

Katedra botaniky

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze



Diplomová práce

**Revize skupiny *Cladonia coccifera* ve střední Evropě s
důrazem na území ČR**

Jana Steinová

Vedoucí práce: Mgr. Zdeněk Palice, PhD.

Praha, srpen 2009

Prohlašuji, že jsem předkládanou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

Jana Steinová

CHARAKTERISTIKA SKUPINY *CLADONIA COCCIFERA*

- **Cladonia Hill ex Brown**
- **Sekce *Cocciferae***
- **Skupina *Cladonia coccifera***
- **Charakteristika vybraných druhů**

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

ROZŠÍŘENÍ ZÁSTUPCŮ SKUPINY NA ÚZEMÍ ČR A STUDIE JEJICH EKOLOGICKÝCH PREFERENCÍ

Chyba! Záložka není definována.

- **METODIKA**
- **VÝSLEDKY**
- **DISKUZE**

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

FYLOGENETICKÁ STUDIE SKUPINY *CLADONIA COCCIFERA*

Chyba! Záložka není definována.

- **MATERIÁL A METODIKA**
- **VÝSLEDKY**
- **DISKUZE**

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

Chyba! Záložka není definována.

ZÁVĚR

Chyba! Záložka není definována.

SUMMARY

Chyba! Záložka není definována.

LITERATURA

Chyba! Záložka není definována.

PŘÍLOHA

Chyba! Záložka není definována.



ÚVOD

Červenoplodé dutohlávky jsou velice nápadné lišejníky, proto se často objevují i v publikacích přímo nezaměřených na lišejníky, jako jsou např. fytoecologické studie apod. Tato diplomová práce se zabývá jednou z taxonomicky obtížnějších skupin červenoplodých dutohlávek – agregátem druhů u nás nazývaným jako dutohlávka červcová (*Cladonia coccifera* agg.).

Skupina *Cladonia coccifera* ve svém současném pojetí byla vymezena roku 1989 (Stenroos 1989a, b), postavení některých druhů však nebylo dosud uspokojivě vyřešeno. Z území České republiky byly donedávna z této skupiny známy pouze 3 druhy: *C. carneola*, *C. coccifera* a *C. pleurota* (Vězda & Liška 1999). Recentně je u nás udáván výskyt druhů *Cladonia borealis* a *C. metacorallifera* (van den Boom & Palice 2006, Steinová 2006), které nebyly v minulosti rozlišovány. Bližší informace o rozšíření jednotlivých zástupců na našem území však stále chybí.

Tato diplomová práce si klade za cíl prohloubit znalosti o skupině *Cladonia coccifera* ve střední Evropě. Na počátku studie byly položeny následující otázky:

- 1) Jaké je rozšíření jednotlivých taxonů ve skupině (ve střední Evropě)?
- 2) Jsou středoevropští zástupci skupiny dobře rozlišitelní na morfologické i chemické úrovni?
Jaká je variabilita rozeznatelných taxonů?
- 3) Jaké jsou ekologické preference rozlišených taxonů?
- 4) Projevují se morfologické, chemické a ekologické rozdíly na molekulární úrovni?

CHARAKTERISTIKA SKUPINY *CLADONIA COCCIFERA*

Cladonia Hill ex Brown

Rod *Cladonia* zahrnuje celosvětově 517 druhů (Kirk et al. 2008), z nichž většina reprezentuje lišejníky s keříčkovitou formou růstu. Stélka je rozdělena na primární část, thallus horizontalis (přízemní šupiny), a část sekundární, thallus verticalis, tvořící tzv. podécia, jež mohou nabývat rozličných podob. Na podécích se vyvíjejí hnědá, červená, zřídka i žlutavá apotécia, jež jsou výsledkem pohlavního procesu. Rozmnožování může být zajištěno i nepohlavní cestou: fragmentací stélky, produkcí soredií, popř. konidií.

Druhy rodu *Cladonia* rostou na holé půdě, surovém humusu, mechorostech, zetlelém dřevě, na borce stromů i na zvětralých horninách. Většinou preferují kyselé, na živiny chudé substráty, kde je snižená konkurence vyšších rostlin.

Sekce *Cocciferae*

Sekce *Cocciferae* tradičně zahrnovala druhy rodu *Cladonia*, které mají červené hyménium, tj. obsahují v hyméniu pigment kyselinu rhodokladonovou (Huovinen et al. 1989). Dnes jsou do skupiny řazeny taxony s pohárkatými či šídlovitými podécii produkující dibenzofurany a β -orcinol depsidy (Stenroos et al. 2002b). Z tohoto důvodu sem byla zahrnuta i podsekce *Ochroleucinae*, jejíž zástupci mají okrově bledé hyménium (dříve měla status samostatné sekce). Sekce *Cocciferae*, zahrnující celkem 65 zástupců, se při svém současném vymezení zdá být monofyletickou skupinou (Stenroos et al. 2002b).

Skupina *Cladonia coccifera*

Skupina *Cladonia coccifera* tradičně zahrnovala pohárkaté lišejníky s červeným hyméniem, relativně krátkým podécem a širokým pohárkem (Vainio 1887). Stenroos (1989a, b) do své revize zařadila celkem 12 druhů skupiny *coccifera* sensu Vainio, které definovala morfologicky a chemicky. Molekulárně-fylogenetická studie (Stenroos et al. 2002b) potvrdila její předchozí domněnku, že se jedná o umělou skupinu a tvar podécíí by neměl být považován za fylogeneticky významný znak .

Morfologie: Přízemní šupiny dosahují různých velikostí (0,2-1 cm), na svrchní straně jsou žlutozelené, na spodní straně šedožluté, laločnaté. Podécia dosahují výšky 1-8 cm, jsou zakončena pravidelnými širokými pohárky. Apotécia bývají velká, na okrajích pohárků: epihyménium červené nebo světle hnědé. Pro rozlišení jednotlivých druhů je nejpodstatnějším morfologickým znakem struktura povrchu podécia, především velikost, tvar a poloha vegetativních rozmnožovacích částic na něm umístěných. Charakteristiky těchto struktur jsou uvedeny na konci kapitoly v tab. č. 1, obrázky jsou součástí klíče k určování červenoplodých dutohlávek v příloze diplomové práce.

Chemismus: Téměř všichni zástupci produkují kyselinu rhodokladonovou, způsobující červené zbarvení hyménia (kromě *C. carneola*) a kyselinu usnovou (výjimky tvoří jihoameričtí zástupci *C. meridensis* a *C. leprocephala*). Dalšími významnými sekundárními metabolity jsou kyselina barbatová a squamatová (β -orcinol para-depsidony), kyselina thamnolová (β -orcinol meta-depsidon) a kyselina didymová (dibenzofuran). Tyto látky jsou často doprovázeny různými akcesorickými látkami. Z terpenů se v této skupině vyskytuje zeorin, který je obsažen ve stélkách *C. carneola*, *C. coccifera*, *C. pleurota* a *C. diversa*. Lišejníkové látky obsažené ve studovaných druzích jsou pro přehlednost uvedeny v tabulce (viz tab. č. 2 na konci kapitoly).

Ekologie: Jako mnoho jiných lišejníků rostou zástupci skupiny na místech, kde je menší konkurence ze strany cévnatých rostlin, ať už jsou to extrémní stanoviště chudá na živiny s malou vrstvou surového humusu či téměř bez ní (např. písčité až kamenité půdy), nebo přímo na skalách, na kůře a dřevě. Mohou se vyskytovat jak na přirozených stanovištích, jakými jsou balvanité sutě, skalní výchozy, váté písky, borové lesy apod., tak i na sekundárních stanovištích, jako jsou břehy cest, navážky, či na místech úmyslně i neúmyslně narušovaných (Coxson & Marsh 2001, Hasse & Daniëls 2006).

Charakteristika vybraných druhů

Dále budou charakterizovány druhy skupiny udávané z Evropy (krom *C. diversa* jsou všechny zmiňovány i z území ČR). Budou doplněny o další červenoplodé dutohlávkvy, do skupiny nezahrnuté, nicméně podobné a snadno zaměnitelné. Jedná se o druhy *C. bellidiflora*, *C. deformis* a *C. sulphurina*.

Informace o ekologii a rozšíření druhů jsou uvedeny dále v samostatné kapitole.

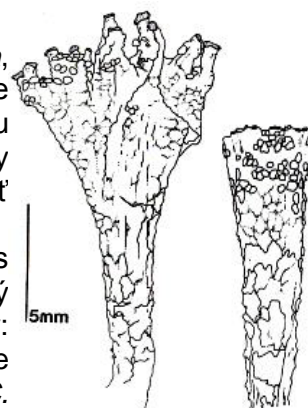
Cladonia borealis Stenroos

(obr. č. 1)

Morfologie: Primární šupiny velké, odstávající, až 1 cm dlouhé, řídce děleny v zaoblené lalůčky. Podécia vysoká až 4 cm, jednoduchá nebo rozvětvená okrajově proliferujícím pohárkem. Pohárky postupně se rozšiřující až do 1 cm. Povrch podécia síťovitě kornatý, uvnitř (často i v horních partiích z vnější části pohárku) pokryt destičkami. Vegetativní propagule: pravidelné, kulaté a hladké puchýřnaté destičky, 0,2-0,4 mm. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, C-, UV+ modrošedě, CK+ oranžově. Obsahuje kyselinu usnovou, kyselinu barbatovou a jako akcesorickou látku kyselinu 4-O-demethylbarbatovou. Dle Stenroos (1993) může kyselina usnová příležitostně chybět.

Morfologicky je *Cladonia borealis* velmi podobná *C. coccifera*, od které ji odlišila Stenroos (1989a). Povrch podécia obou druhů je pokryt destičkami, avšak zatímco destičky u *C. coccifera* jsou šupinovitěho typu, u *C. borealis* jsou spíše puchýřnaté (viz obrázky příloze práce). *C. borealis* je oproti *C. coccifera* více kornatá, obzvláště je-li plodná. Ihlen & Tønsberg (1994) nicméně popisují, že se setkali s přechody mezi oběma typy destiček, a dokonce, že položky s morfologií charakteristickou pro *C. borealis* obsahovaly zeorin, typický pro *C. coccifera*. Oba druhy se však dají snadno odlišit chemicky: zatímco *C. borealis* obsahuje kyselinu barbatovou, pro *C. cocciferu* je charakteristická přítomnost zeorinu. Purvis & James (1992) považují *C. borealis* za chemotyp *C. coccifera*.



obr. č. 1: *Cladonia borealis* (dle Stenroos 1989a)

Cladonia carneola (Fr.) Fr.

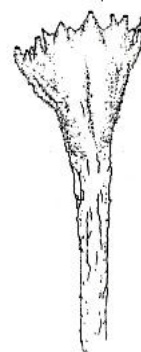
(obr. č. 2)

Morfologie: Primární šupiny malé, do 0,4 cm, řídce děleny v zaoblené lalůčky. Podécia vysoká nejvýše 4 cm, nevětvená nebo jednou (dvakrát) větvená okrajově proliferujícím pohárkem. Pohárky náhle se rozšiřující do šířky 1 cm, okraje zubaté. Povrch podécia práškovitě až moučnatě sorediální, bazální části mohou být šupinaté. Vegetativní propagule: práškovité až moučnaté soredie, 15-30 μm v průměru. Epihyménium světle hnědé.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, C-, UV-. Obsahuje kyselinu usnovou, zeorin, někdy může být přítomna kyselina barbatová. Stenroos (1995) zmiňuje u některých položek absenci zeorinu.

Cladonia carneola je morfologicky podobná druhu *C. pleurota*, ta však nikdy neobsahuje kyselinu barbatovou, navíc je jediným druhem skupiny *C. coccifera*, který má světle hnědé zbarvení epihyménia (způsobené nepřítomností kyseliny rhodoklanové). Díky vyšší koncentraci kyseliny usnové (Huovinen et al. 1989) by také měla mít výrazně žlutavější zbarvení (oproti ostatním zástupcům skupiny ze stejné geografické oblasti). Stenroos uvádí (1989a), že *C. carneola* by se měla oproti *C. pleurota* vyznačovat dentátním okrajem pohárku.

Avšak i další druhy skupiny se mohou příležitostně vyskytovat se světlými plodnicemi, tento jev je způsoben sekundární ztrátou barviva v epihyméniu. Starší autoři (např. Sanstede 1931) popisují tyto případy jako formy druhů: *Cladonia coccifera* f. *ochrocarpia* Floerke a *C. pleurota* f. *cerina* (Nagel) Th. Fr., v těchto případech se však jedná pravděpodobně o náhodné mutace a pouze malá, omezená část populace netvoří v plodnicích antrachinony.



obr. č. 2:
C. carneola (dle
Stenroos 1989a)

***Cladonia coccifera* (L.) Willd.** (obr. č. 3)

Morfologie: Primární šupiny velké, odstávající, až do velikosti 0,8 cm, řídce děleny v zaoblené lalůčky. Podécia vysoká až 3 cm, jednoduchá, zřídka rozvětvená okrajově proliferujícím pohárkem. Pohárky postupně se rozšiřující až do 1,5 cm. Povrch podécia síťovitě kornatý či pokryt destičkami, uvnitř pohárku pokrytý destičkami. Vegetativní propagule: destičky, šupinovitě, připomínající nerovné a nepravidelné puchýře, 0,2-0,3 mm. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, C-, UV-. Obsahuje kyselinu usnovou a zeorin. Kyseliny isousnová a porfyrilová a mastné kyseliny se mohou vyskytnout jako akcesorické látky.

C. coccifera lze snadno zaměnit za morfologicky téměř identickou *C. borealis*. Nejvýznamnějším morfologickým rozlišovacím znakem pro *C. coccifera* je přítomnost šupinovitých destiček nepravidelného tvaru pokrývajících horní vnější část povrchu podécia a vnitřek pohárku (Stenroos 1989a). Vzhled podécií může být nicméně vlivem extrémních klimatických podmínek silně ovlivněn (Osyczka 2005), v těchto případech je možné oba druhy odlišit jen chemicky (zatímco *C. coccifera* obsahuje zeorin, ve stélce *C. borealis* je přítomna kyselina barbatová). U herbářového materiálu staršího přibližně dva roky dochází k tvorbě bílých jehlicovitých krystalů na povrchu podécia, není tedy nutné analyzovat materiál pomocí tenkovrstevné chromatografie. Za původce těchto krystalů býval považován zeorin, nicméně Ønsberg (1992) ve své práci přičítá jejich vznik jinému terpenoidu, jež se ve stélce může vyskytovat v minimálním množství a nemusí být tedy detekován tenkovrstevnou chromatografií.



obr. č. 3: *C. coccifera*
(dle Stenroos 1989a)

***Cladonia diversa* Asperges** (obr. č. 4)

Morfologie: Primární šupiny středně velké, odstávající, do 0,5 cm, řídce děleny v zaoblené lalůčky. Podécia útlá, vysoká až 2,5 cm, nevětvená i větvená (laterálně a marginálně) proliferujícím pohárkem. Pohárky postupně se rozšiřující do šířky 0,4-0,7 cm. Povrch podécia často hustě šupinatý ve spodní části, v horní části a uvnitř pohárku přítomny granule, mikrošupiny a destičky. Vegetativní propagule: nepravidelné šupinovitě destičky, mikrošupiny, kornaté a nekornaté granule. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, C-, UV-. Přítomna kyselina usnová a zeorin, jako akcesorické látky se mohou vyskytnout kyselina porfyrilová a bellidiflorin.



obr. č. 4: *C. diversa* (dle
Stenroos 1989a)

Cladonia diversa byla popsána Aspergesem roku 1986 v Belgii, do té doby byla zahrnována

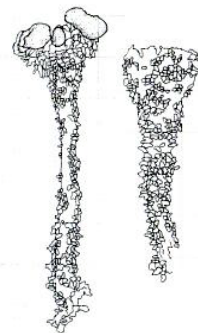
do druhu *C. coccifera* s.l. Pravá identita tohoto druhu je však dosti nejasná, např. Stenroos (1989a) považuje jeho status za nejistý. Hlavním důvodem problematického postavení *C. diversa* vůči *C. coccifera* je přítomnost identických lišejníkových látek, dalším nevelké morfologické rozdíly mezi oběma taxony; druhy skupiny *C. coccifera* se navíc obecně vyznačují vysokou morfologickou variabilitou v závislosti na vnějších podmínkách. *C. diversa* bývá zřetelněji vylišována vůči *C. coccifera* spíše ekologicky (nižší humidní oblasti vs. horské polohy). Aplikovat diakritické znaky mezi oběma taxony na středoevropský materiál je poměrně náročné a vyžaduje zkušenost.

***Cladonia metacorallifera* Asah.**

(obr. č 5)

Morfologie: Primární šupiny malé, do 0,4 cm, mohou být děleny v malé zaoblené lalůčky. Podécia štíhlá, lehce prodloužená, obvykle nevětvená, bazální část černající. Pohárky náhle se rozšiřující až do 1 cm. Povrch podécia bez kůry až nepravidelně kornatý, hustě mikrošupinatý, na horní části se mohou vyskytovat granule. Vegetativní propagule: mikrošupiny (0,2-0,4 mm) a granule. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd- (Pd+ oranžově), K-, KC+ žlutě, C-, UV+ „ice-blue“. Vyskytuje se ve dvou chemických varietách: *C. metacorallifera* var. *metacorallifera* obsahuje kyselinu usnovou, kyselinu didymovou a kyselinu squamatovou (reaguje Pd-). Oproti tomu u var. *reagens* je kyselina squamatová nahrazena kyselinou thamnolovou (Pd+ oranžově) (Holien & Hilmo 1991).



obr. č. 5:
C. metacorallifera
(dle Stenroos 1989b)

Cladonia metacorallifera byla pro Evropu objevena Tønsbergem (1975), popsána byla z Japonska Asahinou (1939). Jedná se o nejzáčasnější taxon skupiny, ve střední Evropě rostoucí často ve vysokých nadmořských výškách na sutích (Kowalewska & Kukwa 2004). Od ostatních druhů skupiny je odlišitelná díky štíhlým mikrošupinatým podeciím a chemicky. Jako jediný evropský zástupce reaguje díky přítomnosti kyseliny squamatové silně pod UV zářením „ice-blue“ (reakce *C. borealis* je zpravidla nenápadnější). Nicméně i pod UV lampou může být snadno zaměněna, a to za pohárkaté formy druhu *C. bellidiflora*, která do skupiny *C. coccifera* formálně zahrnuta není. Oba druhy se navíc shodují ve svých ekologických preferencích. Pro bezpečnou determinaci je doporučováno analyzovat zkoumaný materiál pomocí tenkovrstevné chromatografie a detekovat obsah kyseliny didymové.

Jak bylo uvedeno výše, *C. metacorallifera* se vyskytuje ve dvou chemických varietách. Var. *reagens* má oproti varietě *metacorallifera* omezenější rozšíření, je známa pouze z Japonska, Norska, Švédska (Stenroos 1989b) a Španělska (Llimona & Hladun 2001). Reakce variety *reagens* pod UV zářením je méně jasná a zbarvena do modrofialova (tento rozdíl je způsoben různým charakterem fluorescence kyseliny squamatové a thamnolové).

***Cladonia pleurota* (Flörke) Schaerer**

(obr. č. 6)

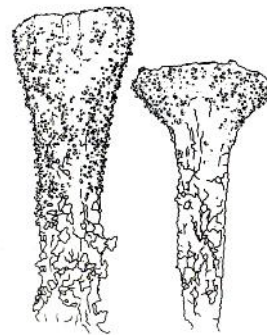
Morfologie: Primární šupiny vytrvalé, do 0,5 cm. Podécia vysoká až 3cm, jednoduchá, zřídka rozvětvená okrajově proliferujícím pohárkem. Pohárky postupně se rozšiřující do max. 1,5 cm. Povrch podécia kornatý, často tvořící lupeny v bazálních částech, venku a uvnitř pohárku moučnatě až zrnité sorediální. Vegetativní propagule: moučnaté až zrnité soredie, 30 – 120 μ m v průměru. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, C-, UV-. Obsahuje usnovou kyselinu a zeorin, jako akcesorické látky se mohou vyskytnout kyseliny isousnová a porphyrilová.

Od ostatních zástupců skupiny se tento druh liší sorediálním povrchem podécia. Nicméně morfologie podecií je silně ovlivněna jejich stářím či přítomností plodnic. U starších podecií s plodnicemi mohou soredie mizet, povrch podécia se stane téměř kornatým a zčásti je pokryt pevně uchycenými granulemi nebo malými bradavičkami. V těchto případech může být determinace problematická, jelikož *C. pleurota* obsahuje identické lišejníkové látky jako *C.*

carneola, *C. coccifera* a *C. diversa*.

Dalšími taxony, za které je druh *C. pleurota* možné zaměnit, jsou rovněž sorediální druhy *C. deformis* a *C. sulphurina* (ty však nejsou zahrnuty do skupiny *C. coccifera*) (např. Stenroos & Ahti 1992). Odlišují se jednak velikostí sorédií (u těchto dvou druhů se oproti *C. pleurota* na povrchu podécií nacházejí menší moučnaté sorédie), dále také tvarem podécií (viz charakteristiky druhů *C. deformis* a *C. sulphurina*). *C. sulphurina* je snadno odlišitelná pod UV světlem (reaguje UV+ díky kyselině squamatové), *C. deformis* je chemicky identická jako *C. pleurota*.



obr. č. 6: *C. pleurota* (dle Stenroos 1989a)

***Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer.**

Morfologie: Primární šupiny nenápadné, zřídka vytrvalé. Podécia spíše vysoká, max. 5(9) cm, jednoduchá nebo lehce větvená, zaoblená (nešpičatá) nebo s úzkým pohárkem. Povrch podécia nepravidelně kornatý, hustě pokryt šupinami. Vegetativní struktury: šupiny. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, UV+ (platí pro evropské chemotypy). Z Evropy jsou známy dva chemotypy: 1) s obsahem usnové a squamatové kyseliny, 2) přítomna je jen squamatová kyselina (tento chemotyp je vzácnější). Ze světa je udáváno několik dalších chemotypů (např. Ahti & Kashiwadani 1984, Galloway 1985, Huovinen et al. 1989a, Stenroos & Ahti 1990, Stenroos et al. 1990, Stenroos 1993). Obsah kyseliny squamatové je charakteristický pro severní polokouli (Stenroos 1993).

Tento druh, pokud se vyskytuje ve formě s pohárky, lze zaměnit za druh *C. metacorallifera*. U té by se však měly vyskytovat šupiny menší velikosti (mikrošupiny), navíc druh *C. bellidiflora* neobsahuje kyselinu didymovou.

***Cladonia deformis* (L.) Hoffm.**

Morfologie: Primární šupiny malé a obvykle nepřetrvávající. Podécia max. 5 cm vysoká, jednoduchá, prodloužená, jasně žlutozelená, vždy s pohárky. Pohárky spíše úzké, široké max. 0,5(0,7) cm, nevýrazně se rozšiřující oproti zbytku podécia, postupně se rozšiřující. Povrch podécia moučnatě sorediální, někdy na bázi kornatý. Vegetativní propagule: moučnaté sorédie. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, UV-. Obsahuje zeorin a kyselinu usnovou, ta může být doprovázena kyselinou isousnovou.

Tento druh může připomínat *C. pleurota*. Hlavním rozpoznávacím znakem je tvar podécií (zde podécia spíše užší a vysoká) a velikost sorédií (moučnaté sorédie do ca. 50 μm, zrnité sorédie nad 80 μm) (Wirth 1995). Obsahem lišejníkových látek se tyto dva taxony neliší.

***Cladonia sulphurina* (Michaux) Fr.**

Morfologie: Primární šupiny často velké (2-8 mm), víceméně kulaté. Podécia vysoká až 5cm, jednoduchá, žlutá, šedožlutá či zelenožlutá, bez pohárků, obvykle nápadně rozpraskaná (obzvláště v horní části). Povrch podécia moučnatě sorediální, ve spodní části kornatý a šupinovitý. Vegetativní propagule: moučnaté sorédie. Epihyménium červené.

Chemismus: Reaguje Pd-, K-, KC+ žlutě, UV+ „ice blue“. Obsahuje kyseliny usnovou a squamatovou.

struktura	variace	definice
sorédie	práškovité moučnaté zrnité	drobné, kulaté, shluky hyf bez kůry průměr < 25 μm 25-50 μm 50-150 μm
granulky		kulaté nebo trochu nepravidelné, povrch kornatý či nekornatý, velikost variabilní (> 150 μm)
destičky	šupinovitě ploché puchýřnaté	kulaté, více či méně ploché kousky kůry, připojené centrálně, velikost variabilní okraje nepravidelně odstávající rovné, svrchní povrch plochý svrchní povrch lehce konvexní
mikrošupiny		kousky kůry ve formě velmi malých šupin, vyčnívající směrem dolů, často pokrývá dřeňovou vrstvu
šupiny		výběžky kůry, velikost variabilní, často připomínající primární šupiny

Tab. 1: Charakteristika struktur vyskytujících se na povrchu podécií skupiny *C. coccifera* a druhů jí blízkých

	kyselina usnová	zeorin	k. barbatová	k. didymová	k. rhodoklanová	k. squamatová	k. thamnolová	k. isousnová	k. porphyrilová
<i>C. borealis</i>	+	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>C. carneola</i>	+	+	±	-	-	-	-	±	-
<i>C. coccifera</i>	+	+	-	-	+	-	-	±	±
<i>C. diversa</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	±
<i>C. metacorallifera</i>	+	-	-	+	+	±	±	-	-
<i>C. pleurota</i>	+	+	-	-	+	+	-	±	±
<i>C. bellidiflora</i>	±	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. deformis</i>	+	+	-	-	+	-	-	±	-
<i>C. sulphurina</i>	+	-	-	-	+	+	-	-	-

Tab. 2: Sekundární metabolity studovaných druhů

ROZŠÍŘENÍ ZÁSTUPCŮ SKUPINY NA ÚZEMÍ ČR A STUDIE JEJICH EKOLOGICKÝCH PREFERENCÍ

Z území České republiky byly donedávna známy pouze tři druhy skupiny: *Cladonia carneola*, *C. coccifera* a *C. pleurota* (Vězda & Liška 1999). Většina historických údajů o studované skupině z území ČR náleží k taxonu *Cladonia coccifera*. Druh *C. pleurota* byl vylišován na základě drobných morfologických rozdílů nejčastěji pouze jako forma či varieta. Teprve recentně jsou od nás udávány taxony *Cladonia borealis* a *C. metacorallifera* (van den Boom & Palice 2006), které nebyly v minulosti rozlišovány. Druh *C. diversa* z území České republiky dosud udáván nebyl.

Jak však bylo uvedeno dříve (viz kapitola Charakteristika skupiny *Cladonia coccifera*), postavení některých zástupců studované skupiny nebylo dosud uspokojivě vyřešeno. Jedná se především o druhy obsahující zeorin (*C. coccifera*, *C. diversa* a *C. pleurota*), tj. druhy u kterých je při determinaci nutné spoléhat na morfologické znaky. Vzhledem k obecně známé vysoké míře morfologické variability rodu *Cladonia* a faktu, že znaky pozorované na středoevropských zástupcích vždy nekorespondují s materiálem z Fennoskandie, je tedy usuzování rozšíření těchto taxonů dosti problematické.

Ohledně ekologických nároků zástupců skupiny hlubší znalosti ve střední Evropě chybí. Základní informace poskytl Wirth (1995) a zkratkovité charakteristiky jednotlivých druhů jsou zmíněny v rakouském checklistu (Hafellner & Türk 2001). Pro druh *C. diversa*, který dosud nebyl ze střední Evropy uváděn (respektive nebyl některými autory akceptován a byl zahrnut pod *C. coccifera*) lze čerpat z prací z jiných oblastí (např. Burgaz & Ahti 1994, Goward 1999, Hasse 2005, Nimis & Martellos 2004).

Cladonia borealis S. Stenroos

Rozšíření

Tento druh má na severní polokouli cirkumpolární rozšíření, směrem na jih se vyskytuje vzácněji, a to zejména ve vysokých horách. V oblasti And roste i v oblasti rovníku. Na jižní hemisféře byl zaznamenán dále v Patagónii, na subantarktických ostrovech a Antarktidě (Stenroos 1989a, Ahti 2000). Vzhledem k jeho relativně nedávnému odlišení od *C. coccifera* s.str. jsou znalosti o jeho rozšíření stále nedostatečně známy a řada historických údajů *Cladonia coccifera* se může vztahovat k tomuto taxonu. Např. Zhurbenko & Ahti (2005) ve své práci zmiňují, že *C. borealis* je pravděpodobně velmi hojná v celé ruské arktické oblasti a že většina historických údajů *C. coccifera* ze zmiňovaného regionu může náležet právě tomuto taxonu. V podstatě identickou informaci přináší Osyczka (2006a) ze Špicberku, který udává, že *C. coccifera* je zde taxonem vzácným, zatímco *C. borealis* široce rozšířeným. Směrem na jih frekvence výskytu *C. borealis* klesá. Ihlen a Tønsgaard (1994) při svém výzkumu v Norsku zjistili poměr mezi oběma druhy 2:1 ve prospěch *C. coccifera*. Nejjižnější výskyt *C. borealis* v Evropě udávají Burgaz & Ahti (1994) ve Španělsku v Pyrenejích.

Ve střední Evropě se jedná o taxon vyskytující se především ve vyšších polohách, nicméně v Německu a Rakousku je znám i z nižších poloh pahorkatin (např. Wirth 1990, Hafellner & Türk 2001, Cezanne et al. 2008). V rakouských Alpách vystupuje do subalpinského stupně (Hafellner & Türk 2001), v Polsku je znám zatím pouze z Vysokých Tater a Beskyd (Osyczka 2006b). Jediný publikovaný slovenský údaj pochází z Vysokých Tater (Aptroot et al. 2003). Na území České republiky výskyt *C. borealis* poprvé zaznamenali van den Boom & Palice roku 2006 na Šumavě v oblasti Povyďří. Další lokality tohoto druhu (ovšem stále pouze z oblasti Šumavy) jsem objevila v rámci svojí bakalářské práce.

Ekologie

Wirth (1995) uvádí, že ve střední Evropě se *C. borealis* vyskytuje převážně v horských oblastech. Upřednostňuje otevřené biotopy, roste na minerálních a kamenitých půdách, často také

na mechu či vrstvě humusu. V německém Odenwaldu byl sbírán na staré pískovcové zdi (Wirth 1990, Cezanne et al. 2008). V severním Německu a Holandsku se tento druh vyskytuje na písčinych dunách ve společenstvech *Spergulo-Corynephorum* (Hasse 2005). Burgaz a Ahti (1994) sbírali tento druh v Pyrenejích v subalpinském pásmu (jednalo se o dva sběry v nadmořské výšce 1750 a 1900 m n. m.) na kyselých půdách jednak na alpinském vřesovišti, **jednak** mezi žulovými kameny v porostu *Pinus uncinata*. Jediný slovenský údaj (Aptroot et al 2003) pochází dokonce ze subniválního pásma (Lisická 2005). Všechny doposud známé sběry z České republiky pocházely ze sutí (Steinová 2006). V Severní Americe je druh udáván také ze dřeva z otevřených lesů (např. Geiser et al. 1998)

***Cladonia coccifera* (L.) Willd.**

Rozšíření

Pohled na rozšíření tohoto druhu zaznamenal během posledních dvou dekád zásadní změny způsobené revizí Stenroos (1989a, b). Výzkumy navazující na tuto práci naznačují, že převážně v polárních a subpolárních oblastech má *C. coccifera* s. str. značně omezenější rozšíření (např. Osyczka 2006a, Kim et al. 2006), než se dříve předpokládalo. Jak bylo uvedeno výše, v těchto oblastech převažuje *C. borealis*.

Skutečné rozšíření *C. coccifera* s. str. zůstává z důvodu širšího historického pojetí tohoto druhu stále trochu záhadou. Pro získání přesnější představy by proto bylo vhodné revidovat historické položky a informace upřesnit. Při práci s literaturou je důležité mít na paměti, že zmínky o *C. coccifera* mohou být ve skutečnosti připisovány i dalším taxonům (totéž platí i pro některé současné zdroje, jelikož ne všichni autoři akceptovali pojetí skupiny navržené Stenroos).

V Evropě je druh *C. coccifera* s. str. relativně hojný a to platí i pro její centrální část. (např. Věžda & Liška 1999).

Ekologie

Wirth (1995) pro středoevropský region uvádí, že se tento druh vyskytuje v montánním až alpinském stupni, v oblastech bohatých na srážky. *C. coccifera* roste na nevápnitých, avšak na živiny bohatých, písčitých až kamenitých půdách, často na vrstvě humusu na silikátových kamenech, zřídka přímo na nich. Vyskytuje se také na hromadách kamení či kamenných blocích v alpinských vřesovištích a trávnicích. Burgaz & Ahti (1994) ze Španělska udávají, že sbírali tento druh na vrstvě humusu pod keříčky vřesu a na trouchnivějícím dřevě. Jednalo se o materiál z nadmořských výšek v rozmezí 1100 až 1800m n. m. Výškové maximum v Karpatech (Lomnický štít, 2630m) dosahuje subniválního stupně (Lisická 2004). Z České republiky je tento taxon zmiňován z rozličných substrátů a poloh, nicméně je nutno vzít v úvahu, že se starší i subrecentní údaje vztahují ke *C. coccifera* v jejím širším pojetí. Možná je záměna s *C. borealis* a *C. diversa*, jež dosud nebyla v ČR akceptována, avšak výrazně se od *C. coccifera* s. str. liší právě svými ekologickými preferencemi (viz dále).

***Cladonia diversa* Asperges**

Rozšíření

Vzhledem k dosud nevyjasněnému postavení tohoto druhu (viz kapitola Charakteristika skupiny *Cladonia coccifera*) je těžké usuzovat jeho rozšíření. V tomto případě velmi záleží na přístupu badatele, zda tento druh akceptoval (např. Stenroos 1989a jeho postavení zpochybňuje). Druh byl popsán Aspergesem (1986) z Belgie pouze na základě morfologických znaků (byl odlišen od *C. coccifera* s. str.), ty jsou však např. na středoevropský materiál relativně těžko aplikovatelné. Z těchto důvodů může být dosud známé rozšíření druhu velmi zkreslené.

Je udáván z Číny (Guo 1999), USA (Lendemmer 2007), dále z Kanárských ostrovů (Etayo & Burgaz 1997) a Azor (Berger & Aptroot 2002). V Evropě se vyskytuje v atlantsky laděných oblastech, zdá se, že centrum rozšíření tohoto druhu leží v severozápadní části Evropy. Je uváděn z Belgie (Asperges 1986), Dánska (Christensen & Johnsen 2001), Finska (Vitikainen et al. 1997), Ruska – ostrovů ve Finském zálivu (Alexeeva 2005), Francie (Roux et al. 2007), Holandska (např. Hasse 2006), Itálie (Tretiach 1992), Lucemburska (Kuborn & Diederich 2008), Německa (Bültmann

et al. 2006), Španělska (Burgaz & Ahti 1994), Švédska (Santesson et al. 2004) a Velké Británie (Purvis & James 1992).

Z České republiky tento druh dosud nebyl zmiňován, což však může být způsobeno již výše zmíněným problematickým vymezením tohoto taxonu.

Ekologie

Dle Aspergese (1986) roste tento druh na kyselých půdách, z Belgie uvádí jeho výskyt na písčitých půdách, z Velké Británie i na břidlici a žule. Autor zmiňuje, že *C. diversa* roste na osluněných a teplých stanovištích, avšak příležitostně může růst i na zastíněných habitatech. Vyskytuje se společně s vřesem, paličkovcem šedavým (*Corynephorus canescens*) a zástupci rodu *Molinia*. Christensen a Johnsen (2001) udávají z Dánska výskyt tohoto taxonu na písečných dunách a oceanických vřesovištích spolu s již zmíněným paličkovcem, dále pak s šichou černou (*Empetrum nigrum*). V Holandsku a severním Německu se *C. diversa* uplatňuje v počátečních stádiích sukcese na písečných dunách společenstva *Spergulo-Corynephorum* (Hasse 2005), kde je dokonce považována za diferenciací druh subasociace *Spergulo-Corynephorum cladonietosum*. *Cladonia borealis*, která se na těchto biotopech vyskytuje společně s druhem *Cl. diversa*, nastupuje v sukcesi později. Burgaz a Ahti (1994) na Iberském poloostrově sbírali tento druh v porostech *Quercus pyrenaica* a *Fagus sylvatica* na kyselých půdách a na trouchnivějícím dřevě v relativně vysokých nadmořských výškách (1100 až 1800m n. m.).

Cladonia metacorallifera Asah.

Rozšíření

Jedná se o nejvzácnější taxon skupiny, avšak s rozsáhlým areálem. Byl popsán Asahinou (1939) z Japonska, o něco později byl objeven v Severní Americe (Krog 1968). První zmínku z Evropy (z Rakouska a Norska) přinesl Tønsberg (1975). Starší údaje publikované z jižní polokoule (subantarktické ostrovy, Patagónie) náleží druhu *C. lepidophora* Ahti a Kashiwadani, případně částečně *C. borealis* (Stenroos 1989b, Ahti 2000). Zdá se tedy, že výskyt *C. metacorallifera* je omezen pouze na severní polokouli. Recentnější údaje pocházejí z Grónska (Hansen 2006), z USA a Kanady (např. Esslinger & Egan 1995). Zhurbenko a Ahti (2005) zmiňují *C. metacorallifera* z ruské Arktidy, nicméně jako obsahové látky uvádějí kyseliny usnovou a squamatovou, tedy látky charakterizující také jeden z chemotypů druhu *C. bellidiflora*. Tento taxon, tvoří-li pohárky, může svým šupinatým podéciem *C. metacorallifera* silně připomínat. Spolehlivým diakritickým znakem pro *C. metacorallifera* je přítomnost kyseliny didymové (Stenroos 1989b). Nedávno byl druh rovněž hlášen z asijské části Turecka (Yazici et al. 2008), nicméně tento údaj vyžaduje revizi, protože položka pochází z atypického substrátu (zetlelá kůra borovice) a nebyla poskytnuta žádná chemická data.

V Evropě je v současné době *C. metacorallifera* udávána kromě výše zmíněných zemí také z Estonska (Randlane & Saag 1999), Finska (Vitikainen et al. 1997), Německa (Scholz 2000), Polska (Kowalewska & Kukwa 2004, Osyczka et al. 2006), Slovenska (Pišút 1997, Kowalewska & Kukwa 2004), Slovinska (Mrak et al. 2004), Španělska (Limona & Hladun 2001), Švédska (Santesson et al. 2004), Švýcarska (Dietrich & Bürgi-Meyer 2005, Groner 2005) a Velké Británie (Purvis & James 1992). Nepublikované sběry pocházejí z Rumunska z pohoří Retezat (UPS, leg. R. Moberg, det. T. Ahti; CBFS, leg. J. Vondrák, det. J. Steinová)

Z území ČR jako první uvádějí výskyt tohoto druhu van den Boom & Palice (2006) z Povydří. Další lokality byly objeveny Ondřejem Peksou: mimo dalších třech ze Šumavy, byla *C. metacorallifera* sbírána i na Studenci v Lužických horách (Steinová 2006). Kowalewska & Kukwa (2004) udávají tento druh z polské části Krkonoš a předpokládají také jeho výskyt na české straně hranice.

Ekologie

Wirth (1995) uvádí, že se tento taxon vyskytuje v montánním až alpinském stupni na chladných, vlhkých a sněhem dlouho pokrytých stanovištích. Může růst mezi mechy, obvykle na vrstvě humusu, mezi skalami či přímo na minerálních půdách. Kowalewska a Kukwa (2004) udávají *C. metacorallifera* z Polska a Slovenska z nadmořských výšek v rozmezí 1250 až 1400m n. m. (na půdě a přímo na skále). Podobné informace ze střední Evropy přináší i další autoři (např.

Sterner & Mayrhofer 2003). Ve Švýcarsku tento druh uvádějí Dietrich & Bürgi-Meyer (2005) rovněž z relativně nízké polohy (900 m n.m.), jižně orientovaného polopřirozeného stanoviště – jako kolonizátora břehu lesní cesty ve společnosti druhu *Baeomyces rufus*, *Lichenomphalia umbellifera* a pionýrských druhů dutohlávek.

V oceánicky laděných oblastech Norska a severozápadní části Severní Ameriky vykazuje druh mnohem širší ekologickou amplitudu, když může mj. růst i na dřevu a kůře (např. Geiser et al. 1998).

Dosud uveřejněné sběry z České republiky pocházely z otevřených stanovišť mimo lesní porosty - ze sutí vyšších poloh (Steinová 2006).

***Cladonia pleurota* (Flörke) Schaerer**

Rozšíření

Tento druh má na severní polokouli cirkumpolární rozšíření, dále se vyskytuje na Havaji, ve střední a Jižní Americe, v Himalájích, na Taiwanu, v Austrálii, na Novém Zélandu, na subantarktických ostrovech a na Antarktidě (Stenroos 1989a). Jedná se o celosvětově nejrozšířenější taxon skupiny.

V Evropě je hojná, totéž platí i pro Českou republiku (např. Vězda & Liška 1999, zde omylem rovněž v synonymice *C. coccifera* jako *C. coccifera* var. *pleurota*).

Ekologie

Wirth (1995) uvádí, že tento druh roste v montánním až alpinském stupni, nicméně jeho výskyt je znám i z nižších poloh (např. Hafellner & Türk 2001, Peksa et al. 2007). Preferuje kyselé půdy, mechem porostlé skály a rozkládající se dřevo. Může se také objevovat na vrstvě humusu, či přímo na mechách. Vyskytuje se jak na otevřených, tak i zastíněných stanovištích (Goward 1999).

METODIKA

Materiál

Rozšíření jednotlivých druhů skupiny bylo zjišťováno jednak revizí relevantních herbářů, dále pak na základě materiálu sebraného v letech 2006 až 2009. Tyto položky byly jednotlivě očíslovány a budou deponovány převážně v herbáři katedry botaniky PřF UK (PRC), z části také ve vlastním herbáři. Dále byly revidovány tři velké herbářové sbírky a řada sbírek soukromých. Z velkých herbářů se jednalo o herbář katedry botaniky PřF UK (PRC), herbář Národního muzea (PRM) a herbář Karl-Franzens Universität v Grazu (GZU) – tyto herbáře poskytují informace především o historickém rozšíření jednotlivých taxonů. Byly revidovány některé položky pocházející z herbáře Botanického ústavu AV (PRA) a herbáře Jihočeské univerzity (CBFS). Soukromé sbírky zapůjčili František Bouda a David Svoboda.

Při výběru lokalit pro moje návštěvy byl kladen důraz především na postižení co největší variability stanovišť (substrát, nadmořská výška, biotop). Dále byly upřednostňovány oblasti, ze kterých byl během revize herbařů zjištěn historický výskyt některého z dříve neudávaných druhů, případně ty, kde se dal jejich výskyt očekávat (především *Cladonia borealis* a *C. metacorallifera*).

Determinace materiálu

Studovaný materiál byl určován primárně na základě morfologických znaků, ty však často k přesné determinaci nepostačují, proto byly sledovány i znaky chemické. Nejcennější pomůckou pro určování druhů skupiny *C. coccifera* se ukázala být monografie Stenroos (1989 a, b), dále byly používány v lichenologii běžně užívané klíče Wirtha (1995) a Purvise a kol. (Purvis et al. 1992) a další zdroje (např. Aptroot et al. 2003, Goward 1999, Osyczka 2006a).

Morfologie: Pro odlišení jednotlivých taxonů byly krom celkového habitu lišejníku sledovány především struktury na povrchu podécia (destičky, šupiny, mikrošupiny atd.).

Chemismus: Pro zjišťování obsahu lišejníkových látek byly užívány následující postupy:

- **stélkové reakce:** Ke stanovení barevných reakcí byly využity tradiční chemikálie, jakými jsou roztok louhu draselného (K), parafenylendiaminu (Pd) a chlorového vápna (C), které byly připraveny dle metodiky popsané v práci Křisa & Prášil (1994), dále reakce CK (Orange et al. 2001).
- **UV reakce:** Některé lišejníkové látky, na kterých je založena taxonomie skupiny *C. coccifera* (např. kyselina didymová), fluoreskují pod UV zářením (365 nm), jiné toto záření absorbují (Orange et al. 2001). Fluorescence je v práci značena symbolem UV+, doplněným o barvu této reakce, absorpce záření je značena UV-. Zvláštním případem je relativně nenápadná, v literatuře často přehlížená, šedavá reakce kyseliny barbatové, značená v práci UV±.
- **tenkovrstevná chromatografie (TLC):** Jedná se o spolehlivou metodu sloužící k identifikaci sekundárních metabolitů v lišejnících. Juvenilní části stélky jsou vyluhovány v acetonu, vzniklý extrakt je kapilárou nanášen na skleněnou desku pokrytou vrstvou silikagelu. Desky jsou následně ponořeny do rozpouštědlových systémů v chromatografických vanách (byly používány systémy A, B' a C). Extrakty jsou unášeny rozpouštědlem směrem od startu a jednotlivé látky díky rozdílné molekulární hmotnosti od sebe oddělovány. Po vyjmutí z van jsou desky studovány na denním světle a pod UV zářením, jsou postříkány vodou pro zjištění přítomnosti mastných kyselin a na závěr jsou potřeny 10% roztokem kyseliny sírové a zahřáty na teplotu 110 °C. Poté mohou být identifikovány lišejníkové látky. Podrobné informace o této metodě jsou obsaženy např. v pracích Culberson & Kristinsson (1970), Culberson (1970), Huneck & Yoshimura (1996), Orange et al. (2001) či White & James (1985).

U herbářového materiálu druhů obsahujících zeorin, dochází přibližně po dvou letech k vytvoření jehlicovitých krystalků na povrchu stélky (tvoří drobnou síť). V takovém případě může být přítomnost zeorinu ve stélce detekována i bez užití chemických metod.

Poznámka k určování druhu *Cladonia diversa*

Během zpracování diplomové práce jsem se setkala s problémem vymezení druhu *Cladonia diversa*. Z důvodu „nepochopení“ morfologických znaků tohoto taxonu v prvních fázích studie byly při revizi prvních dvou velkých herbářových sbírek (PRC a GZU) případní adepti na zařazení do tohoto druhu určováni jako *C. coccifera* (byli chápáni jako příklad vnitrodruhové variability v rámci tohoto druhu). Při revizi třetího velkého herbáře (PRM) již byla odlišována i *C. diversa* (na základě zkušenosti po zpracování většího množství materiálu z oblasti centra rozšíření tohoto druhu – Nizozemí a Dánska – byly rozpoznány znaky tento taxon vymezející).

Mapy rozšíření

Mapy zachycující rozšíření byly zpracovány pro druhy v ČR dříve (do roku 2006) neudávané, tj. pro *C. borealis*, *C. diversa* a *C. metacorallifera*. Hlavním cílem bylo doplnit chybějící informace o výskytu těchto druhů na našem území. U dalších dvou zkoumaných druhů byl proto zaznamenán pouze počet historických a recentních lokalit.

Za historické byly považovány údaje starší 20 let (Liška, Váňa, ústní sdělení).

Ekologické preference

Pro studium ekologických preferencí byly použity všechny položky s recentním výskytem na území ČR. Mimo to byly použity rakouské sběry z herbáře GZU a sběry Ondřeje Peksy ze Slovenska. Byly zaznamenávány celkem dvě proměnné. Kromě nadmořské výšky byl sledován charakter stanoviště.

Nadmořská výška

Ze získaných dat byly pomocí programu NCSS 60 vytvořeny krabicové diagramy, které znázorňují distribuci jednotlivých druhů v gradientu nadmořské výšky. Signifikance meziskupinových rozdílů byla studována neparametrickou analýzou variance (Kruskal-Wallis test) a neparametrickým párovým testem (Mann-Whitney test) pomocí programu PAST, verze 1.83 (Hammer et al. 2001).

Charakter stanoviště

Kategorie této proměnné byly upraveny pro účely studie, jednalo se v podstatě o kombinaci biotopu a substrátu. Cílem bylo zachytit podstatné faktory stanoviště, jež mají pravděpodobně vliv na výskyt dutohlávek. Byly použity následující kategorie:

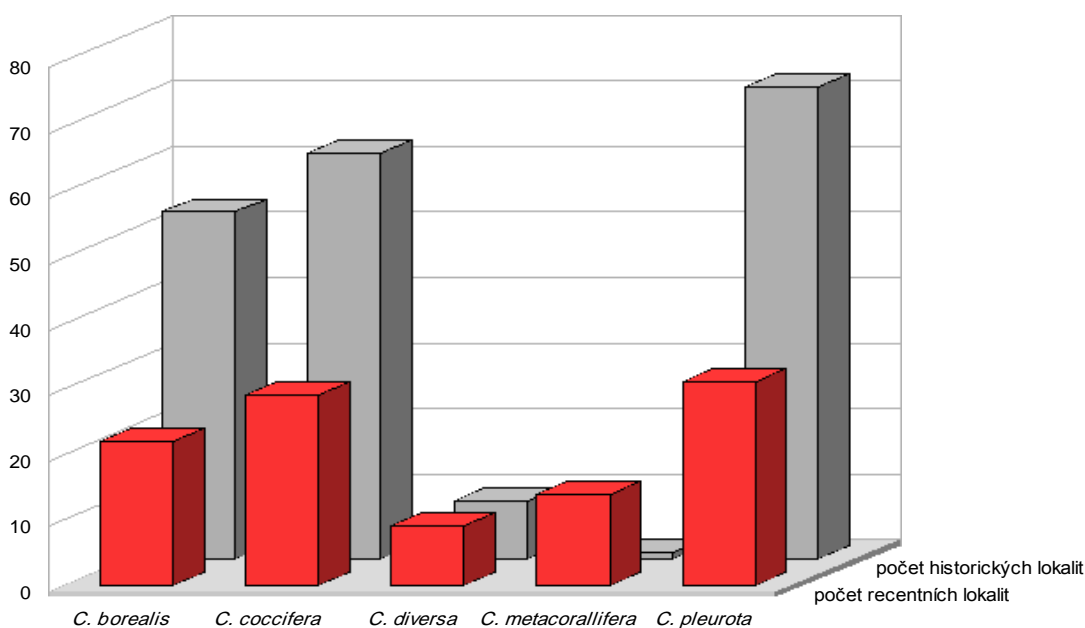
- kyselé skalní výchozy
- hadcové biotopy
- pískovcové skály
- písčiny a písečné duny
- kyselé sutě
- alpské trávníky na kyselém substrátu
- alpské trávníky na zásaditém substrátu
- toxické haldy
- mrtvé dřevo.

Pro jednotlivé druhy bylo zjištěno poměrné zastoupení studovaných položek v jednotlivých kategoriích. Výsledky byly zobrazeny pomocí sloupcových diagramů.

VÝSLEDKY

Rozšíření zástupců skupiny

V průběhu let 2006 až 2009 bylo určeno a revidováno přibližně 1400 položek (jednalo se o sběry recentní i historické). Přibližně 500 z nich bylo analyzováno pomocí tenkovrstevné chromatografie. Počty známých historických a recentních lokalit jednotlivých druhů skupiny *Cladonia coccifera* je zobrazen na obr. č. 7.



obr. č. 7: počet historických a recentních lokalit jednotlivých druhů skupiny *C. coccifera* na území ČR

Cladonia borealis S. Stenroos

Z území ČR bylo celkem lokalizováno a určeno 190 položek jako *C. borealis*. Nicméně celkový počet známých lokalit je výrazně nižší – 53 historických a 22 recentních. Mapa rozšíření *C. borealis* je znázorněna na obr. č. 8, seznam lokalit je uveden v tabulce č. 3.

Cladonia coccifera (L.) Willd.

Celkem bylo identifikováno 146 položek. Pocházejí z 62 historických a 29 recentních lokalit.

Cladonia diversa Asperges

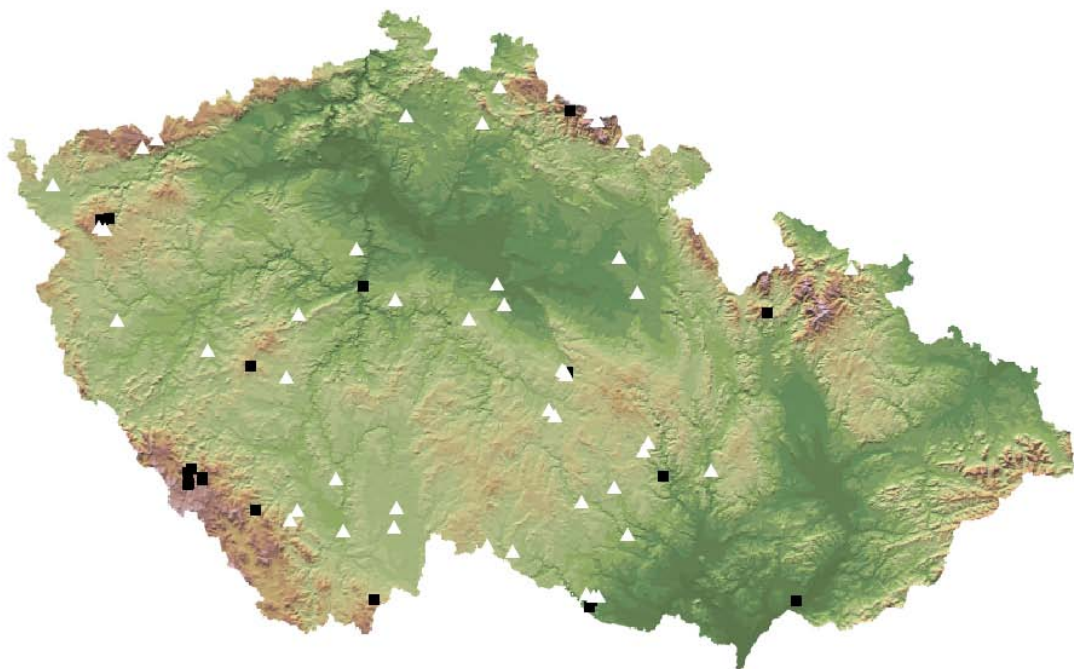
Tento, z ČR dosud neudávaný druh, je na našem území znám z 9 historických a 19 recentních lokalit. Bylo nalezeno 37 položek tohoto druhu pocházejících z ČR. Rozšíření *C. diversa* na území ČR je znázorněno na obr. č. 9, informace o lokalitách jsou uvedeny v tabulce číslo 4.

Cladonia metacorallifera Asah.

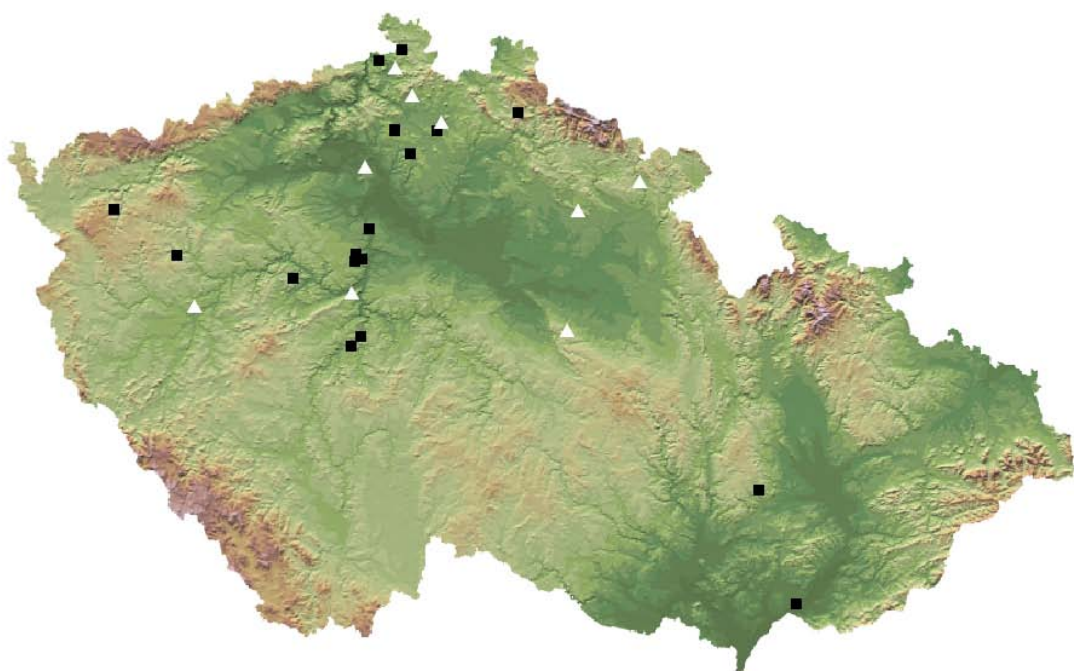
Bylo objeveno celkem 14 lokalit tohoto druhu na území ČR (1 historická a 13 recentních). Rozšíření *C. metacorallifera* je znázorněno na mapě na obr. č. 10, informace o lokalitách jsou shrnuty v [tabulce](#). Dále byla zjištěna jedna historická lokalita ze Slovenska a 6 recentních z území Rakouska (informace o nich taktéž uvedeny v [tabulce](#)).

Cladonia pleurota (Flörke) Schaerer

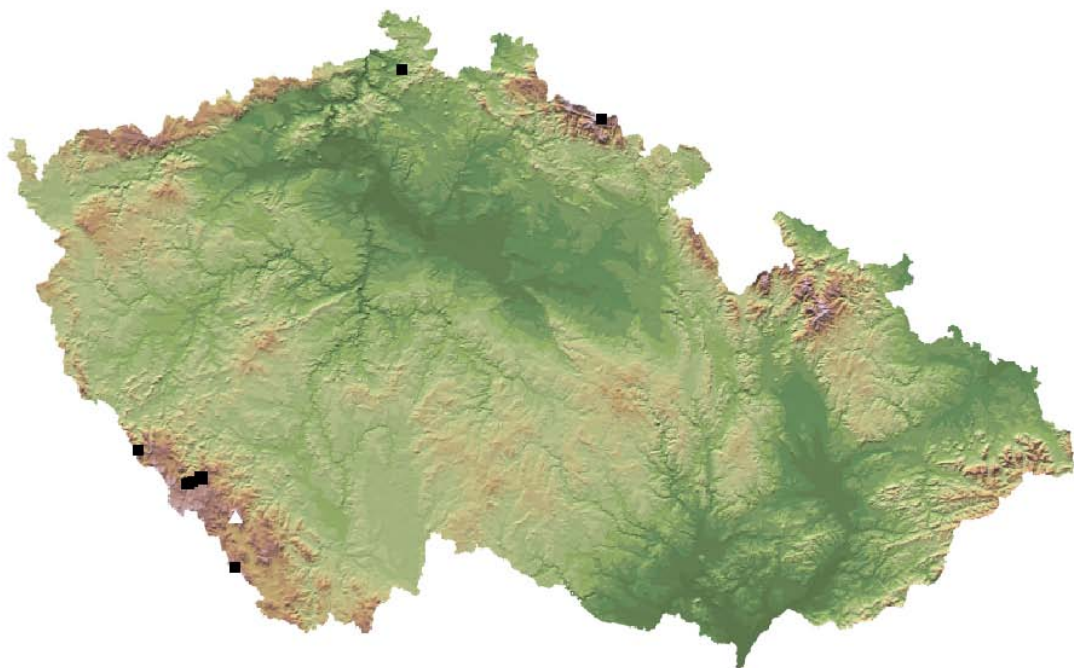
Celkem bylo lokalizováno a určeno 126 položek náležejících tomuto taxonu. *C. pleurota* je známa ze 72 historických a 31 recentních lokalit.



obr. č. 8: rozšíření druhu *C. borealis* na území ČR (■ recentní doklady/sběry, Δ historické doklady/sběry)



obr. č. 9: rozšíření druhu *C. diversa* na území ČR (■ recentní doklady/sběry, Δ historické doklady/sběry)



obr. č. 10: rozšíření druhu *C. metacorallifera* na území ČR (■ recentní doklady/sběry, Δ historické doklady/sběry)

Rozšíření zástupců skupiny na území ČR a studie jejich ekologických preferencí

lokality	substrát	biotop	nadmořská výška	datum sběru	leg.	det.	herbář	identifikace položky
Šumava, údolí Vydry, u Tumerovy chaty	na humusu	suť	815-825m	7.7.2000	Z. Palice	Z. Palice	Z. Palice	4868
Šumava, Povydrí, suť za bývalou Hákovou chatou	na vrstvě humusu	suť	835-860m	3.9.2000	O. Peksa	J. Steinová	O. Peksa	272
Šumava, Povydrí, suť pod Horními Hrádky	na vrstvě humusu	suť	850m	31.10.2005	O. Peksa, E. Loskotová	J. Steinová	O. Peksa	355
Šumava, Kašperské Hory, relikt bor u Rejštejna	na půdě	skalní výchoz	630m		F. Bouda	F. Bouda	F. Bouda	521
Šumava, Kašperské Hory, NP Šumava, Dračí skály	na půdě	skalní výchoz	760-790m		F. Bouda	F. Bouda	F. Bouda	596
Šumava, Šařáň vrch	na humusu	suť	800m	8.7.2000	Z. Palice	Z. Palice	Z. Palice	5067
Šumava, ca 4,5 km Z od Prachatic, údolí Blanice, PR Zábrdská skála	na vrstvě humusu	suť	580-600m	18.5.2003	Z. Palice	Z. Palice	Z. Palice	6301
Šumava, Obří hrad, suť na SZ svahu	na vrstvě humusu	suť	850m	5.9.2005	O. Peksa, F. Bouda	J. Steinová	O. Peksa	356
Novohradské hory, u Hojně Vody, suťka pod Kraví horou po červené trase		suť	900m	17.7.2007	F. Bouda	F. Bouda	F. Bouda	
Krkonoše, Velká kotelní jáma, u vápencového výchozu	na humusu	skalní výchoz	1360m	24.8.2007	J. Steinová a další	J. Steinová	J.	46
Slavkovský les, NPP Křížky, hadcové skalky	na humusu	hadcový skalní výchoz	800-817m	16.8.2007	J. Steinová, O. Peksa, F. Bouda, P. Tájek	J. Steinová	J. Steinová	71
Slavkovský les, Pramenské pastviny, ca. 1 km od vesnice Pastviny, hadcové skalky	na humusu	hadcový skalní výchoz	ca. 800m	16.8.2007	J. Steinová, O. Peksa, F. Bouda, P. Tájek	J. Steinová	J. Steinová	78
Slavkovský les, ca. 1,5 km J od Nové Vsi, u silnice z Nové Vsi do Louky, Dominova skalka	na vrstvě humusu	hadcový skalní výchoz	720m	18.4.2009	J. Steinová a další	J. Steinová	J. Steinová	314
Brdy, Hřebenec, suť na hřebeni	na vrstvě humusu	suť	ca. 700m	30.5.2007	O. Peksa a další	J. Steinová	O. Peksa	565
J Morava, Bzenecké písky	na písku	píščina	183m	23.4.2006	Z. Palice	Z. Palice	Z. Palice	10262
J Morava, Dolní Loučky - Mezihoří, suť na S svahu kopce Pánský, pod Bílou skalou	na humusu mezi mechorosty a dalšími dutohlávkami	suť	300-310m	19.4.2007	J. Liška, Z. Palice, U. Schielebein, P. Uhlík	Z. Palice	Z. Palice	11252
Hanušovice, Raškov, Vysoký kámen	na vrstvě humusu	hadcový skalní výchoz	500m	5.10.2008	O. Peksa a další	J. Steinová	O. Peksa	
Havlíčkův Brod, ca. 3 km V od Chotěboře, skály nad Doubravkou, Sokolohrad (Sokolovec)	na vrstvě humusu	skalní výchoz	520m	9.5.2009	J. Steinová, J. A. Šturma	J. Steinová	J. Steinová	323
J Morava, u cesty z Havraníků do Šatova, po levé straně, přibližně 1,5 km od Šatova, Skalky	mezi mechy na vlhkém místě ve stínu	granitoidní skalní výchoz se sukulentní vegetací	ca. 300m	13.6.2009	J. Steinová, J. A. Šturma, L. Syrovátková	J. Steinová	J. Steinová	324
J Morava, cesta z Konic do Popic, ca. 100m od Konic, na levé straně cesty, malé skalky	mezi mechy na vlhkém místě ve stínu	granitoidní skalní výchoz s ploníkem a <i>Agrostis capillaris</i>	ca. 250m	13.6.2009	J. Steinová, J. A. Šturma, L. Syrovátková	J. Steinová	J. Steinová	328
střední Čechy, Praha - Lhota, bučina na hřebenu poblíž konce Károvského údolí	na vrstvě humusu mezi	břidlicový skalní výchoz	315m	4.4.2009	Z. Palice	J. Steinová	Z. Palice	12595
Lomnice nad Lužnicí, v oboře kolenecké.				1886	A. Weidmann	J. Steinová	PRM	701736
Chotěboř, Koukalky				1888	E. Bayer	J. Steinová	PRM	701927
Chotěboř, koryto Doubravky				1889	E. Bayer	J. Steinová	PRM	701932
Chotěboř, v lese blízko trase železnice		v lese		1889	E. Bayer	J. Steinová	PRM	701916
Chotěboř, Na suchých místech v lesích a v okolí Kamenného potoku				2.3.1905	E. Bayer	J. Steinová	PRC	
Vysoká (Hochtánov) u Havlíčkova Brodu (Hochtán)						J. Steinová	PRM	701880
Šlapanov (Schlappenz) u Havlíčkova Brodu				30.6.1981	Stránský	J. Steinová	PRM	701741
Liberec					Wilhelm Siegmund	J. Steinová	PRM	701912
okres Jihlávsko, Hradec, Bělčovice (Wilsnitz)				1905		J. Steinová	PRM	701849
Krušné hory, u Loučné (bei Wieselstein)				7/1854	Gustav...?	J. Steinová	PRM	701816
Krušné hory, Jáchymov (Joachimsthal)				1840	Hölm.	J. Steinová	PRM	701907
Krkonoše, Studniční hora (Brunnberg)	mezi kameny			6/1884	R. Traxler	J. Steinová	PRM	701725
Krkonoše, Rýchoř (Rehorn)				3.7.1919	Hilitzer	J. Steinová	PRM	701822
Krkonoše, Malý Šišák				6.8.1859		J. Steinová	PRM	701846
okres Pardubice, Holice, v borku u Velín		v borku		11.4.1895		J. Steinová	PRM	701821
okres Prachatic, Netolice, Peklo	granit			10.5.1890		J. Steinová	PRM	701872
okres Prachatic, u Lhenic		na kraji borového lesa				J. Steinová	PRM	483175
okres Beroun, Běštin				1860		J. Steinová	PRM	815585
okres Kutná Hora, Uhlířské Janovice				1853		J. Steinová	PRM	701896
Kutná Hora (Kuttenberg)					Weselsky	J. Steinová	PRM	701862
Třeboň, rybník Zádni Kouty, ca. 2km SV od Třeboň					A. Weidmar	J. Steinová	PRM	701748
okres Plzeň-jih, Blovice, bulžňáková skála v lomu u Vlčejna (Vlčtýn)		bulžňáková skála		28.3.1902	Thaloch	J. Steinová	PRM	701898
okres Praha-východ, Stříln				8.8.1853		J. Steinová	PRM	701921
Zdárské vrchy				1920	F. Kovář	J. Steinová	PRM	701790
Liberecký kraj, ca. 1km SZ od obce Zahradky, PR Peklo u České Lípy (Höllengrund b. Leipa)						J. Steinová	PRM	826176
u Zlatých Hor	na písčité půdě			1926	C. Mell	J. Steinová	PRM	746682
okres Příbram, Dobrá Voda u Březnice						J. Steinová	PRM	701744
Šárka (Scharkeberg)					Emil Kratzman	J. Steinová	PRM	701864
Hrádek u Týna nad Vltavou (Hradek bei Moldauthein)				1843	Gbr	J. Steinová	PRM	701905
u Českých Budějovic					Dr. Zechl	J. Steinová	PRM	701858
u Českého Dubu					Prochaska	J. Steinová	PRM	701948
Kolín				1853		J. Steinová	PRM	701940
Třebíč, Heraltický les			600m	1.4.1919	J. Suza	J. Steinová	PRC	
Třebíč, Kněžický les				26.3.1905	J. Suza	J. Steinová	PRC	
Třebíč, Kožichovický žleb	ca. 400m			8/1933	J. Suza	J. Steinová	PRC	
Třebíč: u Hřebenického mlýna pod Vladislavou				8/1913	J. Suza	J. Steinová	PRC	
Třebíč, údolí Oslavy u Vanče	300-400m			7/1919	Suza	J. Steinová	PRC	
v údolí Oslavy mezi Vel. Mezifíči - Náměst	bor			300-400m	7/1919	J. Suza	J. Steinová	PRC
Z Čechy, Mar. Lázně, vřesoviště u Siltn (Rauschenbacher Haide)	na hadci		ca. 800m	7/1927	J. Suza	J. Steinová	PRC	
Z Čechy, Mar. Lázně, na vřesovišti na hadci na malém vršku mezi Zelenou a Novou Vsí	na hadci	vřesoviště	ca. 750m	7/1927	J. Suza	J. Steinová	PRC	
Z Čechy, Mar. Lázně, na Vlčím kameni	na hadci		ca. 850m	7/1927	J. Suza	J. Steinová	PRC	
Morava, Mohelno			300m	7/1920	J. Suza	J. Steinová	PRC	
SV Čechy, okolí Třebechovic p. Oreb., Běleč n. Ori., řídký borový les "U obrázku"	na písčité půdě chudé humusem, zvl. u paty stromů		245m	14.8.1955	M. Jarkovský	J. Steinová	PRC	
okres Zďar nad Sázavou, Hradisko u Rožné				17.12.1906	M. Servit	J. Steinová	PRC	
okres Zďar nad Sázavou, pod Mitrovem				7/1909	M. Servit	J. Steinová	PRC	
mezi Blanskem a Rájcem			ca. 300m	4/1919	Suza	J. Steinová	PRC	
Znojmo, Kraví hora, rokle k řece				4.6.1915	A. Oborný	J. Steinová	PRC	
Znojmo, step u Popic				29.4.1920	A. Oborný	J. Steinová	PRC	
Znojmo, údolí Dyje, pravý břeh, 2. rokle				11.7.1921	A. Oborný	J. Steinová	PRC	
Znojmo, v lese u Velkých Mašovic (Gross Maispitzer Wald, také Pältenberger Forst)				29.5.1923	A. Oborný	J. Steinová	PRM	701789
okolí Slavonic (Zlabings)				17.8.1915	A. Oborný	J. Steinová	PRC	
u Slavonic, "Pflaenschlag"				18.8.1915	A. Oborný	J. Steinová	PRC	
okres Tachov, bývalý Horšovský Týn (dnešní Mezholezy), skalnatý suchoparný břeh Úhlavky pod Tuněchody				16.5.1912		J. Steinová	PRC	

 tab. č. 3: seznam známých lokalit druhu *Cladonia borealis*

Rozšíření zástupců skupiny na území ČR a studie jejich ekologických preferencí

lokality	substrát	biotop	nadmožská výška	datum sběru	leg.	det.	herbář	identifikace položky
střední Čechy, CHKO Kokořínsko, Vlohošť	na pískovci	vřesoviště	ca. 600m	22.9.2006	J. Steinová et al.	J. Steinová	J. Steinová	124
střední Čechy, okres Mělník, Kokořínsko, Malý Vlohošť	pískovec, mezi mechem	vřesoviště	ca. 430m	22.9.2006	J. Steinová, Z. Palice	J. Steinová	J. Steinová	140
střední Čechy, okres Mělník, Kokořínsko, sedlo mezi Malým a Velkým Vlohoštěm	na pískovci	vřesoviště	ca. 400m	22.9.2007	J. Vondrák	J. Steinová	J. Vondrák	141
střední Čechy, okres Příbram, Sedčánsko, NPR Drbákov-Albertovy skály, výchozy nad Vltavou	na pūdě	suťový les s tisem	ca. 400m	18.4.2008	J. Steinová et al.	J. Steinová	J. Steinová	160
střední Čechy, Praha, Stodůlky, PR Kalvárie v Motole, zářez vlakové trati, horní část, pískovcové výchozy	na vrstvě humusu na pískovci	acidofilní bučina	ca. 330m	14.2.2008	J. Steinová, A. Šturma	J. Steinová	J. Steinová	308
střední Čechy, Praha, Motol, mezi dvěma haldami, ca. 250m SV od ulice Na Fialce	na vrstvě humusu na pisku	otevřená písčina s <i>Corynephorus canescens</i> a <i>Agrostis capillaris</i>	ca. 290-300m	14.2.2009	J. Steinová, A. Šturma	J. Steinová	J. Steinová	311
střední Čechy, Divoká Šárka, Divčí skok	na vrstvě humusu na bulizníku	vřesoviště	320m	9.11.2003	J. Kocourková	J. Steinová	PRM	907878
střední Čechy, Příbram, Sedčánsko, ca. 3 km Z od Blažim, skalní výchozy nad Vltavou, ca. 400m od Živohošťského mostu, ca. 50m nad řekou	na vrstvě humusu na skále		ca. 300 – 350m	20.4.2008	J. Steinová et al.	J. Steinová	J. Steinová	166
střední Čechy, Praha-Východ, ca. 1 km od Větrušic, Větrušická rokle	na vrstvě humusu na skalním výchozu		ca. 250m	8.4.2006	J. Steinová et al.	J. Steinová	J. Steinová	114
střední Čechy, Ralská pahorkatina, Ralsko, letiště, vřesoviště v Z části letiště, ca. 200m od Hradčan	na písčité pūdě	vřesoviště	265m	17.11.2005	O. Peksa et al.	J. Steinová	O. Peksa	585
střední Čechy, Kokořínsko, Dubá, Beškovský důl, pískovcová skalka blízko silnice, pod Vlčím hřebenem	pískovec, mezi mechem		280m	18.6.2005	O. Peksa, Z. Jindráková	J. Steinová	O. Peksa	582
střední Čechy, Křivoklátsko, Hudlice, Hudlická skála	na kamenité pūdě		450m	21.6.2008	O. Peksa, Z. a A. Peksová	J. Steinová	O. Peksa	863
Z Čechy, okres Sokolov, ca. 1,5 km J od Horního Slavkova, bývalá jáma Hubert	na pūdě (na pisku)	bývalá lom na počátku sukcece, s dalšími dutohlávkami	ca. 640m	18.4.2009	J. Steinová et al.	J. Steinová	J. Steinová	317, 318, 319
Z Čechy, Manětínská vrchovina, Manětín – Lípí, blízko lesní cesty poblíž potoka Kačina, 1,5 km od Lípí	na písčité pūdě		540m	4.6.2006	O. Peksa et al.	J. Steinová	O. Peksa	592
S Čechy, NPČS, údolí Kamenice, u Mezního mostku	na vrstvě humusu na pískovcovém balvanu		140-145m	21.9.2003	Z. Palice	J. Steinová	Z. Palice	7727
S Čechy, NPČS, Kyjovské údolí	na vrstvě humusu na pískovcovém výchozu		370-380m	4.4.2003	Z. Palice	J. Steinová	Z. Palice	6737
S Čechy, Jablonec nad Nisou, ulice Pod Kynastem	na vrstvě humusu mezi mechy	na silikátové skálce pokryté mechem	470m	28.5.2006	J. Steinová	J. Steinová	J. Steinová	307
J Morava, Dražanská vrchovina, vojenský újezd Březina, ca. 1,5 km od Jandovy chaty, nad cestou	na pūdě		330m	21.4.2007	J. Steinová et al.	J. Steinová	J. Steinová	25
J Morava, Dolnomoravský úval, Hodonín, Bzenec, JZ od železniční stanice "Bzenec - přívoz"	na pisku	písčina	ca. 180m	23.4.2006	J. Vondrák	J. Steinová	J. Vondrák	4461
SV Čechy, Hořice, na mezi u lesa				3.7.1901	E. Bayer	J. Steinová	PRM	701874
V Čechy, u Vápenného Podola	lesní pūda			1910	V. Kuták	J. Steinová	PRM	701922
Z Čechy, Plzeň, písčité pokraj Kamenného rybníka mezi vřesem	písčité okraj	mezi vřesem		11.11.1903	Thaloch	J. Steinová	PRM	701901
S Čechy, Českosaské Švýcarsko, Paulintal (Pavilno údolí - u Jetřichovic)						J. Steinová	PRM	701840
střední Čechy, Všenory				24.5.1919	Hilitzer	J. Steinová	PRM	701835
S Čechy, na vřesovišti u Úpice		vřesoviště		1921	V. Kuták	J. Steinová	PRM	701807
S Čechy, u Skalce (u České Lípy)	písčité pūda	vřesoviště	300m	1921	Anders	J. Steinová	PRM	478403
S Čechy, Gehege (obora) bei Niemes (Mimoň)	písčité pūda		ca. 270m	8.9.1930	J. Anders	J. Steinová	PRM	790625
S Čechy, Kohlweg (Uhelná cesta), Dobern (Dobříř - Litoměřicko)				1915		J. Steinová	PRM	746719

 tab. č. 4: seznam lokalit *C. diversa*

stát	lokality	substrát	biotop	nadmožská výška	datum sběru	leg.	det.	herbář	číslo položky v herbáři
ČR	Šumava, Povydlí, suť za bývalou Hájkovou chatou	na vrstvě humusu	reliktní bor, suť	835-860m	20.9.2001	O. Peksa	J. Steinová	OP	269
ČR	Šumava, Povydlí, reliktní bor přibližně 200m SZ od Turnerovy chaty		reliktní bor, suť	800m	21.6.2005	O. Peksa	O. Peksa	OP	354
ČR	Šumava, skály nad řekou Vydrou, přibližně 0,5 km JZ od Turnerovy chaty			870m	8.8.1994	J. Kučera	J. Steinová	PRC	
ČR	Šumava, Povydlí, Horní Hrádky, skalní výchozy ve smrdině		silikátové skály	930-960m	8.8.1994	J. Kučera	J. Steinová	PRC	
ČR	Šumava, Kašperské hory, Obří hrad, suť na SZ svahu	na vrstvě humusu	suť	850m	5.9.2005	O. Peksa, F. Bouda	O. Peksa	OP	362
ČR	Šumava, Kašperské hory, Obří hrad	na pūdě	suť	900-980m	21.7.2008	F. Bouda	J. Steinová	FB	423
ČR	Šumava, Sařafův vršek, suť na J svahu kopce	na silikátové skále	suť	800m	2.4.2005	O. Peksa	O. Peksa	OP	353
ČR	Šumava, Kašperské hory - mezi Sařafovým vrškem a Obřím hradem	na mělké kyselé pūdě	suť		26.7.2006	J. Vondrák	J. Vondrák	JV	4798
ČR	Šumava, Kašperské hory, Bužošná	na pūdě	suť	800-870m	22.7.2008	F. Bouda	J. Steinová	FB	359
ČR	Šumava, Železná Ruda: ledovcový kar Černého jezera, v pravé části karu	na vrstvě humusu		ca. 1200-1300m	11.10.1995	Z. Palice	J. Steinová	PRC	
ČR	Šumava, Nová Pec: kar Plešného jezera, centrální část		suť	1200-1300m	15.8.1995	Z. Palice	J. Steinová	PRC	
ČR	Lužické hory, Studenec, velká suť na JZ svahu	na vrstvě humusu	suť	600m	2.8.2005	O. Peksa, J. P. Halda	J. Steinová	OP	361
ČR	Krkonoše, u cesty z Obřích dolů, okolí bývalé Obří boudy	na vrstvě humusu	suť	1400m	3.6.2006	J. Steinová, J. Šturma, L. Syrovátková	J. Steinová	JS	125
ČR	Šumava, Boubín			900m	24.7.1920	A. Hilitzer	A. Hilitzer	PRM	701827
Rakousko	Stýrsko: Eisenerzer Alpen, Leobner, od lesa S na Schoberpaß, sedlo mezi vrcholem a Leobner Mauern	na holé pūdě	výfukávaný alpský trávník paleozoické břidlice	2000m	31.7.1997	J. Häfelfner	J. Steinová	GZU	GZU 04-97, JH 42473
Rakousko	Stýrsko: Niedere Tauern, Schladminger Tauern, Untertal JV od Schladming, na S úpatí hory Krügerzinkens	na tenké vrstvě humusu	haldy kamenu porostlé mechem; s kletčí a zakřslými modřiny	1000m	18.7.2001	J. Häfelfner, M. Magnes	J. Steinová	GZU	GZU 22-2001, JH 57174
Rakousko	Stýrsko: Niedere Tauern, Wölzer Tauern, Lachtal, cesta od chaty Kleintalachtalütte směrem Zinkenlift-Talstation, přibližně 200 m od lanovky	na vrstvě humusu	výfukávaný alpský trávník	1800m	16.10.2001	E. Sterner, H. Mayrhofer	J. Steinová	GZU	GZU 55-2002, E. Sterner 881
Rakousko	Stýrsko: Steirisches Randgebirge, Koralpe, Handalm S od Weinebene, ("Ofen")	na vrstvě humusu	subalpské louky se skalními výchozy	1740m	13.5.2008	J. Steinová, M. Cardinale, M. Grube	J. Steinová	JS	177
Rakousko	Korutany, Gurktaler Alpen, národní park Nockberge, cesta od jezera Nassbodense na vrchol hory Rosenock, v přibližně třetině cesty	na vrstvě humusu	alpské trávníky, silikátové skalní výchozy	ca. 2150m	28.8.2008	J. Steinová	J. Steinová	JS	228
Rakousko	Korutany, Gurktaler Alpen, národní park Nockberge, ca. 50m from Erlacherbockhütte, ca. 1km N from the Erlacherhaus, údolí potoka	na vrstvě humusu	alpské trávníky, silikátové skalní výchozy	ca. 1915m	27.8.2008	J. Steinová, Z. Palice, J. P. Halda	J. Steinová	JS	275, 276
Rakousko	Korutany, Gurktaler Alpen, národní park Nockberge, ca. 300m od Erlacherbockhütte směrem na vápencové plateau, velké žulové kameny u cesty		skalní rozpad (malá suť), velké granitoidní kameny	ca. 1900m	28.8.2008	J. Steinová	J. Steinová	JS	278
SR	Vysoké Tatry, v dolině Mlynic, nad plesem Capie	na žulových kamenech			3.9.1931	V. Krajina	J. Steinová	PRC	
Ukrajina	na hoře Pop Ivan poblíž Trebušan	granitová skalka		1600 - 1940m	VIII. 1934	M. Deyl	J. Steinová	PRM	707817

 tab. č. 5: seznam lokalit druhu *C. metacorallifera*

Ekologické preference zástupců skupiny

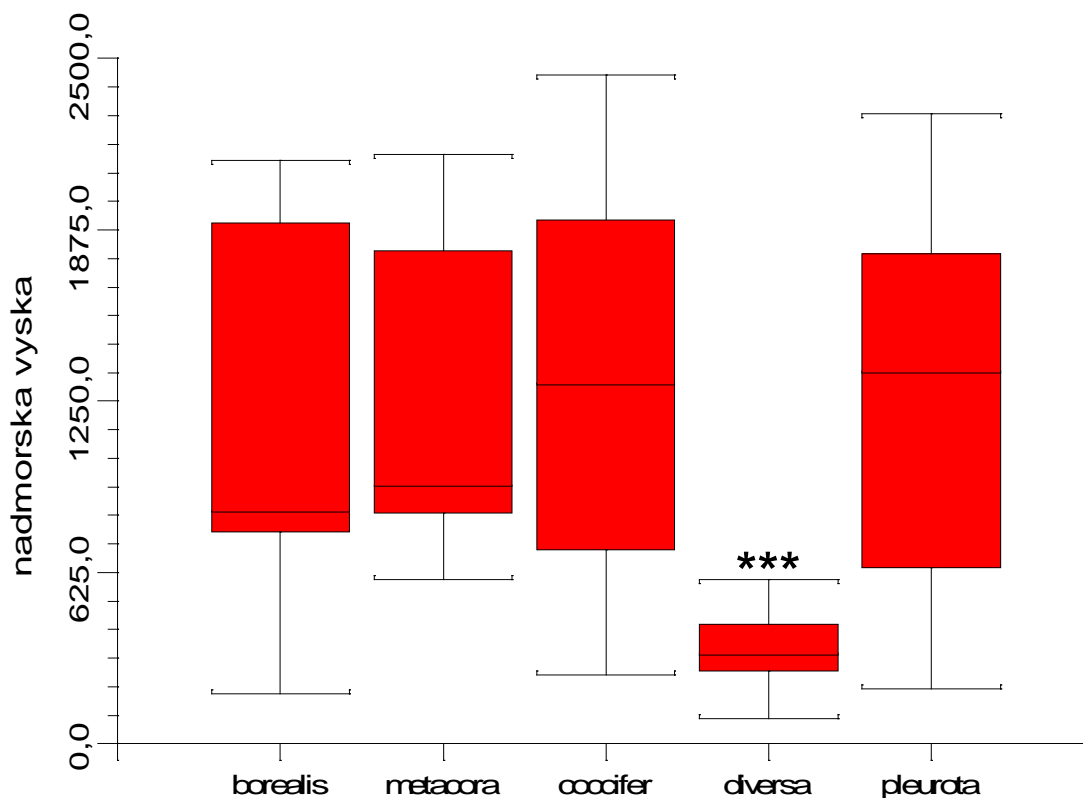
Informace o proměnných byly zaznamenávány u všech položek s recentním výskytem na území ČR. Dále byly použity recentní sběry z Rakouska. Počty studovaných položek ukazuje tabulka č. 6.

	ČR	SR	Rakousko	celkem
<i>C. borealis</i>	22	0	9	31
<i>C. coccifera</i>	29	1	21	51
<i>C. diversa</i>	19	1	0	20
<i>C. metacorallifera</i>	14	0	7	21
<i>C. pleurota</i>	32	3	28	63

tab. č. 6: počty zkoumaných položek

Nadmořská výška

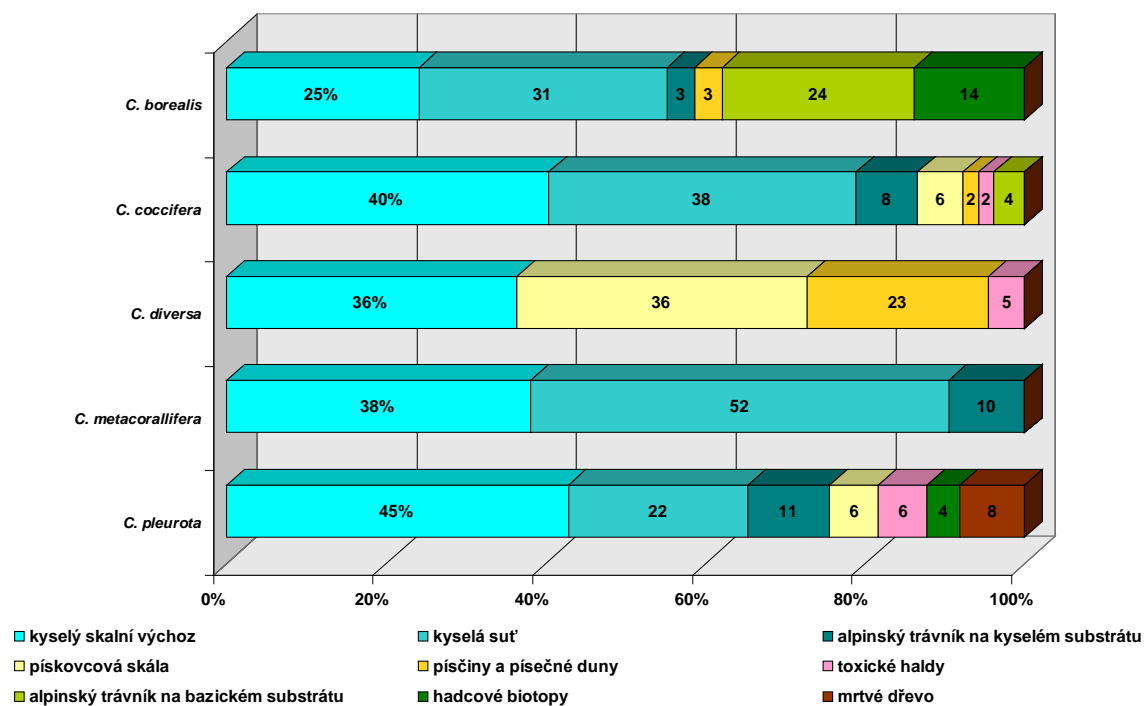
Distribuce jednotlivých druhů v gradientu nadmořské výšky je znázorněna pomocí krabicového diagramu na obr. č. 11. Druh *Cladonia diversa* byl jako jediný vyhodnocen Mann-Whitneyovým testem jako signifikantně se lišící ($p < 0,001$).



Obr. č. 11: Krabicový diagram zachycující rozložení zástupců skupiny *Cladonia coccifera* v gradientu nadmořské výšky. Krajní úsečky označují minimální resp. maximální hodnoty. Výška červených sloupců vyznačuje kvartily, čára uvnitř červených ploch představuje medián. Symbol *** značí signifikantně se lišící skupinu, $p < 0,001$.

Charakter stanoviště

Poměrné zastoupení jednotlivých typů stanovišť pro studované druhy je znázorněno na obr. č. 12.



obr. č. 12: poměrné zastoupení položek z různých typů stanovišť pro druhy skupiny *Cladonia coccifera*

DISKUZE

Z čerstvého i herbářového materiálu bylo určeno, popřípadě revidováno celkem 1400 položek. Nicméně celkový počet známých lokalit je výrazně nižší (ca. 600), což má dvě hlavní příčiny: při práci s herbářovým materiálem jsem se často setkala s nelokalizovanými či velmi nepřesně lokalizovanými položkami, nebo se sběry, jejichž původ se nepodařilo dohledat. Častý je také větší počet sběrů ze stejné lokality.

Cladonia borealis

Tento druh na území ČR poprvé zaznamenali Boom & Palice (2006) v šumavském Povydí; dalších šest lokalit (taktéž ze Šumavy) jsem objevila při sběru dat pro svoji bakalářskou práci. Vzhledem k malému množství prozkoumaného materiálu se však o rozšíření tohoto druhu na našem území dalo dosud uvažovat jen velmi útržkovitě.

Pokračující průzkum odkryl 53 historických a 22 recentních lokalit; na našem území jde tedy o relativně hojný druh. To se zdá být v rozporu s údaji, které přináší Wirth (1990) z jižního Německa. Ten udává na základě revize materiálu dříve určeného jako *C. coccifera*, že *C. borealis* je oproti *C. coccifera* s. str. v jižním Německu vzácná.

I další zahraniční autoři porovnávali frekvence výskytu *C. borealis* a *C. coccifera*. Osyczka (2006a) na Špicberkách zjistil, že *C. borealis* v této oblasti převažuje, zatímco druh *C. coccifera* je zde velmi vzácný. Ihlen a Tønsberg (1994) v Norsku určili na základě revizí herbářů poměr mezi těmito druhy jako 2:1 ve prospěch *C. coccifera*. Konečně Burgaz & Ahti (1994) z Iberského poloostrova udávají, že *C. borealis* je v této oblasti vzácná, převládá zde *C. coccifera*.

Pro Českou republiku jsem zjistila poměr obou druhů přibližně 1,3:1 na základě historických údajů a 1,2:1 (recentní data) ve prospěch *C. coccifera*. Obě čísla jsou si na první pohled velmi podobná. Srovnáme-li je však s již výše zmíněnými Wirthovými údaji, zpozorujeme poměrně velký rozdíl v rozšíření tohoto druhu v různých částech střední Evropy. Nabízí se několik možností interpretací.

Jednak může být tento nesoulad způsoben selektivním výběrem biotopů při sběru materiálu; další, zajímavější možnost však souvisí s ekologickými preferencemi obou druhů. Wirth (1995) uvádí, že *C. coccifera* se ve střední Evropě vyskytuje v oblastech bohatých na srážky. Oblast Baden-Württemberska má oceaničtější klima než ČR, v některých oblastech dosahuje srážkový úhrn až 2200mm za rok. Je tedy možné, že rozdíl výskytu obou druhů v různých částech střední Evropy je způsoben rozdílným množstvím srážek.

Výskyt *Cladonia borealis* má poměrně značné výškové rozpětí: nejnižší lokalitou jsou Bzenecké písky (183 m n.m); nejvyšší leží v Rakousku (Nördliche Kalkalpen, 2130 m n. m.). Nejvyšší lokalita u nás se nachází v Krkonoších (Kotel, 1360 m n. m). Wirth (1995) udává výskyt tohoto druhu od nížin až do montánního stupně. Na základě údajů z Rakouska (14 z 16 zaznamenaných sběrů z rostlo v nadmořské výšce větší než 1500 m n. m.) je nejspíš možné horní hranici výskytu *C. borealis* posunout až do (sub)alpinského stupně.

Pozoruhodným se jeví výskyt tohoto druhu na bazických biotopech. Jedná se jednak o alpské trávníky na bazickém podkladu (24% lokalit), jednak o hadcové skalní výchozy (14%). To se zdá být v rozporu s dosavadní představou o ekologických preferencích tohoto druhu. Wirth (1995) např. uvádí, že *C. borealis* roste na kyselých a na živiny chudých stanovištích. Hadce však představují horniny ultrabazické. Lze tedy předpokládat, že *C. borealis* je schopna tolerovat i extrémně vysoké pH a značně toxický substrát, čímž se liší od většiny dalších zástupců studované skupiny (krom tohoto druhu byl na hadcích zaznamenán ještě druh *C. pleurota*, ostatní zástupci

studované skupiny nikoliv). Mimo 4 recentní hadcové lokality byly při revizi herbářových sbírek zjištěny další dvě historické. Tyto dvě lokality jsem navštívila, nicméně ani v jenom případě nebyl výskyt *C. borealis* recentně potvrzen. V prvním případě se jednalo o Mohelenskou hadcovou step (materiál sebráný Suzou roku 1920), zde však nebyl nalezen žádný zástupce skupiny *C. coccifera*. Druhou lokalitou byl hadcový výchoz poblíž Chotěboře (sběry E. Bayera z konce 19. století); v tomto případě však byla hadcová skalka kompletně odtěžena.

Z výše uvedených údajů vyplývá, že se jedná o druh s širokou ekologickou amplitudou (co se nadmořské výšky a pH týče). Je však patrné, že výskyt na některých lokalitách (především teplá, suchá oblast jižní Moravy) působí výrazné morfologické změny - příznačný je nízký vzrůst, častá absence podécií, popř. podécia nepřesahující velikost 0,5cm, a velmi nízká abundance (ve srovnání s lokalitami v ekologickém optimu); stélky se přitom nachází prakticky pouze na dobře chráněných ploškách s příznivým mikroklimatem (typicky porost mechu ve škvíře skalky).

Naopak i na (historických) lokalitách se zdánlivě ideálními podmínkami (dostatek srážek, příznivý substrát), kde však došlo k výrazné změně managementu (upuštění od pastvy a následná sukcese dřevin) se již *C. borealis* nevyskytuje. Typickým případem je např. lokalita Koukalky poblíž Chotěboře, či některé lokality poblíž Znojma. V určitém smyslu může být tedy výskyt/absence *C. borealis* hrubým krajinným indikátorem, signalizujícím výrazné změny v krajinném pokryvu (přechod bývalá pastvina-les).

To potvrzuje informaci uvedenou Wirthem (1995), že *C. borealis* preferuje otevřené biotopy.

Cladonia coccifera

Vzhledem k tomu, že pojetí tohoto druhu zaznamenalo během posledních třech dekad značné změny (způsobené odtržením druhů *Cladonia borealis* a *C. diversa*), nabízela se otázka skutečného rozšíření *C. coccifera* v oblasti střední Evropy. V některých částech světa se totiž ukázalo, že se oproti dřívějším představám jedná o taxon vzácný.

Na základě výsledků této studie lze konstatovat, že se jedná o druhý nejhojnější druh skupiny *C. coccifera* na našem území. Recentně byl zaznamenán na 29 lokalitách. Počet zjištěných historických lokalit je 62, avšak vzhledem k nezahrnutí druhu *C. diversa* při revizi herbáře PRC je pravděpodobně toto číslo nižší.

V této práci byl výskyt tohoto druhu zaznamenán v rozpětí nadmořské výšky 250m (Tiché údolí u Roztok u Prahy) až 2440m (Rakousko, NP Nockberge). Wirth (1995) udává, že se *C. coccifera* vyskytuje v montánním až alpinském stupni. Údaj Lisické (2004) posunuje horní hranici výskytu až do subniválního stupně. Na základě údajů z České republiky se domnívám, že je možné posunout dolní hranici výskytu do kolinního stupně, jinak však zjištěné údaje korespondují se zmíněnými autory.

Ve střední Evropě preferuje *C. coccifera* kyselá skalní výchozy a sutě (dohromady téměř 80% zaznamenaných lokalit). Jinak je však možné považovat tento taxon za druh s relativně širokou ekologickou valencí, vyskytoval se na sedmi z devíti zaznamenaných typech stanovišť.

Cladonia diversa

Z taxonomického hlediska se jedná o nejproblematictější druh skupiny - produkuje stejné sekundární metabolity jako *C. coccifera* a *C. pleurota*; ani molekulární studie jednoznačně nepotvrdila oprávněnost jeho vymezení coby samostatného druhu (viz kapitola Fylogenetická studie skupiny *C. coccifera*). Nicméně s přihlédnutím k charakterickým morfologickým znakům a faktu, že se *C. diversa* od ostatních studovaných taxonů odlišuje i ekologicky, jsem *C. diversa* zařadila mezi zkoumané druhy a chápu ho jako samostatnou entitu nejasného postavení.

Studiem herbářového a čerstvě sebraného materiálu jsem objevila 9 historických a 19 recentních lokalit. Celkový počet historických lokalit je však velmi pravděpodobně vyšší, jelikož jsem při revizi prvních dvou herbářových sbírek (PRC a rakouský GZU) neakceptovala *C. diversa* jako samostatný druh (viz Metodika); při revizi ostatního materiálu jsem však již *C. diversa* na zřetel brala - včetně položek z recentních lokalit.

Při zkoumání distribuce studovaných taxonů na gradientu nadmořské výšky se druh *C. diversa* jako jediný zástupce skupiny *C. coccifera* významně odlišoval od ostatních. Byl zaznamenán v rozpětí nadmořské výšky od ca. 145m (NPČS, údolí Kamenice) až do 640m (Z Čechy, poblíž Horního Slavkova). Těžiště jeho rozšíření na našem území leží ve výrazně nižších polohách než u ostatních zkoumaných taxonů, což koresponduje s údaji ze zahraničí. Za centrum rozšíření tohoto taxonu je totiž považována SZ atlantsky laděná část Evropy, především oblast Belgie, Nizozemí, Dánska a severního Německa (Asperges 1986, Hasse 2005, Christensen a Johnsen 2001).

Dále se prokázalo, že přibližně dvě třetiny sběrů tohoto druhu pochází z nestabilních substrátů (za nestabilní substráty byly považovány písčiny, písečné duny, pískovcové skály a toxické haldy). To je další výrazná charakteristika, kterou se *C. diversa* odlišuje od ostatních zástupců skupiny (ostatní taxony byly zaznamenávány na sypkých substátech spíše vyjíměčně); to se také shoduje s údaji ze zahraničí, odkud je *C. diversa* známa především z písečných dun (Asperges 1986, Hasse 2005, Christensen a Johnsen 2001).

Takové substráty se však na našem území vyskytují převážně v nižších nadmořských výškách. Je tedy možné (a dle mého názoru i velmi pravděpodobné), že horní hranice výskytu *C. diversa* na našem území je způsobena pouze absencí vhodných stanovišť ve vyšších polohách (či jejich neobjevením). Nadmořská výška nemusí být tedy na území ČR limitujícím faktorem ovlivňujícím výskyt tohoto druhu; to je potvrzeno údaji z Pyrenejí, kde Burgaz a Ahti (1994) sbírali *C. diversa* v relativně vysokých nadmořských výškách - až 1800 m n. m. (materiál z Pyrenejí jsem studovala a je morfologicky identický se sběry z našeho území). Tuto domněnku je však potřebné potvrdit návštěvou vhodných lokalit ve vyšších polohách.

Cladonia metacorallifera

Dle historických i recentních údajů se jedná na našem území o nejvzácnější taxon skupiny *C. coccifera*. Bylo zaznamenáno celkem 13 recentních a 1 historická lokalita. To, že je dosud znám jen tento jediný historický údaj *C. metacorallifera*, je nejspíš způsobeno tím, že většina historických sběrů ve zkoumaných herbářích pochází z oblastí s nevhodnými podmínkami pro růst tohoto taxonu. Dalším možným vysvětlením je charakter růstu *C. metacorallifera*. Většinou se jedná o poměrně malé porosty s několika málo podécií, jež jsou přimíšena mezi ostatní zástupce skupiny a proto bývají snadno přehlédnuta.

Většina údajů o výskytu *C. metacorallifera* pochází ze Šumavy, což je způsobeno několika lichenologickými průzkumy, jež se v této oblasti během posledních patnácti let uskutečnily (Bouda 2009, Palice 1996, Peksa 2003). Takové intenzivní pozornosti se však nedostalo dalším oblastem, kde je možné výskyt tohoto druhu očekávat (např. Krkonoše, Jeseníky). Je tedy pravděpodobné, že např. v Krkonoších roste *C. metacorallifera* i na dalších lokalitách; je totiž udávána i z polské strany pohorí (Osyczka 2006b).

Zajímavým se ukázal být nález položky z lokality Pop Ivan Trebušanský na Ukrajině, jelikož se jedná o první zaznamenaný sběr *C. metacorallifera* z tohoto státu (sběr M. Deyla z roku 1934, deponován v herbáři PRM).

Nejníže položená lokalita tohoto druhu leží v nadmořské výšce 600m (Lužické hory, Studenec). Jedná se tedy o druh, jež má v porovnání s ostatními druhy skupiny *C. coccifera* nejvýše položenou dolní hranici výskytu. Zahraniční údaje o rozšíření pocházejí taktéž z vyšších poloh, dosud nejníže položená známá lokalita ve střední Evropa leží v nadmořské výšce 900m

(Dietrich & Bürgi-Meyer 2005).

Většina sběrů *C. metacorallifera* z ČR pochází ze sutí. V Rakousku byl tento druh většinou sbírán na jiných stanovištích – jednalo se často o exponované skály či alpské trávníky. Tyto lokality ležely takřka ve všech případech ve vyšší nadmořské výšce než sběry z Čech. Wirth (1995) uvádí, že se *C. metacorallifera* vyskytuje na chladných, vlhkých a sněhem dlouho pokrytých stanovištích. Je možné se domnívat, že na našem území takovéto podmínky představují především právě sutě.

Pro střední Evropu platí, že druh *C. metacorallifera* tu má relativně úzkou ekologickou amplitudu – byl zaznamenán pouze na třech typech stanovišť (v ČR pouze na dvou), což je nejméně ze všech studovaných druhů. V Norsku a S Americe však byl sbírán i na stanovištích s odlišnými ekologickými podmínkami – rostl např. na dřevě. Pravděpodobné vysvětlení je, že ekologické optimum leží právě v těchto oblastech a druh je v nich proto schopen osidlovat větší množství (mikro)biotopů.

Cladonia pleurota

Jedná se o nejhojnější druh skupiny *Cladonia coccifera* na našem území. Byl sbírán na 31 recentních a 72 historických lokalitách.

Na základě této studie je možné konstatovat, že se tento taxon vyskytuje od kolinního do alpinského stupně, což odpovídá informacím uvedeným v pracích dalších autorů. Wirth (1995) sice uvádí rozšíření v montánním až alpinském stupni, nicméně další autoři (např. Haffelner & Türk 2001) zmiňují tento taxon i z nižších poloh.

Vyskytuje se na nejširší škále biotopů. Nejčastějším typem stanoviště jsou kyselé skalní výchozy. Oproti ostatním druhům studované skupiny se vyznačuje vyšší mírou tolerance vůči zastíněným mikrohabitátům – roste např. na skalkách či mrtvém dřevě v lese. Může se vyskytovat i na toxických haldách – *C. pleurota* byla zaznamenána na všech biotopech tohoto typu, kde byly sbírány červenoplodé dutohlávky.

Statut ohroženosti druhů skupiny *Cladonia coccifera* v ČR

V nedávno publikovaném checklistu a redlistu lišejníků ČR (Liška et al. 2008) byly hodnoceny 4 druhy pojednáváné skupiny následovně. *C. coccifera* jako taxon neohrožený (LC), *C. pleurota* jako taxon blízky ohrožení (NT) a druhy *C. borealis* a *C. metacorallifera* jako taxony s nedostatečně známými údaji pro kategorizaci. Vzhledem k většímu množství dat, které jsem během diplomové práce získala a charakteru a trendu výskytu, které jsem výše diskutovala, navrhuji pro tyto druhy následující kategorizaci pro případnou aktualizovanou verzi Redlistu lišejníků ČR: *C. coccifera* (LC), *C. pleurota* (LC), *C. borealis* (NT) a *C. metacorallifera* (VU/EN). V případě akceptování druhu *C. diversa* se přikláním k hodnocení tohoto taxonu jako LC.

FYLOGENETICKÁ STUDIE SKUPINY *CLADONIA COCCIFERA*

Historie molekulární taxonomie rodu *Cladonia*

Rod *Cladonia* s více jak 500 druhy (Kirk et al. 2008) patří mezi druhově nejbohatší rody lichenizovaných hub. Zkoumání mezidruhových vztahů v rámci této skupiny má poměrně bohatou historii. Z nejvýznamnějších lichenologů se skupině intenzivně věnoval na konci 19. století Vainio, který ve své monografii (1887, 1894, 1897) uvádí přibližně čtvrtinu dnešního známého počtu druhů. Současná znalost vychází z četných následných taxonomických revizí (např. Ahti 1980, Ahti 1990, des Abayes 1939, Ruoss & Ahti 1989, Sandstede 1931).

První představy o fylogenezi dutohlávek byly primárně založeny na morfologických podobnostech a rozdílech. Například Vainio (1894) rozdělil celý rod na základě barvy hyménia do dvou skupin. Následně členění Choisyho (1928) (taktéž do dvou základních skupin) bylo odvozeno od ontogeneze podézia a velikosti primární stélky. Mattick (1938, 1940) navrhl další klasifikaci založenou na přítomnosti/absenci otvorů v místech větvení stélky (otevřené/uzavřeny axily). Odlišný přístup představuje práce Culbersonové (Culberson 1986), ve které se pokusila pomocí kladistické analýzy o rekonstrukci fylogeneze skupiny *Cladonia chlorophaea* na základě produkce sekundárních metabolitů.

První molekulární studie využívající DNA, která se týkala rodu *Cladonia* (a zároveň jedna z prvních prací zkoumající lichenizované houby pomocí molekulárních metod DNA vůbec), byl abstrakt představený na konferenci v roce 1992 (Blum & Kashevarov 1992) a posléze i samostatný článek (Kashevarov 1992). Tyto práce se věnovaly postavení skupiny *Cladina* ve vztahu k dalším zástupcům rodu *Cladonia* a na základě získaných dat byla obhajována oprávněnost členění dutohlávek na rody *Cladonia* a *Cladina*. [Výsledky následujících molekulárně-fylogenetických analýz dělané na mnohem větším množství vzorků však zpochybnilly oprávněnost akceptování skupiny *Cladina* jako přirozené samostatné evoluční jednotky, která je i soudobými autory často povyšovaná na úroveň rodu (např. Ahti 2000). Na základě recentních molekulárních dat však Ahti & DePriest (2001) navrhli její sloučení s rodem *Cladonia*. Jedním z důvodů je i skutečnost, že zástupci sekce *Cocciferae* a *Perviae* jsou více příbuzné typovému druhu rodu *Cladina* (*C. rangiferina*) nežli typovému druhu rodu *Cladonia* (*C. pyxidata*). Výsledky molekulárních analýz byly dále potvrzeny i studiem polysacharidů u vybraných zástupců rodu *Cladonia* a *Cladina* (Carbonero et al 2002).]

Další dílčí studie zabývající se některými skupinami rodu *Cladonia* publikovali v devadesátých letech např. DePriest (1993, 1994) či Beard & DePriest (1996). Jiní autoři se naopak věnovali molekulární taxonomii na vyšší úrovni – konkrétně postavení čeledi Cladoniaceae v řádu Lecanorales, např. Stenroos & DePriest (1998), Wedin et al. (2000) či Stenroos et al. (2002a).

Čistě kladistickou fylogenetickou analýzu celého rodu *Cladonia* se jako první pokusili načrtnout Stenroos et al. (1997). Na tuto práci navázali posléze další autoři (např. Kärkkäinen 1999 či Oksanen 1999). Výše uvedené studie sice zahrnovaly neúplný vzorek počet druhů, nicméně obsahují důležité zástupce jednotlivých morfologických skupin v rámci rodu *Cladonia* s. lat.

Dosud největší a nekomplexnější fylogenetickou studii rodu *Cladonia* provedli Stenroos et al. (2002b). Analyzovali celkem 235 vzorků náležejících 168 druhům (studována byla ITS oblast a část genu kódující β -tubulin). Druhý zmíněný gen byl použit již ve starších pracích (např. Tsai et al. 1994, Geiser et al. 1998 nebo Articus et al. 2000) a ukázal se být vhodným markerem pro studium hub na druhové úrovni. Práce Stenroos et al. (2002b) potvrdila, že rod *Cladonia* je až na jednu výjimku (*C. connexa*) monofyletický. V rámci této práce byla také navržena nová klasifikace rodu (viz tabulka č.7). Členění do vyšších jednotek nekoresponduje s žádným z tradičních schémat.

Na tuto práci navázali Guo & Kashiwadani (2004), kteří členění navržené Stenroos v

podstatě potvrdili. Autoři se zde pokoušeli o syntézu molekulárních a morfologických dat. Další studie zabývající se rodem *Cladonia* na molekulární úrovni mapuje koevoluci obou symbiotických partnerů (Beiggi & Piercey-Normore 2007).

taxonomické jednotky	typový druh
subdivize I	<i>Cladonia wainoi</i>
subdivize II nadskupina <i>Cladonia</i>	<i>Cladonia subulata</i>
podskupina <i>Graciles</i>	<i>Cladonia gracilis</i>
subdivize III nadskupina <i>Perviae</i>	<i>Cladonia cenotea</i>
nadskupina <i>Cocciferae</i>	<i>Cladonia coccifera</i>
skupina <i>Cocciferae</i>	<i>Cladonia coccifera</i>
skupina <i>Miniatae</i>	<i>Cladonia miniata</i>
nadskupina <i>Crustaceae</i>	<i>Cladonia rangiferina</i>
skupina <i>Amaurocraeae</i>	<i>Cladonia amaurocraea</i>
skupina <i>Divaricatae</i>	<i>Cladonia divaricata</i>
skupina <i>Uncialis</i>	<i>Cladonia uncialis</i>
poskupina <i>Unciales</i>	<i>Cladonia uncialis</i>
poskupina „Borya“	<i>Cladonia boryi</i>
skupina <i>Cladinae</i>	<i>Cladonia rangiferina</i>
podskupina <i>Cladinae</i>	<i>Cladonia rangiferina</i>
podskupina <i>Impaxae</i>	<i>Cladonia portentosa</i>

tab. č. 7: současné členění rodu *Cladonia* dle práce Stenroos et al. (2002b)

Cocciferae

První samostatné vyčlenění sekce *Cocciferae* pochází od Evanse (1930); ten jí charakterizoval přítomností červených hymeniálních disků. Později byla skupina vymezována chemicky, a to přítomností dibenzofuranů a naftochinonů (Evans 1944, Huovinen et al. 1989). Někteří autoři rozlišovali červené dutohlávky na základě zbarvení stélky (které závisí na přítomnosti kyseliny usnové) na skupiny *Subglaucescentes* (se šedivou stélkou, k. usnová chybí) a *Straminoflavidae* (žlutavá stélka, k. usnová je přítomna).

První prací, která studovala skupinu *Cocciferae* pomocí molekulárních metod, byla již výše zmíněná práce Stenroos et al. (2002b). Z výsledků vyplynulo, že skupina *Cocciferae* je monofyletická, a byla vyčleněna jako nadskupina. Tento výsledek potvrdili posléze i Guo & Kashiwadani (2004).

Skupina *Cladonia coccifera*

Ze skupiny *Cladonia coccifera* bylo v práci Stenroos et al. (2002b) analyzováno 7 druhů – kromě druhů vyskytujících se i v Evropě byly zkoumány i druhy s centrem rozšíření v Jižní Americe. Celkový počet vzorků však nebyl příliš vysoký. Z evropských taxonů byla nejpočetněji zastoupena *C. pleurota* (4 vzorky), dále byly studovány *C. borealis*, *C. coccifera* (po dvou vzorcích), *C. metacorallifera* a *C. carneola* (obě 1 vzorek). Ze studie vyplynulo, že současné vymezení skupiny není podpořeno molekulárními daty a je tedy umělé. Studie dále naznačila (i přes nízké množství zkoumaných vzorků), že druh *C. coccifera* je polyfyletický, naopak *C. pleurota* se zdá být druhem monofyletickým.

Další práce, které zahrnují molekulární data zástupců skupiny *C. coccifera*, jsou studie zabývající se diverzitou lišejníků na Antarktidě (Kim et al. 2006, Lee et al. 2008). První práce se jen odkazuje na Genbank, kde je uložena ITS sekvence 1 vzorku *Cladonia borealis*. Druhá práce použila ITS data a LSU rDNA data *Cl. borealis* (4 sekvence) a *Cl. pleurota* (1 sekvence) a kromě

širokého spektra lišejníků i několika hnědoplodých dutohlávek a zástupců skupiny *Cladina*. Červenoplodé dutohlávky tvoří pochopitelně monofyletickou skupinu. Vzhledem k širokému vzorkování lišejníků v analyzovaných stromech však nelze vyvozovat žádné bližší závěry o mezidruhových vztazích.

MATERIÁL A METODIKA

Analyzovaný materiál

Pro účely molekulární analýzy byl použit jednak materiál, který jsem nasbírala v průběhu studie, dále sběry z různých herbářových sbírek (CBFS, GZU, NY, PRA, PRC, PRM, soukromé herbáře Ondřeje Peksy a Františka Boudy). Jednalo se o vzorky sebrané v rozmezí let 2005 až 2008 (ze staršího materiálu nebyla extrakce DNA úspěšná). Celkem bylo použito 180 vzorků. Souhrnné informace o položkách, ze kterých byly získány sekvence, jsou uvedeny v tabulce č. 10 (na konci kapitoly Materiál a Metodika).

Vzorky pro analýzu byly vybírány převážně na základě morfologických charakteristik. Cílem bylo obsáhnout všechny druhy skupiny i jejich morfologickou variabilitu v rámci druhu (do analýzy bylo začleněno i několik druhů červenoplodých dutohlávek, jež nejsou součástí skupiny, za účelem pochopení vztahů mezi zástupci skupiny *Cladonia coccifera* a dalšími taxony). Několik vzorků bylo zvoleno i z důvodu chemické odlišnosti (jednalo se např. o vzorek Cl95 *C. borealis*, u kterého byla při TLC zjištěna absence kyseliny usnové). Dále byly cíleně vybírány položky z různých biotopů a geografických oblastí.

Extrakce DNA

K extrakci DNA byl použit suchý, nekontaminovaný materiál z apikálních částí podcicií. Extrakce postupovala dle standardního protokolu CTAB uvedeném v práci Doyle a Doyle (1987). Extrahovaná DNA byla naředěna 25-50 μ l bidestilované vody a dále byla ředěna taktéž bidestilovanou vodou pro účely PCR amplifikace (většinou v poměru 1:5 či 1:10).

Dále bylo pro analýzu použito i několik vzorků od Ondřeje Peksy, od něhož jsem získala již extrahovanou DNA.

PCR amplifikace a čištění PCR produktů

DNA byla amplifikována pomocí polymerase chain reaction (PCR) – byla analyzována jednak ITS oblast jaderné rDNA, dále pak část genu kódující β -tubulin. Pro amplifikaci ITS regionu byly použity primery ITS1F a ITS4; pro amplifikaci druhého markeru primery Bt3 a Bt10 (bližší charakteristika všech primerů je uvedena níže v tabulce č. 8).

Z počátku byly používány podmínky pro PCR reakci uvedené v práci Stenroos et al. (2002b), nicméně záhy bylo zjištěno, že teplota annealingu (60°C) není optimální, a proto za účelem získání většího množství produktu byla tato teplota pro oblast ITS snížena na 54°C, pro gen kódující β -tubulin pak na 51°C. (např. Argüello et al. 2007). Cyklus tedy vypadal následně: denaturace při 95°C (1min), annealing při 54°C popř. 51°C (1min) a elongační fáze při 72°C (7min).

Získané PCR produkty byly zviditelněny na 1% agarózovém gelu, nanášeny byly 2 μ l produktu.

Amplifikované fragmenty byly vyčištěny pomocí soupravy QIAquick PCR Purification Kit (250) od společnosti Quiagen.

Sekvence DNA

Získaná DNA byla servisně osekvenována firmou Macrogen Inc. (Soul, Jižní Korea). K sekvenaci ITS oblastí byly používány následující primery ITS1F, ITS4 a ITS5 (vždy pouze jeden), nakonec se jako nejvhodnější ukázal ITS5. Studovaný region genu kódujícího β -tubulin byl sekvenován pomocí primeru Bt13 (Stenroos et al. 2002b).

primer	sekvence 5' → 3'	literatura
ITS1F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA	Gardes & Bruns (1993)
ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	White et al. (1990)
ITS5	GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG	White et al. (1990)
Bt3	GAACGTCTACTTCAACGAG	Myllys et al. (2000)
Bt10	TCGGAAGCAGCCATCATGTTCTT	Myllys et al. (2000)
Bt13	GCATCCTCTGATAAATATGTTCC	Stenroos et al. (2002b)

tab. č. 8: použité primery

Fylogenetické analýzy

Při zpracování získaných sekvencí byly použity následující programy: Seqassem v09/2004 (Hepperle 2004) (kontrola a oprava chromatogramů) a Mega4.0 (Tamura et al. 2007) (kontrola sekvencí, alignment). Fylogenetické stromy byly následně vytvořeny pomocí bayesovské analýzy programem MrBayes, verze 3.1 (Ronquist & Huelsenbeck 2003). Vhodné substituční modely byly vybrány pomocí programu MrMTGui 1.0 na základě testu Akaike information criterion (AIC). Pro konstrukci stromu byly použity různé modely pro různé části alignmentu (viz tab. č. 9). Analýzy běžely po 2 000 000 generací, stromy byly zaznamenávány každou stou generaci. V ostatních parametrech bylo respektováno defaultní nastavení programu.

marker	úsek alignmentu	umístění	model
ITS region	ITS1	1 – 224	GTR+G
	5,8S	225 – 380	SYM+G
	ITS2	381 – 544	K 80
gen pro β -tubulin	exon	1 – 448, 455 – 674	HKY+G
	intron	409 – 454	K80+I

tab. č. 9: evoluční modely použité v bayesovské analýze

tab. č. 10: seznam vyizolovaných položek

číslo izolace	určení	lokalita	nadm. výška	informace o lokalitě	identifikační položky	herbář
C13	<i>C. coccifera</i>	ČR, Lužické hory, Studenec, velká suť na JZ svahu	600m	na pūdě	O. Peksa 84	OP
C125	<i>C. borealis</i>	ČR, J Moravia, okres Brno - venkov, Dolní Loučky - Mezihoří: suť na S patě kopce Pásník pod Bílou skálou	298-310m	na vrstvě humusu mezi mechorosty a dalšími dutohlávkami	Z. Palice 11252	PRA
C126	<i>C. pleurota</i>	ČR, J Moravia, okres Brno - venkov, Dolní Loučky - Mezihoří: suť na S patě kopce Pásník pod Bílou skálou	300-310m	na vrstvě humusu mezi mechorosty a dalšími dutohlávkami	Z. Palice 11305	PRA
C127	<i>C. cf. pleurota</i>	Rakousko: Steierisches Randgebirge, Stubalpe, Scherzberg ca. 3 km NE vom Paß Gaberl, auf dem Gipfel	ca. 1620 m	subalpínská smrčína, vrstva humusu na skále	J. Haffelner 66649	GZU
C131	<i>C. coccifera</i>	Rakousko, Steierisches Randgebirge, Stubalpe, Größenberg J od Zeltweg, přibližně v polovině cesty mezi Wetterkopf a vrcholkem	ca. 2020m	žulové výstupy v alpínském vřesivšti, na rostlinných zbytcích	J. Haffelner 66608	GZU
C132	<i>C. coccifera</i>	Rakousko, Steierisches Randgebirge, Stubalpe, Ofnerkogel ca. 2 km od Paß Gaberl, podél stoupání S pod vrcholem	ca. 1600m	subalpínská jedlina, na trouchnivějícím dřevě	J. Haffelner 66785	GZU
C133	<i>C. coccifera</i>	Rakousko, Steierisches Randgebirge, Stubalpe, Lichtengraben S směrem od St. Leonhard i. Lavanttal, orograficky pravo (J-exp.) ca. 1 km od Goldbründl	ca. 1140m	žulová suť se skupinami <i>Picea abies</i> , na vrstvě humusu mezi mechy	J. Haffelner 66340	GZU
C136	<i>C. pleurota</i>	Rakousko, Steierisches Randgebirge, Stubalpe V směrem od St. Leonhard, JZ od Packsattel, uprostřed cesty mezi Knödelhütte a Bernsteinhütte, J pod vrcholem Lahnhofen	ca. 1510m	subalpínská jedlina, na trouchnivějícím kmenem, malé světliny	J. Haffelner 65635	GZU
C139	<i>C. coccifera</i>	Rakousko, Steierisches Randgebirge, Stubalpe, Lichtengraben, S směrem od St. Leonhard i. Lavanttal, orograficky vpravo (J-exp.) krátce V od odbočky na Brendlgraben	ca. 1280m	velké bloky, pokryté mechem, ze svoru, na vrstvě humusu mezi mechy	J. Haffelner 66214	GZU
C143	<i>C. pleurota</i>	ČR, Brdy, Hřebenec, suť		na vrstvě humusu	O. Peksa 562	OP
C144	<i>C. pleurota</i>	ČR, Brdy, Hřebenec, suť		na vrstvě humusu	O. Peksa 564	OP
C145	<i>C. pleurota</i>	ČR, Brdy, Hřebenec, suť		na vrstvě humusu	O. Peksa 563	OP
C147	<i>C. pleurota</i>	ČR, Brdy, Hřebenec, suť		na vrstvě humusu	O. Peksa 566	OP
C148	<i>C. pleurota</i>	ČR, Brdy, Hřebenec, suť		na vrstvě humusu	O. Peksa 567	OP
C149	<i>C. sulphurina</i>	ČR, Brdy, Hřebenec, suť		na vrstvě humusu	O. Peksa 568	OP
C152	<i>C. coccifera</i>	ČR, Novohradské hory, U Hojné hory			F. Bouda	FB
C153	<i>C. borealis</i>	ČR, Novohradské hory, suťka pod Kraví horou po červené trase			F. Bouda	FB
C154	<i>C. diversa</i>	ČR, NP Českosaské Švýcarsko, Babylon			F. Bouda	FB
C155	<i>C. pleurota</i>	ČR, Českolipsko, Ralsko, bývalé letiště, písečná oblast na Z straně ranveje	270m	na písčité pūdě	O. Peksa 364	OP
C160	<i>C. coccifera</i>	ČR, Lužické hory, Studenec, suť na J svahu	580m	na pūdě	O. Peksa 359	OP
C164	<i>C. pleurota</i>	Rumunsko, pohori Retezat, Lipeni, Câmpul lui Neag, Cheile Bitii, v horní části potoku Lápušnicu Mare, pod jezerem Bukura	1600-1750m	na kyselé pūdě	J. Vondrák 3631	CBFS
C167	<i>C. pleurota</i>	ČR, Křivoklátsko - "Na Andělu"	250m	na mělké pūdě	J. Vondrák 2868	CBFS
C168	<i>C. coccifera</i>	ČR, Kašperské hory - mezi Šafařovým vrškem a Obřím hradem		na mělké kyselé pūdě	J. Vondrák 4800	CBFS
C170	<i>C. metacorallifera</i>	Rumunsko, Hațeg, Nucșoara, kemp Peitrela, vegetace borovice limby a křeče mezi chatou Gentiana a jezerem Pietrela	1700-1990m	na kyselé pūdě	J. Vondrák 3731	CBFS
C173	<i>C. pleurota</i>	ČR, Chvaletice, výsypky	ca. 200-220m	na pūdě	OP 574	OP
C174	<i>C. pleurota</i>	ČR, Radvanice, údolí potoku Jívka, u lesní cesty blízko nádrže		na vrstvě humusu	OP 575	OP
C175	<i>C. bellidiflora</i>	Rakousko, Štýrsko, Zirbitzkogel	ca. 2000m	na vrstvě humusu mezi granitoidními balvany	JS	JS
C177	<i>C. pleurota</i>	Rakousko, Štýrsko, Zirbitzkogel, oblast Sabathy, mezi Linderhütte a Lindersee, plateau, na levé straně od cesty (směrem nahoru)	1950-2000m	na vrstvě humusu mezi granitoidními balvany	JS 22	JS
C178	<i>C. bellidiflora</i>	Rakousko, Štýrsko, Zirbitzkogel, oblast Sabathy, kamenný svah nad Lindersee, S expozice	ca. 2070m	na skále granitoidní povahy	JS 24	JS
C179	<i>C. bellidiflora</i>	Rakousko, Štýrsko, Zirbitzkogel, oblast Sabathy, mezi Linderhütte a Lindersee, suť na pravé straně cesty (směrem nahoru)	ca. 2000m	na skále granitoidní povahy	JS 13	JS
C180	<i>C. cf. diversa</i>	Nizozemí, NP Hoge Veluwe			Thilo Hasse	JS
C181	<i>C. cf. pleurota</i>	USA, New Jersey, Burlington Co. Rutgers University Pinelands Field Station, ca. 1.5 miles north of Four Mile Circle, ca. 1 mile northeast of Earlys Crossing.			PRM 848938	PRM
C182	<i>C. coccifera</i>	USA, North Carolina. Haywood County.: Pisgah Game Lands, Middle Prong Wilderness, western slopes of Fork Ridge, east of NC 215, ca. 4 miles south of Sunburst, Sam Knob Quad.		mixed hardwood forest and large seepage face	PRM 849009	PRM
C184	<i>C. pleurota</i>	ČR, NP Českosaské Švýcarsko, pískovcová skála nad Křepelčím dolem	ca. 350m	na pískovcové skále	JS 84	JS
C185	<i>C. pleurota</i>	ČR, okres Rokycany, ca. 3,5 km od Rokycan V směrem, suť pod vrcholem Žďáru	ca. 600m	suť, na vrstvě humusu mezi kameny	JS 103	JS
C189	<i>C. borealis</i>	ČR, Krkonoše, Velká kotelní jáma, pod štolou	ca. 1350m	na vrstvě humusu	JS 47	JS
C190	<i>C. coccifera</i>	ČR, Krkonoše, Velká kotelní jáma, ca. 50m nad štolou	ca. 1370-1380m	na vrstvě humusu	JS 43	JS
C191	<i>C. coccifera</i>	ČR, NP Českosaské Švýcarsko, pískovcová skála nad Křepelčím dolem	ca. 350m	na pískovcové skále	JS 83	JS
C192	<i>C. borealis</i>	ČR, Slavkovský les, NPP Křížky	800-817m	hadcové výchozy	JS 67	JS
C193	<i>C. coccifera</i>	ČR, NP Českosaské Švýcarsko, pískovcová skála nad Křepelčím dolem	ca. 350m	na pískovcové skále	JS 81	JS

číslo izolace	určení	lokalita	nadm. výška	informace o lokalitě	identifikační položky	herbář
CI95	<i>C. borealis</i>	ČR, Šumava, Povydří, na balvanu u cesty k Turnerově chatě		na balvanu	FB: TLC 0001-FB01	FB
CI97	<i>C. pleurota</i>	ČR, okres Rokycany, ca. 3,5 km od Rokycan V směrem, suť pod vrcholem Žďáru	ca. 600m	suť, na vrstvě humusu mezi kameny	JS 104	JS
CI98	<i>C. pleurota</i>	ČR, Krkonoše, pod vrcholem Kotle, u cesty ca. 1400m Dvoračků, malá suť	ca 1400	mezi balvany	JS 45	JS
CI99	<i>C. pleurota</i>	ČR, okres Rokycany, ca. 3,5 km od Rokycan V směrem, suť pod vrcholem Žďáru	ca. 600m	suť, na vrstvě humusu mezi kameny	JS 99	JS
CI100	<i>C. pleurota</i>	ČR, Slavkovský les, NPP Křížky	800-817m	hadcové výchozy	JS 65	JS
CI101	<i>C. pleurota</i>	ČR, okres Rokycany, ca. 3,5 km od Rokycan V směrem, suť pod vrcholem Žďáru	ca. 600m	suť, na vrstvě humusu mezi kameny	JS 108	JS
CI102	<i>C. deformis</i>	ČR, okres Rokycany, ca. 3,5 km od Rokycan V směrem, suť pod vrcholem Žďáru	ca. 600m	suť, na vrstvě humusu mezi kameny	JS 110	JS
CI103	<i>C. carneola</i>	ČR, CHKO Jizerské hory, Jizerka, PR Rašelinisté Jizery, "Borkoviště", S část PR	875m	hranice mezi porostem smrku s břízou a Heče, na trouhivějším kmeni smrku	PRM 909098	JS
CI104	<i>C. pleurota</i>	ČR, Brdy, Hřebenec, suť	ca. 600m	suť, na vrstvě humusu mezi kameny	JS 126	JS
CI105	<i>C. coccifera</i>	Španělsko, Madrid: Somosierra, Puerto de Somosierra, arroyo de la Pena del Chorro	1320m	žula	A.R. Burgaz, TLC Burgaz 230/07	JS
CI106	<i>C. diversa</i>	Portugalsko, Beira Alta: Penhas da Saúde, Sa. da Estrela, Parque Natural de S ^a . da Estrela, 29TPE222636, matorral con brezo y piorno	1575m	žula	A.R. Burgaz, TLC Burgaz 226/07	JS
CI107	<i>C. pleurota</i>	USA, Connecticut. Fairfield Co. Town of Redding, Highstead Arboretum, W of CT 107, just N of The Redding Country Club.	200m	granitic outcrops. mixed hardwoods. over rock	R. C. Harris 51548	NY
CI108	<i>C. pleurota</i>	USA, Missouri. Dade Co. Bona Glade Natural Area, along MO 215 just E of bridge over Maze Creek Arm of Stockton Lake.		channel sandstone glade with shaded sandstone bluffs, adnate on flat sandstone expanse.	R. C. Harris 50886	NY
CI109	<i>C. pleurota</i>	USA, Missouri. Iron Co. Pilot Knob National Wildlife Refuge, ca. 1 mi N of Ironton.	440m	haematitic rhyolite peak in oak woodland. on rhyolite.	J. C. Lendemer 6720	NY
CI110	<i>C. pleurota</i>	USA, Missouri. Iron Co. Pilot Knob National Wildlife Refuge, ca. 1 mi N of Ironton.	440m	haematitic rhyolite peak in oak woodland. on rhyolite.	J. C. Lendemer 6720	NY
CI111	<i>C. pleurota</i>	USA, Missouri. Iron Co. Pilot Knob National Wildlife Refuge, ca. 1 mi N of Ironton.	440m	haematitic rhyolite mine spoil in oak woodland. on rhyolite mine spoil.	R. C. Harris 52433	NY
CI112	<i>C. pleurota</i>	Canada, Newfoundland & Labrador. Newfoundland. Avalon Peninsula, Hall's Gully, 9.7 km W of Trans-Canada Hwy on Fox Marsh Resource Road, 5.5 km S on Hall's Gully Road.	100 m	<i>Picea mariana</i> - <i>Abies balsamea</i> forest adjacent to open peatland. in bog.	R. C. Harris 52894	NY
CI113	<i>C. pleurota</i>	Canada, Newfoundland & Labrador. Newfoundland. Island of Newfoundland, Avalon Peninsula, Butterpot Provincial Park, east side of Big Otter Pond, along cross-country ski trail between parking area and east-flowing stream outlet from pond.	160m	mesic to wet coniferous forest dominated by <i>Picea mariana</i> , with <i>Betula cordifolia</i> , <i>Sorbus americana</i> , and large glacial erratics adjacent to outlet brook. On soil.	J. C. Lendemer 10223	NY
CI115	<i>C. pleurota</i>	Canada, Newfoundland & Labrador. Newfoundland. Island of Newfoundland, Avalon Peninsula, Burry Heights Center.		<i>Picea mariana</i> - <i>Abies balsamea</i> forest with sparse <i>Betula</i> , with gravelly openings and a lake. On lignum.	J. C. Lendemer 10384	NY
CI117	<i>C. pleurota</i>	Canada, Newfoundland & Labrador. Newfoundland. Island of Newfoundland, Northern Peninsula, Ha-Ha Mountain, west slopes/cliffs facing the Straits of Belle Isle, north fo Raleigh.		steep, moist, rocky (Ordovician lava and ash) slopes exposed to the sea. On soil.	J. C. Lendemer 10563	NY
CI118	<i>C. borealis</i>	Canada, Newfoundland & Labrador. Newfoundland. Watts Point Ecological Preserve, near northern boundary, 38 miles west of Raleigh, 7 km south of Cook's Harbour, Strait of Belle Isle, Northern Peninsula.		Limestone pavement barren, low heath vegetation, driftwood along shore. On organic matter.	J. C. Lendemer 8851	NY
CI119	<i>C. coccifera</i>	USA, North Carolina. Transylvania Co. Gorges State Park, southwest face of Grassy Ridge, Snake Rock.	960-975m	dry mixed hardwood (<i>Quercus</i> , <i>Acer</i>) - pine (<i>Pinus</i>) forest with sandy road banks and openings. On rotting <i>Pinus</i> stump.	J. C. Lendemer 4663	NY
CI120	<i>C. coccifera</i>	USA, Missouri. Iron Co. Pilot Knob National Wildlife Refuge, ca. 1 mi N of Ironton.	440m	haematitic rhyolite mine spoil in oak woodland. on rhyolite mine spoil.	Sean Q. Beeching 3100	NY
CI121	<i>C. incrassata</i>	USA, New York. Westchester Co. Town of Somers, Angle Fly Preserve, W of NY 139 (Primrose Street), ca. 1 mi NNW of NY 100.		open fields with scattered trees and rocks. on +/- exposed log.	R. C. Harris 53760	NY
CI122	<i>C. incrassata</i>	USA, New York. Putnam Co. Town of Southeast, Peach Lake Natural Area, S of Cobb Road.		along small stream. hardwood swamp forest. on decaying stump.	W. R. Buck 51195	NY
CI123	<i>C. incrassata</i>	USA, West Virginia. Pocahontas Co. Monongahela National Forest, 0-1 mile south of intersection of FS Road and CR 23, west slope of Middle Mountain, vicinity of Devil's Garden, Lake Sherwood Quad.	823-853m	Dry mixed hardwood (<i>Quercus</i> , <i>Acer</i>) - pine (<i>Pinus</i>) forest with sandy road banks and openings. On rotting <i>Pinus</i> stump.	J. C. Lendemer 9853	NY
CI124	<i>C. coccifera</i>	ČR, Sedlčansko, NPR Drbákov-Albertovy skály, výchozy nad Vltavou	ca. 400m	na půdě	JS 160	JS
CI125	<i>C. pleurota</i>	ČR, Sedlčansko, NPP Husova kazatelna, nedaleko vsi Petrovice	ca. 490m	na mechem porostlém kameni	JS 161	JS
CI126	<i>Cladonia sp.</i>	ČR, Sedlčansko, NPP Husova kazatelna, nedaleko vsi Petrovice	ca. 490m	na mechem porostlém kameni	JS 162	JS
CI127	<i>C. coccifera</i>	ČR, Sedlčansko, NPR Drbákov-Albertovy skály, výchozy nad Vltavou	ca. 400m	na půdě	JS 163	JS

číslo izolace	určení	lokalita	nadm. výška	informace o lokalitě	identifikační položky	herbář
Cl129	<i>C. macilenta</i>	CR, Sedlčansko			BL dny - FB	FB
Cl130	<i>C. diversa</i>	Dánsko, oblast Bornholm, les jižně od Jomfrugården in Vestre Sømarken		na vrstvě detritu na půdě v borovém lese	JV 6242	CBFS
Cl131	<i>C. sulphurina</i>	Finsko, J část, region Itä-Uusimaa, ca. 10km J od Porvoo, blízko města Fagersta, bor u odbočky na "Pikkulandhitte"	ca. 20m	na pařezu	JS 186	JS
Cl132	<i>C. deformis</i>	Finsko, J část, region Itä-Uusimaa, ca. 10km J od Porvoo, blízko města Fagersta, bor u odbočky na "Pikkulandhitte"	ca. 20m	na pařezu	JS 189	JS
Cl133	<i>C. carneola</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, údolí potůčku ca. 800m JZ od Erlacherhaus	1754m	na starém dřevěném plotu	JS 270	JS
Cl134	<i>C. sulphurina</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, údolí potůčku ca. 600m JZ od Erlacherhaus	1750m	na starém dřevěném plotu	JS 260	JS
Cl136	<i>C. pleurota</i>	Finsko, Helsinky, u kempu Rastila, bor u pobřeží	ca. 10m	na granitoidních skalách na vrstvě humusu	JS 215	JS
Cl137	<i>C. metacorallifera</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, cesta od jezera Nassbodensee na vrchol Rosenocku, přibližně ve třetí cestě	ca. 2150m	granitoidní výchozy, pokryté vrstvou humusu	JS 228	JS
Cl138	<i>C. metacorallifera</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, údolí potoka, ca. 50m od Erlacherbockhütte, ca. 1km S od Erlacherhaus	ca. 1915m	na vrstvě humusu mezi balvany	JS 275	JS
Cl139	<i>C. metacorallifera</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, ca. 300m od Erlacherbockhüttesměrem na vápencové plateau, velké žulové balvany podél cesty	ca 1900m		JS 278	JS
Cl141	<i>C. coccifera</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, ca. 50m S od Erlacherbockhütte	1915m	granitoidní kameny, na vrstvě humusu	JS 242	JS
Cl142	<i>C. coccifera</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, ca. 100m JV od Erlachererhütte, SZ svah, u cesty	1900m	granitoidní kameny, na vrstvě humusu	JS 243	JS
Cl143	<i>C. coccifera</i>	ČR, Krkonoše, u cesty z Obřího dolu, okolí bývalé Obří boudy	ca. 1400	suť	JS 125	JS
Cl144	<i>C. metacorallifera</i>	ČR, Krkonoše, u cesty z Obřího dolu, okolí bývalé Obří boudy	ca. 1400	suť	JS 125	JS
Cl145	<i>C. sulphurina</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, u silnice na Turracher Höhe	1698m	na vrstvě humusu na granitoidních balvanech	JS 252	JS
Cl 148	<i>C. pleurota</i>	Rakousko, Gurktaler Alpen, NP Nockberge, na cestě od Erlacherhaus k Nassbodensee, u dřevěné chaty nad harnicí lesa	1939m	granitoidní kameny, na vrstvě humusu	JS 241	JS
Cl 150	<i>C. pleurota</i>	Finsko, J část, region Itä-Uusimaa, ca. 10km S od Porvoo, blízko města Fagersta, bor u odbočky na "Pikkulandhitte"	ca. 20m	na vrstvě humusu na granitoidní skále	JS 187	JS
Cl 151	<i>C. coccifera</i>	Finsko, J část, region Itä-Uusimaa, ca. 10km J od Porvoo, blízko města Fagersta, bor u odbočky na "Pikkulandhitte"	ca. 20m	na vrstvě humusu na granitoidní skále	JS 196	JS
Cl 155	<i>C. borealis</i>	ČR, Hanušovice, Raškov, Vysoký kámen	500m	hadcový skalní výchoz	5.10.08, OP et al.	OP
Cl 156	<i>C. pleurota</i>	ČR, Králický Sněžník, Vlaštovní skály		kyselý skalní výchoz	3.10.08, OP et al.	OP
Cl 157	<i>C. pleurota</i>	ČR, Králický Sněžník, suť pod Vlaštovními skálami		suť	3.10.08, OP et al.	OP
Cl 158	<i>C. coccifera / pleurota</i>	USA			TS 25012	TS
Cl 159	<i>C. borealis</i>	USA			TS WP331	TS
Cl 160	<i>C. pleurota</i>	USA, Alaska, White Pass.	928m		TS WP500	TS
Cl 161	<i>C. carneola</i>	USA, Alaska, Chilkoot Pass.	1101m		TS WP485	TS
Cl 167	<i>C. diversa</i>	Dánsko, Sjælland, Melby Overdrev, vřesoviště na pobřeží	ca. 2m	na písku	JS 301	JS
Cl 169	<i>C. diversa</i>	Dánsko, Sjælland, Melby Overdrev, bor ca. 200m od pobřeží		na písku ve vypáleném boru	JS 296	JS
Cl 171	<i>C. diversa</i>	Dánsko, Z Jutsko, Dejbjerg Hede, vřesoviště		na písku mezi keřičky vřesu	JS 299	JS
C 4	<i>C. floerkeana</i>	ČR, Chvaletice, u příjezdové cesty k výspě, ca. 2 km od Chvaletic	ca. 200m	na půdě		OP
C 5	<i>C. macilenta</i>	ČR, Chvaletice, výspě, ca. 2 km od Chvaletic	ca. 220m	na půdě		OP
C 6	<i>C. pleurota</i>	ČR, Chvaletice, u příjezdové cesty k výspě, ca. 2 km od Chvaletic	ca. 200m	na půdě	OP 588	OP
C 8	<i>C. deformis</i>	ČR, Chvaletice, u příjezdové cesty k výspě, ca. 2 km od Chvaletic	ca. 200m	na půdě		OP
B 3	<i>C. coccifera</i>	SR, Velká Fatra, Harmanec	ca. 500m	skalky	OP 818	OP
B 18	<i>C. pleurota</i>	SR, Velká Fatra, Harmanec	ca. 500m	skalky	OP 820	OP

VÝSLEDKY

Celkem bylo získáno 85 nových sekvencí oblasti ITS a taktéž 85 sekvencí genu pro β -tubulin. Sekvence obou markerů byly získány u 62 položek, z ostatních sběrů se podařilo získat pouze jednu sekvenci – buď oblast ITS anebo gen kódující β -tubulin.

Gen pro β -tubulin

Získaný alignment měl délku 674bp. Sekvence byly polymorfní na 121 pozicích. Obr. č. 13 znázorňuje fylogenetický strom, jež byl vytvořen pomocí metody bayesovské analýzy s dvěma různými modely pro oblasti exonu a intronu genu (viz kapitola Metodika).

Tento strom odhalil celkem jedenáct větví (na obrázku označeny 1-11), z nichž sedm bylo signifikantně podpořeno - hodnoty posteriorní pravděpodobnosti se rovnaly jedné (při bayesovské analýze se považují za signifikantní hodnoty nad 0,95). Další 4 větve obsahují pouze identické sekvence, jsou tedy taktéž podpořeny. Totožné sekvence měly v některých případech i zástupci různých druhů – např. *C. pleurota* a *C. deformis* (skupina 10).

Některé větve dobře korespondují s existujícími taxonomickými entitami: např. *C. macilenta* s. l. (1), *C. borealis* (2), *C. carneola* (3), *C. metacorallifera* (4), *C. sulphurina* (5) a *C. incrassata* (8).

Další skupiny ale současné představě o druhovém pojetí studovaných taxonů neodpovídají. Jedná se především o všechny druhy skupiny *C. coccifera* obsahující zeorin. Zástupci druhu *C. coccifera* daly vzniknout dvěma silně podpořeným větvím (6 a 7), do větve 6 však byla začleněna i *C. diversa*. Větve 6 a 7 jsou sesterské, avšak hodnota posteriorní pravděpodobnosti je dosti nízká (0,84). *C. pleurota* se rozpadla do dvou velkých skupin – *C. pleurota* 1 (větve 9) a *C. pleurota* 2 (10), přičemž součástí druhé uvedené skupiny jsou i tři sekvence náležející *C. deformis*.

Unikátní je sekvence *Cladonia* sp. (Cl 126), jež nebyla začleněna do žádné z výše uvedených skupin.

Vzhledem k tomu, že hodnoty posteriorní pravděpodobnosti na vyšších úrovních byly nízké (pohybovaly se mezi 0,05 a 0,75), není patrné, jaké jsou vztahy mezi jednotlivými skupinami.

Oblast ITS

Alignment ITS regionu byl dlouhý 544bp (ITS1: 1 - 224bp; 5,8S: 225 - 379bp; ITS2: 380 – 544bp), z toho 449 pozic bylo bez polymorfismu. Fylogenetický strom (obr. č. 14) byl taktéž vytvořen pomocí bayesovské analýzy třemi různými modely pro oblasti ITS1, 5,8S a ITS2 (viz kapitola Metodika).

V rámci stromu bylo odlišeno 16 různě podpořených skupin. Větve byly označeny na základě stromu pro β -tubulin, pokud se nějaká skupina z β -tubulinového stromu rozštěpila do více linií v stromě pro oblast ITS, byly nové větve označeny shodným číslem a následně písmenem (např. 2a a 2b). Vznikla jedna nová skupina, jež se ve stromě pro β -tubulin nevyskytovala, a ta byla označena číslem 12.

Větve 1, 3, 4, 5, 7, 9, 10a, 10b, 11 a 12 byly podpořeny signifikantně (hodnoty posteriorní pravděpodobnosti se pohybovaly mezi 0,97 a 1). Zbylé větve byly podpořeny poměrně málo (hodnoty posteriorní pravděpodobnosti ležely mezi 0,21 a 0,81).

Na rozdíl od genu pro β -tubulin, strom pro ITS oblast odhalil i jisté vztahy mezi liniemi. Na první pohled je patrné, že *C. metacorallifera* a *C. macilenta* s.l. (větve 4 resp. 1) jsou sesterské taxony, stejně tak větve 10a, 10b (část skupiny *C. pleurota* 2) a 6a (část druhu *C. coccifera*) (do stejné skupiny spadají překvapivě i 2 sekvence druhu *C. digitata* získaná z databáze BLAST, přístupová čísla AF453701.1 a AF517923.1). Tato skupina (větve 10a, 10b, 6a a *C. digitata*) je navíc příbuzná druhu *C. borealis* (linie 7, 8 a již publikovaná sekvence DQ534459).

Větve 1, 3, 4, 5, 6b a 11 odpovídají uznávaným taxonům (*C. macilenta* s.l., *C. carneola*, *C. metacorallifera*, *C. sulphurina*, *C. diversa* a *C. bellidiflora*). Větev, ve které se vyskytují zástupci

druhu *C. diversa* (6b), je však nepodpořena. Druh *C. borealis* je v tomto stromě parafyletický. Zástupci druhu *C. coccifera* se vyskytují ve 3 různých skupinách (6a, 7 a 12) a další 2 sekvence získané z databáze BLAST se taktéž umístily samostatně (přístupová čísla AF454436.1 a AF454444.1). Druh *C. pleurota* je polyfyletický, rozpadl se do skupin 9, 10a, 10b, 10c a 10d.

Podpory na vyšších úrovních byly dosti nízké a neposkytly tedy dostatečné informace pro možnost uvažování o vztazích mezi jednotlivými skupinami. Jediná dobře podpořená velká skupina byla sekce *Cocciferae* s hodnotou posteriorní pravděpodobnosti 1.

Vztahy mezi oběma stromy

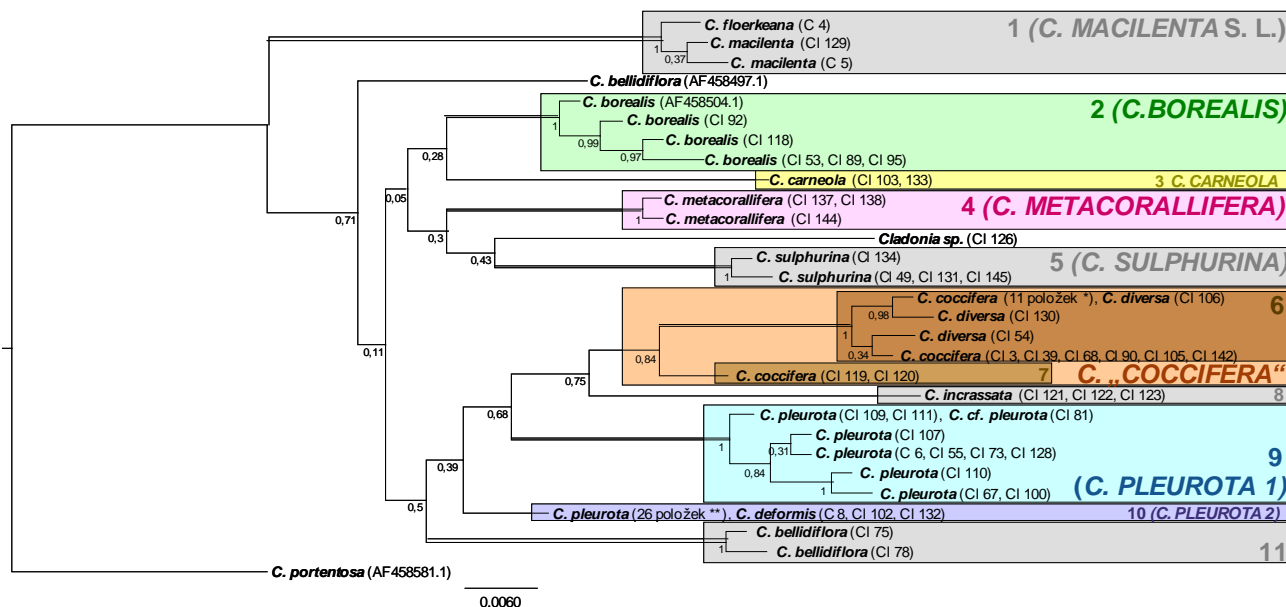
Topologie obou získaných stromů byly výrazně rozdílné a nebylo proto možné vytvořit konsenzuální strom.

Nicméně některé skupiny spolu korespondovaly v obou stromech, jednalo se o následující větve: *C. macilenta* s. l. (větev 1), *C. metacorallifera* (4), *C. carneola* (3), *C. sulphurina* (5) a *C. pleurota* 1 (9). Všechny tyto skupiny byly v obou stromech vysoce podpořeny (hodnoty posteriorní pravděpodobnosti se pohybovaly mezi 0,97 a 1), je tedy možné o nich uvažovat jako o monofyletických.

Druh *C. borealis* byl ve stromě pro β -tubulin monofyletický (hodnota posteriorní pravděpodobnosti 1), zatímco ve druhém stromě byl parafyletický.

Porovnáním topologií dvou fylogenezí byla odhalena výrazná odlišnost v pozici sekvencí náležejícím k druhům *C. pleurota* (linie 10) a *C. coccifera* + *C. diversa* (skupina 6). Zatímco v ITS stromě byla linie 6 signifikantně podpořena, ve stromě pro ITS se rozpadla ve dvě nepřibuzné, jasně odlišené skupiny. Podobný případ nastal i u skupiny 10, (někteří zástupci *C. pleurota* a druh *C. deformis*), jež dala v ITS stromě vzniknout dokonce 4 nepřibuzným liniím (10a, 10b, 10c a 10d). Všichni zástupci skupiny 10 měli identické sekvence oblasti genu pro β -tubulin.

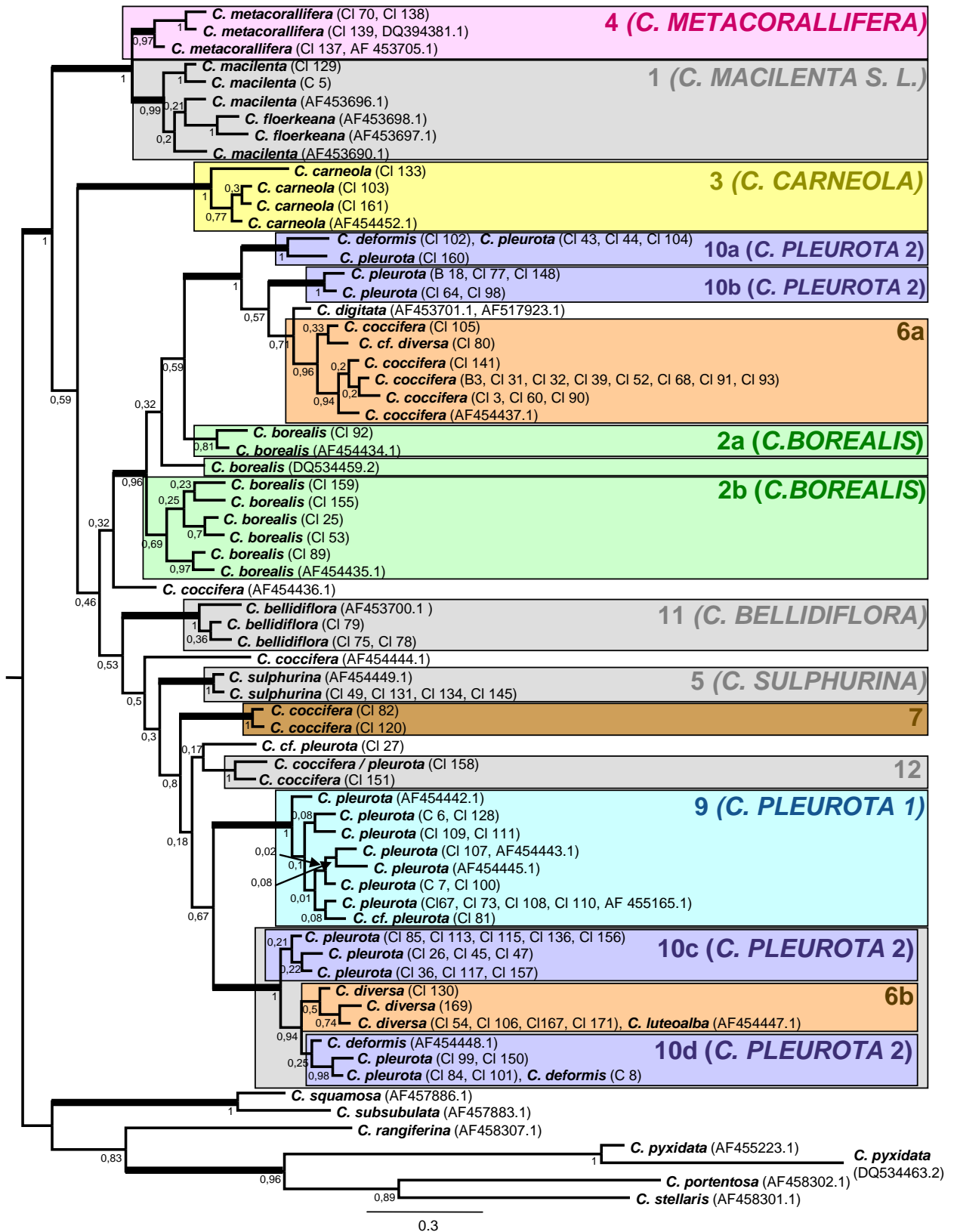
Je zajímavé, že ve stromě pro region ITS si byly naopak navzájem velmi blízké tyto nově vzniklé skupiny (linie 10a, 10b spolu s linií 6a; linie 10c, 10d dohromady s linií 6b) a vytvořily dvě silně podpořené, vzájemně si nepřibuzné větve.



* CI 31, CI 32, CI 33, CI 52, CI 60, CI 93, CI 124, CI 127, CI 141, CI 143

** B 18, CI 26, CI 36, CI 43, CI 44, CI 45, CI 48, CI 64, CI 74, CI 77, CI 84, CI 85, CI 97, CI 98, CI 99, CI 101, CI 104, CI 112, CI 113, CI 114, CI 115, CI 117, CI 125, CI 136, CI 148, CI 150

obr. č. 13: výsledný strom bayesovské analýzy využívající dvou různých modelů pro gen kódující β -tubulin. Hodnoty posteriorní pravděpodobnosti jsou uvedeny pod, příp. nad větvemi. Silně zvýrazněny jsou větve s hodnotou posteriorní pravděpodobnosti vyšší než 0,95. Barevně jsou vyznačeny větve, do kterých spadají zástupci skupiny *C. coccifera*, šedě ostatní červenoplodé dutohlávky.



obr. č. 14: strom ITS oblasti vzniklý pomocí bayesovské analýzy využívající 3 různé modely pro oblasti ITS1, 5,8s a ITS 2. Barevné označení odpovídá skupinám vyznačeným v stromě genu pro β -tubulin.

DISKUZE

Hlavním cílem fylogenetické části této práce bylo potvrdit popř. vyvrátit současný druhový koncept jednotlivých zástupců skupiny *C. coccifera* založený na morfologických a chemických znacích. Studie Stenroos et al. (2002b) i přes malý počet zkoumaných vzorků naznačila, že pojetí některých druhů skupina si žádá revizi. Analýza většího množství materiálu tuto domněnku potvrdila.

Druhové pojetí zástupců skupiny *Cladonia coccifera*

Na základě této studie je možné jednoznačně potvrdit současné vymezení druhů *C. carneola* a *C. metacorallifera*. Tyto druhy vytvořily nezávislé signifikantně podpořené linie v obou stromech.

Za monofyletický druh lze pravděpodobně považovat i *C. borealis*. Ve stromě pro ITS oblast se sice sekvence náležející tomuto druhu rozštěpily ve více linií a druh se zde jeví jako parafyletický, avšak ve stromě pro β -tubulin vytvořily silně podpořenou samostatnou linii.

Jako nejproblematictější se jeví komplex druhů skupiny *C. coccifera* obsahující zeorin. Tyto druhy jsou chemicky identické a jsou určovány pouze na základě morfologických znaků. Z výsledků fylogenetické studie vyplývá, že toto vymezení je nedostatečné.

Do analýzy bylo zahrnuto celkem šest položek druhu *Cladonia diversa* z různých geografických oblastí. Ve stromě pro ITS jejich sekvence sice vytvořily samostatnou větev, ale ta nebyla dostatečně podpořena. V druhém stromě byly sekvence součástí větve *C. coccifera*. Na základě těchto výsledků nelze v současnosti potvrdit oprávněnost vymezení *C. diversa* coby samostatného druhu. Je otázkou, zda-li se nejedná o krajní morfologickou formu druhu *C. coccifera* lišící se svými ekologickými preferencemi (viz kapitola Rozšíření a ekologie zástupců skupiny *C. coccifera*). To by korespondovalo s pojetím Stenroos (1989a), která samostatné postavení *C. diversa* zpochybňovala.

Ze studie Stenroos et al. (2002b) vyplynulo, že *C. coccifera* je polyfyletickým druhem. Tento výsledek byl potvrzen stromem pro oblast ITS, kde se sekvence zástupců *C. coccifera* vyskytly ve 4 nepříbuzných liniích (ve dvou případech se jednalo o sekvence stažené z databáze BLAST). Ve stromě pro gen pro β -tubulin se *C. coccifera* ocitla ve dvou sesterských liniích (6 a 7) a akceptujeme-li *C. diversa* pouze jako formu *C. coccifera*, pak tvoří tyto větve monofyletickou skupinu, byť nedostatečně podpořenou. Větev 6 je tvořena sekvencemi pocházejícími z evropského materiálu, zatímco v linii 7 se seskupily sekvence z položek ze Severní Ameriky.

Na základě výsledků je možné označit *C. pleurota* za druh polyfyletický. Ve stromě pro gen pro β -tubulin dal vzniknout dvěma silně podpořeným liniím – *C. pleurota 1* (větev 9) a *C. pleurota 2* (větev 10). *C. pleurota 1* byla signifikantně podpořena i v ITS stromě a zdá se, že tvoří samostatný taxon. Součástí větve *C. pleurota 2* se překvapivě staly i všechny tři studované položky druhu *C. deformis*. Tento druh se od *C. pleurota* liší pouze velikostí sorédií a tvarem podéciá, chemicky jsou totožné. Výsledky této studie naznačují, že může jít pouze o morfologickou formu druhu *C. pleurota*, avšak pro potvrzení či vyvrácení této domněnky je nezbytné studovat větší množství materiálu z různých geografických oblastí. Dosud nebyla nalezena žádná chemická ani morfologická charakteristika, jež by linie *C. pleurota 1* a *C. pleurota 2* odlišovala.

Shrme-li výše uvedené informace, můžeme konstatovat, že vymezení zástupců skupiny *C. coccifera* pouze pomocí morfologických znaků je nedostatečné. V této studii nebylo bezpečně potvrzeno postavení ani jednoho z druhů, jež jsou charakterizovány pouze pomocí morfologických znaků a jež nemají v rámci skupiny unikátní znaky chemické. Oproti tomu druhy, jež jsou charakterizovány chemicky i morfologicky, se zdají být monofyletickými taxony. Dutohlávky obecně

se vyznačují velkou mírou vnitrodruhové variability a svojí morfologií reagují na podmínky prostředí. Struktury na podéciu se mohou měnit, i pokud lišejník vytváří apotécia. Typickým příkladem tohoto jevu je *C. pleurota*, která, pokud je fertilní, přestává být sorediózní a morfologicky se stává velmi podobnou *C. coccifera* (např. Stenroos 1989a).

Zástupci skupiny *C. coccifera* obsahující zeorin si zaslouží další pozornost. Mimo molekulární analýzy využívající další marker je žádoucí studovat podrobně větší množství materiálu a pokusit se jasně definovat diakritické znaky vymezující jednotlivé linie.

Další červenoplodé dutohlávky

Do studie byly zahrnuty i další druhy červenoplodých dutohlávek. Cílem bylo přiblížit vztahy mezi zástupci skupiny *C. coccifera* a dalšími taxony. Vyšší jednotky než druhy však zůstaly ve většině případů nepodpořeny, popř. si výsledky zobrazené ve dvou různých stromech neodpovídaly. Nicméně získané sekvence mohou napomoci k rozšíření znalostí o postavení a vymezení některých druhů.

Signifikantně podpořena byla linie *Cladonia macilenta* s.l. V rámci tohoto taxonu bývá odlišován druh *C. floerkeana*, někteří autoři však postavení *C. floerkeana* zpochybňují (např. Wirth 1995). Výsledky ITS stromu nepotvrdili oprávněnost odlišování tohoto taxonu, je však nezbytné analyzovat větší množství materiálu.

Dalším v obou stromech vysoce podpořeným druhem je *Cladonia sulphurina*. Ačkoliv je tento druh morfologicky podobný *C. deformis*, přítomnost rozdílných sekundárních metabolitů ho charakterizuje dostatečně.

Stejně dobře podpořeným byl i druh *C. incrassata*. Nicméně byly získány pouze 3 identické sekvence genu pro β -tubulin, které pocházely se sběrů z různých částí Severní Ameriky. Pro potvrzení monofylie druhu *C. incrassata* je proto nutné analyzovat materiál z dalších geografických oblastí a použít další marker.

C. bellidiflora je druhem, který může být, vytvoří-li úzké pohárky, zaměněn za *C. metacorallifera*. Výsledky však potvrdily, že se jedná o taxony dobře rozlišené. Ve stromě pro ITS oblast vytvořily sekvence náležející druhu *C. bellidiflora* signifikantně podpořenou linii. Ve stromě pro gen pro β -tubulin však vznikly dvě linie. Podpory obou těchto větví jsou velmi nízké, na skutečný vztah mezi těmito dvěma liniemi se proto dá usuzovat jen těžko.

Fylogenetika

Výsledkem fylogenetické studie byly dva nekongruentní stromy, z nichž nebylo možné vytvořit finální konsenzuální strom. Pravděpodobným vysvětlením je nejspíš fenomén tzv. ancestrálního polymorfismu. Pokud se určitý gen vyskytuje v buňce ve více kopiích (např. oblast ITS), může dojít k tomu, že je v rámci jednoho organismu polymorfni (např. Printzen et al. 2003, Rosenberg & Nordborg 2002); to indikuje mladé druhy s krátkou historií reprodukční izolace.

Oblast ITS je jedním z nejčastěji používaných markerů při studiu fylogeneze hub, avšak, jak se zdá, při zkoumání vztahů mezi blízkými a nedávno odlišenými taxony nemusí být spolehlivá. Myllys et al. (2003), jež se věnovali fylogenezi druhů *Cladonia arbuscula* a *C. mitis*, získali podobně nejednoznačné výsledky. Jako pravděpodobnou příčinu uvádí právě ancestrální polymorfismus.

Další možnou interpretací získaných dat může být, že problematické taxony (*Cladonia coccifera*, *C. diversa* a *C. pleurota*) nemusí být reprodukčně oddělenými druhy, nýbrž populacemi, mezi kterými stále probíhá gen-flow. Takovou možnost zkoumali O'Brien et al. (2009) u rodu *Peltigera*, avšak nepotvrdili ji.

Kombinace markerů ITS oblasti a genu kódujícího β -tubulin byla úspěšně využita ve studii Stenroos et al. (2002b), nicméně v tomto případě byla pozornost zaměřena na vztahy na vyšších taxonomických úrovních. Autoři se proto se stejným problémem pravděpodobně nesetkali a stromy pro oba markery (v publikaci nezobrazené) mohly být kongruentní.

Na rozdíl od oblasti ITS se gen kódující β -tubulin vyskytuje v buňce obvykle v jediné kopii, je tedy spolehlivějším markerem než ITS oblast. Landvik et al. (2001) uvádějí možnost duplikace genu pro β -tubulin u některých zástupců oddělení Ascomycota, nicméně bližší podrobnosti této evoluční události nezmiňují; není tedy dosud jasné, které evoluční linie mohou mít ve svém genomu zařazeny paralogy genu pro β -tubulin. Vzhledem k charakteru získaných dat lze však předpokládat, že u dutohlávek se tento gen vyskytuje v jediné kopii. Při interpretaci stromů se proto přikláním spíše ke stromu pro gen pro β -tubulin.

Aby byla vyjasněna situace ohledně taxonomického postavení komplexu druhů obsahujících zeorin, je velmi žádoucí použít další marker, jež by se vyskytoval v buňce v jediné kopii a byl dostatečně variabilní.

ZÁVĚR

První část diplomové práce se zabývala rozšířením a ekologickými preferencemi zástupců skupiny *Cladonia coccifera*. Nejhojnějším druhem skupiny je *C. pleurota*, zatímco *C. metacorallifera* je na našem území druhem nejvzácnějším. Historický nález druhu *C. metacorallifera* z Ukrajiny je prvním údajem z tohoto území. Bylo zjištěno, že zástupci studované skupiny mají často specifické ekologické nároky: například *C. diversa* (taxon vymezený morfologicky a ekologicky) preferuje nestabilní substráty, *C. borealis* toleruje i ultrabazické substráty.

Námětem druhé části diplomové práce byla fylogenetická studie skupiny *C. coccifera*; studována byla oblast ITS a část genu kódující α -tubulin. Vznikly dva inkongruentní stromy, což bylo pravděpodobně způsobeno ancestrálním polymorfismem oblasti ITS. Bylo zjištěno, že druhy vymezené na základě chemických a morfologických znaků (tj. *C. borealis*, *C. carneola*, *C. metacorallifera*) jsou monofyletické. Oproti tomu postavení druhů s totožnými chemickými znaky (komplex druhů obsahující zeorin; *C. coccifera*, *C. deformis*, *C. diversa* a *C. pleurota*) potvrzeno nebylo a žádá si další studii.

Jedním z výstupů této diplomové práce je také klíč k určování červenoplodých dutohlávek oblasti střední Evropy, doplněný o SEM (scan electron microscopy) fotografie struktur vyskytujících se na povrchu zástupců skupiny *C. coccifera*.

SUMMARY

The ecological preferences and distribution of *Cladonia coccifera* group is the topic of the first part of this thesis. The field research as well as the historical research has shown that *Cladonia pleurota* is the most common species, whereas *C. metacorallifera* is the rarest species in the Czech Republic.

Phylogenetic relationships within *Cladonia coccifera* group were cladistically examined with ITS regions and partial β -tubulin gene. The analyse resulted in two incongruent trees. Incomplete lineage sorting and recombination were considered to be the main reason accounting for the incongruencies. The analysis has also shown that species distinguished morphologically and chemicaly (*C. borealis*, *C. carneola*, *C. metacorallifera*) are monophyletic. In opposite, the status of species with identical chemical characteristics (species containing zeroin - *C. coccifera*, *C. deformis*, *C. diversa* and *C. pleurota*) was not confirmed and requires further study.

LITERATURA

- Ahti T. & DePriest P.T.** (2001): New combinations of *Cladina* epithets in *Cladonia* (Ascomycotina: Cladoniaceae). - *Mycotaxon*, 78: 499-502.
- Ahti T. & Kashiwadani H.** (1984): The lichen genera *Cladia*, *Cladina*, and *Cladonia* in southern Chile. - In: H. Inoue (ed.): *Studies on Cryptogams in Southern Chile*. Kenseisha Ltd., Tokyo, pp. 125-151.
- Ahti T.** (1980): Taxonomic revision of *Cladonia gracilis* and its allies. - *Annales Botanici Fennici*, 17: 195-243.
- Ahti T.** (1990): New species of *Cladonia* from tropical South America. - *Lichenologist*, 22(3): 261-268.
- Ahti T.** (2000): Cladoniaceae. - *Flora Neotropica*, 78, *Organization for Flora Neotropica and New York Botanical Garden, Bronx*, 362 pp.
- Alexeeva N.** (2005): Lichens from islands of the Russian part of the Gulf of Finland. – *Folia Cryptogamica Estonica*, 41: 5–12.
- Aptroot A., Lisická E. & Pačlová** (2003): *Cladonia borealis*, *C. monomorpha* and *Physcia vitii* (lichenized Ascomycota), new to Slovakia. - *Biologia*, 58(4): 767-771.
- Argüello A., Del Prado R., Cubas P. & Crespo A.** (2007): *Parmelina quercina* (Parmeliaceae, Lecanorales) includes four phylogenetically supported morphospecies. - *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(3): 455-467.
- Articus K., Wedin M., Mattsson J.-E., Tibell L. & Grube M.** (2000): Phylogenetic studies in *Usnea*. - In "Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millenium: The Fourth IAL Symposium," *Abstract Book, Univ. of Barcelona, Barcelona*, 100pp.
- Asahina Y.** (1939): Japanische Arten der *Cocciferae* (*Cladonia-Cenomyce*). – *Journal of Japanese Botany*, 15(10, 11): 607-671.
- Asperges M.** (1986): Beschrijving en determinatietabel van de "roodbekermossen" *Cladonia* sp., groep *Cocciferae*, in België. - *Speciale uitgave van Natura Limburg*, 67pp.
- Beard K. H. & DePriest P. T.** (1996): Generic variation within and among mats of the reindeer lichen, *Cladina subtenuis*. - *Lichenologist*, 28(2): 171-182.
- Beiggi S. & Piercey-Normore M.D.** (2007): Evolution of ITS ribosomal RNA secondary structures in fungal and algal symbionts of selected species of *Cladonia* sect. *Cladonia* (Cladoniaceae, Ascomycota). - *Journal of Molecular Evolution*, 64(5): 528-542.
- Berger F. & Aptroot A.** (2002): Further contributions to the flora of lichens and lichenicolous fungi of the Azores. - *Arquipélago, Life and Marine Sciences*, A 19: 1-12.
- Blum O. B. & Kashevarov G. P.** (1992): The DNA homologies as a proof of the legitimacy of the establishment of the lichen genera *Lasallia* Mèrat, *Cladina* (Nyl.) Harm. and *Pseudevernia* Zopf. - In "2nd International Lichenological Symposium," *Abstracts (Suppl.)*, p. 1. Båstad.
- Bültmann H., Fartmann T., Dörsing M. & Hasse T.** (2006): Tagungsexkursion zu Kalkmagerrasen und Schwermetallfluren in ostwestfälischen Naturschutzgebieten. - In: *Bültmann, H., Fartmann, T. & T. Hasse (Hrsg.) (2006): Trockenrasen auf unterschiedlichen Betrachtungsebenen. Arb. Inst. Landschaftsökol., Münster*, 15: 155-171.
- Burgaz A. R. & Ahti T.** (1994): Contribution to the study of the genera *Cladina* and *Cladonia* in Spain. II. - *Nova Hedwigia*, 59(3-4): 399-440.

- Carbonero E.R., Montai A.V., Woranovicz-Barreira S.M., Gorin P.A.J. & Iacomini M.** (2002): Polysaccharides of lichenized fungi of three *Cladonia* spp.: significance as chemotypes. - *Phytochemistry*, 61: 681–686.
- Cezanne R., Eichler M., Kirschbaum U. & Windisch U.** (2008): Flechten als Anzeiger des Klimawandels. - *Sauteria*, 15: 159-174.
- Coxson D.S. & Marsh J.** (2001): Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests of northern interior British Columbia. - *Canadian Journal of Botany*, 79: 1449-1464.
- Culberson C. F. & Kristinsson H.** (1970): A standardized method for the identification of lichen products. - *Journal of Chromatography*, 46: 85-93.
- Culberson C. F.** (1970): Supplement to "Chemical and Botanical Guide to Lichen Products". - *The Bryologist*, 73: 177-377.
- Culberson C. F.** (1986): Biogenetic relationships of the lichen substances in the framework of systematics. - *Bryologist*, 89: 91–98.
- DePriest P. T.** (1993): Molecular innovations in lichen systematics: use of ribosomal and intron nucleotide sequences in *Cladonia chlorophaea* complex. - *Bryologist*, 96(3): 314-325.
- DePriest P. T.** (1994): Variation in *Cladonia chlorophaea* complex II: ribosomal DNA variation in a Southern Appalachian population. - *Bryologist*, 97(2): 117-126.
- des Abbayes H.** (1939): Revision monographique des *Cladonia* du sous-genre *Cladina*. - *Bulletin de la Societe Scientifique de Bretagne*, 16 (hors se'r. 2): 1–156.
- Dietrich M. & Bürgi-Meyer K.** (2005): *Cladonia metacorallifera* Asah. aus Schwarzenberg (Kt. Luzern) neu für die Schweiz. - *Meylania*, 34: 10-11.
- Doyle J.J. & Doyle J.L.** (1987): A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. - *Phytochemical Bulletin*, 19: 11-15.
- Esslinger T. L. & Egan R. S.** (1995): A sixth checklist of lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of continental United States and Canada. - *Bryologist*, 98(4): 467-549.
- Etayo J. & Burgaz A.R.** (1997): Contribution to the lichen-forming fungi from the Canary Islands III. The genus *Cladonia*. - *Annales Naturhistorisches Museum, Wien*, 99 B: 721-725.
- Evans A. W.** (1930): The *Cladoniae* of Connecticut. - *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 30: 357–510.
- Evans A. W.** (1944): Supplementary report on the *Cladoniae* of Connecticut. - *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 35: 519–626.
- Gardes M. & Bruns T. D.** (1993): ITS primers with enhanced specificity of basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts. - *Molecular Ecology*, 2: 113-118.
- Geiser D. M., Frisvad J. C. & Taylor J. W.** (1998): Evolutionary relationships in *Aspergillus* section *Fumigati* inferred from partial β -tubulin and hydrophobin DNA sequences. - *Mycologia*, 90: 831–845.
- Geiser L.H., Dillman K.L., Derr C.C. & Stensvold M.C.** (1998): Lichens and allied fungi of southeast Alaska. - In: *Glenn M.G., Harris R.C., Dirig R. & Cole M.S. (eds), Lichenographia Thomsoniana: North American Lichenology in honor of John W. Thomson*, p. 201-243, Mycotaxon Ltd., Ithaca, New York.
- Groner U.** (2005): Neue, seltene und interessante Flechten 1. - *Meylania*, 34: 8-10.
- Guo S. & Kashiwadani H.** (2004): Recent study on the phylogeny of the genus *Cladonia* (s. lat.) with the emphasis on the integrative biology. - In: *Akiyama S. et al. (eds.), Proceedings of the 5th and 6th Symposia on Collection Building and Natural History Studies in Asia and the Pacific Rim*, p. 207-225, National Science Museum, Tokyo.

- Guo S.Y.** (1999): Fungal flora of tropical Guangxi, China: the lichen family Cladoniaceae. - *Mycotaxon* 72: 339–347.
- Hafellner J., Obermayer W., Breuss O., Türk R.** (2003): Flechtenfunde in den Schladminger Tauern in der Steiermark (BLAM-Exkursion 2001) [Lichen records from the Schladminger Tauern in Styria (BLAM-excursion 2001)]. - *Herzogia*, 16: 187-206.
- Hamer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D.** (2001): PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. - *Paleontologia electronica*. 4(1): 9.
- Hansen E.S.** (2006): New or interesting Greenland lichens X. - *Cryptogamie*, 27(3): 271-277.
- Hasse T. & Daniëls F.J.A.** (2006): Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. - *Journal of Vegetation Science*, 17: 135-146.
- Hasse T.** (2005): Charakterisierung der Sukzessionsstadien im Spergulo-Corynephorum (Silbergrasfluren) unter besonderer Berücksichtigung der Flechten [Characterisation of the successional stages in the Spergulo-Corynephorum (*Corynephorus* grasslands) with particular emphasis on lichens]. - *Tuexenia*, 25: 407-424.
- Hepperle D.** (2004): SeqAssem©. A sequence analysis tool, contig assembler and trace data visualization tool for molecular sequences. Win32-Version.
- Holien H. & Hilmo O.** (1991): Contributions to the lichen flora of Norway, primarily from the central and northern counties. - *Gunneria*, 65: 1-38.
- Huneck S. & Yoshimura I.** (1996): Identification of Lichen Substances. - *Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg*. 493 pp.
- Huovinen K., Ahti T. & Stenroos S.** (1989): The composition and contents of aromatic lichen substances in *Cladonia*, section *Cocciferae*. - *Annales Botanici Fennici*, 26: 133-148.
- Choisy M.** (1928): Sur le phylétisme des Ascomycètes du genre *Cladonia* (Lichens). - *Bulletin de la Societe mycologique de France*, 43: 267–271.
- Christensen S.N. & Johnsen I.** (2001): The lichen-rich coastal heath vegetation on the isle of Anhold, Denmark - description, history and development. - *Journal of Coastal Conservation*, 7: 1-12.
- Ihlen P.G. & Tønsberg T.** (1994): The distribution of *Cladonia borealis* in Norway. - *Graphis Scripta*, 6(1): 27-29.
- Kärkkäinen K.** (1999): Taxonomic review of the *Cladonia subcariosa* group in sect. *Helopodium*. - In "XVI International Botanical Congress," Abstracts: p. 322. St. Louis, MO.
- Kashevarov G. P.** (1992): Gene systematics of species belonging to the Cladoniaceae family (Lichenes). - *Ukrainskyi Botanichnyi Zhurnal*, 49(5): 95–99.
- Kim J.H., Ahn I.-Y., Hong S.G., Andreev M., Lim K.-M., Oh M.J., Koh Y.J. & Hur J.S.** (2006): Lichen flora around the Korean Antarctic Scientific Station, King George Island, Antarctic. - *Journal of Microbiology*, 44(5): 480-491.
- Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W. and Stalpers J. A. (eds.)** (2008): Ainsworth & Bisby'S Dictionary of the fungi. 10th edition – *Wallingford*, 771 p.
- Kowalewska A. & Kukwa M.** (2004): *Cladonia metacorallifera* (lichenized Ascomycota, Cladoniaceae) new to Poland and additional record from Slovakia. – *Biologia, (Bratislava)* 59(4): 433-434.
- Krog H.** (1968): The macrolichens of Alaska. - *Norsk Polarinstittut Skrifter*, 144: 1-180.
- Křisa B. & Prášil K.** (1994): Sběr, preparace a konzervace rostlinného materiálu. - *PřF UK, Praha*, 184 pp.
- Kuborn F. & Diederich P.** (2008): Die silicolen Flechten im Naturpark Obersauer (Luxemburg) . - *Bulletin*

de la Société des naturalistes luxembourgeois, 109: 17-34.

Landvik S., Eriksson O.E., Berbee M.L. (2001): *Neolecta* - a fungal dinosaur? Evidence from beta-tubulin amino acid sequences. - *Mycologia*, 93: 1151-1163.

Lee J.S., Lee H.K., Hur J.-S., Andreev M. & Hong S.G. (2008): Diversity of the Lichenized Fungi in King George Island, Antarctica, Revealed by Phylogenetic Analysis of Partial Large Subunit rDNA Sequences. - *J. Microbiol. Biotechnol.*, 18(6): 1016-1023.

Lendemer J. C. (2007): Lichens of Eastern North America Exsiccati, Fascicle V, Nos. 201-250. - *Opuscula Philolichenum*, 4: 69-80.

Lisická E. & Türk R. (2004): Lišajníky vrcholovej časti Lomnického štítu. - *Studie o Tatranskom národnom parku*, 7(40): 213-220.

Lisická E. (2005): The Lichens of the Tatra Mountains. - *Veda, Slovak Academy of Sciences, Bratislava*, 439 pp.

Liška J., Palice Z. & Slavíková Š. (2008): Checklist and Red List of lichens of the Czech Republic. - *Preslia*, 80: 151-182.

Llimona X. & Hladun N. L. (2001): Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. - *Bocconea*, 14: 5-581.

Mattick F. (1938): Systembildung und phylogenie der Gattung *Cladonia*. - *Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, 58B: 215-234.

Mattick F. (1940): Übersicht der Flechtengattung *Cladonia* in neuer systematischer Anordnung. - *Feddes repertorium specierum novarum regni vegetabilis*, 49: 140-168.

Mrak T., Mayrhofer H & Batic F. (2004): Contributions to the lichen flora of Slovenia XI. Lichens from the vicinity of Lake Bohinj (Julian Alps) [Beiträge zur Flechtenflora von Slowenien XI. Flechten aus dem Gebiet um den Wocheiner See (Julische Alpen)]. - *Herzogia*, 17: 107-127.

Myllys L., Lohtande, K. & Tehler A. (2000). β -tubulin, ITS and Group I intron sequences resolve the phylogeny of a putative species pair *Physcia aipolia* and *P. caesia*. (Lecanorales, Ascomycetes). - *Botaniska Institutionen, Stockholms Universitet, Stockholm*.

Myllys L., Stenroos S., Thell A. & Ahti T. (2003): Phylogeny of bipolar *Cladonia arbuscula* and *Cladonia mitis* (Lecanorales, Euascomycetes). - *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27: 58-69.

O'Brien H.E., Miadlikowska J. & Lutzoni F. (2009): Assessing reproductive isolation in highly diverse communities of the lichen-forming fungal genus *Peltigera*. - *Evolution*, 63(8): 2076-2086.

Oksanen I. (1999): Taxonomic status of *Cladonia* sect. *Ascyphiferae* (lichen-forming Ascomycota). - In "XVI International Botanical Congress," Abstracts: p. 324. St. Louis, MO.

Orange A., James P.W. & White F.J. (2001): Microchemical Methods for the Identification of Lichens. - *British Lichen Society*, 101 pp.

Osyczka P. (2005): A note about new and rarely recorded taxa of the genus *Cladonia* from the arctic island Spitsbergen (Svalbard). - *Acta Societatus Botanicorum Poloniae*, 74(3): 243-246.

Osyczka P. (2006a): The lichen genus *Cladonia* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycota) from Spitsbergen. - *Polish Polar Research*, 27(3): 207-242.

Osyczka P. (2006b): *Cladonia borealis* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycota) in the Polish Carpathians. - *Polish Botanical Journal*, 51(2): 230-232.

Osyczka P., Węgrzyn M. & Flakus A. (2006): Two species of the genus *Cladonia* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycota) new to the Polish Tatra Mts. - *Polish Botanical Journal*, 51(2): 233-235.

Palice Z. (1996): Lišajníky karú Černého a Plešného jezera. - Ms., 90 pp. [Mgr. thesis, Přírodovědecká

fakulta UK Praha].

Peksa O. (2003): Diverzita a ekologie lišejníků Povydrří. - Ms., 133 pp. [Mgr. thesis, Přírodovědecká fakulta UK Praha].

Peksa O., Bouda F., Halda J. P., Kocourková J., Liška J., Malíček J., Müller A., Palice Z., Slavíková-Bayerová Š., Svoboda D. & Vondrák J. (2007): Lišejníky zaznamenané během 19. podzimních bryologicko-lichenologických dnů na Kokofínsku. - *Bryonora*, 39: 12-20.

Pišút I. (1997): Zaujímavější nálezy lišajníkov zo Slovenska 4. - [*Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti*](#), 19: 68-71.

Printzen C., Ekman S. & Tonsbeg T. (2003): Phylogeography of *Cavernularia hultenii*: evidence of slow genetic drift in a widely disjunct lichen. - *Molecular Ecology*, 12: 1473–1486.

Purvis O. W. & James P. W. (1992). *Cladonia*. In Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P.W. & Moore D.M. (eds.) : The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. - *Natural History Museum Publications & British Lichen Society, London*. p. 188-210.

Randlane T. & Saag A. (1999): Second checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia. - *Folia Cryptogamica Estonica*, 35: 1-132.

Ronquist F. & Huelsenbeck J.P. (2003): MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. - *Bioinformatics*, 19: 1572–1574.

Rosenberg N.A. & Nordborg M. (2002): Genealogical trees, coalescent theory, and the analysis of genetic polymorphisms. - *Nature Reviews Genetics*, 3: 380-390.

Roux C., Coste C, Bricaud O. & Masson D. (2007): Lichens et champignons lichénicoles du parc national des Cévennes (France) 4 — Le massif de l'Aigoual. - *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence*, 58: 103-125.

Ruoss E. & Ahti T. (1989): Systematics of some reindeer lichens (*Cladonia* subg. *Cladina*) in Southern Hemisphere. - *Lichenologist*, 21(1): 29-44.

Sandstede H. (1931): Die Gattung *Cladonia*. - In: *Rabenhorsts Kryptogamenflora, Leipzig*, 2nd IX., Abt. Abt. 4 (2): 1-531.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T. & Vitikainen O. (2004): Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. - *Museum of Evolution, Uppsala University*, 359 pp.

Scholz P. (2000): Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschland. - *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, 31: 1-298.

Steinová J. (2006): Chemotaxonomická studie skupiny *Cladonia coccifera*. – 22 p., Ms. [Bc thesis, Přírodovědecká fakulta UK Praha].

Stenroos S. & Ahti T. (1990): The lichen family Cladoniaceae in Tierra del Fuego: problematic or otherwise noteworthy taxa. - *Annales Botanici Fennici*, 27: 317-327.

Stenroos S. & Ahti T. (1992): The family Cladoniaceae in the Falkland Islands. - *Annales Botanici Fennici*, 29: 67-73.

Stenroos S. & DePriest P.T. (1998): SSU rDNA phylogeny of cladoniiform lichens. - *American Journal of Botany*, 85(11): 1548-1559.

Stenroos S. (1989a): Taxonomy of the *Cladonia coccifera* group 1. - *Annales Botanici Fennici*, 26: 157-168.

Stenroos S. (1989b): Taxonomy of the *Cladonia coccifera* group 2. - *Annales Botanici Fennici*, 26: 307-317.

Stenroos S. (1993): Taxonomy and distribution of the lichen family Cladoniaceae in the Antarctic and peri-

Antarctic regions. - *Cryptogamic Botany*, 3: 310–344.

Stenroos S. (1995): Cladoniaceae (Lecanorales, lichenized Ascomycotina) in the flora of Chile. - *Gayana Botanica*, 52(2): 89-131.

Stenroos S., Ahti T. & Hyvönen J. (1997): Phylogenetic analysis of the genera *Cladonia* and *Cladina* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycota). - *Plant Systematics and Evolution*, 207: 43-58.

Stenroos S., Myllys L., Thell A. & Hyvönen J. (2002a): Phylogenetic hypotheses: Cladoniaceae, Stereocaulaceae, Baeomycetaceae, and Icmadophilaceae revisited. - *Mycological Progress*, 1(3): 267-282.

Stenroos S., Hyvönen J., Myllys L., Thell A. & Ahti T. (2002b): Phylogeny of the genus *Cladonia* s.lat. (Cladoniaceae, Ascomycetes) inferred from molecular, morphological, and chemical data. - *Cladistics*, 18: 237–278

Sterner E. & Mayrhofer H. (2003): Ein Beitrag zur Diversität von lichenisierten Pilzen im Gebiet des Lachtals (Wölzer Tauern, Steiermark, Österreich). - *Fritschiana*, 41: 1-19.

Tamura K., Dudley J., Nei M. & Kumar S. (2007): MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. - *Molecular Biology and Evolution*, 24: 1596-1599. (Publication PDF at <http://www.kumarlab.net/publications>)

Tønnesberg T. (1975): *Cladonia metacorallifera* new to Europe. - *Norwegian Journal of Botany*, 22(2): 129-132.

Tønnesberg T. (1992): The sorediate and isidiate, corticolous, crustose lichens in Norway. - *Sommerfeltia*, 14: 1-331.

Tretiach, M. (1992): Lichenological studies in NE-Italy V: New records from Friuli-Venezia Giulia. - *Studia Geobotanica*, 12: 3-60.

Tsai H. F., Liu J. S., Staben C., Christensen M. J., Latch G. C., Siegel M. R. & Schardl C. L. (1994): Evolutionary diversification of fungal endophytes of tall fescue grass by hybridization with *Epichloe* species. - *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 91: 2542–2546.

Vainio E. (1887): Monographia Cladoniarum universalis. Pars prima. Partie systématique et descriptive. - *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 4: 1-510.

Vainio E. (1894): Monographia Cladoniarum Universalis II. - *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 10: 1-499.

Vainio E. (1897): Monographia Cladoniarum universalis. III. - *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 14(1): 1-268.

van den Boom P. P. G. & Palice Z. (2006): Some interesting lichens and lichenicolous fungi from the Czech Republic. - *Czech Mycology*, 58(1-2): 105-116.

Vězda A. & Liška J. (1999): Katalog lišejníků České Republiky. - *Botanický ústav ČSAV, Průhonice*, 283 pp.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S. & Ulvinen T. (1997): Checklist of lichens and allied fungi of Finland. - *Norrinia*, 6: 1-123.

Wedin M., Döring H. & Ekman S. (2000): Molecular phylogeny of the lichen families Cladoniaceae, Sphaerophoraceae, and Stereocaulaceae (Lecanorales, Ascomycotina). - *Lichenologist*, 32(2): 171-187.

White F. J. & James P. W. (1985): A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. - *British Lichen Society Bulletin*, 57 (supplement): 1-41.

White T. J., Bruns T., Lee S., & Taylor J. W. (1990): Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. - In: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*, eds. Innis, M. A., D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, and T. J. White. Academic Press, Inc., New York: 315-322.

Wirth V. (1990): Neufunde von Flechten in Baden-Württemberg und anderen Regionen Deutschlands. - *Herzogia*, 8: 305-334.

Wirth V. (1995): Flechtenflora 2. Aufl. - *Ulmer*, 661 pp.

Yazici K., Aptroot A., Etayo J., Aslan A. & Guttová A. (2008): Lichens from the Batman, Mardin, Osmaniye, and Sivas regions of Turkey. - *Mycotaxon*, 103: 141–144.

Zhurbenko M. & Ahti T. (2005): Contribution to the study of the lichen genera *Cladina* and *Cladonia* in the Russian Arctic, mainly from Taimyr Peninsula and Severnaya Zemlya. - *Nova Hedwigia*, 81(1-2): 79-95.

PŘÍLOHA

KLÍČ K URČOVÁNÍ ČERVENOPLODÝCH DUTOHLÁVEK

Klíč slouží k určování středoevropských zástupců červenoplodých dutohlávek. Za klíčem je umístěna přehledná tabulka struktur vyskytujících se na podéciích rodu *Cladonia* a fotografie těchto struktur zástupců skupiny *C. coccifera*. Dále je přiložena tabulka obsahových látek jednotlivých taxonů a obrázky TLC desek zobrazující některé z nich.

- 1) Přízemní šupiny a podécia reagují **K+ jasně žlutě, P+ (žluto)oranžově**, celkové barevné vyznění stélky **šedavé**, přítomna kyselina thamnolová..... **2**
 Přízemní šupiny a podécia **K-, P-**, stélka má většinou **žlutavý** nádech (kyselina usnová), k. thamnolová chybí..... **5**
- 2) Přízemní šupiny **velké** (až 1 cm), lasturovité, na okraji a zespodu obvykle **sorediální**, bazální části šupin často oranžově zbarvené. Podécia mohou chybět, pokud vyvinuta, jsou na povrchu vrchní části moučnatě sorediální, mohou tvořit pohárky, popř. jsou šídlovitá. → ***C. digitata***
 Přízemní šupiny **malé** (max. 4 mm), laločnaté, obvykle **bez soredií** (popř. velmi málo sorediální). **3**
- 3) Podécia zakončena **pohárky**, pohárky úzké, jejich okraj celistvý nebo zubatý; zřídka mohou pohárky chybět. Na povrchu zrnitě sorediální. Přízemní šupiny do 3 mm, na svrchní části šedé, zespodu bílé až oranžové, většinou bez soredií, příp. zespodu trochu zrnitě sorediální. → ***C. polydactyla***
 Podécia **bez pohárků**, podécia šídlovitá, válcovitá či v horní části rozvětvená; na povrchu kornatá nebo sorediální. **4**
- 4) **Podécia částečně kornatá, částečně sorediální**, nevětvená nebo relativně často rozvětvená několika málo krátkými větévkami, obvykle s nápadnými apotécií. Přízemní šupiny malé. → ***C. floerkeana***
 Podécia téměř **na celém povrchu moučnatě sorediální**, zřídka kornatá, na bázi mohou být šupinatá. Apothécia často chybí, pokud jsou přítomna, bývají zpravidla malá. Přízemní šupiny obvykle bohatě vyvinuté. → ***C. macilenta***
 Podécia s deformovanými popř. nenápadnými úzkými pohárky, v mladších stádiích vývoje mohou být pohárky redukovány nebo mohou být podécia válcovitá, (v tomto případě je těžké odlišit od předchozích dvou druhů). Obvykle zrnitě sorediální, často mezi sorediemi přítomny malé šupinky. Přízemní šupiny většinou vyvinuty, malé (do 3 mm), zespodu slabě sorediální, laločnaté až dřípáté. → ***C. polydactyla***
- 5) Podécia a přízemní šupiny šedé či na sorediálních částech bělavé, podécia šídlovitá či válcovitá, popř. rozdvojená. Podécia **KC-**, chybí k. usnová. **4**
 Podécia a přízemní šupiny mají spíše zelenožlutavý nádech, reaguje **KC+**, k. usnová je přítomna. **6**
- 6) Přízemní šupiny na spodní straně **bohatě sorediální**, početné, malé (do 4 mm), jemně vroubkované až hluboce laločnaté. Podécia jsou **drobná** (max. 1 cm), většinou zkroucená, válcovitá nebo na vrcholu ztlustlá, zpravidla bez pohárků, jednoduchá nebo nahoře větvená. Reaguje UV+ bíle. Přítomna k. usnová a squamatová. Vyskytuje se převážně na rašeliníštích (rašelinných borech). → ***C. incrassata***
 Přízemní šupiny **nejsou sorediální**, popř. jsou slabě sorediální, podécia **vyšší** než 1 cm. **7**
- 7) Podécia **bez soredií**, na spodní části většinou bez kůry. Na povrchu podécia se vyskytují různé struktury: destičky, granule, mikrošupiny, šupiny. **8**
 Podécia alespoň v horní části **sorediální**. **12**
- 8) Stélka **UV-**, přítomen zeorin, u staršího materiálu (více než 3 roky) na povrchu jehlicovité krystalky. **9**
 Stélka reaguje **UV+** (jasně "ice-blue" nebo nenápadně šedomodře – stélka se doporučuje rozdrtit). U staršího materiálu nejsou přítomny krystalky. Neobsahuje zeorin. **10**
- 9) Na povrchu podécia šupinovitě destičky nepravidelného tvaru, povrch podécia síťovitě kornatý. → ***C. coccifera***
 Povrch podécia často hustě šupinatý ve spodní části, v horní části a uvnitř pohárku přítomny granule, mikrošupiny a destičky. Vyskytuje se v nižších nadmořských výškách, často na písčitéch substrátech či břidlici. Uplatňuje se v počátečních stádiích sukcese. → ***C. diversa***

- 10) Stélka reaguje **UV+ nenápadně šedomodře** (stélka se doporučuje rozdrtit). Podécia zčásti bez kůry, na povrchu **puchýřnaté destičky**. Přítomna kyselina usnová a barbatová. → **C. borealis**
- Stélka reaguje **UV+ "ice-blue"**, povrch podécia pokryt **šupinami či mikrošupinami**. 11
- 11) Podécia relativně vysoká (2-6 cm), většinou netvoří pohárky, pokud ano, pak úzké. Povrch podécia je pokryt šupinami. Přítomna k. usnová a squamatová. → **C. bellidiflora**
- Podécia vysoká max. 3 cm, vždy tvoří pohárky. Na povrchu mikrošupiny (0,2-0,4 mm). Starší části podécia **černající**. K. usnová, squamatová, **didymová**. → **C. metacorallifera**
- 12) Tvoří **zrnité sorédie** (> 50 μm), zřídka i moučnaté. Podécia menší (max. 3 cm) s širokými postupně se rozšiřujícími pohárky. Na bázi povrch podécia často pokryt kůrou. Pokud jsou přítomna apotécia, mohou se na povrchu podécia vyskytnout i další struktury – bradavičky, šupiny atd., podécia pak mohou být skoro celá kornatá. → **C. pleurota**
- Tvoří moučnaté sorédie (< 50 μm), podécia většinou vyšší (dosahují až 5 cm), podécia pouze na bázi kornatá. Přítomny úzké pohárky nebo pohárky zcela chyběj. 13
- 13) Stélka **UV-**. Tvoří ± pravidelné trumpetovité pohárky, přízemní šupiny malé (0,5-3 mm). Přítomna k. usnová, zeorin. → **C. deformis**
- Stélka reaguje **UV+**. Podécia většinou bez pohárků, pokud pohárky přítomny, pak jsou nepravidelné a rozdrštěné. Přízemní šupiny většinou větší (2-8 mm). Přítomna k. usnová a **squamatová**. → **C. sulphurina**

struktura	variace	definice
sorédie		drobné, kulaté, nekornaté shluky hyf
	práškovité	průměr < 25 μm
	moučnaté	25-50 μm
	zrnité	50-150 μm
granulky		kulaté nebo trochu nepravidelné, povrch kornatý či nekornatý, velikost variabilní (> 150 μm)
destičky		kulaté, více či méně ploché kousky kůry, připojené centrálně, velikost variabilní
	šupinovité	okraje nepravidelně odstávající
	ploché	rovné, svrchní povrch plochý
	puchýřnatý	svrchní povrch lehce konvexní
mikrošupiny		kousky kůry ve formě velmi malých šupin, vyčnívající směrem dolů, často pokrývá dřeňovou vrstvu
šupiny		výběžky kůry, velikost variabilní, často připomínající primární šupiny

tab. č. 11: Charakteristika struktur vyskytujících se na povrchu podecií červenoplodých dutohlávek

ZÁVĚR

První část diplomové práce se zabývala rozšířením a ekologickými preferencemi zástupců skupiny *Cladonia coccifera*. Nejhojnějším druhem skupiny je *C. pleurota*, zatímco *C. metacorallifera* je na našem území druhem nejvzácnějším. Historický nález druhu *C. metacorallifera* z Ukrajiny je prvním údajem z tohoto území. Bylo zjištěno, že zástupci studované skupiny mají často specifické ekologické nároky: například *C. diversa* (taxon vymezený morfologicky a ekologicky) preferuje nestabilní substráty, *C. borealis* toleruje i ultrabazické substráty.

Námětem druhé části diplomové práce byla fylogenetická studie skupiny *C. coccifera*; studována byla oblast ITS a část genu kódující α -tubulin. Vznikly dva inkongruentní stromy, což bylo pravděpodobně způsobeno ancestrálním polymorfismem oblasti ITS. Bylo zjištěno, že druhy vymezené na základě chemických a morfologických znaků (tj. *C. borealis*, *C. carneola*, *C. metacorallifera*) jsou monofyletické. Oproti tomu postavení druhů s totožnými chemickými znaky (komplex druhů obsahující zeorin; *C. coccifera*, *C. deformis*, *C. diversa* a *C. pleurota*) potvrzeno nebylo a žádá si další studii.

Jedním z výstupů této diplomové práce je také klíč k určování červenoplodých dutohlávek oblasti střední Evropy, doplněný o SEM (scan electron microscopy) fotografie struktur vyskytujících se na povrchu zástupců skupiny *C. coccifera*.

SUMMARY

The ecological preferences and distribution of *Cladonia coccifera* group is the topic of the first part of this thesis. The field research as well as the historical research has shown that *Cladonia pleurota* is the most common species, whereas *C. metacorallifera* is the rarest species in the Czech Republic.

Phylogenetic relationships within *Cladonia coccifera* group were cladistically examined with ITS regions and partial β -tubulin gene. The analyse resulted in two incongruent trees. Incomplete lineage sorting and recombination were considered to be the main reason accounting for the incongruencies. The analysis has also shown that species distinguished morphologically and chemicaly (*C. borealis*, *C. carneola*, *C. metacorallifera*) are monophyletic. In opposite, the status of species with identical chemical characteristics (species containing zeorin - *C. coccifera*, *C. deformis*, *C. diversa* and *C. pleurota*) was not confirmed and requires further study.

PŘÍLOHA

KLÍČ K URČOVÁNÍ ČERVENOPLODÝCH DUTOHLÁVEK

Klíč slouží k určování střeoevropských zástupců červenoplodých dutohlávek. Za klíčem je umístěna přehledná tabulka struktur vyskytujících se na podéciích rodu *Cladonia* a fotografie těchto struktur zástupců skupiny *C. coccifera*. Dále je přiložena tabulka obsahových látek jednotlivých taxonů a obrázky TLC desek zobrazující některé z nich.

- 1) Přízemní šupiny a podécia reagují **K+ jasně žlutě, P+ (žluto)oranžově**, celkové barevné vyznění stélky **šedavé**, přítomna kyselina thamnolová..... **2**
 Přízemní šupiny a podécia **K-, P-**, stélka má většinou **žlutavý** nádech (kyselina usnová), k. thamnolová chybí..... **5**
- 2) Přízemní šupiny **velké** (až 1 cm), lasturovité, na okraji a zespodu obvykle **sorediální**, bazální části šupin často oranžově zbarvené. Podécia mohou chybět, pokud vyvinuta, jsou na povrchu vrchní části moučnatě sorediální, mohou tvořit pohárky, popř. jsou šídlovitá. → **C. digitata**
 Přízemní šupiny **malé** (max. 4 mm), laločnaté, obvykle **bez soredií** (popř. velmi málo sorediální). **3**
- 3) Podécia zakončena **pohárky**, pohárky úzké, jejich okraj celistvý nebo zubatý; zřídka mohou pohárky chybět. Na povrchu zrnitě sorediální. Přízemní šupiny do 3 mm, na svrchní části šedé, zespodu bílé až oranžové, většinou bez soredií, příp. zespodu trochu zrnitě sorediální. → **C. polydactyla**
 Podécia **bez pohárků**, podécia šídlovitá, válcovitá či v horní části rozvětvená; na povrchu kornatá nebo sorediální. **4**
- 4) **Podécia částečně kornatá, částečně sorediální**, nevětvená nebo relativně často rozvětvená několika málo krátkými větévkami, obvykle s nápadnými apotécií. Přízemní šupiny malé. → **C. floerkeana**
 Podécia téměř **na celém povrchu moučnatě sorediální**, zřídka kornatá, na bázi mohou být šupinatá. Apothécia často chybí, pokud jsou přítomna, bývají zpravidla malá. Přízemní šupiny obvykle bohatě vyvinuté. → **C. macilenta**
 Podécia s deformovanými popř. nenápadnými úzkými pohárky, v mladších stádiích vývoje mohou být pohárky redukovány nebo mohou být podécia válcovitá, (v tomto případě je těžké odlišit od předchozích dvou druhů). Obvykle zrnitě sorediální, často mezi sorediemi přítomny malé šupinky. Přízemní šupiny většinou vyvinuté, malé (do 3 mm), zespodu slabě sorediální, laločnaté až dřívátné. → **C. polydactyla**
- 5) Podécia a přízemní šupiny šedé či na sorediálních částech bělavé, podécia šídlovitá či válcovitá, popř. rozdvojená. Podécia **KC-**, chybí k. usnová. **4**
 Podécia a přízemní šupiny mají spíše zelenožlutavý nádech, reaguje **KC+**, k. usnová je přítomna. **6**
- 6) Přízemní šupiny na spodní straně **bohatě sorediální**, početné, malé (do 4 mm), jemně vroubkované až hluboce laločnaté. Podécia jsou **drobná** (max. 1 cm), většinou zkroucená, válcovitá nebo na vrcholu ztlustlá, zpravidla bez pohárků, jednoduchá nebo nahoře větvená. Reaguje UV+ bíle. Přítomna k. usnová a squamatová. Vyskytuje se převážně na rašeliništích (rašelinných borech). → **C. incrassata**
 Přízemní šupiny **nejsou sorediální**, popř. jsou slabě sorediální, podécia **vyšší** než 1 cm. **7**
- 7) Podécia **bez soredií**, na spodní části většinou bez kůry. Na povrchu podécia se vyskytují různé struktury: destičky, granule, mikrošupiny, šupiny. **8**
 Podécia alespoň v horní části **sorediální**. **12**
- 8) Stélka **UV-**, přítomen zeorin, u staršího materiálu (více než 3 roky) na povrchu jehlicovité krystalky. **9**
 Stélka reaguje **UV+** (jasně "ice-blue" nebo nenápadně šedomodře – stélka se doporučuje rozdrtit). U staršího materiálu nejsou přítomny krystalky. Neobsahuje zeorin. **10**
- 9) Na povrchu podécia šupinovitě destičky nepravidelného tvaru, povrch podécia síťovitě kornatý. → **C. coccifera**

Povrch podécia často hustě šupinatý ve spodní části, v horní části a uvnitř pohárku přítomny granule, mikrošupiny a destičky. Vyskytuje se v nižších nadmořských výškách, často na písčitéch substrátech či břidlicí. Uplatňuje se v počátečních stádiích sukcese. → **C. diversa**

- 10) Stélka reaguje **UV+ nenápadně šedomodře** (stélka se doporučuje rozdrtit). Podécia zčásti bez kůry, na povrchu **puchýřnaté destičky**. Přítomna kyselina usnová a barbatová. → **C. borealis**

Stélka reaguje **UV+ "ice-blue"**, povrch podécia pokryt **šupinami či mikrošupinami**. **11**

- 11) Podécia relativně vysoká (2-6 cm), většinou netvoří pohárky, pokud ano, pak úzké. Povrch podécia je pokryt šupinami. Přítomna k. usnová a squamatová. → **C. bellidiflora**

Podécia vysoká max. 3 cm, vždy tvoří pohárky. Na povrchu mikrošupiny (0,2-0,4 mm). Starší části podécia **černající**. K. usnová, squamatová, **didymová**. → **C. metacorallifera**

- 12) Tvoří **zrnité sorédie** (> 50 µm), zřídka i moučnaté. Podécia menší (max. 3 cm) s širokými postupně se rozšiřujícími pohárky. Na bázi povrch podécia často pokryt kůrou. Pokud jsou přítomna apotécia, mohou se na povrchu podécia vyskytnout i další struktury – bradavičky, šupiny atd., podécia pak mohou být skoro celá kornatá. → **C. pleurota**

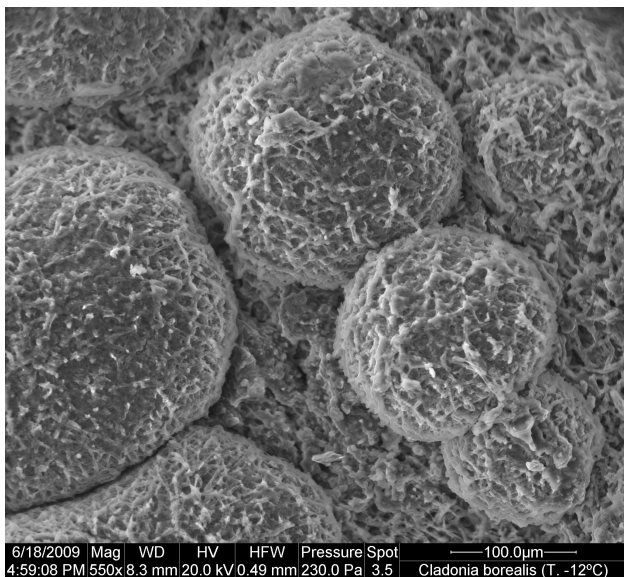
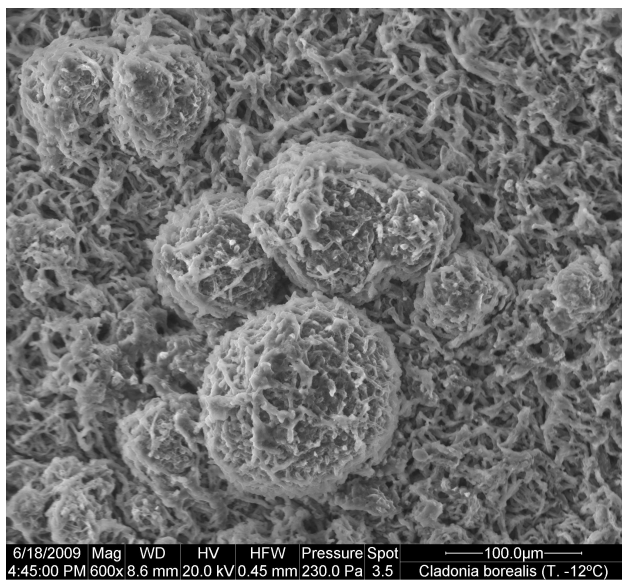
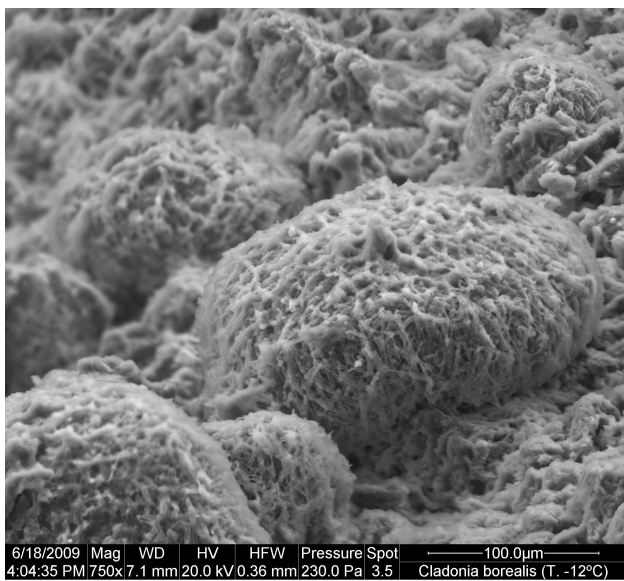
Tvoří moučnaté sorédie (< 50 µm), podécia většinou vyšší (dosahují až 5 cm), podécia pouze na bázi kornatá. Přítomny úzké pohárky nebo pohárky zcela chybějí. **13**

- 13) Stélka **UV-**. Tvoří ± pravidelné trumpetovité pohárky, přizemní šupiny malé (0,5-3 mm). Přítomna k. usnová, zeorin. → **C. deformis**

Stélka reaguje **UV+**. Podécia většinou bez pohárků, pokud pohárky přítomny, pak jsou nepravidelné a rozdířené. Přizemní šupiny většinou větší (2-8 mm). Přítomna k. usnová a **squamatová**. → **C. sulphurina**

struktura	variace	definice
sorédie		drobné, kulaté, nekornaté shluky hyf
	práškovité	průměr < 25 µm
	moučnaté	25-50 µm
	zrnité	50-150 µm
granulky		kulaté nebo trochu nepravidelné, povrch kornatý či nekornatý, velikost variabilní (> 150 µm)
destičky		kulaté, více či méně ploché kousky kůry, připojené centrálně, velikost variabilní
	šupinovitě	okraje nepravidelně odstávající
	ploché	rovné, svrchní povrch plochý
	puchýřnatý	svrchí povrch lehce konvexní
mikrošupiny		kousky kůry ve formě velmi malých šupin, vyčnívající směrem dolů, často pokrývá dřeňovou vrstvu
šupiny		výběžky kůry, velikost variabilní, často připomínající primární šupiny

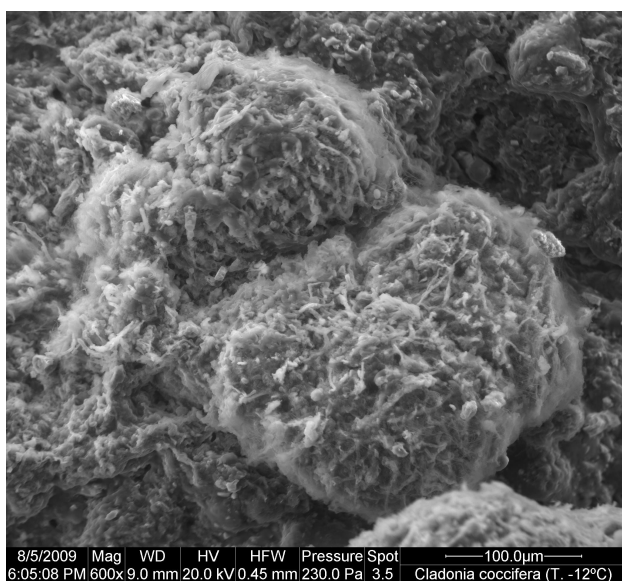
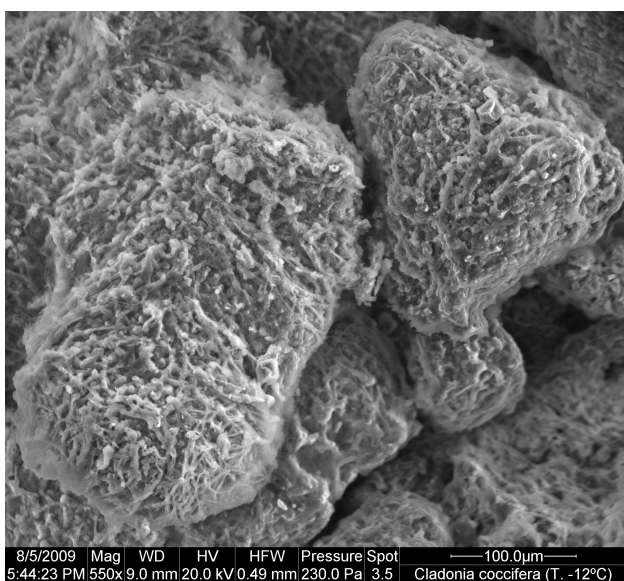
tab. č. 11: Charakteristika struktur vyskytujících se na povrchu podecií červenoplodých dutohlávek

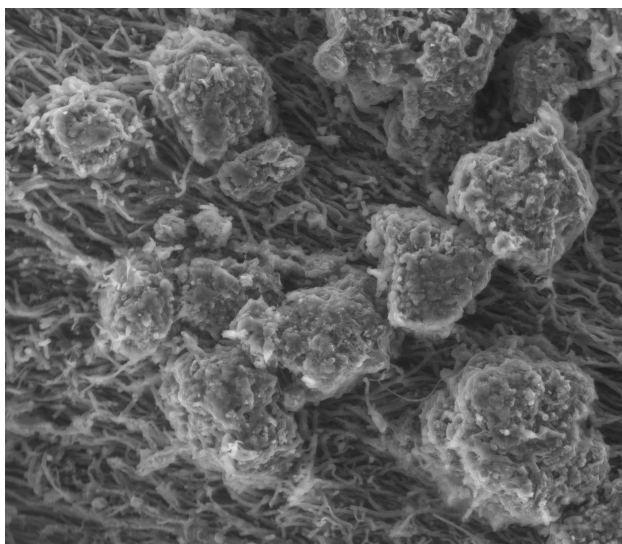


obr. č. 15:

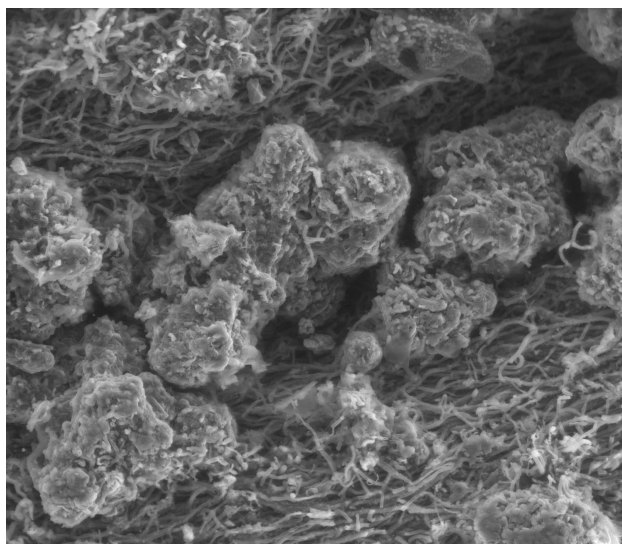
▲ ◀ puchýřnaté destičky na povrchu podéca
Cladonia borealis

▼ šupinové destičky druhu *C. coccifera*, na
povrchu a síť krystalů

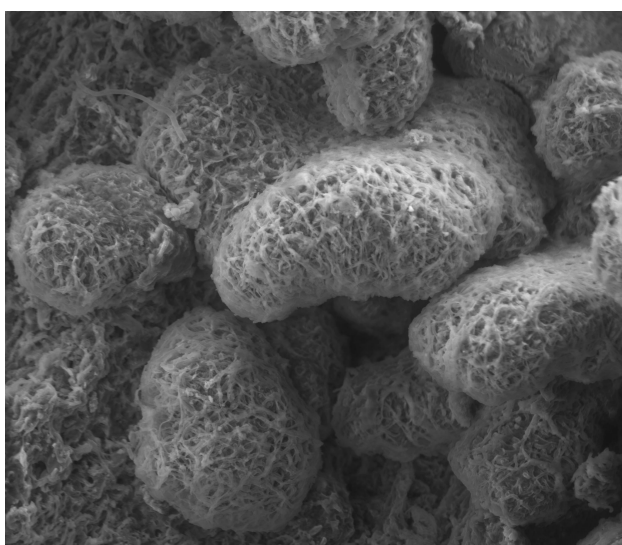




8/5/2009 Mag WD HV HFW Pressure Spot 100.0µm
7:42:05 PM 550x 11.2 mm 20.0 kV 0.49 mm 230.0 Pa 3.5 Cladonia diversa (T. -12°C)



8/5/2009 Mag WD HV HFW Pressure Spot 100.0µm
7:52:39 PM 500x 11.4 mm 20.0 kV 0.54 mm 230.0 Pa 3.5 Cladonia diversa (T. -12°C)

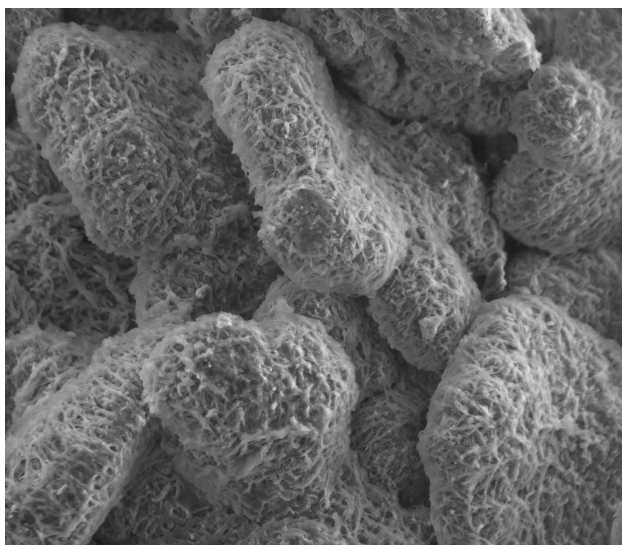


7/29/2009 Mag WD HV HFW Pressure Spot 100.0µm
6:03:20 PM 550x 9.1 mm 20.0 kV 0.49 mm 230.0 Pa 3.5 Clad. metacorallifera (-12°C)

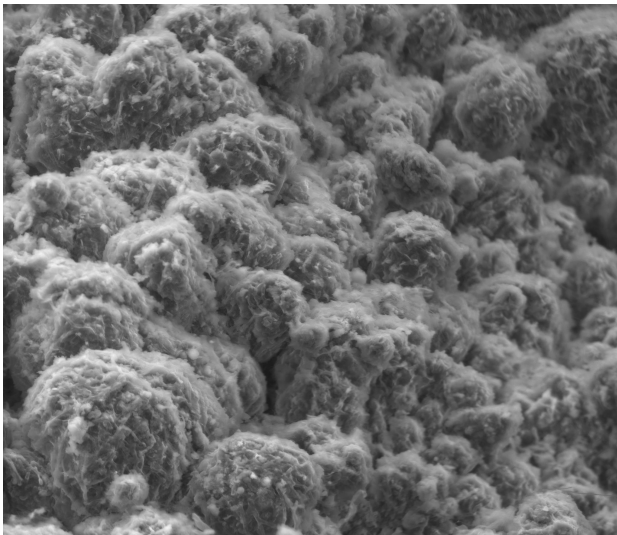
obr. č. 16:

▲ granulky na povrchu druhu *Cladonia diversa*

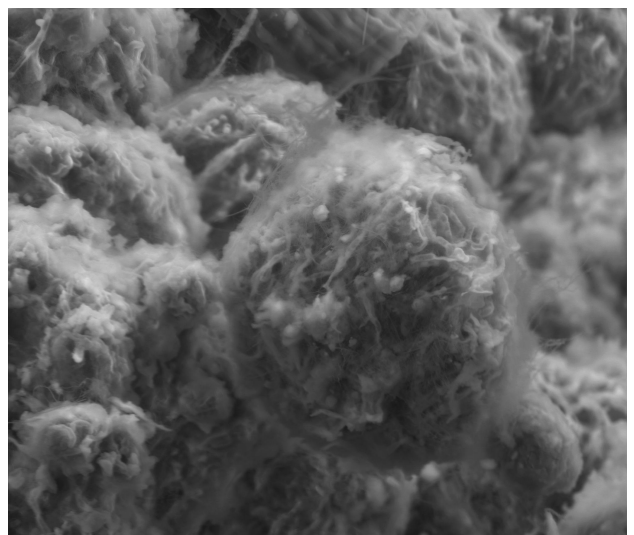
◀ ▼ mikrošupiny na podéciích *C. metacorallifera*



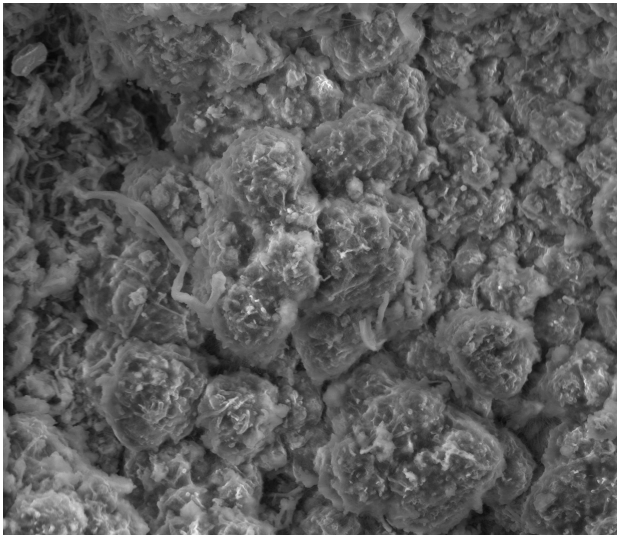
7/29/2009 Mag WD HV HFW Pressure Spot 100.0µm
6:41:16 PM 550x 9.2 mm 20.0 kV 0.49 mm 230.0 Pa 3.5 Clad. metacorallifera (-12°C)



7/29/2009 Mag WD HV HFW Pressure Spot 100.0µm
3:48:16 PM 550x 10.2 mm 20.0 kV 0.49 mm 230.0 Pa 3.5 Cladonia pleurota (T. -12°C)



7/29/2009 Mag WD HV HFW Pressure Spot 50.0µm
4:08:40 PM 1200x 10.2 mm 20.0 kV 0.23 mm 230.0 Pa 3.5 Cladonia pleurota (T. -12°C)



7/29/2009 Mag WD HV HFW Pressure Spot 100.0µm
3:21:44 PM 600x 11.5 mm 20.0 kV 0.45 mm 230.0 Pa 3.5 Cladonia pleurota (T. -12°C)

obr. č. 17:

▲◀ zrnité sorédie na povrchu druhu *Cladonia pleurota* (zachycena síť krystalů)

▼ TLC desky s látkami charakteristickými pro skupinu *C. coccifera*

(AT – atranorin (kontrola)

BAR – kyselina barbatová

DID – k. didymová

ISOUS – k. isousnová

MK – mastná kyselina

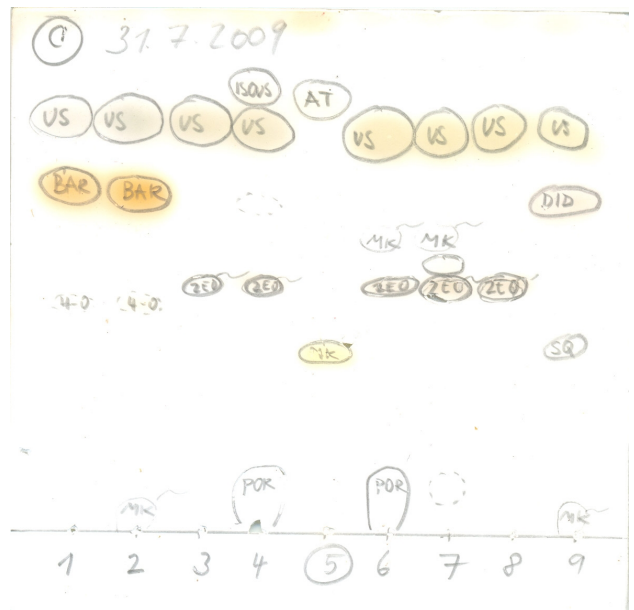
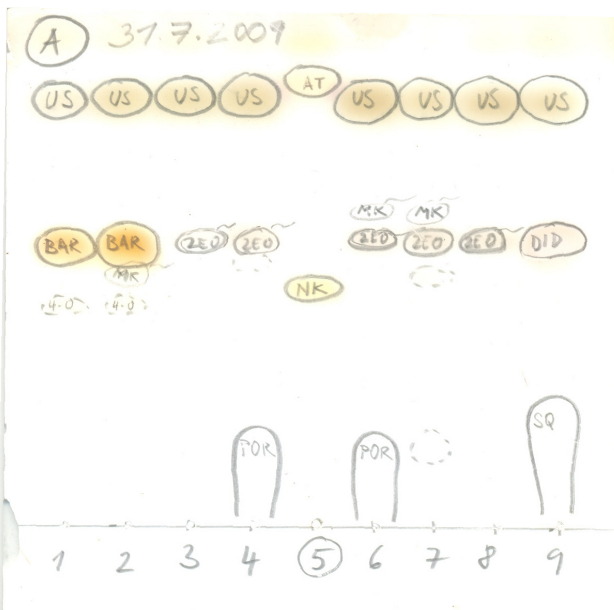
NK – k. norstiktová (kontrola)

POR – k. porphyrilová

SQ – k. squamatová

US – k. usnová

4-O – k. 4-O-demethylbarbatová)



	kyselina usnová	zeorin	kys. barbatová	kys. didymová	kys. rhodoklanová	kys. squamatová	kys. thamnolová	kys. isousnová	kys. porphyrilová
<i>C. borealis</i>	+	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>C. carneola</i>	+	+	±	-	-	-	-	±	-
<i>C. coccifera</i>	+	+	-	-	+	-	-	±	±
<i>C. diversa</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	±
<i>C. metacorallifera</i>	+	-	-	+	+	±	±	-	-
<i>C. pleurota</i>	+	+	-	-	+	+	-	±	±
<i>C. bellidiflora</i>	±	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. deformis</i>	+	+	-	-	+	-	-	±	-
<i>C. digitata</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>C. floerkeana</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	±
<i>C. incrassata</i>	±	-	±	±	+	+	-	-	-
<i>C. macilenta</i>	-	-	±	±	+	-	-	-	+
<i>C. polydactyla</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>C. sulphurina</i>	+	-	-	-	+	+	-	-	-

tab. č. 12: sekundární metabolity červenoplodých dutohlávek

