

Orseje bez otazníků?

Orseje (rod *Ficaria*) představují skupinu v Evropě vesměs běžně rozšířených, převážně časné na jaře kvetoucích rostlin z čeledi pryskyřníkovitých (*Ranunculaceae*). Latinský název celého rodu vychází ze vzhledové podobnosti zásobních kořenových hlíz s plody fíkovníku (*Ficus*). Díky zářivě žlutým květům jsou velmi dekorativní. Není proto divu, že jejich krásu na začátku 19. století ve svých básních opěvoval anglický romantický básník William Wordsworth. Desítkami vyšlechtěných kultivarů jsou oblíbené i mezi zahrádkáři, především v západní Evropě. Množstvím taxonů patří orseje k druhově chudým rodům, přesto pro vědu doposud zůstávají málo prozkoumány a jejich určování bývá často problematické. Řada morfologických znaků je vlivem prostředí značně proměnlivá. Navíc se na evoluci uvnitř rodu podílejí polyploidizace a hybridizace (případně jejich kombinace), které generují další morfologickou proměnlivost.

V rámci čeledi pryskyřníkovitých byly orseje původně zařazeny do rodu pryskyřník (*Ranunculus*), kde byly nejčastěji klasifikovány do samostatného podrodu, případně sekce. S pryskyřníky si ale nejsou až tak blízce příbuzné. Podle molekulárních znaků tvoří společně s rodem *Coptidium* samostatnou evoluční větev sesterskou ke skupině rodů zahrnující pryskyřníky v užším pojetí a některé další rody, např. myší ocásek (*Myosurus*) a rohoželec (*Ceratocephala*). Od pryskyřníků se orseje odlišují také řadou morfologických znaků. Pryskyřníky mají pět kališních a pět korunních lístků, zatímco u orsejů jsou kališní lístky pouze tři a korunních je osm a více. Oproti pryskyřníkům orseje klíčí jednou dělohou (obr. 1) a nažky se vyznačují klínovitou bází a nemají vyvinutý nápadný zobánek. Na rozdíl od pryskyřníků mají vždy dimorfní charakter kořene, tedy kořeny dvojího typu – větvené vláknité s absorpční funkcí a kořenové hlízy sloužící k ukládání zásobních látek, především škrobu (obr. 2). Molekulární i morfologická data jednoznačně podporují vyčlenění orsejů do samostatného rodu.

Jejich taxonomie je klasickou ukázkou nomenklatorického zmatku: jen na druhové nebo poddruhové úrovni byly publikovány desítky jmen. Následné revize ukázaly, že řada taxonů byla popsána opakovaně z různých koutů Evropy pod různými jmény, ale také, že odlišné taxony byly popsány pod stejným jménem. Přesto doposud neexistuje u orsejů všeobecně přijímaný konsenzus vnitrorodového členění, v některých evropských květenách jsou považovány stále za pryskyřníky. Relativně nedávno se navíc ukázalo, že jméno *Ficaria verna*, pro něž je v konceptu samostatného rodu linnejské jméno *Ranunculus ficaria* synonymem, se mylně používalo pro diploidní západoevropské orseje. Ve skutečnosti ale reprezentuje běžný tetraploidní taxon, dříve označovaný jako *F. verna* subsp. *bulbifera*, případně jako *Ranuncu-*

lus ficaria subsp. *bulbilifer* (podrobněji v Živě 2013, 2: XXI–XXV). Novodobě tak někteří autoři považují rod *Ficaria* za monotypický s jediným druhem orseje jarního (*F. verna*) a několika poddruhy (tab. 1, obr. 3–9 a na 2. str. obálky; Veldkamp 2015), zatímco druzí hodnotí jednotlivé taxony (poddruhy) na úrovni samostatných druhů (Zonneveld 2015). Někteří navíc vyčleňují osmý druh *F. stepporum* s výskytem v centrální části evropského Ruska, jenž podle většiny autorů spadá do okruhu *F. verna* subsp. *calthifolia*. Mezi těmito dvěma taxonomickými koncepty lze pak nalézt ještě třetí přístup, který část taxonů považuje za samostatné druhy (*F. calthifolia*, *F. fascicularis*, *F. ficarioides*, *F. verna*) a část za poddruhy (subsp. *verna*, *chryso-*



1 Orseje (*Ficaria*) klíčí jednou dělohou.
 2 Kořenové hlízy orseje jarního *F. verna* subsp. *ficariiformis*. Kromě ukládání zásobních látek (hlavně škrobu) plní hlízy po oddělení od mateřské rostliny i funkci vegetativní reprodukce. Azoia de Cima, Portugalsko
 3 a 4 Orsej jarní blatoucholistý (*F. verna* subsp. *calthifolia*) a o. jarní pravý (*F. verna* subsp. *verna*) jsou u nás rostoucími taxony tohoto rodu. První má vzpřímený habitus, přizemní listovou růžici a neprodukuje úžlabní pacibulky (obr. 3), druhý má naopak poléhavý vzrůst a tvoří pacibulky v úžlabí listů po odkvětu (4). Bulhary, jižní Morava (3) a Přerov, národní přírodní rezervace Žebračka, střední Morava (4). Foto M. Duchoslav (obr. 1–4)

cephala, fertilis, ficariiformis) dosti heterogenního druhu *F. verna*. Každý přístup má své opodstatnění. Podle některých botaniků svědčí často nejistá determinace (při prohlížení jediné rostliny nebo hodnocení rostliny jen v jedné fenofázi) a také existence morfologicky přechodných forem schopných vegetativního šíření ve prospěch hodnocení taxonů jako poddruhů. Druzí zdůvodňují pojetí taxonů na druhové úrovni přítomností zjevných rozdílů v makroznačích (přítomnost/nepřítomnost pacibulek, velikost květních obalů apod.) a existencí reprodukčních bariér, i když ty jsou ve světle nejnovějších poznatků pouze částečné. Použití klasifikace na úrovni poddruhů se tedy alespoň prozatím s ohledem na nedostatečně známé fylogenetické vztahy uvnitř rodu orsej jeví jako vhodnější.

Přirozený areál rodu se nachází v Evropě a přilehlých oblastech jihozápadní Asie (hlavně v Turecku, Iráku a Íránu) a severní

Afriky (přehled rozšíření jednotlivých taxonů v tab. 1). Centrum taxonomické diverzity leží ve Středozeří, přičemž nejvyšší je uváděna z Itálie. Zde se také potkávají dva nejrozšířenější diploidní taxony (*F. verna* subsp. *fertilis* a subsp. *calthifolia*), jejichž areály jsou ale jinak zcela oddělené – západní a jihozápadní Evropa versus střední, východní a jihovýchodní Evropa. Ve střední Evropě se vyskytují orseji jarní pravý (*F. verna* subsp. *verna*, obr. 4), který má zároveň největší areál ze všech rozlišovaných taxonů orsejů, a o. jarní blatoucholistý (*F. verna* subsp. *calthifolia*, obr. 3), v našich determinčních klíčích uváděný jako samostatný druh (*F. calthifolia*). Ve Skandinávii pak k orseji jarnímu pravému přistupuje poddruh *fertilis*, vyskytující se vzácně podél jihozápadního pobřeží Norska a Dánska.

Za nedořešenou vnitrorodovou taxonomií patrně stojí více jevů, z nichž významnou roli hrají polyploidizace a hybridizace (případně i jejich kombinace), značná fenotypová plasticita a morfologická podobnost.

Hybridizace, polyploidizace a záhadné polyploidie

U orsejů je známo pět karyologicky potvrzených ploidních úrovní, tedy s odlišným počtem sad chromozomů v jádře somatické buňky – od diploidů (dvě celé sady) po pentaploidy (pět celých chromozomových sad). Nejčtenější, a i plošně nejrozšířenější jsou tetraploidy ($2n = 4x = 32$), následované diploidy ($2n = 2x = 16$). Právě na základě těchto většinových ploidních stupňů byly v tradičním taxonomickém poje-



tí jednotlivé taxony považovány buď za diploidní, nebo tetraploidní (tab. 1).

Studium velikosti genomu, vyjádřené hmotností DNA v jádře buňky (2C hodnotou), u orsejů ukázalo, že průměrné velikosti genomu všech rozlišovaných taxonů se vzájemně liší a většinově došlo i k potvrzení tradovaných chromozomových počtů. Diploidní taxony mají dosti rozdílné velikosti genomu zhruba mezi 14 a 23 pikogramy ($pg, 10^{-12} g$), přičemž rozdíl u dvou nejčastějších diploidních orsejů *F. verna* subsp. *calthifolia* a subsp. *fertilis* dosahuje 30 %. Velikosti genomu u tetraploidních taxonů se pohybují mezi 30 a 36 pg. Z porovnání velikostí genomu diploidních a tetraploidních taxonů lze opatrně usoudit, že by mohly být jak autopolyploidního, tak

alopolyploidního původu (to znamená se zmnožením chromozomových sad v rámci jednoho taxonu, resp. spojením s hybridizací dvou taxonů). Takto výrazné rozdíly velikosti genomu vedly nizozemského botanika Bena Zonnevelda (2015) k návrhu, aby se všechny výše rozlišované taxony považovaly za samostatné druhy.

Novější studie zabývající se diverzitou ploidních úrovní orsejů a měřením velikosti jejich genomu ale naznačují, že skutečná situace je alespoň u některých taxonů složitější. U mnoha z nich jsme našli dříve neodhalenou cytotypovou variabilitu, čítající vedle dominantní ploidní úrovně (cytotypu) i jeden nebo více minoritních cytotypů, často koexistujících i v téže populaci (blíže v Živě 2021, 3: 110–113).

Tab. 1 Přehled rozlišovaných poddruhů okruhu orseje jarního (*Ficaria verna* agg., podle J. Veldkampa 2015), jejich obvyklé ploidy (počet sad chromozomů v jádře somatické buňky), morfologických znaků používaných pro determinaci (průměr květu, maximální rozměry listů, charakter růstu, přítomnost pacibulek v paždí listů), stanoviště a rozšíření. * Alternativně mohou být podle B. Zonnevelda (2015) tyto poddruhy považovány za druhy, platné jméno je uvedeno v závorce. ** *F. stepporum* není uvedeno, protože podle J. Veldkampa (2015) je považována za součást poddruhu orseje jarní blatoucholistý (*F. verna* subsp. *calthifolia*).

Poddruh	<i>Ficaria verna</i> agg. podle J. Veldkampa (2015)*						
	<i>calthifolia</i> ** (<i>F. calthifolia</i>)	<i>fertilis</i> (<i>F. ambigua</i>)	<i>verna</i> (<i>F. verna</i>)	<i>chrysocephala</i> (<i>F. chrysocephala</i>)	<i>ficariiformis</i> (<i>F. grandiflora</i>)	<i>kochii</i> (<i>F. fascicularis</i>)	<i>ficarioides</i> (<i>F. ficarioides</i>)
Obvyklá ploidy (2n)	2x	2x	4x	4x	4x	2x	2x
Průměr květu	23–50 mm	20–40 mm	13–30 mm	40–60 mm	35–55 mm	22–45 mm	17–23 mm
Max. rozměry listové čepele (délka × šířka)	4 × 4 cm	5 × 5 cm	4 × 4 cm	8 × 9 cm	7 × 7 cm	4 × 3 cm	4 × 4,5 cm
Charakter růstu	přímý nebo vystoupavý s listy vytvářejícími volnou růžici nad povrchem půdy	přímý nebo vystoupavý	poléhavý	přímý s listy často vytvářejícími volnou růžici	přímý nebo vystoupavý	přímý	vystoupavý až přímý
Přítomnost pacibulek	ne	ne	ano	ne	ano	ne	ne
Stanoviště	mezofilní louky a pastviny, suché trávníky, bazofilní efemerní vegetace, světlé listnaté lesy a křoviny	vlhké a mezofilní opadavé listnaté lesy, břehy řek a potoků, mezofilní louky a pastviny	vlhké listnaté opadavé lesy, lužní lesy, vlhké a mezofilní louky a křoviny, parky, příkopy, vzácně jako plevel	okraje potoků, polní meze, příkopy	zaplavované opadavé listnaté lesy na minerálně bohatých půdách, břehy řek, příkopy a okraje kanálů	alpínské a subalpínské trávníky, prameniště, okraje horských potoků	alpínské a subalpínské, trávníky, prameniště, okraje horských potoků
Přirozené rozšíření	střední Evropa (v ČR ostrůvkovitě až roztroušeně, pouze v nejteplejších oblastech: jižní a střední Morava, na sever po Olomouc, Polabí, Podkrušnohoří), Itálie, Balkán, jižní Ukrajina a jižní Rusko, Arménie, Ázerbájdžán, Gruzie	západní a jihozápadní Evropa, Itálie, v severozápadní Evropě jen velmi vzácně v Dánsku a na jihozápadním pobřeží Norska	Evropa, vyjma mediteránní oblasti (v České republice hojně po celém území, od nížin do hor)	východní Středozeří (Kréta, Kypr, pravděpodobně pevninské Řecko a jihozápadní Turecko, možná i jinde na Balkáně)	Středozeří	Turecko, Arménie, Ázerbájdžán, Gruzie, Írán, Irák, Turkmenistán	Řecko, jihovýchodní část Egejského moře (Kárpathos, Kasos), jižní Turecko (Anti-Taurus, Kilikie)



5 a 6 Pro orsej *F. verna* subsp. *fertilis* jsou typické do stran směřující bazální laloky listů, které tak mají mírně trojúhelníkovitý tvar, a výrazný obsah antokyanu na rubu korunních lístků. S rostoucím stářím květu sytost antokyanu bledne. Lamothe, Francie. Foto M. Konečná

7 a 8 *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala* a subsp. *ficariiformis* patří mezi orseje mohutnějšího vzrůstu. První z nich se tvarem listů podobá orseji jarnímu blatoucholistému (obr. 7). Druhý poddruh spojuje morfologická podobnost s o. jarním pravým ze západní Evropy (8). Kréta, Řecko (7); Pagliaroli, Itálie (8). Foto M. Konečná (obr. 7) a M. Duchoslav (8)

9 Horský poddruh *F. verna* subsp. *kochii* má ze všech orsejů nejnižší vzrůst. Aragac, Arménie. Foto V. Semaško

10 Detail pacibulek v úžlabí listů u orseje jarního pravého, kromě něj se pacibulky tvoří i u poddruhu *ficariiformis*. Wagingen, Nizozemsko. Foto J. Uhlířová

Můžeme tedy říci, že se orseje zařadily do skupiny poměrně komplikovaných polyploidních komplexů. Co se týče variability genomu, dosud nejzajímavější výsledky byly zjištěny pro nejběžnější tetraploidní taxon, orsej jarní pravý. Jeho průměrná velikost genomu odhadnutá nejprve jen na vzorcích z převážně západoevropských populací odpovídala součtu velikosti genomů dvou diploidních taxonů, „západoevropské“ *F. verna* subsp. *fertilis* a „východoevropské“ subsp. *calthifolia*. Byla tak vyslovena domněnka, že orsej jarní pravý může být alopolyploidního původu, kdy se nejprve zkrížily zmíněné diploidní taxony nebo jejich předci a poté došlo u vzniklého

homoploidního hybridu k polyploidizaci (Zonneveld 2015). Studium geografické distribuce velikosti genomu u orseje jarního pravého však ukázalo, že v Evropě existují dvě oddělené linie (východní a západní), lišící se systematicky velikostí genomu. Zatímco západní odpovídá výše nastíněné představě původu tohoto poddruhu, východní linie má velikost odpovídající přibližně dvojnásobku genomu orseje jarního blatoucholistého, což by ukazovalo spíše na její autopolyploidní vznik (Drenckhahn a kol. 2017). Tato představa však naráží na výraznou morfologickou podobnost obou linií tetraploidů *F. verna* subsp. *verna*, které jsou zároveň dosti odlišné od autotetraploidních rostlin vzniklých z diploidní subsp. *calthifolia*, jež jsme zaznamenali porůznu v jihovýchodní Evropě. Otestovali jsme tedy možnost hybridizace mezi předpokládanými rodiči, diploidními poddruhy *fertilis* a *calthifolia* experimentálním křížením. K tomu, alespoň teoreticky, může docházet i v současnosti, protože areály taxonů se překrývají na Apeninském poloostrově. Hybridizace byla úspěšná a vedla k produkci značného množství semen, z nichž vyrostly plodné, morfologicky výrazně variabilní rostliny s intermediární velikostí genomu mezi rodiči. Hybrid by se tak mohl dále zpětně křížit s rodičovskými taxony a způsobovat genový tok mezi diploidními liniemi, což nyní studujeme. Doposud jsme ale nepozorovali spontánní vznik triploidů či tetraploidů v potomstvu diploidních hybridů, abychom mohli posoudit morfologii takto vzniklého neoalopolyploida a porovnat ji s morfologií tetraploidního orseje jarního pravého. Původ nejběžnějšího orseje stále čeká na odhalení.

Naopak rozdíl v plošné úrovni (při křížení diploidů s tetraploidy) pravděpodobně funguje jako účinná bariéra vůči zpětnému křížení hybridu s rodičovskými taxony. Takovým příkladem je z naší republiky nedávno popsán primární hybrid diploidního orseje jarního blatoucholistého a tetraploidního o. j. pravého, který jsme označili jako *F. ×sellii*. Kříženci byli fenotypově intermediární mezi rodiči a neplodní. Jejich udržení v přírodě je zajištěno vegetativním rozmnožováním pacibulkami a kořenovými hlízkami. Zdá se, že podobný proces se odehrává i v západní části areálu rodu (ve Velké Británii, na Pyrenejském poloostrově), odkud jsou známy výskyty také neplodných triploidů ze smíšených populací diploidní *F. verna* subsp. *fertilis* a tetraploidní subsp. *verna*, ale molekulárněgenetický důkaz doposud chybí.

Morfologie orsejů

Mezi znaky používané k rozlišení jednotlivých taxonů patří velikost květů a listů, charakter růstu a presence/absence rozmnožovacích pacibulek v úžlabí listů po odkvětu (tab. 1). Zjednodušeně bychom mohli poddruhy orseje členit do tří skupin: drobné horské typy (*kochii* a *ficarioides*), malokvěté typy nižšího vzrůstu s výškou do 15 cm (*calthifolia*, *fertilis* a *verna*) a velkokvěté robustnějšího vzrůstu v rozmezí 15–40 cm (*chrysocephala* a *ficariiformis*).

Určování vysokohorských orsejů *F. verna* subsp. *kochii* (obr. 9) a subsp. *ficarioides* (obr. na 2. str. obálky) s jejich zakrslým habitem (lodyhy dosahují výšky jen 3–7 cm), který si udržují i v podmínkách naší pokusné zahrady v Olomouci, obvykle nečiní potíže. Druhý taxon je v rámci rodu unikátní vroubkovaným až téměř mělce laločnatým okrajem listů, čímž se nejvíce podobá blízkce příbuznému rodu *Coptidium*.

Určování zbylých dvou skupin i rozlišování taxonů uvnitř skupin bývá s ohledem na nastíněné (mikro)evoluční procesy problematictější, což ještě přizívuje jejich značná fenotypová plasticita, především v reakci na vlhkostní a teplotní poměry stanoviště. Celkově mohutnější vzrůst a velkokvětost lze u části taxonů vysvětlit jejich polyploidním stavem. Polyploidizace totiž obecně vede ke zvětšení buněk, což se může odrazit ve velikosti rostliny včetně jejích orgánů (gigas efekt). Fenotypová variabilita je nápadnější v populacích tvořených jedinci s různým plošným stupněm. Lze vypozařovat výrazně vyšší fenotypovou variabilitu orsejů v jižní Evropě, kde jedinci z téhož taxonu často dorůstají větších rozměrů než rostliny ze severnějších oblastí. Nežádka se tak stává, že v jižní Evropě bývá obtížné rozeznat velkokvěté typy mohutného vzrůstu (poddruhy *chrysocephala* a *ficariiformis*, obr. 7 a 8) s výskytem omezeným právě pouze na Středozeří od malokvětých typů nižšího vzrůstu (*calthifolia*, *fertilis* a *verna*, obr. 3–6 a na 2. str. obálky).

Jedním z klíčových znaků je přítomnost pacibulek v úžlabí listů, která byla pozorována pouze u převážně tetraploidních poddruhů *verna* a *ficariiformis* a jejich hybridů s taxony bez pacibulek. Tvorba pacibulek bývá dávana do souvislosti se ztrátou schopnosti reprodukce semeny. Ke ztrátě či poklesu pohlavního rozmnožování často dochází u nově vzniklých polyploidů

vykazujících velké problémy v průběhu meiózy, kdy se sady homologních chromozomů při gametogenezi nerozcházejí rovnoměrně, a produkují se tak většinou aneuploidní gamety (s přebývajícím nebo chybějícím chromozomy), což zpravidla vede k zakrnění (abortování) semen. Popisovaný mechanismus však lze u orsejů aplikovat jen pro tetraploidní orsej jarní pravý a jeho hybridy s diploidními taxony bez pacibulek, zatímco u jiných tetraploidních orsejů není sexuální produkce semen v porovnání s diploidy nijak omezena.

Ekologie a invazní potenciál

Orseje jsou polykarpické jarní geofyty, jarní efemeroidy, vytvářející zásobní kořenné hlízy (obr. 2) umožňující rychlý růst za nízkých teplot brzy na jaře před vyrašením/obnověním asimilačních orgánů ostatních rostlin. Jedinci orsejů totiž zhruba během září až listopadu, po ukončení letní dormance, díky zásobním látkám pod zemí diferencují kompletní základy nového výhonu. Rostliny jsou tak připravené na časný růst v následující sezoně. V atlantské a mediteránní části Evropy pokračují v (pomalém) růstu během podzimu a zimy, v kontinentálnějším klimatu po přerušení růstu v důsledku nízkých (mrazových) teplot rostou v pozdní zimě a na jaře.

Orseje dosahují poměrně vysoké rychlosti čisté fotosyntézy hned na počátku vegetační sezony a jsou schopny efektivně využívat i vyšší intenzitu slunečního záření pro růst a tvorbu zásob, i když jsou průměrné teploty vzduchu pouze mírně nad nulou. S pokračující sezonou však rychlost fotosyntézy klesá. Příčinou je rostoucí teplota prostředí a snižující se dostupnost vody, které zrychlují respiraci a transpiraci stárnoucích listů. V lesích a křovinách se přidává i klesající dostupnost slunečního záření způsobená postupným olistováním stromů a keřů, na niž se fotosyntetický aparát orsejů dokáže pouze částečně aklimatizovat. Orseje tak patří do funkční skupiny rostlin vyhýbajících se hlubokému stínu (Popović a kol. 2016).

Počátek kvetení, probíhající obvykle mezi únorem a květnem (v horách až během května a v červnu), může způsobit i vyšší průměrná teplota v zimě. Délka vegetační sezony je pak ovlivněna množstvím dostupné vlhkosti a při růstu v suchých podmínkách nastupuje stárnutí (senescence) rychleji. Jak se zásobní orgány orsejů plní sacharidy, dochází k indukci senescence. Nejpozději v červnu až začátkem července orseje mizí z bylinného patra. Celé léto a část podzimu odpočívají v podzemí a semena a pacibulky zůstávají v dormantním stavu na povrchu půdy. K obnově růstu a ukončení dormance dochází při vlhké chladové stratifikaci na podzim.

Jednotlivé taxony orsejů se částečně různí v nárocích na prostředí (tab. 1). Poddruhy *verna* a *fertilis* rostou převážně na čerstvě vlhkých až dobře vodou zásobených půdách – nikoli ale na trvale mokřích nebo suchých – nejčastěji pak na vlhkých a mezofilních loukách, v parkových trávnících, na mezofilních pastvinách, prameništích a v listnatých lesích, typicky v lužních lesích a dubohabřinách. Ve střední Evropě nejběžnější *F. verna* subsp. *verna* je ale ve srovnání s západoevropskou subsp. *fer-*



tilis na živiny náročnější a ruderalnější, čemuž odpovídá i její relativně četnější výskyt např. v suťových lesích a akátinách, ale také v antropogenní nitrofilní vegetaci mezických stanovišť. Poddruhy *calthifolia*, *chrysocephala* a *ficariiformis* jsou v porovnání s předchozími taxony méně náročné na vlhkost a osídlují spíše teplejší a otevřenější stanoviště. Naše *F. verna* subsp. *calthifolia* tak má optimum na pastvinách a v parkových trávnících, v některých typech suchých trávníků a bazofilní vegetace jarních efemerů a sukulentů, v lesích pak v dubohabřinách, bazofilních teplomilných doubravách a akátinách (obr. 11). Všechny zmíněné taxony mají zvýšené nároky na živiny. Většinou také nevystupují do vysokých nadmořských výšek. Naopak poddruhy *kochii* a *ficarioides* osídlují horské polohy převážně v zóně subalpínského a alpského bezlesí, kde se jim tolik potřebné vlhkosti dostává na jaře z tání sněhu – sněhová výležiska, prameniště, okraje potoků nebo vlhké alpské louky.

Produkce velkého množství podzemních kořenových hlíz a u některých taxonů i nadzemních pacibulek s vysokým obsahem zásobních látek umožňují orsejům efektivní šíření, uchycení a rychlý růst na disturbovaných místech, a to lokálně i na větší vzdálenosti, kdy mohou být tyto orgány klonálního růstu šířeny např. proudící vodou v období záplav podél vodních toků. Obdobně semena, která nesou malý elaiozom (dužnatý přívěsek bohatý na živiny) představující zdroj potravy pro mravence, mohou být transportována mravenci do jejich hnízd, a tím lokálně šířena. Rychlý růst v brzkém jaře pak dává orsejům konkurenční výhodu oproti fenologicky pozdějším jarním bylinám, protože dříve obsadí prostor. Dalo by se tedy říci, že vykazují kombinaci ruderalní a konkurenční strategie a jsou považovány za dobré kolonizátory alespoň mírně narušovaných čerstvě vlhkých míst. Často tak rostou i podél zavlažovacích kanálů, v příkopech i jako plevel na dočasně zamokřených polích v zemědělsky silně využívané krajině jižní Evropy.

Tolerance vůči disturbancím, intenzivní klonální rozmnožování a specifická

11 Dubohabřiny a suťové lesy na severním svahu vrchu Milá (České středohoří), kde hojně roste orsej jarní blatoucholistý. Foto M. Duchoslav

fenologie umožnila orsejům stát se také invazními. Většinu taxonů totiž najdeme i v Severní Americe, kam byly jako okrasné rostliny včetně řady kultivarů dovezeny již v 18. století, a ze zahrad a parků se rozšířily do přirozené vegetace, analogické k té, v níž rostou v Evropě. Některé studie dokládají, že invazní potenciál umocňuje jejich produkce sekundárních metabolitů s alelopatickými účinky (např. Cipollini a Schradin 2011). Tyto metabolity reprezentované alkaloidy, fenoly, flavonoidy, mastnými kyselinami, organickými kyselinami a triterpenovými saponiny uvolňují z kořenů a listového opadu. Schopnost vytvářet na ekologicky vhodných místech rozsáhlé porosty v kombinaci s uvolňováním alelopatických látek negativně ovlivňuje růst a produkci semen některých lesních druhů původních v Severní Americe, např. netýkavky *Impatiens capensis* a sasanky viržinské (*Anemone virginiana*). Ne vždy však musejí být účinky na původní americké rostliny pouze negativní. Díky tvorbě rozlehlých porostů jsou orseje atraktivní pro opylovače (tzv. magnetový druh), čímž přispívají k lákání opylovačů i na druhy tolerantní vůči konkurenčnímu působení orsejů, např. batolku *Claytonia virginica* a řeřišnici *Cardamine concatenata*.

Výhled do budoucna

Orseje jsou málo prozkoumaným rodem, odhalení fylogenetických vztahů mezi taxony je dalším krokem k pochopení evoluce rodu a v kombinaci s podrobným studiem morfologie a cytotypové rozmanitosti orsejů by mohlo pomoci v dalším taxonomickém studiu. Na první pohled nezajímavý okruh orseje jarního tedy skrývá ještě mnohá tajemství.

Práce vznikla za finanční podpory interní grantové agentury Univerzity Palackého v Olomouci (UP IGA PrF-2023_001).

Použitá literatura uvedena na webu Živa.