

Aktuálne poznatky o karyologickej, genetickej, morfolologickej a ekologickej variabilite starčeka Jakubovho (*Jacobaea vulgaris*, Asteraceae): nový poddruh rozlíšený vo flóre Slovenska

Current knowledge on karyological, genetic, morphological, and ecological variation of Tansy Ragwort (*Jacobaea vulgaris*, Asteraceae): a new subspecies recognized in the flora of Slovakia

PAVOL MEREĎA ML.¹, JAROMÍR KUČERA¹, KAROL MARHOLD^{1,2}, DUŠAN SENKO¹, MAREK SLOVÁK¹, MAREK SVITOK³ & IVA HODÁLOVÁ¹

¹Botanický ústav Slovenskej akadémie vied, Dúbravská cesta 9, SK-84523 Bratislava, Slovensko, pavol.mereda@savba.sk, jaromir.kucera@savba.sk, karol.marhold@savba.sk, dusan.senko@savba.sk, marek.slovak@savba.sk, iva.hodalova@savba.sk

²Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze, Benátská 2, CZ-128 01 Praha 2, Česká republika

³Fakulta ekologie a environmentalistiky, Technická univerzita vo Zvolene, T. G. Masaryka 24, SK-960 53 Zvolen, Slovensko, svitok@tuzvo.sk

Abstract: Several systematic and ecological studies have been recently devoted to *Jacobaea vulgaris* (syn. *Senecio jacobaea*) in Europe. As a result, interesting data on its karyology, genetics, morphology, and ecology have been revealed. One of them is the description of a new subspecies *J. vulgaris* subsp. *pannonica* occurring in Central Europe and probably also on Baltic island of Öland. Currently, four ploidy levels (2x, 4x, 6x, 8x) and three subspecies are recognized within this species. The paper summarizes current data on its karyology, genetics, morphology, and ecology and presents the list of characters important for separation of the two Central European subspecies, namely tetraploid *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* and its autopolyploid derivative *J. vulgaris* subsp. *pannonica*.

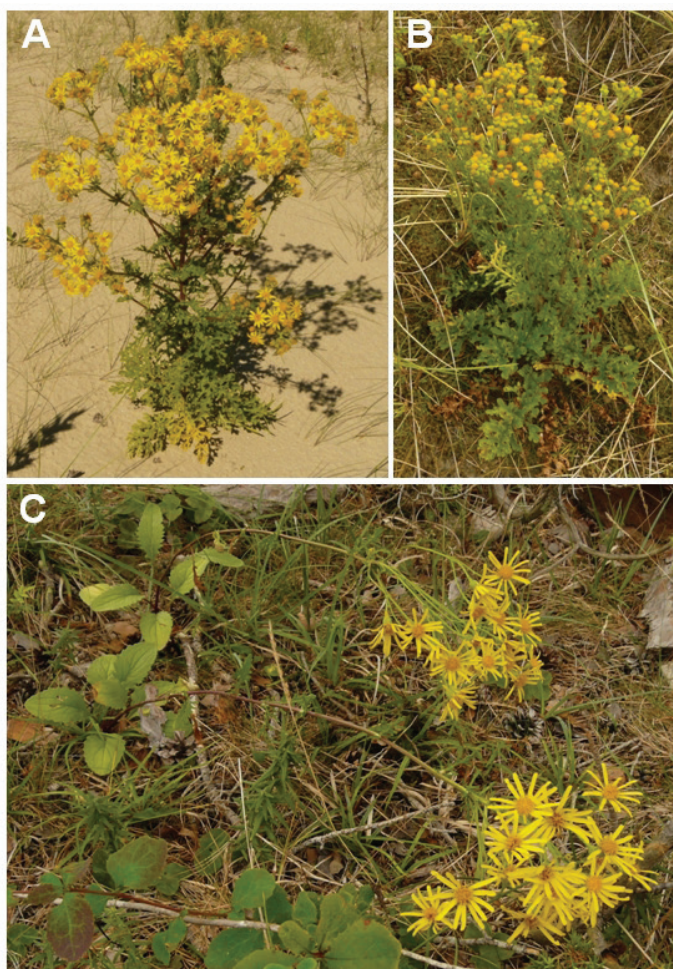
Key words: AFLP fingerprinting, Central Europe, flow cytometry, multivariate morphometrics, polyploidy, *Senecio jacobaea*.

Úvod

Starček Jakubov je dvojročná alebo krátko trvajúca bylina, patriaca do čeľade Asteraceae a v rámci nej do tribusu Senecioneae. Druh sa vyznačuje cudzoopelivými žltými kvetmi zoskupenými v typických zložených súkvetiach (chocholíkoch úborov), ktoré majú optimum kvitnutia koncom júla, okolo sviatku sv. Jakuba (25. 7.), podľa čoho tento starček dostal aj svoje pomenovanie. Vedecký názov druhu je väčšine čitateľom známy ako *Senecio jacobaea* L., v súčasnosti sa však označuje ako *Jacobaea vulgaris* Gaertn. Tribus Senecioneae bol totiž v poslednom desaťročí predmetom viacerých fylogenetických analýz, výsledkom ktorých je o. i. nové vymedzenie rodu *Senecio*, ktorý bol rozčlenený na niekoľko menších rodov (Pelser et al. 2007, Nordenstam et al. 2009).

Z nomenklatorických zmien vzťahujúcich sa na slovenských zástupcov rodu *Senecio* s. l. je dôležité odčlenenie časti druhov do (v dávnejšej minulosti už rozlišovaného) rodu *Jacobaea* Mill. Z celosvetového hľadiska patrí do rodu *Jacobaea* v terajšom vymedzení ca 45 druhov. Väčšinou ide o taxóny, ktoré boli v minulosti v rámci rodu *Senecio* s. l. začleňované do osobitnej sekcie *Senecio* sect. *Jacobaea* (Mill.) Dumort. (Pelser et al. 2006, Nordestam 2006, Nordestam & Greuter 2006). Zo slovenských zástupcov patria do novo vymedzeného rodu *Jacobaea* okrem *J. vulgaris* ešte druhy: *J. abrotanifolia* (L.) Moench, *J. aquatica* (Hill) G. Gaertn. et al., *J. carniolica* (Willd.) Schrank, *J. erratica* (Bertol.) Fourr., *J. erucifolia* (L.) G. Gaertn. et al., *J. paludosa* (L.) G. Gaertn. et al. a *J. subalpina* (W. D. J. Koch) Pels. et Veldk. Zvyšné naše druhy (celkovo 13) začleňované do rodu *Senecio* s. l. zostávajú v ňom klasifikované aj po novom. I keď sa uvedené dva rody nedajú definovať žiadnym jedinečným morfológickým znakom, ktorý by diferencoval všetkých ich zástupcov (čo bude pri určovaní zaiste robiť nemalé problémy), z evolučného hľadiska ide o dve pomerne vzdialené a vzájomne priamo nesúvisiace fylogenetické skupiny.

Starček Jakubov patrí k druhom, ktoré sú v našej, ale aj európskej, flóre dobre známe a pomerne spoľahlivo rozlišované [občasné zámery sú najmä s príbuzným druhom *J. erucifolia* (syn. *Senecio erucifolius* L.)]. Pre floristov je tento starček známy tým, že sa vyskytuje od nížin až do hôr v pomerne širokom spektre nelesných biotopov, akými sú pasienky, lúky, okraje ciest a zarastajúce stráne; zriedkavejšie sa s ním možno stretnúť aj na piesčitých stepiach, vo svetlých lesoch a na rôznych opustených alebo narušených stanovištiach. Naopak, absentuje na pôdach, ktoré sú výrazne zamokrené alebo kyslé (Harper & Wood 1957, Wardle 1987). V zornom poli inváznych biológov figuruje tento euroázijský druh preto, lebo bol postupne zavlečený na všetky kontinenty (Severná a Južná Amerika, Južná Afrika, Austrália, Nový Zéland) a na niektorých z nich sa šíri ako nebezpečná invázna rastlina (Bain 1991). Poľnohospodári tento starček neradi vidia vo svojich porastoch, nakoľko obsahuje vysoké množstvá jedovatých pyrolizidínových alkaloidov (Macel et al. 2004, Pels. et al. 2005, Rapo et al. 2010), ktoré môžu pri skonsumovaní väčšieho množstva rastlín spôsobiť úhyn dobytká. Prítomnosť starčeka Jakubovho v lúčnych porastoch tak automaticky znižuje ich hospodársky význam a mnohé štúdie sa zaoberajú tým, ako invázne chovanie tohoto druhu eliminovať (McLaren et al. 2000, Leiss 2011). A napokon, druh nie je neznámy ani v zoologických kruhoch, nakoľko je významnou hostiteľskou rastlinou viacerých živočíchov (Vrieling et al. 1991, Leiss 2011).



Obr. 1. Morfologická variabilita druhu *Jacobaea vulgaris*. **A.** *J. vulgaris* var. *vulgaris*, atlantický morfortyp (Belgicko, pri meste De Panne, 25. 7. 2012). **B.** *J. vulgaris* var. *dunensis* (Nemecko, ostrov Norderney, 27. 7. 2012). **C.** *J. vulgaris* subsp. *gotlandica* (Švédsko, ostrov Gotland, kopec Klinteberget, typová lokalita, 3. 8. 2012). Fotografie: P. Mered'a ml.

Fig. 1. Morphological variation of *Jacobaea vulgaris*. **A.** The *J. vulgaris* var. *vulgaris* atlantic morphotype (Belgium, De Panne town, 25. 7. 2012). **B.** *J. vulgaris* var. *dunensis* (Germany, Norderney island, 27. 7. 2012). **C.** *J. vulgaris* subsp. *gotlandica* (Sweden, Gotland island, Klinteberget hill, type locality, 3. 8. 2012). All photos by P. Mered'a Jr.

Z pohľadu taxonómov starček Jakubov nepatrí ku kritickým objektom a v bežných stredoeurópskych príručkách nie je u neho spomínaná významnejšia variabilita (cf. Fischer et al. 2005). Tradične sú v rámci druhu rozoznávané tri poddruhy, ktoré však pre mnohých botanikov nie sú bežne známe. Dva poddruhy odlišujúce sa od nominátneho taxónu boli totiž dlhú dobu uvádzané len zo severozápadnej Európy a niektorými autormi boli často uznávané len na nižších taxonomických úrovniach, resp. ich status bol spochybňovaný. Rozšírenie nominátneho poddruhu (*J. vulgaris* subsp. *vulgaris*; syn. *Senecio jacobaea* subsp. *jacobaea*; obr. 1A) uviedol Linné v protológu ako „*Habitat in Europae pascuis*“ (Linnaeus 1753: 870). Prírodný areál tohoto poddruhu sa tiahne od Iberského polostrova na západe, cez široké územie submediteránneho a mierneho pásma Európy, na východ až k rieke Lene v Rusku (Meusel & Jäger 1992). Taxonomický status invázných populácií šíriacich sa na iných kontinentoch nebol zatiaľ študovaný, je však pravdepodobné, že aj tu pôjde o nominálny poddruh, ako to vidno z mnohých fotografií dostupných na internete (cf. Leininger 2015, Weeds of Australia 2016).

Druhý poddruh, *J. vulgaris* subsp. *dunensis* (Dumort.) Pelser et Meijden [syn. *Senecio dunensis* Dumort., *S. jacobaea* subsp. *dunensis* (Dumort.) Kadereit et P. D. Sell], bol opísaný z pobrežných dún Belgicka (Dumortier 1827). Odlišuje sa absenciou jazykovitých kvetov v úboroch (obr. 1B) a v súčasnosti je známy najmä z pobrežných oblastí Severného a Baltického mora, od Írska až po južné Fínsko (Kadereit & Sell 1986, Andersson 2001a, b, Hodálová et al. 2015), avšak ojedinele sa vyskytuje aj hlbšie vo vnútrozemí severozápadnej Európy.

Tretí tradične rozlišovaný poddruh, *J. vulgaris* subsp. *gotlandica* (Neuman) B. Nord. [syn. *Senecio jacobaea* var. *gotlandicus* Neuman, *S. jacobaea* subsp. *gotlandicus* (Neuman) Sterner], bol opísaný z ostrova Gotland v Baltickom mori (Neuman & Ahlfvengren 1901). Najvýznamnejším rozlišovacím znakom tohoto poddruhu je tvar dolných byľových listov, ktorých čepeľ je málo delená, až nedelená, s nápadne zväčšeným koncovým segmentom (Wysk et al. 2009; obr. 1C). Dlhý čas bol tento poddruh považovaný za endemita dvoch švédskych ostrovov Gotland a Öland. Až nedávne práce autorov Wysk et al. (2009) a Conti et al. (2012) jeho areál definovali podstatne širšie a výskyt morfológicky totožných rastlín uviedli aj z Rakúska, Talianska, Čiernej Hory, Grécka a západného Ruska. Status väčšiny týchto populácií však bude potrebné ešte overiť, nakoľko naše najnovšie výskumy ukázali, že situácia s rozšírením a rozlišovaním tohoto taxónu je komplikovanejšia ako sa doposiaľ

predpokladalo a za rastlinami s podobnou morfológiou sa skrývajú minimálne dve nezávislé vývojové línie (pozri ďalej).

Aj z uvedeného prehľadu doposiaľ rozlišovaných vnútrodrohových taxónov starčeka Jakubovho vyplýva, že tento druh skrýva v sebe oveľa zaujímavejšiu variabilitu než je nešpecializovaným botanikom známa. Navyše sme pri našom štúdiu tohto druhu zaznamenali v posledných rokoch viaceré zaujímavé okolnosti, ktoré o. i. vyústili do opísania nového stredoeurópskeho poddruhu *J. vulgaris* subsp. *pannonica* Hodálová et Mered'a. Súčasný príspevok má za cieľ priblížiť najnovšie poznatky z výskumu karyologickej, genetickej, morfolologickej a ekologickej variability druhu a predstaviť spomenutý nový poddruh aj slovenským čitateľom.

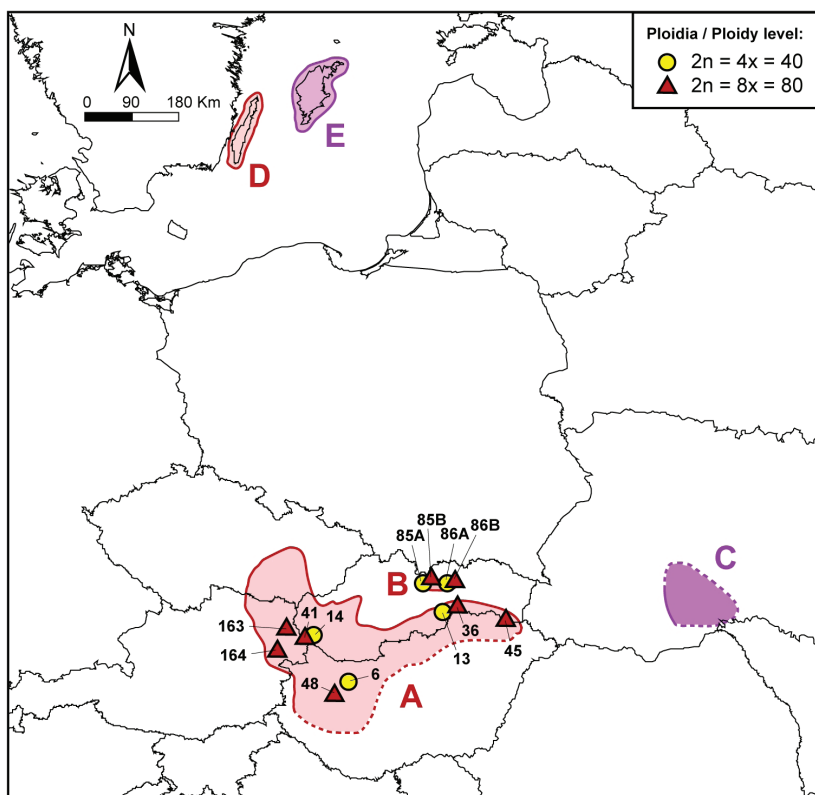
Material a metódy

Na ilustrovanie genetickej a morfolologickej diferenciácie dvoch hlavných cytotypov (ploidných úrovní, resp. poddruhov) starčeka Jakubovho vyskytujúcich sa v strednej Európe (t. j. tetraploidného *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* a oktoploidného *J. vulgaris* subsp. *pannonica*), sme vybrali z našej predchádzajúcej štúdie (Hodálová et al. 2015) časť karyologických, genetických a morfolologických dát vzťahujúcich sa k územia strednej Európy a opätovne sme ich analyzovali.

Karyologické analýzy. Na prezentáciu rozdielov v relatívnej veľkosti DNA troch ploidných úrovní (4x, 6x, 8x) *J. vulgaris* vyskytujúcich sa v strednej Európe, sme vybrali celkovo 558 cytometrických meraní z našich predchádzajúcich analýz, pri ktorých sme ako interný referenčný štandard použili druh *Bellis perennis* L. (2C DNA = 3,38 pg; Schönswetter et al. 2007), a pri ktorých koeficient variácie (CV) G_0/G_1 histogramu nepresiahol hodnotu 5 % (v prípade meraní čerstvých listov) alebo 10 % (v prípade meraní materiálu usušeného v silikagéli). Podrobný postup analýz vzoriek pozri v práci Mered'a et al. (2016).

Molekulárne analýzy. Starček Jakubov bol molekulárnymi technikami prvý raz podrobnejšie študovaný autormi Wysk et al. (2009), ktorí ho skúmali porovnávaním sekvencií ITS regiónu jadrovej ribozomálnej DNA a vybraného úseku chloroplastovej DNA. Tieto markery sa však ukázali byť v rámci študovanej skupiny málo variabilné a nepriniesli jednoznačné a uspokojivé výsledky. V našom výskume (Hodálová et al. 2015) sme sa preto zamerali na skúmanie polymorfizmu dĺžky amplifikovaných fragmentov (Amplified Fragment Length Polymorphism, AFLP; Vos et al. 1995).

Na zobrazenie genetických odlišností dvoch poddruhov (resp. hlavných cytotypov) *J. vulgaris* vyskytujúcich sa v strednej Európe, sme použili dátový súbor 74 jedincov (13 populácií) z našich predošlých AFLP analýz (Hodálová et al. 2015): dve populácie (č. 163 a 164) pochádzali z Rakúska, dve (č. 6 a 48) z Maďarska a deväť (č. 13, 14, 36, 41, 45, 85A, 85B, 86A a 86B) zo Slovenska (obr. 2); 33 jedincov (5 populácií) reprezentovalo tetraploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* a 41 jedincov (8 populácií) oktoploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (detaily o populáciách pozri v práci Hodálová et al. 2015). Následne sme dáta spracovali analýzou hlavných koordinát (Princial Coordinate Analysis – PCoA; Krzanowski 1990) s použitím beta verzie softvéru FAMD 1.108 (Schlüter & Harris 2006). Vzájomné genetické podobnosti objektov (Pairwise genetic similarities) sme v PCoA vypočítali použitím Jaccardovho koeficientu (Jaccard 1908).



Obr. 2. V súčasnosti známe rozšírenie oktoploidných rastlín druhu *Jacobaea vulgaris*. A – Pannónia s. str., B – Spiš, C – Podolie, D – Öland, E – Gotland. Oktoploidné jedince z arel A, B, D reprezentujú poddruh *J. vulgaris* subsp. *pannonica*; jedince z arel C, E poddruh *J. vulgaris* subsp. *gotlandica*. Populácie označené číslami sú použité v tomto príspevku v genetických a morfometrických analýzach. Číslo populácií korešpondujú s prácou Hodálová et al. (2015).

Fig. 2. Currently known distribution range of octoploid individuals of *Jacobaea vulgaris*. A – Pannonia s. str., B – Spiš, C – Podillya, D – Öland, E – Gotland. Octoploid individuals from arels A, B, D represent *J. vulgaris* subsp. *pannonica*; individuals from arels C, E represent *J. vulgaris* subsp. *gotlandica*. Population numbers indicate populations used in molecular and morphometric studies presented in this paper. The population abbreviations follow those in Hodálová et al. (2015).

Morfologické analýzy. Analýza hlavných komponentov. Aby sme zistili celkový obraz o morfolologickej variabilite na úrovni jedincov resp. populácií dvoch hlavných cytotypov, resp. poddruhov starčeka Jakubovho vyskytujúcich sa v strednej Európe, rovnaké populácie, ktoré boli použité v hore uvedených AFLP analýzach, sme následne použili aj v morfometrických analýzach. Dátový súbor pre morfometrické analýzy bol v porovnaní s AFLP analýzami však zastúpený väčším počtom (170) jedincov. Z nich 81 jedincov (5 populácií) reprezentovalo tetraploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* a 90 jedincov (8 populácií) oktoploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *pannonica*. Počítali sme dve analýzy hlavných komponentov (Principal Components Analyses – PCA; Sneath & Sokal 1973) založené na korelačných maticiach 14 morfologických znakov (8 vegetatívnych a 6 generatívnych; tab. 1). V analýze PCA 1 boli skúmané objekty (OTUs – operational taxonomic units) reprezentované 13 populáciami; v analýze PCA 2 boli skúmané objekty reprezentované 170 jedincami.

Zmiešané lineárne modely. Na zisťovanie, ktoré morfologické znaky signifikantne odlišujú stredoeurópske tetra- a oktoploidné populácie (resp. poddruhy *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* a *J. vulgaris* subsp. *pannonica*), sme použili zmiešané lineárne modely (Pinheiro & Bates 2000) s pevným efektom ploidnej úrovne a náhodným efektom populácie. Pri analýze zmiešaných modelov sme použili neinformovaný Bayesovský prístup a parametre modelov boli odhadnuté na základe Markovovho reťazca (Markov chain) a Monte Carlo simulácie (MCMC; Hadfield 2010). Vo všetkých modeloch bola na dosiahnutie konvergencie MCMC algoritmu dostatočná dĺžka reťazca 1 milión opakovaní s prechodnou fázou dĺžky 100 000 opakovaní a riedením 1000 opakovaní. Štatisticky preukazné rozdiely boli posúdené na základe 95 % intervalov kredibility a Bayesovských pravdepodobností (pMCMC). Tieto testy sme vykonali na dvoch dátových súboroch: (1) na celom vyššie uvedenom dátovom súbore zloženom zo 170 jedincov a 14 morfologických znakov a (2) na novom dátovom súbore zloženom zo 162 jedincov a 1 morfologického znaku. Nový dátový súbor (chýbajúci v našich predchádzajúcich prácach) tvorilo 101 jedincov pochádzajúcich zo 7 slovenských populácií *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* (pop. č. 14, 267, 269, 272, 273, 275, 276) a 61 jedincov z 3 slovenských populácií *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (pop. č. 41, 265, 266; detaily o populáciách pozri v práci Mered'a et al. 2016). Na tomto novom dátovom súbore sme testovali, či sa dva poddruhy líšia aj v ďalšom znaku, netestovanom v mnohorozmerných analýzach (PCA 1 a 2) – v hustote zloženého súkvetia, ktorú sme vypočítali ako pomer počtu úborov v jednom zloženom súkvetí k priemeru zloženého súkvetia (v jeho najdlhšom smere).

Morfometrické analýzy sme počítali s použitím programu SAS, verzie 9.3 (SAS Institute Inc. 2011). Zmiešané modely boli analyzované v jazyku R (R Core Team 2015). Dátové matice sú na vyžiadanie k dispozícii u prvého autora.

Ekologické analýzy. Pre účely tohoto článku neboli robené žiadne ďalšie ekologické analýzy popri tých, ktoré už boli publikované v práci Mered'a et al. (2016).

Tab. 1. Zoznam znakov použitých v morfológických analýzach. Znak použité v morfometrických analýzach sú označené hviezdíčkou. Pri každom z nich je uvedený vplyv jednotlivých znakov na príslušný hlavný komponent (PC1–3). Hodnoty pochádzajú z PCA analýzy č. 2, ktorá bola robená na 81 jedincoch tetraploidného poddruhu *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* a 90 jedincoch oktoploidného poddruhu *J. vulgaris* subsp. *pannonica* pochádzajúcich z Panónie a priľahlých častí Západných Karpát, za použitia 14 morfológických znakov. Tri najvyššie hodnoty v každom stĺpci hlavných komponentov (PC1–3) sú zvýraznené tučným písmom. Analyzované znaky sú vyobrazené na obr. 5 a v práci Hodálová et al. (2015).

Tab. 1. The list of the characters that were used in the morphological analyses. The characters that were used in morphometric analyses are marked by an asterisk and include the values showing the contribution of the characters to the first three principal components PC1–3. The values were retrieved from PCA 2 analysis that was performed on 81 individuals of tetraploid *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* and 90 individuals of octoploid *J. vulgaris* subsp. *pannonica* from Pannonia and the adjacent part of the Western Carpathians based on 14 morphological characters. The three largest values in each column are printed in bold. For the character illustrations, see Fig. 5 and Hodálová et al. (2015).

Číslo znaku	Znak	Jednotky merania	PC1	PC2	PC3
Dolný byľový list¹					
1*	relatívna dĺžka listovej stopky [= (dĺžka stopky/dĺžka listu) × 100]	%	-0,276	-0,211	0,309
2*	relatívna dĺžka strihanej časti listu [= (dĺžka strihanej časti listu/dĺžka listu) × 100]	%	0,436	0,258	-0,163
3*	relatívna dĺžka koncového listového segmentu [= (dĺžka koncového segmentu/dĺžka listu) × 100]	%	-0,302	-0,120	-0,145
4*	relatívna šírka bazálneho výčnelku koncového segmentu [= (šírka bazálneho výčnelku/dĺžka koncového listového segmentu) × 100]	%	0,359	0,304	-0,091
5*	počet listových segmentov strihanej časti listu (počítané na jednej strane listu)	-	0,419	0,060	-0,044
6*	počet zubov na listovom segmente ²	-	0,370	0,063	0,178
Stredný byľový list					
7*	počet listových segmentov (na jednej strane listu)	-	0,173	-0,180	0,576
8*	počet zubov na bočnom listovom segmente ²	-	0,250	-0,328	0,282
Generatívne znaky					
9	hustota zloženého súkvetia [= počet úborov v zloženom súkvetí/priemer zloženého súkvetia v jeho najdlhšom smere]	-	-	-	-
10*	dĺžka zákrovných listeňov	mm	-0,141	0,392	0,193

Číslo znaku	Znak	Jednotky merania	PC1	PC2	PC3
11*	počet rúrkovitých kvetov (v jednom úbore)	-	-0,069	0,293	0,475
12*	dĺžka rúrkovitých kvetov	-	-0,154	0,438	0,186
13*	dĺžka jazykovitých kvetov	mm	-0,226	0,365	-0,099
14*	šírka jazykovitých kvetov	mm	-0,013	0,132	0,310
15*	odenie okrajových nažiek (nažiek jazykovitých kvetov)	chýba: 0–3 chlpý na nažke; prítomné: ≥ 4 chlpy na nažke	-0,097	0,230	0,019

¹ Merané na prvom alebo druhom byľovom liste (nie na liste z listovej ružice).

² Počítané na najviac členenom/zúbkatom segmente dolného, resp. stredného listu.

Výsledky a diskusia

Karyologická variabilita

Druh *J. vulgaris* bol dlhý čas považovaný za karyologicky uniformný a až do roku 1970 bol u neho, až na jednu výnimku, známy len tetraploidný počet chromozómov s $2n = 4x = 40$. Jedinou vo vtedajších časoch známou odchýlkou bol aneuploidný počet $2n = 32$ zaznamenaný v Írsku pri nominátnom poddruhu (cf. Hodálová et al. 2007a). Hoci sa aneuploidné jedince neskôr už nepodarilo potvrdiť, aj tak sa ukázalo, že karyologická variabilita druhu je oveľa bohatšia než sa pôvodne predpokladalo. V súčasnosti sú okrem tetraploidov u druhu známe totiž aj oktoploidné, hexaploidné a najnovšie dokonca diploidné jedince.

Tetraploidný cytotyp nájdený pri starčeku Jakubovom ako prvý, zostáva až do súčasnosti najčastejším v celom areáli druhu. S určitosťou tento cytotyp prevažuje v Európe, odkiaľ je karyologicky analyzovaných už niekoľko stoviek takýchto jedincov (cf. Hodálová et al. 2015). Situácia na iných kontinentoch je zatiaľ nejasná, možno však predpokladať, že aj na nich budú tetraploidné jedince prevažovať, ako tomu napovedajú viaceré údaje zo Severnej Ameriky (najnovšie napr. Freeman & Brooks 1988) a morfológia invázne sa šíriacich rastlín na iných kontinentoch, ktorá zodpovedá európskym tetraploidom. Čo sa týka tradične rozlišovaných poddruhov, podľa najnovších poznatkov je tetraploidný cytotyp viazaný na nominátny poddruh a poddruh *J. vulgaris* subsp. *dunensis* (Hodálová et al. 2015).

V poradi druhou ploidnou úrovňou zaznamenanou pri druhu *J. vulgaris* bola oktoploidná s $2n = 8x = 80$. Prvýkrát ju našli Murín & Váchová (1970), keď

analyzovali jedinca zbieraného v r. 1966 Májovským pod Turnianskym hradným vrchom v Slovenskom krase (cf. Marhold et al. 2007). Májovský s kolektívom neskôr podrobnejšie študoval výskyt tohoto cytotypu na Slovensku. Autori zistili, že je rozšírený aj v iných častiach južného Slovenska, na rozdiel od tetraploidného cytotypu rozšíreného na celom Slovensku (Murín et al. 1999; prehľad údajov pozri Mered'a et al. 2016). Od deväťdesiatych rokov minulého storočia sme sa karyologickej variabilite starčeka Jakubovho venovali podrobnejšie aj v našich výskumoch (Hodálová, Mered'a a kolektív) a zistili sme, že oktoploidy sa vyskytujú okrem južného Slovenska aj v iných častiach Karpatskej kotliny, pričom takmer všetky lokality ležia v Panónii a prilahlých predhoríach Álp (východné Rakúsko), Českého masívu (južná Morava) a Západných Karpát (južné Slovensko, severné Maďarsko; Grulich 2005, Hodálová et al. 2007a, b, Vinikarová 2009, Mered'a et al. 2016). Jediné dva výskyty oktoploidov, ležiace mimo Panónskeho bioregiónu, boli nájdené v Spišských kotlinách, na floristicky aj fytogeograficky významných lokalitách Primovce a Sivá brada (populácie č. 85B a 86B), kde rastú veľmi zriedkavo v populáciách tetraploidných rastlín (Hodálová et al. 2015, Mered'a et al. 2016). Naším výskumom sme taktiež zistili, že oktoploidné jedince sa v Európe, resp. vo svete, vyskytujú aj v dvoch ďalších oblastiach. Jednou je Podolie na západnej Ukrajine (Hodálová et al. 2007a, b) a druhou oblasť dvoch švédskych ostrovov Gotland a Öland (Hodálová et al. 2015; obr. 2). Taktiež sme zistili, že ploidná úroveň koreluje s taxonomickou príslušnosťou rastlín. Oktoploidným taxónom je *J. vulgaris* subsp. *gotlandica* (poddruh považovaný autormi Wysk et al. 2009 chybné za tetraploidný) a taktiež ďalší poddruh, *J. vulgaris* subsp. *pannonica*, ktorý sme opisali ako nový pre vedu (pozri ďalej).

V budúcnosti bude potrebné preskúmať, či sa oktoploidné jedince okrem troch vyššie spomínaných oblastí vyskytujú aj inde. Ich existencia je vysoko pravdepodobná najmä v južnej a juhovýchodnej Európe, odkiaľ Wysk et al. (2009) a Conti et al. (2012) uvádzajú morfotypy zhodné s *J. vulgaris* subsp. *gotlandica*. Výskyt oktoploidných jedincov však nie je vylúčený ani v Poľsku a v oblasti ležiacej severne od ukrajinského Podolia. Čo sa týka priestorového rozmiestnenia tetra- a oktoploidných rastlín, zistili sme, že jednotlivé cytotypy vytvárajú zväčša samostatné populácie. Často však jedince s rovnakou ploidiou rastú blízko seba a nezriedka dochádza aj k ich premiešaniu (ako je to aj v prípade dvoch spomenutých spišských populácií; Mered'a et al. 2016).

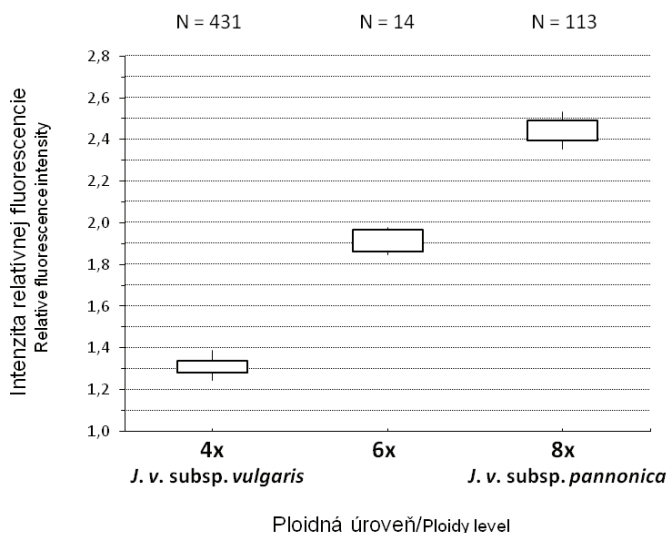
Ako v poradí tretia ploidná úroveň bola u druhu *J. vulgaris* objavená hexaploidná, s $2n = 6x = 60$. Spomedzi dvoch vyššie spomínaných ploidných úrovní je najzriedkavejšia (napr. na Slovensku tvoria hexaploidné jedince menej ako

1,5 % všetkých skúmaných rastlín) a nikdy sa nevyskytuje v samostatných populáciách, ale len spolu s inou ploidnou úrovňou, resp. úrovňami (tetra- a oktoploidmi; Mered'a et al. 2016). Okrem Podolia a Karpatsko-Panónskeho regiónu (Hodálová et al. 2010) sme tento cytotyp zaznamenali aj na ostrove Gotland (Hodálová & Mered'a, nepublikované).

Ukazuje sa, že hexaploidné jedince starčeka Jakubovho vznikajú dvoma spôsobmi. Prvým je splynutie redukovaných gamét tetraploidných a oktoploidných rastlín (v prípade ich zmiešaného výskytu, resp. výskytu oboch cytotypov v tesnej blízkosti). V tomto prípade ide teda o krížencov medzi tetraploidným poddruhom (*J. vulgaris* subsp. *jacobaea*) na jednej strane a oktoploidným poddruhom (*J. vulgaris* subsp. *gotlandica* alebo *J. vulgaris* subsp. *pannonica*) na druhej strane. Veľmi nízka frekvencia výskytu hexaploidov v cytotypovo zmiešaných populáciách indikuje, že medzi heteroploidnými rodičovskými poddruhmi existujú silné postzygotické bariéry. Druhým pravdepodobným spôsobom vzniku hexaploidov je splynutie redukovanej a neredukovanej gaméty pochádzajúcej od tetraploidných rastlín. Prvému spôsobu vzniku hexaploidov zodpovedá ich zvýšená frekvencia výskytu na miestach styku tetra- a oktoploidných rastlín. Hexaploidy z takýchto populácií majú navyše zníženú fertilitu peľových zŕn a prechodnú morfológiu medzi dvoma cytotypmi (cf. Hodálová et al. 2010). Druhý spôsob vzniku hexaploidov je odvoditeľný z toho, že sú nachádzané aj v čisto tetraploidných populáciách ležiacich v regiónoch, kde sa desiatky kilometrov v okolí žiadne oktoploidné jedince nevyskytujú (cf. Mered'a et al. 2016).

Spomenuté tri cytotypy, resp. ploidné úrovne (4x, 6x, 8x) vyskytujúce sa v strednej Európe je možné spoľahlivo detegovať prietokovou cytometriou, nakoľko ich relatívna veľkosť genómu vykazuje len malú variabilitu, pričom jej krajné hodnoty sú pri jednotlivých ploidných úrovniach vzájomne dobre diferencované. Výhodou tejto metodiky je aj to, že spoľahlivé výsledky je možné získať aj z listov vysušených v silikagéli. Na obr. 3 je relatívna veľkosť genómu jednotlivých cytotypov zobrazená ako pomer intenzity fluorescencie skúmaných vzoriek voči internému štandardu *Bellis perennis*. Veľkosť relatívnej fluorescencie pri týchto meraniach je pri tetraploidoch 1,24–1,39, pri hexaploidoch 1,85–1,98 a pri oktoploidoch 2,36–2,54.

Posledná ploidná úroveň, ktorá bola v rámci *J. vulgaris* objavená je diploidná, s $2n = 2x = 20$. O tomto cytotype sa vie zatiaľ najmenej, lebo bol zistený len nedávno a len raz, na materiáli z juhovýchodnej Sibíri z oblasti ležiacej východne od Bajkalského jazera (Chepinoga & Gnutikov 2014). Podľa skenu herbárovej položky, ktorý sme mali k dispozícii, tu naozaj pôjde o druh



Obr. 3. Relatívna fluorescence troch cytotypov (ploidných úrovní) druhu *Jacobaea vulgaris* vyskytujúcich sa v strednej Európe vyjadrená ako pomer intenzity fluorescence skúmaných rastlín k internému štandardu *Bellis perennis* L. ($2C = 3,38$ pg) po zafarbení vzoriek farbivom DAPI. Hranice krabicového diagramu vymedzujú 10 a 90 % variability; vertikálne čiary minimálne a maximálne hodnoty.

Fig. 3. Relative fluorescence intensities of three cytotypes (ploidy levels) of *Jacobaea vulgaris* occurring in Central Europe expressed as the ratio of studied plants to unit fluorescence of the internal standard *Bellis perennis* L. ($2C = 3.38$ pg) resulting from DAPI flow cytometry measurements. Rectangles define the 10th and 90th percentiles; vertical lines show extreme values.

J. vulgaris, prípadne o veľmi blízko príbuzný taxón. Výskyt uvedenej ploidnej úrovne je zaujímavý nielen z taxonomického ale aj evolučného hľadiska, nakoľko by mohla predstavovať najstaršiu zachovanú fylogenetickú líniu druhu. Dalo by sa z nej usudzovať, že autopolyploidizáciou, ktorá nastala pri diploidných rastlinách *J. vulgaris* niekde v oblasti strednej Ázie, získal druh väčší fitness, ktorý umožnil mladšej polyploidnej (tetraploidnej) línii expandovať do nových oblastí, o. i. smerom na západ a obsadiť takmer celé územie Európy (a následne kolonizovať ako invázny prvok aj iné kontinenty).

Starší, rovnako pozoruhodný, údaj o výskyte diploidných rastlín v rode *Jacobaea* pochádza z Bulharska. V minulosti bola dokladová položka k tomuto počtu považovaná za *J. vulgaris*, štúdiom skenu položky sme však zistili, že patrí jednému z dvoch blízko príbuzných druhov, *J. aquatica* alebo *J. erratica*

(Hodálová et al. 2010). V každom prípade je aj tento údaj veľmi významný, lebo oba druhy boli doposiaľ známe ako výlučne tetraploidné.

Celkovo možno skonštatovať, že existencia štyroch ploidných úrovní pri druhu *J. vulgaris* je v rámci rodu *Jacobaea* významný fenomén. Pri väčšine z ca 45 druhov, recentne priradovaných do tohoto rodu (pozri vyššie) je známa totiž len jedna (spravidla tetraploidná) úroveň a len pri málo druhoch sú známe dve ploidné úrovne (napr. *J. abrotanifolia*; Dobeš & Vitek 2000). Výnimkou je druh *J. carniolica*, pri ktorom bolo na území Álp zaznamenaných až osem ploidných úrovní (cf. Sonnleitner et al. 2010).

Genetická variabilita

Skúmanie genetickej variability európskych populácií *J. vulgaris*, ktoré sme robili pomocou analýzy polymorfizmu dĺžky amplifikovaných fragmentov (AFLP), prinieslo viacero nových a pomerne prekvapivých výsledkov (cf. Hodálová et al. 2015). Ukázalo sa, že oktoploidné jedince *J. vulgaris* vyskytujúce sa na našom kontinente v troch oblastiach nemajú spoločný pôvod, ale vznikli v evolúcii druhu minimálne dvakrát. Jedna vývojová vetva, ktorú sme našim výskumom zachytili, zahŕňa populácie rastúce na Gotlande a na Podolí; druhá zahŕňa populácie vyskytujúce sa v Panónii (resp. Karpatskej kotline) a na Ölande. Prvá vývojová línia reprezentuje poddruh *J. vulgaris* subsp. *gotlandica*; druhá línia doposiaľ nemala pomenovanie a opísali sme ju ako nový poddruh *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (Hodálová et al. 2015). Uvedené „spárovanie“ oktoploidných populácií zo vzdialených geografických regiónov bolo neočakávaným výsledkom, nakoľko doposiaľ sa predpokladalo, že populácie na Gotlande a Ölande predstavujú spoločnú vývojovú vetvu. Do budúca bude preto zaujímavé sledovať, či sa uvedené spojitosti podarí preukázať aj inými genetickými markermi a na väčšom množstve populácií (v našich analýzach sme mali z Gotlandu zahrnutú len jednu a z Ölandu dve oktoploidné populácie). Predpoklady, že gotlandské a ölandské populácie môžu mať v rámci toho istého druhu rozličný biogeografický pôvod však nie sú úplne nové a indicie k takejto možnosti v prípade niektorých organizmov (rastlín aj živočíchov) boli uvádzané už aj od iných autorov (cf. Hodálová et al. 2015).

Zaujímavým výsledkom AFLP analýz taktiež bolo, že obe oktoploidné vývojové línie vznikli autopolyploidiou z (rôznych) tetraploidných populácií *J. vulgaris* a na ich vzniku sa teda nepodieľal genóm iných druhov (napr. *J. aquatica*), ako sa v starších prácach predpokladalo pri poddruhu *J. vulgaris* subsp. *gotlandica* (ktorý bol s *J. aquatica* dokonca často zamieňaný). Zistenie, že nami skúmané (európske) populácie oktoploidov vznikli niekedy v minulosti

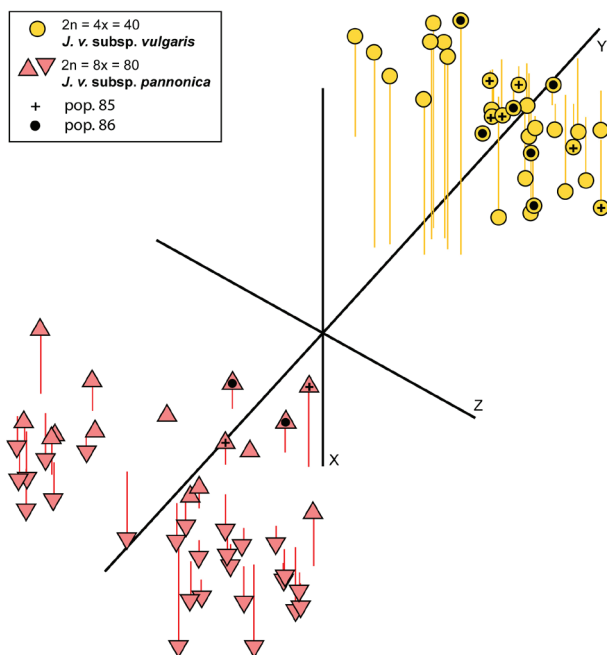
na dvoch miestach a nevznikajú polytopicky naďalej v súčasnosti, je taktiež dôležité. Poskytuje nám to iný pohľad na občas nachádzané zmiešané populácie tvorené tetra- a oktoploidnými jedincami. Takéto populácie totiž nemajú priameho spoločného predka, ako by sa mohlo zdať, ale jednotlivé cytotypy sa na takéto spoločné lokality rozšírili nezávisle od seba z rôznych zdrojových populácií. A ako vidno z ich vzácného kríženia, tieto cytotypy (resp. poddruhy) síce existujú na spoločných lokalitách priestorovo v tesnej blízkosti, avšak geneticky sa takmer neovplyvňujú.

Vyššie spomínané genetické odlišnosti tetra- a oktoploidov sú zrejmé aj z analýz prezentovaných v tomto článku, ktoré sú založené na porovnávaní jedincov *J. vulgaris* pochádzajúcich výlučne zo stredoeurópskeho priestoru (obr. 4). Z obrázka vidno, že ani izolované oktoploidné populácie vyskytujúce sa na Spiši (č. 85 a 86), nevznikli z tamojších „špišských“ tetraploidných jedincov ale majú spoločný pôvod s ostatnými panónskymi populáciami. Nevyjasnenou otázkou v ich prípade zostáva, či sa na tieto izolované miesta dostali oktoploidné jedince dávnejšie v minulosti alebo recentne a či je ich priestorová izolovanosť od zvyšných panónskych populácií dôsledkom prenosu na dlhú vzdialenosť alebo fragmentáciou niekdajšieho súvislejšieho areálu siahajúceho v teplejších poľadových obdobiach z Panónie až do týchto oblastí (cf. Mered'a et al. 2016).

Čo sa týka tetraploidných jedincov, nezistili sme pri nich žiadne významné genetické skupiny a preto všetky tetraploidné rastliny starčeka Jakubovho možno pričleniť k jednému (nominálnemu) poddruhu, pri ktorom je vhodné rozlišovať dve variety: var. *vulgaris* s vyvinutými jazykovitými kvetmi a var. *dunensis* (Dumort.) Hodálová et Mered'a bez jazykovitých kvetov (Hodálová et al. 2015). V prípade vzniku a rozšírenia variety *dunensis* do jej súčasného areálu naše genetické analýzy v podstate potvrdili predpoklady Anderssona (2001b), že tento taxón vznikol polytopicky na niekoľkých málo lokalitách z nominálnej variety a to pravdepodobne mutáciou jednej alely a do súčasného množstva lokalít sa následne rozšíril lodnou dopravou najmä v priebehu 19. storočia.

Morfologická variabilita

Mnohorozmerné analýzy európskeho dátového súboru *J. vulgaris* ukázali, že keď odhliadneme od prítomnosti, resp. absencie jazykovitých kvetov, možno študované populácie rozdeliť do troch morfotypov (obr. 5; Hodálová et al. 2015). Prvý je reprezentovaný tetraploidnými jedincami z atlantickej časti



Obr. 4. Analýza hlavných koordinát (PCoA) 33 jedincov tetraploidného poddruhu *Jacobaea vulgaris* subsp. *vulgaris* (kruh) a 41 jedincov oktoploidného poddruhu *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (trojuholník) pochádzajúcich z Panónie a priľahlých častí Západných Karpát, robená na základe AFLP dát. Sympatrické tetra- a oktoploidné jedince z dvoch spišských lokalít sú vyznačené symbolmi „+“ (pop. 85) a „•“ (pop. 86). Prvé tri osi znázorňujú 61,92 % z celkovej variability dátového súboru ($x = 48,54 \%$, $y = 8,92 \%$, $z = 4,46 \%$).

Fig. 4. Principal coordinates analysis of 33 individuals of tetraploid *Jacobaea vulgaris* subsp. *vulgaris* (circle) and 41 individuals of octoploid *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (triangle) from Pannonia and adjacent part of the Western Carpathians based on AFLP markers. Sympatric tetra- and octoploid individuals from the two Spiš sites are indicated with symbols “+” (pop. 85) and “•” (pop. 86). The first three axes explain 61.92 % of the total variation ($x = 48.54 \%$, $y = 8.92 \%$, $z = 4.46 \%$).

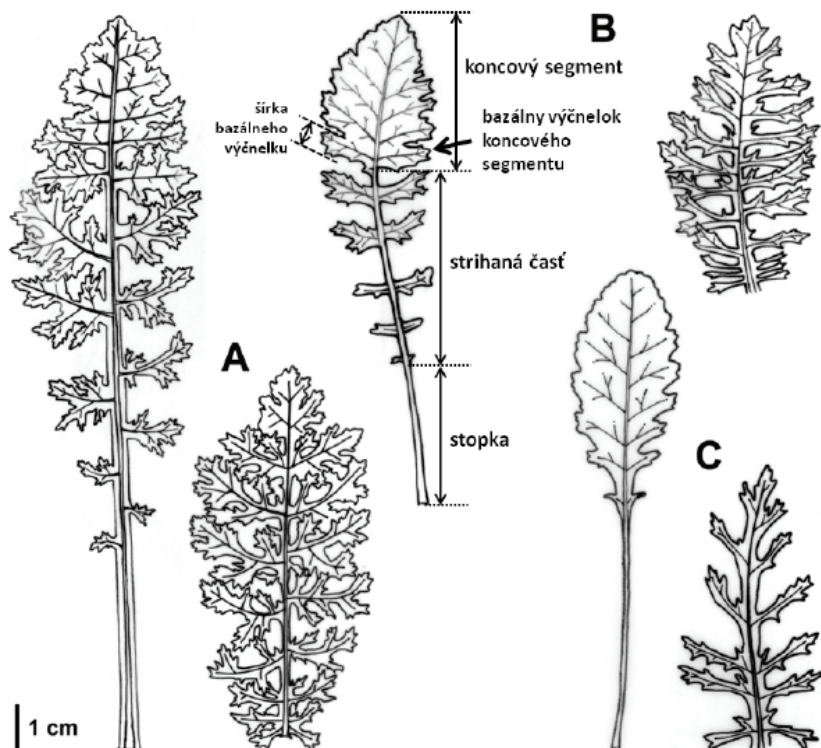
areálu (geneticky patriacimi k poddruhu *J. vulgaris* subsp. *vulgaris*, obr. 5A), druhý tetraploidnými jedincami z kontinentálnej časti areálu (geneticky patriacimi taktiež k poddruhu *J. vulgaris* subsp. *vulgaris*, obr. 5B) a tretí oktoploidnými jedincami (geneticky patriacimi k poddruhom *J. vulgaris* subsp. *gotlandica* a *J. vulgaris* subsp. *pannonica*, obr. 5C). Tetraploidné jedince *J. vulgaris* rastúce v severozápadnej Európe v blízkosti Severného a Baltického mora

sa vyznačujú v porovnaní s rastlinami vyskytujúcimi sa hlbšie vo vnútrozemí (približne od stredného Nemecka smerom na východ a juhovýchod) oveľa viac členitými listami, mohutnejším vzrastom a od bázy viac vetvenou byľou (obr. 1A, B). Oktoploidné jedince sa oproti tetraploidným vyznačujú málo členitými listami, redšími zloženými súkvetiami a väčšími úbormi (tvorenými dlhšími zákrovnými listeňmi, jazykovitými kvetmi a rúrkovitými kvetmi; obr. 1C). Okrem toho majú oktoploidy aj častejšie chlpaté okrajové nažky úborov (t. j. nažky produkované jazykovitými kvetmi), väčšie peľové zrná a o niečo mäsitejšie a voskovitejšie dolné byľové listy (Hodálová et al. 2015).

Uvedená morfológická variabilita má v rámci starčeka Jakubovho klinálny charakter a tvar jednotlivých orgánov sa mení od atlantického tetraploidného morfortypu (stojaceho na jednom konci variability) v smere k oktoploidným jedincom (stojacich na opačnom konci variability; cf. obr. 1, 5). Navyše, v prípade tetraploidných jedincov nie je uvedená morfológická variabilita podporená genetickými odlišnosťami a rozdiely vo výslednom fenotype (týkajúce sa tvaru listov, mohutnosti rastlín a rozkonárovania byle) sú tak pravdepodobne podmienené klimatickými faktormi prostredia a typom substrátu (piesčitá vs. hlinitá až kamenistá pôda), v ktorom rastliny rastú.

Hoci oktoploidné jedince tvoria geneticky dve nezávislé línie, sú si morfológicky veľmi podobné a bez znalosti miesta ich zberu, nie je možné ich spoľahlivo odlíšiť. Je to dané tým, že obe línie majú autopolyploidný pôvod z morfológicky podobných populácií kontinentálneho tetraploidného morfortypu. Úplne rovnaké však oktoploidné poddruhy nie sú. Rastliny z Podolia a Gotlandu majú napr. oproti panónskym oktoploidom signifikantne dlhšie zákrovné listene, ako aj jazykovité a rúrkovité kvety. Prekryvy v hodnotách týchto znakov medzi poddruhmi sú však príliš veľké na to, aby umožňovali ich spoľahlivé určovanie (Hodálová et al. 2015).

Výsledkom uvedeného nesúladu morfologickej a genetickej diverzity a prekryvov v hodnotách morfológických znakov medzi evolučnými líniami starčeka Jakubovho je skutočnosť, že jednotlivé rastliny tohoto druhu nie je vždy možné presne determinovať (cf. Hodálová et al. 2015). Platí to aj v prípade diferenciácie stredoeurópskych tetraploidných a oktoploidných rastlín, resp. poddruhov *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* a *J. vulgaris* subsp. *pannonica*. Ukázali to aj dve analýzy hlavných komponentov (PCA) variability stredoeurópskych exemplárov *J. vulgaris*, realizované pre potreby tohoto príspevku, pričom PCA 1 bola založená na populáciách (výsledný graf v článku neprezentujeme) a PCA 2 bola založená na jedincoch (obr. 6). Z výsledných grafov vyplynulo, že skúmané cytotypy, resp. poddruhy sú na populačnej úrovni síce morfolo-

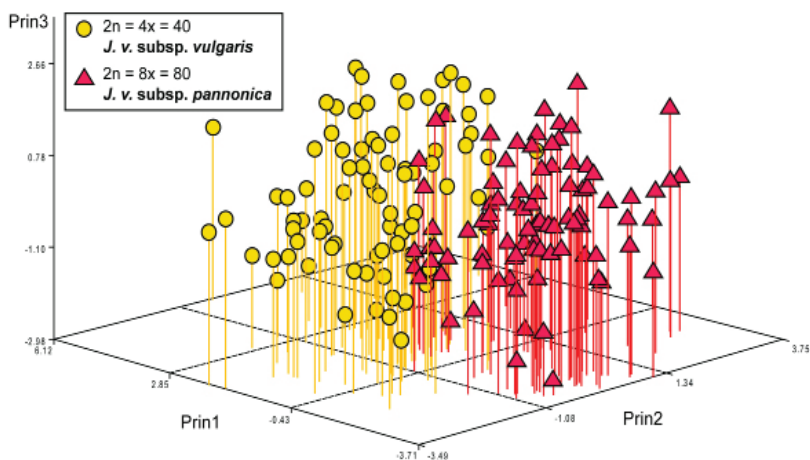


Obr. 5. Charakteristický tvar dolných a stredných byľových listov troch európskych morfortypov *Jacobaea vulgaris*. **A.** Tetraploidný morfortyp z atlantickej časti areálu (*J. vulgaris* subsp. *vulgaris*, vrátane var. *dunensis*). **B.** Tetraploidný morfortyp z kontinentálnej časti areálu (*J. vulgaris* subsp. *vulgaris*). Na dolnom liste sú vyznačené vybrané znaky použité pri morfometrických analýzach. **C.** Oktoploidný morfortyp (*J. vulgaris* subsp. *gotlandica* a *J. vulgaris* subsp. *pannonica*). Kresby: P. Mered'a ml.

Fig. 5. The most common lower and middle cauline leaf phenotypes in three European morphological groups/taxa of *Jacobaea vulgaris*. **A.** Tetraploid Atlantic morphotype (*J. vulgaris* subsp. *vulgaris*, including var. *dunensis*). **B.** Tetraploid continental morphotype (*J. vulgaris* subsp. *vulgaris*). Selected morphological characters scored and measured for morphometric analyses are depicted on the lower cauline leaf. **C.** Octoploid morphotype (*J. vulgaris* subsp. *gotlandica* and *J. vulgaris* subsp. *pannonica*). Drawings by P. Mered'a Jr.

icky spoľahlivo diferencované, avšak na úrovni jedincov je medzi nimi určitý prekryv. Ten spôsobuje, že aj po zmeraní všetkých morfológických znakov nie je možné niektoré rastliny spoľahlivo identifikovať. Z grafu PCA 2 (obr. 6) vidno, že skúmané cytotypy sú rozdelené pozdĺž prvej a druhej osi. Prvá os grafu (Prin1) je korelovaná najmä s tvarom dolných listov (relatívna dĺžka strihanej časti listu, počet listových segmentov, počet zubov na listovom segmente), zatiaľ čo druhá os (Prin2) je korelovaná najmä s generatívnymi znakmi (dĺžka rúrkovitých kvetov, dĺžka zákrovných listenôv, dĺžka jazykovitých kvetov; tab. 1).

Porovnávacie analýzy na základe zmiešaných lineárnych modelov ukázali, že tetraploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* a oktoploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *pannonica* sa signifikantne odlišujú takmer vo všetkých znakoch použitých v mnohorozmerných analýzach, okrem počtu rúrkovitých kvetov v úbore. Štatisticky preukazné rozdiely medzi poddruhmi, resp. cytotypmi sme zistili aj pri dodatočne sledovanom znaku, a to hustote zloženého



Obr. 6. Analýza hlavných komponentov 81 jedincov tetraploidného poddruhu *Jacobaea vulgaris* subsp. *vulgaris* (kruh) a 90 jedincov oktoploidného poddruhu *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (trojuholník) pochádzajúcich z Panónie a priľahlých častí Západných Karpát, robená na základe 14 morfológických znakov. Prvé tri osi znázorňujú 52,72 % z celkovej variability dátového súboru (Prin1 = 28,32 %, Prin2 = 14,24 %, Prin3 = 10,16 %).

Fig. 6. Principal component analysis of 81 individuals of tetraploid *Jacobaea vulgaris* subsp. *vulgaris* (circle) and 90 individuals of octoploid *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (triangle) from Pannonia and adjacent part of the Western Carpathians based on 14 morphological characters. The first three axes explain 52.72 % of the total variation (Prin1 = 28.32 %, Prin2 = 14.24 %, Prin3 = 10.16 %).

súkvetia (pMCMC = 0,028, tab. 2). Podddruh *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* má zložené súkvetie zreteľne hustejšie ako podddruh *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (cf. tab. 2, obr. 7, 8). Tento dodatočne vyhodnocovaný znak tak možno použiť ako jeden z najlepších určovacích morfológických znakov oboch poddruhov (resp. cytotypov).

Ekologická variabilita

Tetra- a oktoploidné jedince *J. vulgaris* nie sú naprieč ekologickým spektrom výskytu druhu rozmiestnené rovnomerne, ale majú tendenciu vyskytovať sa v odlišných podmienkach prostredia. Pri analýze ekológie poddruhov *J. vulgaris* na Slovensku sme zistili výrazné rozdiely v desiatkach ekologických (vrátane klimatických) premenných, ktoré odlišujú lokality týchto poddruhov (cf. Mered'a et al. 2016). Vo všeobecnosti možno povedať, že oktoploidné rastliny sa v porovnaní s tetraploidnými vyskytujú takmer výlučne v xerotermnej a prirodzenej vegetácii v nižších nadmorských výškach a v klimatických parametroch sa vyznačujú väzbou na suchšie a teplejšie oblasti. Významné rozdiely medzi cytotypmi sú aj v ich inváznom, resp. expanzívnom potenciáli. Tetraploidné jedince sú konkurenčne oveľa silnejšie a sú schopné z prirodzených stanovišť expandovať aj do poloprirodzených až synantropných spoločenstiev, na miesta ako sú okraje ciest, opustené pasienky a sady, rekultivované pôdy a pod. Oktoploidné jedince majú túto schopnosť len veľmi obmedzenú a z prirodzených stanovišť sa takmer vôbec nešíria do biotopov, ktoré sú človekom významnejšie ovplyvňované. Výskyt oktoploidov preto takmer vždy signalizuje (relatívne) zachovalé biotopy s prirodzenou, teplomilnou vegetáciou. Znížená schopnosť oktoploidov prenikať na synantropné biotopy a expanzívne sa šíriť v krajine je zaujímavý fenomén, nakoľko takéto vlastnosti sú pri rastlinách obyčajne spájané s predkami s nižšou ploidnou úrovňou (cf. Mráz et al. 2012, te Beest et al. 2012).

Ekologická diferenciácia dvoch stredoeurópskych poddruhov, resp. hlavných cytotypov starčeka Jakubovho sa odzrkadľuje aj v ich priestorovom rozšírení na Slovensku. *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* sa vyskytuje na celom Slovensku, od nížin do horského stupňa, zatiaľ čo *J. vulgaris* subsp. *pannonica* rastie, okrem spomínaných dvoch špišských populácií, výlučne na juhu Slovenska, v oblasti panónskej teplomilnej flóry a v priľahlých predhoríach Karpát. Severná hranica súvislého výskytu oktoploidov je na našom území lokalizovaná do južných predhorí Bielych Karpát, Považského Inovca, Strážovských vrchov, Tribeča, Slovenského rudohoria a do južnej časti Východoslovenskej nížiny (Mered'a et al. 2016; obr. 2).

Tab. 2. Morfológické a ekologické odlišnosti vhodné na determináciu tetraploidného poddruhu *Jacobaea vulgaris* subsp. *vulgaris* a oktoploidného poddruhu *J. vulgaris* subsp. *pannonica*. Uvedené rozpätie hodnôt reprezentuje 10–90 % variability s minimálnymi a maximálnymi hodnotami v zátvorkách. Znaký na súkvetí, resp. kvetoch je potrebné sledovať na hlavnej byli v čase optimálneho kvitnutia. Oktoploidné rastliny s poslednými dokvitajúcimi úborami majú kvety často netypicky malé; a naopak, tetraploidné rastliny, ktorých hlavná byľ bola poškodená (pokosená alebo spasená) vytvárajú na bočných stonkách kvety netypicky veľké. Vybrané morfológické znaky na listoch sú vyobrazené na obr. 5.

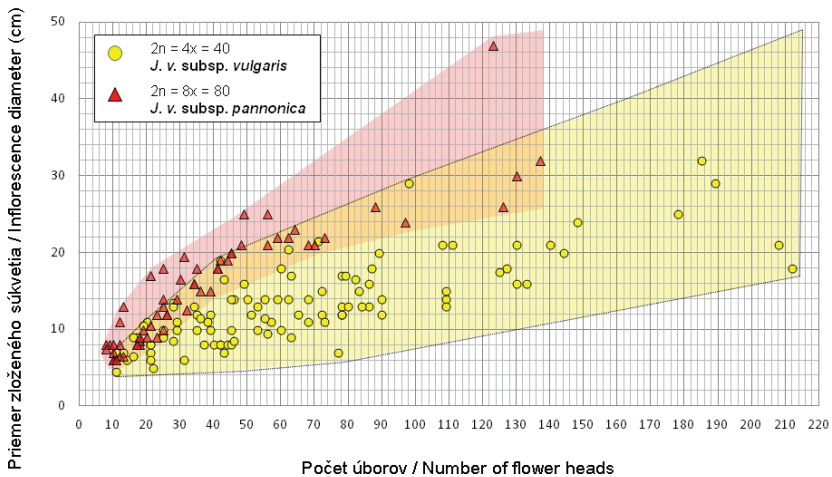
Tab. 2. Morphological and ecological characters that are useful for the determination of tetraploid *Jacobaea vulgaris* subsp. *vulgaris* and octoploid *J. vulgaris* subsp. *pannonica*. The given values correspond to the 10th and 90th percentiles, with the minimum and maximum in round brackets. The morphological characters on inflorescences and florets should be examined on the main stem and in the time of optimal bloom. Octoploid plants at the end of flowering time could have smaller flowers; in the case of damaged main stem, on side branches of tetraploids. For the character illustrations of morphological leaf characters, see Fig. 5.

Znak	<i>J. v.</i> subsp. <i>vulgaris</i> (2n = 4x = 40)	<i>J. v.</i> subsp. <i>pannonica</i> (2n = 8x = 80)
Dolný byľový list ¹ – relatívna dĺžka strihanej časti listu [= (dĺžka strihanej časti listu/dĺžka listu) × 100]	(0–)8–41(–59) %	0–37(–67) %
Dolný byľový list ¹ – počet zubov na bočnom segmente listu ²	(0–)1–9(–23)	0–5(–8)
Hustota zloženého súkvetia = počet úborov/ priemer zloženého súkvetia v cm	(1,6–)2,3–7,2(–11,8)	(1–)1,3–3,3(–4,9)
Zákrovné listene – dĺžka	(2,9–)3,4–4,5(–5,5) mm	(3,5–)3,9–5,2(–6,4) mm
Jazykovité kvety – dĺžka	(6,5–)10–15(–18) mm	(9–)12–17(–19) mm
Rúrkovité kvety – dĺžka	(3,4–)4–5,5(–6,2) mm	(4–)4,5–5,5(–6,8) mm
Okrajové nažky ³ – percento jedincov v populácii, ktoré majú okrajové nažky chlpaté	20 %	60 %
Nadmorská výška (m n. m.)	(140–)190–840 (a vyššie)	(110–)140–360(–650)
Typ biotopu	xero- až mezotermný (vrátane lesa; ojedinele piesčité stepi)	xerotermný (vrátane piesčitých stepí, nikdy les)
Prirodzenosť (zachovalosť) biotopu	prirodzený až silno ruderalizovaný	prirodzený, zriedka mierne ruderalizovaný

¹ Merané na prvom alebo druhom byľovom liste (nie na liste z prízemnej ružice).

² Počítané na najviac členenom/zúbkatom segmente listu.

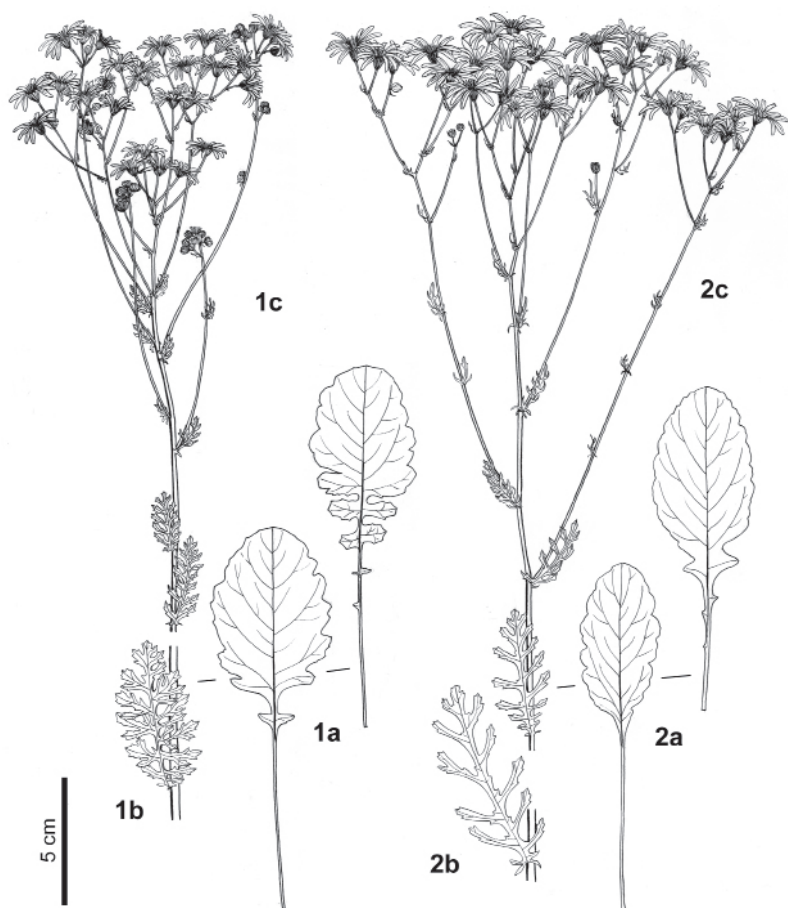
³ Okrajové nažky = nažky na obvode lôžka úboru (vytvorené jazykovitými kvetmi).



Obr. 7. Vzťah medzi počtom úborov a veľkosťou zloženého súkvetia pri poddruhoch *Jacobaea vulgaris* vyskytujúcich sa v Panónii a priľahlých častiach Západných Karpát. Kruh – tetraploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* (101 jedincov), trojuholník – oktoploidný poddruh *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (61 jedincov). Farebne odlišené oblasti ohraničujú rozsahy hodnôt (na grafe nie je zobrazený extrémny tetraploidný jedinec, ktorý mal počet úborov 458 a priemer zloženého súkvetia 52 cm).

Fig. 7. Relationship between the number of flower heads and inflorescence diameter for two *Jacobaea vulgaris* subspecies occurring in Pannonia and adjacent part of the Western Carpathians. Circle – tetraploid *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* (101 individuals), triangle – octoploid *J. vulgaris* subsp. *pannonica* (61 individuals). Different colours show the ranges of values (the diagram does not display an extreme tetraploid individual with 458 flower heads and inflorescence diameter of 52 cm).

Rovnaké ekologické vlastnosti majú oktoploidné jedince *J. vulgaris* aj v ďalších dvoch oblastiach ich známeho výskytu: v Podolí a na baltických ostrovoch Gotland (*J. vulgaris* subsp. *gotlandica*) a Öland (*J. vulgaris* subsp. *pannonica*). Ekologické rozdiely medzi tetra- a oktoploidnými rastlinami na baltických ostrovoch sú v literatúre dobre známe už niekoľko desaťročí (cf. Sterner 1938, Sterner & Lundqvist 1986, Wysk et al. 2009), doposiaľ sa však nevedelo, že táto separácia taxónov do odlišných ekologických ník (*J. vulgaris* subsp. *vulgaris*, vrátane var. *dunensis* na jednej strane a *J. vulgaris* subsp. *gotlandica* a *J. vulgaris* subsp. *pannonica* na druhej strane) je determinovaná ploidnou úrovňou (cf. Hodálová et al. 2015). Ako sme pozorovali aj pri vlastnom výskume, najmä na Ölande sa tetraploidné jedince masívne šíria pozdĺž ciest a z oboch ostrovov postupne vytlačujú oktoploidné rastliny.



Obr. 8. Charakteristický fenotyp poddruhov *Jacobaea vulgaris* vyskytujúcich sa v Panónii a priľahlých častiach Západných Karpát. **1.** *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* ($2n = 4x = 40$) z lokality Štokeravská vápenka (pop. 14). **2.** *J. vulgaris* subsp. *pannonica* ($2n = 8x = 80$) z typovej lokality poddruhu na Sandbergu (pop. 41). **a** – dolné byľové listy, **b** – stredný byľový list, **c** – horná časť byle so zloženým súkvetím. Kresby: Z. Komárová. Podrobnosti o lokalitách pozri v práci Hodálová et al. (2015).

Fig. 8. The most common phenotype of *Jacobaea vulgaris* subspecies occurring in Pannonia and the adjacent part of the Western Carpathians. **1.** *J. vulgaris* subsp. *vulgaris* ($2n = 4x = 40$) from Štokeravská vápenka quarry (pop. 14). **2.** *J. vulgaris* subsp. *pannonica* ($2n = 8x = 80$) from the type locality of the subspecies on Sandberg hill (pop. 41). **a** – lower cauline leaves, **b** – middle cauline leaves, **c** – upper part of the stem with inflorescence. Drawings by Z. Komárová.

Pod'akovanie

Dakujeme Zlate Komárovej za vyhotovenie ilustrácií poddruhov *Jacobaea vulgaris*, Judite Lihovej za pomoc pri molekulárnych analýzach, Dominikovi Romanovi Letzovi za pomoc pri terénnom výskume, Viere Ferákovej (všetci Botanický ústav SAV) za cenné pripomienky k rukopisu a Viktorovi V. Chepinogovi (V. B. Sochava Institute of Geography SB RAS, Rusko) za zaslanie skenu dokladovej položky *J. vulgaris* z juhovýchodnej Sibíri. Táto publikácia bola vytvorená realizáciou projektu „Centrum excelentnosti pre ochranu a využívanie krajiny a biodiverzitu (ŠF OPVaV 26240120014)“, na základe podpory operačného programu Výskum a vývoj financovaného z Európskeho fondu regionálneho rozvoja.

Literatúra

- Andersson, S. 2001a. Fitness consequences of floral variation in *Senecio jacobaea* (Asteraceae): evidence from a segregating hybrid population and a resource manipulation experiment. *Biol. J. Linn. Soc.* 74: 17–24.
- Andersson, S. 2001b. The genetic basis of floral variation in *Senecio jacobaea* (Asteraceae). *J. Heredity* 92: 409–414.
- Bain, J. F. 1991. The biology of Canadian weeds. 96. *Senecio jacobaea* L. *Canad. J. Pl. Sci.* 71: 127–140.
- Chepinoga, V. V. & Gnutikov, A. A. 2014. *Jacobaea vulgaris*. In Marhold, K. (ed.), IAPT/IOPB chromosome data 18. *Taxon* 56: 1387, E3–E4.
- Conti, F., Bartolucci, F., Tomović, G. & Lakušić, D. 2012. *Jacobaea vulgaris* subsp. *gotlandica* (Compositae), new for Italy and Montenegro. *Bot. Serbica* 36: 145–147.
- Dobeš, Ch. & Vitek, E. 2000. Documented chromosome number checklist of Austrian vascular plants. Verlag des Naturhistorischen Museums Wien, Wien.
- Dumortier, B. C. J. 1827. *Florula Belgica*. Tournai.
- Fischer, M. A., Adler, W. & Oswald, K. 2005. Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. Ed. 2, Land Oberösterreich, Biologiezentrum der OÖ Landesmuseen, Linz.
- Freeman, C. C. & Brooks R. E. 1988. Documented plant chromosome numbers 1988: 1. Chromosome counts for North American Plants – I. *Sida* 13: 241–250.
- Grulich, V. 2005. *Senecio* L. In Štěpánková, J. et Slavík, B. (eds), *Květena České republiky* 7. Praha: Academia, p. 250–280.
- Hadfield J. D. 2010. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: The MCMCglmm R Package. *J. Stat. Softw.* 33: 1–22.
- Harper, J. L. & Wood, W. A. 1957. Biological flora of the British Isles. *Senecio jacobaea*. *J. Ecol.* 45: 617–637.
- Hoďalová, I., Grulich, V., Horová, L. & Marhold K. 2007a. Occurrence of tetraploid and octoploid cytotypes in *Senecio jacobaea* subsp. *jacobaea* (Asteraceae) in Pannonia and the Carpathians. *Bot. J. Linn. Soc.* 153: 231–242.
- Hoďalová, I., Vinikarová, A., Grulich, V., Mered'a, P. Jr. & Horová, L. 2007b. *Senecio jacobaea*. In Marhold, K. (ed.), IAPT/IOPB chromosome data 4. *Taxon* 56: 1269, E1–E3.
- Hoďalová, I., Mered'a, P. Jr., Vinikarová, A., Grulich, V. & Rotreklová, O. 2010. A new cytotype of *Jacobaea vulgaris* (Asteraceae): frequency, morphology and origin. *Nordic J. Bot.* 28: 413–427.
- Hoďalová, I., Mered'a, P. Jr., Kučera, J., Marhold, K., Kempa, M., Olšavská, K. & Slovák, M. 2015. Origin and systematic position of *Jacobaea vulgaris* (Asteraceae) polyploids: genetic

- and morphological evidence. *Pl. Syst. Evol.* 301: 1517–1541.
- Jaccard, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 44: 223–270.
- Kadereit, J. W. & Sell, P. D. 1986. Variation in *Senecio jacobaea* L. (Asteraceae) in the British Isles. *Watsonia* 16: 21–23.
- Krzanowski, W. J. 1990. Principles of multivariate analysis. Clarendon Press, Oxford.
- Leininger, S. 2015. Tansy Ragwort BMP. <http://weedwise.conservationdistrict.org/2015/tansy-ragwort-bmp-now-available.html>, cit. 14. 6. 2016.
- Leiss, K. A. 2011. Management practices for control of ragwort species. *Phytochem. Rev.* 10: 153–163.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum* 2. Holmiae.
- Macel, M., Vrieling, K. & Klinkhamer, P. G. L. 2004. Variation in pyrrolizidine alkaloid patterns of *Senecio jacobaea*. *Phytochemistry* 65: 865–873.
- Marhold, K., Mártonfi, P., Mered'a, P. Jr., Mráz, P., Hodálová, I., Kolník, M., Kučera, J., Lihová, J., Mrázová, V., Perný, M. & Valko, I. 2007. Karyological database of the ferns and flowerig plants of Slovakia/Karyologická databáza papraďorastov a semenných rastlín Slovenska. Version 1.0. <http://www.chromosomes.sav.sk>, cit. 1. 3. 2014.
- McLaren, D. A., Ireson, J. E. & Kwong, R. M. 2000. Biological control of ragwort (*Senecio jacobaea* L.) in Australia. In Spencer, N. R. (ed.), *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds 4-14 July 1999*, Montana State University, Brozeman, Montana, p. 67–79.
- Mered'a, P. Jr., Kučera, J., Marhold, K., Senko, D., Slovák, M., Svitok, M., Šingliarová, B. & Hodálová, I. 2016. Ecological niche differentiation between tetra- and octoploids of *Jacobaea vulgaris*. *Preslia* 88: 113–136.
- Meusel, H. & Jäger, E. J. 1992. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora* 3. G. Fischer, Jena.
- Mráz, P., Španiel, S., Keller, A., Bowmann, G., Farkas, A., Šingliarová, B., Rohr, R. P., Broennimann, O. & Müller-Schärer, H. 2012. Anthropogenic disturbance as a driver of microspatial and microhabitat segregation of cytotypes of *Centaurea stoebe* and cytotype interactions in secondary contact zones. *Ann. Bot. (Oxford)* 110: 615–627.
- Murín, A. & Váchová, M. 1970. Reports. In Májovský, J. et al. (eds), *Index of chromosome numbers of Slovakian flora (part 1)*. *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comen., Bot.* 16: 20.
- Murín, A., Svobodová, Z., Májovský, J. & Feráková, V. 1999. Chromosome numbers of some species of the Slovak flora. *Thaiszia – J. Bot.* 9: 31–40.
- Neuman, L. M. & Ahlfvengren, F. 1901. *Sveriges Flora*. Lund.
- Nordenstam, B. 2006. Additions to the genus *Jacobaea* Mill. (Compositae–Senecioneae). *Compositae Newslett.* 44: 12–13.
- Nordenstam, B. & Greuter, W. 2006. *Jacobaea* Mill. In Greuter, W. et von Raab-Straube, E. (eds), *Euro–Med Notulae*, 2. Willdenowia 36: 707–717.
- Nordenstam, B., Pelser, P. B., Kadereit, J. W. & Watson, L. E. 2009. Senecioneae. In Funk, V. A., Susanna, A., Stuessy, T. F. et Bayer, R. J. (eds), *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. IAPT, Vienna, p. 503–525.
- Pelser, P. B., de Vos, H., Theuring, H. C., Beuerle, T., Vrieling, K. & Hartmann, T. 2005. Frequent gain and loss of pyrrolizidine alkaloids in the evolution of *Senecio* section *Jacobaea* (Asteraceae). *Phytochemistry* 66: 1285–1295.
- Pelser, P. B., Veldkamp, J.-F., van der Meijden, R. 2006. New combinations in *Jacobaea* Mill.

- (Asteraceae – Senecioneae). *Compositae Newslett.* 44: 1–11.
- Pelser, P. B., Nordenstam, B., Kadereit, J. W. & Watson, L. E. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. *Taxon* 56: 1077–1104.
- Pinheiro, J. C. & Bates, D. 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer-Verlag, New York.
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rapo, C., Müller-Schärer, H., Vrieling, K. & Schaffner, U. 2010. Is there rapid evolutionary response in introduced populations of tansy ragwort, *Jacobaea vulgaris*, when exposed to biological control? *Evol. Ecol.* 24: 1081–1099.
- SAS Institute, Inc. 2011. SAS®9.3 Product documentation. SAS Institute, Cary, NC. <http://support.sas.com/documentation/93/index.html>, cit. 1. 3. 2014.
- Schlüter, P. M. & Harris S. A. 2006. Analysis of multilocus fingerprinting data sets containing missing data. *Molec. Ecol. Notes* 6: 569–572.
- Schönswetter, P., Suda, J., Popp, M., Weiss-Schneeweiss, H. & Brochmann, C. 2007. Circumpolar phylogeography of *Juncus biglumis* (Juncaceae) inferred from AFLP fingerprints, cpDNA sequences, nuclear DNA content and chromosome numbers. *Molec. Phylogen. Evol.* 42: 92–103.
- Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R. 1973. *Numerical taxonomy. Principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Sonnleitner, M., Flatscher, R., García, P. E., Rauchová, J., Suda, J., Schneeweiss, G. M., Hülber, K. & Schönswetter, P. 2010. Distribution and habitat segregation on different spatial scales among diploid, tetraploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps. *Ann. Bot. (Oxford)* 106: 967–977.
- Sternér, R. 1938. Flora der Insel Öland. Die Areale der Gefäßpflanzen Ölands nebst Bemerkungen zu ihrer Oekologie und Soziologie. *Acta Phytogeogr. Suec.* 9: 1–169.
- Sternér, R. & Lundqvist, Å. 1986. Ölands kärlväxtflora, 2nd. edn. *Svensk botanisk tidskrift*, Lund, Forskningsrådets förlagstjänst, Stockholm.
- te Beest, M., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešová, M. & Pyšek, P. 2012. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Ann. Bot. (Oxford)* 109: 19–45.
- Vinikarová, A. 2009. Oktoploidní *Senecio jacobaea* versus *S. erucifolius* na jižní Moravě. *Zprávy Čes. Bot. Společn.* 44: 29–34.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., van de Lee, T., Hornes, M., Frijeters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M. & Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucl. Acids Res.* 23: 4407–4414.
- Vrieling, K., Soldaat, L. L. & Smit, W. 1991. The influence of pyrrolizidine alkaloids of *Senecio jacobaea* on *Tyria jacobaea*, *Brachycaudus cardii* and *Haplothrips senecionis*. *Neth. J. Zool.* 41: 228–239.
- Wardle, D. A. 1987. The ecology of ragwort (*Senecio jacobaea* L.) – a review. *New Zealand J. Ecol.* 10: 67–76.
- Weeds of Australia. 2016. Weeds of Australia. Biosecurity Queensland Edition. http://keyserver.lucidcentral.org/weeds/data/media/Html/senecio_jacobaea.htm, cit. 14. 6. 2016.
- Wysk, R., Nordenstam, B., Kadereit, J. W. & Westberg, E. 2009. The identity and geographical distribution of *Jacobaea vulgaris* subsp. *gotlandica*, supposedly endemic to Gotland and Öland (Sweden) – the importance of multiple intraspecific samples. *Taxon* 58: 1133–1140.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*, 5th end. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.