

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: EKOEVOBI



Alice Haveldová

Evoluční význam vizuálních znaků květů a jejich vliv na věrnost opylovačů
Evolutionary significance of visual traits of flowers and their influence on the pollinator
constancy

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jakub Štenc

Konzultant: RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování

Ráda bych vyjádřila díky všem, kdo mi jakýmkoliv způsobem při psaní práce pomáhali, ať už povzbudivými slovy nebo poskytnutím rad. Vážím si, že jste to se mnou vydrželi.

Jmenovitě pak chci poděkovat svému školiteli Jakobovi Štěncovi a konzultantovi Zdeňkovi Janovskému za ochotu, cenné rady a především trpělivost, kterou museli prokázat, když se probírali množstvím mého (ne)kvalitně napsaného textu.

Prohlášení:

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

V Praze, 05.05.2021

Podpis

Abstrakt

Věrností se rozumí chování, při kterém opylovač navštívuje v řadě květy stejného druhu rostliny častěji, než by odpovídalo jeho preferenci pro danou rostlinu. Toto chování je pro rostlinné druhy výhodné, protože prostřednictvím něho lze zefektivnit přenos pylu mezi jedinci stejného druhu, což pozitivně působí na jejich biologickou zdatnost. Zefektivnění přenosu pylu může vést k selekci takových (vizuálních i olfaktorických) květních znaků, které věrnost opylovačů podporují. Mezi hlavní vizuální znaky květu, které mají na věrnost vliv, patří barva, vzor, tvar a velikost. Tyto znaky jsou ale pro opylovače při rozhodování, jaký květ navštívit, různě důležité, a tudíž se i jejich efekt na věrnost opylovačů liší. Zároveň se liší mezi funkčními skupinami opylovačů i míra věrnosti jako takové. Věrnost je obecně nízká u obratlovců, zato hmyz, a především zástupci řádu blanokřídlých se často chovají věrně.

Klíčová slova: věrnost opylovače, květ, znaky květu, opylování, opylovači, barva, vzor, tvar, velikost

Abstract

Flower constancy is a behavior in which the pollinator visits flowers of the same plant species in a sequence more than would correspond to its preference for the given plant. This behavior is advantageous for plants because it can ensure efficient intraspecific pollen transfer which has a positive effect on their biological fitness. More efficient pollen transfer can lead to the selection of (visual and olfactory) flower traits that encourage flower constancy of pollinators. The main visual floral traits that affect constancy include colour, pattern, shape and size. However, these traits are of different importance for pollinators when they are deciding which flower to visit, and therefore their effect on flower constancy varies. The degree of flower constancy also differs between the functional groups of pollinators. Flower constancy is generally low in vertebrates, but insects and especially representatives of the order Hymenoptera are often flower constant.

Key words: flower constancy, flower, floral traits, pollination, pollinators, colour, pattern, shape, size

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Definice věrnosti opylovače	3
2.1	Měření a výpočet míry věrnosti.....	3
2.2	Evoluční výhody věrnosti pro rostliny	4
2.3	Hypotézy vysvětlující věrnost u opylovačů	4
2.3.1	Learning Investement Hypothesis a Learning Interference Hypothesis.....	4
2.3.2	Search Image Hypothesis	5
2.3.3	Costly Information Hypothesis.....	5
2.3.4	Resource Partitioning Hypothesis	5
2.4	Věrné skupiny opylovačů.....	6
3	Znaky květu.....	7
3.1	Barva	7
3.1.1	Percepce barvy.....	7
3.1.2	Ptáci (Aves)	8
3.1.3	Letouni (Chiroptera).....	8
3.1.4	Hmyz (Insecta)	8
3.2	Vzor.....	11
3.2.1	Ptáci (Aves)	11
3.2.2	Hmyz (Insecta)	12
3.3	Velikost	14
3.3.1	Ptáci (Aves)	14
3.3.2	Letouni (Chiroptera).....	14
3.3.3	Hmyz (Insecta)	14
3.4	Tvar	16
3.4.1	Ptáci (Aves)	16
3.4.2	Letouni (Chiroptera).....	16
3.4.3	Hmyz (Insecta)	17
3.5	Další vlastnosti květů	18
3.5.1	Tyčinky.....	18
3.5.2	Vůně	18
3.5.3	Nektar	19
4	Shrnutí	20
5	Závěr.....	23
6	Seznam literatury.....	24

1 Úvod

Úspěšnost pohlavního rozmnožování krytosemenných rostlin (*Magnoliophyta*) závisí na přenosu pylu prostřednictvím vektorů, jimiž jsou ve většině případů živočichové (Ollerton et al. 2011) vytvářející mutualistické vztahy s opylovanými rostlinami. Každý mutualistický vztah pro své vytvoření a udržení vyžaduje komunikační prostředky pro přenos informace mezi zúčastněnými organismy. V případě opylování se jedná o květy a jejich vlastnosti, které se vyvinuly díky desítkám milionů let společné evoluce rostlin a jejich opylovačů (Peñalver et al. 2012). Konkrétní podoba květních vlastností je tak do určité míry přizpůsobená morfologii, fyziologii a preferencím opylovačů, kteří daný druh rostliny navštěvují (Fenster et al. 2006; Schiestl a Dötterl 2012; Dyer et al. 2012).

Pro rostliny je úspěšnost pohlavního rozmnožování přímo spojena s mírou vnitrodruhového přenosu pylu, protože mnoho rostlinných druhů mezi sebou sdílí své opylovače (Lázaro et al. 2009). Tím se vystavují riziku přenosu cizího pylu na vlastní květy a naopak jejich pylu na cizí. Úspěšný vnitrodruhový přenos pylu je u takových druhů rostlin z velké části podmíněn jejich abundancí, nabízenou odměnou, preferencí opylovačů anebo věrností opylovačů (Jones 1978; Schemske a Bradshaw 1999; Kunin 1993; Cnaani et al. 2006).

Věrnost je chování, při kterém opylovač zvyšuje vnitrodruhový přenos pylu, protože se na daný rostlinný druh alespoň v rámci jedné letové sekvence specializuje (Waser 1986). Ke specializaci dochází na základě vlastností květu a jejich odlišnosti od vlastností ostatních dostupných květů v okolí. Rozdíly se mohou vyskytovat v závislosti na náročnosti na čas a úsilí potřebné k získání odměny, vlastnostech odměny anebo vizuálních či olfaktorických znacích květu. Ačkoliv se důležitost vlastností květů potřebných k vyvolání věrnosti napříč skupinami opylovačů liší, právě vizuální znaky jsou často dominantními faktory, kterými je věrnost podmíněna (Wells et al. 1983; Hirota et al. 2012). V případě, kdy si rostliny konkurují o věrné opylovače, jim může fakt, že mají velmi nápadný vizuální znak lišící se od dalších kvetoucích rostlin v okolí poskytnout selekční výhodu, protože pro opylovače může být jednodušší takový znak rozeznat a zapamatovat si ho (Chittka et al. 1999). Při studiu věrnosti je proto podstatné na květ nahlížet i jako na soubor jednotlivých na sobě nezávislých znaků.

Cílem této bakalářské práce je shrnout dostupné poznatky o věrnosti jednotlivých majoritních skupin opylovačů (Aves, Chiroptera, Insecta: Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) se zaměřením na roli vizuálních květních znaků. Informace jsou čerpány téměř výhradně ze studií zabývajících se květy, ve výjimečných případech květenstvím, pokud opticky jako jeden květ působí (tzv. biologické květy; dále pojednávám o obojím pouze jako o květu). V první části podrobněji vysvětlují koncept věrnosti opylovače, jak ji lze studovat a jaké výhody či nevýhody z ní plynou pro rostliny i živočichy. Poté následuje výčet vizuálních znaků květů a rozbor jejich vlivu na věrnost jednotlivých skupin. V neposlední řadě se též pokouším upozornit na případné mezery v dosavadním poznání.

Studium věrnosti je zajímavé z mnoha důvodů, často se uvažuje nad jejím významem pro zmenšení dopadu úbytku specializovaných druhů opylovačů v krajině ve prospěch druhů generalistických (Biesmeijer et al. 2006) nebo jejího významu při studiu úspěšnosti invazivních rostlin (Bartomeus et al. 2008; Kandori et al. 2009). Zároveň nám pomůže zodpovědět na některé otázky ohledně evoluce květů pod selekčním tlakem opylovačů a lépe porozumět mechanismům udržujícím tento složitý mutualistický vztah.

2 Definice věrnosti opylovače

Věrnost se obvykle chápe dle Waserovy definice (Waser 1986) jako způsob chování, kdy opylovač přeletuje přednostně mezi květy vybraného druhu rostliny (případně jednoho morfotypu) a nenavštěvuje přitom květy jiných rostlin, a to i v případě, že je v nich přítomna stejně velká nebo vyšší odměna. V případě, že chceme tuto definici formálněji vyjádřit, dá se o věrnosti uvažovat přibližně jako o rozdílu v pravděpodobnosti návštěvy sledovaného druhu rostliny (A) při odletech z něho a při odletech z alternativních druhů (zde B a C ; Rovnice 1 podle Janovského et al. 2017).

$$\text{věrnost}(A) \approx P(A \rightarrow A) - \frac{P(B \rightarrow A) + P(C \rightarrow A)}{2}$$

Rovnice 1

Přestože se jedná o dva odlišné jevy, věrnost bývá často spojována s preferencí opylovače, protože na výběr květu opylovačem mohou mít vliv obě. Za věrné opylovače se tedy dá označit pouze ta část opylovačů, která si vybere druh A , v případě, že se předtím nacházela také na druhu A , po odečtení preferencí, které k němu může mít. Preference odráží atraktivitu květu pro daného opylovače a lze ji definovat jako pravděpodobnost výběru daného druhu rostliny z místního souboru nezávisle na hustotě, v jaké roste a také nezávisle na jeho předchozích návštěvách. Věrnost je naopak zcela závislá na posledně navštíveném květu a nemusí nutně odrážet atraktivitu květu pro daného opylovače, ale může být podmíněná jinými mechanismy, například rozdělením zdrojů v rámci kolonie nebo nervovými omezeními opylovače, která mu brání střídání efektivně různých druhů květů (Waser 1986; Hill et al. 1997).

2.1 Měření a výpočet míry věrnosti

V závislosti na navrženém pokusu se k měření věrnosti využívají různé metody, které si s sebou obvykle nesou určité nevýhody potenciálně zkreslující výsledky studií.

Mezi jednu z nich patří analýza pylu získaného z povrchu těla nebo košíčků (např. Rossi et al. 2015; Pangestika et al. 2017; Cholis et al. 2020), při které je za věrného opylovače považován ten, který nese procentuálně velké množství pylu z jednoho druhu rostliny. Nepřesnosti v měření touto metodou vznikají v případě, že část neseného pylu z těla při letu opadá, opylovač si ji sám při čištění setře nebo v případě košíčků blanokřídlých (Hymenoptera) nemusí být obsah tvořený pylem ze všech rostlin, které jedinec navštívil (Free 1970a; Hoffmann 2005).

Kromě analýzy složení pylu se dá pro změření věrnosti analyzovat podobným způsobem i složení pylu anebo nektaru z obsahu trávicího traktu (např. Rossi et al. 2015; Lysenkov a Galinskaya 2017).

Další, avšak velmi odlišnou metodou měření věrnosti je pozorování přeletů mezi jednotlivými, ať už umělými (kde se sledují zpravidla jednotlivé znaky) nebo živými květy (Heinrich 1976; Gegear a Laverty 2005; Hirota et al. 2012). Její nevýhoda spočívá v náročnosti na sledování sekvencí návštěv, pokud se pokus provádí v terénních podmínkách.

Vzhledem k složité interakci věrnosti a preference, se můžeme zejména v dřívějších pracích setkat s tím, že autoři od sebe věrnost a preferenci neodlišují nebo používají k výpočtu indexy, které od sebe věrnost a preference zcela neoddělují, ač byly k výpočtu věrnosti ve své době zamýšleny (Janovský et al. 2017). Jedná se jmenovitě o Batemanův (Bateman 1951) a Jacobsův index (Jacobs 1974), které pracují s poměry vnitrodruhových a mezidruhových přeletů sledovaného opylovače. Kvůli jejich nepřesnosti byly navrženy jiné způsoby, jak věrnost počítat (Spaethe et al. 2001a; Janovský et al. 2017).

2.2 Evoluční výhody věrnosti pro rostliny

Z hlediska dosažení vyšší biologické zdatnosti je pro rostliny žádoucí, aby jim opylovači byli věrní, protože pak dochází k omezení nechtěného heterospecifického přenosu pylu, při němž je samičí složka fitness poznamenána blokadou blizen cizím pylem (Waser a Fugate 1986) a samčí složka fitness ztrátou vyprodukovaného pylu na bliznách cizích druhů (Muchhala a Thomson 2012). Dle řady studií může být věrnost důležitá i při evoluci, kde potenciálně figuruje jako jeden z možných izolačních mechanismů umožňujících speciaci rostlin díky omezení přenosu pylu mezi odlišnými morfotypy téhož druhu (Hopkins a Rausher 2012). S tím souvisí také pozitivní vliv věrnosti na snížení pravděpodobnosti vzniku hybridních potomků mezi příbuznými druhy rostlin (Hersch a Roy 2007).

2.3 Hypotézy vysvětlující věrnost u opylovačů

V kontrastu k výhodám, které věrnost poskytuje rostlinám, u opylovačů dosud chybí důkazy o adaptivnosti věrnosti. Ze své podstaty věrnost odporuje teorii optimálního zisku potravy předpokládající maximalizaci zisku energie opylovačem za jednotku času (Charnov 1976). Orientace opylovače výhradně na květy jednoho druhu mu sice může poskytnout předvídatelný zdroj potravy, ale zároveň může vyústit v opomenutí jiných, energeticky ekvivalentních nebo hodnotnějších květů v okolí (Wells a Wells 1986; Hill et al. 1997). Tento rozpor se pokouší vysvětlit výčet následujících hypotéz, založených buď na předpokládaných omezeních nervové soustavy opylovače (Learning Investment/Interference Hypothesis a Search Image Hypothesis), které činí létání mezi jinými druhy květů nákladné, nebo na předpokladu, že věrnost může být i přes jmenované nevýhody nejefektivnější z neefektivních metod sběru potravy (Costly Information Hypothesis a Resource Partitioning Hypothesis).

2.3.1 Learning Investment Hypothesis a Learning Interference Hypothesis

Jedno z prvních vysvětlení věrnosti nabídl Darwin (1876) v knize *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom*, jehož interpretací vznikly dvě hypotézy založené na přesvědčení, že *handling skills* opylovače (schopnost získat z květu odměnu) jsou hlavní příčinou věrnosti. Learning Investment Hypothesis vykládá Darwinovu myšlenku tak, že opylovač je věrný proto, aby se vyhnul ztrátám energie a času strávených učením se získávání odměny z nových květů (Heinrich 1976; Lewis 1986; Laverty 1994a). Pokud se jedinec učil získávat odměnu ze složitých

květů, jeho neochota přelétat na jiné květy se složitější morfologií by měla být vyšší, jelikož z předchozí zkušenosti předpokládá, že mu učení zabere mnoho času (Chittka et al. 1999).

Learning Interference Hypothesis předpokládá, že je opylovač věrný, protože dovednosti potřebné k získání odměny z květů se u různých druhů rostlin liší a on dokáže v krátkodobé paměti pracovat zpočátku efektivně pouze s jedním „návodem“ (Lewis 1986; Woodward a Laverty 1992; Dukas 1995). Proti těmto dvěma hypotézám stojí fakt, že opylovače učení nových *handling skills* ani zvýšený *handling time* (čas potřebný k získání odměny z květu) po přeletu na jiný druh zřejmě příliš času nestojí (Woodward a Laverty 1992; Laverty 1994b; Goulson et al. 1997b) a někteří z nich jsou věrní i relativně morfologicky jednoduchým květům (Goulson a Wright 1998; Gegeer a Laverty 2004).

2.3.2 Search Image Hypothesis

Poslední hypotézou založenou na limitech nervové soustavy je Search Image Hypothesis, někdy nazývaná též Memory Limitation Hypothesis, která tvrdí, že je věrnost opylovače způsobená limitací ve zpracování, ukládání a vyvolání vizuálních informací o květu potřebných k jeho rozlišení spojených s informací o odměně, kterou poskytuje (Waser 1986). Při hledání potravy se totiž opylovači v zorném poli velmi rychle střídají podněty, o kterých nedokáže zpracovat poskytované informace. Řešením je si utvořit tzv. *search image* pro jeden typ květu, který opylovači umožní efektivně vyhledávat daný typ podle jeho unikátního vizuálního signálu (Goulson 2000; Ishii a Masuda 2014). Předpokladem platnosti této hypotézy je, že se květy jeví opylovačům kryptické (Dukas a Ellner 1993), což bylo experimentálně podpořeno (Goulson 2000; Ishii a Masuda 2014).

2.3.3 Costly Information Hypothesis

Costly Information Hypothesis předpovídá, že opylovač zůstane věrný za předpokladu, že odměna v daném druhu květu přesáhne určitou uspokojující mez, protože získávat informace o dalších typech květů by mohlo být potenciálně energeticky a časově nevýhodné. Jakmile však ve vybraném druhu květu klesne množství odměny, měl by opylovač začít zkoušet další druhy květů (Chittka et al. 1999). Takové chování je pozorováno zejména u čmeláků a nazývá se *majoring* a *minoring* (Heinrich 1979). Experimentálně bylo navíc doloženo, že se vyšší objem a koncentrace odměny pozitivně projevují na míře věrnosti (Grüter et al. 2011).

2.3.4 Resource Partitioning Hypothesis

Resource Partitioning Hypothesis může částečně vysvětlovat věrnost u sociálních druhů hmyzu, kde je jednou z adaptivních strategií rozdělit si zdroje, protože se členové kolonie vyhnou vzájemné kompetici (Hill et al. 1997). Nejvěrnější by tedy měli být jedinci ve velmi početných koloniích nebo v prostředí s vysokou kompeticí o zdroje. Pár studií skutečně dokládá, že tato hypotéza u sociálních druhů hmyzu platí (Slaa et al. 2003; Pasquaretta et al. 2019), ale nedá se využít pro věrně se chovající samotářsky žijící druhy opylovačů, kterých je nezanedbatelný podíl.

Nalézt jednu univerzálně platnou hypotézu vysvětlující věrnost je s ohledem na velké rozdíly mezi jednotlivými skupinami opylovačů obtížné. Nejpobulárnějšími bývaly v minulém století hypotézy založené na Darwinově výroku (Learning Investment Hypothesis a Learning Interference Hypothesis), ale nyní se jejich platnost zdá být naopak nejméně pravděpodobná. Převažuje názor, že reálně pŕjde v pŕípadě věrnosti o kombinaci nabízených hypotéz, protože se vzájemně nevyklučují.

2.4 Věrné skupiny opylovačů

Mezi opylovače patří zástupci mnoha taxonomických skupin, věrnost však byla zkoumána jen na části z nich. Nejvíce prací se zabývá hmyzem, zejména blanokřídlymi (Hymenoptera; Tully 2019), konkrétně včelou medonosnou (*Apis mellifera*; Wells a Wells 1983; Gegear a Laverty 2004) a různými druhy čmeláků (Gegear a Laverty 2005; Raine a Chittka 2005; Rossi et al. 2015). Dalšími sociálními věrnými blanokřídlymi jsou „bezžihadlové včely“ (Meliponini; Slaa et al. 1998; 2003). Věrné jsou také samotářské druhy včel (rody *Anthophora*, *Andrena*, *Centris*, *Megachile* a *Diadasia*; Linsley 1958; Jones 1978; Real 1983), které se však jeví méně věrné, než jejich sociální příbuzní (Bateman 1951) a náznaky věrnosti se ukazují i u vos (Müller 1996). Z dalších hmyzích řádů existují důkazy věrnosti pro motýly (Lepidoptera), konkrétně čeledi Hesperidae (Goulson et al. 1997a), Pieridae (Lewis 1989; Goulson a Cory 1993) a Sphingidae (Hirota et al. 2012). U dvoukřídlych (Diptera) byla věrnost pozorována pouze u dvou čeledí, a to Syrphidae (Goulson a Wright 1998; Hoffmann 2005) a Nemestrinidae (Valentin et al. 2006; Gao et al. 2020). Nejméně studovanou skupinou v rámci klasických hmyzích opylovačů jsou brouci (Coleoptera; De Los Mozas Pascual & Domingo 1991 cit. dle Gegear a Laverty 2001; Listabarth 1996). Z těchto vyjmenovaných hmyzích skupin se nejvěrněji chovají někteří zástupci blanokřídlych (Hill et al. 1997; Gegear a Laverty 2004). U motýlů existují protichůdné studie, některé ukazují velkou míru věrnosti (Goulson a Cory 1993), jiné existenci věrnosti popírají (Pohl et al. 2011). U ostatních skupin neexistuje dostatek dat ke srovnání s ostatními, ale dá se předpokládat, že jejich míra věrnosti bude o něco nižší než u blanokřídlych.

U obratlovců část studií ukazuje, že se věrně nechovají (Lemke 1984; Melendez-Ackerman et al. 1997), ale najdou se výjimky, které dokazují věrnost u některých druhů ptáků (konkrétně čeledi Trochilidae (Martin a Taylor 2013) a Promeropidae (Schmid et al. 2016)) a letounů (Stewart 2016), takže i tyto skupiny budou v následujících kapitolách zohledněny.

Rozdíly ve výskytu a míře věrnosti jsou podmíněny primárně druhovou příslušností opylovače, ale velkou variabilitu lze sledovat i v rámci druhu (Gegear a Laverty 2004). Vnitrodruhovou variabilitu mohou umocňovat odlišné faktory prostředí, např. vzdálenost mezi květy (Marden a Waddington 1981; Kunin 1993), druhové složení okolních rostlin (Hoffmann 2005), přítomnost parazitů (Otterstatter et al. 2005) či přítomnost dalších jedinců stejného druhu (Slaa et al. 2003). Opylovači se však rozhodují, jaké rostlině budou věrní, především na základě jejich květních znaků.

3 Znaky květu

Specializace opylovače na květy jednoho rostlinného druhu je podmíněna jeho schopností od sebe jednotlivé druhy odlišit. Z řady vizuálních znaků může pro diskriminaci květů využít například barvu (Giurfa et al. 1995), vzor (Leonard a Papaj 2011), velikost (Martin 2004) nebo tvar (Gómez et al. 2008b), které kromě věrnosti opylovače formují i jeho preference, čímž je vyvolán selekční tlak na rostliny, aby byly jejich znaky pro opylovače nápadné a snadno odlišitelné. Květní znaky se zpravidla dělí do dvou kategorií, na vizuální a olfaktorické (někdy jsou odlišovány ještě taktilní, chuťové a akustické). Následující částí práce se budou z velké části zabývat vizuální kategorií květních znaků, které jsou pro nalezení a výběr květu pro mnoho skupin opylovačů velmi důležité. Jakýkoliv typ znaku květu však může sloužit jako signál pro opylovače a tedy působit na míru věrnosti, pouze za předpokladu, že je opylovač schopen jeho rozpoznání a zpracování (Schiestl a Johnson 2013).

3.1 Barva

3.1.1 Percepce barvy

Barva květu slouží především jako signál na dlouhé vzdálenosti (Kevan 1978) a její rozpoznatelnost je závislá na barvě pozadí, oproti kterému se květ vyskytuje (Bukovac et al. 2017) a také na optickém systému opylovače, který jí vnímá.

Největší rozdíly ve vnímání vizuálních podnětů opylovači se nacházejí zejména u percepce barvy. Chromatické (barevné) vidění je postaveno na schopnosti rozlišit objekty na základě rozdílů mezi vlnovými délkami světla, které odrážejí nebo pohlcují (Menzel 1979) a disponuje jím většina skupin opylovačů. Z těch vykazujících věrné chování jsou to ptáci, hmyz a omezeně i někteří letouni. Ptačí vidění je tetrachromatické a pokrývá lidské viditelné spektrum a UV záření (Hart 2001). Naopak zrakové schopnosti opylujících letounů jsou oproti ptačím, minimálně co se týče vnímání barev, velmi omezené. Většina zástupců je barvoslepá a primárně jejich orientace probíhá pomocí jiných smyslů (von Helversen a von Helversen 1999; von Helversen et al. 2000; Hutcheon et al. 2002). Dichromaticky zřejmě vidí jen zlomek opylujících netopýrů (Müller et al. 2009) a kaloňů (Müller et al. 2007) a není zřejmé, zda toho využívají při hledání květů. U hmyzu platí, že mezi jednotlivými řády i druhy mohou být značné rozdíly ve vnímání barev. Většina opylujících druhů je vybavena trichromatickým systémem, s fotoreceptory pro zelené, modré a UV vlnové délky, ale existují též druhy s rozdílným trichromatickým nebo s tetrachromatickým a pentachromatickým (někteří motýli) systémem (Eguchi et al. 1982; Peitsch et al. 1992; revidováno v Briscoe a Chittka 2001). Rozdíly v percepci barvy nicméně nemusí vznikat pouze na základě vlastností oka, ale i při dodatečném zpracování obrazu v mozku, v případě jevu zvaného *color constancy*¹ (Faruq et al. 2013) nebo na základě změny pozorovacího úhlu, v případě iridescence (Kinoshita et al. 2008). Role iridescence jakožto květního signálu pro opylovače, je stále diskutována (Whitney et al. 2009; Van der Kooi et al.

¹ Color constancy je jev, kdy je opylovač i v případě změny světelných podmínek schopen správně identifikovat barvu květu, ač se mu jeví jinak. Např. bílý květ pod oranžovým světlem se může jevit stejně jako oranžový pod bílým (Faruq et al. 2013).

2014; Whitney et al. 2016; Garcia et al. 2019). Dle Whitneyho et al. (2016) by mohla určitá přirozená míra iridescence zvyšovat rozpoznatelnost květu a následkem toho i věrnost opylovače.

3.1.2 Ptáci (Aves)

Velmi dobré chromatické vidění a schopnost se velmi rychle učit vizuální vlastnosti odměňujících květů předurčuje ptáky potenciálně k vysoké míře věrnosti na základě barvy (Jelbert et al. 2014). Je proto velmi překvapivé, že většina opylujících ptáků věrná není nebo pouze v omezené míře s pár věrnými výjimkami (Murcia a Feinsinger 1996; Melendez-Ackerman et al. 1997; Hersch a Roy 2007; Martin a Taylor 2013; Schmid et al. 2016). Nízká až neexistující míra věrnosti může být způsobena jejich teritoriálním chováním (Kodric-Brown a Brown 1978) nebo trapliningem² (Temeles et al. 2006). Při výběru potravy se navíc řídí přednostně jejím umístěním a až poté vizuálními signály (Hurly et al. 2010; Tello-Ramos et al. 2014), v některých případech ani nevykazují preference k barvě (Miller a Miller 1971).

3.1.3 Letouni (Chiroptera)

Chování letounů při návštěvách květů odpovídá ptačímu. Navštěvují odměňující květy ve svém teritoriu, které si brání nebo využívají trapliningu (Lemke 1984), což vede obecně k nízké věrnosti. Navíc se vzhledem k jejich zrakovým omezením dá očekávat, že barva bude mít na věrnost letounů minimální až žádný vliv, i když nebyla zatím doposud v souvislosti s věrností studována.

3.1.4 Hmyz (Insecta)

U hmyzu se barevné vidění objevilo dlouho před vznikem krytosemenných rostlin (Labandeira a Sepkoski 1993; Chittka 1996), z čehož lze usuzovat, že se na základě barvy rostliny mohly stát pro ně atraktivní teprve poté, co přizpůsobily své vizuální signály jejich optickému systému (Chittka 1997; Dyer et al. 2012).

Blanokřídlí (Hymenoptera)

Ze studií na blanokřídlých vyplývá, že z hlediska závislost věrnosti na barvě mohou být i mezi příbuznými zástupci podstatné rozdíly (Wells a Rathore 1994; Gegear a Laverty 2004). Vliv barvy na věrnost byl zatím dokázán u různých druhů sociálních včel (Wells et al. 1983; Slaa et al. 2003), čmeláků (Gegear a Laverty 2004; 2005) a samotářských včel (Real 1983).

Historicky se z nich nejvíce pozornosti věnuje včele medonosné (*Apis mellifera*), která vykazuje na základě barvy poměrně značnou individuální věrnost (Wells et al. 1983). Tato věrnost se nezakládá na výrazné preferenci k jedné z testovaných barev, ale může být předurčena poslední barvou, kterou dělnice navštívily při tréninku před samotným pokusem (Gegear a Laverty 2004). K pokusům byly využity v několika studiích shodně žluté a modré květy (Wells et al. 1983; Hill et al. 1997; Gegear a Laverty 2004). Specializace včely medonosné k jedné z nabízených barev byla tak silná, že frekvence, kvalita, kvantita odměny, pach ani volby jedinců ze stejného úlu na věrnost pro zvolenou barvu

² Traplining je potravní strategie, při které opylovači navštěvují odměňující květy za sebou opakovaně v předvídatelném pořadí (Tello-Ramos et al. 2015).

nepůsobily (Wells a Wells 1983; Wells et al. 1983; Hill et al. 1997) a oproti čmelákům jí přeorientování na druhou barvu stálo dvakrát více návštěv (Gegeer a Laverty 2004). Procentuálně její věrnost přesahovala 95 % (Wells et al. 1983; Gegeer a Laverty 2004). Takto silná věrnost barvě by mohla být unikátní pro včelu medonosnou, protože jiný zástupce rodu *Apis*, druh *Apis cerana indica*, se v podobně navržených pokusech věrně nechová (Wells a Rathore 1994).

Čmeláci (*Bombus sp.*) představují vůči včele medonosné méně věrnou skupinu, pokud se nabízené květy liší pouze v barvě (Gegeer a Laverty 2004; 2005), ale mohou být věrní různým, i pro ně méně atraktivním barvám, jako je bílá (Brown a Clegg 1984). Shodně se včelou medonosnou nevykazují preference ani pro jednu z nabízených barev (opět modrá nebo žlutá), ale na rozdíl od ní barva posledních navštívených květů před pokusem jejich výběr neovlivňuje (Gegeer a Laverty 2004). Ani zvýšení počtu nabízených barev chování nemění (Gegeer a Laverty 2001). Samotné barvě bylo věrných jen 32,5 % zkoumaných čmeláků, ale pokud se k ní přidá další květní znak, dosáhla míra věrnosti už 98 % (Gegeer a Laverty 2005).

Z dalších sociálních blanokřídlých se věrnost studovala u „bezžihadlových včel“ (tribus Meliponini; *Trigona dorsalis* a *Oxytrigona mellicolor*), jejichž chování dosahuje vysoké variability, od úplně náhodného po plně věrné. Míra věrnosti závisí na barevné odlišnosti květů (Slaa et al. 2003).

U dalších zástupců sociálních blanokřídlých se věrnost nestudovala. Ani u samotářských včel není souvislost mezi věrností a barvou uspokojivě dokumentována. Tento vztah byl testován na dvou různých druzích rostlin (s bílými a žlutými květy), proto nelze s jistotou tvrdit, že je u nich věrnost založena pouze na barvě (Real 1983).

Motýli (*Lepidoptera*)

Motýli naplňují všechny předpoklady pro věrné chování na základě barvy, díky kombinaci velmi dobrého chromatického vidění, schopnosti si během pár pokusů spojit barvou s odměnou (Swihart a Swihart 1970; Weiss 1997) a přednostní orientaci na základě vizuálních signálů (Omura a Honda 2005; Balkenius a Kelber 2006). Přesto nejsou závěry všech studií ohledně působení barvy na věrnost pozitivní (Pohl et al. 2011; Hirota et al. 2012). U motýlů byla věrnost testována s více barevnými páry květů než u blanokřídlých. Neprokázala se u páru modrých a bílých (Pohl et al. 2011), ale prokázala se u jednoho z několika zkoumaných druhů motýlů u páru žlutých a oranžových (Pohl et al. 2011; Hirota et al. 2012) a také u modrých a červených květů (Goulson a Cory 1993). Stejně jako u blanokřídlých by mohla být míra věrnosti založená na druhové příslušnosti opylovače, což dokazuje pokus na hybridech dvou druhů rostlin, které se lišily mezi sebou v barvě (a také vůni, která však výsledky neovlivnila). Lišajové (rod *Theretra*) se chovali věrně k jedné z variant, zatímco otakárci (rod *Papilio*) ne, i když vykazovali preference pro oranžově zbarvené květy (Hirota et al. 2012). Bělásci (rod *Pieris*) byli věrní jedné ze dvou nabízených barevných variant bez preferencí k jedné z nich. Vysoké procento dosažené věrnosti mohlo být způsobeno tím, že někteří jedinci ani nevyzkoušeli druhou barevnou variantu (Goulson a Cory 1993). Tendence držet se prvního odměňujícího druhu květu se u motýlů

neobjevila poprvé (Lewis 1986). Při testování pylu nacházejícího se na bliznách dvou druhů rostlin a jejich variant opylovaných několika motýly (*Colias philodice*, *Pieris rapae*, *Danaus plexippus*, *Polites peckius* a *Papilio polyxenes*), byly odlišné druhy/varianty kontaminované cizím pylem v různé míře, nejméně však bílé a červené květy (Levin 1969). Mohlo by se jednat o formu věrnosti k těmto barvám, ale výsledky studie nelze považovat za směrodatné, jelikož květy mohl navštěvovat i jiný hmyz a barva nebyla od ostatních znaků oddělena.

Dvoukřídlí (Diptera)

Opylující zástupci dvoukřídlých umí dobře rozlišovat barvy (Troje 1992; Valentin et al. 2006), ale květy si nevybírají pouze na základě nich, například pro zástupce z rodu *Nemestrinus* je při výběru podstatná i vůně (Gao et al. 2020). Důležitou skupinou opylovačů v rámci tohoto řádu jsou pestřenky (Syrphidae), které většinou mají silné preference pro žlutou barvu (Sutherland et al. 1999; Campbell et al. 2010; An et al. 2018), i když jsou schopné se naučit létat i na některé jiné barvy, pokud jsou dostatečně světlé (Campbell et al. 2010; An et al. 2018). Naopak zástupci z rodu *Bombylius* preferují fialově, modře a bíle zbarvené květy (Kastinger a Weber 2001). V ojediné studii věrnosti od Goulsona a Wrighta (1998) vykazovaly dva sledované druhy pestřenek (*Episyrphus balteatus* a *Syrphus ribesii*) významnou úroveň věrnosti, bez preference pro jeden z barevným morfotypů (bílá a fialová) rostliny *Lobularia maritima*. Další spíše spekulativní důkaz věrnosti lze nalézt u *Prosoeca* sp. (Nemestrinidae), která létala pouze na modré umělé květy, což ale mohlo být způsobeno tím, že se před pokusem živila na modře kvetoucí *Agapanthus campanulatus* (Valentin et al. 2006).

Brouci (Coleoptera)

Brouci (Coleoptera) jsou z hlediska věrnosti velmi opomíjenou skupinou, existují sice studie, které dokazují věrnost u různých druhů (např. De Los Mozas Pascual & Domingo 1991 cit. dle Gegear a Laverty 2001; Englund 1993; Listabarth 1996), ale vliv samotné barvy nebyl zkoumán. U opylujících brouků je alespoň prokázáno barevné vidění (Doring et al. 2012) a přednostní výběr květů podle barvy (Dafni et al. 1990), takže by se věrnost na ní potenciálně mohla zakládat.

Důležitost barvy pro opylovače a míra věrnosti s ní spojená se pohybuje na škále začínající u letounů, kteří se podle barvy prakticky neorientují a ani příliš věrní nejsou, přes pestřenky, které barvu využívají, ale jejich věrnost není úplná, až po včely, pro které je barva zřejmě naprosto klíčovou vlastností. Právě díky značné části opylovačů, kteří zakládají hledání a výběr květů na barvě, může její rozmanitost u květů představovat jednu ze spolehlivých strategií rostlin, jak přímo působit na míru věrnosti a žádaného vnitrodruhového přenosu pylu (Gumbert et al. 1999). I přes značnou atraktivitu barvy i jakožto pokusného znaku stále existují skupiny opylovačů (zejména Coleoptera a Diptera), u kterých její vliv na věrnost nebyl dostatečně prozkoumán.

3.2 Vzor

Barevné tečky, středy, vzory a linky na květech jsou mezi krytosemennými rostlinami běžné. Lze je funkčně rozdělit na tmavé skvrny napodobující potenciální partnery opylovačů, mimiky tyčinek a nektarové či pylové návodníky (Dafni a Giurfa 1999). První dvě skupiny lákají opylovače na základě klamu, kdežto návodníky pomáhají s navedením naivních i zkušených opylovačů k odměnám, čímž snižují jejich *handling time* (Dinkel a Lunau 2001; Leonard a Papaj 2011; Hansen et al. 2012). Pro věrnost je zároveň se sníženým *handling time* podstatné, že vzory též zvyšují schopnost opylovačů nalézt a rozlišit květy (Koski a Ashman 2014).

Hmyzí část opylovačů disponuje relativně slabým obrazovým rozlišením, které neumožňuje vzory z větší dálky rozeznat (Vorobyev et al. 1997). Vzory proto slouží převážně jako signály pro komunikaci s opylovači na krátkou vzdálenost, tedy v situaci, kdy se jedinec ke květu významně přiblížil nebo na něm přistál. Přesto však paradoxně existují některé vzory, které lákají opylovače i z dálky (Koski a Ashman 2014).

Květinové vzory se nacházejí ve dvou částech spektra, viditelném a ultrafialovém (UV) a rostliny mohou mít oba typy zároveň (Koski 2020). Efekt UV vzoru je podmíněný schopností opylovačů ho vnímat. Z věrných skupin opylovačů vidí v UV vlnových délkách ptáci (Herrera et al. 2008), hmyz (Chittka et al. 1994) a pravděpodobně také někteří letouni (Winter et al. 2003; Müller et al. 2009), u nichž ale není zcela jasné, jestli této schopnosti při hledání květů využívají.

Pro rostliny je z evolučního hlediska poměrně jednoduché vzor květu, ať už barevný nebo UV, změnit prostřednictvím mutace v jednom lokusu (Owen a Bradshaw 2011), čímž mohou manipulovat s návštěvností svých květů skupinami opylovačů, přenosem pylu a v důsledku si zajistit i věrné chování. Reálným příkladem, jak může odlišný vzor v rámci jednoho druhu přinést velké změny, je případ máku vlčího (*Papaver rhoeas*), který v Izraeli neodráží UV, má černý střed a opylují ho brouci (Dafni et al. 1990), ale v Evropě odráží UV záření, nemá černý střed a opylují ho blanokřídlí a dvoukřídlí (Proctor a Yeo 1973).

3.2.1 Ptáci (Aves)

Efekt vzoru na věrnost není u ptáků znám. Zdá se ale, že je vzor pro tyto opylovače spíše nevýznamný, protože je jejich chování více podmíněno umístěním květu v prostoru než vizuálními znaky (Hurly et al. 2010) a ke správnému umístění zobáku je místo vzoru navádí spíše tvar trubky a okvětních lístků (Smith et al. 1996). Většina ptáky opylovaných květů navíc UV záření uniformně pohlcuje (Papiorek et al. 2016).

Přesto existují u kolibříků (Trochilidae) výjimky, které vzor při výběru květů používají a mají pro něj preference. Například ve studii Wasera a Price (1985) ke květům s výraznějšími návodníky a ve studii Medela et al. (2003) k menším návodníkům ve tvaru srdce. U některých kolibříků by se mohly tyto preference k návodníkům vyskytovat, protože pro vznášející se opylovače může být obtížnější trefit se správně do květu.

3.2.2 Hmyz (Insecta)

Blanokřídlí (Hymenoptera)

Blanokřídlí jsou i v případě vzorů nejprostudovanější skupinou, přesto neexistuje příliš mnoho studií, které by se samotným působením vzorů na věrnost zabývalo. Co se týče preferencí, ví se, že blanokřídlí preferují UV vzory, oproti UV uniformním květům (Jones a Buchmann 1974). V určitých případech nepřítomnost UV vzoru dokonce způsobí, že se stanou květy tak neatraktivní, že dojde k velké až úplné redukci jejich návštěvnosti (Welsford a Johnson 2012; Horth et al. 2014), což by mohlo mít spojitost se zjištěním, že méně výrazné nektarové návodníky zvyšují *handling time* (Waser a Price 1985). Včela medonosná preferuje konkrétně kruhový vzor a vzor s přerušovanými nebo tečkovanými linkami (Free 1970b). U čmeláků byly pozorovány preference k umělým květům s větším středem, ke středu s barvou podobnou pylu (Heuschen-Geier et al. 2005) a k paprskovitému vzoru (Orban a Plowright 2013). Bezžihadlové včely (Meliponini) preferují též paprskovitý vzor a navíc tmavé středy květů a periferní tečkování (Biesmeijer et al. 2005).

Přímo věrnosti se u blanokřídlých týkají tři studie s UV vzory. Dvě z nich se zabývaly čmeláky, kde byla věrnost zaznamenána k umělým květům s paprskovitým, kruhovým či tečkovaným vzorem oproti jednobarevným (Leonard a Papaj 2011; de Jager et al. 2017). Pokud se staly vzorované květy najednou neodměňující, v obou případech je čmeláci navštěvovali vytrvaleji, než pokud se neodměňujícími staly květy jednobarevné. V rámci vzorů měl navíc kruhový vzor výraznější pozitivní vliv na efektivitu sběru potravy a čmeláci se jej učili rychleji oproti tečkovanému (de Jager et al. 2017).

Jedinci včely medonosné a samotářské včely (*Centris pallida*) přednostně navštěvovaly jeden ze dvou druhů příbuzných podobně vypadajících rostlin lišících se v přítomnosti vzoru (*Cercidium floridum* s UV vzorem a *Cercidium microphyllum* bez UV vzoru), ale tyto výsledky je potřeba brát s rezervou, protože se oba druhy liší ještě v dalších vlastnostech.

Motýli (Lepidoptera)

U motýlů velká část studií testuje vliv vzoru na chování na lišajích (Sphingidae), ale ne ve spojitosti s věrností. Minimálně některé druhy lišajů od sebe nedokáží odlišit květy bez a s UV vlastnostmi (Telles et al. 2016), ale mají preference ohledně vzorů ve viditelném spektru. Preferují květy se vzory oproti jednobarevným, určité barvy vzoru a také tvar vzoru, nejvíce paprskovitý nebo kruhovitý (Kelber 1997; 2002; Goyret 2010; Goyret a Kelber 2012). Pro lišaje se zdá být vzor květu důležitější než jeho barva, na rozdíl od jiné skupiny motýlů, otakárků (Hirota et al. 2019). Vysvětlením může být, podobně jako u ptáků, že pro vznášející se opylovače s dlouhými sosáky může být bez návodníků obtížné trefit se správně do květu, proto by pro vzorované květy měli mít preference a potažmo jim být i věrni.

I přes soustředění výzkumu ohledně vzoru na lišaje, paradoxně jediný přímý důkaz věrnosti pochází ze studie na denním motýlovi, běláskovi *Pieris rapae*. Vzor v podobě tečky uprostřed květu

zvýšil věrnost umělým květům vůči jednobarevným. Navíc si motýli souvislost tečky a nektaru rychle spojili a jejich efektivita sběru potravy se zlepšila (Kandori a Ohsaki 1998).

Dvoukřídli (Diptera)

Ač u dvoukřídlelých neexistují studie zaměřené na vztah věrnosti a vzoru, dá se říct, že volba, na který květ přistanou, poměrně značně závisí na přítomnosti vzoru v UV anebo viditelném spektru (Valentin et al. 2006; Hansen et al. 2012), i když existují i výjimky (Campbell et al. 2010). U vzoru je pro dvoukřídlelce důležitý i jeho typ (Dinkel a Lunau 2001), komplexnost (Jager a Ellis 2012), barva (Valentin et al. 2006) nebo naopak barva zbytku květu (Dinkel a Lunau 2001). Květy bez návodníků jsou pro některé dvoukřídlelce stále atraktivní, ale jen zřídka dochází ke správnému kontaktu sosačky a okvětní trubky (např. Hansen et al. 2012).

Brouci (Coleoptera)

Brouci opět zůstávají poměrně opomenutou skupinou. Určité náznaky, že i pro ně jsou vzory důležité, přichází v práci Dafniho et al. (1990), kde samci z rodu *Aphricoma* preferovali červené umělé modely s tmavým středem oproti celočerveným modelům nebo modelům s přilepenou samicí uprostřed. Tato vizuální konfigurace odpovídá vzhledu čtyř druhů rostlin (*Anemone coronaria*, *Papaver rhoeas*, *Ranunculus asiaticus*, *Tulipa agenensis*), které brouci normálně opylují. Oproti tomu stojí například studie na tribu Hopliini, jehož zástupci sice v přírodě létají na květy s nápadnými tmavými středy, ale při pokusu na umělých vyšlo, že si vybírají na základě barvy květů, nikoliv vzoru (Johnson a Midgley 2001). Jaký je však vliv vzoru na věrnost, prozatím u brouků zkoumán nebyl.

Vzory jsou tedy jedním z podstatných vizuálních znaků určujících výběr květu zejména u hmyzí části opylovačů. Jejich efekt na věrnost zatím nebyl, na rozdíl od preferencí, ve větší míře testován. V několika málo provedených studiích na blanokřídlelých a motýlech byl však vždy vliv vzoru na věrnost pozitivní, proto se dá očekávat, že by tomu tak mohlo být i u dalších hmyzích opylovačů.

3.3 Velikost

Vzhledem k tomu, jak se dá velikost dobře manipulovat v laboratorních podmínkách a většímu počtu studií zabývajících se preferencemi, je až překvapující, že ohledně samostatného vlivu na věrnost, toho není příliš známo. Často bývá vliv velikosti na věrnost propojen s dalšími znaky, takže její samostatný vliv nelze spolehlivě hodnotit (Jones 1978; Gegear a Laverty 2005; Martin a Taylor 2013).

Velikost květu hraje důležitou úlohu při lákání opylovačů. Větší velikost květů plní úlohu atraktantu na delší vzdálenosti a ve většině případů koreluje s množstvím a koncentrací nektaru (Fenster et al. 2006), produkcí pylu (Gómez et al. 2008a) či obojího (Ortiz et al. 2021), což z ní činí pro opylovače poměrně spolehlivý prediktor odměny. S odměnou si ji umí spojit nezávisle na dalších znacích květu (Blarer et al. 2002).

Pro mnoho opylovačů jsou atraktivní velké květy (Fenster et al. 2006; Venail et al. 2010), možná právě na základě očekávání velké odměny. Ovšem vzácněji naivní jedinci volí květy na základě velikosti náhodně (Free 1970b; Blarer et al. 2002) nebo dokonce preferují menší květy (Sutherland et al. 1999).

3.3.1 Ptáci (Aves)

Na rozdíl od předchozích vizuálních znaků, jejichž vliv na ptačí věrnost nebyl potvrzen, lze konstatovat, že velikost květu by se na věrnosti mohla podílet. Nejenže kolibříci preferují umělé květy s větší korunou (Fenster et al. 2006), ale v jedné z mála studií, která u nich prokázala určitou míru věrnosti, by mohla být jedním z rozhodujících znaků právě velikost. I když nelze stoprocentně dokázat, že jejich chování bylo založeno právě na ní, kolibříci preferovali a byli věrní pouze větší ze dvou pokusných rostlin, *I. nelsonni* (Martin a Taylor 2013).

3.3.2 Letouni (Chiroptera)

U opylujících netopýrů sice studie o věrnosti v souvislosti s velikostí chybí, ale velikost je pro ně při echolokaci důležitá. Používají jí v kombinaci s pachem a tvarem zejména k nalezení květů na kratší vzdálenosti (von Helversen a von Helversen 2003; Gonzalez-Terrazas et al. 2016b). Květy navíc od sebe pouze na jejím základě umí odlišit (Simon et al. 2006) a dokonce jsou pro ně některé velikosti atraktivnější (von Helversen 2004).

3.3.3 Hmyz (Insecta)

Velikost květů u hmyzu výrazně ovlivňuje *searching time* (čas strávený hledáním květů). Například malé květy (8 mm) byly čmeláky hledány dvakrát déle, než velké květy (28 mm) (Spaethe et al. 2001b). Tato snadnější detekce velkých květů by mohla působit na preference a věrnost, nicméně jak již bylo řečeno výše, preference hmyzu nejsou ohledně velikosti květů sjednocené.

Blanokřídlí většinou preferují větší květy (Schemske a Bradshaw 1999; Martin 2004). Kromě preferencí se u nich studovala i věrnost, ale pouze provázaně s dalšími květními znaky. Například kombinace barvy a velikosti květu zvýšila u čmeláků míru věrnosti oproti situaci, kdy se květy lišily pouze v barvě (Gegear a Laverty 2005) a ve studii zaměřené na vzory, kde se prezentované druhy

Cercidium floridum a *C. microphyllum* lišily ještě značně ve velikosti, se pozorování jedinci včely medonosné a *Centris pallida* chovali též věrně (Jones 1978).

I některé druhy lišajů preferují velké květy (Mothershead a Marquis 2000; Venail et al. 2010), případně jejich jednu konkrétní velikost (Kelber 1997). Hierarchicky je při rozhodování pro lišaje velikost důležitějším znakem než tvar nebo barva (Kelber 1997; Kaczorowski et al. 2012), na rozdíl od otakárků, pro které je důležitější barva než velikost, i když mají preference pro velké květy (Vaidya 1969).

U dvoukřídlých se také vlivem velikosti na věrnost dosud nikdo nezabýval. U pestřenek se navíc ukazují protichůdné preference. *Episyrphus balteatus* preferuje malé květy (Sutherland et al. 1999), naopak rody *Allograpta* sp., *Criorhina* sp., *Eristalis* sp., *Heliophilus* sp. a *Linnaemya* sp. velké (Conner a Rush 1996; Glaetli a Barrett 2008).

Brouci jsou též z hlediska vlivu velikosti na věrnost opomenutí, ale jsou u nich známy preference k velkým květům (Dafni 1997).

3.4 Tvar

Nejčastěji se pod slovem tvar zamýšlí obrys květu, ale pro účely této práce k němu zahrnu též symetrii a rozměry korunní trubky, které jsou s ním úzce propojené.

Obrys květu je jedním ze znaků ovlivňujících výběr a druhové složení opylovačů, kteří budou květ navštěvovat (Gómez et al. 2008b; Owen a Bradshaw 2011). Ačkoliv si ho opylovači umí nezávisle na ostatních znacích spojit s odměnou (Cepero et al. 2015; Solvi et al. 2020), není obrys na rozdíl od velikosti příliš spolehlivým signálem pro její množství či kvalitu (Ortiz et al. 2021), i když se najdou výjimky (Gómez a Perfectti 2010).

Naopak efekt symetrie na chování opylovačů je diskutabilní, často se uvádí, že jsou symetrické květy opylovači preferovány (Møller 1995; Møller a Sorci 1998; Wignall et al. 2006), ale v části z těchto studií je symetrie propojena ještě s dalšími květními vlastnostmi, které jsou samy o sobě pro opylovače atraktivní (velikost, množství odměny). Další skupina studií naopak tvrdí, že opylovači nemají preference k symetrickým ani asymetrickým květům (Midgley a Johnson 1998; West a Lavery 1998), nicméně *handling time* na symetrických květech je kratší než na asymetrických (West a Lavery 1998), což by u jejich opylovačů mohlo znamenat větší sklon k věrnosti. Dále se mezi sebou porovnávají různé typy symetrických květů, pro jednu část opylovačů jsou atraktivnější aktinomorfní (Wignall et al. 2006) a pro další část zygomorfní (Rodríguez et al. 2004).

Rozměry (délka a šířka) korunní trubky také ovlivňují chování opylovačů. Délka trubky u některých rostlin koreluje s produkcí nektaru (Gómez et al. 2008a), proto by se na dlouhé trubky měli mít opylovači tendenci specializovat, za předpokladu, že z nich dokáží odměnu získat. Tomu odpovídá, že si často opylovači délku trubky vybírají na základě délky vlastního sosáku (Inouye 1980; Tiple et al. 2009). Pro rostliny neplní délka trubky pouze roli atraktantu, ale má přímý význam pro přenos pylu, protože při příliš krátkých trubkách oproti sosákům se blizny nedostávají do kontaktu s tělem opylovače a nedochází k opylení. Šířka korunních trubek má vliv zejména na opylovače patřící mezi obratlovce.

3.4.1 Ptáci (Aves)

U ptáků je více než obrys nebo symetrie květu podstatný tvar jeho korunní trubky vzhledem ke tvaru zobáku (Temeles et al. 2009), protože navádí k odměně. Kolibříci preferují užší trubky (Muchhala 2007), ale ve studii Melendez-Ackermana et al. (1997) byli kolibříci věrní druhu rostliny se širšími a kratšími trubkami, což však mohlo být zapříčiněno vyšší produkcí nektaru a atraktivnější barvou.

3.4.2 Letouni (Chiroptera)

Tvar plní u echolokujících netopýrů podobnou funkci jako velikost. Slouží k rozlišení květů na kratší vzdálenosti a navedení ke zdroji potravy (von Helversen a von Helversen 1999; von Helversen et al. 2003; Gonzalez-Terrazas et al. 2016a). Některé květy opylované netopýry jsou opatřeny specifickými tvary nebo dokonce speciálními květními strukturami, které jsou pro ně nápadné (von Helversen a von Helversen 1999; Winter a von Helversen 2001; Aguilar-Rodríguez et al. 2019), kdežto jim

příbuzné druhy rostlin, které opylují kaloni, tyto struktury nemají (Winter a von Helversen 2001). Ovšem dopad takových útvarů na věrnost není známý. Znamé jsou pouze preference k širším květním trubkám, protože lépe navádějí netopýrům tlamy k odměně (Muchhala 2007).

3.4.3 Hmyz (Insecta)

U hmyzu nejspíše tvar na věrnost pozitivní vliv nemá nebo alespoň ne v takové míře jako předcházející znaky. Učení rozlišování květů pouze na základě tvaru květu mu trvá déle a následné rozhodování je pomalejší než, když má k dispozici najednou více znaků květu (Kulahci et al. 2008).

Ač se rozlišování stává spolehlivým až v případě obrysů s přehnaně zvýrazněnými křivkami (Yoshioka et al. 2007), hmyz vykazuje k obrysům preference. Blanokřídlí preferují květy s úzkými, ostřeji vypadajícími korunními lístky a rozeklanějším obrysem (Free 1970b; Anderson 1977; Yoshioka et al. 2007; Gómez et al. 2008b). Ovšem bezžihadlová včela (*Trigona* sp.) si po předložení květů lišících se obrysem vybírala náhodně (Slaa et al. 1998). Též část jedinců včely medonosné se chovala náhodně pokud nabízené tvary obsahovaly stejnou odměnu. Po rozrůznění odměn se jedinci snažili specializovat na květy s největší odměnou, ale při výběru se pletli častěji, než když odměňující květy měli diskriminovat na základě barvy (Lamb a Wells 1995). Motýli také preferují rozeklaný obrys (Levin 1969; Herrera 1993), ale v okamžiku, kdy byla na lišajích (*Manduca sexta*) testována přímo věrnost, nebyli věrní žádnému z nabízených tvarů, dokonce naopak přelétali častěji mezi nepodobnými tvary (Kaczorowski et al. 2012). Z dvoukřídlých preferují dlouhosokovití (Bombyliidae) květy se širokými překrývajícími se korunními lístky a pestřenky (Syrphidae) určité typy tlustých i tenkých korunních lístků (Gómez et al. 2008b). Brouci z hlediska obrysu nediskriminují (Gómez et al. 2008b).

Co se týče symetrie, mají včely medonosné preference k aktinomorfním květům (Wignall et al. 2006) a čmeláci a brouci k zygomorfním (Dafni 1997; Rodríguez et al. 2004). Ze studie Kozuharove (2018) vyplývá, že čmeláci jsou relativně věrní bilaterálně symetrické *Onobrychis pindicola*, ale zde mohlo rozhodování ovlivňovat množství dalších květních znaků, takže vliv symetrie na věrnost není průkazný.

I vlastnosti květní trubky mají vliv na výběr květu, který většinou koresponduje s délkou sosáku. Na základě délky si vybírají například čmeláci (Inouye 1980) a motýli. Otakárkovití (Papilionidae) preferují velmi dlouhé trubky na rozdíl modráskovitých (Lycaenidae), kteří navštěvují přednostně květy úplně bez ní (Tiple et al. 2009). Výjimku z tohoto pravidla tvoří někteří lišajové, kteří i přes dlouhé sosáky preferují krátké trubky (Venail et al. 2010).

3.5 Další vlastnosti květů

Výběr v této práci probíraných vizuálních znaků květů není reprezentativní, v čem všem se mohou květy lišit, ale orientuje se na ty znaky, o kterých lze najít dostatečné množství studií zabývajících se věrností, případně jiným chováním opylovačů, které s věrností souvisí. Na věrnost ovšem může působit mnoho dalších znaků. Z těch vizuálních jsou prozatím ve studiích opomenuté znaky jako „lesk“ (gloss/mirror-like reflectance) a „halo“ (van der Kooij et al. 2017; Moyroud et al. 2017), orientace květu nebo charakter tyčinek. Opylovači však na květu nevnímají pouze vizuální znaky, ale i další vlastnosti, jako například vůni nebo odměnu.

3.5.1 Tyčinky

Podoba tyčinek je mezi druhy rostlin a někdy i v rámci nich rozdílná, proto se tyčinky dají využít jako signál pro opylovače, navíc jejich délka a tvar ovlivňují *handling time*. Delší tyčinky *handling time* zvyšují (Cakmak et al. 2009), což může mít negativní vliv na věrnost. Tuto domněnku podporuje studie Husbanda a Barretta (1992) na několika morfortypech rostliny *Eichhornia paniculata*. Zda byli opylovači věrní, záviselo na tom, jestli sbírali primárně nektar (*Ancyloscelis* sp., *Florilegus* sp. a nespécifikované druhy motýlů) nebo pyl (*Trigona* sp.). Věrní byli pouze ti, kteří sbírali pyl, a to buďto morfortypům se středně dlouhými nebo krátkými tyčinkami oproti těm s dlouhými. Druhý případ možné věrnosti k určitému typu tyčinek přináší studie na druhu *Salvia cyclostegia*. U květů, kde byly tyčinky experimentálně odebrány, se sice snížil čas strávený hledáním odměny, ale snížila se zároveň pravděpodobnost, že se čmelák bude vůbec pokoušet odměnu v podobě nektaru nalézt. Nabízením vysvětlením je, že jsou tito jedinci věrní rostlinám s ponechanými tyčinkami (Zhang et al. 2011).

3.5.2 Vůně

Vůně je velmi významná při ovlivňování chování opylovače, a to hned v několika směrech. Od zvyšování atraktivity (Honda et al. 1998) a rozpoznatelnosti květu (Wright et al. 2005; Riffell et al. 2008) po signál k přistání nebo krmení (Raguso a Willis 2002; Andersson a Dobson 2003). V některých případech je dokonce vůně pro opylovače srovnatelně důležitá či důležitější než vizuální znaky květu (Wells a Wells 1985; Gao et al. 2020), zejména v případech, kdy se na vizuální znaky nedá příliš spoléhat, tedy například za zhoršených světelných podmínek (Raguso a Willis 2002). Stejně jako některé vizuální znaky, je i vůně s množstvím získané odměny v určitých případech propojená a slouží jako dobrý prediktor odměny (Knauer a Schiestl 2014). Mnoho opylovačů má k vůni vrozené preference nebo si je procesem učení snadno utvoří (Andersson 2003; Cunningham et al. 2004; Riffell et al. 2008), případně se stane věrnými. Například v experimentu s jednobarevnými umělými květy se staly včely medonosné věrné buď skořicové nebo mátové vůni a to bez viditelných preferencí pro jednu z nich (Wells a Wells 1985). Také bezžihadlové včely byly v určité míře věrné vůni (Slaa et al. 1998). Vůně může také v kombinaci s vizuálním znakem zvyšovat míru věrnosti, jako je tomu v případě čmeláků v několika studiích (Gegear a Laverty 2005; Kulahci et al. 2008).

3.5.3 Nektar

Bez odměny obsažené v květech by nebylo věrných opylovačů, protože by ztratili převážnou část motivace se k takovým květům vracet. U věrných opylovačů je ale pozoruhodné, že si ne vždy vybírají výživově nejlepší květy, protože je pro ně důležitější jiná jejich vlastnost nebo jistota odměny (Real 1981; Waddington et al. 1981; Wells a Wells 1984). Nektar představuje jednu z možných odměn a dokáže být ve svých vlastnostech (kvantita, kvalita) poměrně variabilní, což otevírá prostor pro opylovače k určité selektivitě při výběru navštěvovaných květů. Kvantita neboli objem nektaru je velmi často korelována s dalšími květními znaky (např. velikostí nebo délkou korunní trubky).

Studie s nektarem se často uskutečňují na umělých květech s nereálně vysokými objemy nektaru, které mohou výsledky zkreslovat a činit opylovače věrnějšími (Grüter et al. 2011). Spodní hranice objemu nektaru, kdy jsou ještě opylovači věrní, může být poměrně nízká. Soumračník *Thymelicus flavus* byl věrný květům, které obsahovaly přirozeně malé množství nektaru, často menší než 0,1 μ l (Goulson et al. 1997a). Pro čmeláky je naopak objem nektaru 0,1 μ l zřejmě příliš nízký a v některých případech dokonce zastavuje hledání potravy. Hodnota 0,4 μ l už jako dostatečná motivace stačí (Waddington et al. 1981). Kvalita nektaru neboli koncentrace cukrů se zdá být pro některé opylovače důležitější než její objem. Blanokřídlí preferují koncentrovanější nektar a na změnu koncentrace reagují rychleji než na změnu objemu (Loo a Bitterman 1992; Cnaani et al. 2006). Pokud byly proti sobě postaveny koncentrace o 13 % a 40 %, tak se čmeláci téměř výhradně soustředili na 40% nektar (Cnaani et al. 2006). Včela medonosná byla téměř úplně věrná jednomu z umělých květů, pokud byla koncentrace odměny 34 % (Hill et al. 1997) a podobně dopadl i věrný *Thymelicus flavus*, který navštěvoval květy s koncentrací v rozmezí 30 - 50 % (Goulson et al. 1997a). U bezžihadlové včely *Trigona dorsalis* pozitivně korelovala míra věrnosti s koncentrací odměny, tedy při postupném zvyšování koncentrace z 20 % na 35 % a na 50 % stoupala mírně i věrnost. Naopak bezžihadlová včela *Oxytrigona mellicolor* vůbec nerozlišovala mezi 35 a 50 % nektarem (Slaa et al. 2003).

4 Shrnutí

Ač je věrnost dlouho zkoumané chování, zaznamenané poprvé již Aristotelem v období antiky (Grant 1950), zůstává až do dnešní doby mnoho nezodpovězených otázek a mezer v jejím poznání. Adaptivnost věrnosti pro opylovače i přes množství hypotéz zůstává neobjasněna a není známo ani zastoupení věrnosti napříč všemi skupinami opylovačů. Pro nedostatek studií pracujících s jednotlivými znaky a faktu, že část z nich neodděluje preference od věrnosti, je navíc obtížné zodpovědět na otázku, kterými všemi květními znaky může rostlina věrnost ovlivnit a v jaké míře tyto znaky na věrnost působí.

Většina studií věrnosti opylovačů se soustředila zejména na blanokřídlé (především na různé druhy čmeláků a včelu medonosnou) a menší, ale pořád významná část, na motýly, díky čemuž o těchto dvou skupinách z hlediska věrnosti existuje nejkomplexnější přehled, ačkoliv se nedá nazývat kompletním. Například o vlivu velikosti a tvaru květů lze spíše spekulovat na základě výsledků studií s preferencemi nebo studiemi, které tyto znaky kombinují ještě s dalšími. Ostatní majoritní skupiny opylovačů, jimiž jsou brouci, dvoukřídlí, letouni a ptáci, byly dosud zkoumány spíše okrajově s obecnějším zaměřením, tedy pouze zda vykazují věrnost či ne. Pokud už se zkoumal u těchto skupin vliv jednotlivých znaků květů, tak maximálně jednoho až dvou a v malém počtu prací. U ptáků a letounů se výsledky kloní spíše k tomu, že se většina jedinců věrně nechová. Existence několika málo výjimek však naznačuje, že by bylo žádoucí tyto skupiny podrobněji prozkoumat. Cílem by bylo zjistit, zda je věrnost jednou z několika využívaných potravních strategií, ze kterých si podle situace vybírají a také které okolnosti či vlastnosti květu je motivují k jejímu výběru. O minoritních skupinách opylovačů, jako jsou například řády polokřídlých (Hemiptera) a třásnokřídlých (Thysanoptera) nebyly publikovány žádné práce týkající se věrnosti, a to ani na obecnější úrovni, což může být způsobeno všeobecným nedostatkem prací zabývajících se těmito skupinami z hlediska opylování.

Míra, jakou mohou znaky ovlivnit věrnost opylovače je do určité míry dána jeho příslušností k taxonomické skupině. U obratlovců, tedy ptáků a letounů, se předpokládá menší vliv jednotlivých vizuálních znaků na jejich chování. Často mají totiž oproti hmyzu životní strategie, které jsou v určitých ohledech v rozporu s věrností, např. teritorialita nebo traplining (Kodric-Brown a Brown 1978; Temeles et al. 2006) a upřednostňují při výběru květu před jeho vzhledem jiné faktory, například umístění květů (Tello-Ramos et al. 2014). U hmyzu mají naopak znaky květu zřejmě podstatně větší váhu než je tomu u obratlovců, vzhledem k tomu, že dokáží květ rozlišit a být mu věrní jen na základě jednoho z nich (Goulson a Wright 1998) a mají k nim též preference (Giurfa et al. 1995). Největší význam se zdají mít znaky květů pro sociální druhy hmyzu. Věrnými se stávají téměř všichni testovaní jedinci a stačí jim k tomu často právě jen jeden znak (Wells et al. 1983). Navíc pro ně může být adaptivní si mezi sebou rozdělit zdroje (Hill et al. 1997) a toho mohou učinit právě na základě jejich vzhledu.

Vizuální znaky květu značná část studií zkoumá samostatně s využitím umělých květů, čímž se dá dobře zjistit relativní důležitost jednotlivých znaků pro zvolené opylovače. Práce se soustředily

zejména na zkoumání čtyř z nich – barvy, vzoru, velikosti a tvaru. Zejména vliv barvy je nejvíce studovaný, i když dosud nebyla provedena komparativní studie zahrnující širší spektrum opylovačů. Vliv vzoru květu je také z hlediska věrnosti relativně často sledovaným znakem zejména u hmyzích skupin. Nejmenší zastoupení prací při zkoumání vlivu uvedených čtyř znaků lze nalézt u tvaru a velikosti květu, které jsou navíc často zkoumány v kontextu dalších znaků, na základě čehož se nedá stanovit přesná míra jejich efektu. Květ je však charakterizován i dalšími vizuálními znaky, které zůstávají téměř zcela přehlíženy. Dosud se nikdo v souvislosti s věrností nezabýval například orientací květu (horizontální vs. vertikální) nebo jeho leskem. Opomíjeny jsou také strukturální barvy typu iridescence, i když poměrně úzká skupina vědců v posledních letech diskutuje nad jejím významem pro rozlišování květů a v důsledku toho i pro věrnost (Van der Kooi et al. 2014; Whitney et al. 2016). Dalšími méně studovanými znaky, na které by se v budoucím výzkumu bylo vhodné zaměřit, je charakter tyčinek a rozměry korunních trubek. Tyčinkám se doposud věnovalo pouze několik studií, které jejich vliv na věrnost vždy potvrdily, a to jak z hlediska jejich přítomnosti, tak i jejich délky (Husband a Barrett 1992; Zhang et al. 2011), což naznačuje poměrně velký potenciál pro další výzkum. Jednalo se však o studie zabývající se konkrétními druhy rostlin, proto by mohlo být přínosné se na jejich vliv podívat i obecněji a zjistit, zda vykazují skupiny opylovačů věrnost k určitému typu tyčinek. Vliv délky a šířky korunních trubek na věrnost nebyl doposud vůbec studován. Lze však, vzhledem k tomu, že zásadně ovlivňují preference a skupiny navštěvujících opylovačů (Muchhala 2007), očekávat, že by se mohly na zajištění věrnosti určitou měrou podílet. Dále by též bylo vhodné více prozkoumat nevizuální znaky květu (např. vůně), kterým se příliš mnoho studií nevěnuje, přestože v rozhodování opylovačů mohou hrát poměrně velkou roli.

Relativní vliv jednotlivých znaků na věrnost se mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů značně liší, ale vzhledem k neúplnosti informací, nelze jejich celkový význam s úplnou přesností zhodnotit. Nicméně lze konstatovat, že každý z popisovaných vizuálních znaků má pozitivní vliv na věrnost alespoň u nějaké skupiny opylovačů. Nejmenší dopad mají dva znaky tvořící tvar květu, kterými jsou symetrie a především obrys. K obrysu mají sice opylovači určité preference, ale v případě testování věrnosti se k němu blanokřídlí chovali náhodně (Lamb a Wells 1995; Slaa et al. 1998) a motýli se dokonce častěji pohybovali mezi nepodobnými obrysy než mezi stejnými nebo podobnými (Kaczorowski et al. 2012). Na základě toho se dá předpokládat, že by ani pro ostatní skupiny nemusel mít z hlediska věrnosti podstatný význam. Výjimku by mohli tvořit letouni, kteří ho hojně využívají při hledání květů (von Helversen a von Helversen 1999). Pokud však uvažujeme, že je tvar květu většinou propojen se složitostí květu na manipulaci, potom rostliny jiného tvaru vyžadují i odlišné *handling skills*. Tím by za předpokladu platnosti Learning Investment/Interference hypotézy mohl tvar potenciálně zajišťovat nebo zvyšovat míru existující věrnosti. Z hlediska hierarchie vlivu dalších znaků je tu poměrně jasná dichotomie mezi skupinami hmyzu a obratlovců. Na výběr květu mají z vizuálních znaků u obratlovců vliv převážně jeho velikost a rozměry korunní trubky, takže se dá odhadovat, že pokud už se věrně chovají, tak by to mohlo být z velké části právě na základě těchto

dvou znaků. Hmyz je oproti tomu věrný hlavně barvě a vzoru, i když se v rámci některých skupin (např. motýlů) najdou u barvy výjimky nebo protichůdné výsledky studií (Goulson a Cory 1993 vs. Pohl et al. 2011). Na barvě se jednoznačně zakládá chování včely medonosné, jejíž věrnost je jen obtížně ovlivnitelná dalšími faktory (Wells et al. 1983), ale to je mezi opylovači poměrně ojedinělé chování. Vzor má často k barvě doplňující efekt, v mnoha případech činí květ atraktivnější a ač neexistuje příliš mnoho studií, hmyzí opylovači byli vždy věrnější květům se vzorem, než bez něj. Zajímavostí dobře ilustrující poutavost vzorů pro hmyz je případ běžníků (predátoři z řádu pavouků), kteří ve viditelném spektru splývají barevně s květem, na kterém se nacházejí, ale v UV tvoří kontrastní vzor, který je pro hmyzí opylovače lákavý (Heiling et al. 2003).

5 Závěr

Studium věrnosti přináší odpovědi na některé otázky ohledně evoluce květních znaků a mutualistického vztahu mezi rostlinami a jejich opylovači. Zajistit si věrnost opylovače je jednou ze strategií rostlin, jak posílit vnitrodruhový přenos pylu, který je klíčový pro efektivní rozmnožování rostliny. Věrnost opylovače si rostlina může zajistit pomocí vizuálních znaků jejích květů, které jsou přizpůsobeny vnímání opylovačů.

Cílem této práce bylo pak zejména předložit souhrnný přehled o známém vlivu jednotlivých vizuálních znaků květů na věrnost různých skupin opylovačů a zjistit, v jakých oblastech poznání zůstává prostor pro další výzkum.

Na základě literatury lze konstatovat, že znalosti o věrnosti jednotlivých skupin opylovačů a vlivu vizuálních znaků jsou stále útržkovité. Zatímco některé skupiny opylovačů jsou poměrně dobře prostudované (např. blanokřídlí, motýli), jiné téměř vůbec zkoumány nebyly (např. letouni, brouci). Podobná je situace i z hlediska vizuálních znaků, u části existuje vcelku dobrý přehled o jejich vlivu na věrnost (barva, vzor), u části je přehled jen částečný (velikost, tvar) nebo je jejich vliv prakticky neznámý (např. tyčinky). Další výzkum by se měl orientovat na méně studované skupiny a znaky, kde je situace poměrně otevřená. Proto se v navazující diplomové práci budu věnovat kromě barvy i méně studovaným znakům (velikosti a UV vzoru) a jejich vlivu na věrnost dosud méně zkoumaných zástupců dvoukřídlých, pestřenek.

6 Seznam literatury

- AGUILAR-RODRÍGUEZ, Pedro, Thorsten KRÖMER, Marco TSCHAPKA, Jose G GARCIA-FRANCO, Jeanett ESCOBEDO-SARTI a María Cristina MAC SWINEY GONZÁLEZ, 2019. Bat pollination in Bromeliaceae. *Plant Ecology & Diversity* [online]. **12**, 1–19. Dostupné z: doi:10.1080/17550874.2019.1566409
- AN, Lina, Alexander NEIMANN, Eugen EBERLING, Hanna ALGORA, Sebastian BRINGS a Klaus LUNAU, 2018. The yellow specialist: dronefly *Eristalis tenax* prefers different yellow colours for landing and proboscis extension. *The Journal of Experimental Biology* [online]. **221**(22), jeb184788. ISSN 0022-0949, 1477-9145. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.184788
- ANDERSON, Alun M., 1977. Influence of Pointed Regions on Shape Preference of Honey Bees. *Animal Behaviour* [online]. **25**(FEB), 88–94. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/0003-3472(77)90070-7
- ANDERSSON, Susanna, 2003. Foraging responses in the butterflies *Inachisio*, *Aglais urticae* (Nymphalidae), and *Gonepteryx rhamni* (Pieridae) to floral scents. *CHEMOECOLOGY* [online]. **13**(1), 1–11. ISSN 1423-0445. Dostupné z: doi:10.1007/s000490300000
- ANDERSSON, Susanna a Heidi E. M. DOBSON, 2003. Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent. *Journal of Chemical Ecology* [online]. **29**(10), 2303–2318. ISSN 0098-0331. Dostupné z: doi:10.1023/a:1026226514968
- BALKENIUS, Anna a Almut KELBER, 2006. Colour preferences influences odour learning in the hawkmoth, *Macroglossum stellatarum*. *Die Naturwissenschaften* [online]. **93**(5), 255–258. ISSN 0028-1042. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-006-0099-9
- BARTOMEUS, Ignasi, Jordi BOSCH a Montserrat VILA, 2008. High invasive pollen transfer, yet low deposition on native stigmas in a *Carpobrotus*-invaded community. *Annals of Botany* [online]. **102**(3), 417–424. ISSN 0305-7364. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcn109
- BATEMAN, A. J., 1951. The taxonomic discrimination of bees. *Heredity* [online]. **5**(2), 271–278. ISSN 0018-067X, 1365-2540. Dostupné z: doi:10.1038/hdy.1951.24
- BIESMEIJER, Jacobus, Martin GIURFA, Dirk KOEDAM, Simon POTTS, Daniel JOEL a Amots DAFNI, 2005. Convergent evolution: Floral guides, stingless bee nest entrances, and insectivorous pitchers. *Die Naturwissenschaften* [online]. **92**(9), 444–50. ISSN 0028-1042. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-005-0017-6
- BIESMEIJER, Jacobus, Stuart ROBERTS, M. REEMER, Ralf OHLEMÜLLER, Mike EDWARDS, Theo PEETERS, A.P. SCHAFFERS, Simon POTTS, Roy KLEUKERS, Chris THOMAS, Josef SETTELE a William KUNIN, 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science (New York, N.Y.)* [online]. **313**(5785), 351–4. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1127863
- BLARER, Albert, Tamar KEASAR a Avi SHMIDA, 2002. Possible Mechanisms for the Formation of Flower Size Preferences by Foraging Bumblebees. *Ethology* [online]. **108**(4), 341–351. ISSN 0179-1613. Dostupné z: doi:10.1046/j.1439-0310.2002.00778.x
- BRISCOE, Adriana D. a Lars CHITTKA, 2001. The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* [online]. **46**(1), 471–510. ISSN 0066-4170, 1545-4487. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ento.46.1.471
- BROWN, Barbara A. a Michael T. CLEGG, 1984. Influence of Flower Color Polymorphism on Genetic Transmission in a Natural Population of the Common Morning Glory, *Ipomoea Purpurea*. *Evolution* [online]. **38**(4), 796–803. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.1984.tb00352.x
- BUKOVAC, Zoë, Mani SHRESTHA, Jair E. GARCIA, Martin BURD, Alan DORIN a Adrian G. DYER, 2017. Why background colour matters to bees and flowers. *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* [online]. **203**(5), 369–380. ISSN 1432-1351. Dostupné z: doi:10.1007/s00359-017-1175-7
- CAKMAK, Ibrahim, Charlotte SANDERSON, Tomica D. BLOCKER, Lisa L. PHAM, Sky CHECOTAH, Ashley A. NORMAN, Brice K. HARADER-PATE, R. TYLER REIDENBAUGH, Peter NENCHEV, John F. BARTHELL a Harrington WELLS, 2009. Different solutions by bees to a foraging problem. *Animal Behaviour* [online]. **77**(5), 1273–1280. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2009.01.032
- CAMPBELL, Diane R., Mascha BISCHOFF, Janice M. LORD a Alastair W. ROBERTSON, 2010. Flower color influences insect visitation in alpine New Zealand. *Ecology* [online]. **91**(9), 12. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.1890/09-0941.1

- CEPERO, Laurel C., Laura C. ROSENWALD a Martha R. WEISS, 2015. The Relative Importance of Flower Color and Shape for the Foraging Monarch Butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Insect Behavior* [online]. **28**(4), 499–511. ISSN 0892-7553. Dostupné z: doi:10.1007/s10905-015-9519-z
- CNAANI, Jonathan, James THOMSON a Daniel PAPAJ, 2006. Flower Choice and Learning in Foraging Bumblebees: Effects of Variation in Nectar Volume and Concentration. *Ethology* [online]. **112**, 278–285. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0310.2006.01174.x
- CONNER, Jeffrey a Scott RUSH, 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* [online]. **105**, 509–516. Dostupné z: doi:10.1007/BF00330014
- CUNNINGHAM, John, Chris MOORE, Myron ZALUCKI a Stuart WEST, 2004. Learning, odour preference and flower foraging in moths. *Journal of Experimental Biology* [online]. **207**(1), 87–94. ISSN 0022-0949. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.00733
- DAFNI, Amots, 1997. The response of *Amphicoma* spp. (Coleoptera; Glaphyridae) beetles to red models differing in area, shape, and symmetry. *Israel Journal of Plant Sciences* [online]. **45**(2–3), 247–254. ISSN 0792-9978. Dostupné z: doi:10.1080/07929978.1997.10676688
- DAFNI, Amots, Peter BERNHARDT, Avi SHMIDA, B. IVRI, S. GREENBAUM, Ch. TOOLE a L. LOSITO, 1990. Red bowl-shaped flowers: convergence for beetle pollination in the Mediterranean region. *Israel Journal of Botany* [online]. **39**, 81–92. Dostupné z: doi:10.1080/0021213X.1990.10677134
- DAFNI, Amots a Martin GIURFA, 1999. The Functional Ecology of Floral Guides in Relation to Insects Behaviour and Vision. In: Solomon P. WASSER, ed. *Evolutionary Theory and Processes: Modern Perspectives: Papers in Honour of Eviatar Nevo* [online]. Dordrecht: Springer Netherlands, s. 363–383 [vid. 2021-05-05]. ISBN 978-94-011-4830-6. Dostupné z: doi:10.1007/978-94-011-4830-6_23
- DARWIN, Charles, 1876. *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom* [online]. Cambridge: Cambridge University Press. Cambridge Library Collection - Darwin, Evolution and Genetics [vid. 2020-11-10]. ISBN 978-1-108-00525-8. Dostupné z: doi:10.1017/CBO9780511694202
- DE JAGER, Marinus L., Edward WILLIS-JONES, Samuel CRITCHLEY a Beverley J. GLOVER, 2017. The impact of floral spot and ring markings on pollinator foraging dynamics. *Evolutionary Ecology* [online]. **31**(2), 193–204. ISSN 0269-7653, 1573-8477. Dostupné z: doi:10.1007/s10682-016-9852-5
- DINKEL, T a K LUNAU, 2001. How drone flies (*Eristalis tenax* L., Syrphidae, Diptera) use floral guides to locate food sources. *Journal of Insect Physiology* [online]. **47**(10), 1111–1118. ISSN 00221910. Dostupné z: doi:10.1016/S0022-1910(01)00080-4
- DORING, T. F., M. P. SKELLERN, N. P. WATTS a S. M. COOK, 2012. Colour choice behaviour in the pollen beetle *Meligethes aeneus* (Coleoptera: Nitidulidae). *Physiological Entomology* [online]. **37**(4), 360–368. ISSN 0307-6962. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-3032.2012.00850.x
- DUKAS, Reuven, 1995. Transfer and interference in bumblebee learning. *Animal Behaviour* [online]. **49**(6), 1481–1490. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/0003-3472(95)90069-1
- DUKAS, Reuven a Stephen ELLNER, 1993. Information Processing and Prey Detection. *Ecology* [online]. **74**(5), 1337–1346. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.2307/1940064
- DYER, Adrian G., Skye BOYD-GERNY, Stephen MCLOUGHLIN, Marcello G. P. ROSA, Vera SIMONOV a Bob B. M. WONG, 2012. Parallel evolution of angiosperm colour signals: common evolutionary pressures linked to hymenopteran vision. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **279**(1742), 3606–3615. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2012.0827
- EGUCHI, Eisuke, Kiyoko WATANABE, Takahiko HARIYAMA a Kayoko YAMAMOTO, 1982. A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. *Journal of Insect Physiology* [online]. **28**(8), 675–682. ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/0022-1910(82)90145-7
- ENGLUND, Roger, 1993. Movement Patterns of *Cetonia* beetles (Scarabaeidae) among Flowering *Viburnum opulus* (Caprifoliaceae). Option for Long-Distance Pollen Dispersal in a Temperate Shrub. *Oecologia* [online]. **94**(2), 295–302. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/bf00341330

- FARUQ, Samia, Peter W. MCOWAN a Lars CHITTKA, 2013. The biological significance of color constancy: An agent-based model with bees foraging from flowers under varied illumination. *Journal of Vision* [online]. **13**(10), 10–10. ISSN 1534-7362. Dostupné z: doi:10.1167/13.10.10
- FENSTER, Charles B., George CHEELY, Michele R. DUDASH a Richard J. REYNOLDS, 2006. Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany* [online]. **93**(12), 1800–1807. ISSN 1537-2197. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.3732/ajb.93.12.1800
- FREE, J. B., 1970a. The Flower Constancy of Bumblebees. *The Journal of Animal Ecology* [online]. **39**(2), 395. ISSN 00218790. Dostupné z: doi:10.2307/2978
- FREE, J.B., 1970b. Effect of Flower Shapes and Nectar Guides On the Behaviour of Foraging Honeybees. *Behaviour* [online]. **37**(3–4), 269–285. ISSN 0005-7959, 1568-539X. Dostupné z: doi:10.1163/156853970X00376
- GAO, Li-Fang, Yu-Jie WANG, Hai-Yang ZHANG, Wen ZHANG, Xiao-Dan ZHANG, Zhen-Qin ZHU a Bo DU, 2020. Insect pollinators show constancy for different flower traits between the most- and less-preferred plants: a case study of the long-proboscid tangle-veined fly. *Ecological Entomology* [online]. **45**(5), 978–987. ISSN 0307-6946, 1365-2311. Dostupné z: doi:10.1111/een.12870
- GARCIA, Jair E., Mani SHRESTHA, Scarlett R. HOWARD, Phred PETERSEN a Adrian G. DYER, 2019. Signal or cue: the role of structural colors in flower pollination. *Current Zoology* [online]. **65**(4), 467–481. ISSN 2396-9814. Dostupné z: doi:10.1093/cz/zoy096
- GEGEAR, Robert J. a Terence M. LAVERTY, 2001. The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. In: Lars CHITTKA a James D. THOMSON, ed. *Cognitive Ecology of Pollination* [online]. 1. vyd. B.m.: Cambridge University Press, s. 1–20 [vid. 2020-10-22]. ISBN 978-0-521-78195-4. Dostupné z: doi:10.1017/CBO9780511542268.002
- GEGEAR, Robert J. a Terence M. LAVERTY, 2004. Effect of a colour dimorphism on the flower constancy of honey bees and bumble bees. *Canadian Journal of Zoology* [online]. **82**(4), 587–593. ISSN 0008-4301. Dostupné z: doi:10.1139/z04-029
- GEGEAR, Robert J. a Terence M. LAVERTY, 2005. Flower constancy in bumblebees: a test of the trait variability hypothesis. *Animal Behaviour* [online]. **69**(4), 939–949. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2004.06.029
- GIURFA, Martin, J. NUNEZ, Lars CHITTKA a Randolf MENZEL, 1995. Color Preferences of Flower-Naive Honeybees. *Journal of Comparative Physiology A* [online]. **177**(3), 247–259. ISSN 0340-7594. Dostupné z: doi:10.1007/BF00192415
- GLAETTLI, Melanie a Spencer C. H. BARRETT, 2008. Pollinator responses to variation in floral display and flower size in dioecious *Sagittaria latifolia* (Alismataceae). *New Phytologist* [online]. **179**(4), 1193–1201. ISSN 0028-646X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02532.x
- GÓMEZ, José, Jordi BOSCH, Francisco PERFECTTI, J. FERNÁNDEZ, Mohamed ABDELAZIZ a J. CAMACHO, 2008a. Association Between Floral Traits and Rewards in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *Annals of botany* [online]. **101**, 1413–20. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcn053
- GÓMEZ, José, Jordi BOSCH, Francisco PERFECTTI, J. FERNÁNDEZ, Mohamed ABDELAZIZ a J. CAMACHO, 2008b. Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **275**(1648), 2241–2249. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2008.0512
- GÓMEZ, José María a Francisco PERFECTTI, 2010. Evolution of Complex Traits: The Case of *Erysimum* Corolla Shape. *International Journal of Plant Sciences* [online]. **171**(9), 987–998. ISSN 1058-5893, 1537-5315. Dostupné z: doi:10.1086/656475
- GONZALEZ-TERRAZAS, Tania P., Jens C. KOBLITZ, Theodore H. FLEMING, Rodrigo A. MEDELLIN, Elisabeth K. V. KALKO, Hans-Ulrich SCHNITZLER a Marco TSCHAPKA, 2016a. How Nectar-Feeding Bats Localize their Food: Echolocation Behavior of *Leptonycteris yerbabuenae* Approaching Cactus Flowers. *Plos One* [online]. **11**(9), e0163492. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0163492
- GONZALEZ-TERRAZAS, Tania P., Carlos MARTEL, Paulo MILET-PINHEIRO, Manfred AYASSE, Elisabeth K. V. KALKO a Marco TSCHAPKA, 2016b. Finding flowers in the dark: nectar-feeding bats integrate olfaction and echolocation while foraging for nectar. *Royal Society Open Science* [online]. **3**(8), 160199. ISSN 2054-5703. Dostupné z: doi:10.1098/rsos.160199

- GOULSON, Dave, 2000. Are insects flower constant because they use search images to find flowers? *Oikos* [online]. **88**(3), 547–552. ISSN 00301299. Dostupné z: doi:10.1034/j.1600-0706.2000.880311.x
- GOULSON, Dave a Jenny CORY, 1993. Flower constancy and learning in foraging preferences of the green-veined white butterfly *Pteris napi*. *Ecological Entomology* [online]. **18**(4), 315–320. ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01107.x
- GOULSON, Dave, Jeff OLLERTON a Chris SLUMAN, 1997a. Foraging strategies in the small skipper butterfly, *Thymelicus flavus*: when to switch? *Animal Behaviour* [online]. **53**(5), 1009–1016. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.1996.0390
- GOULSON, Dave, Jane C. STOUT a Sadie A. HAWSON, 1997b. Can Flower Constancy in Nectaring Butterflies Be Explained by Darwin's Interference Hypothesis? *Oecologia* [online]. **112**(2), 225–231. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/s004420050304
- GOULSON, Dave a Nick P. WRIGHT, 1998. Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behavioral Ecology* [online]. **9**(3), 213–219. ISSN 1045-2249, 1465-7279. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/9.3.213
- GOYRET, Joaquín, 2010. Look and touch: multimodal sensory control of flower inspection movements in the nocturnal hawkmoth *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology* [online]. **213**(21), 3676–3682. ISSN 0022-0949, 1477-9145. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.045831
- GOYRET, Joaquín a Almut KELBER, 2012. Chromatic Signals Control Proboscis Movements during Hovering Flight in the Hummingbird Hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. *PLOS ONE* [online]. **7**(4), e34629. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0034629
- GRANT, Verne, 1950. The flower constancy of bees. *The Botanical Review* [online]. **16**(7), 379–398. ISSN 0006-8101, 1874-9372. Dostupné z: doi:10.1007/BF02869992
- GRÜTER, Christoph, Heather MOORE, Nicola FIRMIN, Heikki HELANTERÄ a Francis L. W. RATNIEKS, 2011. Flower constancy in honey bee workers (*Apis mellifera*) depends on ecologically realistic rewards. *Journal of Experimental Biology* [online]. **214**(8), 1397–1402. ISSN 0022-0949, 1477-9145. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.050583
- GUMBERT, Andreas, Jan KUNZE a Lars CHITTKA, 1999. Floral colour diversity in plant communities, bee colour space and a null model. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **266**(1429), 1711–1716. ISSN 0962-8452, 1471-2954. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.1999.0836
- HANSEN, Dennis M., Timotheus VAN DER NIET a Steven D. JOHNSON, 2012. Floral signposts: testing the significance of visual „nectar guides" for pollinator behaviour and plant fitness. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* [online]. **279**(1729), 634–639. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2011.1349
- HART, Nathan S., 2001. The Visual Ecology of Avian Photoreceptors. *Progress in Retinal and Eye Research* [online]. **20**(5), 675–703. ISSN 13509462. Dostupné z: doi:10.1016/S1350-9462(01)00009-X
- HEILING, Astrid M., Marie E. HERBERSTEIN a Lars CHITTKA, 2003. Crab-spiders manipulate flower signals. *Nature* [online]. **421**(6921), 334–334. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/421334a
- HEINRICH, Bernd, 1976. The Foraging Specializations of Individual Bumblebees. *Ecological Monographs* [online]. **46**(2), 105–128. ISSN 00129615. Dostupné z: doi:10.2307/1942246
- HEINRICH, Bernd, 1979. „Majoring" and „Minoring" by Foraging Bumblebees, *Bombus Vagans*: An Experimental Analysis. *Ecology* [online]. **60**(2), 245–255. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.2307/1937652
- HERRERA, Carlos M., 1993. Selection on complexity of corolla outline in a hawkmoth-pollinated violet. *Evolutionary Trends in Plants (United Kingdom)* [online]. [vid. 2021-03-03]. Dostupné z: https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB9502517
- HERRERA, Gonzalo, Juan Cristóbal ZAGAL, Marcelo DIAZ, Maria José FERNÁNDEZ, Alex VIELMA, Michel CURE, Jaime MARTINEZ, Francisco BOZINOVIC a Adrián G. PALACIOS, 2008. Spectral sensitivities of photoreceptors and their role in colour discrimination in the green-backed firecrown hummingbird (*Sephanoides sephaniodes*). *Journal of Comparative Physiology A* [online]. **194**(9), 785–794. ISSN 0340-7594, 1432-1351. Dostupné z: doi:10.1007/s00359-008-0349-8

- HERSCH, Erika I. a Bitty A. ROY, 2007. Context-dependent pollinator behavior: an explanation for patterns of hybridization among three species of Indian paintbrush. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* [online]. **61**(1), 111–124. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00009.x
- HEUSCHEN-GEIER, Britta, Andreas GUMBERT a Klaus LUNAU, 2005. A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Systematics and Evolution* [online]. **252**, 121–137. Dostupné z: doi:10.1007/s00606-004-0249-5
- HILL, Peggy S. M., Patrick H. WELLS a Harrington WELLS, 1997. Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour. *Animal Behaviour* [online]. **54**(3), 615–627. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.1996.0467
- HIROTA, Shun K., Nozomu MIKI, Akiko A. YASUMOTO a Tetsukazu YAHARA, 2019. UV bullseye contrast of Hemerocallis flowers attracts hawkmoths but not swallowtail butterflies. *Ecology and Evolution* [online]. **9**(1), 52–64. ISSN 2045-7758. Dostupné z: doi:10.1002/ece3.4604
- HIROTA, Shun K., Kozue NITTA, Yuni KIM, Aya KATO, Nobumitsu KAWAKUBO, Akiko A. YASUMOTO a Tetsukazu YAHARA, 2012. Relative Role of Flower Color and Scent on Pollinator Attraction: Experimental Tests using F1 and F2 Hybrids of Daylily and Nightlily. *PLOS ONE* [online]. **7**(6), e39010. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0039010
- HOFFMANN, Frank, 2005. *Biodiversity and pollination: flowering plants and flower-visiting insects in agricultural and semi-natural landscapes* [online]. B.m. s.n. Dostupné z: https://research.rug.nl/en/publications/biodiversity-and-pollination-flowering-plants-and-flower-visiting
- HONDA, Keiichi, Hisashi ÔMURA a Nanao HAYASHI, 1998. Identification of floral volatiles from Ligustrum japonicum that stimulate flower-visiting by cabbage butterfly, Pieris rapae. *Journal of Chemical Ecology* [online]. **24**(12), 2167–2180. ISSN 0098-0331. Dostupné z: doi:10.1023/A:1020750029362
- HOPKINS, Robin a Mark D. RAUSHER, 2012. Pollinator-Mediated Selection on Flower Color Allele Drives Reinforcement. *Science* [online]. **335**(6072), 1090–1092. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.1215198
- HORTH, Lisa, Laura CAMPBELL a Rebecca BRAY, 2014. Wild bees preferentially visit Rudbeckia flower heads with exaggerated ultraviolet absorbing floral guides. *Biology Open* [online]. **3**(3), 221–230. ISSN 2046-6390. Dostupné z: doi:10.1242/bio.20146445
- HURLY, T. Andrew, Simone FRANZ a Susan D. HEALY, 2010. Do rufous hummingbirds (Selasphorus rufus) use visual beacons? *Animal Cognition* [online]. **13**(2), 377–383. ISSN 1435-9448, 1435-9456. Dostupné z: doi:10.1007/s10071-009-0280-6
- HUSBAND, Brian C. a Spencer C. H. BARRETT, 1992. Pollinator Visitation in Populations of Tristylous Eichhornia-Paniculata in Northeastern Brazil. *Oecologia* [online]. **89**(3), 365–371. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/BF00317414
- HUTCHEON, James M., John A. W. KIRSCH a Theodore GARLAND, 2002. A comparative analysis of brain size in relation to foraging ecology and phylogeny in the Chiroptera. *Brain, Behavior and Evolution* [online]. **60**(3), 165–180. ISSN 0006-8977. Dostupné z: doi:10.1159/000065938
- CHARNOV, Eric L., 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* [online]. **9**(2), 129–136. ISSN 00405809. Dostupné z: doi:10.1016/0040-5809(76)90040-X
- CHITTKA, Lars, 1996. Does Bee Color Vision Predate the Evolution of Flower Color? *Naturwissenschaften* [online]. **83**, 136–138. Dostupné z: doi:10.1007/BF01142181
- CHITTKA, Lars, 1997. Bee color vision is optimal for coding flower color, but flower colors are not optimal for being coded - Why? *Israel Journal of Plant Sciences* [online]. **45**, 115–127. Dostupné z: doi:10.1080/07929978.1997.10676678
- CHITTKA, Lars, Avi SHMIDA, Nikolaus TROJE a Randolf MENZEL, 1994. Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of hymenoptera. *Vision Research* [online]. **34**(11), 1489–1508. ISSN 00426989. Dostupné z: doi:10.1016/0042-6989(94)90151-1
- CHITTKA, Lars, James D. THOMSON a Nickolas M. WASER, 1999. Flower Constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution. *Naturwissenschaften* [online]. **86**(8), 361–377. ISSN 0028-1042, 1432-1904. Dostupné z: doi:10.1007/s001140050636

- CHOLIS, Muchamad Nur, Resi ALPIONITA, Taruni Sri PRAWASTI a Tri ATMOWIDI, 2020. Pollen Load and Flower Constancy of Stingless Bees *Tetragonula laeviceps* (Smith) and *Heterotrigona itama* (Cockerell) (Apidae: Meliponinae). In: D. BUCHORI, ed. *Proceedings of the International Conference and the 10th Congress of the Entomological Society of Indonesia (iccesi 2019)*. Paris: Atlantis Press, s. 285–289. ISBN 978-94-6252-967-0.
- INOUYE, David W., 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* [online]. **45**(2), 197–201. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00346460
- ISHII, Hiroshi S. a Hikaru MASUDA, 2014. Effect of flower visual angle on flower constancy: a test of the search image hypothesis. *Behavioral Ecology* [online]. **25**(4), 933–944. ISSN 1045-2249. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/aru071
- JACOBS, Jürgen, 1974. Quantitative measurement of food selection : A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* [online]. **14**(4), 413–417. ISSN 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00384581
- JAGER, Marinus L. de a Allan G. ELLIS, 2012. Gender-specific pollinator preference for floral traits. *Functional Ecology* [online]. **26**(5), 1197–1204. ISSN 1365-2435. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02028.x
- JANOVSKÝ, Zdeněk, Jan SMYČKA, Marie SMYČKOVÁ a Tomáš HERBEN, 2017. Pollinator preferences and flower constancy: is it adaptive for plants to manipulate them? *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **121**(3), 475–483. ISSN 0024-4066. Dostupné z: doi:10.1093/biolinnean/blw032
- JELBERT, Sarah A., Andrew T. HURLY, Rachael E.S. MARSHALL a Susan D. HEALY, 2014. Wild, free-living hummingbirds can learn what happened, where and in which context. *Animal Behaviour* [online]. **89**, 185–189. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2013.12.028
- JOHNSON, Steven D. a Jeremy J. MIDGLEY, 2001. Pollination by Monkey Beetles (Scarabaeidae: Hopliini): Do Color and Dark Centers of Flowers Influence Alighting Behavior? *Environmental Entomology* [online]. **30**(5), 861–868. ISSN 0046-225X. Dostupné z: doi:10.1603/0046-225X-30.5.861
- JONES, C. Eugene, 1978. Pollinator Constancy as a Pre-Pollination Isolating Mechanism Between Sympatric Species of *Cercidium*. *Evolution* [online]. **32**(1), 189–198. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.1978.tb01109.x
- JONES, C. Eugene a Stephen L. BUCHMANN, 1974. Ultraviolet Floral Patterns as Functional Orientation Cues in Hymenopterous Pollination Systems. *Animal Behaviour* [online]. **22**(MAY), 481–485. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(74)80047-3
- KACZOROWSKI, Rainee L., Alison R. SELIGER, Anne C. GASKETT, Sarah K. WIGSTEN a Robert A. RAGUSO, 2012. Corolla shape vs. size in flower choice by a nocturnal hawkmoth pollinator. *Functional Ecology* [online]. **26**(3), 577–587. ISSN 1365-2435. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.01982.x
- KANDORI, Ikuo, Toshihiro HIRAO, Satoshi MATSUNAGA a Tsutomu KUROSAKI, 2009. An invasive dandelion unilaterally reduces the reproduction of a native congener through competition for pollination. *Oecologia* [online]. **159**(3), 559–569. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-008-1250-4
- KANDORI, Ikuo a Naota OHSAKI, 1998. Effect of experience on foraging behavior towards artificial nectar guide in the cabbage butterfly, *Pieris rapae crucivora* (Lepidoptera : Pieridae). *Applied Entomology and Zoology* [online]. **33**(1), 35–42. ISSN 0003-6862. Dostupné z: doi:10.1303/aez.33.35
- KASTINGER, Christoph a Anton WEBER, 2001. Bee-flies (Bombylius spp., Bombyliidae, Diptera) and the pollination of flowers. *Flora* [online]. **196**, 3–25. Dostupné z: doi:10.1016/S0367-2530(17)30015-4
- KELBER, Almut, 1997. Innate preferences for flower features in the hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. *Journal of experimental biology* [online]. **200**(4), 827–836. ISSN 0022-0949. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.200.4.827
- KELBER, Almut, 2002. Pattern discrimination in a hawkmoth: innate preferences, learning performance and ecology. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* [online]. **269**(1509), 2573–2577. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2002.2201
- KEVAN, Peter, 1978. Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: *The Pollination of Flowers by Insects*. B.m.: Academic Press, s. 51–78. ISBN 978-0-12-587460-1.
- KINOSHITA, S., S. YOSHIOKA a Jun MIYAZAKI, 2008. Physics of structural colors. *Reports on Progress in Physics* [online]. **71**(7), 076401. ISSN 0034-4885, 1361-6633. Dostupné z: doi:10.1088/0034-4885/71/7/076401

- KNAUER, Anina a Florian SCHIESTL, 2014. Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecology Letters* [online]. **18**. Dostupné z: doi:10.1111/ele.12386
- KODRIC-BROWN, Astrid a James H. BROWN, 1978. Influence of Economics, Interspecific Competition, and Sexual Dimorphism on Territoriality of Migrant Rufous Hummingbirds. *Ecology* [online]. **59**(2), 285–296. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.2307/1936374
- KOSKI, Matthew H., 2020. Macroevolution of Flower Color Patterning: Biased Transition Rates and Correlated Evolution with Flower Size. *Frontiers in Plant Science* [online]. **11**, 945. ISSN 1664-462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2020.00945
- KOSKI, Matthew H. a Tia-Lynn ASHMAN, 2014. Dissecting pollinator responses to a ubiquitous ultraviolet floral pattern in the wild. *Functional Ecology* [online]. **28**(4), 868–877. ISSN 0269-8463. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.12242
- KOZUHAROVA, Ekaterina, 2018. Flower Constancy of Bumblebees - the Case of *Onobrychis pindicola* (fabaceae) Pollinators. *Journal of Apicultural Science* [online]. **62**(1), 135–140. ISSN 1643-4439. Dostupné z: doi:10.2478/jas-2018-0005
- KULAHCI, Ipek G., Anna DORNHAUS a Daniel R. PAPAJ, 2008. Multimodal signals enhance decision making in foraging bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **275**(1636), 797–802. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2007.1176
- KUNIN, William E., 1993. Sex and the Single Mustard: Population Density and Pollinator Behavior Effects on Seed-Set. *Ecology* [online]. **74**(7), 2145–2160. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.2307/1940859
- LABANDEIRA, Conrad a John SEPKOSKI, 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* [online]. **261**(5119), 310–315. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.11536548
- LAMB, Jeanette M. a Harrington WELLS, 1995. Honey bee (*Apis mellifera*) use of flower form in making foraging choices. *Journal of the Kansas Entomological Society*. **68**(4), 388–398. ISSN 0022-8567.
- LAVERTY, Terence M., 1994a. Bumble bee learning and flower morphology. *Animal Behaviour* [online]. **47**(3), 531–545. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.1994.1077
- LAVERTY, Terence M., 1994b. Costs to foraging bumble bees of switching plant species. *Canadian Journal of Zoology* [online]. **72**(1), 43–47. Dostupné z: doi:10.1139/z94-007
- LÁZARO, Amparo, Rebekka LUNDGREN a Orjan TOTLAND, 2009. Co-flowering neighbors influence the diversity and identity of pollinator groups visiting plant species. *Oikos* [online]. **118**, 691–702. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-0706.2008.17168.x
- LEMKE, Thomas O., 1984. Foraging Ecology of the Long-Nosed Bat, *Glossophaga soricina*, With Respect to Resource Availability. *Ecology* [online]. **65**(2), 538–548. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.2307/1941416
- LEONARD, Anne S. a Daniel R. PAPAJ, 2011. „X” marks the spot: The possible benefits of nectar guides to bees and plants. *Functional Ecology* [online]. **25**(6), 1293–1301. ISSN 0269-8463. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01885.x
- LEVIN, Donald A., 1969. The Effect of Corolla Color and Outline on Interspecific Pollen Flow in Phlox. *Evolution* [online]. **23**(3), 444–455. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1969.tb03527.x
- LEWIS, Alcinda C., 1986. Memory Constraints and Flower Choice in *Pieris rapae*. *Science* [online]. **232**(4752), 863–865. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.232.4752.863
- LEWIS, Alcinda C., 1989. Flower Visit Consistency in *Pieris rapae*, the Cabbage Butterfly. *Journal of Animal Ecology* [online]. **58**(1), 1–13. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.2307/4982
- LINSLEY, Gorton E., 1958. The ecology of solitary bees. *Hilgardia* [online]. **27**(19), 543–599. ISSN 0073-2230. Dostupné z: doi:10.3733/hilg.v27n19p543
- LISTABARTH, Christian, 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllostox* and *Epurea*. Implications of the Palm Breeding Beetles on Pollination at the Community Level. *Biotropica* [online]. **28**(1), 69–81. ISSN 0006-3606. Dostupné z: doi:10.2307/2388772

- LOO, Sandra K. a M. E. BITTERMAN, 1992. Learning in honeybees (*Apis mellifera*) as a function of sucrose concentration. *Journal of Comparative Psychology* [online]. **106**(1), 29–36. ISSN 1939-2087(Electronic),0735-7036(Print). Dostupné z: doi:10.1037/0735-7036.106.1.29
- LYSENKOV, Sergey N. a Tatiana V. GALINSKAYA, 2017. Comparison of the pollen content on the body and in the gut of hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Entomological Review* [online]. **97**(1), 10–16. ISSN 1555-6689. Dostupné z: doi:10.1134/S001387381701002X
- MARDEN, James H. a Keith D. WADDINGTON, 1981. Floral choices by honeybees in relation to the relative distances to flowers. *Physiological Entomology* [online]. **6**(4), 431–435. ISSN 1365-3032. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1981.tb00658.x
- MARTIN, Noland H., 2004. Flower size preferences of the honeybee (*Apis mellifera*) foraging on *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae). *Evolutionary Ecology Research*. **6**(5), 777–782. ISSN 1522-0613.
- MARTIN, Noland H a Sunni J TAYLOR, 2013. Floral preference, flower constancy, and pollen transfer efficiency of the ruby-throated hummingbird (*Archilochus colubris*) in mixed arrays of *Iris nelsonii* and *Iris fulva*. 10.
- MEDEL, Rodrigo, Carezza BOTTO-MAHAN a Mary KALIN-ARROYO, 2003. Pollinator-mediated selection on the nectar phenotype in the andean monkey flower, *Mimulus luteus*. *Ecology* [online]. **84**(7), 1721–1732. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.1890/01-0688
- MELLENDEZ-ACKERMAN, Elvia, Diane R. CAMPBELL a Nickolas M. WASER, 1997. Hummingbird Behavior and Mechanisms of Selection on Flower Color in *Ipomopsis*. *Ecology* [online]. **78**(8), 2532. ISSN 00129658. Dostupné z: doi:10.2307/2265912
- MENZEL, Randolf, 1979. Spectral Sensitivity and Color Vision in Invertebrates. In: *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates* [online]. s. 503–580. ISBN 978-3-642-67001-5. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-642-66999-6_9
- MIDGLEY, Jeremy J. a S. D. JOHNSON, 1998. Some pollinators do not prefer symmetrically marked or shaped daisy (Asteraceae) flowers. *Evolutionary Ecology* [online]. **12**(1), 123–126. ISSN 0269-7653. Dostupné z: doi:10.1023/A:1006515225337
- MILLER, Richard S. a Richard Elton MILLER, 1971. Feeding Activity and Color Preference of Ruby-Throated Hummingbirds. *The Condor* [online]. **73**(3), 309–313. ISSN 00105422, 1938-5129. Dostupné z: doi:10.2307/1365757
- MØLLER, Anders P., 1995. Bumblebee Preference for Symmetrical Flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **92**(6), 2288–2292. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.92.6.2288
- MØLLER, Anders P. a Gabriele SORCI, 1998. Insect preference for symmetrical artificial flowers. *Oecologia* [online]. **114**(1), 37–42. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/s004420050417
- MOTHERSHEAD, Kristine a Robert J. MARQUIS, 2000. Fitness Impacts of Herbivory Through Indirect Effects on Plant–Pollinator Interactions in *Oenothera Macrocarpa*. *Ecology* [online]. **81**(1), 30–40. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0030:FIOHTI]2.0.CO;2
- MOYROUD, Edwige, Tobias WENZEL, Rox MIDDLETON, Paula RUDALL, Hannah BANKS, Alison REED, Greg MELLERS, Patrick KILLORAN, Murphy WESTWOOD, Ullrich STEINER, Silvia VIGNOLINI a Beverley GLOVER, 2017. Disorder in convergent floral nanostructures enhances signalling to bees. *Nature* [online]. **550**. Dostupné z: doi:10.1038/nature24285
- MUCHHALA, Nathan, 2007. Adaptive Trade-Off in Floral Morphology Mediates Specialization for Flowers Pollinated by Bats and Hummingbirds. *The American naturalist* [online]. **169**, 494–504. Dostupné z: doi:10.1086/512047
- MUCHHALA, Nathan a James THOMSON, 2012. Interspecific competition in pollination systems: Costs to male fitness via pollen misplacement. *Functional Ecology* [online]. **26**, 476–482. Dostupné z: doi:10.2307/41428834
- MÜLLER, Andreas, 1996. Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. **57**(3), 235–252. ISSN 00244066. Dostupné z: doi:10.1006/bj1.1996.0013

- MÜLLER, Brigitte, Martin GLÖSMANN, Leo PEICHL, Gabriel C. KNOP, Cornelia HAGEMANN a Josef AMMERMÜLLER, 2009. Bat Eyes Have Ultraviolet-Sensitive Cone Photoreceptors. *PLOS ONE* [online]. **4**(7), e6390. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0006390
- MÜLLER, Brigitte, Steven GOODMAN a Leo PEICHL, 2007. Cone Photoreceptor Diversity in the Retinas of Fruit Bats (Megachiroptera). *Brain, behavior and evolution* [online]. **70**, 90–104. Dostupné z: doi:10.1159/000102971
- MURCIA, Carolina a Peter FEINSINGER, 1996. Interspecific Pollen Loss by Hummingbirds Visiting Flower Mixtures: Effects of Floral Architecture. *Ecology* [online]. **77**, 550. Dostupné z: doi:10.2307/2265629
- OLLERTON, Jeff, Rachael WINFREE a Sam TARRANT, 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* [online]. **120**(3), 321–326. ISSN 1600-0706. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- OMURA, Hisashi a Keiichi HONDA, 2005. Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. *Oecologia* [online]. **142**, 588–96. Dostupné z: doi:10.1007/s00442-004-1761-6
- ORBAN, Levente L. a Catherine M. S. PLOWRIGHT, 2013. The effect of flower-like and non-flower-like visual properties on choice of unrewarding patterns by bumblebees. *Naturwissenschaften* [online]. **100**(7), 621–631. ISSN 0028-1042. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-013-1059-9
- ORTIZ, Pedro L., Pilar FERNANDEZ-DIAZ, Daniel PAREJA, Marcial ESCUDERO a Montserrat ARISTA, 2021. Do visual traits honestly signal floral rewards at community level? *Functional Ecology* [online]. **35**(2), 369–383. ISSN 0269-8463. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.13709
- OTTERSTATTER, Michael C., Robert J. GEGEAR, Sheila R. COLLA a James D. THOMSON, 2005. Effects of parasitic mites and protozoa on the flower constancy and foraging rate of bumble bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **58**(4), 383–389. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-005-0945-3
- OWEN, Christina R. a Harvey D. BRADSHAW, 2011. Induced mutations affecting pollinator choice in *Mimulus lewisii* (Phrymaceae). *Arthropod-Plant Interactions* [online]. **5**(3), 235–244. ISSN 1872-8855. Dostupné z: doi:10.1007/s11829-011-9133-8
- PANGESTIKA, Norita Widya, Tri ATMOWIDI a Sih KAHONO, 2017. Pollen Load and Flower Constancy of Three Species of Stingless Bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Tropical Life Sciences Research* [online]. **28**(2), 179–187. ISSN 19853718, 21804249. Dostupné z: doi:10.21315/tlsr2017.28.2.13
- PAPIOREK, Sarah, Robert R. JUNKER, Isabel ALVES-DOS-SANTOS, Gabriel A. R. MELO, Laércio P. AMARAL-NETO, Marlies SAZIMA, Marina WOŁOWSKI, Leandro FREITAS a Klaus LUNAU, 2016. Bees, birds and yellow flowers: pollinator-dependent convergent evolution of UV patterns. *Plant Biology* [online]. **18**(1), 46–55. ISSN 14358603. Dostupné z: doi:10.1111/plb.12322
- PASQUARETTA, Cristian, Raphael JEANSON, Jerome PANSANEL, Nigel E. RAINE, Lars CHITTKA a Mathieu LIHOREAU, 2019. A spatial network analysis of resource partitioning between bumblebees foraging on artificial flowers in a flight cage. *Movement Ecology* [online]. **7**(1), 4. ISSN 2051-3933. Dostupné z: doi:10.1186/s40462-019-0150-z
- PEITSCH, Dagmar, Andrea FIETZ, Horst HERTEL, John SOUZA, Dora VENTURA a Randolph MENZEL, 1992. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* [online]. **170**, 23–40. Dostupné z: doi:10.1007/BF00190398
- PEÑALVER, Enrique, Conrad C. LABANDEIRA, Eduardo BARRÓN, Xavier DELCLÒS, Patricia NEL, André NEL, Paul TAFFOREAU a Carmen SORIANO, 2012. Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **109**(22), 8623–8628. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1120499109
- POHL, Nelida B., Jennifer VAN WYK a Diane R. CAMPBELL, 2011. Butterflies show flower colour preferences but not constancy in foraging at four plant species. *Ecological Entomology* [online]. **36**(3), 290–300. ISSN 03076946. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2311.2011.01271.x
- PROCTOR, Michael C. F. a Peter YEO, 1973. *The Pollination of Flowers*. B.m.: Taplinger Publishing Company. ISBN 978-0-8008-6408-8.
- RAGUSO, Robert A. a Mark A. WILLIS, 2002. Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by naïve hawkmoths, *Manduca sexta*. *Animal Behaviour* [online]. **64**(5), 685–695. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1006/anbe.2002.4010

- RAINE, Nigel a Lars CHITTKA, 2005. Comparison of flower constancy and foraging performance in three bumblebee species (Hymenoptera: Apidae: Bombus). *Entomologia Generalis* [online]. **28**, 81–89. ISSN 0171-8177. Dostupné z: doi:10.1127/entom.gen/28/2005/81
- REAL, Leslie A., 1981. Uncertainty and Pollinator-Plant Interactions: The Foraging Behavior of Bees and Wasps on Artificial Flowers. *Ecology* [online]. **62**(1), 20–26. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.2307/1936663
- REAL, Leslie A., 1983. *Pollination Biology*. B.m.: Academic Press. ISBN 978-0-323-15451-2.
- RIFFELL, Jeffrey A., Ruben ALARCON, Leif ABRELL, Goggy DAVIDOWITZ, Judith L. BRONSTEIN a John G. HILDEBRAND, 2008. Behavioral consequences of innate preferences and olfactory learning in hawkmoth-flower interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **105**(9), 3404–3409. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0709811105
- RODRÍGUEZ, Ivana, Andreas GUMBERT, Natalie HEMPEL DE IBARRA, Jan KUNZE a Martin GIURFA, 2004. Symmetry is in the eye of the „beeholder”: innate preference for bilateral symmetry in flower-naive bumblebees. *Naturwissenschaften* [online]. **91**(8) [vid. 2020-09-24]. ISSN 0028-1042, 1432-1904. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-004-0537-5
- ROSSI, Natacha, Estela SANTOS, Sheena SALVARREY, Natalla ARBULO a Ciro INVERNIZZI, 2015. Determination of Flower Constancy in *Bombus atratus* Franklin and *Bombus bellicosus* Smith (Hymenoptera: Apidae) through Palynological Analysis of Nectar and Corbicular Pollen Loads. *Neotropical Entomology* [online]. **44**(6), 546–552. ISSN 1519-566X, 1678-8052. Dostupné z: doi:10.1007/s13744-015-0322-5
- SCHEMSKE, Douglas a Harvey BRADSHAW, 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **96**, 11910–5. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.96.21.11910
- SCHIESTL, Florian P. a Stefan DÖTTERL, 2012. The Evolution of Floral Scent and Olfactory Preferences in Pollinators: Coevolution or Pre-Existing Bias? *Evolution* [online]. **66**(7), 2042–2055. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01593.x
- SCHIESTL, Florian P. a Steven D. JOHNSON, 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **28**(5), 307–315. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2013.01.019
- SCHMID, Baptiste, Henning NOTTEBROCK, Karen ESLER, Joern PAGEL, K. BÖHNING-GAESE, Frank M. SCHURR, Thomas MUELLER a Matthias SCHLEUNING, 2016. A bird pollinator shows positive frequency dependence and constancy of species choice in natural plant communities. *Ecology* [online]. **97**(11), 3110–3118. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1002/ecy.1565
- SIMON, Ralph, Marc W. HOLDERIED a Otto VON HELVERSEN, 2006. Size discrimination of hollow hemispheres by echolocation in a nectar feeding bat. *Journal of Experimental Biology* [online]. **209**(18), 3599–3609. ISSN 0022-0949. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.02398
- SLAA, E. Judith, Annechien CEVAAL a Marinus J. SOMMEIJER, 1998. Floral constancy in *Trigona* stingless bees foraging on artificial flower patches: a comparative study. *Journal of Apicultural Research* [online]. **37**(3), 191–198. ISSN 0021-8839. Dostupné z: doi:10.1080/00218839.1998.11100971
- SLAA, E. Judith, Ayco J.M. TACK a Marinus J. SOMMEIJER, 2003. The effect of intrinsic and extrinsic factors on flower constancy in stingless bees. *Apidologie* [online]. **34**(5), 457–468. ISSN 0044-8435, 1297-9678. Dostupné z: doi:10.1051/apido:2003046
- SMITH, C., J. STEVENS, Ethan TEMELES, Paul EWALD, R. HEBERT a R. BONKOVSKY, 1996. Effect of orifice width and shape on hummingbird-flower interactions. *Oecologia* [online]. **106**, 482–492. Dostupné z: doi:10.1007/BF00329706
- SOLVI, Cwyn, Selene Gutierrez AL-KHUDHAIRY a Lars CHITTKA, 2020. Bumble bees display cross-modal object recognition between visual and tactile senses. *Science* [online]. **367**(6480), 910–912. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.aay8064
- SPAETHE, Johannes, Annette SCHMIDT, Anja HICKELSBERGER a Lars CHITTKA, 2001a. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision [online]. ISSN 0521781957. Dostupné z: doi:10.1017/CBO9780511542268.007

- SPAETHE, Johannes, Juergen TAUTZ a Lars CHITTKA, 2001b. Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. **98**(7), 3898–3903. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.071053098
- STEWART, Alyssa, 2016. *Bat-plant pollination interactions in southern Thailand* [online]. B.m. [vid. 2020-11-10]. University of Maryland. Dostupné z: <https://drum.lib.umd.edu/handle/1903/18165>
- SUTHERLAND, Jamie P., Matthew S. SULLIVAN a Guy M. POPPY, 1999. The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly, *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* [online]. **93**(2), 157–164. ISSN 1570-7458. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00574.x>
- SWIHART, Christine A. a S. L. SWIHART, 1970. Colour selection and learned feeding preferences in the butterfly, *Heliconius charitonius* Linn. *Animal Behaviour* [online]. **18**, 60–64. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/0003-3472(70)90071-0
- TELLES, Francismeire J., Almut KELBER a Miguel A. RODRÍGUEZ-GIRONÉS, 2016. Wavelength discrimination in the hummingbird hawkmoth *Macroglossum stellatarum*. *The Journal of Experimental Biology* [online]. **219**(4), 553–560. ISSN 0022-0949, 1477-9145. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.130484
- TELLO-RAMOS, Maria C., T. Andrew HURLY a Susan D. HEALY, 2014. Female hummingbirds do not relocate rewards using colour cues. *Animal Behaviour* [online]. **93**, 129–133. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/j.anbehav.2014.04.036
- TELLO-RAMOS, Maria Cristina, Andrew T. HURLY a Susan D. HEALY, 2015. Traplining in hummingbirds: flying short-distance sequences among several locations. *Behavioral Ecology* [online]. **26**(3), 812–819. ISSN 1045-2249. Dostupné z: doi:10.1093/beheco/arv014
- TEMELES, Ethan J., Carolyn R. KOULOURIS, Sarah E. SANDER a W. John KRESS, 2009. Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* [online]. **90**(5), 1147–1161. ISSN 0012-9658. Dostupné z: doi:10.1890/08-0695.1
- TEMELES, Ethan J., Kathryn C. SHAW, Alexei U. KUDLA a Sarah E. SANDER, 2006. Traplining by purple-throated carib hummingbirds: behavioral responses to competition and nectar availability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. **61**(2), 163–172. ISSN 0340-5443, 1432-0762. Dostupné z: doi:10.1007/s00265-006-0247-4
- TIPLE, Ashish, ARUN, M KHURAD a Roger DENNIS, 2009. Adult butterfly feeding-nectar flower associations: Constraints of taxonomic affiliation, butterfly, and nectar flower morphology. *Journal of Natural History* [online]. **43**, 855–884. Dostupné z: doi:10.1080/00222930802610568
- TROJE, Nikolaus, 1992. Spectral Categories in the Learning Behaviour of Blowflies. *Zeitschrift Fur Naturforschung C-a Journal of Biosciences* [online]. **48**. Dostupné z: doi:10.1515/znc-1993-1-218
- TULLY, Jake R, 2019. *Call Me Loyal: Investigation of Bumble Bee (Bombus terrestris) Flower Constancy in a Semi-Field Environment*. B.m. University of Otago.
- VAIDYA, Vidyadhar G., 1969. Form Perception in *Papilio Demoleus* L. (Papilionidae, Lepidoptera). *Behaviour* [online]. **33**(3–4), 212–221. ISSN 0005-7959, 1568-539X. Dostupné z: doi:10.1163/156853969X00071
- VALENTIN, Sandra, Klaus LUNAU a Steve JOHNSON, 2006. Choice Experiments Using Artificial Flowers Reveal Colour Preferences of Long-proboscid Flies (Diptera, Nemestrinidae) Under Field Conditions. *Entomologie heute*. **18**, 113–122.
- VAN DER KOOI, Casper, Bodo WILTS, Hein LEERTOUWER, Marten STAAL, Theo ELZENGA a Doekele STAVENGA, 2014. Iridescent flowers? Contribution of surface structures to optical signaling. *The New phytologist* [online]. **203**. Dostupné z: doi:10.1111/nph.12808
- VAN DER KOOI, Casper J., J. Theo M. ELZENGA, Jan DIJKSTERHUIS a Doekele G. STAVENGA, 2017. Functional optics of glossy buttercup flowers. *Journal of The Royal Society Interface* [online]. **14**(127), 20160933. ISSN 1742-5689, 1742-5662. Dostupné z: doi:10.1098/rsif.2016.0933
- VENAIL, Julien, Alexandre DELL'OLIVO a Cris KUHLEMEIER, 2010. Speciation genes in the genus *Petunia*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **365**(1539), 461–468. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.2009.0242

- VON HELVERSEN, Dagmar, 2004. Object classification by echolocation in nectar feeding bats: size-independent generalization of shape. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* [online]. **190**(7), 515–521. ISSN 0340-7594. Dostupné z: doi:10.1007/s00359-004-0492-9
- VON HELVERSEN, Dagmar, Marc W. HOLDERIED a Otto VON HELVERSEN, 2003. Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *Journal of Experimental Biology* [online]. **206**(6), 1025–1034. ISSN 0022-0949. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.00203
- VON HELVERSEN, Dagmar a Otto VON HELVERSEN, 1999. Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature* [online]. **398**(6730), 759–760. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/19648
- VON HELVERSEN, Dagmar a Otto VON HELVERSEN, 2003. Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* [online]. **189**(5), 327–336. ISSN 0340-7594. Dostupné z: doi:10.1007/s00359-003-0405-3
- VON HELVERSEN, Otto, Lothar WINKLER a Hans J. BESTMANN, 2000. Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A* [online]. **186**(2), 143–153. ISSN 1432-1351. Dostupné z: doi:10.1007/s003590050014
- VOROBYEV, Misha, Andreas GUMBERT, Jan KUNZE, Martin GIURFA a Randolf MENZEL, 1997. Flowers through insect eyes. *Israel Journal of Plant Sciences* [online]. **45**(2–3), 93–101. ISSN 0792-9978. Dostupné z: doi:10.1080/07929978.1997.10676676
- WADDINGTON, Keith D., Tracy ALLEN a Bernd HEINRICH, 1981. Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Animal Behaviour* [online]. **29**(3), 779–784. ISSN 00033472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(81)80011-5
- WASER, Nickolas M., 1986. Flower Constancy: Definition, Cause, and Measurement. *The American Naturalist* [online]. **127**(5), 593–603. ISSN 0003-0147, 1537-5323. Dostupné z: doi:10.1086/284507
- WASER, Nickolas M. a Michael L. FUGATE, 1986. Pollen precedence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* [online]. **70**(4), 573–577. ISSN 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00379906
- WASER, Nickolas M. a Mary V. PRICE, 1985. The effect of nectar guides on pollinator preference: experimental studies with a montane herb. *Oecologia* [online]. **67**(1), 121–126. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00378462
- WEISS, Martha R., 1997. Innate colour preferences and flexible colour learning in the pipevine swallowtail. *Animal Behaviour* [online]. **53**(5), 1043–1052. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1006/anie.1996.0357
- WELLS, Harrington a Ram R. S. RATHORE, 1994. Foraging ecology of the Asian hive bee, *Apis cerana indica*, within artificial flower patches. *Journal of Apicultural Research* [online]. **33**(4), 219–230. ISSN 0021-8839. Dostupné z: doi:10.1080/00218839.1994.11100875
- WELLS, Harrington a Patrick H. WELLS, 1983. Honey Bee Foraging Ecology: Optimal Diet, Minimal Uncertainty or Individual Constancy? *The Journal of Animal Ecology* [online]. **52**(3), 829. ISSN 00218790. Dostupné z: doi:10.2307/4457
- WELLS, Harrington a Patrick H. WELLS, 1986. Optimal Diet, Minimal Uncertainty and Individual Constancy in the Foraging of Honey Bees, *Apis mellifera*. *Journal of Animal Ecology* [online]. **55**(3), 881–891. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.2307/4422
- WELLS, Harrington, Patrick H. WELLS a Dale M. SMITH, 1983. Ethological Isolation of Plants 1. Colour Selection by Honeybees. *Journal of Apicultural Research* [online]. **22**(1), 33–44. ISSN 0021-8839, 2078-6913. Dostupné z: doi:10.1080/00218839.1983.11100557
- WELLS, Patrick H. a Harrington WELLS, 1984. Can honey bees change foraging patterns? *Ecological Entomology* [online]. **9**(4), 467–473. ISSN 1365-2311. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1984.tb00845.x
- WELLS, Patrick H. a Harrington WELLS, 1985. Ethological Isolation of Plants 2. Odour Selection By Honeybees. *Journal of Apicultural Research* [online]. **24**(2), 86–92. ISSN 0021-8839. Dostupné z: doi:10.1080/00218839.1985.11100654

- WELSFORD, Megan R. a Steven D. JOHNSON, 2012. Solitary and social bees as pollinators of *Wahlenbergia* (Campanulaceae): single-visit effectiveness, overnight sheltering and responses to flower colour. *Arthropod-Plant Interactions* [online]. **6**(1), 1–14. ISSN 1872-8855. Dostupné z: doi:10.1007/s11829-011-9149-0
- WEST, E. L. a Terence M. LAVERTY, 1998. Effect of floral symmetry on flower choice and foraging behaviour of bumble bees. *Canadian Journal of Zoology* [online]. [vid. 2021-03-09]. Dostupné z: doi:10.1139/z97-246
- WHITNEY, Heather, Mathias KOLLE, Piers ANDREW, Lars CHITTKA, Ullrich STEINER a Beverley GLOVER, 2009. Floral Iridescence, Produced by Diffractive Optics, Acts As a Cue for Animal Pollinators. *Science (New York, N.Y.)* [online]. **323**, 130–133. Dostupné z: doi:10.1126/science.1166256
- WHITNEY, Heather M., Alison REED, Sean A. RANDS, Lars CHITTKA a Beverley J. GLOVER, 2016. Flower Iridescence Increases Object Detection in the Insect Visual System without Compromising Object Identity. *Current Biology* [online]. **26**(6), 802–808. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2016.01.026
- WIGNALL, Anne E., Astrid M. HEILING, Ken CHENG a Marie E. HERBERSTEIN, 2006. Flower Symmetry Preferences in Honeybees and their Crab Spider Predators. *Ethology* [online]. **112**(5), 510–518. ISSN 1439-0310. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01199.x
- WINTER, York, Jorge LÓPEZ a Otto VON HELVERSEN, 2003. Ultraviolet vision in a bat. *Nature* [online]. **425**(6958), 612–614. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/nature01971
- WINTER, York a Otto VON HELVERSEN, 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. In: James D. THOMSON a Lars CHITTKA, ed. *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behaviour and Floral Evolution* [online]. Cambridge: Cambridge University Press, s. 148–170 [vid. 2020-11-30]. ISBN 978-0-521-78195-4. Dostupné z: doi:10.1017/CBO9780511542268.009
- WOODWARD, Graham L. a Terence M. LAVERTY, 1992. Recall of flower handling skills by bumble bees: a test of Darwin's interference hypothesis. *Animal Behaviour* [online]. **44**(6), 1045–1051. ISSN 0003-3472. Dostupné z: doi:10.1016/S0003-3472(05)80316-1
- WRIGHT, Geraldine A., Amy LUTMERDING, Natalia DUDAREVA a Brian H. SMITH, 2005. Intensity and the ratios of compounds in the scent of snapdragon flowers affect scent discrimination by honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Physiology A* [online]. **191**(2), 105–114. ISSN 0340-7594. Dostupné z: doi:10.1007/s00359-004-0576-6
- YOSHIOKA, Yosuke, Kazuharu OHASHI, Akihiro KONUMA, Hiroyoshi IWATA, Ryo OHSAWA a Seishi NINOMIYA, 2007. Ability of Bumblebees to Discriminate Differences in the Shape of Artificial Flowers of *Primula sieboldii* (Primulaceae). *Annals of Botany* [online]. **99**(6), 1175–1182. ISSN 0305-7364. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcm059
- ZHANG, Bo, Regine CLASSEN-BOCKHOFF, Zhi-Qiang ZHANG, Shan SUN, Yan-Jiang LUO a Qing-Jun LI, 2011. Functional implications of the staminal lever mechanism in *Salvia cyclostegia* (Lamiaceae). *Annals of Botany* [online]. **107**(4), 621–628. ISSN 0305-7364. Dostupné z: doi:10.1093/aob/mcr011