

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

Díl pátý:

***Entorrhizomycota, Basidiomycota:
Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina,
Wallemiomycotina, Agaricomycotina.***

ENTORRHIZOMYCOTA

ENTORRHIZOMYCETES [jediný řád *Entorrhizales*]

- parazitické houby v pletivu kořenů rostlin, kde stimulují tvorbu hálkovitých útvarů
- v buňkách pletiva vytvářejí smyčky z přehrádkovaných hyf, na nichž se terminálně tvoří teliospory => z nich se vyvíjejí podélně přehrádkované bazidie
- v dřívějším pojetí byly řazeny jako jedna vývojová větev v rámci pododdělení *Ustilaginomycotina* (vedle *Ustilaginomycetes* a *Exobasidomycetes*, viz dále),

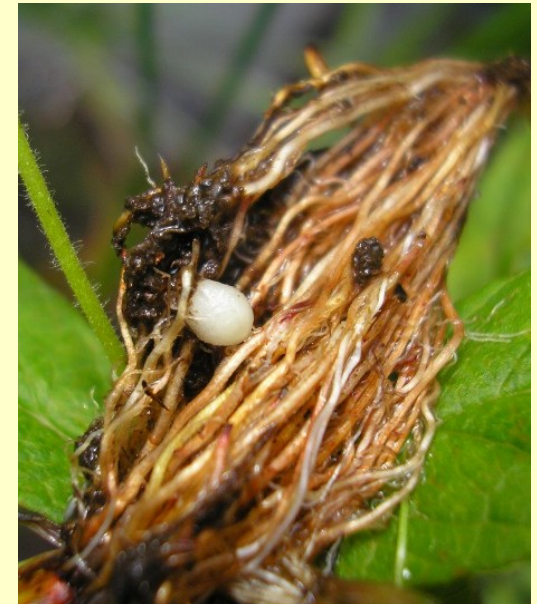
Lack of membrane bands or caps at the pores and the presence of local interaction zones without interaction apparatus characterize the Entorrhizomycetidae (Bauer et al. 1997). Entorrhiza is the single genus currently identified of this group.

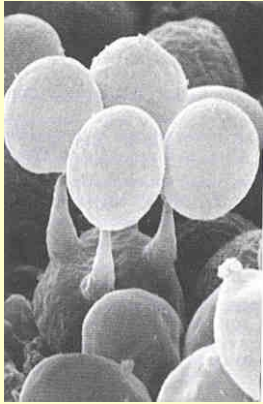
<http://tolweb.org/Ustilaginomycotina>

posléze jako taxon incertae sedis v rámci oddělení *Basidiomycota*, recentně vyčleněny jako separátní linie skupiny *Dikarya*

Entorrhiza aschersoniana, zduřenina na kořenech *Juncus bufonius*.

<http://jule.pflanzenbestimmung.de/pflanzen-und-pilze/phytoparasitische-kleinpilze/brandpilze/entorrhiza-aschersoniana/>



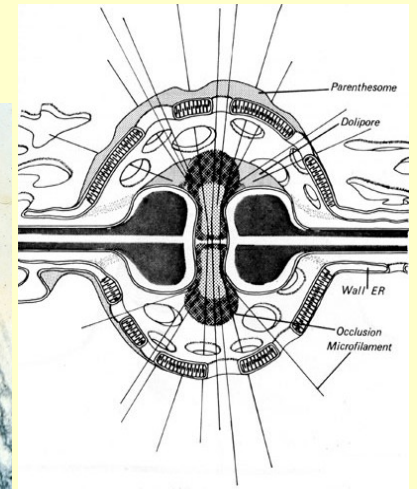
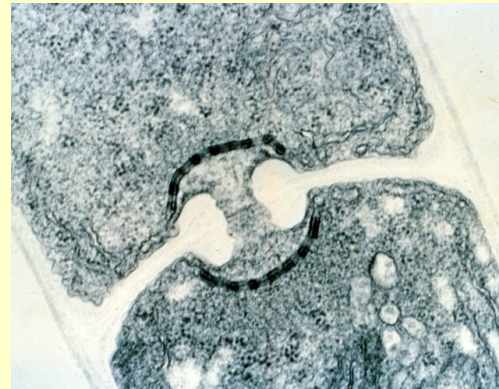


BASIDIOMYCOTA – HOUBY STOPKOVÝTRUSNÉ

karyogamie a meioza probíhá v meiosporangiu - **bazidii**
bazidiospory se tvoří **exogenně** na stopkách – **sterigmatech**
vegetativní stélka: vláknité přeprádované mycelium (mono- či dikaryotické), spletením více myceliálních vláken vznikají provazcovité **rhizomorfy** nebo zásobní **sklerocia**

u řady zástupců se setkáváme s dimorfismem – schopností tvořit vláknitou formu i kvasinkovité stadium (v závislosti na podmínkách prostředí)

ve stěně přeprádek vytvořeny **dolipory**
- póry, jejichž obě strany jsou kryty membránovou čepičkou (vytvor. z ER)
- **parentosomem** (u někt. primitivních typů chybí), obvykle perforovanou hlavní složkou vícevrstevné bun. stěny je chitin (ale i další cukry, též xylóza)



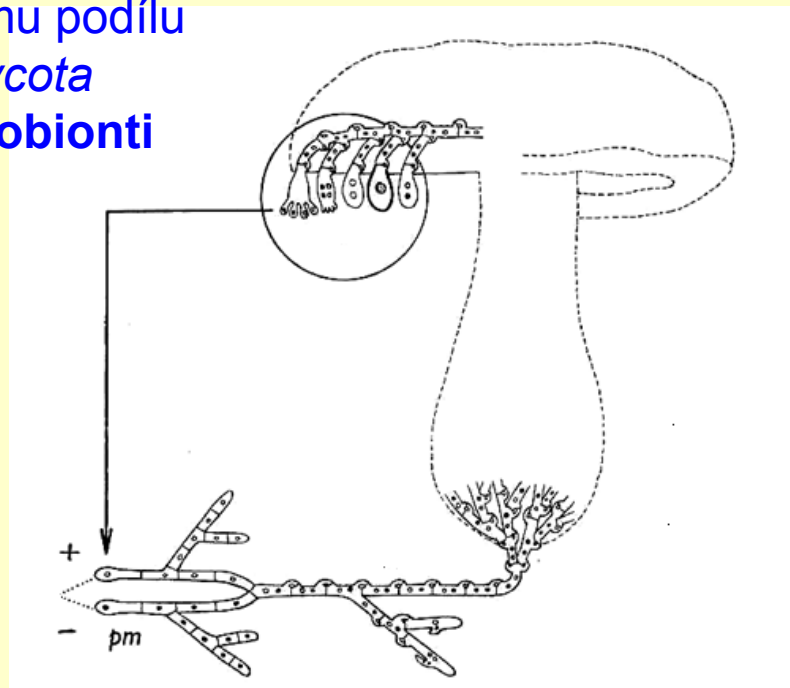
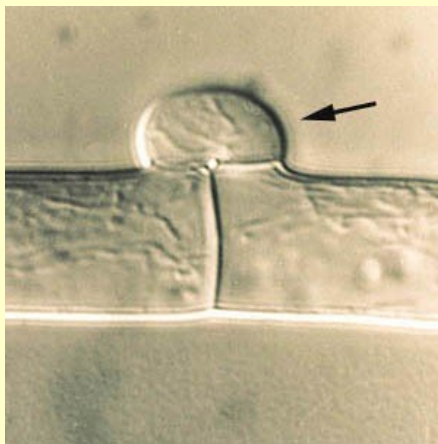
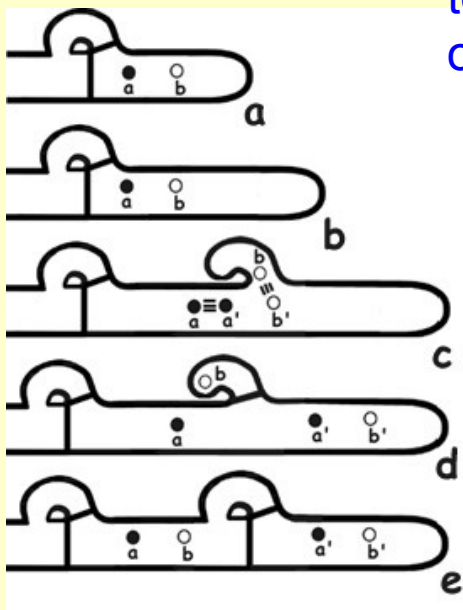
nepohlavní rozmnožování – tvorba konidií (často arthrokon. typu chlamydospor), obvykle na dikaryotických hyfách (vzácněji se mohou uvolňovat spory z bazidií, kde nedošlo ke karyogamii a meioze => sekundární homothalismus)

Životní cyklus stopkovýtrusné houby (všeobecně):

klíčením bazidiospory vzniká haploidní **primární mycelium** (výjimečně chybí - kopulace bazidiospor u mazlavých snětí) - jednojaderné buňky, někdy dělení jader rychlejší než růst přehrádek, ale takto vzniklá vícejadernost je dočasná

vznik dikaryotického **sekundárního mycelia** - v něm probíhají konjugované mitózy spojené s tvorbou **přezek** (zajišťují rovnoměrné rozdělení + a - jader do dceřinných buněk) – vzhledem k dominantnímu podílu

této fáze jsou *Basidiomycota* označovány jako **dikaryobionti**



sekundární mycelium => tvorba plodnic (není časově a prostorově vázána na somatogamii - zásadní rozdíl oproti vřeckatým houbám)

tvorba pro- a metabasidie, následně vznik bazidiospor (standardně čtyř)

tzv. „terciární mycelium“ – ozn. dikaryotické hyfy v pletivných útvarech (plodnicích)

pro **pohlavní rozmnožování** je typické, že se vůbec nevytváří gametangia
nejčastějším pohlavním procesem je **somatogamie** dvou mycelií (hyfogamie),
vzácněji probíhá přímo kopulace bazidiospor; u rzí se setkáme s gametosomato-
gamií (spermatizací - oplodnění hyfy spermacií)

bazidie podle funkce (jsou-li morfologicky odlišné buňky, např. u rzí nebo snětí):



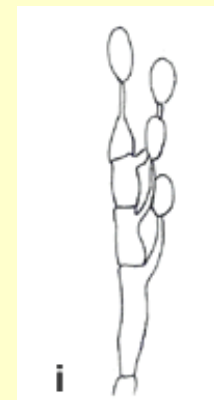
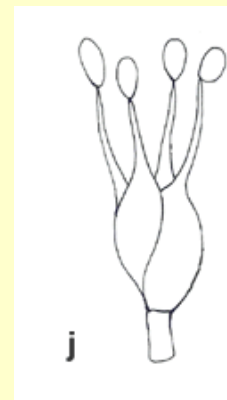
probazidie - probíhá zde karyogamie

metabazidie - probíhá zde meioza

typy bazidií podle stavby:

nepřehrádkovaná **holobazidie** (vlevo)

přehrádkami rozdělená **fragmobazidie**
(dělená podélně nebo příčně, vpravo)



typy bazidií podle postavení vřeténka při meiozi:

chiastická (vřeténko v příčné poloze, bazidie bývá "tlustá")

stichická (vřeténko v podélné poloze, bazidie obvykle štíhlá, protáhlá)

bazidie mohou vznikat přímo na myceliu, příp. z jiných buněk (např. teliospor
u rzí), ale nejčastěji je jejich tvorba soustředěna do omezené vrstvy - **hymenia** -
nebo se tvoří (u břichatkovitých hub) uvnitř plodnice v **glebě**

tvorba spor:

haploidní jádra po meiozi projdou sterigmaty ven z buňky a obalí se buněčnou stěnou (existují různé varianty tohoto procesu)

místo, kde spora přirůstá na sterigma, se nazývá **hilum**

ztenčenina buněčné stěny, kudy spora klíčí, je **klíčící pór**

spory jsou **vystřelovány** (**balistosporie**) pomocí kapičky na bázi spory

u odvozených **gastroidních** bazidií se spory **pasivně** uvolňují (zpravidla uvnitř teřichu, typické pro břichatky)

bazidiospory jsou různého tvaru i velikosti (nejčastěji kulovité až elipsoidní), často rozmanitě ornamentované (ostnité, bradavčité, síťované)

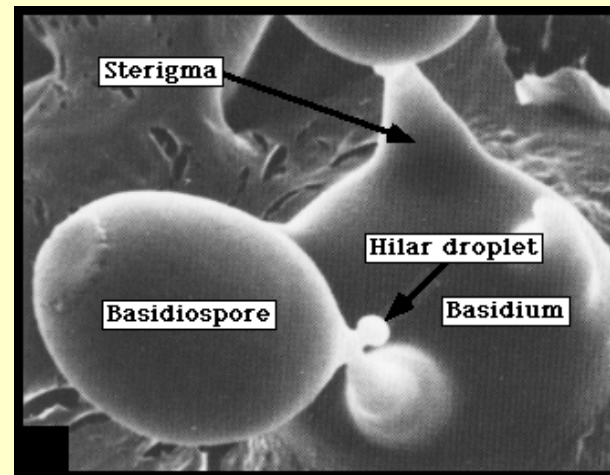
jsou téměř vždy jednobuněčné, obvykle jedno- či dvoujaderné

klíčení bazidiospor:

základní typ je klíčení hyfou (=> primární mycelium)

u primitivnějších klíčů i jednotlivé buňky (kvasinkovité buňky, konidie nebo sekundární spory, pouze u některých řádů z býv. skupiny *Heterobasidiomycetes*)

genetické ladění - homothalické a heterothalické (bipolární a tetrapolární) typy



ekologie:

saprotrofní i parazitické druhy, ale i specializované skupiny biotrofních parazitů (rzi, sněti)

ektotrofní mykorrhiza - hyfový plášť obaluje kořínky, houba proniká jen do mezibuněčných prostor (převládá u dřevin)

minimum je lichenizovaných hub, jen některé druhy (nejsou zde ohraničené taxonomické skupiny zahrnující lichenizované zástupce)

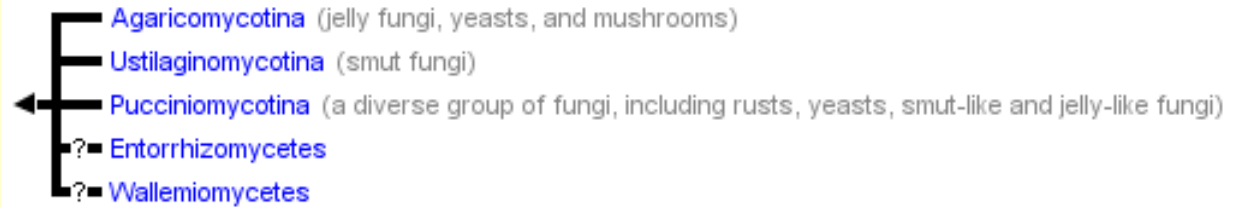
význam:

hospodářsky významní jsou fytopatogenní paraziti (rzi, sněti) a houby rozkládající celulózu a lignin - "dřevokazné" houby

řada zástupců zejména "masitých" hub jsou vyhledávané jedlé houby, u některých jsou využívány halucinogenní látky

cytostatika a jiné účinné substance (*Piptoporus*, *Langermannia* aj.)

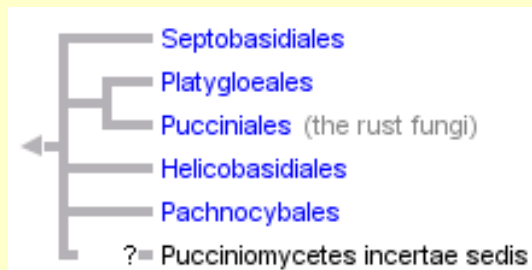
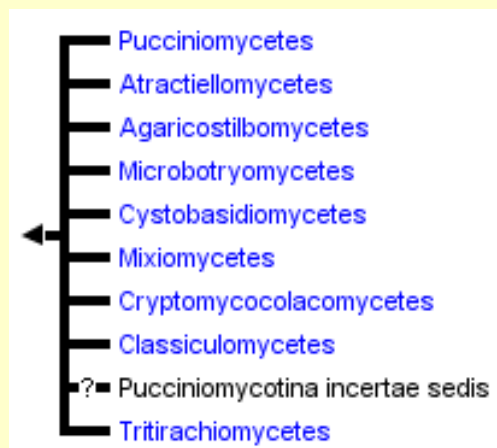
Pojetí systému stopko- výtrusných hub v první dekádě 21. století:



There is strong evidence that the Basidiomycota is monophyletic. Ballistospores, basidia, and clamp connections are present in the Agaricomycotina, Ustilaginomycotina, and Pucciniomycotina (although not in all species), suggesting that they have a common origin. Non-molecular characters that have been used to recognize major groups within the Basidiomycota include the form of the basidia (shape and septation), ultrastructure of hyphal septa and spindle pole bodies, presence or absence of yeast phases and "spore repetition" (production of spores directly from spores), and cellular carbohydrate composition (McLaughlin et al. 1995; Oberwinkler, 1987; Prillinger et al. 1990, 1991). Sequences of ribosomal RNA (rRNA) genes, recently supplemented by protein-coding genes, have played a major role in increasing our understanding of the relationships within Basidiomycota, and have demonstrated that some morphological attributes that have been emphasized in higher-level classification, such as the form of basidia, are subject to homoplasy (Swann and Taylor 1993, 1995, Swann et al. 1999).

Three major clades are strongly supported within the Basidiomycota: 1) Pucciniomycotina includes rusts (Pucciniales) and other taxa (Swann et al. 2001, Aime et al. 2006); 2) Ustilaginomycotina includes smuts (Ustilaginales) and others (Bauer et al. 2001, Begerow et al. 2006); and 3) Agaricomycotina includes mushrooms (Agaricomycetes), jelly fungi (Auriculariales, Dacrymycetales, Tremellales) and others (Hibbett and Thorn 2001, Swann and Taylor 1995, Wells and Bandoni 2001, Hibbett 2006). Monophyly of each of these groups has been supported in phylogenetic analyses of rRNA gene sequences and protein-coding genes (Hibbett et al. 2007). Similarities in the ultrastructure of septal pores and spindle pole bodies (McLaughlin et al. 1995) suggest that Ustilaginomycotina and Agaricomycotina could be sister groups, and some molecular phylogenies also support this topology. The placements of the Wallemiomycetes (a group of osmophilic molds) and Entorrhizomycetes (a group of root-inhabiting Fungi, previously classified in the Ustilaginomycotina [Bauer et al. 2001]) are particularly problematical (Matheny et al. 2006). At present, these are classified as "incertae sedis" within the Basidiomycota (Hibbett et al. 2007), but with the application of genome-scale datasets their placements may be resolved.

PUCCINIOMYCOTINA



Skupiny kolem rzí byly odděleny do samostatné třídy již dříve; v 90. letech byly řazeny do třídy *Teliomycetes*, později byla uznávána třída *Urediniomycetes*, dnes je taxon hodnocen na úrovni pododd. *Pucciniomycotina*.

- houby tvořící myceliální i kvasinkovité formy, buněčná stěna obsahuje xylózu – póry v septech bez parentosomů, ale s microbodies; mohou být ucpány zátkou
- karyogamie v probazidii (teliospoře), meioza v metabazidii – ta pak bývá příčně přehrádkovaná s bočně narůstajícími sporami (vzácněji karyogamie i meioza v jedné buňce => holobazidie, zůstává celistvá nebo se tvoří příčné přehrádky)
- parazité rostlin nebo živočichů, nepatogenní endofyté nebo rhizosférní houby

More than 95% of the species and 75% of the genera in this group are placed in the Pucciniales (Pucciniomycetes), the plant parasitic rust fungi. The next largest orders, Septobasidiales (Pucciniomycetes) and Microbotryales (Microbotryomycetes), collectively constitute approximately 5% of the species and 4% of the genera. Nearly 20% of the rust genera and 60% of the nonrust genera are monotypic (containing only one species). The rust fungi and several of the yeasts have been more extensively studied than have other taxa, and the surprisingly large percentage of monotypic genera may be artificially high due to the limited research on these often obscure fungi.

PUCCINIOMYCETES

řád *Pucciniales* (*Uredinales*) - rzi

obligátní biotrofní parazité cévnatých rostlin

intercelulární mycelium s haustorii => stimulace hypertrofie anebo hyperplazie v pletivu hostitele

přepážky s jednoduchými póry (nejsou vytvořeny dolipory, **kolem pórů se mohou vyskytovat microbodies**), hyfy bez přezek

pohlavním procesem je gameto-somatogamie, netvoří se plodnice

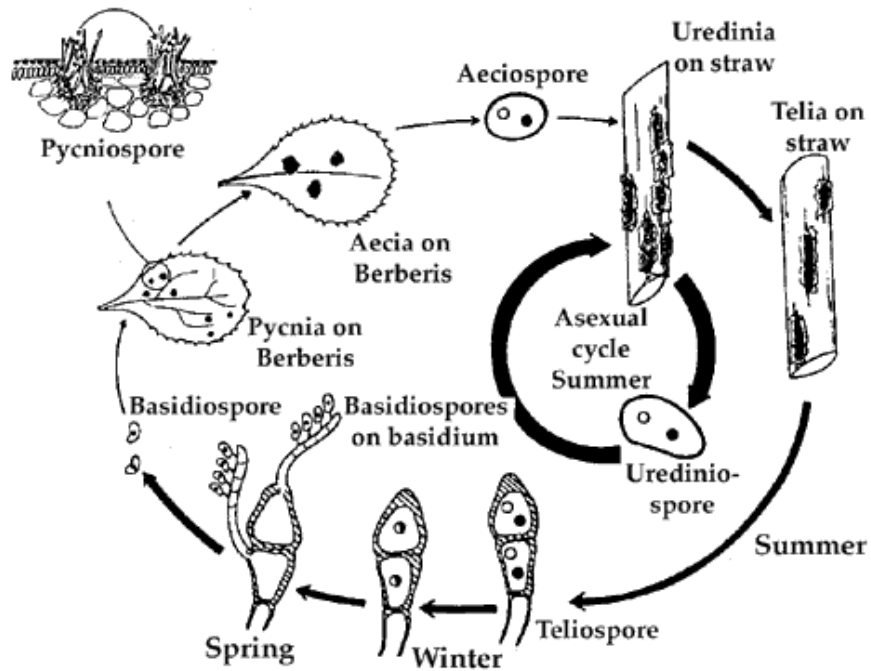
pravděpodobně se jedná o nejprimitivnější stopkovýtrusné houby:

- přepážky hyf nemají přezky a dolipory
- dlouhá haploidní fáze
- gameto-somatogamie
- více stadií nepohlavních spor (aeciospory, urediospory, teliospory)

složité životní cyklus:

- heteroecické = dioecické (dvoubytčné) rzi - střídání dvou hostitelů
 - autoecické = monoecické (jednobytčné) rzi - celý životní cyklus na jednom hostiteli
- řada druhů má různým způsobem zkrácený životní cyklus (tzv. brachy-, demi-, mikrocyklické druhy)

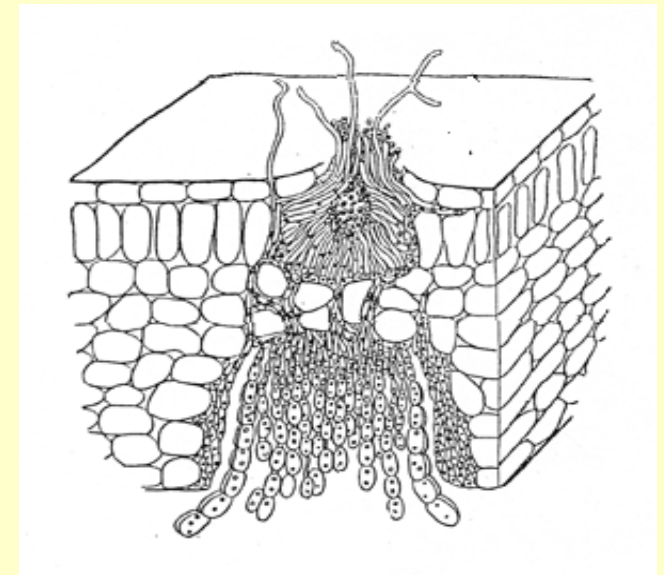
Life Cycle of *Puccinia graminis*

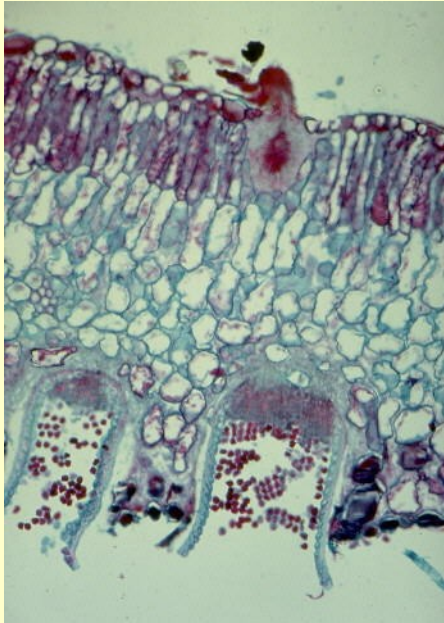


vývojový cyklus dvoubytné rzi
(mezihostitel, hlavní hostitel):

bazidiospora (n) vyklíčí v haploidní mycelium => pod svrchní epidermis se tvoří bipolárně pohlavně laděná **spermogonia (0)**, kde dojde k tvorbě **spermacií** a receptivních hyf; zde se vytváří „nektar“, hmyz přenese spermacie => oplození => sekundární dikaryotické mycelium => na spodní straně listu se vytváří ložiska - **aecia (prášilky; I)** prorážející epidermis => **aeciospory** (spermogonia + aecia na obrázku dole)

=> infekce hlavního hostitele => vývin dikaryotického mycelia => tvorba ložisek - **uredií (II)** => **urediospory** => další šíření nákazy během vegetační sezóny => před dozráním hostitele se vytvoří ložiska - **telia (III)** => **teliospory** (přetrvávající neinfekční spory) => karyogamie - fungují jako probazidie => vyklíčí z nich stichické fragmobazidie => meioza => **bazidiospory (IV)**





zástupci:

Puccinia - 2-buněčné teliospory: *P. graminis* - meziphostitel dříšťál (vlevo nahoře spermogonium a aecia), hlavní hostitel trávy (vlevo dole teliové ložisko), *P. punctiformis* - pcháč oset

Uromyces - 1-buněčné teliospory, často na bobovitých:
U. pisi - pryšec (meziphostitel) + hrách (hlavní hostitel)

Phragmidium - vícebuněčné teliospory: *P. rubi-idaei* - maliník



Gymnosporangium sabiniae:
hrušeň (meziphostitel, aecia - 2 obr. uprostřed) + jalovec (hl. host., telia - obr. vpravo)



mezi *Pucciniomycetes* jsou dále řazeny řády:

Helicobasidiales – parazité rostlin (původci kořenových hnilob), ale i hub (zaznamenán neobvyklý případ hostitelů z různých říší – parazit rží *Tuberculina* je anamorfoou fytopatogenní houby *Helicobasidium*)

http://www4.rz.rub.de:8230/imperia/md/content/geobot/2004/lutz_2004a-tuberculina-thanatophytum.pdf

Pachnocybales – pleomorfické houby, tvořící blastokonidie, chlamydo-spory, ale i větší útvary charakteru plodnic; nerozlišené holobazidie, v hyfách jednoduché póry

Platyglloeales – parazité mechů (zejména na severní polokouli), vyvíjejí se na místě sporofytu a čerpají živiny z gametofytu

Septobasidiales – houby tvořící komplexní symbiotický vztah s červci a jejich hostitelskými rostlinami; rozšířené celosvětově, ale zejména v teplých oblastech



Eocronartium muscicola (*Platyglloeales*).

Foto Věra Svobodová; <http://botany.cz/cs/eocronartium-muscicola/>



Helicobasidium longisporum na kořenech a bázích stonků.

Foto Matthias Lutz; <http://tolweb.org/Helicobasidiales/51250>

AGARICOSTILBOMYCETES a **SPICULOGLOEOMYCETES**

Wang et al. (2015): Phylogenetic classification of yeasts and related taxa within *Pucciniomycotina*; <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2015.12.002>

- dimorfické houby, saprotrofní (na rostlinných zbytcích) nebo pravděpodobně mykoparazitické (pozorována tvorba haustorií tremeloidního typu)
- tvorba stilboidních „plodniček“, odstřelování balistokonidií ze stopkatých konidioforů (s tím se jinde u *Pucciniomycotina* neseťkáváme)
- fukóza v buněčné stěně; kolem pórů v přehrádkách jsou microbodies
- k oddělení spindle pole body (základ děl. vřeténka) dochází v nukleoplasmě

ATRACTIELLOMYCETES [1 řád *Atractiellales*]

- houby charakteristické přítomností symplechosomů (organely neznámé funkce, ale typické pro tento taxon)
- též tvorba „plodniček“ stilboidního typu
- saprotrofové, ale bylo objeveno i symbiotické spojení s tropickými orchidejemi

Phleogena faginea (*Atractiellales*)

Foto Josef Hlášek; http://www.hlasek.com/phleogena_faginea.html



Symplechosom *Saccoblastia farinacea* (měřítko 0,25 μ m)

Foto Robert Bauer; http://www.crem.fct.unl.pt/dimorphic_basidiomycetes/Papers/DMBclassification/classification.htm

CLASSICULOMYCETES [1 řád, 1 čeleď *Classiculaceae*]

- rostou na rostlinných zbytcích na vodní hladině
- tvorba haustor. buněk tremel. typu, typických pro mykoparazity
- s póry v přehrádkách jsou asociována microbodies



CRYPTOMYCOCOLACOMYCETES

[1 řád, 1 čeleď *Cryptomycocolacaceae*]

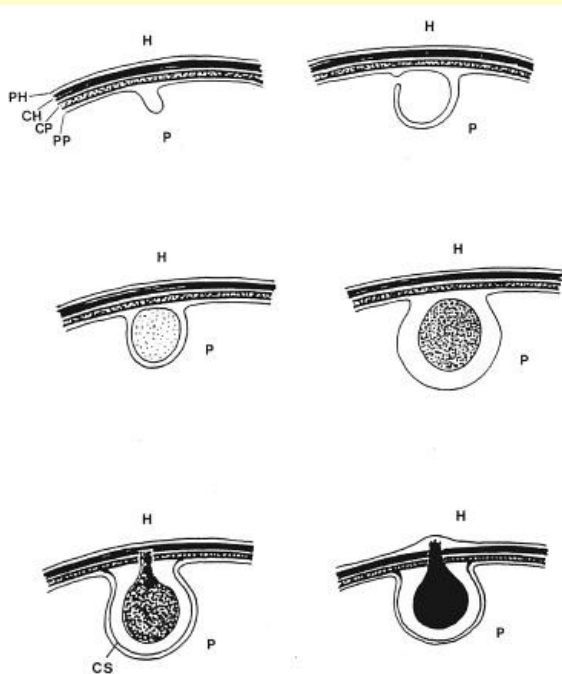
– *Cryptomycocolax abnorme* je parazitem vřeckatých hub

– tyto houby mají colacosomy (viz ilustrace) a microbodies u pórů v septech

<http://www.jstor.org/discover/10.2307/3760154?uid=3737856&uid=2129&uid=2134&uid=2&uid=70&uid=4&sid=21104958603593>

Zdroj obrázků na této stránce:

Robert Bauer & Franz Oberwinkler: Cellular Basidiomycete-Fungus Interactions.
In: A. Varma, L. Abbott, D. Werner, R. Hampp (eds.): Plant Surface Microbiology.
Springer Verlag Berlin-Heidelberg, 2004



MICROBOTRYOMYCETES

– mykoparazitické houby, u nichž se tvoří colacosomy (vývin a průnik skrz stěnu hostitele viz na obr. vlevo)

– nepozorována microbodies u pórů v přehrádkách

– k oddělení spindle pole body dochází v cytoplazmě

– řády *Heterogastridiales* (sem patří *Colacogloea*),

Leucosporidiales (mořská voda u Antarktidy), *Micro-*

botryales (parazité rostlin, symptomy, teliospory a živ. cyklus spíš podobné snětím),

Sporidiobolales rozšířené zejména v podobě kvasink. stadií (anamorfy *Rhodomycetes*, *Sporobolomyces*)

Fig. 2. Diagram of colacosome development, modified from Bauer and Oberwinkler (1991). Abbreviations and symbols: CH cell wall of the host *Hyphoderma praetermissum*, CP cell wall of the parasite *Colacogloea peniophorae*, CS secondary cell wall layer, H cell of the host *Hyphoderma praetermissum*, P cell of the parasite *Platygløea peniophorae*, PH plasma membrane of the host *Hyphoderma praetermissum*, PP plasma membrane of the parasite *Colacogloea peniophorae*. (top left) Initial stage of invagination of the plasma membrane of the parasite. (top right) The plasmalemma of the parasite recurves. (middle left) Delimitation of the young colacosome from the cytoplasm. (middle right) The central part of the colacosome becomes homogeneous and more and more electron-opaque. The electron-transparent sheath of the colacosome increases in thickness. (lower left) The electron-opaque core material penetrates the cell wall of the parasite and begins to intrude the cell wall of the host. (lower right) Final developmental stage with colacosome penetration through host cell wall

Fig. 1. Hypha of *Colacogloea peniophorae* with colacosomes (arrows) contacting host hypha. Bar 1 µm



CYSTOBASIDIOMYCETES

- v buněčné stěně není zastoupena fukóza
- k oddělení spindle pole body (základ dělicího vřeténka) dochází v cytoplazmě
- řády *Cystobasidiales* (sev. mírný pás, parazité vřeckatých hub koprofilních nebo lichenizovaných), *Naohideales* (též sev. mírný pás), *Erythrobasidiales* (Japonsko), dnes do tohoto řádu řazen i rod *Cyphobasidium* – kvasinkovité buňky, symbionti v korové vrstvě lišejníků (viz *Lichenes*)

MIXIOMYCETES [1 řád, 1 čeleď, 1 rod *Mixia*] http://tolweb.org/Mixia_osmundae/51266

- monotypický taxon, *Mixia osmundae* je parazitem kapradin
- houby charakteristické mnohoadernými hyfami, jen zřídka s přehrádkami
- na povrchu epidermis hostitele se tvoří sporogenní buňky (též označovány jako sporangia) a z jejich povrchu se uvolňují současně až tisíce spor (zatím není známo, zda jsou pohlavní či nepohlavní, každopádně tento proces nemá obdoby mezi stopkovýtrusnými houbami)

TRITIRACHIOMYCETES [1 řád, 1 čeleď *Tritirachiaceae*]

- známy pouze anamorfy (podobné vřeckatým „nepravým plísním“)
- v septech jednoduché póry s drobnou zátkou
- dosud izolovány z mrtvých kořenů rostlin, těl hmyzu i neživých substrátů; pravděpodobně jde o parazity vřeckatých hub (*Penicillium* aj.), některé druhy mohou být původci mykóz živočichů včetně člověka

USTILAGINOMYCOTINA

I tato skupina prodělala během času značné posuny v systému a změny rozsahu.

Presence of enlarged interaction zones characterizes the Ustilaginomycetidae (Bauer et al. 1997). This statistically well-supported subclass (Begerow et al. 1997) comprises 33 teleomorphic (with a known sexual stage) and one anamorphic (without a known sexual stage) genera, e.g. Anthracoidea living on Cyperaceae, Cintractia living on Cyperaceae and Juncaceae, Doassansiopsis living on mono- and dicots, Farysia living on Cyperaceae, Melanotaenium s. str. living on dicots, Mycosyrinx living on Vitaceae, Pseudozyma (anamorphic genus), Sporisorium living on Poaceae, Thecaphora living on dicots, Urocystis living on mono- and dicots or Ustilago s.str. mainly living on Poaceae.

The Exobasidiomycetidae differ from the Ustilaginomycetidae by forming local interaction zones and from the Entorrhizomycetidae by having membrane caps at the pores (Bauer et al. 1997). This subclass contains 35 teleomorphic and two anamorphic genera, e.g. Botryoconis living on Lauraceae, Brachybasidium living on Arecaceae, Coniodictyum living on Rhamnaceae, Doassansia living on mono- and dicots, Entyloma living on dicots, Exobasidium living on dicots, Georgefischeria living on Convolvulaceae, Graphiola living on Arecaceae, Malassezia (anamorphic genus), Microstroma living on Juglandaceae and Fagaceae, Tilletia living on Poaceae, Tilletiaria (only known in laboratory) or Tilletiopsis (anamorphic genus).

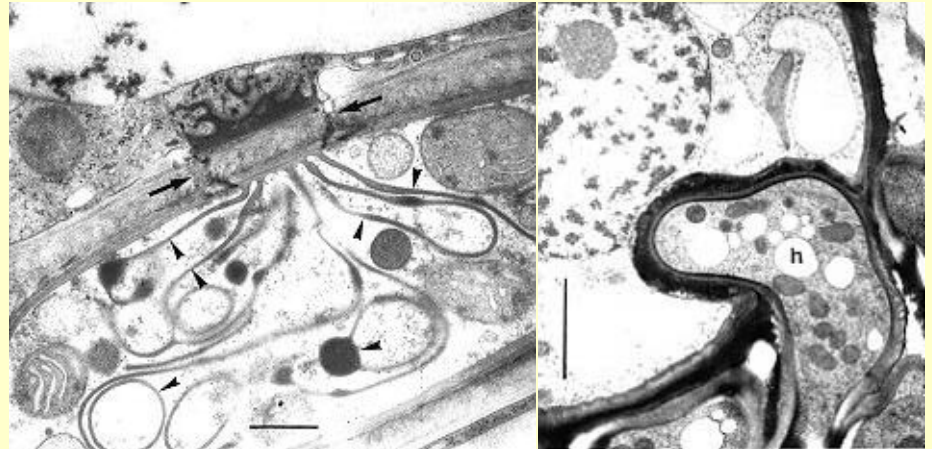
<http://tolweb.org/Ustilaginomycotina>

Left: Transmission electron micrograph showing a local interaction zone (arrows) between *Exobasidium pachysporum* (lower cell) and its host (upper cell). Note the interaction apparatus (arrowheads) and the deposit at the host cell. Scale bar = 0.5 μm . © R. Bauer 1997

Right: Transmission electron micrograph showing an enlarged interaction zone between *Ustacystis waldsteiniae* and its host. The haustorium (h) is encased by electron-opaque material. Scale bar = 2 μm .

© R. Bauer 1997

<http://tolweb.org/Ustilaginomycotina/20530>



Charakteristika skupiny (pododdělení) *Ustilaginomycotina*:

- parazité rostlin, působící symptomy charakteru snětí nebo rzí (výjimečně i patogeni jiných organismů)
- vegetativní fáze je myceliální
- mnohé z nich jsou dimorfické houby, schopné tvořit saprotrofní kvasinkové stadium nebo blastokonidie
- sacharidy buněčné stěny jsou hlavně založeny na glukóze, chybí xylóza
- póry v septech postrádají parentosomy, kolem póru není septum ztlustlé (s výjimkou *Tilletiales*)
- tvorba meiospor na holobazidii nebo fragmobazidii

MONILIELLOMYCETES

[1 řád, 1 čeleď, 1 rod *Moniliella*]

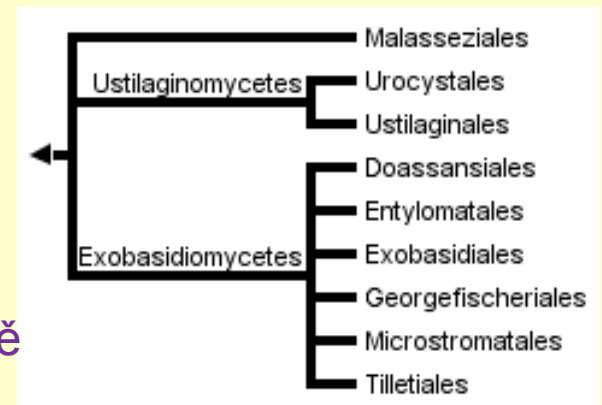
– kvasinkovité houby, spolu s následující třídou zřejmě reprezentují bazální linie skupiny *Ustilaginomycotina*

Wang et al. (2014): *Moniliellomyces* and *Malasseziomyces*, two new classes ... <https://doi.org/10.3767/003158514X682313>

MALASSEZIOMYCETES [1 řád, 1 čeleď, 1 rod *Malassezia*]

– lipolytické houby, oportunní patogeni na kůži živočichů (i povrchové dermatomykózy u člověka)

– kvasinkovité buňky, množí se pučením, pohlavní proces zatím nepozorován
– taxon dříve řazený do třídy *Exobasidiomycetes*



USTILAGINOMYCETES

mají rozšířené interakční zóny, průnik haustorii do hostit. buněk (viz snímky výše)

řád *Ustilaginales* - prašné sněti

obligátní vysoce specializovaní (na hostitele a jejich orgány - listy, květy aj.)

parazité cévnatých rostlin

silně redukovaná haploidní fáze, plodnice chybí

parazitické dikaryotické intercelulární mycelium s haustorii, přepážky převážně bez pórů (!) a s přezkami; toto sekundární mycelium vzniká kopulací:

a) primárních mycelií

b) primárního mycelia s bazidiosporou

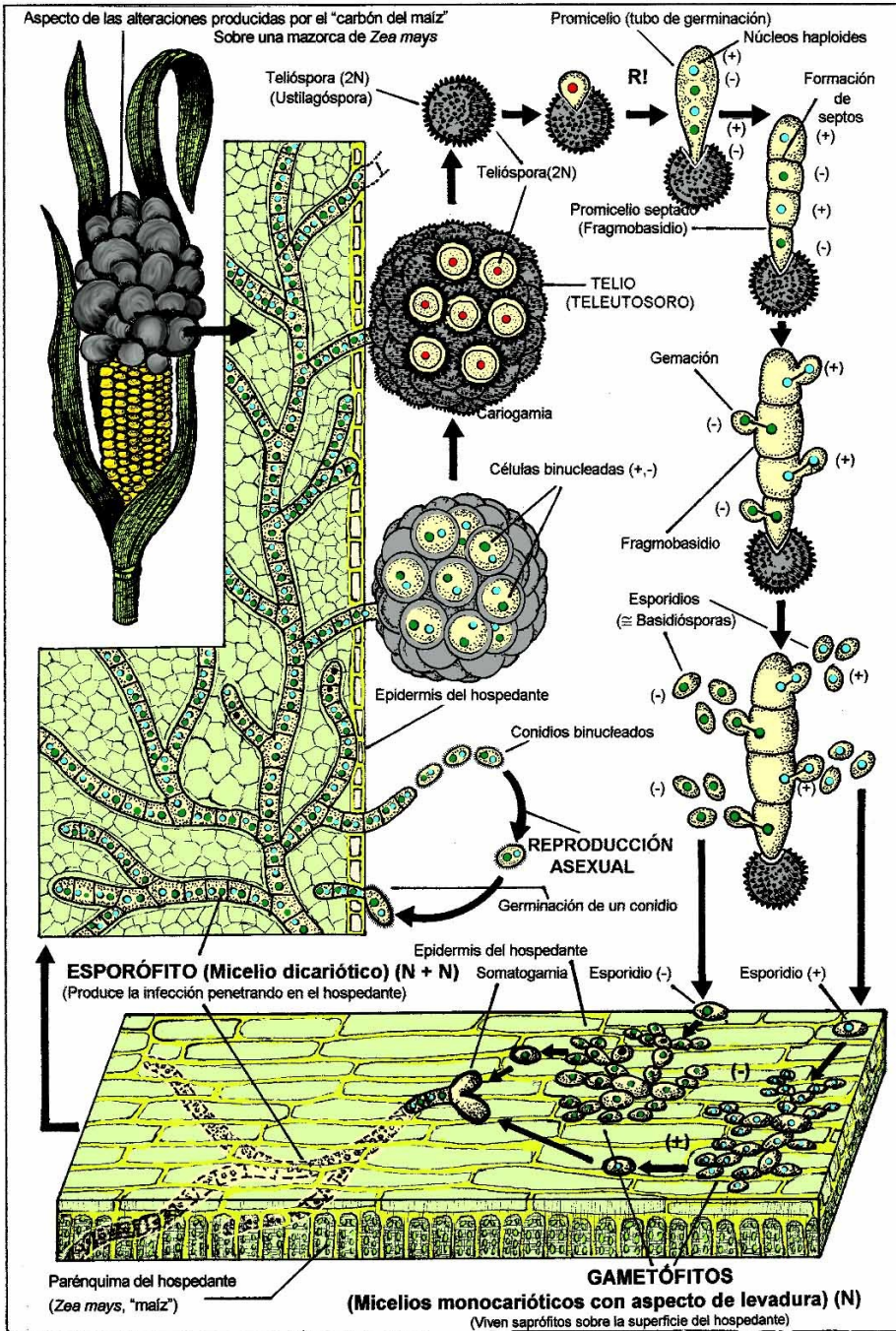
c) dvou sekundárních spor (vypučivších z bazidiospory)

často se tvoří kvasinkovité stadium nahrazující primární mycelium

z dikaryotického mycelia tvorba sorů tlustostěnných teliospor (chlamydospor)
=> karyogamie => vyklíčí tzv. promycel => meioza - stává se metabazidií (příčně přehr.) => tvorba bazidiospor (mohou dále pučet), ty pak spolu kopulují rovnou anebo kopulují buňky z nich vypučivší => dikaryotické mycelium => infekce (často napadení embrya, po vyklíčení semene sněť prorůstá rostlinou a projeví se až v dospělosti přeměnou obsahu plodu v masu chlamydospor)

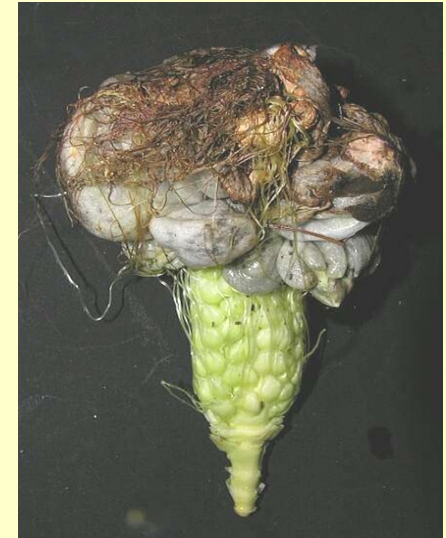
nepohlavní rozmnožování - hyfy prorážející na povrch hostitele odškrcují dikaryotické blastospory => další infekce

**CICLO DE USTILAGO MAYDIS ("Carbón del maíz") (Heterobasidiomycetidae)
DIGENÉTICO HETEROMÓRFICO CON ESPORÓFITO DOMINANTE**



druhově bohatý rod *Ustilago*:

Ustilago maydis (prašná sněť kukuřičná, viz foto i schéma životního cyklu) *U. tritici* (prašná sněť pšenično-ječná) – infekce květů, přezimuje v obilce



Cintranctia caricis – mošničky ostřic

řád *Urocystidales*

- parazité cévnatých rostlin, též je zde specializace konkrétních druhů na hostitele z urč. rodů nebo čeledí
- sporulují obvykle ve vegetativních orgánech rostlin
- tvorba spor ve shlucích, ve kterých jsou obaleny sterilními buňkami („spore balls“, „Sporenballen“)

EXOBASIDIOMYCETES

mají většinou holobazidie (*Tilletiales*, *Exobasidiales*, *Doassansiales*, *Georgiefischeriales*), póry s parentosomy (vzácněji jednoduché póry nebo přepážky bez pórů), lokální interakční zóny, tvoří klubka hyf v buňkách host.

řád *Tilletiales* - mazlavé sněti

obligátní parazité cévnatých rostlin, podobné projevy jako prašné sněti

odlišnosti od prašných snětí:

- chybí primární mycelium a kvasinkovitá stadia
- dikaryotické mycelium - primitivní dolipory, bez přezek
- holobazidie
- protáhlé bazidiospory kopulují zpravidla ještě na bazidii pomocí kopulačních kanálků (tvar písmene H) => klíčení hyfou nebo sekundárními sporami (nikdy pučením!)
- hostitele infikuje dikaryotická hyfa, nejčastěji v půdě při klíčení rostliny (infekce není předem v embryu!)

zástupci:

Tilletia caries (mazlavá sněť pšeničná) - obilniny (hlavně pšenice); „caries“ (lat. „kaz“) - zrna s kazem (viz foto)



řád *Exobasidiales*

vysoce specifictí parazité, intercelulární mycelium s haustorií
vytváří nádory, skvrny na listech a jiné deformace

na povrchu hostitele se tvoří vrstva holobazidií (hymenium, plodnice ale chybí)
napadají zástupce některých čeledí rostlin (hl. *Ericaceae*, *Empetraceae*)

Exobasidium vaccinii (plíška brusinková) - červenobílé skvrny na brusnicích



mezi *Exobasidiomycetes* jsou dále řazeny řády:

Ceraceosorales – monotypický taxon, druh *Ceraceosorus bombacis* parazituje na *Bombax celba* („cotton tree“) v Indii

Doassansiales – parazité vodních rostlin, projevují se jako skvrny na listech
– vytvářejí lokální interakční zóny, netvoří žádná haustoria

Entylomatales – také parazité cévnatých rostlin, způsobující listovou skvrnitost
– intercelulární růst, tvorba shluků spor (sori) v pletivu
– většinou se vyskytují v anamorfním stadiu

Georgefischeriales – parazité trav, vzácněji i jiných krytosemenných rostlin
– vytvářejí lokální interakční zóny, netvoří žádná haustoria ani intracelulární hyfy
– sporulují ve vegetativních orgánech rostlin, zejména listech

Microstromatales – parazité cévnatých rostlin, symptomy jsou též skvrnitost listů, případně napadení stonků nebo tvorba nádorů



Entyloma oryzae

Foto Donald Groth;
<http://www.forestryimages.org/browse/detail.cfm?imgnum=5390514>

Microstroma juglandis,
skvrny na listu
Juglans regia

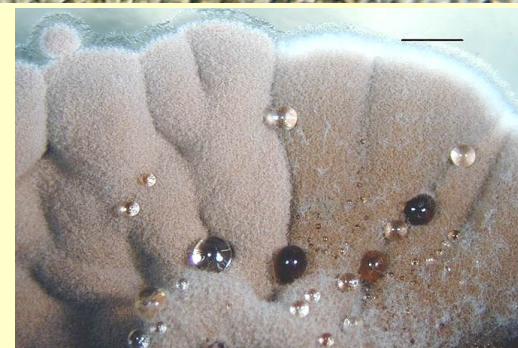


Foto Jaroslav Rod; <http://old.botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Microstroma%20juglandis>

WALLEMIOMYCOTINA

WALLEMIOMYCETES [jediný rod *Wallemia*]

- xerofilní a osmofilní houby (snášející i vysoké koncentrace cukrů nebo solí), široce rozšířené v půdě, konidie ve vzduchu, běžně osídlují suché potraviny
- nepohlavní rozmnožování: konidiofory nevětvené nebo sympodiálně proliferující (z konidiogenní buňky může vyrůst další), z konidiogenní buňky se na distálním konci postupně vytvářejí a odlamují arthrospory
- přehrádky v hyfách s jednoduchými póry, přehrádka na okraji póru ztlustlá až soudečkovitá (jako řiv. doliporů)
- separátní linie v rámci stopkovýtrusných hub (incertae sedis), možná sesterská skupina *Agaricomycotina* (?) nebo *Ustilaginomycotina* (?)



Wallemia sebi, dole kolonie (měřítko 1 mm), nahoře arthrokonidie.
Foto Alena Kubátová; <http://ziva.avcr.cz/2012-5/houby-v-nasich-domacnostech-aneb-o-cem-doma-vite-i-nevite.html>

AGARICOMYCOTINA

(dříve třída *Basidiomycetes*; nověji změněno jméno třídy v souladu s doporučením Mezinárodního kódu botanické nomenklatury a taxon povýšen na pododdělení)

bazidiospory zpravidla jednobuněčné, klíčí vždy hyfou

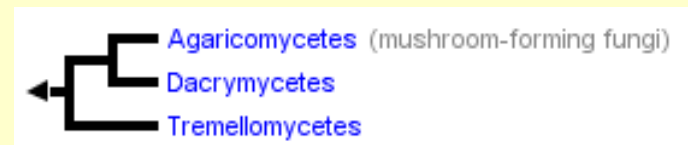
sekundární mycelium vzniká vždy somatogamií (hyfogamií)

sacharidy v buněčné stěně nejčastěji na bázi glukózy, vyskytuje se i xylóza; u většiny zástupců se tvoří přezky a dolipory s perforovaným parentosomem

téměř vždy se tvoří plodnice, obvykle se nevytvářejí kvasinkovité útvary

výjimečně dochází k tvorbě konidií (anamorfního stadia), a to vždy na dikaryotickém myceliu, případně na plodnicích

System: dvě základní skupiny a samostatné linie



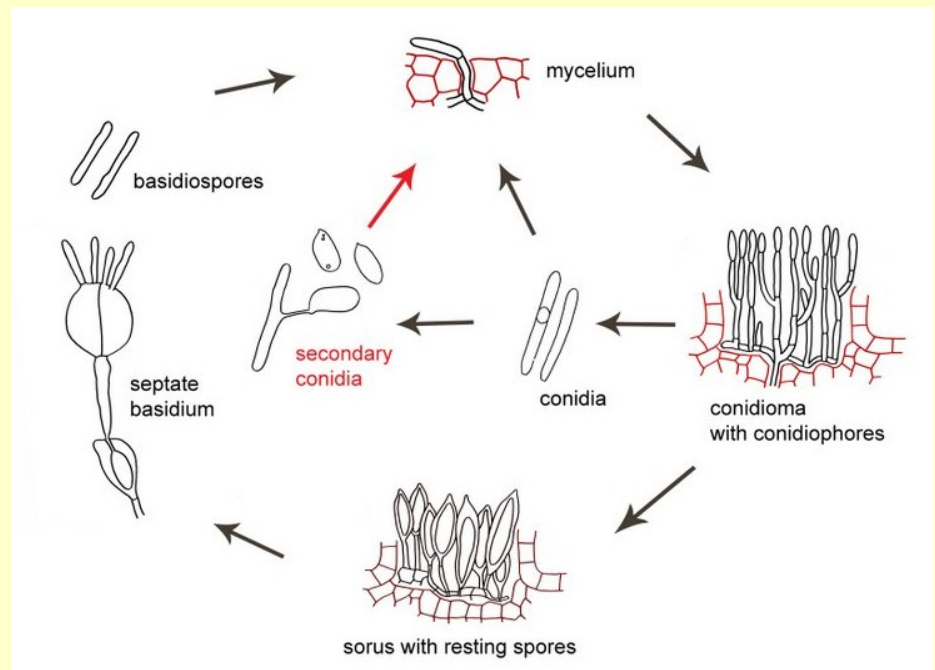
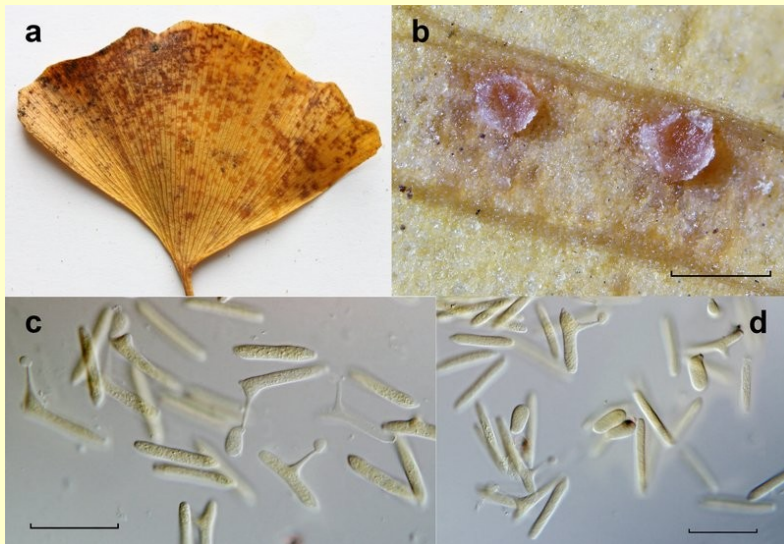
třída *Tremellomycetes* (~ dřív. *Phragmobasidiomycetidae*, *Heterobasidiomycetes*)
houby s rozdělenou bazidií (fragmobazidií) a/nebo tvorbou kvasinkovitých stadií

třída *Agaricomycetes* (~ dřív. *Homobasidiomycetes* nebo *Holobasidiomycetes*)
houby s nerozdělenou holobazidií nebo fragmobazidií, netvoří kvasinkovitá stadia

třída *Dacrymycetes* stojí blíže k druhé, *Bartheletiomycetes* je zřejmě bazální linie

BARTHELETIOMYCETES

- monotypický taxon, zahrnující jediný druh *Bartheletia paradoxa*
 - ekologie: striktní specialista, kolonizující opadlé listy jinanu
 - pravděpodobně fylogeneticky bazální linie, na což napovídá tvorba podélně přehrádkovaných bazidií z teliospor (které přečkávají od zimy do léta, prakticky celý životní cyklus probíhá na podzim během krátkého období po opadu listů)
- Ekologii a životní cyklus detailně popisují Scheuer et al. (2008): *Bartheletia paradoxa* is a living fossil on Ginkgo leaf litter with a unique septal structure in the Basidiomycota. *Mycological Research* 112: 1265–1279.
- v životním cyklu dochází i k tvorbě sekundárních konidií (vyrůstají z primárních)
- Viz Koukol & Lotz-Winter (2016): Secondary conidia observed in *Bartheletia paradoxa*. *Czech Mycology* 68(1): 79–84; odtud převzaty obrázky (b – dvě konidiomata, c, d – primární konidie a z nich vyrůstající sekundární).



TREMELLOMYCETES

Podle pojetí kladoucího větší důraz na (ne)rozdělení bazidií byly kladeny do této třídy též primitivnější řády *Auriculariales* (Dict. of Fungi je uvádí v *Agaricomycetes*), *Ceratobasidiales* (nyní rozděleny mezi *Auric.* a *Cantharellales*) a *Dacrymycetales* (dnes *Dacrymycetes*); typ bazidií již aktuálně není určující charakteristikou.

Třída je charakterizována ultrastrukturálními znaky (dělicí vřetenko - "biglobular spindle pole body") a molekulárními daty. Jinak jde o dimorfické houby, některé tvoří plodnice, parentosomy vakovité nebo chybí, bazidií přehrádkované nebo ne.

řád *Tremellales*

– plodnice (pokud se tvoří) rosolovité konzistence, různých tvarů, na povrchu hymenium s bazidiemi

– sekundární mycelium s přezkami, dolipory s parentosomy, na myceliu i tvorba konidií

– bazidií různých typů, tremelloidní je chiastická fragmobasidie s dlouhými sterigmaty, zatímco *Filobasidiella* tvoří holobazidie a na nich řetězky bazidiospor (jedinečný znak tohoto rodu)

– bazidiospory klíčí hyfou, konidiemi nebo sekundárními spory

– většinou dřevní saprotrofové, druhotně parazité, i parazité hub;

příkladem je rod *Tremella* (rosolovka, viz foto) – tvrdé „jádro“ plodnice se ukázalo být parazitovaným pevníkem) různých tvarů



Cystofilobasidiales (<http://ijs.sgmjournals.org/content/49/2/907.full.pdf+html>)

- zřejmě bazální skupina, uvažuje se i o jejím vyloučení z této třídy
- kvasinkovité teleomorfy, v septech mají dolipory bez parentosomů, holobazidie se vyvíjejí z teliospor (jedinečný znak mezi *Tremellomycetes*), tvoří plodnice
- některé druhy psychrofilní, známy z arktických biotopů

Filobasidiales

- zřejmě heterogenní skupina
- holobazidie s přisedlými spory (u rodu *Filobasidium* na vrcholu protáhlé baz.)
- druhy rodu *Syzygospora* jsou parazity jiných hub (*Ascom.*, *Basidiom.*) i lišejníků; ekologie dalších není známa, ale byli izolováni z půdy a těl rostlin nebo živočichů

Holtermanniales (<http://ijs.sgmjournals.org/content/61/3/680.full.pdf+html>)

- známa teleomorfa u rodu *Holtermannia*: plodnice podobná krásnorůžku s tremelloidními fragmobazidii (tento rod znám z JV Asie a Brazílie)
- rostou na stromatech dřevních vřeckatých hub a mají tremelloidní haustoria, jde tedy zřejmě o mykoparazity
- u dalších zástupců známa jen kvasinkovitá stadia

Trichosporonales

- taxon zahrnující anamorfní stadia hub, klasifikovaných v rodech *Trichosporon* (vláknité houby, tvorba arthrokonidií) a *Cryptococcus* (kvasinkovité houby), řada druhů jsou i patogeni člověka
- zřejmě sem patří teleomorfa *Tetragoniomyces*, u které dochází k fúzi bazidií (absolutní redukce haploidní fáze, vyrůstá rovnou dikaryotická hyfa)

DACRYMYCETES [1 řád *Dacrymycetales*, někt. autory oddělován *Unilacrymales*]

- tvoří obvykle žluté nebo oranžové, slizovité, rosolovité až chrupavčité plodnice
- na septech sekundárního mycelia tvorba přezek a doliporů s **neperforovaným** parentosomem
- holobazidie vidlicovitě rozvětvené ve dvě prosterigmata, nesoucí protáhlá sterigmata se spory (horní snímek)
- bazidiospory klíčí hyfou nebo konidiemi
- dřevní saprotrofové, v našich lesích běžné rody:
Dacrymyces (kropilka, foto vpravo)
Calocera (krásnorůžek, foto vlevo)



houby tvořící plodnice: viz přednášku Systematický přehled makroskopických hub

AGARICOMYCETES

podle vývoje plodnic rozlišujeme 2 základní typy:

1) houby rouškaté (dříve podtřída *Hymenomycetidae*)

bazidiospory se tvoří na povrchu plodnice v povrchové vrstvě zvané **hymenium** (výtrusorodé rouško), na speciální části povrchu plodnice - **hymenoforu**

v roušku i sterilní buňky: bazidioly, cystidy

bazidie hymenomycetoidního typu, spory aktivně odmršťovány (balistospory)

plodnice **gymnokarpní** - od počátku otevřené - nebo **hemiangiokarpní** - dočasně uzavřené plachetkou (velum universale) či závojem (velum partiale)

2) břichatky (dříve podtřída *Gasteromycetidae*)

povrch plodnice uzavírá většinou dvouvrstevná **okrovka (peridie)**, samotný vnitřek plodnice pak tvoří **teřich (gleba)**

bazidie se tvoří volně v celém teřichu nebo na hymeniu, které pokrývá povrch jeho vnitřních prostor (komůrek); jsou gastroidního typu - bazidiospory pasivně uvolňovány (odlamují se ze sterigmat), roznášeny větrem, vodou, živočichy aj.

angiokarpní vývoj plodnice - uzavřená až do dozrání spor

Systematicky je ovšem definitivně zavrženo členění na fylogenezi neodpovídající jednotky *Hymenomycetidae* a *Gasteromycetidae*; rouškaté houby a břichatky se prolínají i v rámci jednotlivých řádů, dnes už i čeledí, dokonce i rodů. Dochází tím k řadě změn na řádové úrovni, některé řády zanikají sloučením s jinými (viz dále).

plodnice (bazidiokarpy, bazidiomata)

(poznámka: plodnice v užším smyslu obsahují pohlavní orgány

– u stopkovýtrusných hub tedy podle tohoto pojetí nejsou pravé plodnice)

typy hymenoforu: hladký, bradavčitý, ostnitý, lištovitý, lupenitý, rourkovitý aj.

základní typy plodnic rouškatých hub:

holothecium - rozlitá, kyjovitá, keříčkovitá, hymenium pokrývá celý povrch plodnice (klavarioidní, ramarioidní aj.)

pilothecium - plodnice jednoletá, s jednorázovým vývojem, diferencovaná na klobouk a třeň (může být redukovaný), hymenofor pokrývá spodní část klobouku (agarikoidní, kantharelloidní, pleurotoidní, cyfeloidní aj.)

krustothecium - plodnice s postupným vývojem (přirůstající), jednoletá nebo častěji víceletá, může a nemusí být členěna na klobouk a třeň, hymenofor pokrývá většinou spodní část klobouku (hydneloidní, fomitoidní, stereoidní aj.)

základní typy plodnic břichatek:

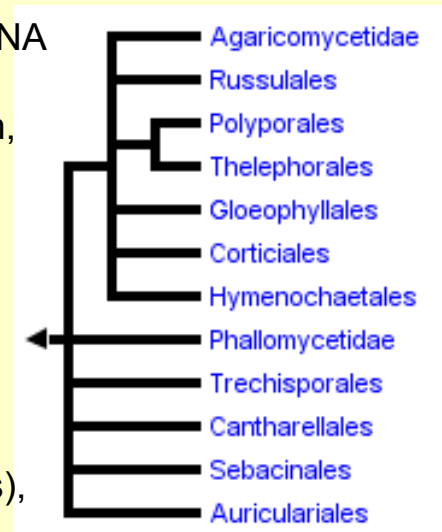
plektothecium - plodnice s roztroušenými bazidiemi v glebě

lysothecium, schizothecium - uvnitř plodnice jsou dutiny vystlané hymeniem (vznikající lyzí pletiva u lysothecií nebo jeho roztrháním u schizothecií)

aulaiothecium - plodnice, do jejíhož nitra vrůstají lamely, pokryté hymeniem

klathrothecium - gleba je rozdělena větvenými lamelami a v době zralosti vynesena nahoru přídatným nosičem - receptakulem („třeň“)

The current classification of the Agaricomycetes is based on a combination of rRNA and combined protein/rRNA studies, which are too numerous to review here. For a compilation of the phylogenetic studies that inform the current classification, see Hibbett et al. (2007). The informal names of Hibbett and Thorn (2001) have now been replaced by formal taxonomic names, most of which were preexisting in the taxonomic literature. Thus, the current concept of Agaricales is equivalent to the “euagarics clade”, the Polyporales is equivalent to the “polyporoid clade”, the Phallomycetidae is equivalent to the “gomphoid-phalloid clade”, and so on. There have been several independent clades discovered in recent years that were not included in Hibbett and Thorn’s (2001) overview. These include clades composed mostly of resupinate forms (Corticiales, Trechisporales, and Atheliales), as well as the “heterobasidiomycetous” Sebacinales, which includes coralloid, resupinate, and encrusting forms (Hibbett and Binder 2001; Larsson 2002; Lim 2001; Langer 2002; Weiss et al. 2004). With further study of the cryptic resupinate forms, it is entirely possible that additional major groups of Agaricomycetes will be discovered.



In the tree at the top of this page, the deepest “backbone” nodes in the Agaricomycetes are drawn as a large polytomy, reflecting lingering uncertainty about their resolution (this is a somewhat conservative view, because the multi-locus studies suggest some resolution; see Matheny et al. [2007]). Resolving the earliest divergences in the Agaricomycetes is of interest, because this could provide insight into the form and ecology of the common ancestor of Agaricomycetes. Molecular data do not yet provide robust resolution of this problem, but ultrastructure of parentheses may provide some clues. Most Agaricomycetes have perforate parentheses, but the Cantharellales, Phallomycetidae, Hymenochaetales, and Trechisporales include species with imperforate parentheses. The Auriculariales and Dacrymycetes (see the [Agaricomycotina](#) page) also have imperforate parentheses, which may therefore be the plesiomorphic condition in the Agaricomycetes. Consistent with this view, the Cantharellales and Phallomycetidae clade have frequently been resolved as basal clades in the Agaricomycetes, albeit with weak bootstrap support (Hibbett and Binder 2002; Binder and Hibbett 2002; Matheny et al. 2007). Several authors have suggested that there is homoplasy in the evolution of parentheses in Agaricomycetes (Larsson 2002; Hibbett and Thorn 2001).

řád *Auriculariales*

plodnice různých typů, rosolovitá nebo chrupavčitá, výjimečně chybí (*Sebacina*)
na sekundárním myceliu mohou a nemusí být vytvořeny přezky a dolipory
fragmobazidie stichická

bazidiospory klíčí hyfou, konidiemi nebo sekundárními sporami, tvoří se
i kvasinkovité buňky

hlavně dřevní saprofyti

Hirneola auricula-judae (ucho Jidášovo, vpravo)
- na dřevě bezů i jiných listnáčů



Exidia (černorosol, vlevo) - dřevní saprofyti

sem patří i někdejší čeleď *Exidiaceae*, mající sice chlastické fragmobazidie typu *Tremella*, ale fylogeneticky příbuzná, recentně včleněná do *Auriculariaceae*

řád *Sebacinales*

- recentně odlišený řád (dříve *Auriculariales*), nepočetný v druhové bohatosti, leč převelice významný, neb jeho zástupci vstupují v mykorhizní symbiózu s přehrší cévnatých rostlin (různé typy: ektomykorhiza, erikoidní i orchideová mykorhiza); v současné době jsou jeho zástupci objevováni též coby rostlinní endofyté
- některé i saprotrofní; tvoří rozplizlé povlaky (resupinatní plodnice) na substrátu

řád *Trechisporales* [jediná čeleď *Hydnodontaceae*]

- též recentně odlišený řád (dříve *Thelephorales* nebo *Polyporales*), zahrnující saprotrofní houby s resupinatními plodnicemi, u kterých se setkáváme s tvorbou uniformních bazidií (ty jsou na bázi ztlustlé – předpokládá se, že jde o pozůstatek vývojově původního rozdělení na pro- a metabazidii, přičemž rozšířená báze je zbytkem probazidie)



Vlevo:
*Sebacina
incrustans*

Foto Ania,
http://grzybiarze.eu/gallery/users/8/49/04961-Sebacina_incrus.jpg

*Trechispora
mollusca*

Foto Hans Bender,
http://www.bender-coprinus.de/pilz_der_woche/2005/trechispora_mollusca.html

řád *Cantharellales*

gymnokarpní holothecia nebo pilothecia s různým typem hymenoforu (hladký, lamelovitý, ostnitý aj.)

bud' mykorhizní houby nebo dřevní saprotrofové až fakultativní parazité

Clavulina (kuřátečko) - plodnice keříčkovité =>



pozn.: v systému se rozutíkaly houby kyjovité a keříčkovité – čeledi *Clavariaceae* a *Typhulaceae* jsou v *Agaricales*, *Clavariadelphaceae* a dřívější *Ramariaceae* v *Gomphales* (phalloid clade); rod *Tremellodendropsis* (dříve *Auriculariales*) má nyní řád *Tremellodendropsidales*

Berbee et al. (2016): Phylogenetic evidence places the coralloid jelly fungus *Tremellodendropsis tuberosa* (Tremellodendropsidales) among early diverging Agaricomycetes. *Mycol. Progress* 15 (9): 939–946. DOI: 10.1007/s11557-016-1220-x

Cantharellus (liška, vlevo) - lištovitý hymenofor



Hydnum (lišák, vpravo) - ostnitý hymenofor



Phallomycetidae [= phalloid clade]

řád *Phallales*

gasteroidní plodnice (tzv. klathrothecium), v mládí podzemní na rhizoidálním myceliu („vajíčko s kořínkem“)

přídatná struktura - receptakulum (nosič) - vynese dozrávající teřich na povrch
zralý teřich tvoří zelená mazlavá páchnoucí hmota, lákající hmyz (zoochorie)

půdní saprotrofové:

Phallus (hadovka,
2 obr. vlevo)

Clathrus (mřížovka,
obr. vpravo)



řád *Geastrales*

jiný typ mají hvězdovky (*Geastrum*) –
gasteroidní plodnice krytá vícevrstevnou okrovkou,
exoperidie záhy praská, hvězdčovitě se rozestupuje
a obnažuje teřich krytý tenkou endoperidií;
ta se otevírá za zralosti na vrcholu
saprotrofové na lesních i nelesních stanovištích



do čel. *Geastraceae* vřazeny i *Sphaerobolaceae* (dříve v řádu *Sclerodermatales*)



řád *Gomphales*

čeledi z řádu *Gomphales*, tj. *Clavariadelphaceae* (dříve v řádu *Cantharellales*) a *Gomphaceae* (incl. *Ramariaceae*) jsou nyní součástí „phalloid clade“

jedná se o kuřátkovité houby s klavarioidními (*Clavariadelphus* – kyj, obr. vlevo) nebo ramarioidními (*Ramaria* – kuřátka, obr. vpravo) holothecii



řád *Hysterangiales*

ektomykorhizní houby s podzemními plodnicemi

Hysterangium crassum

Foto Vladimír Kunca, http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=405212&poradie=3&form_hash=8568849bcebffe417472efc71c3ab357/

více viz *System. přehled makroskopických hub*

řád *Hymenochaetales*

- krustothecia s pórovitým (vzácněji lamelovitým nebo hladkým) hymenoforem
- dřevní saprotrofové i vážní parazité dřevin
Phellinus (ohňovec), *Inonotus* (rezavec, foto)
- poznámka: do řádu *Hymenochaetales* přibyla čeleď *Schizoporaceae*, zahrnující rody oddělené z čeledi *Hyphodermateaceae*; zástupcem je rod *Xylodon* (též *Schizopora* – pórnovitka, foto)
- v rodu *Kurtia* byla objevena erikoidní mykorhiza (zatím jediná mimo řád *Sebacinales*)

Contrary to most of the Homobasidiomycetes, the hymenochaetoid clade, as well as the cantharelloid and gomphoid-phalloid clades, include species with imperforate parenthesomes (Hibbett and Thorn 2001, Binder and Hibbett 2002). As this character is also encountered in non-homobasidiomycetous Hymenomycetes (e. g. Auriculariales and Dacrymycetales), one can argue that the presence of imperforate parenthesomes is the plesiomorphic condition in the Homobasidiomycetes, and this point of view would be in accordance with the basal position of the hymenochaetoid clade in homobasidiomycete phylogeny. Hibbett and Thorn (2001), however, suggested that this character could be potentially homoplastic, because of the apparent co-occurrence of imperforate and perforate parenthesomes in the polyporoid clade (Keller, 1997), which would be in conformity with a non-basal position of this clade. Therefore, the position of the hymenochaetoid clade in homobasidiomycete phylogeny still is controversial (Binder and Hibbett, 2002).



<http://popgen.unimaas.nl/~jlindsey/commanster/Mushrooms/Basidio/subbasidio.html>



řád *Corticiales*

- nyní úzce pojatý řád hub s resupinátními plodnicemi; tradičně byly do *Corticiales* v různě širokém pojetí řazeny nejrůznější resupinátní houby („poblitá dřeva“), dnes rozptýlené v asi deseti řádech (vývojových liniích)
- dřevní saprotrofové, např. *Corticium*, *Vuilleminia* (čeleď *Vuilleminiaceae*), výjimečně houby lichenizované nebo lichenikolní

řád *Gloeophyllales* [jediná čeleď *Gloeophyllaceae*]

- nepočetný, ale různorodý řád zahrnující dimidiátní (bokem přirostlé plodnice typu chorošů) nebo resupinátní houby
- saprotrofové zejména na dřevě jehličnanů, typicky způsobující hnědou hnilobu, např. *Gloeophyllum*, *Veluticeps*



Vlevo:
Corticium roseum

Foto Standa Jirásek,
<http://www.biolib.cz/cz/image/id15515/>

*Gloeophyllum
trabeum*

Foto Dalibor Matýsek,
http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=10539

řád *Thelephorales*

saprotrofové nebo častěji mykorhizní houby
pozemní kloboukaté houby s hladkým nebo
ostnitým hymenoforem

Thelephora (plesňák, foto vpravo nahoře),
Sarcodon (lošák, vpravo dole)



http://cs.wikipedia.org/wiki/Soubor:Thelephora_terrestris.jpg

řád *Stereopsidales* [1 rod *Stereopsis*] vyčleněný z řádu *Polyporales*

Sjökvist et al. (2014): Stereopsidales - a new order of mushroom-forming fungi. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095227>

Stereopsis reidii

<https://www.centrodeestudiosmicologicosasturianos.org/?p=13434>



*houby tvořící plodnice: viz též Systematický
přehled makroskopických hub*

řád *Polyporales*

"chorošé" - většina druhů tvoří gymnokarpní krustothečia, obvykle bokem přirostlá a často víceletá, s pórovitým nebo lamelovitým hymenoforem dřevní houby, saprotrofové nebo fakultativní (i obligátní) parazité

systematické poznámky:

řád se vrátil k "bývalé slávě" (míněn tím rozsah zahrnující většinu "chorošů") – v pojetí 8. vydání Dictionary of Fungi patřila čeleď *Polyporaceae* do *Poriales*; dnes je tomu naopak, *Poria* patří do (už zase široké) čeledi *Polyporaceae* rody z někdejšího řádu *Ganodermatales* jsou nyní též součástí řádu *Polyporales*

rody z dřívější čeledi *Lentinaceae* (např. podle Mosera /Die Röhrlinge und Blätterpilze, 1983/ součást čel. *Polyporaceae* v úzce vymezeném řádu *Polyporales*) jsou rozděleny: *Lentinus* a příbuzné spadají do *Polyporaceae* (do rodu *Lentinus* dnes patří i drobné stipitátní choroše, viz foto vpravo), *Neolentinus* je řazený do *Gloeophyllales*, *Pleurotus* a příbuzné do vlastní čeledi *Pleurotaceae* v řádu *Agaricales*



Lentinus brumalis (choroš zimní = poloplástvový)

charakterističní zástupci:

Fomes a *Fomitopsis* (česky obojí troudnatec, na fotografii vpravo nahoře t. kopytovitý)

Ganoderma (lesklokorka), *Trametes* (outkovka)



<http://www.etf.cuni.cz/~moravec/fotky/p6904-m.html>



<http://jaruna7.bloguje.cz/img/lesklokorka.jpg>



<http://www.damyko.info/ForumB/viewtopic.php?t=191>



<http://www.naturfoto.cz/sirovec-zlutooranzy-fotografie-4873.html>

Jaroslav Malý

www.naturfoto.cz



<https://www.mykologie.net/index.php/houby/podle-morfologie/chorose/item/3307-polyporus-umbellatus>

některé „chorošé“
jsou v mládí jedlé,
např. *Laetiporus
sulphureus*
(sírovec, vlevo)
nebo *Polyporus
umbellatus*
(oříš, vpravo)

řád *Russulales*

nejčastěji hemiangiokarpní pilothecia (ale velum jen výjimečně)

sférocysty - kulovité buňky v pletivu plodnic; dužnina je nápadně křehká, lámavá
mykorhizní druhy

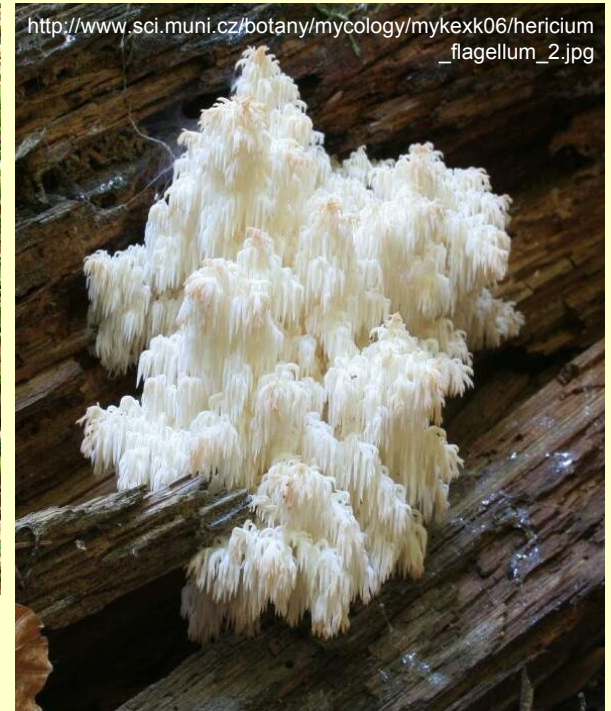
Lactarius (ryzec, vlevo) - plodnice po poranění roní latex

Russula (holubinka, vpravo) - též obsahují v pletivu plodnic mléčnice, ale ne latex



houby tvořící plodnice: viz přednášku Systematický přehled makroskopických hub

do řádu *Russulales* jsou řazeny i houby s plodnicí resupinatní (*Stereum* – pevník, vlevo), keříčkovitou (*Hericium* – korálovec, vpravo) nebo kloboukatou s ostnitým hymenoforem (*Auriscalpium* – lžičkovec, uprostřed)



součástí řádu *Russulales* jsou nyní rody z řádů *Bondarzewiales*, *Hericiales* a *Lachnocladiales*

alternativou je užší pojetí řádu *Russulales* s vyčleněním řádu (nebo příp. na úrovni podřádů) *Hericiales* (zahrnujícího *Bondarzewiaceae*, *Peniophoraceae*, *Stereaceae* apod.)

„crown group“ v rámci třídy *Agaricomycetes* představují

– řád *Jaapiales*

(1 rod *Jaapia*, 2 druhy resupinálních hub, izolovaně stojící taxon)

– *Agaricomycetidae*

(sesterská skupina předchozího taxonu, zahrnuje většinu známých makromycetů)

řád *Atheliales* [jediná čeleď *Atheliaceae*]

– houby resupinálního charakteru; saprotrofové nebo parazité, skupina zahrnuje i parazity lišejníků nebo kolonií zelených řas



Byssocorticium atrovirens

Foto Pavol Kešeliák,
<http://www.nahuby.sk/atlas-hub/Byssocorticium-atrovirens/pakorovka-tmavozelena/povucinik-modrozeleny/ID1008>



Vpravo *Sclerotium rolfsii*, anamorfa od *Athelia rolfsii* – drobná sklerocia na větvi *Juniperus virginiana*

Foto Edward L. Barnard, <http://tolweb.org/Atheliales/20554>

řád *Boletales*

hemiangiokarpní (vytvořen závoj) nebo gymnokarpní pileothecia, příp. gasteroidní typy

hymenofor nejčastěji rourkatý, řidčeji lupenitý (příp. i jiný), lze snadno oddělit od dužniny klobouku

převážně

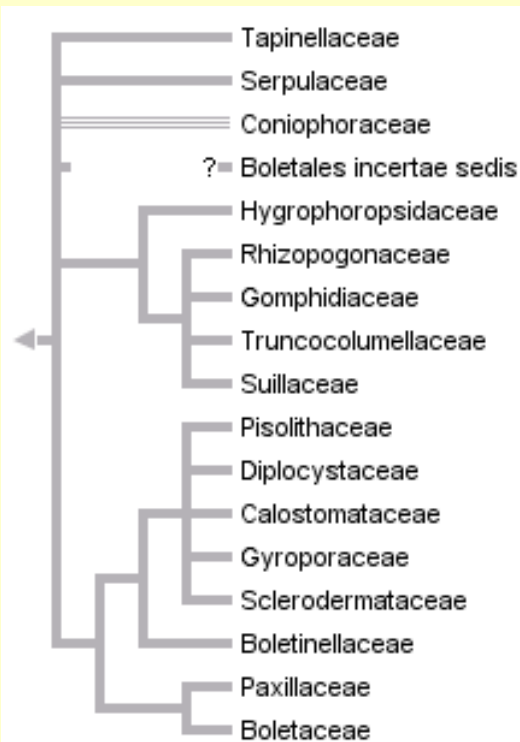
ektomykorhizní houby,
méně dřevní saprofyti
(vzácně paraziti)

Boletus (hřib, vlevo)
masité plodnice, často
síťka na třeni

Suillus (klouzek, vpravo)
slizký klobouk, mykoriza
s jehličnany, někdy závoj

Leccinum (kozák - vpravo
dole, křemenáč)

Xerocomus (suchohřib),
Tylopilus (podhřib)



lupenitý hymenofor:

Gomphidius (slizák,
vpravo s. mazlavý)

- lupenitá obdoba
klouzků

Paxillus (čechratka)

- mykorhizní druhy

Tapinella (čechratice,
vlevo č. černoňatá)

- dřevní saprotrofové



součástí řádu *Boletales* jsou rody z gastroidních
Melanogastrales (s výjimkou čeledi *Niaceae*,
spadající pod *Agaricales*) a *Sclerodermatales*
(včetně *Calostomataceae* z dřív. *Tulostomatales*)



Scleroderma (pestřec) - myko-
rhizní břichatky s tuhou peridií



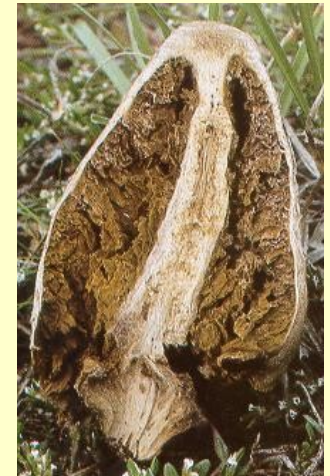
Serpula
lacrymans
(dřevomorka
domácí)
- resupinální
plodnice, dřev-
ní saprotrof,
škůdce dřeva
v budovách

řád *Agaricales*

nejpočetnější řád vyšších stopkovýtrusných hub, plodnicemi jsou u naprosté většiny zástupců hemiangiokarpní pilothecia (u různých druhů různá tvorba závoje či plachetky) s lupenitým hymenoforem

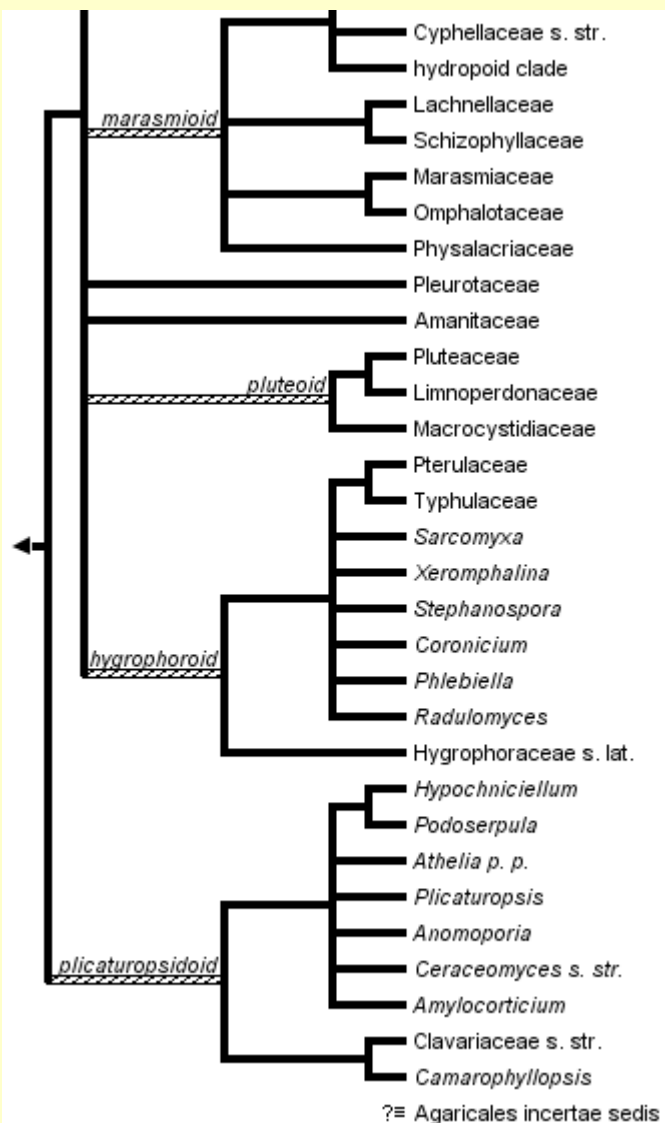
v současném pojetí do *Agaricales* patří řada hub s různými typy plodnic, kromě kloboukatých též cyfeloidní, rozlité i břichatkovité (snímek vpravo: *Chlorophyllum agaricoides*, přechodný typ "agarikoidní břichatky"), přičemž pojetí čeledí se v průběhu let značně měnilo a nepochybně ještě měnit bude

součástí *Agaricales* nyní jsou i rody z někdejších řádů *Fistulinales* (pstřeň, foto) a břichatkovitých *Tulostomatales* a *Lycoperdales* (s výjimkou čeledi *Geastraceae*, viz *Phallomycetidae*)



řád *Amylocorticiales*

je recentně oddělován od *Agaricales*; asi bazální linie v rámci agarikoidních hub, zahrnuje rody z plicaturopsidoidní větve (viz navazující text a „sedmizubý hřeben“ v kladogramu, mimo rody *Athelia* a *Hypochnicium*, patří nyní k *Atheliaceae*)



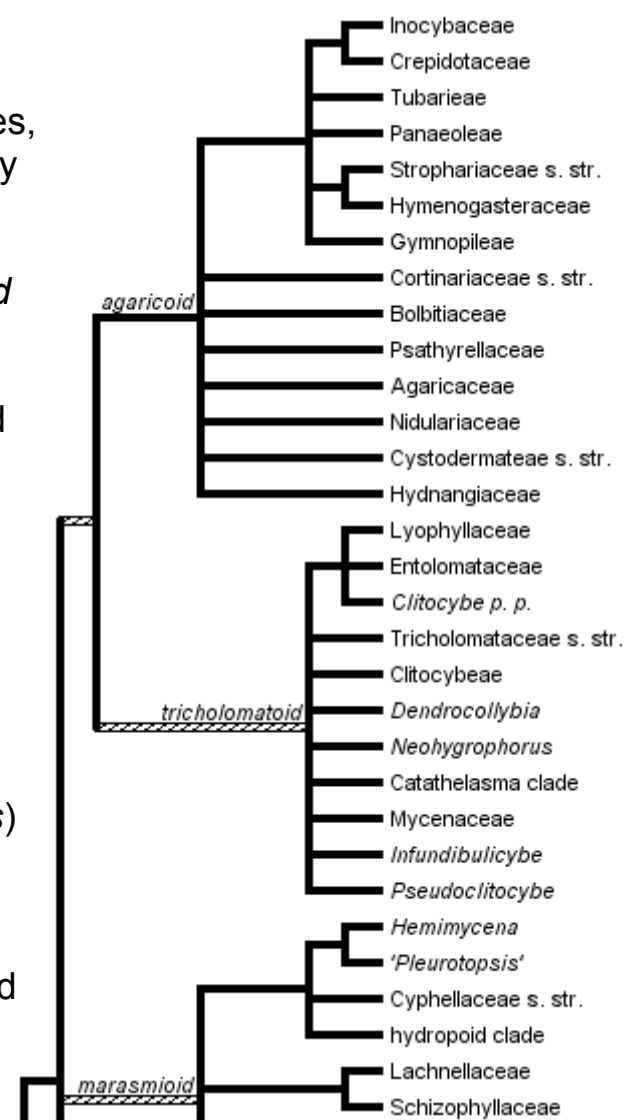
Members of the earliest lineage of Agaricales, the *plicaturopsidoid* clade, are not very well known. At present the clade includes a diverse assemblage of taxa composed of resupinate, merulioid, club-like, coralloid, and gilled forms that are saprotrophic or pathogenic. No known EM lineages have yet been confirmed. Larsson et al. (2004) and Binder et al. (2005) identified additional resupinate, club-like, coralloid, and false truffle species at the base of the Agaricales, but these have yet to be integrated in a single cohesive analysis. Unpublished findings, together with results from Matheny et al. (2006), suggest many of these poorly known genera occupy early diverging lineages of Agaricales using a Bayesian method of inference. The diversity of fruitbody morphologies in the group, including species of *Podoserpula*, *Plicaturopsis*, *Camarophylloopsis*, *Athelia pro parte*, and the Clavariaceae, suggest these traits are highly plastic and unreliable gross phylogenetic markers. Separate 5.8S/25S and 25S only rRNA studies (Larsson et al. 2004; Dentinger & McLaughlin 2006), however, embed the Clavariaceae within derived groups of Agaricales with poor support using the maximum parsimony method. Parsimony analyses of combined protein-coding and ribosomal RNA data sets place the Clavariaceae at the base of the hygrophoroid clade but with weak support, or in a poorly supported grade with *Plicaturopsis* and allies before the split of the remaining Agaricales. Thus, the phylogenetic position of the Clavariaceae merits more attention.

The *plicaturopsidoid* clade appears to be the sister group to a crown group of Agaricales, which is dominated by gilled forms. Some of these genera and families of the crown group remain poorly supported by the parsimony bootstrap method despite a recent supermatrix phylogenetic analysis that included up to six nuclear gene regions for 250 taxa (Matheny et al. 2006). Nonetheless, at least five additional inclusive clades of mushrooms were recovered by Bayesian analyses.

Based on these latter results, the preponderance of EM formers appears to have evolved within the *agaricoid* and *tricholomatoid* clades, which are sister groups. Only two additional EM lineages are presently identified in the remaining Agaricales, the Amanitaceae and *Hygrophorus* s. str., but the nutritional mode of many other groups is poorly known (e.g., *Cantharocybe*, Clavariaceae s. str.). The *agaricoid* clade contains the dark-spored Agaricales, and all taxa appear to be characterized by multinucleate spores with an open-pore hilum. This group contains many truffle-like species that are EM formers and tend to sporulate below the surface of the ground (hypogeous), as well as the bird's nest fungi (Nidulariaceae), which are saprotrophs. The *tricholomatoid* clade includes lineages with white or pink spores and species with diverse ecologies including mycoparasites.

Of ecological interest, no EM taxa are known in the taxonomically diverse *marasmioid* clade, which is dominated by saprophthrophic white-spored taxa. Reduction of fruit bodies from gilled forms to cupulate forms (cyphelloid) appears to be a morphological tendency in this large inclusive lineage, in which some genera (e.g., *Marasmius*) are abundant in the tropics (Singer 1986). The *hygrophoroid* clade (e.g., Pterulaceae and Hygrophoraceae s. lat.) comprises predominantly white-spored taxa (rarely pink) that are also mainly saprotrophic. However, a few pathogens (*Typhula* spp.) and lichenized lineages (*Dictyonema*, *Lichenomphalia*) are placed in this clade, along with the aforementioned EM lineage *Hygrophorus*.

The *pluteoid* clade is composed of pinkish brown and white-spored taxa of the families Pluteaceae, Macrocystidiaceae, and Limnoperdonaceae. Kühner (1980) presents morphological evidence that suggests a relationship between the Pluteaceae and Macrocystidiaceae, which we accept here and which is also supported by combined rRNA analyses (Matheny et al. 2006). Phylogenetic relationships between the *pluteoid* clade and families Amanitaceae and Pleurotaceae were not strongly supported by Bayesian or parsimony multigene analyses and require further investigation, hence, these families are shown in unresolved positions.





Hygrophorus
(šřavnatka)
- mykorhizní
houby, tlusté
řídke lupeny

Pleurotus
(hlíva) =>
trsy na dřevě,
postranní třeň



Clitocybe (strmělka) - sbíhavé lupeny, bílý
výtrusný prach; saprotrofové, hl. jedovaté (vlevo)

čirůvky - přirostlé lupeny, bílý výtrusný prach:
rod *Tricholoma* mykorhizní, rod *Lepista* saprotrofní
(*Lepista nuda*
- č. fialová)



Armillaria
(václavka)
významní
paraziti list.
i jehl. dřevin
(v. smrková)



Mycena (helmovka) - drobné plodnice, bílý v. p.; saprotrof na opadu i dřevě (dole uprostřed)

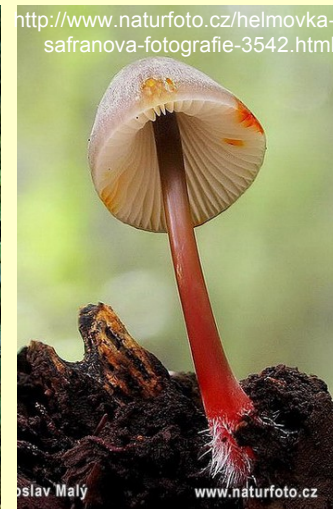
Entoloma (závojenka) - růžový výtrusný prach, mykorhizní i saprotrofní, někt. jedovaté =>

Inocybe (vláknice) - vláknitý klobouk, hnědý v. p., mykorhizní houby; řada druhů jedovatých



Cortinarius (pavučinec) - rezavý výtrusný prach, pavučinovitý závoj, mykorhizní; i smrtelně jedovaté druhy (dole vlevo)

Coprinus (hnojník) - plodnice se v dospělosti roztékají (tzv. autolýza) (dole vpravo)



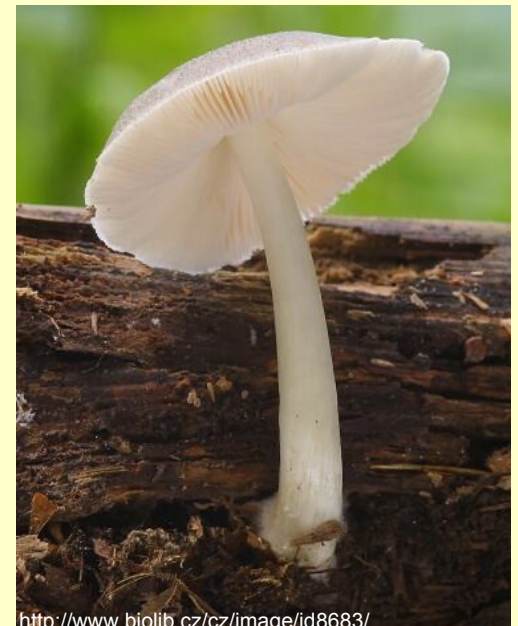
Macrolepiota (bedla, vlevo) - šupiny na klobouku, bílé lupeny, závoj; saprotrofové
Agaricus (pečárka, vpravo) - volné lupeny, hnědý výtr. prach, závoj; saprotrofové



Pluteus (štitovka) - růžové volné lupeny, dřevní saprotrof

Amanita
(muchomůrka)
bílý v. p., plachetka
i závoj přítomny
mykorhizní; řada
jedovatých druhů

Amanita phalloides
(much. zelená) =>



<http://www.biolib.cz/cz/image/id8683/>

břichatkovité typy v řádu *Agaricales*:

– *Lycoperdon* (pýchavka), *Bovista* (prášivka), *Langermannia* (vatovec) a jiné:
peridie se otvírá až za zralosti na vrcholu pórem nebo se rozpadá, někdy spodní část plodnice sterilní („stopka“ - tzv. subgleba)
pozemní, vzácněji dřevní saprotrofové



– *Cyathus* (číšenka) a příbuzné rody:

pohárovitá plodnice v mládí krytá tenkou blankou (epifragmou), v dospělosti praská a obnažuje na dně pecičky (peridioly), obsahující spory
za deště vymrštění peridioly a její uchycení na okolní vegetaci pomocí poutka (funikulu) naspodu peridioly
saprotrofní houby na opadu či dřevě

– podzemky *Hymenogaster*

*více viz v přednášce
Systematický přehled
makroskopických hub*



**příklady lichenizovaných
stopkovýtrusných hub:**

Lichenomphalia umbellifera

(oba druhy: *Agaricales*, *Hygrophoraceae*)

*Dictyonema
glabratum*



Multiclavula mucida (*Cantharellales*, *Hydnaceae*)



**řád *Lepido-
stromatales***

Hodkinson et al. (2014):
Lepidostromatales, a new
order of lichenized fungi ...
Fungal Diversity 64 (1):
165–179. DOI:
[10.1007/s13225-013-0267-0](https://doi.org/10.1007/s13225-013-0267-0)

***Lepidostroma
vilgalysii***

[https://en.wikipedia.org/wiki/
/Lepidostroma#/media/File:
Lepidostroma_vilgalysii,_ty
pe_collection,_in_the_field,
_2007.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Lepidostroma#/media/File:Lepidostroma_vilgalysii,_type_collection,_in_the_field,_2007.jpg)

