

**Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



**Jan Matouš**

Kyjankovité houby: vývoj systematiky a diverzita v České republice

Clavarioid fungi: overview of their systematics and data on diversity in the  
Czech Republic

**Školitel: Mgr. Jan Holec, Dr.**

**Praha, 2013**

**Poděkování:**

Děkuji svému školiteli Mgr. Janu Holcovi, Dr. za vstřícnost, odborné konzultace a cenné rady při psaní této práce.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 19. 8. 2013

Podpis:

## Obsah

1. Abstrakt .....	4
2. Úvod .....	5
3. Obecná charakteristika čeledi Clavariaceae .....	5
3.1. Souhrnná charakteristika čeledi Clavariaceae .....	6
3.2. Rod <i>Clavaria</i> .....	7
3.3. Rod <i>Clavulinopsis</i> .....	8
3.4. Rod <i>Ramariopsis</i> .....	8
3.5. Erikoidní mykorhiza .....	8
3.6. Ohrožení, ochrana a význam .....	9
4. Vývoj systematiky kyjankovitých hub .....	9
4.1. Počátky vývoje systému .....	9
4.1.1. C. Linné .....	9
4.1.2. C.H. Persoon .....	10
4.1.3. E.M. Fries .....	10
4.1.4. M.J. Berkeley a N.T. Patouillard .....	10
4.2. Klasické období .....	11
4.2.1. E.J.H. Corner .....	11
4.2.2. A. Pilát .....	12
4.2.3. M.A. Donk .....	13
4.2.4. R.H. Petersen .....	13
4.2.5. W. Jülich .....	15
4.3. Moderní systém .....	16
4.3.1. Pine et al. (1999) .....	16
4.3.2. Larsson et al. (2004) .....	16
4.3.3. Dentinger et McLaughlin (2006) .....	16
4.3.4. Matheny et al. (2006) .....	17
4.3.5. Larsson (2007) .....	17
4.3.6. Kautmanová et al. (2011), Kautmanová et al. (2012) .....	17
4.3.7. Birkebak et al. (2013) .....	18
5. Diverzita Clavariaceae v České republice .....	20
5.1. <i>Clavaria</i> .....	20
5.2. <i>Clavulinopsis</i> .....	22
5.3. <i>Ramariopsis</i> .....	23
5.4. Shrnutí .....	24
6. Závěr .....	25
7. Literatura .....	26

## 1. Abstrakt

V první části bakalářské práce je čeleď Clavariaceae charakterizována z historického, morfologického a ekologického pohledu a jsou blíže představeny tři hlavní rody *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* s klavarioidní (kyjankovitou) a ramarioidní (kuřátkovitou) morfologií plodnice.

Druhá část práce popisuje vývoj systematiky a nejdůležitější rody, které se v určitých fázích vývoje systému v čeledi Clavariaceae objevily. Je také kladen důraz na znaky, které vedly autory k jejich závěrům, a na vývoj rodového pojetí zmíněných tří kyjankovitých rodů.

Třetí část shrnuje starší i recentní znalosti o diverzitě zmíněných tří rodů v České republice na základě údajů v literatuře. Jsou zde představeny druhy, které byly na našem území nalezeny a jsou stručně charakterizovány z ekologického hlediska.

**Klíčová slova:** houby, Clavariaceae, morfologie, ekologie, systematika, diverzita

## 1. Abstract

In the first part of my bachelor thesis Clavariaceae family is characterized in historical, morphological and ecological perspective and three main genera *Clavaria*, *Clavulinopsis* and *Ramariopsis* with clavarioid and ramarioid morphology of fruit body are described.

The second part surveys the development of their systematics and discusses the most important genera, which in certain phases of the system progress emerged in the Clavariaceae family. It also put emphasis on the characters that led the authors to their conclusions and on the development of the generic concept of the three mentioned clavarioid genera.

The third part summarizes older and recent knowledge on the diversity of the three mentioned genera in the Czech Republic on the basis of the literature data. Species that have been found in the Czech Republic are listed and are briefly characterized from an ecological perspective.

**Key words:** fungi, Clavariaceae, morphology, ecology, systematics, diversity

## 2. Úvod

Čeď Clavariaceae je skupina bazidiomycetů, která v současnosti zahrnuje sedm morfologicky často značně odlišných rodů se saprotrofním a někdy zřejmě i mykorrhizním způsobem života. Původně se jednalo o skupinu rodů s kyjankovitou (klavarioidní) nebo kuřátkovitou (ramarioidní) morfologií plodnice. Po bouřlivém a zajímavém systematickém vývoji, a především po morfologických a molekulárně-fylogenetických studiích v posledních zhruba dvaceti letech, je však tento koncept neplatný.

Z hlediska výzkumu diverzity je v současnosti tato čeď v České republice značně opomíjená a recentní informace tohoto charakteru jsou jen kusé. Práce je zaměřena především na kyjankovité rody *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*, jejichž diverzita byla na našem území naposledy komplexně zpracována A. Pilátem (1958, 1971). Od té doby byly pouze výjimečně publikovány informace o výskytu některých vzácných druhů, nebo byly udávány nálezy v rámci floristických výzkumů. Velká část druhů je přitom vzácná a ohrožená úbytkem a narušováním přirozených stanovišť. Získání komplexních informací o ekologii a diverzitě zmíněných rodů je proto velmi důležité pro správnou a účinnou ochranu těchto hub u nás.

Hlavními cíli mé práce je podrobněji charakterizovat čeď Clavariaceae především z morfologického a ekologického pohledu, shrnout systematický vývoj této čeledi s ohledem na rody, které do ní byly v průběhu vývoje řazeny, a nakonec získat ucelenou představu o dosud známé diverzitě tří hlavních kyjankovitých rodů (*Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*) na území České republiky.

## 3. Obecná charakteristika čeledi Clavariaceae

Čeď Clavariaceae je jednou z několika skupin převážně nelupenatých bazidiomycetů řádu Agaricales. V současnosti obsahuje sedm rodů: *Camarophylloopsis* (voskovečka), *Clavaria* (kyjanka), *Clavulinopsis* (kyjovečka), *Clavicornia*, *Hyphodontiella*, *Mucronella* (ostenatka) a *Ramariopsis* (kuřinec). Toto vymezení je výsledkem několika molekulárně-fylogenetických studií publikovaných v posledních několika letech (Pine et al. 1999; Larsson et al. 2004; Dentinger et McLaughlin 2006; Matheny et al. 2006; Larsson 2007; Kautmanová et al. 2011; Kautmanová et al. 2012; Birkebak et al. 2013).

Původně byla čeď Clavariaceae vytyčena pro houby s klavarioidním (kyjankovitým) nebo ramarioidním (kuřátkovitým) typem plodnic. Velká část z nich byla buď přerazena do jiných čeledí, nebo synonymizována se staršími jmény. Nejširšího vymezení dosáhla čeď na počátku druhé poloviny 20. století, kdy jí tvořilo přibližně třicet rodů. V této fázi vývoje systému byla čeď stále extrémně polyfyletická (Corner 1950; Pilát 1958). Následně proběhl bouřlivý, ale logický systematický vývoj, který značně změnil obraz celé skupiny (Corner 1970; Jülich, 1981). Především

popsání množství nových vyšších taxonomických jednotek umožnilo lépe zohlednit značné, především mikromorfologické rozdíly mezi velkou částí kyjankovitých rodů a jejich následné přeřazení do nově publikovaných čeledí a řádů. Kromě přesunu rodů do jiných čeledí probíhaly také přesuny druhů mezi rody. Počátkem sedmdesátých let již byla čeleď značně zredukována (Corner 1970). Od této doby až do prvních molekulárně-fylogenetických studií bylo autory (Corner 1970; Jülich 1981) akceptováno obvykle 4-6 rodů, přičemž některé byly přijímány nejednotně (např. *Multiclavula*, *Scytinopogon*). Molekulárně-fylogenetické studie na počátku třetího tisíciletí pak identifikovaly jako zástupce čeledi Clavariaceae také rody *Camarophylloopsis*, *Clavicornia*, *Hyphodontiella* a *Mucronella*. (Matheny et al 2006; Birkebak et al. 2013; Larsson 2007; Larsson 2004). Také byl mimo jiné vytvořen nový (zatím monotypický) rod pro druh původně řazený do rodu *Clavaria* – *Alloclavaria purpurea*, který je nyní dokonce součástí řádu Hymenochaetales, v rámci něhož má však zatím nejisté zařazení (Dentinger et McLaughlin 2006).

V současné době lze všech sedm rodů čeledi jen obtížně shrnout do morfologicky a ekologicky homogenního celku, právě v důsledku přiřazení některých výše zmíněných rodů. Tyto změny v systému značně zredukovaly jednotící morfologicko-anatomické znaky, které je možno na celou čeleď Clavariaceae aplikovat.

Rod *Camarophylloopsis* je jediným, který obsahuje zástupce s kloboukatými plodnicemi a lupenatým hymenoforem. Ostatní rody obsahují nelupenaté houby s klavarioidním, ramarioidním, mukroneloidním (rozlité-ostnitým) či resupinatním (rozlitém) typem plodnice. Rody *Mucronella* a *Hyphodontiella* se odlišují od ostatních rodů typem plodnice (mukroneloidní, resp. resupinatní) a růstem na mrtvém dřevě.

Práce je primárně zaměřena na kyjankovité zástupce z rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*. Důvodem je především stejný typ plodnic (klavarioidní, resp. ramarioidní), podobné ekologické nároky, ne zcela vyřešené mezirodové vztahy (především mezi rody *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*), nízká úroveň znalostí jejich současného výskytu na našem území a vzácnost velké části zástupců. V dalším textu proto rody *Camarophylloopsis*, *Clavicornia*, *Hyphodontiella* a *Mucronella* zmiňuji jen okrajově.

### **3.1. Souhrnná charakteristika čeledi Clavariaceae**

Plodnice buď kyjovité nebo keříčkovitě větvené s hladkým hymenoforem nebo agarikoidní s lupenatým hymenoforem, mukroneloidní či resupinatní. Klobouk, pokud je přítomen, je 5-50 mm široký, polokulovitý s hladkým povrchem nebo šupinatý, slizký, hnědý. Třeň je obvykle nepříliš dobře rozeznatelný od fertlní části, někdy je normálně vyvinutý, masitý, někdy chybí. Velum nepřítomné. Lupeny, pokud jsou přítomny, jsou tenké a ohebné, voskovité a řídké. Vůně obvykle nezřetelná, vzácně silná a nepříjemná. Výtrusný prach bílý nebo bělavý. Spory jsou obvykle méně než 7  $\mu\text{m}$  dlouhé, téměř kulovité (subglobózní), hyalinní, tenkostěnné, hladké nebo s výrůstky, acyanofilní, obvykle bez reakce na jód, s velkými olejovými kapkami, s hilem nodulózniho typu, dvoujaderné.

Bazidie dlouhé, kyjovité, obvykle > 5,5krát delší než spory, bez siderofilní granulace. Cystidy nepřítomny (s výjimkou jednoho druhu rodu *Hyphodontiella*). Trama hymenoforu víceméně regulární.

Většinou se jedná se o pozemní saprotrofy, často rostoucí na bohatších půdách, převážně lučních společenstev, trávníků, vřesovišť a rašelinišť. Některé druhy rostou ve světlých lesích. Některé druhy jsou lignikolní saprotrofové na mrtvém dřevě, v lesích. Chybí stádium anamorfy. V Evropě je známo cca 50 zástupců tří kyjankovitých rodů, asi 6 druhů rodu *Camarophyllopsis*, 2 druhy rodu *Hyphodontiella*, asi 5 druhů rodu *Mucronella* a jeden druh rodu *Clavicornia*. Některé druhy mají kosmopolitní rozšíření.

### 3.2 Rod *Clavaria* L. – kyjanka

Vybraná literatura: Holec et al. (2012); Kautmanová (2012); Knudsen et al. (2012); Birkebak et al. (2013).

Plodnice vzpřímené, válcovitě kyjovité nebo keříčkovitě větvené (*C. zollingeri*), křehké, 20-100 (120) mm vysoké a 1-8 mm tlusté, kyjovité nebo válcovité, s tupým nebo protáhlým vrcholem. Fertilní část je matná, bílá, šedá, žlutá, růžová, červená, fialová, hnědá nebo lila, nebo i černá. Třeň jen zřídka dobře rozpoznatelný, ale občas do určité míry lesklý, válcovitý, obvykle značně kratší než fertilní část. U některých druhů ve stáří povrch plodnice tmavne. Bazální mycelium většinou bílé, viditelné jen u některých druhů. Dužnina stejného zbarvení v horní plodné části i třeni. Bez vůně a chuti. Výtrusný prach bělavý. Hyfový systém monomitický. Hyfy v pletivu hyalinní, bez přezek, souběžné, často nadmuté a sekundárně septované, (5)10–15(20)  $\mu\text{m}$  tlusté a až do 120  $\mu\text{m}$  dlouhé. Subhymenium tvořeno hustě uspořádanými, krátkými, tenkostěnnými hyfami, 5–7  $\mu\text{m}$  tlustými, hyalinními nebo někdy se žlutavými nebo hnědavými pigmenty. Cystidy nepřítomny. Bazidie bisporické nebo tetrasporické, bez přezek (podrod *Clavaria*), nebo s typickými „smyčkovitými“ přezkami (podrod *Holocryne*), úzce kyjovité, tenkostěnné, vzácně pigmentované, 40–85  $\mu\text{m}$  dlouhé. Spory globózní, subglobózní, elipsoidní až válcovité (cylindrické), s odlišeným hilárním apendixem, převážně hladké, vzácněji bradavčité, hyalinní, neamyloidní, tenko- nebo tlustostěnné, bez krůpějí nebo s jednou velkou olejovou kapkou. Šířka spor je od 2,8  $\mu\text{m}$  až do 8-9  $\mu\text{m}$  (*C. greletii*) a délka je variabilní od 3,6 do 10,0  $\mu\text{m}$ . Makrochemické reakce s nejobvyklejšími činidly ( $\text{FeCl}_3$ , KOH) u některých druhů pozitivní, ale většinou negativní. Rostou na zemi, většinou na vlhkých, na minerály bohatých lokalitách, zejména ve světlých lesích a otevřených stanovištích, především na polopřirozených loukách nebo na jejich okrajích mezi keři, často v mechu. Fruktifikují od jara do podzimu, většina druhů spíše na podzim, nejčastěji v červenci až listopadu. V Evropě známo cca 20 druhů.

Obecně je rod *Clavaria* považován za saprotrofní, ale některé druhy, např. *C. argillacea*, možná tvoří mykorhizu s rostlinami čeledi Ericaceae (Seviour et al. 1973; Englander et Hull 1980; Mueller et al. 1986; Burke et al. 2005; Burke et al. 2006; Birkebak et al. 2013).

### 3.3 Rod *Clavulinopsis* Overeem – kyjovečka

Vybraná literatura: Holec J. et al. (2012); Knudsen et al. (2012); Birkebak et al. (2013).

Plodnice jednoduché nebo pravidelně dichotomicky větvené v jedné nebo několika úrovních, křehké nebo mírně vláknité, 10-100 × 1-10 mm, kyjovité, válcovité nebo mírně větvenovité, vrchol tupě zaoblený. Fertilní část matná, žlutá, oranžová nebo béžová. Třeň krátký, jen zřídka dobře vyvinutý a odlišující se, stejného zbarvení ve všech částech, nebo s bělejší bazální myceliem. Dužnina stejného zbarvení v plodné části i třeni. Chuť i vůně nevýrazné. Výtrusný prach bělavý. Spory hladké nebo u jednoho druhu pokryté malými ostny (*C. helvola*), často s jednou velkou olejovou kapkou. Bazidie bisporické i tetrasporické s přezkami na bázi. Cystidy nepřítomny. Hyfy tenkostěnné, hyalinní, na rozdíl od rodu *Clavaria* někdy s přezkami.

Jedná se o saprotrofy rostoucí na zemi v lesích nebo na loukách. V Evropě známo cca 20 druhů.

### 3.4 Rod *Ramariopsis* (Donk) Corner – kuřinec

Vybraná literatura: Holec J. et al. (2012); Knudsen et al. (2012); Birkebak et al. (2013).

Plodnice malé až středně velké, keříčkovitě větvené, výjimečně nevětvené, často se zřetelně odlišeným, válcovitým třeněm, barva od bílé do žluté, okrová nebo lila. Větve obvykle útlé, válcovité. Chuť i vůně nevýrazné. Výtrusný prach bílý. Spory bradavčité, ostnitě nebo téměř hladké, hyalinní, kulovité až téměř vejčité nebo slzovité, u většiny druhů < 5 μm, často s jednou olejovou kapkou, tenkostěnné až mírně tlustostěnné, s cyanofilními bradavčitými útvary, některé spory bývají často dextrinoidní, neamyloidní. Bazidie bisporické nebo tetrasporické, většinou však tetrasporické, kyjovité, někdy promíchané s roztroušenými sklerobazidiemi. Cystidy nepřítomny. Hyfy válcovité nebo nadmuté, tenkostěnné, u některých druhů s krystaly. Přezky přítomny.

Jedná se o saprotrofy rostoucí většinou na bohatých půdách v opadavých lesích, vzácněji na loukách. V Evropě známo cca 10 druhů.

### 3.5. Erikoidní mykorhiza

Zažitá představa o kyjankovitých zástupcích čeledi Clavariaceae jako o saprotrofech lučních nebo lesních společenstev není zcela přesná. První zmínku o asociacích rodu *Clavaria* s kořeny rostlin přinesl Seviour et al. (1973). V této studii byla autory popsána asociace druhu *Clavaria fragilis* s kořenovými buňkami zástupců rodu *Rhododendron*. Později byl přímo vysloven předpoklad, že některé druhy tvoří mykorhizu se druhy čeledi Ericaceae (Englander et Hull 1980). Konkrétně u *Clavaria argillacea* byla za pomoci přímé izotopové aplikace pozorována výměna živin s hostitelskou rostlinou. Mueller et al. (1986) označil *Clavaria* sp. jako ektomykorhizní na základě imunochemických metod. Někteří zástupci čeledi Clavariaceae byli udáváni jako mykorhizní také ve studiích Burke et al. (2005) a Burke et al. (2006).



Současná studie (Birkebak et al. 2013) závěry o možné biotrofní výživě kyjankovitých hub čeledi Clavariaceae potvrzuje. Je zde ale ukázáno, že tento výživový model nemusí být nutně na bázi erikoidní mykorrhizy. Možné biotrofní výživové režimy zástupců čeledi Clavariaceae zde byly zkoumány na základě určení N- a C-stabilních izotopových hodnot. Houby vyživující se biotrofně mají celosvětově průměrné hodnoty  $\delta^{15}\text{N}$  5.81‰ a  $\delta^{13}\text{C}$  25.39‰, zatímco saprotrofní houby  $\delta^{15}\text{N}$  0.34‰ a  $\delta^{13}\text{C}$  25.98‰ (Birkebak et al. 2013). Všechny taxony čeledi Clavariaceae analyzované v této práci měly značně nadprůměrné hodnoty  $\delta^{15}\text{N}$  (12.2‰). Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  (25.20‰) se blížily průměrům hub s biotrofní výživou. Další saprotrofní taxony zde analyzované se blížily průměrným celosvětovým hodnotám  $\delta^{15}\text{N}$  0.25‰ a  $\delta^{13}\text{C}$  21.33‰.

Hodnoty  $\delta^{15}\text{N}$  rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* značně převyšovaly průměry hodnot pro saprotrofně a hlavně biotrofně se vyživující houby, což autory přivedlo k závěru, že tyto rody mohou využívat dosud neznámý, na dusíku založený biotrofní výživový režim. Možnost neznámého biotrofního výživového režimu pro některé zástupce čeledi Clavariaceae nadnesl ale již dříve Tederso et al. (2010).

### 3.6. Ohrožení, ochrana a význam

Čeď *Clavariaceae* je v obecném měřítku skupinou, jejíž valná část zástupců je více či méně ohrožená a mizí vlivem činnosti člověka. Z důvodu nedostatku recentních informací o diverzitě těchto hub na našem území nejsou dostupné potřebné údaje o ohrožených druzích, které tak nemohou být aktivně chráněné. V červeném seznamu (Holec et Beran 2006) je v současnosti 18 druhů, většinou se statusem DD (data deficient) – druh, o němž jsou z hlediska jeho ohrožení nedostatečné údaje, CR (critically endangered – kriticky ohrožený druh) a ?EX (?extinct – nezvěstný druh). Status ?EX ale již u některých znovunalezených druhů neplatí (Holec et al. 2008; Holec et Adamčík 2008; Jindřich et al. 2008). Mnoho dalších zástupců čeledi *Clavariaceae* vyskytujících se na našem území by zřejmě splňovalo podmínky pro zařazení do seznamu.

Kyjankovité druhy rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* mají význam jako bioindikátory. Jedná se o jednu z bioindikačních skupin hub lučních společenstev (společně s rody *Hygrocybe* a *Camarophyllus*, zástupci čeledi *Geoglossaceae* - pazoubkovité a podrodem *Leptonia* rodu *Entoloma*), (Adamčík et Kautmanová 2005).

## 4. Vývoj systematiky čeledi Clavariaceae

### 4.1. Počátky vývoje systému

#### 4.1.1. C. Linné

Za počátek vývoje systému kyjankovitých hub, potažmo čeledi Clavariaceae, je možno považovat publikování rodu *Clavaria* Carlem von Linné v díle *Species Plantarum* (Linné 1753). Autor zde popisuje osm druhů nového rodu *Clavaria*. Pro všechny zmíněné druhy byly časem vytvořeny nové

rody (*Clavariadelphus*, *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Cordyceps*, *Geoglossum* a *Xylaria*) a v recentně vymezeném rodu *Clavaria* paradoxně ani jeden z původních zástupců nezůstal. Jediným znakem, ze kterého autor při vymezení rodu vycházel, byl kyjankovitý tvar plodnice. Proto také celou polovinu rodu *Clavaria* v pojetí Linného tvoří askomycety.

#### 4.1.2. C.H. Persoon

Christiaan Hendrik Persoon (1801) vypracoval svůj systém hub také pouze na základě morfologie plodnic. Rod *Clavaria* byl řazen do skupiny Clavaeformes v řádu Hymenothecii a stále obsahoval množství nepříbuzných taxonů s klavarioidní nebo ramarioidní morfologií plodnic. Tento silně polyfyletický rod byl ale již dělen na dvě podskupiny. Podskupina „*Clavaria*“ obsahovala druhy rodů *Acrosporum*, *Eocronartium*, *Calocera*, *Clavaria*, *Clavariadelphus*, *Clavulinopsis*, *Geoglossum*, *Macrotyphula* a *Typhula* s jednoduchou, kyjankovitou morfologií. Podskupina „*Ramaria*“ pak obsahovala druhy rodů *Artomyces*, *Calocera*, *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Multiclavula*, *Ramaria*, *Ramariopsis* a *Sparassis* s větvenou, ramarioidní morfologií plodnic. I zde se v rodu *Clavaria* stále vyskytují askomycety.

Persoon popsal kolem osmdesáti druhů či variet s kyjankovitou nebo kuřátkovitou morfologií plodnice, které zařadil do rodu *Clavaria*.

#### 4.1.3. E.M. Fries

Elias Magnus Fries ve svém rozsáhlém díle *Systema mycologicum* (Fries 1821) vytvořil taxonomickou jednotku „Clavati“ s hodnotou řádu, kterou tvořilo již osm rodů (*Clavaria*, *Crinula*, *Geoglossum*, *Mitrula*, *Pistillaria*, *Sparassis*, *Spathularia* a *Typhula*). Rody *Crinula*, *Geoglossum*, *Mitrula* a *Spathularia* patří mezi houby vřeckovýtrusé, ale samotný rod *Clavaria* byl tvořen již výhradně z bazidiomycetů. V pozdější publikaci (Fries 1874) již autor vycházel kromě tvaru plodnic také z charakteru hymenia. Rozlišoval hymeniální povrch nerovný (s lupeny, póry a zuby) a rovný. Skupinu Clavati definoval podle rovného, vertikálního, amfigenního hymenia, které se zvětšuje růstem ze všech stran. Fries popsal zhruba 30 druhů, poddruhů, variet či forem rodu *Clavaria*, který v jeho pojetí (Fries 1821) obsahoval především zástupce dnešních rodů *Calocera*, *Clavaria*, *Clavariadelphus*, *Clavulinopsis*, *Clavulina*, *Macrotyphula*, *Ramaria* a *Ramariopsis*. Rod *Calocera* byl později Friesem (1825) ustaven jako nový rod.

#### 4.1.4. M.J. Berkeley a N.T. Patouillard

Prakticky až do konce první poloviny 20. století probíhal pomalý systematický vývoj, který spočíval především ve zrodu nových klavarioidních a ramarioidních rodů, do kterých byly rozřazováni zástupci původně jediného kyjankovitého rodu *Clavaria*. Mezi mykology, kteří se v období let 1850 –

1950 alespoň do jisté míry zabývali systematikou kyjankovitých bazidiomycetů, patří zejména M.J. Berkeley či N.T. Patouillard.

Berkeley (1860) řadil již existující čeleď Clavariaceae (zde Clavariei) do řádu Hymenomycetes stále na základě kyjankovitých plodnic. Jednalo se ale o jeden z prvních systémů, kde byly askomycety odděleny od bazidiomycetů. Čeleď Clavariaceae obsahovala rody *Clavaria*, *Calocera*, *Typhula*, *Pistillaria*.

Patouillard (1900) byl jedním z prvních mykologů, kteří tvořili systém především na základě mikroznaků. Houby s kyjankovitou či podobnou morfologií plodnic (Clavariés) řadil do zde vytvořené skupiny Aphylophoracés s hodnotou čeledi. Skupinu Clavariés dále členil do tří sérií (Théléphores, Clavares, Physalacries).

## 4.2. Klasické období

### 4.2.1. E.J.H. Corner

Na začátku druhé poloviny 20. století vychází rozsáhlá monografie „A monograph of *Clavaria* and allied genera“, která je bezpochyby nejkomplexnější prací o kyjankovitých houbách a jedním ze základních pilířů systematiky kyjankovitých hub. E.J.H. Corner (1950) zde probírá všechny v té době známé rody s kyjankovitou nebo kuřátkovitou morfologií plodnic (osm z nich v tomto díle nově popisuje), včetně převážně tropických rodů, které v systematických pracích dalších autorů nebývají podrobněji rozváděny.

Systém, který v této práci autor představuje, nevychází již z tradiční představy o zásadní roli kyjankovitého tvaru plodnic a jejich makromorfologických znaků. Autor považuje při posuzování příbuznosti kyjanek za stěžejní charakter tramálních a hymeniálních hyf - primárním ukazatelem příbuznosti jsou podobnosti v hyfální konstrukci plodnic. Hlavní znaky, podle kterých je zde systém navržen, jsou především monomitický nebo dimitický hyfový systém plodnic, přítomnost či nepřítomnost a forma přezek na vegetativním myceliu i na bázích bazidií, obecné vlastnosti hyf (zda jsou nadmuté, tlustostěnné nebo tenkostěnné, jakou mají barvu v přirozeném stavu, eventuálně po vyschnutí aj.), zda jsou v hymeniu nebo v jiných částech plodnice přítomny sterilní hyfální útvary, a o jaké útvary se jedná (nejčastěji sety, cystidy, gloeocystidy, dichohyfidie). Značnou roli hrají také tvar bazidií a vlastnosti spor.

Čeleď Clavariaceae v pojetí systému E.J.H. Cornera víceméně neexistuje. Autor v díle pracuje s 27 kyjankovitými a "příbuznými" rody, přičemž si je vědom značných rozporů mezi některými z nich. Pracuje proto s pomocnými skupinami – sériemi. Těchto sérií, zahrnujících kyjankovité formy homobazidiomycetů, uvádí autor šest: Xanthochroic-series, Pteruloid-series, Thelephoroid-series, Ramaria-series, Clavariadelphus-series, Clavaria-series. Rod *Clavicornia* nařadí ani do jedné z nich. Dané pojetí systému je velice zajímavé, neboť tyto série nejsou tvořeny vždy striktně z hub clavarioidních forem. Například Xanthochroic-series zahrnuje pouze dva kyjankovité rody:

*Lachnocladium* a *Clavariachaete*, přičemž většina ostatních rodů se morfologicky od kyjanek značně odlišuje. V rámci některých výše zmíněných sérií Corner poukázal na možnou příbuznost některých kyjankovitých rodů s agarikoidními, cantharelloidními, korticioidními, hydroidními polyporoidními a stereoidními houbami.

V roce 1970 vychází dodatek k původní monografii (Corner 1970). Zde autor svůj systém náležitě upravuje v návaznosti na posun ve vnímání systému kyjankovitých hub. Značný význam tohoto doplňujícího díla je především v rozřazení některých rodů kyjankovitých hub do autorem nově vytvořených šesti čeledí (Aphelariaceae, Clavariadelphaceae, Clavicornaceae, Physalaciaceae, Pterulaceae a Ramariaceae). Do čeledi Clavariaceae jsou zde řazeny rody *Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis* a *Scytinopogon*, přičemž o postavení posledního rodu autor polemizuje a navrhuje jeho možnou příbuznost k hydroidním nebo stereoidním houbám.

Corner zde také zveřejňuje svůj předpoklad, že evoluční předek homobazidiomycetů vzešel z hub s kyjankovitou plodnicí, ze kterých jsou odvozeny všechny ostatní typy plodnic.

#### 4.2.2. A. Pilát

Zásadní práce Alberta Piláta „Přehled hub kyjankovitých-Clavariaceae se zvláštním zřetelem k československým druhům“ (Pilát 1958a), je nejobsáhlejší dílem zabírajícím se kyjankovitými houbami, potažmo čeledí Clavariaceae, které vzniklo na našem území. Jeho význam tkví v alespoň částečném zaměření na československé druhy a v nejprehlednějším a nejrozsáhlejším shrnutí diverzity kyjankovitých hub na území Československa (především Čech, Moravy a Slezska).

A. Pilát zde vychází především ze systému E.J.H. Cornera (Corner 1950). Cornerův systém je zde přejímán jen s drobnými změnami, které částečně korelují s vývojem systému kyjankovitých hub. Nejmarkantnější změnou oproti systému Cornera je přiřazení čtyř dalších rodů. Dva z nich byly popsány až po vydání Cornerovy monografie - jedná se o rody *Corticirama* a *Ramaricium*. Další dva, v té době již známé rody *Sparrasis* a *Kavinia*, řadí Pilát mezi Clavariaceae nově. Oproti Cornerovi Pilát nezmiňuje pouze monotypický asijský rod *Pterulicium*, což je ale možná jen důsledkem jeho zanedbatelného významu.

Soubor morfologicky často značně odlišných rodů, se kterými Pilát pracuje, jím není považován za fylogeneticky jednotnou skupinu. Na tuto skutečnost poukazuje zjevným vznikem plodnic jednotlivých druhů z rozmanitých „primitivních typů“, které konvergentním vývojem docílily podobných forem. Tyto „primitivní typy“ mají převážně korticioidní, méně hydroidní nebo stereoidní charakter a zahrnují také několik přechodných forem (rod *Corticirama* jako přechodná forma mezi rody *Corticium* a *Lentaria*, rod *Kavinia* jako přechodná forma mezi rody *Acia*, resp. *Mycoacia* a rodem *Ramaria*). I přes výše zmíněné fylogenetické rozpory pracuje Pilát se zahrnovanými rody, na rozdíl od Cornera, stále v rámci čeledi Clavariaceae.

Vnímání rodových vztahů v čeledi zde vychází, podobně jako je tomu u Cornera, ve značné míře z hyfového systému, respektive z kombinace znaků na generativních hyfách: jestli jsou hyfy nadmuté či

nikoliv, zda a v jaké míře jsou přítomny přezky, zda jsou nebo nejsou hyfy sekundárně septované, zda jsou přítomny sterilní hyfální útvary, především typu dichohyfií, cystid (které nejsou u kyjankovitých hub příliš obvyklé), set, gloeocystid, kaulocystid či oleocystid a tvar bazidií. U rodů s dimitickým hyfovým systémem, kde tvoří skeletové hyfy nosnou konstrukci plodnice a generativní hyfy především hymenium, jsou determinačními znaky hlavně sterilní hymeniální útvary a bazidie. Z použitelných makromorfologických znaků pro determinaci některých rodů zde zůstává hlavně typ a rozsah větvení plodnic. Vlastnosti spor jsou užívány jen do určité míry u některých rodů.

A. Pilát se v této práci, primárně zaměřené na evropské (a kosmopolitní) rody, pochopitelně nevěnuje tropickým rodům, ale pro úplnost je zmiňuje. V rámci evropské mykobioty řadí do čeledi Clavariaceae 19 kyjankovitých rodů, které v této podobě zahrnují přes 200 druhů. Dalších 11 rodů, převážně nebo výhradně tropických, zmiňuje Pilát jen pro úplnost. Zde je tedy v rámci čeledi Clavariaceae v Pilátově podání zmíněno 30 rodů.

Příspěvkem A. Piláta k poznání kyjankovitých hub je mimo jiné i popsání jedenácti nových druhů nebo variet či forem (Pilát 1950; Pilát 1957; Pilát 1958b; Pilát 1959a; Pilát 1959b; Pilát 1971a; Pilát 1971b), z nichž dva taxony (*Mucronella calva* f. *ramificata* a *Ramaria velenovskyi*) jsou nově publikovány v jeho základní práci z roku 1958.

#### 4.2.3. M.A. Donk

Další systematický vývoj byl logickým odrazem zřejmé polyfyletičnosti čeledi Clavariaceae. V následujících dvaceti letech od vydání Cornerovy monografie (Corner 1950) byla většina rodů přemístěna do nových čeledí. Poprvé je možné tento vývoj zaznamenat v práci „A conspectus of the families of Aphyllophorales“ (Donk 1964). Zde byly kyjankovité rody rozřazeny již do devíti čeledí (Bonderzewiaceae, Clavariaceae, Clavulinaceae, Gomphaceae, Hericiaceae, Hymenochaetaceae, Sparassidaceae, Stereaceae a Thelephoraceae). Samotná čeleď Clavariaceae obsahuje v Donkově pojetí 22 rodů, z nichž pět je zařazeno nově (*Allantula*, *Parapterulicium*, *Phaeoaphelaria*, *Pseudotyphula*, *Tumidapexus*).

#### 4.2.4. R.H. Petersen

R.H. Petersen se zabýval mnohými kyjankovitými rody, ale nestudoval fylogenezi a systematiku čeledi Clavariaceae jako celku. Z pohledu dnešního vymezení čeledi Clavariaceae byla nejdůležitějším Petersenovým příspěvkem reorganizace systému rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*.

V prvním alternativním systému zmíněných rodů (Petersen 1969), je rod *Ramariopsis* dělen na dva podrody – *Ramariopsis* a *Laevispora*. Podrod *Laevispora* je definován na základě hladkých spor. Je sem zařazen druh *Clavaria minutula* a tři druhy rodu *Ramariopsis*, z nichž *R. pseudosubtilis* a *R. californica* jsou v práci publikovány nově. Poslední druh, *R. lignicola*, patří dnes do rodu

*Clavulinopsis*. Tento systém byl záhy odmítnut Cornerem (Corner 1970). Současná studie (Birkebak et al. 2013) tento podrod zavrhuje.

V době vydání zásadní Petersenovy práce na téma systému rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* (Petersen 1978), vycházelo vnímání jejich systematiky z pojetí Cornera (Corner 1970). Důležité je zde především vnitřní členění rodu *Clavulinopsis*, který byl Petersenem považován za polyfyletický. Rod *Clavulinopsis* obsahuje v Petersenově pojetí tři podrody: *Acularia*, *Clavulinopsis* a *Paraclavaria*, přičemž podrod *Clavulinopsis* byl dále rozlišován na sekce *Cornicularia* a *Clavulinopsis*. Petersen posuzoval zmíněnou polyfyletičnost rodu *Clavulinopsis* mezi podrody i mezi zmíněnými sekcemi podrodu *Clavulinopsis* na základě do té doby často opomíjených znaků. Mezi tyto znaky patří zejména délka hilárního apendixu, tvorba pigmentů (přítomnost či absence karotenů), obsah fenolických sloučenin, které zelenají v železitých solích, a chování jader v bazidii. Na základě těchto znaků byl systém přehodnocen následovně:

Podrod *Acularia* a sekce *Cornicularia* podrodu *Clavulinopsis* byly Petersenem považovány za taxonomicky shodné, a byly společně přesunuty do rodu *Ramariopsis* na základě dlouhého hilárního apendixu (relativně oproti zbytku původního rodu *Clavulinopsis*), přítomnosti fenolických sloučenin, hysterochroických změn plodnic u některých druhů, absence karotenových barviv a tvorby osmi jader, z nichž čtyři putují do bazidiospor a další čtyři zůstávají v bazidiích. Nově přiřazené taxony původního rodu *Clavulinopsis* se stávají součástí rodu *Ramariopsis* jako podrod *Donkella*, který byl Petersenem později synonymizován s podrodem *Laevispora* (Petersen 1988).

Podrod *Paraclavaria* a sekce *Clavulinopsis* podrodu *Clavulinopsis* byly přesunuty do rodu *Clavaria* jako nový podrod rodu *Clavulinopsis* na základě krátkého hilárního apendixu (oproti zbytku původního rodu *Clavulinopsis*), přítomnosti karotenových pigmentů, nepřítomnosti fenolických sloučenin a na základě tvorby pouze čtyř jader, která všechna putují do bazidiospor.

Druhy podrodu *Paraclavaria* (dnes nepoužívaného), byly Petersenem považovány za nedostatečně prozkoumané - do doby vydání studie nebylo analyzováno chování jádra a přítomnost karotenových sloučenin byla prokázána pouze velmi hrubou analýzou. Proto byl jeho názor na zařazení tohoto taxonu do rodu *Clavaria* nejednoznačný.

Tímto byl tedy rod *Clavulinopsis* Petersenem rozdělen mezi rody *Clavaria* a *Ramariopsis*, a sám tak v tomto pojetí status rodu ztratil. Například Jülich (Jülich 1981, 1984) ale tento pohled nesdílí a řídí se Cornerovým pojetím, ve kterém má taxon *Clavulinopsis* tradiční postavení rodu.

Rod *Ramariopsis* s novým podrodem *Donkella* byl Petersenem stále řazen do čeledi Clavariaceae, ale Petersen jej považoval nejpravděpodobněji za součást čeledi Gomphaceae na základě zezelenání v železitých solích, postmeotického jaderného dělení a nekarotenových pigmentů. Zmíněné znaky směřují Petersena k úvahám o příbuznosti rodů *Ramariopsis* a *Clavariadelphus*.

Kromě podílu na poznání systematiky kyjankovitých hub, potažmo čeledi Clavariaceae, popsal Petersen tři nové rody (*Macrotlyphula*, *Multiclavula* a *Setigeroclavula*) a téměř dvě stě druhů, variet či forem, především ze Severní Ameriky, Austrálie a Nového Zélandu. Rod *Multiclavula* vznikl

oddělením některých lichenizovaných druhů rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Lentaria* (Petersen 1967). Rod *Setigeroclavula* (Petersen 1988) je novozélandský endemit. Tento málo známý rod s jediným druhem *S. ascendens*, o němž neexistuje mnoho recentních informací, je stále řazen do čeledi Clavariaceae i přes výrazné mikromorfologické rozdíly (především přítomnost tlustostěnných cystid a kaulocystid).

#### 4.2.5. W. Jülich

Systém čeledi *Clavariaceae* podle Jüliche (Jülich 1984) zahrnuje devět rodů s kyjankovitým typem plodnice (*Ceratellopsis*, *Clavaria*, *Clavariadelphus*, *Clavulinopsis*, *Corticirama*, *Lentaria*, *Macrotyphula*, *Ramariopsis* a *Typhula*). Tento systém nelze paradoxně brát jako nejpokročilejší v Jülichově podání. Autor zde prezentuje spíše klasický pohled, který byl postupně tvořen od Cornera (Corner 1950) přes Piláta (Pilát 1958) a další autory, přičemž zde Jülich vychází především právě ze systému Cornerova (Corner 1950, 1970). Nejnovější Petersenovy závěry Jülich nepřijal, zejména pak v pohledu na vymezení rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* (Petersen 1978). Jülich používá tradiční pojetí, čili *Clavulinopsis* jako samostatný rod a nikoliv jako polyfyletickou skupinu dělicí se do rodů *Clavaria* a *Ramariopsis*. Toto Jülichovo shrnutí systému je možno označit za závěr klasického přístupu k systematice čeledi Clavariaceae.

Zcela jiný a z hlediska moderního pojetí čeledi daleko pokročilejší systém je navržen v čisté vědecké publikaci o tři roky mladší (Jülich 1981). Zde je rozřazeno 33 rodů hub kyjankovitého charakteru do šesti řádů a sedmnácti čeledí, přičemž je zde pět řádů a šest čeledí publikováno nově: *Hydnodontales*, *Hymenochaetales*, *Hericiales*, *Gomphales*, *Lachnocladiales*, *Scytinopogonaceae*, *Clavariachaetaceae*, *Lentariaceae*, *Beenakiaceae*, *Dimorphocystaceae* a *Typhulaceae*. V čeledi *Clavariaceae*, která je zde nově řazena v řádu *Cantharellales*, ponechal Jülich pouze čtyři rody: *Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Multiclavula* a *Ramariopsis*. Tento systém čeledi *Clavariaceae* definuje autor především na základě monomitických plodnic se silně nadmutými a na septech zúženými hyfami. Z čeledi vyjmul některé rody, které tyto znaky nesdílejí.

Rod *Scytinopogon*, který byl předchozími autory v *Clavariaceae* uznáván a jeho pozice v této čeledi byla zpochybněna až roku 2006 (Dentinger et McLaughlin 2006), zde byl Jülichem přeřazen do řádu *Hydnodontales*, čeledi *Scytinopogonaceae* na základě spíše krátkých bazidií a především hyalinních nebo světle zbarvených elipsoidních, mírně tlustostěnných spor s krátkými bradavčitými výrůstky nebo trny, které jsou téměř identické se sporami u rodů *Hydnodon* nebo *Trechispora*. Tato úvaha se v současnosti ukázala jako správná (Birkebak et al. 2013). Čeleď *Scytinopogonaceae* ale nebyla přijata a dnes neobsahuje žádné rody.

Z rodů *Clavaria* a *Clavicornona* vyděluje Jülich několik druhů na základě specificky větvených plodnic, přítomnosti gloeocystid a silně amyloidních spor. Pro tyto druhy tvoří nový rod *Artomyces*, který zařadil ke zbytku rodu *Clavicornona* do řádu *Hericiales*, čeledi *Clavicornonaceae*.

### 4.3. Moderní systém

Za moderní pojetí systému čeledi Clavariaceae se dá považovat stav po zveřejnění několika prací, které se vztahy v této čeledi na různých úrovních zabývají (Pine et al. 1999; Larsson et al. 2004; Dentinger et McLaughlin 2006; Matheny et al. 2006; Larsson 2007; Kautmanová et al. 2011; Kautmanová et al. 2012; Birkebak et al. 2013). V poslední době byl díky těmto důležitým a zajímavým studiím vytvořen poměrně spolehlivě podložený systém, zahrnující často značně morfologicky odlišné taxony. Současná čeleď Clavariaceae zahrnuje rody s klavarioidními, ramarioidními, resupinatními, stipitoidními a mukroneloidními typy plodnic.

#### 4.3.1. Pine et al. (1999)

Poprvé byly některé rody čeledi Clavariaceae studovány pomocí molekulárně-fylogenetických metod ve studii Pine et al. (1999). Tato práce vychází mimo jiné z jaderných a mitochondriálních RNA lokusů několika vybraných druhů kyjankovitých hub z různých čeledí a rodů (*Clavaria*, *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Clavariadelphus*, *Lentaria*, *Macrotrophula*, *Multiclavula*, *Pterula*, *Ramaria* a *Typhula*). Jedním z výstupů bylo zjištění, že rod *Clavaria* ve spojení s rodem *Clavulinopsis* je pravděpodobně monofyletický a společně s dalšími, převážně lupenatými rody, patří do Euagaric kladu. Mimo zmíněných rodů byly do tohoto kladu přiřazeny i další kyjankovité rody (*Pterula*, *Typhula*, *Macrotrophula*) a jeden rod chorošů (*Fistulina*). Tímto byla zjištěna příslušnost některých nelupenatých rodů, včetně *Clavaria* a *Clavulinopsis* (zde synonymizovaný s *Ramariopsis*), k lupenatým houbám.

Lichenizovaný rod *Multiclavula*, oddělený Petersenem z rodu *Clavaria* (Petersen 1967) nebyl Cornerem (Corner 1970) uznáván jako součást Clavariaceae. Naopak Jülich (Jülich 1981) tento rod do Clavariaceae zařadil. Diskutovaná pozice tohoto taxonu byla rozřešena až v této práci zjištěním pozice v blízkosti rodu *Clavulina*.

#### 4.3.2. Larsson et al. (2004)

Larsson et al. (2004) přiřadili do čeledi Clavariaceae rod *Mucronella*. Konkrétně zde byla zjištěna příbuznost tohoto rodu s rody *Clavaria* a *Clavulinopsis* na základě analýzy sekvencí jaderné ribozomální LSU. Čeleď Clavariaceae v této podobě byla identifikována jako monofyletická skupina uvnitř Euagaric kladu.

#### 4.3.3. Dentinger et McLaughlin (2006)

Studie Dentingera a McLaughlina (2006) zkoumala rozmanitost fylogenetické diverzity Clavariaceae, především systematiku rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* pomocí analýzy sekvencí jaderné ribozomální LSU. Výsledky byly následně srovnávány s Cornerovým a Petersenovým pojetím systematiky (Corner 1970; Petersen 1978).



Tato práce přinesla několik zajímavých poznatků. Potvrzením příbuznosti rodu *Mucronella* byla získána silně podpořená, monofyletická čeleď Clavariaceae, zahrnující rody *Clavaria*, *Ramariopsis*, *Clavulinopsis* a *Mucronella*, přičemž ale autoři podotýkají, že vzhledem k nedostatečnému počtu zkoumaných vzorků je obtížné určit hranice mezi rody *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*. Vzhledem k dosavadním nejednotným názorům na fylogenetické zařazení rodu *Ramariopsis*, vycházejícím především z odlišných názorů Cornera (1950, 1970) a Petersena (1978), je důležitým poznatkem potvrzení rodu *Ramariopsis* jako součásti Clavariaceae.

Rod *Scytinopogon*, jehož setrvání v čeledi Clavariaceae bylo diskutováno několika předchozími autory (Donk 1964; Corner 1970; Jülich 1981), byl v této studii provizorně vyřazen z čeledi Clavariaceae. Autoři nadnesli předpoklad o jeho příbuznosti s thelephoroidními houbami. Hlubší studie tohoto rodu v práci ale chybí.

Dalším výsledkem bylo oddělení druhu *Clavaria purpurea* z rodu *Clavaria* a vytvoření nového, zatím monotypického rodu *Alloclavaria*. Tento nový rod byl identifikován jako příbuzný hymenochaetoidním houbám a zařazen do Hymenochaetoid kladu, do příbuznosti rodů jako *Cantharellopsis*, *Omphalina* či *Rickenella*. Dnes je *Alloclavaria purpurea* řazena do řádu Hymenochaetales, v rámci něhož je nejistého zařazení.

V neposlední řadě je v této práci identifikována *Clavaria vermicularis* Fr. jako synonymum ke *C. fragilis* Holmsk.

#### **4.3.4. Matheny et al. (2006)**

Rozsáhlá studie Matheny et al. (2006) na základě analýzy šesti genů (rpb1, rpb1-intron2, rpb2, 18S, 25S a 5,8S rRNA) mimo jiné ukázala, že stipito-pileátní rod *Camarophyllopsis* náleží do Clavariaceae, nikoliv do Hygrophoraceae. Příbuznost zmíněného rodu k druhům čeledi Clavariaceae byla zjištěna díky sekvencím druhů *Camarophyllopsis hymenoccephala*, *Clavaria laeticolor* a *C. zollingeri*. Čeleď Clavariaceae zde byla společně s několika zástupci čeledi Atheliaceae a Hygrophoraceae zařazena do Plicaturopsidoid kladu.

#### **4.3.5. Larsson (2007)**

Práce Larssona (2007) potvrzuje závěry předešlých studií a identifikuje čeleď Clavariaceae jako monofyletickou s rody *Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis* a *Mucronella*, opět na základě analýzy sekvencí jaderné ribozomální LSU. Zajímavým a důležitým zjištěním je především identifikace rodu *Hyphodontiella* Å. Strid s resupinátním typem plodnice jako součásti čeledi Clavariaceae.

#### **4.3.6. Kautmanová et al. (2011), Kautmanová et al. (2012)**

V letech 2011 a 2012 byly publikovány první práce zabývající se problematikou vnitrorodových a vnitrodruhových vztahů v čeledi Clavariaceae.

První studie (Kautmanová et al. 2011) řeší především vymezení některých druhů rodu *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* na základě analýzy DNA sekvencí jaderné LSU. Všechny studované druhy rodu *Clavaria* byly potvrzeny jako součást tohoto rodu. Byla vyvrácena Petersenova klasifikace (Petersen 1978), která na základě některých morfologických a biochemických znaků řadila část druhů rodu *Clavulinopsis* jako součást rodu *Clavaria* (*Clavaria* podrod *Clavulinopsis*). Bylo zjištěno, že tyto druhy jsou příbuzné rodu *Ramariopsis*, nikoliv rodu *Clavaria*. Další výsledky ukázaly, že druhy původního rodu *Clavulinopsis* považované Petersenem (Petersen 1978) za součást rodu *Ramariopsis* (*Ramariopsis* podrod *Laevispora*, syn *Donkella*) jsou příbuzné druhům rodu *Ramariopsis*. Tyto výsledky vedly autory k závěru, že většina druhů původního rodu *Clavulinopsis* je pravděpodobně součástí rodu *Ramariopsis* a pouze jádro rodu *Clavulinopsis* okolo typového druhu *C. sulcata* má pravděpodobně status samostatného rodu.

Druhá studie (Kautmanová et al. 2012) se zabývá především evropskými druhy rodu *Clavaria* s tmavými plodnicemi. Fylogenetická analýza byla provedena na DNA sekvencích jaderné ribozomální LSU z osmdesáti vzorků čeledi Clavariaceae. Zkoumáno bylo celkem 13 druhů rodu *Clavaria* s tmavými plodnicemi, z nichž sedm druhů je výhradně evropských. Byly rozlišeny 4 skupiny tvořené evropskými druhy, které neodpovídají ustálenému konceptu podrodů *Clavaria* a *Holocryne*. Jediný evropský druh rodu *Clavaria* s tmavými plodnicemi a přezkami na bázích bazidií (*C. greletii*), byl identifikován jako nepříbuzný ostatním druhům podrodu *Holocryne*, který se přezkami na bazidiích vyznačuje. Druhy s tmavými plodnicemi v podrodu *Clavaria* byly navíc rozděleny do tří fylogeneticky vzdálených skupin. Tyto výsledky naznačují polyfyletičnost obou podrodů.

Morfologické studie prokázaly, že některé druhy rodu *Clavaria* s tmavými plodnicemi jsou zřejmě totožné. *C. rubicundula* je pravděpodobně synonymem *C. fumosa*, *C. atrobadia* pravděpodobně synonymem *C. fuscoferruginea* a *C. neonigrita* pravděpodobně synonymem *C. asperulospora*.

Mimo jiné byla také zkoumána použitelnost délkošířkového poměru výtrusů (Q) pro určování druhů. Výsledky ukazují, že zatímco délka spor se u většiny druhů překrývá, poměr délky a šířky spor nikoliv. Bylo ukázáno, že na základě rozdílu v průměrné hodnotě délkošířkového poměru spor (Qav) je možné rozlišit podobné druhy *C. atroumbrina* a *C. pullei*.

#### **4.3.7. Birkebak et al. (2013)**

Zatím nejrozsáhlejší současná studie (Birkebak et al. 2013) je založená opět na fylogenetické analýze sekvencí jaderné ribozomální LSU, zde ze čtyřiceti sedmi sekvencí taxonů napříč čeledi Clavariaceae.

Tato komplexní studie jako první zahrnuje všechny recentně přijímané rody čeledi Clavariaceae a jako první také hlouběji zkoumá příbuznost rodu *Clavicornia* a *Scytinopogon*. Pomocí získaných sekvencí byly identifikovány čtyři hlavní klady, přičemž byl do čeledi Clavariaceae poměrně jednoznačně přiřazen monotypický rod *Clavicornia*.

Klad 1 zahrnuje rod *Mucronella*. Tento rod byl v této studii potvrzen jako monofyletický a v systému čeledi jako sesterský ke zbytku Clavariaceae.

Klad 2 tvoří rody *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*, u kterých byla zjištěna sesterská příbuznost. Rod *Clavulinopsis* v pojetí Petersena (*Clavaria* podrod *Clavulinopsis*), i Cornera byl zjištěn jako polyfyletický a monofyletický v pojetí Jülicha (Jülich 1985). Rod *Ramariopsis* je v pojetí Cornera (Corner 1970) i Petersena (Petersen 1978) parafyletický. Výsledky studie také ukazují, že podrod *Laevispora* by měl být považován za synonymum k *Ramariopsis* podrodu *Ramariopsis* a nikoliv jako synonymum k *Ramariopsis* podrodu *Donkella*.

Klad 3 (respektive linie 3) je tvořen rodem *Hyphodontiella*, zahrnujícím dva druhy, přičemž v této studii byl zkoumán druh *Hyphodontiella multiseptata*. Fylogenetická pozice tohoto rodu zde není zcela dořešená. Data ale naznačují její sesterskou pozici ke skupině rodů *Clavaria-Camarophyllopsis-Clavicornia*. Autoři se domnívají, že tento rod může být polyfyletický z důvodu přítomnosti nápadných cystid u druhého druhu *H. hauerlevii*.

Klad 4 zahrnuje parafyletický rod *Clavaria* (sensu Corner), uvnitř kterého se vyskytují zástupci rodů *Camarophyllopsis* a *Clavicornia*. Rod *Camarophyllopsis* je polyfyletický, pokud je do něho zahrnován podrod *Hodophilus* (= *Camarophyllopsis* sensu Arnolds). Bez zmíněného podrodu je rod *Camarophyllopsis* (sensu stricto) monofyletický. Oba podrody rodu *Camarophyllopsis* jsou řazeny uvnitř rodu *Clavaria*, ale v jiných pozicích. Zařazení obou podrodů uvnitř rodu *Clavaria* je pro jejich makro i mikromorfologii velice zajímavé. Dalším důležitým poznatkem je přiřazení monotypického rodu *Clavicornia* (*C. taxophila*) do čeledi Clavariaceae, konkrétně také do rodu *Clavaria*.

Zkoumané sekvence rodu *Scytinopogon*, který byl tradičně do čeledi Clavariaceae řazen (Corner 1970; García-Sandoval et al. 2005), ukazují na fylogenetickou spřízněnost se zástupci řádu Trechisporales. Pozice rodu *Scytinopogon* byla zjištěna uvnitř rodu *Trechispora*. Možnost této spřízněnosti nadnesl již dříve Jülich (1981), který také rod *Scytinopogon* označil jako blízký rodu *Trechispora*, a sice na základě podobnosti charakteristických spor.

Současný stav příbuznosti rodů v recentně vymezené čeledi Clavariaceae je možno v tuto chvíli považovat za poměrně dobře podložený. Zmíněné práce si ve svých výsledcích zásadně neodporují.

Otazník visí nad monotypickým rodem *Setigeroclavula*, který zatím nebyl molekulárně studován a je stále formálně součástí čeledi Clavariaceae. Petersen (1988) v popisu tohoto rodu uvádí jako morfologicky nejpodobnější rod *Dimorphocystis* (Agaricales, Pterulaceae). Autor spojuje rody *Setigeroclavula* a *Dimorphocystis* především na základě podobných kopinatých hymeniálních cystid (které s výjimkou druhu *Hyphodontiella hauerlevii* v čeledi Clavariaceae zcela chybí), nepřítomnosti přezek a bisporických bazidií.

## 5. Diverzita rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* v ČR

Následující text udává přehled druhů rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* nalezených na území ČR. Vypsání druhů jsou doplněny o základní ekologickou charakteristiku a u některých (vzácných) zástupců také o poznámky týkající se historie nálezů či o zařazení do červeného seznamu (Holec et Beran 2006). Citace zdrojů informací o daných druzích jsou v textu řazeny chronologicky. Ekologické nároky jsou v případě absence zdrojů v české literatuře převzaty z Cornera (1950) – *Clavaria atroumbrina*, *Clavulinopsis candida*, *Ramariopsis minutula*, Jülich (1984) – *Clavulinopsis daigremontiana*, *Ramariopsis tenuicula* a Knudsen et al. (2012) – *Clavaria amoenoides*, *Clavaria incarnata*, *Clavaria pullei*, *Clavaria tenuipes*, *Clavulinopsis fusiformis*. Ekologické nároky ostatních zástupců jsou převzaty z citované české literatury. Nejsou citovány všechny české práce přinášející nálezy vybraných rodů, ale jen některé z nich. Při tvorbě ekologické charakteristiky některých druhů byl použit Katalog biotopů České republiky (Chytrý et al. 2010). Jména druhů a autorské zkratky jsou brány podle [www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org). Oficiální herbáře jsou citovány podle Thiers (2013). V práci se řídím taxonomickým konceptem přejatým z moderní literatury (Kautmanová 2012; Knudsen et al. 2012).

**Kategorie ohrožení** (podle Holec et Beran 2006):

- ?EX (?extinct) – nezvěstný druh
- CR (critically endangered) – kriticky ohrožený druh
- EN (endangered) – ohrožený druh
- VU (vulnerable) – zranitelný druh
- NT (near threatened) – téměř ohrožený druh
- DD (data deficient) – druh, o němž jsou nedostatečné údaje (z hlediska jeho ohrožení)

### 5.1. *Clavaria*

*Clavaria amoenoides* Corner, K.S. Thind & Anand. – Kautmanová (2012); dokladováno v BRACR; saprotrof rostoucí na loukách; z území ČR je publikován jediný nález z roku 2011.

*Clavaria argillacea* Pers. – Pilát (1958, 1971), Antonín et Vágner (2000), Vašutová et al. (2013); dokladováno v BRNM, PRM; pravděpodobně ektomykorhizní druh rostoucí na chudých, kyselých půdách, především ve vřesovištích, dále v borech a také na „kolmých stěnách mrtvé rašeliny, v jámách po vytažené rašelině a také na jejím odkrytém povrchu“ (Pilát 1969); uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

*Clavaria atrofusca* Velen. – Velenovský (1939), Pilát (1958); jediný nález na našem území (1922) je jako holotyp dokladován v PRM; saprotrof rostoucí na vlhkých jílovitých humusovitých půdách

v opadavých lesích, pod duby nebo na spáleništích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení ?EX.

***Clavaria atroumbrina*** Corner – Kautmanová (2012); dokladováno v SAV; saprotrof rostoucí na loukách v trávě a mechu (Corner 1950); z území ČR je publikován jediný nález z roku 2008.

***Clavaria daulnoyae*** Quél. – Jindřich et Junek (2004); doklad uložen v osobním herbáři O. Jindřicha; saprotrof rostoucí na loukách nebo na holé jílovité půdě; z území ČR je publikován jediný nález z roku 2003.

***Clavaria falcata*** Pers. – Pilát (1958, 1971), Jindřich (2007), Holec et Adamčík (2008, pod jménem *Clavaria acuta*), Papoušek (2010), Kautmanová (2012); dokladováno v BRACR, BRNM, CB, PRM, SAV; saprotrof rostoucí na zemi v trávě, mezi bylinami nebo na spadném listí, podél cest, na loukách, v listnatých lesích od nížin po horský stupeň; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

***Clavaria fragilis*** Holmsk. – Pilát (1958, 1971, pod jménem *Clavaria vermicularis*), Holec et al. (2008, pod jménem *Clavaria vermicularis*), Papoušek (2010), Kautmanová (2012); dokladováno v BRACR, BRNM, CB, PRM, SAV; saprotrof rostoucí na zemi, mezi trávou a vřesem na nehojených loukách i v listnatých lesích.

***Clavaria fumosa*** Pers. – Pilát (1958, 1971), Antonín et Vágner (2000), Holec et al. (2008), Kautmanová (2012); dokladováno v BRACR, BRNM, PRM; saprotrof rostoucí na kosených, spásaných nebo přirozených loukách a suchých trávnících, vzácněji v jehličnatých lesích a na bohatých půdách v opadavých lesích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení ?EX.

***Clavaria incarnata*** Weinm. – Holec et Adamčík (2008), Kautmanová (2012); dokladováno v BRACR, SAV; saprotrof rostoucí na suchých trávnících, na loukách a v lesích, často v mechu nebo v humusu mezi trávou.

***Clavaria pullei*** Donk – Gaisler (2012), Kautmanová (2012); dokladováno v SAV; saprotrof rostoucí na loukách nebo na pasekách, v opadavých i jehličnatých lesích a také na spáleništích; z území ČR jsou dokladovány dva nálezy z let 2008 a 2012.

*Clavaria rosea* Fr. – Pilát (1958, 1971), Jindřich (2007); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí na zásaditých nebo na humus bohatých půdách mezi trávou na loukách nebo v listnatých lesích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

*Clavaria tenuipes* Berk. & Broome – Kautmanová (2012); dokladováno v BRACR; saprotrof rostoucí v lesích na minerály bohatých půdách, např. čisté jílovitých půdách nebo spáleništích; z území ČR je publikován jediný nález z roku 2010.

*Clavaria „xantha“* sp. ined – Kautmanová (2012); dokladováno v BRACR; pravděpodobně nový druh; z území ČR je publikován jediný nález z roku 2012.

*Clavaria zollingeri* Lév. – Pilát (1971), Jindřich et al. (2008); dokladováno v HR, PRM; saprotrof rostoucí na zemi na loukách, na mýtinách a v listnatých lesích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení ?EX.

## 5.2. *Clavulinopsis*

*Clavulinopsis biformis* (G.F. Atk.) Corner – Pilát (1958, 1971); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí na holé zemi v lesích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení ?EX.

*Clavulinopsis candida* (Weinm.) Corner – Pilát (1958); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí v „močálovitých lesích a ve sklenících“ (Corner 1950); z území ČR jsou publikovány čtyři nálezy z let 1944 a 1949.

*Clavulinopsis corniculata* (Schaeff.) Corner – Pilát (1958, 1971), Antonín et Vágner (2000), Holec et al. (2008), Papoušek (2010); dokladováno v BRNM, CB, PRM; saprotrof rostoucí na zemi v trávě i mechu, na mechatých loukách, v zahradách, na okrajích lesů, vzácněji ve vlhkých lesích.

*Clavulinopsis daigremontiana* (Boud.) Corner – Pilát (1958); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí „na spáleništích v bažinatých místech“ (Julich 1984); z území ČR je publikován jediný nález z roku 1944.

*Clavulinopsis dichotoma* Corner – Holec et Beran (2006); doklad uložen v osobním herbáři O. Jindřicha; saprotrof rostoucí na zemi v mechu nebo trávě na pastvinách, v lesích a parcích; z území ČR jsou dokladovány tři nálezy z let 2000, 2001 a 2008; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

*Clavulinopsis fusiformis* (Sowerby) Corner – Pilát (1958, 1971); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí na vlhkých bohatých půdách, v keřích nebo v suchých trávnících.

*Clavulinopsis helvola* (Pers.) Corner – Pilát (1958, 1971), Holec et al. (2008), Holec et Adamčík (2008, pod jménem *Ramariopsis helvola*), Papoušek (2010); dokladováno v BRNM, CB, PRM, SAV; saprotrof rostoucí v trávě a mechu na loukách, okrajích lesů a v parcích.

*Clavulinopsis laeticolor* (Berk. & M.A. Curtis) R.H. Petersen – Pilát (1958, pod jménem *Clavulinopsis pulchra*, 1971), Holec et Adamčík (2008); dokladováno v BRNM, PRM; saprotrof rostoucí na bohatých půdách v trávě a mechu, na loukách a v sadech, mnohem vzácněji v lesích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

*Clavulinopsis luteoalba* (Rea) Corner – Pilát (1958, pod ortografickou variantou *Clavulinopsis luteoalba*; 1971, pod jménem *Clavulinopsis gracillima*), Holec et al. (2008), Holec et Adamčík (2008, pod jménem *Clavaria luteoalba*); dokladováno v BRNM, PRM; saprotrof rostoucí na zemi mezi trávou, na suchých loukách, pastvinách, vzácněji na světlých místech v opadavých lesích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

*Clavulinopsis umbrinella* (Sacc.) Corner – Antonín et al. (2000, pod jménem *Clavulinopsis cinereoides*), Jindřich et Antonín (2005); dokladováno v BRNM; saprotrof rostoucí na zemi v trávě na vlhkých otevřených stanovištích a vlhkých opadavých lesích; z území ČR jsou hlášeny dva nálezy: první z roku 2000, druhé datum je neznámé.

### **5.3. *Ramariopsis***

*Ramariopsis crocea* (Pers.) Corner – Pilát (1958, 1971), Holec et Adamčík (2008); dokladováno v PRM, SAV; saprotrof rostoucí na obnažených jílovitých půdách, nebo mezi trávou v opadavých lesích, v ČR v sadech a parcích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení CR.

*Ramariopsis kunzei* (Fr.) Corner – Pilát (1958, 1971), Jindřich (2007); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí „v trávnících, na loukách, pastvinách a v listnatých lesích“ (Holec et al. 2012).

*Ramariopsis luteoochracea* (Cavara) R.H. Petersen – Holec et Adamčík (2008, pod ortografickou variantou *Ramariopsis luteo-ochracea*); dokladováno v SAV; saprotrof rostoucí na zemi v rašeliníku,

v bukových lesích mezi mechem *Eurhynchium striatum*, vzácněji na loukách a v sadech; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

***Ramariopsis minutula*** (P. Karst.) D.A. Reid – Pilát (1971, pod jménem *Clavulinopsis minutula*) Holec et Adamčík (2008); dokladováno v PRM, SAV; saprotrof rostoucí na obnažené zemi nebo na suchých trávnících.

***Ramariopsis pulchella*** (Boud.) Corner – Pilát (1958, 1971); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí na obnažených, na minerály bohatých půdách v opadavých lesích, sadech a v křovinách; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení CR.

***Ramariopsis subarctica*** Pilát – Pilát (1971), Pilát (1974), Vašutová et al. (2013); dokladováno v BRNU, PRM; saprotrof rostoucí na rašeliništích v polštářích mechů a v bultech rašelíníků; jedná se o velmi vzácný reliktní druh, uváděný v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení CR.

***Ramariopsis subtilis*** (Pers.) Corner – Pilát (1958, 1971, pod jménem *Clavulinopsis subtilis*), Holec et Adamčík (2008); dokladováno v BRNM, PRM, SAV; saprotrof rostoucí na bohatých půdách mezi trávou a mechem v listnatých lesích a na loukách; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení ?EX.

***Ramariopsis tenuicula*** (Bourdot & Galzin) R.H. Petersen – Pilát (1958, pod jménem *Clavulinopsis tenuicula*); dokladováno v PRM; saprotrof rostoucí na zemi a na humusu (Jülich 1984); z území ČR jsou publikovány dva nálezy z let 1949 a 1952.

***Ramariopsis tenuiramosa*** Corner – Pilát (1971), Holec et Adamčík (2008); dokladováno v PRM, SAV; saprotrof rostoucí v opadu listnatých stromů, někdy i v jehličnatých lesích; uváděn v červeném seznamu (Holec et Beran 2006) s kategorií ohrožení DD.

## 5.4. Shrnutí

Pilát (1958, 1971) uvádí 23 druhů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* na našem území. Po roce 1970 nebyly na území ČR publikovány nálezy druhů *Clavaria atrofusca*, *Clavulinopsis biformis*, *Clavulinopsis candida*, *Clavulinopsis daigremontiana*, *Clavulinopsis fusiformis*, a *Ramariopsis tenuicula*. Pilátem zpracovaný materiál tvořilo zhruba 1600 exsikátů ze sbírek Národního muzea a 208 položek ze sbírek katedry botaniky Univerzity Karlovy, především z území Čech, Moravy a Slezska.



Recentně (především v období posledních dvaceti let), bylo na našem území nalezeno 26 druhů zmíněných rodů, dokladovaných v různých sbírkách, většinou v PRM, SAV a BRACR (ke konkrétním druhům jsou citace uvedeny v předchozích kapitolách). Druhy *Clavaria amoenoides*, *Clavaria atroumbrina*, *Clavaria daulnoyae*, *Clavaria incarnata*, *Clavaria pullei*, *Clavaria tenuipes*, *Clavaria „xantha“* sp. ined, *Clavulinopsis umbrinella* a *Ramariopsis luteoochracea* byly oproti Pilátovým údajům (1958, 1970) nalezeny nově.

Celkem bylo z našeho území dosud publikováno 33 druhů zmíněných rodů, z toho 14 druhů rodu *Clavaria*, 10 druhů rodu *Clavulinopsis* a 9 druhů rodu *Ramariopsis*. Především u rodů *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* je ale potřeba brát údaje o diverzitě s velkým odstupem (především množství hlášených nálezů). Obecně je diverzita těchto rodů v ČR v současnosti studována velmi kuse a systematický dlouhodobý průzkum nebyl doposud realizován. Poznání diverzity rodu *Clavaria* je zdokumentováno asi nejlépe, mimo jiné i díky několika pracím slovenských mykologů (Kautmanová et al. 2011; Kautmanová 2012), ve kterých je uvedeno množství nálezů z různých, převážně evropských zemí, včetně ČR. Druhy rodu *Clavaria*, které v ČR oproti Slovensku zatím chybí, jsou *C. straminea* a *C. greletii*. Naopak v ČR byly oproti Slovensku nalezeny druhy *C. daulnoye* a *C. atroumbrina*.

## 6. Závěr

Tato práce představuje čeled' Clavariaceae jako morfologicky a ekologicky značně heterogenní skupinu bazidiomycetů s velmi malým množstvím jednotlicích znaků. Obecná představa o rodech této čeledi jako o výhradních saprotrofech je pravděpodobně nepřesná. Několik důležitých studií naznačuje, že někteří zástupci rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* mohou být asociováni s některými zástupci čeledi Ericaceae (např. Seviour et al. 1973; Englander et Hull 1980; Mueller et al. 1986; Birkebak et al. 2013). Tento vztah nemusí být nutně mykorhizní, jak navrhuji Tedersoo et al. (2010) a Birkebak et al. (2013). Bližší konkretizace této možnosti ale ve zmíněných studiích chybí.

Dále je shrnut vývoj systému kyjankovitých hub, respektive rodů, které byly do čeledi Clavariaceae v jistých fázích vývoje řazeny. Tento vývoj byl, především od druhé poloviny dvacátého století do současnosti, dosti bouřlivý a zajímavý. V čeledi Clavariaceae se postupně vystřídal několik desítek rodů, morfologicky i ekologicky často velmi rozdílných. Molekulárně-fylogenetické studie, které daly čeledi současnou podobu, identifikovaly jako součásti této čeledi také rody s jinou než klavarioidní a ramarioidní morfologií plodnic (*Camarophyllopsis*, *Hyphodontiella*, *Mucronella*). Často spekulované mezirodové vymezení *Clavulinopsis* a *Ramariopsis* (Petersen 1969; Petersen 1978; Corner 1970; Kautmanová 2011) je řešeno na základě molekulárně-fylogenetických metod v práci Birkebak et al. (2013). Tato práce zároveň dobře podtrhuje výsledky předešlých studií (Pine et al. 1999; Larsson et al. 2004; Dentinger McLaughlin 2006; Matheny et al. 2006; Larsson 2007; Kautmanová et al. 2011) a shrnuje současné poznání fylogeneze této čeledi.

Zástupci rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*, jichž se práce především týká, jsou z velké části ohrožení. Recentní informace o jejich diverzitě v České republice jsou navíc dosti kusé. Nízká úroveň znalostí diverzity těchto hub na našem území je zajímavým výchozím bodem pro studium této problematiky v navazující diplomové práci.

## 7. Literatura

- Adamčík S., Kautmanová I. (2005): *Hygrocybe* species as indicators of natural value of grasslands in Slovakia. *Catathelasma*, 6: 25–34.
- Antonín V., Vágner A. (2000): Makromycety (velké houby). In: Antonín V., Gruna B., Hradílek Z., Vágner A., Vězda A. Houby, lišejníky a mechorosty Národního parku Podyjí. 1. vyd., Masarykova univerzita v Brně: str. 29–96.
- Antonín V., Vágner A., Vampola P. (2000): Flóra makromycetů. In: Vicherek J. Flóra a vegetace na soutoku Moravy a Dyje. 1. vyd., Masarykova univerzita v Brně: str. 25–82.
- Berkeley M.J. (1860): *Outlines of British Fungology*. London: L. Reeve. 442 s.
- Birkebak J.M., Mayor J.R., Ryberg K.M., Matheny P.B. (2013): A systematic, morphological and ecological overview of the Clavariaceae (Agaricales). *Mycologia*, 105: 896–911.
- Burke D.J., Martin K.J., Rygiewicz P.T., Topa M.A. (2005): Ectomycorrhizal fungi identification in single and pooled root samples: terminal restriction fragment length polymorphism (TRFLP) and morphotyping compared. *Soil Biology and Biochemistry*, 37: 1683–1694.
- Burke D.J., Martin K.J., Rygiewicz P.T., Topa M.A. (2006): Relative abundance of ectomycorrhizas in a managed loblolly pine (*Pinus taeda*) genetics plantation as determined through terminal restriction fragment length polymorphism profiles. *Canadian Journal of Botany*, 84: 924–932.
- Corner E.J. H. (1950): *A monograph of Clavaria and allied genera*. Oxford: Oxford University Press. 750 s.
- Corner E.J.H. (1970): *Supplement to a monograph of Clavaria and allied genera*. Lehre: J. Cramer. 299 s.
- Dentinger B.T.M., McLaughlin D.J. (2006): Reconstructing the Clavariaceae using nuclear large subunit rDNA sequences and new genus segregated from *Clavaria*. *Mycologia*, 98: 746–762.
- Donk M.A. (1964): A conspectus of the families of apyllophorales. *Persoonia*, 3: 199–324.
- Englander L., Hull R.J. (1980): Reciprocal transfer of nutrients between ericaceous plants and *Clavaria* sp. *New Phytologist*, 84: 661–667.
- Fries E.M. (1821): *Systema mycologicum*. Vol. 1. Gryphiswaldiae: Sumptibus Ernesti Mauritzii. 522 s.
- Fries E.M. (1825): *Systema Orbis Vegetabilis: Plante Homonemee*. Vol. 1. Lundae: e Typographia academica. 374 s.
- Fries E.M. (1874): *Hymenomyces europaei sive epicriseos systematis mycologici*. Editio altera.

- Upsaliae: Ed. Berling. 755 s.
- Gaisler J. (2012): *Clavaria pullei*.  
[http://www.nahuby.sk/obrazok\\_detail.php?obrazok\\_id=351320](http://www.nahuby.sk/obrazok_detail.php?obrazok_id=351320), vyhledáno 26. 7. 2013.
- García-Sandoval R., Cifuentes J., De Luna E., Estrada-Torres A., Villegas M. (2005): A phylogeny of *Ramariopsis* and allied taxa. *Mycotaxon*, 94: 265–292.
- Holec J., Beran M., eds. (2006): Červený seznam hub (makromycetů) České republiky. Praha: Příroda, 24: 1–282.
- Holec J., Dvořák D., Antonín V. (2008): Zajímavé a vzácné luční houby nalezené během Týdne mykologických exkurzí v Orlických horách (2007) na lokalitách Přední Ochoz a PR Hořečky. *Mykologické Listy*, 103: 16–23.
- Holec J., Adamčík S. (2008): Zajímavé a vzácné houby travních společenstev, zejména kyjankovitě, nalezené během Setkání mladých mykologů na Kokořínsku v říjnu 2007. *Mykologické Listy*, 104: 13–20.
- Holec J., Beran M., Bielich A. (2012): Přehled hub střední Evropy. Praha: Academia. 622 s.
- Jindřich O., Junek J. (2004): *Clavaria daulnoyae* Quél., nový druh naší mykoflóry. *Mykologické Listy*, 90–91: 10–11.
- Jindřich O., Antonín V. (2005): *Clavulinopsis umbrinella* (Basidiomycetes, Clavariaceae), the first record in the Czech Republic. *Czech Mycology*, 57: 51–55.
- Jindřich O. (2007): *Clavaria rosea* – kyjanka růžová, vzácný druh evropské mykoflóry, nalezena u Brna. *Mykologické Listy*, 101: 7–8.
- Jindřich O., Kramoliš J., Tmej L. (2008): *Clavaria zollingeri* (Basidiomycetes, Clavariaceae) po více než 20 letech opět nalezena v České republice. *Mykologické listy*, 105: 15–19.
- Jülich W. (1981): Higher Taxa of Basidiomycetes. Vaduz: J. Cramer, 485 s.
- Jülich W. (1984): Die Nichtblätterpile, Gallertpilze und Bauchpilze, Vol. IIB/1. Jena: Fischer. 626 s.
- Jülich W. (1985): Bemerkungen zu *Clavulinopsis* und *Ramariopsis*. *International Journal of Mycology and Lichenology*, 2: 119–122.
- Kautmanová I., Adamčík S., Lizoň P., Jančovičová S. (2011): Revision of taxonomic concept and systematic position of some Clavariaceae species based on material collected in Slovak grasslands. *Mycologia*, 104: 521–539.
- Kautmanová I. (2012): Taxonomy of Central-European representatives of the genus *Clavaria* (Basidiomycetes, Clavariaceae): PhD thesis. Bratislava: Univerzita Komenského, Přírodovědecká fakulta. 162 s. Školitel: Slavomír Adamčík.
- Kautmanová I., Tomšovský M., Dueñas M., Martín M.P. (2012): European species of *Clavaria* (Agaricales, Agaricomycetes) with dark basidiomata – a morphological and molecular study. *Persoonia*, 29: 133–145.
- Kirk P. (2013 continuously updated): Index Fungorum. <http://www.indexfungorum.org/Index.htm>
- Knudsen H., Shiryayev A.G., Kautmanová I., Boertmann D., Vesterhold J. (2012): Clavariaceae

- Chevall. In: Knudsen H., Vesterholt J., eds., Funga Nordica, Nordsvamp: str. 242–251.
- Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V., Lustyk P., eds. (2010): Katalog biotopů České republiky. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. 445 s.
- Larsson K. H., Larsson E., Kõljalg U. (2004): High phylogenetic diversity among corticioid homobasidiomycetes. *Mycological Research*, 108: 983–1002.
- Larsson K. H. (2007): Re-thinking the classification of corticioid fungi. *Mycological Research*, 111: 1040–1063.
- Linné C. (1753): *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus secundum systema sexuale digestas*. 1. vyd. Holmiae: L. Salvius, s. 561–1200.
- Matheny B., Curtis J.M., Hofstetter V., Aime M.C., Moncalvo J., Ge Z., Yang Z., Slot J. C., Ammirati J.F., Baroni T.J., Bougher N.L., Hughes K.W., Lodge J., Kerrigan R.W., Seidl M.T., Aanen D.K., DeNitis M., Daniele G.M., Desjardin D.E., Kropp B.R., Norvell L.L., Parker A., Vellinga E.C., Vilgalys R., Hibbett D.S. (2006): Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia*, 98: 982–995.
- Mueller W.C., Tessier B.J., Englander L. (1986): Immunocytochemical detection of fungi in the roots of *Rhododendron*. *Canadian Journal of Botany*, 64: 718–723.
- Papoušek T., ed. (2010): Velký fotoatlas hub z jižních Čech (druhé - opravené a doplněné vydání). České Budějovice: Posekaný. 819 s.
- Patouillard N.T. (1900): *Essai taxonomique des Hyménomycètes*. Paris: Imprimerie et lithographie L. Declume. 184 s.
- Persoon C.H. (1801): *Synopsis methodica fungorum*. Gottingae: Apud Henricum Dieterich, s. 241–706.
- Petersen R.H. (1967): Notes on clavarioid fungi. VII. Redefinition of *Clavaria vernalis* – *Clavaria mucida* complex. *The American Midland Naturalist*, 77: 205–221.
- Petersen R.H. (1969): Notes on clavarioid fungi. X. New species and type studies in *Ramariopsis*, with a key to species in North America. *Mycologia*, 61: 549–559.
- Petersen R.H. (1978): Notes on clavarioid fungi XV. Reorganization of *Clavaria*, *Clavulinopsis* and *Ramariopsis*. *Mycologia*, 70: 660–671.
- Petersen R.H. (1988): *The clavarioid fungi of New Zealand*. Wellington: Science Information Pub. Centre, Dept. of Scientific and Industrial Research. 170 s.
- Pilát A. (1950): Contribution to the knowledge of the hymenomycetes of Białowieża Virgin Forest in Poland. *Studia Botanica Cechoslovaca*, 11: 145–173.
- Pilát A. (1957): *Corticirama petrakii* gen. et spec. n. Clavariacearum jugoslavica. *Beihefte zur Sydowia*, 1: 128–131.
- Pilát A. (1958a): Přehled hub kyjankovitých-Clavariaceae se zvláštním zřetelem k československým druhům. *Acta Musei Nationalis Pragae*, 14B, no. 3–4: 1–255.

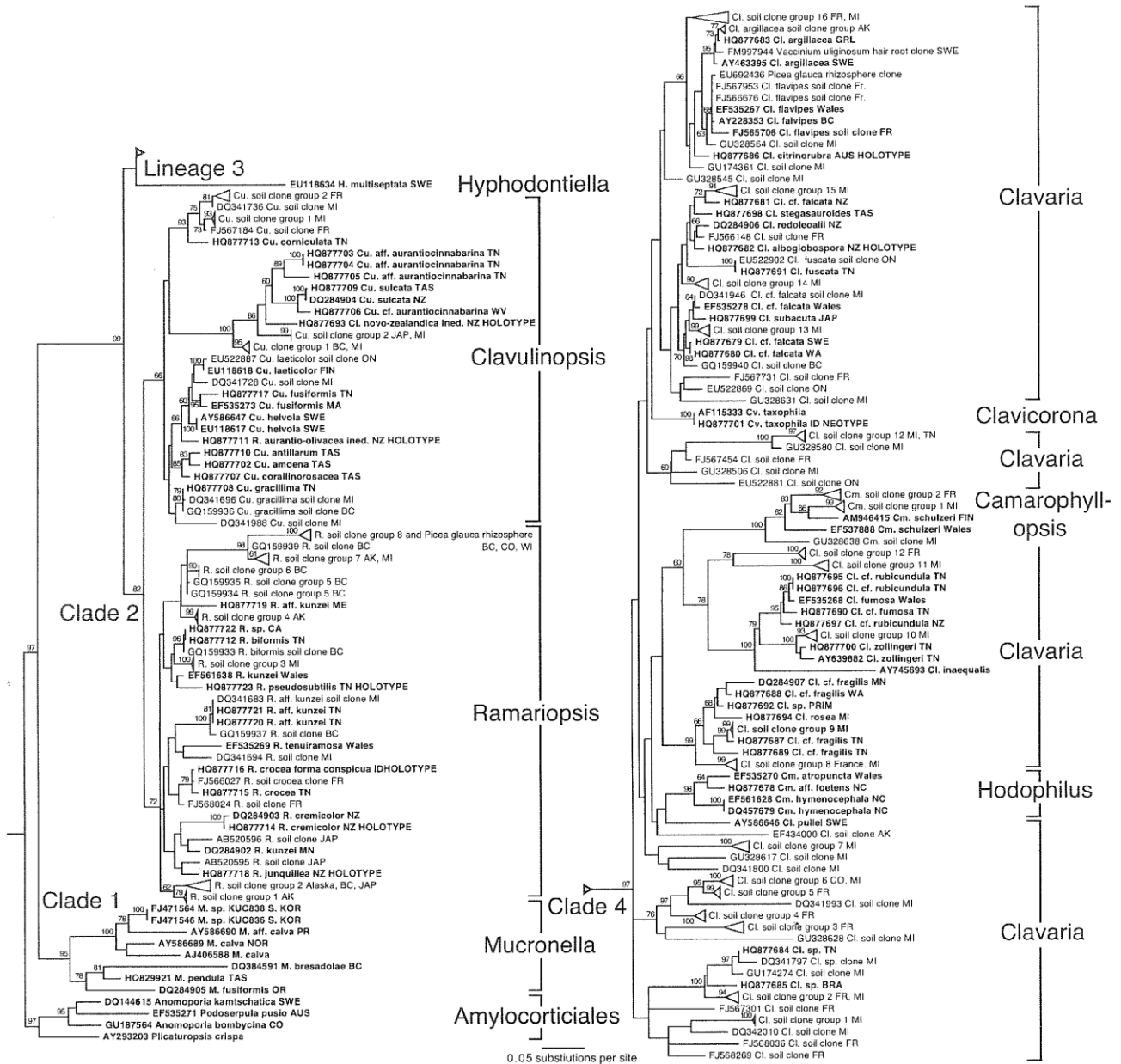
- Pilát A. (1958b): Species nova generis *Ceratellopsis* Konr. et Maubl. in Bohemia: *Ceratellopsis kubickae* sp. n. *Česká Mykologie*, 12: 215–217.
- Pilát (1959a): De *Typhula pragensis* sp. n. in horto publico pragensi lecta. *Acta Musei Nationalis Pragae*, 15B, no. 5: 229–232.
- Pilát A. (1959b): Clavariaceae e montibus Tatra Belaensis Carpatorum centralium. *Acta Musei Nationalis Pragae*, 15B, no. 2: 111–122.
- Pilát A. (1969): Houby Československa ve svém životním prostředí. Praha: Academia. 267 s.
- Pilát A. (1971a): Beitrag zur Kenntnis der tschechoslowakischen Clavariaceen sensu ampl. *Acta Musei Nationalis Pragae*, 27B, no. 4: 1–173.
- Pilát A. (1971b): Species nova turficola generis *Ramariopsis* (Donk) Corner: *Ramariopsis subarctica* sp. nov. *Česká Mykologie*, 25: 10–10.
- Pilát A. (1974): *Ramariopsis subarctica* Pilát in Montibus Corconticis Sudetorum lecta. – *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon, Num. Spéc.* 43: 339–342.
- Pine E.M., Hibbett D.S., Donoghue M. J. (1999). Phylogenetic relationships of cantharelloid and clavarioid Homobasidiomycetes based on mitochondrial and nuclear rDNA sequences. *Mycologia*, 91: 944–963.
- Seviour R.J., Willing R.R., Chilvers G.A. (1973): Basidiocarps associated with ericoid mycorrhizas. *New Phytologist*, 72: 381–385.
- Tedersoo L., May T.W., Smith M.E. (2010): Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global biodiversity, distribution and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, 20: 217–263.
- Thiers B. (2013 continuously updated): Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.  
<http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Vašutová M., Dvořák D., Beran M. (2013): Rare macromycetes from raised bogs in the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic). *Czech Mycology*, 65: 45–67.
- Velenovský J. (1939): *Novitates mycologicae*. Praha: L. Souček. 208 s.

Příloha 1: Přehled rodů v jednotlivých etapách vývoje systému čeledi Clavariaceae

Autor	Zahrnované rody (+ řazení do řádu)	Rody popsané autorem (resp. autory)	Všechny nové rody (oproti předchozímu autorovi)	Vyšší taxony (čeledi či řády) obsahující kyjankovité houby vytvořené autorem (kdykoliv)	Nezahrnované, v té době platné rody (oproti předchozímu autorovi)
Linné (1753)	(1) <i>Clavaria</i>	(1) <i>Clavaria</i>	(1) <i>Clavaria</i>	XXX	XXX
Persoon (1801)	Hymenothecii (1) <i>Clavaria</i>	XXX	XXX	XXX	XXX
Fries (1821)	Clavati (8) <i>Clavaria</i> , <i>Crinula</i> , <i>Geoglossum</i> , <i>Mitrule</i> , <i>Pistillaria</i> , <i>Sparassis</i> , <i>Spathularia</i> , <i>Typhula</i>	(3) <i>Pistillaria</i> , <i>Pterula</i> , <i>Typhula</i>	(8) <i>Crinula</i> , <i>Geoglossum</i> , <i>Mitrule</i> , <i>Pistillaria</i> , <i>Pterula</i> , <i>Sparassis</i> , <i>Spathularia</i> , <i>Typhula</i>	XXX	XXX
Corner (1950)	Řád <b>Aphyllophorales</b> , (27): <i>Aphelaria</i> , <i>Araeocoryne</i> , <i>Caripia</i> , <i>Ceratellopsis</i> , <i>Clavaria</i> , <i>Clavariadelphus</i> , <i>Clavariadelphus</i> , <i>Clavicornona</i> , <i>Clavulina</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Deflexula</i> , <i>Dimorphocystis</i> , <i>Hormomitaria</i> , <i>Chaetothyphula</i> , <i>Lachnocladium</i> , <i>Lentaria</i> , <i>Mucronella</i> , <i>Myxomycidium</i> , <i>Physalacria</i> , <i>Pistillaria</i> , <i>Pistillina</i> , <i>Pterula</i> , <i>Pterulicium</i> , <i>Ramaria</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Scytinopogon</i> , <i>Typhula</i>	(12) <i>Allantula</i> (1952), <i>Aphelaria</i> (1950), <i>Araeocoryne</i> (1950), <i>Clavariachaete</i> (1950), <i>Deflexula</i> (1950), <i>Dimorphocystis</i> (1950), <i>Hormomitaria</i> (1950), <i>Lentaria</i> (1950), <i>Parapterulicium</i> (1952), <i>Phaeoaphelaria</i> (1953), <i>Pseudotyphula</i> (1953), <i>Pterulicium</i> (1950)	(24) <i>Aphelaria</i> , <i>Araeocoryne</i> , <i>Caripia</i> , <i>Ceratellopsis</i> , <i>Clavariachaete</i> , <i>Clavariadelphus</i> , <i>Clavicornona</i> , <i>Clavulina</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Deflexula</i> , <i>Dimorphocystis</i> , <i>Hormomitaria</i> , <i>Chaetothyphula</i> , <i>Lachnocladium</i> , <i>Lentaria</i> , <i>Mucronella</i> , <i>Myxomycidium</i> , <i>Physalacria</i> , <i>Pistillina</i> , <i>Pterula</i> , <i>Pterulicium</i> , <i>Ramaria</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Scytinopogon</i>	(6) <i>Aphelariaceae</i> (1970), <i>Clavariadelphaceae</i> (1970), <i>Clavicornonaceae</i> (1970), <i>Physalacriaceae</i> (1970), <i>Pterulaceae</i> (1970), <i>Ramariaceae</i> (1970)	(4) <i>Crinula</i> , <i>Geoglossum</i> , <i>Mitrule</i> , <i>Spathularia</i>
Pilát (1958)	Řád <b>Aphyllophorales</b> , (30) <i>Aphelaria</i> , <i>Araeocoryne</i> , <i>Caripia</i> , <i>Ceratellopsis</i> , <i>Clavaria</i> , <i>Clavariadelphus</i> , <i>Clavariachaete</i> , <i>Clavicornona</i> , <i>Clavulina</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Corticirama</i> , <i>Deflexula</i> , <i>Dimorphocystis</i> , <i>Hormomitaria</i> , <i>Chaetothyphula</i> , <i>Kavinia</i> , <i>Lachnocladium</i> , <i>Lentaria</i> , <i>Mucronella</i> , <i>Myxomycidium</i> , <i>Physalacria</i> , <i>Pistillaria</i> , <i>Pistillina</i> , <i>Pterula</i> , <i>Ramaria</i> , <i>Ramaricium</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Scytinopogon</i> , <i>Sparassis</i> , <i>Typhula</i>	(2) <i>Corticirama</i> (1957), <i>Kavinia</i> (1938)	(4) <i>Corticirama</i> , <i>Kavinia</i> , <i>Ramaricium</i> , <i>Sparassis</i>	XXX	(1) <i>Pterulicium</i>
Donk (1964)	Řád <b>Aphyllophorales</b> , (22) <i>Allantula</i> , <i>Aphelaria</i> , <i>Araeocoryne</i> , <i>Ceratellopsis</i> , <i>Clavaria</i> , <i>Clavariadelphus</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Deflexula</i> , <i>Hormomitaria</i> , <i>Mucronella</i> , <i>Myxomycidium</i> , <i>Parapterulicium</i> , <i>Phaeoaphelaria</i> , <i>Physalacria</i> , <i>Pistillaria</i> , <i>Pistillina</i> , <i>Pseudotyphula</i> , <i>Pterula</i> , <i>Pterulicium</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Tumidapexus</i> , <i>Typhula</i>	(1) <i>Clavariadelphus</i> (1933)	(6) <i>Allantula</i> , <i>Parapterulicium</i> , <i>Phaeoaphelaria</i> , <i>Pseudotyphula</i> , <i>Pterulicium</i> , <i>Tumidapexus</i>	(2) <i>Clavulinaceae</i> (1961), <i>Gomphaceae</i> (1961)	(14) <i>Caripia</i> , <i>Clavariachaete</i> , <i>Clavicornona</i> , <i>Clavulina</i> , <i>Corticirama</i> , <i>Dimorphocystis</i> , <i>Chaetothyphula</i> , <i>Kavinia</i> , <i>Lachnocladium</i> , <i>Lentaria</i> , <i>Ramaria</i> , <i>Ramaricium</i> , <i>Scytinopogon</i> , <i>Sparassis</i>
R.H.Petersen (1959 -	Řád <b>Aphyllophorales</b> (?)	<i>Macrotyphula</i> (1972), <i>Multiclavula</i> (1967), <i>Setigeroclavula</i> (1988)	<i>Macrotyphula</i> (1972), <i>Multiclavula</i> (1967), <i>Setigeroclavula</i> (1988)	XXX	XXX
Corner (1970)	Řád <b>Aphyllophorales</b> , (4) <i>Clavaria</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Scytinopogon</i>	viz Corner 1950	XXX	viz Corner 1950	(3) <i>Macrotyphula</i> , <i>Multiclavula</i> , <i>Setigeroclavula</i>
Jülich (1981)	Řád <b>Cantharellales</b> , (4) <i>Clavaria</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Multiclavula</i> , <i>Ramariopsis</i>	XXX	(1) <i>Multiclavula</i>	(11) <i>Hydnodontales</i> (1981), <i>Hymenochaetales</i> (1981), <i>Hericiales</i> (1981), <i>Gomphales</i> (1981), <i>Lachnocladiales</i> (1981), <i>Beenakiaceae</i> (1981), <i>Clavariachaetaceae</i> (1981), <i>Dimorphocystaceae</i> (1981), <i>Lentariaceae</i> (1981), <i>Typhulaceae</i> (1981), <i>Scytinopogonaceae</i> (1981)	(1) <i>Scytinopogon</i>
Larsson (2004)	XXX	XXX	(1) <i>Mucronella</i>	XXX	XXX
Dentinger et McLaughlin (2006)	Řád <b>Agaricales</b> , (3) <i>Clavaria</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Mucronella</i>	XXX	XXX	XXX	(1) <i>Clavulinopsis</i> (zde jako podrod rodu <i>Clavaria</i> )
Matheny et al. (2006)	XXX	XXX	(1) <i>Camarophyllopsis</i>	XXX	XXX
Larsson (2007)	XXX	XXX	(1) <i>Hyphodontiella</i>	XXX	XXX
Funga Nordica (2012)	Řád <b>Agaricales</b> , (6): <i>Camarophyllopsis</i> , <i>Clavaria</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Mucronella</i> , <i>Hyphodontiella</i>	XXX	XXX	XXX	XXX
Birkebak et al. (2013)	Řád <b>Agaricales</b> , (7): <i>Mucronella</i> , <i>Ramariopsis</i> , <i>Clavulinopsis</i> , <i>Hyphodontiella</i> , <i>Clavaria</i> , <i>Camarophyllopsis</i> , <i>Clavicornona</i>	XXX	(1) <i>Clavicornona</i>	XXX	XXX Stejně jako u předchozích autorů není zmínka o rodu <i>Setigeroclavula</i> , který nebyl formálně vyřazen.

Příloha 2: Recentní fylogenetický strom shrnující vztahy v rámci čeledi Clavariaceae

Převzato z Birkebak et al. (2013)



Příloha 3: Reprezentativní zástupci rodů *Clavaria*, *Clavulinopsis* a *Ramariopsis*.



Obr. 1: *Clavaria fragilis*

Foto: Vojtěch Pšenka



Obr. 2: *Clavulinopsis laeticolor*

Foto: Oldřich Roučka



Obr. 3: *Ramariopsis pulchella*

Foto: Jiří Věle