

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

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Matěj Koubek**

**Temperátní flóra Patagonie a specifické aspekty její evoluce**

Temperate flora of Patagonia and specific points of its evolution

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jan Ptáček

Praha, 2023

**Prohlášení:**

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

V Praze, 3. 5. 2023

Matěj Koubek

## **Poděkování**

Tímto bych chtěl poděkovat svému vedoucímu práce Mgr. Janu Ptáčkovi za trpělivost, spoustu nápomocných rad a optimismus, který mi neustále dodával během psaní práce. Dále bych chtěl poděkovat své rodině za podporu při studiu. A také paní učitelce Mgr. Petře Roučové, která mě naučila milovat biologii.

## **Abstrakt**

Patagonie je jednou z mála oblastí jižní polokoule s temperátním klimatem, a proto představuje unikátní prostředí pro studium evoluce místní flóry. Patagonské rostliny vykazují podobně jako jejich protějšky z mírného pásma severní polokoule vyšší míru výskytu polyploidie. Polyploidie je mezi rostlinami široce rozšířený stav, jenž hraje klíčovou roli v adaptaci druhu na různé extrémní stresové podmínky. Klimatické charakteristiky, zalednění či například vulkanická činnost jsou faktory ovlivňující distribuci organismů. Tato práce se zaměřuje na studium patagonské flóry, zejména pak na alpské a stepní druhy a na jejich biogeografii v závislosti na klimatu a geologii této oblasti. Dále se věnuje vztahu mezi polyploidii a tímto rozšířením. Výše uvedené je představeno na modelovém druhu *Azorella prolifera*, který vykazuje tři ploidní úrovně a patří mezi běžnou součást patagonské nelesní flóry. Nicméně o výskytu jednotlivých cytotypů máme nulové znalosti. Rozšíření a vlastnosti polyploidů nejsou na jižní polokouli studovány na dostatečné úrovni. Komplexnější porozumění tomuto tématu může vést k lepšímu pochopení evolučních aspektů patagonské flóry a podobných oblastí.

**Klíčová slova:** Andy, Patagonie, polyploidie, rostlinná evoluce, *Azorella prolifera*

## **Abstract**

Patagonia is one of the few regions in the Southern Hemisphere with a temperate climate, and therefore provides a unique environment for studying the evolution of the local flora. Patagonian plants, like their temperate counterparts in the Northern Hemisphere, show higher rates of polyploidy. Polyploidy is a widespread condition among plants that plays a key role in the adaptation of species to various extreme stress conditions. Climatic characteristics, glaciations or volcanic activity are factors influencing the distribution of organisms. This work focuses on the study of the Patagonian flora, in particular on alpine and steppe species and their biogeography in relation to the climate and geology of the area. It also discusses the relationship between polyploidy and its distribution. The above mentioned is presented on the model species *Azorella prolifera*, which exhibits three ploidy levels, and it is a common part of the Patagonian non-forest flora. However, we have zero knowledge about the occurrence of individual cytotypes. The distribution and properties of polyploids have not been studied to a sufficient level in the Southern Hemisphere. A more comprehensive insight into this topic may lead to a better understanding of the evolutionary aspects of the Patagonian flora and similar areas.

**Key words:** Andes, Patagonia, polyploidy, plant evolution, *Azorella prolifera*

## Obsah

1.	Úvod.....	1
2.	Územní vymezení Patagonie .....	2
3.	Klimatické podmínky .....	3
4.	Flóra Patagonie .....	5
5.	Fauna Patagonie.....	7
6.	Vliv geologických procesů a zalednění .....	8
7.	Polyploidie.....	10
8.	Modelový rod <i>Azorella</i> ( <i>Mulinum</i> sensu stricto).....	15
9.	<i>Azorella prolifera</i> ( <i>Mulinum spinosum</i> ) .....	19
10.	Závěr .....	23
11.	Seznam použité literatury .....	24

## 1. Úvod

Patagonie je rozsáhlá oblast na jižním konci Jižní Ameriky s různorodou krajinou, od lesů přes stepi až po horské oblasti. Jejím charakteristickým rysem jsou extrémní klimatické podmínky, jako jsou dlouhá období sucha, silné větry a nízké teploty, které vytváří tvrdé podmínky pro život zdejších organismů. Nicméně, Patagonie je domovem pro mnoho druhů rostlin a živočichů, které se těmto podmínkám dokázaly přizpůsobit.

Flóra Patagonie je velmi bohatá a různorodá. Biologická rozmanitost patagonských rostlin je daná jejich schopností adaptovat se na vlivy vnějších faktorů. Důležitým činitelem ovlivňujícím patagonskou vegetaci je klima, zejména množství srážek a teplota. Na diverzitu rostlin měly kromě klimatu výrazný dopad také geologické procesy a zalednění, které v minulosti vedly k vytvoření reprodukčních bariér a disjunktních areálů. To mohlo mít za následek různé evoluční jevy spojené s izolacemi rostlinných populací v refugiích, jako například vznik adaptací, speciace, či hybridizace, nastávající po opětovném kontaktu jedinců.

Adaptace v reakci na vnější podmínky je v některých případech spojena se vznikem polyploidie. U polyploidů se předpokládá, že jejich lepší přizpůsobení k podmínkám povede ke zvětšení jejich areálu rozšíření. Distribuce polyploidů či diploidů může být důležitou charakteristikou vysvětlující průběh evoluce u některých druhů rostlin. Na rostliny působí různé evoluční efekty, jako je efekt hrdla láhve, genetický drift, genový tok, či selekce, které způsobují změny ve frekvencích alel v populacích.

Cílem předkládané práce je prostřednictvím literární rešerše shrnout poznatky o vývoji patagonské flóry, biogeografii polyploidů a vnějších faktorech, jenž na ně mají vliv. V první části práce je představena Patagonie, její klimatické podmínky, místní flóra a fauna. Dále se práce zabývá působením vnějších faktorů na složení patagonské flóry. Popisuje vliv faktorů biotických (herbivorie), ale hlavně abiotických (orogeneze And, vulkanická činnost a zalednění). Následující část se věnuje polyploidii a jejím vlastnostem, nejdříve obecně a poté se zaměřením na patagonské polyploidy a jejich biogeografii. V závěru práce je charakterizován modelový druh *Azorella prolifera* (dříve *Mulinum spinosum*) tvořící populace různých ploidních úrovní.

## 2. Územní vymezení Patagonie

Patagonie je oblast zahrnující jižní cíp Jižní Ameriky, přibližně pod 39. rovnoběžkou j. š. (Hopkins, 1997). Území Patagonie z politického hlediska náleží Argentíně a Chile. Tato rozsáhlá oblast nemá stanovenou pevnou hranici (viz Obr. 1). Severní hranici v Argentíně, na východní straně And, podle některých autorů tvoří řeka Colorado dlouhá téměř 2 500 km (Rabassa, 2008; Schilling et al., 2017), podle jiných autorů ji tvoří řeka Negro (Mousy, 1864). Argentinská Patagonie se rozprostírá na území čtyř provincií, kterými jsou Neuquén, Río Negro, Chubut a Santa Cruz (Sheader, 2013). Severní hranice Patagonie v Chile, na západní straně And, je nejčastěji definována geologickým zlomem Huincul vedoucím mezi řekami Limay a Neuquén (Ramos et al., 2004). Chilskou oblast tvoří pět regionů: Araukánie, Los Ríos, Los Lagos, Aysén a Magallanes (Sheader, 2013). Někteří autoři dále vymezují také jižní hranici Patagonie, kterou je Magellanův (také jako Magalhãesův) průliv (Mousy, 1864), zatímco jiní autoři za součást Patagonie považují i souostroví Ohňové země (Tierra del Fuego), či alespoň Isla Grande de Tierra del Fuego (Rabassa, 2008). V poslední řadě do Patagonie někdy není chilská oblast zahrnuta a západní hranici tvoří Andské pohoří (Mousy, 1864; Rabassa, 2008). Rozdělování argentinské a chilské Patagonie může být důsledkem získávání dat na území pouze jednoho ze států a nepřiměřeným zdůrazňováním politické hranice, ačkoliv biomy obou států jsou si velice podobné (Monjeau et al., 1998).



Obr. 1: Mapa Patagonie podle Redgeographics (2017). Vymezení území Patagonie je problematické. Geografové a historici nemají jednotný názor na určení hranic.

Patagonii charakterizují dvě hlavní části, horské pásmo And a rozsáhlé náhorní plošiny. Andy (španělsky Cordillera de los Andes) se táhnou podél západního pobřeží Jižní Ameriky od Ohňové země až po Panamu. Pohoří je dlouhé 7 240 km, obsahuje sopky, ledovce a prameny největších jihoamerických řek (Hopkins, 1997). Andy vytvářejí srážkový stín, a proto se zde srážky přinášené západními větry koncentrují, zatímco východní náhorní plošiny a pláně jsou suché a převažují zde stepi či polopouště (Auer, 1960). V blízkosti And v místech s dostatečnými srážkami je terén zalesněný. Opadavým temperátním lesům dominuje zejména pabuk (*Nothofagus*; Wille & Schäbitz, 2009). Vysokohorské oblasti pokrývají ostrovy tundra-alpínské vegetace (Moore, 1983). Vyskytují se nad horní hranicí lesa, která se pohybuje v širokém rozmezí. Na severu Argentiny přesahuje 2 000 m n. m. (Vuilleumier, 1971), směrem na jih se horní hranice snižuje z 2 000 m n. m. v severní Patagonii k 500 m n. m. v Ohňové zemi (Ferreira et al., 2006). Východně od And se rozprostírají patagonské pláně charakteristické aridním podnebím. Srážkové rozdíly mezi východní a západní Patagonií generují extrémní klimatický gradient (Garreaud et al., 2013), který má vliv na složení vegetace (Ferreira et al., 1998; Jobbágy et al., 1996).

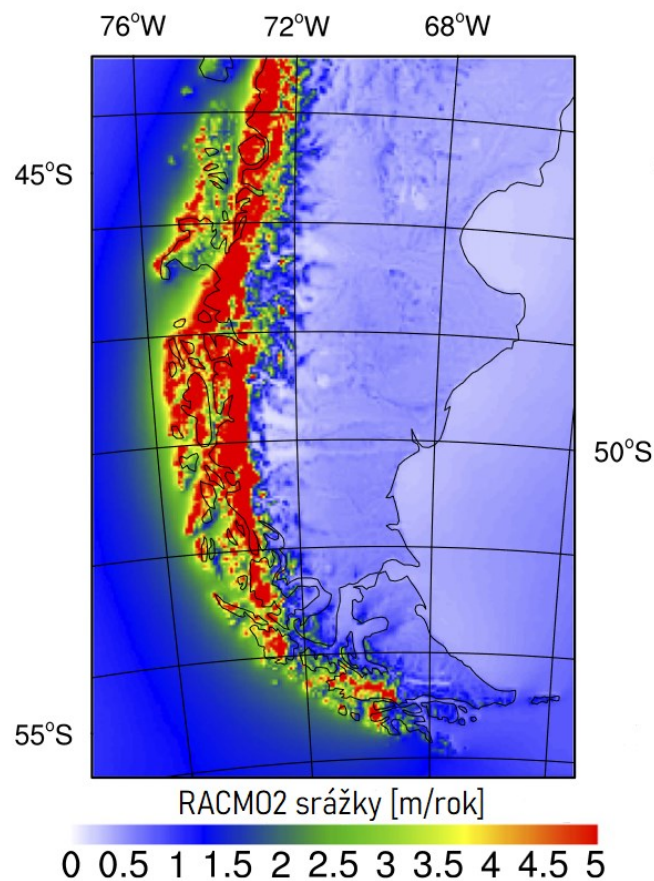
### 3. Klimatické podmínky

Na základě Köppenovy-Geigerovy klimatické klasifikace rozeznáváme v Patagonii čtyři klimatické skupiny: suché stepi či polopouště přecházející až v pouště, temperátní oblasti, kontinentální klimatické oblasti a polární tundra-alpínské oblasti (Beck et al., 2018). Patagonii můžeme také rozčlenit do několika fytoGRAFICKÝCH regionů, subregionů, ekoregionů, provincií či jiných biogeografických územních jednotek, nicméně ani v tomto vymezení se autoři neshodují (Morrone, 1999). Část autorů využívá k determinaci těchto jednotek převážně floristické záznamy, viz například Cabrera (1976), zatímco jiní využívají holistický přístup (Monjeau et al., 1998). Například del Valle et al. (1995) definují tzv. megabiozóny s větším ohledem na kompozici krajiny, nadmořskou výšku a typy půd. Nejčastějšími půdními typy jsou suché aridosoly, jenž tvoří až 50 % Patagonie, a entisoly, typické špatně vyvinutým půdním horizontem, tvořící přibližně 22 % regionu (del Valle, 1998). Cabrera (1976) rozděluje tzv. Andsko-patagonskou oblast na vysokohorské Andy, punu (suché horské savany) a patagonské stepi. Dále vyčleňuje subantarktickou a antarktickou oblast a Ohňovou zemi.

Srážky v Patagonii jsou vysoce variabilní. Jak bylo již výše zmíněno, široké pásmo And (kolem 200 km) narušuje atmosférický oběh, a tím pádem i distribuci srážek (viz Obr. 2; Garreaud, 2009). V průběhu historie se množství srážek měnilo vlivem posunu západních větrů směrem na jih. Na konci pleistocénu zde panovaly nepříznivé suché podmínky, kolem



200 mm/rok. Od počátku holocénu se srážky zvyšovaly. Před 10 500-8 000 lety dosahovaly hodnot 300-350 mm/rok, před 8 000-1 000 lety narostly na 400-500 mm/rok, přičemž maximálních hodnot dosáhly v období mezi 4 000-3 500 lety (Tonello et al., 2009). V severních patagonských Andách se srážky v průběhu roku více mění. V oblastech jižněji od 45. rovnoběžky jsou srážky více stálé a směrem na jih se jejich množství snižuje (Clapperton, 1994). Konstantní srážky, které v okolí Severopatagonského ledovcového pole dosahují až 6 000 mm ročně (Escobar et al., 1992), jsou zdrojem vody pro temperátní lesy, hlavní patagonské řeky, ledovce a patagonská ledovcová pole (Garreaud, 2009). Celkové množství ročních srážek ubývá směrem k Atlantiku exponenciálně, což pro většinu centrální Patagonie představuje méně než 200 mm srážek za rok (Paruelo et al., 1998). Vzdálenost od And vysvětluje přes 90 % prostorové variability průměrných ročních srážek (Jobbágy et al., 1995). Teploty v Patagonii mají víceméně opačný gradient než srážky. Směrem ze severovýchodu na jihozápad průměrné roční teploty klesají z 12 °C na 3 °C (Manzo et al., 2022). Vysokohorské oblasti jsou typické chladnějšími zimami s častým sněžením (Hoffmann Jacoby, 2005).



Obr. 2: Simulace průměrných ročních srážek v Patagonii s použitím modelu RACMO2 (Regional Atmospheric Climate Model, version 2.3). Model dobře zobrazuje extrémní gradient rozložení srážek (převzato od Lenaerts et al., 2014).

V literatuře se hodně spekuluje o vlivu El Niño – Jižní Oscilace (ENSO – El Niño Southern Oscillation) na klima nejen Jižní Ameriky (Diaz & Markgraf, 1992). Garreaud (2009) popisuje snížení průměrného úhrnu srážek v tropických Andách a nadprůměrné srážky v subtropích, nicméně v patagonských Andách jižně od 40. rovnoběžky j. š. žádný vliv ENSO na množství srážek nepozoruje. Naopak Carilla et al. (2018) předpokládá vliv ENSO na množství srážek i v severní Patagonii a jeho následný dopad na rostlinná společenstva, který je ale zpožděný. Dostupnost vody spojená s longitudinálním gradientem srážek se zdá být řídicím environmentálním determinanem vysokohorské vegetace v Andách severní Patagonie (Ferreira et al., 1998).

#### 4. Flóra Patagonie

Celkově je nejvíce zastoupenou rostlinnou skupinou v Patagonii čeleď Asteraceae, která tvoří 27 % všech druhů (např. *Baccharis magellanica*, *Hypochaeris arenaria*, *Nassauvia pygmaea*, *Perezia bellidifolia*; Ferreira et al., 1998; Lencinas et al., 2021). Z této čeledi je nejpočetnější rod *Senecio* s 417 druhy vyskytujícími se v Patagonii, z nichž 358 je pro tuto oblast endemických (Elías & Aagesen, 2019). Druhou nejčetnější skupinou jsou trávy (Poaceae, rody *Agrostis*, *Festuca*, *Luzula*, *Poa*; Lencinas et al., 2021). K diverzifikaci obou čeledí v Patagonii došlo v pozdním oligocénu až středním miocénu (Palazzesi & Barreda, 2007). Dalšími frekventovanými skupinami jsou například Apiaceae a Scrophulariaceae (Ferreira et al., 1998).

Pro vysokohorskou temperátní a subpolární flóru jsou charakteristické vytrvalé byliny, často s přízemní růžicí, nízké a vyšší dřevnaté keře (Ferreira et al., 2006) či polštářové rostliny, které v těchto společenstvech často tvoří dominantní životní formu (Arroyo et al., 2003), protože jejich vzrůst je optimální v místním sušším větrném prostředí (Damascos et al., 2008). Mezi tyto rostliny se řadí široce rozšíření zástupci z čeledi Apiaceae, například *Azorella montana* (Arroyo et al., 2003), *A. prolifera* (Damascos et al., 2008), *Bolax gummifera* (Cavieres et al., 2002), dále například rody *Baccharis* (Asteraceae; Fernandes et al., 2022), *Junellia* (Verbenaceae; Peralta et al., 2009) či *Oreopolus* (Rubiaceae; Nuñez et al., 1999). Tyto rostliny často fungují jako tzv. ošetřovatelské rostliny (v anglické literatuře označované jako „nurse plants“), které usnadňují ostatním rostlinám přežívání (Arroyo et al., 2003). Vytvářejí mikrohabitat vhodný pro klíčení a umožňují růst jiným druhům z nižších nadmořských výšek (Choler et al., 2001) a tím zvyšují fylogenetickou diverzitu společenstva (Butterfield et al., 2013). Vysokohorský terén s mírnými či prudkými svahy dohromady se sutinami a nestabilními kamenitými či písčitými půdami ovlivňuje složení vegetace (Ferreira et al., 2006). Vysoko

nad horní hranicí pabukového lesa se vyskytují malé ostrůvky tvořené zakrslými stromy druhu *Nothofagus pumilio* (Veblen et al., 1996).

Flóra patagonských stepí se od vysokohorských oblastí výrazně neliší, nachází se zde také některé polštářovité rostliny a keře, které v minulosti zvětšily svůj areál rozšíření právě migrací ze stepí do hor (Carilla et al., 2018; Moore, 1983). Kromě nich se zde vyskytují zejména trávy, čeled' Poaceae: *Bromus pictus* (Leva et al., 2013), *Festuca gracillima* (Oliva et al., 2005), *Poa ligularis* (Leva et al., 2013), *Stipa speciosa*, *S. humilis* (Soriano et al., 1987), dále například *Adesmia* (Leguminosae; Fortuna-Perez et al., 2021), *Baccharis magellanica* (Asteraceae; Fernandes et al., 2022), *Berberis* (Berberidaceae; Bottini et al., 1999). Rostlinná společenstva patagonských stepí jsou charakteristická nízkou pokryvností, která se pohybuje mezi 10-60 % (Bertiller & Bisigato, 1998), což může být snižena dostupností vody (Gaitán et al., 2014). Rostliny vykazují v aridních stepích dvě strategie hospodaření s vodou. Tráviny patřící do první skupiny oportunistických druhů jsou aktivovány srážkami bezprostředně po kontaktu s dostupnou vodou. Mezi ně patří *Bromus setifolius*, *Festuca argentina*, *Poa ligularis* či *Stipa speciosa*. Druhá strategie dřevnatých keřů je založena na využití vodních zásob. Druhy využívající zásoby vody jsou *Acantholippia seriphioides*, *Adesmia campestris*, *Azorella prolifera* a *Lycium chilense* (Soriano & Sala, 1984).

V místech s dostatečnými srážkami, převážně v blízkosti And, je převládajícím biotopem opadavý les (Hoffmann Jacoby, 2005). V Patagonii můžeme rozlišit čtyři hlavní lesní formace: Valdivijský les, severní patagonský les, Magellanský les a temperátní pabukový les (Veblen et al., 1996). Temperátním lesům dominují stromy náležící do čeledí Nothofagaceae, Podocarpaceae a Araucariaceae (Palazzesi & Barreda, 2007; Quattrocchio et al., 2011). K jejich radiaci došlo v raném oligocénu (Palazzesi & Barreda, 2007). Také je zde významná čeled' Cupressaceae (s druhy *Austrocedrus chillensis*, *Fitzroya cupressoides* a *Pilgerodendron uviferum*; Veblen et al., 1996).

V Ohňové zemi se nacházejí všechny zmíněné biomy: stepi s ostrůvky lesa *Nothofagus* spp. (Bertiller & Bisigato, 1998), ale také tundra, rašeliniště (Auer, 1960) a vřesoviště (Collantes et al., 1999). Acidofilní vřesoviště jsou pokryta rody *Azorella*, *Berberis*, *Empetrum*, *Chilitrichum*, *Perezia* a *Senecio*. Vřesoviště přechází ve stepi, kde nalezneme roztroušené trsy některých trav či ostřic (*Carex*, *Deschampsia*, *Festuca*, *Hordeum*, *Poa*, *Trisetum* a dalších). Pro podrost lesa jsou typické druhy *Galium aparine*, *G. fuegianum* a *Osmorhiza chilensis* (Collantes et al., 1999). Horní hranice lesa je zde oproti zbytku And mnohem nižší, kolem 550 m, kde je běžně vytvořen pás zakrslých pabuků převážně druhu *Nothofagus antarctica*, tzv. „Krumholz“ (Moore, 1983).

## 5. Fauna Patagonie

Mimo výjimečnou flóru je pro Patagonii typická i jedinečná fauna s malým množstvím velkých herbivorů (viz Tab. 1). Svůj vrchol zažila jihoamerická fauna v pozdním miocénu (v období před 11,6-5,3 milionu let), kdy se zde vyskytovalo mnoho velkých savců: vačice, pásovci (rod *Glyptodon*), kopytníci (rod *Litopterna* a skupina Notoungulata; G. G. Simpson, 1950). Avšak záhy v následujícím pliocénu (před 5,3-2,6 milionu let) došlo k masivní extinkci a poklesu diverzity na přibližně 50 % (Carilla et al., 2018). Toto vymírání bylo spojené s migrací organismů ze Severní Ameriky přes Panamskou šíji. Během tzv. velké americké výměny, která začala od pozdního miocénu a vyvrcholila během pleistocénu (před 2,5-0,01 milionu let), přimigrovalo do Jižní Ameriky několik zástupců z řádů sudokopytníků (Artiodactyla) a šelem (Carnivora), kteří nahradili místní původní zástupce (Carilla et al., 2018).

Mezi současné sudokopytníky Patagonie patří pudu jižní (*Pudu puda*), huemul jižní (*Hippocamelus bisulcus*) a lama guanako (*Lama guanicoe*). Jejich množství v dnešní době klesá zejména kvůli lovu a narušení jejich přirozených habitatů (Relva & Veblen, 1998). Zavlečení nepůvodních druhů z Evropy, například jelena evropského (*Cervus elaphus*) či prasete divokého (*Sus scrofa*), může mít vliv na rozšíření původních druhů (Meier & Merino, 2007). Větší vliv kompetice je nicméně připisován hospodářskému dobytku (Flueck, 2010).

Tab. 1: Četnost původních patagonských savců. Kolem 50 % patagonské savčí fauny tvoří hlodavci. Zastoupení velkých herbivorů je omezeno pouze na tři druhy sudokopytníků (lama guanako, *Lama guanicoe*; pudu jižní, *Pudu puda* a huemul jižní, *Hippocamelus bisulcus*). Vytvořeno na základě Pardiñas et al. (2011) Supporting Information: TableS1.

Řád	Vačice	Chudozubí	Letouni	Šelmy	Sudokopytníci	Hlodavci	Celkem
Počet rodů	5	3	5	7	3	25	48
Počet druhů	5	3	10	14	3	44	79

Kromě vzácných velkých herbivorů jsou v Patagonii rozšířeni také menší herbivoři, převážně hlodavci, tvořící přes 50 % všech savců (Pardiñas et al., 2011). Neméně zajímavá je i patagonská avifauna. V patagonské stepi se vyskytuje jeden z největších ptáků Jižní Ameriky nandu Darwinův (*Rhea pennata*; Bellis et al., 2004), také jsou zde hojně rozšířeni zástupci řádu vrubozobí (Hoffmann Jacoby, 2005).

Výskyt některých rostlin se odvíjí v závislosti na míře spásání býložravci. Fylogeneze rodu *Chuquiraga* koreluje s výskytem lamy guanako. Druhy, na které působí selekce ze strany herbivora, získaly adaptace ve formě morfologických a anatomických změn listů, což snižuje jejich stravitelnost (Ezcurra, 2002). Tráva kostřava sivá (*Festuca pallescens*) exponenciálně

mizí, zatímco nepreferovaný keř *Azorella prolifera* (detailní informace k vlivu pastvy viz kapitolu 9. Modelový organismus *Azorella prolifera*) zvyšuje svoji početnost (Aguiar et al., 1996). Dále je košťava také nahrazována široce rozšířeným rodem *Senecio* či *Acaena* (Bertiller & Bisigato, 1998). Aguiar (1996) potvrdil zvýšení množství *A. prolifera* pod tlakem herbivorů, což nepotvrzuje studie R. J. Fernández et al. (1992), podle kterých se naopak snižuje. Důvodem může být snížení semenné banky kvůli preferenci plodů *A. prolifera* (R. J. Fernández et al., 1992) způsobené zvýšeným obsahem minerálních látek (Cavagnaro & Golluscio, 2017). Spásání ovce odhaluje půdu nechráněnou před erozí, která má za následek mimo jiné i snížení semenné banky (Bertiller & Bisigato, 1998). V aridních oblastech s vysokým tlakem pasení je ztráta pokryvu vegetací přes 50 %, což vede ke snížení množství keřů a desertifikaci (Yahdjian et al., 2022). Vlivu pastvy na patagonské stepi se věnuje vícero vědeckých článků a jejich vliv a působení jsou shrnuté v Beeskov et al. (1995), Cesa & Paurelo (2011) a Yahdjian et al. (2022).

## 6. Vliv geologických procesů a zalednění

Herbivorie je jedním ze zásadních faktorů ovlivňujících složení patagonské flóry, nicméně obrovský vliv mělo také zalednění (McCulloch et al., 2000) a horotvorné procesy v minulosti (shrnuto v Luebert & Weigend, 2014). Důležitým geologickým činitelem utvářejícím patagonskou vegetaci byla orogeneze And. Jejich vzestup začal v pozdní křídě (před 90 miliony lety; Fildani, 2008), ale nejvýznamnější vyzdvižení nastalo až v období miocénu (Ramos & Ghiglione, 2008). Andy hrály klíčovou roli v diverzifikaci vysokohorské patagonské flóry. Fungovaly jako koridor umožňující migraci taxonů mezi severními a jižními oblastmi Jižní Ameriky, dále působily jako vikarizační bariéra a vytvořily specifické prostředí, kde mohlo docházet ke speciaci (Luebert et al., 2009).

Se vzestupem And byl spojený i vznik mnoha sopek, jenž byl důsledkem subdukce litosférické desky Nazca a Antarktické desky pod Jihoamerickou desku (Suárez & Márquez, 2007). Vulkanická a tektonická aktivita během kvartéru měla vliv na fylogeografii jihoamerických rostlinných společenstev (Baranzelli et al., 2020). Erupce sopek vedla k rozdělení populací, například u druhu *Nothofagus nervosa* omezila genový tok mezi populacemi (Millerón et al., 2008). U druhu *Calceolaria polyrhiza* se předpokládá vliv vulkanické aktivity na jeho diverzifikaci (Cosacov et al., 2010).

Orogeneze And v pozdním miocénu je považována za počátek prvního zalednění v Andách a za jedno z nejstarších zalednění na jižní polokouli. Pravděpodobně měla za následek vznik Severopatagonského a Jihopatagonského ledovcového pole (Ramos & Ghiglione, 2008).

Expandující ledovce vytlačovaly rostliny do refugií, kterými se stávaly údolí a nížiny (Sérsic et al., 2011), nebo migrovaly na sever dál od ledovce šířícího se z jižního pólu (Benítez-Benítez et al., 2021). Střídání dob ledových (glaciálů) a dob meziledových (interglaciálů) probíhalo hlavně v pleistocénu (před 2,6 milionu až 10,5 tisíce let) a vedlo k migracím do refugií či přizpůsobením k těmto podmínkám (Vuilleumier, 1971). Většina Patagonie byla v pleistocénu nejspíše pokryta rašeliništi, které vznikly nahromaděním vody z tajících ledovců (Auer, 1960).

Nejlépe prostudované fylogeografické změny jsou spojené s recentními zaledněními, zejména s posledním ledovcovým maximem (tzv. Last Glacial Maximum – LGM), které se datuje do období před 26 500-19 000 lety (Clark et al., 2009). Snížení mořské hladiny během LGM až o 100 metrů odkrylo argentinské pobřeží a vytvořilo tak prostor ke kolonizaci rostlinami (Coronato et al., 1999). V tomto studenějším a sušším období expandovaly stepi a docházelo k jejich většímu propojení (Barros et al., 2020). Naopak v interglaciálech se populace stepních travin izolovaly a mohlo docházet k jejich odlišení (Vuilleumier, 1971). Působením geografických či klimatických bariér během kvartéru vznikaly disjunktní areály, jejichž přítomnost byla doložena odlišnostmi mezi haplotypy chloroplastové DNA různých populací pro rody: *Calceolaria* (Cosacov et al., 2010), *Calibrachoa* (Mäder et al., 2013), *Hordeum* (Jakob et al., 2009), *Hypochaeris* (Tremetsberger et al., 2009), *Mulinum* (v dnešním pojetí *Azorella*; Sede et al., 2012), *Nassauvia* (Nicola et al., 2014), *Nothofagus* (Azpilicueta et al., 2009) a *Podocarpus* (Premoli, Quiroga, et al., 2012).

V případě jižních populací rodu *Hordeum* nedošlo v období LGM k migraci směrem na sever, ale naopak k přetrvání v jižní Patagonii a Ohňové zemi (Jakob et al., 2009). Alespoň dvě refugia byla popsána pro druh *Nothofagus pumilio* v nezaledněných oblastech na severozápadě a jihovýchodě ostrova Isla Grande de Tierra del Fuego. Genetické podobnosti mezi těmito populacemi naznačují genový tok (Premoli et al., 2010). Další glaciální refugia byla doložena pro druh *Colobanthus quitensis* na antarktických ostrovech jižně od Drakeova průlivu (Koc et al., 2018). Genetická diverzita populací *Calceolaria polyrhiza* společně s jejich fytogeografií poukazují na existenci tří refugií na jihozápadě Neuquenu, západě Chubutu a jihozápadě Santa Cruz (Cosacov et al., 2010).

Klimatické změny během pleistocénu byly pravděpodobně hnacím motorem speciace, ke které docházelo opakovanými geografickými izolacemi (Ikeda et al., 2012), zatímco sekundární kontakty mezi druhy z různých refugií vedly k hybridizaci (Stebbins, 1984). Pro vznik nových druhů v měnícím se prostředí bylo nutné překonání specifických problémů, při čemž mohla být výhodná polyploidie (Novikova et al., 2018).

## 7. Polyploidie

Polyploidie, přítomnost tří či více kompletních sad chromozomů, je klíčovým faktorem rostlinné evoluce (Levin, 2002). Neopolyploidizace, tj. recentní zvýšení počtu chromozomových sad, se objevuje u 30 až 80 % krytosemenných rostlin (P. S. Soltis & Soltis, 2012). Nicméně pokud budeme počítat paleopolyploidii (tj. dávnou polyploidizaci), která může být následovaná zpětnou diploidizací, jedná se o 100 % krytosemenných rostlin, neboť k této události došlo u jejich společného předka (Jiao et al., 2011).

Vznik polyploidních jedinců, tzv. polyploidizace, může probíhat v rámci jednoho druhu, čímž vzniká tzv. autopolyploid, například u druhů *Tolmiea menziesii* (D. E. Soltis & Rieseberg, 1986) či *Arabidopsis thaliana* (Liu et al., 2017). Nebo při ní může docházet k mezidruhovému hybridizaci. Potom se dceřiný jedinec označuje jako allopolyploid (Otto, 2007), například v rámci rodu *Gossypium* (P. S. Soltis & Soltis, 2012). Autopolyploidie a allopolyploidie pravděpodobně prodělávají odlišnou evoluci, neboť u autopolyploidů je častější formace multivalentů při meióze, zatímco u allopolyploidů je vyšší rozdílnost paralogních genů (tj. těch, které jsou výsledkem duplikace; P. S. Soltis & Soltis, 2012). Pro autopolyploidie je charakteristická multisomická dědičnost, což znamená, že se jejich homologní chromozomy během meiotické profáze I párují a následně během metafáze tvoří dvojice (bivalenty), trojice (trivalenty), čtveřice (kvadrivalenty) či větší komplexy (Ramsey & Schemske, 2002). Allopolyploidní chromozomy jsou na rozdíl od autopolyploidů homeologní, tudíž u nich dochází pouze k tvorbě bivalentů, které během metafáze segregují podobně jako u diploidů. Jedná se o tzv. disomickou dědičnost (Ramsey & Schemske, 2002). Mezi těmito dvěma extrémy se rozlišují segmentální allopolyploidie, u nichž vlivem homeologních výměn došlo k tvorbě genomové mozaiky, a proto se částečně jeví jako autopolyploidie (Mason & Wendel, 2020).

Pohledy na relativní četnosti autopolyploidů a allopolyploidů se různí. Ve starší literatuře se často uvádí nižší frekvence autopolyploidie ve srovnání s allopolyploidii (Müntzing, 1936). Jednoznačné určení relativních frekvencí je obtížné z důvodu omezené taxonomické klasifikace polyploidů. Autopolyploidie tradičně nebývají uznávány jako samostatný taxon, ale popsány jako odlišný cytotyp (D. E. Soltis et al., 2007). Barker et al. (2016) porovnávají výskyt diploidie a polyploidie ve 47 rostlinných rodech (4 003 druzích). Ve zkoumaném vzorku našli 24 % polyploidů, přičemž poměr autopolyploidů a allopolyploidů byl stejný. Je důležité zmínit, že tato práce neuvádí počet polyploidizačních událostí, ale počet taxonů, u kterých je polyploidie pozorována. Barker et al. (2016) ve své studii nepočítají s možnými nezávislými

opakovanými polyploidizacemi v rámci jednoho taxonu, která byla doložena například u rodu *Nicotiana* (Leitch et al., 2008), viz níže.

K polyploidizaci neboli vzniku polyploidních jedinců dochází uvnitř mateřské diploidní populace. Menšinová nevýhoda autotetraploidů a konkurence mezi cytotypy způsobuje, že polyploidi mají často problémy přežít a rozšířit se (Levin, 1975). Faktory, které mohou přispět k formaci polyploidní populace, jsou například rozrůznění ekologických požadavků cytotypů, stochastické procesy malých populací a výběrové párování (Levin, 2002). Polyploidi jsou v dlouhodobém měřítku evolučně úspěšnější v nestabilních sukcesních společenstvech (Stebbins, 1980), protože duplikace genomu generuje genetickou diverzitu, která je asociována s fenotypovými novinkami (např. zvýšenou fenotypovou plasticitou), adaptacemi a vyšší fitness (Alix et al., 2017; Heslop-Harrison et al., 2023). Úspěšnost allopolyploidů je dobře dokumentována pro arktické oblasti, jež jsou na polyploidy bohaté (Stebbins, 1984). Jejich evoluční úspěch může být vysvětlen fixací heterozygotních genomů proti inbreedingu a genetickému driftu během period dramatických klimatických změn (Brochmann et al., 2004). To souhlasí se Stebbinsovou hypotézou sekundárního kontaktu: „Polyploidie doprovázená hybridizací slouží zejména k rychlé adaptaci na nové ekologické podmínky, které přicházejí relativně náhle.“ (Stebbins, 1984, s. 3).

První zmínky o polyploidii pocházejí z počátku 20. století, nicméně větší pozornosti se jí dostalo až s rozvinutím průtokové cytometrie, genomového sekvenování a dalších molekulárních a fylogenetických metod (Husband et al., 2013). Centrem studia rostlinné polyploidie je Evropa, potažmo Severní Amerika, což dokazují mnohé publikace (shrnuto např. v Beheregaray, 2008). Ve studiu polyploidie jsou stále opomíjené tropické a temperátní oblasti jižní polokoule. Ty posledně jmenované však mohou být analogií severní polokoule a polyploidie zde může probíhat na stejné nebo minimálně podobné úrovni jako v Evropě či Severní Americe. V posledních několika letech se objevily studie (Bureš et al., 2022; Rice et al., 2019; Yu et al., 2018) popisující globální trend v distribuci polyploidů v různých zeměpisných šířkách. Nejvíce zastoupení jsou polyploidi v temperátních oblastech a směrem k rovníku a k pólům jejich frekvence klesá (Bureš et al., 2022). Veliký vliv na frekvenci polyploidů má zejména klima, druhové složení společenstev a jejich životní forma, přičemž častější je výskyt polyploidních trvalek, než jednoletých bylin či dřevin (Rice et al., 2019). Rice et al. (2019) popisují, že temperátní lesy jižní Patagonie, přesněji Ohňové země, obsahují dokonce 68 % polyploidních rostlin, což je nejvyšší hodnota z místních ekoregionů. Zastoupení polyploidních druhů patagonské stepi dosahuje 52 %, což je nadprůměrná hodnota v porovnání s ostatními stepmi Jižní Ameriky. Polyploidie v Patagonii se zdá být relativně častým stavem,



nicméně článků, které by se jí zabývaly, začalo přibývat až nedávno (přehled patagonských polyploidů viz Tab. 2).

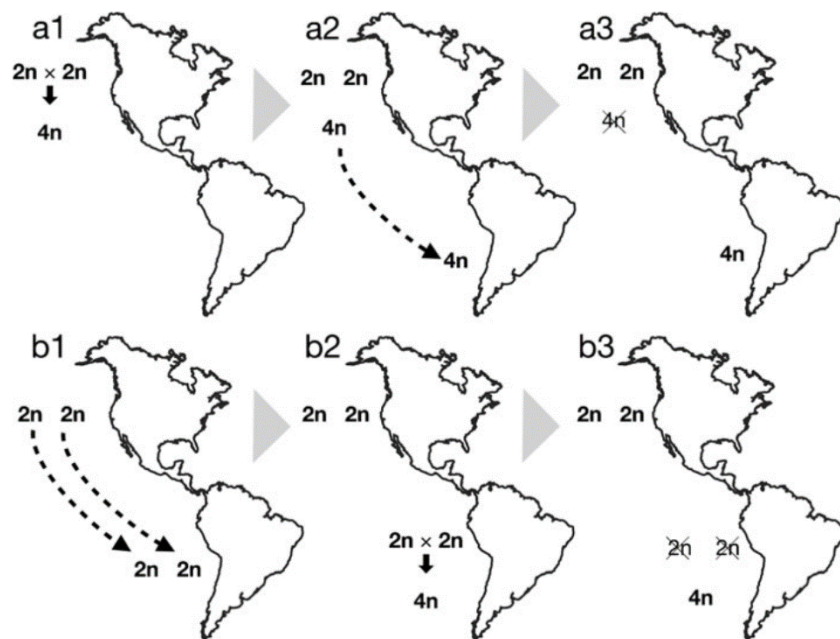
Tab. 2: Počty druhů a prevalence polyploidie v ekoregionech Patagonie a přilehlých oblastí jižní části Jižní Ameriky (definovaných podle WWF – World Wildlife Fund). Tabulka porovnává procentuální zastoupení polyploidů v lesích, stepích a horských oblastech. Data pochází ze Supplementary Table 3 článku „The global biogeography of polyploid plants“ (Rice et al., 2019).

Biom	Ekoregion	Počet druhů	Polyploidie (%)
Pabukové lesy	Valdivijský temperátní les (Valdivian temperate forests)	740	48,91
	Magellanský subpolární les (Magellanic subpolar forests)	169	67,82
	<b>Celkem lesy</b>	<b>909</b>	<b>52,42</b>
Stepi	Espinal (křovinná step)	520	47,56
	Vlhké pampy (Humid Pampas)	448	50,85
	Nízké Monte (Low Monte)	169	44,00
	Patagonská step (Patagonian steppe)	536	51,83
	Chilský matorral (křovinná step; Chilean matorral)	287	32,61
	<b>Celkem stepi</b>	<b>1960</b>	<b>46,98</b>
Horské oblasti	Suchá puna středních And (Central Andean dry puna)	154	41,46
	Puna středních And (Central Andean puna)	616	49,18
	Vysoké Monte (High Monte)	369	39,26
	Jižní andská step (Southern Andean steppe)	258	51,06
	<b>Celkem hory</b>	<b>1397</b>	<b>46,06</b>

Johnson et al. (2012) na základě sekvenace DNA objevili allotetraploidii u rodů *Collomia* a *Navarretia* v Patagonii. Tyto rody se vyskytují i v Severní Americe, kde vytváří pouze diploidní populace. Autoři navrhují dvě teorie disperze. Buď došlo k allopolyploidizaci, rozšíření tetraploidů do Patagonie a jejich zániku v Severní Americe, nebo disperze diploidů do Patagonie allopolyploidizaci předcházela (viz Obr. 3). Kolísající klimatické podmínky a opakující se zalednění během pleistocénu mohly upřednostňovat přetrvávání allotetraploidů před jejich diploidními protějšky, na které po disperzi do Patagonie působil efekt zakladatele (efekt hrdla láhve).

Tyto rody se podobně jako mnoho dalších jihoamerických rostlin vyznačují tzv. disjunktivním amfitropickým rozšířením (rozšířením severně a jižně od tropů, ale nikoliv v tropickém pásmu). Simpson et al. (2017) popisují 158 příkladů amfitropické disjunkce v temperátních oblastech Severní a Jižní Ameriky (např. *Anemone multifida* nebo *Carex canescens*). Přes 90 % z nich se rozšířilo ze severu na jih. K migraci mezi severními a jižními

populacemi došlo přes Kordillery a Andy, nebo pomocí disperze na dlouhou vzdálenost (long-distance dispersal). Většina těchto druhů s disjunktním rozšířením je self-kompatibilní a předpokládá se u nich autogamie (Raven, 1963).



Obr. 3: Alternativní způsoby disperze allotetraploidních jedinců rodu *Collomia* do Jižní Ameriky (převzato od Johnson et al., 2012); a1-a3: allopolyploidizace, rozšíření allotetraploida a zánik jeho zakladatelské populace; b1-b3: rozšíření diploidů, allopolyploidizace a zánik mateřských diploidů v Jižní Americe.

Vyšší úroveň ploidie bývá spojována se vznikem adaptací k odlišným teplotním či srážkovým režimům (Levin, 2002). U polyploidů byla pozorována například adaptace na sušší klima. Bottini et al. (1999) pozorovali populace 13 druhů rodu *Berberis* v argentinské Patagonii. Tetraploidní populace druhů *B. buxifolia* a *B. heterophylla* rostou v oblastech s nižší mírou srážek než u ostatních 11 druhů. Podobný jev byl pozorován v čeledi Zygophyllaceae u rodů *Bulnesia*, *Larrea* a *Pintoa*. Druhy vyskytující se v aridních oblastech (*B. retama*, *B. chilensis*, *L. tridentata* a *P. chilensis*) obsahují nejvíce DNA (Poggio et al., 1989). V případě rodu *Larrea* se čtyři druhy vyskytují v Jižní Americe a jeden (*L. tridentata*) v Severní Americe. Lia et al. (2001) předpokládají, že k rozšíření do Severní Ameriky došlo formou disperze na dlouhé vzdálenosti (Raven, 1963) přes Peru či Bolívii, což bylo umožněno pravděpodobně rozšiřováním aridního klima během začátku kvartéru (před 10-1,8 milionu let; Axelrod, 1970). Rozšíření druhu *L. tridentata* do Severní Ameriky bylo následováno polyploidizací. Tento druh tvoří diploidní populace v Čivavské poušti, tetraploidní populace v Sonorské poušti a hexaploidní populace v Mohavské poušti (Yang, 1970). Tři ze čtyř jihoamerických druhů jsou diploidi, zatímco *L. cuneifolia* je tetrapolyploid. Množství DNA u těchto druhů pozitivně

koreluje s teplotami a negativně koreluje s množstvím srážek. Větší variabilita DNA v případě druhu *L. cuneifolia* mu umožňuje tolerovat nižší úhrny srážek, vyšší teplotu a sluneční radiaci, zatímco rozšíření druhu *L. nitida* s menší variabilitou množství DNA je limitováno na oblasti s nižší teplotou i sluneční radiací a jedinci vyžadují více srážek (Vidal-Russell et al., 2022).

Zatímco některé práce popisují adaptaci polyploidů na sušší klima s vyššími teplotami (viz výše), jiné poukazují na opak. To popisují například Hijman et al. (2007), kteří zkoumají rozšíření polyploidů rodu *Solanum* v Severní a Jižní Americe. Polyploidie v Jižní Americe častěji osidluje chladnější a vlhčí oblasti (Hijmans et al., 2007). Podobně tak chladnomilná tráva *Deschampsia antarctica* má disjunktní rozšíření v Jižní Americe, od severní Patagonie (cca 38° j. š.) po Ohňovou zemi (cca 55° j. š.), a v Antarktidě. V severní Patagonii byla pozorována tetraploidní populace ( $2n = 52$ ; González et al., 2016). Její přítomnost na okraji areálu rozšíření může být spojena se schopností polyploidů kolonizovat odlišná prostředí, která je důsledkem větší genetické či biochemické variability (Brochmann et al., 2004). Nižší genetická diverzita *D. antarctica* v Antarktidě naznačuje přežívání v patagonských refugiiích a následné rozšíření do Antarktidy (Fassanella 2017). Takové refugium mohla představovat například oblast v severní Patagonii vzniklá mořskou transgresí, jež pravděpodobně fungovala jako refugium pro starobylé linie rodu *Nothofagus* (Premoli, Mathiasen, et al., 2012). Rozšíření dalšího vysokohorského polyploidního rodu *Fosterella* opět vykazuje korelaci s klimatickým režimem, zejména s kolísajícími sezónními teplotními rozdíly. Areál výskytu polyploidů je omezen na oblasti jižně od 19° j. š., zatímco diploidi jsou rozšířeni i v severnějších oblastech And (Paule et al., 2017). Rozšíření ekologických rozpětí polyploidů vede k jejich expanzi do nehostinných habitatů (Brochmann et al., 2004).

U jihoamerického rodu *Nicotiana* došlo nejméně ke třem nezávislým transkontinentálním migracím a několika formacím autopolyploidie či allopolyploidie, která se objevuje u 75 % druhů tohoto rodu (Aoki & Ito, 2000). Ke třem allopolyploidizačním událostem u druhů *N. arentsii*, *N. rustica* a *N. tabacum* došlo přibližně před 200 000 lety, k dvěma polyploidizacím v sekci *Polydcliae* došlo přibližně před 1 milionem let a k jednomu před 4,5 milionem lety (Clarkson et al., 2005). U starobylejších polyploidů (starých 4,5 milionu let) bylo pozorováno větší množství změn v DNA (14-29 %). Mladší polyploidie (staří 200 000 let), vykazovali poměrně malé ztráty DNA (2-5 %; Leitch et al., 2008).

Polyploidie je dobře popsána u jihoamerických druhů rodu *Hypochaeris*. Z původních jihoamerických druhů jich je 25 diploidních, sedm diploidních i tetraploidních a jeden pouze tetraploidní. Autopolyploidie se předpokládá např. u druhů *H. tenuifolia* a *H. taraxacoides*, kdežto allopolyploidie u druhu *H. incana* (Weiss-Schneeweiss et al., 2007). Na základě analýzy

DNA metodou AFLP (amplified fragment length polymorphism) a analýz sekvencí chloroplastové DNA druhu *H. incana* byla zkoumána fylogenetická příbuznost populací. Veliká odlišnost napříč populacemi v severní a střední Patagonii může být způsobena nedostatečným genovým tokem (Tremetsberger et al., 2009), což by naznačovalo přítomnost genetické či geologické bariéry (Sérsic et al., 2011). Výskyt geneticky diverzních skupin bývá také připisován oddělení linií do odlišných refugií (Avice, 2000). Ochranu některým stepním rostlinám mohly poskytnout například oblasti na východním pobřeží, které byly odkryty snížením hladiny moře během posledního ledovcového maxima (viz kapitolu 6. Vliv geologických procesů a zalednění; Coronato et al., 1999). Nízký stupeň migrace jedinců *H. incana* vedl k fixaci alel genovým driftem, čímž se snížila genetická variabilita populace (Tremetsberger et al., 2009).

*Silene* (Caryophyllaceae) je kosmopolitní rod s rozšířením převážně v Evropě, Severní Americe, Asii a severní Africe (Ghazanfar, 1983). U celé řady druhů rostoucích na severní polokouli byly pozorovány tetraploidní a oktoploidní cytotypy (Ghazanfar, 1983; Sheidai, Eftekharian, et al., 2011; Sheidai, Koohdar, et al., 2011). Rostliny ze sekce *Physolychnis* se rozšířily i do Jižní Ameriky, kde rostou od venezuelských And až po patagonské stepi. Fylogeneze odvozená na základě analýzy ITS a plastidové DNA naznačuje jedinou migraci druhu *S. verecunda* do Jižní Ameriky, následovanou allopolyploidizací s druhem *S. uralensis* a vznikem linie *S. chilensis* (Frajman et al., 2018). Polyploidie z této linie rostoucí v suché stepi mají sníženou listovou plochu, což je adaptací na aridní klima (Guerin et al., 2012).

O rozšíření cytotypů (tj. cytogeografii) v Patagonii se ví málo, ale četnost prací zabývajících se touto problematikou stoupá. Více autorů se v rámci Jižní Ameriky zaměřuje spíše na tropické horské oblasti And (tzv. páramos), které jsou považovány za „horká místa biodiverzity“ (biodiversity hotspots; Madriñán et al., 2013; Pennington et al., 2010). Polyploidie byla popsána například u těchto jihoamerických rodů: *Mecardonia* (Sosa et al., 2016), *Paullinia* (Urdampilleta et al., 2020), *Hippeastrum* (Poggio et al., 2014), *Eryngium* (Calviño et al., 2008), *Mimosa* (Morales et al., 2014), *Guindilia* (González et al., 2016) a *Lasiocephalus* (Dušková et al., 2010).

## **8. Modelový rod *Azorella* (*Mulinum sensu stricto*)**

*Azorella* Lam. (v dřívějším pojetí *Mulinum* L., Persoon, 1805) je rostlina z čeledi miříkovité (Apiaceae), podčeledi Azorelloideae. Podčeleď Azorelloideae je starobylá linie s rozšířením v mírném pásmu a vysokohorských oblastech Jižní Ameriky a Austrálie. Představuje skupinu vhodnou ke studiu trendů rostlinné radiace v Andách (Nicolas & Plunkett, 2012), neboť

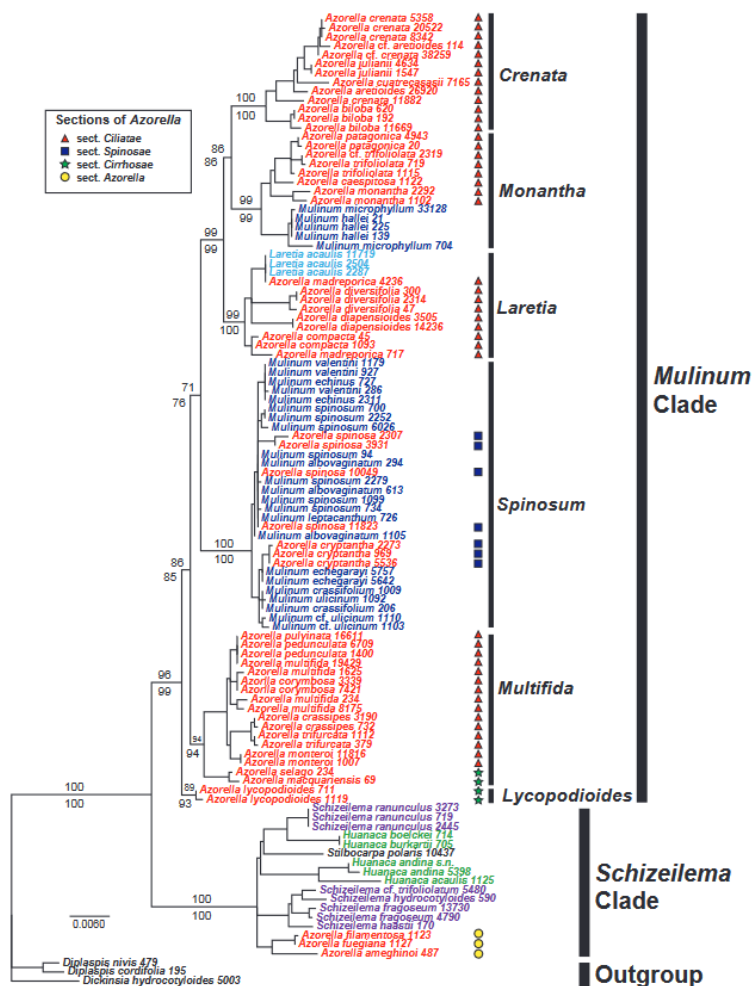
obsahuje 16 morfologicky různorodých rodů, včetně dříve vyčleňovaného rodu *Mulinum* (Nicolas & Plunkett, 2009). Druhy bývalého rodu *Mulinum* se vyskytují v zeměpisných šířkách přibližně od 17° j. š. do 52° j. š. Dominují v suchých a polosuchých patagonských stepích Argentiny a v chilských Andách. Jeden druh, *M. triacanthum*, svým rozšířením zasahuje i do jižní Bolívie (M. Fernández et al., 2017b, 2017c). *Mulinum spinosum* (Cav.) Pers. (v dnešním pojetí *Azorella prolifera* – (Cav.) G. M. Plunkett & A. N. Nicolas) je nejrozšířenějším druhem tohoto rodu. Někteří autoři používají jeho argentinské jméno „neneo“ (viz Golluscio et al., 2009).

O rodu *Mulinum* se prvně zmiňuje Persoon ve svém díle „Synopsis Plantarum seu Enchiridium botanicum“ (1805). Definuje čtyři druhy, které přejímá od Cavanilles (1799) Ten tyto čtyři druhy řadil pod rodové jméno *Selinum* L. (1762), nejspíše kvůli podobnosti s tímto evropským rodem. Systematika rodu *Mulinum* je velice složitá. M. Fernández et al. (2017b) ve své práci „Revisión taxonómica del género sudamericano *Mulinum* (Azorelloideae, Apiaceae)“ popsaly složitou taxonomii rodu *Mulinum*. Autorky popisují 10 druhů: *M. albovaginatum*, *M. crassifolium*, *M. echegarayi*, *M. hallei*, *M. leptacanthum*, *M. microphyllum*, *M. spinosum*, *M. triacanthum*, *M. ulicinum* a *M. valentini* (bližší informace viz Tab. 3). K determinaci druhů použily morfologické znaky, geografické umístění druhů (nadmořskou výšku) a bioklimatické proměnné, jako jsou teplota či úhrn srážek. Jako důležité morfometrické znaky autorky zmiňují velikost listů a listenců, počet květů v květenství a velikost plodu. Obtíže s determinací nastávají nejen při zařazení do druhu, ale i do rodu, kvůli podobné morfologii a rozšíření. Často se proto v literatuře setkáme s různými synonymy, vymežováním variet, či naopak shlukováním do společných vývojových větví.

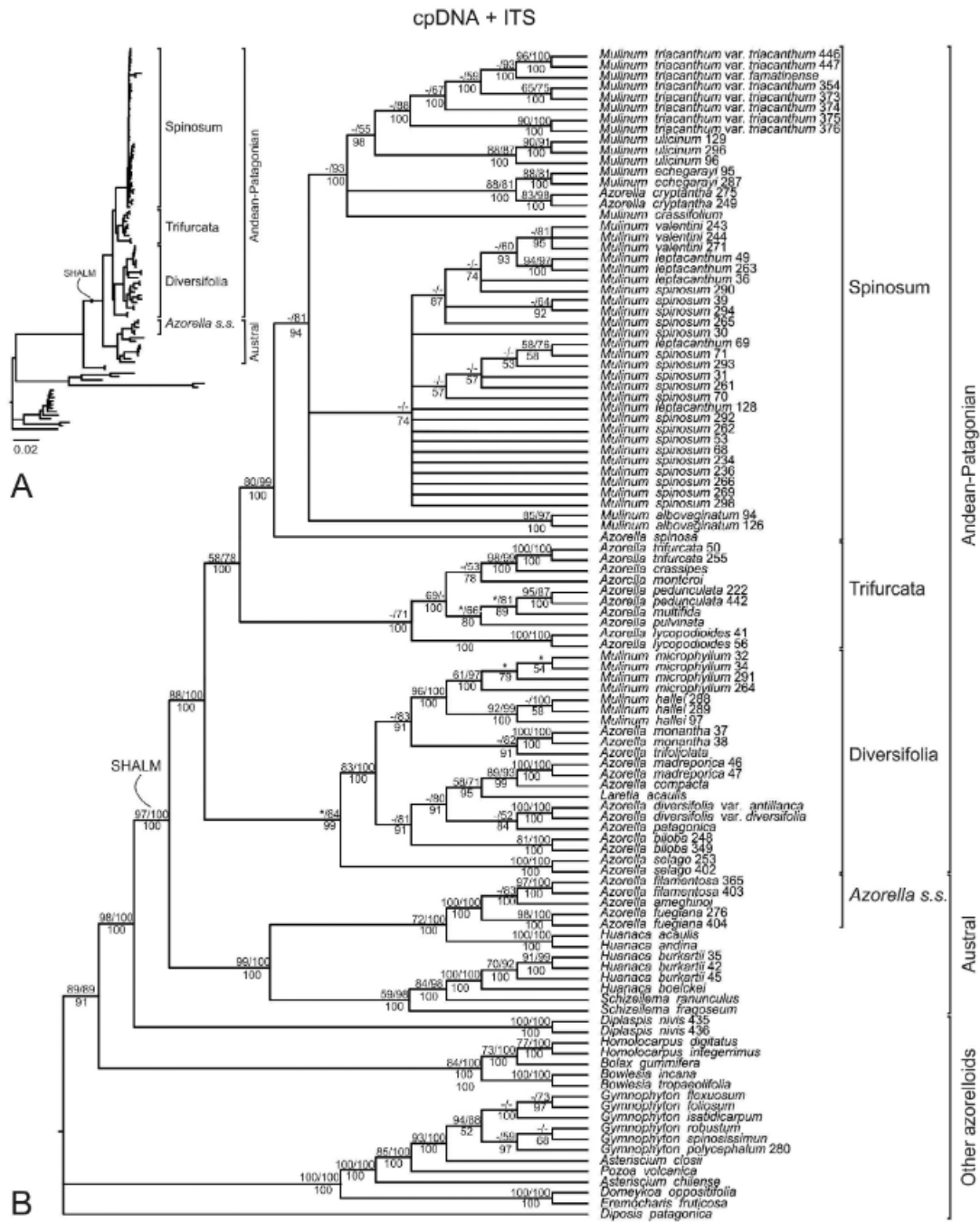
Tab. 3: Druhy rodu *Mulinum* podle M. Fernández et al. (2017b; upraveno podle Constance et al., 1971, 1976). Z uvedeného přehledu nalezneme všech deset druhů v Argentině. Z nich šest druhů se vyskytuje v Argentině a v Chile, jeden druh zasahuje svým rozšířením do Argentiny a Bolívie a pouze na území Argentiny rostou tři druhy.

Druh	2n	Vzrůst [cm]	Listy [mm]	Plod [mm]	Umístění okolíku	Nadmořská výška [m n. m.]	Rozšíření
<b><i>A. albovaginata</i></b> ( <i>M. albovaginatum</i> )	?	Nízký (2-10)	6-8	5-6 × 3-4	Těsně nad úrovni listů	2 000-3 800	Argentina (provincie Mendoza a Neuquén), Chile (regiony Maule a Metropolitní region)
<b><i>A. trisecta</i></b> ( <i>M. crassifolium</i> )	?	Střední (5-20)	7-8	3-6 × 3-5	Těsně nad úrovni listů	3 700-4 600	Argentina (provincie Salta), Chile (regiony Tarapacá, Antofagasta a Atacama)
<b><i>A. echegarayi</i></b> ( <i>M. echegarayi</i> )	?	Vysoký (10-50)	8-10	5-6 × 5	Těsně nad úrovni listů	2 000-3 800	Argentina (provincie San Juan a Mendoza)
<b><i>A. hallei</i></b> ( <i>M. hallei</i> )	2x = 16	Nízký (2-10)	7-10	5-6 × 5-6	Vysoko nad úrovni listů	50-1 200	Argentina (provincie Chubut a Santa Cruz)
<b><i>A. nivalis</i></b> ( <i>M. leptacanthum</i> )	2x = 16	Nízký (3-12)	11-16	5-7 × 5-7	Těsně nad úrovni listů	800-2 800	Argentina (provincie Mendoza, Neuquén a Río Negro), Chile (regiony Bío-Bío, Araukánie a Los Ríos)
<b><i>A. microphylla</i></b> ( <i>M. microphyllum</i> )	4x = 32	Střední (5-20)	11-14	3-6 × 3-6	Vysoko nad úrovni listů	800-1 800	Argentina (provincie Chubut a Santa Cruz)
<b><i>A. prolifera</i></b> ( <i>M. spinosum</i> )	2x = 16 4x = 32 6x = 48	Vysoký (20-100)	16-43	5-7 × 4-6,5	Těsně nad / vysoko nad úrovni listů	0-4 000	Argentina (provincie San Juan, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz, Sand Luis a Buenos Aires), Chile (regiony Coquimbo, Valparaíso, Bernardo O'Higgins, Maule, Bío-Bío, Araukánie, Aysén, Magallanes a Metropolitní region)
<b><i>A. triacantha</i></b> ( <i>M. triacanthum</i> )	?	Střední (5-40)	11-34	3-6 × 3-5	Hluboko pod úrovni listů	2 200-4 200	Argentina (provincie Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán a La Rioja), Bolívie (department Tarija)
<b><i>A. ulicina</i></b> ( <i>M. ulicinum</i> )	?	Střední (5-30)	13-17	4-5 × 3-4	Hluboko pod úrovni listů	2 700-4 900	Argentina (provincie Jujuy, Salta, Catamarca, Tucumán, La Rioja, San Juan a Mendoza), Chile (region Antofagasta)
<b><i>A. valentini</i></b> ( <i>M. valentini</i> )	?	Nízký (3-10)	8-13	5 × 5-6	Těsně nad úrovni listů	500-1 600	Argentina (provincie Chubut a Santa Cruz), Chile (region Magallanes)

Pokrok v pochopení systematiky rodu *Mulinum* přineslo využití molekulárních metod. Plunkett & Nicolas (2012) analyzovali plastidový intron *rpl16* a genový úsek *trnD-trnT*. Ze získaných dat vytvořili fylogenetické stromy na základě metody maximální parsimonie, metody maximální věrohodnosti a Bayesovské inference. Výsledné kladogramy poukazují na blízkou příbuznost rodů *Azorella*, *Mulinum* a *Laretia*, které autoři řadí do společného kladu „*Mulinum*“. Další příbuzné rody (*Schizeilema*, *Huanaca*, *Stilbocarpa* a část rodu *Azorella*) jsou zařazeny do kladu „*Schizeilema*“ s rozšířením v Patagonii, Austrálii, na subantarktických ostrovech a Novém Zélandu (viz Obr. 4). M. Fernández et al. (2017a) potvrzují rozdělení do dvou skupin. Klad „*Mulinum*“ popisují jako andsko-patagonskou linii, zatímco klad „*Schizeilema*“ popisují jako jižní linii (viz Obr. 5). Plunkett & Nicolas (2017) navrhují sjednocení příbuzných rodů *Mulinum*, *Azorella*, *Laretia*, *Huanaca*, *Schizeilema* a *Stilbocarpa* v jeden (*Azorella*), což by mohlo lépe objasnit geografické propojení a evoluci této souhrnné linie. Pro *Mulinum spinosum* navrhují název *Azorella prolifera* (Cav.) G. M. Plunkett & A. N. Nicolas, což je publikováno o dva roky později (M. Fernández & Calviño, 2019).



Obr. 4: Fylogenetický strom rodu *Mulinum* a příbuzných rodů (převzato z Nicolas & Plunkett, 2012). Druhy jsou rozděleny do dvou skupin, jimiž jsou klad *Mulinum* a klad *Schizeilema*.



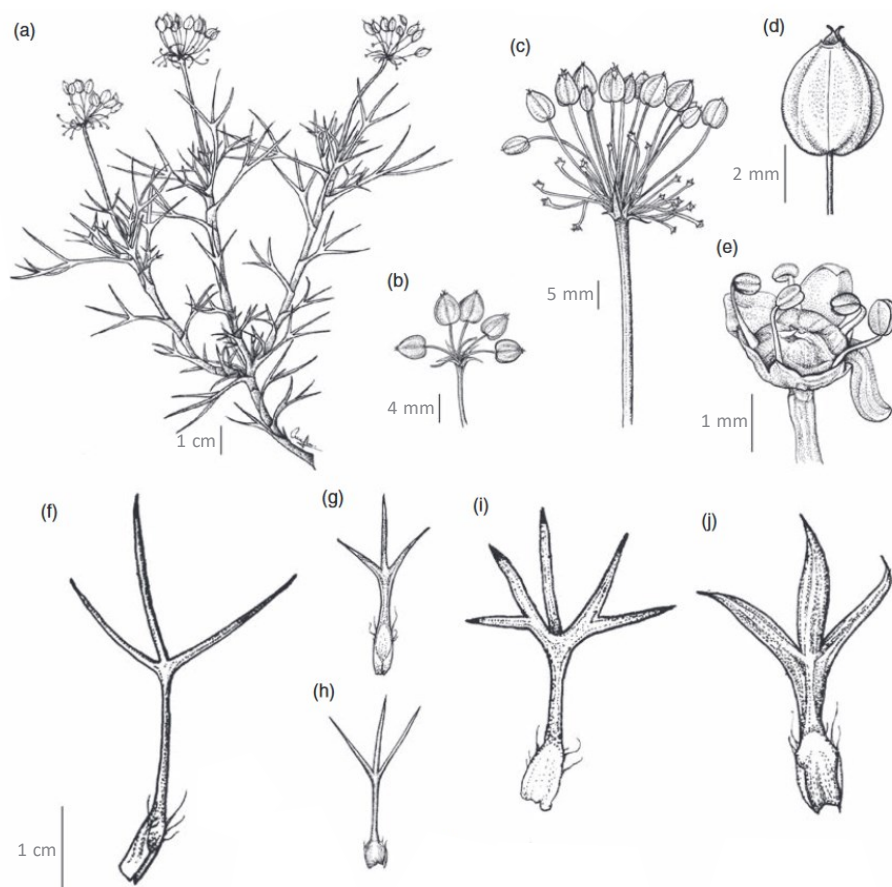
Obr. 5: Fylogenetický strom rodu *Mulinum* a příbuzných rodů (převzato z M. Fernández et al., 2017a). Druhy jsou rozděleny do dvou linií, andsko-patagonické (která se dále člení do tří větví: Spinosum, Trifurcata a Diversifolia) a jižní linie.

## 9. *Azorella prolifera* (*Mulinum spinosum*)

*Azorella prolifera* je polštářovitý keř se vzrůstem okolo 20 cm. Má úzké, téměř jehlicovité trojčetné listy s blanitou pochvou na bázi řapíku. Žluté květy tvoří okolík, plodem je křídlatá dvounažka (Zuloaga a Belgrano, 2019; viz Obr. 6). *Azorella prolifera* roste na písčitých a kamenitých půdách, ve stepích i horských svazích v nadmořských výškách až do 4 000 m n. m. (M. Fernández et al., 2017c). Díky své dostupnosti se používá v tradiční



medicině, například k léčení akutní horské nemoci, či nemocí jater (José San, 1983; Muñoz et al., 2001). Diterpenoidy obsažené v *A. prolifera* (Chiaramello et al., 2003; Nicoletti et al., 1996) byly studovány pro jejich možné využití proti parazitu *Trypanosoma cruzi* (Sülsen et al., 2006). Přítomnost diterpenoidů může působit jako chemická obrana proti býložravcům, neboť *A. prolifera* patří mezi rostliny spásané ovce a lamami guanako (Velázquez & Burry, 2012).



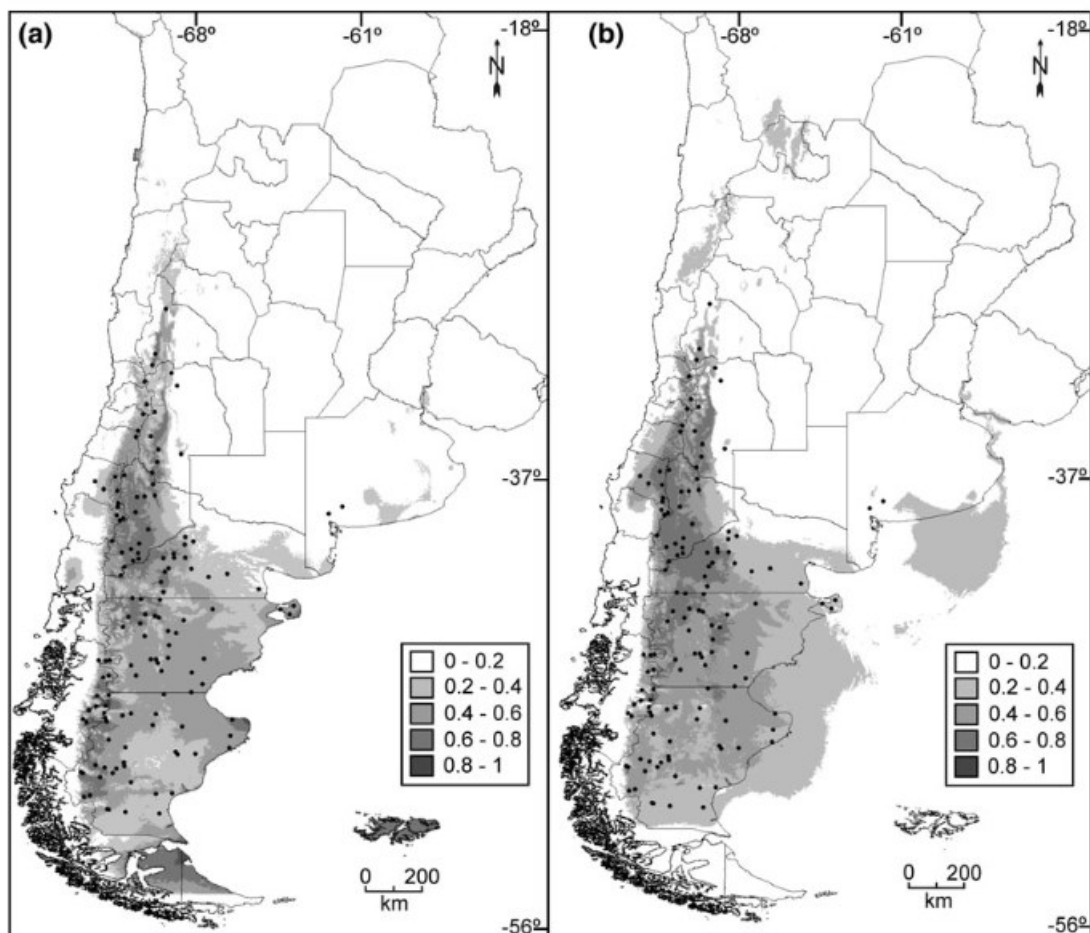
Obr. 6: Morfologie druhu *Azorella prolifera* (v dřívějším pojetí *Mulinum spinosum*); a – fragment rostliny; b, c – okolíky s plody; d – detail plodu; e – květ s dvěma odstraněnými okvětními lístky; f-j – různé typy listů (M. Fernández et al., 2017b).

Dominance *A. prolifera* v aridních stepích může být způsobena adaptacemi na herbivorii, ale i adaptacemi na suché prostředí (Cavagnaro & Golluscio, 2017). Vlivem spásání došlo k přeměně polovlhkých travinných pastvin na suché stepi s větším pokrytím keří (Vogel et al., 2022). Polštářovité keře mají schopnost udržovat stálou teplotu půdy, která v létě neklesá pod bod mrazu, a naopak v zimě nepřekračuje 20 °C (Cavieres et al., 2007). Hlavní ochranou před herbivory představují pichlavé jehlicovité listy, jejichž množství se zvyšuje v oblastech s vyšší mírou pasení (Cavagnaro & Golluscio, 2017). Přežívání při spásání může být dané disperzí semen, které jsou pro herbivory méně chutné, a to kvůli vyššímu obsahu fenolů (Folgarait & Sala, 2002). Vysoká míra rozšíření *A. prolifera* může být způsobena také jeho

odolností proti požárům a vysokou schopností regenerace (Damascos & Ghermandi, 2007; de Torres Curth et al., 2020).

U *A. prolifera* se špičatost listů zvyšuje s teplotou a snižuje se srážkami. Špičatější listy v suchých podmínkách jsou adaptací na ztráty vody, vedoucí ke snížení transpirace a zamezující přehřívání listu. Velikost květenství se zvyšuje se srážkami a velikost listů se zvyšuje s teplotou, což nasvědčuje dobrému hospodaření s vodou (M. Fernández et al., 2017c). Snížená expozice listové plochy zvyšuje efektivitu fotosyntézy (Damascos et al., 2008). Morfologická rozdílnost vegetativních i generativních znaků druhu *A. prolifera* souvisí s klimatickými faktory, jako je teplota či množství srážek. Jejich působení mohlo vytvořit selekční tlak pro tvorbu ekotypů nebo mohlo dojít k zvýšení fenotypové plasticity. Klimatické podmínky ovlivňují spíše morfologii rodu *Azorella* než jeho rozšíření. Na distribuci má větší vliv makroklima a s ním spojené evoluční mechanismy. Mezi takové faktory patří například reprodukční bariéry zamezující genový tok, mutace či genetický drift (M. Fernández et al., 2017c).

Sede et al. (2012) pozorovali celkem 29 haplotypů chloroplastové DNA. Více než polovina haplotypů tvořila samostatné populace. Vysoká různorodost haplotypů mezi severními a jižními populacemi předpokládá brzkou kolonizaci těchto oblastí a následné omezení genového toku. Omezení genového toku připisují izolaci populací řekami Chubut a Deseado. Dalšími procesy, jež způsobily diverzifikaci, mohly být například vulkanická či tektonická činnost (Suárez & Márquez, 2007). Podle Sede et al. (2012) se dnešní rozšíření populací výrazně neliší od modelového rozšíření v době posledního ledovcového maxima, což by naznačovalo, že zalednění nemělo na distribuci *A. prolifera* veliký vliv (viz Obr. 7). Největší diverzita haplotypů byla pozorována ve dvou jižních populacích, což se shoduje s výskytem refugií, popsaných například pro rody *Hordeum* (Jakob et al., 2009) a *Hypochaeris* (Tremetsberger et al., 2009).



Obr. 7: Teoretický model distribuce *A. prolifera*, a – v současnosti, b – během posledního ledovcového maxima (před 21 000 lety). Šedé oblasti označují pravděpodobnost výskytu druhu, černé tečky poukazují na lokality, ze kterých byla získána data pro výpočet modelu (převzato od Sede et al., 2012).

Základní chromozomové číslo rodu *Azorella* je  $n = 8$ . V přírodě byly pozorovány diploidní ( $2n = 16$ ;  $2C = 6.85$  pg), tetraploidní ( $4n = 32$ ;  $2C = 13.2$  pg) i hexaploidní populace ( $6n = 48$ ;  $2C = 19.6$  pg; Constance et al. 1971; Ptáček et al. 2022). Kromě polyploidie byla u rodu *Azorella* (a některých jeho příbuzných rodů) zaznamenána i vyšší úroveň ploidie endospermu. V případě rodu *Azorella* se jedná o pentaploidní endosperm (Ptáček et al., 2022). Data z jaderného genomu naznačují autopolyploidii (Sede et al., 2012). Distribuce polyploidů *A. prolifera* zatím není příliš prozkoumaná a nebyla pozorována žádná spojitost mezi geografickým rozšířením a úrovní ploidie (Constance et al., 1971).

## 10. Závěr

Předkládaná práce shrnuje poznatky o temperátní patagonské flóře, která byla ovlivněna působením geologických procesů, zalednění či klimatu. Patagonie představuje analogii temperátních oblastí severní polokoule, neboť zde probíhají podobné evoluční procesy. Poměrně častým jevem je polyploidie, která byla u mnohých rostlin doložena ve spojitosti s adaptacemi na měnící se prostředí. Jednou z takových rostlin je frekventovaný druh *Azorella prolifera*, jenž musel v minulých dobách ledových měnit svůj areál rozšíření, když migroval před posouvajícími se ledovci do refugií. Tento druh se přizpůsobil nepříznivým podmínkám prostředí, suchému klimatu a nízkým teplotám a jeví se jako vhodný modelový organismus. Mnoho vědeckých prací se zabývá vlivem herbivorů na jeho vzrůst, ale chybí publikace, které by se zaměřovaly na rozšíření jeho polyploidních populací. Analýza distribuce polyploidů *A. prolifera* by mohla odhalit nové informace o polyploidní evoluci temperátních rostlin jižní polokoule. Ačkoliv se Patagonie podobá temperátním oblastem severní polokoule, neodpovídá tomu množství výzkumu a studium patagonské flóry by si zasloužilo větší pozornost.

## 11. Seznam použité literatury

- Aguiar, M. R., Paruelo, J. M., Sala, O. E., & Lauenroth, W. K. (1996). Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 381–390. <https://doi.org/10.2307/3236281>
- Alix, K., Gérard, P. R., Schwarzacher, T., & Heslop-Harrison, J. S. (Pat). (2017). Polyploidy and interspecific hybridization: Partners for adaptation, speciation and evolution in plants. *Annals of Botany*, 120(2), 183–194. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx079>
- Aoki, S., & Ito, M. (2000). Molecular Phylogeny of *Nicotiana* (Solanaceae) Based on the Nucleotide Sequence of the matK Gene. *Plant Biology*, 2(3), 316–324. <https://doi.org/10.1055/s-2000-3710>
- Arroyo, M. T. K., Cavieres, L. A., Peñaloza, A., & Arroyo-Kalin, M. A. (2003). Positive Associations between the Cushion Plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and Alpine Plant Species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 169(1), 121–129. <https://doi.org/10.1023/A:1026281405115>
- Auer, V. (1960). The Quaternary history of Fuego-Patagonia. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 152(949), 507–516. <https://doi.org/10.1098/rspb.1960.0058>
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctv1nznfgj7>
- Axelrod, D. I. (1970). Mesozoic paleogeography and early angiosperm history. *The Botanical Review*, 36(3), 277–319. <https://doi.org/10.1007/BF02858880>
- Azpilicueta, M. M., Marchelli, P., & Gallo, L. A. (2009). The effects of Quaternary glaciations in Patagonia as evidenced by chloroplast DNA phylogeography of Southern beech *Nothofagus obliqua*. *Tree Genetics & Genomes*, 5(4), 561–571. <https://doi.org/10.1007/s11295-009-0209-x>
- Baranzelli, M. C., Cosacov, A., Rocamundi, N., Issaly, E. A., Aguilar, D. L., Camps, G. A., Andraca-Gómez, G., Petrinovic, I. A., Johnson, L. A., & Sérsic, A. N. (2020). Volcanism rather than climatic oscillations explains the shared phylogeographic patterns among ecologically distinct plant species in the southernmost areas of the South American Arid Diagonal. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 45(125542), 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125542>
- Barker, M. S., Arrigo, N., Baniaga, A. E., Li, Z., & Levin, D. A. (2016). On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids. *New Phytologist*, 210(2), 391–398. <https://doi.org/10.1111/nph.13698>
- Barros, M. J. F., Silva-Arias, G. A., Segatto, A. L. A., Reck-Kortmann, M., Fregonezi, J. N., Diniz-Filho, J. A. F., & Freitas, L. B. (2020). Phylogenetic niche conservatism and plant diversification in South American subtropical grasslands along multiple climatic dimensions. *Genetics and Molecular Biology*, 43(2), Article e20180291. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2018-0291>
- Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., & Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data*, 5(180214), 1–12. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>

- Beeskow, A. M., Elissalde, N. O., & Rostagno, C. M. (1995). Ecosystem Changes Associated with Grazing Intensity on the Punta Ninfas Rangelands of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management*, 48(6), 517–522. <https://doi.org/10.2307/4003063>
- Beheregaray, L. B. (2008). Twenty years of phylogeography: The state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, 17(17), 3754–3774. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03857.x>
- Bellis, L. M., Martella, M. B., Navarro, J. L., & Vignolo, P. E. (2004). Home range of greater and lesser rhea in Argentina: Relevance to conservation. *Biodiversity and Conservation*, 13(14), 2589–2598. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-1086-0>
- Benítez-Benítez, C., Otero, A., Ford, K. A., García-Moro, P., Donadío, S., Luceño, M., Martín-Bravo, S., & Jiménez-Mejías, P. (2021). An Evolutionary Study of *Carex* Subg. *Psyllophorae* (Cyperaceae) Sheds Light on a Strikingly Disjunct Distribution in the Southern Hemisphere, With Emphasis on Its Patagonian Diversification. *Frontiers in Plant Science*, 12(735302), 1–18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.735302>
- Bertiller, M. B., & Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8(2), 191–199.
- Bottini, M. C. J., Greizerstein, E. J., & Poggio, L. (1999). Ploidy levels and their relationships with the rainfall in several populations of Patagonian species of *Berberis* L. *Caryologia*, 52(1–2), 75–80. <https://doi.org/10.1080/00087114.1998.10589156>
- Brochmann, C., Brysting, A. K., Alsos, I. G., Borgen, L., Grundt, H. H., Scheen, A.-C., & Elven, R. (2004). Polyploidy in arctic plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(4), 521–536. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00337.x>
- Bureš, P., Elliott, T. L., Veselý, P., Šmarda, P., Forest, F., Leitch, I. J., Lughadha, E. N., Gomez, M. S., Pironon, S., Brown, M. J. M., Šmerda, J., & Zedek, F. (2022). *The global biogeography of angiosperm genome size is shaped by climate and range size* [Preprint]. *Evolutionary Biology*. <https://doi.org/10.1101/2022.12.05.519116>
- Butterfield, B. J., Cavieres, L. A., Callaway, R. M., Cook, B. J., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Pugnaire, F. I., Schöb, C., Xiao, S., Zaitchek, B., Anthelme, F., Björk, R. G., Dickinson, K., Gavilán, R., Kanka, R., Maalouf, J.-P., Noroozi, J., Parajuli, R., ... Brooker, R. W. (2013). Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. *Ecology Letters*, 16(4), 478–486. <https://doi.org/10.1111/ele.12070>
- Cabrera, A. L. (1976). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* (2. vyd.). Editorial Acme, S.A.C.I. <https://archive.org/details/RegionesFitogeograficasArgentinasACabreraEncArgDeAgrYJardFas1T2ACME1976/page/n3/mode/2up>
- Calviño, C. I., Martínez, S. G., & Downie, S. R. (2008). The evolutionary history of *Eryngium* (Apiaceae, Saniculoideae): Rapid radiations, long distance dispersals, and hybridizations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(3), 1129–1150. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.10.021>

- Carilla, J., Halloy, S., Cuello, S., Grau, A., Malizia, A., & Cuesta, F. (2018). Vegetation trends over eleven years on mountain summits in NW Argentina. *Ecology and Evolution*, 8(23), 11554–11567. <https://doi.org/10.1002/ece3.4602>
- Cavagnaro, F. P., & Golluscio, R. A. (2017). Structural anti-herbivore defense reduction of two Patagonian spiny shrubs in response to long time exclusion of large herbivores. *Journal of Arid Environments*, 142, 36–40. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.03.007>
- Cavanilles, A. J. (1799). *Icones et descriptiones plantarum*. Ex Regia Typographia. <https://bibdigital.rjb.csic.es/viewer/9683/#page=1&viewer=picture&o=bookmark&n=0&q=>
- Cavieres, L. A., Arroyo, M. T. K., Peñaloza, A., Molina-Montenegro, M. A., & Torres, C. (2002). Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 547–554. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02081.x>
- Cavieres, L. A., Badano, E. I., Sierra-Almeida, A., & Molina-Montenegro, M. A. (2007). Microclimatic Modifications of Cushion Plants and Their Consequences for Seedling Survival of Native and Non-native Herbaceous Species in the High Andes of Central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39(2), 229–236. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2007\)39\[229:MMOCPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2007)39[229:MMOCPA]2.0.CO;2)
- Cesa, A., & Paruelo, J. M. (2011). Changes in vegetation structure induced by domestic grazing in Patagonia (Southern Argentina). *Journal of Arid Environments*, 75(11), 1129–1135. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.003>
- Clapperton, C. M. (1994). The quaternary glaciation of Chile: A review. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67, 369–383.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J. X., Hostetler, S. W., & McCabe, A. M. (2009). The Last Glacial Maximum. *Science*, 325(5941), 710–714. <https://doi.org/10.1126/science.1172873>
- Clarkson, J. J., Lim, K. Y., Kovarik, A., Chase, M. W., Knapp, S., & Leitch, A. R. (2005). Long-term genome diploidization in allopolyploid *Nicotiana* section *Repandae* (Solanaceae). *New Phytologist*, 168(1), 241–252. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01480.x>
- Collantes, M. B., Anchorena, J., & Cingolani, A. M. (1999). The steppes of Tierra del Fuego: Floristic and growth form patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecology*, 140(1), 61–75. <https://doi.org/10.1023/A:1009727629777>
- Constance, L., Chuang, T.-I., & Bell, C. R. (1971). Chromosome Numbers in Umbelliferae. IV. *American Journal of Botany*, 58(6), 577–587. <https://doi.org/10.2307/2441041>
- Constance, L., Chuang, T.-I., & Bell, C. R. (1976). Chromosome Numbers in Umbelliferae. V. *American Journal of Botany*, 63(5), 608–625. <https://doi.org/10.2307/2441824>
- Coronato, A., Salemme, M., & Rabassa, J. (1999). Palaeoenvironmental conditions during the early peopling of Southernmost South America (Late Glacial-Early Holocene, 14–8 ka B.P.). *Quaternary International*, 53–54, 77–92. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(98\)00009-3](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(98)00009-3)

- Cosacov, A., Sérsic, A. N., Sosa, V., Johnson, L. A., & Cocucci, A. A. (2010). Multiple periglacial refugia in the Patagonian steppe and post-glacial colonization of the Andes: The phylogeography of *Calceolaria polyrhiza*. *Journal of Biogeography*, 37(8), 1463–1477. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02307.x>
- Damascos, M. A., Barthélémy, D., Ezcurra, C., Martínez, P., & Brion, C. (2008). Plant phenology, shoot growth, and branching pattern in *Mulinum spinosum* (Apiaceae), a cushion shrub of the arid Patagonian steppe of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 72(11), 1977–1988. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.07.001>
- Damascos, M. A., & Ghermandi, L. (2007). Morfología del arbusto nativo *Mulinum spinosum* en sectores quemados de pastizales del NO de la Patagonia. *Ecología Austral*, 17(1), 143–150.
- del Valle, H. F. (1998). Patagonian soils: A regional synthesis. *Ecología Austral*, 8(2), 103–123.
- del Valle, H. F., Labraga, J., & Goergen, J. (1995). Biozonas de la región Patagónica. In *Evaluación del estado actual de la desertificación en áreas representativas de la Patagonia* (s. 37–55). INTA-GTZ. [https://www.researchgate.net/publication/281544331\\_Biozonas\\_de\\_la\\_region\\_Patagonica#fullTextFileContent](https://www.researchgate.net/publication/281544331_Biozonas_de_la_region_Patagonica#fullTextFileContent)
- de Torres Curth, M., Ghermandi, L., & Zimmerman, V. (2020). Living in a world of fire: The population dynamics of *Mulinum spinosum* in Northwestern Patagonia grasslands. *Plant Ecology*, 221(5), 395–406. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01020-5>
- Diaz, H. F., & Markgraf, V. (Ed.). (1992). *El Niño: Historical and paleoclimatic aspects of the southern oscillation*. Cambridge University Press. [https://assets.cambridge.org/97805214/30425/frontmatter/9780521430425\\_frontmatter.pdf](https://assets.cambridge.org/97805214/30425/frontmatter/9780521430425_frontmatter.pdf)
- Dušková, E., Kolář, F., Sklenář, P., Rauchová, J., Lučanová, M., Fér, T., Suda, J., & Marhold, K. (2010). Genome size correlates with growth form, habitat and phylogeny in the Andean genus *Lasiocephalus* (Asteraceae). *Preslia*, 82(1), 127–148.
- Elías, G. D. V., & Aagesen, L. (2019). Areas of endemism and recent speciation in the Southern Cone of South America, using *Senecio* (Asteraceae) as a proxy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128(1), 70–82. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz070>
- Escobar, F., Vidal, F., Garin, C., & Naruse, R. (1992). Water balance in the Patagonia Icefield, in Glaciological researches in Patagonia. *Japanese Society of Snow and Ice*, 109–119.
- Ezcurra, C. (2002). Phylogeny, Morphology, and Biogeography of *Chuquiraga*, an Andean-Patagonian Genus of Asteraceae-Barnadesioideae. *The Botanical Review*, 68(1), 153–170. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0153:PMABOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0153:PMABOC]2.0.CO;2)
- Fernandes, G. W., Oki, Y., & Barbosa, M. (2022). *Baccharis: From Evolutionary and Ecological Aspects to Social Uses and Medicinal Applications*. Springer International Publishing AG. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-83511-8>



- Fernández, M., & Calviño, C. I. (2019). Nueva clasificación infragenérica de *Azorella* (Apiaceae, Azorelloideae) y sinopsis del subgénero Andinae. *Darwiniana*, 7(2), 289–304. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2019.72.849>
- Fernández, M., Ezcurra, C., & Calviño, C. I. (2017a). Chloroplast and ITS phylogenies to understand the evolutionary history of southern South American *Azorella*, *Laretia* and *Mulinum* (Azorelloideae, Apiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 108, 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.01.016>
- Fernández, M., Ezcurra, C., & Calviño, C. I. (2017b). Taxonomic revision of the South American genus *Mulinum* (Azorelloideae, Apiaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 74(1), Article e048. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2433>
- Fernández, M., Ezcurra, C., & Calviño, C. I. (2017c). Species limits and morphometric and environmental variation within the South Andean and Patagonian *Mulinum spinosum* species-group (Apiaceae-Azorelloideae). *Systematics and Biodiversity*, 15(5), 489–505. <https://doi.org/10.1080/14772000.2016.1273975>
- Fernández, R. J., Nuñez, A. H., & Soriano, A. (1992). Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions of sheep grazing and resource supply. *Oecologia*, 91(1), 39–46. <https://doi.org/10.1007/BF00317238>
- Ferreira, M., Cingolani, A. M., Ezcurra, C., & Bran, D. E. (1998). High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 9(3), 307–316. <https://doi.org/10.2307/3237095>
- Ferreira, M., Ezcurra, C., & Clayton, S. (2006). *Flores de Alta Montaña de los Andes Patagónicos: Guía para el reconocimiento de las principales especies de plantas vasculares altoandinas (High Mountain Flowers of the Patagonian Andes)*. Editorial Lola.
- Fildani, A., Romans, B. W., Fosdick, J. C., Crane, W. H., & Hubbard, S. M. (2008). Orogenesis of the Patagonian Andes as reflected by basin evolution in southernmost South America. In J. E. Spencer & S. R. Titley (Ed.), *Ores and Orogenesis: Circum-Pacific Tectonics, Geologic Evolution, and Ore Deposits* (s. 259–268). Arizona Geological Society. <https://doi.org/10.2113/gsecongeo.104.5.760>
- Flueck, W. T. (2010). Exotic deer in southern Latin America: What do we know about impacts on native deer and on ecosystems? *Biological Invasions*, 12(7), 1909–1922. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9618-x>
- Folgarait, P. J., & Sala, O. E. (2002). Granivory rates by rodents, insects, and birds at different microsites in the Patagonian steppe. *Ecography*, 25(4), 417–427. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250404.x>
- Fortuna-Perez, A. P., Marinho, C. R., Vatanparast, M., de Vargas, W., Iganci, J. R. V., Lewis, G. P., Cândido, E. S., de Moura, T. M., e Monteiro, T. C., Miotto, S. T. S., & Teixeira, S. P. (2021). Secretory structures of the *Adesmia* clade (Leguminosae): Implications for evolutionary adaptation in dry environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 48(125588). <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125588>

- Frajman, B., Schönswetter, P., Weiss-Schneeweiss, H., & Oxelman, B. (2018). Origin and Diversification of South American Polyploid *Silene* Sect. *Physolychnis* (Caryophyllaceae) in the Andes and Patagonia. *Frontiers in Genetics*, 9(639). <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00639>
- Gaitán, J. J., Oliva, G. E., Bran, D. E., Maestre, F. T., Aguiar, M. R., Jobbágy, E. G., Buono, G. G., Ferrante, D., Nakamatsu, V. B., Ciari, G., Salomone, J. M., & Massara, V. (2014). Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology*, 102(6), 1419–1428. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12273>
- Garreaud, R. D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, 22, 3–11. <https://doi.org/10.5194/adgeo-22-3-2009>
- Garreaud, R. D., Lopez, P., Minvielle, M., & Rojas, M. (2013). Large-Scale Control on the Patagonian Climate. *Journal of Climate*, 26(1), 215–230. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00001.1>
- Ghazanfar, S. A. (1983). Cytological Studies in the Genus *Silene* L. *New Phytologist*, 93(1), 123–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1983.tb02697.x>
- Golluscio, R. A., Escalada, V. S., & Pérez, J. (2009). Minimal Plant Responsiveness to Summer Water Pulses: Ecophysiological Constraints of Three Species of Semiarid Patagonia. *Rangeland Ecology & Management*, 62(2), 171–178. <https://doi.org/10.2111/08-196.1>
- González, M. L., Urdampilleta, J. D., Fasanella, M., Premoli, A. C., & Chiapella, J. O. (2016). Distribution of rDNA and polyploidy in *Deschampsia antarctica* E. Desv. In Antarctic and Patagonic populations. *Polar Biology*, 39(9), 1663–1677. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1890-5>
- Guerin, G. R., Wen, H., & Lowe, A. J. (2012). Leaf morphology shift linked to climate change. *Biology Letters*, 8(5), 882–886. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0458>
- Heslop-Harrison, J. S. (Pat), Schwarzacher, T., & Liu, Q. (2023). Polyploidy: Its consequences and enabling role in plant diversification and evolution. *Annals of Botany*, 131(1), 1–10. <https://doi.org/10.1093/aob/mcac132>
- Hijmans, R. J., Gavrilenko, T., Stephenson, S., Bamberg, J., Salas, A., & Spooner, D. M. (2007). Geographical and environmental range expansion through polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*). *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 485–495. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00308.x>
- Hoffmann Jacoby, A. E. (2005). *Flora silvestre de Chile: Zona araucana* (5. vyd.). Fundación Claudio Gay.
- Hopkins, D. J. (Ed.). (1997). *Merriam-Webster's geographical dictionary* (3. vyd.). Merriam-Webster Incorporated.
- Husband, B. C., Baldwin, S. J., & Suda, J. (2013). The Incidence of Polyploidy in Natural Plant Populations: Major Patterns and Evolutionary Processes. In J. Greilhuber, J. Dolezel, & J. F. Wendel (Ed.), *Plant Genome Diversity Volume 2* (s. 255–276). Springer Vienna. [https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1160-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1160-4_16)

- Chiaramello, A. I., Ardanaz, C. E., García, E. E., & Rossomando, P. C. (2003). Mulinane-type diterpenoids from *Mulinum spinosum*. *Phytochemistry*, *63*(8), 883–886. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(03\)00344-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(03)00344-3)
- Choler, P., Michalet, R., & Callaway, R. M. (2001). Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities. *Ecology*, *82*(12), 3295–3308. <https://doi.org/10.2307/2680153>
- Jakob, S. S., Martinez-Meyer, E., & Blattner, F. R. (2009). Phylogeographic Analyses and Paleodistribution Modeling Indicate Pleistocene In Situ Survival of *Hordeum* Species (Poaceae) in Southern Patagonia without Genetic or Spatial Restriction. *Molecular Biology and Evolution*, *26*(4), 907–923. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp012>
- Jiao, Y., Wickett, N. J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A. S., Landherr, L., Ralph, P. E., Tomsho, L. P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Clifton, S. W., Schlarbaum, S. E., Schuster, S. C., Ma, H., Leebens-Mack, J., & dePamphilis, C. W. (2011). Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*, *473*(7345), 97–100. <https://doi.org/10.1038/nature09916>
- Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M., & León, R. J. C. (1995). Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, *5*(1), 47–53.
- Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M., & León, R. J. C. (1996). Vegetation heterogeneity and diversity in flat and mountain landscapes of Patagonia (Argentina). *Journal of Vegetation Science*, *7*(4), 599–608. <https://doi.org/10.2307/3236310>
- Johnson, L. A., Chan, L. M., Pozner, R., & Glazier, L. D. (2012). Allotetraploids in Patagonia with Affinities to Western North American Diploids: Did Dispersal or Genome Doubling Occur First? *The Botanical Review*, *78*(3), 288–306. <https://doi.org/10.1007/s12229-012-9101-8>
- José San, M. A. (1983). Medicinal plants in Central Chile. *Economic Botany*, *37*(2), 216–227. <https://doi.org/10.1007/BF02858788>
- Koc, J., Androsiuk, P., Chwedorzewska, K. J., Cuba-Díaz, M., Górecki, R., & Giełwanowska, I. (2018). Range-wide pattern of genetic variation in *Colobanthus quitensis*. *Polar Biology*, *41*(12), 2467–2479. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2383-5>
- Leitch, I. J., Hanson, L., Lim, K. Y., Kovarik, A., Chase, M. W., Clarkson, J. J., & Leitch, A. R. (2008). The Ups and Downs of Genome Size Evolution in Polyploid Species of *Nicotiana* (Solanaceae). *Annals of Botany*, *101*(6), 805–814. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm326>
- Lenaerts, J. T. M., van den Broeke, M. R., van Wessem, J. M., van de Berg, W. J., van Meijgaard, E., van Uft, L. H., & Schaefer, M. (2014). Extreme Precipitation and Climate Gradients in Patagonia Revealed by High-Resolution Regional Atmospheric Climate Modeling. *Journal of Climate*, *27*(12), 4607–4621. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-13-00579.1>
- Lencinas, M. V., Soler, R., Cellini, J. M., Bahamonde, H., Pérez Flores, M., Monelos, L., Martínez Pastur, G. J., & Peri, P. L. (2021). Variation in Alpine Plant Diversity and Soil Temperatures in Two Mountain Landscapes of South Patagonia. *Diversity*, *13*(7), 310. <https://doi.org/10.3390/d13070310>

- Leva, P. E., Aguiar, M. R., & Premoli, A. C. (2013). Latitudinal variation of genecological traits in native grasses of Patagonian rangelands. *Australian Journal of Botany*, *61*(6), 475–485. <https://doi.org/10.1071/BT12249>
- Levin, D. A. (1975). Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon*, *24*(1), 35–43. <https://doi.org/10.2307/1218997>
- Levin, D. A. (2002). *The role of chromosomal change in plant evolution*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1600/036364404774195656>
- Lia, V. V., Confalonieri, V. A., Comas, C. I., & Hunziker, J. H. (2001). Molecular Phylogeny of *Larrea* and Its Allies (Zygophyllaceae): Reticulate Evolution and the Probable Time of Creosote Bush Arrival to North America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *21*(2), 309–320. <https://doi.org/10.1006/mpev.2001.1025>
- Linné, C. von, & Salvius, L. (1762). *Species plantarum: Exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Impensis direct. Laurentii Salvii. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11179>
- Liu, S., Yang, Y., Wei, F., Duan, J., Braynen, J., Tian, B., Cao, G., Shi, G., & Yuan, J. (2017). Autopolyploidy leads to rapid genomic changes in *Arabidopsis thaliana*. *Theory in Biosciences*, *136*(3–4), 199–206. <https://doi.org/10.1007/s12064-017-0252-3>
- Luebert, F., & Weigend, M. (2014). Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *2*(27). <https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00027>
- Luebert, F., Wen, J., & Dillon, M. O. (2009). Systematic placement and biogeographical relationships of the monotypic genera *Gypothamnium* and *Oxyphyllum* (Asteraceae: Mutisioideae) from the Atacama Desert. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *159*(1), 32–51. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00926.x>
- Mäder, G., Fregonezi, J. N., Lorenz-Lemke, A. P., Bonatto, S. L., & Freitas, L. B. (2013). Geological and climatic changes in quaternary shaped the evolutionary history of *Calibrachoa heterophylla*, an endemic South-Atlantic species of petunia. *BMC Evolutionary Biology*, *13*(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-178>
- Madriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, *4*(192). <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Manzo, L. M., Epele, L. B., Grech, M. G., Kutschker, A. M., & Miserendino, M. L. (2022). Which regionalization scheme is the best to predict wetland plant distribution in Western Patagonia? *Journal of Vegetation Science*, *33*(6). <https://doi.org/10.1111/jvs.13157>
- Mason, A. S., & Wendel, J. F. (2020). Homoeologous Exchanges, Segmental Allopolyploidy, and Polyploid Genome Evolution. *Frontiers in Genetics*, *11*(1014). <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.01014>

- McCulloch, R. D., Bentley, M. J., Purves, R. S., Hulton, N. R. J., Sugden, D. E., & Clapperton, C. M. (2000). Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science*, *15*(4), 409–417. [https://doi.org/10.1002/1099-1417\(200005\)15:4<409::AID-JQS539>3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/1099-1417(200005)15:4<409::AID-JQS539>3.0.CO;2-%23)
- Meier, D., & Merino, M. L. (2007). Distribution and habitat features of southern pudu (*Pudu puda* Molina, 1782) in Argentina. *Mammalian Biology*, *72*(4), 204–212. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.08.007>
- Millerón, M., Gallo, L. A., & Marchelli, P. (2008). The effect of volcanism on postglacial migration and seed dispersal. A case study in southern South America. *Tree Genetics & Genomes*, *4*(3), 435–443. <https://doi.org/10.1007/s11295-007-0121-1>
- Monjeau, J. A., Birney, E. C., Ghermandi, L., Sikes, R. S., Margutti, L., & Phillips, C. J. (1998). Plants, small mammals, and the hierarchical landscape classifications of Patagonia. *Landscape Ecology*, *13*(5), 285–306. <https://doi.org/10.1023/A:1008012613305>
- Moore, D. M. (1983). The Flora of the Fuego-Patagonian Cordilleras: Its Origins and Affinities. *Revista Chilena de Historia Natural*, *56*, 123–136.
- Morales, M., Wulff, A. F., Fortunato, R. H., & Poggio, L. (2014). Chromosome studies in southern species of *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) and their taxonomic and evolutionary inferences. *Plant Systematics and Evolution*, *300*(5), 803–817. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0920-9>
- Morrone, J. J. (1999). Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, *75*(1), 1–16.
- Mousy, V. M. de. (1864). *Description géographique et statistique de la Confédération Argentine*. Firmin-Didot Frères, Fils, et Cie. <https://shorturl.at/ckS25>
- Muñoz, O., Montes, M., & Wilkomirsky, T. (2001). *Plantas medicinales de uso en Chile: Química y farmacología* (2. vyd.). Editoria e Imprenta Maval Ltda. <https://books.google.cl/books?id=cuviT1SKao8C&printsec=frontcover#v=onepage&q=mulinum%20spinosum&f=false>
- Müntzing, A. (1936). The Evolutionary Significance of Autopolyploidy. *Hereditas*, *21*(2–3), 363–378. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1936.tb03204.x>
- Nicola, M. V., Sede, S. M., Pozner, R., & Johnson, L. A. (2014). Phylogeography and palaeodistribution modelling of *Nassauvia* subgenus *Strongyloma* (Asteraceae): Exploring phylogeographical scenarios in the Patagonian steppe. *Ecology and Evolution*, *4*(22), 4270–4286. <https://doi.org/10.1002/ece3.1268>
- Nicolas, A. N., & Plunkett, G. M. (2009). The demise of subfamily Hydrocotyloideae (Apiaceae) and the re-alignment of its genera across the entire order Apiales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *53*(1), 134–151. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.06.010>
- Nicolas, A. N., & Plunkett, G. M. (2012). Untangling generic limits in *Azorella*, *Laretia*, and *Mulinum* (Apiaceae: Azorelloideae): Insights from phylogenetics and biogeography. *Taxon*, *61*(4), 826–840. <https://doi.org/10.1002/tax.614008>

- Nicoletti, M., Di Fabio, A., D'Andrea, A., Salvatore, G., van Baren, C., & Coussio, J. D. (1996). Diterpenoid acids from *Mulinum spinosum*. *Phytochemistry*, *43*(5), 1065–1067. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(96\)00403-7](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(96)00403-7)
- Núñez, C. I., Aizen, M. A., & Ezcurra, C. (1999). Species associations and nurse plant effects in patches of high-Andean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, *10*(3), 357–364. <https://doi.org/10.2307/3237064>
- Oliva, G. E., Collantes, M. B., & Humano, G. (2005). Demography of Grazed Tussock Grass Populations in Patagonia. *Rangeland Ecology & Management*, *58*(5), 466–473. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)58\[466:DOGTGP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)58[466:DOGTGP]2.0.CO;2)
- Otto, S. P. (2007). The Evolutionary Consequences of Polyploidy. *Cell*, *131*(3), 452–462. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.10.022>
- Palazzesi, L., & Barreda, V. (2007). Major vegetation trends in the Tertiary of Patagonia (Argentina): A qualitative paleoclimatic approach based on palynological evidence. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *202*(4), 328–337. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.07.006>
- Pardiñas, U. F. J., Teta, P., D'Elía, G., & Lessa, E. P. (2011). The evolutionary history of sigmodontine rodents in Patagonia and Tierra del Fuego: Sigmodontine rodents of Fuego-Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, *103*(2), 495–513. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01679.x>
- Paruelo, J. M., Beltrán, A., Jobbágy, E. G., & Sala, O. E. (1998). The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, *8*(2), 85–101.
- Paule, J., Wagner, N. D., Weising, K., & Zizka, G. (2017). Ecological range shift in the polyploid members of the South American genus *Fosterella* (Bromeliaceae). *Annals of Botany*, *120*(2), 233–243. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw245>
- Pennington, R. T., Lavin, M., Särkinen, T., Lewis, G. P., Klitgaard, B. B., & Hughes, C. E. (2010). Contrasting plant diversification histories within the Andean biodiversity hotspot. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(31), 13783–13787. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001317107>
- Peralta, P., Múlgura, M., Denham, S., & Botta, S. (2009). Revisión del Género *Junellia* (Verbenaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *95*(2), 338–390. <https://doi.org/10.3417/2004167>
- Persoon, C. H. (1805). *Synopsis Plantarum seu Enchiridium botanicum*. Parisiis Lutetiorum, C.F. Cramerum. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.638>
- Plunkett, G. M., & Nicolas, A. N. (2017). Assessing *Azorella* (Apiaceae) and its allies: Phylogenetics and a new classification. *Brittonia*, *69*(1), 31–61. <https://doi.org/10.1007/s12228-016-9446-0>
- Poggio, L., Burghardt, A. D., & Hunziker, J. H. (1989). Nuclear DNA variation in diploid and polyploid taxa of *Larrea* (Zygophyllaceae). *Heredity*, *63*(3), 321–328. <https://doi.org/10.1038/hdy.1989.105>

- Poggio, L., Realini, M. F., Fourastié, M. F., García, A. M., & González, G. E. (2014). Genome downsizing and karyotype constancy in diploid and polyploid congeners: A model of genome size variation. *AoB Plants*, 6. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu029>
- Premoli, A. C., Mathiasen, P., Cristina Acosta, M., & Ramos, V. A. (2012). Phylogeographically concordant chloroplast DNA divergence in sympatric *Nothofagus* s.s. How deep can it be? *New Phytologist*, 193(1), 261–275. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03861.x>
- Premoli, A. C., Mathiasen, P., & Kitzberger, T. (2010). Southern-most *Nothofagus* trees enduring ice ages: Genetic evidence and ecological niche retrodiction reveal high latitude (54°S) glacial refugia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 298(3–4), 247–256. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.030>
- Premoli, A. C., Quiroga, P., Mathiasen, P., & Kitzberger, T. (2012). Ecological niche modeling meets phylogeography to unravel hidden past history of key forest genera in plant geography: *Podocarpus* and *Nothofagus*. *Natureza & Conservação*, 10(2), 160–168. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.036>
- Ptáček, J., Sklenář, P., Pinc, J., Urfusová, R., Calviño, C. I., & Urfus, T. (2022). A pentaploid endosperm and a Penaea-type embryo sac are likely synapomorphies of *Azorella* (Apiaceae, Azorelloideae). *Plant Systematics and Evolution*, 308(40). <https://doi.org/10.1007/s00606-022-01833-z>
- Quattrocchio, M. E., Volkheimer, W., Borrromei, A. M., & Martínez, M. A. (2011). Changes of the palynobiotas in the Mesozoic and Cenozoic of Patagonia: A review. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(2), 380–396. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01652.x>
- Rabassa, J. (2008). Late Cenozoic Glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego. *Developments in Quaternary Sciences*, 11, 151–204. [https://doi.org/10.1016/S1571-0866\(07\)10008-7](https://doi.org/10.1016/S1571-0866(07)10008-7)
- Ramos, V. A., & Ghiglione, M. C. (2008). Tectonic Evolution of the Patagonian Andes. In *Developments in Quaternary Sciences* (s. 57–71). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1571-0866\(07\)10004-X](https://doi.org/10.1016/S1571-0866(07)10004-X)
- Ramos, V. A., Riccardi, A., & Rolleri, E. O. (2004). Natural boundaries of Northern Patagonia. *Revista de la Asociacion Geologica Argentina*, 59.
- Ramsey, J., & Schemske, D. W. (2002). Neopolyploidy in Flowering Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 589–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150437>
- Raven, P. H. (1963). Amphitropical Relationships in the Floras of North and South America. *The Quarterly Review of Biology*, 38(2), 151–177. <https://doi.org/10.1086/403797>
- Redgeographics. (2017). *General overview map of Patagonia* [Map]. [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Patagonia\\_rg.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Patagonia_rg.png)
- Relva, M. A., & Veblen, T. T. (1998). Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 108(1–2), 27–40. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00313-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00313-7)

- Rice, A., Šmarda, P., Novosolov, M., Drori, M., Glick, L., Sabath, N., Meiri, S., Belmaker, J., & Mayrose, I. (2019). The global biogeography of polyploid plants. *Nature Ecology & Evolution*, 3(2), 265–273. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0787-9>
- Sede, S. M., Nicola, M. V., Pozner, R., & Johnson, L. A. (2012). Phylogeography and palaeodistribution modelling in the Patagonian steppe: The case of *Mulinum spinosum* (Apiaceae). *Journal of Biogeography*, 39(6), 1041–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02662.x>
- Sérsic, A. N., Cosacov, A., Cocucci, A. A., Johnson, L. A., Pozner, R., Avila, L. J., Sites Jr., J. W., & Morando, M. (2011). Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(2), 475–494. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01656.x>
- Sheader, M. (2013). *Flowers of the Patagonian mountains*. Alpine Garden Society.
- Sheidai, M., Eftekharian, R., Gholipoor, A., & Noormohammadi, Z. (2011). Population Diversity and Polyploidy Incidence in 3 *Silene* Species. A Cytological Approach. *Cytologia*, 76(4), 395–402. <https://doi.org/10.1508/cytologia.76.395>
- Sheidai, M., Koohdar, F., Tabaripoor, R., Karapetian, J., Gholipoor, A., & Noormohammadi, Z. (2011). Cytology in *Silene*: From population diversity to section classification. *Acta Biologica Szegediensis*, 55(1), 27–39.
- Schilling, M. E., Carlson, R. W., Tassara, A., Conceição, R. V., Bertotto, G. W., Vásquez, M., Muñoz, D., Jalowitzki, T., Gervasoni, F., & Morata, D. (2017). The origin of Patagonia revealed by Re-Os systematics of mantle xenoliths. *Precambrian Research*, 294, 15–32. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.03.008>
- Simpson, G. G. (1950). History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38(3), 361–389.
- Simpson, M. G., Johnson, L. A., Villaverde, T., & Guilliams, C. M. (2017). American amphitropical disjuncts: Perspectives from vascular plant analyses and prospects for future research. *American Journal of Botany*, 104(11), 1600–1650. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700308>
- Soltis, D. E., & Rieseberg, L. H. (1986). Autopolyploidy in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae): Genetic Insights from Enzyme Electrophoresis. *American Journal of Botany*, 73(2), 310–318. <https://doi.org/10.2307/2444186>
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Schemske, D. W., Hancock, J. F., Thompson, J. N., Husband, B. C., & Judd, W. S. (2007). Autopolyploidy in Angiosperms: Have We Grossly Underestimated the Number of Species? *Taxon*, 56(1), 13–30.
- Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (Ed.). (2012). *Polyploidy and Genome Evolution*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-31442-1>
- Soriano, A., Golluscio, R. A., & Satorre, E. (1987). Spatial Heterogeneity of the Root System of Grasses in the Patagonian Arid Steppe. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 114(2), 103–108. <https://doi.org/10.2307/2996118>
- Soriano, A., & Sala, O. E. (1984). Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 56(1), 9–15. <https://doi.org/10.1007/BF00036131>



- Sosa, M. M., Angulo, M. B., Greppi, J. A., & Bugallo, V. (2016). Chromosome numbers and DNA content in some species of *Mecardonia* (Gratiolae, Plantaginaceae). *Comparative Cytogenetics*, *10*(4), 769–780. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i4.10362>
- Stebbins, G. L. (1980). Polyploidy in Plants: Unsolved Problems and Prospects. In W. H. Lewis (Ed.), *Basic Life Sciences* (s. 495–520). Plenum Press. [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3069-1\\_26](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3069-1_26)
- Stebbins, G. L. (1984). Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora: New evidence and a new approach. *Botanica Helvetica*, *94*(1), 1–13. <https://doi.org/10.5169/SEALS-65859>
- Suárez, M., & Márquez, M. (2007). A Toarcian retro-arc basin of Central Patagonia (Chubut), Argentina: Middle Jurassic closure, arc migration and tectonic setting. *Revista Geológica de Chile*, *34*(1), 63–79. <https://doi.org/10.4067/S0716-02082007000100004>
- Sülsen, V., Güida, C., Coussio, J. D., Paveto, C., Muschietti, L., & Martino, V. (2006). In vitro evaluation of trypanocidal activity in plants used in Argentine traditional medicine. *Parasitology Research*, *98*(4), 370–374. <https://doi.org/10.1007/s00436-005-0060-4>
- Tonello, M. S., Mancini, M. V., & Seppä, H. (2009). Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in southern Patagonia. *Quaternary Research*, *72*(3), 410–420. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2009.06.011>
- Tremetsberger, K., Urtubey, E., Terrab, A., Baeza, C. M., Ortiz, M. Á., Talavera, M., König, C., Tensch, E. M., Kohl, G., Talavera, S., & Stuessy, T. F. (2009). Pleistocene refugia and polytopic replacement of diploids by tetraploids in the Patagonian and Subantarctic plant *Hypochaeris incana* (Asteraceae, Cichorieae). *Molecular Ecology*, *18*(17), 3668–3682. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04298.x>
- Urdampilleta, J. D., Forni-Martins, E. R., & Ferrucci, M. S. (2020). Polyploidy in *Paullinia* (Paullinieae, Sapindaceae) and its Systematic Implications. *Systematic Botany*, *45*(4), 873–878. <https://doi.org/10.1600/036364420X16033962925196>
- Veblen, T. T., Donoso, C., Kitzberger, T., & Rebertus, A. J. (1996). Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* Forests. In *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests* (s. 293–353). Yale University Press. [https://www.researchgate.net/publication/301346312\\_Ecology\\_and\\_Biogeography\\_of\\_Nothofagus\\_Forests](https://www.researchgate.net/publication/301346312_Ecology_and_Biogeography_of_Nothofagus_Forests)
- Velázquez, N. J., & Burry, L. S. (2012). Palynological analysis of *Lama guanicoe* modern feces and its importance for the study of coprolites from Patagonia, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *184*, 14–23. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.07.012>
- Vidal-Russell, R., Tadey, M., Urfusová, R., Urfus, T., & Souto, C. P. (2022). Evolutionary importance of the relationship between cytogeography and climate: New insights on creosote bushes from North and South America. *Plant Diversity*, *44*(5), 492–498. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.11.006>

- Vogel, B., Rostagno, C. M., Molina, L., Antilef, M., & La Manna, L. (2022). Cushion shrubs encroach subhumid rangelands and form fertility islands along a grazing gradient in Patagonia. *Plant and Soil*, 475(1–2), 623–643. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05398-1>
- Vuilleumier, B. S. (1971). Pleistocene Changes in the Fauna and Flora of South America: Present speciation patterns of the South American biota resulted from Pleistocene climatic changes. *Science*, 173(3999), 771–780. <https://doi.org/10.1126/science.173.3999.771>
- Weiss-Schneeweiss, H., Stuessy, T. F., Tremetsberger, K., Urtubey, E., Valdebenito, H. A., Beck, S. G., & Baeza, C. M. (2007). Chromosome numbers and karyotypes of South American species and populations of *Hypochaeris* (Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 153(1), 49–60. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00577.x>
- Wille, M., & Schäbitz, F. (2009). Late-glacial and Holocene climate dynamics at the steppe/forest ecotone in southernmost Patagonia, Argentina: The pollen record from a fen near Brazo Sur, Lago Argentino. *Vegetation History and Archaeobotany*, 18(3), 225–234. <https://doi.org/10.1007/s00334-008-0194-2>
- Yahdjian, L., Carboni, L. J., Velasco Ayuso, S., & Oñatibia, G. R. (2022). Intensification of livestock farming in times of climate change: The challenges of domestic grazing in the drylands of the Argentine Patagonia. *Mètode Science Studies Journal*, 13, 25–31. <https://doi.org/10.7203/metode.13.21553>
- Yang, T. W. (1970). Major Chromosome Races of *Larrea divaricata* in North America. *Journal of the Arizona Academy of Science*, 6(1), 41–46. <https://doi.org/10.2307/40022846>
- Yu, J., Li, D., Lou, Y., & Guo, S. (2018). Nuclear DNA content variation of herbaceous angiosperm species on 10 global latitudinal transects. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 145(4), 340–352. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-16-00062.1>
- Zuloaga, F. O., & Belgrano, M. J. (Ed.). (2019). *Flora vascular de la República Argentina 20(2): Dicotyledoneae-Apiales, Aquifoliales, Asterales (excepto Asteraceae), Bruniales, Dipsacales, Escalloniales, Solanales (excepto Solanaceae)* (1. vyd.). Instituto de Botánica Darwinion. <https://doi.org/10.2307/j.ctvt7x6cb>