

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Tomáš Michálek**

**Cytogeografické zákonitosti v distribuci polyploidních rostlin se zvláštním zřetelem  
na jižní polokouli**

Cytogeographic patterns in the distribution of polyploid plants with special reference  
to the Southern Hemisphere

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Tomáš Urfus, Ph.D.

Praha, 2024

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani žádná její část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 29. 4. 2024

Tomáš Michálek

**Poděkování:**

Tímto bych chtěl poděkovat svému školiteli Mgr. Tomášovi Urfusovi, Ph.D. za neustálou podporu, skvělý přístup a odborné rady po celou dobu zpracovávání mé bakalářské práce. Mimo jiné bych chtěl také poděkovat své rodině a přátelům, kteří mi byli po celou dobu studia velkou oporou, bez níž by tato práce vůbec nevznikla.

## **Abstrakt**

Polyploidie hraje klíčovou roli v rostlinné evoluci. Mimo jiné má také zásadní vliv na migrační schopnosti a adaptibilitu rostlin. Tato práce se věnuje shrnutí známých vlastností polyploidie a její vazby na geografickou distribuci včetně latitudinálního trendu neboli přibývání polyploidů spolu s latitudou (zejm. směrem na sever). Následně jsou v této práci zkoumány distribuční zákonitosti polyploidních rostlin na konkrétních studiích v rámci severní polokoule, kde je ohledně distribuce polyploidů velké množství dat zejména na území Evropy a Severní Ameriky. Pozornost je rovněž zaměřena na výskyt polyploidie na jižní polokouli se zvláštním zřetelem na Jižní Ameriku. Nicméně na jižní polokouli není distribuce polyploidů studována tak rozsáhle, jako na severní polokouli. Přece jen však některé metaanalýzy a případové studie naznačují obdobný trend jako na severní polokouli. Navíc se práce věnuje také náznakům polyploidní evoluce u rostlinných druhů *Berberis empetrifolia* a *Ephedra chilensis*, které by do budoucna mohly být vhodnými modelovými skupinami. Závěr práce shrnuje nejasnosti typu obtížného odlišení latitudy od deglaciovaného území nebo smíšený efekt s hybridizací a apomixí.

**Klíčová slova:** polyploidie, cytogeografie, latitudinální gradient, jižní polokoule

## **Abstract**

Polyploidy plays a key role in plant evolution. Among other things, it also has a major impact on the migratory ability and adaptability of plants. This paper summarizes the known characteristics of polyploidy and its relationship to geographic distribution, including the latitudinal trend, or the increase of polyploids with latitude (especially northwards). Subsequently, the distributional patterns of polyploid plants are examined in this paper using specific studies within the Northern Hemisphere, where there is a large amount of data regarding polyploid distribution, particularly in Europe and North America. Attention is also focused on the occurrence of polyploidy in the Southern Hemisphere, with particular reference to South America. However, the distribution of polyploids in the Southern Hemisphere has not been studied as extensively as in the Northern Hemisphere. Nevertheless, some meta-analyses and case studies suggest a similar trend to that in the Northern Hemisphere. In addition, the paper also discusses indications of polyploid evolution in the plant species *Berberis empetrifolia* and *Ephedra chilensis*, which could be suitable model groups in the future. The paper concludes by summarizing ambiguities such as the difficulty in distinguishing the latitude from deglaciated territory or the mixed effect with hybridization and apomixis.

**Key words:** polyploidy, cytogeography, latitudinal gradient, Southern Hemisphere

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Polyploidie .....	2
3. Cytogeografie polyploidních rostlin s důrazem na severní polokouli.....	8
4. Cytogeografie polyploidních rostlin se zaměřením na jižní polokouli .....	13
5. Polyploidní evoluce u modelových druhů <i>Berberis empetrifolia</i> a <i>Ephedra chilensis</i> ....	17
5.1 Modelový druh <i>Berberis empetrifolia</i> .....	17
5.2 Modelový druh <i>Ephedra chilensis</i> .....	18
6. Závěr.....	18
7. Seznam použité literatury.....	22

## 1. Úvod

Studium polyploidie a distribuce polyploidních rostlin je klíčové k pochopení rostlinné evoluce. Tento fenomén je, konkrétně u rostlin, zkoumán již mnoho desetiletí a rozhodně se dá říci, že má bohatou historii vědeckého výzkumu. Dat o polyploidii rostlin se za poslední léta nastřádala spousta, avšak pravdou také je, že i přes to toho o polyploidii stále málo víme. Naprostá většina studií o distribučních zákonitostech polyploidů je totiž soustředěna zejména na severní polokouli, kdežto jižní polokoule je v tomto ohledu velmi opomíjena.

Cílem této práce je prostřednictvím literární rešerše shrnout dosud získané znalosti o vlastnostech a distribuci polyploidních rostlin a zároveň prověřit jejich výskyt v rámci jižní polokoule se zvláštním zřetelem na Jižní Ameriku. Dále je náplní práce také prozkoumat náznaky polyploidní evoluce u rostlinných druhů *Berberis empetrifolia* a *Ephedra chilensis*.

Jedním z významných trendů, které v rámci distribuce polyploidních rostlin pozorujeme zejména na severní polokouli, je latitudinální trend. Tato práce se zaměřuje na otázku, proč je na jižní polokouli výrazně méně podobných studií a jaké jsou distribuční zákonitosti polyploidních rostlin v této části planety. Kromě toho také zkoumá hypotézu týkající se stoupající frekvence polyploidie s latitudou na jižní polokouli a zda existují náznaky, že by tento vztah mohl fungovat i v rámci jižní polokoule.

## 2. Polyploidie

Polyploidie neboli genom sestávající z více než dvou kompletních sad chromozomů, často z dlouhodobého hlediska vede k evolučnímu úspěchu rostlin (Comai, 2005). Polyploidie je napříč rostlinnou říší hojně rozšířena, a to dokonce natolik, že dle molekulárních analýz postihla více než 90 % ze všech známých genomů krytosemenných rostlin (Leitch & Leitch, 2008). Leitch & Leitch (2008) však zároveň uvádí, že naopak u nahosemenných rostlin je výskyt polyploidů velmi nízký (<5 %) a to i přes to, že jsou nahosemenné rostliny sesterskou skupinou k rostlinám krytosemenným. Naproti tomu Soltis et al. (2009) uvádí, že polyploidie je mezi krytosemennými rostlinami prakticky všudypřítomná, a že jsou všechny krytosemenné rostliny paleopolyploidy (tj. u všech došlo k duplikacím genomu již na začátku jejich radiace). Většina paleopolyploidů však následně ztratila procesem diploidizace svůj polyploidní charakter (Bowers et al., 2003). Bowers et al. (2003) zároveň uvádí, že se podobné dávné polyploidizační události nepodařilo potvrdit u rodu *Amborella* (Amborellaceae), který je bazální skupinou krytosemenných rostlin. Toto však doplňují Albert et al. (2013), kteří po oskevenování genomu rodu *Amborella* identifikovali další polyploidizační událost v minulosti, a to dokonce ještě před samotnou diverzifikací celé krytosemenné větve, což znamená, že rod *Amborella* je také paleopolyploidní. Rastogi & Ohri (2020) zmiňují, že z celkově 685 taxonů nahosemenných rostlin představují diploidy 92 %, kdežto čistě polyploidy jen 5 % (zbylá 3 procenta představují taxony zahrnující jak diploidy, tak i polyploidy). Polyploidie se zdá být vcelku častým fenoménem mezi rostlinami, přičemž se odhaduje, že 25-30 % krytosemenných rostlin tento proces podstoupilo poněkud nedávno, a tedy u nich ještě nedošlo k procesu diploidizace (Barker et al., 2016; Scarpino et al., 2014). Nejvyšší procento zastoupení polyploidů je mezi vytrvalými bylinami, kdežto nejnižší naopak mezi jednoletkami (Stebbins, 1971). Současně se zdá, že vytrvalé byliny dominují, co se týče složení společenstev, ve vyšších latitudách (Gustafsson, 1948).

V průběhu posledních sta let výzkumů byly opakovaně odhalovány zákonitosti a trendy v distribuci polyploidních rostlin napříč celou škálou prostorových úrovní, od detailních analýz jednotlivců, přes populace a regiony až po celé areály a velké geografické oblasti (Ramsey & Ramsey, 2014). V prostorovém kontextu vytváří fenomén polyploidie často nenáhodná a komplexní „pattern“, které nám napomáhají k hlubšímu pochopení evolučních procesů a ekologických interakcí v rámci rostlinných společenstev (Van De Peer et al., 2017). Z hlediska distribuce polyploidů uvnitř areálů byl mnohokrát pozorován latitudinální trend, kdy zastoupení polyploidů stoupá od rovníku směrem do vyšších zeměpisných šířek zejména na severní polokouli (Brochmann et al., 2004; Rice et al., 2019; Wang et al., 2023).



Brochmann et al. (2004) poukazují na tento trend na příkladu arktické flóry, u níž frekvence zastoupení diploidů klesá napříč gradientem jih-sever ze 46 % na 16,7 % a zároveň frekvence výhradně polyploidních taxonů stoupá ze 43,8 % na 82,1 %. Kromě vzrůstu frekvence výskytu polyploidních rostlin společně s latitudou si můžeme povšimnout jejich zvýšeného zastoupení i v neobsazených, zejména nově deglaciováných nikách, či v prostředích narušených vlivem činností člověka (Brochmann et al., 2004). Rice et al. (2019) na latitudinální trend v distribuci polyploidních rostlin nahlíží v globálním měřítku, kdy v regionech poblíž severního, ale i jižního pólu pozorují vysokou frekvenci zastoupení polyploidů, kdežto v oblasti tropů a subtropů je naopak jejich výskyt významně nižší. Wang et al. (2023) obdobný trend popisují u krytosemenných rostlin na území Číny. Nejnižší frekvence zastoupení polyploidů byla zaznamenána v jihozápadní a jihovýchodní oblasti Číny, naopak běžnější zastoupení polyploidů pak na severu země (resp. v nejvyšších zeměpisných šířkách; Wang et al., 2023).

Nicméně na druhé straně existuje i několik studií, které zaznamenaly opačný latitudinální trend, jako kupříkladu Vít et al. (2017), kteří se v jejich studii mimo jiné zabývají distribucí diploidních a tetraploidních populací rodu *Alnus* (Betulaceae). Tetraploidní druhy *A. lusitanica* a *A. rohlenae* se vyskytují na Pyrenejském poloostrově a na Balkáně, tedy v nižších zeměpisných šířkách, kdežto diploidní druhy *A. incana* a *A. glutinosa* se přirozeně vyskytují ve vyšších zeměpisných šířkách (Vít et al., 2017). Kolář et al. (2013) popisují u *Galium pusillum* agg. (Rubiaceae) diskontinuální distribuci jednotlivých ploidních úrovní napříč střední a severní Evropou, a tedy nepozorují žádný latitudinální „pattern“. Tetraploidi jsou v populacích více zastoupeni (tvoří až 63 % ze všech populací) a zároveň více rozšířeni než diploidi, kteří se spíše soustředí na menší, izolované areály. Kupříkladu diploidní druhy *G. oelandicum* a *G. suecicum* byly zaznamenány pouze v oblastech, které byly v průběhu posledního glaciálního maxima pokryty ledovcem, kdežto hexaploidní populace *G. anisophyllum* byla zpozorována pouze v rámci rakouských Alp (Kolář et al., 2013). Dále Thompson et al. (2014) na distribuci rostlin druhu *Chamerion augustifolium* (Onagraceae) napříč Severní Amerikou, Grónskem a Islandem ukazují, že diploidní populace mají tendenci se vyskytovat ve vyšších latitudách než populace tetraploidní.

Některé studie dokonce nastiňují možný altitudinální trend v distribuci polyploidů. Kupříkladu Tyler et al. (1978) porovnávají diploidní druh *Festuca pratensis* (Poaceae) s tetraploidní *Festuca pratensis* var. *apennina* z hlediska jejich distribuce v rámci švýcarských a italských Alp. Ve své studii tvrdí, že tetraploidi se vyskytují obecně ve vyšších nadmořských výškách (nad 1 500 m.n.m.) než diploidi, kteří preferují nižší altitudy. Další studie, Husband & Schemske (1998) a Hardy et al. (2000) však zaznamenaly opačný trend. Určitě je také důležité

zmínit, že závěry části výše zmíněných studií mohou být do značné míry zavádějící, např. díky těžko odlišitelnému vlivu vazby kolonizace na deglaciované území nebo strmých teplotních gradientů (Rice et al., 2019). Možné příčiny latitudinálního trendu byly předmětem studií po několik dekad, zejména mezi lety 1930 až 1980 (shrnuto v Brochmann et al., 2004). Nejznatelnější vliv na frekvenci zastoupení polyploidů má pravděpodobně klima (zejména teplota), následované druhovým složením společenstev a životní formou (Rice et al., 2019).

Středem zájmu studií však není pouze fenomén vzájemné korelace mezi latitudou a frekvencí polyploidů. Stebbins (1984) kupříkladu ve své studii zaměřené na západní pobřeží Spojených států amerických přichází s myšlenkou, že frekvence zastoupení polyploidů je nejvyšší v areálech původně pokrytých ledovcem. Frekvence zaznamenaných polyploidů byla nejvyšší (56 %) mezi 52-54° severní šířky (Queen Charlotte Islands, území původně pokryté ledovcem) a naopak mezi 63-71° severní šířky (Severní Aljaška, území původně bez pokrytí ledovcem), kde je klima chladnější a mnohem nepříznivější, již o něco menší (47,9 %). Stebbinsovy výsledky jsou tedy částečně v rozporu s vazbou na latitudu. Lze se setkat i s názory, které chápou vazbu polyploidů na deglaciované oblasti v invazním kontextu (Ramsey & Ramsey, 2014).

Studie od te Beest et al. (2012) přichází s teorií, že polyploidie zvyšuje invazní potenciál a úspěšnost takových rostlin v jejich distribuci napříč prostředím, a to kombinací „preadaptace“ (tj. polyploidie mají více genetického materiálu, což vede k vyšší fitness a větší pravděpodobnosti přežití v novém prostředí) a postadaptace (tj. díky většímu genofondu je možná významnější adaptace na příslušné podmínky prostředí). Ellstrand & Schierenbeck (2000) postulují otázku, zda invazní rostliny mají svou invazivitu vrozenou, či získanou v průběhu života a ukazuje se, že obě možnosti jsou dost možná důležité pro invazivní potenciál. Polyploidizace může hrát velkou roli v invazivním úspěchu rostlin (Ellstrand & Schierenbeck, 2000). Výzkum provedený ve studii Pandit et al. (2011) ukazuje, že polyploidní rostliny mají větší tendenci (zhruba o 20 %) k invazivnímu chování než diploidní rostliny úzce příbuzného druhu. Nicméně Stebbins (1985) zaznamenává zcela opačný trend v rámci uměle vytvořeného pokusu s diploidními a tetraploidními rostlinami druhu *Erharta erecta* (Poaceae), v rámci kterého byly tyto rostliny vysazeny na území Kalifornie v USA a následně pozorovány po dobu 39 let. Na konci experimentu se odebraly vzorky všech migrovaných rostlin a zjistilo se, že jsou všechny diploidní (Stebbins, 1985).

Dalším, velmi důkladně studovaným fenoménem mezi polyploidními rostlinami je inbrední deprese (Crnokrak & Roff, 1999). Ta se vyznačuje snížením celkové fitness, tj. projevu určitých vlastností (kupř. reprodukčních, kompetitivních) úzce spojených s celkovou životaschopností

organismu u autogamních rostlin v porovnání s rostlinami alogamními (Clo & Kolář, 2022; Crnokrak & Roff, 1999). Inbrední deprese je mezi polyploidními rostlinami studována zejména u autopolyploidů (ti vznikají duplikací genomu jednoho druhu rostliny), kdežto allopolyploidie (vznikající mezidruhovou hybridizací následovanou polyploidizací) jsou v těchto studiích často zanedbávány, ačkoliv by u nich tento úkaz mohl být pozorován teoreticky také (Clo & Kolář, 2022; Martin & Husband, 2009). Celá řada studií se shoduje ohledně názoru, že právě u autopolyploidů dochází k poklesu inbrední deprese až o 50 % v porovnání s jejich diploidními předky (shrnuto v Parisod et al., 2010). Zdá se, že polyploidie však může mít dvojí efekt na míru inbrední deprese, tedy jak pozitivní, tak i negativní z hlediska délky času od poslední polyploidizační události (Clo & Kolář, 2022; Layman & Busch, 2018; P. S. Soltis & Soltis, 2000). U nově vzniklých autopolyploidů totiž následkem efektu hrdla láhve (bottleneck effect) dochází díky fixaci nebo ztrátě škodlivých recesivních mutací k poklesu účinku inbrední deprese. Postupem času však z dlouhodobého hlediska dochází ke vzrůstu efektu inbrední deprese vlivem hromadění těchto recesivních mutací (Layman & Busch, 2018). Comai (2005) zmiňuje i možný dopad inbrední deprese na velikost polyploidů, kupříkladu u *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) mohou být inbrední polyploidie mnohdy menší než inbrední diploidie. Řada výzkumů však naznačuje opačný trend. Kupříkladu Garbutt & Bazzaz (1983) a Orr-Weaver (2015) popisují, že polyploidie bývají o něco větší než diploidie, a že polyploidie vede ke zvýšené produkci biomasy a velikosti rostlinných orgánů (př. listů, květů) vlivem větší velikosti buněk.

Polyploidizace také může určovat způsob reprodukce, jelikož bývá doprovázena přechodem od alogamie k autogamii (Van De Peer et al., 2017). Van De Peer et al. (2017) tvrdí, že samosprašnost by teoreticky mohla být klíčovou strategií polyploidních rostlin z krátkodobého hlediska, a to v rámci kolonizace nového prostředí, kde jsou zcela obklopeny diploidními jedinci, se kterými se vlivem existence postzygotické reprodukční bariéry nemohou křížit. Polyploidizace mnohdy vede ke speciaci (tzn. vzniku nových druhů), jejímž následkem je právě ona formace postzygotické reprodukční bariéry (Rieseberg & Willis, 2007; Rounsaville & Ranney, 2010).

Důsledkem polyploidie je mimo jiné i okamžité zmnožení DNA obsahu organismu, které je následně s postupem času od dané polyploidizační události doplňováno dalšími mechanismy, které vedou buďto ke zvětšení genomu (př. inzercí retroelementů) či jeho zmenšení (př. delecí) (Leitch & Leitch, 2008).

Zvětšení genomu má za následek zvýšené nároky hlavně na fosfor, ale mimo jiné také na dusík, přičemž tyto prvky jsou klíčovými stavebními kameny DNA (Leitch & Bennett, 2004;

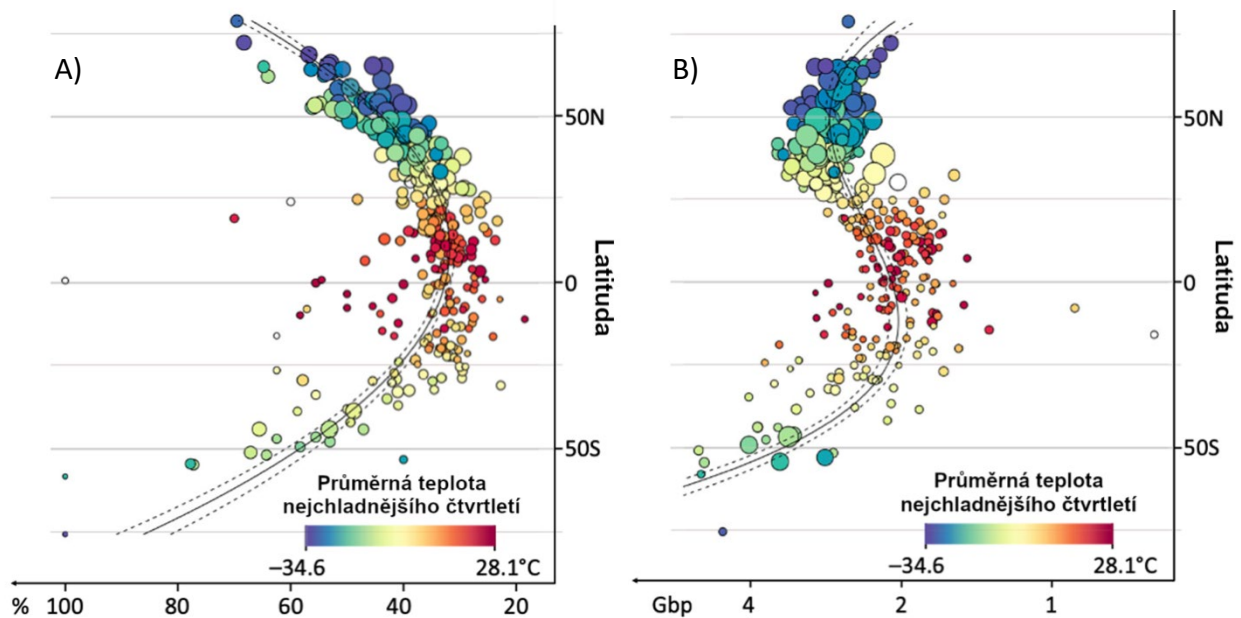
Šmarda et al., 2013). Leitch & Leitch (2008) předpokládají selekci v neprospěch polyploidů v oblastech, kde je obsah výše zmíněných nutrientů, především fosforu, limitující. Kupříkladu v Austrálii jsou půdy často chudé na fosfor, což se odráží v celkové distribuci rostlinných populací (Beadle, 1962). Dále Knight et al. (2005) navrhuji, že zvětšení genomu může vytvářet selekční tlak na příslušné druhy a zároveň vést k negativním fyziologickým a morfologickým změnám. Na základě tohoto tvrzení byla postulována hypotéza „velkého genomového omezení“ (Knight et al., 2005). Tato hypotéza navrhuje, že organismy s velkými genomy mají tendenci mít nižší míru evoluční plasticity než organismy s menšími genomy, a to z důvodu vyšších replikačních nároků, častějších mutací a složitějších mechanismů rekombinace (Knight et al., 2005).

Zmenšení genomu v opačném případě je dle Adams & Wendel (2005) po polyploidizaci doprovázeno odstraněním části (nikoliv však celého) nadbytečného genetického materiálu. Ke zmenšení genomu však může dojít i procesem diploidizace, kdy dojde k odstranění, nebo naopak fúzi nadbytečných homologních chromozomů v průběhu jejich uspořádávání (Cheng et al., 2014; Mandáková & Lysak, 2018).

Diploidizace je fenomén, který významně narušuje jinak poměrně jasnou korelaci mezi hodnotou chromozomového čísla a velikostí genomu organismu (Choi et al., 2020). Bureš et al. (2024) se v rozsáhlé metaanalýze věnují tomuto vztahu a přichází s tezí, že polyploidie sice souvisí s velikostí genomu, avšak nepřímo (viz. též Leitch & Leitch, 2008).

Zastoupení nově vzniklých polyploidů (tj. neopolyploidů) ve vztahu k latitudě vykazuje „pattern“ ve tvaru písmene „U“ napříč naší planetou, kdy frekvence polyploidů je nízká v tropických oblastech, přičemž jejich zastoupení následně stoupá směrem jak k severnímu, tak i jižnímu pólu (viz. Obr. 1A; Rice et al., 2019). Co se týče vztahu mezi velikostí genomu a latitudou, tak „Polyploid-mediated hypothesis“ předpokládá, že velikost genomu u rostlin stoupá od rovníku směrem k pólům, a tedy vykazuje stejný „pattern“ ve tvaru písmene „U“ (Bureš et al., 2024). Bureš et al. (2024) však v jejich studii popisují jev, kdy v rámci severní polokoule průměrná velikost genomu u rostlin opět klesá, a to směrem od temperátní oblasti k oblasti arktické, což ve výsledku vytváří „pattern“ ve tvaru písmene „S“ (viz. Obr. 1B). Bureš et al. (2024) dále popisují, že „pattern“ ve tvaru písmene „U“ se pravděpodobně opravdu uplatňuje i v rámci vztahu mezi průměrnou velikostí genomu a latitudou, avšak jen do určitého prahu, jímž se zdá být určitá nízká teplota. Tento práh je dosažen ve vyšších latitudách severní polokoule (to má za následek následný pokles v průměrné velikosti genomu s dále rostoucí latitudou), kdežto na jižní polokouli je velmi pravděpodobně tento práh nenaplněn (Bureš et al., 2024). K poklesu hodnoty průměrné velikosti genomu v arktických oblastech dochází vlivem

selekčního tlaku, jehož hnací silou se odhaduje být více faktorů (Bureš et al., 2024). Kupříkladu kratší vegetační období či pomalejší buněčné dělení vyvolané nízkými teplotami v těchto oblastech, vedoucí k prodloužení délky buněčného cyklu (Bennett, 1987; Francis, 1992; Gruner et al., 2010).



Obrázek 1: A) Frekvence polyploidů (%) u krytosemenných rostlin ve vztahu k latitudě. B) Průměrná velikost genomu (2C) u krytosemenných rostlin ve vztahu k latitudě. Barva znázorňuje průměrnou teplotu nejstudenějšího čtvrtletí. Velikost jednotlivých bodů vnesených do grafu znázorňuje váhu užitou v regresní analýze. Plná křivka označuje průměrnou hodnotu z regresní shody, přerušované křivky pak označují hranici 95 % intervalu spolehlivosti (převzato od Bureš et al., 2024 a upraveno).

Pokles průměrné velikosti genomu mezi temperátní a arktickou oblastí na severní polokouli může být také dle Bureš et al. (2024) způsoben glaciačními cykly, kdy jsou při migracích výrazně znevýhodněny právě rostliny s velkými genomy. Je tomu z důvodu toho, že právě takové rostliny vytváří populace na malých plochách, jelikož se ukazuje, že velký genom má dopady na celkovou vzdálenost šíření jejich semen (Sheth et al., 2020; Sonkoly et al., 2017). To se podepisuje na jejich distribučních schopnostech a zároveň se tím zvyšuje i pravděpodobnost extinkce (Vinogradov, 2003). Kdežto naopak rostliny s malými genomy mají tendenci zabírat větší areály a tím jsou tedy mnohem flexibilnější vůči migracím ledovců (Bureš et al., 2024).

Důvodem plasticity a osídlování větších areálů rostlinami s menšími genomy jsou dle Šmarda et al. (2013) jejich nízké požadavky na dusík a fosfor. Dále dle Francis et al. (2008) rychlejší buněčné dělení či podle Beaulieu et al. (2007, 2008) jejich výrazná flexibilita ve velikosti buněk (tj. mohou být malé, ale i velké). Z hlediska velikosti semen Bennett (1987) uvádí, že rostliny s velkým genomem mají tendenci mít pouze velká semena, kdežto rostliny s malým genomem mívají semena jak malá, tak i velká.

### 3. Cytogeografie polyploidních rostlin s důrazem na severní polokouli

S objevem latitudinálního trendu v distribuci polyploidních rostlin byla formulována celá řada hypotéz snažících se tento trend vysvětlit. Již Hagerup (1931) předpokládal vyšší odolnost polyploidů vůči extrémním klimatickým podmínkám ve vyšších latitudách v porovnání s diploidy. Navazuje řada dalších studií, které přinášejí důkazy, že polyploidi mají větší ekologickou adaptibilitu a lépe snášejí např. klimatické výkyvy, protože mají vyšší genetickou variabilitu (shrnutu kupř. v Luttikhuisen et al., 2007). Ramsey & Schemske (1998) tvrdí, že schopnost polyploidů odolávat extrémním klimatickým podmínkám a fluktuacím současně výrazně podporuje tvorbu neredukovaných gamet (tj. gamet s neredukovaným počtem chromozomů) a tím i další formaci polyploidie. Tato interakce funguje jako cyklus zpětné vazby, který pravidelně a opakovaně podporuje ukotvení a rozšíření polyploidů v daných oblastech s extrémním klimatem. Stebbins (1984) však na základě svého experimentu na západním pobřeží USA, kdy pozoroval distribuci polyploidních rostlin částečně v rozporu s myšlenkou latitudinálního trendu, částečně zpochybnil tradované údaje o zvýšené odolnosti polyploidů vůči extrémnímu klimatu a zároveň pozoroval, že frekvence polyploidů je nejvyšší v oblastech původně pokrytých ledovcem. Nicméně na druhé straně např. Majure et al. (2012) na distribuci diploidních a polyploidních rostlin rodu *Opuntia* (Cactaceae) na území USA pozorují latitudinální trend, a zmiňují i zvýšenou odolnost polyploidů vůči extrémnímu klimatu.

Středobodem studia latitudinálního trendu v distribuci polyploidních rostlin je Severní Amerika a Evropa (Ramsey & Ramsey, 2014). Nicméně studium probíhá i mimo tento „hotspot“, kupříkladu na území Číny (viz. Wang et al., 2023). Věnování pozornosti právě oné distribuci je klíčové k celkovému pochopení ekologie a evoluce rostlin (Rice et al., 2019).

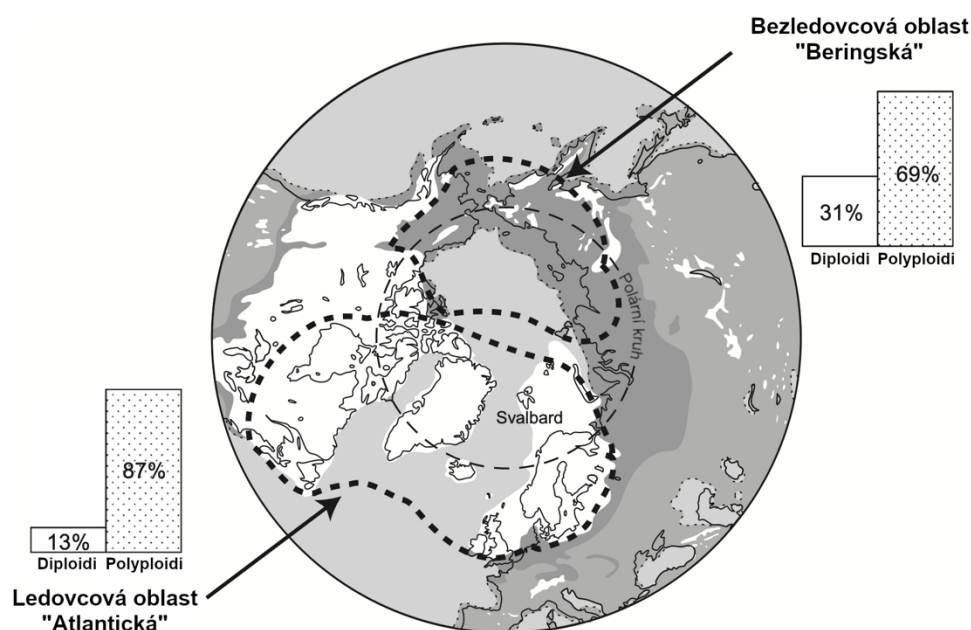
Tato problematika je probírána ve dvou typech studií. Prvním z nich jsou „případové studie“, které jsou nástrojem kvalitativního výzkumu (např. u *Veronica chamaedrys* L.; Bardy et al., 2010). Jejich účelem je často poskytnout konkrétní příklady pro ověření příslušných hypotéz či konceptů. Zkrátka na nějakém konkrétním příkladu (v našem případě na distribuci určitého druhu či agregátu) podpořit, či jít proti nějaké stanovené hypotéze (Ellinger & McWhorter, 2016). Druhým typem jsou metaanalýzy, jejichž účelem je kvantitativně kombinovat data z vícero případových studií a následně zkoumat celkový efekt určitého jevu a případně podpořit, či vyvrátit předem kladenou hypotézu (např. Rice et al., 2019 nebo Brochmann et al., 2004). Výhodou metaanalýz je, že díky své robustnosti mohou mnohdy odhalit nové trendy, které by jinak mohly zůstat skryté v jednotlivých případových studiích. Na druhou stranu je také důležité si uvědomit, že metaanalýzy pracují často na širším měřítku s omezeným množstvím

dostupných dat, což sice může vést k interpretaci nových jevů, avšak tyto jevy nemusí být ve výsledku statisticky významné (Ahn & Kang, 2018; Hernandez et al., 2020; Yazici, 2020).

Existuje mnoho metaanalýz, které se zaměřují na distribuci polyploidních rostlin v rámci severní polokoule. Kupříkladu Brochmann et al. (2004) studovali zastoupení polyploidů v arktickém prostředí, s důrazem na vztah k latitudě, ale také na vliv glaciální minulosti této oblasti. Zjištěna byla zvyšující se frekvence polyploidů se stoupající latitudou (Brochmann et al., 2004).

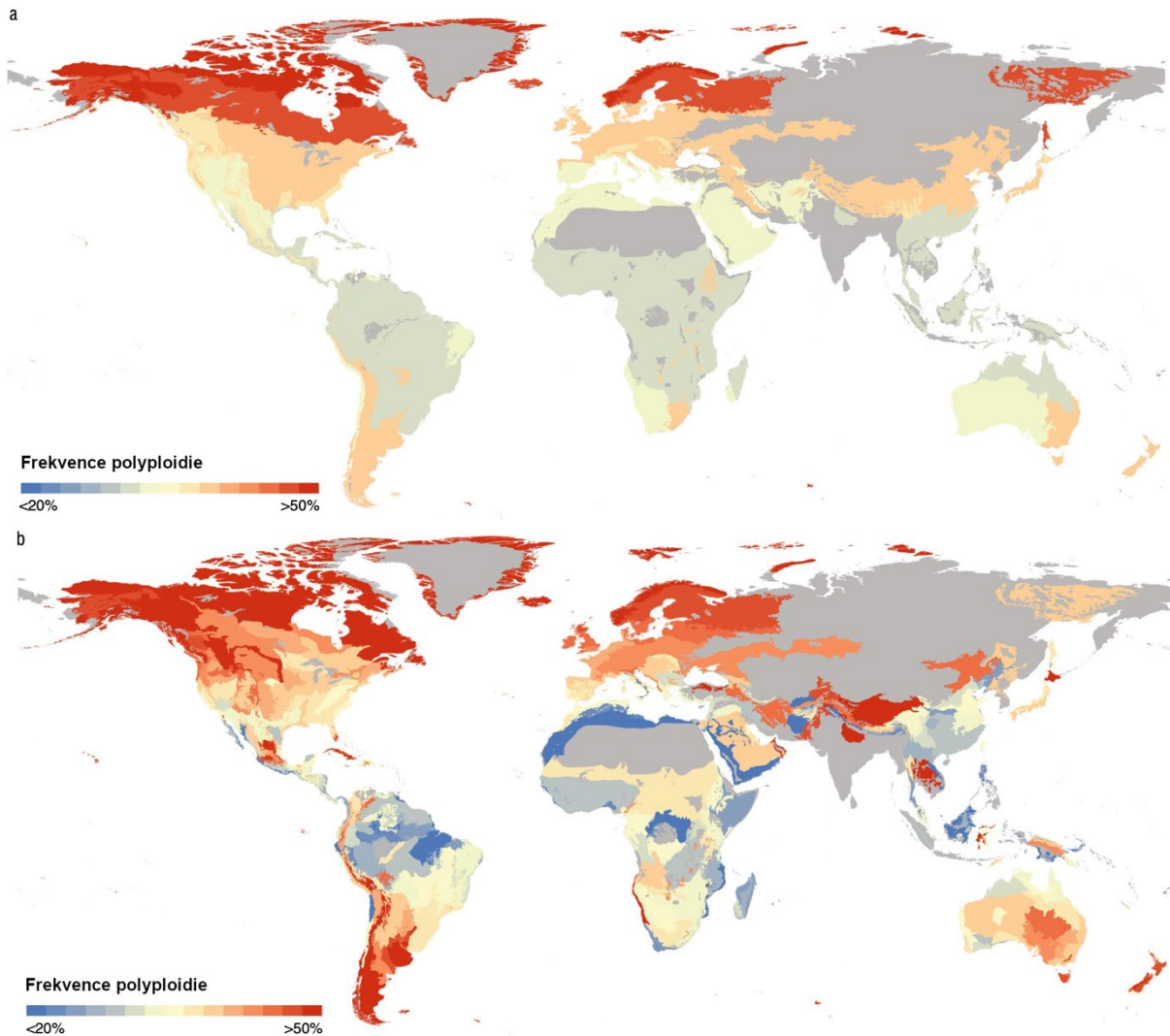
Tabulka 1: Frekvence zastoupení a ploidní úrovně arktické flóry napříč gradientem jih-sever (převzato od Brochmann et al., 2004 a upraveno). Zóna 1 zahrnuje temperátní alpínské a boreální taxony s malým počtem arktických výskytů; Zóna 2 obsahuje taxony s běžným až častým výskytem v rámci jednoho arktického areálu; Zóna 3 obsahuje temperátní a boreální taxony s běžným až častým výskytem ve dvou nebo více arktických areálech; Zóna 4 zahrnuje primárně arktické taxony s poměrně vzácným výskytem v temperátních a boreálních oblastech; Zóna 5 zahrnuje taxony skoro, či výhradně arktické. Taxony spadající do zón 4 a 5 jsou souhrnně označovány jako „taxony specializované na arktické klima“.

Ploidní úroveň	Jih					Sever				
	Zóna 1		Zóna 2		Zóna 3		Zóna 4		Zóna 5	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Diploidi	317	46,0	173	42,1	134	34,3	39	27,1	14	16,7
Diploidi/polyploidi	70	10,2	41	10,0	47	12,0	6	4,1	1	1,2
Polyploidi	302	43,8	197	47,9	210	53,7	99	68,8	69	82,1
3-4x	241	35,0	136	33,1	127	32,5	50	34,7	23	27,4
5-6x	77	11,2	57	13,9	57	14,5	20	13,9	14	16,7
7-8x	35	5,1	27	6,6	32	8,2	16	11,1	18	21,4
≥9x	19	2,1	19	4,6	411	10,5	19	13,2	15	17,8
Taxonů celkem	689		411		391		144		84	
<b>Průměrná ploidie</b>	<b>3,6</b>		<b>3,9</b>		<b>4,4</b>		<b>5,0</b>		<b>6,0</b>	



Obrázek 2: Frekvence zastoupení diploidů a polyploidů napříč rostlinnými taxony specializovanými čistě na arktickou oblast. Znárodně jsou dvě oblasti: Beringská oblast – v minulosti nepokrytá ledovcem, Atlantická oblast – v minulosti pokrytá ledovcem (převzato od Brochmann et al., 2004 a upraveno).

Brochmann et al. (2004) si však také všimli, že ve směru tohoto gradientu nestoupá jen celkové zastoupení polyploidů, ale rovněž jejich plošná úroveň (viz. Tabulka 1). Brochmann et al. (2004) si taktéž povšimli vyšší frekvence polyploidů v oblasti Atlantické (v minulosti skoro celá pokryta ledovcem) v porovnání s oblastí Beringovou (v minulosti primárně bez ledovců; viz. Obr. 2). V návaznosti na toto zjištění Brochmann et al. (2004) naznačují, že polyploidi jsou v porovnání s diploidy efektivnějšími kolonizátory prostředí po deglaciaci.



Obrázek 3: Distribuce frekvence zastoupení polyploidních rostlin v globálním měřítku v obrázku „a“ pro 14 terestrických biomů a v obrázku „b“ pro 528 terestrických ekoregionů. Šedá znázorňuje ekoregiony s nedostatečným množstvím dat pro vyvození závěrů. Ostatní barvy se řídí škálou viditelnou v levém dolním rohu pro obě mapy. Ekoregiony s <20 % polyploidů jsou modré, kdežto ekoregiony s >50 % polyploidů jsou tmavě červené (převzato od Rice et al., 2019 a upraveno).

Rice et al. (2019) se věnují latitudinálnímu trendu v distribuci polyploidních rostlin v globálním měřítku. Nejnížší frekvence polyploidů je v rovníkových oblastech a celkově v tropech a subtropích (Rice et al., 2019). Naopak nejvyšší zastoupení polyploidních rostlin je pozorováno v rámci tunder (nejseverněji situovaných biomů), kde tvoří průměrně přes 50 % místní flóry (Rice et al., 2019). Rice et al. (2019) shrnují své výsledky o polyploidii rostlin



v rámci dvou distribučních map světa, lišících se od sebe v jemnosti rozlišení ekologické klasifikace půd a biomů (viz. Obr. 3). Zpočátku byla vytvořena pilotní databáze složená z 1 287 rodů a 26 599 terminálních taxonů, z čehož zhruba 33 % tvořili polyploidi (Rice et al., 2019). Tato databáze byla následně rozšířena na celkově >140 000 druhů krytosemenných rostlin různých životních forem, přičemž mezi dřevinami bylo odhaleno 22 % polyploidů, mezi jednoletkami 28 % a mezi vytrvalkami pak 39 %.

Vyjma latitudinálního trendu identifikovali Rice et al. (2019) „ostrovy“ s vyšší frekvencí polyploidie v oblastech s vyšší altitudou obklopených biomy s nízkou altitudou (kupř. Andy, Etiopská vysočina, Centrální vysočina – Nová Guinea). Jedná se o alpínské bezlesé porosty, které jsou charakteristické nejen svým výskytem ve vyšších nadmořských výškách, ale především svým studeným a vlhkým klimatem s intenzivním slunečním zářením, což je významně odlišuje od okolních biomů. Dále je diskutována distribuce polyploidních rostlin ve výrazně jemnějším rozlišení, zahrnujícím kolem 800 různých podmínek prostředí a přírodních společenstev (Rice et al., 2019). Pozorovaný trend ukazuje, že frekvence polyploidie stoupá od rovníku směrem k pólům, přičemž ekoregiony v oblastech tajgy a nejsevernější tundry jsou zvláště bohaté na polyploidní druhy (tajgy  $\geq 38$  %, tundry  $\geq 50$  %; Rice et al., 2019). Rice et al. (2019) zároveň zmiňují, že se frekvence polyploidů odlišuje v celkově 39 ekoregionech v porovnání se zbytkem jejich příslušných biomů, do kterých tyto ekoregiony typicky náleží. Příkladem je překvapivě vysoká frekvence polyploidie v horských regionech temperátní oblasti (Alpy, Skalnaté hory – USA), ale stejně tak i například v některých tropických ekoregionech, kde bychom naopak očekávali typicky nízké zastoupení polyploidů (část And, Havaj; Rice et al., 2019).

Packer (1969) se však ve své studii odchyluje od konvenčního přesvědčení o latitudinálním trendu. Toto demonstruje na distribuci a frekvenci polyploidních rostlin napříč 14 ostrovy Kanadského arktického souostroví, přičemž nejvyšší frekvence dvouděložných polyploidů byla zaznamenána na ostrově Ellef Ringnes (ten však není umístěn nejseverněji) a nejnižší pak na ostrově Southhampton (Packer, 1969). V případě jednoděložných rostlin byla zaznamenána nejvyšší frekvence polyploidů na ostrově Prince of Wales (11. v pořadí z hlediska nejsevernější polohy), a nejnižší na ostrově Axel Heiberg (2. nejseverněji umístěný; Packer, 1969). Distribuce polyploidních rostlin v této oblasti tedy pravděpodobně není v souladu s latitudinálním trendem v případě jak dvouděložných, tak i značněji v případě jednoděložných rostlin (Packer, 1969).

Wang et al. (2023) v jejich metaanalýze zkoumají frekvenci a distribuci polyploidie mezi krytosemennými rostlinami napříč územím Číny. Ze všech zkoumaných druhů krytosemenných rostlin jich bylo 33,15 % (2707 druhů z 8167) identifikováno jako polyploidních (Wang et al.,

2023). Tato hodnota je v mezích předpokladů dalších studií zabývajících se frekvencí polyploidních rostlin mezi krytosemennými rostlinami (33 % - Rice et al. (2019); 30-35 % Stebbins (1971); Wang et al., 2023). Wang et al. (2023) zaregistrovali „pattern“ v zastoupení polyploidních krytosemenných rostlin mezi západní a východní Čínou, s vysokým zastoupením polyploidů na západě a nízkým na východě (Wang et al., 2023). Lu et al. (2018) popisují evoluční rozdíly mezi západní a východní Čínou v životních formách rostlin, kde západ je „evoluční kolébkou bylin“ a východ naopak dřevin, což Wang et al. (2023) spojují s vyšší frekvencí polyploidů mezi bylinami, jak zmiňují i další studie (Levin, 1983; Stebbins, 1971). Napříč latitudou ve směru gradientu jih-sever byl v souladu s myšlenkou latitudinálního trendu zpozorován postupný vzrůst zastoupení polyploidních rostlin, přičemž jejich nejnižší frekvence byla zaregistrována na jihovýchodě a jihozápadě Číny (Wang et al., 2023).

Distribuci polyploidních rostlin se zabývala i řada případových studií. Caperta et al. (2016) se zabývají distribucí rostlin rodu *Limonium* spp. (Plumbaginaceae), napříč latitudinálním gradientem podél západního pobřeží Evropy, a to konkrétně diploidním sexuálním *L. ovalifolium* komplexem, triploidním druhem *L. algarvense* a tetraploidním apomiktickým *L. binervosum* komplexem. Výsledky potvrdily, že zástupci tetraploidního komplexu *L. binervosum* se vyskytují zpravidla ve vyšších latitudách v porovnání s diploidním komplexem *L. ovalifolium* (Caperta et al., 2016).

Majure et al. (2012) se na příkladu rostlin rodu *Opuntia*, zástupců čeledi Cactaceae, také mimo jiné pozastavují nad distribucí těchto rostlin na území Spojených států. Z hlediska fylogeneze se Majure et al. (2012) věnují konkrétně kladům *O. humifusa* s.l. a *O. macrorhiza* s.l. a součástí jejich zjištění bylo, že se diploidní zástupci kladů *Humifusa* a *Macrorhiza* typicky vyskytují v jižních částech USA (*O. humifusa* s.l. v rámci jihovýchodu USA, *O. macrorhiza* s.l. pak na jihozápadu USA), kdežto jejich polyploidní zástupci tvoření zejména tetraploidy mají nejen větší rozsah v distribuci napříč územím USA, ale také se běžněji vyskytují ve vyšších latitudách dosahujících až států Michigan, Wisconsin a Minnesota na severu Spojených států.

Bardy et al. (2010) se zabývají distribucí diploidních a tetraploidních rostlin *Veronica chamaedrys* L. (Plantaginaceae) na území jihovýchodní Evropy. Z hlediska distribuce těchto ploidních úrovní byla zjištěna vazba na latitudu, kdy diploidi převažují v jižních částech Balkánu, kdežto tetraploidi byli naopak početnější v severní oblasti výzkumné plochy.

Podobnou vazbu na latitudu zaznamenávají také Luttikhuizen et al. (2007), kteří se v jejich studii věnují distribuci rostlinného druhu *Rorippa amphibia* (Brassicaceae) též na území Evropy. Tetraploidi jsou přítomni v severních částech centrální Evropy a dále také na

severozápadě Evropy, kdežto diploidi mají svůj výskyt soustředěný na jižnější polohy, zejména západní Evropu (konkr. území Francie; Luttikhuisen et al., 2007).

Ve studii od Van Dijk & Bakx-Schotman (1997) je zaregistrován obdobný „pattern“ mezi distribucí diploidních a tetraploidních rostlin druhu *Plantago media* (Plantaginaceae). Diploidi mají fragmentární výskyt v jižní a jihozápadní Evropě (Pyrenejský poloostrov), kdežto na druhé straně tetraploidi mají výskyt velmi rozsáhlý (tzn. zaobírají mnohdy větší areály) a zároveň severněji situovaný v porovnání s diploidy (Van Dijk & Bakx-Schotman, 1997).

Takamiya & Tanaka (1982) studovali distribuci tří ploidních úrovní druhu *Lycopodium clavatum* (Lycopodiaceae) v prefektuře Hirošima, Japonsko. Při této analýze však nebyly nalezeny žádné rozdíly v distribuci diploidů, triploidů a tetraploidů, a dokonce ani žádná zřejmá vazba těchto ploidních úrovní na latitudu.

Fenomén polyploidie a s ním spojené vlastnosti a distribuce polyploidních rostlin jsou na severní polokouli důkladně, systematicky a hojně zkoumány, čímž je umožněn hlubší vhled do tajů jejich biodiverzity, ekologie a evoluce (Ramsey & Ramsey, 2014). Oproti tomu, na jižní polokouli je tato problematika stále jen okrajově a nedostatečně probádána, což představuje značnou výzvu a současně překážku v pochopení celkového ekologického a evolučního kontextu polyploidních rostlin v této části planety (Ramsey & Ramsey, 2014). Markantní rozdíl v probádanosti této problematiky mezi severní a jižní polokoulí je způsoben výraznou disproporcí v početnosti dostupných studií ohledně distribuce polyploidních rostlin. Na severní polokouli existují na danou tematiku vyšší desítky studií, kdežto na jižní polokouli je jich k dispozici celkově okolo desíti (viz. níže).

#### **4. Cytogeografie polyploidních rostlin se zaměřením na jižní polokouli**

Rice et al. (2019) naznačují, že trend stoupání frekvence polyploidních rostlin směrem od rovníku k pólu může platit i v rámci jižní polokoule. Tento fenomén je nejlépe pozorovatelný na území Jižní Ameriky, kde je nejnižší zastoupení polyploidních rostlin zaznamenáno v rovníkové oblasti, zatímco na jihu kontinentu, zejména v oblasti Patagonie a Magellanských lesů, je zastoupení polyploidů jedno z nejvyšších (Rice et al., 2019). V případě Magellanských lesů se jedná o ekoregion, který je situovaný na jižním cípu Jižní Ameriky v rámci území Argentiny a Chile (Rice et al., 2019). Území těchto nejjižněji umístěných lesů na světě bylo ještě před 22 000 lety během posledního glaciálního maxima silně pokryté ledovcem (Fesq-Martin et al., 2004; Rice et al., 2019). Když však následně prošly výrazným oteplením, staly se součástí temperátní oblasti, ale i přes to však vykazují vysoké zastoupení polyploidů dosahující až 68 % (Rice et al., 2019).

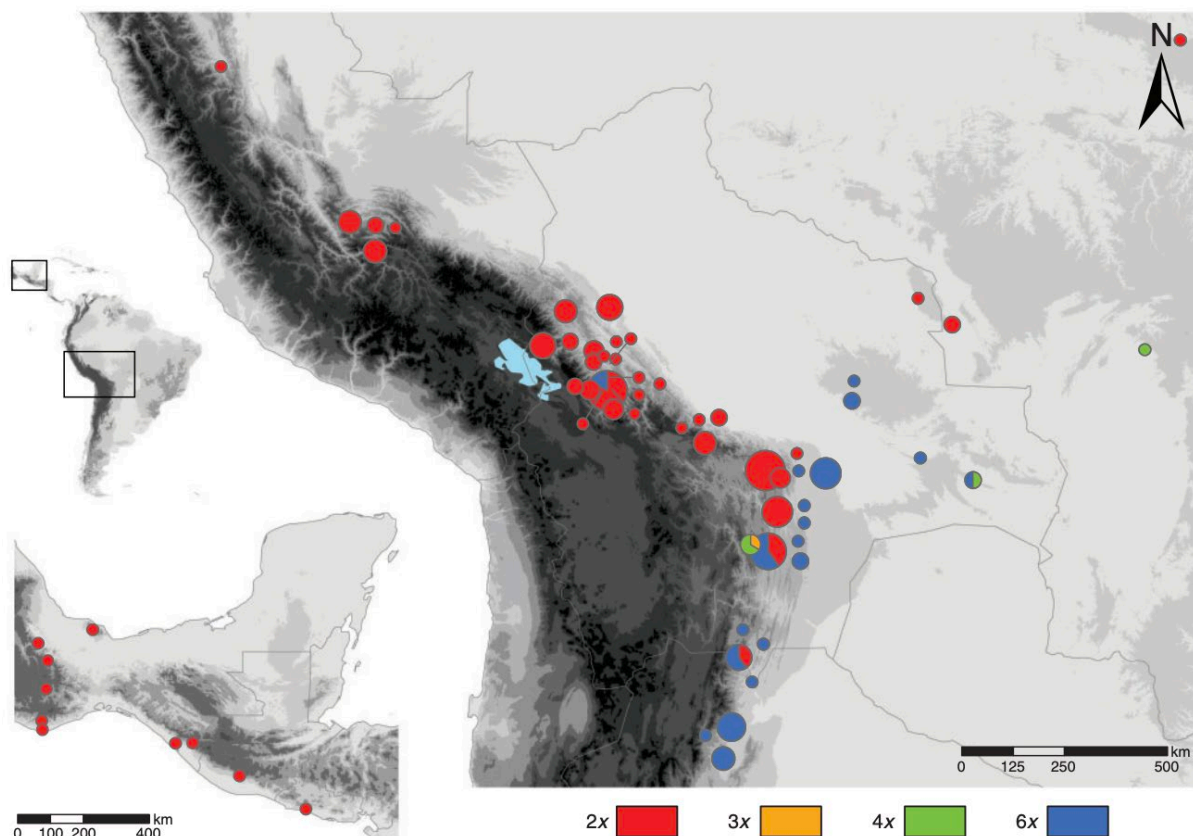
Rice et al. (2019) však také předkládají příklad z opačného konce spektra, tentokrát týkající se horského Fynbosu a Renosterveldu, součástí kapské flóry na jihu Afriky. Dle myšlenky latitudinálního trendu v distribuci polyploidních rostlin by se očekávalo, že tato oblast bude patřit mezi ty s nejvyšším zastoupením polyploidů na celém kontinentu, avšak podle Oberlander et al. (2016) je právě naopak jednou z nejhudších oblastí na polyploidy.

Diploidní a polyploidní rostliny vykazují často rozdílné distribuční „pattern“ v geografickém rozložení, nicméně kupříkladu u rostlinného druhu *Hebe diosmifolia* (Plantaginaceae) na území Severního ostrova (Nový Zéland) tato rozdílnost identifikována nebyla (Murray et al., 1989; J. D. Thompson & Lumaret, 1992). Murray et al. (1989) zkoumali celkem osm populací druhu *H. diosmifolia* na Severním ostrově, z nichž tři obsahovaly tetraploidní jedince, zatímco zbývající populace byly tvořeny pouze diploidy. Tetraploidní rostliny byly nalezeny v severních částech ostrova, avšak diploidní populace také, což vede Murray et al. (1989) k závěru, že neexistuje žádná distribuční separace mezi těmito ploidními úrovněmi. Murray et al. (1989) zároveň uvádí, že by se mohlo jednat o příklad intraspecifické polyploidie (tj. polyploidie v rámci jednoho druhu), kdy od sebe nelze jednoduše na základě „hrubé morfologie“ tyto ploidní úrovně oddělit. Co se týče jižní části Nového Zélandu, tak vysoká frekvence zastoupení polyploidů je zde dle Williams et al. (2015) v souladu s rozsáhlým zaledněním této oblasti v období Pleistocénu.

Tohill & Hacker (1976) se v jejich studii zabývají distribucí různých ploidních úrovní druhu *Heteropogon contortus* (Poaceae) v australském státě Queensland. Jejich zjištění naznačuje, že se stoupající latitudou se zvyšuje ploidní úroveň těchto rostlin (Tohill & Hacker, 1976). V tropickém sektoru na severu státu jsou převažující tetraploidní populace, zatímco ve subtropickém sektoru na jihu ve vyšších latitudách jsou častější vyšší ploidní úrovně (Tohill & Hacker, 1976). Konkrétně lze pozorovat hojnější výskyt hexaploidů, a v nejj jižnějších částech Queenslandu dokonce i oktoploidních populací (Tohill & Hacker, 1976).

Oberlander et al. (2016) studovali fenomén nízkého zastoupení polyploidů v kapské flóře jižní Afriky, která se zcela odchyľuje od myšlenky latitudinálního trendu v distribuci polyploidů. Kapská flóra oplývá velkou druhovou bohatostí, ale zároveň i velmi nízkým zastoupením polyploidů, a to i napříč tomu, že se jedná o jednu z nejj jižnější situovaných regionů v Africe (Oberlander et al., 2016; Rice et al., 2019). V populacích převažují diploidy pravděpodobně díky převažujícím radiacím diploidních linií v minulosti, zapříčiněných velmi stabilním klimatem v rámci geologického vývoje kapského regionu v historii (Dynesius & Jansson, 2000; Oberlander et al., 2016). Polyploidie je naopak spíše spojená s nestabilním a disturbovaným prostředím (Oberlander et al., 2016; Stebbins, 1971).

Na území Jižní Ameriky Paule et al. (2017) pozorují „pattern“ v geografické distribuci ploidních úrovní rodu *Fosterella* (Bromeliaceae). Téměř všichni polyploidi byli zaznamenáni jižně od hranice 19° jižní šířky, přičemž severně od této rovnoběžky dominují naopak jednoznačně diploidi (viz. Obr. 4; Paule et al., 2017). Paule et al. (2017) také uvádějí, že polyploidní rostliny rodu *Fosterella*, na rozdíl od těch diploidních, obvykle preferují chladnější, sušší klima s vyššími ročními teplotními změnami.

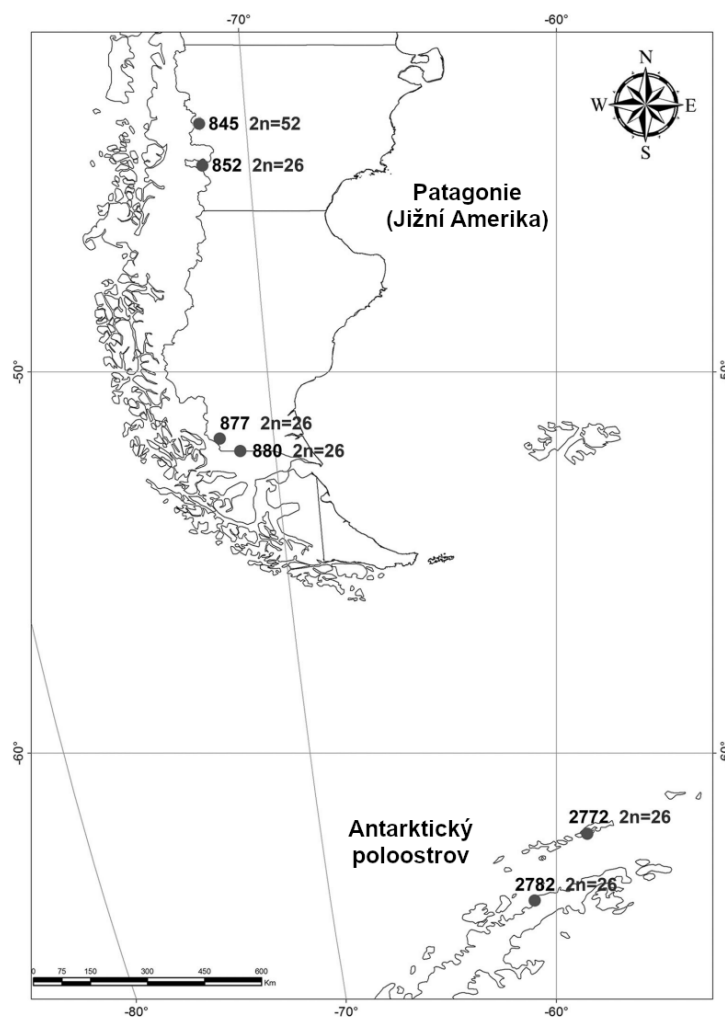


Obrázek 4: Distribuce ploidních úrovní rodu *Fosterella* (Bromeliaceae) na území Jižní Ameriky. Jednotlivé barvy znázorňují určité ploidní úrovně. Velikost jednotlivých bodů a koláčů v mapě je úměrná počtu vzorků rostlin v populaci (převzato od Paule et al., 2017).

Podobný vzor v distribuci ploidních úrovní jako u rodu *Fosterella* odhalili také Hijmans et al. (2007) u rostlinného druhu *Solanum leptophyes* (Solanaceae). Dále však také Hijmans et al. (2007) při zkoumání dalších zástupců rodu *S.* sect. *petota* vyzorovali, že se nejvíce polyploidů z tohoto rodu nachází nikoliv v jižních částech Jižní Ameriky, ale v oblasti mezi Mexikem a Ekvádorem. V případě diploidů byla zjištěna jejich absence v pásmu mezi Kostarikou a jihem Kolumbie (Hijmans et al., 2007). Hijmans et al. (2007) podobně jako Paule et al. (2017) zmiňují, že polyploidí (vyjma triploidů) oproti diploidům preferují oblasti s chladnějším klimatem.

González et al. (2016) se věnují cytogeografii rostlinného druhu *Deschampsia antarctica* (Poaceae), přičemž jejich pozorování provádí na dvou populacích ve středních latitudách

Patagonie, dvou populacích v jižních polohách Patagonie a dvou populacích na severu Antarktického poloostrova. Ve středních latitudách Patagonie byly zaregistrováni diploidi a tetraploidi, kdežto na úplném jihu Patagonie, stejně jako v rámci Antarktického poloostrova, již pouze diploidi (viz. Obr. 5; González et al., 2016). Zajímavostí je, že v nejnižších latitudách v Patagonii byli pozorováni právě tetraploidi (González et al., 2016). González et al. (2016) na základě výsledků jejich studie poukazují na nesoulad s hypotézou tvrdící, že jsou polyploidi lépe adaptováni na extrémní klimatické podmínky v porovnání s diploidy (viz. Brochmann et al., 2004; Hagerup, 1931).



Obrázek 5: Umístění studovaných populací rostlinného druhu *Deschampsia antarctica* (Poaceae). Každá populace je charakterizována populačním číslem a číslem chromozomovým. Tetraploidi jsou pozorováni pouze v severní části Patagonie, kdežto zbytek populací je tvořen diploidy (převzato od González et al., 2016 a upraveno).

Kessler et al. (2014) zaznamenali na argentinském území geografický „pattern“ mezi diploidy a tetraploidy rostlinného druhu *Polylepis australis* (Rosaceae). Většina studovaných populací v rámci andského rozšíření tohoto druhu byla složena z diploidů, s jedinou výjimkou nejjižněji studované populace, která byla tvořena pouze tetraploidy (Kessler et al., 2014). Dále pozorování probíhalo v horském pásmu Sierras de Córdoba, kde byli tetraploidi zaznamenáni

v severovýchodní části pásma, zatímco jihozápadní část měla smíšené populace diploidů, triploidů a tetraploidů (Kessler et al., 2014).

## 5. Polyploidní evoluce u modelových druhů *Berberis empetrifolia* a *Ephedra chilensis*

O polyploidní evoluci rostlin v rámci jižní polokoule se toho ví málo z důvodu již zmíněného nedostatečného množství údajů a dat v porovnání se severní polokoulí (viz. Ramsey & Ramsey, 2014). Na základě toho je ve výsledku problematické a složité vytipovat příslušné modelové druhy pro případové studie zkoumající polyploidní evoluci. Nicméně (Ptáček et al. (in prep.) zaznamenali při studiu absolutní velikosti genomu u patagonské flóry více cytotypů u druhů *Berberis empetrifolia* a *Ephedra chilensis*. Z toho důvodu mohou tyto patagonské taxony představovat vhodné modelové skupiny.

### 5.1 Modelový druh *Berberis empetrifolia*

*Berberis empetrifolia* je rostlina z čeledi dřišťálovité (Berberidaceae). Tento druh se vyskytuje napříč latitudinálním, ale i altitudinálním gradientem jihoamerických And na územích Chile a Argentiny s poměrně širokou distribucí v argentinské Patagonii (Bottini et al., 2000; Landrum, 1999). Jedná se o stálezelené keře rostoucí v poměrně širokém spektru ekologických podmínek prostředí (Bottini et al., 2000).

Rostliny druhu *B. empetrifolia* preferují xerická prostředí, která nabízejí zejména jihoamerické Andy díky silným vysušujícím poryvům větrů, jenž skrze jejich altitudinální gradient vanou (Bottini et al., 2000; Landrum, 1999). Bottini et al. (2000) dále zmiňují, že se často vyskytují na granitech, metamorfitech a štěrkopíscích.

Polyploidie se v rodu *Berberis* nezdá být až tak častým fenoménem (Rounsaville & Ranney, 2010). Stejně jako pro většinu zástupců rodu *Berberis* na území Jižní Ameriky, i v případě druhu *B. empetrifolia* bylo identifikováno chromozomové číslo  $2n = 28$  (diploidie; Bottini et al., 1999). Nicméně však Bottini et al. (1999) dále zmiňují, že je pozorována polyploidie mezi patagonskými druhy rodu *Berberis*. Bottini et al. (1999) mimo jiné pozorují, že diploidní druhy tohoto rodu se především vyskytují v oblastech, kde se roční srážky pohybují v rozmezí 950 až 3600 mm/rok, kdežto polyploidie preferují oblasti se srážkami nižšími než 1450 mm/rok.

## 5.2 Modelový druh *Ephedra chilensis*

*Ephedra chilensis* je rostlina náležící do čeledi chvojníkovité (Ephedraceae). Tento druh je distribuován napříč latitudinálním gradientem v rámci severního a zejména pak centrálního Chile včetně řady pozorování za hranicemi na západě Argentiny (Mellado et al., 2019). Jedná se o rostlinu, která vytváří keřovité porosty v temperátních oblastech.

Napříč rodem *Ephedra* byla identifikována chromozomová čísla v rozmezí  $2n = 14-56$ , přičemž pro druh *E. chilensis* platí  $2n = 28, 56$  (Hizume & Tominaga, 2016; Rastogi & Ohri, 2020). Rastogi & Ohri (2020) dále zmiňují, že v *E. chilensis* byly detekovány celkově dvě ploidní úrovně (diploidie a tetraploidie).

## 6. Závěr

Studium polyploidie a distribučních zákonitostí polyploidních rostlin probíhá vcelku intenzivně, ale paradoxně máme o tomto fenoménu stále málo informací, přestože je k dispozici již obrovské množství dat (Ramsey & Ramsey, 2014; Soltis et al., 2010). Velkým problémem je v tomto ohledu zejména ohromná disproporce již získaných dat o polyploidii mezi severní a jižní polokoulí (Ramsey & Ramsey, 2014). Na severní polokouli existují vyšší desítky studií ohledně této problematiky, kdežto na jižní polokouli je podobných studií jen celkově okolo desíti. Na základě této skutečnosti je tedy případné zobecnění pozorovaných jevů, týkajících se polyploidie, na jižní polokouli velmi těžké, až zkrátka nemožné.

Mezerám v početnosti takových studií na jižní polokouli však jednoznačně pomáhá kupříkladu nedostatek analogických prostředí v této části planety v porovnání se severní polokoulí. Dále například na jižní polokouli nenalezneme boreální a horské jehličnaté lesy, které se naopak rozkládají jen na severní polokouli (Box, 2002). Pevniny jižní polokoule jsou velmi fragmentární, zatímco pevniny severní polokoule jsou výrazně větší a spojitější. Dále je také důležité zmínit, že jižní polokoule oplývá celkově menším podílem pevniny ve srovnání se severní polokoulí (Chown et al., 2004).

Zákonitosti polyploidie jsou zkoumány jak pomocí případových studií, tak i metaanalýz. Metaanalýzy dokáží být velmi účinné, zejména díky své schopnosti kombinovat data z více jednotlivých studií (Walker et al., 2008). Na základě toho dokáží metaanalýzy kupříkladu identifikovat příslušné trendy či vzorce, které by jinak mohly zůstat skryté v případových studiích (Ahn & Kang, 2018; Hernandez et al., 2020; Yazici, 2020). Zároveň je však třeba být velmi opatrný při interpretaci jejich výsledků, jelikož mohou být ovlivněny různorodou kvalitou dat, nebo tzv. „publikačním zkreslením“ (tj. studie se statisticky významnými výsledky bývají více publikovány než studie s výsledky negativními; Dickersin et al., 1987; Walker et



al., 2008). Mimo jiné je důležité také brát v potaz heterogenitu jednotlivých případových studií, ze kterých jsou metaanalýzy sestaveny (Walker et al., 2008). Zkrátka, aby nebyly příslušné případové studie od sebe výsledkově výrazně rozdílné. Zpravidla čím vyšší je heterogenita těchto studií, tím těžší je následně vyvozovat výsledky, vzorce či trendy v rámci takových metaanalýz (Walker et al., 2008). Metaanalýzy mohou kvůli své rozsáhlosti přehlížet další důležité faktory, které však mohou potenciálně ovlivnit výsledky takové studie (Walker et al., 2008). Kupříkladu Rice et al. (2019) v jejich případě upozorňují na možné zkreslení výsledků jejich výzkumu způsobené rozdílným postupem při vymezení rostlinných druhů v jednotlivých případových studiích (tj. odlišně široké pojetí druhu). Rice et al. (2019) dále upozorňují, že do své studie nezahrnuli některé části světa s extrémními klimaty (např. Sibiř či Jihosaharskou step).

Pokud pozorujeme určité trendy v metaanalýzách, můžeme tyto trendy následně obecně generalizovat a aplikovat je na celé populace či větší areály (Littell, 2024). Naopak v případě případových studií je téměř nemožné příslušné pozorované trendy ihned generalizovat na větší celky, jelikož malá skupina vzorků sice ve výsledku může naznačit daný trend, avšak tento trend nemusí být nutně reprezentativní napříč dalšími populacemi (shrnuto ve Flyvbjerg, 2006). Kupříkladu existuje mnoho případových studií, které pozorují latitudinální trend v distribuci polyploidních rostlin (viz. Bardy et al., 2010 u *Veronica chamaedrys* L. nebo Luttikhuisen et al., 2007 u *Rorippa amphibia*), ale také se setkáme se studiemi, které zaznamenávají zcela opačnou tendenci (viz. Vít et al., 2017 u rodu *Alnus* či Kolář et al., 2013 u *Galium pusillum* agg.). Tedy případové studie mohou odhalovat různé trendy, které však ve výsledku na obecné úrovni nemusí nutně zcela fungovat. Na druhé straně však existuje také řada studií, které negeneralizovatelnost případových studií kritizují a tvrdí, že mé tato metoda oproti metaanalýzám výhody ve zobecňování na teorie (viz. Flyvbjerg, 2006; Sharp, 1998; Tsang, 2014).

Případové studie se totiž na rozdíl od metaanalýz věnují detailnímu zkoumání jednotlivých případů a jsou tedy omezené na konkrétní studovanou problematiku (Heale & Twycross, 2018). Ve výsledku toto vede k podrobnému porozumění jednotlivých případů a možnosti zkoumat různé specifické situace, které jinak nelze pozorovat v širokém měřítku tak, jak činí právě metaanalýzy. Na druhé straně jsou však případové studie do určité míry ohroženy subjektivním zkreslením a interpretacemi výsledků. Někteří autoři tuto nedokonalost dávají za vinu přímo této metodě, případovým studiím, kdežto jiní tento problém vnímají čistě jako lidskou vlastnost, která je zkrátka nevyhnutelná (shrnuto ve Flyvbjerg, 2006).

Problémem ve studiích distribučních zákonitostí polyploidních rostlin, který pozorujeme zejména v rámci severní polokoule, je nemožnost od sebe spolehlivě odstínit efekt latitudy a efekt kolonizace deglaciováných oblastí. Není totiž dostatek studií, které by mohly na tuto problematiku přinést dostatek důkazů. Nicméně ke zodpovězení této dosud nevyřešené otázky by mohla potenciálně posloužit Jižní Amerika. Ta byla totiž během poslední doby ledové sice poměrně značně pokrytá ledovci, avšak ne tak významně jako obecně v případě severní polokoule (Hulton et al., 2002). Hulton et al. (2002) zmiňují, že na území Jižní Ameriky byly ledovce velmi podlouhlé a zároveň úzké, což ve výsledku vedlo k výrazně menším klimatickým dopadům v těchto oblastech.

Dále visí ve vzduchu otazník ohledně toho, zda je v distribuci polyploidních rostlin podstatnější kupříkladu ona polyploidie či hybridizace. Kupříkladu Stebbins (1985) zmiňuje, že za odolností polyploidních rostlin vůči extrémním klimatům nestojí polyploidie, nýbrž pravděpodobněji hybridizace. Na druhé straně však existují studie, které klíčovou roli v adaptaci polyploidních rostlin na extrémní klimata připisují naopak polyploidii (např. De Bodt et al., 2005). Nicméně chybí studie, které by se touto problematikou zabíraly více detailněji. Do budoucna je tedy třeba příslušné studie provést.

Další možnou vazbou na distribuci polyploidních rostlin je fenomén geografické partenogeneze, který se týká rozdílné geografické distribuce sexuálních (převážně diploidních) a apomiktických (polyploidních) rostlin. Apomiktické linie totiž často pokrývají větší areály s tendencí být více na severu, kdežto sexuální rostliny zabírají naopak menší areály více na jihu (Hörandl, 2009). Shodou okolností Hörandl (2009) také přiznává, že polyploidii můžeme detekovat napříč téměř všemi apomiktickými krytosemennými rostlinami. Tím pádem nám však vzniká šedá zóna v otázce, zda za touto distribuční zákonitostí ve výsledku stojí apomixie či polyploidie. Hörandl et al. (2008) totiž dokonce pozorují u některých apomiktických druhů, že se vyskytují v oblastech původně pokrytými ledovci, což jsou oblasti, které jsou úspěšně kolonizovány mimo jiné i polyploidními rostlinami (viz. Brochmann et al., 2004). Apomixie je hojně studovaným fenoménem zejména na severní polokouli v rámci území Evropy (viz. Hörandl, 2011; Hörandl et al., 2011). Na jižní polokouli je však podobných studií opět výrazně méně. Nicméně Ptáček et al. (2024) v jejich studii přišli na to, že apomixie není jen hojným fenoménem v rámci severní polokoule, nýbrž je záležitostí i jižní polokoule a dokazují to na příkladu alpské flóry And v Jižní Americe, kde byla původně hojnost apomixie velmi podceňována.

Jak již bylo několikrát zmíněno, zejména na severní polokouli stoupá zastoupení polyploidních rostlin společně s latitudou, což dokazuje řada studií (viz. Brochmann et al.,

2004; Rice et al., 2019; Wang et al., 2023). V případě jižní polokoule tento fenomén však není zcela značný a dokonce, kupříkladu na území Jižní Afriky, je oponován nízkým zastoupením polyploidů v Kapské flóře (Oberlander et al., 2016). Nicméně však stále na jižní polokouli chybí rozsáhlé cytogeografické studie, které by mohly být následně zobecněné pro jasnější „pattern“ z hlediska latitudinálního gradientu v distribuci polyploidních rostlin. Závěrem lze říci, že je evidence ohledně platnosti hypotézy týkající se latitudinálního gradientu v distribuci polyploidních rostlin na jižní polokouli celkově téměř nedostatečná. Tuto testovanou hypotézu prozatím potvrzuje jen jedna metaanalýza (viz. Rice et al., 2019) a několik málo případových studií (např. Kessler et al., 2014; Paule et al., 2017). Studium cytogeografických zákonitostí v distribuci polyploidních rostlin by si tedy na jižní polokouli určitě zasloužilo do budoucna větší pozornost.

## 7. Seznam použité literatury

- Adams, K. L., & Wendel, J. F. (2005). Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 8(2), 135–141. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.01.001>
- Ahn, E., & Kang, H. (2018). Introduction to systematic review and meta-analysis. *Korean Journal of Anesthesiology*, 71(2), 103–112. <https://doi.org/10.4097/kjae.2018.71.2.103>
- Albert, V. A., Barbazuk, W. B., dePamphilis, C. W., Der, J. P., Leebens-Mack, J., Ma, H., Palmer, J. D., Rounsley, S., Sankoff, D., Schuster, S. C., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Wessler, S. R., Wing, R. A., Albert, V. A., Ammiraju, J. S. S., Barbazuk, W. B., Chamala, S., Chanderbali, A. S., ... Tomsho, L. (2013). The Amborella Genome and the Evolution of Flowering Plants. *Science*, 342(6165). <https://doi.org/10.1126/science.1241089>
- Bardy, K. E., Albach, D. C., Schneeweiss, G. M., Fischer, M. A., & Schönswetter, P. (2010). Disentangling phylogeography, polyploid evolution and taxonomy of a woodland herb (*Veronica chamaedrys* group, Plantaginaceae s.l.) in southeastern Europe. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(2), 771–786. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.06.025>
- Barker, M. S., Arrigo, N., Baniaga, A. E., Li, Z., & Levin, D. A. (2016). On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids. *New Phytologist*, 210(2), 391–398. <https://doi.org/10.1111/nph.13698>
- Beadle, N. C. W. (1962). Soil Phosphate and the Delimitation on Plant Communities in Eastern Australia II. *Ecology*, 43(2), 281. <https://doi.org/10.2307/1931983>
- Beaulieu, J. M., Leitch, I. J., Patel, S., Pendharkar, A., & Knight, C. A. (2008). Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist*, 179(4), 975–986. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02528.x>
- Beaulieu, J. M., Moles, A. T., Leitch, I. J., Bennett, M. D., Dickie, J. B., & Knight, C. A. (2007). Correlated evolution of genome size and seed mass. *New Phytologist*, 173(2), 422–437. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01919.x>
- Bennett, M. D. (1987). Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytologist*, 106(s1), 177–200. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04689.x>
- Bottini, M. C. J., Greizerstein, E. J., Aulicino, M. B., & Poggio, L. (2000). Relationships among genome size, environmental conditions and geographical distribution in natural populations of NW patagonian species of *Berberis* L. (Berberidaceae). *Annals of Botany*, 86(3), 565–573. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1218>
- Bottini, M. C. J., Greizerstein, E. J., & Poggio, L. (1999). Ploidy levels and their relationships with the rainfall in several populations of Patagonian species of *Berberis* L. *Caryologia*, 52(1–2), 75–80. <https://doi.org/10.1080/00087114.1998.10589156>
- Bowers, J. E., Chapman, B. A., Rong, J., & Paterson, A. H. (2003). Unravelling angiosperm genome evolution by phylogenetic analysis of chromosomal duplication events. *Nature*, 422(6930), 433–438. <https://doi.org/10.1038/nature01521>

- Box, E. O. (2002). Vegetation analogs and differences in the Northern and Southern Hemispheres: A global comparison. *Plant Ecology*, 163(2), 139–154. <https://doi.org/10.1023/A:1020901722992>
- Brochmann, C., Brysting, A. K., Alsos, I. G., Borgen, L., Grundt, H. H., Scheen, A. C., & Elven, R. (2004). Polyploidy in arctic plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(4). <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00337.x>
- Bureš, P., Elliott, T. L., Veselý, P., Šmarda, P., Forest, F., Leitch, I. J., Nic Lughadha, E., Soto Gomez, M., Pironon, S., Brown, M. J. M., Šmerda, J., & Zedek, F. (2024). The global distribution of angiosperm genome size is shaped by climate. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.19544>
- Caperta, A. D., Castro, S., Loureiro, J., Róis, A. S., Conceição, S., Costa, J., Rhazi, L., Espírito Santo, D., & Arsénio, P. (2016). Biogeographical, ecological and ploidy variation in related asexual and sexual *Limonium* taxa (Plumbaginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. <https://doi.org/10.1111/boj.12498>
- Cheng, F., Wu, J., & Wang, X. (2014). Genome triplication drove the diversification of Brassica plants. *Horticulture Research*, 1(1), 14024. <https://doi.org/10.1038/hortres.2014.24>
- Choi, I.-Y., Kwon, E.-C., & Kim, N.-S. (2020). The C- and G-value paradox with polyploidy, repeatomes, introns, phenomes and cell economy. *Genes & Genomics*, 42(7), 699–714. <https://doi.org/10.1007/s13258-020-00941-9>
- Chown, S. L., Sinclair, B. J., Leinaas, H. P., & Gaston, K. J. (2004). Hemispheric Asymmetries in Biodiversity—A Serious Matter for Ecology. *PLoS Biology*, 2(11), e406. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020406>
- Clo, J., & Kolář, F. (2022). Inbreeding depression in polyploid species: a meta-analysis. *Biology Letters*, 18(12). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0477>
- Comai, L. (2005). The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics*, 6(11), 836–846. <https://doi.org/10.1038/nrg1711>
- Crnokrak, P., & Roff, D. A. (1999). Inbreeding depression in the wild. *Heredity*, 83(3), 260–270. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6885530>
- De Bodt, S., Maere, S., & Van de Peer, Y. (2005). Genome duplication and the origin of angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(11), 591–597. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.008>
- Dickersin, K., Chan, S., Chalmers, T. C., Sacks, H. S., & Smith, H. (1987). Publication bias and clinical trials. *Controlled Clinical Trials*, 8(4), 343–353. [https://doi.org/10.1016/0197-2456\(87\)90155-3](https://doi.org/10.1016/0197-2456(87)90155-3)

- Dynesius, M., & Jansson, R. (2000). Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(16), 9115–9120. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.16.9115>
- Ellinger, A. D., & McWhorter, R. (2016). Qualitative Case Study Research as Empirical Inquiry. *International Journal of Adult Vocational Education and Technology*, 7(3), 1–13. <https://doi.org/10.4018/IJAVET.2016070101>
- Ellstrand, N. C., & Schierenbeck, K. A. (2000). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(13), 7043–7050. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.13.7043>
- Fesq-Martin, M., Friedmann, A., Peters, M., Behrmann, J., & Kilian, R. (2004). Late-glacial and Holocene vegetation history of the Magellanic rain forest in southwestern Patagonia, Chile. *Vegetation History and Archaeobotany*, 13(4), 249–255. <https://doi.org/10.1007/s00334-004-0047-6>
- Flyvbjerg, B. (2006). Five Misunderstandings About Case-Study Research. *Qualitative Inquiry*, 12(2), 219–245. <https://doi.org/10.1177/1077800405284363>
- Francis, D., Davies, M. S., & Barlow, P. W. (2008). A Strong Nucleotypic Effect on the Cell Cycle Regardless of Ploidy Level. *Annals of Botany*, 101(6), 747–757. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn038>
- Garbutt, K., & Bazzaz, F. A. (1983). Leaf demography, flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of *Phlox drummondii* Hook. on a soil moisture gradient. *New Phytologist*, 93(1), 129–141. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb02698.x>
- González, M. L., Urdampilleta, J. D., Fasanella, M., Premoli, A. C., & Chiapella, J. O. (2016). Distribution of rDNA and polyploidy in *Deschampsia antarctica* E. Desv. in Antarctic and Patagonic populations. *Polar Biology*, 39(9), 1663–1677. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1890-5>
- Gustafsson, Å. (1948). Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. *Hereditas*, 34(1–2), 1–22. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1948.tb02824.x>
- Hagerup, O. (1931). Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas*, 16(1–2), 19–40. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1932.tb02560.x>
- Hardy, O. J., Vanderhoeven, S., De Loose, M., & Meerts, P. (2000). Ecological, morphological and allozymic differentiation between diploid and tetraploid knapweeds (*Centaurea jacea*) from a contact zone in the Belgian Ardennes. *New Phytologist*, 146(2), 281–290. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00631.x>
- Heale, R., & Twycross, A. (2018). What is a case study? *Evidence Based Nursing*, 21(1), 7–8. <https://doi.org/10.1136/eb-2017-102845>

- Hernandez, A. V., Marti, K. M., & Roman, Y. M. (2020). Meta-Analysis. *Chest*, 158(1), S97–S102. <https://doi.org/10.1016/j.chest.2020.03.003>
- Hijmans, R. J., Gavrilenko, T., Stephenson, S., Bamberg, J., Salas, A., & Spooner, D. M. (2007). Geographical and environmental range expansion through polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*). *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 485–495. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00308.x>
- Hizume, M., & Tominaga, K. (2016). *Fluorescent band pattern of chromosomes in Ephedra americana var. andina, Ephedraceae*.
- Hörandl, E. (2009). Geographical Parthenogenesis: Opportunities for Asexuality. In *Lost Sex* (pp. 161–186). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2770-2\\_8](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2770-2_8)
- Hörandl, E. (2011). Evolution and biogeography of alpine apomictic plants. *TAXON*, 60(2), 390–402. <https://doi.org/10.1002/tax.602009>
- Hörandl, E., Cosendai, A.-C., & Tensch, E. M. (2008). Understanding the geographic distributions of apomictic plants: a case for a pluralistic approach. *Plant Ecology & Diversity*, 1(2), 309–320. <https://doi.org/10.1080/17550870802351175>
- Hörandl, E., Dobeš, C., Suda, J., Vít, P., Urfus, T., Tensch, E. M., Cosendai, A.-C., Wagner, J., & Ladinig, U. (2011). Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. *Annals of Botany*, 108(2), 381–390. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr142>
- Hulton, N. R. J., Purves, R. S., McCulloch, R. D., Sugden, D. E., & Bentley, M. J. (2002). The Last Glacial Maximum and deglaciation in southern South America. *Quaternary Science Reviews*, 21(1–3), 233–241. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(01\)00103-2](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(01)00103-2)
- Husband, B. C., & Schemske, D. W. (1998). Cytotype distribution at a diploid–tetraploid contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 85(12), 1688–1694. <https://doi.org/10.2307/2446502>
- Kessler, M., Kühn, A., Solís Neffa, V. G., & Hensen, I. (2014). Complex Geographical Distribution of Ploidy Levels in *Polylepsis australis* (Rosaceae), an Endemic Tree Line Species in Argentina. *International Journal of Plant Sciences*, 175(8), 955–961. <https://doi.org/10.1086/677649>
- Knight, C. A., Molinari N. A., & Petrov D. A. (2005). The Large Genome Constraint Hypothesis: Evolution, Ecology and Phenotype. *Annals of Botany*, 95(1), 177–190. <https://doi.org/10.1093/aob/mci011>
- Kolář, F., Lučanová, M., Vít, P., Urfus, T., Chrtek, J., Fér, T., Ehrendorfer, F., & Suda, J. (2013). Diversity and endemism in deglaciated areas: ploidy, relative genome size and niche differentiation in the *Galium pusillum* complex (Rubiaceae) in Northern and Central Europe. *Annals of Botany*, 111(6), 1095–1108. <https://doi.org/10.1093/aob/mct074>

- Landrum, L. R. (1999). Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and adjacent southern Argentina. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86(4), 793–834. <https://doi.org/10.2307/2666170>
- Layman, N. C., & Busch, J. W. (2018). Bottlenecks and inbreeding depression in autotetraploids. *Evolution*, 72(10), 2025–2037. <https://doi.org/10.1111/evo.13587>
- Leitch, A. R., & Leitch, I. J. (2008). Genomic Plasticity and the Diversity of Polyploid Plants. *Science*, 320(5875), 481–483. <https://doi.org/10.1126/science.1153585>
- Leitch, I. J., & Bennett, M. D. (2004). Genome downsizing in polyploid plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(4), 651–663. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00349.x>
- Levin, D. A. (1983). Polyploidy and Novelty in Flowering Plants. *The American Naturalist*, 122(1), 1–25. <https://doi.org/10.1086/284115>
- Littell, J. H. (2024). The Logic of Generalization From Systematic Reviews and Meta-Analyses of Impact Evaluations. *Evaluation Review*, 48(3), 427–460. <https://doi.org/10.1177/0193841X241227481>
- Lu, L.-M., Mao, L.-F., Yang, T., Ye, J.-F., Liu, B., Li, H.-L., Sun, M., Miller, J. T., Mathews, S., Hu, H.-H., Niu, Y.-T., Peng, D.-X., Chen, Y.-H., Smith, S. A., Chen, M., Xiang, K.-L., Le, C.-T., Dang, V.-C., Lu, A.-M., ... Chen, Z.-D. (2018). Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 554(7691), 234–238. <https://doi.org/10.1038/nature25485>
- Luttikhuisen, P. C., Stift, M., Kuperus, P., & Van Tienderen, P. H. (2007). Genetic diversity in diploid vs. tetraploid *Rorippa amphibia* (Brassicaceae). *Molecular Ecology*, 16(17), 3544–3553. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03411.x>
- Majure, L., Judd, W., Soltis, P., & Soltis, D. (2012). Cytogeography of the Humifusa clade of *Opuntia* s.s. Mill. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with pleistocene refugia and morphological traits in a polyploid complex. *Comparative Cytogenetics*, 6(1), 53–77. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v6i1.2523>
- Mandáková, T., & Lysak, M. A. (2018). Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. *Current Opinion in Plant Biology*, 42, 55–65. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.001>
- Martin, S. L., & Husband, B. C. (2009). Influence of phylogeny and ploidy on species ranges of North American angiosperms. *Journal of Ecology*, 97(5), 913–922. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01543.x>
- Mellado, M., Soto, M., Madrid, A., Montenegro, I., Jara-Gutiérrez, C., Villena, J., Werner, E., Godoy, P., & Aguilar, L. F. (2019). In vitro antioxidant and antiproliferative effect of the extracts of *Ephedra chilensis* K Presl aerial parts. *BMC Complementary and Alternative Medicine*, 19(1), 53. <https://doi.org/10.1186/s12906-019-2462-3>



- Murray, B. G., Braggins, J. E., & Newman, P. D. (1989). Intraspecific polyploidy in *Hebe diosmifolia* (Cunn.) Cockayne et Allan (Scrophulariaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 27(4), 587–589. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1989.10414142>
- Oberlander, K. C., Dreyer, L. L., Goldblatt, P., Suda, J., & Linder, H. P. (2016). Species-rich and polyploid-poor: Insights into the evolutionary role of whole-genome duplication from the Cape flora biodiversity hotspot. *American Journal of Botany*, 103(7), 1336–1347. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500474>
- Orr-Weaver, T. L. (2015). When bigger is better: the role of polyploidy in organogenesis. *Trends in Genetics*, 31(6), 307–315. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2015.03.011>
- Packer, J. G. (1969). Polyploidy in the Canadian Arctic Archipelago. *Arctic and Alpine Research*, 1(1), 15–27. <https://doi.org/10.2307/1550357>
- Pandit, M. K., Pocock, M. J. O., & Kunin, W. E. (2011). Ploidy influences rarity and invasiveness in plants. *Journal of Ecology*, 99(5), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01838.x>
- Parisod, C., Holderegger, R., & Brochmann, C. (2010). Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytologist*, 186(1), 5–17. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x>
- Paule, J., Wagner, N. D., Weising, K., & Zizka, G. (2017). Ecological range shift in the polyploid members of the South American genus *Fosterella* (Bromeliaceae). *Annals of Botany*, mcw245. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw245>
- Ptáček, J., Sklenář, P., Klimeš, A., Romoleroux, K., Vidal-Russell, R., & Urfus, T. (2024). Apomixis occurs frequently along the entire American Cordillera. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 204(1), 35–46. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boad038>
- Ramsey, J., & Ramsey, T. S. (2014). Ecological studies of polyploidy in the 100 years following its discovery. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1648), 20130352. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0352>
- Ramsey, J., & Schemske, D. W. (1998). Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 467–501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467>
- Rastogi, S., & Ohri, D. (2020). Chromosome Numbers in Gymnosperms-An Update. *Silvae Genetica*, 69(1), 13–19. <https://doi.org/10.2478/sg-2020-0003>
- Rice, A., Šmarda, P., Novosolov, M., Drori, M., Glick, L., Sabath, N., Meiri, S., Belmaker, J., & Mayrose, I. (2019). The global biogeography of polyploid plants. *Nature Ecology and Evolution*, 3(2), 265–273. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0787-9>
- Rieseberg, L. H., & Willis, J. H. (2007). Plant Speciation. *Science*, 317(5840), 910–914. <https://doi.org/10.1126/science.1137729>

- Rounsaville, T. J., & Ranney, T. G. (2010). Ploidy Levels and Genome Sizes of *Berberis* L. and *Mahonia* Nutt. Species, Hybrids, and Cultivars. In *HORTSCIENCE* (Vol. 45, Issue 7).
- Scarpino, S. V., Levin, D. A., & Meyers, L. A. (2014). Polyploid Formation Shapes Flowering Plant Diversity. *The American Naturalist*, 184(4), 456–465. <https://doi.org/10.1086/677752>
- Sharp, K. (1998). The case for case studies in nursing research: the problem of generalization. *Journal of Advanced Nursing*, 27(4), 785–789. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2648.1998.00604.x>
- Sheth, S. N., Morueta-Holme, N., & Angert, A. L. (2020). Determinants of geographic range size in plants. *New Phytologist*, 226(3), 650–665. <https://doi.org/10.1111/nph.16406>
- Šmarda, P., Hejzman, M., Březinová, A., Horová, L., Steigerová, H., Zedek, F., Bureš, P., Hejzmanová, P., & Schellberg, J. (2013). Effect of phosphorus availability on the selection of species with different ploidy levels and genome sizes in a long-term grassland fertilization experiment. *New Phytologist*, 200(3), 911–921. <https://doi.org/10.1111/nph.12399>
- Soltis, D. E., Albert, V. A., Leebens-Mack, J., Bell, C. D., Paterson, A. H., Zheng, C., Sankoff, D., de Pamphilis, C. W., Wall, P. K., & Soltis, P. S. (2009). Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany*, 96(1), 336–348. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800079>
- Soltis, D. E., Buggs, R. J. A., Doyle, J. J., & Soltis, P. S. (2010). What we still don't know about polyploidy. *TAXON*, 59(5), 1387–1403. <https://doi.org/10.1002/tax.595006>
- Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2000). The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(13), 7051–7057. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.13.7051>
- Sonkoly, J., Deák, B., Valkó, O., Molnár V., A., Tóthmérész, B., & Török, P. (2017). Do large-seeded herbs have a small range size? The seed mass–distribution range trade-off hypothesis. *Ecology and Evolution*, 7(24), 11204–11212. <https://doi.org/10.1002/ece3.3568>
- Stebbins G. L. (1971). *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnold LTD, London, (s. 124-126,180-183)
- Stebbins, G. L. (1984). Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora: new evidence and a new approach. *Botanica Helvetica*, 94, 1–13.
- Stebbins, G. L. (1985). Polyploidy, Hybridization, and the Invasion of New Habitats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72(4), 824. <https://doi.org/10.2307/2399224>
- Takamiya, M., & Tanaka, R. (1982). Polyploid cytotypes and their habitat preferences in *Lycopodium clavatum*. *The Botanical Magazine Tokyo*, 95(4), 419–434. <https://doi.org/10.1007/BF02489478>

- te Beest, M., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubesova, M., & Pysek, P. (2012). The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*, *109*(1), 19–45. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr277>
- Thompson, J. D., & Lumaret, R. (1992). The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence. *Trends in Ecology & Evolution*, *7*(9), 302–307. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90228-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90228-4)
- Thompson, K. A., Husband, B. C., & Maherali, H. (2014). Climatic niche differences between diploid and tetraploid cytotypes of *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, *101*(11), 1868–1875. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400184>
- Tothill, J. C., & Hacker, J. B. (1976). Polyploidy, flowering phenology and climatic adaptation in *Heteropogon contortus* (Gramineae). *Australian Journal of Ecology*, *1*(4), 213–222. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1976.tb01110.x>
- Tsang, E. W. K. (2014). Generalizing from Research Findings: The Merits of Case Studies. *International Journal of Management Reviews*, *16*(4), 369–383. <https://doi.org/10.1111/ijmr.12024>
- Tyler, B., Borrill, M., & Chorlton, K. (1978). Studies in *Festuca*. X. Observations on Germination and Seedling Cold Tolerance in Diploid *Festuca pratensis* and Tetraploid *F. pratensis* var. *Apennina* in Relation to Their Altitudinal Distribution. *The Journal of Applied Ecology*, *15*(1), 219. <https://doi.org/10.2307/2402932>
- Van De Peer, Y., Mizrachi, E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. In *Nature Reviews Genetics* (Vol. 18, Issue 7, pp. 411–424). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
- Van Dijk, P., & Bakx-Schotman, T. (1997). Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autopolyploid *Plantago media*. *Molecular Ecology*, *6*(4), 345–352. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1997.00199.x>
- Vinogradov, A. E. (2003). Selfish DNA is maladaptive: evidence from the plant Red List. *Trends in Genetics*, *19*(11), 609–614. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2003.09.010>
- Vít, P., Douda, J., Krak, K., Havrdová, A., & Mandák, B. (2017). Two new polyploid species closely related to *Alnus glutinosa* in Europe and North Africa – An analysis based on morphometry, karyology, flow cytometry and microsatellites. *TAXON*, *66*(3), 567–583. <https://doi.org/10.12705/663.4>
- Walker, E., Hernandez, A. V., & Kattan, M. W. (2008). Meta-analysis: Its strengths and limitations. *Cleveland Clinic Journal of Medicine*, *75*(6), 431–439. <https://doi.org/10.3949/ccjm.75.6.431>
- Wang, K., Deng, P., Yao, Z., Dong, J., He, Z., Yang, P., & Liu, Y. (2023). Biogeographic patterns of polyploid species for the angiosperm flora in China. *Journal of Systematics and Evolution*, *61*(5), 776–789. <https://doi.org/10.1111/jse.12909>

Williams, P. W., McGlone, M., Neil, H., & Zhao, J.-X. (2015). A review of New Zealand palaeoclimate from the Last Interglacial to the global Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews*, *110*, 92–106.  
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.12.017>

Yazici, Y. (2020). Metaanalyses, Network Metaanalyses, and Systematic Reviews: The Perpetual Motion Machine All Over Again. *The Journal of Rheumatology*, *47*(1), 1–3.  
<https://doi.org/10.3899/jrheum.190900>