

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Michaela Steffelová**

Reprodukční úspěch při opylování orchidejí

Reproductive success in orchid pollination

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Pavel Kindlmann, DrSc.

Praha, 2022

## **Prohlášení**

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

V Praze 1. 5. 2022

## **Abstrakt**

Čeď Orchidaceae je velmi rozmanitá a vyznačuje se především specializovanými strategiemi pro přilákání opylovačů. Druhy orchidejí se šálivými květy jsou speciální tím, že neprodukují nektar. To má své výhody i nevýhody. Typ strategie určuje míru reprodukčního úspěchu orchidejí: někdy kladně, jindy záporně. Přestože výzkumy na orchidejích probíhají už po staletí, nejsou tyto rostliny stále dostatečně prozkoumány. Tato práce je psána formou literární rešerše a zabývá se mechanismy, které ovlivňují reprodukční úspěch orchidejí v souvislosti s jejich opylením. Nejméně prozkoumaným jevem v této oblasti je závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem orchideje. U většiny uvedených studií zde existuje lineární pozitivní závislost, ale výsledky zdaleka nejsou jednoznačné.

**Klíčová slova:** Orchidaceae, opylování, reprodukční úspěch, velikost květenství, odměňující druhy, šálivé druhy

## **Abstract**

The family Orchidaceae is very diverse; it is characterized by specialized strategies for attracting pollinators. Orchid species with deceptive flowers are special in that they do not produce nectar. This has advantages and disadvantages. The type of strategy determines the degree of reproductive success of orchids: sometimes positively, sometimes negatively. Although research on orchids has been going on for centuries, these plants are still not sufficiently studied. This bachelor thesis is written in the form of a literature research and examines the mechanisms that influence the reproductive success of orchids in relation to their pollination. The least studied phenomenon in this area is the relationship between floral display and orchid reproductive success. In most of the studies cited here, there is a linear positive relationship, but the results are far from being conclusive.

**Key words:** Orchidaceae, pollination, reproductive success, floral display, rewarding species, deceptive species

## Obsah

Úvod.....	1
1. Strategie opylení.....	3
1.1. Odměňující druhy.....	3
1.1.1. Nektar.....	3
1.2. Šálivé druhy.....	4
1.2.1. Batesovské mimikry.....	4
1.2.1.1. Podobnost s rostlinou produkující nektar.....	5
1.2.1.2. Sexuální atrapa.....	5
1.2.2. Úkryt.....	5
1.2.3. Imitace pylu a nektaru.....	6
2. Reprodukční úspěch.....	7
2.1. Velikost květenství.....	7
2.2. Doba kvetení.....	13
2.3. Velikost populace.....	13
2.4. Význam umístění rostliny.....	15
2.4.1. Závislost na nadmořské výšce.....	17
2.4.2. Závislost na zeměpisné šířce.....	19
2.5. Rozdíly mezi šálivými a odměňujícími druhy.....	19
2.5.1. Význam nektaru.....	20
2.6. Opylovači.....	21
2.6.1. Velikost semen.....	22
2.7. Omezení reprodukčního úspěchu rostliny.....	23
2.7.1. Vymírání.....	24
Závěr.....	26
Zdroje.....	28

## Úvod

Čeď Orchidaceae je jednou z největších čeledí vyšších rostlin na Zemi a je rozšířena po celém světě. Na světě jich existuje okolo 30 000 druhů. Orchideje nalezneme od rovníku až k pólům, na každém kontinentu, vyjma Antarktidy. Druhy z čeledi Orchidaceae patří mezi nejohroženější rostliny. Většina druhů roste v tropických a subtropických lesích. Orchideje jsou známé už od starověku, jejich hlízy byly sbírány na Blízkém východě pro jejich léčivé účinky. Do značné míry se však víra v tyto účinky zakládá na pověrách.

Generativní množení je u orchidejí závislé na opylovačích, kteří jsou nezbytní k vytvoření plodu, semen, a následně dalšího jedince. Jsou tedy důležitým prostředkem pro rozmnožování (Singer 2002). Čeď Orchidaceae se vyznačuje specializovanými adaptacemi, které si tyto rostliny postupně evolučně vytvořily pro přilákání opylovače (Dressler 1981). Strategie lákání opylovačů na květ jsou u čeledi Orchidaceae různorodé a rafinované. V opylovacích strategiích nalezneme velkou rozmanitost a existuje mnoho typů interakcí mezi opylovačem a orchidejemi. Rostlina potřebuje opylovače pro přenos pylových zrn, proto většinou nabízí nějakou formu odměny pro opylovače, která jí může pomoci pro jejich přilákání. Nejčastěji je to nektar, ale mnoho orchidejí využívá jinou strategii a opylovače dokáže podvést. Květy takových orchidejí vypadají, že obsahují odměnu pro opylovače, ale ve výsledku žádnou neposkytují. Jinak řečeno, u rostliny je dosaženo přenosu pylu, ale opylovač za opylení nic nezíská. Takové květy nazýváme šálivými (Průša 2019). Do čeledi Orchidaceae patří naprostá většina rostlin se šálivými květy (Jersáková et al. 2006). V souvislosti s tím se samozřejmě naskýtají mnohé otázky. Vyplatí se tato strategie orchidejím? Nebude se opylovač následně orchideji vyhýbat? Nebude orchidej nakonec tou poškozenou?

Tato skupina rostlin zajímala už samotného Charlese Darwina, který popsal morfologii orchidejí a podrobně studoval přenos pylu z květu na květ (Darwin 1862). I přesto, že je tato skupina zkoumána po mnoho let, není zdaleka zcela pochopena a můžeme zde nalézt oblasti, které ještě prozkoumány nebyly. Cílem této práce je shrnutí dosud publikovaných poznatků o čeledi Orchidaceae se zaměřením na reprodukční úspěch. První část je zaměřena na strategie opylení a rozdělení druhů na šalivé a odměňující. V druhé části se věnuji faktorům, které ovlivňují reprodukční úspěch orchidejí. Zvláštní důraz je kladen na závislost mezi velikostí květenství orchideje a jejím reprodukčním úspěchem. Tato oblast nebyla doposud zcela prozkoumána, shrnuta a pochopena. V práci jsou zahrnuty výhody a nevýhody opylovací strategie šalivých druhů orchidejí z hlediska reprodukčního úspěchu.

Do čeledi Orchidaceae řadíme mnoho vzácných a ohrožených druhů, které je zapotřebí chránit. Poslední část práce proto věnuji vymírání orchidejí, na které je důležité upozorňovat ve všech odborných pracích, které se věnují ohroženým druhům.

## 1. Strategie opylení

Opylování je přenos pylu z prašníku na bliznu. Tímto způsobem se rostlina rozmnožuje. Rozmnožování rostliny musí být zprostředkované přes prostředníka, což je buď voda, vítr, nebo živočich. Orchideje využívají jako prostředníka k opylování živočicha, zejména se jedná o hmyz. Na rozdíl od živočichů se totiž rostliny nepohybují, proto si nemohou předat pyl samy mezi sebou. Rostlina vždy musí svého opylovače zaujmout tak, aby opylovač očekával nějakou odměnu, pokud dosedne na květ (Dressler 1981). Největší zastoupení mezi opylovači orchidejí má hmyz ze skupiny blanokřídlí, kam se řadí zejména včely, vosy a čmeláci. Některé druhy orchidejí, jejichž květy mají dlouhou ostruhu, se specializují na opylení motýly. Pokud druh preferuje opylení nočními motýly, květ vydává přitažlivou vůni (Průša 2019). Většina květů orchidejí láká jednoho až deset opylovačů, zhruba polovina z nich jsou extrémní specialisté a specializují se jen na jednoho opylovače (Joffard et al. 2019).

Orchideje můžeme rozdělit podle dvou typů strategie opylování. Do jedné skupiny řadíme šálivé orchideje se šálivými květy a v druhé skupině jsou orchideje odměňující, které produkují nektar, jenž slouží jako odměna pro opylovače. Pro určení, jestli určitá orchidej využívá šálivou strategii či nikoli, se tedy využívá přítomnost nektaru (Gijbels et al. 2015).

### 1.1. Odměňující druhy

Způsob, jak rostlina nejčastěji láká opylovače je, že mu nabídne potravu. Odměna je v podobě nektaru nebo pylu. Nektar dodává energii opylovačům a pyl je významným zdrojem bílkovin. Orchideje často vytváří gynostemium, což jsou tyčinky spojené s pestíkem. Pyl je většinou shromážděn ve shlucích, které nazýváme brylky. Proto pyl u orchidejí často neslouží jako odměna a orchideje jako odměnu produkují nektar (Průša 2019).

#### 1.1.1. Nektar

Nektar je složka květu, která přitahuje opylovače, protože nektar je potravou pro opylovače. Přítomnost nektaru podporuje přenos pylu opylovačem, tudíž ovlivňuje reprodukční úspěch rostliny. Nektar je převážně složen z cukrů a aminokyselin, dále z proteinů a dalších složek. Aminokyseliny obsažené v nektaru ovlivňují chuť a vůni nektaru. Pro opylovače je aminokyselina zdrojem dusíku, jehož koncentrace se může měnit v závislosti na koncentraci dusíku v půdě. Při hnojení rostliny se množství fosforu a dusíku v jejím pletivu zvýší, a to ovlivní koncentraci a složení nektarové aminokyseliny. Koncentrace cukru v nektaru se mezi jednotlivými rostlinami liší (Gijbels et al. 2015). Podíl cukru v nektaru se pohybuje v rozmezí

mezi 8 % a 31 %. Květy opylované včelami mají nektar, který převážně obsahuje sacharózu, která může být zastoupena až z 96 %. Rostliny nektar shromažďují v ostruže, kterou má každý druh jinak dlouhou. Mezi délkou ostruhy a velikostí květů byla zjištěna pozitivní závislost, což znamená, že čím je větší květ, tím je delší ostruha. Jia a Hung tvrdí, že mezi délkou ostruhy a objemem nektaru v ostruže je negativní závislost (Jia et Huang 2021).

## 1.2. Šálivé druhy

Orchideje se šálivými květy se snaží oklamat opylovače. Hlavními prostředky, které pro to používají, jsou barevné signály, vůně nebo morfologie květu. Orchidej může vytvořit květ různých tvarů. Může tak třeba napodobit úkryt, partnera opylovače nebo květ vedlejší rostliny, která poskytuje odměnu. Častější způsob oklamání opylovače u šálivých orchidejí je vytvoření umělého nektaru nebo pylu (Jersáková et al. 2006).

### 1.2.1. Batesovské mimikry

Jednou z metod, které používají šálivé rostliny pro přilákání opylovačů, jsou tzv. Batesovské mimikry. Batesovská mimikra je způsob, jakým šálivé rostliny napodobují opačné pohlaví opylovače, nebo rostlinu, která poskytuje opylovačům odměnu ve formě nektaru. Pro vytvoření dokonalé Batesovské mimikry musí rostliny vynaložit mnoho energie a zdrojů, což může mít dopad na jiné části nebo funkce rostliny. Při vytvoření Batesovské mimikry může dojít ke snížení schopnosti termoregulace, dále k přeměně části těla, a tím ke ztrátě funkce části rostliny. Pokud jsou mimikry v oblasti relativně běžné, nevyplatí se rostlině vynaložit mnoho energie pro vytvoření dokonalé podobnosti květu – vzniká tak nedokonalá podobnost (Sherratt et Peet-Paré 2017).

Jiné druhy zase pro přilákání opylovače využívají chemické látky. Mohou to být feromony nebo těkavé látky, konkrétně silice, éterické oleje, aldehydy nebo alkoholy. Orchidej *Epipactis veratrifolia* je opylována pestřenkami. Pro přilákání opylovače využívá feromonů a voní stejně jako mšice. Opylovač, kterého orchidej láká, klade obvykle svá vajíčka tam, kde se mšice nachází. Opylovač následně klade svá vajíčka do květů orchideje v domnění, že zde jsou mšice, avšak při tom zprostředkuje přenos pylu orchideje (Stökl et al. 2011). Druh ze stejného rodu *Epipactis helleborine* vylučuje těkavé látky, aldehydy a alkoholy, jejichž vůně přitahuje opylovače, v tomto případě vosy (Brodmann et al. 2008).

### 1.2.1.1. Podobnost s rostlinou produkující nektar

Některé šálivé orchideje se snaží napodobovat druh rostlin, žijící na stejné lokalitě a poskytující nektar. Snaží se o to jak podobnou barvou tak i tvarem květu nektarodárné rostliny, kterou napodobuje, čímž se snaží, aby se opylovač spletl a hledal v ní nektar. Květ orchideje ale nektar neobsahuje. Obě rostliny mají stejného opylovače, i chování opylovačů je podobné. Čím je orchidej podobnější nektarodárnému druhu, tím má větší pravděpodobnost, že přiláká opylovače. Výhodou pro orchidej je také velká hustota populace napodobované rostliny. Při větší hustotě měla orchidej větší podíl opylených květů. Rostliny, které orchidej napodobuje, nazýváme „magnetické“ rostliny, právě kvůli tomu, že přitahují opylovače pro orchidej (Johnson et al. 2003). Například šálivá orchidej *Orchis militaris* se vyskytuje v blízkosti magnetického druhu *Globularia bisnagarica* (Henneresse et al. 2017).

### 1.2.1.2. Sexuální atrapa

Speciální opylovací strategii má například druh *Caladenia huegelii* nebo různé druhy rodu *Ophrys*, které využívají šálivou strategii tak, že napodobují opačné pohlaví svého opylovače. Opylovač na květ přiletí s domněnkou, že přistane na jedinci svého druhu, ale opačného pohlaví. Květ orchideje je vytvořen tak, že opylovači si na květ přisednou stejným způsobem jako na opačné pohlaví svého druhu při kopulaci. Opylovač se snaží s květem kopulovat, tím na sebe nalepí brylky z orchideje a uskuteční se transport pylu. U rodu *Ophrys* květ vizuálně vypadá jako samička, a tak láká pouze samce. Počet možných opylovačů má tím řádně omezen. K dalšímu omezení opylovačů přispívá specializace orchideje. Orchidej se specializuje pouze na jeden druh opylovače, aby květ byl snadno zaměnitelný se samičkou (Pruša 2019). Ve většině případů se následně orchidej stává ohroženým druhem, protože dokonalé napodobení způsobí rostlině nižší fitness (Sherratt et Peet-Paré 2017). Přesto bylo pozorováno, že orchideje využívající sexuální atrapu v porovnání s orchidejemi s nepravou odměnou mají vyšší opylovací účinnost a někdy až srovnatelnou s odměňujícími druhy orchidejí (Scopece et al. 2010). Druh *Caladenia huegelii* je opylován vosami, které v blízkosti květu vypouští feromony. Výzkum ukázal, že až polovina vos dosedne na květ a dvě třetiny z nich se snaží o kopulaci s květem (Phillips et al. 2015).

### 1.2.2. Úkryt

Některé šálivé rostliny napodobují úkryt pro opylovače. Například orchidej *Serapias vomeracea* je opylována včelami, které využívají květ k přenocování. Tyto včely běžně hnízdí v dírách v zemi a květ se snaží právě takovéto otvory napodobovat. Včely, které odpoledne

přelétávají z květu na květ, se poté usídlí v květu orchideje a stráví tam noc. Ráno se květ ohřívá od sluníčka, což opylovače zahřívá, proto včely květ využijí i další noc (Pruša 2019).

### **1.2.3. Imitace pylu a nektaru**

Některé druhy orchidejí mohou oklamat svého opylovače tím, že jim nabízejí imitaci nektaru, nikoliv pravý nektar. Opylovač tím nezíská svou potravu a není odměněn. Tyto napodobeniny mají různé složení a liší se u jednotlivých druhů. Velmi záleží na složení látky nahrazující nektar. Při výzkumu šálivé orchideje *Gymnadenia conopsea* opylované hmyzem bylo zjištěno, že květ s látkou obsahující aminokyselinu byl více navštěvován než květ s látkou bez aminokyseliny. Aminokyselina je pro opylovače dobrým zdrojem dusíku (Gijbels et al. 2015).

Jako falešnou odměnu vedle nektaru mohou rostliny poskytovat pyl. Významnou roli v této opylovací strategii hraje barva a vzor květu. Pyl je běžně žlutý, protože žlutá barva pohlcuje ultrafialové záření, a tak chrání DNA před poškozením. Další barvou, která pohlcuje UV záření je bílá a opylovač tyto barvy dokáže rozeznat. Pokud jsou okvětní lístky bílé nebo žluté, může to včelám falešně signalizovat přítomnost pylu (Heuschen et al. 2005). U rostliny opylované čmeláky byla pozorována stejná strategie, kdy květ byl žlutě zbarvený pouze uprostřed. Může to být upozornění pro opylovače, že zde najdou odměnu. Čmeláci si mohou splést část květu s pylem (Pohl et al. 2008).

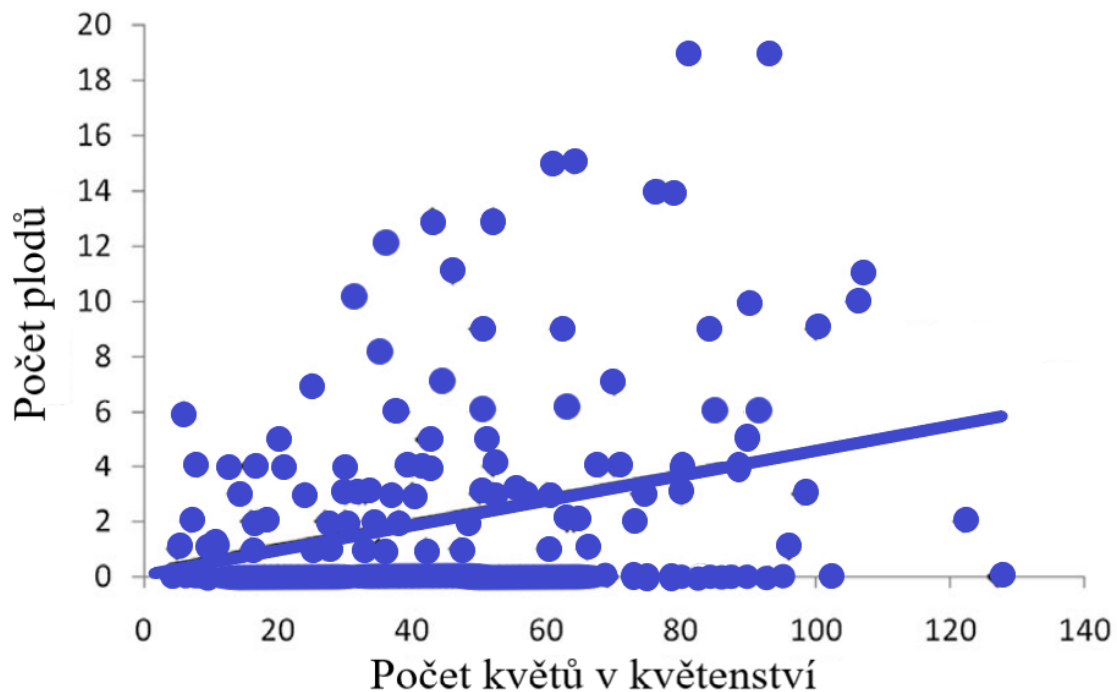
## 2. Reprodukční úspěch

Pokud květ přiláká více opylovačů než jiný, je přenos genů do další generace úspěšnější. Pro přežití a evoluci druhů je důležitý přenos genů do další generace, proto rostliny do květů investují. Květ vizuálně láká opylovače, což signalizuje, že se zde nachází odměna. Reprodukční úspěch rostlin je převážně ovlivňován počtem, velikostí a hustotou květů v květenství (Trapnell et Hamrick 2006).

### 2.1. Velikost květenství

Velikost květenství nebo počet květů na jedné rostlině rozhoduje o jejím reprodukčním úspěchu. Velmi se to však liší mezi druhy:

- U orchideje *Epipactis helleborine* bylo pozorováno, že čím více měla rostlina květů, tím bylo více opylovačem odebráno pylu (Piper et Waite 1988).
- U šálivé orchideje *Calopogon tuberosus* bylo zjištěno, že reprodukční úspěch roste s rostoucí velikostí květenství (Firmage et Cole 1988).



Obrázek 1 - Závislost počtu plodů na počtu květů v květenství u *Notylia barkeri*. Proloženo lineární regresí, koeficient determinace  $R^2 = 0,1003$ . Vytvořeno podle dat v Perez-Hernandez et al. (2011).

- Pozitivní závislost byla nalezena též u druhu *Notylia barkeri* (Perez-Hernandez et al. 2011), jak je patrné z obrázku 1. Nejčastěji měl tento druh 18 – 32 květů na květenství. Několik jedinců mělo dokonce okolo 120 květů, však nejvíce rostlin nemělo žádný plod. Nejčastěji pak měly jeden až čtyři plody (Perez-Hernandez et al. 2011).
- U druhu *Erycina crista-galli* se nejvíce vyskytovali jedinci s jedním květem a maximálně bylo nalezeno 13 květů na rostlinu. Několik rostlin mělo jeden plod, ale většina rostlin neměla plod žádný (Perez-Hernandez et al. 2011).
- U rodu *Disa*, který obsahuje jak druhy s nektarem, tak i druhy se šálivými květy, byla také pozorována pozitivní závislost: více květů v květenství znamenalo více plodů a v průměru bylo oplozeno 79 % květů (Hobbhahn et al. 2017).
- Pozitivní závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem byla pozorována také u druhů *Dactylorhiza incarnata* a *Dactylorhiza fuchsii* (Kindlmann et Jersáková 2006).
- Opylovači odměňující orchideje *Listera ovata* preferují větší velikost květenství. U tohoto druhu můžeme vidět pozitivní závislost mezi velikostí květenství a produkcí plodů. Autoři publikace uvádějí, že větší velikost je efektivnější pro přilákání opylovače na velkou vzdálenost, přičemž také uvádějí, že odměňující orchidej *Listera ovata* láká opylovače převážně vůní (Brys et al. 2008).
- Pozitivní závislost byla jednoznačně zjištěna i u odměňujících druhů *Habenaria limprichtii* a *Habenaria petelotii*. Tyto dva druhy se ale od sebe lišily ve vyprodukovaném procentu plodů. U *Habenaria petelotii* bylo procento plodů, které rostlina vyprodukovala, pořád stejné při jakémkoliv počtu květů v květenství. U *Habenaria limprichtii* se procento plodů s různým počtem květů měnilo (Zhang et Gao 2021).
- Významná pozitivní závislost mezi velikostí květenství a počtem plodů byla pozorována i u šálivé orchideje *Orchis purpurea* (Jacquemyn et Brys 2010) nebo u orchideje *Anacamptis coriophora* (Joffard et al. 2020).
- U orchideje *Comparettia falcata*, epifytické orchideje produkující nektar, se projevila pozitivní závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem, ale pouze v jednom roce provedeného tříletého výzkum (Rodriguez-Robles et al. 1992).
- U většího květenství šálivé orchideje *Myrmecophila christinae* mají květy větší pravděpodobnost opylení. Platí tedy, že čím je větší květenství, tím mají jedinci větší reprodukční úspěch. Každý jedinec šálivého druhu *Myrmecophila christinae* kvete ve

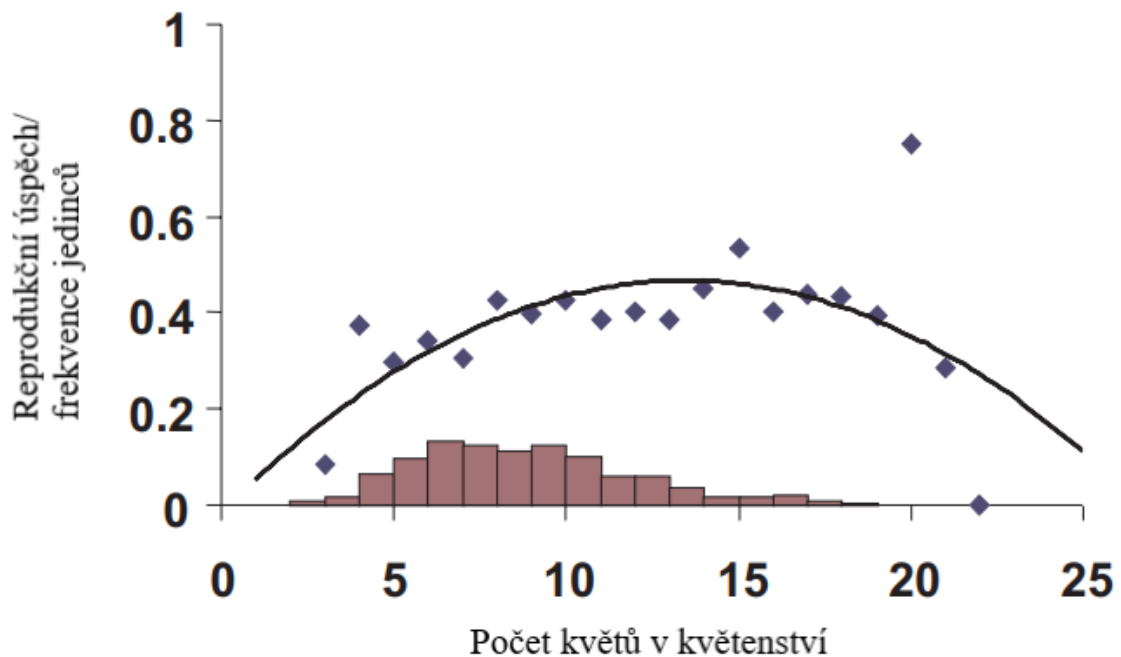
stejném časovém období. Synchronní kvetení má své výhody i nevýhody. Hlavní nevýhodou je konkurence o opylovače, proto se orchideji vyplatí mít větší květenství (Parra-Tabla et Vargas 2007).

- Šálivé druhy *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza sambucina* a *Platanthera bifolia* měly stejný reprodukční úspěch jako odměňující orchideje. U těchto druhů byla pozorována pozitivní závislost mezi počtem květů a počtem plodů. Autoři této studie uvádějí, že nelze zaměnit celkový počet plodů s hodnotou reprodukčního úspěchu. Neplatí pravidlo, že čím má rostlina více květů, tím má lepší reprodukční úspěch u těchto druhů (Vojtko et al. 2015).
- U druhu *Dactylorhiza lapponica* byl prováděn podrobnější výzkum, který experimentálně sledoval výhodný počet květů. Na orchideji byla odstraněna polovina květů z květenství a došlo ke snížení podílu květů tvořící plody. Také velikost plodů byla menší. To způsobilo snížení samičí biologické zdatnosti o 75 %. Velikost květenství u *Dactylorhiza lapponica* je důležité pro příjem pylu. Tento druh má v květech brylky, což je výhodou pro vysokou hodnotu přenosu pylu (Sletvold et Agren 2011).

U některých druhů nebyla pozitivní závislost pozorována nebo byl pozorován opačný trend a nejedná se pouze o rozdíl mezi rody, ale konkrétně i mezi druhy:

- Po analýze a zanesení do grafu u druhů *Orchis ustulata* a *Dactylorhiza majalis* nevyšla žádná závislost (Kindlmann et Jersáková 2005, 2006).
- Vliv velikosti květenství na produkci plodů nebyl pozorován ani u orchideje *Ryncholaelia glauca*, která obvykle mívá nejvýše dva květy. Je možné, že u tohoto druhu došlo k snížení počtu květů z důvodu následného zvětšení velikosti plodu (Flores-Palacios et García-Franco 2003).
- Pro šálivé orchideje *Barkeria whartonianana* a *Cyrtopodium macrobulbon*, které obsahují málo nektaru pro oklamání opylovače, nebyla v tomto směru důležitá velikost květenství.
- *Clowesia dodsoniana* měla pouze pozitivní závislost mezi velikostí květenství a odebraného pylu (Miranda-Molina et al. 2021).
- Reprodukční úspěch orchideje *Phaius delavayi* nebyl nikterak ovlivněn změnou velikostí květenství (Li et al. 2011).
- U šálivé orchideje *Ophrys balearica* není žádná závislost mezi počtem květů a produkcí plodů (Borràs et Cursach 2021).

- U orchidejí *Epidendrum exasperatum*, *Lepanthes wendlandiia* a *Oeceoclades maculata* nebyla zaznamenána závislost, že by rostlina s větším květenstvím měla více plodů (Calvo 1990b).
- Negativní závislost byla pozorována u druhů *Orchis morio* a *Dactylorhiza sambucina*. Parabolická závislost u *Orchis morio* je patrná z obrázku 2 (Kindlmann et Jersáková 2005, 2006).



Obrázek 2 - Závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem (čtverečky a křivka), závislost mezi velikostí květenství a frekvencí jedinců (sloupečky) u *Orchis morio*. Převzato z Kindlmann et Jersáková (2006) se svolením autorů.

Závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem nemusí být vždy zřetelná a vědci se proto zaměřili na jiné ukazatele, které by mohly souviset s velikostí květenství. Vědci našli určitou závislost reprodukčního úspěchu na výšce rostliny:

- Více květů bylo pozorováno u vysokého jedince *Dactylorhiza lapponica*. Výška rostliny u druhu *Dactylorhiza lapponica* ovlivňuje úspěch opylení (Sletvold et al. 2010).
- Vyšší rostliny vytvářejí větší květenství, která jsou atraktivnější pro opylovače. Opylovači častěji navštíví větší květenství (Vojtkó et al. 2015).

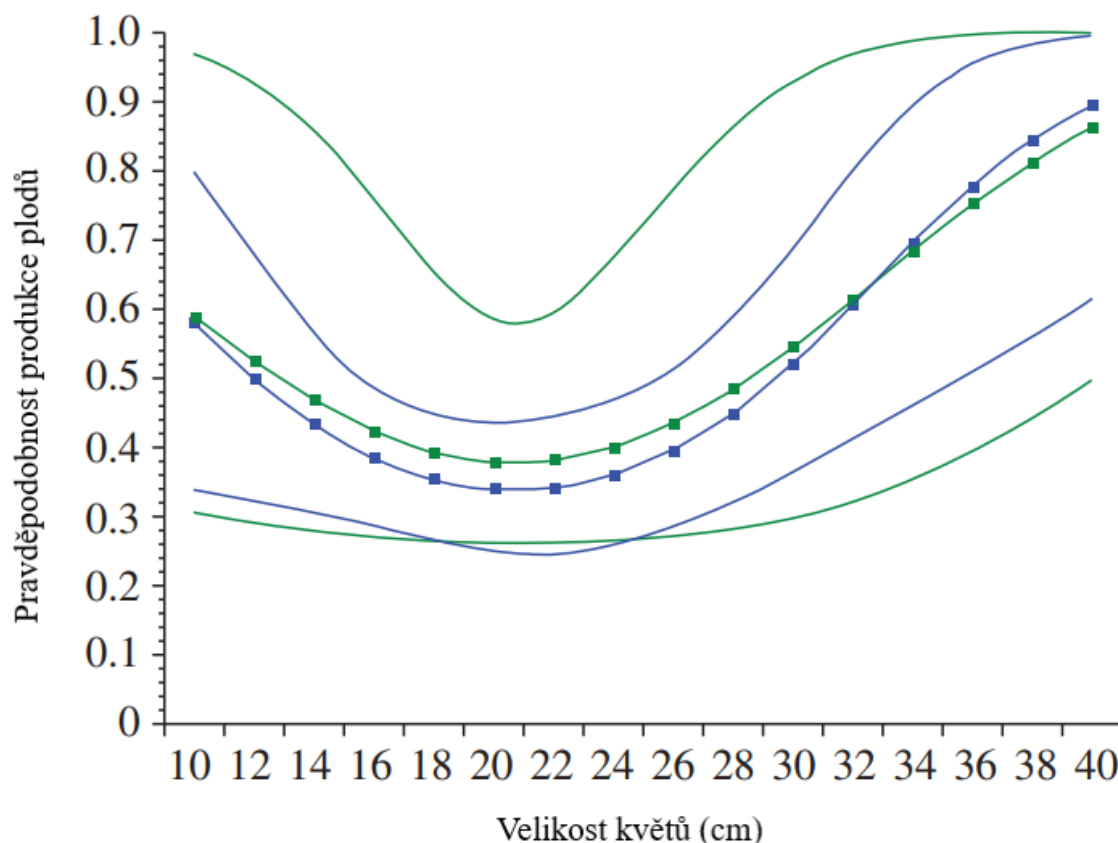
Některé publikace však s tímto závěrem nesouhlasí:

- Capo et al. (2022) uvádějí, že u odměňující orchideje *Anacamptis coriophora* nebyla pozorována žádná závislost mezi výškou rostliny a velikostí květenství. Na orchidej *Anacamptis coriophora* se zaměřila i jiná studie, která ukazuje pozitivní závislost mezi výškou rostliny a počtem květů. Byla nalezena i pozitivní závislost mezi počtem květů a počtem plodů. Z těchto výsledků vyplývá, že výška rostliny rozhoduje o reprodukčním úspěchu jedince.
- U orchideje *Anacamptis coriophora* nalezneme pozitivní závislost mezi výškou rostliny a reprodukčním úspěchem (Joffard et al. 2020).

Naskytá se tedy otázka, zda velikost květenství ovlivňuje atraktivitu rostliny pro opylovače:

- Ackerman (1989) při výzkumu u druhu *Encyclia-Krugii* zde nenašel žádnou závislost. Velikost květenství zřejmě neovlivňuje frekvenci návštěv opylovače.
- Jeden novější výzkum potvrzuje Ackermanovu myšlenku. Orchidej *Ryncholaelia glauca* opylovači navštěvují bez závislosti na počtu květů na rostlině (Flores-Palacios et García-Franco 2003).
- S těmito závěry se neshoduje výzkum na šálivých orchidejích *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza sambucina*, *Platanthera bifolia*, jehož závěry jsou, že větší květenství jsou častěji navštěvována opylovači pro svoji větší přitažlivost (Vojtkó et al. 2015).

Vliv velikosti jednoho květu v květenství zatím nebyl zcela prozkoumán. Nalezneme však studii, které se zabývala šálivou orchidejí *Caladenia valida*. Její reprodukční úspěch je vyšší, jestliže květenství má velmi malé nebo velmi velké květy. Při střední velikosti květů je reprodukční úspěch nižší. Ukazuje to obrázek 3, kde jsou znázorněna data, která jsou vytvořena pouze na základě velikosti květů, ale i se započítáním velikostí jedinců (Tremblay et al. 2010). Při sledování hustoty květenství byla nalezena závislost, která může mít kladný vliv na reprodukční úspěch. Pokud rostlina měla hustší květenství, bylo u ní též pozorováno více opylovačů. Kvůli tomu, že k opylení každého květu je potřeba více návštěv opylovačů, může být hustší květenství výhodou (Piper et Waite 1988). Z novější studie už můžeme vyvodit závěr, že to výhodou zřejmě je.



Obrázek 3 - Závislost mezi velikostí květu *Caladenia valida* a pravděpodobností produkce plodů. (Modrá křivka vytvořena pouze na základě velikosti květů, zelená křivka vytvořena i se započítáním velikostí jedinců.) Převzato z Tremblay et al. (2010) se svolením autorů.

Trendy byly pozorovány i při sledování polohy květu v rámci květenství. Květy vyskytující se ve spodní části květenství jsou více opyleny než vrchní květy. Tento výsledek byl vyvozen z pozorování orchideje *Phaius delavayi* (Li et al. 2011).

Velikost květenství neovlivňuje pravděpodobnost kvetení v následujícím roce. Není ani závislá na počtu plodů, ale při velkém květenství má orchidej větší pravděpodobnost vykvetení v dalším roce. Při výzkumu na orchideji *Orchis purpurea* se nedá odhadnout, v kolika po sobě jdoucích letech orchidej vykvetě. Při pětiletém výzkumu vykvetlo každý rok až 26 % jedinců ze sledované populace. (Jacquemyn et Brys 2010). S velikostí květenství se zvyšuje pravděpodobnost, že orchidej bude mít alespoň jeden plod (Calvo, 1990b; Jacquemyn et al. 2008).

## 2.2. Doba kvetení

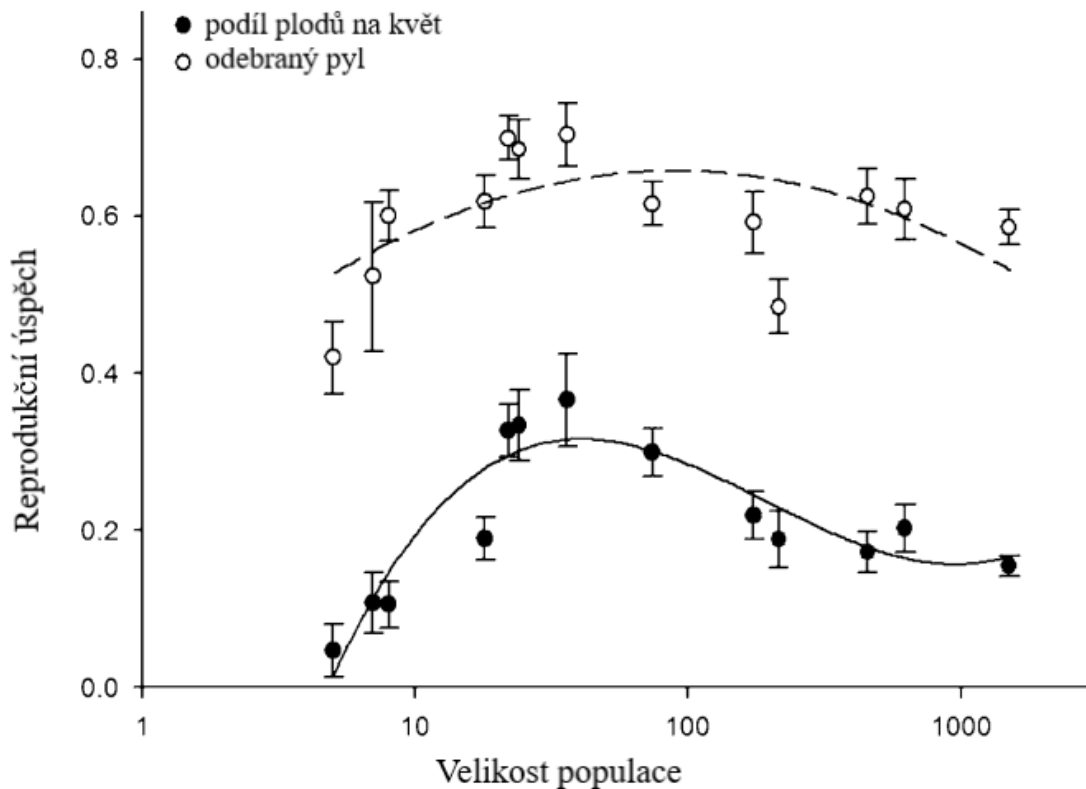
Šálivé květy orchidejí rozkvétají dříve než květy orchidejí odměňujících (Kindlmann et Jersáková 2006). Možná je to kvůli dostupnosti opylovačů nebo kvůli předcházení konkurence s odměňujícími druhy (Pellissier et al. 2010). Nalezneme i závislost na výšce rostliny. Vyšší rostliny druhu *Dactylorhiza lapponica* začínají kvést později než jedinci s malou výškou (Sletvold et al. 2010)

Délka období rozkvětu může být významným faktorem. Délka období rozkvětu ovlivňuje procento opylených květů: orchidej, která kvete déle, má vyšší procento opylených květů (Piper et Waite 1988). V sušších oblastech mají orchideje v průměru kratší dobu květenství, ale naopak mají zase více květů (Ehlers et al. 2002). Délka kvetení *Orchis militaris* je závislá na hustotě populace daného druhu, což ovlivňuje reprodukční úspěch daného druhu. Delší kvetení má pozitivní vliv na produkci plodu (Henneresse et al. 2017).

## 2.3. Velikost populace

V některých případech záleží i na velikosti populace, protože u velkých populacích se nachází více opylovačů než u malých (Ehlers et al. 2002). Naopak Hansen a Olesen ve svém výzkumu uvedli, že pokud je populace větší, neznamená to, že je tam přilákáno více opylovačů. Čím je větší populace, tím je každý jedinec navštíven méně opylovači, přesto množství opylených květů není ovlivněno. Reprodukční úspěch daného druhu není ovlivňován počtem sousedních kvetoucích rostlin (Hansen et Olesen 1999). Tremblay došel ke stejnému závěru a usoudil, že tvorba menších populací je výhodná pro orchideje (Tremblay et al. 2005). Velikost populace ovlivňuje reprodukční úspěch u některých druhů. Studie se neshodují na jednoznačných závěrech ani v případě rozdělení druhů na šálivé a odměňující. Při výzkumech orchideje *Phaius delavayi* byl vyvozen závěr, že velikost skupiny jedinců ovlivňovala reprodukční úspěch. Větší skupina měla nižší celkový reprodukční úspěch skupiny (Li et al. 2011). Novější publikace uvádějí, že při střední velikosti populace je nejvyšší reprodukční úspěch. Z obrázku 4 je patrné, že při zanesení dat do grafu vyšla parabola. Konkrétně tato skutečnost byla zjištěna při sledování odměňující orchideje *Listera ovata*. Pokud měla rostlina více než 30–40 květů, její reprodukční úspěch klesl (Brys et al. 2008). Ovlivnění reprodukčního úspěchu není dáno pouze v závislosti na velikosti populace, ale s tímto faktorem souvisí i typ stanoviště, kde se rostlina vyskytuje. Šálivá orchidej *Orchis mascula* je toho příkladem. Na velikosti populace nebyl závislý reprodukční úspěch orchidejí ve stinném lese,

ale v prosvětleném lese se s velikostí populace zvyšovalo procento opylených plodů (Jacquemyn et al. 2008). Nalezneme ale také druhy, u kterých nebyla nalezena žádná závislost mezi reprodukčním úspěchem a velikostí populace. Například se jedná o šálivou orchidej *Ophrys balearica* využívající sexuální atrapu k přilákání opylovače (Borràs et Cursach 2021).



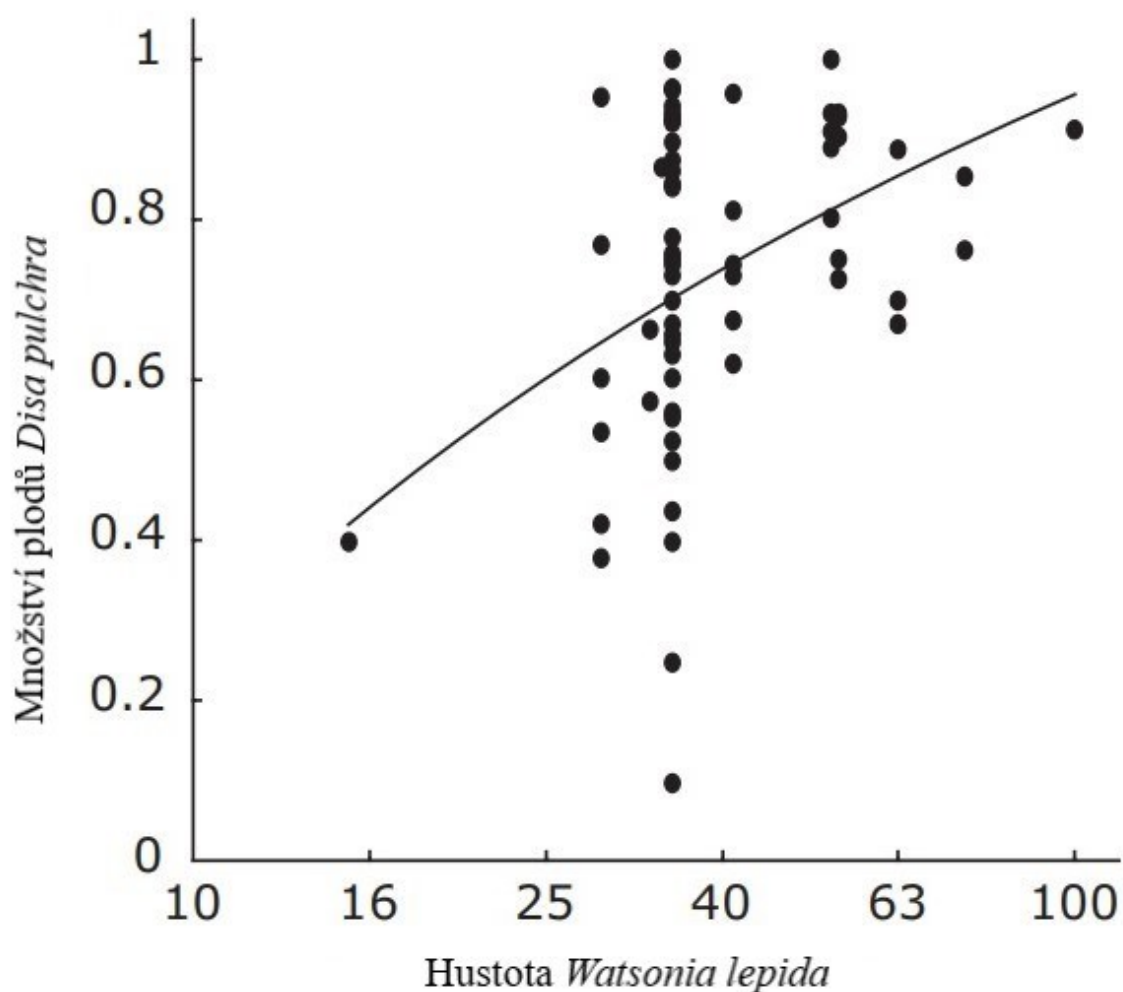
Obrázek 4 - Závislost mezi velikostí populace a reprodukčním úspěchem u *Listera ovata* (plnou čarou znázorněn podíl plodů na květ, přerušovanou čarou jsou znázorněna odstraněná polinia). Převzato z Brys et al. (2008) se svolením autorů.

Hustota populace u odměňujících orchidejí má velký vliv na míru produkce plodů u rostliny, protože květy potřebují být navštíveny alespoň dvakrát, aby došlo k úspěšnému opylení. Při velkém květenství jsou květy otevírány postupně a nemohou být všechny květy opylovány ve stejném čase (Brys et al. 2008). Pro šálivé orchideje je výhodnější růst v méně husté populaci. Šálivá orchidej *Ophrys balearica* má naopak při nízkých hustotách své populace vysoký reprodukční úspěch (Borràs et Cursach 2021).

## 2.4. Význam umístění rostliny

Zásadní vliv může mít i to, na jakém místě se rostlina nachází, je-li jedinec ve shluku nebo samostatně. Pohromadě se vyskytovaly ty rostliny, které byly velké a měly velké květenství. Z toho vyplynulo, že rostliny ve shlucích produkují více květů (Piper et Waite 1988). Pokud orchidej rostla ve shluku s ostatními rostlinami, tak její květy měly větší pravděpodobnost opylení z důvodu větší přitažlivosti pro opylovače (Firmage et Cole 1988). Orchideje ve shlucích produkují více plodů, ale prostorové umístění rostliny v populaci není pro orchidej důležité (Duffy et Johnson 2017). U orchidejí nezávisí množství plodů ani frekvence návštěv opylovačů na poloze. Žádná vzájemná závislost nebyla pozorována například u orchideje *Comparettia falcata* (Rodriguez-Robles et al. 1992). Můžeme ale pozorovat rozdílné výsledky u šálivých orchidejí. Jakmile se *Anacamptis morio*, orchidej se šálivými květy, vyskytovala uvnitř populace odměňujících rostlin, její úspěšnost v opylení byla výrazně vyšší, než když orchidej rostla dál od populace rostlin produkujících nektar (Johnson et al. 2003). Vzdálenost mezi odměňujícími rostlinami neovlivňuje jejich reprodukční úspěch. Ke křížovému opylení dochází i přesto, že se jedinci nachází daleko od sebe (Capo et al. 2022).

Pro šálivé orchideje se speciální strategií opylení je důležité, kde se rostlina nachází. Zásadní je to pro orchidej, která využívá takovou strategii opylování, že napodobuje blízko rostoucí rostlinu produkující nektar. *Disa pulchra* je šálivá orchidej, která se morfologicky velmi podobá právě druhu *Watsonia lepida*. *Watsonia lepida* je rostlina z čeledi kosatcovitých a tento druh poskytuje odměnu ve formě nektaru. Důležité je také zmínit, že oba druhy opyluje stejný druh hmyzu. Míra opylení i množství plodů u *Disa pulchra* je ovlivněno jak hustotou odměňujícího druhu, tak i vzdáleností od odměňujícího druhu. Množství odebraného pylu se snižuje s rostoucí vzdáleností od populace druhu poskytující odměnu. Při velké vzdálenosti šálivého druhu od populace odměňujícího druhu byl velký podíl samoopylených květů a velmi málo zde docházelo ke křížovému opylení. Podíl květů s pylem se snižoval se zvyšující se vzdáleností od odměňujícího druhu. Množství plodů *Disa pulchra* bylo větší, jakmile populace *Watsonia lepida* byla hustší. V grafu na obrázku 5 jsou data proložena mocninnou funkcí – po zlogaritmování obou os by tedy vznikla lineární závislost (Duffy et Johnson 2017).



Obrázek 5 - Závislost mezi hustotou *Watsonia lepidota* a množstvím plodů *Disa pulchra*. Převzato z Duffy et Johnson (2017) se svolením autorů.

Rostliny potřebují opylovače k rozmnožování a opylovači jsou také ovlivněni vzdáleností doletu. Čím blíže k úlu opylovače vyrostla rostlina, tím měla více opylených květů. Čím dále od úlu rostla rostlina, tím menší byl počet jejích opylených květů (Kindlmann et Jersáková 2005).

Reprodukční úspěch se liší podle stanoviště, kde orchideje rostou. Největší reprodukční úspěch měly na vřesovištích, kde nalezneme keře nebo opadavé stromy. Naopak u jehličnanů měly reprodukční úspěch nejmenší. Při dosažení tohoto výsledku byl porovnáván i rozdíl mezi samčí rostlinou a samičí, nebyl zde nalezen rozdíl mezi pohlavím (O'Connell et Johnston 1998). Opylování orchidejí je ovlivněno nejen typem konkrétního stanoviště, ale i mikroklimatem. Orchideje rostoucí v podmínkách, které jsou ovlivněny oceánským klimatem,

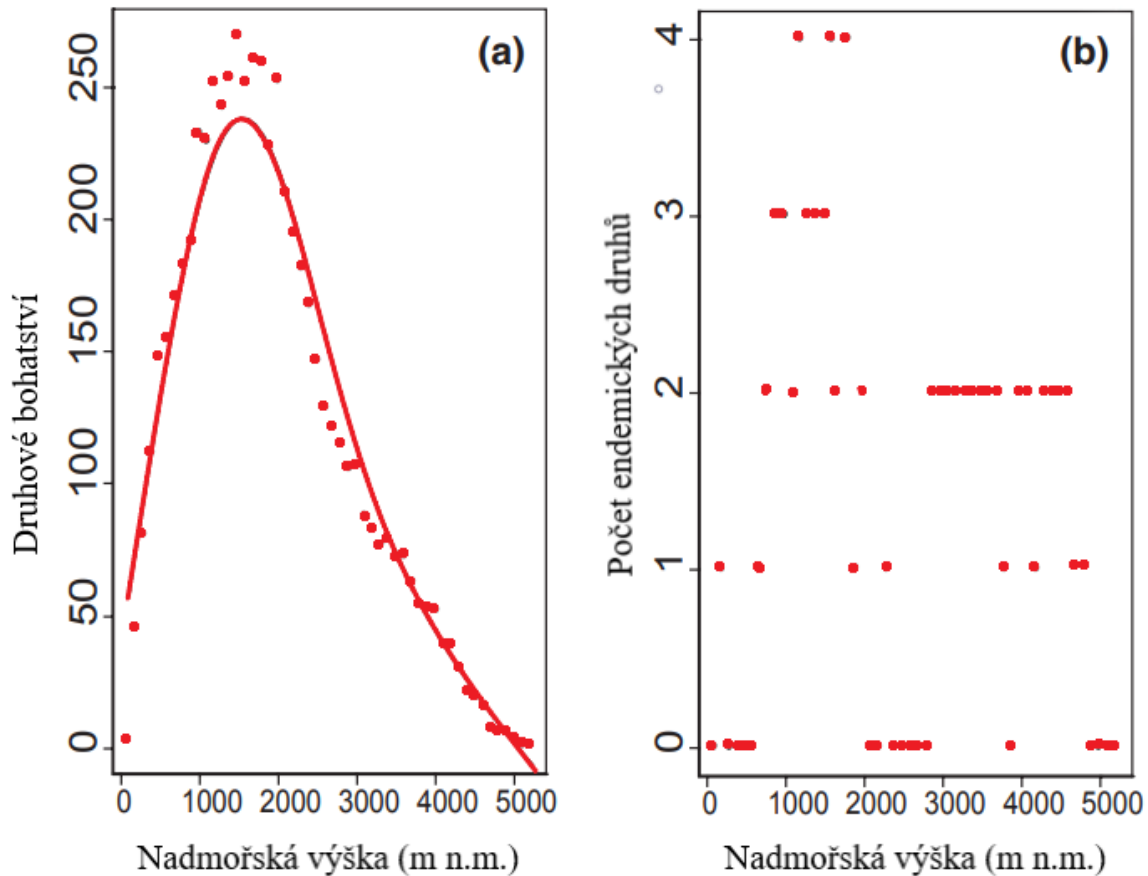
mají větší poměr opylených květů než v podmínkách kontinentálního klimatu (Kindlmann et Jersáková 2005). Pozorovány byly i rozdíly mezi populací nacházející se ve stinném lese a narušeném světlejším lese. Více světla dopadající na orchideje ovlivnilo nárůst tvorby květů a plodů (Jacquemyn et al. 2008).

#### **2.4.1. Závislost na nadmořské výšce**

S rostoucí nadmořskou výškou se mění jak druhová bohatost, tak i druhové složení orchidejí. Výsledky ze studií zabývajících se závislosti na nadmořské výšce jsou rozdílné pouze v odlišných lokalitách. Na základě výzkumu provedeného na ostrově Réunion bylo prezentováno, že druhová bohatost se snižuje s rostoucí nadmořskou výškou. Bylo to pozorováno v rozmezí výšky 200 – 2500 m n. m. Maximum druhové bohatosti se pohybovalo mezi 400 – 800 m n. m. (Jacquemyn et al. 2005). V Nepálu a Bhútánu v Himálaji byla pozorována druhová bohatost orchidejí ve výškách 100 – 5 200 m n. m. Druhová bohatost orchidejí tam rostla exponenciálně do výšky 1 600 m n. m. Poté při pokračování směrem výše začala druhová bohatost mírně exponenciálně klesat, jak je ukázáno na obrázku 6 (Acharya et al. 2011). Nejnovější studie epifytických orchidejí v Nepálu sledovala stupňovitost ve výšce 1 500 – 2 600 m n. m. Výzkum potvrdil výsledky předešlé studie. Od 1 500 m n. m. s rostoucí nadmořskou výškou klesá druhové bohatství orchidejí (Timsina et al. 2021). Důvodem jsou klimatické podmínky. V nízkých nadmořských výškách jsou příznivější klimatické podmínky pro orchideje, důvodem je teplejší podnebí. U této studie také bylo pozorováno, že hostitelský druh epifytické orchideje je v nižší polohách větší (Timsina et al. 2021).

Druhové složení orchidejí se plynule měnilo se změnou nadmořské výšky (Jacquemyn et al. 2005). Ve vyšších nadmořských výškách se druhy orchidejí mezi sebou více lišily než v nižších nadmořských výškách. Druhové složení je ovlivněno nejen nadmořskou výškou, ale i vzdáleností od okraje lesa, typem hostitele a srážkami (Timsina et al. 2021). Byl zde pozorován rozdíl mezi šálivými orchidejemi a druhy s nektarem. Menší počet šálivých orchidejí se vyskytuje ve vyšších nadmořských výškách než v nižších nadmořských výškách. Podíl šálivých orchidejí ku odměňujícím se zmenšuje s rostoucí nadmořskou výškou. Tento efekt nemusí být ovlivňován vzácností orchideje nebo velikostí území výskytu druhu, protože při srovnávací analýze bylo zjištěno, že počet ohrožených druhů orchidejí se u obou typů nelišil v závislosti na nadmořské výšce ani na velikosti území (Pellissier et al. 2010). Počty endemických druhů se však mění s nadmořskou výškou, jak je patrné z obrázku 6. Ve vyšších nadmořských výškách bylo sledováno více endemitů. Nejvíce endemických druhů bylo sledováno ve výšce okolo 1 400 m n.m. Ve vysokých nadmořských výškách nad 4 000 m n.m.

byl sledován pokles endemických druhů. Mezi nasbíranými daty můžeme ale vidět velký rozptyl a nejasnou závislost (Acharya et al. 2011).



Obrázek 6 - Závislost mezi nadmořskou výškou a druhovým bohatstvím (a), závislost mezi nadmořskou výškou a počtem endemických druhů orchidejí (b). Vytvořeno podle dat v Acharya et al. (2011).

Významné trendy můžeme pozorovat při sledování květů orchidejí. V čím vyšší nadmořské výšce se orchidej vyskytuje, tím později rozkvétá její květ. Rozdíl v kvetení mezi šálivou a odměňující orchidejí se s nadmořskou výškou zmenšuje (Pellissier et al. 2010). Procento samoopylených květů bylo v nízkých a středních výškách stejné, výrazný nárůst byl pozorován až od 2 000 m n. m., v nižších nadmořských výškách převažovalo opylení zprostředkované opylovači, a to až ze 70 % (Jacquemyn et al. 2005).

Většina studií se shoduje, že druhová bohatost s rostoucí nadmořskou výškou exponenciálně roste do určité výšky, poté mírně klesá. Je to především způsobeno a ovlivněno druhem opylovače. Studie zabývající se sledováním opylovačů v závislosti na nadmořské výšce

ukazují, že je rozdílné zastoupení opylovačů v různých výškových polohách. Významný trend, který byl pozorován, se týkal opylování mouchami. Počet opylovaných květů mouchami se snižoval s rostoucí nadmořskou výškou. V nízkých nadmořských výškách je tento opylovač zastoupen až ze 60 %, v nadmořské výšce nad 2 000 m není téměř žádné procento zastoupení. Pouze ve vysokých nadmořských výškách byly nalezeny druhy, které využívají kleistogamní systém opylení (Jacquemyn et al. 2005).

#### **2.4.2. Závislost na zeměpisné šířce**

V rámci velkého měřítka můžeme pozorovat rozdíly mezi orchiděmi podle jejich výskytu. Zde se ale zaměříme na zeměpisnou šířku, se kterou souvisí i lokální teplota, vlhkost, světlo a další faktory, které orchideje a jejich reprodukční úspěchy ovlivňuje. Většina druhů orchidejí roste v tropických a subtropických lesích. Na rovníku je největší počet druhů, směrem na sever nebo na jih druhy ubývají. Přesto nalezneme i druhy v polárních oblastech (Průša 2019). V tropických a subtropických oblastech, v zeměpisné šířce od 0° až 35°, je výrazně nižší produktivita plodů než v mírných oblastech (Tremblay et al. 2005).

V souvislosti se zeměpisnou šířkou můžeme pozorovat i rozdíly mezi typy orchidejí. Šálivé orchideje oproti odměňujícím mají obecně menší produkci plodů bez ohledu na zeměpisnou šířku, ale na severní polokouli v mírném pásu byl pozorován až dvojnásobný rozdíl mezi typy. Významně větší reprodukční úspěch mají druhy poskytující odměnu. Orchideje produkující nektar mají vysoký reprodukční úspěch v mírném pásu severní polokoule. Více než polovina srovnávaných orchidejí v mírných oblastech měla reprodukční úspěch větší než 50 %, naopak v tropických oblastech reprodukční úspěch orchidejí nepřesáhl hranici 50 % (Neiland et Wilcock 1998). V tropických oblastech je tedy nižší reprodukční úspěch orchidejí. Může to být způsobeno velkou diverzitou rostlin v této oblasti (Neiland et Wilcock 1998). Orchideje, které mají nektar a vyskytují se v mírném pásu, mají největší reprodukční úspěch (Tremblay et al. 2005).

#### **2.5. Rozdíly mezi šálivými a odměňujícími druhy**

Reprodukční úspěch se liší mezi typy strategie opylení. Rozdílů mezi šálivou a odměňující orchidějí je několik. Ve výzkumu, ve kterém byly porovnávány orchideje šálivé a odměňující, bylo zjištěno že *Gymnadenia conopsea* produkující nektar měla více květů než šálivá *Dactylorhiza majalis*. Také počet opylených květů byl větší než u *Dactylorhiza majalis*, protože druh přilákal více hmyzu (Hansen et Olesen 1999). Taxony, které podvádějí, mají obvykle

menší počet semen (Trapnell et Hamrick 2006) a mají méně plodů než taxony produkující nektar (Molnár et al. 2015). Při výzkumech i na více druzích orchidejí vycházelo, že druhy s odměnou mají vyšší reprodukční úspěch než druhy bez odměny (Hobbhahn et al. 2017; Kindlmann et Jersáková 2006). Odměňující orchideje jsou úspěšnější v rozmnožování (Hansen et Olesen 1999) a jejich úspěšnost je až dvojnásobná (Neiland et Wilcock 1998). Ale je možné, že mají nižší dlouhodobé přežití, protože výroba nektaru je nákladná. Velmi to záleží na omezenosti zdrojů nebo opylovačích (Hansen et Olesen 1999).

Rozdíly mezi typy jsou velké i na úrovni specializace. U orchidejí se šálivými květy je výrazně vyšší specializace než u orchidejí produkující nektar. Orchideje, které mají vysokou specializaci, mají také úzké prostorové rozšíření. Při širším rozšíření je druh méně specializován. Orchideje s malým geografickým rozšířením jsou nejvíce zranitelné. U šálivých orchidejí dochází k častějšímu vymírání, protože mezi nejrozšířenější orchideje patří orchideje produkující nektar. Specializace uvažovaná pouze ve vztahu orchidej-opylovač, nezávisí pouze na geografickém rozšíření, ale také na druhu strategie opylování, fylogenezi a na čase rozkvětu květu orchideje (Joffard et al. 2019).

Další rozdíl mezi druhy můžeme zmínit délku ostruhy. Druhy se šálivými květy, které neprodukují nektar, mají v průměru významně delší ostruhy než druhy s nektarem. Do souboru se nezapočítávaly druhy, které produkovaly zároveň květy s nektarem i bez nektaru (Jia et Huang 2021). Delší ostruha přispívá ke zvýšení samičí biologické zdatnosti. Délka ostruhy nemá vliv na návštěvu opylovačů, ale ovlivňuje přesné umístění pylu na opylovači. Ostruhy mohou být otevřené nebo uzavřené. Otevřené ostruhy jsou výhodnější, protože mají vyšší účinnost opylení (Sletvold et Agren 2011).

### **2.5.1. Význam nektaru**

To, jestli může být výhodou mít květ bez nektaru, ukázala následující studie. Do ostruhy šálivé orchideje byl přidán umělý nektar. Počet květů, které mouchy navštívily, se zvýšil v důsledku přidání umělého nektaru. Také se navýšil čas opylovače strávený na rostlině a více květů bylo opylováno. Byla sledována i nevýhoda, vzniklá v důsledku přidání umělého nektaru. Více květů bylo opyleno samosprašením. Samosprašnost způsobí, že pouze polovina semen je životaschopných, oproti cizosprašnosti. Cizosprašnost nebyla ovlivněna přítomností nektaru. Z toho vyplývá, že nezáleží na tom, jestli rostlina obsahuje nektar nebo ne, protože počet opylených květů pylem z jiné rostliny je podobný. Dále bylo pozorováno, že pokud opylovač nedostal odměnu a opylení se mu nevyplatilo, tak poté opylovači uletěli delší vzdálenost.

Z tohoto důvodu může být šálivá strategie výhodou, protože je snižena pravděpodobnost samoopylení květů (Jersáková et Johnson 2006).

## 2.6. Opylovači

Opylovači jsou základním faktorem pro hodnotu reprodukčního úspěchu rostliny. Jsou nepostradatelní pro rozmnožování a jejich chování je ovlivněno odměnou, kterou rostlina nabízí. Druhy orchidejí s nektarem jsou více navštěvovány opylovači. U těchto druhů bylo pozorováno dvanáctkrát více opylovačů než u šálivých druhů, a proto je odebraného pylu více. Jedná se v průměru o 2,8 % odebraného pylu z každé rostliny, zatímco u šálivých orchidejí je to v průměru 1,2 % (Hobbhahn et al. 2017). Při pozorování orchidejí rostoucích v antropogenních biotopech bylo dosaženo stejného závěru. Úroveň reprodukčního úspěchu je závislá na množství opylovačů. Jakmile došlo ke zvýšení počtu opylovačů, bylo pozorováno více plodů na rostlině (Zhang et Gao 2021). Zvýšený počet opylovačů můžeme přirozeně pozorovat u populace s větší hustotou kvetoucích druhů (Flores-Palacios et García-Franco 2003). Existují ale také studie, které s tímto nesouhlasí. Tři tropické odměňující orchideje *Barkeria whartonia*, *Clowesia dodsoniana* a *Cyrtopodium macrobulbon* mají extrémně nízkou úspěšnost opylení. Nízká úspěšnost opylení vede ke zvyšování geitonogamie, přičemž dochází k vyššímu podílu neživotaschopných semen. Při pozorování bylo vyhodnoceno, že s nízkou úspěšností v opylení nesouvisí množství opylovačů, které se vyskytují u populace těchto druhů (Miranda-Molina et al. 2021). Můžeme z toho usuzovat, že nezáleží na množství opylovačů, ale hlavně na počtu navštívených květů. Vyšší množství odstraněného pylu byly pozorovány při velké návštěvnosti květů opylovači (Duffy et Stout 2011).

Opylovači navštíví více květů v květenství na odměňující rostlině oproti šálivému druhu. Dalším důvodem, proč mají šálivé orchideje menší reprodukční úspěch, může být způsobeno pamětí opylovače. Opylovači, kteří nedostanou odměnu od rostliny, na kterou byli nalákáni, uletí delší vzdálenost na další rostlinu. Opylovači šálivých květů vynechají třikrát více rostlin při přeletu na jiné květenství (Hobbhahn et al. 2017). To, že si včely zapamatují rostlinu bez nektaru, také dokládá další studie. Na začátku období kvetení šálivé orchideje *Barkeria whartonia* byla pozorována vyšší návštěvnost včel než na konci stejného období kvetení (Miranda-Molina et al. 2021). I čmeláci se mohou poučit. Čmeláci, kteří opylují šálivou orchidej *Changnienia amoena* jsou přitahováni hlavně barvou květu a jeho velikostí. Orchidej má mnohem více odstraněných brylek než přinesených. Dokazuje nám to, že čmeláci se nevrací na tu samou rostlinu a vyhýbají se i rostlině vedlejší (Sun et al. 2006). Na druhou stranu to může

mít výhody pro vyšší reprodukční úspěch u šálivých druhů, protože opylovači navštíví méně květů v květenství, a to může podporovat křížení. Toto se předpokládá pouze v případě, že je hodně opylovačů. Pokud je opylovačů nedostatek, tak upřednostňují nektar. Pro odměňující druhy to může být výhodou a šálivé druhy častěji využívají samoopylení (Jersáková et al. 2006).

Pro vysoký reprodukční úspěch je také důležitý druh opylovače. Pro rostlinu je výhodnější být opylována druhem, který se specializuje na méně druhů rostlin. Nízké sdílení opylovačů mezi druhy rostlin je základem pro efektivní opylení (Scopece et al. 2010). Také je pro rostlinu výhodnější být opylován méně druhy opylovačů. Bylo pozorováno, že vyvinutější a novější druhy orchidejí v rámci evoluce se specializují na méně druhů opylovačů. To zamezuje ztrátám pylu během transportu a snižuje náklady na přenos pylu (Tremblay 1992).

Míra produkce plodů u orchidejí záleží na opylovačích. Důkazem toho jsou provedené ruční opylení květů, při kterém mají orchideje významně více květů. Opylovači zásadně ovlivňují reprodukční úspěch rostliny. Šálivý druh *Calypso bulbosa* při ručním křížovém opylení vyprodukoval více plodů než přirozeně opylované rostliny (Abeli et al. 2013). Až dvojnásobný podíl opylených květů po ručním opylení byl zaznamenán u šálivého druhu *Dactylorhiza lapponica* (Sletvold et al. 2010). U šálivé rostliny druhů *Dactylorhiza majalis* a *Changnienia amoena* bylo zjištěno, že uměle opylované rostliny mají více plodů, než jejich kontroly. Autoři tím ukazují, že šálivý druh je omezen opylovačem (Hansen et Olesen 1999; Sun et al. 2006), ale tento trend s umělým opylením byl pozorován i u druhu orchideje produkující nektar. Orchideje druhu *Cyclopogon cranichoides* byly opylovány ručně a vyprodukovaly více plodů než kontroly neopylené člověkem. Autor výzkumu Calvo uvádí, že úspěch plodu je taktéž limitován opylovačem (Calvo 1990a). Novější studie zabývající se *Epipactis helleborine* potvrdila výsledky předchozí studie (Ehlers et al. 2002).

### **2.6.1. Velikost semen**

Pro zachování velkého reprodukčního úspěchu při nedostatku opylovačů využívají rostliny přechod k samoopylení. Neděje se to pouze u orchidejí, ale u převážné většiny hermafroditických rostlin. Každá rostlina má rozdíly ve velikosti semen, při samoopylení jsou semena menší než při křížovém opylení. Pokud rostlina kombinuje samoopylení a křížení, optimální velikost semene se nemění. Pokud rostlina využívá pouze křížení, optimální velikost semene by se měla zvyšovat (Huang et Burd 2019). Semeno, které vzniklo křížením, má daleko vyšší kvalitu než semeno, které je výsledkem samoopylením (Peter et Johnson 2013). Životaschopnost semen vytvořené křížovým opylením je výrazně vyšší než při samoopylení nebo geitonogamii (Capo et al. 2022; Zhang et Gao 2021). Květů využívajících samoopylení je

více u druhů s nektarem, ale procentuální rozdíl mezi samoopylením a křížovým opylením je u obou skupin stejný. V průměru se jedná o okolo 26 % květů, které jsou opyleny vlastním pylem (Hobbhahn et al. 2017). Hmotnost i velikost plodu mohou být dány typem opylení, typem stanoviště nebo velikostí populace. Orchidej vyskytující se v narušeném a prosvětleném prostředí (např. vykácený les) má vyšší hmotnost a velikost plodu než ve stinném lese. Orchidej rostoucí ve velkých populacích a zároveň na narušeném prostředí má tuto hodnotu ještě vyšší (Jacquemyn et al. 2008).

## 2.7. Omezení reprodukčního úspěchu rostliny

Míra reprodukčního úspěchu může být omezena různými faktory a nejedná se pouze o roli opylovačů. Kvůli omezení dochází ke ztrátám plodů až o 60 %. Omezení zdrojů nebo vliv parazita jsou příklady těchto faktorů. Mezi nejběžnější faktory se řadí predátoři, kteří semena požírají. Nejčastěji se jedná o savce. V průměru to obnáší až 10 % plodů, které sežerou (Ackerman 1989). Ale jedná se pouze o průměr, každý druh se liší, například u *Dactylorhiza lapponica* herbivoři sežerou méně než jeden plod na rostlinu (Sletvold et al. 2010). Opylování orchidejí je limitováno převážně množstvím zdrojů (Tremblay et al. 2005).

Reprodukční úspěch může být omezen a ovlivněn jak opylovači, tak i jinými faktory, které mohou opylovače následně ovlivňovat. Takových uzavřených kruhů, kde se prvky ovlivňují navzájem, nalezneme v přírodě mnoho a orchideje nejsou výjimkou. Reprodukční úspěch může být omezen přítomností konkurence. Konkurence mezi šálivou orchidejí a rostlinou produkující nektar je značná. Vedlejší rostliny, které mají nektar, ovlivňují produkci plodů šálivých orchidejí. Odměňující rostliny ve větším množství více přitahují opylovače. Druhové bohatství sousedních odměňujících rostlin ovlivňuje produkci plodů šálivé orchideje *Orchis militaris*. Při malé hustotě sousedních rostlin má vysoké druhové bohatství pozitivní vliv na produkci plodů šálivé orchideje. Naopak při velké hustotě pozorujeme negativní vliv. Nezáleží pouze na hustotě sousedních rostlin, ale také na délce kvetení. Při delším kvetení šálivé orchideje a vysokém druhovém bohatství sousedních rostlin byl zaznamenán pozitivní vliv na produkci plodů. Při krátkém kvetení byl zde naopak negativní vliv. Pro šálivou orchidej není tak výhodné být zastoupena v malé hustotě a kvést krátkou dobu (Henneresse et al. 2017).

Mezi další faktory omezení reprodukčního úspěchu můžeme zařadit člověka. Pro zjištění tohoto faktoru bylo srovnáváno prostředí lesa, které bylo považováno za zachovalé stanoviště, se stanovištěm narušeným zemědělstvím. Výzkum byl prováděn na území suchého tropického

lesa. Na narušeném stanovišti byla pozorována až třikrát menší produkce plodů než na zachovalém stanovišti. S tím je doprovázeno, že na zachovalém stanovišti je rychlejší opylení rozkvetlého květu. Na stále narušovaném prostředí se počet plodů snižoval, zatímco v lese byly počty plodů mezi roky konstantní. Narušení prostředí zemědělstvím má negativní vliv na rozmnožování, protože dochází k narušování opylování, orchideje vyskytující se zde mají nižší reprodukční úspěch (Parra-Tabla et al. 2000).

Nejen antropogenní faktory nebo podnebí mohou snížit reprodukční úspěch rostliny. Významnou roli hraje i počasí. Sucho nejvíce omezuje růst a vývoj kvetení. Šálivá orchidej *Orchis purpurea* mívá v průměru až 50 % květů opylených. Jacquemyn a Brys (2010) však uvádí, že v suchém roce měla pouze 5 % květů opylených. Jiné druhy šálivých orchidejí nemají snížen reprodukční úspěch v suchých letech. Suchem nebyly ovlivněny orchideje *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza sambucina* a *Platanthera bifolia* (Vojtkó et al. 2015).

### 2.7.1. Vymírání

Vymírání a vznik nových druhů je přirozeným procesem. Podle pozorování v poslední době vymírání druhů převažuje. Na základě historických dat několika druhů orchidejí v Nizozemsku a Belgii bylo pozorováno, že populace orchidejí obecně klesají a druhy vymírají. Nebyl zde však zaznamenán rozdíl mezi šálivým druhem orchideje a druhem obsahující nektar (Jacquemyn et al. 2005). Dřívější studie uvádí, že vzácné orchideje jsou především ty, co nektar neprodukují (Neiland et Wilcock 1998). Novější studie (Jacquemyn et al. 2005) však ukazuje, že tomu tak není. Byla zde sledována souvislost mezi výskytem odměny u orchidejí a jejich vyhynutím. Nebyla pozorována žádná souvislost se vzácností druhu. Obsah nektaru není faktorem, který by ovlivnil vzácnost nebo vyhynutí druhu (Jacquemyn et al. 2005).

Při porovnávání historických dat o počtech druhů orchidejí na určitém území se současnými daty byly pozorovány možné příčiny vyhynutí druhů. Důvodem nebyl obsah nektaru, ale rozhodující byl typ stanoviště. Na vlhkých loukách a vřesovištích docházelo k výrazně většímu úbytku jedinců v populaci než na vápencových loukách a v lesích (Jacquemyn et al. 2005). V osídlených oblastech je největší příčinou ztráta přirozených stanovišť. Mezi další důvody vymírání můžeme zařadit i vliv emisí produkovaných člověkem, používání pesticidů nebo zavlečení invazních druhů, které orchidej následně konkurenčně vytlačí (Průša 2019).

Další možnou a diskutovanou příčinou vymírání druhů orchidejí je pokles populací opylovačů. Populace opylovačů klesají každým rokem, převážně to bylo pozorováno

u létajících druhů, přičemž největší pokles byl zaznamenán u much. Za téměř 30 let došlo k poklesu biomasy hmyzu o 75 % (Hallmann et al. 2017). Za největší příčinu vymírání opylovačů je považována změna klimatu (Fox et al. 2014) a ztráta přirozených stanovišť způsobená člověkem (Aguilar et al. 2006). Přesto tento fakt nemá dopad na reprodukční úspěch orchideje. Na základě herbářových položek a měření reprodukčního úspěchu současných orchidejí bylo konstatováno, že množství plodů u orchidejí se s časem neměnilo. Nebyl pozorován významný trend do konce 20. století. Pouze u dvou druhů byla pozorována významná závislost, ale každý z druhů vykazoval opačný výsledek: u jednoho druhu došlo k poklesu a u druhého druhu se reprodukční úspěch v čase zvyšoval. Počet opylovačů se časem snižuje, ale nesnižuje se reprodukční úspěch druhů orchidejí. Může to být způsobeno geografickými rozdíly, protože výzkum byl prováděn pouze na území Maďarska (Molnár et al. 2015). Na území Velké Británie a Nizozemska byl pozorován úbytek opylovačů i úbytek druhů orchidejí. Přesto nelze zhodnotit, že úbytek opylovačů zapříčinil úbytek druhů. Je možné, že vymírání opylovačů i druhů orchidejí bylo způsobeno jiným společným faktorem (Biesmeijer et al. 2006).

## Závěr

V první části práce byla shrnuta bohatá škála strategií pro opylení orchidejí. V druhé části práce byly shrnuty poznatky týkající se opylování orchidejí se zaměřením na reprodukční úspěch. Zvláštní zřetel byl věnován závislosti velikosti květenství na reprodukčním úspěchu. Ke zpracování této oblasti byly použity všechny přístupné dosud publikované studie.

Rozdílů mezi šálivými a odměňujícími orchidejemi bylo nalezeno mnoho a jsou v této práci podrobně zpracovány. Odměňující druhy se vyznačují vyšším reprodukčním úspěchem, a to až dvojnásobným. Odměňující druhy jsou až 12krát více navštěvovány opylovači. Nalezneme u nich více opylených květů, více semen i více plodů než u šálivých druhů. Mezi záporné vlastnosti u odměňujících druhů patří kratší délka života rostliny a vyšší míra samosprašnosti. Šálivé druhy se vyznačují vyšší mírou specializace a byla u nich pozorována delší ostruha.

Pozitivní závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem byla pozorována u 17 druhů, ale často s různým omezením: například docházelo k zanesení pouze 10 % dat do grafu nebo závislost byla pozorována pouze v jednom roce probíhajícího výzkumu. Na opačné straně existují i druhy, které vykazují opačný trend. Negativní závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem byla pozorována pouze u dvou druhů. Vyskytuje se zde také skupina druhů, u kterých nebyla pozorována žádná závislost a výsledky nevyšly dostatečně významně. Takto bylo vyhodnoceno 11 druhů. U těchto druhů byla často pozorována závislost s jinou proměnou než s reprodukčním úspěchem rostliny. Výsledky se neshodují, a zatím z toho vyplývá, že u každého druhu je jiná závislost, protože byly pozorovány rozdíly i mezi druhy v rámci jednoho rodu. Nejvíce převažuje pozitivní závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem. Tato oblast není dostatečně prozkoumaná, a jsou nezbytné další výzkumy na jiných druzích, aby bylo možné nalézt nějaký trend mezi skupinami. Mělo by se soustředit i jiný faktor, který s tímto může souviset a ovlivňovat výsledek. Nemusí to být přímočará jednoduchá závislost mezi dvěma proměnnými.

Pro rozšíření poznatků v oblasti, které se zabývají závislostí mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem, se budu tímto tématem zabývat ve své magisterské práci. Zaměřím se na otázku, jaký je optimální počet květů, které rostlina vyprodukuje. V žádných publikacích jsem dosud nedohledala, že by tato otázka byla zpracována. Zatím se předpokládá, že odpovědí na tuto otázku bude střední hodnota součtu květů na jedinci daného druhu. Opylovač zřejmě přehlédne rostlinu, která má nízký počet květů. Na druhou stranu pro vytvoření velkého počtu

květů rostlina musí hodně investovat svých zdrojů, a většina květů i přesto zůstane neopylená. S ohledem na výsledky této práce se očekává ve výsledcích velká náhodnost a velký rozptyl mezi hodnotami.

## Zdroje

1. Abeli, T., Jakalaniemi, A., Wannas, L., Mutikainen, P., Tuomi, J. 2013. Pollen limitation and fruiting failure related to canopy closure in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae), a northern food-deceptive orchid with a single flower. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171 (4). 744–750. doi: 10.1111/boj.12014.
2. Ackerman, J. 1989. Limitations to Sexual Reproduction in *Encyclia-Krugii* (Orchidaceae). *Systematic Botany*. 14 (1). 101–109. doi: 10.2307/2419054.
3. Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M. A. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*. 9 (8). 968–980. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x.
4. Acharya, K. P., Vetaas, O. R., Birks, H. J. B. 2011. Orchid species richness along Himalayan elevational gradients: Orchid richness along elevational gradients. *Journal of Biogeography*. 38 (9). 1821–1833. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02511.x.
5. Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemueller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., Kunin, W. E. 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*. 313 (5785). 351–354. doi: 10.1126/science.1127863.
6. Borràs, J., Cursach, J. 2021. Female and male fitness of a sexually deceptive orchid with a narrow distribution area: from phenotypic traits to spatial distribution patterns. *Plant Biology*. 23 (1). 130–139. doi: 10.1111/plb.13184.
7. Brodmann, J., Twele, R., Francke, W., Hölzler, G., Zhang, Q.-H., Ayasse, M. 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. *Current Biology*. 18 (10). 740–744. doi: 10.1016/j.cub.2008.04.040.
8. Brys, R., Jacquemyn, H., Hermy, M. 2008. Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 157 (4). 713–721. doi: 10.1111/j.1095-8339.2008.00830.x.
9. Calvo, R. 1990. a Four-year growth and reproduction of *Cyclopogon cranichoides* (Orchidaceae) in South Florida. *American Journal of Botany*. 77 (6). 736–741. doi: 10.2307/2444365.
10. Calvo, R. 1990. b Inflorescence size and fruit distribution among individuals in 3 orchid species. *American Journal of Botany*. 77 (10). 1378–1381. doi: 10.2307/2444598.
11. Capo, M., Perello-Suau, S., Rita, J. 2022. Preventing inbreeding depression in *Anacamptis coriophora* (Orchidaceae) as a model of food-rewarding orchid. *Plant Ecology*. 223 . 423–436. doi: 10.1007/s11258-022-01221-0.
12. Darwin, C. 1862. On the various contrivances by which british and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. London: John Murray.
13. Dressler, R. L. 1981. The orchids: natural history and classification. Cambridge, Mass. Harvard University Press. 332 pp. ISBN: 978-0-674-87525-8.
14. Duffy, K. J., Johnson, S. D. 2017. Effects of distance from models on the fitness of floral mimics. *Plant Biology*. 19 (3). 438–443. doi: 10.1111/plb.12555.
15. Duffy, K. J., Stout, J. C. 2011. Effects of conspecific and heterospecific floral density on the pollination of two related rewarding orchids. *Plant Ecology*. 212 (8). 1397–1406. doi: 10.1007/s11258-011-9915-1.

16. Ehlers, B. K., Olesen, J. M., Agren, J. 2002. Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation. *Plant Systematics and Evolution*. 236 (1–2). 19–32. doi: 10.1007/s00606-002-0197-x.
17. Firmage, D., Cole, F. 1988. Reproductive Success and Inflorescence Size of *Calopogon-Tuberosus* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 75 (9). 1371–1377. doi: 10.2307/2444460.
18. Flores-Palacios, A., García-Franco, J. G. 2003. Effects of floral display and plant abundance on fruit production of *Ryncholaelia glauca* (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical*. 51 (1). 71–78.
19. Fox, R., Oliver, T. H., Harrower, C., Parsons, M. S., Thomas, C. D., Roy, D. B. 2014. Long-term changes to the frequency of occurrence of British moths are consistent with opposing and synergistic effects of climate and land-use changes. *Journal of Applied Ecology*. 51 (4). 949–957. doi: 10.1111/1365-2664.12256.
20. Gijbels, P., Ceulemans, T., Van den Ende, W., Honnay, O. 2015. Experimental fertilization increases amino acid content in floral nectar, fruit set and degree of selfing in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *Oecologia*. 179 (3). 785–795. doi: 10.1007/s00442-015-3381-8.
21. Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Mueller, A., Sumser, H., Hoerren, T., Goulson, D., de Kroon, H. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *Plos One*. 12 (10). doi: 10.1371/journal.pone.0185809.
22. Hansen, I., Olesen, J. M. 1999. Comparison of reproductive success in two orchids: the nectarless *Dactylorhiza majalis s.s.* and the nectar-producing *Gymnadenia conopsea s.l.* *Nordic Journal of Botany*. 19 (6). 665–671. doi: 10.1111/j.1756-1051.1999.tb00676.x.
23. Henneresse, T., Wesselingh, R. A., Tyteca, D. 2017. Effects of floral display, conspecific density and rewarding species on fruit set in the deceptive orchid *Orchis militaris* (Orchidaceae). *Plant Ecology and Evolution*. 150 (3). 279–292. doi: 10.5091/plecevo.2017.1313.
24. Heuschen, B., Gumbert, A., Lunau, K. 2005. A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Systematics and Evolution*. 252 (3–4). 121–137. doi: 10.1007/s00606-004-0249-5.
25. Hobbhahn, N., Johnson, S. D., Harder, L. D. 2017. The mating consequences of rewarding vs. deceptive pollination systems: Is there a quantity-quality trade-off? *Ecological Monographs*. 87 (1). 91–104. doi: 10.1002/ecm.1235.
26. Huang, Q., Burd, M. 2019. The effect of pollen limitation on the evolution of mating system and seed size in hermaphroditic plants. *The American Naturalist*. 193 (3). 447–457. doi: 10.1086/701782.
27. Jacquemyn, H., Brys, R. 2010. Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food-deceptive orchid: a five-year study: Spatio-temporal variation in fruit set in a deceptive orchid. *Plant Biology*. 12 (1). 145–153. doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00217.x.
28. Jacquemyn, H., Brys, R., Hermy, M., Willems, J. H. 2005. Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. *Biological Conservation*. 121 (2). 257–263. doi: 10.1016/j.biocon.2004.05.002.
29. Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O., Hermy, M. 2008. Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula*. *Basic and Applied Ecology*. 9 (4). 392–400. doi: 10.1016/j.baae.2007.05.002.

30. Jacquemyn, H., Micheneau, C., Roberts, D. L., Pailler, T. 2005. Elevational gradients of species diversity, breeding system and floral traits of orchid species on Reunion Island. *Journal of Biogeography*. 32 (10). 1751–1761. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01307.x.
31. Jersáková, J., Johnson, S. D. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. *Oecologia*. 147 (1). 60–68. doi: 10.1007/s00442-005-0254-6.
32. Jersáková, J., Johnson, S. D., Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*. 81 (02). 219. doi: 10.1017/S1464793105006986.
33. Jia, L., Huang, S. 2021. An examination of nectar production in 34 species of *Dendrobium* indicates that deceptive pollination in the orchids is not popular. *Journal of Systematics and Evolution*. 00 (0). 1–7. doi: 10.1111/jse.12799.
34. Joffard, N., Le Ronce, I., Langlois, A., Renoult, J., Buatois, B., Dormont, L., Schatz, B. 2020. Floral trait differentiation in *Anacamptis coriophora*: Phenotypic selection on scents, but not on colour. *Journal of Evolutionary Biology*. 33 (8). 1028–1038. doi: 10.1111/jeb.13657.
35. Joffard, N., Massol, F., Grenie, M., Montgelard, C., Schatz, B. 2019. Effect of pollination strategy, phylogeny and distribution on pollination niches of Euro-Mediterranean orchids. *Journal of Ecology*. 107 (1). 478–490. doi: 10.1111/1365-2745.13013.
36. Johnson, S. D., Peter, C. I., Nilsson, L. A., Ågren, J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*. 84 (11). 2919–2927. doi: 10.1890/02-0471.
37. Kindlmann, P., Jersáková, J. 2005. Floral display, reproductive success, and conservation of terrestrial orchids. *Selbyana*. 26 (1,2) . 136–144.
38. Kindlmann, P., Jersáková, J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*. 41 (1). 47–60. doi: 10.1007/BF02805261.
39. Li, P., Huang, B. Q., Pemberton, R. W., Luo, Y. B., Cheng, J. 2011. Floral display influences male and female reproductive success of the deceptive orchid *Phaius delavayi*. *Plant Systematics and Evolution*. 296 (1–2). 21–27. doi: 10.1007/s00606-011-0473-8.
40. Miranda-Molina, Y. M., Gonzalez, E. J., Marquez-Guzman, J., Meave, J. A., Perez-Garcia, E. A. 2021. Pollination success in three tropical dry forest orchid species from Mexico: Insights from floral display, visitation rates, and flower micromorphology. *Botanical Sciences*. 99 (4). 771–790. doi: 10.17129/botsci.2785.
41. Molnár, V. A., Loeki, V., Takacs, A., Schmidt, J., Tokolyi, J., Bodis, J., Sramko, G. 2015. No evidence for historical declines in pollination success in hungarian orchids. *Applied Ecology and Environmental Research*. 13 (4). 1097–1108. doi: 10.15666/aer/1304\_10971108.
42. Neiland, M. R. M., Wilcock, C. C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*. 85 (12). 1657–1671. doi: 10.2307/2446499.
43. O’Connell, L. M., Johnston, M. O. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology*. 79 (4). 1246. doi: 10.2307/176740.
44. Parra-Tabla, V., Vargas, C. F. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. 32 (1). 26–35. doi: 10.1016/j.actao.2007.02.002.
45. Parra-Tabla, V., Vargas, C. F., Magana-Rueda, S., Navarro, J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindley (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest vs agricultural field. *Biological Conservation*. 94 (3). 335–340. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00187-1.

46. Pellissier, L., Vittoz, P., Internicola, A. I., Gigord, L. D. B. 2010. Generalized food-deceptive orchid species flower earlier and occur at lower altitudes than rewarding ones. *Journal of Plant Ecology*. 3 (4). 243–250. doi: 10.1093/jpe/rtq012.
47. Perez-Hernandez, H., Damon, A., Valle-Mora, J., Sanchez-Guillen, D. 2011. Orchid pollination: specialization in chance? *Botanical Journal of the Linnean Society*. 165 (3). 251–266. doi: 10.1111/j.1095-8339.2010.01109.x.
48. Peter, C. I., Johnson, S. D. 2013. Generalized food deception: colour signals and efficient pollen transfer in bee-pollinated species of *Eulophia* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171 (4). 713–729. doi: 10.1111/boj.12028.
49. Phillips, R. D., Peakall, R., Retter, B. A., Montgomery, K., Menz, M. H. M., Davis, B. J., Hayes, C., Brown, G. R., Swarts, N. D., Dixon, K. W. 2015. Pollinator rarity as a threat to a plant with a specialized pollination system. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 179 (3). 511–525. doi: 10.1111/boj.12336.
50. Piper, J. G., Waite, S. 1988. The gender role of flowers of broad leaved *Helleborine*, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Functional Ecology*. 2 (1). 35–40. doi: 10.2307/2389457.
51. Pohl, M., Watolla, T., Lunau, K. 2008. Anther-mimicking floral guides exploit a conflict between innate preference and learning in bumblebees (*Bombus terrestris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63 (2). 295–302. doi: 10.1007/s00265-008-0661-x.
52. Průša, D. 2019. Orchideje České republiky. 2. rozšířené vydání. V Brně. CPress. 239 pp. ISBN: 978-80-264-2557-1.
53. Rodriguez-Robles, J., Melendez, E., Ackerman, J. 1992. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 79 (9). 1009–1017. doi: 10.2307/2444910.
54. Scopece, G., Cozzolino, S., Johnson, S. D., Schiestl, F. P. 2010. Pollination efficiency and the evolution of specialized deceptive pollination systems. *The American Naturalist*. 175 (1). 98–105. doi: 10.1086/648555.
55. Sherratt, T. N., Peet-Paré, C. A. 2017. The perfection of mimicry: an information approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 372 (1724). 20160340. doi: 10.1098/rstb.2016.0340.
56. Singer, R. B. 2002. The pollination biology of *Sauroglossum elatum* Lindl. (Orchidaceae:Spiranthinae): moth-pollination and protandry in neotropical Spiranthinae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 138 (1). 9–16. doi: 10.1046/j.1095-8339.2002.00003.x.
57. Sletvold, N., Agren, J. 2011. Nonadditive effects of floral display and spur length on reproductive success in a deceptive orchid. *Ecology*. 92 (12). 2167–2174. doi: 10.1890/11-0791.1.
58. Sletvold, N., Grindeland, J. M., Agren, J. 2010. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytologist*. 188 (2). 385–392. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x.
59. Stökl, J., Brodmann, J., Dafni, A., Ayasse, M., Hansson, B. S. 2011. Smells like aphids: orchid flowers mimic aphid alarm pheromones to attract hoverflies for pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 278 (1709). 1216–1222. doi: 10.1098/rspb.2010.1770.
60. Sun, H. Q., Luo, Y. B., Alexandersson, R., Ge, S. 2006. Pollination biology of the deceptive orchid *Changnienia amoena*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 150 (2). 165–175. doi: 10.1111/j.1095-8339.2006.00457.x.

61. Timsina, B., Kindlmann, P., Subedi, S., Khatri, S., Rokaya, M. B. 2021. Epiphytic orchid diversity along an altitudinal gradient in central Nepal. *Plants*. 10 (7). 1381. doi: 10.3390/plants10071381.
62. Trapnell, D. W., Hamrick, J. L. 2006. Floral display and mating patterns within populations of the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 93 (7). 1010–1017. doi: 10.3732/ajb.93.7.1010.
63. Tremblay, R. 1992. Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae – evolution and systematics. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*. 70 (3). 642–650. doi: 10.1139/b92-083.
64. Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Pérez, M.-E. 2010. Riding across the selection landscape: fitness consequences of annual variation in reproductive characteristics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365 (1539). 491–498. doi: 10.1098/rstb.2009.0239.
65. Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., Calvo, R. N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*. 84 (1). 1–54. doi: 10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x.
66. Vojtkó, A. E., Sonkoly, J., Lukács, B. A., Molnár, V. A. 2015. Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary. *Acta Biologica Hungarica*. 66 (2). 231–241. doi: 10.1556/018.66.2015.2.9.
67. Zhang, W., Gao, J. 2021. A comparative study on the reproductive success of two rewarding *Habenaria* species (Orchidaceae) occurring in roadside verge habitats. *Bmc Plant Biology*. 21 (1). 187. doi: 10.1186/s12870-021-02968-w.