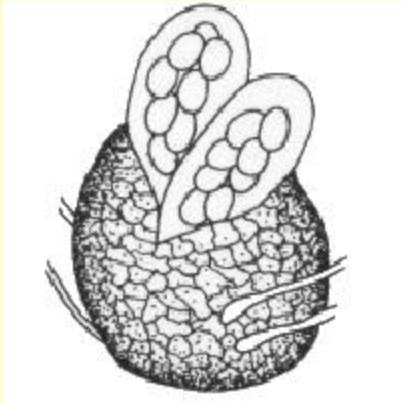
dojde k pohlavnímu procesu, poté se v tom místě vytváří plodnice souběžně s růstem askogenních hyf => vřečka (obvykle unitunikátní) se tvoří na povrchu plodnice nebo v primárních dutinách (vzniklých při vývoji plodnice)

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)

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



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



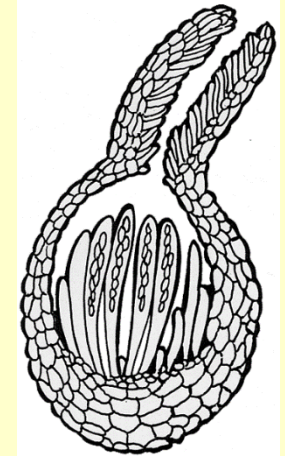
kleistothecium

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

perithecium

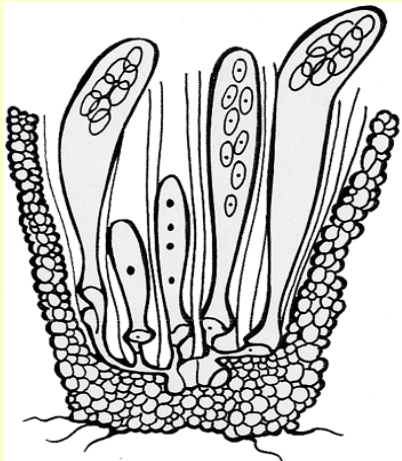
kulovitá nebo protáhlá plodnice (často zanořená ve stromatu), vřecka uspořádána uvnitř v theciu (dozrávají postupně), mezi nimi se

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)

chasmothecium (označení pro uzavřené plodnice padlí) 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

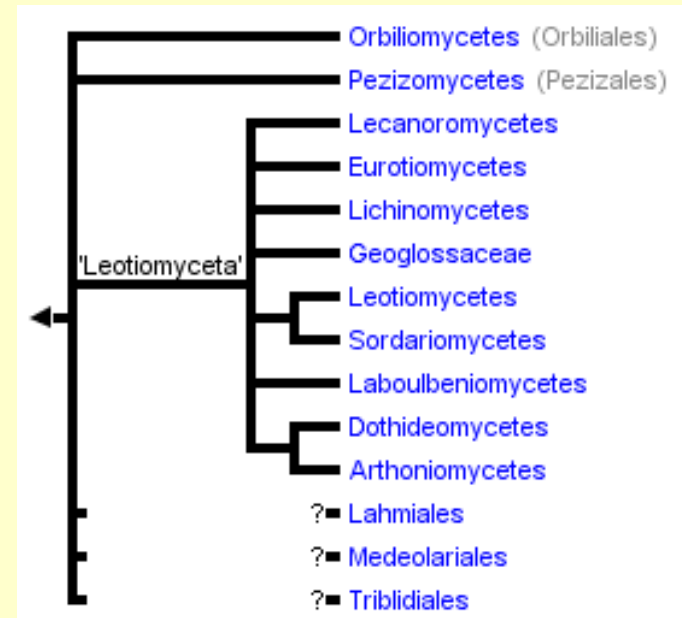
saprofyté, fakultativní i obligátní parazité rostlin i živočichů

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

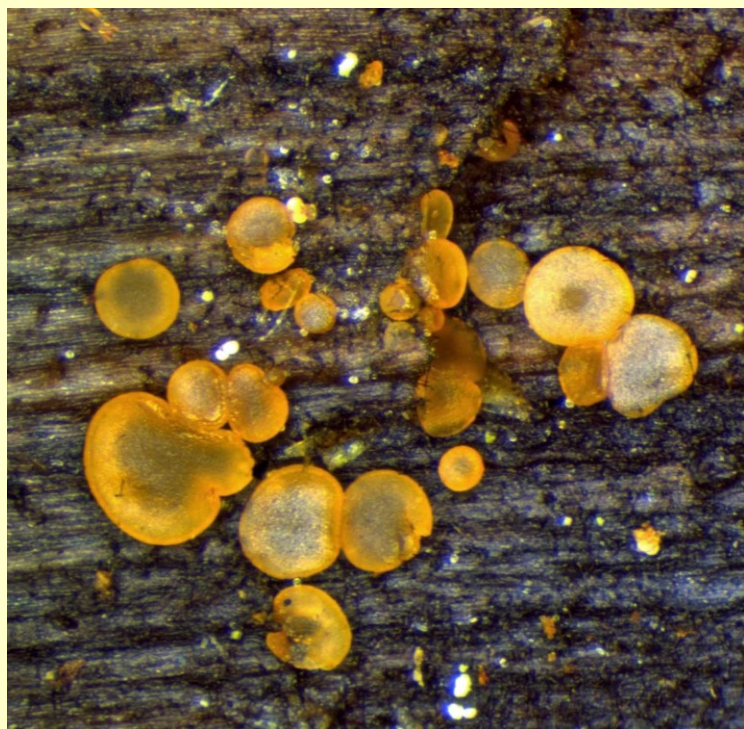
- původní členění morfologické, dle typu plodnic:
 - Plectomycetes (-idae)* - kleistotheciální typy
 - Pyrenomycetes (-idae)* - peritheciální typy (včetně příbuz. typů, i pseudoperith.), „tvrdohouby“
 - Discomycetes (-idae)* - apotheciální typy (včetně příbuz. typů, i pseudoapoth.), „terčoplodé“
- později 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 'Leotiomycceta'. Classes of 'Leotiomycceta' include Arthoniomycetes, Dothideomycetes (Schoch et al. 2006), Eurotiomycetes (Geiser et al. 2006), Laboulbeniomycetes, Lecanoromycetes (Miadlikowska et al. 2006), Leotiomyccetes (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 Leotiomyccetes and Sordariomycetes, respectively. Geoglossaceae was classified in the Leotiomyccetes, but is strongly rejected as a member of the class. It is currently classified 'Leotiomycceta' incertae sedis and may form a clade with Lichinomycetes or represent another class-level lineage.

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. operkulární 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 operkulární, 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 snímcích 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 blastokonidie 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

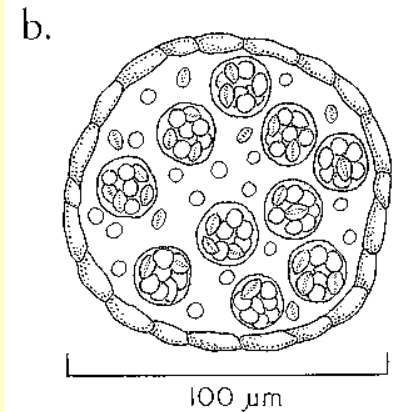
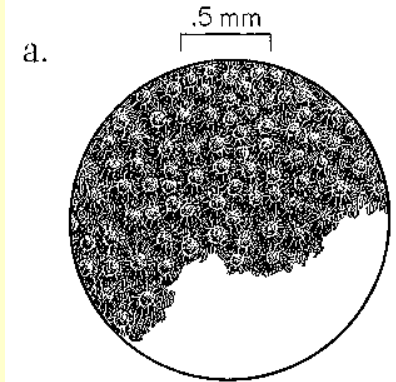
– vřecka prototunikátní, kulovitá

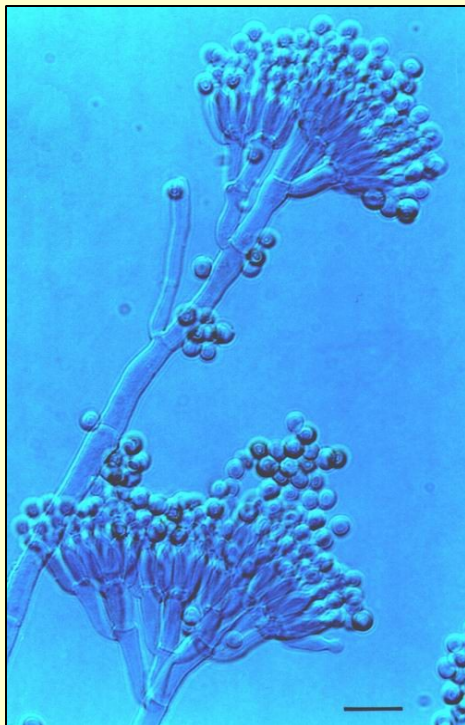
saprofyté i parazité rostlin i živočichů, produkce mykotoxinů
značný pozitivní hospodářský význam zejména v potravinářském, farmaceutickém a chemickém průmyslu, ale i značné škody („plesnivění“)

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

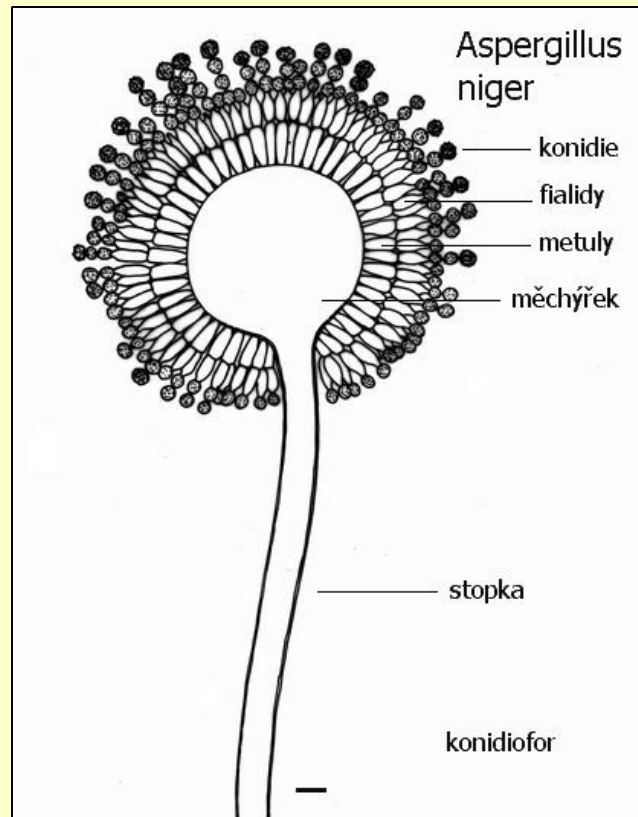
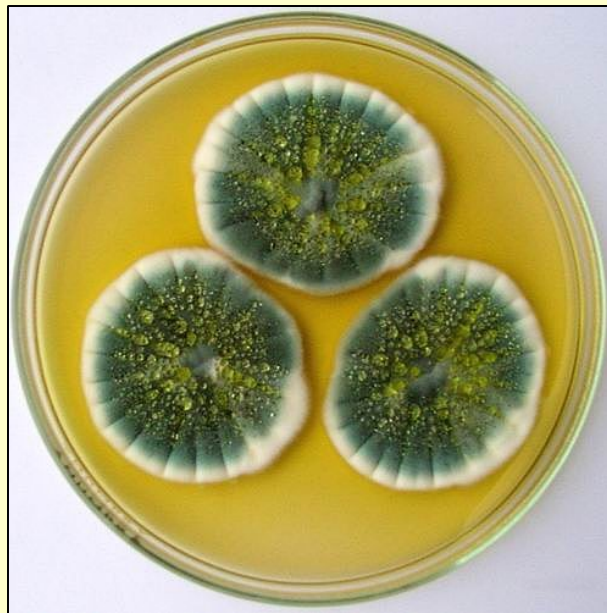
produkce antibiotik (penicilin - *P. chrysogenum*, griseofulvin - *P. griseofulvum*)

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

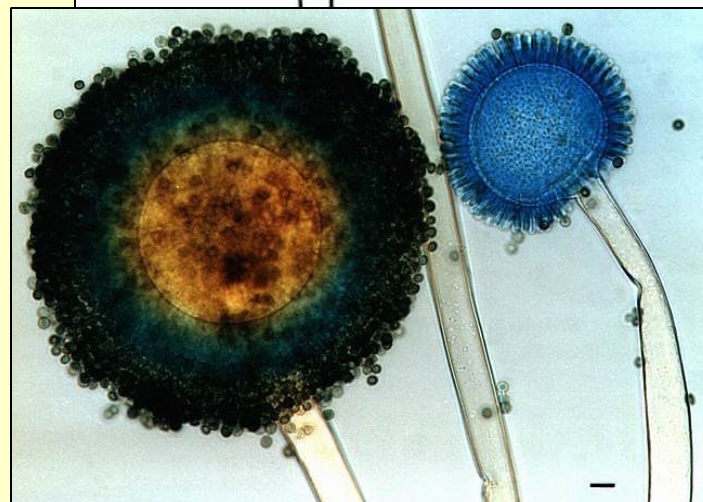




Penicillium chrysogenum



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.ympcv.2012.06.019>)

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

LEOTIOMYCETES

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

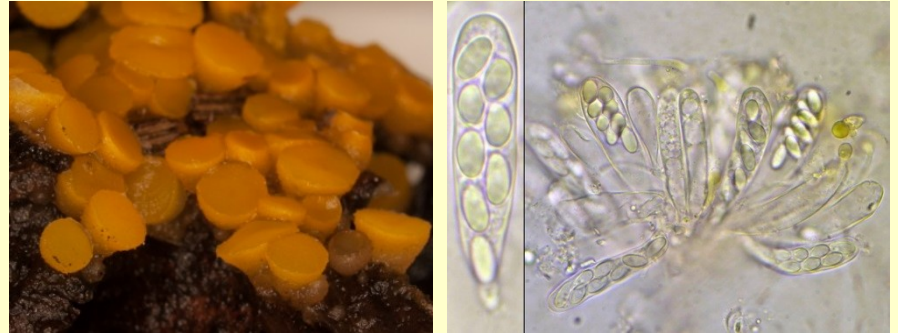
Foto David Kelly;
<http://www.first-nature.com/fungi/thelebolus-terrestris.php>

řád *Thelebolales*

koprofilní a extremofilní houby, některé druhy popsány z antarktických biotopů

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

Zdroj: Björn Wergen, <https://www.sites.google.com/site/funghiparadise/ascomycota-leotiomycetes/thelebolales/thelebolaceae/thelebolus-microsporus-berk-broome-kimbr-1967>



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/Leotiomycetes/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

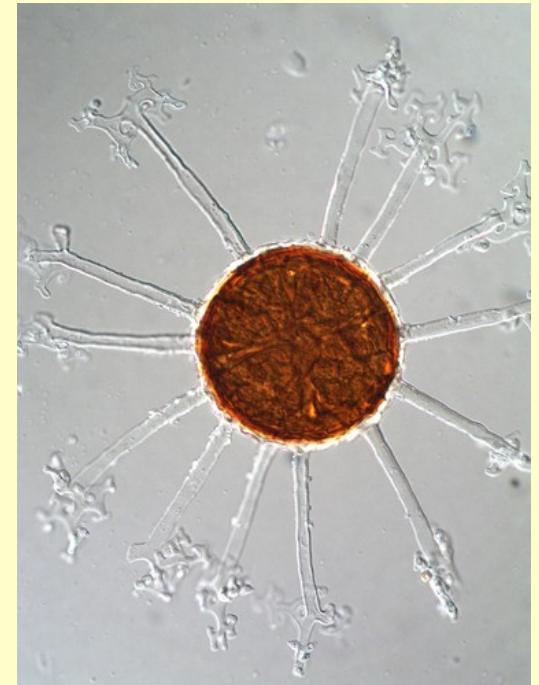
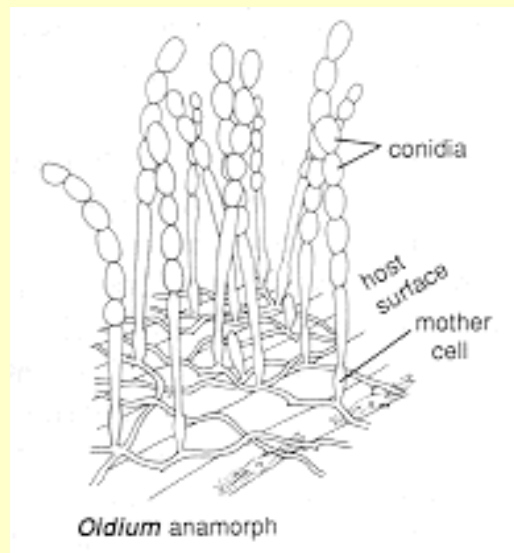
Řád *Erysiphales* (padlí) – podle některých autorů čeled' *Erysiphaceae*, včleněná do *Helotiales*, podle jiných dobrý řád, navíc jasně vymezený morfolog. znaky a ekologií

obligátní paraziti cévnatých rostlin

vytvářejí na povrchu pletiv hostitele extramatrikální mycelium (bílý povlak - 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:

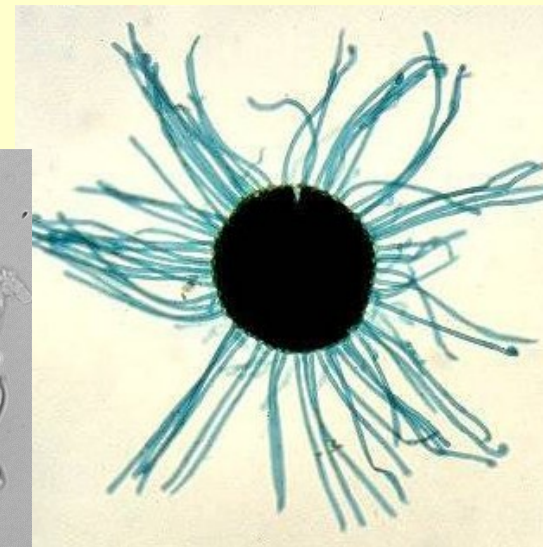
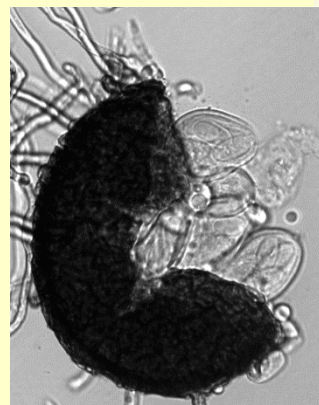
Erysiphe alphitoides (syn. *Microsphaera a.*, anam. *Oidium quercinum*; p. dubové) - duby, vzácně jiné dřeviny

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

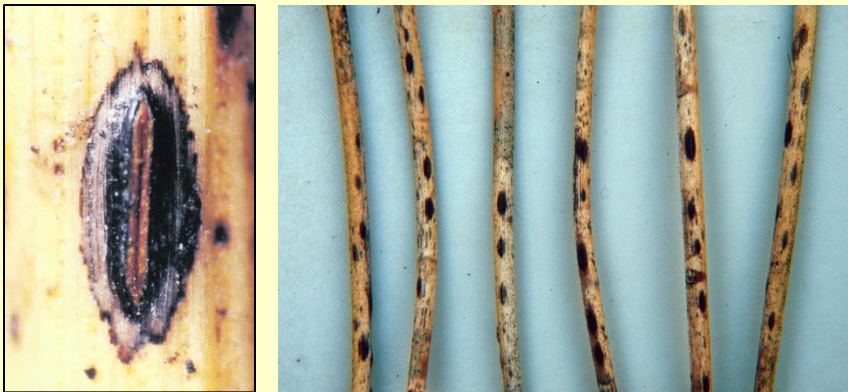
nepohlavní rozmnožování - pyknidy zanořené ve stromatech

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

vřecka 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, vřecka 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)

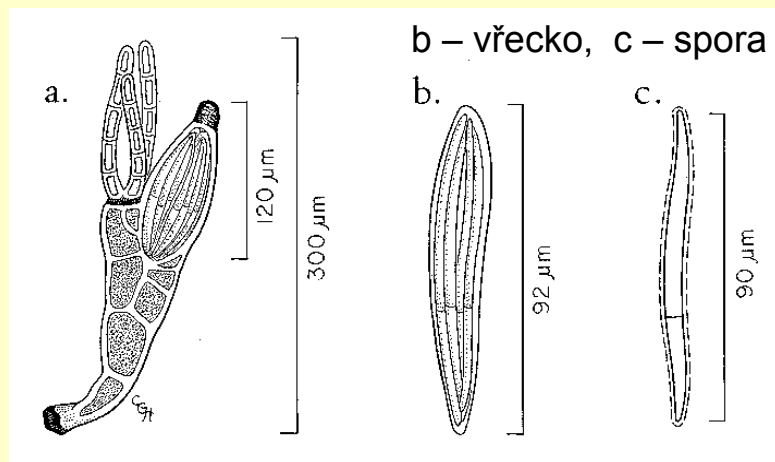
především v tělech hmyzu, hlavně brouků

– 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>



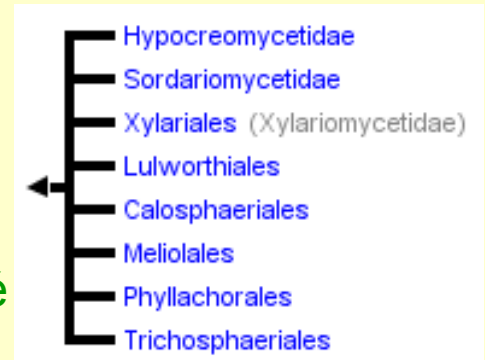
SORDARIOMYCETES

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

- 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*.



Sordariomycetidae

řád *Sordariales*

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

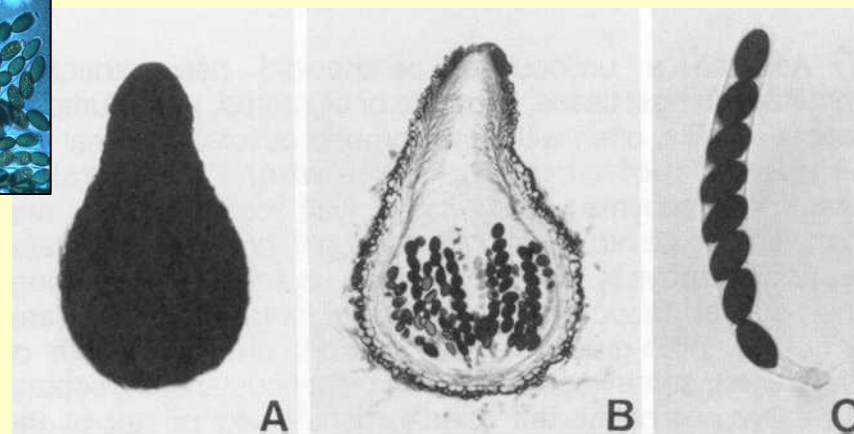
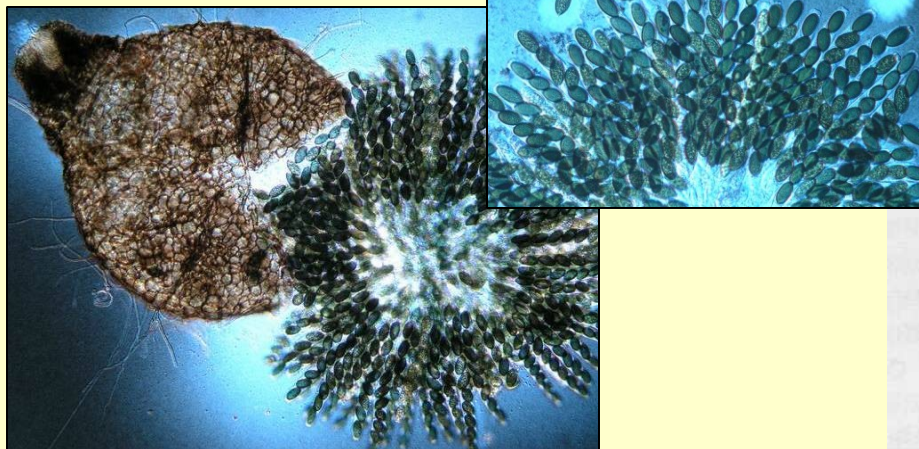
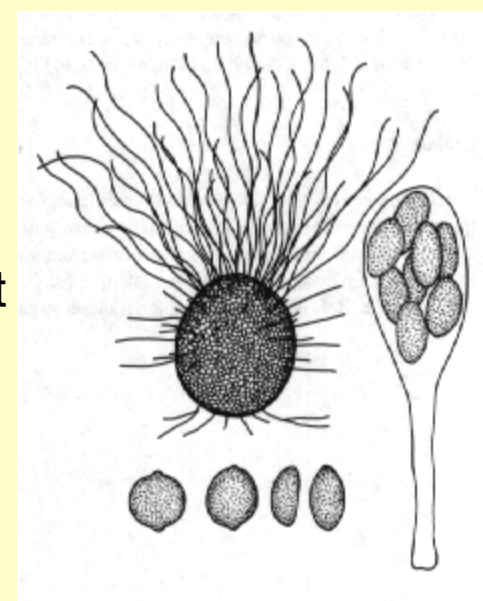
vřecka inoperkulární, spory se uvolňují po zeslizovatění
stěn vřeček

spory obvykle pigmentované, často se slizovým obalem
saprotrofní 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

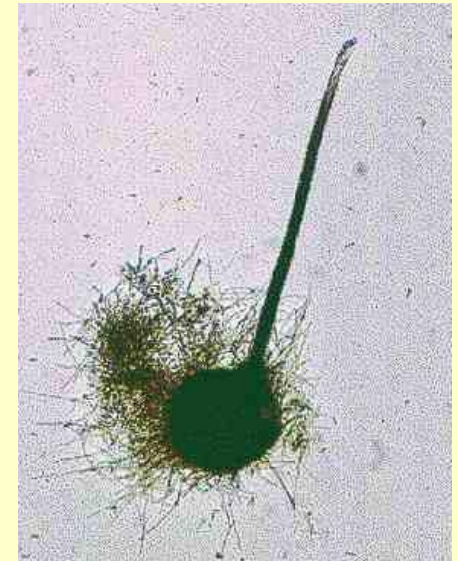
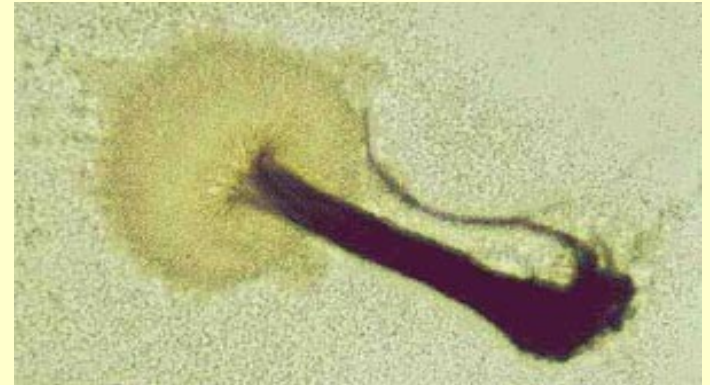
zralé spory se seskupují v řetízky nebo zůstávají v kapičce
u ústí perithecií

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*]

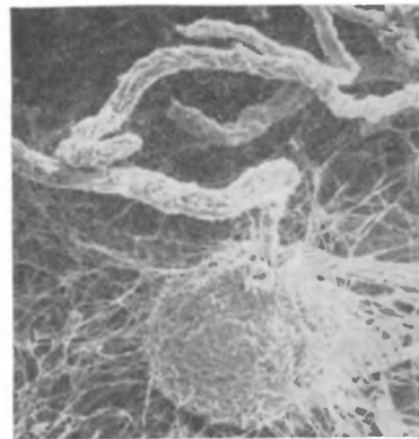


Рис. 85. Микроаскус (*Microascus*). Перитеций с выходящим из него шнуром аскоспор.

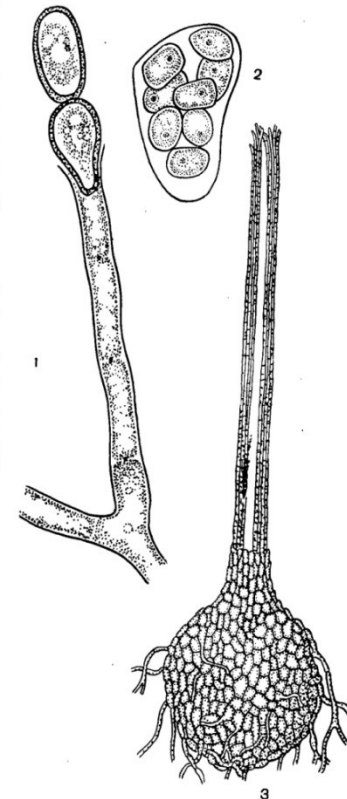


Рис. 84. Цератостис бахромчатый (*Ceratocystis fimbriata*):
1 – конидиальное скоронопение; 2 – ножка; 3 – перитеций.

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

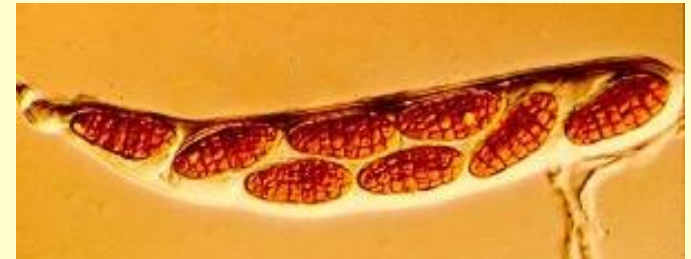
DOTHIDEOMYCETES

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

mezi věckami se tvoří větvené parafyzoidy nebo pseudoparafýzy

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

saprotrofové v pozemních, sladkovodních i mořských biotopech, též koprofilní nebo lichenizované houby, epifyti, endofyti i paraziti rostlin, řas, živočichů i hub

Třída tvoří základní skupinu věckatých 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* a *Pyrenulales* (nyní v podtřídě *Chaetothyriomycetidae*, přiřazené k třídě *Eurotiomycetes*).

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* (tečkovka, 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