

přes 90 % všech semen zkonzumovaly larvy hmyzu už v tobolečkách, což není vyloženě vzácné ani u jiných druhů rostlin. Zarážející bylo především to, že jsme našli úspěšně vytvořená semena i v (částečně) infikovaných květenstvích. Květní sněť tedy nedokázala zcela potlačit reprodukci infikovaných rostlin, a ty proto mohly alespoň dílem přispět svými geny do další generace. V nové generaci se tak bude znovu vyskytovat určité procento náchylných jedinců, kteří náchylnost zdědili od svých předků.

Když zkombinujeme všechna tato data do populačního modelu, zjistíme, že pro

roslinnou populaci představují méně nápadní predátoři semen výrazně větší zátěž než květní sněť. K omezenému dopadu květní sněti na hvozdík zřejmě přispívá rovněž relativně nízká úmrtnost velkých zdravých rostlin, které produkují většinu semen. Ve sledování populační dynamiky budeme pokračovat i v dalších letech, ale zatím se ukazuje, že kastrující květní sněť v tomto případě není takovou pohromou a evoluční slepou uličkou, jak jsme si na začátku mysleli.

V druhém dílu představíme celý systém pohledem opylovačů. Ukážeme, zda doopravdy poznají infikované rostliny a jak

jejich preference mohou ovlivnit úspěšnost šíření květních snětí.

Kolektiv spoluautorů: Tomáš Koubek, Klára Koupilová a Jakub Štenc

Činnost autorů je podpořena Grantovou agenturou Univerzity Karlovy (projekt č. 1193619).

Citovanou literaturu uvádíme na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2017, 5: 266–268.

Pavel Sekerka

Sněženky – neobyčejná variabilita dobře známého rodu

Sněženky botanikové řadí do čeledi amarylkovitých (*Amaryllidaceae*). Rodové jméno *Galanthus* vzniklo sloučením řeckých slov gala (mléko) a anthos (květ) a poukazuje na bílou barvu květu. Na první pohled se zdá, že všechny sněženky jsou stejné, ale není tomu tak. Celkem máme popsáno 19 druhů. To není mnoho, ale sběratelé sněženek, galantofilové, pěstují více než 500 zahradních odrůd. Patří k prvním květům v přírodě, svazek sněženek, zavázaný mezi břechtanovými listy, se prodával jako dárková květina, symbol předjaří. V době, kdy nebyl náš domácí druh sněženka podsněžník (*G. nivalis*) plně chráněn, ho nabízely květinářky ve všech větších městech. Řada odrůd má původ v atypických jedincích nalezených v přírodě. Sněženka, i když se to na první pohled nezdá, je velice variabilní a navíc náchylná k výskytu odchylek, které mění charakter květu. Přitom mnohé z těchto atypických jedinců můžeme nalézt i u nás.

Sněženky jsou vytrvalé byliny přezimující v půdě. Mají menší, kulovité až vejcovité cibule, na povrchu se suchými tenkými, často roztrhanými předložskými šupinami.

Listy jsou dva či tři, vzácně u hybridních rostlin jich může být i více. Jsou široce čárkovité, u některých druhů kopinaté, na vrcholu zaokrouhlené nebo tupě špičaté.



Nápadně široké listy mají některé kavkazské a středozemní druhy jako *G. alpinus*, *G. ikariae*, *G. krasnovii*, *G. platyphyllus* a sněženka Voronovova (*G. voronowii*).

Okraj listu může být podvinutý nebo kápovitý, ohnutý nahoru. Barva listů se u jednotlivých druhů liší, může být svěže zelená (s. Voronovova), tmavě zelená (*G. lagodechianus*) až sivě ožíněná (s. balkánská – *G. elwesii*, *G. rizehensis*). Někdy je ve středu listu nápadný sivý pruh (*G. reginae-olgae*, *G. rizehensis*). Spodní strana listu je hladká s vystouplým středním žebrem. Druh *G. koenenianus* má spodní okraj listu podélně zřasený podél žilek. Důležitým taxonomickým znakem je složení mladých listů v pupenu, jejich vernace.

Stvol je přímý, po odkvětu se sklání k zemi. Květ se vytváří v paždí toulce, který vzniká srůstem dvou listenů a v mládí obaluje a chrání poupě. Na okrajích je zelený a uprostřed blanitý, bílý, průhledný. Z toulce vyrůstá na tenké květní stopce jediný květ, otočený směrem dolů. Okvětní lístky jsou uspořádány po třech ve dvou řadách. Vnější jsou sněhově bílé (u atypických jedinců a zahradních odrůd mohou mít zelené pruhy či zelenou skvrnu), volně, poněkud vzájemně oddálené, šikmo

1 Porost sněženky podsněžníku (*Galanthus nivalis*) v přírodní rezervaci Úpor u Mělníka je charakterizován vytvářením početných trsů jednoho klonu. V levém dolním rohu a uprostřed poculiiformní rostliny se stejně tvarovanými vnějšími a vnitřními okvětními lístky

2 Poculiiformní sněženka se zelenou skvrnou na okvětních lístcích. Úpor

rozestálé, člunkovité, úzce až široce eliptické až obvejčité. Za hezkého počasí při teplotě nad 10 °C se otevírají, za deště a v noci zavírají. Vnitřní okvětní lístky jsou kratší, zdělí jedné třetiny až poloviny délky vnějších, klínovité, přímé, tužší než lístky vnější, na vrcholu obvykle dvou-laločnaté, srdčité vykrojené. U druhů *G. krasnovii* a *G. platyphyllus* mají vrchol tupě špičatý nebo zaokrouhlený. Vnitřní strana vnitřních okvětních lístků je zeleně proužkovaná, vnější obvykle s jednou či dvěma zelenými skvrnami, někdy spojenými do tvaru písmene X. Dvě skvrny na vnější straně vnitřních okvětních lístků jsou charakteristické pro sněženku balkánskou pravou (*G. elwesii* subsp. *elwesii*), *G. fosteri* a *G. gracilis*.

Spodní semeník je trojpouzdrý, v každém z pouzder najdeme dvě řady vajíček. Na vrcholu se prodlužuje v jednoduchou čnělku, delší než prašníky, zakončenou nedělenou bliznou. Tyčinky jsou kratší než vnitřní okvětní lístky, bývá jich šest. Prašníky se otevírají na zašpičatělých vrcholcích krátkými skulinami, směrem dovnitř k čnělce. Opylení zajišťují různé druhy hmyzu. Zpočátku jsou prašníky přiloženy skulinami ke čnělce, tvoří tak těsně uzavřený kužel. Hmyz zavadí o hrotité přívěsky tyčinek, tím je uvolní a pyl se na něj vysype. Navštíví-li pak další květ, nejprve se otre o bliznu, kterou opylí, a pak se teprve dostane k tyčinkám. Tento mechanismus upřednostňuje opylení cizím pylem.

Plodem je trojpouzdrá, kulovitá až elipsoidní dužnatá tobolka. Obsahuje elipsoidní bělavá semena, při vysychání světle okrová. Na semeni je masíčko přibližně v délce poloviny semene, které slouží jako potrava pro mravence.

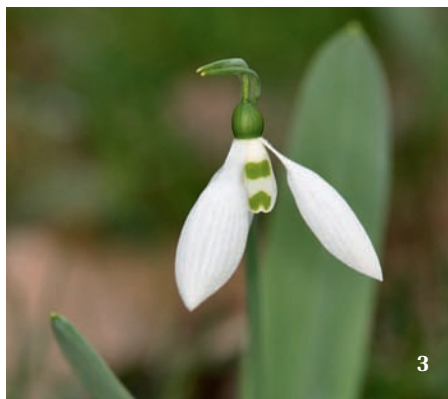
Sněženky vykvétají obvykle koncem zimy nebo na jaře. V horách těsně po roztání sněhové pokrývky. Některé druhy ve Středozeří však kvetou již na podzim. Jako první rozkvétá v listopadu *G. peshmenii*, poté od konce listopadu *G. reginae-olgae* a druh *G. cilicicus*.

V přírodě se rod vyskytuje od Pyrenejí po Ural a pohoří Elborz v Íránu, na jih zasahuje do Jordánska. Sněženky většinou rostou v lužních nebo vlhkých humózních listnatých lesích, suťových lesích, podél horských potoků nebo na úpatí vlhkých skal. Středozeří druhy můžeme nalézt i na sušších, ale většinou přistíněných stanovištích. Širokolisté kavkazské druhy vystupují na alpské louky.

Sněženky jsou jedovaté, požití cibulí způsobuje zvracení, bolesti žaludku a průjem. Obsahují několik alkaloidů – např. tazettin, galantamin a lycorin. V malém množství mají neuroprotektivní účinky, využívají se při léčbě Alzheimerovy choroby. Všechny druhy sněženek se dostaly na seznam CITES B (II – kategorie zahrnuje druhy, které by mohly být ohroženy, kdyby mezinárodní obchod s nimi nebyl regulován, není možný s jedinci z přírody, pouze z kultury).

Pěstované druhy

Nejčastěji pěstovaným druhem u nás je domácí sněženka podsněžník. Kromě ní se častěji pěstovala sněženka balkánská (obr. 3), která pochází z Balkánského poloostrova a ostrůvkovitě se vyskytuje na



ostrovech východní části Egejského moře, v Malé Asii, Moldavsku a na Ukrajině. Vnitřní okvětní lístky u ní mají na vnější straně obvykle jednu velkou skvrnu ve tvaru X přes celou plochu nebo dvě skvrny, jednu na bázi a druhou na vrcholu. Listy se v pupenu na příčném řezu překrývají, jsou tmavě zelené se sivým nádechem, širší (2 až 3,5 cm) než u s. podsněžníku. Sněženka podvinutá (*G. plicatus*, obr. 4) se ve střední a západní Evropě pěstuje již od renesance, v zahradách je však méně častá než sněženka balkánská. V přírodě roste na černomořském pobřeží Rumunska, Ukrajiny a Turecka a na Krymu. Tento druh je snadno poznatelný podle podvinuté vernace listů. Listy má nasivělé, široké do 2 cm a květy obvykle s jednou skvrnou na vrcholu vnitřních okvětních lístků.

Oba tyto druhy dnes zahradnické firmy nabízejí jen zřídka. Sněženka balkánská však vzácně z kultury zplanelá, můžeme ji najít např. na pražském Petříně.

3 Sněženka balkánská (*G. elwesii*), rostlina pocházející ze zplanělé populace na hřbitovním kopci v Kunadacz, Maďarsko

4 Typická rostlina sněženky podvinuté (*G. plicatus*). Babadag, Rumunsko

5 Kavkazská sněženka Voronovova (*G. woronowii*) patří k nejčastěji obchodovaným sněženkám.

6 a 7 Příklady odchylek u rostlin v PR Úpor – květy čtyřčetné (obr. 6) nebo se žlutou skvrnou na vnitřních okvětních lístcích a zeleným semeníkem (7)

8 Šestičetný květ. Pálava

9 až 11 V populaci sněženek z přírodní rezervace Karlov – Údolí Lásky na Znojmsku nacházíme výraznou variabilitu ve velikosti a tvaru květů (obr. 10). Zastoupeny jsou mimo jiné rostliny s velkou zelenou skvrnou na vnějších i vnitřních okvětních lístcích (9) nebo květy čtyřčetné s nápadně úzkými okvětními lístky (11).

12 S jedinci se zmnoženými či atypickými listeny se u nás nejčastěji setkáme v chráněné krajinné oblasti Litovelské Pomoraví.

13 Neobvyklou odchylkou je dvoukvětost, kdy z jednoho toulce vyrůstají dvě květní stopky nebo jedna květní stopka nese dva květy jako u této rostliny ze Sedlic v Poodří.

14 Někteří atypičtí jedinci sněženky podsněžníku nalezení v přírodě jsou ozdobní, proto byli pojmenováni odrůdovými jmény a pěstují se v zahradní kultuře. *Galanthus nivalis* 'Poculi Perfect' má úhledné velké květy se shodným tvarem vnějších a vnitřních okvětních lístků. V r. 2017 byla registrována jako odrůda u Royal General Bulb growers Association, což je registrační autorita pro cibuloviny. Nalezena byla v Polabí. Snímky P. Sekerky

Běžně se prodává sněženka Voronovova (obr. 5), pocházející ze severovýchodního Turecka a západní části Kavkazu v Rusku a Gruzii. Vernace mladých listů je supervolutní – vnější list překrývá na okrajích vnitřní. Listy jsou světle zelené, široké až 4 cm. Poměrně malé květy mají na vnitřních okvětních lístcích pouze jednu skvrnu na vrcholu, která nedosahuje ani do poloviny lístku. Druh není u nás plně zimovzdorný, pozdní mrazíky poškozuje listy.

Rozšíření v evropských zahradách

Sněženky jsou popisovány v renesanční botanické a zahradnické literatuře, v tuto dobu se již zřejmě pěstovaly po celé kontinentální Evropě a byly dovezeny též do Anglie. Velký zájem o ně a jejich odrůdy byl nastartován na konci 19. století.

První pěstovanou hybridní sněženkou se stala *G. ×allenii* (nejspíše *G. woronowii* × *G. alpinus*). Cibule byly pravděpodobně sbírány na Kavkaze, britský školkař a galantofil James Allen je získal v r. 1883 od rakouského školkaře a botanika Hermannu Gushmu. V r. 1891 se J. Allen zmíní také o odrůdě 'Valentine', která je větší než klasická sněženka podsněžník a má neobvykle velkou zelenou skvrnu na vnitřních okvětních lístcích. Byla popsána jako *G. ×valentinei* (*G. nivalis* × *G. plicatus*). Ze stejného období a od stejného šlechtitele pochází *G. ×hybridus* (*G. plica-*



tus × *G. elwesii*). Jako zahradní odrůdy se pěstují dodnes.

Roku 1918 zmiňuje britský zahradník a spisovatel Edward Augustus Bowles 25 odrůd, v r. 1956 je popsáno již 137 odrůd. Dnes známe několik desítek až stovek hybridních odrůd a více než dvojnásobné množství odrůd planých druhů, z nichž některé vznikly selekcí odchylek z přírody.

Sněženka podsněžník

Druh tvoří rostliny vysoké 10–30 cm. Vernace listů je plochá, listy se na příčném řezu v pupenu svými okraji dotýkají. Listy bývají dva, vzácněji tři, široce čárkovité,

široké obvykle 3–10 mm, na rubu s vyniklým středním žebrem, sivě zelené, ojíněné. Stvol vzpřímený, za plodu se prodlužuje a klesá k zemi. Vnitřní okvětní lístky z poloviny délky vnějších, s jednou zelenou skvrnou na vrcholu.

Sněženka podsněžník zaujímá největší areál v rámci rodu. Přirozeně se vyskytuje v západní, střední a východní Evropě od Pyrenejí po východní hranici Ukrajiny, roste i na Balkánském a Apeninském poloostrově. Ve Velké Británii se pěstuje nejspíše od r. 1597, první záznam o výskytu v tamní přírodě pochází z r. 1778. Také holandské populace jsou možná zplanělé

a místy druh zplaněl na východním pobřeží Spojených států amerických.

Druh roste téměř na celém území České republiky. Na mnohých lokalitách jde ale zřejmě o druhotný výskyt. Na příhodných místech snadno zplahuje a dlouhodobě přežívá. Přirozený výskyt sněženek u nás lze vysledovat v několika oblastech, především v rozsáhlejších nížinných lužních lesích (Polabí, Litovelské Pomoraví a Poohří), a dále v listnatých roklinových lesích českomoravského pomezí, na Znojemsku a na okrajích Karpat (Pálava, Bílé Karpaty, Beskydy). Výskyt v jižních a jihozápadních Čechách je patrně druhotný.

Rostliny z různých území jsou přitom navzájem poněkud morfologicky odlišné, taxonomická hodnota znaků, kterými se liší, ale zatím není jasná a vyžadovala by další podrobné zkoumání. Nejzřetelnějším znakem je, že rostliny v Polabí vytvářejí mnohem početnější a kompaktnější trsy. V náhodně vybraném vzorku dosahoval průměrný počet kvetoucích stonků v jednom trsu kolem 11,5 a největší kompaktní trsy mají i 70 kvetoucích stonků. Na Pálavě, kde sněženka roste především v lesích na severních svazích, byl průměrný počet pospolu rostoucích kvetoucích jedinců kolem 2,3 (nejvíce 10). Pálavské rostliny jsou také drobnější.

Sněženka podsněžník je řazena k ohroženým druhům naší květeny (C3) a ve stejné kategorii chráněna zákonem.

Historie popisu atypických jedinců

Odchylek ve stavbě květů planých druhů rostlin si zahradníci a botanici všímali od nepaměti. I když o tom nemáme literární záznamy, důkazem jsou pěstované prastaré odrůdy, které nacházíme vyobrazené na starověkých, středověkých či raně novověkých malbách a kresbách. Najdeme na nich mnoho plnokvětých rostlin i barevných odchylek květů (obr. 15).

Původ plnokvěté sněženky není objasněn, první vyobrazení *G. nivalis* 'Flore Pleno' přineslo nejspíše dílo The Duchess of Beaufort's Book (Anglie, 1703). V 18. století je ale již známa po celé západní Evropě, někde se v kultuře objevovala dokonce častěji než ta původní s jednoduchým květem. Plnokvětá sněženka byla a je velice úspěšnou odrůdou, která rychle dobyla skoro celou Evropu. Kdo nalezl plnokvětou sněženku, první známou podchycenou mutaci rodu, dnes asi nezjistíme, i když moderní molekulární metody by mohly alespoň pomoci určit geografický původ.

Písemné záznamy o dalších odchylkách tvarů květů sněženek se objevují v druhé polovině 19. století. Většinou ale byly publikovány v místních botanických časopisech a dnes jsou obvykle zapomenuté. Proto některé z nich nezmiňuje ani nejrozsáhlejší novodobá monografie sněženek (Bishop a kol. 2001).

Německý lékárník Julius Scharlock našel mezi sněženkami u Rýna zajímavou mutaci – měla zelenou skvrnu na vnějších okvětních lístcích a nesrostlé listeny toulce podobné pravým listům. Rostliny popsal v r. 1868 německý botanik Robert Caspary jako *G. nivalis* var. *scharlockii*, dnes jsou klasifikovány jako odrůda *G. n.* 'Sharlockii'. Jde o první historickou odrůdu sněženky, tedy odrůdu se známým původem.

Francouzský botanik Dominique Clos zmiňuje čtyřčetné sněženky v časopise *Revue des Sciences Naturelles* (Montpellier 1877, str. 381). V r. 1877 také anglický duchovní a přírodovědec Henry Harpur-Crewe popsal rostliny se žlutě zbarvenou skvrnou na vnitřních okvětních lístcích, jež na farmě v hrabství Northumberland v severní Anglii sbíral školkař a obchodník se semeny působící v Cambridge James Sanders, jako *G. nivalis* var. *sandersii*.

Ředitel vídeňské botanické zahrady Eduard Fenzl pěstoval rostliny s tmavě zelenou skvrnou zabírající celý vnitřní okvětní lístek a rozsáhlou zelenou skvr-



15 V prvním barevně tištěném herbáři Phytanthoza z r. 1742 najdeme sněženky a bledule společně s fialami (*Matthiola*), s nimiž byly řazeny do rodu *Leucojum*. Na straně str. 728 je vyobrazena také plnokvětá sněženka. Z archivu autora

nou na listcích vnějších. Od něj je získal Max Leichtlin, který obchodoval s cibulovinami v Baden-Badenu a rostliny zaslal v r. 1879 do Anglie. Popsány byly jako odrůda *G. nivalis* 'Virescens'.

Výrazně nápadnou odchylkou je změna tvaru a velikosti vnitřních okvětních lístků, které se podobají lístkům vnějším. Prioritu má popis rostlin od H. Harpur-Crewe z r. 1880 – jako *G. nivalis* var. *poculiformis*. Nalezl je mezi semenáči, které vysel vrchní zahradník David Melvill v Dunrobin Castle. U nás obdobné sněženky, nalezené v přírodě nedaleko Mělníka, popsal Ladislav Čelakovský v r. 1891 jako varietu *G. nivalis* var. *hololeucus* (úryvek textu L. Čelakovského o pozorovaných odchylkách uvádíme na str. XX kuléru této Živy).

Asi nejrozsáhlejší pečlivý popis odchylek ve stavbě květu sněženky podsněžníku podává profesor reálného gymnázia ve Vratislavi Karl Gustav Wilhelm Stenzel v článku *Blütenbildung beim Schneeglöckchen* (Bibliotheca Botanica 1890). Součástí jsou čtyři celostránkové tabule s perokresbami zobrazujícími jednotlivé odchylky

Tab. 1 Nejčastější odchylky ve velikosti, tvaru a zbarvení květů sněženek

- Miniaturní nebo obří květy
- Nápadně úzké (široké) okvětní lístky
- Stavba toulce, zmožení listenů
- Četnost květů
- Shodný tvar vnitřních a vnějších okvětních lístků
- Plnokvětost
- Barva a tvar skvrny vnitřních nebo vnějších okvětních lístků
- Dvoukvětost
- Zkrácená květní stopka
- Květ zůstává otevřený v noci a při dešti

stavby a tvaru květu včetně květních diagramů (ukázku tabule spolu s bližší informací o publikaci obsahuje doplňující příspěvek na kuléru). Nejspíše jako první autor uvádí výskyt dvoukvětých sněženek.

V 90. letech 19. století jsou odchylky dávány do spojitosti s atavistickými znaky, které ukazují na fylogenetický původ a současně se o nich uvažuje i jako o možném impulzu vzniku nových druhů ve spojitosti s Darwinovou teorií (K. G. W. Stenzel, L. Čelakovský).

Většinu z těchto v historii popsanych odchylek můžeme najít v rozsáhlejších přírodních populacích i dnes (obr. 6–14). Rozdíly ve velikosti, tvaru a zbarvení květů u sněženek jsou stále, nepřenositelné a částečně dědičné. Expres některých znaků, především vícečetných květů, někdy závisí na velikosti cibule.

Stanovit frekvenci výskytu atypických jedinců je ale exaktními metodami prakticky nemožné. Větší populace sněženek totiž čítají obrovské množství jedinců, v řádech milionů. Určitým měřítkem, i když hodně subjektivním, může být frekvence nálezů, tedy jak dlouho trvá zkušenému pozorovateli najít atypického jedince. Na místech s jejich bohatým výskytem, např. v Úporu u Mělníka, lze mimo jiné nacházet poculiformní sněženky (se stejným tvarem vnějších a vnitřních okvětních lístků, které tímto znakem odpovídají var. *poculiformis*, mohou se ale lišit velikostí, zbarvením apod.; obr. 1 a 2) v intervalu 5 až 10 minut, v místech s nízkým výskytem odchylek nemusíte najít atypického jedince ani po celém dni pátrání.

Zajímavé je, že vyšší četnost výskytu určitého typu odchylky se váže na některé populace. Poculiformní sněženky se objevují nejčastěji v Polabí, rostliny s atypickými zmoženými listeny nejspíše naleznete v Litovelském Pomoraví (obr. 12), rostliny s rozsáhlou zelenou skvrnou na vnější straně vnitřních okvětních lístků u hranic s Rakouskem a jedinou dvoukvětou sněženkou jsem nalezl v Poodří (obr. 13), tedy blízko lokalit, odkud je popisoval K. G. W. Stenzel.

Neřešenou otázkou je, jak se dívat na atypické jedince z pohledu ochrany přírody. Jde o kuriozity, které však, jak jsme si ukázali, určitým způsobem charakterizují svým výskytem jednotlivé populace. Jejich lokality společně s variabilitou kontinuálně se měnících znaků poukazují též na přirozený původ populace, protože menší druhotné populace jsou prakticky jednotné a bez přítomnosti atypických exemplářů. Atypičtí jedinci by měli být pod stejnou ochranou jako ti běžní, či spíše, vzhledem k tomu, že jsou vyhledáváni a sbíráni, pod ochranou silnější. Jejich sledování a další výzkum by mohly pomoci s pochopením populační dynamiky a speciálních procesů na jedné straně a s regulací tvorby rostlinných orgánů na straně druhé.

Příspěvek vznikl v rámci institucionálního projektu RVO 67985939 a projektu Technologické agentury České republiky – EPSILON (TH04030115). Podpořeno Akademií věd ČR v rámci programů ROZE a Strategie AV21 (text vychází z publikace vydané ve stejnojmenné edici, Academia, Praha 2020).