

Pátrání po dědictví ledových dob v karpatské flóře

Světový fond ochrany přírody definoval v r. 1989 biodiverzitu jako bohatství života na Zemi, miliony rostlin, živočichů a mikroorganismů včetně genů, které obsahují, a složité ekosystémy, jež vytvářejí životní prostředí. Tento koncept mimo jiné ukazuje, jak složitý systém nás obklopuje a že je potřeba ho prozkoumat do nejmenších detailů, pokud chceme porozumět jeho složitosti. Jedním z nejdůležitějších průlomů ve výzkumu biodiverzity byl rozvoj molekulárně-genetických metod, které umožnily v posledních 30 letech studovat znaky nezkreslené vnějším prostředím a přesně charakterizující biologické entity na všech hierarchických úrovních (jedinec, populace, druh atd.).

Fylogeografie – věda o příbuzenských vztazích a geografické struktuře

K vědním disciplínám umožňujícím odhalovat spletitost světa kolem nás, které významně ovlivnil rozvoj molekulárních metod, patří i fylogeografie – věda na rozhraní biogeografie, populační genetiky, demografie a fylogenetiky (oboru hledajícího vývojové vztahy mezi organismy). Jejím úkolem je studovat a rekonstruovat evoluci příbuzenské (genealogické) linie v rámci druhu nebo u druhů blízké příbuzných. Jinými slovy, dává zjištěnou genetickou variabilitu do geografického kontextu a následně analyzuje evoluční procesy, které s největší pravděpodobností zapříčinily pozorovanou strukturu u studovaných populací nebo druhů. Fylogeografický přístup využívající molekulární data se stal nepostradatelným především v případech, kdy chybějí jiné historické nebo biogeografické údaje (např. mikro- a makrofosilie), umožňující testovat základní hypotézy. Je však nutné poznamenat, že nejsilnější zá-

věry poskytuje fylogeografie v kombinaci s dalšími disciplínami, především paleoekologií, jež odhaluje historická rozšíření druhů i změny podmínek prostředí na základě fosilních záznamů.

Čtvrtohorní zalednění a jeho vliv na distribuci organismů

Všeobecně se předpokládá, že současné vzorce geografického rozložení genetické variability bioty na naší planetě byly nejvýznamněji ovlivněny globálními paleoklimatickými změnami v období třetihor a čtvrtohor. Klíčový vliv na evoluci organismů však mělo dramatické ochlazení klimatu ve čtvrtohorách, známé jako pleistocenní střídání ledových a meziledových dob (před 2,6 miliony až 11,7 tisíci let). Zvlášť významný vliv měly tyto klimatické změny v temperátních a severněji ležících pásech severní polokoule. Opakovaná zalednění následovaná oteplováním způsobovala nejen vymírání organismů, ale především jejich migraci a změny původního

areálu. Díky migracím v dobách ledových (glaciálech) se měnily původní areály rostlin i živočichů v měřítku zeměpisných šířek i nadmořských výšek, byly omezeny na menší plochu nebo roztržštěny na malé dílčí areály. V dobách meziledových (interglaciálech) pak docházelo k rekolonizaci a sekundárnímu kontaktu mezi těmito původními populacemi. Změny v rozšíření organismů způsobené pleistocenními klimatickými výkyvy tak sehrály významnou roli při formování současných genetických schémat mezi druhy i v rámci jednotlivých druhů.

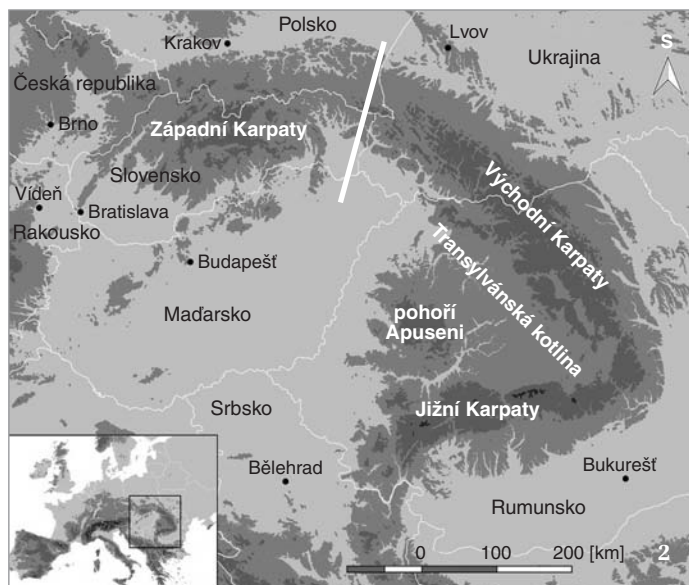
V Evropě docházelo v dobách ledových k masivní migraci na jih a k přežívání druhů v jižně lokalizovaných útočištích (refugiích) středozevní oblasti, která díky mnohem příznivějším podmínkám obsahovala hlavní glaciální refugia pro teplomilnou a temperátní biotu. Na základě těchto informací byly zkonstruovány první představy o přežívání druhů v dobách ledových ve třech základních refugiích na hlavních poloostrovech – Apeninském, Pyrenejském a Balkánském. Na změny klimatu ale reagovaly i na chlad adaptované „severské“ (arktické a boreální) druhy, u kterých se tradičně uvažovalo o přežívání v nižších i vyšších polohách severněji ležících oblastí střední, východní a severní Evropy. Na základě těchto úvah se začaly rozlišovat tři základní skupiny organismů – mediteránní, kontinentální a arkoalpínské. Mediteránní druhy přežívaly chladná období pleistocénu ve Středozevní na výše zmíněných poloostrovech, kde většina z nich zůstala i po oteplení, nebo vzácněji migrovaly do jižních a teplejších částí temperátní Evropy. Tyto expanze byly výrazně ovlivněny vysokohorskými systémy Alp, Pyrenejí a balkánských pohoří, které tvořily různé silné bariéry šíření. Kontinentální druhy se v době ledové vyskytovaly a přežívaly především ve východním Palearktu, avšak mnohé se šířily západním směrem až do střední Evropy. Třetí skupina, arkoalpínské druhy, pak přežívala v místech severně položených, sousedících s jižní hranicí ledovce, odkud se následně vrátila do svých přirozených vysokohorských nebo severských biotopů.

Alpínský horský systém a jeho role ve formování diverzity

Novější fylogeografické výzkumy však uvedené paradigma narušují, neboť ukazují, že členité a srážkami bohatší horské celky především střední Evropy, patřící do alpínského horského systému, mohly fungovat jako severní výspy v rozšíření a přežívání také teplomilnějších a vlhkomilnějších zástupců temperátní a vzácně i (sub)mediteránní flóry a fauny během glaciálu. Pravděpodobně šlo o menší, uzavřenější biotopy ve středních polohách s vlhčím a teplejším mikroklimatem, nacházející se na úpatí horských masivů, jako jsou např. hlubší kaňony, údolí se skalními převisy a věžemi nebo prameniště. Na druhé straně druhy chladnomilné, původně obývající boreální a arktický pás, zaznamenaly během ledových dob významné rozšíření areálů jak v rámci nadmořské výšky, tak zeměpisné výšky a šířky.

K důležitým evolučním jevům a změnám populační demografie druhů docházelo





1 Klimatické oscilace v období glaciálů a interglaciálů vedly k dynamickým změnám areálů jednotlivých rostlinných i živočišných druhů, ve kterých hrály evropské hory významnou úlohu. Belianské Tatry

2 Karpaty jsou tvořeny pěti základními podjednotkami. Geografická bariéra oddělující Západní a Východní Karpaty (bílá linie) se významně promítá i do evolučních procesů rostlin a živočichů. Orig. G. Šrámková

3 Rumunské Karpaty (na snímku) mají nezastupitelnou biogeografickou úlohu jako spojnice mezi balkánskými horami, Alpami i skandinávským pohořím.

i po ústupu ledovce v interglaciálech a po oteplení klimatu v holocénu. Teplomilné a temperátní druhy migrovaly zpátky a kolonizovaly biotopy v temperátním a částečně také boreálním pásu Evropy. Naopak původně spojitý areál arktických a případně některých boreálních druhů byly fragmentovány postupujícím lesem (a později zemědělskou krajinou), což způsobilo vznik malých izolovaných, tedy reliktních populací v biotopech, kde byla z různých důvodů omezena konkurence.

Klimatické oscilace v období glaciálů a interglaciálů tak vedly k dynamickým změnám areálů a mimo jiné docházelo u dlouhodobě izolovaných populací nebo genetických linií druhů vlivem silného genetického driftu (náhodného posunu frekvencí jednotlivých alel v populaci) k fixaci drobných odchylek, postupnému rozrůznění, a občas dokonce ke vzniku nových druhů. Právě horské oblasti se proto staly místem intenzivního fylogeografického výzkumu temperátních i chladnomilných druhů a jejich role v evolučních procesech formujících druhovou bohatost celé Evropy se ukazuje jako klíčová. Vzhledem k rozptýlení výškového gradientu, topografické různorodosti, dostupnosti minerálních látek i vody představují evropské horské masivy velice diverzifikované prostředí, které je přírodní laboratoří pro zkoumání procesů jako třeba adaptace na drsné prostředí, toku genů, alopatrické a sympatrické speciace i sekundárního kontaktu druhů. Dávají nám možnost zodpovědět otázky spojené např. právě s ústupem druhů v době ledo-

vé a jejich návratem na dostupné habitáty, tedy odhalit glaciální refugia (zdroje genetické variability) a kolonizační cesty.

Karpaty

Chceme-li nahlédnout do historie evropské flóry, nabízí se díky výše zmíněným důvodům možnost využít znalostí o evropském alpínském systému, sdružujícím všechny velehory kontinentu. Z nich nejnapadnější a z besoporu nejprozkoumanější jsou Alpy. To je ale dáno především historickou blízkostí vědeckých institucí, proto se v poslední době do popředí badatelského zájmu dostává neméně důležitá, ale zatím méně prozkoumaná pohoří karpatského oblouku, východně od Alp ve střední až východní Evropě.

Karpaty představují jednu z hlavních křižovatek mezi evropskými a asijskými pohořími a mají nezastupitelnou biogeografickou úlohu jako spojnice mezi balkánskými horami na jihu, Alpami na západě a Skandinávským pohořím na severu. Jejich geografická poloha, relativní izolace, geomorfologie, zachovalost biotopů a poměrně malý vliv kvartérního zalednění z nich dělá jeden z nejbohatších biogeografických regionů v temperátní části Evropy. Celkovou druhovou bohatost tak navyšují zasahující vlivy arktalpínských, mediteránních a asijských oblastí. Dalším významným faktorem podporujícím vysokou biologickou rozmanitost, unikátnost a stupeň endemismu zastoupených druhů a linií je ostrovní charakter vysokohorských habitatů nad hranicí lesa, na rozdíl od Alp, kde vysokohorské prostředí tvoří daleko větší a propojenější celky.

Karpatské hory formují oblouk, který se nachází na území několika států (Rakousko, Česká republika, Slovensko, Maďarsko, Polsko, Ukrajina, Rumunsko i Srbsko) a na délku měří přibližně 1 300 až 1 500 km, na šířku přitom 100 až 350 km. O detailním členění Karpat se můžete dočíst v následujícím článku na str. 240–242 tohoto čísla. Ve zkratce bylo tradiční členění dáno hranicí mezi Západními a Východními Karpaty, kde dochází k výraznému snížení a zúžení horského masivu, a podle nejnovějšího vědeckého konceptu je karpatský masiv (karpatský region) složen z pěti základních podjednotek (obr. 2). Ve srovnání

s Alpami jsou Karpaty celkově rozvolněnější a v průměru asi o polovinu nižší.

Z geologického hlediska jsou Karpaty velice různorodé, složené z mozaiky jak metamorfovaných, tak vyvřelých a usazených hornin, což opět přispělo ke zvýšení druhové bohatosti. Nejčastěji zde vidíme stanoviště vhodná pro acidofilní druhy, ale můžeme se setkat i s regiony, kde převládají karbonátové horniny. Centrální pohoří tvoří vyvřelá a metamorfovaná horniny, které dominují především Jižním Karpatům. Vnější pás z pískovce a břidlice najdeme hlavně v severní části oblouku – v západní a severní části Východních Karpat. Vápenec či dolomit se vyskytují po celé délce oblouku (např. v jižních a centrálních Západních Karpattech nebo v pohoří Apuseni). Ve vnitřní části oblouku se nacházejí i nemalá území tvořená vyvřelinami.

Srovnáme-li Karpaty s ostatními pohořími Evropy, najdeme důležité rozdíly i v klimatických podmínkách. Karpaty jsou hory vnitrozemí a jako takové se vyznačují kontinentálním klimatem. Můžeme zde pozorovat vyšší srážkový úhrn než např. na většině území Alp a celkově jsou hory výrazně vlhčí než okolní nížiny. Jsou zde také relativně velké teplotní rozdíly během roku, a to nejen mezi nížinami a vrcholy, ale i v rámci geografické polohy, kdy se od západu k východu zvětšují rozdíly mezi průměrnou lednovou a červencovou teplotou.

Jak již bylo zmíněno výše, Karpaty mají jen asi polovinu výšky Alp. To také znamenalo, že např. v období posledního maximálního zalednění (před 26 500 až 19 000 lety) pokrýval horský ledovec pouze 0,5 % celkové rozlohy, což představuje přibližně 1 100 km² (pro srovnání v Alpách bylo zaledněno asi 150 tisíc km², tedy 79 % pohoří). Horské ledovce byly v podobě lokálních ledovcových těles vázány jenom na nejvyšší polohy Karpat a netvořily souvislý ledový štít jako v případě Alp. To hrálo významnou roli v přežívání různých druhů rostlin i živočichů v době ledové a pravděpodobně stojí i v pozadí značného počtu reliktních druhů.

Když se podíváme na toto rozsáhlé pohoří detailněji pomocí paleoekologických dat (analýz pylových zrn a makrozbytků



v sedimentech), zjistíme, že ani v rámci doby ledové nebyly Karpaty jednotné. Západní Karpaty se během glaciálního maxima nacházely nejbližše kontinentálnímu ledovci a právě zde se na vrcholech hor rozkládaly lokální horské ledovce. Prostředí bylo sice drsné, ale rozmanité, a tak v refugiích přežily i organismy, pro které bylo glaciální klima spíše nehostinné. Takovým druhem je např. smrk ztepilý (*Picea abies*), jenž dnes tvoří přirozenou dominantu tatranských lesů. Východní Karpaty zasahují více na jih, a proto zdejší podmínky byly o něco mírnější. Opět tu v refugiích rostl smrk, doplněný ale o další jehličnaté i některé listnaté druhy stromů. V Jižních Karpatech panovaly v glaciálu nejmírnější podmínky, důležité postavení vedle již zmíněných jehličnanů zaujaly listnaté dřeviny. Z pohledu paleobiologického a paleoekologického se tudíž Karpaty jako pohoří nevyvíjely jednotně a blízkost kontinentálního ledovce ovlivňujícího charakter celkové biodiverzity a refugií je dodnes dobře patrná na druhové skladbě.

Co odhalily fylogeografické studie

Totéž můžeme pozorovat i pomocí molekulárních metod, kdy se v rámci pohoří objevují místa s nejvyšší diverzitou, jejichž poloha je svázána s ekologickými nároky druhu a jejich plněním v glaciálu. Na základě fylogeografických dat bylo několikrát dokázáno, že Karpaty poskytovaly vhodné podmínky pro dlouhodobé přežívání i některých temperátních druhů v dobách ledových, a naopak vysokohorských a chladnomilných v dobách meziledových a poledových (postglaciálech). Mezi druhy přežívající v karpatských refugiích patřil např. buk lesní (*Fagus sylvatica*), u něhož se předpokládalo refugium v jižní Itálii, avšak nová data ukázala, že se stáhl do mnoha dalších útočišť, včetně těch extramediteránních, např. v pohoří Apuseni a na severu karpatského oblouku. Dalším příkladem je olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), u které pravděpodobně došlo k využití všech tří zmíněných mediteránních refugií, ale ještě před posledním maximálním zaledněním se balkánské populace staly zdrojem kolonizace Karpat, kde poslední dobu ledovou přežily a poté se šířily dále západním a severním směrem. Za centrum

4 Pohled na lokalitu řeřišničníku Hallerova (*Arabidopsis halleri*, viz obr. 5) z pohoří Fagaraš, která přispěla k odhalení významné role Karpat ve formování biodiverzity tohoto druhu po poslední době ledové.

5 Díky fylogeografickým studiím bylo zjištěno, že pravou hranici mezi poddruhy řeřišničníku Hallerova tvoří biogeografické bariéry a třeba růžová barva květu, používaná doposud jako jeden ze znaků horského poddruhu, je pouhým opakovaným přizpůsobením populací z nižších poloh. Snímky G. Šrámkové, pokud není uvedeno jinak

6 Populace bramboříku nachového (*Cyclamen purpurascens*) ze Západních Karpat tvoří samostatný endemický poddruh fatranský (subsp. *maculatum*), který se odlišuje od balkánských a alpských populací geneticky i morfologicky. Foto J. Kučera

7 Poloparazitický černýš lesní (*Melampyrum sylvaticum*), vyskytující se v montánním a subalpínském stupni Evropy, pravděpodobně přečkal dobu ledovou poblíž nebo přímo ve Východních Karpatech. Odsud je znám i typ *M. saxosum* (na snímku), jehož morfologická odlišnost se ale neodráží v podobě samostatné genetické linie. Foto F. Kolář

8 Prasetník jednoúborný (*Hypochaeris uniflora*) je v Evropě zastoupen třemi dobře oddělenými genetickými liniemi a jihokarpatská se ukazuje jako nejstarší. Díky tomu můžeme Karpaty označit jako kolébkou druhu. Foto F. Kolář

diverzity a tím pádem i důležité refugium jsou Karpaty považovány také u řeřišničníku písečného a ř. Hallerova (*Arabidopsis arenosa*, *A. halleri*, obr. 4 a 5), kdy zde přežívající linie vykazují vysokou variabilitu genetických znaků svědčící o dlouhodobém přežívání populací na daném místě. Fylogeografická studie bramboříku nachového (*Cyclamen purpurascens*) prokázala, že populace ze Západních Karpat tvoří samostatnou linii odlišující se od alpských a balkánských populací geneticky, a i díky již částečně známým morfologickým odlišnostem představují samostatný endemický poddruh – brambořík nachový fatranský (*C. purpurascens* subsp. *maculatum*, obr. 6).



Předpokládá se, že populace tohoto poddruhu přežily přinejmenším poslední zalednění v karpatských mikrorefugiích spolu s jinými temperátními lesními druhy.

U poloparazitického černýše lesního (*Melampyrum sylvaticum*, obr. 7), rostoucího v montánním a subalpínském pásu po celé Evropě, se uvažuje o přečkání doby ledové poblíž nebo přímo ve Východních Karpatech. Tyto populace jsou nejspíše už dlouho izolované od populací Západních Karpat a hercynika, jež byly patrně kolonizovány z alpských refugií, jak napovídá jejich nízká genetická diverzita.

V některých případech právě populace přežívající období klimatických oscilací v karpatských refugiích představovaly významný zdroj následné kolonizace přilehlých, ale také vzdálenějších území, čímž formovaly biodiverzitu nejen střední Evropy. Třeba u výše zmíněného řeřišničníku písečného, který má diploidní a tetraploidní jedince, stály diploidní populace ze Západních a jihovýchodních Karpat za vznikem izolované diploidní lokality na pobřeží Baltského moře. U upolínu evropského (*Trollius europaeus*) pak právě východokarpatské linie kolonizovaly Skandinávii bez přispění zbývajících dvou linií z Alp a Pyrenejí. Karpaty jako kolébkou druhu jsou uvažovány pro praseník jednoúborný (*Hypochaeris uniflora*, obr. 8), jehož nynější rozšíření vykazuje tři dobře oddělené linie – alpskou, západokarpatskou a jihovýchodokarpatskou. Při bližším zkoumání se ale jeví, že právě linie z jihovýchodních Karpat je starší než alpská, a tudíž pravděpodobně dala (někdy před poslední dobou ledovou) této linii vzniknout. Musíme však brát v úvahu i možnost, že alpské populace prošly v průběhu dějin „hrdlem lahve“ (bottleneck effect), kdy kvůli zmenšení velikosti populací došlo ke ztrátě podstatné části genetické variability.

Karpatské bariéry

Zajímavým fenoménem ovlivňujícím biodiverzitu karpatského oblouku jsou bariéry, které se promítají do evoluční historie mnoha rostlinných i živočišných taxonů. Nejmarkantnější je bariéra oddělující Západní Karpaty od zbytku oblouku (obr. 2). Jak bylo zmíněno dříve, v tomto místě dochází ke snížení a zúžení masivu, což představuje potenciální překážku pro migraci (nejen) vysokohorských druhů a má za následek izolaci populací žijících na opačných stranách bariéry omezením genového toku. Síla této bariéry je natolik zjevná, že pravděpodobně nejde pouze o omezení genového toku v postglaciálu, ale i o nízkou frekvenci migrace v glaciálu (i přes sestup alpského pásu do nižších poloh). Je možné, že celá hraniční oblast bývala poměrně suchá a tím nehostinná i pro migraci řady druhů jinak odolných vůči chladu. Nejnovější paleoekologické poznatky také naznačují poměrně rychlý nástup zapojeného lesa, celá hranice se tak mohla rychle stát opět neprostupnou pro dřívou většinu světlomilných druhů otevřených stanovišť i v holocénu.

Další bariéry, i když nikdy již tak silné, jsou patrné na hranici Jižních a Východních Karpat jihozápadně od města Brašov, v centru Jižních Karpat (průlomové údolí řeky Olt) a na několika místech Východních Karpat. Výrazně oddělené je rovněž pohoří Apuseni, které se nachází uprostřed Transylvánské pánve v západním Rumun-



sku. Již samotná existence takto vyhraněné prostorové struktury v rámci mnoha druhů ukazuje na možné přežívání glaciálu v řadě drobnějších refugií, roztroušených podél celého karpatského oblouku.

Právě dlouhodobá izolace je jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujícím vznik nových druhů. Bariéra mezi Západními Karpaty a zbytkem pohoří je natolik významná, že se promítala už do rozlišování druhů na základě morfologických znaků. Dnes, s užitím moderních metod, můžeme podrobit stávající systém důkladněmu ověřování a ukazuje se, že na úrovni druhů tato bariéra fungovala natolik, že nyní odděluje mnohé endemické druhy (viz již zmiňovaný článek na str. 240–242). Nicméně její biogeografická důležitost mezi Západními a jihovýchodními Karpaty pro evoluční procesy se projevuje i na drobnější škále, např. v alopatrickém rozmístění diploidních sexuálně se rozmnožujících a triploidních apomiktických (nepohlavně se rozmnožujících) populací jestřábníku alpského (*Hieracium alpinum*) nebo na rozšíření poddruhů řeřišničníku Hallerova. Právě u řeřišničníků (písečného i Hallerova) bylo dokázáno, že poddruhy doposud vymezované na základě morfologie vysokohorských populací jsou pouhými opakovaně přizpůsobenými populacemi z nižších poloh a pravou hranici mezi nimi tvoří biogeografické bariéry. Odhlédneme-li od Karpat jako samostatného celku, nabízí se pátrání po speciaci probíhající na větší geografické škále, např. alopatrická divergence Karpat a Alp. Odlíšení samostatného druhu na základě ploidie, genetiky i morfometrie bylo nedávno prokázáno u pcháče Greimlova (*Cirsium greimleri*, viz Živa 2019, 2: 63–66), jenž se vyskytuje ve Východních Alpách a Dinárských horách a byl vyčleněn z druhu pcháče poloninský (*C. waldsteini*), který je v novém pojetí endemitem jihovýchodních Karpat.

Cytogeografie – geografická struktura polyploidizace

Pokud mluvíme o speciaci, je zcela nezbytné zmínit ještě jednu skupinu studií zachycující geografické rozložení evolučního fenoménu, a to cytogeografii. Jako se výše zmíněná fylogeografie zabývá rozložením genetických linií v prostoru, tak cytogeografie popisuje rozšíření jednotlivých ploidních linií (neboli cytotypů) na

daném území. Polyploidizace představuje speciální typ mutace, vyznačující se duplikací celého genomu. Patří mezi procesy tzv. saltační speciace, kdy je nový druh velmi rychle vyčleněn na základě jeho neschopnosti křížit se s většinou populace. Polyploidizace nám umožňuje studovat nejrůznější mikroevoluční otázky, např. proces řídicí rozšíření jednotlivých cytotypů (sympatrie versus parapatrie), jejich ekologické preference, procesy ovlivňující jejich koexistenci, míru vnitro- a mezi-cytotypové kompetice nebo mechanismy reprodukční izolace. Největší pozornost tedy bývá věnována územím, kde dochází k prolínání, nebo naopak razantnímu oddělení areálů jednotlivých cytotypů a která umožňují testovat hypotézy o dynamice a evoluci víceploidních druhů.

V rámci Karpat se můžeme setkat s řadou studií zabývajících se danou problematikou. Tak např. u řeřišničníku písečného, který je zastoupen diploidním a tetraploidním cytotypem, se ukázalo, že v Karpatech se vyskytují obě ploidie, ale jen na několika místech dochází k jejich přímému kontaktu a v drtivé většině případů jsou populace striktně cytotypově jednotné (pro představu, ze 79 studovaných populací v kontaktní zóně v Tatrách byla pouze jedna smíšená). Ve skupině bojínku lučního (*Phleum pratense*, diploidní a běžnější hexaploidní cytotypy) se můžeme setkat se smíšenými populacemi v Západních Karpatech, ve Východních už jsou mnohem vzácnější a v Jižních Karpatech nalezneme pouze čistě diploidní populace. Podobná situace se týká starčku přímětníku (*Senecio jacobaea*), kdy se dva cytotypy objevují pospolu v Západních Karpatech, ale v jižní části vyšší ploidie chybí. Jedním z možných vysvětlení jsou rozdílné migrační cesty do různých částí horského masivu, případně můžeme uvažovat nad rozdílným vlivem člověka. U bojínku lučního je dokázáno, že hexaploidní cytotypy se vyskytují na loukách nebo polích minimálně poslední století, což mu mohlo pomoci obsadit více stanovišť a přispět tak k širšímu rozšíření tohoto cytotypu, avšak hlavně mimo Jižní Karpaty, kde tyto habitaty nebyly tak časté.

Závěrem

Studium rozšíření nejrůznějších fenoménů v geografickém kontextu dává obrovské možnosti v hledání a především zodpovídání dalších evolučních otázek. Fylogeografie tvoří základ pro porozumění rozšíření různých druhů tak, jak ho dnes pozorujeme, a umožňuje hledat jeho příčiny. Z mnoha studií vyplývá, že pro nynější podobu biodiverzity kolem nás v Evropě jsou zcela klíčové horské systémy, a to nejen Alpy, ale také severovýchodněji ležící Karpaty, jejichž role se ukazuje být zásadní pro evoluci biodiverzity v temperátní zóně. Jejich geografická, geologická a historická struktura se odráží ve všech fylogeografických studiích napříč celým spektrem druhů zastupujících nejrůznější skupiny organismů s rozdílnými ekologickými nároky a do budoucna bude těchto prací jistě přibývat.

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živa.