

Agnieszka Sutkowska
Katedra Hodowli Roślin i Nasiennictwa
Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie
ul. Łobzowska 24, 31–420 Kraków
asutkowska@ar.krakow.pl

Received: 21.01.2016
Reviewed: 20.06.2016

***ACONITUM* (RANUNCULACEAE) ŁAMIE ZASADY**

Aconitum (Ranunculaceae) breaks the rules

Abstract: A number of phenomena described in the hybrid plants is not confirmed by the genus monkshood *Aconitum*. The results of molecular analysis and field observations suggested the possibility of alleles flow (introgression) of a tetraploid to diploid that is in the reverse direction according to the model of triploid bridge. Moreover, introgression can displace one of the parent genome, so the only evidence of the former hybridization is the presence of tetraploid cpDNA in diploid genomes. Also among monkshood hybrids there are genomes originated from three different species.

Key words: *Aconitum*, hybridization, introgression, triploid bridge, Tatra Mts, Carpathians.

Wstęp

Rodzaj *Aconitum* L. (tojad) liczy około 300 gatunków, z czego około 10% występuje w Europie. Wśród taksonów europejskich znaczącą pozycję zajmują podgatunki i taksony mieszańcowe (nototaksony, por. Mitka, Starmühler 2000). Centrum genetyczne rodzaju *Aconitum* znajduje się w Azji środkowo-wschodniej, skąd rozprzestrzenił się do Europy, Ameryki Północnej i północnej Afryki. *Aconitum* grupuje gatunki o różnych stopniach ploidalności, różnych wymaganiach siedliskowych, występujące zarówno na niżu jak i w górach (Mitka 2003).

W Karpatach rodzaj *Aconitum* jest reprezentowany przez diploidy ($2n=16$), tetraploidy ($2n = 32$) i mieszańcowego pochodzenia triploidy ($2n=24$). Klasyfikowane są one w dwóch sekcjach: *Cammarum* i *Aconitum* oraz notosekcji *Acomarum* (Ilnicki 2014; Ilnicki, Mitka 2009, 2011). Diploidy są gatunkami leśnymi i występują na niżu oraz w niższych położeniach górskich, natomiast tetraploidy są typowymi gatunkami wysokogórskimi, występującymi w piętrze subalpejskim i alpejskim. Tojady preferują siedliska wilgotne, związane przede wszystkim ze strumieniami i źródłiskami (Mitka 2003; Mitka, Starmühler 2000).

Jedną z charakterystycznych cech *Aconitum* jest łatwość tworzenia mieszańców między gatunkami diploidalnymi i między gatunkami tetraploidalnymi oraz pomiędzy diplo- i tetraploidami (Mitka 2003; Sutkowska i in. 2013; Sutkowska i in. npbl). Z tych też powodów stanowi on odpowiedni model do prowadzenia badań nad zjawiskiem spontanicznej hybrydyzacji.

Pewnym ułatwieniem w badaniach mieszańcowości u *Aconitum* jest fakt, że rośliny te zapylane są wyłącznie przez trzmiele. Jak wykazały badania Klepacz-Baniak (2011), trzmiele przemieszczają się na małe odległości (200–300 m od gniazda). Zapobiega to w znacznym stopniu przenoszeniu pyłku roślin między populacjami zlokalizowanymi stosunkowo blisko. Dodatkowo, górskie gatunki tojadu występują zwykle wzdłuż potoków, a więc wzdłuż dolin, gdzie populacje dodatkowo są izolowane przez granie i szczyty górskie. Sprzyjającym czynnikiem prowadzenia badań nad mieszańcami tojadów jest fakt, że wśród gatunków karpacckich występują tylko dwa zasadnicze typy chloroplastowego DNA (cpDNA). Jak pokazały badania gatunków z obszaru Karpat, przeprowadzone przez Mitkę i współpracowników, jeden typ jest charakterystyczny dla gatunków diploidalnych, a drugi dla tetraploidalnych (Mitka i in. npbl).

Prezentowana praca jest podsumowaniem badań nad hybrydyzacją u karpacckich gatunków *Aconitum* o takim samym (homoploidy) lub różnym (triploidy) stopniu ploidalności. Badane były strefy mieszańcowe utworzone przez: gatunki diploidalne (*A. lasiocarpum* i *A. variegatum*), gatunek tetraploidalny (*A. firmum*) oraz taksony mieszańcowe: homoploidalny *A. ×pawlowskii* (*A. lasiocarpum* × *A. variegatum*) i triploidalny *A. ×berdau* (*A. variegatum* × *A. firmum*). Populacje z udziałem mieszańców zostały stwierdzone: w Dolinie Jaworowej, na granicy Tatr Wysokich i Bielskich (Słowacja, Karpaty Zachodnie) oraz w Dolinie Małej Łąki i Dolinie Miętusiej (Tatry Zachodnie). Strefa mieszańcowa utworzona przez diploidy: *A. variegatum* i *A. lasiocarpum* i ich mieszańca *A. ×pawlowskii*, została zlokalizowana również w Beskidzie Niskim, nieopodal granicy geobotanicznej z Karpatami Wschodnimi (Sutkowska i in. 2013). Hybrydyzację między gatunkami tetraploidalnymi (*A. firmum* i *A. bucovinense*) oraz ich mieszańca (*A. ×nanum*) badano w szerszym zakresie geograficznym: w Karpatach Wschodnich i Karpatach Południowych. Kryterium wyróżniania czystych gatunków i ich mieszańców była systematyka tojadów opracowana dla Europy środkowej (Mitka 2003). Mieszańcowy charakter *A. ×pawlowskii*, *A. ×berdau* i *A. ×nanum* oraz kierunki introgresji zbadano metodami molekularnymi. W badaniach tych wykorzystano wysoce polimorficzne markery ISSR (Inter Simple Sequence Repeats) (Stepansky i in. 1999) oraz sekwencjonowanie regionu trnL^(UAG)-ndhF cpDNA (Shaw i in. 2007).

Przeprowadzone badania wykazały, że szereg zjawisk, obserwowanych w analizowanych strefach mieszańcowych, odbiega od typowych, związanych z hybrydyzacją gatunków roślin. Dotyczy to szczególnie aspektów siedliskowych i genetycznych.

Z publikowanych dotychczas badań nad naturalnymi mieszańcami roślin wynika, że niektóre zjawiska, zachodzące w strefach mieszańcowych, wykazują tak wyraźną regularność, że można je uznać za zasady. Wśród nich na uwagę zasługuje fakt, że hybrydyzacja częściej zachodzi u taksonów filogenetycznie mło-

dych oraz że u gatunków górskich zachodzi wyjątkowo rzadko. Kolejnym często obserwowanym zjawiskiem, zachodzącym z dużą regularnością, jest wypieranie z populacji osobników mieszańcowych przez lepiej dostosowane taksony rodzicielskie. Jego alternatywą jest, zachodząca powszechnie, „hybrydyzacja siedlisk”. Pewne prawidłowości można również zaobserwować na poziomie genomowym. Jedną z nich jest addytywność genetyczna mieszańców, inną – kierunek ewentualnej introgresji. Przyjmuje się, że ta ostatnia zachodzi w kierunku gatunku o wyższym stopniu ploidalności. Jednak, w badanych populacjach karpackich, *Aconitum* łamie powyższe zasady, a przykłady tego przedstawiono poniżej.

Hybrydyzacja częściej zachodzi u taksonów filogenetycznie młodych

Zdaniem Baack i Rieseberg (2007) hybrydyzacja zachodzi zwykle między taksonami młodymi, gdyż taksony filogenetycznie starsze wykształciły w toku dłuższej trwającej ewolucji skuteczne bariery zapobiegające krzyżowaniu. *Aconitum*, będąc przedstawicielem jednej z najstarszych filogenetycznie rodzin, wyłamuje się z tej zasady. Hybrydyzacja u tojadów jest zjawiskiem powszechnym i odegrała kluczową rolę w ewolucji tego rodzaju (Mitka 2003). Gatunki tojadów występujące na tym samym obszarze geograficznym (sympatrycznie) krzyżują się szczególnie często, a ich mieszańce posiadają kombinację cech morfologicznych gatunków rodzicielskich. Ten wzór jest tak regularny, że mieszańcom został nadany odrębny status taksonomiczny (np. *A. ×pawlowskii*, *A. ×nanum*, *A. ×berdau*).

Hybrydyzacja u gatunków górskich zachodzi rzadko

Zazwyczaj opisywane są strefy mieszańcowe powstałe w sympatrycznej części zasięgów poziomych lub w strefie wtórnego kontaktu zasięgów allopatrycznych (hybrydyzacja allopatryczna: Durand i in. 2000; Sutkowska i in. 2013; Adams 2015). Niezwykle rzadko opisywane są strefy mieszańcowe powstałe na styku zasięgów pionowych. Abbott i Brennan (2014) podają zaledwie dwanaście takich przypadków, a Zieliński (1982a, b) jeden. Powodem tego, zdaniem autorki, są specyficzne warunki klimatyczne i siedliskowe, które w górach zmieniają się skokowo, a czego rezultatem jest piętrowy układ roślinności. Gatunki występujące tylko w jednym piętrze klimatyczno-roślinnym są przystosowane do warunków w nim panujących, natomiast w piętrach sąsiednich znajdują się w warunkach suboptymalnych. Dodatkowo, granice między górkimi piętrami roślinnymi są z reguły bardzo wąskie i brak w nich siedlisk o charakterze przejściowym, tworzących nisze dla spontanicznie powstających mieszańców. *Aconitum* łamie również tę zasadę. Zjawisko mieszańcowości u tojadów badań na początku lat

osiemdziesiątych Zieliński (1982a, b) w Tatrach polskich. Ich kontynuację stanowią prezentowane tutaj badania przeprowadzonych w tatrzańskich dolinach: Jaworowej, Małej Łąki i Miętusiej. Stwierdzono powstawanie mieszańców między *A. variegatum* i *A. firmum*. Pierwszy z gatunków jest diploidem występującym w górach, w lasach piętra regla dolnego, natomiast drugi jest gatunkiem wysokogórskim, dość często schodzącym wzdłuż potoków w niższe położenia górskie (Mitka 2003). Mieszańce tych gatunków są triploidami, którym nadano status nototaksonu, *A. ×berdau*i Zapał.

Hybrydyzacja siedlisk

Jednym z częściej opisywanych jest model „hybrydyzacji siedlisk”. Pojęcie to zostało wprowadzone przez Andersona i Thompsona (2002) dla podkreślenia znaczenia człowieka w powstawaniu mieszańców międzygatunkowych u roślin. Zakłada ono, że mieszańce zajmują zmienione antropogenicznie siedliska o cechach pośrednich między siedliskami typowymi dla gatunków rodzicielskich. Zjawisko to opisano, np. u gatunków głogów *Crataegus* (Oklejewicz i in. 2015).

W żadnej z badanych przez autorkę i współpracowników stref mieszańcowych nie odnotowano tego modelu. W populacjach w Tatrach i w Beskidzie Niskim *A. variegatum* i *A. lasiocarpum* zajmują zbliżone siedliska leśne. Ich mieszańce *A. ×pawlowskii* oraz jego formy introgresywne również występują na tych samych siedliskach, co gatunki rodzicielskie (Sutkowska i in. 2013; Sutkowska i in. npbl). W Karpatach Wschodnich i Południowych podobny wzorec rozmieszczenia wykazuje *A. ×nanum* (*A. firmum* × *A. bucovinense*) (Sutkowska i in. npbl).

Odmienne kształtują się strefy mieszańcowe *A. firmum* i *A. variegatum* w Tatrach. Gatunki te naturalnie występują w różnych biotopach: pierwszy ponad górną granicą lasu w terenie otwartym, drugi w niższych położonych siedliskach leśnych. Długoletnia działalność pasterska człowieka w Tatrach wykształciła nowy typ siedliska, tj. półnaturalne łąki i polany reglowe, zajmujące niekiedy miejsca z dala od źródeł i strumieni. W tym typie antropogenicznego siedliska można czasem spotkać *A. firmum* i *A. variegatum* oraz ich mieszańca *A. ×berdau*i i jego formy introgresyjne. W tym przypadku mieszańce powstają wówczas, gdy gatunki rodzicielskie występują na siedliskach dla siebie nietypowych.

Innym, ciekawym przykładem jest strefa mieszańcowa *Bromus ramosus* i *B. benekenii*, zlokalizowana w północnej Francji. Obydwie formy rodzicielskie i ich mieszańce występują w zespołach okrajowych i prześwietlonych fragmentach starych drzewostanów bukowo-grabowych (grądy i buczyny) oraz w zbiorowiskach porębowych ze związku *Atropion belladonnae* (Matuszkiewicz 2001). Jednak w tym przypadku mamy do czynienia z osieroconymi mieszańcami, gdyż w badanych populacjach mieszańcowych, nie stwierdzono gatunków rodzicielskich (Sutkowska i in. 2015).

Wypieranie mieszańców przez gatunki rodzicielskie

Innym modelem hybrydyzacji jest wypieranie z populacji mieszańców przez gatunki rodzicielskie. Zgodnie z klasyczną koncepcją strefy mieszańcowej przyjmuje się, iż mieszańce posiadają gorsze niż rodzice dostosowanie (*limited fitness*) lub że istnienie strefy mieszańcowej jest uwarunkowane genetycznym upośledzeniem mieszańców (Avisé 2004). Tymczasem badany przez autorkę i współpracowników *A. ×pawłowskii* oraz jego formy introgresyjne występują na tych samych stanowiskach, co gatunki rodzicielskie. Taki wzór dystrybucji taksonów obserwowano zarówno w populacji z Beskidu Niskiego (Sutkowska i in. 2013) jak i w badanych populacjach tatrzańskich. Podobnie, wysokogórski *A. ×nanum* w populacji Retezat Mts., Gura Złata (Karpaty Południowe) występuje z gatunkami rodzicielskimi: *A. bucovinense* i *A. firmum* subsp. *fissurae*. Wyjątkiem jest populacja z Halicza (Bieszczady, Karpaty Wschodnie), gdzie występuje jedynie *A. ×nanum* i *A. bucovinense* (Mitka 2003).

Introgresja zachodzi w kierunku gatunku o wyższym stopniu ploidalności

Zjawiskiem często towarzyszącym strefom mieszańcowym jest introgresja, będąca konsekwencją krzyżowania się mieszańców z jednym z gatunków rodzicielskich (krzyżówek wstecznych). Introgresja świadczy o płodności mieszańców i dowodzi, że populacja istnieje od co najmniej kilku pokoleń. Przyjmuje się również, że introgresja jest wyrazem adaptacji gatunków do warunków środowiska (Martin i in. 2006; Whitney i in. 2010; Abbott i in. 2013). Zjawisko to zaobserwowano we wszystkich badanych populacjach *Aconitum* w Tatrach oraz w populacji z Beskidu Niskiego. Dotyczyła ona gatunków o takiej samej liczbie chromosomów (hybrydyzacja homoploidalna), jak i diplo- i tetraploidów.

Modele matematyczne zakładają, że triploidy mogą stanowić pomost między diploidem i tetraploidem (*triploid bridge*: Buerkle i in. 2000; Rieseberg, Willis 2007; Mallet 2007). Przypuszcza się, że przepływ genów z udziałem triploidalnego pomostu odbywa się od diploidów do poliploidów (Petit i in. 1999). Ten kierunek przepływu genów, tj. od *A. variegatum* do *A. firmum*, z udziałem ich mieszańca *A. ×berdau*, opisał Zieliński (1982a, b) w populacjach tatrzańskich na podstawie analiz izoenzymatycznych i cytogenetycznych.

Badania molekularne analizowanych przez autorkę i współpracowników stref mieszańcowych, zlokalizowanych w tym samym regionie, w którym pracował Zieliński (1982a, b), wykazały jednak, że introgresja z udziałem pomostu triploidalnego może zachodzić również w kierunku przeciwnym, tj. od tetraploida do diploida. Było to możliwe do wykazania, gdyż w Karpatach istnieją dwa odmienne typy cpDNA. Jeden z nich jest specyficzny dla diploidów, drugi

dla tetraploidów. Stwierdza się jednak, choć rzadko, typ tetraploidalny cpDNA u gatunku diploidalnego, np. cpDNA tetraploidalnego *A. firmum* u osobników *A. variegatum* i *A. ×pawłowskii* w Dolinie Jaworowej. Taki sam kierunek introgresji odnotowano również w Dolinie Małej Łąki. Natomiast w Dolinie Miętusiej stwierdzono introgresję symetryczną: od tetraploida w kierunku diploida (od *A. firmum* do *A. variegatum*) oraz od diploida do tetraploida (od *A. ×pawłowskii* do *A. firmum*). Należy podkreślić, że w odniesieniu do wymienionych przykładów, introgresja zachodzi pomiędzy gatunkami o różnej ploidalności. W populacji tojadów z Beskidu Niskiego, która składa się wyłącznie z gatunków diploidalnych, zachodziła ona asymetrycznie, tj. tylko w kierunku jednego z gatunków rodzicielskich – *A. lasiocarpum*. Ten typ asymetrycznej introgresji może posiadać wiele przyczyn (Sutkowska i in. 2013) i został również opisany przez Arnolda i in. (2010) w rodzaju *Iris*.

Przyjmując mateczne dziedziczenie cpDNA, odtworzenie mechanizmu introgresji jest stosunkowo łatwe. O kierunku introgresji w danej populacji decyduje stopień ploidalności gamet żeńskich wytwarzanych przez triploida. Może ona posiadać $1n$, $2n$ lub $3n$ chromosomów. To, o jakiej ploidalności będzie gameta żeńska triploida, uczestnicząca w krzyżowaniu wstecznym, jest zjawiskiem losowym. Gdy w badanych przez autorkę i współpracowników strefach mieszańcowych gameta żeńska triploida posiadała $1n$ chromosomów i została zapłodniona przez gametę męską o tej samej ploidalności ($1n$), czyli diploida (*A. variegatum* lub *A. ×pawłowskii*, lub *A. lasiocarpum*), obserwowano introgresję w kierunku diploida. Jeśli w populacji gameta żeńska triploida posiadała $2n$ chromosomów, to do wytworzenia kiełkujących nasion doszło, gdy została ona zapłodniona pyłkiem $2n$ pochodzącym od *A. firmum*. Stąd introgreja w kierunku tetraploida.

Addytywność genetyczna mieszańców

Mieszańce zwykle posiadają cechy morfologiczne gatunków rodzicielskich, natomiast ich genomy są kombinacją genomów rodzicielskich. Tymczasem w badanych przez autorkę i współpracowników populacjach mieszańcowych zidentyfikowano osobniki, które na podstawie cech morfologicznych zostały zaklasyfikowane do określonego, czystego gatunku, a posiadały fragmenty genomu innego gatunku. Takie osobniki określane są mianem ukrytych mieszańców (*cryptic hybrids*) i opisane były u palm z rodzaju *Phoenix* (Gonzalez-Perez i in. 2004). Zjawisko ukrytej mieszańcowości było również obserwowane we wszystkich badanych przez nas populacjach *Aconitum*. W Dolinie Jaworowej u dwóch osobników *A. ×pawłowskii* i sześciu *A. variegatum* jedynymi śladami dawnej hybrydyzacji była obecność cpDNA pochodzącego od *A. firmum*. Ponadto obcogatunkowy DNA jądrowy zidentyfikowano w genomach szeregu osobników należących do większości badanych taksonów. Badania wykazały, że jedynie

nieliczne osobniki były czystymi gatunkami: dwa osobniki *A. firmum*, jeden *A. variegatum* i cztery *A. lasiocarpum*, na łączną liczbę przebadanych osobników, wynoszącą odpowiednio 3, 11 i 4. Znamienne jest to, że wśród *A. lasiocarpum* nie stwierdzono form introgresywnych.

W Dolinie Miętusiej sytuacja była odmienna: większość osobników *A. variegatum* (6) i *A. firmum* (6) była gatunkowo czyste. Zaledwie jeden osobnik *A. variegatum* i dwa *A. firmum* posiadały fragmenty genomów innego gatunku. Osobnik *A. variegatum* posiadał sekwencje *A. firmum*, natomiast dwa osobniki *A. firmum* posiadały fragmenty genomu *A. ×pawlowskii*.

W Dolinie Małej Łąki wśród 11 osobników *A. lasiocarpum* dziewięć nie zawierało obcogatunkowego DNA, natomiast wszystkie (3) osobniki *A. variegatum* i jedyny tam występujący osobnik *A. firmum* wykazywały na poziomie molekularnym charakter mieszańcowy.

W populacji z Beskidu Niskiego tylko osobniki *A. variegatum* z dwóch populacji były na poziomie molekularnym gatunkowo czyste, pozostałe posiadały ślady dawnej hybrydyzacji (Sutkowska i in. 2013).

W populacjach tatrzańskich, gdzie obok siebie występowały trzy gatunki *Aconitum* zidentyfikowano osobniki posiadające w genomach jądrowych sekwencje wszystkich trzech gatunków. W Dolinie Miętusiej osobnik o cechach morfologicznych *A. firmum* posiadał allele *A. variegatum* i *A. ×pawlowskii*. W Dolinie Małej Łąki jeden z przedstawicieli *A. variegatum*, posiadał fragmenty genomów *A. firmum* i *A. ×pawlowskii*, a osobnik o cechach morfologicznych *A. lasiocarpum* – *A. firmum* i *A. ×pawlowskii*. Wynik ten dowodzi, że w strefie mieszańcowej w Dolinie Małej Łąki hybrydyzacja doprowadziła do połączenia, u niektórych osobników, genomów trzech gatunków o dwóch różnych stopniach ploidalności. Zgodnie z wiedzą autorki taka sytuacja nie była dotychczas opisywana literaturze przedmiotu.

Rearanżacja genomów mieszańcowych

Genomy mieszańcowe ulegają rearanżacjom związanym z ich stabilizacją (Feldman i in. 1997; Brennan i in. 2012; Mas de Xaxars i in. 2015). Zjawisko to jest intensywnie badane u sztucznie otrzymanywanych mieszańców zbóż i taksonów pokrewnych (Warzecha i in. 2014). Feldmann i in. (1997) oraz Han i in. (2005) wykazali, że już w pierwszym pokoleniu dochodzi do eliminacji ogromnych obszarów DNA, głównie mikrosatelitarnych (markery ISSR, stosowane w pisywanych tutaj badaniach, są związane z tymi sekwencjami).

Wyniki przeprowadzonych badań molekularnych sugerują, że tej reguły *Aconitum* prawdopodobnie nie łamie. Markery ISSR ujawniły odrębność genetyczną *A. ×pawlowskii* i *A. ×nanum*, będącą przypuszczalnie konsekwencją rearanżacji ich genomów.

Na rearanżację genomów u *Aconitum* zwrócił uwagę Ilnicki (2015), prowadząc badania ilości DNA u diplo- i tetraploidów. Zaobserwował on znaczną eliminację nieznanymi fragmentów DNA u tetraploidów. Zdaniem autora, nie były to sekwencje rDNA, gdyż te u tetraploidalnych gatunków *Aconitum* ulegają amplifikacji, a nie eliminacji (Ilnicki 2015). Nie można wykluczyć, że były to sekwencje mikrosatelitarne, zwłaszcza, że zjawisko rearanżacji genomów, wykryte metodą ISSR, u *A. ×pawlowskii* i *A. ×nanum* podkreślone jest obecnością markerów unikatowych dla tych taksonów (*private bands*). Przydatność metody ISSR w badaniach rearanżacji genomów mieszańcowych potwierdzają badania naturalnych mieszańców *Bromus benekenii* i *B. ramosus* (Sutkowska i in. 2015) oraz sztucznie otrzymanych mieszańców *×Triticosecale* Wittmack i *Secale cereale* (Warzecha i in. 2014). W tych przypadkach również obserwowano eliminację markerów ISSR taksonów rodzicielskich, przy jednoczesnym pojawieniu się nowych, specyficznych dla mieszańców. Zjawisko rearanżacji genomów mieszańców *Aconitum* wymaga dalszych, szczegółowych badań.

Podsumowanie

Przeprowadzone w ostatnich latach badania nad hybrydyzacją u *Aconitum* wykazały istnienie szeregu zjawisk odbiegających od powszechnie spotykanych u mieszańców innych taksonów roślinnych. Już sam fakt, że hybrydyzacja u *Aconitum* zachodzi powszechnie jest zjawiskiem interesującym. Zwykle dotyczy ona taksonów filogenetycznie młodych. Tymczasem *Aconitum* należy do rodziny Ranunculaceae, znajdującej się u podstawy drzewa filogenetycznego roślin okrytozalążkowych (Heywood i in. 2007). Co więcej, mieszańce powstają między gatunkami należącymi do różnych pięter klimatyczno-roślinnych, w górach. Ponadto, hybrydyzacji towarzyszy introgresja, która może przebiegać w kierunku przeciwnym niż dotychczas obserwowany, tzn. w kierunku od tetraploida do diploida. Chociaż odstępstwa od zasad hybrydyzacji można spotykać w strefach mieszańcowych innych rodzajów roślin, to jednak skala tych zjawisk u *Aconitum* czyni ten taksonem wyjątkowym.

Podziękowania

Autorka dziękuje recenzentom za krytyczne uwagi dotyczące manuskryptu pracy, która została przygotowana w ramach badań statutowych: DS/3129/KHRiN.

Literatura

- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E., Bierne N. et al. 2013. Hybridization and speciation. *J. Evol. Biol.* 26: 229–246.
- Abbott R.J., Brennan A.C. 2014. Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 369: DOI: 10.1098/rstb.2008.0080.
- Adams R.P. 2015. Allopatric hybridization between *Juniperus maritima*. In: R. P. Adams and J. Scopulorum Sarg.: evidence from nuclear and cpDNA and leaf terpenoids. *Phytologia* 97(1): 55–66.
- Anderson E.C., Thompson E.A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160: 1217–1229.
- Arnold M.L., Tang S., Knapp S.J., Martin N.H. 2010. Asymmetric introgressive hybridization among Louisiana *Iris* species. *Genes* 1 (1): 9–22.
- Avise J.C. 2004. Molecular markers, natural history, and evolution (Second edition). Sinauer, Sunderland, MA.
- Baack E.J., Rieseberg L.H. 2007. A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 17: 513–518.
- Brennan A.C., Barker D., Hiscock S.J., Abbott R.J. 2012. Molecular genetic and quantitative trait divergence associated with recent homoploid hybrid speciation: a study of *Senecio squalidus* (Asteraceae). *Heredity* 108: 87–95.
- Buerkle C.A., Morris R.J., Asmussen M.A., Rieseberg L.H. 2000. The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity* 84: 441–451.
- Durand J.D., Erhan Ü, Doadrio I., Pipoyan S., Templeton A. 2000. Origin, radiation, dispersion and allopatric hybridization in the chub *Leuciscus cephalus*. *Proc. R. Soc. [Biol]* 267(1453): 1687–1697.
- Feldman M., Liu B., Segal G., Abbo S., Levy A.A., Vega J.M. 1997. Rapid elimination of low-copy DNA sequences in polyploid wheat: A possible mechanism for differentiation of homoeologous chromosomes. *Genetics* 147: 1381–1387.
- Gonzalez-Perez M.A., Caujape-Castells J., Sosa P.A. 2004. Molecular evidence of hybridisation between the endemic *Phoenix canariensis* and the widespread *P. dactylifera* with Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) markers. *Plant Syst. Evol.* 247: 165–175.
- Han F., Fedak G., Wanli Guo W., Liu B. 2005. Rapid and repeatable elimination of a parental genome-specific DNA repeat (pGc1R-1a) in newly synthesized wheat allopolyploids. *Genetics* 170: 1239–1245.
- Heywood V.H., Brummitt R.K., Culham A., Seberg O. 2007. Plant families of the world. Richmond Hill, Ontario: Firefly Books.
- lnicki T. 2014. Plant biosystematics with the help of cytology and cytogenetics. *Caryologia* 67(3): 199–208.
- lnicki T., Mitka J. 2009. Chromosome numbers in *Aconitum* sect. *Aconitum* (Ranunculaceae) from the Carpathians. *Caryologia* 62(3): 198–203.
- lnicki T., Mitka J. 2011. Chromosome numbers in *Aconitum* sect. *Cammarum* (Ranunculaceae) from the Carpathians. *Caryologia* 64(4): 446–452.

- Ilnicki T. 2015. Podsumowanie cytotaksonomiczno-geograficznych badań wybranych gatunków z rodzajów *Potentilla* (Rosaceae), *Hieracium* i *Pilosella* (Asteraceae) oraz *Aconitum* (Ranunculaceae) należących do różnych grup filogenetycznych Magnoliopsida. *Kosmos* 64-2 (307): 319–326.
- Klepacz-Baniak J. 2011. Owady zapylające w sadzie. *Informator Sadowniczy*. 1: 8–9.
- Mallet J. 2007. Hybrid speciation. *Nature* 446: 279–283.
- Martin N.H., Bouck A.C., Arnold M.L. 2006. Detecting adaptive trait introgression between *Iris fulva* and *I. brevicaulis* in highly selective field conditions. *Genetics* 172: 2481–2489.
- Mas de Xaxars G., García-Fernández A., Barnola P., Martín J., Arnau Mercadé A., Vallès J., Vargas P., Vigo J., Garnatje T. 2015. Phylogenetic and cytogenetic studies reveal hybrid speciation in *Saxifraga* subsect. *Triplinervium* (Saxifragaceae). *J. Syst. Evol.* 53(1): 53–62.
- Matuszkiewicz W. 2001. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Mitka J. 2003. The genus *Aconitum* L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries. Institute of Botany, Jagiellonian University, Krakow.
- Mitka J., Starmühler W. 2000. Phenetic variability of *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gayer (Ranunculaceae): extension of taxonomic and geographic borders. *Acta Soc. Bot. Pol.* 69(2): 145–155.
- Oklejewicz K., Szewczyk M., Wolanin M. 2015. Rodzaj *Crataegus* w Bieszczadach. *Roczniki Bieszczadzkie* 23: 55–70.
- Petit C., Bretagnolle F., Felber F. 1999. Evolutionary consequences of diploid–polyploid hybrid zones in wild species. *Trends Ecol. Evol.* 14(8): 306–311.
- Rieseberg L.H., Willis J.H. 2007. Plant speciation. *Science* 317 (5840): 910–914.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III. *Am. J. Bot.* 94 (3): 275–288.
- Stepansky A., Kovalski I., Perl–Treves R. 1999. Interspecific classification of melons (*Cucumis melo* L.) in view of their phenotypic and molecular variation. *Plant Syst. Evol.* 271: 313–332.
- Sutkowska A., Boroń P., Mitka J. 2013. Natural hybrid zone of the *Aconitum* species in the Western Carpathians: Linnaean taxonomy and ISSR fingerprinting. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 55(1): 114–126.
- Sutkowska A., Pasierbiński A., Bąba W., Warzecha T., Mitka J. 2015. Additivity of ISSR markers in natural hybrids of related forest species *Bromus benekenii* and *B. ramosus* (Poaceae). *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 57(1): 82–94.
- Warzecha T., Sutkowska A., Góral H. 2014. Male sterility of triticale lines generated through recombination of triticale and rye maintainers. *Span. J. Agric. Res.* 12(3): 1124–1130.
- Whitney K.D., Ahern J.R., Campbell L.G., Albert L.P., Matthew S., King M.S. 2010. Patterns of hybridization in plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12: 175–182.
- Zieliński R. 1982a. An electrophoretic and cytological study of hybridisation between *Aconitum napellus* ssp. *skerisoare* (2n=32) and *A. variegatum* (2n=16). I. Electrophoretic evidence. *Acta Soc. Bot. Pol.* 51: 453–464.

Zieliński R. 1982b. An electrophoretic and cytological study of hybridisation between *Aconitum napellus* ssp. *skerisoare* ($2n=32$) and *A. variegatum* ($2n=16$). II. Cytological evidence. Acta Soc. Bot. Pol. 51: 465–471.

Summary

The research conducted on hybridization in genus *Aconitum* in recent years, revealed the existence of the number of phenomena different from those commonly reported in hybrids of other plant taxa. The fact that hybridization occurs commonly in *Aconitum* is an interesting phenomenon. It usually could be found in phylogenetically young taxa. However, *Aconitum* belongs to the Ranunculaceae family, located at the base of the phylogenetic tree of angiosperms (Heywood et al. 2007). Moreover, hybrids are formed between species belonging to different vertical zones in the mountains. Hybridization occurs along with introgression, which may take place in the opposite direction than the most frequently observed, i.e. in the direction from tetraploid to diploid. Although some deviations from the rules of hybridization may be found in hybrid zones of other plant genera, the scale of these phenomena in *Aconitum* makes the taxon unusual.