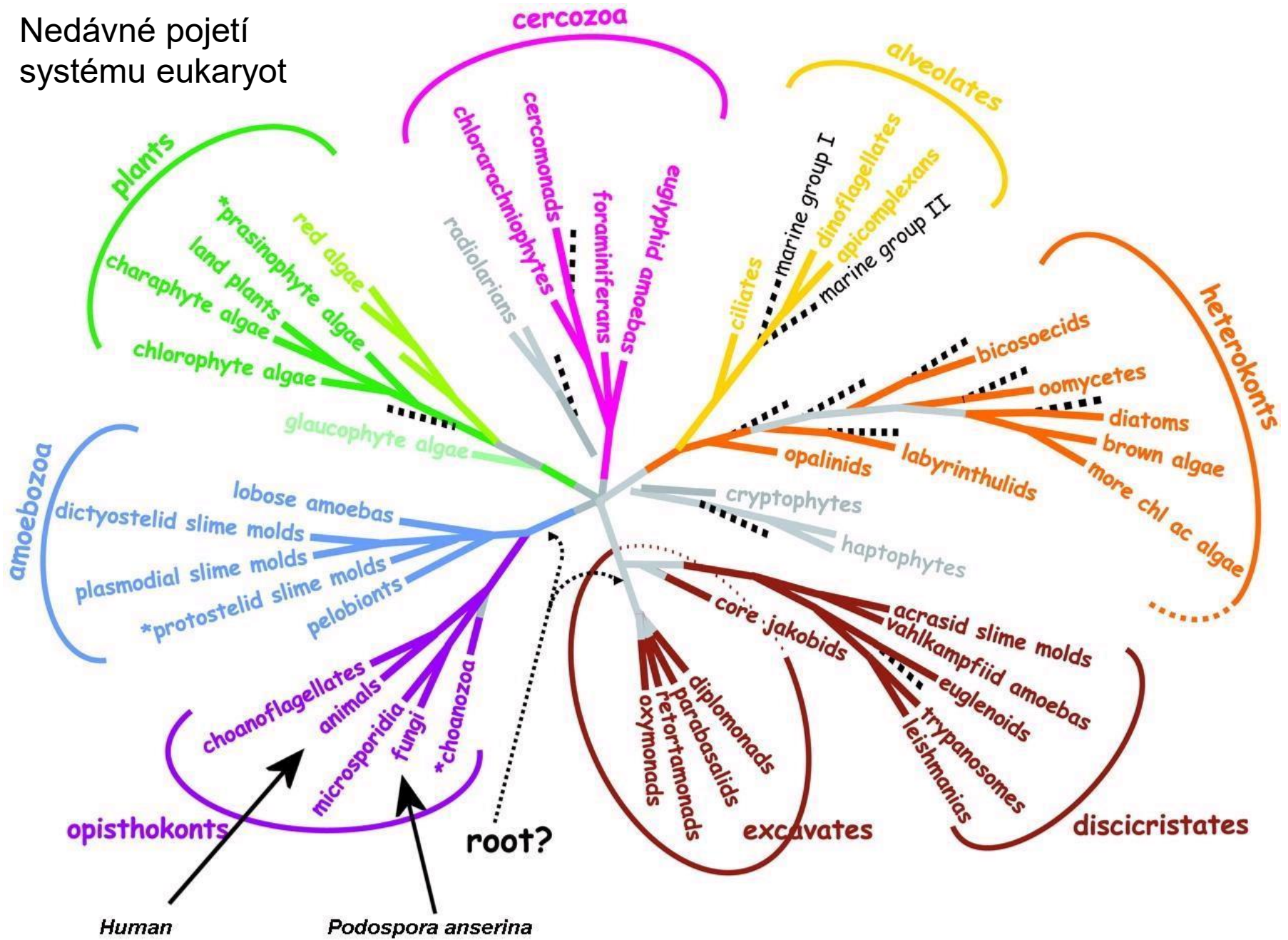
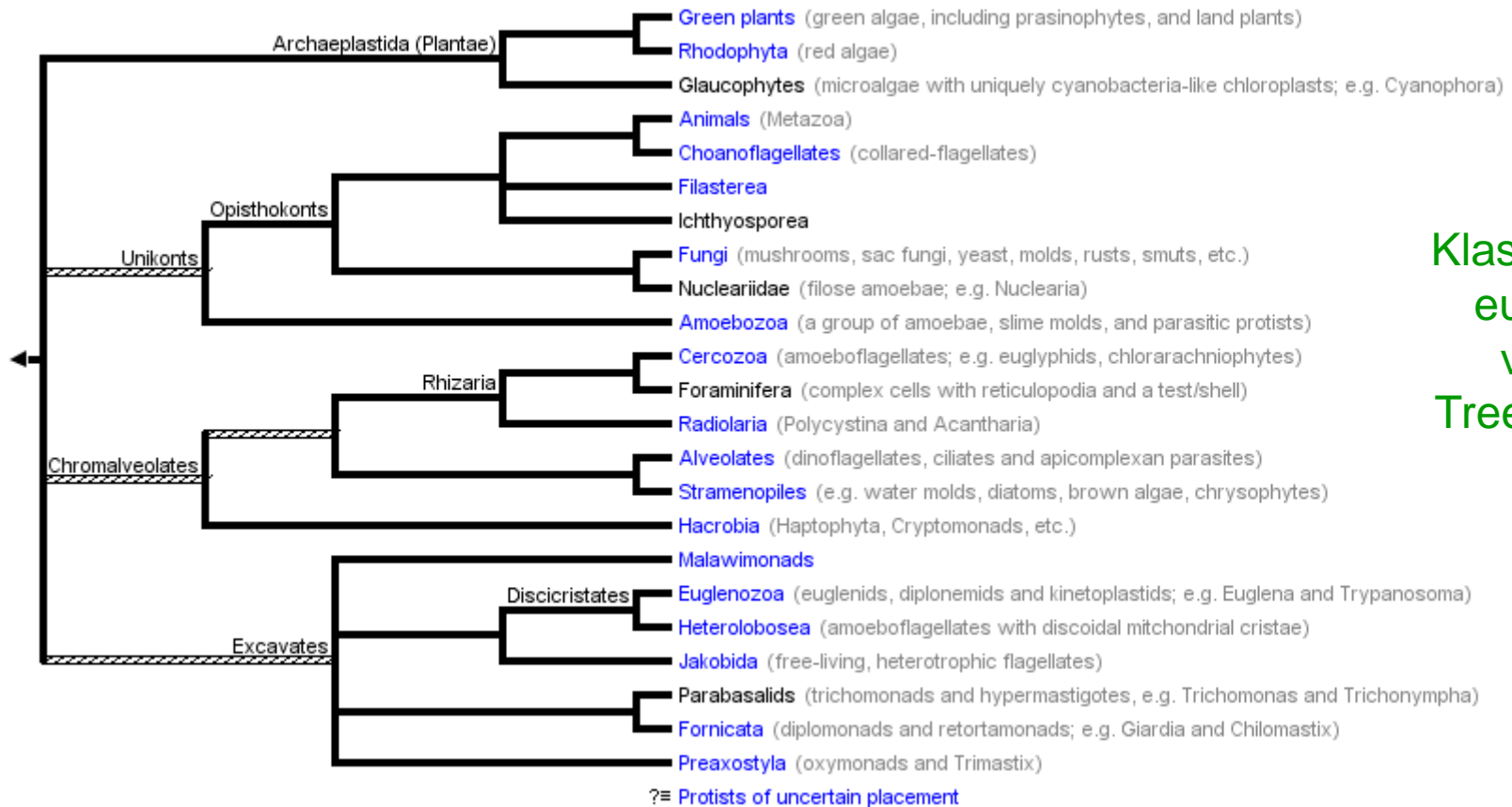


Moderní systém řas, hub a podobných organismů

Brno, 8. 9. 2016

Nedávné pojetí systému eukaryot





Klasifikace eukaryot v pojetí Tree of life

Archaeplastida (Plantae) – jediná skupina, která nezahrnuje nic houbového ani houbám podobného

The Archaeplastida, or Plantae, comprises glaucophytes, red algae, green algae and plants. They are united by the possession of a plastid derived from primary endosymbiosis (see [Symbiosis](#) section). There has long been strong support for the monophyly of plastids in Archaeplastida based on molecular phylogeny and also plastid genome structure (Turner, 1997; Turner et al., 1999), and molecular phylogenies based on large numbers of protein coding genes have more recently demonstrated the monophyly of the nuclear/cytosolic lineage as well (Burki et al., 2008; Moreira et al., 2000; Reyes-Prieto et al., 2007).

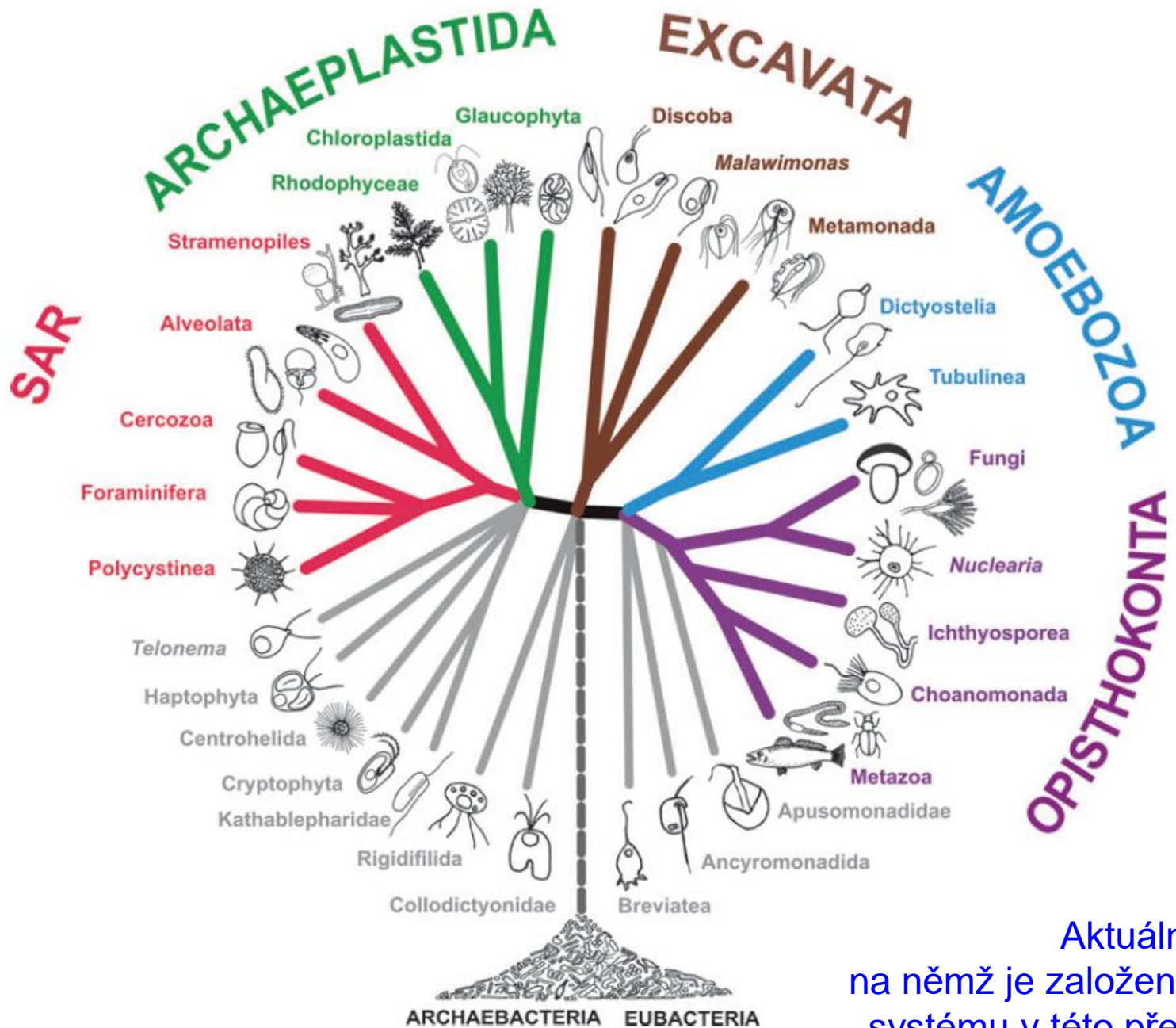
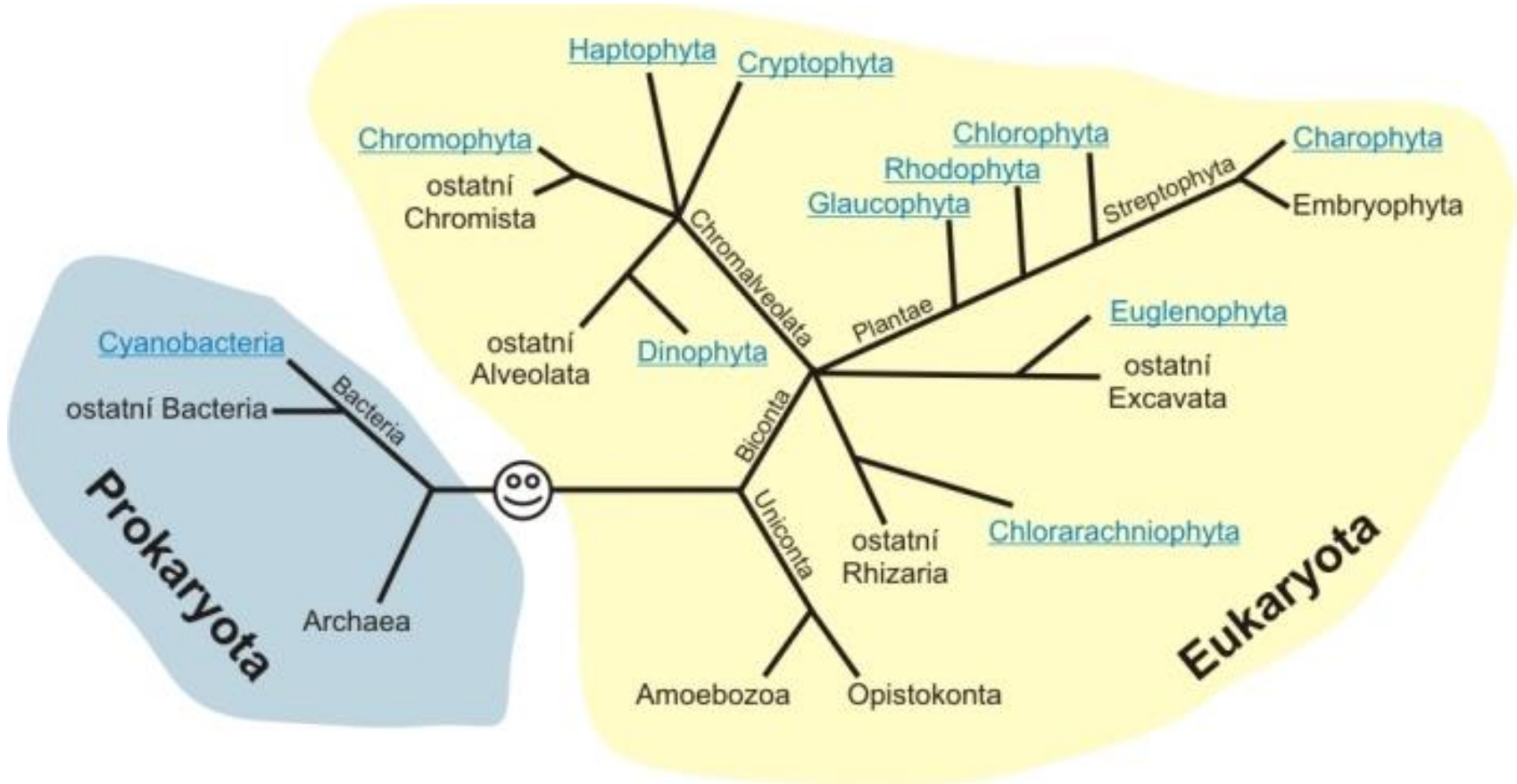


Fig. 1. A view of eukaryote phylogeny reflecting the classification presented herein.

Aktuální zdroj,
na němž je založeno pojetí
systému v této přednášce

Zjednodušený „strom“ prokaryotických a eukaryotických organismů s vypíchnutím autotrofních skupin



Cyanobacteria (Cyanophyta) – sinice

- Prokaryota / G- bakterie
- Cyanos = modrý (sinný)
- Evolučně staré (3,5 miliard let)
- Nemají jádro ani vakuoly
- Chybí membránové struktury (ER, Golgiho aparát)
- Oxygenní fotosyntéza: vznik před 2,7 miliardami let
- Rostlinný typ fotosyntézy – chlorofyl a
- Heterocyty (N₂-asimilace)
- Akinety (arthrocyty)
- Aerotopy
- Nepohlavní rozmnožování
- Hormogonie
- Téměř všechny biotopy

Ekologie:

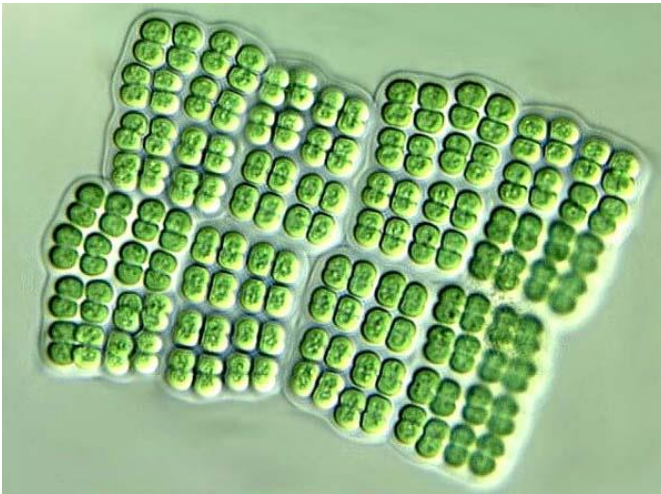
- Téměř všechny biotopy – i extrémní
- Pionýrské organismy
- Eutrofizace – vodní květ
- Cyanotoxiny
- Stromatolity: útvary vzniklé usazováním uhličitanu vápenatého v slizových pochvách sinic

Symbiotické vztahy sinic:

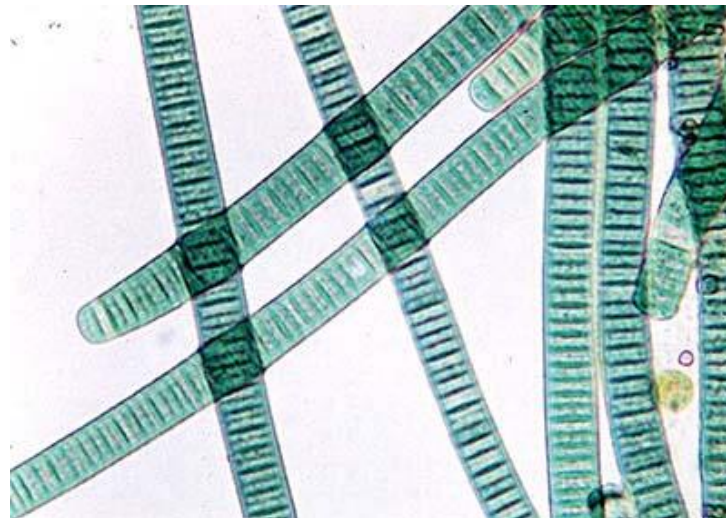
- Cyanobiont ve stélkách lišejníků - rody *Nostoc*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Stigonema*
- Další symbióza s: játrovkami (rod *Blasia*), hlevíky (*Anthoceros*), kapradinami (*Azolla*), nahosemennými (*Cycas*)
- Sinice *Nostoc* v symbióze s houbou *Geosiphon pyriforme*
- Primární endosymbióza: vznik chloroplastů!

System: problematicá taxonomie, uplatňují se hlavně molekulární metody

- Třída: **Cyanobacteria** (popsáno víc než 320 rodů s 2700 druhy)
- 1. řád Chroococcales – jednobuněční zástupci, kteří žijí buď samostatně nebo se sdružují do kolonií
- 2. řád Oscillatoriales – jednoduché vláknité sinice



Vlevo
Merismopedia sp.,
vpravo
Chroococcus sp.

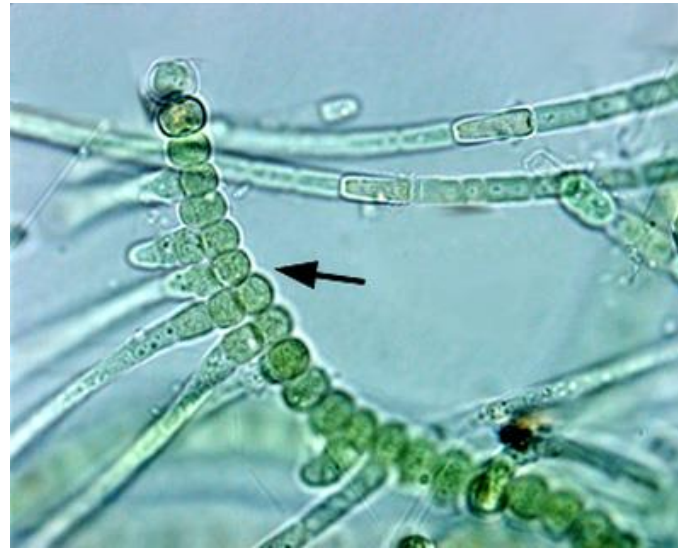


Vlevo
Microcoleus
sp., vpravo
Oscillatoria
limosa

- 3. řád Nostocales – vláknité sinice s heterocyty, občas s nepravým, ale nikdy s pravým větvením
- 4. řád Stigonematales – vláknité sinice s heterocyty a s pravým větvením



Vlevo
Nostoc sp.,
vpravo
Scytonema
sp.



Vlevo
Stigonema
minutum,
vpravo
Mastigocladus
laminosus

Bývalá říše *PROTOZOA* (pojímaná v různé šíři též pod názvy *Protista* nebo *Protoctista*) coby „sběrný koš“ pro všechny skupiny, které nelze zařadit mezi rostliny, živočichy, houby a *Chromista*, je na základě molekulárních analýz neudržitelná. Ačkoli systém prezentovaný na předchozích stránkách (coby v současné době uznávané členění „říší“) nemusí být posledním a nové analýzy mohou přinést ještě ne jeden převrat, jedno je jisté – polyfyletický „slepenec“ jménem *Protozoa* jednotnou skupinou nebyl a sotva kdy bude.

Protozoa jsou v současném pojetí už jen čistě umělou a pomocnou skupinou, zahrnující lidově řečeno "vše jednobuněčné, co není zvíře, kytky ani houba"; různá oddělení (zde zmíněna pouze ta "historicky houbová") se na základě předloženého systému dostávají do několika nově navržených říší:

- *Heterolobosea* (obsahující akrasie) do říše *Excavata*
- *Phytomyxea* (obsahující nadorovky) do říše *SAR*, resp. *Rhizaria*
- vlastní hlenky do říše *Amoebozoa*

Zdroje: Simpson et Roger 2004, cit. sec. Kalina et Váňa 2005: str. 32; dobře problematiku rozebírá též článek [Počátky živočišné říše](#), viz <http://www.vesmir.cz/clanek.php3?CID=6785>

aktuálně Tree of life web project: <http://tolweb.org/tree/>

EXCAVATA, zahrnující různé skupiny bičíkovců, ale i měňavkovitých organismů, jsou asi nejheterogennější ze všech navržených říší; možná jde o parafyletickou skupinu (dříve považováno za pravděpodobné, pozdější analýzy více podporují pojetí této říše jako monofyletické, ale možná se tato skupina stejně rozpadne), která podle některých výkladů stojí na bázi vývojového stromu eukaryotických organismů. Přinejmenším se dělí na dvě (podle Cavalier-Smith tři) výrazné vývojové větve; hlenkám podobné akrasie nalezneme vedle krásnooček na vývojové větvi *Discicristata*, charakterizované plochými mitochondriálními kristami a některými autory oddělované až na úrovni samostatné říše (pro většinu protozoálních organismů, jakož i zástupce říší *Archaeplastida* /syn. *Plantae*/ a *SAR* /*Chromalveolata* + *Rhizaria*/, jsou typické kristy trubicovité /“tubular cristae”/ – ploché kristy jsou pak typické už jen pro říši *Opisthokonta*).

Excavata is a large and diverse grouping that has been proposed based on a synthesis of molecular and morphological data. Many excavates share a similar feeding groove structure (from which the name is derived) (Simpson and Patterson, 2001; Simpson and Patterson, 1999). Many others lack this structure, but are demonstrably related to lineages that possess it in molecular phylogenies (Simpson, 2003; Simpson et al., 2006; Simpson et al., 2002). Putting this evidence together led to the suggestion of shared ancestry, and some recent multi-gene phylogenies in fact provide tentative support for the monophyly of the whole group (Burki et al., 2008; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007). Many excavates are anaerobes/microaerophiles and contain mitosomes or hydrogenosomes (e.g. diplomonads and parabasalids). Some are important parasites of animals (e.g. trypanosomes, *Giardia*). One lineage, the euglenids, includes photosynthetic species that have plastids derived from a green alga by secondary endosymbiosis (Breglia et al., 2007; Leander et al., 2007).

DISCICRISTATA jsou skupinou jednobuněčných organismů, kterou sjednocuje jeden znak – ploché mitochondriální kristy; tento znak může být apomorfní, ale může být i plesiomorfní (ploché kristy má též separátně stojící *Malawimonas*). Mezi *Discicristata* patří dvě skupiny organismů, *Heterolobosea* a *Euglenozoa*.

- **EUGLENOZOA (EUGLENOPHYTA) – KRÁSNOOČKA**

jednojaderné buňky se dvěma bičíky (může dojít k redukci a některé mají jeden, naopak vzácně se vyskytují druhy s více bičíky), vycházejícími z apikální (nebo subapikální) ampuly; dva funkční kinetosomy se třemi asymetricky uspořádanými mikrotubulárními kořeny; bičíky vybíhající do prostředí jsou obvykle vybaveny paraflagelární lištou (hlavní fotoreceptor)

Pelikula - bílkovinné proužky

Lorika - sliz mineralizován

Stigma volně v cytoplazmě

Paramylon - zásobní látka v cytoplazmě

Chlorofyl a, b; diadinoxanthin, neoxanthin

Jádro má kondenzované chromosomy

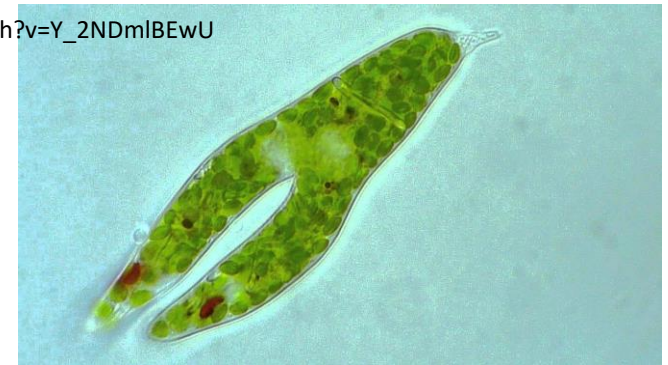
Mukocysty, tvorba slizu

Pouze nepohlavní rozmnožování (schizotomie pohyblivých buněk, viz foto / video)

Palmeloidní stadium – přežívání nepříznivého období

Ekologie: organicky znečištěné vody; fagotrofie, mixotrofie

https://www.youtube.com/watch?v=Y_2NDmIBeWU



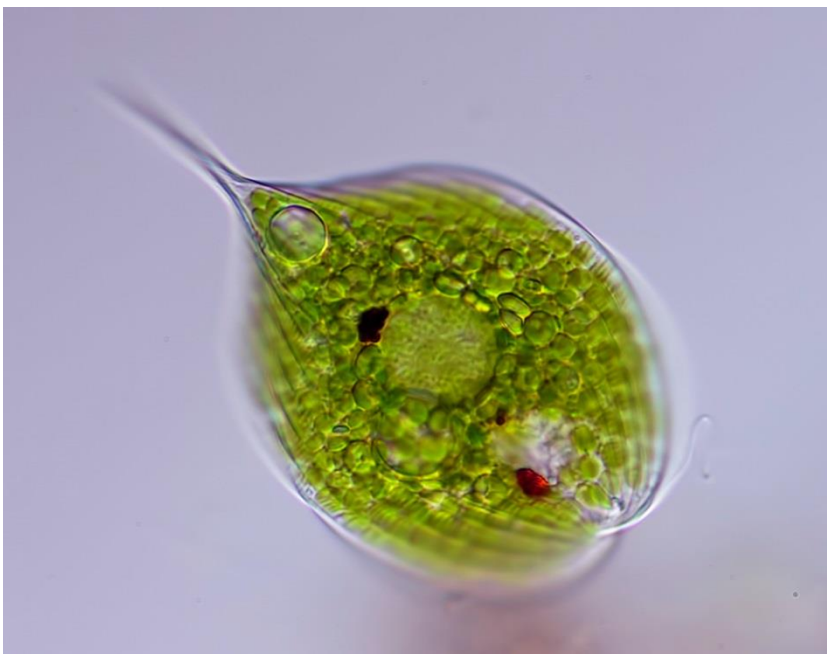
Třída ***Euglenophyceae***,
řád ***Euglenales***:

Vlevo nahoře *Euglena* sp.,
dole *Phacus* sp.

<http://www.photomacrography.net/>

Vpravo dole *Trachelomonas* sp.

© orig. Ludmila Hájková



SAR = Stramenopila + Alveolata + Rhizaria

RHIZARIA jsou taxonem (možná lze říci podříší), kde převládají organismy s rhizopodovou stélkou, vytvářející větvená nebo anastomózující pseudopodia; i zde ovšem nechybí bičíkovci nebo alespoň bičíkatá stadia. Tak je tomu i u skupiny *Cercozoa*, kde nalezneme vedle kořenonožců i nádorovky s dvoubičíkatými zoosporami (na základě heterokontních bičíků se objevila i teorie o příbuznosti nádorovek s tehdejší říší *Chromista* a zatímco ještě nedávno byl většinový názor odlišný, dnes se prosazuje pojetí řadící *Rhizaria*, *Stramenopila* a *Alveolata* na společnou větev vývojového stromu eukaryot).

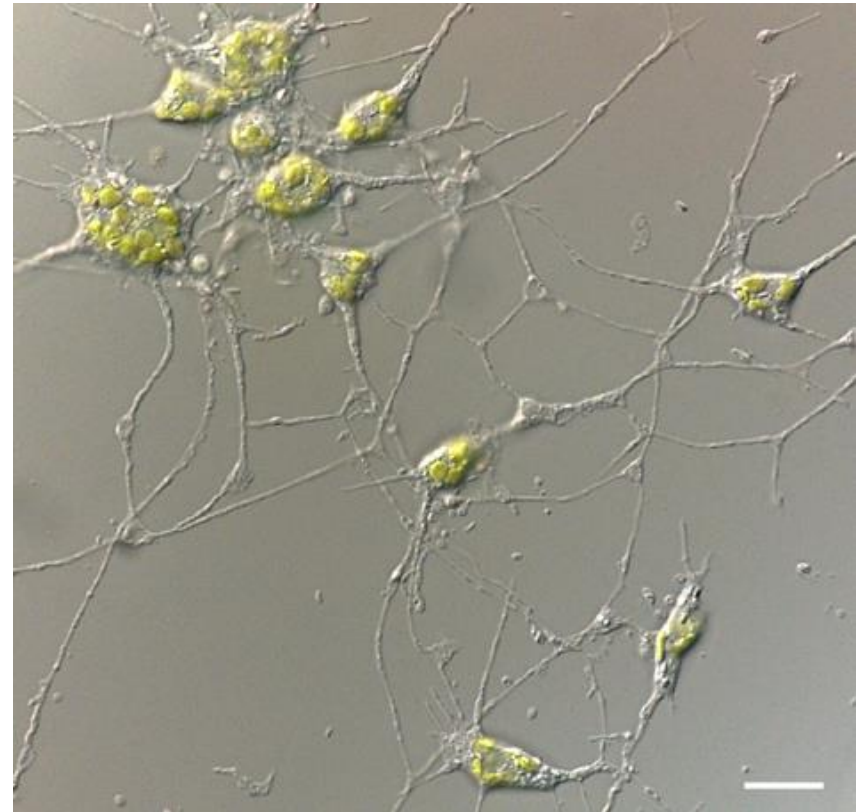
Rhizaria comprises several very large and diverse groups of amoebae, flagellates and amoeboflagellates (Cavalier-Smith and Chao, 2003). Many of these will not be familiar to many readers, but they are ubiquitous in nature and important predators in many environments. Major lineages include Cercozoa, Foraminifera, and Radiolaria. Rhizaria is the most recently recognized supergroup, having been identified exclusively from molecular phylogenetic reconstruction (Cavalier-Smith, 2002; Cavalier-Smith, 2003; Nikolaev et al., 2004). Prior to this, there was little reason to anticipate this grouping, because there is no major structural character that unites them. (Although the amoeboid members of the group tend to produce fine pseudopodia, rather than the broad pseudopodia seen in many Amoebozoa.) However, analyses of molecular phylogenies based on nearly all genes examined, as well as rare molecular markers such as insertions and deletions, initially identified the Cercozoa as a group that has then expanded to include the Foraminifera and eventually the Radiolaria (Archibald et al., 2002; Bass et al., 2005; Burki et al., 2007; Burki et al., 2008; Keeling, 2001; Longet et al., 2003; Moreira et al., 2007; Nikolaev et al., 2004; Polet et al., 2004). Analyses of multiple protein coding genes have further supported the monophyly of Rhizaria, and suggested a relationship to chromalveolates (**viz dále u této skupiny**).

Fylogenetické členění skupiny *Rhizaria*:

Retaria zahrnují zejména mořské organismy; buňky většiny z nich jsou vybaveny nějakým typem „buněčné kostry“ (skeletu). Do této skupiny patří například *Foraminifera*, ale žádné organismy řazené mezi řasy, houby ani jim podobné.

Cercozoa zahrnují organismy s améboidními buňkami, často s filopodii, nebo se dvěma bičíky, jejichž kinetosomy jsou spojené mikrotubuly s jádrem. Jde o velkou skupinu rhizarií, do které patří:

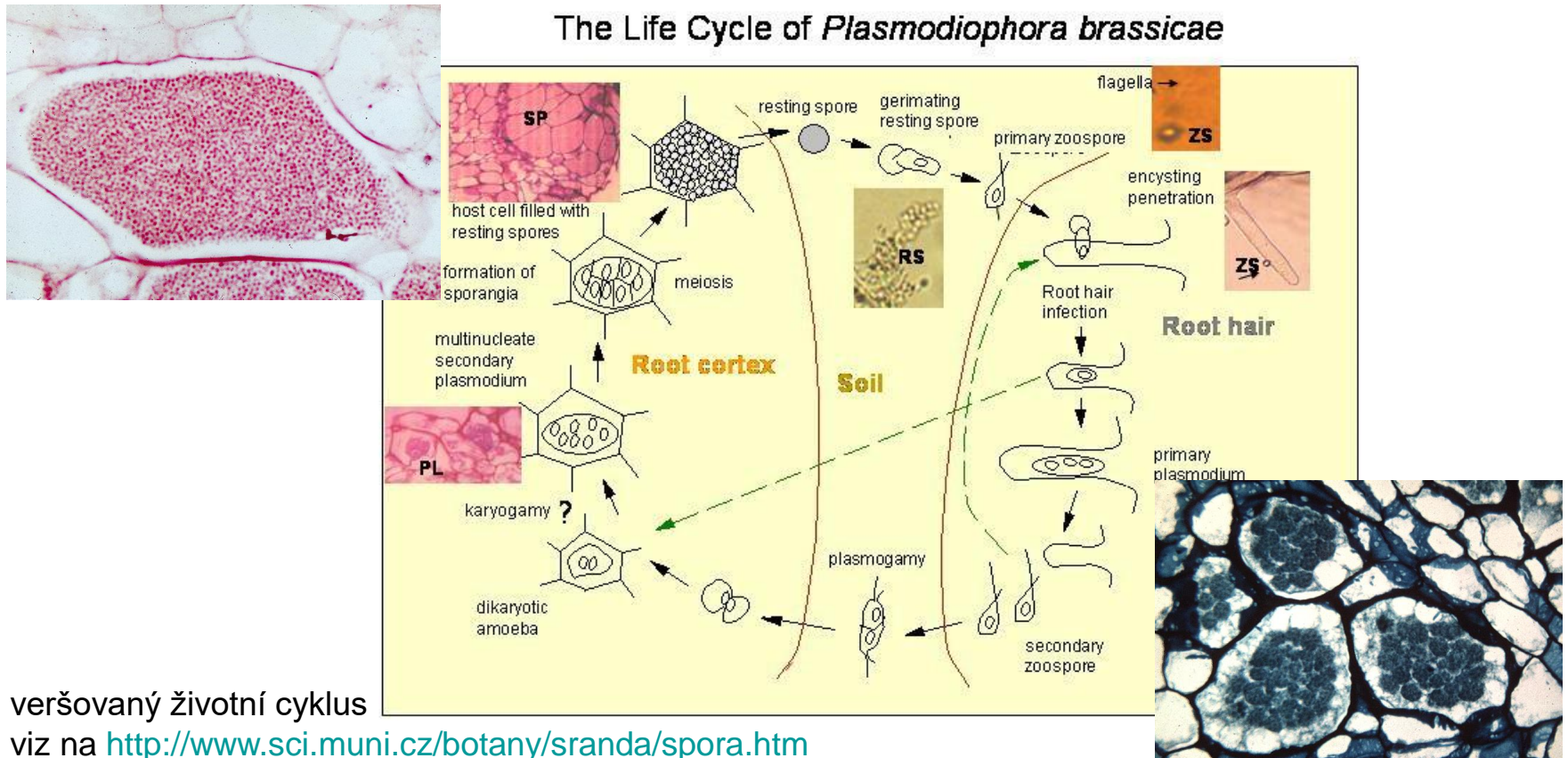
- **CHLORARACHNIOPHYTA** – organismy s améboidními buňkami a plastidy získanými sekundární endosymbiózou (chlorofyl a+b, nukleomorfy, 4 membrány); tvoří síťovitá pseudopodia s extrusomy, dochází ke tvorbě anastomóz mezi jednotlivými buňkami (do podoby filoplazmodia); zoospory dvojbičíkaté;
– ekologie: sublitorál teplých moří, autotrofie nebo mixotrofie



Chlorarachnion reptans

<http://myweb.dal.ca/jmarchib/chlorarachniophytes.html>

- *Phytomyxa* – parazité rostlin nebo zástupců skupiny *Stramenopila*, trofická stadia améboidní nebo plazmodiální, zoospory dvojbičíkaté nebo čtyřbičíkaté; k průniku do hostitelských buněk vytvářejí „trn“ (v principu jde o pevný extrusom, který je „vtlačen“ skrz buněčnou stěnu hostitele a vytvoří v ní kanálek, kterým cytoplazma parazita proteče do napadené buňky); dalším charakteristickým znakem této skupiny je „křížové dělení“ – v průběhu mitózy se jádro nerozpustí, ale protáhne kolmo na rovinu mitotické destičky (z bočního pohledu tak vytvoří „kříž“ s rovinou, ve které jsou shromážděny chromosomy)



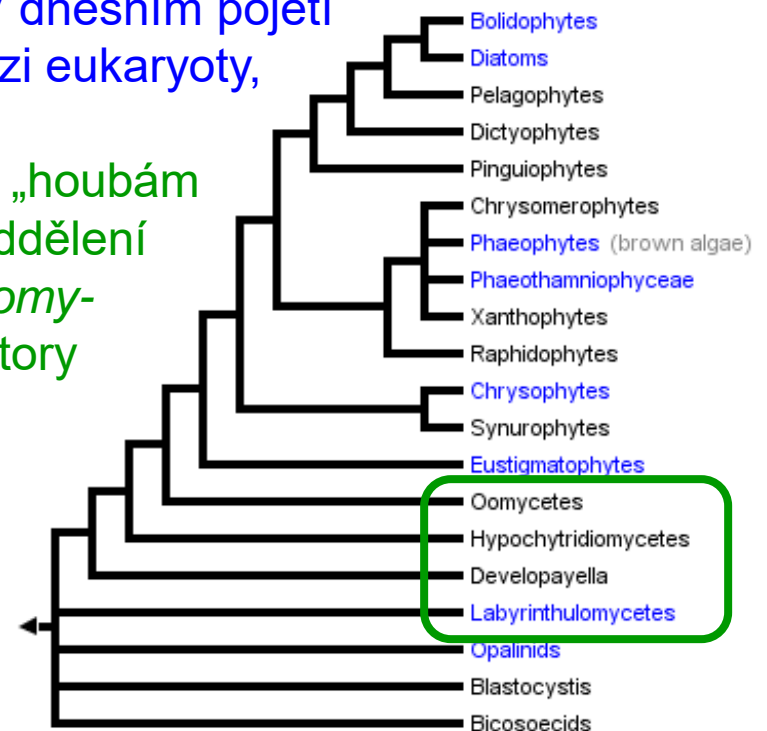
veršovaný životní cyklus

viz na <http://www.sci.muni.cz/botany/sranda/spora.htm>

Již zhruba čtvrt století byla dobře zavedená říše *CHROMISTA* (resp. *Straminipila* v novějším pojetí Cavalier-Smithe a Dicka – upřednostňují toto jméno s argumentem, že fylogeneticky původní jsou heterotrofní organismy*); k této říši byly následně přiřazeny protozoální skupiny tvořící dohromady skupinu *Alveolata* (obrněnky, nálevníci a výtrusovci) do společné říše s názvem *CHROMALVEOLATA*. Pojetí spojující tyto dvě skupiny organismů do jedné říše je dnes akceptováno, není však jediné – můžeme se setkat se systémy zachovávajícími *Chromista* a *Alveolata* jako samostatné vývojové větve, nověji pak i se zpochybněním příslušnosti některých tradičně „chromistových“ skupin (*Haptophyta* nebo *Cryptophyta*) k této větvi. (V dnešním pojetí mají tyto taxony zcela izolované postavení mezi eukaryoty, zcela mimo taxon *SAR*, viz dále.)

Nás ovšem z uvedené skupiny mohou zajímat „houbám podobné“ heterotrofní organismy, řazené do oddělení *Labyrinthulomycota*, *Oomycota* a *Hyphochytriomycota* (poslední dvě oddělení byla některými autory spojována dohromady mezi tzv. *Pseudofungi*).

* Nemusí se vždy týkat dnes existujících skupin – třeba u labyrintul je předpokládán původ mezi autotrofními heterokontními organismy (za doklad je považováno např. zachované stigma u zoospor).



Chromalveolates comprises six major groups of primarily single celled eukaryotes: apicomplexans, dinoflagellates and ciliates are members of the alveolates, they are hypothesised to be related to stramenopiles, cryptomonads, and haptophytes (Cavalier-Smith, 2004; Keeling, 2009). The basis for this hypothesis is the widespread presence of plastids in these groups that are all derived from secondary endosymbiosis with a red alga. It was therefore proposed that all chromalveolates share a common ancestor where this endosymbiosis took place (Cavalier-Smith, 1999). The monophyly of the plastids has been demonstrated with limited sampling (Hagopian et al., 2004; Rogers et al., 2007; Yoon et al., 2002), and some phylogenies inferred from many different nuclear genes show that the Chromalveolata are monophyletic with the Rhizaria nested within ([see below](#)) (Hackett et al., 2007). Additional support comes from two genes with unusual evolutionary histories involving lateral gene transfer and/or re-targeting to the plastid that are most consistent with a common origin of chromalveolate plastids (Fast et al., 2001; Harper and Keeling, 2003; Patron et al., 2004).

<http://tolweb.org/Eukaryotes/3>

Do rhizarians branch within the chromalveolates?

There has long been very strong evidence from several kinds of data for the monophyly of alveolates. Multi-gene trees have also consistently and strongly supported a relationship between alveolates and stramenopiles (Burki et al., 2007; Burki et al., 2008; Hackett et al., 2007; Patron et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2005; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007; Simpson et al., 2006). There is now also very strong evidence from molecular phylogenies and a shared lateral gene transfer for the monophyly of cryptomonads, haptophytes, and their relatives (Burki et al., 2008; Hackett et al., 2007; Patron et al., 2007; Rice and Palmer, 2006). In addition there is evidence from the plastid genome and plastid targeted proteins for the monophyly of chromalveolates and their plastids (Fast et al., 2001; Hagopian et al., 2004; Harper and Keeling, 2003; Patron et al., 2004; Rogers et al., 2007; Yoon et al., 2002). However, multi-gene trees also consistently show that the entire rhizarian supergroup is closely related to alveolates and stramenopiles (Burki et al., 2007; Burki et al., 2008; Hackett et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007), and some support the monophyly of chromalveolates as a whole with the Rhizaria nested within the group. These relationships will doubtless be refined with further data, but for now we follow the consensus of the available evidence and place the Rhizaria within the Chromalveolata.

STRAMENOPILO (nebo *Stramenopiles*) mají dvojbičíkaté buňky s heterokontními bičíky; přední (anterior) bičík s dvěma protistojnými řadami mastigonemat, zadní (posterior) je obvykle hladký; kinetosom typicky se 4 mikrotubulárními kořeny.

Vedle autotrofních organismů, řazených mezi tzv. „barevné řasy“ (známé jako oddělení *Heterokontophyta*, resp. *Chromophyta*) sem patří i heterotrofní skupiny:

PERONOSPOROMYCETES (OOMYCETES)

[tradičně hodnocené na úrovni oddělení ***Peronosporomycota (Oomycota)*** (dříve známé jako *Oomycetes*; dle doporučení Mezinárodního kódu nomenklatury řas, hub a rostlin je preferováno jméno odvozené od stávajícího rodu)

česky označované jako oomycety, nebo též „vaječné houby“ nebo „řasovky“

vodní i suchozemští saprotrofové i paraziti

skupina zřejmě představuje apoplastickou větev vyvinutou z předků sifonálních řas

pokročilejší typy s **nepřehrádkovaným (coenocytickým) myceliem** (odpovídá sifonální stélce u řas) = vlákna se spojitým mnohojaderným protoplastem
vnitrobuněční parazité mají amorfní stélku bez buněčné stěny

evoluční tendence spojené s přechodem z vody na souš:

menší počet pohyblivých stadií

přechod od saprotrofii k obligátnímu parazitismu, s tím spojená specializace vedoucí až k tzv. organotropii (specializace na určité orgány hostitele)

[podtřída] **Saprolegniomycetidae**
(tzv. "vodní plísně")

nejvýznamnější řád **Saprolegniales**

většinou saprofyti ve sladkých vodách, příp. v půdě nebo na kořenech, druhotně i parazité řas, hub, živočichů

Achlya - parazité raků i zeleniny

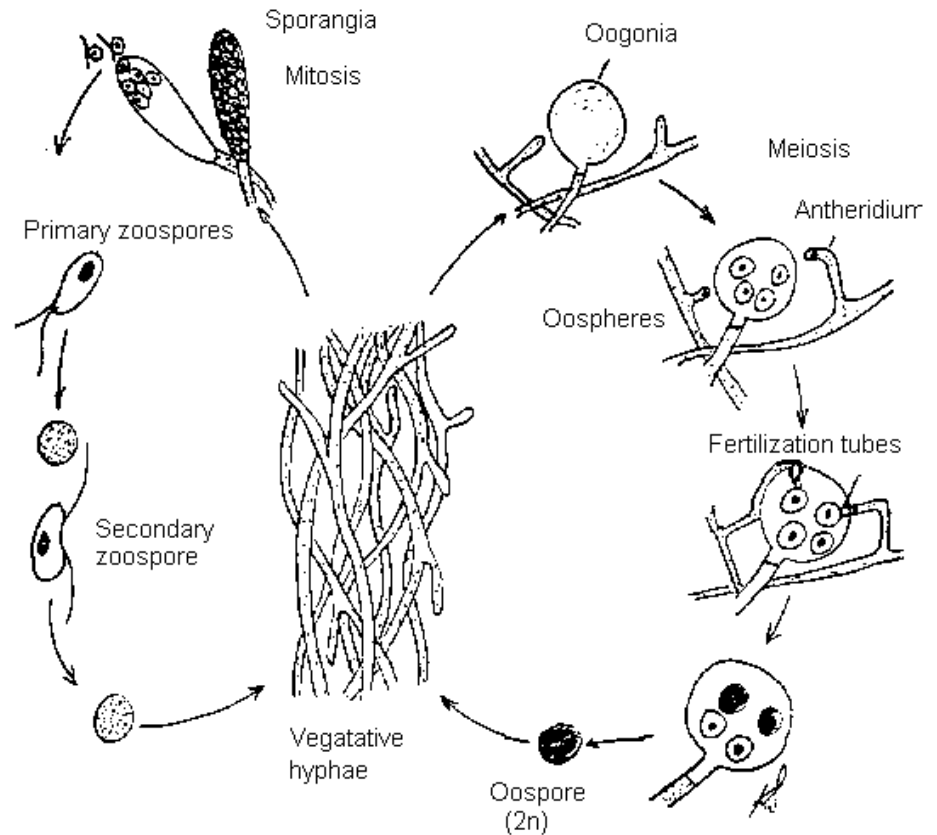
Aphanomyces astaci - „račí mor“

Saprolegnia parasitica - parazit ryb

(na obr. nahoře životní cyklus

Saprolegnia sp., na foto vlevo

oogonia, vpravo zoosporangium)



<http://kentsimmons.uwinnipeg.ca/16cm05/16labman05/lb2pg3.htm>



[podtřída] **Peronosporomycetidae**

řád *Pythiales*

vodní a půdní saprofyty (*Pythium oligandrum* – nepřesně „chytrá houba“) nebo parazité řas, hub i cévnatých rostlin

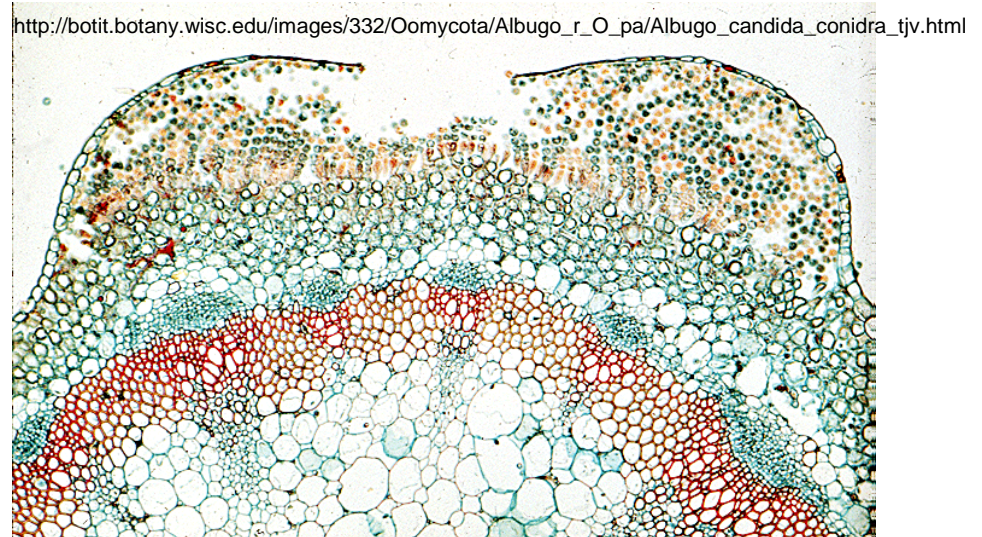
P. debaryanum - padání klíčnicích rostlin (zelenina, řepa)



řád *Albuginales*

r. *Albugo* (tzv. "bílá rez") tvoří ložiska s nevětvenými sporangiofory nesoucími řetězky sporangií pod pokožkou hostitele (tlakem praská a sporangia se uvolňují)

Albugo candida - nejčastěji na *Capsella bursa-pastoris*



aktuálně samostatný řád *Albuginales* byl dříve součástí následujícího řádu



řád *Peronosporales* („nepravá padlí“)

obligátní parazité
suchozemských rostlin (obvykle
dvouděložných), mnoho z nich
má hospodářský význam

Bremia lactucae (viz skleněný

model vpravo) – ničí semenáčky salátu („plíseň salátová“)

Plasmopara viticola (vřetenatka révová)

parazit zavlečený v 70. letech 19. století z Ameriky

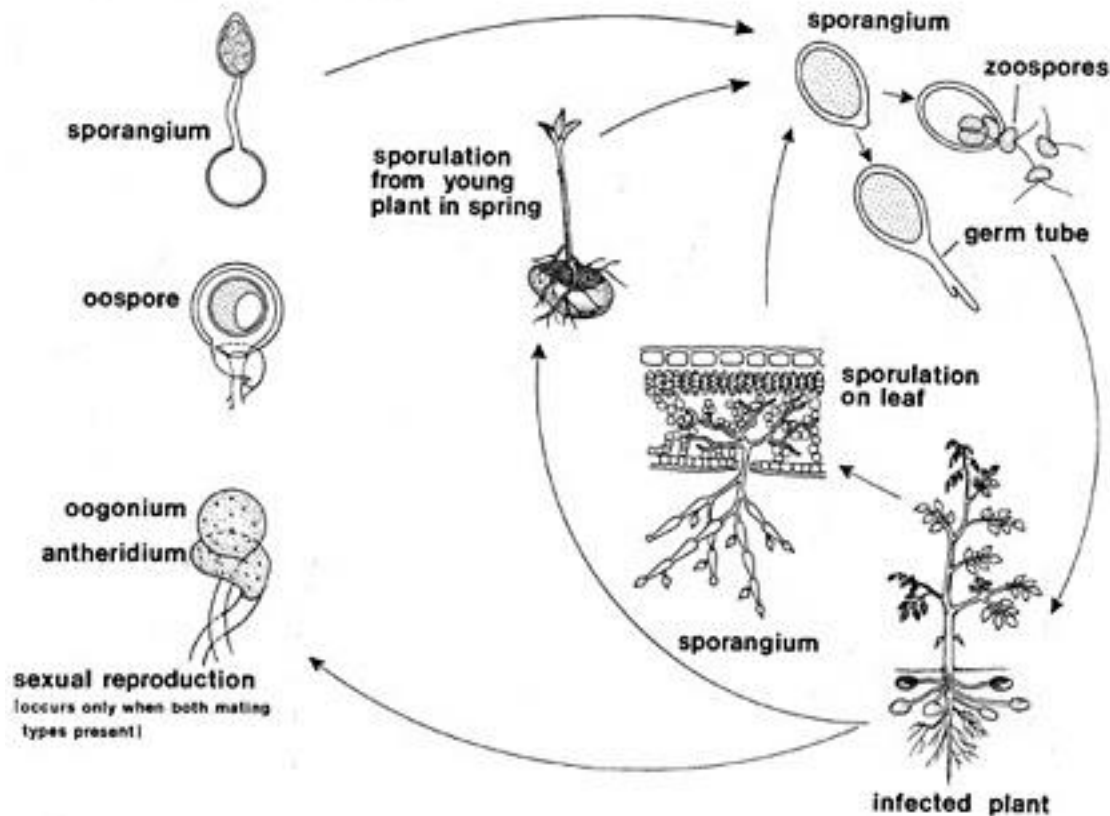
ochrana - bordeauxská jícha

typické „olejové“ skvrny na svrchní straně listů vinné révy



<http://botany.upol.cz/atlas/system/nazvy/plasmopara-viticola.html>

životní cyklus *Phytophthora infestans*



uvolňování zoospor



sporangiofor se sporangii

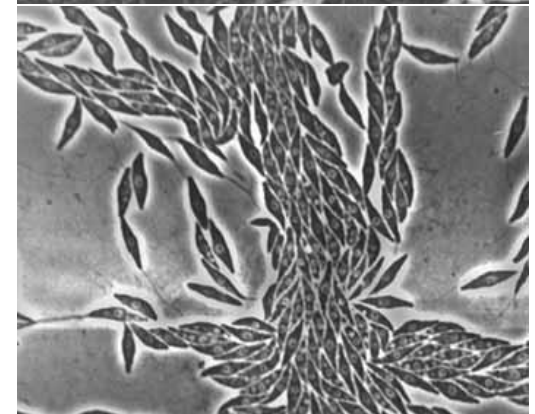
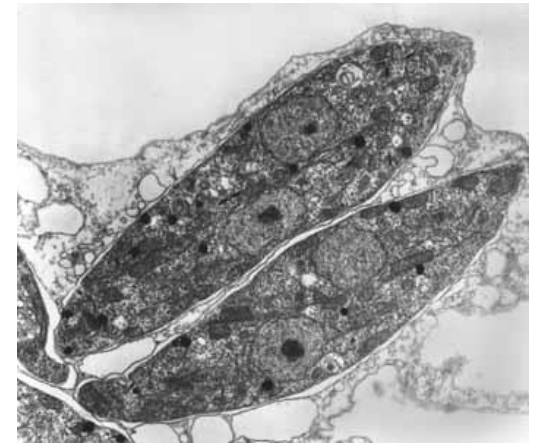
Phytophthora infestans - plíseň bramborová
 napadá nadzemní části (listy) i hlízy (infekce očky)
 nejzávažnější patogen brambor, jeho zavlečení v 19. století vedlo k hladomoru
 (Irsko 1845-1847 - smrt až 1 milionu obyvatel)

LABYRINTHULOMYCETES [tradičně hodnocené na úrovni oddělení *Labyrinthulomycota*, resp. aktuálně jediné třídy *Labyrinthulomycetes*]

vodní, převážně mořské organismy;
buněčná stěna tvořená jen tenkými šupinkami (vyloučeniny Golgiho aparátu);
tvorba ektoplazmatických výběžků, vycházejících ze specifických organel – **botrosomů** – na povrchu buňky; vytváří síťovité útvary („filoplasmodia“);
ze sporangií se uvolňují dvojbičíkaté zoospory (přední bičík péřitý, zadní hladký) nebo aplanospory (pravděpodobně možnost amébovitého pohybu)

HYPHOCHYTRIALES [tradičně hodnocené na úrovni oddělení *Hyphochytriomycota*, resp. třídy *Hyphochytriomycetes*, s jediným řádem tohoto jména]

malá skupina jednoduchých organismů (vzhledem podobné odd. *Chytridiomycota*), považovaná donedávna za nejpříbuznější k oomycetům, recentně však podle některých molekulárních analýz více příbuzné autotrofním heterokontním řasám



V algologii tradičně přijímané odd. *HETEROKONTOPHYTA (Chromophyta)* je parafyletický taxon, zahrnující autotrofní řasy ze skupiny *Stramenopila*.

Společné znaky:

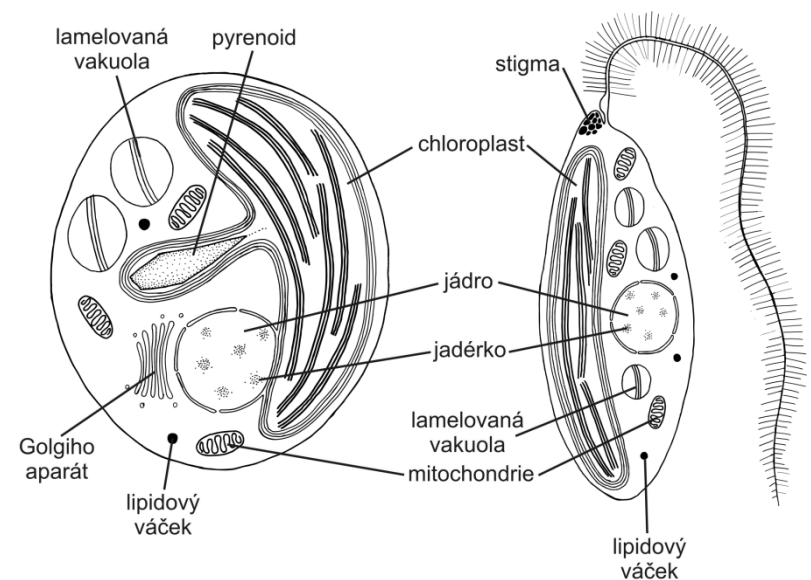
- Fotoautotrofní řasy
- Pleuronematický bičík (hnací síla pohybu), akronematický bičík („kormidlo“)
- Chromatofory se 4 membránami – vznik sekundární endosymbiózou
- Chlorofyl a, c; fukoxantin, vaucheriaxantin
- Zásobní olej, polyfosfátová zrnka – volutin

EUSTIGMATOPHYCEAE

zoospory mají jen jeden péřitý bičík, ale i druhé bazální tělísko (druhý bičík zřejmě během vývoje redukován)

velké oranžové stigma, sestávající z granulí, není v chromatoforu, ale v plazmě (kromě nich to mají jen krásnoočka); k němu přiléhá (přes plazmalemu) ztlustlina péřitého bičíku (fotoreceptor)

chromatofor pokryt 4 membránami, ale neprokázáno spojení s jadernou blánou; někdy přítomen pyrenoid, mezi pigmenty je jen chlorofyl a, β -karoten, značné zastoupení violaxantinu, též vaucheriaxantin



Eustigmatophyceae - stavba vegetativní buňky a zoospory. © Markéta Krautová

Stavba vegetativní buňky a zoospory

Kresba: Markéta Krautová, <http://www.sinicearasy.cz/134/Eustigmatophyceae>

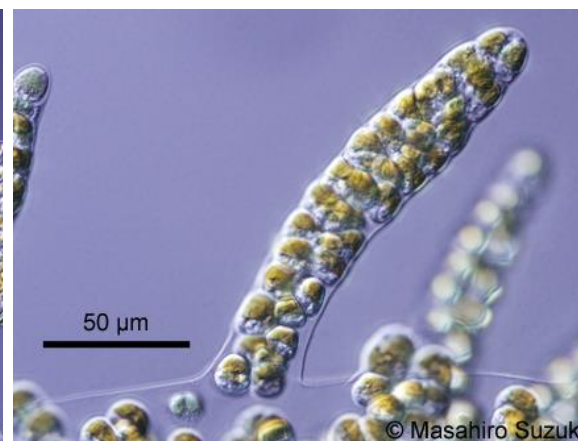
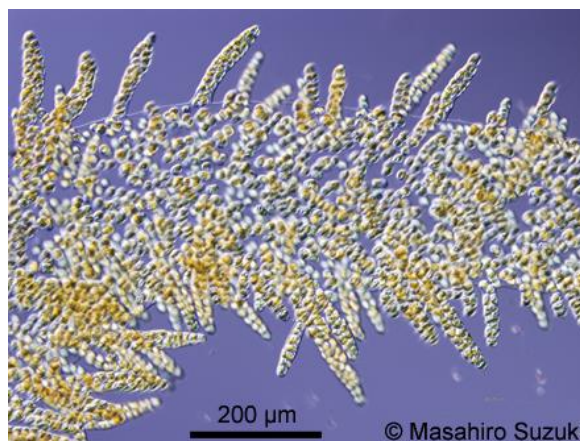
CHRYSTOPHYCEAE - ZLATIVKY

Bičíkovci (chrysomonády); bičíky mají 4 mikrotubulární kořeny
Fotoreceptor, protein retinal; stigma v prohlubni pod povrchem chloroplastu
Fukoxantin – zbarvení buněk
Pulzující vakuoly (v hypotonickém prostředí)
Mukocysty, diskobolocysty
Lorika - celulóza, chitin, křemité šupiny
Stomatocysty: odpočívající stadia
Hologamie - pohlavní proces
Mixotrofie: i druhy s chloroplasty získávají z organické hmoty N a C
Auxotrofie: závislost na příjmu vitamínů z okolí

Řád **Chromulinales**:
Dinobryon sp. (nahore)

Zdroj: <http://www.mikroskopie.de/>

Řád **Hydrurales**:
Hydrurus foetidus (dole)



SYNUROPHYCEAE (řád **Synurales**)

Povrch delšího bičíku - šupiny

Fotoreceptor na bázi bičíku (ztlustlina)

Kinetozomy jsou rovnoběžné,

2 mikrotubulární kořeny

Chlorofyl a, c, fukoxantin

Pulzující vakuoly v zadní části buňky

Fotoautotrofie

Jenom sladkovodní druhy, oligotrofní vody; vyhraněná autekologie druhů

Křemité šupiny - taxonomie (SEM)

Vlevo *Mallomonas* sp.,
vpravo (2 snímky) *Synura* sp.



<http://protist.i.hosei.ac.jp>

<http://pinkava.asu.edu>



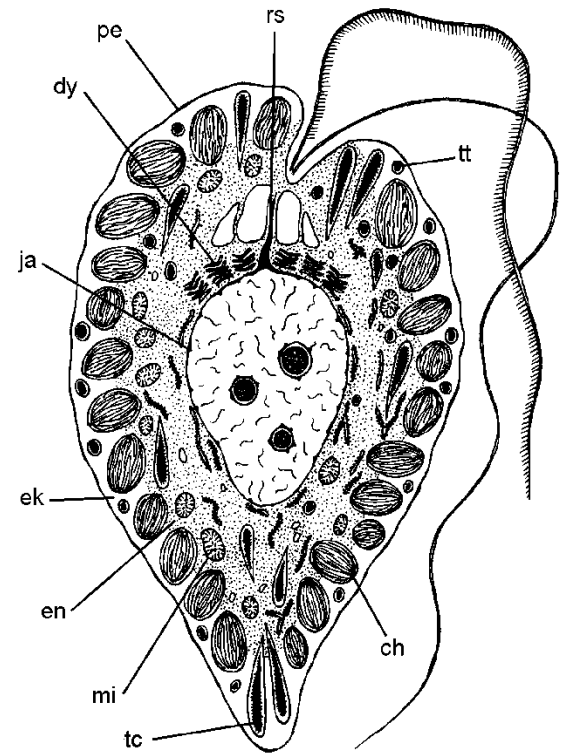
RAPHIDOPHYCEAE - CHLOROMONÁDY

bičíkovci s dorziventrální stavbou buňky; dva bičíky vyrůstají na břišní straně

cytoplazma rozdělena na endoplazmu, obsahující jádro a v apikální části diktyosomy, vyprazdňující svůj obsah do pulzujících vakuol, a ektoplazmu, obsahující vakuoly a zelené chromatofory

jsou vzácné, výskyt v rašelinných tůňkách (zelené), zjištěny i v moři (žluté až červené; způsobují otravy ryb u pobřeží Japonska – „red tide“)

velmi citlivé na změny prostředí, buňky praskají snížením teploty vede k přechodu do nepohyblivé dormantní fáze (od konce léta do dalšího jara)



Gonyostomum sp.

Zdroj: Krautová podle Urban & Kalina 1980 a Margulis et al. 1990; <http://www.sinicearasy.cz/134/Raphidophyceae>; **dy** – diktyozómy, **ek** – ektoplazma, **en** – endoplazma, **ch** – chromatofory, **ja** – jádro, **tt** – tuková tělíska, **mi** – mitochondrie, **pe** – periplast, **rs** – rhizostyl, **tr** – trichocysty

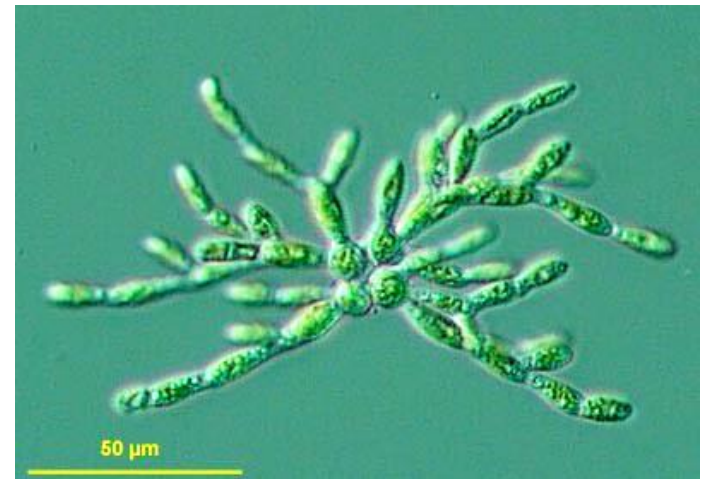
PHAEOTHAMNIOPHYCEAE

krátce vláknité řasy, vlákna i větvená

považované za vývojové předchůdce nebo sesterskou skupinu hnědých řas (společný znak: zoospory s bičíky vycházejícími z boku buňky)

Phaeothamnion confervicola

Bigelow National Center for Marine Algae and Microbiota; http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Phaeothamniophyceae/PHAEOTHAMNION/Phaeothamnion_Image_page.htm



PHAEOPHYCEAE (FUCOPHYCEAE) **- HNĚDÉ ŘASY (CHALUHY)**

Hnědé řasy (chaluhy), mořská makrofyta
Sladkovodní rody *Lithoderma*, *Bodanella*

Stichoblast – pletivná stélka (fyloidy,
kauloid, rhizoidy)

Diferencovaná pletiva (krycí, asimilační
a mechanické)

Plynové měchýřky

Chlorofyly a, c1,c2,c3, fukoxantin,
violaxantin

Nahý pyrenoid

Zásobní látky: laminaran, manitol, olej

Fysody (vakuoly obsahující baktericidní
fenol fukosan)

Izomorfická rodozměna:

gametofyt a sporofyt nejsou
morfologicky odlišné, u primitivnějších
skupin – např. řád *Ectocarpales*

Heteromorfická rodozměna:

gametofyt omezen, řád *Laminariales*

<http://www.solpugid.com> *Laminaria* spp.



U řádu *Fucales* není gametofyt vyvinut, haploidní jsou pouze gamety.



Fucus vesiculosus

<http://www.aphotomarine.com>



Sargassum sp.

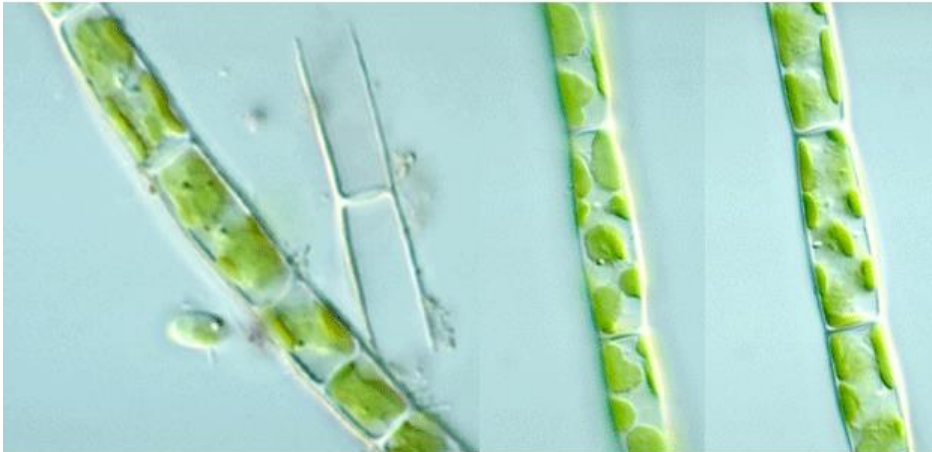
<http://oceanexplorer.noaa.gov>

XANTHOPHYCEAE (TRIBOPHYCEAE) **- RŮZNOBRVKY**

Monadoidní až sifonální organizační stupeň
Terčovitě chloroplasty, nahé pyrenoidy
Chlorofyly a, c1, c2, xantofyly (chybí fukoxantin)
Zásobní látka olej
Dvoudílná buněčná stěna
Nepohlavní rozmnožování -
zoospory, synzoospory, aplanospory
Vývojový paralelizmus se zelenými řasami
(srovnej stélky rodů *Tribonema* a *Microspora*)



Tribonema



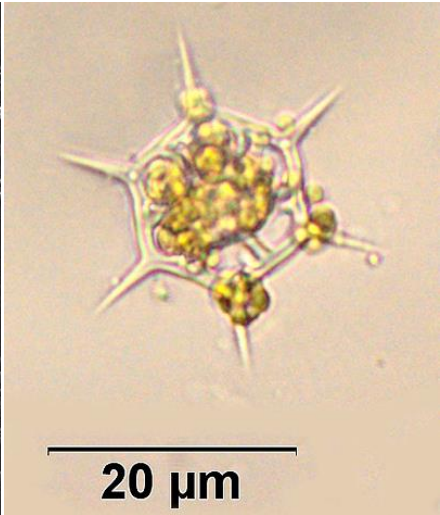
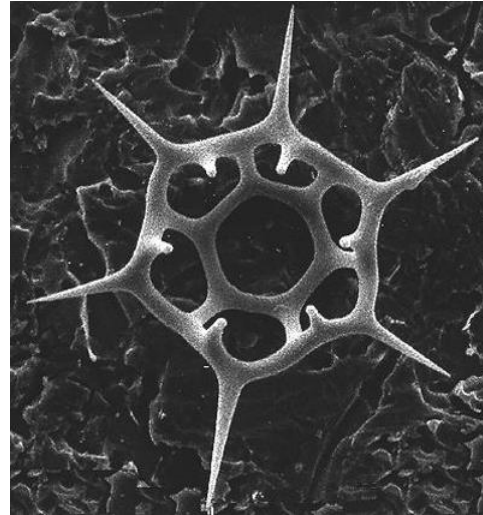
All after Entwisle et al. (1997)



Vlevo dole *Tribonema* sp., vpravo dole *Heterococcus* sp., nahoře *Vaucheria* sp.

DICTYOCHOPHYCEAE

charakteristická je **rhizopodová stélka**
řád *Dictyochales* - křemíť bičíkovci
neboli **silikoflageláti** - pro jejich buňky
je charakteristická vnitřní křemíť kostra
různých tvarů - od jednoduchého kruhu
po složené tvary (hvězdičky);
jsou známy již z křídových usazenin



http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Dictyochophyceae/Dictyocha/Dictyocha_Image_page.html; SEM foto Mats Kuylenstierna, http://nordicmicroalgae.org/taxon/Dictyocha%20speculum?media_id=Dictyocha%20speculum_3.gif

PELAGOPHYCEAE

jednobuněčné řasy malých rozměrů, složka pikoplanktonu
stélka monadoidní (elipsoidní, s 1 bičíkem) nebo kokální (kulovité buňky)
při přemnožení působí tzv. "brown tide" => zastínění vede k odumírání bentických
porostů pod nimi

Dictyocha speculum

BOLIDOPHYCEAE

jednobuněční bičíkovci příbuzní rozsivkám
mořský pikoplankton, objeveny až r. 1990

Bolidomonas sp. =>



BACILLARIOPHYCEAE (DIATOMAE) – ROZSIVKY

Jednobuněčné, převážně vodní, žijící jednotlivě či v koloniích

Dvoudílná křemitá frustula (polymer SiO_2): epithéka, hypothéka;
na povrchu sacharid diatotepin (ochranná funkce)

Vychytávání kyseliny křemičité z prostředí, ukládání v silica deposition vesicles

Ze schránek odumřelých buněk vzniká diatomit (křemelina)

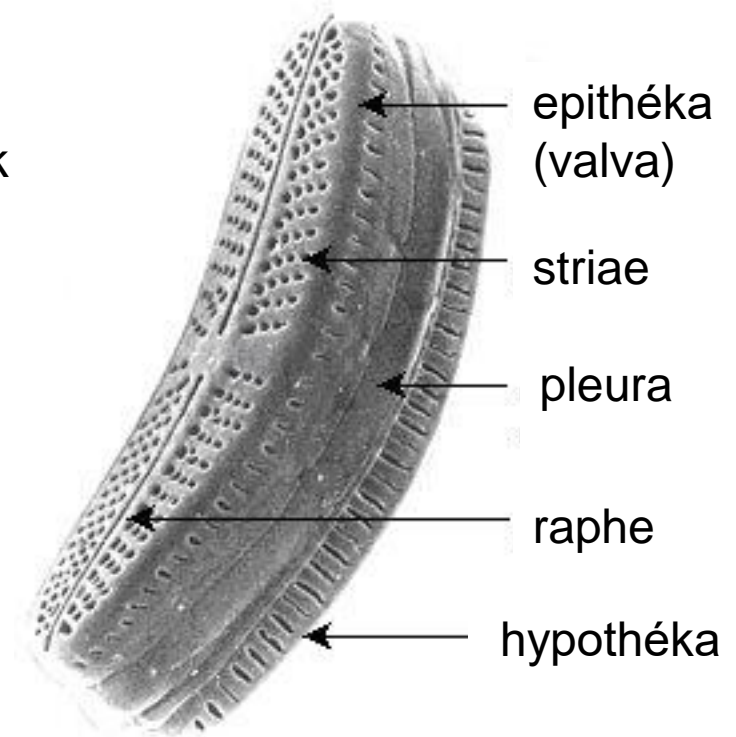
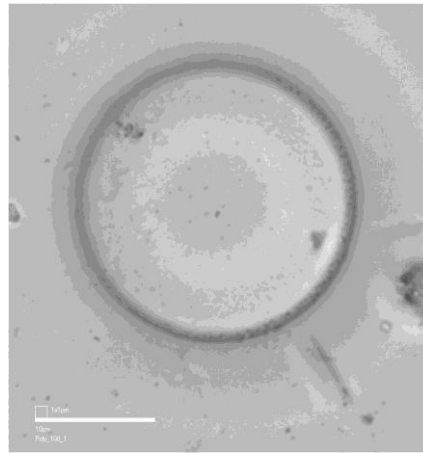
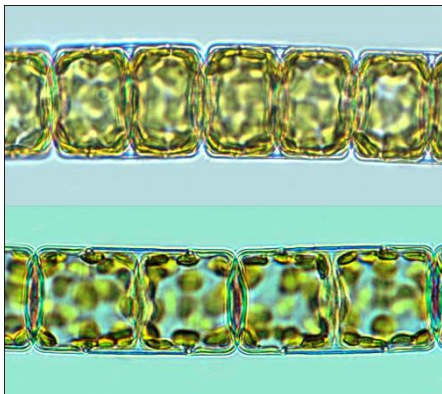
Hnědé chloroplasty: chlorofyly a, c_1, c_2, c_3 , xanthofyly - fukoxantin, diatoxantin, diadinoxantin

Volutin, chrysolaminaran, olej (vznik ropy)

Diktyosomy – produkce slizu a polysacharidů

Bičíky mají pouze gamety centrických rozsivek

Diplontní životní cyklus (auxospora = zygota)



Vlevo koloniální centrická *Melosira varians*, vpravo příklad penátní rozsivky

Ekologie:

- Jedna z hlavních akvatických fotosyntetických skupin
- Důležitá součást globální primární produkce (podíl 20% na veškerém objemu uhlíku fixovaného během fotosyntézy)
- Mořské i sladkovodní (*centrické-převážně mořské, ve sladkých vodách planktonní, penátní často sladkovodní a přisedlé*)
- Plankton, bentos, perifyton
- Mohou žít epizoicky (velryby) i endozoicky (dírkonoši)
- Jarní a podzimní vrchol ve sladkých vodách
- Ekologické nároky mnohdy druhově specifické (biomonitoring)
- Pevnost schránky - zachování v sedimentech

System:

1. Centrické rozsivky – valvární pohled je kruh

zástupci např. *Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Aulacoseira*, *Melosira*

2. Penátní rozsivky – podlouhlé, eliptické nebo kopinaté, dvoustranně souměrné

2a. rozsivky bez raphe (*Tabellaria*, *Diatoma*, *Asterionella*, *Fragilaria*, *Synedra*)

2b. rozsivky s jedním raphe po celé délce jedné schránky (*Achnanthes*, *Diploneis*)

2c. rozsivky se dvěma velmi krátkými raphe na konci schránky (*Eunotiales*)

2d. rozsivky se dvěma raphe (*Navicula*, *Pinnularia*, *Cymbella*, *Gyrosigma*, *Gomphonema*)

2e. rozsivky s raphe ve zvláštních kanálcích (*Nitzschia*, *Surirella*)

Společným znakem skupiny **ALVEOLATA** je přítomnost tzv. kortikálních alveol – plochých vakuol pod cytoplazmatickou membránou, vyztužujících povrch buňky (dohromady tvoří pevnou a zároveň pružnou pelikulu).

- *Protalveolata* – možná bazální, zjevně parafyletická skupina, primitivní organismy vykazující morfologickou podobnost s některou z následujících skupin.
- *Apicomplexa* (výtrusovci) – parazité charakterističtí apikálním komplexem mikrotubulárních útvarů a plochými váčky pod pelikulou; pokud je znám pohlavní proces, je haplobiotický; nepohlavní rozmnožování dělením nebo rozpadem na více dceřinných jedinců. Patří sem např. *Coccidia* nebo *Gregarinasina*.
- *Ciliophora* (nálevníci) – buňky pokryté řadami brv (krátkých bičíků), jejichž synchronní pohyb je umožněn díky síti mikrotubulů propojující bazální tělíska; mají dvě jádra: diploidní mikronucleus nese DNA důležitou pro reprodukci, zatímco větší macronucleus obsahuje informace pro životní procesy buňky; při konjugaci (pohlavní proces) dochází k výměně haploidních jader (vzniklých meiotickým dělením micronucleu) mezi dvěma buňkami.

- *DINOFLAGELLATA (DINOZOA, DINOPHYTA) - OBRNĚNKY*

Pohyblivé buňky se dvěma bičíky; typicky dinokontní (vycházejí ze střední části buňky – jeden páskovitý, vlnící se v příčné rýze, a druhý dozadu orientovaný, zajišťující pohyb buňky vpřed), některé jsou desmokontní (bičíky na apexu buňky)
Jádro (dinokaryon) neobsahuje centrioly a histony (pro eukaryota typické), mitóza je uzavřená s mimojaderným vřeténkem a chromosomy zůstávají kondenzované i v interfázi

Kleptoplastidy (získané z vlastní kořisti)

Chlorofyl a, c₂; diadinoxanthin

Pulzující vakuoly

Stavba buňky: rozdělena na epikonus a hypokonus

Mnohovrstevnatá théka – amphiesma z celulóznych deštiček

Dinosporin – tvorba pelikuly

Ocellus (fotoreceptor) - vrstevnatá čočka, komůrka, kanálek, retinoid

Trichocysty (vymrštitelné), mukocysty (tvorba slizu)

Nepohlavní rozmnožování

Pohlavní proces: anizogamie, izogamie

Ekologie - převážně mořské; fagotrofie, produkce toxinů

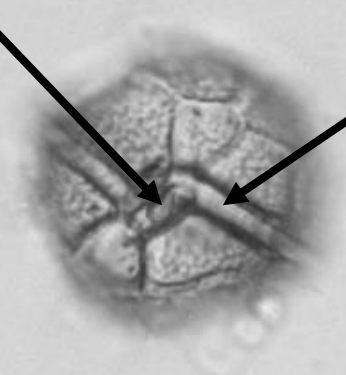
Bioluminiscence (organela scintilon, luciferin, luciferáza)



Noctiluca miliaris

podélná rýha - sulcus

příčná rýha - cingulum



Třída *Dinophyceae*,
řád *Peridinales*:

Peridinium sp.

© orig. Ludmila Hájková

Řád *Gymnodiniales*:
Gymnodinium sp.



25 µm

© Dr. R. Wagner



Řád *Gonyaulacales*:
Ceratium hirundinella

50 µm

<http://www.dr-ralf-wagner.de/Dinoflagellaten.html> © Dr. R. Wagner

V pojetí některých autorů zůstávají mezi SAR, ale v pojetí jiných jsou zcela mimo stávající eukaryotické říše vyčleňována dvě řasová oddělení, řazená dříve do říše *Chromista*: *Cryptophyta* a *Prymnesiophyta* (*Haptophyta*).

Aktuální studie dokazují jejich příbuznost a pravděpodobný původ ze společného předka – uvedené skupiny jsou dnes spojovány do taxonu zvaného *HACROBIA*.

Historically the various subgroups of Hacrobia have been classified in many different ways, but generally they were not considered to be related to one another until relatively recently. The cryptomonads and haptophytes were both proposed to be part of the Chromalveolates, but not as sisters within that group (Cavalier-Smith 1999). Katablepharids have also been classified with cryptomonads based on similarities observed from light microscopy, but they were eventually re-classified as incertae sedis based on ultrastructure (Vørs 1992).

From molecular data, several hacrobian subgroups were proposed to be related to one another. Phylogenetic analyses based on LSU and SSU rDNA confirmed that katablepharids are closely related to cryptophytes (Okamoto and Inouye 2005; Kim, Simpson, and Graham 2006; Okamoto and Inouye 2006). This has since been supported by analyses of additional genes (Kim, Simpson, and Graham 2006; Okamoto et al. 2009). Biliphytes were also found to be closely related to cryptophytes based on phylogeny of SSU rDNA (Not et al. 2007; Cuvelier et al. 2008; Vaulot et al. 2008; Not et al. 2009), but this enigmatic lineage is known only from environmental sequences and fluorescence in situ hybridization (FISH). The phylogenetic position of telonemids based on different genes has been more variable (Klaveness et al. 2005; Shalchian-Tabrizi et al. 2006; Shalchian-Tabrizi et al. 2007), but one analysis of HSP90 and a small concatenation of genes suggested some relationship to cryptomonads (Shalchian-Tabrizi et al. 2006). The centrohelid heliozoans, which are now known not to be closely related to other members of the traditional Heliozoa (Nikolaev et al. 2004; Sakaguchi et al. 2005) were not clearly placed in molecular trees for quite some time, although a weakly supported SSU rDNA tree and some intriguing ultrastructural similarities led to the suggestion that they were related to haptophytes (Cavalier-Smith and von der Heyden 2007).

More definitive data for most of these groups have come from analysis of large collections of nuclear genes. These multigene analyses first indicated a close relationship between haptophytes and cryptomonads (Hackett et al. 2007; Patron, Inagaki, and Keeling 2007), which has since been confirmed in other large scale analyses (Hampel et al. 2009). Following this, similar analyses including telonemids and centrohelids also found these two groups to be related to cryptomonads and haptophytes, although not with as strong support and not in a clearly definable position within the growing Hacrobia group (Burki et al. 2009).

A significant shared molecular feature was also identified in the plastid genome of haptophytes and cryptomonads. Horizontal gene transfer to plastid genomes is very rare, but both haptophyte and cryptomonad plastid genomes were found to have acquired the same copy of the bacterial gene for *rpl36*, which evidently replaced the existing gene (Rice and Palmer 2006). No other plastid has this features, making this a strong indication that haptophyte and cryptomonad plastids share a common ancestor. This, together with the nuclear gene data supporting the relationship between the nuclear lineages of various hacrobian subgroups, suggests the Hacrobia all derived from a common ancestor and that this ancestor was a photosynthetic alga that contained a plastid derived from secondary endosymbiosis with a red alga (Keeling 2009). Based on this, the Hacrobia was formally proposed, the name deriving from the names of the two largest subgroups, haptophytes and cryptomonads (Okamoto et al. 2009).

<http://tolweb.org/Haptophyta/2412>

Prymnesiophyta (Haptophyta)

Stélka: bičíkatá až vláknitá

Dva holé bičíky + kontraktilní haptonema:
podobné bičíku, jiná ubmikroskopická
struktura; slouží k fagotrofii, rychlé
změně pohybu, přichycení k substrátu

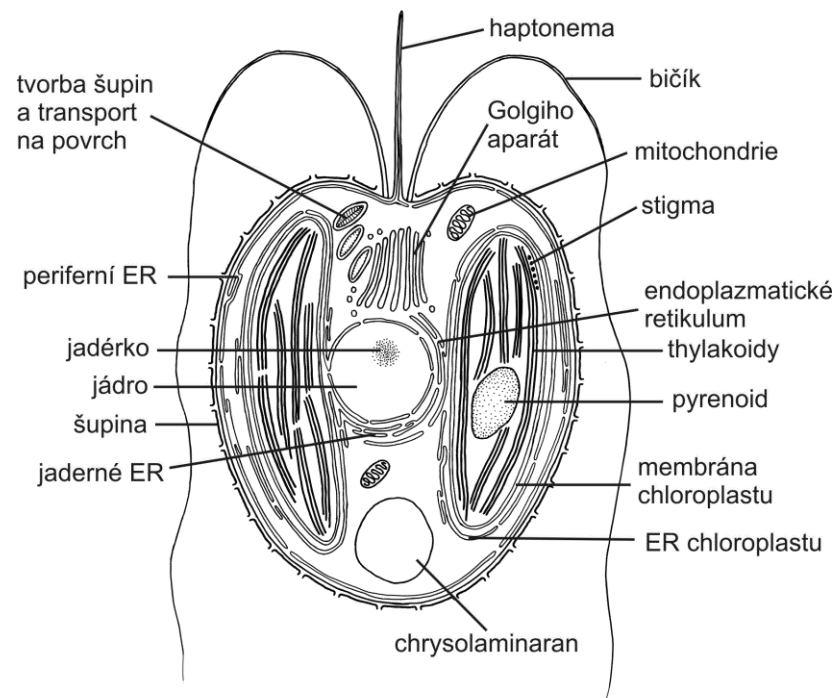
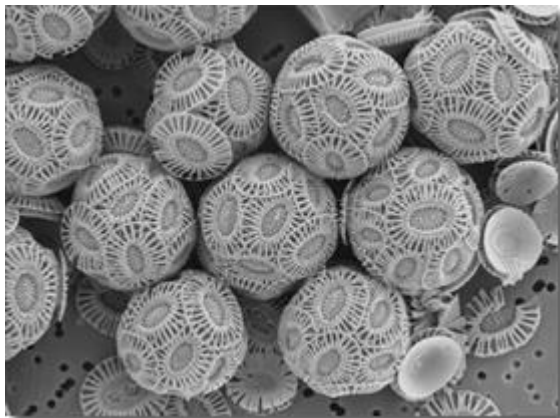
Chloroplasty s pyrenoidem, thylakoidy
srostlé po třech, fukoxantin

Organické šupiny (polysacharidové),
mohou být kalcifikovány (u řádu
Coccolithophoridales; viz foto)

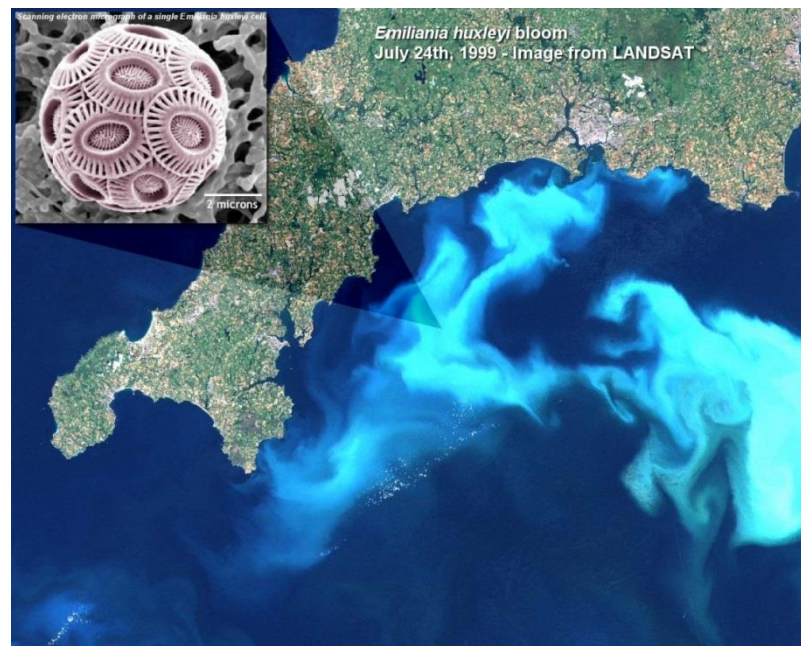
Ekologie: oligotrofní subtropická moře;
obrovský globální význam v koloběhu
uhlíku a síry

*Emiliana
huxleyi* tvoří
bílý zákal
v mořích
(white water)

<http://www.plingfactory.de>



Prymnesiophyta - stavba buňky. © Markéta Krautová



Cryptophyta – skrytěnky

Chlorofyl a, c₂, alloxanthin

Fykoerythrin nebo fykocyanin

Mastigonemy - trubicovité vlásky na bičíku

Periplast s destičkami

Škrob v cytoplazmě

Jícen s ejektosomy (vymrštitelné trichocysty)

2 bičíky; delší má 2 řady mastigonem

Nepohlavní rozmnožování - schizotomie

Pohlavní rozmnožování - izogamie

Palmeloidní stadia

Ekologie: plankton, stenotermní vody

Cryptomonas ovata

<http://www.plingfactory.de/>



The evolutionary position of the host cell component of cryptophytes on the eukaryotic tree is not well understood. Cryptomonads were once suggested to belong to the Chromista, a tripartite lineage comprised of the cryptomonads, [haptophytes](#) and photosynthetic [stramenopiles](#) (Cavalier-Smith 1986). These three lineages each possess a secondary plastid of red algal origin, and it has been hypothesized that this organelle originated in a single endosymbiotic event in their common ancestor, and possibly much earlier, in a common ancestor shared by chromists and [alveolates](#), which are comprised of dinoflagellates, apicomplexans and ciliates. It is not clear whether 'chromalveolates' (chromists , alveolates) represent a monophyletic lineage and, if so, whether the red algal plastids of photosynthetic chromalveolates are in fact the product of a single secondary endosymbiosis. Molecular phylogenetic analyses of plastid-, mitochondrion- and nucleus-encoded genes have produced inconclusive results (e.g., Yoon et al. 2002; Harper et al. 2005; Khan et al. 2007; Sanchez-Puerta et al. 2007). Multigene phylogenies of nuclear loci suggest that while cryptomonads and haptophytes are specifically related, the stramenopiles are not their closest relatives (Burki et al. 2007; Hackett et al. 2007; Patron et al. 2007; Burki et al. 2008). Possible evolutionary connections between cryptomonads and several newly discovered protist lineages have also been established, including the katablepharids (Okamoto and Inouye 2005), telonemids (Shalchian-Tabrizi et al. 2006) and picobiliphytes (Not et al. 2007).

<http://tolweb.org/Cryptomonads>

Archaeplastida (Plantae) – jediná skupina, která nezahrnuje nic houbového ani houbám podobného

The Archaeplastida, or Plantae, comprises glaucophytes, red algae, green algae and plants. They are united by the possession of a plastid derived from primary endosymbiosis (see [Symbiosis](#) section). There has long been strong support for the monophyly of plastids in Archaeplastida based on molecular phylogeny and also plastid genome structure (Turner, 1997; Turner et al., 1999), and molecular phylogenies based on large numbers of protein coding genes have more recently demonstrated the monophyly of the nuclear/cytosolic lineage as well (Burki et al., 2008; Moreira et al., 2000; Reyes-Prieto et al., 2007). <http://tolweb.org/Eukaryotes/3>

Přehled systému říše Plantae (Archaeplastida)

Podříše **Biliphytae**

- Odd. Glaucophyta
- Odd. Rhodophyta

společným znakem celé říše je **primární endosymbióza** => chloroplasty se dvěma membránami, vzniklé pohlčením sinice

Podříše **Viridiplantae**

Vývojová linie Chlorophytae

- Odd. Chlorophyta

Vývojová linie Streptophytae

- Odd. Charophyta
- Odd. Anthocerotophyta
- Odd. Marchantiophyta
- Odd. Bryophyta
- Odd. Cormophyta

Do podříše *BILIPHYTAE* jsou vřazeny skupiny *Glaucophyta* a *Rhodophyta*.

Glaucophyta

Sladkovodní bičíkovci

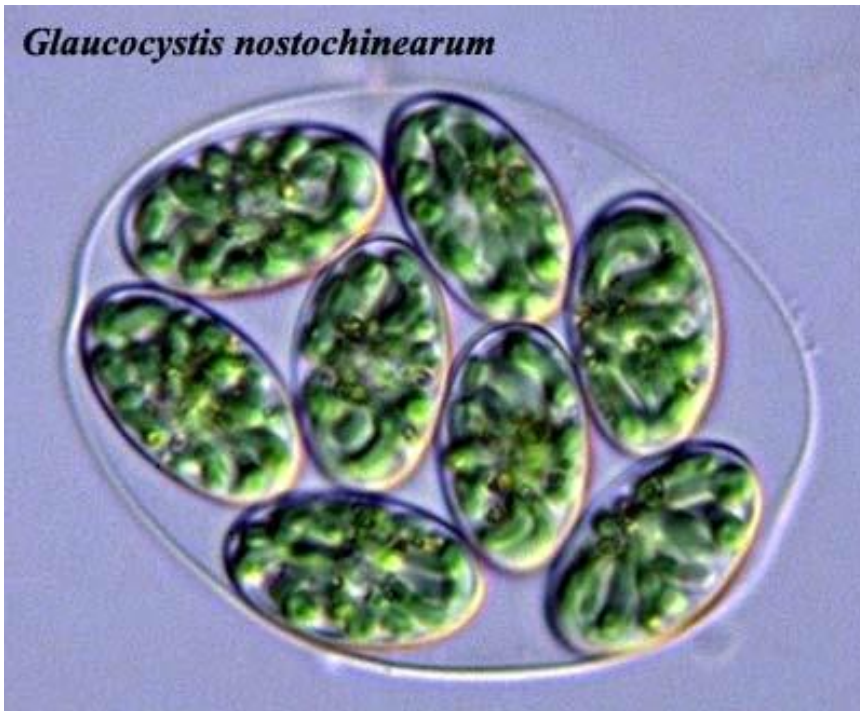
Cyanely – endosymbiotické sinice

Rozmnožování: autospory, zoospory

Cyanophora paradoxa - plankton



Glaucocystis nostochinearum



Rhodophyta - ruduchy

Buněčná stěna - polygalaktany (agar, karagen); častá kalcifikace buněčné stěny

Rhodomorfin – glykoprotein působící při opravě poranění

Chlorofyl a, d; zeaxantin, lutein, karoteny

Chloroplasty mají dvě obalné membrány, thylakoidy nesrůstají

Na thylakoidech jsou fykobilisomy s fykobiliproteiny (c-fykocyanin, allofykocyanin, r-fykocyanin, r-fykoerythrin)

Zásobní florideový škrob (v plazmě)

Floridozid - sacharid, osmoregulace

Žádné stadium nemá bičíky!

Nepohlavní rozmnožování: monosporami

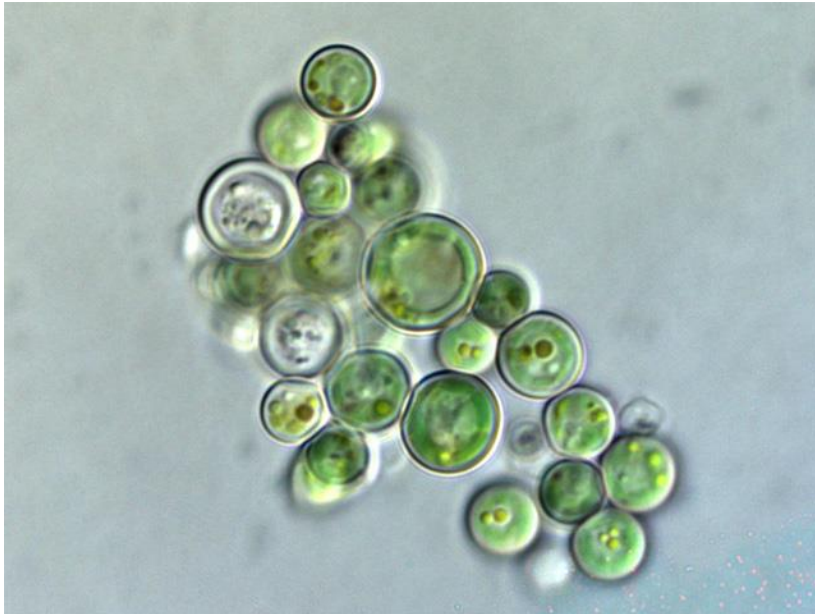
Pohlavní rozmnožování: oogamie – vaječná buňka (karpogon) je oplozena nepohyblivou samčí gametou (spermácií, ty se tvoří v spermatangiích)

Ekologie: tropická moře, mangrove, sladké čisté vody i polární oblasti

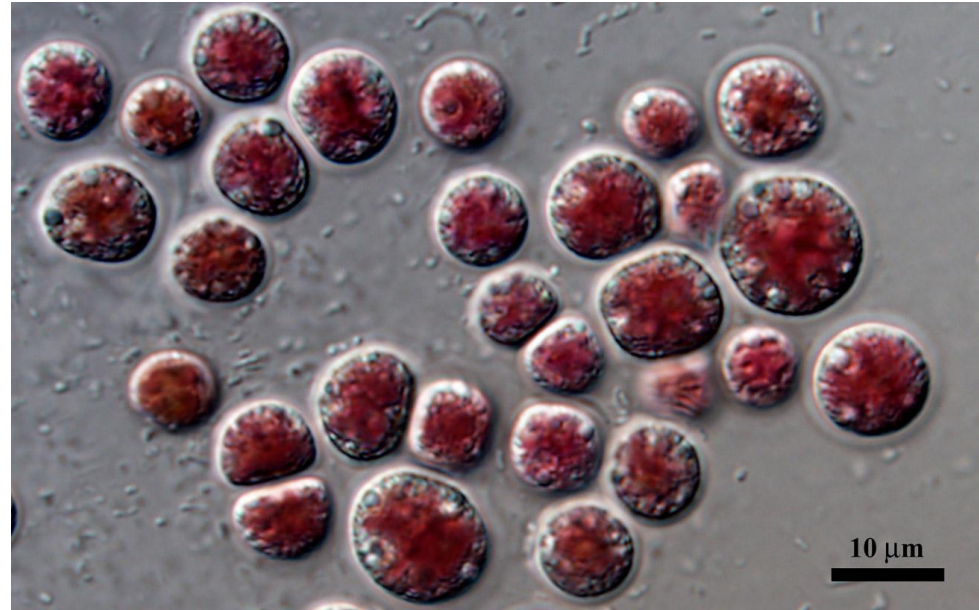
Některé druhy endolitické, aerofytické, epifytické nebo parazitické

U nás ohrožená skupina

Na základě molekulárních studií bylo v poslední době odděleno několik tříd – z nich můžeme zmínit třídy s jednobuněčnými zástupci: *CYANIDIOPHYCEAE*, *PORPHYRIDIOPHYCEAE*.



Cyanidium sp. <https://es.wikipedia.org/wiki/Cyanidiophyceae>



Porphyridium cruentum <http://ccala.butbn.cas.cz>

Třída *BANGIOPHYCEAE* (dříve podtřída *Bangiophycidae*) obsahuje jednodušší, převážně jednobuněčné nebo vláknité typy, jediná ploše listovitá stélka je u rodu *Porphyra*.



<http://www.fao.org>

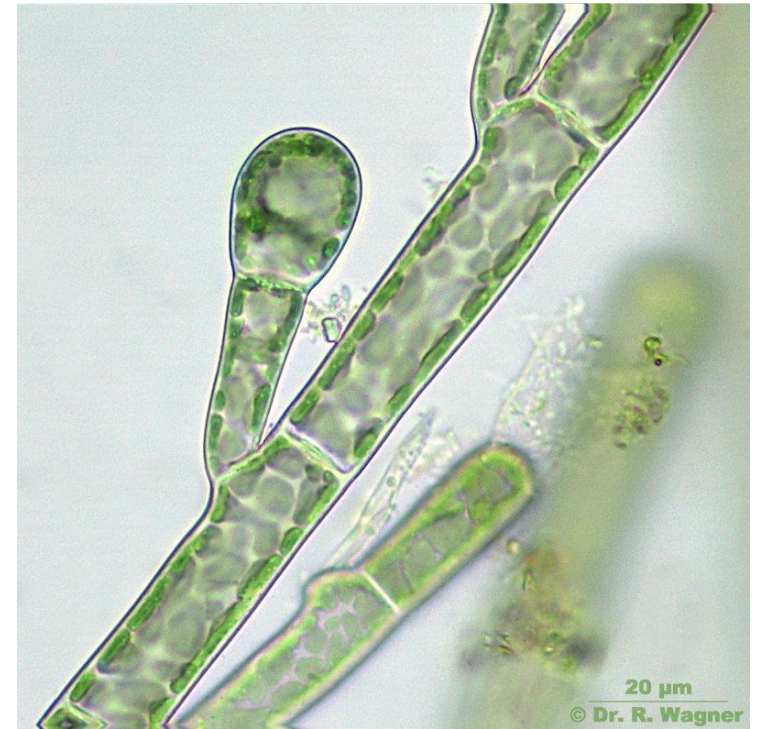


Třída *FLORIDEOPHYCEAE* (dříve podtřída *Florideophycidae*; skupina vývojově mladší, monofyletická) obsahuje ruduchy, které mají mnohobuněčné a makroskopické stélky; ačkoli většinou jsou ruduchy mořské, zde si představíme pár našich zástupců. :o)

Audouinella sp. <http://www.dr-ralf-wagner.de/Bilder/Audouinella-630x.jpg>

Vlevo *Batrachospermum* sp. <http://protist.i.hosei.ac.jp>

Vpravo *Lemanea* sp. <http://cfb.unh.edu>



Podříše *VIRIDIPLANTAE* má monofyletický původ (doloženo na základě sekvencí aminokyselin aktinu, enzymu Rubisco a nukleotidů 18S rDNA); odvážné odhady hovoří o tom, že tato skupina může být až 1,5 mld. let stará a suchozemské rostliny až 700 mil. let. Zahrnuje dvě sesterské vývojové linie:

- *Chlorophytae* - odd. *Chlorophyta*
- *Streptophytae* - odd. *Charophyta*, *Marchantiophyta*, *Anthocerotophyta*, *Bryophyta* a *Cormophyta*

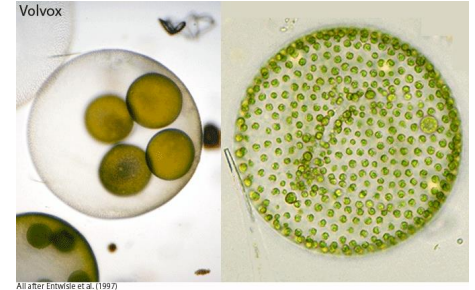
Vývojová linie *Chlorophytae*

Oddělení: *Chlorophyta*

- slepá vývojová linie, najdeme v ní všechny typy stélek (téměř)
- chlorofyly a, b, β -karoten (karotenoidy někdy velmi výrazné), lutein, zeaxantin, violaxantin, neoxantin
- buněčná stěna zpravidla celulózní (občas glykoprotein)
- pyrenoid a stigma v chloroplastu
- mitóza je spojena s tvorbou **fykoplastu**: mitotické vřetenko se úplně rozpadne, vytvoří se nová struktura kolmo na jeho původní směr (primitivnější způsob)
- zásobní škrob (chloroplasty, leukoplasty, povrch pyrenoidu)
- Bičíkový aparát $9 \times 2 + 2$; mikrotubuly tvoří tubulin + kontraktilní dynein
- mikrotubulární kořeny:
DO-orientace (12/6), CCW-orientace (11/5), CW-orientace (1/7)

Nepohlavní rozmnožování:

- bičíkovci: **schizotomie**
- jednobuněční: sporulace, tzv. **cytogonie** (dceřinné nebo rozmnožovací buňky vznikají uvnitř mateřské buněčné stěny; vzniknou buď 2-4bičíkaté zoospory nebo nepohyblivé autospory)
- typy žijící v coenobiích se rozmnožují dceřinými **coenobii**
- vláknité typy se vegetativně dělí tzv. **cytotomií**, kdy se v mateřské buňce vytvoří příčná přehrádka, vzniknou dvě buňky dceřiné a část stěny mateřské buňky je zachována i pro dceřinou buňku.



Pohlavní rozmnožování: izo-, anizo-, oogamie

Většina zelených řas má ortomitózu – je vytvořeno bipolární vřeténko od pólu k pólu, v metafázi jsou chromozómy uspořádány v ekvatoriální destičce.

Dva typy ortomitózy, podle stupně rozpadu jaderné membrány:

- uzavřená ortomitóza: jaderná blána zůstává zachována
- otevřená ortomitóza: je klasický typ, kdy se jaderná membrána rozpadá

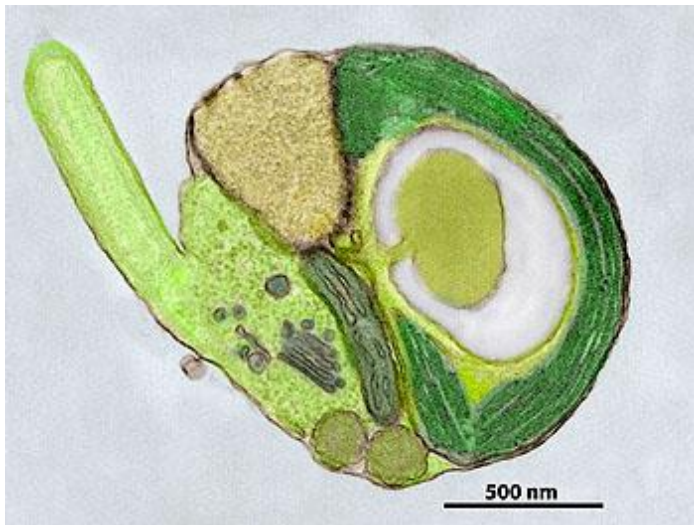
Třída: **PRASINOPHYCEAE**

Drobní bičíkovci (1–8 bičíků), případně kokální stélka

Na povrchu buňky organické šupinky

1 chloroplast s pyrenoidem, prasinoxantin

Rozmnožování: schizotomie nebo hologamie



Micromonas sp. <http://www.mbari.org>

Třída: **ULVOPHYCEAE**

vláknité až sifonální stélky; zoospory
(zoidy) mají 2–4 bičíky s CCW konfigurací

© asturnatura.com

Řád **Ulotrichales:**
Ulothrix sp.

Řád **Ulvales:**
Enteromorpha, ...



Třída: **CLADOPHOROPHYCEAE** Řád: **Cladophorales**

Sifonokladální stélka, CCW-orientace bazí bičků u zoospor

Chloroplast s pyrenoidem obaleným dvoudílným škrobovým obalem

Haplo-diplontní životní cyklus, izomorfická rodozměna, uzavřená mitóza



Cladophora aegagropila – řasokoule 😊



Cladophora glomerata

Třída: **BRYOPSIDOPHYCEAE**

Řád: **Bryopsidales**

Makroskopický cenocyt s centrální vakuolou, mnohojaderný gametofyt

Heteroplastické druhy, mají amyloplasty

Specifická barviva: sifonein, sifonoxantin

Haplo-diplontní cyklus, izogamie

CCW-orientace bazí bičíků

Invazní řasy - agresivní druhy - *Caulerpa taxifolia* (foto dole)

<http://www.aquaportail.com/>



<http://www.natuurlijkmooi.net/>



Codium sp.



Halimeda sp.

J. Orepüller

Třída: **DASYCLADO-
PHYCEAE**

Řád: **Dasycladales**

Víceletá stélka,
inkrustace stélky
 CaCO_3 , cenocyt s
prouděním cytoplazmy,
osní část s přesleny
bočních větévek



<http://www.natuurlijk mooi.net/>

Dasycladus sp.

<http://deptsec.ku.edu>

Acetabularia
acetabulum

<http://www.natuurlijk mooi.net/>

Je to makroskopický, mnohoaderný
gametofyt, zatímco sporofyt je jen
zygota

Haplontní cyklus, izogamie
CCW-orientace bazí bičíků

Třída: TRETEPOHLIOPHYCEAE Řád: *Trentepohliales*

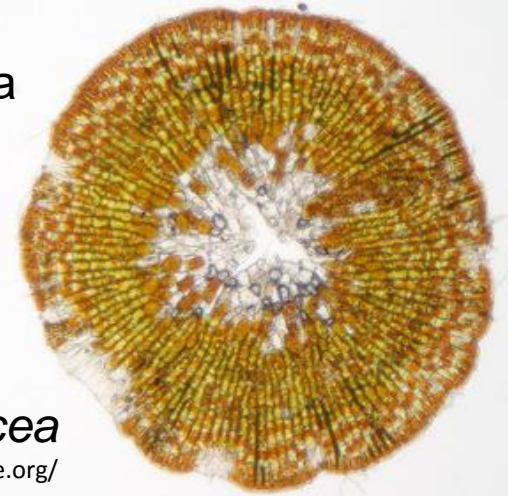
Aerické řasy (růst na vzduchu), diskovitá nebo vláknitá stélka

Fragmoplast (netypické pro *Chlorophyta*)

Hematochrom - sekundární karotenoidy a β -karoten

Životní cyklus haplontní nebo haplo-diplontní, meiospory

2-bičíkaté nebo 4-bičíkaté; kulovitá zoosporangia



Phycopeltis arundinacea

<http://www.discoverlife.org/>

Trentepohlia umbrina

Foto František Šaržík, <http://www.biolib.cz/cz/image/id112333/>

<http://www.bioref.lastdragon.org/>



Třída: **TREBOUXIOPHYCEAE**

Jednobuněčné a vláknité řasy

Nahé zoospory, gamety;

CCW konfigurace kinetosomu

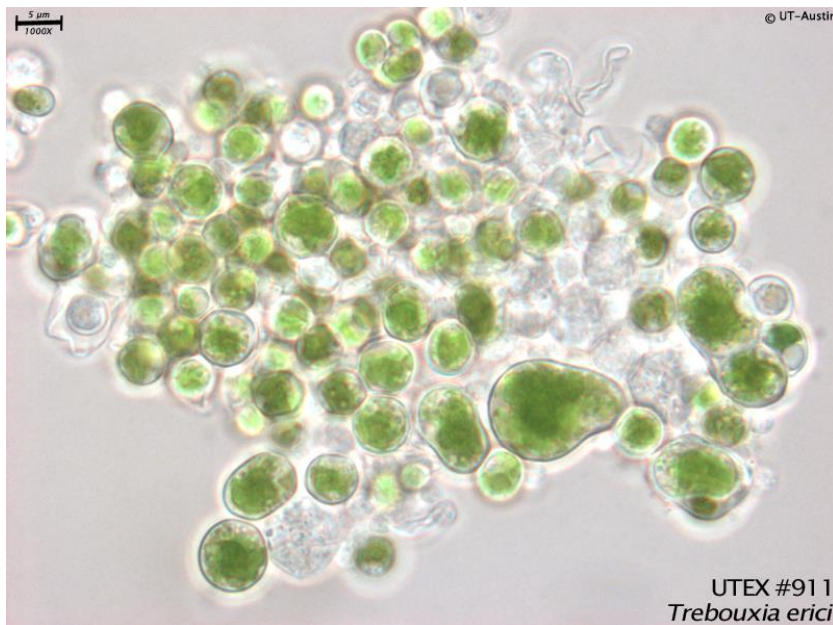
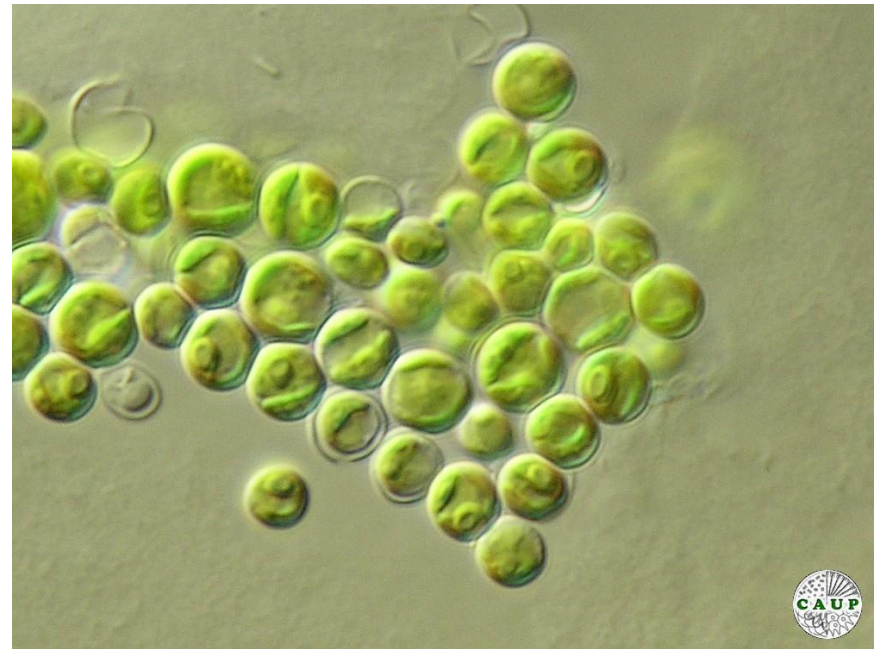
Mitóza uzavřená, fykoplást

Sladkovodní biotopy;

často tvoří symbionty v lišejnících

Řád: **Trebouxiales** Řád: **Chlorellales**

Trebouxia erici (dole) *Chlorella* sp. =>

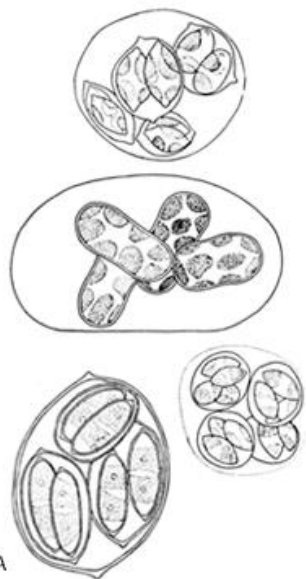


Buňky řasy *Trebouxia* mezi hyfami
Parmelia sulcata. Foto Alan J. Silverside,

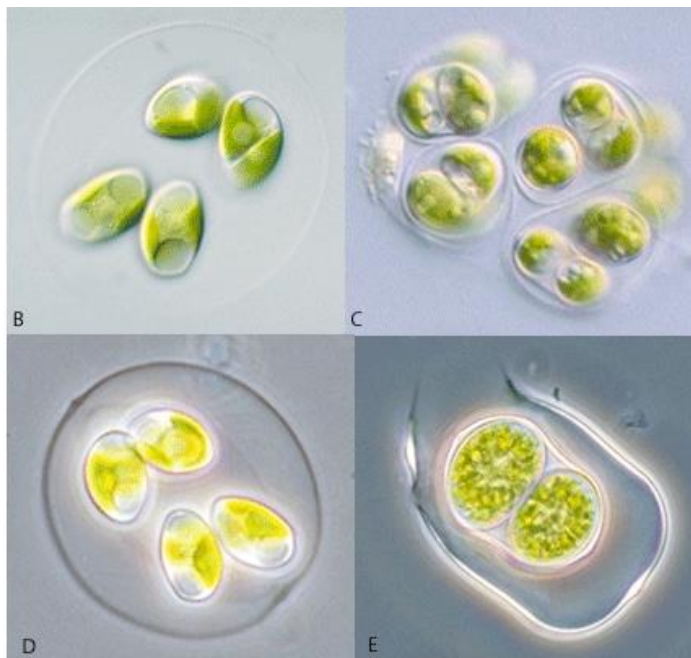
<http://www.bioref.lastdragon.org/Chlorophyta/Trebouxia.html>

Řád: **Oocystales** *Oocystis* sp.

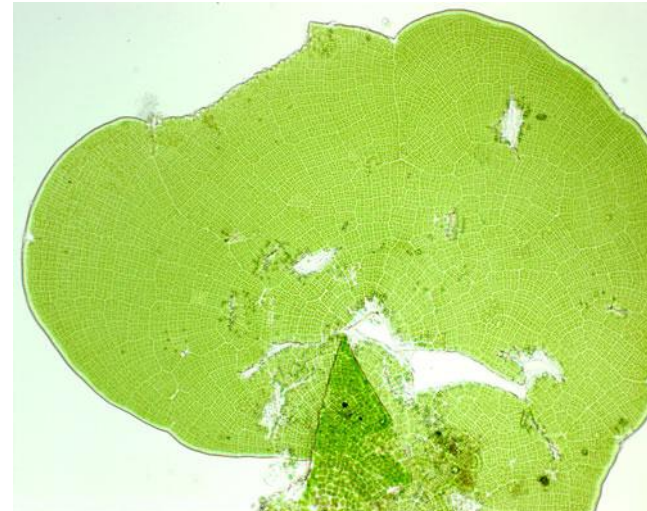
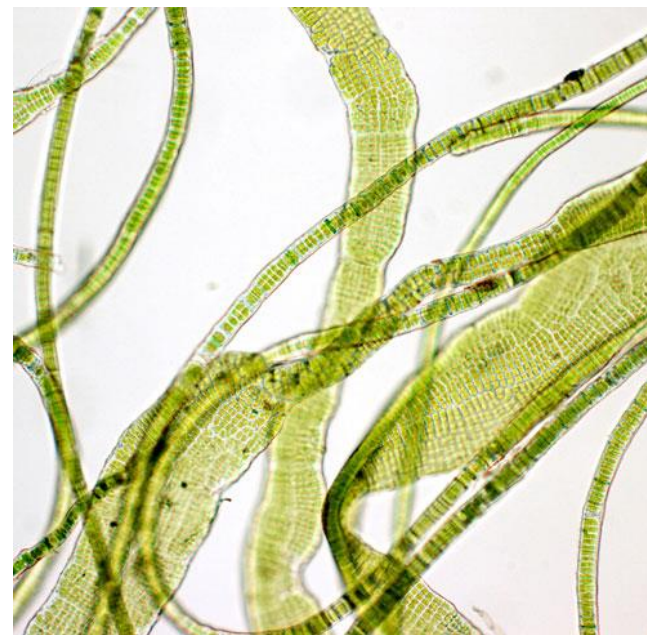
Oocystis



A after Prescott (1951)
B, C, D, E after Entwisle et al. (1997)



Řád: **Prasiolales** *Prasiola* sp.



Třída: **CHLOROPHYCEAE**

Bičíkovci, kapsální, kokální, vláknité řasy

Zoospory, spermatozoidy: převládá

CW konfigurace (DO u některých)

Bičíky bez mastigonem, stejně dlouhé

Buněčný obal: polysacharidová chlamys

(řasy z býv. třídy *Chlamydomonadales*)

Sporopolenin (*Scenedesmus*,

Pediastrum) - fosilizace

Aplanospory, hemiaplanospory,

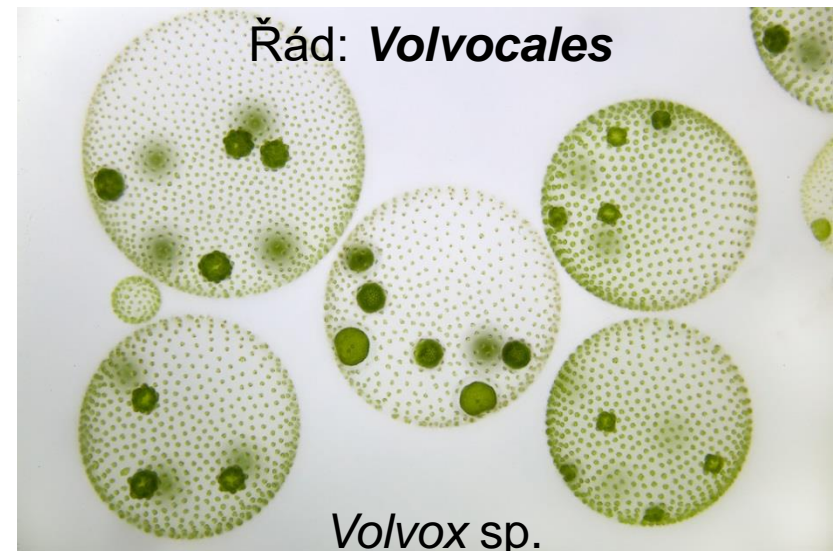
autospory

Kolonie, častá tvorba coenobií

Řád: **Chlamydomonadales**

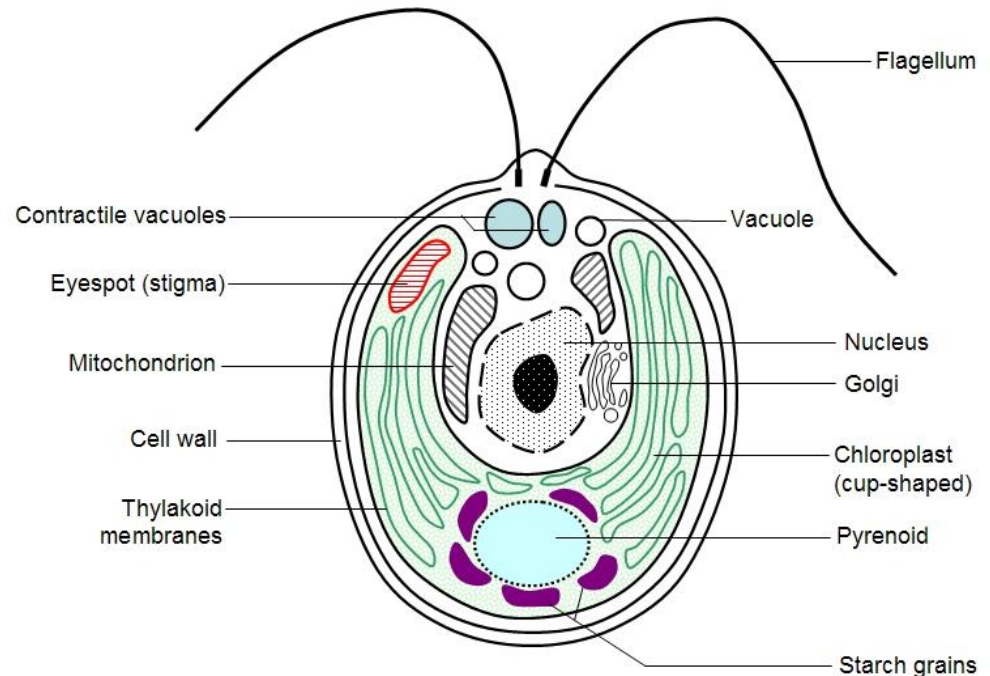
Chlamydomonas sp.

<http://web.mst.edu>



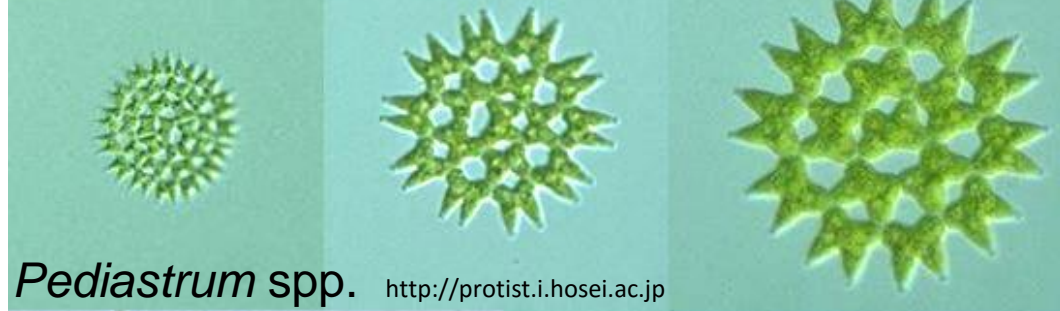
Chlamydomonas

<http://www.microscopy-uk.org.uk>



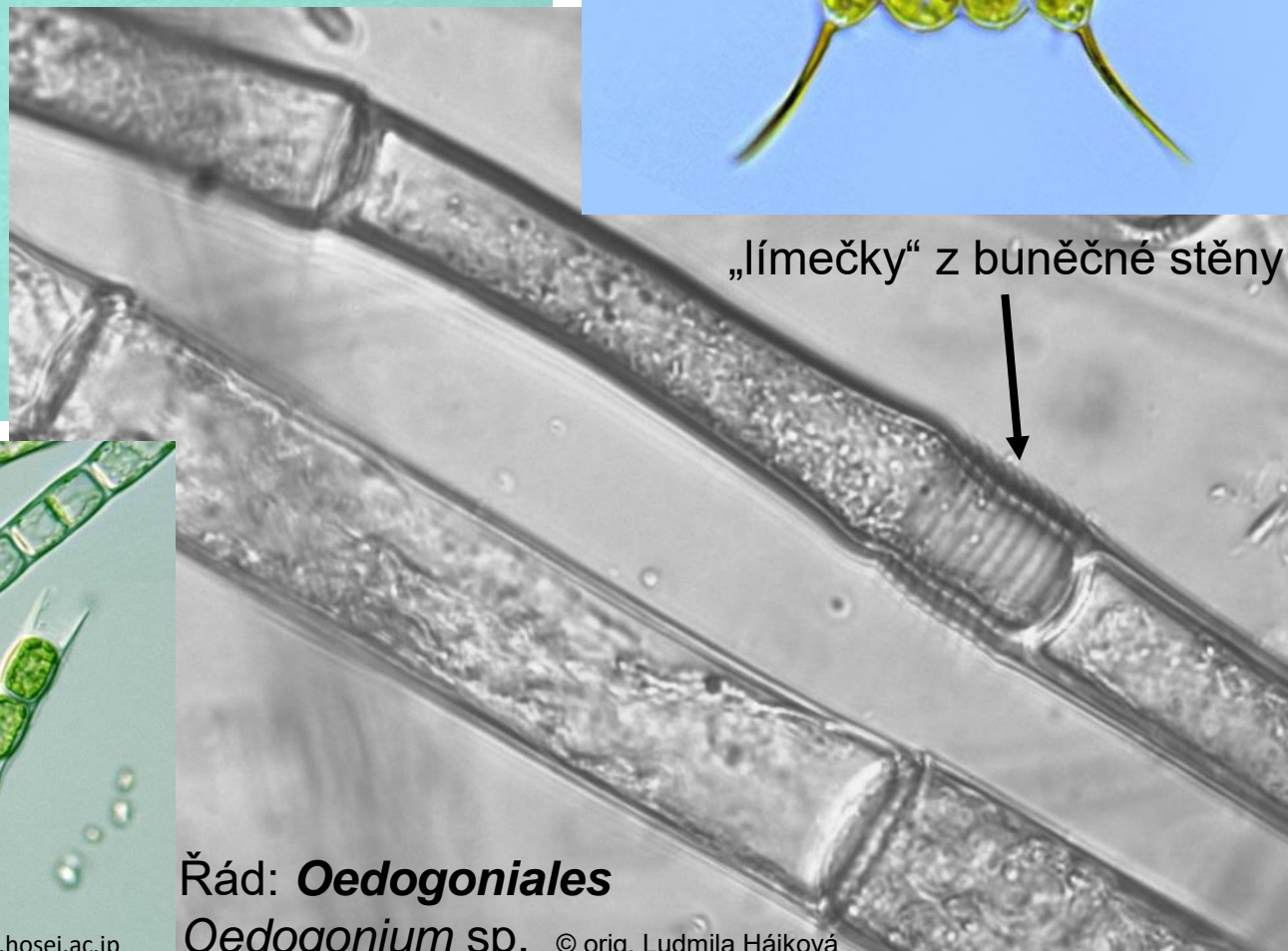
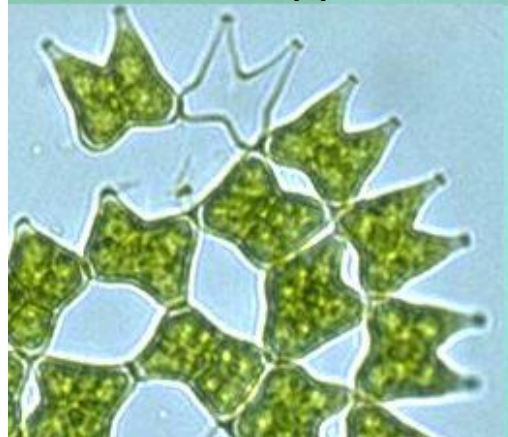
http://cronodon.com/BioTech/Algal_Bodies.html

Řád: **Chlorococcales**



Desmodesmus sp.

<http://cfb.unh.edu/phycokey>



Řád: **Oedogoniales**

Oedogonium sp. © orig. Ludmila Hájková

Vývojová linie *Streptophytae*

Oddělení: *Charophyta*

- Vývojová linie vede k vyšším rostlinám; charofytní řasy bez vyšších rostlin tedy představují parafiletickou skupinu
- Kokální nebo vláknité řasy, odvozené typy mají přeslenitou vzpřímenou stélku
- V návaznosti na mitózu se tvoří **fragmoplast**; z mitotického vřeténka se formuje buněčná destička jako základ přepážky
- Chloroplast s pyrenoidem (škrobová zrnka)
- Bičíkový aparát - kinetozom + 60 srostlých mikrotubulů
- Pohyblivé zoospory, spermatozoidy; jen spájivky nemají žádná bičíkatá stadia
- Různé typy pohlavního procesu: izogamie, anizogamie, oogamie, konjugace

Třída: *MESOSTIGMATOPHYCEAE*

Zřejmě bazální skupina streptofyt

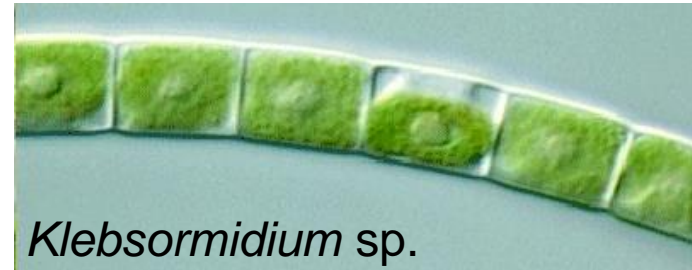
Sladkovodní bičíkovci (výjimka z výše uvedené charakteristiky celé skupiny) nebo vláknitá stélka

Šupiny na povrchu buňky *Mesostigma viride*

<http://natural-history.main.jp>



© Masahiro Suzuki



Třída: KLEBSORMIDIOPHYCEAE

Jediný rod *Klebsormidium*, vláknitá stélka

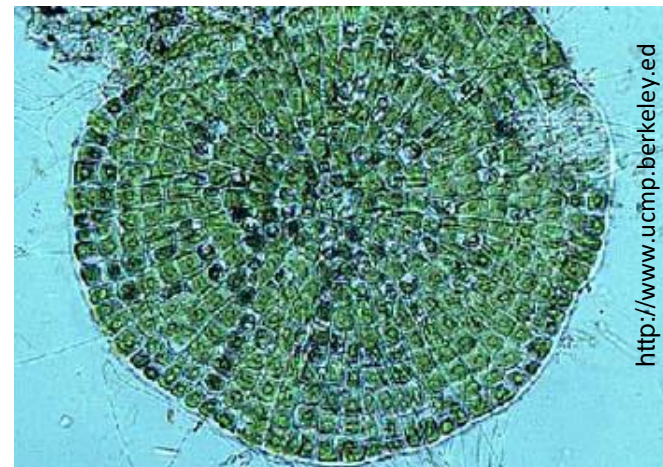
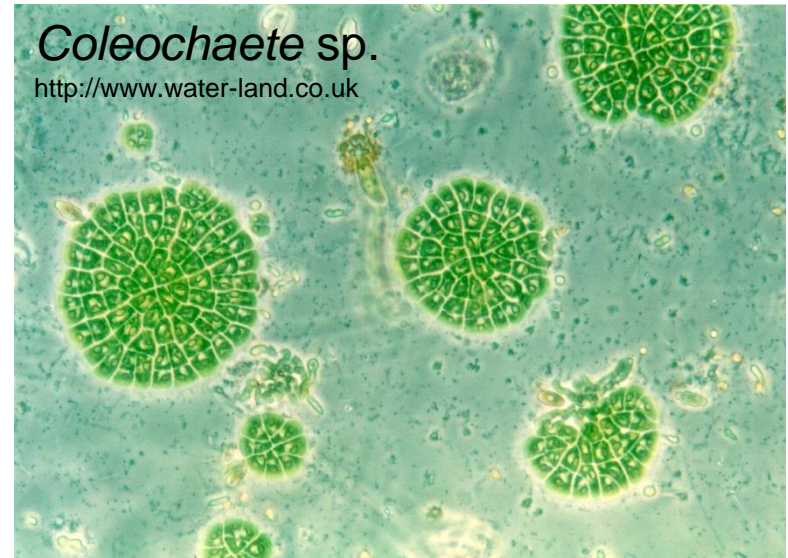
Kosmopolitní; voda, terestrické biotopy,
půda

Buňky obsahují nástěnný chloroplast
s pyrenoidem

Třída: COLEOCHAETOPHYCEAE

Tvoří hetrotrichální vlákna, která se
sdružují dohromady v disk

Uvažovaná ancestrální / sesterská (?)
skupina vyšších rostlin



Třída: **CHAROPHYCEAE - PAROŽNATKY**

Pletivná stélka (nody, internodia) s rhizoidy

Zoospory a spermatozoidy mají 2 bičíky

Buněčná stěna často inkrustovaná =>
zvápenaté stélky - gyrogonity

Rozmnožování: fragmentace stélky, oogamie
(oogonium má korunku <= průnik spermatozoidů)

Ekologie: sladké čisté vody



Chara sp. <http://biology.unm.edu>

Třída: **ZYGNEMATOPHYCEAE – SPÁJIVKY**

Jednobuněčné (kokální) nebo vláknité řasy

Charakteristické uspořádání chloroplastu – stočen do spirály (*Spirogyra*), hvězdicovitě laločnatý (*Zygnema*), deskovitý (*Mougeotia*) aj.

Buněčná stěna: primární, sekundární (vnitřní celulózní, vnější slizovitá)

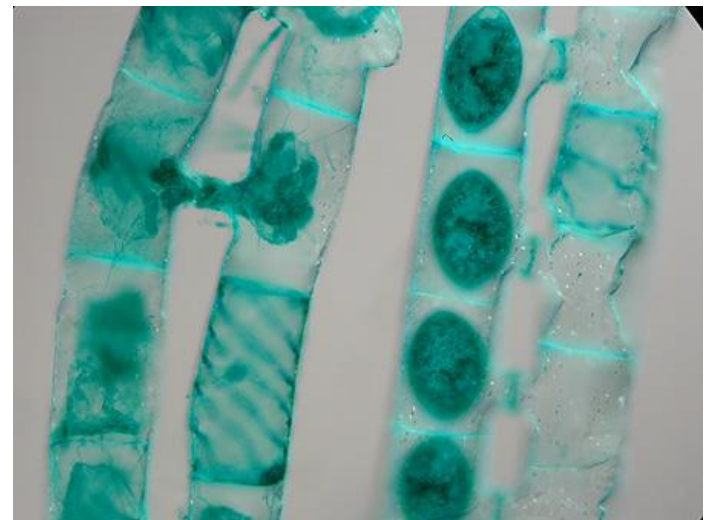
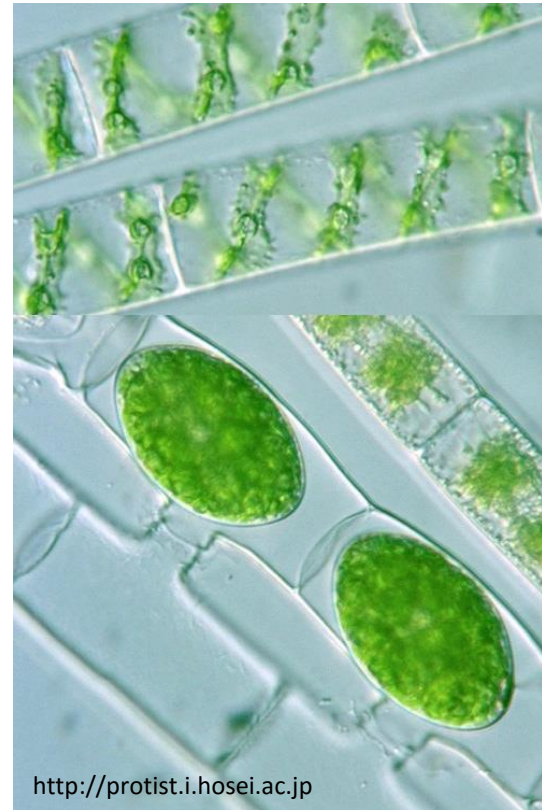
Nepohlavní rozmnožování: fragmentace vlákna

Pohlavní proces: spájení (konjugace) => jako gamety vystupují bezblanné protoplasty vegetativních buněk (splývají skrz kopulační kanálek u vláknitých jařmatek, ve společném slizu obklopujícím buňky u kokálních krásivek) => karyogamie => vzniká zygospora obklopená tlustou bun. stěnou

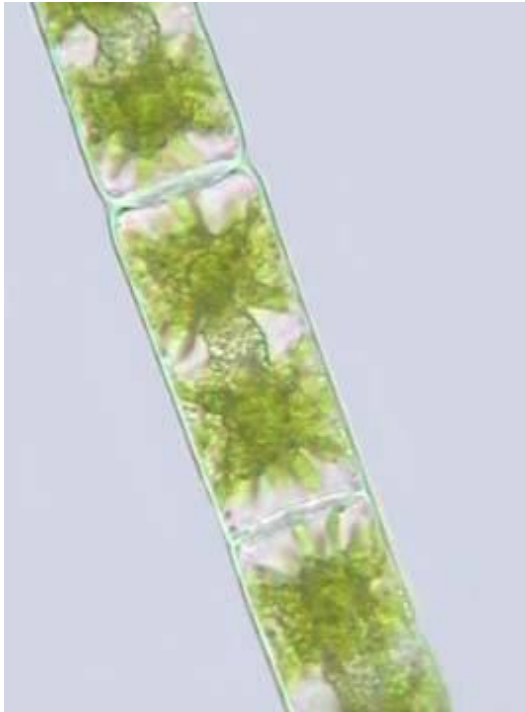
Konjugace žebříčková (skalariformní) = mezi dvěma různými vlákny; laterální = mezi dvěma sousedními buňkami téhož vlákna

Spájivky nemají žádné bičíkaté stadium

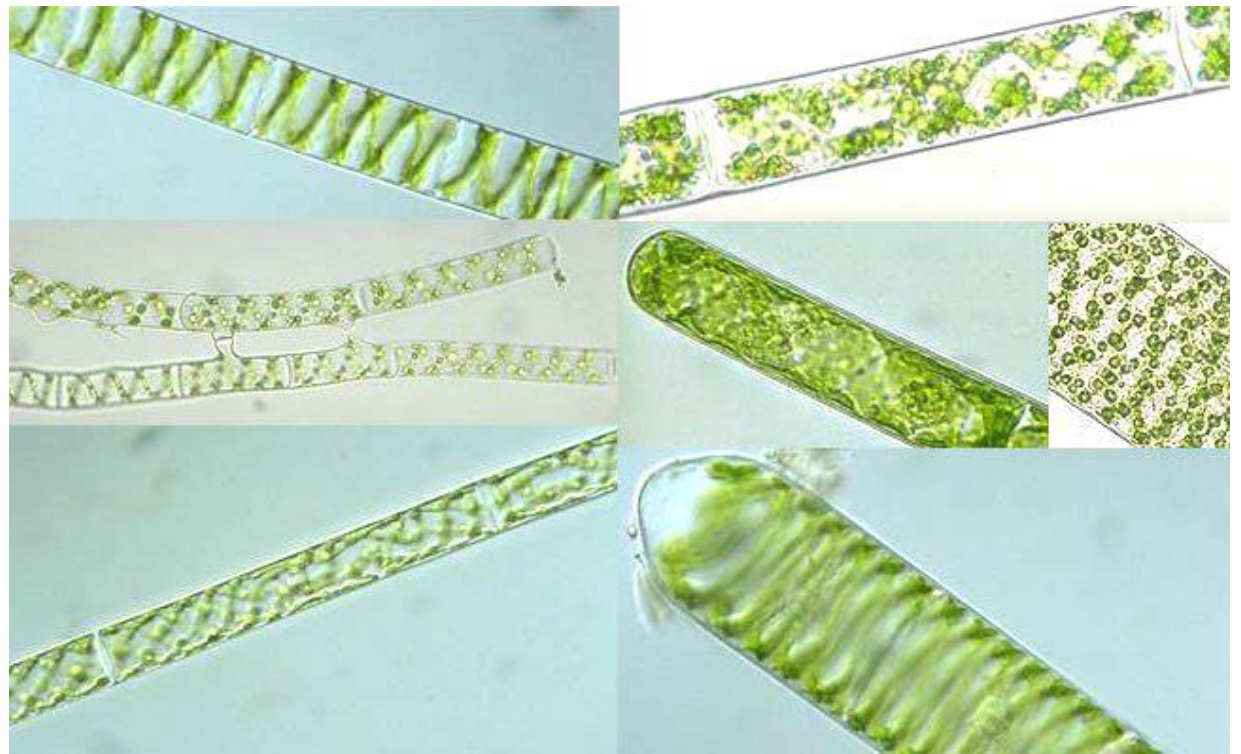
Ekologie: mírně kyselá voda, rašeliniště



Řád: **Zygnematales**
- jařmatky
vláknité nevětvené řasy



Zygnema sp.
<http://www.microscopy-uk.org.uk>



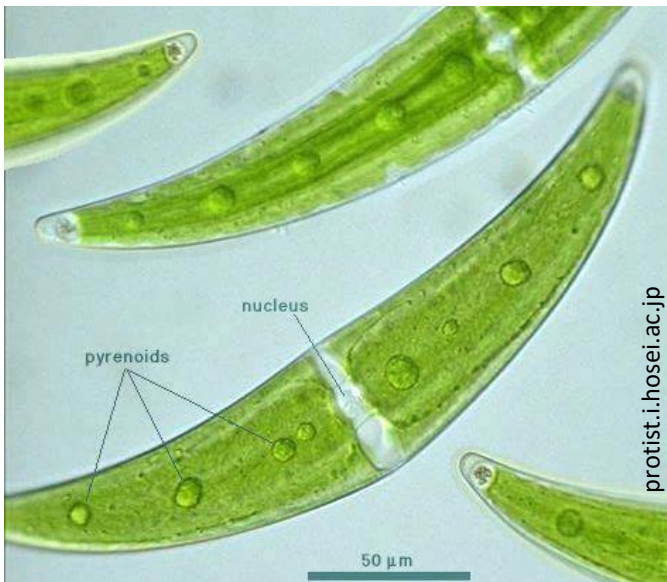
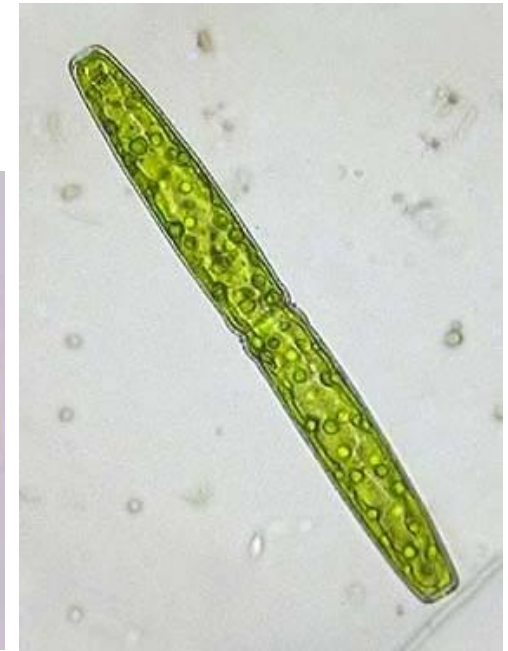
Spirogyra sp.
<http://protist.i.hosei.ac.jp>



Mougeotia sp.
<http://protist.i.hosei.ac.jp>

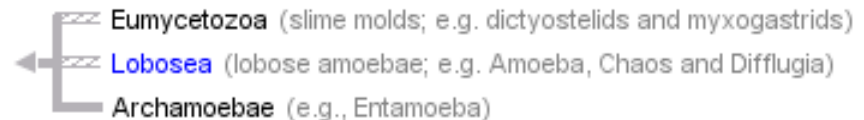
Řád: ***Desmidiiales*** - krásivky, dvojčatkovité řasy

kokální řasy, buňku tvoří dvě semicely (při dělení se buňka „rozpůlí“ a obě dceřinné buňky si dotvoří druhou semicelu)



Pleurotaenium sp.
<http://www.desmids.nl>

AMOEBOZOA stojí na společné vývojové větvi s říší *Opisthokonta*, v krajním případě jsou dokonce s touto říší slučovány do jednotné říše *Unikonta*. Méně „extremističtí“ autoři pak dělí vývojový strom eukaryot na dvě základní větve – *Unikonta* a *Bikonta*, kam řadí vše ostatní, tedy *Plantae*, *Chromalveolata*, *Rhizaria* a snad i *Excavata*, pokud tato nejsou brána jako že stojí na úplně bázi vývojového stromu a nepatří tak přímo ani k jedné ze zmíněných větví. (Základní dělení podle primárního vývoje pohyblivých buněk s jedním nebo dvěma bičíky však dostává drobnou trhlinu zrovna v případě hlenek, konkrétně jejich myxomonád se dvěma bičíky; jiné charakteristiky ovšem staví skupiny *Amoebozoa* a *Opisthokonta* do určité blízkosti, takže problém tkví spíše ve zvolení ne zcela šťastného názvu. Aktuálně je pro větev *Amoebozoa* + *Opisthokonta* prosazován název *Amorphea*, zatímco pro *Archaeplastida* + *SAR* název *Diaphoretickes* a *Excavata* zůstávají bokem.) Uvedené dělení eukaryot podpořilo i zjištění fúzí různých genů pro syntézu určitých látek (shodné pro unikontní a jiné shodné pro bikontní říše; genová fúze byla považována za natolik vzácný úkaz, že by mohla být v evoluci jedinečná), ani to však již neplatí úplně (zjištění „unikontní“ fúze u ruduchy). Říše *Amoebozoa* zahrnuje jednobuňčné měňavkovité a plazmodiální organismy; základními skupinami taxonů jsou vlastní améby a hlenky.



[Název *Eumycetozoa* je používán též pro celou říši; v tom případě by mělo toto jméno prioritu (Zopf 1884, emend. Olive 1975 versus Lühe 1913, emend. Cavalier-Smith 1998), nicméně jméno *Amoebozoa* je obecně zažité, takže by bylo vhodné je zakonzervovat.]

The Amoebozoa are a diverse collection of protozoan eukaryotes, almost all of which are amoebae (i.e. cells that produce pseudopodia, but lack flagella) for some or all of their life cycle. Many produce lobose or fan-shaped pseudopodia (in contrast to the elongate, fine pseudopodia typical of Rhizaria), although short, fine sub-pseudopodia are also common. Amoebozoa includes lineages of 'lobose amoebae' (e.g. the well known *Amoeba* and *Chaos*), the lobose testate amoebae (with the cell enclosed in a shell), most of the lineages of 'slime molds', the pelobionts and Entamoebae, which lack classical mitochondria, and a few mitochondriate flagellates. Amoebozoa were only recently united as group. Detailed microscopy studies had shown that amoebae as a whole were polyphyletic, and thus when early molecular phylogenetic studies based especially on ribosomal RNA sequences placed slime molds, lobose amoebae, pelobionts and entamoebae as multiple independent lineages (Hinkle et al., 1994; Sogin, 1989), this result seemed plausible. In the last few years, increasingly sophisticated molecular phylogenies incorporating many more taxa and/or genes have tended to unite these previously disparate groups (Baptiste et al., 2002; Fahrni et al., 2003), though not always with strong statistical support. A recent study suggests that the pseudopodia-producing flagellate *Breviata* represents the deepest branch within a monophyletic amoebozoa clade (Minge et al., 2008).

'Unikonts': A Clade Consisting of Opisthokonts & Amoebozoans

There is now considerable evidence from molecular phylogenies that the opisthokonts and amoebozoans are closely related (Baldauf et al., 2000; Baptiste et al., 2002), and they also share a handful of other molecular characteristics in common (Richards and Cavalier-Smith, 2005). They have been proposed to be a clade called 'unikonts' because many of these organisms have a single flagellum (Cavalier-Smith, 2002), but biflagellated lineages are also known in this group.

The root of the tree of eukaryotes has been proposed to be somewhere near this lineage, so it is possible the 'unikonts' are paraphyletic (Stechmann and Cavalier-Smith, 2002; Stechmann and Cavalier-Smith, 2003).

Charakteristika říše *Amoebozoa*:

- buňky „nahé“ nebo s pevnou stěnou
- v buňkách může být jedno, dvě nebo více jader
- mitochondriální kristy trubicovité, často větvené (ramikristátní typ; u některých zástupců možná sekundární ztráta)
- běžným jevem je encystace, cysty tvarově různorodé
- buňky většiny zástupců améboidní (přinejmenším některá stadia) s holozoickou výživou (fagocytóza), mnohé taxony mají v životním cyklu více améboidních stadií – tvarově jsou buňky amoebozoí natolik různorodé, že je nelze s jistotou označit za homologické typy ani určit, jaký tvar mohl mít společný předek celé skupiny
- pohyb améboidní, dochází k vytváření panožek (pseudopodií) různých tvarů
- u některých zástupců (vlastní hlenky) se tvoří bičíkaté buňky
 - ancestrální typ pravděpodobně dvojbičíkatý, u mnohých zástupců redukce bičíkového aparátu
- rozmnožování pohlavní nebo nepohlavní
- jako plodné struktury se vytvářejí
 - sporokarpy (subaerické struktury, často stopkaté, které se diferencují z jednotlivých améboidních buněk nebo plazmodií a dávají vznik vzácně jedné, obvykle většímu množství spor)
 - nebo sorokarpy (sdružením mnoha améboidních buněk vzniká mnohobuněčná masa, ze které se vyvíjí mnohobuněčný plodný útvar)

Do říše *Amoebozoa* patří (mimo další, méně významné skupiny):

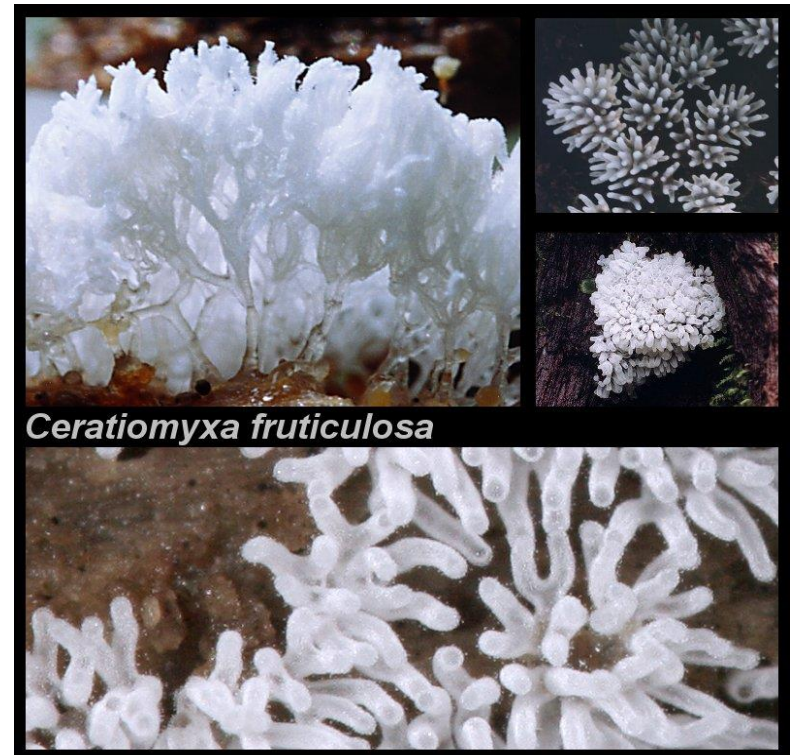
- *Tubulinea* – vlastní améby (patří sem např. známé měňavky nebo krytenky), pro které jsou charakteristická tubulární, subcylindrická pseudopodia nebo změna tvaru pohyblivé formy mezi zploštělou (roztáženou do šířky) a subcylindrickou; při pohybu dochází k jednosměrnému pohybu cytoplazmy v jednotlivých pseudopodiích nebo i v celé buňce

Protosteliální skupiny hlenek [dříve třída *Protostelea* (*Protosteliomycetes*)]

– nejjednodušší mikroskopické hlenky; vytvářejí améboidní (myxaméby), případně též améboviliální buňky (běžně známé jako myxomonády) s akrokontními bičíky

– mohou vznikat plazmodia; stopkaté sporokarpy obsahují málo spor (max. 8)

– vyskytují se v půdě i na rozkládajících se organických substrátech

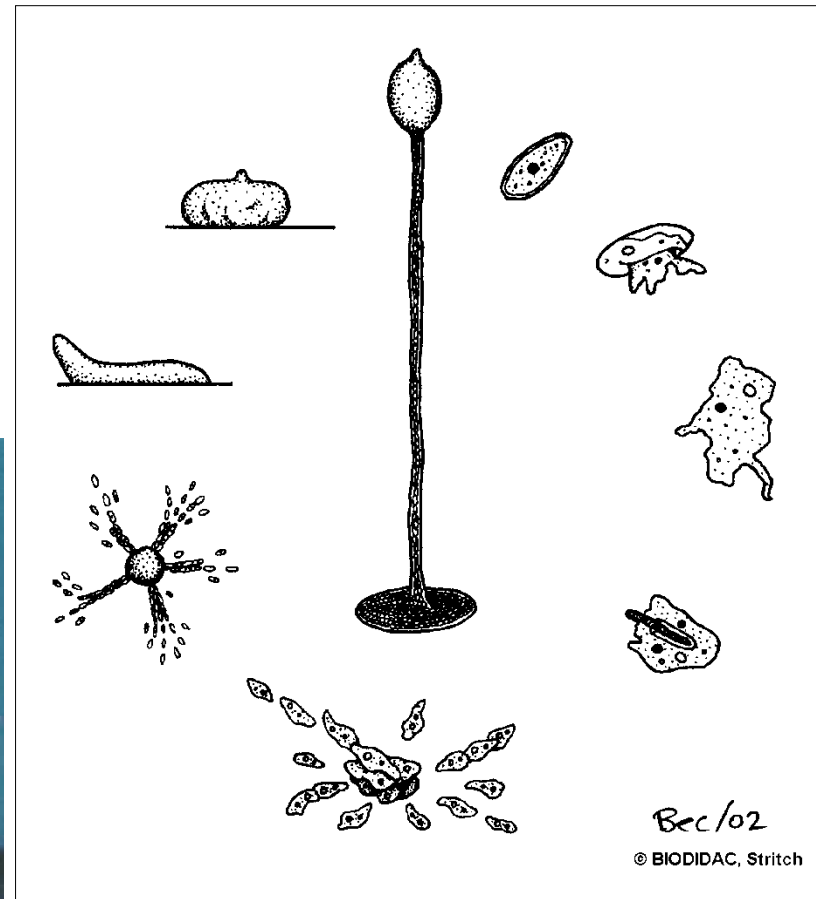


DICTYOSTELIA [též třída *Dictyostelea (Dictyosteliomycetes)*]

- označované též jako „cellular slime moulds“ (oproti vlastním hlenkám vytvářejícím pravá plazmodia); chybí bičíkatá stadia
- tvorba pseudoplazmodií a sorokarpů (znaky shodné s akrasiiemi, od nichž je odlišuje stavba myxaméb, diferenciace sorokarpů a celulózní stěna spor)

životní cyklus je haplobiotický

(na obrázku schematický náčrt životního cyklu *Dictyostelium discoideum*):



MYXOGASTRIA [též třída *Myxogastrea (Myxomycetes)*] – VLASTNÍ HLENKY

trofickou fází představují amébociliáti (myxomonády) nebo améby (myxaméby), následně diploidní plazmodia; výživa všech stadií je holozoická (pohlcování)

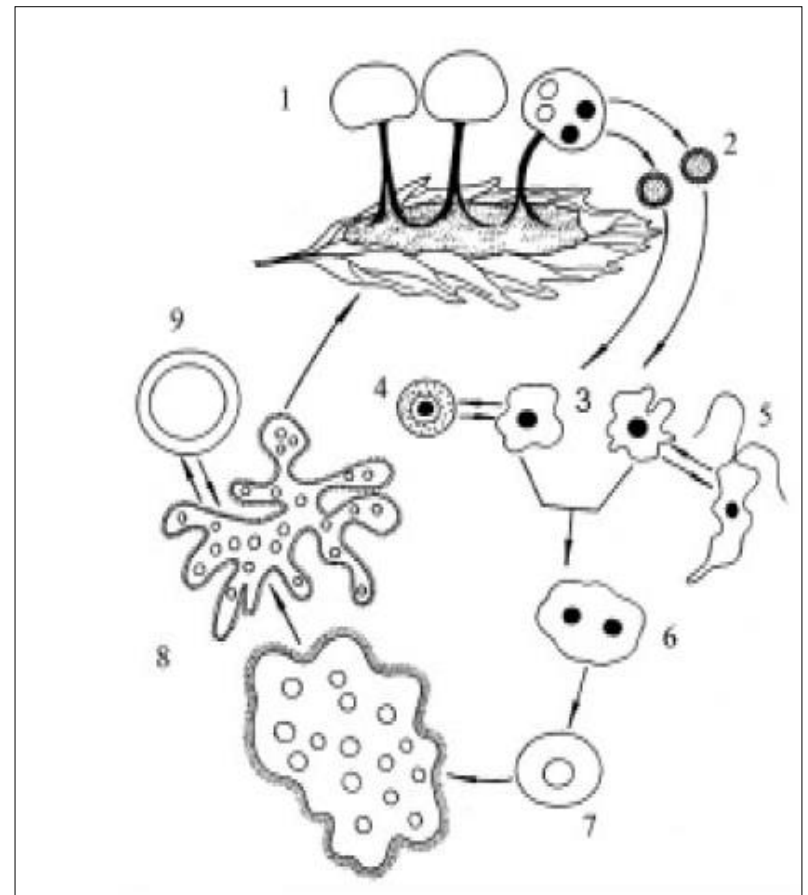
plazmodia – mnohojaderné útvary: proudění plazmy, synchronizované dělení jader, růst i po rozdělení a naopak splývání různých plazmodií téhož druhu

životní cyklus je haplodiplobiotický:

ze spor [2] dochází k uvolnění améb [3] nebo amébociliátů [5] (v závislosti na podmínkách prostředí je možná volná přeměna jednoho stadia v druhé a zpět)

oboje fungují jako gamety => kopulace + a – jedinců => diploidní améby [7] => řada mitóz => mnohojaderné plazmodium [8] (negativně fototaktické)

při přechodu do reprodukční fáze pozitivní fototaxe, na povrchu plazmodia se tvoří tenká blanka – hypothalus => z něj vyrůstají sporokarpy [1] => diploidní jádra se obalují bun. stěnou => meioze => spory



poznámka: taxony *Echinosteliales*, *Liceales*, *Physarales*, *Trichiales*, *Stemonitales* jsou tradičně hodnoceny na úrovni řádů; přinejmenším některé z tradičních řádů jsou zjevně parafyletické

Echinosteliales

tvoří protoplazmodia a sporangia, nejmenší zástupci;
možná příbuznost s podtřídou *Protosteliomycetidae*, spekulace
o společném původu (*Echinostelium*, sporokarp na obr. vpravo)

Liceales

proto- nebo faneroplazmodia, sporokarpy různých typů,
zpravidla chybí kolumela a kapilicium

Lycogala – vlčí mléko, růžová kulovitá aethalia (vlevo), *Enteridium* – několik cm
velká aethalia s pevnou peridií, *Tubifera* – jasně oranž. pseudoaethalia (vpravo)



<http://botany.upol.cz/atlasys/system/>



© D. Dřimalová, 2004

Physarales

faneroplazmodia, sporokarpy různých typů, tvoří se kolumela a kapilicium, často inkrustované CaCO_3 – to je případ aethalií pěnitky popelavé, *Mucilago crustacea* (vpravo) *Fuligo* (slizovka) – žlutá aethalia (vlevo) *Physarum* – tvoří sporangia (foto uprostřed) nebo plazmodiokarpy



http://www.nivicol.de/physarum_globuliferum.htm

Trichiales

přechodný typ mezi fanero- a afanoplazmodiem, tvoří sporangia nebo plazmodiokarpy, kapilicium bohatě strukturované

Trichia

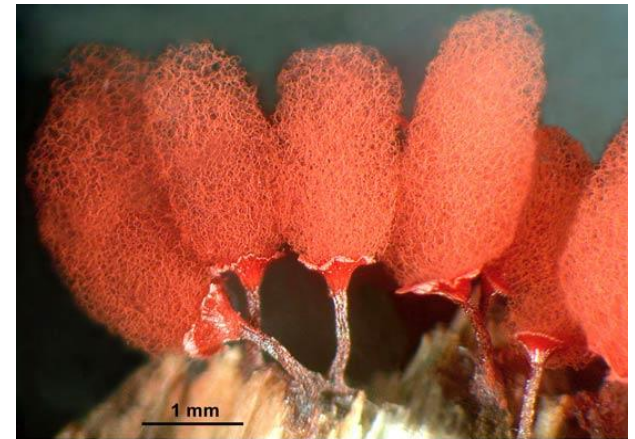
(vlasatka, dole vlevo),

Arcyria

(vlnatka, vpravo)



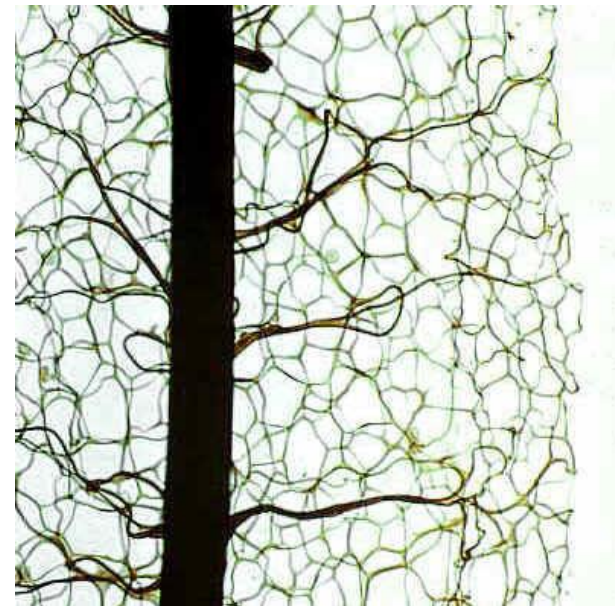
<http://botanika.bf.jcu.cz/mykologie/galerie/myxomycetes/0007/0007.htm>



http://lchetype.free.fr/Images/Myxomycetes/arcyria_denudata.jpg

Stemonitales

stemonitoidní (epihypothalický) typ vzniku sporokarpu (hypothalus se vytváří na spodní straně plazmodia na substrátu)
sporangia s jemnou peridií, vytvořena kolumela a větvené kapilicium *Stemonitis* – pazderek (vlevo celkový pohled na shluk sporangií, vpravo detail části kolumely se síťovitě větveným kapiliciem)



Překvapení (pro někoho) dokonáno jest: Zjištění, že houby jsou (na základě molekulárních dat) příbuznější živočichům než rostlinám, není již tak úplně novinkou.

Nyní však přestávají být *Animalia* a *Fungi* hodnoceny jako samostatné říše a jsou slučovány spolu s některými drobnějšími skupinami dřívějších protozoí (mj. *Ichthyosporea*, *Choanoflagellata*) do říše **OPISTHOKONTA**.

Opisthokonta is a grouping consisting of Animals (Metazoa), the true Fungi and their close protistan relatives. The closest relatives of animals include choanoflagellates, which are free-living unicellular or colonial flagellates, and the parasitic *Ichthyosporea* (also known as Mesomycetozoa). Fungi are most closely related to a group of amoebae called nucleariids.

Opisthokonts share two conspicuous features that are uncommon in other eukaryotes: Almost all cells in this group have flat mitochondrial cristae, while flagellated cells typically have a single emergent flagellum that inserts at the posterior end of the cell (Cavalier-Smith, 1987). The monophyly of this group has been shown convincingly by molecular phylogenies (Baldauf and Palmer, 1993; Lang et al., 1999; Ragan et al., 1996; Ruiz-Trillo et al., 2006; Steenkamp et al., 2006; Wainright et al., 1993), and also by a large, conserved insertion within the protein Elongation Factor 1-alpha (Baldauf and Palmer, 1993; Steenkamp et al., 2006). Recently a possible shared lateral gene transfer has been reported (Huang et al., 2005).

<http://tolweb.org/Eukaryotes/3>

Společnými znaky zástupců této říše jsou jeden posteriorní = opisthokontní bičík (vyjma skupin, kde se bičíkaté buňky netvoří, resp. došlo k jeho druhotné ztrátě – „tlačný“ bičík je mezi ostatními říšemi unikum) a mitochondrie s plochými kristami (které pak už nalezneme jen u skupiny *Discicristata* /viz říši *Excavata*/).

Říše *Opisthokonta* je některými autory považována za zcela bazální skupinu eukaryot (od které se postupně odštěpovaly větve vedoucí k dalším říším) nebo jinými autory za skupinu stojící na společné větvi s říší *Amoebozoa*, odděleně od říší ostatních.

(Dobré pojednání o evoluční problematice skupiny *Opisthokonta* přináší Počátky živočišné říše, viz <http://www.vesmir.cz/clanek.php3?CID=6785>.)

Zřejmě hned na počátku vývoje se oddělily dvě základní větve směřující k živočichům (*Metazoa*) a k houbám (*Fungi*).

Podříše **HOLOZOA** obsahuje vedle živočichů (*Metazoa*, u nichž došlo k vývinu mnohobuněčných těl) několik sesterských skupin jednobuněčných organismů.

Jednou z nich jsou *Ichthyosporea* (též *Mesomycetozoea*) – jednobuněčné (některé druhy tvoří protáhlé améboidní buňky), ale mohou tvořit i hyfám podobná vícejaderná vlákna; většinou jde o parazity živočichů (ryb nebo členovců), někteří zástupci jsou volně žijící saprotrofové;

– do této skupiny patří mimo jiné *Amoebidium parasiticum* nebo zástupci někdejšího řádu *Eccrinales* – organismy dříve řazené na základě morfologické podobnosti a shodné ekologie (žijí v trávicím traktu korýšů, mnohonožek nebo hmyzu) mezi trichomycety (více u skupiny *Kickxellomycotina*).



„Houbovou podříší“ představuje taxon, aktuálně vystavený pod názvem **NUCLEETMYCEA** – i ten obsahuje vedle vlastních hub několik sesterských skupin jednobuněčných organismů.

- **Nuclearia** – organismy známé z půdy nebo sladkých vod; mají zakulacené améboidní buňky, ze kterých vybíhají protáhlá filopodia

Nuclearia thermophila.

Zdroj: NEON;
http://en.wikipedia.org/wiki/Nucleariid#mediaviewer/File:Nuclearia_sp_Nikko.jpg

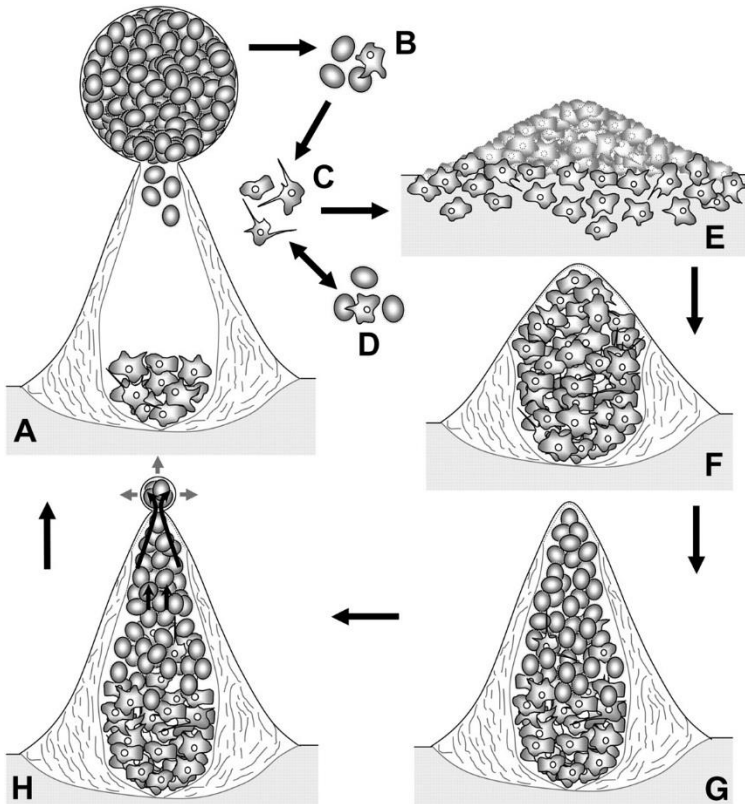
- **Rozella** (v poslední době též *Rozellida* nebo *Cryptomycota*) byla kladena mezi *Chytridiomycota* v klasickém pojetí (houby s bičíkatými stadii), dnes stojí jako samostatný taxon, zahrnující četné vývojové větve (jež lze těžko charakterizovat na základě viditelných znaků); souhrnně lze říci, že jde o jednotlivé buňky, žijící obvykle endo- nebo epibioticky na buňkách jiných organismů; tvoří zoospory s jedním bičíkem a cysty bez chitinózní nebo celulózní stěny



Cysty *Rozella allomycis* v buňkách *Allomyces*.

Foto Timothy James; http://en.wikipedia.org/wiki/Rozella#mediaviewer/File:Rozella_allomycis2.jpg

- *Fonticula alba* – monotypický taxon, dříve považovaný za příbuzný akrasii nebo diktyostelií, protože i zde dochází k agregaci améboidních buněk a vzniku stopkatého „sorokarpu“ – nahloučené buňky vytvoří dutou stopku z extracelulárně vyloučené hmoty, vyztuženou fibrilární matrix; buňky uvnitř této stopky se následně encystují a stanou se z nich spory s pevnou stěnou, které jsou vytlačeny stopkou vzhůru a vytvoří shluk (sorus), ze kterého se pak uvolňují



Life cycle of *Fonticula alba* based on (Worley et al. 1979; Deasey 1982). (A) Mature fruiting body (sorocarp) with a mucoid spore mass (sorus) atop the stalk made of extracellular matrix material. Not all spores get incorporated into the spore mass at maturity, note spores subtending the sorus. At the bottom of the sorocarp, some amoebae remain, which do not become spores. (B) Spores, which are surrounded by a mucus sheath, germinate as amoebae. (C) Trophic amoebae with filopodia. (D) Amoebae can encyst to form cysts morphologically identical to spores. Cysts germinate as amoebae. (E) Amoebae aggregate to form a mound. (F) The aggregate forms a common slime sheath, and sorogenic amoebae secrete an extracellular matrix of stalk material. (G) The upper two-thirds of amoebae within the stalk begin to encyst to form spores. (H) When the stalk reaches maturity, a bulge forms at the apex and spores are mechanically forced upward into the sorus, which expands as spores are forced upward.

Zdroj: Phylogeny of the “Forgotten” Cellular Slime Mold, *Fonticula alba*, Reveals a Key Evolutionary Branch within Opisthokonta.

<http://mbe.oxfordjournals.org/content/26/12/2699/F1.expansion.html>

Copyright © 2014 [Society for Molecular Biology and Evolution](http://www.societyfor-molecular-biology-and-evolution.org/)

FUNGI - HOUBY

stélka obvykle tvořena **hyfami**, ve vegetativní fázi tvořícími **mycelium** (výjimečně jednobuněčné, schopné tvořit pučivé pseudomycelium (kvasinky)



jednodušší typy mají stélky nepřehrádkované (přehrádky oddělují pouze reprodukční struktury), vývojově odvozenější mají hyfy rozdělené centripetálně rostoucími přehrádkami - **septy** (obr. vlevo)

septum má uprostřed **pór** (různého typu u různých skupin), kterým mohou procházet látky i organely
nejdůležitější složkou buněčné stěny (přinejmenším ve stěnách spor) je **chitin** v kombinaci s jinými složkami (typicky **β -glukan**; zřídka chitin chybí)

zásobní látkou je nejčastěji **glykogen**, ojediněle i škrob (u primitivních vřeckatých - *Taphrina*)

výživa heterotrofní, příjem potravy osmotrofní (ne fagocytóza)

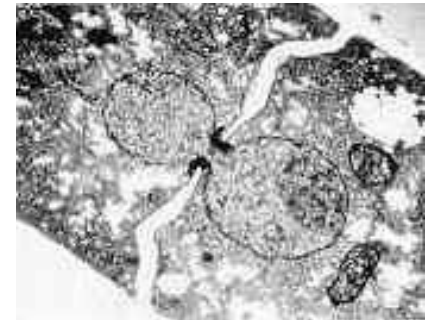
chybí jakékoli **plastidy** a fotosyntetické pigmenty; jsou však přítomna jiná barviva (karoteny, xanthofyly aj.)

jsou vytvořeny mitochondrie (druhotná redukce u mikrosporidií) a peroxisomy

tvoří-li se gamety, jsou bičíkaté u vývojově původních skupin (chybí mikrotubulární struktury typu mastigonemat); u odvozených skupin **nejsou pohyblivé buňky**



vše z <http://www.mycolog.com/CHAP4a.htm>



výskyt, ekologie:

saprofyté i parazité,
některé vytvářejí
symbiotické vztahy
(lichenismus, mykorhiza)

rostou po celém světě,
ve všech možných
biotopech - půda, zbytky
organismů, vzduch, voda
(méně časté), v případě
parazitů hostitelské
organismy

hospodářské využití -
výroba antibiotik,
potravinářství, jedlé
druhy, ale i jedovaté
a patogenní houby

System:

- ***Microsporidiomycota*** – mikrosporidie

Dříve protozoální oddělení, na základě molekulárních
analýz přiřazené k houbám. Spekuluje se o možných
příbuzenských vztazích tohoto oddělení; vyloučena
není ani varianta, že jde o sesterskou skupinu hub.

- ***Chytridiomycota*** – chytridie

- ***Neocallimastigomycota***

- ***Blastocladiomycota***

- ***Zygomycota*** – houby spájkivé

- ***Glomeromycota*** (endomycorrhizní houby)

- ***Ascomycota*** – houby vřeckaté

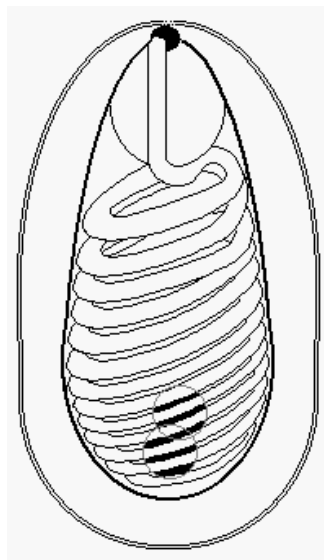
- ***Basidiomycota*** – houby stopkovýtrusné



MICROSPORIDIA [též MICROSPORIDIOMYCOTA]

- MIKROSPORIDIE (HMYZOMORKY)

obligátní intracelulární silně specializovaní parazité živočichů (hl. ryb a členovců)
– stélka velmi redukována, jednobuněčná
– bičíkatá stadia chybí (nejsou vyvinuty ani kinetosomy ani centrioly)
vegetativní buňka (tzv. meront) bez buněčné stěny, mitochondrií (jsou redukovány na tzv. mitosomy – ztratily vlastní genom, jsou tedy syntetizovány dle genů v jádře; není zde ani schopnost oxidativní fosforylace), zásobních látek, lyzozomů aj., ribosomy se sedimentační konstantou 70S (jako prokaryota!!)



sporulace: meront se mění na sporont, oblaňuje se a vzniká spora (stěna - exospor bílkovinný, endospor chitinózní)
– specifická vnitřní stavba - pólové vlákno, polaroplast, „vakuola“
– při podráždění v tkáních hostitele se polární vlákno vychlípí a obsah spory (sporoplazma) je vytlačen vakuolou ven

Zástupci:

Nosema apis (hmyzomorka včelí) - včelí úplavice

N. bombycis (h. bourcová) - žloutenka bourců

N. locustae - „biologický boj“ se sarančaty



CHYTRIDIOMYCOTA - CHYTRIDIOMYCETY

V dřívějším širokém pojetí odd. *Chytridiomycota* představovalo parafiletickou skupinu, kde zcela stranou od zřejmě monofyletické větve (*Chytridiales*, *Spizellomycetales*, pokročilejší *Monoblepharidales*) stojí řád *Blastocladales* a dosti izolovaně i *Neocallimastigales*, hodnocené dnes jako samostatná oddělení.

Charakteristika skupiny (oddělení) *Chytridiomycota*:

- vegetativní stélka holokarpická (primitivní jednobuněční zástupci) nebo eukarpická, monocentrická nebo polycentrická
- nevětvené nebo větvené rhizoidy (obvykle bezjaderné) => u polycentrických typů tvoří **rhizomycelium**
- odvozené typy tvoří **cenocytické** mycelium s **chitinózní** buněčnou stěnou, případně rozdělené pseudosepty
- Golgiho aparát (sestava cisteren) + komplex microbodies a lipidových globulí
- jaderná blána v průběhu mitózy otevřená na pólech jádra
- **rumposom** je specifická struktura pod stěnou zoospor, spojená mikrotubuly s kinetosomem – pravděpodobně jde o fotoreceptor

výskyt, ekologie:

vodní a půdní saprotrofové nebo paraziti na různých skupinách řas, hub, rostlin i bezobratlých živočichů

nepohlavní rozmnožování:

- tvorba zoospor ve sporangiích, která se otevírají víčkem (operkulátní) či jinak (zpravidla štěrbinou - inoperkulátní)
- zoospory typicky jednobíčíkaté (běžný stav; oproti tomu vícebíčíkaté zoospory jsou v samostatné skupině *Neocallimastigomycota*), opisthokontní, bičík hladký

pohlavní rozmnožování:

- izogamie, anizogamie, oogamie, vzácně gametangiogamie nebo somatogamie
- životní cyklus je obvykle **haplobiotický** (ale jsou i případy, kdy zygota neprodělá meiozu a vyroste z ní diploidní stélka nesoucí sporangia)

výskyt, ekologie:

vodní a půdní saprotrofové nebo paraziti na různých skupinách řas, hub, rostlin i bezobratlých živočichů

CHYTRIDIOMYCETES

- houby se stélkou monocentrickou nebo polycentrickou s rhizomyceliem; znaky většinou odpovídají celkové charakteristice oddělení *Chytridiomycota*
- pohlavní proces typicky izogamický nebo anizogamický

Podrobné informace o jednotlivých skupinách:

Martha Powell et al., Chytrid Fungi Online;

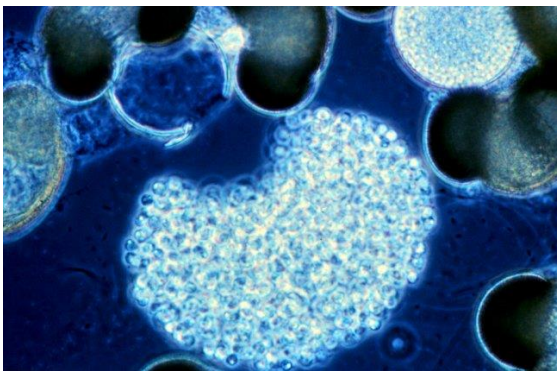
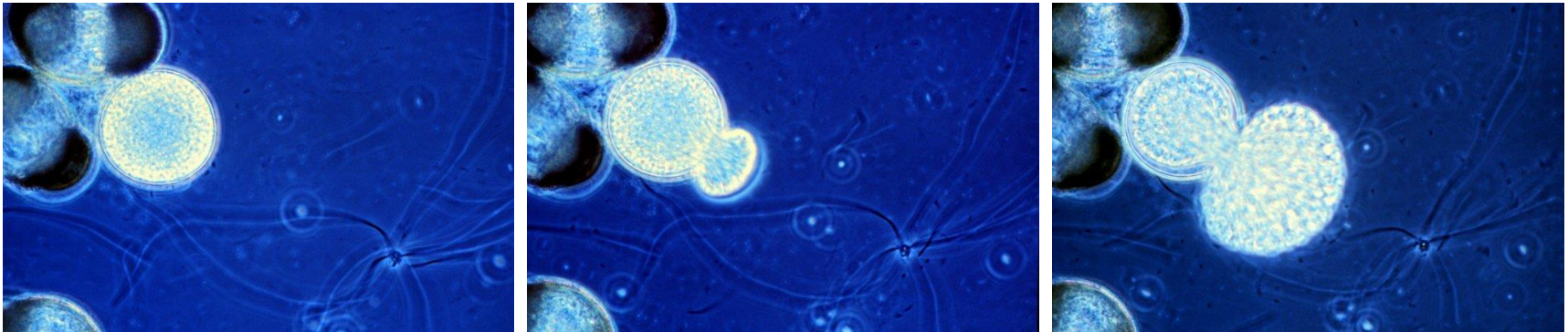
<http://bama.ua.edu/~nsfpeet/index.html>



CHYTRIDIOMYCETES

– houby s jednoduchou stélkou nebo rhizomyceliem; znaky většinou odpovídají celkové charakteristice oddělení *Chytridiomycota*

Podrobné informace o jednotlivých skupinách:
Martha Powell et al., Chytrid Fungi Online;
<http://bama.ua.edu/~nsfpeet/index.html>



Zoospory *Chytridium confervae* se uvolňují do vodního prostředí v bezblanném shluku. Sporangium je operkulární – zbytek odklopeného víčka je vidět na posledním záběru vlevo dole.

Foto Don Barr; <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>

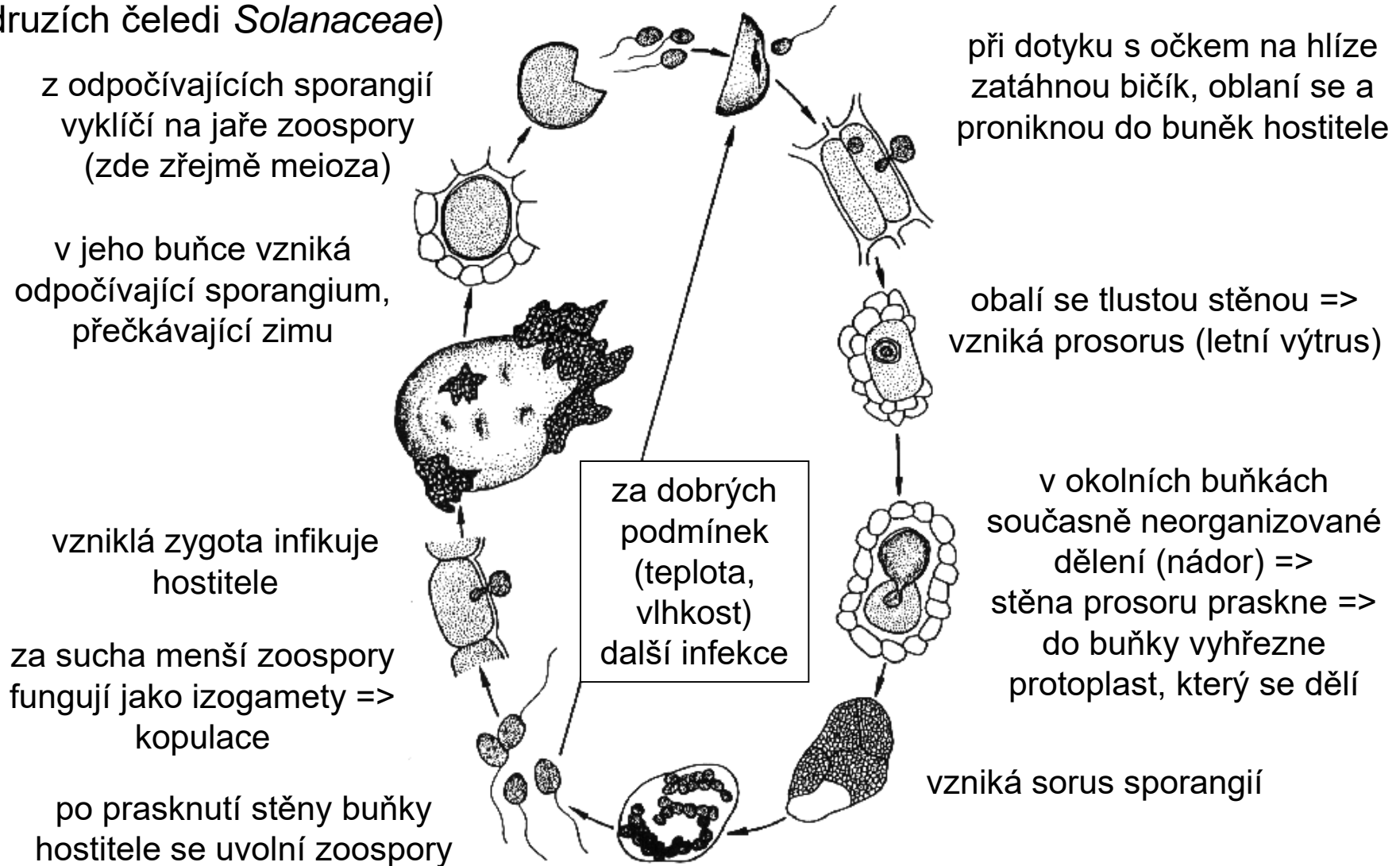
Chytridiales

– jednobuněčné stélky s jednoduchým systémem rhizoidů nebo bez rhizoidů a buněčné stěny

(vnitrobuněční parazité), nikdy vláknitá myceliální stélka

Synchytrium endobioticum (rakovinec bramborový)

hospodářsky významný parazit, přísně karanténní choroba (klíčivost spor až 20 let)
nádory na hlízách, napadá ale i nadzemní orgány brambor
choroba pravděpodobně nepochází z jižní Ameriky, ale z Evropy (na planých
druzích čeledi *Solanaceae*)



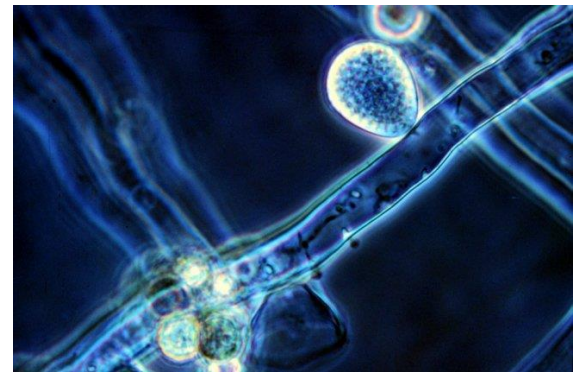
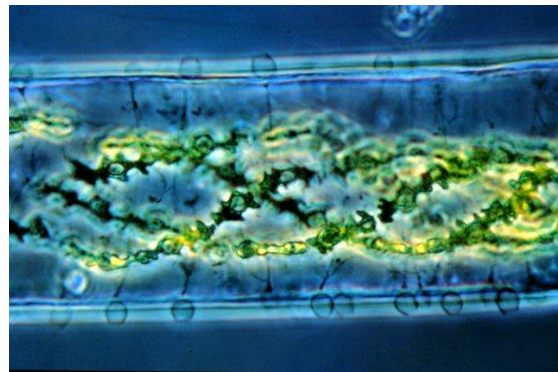
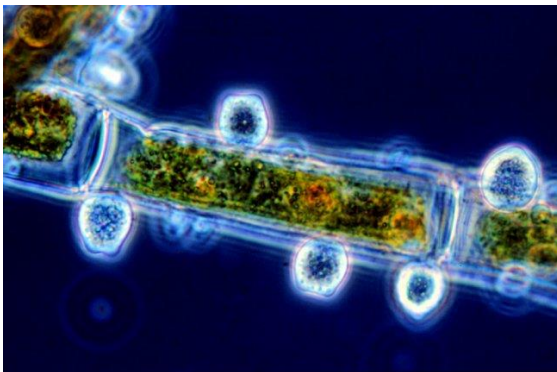
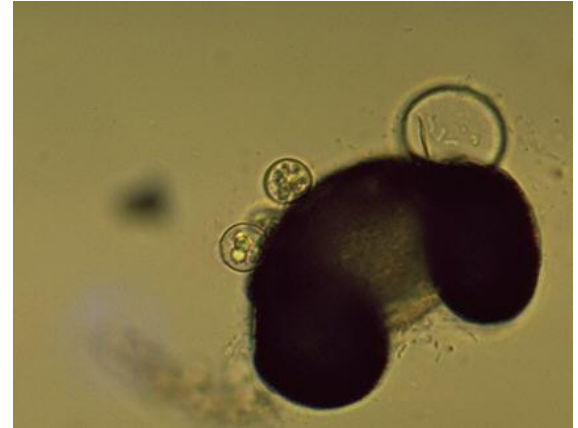
Rhizophydiales

Vpravo: Sporangia *Rhizophidium pollinis-pini* na pylových zrnech borovice napadaných ve vodě.

<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/wong/Bot201/Chytridiomycota/Chytridiomycota.htm>

Dole zleva: *Rhizophidium granulosporum*, sporangia na vláknu *Oedogonium* sp., prázdná sporangia na vláku *Spirogyra* sp.; *Rhizophydium graminis*, zralé a prázdné sporangium na kořenovém vlásku pšenice (do něj jsou vrostlé jemné rhizoidy).

Foto Don Barr; <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>



Aktuálně je ve středu pozornosti *Batrachochytrium dendrobatidis* – parazitický druh decimující populace obojživelníků (kožní infekce, omezující funkci kůže, při silné nákaze může vést k úhynu napadených jedinců), který se v poslední době stal celosvětovou hrozbou.

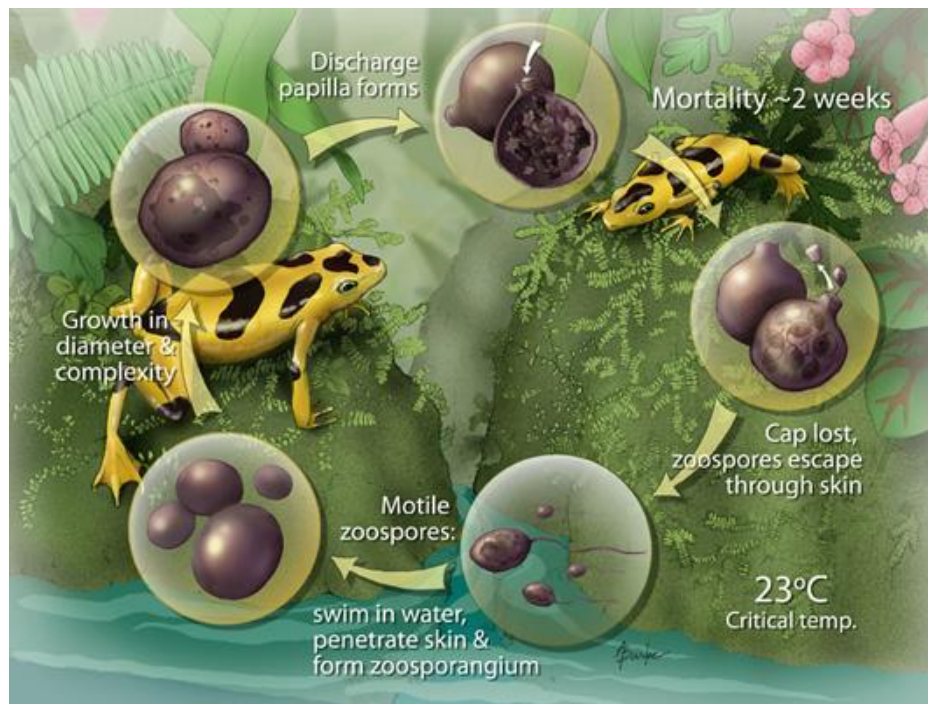
Životní cyklus *Batrachochytrium dendrobatidis*

Zdroj: D. Knight, The world of frogs, Chytrid fungus;
<http://theworldoffrogs.weebly.com/chytrid-fungus.html>

Rozbor problematiky v češtině:

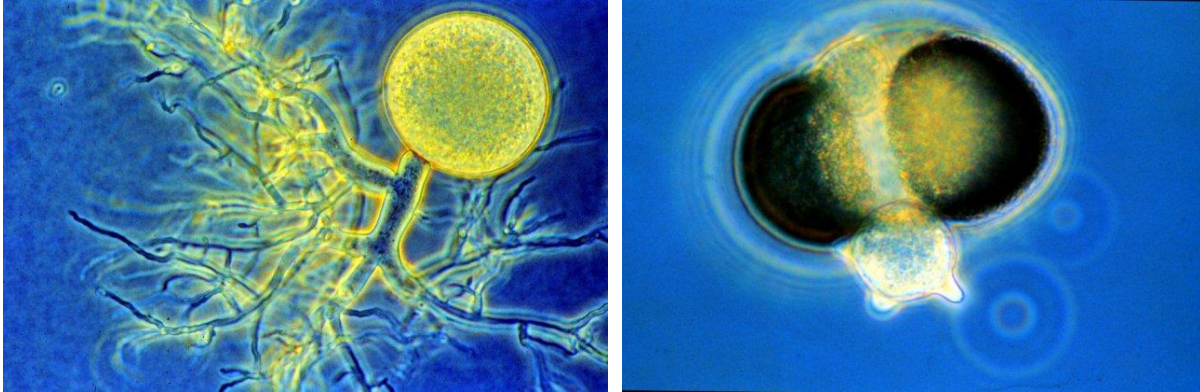
Civiš et al., Chytridiomykóza – hrozba pro naše obojživelníky?

[http://www.casopis.ochranaprirody.cz/res/data/0020/002383.pdf](http://www.casopis.ochranaprirody.cz/res/data/020/002383.pdf)



Spizellomycetales

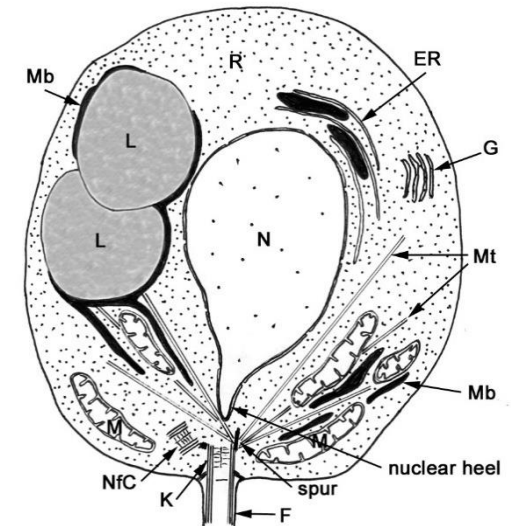
– řád byl vymezen dle znaků v ultrastruktuře zoospor (viz kresbu vpravo, např. chybí rumposom)



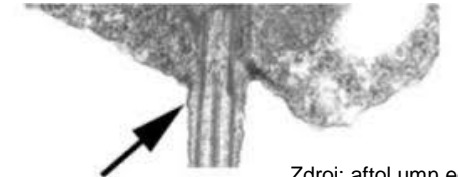
Vlevo: *Spizellomyces punctatus*, sporangium se systémem rhizoidů (snímek z kultury).

Vpravo: *Spizellomyces pseudodichotomus*, sporangia v/na pylovém zrně.

Foto Don Barr; <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>



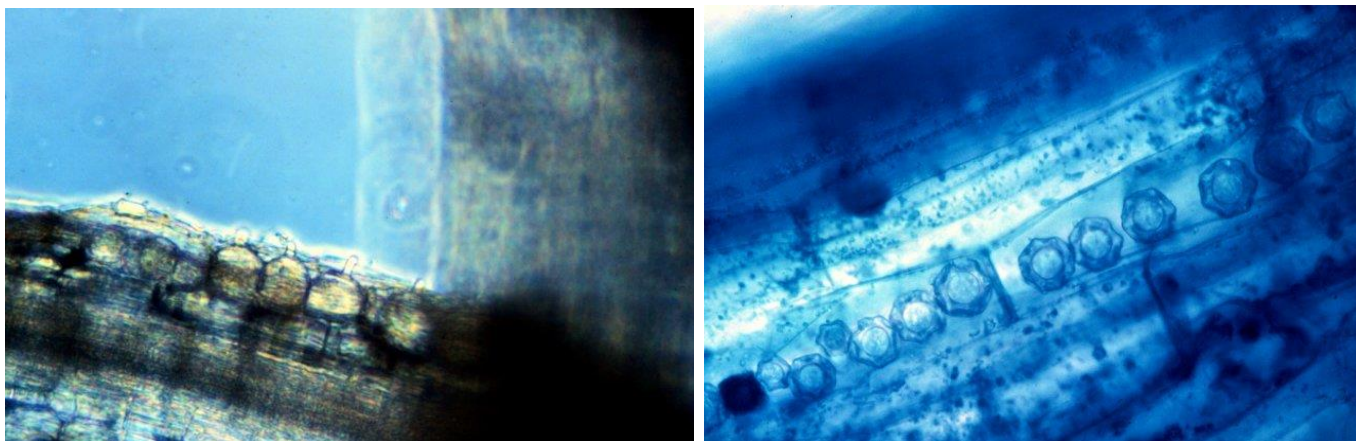
<http://bama.ua.edu/~nsfpeet/Spizellomyces%20zoospores.htm>



Zdroj: aftol.umn.edu
2(0) electron-opaque plug absent
(i.e., Spizellomycetales)
unpublished image © PM Letcher 2010

Mezi organismy, které aktuálně nejsou pevně zařazeny v systému hub (taxony standardně označované „incertae sedis“), je mimo jiné rod *Olpidium* (nepatří do řádu *Spizellomycesales*, kam byl tradičně řazen) – zůstává prozatím „viset v luftu“ mezi dílčími vývojovými větvemi chytridií a spájivých hub.

Olpidium brassicae (lahvičkovka zelná, české jméno podle tvaru endobiotických zoosporangii), parazitický druh způsobující padání klíčnic rostlinek brukvovitých (odumření hypokotylu), navíc fungující jako vektor virů



Olpidium brassicae v kořenových buňkách – vlevo sporangia, vpravo odpočívající spory.

Foto Don Barr; <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>

MONOBLEPHARIDOMYCETES

- nejodvozenější skupina chytridiomycet, zřejmě konečný vývojový článek
- hlavně vodní a půdní saprofyté
- rozvětvené cenocytické mycelium s pseudosepty (pravá septa oddělují pouze gametangia), jednodušší typy mají stélku nevětvenou
- nepohlavní rozmnožování zajišťují autospory nebo zoospory
- pohlavní proces: oogamie – oplození nepohyblivých oosfér spermatozoidy (anterozoidy)



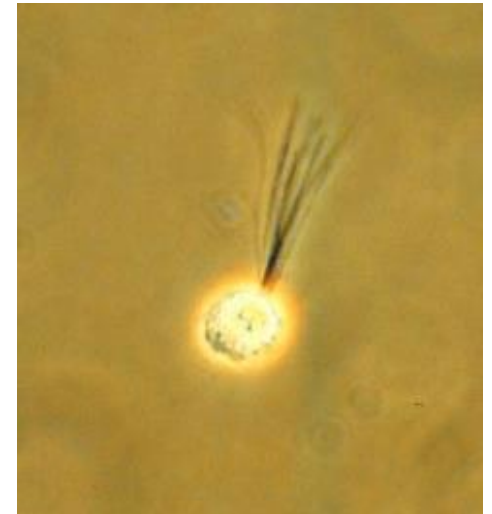
Monoblepharella sp., stélka s anteridii (protáhlé útvary) a oogonii; tlustostěnné kulaté útvary jsou pravděpodobně trvalé spory vzniklé z oplozených oosfér.

Foto Don Barr; <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>

NEOCALLIMASTIGOMYCOTA (samostatná vývojová linie mimo chytridie)

[jediná čeleď *Neocallimastigaceae* v řádu *Neocallimastigales*]

- obligátně anaerobní saprobionti, žijící v trávicím traktu (bachoru nebo střevech) býložravých savců, kde se podílí na rozkladu sacharidů (ve zřejmé symbióze s bakteriemi a protozoálními mikroorganismy)
- není vyloučeno, že se mohou vyskytovat i v jiných typech anaerobního prostředí (ve vodních či suchozemských ekosystémech)
- postrádají mitochondrie, namísto nich mají redukované hydrogenosomy
- vytvářejí jedno- nebo mnohobičkaté zoospory (viz snímek níže); s kinetosomem je spojen komplex mikrotubulů, vybíhajících kolem jádra



<http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/wubah/10-1.jpg>



Plate 3.1 Scanning electron-micrographs of sporangia of rumen anaerobic fungi attached to lucerne stem from rumen digesta of a steer 24 hours after feeding. Bar marker = 50µm (Source: Bauchop 1985).

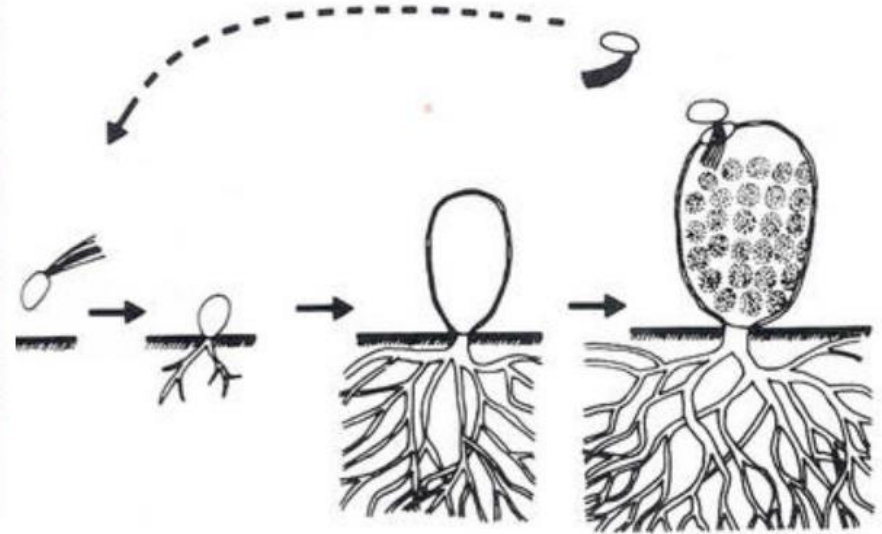


Figure 3.3 Life cycle of the anaerobic fungi in the rumen showing the release of the zoospores from the sporangia and re-infection of particulate digesta (Source: Bauchop 1985).



Plate 3.2 Scanning electron-micrographs of sporangia of rumen anaerobic fungi on red clover fragments from the digesta of a steer 24 hours after feeding with meadow hay. Bar marker = 50µm (Source: Bauchop 1985).



Plate 3.3 Rumen anaerobic fungi colonising wheat straw leaves that had been incubating in a nylon bag in the rumen for 24 hours. Bar marker = 50µm (Source: Bauchop 1985).

První skupinou, odštěpenou v rámci změn pojetí systému od parafyletického oddělení *Chytridiomycota*, byl řád *Blastocladales* (mj. pro chybějící diktyosomy). Tento řád stojí naopak blízko skupině *Zygomycota*; buď představuje rovnocennou sesterskou skupinu nebo možná i skupinu, ze které se spájkivé houby vyvinuly.

BLASTOCLADIOMYCOTA

[taxon klasifikovaný v pojetí některých autorů též na úrovni třídy *Allomyces*]

- aerobní nebo fakultativně anaerobní organismy, žijící ve vodním i suchozemském prostředí jako saprobionti nebo parazité hub, rostlin nebo živočichů
- cenocytická stélka, mono- nebo polycentrická
- bičíkaté zoospory
- pohlavní proces: izogamie či anizogamie (pohyblivé gamety)
- poprvé u hub se objevuje rodozměna v případě haplo-diplobiotického živ. cyklu
- zástupci: *Allomyces* (půdní druhy), *Blastocladiella* (půdní i vodní saprotrofové), *Physoderma* (parazité cévnatých rostlin), *Coelomomyces* (parazité členovců)

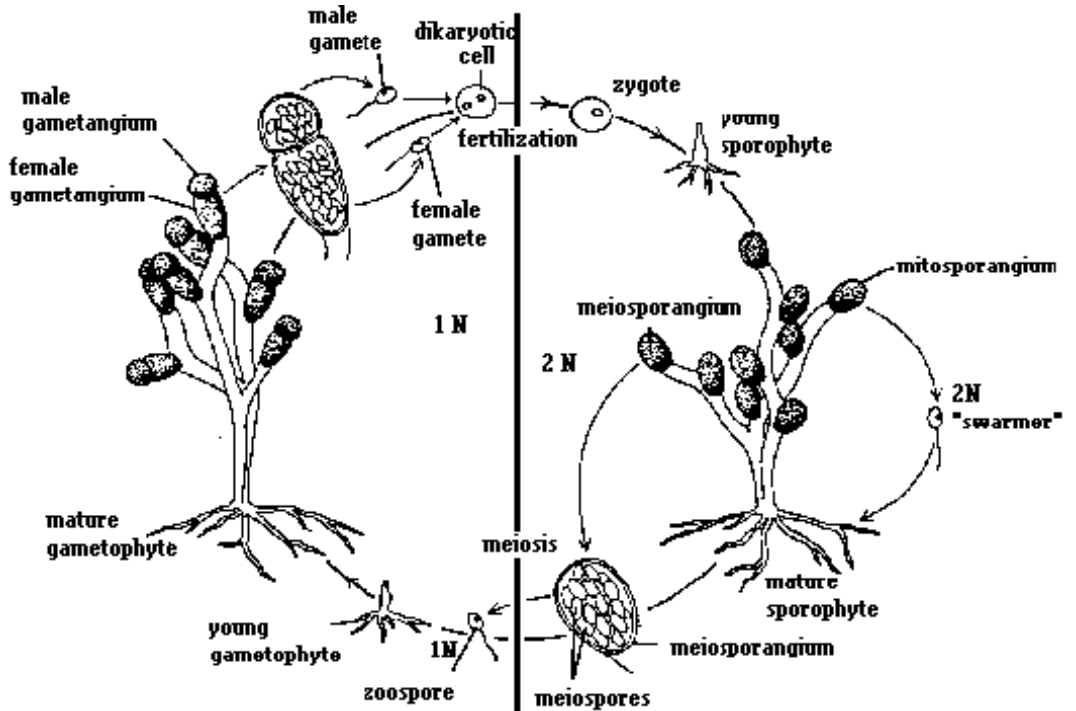
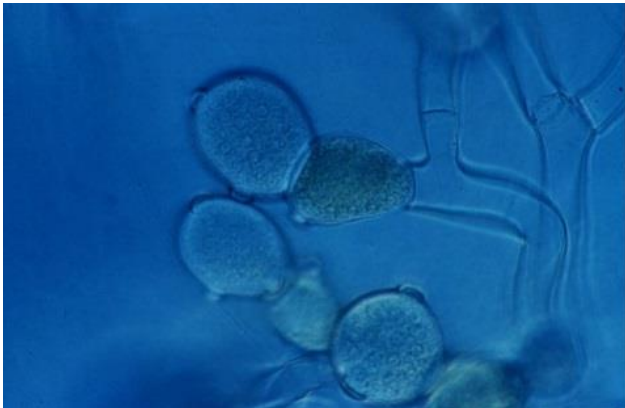


Nahoře: *Blastocladia emersoni*, sporangiofor se sporangiem; na bázi je viditelný systém rhizoidů.

Uprostřed: *Allomyces arbuscula*, gametangia: v terminální pozici anteridia, pod nimi oogonia.

Dole: *Allomyces arbuscula*, odpočívající spory (po klidovém období se stávají sporangii, z nichž se uvolňují zoospory).

Foto Don Barr; <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/barr.html>



ZYGOMYCOTA – HOUBY SPÁJIVÉ (dnes již jen pomocná skupina)

mnohojaderné cenocytické mycelium (u odvozených skupin i přehrádky)

základní složka buněčných stěn chitin, doprovázený chitosanem, příp. jinými cukry

nepohlavní rozmnožování – sporangiospory, příp. tlustostěnné chlamydospory a jiné typy nepohlavních spor

pohlavní rozmnožování – gametangiogamie, vzniká **zygospora** (zygosporangium)

V tradičních systémech stojí toto oddělení na bázi vývoje skupiny *Eumycota* neboli vlastních hub, stojící vývojově „nad“ nejprimitivnějším skupinou hub, oddělením *Chytridiomycota*. Již dlouho je zpochybňována prezence/absence bičíkatých stadií coby znak, na němž je založena separace taxonů na tak vysoké úrovni, jakou představuje oddělení (u jiných skupin organismů tomu tak není).

Již u oddělení *Chytridiomycota* jsme si navíc zmínili, že jde zřejmě o taxon parafyletický, a zmíněna byla i zřejmá příbuznost oddělení *Blastocladiomycota* (resp. třídy *Allomyces* v některých systémech) právě se spájivými houbami.

Aby to nebylo tak jednoduché, ani tradičně pojímané oddělení *Zygomycota* není monofyletickou skupinou. V první řadě byly odštěpeny skupiny symbioticky žijících hub, řazené následně do samostatného oddělení *Glomeromycota*.

Minulosti již patří i ekologicky vymezená třída *Trichomyces* – přinejmenším jeden (u *Amoebidiales* to bylo zřejmé již dlouho), ale dnes už dva řády (na základě molekulárních dat též *Eccrinales*) vůbec nepatří mezi houby (více u této ex-třídy).

The Zygomycota are thought to have diverged from the remaining fungi before the colonization of land by plants 600-1,400 million years ago (Berbee and Taylor 2001; Heckman et al. 2001).

Molecular phylogenetic studies place the Zygomycota near the base of the kingdom Fungi, diverging after the Chytridiomycota, the most basal fungal lineage (James et al. 2006; White et al. 2006). However, as presently circumscribed, it is uncertain whether the Zygomycota represent a monophyletic group. Studies using SSU rDNA sequence data have generated molecular phylogenies suggesting the Zygomycota may be either para- or polyphyletic (Bruns et al. 1992; Tanabe et al. 2000, 2004). With the recent removal of the Glomales from the Zygomycota (Schüßler et al. 2001), this phylum is restricted to species which form zygospores through mycelial conjugation, at least in those species where sexual reproduction is known.

Prior to the use of molecular phylogenetics, the Zygomycota were classified into two classes, the Zygomycetes and Trichomycetes (Alexopoulos et al. 1996). Analyses of SSU rDNA sequences, however, have shown that the Trichomycetes are polyphyletic, comprising what we now know are Ichthyosporean protozoans related to animals (Benny and O'Donnell 2000; Ustinova et al. 2000) and also some true Fungi, the Harpellales, which are nested within the Zygomycetes (O'Donnell et al. 1998; Tanabe et al. 2000).

Although relationships among the orders are poorly understood, analyses of RPB1 DNA sequences resolved a clade comprising the Kickxellales-Harpellales-Dimargaritales (Tanabe et al. 2004).

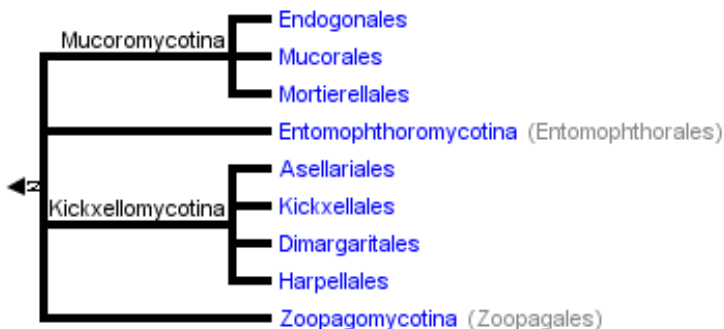
A morphological synapomorphy for this clade is the possession of a uniperforate septum with a lenticular cavity (Figure 10; Benny et al. 2001). A large-scale phylogeny of the Mucorales, using three genes and at least one member of each recognized genus, suggests that several of the largest families and the two largest genera (Mucor and Absidia) are polyphyletic (O'Donnell et al. 2001).

<http://tolweb.org/Zygomycota/>

Podíváme-li se na zbytek spájivých hub (mimo trichomycety), různé molekulární studie přinášejí informace o příbuzenských vztazích s různými zástupci oddělení *Chytridiomycota* a *Blastocladiomycota*. Jsou-li tedy dnes na společnou vývojovou větev kladeny *Blastocladales* (resp. *Allomyces*) se spájivými houbami, je nutno rovnou dodat, že se tato skutečnost týká pouze některých řádů tradiční třídy *Zygomycetes* – bohužel interpretace různých autorů se neshodují v názoru na to, které řády lze vývojově klást vedle předků *Blastocladales* a které naopak odvodit od vlastních chytridií, typicky řádu *Chytridiales*.

Jisté je jedno – tak jako tradiční *Chytridiomycota* jsou taxonem parafyletickým, jsou tradiční *Zygomycota* taxonem polyfyletickým a zaběhlé „horizontální“ členění na „bičíkaté“ a „bezbičíkaté“ houby by mělo být výhledově nahrazeno systémem „vertikálním“, kde taxony kopírují jednotlivé vývojové větve.

Aktuální členění na 4 pododdělení:



Fylogenetický původ spáj. hub poblíž mikrosporidií?

Though controversial, congruent evidence from alpha- and beta-tubulin gene phylogenies support a zygomycete origin of the microsporidia, a group of highly reduced obligate intracellular parasites of a wide variety of animals including humans (Keeling et al. 2000; Keeling 2003). Because several microsporidian species have emerged as major pathogens of immuno-compromised patients over the past two decades, this enigmatic group has received considerable attention recently by the scientific community. Placement of the microsporidia, however, remains controversial.

Obecná charakteristika spájivých hub:

cenocytické mnohojaderné mycelium (přehrádky oddělují reprodukční struktury nebo se vyvíjejí na starších hyfách)

někdy tvorba rhizoidů, jejichž svazečky jsou spojeny tzv. stolony (hyfy s poléhavým růstem, rozrůstající se na povrchu substrátu)

nepohlavní rozmnožování: sporangia

apofýza – rozšířená část sporangioforu pod sporangiem (snímek vlevo)

kolumela – zakončení sporangioforu uvnitř sporangia

límeček – zbytek stěny sporangia (zde je přechod mezi apofýzou a kolumelou, viz snímek vpravo)

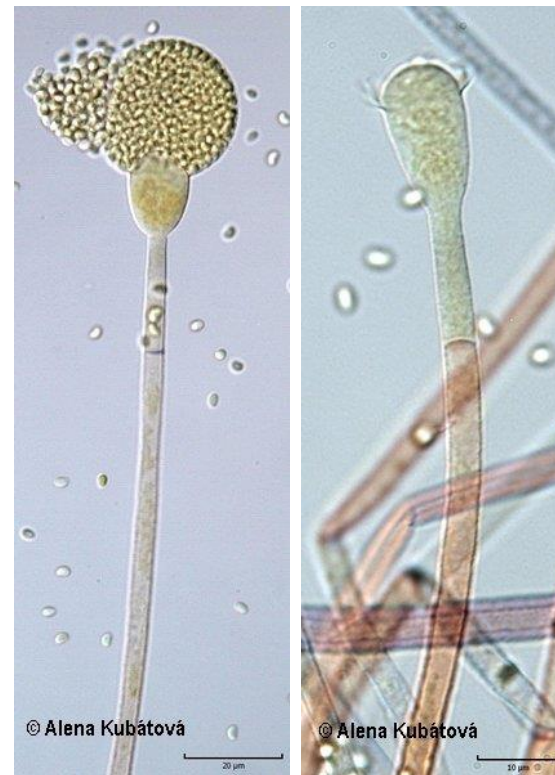
u původních typů mnohosporová sporangia, vývojová tendence vede až k monosporickému typu (sporangia mají podobně jako u odd. *Peronosporomycota* 2 stěny – stěnu sporangia a stěnu spory – to je zásadní rozdíl oproti konidii!)

pohlavní rozmnožování:

izo-, méně často anizogametangiogamie (též označení "**zygogamie**")

homothalické druhy – kopulace gametangií i ze stejného mycelia,

heterothalické druhy – gametangia musí být z pohlavně různých mycelií (+ a –)



<http://botany.natur.cuni.cz/cs/book/export/html/972>

gametangia a následně **zygosporangia** (1) jsou nesené **suspensory** (2)

u některých zástupců na suspenzorech vyrůstají hyfy, které obalují zygosporu (u některých až úplně) - předzvěst tvorby plodnice u vývojově pokročilejších oddělení (připomínají primitivní kleistothecium vřeckatých hub, př. r. *Endogone*)
k redukčnímu dělení dochází při zrání nebo klíčení zygospory

někteří zástupci i **somatogamie**

haplobiotický životní cyklus

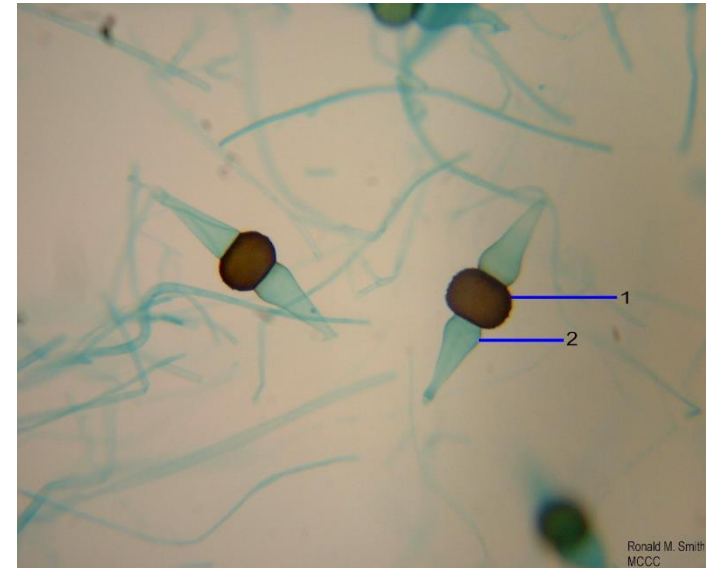
výskyt, ekologie:

saprofyté půdní, koproliní aj., některé skupiny zahrnují parazity rostlin, hub i živočichů

druhy z ř. *Endogonales* – ektomykorhiza (oproti arbuskulární mykorhize, typické pro druhy ze skupiny *Glomeromycota*, viz dále)

řada druhů využívána v biotechnologii pro produkci různých látek

mnoho různých zástupců a jejich struktury představuje atlas spájivých hub s českými popisy: <https://botany.natur.cuni.cz/cs/book/export/html/501>



MUCOROMYCOTINA

- saprobionti, některé druhy přecházejí fakultativně k mykoparazitismu, jiné mají ektomykorhizní vztah
- mycelium větvené, mladé hyfy cenocytické, u starších hyf někdy dochází k tvorbě sept, perforovaných mikropory
- nepohlavní rozmnožování: tvorba sporangií, případně modifikací jako jsou sporangioly (obsahují malé množství spor, mohou se tvořit i bočně vedle větších sporangií), merosporangia (v nich dochází k tvorbě spor v řetízcích)
 - = vzácně se tvoří chlamydospory, arthrospory nebo blastospory
- pohlavní rozmnožování: tvorba víceméně kulovitých zygospor
 - = suspensory jsou u různých zástupců umístěny vedle sebe nebo proti sobě

řád *Mucorales*

mycelium ± cenocytické (přehrádky oddělují pohlavní orgány, případně se vzácně tvoří na starších úsecích mycelia)

existují i dimorfické druhy, u nichž se tvoří i pučivá kvasinkovitá stélka



sporangia mnohosporová (až 1000 spor), s kolumelou, u odvozenějších typů méně spor ve sporangiu (až jedna – nesprávně označ. "konidie")

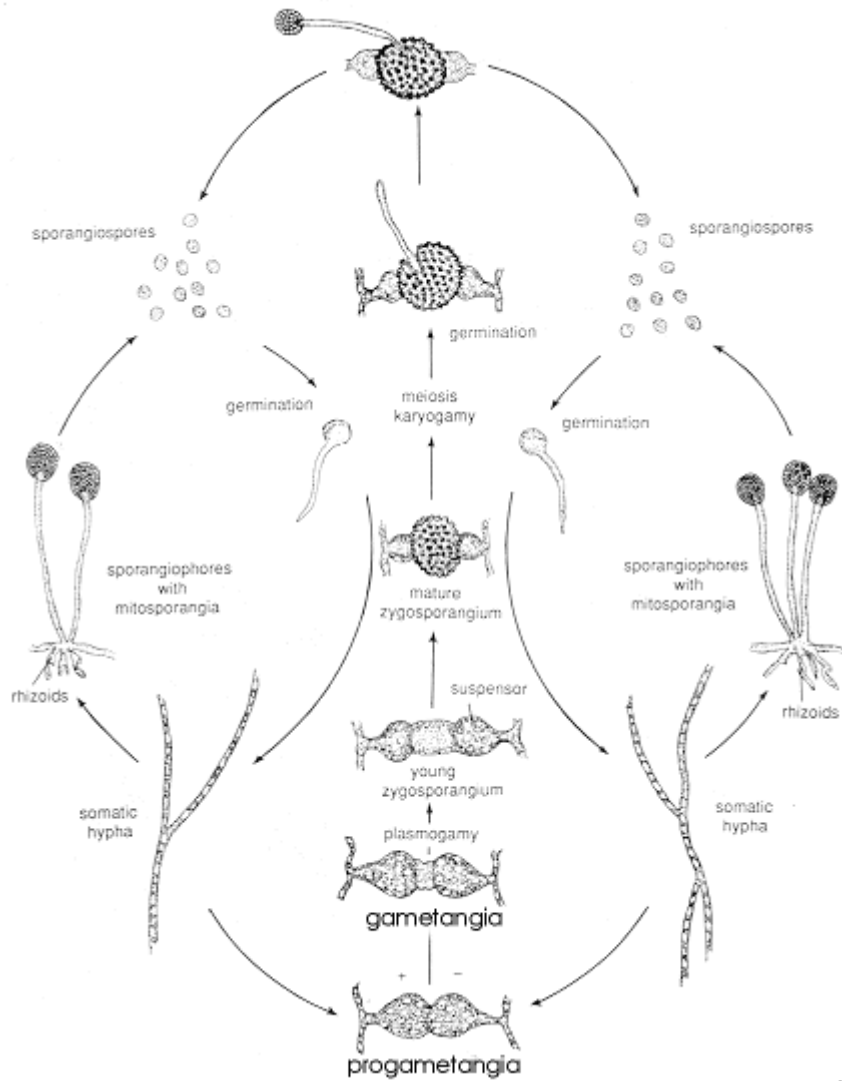
pohlavní rozmnožování: zpravidla heterothalismus, izogamentangiogamie, **zygospory narůstají typicky na protistojných suspensorech**

někt. druhy též partenogeneticky tvoří azygospory

výskyt: většinou saprofyté na půdě, trusu, potravinách, některé druhy parazitické

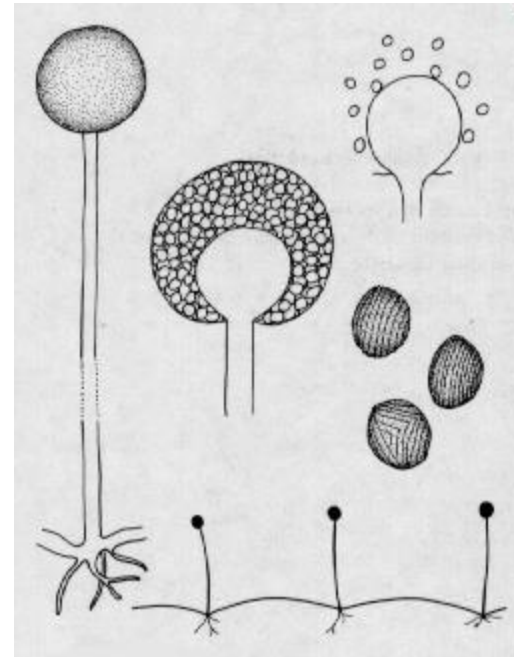
využití: fermentace cukrů a bílkovin (produkce alkoholů), výroba různých organických kyselin (kys. fumarová, mléčná, citronová aj.)

řada zástupců potenciálně patogenní (i na člověku - zygomycetózy)



životní cyklus *Rhizopus nigricans*

zástupci řádu *Mucorales*:
Mucor mucedo (plíseň hlavičková)
na koňském trusu a zbytcích rostlin
Zygorhynchus - homothalický rod,
gametangia různé velikosti (anizo-
gametangiogamie)
Rhizopus (kropidlovec) - svazečky
sporangioforů s rhizoidy, spojené stolony
zástupci schopni zkvašovat cukry

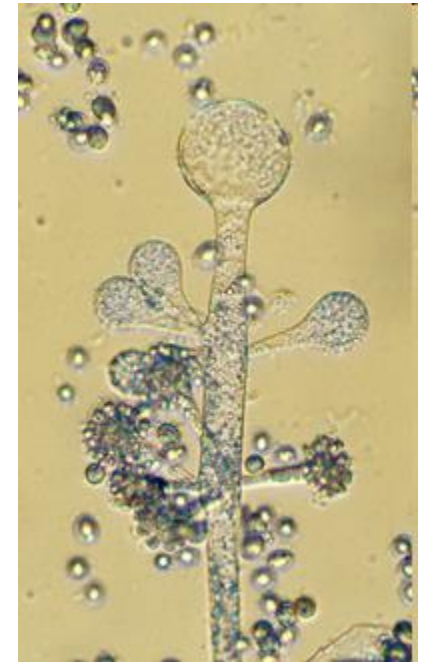
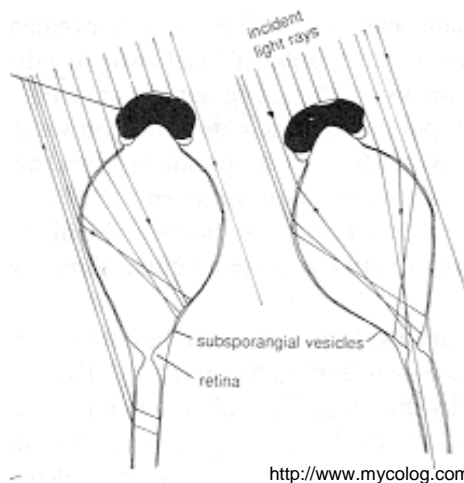




Spinellus (houbáš, ježohubka)

- zástupci parazitují na kloboukatých houbách
(hlavně na helmovkách)

Cunninghamella echinulata - sporangia
redukovaná na ostnitě monosporické
sporangiole vyrůstající na měchýřcích na
koncích větví



<http://www.zygomycetes.org/index.php?id=96>

Pilobolus (měchomršť) - koprofilní zástupci; aktivní otáčení sporangia za světlem => tlak nakonec odmrští celé sporangium až 2 m daleko, to se zachycuje na vegetaci, je spaseno dobyt看kem a po průchodu trávicím traktem spory klíčí na exkrementu

řád *Endogonales*

podzemní druhy (nebo v opadu žijící), starší mycelia přehrádkovaná

pohlavní proces: anizogametangiogamie, gametangia při kopulaci postavena paralelně (tím pádem jsou pak suspensory na zygospoře v apozici = vedle sebe)

zygospory se tvoří na tzv. epigoniu (výrůstku většího gametangia),
v ontogenezi je časový posun plazmo- a karyogamie (dočasně dvojjaderný stav)

sporokarp - zygospora hustě obalená hyfami (tvoří se pletivný útvar, vypadá jako primitivní plodnice)

zástupci saprotrofní nebo ektomykorizní
(rod *Endogone*)

Endogone flammicorona =>

dřívější teorie: jsou to vývojoví předchůdci
vřeckatých hub? (dokonce byly tyto houby
řazeny i mezi kleistotheciální askomycety)

- přehrádky v myceliu,
- oddálení plazmogamie a karyogamie,
- tvorba sporokarpů

... dnes už se o tom neuvažuje,
jde o věc vývojové konvergence



Z řádu *Mucorales* byly vyčleněny rody tvořící sporangia s chybějící nebo rudimentární kolumelou (toto vyčlenění potvrdily i další analýzy), nejprve jako řád *Mortierellales* zachovaný v pododdělení *Mucoromycotina*, v pojetí některých autorů i jako samostatné pododdělení.

MORTIERELLOMYCOTINA [1 čeleď *Mortierellaceae* v řádu *Mortierellales*]

- mycelium s dichotomicky větvenými hyfami, mezi nimi se tvoří anastomózy; rhizoidy jen příležitostně; na hyfách se tvoří stylospory (stopkaté chlamydo-spory)
- jemně větvené mycelium se zprvu rozrůstá horizontálně, posléze dochází k tvorbě vzpřímených hyf, nesoucích sporangia; ve sporangiích chybí kolumela
- kopulují nestejně velká gametangia; různě velké jsou pak i suspensory
- zygo-spory jsou u většiny zástupců „nahé“, jen vzácně s hyfovým obalem
- zástupci jsou saprotrofové nebo sapro-parazité (i na jiných houbách, viz foto)



Vlevo *Mortierella armillariicola*

Foto J. K. Lindsey;
<http://www.commanster.eu/commanster/Mushrooms/Asco/AAsco/Mortierella.armillariicola.html>

Vpravo sporangium *Mortierella vinacea*

ENTOMOPHTHOROMYCOTINA

- fakultativní nebo obligátní parazité rostlin, hub i živočichů (i lidí), především však hmyzu, roztočů a pavouků
- pohlavní rozmnožování: tvorba tlustostěnných zygospor; jde striktně o homothalické houby (nejsou známi heterothaličtí zástupci)
- nepohlavní rozmnožování: tvorba jednotlivých buněk (nepřesně „konidií“), které jsou aktivně uvolňovány; často se z nich tvoří sekundární „konidie“

řád *Entomophthorales*

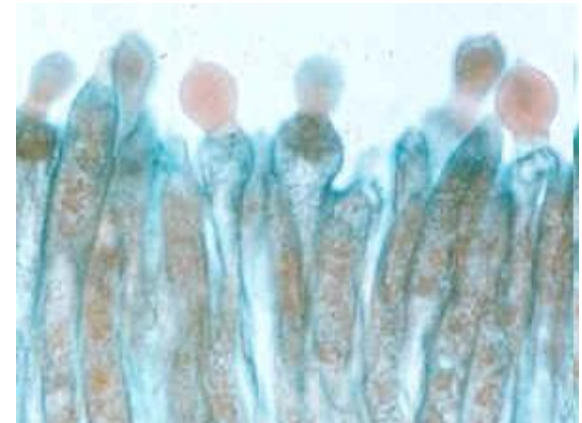
mycelium v mládí cenocytické, záhy přehrádkované (úplné přehrádky), u řady zástupců se rozpadá na tzv. hyfová tělíska (jedno- či mnohojaderná)

pohlavní proces: (an)izogametangiogamie, někdy kopulace hyfových tělísek (somatogamie) či tvorba azygospor

Entomophthora muscae – původce mušího moru
sporangium vyklíčí na povrchu těla mouchy ve vlákno
=> vrostle dovnitř => rozroste se a rozpadne na hyfová tělíska; moucha uhynie => na povrchu těla vyrostou sporangiofory => monosporická sporangia („konidie“) aktivně vystřelena (lepkavý povrch - další infekce)



Foto: George Barron.
Zdroj: Timothy Y. James and Kerry O'Donnell.
2007, Zygomycota; <http://tolweb.org/Zygomycota>.



The Entomophthorales appears to be one of the most distinctive and problematical lineages of Zygomycota for two reasons: 1) SSU rDNA analyses suggest that it may be more closely related to the Blastocladales (Chytridiomycota) (James et al. 2000; Tanabe et al. 2004), rather than other Zygomycota, and 2) they are morphologically distinct from other Zygomycota in the way their sporangia are formed and in the frequent production of secondary sporangiospores (Cole and Samson 1979; Benny et al. 2001).

Phylogenetic placement of one of the most problematic species, *Basidiobolus ranarum*, is uncertain (Jensen et al. 1998), but a recent phylogenetic analysis using RPB1 sequence data suggests that it is nested within the Zygomycota (Tanabe et al. 2004). However, this species appears to be distinct from the Entomophthorales with which it has been classified traditionally. Although *B. ranarum* possesses many of the features of other entomophthoralean species, such as forcibly discharged spores, morphologically similar zygospores, and symbiotic associations with insects (Krejzova 1978; Blackwell and Malloch 1989), this species does not appear to group with other Entomophthorales in molecular phylogenetic studies using SSU rDNA sequences (Nagahama et al. 1995; James et al. 2000).

Basidiobolus spp. possess centriole-like nuclear-associated organelles (McKerracher and Heath 1985; Cavalier-Smith 1998), however, only members of the Chytridiomycota, the only flagellated true Fungi, possess functional centrioles.

<http://tolweb.org/Zygomycota/>

řád *Basidiobolales*

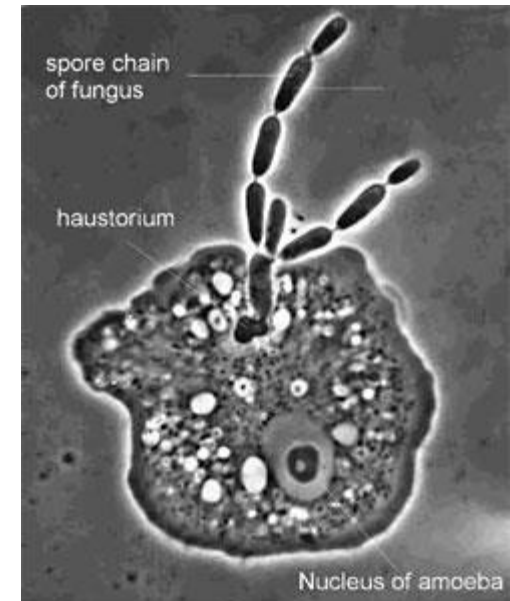
vyčleněný z předchozího řádu; kromě subsporangialního vaku je odlišným znakem také procentriola (podle teorie redukovaný kinetosom), obdobná jako u některých chytridií; též výsledky některých molekulárních studií sblížují tento řád s *Chytridiales*

saprotrofní houby, zástupce např. *Basidiobolus ranarum* na trusu žab a ještěrek

ZOOPAGOMYCOTINA [jediný řád **Zoopagales**]

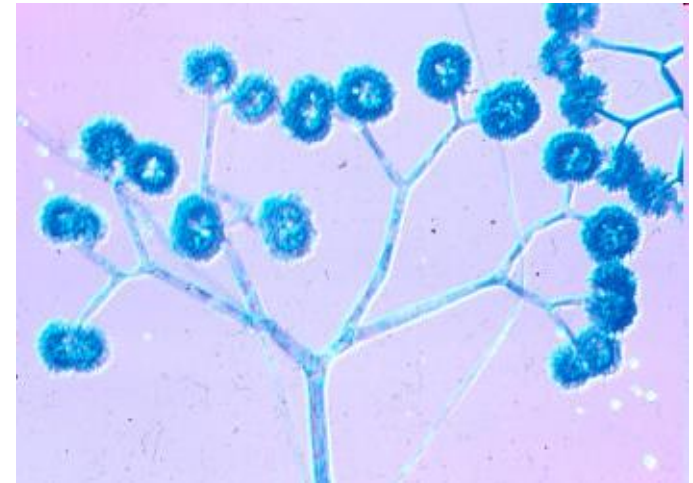
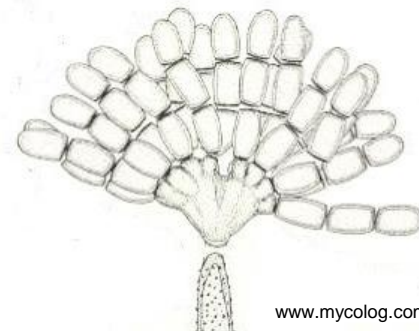
- obligátní parazité půdních hub (*Mucorales*), prvoků (*Rhizopoda*) a živočichů (např. *Nematoda*)
- zástupci: např. *Zoopagus* - parazit vířníků (pozor, jména vyšších taxonů nejsou založena na tomto rodu, ale na jménu rodu *Zoopage*);

Piptocephalis - parazit *Mucorales*, který tvoří spory v paprscitě uspořádaných opadavých merosporangiích (viz obrázky dole)



Amoebophilus simplex čerpá živiny haustoriem vnořeným do hostitelské buňky.

Zdroj: Timothy Y. James and Kerry O'Donnell. 2007, Zygomycota; <http://tolweb.org/Zygomycota>. Foto: George Barron.



KICKXELLOMYCOTINA

- houby saprotrofní, parazitické (na jiných houbách) nebo žijí v obligátní symbióze
- stélka vyrůstá z místa, kde je přichycena na hostiteli (v případě haustoriálních parazitů) nebo vytváří přehrádkované subaerické hyfy
- hyfy tvořící mycelium jsou pravidelně přehrádkované (ve středu septa je otvor, uzavíratelný zátkou), větvené nebo nevětvené
- nepohlavní rozmnožování: tvorba merosporangií (obsahujících 1 nebo 2 spory), trichospor nebo arthrospor
- pohlavní rozmnožování: tvorba zygospor různého tvaru (kulovitých, bikónických nebo alantoidních = ledvinitých a stočených)

V rámci tohoto taxonu se scházejí řády dosti vzdálené ostatním spájivým houbám; na základě molekulárních dat vykazují příbuznost některé skupiny řazené mezi vlastní *Zygomycetes* se zástupci ex-třídy *Trichomycetes*.

řád *Dimargaritales* [1 čeleď *Dimargaritaceae*]

- obligátní parazité hub (typicky *Mucorales*)
- mycelium pravidelně přehrádkované, přehrádky se zátkami
- nepohlavní rozmnožování: tvorba spor v bisporických merosporangiích
- pohlavní rozmn.: somatogamie, zygospory často s ornamentovanou stěnou

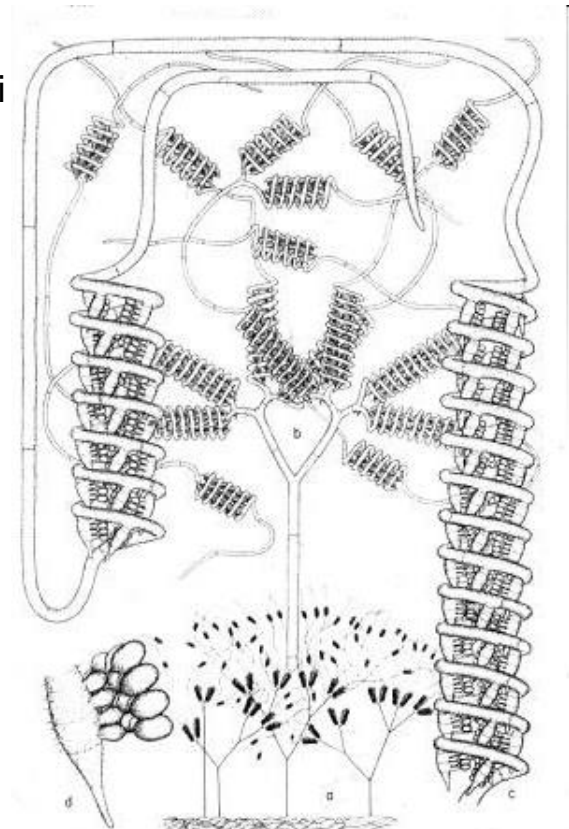
řád *Kickxellales* [1 čeleď *Kickxellaceae*]

- většinou půdní nebo kopofilní saprotrofové, méně často parazité jiných hub
 - myceliální hyfy jsou přehrádkované
 - nepohlavní rozmnožování: monosporická sporangia se tvoří na specializovaných větvích (tzv. sporokladiích)
 - pohlavní rozmn.: zygospory podobné jako u *Dimargaritales*, suspensory stejné
- rod *Spirodactylon* – saprotrof na trusu myší a krys

kresba vpravo: složitě utvářené sporangiofory slouží k uchycení v srsti

Dispira cornuta (*Dimargaritales*, viz předchozí stranu),
spotangiofory s bisporickými merosporangii.

Zdroj: Gerald L. Benny, <http://zygomycetes.org/index.php?id=115>

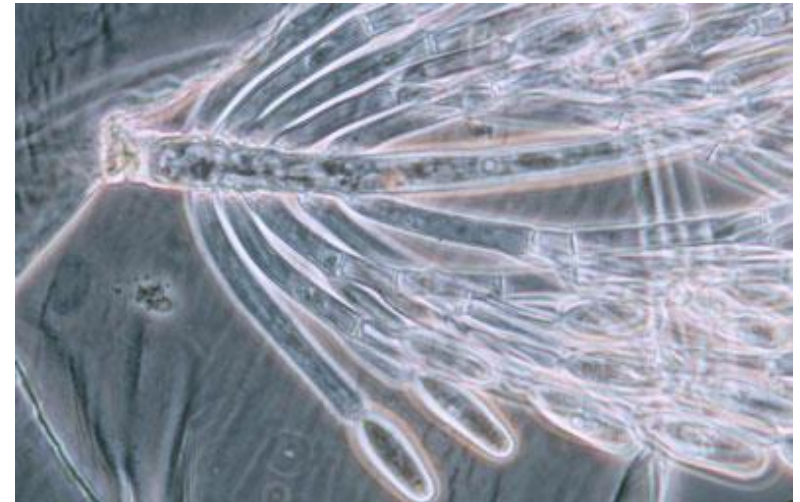


Někdejší třída *Trichomycetes* je polyfyletická skupina, jejíž řády byly pospolu provizorně zařazeny na základě společné ekologie: žijí v zažív. traktu členovců.

- mycelium je pouze přichyceno na stěnách, neproniká do buněk
- pravděpodobně komenzálové (přiživují se na potravě živočichů)
- pohlavní proces: konjugace pozorována u *Harpellales* a *Asellariales*, u obou je již známa i tvorba zygospor (pouze tyto dva řády mají dnes své pevné místo v ekologické skupině *Trichomycetes*, zbylé dva nepatří mezi houby)

řád *Harpellales*

- žijí v larvách sladkovodního hmyzu, vláknitá stélka vyrůstá z bazální buňky, přichycené ke stěně trávicí trubice
- přehrádkované mycelium
- nepohlavní rozmnožování: bočně narůstající trichospory (protáhlá monosporická sporangia)
- pohlavní rozmnožování: tvorba zygospor



Genistellospora homothallica, tvorba trichospor na stélce, přichycené na stěně trávicí trubice hostitele.

Zdroj: Timothy Y. James and Kerry O'Donnell. 2007, Zygomycota; <http://tolweb.org/Zygomycota>.

Foto: © 2000 Misra and Lichtwardt .

řád *Asellariales*

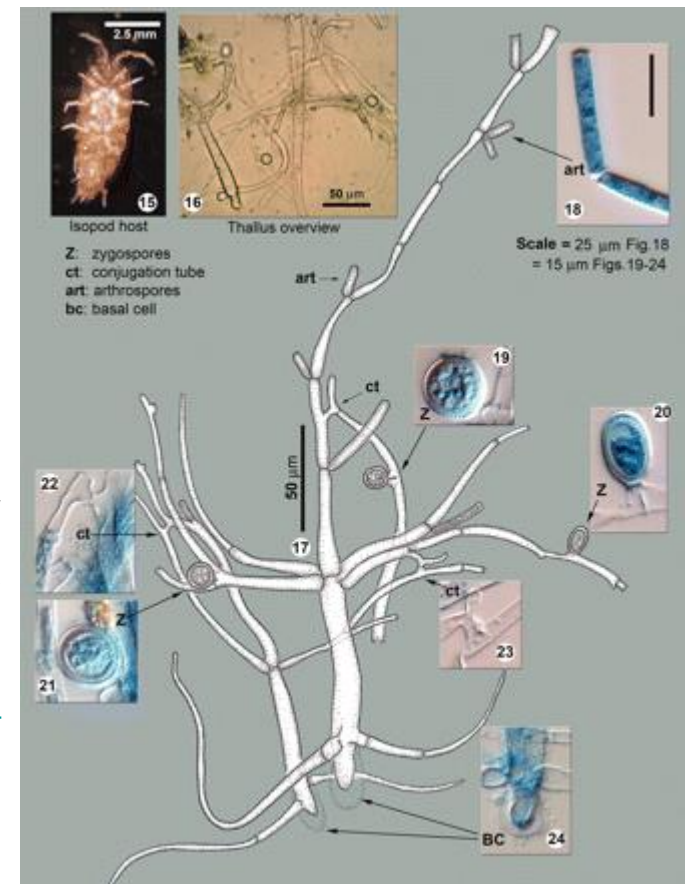
- žijí v trávicím traktu korýšů nebo chvostoskoků
- větvené přehrádkované mycelium
- rozmnožují se arthrosporami, které se oddělují od mateřské stélky
- **zygospory dlouho neznámy, recentně objeveny**

Asellaria jatibonicua and host. 15. *Litthorophiloscia culebrae* (host).

16. Thalli overview with zygospores. 17. Composite of sexually reproducing thallus (stippled drawing). 18. (LPCB) Arthrospores detaching from terminal branches. 19–21. (LPCB) Details of the zygospores, where the thick cell-wall can be appreciated. 22–23. (LPCB) Conjugation tube.

24. (LPCB) Detail of the basal cell with secreted holdfast material.

Zdroj: Valle & Cafaro 2008, <http://www.mycologia.org/content/100/1/122>



(řád) *Eccrinales* je aktuálně řazen do skupiny *Ichthyosporea*, tedy mimo houby! – viz *Holozoa*

- cenocytické mycelium, tvoří 2 typy spor pro přenos uvnitř jednoho jedince a na jiného jedince, žijí na různých členovcích

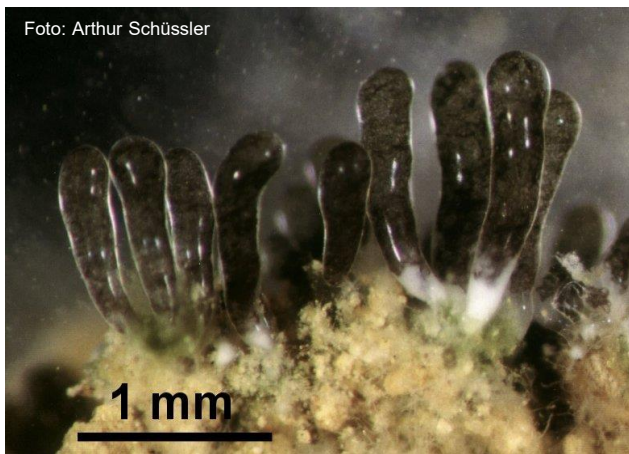
(řád) *Amoebidiales* býval řazen i mezi *Choanoflagellata*, nyní též *Ichthyosporea*!

- krátká cenocytická stélka se celá mění na sporangium, ve kterém vznikají buď spory nebo améboidní buňky => jejich encystace => cytopory
- žijí paraziticky na korýších a larvách hmyzu (*Amoebidium parasiticum*)

GLOMEROMYCOTA (podle některých autorů řazeny ke *Kickxellomycotina*)

Skupina, která prodělala ze všech spájitvých hub v poslední době největší posun. V dřevních dobách bylo možno zástupce této skupiny zaznamenat v řádu *Endogonales* (odtud pramení i dlouho poté tradované mylné tvrzení, že řád *Endogonales* obsahuje endomykorhizní houby), v průběhu 20. století pak na úrovni řádu *Glomales*, resp. opraveně *Glomerales*.

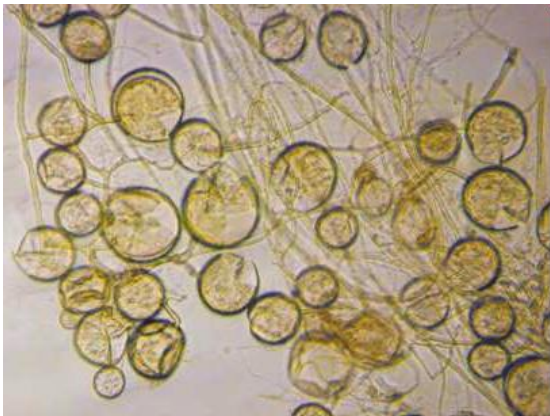
Recentně byly tyto houby, tvořící arbuskulární mykorhizu s většinou druhů rostlin, na základě značné odlišnosti molekulárních dat hodnoceny zcela mimo vlastní *Zygomycota* v samostatném oddělení *Glomeromycota*. Tradičně je tato skupina považována za monofyletickou, zřejmě v ní však existují nejméně dvě vývojové linie (potvrdí-li se jejich návaznost na různé předky spájitvých hub, může být konec teorii o monofyletičnosti tohoto oddělení, ale zatím to tak nevypadá).



jediný nemykorhizní zástupce - *Geosiphon pyriforme* - má symbiotické endocyanyely (*Nostoc punctiforme*) ve speciálních měchýřcích; vytváří spory podobné sporám u ř. *Glomerales* příslušnost tohoto „lišejníku“ ke *Glomeromycota* potvrzena i na molekulární úrovni, dříve hodnocen v samostatném řádu *Geosiphonales*, v recentních studiích ztrácí tuto hodnotu

Pojetí samostatného oddělení je od roku 2001 (kdy bylo vystaveno) relativně pevně zakořeněno v klasifikaci hub. V pojetí některých autorů dokonce tento taxon představoval jednu ze tří vrcholných větví v „koruně“ vývojového stromu hub (tzv. „crown fungi“, spolu s vřeckatými a stopkovýtrusnými houbami).

- pouze nepohlavní rozmnožování - tvorba chlamydospor, řidčeji sporangia (často velké sporokarpy), ? snad parasexuální proces
- spory a přeživací buňky v půdě nebo kořenech, není zde přenos vzduchem
- tvorba endotrofní, arbuskulární mykorhizy (AM; dříve vezikulo-arbuskulární, VAM) - mycelium proniká do rostlinných buněk, kde vytváří větvené keříčkovité útvary (arbuskuly) a často i měchýřky (vezikuly)
- = tvoří ji cca 95 % suchozemských rostlin



<http://www.genetik.biologie.uni-muenchen.de/research/parniske/research/Mycorrhiza/>

<http://helios.bto.ed.ac.uk/bto/microbes/arbuimag.htm>

aktuální členění
na čtyři řády:



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 věceck
- u jednodušších hub mohou věcka vznikat přeměnou jednotlivých buněk
- u mnoha zástupců se však věcka 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 věckatými houbami saprotrofové, parazité (zejména cévnatých rostlin) i houby žijící v některém typu symbiózy (zmíněný lichenismus, v menší míře mykorhiza, mnoho zástupců roste endofyticky)

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

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

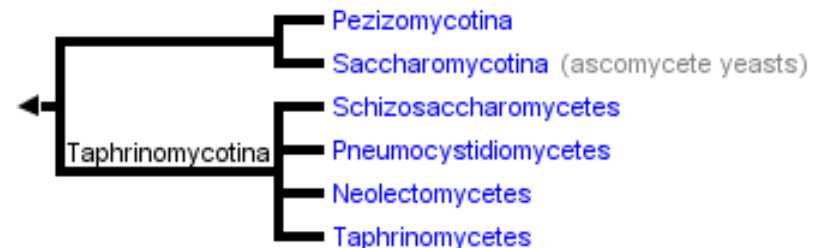
By comparing nucleic acid sequences from 50 genes, the timing of Ascomycota evolution has been estimated, although results produced a wide geological time span depending on calibrations points used (Taylor and Berbee 2006). The Taphrinomycotina, Saccharomycotina and Pezizomycotina were likely established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

TAPHRINOMYCOTINA

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

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

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

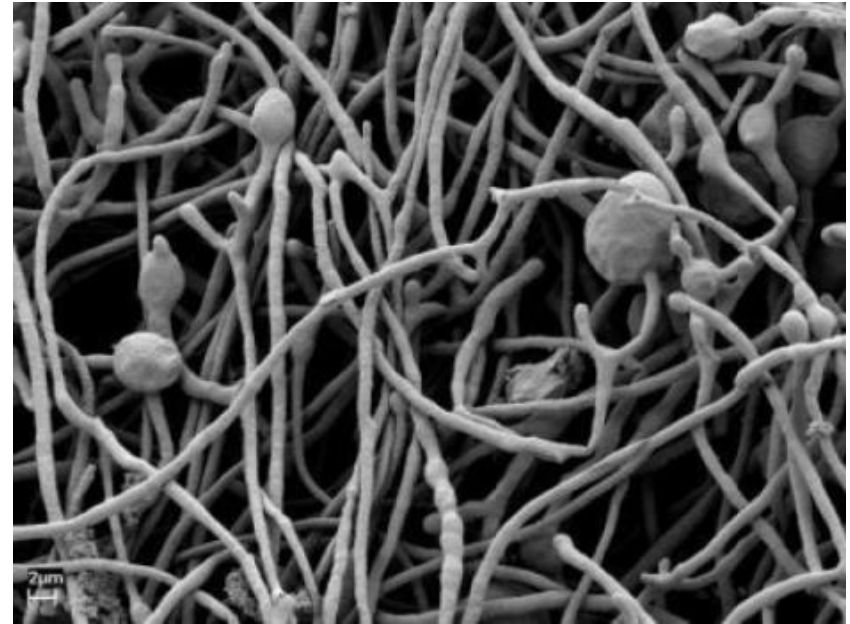


ARCHAEORHIZOMYCETES (<http://www.sciencedaily.com/releases/2011/08/110811142823.htm>)

- nově vymezený taxon, představují zřejmě starobylou skupinu půdních hub; jsou známy z tundrových oblastí Skandinávie a Severní Ameriky, mohou mít širokou ekologickou amplitudu
- taxon aktuálně zahrnuje jediný známý rod *Archaeorhizomyces*, ale předpokládá se postupné objevování dalších druhů

Archaeorhizomyces finlayi, hyfy a chlamydozpy.

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



NEOLECTOMYCETES

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

Neolecta vitellina



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

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

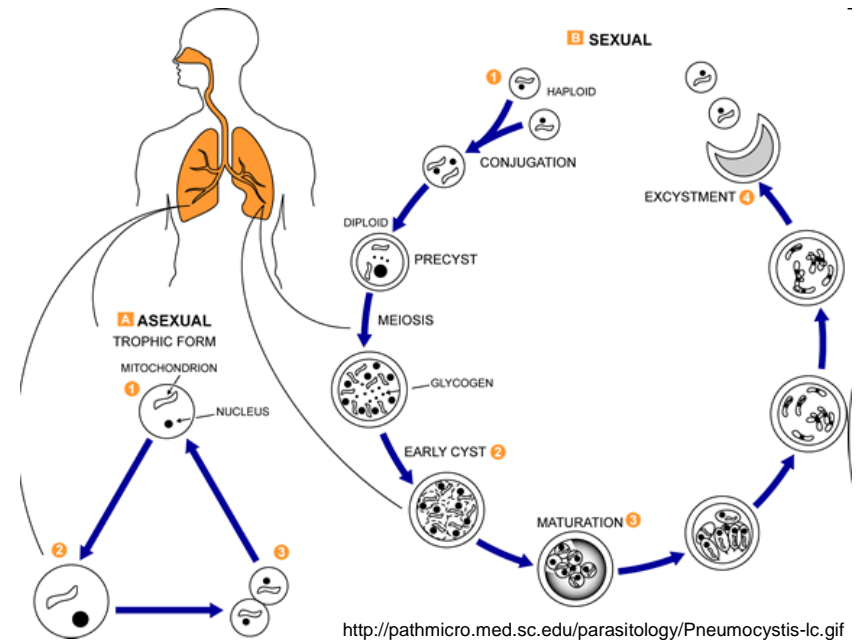
PNEUMOCYSTIDOMYCETES

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

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

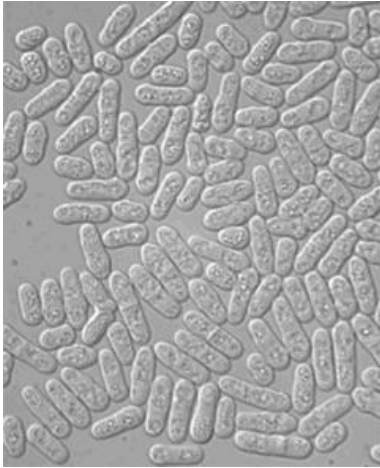
– **množení prostým dělením buněk**

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





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



SCHIZOSACCHAROMYCETES („fission yeasts“)

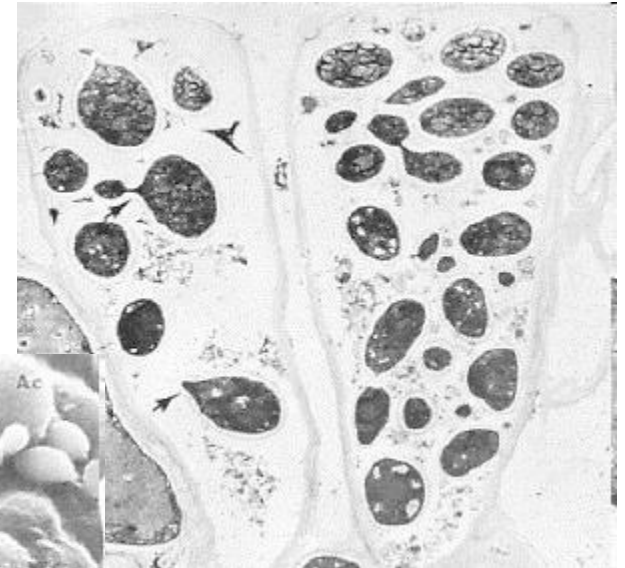
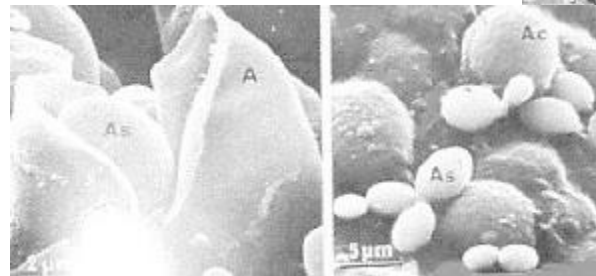
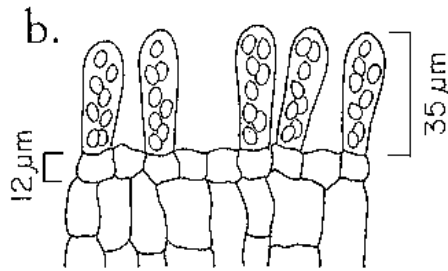
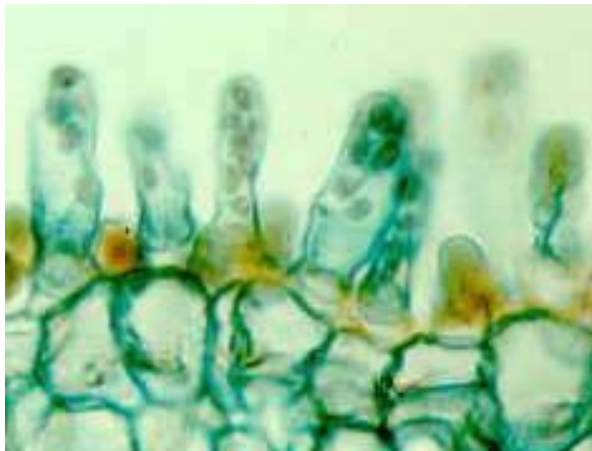
přes morfológickou a ekologickou podobnost s kvasinkami stojí tyto houby nejbliže třídě *Taphrinomycetes*; některými autory byly dokonce spojeny do jedné skupiny, která je považována za stojící na pomezí (řekněme v místě "větvení vývojového stromu") mezi vřeckatými a stopkovýtrusnými houbami

- jednobuněčné houby, morfológicky podobné kvasinkám (liší se složením bun. stěny a způsobem tvorby dceřiných buněk)
- vláknitá stadia chybí, vegetativní buňky válcovité; vegetativní rozmnožování: schizotomie (rozpad buněk na 2-4-8 dceřiných)
- saprotrofové, v přírodě mají jako zdroj živin cukerné exudáty rostlin; v anaerob-ních podmínkách jsou schopné fermentace (shodný znak s kvasinkami)
- nejznámější je *Schizosaccharomyces pombe* – druh užívaný k výrobě "afrického piva" z prosa, biotechnologické produkci citrulinu

TAPHRINOMYCETES

řád *Taphrinales* – specializovaní obligátní parazité dřevin (*Taphrinaceae* cizopasí na několika čeledích dvouděložných) nebo bylin (*Protomycetaceae* např. na miříkovitých), mají buněčnou stěnu bez chitinu

Foto: vřecka rodu *Taphrina*
a uvolňované askospory



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

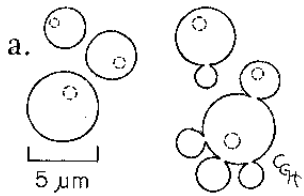


T. betulina - v pletivech pupenů břízy,
způsobují zmnožení větví a tvorbu
čarověníků



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 *Saccharomycetes* 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 odd. *Zygomycota*, *Basidiomycota* a ostatní skupiny odd. *Ascomycota*
- kromě toho známe i asporogenní kvasinky, řazené do pomocného oddělení *Deuteromycota* (pomocná třída *Blastomycetes*)

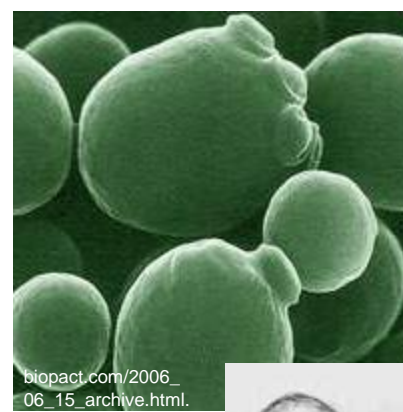
Members of the subphylum Saccharomycotina constitute a monophyletic group of ascomycetes that are well defined by ultrastructural and DNA characteristics. Saccharomycotina have been well established in numerous studies of ascomycetes as the sister group to Pezizomycotina. The basal ascomycete group,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

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

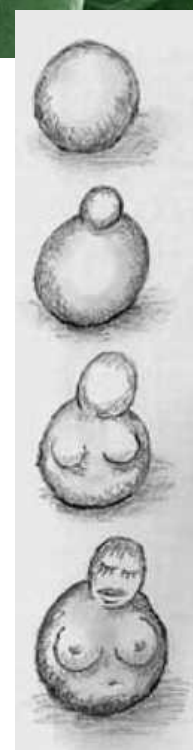
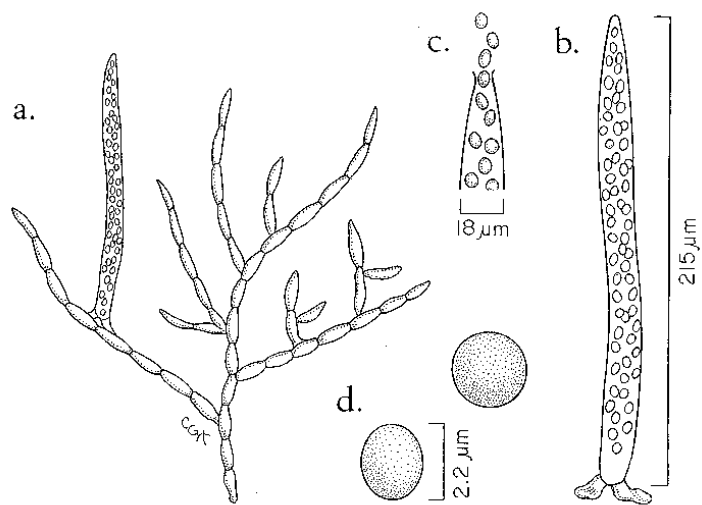
Saccharomyces cerevisiae (k. pivní) - výr. piva, vína, droždí; haplodiplobiotický cyklus, v kultuře pohromadě haploidní i diploidní buňky (ve šlechtěných kulturách diploidní buňky)



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]

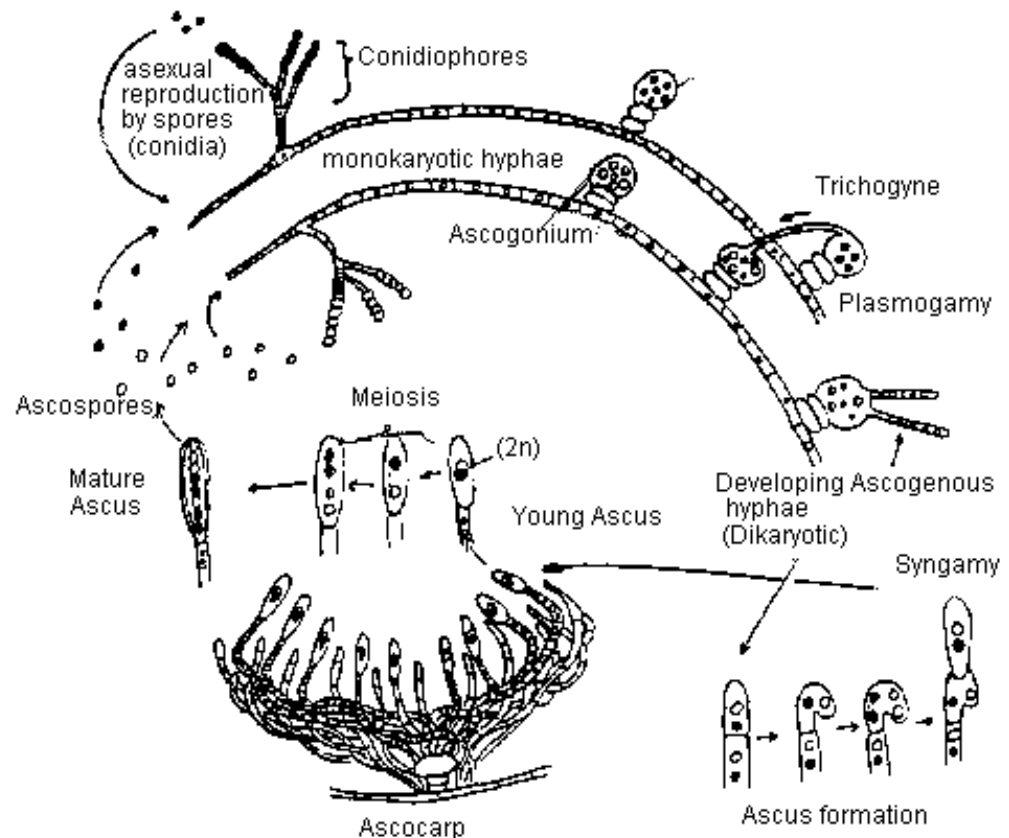
- tvorba **plodnic** - askomat (askokarpů)
- přítomna pravá **dikaryotická fáze: askogenní hyfy**, na nich se tvoří vřečka
- vegetativní stélku tvoří vláknité, větvené, přehrádkované **mycelium**
- přehrádky mají uprostřed jednoduchý pór (umožňuje přechod plazmy, organel i jader) s možností uzavření (nahloučení tzv. Voroninových tělísek)

- plodnice a sterilní pletivné útvary sklerocia a stromata tvoří nepravá pletiva – plektenchymy

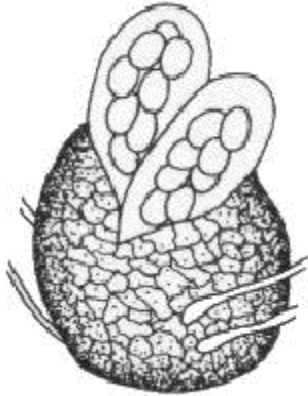
- **nepohlavní rozmnožování: konidiemi**, vzácně dělením či fragmentací stélky

- **pohlavní rozmnožování** – samčí kopulační větev mycelia nese válcovité či kyjovité **anteridium**, samičí větev nese i několik obvykle kulovitých **askogonů**

živ. cyklus haplo-dikaryotický:



členění plodnic podle morfologie (základní typy):



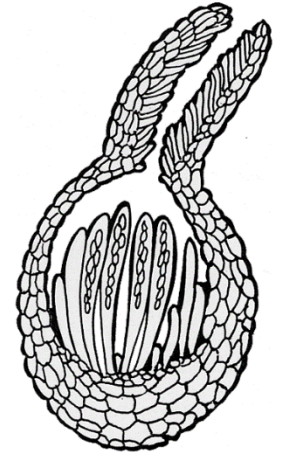
kleistothecium

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

perithecium

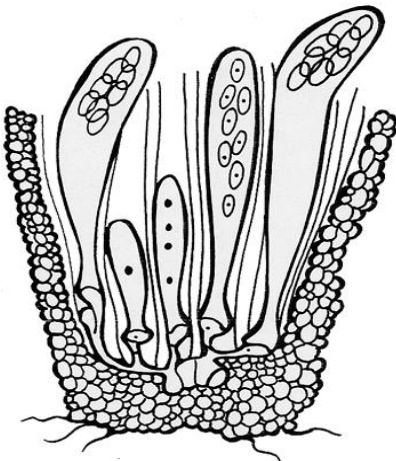
kulovitá nebo protáhlá plodnice (často zanořená ve stromatu), vřecka uspořádána uvnitř v theciu (dozrávají postupně), mezi nimi se

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



apothecium

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



kromě těchto základních typů plodnic rozlišujeme ještě:

protothecium (jen spleť hyf obklopujících vřecka)

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

tuberothecium (jak je někdy odlišováno druhotně uzavřené apothecium)

a některé další typy

askolokulární typy mají následující typy plodnic:

myriothecium - polštářovitá plodnice s dutinami, v každé jediné vřecko

pseudoapothecium - obdoba apothecia askohymeniálních hub

pseudoperithecium - obdoba perithecia askohymeniálních hub

thyriothecium - síťovité pseudoperithecium

hysterothecium - štěrbinovité pseudoapothecium (*Lophodermium*)

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

saprofyté, fakultativní i obligátní parazité rostlin i živočichů

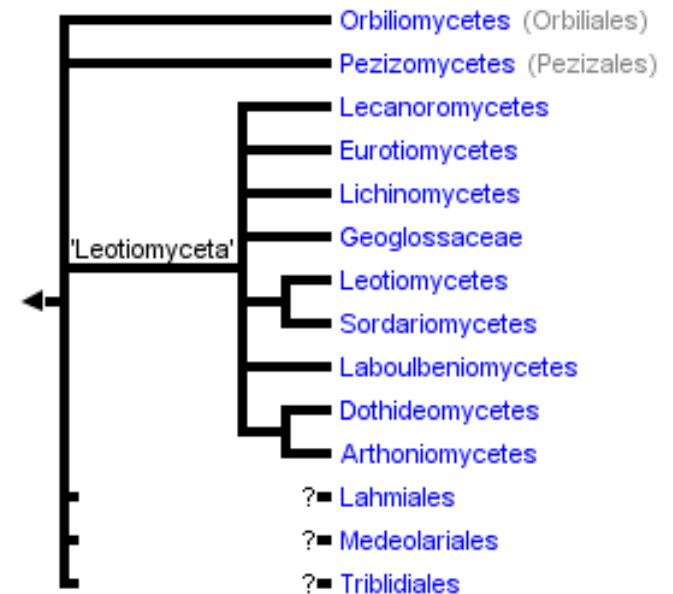
symbiotické vztahy - **lichenismus** (mykobionti většiny lišejníků jsou právě *Ascomycetes*), **mykorhiza** (méně časté)

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

výskyt, ekologie: suchozemští, vodní (i mořští) zástupci; saprofyté, fakultativní i obligátní parazité rostlin i živočichů

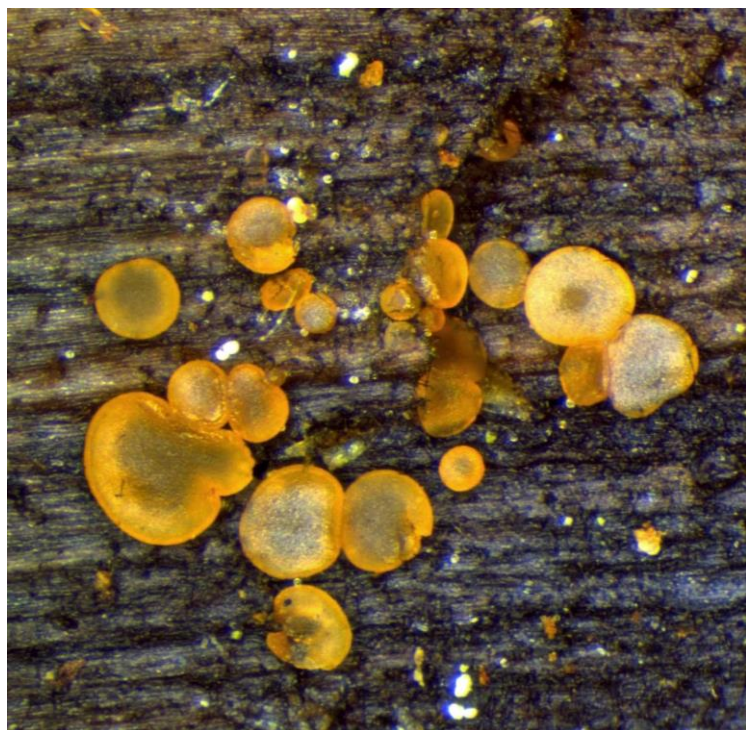
symbiotické vztahy - **lichenismus** (mykobionti většiny lišejníků), **mykorhiza** (méně časté)

- původní **system** morfologický, 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"
- 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 'Leotiomyces'. Classes of 'Leotiomyces' include Arthoniomycetes, Dothideomycetes (Schoch et al. 2006), Eurotiomycetes (Geiser et al. 2006), Laboulbeniomycetes, Lecanoromycetes (Miadlikowska et al. 2006), Leotiomyces (Wang et al. 2006), Lichinomycetes, and Sordariomycetes (Ning et al. 2006). Superclass relationships among these taxa are mostly unresolved with the exception of the sister group relationships of Arthoniomycetes and Dothideomycetes, and Leotiomyces and Sordariomycetes, respectively. Geoglossaceae was classified in the Leotiomyces, but is strongly rejected as a member of the class. It is currently classified 'Leotiomyces' 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
- saprotrofové, nejčastěji na vlhkém dřevě
- anamorfní stadia jsou hyfomycety; patří sem známé nematofágní rody jako např. *Arthrobotrys*, *Dactylella* aj.

Orbilia alnea, apothecia na mrtvém dřevě dubu zimního

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

PEZIZOMYCETES [jediný řád *Pezizales*]

- tzv. operkulátní diskomycety (plodnice typu apothecia, vřecka s víčkem)
- saprotrofové na půdě, dřevě nebo jiných organických zbytcích, trusu, případně na spáleništích; podzemní rody jsou mykorhizní

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

vyhledávané jedlé houby

Tuber (lanýž) - tmavé plodnice s výraznou vůní

Choiromyces (bělolanýž)



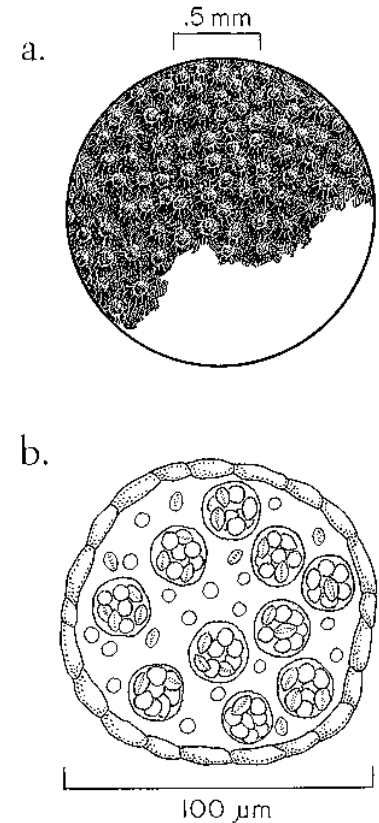
EUROTIOMYCETES

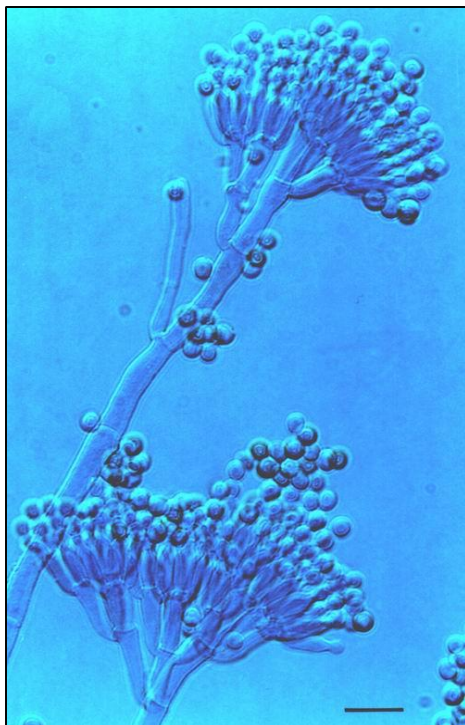
– molekulárně vymezený taxon, zahrnující morfologicky heterogenní zástupce

podtřída ***Eurotiomycetidae*** ± odpovídá dřív. *Plectomycetes*
tvoří primitivní kleistothecia (na obr. *Eurotium amstelodami*)

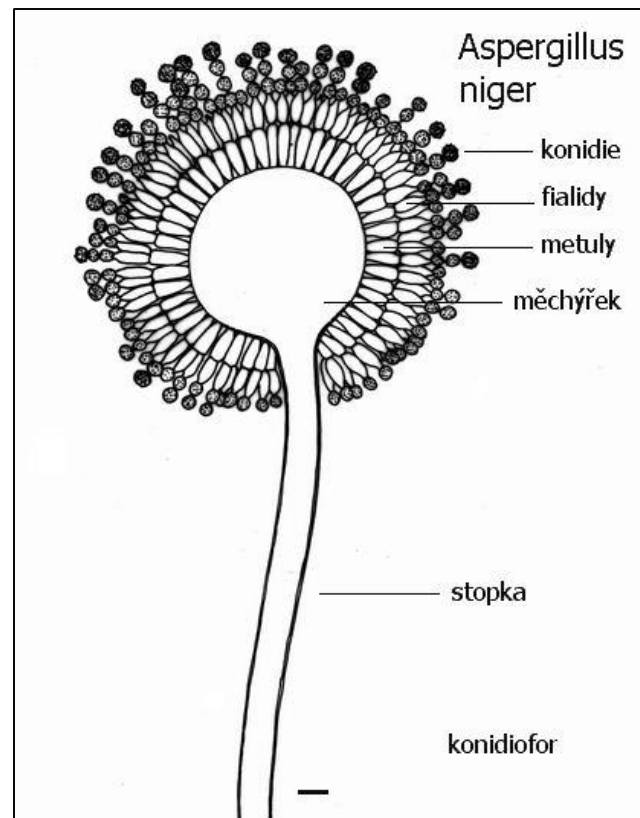
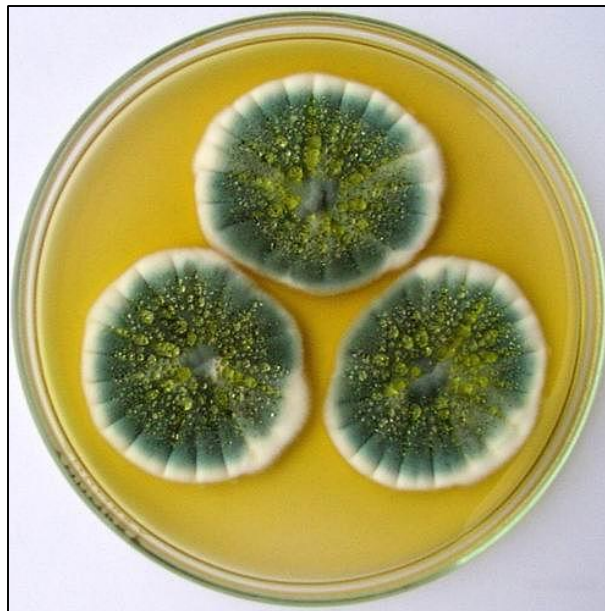
řád *Eurotiales* (tzv. „nepravé plísně“)

- díky mohutné produkci konidií rozšířeny prakticky všude
 - pohlavní rozmnožování vzácné
 - saprofyté i parazité rostlin i živočichů, produkce mykotoxinů
- značný pozitivní hospodářský význam zejména v průmyslu potravinářském, farmaceutickém a chemickém, ale i značné škody („plesnivění“)





Penicillium chrysogenum

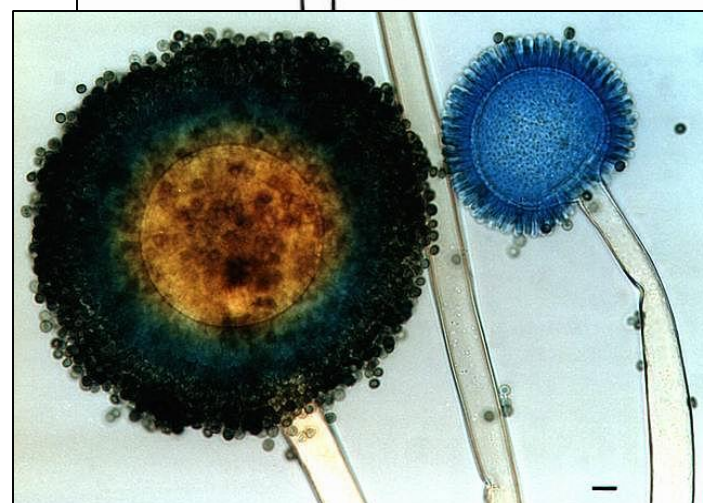


Penicillium - štětičkovec:

produkce antibiotik (penicilin - *P. chrysogenum*, griseofulvin - *P. griseofulvum*), zrání sýrů (*P. roqueforti*, *P. camemberti*) a salámů (*P. nalgiovense*)

Aspergillus - kropidlák

patogenní druhy, způsobující i těžká onemocnění (*A. fumigatus* aj.), produkce aflatoxinů (karcinogenní - *A. flavus*), i druhy využívané k produkci organických kyselin (k. citronová - *A. niger*) A fermentaci 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
údajné afrodiziakální účinky



řád *Onygenales*

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*)

Mycocaliciomycetidae [1 řád *Mycocaliciales*]

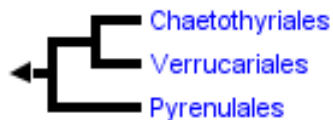
– saprotrófové, komenzálové nebo parazité na lišejnících nebo jiných houbách

– terčovitá apothecia, přisedlá nebo stopkatá (na snímcích *Phaeocalicium polyporaeum*)

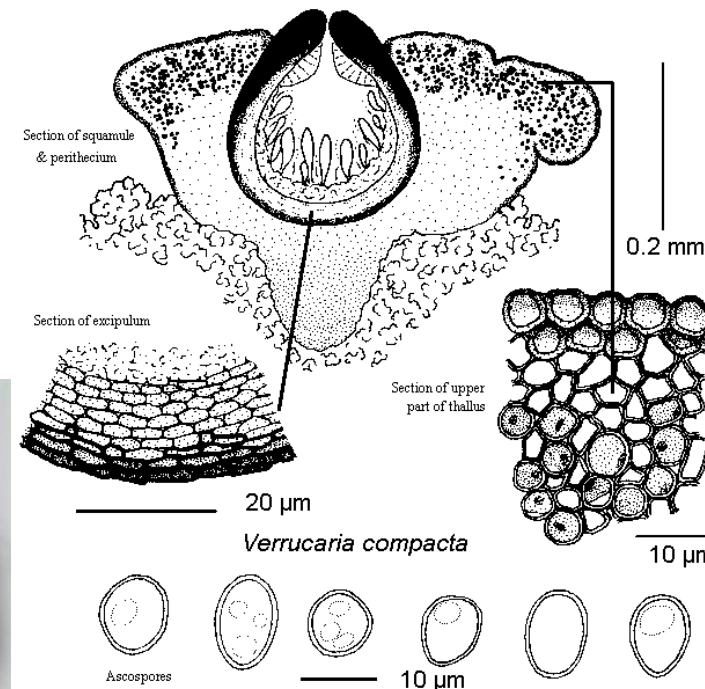


Chaetothyriomycetidae

skupina spojující lichenizované houby z řádů *Pyrenulales* a *Verrucariales* s nelichenizovanými *Chaetothyriales* (nelichenizovaní zástupci jsou saprotrófové nebo parazité)



– perithecia na povrchu stélky nebo zanořená v pletivu stélky
na snímku lichenizovaná houba *Pyrenula acutispora*



http://www.anbg.gov.au/abrs/lichenlist/images/VERR_COMP.gif

foto Cecile Gueidan, det. A. Aptroot
<http://tolweb.org/Chaetothyriomycetidae/29062>

GEOGLOSSACEAE

[též jako třída *Geoglossomycetes*, řád *Geoglossales*]

- česky jazourky, houby dříve řazené k 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
- pozemní saprotrofové, rostoucí jednotlivě či ve skupinách na vlhkých stanovištích (mokřadní a rašelinná stanoviště s bohatým mechovým patrem)



Geoglossum glabrum Foto Lukáš Jurek

LEOTIOMYCETES

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

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

Platně publikováno nebylo napoprvé ani jméno *Helotiales* (Nannfeldt 1932), ani *Leotiales* (Carpenter 1988, navrženo právě kvůli neplatné publikaci *Helotiales* :o); dnes je platné jméno *Helotiales*, validizované Korfem a Lizoněm v roce 2000. Titíž autoři ale posléze vystavují nový řád *Leotiales* v podstatně užším pojetí.

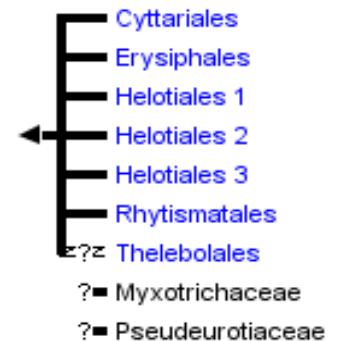
Relativně mladé (Barr ex Minter 1986) je vymezení řádu *Rhytismatales*.

Podle některých autorů dokonce není jisté, zda by *Rhytismatales* měly být oddělovány od *Helotiales* na úrovni řádu; typu vývoje plodnice (zde tzv. asko-
lokulární) již není přikládána taková váha a jejich pseudoapothecia a štěrbinovitá hysterothecia jsou někdy zjednodušeně označována též jako apothecia.

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

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

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



řád *Thelebolales*

koprofilní a extrémofilní houby, některé druhy popsány z antarktických biotopů

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

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



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

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

řád *Cyttariales*

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

na snímku *Cyttaria gunnii*



řády *Helotiales* a *Leotiales*

často tvoří sterilní útvary - sklerocia, příp. stromata
časté nepohlavní rozmnožování (může v životním cyklu i dominovat)

apothecia přisedlá nebo stopkatá, velikosti několik milimetrů až centimetrů, masitá, kožovitá či voskovitá
saprotrofové, ale především parazité rostlin

Botryotinia fuckeliana (anamorfa *Botrytis cinerea*)
- plíseň šedá na plodech různých rostlin
(cibéby - tokajské víno; hniloba jahod, viz obr. vpravo)

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 sasaneček, na nich v době květu hnědá apothecia

Helotium (voskovička)

– drobná apothecia na rostlinných zbytcích



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



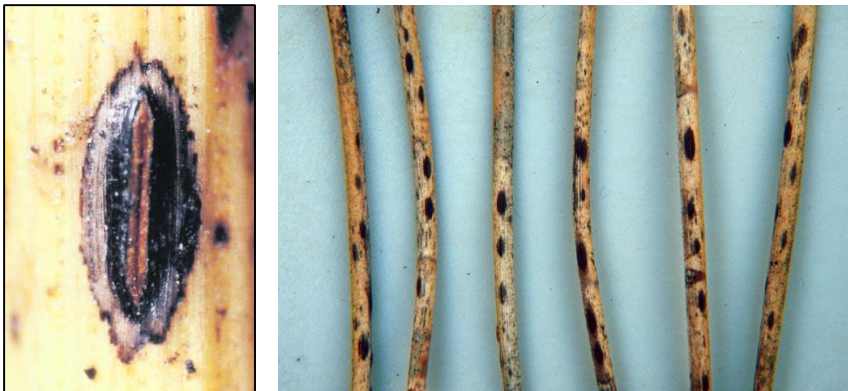
[viz též Systematický přehled makroskopických hub](#)

řád *Rhytismatales*

intracelulární (mezibuněčné) mycelium tvoří stromata v asimilačním pletivu rostlin
nepohlavní rozmnožování - pyknidy zanořené ve stromatech

pohlavní rozmnožování - vytváří se nejprve stroma, v něm dojde k oplození =>
plodnice jsou štěrbinovitá pseudoapothecia nebo hysterothecia

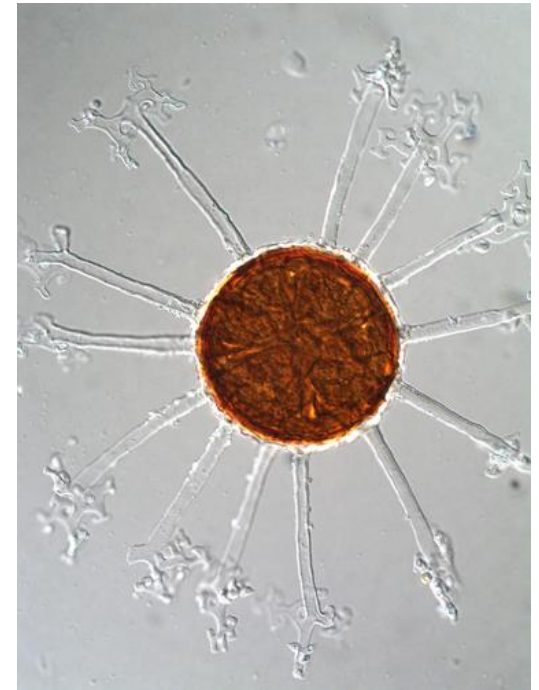
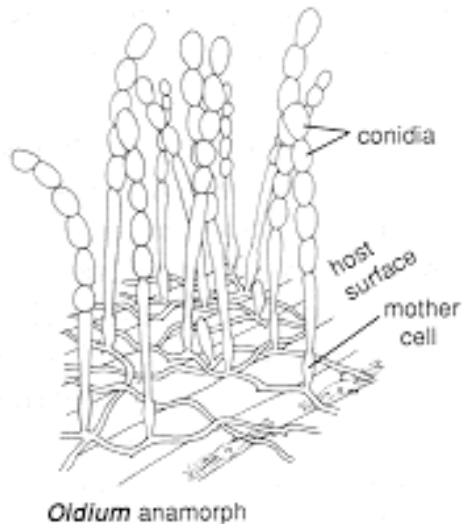
Lophodermium pinastri (sypavka borová)
černá stromata s hysterothecii na jehlicích,
působí usychání a předčasný opad



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

řád *Erysiphales* (padlí)

obligátní paraziti cévnatých rostlin, některé významné fytopatogenní druhy vytvářejí na povrchu pletiv hostitele extramatrikální mycelium (bílé povlaky - jakoby "pomoučení"), pronikající haustorií do epidermálních buněk nepohlavní rozmnožování - tvorba **oidií** (podle anamorfního rodu *Oidium*) - arthrokonidie zvláštního typu, postupně zrající (nejstarší na konci)



pohlavní rozmnožování => plodnice jsou drobná kulovitá **chasmothecia** (v jiném pojetí též kleistothecia nebo „erysifální perithecia“) s větvenými přívěsky - **apendixy** (rodově specifickými); ty se zachycují na povrchu těl živočichů – způsob šíření (epizoochorie)

SORDARIOMYCETES

zahrnuje pyrenomycety (tvoří plodnice typu perithecium);
třída v současnosti dělena na tři vývoj. větve hodnocené
na úrovni podtříd + několik řádů nejasného zařazení

– do této třídy patří i řády *Microascales* a *Ophiostomatales*,
dříve řazené do blízkosti primitivních *Eurotiomycetes*

– 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 rejiciendum (= zamítnuté jméno).
Širší pojetí řádu *Sphaeriales* víceméně odpovídá rozsahu třídy *Sordariomycetes*.



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

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

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

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

Sordariomycetidae

řád *Ophiostomatales*

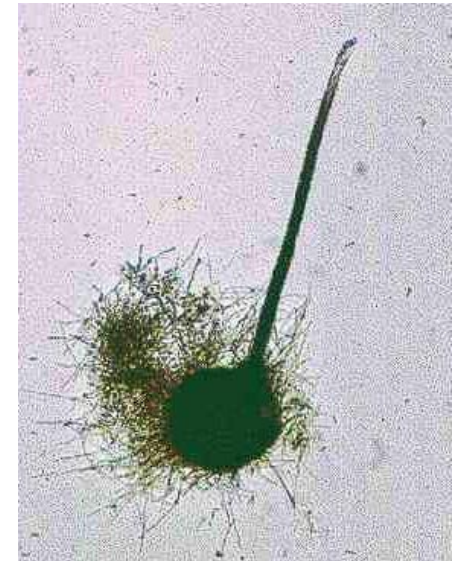
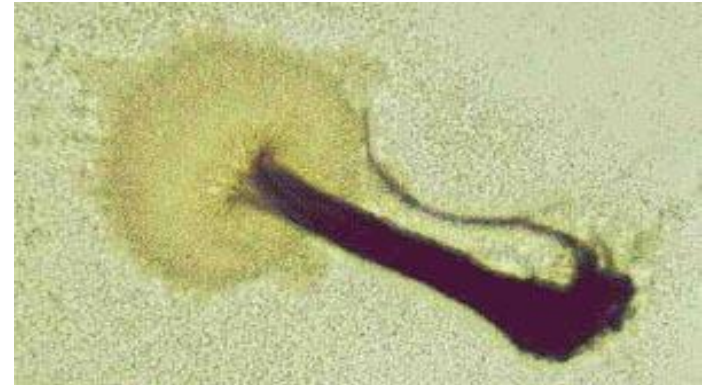
tvoří perithecia s dlouhým rostrem (zobánkem);
zralé spory se seskupují v řetízky nebo
zůstávají v kapičce u ústí perithecií

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

tzv. "ambrosiové houby" - roznos spor zajišťují kůrovci
(čel. *Scolytidae*), kteří se těmito houbami 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*



řád *Sordariales*

volná, tmavá, často chlupatá perithecia většinou přímo na povrchu substrátu
stromata (sterilní pletivné útvary) zpravidla chybí

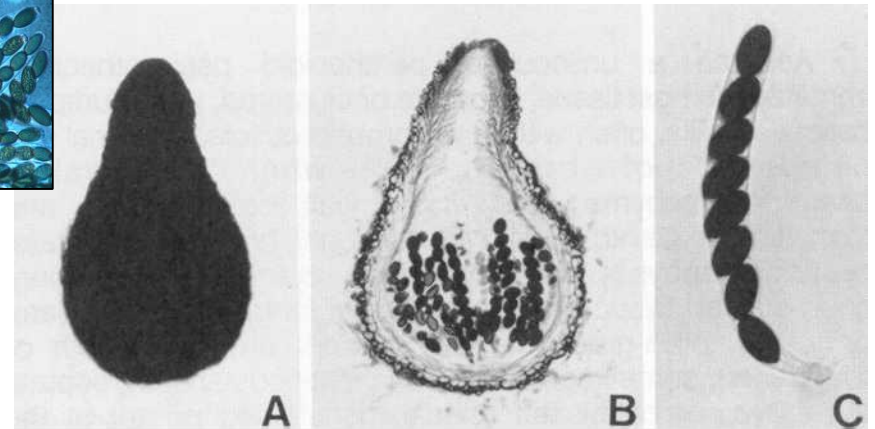
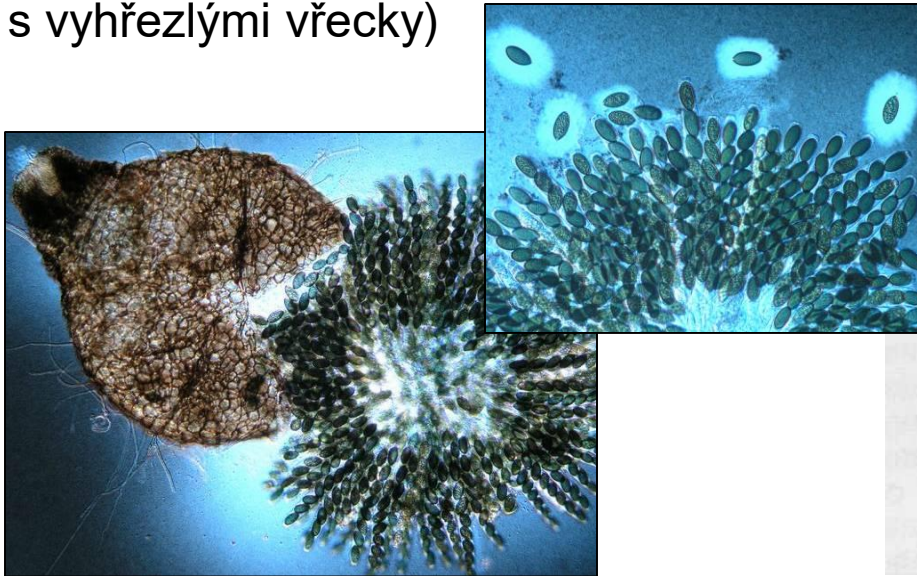
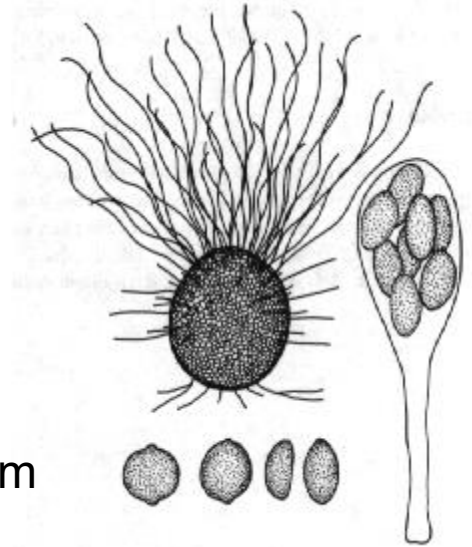
spory se uvolňují po zeslizovatění stěn vřecek

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

Neurospora crassa - častý objekt genetických studií

Chaetomium (chlupatec, obr. vpravo) - celulolytické druhy

Sordaria (hnojinka, obrázky dole, vlevo prasklé perithecium
s vyhřezlými vřečky)



Xylariomycetidae

jediný řád *Xylariales*; 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 (přeživací pletivné útvary)

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

převažuje nepohlavní rozmnožování (anamorfa) – častá tvorba ložisek konidií

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), *Elaphocordyceps ophioglossoides* je parazitem jelenek



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



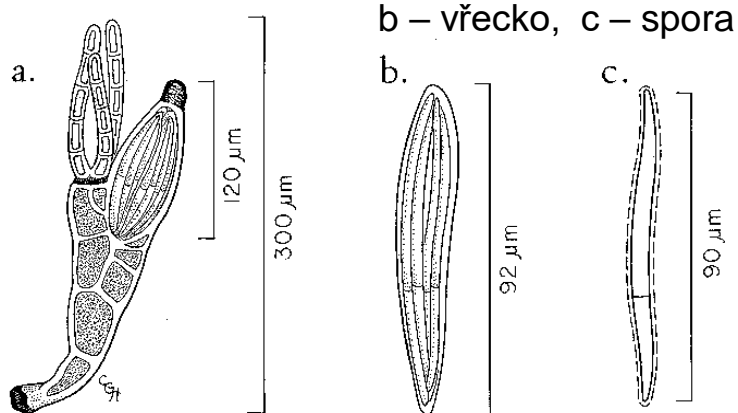
LABOULBENIOMYCETES

- zástupci řádu *Laboulbeniales*
- netvoří žádné mycelium (!!!), stélku tvoří jen 1 nebo několik řad buněk s přívěsky, bazální buňkou („noha“) je ukotvena v těle hostitele
- pohlavní rozmnožování => tvoří se plodnice typu perithecium



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

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



vysoce specializované organismy, obligátní ektoparazité (nebo možná komensálové) žijící především v tělech hmyzu, hlavně brouků



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

DOTHIDEOMYCETES

vývoj plodnice u většiny zástupců tzv. askolokulární: tvoří se askostroma, uvnitř něj se zakládají plodnice typu pseudoperithecií nebo odvozených typů

spory zpravidla vícebuněčné (přehrádkované fragmospory, časté „zdřovité“ diktyospory

– viz foto: 8 spor ve vřecku),

bezbarvé i výrazně pigmentované (tmavě hnědé)

běžně se vyskytují anamorfy (nepohlavní stadia)



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 vřekatých 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. Některé skupiny askolokulárních hub jsou dnes řazeny mimo tuto třídu.

aktuální členění na dvě podtřídy
+ několik nezařazených skupin



The use of molecular data, mainly as DNA sequences obtained from the ribosomal RNA genes, has added additional challenges for mycologists trying to describe a defining morphology for the Dothideomycetes. A group of fungi with bitunicate asci and ascolocular development, broadly known as "black yeasts" were moved from this class to the Eurotiomycetes and the subclass Chaetothyriomycetidae, mainly based on DNA sequence data. Some species in this informal group are still retained in the Dothideomycetes however. This emphasizes the fact that a number of morphological characters in these groups are either due to the retention of ancestral characters, or convergent evolution. The large number of genera that remain uncertainly classified in either Dothideomycetes or Chaetothyriomycetidae is a testament to this. The latest phylogenetic evidence (Schoch et al. 2006) finds support for at least two large groups (newly designated as subclasses) correlating with the three orders mentioned above. The two orders without pseudoparaphyses (Dothideales and Myriangiiales) were shown to be related in Dothideomycetidae, while the large order with pseudoparaphyses (Pleosporales) formed most of Pleosporomycetidae. This builds on pioneering molecular studies done by several authors before (e. g. Berbee, 1996; Liew et al 2000; Lindemuth et al 2001). Several orders and groups remain unplaced, and several more do not have representative DNA sequences. For example, a number of lichen lineages in the Trypetheliaceae previously thought to be related to groups in the Eurotiomycetes are now placed in Dothideomycetes based on molecular data (Del Prado et al. 2006). It therefore seems clear that this part of the tree of life will remain quite dynamic for the foreseeable future.

Dothideomycetidae

řád *Capnodiales*

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



© 2007 Jaroslav Rod

<http://botany.upol.cz/atlas/system/gallery.php?entry=Mycosphaerella>

Pleosporomycetidae

řád *Pleosporales*

- stroma se netvoří nebo jen chabě vyvinuté
- plodnice nejčastěji pseudoperithecia, někdy s vlákny nebo setami (štětinami) kolem ústí
- askospory přehrádkované (často „zdřovité“), u některých druhů s gelatinózním obalem
- významně zastoupeny anamorfy (nepohlavní stadia)



Pleospora vitalbae, pseudoperithecia v mrtvých větvích *Clematis vitalba*

Mimo uvedené podtřídy jsou mezi *Dothideomycetes* řazeny další řády, například ***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



LECANOROMYCETES

rozsáhlá třída, která obsahuje v několika řádech většinu lichenizovaných hub, a proto zde je zařazena obecná charakteristika organismů tradičně sdružovaných v umělém oddělení LICHENES – LIŠEJNÍKY

lišejník je morfologicko-fyziologická jednotka, ve které je obligátně vázán určitý druh houby (mykobiont) s určitým druhem řasy nebo sinice (fotobiont)

vztah mykobionta a fykobionta je zjednodušeně označován jako mutualistická (oboustranně prospěšná) symbióza

obecně jde ale spíše o "kontrolovanou" formu parazitismu

fotobiont - složka řasová (fykobiont) nebo sinicová (cyanobiont)

nejčastěji zelené řasy (*Trentepohlia*, *Coccomyxa*, *Trebouxia* aj.), pak sinice (20 %; *Nostoc*, *Chroococcus*, *Stigonema* aj.) a zcela výjimečně různobrvky a chaluhy

relativně málo zástupců (jen 40 rodů); fotobiont zpravidla znám i jako samostatně žijící (výjimka – druhy rodu *Trebouxia*)

jeden druh může být tedy fotobiontem mnoha (i systematicky zcela nepříbuzných) lichenizovaných hub

zvláštností je *Geosiphon pyriforme* (*Glomeromycota*), tvořící symbiózu se sinicemi, které jsou však ve stélce lokalizovány ve vezikulech (nejde tedy o běžný typ lišejníkové stélky)



mykobiont - houbová složka

velké množství druhů (téměř 20 % známých hub je lichenizováno!)

> 90 % případů je jím vřeckatá houba, zbytek tvoří stopkovýtrusné (a *Geosiphon*)

mezi vřeckatými houbami nalezneme řadu rodů, čeledí i některé řády výhradně s lichenizovanými zástupci, u stopkovýtrusných hub jde nanejvýš o rody

mykobiont obvykle specificky lichenizovaný, není schopen samostatné existence;

nemusí platit absolutně, u některých hub zřejmě existuje výběrový lichenismus (optional lichenisation) – popsáno u čeledi *Stictidaceae*, že týž druh může být epifytickým lišejníkem na živých větvích nebo saprotrofní houbou bez partnera na mrtvém dřevě <http://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/neviditelny-svet-mikrolisejniku.pdf>

současné spojení více mykobiontů s jedním fotobiontem může vést ke vzniku tzv. **parasymbiózy**; existují i lichenikolní houby

naopak setkání jednoho mykobionta s více fotobionty vyúsťuje v tvorbu **cefalodií** - výběžků na povrchu stélky, ve kterých je další fotobiont lokalizován

ve vztahu myko- a fotobionta nemusí jít vždy o pravou symbiózu - jde i o případy, že houba žije saprofytsky na odumřelých buňkách fotobionta, nebo dochází i k parazitismu z jedné i druhé strany

významná je skupina tzv. lichenikolních hub, existují i lichenikolní lišejníky

výskyt:

hlavně extrémní stanoviště (kompetičně velmi slabé)
často v prvních sukcesních stadiích, půdotvorní činitelé

system:

lišejníky dnes řazeny do systému hub podle mykobionta

vřeckaté houby - některé řády výhradně lichenizované (kromě *Lecanorales* též *Verrucariales*, *Gyalectales*, *Lichinales*, *Arthoniales*, *Pyrenulales*), jiné obsahují lichenizované i nelichenizované zástupce (*Ostropales*, *Caliciales*, *Helotiales*)

stopkovýtrusné houby - ojedinělí zástupci z různých skupin

Lecanoromycetidae

- početná skupina lichenizovaných hub (přes 7500 druhů; zahrnuje asi polovinu druhů lišejníků), různé typy stélek i fotobiontů
- plodnice apothecia, u některých druhů sterilní okraj
- u některých zástupců (bývalý řád *Caliciales*, ukázal se být heterogenním) dochází k tvorbě mazaedia – pletivo rouška se drolí v práškovitou hmotu, do které se ve zralosti uvolňují askospory
- anamorfy (pokud jsou známy) tvoří pyknidy nebo sterilní stélky (leprariový typ)

řád *Teloschistales*

- stélka lupenitá nebo keříčkovitá, často pestře zbarvená, pigmenty antrachinony
- apothecia obvykle silně prohloubená, s dobře vyvinutým sterilním valem
- fotobionti jsou zelené řasy; rostou zejména na živinami bohatých substrátech

řád *Peltigerales*

- stélka lupenitá (vzácněji jiné typy), obvykle se svrchní i spodní korovou vrstvou
- plodnice apothecia, na povrchu krycí vrstva, ve zralosti se trhá a obnaží rouško
- fotobionti jsou zelené řasy nebo sinice (i soužití se dvěma fotobionty, zelená řasa v pletivu stélky, sinice lokalizována na povrchu stélky v cefalodiích)

řád *Lecanorales*

- základní znaky viz v charakteristice podtřídy *Lecanoromycetidae*
- fotobionti jsou takřka výhradně zelené řasy typu *Protococcus*

Zleva: *Xanthoria parietina* (terčník zední, *Teloschistales*), *Parmelia sulcata* (terčovka brázditá), *Hypogymnia physodes* (terčovka bublinatá, *Lecanorales*)



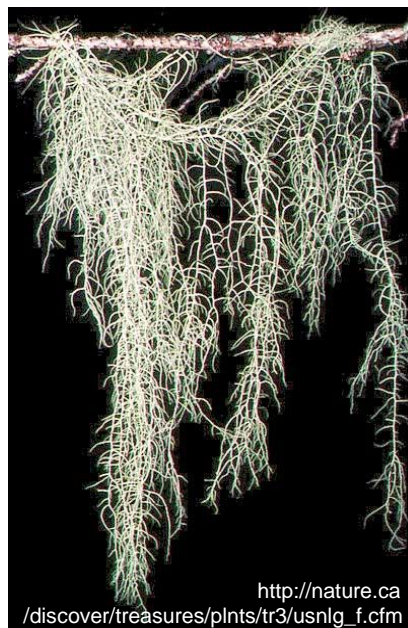


<http://www.walkcarmarthenshire.com/imageCrawler.asp>



http://www.folk.de/kraeuterhexe/de/pflanzen/cetraria_islandica.htm

Nahoře zleva: *Peltigera canina* (hávnatka psí),
Lobaria pulmonaria (důlkatec plicnatý, *Peltigerales*),
Cetraria islandica (pukléřka islandská, *Lecanorales*)



http://nature.ca/discover/treasures/plnts/tr3/usnlg_f.cfm

Dole zleva: *Cladonia* (dutohlávka, asi *C. macilenta* nebo *C. cristatella*),
Usnea (provazovka, tu *U. trichodea*),
Rhizocarpon geographicum (mapovník zeměpisný; vše *Lecanorales*)



<http://botany.upol.cz/atlas/system/pojmy/korovita-stelka.html> © M.Sedlářová, 2004

Ostropomycetidae (<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S105579030400140X>)

- stélka korovitá, šupinkovitá nebo vláknitá
- plodnice apothecia (zanořená, přisedlá nebo stopkatá) nebo perithecia
- fotobionty jsou zelené řasy typu *Chlorococcus* nebo *Trentepohlia*
- skupina zahrnuje i nelichenizované zástupce



Graphis scripta – čárnička psaná

Zdroj: http://www.britishlchens.co.uk/pi_crust_lirellae.html

řád Ostropales

- silně polymorfický taxon, klasifikace zde zřejmě není konečná
- plodnice: zanořená apothecia nebo perithecia
- stélka korovitá (u nelichenizovaných hub tvorba stromatického pletiva)
- zástupci lichenizovaní, lichenikolní i saprotrofní zejména na kůře nebo dřevě



řád Baeomycetales

- růst často na holém povrchu půdy
- stélka korovitá až práškovitá, na povrchu se oddroluje (vegetativní rozmnožování)
- terčovitá apothecia přisedlá nebo stopkatá

Baeomyces roseus – malohubka růžová

Mimo výše uvedené skupiny (jako *Lecanoromycetes* incertae sedis) stojí mimo jiné

řád *Umbilicariales* [jediná čeleď *Umbilicariaceae*]

- lupenitá stélka (často na povrchu políčkovitě rozpraskaná), přirůstající k substrátu širší stopkou, nazývanou „pupek“ (odtud i české jméno pupkovka)
- růst zejména na skalách, často rozsáhlé porosty



Umbilicaria cylindrica, stélka a detail apothecií (— 300 µm)

Foto Ralf Wagner; http://www.dr-ralf-wagner.de/Flechten/Umbilicaria_cylindrica-englisch.html

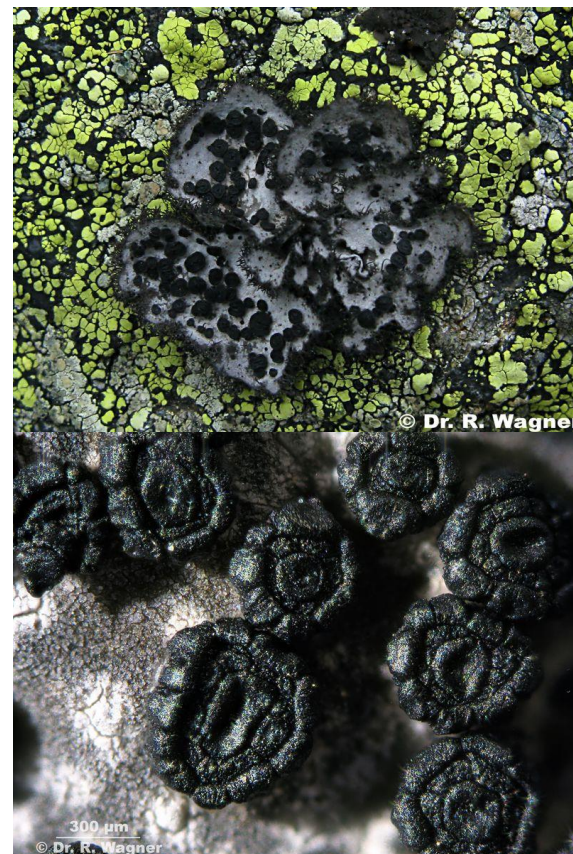
Lichina pygmaea

Foto Jenny Seawright;
<http://www.irishlichens.ie/pages-lichen/l-134.html>

LICHINOMYCETES

(<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S105579030400140X>)

- stélka korovitá, lupenitá nebo keříčkovitá, často gelatinózní konzistence
- fotobionty jsou sinice
- apothecia terčovitá, bývají zanořená, kulovitá, kyjovitá nebo stopkatá, s dužnatou konzistencí





ARTHONIOMYCETES [jediný řád *Arthoniales*]

- stélka korovitého charakteru, někdy ale velmi chabě vyvinuta
- apothecia, v některých případech spíše hysterothecia (uzavřená, otevírají se protáhlou štěrbinou)
- saprotrofové (foliikolní nebo kortikální), lichenikolní nebo lichenizované houby (se zelenými řasami, nejč. *Trentepohliophyceae*)
- patří sem např. rod *Roccella*, využívaný už od starověku jako zdroj vzácného purpurového barviva

Cryptothecia rubrocincta

Foto Millifolium; <http://en.wikipedia.org/wiki/Cryptothecia#mediaviewer/File:Cryptothecia.jpg>

Pomocné oddělení: DEUTEROMYCOTA (FUNGI IMPERFECTI)

není přirozenou taxonomickou jednotkou, je vytvořena pro účely klasifikace hub v anamorfní (nepohlavní) fázi

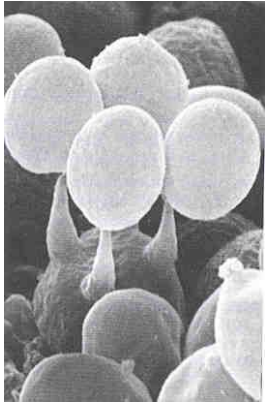
dvě možná pojetí:

- buď zahrnuje pouze druhy žijící v mitotické holomorfě a ty u nichž teleomorfa není známa
- anebo zahrnuje anamorfy všech druhů, tedy i těch, u kterých teleomorfa známa je (souběžně jsou samozřejmě klasifikovány v přirozeném systému); u většiny těchto druhů je anamorfa převládajícím stadiem, ke tvorbě teleomorfy dochází vzácněji (použití hl. v aplikovaných oborech)

systematické členění na základě morfologické podobnosti konidiového stadia

Deuteromycota reprezentují převážně anamorfy vřeckatých hub (soudě podle vlastností mycelia - přehrádkované, jednojaderné buňky, jednoduché póry v přehrádkách)

rozmnožování - tvorba konidií (nepohlavních spor) přímo na myceliu či na konidioforech vyrůstajících jednotlivě nebo v konidiomatech (ložiscích nebo útvarech připomínajících plodnice)



BASIDIOMYCOTA – HOUBY STOPKOVÝTRUSNÉ

karyogamie a meioza probíhá v meiosporangiu - **bazidii**

bazidiospory se tvoří **exogenně** na stopkách – **sterigmatech**

vegetativní stélka: vláknité přehrádkované mycelium, spletením více myceliálních vláken vznikají provazcovité **rhizomorfy** nebo zásobní **sklerocia**

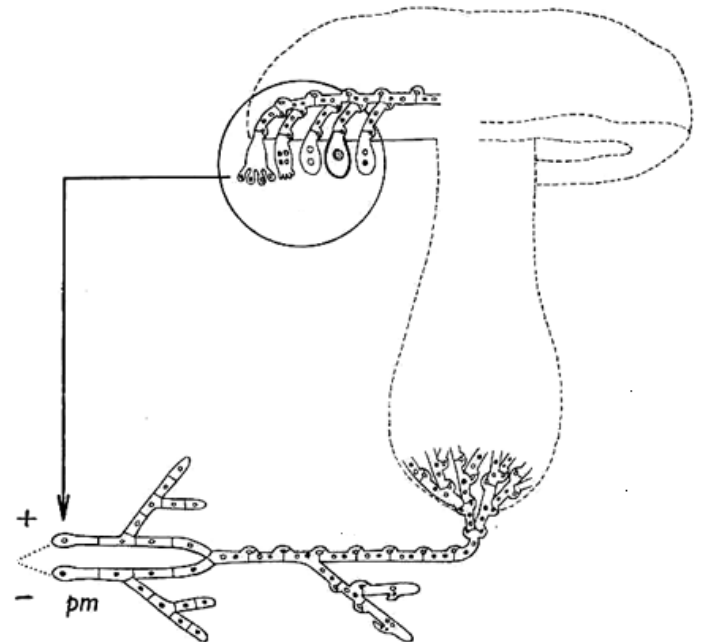
u řady zástupců se setkáváme s dimorfismem – schopností tvořit vláknitou formu i kvasinkovité stadium (v závislosti na podmínkách prostředí)

životní cyklus stopkovýtrusné houby:

klíčením bazidiospory vzniká haploidní **primární mycelium** (výjimečně chybí)

splynutí primárních mycelií => vznik dikaryotického **sekundárního mycelia** –
vzhledem k dominantnímu podílu této fáze jsou *Basidiomycota* označovány jako **dikaryobionti**

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



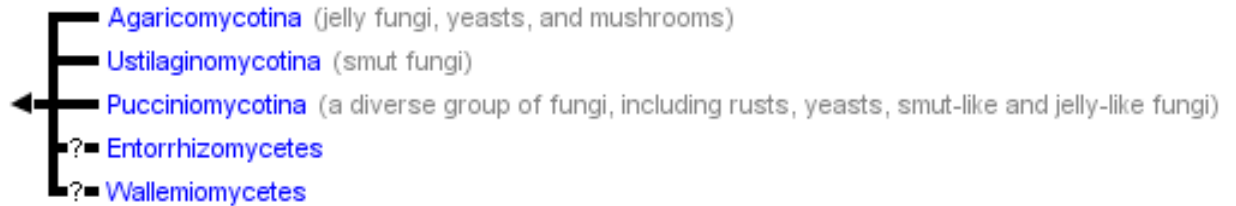
ekologie:

saprofytické 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)

Aktuální systém stopkovýtrusných hub:

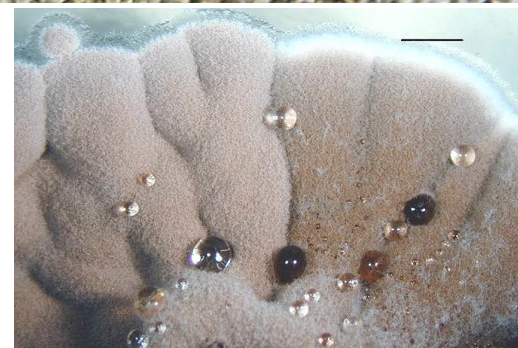
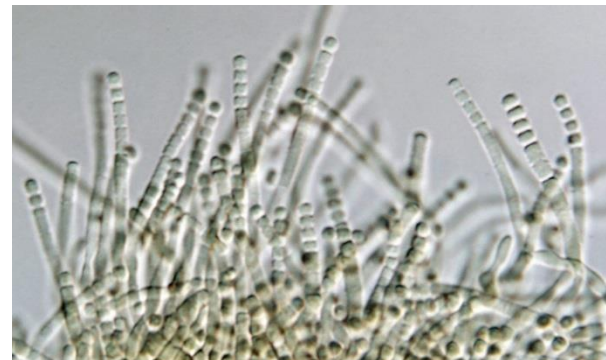


There is strong evidence that the Basidiomycota is monophyletic. Ballistospores, basidia, and clamp connections are present in the Agaricomycotina, Ustilaginomycotina, and Pucciniomycotina (although not in all species), suggesting that they have a common origin. Non-molecular characters that have been 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.

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 proliferující (z konidiogenní buňky může vyrůst další), z konidiogenní buňky se na distálním konci postupně vytvářejí a odlamují arthrospory
- nezařazené v rámci stopkovýtrusných hub (incertae sedis), možná sesterská skupina *Agaricomycotina* (?)



Wallemia sebi, uprostřed 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>

Entorrhiza aschersoniana, zduřenina na kořenech *Juncus bufonius*.

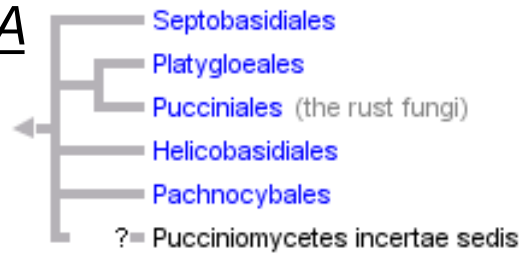
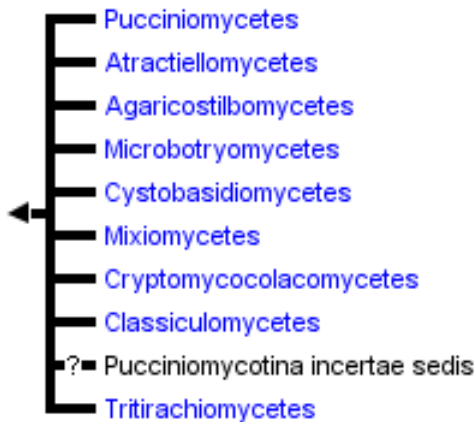
<http://jule.pflanzenbestimmung.de/pflanzen-und-pilze/phytoparasitische-kleinpilze/brandpilze/entorrhiza-aschersoniana/>

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
- též incertae sedis, v dřívějším pojetí byly řazeny jako jedna vývojová větev v rámci skupiny *Ustilaginomycotina*



PUCCINIOMYCOTINA



Skupiny kolem rzí byly odděleny do samostatné třídy již dříve (někdy i společně se skupinami kolem snětí, tvoříce dohromady spíše heterogenní skupinu mezi

stopkovýtrusnými a vřeckatými houbami); v 90. letech byly řazeny řády *Uredinales* a *Septobasidiales* do třídy *Teliomycetes*, později byla (pro tyto a některé další řády) uznávána třída *Urediniomycetes*, dnes je taxon hodnocen na úrovni pododdělení *Pucciniomycotina*.

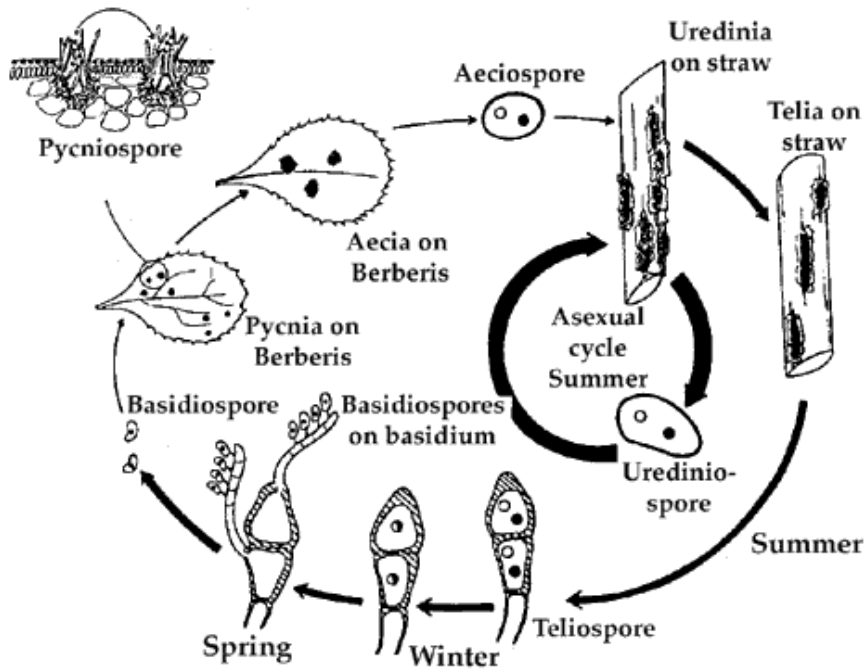
- houby tvořící myceliální i kvasinkovité formy, póry v přehrádkách jednoduché
- karyogamie v probazidii (teliospoře), meioza v metabazidii – ta pak bývá příčně přehrádkovaná s bočně narůstajícími sporami (vzácněji karyogamie i meioza v jedné buňce => holobazidie, zůstává celistvá nebo se tvoří příčné 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 rostlin, zřejmě nejprimitivnější stopkovýtrusné houby

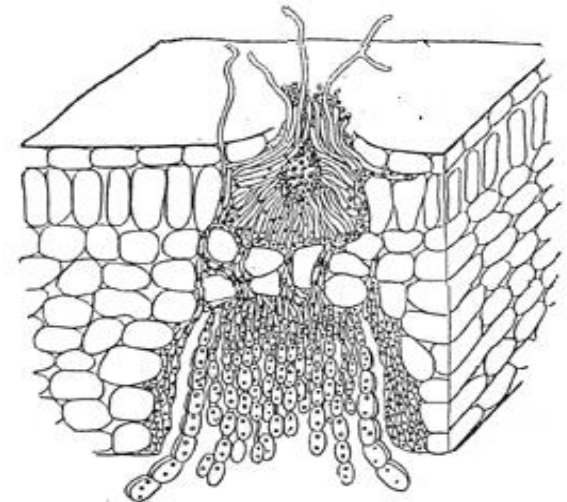
Life Cycle of *Puccinia graminis*

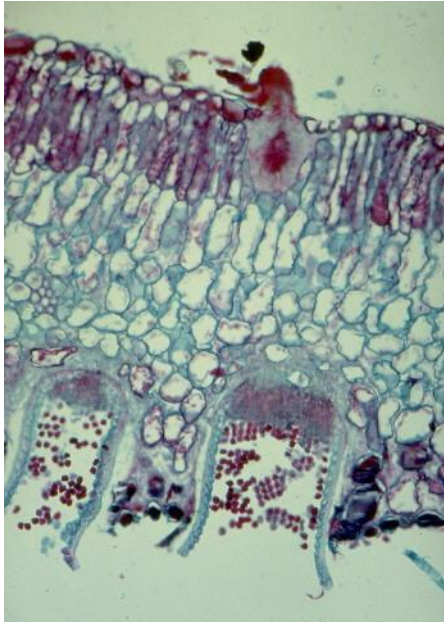


vývojový cyklus dvoubytné rzi
(mezihostitel, hlavní hostitel):

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* - mezihostitel 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 (mezihostitel) + hrách (hlavní hostitel)

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



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



mezi *Pucciniomycetes* jsou dále řazeny mimo jiné řády:

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

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

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>

ATRACTIELLALES [též jako třída *Atractiellomycetes*]

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

Phleogena faginea (Atractiellales)

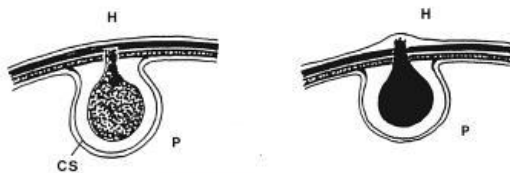
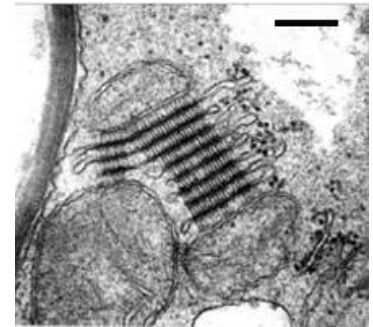
Josef Hlášek; http://www.hlasek.com/phleogena_faginea.html



Symplechosom *Saccoblastia farinacea* (měřítko 0,25 µm)

Foto Robert Bauer; <http://www.crem.fct.unl.pt>

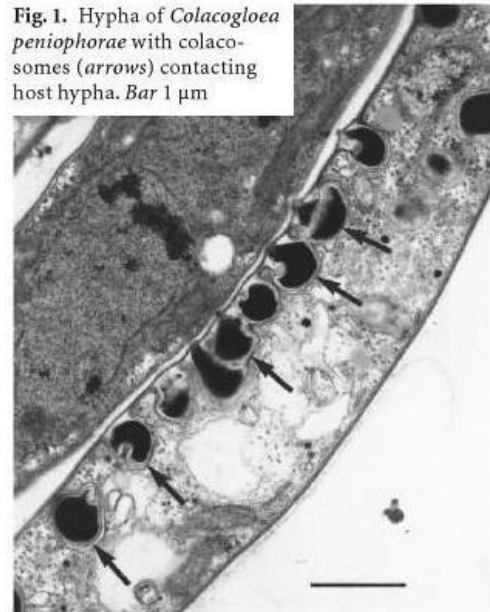
http://dimorphic_basidiomycetes/Papers/DMBclassification/classification.htm



Zdroj obrázků: 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

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 *Platyglaea 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



MICROBOTRYOMYCETES

- parazitické houby, u nichž se tvoří colacosomy (vývin a průnik skrz bun. stěnu hostitele viz vlevo)

USTILAGINOMYCOTINA

I tato skupina prodělala v průběhu času značné posuny v systému a změny svého rozsahu. Historicky se můžeme setkat s pojetím skupiny *Hemibasidiomycetes* (buď pro rzi a sněti dohromady, nebo jen pro sněti /rzi pak patřily mezi *Protobasidiomycetes*/) nebo skupiny *Endomycetes* (sněti + kvasinky).

Z novější doby pochází pojetí samostatné třídy, případně dvou tříd *Ustomycetes* a *Sporidiomycetes* (mj. i v samostatném oddělení *Ustomycota*).

System přelomu století, založený na klasické morfologii, ultrastrukturních znacích i molekulárních datech dělil tuto skupinu na třídy *Entorrhizomycetes* (již byla zmíněna jako separátně řazený taxon), *Ustilaginomycetes* a *Exobasidiomycetes*.

Je možno zaznamenat i přesuny některých druhů mezi tradičními řády, např. čeleď *Urocystaceae* (dříve součást řádu *Tilletiales*) aktuálně dala základ řádu *Urocystales* v třídě *Ustilaginomycetes* (připadly sem ovšem i některé rody řazené dříve do čeledí *Tilletiaceae* i *Ustilaginaceae*).

Problematické je postavení řádu *Sporidiales* ("bazidiogenní kvasinky" tvořící teliospory), dříve vyčleňovaného v této skupině jako taxon nejasného postavení. Nově je kladen do pododdělení *Pucciniomycotina* (třídy *Microbotryomycetes*, řád *Sporidiobolales*).

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.

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).

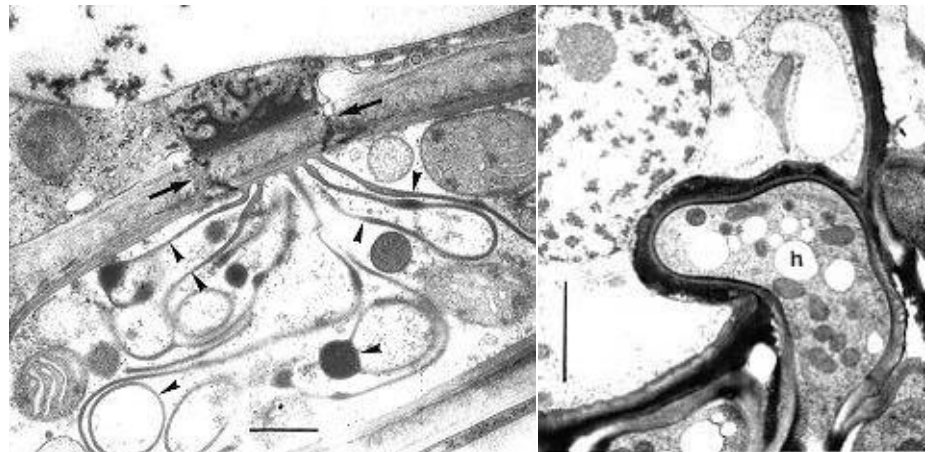
<http://tolweb.org/Ustilaginomycotina>

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 .

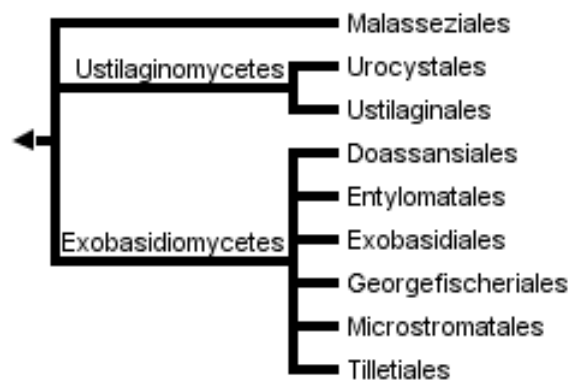
© R. Bauer 1997

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



Charakteristika skupiny (pododdělení) *Ustilaginomycotina*:

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



MALASSEZIA [řád *Malasseziales*, potenciálně třída *Malasseziomycetes*]

- 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

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 haustorií, přepážky převážně bez pórů (!); toto sekundární mycelium vzniká kopulací:

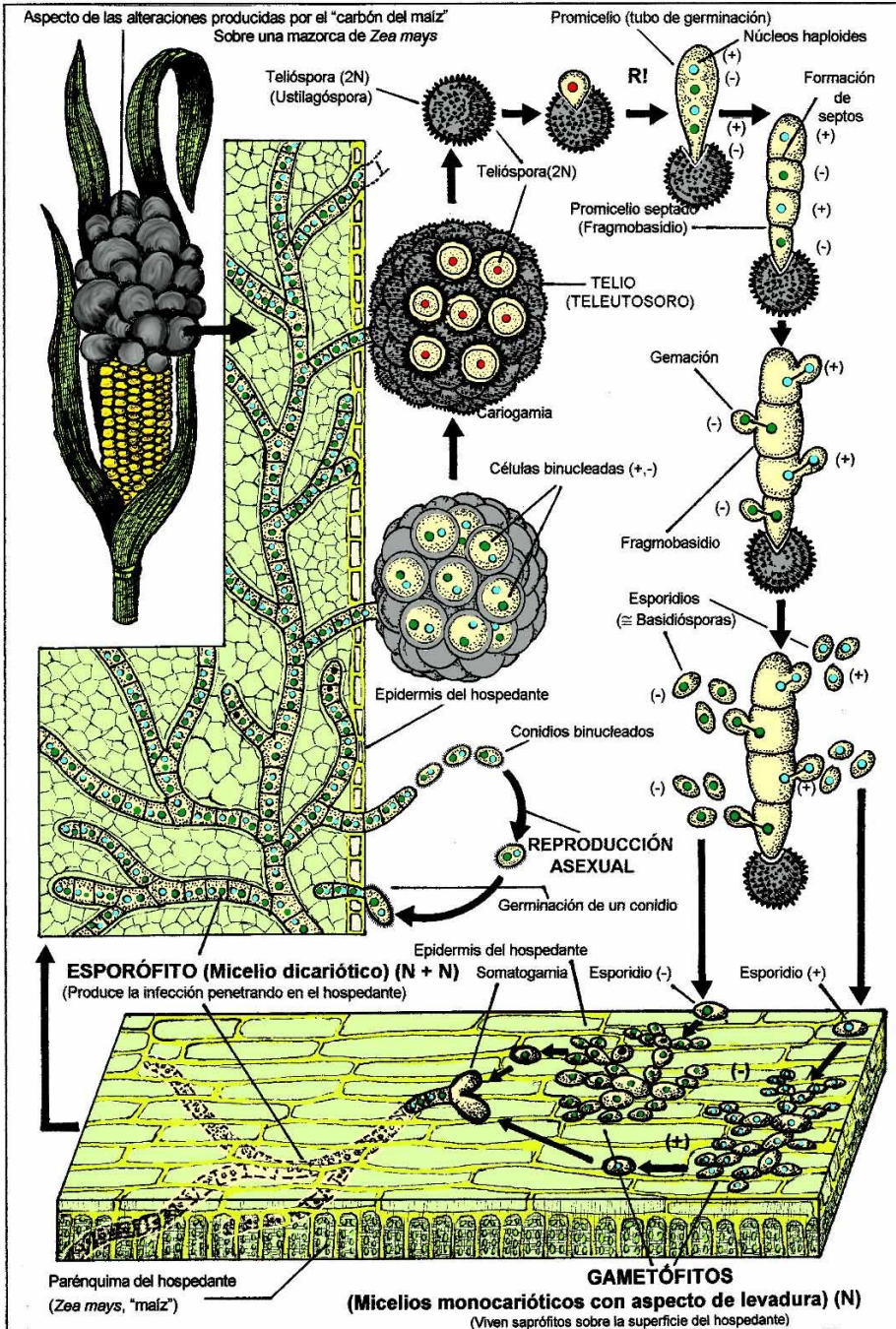
- a) primárních mycelií
- b) primárního mycelia s bazidiosporou
- c) dvou sekundárních spor (vypučivších z bazidiospory)

často se tvoří kvasinkovité stadium nahrazující primární mycelium

z dikaryotického mycelia tvorba shluků 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)

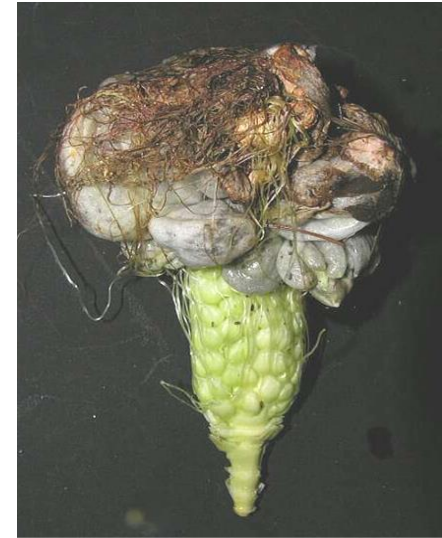
nepohlavní rozmnožování - hyfy prorážející na povrch hostitele odškrcejí dikaryotické blastospory => další infekce

**CICLO DE USTILAGO MAYDIS ("Carbón del maíz") (Heterobasidiomycetidae)
DIGENÉTICO HETEROMORFICO 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 *Urocystales*

- 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*, *Georgefischeriales*) a póry s parentosomy (vzácněji jednoduché póry nebo přepážky bez pórů)

řád *Tilletiales* - mazlavé sněti

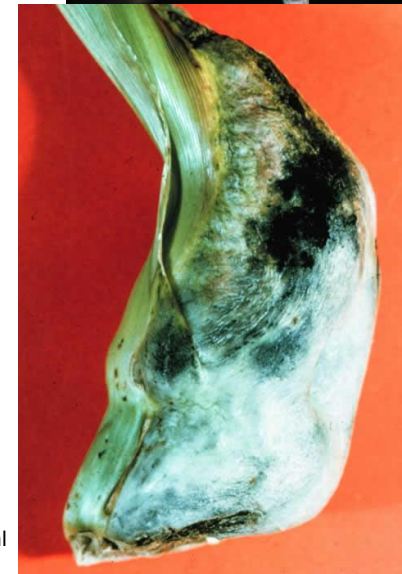
obligátní parazité cévnatých rostlin, podobné projevy jako prašné sněti

odlišnosti od prašných snětí:

- chybí primární mycelium a kvasinkovitá stadia
- holobazidie (nerozdělené přehrádkami)
- 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 specifické 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 (hlavně *Ericaceae*)

Exobasidium vaccinii (plíška brusinková) - červenobílé skvrny na brusnicích



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)

u většiny zástupců se tvoří v přehrádkách 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 (resp. tři) skupiny:



třída *Tremellomycetes* (~ *Phragmobasidiomycetidae*, *Heterobasidiomycetes*)

houby s rozdělenou bazidií (fragmobazidií) a/nebo tvorbou kvasinkovitých stadií

(zahrnuje část heterogenní skupiny *Heterobasidiomycetes*, již delší dobu neudržitelné, v dřívějších systémech podržené víceméně z praktických důvodů)

třída *Agaricomycetes* (~ *Homobasidiomycetes* nebo *Holobasidiomycetes*)

houby s nerozdělenou bazidií (holobazidií), netvoří kvasinkovitá stadia

(homogenní skupina, víceméně odpovídající někdejší třídě *Homobasidiomycetes*)

blíže k druhé stojí třída *Dacrymycetes* s holobazidiemi a dlouhými sterigmaty

TREMELLOMYCETES

Podle pojetí kladoucího větší důraz na (ne)rozdělení bazidie 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 bazidie již aktuálně není určující charakteristikou. Třída je charakterizována ultrastrukturálními znaky (dělicí vřetenko - "biglobular spindle pole body") a molekulárními daty.

řád *Tremellales*

- plodnice (pokud se tvoří) rosolovité konzistence, různých tvarů, na povrchu hymenium s bazidiemi
- bazidie různých typů, bazidiospory klíčí hyfou, konidiemi nebo sekundárními sporami
- většinou dřevní saprotrofové, druhotně parazité, i parazité hub; příkladem jsou některé druhy rodu *Tremella* (rosolovka, viz foto) – tvrdé „jádro“ plodnice se ukázalo být parazitovaným pevníkem



(c) Jean-Jacques Meert

Filobasidiales – zřejmě heterogenní skupina, jsou parazity jiných hub i lišejníků (*Syzygospora*), další byly izolovány z půdy a těl rostlin nebo živočichů

Trichosporonales – anamorfní stadia v rodech *Trichosporon* (vláknité houby) a *Cryptococcus* (kvasinkovité houby), řada druhů jsou i patogeni člověka

DACRYMYCETES [jediný řád *Dacrymycetales*]

- 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 sterigmata se sporama (horní snímek)
- bazidiospory klíčí hyfou nebo konidiemi
- dřevní saprotrofové, v našich lesích běžné rody:
Dacrymyces (kropilka, foto vpravo)
Calocera (krásnorůžek, foto vlevo)



TŘÍDA 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** (lupeny, rourky aj.)

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)

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. 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)

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)

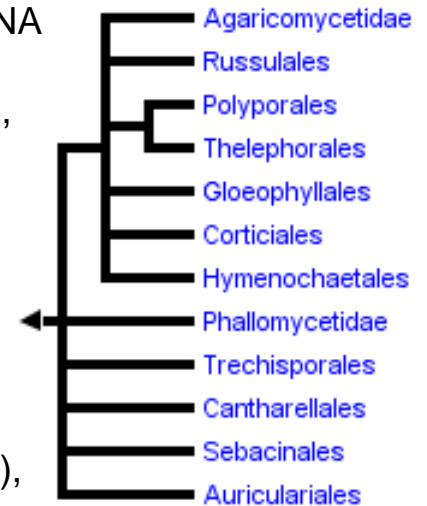
aulaiothecium - plodnice, do jejíhož nitra vrůstají lamely, pokryté hymeniem

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

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 na sekundárním myceliu mohou a nemusí být vytvořeny přezky a dolipory hlavně dřevní saprofyti

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



Exidia (černorosol, vlevo) - dřevní saprofyti

podle posledních výzkumů sem patří i čeleď *Exidiaceae*, mající sice fragmobazidie typu *Tremella*, ale fylogeneticky příbuzná s *Auriculariaceae*

řád *Sebacinales* [jediná čeleď *Sebacinaceae*]

- 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 rozplízlé 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' mykorrhizní houby nebo dřevní saprotrofové až fakultativní parazité

Clavulina (kuřátečko) - plodnice keříčkovité =>

pozn.: v systému se rozutíkaly skupiny kolem kuřátek: čeledi *Clavariaceae* a *Typhulaceae* jsou nyní v *Agaricales*, *Clavariadelphaceae* a *Ramariaceae* v *Gomphales* (vedle hadovek)

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, hvězdicovitě se rozestupuje
a obnažuje teřich krytý tenkou endoperidií;
ta se otevírá za zralosti na vrcholu
saprotrofové na lesních i nelesních stanovištích





řád *Gomphales*

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

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/

řád *Hymenochaetales*

krustothecia s pórovitým (vzácněji lamelovitým nebo hladkým) hymenoforem

dřevní houby, saprofyté i vážní parazité dřevin

Phellinus (ohňovec), *Inonotus* (rezavec, vpravo)

poznámka: do řádu *Hymenochaetales* přibyla čeleď *Schizoporaceae*, zahrnující rody oddělené z čeledi *Hyphodermateaceae*, nyní *Meruliaceae* (dříve *Stereales*, nyní *Polyporales*)

zástupcem je rod *Schizopora* (pórnovitka) =>

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 homomobasidiomycete phylogeny still is controversial (Binder and Hibbett, 2002).



řád *Corticiales* [aktuálně jediná čeleď *Corticaceae*]

- 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* (dříve samostatná 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 (rozlité) 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*

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

Thelephora (plesňák, vlevo), *Sarcodon* (lošák, vpravo)



řád *Polyporales*

"choroše" - většina druhů tvoří gymnokarpní krustothecia, 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 řádu *Ganodermatales* jsou nyní též součástí řádu *Polyporales*

houby z dřívější čeledi *Lentinaceae* (např. podle Mosera /Die Röhrlinge und Blätterpilze, 1983/ součást čel. *Polyporaceae* v úzce vymezeném řádu

Polyporales) jsou rozděleny: houževnatce (*Lentinus* a příbuzné) jsou v *Polyporaceae* (na snímku *Neolentinus lepideus*, recentně řazený i do *Gloeophyllales*, ale podle 10. vydání Dictionary of Fungi už zase v *Polyporaceae*),

hlívy (*Pleurotus*) a příbuzné spadají do vlastní čeledi *Pleurotaceae* v řádu *Agaricales*



charakterističní zástupci:

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

Ganoderma (lesklokorka), *Trametes* (outkovka)



některé „choroše“ jsou v mládí jedlé, např. *Laetiporus* (sírovec, vlevo) druhy vlastního rodu *Polyporus* (choroš, vpravo) jsou houby s dobře odlišeným třeněm a kloboukem a pórovitým hymenoforem

řád *Russulales*

nejčastěji kloboukaté houby

v pletivu plodnic sférocysty - kulovité buňky; 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



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 nelupenatých hub v řádu (nebo příp. na úrovni podřádů) *Hericiales* (zahrnujícího keříčkovité *Hericiaceae*, chorošotvaré *Bondarzewiaceae*, rozlité *Peniophoraceae*, *Stereaceae* apod.)

rody ze (svého času vystaveného) řádu *Stereales* jsou rozděleny na dvě části: čeledi *Stereaceae* a příbuzné jsou nyní též součástí řádu *Russulales*, zbytek (většina korticioidních hub) pak řádu *Polyporales*

„crown group“ (= vrchol „vývojového stromu“) v rámci třídy *Agaricomycetes* představují

– rod *Jaapia*

(2 druhy resupinálních hub, izolovaně stojící taxon, též na úrovni řádu *Jaapiales*)

– ***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 Kešelač,
<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 pilothecia, příp. gasteroidní typy

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

převážně

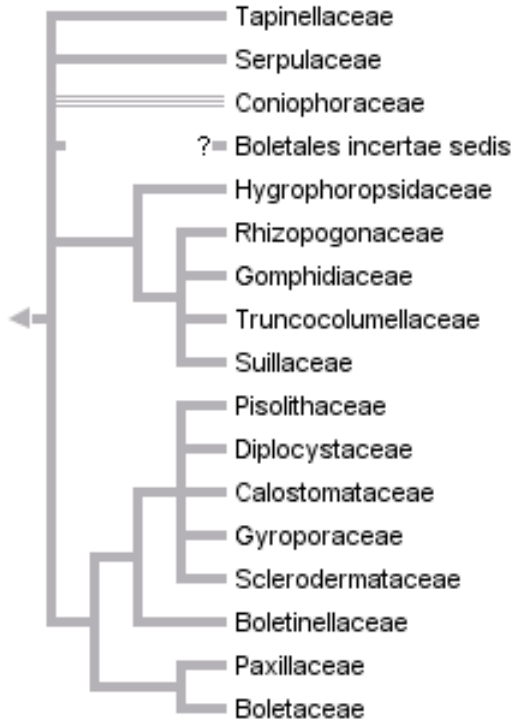
ektomykorhizní houby,
méně dřevní saprofyti
(vzácně paraziti)

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

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

Leccinum (kozák - vpravo
dole, křemenáč)

Xerocomus (suchohřib),
Tylopilus (podhřib), aj.



lupenitý hymenofor:

Gomphidius (slizák,
vpravo) - lupenitá
obdobá klouzků

Paxillus (čechratka)

- mykorrhizní druhy

Tapinella (čechratka)

- dřevní saprofyti =>



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



Scleroderma (pestřec) - mykorrhizní
břichatky s tuhou peridií



*Serpula
lacrymans*
(dřevomorka
domácí)
- resupinální
plodnice, dřevní
saprofyt
škůdce dřeva
v budovách

řád *Agaricales*

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

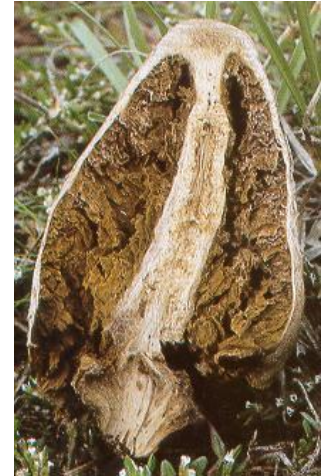
systematické poznámky aneb co už zase neplatí :o):

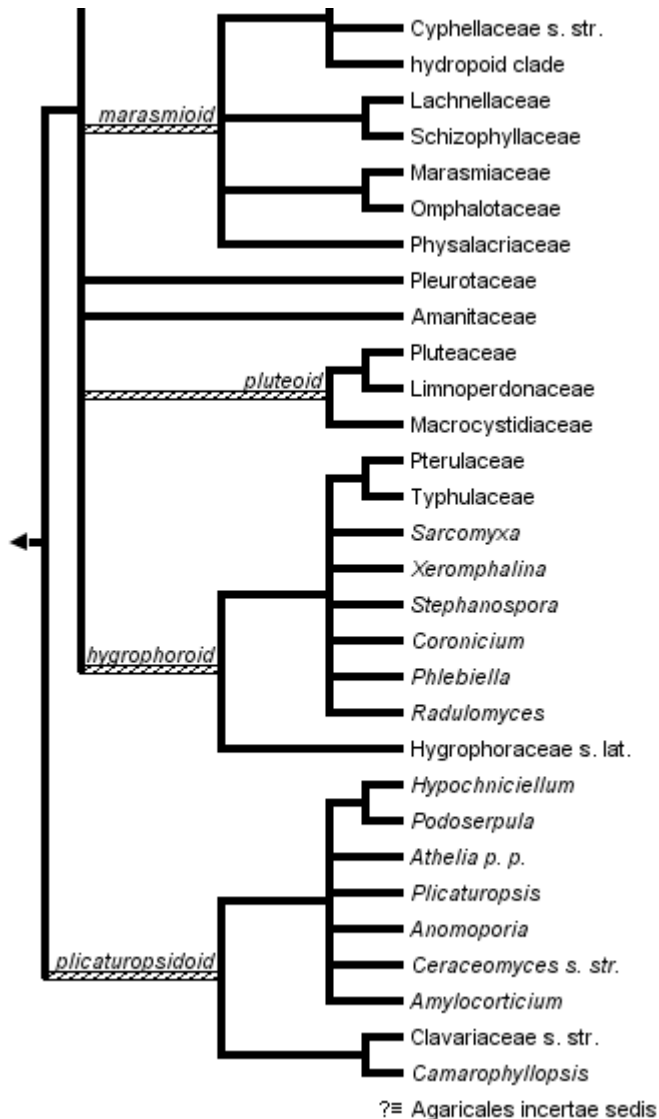
v řádu *Agaricales* je čeleď *Hygrophoraceae* součástí *Tricholomataceae* /už zase je samostatná/, *Crepidotaceae* součástí *Cortinariaceae* (svého času byly tyto čeledi základem odděleného řádu *Cortinariales*) /dnes v *Inocybaceae*/, *Amanitaceae* součástí *Pluteaceae* /též samostatná/ a *Podaxaceae* ("agarikoidní břichatky", na obr. vpravo *Secotium*) součástí *Agaricaceae* /to náhodou zůstalo/

zde prezentované pojetí nekorespondovalo s názory Kühnera (Les Hymenomycètes Agaricoides, 1980), který odlišoval od *Agaricales* řády *Tricholomatales* (*Tricholomataceae*, *Hygrophoraceae*, *Amanitaceae*) a *Pluteales* (*Pluteaceae*, *Entolomataceae*).

rody z řádů *Fistulinales* (pštěň, viz obr.) a břichatkovitých *Tulostomatales* a *Lycoperdales* (s výjimkou čeledi *Geastraceae*, viz skupinu *Phallomycetidae*) jsou nyní součástí řádu *Agaricales*

do této skupiny je aktuálně řazen i řád *Amylocorticiales*, někdy oddělovaný jako sesterský taxon





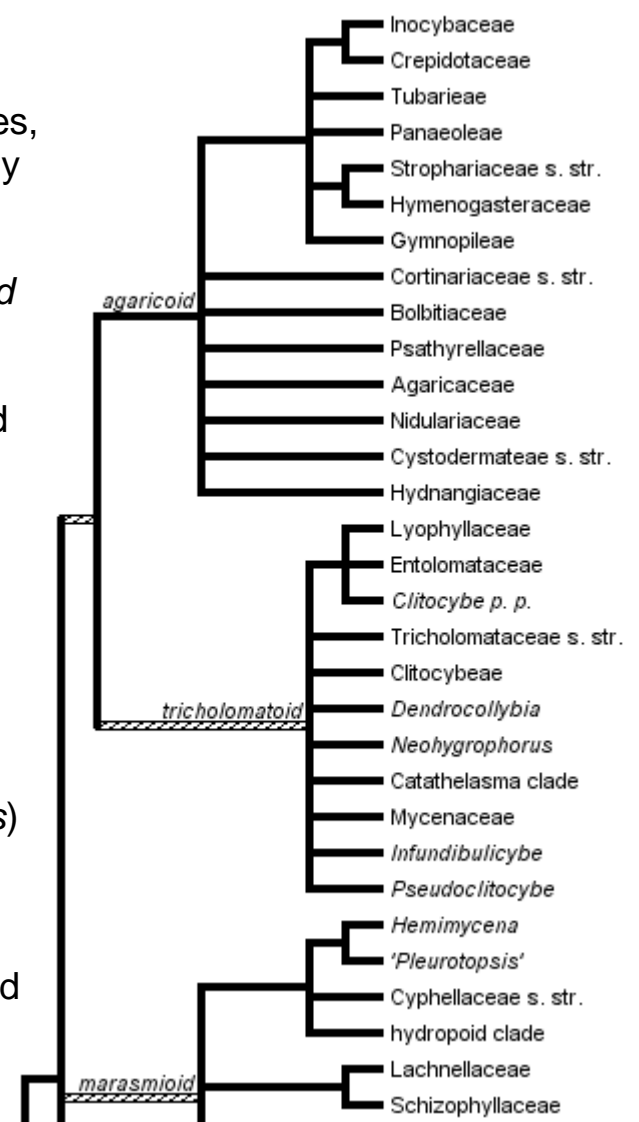
Members of the earliest lineage of Agaricales, the *plicaturopsidoid* clade, are not very well known. At present the clade includes a diverse assemblage of taxa composed of resupinate, merulioid, club-like, coralloid, and gilled forms that are saprotrophic or pathogenic. No known EM lineages have yet 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 saprophagous 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; saprofyti, hl. jedovaté (vlevo)

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



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



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

Entoloma (závojenka) - růžový výtrusný prach, mykorhizní i saprofyti, některé jedovaté =>

Inocybe (vláknice) - vláknitý klobouk, hnědý v. p., mykorizní 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; saprofyti
Agaricus (pečárka, vpravo) - volné lupeny, hnědý výtrusný prach, závoj; saprofyti



Pluteus (štitovka) - růžové volné lupeny, dřevní saprofyti

Amanita
(muchomůrka)
bílý v. p., plachetka
i závoj přítomny
mykorizní; 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 saprofyté



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
saprofyti na opadu či dřevě



některé příklady lichenizovaných
stopkovýtrusných hub:

Multiclavula mucida
(*Cantharellales*, *Clavulinaceae*)



Phytoconis ericetorum
(*Agaricales*, *Hygrophoraceae*)

Dictyonema glabratum
(dříve *Polyporales?* *Atheliaceae?*
dnes *Agaricomycetidae* incertae sedis)

