

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta



Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Marie Bostlová

Vliv density a funkčních vlastností květů na kvantitu a kvalitu opylení

Effects of plant abundance and floral traits on pollination efficiency

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha 2020

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli Zdeňku Janovskému za trpělivost a odborné připomínky při psaní této práce. Dále bych chtěla poděkovat rodině, která mě podporovala po celou dobu mého studia.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně s užitím uvedené literatury. Tato práce nebyla předložena k získání jiného akademického titulu.

V Praze dne 3. 6. 2020

Marie Bostlová

Abstrakt

Reprodukční úspěch zoogamních rostlin, je pozitivně ovlivněn dvěma složkami opylení: kvantitativní (celkové množství odneseného a deponovaného pylu) a kvalitativní (podíl konspecifického pylu, tedy pylu ze stejného druhu rostliny, z celkem deponovaného pylu). Kvantitativní složku opylení mohou rostliny navýšit zvýšením atraktivity květů (např. produkcí kvalitnějších odměn, tvorbou větších a výraznějších květů, popř. tvorbou květenství), dále výskytem ve větších populacích nebo zvýšením relativní denzity vlastního druhu ve společenstvu. Vysoká denzita květů jedinců studovaného druhu rostliny může navyšovat i kvalitativní složku opylení, a to eliminací mezidruhových přeletů opylovačů, tedy i přenosu heterospecifického pylu, který nepřímo snižuje reprodukční úspěch rostliny kompeticí s konspecifickými pylovými zrny o místo na blizně. Kvalitativní složku opylení pak rostliny mohou zlepšit vytvořením specializovaných interakcí s nejefektivnějšími skupinami opylovačů, popř. pomocí morfologických nebo fyziologických adaptací. Opačným řešením potřeby zvýšení efektivity opylení je přechod k autogamii, který je pro rostliny výhodný zejména v podmínkách neprediktabilního výskytu opylovačů.

Klíčová slova

Opylování, interakce opylovačů a rostlin, denzita rostlin a reprodukční úspěch rostlin

Abstract

The reproductive success of zoogamous plants is positively influenced by two components of pollination: quantitative (total amount of pollen removed and deposited) and qualitative (proportion of conspecific pollen, means pollen from the same plant species, from total pollen deposited). Plants can increase the quantitative component of pollination by increasing the attractiveness of flowers (production of better rewards, larger flowers, or the formation of inflorescences), by occurrence in larger populations or by increasing the relative density of their own species in the community. The high flower density of individuals of the studied plant species can increase the qualitative component of pollination, namely by eliminating interspecific overflights of pollinators, the transfer of heterospecific pollen, which indirectly reduces the plant's reproductive success by competing with conspecific pollen grains for scarring. The qualitative component of pollination can be improved by plants by creating specialized interactions with the most effective groups of pollinators, or by morphological or physiological adaptations. The opposite solution to the need to increase the efficiency of pollination is the transition to autogamy, which is advantageous for plants especially in the conditions of unpredictable occurrence of pollinators.

Key words

pollination, plant-pollinator interactions, plant density and plant reproductive success

Obsah

1. Úvod	1
2. Kvantitativní složka opylení	3
2.1. Atraktanty květů	3
2.2. Vlastnosti ovlivňující kvantitativní složku opylení na úrovni společenstev	5
2.2.1. Velikost populace	6
2.2.2. Denzita rostlin vlastního druhu	7
2.2.3. Denzita rostlin více druhů	8
3. Kvalitativní složka opylení	14
3.1. Atraktivita rostliny a preference opylovačů	15
3.2. Vliv denzity rostlin na kvalitativní složku opylení	17
3.3. Relativní početnost a velikost populace rostlin	18
4. Adaptace rostlin na limitaci pylem	20
4.1. Specializace na efektivní skupiny opylovačů	20
4.1.1. Morfologické adaptace zvyšující efektivitu opylení	21
4.1.2. Fyziologické adaptace zvyšující efektivitu opylení	22
4.2. Sklony k samoopylení	23
5. Závěr	26
Seznam literatury	27

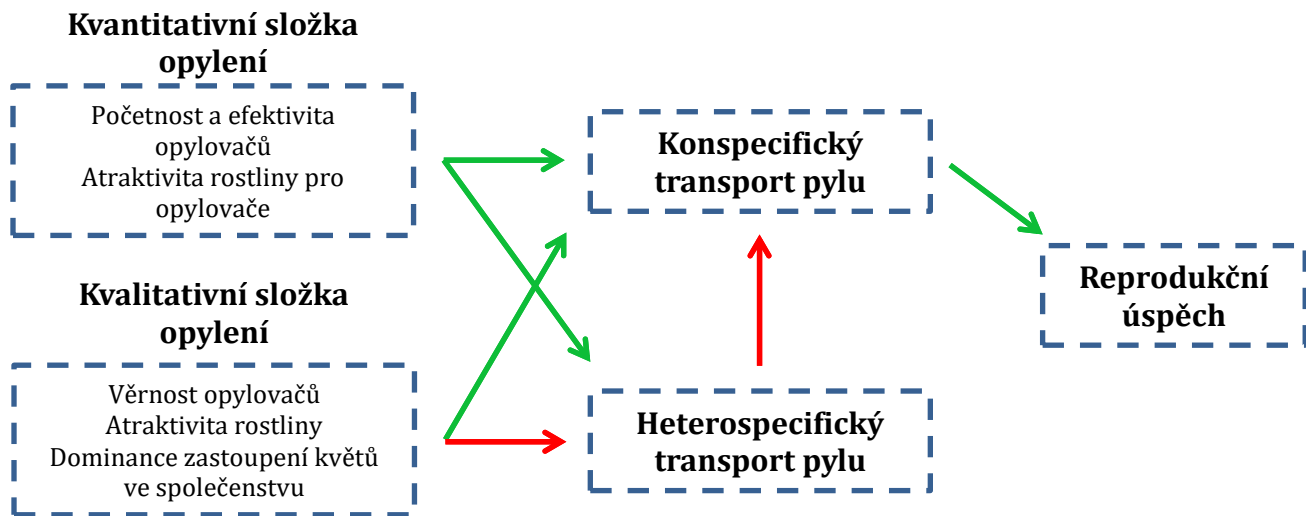
1. Úvod

Cílem každého organismu je z evolučního pohledu předání genů do další generace a vytvořit životaschopné, konkurenceschopné potomky. Rostliny mají dvě možnosti, jak předat své geny do další generace: pohlavní nebo nepohlavní cestou. Většina rostlin upřednostňuje pohlavní rozmnožování, kdy dochází k vytvoření genetické variability a druhy jsou schopné lépe se přizpůsobit měnícím se podmínkám prostředí (Flegr, 2007). U hermafroditických rostlin lze rozlišit samčí a samičí složku reprodukčního úspěchu. Samičí složka reprodukčního úspěchu se nejčastěji formuluje jako poměr počtu vyvinutých semen vůči počtu připraveným vajíčkům. Samčí složka reprodukčního úspěchu se nejčastěji měří jako počet pylových zrn, která byla úspěšně deponována na bliznu a dala vznik životaschopným semenům (Johnson & Steiner 2000).

Pro přenos pylových zrn na bliznu jsou nezbytné vektory, které mohou být abiotické nebo biotické. Na abiotických vektorech je reprodukčně závislých zhruba 20 % semenných rostlin (Ackerman 2000). Příkladem abiotických vektorů je vítr (tzv. anemogamie) nebo voda (tzv. hydrogamie). Opylování abiotickými vektory je efektivní pouze pro druhy s vysokou denzitou a to v prostředích, kde se nevyskytují větší překážky (třeba na prériích). V této práci se však zabývám hlavně biotickými vektory (tedy opylovači), na nichž je reprodukčně závislých až 80% semenných rostlin (Ollerton et al. 2011).

Přínos opylovačů pro rostlinu závisí na kvantitativní a kvalitativní složce opylení. Kvantitativní složka charakterizuje počet deponovaných pylových zrn na bliznu a je závislá na navštěvovanosti rostliny. Čím větší je navštěvovanost, tím bude na květ transportováno větší množství pylových zrn. Kvalitativní složka pak specifikuje podíl konspecifického přineseného pylu (pyl z jedinců stejného druhu) vůči heterospecifickému pylu (pyl z jiných druhů rostlin). Přímý vliv na reprodukční úspěch rostliny má pouze konspecifický pyl. Heterospecifický pyl se promítá do reprodukčního úspěchu rostliny nepřímým a má negativní vliv skrze kompetici s konspecifickým pylem o místo na blizně (Obrázek 1, str. 2).

Hlavním obsahem této práce jsou mechanismy, kterými rostlina dokáže ovlivnit kvantitativní a kvalitativní složku opylení. Především nás bude zajímat vliv denzity rostlin na kvalitu a kvantitu opylení.



Obrázek 1

Schéma faktorů ovlivňující reprodukční úspěch rostliny. Zelené šípky znázorňují pozitivní ovlivňování, červené šípky negativní vliv na reprodukční úspěch. Převzato a pozměněno (Mitchel, 2009)

2. Kvantitativní složka opylení

Za kvantitativní složku opylení lze považovat míru navštěvovanosti sledovaného květu, která souvisí s jeho atraktivitou. Čím atraktivnější květ bude, tím přijme více opylovačů. Rozlišujeme primární a sekundární atraktanty. Mezi primární atraktanty spadá typ a kvalita nabízených odměn pro opylovače (nejčastěji nektar a pyl). Mezi sekundární atraktanty pak patří např. morfologie květu (velikost, barva, symetrie) nebo jeho vůně (Armbruster 2011). Dalšími důležitými faktory ovlivňujícími navštěvovanost, jsou abundance, denzita a zastoupení jednotlivých rostlin ve společenstvu.

2.1. Atraktanty květů

Primární květní atraktanty jsou hlavní motivací, proč opylovač na rostlinu přistane, tj. odměnou, kterou získá. Můžeme je rozdělit na nutriční a nenuutriční odměny. Příkladem nenuutričních odměn je např. poskytnutí opylovačům místa pro snůšku nebo teplo, které mohou květy akumulovat (Simpson & Neff 1981). Mezi hlavní nutriční odměny patří nektar a pyl (Armbruster 2011). Navštěvovanost rostliny je ovlivněna nejen typem, ale i množstvím a kvalitou nabízených odměn (Real 1991). Množství produkované odměny může být ovlivněno roční dobou, denní dobou, stářím květu (Klinkhamer & de Jong 1990), velikostí květu a v neposlední řadě biotickými podmínkami (jako je teplota, vlhkost, dostupnost zdrojů atd.) (Zimmerman 1988).

Nektar je jedna z nejčastějších odměn, které rostliny opylovačům produkují. Skládá se převážně z vody a cukerné složky (Armbruster 2011). Nektar je produkován nektárii, která mohou být uložena v různých částech květu (Adler 2000). Přístupnost nektárií může ovlivňovat kvantitu návštěv. Přístupná nektária budou lákat velké spektrum převážně generalistických opylovačů, zatímco hůře přístupná nektária (např. hluboko v koruně) budou snižovat kvantitu návštěv. Dochází k selekci opylovačů s dostatečně dlouhým sosákem (Harder 1985). Pokud je nektarium špatně přístupné, mohou si opylovači najít nelegitimní (tedy rostlinou nepředpokládaný) mechanismus, jak odměnu získat (např. prokousnou část květu). To je pro rostlinu ztrátové. V takovém případě totiž přijde rostlina o nabízené odměny a zároveň nedojde k jejímu opylení. Absencí odměn se sníží atraktivita

květů pro legitimní opylovače a kvůli tomu může dojít k poklesu kvantitativní složky opylení (Irwin et al. 2010).

Druhou běžnou odměnou je pyl. Pro rostlinu je však tvorba a nabídka pylu opylovačům nákladnější ve srovnání s jinými typy odměn. Nákladnost pylu je způsobena spotřebou nedostatkových živin (zejména dusíku) na výrobu proteinů, na které je pyl bohatý. Druhý důvod nákladnosti je případná ztráta potenciálních samčích gamet (Armbruster 2011). Chuť a složení pylu ovlivňuje atraktivitu rostliny a budoucí tendence k přeletům na jiný druh, nebo zachování věrnosti (Muth et al. 2016).

Sekundární atraktanty upoutávají pozornost opylovače a usnadňují jeho fixaci asociací mezi nabízenou odměnou a vzhledem květu (Armbruster 2011). Výrazné sekundární atraktanty rostlin umožňují eliminovat investice opylovačů do tzv. *searching time* (Chittka et al. 1997), popřípadě *handling time* (Lewis 1986). Díky tomu se posilují tendence opylovače ke specializaci na určitý druh květů (Goulson 2000). Jedná se například o barvu, velikost, vůni a morfologii květu.

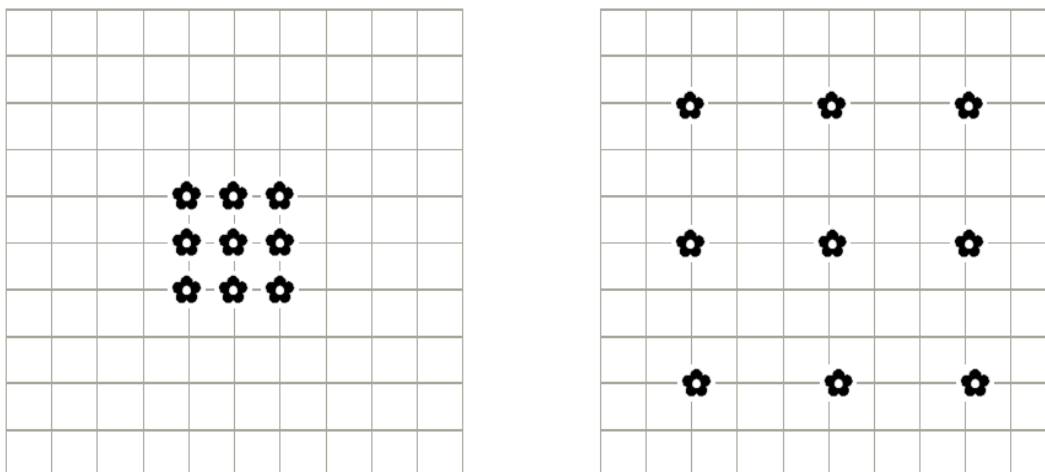
Barva květu je jedním z nejdůležitějších signálů pro opylovače. Jedná se o hlavní vodítko, kterým se orientuje po oblasti a který využívá při učení (Menzel et al. 1997). Pokud byl opylovač na rostlině s bohatými a kvalitními odměnami, bude směřovat další návštěvu na stejně zbarvený květ (Chittka et al. 1997; Muth et al. 2016). Některé druhy rostlin mohou mít více barevných forem květů. Bylo pozorováno, že opylovači mohou diskriminovat konkrétní barvu květu a tu navštěvovat častěji (Waser & Price 1983). Pomocí barev může rostlina vysílat signály o stáří a kvalitě nabízených odměn konkrétních květů a tím eliminovat počet (pro opylovače) neúspěšných návštěv (Doorn 1997). Dále může rostlina vytvářet vizuální vodítka tzv. *signal guides* a tím ukázat opylovačům lokalizaci odměny v květu. Takové květy se stávají pro opylovače atraktivnější skrze snížené náklady na *handling time* (Waser & Price 1983).

Velikost květní plochy má pozitivní vliv na atraktivitu květu pro opylovače. Proto řada rostlin investuje do tvorby květenství, které vytváří větší květní plochu a je pro opylovače více atraktivní než jednotlivé dílčí květy (Grindeland et al. 2005). Navštěvovanost na úrovni celé rostliny tak může následně stoupnout, zatímco v přepočtu na jednotlivé květy, nemusí navštěvovanost nutně růst (Goulson 2000).

Dalším sekundárním atraktantem je vůně květu. Zatímco barva a morfologie květu funguje pro opylovače jen jako orientační znak, vůně květu je hlavní faktor, který umožňuje přesnou identifikaci druhu rostliny (Schiestl 2015; Goulson et al. 2001).

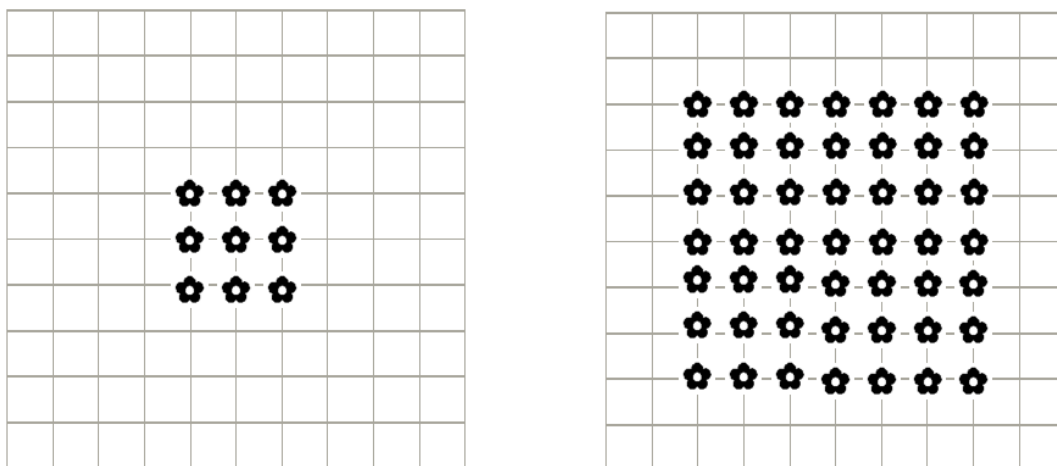
2.2. Vlastnosti ovlivňující kvantitativní složku opylení na úrovni společenstev

Klíčové vlastnosti společenstev ovlivňující kvantitu návštěv jsou velikost rostlinné populace a denzita jednotlivých druhů rostlin ve sledované oblasti. Denzita charakterizuje střední vzdálenosti mezi jednotlivými jedinci (Obrázek 2, str. 5). Velikost populace udává počet jedinců, kteří se v dané oblasti vyskytují (Obrázek 3, str. 6).



Obrázek 2

Dvě populace o stejné velikosti a rozdílné denzitě



Obrázek 3

Dvě různě velké populace o stejné denzitě

2.2.1. Velikost populace

Velikost rostlinné populace má pozitivní vliv na kvantitativní složku opylení (Groom 1998; Kirchner et al. 2005; Ågren 1996). To znamená, že čím větší populace bude, tím na ní přiletí více opylovačů. U malých populací pak mohou rostliny vykazovat nižší reprodukční úspěšnost oproti velkým populacím vlivem nízkého množství opylovačů nebo nedostatkem reprodukčních partnerů.

V malých populacích mohou být rostliny limitované množstvím přijatých opylovačů, protože nabízí málo odměn za vysoké náklady, které musí opylovač investovat do přeletů mezi jednotlivými rostlinami (Goulson et al. 2001). Kvůli tomu se snižuje kvantitativní složka opylení v těchto oblastech (Groom 1998; Ågren 1996). Míra navštěvovanosti je však ještě závislá na izolovanosti sledované populace. Čím větší vzdálenosti od nejbližší sousední populace bude, tím bude populace izolovanější a bude vykazovat menší navštěvovanost, což se projeví v menším počtu vyprodukovaných semen (Groom 1998; Feldman 2008). Míru navštěvovanosti může ovlivnit i atraktivita sousední oblasti. Neatraktivní oblast má zpravidla menší vliv na navštěvovanost sledované oblasti, než atraktivní oblast. Ovšem pokud je atraktivní oblast vzdálená, může navštěvovanost sledované oblasti ovlivnit více neatraktivní oblast, která se vyskytuje blíže ke studované oblasti (Liao et al. 2011).

Druhým důvodem poklesu reprodukční úspěšnosti malých populací může být limitace množstvím partnerů na rozmnožení. Sousední oblasti vlastního druhu jsou moc daleko na to, aby byl přinesen konspecifický pyl z jiné populace. Kvůli tomu dochází ke křížení malého počtu jedinců v rámci jedné oblasti a tím dochází ke stále zvyšujícímu se inbreedingu a snižuje se polymorfismus a životaschopnost jedinců (Barrett & Charelesworth 1991; Flegr, 2007). S tím je spojena kratší životnost malých izolovaných populací oproti velkým (Groom 1998).

Celkově lze říci, že kromě situací, kdy se velikost populace kombinuje s její izolovaností, jsou vlivy velikosti populace řádově menší, než vlivy denzity populace (resp. květů daného druhu). Proto se v této práci dále zabývám spíše problematikou denzit, než velikostí populace.

2.2.2. Denzita rostlin vlastního druhu

Denzita ovlivňuje kvantitativní složku opylení rostliny hlavně skrze abundanci opylovačů. Oblasti s vysokou denzitou jednoho druhu (malé rozestupy mezi jednotlivými rostlinami) jsou pro opylovače atraktivnější než oblasti s nízkou denzitou (Kunin 1993). Díky tomu mají oblasti s vysokou denzitou vyšší navštěvovanost a zvýšený celkový reprodukční úspěch (Feinsinger et al. 1991; Feldman 2008; Kunin 1997). Běžným příkladem společenstev s vysokou denzitou jednoho druhu jsou invazní a klonální rostliny. Ty jsou často schopny intenzivního klonálního růstu a díky tomu nabývají jejich populace vysokých denzit (Bjerknes et al. 2007). V jednodruhových společenstvech se s rostoucí denzitou zvyšuje navštěvovanost jak celé oblasti, tak jednotlivých rostlin (Feldman 2008; Kunin 1997; Seifan et al. 2014). Opylovači v oblastech s vysokou denzitou rostlin mají hodně zdrojů na malém prostoru, takže nemusí tolik investovat do přeletů – snižuje se *searching time* (Waser & Price 1983). Díky zvýšené míře návštěv může dojít k navýšení celkového reprodukčního úspěchu rostliny (Feldman 2008).

Vysoká denzita však může mít na reprodukční úspěch rostlin i negativní vliv. Navštěvovanost na úrovni květů může být v populacích s vysokou denzitou menší, než v populacích s nízkou denzitou, přestože navštěvovanost oblasti rostlin s vysokou denzitou bude stále větší. Důvody mohou být tři: 1) Jednak to může být způsobeno omezeným

množstvím opylovačů v prostředí. Vlivem zvýšené míry kompetice o opylovače mezi sousedními rostlinami (přestože jsou stejného druhu) (Hegland et al. 2009; Klinkhamer & de Jong 1990) nebo vlivem nepříznivých abiotických podmínek. 2) Druhým důvodem může být odlišná strategie chování opylovačů v oblastech s vysokou a nízkou denzitou rostlin (Klinkhamer & de Jong 1990; Kunin 1993; Hegland et al. 2009; Menzel et al. 1997). V oblastech s vysokou denzitou rostlin jsou náklady na přelety mezi květy (*searching time*) nízké, v důsledku toho se snižuje čas, který opylovač stráví na jednom květu (*handling time*), což následně může snižovat kvalitu návštěv, skrze snížené množství pylu, které opylovač přenese (Pyke 1978).

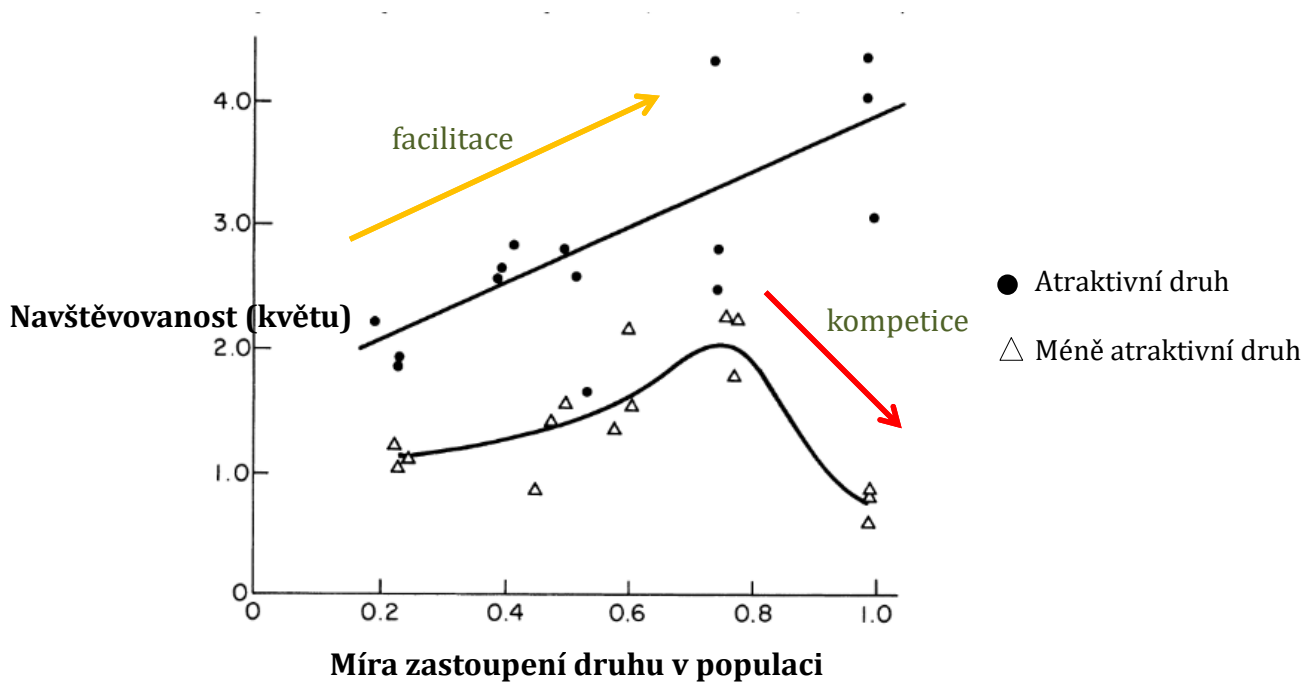
Negativní vliv denzity rostlin na reprodukční úspěch rostliny můžeme pozorovat i u rostlin, které nejsou reprodukčně závislé na interakcích s opylovači (Molano-Flores et al. 1999). Jedná se především o rostliny, které jsou schopné samoopylení, ty mají reprodukční úspěch ovlivněn především množstvím dostupných živin z okolí, což může zvýhodňovat populace s nízkou denzitou, které vykazují nižší míru kompetice (Mustajärvi et al. 2001).

2.2.3. Denzita rostlin více druhů

Pokud se v oblasti vyskytuje více druhů rostlin, nemohou se vyhnout vzájemným interakcím. Ty se mohou odehrávat jak v rovině kompetice o abiotické zdroje (živiny, voda, prostor atd.), tak i na biotické úrovni skrze interakce s jinými organismy (herbivoři, parazité, opylovači atd.) (Mitchell et al. 2009). Tato kapitola bude zaměřena na vlivy sousedních druhů rostlin na reprodukčních úspěch sledovaných druhů rostlin. Nutným předpokladem pro vzájemné ovlivňování rostlin v dané oblasti je překryv doby kvetení a překryv spektra opylovačů (Rathcke & Lacey 1985). Sousední druhy rostlin mohou mít na navštěvovanost sledovaného druhu rostliny pozitivní dopad (zvyšovat navštěvovanost) - facilitační interakce (Thomson 1978; Laverty 1992; Ogilvie & Thomson 2016), nebo negativní dopad (snižovat navštěvovanost) - kompetiční interakce (Brown et al. 2002; Waser et al. 1996).

Obecně lze říci, že o tom, zda budou vztahy pozitivní, nebo negativní rozhoduje převážně denzita a míra atraktivity zúčastněných druhů (Obrázek 4, str. 9) (Thomson 1978). Pokud se atraktivní druh bude vyskytovat v menších denzitách, než méně atraktivní druh, lze očekávat, že oblast bude pro opylovače atraktivnější a díky tomu se zvýší navštěvovanost i méně atraktivním rostlinám, které se v této oblasti vyskytují a samy o sobě by opylovače nenalákaly (Hegland et al. 2009).

Pokud se však denzita atraktivního druhu rostliny v oblasti zvýší, začne vztah nabývat kompetičního charakteru (Thomson 1978). Atraktivní druh strhne veškeré opylovače na sebe a přebere je méně atraktivnímu druhu, kterému výrazně poklesne kvantita návštěv. Je to způsobeno hlavně tendencí opylovačů specializovat se na nejvíce odměňující a početný druh ve společenstvu. Při specializaci, roste věrnost opylovače a snižuje se množství mezidruhových přeletů mezi rostlinami. Vlivem toho dochází k poklesu kvantitativní složky opylení u méně atraktivních druhů oblasti (Chittka et al. 1997).



Obrázek 4

Vliv denzity sousedních druhů na vzájemné ovlivňování. Převzato a upraveno z (Thomson, 1978)

Kompetiční vztahy jsou jasně charakterizované jako negativní vliv jednoho druhu na sousední druh. Facilitační vztahy nemají tak jasnou definici a můžeme je rozdělit na dvě podskupiny: rovnoměrnou a nerovnoměrnou facilitaci (Rathcke & Lacey 1985).

2.2.3.1. Rovnoměrná facilitace

Rovnoměrná facilitace je vztah, při kterém mají ze vzájemných interakcí užitek všechny zúčastněné druhy. Plochy s vyšší diverzitou rozkvetlých druhů rostlin vykazují vyšší navštěvovanost díky širšímu spektru nabízených odměn (Liao et al. 2011; Molina-Montenegro et al. 2008; Hegland & Boeke 2006). Diverzita nabízených odměn se následně promítá ve zvýšeném množství i diverzitě opylovačů, kteří do oblasti přiletí (Junker et al. 2013), což navyšuje kvantitativní složku opylení, ale může mít negativní vliv na kvalitu opylování (Liao et al. 2011). Důležitou roli hraje i identita vyskytujících se rostlin a vzájemná morfologická podobnost. To je zřejmě způsobeno tendencí opylovačů držet se jednoho, zrovna naučeného morfologického typu květu (Lewis 1986). Zatímco v přítomnosti morfologicky podobného sousedního druhu se zvyšovala kvantita návštěv oběma druhům (Kunin 1993), v přítomnosti morfologicky odlišného druhu nebyl pozorován výrazný vliv souseda na reprodukční úspěch rostlin (Seifan et al. 2014).

2.2.3.2. Nerovnoměrná facilitace

Nerovnoměrná facilitace je vztah, kdy z výskytu sousední rostliny má užitek (převážně) jen jeden druh. Tento typ interakcí je typický pro vztahy málo atraktivních rostlin, které neinvestují do produkce odměn vůbec, nebo do nich investují málo (Gigord et al. 2001), popřípadě jsou v oblasti málo zastoupení (Laverty 1992) a navštěvovanost mají zprostředkovanou skrze výskyt atraktivních sousedů.

Prvním příkladem nerovnoměrné facilitace je využívání květních mimikry (Peter & Johnson 2008). Tohoto mechanismu využívají rostliny, které spoléhají na morfologickou podobnost se svými sousedy, kterým následně přebírají opylovače (Johnson et al. 2003). Mimikry mohou být vytvořeny na základě podobnosti barvy květů (Peter & Johnson 2008), tvaru květů (Johnson et al. 2003), nebo vůně květů (Goulson et al. 2001) odměňujícího druhu (tzv. vzor) a neodměňujícího druhu (mimetik). Využívat mimikry je úspěšné především ze začátku sezóny, kdy se vyskytuje velké množství tzv. naivních opylovačů. Tedy opylovačů,

kteří nemají s opylováním ještě žádné zkušenosti a převažuje u nich generalistické chování (Gigord et al. 2002). Zkušení opylovači se pak dokáží specializovat pouze na dobře odměňující druhy rostlin a mimetickým druhům může navštěvovanost klesnout. Aby byl tento vztah dlouhodobě udržitelný, je nutné, aby atraktivní a odměňující rostliny měly větší denzity. Díky tomu mají opylovači více úspěšných návštěv, než návštěv neúspěšných a nemají tendence k přeletům na jiné oblasti (Johnson et al. 2003). Při zvýšené denzitě neatraktivních rostlin klesá úspěšnost návštěv opylovačů a ti pak mají větší tendence pro přelety na jinak zbarvené druhy (Chittka et al. 1997). Proto jsou zvýhodněny mimetické druhy rostlin s vyvinutým barevným polymorfismem květů (Gigord et al. 2001).

Druhým příkladem nerovnoměrné facilitace je situace, kdy oba druhy mají odměnu, ale jeden je pro opylovače výrazně atraktivnější. Jedná se o tzv. lákavé druhy (tzv. *magnet species*) (Lavery 1992). Ty přilákají na oblast své vlastní opylovače a tím zvyšují navštěvovanost i vzácným a méně zastoupeným druhům rostlin dané oblasti (Seifan et al. 2014; Rathcke & Lacey 1985). Zatímco se méně atraktivnímu druhu navýší kvantitativní složka opylení, lákavým druhům se oproti případné jednodruhové populaci zpravidla nezmění. Výskyt sousedů však může mít negativní efekt na celkový reprodukční úspěch lákavého druhu, protože se může snížit kvalitativní složka opylení vlivem častějších mezidruhových přeletů (Flanagan et al. 2010). Důležitou roli zde opět hrají denzity. Lákavé druhy zvyšují navštěvovanost sousedním druhům, pouze pokud se vyskytují v nízkých denzitách a jsou rovnoměrně rozmístěné po oblasti (Thomson 1978). Pokud by se lákavé druhy vyskytovaly agregovaně nebo ve vysokých denzitách, strhly by všechny opylovače na sebe a méně atraktivním druhům by naopak klesla navštěvovanost (Levin & Anderson 1970).

Třetím mechanismem nerovnoměrné facilitace je „dědění“ opylovačů v čase. Méně atraktivní druhy dokáží využívat naučených preferencí opylovačů a přebírat je v čase („dědit“) po odkvětu atraktivních druhů (Ogilvie & Thomson 2016). Řada opylovačů je schopna naučit se nejen druh rostliny, který bude navštěvovat, ale také se naučí cíleně danou trasu po oblasti tak, aby maximalizovala zisky (tzv. *trapline foraging*) (Ohashi & Thomson 2009). Takto naučenou trasu mohou opylovači dodržovat i po odkvětu původního druhu a navštěvovat nový druh, který na oblasti rozkvetne (Ogilvie & Thomson 2016). Pro

tento vztah je nezbytná morfologická podobnost po sobě kvetoucích druhů, aby opylovači nemuseli investovat do učení nových vzorců chování.

2.2.3.3. Kompetice sousedních druhů rostlin

Negativní efekt sousedů na kvantitativní přenos pylu byl pozorován v případě, že je sousední rostlina pro opylovače příliš atraktivní a strhne veškeré opylovače na sebe. Míra kompetice je přímo úměrná denzitě atraktivních rostlin (Obrázek 4, str. 9). Čím větší denzita atraktivního druhu, tím silnější kompetice se bude mezi rostlinami odehrávat (Caruso 2002).

Hlavní mechanismus kompetice mezi sousedními druhy rostlin je skrze naučené preference opylovačů (Bell et al. 2005). Specializované skupiny opylovačů totiž upřednostňují navštěvovanost jednoho druhu ve společenstvu na úkor kvantity návštěv ostatních kvetoucích druhů rostlin (Levin & Anderson 1970). Kompetiční vztahy jsou dobře pozorovatelné u invazních rostlin, které se vyskytují ve vysokých denzitách (Bjerknes et al. 2007) a často mají atraktivnější odměny, než původní druhy rostlin (Flanagan et al. 2010).

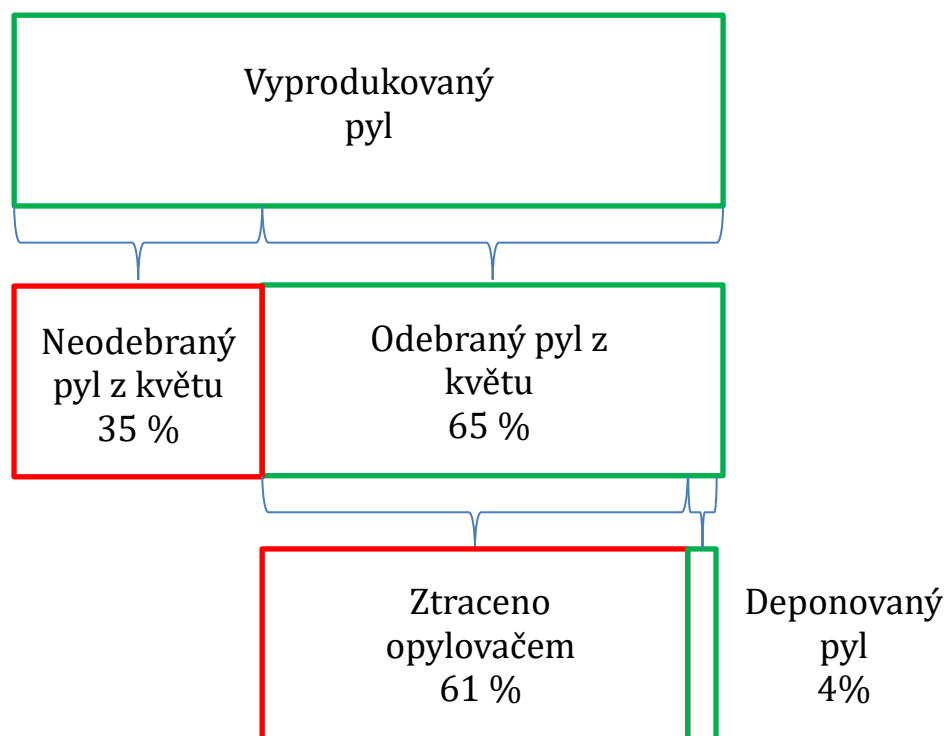
Souhrnem těchto mechanismů interakcí vyplývá, že v přírodě můžeme pozorovat různé zastoupení výše zmíněných interakcí podle doby vegetační sezóny a druhové bohatosti společenstva. Pro rostliny kvetoucí ze začátku vegetační sezóny může být limitující kvantitativní (ale i kvalitativní) složka opylení (Elzinga et al. 2007). Rostliny i opylovači se budou vyskytovat v nízkých denzitách a bude převaha tzv. naivních opylovačů, u kterých bude převažovat generalistické chování. Přesto může být brzké kvetení výhodné pro málo konkurenceschopné druhy rostlin (Elzinga et al. 2007) nebo pro rostliny vyskytující se v oblastech s krátkou vegetační sezónou např. horské oblasti (Totland 1993). V období hlavního vrcholu vegetační sezóny se navyšuje kvantitativní složka opylení, ale pro rostlinu může být limitující kvalita přenosu (Elzinga et al. 2007). V tomto období je vysoká denzita rostlin i opylovačů a kvůli tomu se zvyšuje míra kompetice rostlin o opylovače. Jednotlivé druhy rostlin se snaží být atraktivnější, než sousední rostliny nebo se specializovat na určitou skupinu opylovačů, která by jim poskytla kvalitní přenos pylu. Na konci vegetační sezóny dochází k poklesu denzit rostlin a opylovačů. U rostlin kvetoucích na konci vegetační

sezóny může být pozorována větší morfologická variabilita, která snižuje možnou kompetici o opylovače (Bolmgren et al. 2003).

Druhou důležitou roli, která ovlivňuje, jaká interakce bude ve společenstvu převažovat je druhová bohatost prostoru (diverzita) (Mitchell et al. 2009). Horské oblasti jsou charakteristické nízkou diverzitou rostlin. S tím je spojena i menší diverzita a kvantita opylovačů (Bingham & Othner 1998). Opylení v horských oblastech bude limitováno kvantitativní složkou, zatímco kvalita návštěv bude poměrně vysoká. Vyšší diverzita rostlin zvyšuje atraktivitu oblasti, má tedy pozitivní vliv na množství a diverzitu opylovačů, kteří přiletí na danou oblast (Hegland & Boeke 2006). Díky tomu mají rostliny vysokou navštěvovanost, ale může být pro ně limitující kvalita přineseného pylu (Flanagan et al. 2010; Feinsinger et al. 1991).

3. Kvalitativní složka opylení

Pro úspěšné rozmnožení rostlin je nezbytné přijmout na bliznu pylová zrna vlastního druhu, tedy tzv. konspecifický pyl (Schemske & Horvitz 1984; Feinsinger 1987). Ztrátovost pylu je však pro rostlinu obrovská a na reprodukci jsou využita v průměru pouze zhruba čtyři procenta veškerého vyprodukovaného pylu (Obrázek 5, str. 12) (Johnson et al. 2005). Část vyprodukovaného pylu (35%) není z květu vůbec odebrána. Většina pylu (61%) je pak ztracena v průběhu přenosu. Ztráty jsou způsobeny heterospecifickým přenosem pylu, dále ztrátami během přeletu, sežráním pylu opylovačem nebo ztrátou pylu z těla opylovače během jeho pohybu po květu (Flanagan et al. 2009).



Obrázek 5

*Zelené rámečky znázorňují pyl, který je pro rostlinu v daný okamžik využitelný. Červené rámečky představují pro rostlinu dále nevyužitelný pyl.
Převzato (Johnson et al. 2005)*

Preference opylovačů hrají v identitě deponovaného pylu klíčovou roli. Mohou být ovlivněny velikostí nákladů vynakládaných na přelety opylovačů mezi jednotlivými květy (tzv. *searching time*) a nákladů spojených se získáváním a zpracováváním odměn (tzv. *handling time*). Opylovači se snaží investovat co nejméně do obou složek a zároveň mít co největší zisky, co se týká množství a kvality získané potravy (tzv. *optimal foraging strategy*) (Pyke 1978). Podle různých investic do *handling time*, nebo *searching time* můžeme rozdělit opylovače na specialistické nebo generalistické skupiny, které se z pohledu rostlin výrazně liší kvalitou přenášeného pylu (Utelli & Roy 2000; Larsson 2005).

Kvalita opylení se může opylovačům zvýšit díky jejich věrnosti k určitému typu květu (tzv. *flower constancy*). V takovém případě se opylovač omezuje pouze na jeden určitý typ květů i přesto, že jsou dostupné jiné typy květů s přístupnými odměnami (Waser 1986). Díky věrnosti se zvyšuje míra konspecifických přeletů, díky tomu se zvyšuje i podíl přineseného konspecifického pylu, což se může odrazit ve zvýšeném reprodukčním úspěchu rostliny (Straw 1972). Heterospecifický transport pylu naopak snižuje rostlinám jak samčí, tak samičí reprodukční úspěch (Brown et al. 2002) a je nežádoucí jak pro rostlinu, která pyl dává, tak pro rostlinu, která pyl přijímá. Druh poskytující pyl přichází o vytvořený pyl a klesá samčí složka jeho reprodukčního úspěchu. Zároveň se snižuje samičí složka reprodukčního úspěchu druhu, který pyl přijímá, vlivem ucpávání blizen cizím pylem (Randle et al. 2018).

3.1. Atraktivita rostliny a preference opylovačů

Míra atraktivity rostlin může mít pozitivní vliv na podíl přeletů opylovače mezi rostlinami stejného druhu a tudíž mít pozitivní vliv na kvalitu opylení.

Primární atraktanty květu ovlivňují preference opylovačů hlavně skrze množství a kvalitu nabízených odměn. Množství nabízené odměny ovlivňuje především kvantitu návštěv (Real 1991). Může však ovlivňovat i kvalitu návštěv skrze věrnostní chování opylovačů. Opylovači obecně upřednostňují druhy rostlin s větší nabídkou odměn na úkor neodměňujících druhů. Nedostatek odměn (zejména „nepředpokládaný“) může mít negativní vliv na věrnostní chování opylovačů pro takové druhy rostlin (Dukas & Real 1993). Opylovači mají v oblastech s rostlinami, které nabízí málo odměn, velký podíl neodměňujících návštěv. Kvůli

tomu rostou tendence ke změně navštěvovaného rostlinného druhu, popřípadě přeletu na jinou, více odměňující oblast (Chittka et al. 1997).

Sekundární atraktanty květu hrají klíčovou roli pro orientaci opylovačů po oblasti a při výběru rostliny, kterou dále navštíví. Mezi sekundární atraktanty spadají vlastnosti, jako např.: velikost, barva a morfologie květu rostliny (Armbruster 2011).

Velikost květu vytváří selekční tlak na velikost přijímaných opylovačů (Stang et al. 2006). Ovlivňuje odhadovanou vzdálenost odměn. Zatímco velký květ bude pro opylovače nápadný i na velkou vzdálenost, malé květy mohou být pro opylovače často snadno přehlédnutelné (Grindeland et al. 2005). To může vytvářet selekční tlak pro tvorbu velkých květů, květenství nebo tzv. pseudokvětů (tedy přetvořené vegetativní části rostliny sloužící k nalákání hmyzu k reprodukčním orgánům) (Johnson et al. 2003). Viditelnost a atraktivita květu záleží i na úhlu natočení květu, trojrozměrném tvaru květu (viditelnost i z jiných stran, než hlavní přístupové) a na kontrastu barvy květu s pozadím (Menzel et al. 1997). Na velkých květech tráví opylovači delší dobu, což má dva dopady pro rostlinu: 1) posiluje se schopnost učení opylovačů a zvyšuje se pravděpodobnost dalších konspecifických přeletů (Ishii 2006), což navyšuje kvalitu opylení; 2) opylovači zároveň navštěvují větší množství květů v rámci jedné rostliny. To může mít za následek vyšší míru geitonogamie (Ohashi & Yahara 2001), což je pro rostlinu nežádoucí. Proto si rostliny mohou vytvořit mechanismy, jak se před geitonogamií v důsledku zvětšení květenství chránit. Jedním z mechanismů může být postupné dozrávání samčích a samičích květů v rámci květenství. Například čmeláci mají naučený vzorec pohybu v rámci květenství vždy od spodních květů, kde se vyskytují nejstarší - samičí květy a dojde k opylení pylem, který přináší z jiné rostliny, směrem vzhůru k mladým květům v samčí fázi, kde rostlině odeberou pyl, který následně přenesou na jinou rostlinu (Waddington & Heinrich 1979).

Bylo pozorováno, že opylovači při mezidruhových přeletech upřednostňují morfologicky a barevně podobné květy vůči květům, které navštívili naposledy (Levin & Anderson 1970). Přelety na podobné květy mohou být způsobeny vlivem nižších nákladů. Tento jev popisuje tzv. *search image hypothesis* (Goulson 2000) a mohou ho využívat i málo atraktivní, nebo neodměňující druhy rostlin, které využívají morfologické podobnosti s odměňujícími a

navštěvovanými druhy pro zvýšení vlastního reprodukčního úspěchu (Johnson et al. 2003). S výskytem morfologicky podobných sousedů dochází ke zvýšené míře heterospecifických přeletů a kvalita opylení může klesat oběma zúčastněným druhům (Schuett & Vamosi 2010).

Tendence opylovačů k věrnosti posiluje i morfologická komplexita květů, která má pro opylovače dva dopady: 1) složitější učení pro opylovače – eliminuje kvantitu návštěv a 2) posiluje věrnostní chování, pokud k naučení dojde – zvyšuje kvalitu návštěv (Lewis 1986). Komplexní typy květů budou spojeny s vyššími investicemi do *handling time*, přesto mohou být pro opylovače atraktivnější než snadno přístupné květy, protože komplexní typy květů vykazují zpravidla menší množství návštěv a díky tomu úspěšným opylovačům zbyde větší množství odměn (Lewis 1986). S každým následujícím konspecifickým přeletem se opylovačům náklady na *handling time* snižují, protože se naučí mechanismus opylení těchto komplexních květů a vytvoří si věrnostní vzorec chování (Chittka et al. 1997). Naopak změna navštěvovaného druhu rostlin je často spojena s vyššími náklady na *handling time* (Chittka et al. 1999).

3.2. Vliv denzity rostlin na kvalitativní složku opylení

Denzita rostlin má stejně jako atraktivita pozitivní vliv na kvalitativní složku opylení skrze podíl konspecifických přeletů opylovačů. V oblastech s vysokou denzitou rostlin nemají opylovači problém s nalezením další rostliny stejného druhu (Chittka et al. 1997). Díky tomu se snižují jejich tendence k mezidruhovým přeletům a zvyšuje se kvalita návštěv (Feldman 2008; Levin & Anderson 1970). Vysoká denzita rostlin jednoho druhu umožňuje opylovačům snížit jak investice do *searching time*, tak i *handling time* a díky tomu jsou opylovači těmto druhům věrni.

Ve vícedruhových oblastech pak hraje roli denzita odměňujících druhů. Oblasti s nízkou denzitou dobře odměňujících rostlin mohou vykazovat poměrně nízkou míru věrnosti ze strany opylovačů. Při nízkých denzitách opylovači upřednostní krátké, heterospecifické přelety k méně odměňujícím sousedům, než investovat do hledání další rostliny odměňujícího druhu (Gegear & Thomson 2004). Populace rostlin s nízkou denzitou

přijímají větší podíl generalistických skupin opylovačů a dochází ke snížení kvality návštěv, což se může negativně projevit v celkovém reprodukčním úspěchu rostliny (Kunin 1993).

3.3. Relativní početnost a velikost populace rostlin

Větší míru konspecifických přeletů mezi rostlinami vykazují opylovači zpravidla u početných druhů rostlin. Je to dáno tím, že s rostoucí početností rostliny, roste i pravděpodobnost, že další návštěva opylovače skončí na rostlině stejného druhu (Straw 1972). Při větším podílu konspecifických přeletů budou mít i generalistické skupiny opylovačů vyšší kvalitu návštěv (Goulson 2000).

V případě výskytu sousedních druhů rostlin se snižují relativní četnosti vlastního druhu na úkor jiných druhů, což může mít za následek sníženou kvalitu opylení (Thomson 1978). Ve vícedruhových porostech zpravidla není limitující kvantitativní složka opylení (Liao et al. 2011) Flanagan et al. 2010), ale dochází zde k limitaci kvalitou pylu, což se může negativně promítnout do výsledného reprodukčního úspěchu rostliny (Arceo-Gómez & Ashman 2014). Vliv složení společenstva na kvalitu opylení je podmíněn třemi hlavními podmínkami – vlivem na abundanci opylovačů, vlivem na celkovou denzitu rostlin, které přitahují opylovače, a mírou sdílení opylovačů mezi jednotlivými rostlinami ve společenstvu (Schuett & Vamosi 2010).

Zatímco v jednodruhových společenstvech nemají opylovači jinou možnost než podnikat konspecifické přelety (Feldman 2008), nebo přeletět do úplně jiné oblasti, ve vícedruhových společenstvech může být snížena celková kvalita opylení vlivem častějších heterospecifických přeletů. Rostliny v oblastech s vyšší diverzitou rostlin mohou však navýšit množství přijatého pylu díky větší dlouhověkosti květů (Arceo-Gómez & Ashman 2014). Stále se však musí potýkat s vysokou konkurencí konspecifického a heterospecifického pylu o místo na blizně (Randle et al. 2018). Přenos pylu je ovlivněn výskytem hlavně fylogeneticky příbuzných sousedů, kdy opylovači mají tendence při změně navštěvovaného druhu rostlin přelétat na fylogeneticky příbuzné (a tudíž často i morfologicky podobné) sousedy (Schuett & Vamosi 2010).

Malé populace vykazují vyšší míru depozice heterospecifického pylu (Molano-Flores et al. 1999; Johnson et al. 2003; Kirchner et al. 2005; Leimu & Syrjänen 2002). Čím menší populace bude, tím mají opylovači menší tendence se na tento druh rostliny specializovat a s tím je spojena snížená kvalita návštěv (Groom 1998; Ågren 1996). Přesto mohou za určitých podmínek oproti velkým populacím vykazovat vyšší reprodukční úspěch díky větší klíčivosti konspecifického pylu na blizně. Což je způsobeno menším množstvím deponovaných heterospecifických pylových zrn na bliznu (Leimu & Syrjänen 2002). Ve velkých populacích, kde naopak rostliny přijímají velké množství pylu, můžeme často pozorovat snížený reprodukční úspěch vlivem menší klíčivosti pylu a tvorby většího množství abortovaných semen (Leimu & Syrjänen 2002).

4. Adaptace rostlin na limitaci pylem

Limitaci dostupností pylu můžeme pozorovat u rostlin, které produkují méně semen, než by mohly vyprodukovat, kdyby byl na bliznu transportován pouze kvalitní konspecifický pyl v dostatečném množství (Knight et al. 2005). Řada rostlin je schopna adaptovat se na limitaci dostupností pylu a to morfologicky nebo fyziologicky. Díky tomu dokáží kompenzovat nedostatek konspecifického pylu, který mohl způsobit sníženou fitness. S kvalitativní složkou opylení pak rostliny manipulují především skrze eliminaci neefektivních skupin opylovačů (Johnson & Steiner 2000).

Existuje řada mechanismů, jak zvýšit efektivitu opylovačů navštěvujících květy: 1) změna doby kvetení podle doby výskytu efektivních skupin opylovačů nebo divergence doby kvetení od konkurenčně silnějších druhů rostlin (Feinsinger 1987); 2) morfologické adaptace květu umožňující selekci jen specializovaných skupin opylovačů, které poskytují vyšší kvalitu opylení (Johnson & Steiner 2000); 3) fyziologické adaptace květů, kdy vykazují různou dlouhověkost a atraktivitu různě starých květů podle dostupnosti opylovačů v dané oblasti (Oberrath & Böhning-Gaese 1999); 4) změna typu odměn, kdy rostlina může eliminovat neefektivní skupiny toxickým složením odměn a selektovat jen rezistentní druhy opylovačů (Praz et al. 2008). Pokud je limitace dostupným pylem příliš velká, může se rostlinám vyplatit spíše přechod k samoopylení, než investovat do konkrétních adaptací zvyšující efektivitu přenosu pylu (Fishman & Wyatt 1999).

4.1. Specializace na efektivní skupiny opylovačů

Jedním z mechanismů, jak může rostlina zvýšit svůj reprodukční úspěch, je zúžení spektra přijímaných opylovačů pouze na efektivní skupiny (Johnson & Steiner 2000). Efektivita opylovače je dána identitou a množstvím transportovaného pylu. Pro rostlinu jsou efektivní pouze ty skupiny opylovačů, kteří budou přinášet převážně konspecifický pyl a to v dostatečném množství. Množství přenášeného pylu charakterizuje tzv. přenosová kapacita opylovače (Larsson 2005), která je závislá na denzitě a délce chlupů (Roquer-Beni et al. 2020) a na velikosti těla opylovače. Opylovač s velkým tělem je schopný přenést větší množství pylových zrn v rámci jedné návštěvy, než malý opylovač, což může mít pozitivní

dopad na kvantitativní složku opylení. Zároveň je však pro rostlinu důležitý pouze pyl, který je umístěn na konkrétní části těla opylovače, která přichází do kontaktu s bliznou a je tedy přenesen na reprodukční orgán rostliny. Jinde umístěný pyl (např. pyl, který je uložen v pylových košíčkách včel nebo čmeláků) je pro rostlinu dále nevyužitelný (Rader et al. 2009).

Vlivem shodných preferencí určité skupiny opylovačů ke konkrétním vlastnostem květů se může vytvářet selekční tlak (ze strany opylovačů) na konvergentní vývoj květních znaků rostlin, které chtějí tyto opylovače přijímat. Díky tomu může specializace snižovat fenotypovou variabilitu rostlin, které se specializují na stejnou funkční skupinu opylovačů (Fenster et al. 2004). To je hlavní mechanismus vzniku tzv. opylovacích syndromů. Obecně opylovací syndromy vytvářejí spíše tlak na morfologické vlastnosti zúčastněných druhů. Opylovací syndromy tedy vznikají konvergentním vývojem fylogeneticky odlišných skupin. Příbuznost zúčastněných druhů není pro tyto vztahy klíčová (Harder 1985). Funkční skupiny opylovačů mohou být různě velké. Obecně platí, že rostliny přijímají raději širší spektrum opylovačů, přestože reprodukční úspěch rostliny může ovlivnit jen zlomek z nich (Kirchner et al. 2005). Je to „pojistka“ pro případ, že by došlo ke ztrátě jednoho druhu opylovače (vlivem např.: abiotických podmínek; abundance opylovačů mají výraznou roční variabilitu; specializace opylovače na jiný druh rostliny atd.) (Waser et al. 1996).

4.1.1. Morfologické adaptace zvyšující efektivitu opylení

Změna velikosti květu vytváří selekční tlak na velikost těla možných opylovačů. Zmenšením květu rostlina eliminuje opylovače s velkým tělem, kteří nedokáží přistát na malou plochu (Stang et al. 2006). Pro úspěšné opylení je nezbytný kontakt opylovače s bliznou a tyčinkami. Pokud bude květ moc velký a bude přijímat opylovače s malým tělem, hrozí, že opylovač na květ přistane, spotřebuje nabízené odměny a odletí, aniž by došlo ke kontaktu s reprodukčními orgány květu. Takovým květům pak výrazně klesá reprodukční úspěch, protože nemají odměny pro legitimní opylovače a tím klesá celková atraktivita rostliny (Irwin et al. 2010). Naopak pokud je květ malý a přijímal by velké opylovače, hrozí poškození květu (např.: zlomení částí květů atd.).

Dalším mechanismem jak zajistit efektivní opylení je manipulace s hloubkou a šířkou ostruhy, což může vytvářet selekční tlak na délku a částečně šířku sosáku opylovačů (Torres & Galetto 2002). Opylovač je schopen přijímat odměnu pouze z květů se zhruba stejně hlubokou korunou, jako je délka jeho sosáku (Harder 1985). Rostlina si tímto mechanismem může pojistit kontakt opylovače s bliznou. Čím hlouběji v květu budou odměny uloženy, tím spíš bude muset opylovač na květ dosednout a bude intenzivnější kontakt opylovače s tyčinkami a bliznami, než v mělkých, otevřených květech, které jsou pro opylovače dobře dostupné (Caruso 2000). Délka ostruhy má dopad i na kvantitu návštěv květu. S hloubkou ostruhy sice poroste kvalita opylení, ale naopak bude klesat četnost návštěv, protože opylovači budou nuceni investovat více do *handling time* (Harder 1983). Přílišné prodlužování ostruh může vést k vytvoření selekční pasti, kdy se rostlina vlivem vysokých selekčních tlaků (příliš hluboká ostruha) stává závislá na velmi úzké skupině opylovačů, typicky na lišajích, kteří mají dostatečně dlouhé sosáky (Wasserthal 1997).

4.1.2. Fyziologické adaptace zvyšující efektivitu opylení

Rostliny mohou zvýšit svůj reprodukční úspěch skrze delší životnost květů nebo díky prodloužení receptivity blizen.

Pro rostliny je výhodné, aby opylovači upřednostňovali mladé květy (Doorn 1997). Protože po úspěšném opylení nemusí rostlina dále investovat do udržování květu v atraktivní podobě (produkce odměn atd.). Díky tomu se sníží investice do dlouhodobého udržování květu (Utelli & Roy 2000). Se stářím květu zároveň klesá receptivita blizny a snižuje se pravděpodobnost úspěšného vyklíčení pylového zrna a oplození vajíčka (Young et al. 2012). Staré květy mohou vykazovat větší sklony k samoopylení, jako alternativní strategii pro vytvoření semen v případě neúspěšného opylení opylovači (Petanidou et al. 2001). Existují dva hlavní mechanismy, jak si rostlina může zajistit vyšší navštěvovanost mladých květů na úkor starých: 1) Existují teorie, že opylení snižuje délku životnosti květu, což může zabránit četnějším návštěvám již opylených květů (Steinacher & Wagner 2010). 2) Popřípadě mohou rostliny morfologicky oddělit opylené a neopylené květy v rámci jedné rostliny. Pokud chce rostlina opylovačům oddělit mladé odměňující květy od již opylených květů,

musí vytvářet takové znaky, které jsou pro opylovače snadno detekovatelné. Nejčastější způsob je využívání změny barev opylených a neopylených květů v rámci jedné rostliny (Weiss 1995; Oberrath & Böhning-Gaese 1999). Díky těmto znakům mají opylovači vyšší podíl úspěšných návštěv a mají menší tendence pro mezidruhové přelety, což vede ke zvýšení kvality opylení (Klinkhamer & de Jong 1990).

Délka receptivity blizny může ovlivnit velikost reprodukčního úspěchu rostliny. Obecně se stářím blizny dochází k menší klíčivosti pylu na jejím povrchu a snižuje se celková úspěšnost produkce semen rostlinou (Young & Gravitz 2002). Dlouhověkost receptivity blizny může být závislá na denzitě rostlin v prostředí. V prostředí s vysokou denzitou rostlin, kde není limitující kvantitativní složka opylení, se vyplatí mít krátkou životnost blizny, čímž se sníží konkurence jednotlivých pylových zrn o místo na blizně. Zároveň se snižují náklady na dlouhodobé udržování funkční blizny i květu a produkci odměn. Naopak v oblastech s nízkou denzitou (typicky horské oblasti) je kvantita návštěv limitující, a proto se vyplatí prodloužit receptivitu blizny (Steinacher & Wagner 2010).

Dalším způsobem jak eliminovat neefektivní skupiny opylovačů je tvorba toxických odměn. A to hlavně pylu. Pyl má dvojí funkci 1) funguje jako odměna pro opylovače; 2) je samčí gameta. Proto jsou jeho ztráty pro rostlinu více nákladné, než ztráty jiných odměn (např. nektaru). Cennost a ztráty pylu mohou vyvíjet selekční tlak na jeho ochranu. Díky tomu některé druhy rostlin přidávají do složení pylu jedovaté alkaloidy, které mohou zpomalovat vývoj larev hmyzu, nebo způsobit jejich mortalitu (Praz et al. 2008). Tím rostlina pyl chrání před požerem a zajistí si pouze jeho roznos. Důležité však je, aby rostliny opylovačům poskytly jinou (ideálně stejně kvalitní nebo kvalitnější) odměnu. Jinak by mohlo dojít k výraznému poklesu kvantitativní složky opylení rostliny. V případě, že rostlina neinvestuje do tvorby alternativních odměn, může dojít k selekci rezistentních skupin opylovačů na přiotrávené odměny (Adler 2000). Tím rostlinám může klesat kvantita návštěv, ale zároveň může dojít k navýšení kvalitativní složky.

4.2. Sklony k samoopylení

Samoopylení je výhodné hlavně pro rostliny vyskytující se v extrémních podmínkách, kde je výskyt a chování opylovačů neprediktabilní (Fishman & Wyatt 1999). Takové rostliny mají

jistotu vytvoření potomstva i v případě nedostatku opylovačů. Zároveň se jedná o úspěšnou strategii pro invazní druhy a druhy rostlin, které osidlují nová prostředí a nemohou spoléhat na výskyt konkrétních skupin opylovačů (Bjerknes et al. 2007; Goodwillie et al. 2010). Sklony k samoopylení se pak mohou zvyšovat se stářím květu (Petanidou et al. 2001).

Na druhou stranu přináší samoopylení rostlinám i nevýhody. Při samoopylení se ztrácí reprodukční potenciál samčích gamet (Fishman & Wyatt 1999). Kvůli tomu nemůže docházet k postupnému „vylepšování“ (míchání nových genotypů, jako během pohlavního rozmnožování) (Flegr, 2007). Zároveň klesá polymorfismus v populaci, ubývá heterozygotů a vznikají tzv. „čisté linie“ tvořené homozygotními jedinci. Takové rostliny jsou pak méně schopné adaptovat se na měnící se prostředí. V evolučním měřítku pak vykazují menší schopnost radiace a obsazování nových nik (Goodwillie et al. 2010). Zároveň se zvyšuje pravděpodobnost vzniku letálně homozygotních jedinců v případě, že mateřská rostlina je heterozygotní nositel letální alely (letální pro recesivní homozygoty). V takové situaci přijde při samoopylení automaticky o 25 % vajíček (Goodwillie et al. 2005). Naopak při cizosprašení se snižuje pravděpodobnost, že by došlo ke kontaktu dvou heterozygotních alel a vzniku letálního recesivního homozygota a ztráty jsou obvykle minimální. Jediná limitující složka cizosprašení je dostatek pylu (Knight et al. 2005).

V případě že se bude v prostředí vyskytovat málo opylovačů a zároveň v rostlinné populaci bude vysoká četnost letálních mutací v genomu, může se mezi tendencí k autogamii a ztrátami letálně recesivních homozygotů ustavit rovnováha – tzv. *mix-mating systém* (Goodwillie et al. 2005). To zda bude převažovat cizosprašení nebo samoopylení závisí na množství letálních alel v genomu (posiluje sklony k cizosprašení) a limitace pylem (posiluje sklony k samoopylení).

Rostliny mohou mít samoopylení jako 1) primární rozmnožovací strategii (tzv. autonomní samoopylení) nebo jako 2) alternativní strategii v případě neúspěšného opylení pomocí opylovačů (tzv. odložené opylení).

Samoopylení jako primární rozmnožovací strategie může být pro rostlinu výhodné v případě silné limitace příjmem konspecifického pylu (např. výskyt atraktivnějších

sousedů se kterými dochází ke sdílení opylovačů) (Waser et al. 1996). V takovém případě není rostlina vůbec závislá na opylovačích tzv. autonomní samoopylení a rostliny se samoopylí dříve, než začne přijímat opylovače (Lloyd 1979). Díky tomu rostlina dokáže předejít heterospecifickému transportu pylu (Randle et al. 2018). Zároveň díky tomu eliminuje náklady do produkce odměn, které by musela vynaložit na konkurenční boj se sousedními rostlinami o opylovače. Pro úspěšné autonomní samoopylení je nutné, aby rostliny měly oboupohlavné květy synchronizované dozráváním pylu a vajíček.

Samoopylení jako fakultativní mechanismus je pro rostlinu téměř vždy výhodný. Umožňuje totiž rostlině vyprodukovat semena, přestože nebyla úspěšně opylena biotickými vektory (Schemske & Horvitz 1984, Goodwillie et al. 2010). Díky tomu nebyly investice do květů zbytečné (Randle et al. 2018, Goodwillie et al. 2010). Tento jev lze pozorovat především v oblastech s výskytem malého množství opylovačů, nebo tam, kde je chování opylovačů pro rostlinu neprediktabilní. (Flanagan et al. 2009).

5. Závěr

Cílem této práce bylo předložit ucelený pohled na některé aspekty reprodukční ekologie rostlin. Konkrétně dopady denzit rostlin v porostu a funkčních vlastností jejich květů na interakce s opylovači a to, jak se promítají do kvalitativní a kvantitativní složky opylení.

Kvantitativní složka opylení je přímo závislá na navštěvovanosti rostliny, kterou mohou rostliny navýšit zvýšením atraktivity květů, zvětšením populace nebo zvýšením denzity vlastního druhu ve společenstvu. V případě, že se rostliny vyskytují ve vícedruhovém společenstvu, mohou (z hlediska opylovačů) mezi rostlinami převažovat facilitační, nebo kompetiční vztahy. Pokud se atraktivní druh bude vyskytovat v menších denzitách než méně atraktivní druh, lze předpokládat facilitační vztahy mezi rostlinami. Naopak pokud se atraktivnější druh bude vyskytovat ve vysokých denzitách, může strhnout veškeré opylovače na sebe a mezi rostlinami bude převládat kompetice o opylovače.

Kvalitativní složku opylení ovlivňuje podíl přineseného konspecifického a heterospecifického pylu. Kvalita návštěv může být vyšší u opylovačů, kteří vykazují věrnostní chování k danému druhu rostliny a díky tomu mají vysoký podíl konspecifických přeletů. Rostliny mohou zvýšit věrnost opylovačů skrze morfologické přizpůsobení preferencím určité skupiny opylovačů. Tím redukují spektrum svých opylovačů, snižují kvantitu návštěv, ale navyšují kvalitu návštěv.

V případě, že je rostlina limitována množstvím přineseného pylu, může mít tendence k morfologickým (např.: změna velikosti nebo hloubky květu podle velikosti těla a délky sosáku opylovače atd.) nebo fyziologickým (tvorba toxických odměn, barevné oddělení mladých a starých květů atd.) adaptacím, vedoucím ke specializaci na efektivnější opylovače. V případě že se rostlinám nevyplatí investovat do tvorby těchto adaptací, může u nich dojít k vývoji samoopylení a ztrátě jakékoliv reprodukční závislosti na opylovačích.

Seznam literatury

- Ackerman J. D. (2000): Abiotic pollen and pollination: Ecological, functional, and evolutionary perspectives. – *Plant Syst. Evol.* 222: 167–185.
- Adler L. S. (2000): The ecological significance of toxic nectar. – *Oikos* 91: 409–420.
- Ågren J. (1996): Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum Salicaria*. – *Ecology* 77: 1779–1790.
- Arceo-Gómez G. & Ashman T. L. (2014): Coflowering community context influences female fitness and alters the adaptive value of flower longevity in *Mimulus guttatus*. – *Am. Nat.* 183: 50–63.
- Armbruster W. S. (2011): Evolution of plant pollinator relationships; ISBN: 9780521198929
- Barrett S. C. H. & Charelesworth D. (1991): Effects of change in the level of inbreeding on the genetic load. – *Nature* 352: 522–524.
- Bell J. M., Karron J. D., & Mitchell R. J. (2005): Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcrossing in *Mimulus ringens*. – *Ecology* 86: 762–771.
- Bingham R. A. & Othner A. R. (1998): Efficient pollination of alpine plants. – *Nature* 391: 238–239.
- Bjerknes A., Totland Ø., Hegland S. J., & Nielsen A. (2007): Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species ? – *Biol. Conserv.* 138: 1–12.
- Bolmgren K., Eriksson O., & Linder H. P. (2003): Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. – *Evolution* (N. Y). 57: 2001–2011.
- Brown B. J., Mitchell R. J., & Graham S. A. (2002): Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. 83: 2328–2336.
- Caruso C. M. (2000): Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. – *Evolution* (N. Y). 54: 1546–1557.
- Caruso C. M. (2002): Influence of plant abundance on pollination and selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. – *Ecology* 83: 241–254.
- Chittka L., Gumbert A., & Kunze J. (1997): Foraging dynamics of bumble bees: Correlates of movements within and between plant species. – *Behav. Ecol.* 8: 239–249.
- Chittka L., Thomson J. D., & Waser N. M. (1999): Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. – *Naturwissenschaften* 86: 361–377.

- Doorn W. G. (1997): Effects of pollination on floral attraction and longevity. – J. Exp. Bot. 48: 1615–1622.
- Dukas R. & Real L. A. (1993): Effects of nectar variance on learning by bumble bees. – Anim. Behav. 45: 37–41.
- Elzinga J. A., Atlan A., Biere A., Gigord L., Weis A. E., & Bernasconi G. (2007): Time after time: flowering phenology and biotic interactions. – Trends Ecol. Evol. 22: 432–439.
- Feinsinger P. (1987): Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced? – Trends Ecol. Evol. 2: 123–126.
- Feinsinger P., Tiebout H. M., & Young B. E. (1991): Do Tropical Bird-Pollinated Plants Exhibit Density-Dependent Interactions? – Ecological Society of America Stable. 72: 1953–1963.
- Feldman T. S. (2008): The plot thickens: Does low density affect visitation and reproductive success in a perennial herb, and are these effects altered in the presence of a co-flowering species? – Oecologia 156: 807–817.
- Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R., & Thomson J. D. (2004): Pollination syndromes and floral specialization. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 35: 375–403.
- Fishman L. & Wyatt R. (1999): Pollinator-mediated competition, reproductive character displacement, and the evolution of selfing in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). – Evolution (N. Y). 53: 1723–1733.
- Flanagan R. J., Mitchell R. J., & Karron J. D. (2010): Increased relative abundance of an invasive competitor for pollination, *Lythrum salicaria*, reduces seed number in *Mimulus ringens*. – Oecologia 164: 445–454.
- Flanagan R. J., Mitchell R. J., Knutowski D., & Karron J. D. (2009): Interspecific pollinator movements reduce pollen deposition and seed production in *mimulus ringens* (Phrymaceae). – Am. J. Bot. 96: 809–815.
- Flegr, Jaroslav (2007): Úvod do evoluční biologie, Praha: Academia. Galileo. ISBN 9788020015396.
- Gegear R. J. & Thomson J. D. (2004): Does the flower constancy of bumble bees reflect foraging economics? – Ethology 110: 793–805.
- Gigord L. D. B., Macnair M. R., & Smithson A. (2001): Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soo. – Proc. Natl. Acad. Sci. 98: 6253–6255.
- Gigord L. D. B., Macnair M. R., Stritesky M., & Smithson A. (2002): The potential for floral mimicry in rewardless orchids: an experimental study. – R. Soc. 269: 1389–1395.

- Goodwillie C., Kalisz S., & Eckert C. G. (2005): The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: Occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 47–79.
- Goodwillie C., Sargent R. D., Eckert C. G., Elle E., Geber M. A., Johnston M. O., Kalisz S., Moeller D. A., Ree R. H., Vallejo-Marin M., & Winn A. A. (2010): Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. – *New Phytol.* 185: 311–321.
- Goulson D. (2000): Are insects flower constant because they use search images to find flowers? – *Oikos* 88: 547–552.
- Goulson D., Chapman J. W., & Hughes W. O. H. (2001): Discrimination of unrewarding flowers by bees; direct detection of rewards and use of repellent scent marks. – *J. Insect Behav.* 14: 669–678.
- Grindeland J. M., Sletvold N., & Ims R. A. (2005): Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. – *Funct. Ecol.* 19: 383–390.
- Groom M. J. (1998): Allee effects limit population viability of an annual plant. – *Am. Nat.* 151: 487–496.
- Harder L. D. (1983): Flower handling efficiency of bumble bees: morphological aspects of probing time. – *Oecologia* 57: 274–280.
- Harder L. D. (1985): Morphology as a predictor of flower choice by bumble bees. – *Ecology* 66: 198–210.
- Hegland S. J. & Boeke L. (2006): Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. – *Ecol. Entomol.* 31: 532–538.
- Hegland S. J., Grytnes J. A., & Totland Ø. (2009): The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. – *Ecol. Res.* 24: 929–936.
- Irwin R. E., Bronstein J. L., Manson J. S., & Richardson L. (2010): Nectar robbing: Ecological and evolutionary perspectives. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 271–292.
- Ishii H. S. (2006): Floral display size influences subsequent plant choice by bumble bees. – *Funct. Ecol.* 20: 233–238.
- Johnson S. D., Neal P. R., & Harder L. D. (2005): Pollen fates and the limits on male reproductive success in an orchid population. – *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 175–190.
- Johnson S. D., Peter G. I., Nilsson A. L., & Agren J. (2003): Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. – *Ecology* 84: 2919–2927.

- Johnson S. D. & Steiner K. E. (2000): Generalization versus specialization in plant pollination systems. – *Trends Ecol. Evol.* 15: 140–143.
- Junker R. R., Blüthgen N., Brehm T., Binkenstein J., Paulus J., Martin Schaefer H., & Stang M. (2013): Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. – *Funct. Ecol.* 27: 329–341.
- Kirchner F., Luijten S. H., Imbert E., Riba M., Mayol M., González-Martínez S. C., Mignot A., & Colas B. (2005): Effects of local density on insect visitation and fertilization success in the narrow-endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). – *Oikos* 111: 130–142.
- Klinkhamer P. G. L. & Jong T. J. de. (1990): Effects of Plant Size, Plant Density and Sex Differential Nectar Reward on Pollinator Visitation in the Protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). – *Oikos* 57: 399–405.
- Knight T. M., Steets J. A., Vamosi J. C., Mazer S. J., Burd M., Campbell D. R., Dudash M. R., Johnston M. O., Mitchell R. J., & Ashman T. L. (2005): Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 467–497.
- Kunin W. E. (1993): Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed set. – *Ecology* 74: 2145–2160.
- Kunin W. E. (1997): Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica Kaber*. – *J. Ecol.* 85: 225–234.
- Larsson M. (2005): Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). – *Oecologia* 146: 394–403.
- Laverty T. M. (1992): Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. – *Oecologia* 89:502-508.
- Leimu R. & Syrjänen K. (2002): Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae). – *Oikos* 98: 229–238.
- Levin D. A. & Anderson W. W. (1970): Competition for pollinators between simultaneously flowering species. – *Am. Nat.* 104: 455–467.
- Lewis A. C. (1986): Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. – *Science*. 232: 863–865.
- Liao K., Gituru R. W., Guo Y., & Wang Q. (2011): The presence of co-flowering species facilitates reproductive success of *Pedicularis monbeigiana* (Orobanchaceae) through variation in bumble-bee foraging behaviour. – *Ann. Bot.* 108: 877–884.
- Lloyd D. G. (1979): Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. – *Am. Nat.* 113: 67–79.

- Lloyd D. G. & Schoen D. J. (1992): Self-and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. – J. Plant Sci. 153: 358–369.
- Menzel R., Gumbert A., Kunze J., Shmida A., & Vorobyev M. (1997): Pollinators' strategies in finding flowers. – Isr. J. Plant Sci. 45: 141–156.
- Mitchell R. J., Flanagan R. J., Brown B. J., Waser N. M., & Karron J. D. (2009): New frontiers in competition for pollination. – Ann. Bot. 103: 1403–1413.
- Molano-Flores B., Hendrix S. D., & Heard S. B. (1999): The Effect of Population Size on Stigma Pollen Load , Fruit Set , and Seed Set in *Allium stellatum*. – Int. J. Plant Sci. 160: 753–757.
- Molina-Montenegro M. A., Badano E. I., & Cavieres L. A. (2008): Positive interactions among plant species for pollinator service: Assessing the „magnet species" concept with invasive species. – Oikos 117: 1833–1839.
- Mustajärvi K., Siikamäki P., Rytkönen S., & Lammi A. (2001): Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. – J. Ecol.
- Muth F., Francis J. S., & Leonard A. S. (2016): Bees use the taste of pollen to determine which flowers to visit. – Biol. Lett. 12: 1–4.
- Oberrath R. & Böhning-Gaese K. (1999): Floral color change and the attraction of insect pollinators in lungwort (*Pulmonaria collina*). – Oecologia 121: 383–391.
- Ogilvie J. E. & Thomson J. D. (2016): Site fidelity by bees drives pollination facilitation in sequentially blooming plant species. – Ecology 97: 1442–1451.
- Ohashi K. & Thomson J. D. (2009): Trapline foraging by pollinators: Its ontogeny, economics and possible consequences for plants. – Ann. Bot. 103: 1365–1378.
- Ohashi K. & Yahara T. (2001): Behavioural responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. – Cogn. Ecol. Pollinat. 274–296.
- Ollerton J., Winfree R., & Tarrant S. (2011): How many flowering plants are pollinated by animals? – Oikos 120: 321–326.
- Petanidou T., Albertine E.-A. C., Nijs H. C. M. Den, & Oostermeijer J. G. B. (2001): Differential pollination success in the course of individual flower development and flowering time in *Gentiana pneumonanthe* L. (Gentianaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 135: 25–33.
- Peter G. I. & Johnson S. D. (2008): Mimics and magnets: The importance of color and ecological facilitation in floral deception. 89: 1583–1595.
- Praz C. J., Müller A., & Dorn S. (2008): Specialized bees fail to develop on non-host pollen: Do plants chemically protect their pollen? – Ecology 89: 795–804.

- Pyke G. H. (1978): Optimal foraging: Movement patterns of bumblebees between inflorescences. – *Theor. Popul. Biol.* 13: 72–98.
- Rader R., Howlett B. G., Cunningham S. A., Westcott D. A., Newstrom-Lloyd L. E., Walker M. K., Teulon D. A. J., & Edwards W. (2009): Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. – *J. Appl. Ecol.* 46: 1080–1087.
- Randle A. M., Spigler R. B., & Kalisz S. (2018): Shifts to earlier selfing in sympatry may reduce costs of pollinator sharing. – *Evolution*. 72: 1587–1599.
- Rathcke B. & Lacey E. P. (1985): Phenological patterns of terrestrial plants. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 179–214.
- Real L. A. (1991): Individual Variation in Nectar Production and Its Effect on Fitness in *Kalmia Latifolia*. – *Ecology* 72: 149–155.
- Roquer-Beni L., Rodrigo A., Arnan X., Klein A. M., Fornoff F., Boreux V., & Bosch J. (2020): A novel method to measure hairiness in bees and other insect pollinators. – *Ecol. Evol.* 1–12.
- Schemske D. W. & Horvitz C. C. (1984): Variation among floral visitors in pollination ability: A precondition for mutualism specialization. – *Science*. 225: 519–521.
- Schiestl F. P. (2015): Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. – *New Phytol.* 206: 571–577.
- Schuett E. M. & Vamosi J. C. (2010): Phylogenetic community context influences pollen delivery to *Allium cernuum*. – *Evol. Biol.* 37: 19–28.
- Seifan M., Hoch E. M., Hanoteaux S., & Tielbörger K. (2014): The outcome of shared pollination services is affected by the density and spatial pattern of an attractive neighbour. – *J. Ecol.* 102: 953–962.
- Simpson B. B. & Neff J. L. (1981): Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 301–322.
- Stang M., Klinkhamer P. G. L., & Meijden E. van der. (2006): Size constraints and flower abundance of interactions in a plant-flower visitor web. – *Oikos* 112: 111–121.
- Steinacher G. & Wagner J. (2010): Flower longevity and duration of pistil receptivity in high mountain plants. – *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 205: 376–387.
- Straw R. M. (1972): A Markov Model for Pollinator Constancy and Competition. – *Am. Nat.* 106: 597–620.
- Thomson J. D. (1978): Effects of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. – *Am. Midl. Nat.* 100: 431–440.

- Torres C. & Galetto L. (2002): Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? – *Plant Biol.* 4: 360–366.
- Totland O. (1993): Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitors, and visitation rates in two plant communities. – *Can. J. Bot.* 71: 1072–1079.
- Utelli A.-B. & Roy B. A. (2000): Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): an analysis of the quantity and quality components of pollination. – *Oikos* 89: 461–470.
- Waddington K. D. & Heinrich B. (1979): The foraging movements of bumblebees on vertical „inflorescences": An experimental analysis. – *J. Comp. Physiol.* 134: 113–117.
- Waser N. M. (1986): Flower constancy: definition, cause, and measurement. – *Am. Nat.* 127: 593–603.
- Waser N. M., Chittka L., Price M. V., Williams N. M., & Ollerton J. (1996): Generalization in pollination systems, and why it matters. – *Ecology* 77: 1043–1060.
- Waser N. M. & Price M. V. (1983): Pollinator behaviour and natural selection for flower colour in *Delphinium nelsonii*. – *Nature*. 302: 422–424.
- Wasserthal L. T. (1997): The pollinators of the malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. – *Bot. Acta* 110: 343–359.
- Weiss M. R. (1995): Floral color change: a widespread functional convergence. – *Am. J. Bot.* 82: 167–185.
- Young A. G., Broadhurst L. M., & Thrall P. H. (2012): Non-additive effects of pollen limitation and self-incompatibility reduce plant reproductive success and population viability. – *Ann. Bot.* 109: 643–653.
- Young H. J. & Gravitz L. (2002): The effects of stigma age on receptivity in *Silene alba* (Caryophyllaceae). – *Am. J. Bot.* 89: 1237–1241.
- Zimmerman M. (1988): Nectar production, flowering phenology, and strategies for pollination. – *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. 157–177.