

## S prvosenkou vyšší od nížin až do hor

**Prvosenka vyšší (*Primula elatior*) se ve svém areálu vyskytuje v různých prostředích podél výškového gradientu, a proto představuje slibný model pro studium vlivu prostředí a genetického pozadí na vzhled rostliny. Genetická variabilita jejích populací však nebyla dosud dostatečně studována. Poskytujeme tak prvotní vhled do populačně-genetické struktury tohoto druhu. Ke studiu nejen genetické diferenciace prvosenky vyšší jsme zvolili tři horské regiony – Jeseníky, Krkonoše a Tatry. Variabilitu horských a podhorských populací v těchto regionech jsme zhodnotili molekulární metodou – analýzou mikrosatelitů a také pomocí cytometrických a morfometrických metod.**

Horské celky vystupující nad horní hranici lesa vytvářejí „ostrovy“ bezlesých stanovišť v krajině. Pro rostliny představují tato vysokohorská bezlesá (subalpínská) stanoviště náročnou výzvu z hlediska extrémních a klimaticky mnohdy nepředvídatelných podmínek. Rostliny zde čelí nízkým a často kolísajícím teplotám, většímu množství ultrafialového záření, narušování (např. následkem lavin), nedostatku opylovačů nebo kratšímu vegetačnímu období (např. kvůli déle trvající sněhové pokrývce), musejí tedy správně načasovat dobu kvetení a vznik nových semen spolu s jejich vyklíčením. Tyto podmínky působící jako selekční tlaky prostředí mají za následek výrazné odlišnosti ve vnějším projevu (fenotypu) rostlin. Horské rostliny bývají oproti svým protějškům v nížinách menšího a kompaktnějšího vzrůstu, mají větší květy, posunutou dobu kvetení, produkují více látek, které je ochraňují před UV zářením, a také vykazují vyšší mrazovou odolnost. Některé takové odlišnosti mohou být jen projevem nedědičné vnější proměnlivosti (fenotypové plasticity), jiné mohou být dědičné a některé vedou až k adaptacím. Jako adaptace neboli přizpůsobení můžeme označit vlastnosti, které jsou dědičné a přinášejí potomkům rostoucím v daném prostředí určité výhody. Tyto výhody se odrážejí v jejich zvýšené evoluční zdatnosti (fitness) tím, že mají více úspěšnějších potomků. Pokud nakonec vznikne celá populace nebo skupina populací specificky adaptovaná na místní podmínky prostředí, označujeme ji jako ekotyp.

### Co ovlivňuje výškový gradient?

Kromě rostlin vyskytujících se pouze v horském prostředí známe řadu druhů rostoucích od nížin až do hor. V ledovcových karech v Jeseníkách a Krkonoších tak můžeme najít např. lilii zlatohlavou (*Lilium martagon*) nebo hvozdík pyšný (*Dianthus superbus*). Ve Velké kotlině v Jeseníkách (blíže o této lokalitě v prvním dílu seriálu na str. 15–20 této Živy) se dále setkáme s hra-



1 Mladá rostlina prvosenky vyšší (*Primula elatior*) z podhůří Krkonoše

chorem lučním (*Lathyrus pratensis*) a černohlávkem velkokvětým (*Prunella grandiflora*), které zde dosahují svého výškového maxima v rámci České republiky. U druhů rostoucích podél výškového gradientu od nížin až do hor pak mohly specifické klimatické a ekologické podmínky vést ke vzniku odlišných horských ekotypů. Jelikož jsou od sebe jednotlivé horské regiony izolovány, mohly se tyto ekotypy i u rozšířených druhů vyvinout z jedinců rostoucích v nižších polohách nezávisle v každém horském regionu. Alternativně mohlo dojít ke kolonizaci hor pouze jednou a daný ekotyp se následně rozšířil do dalších horských regionů prostřednictvím dálkové kolonizace. Jedním z hlavních faktorů, které ovlivňují, nakolik se od sebe populace liší, je míra genového toku – přenosu genetického materiálu mezi populacemi. Na omezení genového toku mohou mít bezpochyby vliv různé terénní pře-

kážky (např. horské hřebeny), výškový gradient, vzdálenost mezi populacemi nebo samotná lokální horská adaptace. Omezený genový tok může vést ke vzniku reprodukčních bariér a v důsledku ke vzniku nových druhů – specií, která zřejmě stojí za ohromnou druhovou diverzitou a endemismem v horských oblastech. Pokud nejsou reprodukční bariéry plně vyvinuté, můžeme sice pozorovat odlišně vyhlížející horské ekotypy a ekotypy z nižších poloh, ty se však mezi sebou mohou stále křížit a umožňují vznik přechodných typů.

Horské populace druhů, které mají jinak těžiště v nižších polohách, jsou často malé a vzájemně izolované. V rozrůznění (diferenciaci) takových populací může hrát roli řada evolučních procesů. Jedním z nich je efekt hrdla lahve (bottleneck effect), v jehož průběhu v minulosti došlo k drastickému zmenšení velikosti populace, po němž následovalo opět její zvětšení. K podobnému výsledku vede i efekt zakladatele (founder effect), kdy nová populace vznikne pouze z malé skupiny jedinců, kteří na dané místo dorazili odjinud. Důležitými procesy v malých izolovaných populacích jsou genetický posun (genetic drift) a příbuzenské křížení (inbreeding). Příbuzenské křížení vede k odhalení škodlivých recesivních mutací, které mohou mít za následek snížení fitness potomků. Vlivem genetického driftu, jenž je silnější v malých populacích, dochází k náhodným změnám ve frekvenci alel. Snadno tak může vymizet některá z alel, čímž se výrazně sníží proměnlivost celé populace.

### Prvosenka vyšší se představuje

Jde o příklad druhu rostoucího od nížin, kde se však vyskytuje vzácně, přes pahorkatiny až do hor, kde je častější. Představuje tedy slibný model pro zkoumání vlivu prostředí a genetického pozadí na vzhled rostliny. Tento druh je variabilní zejména ve tvaru listů a jejich okrajů. Genetická proměnlivost prvosenky vyšší nebyla až do nedávné doby dostatečně studována, pilotní práce však naznačovaly značnou vnitrodruhovou variabilitu, patrně související se širokou škálou stanovišť; např. v nížinách roste v lužních lesích, zatímco v horách ji najdeme i na skalnatých výchozech ledovcových karů (obr. 2–10). Právě malé a izolované populace v ledovcových karech jsou vystaveny evolučním procesům zmíněným v předchozím odstavci. Společným znakem prvosenek z ledovcových karů jsou výrazně svraskalé tužší listy ve srovnání s prvosenkami z nižších poloh. Výskyt prvosenky vyšší v několika různých horských regionech nám umožňuje testovat, zda horský ekotyp vznikl nezávisle v každém pohoří. V případě nezávislého vzniku bychom na subalpínských stanovištích v různých pohořích našli geneticky odlišné jedince, kteří by ale zároveň byli geneticky blízcí svým geograficky nejbližším jedincům v podhůří (obr. 12B na str. 14). Alternativní hypotéza pak předpokládá rozšíření stejného horského ekotypu mezi pohořími, v tomto případě bychom na subalpínských stanovištích v jednotlivých pohořích objevili geneticky podobné jedince, odlišné od rostlin v podhůří (obr. 12A).

Těžiště výskytu prvosenky vyšší se nachází v mírném pásu Evropy, na severu



zasahuje do jižního Švédska, na východě až do Střední Asie. V areálu rozlišujeme několik poddruhů popsaných na základě morfologických znaků týkajících se tvaru listové čepele a řapíku, hustoty odění listové čepele nebo tvaru kalicha. Pokud se zaměříme na Českou republiku, doposud zde byly uváděny tři poddruhy, odlišené pouze na základě morfologie. Kromě značně rozšířené prvosenky vyšší pravé (*P. elatior* subsp. *elatior*) zmiňuje literatura také p. vyšší tatranskou (*P. elatior* subsp. *tatrensis*) a p. vyšší krkonošskou (*P. elatior* subsp. *corcontica*). Prvosenka vyšší tatranská údajně roste na Moravě v Jeseníkách a Beskydech, kde by v obou pohořích měla tvořit přechodné typy s prvosenkou vyšší pravou. Výskyt prvosenky vyšší krkonošské je pak udáván z ledovcových karů Krkonoš.

U našich sousedů na Slovensku je situace ještě o něco komplikovanější. Kromě výše jmenované prvosenky vyšší tatranské, někdy také uváděné jako p. vyšší karpatská, bychom měli najít na východě Slovenska v Bukovských vrších p. vyšší poloninskou (*P. elatior* subsp. *poloninensis*). Vedle morfologické variability, patrně již na první pohled, potvrdila molekulární studie zahrnující mimo jiné vzorky prvosenky vyšší z velké části jejího areálu i značnou genetickou proměnlivost tohoto druhu, avšak s nejasnými příbuzenskými vztahy. První autorka tohoto článku ve své diplomové práci tento trend potvrdila u většího souboru populací napříč střední Evropou i u srovnávacích populací z Julských Alp, Dinárských hor a jihovýchodních Karpat. Velká genetická variabilita však nebyla s určitými výjimkami strukturována s ohledem na stávající poddruhy, ale spíše geograficky, a to zejména diferenciací popu-

laci prvosenky vyšší v jednotlivých horských regionech České republiky a Slovenska. A právě touto pozoruhodnou rozrůzněností prvosenky vyšší napříč horami střední Evropy se budeme zabývat dále.

### Genetická variabilita v horských regionech

Ke studiu vnitrodruhové genetické proměnlivosti, poznání evolučních vztahů a určení míry genového toku mezi populacemi prvosenky vyšší jsme použili mikrosatelity (Simple Sequence Repeats, SSR). Mikrosatelity jsou krátké opakující se motivy o délce 1–6 nukleotidů, hojně se vyskytující v genomu. Díky vysoké mutační rychlosti jsou vhodné k hledání odlišností i na vnitrodruhové úrovni. K testování hypotézy, zda se horské ekotypy vyvinuly v jednotlivých pohořích nezávisle, byly vybrány tři regiony – Jeseníky, Krkonoše a Tatry (Vysoké i Nízké), kde se vyskytují již dříve zmíněné horské poddruhy. Jeseníky a Krkonoše, součást Vysokých Sudet, se z našich příhraničních pohoří vyznačují největší rozlohou subalpínských stanovišť a také ledovcovými kary. Několik horských hřebenů Tater pak tvoří součást Západních Karpat, rozloha subalpínských stanovišť je zde ještě větší. Z každého horského regionu byly do analýz zahrnuty horské populace vyskytující se nad horní hranicí lesa a přilehlé podhorské populace rostoucí pod horní hranicí lesa. Analýzou mikrosatelitů pak byly zjištěny tři geneticky odlišné skupiny geograficky odpovídající jednotlivým horským regionům, nikoli typům stanoviště (subalpínské versus podhorské, obr. 13). To napovídá, že ke kolonizaci subalpínských stanovišť došlo v jednotlivých horských regionech z niž-

ších poloh nezávisle. U prvosenky vyšší tedy můžeme předpokládat paralelní vznik horských ekotypů (obr. 14).

Pro zjištění rozložení genetické diverzity podél gradientu nadmořské výšky a toho, zda se geneticky odlišují podhorské populace od horských, byly provedeny analýzy mikrosatelitů zvlášť pro každý region. Analýza horských a podhorských populací z Krkonoš přinesla překvapivé výsledky. Kromě genetických rozdílů obou skupin se navíc od sebe oddělily obě horské populace z ledovcových karů – Malé Sněžné jámy a Velké Kotelní jámy. V Jeseníkách se horské populace od podhorských měly tendenci vymezit podobně jako v Nízkých Tatrách. Ovšem diferenciaci horských populací od podhorských byla statisticky průkazná pouze v Krkonoších.

Co tedy může stát za geneticky odlišnými skupinami v jednotlivých pohořích? Evoluce horských ekotypů v nich byla pravděpodobně úzce spojena se čtvrtohorními klimatickými změnami. Předpokládáme, že během dob ledových panovaly ve Vysokých Sudetech a Karpatech poměrně rozdílné klimatické a vegetační poměry, které mohly ovlivnit přežívání populací. Kromě jiného vlivu glaciálů můžeme hledat odlišnosti těchto pohoří i v procesech kolonizace, v geologii a různorodosti stanovišť. Mezi Karpaty a Sudety prochází významná biogeografická hranice – Moravská brána – představující migrační bariéru pro řadu druhů obývajících nižší polohy, např. pro řepíček řepíkovitý (*Artemisia agrimonoides*), kyčelnici žláznatou (*Cardamine glandulosa*) nebo hvězdnatec zubatý (*Hacquetia epipactis*). Některé druhy se naopak vyskytují ve Vysokých Sudetech i v Karpatech, jako devětsíl Káblíkové (*Pe-*



**2 až 7** Ukázka různorodosti stanovišť prvosenky vyšší: údolní luh Úpořského potoka, Broumy, chráněná krajinná oblast Křivoklátsko (obr. 2), údolí Malé Úpy u Spáleného mlýna, Krkonoše (3), louka v subalpínském pásmu na úbočí slovenských vrcholů Velký Kriváň (Malá Fatra, 4) a Skalná Alpa (Velká Fatra, 5), ledovcové kary Velká kotlina v Jeseníkách (6) a Malá Sněžná jáma na polské straně Krkonoš (7)

**8 až 10** Rostlina z podhůří Krkonoš (8), ze subalpínského stanoviště v Nízkých Tatrách (9) a z jesenícké Velké kotliny (10, foto L. Bureš)

**11** Morfologická proměnlivost listové čepele a řapíku v nížinných populacích prvosenky vyšší. Listová čepel může být široce vejčitá až podlouhlá, na bázi náhle nebo zvolna zúžená v křídlatý zubatý nebo ± celokrajný řapík. Snímky V. Konečné, není-li uvedeno jinak



mi horskými regiony, ani v jednom z indexů genetické diverzity jsme nenašli pro tyto dvě skupiny z odlišné nadmořské výšky žádný společný, statisticky významný trend. Hypotéza, že horské populace ze subalpínských stanovišť budou nezávisle na horském regionu geneticky ochuzené, se tak nepotvrdila. Může to být způsobeno několika faktory. V případě velké populační velikosti původních populací kolonizujících subalpínská stanoviště by byl vyloučen efekt zakladatele. Dalším faktorem, který má vliv na současnou genetickou diverzitu horských populací, je genový tok podél výškového gradientu mezi horskými a podhorskými populacemi. Genový tok mezi populacemi dokáže významně snižovat efekt genetického driftu v horských populacích. Analýza mezipopulační variability ukázala, že horské populace se od podhorských statisticky významně liší pouze v Krkonoších, a to se stále nízkým procentem proměnlivosti. To by nasvědčovalo setrvávajícímu genovému toku podél výškového gradientu anebo sdílenému genetickému pozadí (ancestrálnímu polymorfismu) mezi horskými a podhorskými populacemi. Naopak jednotlivé horské populace v Krkonoších vykazovaly vysoký stupeň genetické diferenciace jakožto nepřímého ukazatele omezení genového toku. Zdá se tedy, že horské hřebeny oddělující jednotlivé horské populace působí jako významná migrační bariéra. V Jeseníkách jsme mezi horskými populacemi neodhalili vysoký stupeň genetické rozrůzněnosti, jelikož pocházely z odlišných částí jednoho ledovcového karu a nebyly tak izolovány horským hřebenem jako v Krkonoších.

Nízký stupeň genetické diferenciace jsme zjistili mezi podhorskými populacemi v jednotlivých horských regionech, což může nasvědčovat většímu genovému toku v nižších nadmořských výškách. Vůbec

*tasites kablikianus*) či řeřišničník Hallerův (*Arabidopsis halleri*). Při genetické diferenciaci populací prvosenky vyšší zřejmě hrála tato migrační bariéra svou roli.

Pokud se zaměříme na pohoří Vysokých Sudet, zjistíme, že i mezi Jeseníky a Krkonošemi najdeme odlišnosti, a to především v míře izolace populací v ledovcových karech, kde se vyskytují horské prvosenky. Zatímco ve Velké kotlině v Jeseníkách můžeme pozorovat víceméně souvislý gradient výskytu prvosenky z tohoto ledovcového karu až do podhůří, tak v Malé Sněžné jámě a Velké Kotelní jámě v Krkonoších existuje pro genový tok mezi horskými a podhorskými populacemi výškový rozdíl několika set metrů. Tato odlišnost dobře odpovídá obecnému trendu míry izolace druhů s těžištěm výskytu v nižších polohách, v ledovcových karech Jeseníků a Krkonoš. Druhy jako ostrice horská (*Ca-*

*rex montana*), hrachor luční a černohlávek velkokvětý dosahují ve Velké kotlině svého výškového maxima v rámci ČR, ale jejich populace se od těch z nižších poloh neví nijak diferencovaně. Naopak druhy jako chrastavec krkonošský (*Knautia pseudo-longifolia*) nebo ostrice krkonošská (*C. de-relecta*) z Velké Kotelní jámy představují izolované populace jasně odlišené od svých nejbližších příbuzných z nižších poloh. Jaký tedy předpokládáme evoluční původ horských populací prvosenky vyšší v ledovcových karech Krkonoš? Nejspíše vznikly podobným způsobem jako izolované populace ostatních druhů vázaných primárně na nižší polohy. Tyto druhy pravděpodobně kolonizovaly subalpínská stanoviště v teplejších obdobích holocénu, kdy ustupovaly před stoupající hranicí lesa. Mezi ně řadíme např. již zmíněný chrastavec krkonošský či zvonek okrouhlostý sudetský (*Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica*).

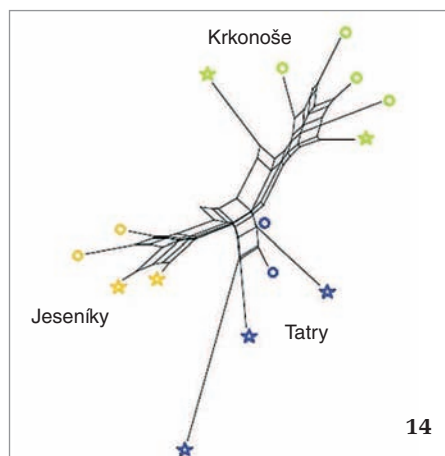
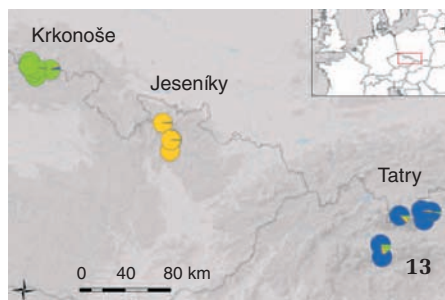
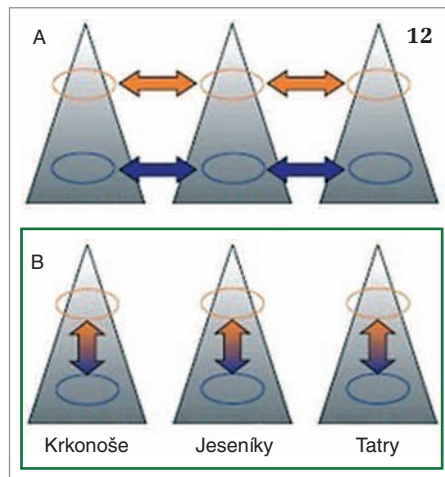
Na základě analýzy mikrosatelitů jsme také zhodnotili genetickou diverzitu jednotlivých populací. V důsledku kolonizace nebo následné izolace horských populací možná došlo k ochuzení diverzity, které zanechalo otisk v současné genetické struktuře populací prvosenky vyšší. Když jsme však porovnali genetickou diverzitu horských a podhorských populací napříč tře-

nejnižší stupeň genetické diferenciace byl objeven mezi podhorskými populacemi v Tatrách, které měly zároveň velkou genetickou variabilitu a nejvyšší podíl vzácných alel v porovnání s ostatními podhorskými populacemi napříč horskými regiony. Důvodem může být přítomnost významných útočišť (refugií) v podhůří Tater a také křížení (hybridizace) s prvosenkou jarní (*P. veris*). Hybridní smíšené populace prvosenky vyšší a p. vyšší jsou totiž na Slovensku daleko častější než v České republice a právě křížení mezi těmito dvěma druhy může mít významný dopad na genetickou diverzitu jednotlivých populací.

### Morfologická variabilita v horských regionech

Prvosenka vyšší vykazuje velkou morfologickou proměnlivost jak v rámci jednotlivých rostlin, tak v rámci populací i mezi populacemi (obr. 11). K jejímu ověření byla použita morfometrická analýza založená na znacích měřených na květních stvolech, listech a kališích. Morfometrická analýza jasně neukázala tři skupiny korespondující s horskými regiony jako analýza mikrosatelitů. Morfologická variabilita je totiž u prvosenky vyšší výrazně ovlivněna různorodostí (heterogenitou) stanoviště, proto nelze očekávat, že na subalpínských stanovištích napříč horskými regiony najdeme vzhledem totožné jedince. Přesto můžeme pozorovat u horských populací (oproti jedincům z nižších poloh) společné morfologické trendy, jako celkové menší vzrůst s listy s menší plochou čepele, která je výrazně svraskalá a tužší. Prvosenky ze subalpínských stanovišť Jeseníků, Krkonoš a Tater ale měly tendenci se lišit tvarem a okrajem listové čepele a řapíku. Specifickou skupinu pak představují prvosenky z ledovcových karů, které mají na rozdíl od prvosenek z jiných subalpínských stanovišť větší listy. Tento jev byl již v minulosti popsán v literatuře u řady dalších druhů rostlin z ledovcových karů Krkonoš.

Při porovnání horských a podhorských populací v Jeseníkách a Krkonoších jsme zjistili, že od sebe můžeme odlišit jednotlivé skupiny pouze v Krkonoších. To odpovídá i výsledku analýzy mikrosatelitů, kdy genetická diferenciace horských a podhorských populací byla statisticky průkazná pouze v Krkonoších. Krkonošské prvosenky z ledovcových karů se od prvosenek z podhůří odlišily na základě morfologických znaků souvisejících s velikostí listů, jako jsou celková délka listu, šířka a délka čepele nebo délka řapíku. K vymezení těchto dvou skupin přispěly ale také rozdíly ve tvaru kališe. Abychom zjistili, zda jde o znaky stálé, tedy nezávislé na prostředí, v němž se rostlina nachází, zahrnuli jsme do analýz rostliny z kultivace v genetické bance Správy Krkonošského národního parku ve Vrchlabí. Tyto exempláře, vyklíčené ze semen pocházejících z Velké Kotelní jámy, avšak pěstované v podhorských podmínkách, měly stejný tvar kališe jako horské prvosenky z ledovcových karů. Prvosenkami z ledovcových karů Krkonoš se již v minulosti zabýval Miloš Kovanda, který uváděl jako jejich hlavní diagnostické znaky velmi úzce křídlatý celokrajný řapík a jemně zubatou, při bázi srdčitou čepel. Tyto znaky se však v našich



12 Obecné schéma evolučních vztahů mezi populacemi podél výškového gradientu. A – jednotný vznik horského a podhorského ekotypu následovaný rozšířením do dalších horských regionů prostřednictvím dálkové kolonizace. B – nezávislý vznik horských a podhorských ekotypů v jednotlivých horských regionech. Oranžovou barvou je znázorněn horský ekotyp, podhorský ekotyp modře. Rámeček označuje předpokládaný evoluční scénář u populací prvosenky vyšší. Orig. V. Konečná, upraveno podle: R. Flatscher a kol. (2012)

13 a 14 Paralelní vznik horských ekotypů prvosenky vyšší v Jeseníkách, Krkonoších a Tatrách. Výsledky analýzy mikrosatelitů (obr. 13) znázorňují příslušnost horských a podhorských populací z jednotlivých horských regionů do tří geneticky odlišných skupin. Schematický diagram (14) vytvořený na základě stupně genetické diferenciace jednotlivých populací. Horské populace (označené hvězdičkou) jsou geneticky bližší svým geograficky nejbližším podhorským populacím (kroužky) v jednotlivých horských regionech než horským populacím v ostatních pohořích. Orig. V. Konečná

ních metabolitů u prvosenek (glykosidů, saponinů atd.), které negativně působí na vazbu fluorescenčních barviv na dvoušroubovici DNA. Právě u vysokohorských rostlin je známa zvýšená produkce sekundárních metabolitů, nejspíše kvůli lepší ochraně před silnějším UV zářením ve větších nadmořských výškách.

### Závěrem

Prvosenka vyšší představuje jeden z druhů s těžištěm výskytu v nižších polohách, který vystoupal až do hor. Pomocí genetikých dat jsme odhalili nezávislou paralelní kolonizaci subalpínských stanovišť v rámci jednotlivých horských regionů ve střední Evropě. Horské prvosenky se tak pravděpodobně vyvinuly ze svých protějšků rostoucích v nižších polohách v každém horském regionu zvlášť. Kolonizace subalpínských stanovišť nebyla zřejmě spojena s žádným společným populačně-genetickým trendem, jako je např. ochuzení genetické diverzity. Diferenciace horských a podhorských populací závisí na tom, zda existuje postupný přechod podél výškového gradientu, nebo zda jsou populace ze subalpínských stanovišť od podhorských navzájem izolovány určitým výškovým rozdílem, který zamezuje genovému toku. Zřejmě z tohoto důvodu byla odlišnost horských populací od podhorských statisticky průkazná pouze v Krkonoších, i když i zde vycházelo pouze nízké procento mezipopulační variability. Naopak mezi horskými populacemi v Krkonoších, které jsou geneticky rozdílné, je patrná izolace, jelikož horské hřebenové vytvářejí významnou migrační bariéru.

Výzkum byl podpořen Grantovou agenturou Univerzity Karlovy (projekt č. 925916).

Seznam použité literatury najdete na webové stránce Živa.

analýzách ukázaly jako nespolehlivé, protože nejsou přítomny ani u všech rostlin z ledovcových karů. Jako jediný stálý znak odlišující horské krkonošské populace se tedy jeví baňkovitý tvar kališe.

### Variabilita velikosti genomu v horských regionech

Mezi skupinou horských a podhorských prvosenek jsme objevili zdánlivé rozdíly i v dalším znaku, který by mohl ukazovat na pokročilý stupeň genetické diferenciace – v obsahu DNA v jádře buněk čili ve velikosti genomu. V analýzách průtokové cytometrie, která měří tuto charakteristiku (blíže viz Živa 2005, 1: 47–48), vykazovaly rostliny z horských populací ledovcových karů Jeseníků a Krkonoš průkazně nižší hodnoty (o 3–4 %) než jedinci z podhůří těchto regionů. U rostlin vypěstovaných ze semen z Velké Kotelní jámy však byly naměřeny prakticky totožné hodnoty jako u těch z podhůří. Pokud by byl rozdíl ve velikosti genomu skutečný a dědičný, měla by se shodovat velikost genomu rostlin z kultury i z ledovcových karů. Předpokládáme, že přesnost cytometrických analýz mohla být ovlivněna přítomností sekundár-