Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie se zaměřením na vzdělávání

Studijní obor: UB-BCH

Dominika Čížková

Historie a faktory formující biologickou rozmanitost ve Středomoří: Rod *Cyclamen* jako ilustrace endemické diverzity

History and factors shaping biological diversity in the Mediterranean: The genus *Cyclamen* as an illustration of endemic diversity

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Mgr. Marek Slovák, Ph.D.

Praha, 2025

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Dále prohlašuji, že byla použita umělá inteligence při psaní závěrečné práce pouze v souladu s pravidly opatření děkana č. 13/2023. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 28.4. 2025 Dominika Čížková

_____

Poděkování

Ráda bych poděkovala Mgr. Marku Slovákovi, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce, cenné odborné rady, velikou trpělivost a lidský přístup po celou dobu mého úsilí. Také bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům, kteří mě podporovali a motivovali během celého studia.

Abstrakt

Jednou z druhově nejbohatších oblastí na naší planetě jsou bezesporu oblasti s takzvaným středomořským klimatem. Největší Středomořská oblast se nachází na severní polokouli podél pobřeží Středozemního moře. Paleogeologické jevy v průběhu milionů let vytvořily vysoce heterogenní geomorfologické členění krajiny, které spolu s mírným a stabilním klimatem zformovalo jedinečné prostředí, ve kterém se mohla vyvíjet a adaptovat rostlinná biodiverzita. Tato skutečnost měla významný vliv na vznik nových druhů, zejména endemitů.

Jedním ze středomořských endemických rodů je rod *Cyclamen* (*Primulaceae*). Zástupci tohoto rodu obývají různá ekologická stanoviště od nízkých pobřežních poloh, až po ty vysokohorské oblasti. Rod *Cyclamen* byl již podrobně prozkoumán z evolučního a taxonomického hlediska, avšak publikovaná data naznačují, že rod je vysoce variabilní také v oblasti karyologické variability; avšak doposud zveřejněná data jsou fragmentární a neúplná.

Cílem této bakalářské práce je vytvořit rešerši o dosavadních poznatcích o celkové variabilitě a rozšíření rodu, zejména o počtu chromozomů, ploidních úrovních a velikosti genomu. Na závěr bude zhodnoceno, co se ví o evoluci a variabilitě daného rodu, a které aspekty evoluce tohoto rodu jsou stále málo prozkoumané a měly by být předmětem budoucích studií.

One of the most species-rich areas on your planet is undoubtedly the area with a Mediterranean climate. The largest Mediterranean area is located in the northern hemisphere along the Mediterranean Sea coast. Paleogeological phenomena over millions of years have created a highly heterogeneous geomorphological landscape, which together with a mild and stable climate, has formed a unique environment in which plant biodiversity has been able to evolve and adapt. This phenomenon had a significant impact on the emergence of new species, particularly endemics.

One of the typical Mediterranean endemic genera is *Cyclamen* (*Primulaceae*). Representatives of this genus inhabit a variety of ecological habitats, ranging from low coastal areas to those of high mountains. The genus *Cyclamen* has already been thoroughly studied from evolutionary and taxonomic perspectives, but published data suggest that the genus is highly variable in terms of karyological variability; however, the data published are fragmentary and incomplete.

This bachelor thesis aims to provide a survey of the existing knowledge on the overall variation and distribution of the genus, in particular on chromosome number, ploidy levels, and genome size. Finally, it will be evaluated what is known about the evolution and variability of the genus, and which aspects of its evolution are still poorly understood and should be the subject of future studies.

Klíčová slova: brambořík, Středomoří, endemismus, karyologická variabilita, evoluce, chorologie

Key words: *Cyclamen*, Mediterranean, endemism, karyological variability, evolution, chorology

Obsah

1. Úvod 1

2. Oblast se středomořským typem klimatu 2

3. Klimatický a topografický vývoj středomořské pánve 3

3.1. Geologické podloží a typy půd 6

3.2. Ekologická stanoviště a diverzita 8

4. Adaptace rostlin na středomořské klima 9

4.1. Adaptace, speciace a vznik endemitů 11

5. Diverzita a endemismus rostlin ve Středomořské pánvi 12

6. Rod *Cyclamen* (*Primulaceae*) 18

5.1. Podrod *Cyclamen* 20

5.2. Podrod *Eucosme* 21

5.3. Podrod *Psilanthum* 22

5.4. Podrod *Gyrophoebe* 22

6. Závěr 24

Bibliografie 25

1. Úvod

Středomořská pánev je jedním z pěti biogeografických regionů se středomořským typem klimatu, který se vyznačuje s mírnými deštivými zimami a horkými suchými léty. Nachází se na rozmezí afrického a euroasijského kontinentu okolo Středozemního moře, mezi 30. a 40. rovnoběžkou severní šířky. Středomoří je geomorfologicky výrazně členité, přes to převažují rozlehlé horské pobřežní masivy, přecházející v nížinné lesní a křovištní porosty až k pobřeží, kde lze nalézt písečné duny. Severní pobřeží Středozemního moře čítá několik poloostrovů a také různě rozsáhlých ostrovů, které prošly dlouhým paleogeologickým vývojem počínajícím ve třetihorách. Spolu s klimatickým vývojem daly vzniknout současné podobě regionu s jedinečným prostředím, které by se dalo vymezit podle zde rostoucí dřeviny *Olea europaea*, jež je vázána na středomořské klima. Nachází se zde více než 150 ekologických stanovišť, které se během milionů let staly útočištěm pro vznik a vývoj rostlinné biodiverzity, která je často vázaná na toto prostředí a dokonce s úzkým areálem výskytu, tzv. endemismem. Jedním z velmi významných rodů, jehož areál rozšíření je soustředěn primárně ve Středomořské pánvi, je brambořík.

V této bakalářské práci si kladu za cíl vytvořit rešerši o vzniku Středomořské pánve a vysvětlit faktory ovlivňující vývoj takto jedinečného rostlinného společenstva. Dále se zaměřím na konkrétní rod *Cyclamen* (brambořík), jenž představuje významné zástupce středomořské flóry, které se adaptovaly na zdejší prostředí. *Rod Cyclamen* je zajímavý svou ekologickou variabilitou a nároky na své prostředí. Hlavním cílem práce je zmapovat dosavadních poznatků o karyologické variabilitě všech druhů brambořík (konkrétně počty chromozomů, ploidii a velikost genomu), neboť tento faktor může hrát velmi významnou roli při speciaci, ale také adaptaci jednotlivých druhů na specifické habitaty ve Středomoří a přilehlých oblastech, které je u mnohých taxonů geograficky velmi úzce omezené.

2. Oblast se středomořským typem klimatu

Země je planeta, na které je dosud jediný známý život. Hostí nespočetné množství organismů, které souhrnně tvoří biodiverzitu naší planety.

Rozložení bioty na planetě je určeno několika faktory. Podle Loidi et al. (2022) hraje velikou roli topografie daného prostoru, biocenóza (forma seskupení všech organismů) a dynamika probíhající uvnitř těchto společenství. Prostorové rozšíření organismů na naší planetě studuje věda biogeografie, která je definována především na základě rostlinné složky organismů, ta je logicky vázána na konkrétní typ geologického podloží, půdy a samozřejmě makro a mikroklimatických podmínek (Loidi et al., 2022). Na základě těchto abiotických složek následně Loidi rozdělil planetu na 9 hlavních biomů.

Jedním z nich, kterému se budu věnovat v této práci, je biom, charakterizovaný takzvaným středomořským typem klimatu a který má klíčový dopad na formování diverzity zde přítomných druhů (Thompson, 2020). Na Zemi lze nalézt celkem 6 oblastí s těmito klimatickými podmínkami. Nachází se jak na severní, tak i na jižní polokouli mezi 30 ° a 40 ° rovnoběžkami severní i jižní šířky okolo rovníku, konkrétně na jihozápadním pobřeží Kalifornie v Severní Americe, pobřežní oblasti Chile v Jižní Americe, jižním cípu Afriky (Kapská oblast) a Austrálii, kde jsou dokonce dvě oblasti na jižním a jihozápadním pobřeží (Cowling et al., 1996; Médail & Diadema, 2009).

Na současnou rostlinnou diverzitu ve všech středomořských oblastech má vliv hned několik faktorů. Nejvýraznější z nich je vývoj podnebí a topografie. Australská a jihoafrická oblast se nachází na jedné tektonické desce, což umožnilo tehdejší flóře vyvíjet se ve stabilním topografickém prostředí. Zatímco oblasti v Kalifornii, Chile a Středomořské pánvi se nachází na rozhraní tektonických desek, které se v průběhu milionů let otáčely, narážely do sebe nebo se naopak oddalovaly, což značně ovlivnilo tamní vývoj biodiverzity. Z pohledu klimatické stability taktéž v Africe a Austrálii se podnebí zformovalo přibližně před 10 mil. lety, ve Středomořské pánvi je stabilní klima přibližně jen 3,2 mil. let, ovšem i přes to v Kalifornii a Chile je stabilní o něco kratší dobu (Valente & Vargas, 2013). Z pohledu relativního množství druhů by měla mít Středomořská pánev úroveň biodiverzity o něco nižší než ta africká a australská (Cowling et al., 2014), právě kvůli klimatickému a topografickému vývoji. Pravda je ovšem taková, že Středomořská pánev má nejvyšší biodiverzitu ze všech středomořských oblastí, konkrétní počet druhů cévnatých rostlin je vyšší než 25 000, z nichž více jak 50 % je endemických (Cowling et al., 1996).

Jde o jedinou oblast, která má ve svém nitru moře, konkrétně Středozemní moře, jehož pobřeží omývá Arabský poloostrov, jižní část Malé Asie ve východní části, směrem na západ Středomořská pánev z jižní strany omývá téměř celé pobřeží severní Afriky, zatímco severní pobřeží tvoří především poloostrovy jižní Evropy (Balkánský, Apeninský a Pyrenejský), ale také různě velké ostrovy jako je Sicílie, Sardinie, Korsika, Kréta nebo Baleárské ostrovy. Na západě je oblast uzavřena Gibraltarským

průlivem, mořskou úžinou oddělující jižní Španělsko od severní části Maroka. Středomořská pánev je tedy místem propojení zmíněných tří kontinentů (Thompson, 2020).

Středomořské oblasti jsou centrem biodiverzity a endemismu (Cowling et al., 1996; Médail & Diadema, 2009; Thompson et al., 2005), na jejichž vývoj má zásadní vliv vysoce stabilní a mírné klima. Tento typ klimatu je formován souhrou atmosférických a mořských procesů společně s topografickou povahou daného území (Kuhlemann et al., 2008). Za sezónnost může poloha středomořských oblastí, mezi chladným mírným pásmem od severu a tropickým pásmem od jihu, s proměnlivým prouděním cyklón v zimě a anticyklón v létě. V zimě jsou pod vlivem severozápadních studených větrů, které s sebou přináší deště. V zimních měsících probíhá období dešťů (říjen až březen) a teplota se pohybuje okolo 10 °C, ovšem může klesnout až k 5 °C. V létě je zase oblast pod vlivem klimatu afrického kontinentu, tudíž sem přináší odlišné klimatické podmínky (Harding & Palutikof, 2009). Na jaře teplota pozvolna stoupá a přechází v období letního sucha, kdy maximální teploty dosahují okolo srpna. Průměrné teploty se pohybují okolo 28 °C, ovšem na mnohých místech přesahují i 40 °C (Miró et al., 2006). I přes velmi nízké srážky sucho eliminují větry a to hlavně v pobřežních oblastech, které způsobují oblačnost a mlhu (Rodríguez-Sánchez et al., 2008). V říjnu teploty opět klesají a srážky stoupají až trojnásobně oproti létu (Pastor et al., 2020). Průměrné srážky za rok oscilují v rozmezí 300 až 1000 mm, v zimě je ovšem tato hodnota vyšší (Paskoff, 1973). Záleží také na geografickém rozpoložení, protože v západní části evropského kontinentu (hlavně na horách) prší častěji díky vlivu Atlantiku. Oproti tomu východní část a africký kontinent zažívají výraznější a dlouhodobější suchá období (Mehta & Yang, 2008).

3. Klimatický a topografický vývoj středomořské pánve

Abychom pochopili, co stojí za dnešním stabilním klimatem a geografickým rozložením této oblasti, musíme se podívat trochu dál do historie Země. Přesouváme se tedy do období třetihor, konkrétně paleocénu, přibližně před 66 mil. lety, kdy se planeta lišila ve všech směrech. Středomořská pánev ještě neexistovala, neboť byly kontinenty ve zcela jiném rozložení, než dnes (Rogers & Santosh, 2004). Oblast Severní Ameriky a severní Euroasie (patřící k bývalému prakontinentu Laurasii) lze nazvat z dnešního klimatického hlediska souhrnně holoarktickou, jež byla v paleocénu oddělena od ostatních kontinentů (Weider et al., 1999). Euroasii od Afriky oddělovalo tehdejší moře Tethys. Evropa byla přerušovaně spojena přes Grónsko se Severní Amerikou, a z druhé strany byla spojena s Asií skrz Beringii. Indie, Austrálie, Afrika a Madagaskar tvořily alespoň částečně odděleně kontinenty.

Průměrné teploty dosahovaly vyšších hodnot oproti dnešnímu klimatu, bez velkého gradientu mezi póly a rovníkem, díky čemuž subtropické stálezelené lesy sahaly až k polárním šířkám (Janis, 1993). Podle (Wing & Tiffney, 1987) byla tato doba ideální pro diverzifikaci teplomilných krytosemenných rostlin, které tvořily velké a husté porosty napříč celou planetou, což bylo možné také díky ústupu

dinosaurů a vývoji menších herbivorních savců. Obecně lze říct, že konec paleocénu a první polovina eocénu byly nejteplejšími obdobími třetihor, neboť neustálý pohyb tektonických desek zvyšoval hydrotermální aktivitu mořského dna, což zvýšilo koncentraci skleníkových plynů v atmosféře a následné oteplení atmosféry. Teplé mořské proudy cirkulovaly více na sever, což oteplování klimatu jen podpořilo.

Významná klimatická změna v období třetihor začala během oligocénu (v rozmezí před 32 – 25 mil. lety) (Miller et al., 1985), způsobila postupné ochlazování a tehdejší subtropickou flóru ve vyšších zeměpisných šířkách pozvolna vystřídaly smíšené lesy snášející mírné klima (Wolfe, 1978). Neustálý pohyb tektonických desek dovršil konečné oddělení Evropy od Grónska a klesnutí vodní hladiny, změnu cirkulace vodních proudů a následné ochlazení hlubinné vody. Tvorba a akumulace ledu na pólech dovršila proces ochlazování během oligocénu (Miller, 1992).

Ve formaci Středomořské pánve hraje klíčovou roli oddělení Afrického kontinentu od Jižní Ameriky a jeho rotace severovýchodně k dnešní Eurasii, které započalo již v druhohorách a při níž nakonec došlo ke střetu a kolizi s Euroasií, což ve středním miocénu (před 16 – 12 mil. lety (Flower & Kennett, 1993) způsobilo postupný přechod tehdejšího moře Tethys na nová vodní tělesa, konkrétně Paratethys ve východní části a také předchůdce dnešního Středozemního moře v místě, kde se nachází i dnes. Během formování postupně přišlo Středozemní moře o přítoky sladké vody z řek, které ústily převážně do Paratethys (Hsü et al., 1977). Následkem postupného přerušení cirkulace mořských proudů mezi Tethys a Indickým oceánem došlo ke globálnímu ochlazení a tvorbě ledovců v severní polární oblasti.

Izolace Středozemního moře pokračovala dále, před 5,6 miliony lety, i ze západní strany primárně kvůli tektonickým, ale také glacio-eustatickým procesům (Krijgsman et al., 1999). Tento proces odstartoval období, ve kterém došlo ke klíčové paleogeologické události, jež je známá jako Messinská salinitní krize (MSC), při které došlo k téměř úplnému vyschnutí Středozemního moře v důsledku uzavření Gibraltarského průlivu a odříznutí od Atlantického oceánu, které trvalo přibližně 640 tisíc let. Odříznutí od Atlantiku způsobilo značnou erozi půdy a uložení sedimentů ve vyschlé pánvi, která byla díky MSC rozdělena na západní a východní (Triest & Sierens, 2014). Původní moře nahradil systém slaných lagun, jejichž koncentrace soli byla několikanásobně vyšší než aktuálně ve Středomořské pánvi (Blanc, 2000). Hlavními přítoky do lagun bylo moře Paratethys z východní části Euroasie a Nil ze severní Afriky, ale také několik menších řek z kontinentů (Triest & Sierens, 2014). Ani celkový přítok vody ovšem nemohl vykompenzovat výpar vody a hladina moře celkem klesla o více než 1 km (Meijer & Krijgsman, 2005). Stratigrafická měření potvrdila, že docházelo k oscilaci vodní hladiny, ale přesná výška vodní hladiny během oscilací potvrzena nebyla (Blanc, 2000). Právě díky periodickému zaplavování vodou (mořskou, brakickou i sladkou) a následnému vysoušení se na dně a přilehlých březích pánve usazovaly evapority do hloubky až 2 km (Bertini et al., 2024). Konkrétně se jednalo o sádrovec ($CaSO_4 \cdot H_2O$) a jeho anhydrid, které se vysrážely jako první. Až poté se teprve

vysrážela takzvaná kamenná sůl (NaCl) (Haq et al., 2020). Události spojené s MSC vedly k ochlazení planety a k další tvorbě ledovců v Arktidě. Průměrná teplota během MSC se v severní části Středomořské pánve pohybovala v rozmezí 15 – 18 °C, což jsou o dost nižší hodnoty, než v současnosti (Speranza et al., 2013).

Snížení průměrné teploty ovzduší ve Středomoří mělo významný vliv na přežívání vegetace v pobřežních ekosystémech a vodních plochách, jako např. zástupce vodních cévnatých rostlin z rodu *Ruppia*, které trpěly nedostatkem vody a změnou koncentrace iontů, jejichž počet se po MSC rapidně snížil (Triest & Sierens, 2014). Na základě pylových rozborů bylo zjištěno, že v severnějších oblastech Středomoří rostli zástupci rodů *Quercus, Acer* nebo *Buxus.* Jejich přítomnost je důkazem, že i během MSC byly pravidelné srážky, typické v mírném podnebí (Bertini & Martinetto, 2008). V horských oblastech se teplota snižovala, následkem čehož začaly převládat stálezelené lesy, se zastoupením dominantních jehličnatých dřevin patřících do rodu rodů *Pinus, Abies* či *Picea* (Bertini & Martinetto, 2008). Směrem na jih se klima postupně měnilo v suché a teplé (Bertini, 1994), dosahujících průměrných ročních teplot až 26 °C. To také vedlo k vzniku specifických rostlinných společenstvech na otevřených prostranstvích s dominantní bylinnou složkou, patřící především zástupcům z čeledí *Poaceae* a *Asteraceae*. Typickými zástupci biotopů se Středomořským klimatem byly sklerofylní dřeviny z rodu *Quercus*, *Olea* nebo *Pistacia* (Bertini & Martinetto, 2008). Savany a pobřežní otevřená stanoviště obývali suchomilní zástupci čeledí *Brassicaceae, Ranunculaceae* nebo *Poaceae* (Bertini & Martinetto, 2008; Fauquette et al., 2006). V severovýchodní Africe, v oblasti delty Nilu se klima po MSC distribuce rostlin téměř nedotkla. Během MSC se ale celkové klima Středomoří změnilo z tropického na subtropické, se zvyšujícím se teplotním gradientem směrem na jih (Bertini, 1994). Na flóru měly zásadní vlivy také změny prostředí, jako byla právě oscilace vodní hladiny a s ní spojená eroze půdy (Fauquette et al., 2006). Z biogeografického hlediska, byla během MSC Středomořská pánev ze značné části vyschlá a mezi kontinenty vzniklo několik pozemských mostů (například v oblasti Gibraltaru nebo Sicílie), což velkému množství teplomilných druhů usnadnilo transkontinentální migraci (Rodríguez-Sánchez et al., 2008). Přibližně před 5,3 miliony lety došlo k jednostupňové záplavě Zanclean, která v relativně krátkém období (trvajícímu přibližně 36 let), znovu naplnila Středomořskou pánev vodou (Blanc, 2002; Spatola et al., 2020). Při dostatečně vysoké hladině překonalo proudění z Atlantiku mělkou oblast okolo Sicílie a zaplnila i východní část pánve (Violanti et al., 2011).

I po opětovném zaplavení Středomořské pánve se klima stále ochlazovalo až do raného pliocénu (Tzedakis et al., 2009), kvůli čemuž vyhynulo spoustu subtropických teplomilných druhů rostlin (Quézel & Médail, 2003). Teprve až v období středního pliocénu, tedy přibližně před 3 miliony lety, probíhala intenzivní termohalinní cirkulace na severní polokouli, díky čemuž byla vysoká koncentrace skleníkových plynů v atmosféře a průměrná teplota dosahovala o 5 °C více než dnes (Haywood et al., 2000). Během pozdního pliocénu a následujícího pleistocénu došlo k prudké a rozsáhlé expanzi ledu

v severozápadním Pacifiku (Mudelsee & Raymo, 2005) a od té doby docházelo ke střídání glaciálních a interglaciálních cyklů. Důvody vysvětlil Milanković (1941) ve své teorii, podle níž jsou tyto cykly způsobeny změnami v geometrii oběžné dráhy Země spolu s axiálním sklonem. Nižší intenzita slunečního záření během glaciálů na severní polokouli nedostatečně ohřála planetu během letních měsíců, tím pádem ledovce přetrvávaly a během zimních měsíců ještě více znásobily svůj objem a dosahovaly až desítky kilometrů do tloušťky (Hughes et al., 2006). Naopak, následně zvýšená intenzita záření vedla k zvýšení průměrné teploty a atmosféry a v celé severní polokouli roztály ledovce (kromě Grónska) (Tzedakis et al., 2017). Další z faktorů, který zcela jistě hraje roli v tomto období, je tektonická aktivita, která vedla také ke konečnému vzniku nových pohoří v Evropě a uzavírání oceánských bran. Nahromadění prachových částic v atmosféře, akumulace vodních par v holoarktické oblasti (z doby středního pliocénu) spolu se sníženou severoatlantickou termohalinní cirkulací inicioval kondenzaci vody a vznik ledu v polárních oblastech. Vše se odehrálo před 2,8 až 2,5 miliony lety, což je také považováno odborníky za počátek nástupu čtvrtohor. Ovšem Head et al. (2008) ve své publikaci datuje počátek kvartérních glaciálů, konkrétně do doby před 2,6 miliony lety.

Počátek pleistocénu hraje velmi důležitou roli v množství a distribuci biodiverzity (G. Hewitt, 2000). Chladné klima nastupovalo pozvolně a velmi dlouho, proto ho nelze snadno časově vymezit. Ovšem nástup interglaciálů trval krátce, řádově jen několik set let (Denton et al., 2010). Ke střídání glaciálních cyklů docházelo periodicky přibližně každých 100 tisíc let s krátkými interglaciály, v závislosti právě na geometrii oběžné dráhy planety (Hays et al., 1976).

Mezi 29 tisíci až 19 tisíci lety ledovce dosahovaly svého největšího maxima, podle toho dostaly i svůj název (Last Glacial Maximum) (Hughes, 2022). Jeho recese avšak začala před 20 tisíci lety. Došlo k narušení proudění oceánských proudů, to způsobilo nárůst teploty, zvýšení koncentrace CO_2 o 100 ppm a následné tání ledovců na všech kontinentech (kromě Grónska). Voda odtékala do Atlantiku a hladina moře se zvedla o 120 metrů. K poklesu koncentrace skleníkových plynů již nedošlo, tím pádem ani k dalšímu ochlazení (Denton et al., 2010).

Je ale nutné zdůraznit, že klima ve Středomoří ale bylo a je relativně stabilní přibližně 3,2 mil. let, a proto i během čtvrtohorních cyklů byly životní podmínky relativně stálé (Blondel, 2010). Podle něj také lze nejlépe vymezit hranice Středomořské oblasti (Blondel, 2010). Na druhé straně současné globální klima je ovšem datováno jako stabilní od posledního maxima zalednění, kdy již nedocházelo k žádným teplotním výkyvům, ani náhlé změně v topografickém rozložení krajiny (Cowling et al., 2014).

3.1. Geologické podloží a typy půd

Pro Středomořskou oblast jsou typické rozdílné typy geologického podloží a půdy, a to díky srážce euroasijského a afrického kontinentu a následnému výzdvihu desek s tvorbou pohoří v kombinaci

s vulkanickou činností, erozí půdy a zvětrávání. Zmíněné chemické a fyzikální procesy v průběhu milionů let umožnily přeskupení geologických vrstev různého stáří a složení, jejich kombinací, ale také vznik nových hornin (Yaalon, 1997).

Geologické podloží na většině území Středomořské pánve je tvořeno sedimentárními horninami, kde převažují horniny karbonátové (především dolomit a vápenec), ale také pískovce a jílovce. Metamorfózou sedimentárních karbonátů může vzniknout například mramor (Yaalon, 1997). Karbonátové horniny jsou složeny především v uhličitanových solí vápníku a hořčíku, které zároveň způsobují bazickou povahu těchto hornin. Fyzikálními procesy se rozkládají a znovu vysrážejí v odlišných vrstvách a vytváří tak vápenaté horizonty, hlavním činitelem tohoto procesu je voda (Yaalon, 1997).

Právě pohoří ze sedimentárních hornin lemují téměř celé pobřeží Středozemního moře a patří sem Iberská pohoří, Apeniny, Balkanidy, Helenidy, ale také Atlas na jihu či Libanon na východě Středomoří (Loddo & Melis, 2012). Díky přítomnosti vody vznikají v sedimentárních karbonátových pohořích krasové oblasti s rozsáhlými kaňony, závrty či jeskynními systémy (Lewin & Woodward, 2009).

V menší míře se na vrstvách karbonátových hornin nachází pískovce, které podléhají erozi a zvětrávání, díky čemuž mají vrcholky spíše zaoblený tvar (Loddo & Melis, 2012). Ve větší míře lze pískovec najít v severní oblasti Apenin (Deneke & Günther, 1981).

Na Apeninském a Balkánském poloostrově můžeme nalézt ale také výlevné metamorfované horniny, které se dostaly do povrchových vrstev díky sopečné činnosti. První skupinou vulkanických hornin jsou silikátové, jako je například žula. Hlavní složkou těchto hornin je oxid křemičitý, který způsobuje nízké pH (Loddo & Melis, 2012; Panico et al., 2021). Druhou skupinu tvoří ultrabazické horniny, jako například hadec, jež obsahuje vysoký podíl železa s hořčíkem, což způsobuje jeho ultrabazickou povahu. Obsahují vysokou koncentraci těžkých kovů (chrom, nikl, vanad, kobalt) z hlubokých vrstev Země, což způsobuje toxicitu pro většinu rostlin, ale i přes to existuje několik endemických druhů se specializovaným metabolismem na toto prostředí (Panico et al., 2021). Vyskytuje se ale ve Středomoří v daleko menším rozsahu, nejčastěji na Balkánském a Apeninském poloostrově (Pérez-Latorre et al., 2013).

Díky rozmanitosti hornin došlo ve Středomořské pánvi také ke vzniku různých typů půd tvořených směsí erodovaných hornin, minerálních živin a organických zbytků (Panico et al., 2021). Tyto barevně výrazné půdy často hnědočervených až červených odstínů označujeme souhrnným názvem terra rossa. Jde o mělké a chudé půdy vzniklé zvětráváním vápencového podloží, bohaté na jíly, hlínu a saharský písek. Jíl proniká do všech vrstev půdy, spolu se saharským pískem. Terra rossa obsahuje sloučeniny železa (př. hematit), které se uvolňují zvětráváním v letních měsících a způsobují právě načervenalou barvu (železité kationty) a díky vápencům mají vysoký podíl anorganického uhlíku a solí (Yaalon, 1997). Naopak postrádají fosfor a dusík, limitující prvky pro růst a vývoj rostlin (Loidi, 2017).

Organická vrstva je tedy velmi nízká, protože uhlík z odumřelých těl se kvůli suchu nedokáže vstřebávat do půdy. V kombinaci s častými požáry a zvětráváním je tento typ půdy stále chudší a hrozí desertifikace (Loddo & Melis, 2012).

Středomoří je nejdéle lidmi osídlená oblast se zemědělskou činností a to má za poslední tisíciletí na tvorbu půdy pravděpodobně největší vliv. Lesní porosty pokrývaly až 40 % Středomoří, ale kvůli nedostatku zemědělských ploch lidé zničili většinu tohoto ekosystému. Kromě rovinatých oblastí přetvářeli i ty horské, kde vytvářeli terasovitá pole a pastviny. Odkryté plochy kvůli spásání jsou náchylné právě ke zvětrávání a erozi, což vede ke snižování úrodné vrstvy půdy a přispívá k desertifikaci. V moderních dějinách lidé používají chemické postřiky např. proti škůdcům, které ovlivňují mimo jiné i vodní režim, což napomáhá k další degradaci půdy (Arianoutsou-Faraggitaki, 1985; Lagacherie et al., 2018; Yaalon, 1997).

3.2. Ekologická stanoviště a diverzita

Podél celého pobřeží Středomořské pánve se zformovalo přibližně 150 typů ekologických biotopů (Valente & Vargas, 2013). Až ¼ středomořské vegetace je soustředěno v severní části Středomoří, tvořené hornatými oblastmi, což z nich dělá oblasti nejvyšší biodiverzity (Pignatti & Pignatti, 1999). Se stoupající se nadmořskou výškou se životní podmínky dosti často liší, neboť stoupá množství srážek, síla větru, výparu vody a slunečního záření. Naopak klesá koncentrace kyslíku, atmosférický tlak a teplota. Spolu se značně členitým a heterogenním prostředím vytvářejí jedinečné životní podmínky, podporující specializaci populací a vznik endemismu (Türkmen, 2018).

Nemalou část Středomořské pánve tvoří rovinaté oblasti, kdy sukcese není příliš výrazná a vegetace se zde příliš často neobměňuje, pokud nedojde k disturbanci v podobě př. požáru. Je tedy nutno zdůraznit, že významným selekčním tlakem, formujícím středomořskou vegetaci je oheň, který výrazně selektuje v neprospěch vysokých dřevin, které nemají šanci během pravidelných požárů znovu vyrůst (Trabaud, 1994).

Nejrozšířenějším typem stanoviště jsou středomořské suché porosty a křoviny (garrigue, matorrales či macchia). Jde o velké plochy, na kterých rostou nerovnoměrně rozprostřené rostliny připomínající malé ostrůvky, nejčastěji tvořené keři (Bochet et al., 2000). Tato specifická rostlinná společenstva se nacházejí prakticky po celém pobřeží Středozemního moře, ale kvůli rozdílnému výskytu částečně druhovému složení, mikroklimatu a poloze mají odlišné názvy. Například ve Španělku se nazývají matorrales či tomillares a tvoří ji relativně vysoká sklerofylní keřová vegetace. V jižní Francii to jsou garrigue a maquis. Tvoří je otevřené plochy s nízkými keři a travinami. Na Apeninském poloostrově se společenství podobné macchii nazývá garrigue, ale porosty bývají hustší a s méně otevřenými prostory (Trabaud, 1994). Stromové patro je tu ovšem vyvinuto ve větší míře. Veškerá tamní vegetace je přizpůsobená suchu, ovšem vegetace na Balkánském poloostrově v Řecku posunula sovu adaptaci

o úroveň výš v místech zvaných xerovuni, kde jsou rostliny přizpůsobeny daleko vyšším teplotám, které panují ve východní části Středomořské pánve (Trabaud, 1994).

Specifickým a velmi typickým středomořským ekosystémem jsou bezpochyby písečné duny. Navazují bezprostředně na pobřeží a jsou silně ovlivněny abiotickými faktory, mezi které patří vítr, množství solí a nízká koncentrace živin. Písek dosahuje hloubky jen několika metrů a podléhá silné erozi (Sperandii et al., 2019). Rostliny se tím pádem musí vypořádávat se zasypáním a pravidelným přílivem mořské vody různými adaptačními mechanismy, jako je jednoletost a zvýšená produkce semen (Fenu et al., 2013). Několik studií prokázalo, že biodiverzita roste směrem od pobřeží a se zvyšující se nadmořskou výškou, jde tedy o zonaci rostlinných společenstev (Ruocco et al., 2014). I přes nehostinné podmínky jsou duny také velmi důležitým ekosystémem, jenž uchovává nemalé množství rostlin, například z čeledí *Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae, Apiaceae* či *Fabbaceae* (Hesp, 1991). Ochrana tohoto ekosystému je bohužel dosti zanedbaná, během posledního století lidé zničili přes 70 % písečných dun kvůli urbanizaci a rozvoji cestovního ruchu (Sperandii et al., 2019).

4. Adaptace rostlin na středomořské klima

Rostlinné druhy ve Středomořské pánvi byly nuceny se adaptovat na zdejší klima, díky čemuž získaly morfologicko-anatomické a fyziologické adaptace. Je třeba ovšem podotknout, že mnohé z těchto adaptací nejsou platné pouze pro tuto oblast. Mezi celkově rozšířené adaptace patří schopnost regulace transpirace díky průduchům lokalizovaným na listech, které se umí uzavírat podle okolních podmínek. Lenticely, nacházející se na stoncích ovšem tuto schopnost postrádají a transpirace probíhá neregulovaně. Ztrátu vody však rostliny kompenzují osmoregulací, díky přítomnosti osmolytů, mezi které patří enzymy nebo rozpustné sacharidy, které udržují stabilní turgor v buňkách (Hasanuzzaman, 2020). Trichomy, které se hojně vyskytují kolem průduchů a lenticel, odrážejí až 50 % slunečního záření, čímž výrazně zamezují nadměrné transpiraci. Zvýšená odolnost vůči záření optimalizuje fotosyntézu, avšak zároveň zkracuje životnost listů, které jsou pak nahrazovány novými listy o něco dříve. Absorpci nadměrného ozáření se rostliny umí vyhnout tak, že na základě změně turgoru buněk srolují své listy a zmenší povrch (Monneveux & Belhassen, 1996; Pereira & Chaves, 1995).

Další adaptace se dají roztřídit podle životních strategií rostlin. Většina středomořských rostlin patří mezi xerofyty, to znamená, že jsou morfologicko-anatomickým a fyziologickým adaptacím přizpůsobené aridnímu prostředí, kde čelí mimo jiné dlouhodobému vodnímu stresu a vysokému ozáření. Tyto rostliny rostou na podloží a substrátu s nedostatkem živin a vody, která v pobřežních oblastech či slaniskách obsahuje různě vysokou hladinu soli. Nejvýznamnější adaptací na aridní podmínky středomořského klimatu, zřetelná a dobře pozorovatelná, zejména u dřevin a bylin, je sklerofylie. Sklerofylní vegetace je charakteristická tuhými a kožovitými listy, pokrytými silnou vrstvou voskovité kutikuly, která omezuje transpiraci a chrání listy před nadměrným ozářením.

Zesílené vrstvy sklerenchymu, které jsou lokalizovány především na okrajích listů a v pochvách cévních svazků, ale také silnější vrstva sekundární buněčné stěny, kromě efektivní transpirace a hospodaření s vodou dodávají listům mechanickou oporu proti ohýbání či úplnému zlomení. Tyto rostliny tvoří stálezelená společenství, přičemž jejich listy jsou nahrazovány novými průběžně během několika let (Turner, 1994). Mezi xerofyty patří také sukulentní rostliny, které uchovávají vodu ve svých masitých šťavnatých orgánech, jako například v dužnatých stoncích či v listech (Hasanuzzaman, 2020).

Fyziologickou adaptací některých stálezelených rostlin, osidlujících suchá stanoviště, je CAM cyklus fotosyntézy (metabolismus kyselin u tučnolistých). Během dne, kdy teplota dosahuje přes 30 °C, mají rostliny uzavřené průduchy kvůli snížení transpirace a probíhá světelná fáze fotosyntézy, kdy dochází přeměně fotonů v energii. Právě v noci, kdy si rostliny mohou dovolit otevřít průduchy, dochází k výměně plynů. Z CO_2 a nově vzniklé energie probíhá tvorba organických molekul (monosacharidů), vody a kyslíku. Jde tedy o časově oddělené fáze fotosyntézy oproti ostatním rostlinám (Monneveux & Belhassen, 1996). Ve Středomořské pánvi tuto schopnost mají například rostliny z čeledi *Orchidaceae*, která je ovšem rozšířená i mimo Středomoří (El Karmoudi et al., 2025), nebo *Crassulaceae*, která pochází původně z Afriky, ovšem k druhové diverzifikaci došlo právě zde a recentně čítá přibližně 177 druhů, z nichž je velká část také endemická (Hart, 1997).

Další adaptace představují samotné životní strategie, První z nich zahrnuje krátkověké až efemerní rostliny neboli terofyty s jednoletým životním cyklem. Nepotřebují žádné další speciální morfologické, ani fyziologické adaptace, protože jejich růst a reprodukce semen jsou omezeny na období s dostatkem vláhy, trvající jen několik měsíců nebo dokonce týdnů. Během sucha jejich tělo odumírá a další generace ve formě semen vyčkává na příznivé podmínky pro klíčení a růst (Loidi, 2017). Další vhodnou adaptací na dané klima jsou také keřovité formy označované jako chamaefyty. Jedná se v principu o nízké rostliny s dřevnatým základem (polokeře), jejichž obnovovací pupeny se nacházejí blízko povrchu země. Tyto rostliny tak přežívají zimu, ale také suché a horké léta, díky dřevnatým částem a na jaře nebo v období dešťů regenerují nadzemní části (Illa et al., 2006).

Středomořské oblasti jsou každoročně vystaveny opakujícím se požárům, které představují další hnací sílu pro rozvoj adaptací u rostlin zvaných pyrofyty, které se na oheň dobře adaptovaly nebo dokonce oheň ke svému životnímu cyklu vyloženě potřebují. Některé dřeviny, například z rodu *Quercus* si vyvinuly obranné mechanismy před spálením. Většinou mají urychlený růst, avšak nedosahují příliš velkých rozměrů, aby mohly co nejdříve vyprodukovat semena. Dále mají silnou vrstvu kůry, která by je měla před požárem ochránit. Pokud ne, jejich fyziologické uzpůsobení jim umožnilo rychle regenerovat poškozená pletiva (Keeley et al., 2011; Trabaud, 1994). Jiné pyrofyty mají téže urychlený růst a produkují velké množství semen se silnou ochrannou schránkou, uloží se v zemi a vyčkávají na požár. Ten stimuluje jejich rychlé vyklíčení na shořelé půdě. Výhodou pyrofytů je rychlé obnovení růstu a získání značné výhody nad ostatními konkurenčními rostlinami

ve společenství (Ne'eman et al., 2013; Varner et al., 2016). I přes negativní první pohled na požáry, tyto hrají důležitou roli v obměně a dynamice vegetace a zabraňují formování klimaxových stádií (Trabaud, 1994).

Podstatnou složkou Středomořské biodiverzity jsou tzv. geofyty. Mají vedle kořenů také speciální podzemní orgán (oddenek, hlíza, cibule), který plní zásobní funkci, uchovává tedy živiny. Jde o vytrvalé rostliny, jejichž nadzemní zelené orgány po odkvetení a tvorbě plodů odumírají a nepříznivé období přečkají právě díky podzemnímu orgánu, ze kterého na začátku sezóny opět vyroste nová nadzemní část (Procheş et al., 2006). Ve Středomoří jak travnaté otevřené habitaty, tak i lesní porosty jsou bohaté na geofyty. Kupříkladu zde můžeme potkat mnohé zástupce rodů *Iris, Crocus, Anemone, Cyclamen* či *Ranunculus* (Noy-Meir & Oron, 2001).

Chasmofyty rostou na skalních biotopech, které tvoří různé skalní útvary, například kaňony, skalní brán, ale také skalní stepi nebo skalnaté křoviny. Substrát v těchto místech je mělký, ale rostliny mají plytký kořenový systém, který se zde uchytí, brání tak erozi půdy a navíc stačí rostlině ke kvalitnímu životu, neboť je často chráněna před přímým slunečním zářením a má zde dostatek podzemní vody (Davis, 1951).

4.1. Adaptace, speciace a vznik endemitů

V době glaciálních cyklů měly rostliny jen pár možností, jak přežít, a to se přizpůsobit novým podmínkám díky fenotypové plasticitě (jako je změna morfologie nebo frekvence reprodukce) a následně projít skrz přirozený výběr, vyhynout nebo migrovat směrem k nižším rovnoběžkám do prostředí s mírnějším klimatem (Matesanz & Valladares, 2014). Ve čtvrtohorách již byla Středomořská pánev zaplavena vodou, ale i přesto díky ledovcům byla hladina až o sto metrů nižší, díky čemuž se vynořilo několik menších ostrovů a v neposlední řadě se pevnina Maroka a Španělska v oblasti Gibraltarského průlivu přiblížila více k sobě. Zúžení průlivu umožnilo další vlnu migrace mezi africkým a evropským kontinentem (Rodríguez-Sánchez et al., 2008). Různé druhy i populace v rámci jednoho druhu však migrovaly rozdílnou rychlostí, nejen kvůli limitaci prostředí, ale také díky vlastním biologickým vlastnostem. Usídlovaly se také na odlišných místech a sdílely svá nová útočiště s odlišnou distribucí druhů, což mělo za následek zvýšení speciace (Médail & Diadema, 2009).

Teplomilnější druhy rostlin mírného pásma Evropy migrovaly především do její jižní části, kde přežívaly a akumulovaly se v místech zvaných refugia. Glaciální refugia byly často jen malé oblasti, odříznuté od okolí biogeografickou bariérou (např. řekou, úžinou) nebo s odlišným typem podloží a půdy, tím pádem měly i své vlastní (mikro)ekologické podmínky. V dřívějších fázích výzkumu bylo ze všech refugií označeno 10 lokalit jako centra biodiverzity (tzv. hotspot), nacházející se na evropských poloostrovech a ostrovech Středozemního moře (Medail & Quezel, 1997). Akumulace biodiverzity v refugiích byla dlouhodobá, jelikož ekologické podmínky v těchto místech zůstaly nezměněné v principu již od třetihor a tedy byla téměř nedotčená glaciálními cykly. Stabilní

prostředí vytvářilo vhodné podmínky pro rostliny charakterizované dostatečnou vlhkostí, množstvím živin a příznivou teplotou, a to i během suchých letních období (G. Hewitt, 2008; Médail & Diadema, 2009). Zároveň jsou tato místa často chráněna před stresovými faktory, jako je požár, záplava a pastva (Cowling et al., 1996). Všechny tyto uvedené vlastnosti refugií podporovaly speciaci, a to na základě hybridizace, polyploidie, změny v reprodukčním systému, či jiné formy speciace (Guardiola & Sáez, 2023). V pozdějším období Médail & Diadema, (2009) identifikovali mnohem víc, až 52 potenciálních glaciálních refugií, které se nacházely na ostrovech a poloostrovech jižní Evropy, ale také v horských oblastech, kam ledovce nedosahovaly nebo byly rozprostřeny jen na vrcholcích (G. Hewitt, 2008). Tato místa jsou považována za centra biodiverzity (tzv. hotspoty) a často více než 50 % jejich taxonů je endemických (Medail & Quezel, 1997). Médail a Diadema (2009) klasifikovali refugia do tří typů. První se nacházely ve středních nadmořských výškách v rozpětí 400 – 800 m. n. m., kde se rostliny s preadaptací na chlad naučily žít v ledovcových karech, skalních výklencích, suťových svazích nebo soutěskách (Gentili et al., 2015). Druhým typem refugií jsou rokle či uzavřená údolí, kde přežívaly také více teplomilné druhy. Poslední jsou mokřady a pobřežní pláně v nízkých nadmořských výškách, kde dokázaly přežít i na teplo a vláhu náročné druhy mezofilních lesů, jako je např. třetihorní relikt *Liquidambar orientalis* (Médail & Diadema, 2009).

Di Biase et al., (2021) podotkl, že celková míra endemismu roste spolu s nadmořskou výškou a rostliny s krátkým životním cyklem se snáze adaptují, než ty s dlouholetým životním cyklem (např. dřeviny) (Salleo et al., 1997). Ovšem dlouholeté rostliny jsou často schopné fenotypové plasticity, díky níž zvládnou reagovat na změny během svého života, nikoliv až v dalších generacích. Nicméně i plasticita má své limitace, a to do množství stresových faktorů na ně působících, které plasticitu mohou inhibovat a následně i zahubit celý organismus (Matesanz & Valladares, 2014).

Nově vzniklé ekologické niky po ústupu ledovců byly osídleny organismy, které se vrátily z Afriky či opustily glaciální refugia po LGM a migrovaly směrem na sever (Médail & Diadema, 2009). Většina refugií si ale zachovala svou vysokou biodiverzitu, čítající množství reliktních a endemických taxonů až dodnes (Gentili et al., 2015).

5. Diverzita a endemismus rostlin ve Středomořské pánvi

Středomořská pánev je jedním z 18 světových biodiverzitních „hot spotů“, roste zde přibližně 25 tisíc druhů cévnatých rostlin, patřících do více než 2 tisíce rodů, z nichž více než polovina je endemická (Comes, 2004; Vargas, 2020). Většina recentních druhů, původních v této oblasti, prošla dlouhým vývojem adaptací odrážející komplexní formování klimatu i geomorfologické procesy, které formovaly Středomořskou pánev (Médail & Diadema, 2009). Za hromaděním vysokým počtem zde přítomných taxonů a diverzity stojí kombinace dlouhodobě stabilního klimatu již od období třetihor, ale také migrace druhů ze severních, ale také jižních oblastí. Koncem třetihor, během MSC, ale také během čtvrtohorních glaciálních cyklů byly africký a euroasijský kontinent vzhledem

k významně snížené hladině moře mnohem více propojeny prostřednictvím pevninských mostů, než je to dnes, což umožnilo intenzivní migraci mezi těmito regiony (Médail & Diadema, 2009). Kolísání hladiny během plio-pleistocénních klimatických oscilací a tektonické aktivitě, docházelo k častému oddělení pevninských částí, se kterými se zároveň izolovali i všechny přítomné organismy včetně vegetace. Izolace a vhodné podmínky umožnily alopatrickou speciaci a rozvoj endemismu v plné míře (Thompson et al., 2005; Yesson et al., 2009). Proces migrace směrem do jižních oblastí se zintenzivnil především ve čtvrtohorách, kdy organismy včetně rostlin emigrovali do jižnějších zeměpisných šířek, kde našli svá útočiště, tzv. refugia, která jsou lokalizována především u pobřeží či na ostrovech, ale také ve vysokých pohořích na středomořských ostrovech a poloostrovech. (Thompson et al., 2005; Yesson et al., 2009).

Na poloostrovech severního pobřeží Středozemního moře, které se staly významnými centry biodiverzity se dodnes vyskytuje mnoho endemických a silně ohrožených druhů (Médail & Diadema, 2009).

Pyrenejský poloostrov je nejzápadněji položený poloostrov ve Středozemní pánvi, který prostřednictvím Gibraltarského průlivu představuje jediné propojení Atlantského oceánu a Středozemního moře. Je to jedno z míst, kde během MSC probíhala intenzivní transkontinentální migrace rostlin na Africký kontinent a zpátky do Evropy (Rodríguez-Sánchez et al., 2008). Není divu, že se zde zachovaly, ale také vyvinuly mnohé zajímavé a vzácné druhy rostlin. V minoritním měřítku zde jsou stálezelené sklerofylní porosty, kde dominují *Pistacia lentiscus, Olea europea, Myrtus communis,* nebo poloopadavé lesy. Svá útočiště zde nalezly třetihorní reliktní druhy, ukrývající se ve vlhkých a teplých lesích či pískovcových roklích. Patří mezi ně například sklerofylní *Laurus nobilis* nebo *Rhododendron ponticum.* Hlavním specifickým stanovištěm jsou místa s názvem herrizas, jde o vřesoviště nacházející se na hřebenech a vrcholcích hor, jež tvoří pískovcové ostrovy s nízkým pH a půdou bohatou na rozpustný hliník, který je pro většinu rostlin jedovatý. I přes to zde žije několik endemických druhů, jako například *Cistus populifolius, Quercus lusitanica* či *Erica australis* (Rodríguez-Sánchez et al., 2008). Na Pyrenejském poloostrově a oblasti severního Maroka roste endemická a vzácná masožravá rostlina, patřící do monotypické čeledi a rodu, *Drosophyllum lustinicum*, která představuje jediného zástupce masožravých rostlin severní polokoule a adaptovala se na aridní klima. Roste v písčitých půdách chudých na vodu a živiny, což umí kompenzovat karnivorií a hlubokým kořenovým systémem. Tyto adaptace si rostlina pravděpodobně vyvinula na základě nestabilních podmínek během čtvrtohorních klimatických oscilací (Garrido et al., 2003).

Mezi recentní flórou můžeme nalézt i rostliny, které svou migraci ukončily právě v této oblasti. V jihovýchodní oblasti Španělska roste rod *Teucrium,* zastoupený druhy *T. charidemi* či T. *freynii.* Další rod *Limonium* zde má více než 5 druhů, včetně *Limonium subglabrum* (Mendoza-Fernández et al., 2014).

Přibližně uprostřed Středomořské pánve se nachází Apeninský poloostrov, v jehož centrální části se rozprostírá pohoří Apeniny, které spojují Alpy na severu s jižním okrajem poloostrova a jsou na pomezí středomořského a mírného klimatu, což umožňuje unikátní životní prostředí pro mnoho endemických druhů (Vacchiano et al., 2017). Z historického hlediska jde o jednu z výrazně antropogenně zasažených oblastí, což změnilo dynamiku hlavně v lesních společenstvech (Zeder, 2008). Současně na poloostrově dominují lesy s rodem *Fagus*, který ve vyšších polohách tvoří společenství s rodem *Abies* (Vacchiano et al., 2017). I přes monotónnost ekosystémů se tyto lesy staly útočištěm mnohých endemitů (Pietro, 2009), zejména z čeledí *Asteraceae* (*rody Hieracium* a *Senecio)*, *Orchidaceae* (rod *Epipactis)* a *Ranunculaceae* (rody *Aquilegia* a *Helleborus)* (Selvi et al., 2023). Z dalších čeledí na Apeninském poloostrově roste silně ohrožená endemická bylina P*rimula palinuri* na vápencových útesech (De Micco & Aronne, 2012). V horských oblastech Kalábrie roste další ohrožená *Viola eugeniae* (Evangelista et al., 2016) spolu se *Soldanella calabrella* (Bellino et al., 2015).

Balkánský poloostrov, ležící v jižní části severního pobřeží Středomoří, ve čtvrtohorách sehrál roli jako centrum postglaciální kolonizace střední a severní části Evropy. Bylo zde zaznamenáno vysoké procento endemismu, jelikož více než třetina recentních druhů je endemických, které zde rostou na místech identifikovaných jako biodiverzitní hotspoty (G. M. Hewitt, 2011). Nejpočetnější endemické taxony patří především do čeledí *Caryophyllaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Lamiaceae* a *Fabbaceae.* Významné zastoupení tu mají také apomiktické taxony z rodů *Hieracium* a *Alchemilla* (Tomović et al., 2014). V jižnější části poloostrova lze nalézt také starodávné třetihorní relikty z čeledi *Gesneriaceae,* konkrétně *Ramonda serbica* či *R. nathaliae* (Myers et al., 2000; Rakić et al., 2014). Výjimečnou lokalitou je bezpochyby hora Olymp v Řecku, jde o jediné místo na Zemi, kde roste stenoendemický rod s jediným druhem *Jankaea heldreichii* (Vokou et al., 1990).

Ve Středozemním moři vzniklo postupně přibližně 11 tisíc ostrovů, které jsou často odlišného geomorfologického i biogeografického charakteru. Většina z nich jsou kontinentálního původu, což znamená, že v dávné minulosti byly součástí pevninské desky a během historických cyklů tektonické aktivity se odpojily a osamostatnily (před více než 20 tisíci lety). Jak již bylo řečeno, všechny velké ostrovy (s rozlohou větší než 10 km^2) i s některými menšími ostrovy a spolu s poloostrovy představují nejvýznamnější glaciální refugia ve Středozemí (Médail, 2021).

V západní části Středomořské pánve se rozléhají Baleárské ostrovy, kde největší a nejvýznamnější jsou ostrovy Mallorca a Menorca, které jsou izolované od kontinentu více než 5 milionů. Izolovány od pevniny byly i během plio-pleistocénních oscilací vodní hladiny. Tato skutečnost také významně podpořila vývoj endemismu. Mallorca je z ostrovů geomorfologicky nejrozmanitější a není divu, že zde vzniklo mnoho endemitů rostoucích na velmi malém území. Silně ohroženým paleoendemickým druhem je *Naufraga balearica* obývající vápencové skalní biotopy (Fridlender, 2001). Také zde můžeme najít na skalnatých biotopech například růžově kvetoucí endemický *Senecio*

rodriquezii nebo také *Crepis triasii* či *Launaea cervicornis* (Médail, 2021). Na Menorce zase roste stenoendemický třetihorní relikt, vždyzelený *Daphne rodriguezïi* (Calviño-Cancela et al., 2012) nebo *Anthyllis hystrix* (Médail, 2021). Dnes mají ostrovy porosty sklerofylních lesů a křovišť, ve kterých roste několik reliktních keřů *Cneorum tricoccon* nebo *Rhamnus ludovici-salvatoris* (Médail, 2021).

Dalším velkým ostrovem Středomoří je Korsika, která leží na východ od Baleárských ostrovů a severně od Sardinie, je nejhornatější ostrov Středomoří. Členitost pohoří, jehož nejvyšší vrchol Monte Cinto dosahující do výše 2 076 m a zasahující až do alpského pásu, umožnila v historii vysokou míru speciace zdejší vegetace. Mezi endemity patří například *Armeria soleirolii* či *Erodium corsicum.* Z dřevin tu významnou dominantu představuje *Pinus nigra* subsp. *laricio* (jež se vyskytuje také na Apeninském poloostrově) (Médail, 2021). V jižně položených matorrales zvyšují diverzitu endemité, jako například *Genista corsica a Stachys corsica* (Médail, 2021).

Sardinie je druhý největší ostrov Středomoří, topograficky členěný, ale narozdíl od Korsiky, ve zdejších pohořích, které jsou převážně tvořeny karbonátovými horninami, zde převládají horniny metamorfované a výlevné, a to především čedičové prohlubně. Z hlediska biodiverzity a endemismu jsou Sardinie s Korsikou značně podobné a sdílí přibližně 90 endemitů, mezi které patří vzácný geokarpní druh *Morisia monanthos*. Ve vyšších polohách téměř neexistují lesní společenstva, je to jeden z důkazů historického antropogenního zásahu v utváření krajiny na úkor biodiverzity. Tam, kde lesy přetrvaly, roste reliktní populace *Taxus baccata* nebo *Fraxinus ornus.* Nejčastější jsou matorralové formace, které kromě mnohých dalších druhů hostí např. *Euphorbia dendroides* či *Acer monspessulanum.* Celkem zde roste přibližně 290 endemitů (Fois et al., 2017; Médail, 2021).

Sicílie je největší ostrov Středomoří a nachází se jižně od Apeninského poloostrova. Je to zároveň ostrov s nejvyšší mírou antropogenního zásahu. Ostrov se vyznačuje geologickou heterogenitou. Hornaté oblasti podél celého severního pobřeží jsou kontinuálně vystřídány nížinnými oblastmi, na pobřežích pak písečnými dunami. Jeden z důvodů je fakt, že během MSC byl téměř celý pod vodou. Právě hornaté oblasti i tak zůstaly nad hladinou a tvořily refugia pro mnoho reliktních druhů, kteří jsou dnes úzce vázáni na ostrovy Sicílie. Mezi horské endemity patří např. *Petagnaea gussonei* a *Siculosciadium nebrodense*. Na jediné lokalitě, v západní části ostrova roste vysoce reliktní dřevina *Zelkova sicula* (Guarino & Pasta, 2018; Médail, 2021). Další skupina endemitů našla svá útočiště na svazích Etny. Jde o aktivní sopku, ale i přes opakovanou erupci s narušováním ekosystémů na Etně roste přibližně třetina sicilské flóry (Cambria et al., 2024) a z nichž je pětina endemická. Mezi vlajkové endemity Etny patří například *Betula aetnensis* (Médail, 2021; Pasta et al., 2022; Sciandrello et al., 2020).

Malta je malý ostrov jižně od Sicílie a i přes to, že je od sebe dělí malá vodní úžina, jedná se o africký kontinentální ostrov. Důkazem dřívějšího spojení může být přítomnost reliktních druhů,

například mezi konifery patřící *Tetraclinis articulata* nebo zástupce trav *Lygeum spartum*, jež jsou současně rozšířeny převážně v africké části Středomořské pánve (Médail, 2021).

Mezi Apeninským a Balkánským poloostrovem se rozléhá soustava různě rozlehlých a topograficky členěných takzvaných dalmatských ostrovů. Převažují zde vápencové skály a ostrovy jsou na pomezí západního chladnějšího a východního aridnějšího středomořského klimatu, což má za následek heterogenitu v rostlinné diverzitě. Mezi endemity Adriatické oblasti Balkánu patří *Centaurea friderici* či *Limonium cancellatum* (Médail, 2021; Nikolić et al., 2008).

Největší ostrovní síť ve Středomoří se nachází u Řecka, z nichž více než polovina přesahuje rozlohou 100 km^2. Leží mezi Balkánským poloostrovem a Malou Asií, je to tedy region biogeograficky propojující evropskou a asijskou floristickou oblast. Zdejší ostrovy se dají se rozdělit do skupiny ostrovů Egejského moře, s převahou metamorfovaných (mramor a břidlice) a vulkanických hornin, kde roste např. endemit *Carlina tragacanthifolia* (Médail, 2021; Panitsa et al., 2018). Do druhé skupiny patří ostrovy jako Rhodos, Karpathos a především Kréta. Ta je nejjižněji lokalizovaná a od kontinentu izolovaná více než 5 milionů let, byla tedy ochráněna před glaciálními cykly jako mnoho dalších ostrovů (Medail & Quezel, 1997). Útočiště zde proto našel významný reliktní druh *Zelkova abelicea*. Z hlediska biodiverzity Středomoří mnohem významnější druh představuje palma *Phoenix theophrasti,* což je subendemit ostrova Kréta a malého území v pobřežních oblastech jihozápadní Anatolie (García-Granero et al., 2020). Celkem na Krétě roste přes 183 endemitů (Kougioumoutzis et al., 2020; Médail, 2021), konkrétně např. *Horstrissea dolinicola* (Kljuykov et al., 2020) či *Ebenus cretica.* Hotspoty pro cévnaté rostliny se staly především horské oblasti s výškou nad 1500 m. n. m., kde rostou trpasličí keře *Hypericum kelleri* či *Polygonum idaeum* (Kougioumoutzis et al., 2020; Médail, 2021). Lesní ekosystémy v průběhu let byly ničeny lidmi kvůli vzniku pastvin pro dobytek. Spolu s rostlinnou diverzitou byly redukovány na malé a často monotónní plochy, ve kterých dominuje rod *Pinus* nebo také druh Cupressus *sempervirens*, který se vyskytuje i na dalších lokalitách ve Středomoří (Médail, 2021).

Kypr leží nejvýchodněji ze všech středomořských ostrovů a jižně od Malé Asie. Je třetím největším středomořským ostrovem a vznikl tektonickou aktivitou. Má tedy oceánský původ a s pevninou byl spojen jen krátce během MSC při oscilaci vodní hladiny. V této době byla migrace nejsnazší, a proto zde přežilo několik reliktních druhů stromů, ale také bylin. Mezi endemické dřeviny patří například *Quercus ithaburensis subsp. veneris*. V horských oblastech můžeme nalézt *Cedrus libani subsp. brevifolia* či *Quercus alnifolia.* Z dalších 95 endemitů zde roste např. *Alyssum cypricum* či *Cyclamen cyprium* (Hadjikyriakou & Hadjisterkotis, 2002; Médail, 2021; Poulakakis et al., 2013).

Důležité je ale také nezapomenout druhy rostlin, které jsou většinou endemické v rozsáhlých částech Středomoří a jsou proto považovány za významné fytogeografické prvky Středomořské pánve. Celkem se tu vyskytuje 40 druhů jehličnanů, většina z čeledi *Cupressaceae,* ale také *Pinaceae* (Rundel,

2019). Z této čeledi mohu zmínit zástupce *Pinus pinea,* který roste primárně v severních pobřežních oblastech a je vázaný na středomořské klima. Má rozsáhlé ekologické i hospodářské využití, proto se začal kulturně vysazovat především ve Španělsku, ovšem původní populace jsou čím dál ohroženější kvůli postupné klimatické změně (Mechergui et al., 2021). Rod *Pinus* společně s rodem *Abies* tvoří také četné lesní ekosystémy (Médail, 2021), které jsou domovem pro mnoho endemických druhů cévnatých rostlin z čeledí *Asteraceae, Ranunculaceae* nebo *Orchidaceae*, které jsou ostatně nejvíce zastoupenými rody cévnatých rostlin ve Středomoří (Selvi et al., 2023). Reliktní zástupce konifer je *Tetraclinis articulata*, který roste převážně na Africkém kontinentě, Pyrenejském poloostrově a Sicílii. Není vázaný a konkrétní typ podloží, ale je zřejmé, že je vázán na sušší klimatické podmínky (Esteve-Selma et al., 2012; Sánchez-Gómez et al., 2013). Snad nejznámějším a zároveň také hospodářsky velmi významným druhem je bezesporu oliva *Olea europaea* obývající celé Středomoří. Nejpůvodnější areál nebyl zatím uspokojivě objasněn, protože je tento druh na území Středomoří pěstován a šlechtěn po několika tisíciletí (Besnard & Bervillé, 2000). Z listnatých sklerofylních dřevin nelze opomenout rod *Quercus,* jehož vždyzelení sklerofylní zástupci tvoří dominantní lesní porosty ve středních i vyšších polohách. Konkrétní druhy jsou např. *Q. coccifera, Q. ilex* či *Q. alnifolia* z Kypru (Médail, 2021). Další dřevinou, hojně zastoupenou v pobřežních oblastech celého Středozemí, je *Ceratonia siliqua*. Jde o stálezelený strom, jež má pravděpodobně původ v západní části pánve, ale lidskou činností bylo jeho pěstování rozšířeno i na východ (Viruel et al., 2020). Mezi hojně rozšířené keře patří také typický sklerofylní druh *Pistacia lentiscus,* jež má podobný areál rozšíření, jako *Olea europaea* (García-Fayos & Verdú, 1998). Významným prvkem Středomořské pánve jsou zástupci palem, konkrétně z rodu datlovník (*Phoenix*). Nejznámější druh je *P. dactylifera* a dnes jde o velmi rozšířený, kulturně pěstovaný strom díky svým chutným plodům (García-Granero et al., 2020). Kromě *P. theophrasti,* druhou původní středomořskou palmou je *Chamaerops humilis,* která roste v západním Středomoří. Je schopna překonat delší období sucha a roste v nehostinných skalních podmínkách, kde hraje důležitou roli kvůli produkci semen, bohatých na lipidy a další energeticky významné sloučeniny, jež tvoří složku potravy pro herbivory (García-Castaño et al., 2014; Giovino et al., 2015). Endemickým rodem keřů Středomořské pánve, u kterého došlo dokonce k mikroradiaci druhů, je rod *Cistus* s přibližně 21 druhy (Guzmán et al., 2009). V západním Středomoří můžeme nalézt také endemického zástupce jednoděložných rostlin *Aphyllanthes monspeliensis,* obývající vápenité suché pastviny. Díky své asexuální schopnosti výkonnosti (tvorbě klonálních populací) je schopna se udržet v narušeném prostředí i navzdory měnícím se životním podmínkám (Bagaria et al., 2018; Chakroun & Hébant, 1983).

Dále bych chtěla věnovat pozornost již zmíněným geofytům, hojně zastoupeným ve Středomoří (Dafni et al., 1981). Rod *Narcissus (Amaryllidaceae)* čítá přibližně 80 druhů, z nichž většina pochází ze západního Středomoří, kde také roste nejhojněji (Santos-Gally et al., 2012; Valdés, 2002). Centrum

diverzity rodu *Crocus (Iridaceae)* je lokalizováno v Malé Asii, rod se však rozšířil do celého Středomoří a dále i směrem na východ (Pastor-Férriz et al., 2021).

6. Rod *Cyclamen* (*Primulaceae*)

Významným rodem, jehož zástupci našli svá útočiště především ve Středomořské pánvi, je rod *Cyclamen* (Yesson et al., 2009). Rod se stal populárním díky nápadné barvě květů a zajímavě vykresleným listům se brambořík staly předmětem zájmu komerčního pěstování a jejich kultivary jsou hojně využívány jako okrasné rostliny v zahradnictví (Curuk et al., 2015; Debussche et al., 2004; Yesson & Culham, 2006). Popularita brambořík nespočívá jen v jejich vzhledu, z hlíz některých druhů byly izolovány různé druhy saponinů, které byly testovány a zjistilo se, že mají například antimikrobiální nebo protizánětlivé účinky na organismus a lze je využít v lékařství (Çaliş et al., 1997; Speroni et al., 2007). Rod je zajímavý i z karyologického hlediska a právě jemu se budu věnovat podrobněji v této kapitole.

Rod *Cyclamen* (brambořík) patří do čeledi *Primulaceae* (prvosenkovité) a podčeledi *Myrsinoideae* (Larson et al., 2023; Yesson et al., 2009). V průběhu let byl tento rod *Cyclamen* několikrát přesouván mezi čeleděmi řádu *Ericales,* a to konkrétně z *Primulaceae* do *Myrsinaceae* a naopak. Poslední komplexní molekulární fylogenezí se potvrdila nejbližší příbuznost k rodu *Lysimachia* (Larson et al., 2023).

Jde o geofytní vytrvalé byliny nízkého vzrůstu se zásobní podzemní hlízou, ze které vyrůstá několik stonků, nesoucích vždy jeden květ. Listy vyrůstají z hlízy zvlášť na dlouhém řapíku, mají trojúhelníkovitý až srdčitý tvar a jsou kožovité, tmavě zelené, většinou s nápadnou stříbřitou mramorovanou kresbou na lícní straně a zespodu bývají světle zelené, ale také načervenalé. Květy jsou převislé, kalich pětičetný, koruna je různě velká a pětičetná s korunními lístky zahnutými dozadu. Barva korunních lístků se pohybuje od bílé, přes růžovou, až po karmínovou, často s tmavou skvrnou v ústí koruny. Plodem brambořík je mnohosemenná tobolka, obsahující lepkavá semena. Stopky tobolek se spirálními pohyby skrucují, sklápějí až k zemi a zatahují tobolky do půdy. Tam dozrávají i několik měsíců, v době zralosti se opět vysunou na povrch a dochází k disperzi semen (Curuk et al., 2015; Yesson et al., 2009; Yesson & Culham, 2006). Opylení je zajištěno hmyzem, konkrétně to jsou včely, ale také třásněnky. Přenos zralých semen na delší vzdálenost zprostředkovávají především mravenci, kteří hrají významnou roli v rozšiřování ekologické niky brambořík (Debussche et al., 2004).

Rozložení ročního cyklu brambořík je druhově rozmanité, doba kvetení obvykle bývá mimo období letního sucha, tedy buď v jarních nebo podzimních měsících. Některé středomořské druhy rostoucí v jižních částech areálu, jako *C. persicum,* kvetou také během zimy. Samotné kvetení trvá přibližně 2 týdny, ale u některých druhů se může protáhnout i na několik měsíců (např. *C. persicum)* (Grey-Wilson, 2015). Po odkvetení, během období sucha, část roku přežívají ve stádiu dormance kvůli

nepříznivým životním podmínkám, kdy odumře celá nadzemní část těla a nepříznivé období přečkají v podzemím hlíze. Výskyt srážek a nižších teplot indukuje opětovný růst rostliny z hlízy. Brambořík se dají rozdělit také podle toho, v jakém pořadí vyrostou listy a květy. Například u *C. persicum* rostou nejdříve listy a až poté květy, jak to bývá u většiny rostlin. Existují ale také tzv. hysterantní druhy, což znamená, že nejdříve vykvete, až poté vyrostou listy a tuto schopnost má např. *C. cilicium* (Khalafalla et al., 2020).

Původní areál výskytu, a také diverzifikační centrum, rodu *Cyclamen* je právě v celé Středomořské pánvi. Výjimkou jsou jenom tři druhy *Cyclamen somalense,* rostoucí v Somálku ve východní Africe, *C. colchicum*, který je endemitem v malé oblasti jižní Gruzie a *C. purpurascens*, který je nejseverněji rostoucím druhem, zasahujícím až do střední Evropy (Grey-Wilson, 2003, 2015; Khalafalla et al., 2020). Jednotlivé taxony brambořík mají různý areál výskytu. Některé se vyskytují na rozsáhlých územích, jiné druhy vykazují různou míru endemismu, přesto se areál rozšíření pohybuje u většiny druhů do rozlohy 60 km^2 (Yesson et al., 2009). Jejich ekologická stanoviště bývají nejčastěji skalnaté lesní či křovité ekosystémy s humózní půdou v pobřežních oblastech s nízkou nadmořskou výškou. Několika druhům však vyhovují také živinami chudé půdy terra rossa nebo život ve škvírách vápencových skal vysokohorských oblastí, především v oblasti Malé Asie (Debussche et al., 2004).

Již několik desetiletí vědci zkoumali jak evoluční vztahy, tak i taxonomickou identitu a biogeografické otázky v rámci celého rodu *Cyclamen* na základě morfologických, karyologických, chorologických, ale také genetických analýz, založených na (ne)kódujících úsecích jaderné, chloroplastové i mitochondriální DNA (Anderberg et al., 2000; Compton et al., 2004; Cornea-Cipcigan et al., 2023; Larson et al., 2023; Mao et al., 2023; Slovák et al., 2012; Yesson et al., 2009). V roce 2003 provedl Grey-Wilson poslední taxonomickou revizi celého rodu *Cyclamen*, která byla následně konfrontována s výsledky molekulárně fylogenetických studií (Compton et al., 2004; Yesson et al., 2009). Rod obsahuje čtyři hlavní evoluční linie, které odpovídají čtyřem podrodům, konkrétně *Cyclamen, Eucosme, Gyrophoebe* a *Psilanthum* (Anderberg et al., 2000; Compton et al., 2004; Yesson et al., 2009). Od té doby proběhlo ještě několik výzkumů ohledně počtu rozeznávaných taxonů brambořík, na jejíž základě dnes do rodu patří 25 taxonů (Cambria et al., 2024; Culham & Konyves, 2014). Výsledky evoluční a biogeografické studie Yesson et al. (2009) prokázaly, že terminální linie ve fylogenetickém stromu rodu tvoří dva až tři příbuzné druhy, které byly během plio-pleistocénních cyklů geograficky odděleny a dále diverzifikovány alopatrickou speciací. Navzdory alopatrické speciaci se u většiny blízce příbuzných taxonů nevyvinula reprodukční bariéra a tedy se může většina z nich vzájemně křížit a vytvářet hybridní jedince (Thompson et al., 2018).

I když je tento rod intenzivně zkoumán mnoho desetiletí, doposud překvapivě málo je prozkoumaná jeho karyologická variabilita, i když se jedná o jednu ze základních biologických charakteristik druhů a rodů. Mnoho druhů má známý počet chromozomů a ploidii, ale i přes to u některých nově vyčleněné

poddruhů tyto hodnoty nejsou známy (např. *C. parviflorum subsp. subalpinum, C. graecum subsp. candicum* a *C. somalense).*

Další neprobádanou informací zůstává velikost genomu, která je známá podle dostupné literatury jen u sedmi druhů (*Plant DNA C-values Database | Royal Botanic Gardens, Kew*, b.r.).

5.1. Podrod *Cyclamen*

Do podrodu *Cyclamen* patří několik blízce příbuzných taxonů, a to *C. africanum, C. brulloi, C. confusum, C. hederifolium* a dvojice druhů *C. purpurascens* a *c. colchicum*. V rámci *C. hederifolium* a *C. purpurascens* se ještě rozeznávají vnitrodruhové taxony (Anderberg et al., 2000; Compton et al., 2004; Yesson et al., 2009). Druhy podrodu *Cyclamen* kvetou převážně v podzimních měsících, ale *C. purpurascens* a *C. colchicum* jsou jediní zástupci rodu, kteří začínají kvést již v letních měsících, což je adaptace na podmínky mírného pásma, kde se vyskytují (Grey-Wilson, 2003; Kučera et al., 2013; Slovák et al., 2012). Polymorfní, široce rozšířený *C. hederifolium* roste od jihovýchodní Francie přes Korsiku, Sardinii, Apeninský a Balkánský poloostrov, až k západnímu pobřeží Turecka, kde upřednostňují xeričtější otevřená stanoviště (Cambria et al., 2024). V rámci druhu se rozeznávají dva poddruhy *C. hederifolium subsp. crassifolium* a *C. hederifolium subsp. hederifolium*. Nominátní podrod roste v celém areálu druhu, zatímco *C. h. subsp. crassifolium* pochází z řeckých ostrovů a Peloponéského poloostrova. V nedávné době byly popsané dva nové taxony, a to *C. confusum* a *C. brulloi*. První z nich je úzce endemický v severozápadním pobřeží Kréty, zatímco ten druhý roste na omezeném území Sicílie na karbonátových horninách (Cambria et al., 2024; Cornea-Cipcigan et al., 2023). Posledním druhem je *C. africanum* z dubových lesů pobřeží severní Afriky (oblast Alžírska a Tunisu) (Debussche et al., 2004).

1. Obr. Cyclamen africanum, Botanická zahrada Přf UK, Foto: Dominika Čížková,

Z karyologického hlediska je tato skupina druhů vysoce variabilní, jelikož oba poddruhy *C. hederifolium* jsou diploidní 2n = 2x = 34. Další dva druhy *C. africanum* a *C. brulloi* jsou tetraploidi s 2n = 4x = 68 a poslední *C. confusum* je dokonce hexaploidní 2n = 6x = 102 (Cambria et al., 2024; Cornea-Cipcigan et al., 2023; Rice et al., 2015). Velikost genomu je známá ale jen u *C. hederifolium*, 1C hodnota je 2,98 pg (Bennett et al., 1998).

Druhou skupinu tvoří dva příbuzné druhy, avšak s velmi odlišným areálem výskytu. *C. colchicum* roste v jihozápadním Kavkazu (Grey-Wilson, 2003; Kučera et al., 2013; Slovák et al., 2012). V rámci druhu *C. purpurascens* se rozlišují dva poddruhy, areál výskytu nominátního poddruhu pokrývá celé Alpy, hory centrálního Balkánu a zasahuje až do střední Evropy do Západních Karpat, zatímco *C. purpurascens subsp. immaculatum* je endemitem malé oblasti v Západních Tatrách (Kučera et al., 2013; Slovák et al., 2012). Všichni

zástupci této skupiny si mohou dovolit kvést v letních měsících, neboť v jejich areálu výskytu nepanuje suché středomořské klima (Bavcon & Ravnjak, 2023; Grey-Wilson & Wilford, 1998; Kučera et al., 2013; Rice et al., 2015; Slovák et al., 2012). *C. purpurascens* je jediný druh, u kterého byla udělaná podrobná cytogeografická studie variability velikosti genomu a ploidní úrovně, kde absolutní velikost genomu byla v celém areálu značně konstantní a pohybovala se v rozmezí 1C = 3,31 až 3,46 a 6,92 pg (Kučera et al., 2013; Temsch et al., 2010).

5.2. Podrod *Eucosme*

Zástupci tohoto podrodu jsou vesměs teplomilné druhy rostoucí v pobřežních oblastech severní a východní Afriky a východního Středomoří. Patří sem *C. graecum, C. persicum, C. maritimum, C. rohlfsianum* a *C. somalense.* Taxony této linie rostou na suchých, křovitých a skalnatých biotopech s vápencovým podložím, jsou však variabilní nejen svou morfologií, ale také fenologií. Většina taxonů kvete na podzim, ale například různé populace *C. persicum* kvetou od pozdního podzimu až do jara (na základě čeho se odlišují také dvě variety *C. persicum var. persicum*, kvetoucí v zimě a zjara, a *C. persicum var. autumnale,* kvetoucí na podzim). Druh má disjunktní areál s většinovou populací rostoucích ve východním Středomoří, ale také malým areálem v severní Africe v Tunise (Grey-Wilson, 2003). Dále sem patří polymorfní druhový komplex, čítající několik taxonů z okruhu *C. graecum*, rostoucí v pobřežních oblastech egejského moře. V rámci *C. graecum* se rozlišují dva poddruhy, a to *C. graecum subsp. graecum* rostoucí v širším areálu pobřežních oblastí mezi Balkánským poloostrovem a Malou Asií a *C. graecum subsp. candicum,* který je roste endemicky jen n a Krétě. *C. maritimum* roste na Rhodosu a jižním pobřeží Turecka (Cornea-Cipcigan & Margaoan, 2025; Culham & Konyves, 2014). Poslední dva taxony mají malé areály v odlehlých oblastech hlavního rozšíření rodu. *C. rohlfsianum* se vyznačuje typickými zubatě laločnatými listy připomínajícími listy javoru a roste v izolované oblasti Kyrenaika v Libyi. Na druhé straně *C. somalense* má malý areál v severovýchodní Africe, konkrétně v Somálsku. Z karyologického hlediska je i tato skupina variabilní s přítomností polyploidních cytotypů. *C. rohlfsianum* je tetraploidní s 2n = 4x = 96, zatímco u *C. somalense* chromozomální počet ani velikost genomu nejsou známy (pozoroval Rice et al., 2015). Oba variabilní druhy, *C. graecum* a *C persicum,* představují polyploidní druhové komplexy. *C. persicum* má minimálně dva různé cytotypy, a to diploidní 2 x= 2x = 48 i tetraploidní 2n = 4x = 96. Haploidní cytotyp 2n = x = 24 byl získán uměle v laboratoři pomocí somatických kultur z prašníků (Ishizaka, 2003; Ishizaka & Uematsu, 1993). Při šlechtění nových kultivarů ale dochází ke vzniku triploidních

2. Obr. Cyclamen graecum subsp. graecum, Botanická zahrada Přf UK, Foto: Dominika Čížková

2n = 3x = 72 nebo aneuploidních cytotypů s počtem chromozomů 2n = 90, 92, 94 nebo 95 (Ishizaka, 2003). Informace o velikosti genomu v rámci této linie jsou zatím fragmentární. Velikost genomu byla stanovená pouze u kultivaru *C. persicum var. Flamed*, a to na hodnotu 1,59 pg (Winkelmann et al., 1998). U druhu *C. maritimum* byla zjištěna velikost genomu 2,31 pg při 1C (Veselý et al., 2011).

5.3. Podrod *Psilanthum*

Zástupci podrodu *Psilanthum* se vyznačují kvetením v jarním období (Cornea-Cipcigan & Margaoan, 2025). Tento podrod zahrnuje několik blízce příbuzných taxonů okruhu *C. repandum*. Samotný *C. repandum* zahrnuje několik vnitrodruhových taxonů na úrovni variety. Nominátní varieta se vyskytuje v celém areálu druhu, tedy na Apeninském a Balkánském poloostrově a na ostrovech jako jsou Sicílie, Sardinie a Korsika. Na druhé straně, *C. repandum var. baborense* je úzký endemit Alžírska. Od *C. repandum* se diverzifikovalo několik, většinou ostrovních endemitů, které se vyskytují ve výraznějších částech severního pobřeží Středomoří. Nejzajímavějším z nich je *C. balearicum,* který roste na Baleárských ostrovech a na jižním pobřeží Francie (Debussche & and Quézel, 1997; Debussche & Thompson, 2003). *C. creticum* se nachází na Krétě a *C. rhodium subsp. rhodium* roste na Rhodosu a některých okolních ostrovech v Egejském moři. Jeho příbuzné druhy, *C. rhodium subsp. vividum* a *C. rhodium subsp. peloponnesiacum*, rostou v jižní části poloostrova Peloponés (Cornea-Cipcigan et al., 2019; Greilhuber, 1989).

Zástupci této linie jsou výlučně diploidní se dvěma základními cytotypy mající 2n = 2x = 20 a nebo 22 chromozomů (Grey-Wilson, 2002). Velikost genomu u taxonů této linie není známá.

5.4. Podrod *Gyrophoebe*

Monofyletická linie *Gyrophoebe* obsahuje dvě výrazné evoluční linie, jejichž zástupci jsou morfologicky a fenologicky značně heterogenní. To také odráží nekonzistentní zařazení jednotlivých taxonů do konkrétních druhových sérií či skupin (Compton et al., 2004). První linii tvoří úzce příbuzné druhy, které rostou v horských oblastech východního Středomoří a Malé Asie, a tedy dobře snášejí chladné horské podmínky. Patří sem tři na jaře kvetoucí druhy, endemité horských oblastí v Malé Asii, rostoucí v severojižním transektu: *C. libanoticum*, endemické pohoří Libanon v Libanonu; *C. pseudibericum*, rostoucí v několika pohořích jižního Turecka a severní Sýrie; a *C. parviflorum*, obývající Pontské hory při jižním pobřeží Černého moře. Posledním zástupcem je *C. cyprium*, endemit Kypru, který kvete v zimě a brzy zjara (Cornea-Cipcigan et al., 2023; Debussche et al., 2004; Grey-Wilson, 2003; Zare et al., 2023).

Druhou podlinii tvoří opět druhy kvetoucí jak na podzim, tak i na jaře. Více z nich snáší nízké teploty i během kvetení, a proto dokáží kvést již v zimních měsících až do začátku jara, často ještě pod sněhem. Mezi takové druhy patří taxony z okruhu C. coum, s rozsáhlým areálem výskytu téměř kolem celého Černého moře a na západě Arabského poloostrova, *C. elegans*, endemit pohoří kolem jižní části Kaspického moře, a *C. alpinum*, pocházející z jižního Turecka. Poslední skupinu tvoří

na podzim kvetoucí druhy C. *cilicium, C. intaminatum* a *C. mirabile,* endemicky se vyskytující v horách západní a jižní Anatolie (Cornea-Cipcigan et al., 2019; Curuk et al., 2015; Grey-Wilson, 2015; İzgü et al., 2016).

Z uvedeného vyplývá, že karyologická variabilita rodu *Cyclamen* je jen málo prozkoumána. U většiny druhů byl zjištěn počet chromozomů a ploidní úroveň pouze u několika málo rostlin, přičemž více druhů má značnou oblast geografického rozšíření, a tedy mohlo dojít k diverzifikaci v počtu chromozomů či ploidní úrovni. Mnohem méně jsou prozkoumána data o velikosti genomu v rámci rodu *Cyclamen,* a tedy není známi nic o asociacích mezi velikosti genomu, velikostí areálu, ekologii nebo fenologii jednotlivých taxonů.

6. Závěr

Středomořská pánev je jednou z nejvýznamnějších biogeografických oblastí na planetě, jež je výsledkem dlouhodobých paleogeologických a paleoklimatických událostí a které vytvořily současné stabilní klima s komplexním topografickým prostředím. Středomoří je považováno za ohnisko biodiverzity, neboť během glaciálních oscilací vznikaly místa zvaná refugia, která byla lokalizována na poloostrovech a ostrovech, často v horských masivech či roklinách, kde se rostliny mohly ukrýt ve stabilním mikroklimatickém prostředí, které jim umožnilo nejen přežít, ale dál se vyvíjet, diverzifikovat a specializovat na různá prostředí. Vzhledem k dlouhodobě stabilnímu klimatu a výrazně heterogennímu georeliéfu se celková diverzita rostlin zvýšila. V současné době ve Středomořské pánvi roste více než 25 tisíc cévnatých druhů rostlin, z nichž je více než polovina endemická.

I přes tuto skutečnost musely rostliny ve Středomoří čelit a přizpůsobit se specifickým ekologickým podmínkám, jako je půda chudá na živiny a vláhu, intenzivní letní sucho a s ním spojené požáry, což jsou limitující faktory pro růst rostlin. Důležitým faktorem od konce čtvrtohor je také extenzivní antropogenní vliv, neboť tato oblast je obydlená po několik tisíciletí a lidé si krajinu přetvořili v osídlené plochy, zemědělská pole a pastviny pro vlastní potřeby.

Vhodnou modelovou skupinu pro sledování vývoje adaptivních procesů ve Středomoří je rod *Cyclamen*. Jde o geofyty s podzemní hlízou, ve které mají zásobní látky a díky čemuž jsou schopni přežít nepříznivé podmínky (např. požár či období sucha) i po úhynu nadzemní části těla a při vhodných podmínkách může vyrůst z hlízy nová rostlina. Jsou to nápadně kvetoucí rostliny s barevnými květy a zajímavě tvarovanými listy, většinou s výraznou barevnou ornamentací, díky čemuž si získaly pozornost vědců i zahradníků. Rod *Cyclamen* byl intenzivně zkoumán z morfologického, karyologického, genetického, fenologického, ale také chorologického hlediska. Navzdory tomu se mnoho informací o těchto atraktivních rostlinách stále neví a mnohdy chybí i základní biologické údaje. Oblastí, která stojí za větší probádání, je karyologická variabilita druhu. Podle dostupné literatury je u většiny druhů známá ploidie i počet chromozomů, co ovšem není probádáno téměř vůbec, je velikost genomu. Zajímavou otázkou je vztah velikosti genomu s ekologickými nároky či geografickou distribucí jednotlivých linií a druhů. Velikost genomu může být nápomocná při pochopení evolučních mechanismů, které vedly k diverzifikaci a speciaci v rámci tohoto atraktivního středomořského rodu.

Bibliografie

Anderberg, A. A., Trift, I., & Källersjö, M. (2000). Phylogeny of *Cyclamen* L. (*Primulaceae*): Evidence from morphology and sequence data from the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Plant Systematics and Evolution*, *220*(3), 147–160. https://doi.org/10.1007/BF00985043

Arianoutsou-Faraggitaki, M. (1985). Desertification by overgrazing in Greece: The case of Lesvos island. *Journal of Arid Environments*, *9*(3), 237–242. https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)31325-9

Bagaria, G., Rodà, F., Clotet, M., Míguez, S., & Pino, J. (2018). Contrasting habitat and landscape effects on the fitness of a long-lived grassland plant under forest encroachment: Do they provide evidence for extinction debt? *Journal of Ecology*, *106*(1), 278–288. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12860

Bavcon, J., & Ravnjak, B. (2023). New Varieties of the Common *Cyclamen (Cyclamen purpurascens* Mill.) in Slovenia. *Horticulturae*, *9*(2), Article 2. https://doi.org/10.3390/horticulturae9020206

Bellino, A., Bellino, L., Baldantoni, D., & Saracino, A. (2015). Evolution, ecology and systematics of *Soldanella* (*Primulaceae*) in the southern Apennines (Italy). *BMC Evolutionary Biology*, *15*(1), 158. https://doi.org/10.1186/s12862-015-0433-y

Bennett, M. D., Leitch, I. J., & Hanson, L. (1998). DNA Amounts in Two Samples of Angiosperm Weeds. *Annals of Botany*, *82*, 121–134. https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0785

Bertini, A. (1994). Messinian-Zanclean vegetation and climate in North-Central Italy. *Historical Biology*, *9*(1–2), 3–10. https://doi.org/10.1080/10292389409380483

Bertini, A., & Martinetto, E. (2008). Messinian to Zanclean vegetation and climate of Northern and Central Italy. *Bollettino Della Società Paleontologica Italiana*, *47*, 105–121.

Bertini, A., Niccolini, G., Gennari, R., Lozar, F., Menichetti, E., Natalicchio, M., & Dela Pierre, F. (2024). Terrestrial and marine dynamics on the brink of the Messinian salinity crisis: A wet scenario from the northern Mediterranean. *Global and Planetary Change*, *233*, 104362. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2024.104362

Besnard, G., & Bervillé, A. (2000). Multiple origins for Mediterranean olive (*Olea europaea L. ssp. Europaea*) based upon mitochondrial DNA polymorphisms. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, *323*(2), 173–181. https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)00118-9

Blanc, P.-L. (2000). Of sills and straits: A quantitative assessment of the Messinian Salinity Crisis. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *47*(8), 1429–1460. https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00113-2

Blanc, P. L. (2002). The opening of the Plio-Quaternary Gibraltar Strait: assessing the size of a cataclysm. *Geodinamica acta*, *15*(5-6), 303-317.

Blondel, J. (2010). *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*. Oxford University Press, USA.

Bochet, E., Poesen, J., & Rubio, J. L. (2000). Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms*, *25*(8), 847–867. https://doi.org/10.1002/1096-9837(200008)25:8<847::AID-ESP103>3.0.CO;2-Q

Çaliş, İ., Şatana, M. E., Yürüker, A., Demirdamar, R., Alaçam, R., Tanker, N., Rüegger, H., & Sticher, O. (1997). Triterpene Saponins from *Cyclamen mirabile* and Their Biological Activities. *Journal of Natural Products*, *60*(3), 315–318. https://doi.org/10.1021/np960658j

Calviño-Cancela, M., Escudero, M., Rodríguez-Pérez, J., Cano, E., Vargas, P., Velo-Antón, G., & Traveset, A. (2012). The role of seed dispersal, pollination and historical effects on genetic patterns of an insular plant that has lost its only seed disperser. *Journal of Biogeography*, *39*(11), 1996–2006. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02732.x

Cambria, S., Giusso del Galdo, G., Minissale, P., Tavilla, G., & Salmeri, C. (2024). *Cyclamen brullo*i (*Primulaceae*), a new species from Sicily (Italy). *Kew Bulletin*, *79*(3), 653–670. https://doi.org/10.1007/s12225-024-10207-2

Comes, H. P. (2004). The Mediterranean region – a hotspot for plant biogeographic research. *New Phytologist*, *164*(1), 11–14. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01194.x

Compton, J., Clennet, J. C. B., & Culham, A. (2004). Nomenclature in the dock. Overclassification leads to instability: A case study in the horticulturally important genus *Cyclamen* (*Myrsinaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, *146*(3), 339–349. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00322.x

Cornea-Cipcigan, M., & Margaoan, R. (2025). Advances in *Cyclamen* spp. Breeding Strategies: Conservation, Genomic Designing, and Stress Resilience. In J. M. Al-Khayri, S. M. Jain, & M. A. Wani (Ed.), *Breeding of Ornamental Crops: Potted Plants and Shrubs* (s. 29–67). Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-80060-3_2

Cornea-Cipcigan, M., Pamfil, D., Sisea, C., Gavriș, C., Da Graça Ribeiro Campos, M., & Mărgăoan, R. (2019). A review on *Cyclamen* species: transcription factors vs. pharmacological effects. *Acta Poloniae Pharmaceutica - Drug Research*, *76*(6), 919–938. https://doi.org/10.32383/appdr/111762

Cornea-Cipcigan, M., Pamfil, D., Sisea, C. R., & Margaoan, R. (2023). Characterization of *Cyclamen* genotypes using morphological descriptors and DNA molecular markers in a multivariate analysis. *Frontiers in Plant Science*, *14, 1100099*. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1100099

Cowling, R. M., Potts, A. J., Bradshaw, P. L., Colville, J., Arianoutsou, M., Ferrier, S., Forest, F., Fyllas, N. M., Hopper, S. D., Ojeda, F., Procheş, Ş., Smith, R. J., Rundel, P. W., Vassilakis, E., & Zutta, B. R. (2014). Variation in plant diversity in Mediterranean-climate ecosystems: The role of climatic and topographical stability. *Journal of Biogeography*, *42*(3), 552–564. https://doi.org/10.1111/jbi.12429

Cowling, R. M., Rundel, P. W., Lamont, B. B., Arroyo, M. K., & Arianoutsou, M. (1996). Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*(9), 362–366. https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10044-6

Culham, A., & Konyves, K. (2014). The *Cyclamen graecum* group, how many species? *Cyclamen*, *38*(2), Article 2.

Curuk, P., Sogut, Z., Bozdogan, E., Izgu, T., Sevindik, B., Mohammad Tagipur, E., Teixeira da Silva, J. A., Serce, S., Aka Kacar, Y., & Yalcin Mendi, Y. (2015). Morphological characterization of *Cyclamen* sp. Grown naturally in Turkey: Part I. *South African Journal of Botany*, *100*, 7–15. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.03.199

Dafni, A., Shmida, A., & Avishai, M. (1981). Leafless autumnal-flowering geophytes in the Mediterranean region—Phytogeographical, ecological and evolutionary aspects. *Plant Systematics and Evolution*, *137*(3), 181–193. https://doi.org/10.1007/BF00989872

Davis, P. H. (1951). Cliff Vegetation in the Eastern Mediterranean. *The Journal of Ecology*, *39*(1), 63. https://doi.org/10.2307/2256628

De Micco, V., & Aronne, G. (2012). Occurrence of morphological and anatomical adaptive traits in young and adult plants of the rare Mediterranean cliff species *Primula palinuri* Petagna. *The Scientific World Journal*, *2012*(1), 471814. https://doi.org/10.1100/2012/471814

Debussche, M., & and Quézel, P. (1997). *Cyclamen repandum* Sibth. & Sm. en Petite Kabylie (Algérie): Un témoin biogéographique méconnu au statut taxinomique incertain. *Acta Botanica Gallica*, *144*(1), 23–33. https://doi.org/10.1080/12538078.1997.10515750

Debussche, M., Garnier, E., & Thompson, J. D. (2004). Exploring the causes of variation in phenology and morphology in Mediterranean geophytes: A genus-wide study of *Cyclamen*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *145*(4), 469–484. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00298.x

Debussche, M., & Thompson, J. D. (2003). Habitat differentiation between two closely related Mediterranean plant species, the endemic *Cyclamen balearicum* and the widespread *C. repandum*. *Acta Oecologica*, *24*(1), 35–45. https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)00006-1

Deneke, E., & Günther, K. (1981). Petrography and arrangement of Tertiary graywacke and sandstone sequences of the Northern Apennines. *Sedimentary Geology*, *28*(3), 189–230. https://doi.org/10.1016/0037-0738(81)90065-8

Denton, G. H., Anderson, R. F., Toggweiler, J. R., Edwards, R. L., Schaefer, J. M., & Putnam, A. E. (2010). The last glacial termination. *Science*, *328*(5986), 1652–1656. https://doi.org/10.1126/science.1184119

Di Biase, L., Pace, L., Mantoni, C., & Fattorini, S. (2021). Variations in Plant Richness, Biogeographical Composition, and Life Forms along an Elevational Gradient in a Mediterranean Mountain. *Plants*, *10*(10), 2090. https://doi.org/10.3390/plants10102090

El Karmoudi, Y., Krigas, N., Chergui El Hemiani, B., Khabbach, A., & Libiad, M. (2025). In Situ Conservation of *Orchidaceae* Diversity in the Intercontinental Biosphere Reserve of the Mediterranean (Moroccan Part). *Plants*, *14*(8), Article 8. https://doi.org/10.3390/plants14081254

Esteve-Selma, M. A., Martínez-Fernández, J., Hernández-García, I., Montávez, J. P., López-Hernández, J. J., & Calvo, J. F. (2012). Potential effects of climatic change on the distribution of *Tetraclinis articulata*, an endemic tree from arid Mediterranean ecosystems. *Climatic Change*, *113*(3), 663–678. https://doi.org/10.1007/s10584-011-0378-0

Evangelista, A., Frate, L., Carranza, M. L., Attorre, F., Pelino, G., & Stanisci, A. (2016). Changes in composition, ecology and structure of high-mountain vegetation: A re-visitation study over 42 years. *AoB Plants*, *8*, plw004. https://doi.org/10.1093/aobpla/plw004

Fauquette, S., Suc, J.-P., Bertini, A., Popescu, S.-M., Warny, S., Bachiri Taoufiq, N., Perez Villa, M.-J., Chikhi, H., Feddi, N., Subally, D., Clauzon, G., & Ferrier, J. (2006). How much did climate force the Messinian salinity crisis? Quantified climatic conditions from pollen records in the Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *238*(1), 281–301. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.029

Fenu, G., Carboni, M., Acosta, A. T. R., & Bacchetta, G. (2013). Environmental factors influencing coastal vegetation pattern: New insights from the Mediterranean Basin. *Folia Geobotanica*, *48*(4), 493–508. https://doi.org/10.1007/s12224-012-9141-1

Flower, B. P., & Kennett, J. P. (1993). Middle Miocene ocean-climate transition: High-resolution oxygen and carbon isotopic records from Deep Sea Drilling Project Site 588A, southwest Pacific. *Paleoceanography*, *8*(6), 811–843. https://doi.org/10.1029/93PA02196

Fois, M., Fenu, G., Cañadas, E. M., & Bacchetta, G. (2017). Disentangling the influence of environmental and anthropogenic factors on the distribution of endemic vascular plants in Sardinia. *PLoS One*, *12*(8), e0182539. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182539

Fridlender, A. (2001). *Naufraga balearica Constance & Cannon (Apiaceae); description, écologie, répartition et projets de conservation en Corse*. *13*(1), 7–24. https://doi.org/10.3406/jobot.2001.1823

García-Castaño, J. L., Terrab, A., Ortiz, M. Á., Stuessy, T. F., & Talavera, S. (2014). Patterns of phylogeography and vicariance of *Chamaerops humilis* L. (*Palmae*). *Turkish Journal Of Botany*, *38*, 1132–1146. https://doi.org/10.3906/bot-1404-38

García-Fayos, P., & Verdú, M. (1998). Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica*, *19*(4), 357–366. https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80040-4

García-Granero, J. J., Skoula, M., Sarpaki, A., Cárdenas, M., Madella, M., & Bogaard, A. (2020). A Long-Term Assessment of the Use of *Phoenix theophrasti* Greuter (Cretan Date Palm): The Ethnobotany and Archaeobotany of a Neglected Palm. *Journal of Ethnobiology*, *40*(1), 101–114. https://doi.org/10.2993/0278-0771-40.1.101

Garrido, B., Hampe, A., Marañón, T., & Arroyo, J. (2003). Regional differences in land use affect population performance of the threatened insectivorous plant *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). *Diversity and Distributions*, *9*(5), 335–350. https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00029.x

Gentili, R., Bacchetta, G., Fenu, G., Cogoni, D., Abeli, T., Rossi, G., Salvatore, M. C., Baroni, C., & Citterio, S. (2015). From cold to warm-stage refugia for boreo-alpine plants in southern European and Mediterranean mountains: The last chance to survive or an opportunity for speciation? *Biodiversity*, *16*(4), 247–261. https://doi.org/10.1080/14888386.2015.1116407

Giovino, A., Marino, P., Domina, G., Rapisarda, P., Rizza, G., & Saia, S. (2015). Fatty acid composition of the seed lipids of *Chamaerops humilis* L. natural populations and its relation with the environment. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, *149*(4), 767–776. https://doi.org/10.1080/11263504.2013.870249

Greilhuber, J. (1989). Karyotype structure and evolution in *Cyclamen L. subgen. Psilanthum* Schwz. (*Primulaceae*). *Flora*, *183*(1–2), 103–113. https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31545-1

Grey-Wilson, C. (2002). *Clematis, the genus: A comprehensive guide for gardeners, horticulturists and botanists*. Timber Press (OR). https://cir.nii.ac.jp/crid/1130000795521414144

Grey-Wilson, C. (2003). *Cyclamen: a guide for gardeners, horticulturists and botanists*. New Edition. London: Batsford

Grey-Wilson, C. (2015). *Cyclamen*. Batsford Books.

Grey-Wilson, C., & Wilford, R. (1998). Plate 347. *Cyclamen colchicum*. *Curtis's Botanical Magazine*, *15*(3), 180-185.

Guardiola, M., & Sáez, L. (2023). Are Mediterranean island mountains hotspots of taxonomic and phylogenetic biodiversity? The case of the endemic flora of the Balearic islands. *Plants*, *12*(14), Article 14. https://doi.org/10.3390/plants12142640

Guarino, R., & Pasta, S. (2018). Sicily: The island that didn't know to be an archipelago. *Berichte Der Reinhold-Tuxen-Gesellschaft*, 133–148.

Guzmán, B., Lledó, M. D., & Vargas, P. (2009). Adaptive Radiation in Mediterranean *Cistus* (*Cistaceae*). *PLoS One*, *4*(7), e6362. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006362

Hadjikyriakou, G., & Hadjisterkotis, E. (2002). Die adventiven Pflanzen von Zypern mit neuen Aufzeichnungen von eingewanderten Arten. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, *48*, 59-71.

Haq, B., Gorini, C., Baur, J., Moneron, J., & Rubino, J.-L. (2020). Deep Mediterranean's Messinian evaporite giant: How much salt? *Global and Planetary Change*, *184*, 103052. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.103052

Harding, A., Palutikof, J. (2009). The Climate System. In J. Woodward (Ed.), *The Physical Geography of the Mediterranean* (s. 0). Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/oso/9780199268030.003.0013

Hart, H. (1997). Diversity within Mediterranean „*Crassulaceae*". *Lagascalia*, *19*(1), 93–100.

Hasanuzzaman, M. (2020). *Plant ecophysiology and adaptation under climate change: Mechanisms and perspectives I: general consequences and plant responses*. Springer. http://ebookcentral.proquest.com/lib/cuni/detail.action?docID=6215551

Hays, J., Imbrie, J., & Shackleton, N. (1976). Variations in the Earth's orbit: Pacemaker of the Ice Ages. *Science*, *194*(4270), 1121–1132. https://doi.org/10.1126/science.194.4270.1121

Haywood, A. M., Sellwood, B. W., & Valdes, P. J. (2000). Regional warming: Pliocene (3 Ma) paleoclimate of Europe and the Mediterranean. *Geology*, *28*(12), 1063–1066. https://doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28<1063:RWPMPO>2.0.CO;2

Head, M. J., Gibbard, P., & Salvador, A. (2008). The Quaternary: Its character and definition. *Episodes*, *31*(2), Article 2.

Hesp, P. A. (1991). Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environments*, *21*(2), 165–191. https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)30681-5

Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, *405*(6789), 907–913. https://doi.org/10.1038/35016000

Hewitt, G. (2008). Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, *68*(1–2), 87–112. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x

Hewitt, G. M. (2011). Mediterranean Peninsulas: The Evolution of Hotspots. In F. E. Zachos & J. C. Habel (Ed.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas* (s. 123–147). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_7

Hsü, K. J., Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M. B., Erickson, A., Garrison, R. E., Kidd, R. B., Mèlierés, F., Müller, C., & Wright, R. (1977). History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, *267*(5610), 399–403. https://doi.org/10.1038/267399a0

Hughes, P. D. (2022). Chapter 46—Concept and global context of the glacial landforms from the Last Glacial Maximum. In D. Palacios, P. D. Hughes, J. M. García-Ruiz, & N. Andrés (Ed.), *European Glacial Landscapes* (s. 355–358). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823498-3.00039-X

Hughes, P. D., Woodward, J., & Gibbard, P. (2006). Late Pleistocene glaciers and climate in the Mediterranean. *Global and Planetary Change*, *50*(1–2), 83–98. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2005.07.005

Chakroun, S., & Hébant, C. (1983). Developmental anatomy of *Aphyllanthes monspeliensis*, a herbaceous Monocotyledon with secondary growth. *Plant Systematics and Evolution*, *141*(3), 231–241. https://doi.org/10.1007/BF00989004

Ishizaka, H. (2003). Cytogenetic studies in *Cyclamen persicum, C. graecum (Primulaceae)* and their hybrids. *Plant Systematics and Evolution*, *239*(1), 1–14. https://doi.org/10.1007/s00606-002-0261-6

Ishizaka, H., & Uematsu, J. (1993). Production of Plants from Pollen in *Cyclamen persicum* Mill. Through Anther Culture. *Japanese Journal of Breeding*, *43*(2), 207–218. https://doi.org/10.1270/jsbbs1951.43.207

İzgü, T., Sevindik, B., Çürük, P., Şimşek, Ö., Aka Kaçar, Y., Teixeira da Silva, J. A., & Yalçın Mendi, Y. (2016). Development of an efficient regeneration protocol for four Cyclamen species endemic to Turkey. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, *127*, 95-113. https://doi.org/10.1007/s11240-016-1033-2

Janis, C. M. (1993). Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, cegetation, and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *24*, 467–500.

Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, *16*(8), 406–411. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002

Khalafalla, M. M., Menesy, F., Magouz, M. R., & Hamed, E. B. (2020). Growth and flowering of endemic wild Libyan geophyte, *Cyclamen rohlfsianum* Ascher, with a high ornamental value. *Applied Ecology and Environmental Research*, *18*(3), 4583–4594. https://doi.org/10.15666/aeer/1803_45834594

Kljuykov, E. V., Petrova, S. E., Degtjareva, G. V., Zakharova, E. A., Samigullin, T. H., & Tilney, P. M. (2020). A taxonomic survey of monocotylar Apiaceae and the implications of their morphological diversity for their systematics and evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *192*(3), 449–473. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz095

Kougioumoutzis, K., Kokkoris, I. P., Panitsa, M., Trigas, P., Strid, A., & Dimopoulos, P. (2020). Spatial Phylogenetics, Biogeographical Patterns and Conservation Implications of the Endemic Flora of Crete (Aegean, Greece) under Climate Change Scenarios. *Biology*, *9*(8), Article 8. https://doi.org/10.3390/biology9080199

Krijgsman, W., Hilgen, F. J., Raffi, I., Sierro, F. J., & Wilson, D. S. (1999). Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, *400*(6745), 652–655. https://doi.org/10.1038/23231

Kučera, J., Slovák, M., Turis, P., & Zozomova-Lihova, J. (2013). *Cyclamen* fatrense, *myth or true Western Carpathian endemic? Genetic and morphological evidence.* 133–158.

Kuhlemann, J., Rohling, E. J., Krumrei, I., Kubik, P., Ivy-Ochs, S., & Kucera, M. (2008). Regional synthesis of Mediterranean atmospheric circulation during the Last Glacial Maximum. *Science*, *321*(5894), 1338–1340. https://doi.org/10.1126/science.1157638

Lagacherie, P., Álvaro-Fuentes, J., Annabi, M., Bernoux, M., Bouarfa, S., Douaoui, A., Grünberger, O., Hammani, A., Montanarella, L., Mrabet, R., Sabir, M., & Raclot, D. (2018). Managing Mediterranean soil resources under global change: Expected trends and mitigation strategies. *Regional Environmental Change*, *18*(3), 663–675. https://doi.org/10.1007/s10113-017-1239-9

Larson, D. A., Chanderbali, A. S., Maurin, O., Gonçalves, D. J. P., Dick, C. W., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Fritsch, P. W., Clarkson, J. J., Grall, A., Davies, N. M. J., Larridon, I., Kikuchi, I. A. B. S., Forest, F., Baker, W. J., Smith, S. A., & Utteridge, T. M. A. (2023). The phylogeny and global biogeography of *Primulaceae* based on high-throughput DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *182*, 107702. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107702

Lewin, J., & Woodward, J. C. (2009). Karst geomorphology and environmental change. *The physical geography of the Mediterranean*, *8*, 287.

Melis, M. T., & Loddo, S. (2012). Landforms and soils. *Mediterranean mountain environments vogiatzakis/Mediterranean mountain environments*, 65-85.

Loidi, J. (2017). The Ebro Basin. In J. Loidi (Ed.), *The Vegetation of the Iberian Peninsula: Volume 1* (s. 513–547). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-54784-8_12

Loidi, J., Navarro-Sánchez, G., & Vynokurov, D. (2022). Climatic definitions of the world's terrestrial biomes. *Vegetation Classification and Survey*, *3*, 231–271. https://doi.org/10.3897/VCS.86102

Mao, L., Zou, Q., Sun, Z., Dong, Q., & Cao, X. (2023). Insights into chloroplast genome structure, intraspecific variation, and phylogeny of *Cyclamen* species (*Myrsinoideae*). *Scientific Reports*, *13*(1), 87. https://doi.org/10.1038/s41598-022-27163-1

Matesanz, S., & Valladares, F. (2014). Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botany*, *103*, 53–67. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.004

Médail, F. (2021). Plant Biogeography and Vegetation Patterns of the Mediterranean Islands. *The Botanical Review*, *88*(1), 63–129. https://doi.org/10.1007/s12229-021-09245-3

Médail, F., & Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, *36*(7), 1333–1345. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x

Medail, F., & Quezel, P. (1997). Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *84*(1), 112–127. https://doi.org/10.2307/2399957

Mehta, A. V., & Yang, S. (2008). Precipitation climatology over Mediterranean Basin from ten years of TRMM measurements. *Advances in Geosciences*, *17*, 87–91. https://doi.org/10.5194/adgeo-17-87-2008

Mechergui, K., Saleh Altamimi, A., Jaouadi, W., & Naghmouchi, S. (2021). Climate change impacts on spatial distribution, tree-ring growth, and water use of stone pine (*Pinus pinea* L.) forests in the Mediterranean region and silvicultural practices to limit those impacts. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, *14*(2), 104. https://doi.org/10.3832/ifor3385-013

Meijer, P. Th., & Krijgsman, W. (2005). A quantitative analysis of the desiccation and re-filling of the Mediterranean during the Messinian Salinity Crisis. *Earth and Planetary Science Letters*, *240*(2), 510–520. https://doi.org/10.1016/j.epsl.2005.09.029

Mendoza-Fernández, A., Pérez-García, F. J., Martínez-Hernández, F., Medina-Cazorla, J. M., Garrido-Becerra, J. A., Calvente, M. E. M., Romero, J. S. G., & Mota, J. F. (2014). Threatened plants of arid ecosystems in the Mediterranean Basin: A case study of the south-eastern Iberian Peninsula. *Oryx*, *48*(4), 548–554. https://doi.org/10.1017/S0030605313000495

Milanković, M. (1941). *Kanon der Erdbestrahlung und seine Anwendung auf das Eiszeitenproblem*. Mihaila Ćurčića.

K. G. (1992). Middle Eocene to Oligocene stable isotopes, climate, and deep-water history: The terminal Eocene event? *Unknown Journal*, 160–177.

Miller, K. G., Mountain, G. S., & Tucholke, B. E. (1985). Oligocene glacio–eustasy and erosion on the margins of the North Atlantic. *Geology*, *13*(1), 10–13. https://doi.org/10.1130/0091-7613(1985)13<10:OGAEOT>2.0.CO;2

Miró, J. J., Estrela, M. J., & Millán, M. (2006). Summer temperature trends in a Mediterranean area (Valencia region). *International Journal of Climatology*, *26*(8), 1051–1073. https://doi.org/10.1002/joc.1297

Monneveux, P., & Belhassen, E. (1996). The diversity of drought adaptation in the wide. *Plant Growth Regulation*, *20*(2), 85–92. https://doi.org/10.1007/BF00024004

Mudelsee, M., & Raymo, M. E. (2005). Slow dynamics of the Northern Hemisphere glaciation. *Paleoceanography*, *20*(4). https://doi.org/10.1029/2005PA001153

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*(6772), 853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Ne'eman, G., Lev-Yadun, S., & Arianoutsou, M. (2013). Fire-related traits in Mediterranean Basin plants. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, *58*, 177–194. https://doi.org/10.1560/IJEE.58.2-3.177

Nikolić, T., Antonić, O., Alegro, A. L., Donrović, I., Bogdanović, S., Liber, Z., & Rešetnik, I. (2008). Plant species diversity of Adriatic islands: An introductory survey. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, *142*(3), 435–445. https://doi.org/10.1080/11263500802410769

Noy-Meir, I., & Oron, T. (2001). Effects of grazing on geophytes in Mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, *12*(6), 749–760. https://doi.org/10.2307/3236862

Panico, S. C., Memoli, V., Santorufo, L., Esposito, F., De Marco, A., Barile, R., & Maisto, G. (2021). Linkage between site features and soil characteristics within a Mediterranean volcanic area. *Frontiers in Forests and Global Change*, *3*. https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.621231

Panitsa, M., Kagiampaki, A., & Kougioumoutzis, K. (2018). *Plant diversity and biogeography of the Aegean Archipelago: A new synthesis.* Plant Diversity and Biogeography of the Aegean.

Paskoff, R. P. (1973). Geomorphological processes and characteristic landforms in the Mediterranean regions of the world. In F. di Castri & H. A. Mooney (Ed.), *Mediterranean Type Ecosystems: Origin and Structure* (s. 53–60). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-65520-3_5

Pasta, S., Gristina, A. S., Scuderi, L., Fazan, L., Marceno, C., Guarino, R., ... & Garfì, G. (2022). Conservation of *Ptilostemon greuteri* (*Asteraceae*), an endemic climate relict from Sicily (Italy): State of knowledge after the discovery of a second population. *Global Ecology and Conservation*, *40*, e02328.

Pastor, F., Valiente, J. A., & Khodayar, S. (2020). A Warming Mediterranean: 38 Years of Increasing Sea Surface Temperature. *Remote Sensing*, *12*(17), Article 17. https://doi.org/10.3390/rs12172687

Pastor-Férriz, T., De-los-Mozos-Pascual, M., Renau-Morata, B., Nebauer, S. G., Sanchis, E., Busconi, M., Fernández, J.-A., Kamenetsky, R., & Molina, R. V. (2021). Ongoing evolution in the genus Crocus: Diversity of flowering strategies on the way to hysteranthy. *Plants*, *10*(3), Article 3. https://doi.org/10.3390/plants10030477

Pérez-Latorre, A. V., Hidalgo-Triana, N., & Cabezudo, B. (2013). Composition, ecology and conservation of the south-Iberian serpentine flora in the context of the Mediterranean basin. *Anales Del Jardín Botánico de Madrid*, *70*(1), Article 1. https://doi.org/10.3989/ajbm.2334

Pietro, R. D. (2009). *Observations on the beech woodlands of the Apennines (peninsular Italy): An intricate biogeographical and syntaxonomical issue*. *30*, 89–97.

Pignatti, G., & Pignatti, S. (1999). Biodiversity in Mediterranean ecosystems. In A. Kratochwil (Ed.), *Biodiversity in ecosystems: Principles and case studies of different complexity levels* (s. 59–73). Springer Science & Business Media. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4677-7_4

Plant DNA C-values Database | Royal Botanic Gardens, Kew. (b.r.). Získáno 24. duben 2025, z https://cvalues.science.kew.org/search/angiosperm

Poulakakis, N., Kapli, P., Kardamaki, A., Skourtanioti, E., Göcmen, B., Ilgaz, Ç., Kumlutaş, Y., Avci, A., & Lymberakis, P. (2013). Comparative phylogeography of six herpetofauna species in Cyprus: Late Miocene to Pleistocene colonization routes. *Biological Journal of the Linnean Society*, *108*(3), 619–635. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.02039.x

Procheş, Ş., Cowling, R. M., Gloldblatt, P., Manning, J. C., & Snijman, D. A. (2006). An overview of the Cape geophytes. *Biological Journal of the Linnean Society*, *87*(1), 27–43. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00557.x

Quézel, P., & Médail, F. (2003). *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin Méditérranéen*. Elsevier.

Rakić, T., Lazarevic, M., Jovanović, Ž., Radovic, S., Siljak-Yakovlev, S., Stevanovic, B., & Stevanović, V. (2014). Resurrection plants of the genus *Ramonda*: Prospective survival strategies – unlock further capacity of adaptation, or embark on the path of evolution? *Frontiers in Plant Science*, *4*, 550. https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00550

Rice, A., Glick, L., Abadi, S., Einhorn, M., Kopelman, N. M., Salman-Minkov, A., Mayzel, J., Chay, O., & Mayrose, I. (2015). The chromosome counts database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *The New Phytologist*, *206*(1), 19–26.

Rodríguez-Sánchez, F., Pérez-Barrales, R., Ojeda, F., Vargas, P., & Arroyo, J. (2008). The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quaternary Science Reviews*, *27*(23), 2100–2117. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.08.006

Rogers, J. J. W., & Santosh, M. (2004). *Continents and Supercontinents*. Oxford University Press.

Rundel, P. W. (2019). A Neogene Heritage: Conifer Distributions and Endemism in Mediterranean-Climate Ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *7*. https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00364

Ruocco, M., Bertoni, D., Sarti, G., & Ciccarelli, D. (2014). Mediterranean coastal dune systems: Which abiotic factors have the most influence on plant communities? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *149*, 213–222. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.08.019

Salleo, S., Nardini, A., & Lo Gullo, M. A. (1997). Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought? *New Phytologist*, *135*(4), 603–612. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00696.x

Sánchez-Gómez, P., Jiménez, J. F., Vera, J. B., Sánchez-Saorín, F. J., Martínez, J. F., & Buhagiar, J. (2013). Genetic structure of *Tetraclinis articulata*, an endangered conifer of the western Mediterranean basin. *Silva Fennica*, *47*(5). https://www.silvafennica.fi/article/1073/keyword/conservation

Santos-Gally, R., Vargas, P., & Arroyo, J. (2012). Insights into Neogene Mediterranean biogeography based on phylogenetic relationships of mountain and lowland lineages of *Narcissus* (*Amaryllidaceae*). *Journal of Biogeography*, *39*(4), 782–798. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02526.x

Sciandrello, S., Minissale, P., & Galdo, G. G. del. (2020). Vascular plant species diversity of Mt. Etna (Sicily): Endemicity, insularity and spatial patterns along the altitudinal gradient of the highest active volcano in Europe. *PeerJ*, *8*, e9875. https://doi.org/10.7717/peerj.9875

Selvi, F., Campetella, G., Canullo, R., Chelli, S., Domina, G., Farris, E., Gasperini, C., Rosati, L., Wellstein, C., & Carrari, E. (2023). The Italian endemic forest plants: An annotated inventory and synthesis of knowledge. *Plant Ecology and Evolution*, *156*(1), Article 1. https://doi.org/10.5091/plecevo.95929

Slovák, M., Kučera, J., Turis, P., & Zozomová-Lihová, J. (2012). Multiple glacial refugia and postglacial colonization routes inferred for a woodland geophyte, *Cyclamen purpurascens*: Patterns

concordant with the Pleistocene history of broadleaved and coniferous tree species. *Biological Journal of the Linnean Society*, *105*(4), 741–760. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01826.x

Spatola, D., Del Moral-Erencia, J. D., Micallef, A., Camerlenghi, A., Garcia-Castellanos, D., Gupta, S., Bohorquez, P., Gutscher, M.-A., & Bertoni, C. (2020). A single-stage megaflood at the termination of the Messinian salinity crisis: Geophysical and modelling evidence from the eastern Mediterranean Basin. *Marine Geology*, *430*, 106337. https://doi.org/10.1016/j.margeo.2020.106337

Sperandii, M. G., Bazzichetto, M., Acosta, A. T. R., Barták, V., & Malavasi, M. (2019). Multiple drivers of plant diversity in coastal dunes: A Mediterranean experience. *Science of The Total Environment*, *652*, 1435–1444. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.299

Speranza, G., Cosentino, D., Tecce, F., & Faccenna, C. (2013). Paleoclimate reconstruction during the Messinian evaporative drawdown of the Mediterranean Basin: Insights from microthermometry on halite fluid inclusions. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, *14*(12), 5054–5077. https://doi.org/10.1002/2013GC004946

Speroni, E., Cervellati, R., Costa, S., Dall'Acqua, S., Guerra, M. C., Panizzolo, C., Utan, A., & Innocenti, G. (2007). Analgesic and antiinflammatory activity of *Cyclamen repandum* S. et S. *Phytotherapy Research*, *21*(7), 684–689. https://doi.org/10.1002/ptr.2145

Temsch, E. M., Temsch, W., Ehrendorfer-Schratt, L., & Greilhuber, J. (2010). Heavy metal pollution, selection, and genome size: The species of the žerjav study revisited with flow cytometry. *Journal of Botany*, *2010*(1), 596542. https://doi.org/10.1155/2010/596542

Thompson, J. D. (2020). *Plant Evolution in the Mediterranean: Insights for conservation* (2. vyd.). Oxford University PressOxford. https://doi.org/10.1093/oso/9780198835141.001.0001

Thompson, J. D., Gauthier, P., Papuga, G., Pons, V., Debussche, M., & Farris, E. (2018). The conservation significance of natural hybridisation in Mediterranean plants: From a case study on *Cyclamen* (*Primulaceae*) to a general perspective. *Plant Biology*, *20*(S1), 128–138. https://doi.org/10.1111/plb.12595

Thompson, J. D., Lavergne, S., Affre, L., Gaudeul, M., & Debussche, M. (2005). Ecological differentiation of Mediterranean endemic plants. *Taxon*, *54*(4), 967–976. https://doi.org/10.2307/25065481

Tomović, G., Niketić, M., Lakušić, D., Ranđelović, V., & Stevanović, V. (2014). Balkan endemic plants in Central Serbia and Kosovo regions: Distribution patterns, ecological characteristics, and centres of diversity. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *176*(2), 173–202. https://doi.org/10.1111/boj.12197

Trabaud, L. (1994). Postfire plant community dynamics in the Mediterranean Basin. In J. M. Moreno & W. C. Oechel (Ed.), *The Role of Fire in Mediterranean-Type Ecosystems* (s. 1–15). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8395-6_1

Triest, L., & Sierens, T. (2014). Seagrass radiation after Messinian Salinity Crisis reflected by strong genetic structuring and out-of-Africa scenario (*Ruppiaceae*). *PLoS One*, *9*(8), e104264. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104264

Türkmen, N. (2018). The plant diversity and conservation status of the Taurus and Amanos mountains in the Eastern Mediterranean Region of Turkey. *Biodiversity Journal*, *9*(4), 385–394. https://doi.org/10.31396/Biodiv.Jour.2018.9.4.385.394

Tzedakis, P. C., Crucifix, M., Mitsui, T., & Wolff, E. W. (2017). A simple rule to determine which insolation cycles lead to interglacials. *Nature*, *542*(7642), 427–432. https://doi.org/10.1038/nature21364

Tzedakis, P. C., Raynaud, D., McManus, J. F., Berger, A., Brovkin, V., & Kiefer, T. (2009). Interglacial diversity. *Nature Geoscience*, *2*(11), 751–755. https://doi.org/10.1038/ngeo660

Vacchiano, G., Garbarino, M., Lingua, E., & Motta, R. (2017). Forest dynamics and disturbance regimes in the Italian Apennines. *Forest Ecology and Management*, *388*, 57–66.

https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.033

Valdés, B. (Ed.). (2002). *Catalogue des plantes vasculaires du Nord du Maroc, incluant des clés d'identification*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Valente, L. M., & Vargas, P. (2013). Contrasting evolutionary hypotheses between two mediterranean-climate floristic hotspots: The Cape of southern Africa and the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, *40*(11), 2032–2046. https://doi.org/10.1111/jbi.12156

Vargas, P. (2020). The Mediterranean floristic region: High diversity of plants and vegetation types. In *Encyclopedia of the World's Biomes* (s. 602–616). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12097-4

Varner, J. M., Kane, J. M., Hiers, J. K., Kreye, J. K., & Veldman, J. W. (2016). Suites of fire-sdapted traits of oaks in the southeastern USA: multiple trategies for persistence. *Fire Ecology*, *12*(2), Article 2. https://doi.org/10.4996/fireecology.1202048

Veselý, Bureš, Šmarda, & Pavlíček. (2011). *Genome size and DNA base composition of geophytes: The mirror of phenology and ecology? | Annals of Botany | Oxford Academic*. https://academic.oup.com/aob/article-abstract/109/1/65/153365

Violanti, D., Dela Pierre, F., Trenkwalder, S., Lozar, F., Clari, P., Irace, A., & D'Atri, A. (2011). Biostratigraphic and palaeoenvironmental analyses of the Messinian/Zanclean boundary and Zanclean succession in the Moncucco quarry (Piedmont, northwestern Italy). *Bulletin de La Société Géologique de France*, *182*(2), 149–162. https://doi.org/10.2113/gssgfbull.182.2.149

Viruel, J., Le Galliot, N., Pironon, S., Nieto Feliner, G., Suc, J.-P., Lakhal-Mirleau, F., Juin, M., Selva, M., Bou Dagher Kharrat, M., Ouahmane, L., La Malfa, S., Diadema, K., Sanguin, H., Médail, F., & Baumel, A. (2020). A strong east–west Mediterranean divergence supports a new phylogeographic history of the carob tree (Ceratonia siliqua, Leguminosae) and multiple domestications from native populations. *Journal of Biogeography*, *47*(2), 460–471. https://doi.org/10.1111/jbi.13726

Vokou, D., Petanidou, T., & Bellos, D. (1990). Pollination ecology and reproductive potential of *Jankaea heldreichii (Gesneriaceae)*; a tertiary relict on Mt Olympus, Greece. *Biological conservation*, *52*(2), 125-133.

Weider, L. J., Hobæk, A., Colbourne, J. K., Crease, T. J., Dufresne, F., & Hebert, P. D. N. (1999). Holarctic phylogeography of an asexual species complex I. mitochondrial DNA variation in arctic *Daphnia*. *Evolution*, *53*(3), 777–792. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05372.x

Wing, S. L., & Tiffney, B. H. (1987). The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *50*(1–2), 179–210. https://doi.org/10.1016/0034-6667(87)90045-5

Winkelmann, T., Sangwan, R. S., & Schwenkel, H.-G. (1998). Flow cytometric analyses in embryogenic and non-embryogenic callus lines of *Cyclamen persicum* Mill.: Relation between ploidy level and competence for somatic embryogenesis. *Plant Cell Reports*, *17*(5), 400–404. https://doi.org/10.1007/s002990050414

Wolfe, J. A. (1978). A Paleobotanical Interpretation of Tertiary Climates in the Northern Hemisphere: Data from fossil plants make it possible to reconstruct Tertiary climatic changes, which may be correlated with changes in the inclination of the earth's rotational axis. *American Scientist*, *66*(6), 694–703.

Yaalon, D. H. (1997). Soils in the Mediterranean region: What makes them different? *Catena*, *28*(3–4), 157–169. https://doi.org/10.1016/S0341-8162(96)00035-5

Yesson, C., & Culham, A. (2006). A phyloclimatic study of *Cyclamen*. *BMC Evolutionary Biology*, *6*(1), 72. https://doi.org/10.1186/1471-2148-6-72

Yesson, C., Toomey, N. H., & Culham, A. (2009). *Cyclamen*: Time, sea and speciation biogeography using a temporally calibrated phylogeny. *Journal of Biogeography*, *36*(7), 1234–1252. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01971.x

Zare, G., Çilden, E., & Çelemli, Ö. G. (2023). Comparative anatomical survey of L. (*Primulaceae*) taxa and their traditional medicinal uses in Turkey. *Microscopy Research and Technique*, *86*(4), 414–430. https://doi.org/10.1002/jemt.24282

Zeder, M. A. (2008). Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origins, diffusion, and impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(33), 11597–11604. https://doi.org/10.1073/pnas.0801317105