

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Eliška Havlíčková

Příčiny diverzity kapské květenné oblasti

Causes of diversity in the Cape Floristic Region

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Zuzana Chumová, Ph. D.

Praha, 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu.

Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12. 08. 2021

.....

Eliška Havlíčková



Poděkování

Vřelé díky patří mé školitelce Zuzaně Chumové, která mě nadchla pro toto téma a byla neocenitelnou podporou při psaní práce. Poděkování si zaslouží i Pavel Trávníček za všechny konstruktivní připomínky a vyvedení z omylů. Necht' je pochválen i každý čtenář této bakalářské práce, milující rodina a věrní přátelé.

Abstrakt

Kapská květenná oblast (Capensis) je nejmenší fytogeografickou říší na světě s rozlohou okolo 90 000 km² (popř. 190 000 km² po zahrnutí sukulentního karoo). Díky subtropickému podnebí ovlivňovanému studeným Benguelským proudem a izolované poloze za hřebeny Kapských hor se však vyznačuje mimořádně rozmanitou flórou. Vyskytuje se zde asi 11 000 druhů rostlin, z toho je 79 % endemických. Kapsko sdílí mnohé vlastnosti s ostatními mediteránními oblastmi, ale v mnohém je to jedinečné prostředí.

V této bakalářské práci je kapská květena zasazena do světového kontextu a porovnána s ostatními mediteránními oblastmi. Je zde popsán její geologický vývoj, floristické a vegetační složení. Práce obsahuje také souhrnné informace o možných příčinách vysoké rostlinné diverzity a endemismu Kapska.

Klíčová slova:

diverzita rostlin, Jihoafrická republika, Kapsko, mediteránní oblast, polyploidie

Abstract

The Cape Floristic Region (Capensis) is the smallest phytogeographical kingdom in the world with an area about 90,000 km² (or 190,000 km² if the succulent karoo is included). However, thanks to the subtropical climate influenced by the cold Benguel current and the isolated location behind the ridges of the Cape Mountains, it is characterized by an extremely diverse flora. There are about 11,000 species of plants, of which 79% are endemic. The Cape region shares many characteristics with other Mediterranean areas, but in many ways it is a unique environment.

In this bachelor's thesis, the Cape flora is set in a global context and compared with other Mediterranean areas. Geological development, floristic and vegetation composition are described. The work also contains summarised information about the possible causes of high plant diversity and endemism of the Cape region.

Keywords:

Cape Floristic Region, Mediterranean, plant diversity, polyploidy, South Africa

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod..... | 5 |
| 2. Mediteránní oblasti | 6 |
| 2. 1. Vznik mediteránních oblastí..... | 6 |
| 2. 2. Diverzita mediteránních oblastí | 7 |
| 2. 3. Mediteránní vegetace | 8 |
| 2. 4. Ohroženost mediteránních oblastí | 9 |
| 2. 5. OCBIL, YODFEL | 9 |
| 3. Charakteristika kapské květenné oblasti | 10 |
| 3. 1. Geografie Kapska | 10 |
| 3. 2. Historie vzniku – geologické podloží..... | 12 |
| 3. 3. Půdní podmínky | 12 |
| 4. Rostliny Kapska | 14 |
| 4. 1. Vývoj flóry | 14 |
| 4. 2. Flóra | 16 |
| 4. 2. 1. Rozložení taxonomické diverzity | 16 |
| 4. 2. 2. Životní formy..... | 17 |
| 4. 2. 3. Kapské linie | 17 |
| 4. 2. 4. Endemismus..... | 18 |
| 4. 3. Vegetace | 19 |
| 4. 3. 1. Biom fynbos..... | 20 |
| 4. 3. 2. Biom sukulentní karoo | 21 |
| 4. 3. 4. Biom afrotemperátní lesy | 22 |
| 4. 3. 5. Biom Albany thicket | 22 |
| 5. Zdroje variability | 23 |
| 5. 1. Abiotické příčiny..... | 23 |
| 5. 1. 1. Heterogenita prostředí..... | 23 |
| 5. 1. 2. Nízká extinkce | 23 |
| 5. 2. Biotické příčiny | 24 |
| 5. 1. Adaptace na opylovače a disperzi | 24 |
| 5. 2. Invaze | 24 |
| 5. 3. Genetické příčiny | 25 |
| 5. 3. 1. Hybridizace | 25 |
| 5. 3. 2. Polyploidizace..... | 26 |
| 6. Závěr..... | 32 |
| 7. Použitá literatura..... | 33 |

1. Úvod

Tato bakalářská práce se zabývá cévnatými rostlinami kapské květenné oblasti a možnými důvody tamní nadměrné diverzity a vysoké míry endemismu.

Kapsko přitahovalo pozornost Evropanů již při námořních plavbách na konci 15. století a to nejen svojí strategickou polohou, ale i rozmanitostí místní bioty (Fraser a Fraser 2011). První ucelené botanické sbírky z konce 18. století vyvolaly u evropské vědecké obce zvýšený zájem o mimořádnou kapskou květenu. Bez nadsázky lze říci, že tento úžas trvá dodnes a není tedy divu, že jsou kapské druhy pro svou exotičnost, krásu a relativní snadnost pěstování stále používány ve floristice a zahradnictví. Roku 2004 byla kapská květenná oblast zapsána na seznam památek světového dědictví UNESCO.

Přestože se jedná o nejmenší z 6 květenných říší (Takhtajan *et al.* 1986; Cox 2001), jde o jedno z míst s nejbohatší druhovou diverzitou na světě. V Kapsku, na území ca 190 tisíc kilometrů čtverečních nalezneme přes 11 tisíc druhů cévnatých rostlin, které tvoří téměř čtvrtinu veškerých druhů afrického kontinentu. Navíc se téměř v 77,9 % jedná o druhy endemické, tedy nerostoucí jinde na světě (Snijman 2013). Pro srovnání v ČR se na 78 tisících kilometrech čtverečních vyskytuje na 3 tisíce druhů a jen přibližně 48 druhů lze považovat za endemity (Suda a Kaplan 2012).

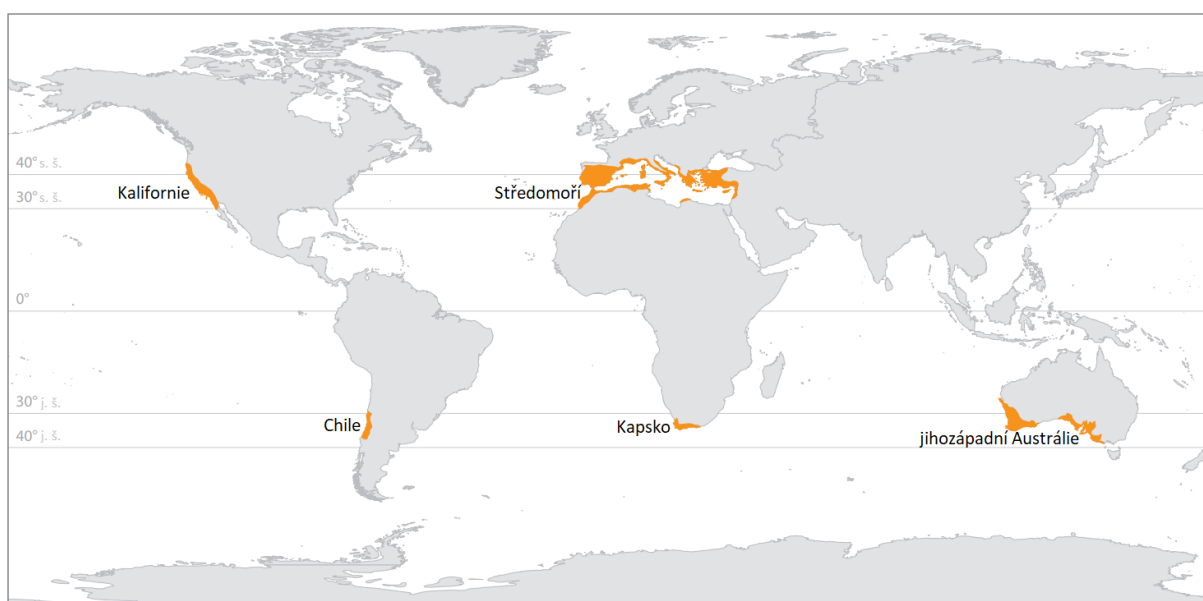
V první části práce se čtenář seznámí s vymezením oblasti a jejích specifík. Tato oblast, umístěná na jihozápadním cípu afrického kontinentu, se vyznačuje mediteránním klimatem se zimními srážkami a na živiny chudými půdami. Na první pohled může Kapsko vegetačně připomínat nám bližší Středozevní oblast, která má podobné klimatické podmínky, ale druhové složení je velmi odlišné.

Ve druhé části práce jsou přiblíženy jednotlivé příčiny vysoké druhové diverzity a endemismu Kapska. Jsou zde zmíněny abiotické podmínky dlouhodobě utvářející prostředí, biotické příčiny působící selekční tlaky a speciální pozornost je věnována i genetickým příčinám.

Předpokládá se, že ve vývoji květeny kapské oblasti nedošlo během kenozoika k významnému výkyvu teplot, čímž nedocházelo k náhlým velkým změnám životních podmínek, a tudíž zde byla nižší extinkce. Dnešní stav tak může více odrážet pozvolný, nepřetržitý vývoj a poskytnout nám lepší vhled do evoluce rostlin.

2. Mediteránní oblasti

V rámci rozšířené Köppenovy klasifikace podnebí z roku 1900 se setkáváme s vymezením mediteránního klimatu. Světově je rozpoznáváno 5 oblastí, kromě Kapska jde o Středomoří, části Kalifornie, centrální Chile a jihozápadní Austrálii, viz Obr. 1. Biom mediteránní vegetace se nachází v temperátních oblastech, kde jsou mírné vlhké zimy a teplá suchá léta. S výjimkou Středomoří se jedná vždy o západní pobřeží kontinentů v rozmezí 30-40 ° severní i jižní šířky. Jedná se pokaždé o relativně izolované oblasti, směrem k rovníku ohraničené pouště a směrem k pólům oceánem nebo územím silně ovlivněným nedávným zaledněním, což u nich zajišťuje relativní klimatickou stabilitu (Cowling *et al.* 1996).



Obr. 1 – Rozmístění mediteránních oblastí. Převzato a upraveno z Rundel *et al.* (2016).

2. 1. Vznik mediteránních oblastí

Oblasti s dnešním typem mediteránního klimatu začaly vznikat v pliocénu, kdy docházelo ke globálnímu ochlazení, tudíž se snížil i odpar vody a s tím spojený celkový úhrn srážek (Axelrod 1973). Tam, kde předtím převládaly subtropické lesy, začaly převládat sklerofytní chamaefyty a rostliny adaptované na sucho, ale zůstaly zde i nějaké relikty dřívějších lesů. Dnes zabírají mediteránní oblasti 2 % světové souše (Cowling *et al.* 1996).

Každé z těchto míst má svou unikátní flóru, ale díky stejným klimatickým podmínkám sdílí mnohá přizpůsobení a na první pohled vypadají podobně.

V mediteránních oblastech došlo ke konvergentní evoluci vegetace (Mooney a Dunn 1970; Rundel *et al.* 2016) a vývojově starších preadaptovaných linií (Herrera 1992), tudíž můžeme sledovat různé ekologické trendy napříč fylogeneticky nepříbuznými taxony v rámci přizpůsobení na podobné

prostředí mediteránního klimatu (Cowling *et al.* 1996). Paralely nalezneme např. v morfologii rostlin, zastoupení životních forem a fenologii.

2. 2. Diverzita mediteránních oblastí

Společným znakem mediteránních oblastí je vysoká diverzita. Existuje všeobecná světová představa, že počet druhů na jednotku plochy vzrůstá od pólů k rovníku a od suchých oblastí do srážkově bohatých, postavená na rozložení vstupní energie pro ekosystémy (Kreft a Jetz 2007). Ukazuje se ovšem, že právě mediteránní oblasti z tohoto modelu vybočují, nejzřetelněji Austrálie a Kapsko (Cowling *et al.* 1996). V mediteránu sice nalezneme průměrně méně než polovinu druhů oproti tropickému deštnému pralesu (Naveh a Whittaker 1980; Cowling 1983; Gentry a Dodson 1987), ale i tak jde o druhově nejbohatší z temperátních zón. Dohromady je mediterán domovem okolo 48 250 druhů, téměř 20 % veškeré světové druhové diverzity cévnatých rostlin a nadprůměrnému množství endemických druhů (Cowling *et al.* 1996), viz Tabulka 1. V rámci regionální diverzity (velikost 10–10⁶ km²) najdeme nejvyšší hodnoty ve fynbosu kapské oblasti, kde je diverzita průměrně 1,7× větší než v jihozápadní Austrálii, 2,2× než v Kalifornii a Středozevní oblasti, a dokonce až 3,3× vyšší než v Chile (Cowling 1992; Cowling *et al.* 1996; Arroyo *et al.* 2012). Na menším měřítku (30 km²) už je situace poněkud odlišná, o prvenství v počtu druhů se Kapsko dělí s jihozápadní Austrálií, kde mají obě oblasti podobné hodnoty (Cowling 1992).

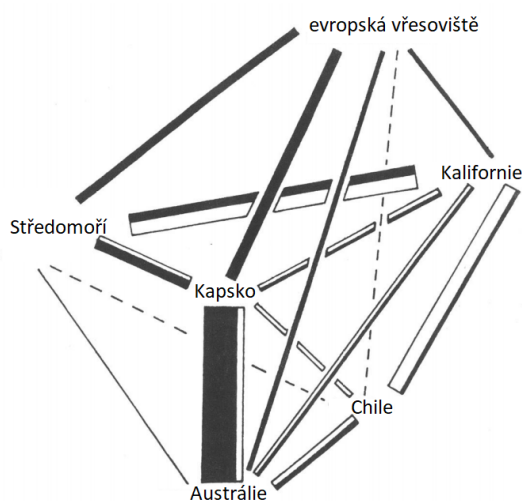
Zajímavostí může být i skutečnost, že regiony s nižším počtem rozdílných stanovišť jako je právě kapská květenná oblast nebo jihozápadní Austrálie, mají vyšší druhovou diverzitu nežli stanovištně více variabilní regiony (Kalifornie, Středozeví). Kapsko a jihozápadní Austrálii můžeme označit jakožto “species flocks”, kdy zde nalezneme nadstandardní množství vzácných a endemických druhů, i v rámci mediteránních oblastí, což odkazuje na skutečnost, že přímo v těchto oblastech došlo k velké diverzifikaci (Cowling *et al.* 1996). Taxony, které byly preadaptované na suché a chudé prostředí, získaly výhodu, když začaly být mediteránní oblasti ovlivňovány ohněm, a postupně vykompetovaly nepřizpůsobené druhy. Navíc požáry často přispěly k fragmentaci rostlinných populací, což mohlo vést k jejich další diverzifikaci. K udržení a zvýšení diverzity pomohlo v těchto oblastech také relativně stabilní a mírné klima čtvrtohor, díky němuž docházelo k nižší extinkci (Cowling 1987; Cowling *et al.* 1996; Hopper 2009).

Tabulka 1 – Charakteristika mediteránních oblastí světa. Převzato a upraveno dle Cowling *et al.* (1996); Born *et al.* (2006); Wilgen *et al.* (2010); Snijman (2013); Rundel *et al.* (2016).

| Mediterránní oblast | Původní druhy | Endemismus (%) | Rozloha (10 ⁶ km ²) | Topografická heterogenita | Klimatická heterogenita | Průměrná frekvence požárů (roky) |
|-----------------------|---------------|----------------|--|---------------------------|-------------------------|----------------------------------|
| Středomoří | 25 000 | 50 | 2,30 | vysoká | velmi vysoká | 30-100 |
| GFCR | 11 000 | 80 | 0,19 | průměrná | vysoká | 10-13 |
| jihozápadní Austrálie | 8 000 | 70 | 0,31 | nízká | průměrná | 10-15 |
| Kalifornie | 5 000 | 60 | 0,32 | velmi vysoká | velmi vysoká | 30-100 |
| centrální Chile | 2 900 | 30 | 0,16 | velmi vysoká | velmi vysoká | absence požárů |

2. 3. Mediteránní vegetace

Rostliny mediteránních oblastí jsou různými způsoby adaptovány na horká sucha, nejčastěji drobnými tvrdými kožovitými listy, kdy se rostliny snaží o omezení ztrát vody. Od těchto listů je odvozen i název pro ikonickou mediteránní vegetaci jakožto “sklerofytní” (Mooney a Dunn 1970). Právě sklerofytní vegetace skrývá největší druhovou diverzitu mediteránních oblastí a v každé z těchto oblastí se setkáme s unikátním názvem popisující tento typ vegetace - fynbos (Kapsko), kwongan (jihozápadní Austrálie), makchie (Středomoří), matorral (Chile) a chaparral (Kalifornie). Přestože vegetačním složením se oblasti výrazně odlišují, můžeme sledovat společné prvky křovinné vegetace a vztahy mezi jednotlivými mediteránními oblastmi, viz Obr. 2 (Moll 1990).



Obr. 2 – Biogeografické a fyziognomické vztahy vegetací mediteránních oblastí. Tloušťka čar naznačuje míru podobnosti, černou čarou jsou vyznačeny vztahy vřesovištní vegetace a bílou čarou ostatní křovinné vegetace. Převzato a upraveno dle Moll (1990).

Obecným jevem takové vegetace je trvalý fotosyntetický orgán odolávající stresu, který je vhodný pro temperátní mediteránní klima s relativně stabilními teplotami, kdy v zimních měsících neklesá průměrná měsíční teplota pod 0 stupňů a letní průměrné teploty nebývají pro rostlinu zvláště limitující. Rostlina tak může celoročně fotosyntetizovat (Larcher 1961). Toto řešení je vhodné i kvůli živinově chudším půdám, kde bývá problematická každoroční obnova (Mooney a Dunn 1970). Chudé půdy podmiňují i chemické složení biomasy, kde je vysoký nepoměr uhlíku proti dusíku a celkově menší zastoupení proteinů, což působí jako ochrana proti herbivorům (Loveless 1961).

U dřevnatých rostlin, tvořících podstatnou část mediteránní vegetace, nalezneme rozdělení vlastností rostlin na základě stáří taxonu (Herrera 1992). V rámci Pyrenejského poloostrova bylo testováno 66 rodů napříč 31 čeleděmi a na základě měření 10 kvalitativních znaků byly rostliny rozděleny do dvou klastrů. Pro přehled evolučního významu bylo zaznamenáváno stáří testovaných rodů. Všechny rody s kontinentální disjunkcí, nebo přítomností ve fosilním záznamu před pliocénem, byly označeny jakožto staré (pre-mediteránní) linie, ostatní rostliny bez těchto charakteristik jako mladé linie. Byly definovány 2 klastry podle společných znaků – v prvním jde o rody sklerofytních rostlin, s malými vždyzelenými listy, jednopohlavnými zelenými/nahnědlými květy, případně

redukovanými květními obaly a také velkými zoochorními semeny (např. *Chamaerops* – Arecaceae; *Olea* – Oleaceae; *Osyris* – Santalaceae; *Pistacia* – Anacardiaceae), zatímco v druhém klastru jsou rody s opačnými vlastnostmi (např. *Cistus* – Cistaceae; *Genista* – Fabaceae; *Rosmarinus* – Lamiaceae). Mladé rody měly zpravidla překvapivě úzké spektrum vlastností odpovídající druhému klastru. Oproti tomu staré rody měly široké rozpětí vlastností napříč oběma klastry. Na tuto studii později navázal Verdú et al (2003), který rozšířil databázi pro Středozeří (92 rodů) a k tomu analyzoval flóru dalších mediteránních oblastí, Chile (69) a Kalifornie (53). Ovšem právě Kapsko a Austrálii autor preventivně vyřadil na základě dřívějších zaznamenaných rozdílů (Cowling a Witkowski 1994).

2. 4. Ohroženost mediteránních oblastí

Mediterránní ekosystémy spolu s travními porosty budou do budoucna pravděpodobně nejcitlivěji reagovat na globální změny klimatu (Sala *et al.* 2000). Všeobecně je známo, že právě hotspots diverzity jsou nejohroženějšími ekosystémy, jelikož jakékoliv změny prostředí, především přeměna krajiny způsobená člověkem, mohou vést k nesmírné druhové ztrátě (Pimm *et al.* 1995). Zatímco 10 % všech druhů rostlin světa je vzácných nebo ohrožených, v jihozápadním Kapsku se jedná téměř o třetinu druhů (Forest *et al.* 2007).

Největší hrozbou při ztrátě rostlinné diverzity mediteránu, ale i světově, je ztráta a degradace habitatu, způsobená především člověkem (urbanizace, těžba, zemědělství a plantáže, špatný management krajiny, znečištění). Invazivní a nepůvodní druhy mohou ohrozit konkurencí domácí druhy a křížením narušit genofondy místních cytotypů. V neposlední řadě, klimatické změny mohou narušit rovnováhu v ekosystémech a symbiotické vztahy (Underwood *et al.* 2009; SANBI 2020).

2. 5. OCBIL, YODFEL

Byla snaha vytvořit přesnější kategorizaci společných vztahů v ekologii a evoluci rostlin a vytyčit hlavní abiotické faktory a zároveň vyhledávat ochránářsky cenné oblasti. Vzniklo tedy rozřazení založené na stáří krajiny, dostupnosti fosforu a schopnostech vypořádávat se se změnami klimatu. (Hopper 2009).

Tzv. OCBIL teorie (= old, climatically buffered, infertile landscapes) popisuje stará stabilní společenstva a krajiny, kde převládají dlouhověkové životní formy (Ultimate Self Hypothesis) a nalezneme v nich zachované staré linie rostlin (Gondwanan Heritage Hypothesis). Dále také mívají nižší extinkci díky malé disturbanci, vysoké zastoupení endemitů a rozmanité druhové složení. Tento typ krajiny je emblematický pro GCFR (Born *et al.* 2006), dále ho nalezneme hlavně na jižní polokouli, např. v jihovýchodní Austrálii (Hopper a Gioia 2004), Venezuelském regionu Pantepui a brazilské oblasti Campo rupestre. Již třetina biodiverzitních hotspotů světa je zařazena do OCBIL (Hopper *et al.* 2016). Tento typ prostředí byl pravděpodobně více rozšířen před pleistocénním

zaledněním a později na mnoha místech nenávratně přetvořen. Jeho pozůstatky můžeme nyní vidět pouze v paleobotanickém záznamu nebo refugíích (Pillans 2007).

Jako protiklad OCBIL vznikla YODFEL teorie (= young, often disturbed, fertile landscapes), popisující mladá, na živiny bohatá a často narušovaná stanoviště. YODFEL se týká zbylých mediteránních oblastí, a to konkrétně Středozevní oblasti, Kalifornie a Chile, kde docházelo k výraznému tvarování krajiny ještě během kenozoika (Hobbs *et al.* 1995).

I když se objevují drobné připomínky (Mucina a Wardell-Johnson 2011), tato teorie je zajímavou alternativou pro kategorizaci vlastností GCFR a může nám pomoci tam, kde neplatí shoda s ostatními mediteránními oblastmi.

3. Charakteristika kapské květenné oblasti

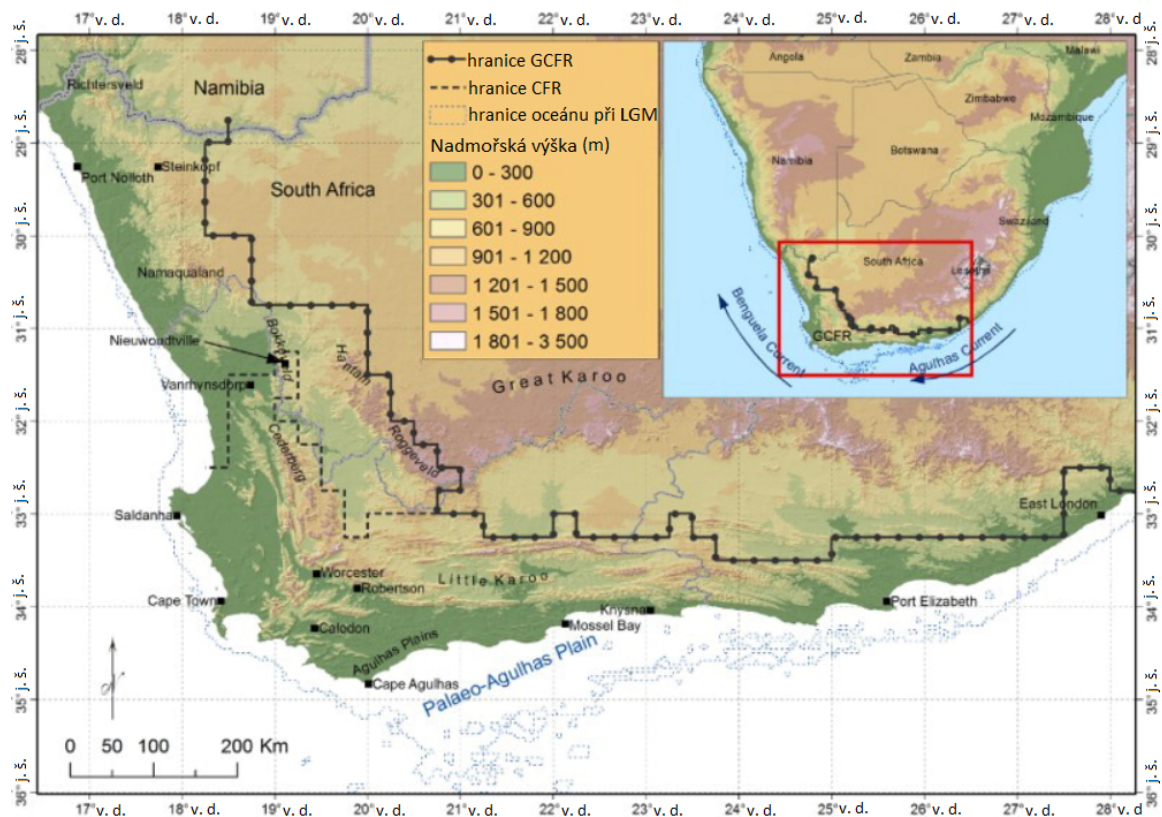
3. 1. Geografie Kapska

Good roku 1947 vymezil Kapsko jako jednu z 6 květenných říší světa. Řádného zpracování se chopil Takhtajan (Takhtajan *et al.* 1986), jehož dělení říší na provincie na základě endemických a dominantních skupin je používáno dodnes a je v současnosti nejznámějším fytogeografickým členěním. Někdy může nastat problém s vymezením studované oblasti, jelikož představy o charakterizaci specifické kapské květeny se měnily v průběhu historie.

Nejvíce používaným aktuálním vymezením je tzv. Greater Cape Floristic Region (= GCFR) (Born *et al.* 2006), vyčleňující 190 000 km² velkou oblast, která zahrnuje veškerou flóru ovlivněnou mediteránním typem klimatu se zimními srážkami a obsahuje obě dvě centra diverzity Jižní Afriky (Myers *et al.* 2000; Wyk a Smith 2001). První zahrnuje temperátní kapský floristický region (= CFR, Goldblatt, 1978) tak, jak Kapsko původně definoval Takhtajan spolu s dalšími květennými říšemi, s typickou vegetací zvanou fynbos, kterou nalezneme rozkládající se v rámci Cape Fold mountains, přilehlých údolích a pobřežních oblastech. Druhým centrem diverzity je aridní sukulentní karoo s prominentní sukulentní flórou (Wyk a Smith 2001), viz kapitola o vegetaci.

Kapská květenná oblast (viz Obr. 3) se nachází na jihozápadním cípu afrického kontinentu mezi 28° a 35° jižní zeměpisné šířky. Výškově jde o velmi členité území, zahrnující pobřežní nížiny, vysoká vrásová pohoří a náhorní plošiny (výškově většinou 1000 – 2000 m n. m.). Kapsko je ze západu a jihu omýváno Atlantickým oceánem, kde Benguelský proud přináší od pozdního miocénu chladné vody od Antarktidy, což je klíčové pro kapské mediteránní klima (Siesser 1980). Naopak z východu přichází teplý Agulhaský proud od Indického oceánu, který ovšem kvůli četným pobřežním pohořím nemá takovou šanci ovlivňovat jihozápad Afriky s kapskou oblastí (Jury 2015). V souvislosti s rozložením druhové diverzity byl v kapské oblasti opakovaně zaznamenán výrazný gradient závisející na zeměpisné poloze (Cowling a Lombard 2002). Oproti východní části s celoročními srážkami má západní část (západně od 21° východní délky), která je výrazně ovlivněna mediteránním

klimatem se zimními srážkami, přibližně dvakrát větší druhovou hustotu (Cowling 1992; Cowling a Lamont 1998). Kromě toho Linder (1991) sledoval i rozložení druhů ve vztahu s topografií a nadmořskou výškou, kdy byl větší počet druhů zaznamenán v horách. Tato souvislost byla patrná pouze v západní oblasti, jedná se o pozitivní korelaci s topografickou a klimatickou heterogenitou. Přestože z východu od Indického oceánu přicházejí srážky celoročně, bývají zastaveny o kapské pobřežní pohoří a periodicitu srážek může být směrem do vnitrozemí často nestálá a asezónní, což bývá pro mnohé rostliny kritické (Cowling 1992; Cowling a Holmes 1992).



Obř. 3 – Fyziogeografická mapa jižní Afriky. Převzato a upraveno z Cowling *et al.* (2017).

Oblast Jižní Afriky je rozdělena na dvě fyziko-geografické jednotky – vnitrozemní náhorní plošina Central Plateau a nížiny s vrásovým pohořím Cape Fold Mountains u pobřeží. Tzv. Great Escarpment (“Velký sráz”) tvoří přirozenou 5 000 km dlouhou hranici mezi těmito jednotkami v podobě vysoké strmé skalnaté hrany. Tato hrana v podstatě vymezuje vnitřní okraj kapské květenné oblasti. Nejedná se jen o rozhraní geomorfologické, ale i klimatické, kdy zde nalezneme druhy s různými ekologickými požadavky. Great Escarpment a pobřeží poskytují svou členitostí různorodá stanoviště a je zde koncentrováno velké množství floristické diverzity jižní Afriky. Oproti tomu je druhová bohatost náhorní plošiny relativně chudá. (Steenkamp *et al.* 2005).

3. 2. Historie vzniku – geologické podloží

Geologicky se jedná o velmi staré území, většina podkladu je tvořena prvohorními usazeninami. Jedná se především o sedimenty z období ordoviku a devonu, kdy se střídaly vrstvy pevných kvarcitových pískovců a jemnozrnných jílovitých břidlic. Při rozpadu Gondwany v druhohorách byly tyto prvohorní vrstvy vyvrásněny tlakem Falklandské zemské desky na Africkou kontinentální desku (Schimschal a Jokat 2019). Mezi nově vytvořenými horami vznikaly pánve, které jsou dnes zdrojem ropy a zemního plynu (Chabangu *et al.* 2014).

Vyvýšené sedimenty časem erodovaly, především během křídy, kdy zde panovalo tropické klima. Tvrdší pískovce zůstaly ve vyšších polohách, kde dnes tvoří hory, zatímco měkčí břidlice nalezneme v údolích. Díky zvětrávání bylo velké množství materiálu usazováno v šelfových mořích, a proto se na pobřežích vyskytují třetihorní vápence (Siesser 1980).

Kapsko je tvořeno rozmanitými vrstvami stratigrafické jednotky tzv. Cape supergroup, utvořené především z prvohorních křemičitých sedimentů hornin vytvořených v rámci panafrické (kadomské) orogeneze, která probíhala při spojování Gondwany před 500 miliony let (Mucina *et al.* 2006). V rámci kapského systému jsou rozlišovány 3 různé skupiny – Table Mountain, Bokkeveld a Witterberg skupina (Plumstead 1967; South African Committee for Stratigraphy and Geological Survey (South Africa) 1980; Broquet 1992). Table Mountain Group je nejstarší skupinou Cape supergroup, vznikala v období kambria a siluru, jedná se především o pískovce z pevného homogenního křemene, který zde jako jediný nepodlehł erozi v průběhu teplého a vlhkého klimatu. Bokkeveld Group pochází z poloviny devonu, nalezneme zde i relativně velký počet různých fosilií mořských bezobratlých (Plumstead 1967). Horniny Bokkeveldu mají strukturu střídajících se vrstev pískovce a břidlic vytvořených opakovaným vznikem delt a subsidencí (Theron 1972). Witterberg Group je nejmladší skupinou, byla tvořena od pozdního devonu až po raný karbon a představuje jemnozrnný křemičitý kalovec, obsahující bohatý fosilní záznam bezobratlých, ryb a pro nás důležitých rostlin, kdy již na tomto území můžeme sledovat primitivnější psilofytů a lycopodů zástupce (Plumstead 1967).

3. 3. Půdní podmínky

Obsah živin v půdě klesá věkem díky erozi a vymývání. Vzhledem ke geologickému stáří tedy není divu, že je Kapsko extrémně chudé na fosfor i dusík, má jedny z nejnižších světových hodnot (Specht a Moll 1983). Zatímco dusík bývá pro rostliny limitující na mladých půdách, fosfor je hlavní nedostatkovou složkou (Lambers *et al.* 2008). U jedné z nejzastoupenějších kapských čeledí, Fabaceae, která je typická symbiózou s hlízkatými bakteriemi, byl zkoumán vztah těchto dvou prvků (Maistry *et al.* 2013). Bylo prokázáno, že dusík fixující rostliny rostoucí v Kapsku nevznikly adaptací na nedostatek fosforu, ale kolimitací fosforu i dusíku zároveň. Kromě čeledi Fabaceae nalezneme dusík vázající bakterie u afrického rodu cykas *Encephalartos* (Grobbelaar *et al.* 1987) a vřesnovité

rostliny *Myrica cordifolia* (Bond 1971). I když si jsou rostliny schopny získat více dusíku, stále jsou omezeny fosforem, tudíž je v místech s nedostatkem fosforu často nenalezneme (Vitousek *et al.* 2002).

V Kapsku nalezneme nízké zastoupení mykorhizy oproti světovému průměru, kdy je 86 % terestrických druhů spojováno s mykorhizní symbiózou (Brundrett 2009). Místo toho bylo v Kapsku zaznamenáno pouze 62 % arbuskulární mykorhizy, 8 % erikoidní, 2 % orchidejní, u 23 % rostlin nebyly nalezeny žádné mykorhizní vztahy a pro 4 % je situace neznámá (Allsopp a Stock 1993). I přes nižší zastoupení symbióz jde o důležitý aspekt, skrze hostitelskou specifitu symbiotických mikroorganismů napomohlo pravděpodobně k diverzifikaci velkých čeledí Ericaceae a Fabaceae (Cowling 1990).

Takto nízké zastoupení mykorhiz nemusí být způsobeno pouze stářím půd, mohly by se na něm podílet i pravidelné požáry. Studie na biomase půdních bakterií po požáru v jehličnatých lesích Ameriky zaznamenala velký úbytek, který byl znatelný i po roční regeneraci (Yeager *et al.* 2005). Podobné výsledky ukazuje i studie provedená ve Středozevní oblasti (Hernandez *et al.* 1997).

Fosfor bývá v půdě nepřístupný, rostlina ho musí vyvázat z vazby v půdě pomocí látek vypouštěných do okolí rostliny. Zatímco arbuskulární mykorhiza může získat přístup k anorganickému fosforu, erikoidní mykorhiza a ektomykorhiza pomocí fosfatáz získávají i organický fosfor. Pro zvětšení povrchu bývají pomocí hustého kořenového vlášení vytvořeny tzv. kořenové klastry, které jsou u kapských rostlin velmi časté. Analogickou funkci můžeme nalézt např. u dauciformních kořenů u čeledi Cyperaceae. S podobným účelem jsou vytvářeny specializované kořeny kapilaroidní (Restionaceae a Juncaceae) a proteoidní (u některých zástupců rodu *Lupinus*, poté u čeledi Betulaceae, Myricaceae, Casurinaceae a samotné gondwanské čeledi Proteaceae, podle které jsou pojmenovány (Watt a Evans 1999; Hawkins *et al.* 2005).

4. Rostliny Kapska

4. 1. Vývoj flóry

Jádro vzniku africké bioty je Gondwanského původu (van Zinderen Bakker 1978). Gondwanské prvky nejsou pouze pozůstatkem prakontinentu a následné vikariance druhů vzniklých allopatrickou speciací, ale působila zde průběžně i transoceanická disperze (Barker *et al.* 2007).

V době starších třetihor na území Kapska převládaly vždyzelené tropické lesy, které byly tvořeny především zástupci primitivních čeledí krytosemenných, přesličníkovité (Casuarinaceae), Chloranthaceae, Sarcolaenaceae či Winteraceae. Předchůdci dnešních nejzastoupenějších čeledí (Proteaceae, Restionaceae, Ericaceae) žili v horách, kde neměli konkurenci porostu tropického lesa, který v těchto polohách nemohl růst kvůli nedostatku živin a členitosti terénu. Místo toho zde rostly nízké “vřesovcovité” keříčkovité druhy. Když na konci miocénu kvůli ochlazení začal tropický les ustupovat, tak právě horské rostliny využily uvolněné místo. Díky lepší preadaptaci na sušší klima a pravidelné požáry začaly postupně převládat, až vykompetovaly většinu tropických prvků (Linder a Hardy 2004).

Dříve byla datace vzniku dnešní kapské flóry odhadována na období miocénu přibližně před 8 – 10 miliony let, kdy zde docházelo k otevření Benguelského proudu a ke klimatickým změnám (Levyns 1964; Cowling 1992; Goldbatt a Manning 2000). Podle pozdějších studií, které byly zaměřeny na datování pomocí sekvence DNA v rámci různých cladů, byla tato datace, připisující radiaci a ustálení flóry do jednoho období, vyvrácena. Bylo zjištěno, že zkoumané skupiny diverzifikovaly v různých obdobích, nejen v jednom časovém úseku (viz Obr. 4).

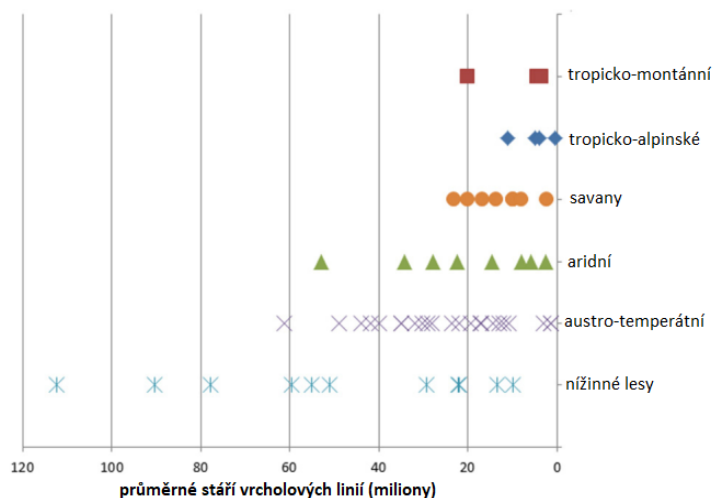
Mezi recentně radiované skupiny patří např. tribus Heliophileae, v Kapsku endemická skupina brukvovitých (Mummenhoff *et al.* 2005), který radioval před 1,9 – 5,8 miliony let. Oproti tomu pro Afriku typická čeleď Restionaceae radiovala výrazně dřív, již před 30,1 – 41,7 milionů let na přelomu eocénu a oligocénu (Linder *et al.* 2005).

Analýzou fylogeneze endemických skupin dlouhodobě vázaných na oblast GCFR můžeme vysledovat vzor v rozmístění linií ve vztahu s biomy. Uvnitř starších pro fynbos typických linií vznikaly specializované taxony sukulentního karoo. Při testování endemických linií sukulentního karoo nebyly nalezeny linie starší 17,5 milionů let a většina jich nepřesahovala ani 10 milionů let. Můžeme tedy říci, že flora sukulentního karoo je mladšího stáří, jde především o neoendemy (Verboom *et al.* 2009; Snijman 2013). Vzhledem ke krátkému životnímu cyklu mnoha listových sukulentů, typických pro vegetaci karoo, zde mohlo dojít k rychlému střídání generací a obměně skladby společenstev, což mohlo urychlit diverzifikaci (Jürgens *et al.* 1999; Cowling a Pressey 2001). Radiace tedy probíhala již v regionech s rovnoměrnými vyššími srážkami, recentní diverzifikace pak už v oblastech se suchými léty (Linder a Mann 1998; Verboom *et al.* 2003; Bakker *et al.* 2004; Linder *et al.* 2005). Na území jižní Afriky můžeme rozeznat čtyři radiační centra lišící se ekologickými

nároky a dobou diverzifikací. Jsou pojmenované vždy po ekosystému, který v příslušné oblasti dominuje – fynbos, poušť, travní porosty a tropický les. Historicky docházelo k občasné interakci a přenosu semen mezi těmito centry. V Kapsku jsou dvě centra diverzity, první, nejbohatší, se překrývá s biotem fynbos, druhé centrum představuje biot sukulentní karoo a zasahuje na sever do Namibie (Linder a Verboom 2015).

Obměna flóry vyvrcholila v období miocénu, kdy došlo k většímu zalednění Antarktidy a poklesu hladin oceánů. Nastalo další ochlazování, které způsobilo snížení odparu a celkového úhrnu srážek. V miocénu bychom na území Kapska mohli ještě nalézt např. tropické taxony Palmae (Arecaceae), Casuarinaceae a Winteraceae, které byly vytěsňeny fynbodem lépe přizpůsobeným na nové klimatické podmínky a pravidelné požáry (Coetzee a Praglowski 1984, 1988; Pan *et al.* 2006). Na hranici miocénu a pliocénu, méně než před 5 miliony let, se podoba vegetace relativně stabilizovala a dostala formu, která přetrvává dodnes (Goldblatt 1978). Ovšem tím, že se jednalo o postupné změny, není datování zcela jednoznačné a někteří autoři tuto změnu flóry zasazují až do pozdního pliocénu (Cowling a Pressey 2001; Linder *et al.* 2005).

V pozdním pliocénu a pleistocénu klesající hladina oceánů odhalila dna, která se stala volným na živiny bohatším prostorem (Fisher *et al.* 2010). Tato situace mohla být pro mnohé rostliny příležitostí k rychlému zabrání nového území a radiaci (Rundel *et al.* 2016).



Obr. 4 – Datace vzniku vrcholových linií africké flóry. Převzato a upraveno Linder (2014).

Byla zde i snaha zjistit, zdali větší tlak na jihoafrickou flóru tvoří klimatické podmínky, nebo přítomnost požárů. Z aplikovaného modelu Dynamic Global Vegetation Model (DGVM) vychází, že kdyby požáry nepůsobily na vegetaci jižní Afriky, tak by časem zarostla stromy, což odpovídá dřívějšímu stavu třetihorní vegetace Kapska, kdy požáry hrály zatím minimální roli v utváření prostředí (Bond *et al.* 2003).

Vzhledem k pravidelným požárům a minimální sedimentaci je paleobotanický záznam kvartéru velmi fragmentovaný a je těžké rekonstruovat přesný záznam o změnách ve vegetaci. Největším zdrojem informací v tomto případě bývají občasné palynologické nálezy (Meadows a Baxter 2001).

4. 2. Flóra

Z dnešní situace, kdy výrazně převažuje několik vybraných taxonů, by se dalo odhadovat, že k radiaci došlo pouze v rámci několika málo skupin, které měly možnost získat dostatečnou výhodu, aby se mohly úspěšně šířit na úkor ostatních. V rámci těchto skupin je také relativně nízká morfologická variabilita. Uspěly taxony, které se nejlépe adaptovaly na mediteránní klima, sucho a pravidelné požáry. Z fylogenetických studií na rodu *Pelargonium* (Bakker *et al.* 2004) víme, že tento taxon žil původně v tropickém prostředí s celoročními průměrnými srážkami a k radiaci došlo až v mediteránním klimatu. Podobné výsledky potvrzuje i studie na lipnicotvaré rostlině *Thamnochortus* (Linder a Mann 1998), která dříve rostla v horském tropickém deštném lese, ale diverzifikovala až na pobřeží, kde byla výrazná suchá léta. Můžeme tedy říci, že radiace neprobíhaly naráz ve stejnou dobu v reakci na nějakou drastickou událost, ale postupně vykompetováním jiných druhů v již obsazeném prostředí, kde byl tlak na dané vlastnosti (oproti modelu *tabula rasa*, kde by přišly na prázdné stanoviště).

Ekofyziologická specializace mohla být příčinou snížené fenotypové plasticity, která se v Kapsku nachází (Lortie a Aarssen 1996). Kapské druhy jsou již méně plastické, vzhledem ke stáří krajiny a životních podmínek bývají rostliny již ultimátně adaptovány na mediteránní klima. Mohou tedy hůře reagovat na rychlé změny (často antropogenního původu) a mohou být více ohroženy plastičtějšími invazivními druhy (Morris *et al.* 2011).

4. 2. 1. Rozložení taxonomické diverzity

Kreft a Jetz (2007) vytvořili model, kde se snažili vysvětlit světové rozložení druhové diverzity. Navíc označují bohatost jednotlivých floristických říší za srovnatelnou, jen Kapsko se tomuto modelu vymyká a tvoří výjimku, kdy pojímá více než dvojnásobné množství druhů, než by zde podle daných charakteristik mělo být. Tato odchylka bývá vysvětlována hlavně nadstandardně stabilním prostředím a nízkou extinkcí. (Cowling a Lombard 2002; Sniderman *et al.* 2013)

Kromě neobvykle vysoké druhové rozmanitosti je kapská květena dosti specifická skutečností, že zde nalezneme velmi nerovnoměrné zastoupení skupin. V západním Kapsku jsou pozorovatelné fylogenetické klastry, kdy je vegetace tvořena relativně příbuznými rody, které radiovaly během posledních 25 milionů let (Richardson 2001; Goldblatt 2002; Linder 2005).

Více než 60 % druhové rozmanitosti je tvořeno pouze 10 největšími čeleděmi, 20 čeledí dává dohromady již více než $\frac{3}{4}$ celkové diverzity (Goldblatt a Manning 2002). Dvě druhově nejpočetnější čeledi v Kapsku, Asteraceae a Fabaceae, které tvoří i významnou část flóry v jiných částech světa, dávají dohromady okolo 20 % veškerých druhů cévnatých rostlin (Bond a Goldblatt 1984; Goldblatt 1997).

Mezi další čeledi, jejichž centrum diverzity se nachází v Kapsku, kde přímo radiovaly, patří Iridaceae, Aizoaceae a Ericaceae. Nikde jinde na světě nemají tak bohaté druhové zastoupení. Čeledi Proteaceae a Restionaceae mají centrum diverzity kromě Kapska ještě v Austrálii (Goldblatt a Manning 2002).

4. 2. 2. Životní formy

V GCFR se setkáme s abnormálně vysokým podílem geofytů, které zde tvoří téměř 20 % květeny (2096 druhů, 84 % endemických). Jsou zde zastoupeny napříč skupinami. Z jednoděložných se jedná o celé čeledi, hlavně Iridaceae, Hyacinthaceae a Amaryllidaceae. U dvouděložných nalezneme geofytů zástupce spíše na rodové úrovni u diverzifikovaných rodů jako je *Oxalis* (Oxalidaceae), *Pelargonium* (Geraniaceae) a *Othonna* (Asteraceae) (Procheş *et al.* 2006; Goldblatt *et al.* 2012; Snijman 2013).

Celkově v rámci jednoděložných rostlin převládají tzv. “petaloidní” jednoděložné (Iridaceae, Liliaceae, Orchidaceae), které tvoří 2/3 všech kapských jednoděložných a téměř 16 % veškeré flóry CFR, 14 % v rámci jižní Afriky (Goldblatt 1978).

Na mediteránní oblast je v CFR neobvykle nízké zastoupení jednoletých forem, pouze 6,5 % (612 druhů). Jedná se hlavně o čeledi krtičníkovité (Scrophulariaceae s. l. — 166) a hvězdicovité (138). Oproti tomu v Chile jich nalezneme 16 %, v kalifornské provincii až 30 % (Raven a Axelrod 1978; Arroyo *et al.* 1995; Cowling *et al.* 1996).

4. 2. 3. Kapské linie

Přibližně polovina všech druhů (4455) CFR je koncentrována v rámci 34 kapských linií (tzv. Cape floral clade) (Linder 2003; Oberlander *et al.* 2011). Jedná se o linie, které jsou evolučně svázány s Kapskou oblastí, kde nejspíše radiovaly a diverzifikovaly, vyskytují se v Kapsku minimálně od pliocénu a jejich nejbližší příbuzné nebo sesterské taxony žijí dlouhodobě mimo Kapskou květenou oblast. Pro upřesnění se používají pouze korunové linie, které mají alespoň 50 % druhů rostoucích právě v Kapsku. Verboom později tuto definici kapských linií pozměnil, aby mohla být zahrnuta celá flóra GCFR, kdy linie musí mít původ v kapské oblasti nebo obsahovat alespoň 10 pro GCFR endemických druhů (Verboom *et al.* 2009; Linder a Verboom 2015). Konkrétně období pliocénu bylo zvoleno autory jakožto přelomové, jelikož touto dobou již měly započít veškeré radiace kapské květeny. Vytyčení typických kapských linií nám slouží pro lepší porovnávání flóry Kapska, která má značně nerovnoměrné rozložení druhů napříč systémem (Goldblatt a Manning 2002). Největší kapskou linií je rod *Erica*, keřiky tvořící dominantu fynbosu, která započala svou radiaci relativně nedávno v pozdním miocénu (Pirie *et al.* 2016).

Již Linder (2003) uvažoval o zahrnutí vegetace sukulentního karoo do typických kapských linií, jelikož v menším množství je tato vegetace obsažena i uvnitř CFR (např. Malé karoo ohraničené pohořím Swartberg). Ovšem v souvislosti s tehdejším nedostatkem informací měl obavy, aby toto

spojení dostatečně podchytilo souvislosti spojené s endemismem v kapské květeně, a tudíž karoo nezahrnul.

I když se jedná o umělé vymezení, můžeme v přírodě sledovat pravidelnost v rozmístění těchto linií. Jde o sekundární centra diverzity, jež se vytvořila v migračními koridorech vytvářených dle pohoří a kde rostliny našly příznivé klima. Kapské linie mívají největší druhovou hustotu v okolí jihoafrických měst Caledon a Worcester, kde dochází ke styku severojižních a východozápadních pohoří, a druhová diverzita univerzálně klesá směrem na sever a východ. Takovéto areály byly zaznamenány u vícero velkých nebo důležitých kapských skupin, jako jsou např. čeledi Restionaceae, Proteaceae, Bruniaceae, Penaeaceae a rody *Diosma* (Rutaceae), *Elytropappus* (Asteraceae), *Erica* (Ericaceae), *Cliffortia* (Rosaceae) a další. Výjimku tvoří rody *Oxalis* (Oxalidaceae) a *Agathosma* (Rutaceae), které mají centrum druhové diverzity posunuté více na sever a rod *Passerina* (Thymelaeaceae), který má i druhé centrum diverzity. U rodu *Oxalis* se předpokládá, že je tato odchylka způsobena jeho geofytní životní formou, která mu dovoluje prosperovat i na sušších místech dále od pobřeží. Právě i rod *Agathosma* vyhledává spíše sušší stanoviště oproti ostatním kapským liniím, tudíž je zde viditelný podobný posun. V případě rodu *Passerina* jde pravděpodobně o odchylku vzniklou mladším stářím druhů, kdy vznikaly teprve relativně nedávno až v pobřežních oblastech. (Levyns 1952)

4. 2. 4. Endemismus

Nadstandardní je v Kapsku i míra endemismu, která odpovídá spíše úrovni endemismu na izolovaných ostrovech (Linder 2003). V rámci počtu rostlinných endemických druhů na plochu Kapsko zaujímá světově hned druhou pozici po ostrově Nová Kaledonie (Kier *et al.* 2009). U ostrovů je vysoký počet endemitů určen omezenou výměnou druhů s okolním prostředím. Můžeme tedy odhadovat, že Kapsko je oblastí relativně izolovanou, především na základě fyziogeografických a klimatických podmínek (Marloth 1929). Pokud bychom tedy uvažovali o CFR jako o izolovaném ostrově, bylo by potřeba alespoň 30 kolonizačních událostí, které by umožnily vznik 50 % dnešní druhové skladby krytosemenných rostlin (Linder 2003).

Vysoký lokální endemismus bývá často projevem nějakého neobvyklého evolučního procesu (Gentry a Dodson 1987; Cowling a McDonald 1998). V samotném CFR bylo za endemity označeno 68,8 % druhů (Cowling 1990; Cowling *et al.* 1996). Po zahrnutí sukulentního karoo toto číslo stoupl a v rámci celého GCFR jich nalezneme 77,9 %, kdy je v podstatě každých 8 z 10 druhů endemických. I na rodové úrovni jde o neobvykle vysoké zastoupení (22,2 %), kdy má 248 rodů z celkových 1 119 endemické rozšíření svázané s GCFR (Snijman 2013). Kdybychom šli ještě výše na úroveň čeledí, i zde najdeme kapské specifikum, 4 endemické čeledi – Peneaceae, Grubbiaceae, Roridulaceae a Geissolomataceae.

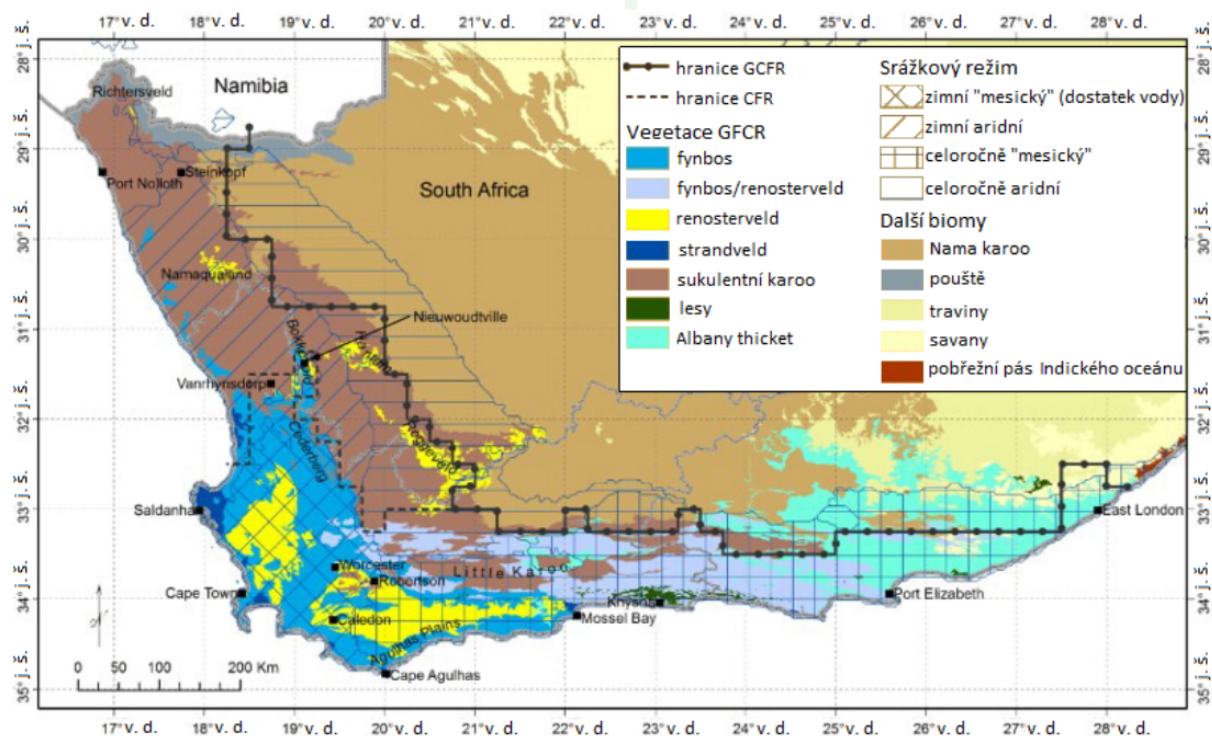
Podle stáří vzniku rozlišujeme endemity na 2 kategorie – paleoendemity (vzniklé před čtvrtohorami) a neoendemity (vzniklé od čtvrtohor dále).

Mezi paleoendemity najdeme dnes již méně zastoupené a ekologicky specializované taxony, které jsou součástí geologicky starých společenstev jako jsou tropické křoviny a lesy (Goldblatt a Manning 2002). V případě všech již zmiňovaných 4 endemických čeledí Kapska se jedná o paleoendemity.

Neoendemity nalézáme na druhové a nižší taxonomické úrovni. Jde z pravidla o sympatricky nebo velmi blíže žijící organismy. Přítomnost neoendemitů odkazuje na recentní speciace (Major 1988). Názornou ukázkou může být Agulhaská planina, pobřežní nížinná oblast Kapska, kde v období pliocénu pravidelně docházelo k transgresi a ústupu oceánu (Deacon *et al.* 1983), což poskytovalo nový prostor pro sekundární sukcesí, a právě zde se vyskytuje velké zastoupení neoendemitů (Cowling a Holmes 1992; Cowling *et al.* 2009).

4. 3. Vegetace

Definice vegetačních typů Kapska bývá často nejednoznačná, ale důležité studie se shodují na vytyčení 4 hlavních biomů: fynbos, sukulentní karoo, Albany thicket a afrotemperátní lesy (seřazeno od největšího po nejmenší, viz Obr. 5 a 6). Každý z těchto biomů má specifické druhové složení odrážející především půdní složení, množství srážek a přítomnost požárů (Cowling a Holmes 1992; Rutherford a Westfall 1994; Mucina a Rutherford 2006). Vegetační typy jsou zpracovány dle Mucina a Rutherford (2006), pokud není uvedeno jinak. Shrnuje v Tabulce 2.



Obr. 5 – Vegetace GFCR. Převzato a upraveno dle Cowling *et al.* (2017).

Tabulka 2 – Charakteristika vegetačních typů GCFR. Převzato a upraveno Suda a Sudová (2007), Manning a Goldblatt (2012).

| | fynbos | renosterveld | strandveld | sukulentní karoo | afrotemperátní lesy a křoviny |
|--------------------------|--|--|--|--|---|
| roční srážky (průměr) | střední (540 mm) | střední (370 mm) | střední (350 mm) | nízké (30 – 300 mm) | vysoké (nad 700 mm) |
| půdy | živinami chudé, hrubozrnné | úživné, jemnozrnné | mělké alkalické půdy, vápnité | živinami chudé, písčité až kamenité, vápnité | úživné, jílovité |
| požáry | ano | ano | ano, ale méně často | ne | ne |
| druhá bohatost | velmi vysoká | relativně nízká | vysoká | vysoká | relativně nízká |
| endemismus | velmi vysoký | relativně nízký | vysoká | vysoký | nízký |
| charakteristické skupiny | <i>Proteaceae</i> , <i>Ericaceae</i> , <i>Restionaceae</i> | <i>Elytropsus</i> <i>rhinocertis</i> , <i>Asteraceae</i> , geofyty | sukulentní formy, nízké keřky | <i>Aizoaceae</i> , <i>Crassulaceae</i> , <i>Asteraceae</i> | <i>Podocarpus</i> , <i>Ocotea</i> |
| rozšíření | dominantní typ | kdyśi roztroušeně v téměř celé oblasti, dnes většina kvůli úživnosti přeměněna na zemědělskou půdu | pobřežní zóny, často ohroženo urbanizací | severní část GCFR (aridní) | hory a vlhké nížiny jihu GCFR (ale hlavně mimo Kapsko, východ jižní Afriky) |

4. 3. 1. Biom fynbos

Biom fynbosu je synonymní s územím kapské květenné oblasti. Je specifický křovitou vegetací, ovšem podle množství dostupných srážek a živin se liší zastoupení jednotlivých skupin rostlin. Rozlišujeme 3 základní vegetační typy: fynbos, renosterveld, strandveld.

Vegetační typ fynbos

Fynbos je nejznámější emblematická vegetace Kapska. Jde o srážkově nejbohatší oblast GCFR. Vegetace roste na půdách chudých na živiny a je pro ni typické výrazné zastoupení čeledí *Proteaceae*, *Restionaceae* a *Ericaceae*. Celkově zde převládají růstové formy s úzkými tuhými listy. Vzezení fynbosu je významně podmíněno pravidelnými požáry, ke kterým dochází přibližně každých 10 – 13 let (Wilgen *et al.* 2010). Právě požárům a omezenému přísunu živin se přikládá důležitost ve tvorbě a udržování vysoké diverzity fynbosu (Cowling *et al.* 1996; Linder 2003).

Rostliny si vytvořily 2 hlavní adaptace na požáry, rozlišujeme tzv. “resprouters” a “reseeders”. Resprouters spoléhají na dlouhověkost, kdy si uchovávají a chrání dělivá pletiva, ze kterých se jedinec po požáru celý obnoví. Resedeři oproti tomu sází na potomstvo, kdy jsou rodičovské rostliny požárem zabity, ale populace je udržována pomocí semenné banky. (Bell 2001)

Zatímco resprouteři jsou evolučně původní strategie v rámci mediteránních dřevnatých skupin (Wells 1969; Keeley 1986; Lloret *et al.* 1999), tak resedeři jsou skupina odvozená, jedná se o recentní, rychlou speciaci vzniklou v reakci na ztrátu schopnosti “resproutingu” (Wells 1969; Cowling 1987; Cowling a Lamont 1998).

Požárům zde musí být uzpůsobena i semena, která se snaží vyhnout nepříznivým podmínkám a vyčkat na vhodné podmínky v dormanci. Klíčení bývá chemicky indukováno ohněm a kouřem (Keeley a Fotheringham 2000) nebo je semeno mechanicky uvolněno z šištice či plodu, které se otevřou

v reakci na teplo (Lamont *et al.* 1991; Ne'eman 1997). Po požáru mají rostliny uvolněnou niku a dostatek živin, které byly ohněm zrecyklovány a znovu zpřístupněny (Vlamis a Gowans, 1961).

Vegetační typ renosterveld

Renosterveld je druhým nejrozšířenějším vegetačním typem CFR, tvoří téměř třetinu území biomu fynbos (29 %), čtvrtinu CFR (25 %). Nalezneme jej hlavně na sušších místech s celkovým ročním úhrnem srážek nepřesahujícím 370 mm/rok. Důležitá je i vazba na jemnozrnnější a úrodnější půdy, vzniklé především zvětráváním břidlice (86 %) (Mucina a Rutherford 2006).

V rámci renosterveldu můžeme rozlišit pobřežní a horská společenstva, kdy má vnitrozemní "horské centrum" renosterveldu méně srážek, a díky tomu i menší vegetační pokryv (Mucina a Rutherford 2006).

Především v mladších stádiích sukcese po požáru jsou výrazně zastoupeny geofyty (Iridaceae, Orchideaceae, Hyacinthaceae) a s postupem sukcese přibývají keřovité formy. Všeobecně čeledi Asteraceae tvoří hlavní složku vegetace, zatímco typická čeleď fynbosu Restionaceae zde zcela chybí, Ericaceae a Proteaceae v renosterveldu nalezneme poskrovnu. Renosterveld má typický dominantní druh, šedavý hvězdicovitý keřík *Dicerotheramnus rhinocerotis* (syn. *Elytropappus rhinocerotis*), jehož název odkazuje na dřívější přítomnost nosorožců, kteří tuto vegetaci spásali.

Vegetační typ strandveld

Strandveld je keříčkovitá vegetace vázaná na pobřežní oblasti, ovšem mimo dostřikovou část oceánu. Častá sukulence vegetace strandveldu zabráňuje šíření požáru, oheň je v tomto ekosystému méně častý (udává se interval 50 – 200 let). V rámci biomu fynbos je ve strandveldu nejméně srážek, pouze 350 mm/rok. Půdy strandveldu jsou silně alkalické s vysokým obsahem vápníku. Vyskytuje se na mělkých pevných substrátech, břidlicích a třetihorních vápencích. Důležitým aspektem strandveldu jsou písčné duny, které vytvářejí pravidelně narušovaná stanoviště.

Nalezneme zde hlavně rostliny s vazbou na subtropy, sukulentní karoo, fynbos a renosterveld, rozdělují se podtypy strandveldu v závislosti na míře vazby na ostatní vegetační typy. Čeleď Restionaceae je zde zastoupena, ale oproti fynbosu zde čeledi Ericaceae a Proteaceae nalezneme výjimečně.

4. 3. 2. Biom sukulentní karoo

Sukulentní karoo lze nalézt na velmi suchých místech, s ročním průměrem srážek 30 – 300 mm. Toto pouštní prostředí se zimními srážkami se zde vyskytuje alespoň 5 milionů let. Jak název napovídá, sukulentní karoo je tvořeno sukulentními rostlinami, především čeleděmi Aizoaceae, Euphorbiaceae, Crassulaceae a některými sukulentními zástupci Asteraceae. Sukulence slouží jako prostředek k přežití v nepříznivém klimatu, kdy části rostlin fungují jako zásobárna vody a živin

(Ripley *et al.* 2013). Většinu roku v této krajině najdete jen suchou nebarevnou vegetaci, ale v zimním období po deštích se zde rychle objevuje bujný pokrov kvetoucích geofytů.

Sukulentní karoo je jedna ze dvou aridních oblastí světa, která je označovaná za hotspot biodiverzity (Mittermeier *et al.* 2004). Obsahuje přes 6 tisíc rostlin (168 čeledí, 1 002 rodů), kdy téměř 29 % flóry tvoří sukulenty a geofyty 18 %. V sukulentním karoo nalezneme okolo 1 700 sukulentních druhů, téměř 30 % druhové diverzity všech sukulentů světa (Driver *et al.* 2003).

4. 3. 4. Biom afrotemperátní lesy

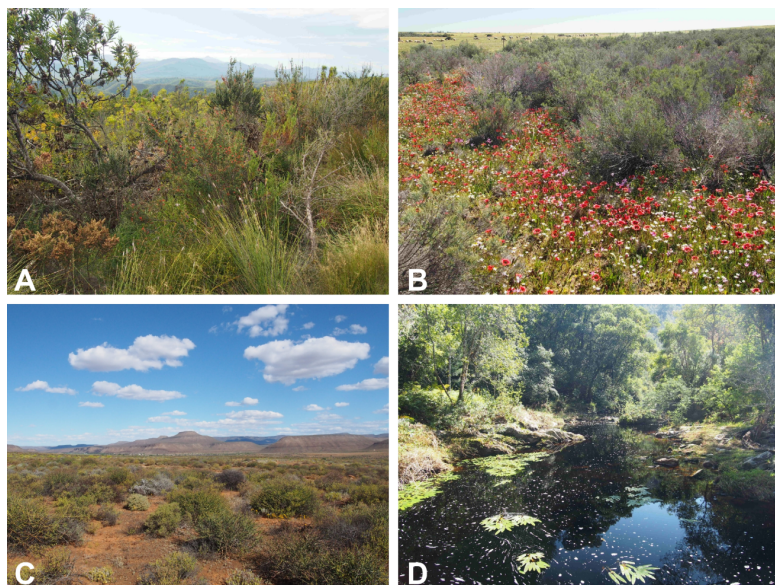
Afrotemperátní lesy se vyskytují roztroušeně na jihu kapské oblasti, především v horském prostředí nebo vlhkých pobřežních nížinách. Bývají obklopeny fynbosem a mohou růst pouze tam, kde nejsou časté požáry, aby si stromy stihly vytvořit semena. Jsou vázány na místa bohatší na živiny a srážky (alespoň 525 mm zimních srážek, celoročně 700 mm), jelikož na chudých půdách by pomalu rostoucí stromy nezvládly konkurovat rychle rostoucím formám a bez dostatku vláhy by stromové formy nepřežily. (Suda a Sudová 2007)

I když lesy zabírají pouze nepatrné území Jižní Afriky (0,08 %), nalezneme zde překvapivě vysoké množství druhů (1 438 druhů cévnatých rostlin, 7,1 % flory Jižní Afriky) a hned po fynbosu nejvyšší poměr druhů na plochu (0,58 druhu na km²). Největší lesní komplex, v okolí města Knysna, nalezneme na jihovýchodě GCFR, kde jsou celoročně dostupné srážky.

4. 3. 5. Biom Albany thicket

Albany Thicket představuje přechodný vegetační typ mezi fynbosem a lesy. Jedná se o zapojené křoviny s nižšími stromovými formami. Patrovitost a zastoupení bylin je minimální, jde hlavně o neprůchozí, 2 – 2,5 m vysoké trnité keřové porosty s výrazným zastoupením sukulentů. Vzhledem k provázanosti s ostatními biomy zde nejsou samostatné charakteristické floristické prvky.

Vyskytuje se na východě GCFR v semiaridních oblastech na hlubokých písčitéch půdách (průměrné srážky 200 – 950 mm). Stejně jako u lesů, jde o biom náchylný na požáry a proto ho nalezneme spíše v širokých říčních údolích. (Hoare *et al.* 2006)



Obr. 6 – Příklady biomů/vegetačních typů Kapska:
fynbos (A),
renosterveld (B),
sukulentní karoo (C),
afrotemperátní les (D),
foto Z. Chumová a P. Trávníček.

5. Zdroje variability

Bylo testováno, zdali v GCFR existuje vztah mezi vysokou druhovou rozmanitostí a rozdílnými abiotickými a biotickými vlastnostmi (Cramer a Verboom 2017). Zatímco heterogenita prostředí údajně tvořila 95 % druhové bohatosti regionu, ovlivnění půdním složením bylo minimální. Tyto výsledky byly v rozporu s dřívějšími studiemi, které ukazují korelaci mezi regionální druhovou bohatostí (gama diverzita) a půdní heterogenitou (Cowling 1990). Neprůkaznost tohoto pokusu byla autory vysvětlena nedostatečně přesným vyhraničením typů půd. Další studie toto vzala v potaz a místo 1 kilometru čtverečního byla zajištěna přesnost rozlišení mapování na 250 metrů (Cramer *et al.* 2019) a potvrdila výraznou závislost na půdním složení.

K udržení vysoké diverzity dochází přes ekologickou segregaci (Cowling a Lombard 2002), snížením tlaku konkurence adaptací na různé podmínky a obsazením odlišných nik, druhy pak mohou koexistovat na malých prostorech (Slingsby a Verboom 2006).

5. 1. Abiotické příčiny

5. 1. 1. Heterogenita prostředí

Výšková a půdní heterogenita prostředí je potvrzeným činitelem v diverzifikaci rostlin, bylo tak zaznamenáno v dalších centrech diverzity a endemismu, jež jsou právě ostatní mediteránní oblasti, Austrálie (Hopper a Gioia 2004), Kalifornie (Calsbeek *et al.* 2003), Středomoří (Thompson *et al.* 2005), Chile (Hughes a Eastwood 2006).

Existuje názor, že vysoká diverzita kapské oblasti je výsledkem parapatrické speciace, kdy mozaikovitá krajina stojí za dostatečně rozdílnými ekologickými gradienty, kdy rostlina čelí různým klimatickým, topografickým a půdním podmínkám (Goldblatt a Manning 2002).

Vzhledem k často malým areálům a málo početným populacím zde musí existovat mechanismy, které dlouhodobě udržují heterozygoty a zabraňují inbreedingu (Hopper 2009).

5. 1. 2. Nízká extinkce

Důležitým přispěvatelem kapské diverzity je dlouhodobější akumulace druhů. Od pleistocénu zde docházelo pouze k minimálním klimatickým fluktuacím (Cowling a Lombard 2002; Sniderman *et al.* 2013), druhy snadněji přežívaly a míra extinkce byla oproti většině světa výrazně nižší (Meadows a Sugden 1993; Dynesius a Jansson 2000). Kapsko je klimaticky a geologicky nejstabilnější z mediteránních oblastí (Cowling *et al.* 2015).

5. 2. Biotické příčiny

5. 1. Adaptace na opylovače a disperzi

V morfologii rostlin se často odráží evoluční tlaky prostředí daného organismu. Zatímco vzhled vegetativních orgánů odráží adaptaci na abiotické podmínky, květní struktury odkazují přizpůsobení na opylovače (Stebbins 1970). Z Kapska je známa plejáda podob květů a květenství poukazující na důležitost vztahu mezi opylovači a kapskými rostlinami (Johnson 1996). Kromě mezidruhové variability můžeme sledovat i vnitrodruhové variace tvarů, barev a vůní květů související s přizpůsobením pro opylení živočichy. Konzistence a specifita na opylovače zajišťuje rostlině spolehlivější a pravděpodobnější opylení, tudíž rostlina nemusí produkovat takový nadbytek pylu a může šetřit zdroje (Levin 1971).

Velká část znalostí o konkrétních opylovačích vychází z terénních pozorování, ovšem všeobecné vztahy mohou být vyvozeny z konvergentně vzniklých funkčních květních struktur. Kromě velkého množství hmyzu v Kapsku můžeme pozorovat všeobecně méně časté opylování drobnými savci. Tuto formu opylování nalezneme u při zemi rostoucích rostlin s kvasinkovou vůní, například hned u vícero linií čeledi Proteaceae (Wiens *et al.* 1983; Zoeller *et al.* 2016). Dalším opylovačem bývají ptáci, na které se adaptoval např. rod *Babiana* poskytující ptákům strukturu fungující jako bidélko. Přestože jsou v CFR pouze 4 druhy nektar sajících ptáků, podíl rostlin opylených ptáky tvoří 4 % rostlin Kapska (Rebelo 1987; Geerts *et al.* 2020).

Ve starých chudých krajinách bývá pro rostlinu nejvýhodnější zůstat v blízkosti mateřské rostliny. V malých vzdálenostech zde bývají různé půdní podmínky, rostliny se tak mohou snadno dostat do jiného prostředí, kde by byly v nevýhodě (He *et al.* 2004). V kapské květeně mají rostliny spíše malé areály rozšíření, kratší disperze větrem je pro ně dostačující a setkáme se tedy s menším podílem zoochorie.

5. 2. Invaze

Teprve kolonizace Evropany do jižní Afriky výrazněji zasáhla do krajiny skrze odlesňování a výstavbu měst. Přejít k intenzivnějšímu zemědělství a změny v hospodaření s sebou přinesly i výrazné množství nepůvodních druhů rostlin a zvířat (Groves a Di Castri 1991). K nejvíce invazím došlo ve fynbosu (Richardson *et al.* 1997), Henderson (2007) přirovnává toto množství k míře invazí do savan a travních porostů (grasslands), které obklopují Kapsko z východu a severu.

Největší množství nepůvodních druhů a rodů se vyskytuje v jihozápadní Austrálii, nejméně naopak v jižní Africe. Pokud bychom tato čísla chtěli vztáhnout na plochu, nejvíce jich stále bude v Austrálii, dále pak v Chile, jižní Africe, Kalifornii a nejméně ve Středomoří. Celkově byla zaznamenána nižší invaze do oblastí, kde panují stresové podmínky. Všechny mediteránní oblasti sdílí

více druhů s Austrálií než navzájem. V jižní Africe a Chile je výrazně vyšší procentuální zastoupení sdílených nepůvodních druhů (66 a 71 %), rodů (87 a 89 %) i čeledí (97 a 98 %).

Zatímco nejvíce invadující bývá v mediteránu čeleď Asteraceae, v jižní Africe z této čeledi invadovalo pouze 5 taxonů. Nejvíce nepůvodních rostlin jižní Afriky je zaznamenáno z čeledi Poaceae, Fabaceae a Myrtaceae. Nepůvodní druhy jižní Afriky pocházejí primárně z jižní Ameriky a Australasie, sekundárně poté z Eurasie a Afriky. (Arianoutsou *et al.* 2013)

5. 3. Genetické příčiny

I přes dřívější skepticismus, hybridizace a polyploidizace bývají dnes považovány za hlavní hnací mechanismy evoluce. Nově vzniklé genotypy mohou tvořit reprodukční bariéry a vytvářet izolované linie nebo i interagovat s původními populacemi skrze zpětné křížení (Marques *et al.* 2017). S rozvojem metod umožňujících zkoumání rostlin na genomové úrovni stoupají dostupné a přesnější znalosti o genetickém pozadí rostlin a jejich vztazích. Nové informace nám umožňují znovu navštívit mnohá témata a přehodnotit jejich výsledky.

5. 3. 1. Hybridizace

Při hybridizaci dochází ke splynutí dvou rodičovských jedinců z různých taxonů. Hybridizace je pro rostlinu velmi užitečný evoluční proces, kdy může snadno získat novou kombinaci výhodných znaků z obou rodičů a zároveň se od nich dostatečně odlišit, tudíž si s nimi nebude tolik konkurovat. (Soltis a Soltis 2009)

Světový průměr hlásí přítomnost hybridů u 40,4 % čeledí s četností 0,09 hybrida na každého nehybrida. Hybridi jsou fylogeneticky relativně seskupeni, jsou umístěni v rámci 16 % rodů. Častěji dochází k hybridizaci u příbuznějších taxonů, nejvíce na mezidruhové úrovni. Hybridizace zástupců z jiných rodů je nalézána méně často, z 3 437 zaznamenaných hybridů se jednalo pouze o 3,5 % (121 hybridů). Mezirodová hybridizace byla celkově zaznamenána u 13 čeledí, nejčastěji k ní dochází v čeledi Poaceae, Asteraceae a Orchidaceae (Whitney *et al.* 2010).

Zatímco ve zmíněné čeledi Orchidaceae mělo téměř 6 % zkoumaných rostlin sklon k tvorbě hybridů, v jižní Africe je tato náchylnost výrazně nižší, nalezneme ji pouze u 0,93 %. Ovšem v GCFR byli hybridi zaznamenáni téměř dvojnásobně (15 %), než je průměr zbytku jižní Afriky (8 %). V rámci čeledi Orchidaceae, desáté největší čeledi kapské flóry (Manning a Goldblatt 2012), jsou hybridi v Kapsku podobně zastoupeni jako je průměr v jiných oblastech (poměr hybridů vůči nehybridům 0,097). (Whitney *et al.* 2010; Johnson 2018)

V Kapsku je známa přirozená hybridizace např. u rodu *Protea* (dokonce i mezirodová), *Erica* (Oliver 1977) a vícero rodů čeledi Iridaceae (Goldblatt *et al.* 2013).

Je těžké odhadovat celkové zastoupení hybridizace v GCFR, jelikož tato oblast byla ze studií o hybridizaci vynechávána, a většina studií se zabývala spíše severní polokoulí. Dalším problémem může být záměrné přehlížení hybridů, kdy bývají herbářovány a popisovány jen rodičovské druhy.

I když se jedná o nepatrný vzorek reálné flóry mediteránních oblastí, vědci prošli herbářové záznamy z jihozápadní oblasti Austrálie a snažili se zaznamenat přítomnost hybridů. Pouze u 4 % z 12 000 taxonů určili, že se jedná o hybridy a nejvyšší hodnoty v rámci rodů nepřekročily 6 % (Hopper 2018). Hopper na tuto skutečnost navázal hypotézou, že ve starých stabilních typech krajín (jako je právě jihozápadní Austrálie a GCFR, viz Hopper 2009) bude hybridizace a introgrese méně častou záležitostí (Reduced Hybridization Hypothesis), jelikož případné rodičovské druhy bývají už geneticky nekompatibilní. Tyto jevy se budou naopak více vyskytovat v geologicky mladých narušovaných místech (Kalifornie, Chile, Středomoří). Hypotéza zatím zůstává nepotvrzena, ale již se objevují první studie v její prospěch (Robins *et al.* 2021). Oproti tomu stojí za povšimnutí studie poukazující na vyšší náchylnost dřevnatějících vytrvalých rostlin k hybridizaci (Mitchell *et al.* 2019).

V souvislosti s hybridizací je dobré zmínit rozdíl v četnosti tvorby neredukovaných gamet, které zvyšují pravděpodobnost vzniku allopolyploida. Zatímco u nehybridů je frekvence vzniku neredukovaných gamet 0,56 %, u hybridů je četnost až padesátinásobně vyšší, dosahuje 27,5 %. (Ramsey a Schemske 1998). Při pokusech na rodu *Gilia* bylo zaznamenáno, že nutriční stres může u rostliny způsobit vznik neredukované 2n gamety (Levin 2002). Dalo by se tedy předpokládat, že v Kapsku, kde je dlouhodobý nedostatek živin, by mohly neredukované gamety vznikat častěji, což by vedlo i k častější polyploidizaci.

5. 3. 2. Polyploidizace

Polyploidie byla objevena již před více jak sto lety (Lutz 1907), brzy na to byla popsána (Strasburger 1910) a i experimentálně potvrzena (Winkler 1917). Celogenomová duplikace (whole genome duplication, WGD), neboli polyploidizace, je proces, kdy dojde ke znásobení celé chromozomové sady (Stebbins 1971). K polyploidizaci dochází prakticky u všech eukaryotních organismů, nicméně u rostlin se zdá být téměř všudypřítomná (Husband *et al.* 2013). Organismus s takto zmnoženým genomem nazýváme polyploidem. Molekulární biologie tuto tradiční definici upravuje a do polyploidů zahrnuje i jedince s genomy, které nesou již pouze stopy po duplikacích. V rámci evoluce zpravidla dochází k redukci přebytečného, a tak máme místo kopií celých genomů už jen duplikáty genů, tzv. paralogy (Jiao *et al.* 2011).

Nejčastější příčinou polyploidizace bývá chybné rozdělení chromozomů při gametogenezi, kde při meióze nedojde k redukci, nebo když při křížení vznikne asymetrický počet chromozomů. Polyploidizace vytváří okamžitě odchylky v genomu, které mohou generovat nové znaky a vlastnosti, morfologické a ekologické, které ovlivní fitness rostliny a vede často k sympatrické speciaci. Kopie genů vzniklé duplikací poskytují prostor pro experimentaci rostliny, kdy rezervní duplikáty zajišťují funkčnost rostliny při objevení případné škodlivé mutaci v jednom genu, ale zároveň se skrze ně vytváří prostor pro navýšení transkripce, změny metabolismu a možnou selekční výhodu. (Ramsey a Schemske 1998)

V souvislosti s polyploidii je viditelný vzor rozličného rozpození polyploidů napříč taxonomickými skupinami, a i rozdílná četnost jejich vzniku (Husband *et al.* 2013). Otto a Whitton (2000) vytvořili index pro incidenci polyploidie, kde na základě počtu chromozomů v haploidních sadách určují, jak často dochází k polyploidizaci. Jednoděložné rostliny mají téměř dvojnásobnou incidenci (31,7 %) nežli rostliny dvouděložné (17,7 %). U dvouděložných rostlin si musíme uvědomit, že většina polyploidů je koncentrována v bylinných formách, zatímco dřeviny obsahují polyploidy vzácněji (Stebbins 1938). Dále bylo zaznamenáno, že rostliny s nižším základním počtem chromozomů jsou náchylnější k polyploidizaci (Wood *et al.* 2009). Pravděpodobnost vzniku polyploida byla vypočítána na 10^{-5} na jedince za generaci, výrazně vyšší, než je např. mutační rychlost. V malých populacích bude sice pravděpodobnost vzniku nižší, ale oproti tomu bude snazší uchycení polyploida v populaci (Ramsey a Schemske 1998; Husband 2004).

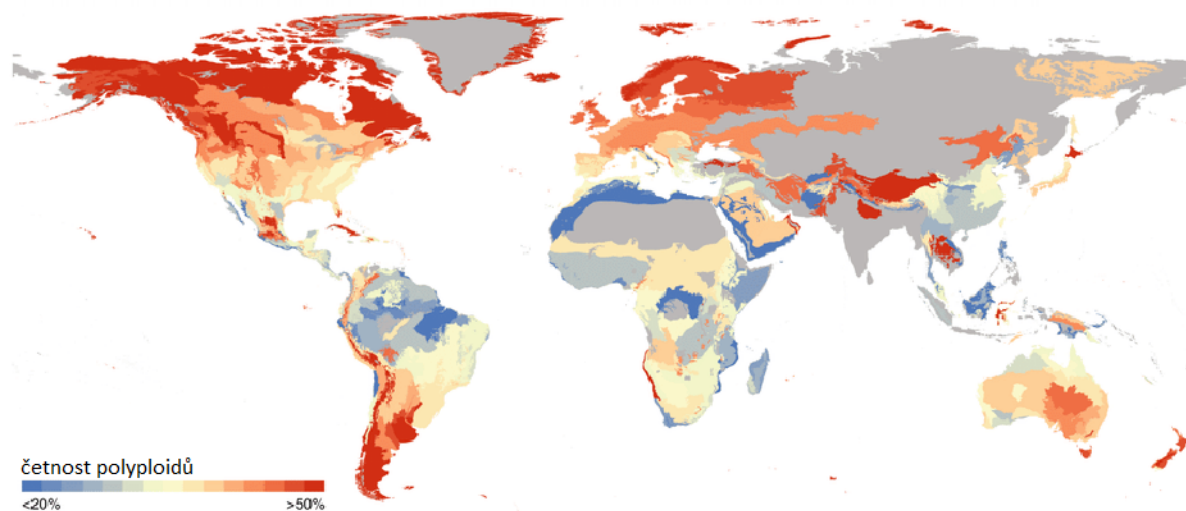
Odhadem 2 – 4 % speciálních událostí krytosemenných a 7 % kaprad'orostů bylo spojováno s duplikací genomu (Otto a Whitton 2000). V pozdější podrobnější studii tato čísla narostla na 15 % u krytosemenných a 31 % kaprad'orostů, ale i tak se předpokládá, že díky dosud nezaznamenaným kryptickým druhům bude podíl polyploidizace na speciaci ještě vyšší (Wood *et al.* 2009).

Změna velikosti genomu je často spojena s mnohými úpravami vlastností rostliny a dějů v ní probíhajících. Z fyziologických změn je znám vztah mezi velikostí genomu a minimální generační dobou (Bennett 1972; Leitch a Bennett 2007), dále je ovlivněna i rychlost růstu rostliny (Grotkopp *et al.* 2004). Dochází často i ke změně morfologie, především velikosti orgánu se často liší. Změny můžeme pozorovat na velikosti semen (Grotkopp *et al.* 2004; Beaulieu *et al.* 2007b), velikosti listové plochy (Morgan a Westoby 2005; Beaulieu *et al.* 2007a), velikosti průduchů a hustotě jejich uspořádání, která může výrazně ovlivnit schopnost hospodaření s vodou, respiraci a účinnost fotosyntézy (Beaulieu *et al.* 2008; Knight a Beaulieu 2008; Hodgson *et al.* 2010).

Jedním z univerzálních znaků polyploidů je tzv. gigas effect, kdy polyploidi mívají větší morfologické znaky nežli jejich diploidní předci. Se zvětšením genomu a množství produktů transkripce dochází ke zvětšení buněk, celkové robustnosti rostliny a s prodlouženou dobou výstavby i k pozdějšímu kvetení (Stebbins 1938, 1971). Velikost a tvar květu také z velké části ovlivňuje, kdo bude rostlinu opylovat. Při polyploidizaci může tedy dojít i ke změně opylovače, úspěšnosti opylení a úpravě selekčních vztahů. V oblastech s nedostatkem srážek a vysokými teplotami byl zaznamenán nižší podíl rostlin s velkým genomem (Knight a Ackerly 2002; Knight *et al.* 2005). Rostliny s velkým genomem bývají kvůli velké investici do genomu obligátně vytrvalé formy, zatímco rostliny s malým genomem mohou mít jakoukoliv životní strategii (Bennett 1972).

Při studiu polyploidů u krytosemenných rostlin byla nalezena souvislost s životní formou, kde se liší frekvence v rámci jednotlivých kategorií. Nejvíce jich bylo zaznamenáno u vytrvalých rostlin (39 %), u jednoletků 28 % a nejméně u dřevin (22 %). Dále je důležité zmínit latitudální trend, kdy je znatelné rozpození polyploidů spojené se zeměpisnou šířkou (Love a Love 1949), frekvence polyploidů stoupá směrem k pólům (viz Obr. 7). Je to dáno především nepříмым vlivem klimatu,

hlavně teploty, kdy polyploidii potřebují čas (dlouhověkost) a prostor pro růst (nízká druhová diverzita), aby se mohli usadit v konkurenci diploidních předků, kteří bývají na dané prostředí již adaptováni (Rice *et al.* 2019).



Obř. 7 – Latitudální trend v rozložení polyploidní frekvence. Šedou barvou oblasti s nedostatečnými daty, modře oblasti s méně než 20 % polyploidů, červeně s více než 50 %. Převzato z Rice *et al.* (2019).

Různé studie na zastoupení polyploidních druhů v rámci všech rostlin, nejskromnější odhady 30 – 35 % druhů krytosemenných jsou polyploidii (Stebbins 1950), ale v posledních letech se ukazovaly i vysoké hodnoty okolo 70 a 80 % (Goldblatt 1980; Lewis 1980; Masterson 1994). (Wood *et al.* 2009 porovnával genomy blízké příbuzných taxonů a stanovil incidenci polyploidie v rámci rodu na 34.5 % (u 9 795 z 28 406 druhů krytosemenných byla stanovena polyploidie odvozená od mateřského taxonu, velká část polyploidii je recentní). K podobnému výsledku došla i jedna z novějších rozsáhlejších studií, která určila, že v 33 % všech krytosemenných se jedná o neopolyploidii (Rice *et al.* 2019).

Rozvojem molekulárně-genetických metod došlo k pokroku ve výzkumu polyploidie a sekvenování genomů nám nabídlo nástroj pro podrobnější zkoumání vztahů mezi jedinci a příbuznosti taxonů. Zatímco dříve se pracovalo hlavně s počítáním chromozomů (metodou používanou i v současnosti), dnes je hojně využíváno sekvenování, jsou hledány kopie částí genomu, a samotná velikost genomu může být často indikací polyploidizačních procesů. Hodnotí se především rozdíly v sekvencích u dvojic tzv. paralogních genů (duplikované geny stejného původu), kdy se sledují synonymní záměny bází (typ kódované aminokyseliny zůstává stejný, funkčnost genomu je nezměněna, a tudíž by zde neměla nastat selekce proti danému genu). Jelikož velikost celého genomu může být značně vysoká, tak jsou pro přehlednost a usnadnění práce používány tzv. exprimované sekvenční úseky (EST = Expressed Sequence Tag, (Adams *et al.* 1991; Blanc a Wolfe 2004), které nám mohou pomoci při zjištění přítomnosti polyploidizační události a její datace. Díky této metodě

byly objeveny geny zduplikované i před miliony let, značící polyploidii i u dobře prozkoumaných druhů s malým genomem, u kterých se dlouhodobě předpokládalo, že se jedná o diploidy, jako je například modelová rostlina huseníček (Simillion *et al.* 2002; Barker *et al.* 2009).

Otázkou tedy již není, kolik rostlin prošlo polyploidizací, ale kolika polyploidizačními událostmi rostlina prošla a jak recentně. Dnes je všeobecně přijímáno, že všechny krytosemenné rostliny prošly minimálně jednou polyploidizací (Jiao *et al.* 2011). Je tedy zjevné, že i rostliny v Kapsku musely projít alespoň jednou polyploidizační událostí. Otázkou však zůstává, zda mohla polyploidizace hrát nějakou roli při radiaci kapských linií a ustanovení místní druhové diverzity. Přestože bylo prokázáno, že díky polyploidii může dojít k výrazné diverzifikaci, tak není znám důkaz, že by polyploidie měli větší radiční incidenci nežli nepolyploidní taxony (Wood *et al.* 2009). Polyploidní druhy původem ze stejného jedince si budou podobnější než rozdílné taxony a v populaci nebude probíhat tak silná selekce, která také může být hnací silou pro diverzifikaci (Zeyl *et al.* 2003; Anderson *et al.* 2013).

Typy polyploidie

Základní a nejstarší dělení polyploidů rozlišuje 2 typy podle původu zmnožení chromozomů (Kihara a Ono 1926). Autopolyploidie nám definuje jedince, u kterých došlo k vytvoření kopií chromozomů v rámci genomu druhu. V druhém případě, allopolyploidii, nám dochází k duplikaci chromozomů následkem spojení dvou odlišných genomů pocházejících z různých druhů. Poměr autopolyploidů a allopolyploidů je přibližně stejný (Barker *et al.* 2016).

Skrytý ploidní polymorfismus přispívá významně ke kryptické diverzitě rostliny, kdy druhy bývají morfologicky shodné, ale jedná se přitom o geneticky izolované populace. Tento jev nalezneme především u autopolyploidů (Soltis *et al.* 2007).

Dále rozlišujeme somatickou polyploidii, kdy dojde ke zmnožení genetického materiálu pouze v daných buňkách organismu při poruše mitózy. Většinou se jedná o buňky se zásobní funkcí (např. elaiosom, endosperm semena) nebo danou specializací (antipody, trichomy aj.). Známým případem je např. triploidní endosperm, i když si ho mnozí nespojí přímo se somatickou polyploidii.

Jednotlivé malé duplikace v rámci genomu snáze zanikají, jelikož zpravidla nepřinášejí samostatně pozitivní účinek, protože jsou většinou závislé na dalších komponentech a pracují s nimi v daném stechiometrickém poměru (Krylov *et al.* 2003; Amoutzias *et al.* 2004).

Vzhledem k pozorovanému vztahu mezi velikostí rostliny a počtu chromozomových sad (Stebbins 1971), můžeme sledovat a porovnávat rostliny z paleogeologického záznamu, kde již není zachovaný genetický materiál, ale právě z velikosti buněk (především svěřacích buněk průduchů) při porovnání oproti žijícím příbuzným se známým počtem chromozomů a velikostí genomu, mohou být odhadovány vlastnosti rostliny. Tato metoda může být použita pro sledování přítomnosti polyploidů v historii Kapska.

Polyploidie v Kapsku

Dlouhodobě převládala představa, že polyploidizace je v kapské květenné oblasti vzácnou záležitostí, i když duplikace genomu je často klíčovým mechanismem pro vyčlenění nových druhů.

Celková frekvence zastoupení polyploidů ve středozevní mediteránní oblasti byla stanovena na 36,5 % (48,8 % pokud bychom počítali zvláště Pyrenejský poloostrov, bohatší na polyploidy). Tato hodnota odpovídá i odhadům z dalších mediteránních oblastí (vyjma Kapska, kde je celkové zastoupení polyploidů nízké nebo nedostatečně prozkoumané). Dále byla objevena vysoká incidence více ploidních stupňů v rámci jednoho druhu (21,7 %). Pokud bychom se zaměřili na hybridizaci, která často bývá předstupněm polyploidizace, tak bylo ve Středomoří nalezeno méně než 6 % rostlin hybridního původu, ovšem na Pyrenejském poloostrově byla přítomnost hybridů vyšší, ca 13 %. Zastoupení kříženců bylo rozloženo do několika málo čeledí a koncentrováno v malém počtu rodů. (Marques *et al.* 2017)

Nejdiversifikovanější rody *Erica* (Ericaceae), *Aspalanthus* (Fabaceae) a celá čeleď Proteaceae neměly dlouho žádné zaznamenané polyploidní zástupce (Goldblatt 1978). Absence polyploidů byla vysvětlována chudými půdami Kapska (Cramer *et al.* 2014), kdy by pro rostliny bylo nevýhodné čerpat vzácné zdroje na další kopie genomu. Chudé půdy mohou znevýhodňovat rostliny s velkým genomem kvůli zvýšenému požadavku na fosfor a dusík, který jsou základním stavebním prvkem DNA (Šmarda *et al.* 2013; Kang *et al.* 2015).

Oberlander *et al.* (2016) pracoval s hypotézami, že polyploidie je méně častá ve stabilním prostředí a naopak nadměrná v květenách s velkou druhovou diverzitou. Obě tyto vlastnosti se schází v kapské oblasti, tudíž jde o vhodné místo pro studium polyploidie. Zpracoval podrobně dostupnou literaturu s potvrzenými chromozomovými počty napříč květenou Kapska ve snaze zmapovat přítomnost polyploidů. Obsáhl čeledi a podčeledi, kde bylo známo alespoň 10 chromozomových počtů. U kapských rostlin kompiloval data pro 24 kapských linií (z 34), dohromady měl alespoň jednu naměřenou hodnotu pro 1655 druhů rostlin. Shromáždil počty pro 14,5 % flory Kapska (Snijman 2013), ovšem je zde opomenuta např. čeleď Restionaceae, jedna z největších kapských čeledí, a také pro některé z 20 největších kapských rodů (*Agathosma*, *Cliffortia*, *Muraltia*, *Phyllica*) jsou údaje nedostupné. Celkově je ve studii zahrnuto více než 22 tisíc hodnot z 19 236 druhů rostlin světa.

Výsledná proporce diploidů a polyploidů byla napříč systémem velmi různá a nerovnoměrná. U kapských zástupců byly zaznamenány průměrně extrémně nízké hodnoty a celé Kapsko tedy bylo označeno za oblast s minimálním počtem polyploidů. Tato skutečnost byla vysvětlována selekčním tlakem na šetření s živinami na chudém substrátu.

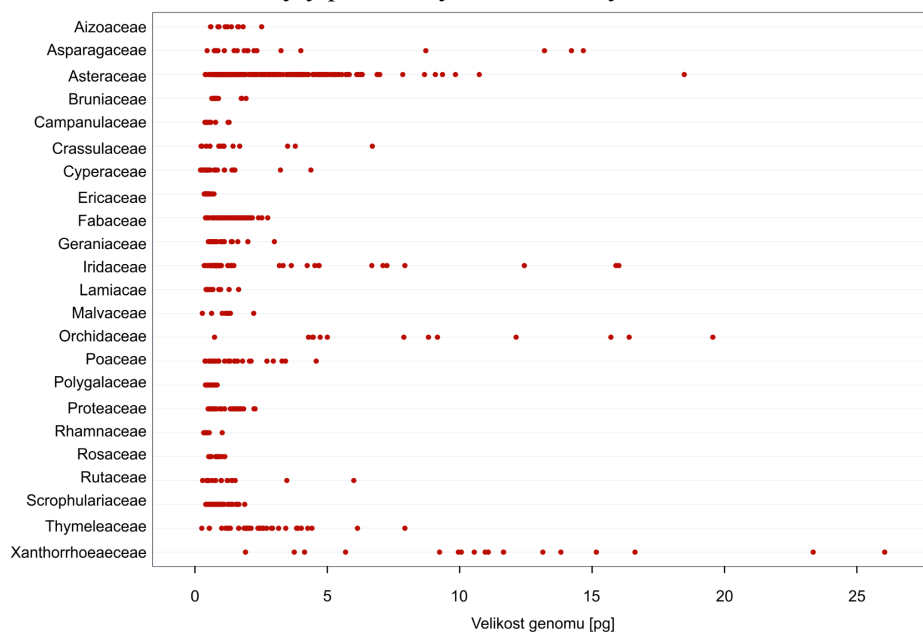
Proti této teorii však stojí skutečnost, že v jihozápadní Austrálii, která čelí podobným klimatickým podmínkám (Hopper 2009; Cowling *et al.* 2015) a stejně extrémně chudým půdám (Hobbs *et al.* 1995), je přitom znám vysoký počet polyploidů (Hopper 1979).

V posledních letech s rozvojem cytometrických analýz a častějším sekvenováním rostlin byli objeveni polyploidní jedinci i druhy napříč mnohými zkoumanými skupinami (Van de Peer *et al.*

2017) i v rámci Kapska (Kleynhans *et al.* 2012; Andrés-Sánchez *et al.* 2019; Dogan *et al.* 2021). Za zmínku stojí rod *Oxalis*, který má v jižní Africe okolo 270 druhů. Na endemickém druhu jižní Afriky, *Oxalis obtusa*, byla provedena studie na segregaci cytotypů, kdy v GCFR bylo objeveno hned 7 ploidních úrovní v populaci (Krejčíková *et al.* 2013a).

Postupně jsou objevovány nové ploidní cytotypy, popisovány především na rodové úrovni, ale i v rámci celých čeledí. Příkladem mohou být rody *Cyclopia* (komerčně využívaný honeybush; Motsa *et al.* 2018), již zmiňovaný *Oxalis* (Krejčíková *et al.* 2013a; Krejčíková *et al.* 2013b; Krejčíková *et al.* 2013c; Ferrero *et al.* 2020), *Helichrysum* (Glennon *et al.* 2019), *Lachenalia* (Spies *et al.* 2002), *Pelargonium* (Maggs *et al.* 1999), *Moraea*, *Senecio*, *Gladiolus*, *Crassula*, *Geissorhiza* a *Ruschia* (Rice *et al.* 2015). Z čeledí lze uvést Aizoaceae, tvořící hlavní část sukulentních rostlin (Powell *et al.* 2020) a dominantní čeleď fynbosu, Restionaceae (Linder *et al.* 2017).

Pokračující snahy ve výzkumu polyploidie a velikosti genomu přináší postupně poznatky o variabilitě a v procesu je i tvorba veřejné databáze (GSDB 2021). Použitím průtokové cytometrie bylo naměřeno 1 265 druhů, patřící do 331 rodů a 80 čeledí. I když byla testována pouze nepatrná část druhové diverzity (11,1 %), tak je již v tuto chvíli viditelná značná variabilita ve velikosti genomu v rámci čeledí i rodů, často lišící se v násobcích, která pravděpodobně alespoň částečně odkazuje na proběhlou polyploidizaci (Obr. 8). Výrazná ploidní heterogenita byla zaznamenána např. u čeledi Asteraceae (Chumová *et al.* 2018). U již zmiňovaného druhu *Dicrothamnus rhinocerotis* (syn. *Elytropappus rhinocertis*, byla provedena mapování populační fyto geografická studie, která odhalila vysoké zastoupení diploidních a tetraploidních jedinců, kde oba cytotypy byly často nalezeny ve smíšených populacích (Trávníček 2021, pers. comm.). Otázkou zůstává, jak častý je tento jev u dalších druhů, které zatím nebyly podrobeny detailnímu výzkumu.



Obr. 8 – Velikosti genomu (1C-hodnoty) vybraných čeledí vyskytujících se v Kapsku, převzato z Chumová *et al.* (2019).

Ve výsledku je tedy možné, že předchozí závěry o malém výskytu polyploidů v Kapsku byly způsobeny pouze nedostatečným testováním a vybráním nevhodných taxonů.

6. Závěr

Tato práce byla motivována snahou o shrnutí poznatků o kapské květenné oblasti a příčinách tamní druhové diverzity. Důkladná literární rešerše relevantních studií o Kapsku a ostatních mediteránních oblastech umožnila zasadit GCFR do světového kontextu a vymezit její specifika. Dřívější výzkumy v této oblasti byly zaměřené zejména na ekologii a terénní pozorování tamní diverzity. Teprve zavedení modernějších biosystematických metod, zahrnujících například cytologii, průtokovou cytometrii a molekulární metody, poskytlo možnost detailního zkoumání mikroevolučních procesů na úrovni jedinců i populací. Tyto metody otevírají nové možnosti zkoumání diverzity kapské květeny, která byla dosud přehlížena.

Výše zmíněný metodický rámec použiji i pro svou diplomovou práci, která se bude věnovat jihoafrickému rodu *Pteronia* (Asteraceae), který se na základě předběžných výsledků jeví jako vhodný model pro studium evolučního významu polyploidizace a hybridizace v kapské květenné oblasti.

7. Použitá literatura

- Adams MD, Kelley JM, Gocayne JD, et al.** 1991. Complementary DNA sequencing: expressed sequence tags and human genome project. *Science (New York, N.Y.)* **252**: 1651–1656.
- Allsopp N, Stock WD.** 1993. Plant Protection Research Institute. *Bothalia* **23**: 91–104.
- Amoutzias GD, Robertson DL, Oliver SG, Bornberg-Bauer E.** 2004. Convergent evolution of gene networks by single-gene duplications in higher eukaryotes. *EMBO reports* **5**: 274–279.
- Anderson JT, Lee C-R, Rushworth C, Colautti R, Mitchell-Olds T.** 2013. Genetic tradeoffs and conditional neutrality contribute to local adaptation. *Molecular ecology* **22**: 699–708.
- Andrés-Sánchez S, Verboom GA, Galbany-Casals M, Bergh NG.** 2019. Evolutionary history of the arid climate-adapted *Helichrysum* (Asteraceae: Gnaphalieae): Cape origin and association between annual life-history and low chromosome numbers. *Journal of Systematics and Evolution* **57**: 468–487.
- Arianoutsou M, Delipetrou P, Vilà M, et al.** 2013. Comparative patterns of plant invasions in the Mediterranean biome. *Plos One* **8**: e79174.
- Arroyo MTK, Cavieres L, Marticorena C, Muñoz-Schick M.** 1995. Convergence in the Mediterranean Floras in Central Chile and California: Insights from Comparative Biogeography In: Arroyo MTK, Zedler PH, Fox MD, eds. Ecological Studies. *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*. New York, NY: Springer, 43–88.
- Arroyo MTK, Zedler PH, Fox MD.** 2012. *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*. Springer Science & Business Media.
- Axelrod DI.** 1973. History of the mediterranean ecosystem in California In: di Castri F, Mooney HA, eds. Ecological Studies. *Mediterranean Type Ecosystems: Origin and Structure*. Berlin, Heidelberg: Springer, 225–277.
- Bakker F, Culham A, Marais, Gibby M.** 2004. Nested radiation in Cape Pelargonium. *Plant Species-level Systematics*.
- Barker M, Vogel H, Schranz E.** 2009. Paleopolyploidy in the Brassicales: analyses of the *Cleome* transcriptome elucidate the history of genome duplications in Arabidopsis and other Brassicales. *Genome biology and evolution* **1**: 391–9.
- Barker MS, Arrigo N, Baniaga AE, Li Z, Levin DA.** 2016. On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids. *New Phytologist* **210**: 391–398.
- Barker NP, Weston PH, Rutschmann F, Sauquet H.** 2007. Molecular dating of the “Gondwanan” plant family Proteaceae is only partially congruent with the timing of the break-up of Gondwana. *Journal of Biogeography* **34**: 2012–2027.
- Beaulieu JM, Leitch IJ, Knight CA.** 2007a. Genome size evolution in relation to leaf strategy and metabolic rates revisited. *Annals of Botany* **99**: 495–505.
- Beaulieu JM, Leitch IJ, Patel S, Pendharkar A, Knight CA.** 2008. Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist* **179**: 975–986.
- Beaulieu JM, Moles AT, Leitch IJ, Bennett MD, Dickie JB, Knight CA.** 2007b. Correlated evolution of genome size and seed mass. *New Phytologist* **173**: 422–437.
- Bell DT.** 2001. Ecological response syndromes in the flora of Southwestern Western Australia: fire resprouters versus reseeders. *Botanical Review* **67**: 417–440.
- Bennett MD.** 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **181**: 109–135.
- Blanc G, Wolfe KH.** 2004. Widespread paleopolyploidy in model plant species inferred from age distributions of duplicate genes. *The Plant Cell* **16**: 1667–1678.
- Bond G.** 1971. Fixation of Nitrogen in Two African Species of *Myrica*. *The New Phytologist* **70**: 1–8.
- Bond WJ, Midgley GF, Woodward FI.** 2003. What controls South African vegetation – climate or fire? *South African Journal of Botany* **69**: 79–91.
- Born J, Linder H, Desmet P.** 2006. The Greater Cape Floristic Region. *Journal of Biogeography* **34**: 147–162.
- Broquet CAM.** 1992. The sedimentary record of the Cape Supergroup: a review. *Inversion tectonics of the Cape Fold Belt, Karoo and Cretaceous basins of southern Africa*: 159–183.
- Brundrett M.** 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* **320**: 37–77.

- Calsbeek R, Thompson J, Richardson J-E. 2003.** Patterns of molecular evolution and diversification in a biodiversity hotspot: The California Floristic Province. *Molecular ecology* **12**: 1021–9.
- Chabangu N, Beck B, Hicks N, Viljoen J, Davids S, Cloete M. 2014.** The investigation of CO₂ storage potential in the Algoa basin in South Africa.
- Coetzee JA, Praglowski J. 1984.** Pollen evidence for the occurrence of *Casuarina* and *Myrica* in the Tertiary of South Africa. *Grana* **23**: 23–41.
- Coetzee JA, Praglowski J. 1988.** Winteraceae pollen from the Miocene of the Southwestern cape (South Africa). *Grana* **27**: 27–37.
- Cowling RM. 1983.** Diversity relations in Cape shrublands and other vegetation in the southeastern Cape, South Africa. *Vegetatio* **54**: 103–127.
- Cowling RM. 1987.** *Fire and its role in coexistence and speciation in Gondwanan shrublands* | *South African Journal of Science*. https://journals.co.za/doi/abs/10.10520/AJA00382353_6168. 29. března. 2021.
- Cowling RM. 1990.** Diversity components in a species-rich area of the Cape Floristic Region. *Journal of Vegetation Science* **1**: 699–710.
- Cowling RM. 1992.** *The ecology of fynbos: nutrients, fire, and diversity*. Cape Town: Oxford University Press.
- Cowling RM, Bradshaw PL, Colville JF, Forest F. 2017.** Levyns' Law: explaining the evolution of a remarkable longitudinal gradient in Cape plant diversity. *Transactions of the Royal Society of South Africa* **72**: 184–201.
- Cowling RM, Holmes PM. 1992.** Endemism and speciation in a lowland flora from the Cape Floristic Region. *Biological Journal of the Linnean Society* **47**: 367–383.
- Cowling RM, Lamont BB. 1998.** On the nature of Gondwanan species flocks: diversity of Proteaceae in Mediterranean South-western Australia and South Africa. *Australian Journal of Botany* **46**: 335–355.
- Cowling RM, Lombard AT. 2002.** Heterogeneity, speciation/extinction history and climate: explaining regional plant diversity patterns in the Cape Floristic Region. *Diversity and Distributions* **8**: 163–179.
- Cowling RM, McDonald DJ. 1998.** Local endemism and plant conservation in the Cape Floristic Region In: Rundel PW, Montenegro G, Jaksic FM, eds. *Ecological Studies. Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer, 171–188.
- Cowling RM, Potts AJ, Bradshaw PL, et al. 2015.** Variation in plant diversity in mediterranean-climate ecosystems: the role of climatic and topographical stability. *Journal of Biogeography* **42**: 552–564.
- Cowling RM, Pressey RL. 2001.** Rapid plant diversification: planning for an evolutionary future. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**: 5452–5457.
- Cowling RM, Procheş S, Partridge TC. 2009.** Explaining the uniqueness of the Cape flora: incorporating geomorphic evolution as a factor for explaining its diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **51**: 64–74.
- Cowling RM, Rundel P, Lamont B, Kalin M, Arianoutsou M. 1996.** Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in ecology & evolution* **11**: 362–6.
- Cowling RM, Witkowski ETF. 1994.** Convergence and non-convergence of plant traits in climatically and edaphically matched sites in Mediterranean Australia and South Africa. *Australian Journal of Ecology* **19**: 220–232.
- Cox CB. 2001.** The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, **2001**.
- Cramer MD, Verboom GA. 2017.** Measures of biologically relevant environmental heterogeneity improve prediction of regional plant species richness. *Journal of Biogeography* **44**: 579–591.
- Cramer MD, Wootton LM, Mazijk R van, Verboom GA. 2019.** New regionally modelled soil layers improve prediction of vegetation type relative to that based on global soil models. *Diversity and Distributions* **25**: 1736–1750.
- Deacon HJ, Hendey QB, Lambrechts JJN. 1983.** *Fynbos palaeoecology: A preliminary synthesis*. National Scientific Programmes Unit: CSIR.
- Dogan M, Pouch M, Mandáková T, et al. 2021.** Evolution of tandem repeats is mirroring post-polyploid cladogenesis in *Heliophila* (Brassicaceae). *Frontiers in Plant Science* **11**.
- Driver A, Desmet P, Rouget M, Cowling R, Maze K. 2003.** *Biodiversity component technical report*. Botanical Society of South Africa.
- Dynesius M, Jansson R. 2000.** Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97**: 9115–9120.

- Ferrero V, Navarro L, Castro S, et al. 2020.** Global patterns of reproductive and cytotype diversity in an invasive clonal plant. *Biological Invasions* **22**: 1691–1703.
- Fisher E, Bar-Matthews M, Jerardino A, Marean C. 2010.** Middle and Late Pleistocene paleoscape modeling along the southern coast of South Africa. *Quaternary Science Reviews* **29**: 1382–1398.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, et al. 2007.** Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* **445**: 757–60.
- Fraser M, Fraser L. 2011.** *The smallest kingdom: plants and plant collectors at the Cape of Good Hope.*
- Geerts S, Coetzee A, Rebelo AG, Pauw A. 2020.** Pollination structures plant and nectar-feeding bird communities in Cape fynbos, South Africa: Implications for the conservation of plant–bird mutualisms. *Ecological Research* **35**: 838–856.
- Gentry AH, Dodson C. 1987.** Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* **19**: 149–156.
- Glennon KL, Suda J, Cron GV. 2019.** DNA ploidy variation and population structure of the morphologically variable *Helichrysum odoratissimum* (L.) Sweet (Asteraceae) in South Africa. *International Journal of Plant Sciences* **180**: 755–767.
- Goldbatt P, Manning J. 2000.** Cape plants. A conspectus of the Cape flora of South Africa In: *Strelitzia 9 (South Africa)*. National Botanical Inst. / Missouri Botanical Gardens.
- Goldblatt P. 1978.** An analysis of the flora of Southern Africa: its characteristics, relationships, and origins. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **65**: 369–436.
- Goldblatt P. 1980.** Polyploidy in angiosperms: monocotyledons In: Lewis WH, ed. *Basic Life Sciences. Polyploidy: Biological Relevance*. Boston, MA: Springer US, 219–239.
- Goldblatt P, Manning J. 2002.** Plant diversity of the Cape Region of Southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **89**.
- Goldblatt P, Manning JC, Forest F. 2012.** A review of chromosome cytology in Hyacinthaceae subfamilies Urgineoideae and Hyacinthoideae (tribes Hyacintheae, Massonieae, Pseudoprosperae) in sub-Saharan Africa. *South African Journal of Botany* **83**: 134–144.
- Goldblatt P, Manning J, Gereau R. 2013.** The Cape genus *Micranthus* (Iridaceae: Crocoideae), nomenclature and taxonomy. *Bothalia* **43**.
- Good R. 1947.** *The geography of the flowering plants*. London: Longmans, Green.
- Grobbelaar N, Scott WE, Hattingh W, Marshall J. 1987.** The identification of the coralloid root endophytes of the southern African cycads and the ability of the isolates to fix dinitrogen. *South African Journal of Botany* **53**: 111–118.
- Grotkopp E, Rejmánek M, Sanderson MJ, Rost TL. 2004.** Evolution of genome size in pines (*Pinus*) and its life-history correlates: supertree analyses. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* **58**: 1705–1729.
- Groves RH, Di Castri F (Eds.). 1991.** *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge: Cambridge University Press.
- GSDB 2021.** Genome size database of the Greater Cape flora. <https://botany.natur.cuni.cz/gsdb/>, 7. srpna. 2021.
- Hawkins H-J, Wolf G, Stock WD. 2005.** Cluster roots of *Leucadendron lauroleum* (Proteaceae) and *Lupinus albus* (Fabaceae) take up *Glycine* intact: an adaptive strategy to low mineral nitrogen in soils? *Annals of Botany* **96**: 1275–1282.
- He T, Krauss S, Lamont B, Miller B, Enright N. 2004.** Long distance dispersal in a metapopulation of *Banksia hookeriana* inferred by population allocation from AFLP data. *Molecular ecology* **13**: 1099–109.
- Henderson L. 2007.** Invasive, naturalized and casual alien plants in southern Africa: a summary based on the Southern African Plant Invaders Atlas (SAPIA). *Bothalia* **37**: 215–248.
- Hernandez T, Garcia C, Reinhardt I. 1997.** Short-term effect of wildfire on the chemical, biochemical and microbiological properties of Mediterranean pine forest soils. 8.
- Herrera CM. 1992.** Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* **140**: 421–446.
- Hoare D, Mucina L, Rutherford MC, et al. 2006.** Albany Thicket Biome. *Strelitzia* **19**: 540–567.
- Hobbs RJ, Richardson DM, Davis GW. 1995.** Mediterranean-type ecosystems: opportunities and constraints for studying the function of biodiversity In: Davis George W., Richardson David M., eds. *Ecological Studies. Mediterranean-Type Ecosystems: The Function of Biodiversity*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1–42.
- Hodgson JG, Sharafi M, Jalili A, et al. 2010.** Stomatal vs. genome size in angiosperms: the somatic tail

- wagging the genomic dog? *Annals of Botany* **105**: 573–584.
- Hopper S. 2009.** OCBIL theory: Towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant and Soil* **322**: 49–86.
- Hopper SD. 2018.** Natural hybridization in the context of Ocbil theory. *South African Journal of Botany* **118**: 284–289.
- Hopper SD, Gioia P. 2004.** The Southwest Australian floristic region: evolution and conservation of a global hot spot of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**: 623–650.
- Hopper SD, Silveira FAO, Fiedler PL. 2016.** Biodiversity hotspots and Ocbil theory. *Plant and Soil* **403**: 167–216.
- Hughes C, Eastwood R. 2006.** Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 10334–9.
- Husband BC. 2004.** The role of triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **82**: 537–546.
- Husband BC, Baldwin SJ, Suda J. 2013.** The incidence of polyploidy in natural plant populations: major patterns and evolutionary processes In: Greilhuber J, Dolezel J, Wendel JF, eds. *Plant genome diversity Volume 2: Physical structure, behaviour and evolution of plant genomes*. Vienna: Springer, 255–276.
- Chumová Z, Zeisek V, Suda J, Trávníček P. 2019.** *Genome size database of the Greater Cape Flora*, poster na Konferenci ČBS, Praha, 30. 11. – 1. 12. 2019.
- Jiao Y, Wickett NJ, Ayyampalayam S, et al. 2011.** Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* **473**: 97–100.
- Johnson SD. 1996.** Pollination, Adaptation and Speciation Models in the Cape Flora of South Africa. *Taxon* **45**: 59–66.
- Johnson SD. 2018.** Natural hybridization in the orchid flora of South Africa: Comparisons among genera and floristic regions. *South African Journal of Botany* **118**: 290–298.
- Jürgens N, Gotzmann IH, Cowling RM. 1999.** Remarkable medium-term dynamics of leaf succulent Mesembryanthemaceae shrubs in the winter-rainfall desert of northwestern Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology* **142**: 87–96.
- Jury MR. 2015.** Passive suppression of South African rainfall by the Agulhas current. *Earth Interactions* **19**: 1–14.
- Kang M, Wang J, Huang H. 2015.** Nitrogen limitation as a driver of genome size evolution in a group of karst plants. *Scientific Reports* **5**: 11636.
- Keeley JE. 1986.** Resilience of mediterranean shrub communities to fires In: Dell B, Hopkins AJM, Lamont BB, eds. *Tasks for vegetation science. Resilience in mediterranean-type ecosystems*. Dordrecht: Springer Netherlands, 95–112.
- Keeley JE, Fotheringham CJ. 2000.** Role of fire in regeneration from seed: Chapter 14. : 311–330.
- Kier G, Kreft H, Lee TM, et al. 2009.** A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 9322–9327.
- Kihara H, Ono T. 1926.** Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der Rumex-Arten. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie* **4**: 475–481.
- Kleynhans R, Spies P, Spies JJ. 2012.** Cytogenetic and Phylogenetic Review of the Genus *Lachenalia*. : 18.
- Knight C, Ackerly D. 2002.** Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: A quantile regression analysis. *Ecology Letters* **5**: 66–76.
- Knight CA, Beaulieu JM. 2008.** Genome size scaling through phenotype space. *Annals of Botany* **101**: 759–766.
- Knight CA, Molinari NA, Petrov DA. 2005.** The large genome constraint hypothesis: Evolution, ecology and phenotype. *Annals of Botany* **95**: 177–190.
- Köppen W. 1900.** Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geographische Zeitschrift* **6**: 593–611.
- Kreft H, Jetz W. 2007.** Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 5925–5930.
- Krejčíková Jana, Sudová R, Lučanová M, et al. 2013a.** High ploidy diversity and distinct patterns of cytotype distribution in a widespread species of *Oxalis* in the Greater Cape Floristic Region. *Annals of Botany* **111**: 641–649.
- Krejčíková Jana, Sudová R, Oberlander KC, Dreyer LL, Suda J. 2013b.** Cytogeography of *Oxalis pes-caprae* in its native range: where are the pentaploids? *Biological Invasions* **15**: 1189–1194.

- Krejčíková J., Sudová R, Oberlander K, Dreyer LL, Suda J. 2013c.** The spatio-ecological segregation of different cytotypes of *Oxalis obtusa* (Oxalidaceae) in contact zones. *South African Journal of Botany* **88**: 62–68.
- Lambers H, Raven J, Shaver G, Smith S. 2008.** Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in ecology & evolution* **23**: 95–103.
- Lamont BB, Le Maitre DC, Cowling RM, Enright NJ. 1991.** Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review* **57**: 277–317.
- Larcher W. 1961.** Jahresgang des assimilations- und respirationsvermögens von *Olea europaea L. ssp. sativa* Hoff. et Link., *Quercus ilex L.* und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardaseegebiet. *Planta* **56**: 575–606.
- Leitch I, Bennett M. 2007.** Genome size and its uses: The impact of flow cytometry In: *Flow cytometry with plant cells: Analysis of genes chromosomes and genomes*. 153–176.
- Levin DA. 1971.** The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon* **20**: 91–113.
- Levin DA. 2002.** *The role of chromosomal change in plant evolution*. New York: Oxford University Press.
- Levyns MR. 1952.** Clues to the past in the cape Flora of today. *South African Journal of Science* **49**: 155.
- Levyns MR. 1964.** Migrations and origin of the Cape Flora. *Transactions of the Royal Society of South Africa* **37**: 85–107.
- Lewis WH. 1980.** Polyploidy in Angiosperms: Dicotyledons In: Lewis WH, ed. *Basic Life Sciences. Polyploidy: Biological Relevance*. Boston, MA: Springer US, 241–268.
- Linder H. 1991.** Environmental correlates of patterns of species richness in the South-Western Cape-Province of South-Africa. *Journal of Biogeography* **18**: 509–518.
- Linder HP. 2003.** The radiation of the Cape flora, southern Africa. *Biological Reviews* **78**: 597–638.
- Linder HP, Hardy CR. 2004.** Evolution of the species-rich Cape flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **359**: 1623–1632.
- Linder HP, Hardy CR, Rutschmann F. 2005.** Taxon sampling effects in molecular clock dating: An example from the African Restionaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **35**: 569–582.
- Linder HP, Mann DM. 1998.** *The phylogeny and biogeography of Thamnochortus (Restionaceae) | Botanical Journal of the Linnean Society | Oxford Academic*. <https://academic.oup.com/botlinnean/article/128/4/319/2557257?login=true>. 29. března 2021.
- Linder HP, Suda J, Weiss-Schneeweiss H, Trávníček P, Bouchenak-Khelladi Y. 2017.** Patterns, causes and consequences of genome size variation in Restionaceae of the Cape flora. *Botanical Journal of the Linnean Society* **183**: 515–531.
- Linder HP, Verboom GA. 2015.** The evolution of regional species richness: the history of the Southern African flora. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **46**: 393–412.
- Lloret F, Verdú M, Flores-Hernández N, Valiente-Banuet A. 1999.** Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: insights from an external biogeographical region, the mexical shrubland. *American Journal of Botany* **86**: 1655–1661.
- Lortie CJ, Aarssen LW. 1996.** The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* **157**: 484–487.
- Love A, Love D. 1949.** The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude*.
- Loveless AR. 1961.** A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Annals of Botany* **25**: 168–184.
- Lutz AM. 1907.** A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas*. *Science (New York, N.Y.)* **26**: 151–152.
- Maistry PM, Cramer MD, Chimphango SBM. 2013.** N and P colimitation of N₂-fixing and N-supplied fynbos legumes from the Cape Floristic Region. *Plant and Soil* **373**: 217–228.
- Major J. 1988.** Endemism: a botanical perspective In: Myers AA, Giller PS, eds. *Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Dordrecht: Springer Netherlands, 117–146.
- Manning JC, Goldblatt P. 2012.** *Plants of the Greater Cape Floristic Region volume 1: The Core Cape Flora*.
- Marloth R. 1929.** Remarks on the realm of the Cape flora. *South African Journal of Science* **26**: 154–159.
- Marques I, Loureiro J, Draper Munt D, Castro M, Castro S. 2017.** How much do we know about the frequency of hybridization and polyploidy in the Mediterranean region? *Plant Biology* **20 Suppl 1**.

- Masterson J. 1994.** Stomatal Size in Fossil Plants: Evidence for Polyploidy in Majority of Angiosperms. *Science* **264**: 421–424.
- Meadows ME, Baxter AJ. 2001.** Holocene vegetation history and palaeoenvironments at Klaarfontein. *Cape, South Africa. Holocene*: 699–706.
- Meadows ME, Sugden JM. 1993.** The late quaternary palaeoecology of a floristic kingdom: the southwestern Cape South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **101**: 271–281.
- Mitchell N, Campbell LG, Ahern JR, Paine KC, Girollo AB, Whitney KD. 2019.** Correlates of hybridization in plants. *Evolution Letters* **3**: 570–585.
- Mittermeier R, Gil P, Hoffmann M, et al. 2004.** *Hotspots Revisited. Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions.*
- Moll EJ. 1990.** Mediterranean vegetation in the Cape province, South Africa: a review of recent concepts. *Ecologia Mediterranea* **16**: 291–298.
- Mooney HA, Dunn EL. 1970.** Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution* **24**: 292–303.
- Morgan HD, Westoby M. 2005.** The relationship between nuclear DNA content and leaf strategy in seed plants. *Annals of Botany* **96**: 1321–1330.
- Morris TL, Esler KJ, Barger NN, Jacobs SM, Cramer MD. 2011.** Ecophysiological traits associated with the competitive ability of invasive Australian acacias. *Diversity and Distributions* **17**: 898–910.
- Motsa MM, Bester C, Slabbert MM, Hannweg K, Booyse M. 2018.** Flow cytometry: a quick method to determine ploidy levels in honeybush (*Cyclopia* spp.). *Genetic Resources and Crop Evolution* **65**: 1711–1724.
- Mucina L, Roux A, Rutherford MC, et al. 2006.** Succulent karoo biome In: *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland.* 220–299.
- Mucina L, Rutherford MC. 2006.** The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland.*
- Mucina L, Wardell-Johnson G. 2011.** Landscape age and soil fertility, climatic stability, and fire regime predictability: Beyond the OCBIL framework. *Plant and Soil* **341**: 1–23.
- Mummenhoff K, Al-Shehbaz IA, Bakker F, Linder H, Mühlhausen A. 2005.** Phylogeny, morphological evolution, and speciation of endemic Brassicaceae genera in the Cape flora of Southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **92** (2005) 3 92.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853–858.
- Naveh Z, Whittaker RH. 1980.** Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in Northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio* **41**: 171–190.
- Ne'eman G. 1997.** Regeneration of natural pine forest – Review of work done after the 1989 fire in Mount Carmel, Israel. *International Journal of Wildland Fire* **7**: 295–306.
- Oberlander KC, Dreyer LL, Bellstedt DU. 2011.** Molecular phylogenetics and origins of southern African *Oxalis*. *Taxon* **60**: 1667–1677.
- Oliver E. 1977.** The identity of *Erica flavisepala*. *Bothalia* **12**.
- Otto SP, Whitton J. 2000.** Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics* **34**: 401–437.
- Pan A, Jacobs B, Dransfield J, Baker W. 2006.** The fossil history of palms (Arecaceae) in Africa and new records from the late Oligocene (28–27 Mya) of North-Western Ethiopia. *Botanical Journal of the Linnean Society* **151**: 69–81.
- Pillans B. 2007.** Pre-Quaternary landscape inheritance in Australia. *Journal of Quaternary Science* **22**: 439–447.
- Pimm S, Russell G, Gittleman J, Brooks T. 1995.** The future of biodiversity. *Science (New York, N.Y.)* **269**: 347–50.
- Pirie M, Oliver EGH, Mugrabi de Kuppler A, et al. 2016.** The biodiversity hotspot as evolutionary hot-bed: Spectacular radiation of *Erica* in the Cape Floristic Region. *BMC Evolutionary Biology* **16**: 190.
- Plumstead EP. 1967.** Section II-A brief survey of the geology of the Cape System.
- Powell RF, Pulido Suarez L, Magee AR, Boatwright JS, Kapralov MV, Young AJ. 2020.** Genome size variation and endopolyploidy in the diverse succulent plant family *Aizoaceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **194**: 47–68.
- Procheş Ş, Goldblatt P, Manning J, Snijman D. 2006.** An overview of the Cape geophytes. *Biological Journal of the Linnean Society* **87**: 27–43.

- Ramsey J, Schemske DW. 1998.** Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**: 467–501.
- Raven PH, Axelrod DI. 1978.** *Origin and relationships of the California flora*. Berkeley: University of California Press.
- Rebello AG. 1987.** *Preliminary synthesis of pollination biology in the Cape flora*. National Scientific Programmes Unit: CSIR.
- Rice A, Glick L, Abadi S, et al. 2015.** The chromosome counts satabase (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist* **206**: 19–26.
- Rice A, Šmarda P, Novosolov M, et al. 2019.** The global biogeography of polyploid plants. *Nature Ecology & Evolution* **3**: 265–273.
- Ripley BS, Abraham T, Klak C, Cramer MD. 2013.** How succulent leaves of Aizoaceae avoid mesophyll conductance limitations of photosynthesis and survive drought. *Journal of Experimental Botany* **64**: 5485–5496.
- Robins TP, Binks RM, Byrne M, Hopper SD. 2021.** Landscape and taxon age are associated with differing patterns of hybridization in two Eucalyptus (Myrtaceae) subgenera. *Annals of Botany* **127**: 49–62.
- Rundel PW, Arroyo MTK, Cowling RM, Keeley JE, Lamont BB, Vargas P. 2016.** Mediterranean biomes: Evolution of their vegetation, floras, and climate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **47**: 383–407.
- Rutherford MC, National BI, Westfall RH. 1994.** Biomes of Southern Africa: An objective categorization. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa (South Africa)*.
- Sala OE, Chapin FS, Iii, et al. 2000.** Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770–1774.
- SANBI 2021.** *Red List of South African Plants, Threatened Species Programme*. <http://redlist.sanbi.org/stats.php>. 21. července 2021.
- Schimschal CM, Jokat W. 2019.** The Falkland Plateau in the context of Gondwana breakup. *Gondwana Research* **68**: 108–115.
- Siesser WG. 1980.** Late Miocene Origin of the Benguela upswelling system of Northern Namibia. *Science (New York, N.Y.)* **208**: 283–285.
- Simillion C, Vandepoele K, Van Montagu MCE, Zabeau M, Van de Peer Y. 2002.** The hidden duplication past of *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**: 13627–13632.
- Slingsby JA, Verboom GA. 2006.** Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *The American Naturalist* **168**: 14–27.
- Sniderman JMK, Jordan GJ, Cowling RM. 2013.** Fossil evidence for a hyperdiverse sclerophyll flora under a non-Mediterranean-type climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**: 3423–3428.
- Snijman DA. 2013.** Plants of the Greater Cape Floristic Region. 2: The Extra Cape flora. In: *Plants of the Greater Cape Floristic Region. 2: The Extra Cape flora*. South African National Biodiversity Institute.
- Soltis PS, Soltis DE. 2009.** The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* **60**: 561–588.
- Soltis D, Soltis P, Schemske D, et al. 2007.** Autopolyploidy in angiosperms: Have we grossly underestimated the number of species? *Taxon* **56**: 13–30.
- South African Committee for Stratigraphy, Geological Survey (South Africa). 1980.** *Stratigraphy of South Africa*. Pretoria: Republic of South Africa, Dept. of Mineral and Energy Affairs, Geological Survey.
- Specht RL, Moll EJ. 1983.** Mediterranean-type heathlands and sclerophyllous shrublands of the world: An overview In: Kruger FJ, Mitchell DT, Jarvis JUM, eds. *Ecological Studies. Mediterranean-Type Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer, 41–65.
- Spies JJ, van Rooyen P, Kleynhans R. 2002.** The subgeneric delimitation of *Lachenalia* (Hyacinthaceae). *Acta Horticulturae*: 225–231.
- Stebbins GL. 1938.** Cytological characteristics associated with the different growth habits in the Dicotyledons. *American Journal of Botany* **25**: 189–198.
- Stebbins GL. 1950.** *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press.
- Stebbins GL. 1970.** Adaptive Radiation of Reproductive Characteristics in Angiosperms, I: Pollination Mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 307–326.
- Stebbins GL. 1971.** Chromosomal evolution in higher plants. *Chromosomal evolution in higher plants*.

- Steenkamp Y, Wyk AE van, Smith GF, Steyn H. 2005.** Floristic endemism in southern Africa: a numerical classification at generic level. *Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions. Proceedings of an International Symposium held at the Royal Danish Academy of Sciences and Letters in Copenhagen, Denmark, 25-28 May, 2003*: 253–271.
- Strasburger E. 1910.** Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen.
- *Suda J, Kaplan Z. 2012.** Rostlinný endemismus a endemity české květeny. *Živa*: 168–174.
- *Suda J, Sudová R. 2007.** Kapsko – botanický ráj 3. Vegetační mozaika. *Živa*.
- Takhtajan AL, Crovello TJ, Cronquist A. 1986.** *Floristic regions of the world*. Berkeley: University of California Press.
- Theron JN. 1972.** The stratigraphy and sedimentation of the Bokkeveld group.
- Thompson JD, Lavergne S, Affre L, Gaudeul M, Debussche M. 2005.** Ecological differentiation of Mediterranean endemic plants. *Taxon* **54**: 967–976.
- Trávníček P. 2021.** Polyploidie druhu *Dicerotheramnus rhinocerotis*. pers. comm.
- Underwood EC, Viers JH, Klausmeyer KR, Cox RL, Shaw MR. 2009.** Threats and biodiversity in the mediterranean biome. *Diversity and Distributions* **15**: 188–197.
- Van de Peer Y, Mizrachi E, Marchal K. 2017.** The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews. Genetics* **18**: 411–424.
- Verboom GA, Archibald JK, Bakker FT, et al. 2009.** Origin and diversification of the Greater Cape flora: ancient species repository, hot-bed of recent radiation, or both? *Molecular Phylogenetics and Evolution* **51**: 44–53.
- Verboom GA, Linder HP, Stock WD. 2003.** Phylogenetics of the grass genus *Ehrharta*: Evidence for radiation in the summer-arid zone of the South African Cape. *Evolution* **57**: 1008–1021.
- Vitousek PM, Cassman K, Cleveland C, et al. 2002.** Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* **57–58**: 1–45.
- Watt M, Evans JR. 1999.** Proteoid roots. physiology and development. *Plant Physiology* **121**: 317–323.
- Wells PV. 1969.** The relation between mode of reproduction and extent of speciation in woody genera of the California Chaparral. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* **23**: 264–267.
- Whitney KD, Ahern JR, Campbell LG, Albert LP, King MS. 2010.** Patterns of hybridization in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**: 175–182.
- Wiens D, Rourke JP, Casper BB, et al. 1983.** Nonflying mammal pollination of Southern African proteas: A non-coevolved system. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **70**: 1–31.
- Wilgen BWV, Forsyth GG, Klerk HD, Das S, Khuluse S, Schmitz P. 2010.** Fire management in Mediterranean-climate shrublands: a case study from the Cape fynbos, South Africa. *Journal of Applied Ecology* **47**: 631–638.
- Winkler H. 1917.** Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* **17**: 270–272.
- Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB, Rieseberg LH. 2009.** The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 13875–13879.
- Wyk AE van, Smith GF. 2001.** Regions of floristic endemism in Southern Africa: a review with emphasis on succulents. *Regions of floristic endemism in Southern Africa: a review with emphasis on succulents*.
- Yeager CM, Northup DE, Grow CC, Barns SM, Kuske CR. 2005.** Changes in nitrogen-fixing and ammonia-oxidizing bacterial communities in soil of a mixed conifer forest after wildfire. *Applied and Environmental Microbiology* **71**: 2713–2722.
- Zeyl C, Vanderford T, Carter M. 2003.** An Evolutionary Advantage of Haploidy in Large Yeast Populations. *Science* **299**: 555–558.
- van Zinderen Bakker EM. 1978.** Quaternary vegetation changes in southern Africa In: Werger MJA, ed. *Monographiae Biologicae. Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Dordrecht: Springer Netherlands, 131–143.
- Zoeller K, Steenhuisen S-L, Johnson S, Midgley J. 2016.** New evidence for mammal pollination of *Protea* species (Proteaceae) based on remote-camera analysis. *Australian Journal of Botany* **64**. *Journal of the Linnean Society* **82**: 537–546.