

## Fylogeografie rostlin střední Evropy

**Nástup molekulárních metod v 80. a ještě výrazněji v 90. letech 20. stol. ovlivnil mnohé biologické obory. Biogeografie, systematická biologie a taxonomie nesporně patří k těm disciplínám, které se za poslední desetiletí změnily k nepoznání. I když se to může zdát překvapivé, právě molekulární metody v kombinaci s klasickými přístupy paleoekologie umožňují mnohem přesněji studovat historické změny areálů rostlin a živočichů. Za poslední dvě desetiletí a zvláště v současné době se o postglaciálním vývoji evropské květeny objevilo množství studií, které využívaly molekulární data. Podstatně se rozšířily naše znalosti o historickém vývoji areálů ve střední Evropě, která není jen křižovatkou postglaciálních migračních cest, ale s velkou pravděpodobností také územím, kde mnohé druhy našly útočiště i v době nejrozsáhlejšího zalednění severní Evropy. Mezi otázky, na které nacházíme podstatně přesnější odpovědi než v minulosti, patří i původ druhů středoevropské a české květeny, historie rostlinných migrací z jiných částí jejich dřívějších areálů, jakými jsou Alpy nebo Karpaty, a nalezení lokalit, kde mohly i temperátní druhy přežít ledové doby.**

**Změny areálů rostlin ve čtvrtohorách**  
Klimatické změny, k nimž docházelo ve čtvrtohorách (označovaných též jako kvartér trvající posledních přibližně 2,6 milionů let) a především v posledních 700 tisících let, představovaly sérii delších chladných a relativně suchých období (glaciálů), dlouhých přibližně 100 tisíc let, které oddělovaly intervaly 10–20 tisíc let s podnebími teplejším a vlhčím (interglaciály). Poslední glaciál začal asi před 115 tisíci lety a skončil zhruba před 10 tisíci

lety. V době jeho glaciálního maxima (před 18–25 tisíci let) byla severní Evropa pokryta pevninským ledovcem a kromě toho se ve vysokých pohořích střední a jižní Evropy (Pyreneje, Alpy, Karpaty, balkánská pohoří) vytvořily izolované horské ledovce. Je zákonité, že klimatické změny takového rozsahu měly zásadní vliv na rozšíření rostlin a živočichů na kontinentě. Především došlo k ústupu druhů ze severní a střední Evropy do jižněji položených území, ve velkých horských masivech

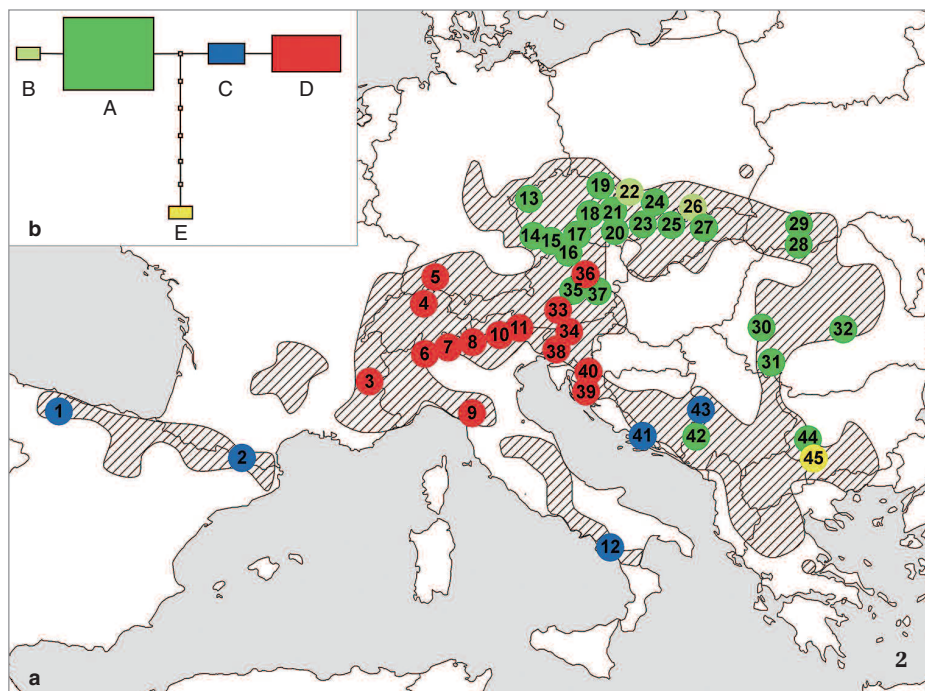
střední a jižní Evropy probíhaly také migrace z vyšších nadmořských výšek do nižších poloh. Rostlinné i živočišné druhy se stahovaly do refugií (útočišť), v nichž mohly růst a přežívat v době, kdy v původních areálech jejich výskytu, resp. v jejich převážné části, nastaly pro ně nevhodné klimatické podmínky. Refugia tedy byla izolovaná území, kde setrvaly obdobné klimatické poměry, které předtím převládaly v podstatně širším prostoru. Zároveň se stala zdrojem populací, jež po ústupu ledovců znovu osídlovaly rozsáhlé oblasti střední a severní Evropy. Refugii mohly být ale též velmi malé plochy s vhodnými specifickými mikroklimatickými podmínkami (např. teplejší jižně orientované svahy, chráněná údolí anebo mokřady v okolí větších řek). Tato malá území se někdy označují jako kryptická (skrytá) refugia, protože vzhledem k jejich omezené rozloze je často není možné běžnými paleoekologickými metodami identifikovat.

V otázce, jak vypadala střední Evropa v období posledního vrcholného glaciálu, se názory značně liší (k tématu viz např. Živa 2004, 1: 5–8; 2004, 2: 50–54; 2008, 4: 146–150; 2010, 3: 98–101; 2010, 4: 146–149). Novější paleobotanické práce se přiklánějí k názoru, že alespoň některé její části pokrýval souvislý les blízký tomu, jenž se v současnosti vyskytuje na severní hranici boreálního lesa. V malých, mikroenvironmentálně příznivých „kapsách“ se však mohly nacházet i teplomilnější druhy.

### **Metody studia změn areálů, paleoekologie**

O historickém rozšíření druhů a změnách jejich areálů se do značné míry můžeme pouze dohadovat. Přesto existuje několik přístupů, pomocí nichž se lze dozvědět něco o tom, zda se daný druh v určité době na nějakém území vyskytoval anebo které současné populace jsou vzájemně příbuzné. Jedním z nejčastěji používaných jsou paleoekologické metody, mezi něž počítáme palynologii (studium (sub)fosilního





**1** Jedno z údolí v Přímořských Alpách (Itálie). Stráně jsou pokryty převážně bukovým lesem s bohatou květenou. Celá tato oblast je považována za možné glaciální refugium temperátních lesů, některé druhy odtud kolonizovaly část střední Evropy.

**2** Rozšíření pěti chloroplastových haplotypů zjištěných u růže převislé (*Rosa pendulina*; a). Současný areál je vyznačen šrafovane. Veškeré populace na území ČR mají spojitost s Karpaty a Balkánem. Síť ukazující příbuzenské vztahy mezi haplotypy (b). Červený a modrý haplotyp se liší pouze jedinou mutací, stejně tak zelený a světle zelený; žlutý haplotyp je naopak velmi odlišný.

pylu ukládaného např. v rašelině), makrozbytkovou analýzu (studium zbytků rostlin, např. semen, listů apod.) a antrakologii (studium zuhelnatělých zbytků dřeva). Pokud jsou nalezená pylová zrna a další historický rostlinný materiál uvedeny do časové souvislosti (studované profily lze datovat a kalibrovat), můžeme se dozvědět, které druhy se v konkrétním čase vyskytovaly v místě sledovaného profilu nebo jeho okolí. Tento přístup však má několik zásadních nedostatků. Jednak na základě nalezeného subfossilního pylu většinou nelze přesně určit, o který druh jde. Zpravidla lze s jistotou mluvit o rodu nebo skupině druhů, někdy dokonce pouze o čeledi. Dále pyl mnoha druhů se v pylových profilech nalézá velmi vzácně, nebo vůbec. To, že jsme ho na daném místě v konkrétním čase nenalezli, proto ještě neznamená, že se zde daný taxon vůbec nevyskytoval. A jednotlivé druhy se výrazně liší jak v produkci pylu, tak v jeho schopnosti se šířit. Nalezení pylu na lokalitě vypovídá pouze o tom, že sem doletěl nebo byl jinak dopraven, otázkou zůstává, jak daleko od tohoto místa se zdroj nalézal. Přes všechny nedostatky však paleoekologické analýzy přinášejí řadu poznatků o historickém rozšíření druhů a umožňují vytvářet a zpřesňovat hypotézy o postglaciálních migracích rostlin.

### Fylogeografie

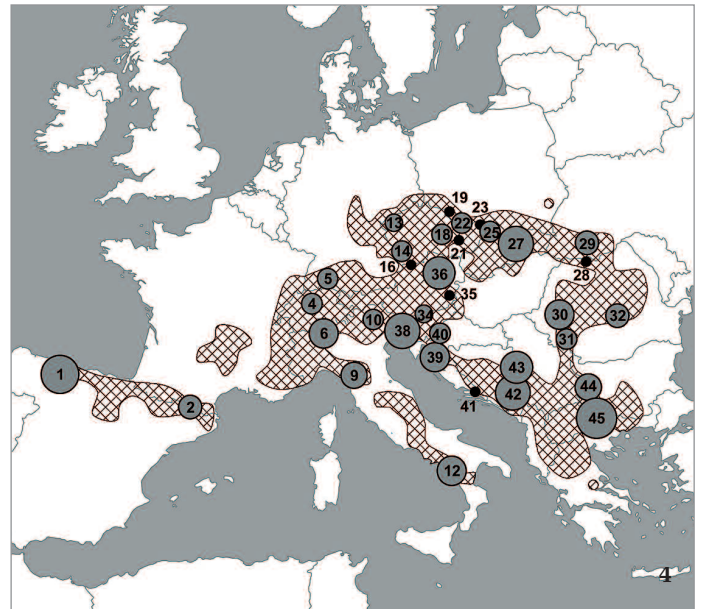
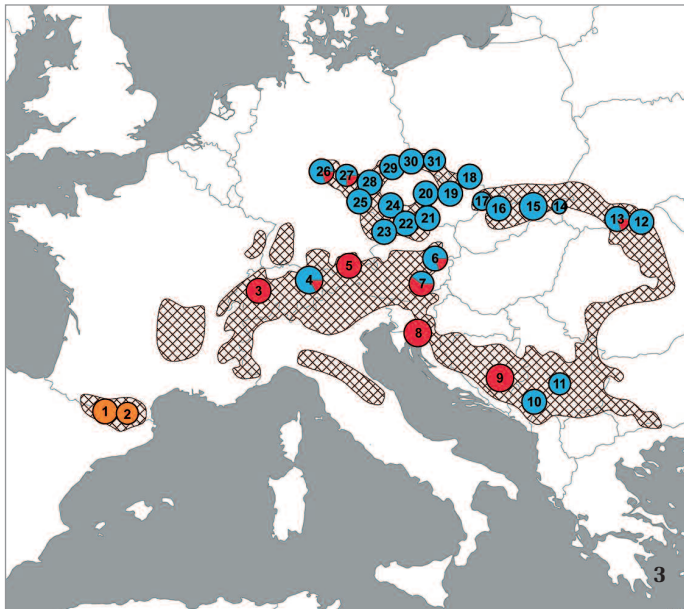
Další možnosti, jak se něco dozvědět o postglaciální historii populací daného druhu, je studovat příbuzenské vztahy mezi současnými populacemi v celém areálu a všimát si jejich genetické variability a jedinečnosti. Právě to je předmětem disciplíny, která se jmenuje fylogeografie a stojí na pomezí molekulární fylogenetiky (vědy, která na základě znalosti sekvencí DNA vytváří hypotézy o vztazích mezi organismy) a populační genetiky. Za jejího zakladatele se považuje John C. Avise, jeden z prvních, kteří si uvědomili ohromný potenciál studia prostorového rozšíření jednotlivých linií mitochondriální DNA v rámci jednoho druhu, případně několika příbuzných druhů – jinými slovy, poznal užitečnost spojení genealogie a geografie. J. C. Avise v r. 1987 zavedl dnes používaný termín fylogeografie pokrývající široké spektrum výzkumu prostorových a časových dimenzí mikroevoluce s využitím genealogických dat. K cílům fylogeografie nyní patří také odhalování historických i současných faktorů, které vytvořily dnešní genealogické složení populací konkrétního druhu nebo několika blízkých příbuzných druhů. Fylogeografie tak přispěla nejenom k propojení biogeografie a fylogenetických studií, ale vytvořila i důležité přemostění mezi mikroevolučními (častěji využívanými populačně-genetické metody) a fylogenetickými pracemi na vyšších taxonomických úrovních. Nesporně však v současnosti spolu s ekogeografií a historickou biogeografií tvoří jednu ze základních složek moderní biogeografie. Od r. 1987 se rozvíjela téměř explozivním způsobem. Při hledání klíčového slova phylogeograph\* na Web of Science v intervalu let 1988–95 najdeme 81 příspěvků, kde je fylogeografie nějakým způsobem zmíněna, v letech 1996–2003 jich už bylo 3 336 a mezi lety 2004–12 dokonce 15 988.

### Metody fylogeografie

Molekulárních postupů, jak se dobrat k části informace uložené v DNA, je celá řada. V klasické fylogeografii se používá

především studium organelární DNA. Protože nejstarší studie se prováděly na zvířatech, byla úspěšně použita právě mitochondriální DNA (mtDNA), zatímco u rostlin se využívá DNA chloroplastová (cpDNA). Organelární DNA má mnoho vlastností, které z ní dělají ideální molekulu pro tyto studie: dědí se zpravidla po mateřské linii (maternálně), což u krytosemenných rostlin znamená, že je přítomna v semenech, ale nikoli v pylu. Přesně to potřebujeme – sledovat šíření druhu semeny a ne genetickou výměnu pomocí pylu mezi již etablovanými populacemi. A také u ní nedochází k rekombinaci, variabilita vzniká pouze mutacemi (bodovými či dělkovými). Mitochondriální DNA u živočichů (resp. některé její oblasti) je velmi variabilní i na vnitrodruhové úrovni a tato skutečnost umožnila získat první informace, kde mohly jednotlivé druhy přežít v glaciální kudy měly možnost se šířit po odlednění dál na sever. Po zoologických a antropologických studiích (např. Živa 2011, 6: 262–263) následovaly výzkumy botanické. Rostlinná mtDNA však není tak jednoduše uplatnitelná, má obecně mnohem nižší mutační rychlost, komplikovanější strukturu a dynamiku. Proto botanické práce pro fylogeografii využívají cpDNA. Studiem organelární DNA definujeme jednotlivé haplotypy – mitochondriální nebo chloroplastové – ať už sekvenujeme některé její části, používáme restriční techniky, jako je RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism – polymorfismus délek restričních fragmentů; jde o metodu zaměřenou na délkovou variabilitu úseků vzniklých štěpením restričním enzymem; fragmenty jsou dále hybridizovány se značenou, např. radioaktivně, DNA pocházející třeba z chloroplastu – tak je zviditelněna pouze variabilita v cpDNA), nebo studujeme variabilitu mikrosatelitů – krátkých repetitivních sekvencí v genomu, např. oblast s opakující se dvojicí nukleotidů (GA)<sub>x</sub>. Studium jejich délkové variability, tedy počtu opakování, se často využívá v populační genetice – ve fylogeografii se zkoumá variabilita mikrosatelitů v cpDNA. Primárním výsledkem je znalost geografického rozšíření těchto haplotypů v celém areálu druhu a síť znázorňující evoluční vztahy mezi nimi (obr. 2).

Protože cpDNA je oproti živočišné mtDNA mnohem méně variabilní a má tak u mnoha druhů omezenou výpovědní schopnost, doplňuje se v rostlinné fylogeografii ještě další molekulární metodou – AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism – polymorfismus délek amplifikovaných fragmentů). Metoda je založena na specifickém štěpení celkové DNA dvojicí restričních enzymů a na selektivní PCR (polymerázová řetězcová reakce; namnožení zkoumané DNA ve zkumavce) amplifikaci pouze části vzniklých fragmentů. Výsledkem je profil několika stovek proužků (zviditelněných fragmentů DNA) pro každého jedince. Čím více shodných proužků u dvou porovnávaných jedinců nalezneme, tím jsou příbuznější (obr. 5). AFLP představuje velmi citlivou metodu umožňující odhalit variabilitu na úrovni genotypů – klonů na základě analýzy celkové (především jaderné) DNA. Následné vyhodnocení výsledků spočívá



hlavně v definici skupin podobných genotypů pomocí Bayesovských pravděpodobnostních technik (viz např. Živa 2006, 2: 86–88). Geografické rozložení těchto skupin (obr. 3) a případná směs uvnitř některých populací přináší informaci o původu současných (např. středoevropských) populací a možném promíchání jednotlivých migračních proudů. Data z metody AFLP se mohou využít ještě dalším způsobem. Pro každou populaci lze spočítat tzv. DW index (frequency-down-weighted marker values), který udává, jak se odlišuje od ostatních populací, tedy jak je unikátní. Jedinečnost populace spočívá v tom, že obsahuje genetickou informaci, která se v jiných populacích vyskytuje velmi málo, nebo vůbec. Nejvyšších hodnot DW indexu tak dosahují refugiální populace (obr. 4). Pokud je totiž populace po určitou dobu izolována a nemůže komunikovat s ostatními, vznikají v ní jedinečné mutace (zjistitelné jako unikátní AFLP fragmenty). Tyto mutace jsou tedy sdíleny pouze v daném refugiu. Naopak populace pocházející z postglaciálního šíření mají DW index nízký, protože většinu genetické informace sdílejí s mateřskými populacemi.

### Tradiční koncept jihoevropských refugií

V prvních fylogeografických pracích z druhé poloviny 90. let 20. stol. byl zdůrazňován tradiční koncept tří hlavních jihoevropských refugií na Iberském, Apeninském a Balkánském poloostrově, odkud byla podle tehdejších názorů po ústupu pevninského ledovce kolonizována střední a severní Evropa. Dnes už v téměř klasické studii se r. 1999 Godfrey M. Hewitt pokusil o syntézu poznatků, přičemž rozeznával tři základní typy postglaciální kolonizace – výhradně z balkánského refugia (např. olše lepkavá nebo buk lesní), ze všech tří hlavních refugií (některé druhy dubů), z balkánského a pyrenejského refugia, kde rychlému průniku populací z Apeninského poloostrova bránila hradba Alp (je dokumentováno na příkladech z živočišné říše, jako např. medvěd hnědý). Na styku jednotlivých kolonizačních proudů z různých refugií pak docházelo k jejich promíchání, popř. k hybridizaci. Kontaktní zóny tohoto typu byly zaznamenány

v Pyrenejích, v Alpách, ve střední Evropě na sever od Alp a ve Skandinávii, a podle všeho přispěly ke zvýšení intenzity speciálních procesů, jakými jsou hybridizace a polyploidizace. Pokud se totiž v těchto územích potkaly dvě dlouhodobě izolované linie, mohlo při jejich sekundárním kontaktu dojít k promíchání genetické informace (hybridizace) a v některých případech i ke vzniku nového druhu. U rostlin je hybridizace často provázena polyploidizací (zmnožením chromozomových sad). Příkladem takového vzniku nového druhu je tetraploidní lomikámen *Saxifraga osloensis*, který vznikl ve Skandinávii v kontaktní zóně dvou diploidů, l. skalního (*S. adscendens*) a l. trojprstého (*S. tridactylites*). Nový druh má dvě sady chromozomů z každého rodičovského druhu. Nicméně s tím, jak se objevovaly podrobnější fylogeografické studie, v některých případech kombinující molekulární a paleoekologická data, se ukázalo, že situace je mnohem složitější. Mediteránní refugia nejsou ve skutečnosti vůbec homogenní, ale jsou do značné míry strukturovaná. Proto se postupně vyvinula teorie o refugiích v refugiích – pojednávající o komplikovaných vztazích mezi jednotlivými středozezemními refugií, které odrážejí mimořádnou geografickou a klimatickou různorodost v rámci tří hlavních mediteránních poloostrovů.

### Existence severních refugií

Na základě paleoekologických, ale i molekulárních prací z posledních let (např. pro buk lesní – Magri a kol. 2006) se stále zřetelněji ukazuje, že řada temperátních rostlinných druhů (tedy mírného pásu) mohla přežít poslední zalednění i mnohem severněji než ve zmiňovaných jižních refugiích. Zcela mimo pochyby je přítomnost rostlin jako smrk nebo bříza ve střední Evropě během vrcholného glaciálu. Stále častěji se však objevují spolehlivé (datované) doklady o tom, že v oblastech, jako je území dnešního Maďarska, jižní Moravy nebo západních Karpat, přeživaly olše, vrby, habry, lípy, duby nebo buky. Na výskyt těchto dřevin v tzv. severních nebo kryptických refugiích poukazují především nálezy makrofosilií, tedy zbytků nebo otisků listů, větviček, plodů a zuhelnatělých

3 Rozšíření tří skupin geneticky podobných jedinců zimolezu černého (*Lonicera nigra*) definovaných na základě AFLP analýzy (blíže v textu). Současný areál je vyznačen šrafovane.

4 Hodnoty DW indexu (tj. indexu genetické vzácnosti) pro zkoumané populace různé převislé. Vyšší hodnoty (větší body) znamenají, že populace se liší od ostatních a může být refugiální. Refugia jsou indikována jak v jižních oblastech (Pyreneje, jihovýchodní Alpy, Balkán), tak i na okraji východních Alp a v západních Karpatech. Orig. H. Daneck (obr. 3–4)

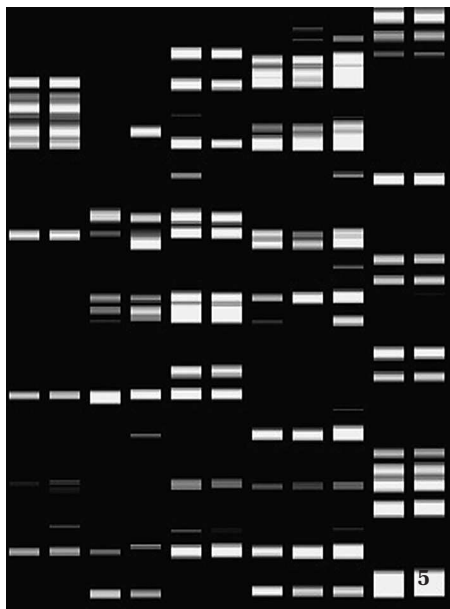
5 Část výsledku metody AFLP. Každý sloupec představuje analýzu jednoho jedince. Shoda ve výskytu proužku na stejném místě určuje genetickou podobnost porovnávaných jedinců. Foto a orig. T. Fér (obr. 1, 2 a 5)

6 Růže převislá – jeden z druhů, který k nám migroval z karpatsko-balkánského refugia. Nelze však úplně vyloučit ani možnost jeho glaciálního přežívání na našem území. Foto L. Hrouda

zbytků dřeva. Molekulární důkazy o existenci těchto refugií se získávají obtížně. Klasická fylogeografie založená na analýze cpDNA nemůže poskytnout informaci, zda je populace refugiální, nebo vznikla až postglaciálně. Větší haplotypová diverzita (přítomnost více haplotypů uvnitř populací) totiž může znamenat, že se zde koncentrovala variabilita v průběhu glaciálu, nebo naopak populaci na kontaktu dvou migračních proudů. Jedním z náznaků refugiálnosti může být zjištění vyšších hodnot DW indexu u populací mimo tradiční jižní refugia. Studií využívajících tento přístup je zatím poskrovnu, nicméně naznačují, že refugia temperátních druhů mohla být i ve střední Evropě (viz níže).

### Fylogeografie středoevropských druhů

První fylogeografické studie na rostlinách byly provedeny u dřevin – především hospodářsky významných, jako jsou dub, buk nebo jedle. Jedny z nejobsáhlejších se týkaly dubů, kdy konzorcium 16 laboratoří analyzovalo téměř 12 tisíc jedinců z více než 2 500 populací. Výsledkem bylo zjiš-



tění, že na rekolonizaci střední a severní Evropy se podílela všechna tři jižní refugia a v rámci současného areálu došlo k částečnému promíchání jednotlivých linií (haplotypů). Velká pozornost se soustředila i na buk (skoro tři tisíce jedinců téměř z 500 populací), u něhož se srovnávalo rozložení současné genetické variability s paleoekologickými údaji. Z výsledků vyplývá, že buk přežíval zalednění nejen v několika izolovaných oblastech všech tří jižních refugií, ale pravděpodobně i mnohem severněji, v západních Alpách ve Francii, ve východních Alpách a vyloučit se nedá ani refugium v západních Karpatech nebo na jižní Moravě. Také v případě jedle jsou k dispozici molekulární i paleoekologická data. Na rekolonizaci se podílela refugia v severních Apeninách a nejméně dvě další balkánská. V místě střetu migračních proudů se vytvořily hybridní zóny – jednou z nich je území dnešní České republiky. Větší či menší fylogeografické studie existují také pro další dřeviny, např. pro lípu, jasan, olši, lísku nebo habr. V případě habru a lísky je zřejmé (byť jsou dané práce založeny na velmi malých souborech dat v porovnání s výše zmiňovanými), že rekolonizace proběhla velmi rychle a patrně z jediného refugia. Na území střední a severní Evropy se totiž nachází pouze jediný chloroplastový haplotyp.

Již výrazně méně fylogeografických údajů máme pro středoevropské temperátní byliny. Zkoumaly se koprník štětínolistý (*Meum athamanticum*), kokrhel větší (*Rhinanthus major*), máčka ladní (*Eryngium campestre*), kokořík přeslenitý (*Polygonatum verticillatum*) a několik dalších druhů. Přestože je většina těchto studií založena na omezeném množství analyzovaných vzorků, opakovaně dokládají možnost glaciálního přežívání i mimo jižní refugia nebo dokonce ve střední Evropě severně od Alp.

#### Fylogeografie druhů s alpsko-karpatským areálem

Naše výzkumná skupina (<http://botany.natur.cuni.cz/cevrate/stranky/vyzkum/fylo.php>) se zabývala v posledních letech fylogeografií několika lesních a subalpín-

ských bylin a keřů. Naším cílem bylo zjistit, zda se na základě analýzy cpDNA a AFLP dá něco říci o původu jejich dnešních středoevropských populací. Řešili jsme tedy otázku alpského, nebo karpatského původu. Mimo to jsme chtěli vědět, jestli půjde z molekulárních dat vysledovat možnost přežívání populací ve střední Evropě během vrcholného glaciálu. Studovali jsme dva keře – růži převislou (*Rosa pendulina*, obr. 6) a zimolez černý (*Lonicera nigra*), a dvě byliny – ostřici chlupatou (*Carex pilosa*) a ječmenku lesní (*Hordeylmus europaeus*). Současné rozšíření těchto druhů umožňuje spekulovat o alpském i karpatském původu středoevropských populací.

Ukázalo se, že rostlinná cpDNA je opravdu málo proměnlivá: u dvou druhů (ostřice a zimolezu) nebyla nalezena žádná variabilita, přestože jsme sekvenováním prostudovali okolo 5–8 % celkové cpDNA. U ostatních druhů bylo nalezeno 5–6 různých haplotypů, které měly vysvětlitelné geografické rozšíření. Haplotypy růže (viz obr. 2) lze rozdělit do tří skupin – karpatské (které ale byly i u všech jedinců z České republiky), alpské a mediteránní (rozšířené na území všech tří hypotetických jižních refugií). Na základě těchto výsledků můžeme tvrdit, že všechny populace ve střední Evropě na sever od Dunaje vznikly migrací z karpatského refugia. Dunaj tvoří také hranici mezi karpatskými a alpskými migračními proudy. Lokalizace glaciálních refugií zůstala stále hypotetická, lze uvažovat na jedné straně např. o západním i východním okraji Alp nebo o severních Apeninách, na straně druhé o Balkánském poloostrově či Karpatech. Analýza cpDNA u ječmenky byla obtížně interpretovatelná. Největší haplotypová diverzita byla nalezena na Balkáně. Jeden z haplotypů byl rozšířen v podstatě všude, takže o původu středoevropských populací můžeme zatím jen diskutovat.

Protože cpDNA byla málo variabilní a navíc neumožňovala testování hypotéz o přežívání v severních refugiích, přistou-



pili jsme k AFLP analýze, která nám měla podrobněji ukázat jednotlivé migrační proudy a možnosti přežívání v severních refugiích. Výsledky potvrdily, že dnešní populace zimolezu na sever od Dunaje jsou výsledkem migrace z Karpat nebo z Balkánu, kdežto alpské populace jsou odlišné (obr. 3). Dunajské údolí opět slouží jako hranice, i když v tomto případě byl „karpatský“ typ nalezen i u některých jedinců v Alpách. Populace v Pyreneích stojí jednoznačně mimo a vytváří izolované refugium. Protože pyl zimolezu lze v palynologických profilech odlišit téměř na úroveň druhu, pokusili jsme se zkombinovat data o jeho výskytu ve vrcholném a pozdním glaciálu s výsledky AFLP. Obě analýzy připouštějí existenci severních refugií v oblasti východních Karpat, na obvodu východních Alp, případně i v celé dnešní České republice. V těchto územích byl dokumentován pyl zimolezu v pozdním glaciálu a také hodnoty DW indexu byly nadprůměrné. Velmi podobné výsledky přinesly analýzy u růže – i zde lze sledovat zvýšené hodnoty DW indexu (a tedy možnost glaciálního přežívání, obr. 4) v oblasti západních Karpat a okraje východních Alp.

#### Závěrem

Pokud shrneme poznatky, které poskytly fylogeografické studie evropské a zvláště středoevropské květeny, docházíme k několika závěrům. Kombinace molekulárních a paleoekologických dat ještě skrývá ohromný potenciál využitelný při rekonstrukci postglaciální historie flóry a vegetace střední Evropy. Předešlé fylogeografické práce se do značné míry soustředily na ekonomicky významné dřeviny, případně na arko-alpínské prvky; studií dalších rostlin (např. bylin rostoucích ve středních a nízkých polohách) je spíše poskrovnu, sem by tak mělo směřovat další úsilí botaniků. Neexistují žádná obecná pravidla, tedy společné migrační cesty mnoha druhů, které předpokládaly rané fylogeografické práce. I když se v některých případech najdou náznaky společných cest, každý druh má svou vlastní historii, která plyne nejenom z klimatických podmínek v glaciálu a postglaciálu, z pozice refugií, ale také z biologických vlastností jednotlivých taxonů, z jejich způsobu rozmnožování, šíření a možností překonávání přírodních bariér, jakými jsou velké říční toky nebo horské hřebeny. Jinými slovy, šlo o dynamický časoprostorový systém, v němž každý druh reagoval vlastním způsobem. Není pravděpodobné, že by se v postglaciálním období přesouvala celá rostlinná společenstva. Ta se do značné míry formovala vždy *de novo* v konkrétní situaci v určitém čase a prostoru. Glaciální a postglaciální migrace provázely také sekundární kontakty blízké příbuzných druhů, případně různých poddruhů. Docházelo k hybridizaci a polyploidizaci, což přispělo k dalšímu rozrůznění evropské květeny. Fylogeografické a mikroevoluční výsledky tak často představují jenom dvě strany stejné mince.