

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jan Smyčka

Dynamické modely opylování
Dynamical pollination models

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Tomáš Herben, CSc.

Praha, 2013

Poděkování

Děkuji všem, kteří mi byli nápomocni, ať již radou nebo motivací, v psaní této práce. Speciálně potom mému školiteli, Tomáši Herbenovi, za vše od podnětných diskuzí o problémech, až po nesmírnou trpělivost s (ne)kvalitou mého písemného projevu. Také bych chtěl jmenovitě poděkovat Marii Pospíškové a Dagmar Říhové za laskavé poskytnutí kreseb a ilustrací.

Prohlášení

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

V Praze, 17.5.2013

Podpis

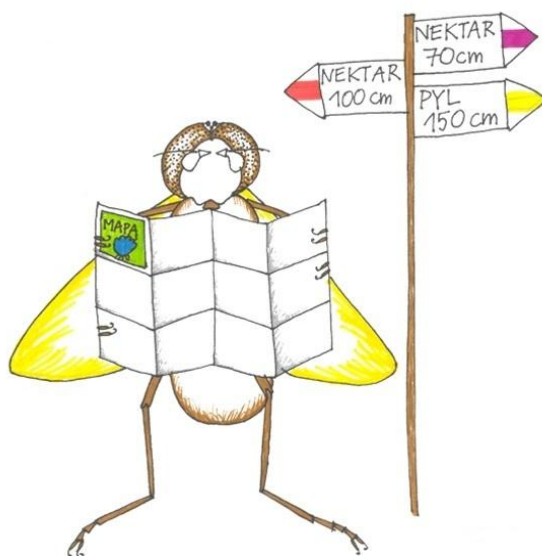
Abstrakt

Opylování je komplexní biologický fenomén, který může zahrnovat velké množství interagujících druhů rostlin a živočichů. Při studiu vlastností složitých opylovacích systémů, zvláště pokud nás zajímá i prostorový aspekt interakcí, je často vhodné si vypomoci nějakým formálním přístupem, jako je dynamické modelování. Tato práce se zabývá popisem obvyklých metod dynamického modelování v prostoru.

Proces opylování je možné rozložit do dvou návazných dějů – pohybu opylovače a přenosu pylu. Jednoduchým způsobem, jak modelovat pohyby opylovačů, je použít zákonitosti pohybu fyzikálních částic, např. Brownův pohyb. To je přístup, který najde uplatnění hlavně v systémech s jedním druhem rostlin a na velkých škálách. Složitější, ale přesnější, možnosti je zabývat se podrobněji potravním chováním opylovače a modelovat pohyb na základě rozhodovacích algoritmů určených jeho smyslovou a kognitivní výbavou. Modely přenosu pylu jsou potom nutným „překladem“ pohybu opylovače do proměnných relevantních pro rostliny.

Součástí práce je i rozbor konkrétních modelů opylování. Jsou zde diskutovány jejich předpoklady, predikce, ale i možnosti, jak tyto modely uzpůsobit řešení některých dalších dosud neprozkoumaných problémů.

Klíčová slova: opylování, prostorově explicitní modely, difúze, chování opylovače, přenos pylu, simulace



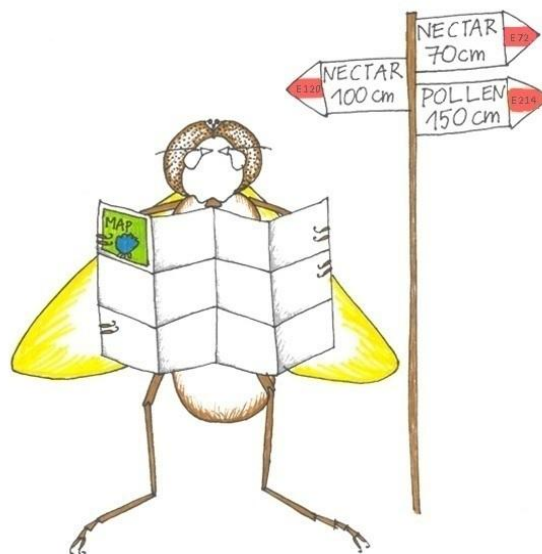
Abstract

Pollination is a complex biological phenomenon which may include many interacting plant and animal species. In such a case, and especially when we are interested in effects of spatial structure, it can be helpful to use some formal approach of study, as is dynamical modelling. This thesis describes common methods for pollination modelling in space.

The pollination can be divided into two consequent processes – pollinator movement and pollen carryover. Simple method of pollination movement modelling is using some random particle movement patterns, e.g. Brownian motion. This approach is useful mostly for systems with one plant species, or at large scales. More accurate, but difficult, possibility is modelling pollinators' movement through some decision making process based on their behaviour. Pollen carryover models are the necessary “translation” of pollinator movement to variables important for plants.

A part of this work is also an analysis of certain pollination models. Their assumptions, predictions and modifications for not yet tackled problems are discussed.

Keywords: pollination, spatially explicit models, diffusion, pollinator behaviour, pollen carryover, simulation



Obsah

1.	ÚVOD	1
2.	MODELY ZALOŽENÉ NA DIFÚZNÍCH PROCESECH	3
3.	MODELY ZALOŽENÉ NA POTRAVNÍM CHOVÁNÍ	6
3.1.	Potravní chování opylovače	6
3.1.1.	Smysly u hmyzích opylovačů	7
3.1.2.	Atraktivita květů	10
3.1.3.	Flower constancy	13
3.2.	Implementace modelů	14
4.	MODELY PŘENOSU PYLU	17
5.	ROZBOR KONKRÉTNÍCH MODELŮ	19
5.1.	Difuzně advekční model - Morris 1993	19
5.2.	Maticový model - Straw 1972	22
5.3.	Simulační model – Hanoteaux et al. 2012	24
6.	ZÁVĚR	27
7.	POUŽITÁ LITERATURA	29

1. Úvod

Opylování je biologická interakce zajímavá z mnoha důvodů. Mezi ty praktické patří, že se jedná o jednu z klasických „služeb ekosystému“, které v současné době nejsme schopni ani částečně technicky nahradit, nebo že s pěstováním entomogamních geneticky modifikovaných plodin vyvstává potřeba zabývat se jejich genovým tokem v krajině (sensu Young et al. 2012). Opylování je také důležitou předlohou při tvorbě autonomních výpočetních systémů a optimalizátorů (Kasinger & Bauer 2006). Dobrým teoretickým důvodem je, že se jedná o fenomén, který v sobě integruje hned čtyři ekologické interakce – mutualismus, predaci pylu, kompetici rostlin o opylovače, kompetici opylovačů o rostliny, a dává tak rozsáhlý prostor pro testování ekologických a evolučních teorií.

I proto je však studium opylování často komplikované. Jsou situace, kdy skrze opylování interagují desítky až stovky druhů rostlin a živočichů (Bascompte et al. 2003), přičemž kvůli vzájemné provázanosti není možné z tohoto systému vyjmout část a jejím výzkumem efektivně odpovídat na otázky týkající se celku. Zároveň je poměrně technicky náročné provádět experimenty, ve kterých vystupuje větší množství různých druhů. Při propojování jednotlivých poznatků o takových systémech často již není možné spoléhat na intuici a selský rozum, ale je nutné si vypomoci nějakým formálním přístupem. Tím mohou být v případě popisu struktury vztahové sítě (sensu Bascompte et al. 2003), v případě studia procesů potom dynamické modely společenstev.

Pomocí dynamických modelů opylování je možné odpovídat na dva druhy otázek, které se liší do značné míry v tom, jaké vstupy modelu považujeme za dané a jaké za objekt výzkumu. První okruh otázek se týká toho, jaký vliv má opylování na růst¹ a genetickou strukturu rostlinných populací, pokud známe vlastnosti opylovačů, vlastnosti rostlin, případně známe jejich prostorové uspořádání. Druhý potom, jaké evoluční tlaky působí na vznik funkčních znaků u rostlin nebo chování opylovače.

V této práci rozeberu způsoby, jakými se konstruují dynamické modely opylování z hlediska jejich teoretického pozadí i implementace. V první části se zaměřím na difúzní modely pohybu opylovače, které se obvykle používají na větších škálách nebo tam, kde je snadná

¹ Velká část literatury o opylování používá místo termínu „growth“ výraz „fitness“ jako charakteristiku populací. V českém prostředí je zavedená praxe používat výraz fitness (či biologická zdatnost) výhradně jako charakteristiku jedince. Pomocí většiny prostorových modelů opylování je principiálně možné odpovídat i na otázky týkající se fitness konkrétních jedinců. Není to však úplně obvyklá ekologická otázka.

manipulace důležitější, než přesnost. Dále se budu zabývat modely postihujícími nějakým způsobem potravní chování a rozhodování opylovače. U těch se pokusím podrobněji rozebrat poznatky o orientaci, paměti a rozhodování opylovačů, jejichž pochopení je v tomto případě fundamentální pro správnou konstrukci modelu. Také se dotknu modelů přenosu pylu, které překládají pohyb opylovače do proměnných relevantních pro rostliny. V poslední části se pokusím analyzovat některé konkrétní modely opylování a navrhnout další zajímavé problémy, které by bylo možné pomocí nich řešit. Kde to bude možné, pokusím se téma zpracovat co nejobecněji. Nicméně v situacích, kde by to neumožňoval rozsah bakalářské práce, se zaměřím na systémy, kterým bych se chtěl i dále věnovat – střeoevropské mezické louky a denní opylovače konzumující pyl, především pestřenky (*Syrphidae*) a blanokřídlé (*Hymenoptera*). Stejně tak se budu primárně zabývat prostorově explicitními modely, a prostorově implicitními nebo neprostorovými pouze v situaci, kdy poskytují nějaký zajímavý vhled i na modelování v prostoru.

2. Modely založené na difúzních procesech

Jedním ze způsobů, jak modelovat pohyby opylovačů, nebo obecně vyhledávací pohyby u živočichů, je resignovat na hlubší pochopení jejich chování a orientace a považovat je za náhodně se pohybující a interagující částice. Modely založené na tomto předpokladu si často vypůjčují přístupy ze statistické fyziky, jako jsou například rovnice difúze a proudění (Skellam 1951; Morris 1993; Smouse et al. 2010; Tyson et al. 2011) nebo koncept heavy-tailed náhodných procházek, tzv. Lévy flights (Viswanathan et al. 1999; Smouse et al. 2010; James et al. 2011).

Předpoklad, že se živočichové pohybují podle stejných zákonitostí jako difundující molekuly, tedy pomocí náhodné procházky s rozdíly v prostorových souřadnicích mezi dvěma kroky z normálního rozdělení, je spíše na úrovni nulového modelu a obvykle bývá doplněn o další typ pohybu. Tím může být například proudění určitým směrem (Morris 1993; Tyson et al. 2011, podrobněji viz kapitolu 5.1), nebo delší náhodně směřované pohyby vždy po nějaké době difúzního hledání (což je pouze diskretní forma situace s prouděním). Ukazuje se totiž, že samotný Brownův pohyb není optimální pro prohledávání prostoru s náhodně rozmístěnými zdroji, protože brownovsky hledající živočich by zůstával poměrně dlouho na stejném místě a byl by penalizován za to, že nachází tytéž zdroje vícekrát (Viswanathan et al. 1999).

Tento problém je také řešitelný použitím „superdifúzního“ procesu, který místo normálního rozdělení používá distribuci, která přiřazuje větší pravděpodobnosti vzdáleným pohybům. Normální rozdělení má distribuční funkci² vzhledem k x

$$p(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} * \exp\left\{-\frac{(x - \mu)^2}{2\sigma^2}\right\}$$

(1)

kde μ je průměr a σ^2 rozptyl. Z rovnice je zřejmé, že distribuční funkci normálního rozdělení je možné odhadnout shora pomocí nějaké exponenciální funkce klesající do nuly. Rozdělení, jejichž distribuční funkce takto omezitelná není, se nazývají heavy-tailed a patří sem třeba

² Pro jednoduchoost je uvedena jednorozměrná distribuční funkce, s vědomím, že ve dvou rozměrech mají popisované procesy podobné vlastnosti.

lognormální nebo Paretovo rozdělení. Pro následující aplikace nejčastěji používané Paretovo rozdělení má distribuční funkci

$$p(x) = Cx^{-\mu} \tag{2}$$

kde C je škálovací parametr a μ je parametr tvaru. Jeho zajímavou vlastností je, že pro $\mu \leq 2$ nemá konečný rozptyl a neplatí pro něj centrální limitní věta, tedy ani součet mnoha náhodných veličin z Paretova rozdělení nemá rozdělení normální, kdežto pro $\mu > 2$ součet konverguje k normálnímu rozdělení. Pokud se toto rozdělení použije ke konstrukci náhodné procházky na způsob Brownova pohybu³, ukazuje se, že právě pro hodnoty $\mu \leq 2$ tato náhodná procházka nejlépe vyhledává v prostoru zdroje (Viswanathan et al. 1999). Při pohybu po přímce je univerzální optimální hodnotou právě $\mu = 2$, kdežto ve vícerozměrných případech závisí optimální μ i na dalších parametrech, celého systému, jako je například obnova exploatovaných zdrojů (James et al. 2011). Pro $\mu > 2$ má náhodná procházka vlastnosti podobné Brownovu pohybu. Zajímavou vlastností Lévy flights s $\mu \leq 2$ je, že jimi generovaná prostorová patterns jsou statistické fraktály (Seuront 2009, základní myšlenka nastíněna již v Mandelbrot 1983), což je dobrý argument pro aplikace analýz pohybu (ale například i prostorových distribucí) založených na soběpodobnosti (jako např. Laidre 2003).

Důležitým omezením modelování pomocí tohoto částicového přístupu je, že používá jednoduchou statistickou aproximaci tak složitého děje, jako je chování živočicha. V případě, že opylovač má informaci o tom, kde se květy⁴ v jeho okolí nachází, rozhodně není optimálním řešením pohybovat se pomocí náhodné procházky. V takovém případě musí být dostatečně ospravedlněno, že pohyb opylovače je v daném případě náhodnou procházkou aproximovatelný (příklad využití difuzního modelu na malé škále je např. Morris 1993, podrobněji viz 5.1). Dalším omezením je absence paměti. Výsledek kroku náhodné procházky je závislý pouze na výsledku kroku předchozího a tudíž se tento proces nehodí k simulování sběračů, kteří si pamatují, kterou část prostoru již prohledávali. Tyto dva problémy do značné míry odpadají, pokud nás zajímají pouze pohyby na krajinné škále. Tam je škála rozmístění zdrojů obvykle mnohem větší, než škála, na které může opylovač využívat své smysly. Také se nemusí uplatnit paměť již navštívených míst. Například v případě středoevropské krajiny a

³ Takovéto procházky se nazývají Lévy flights.

⁴ V celé práci se dále pojmem „květ“ chápe i těsné květenství, v rámci kterého se hmyzí opylovač může pohybovat bez přeletů.

lučních opylovačů mají totiž jednotlivé patche výraznou časovou dynamiku, srovnatelnou s dobou přesunu mezi patchi a dobou pobytu na jednom patchi. Přesuny za potravou na krajinné úrovni jsou často motivovány nikoliv vyčerpáním potravy, ale jejím nedostatkem v důsledku fenologické změny, nebo například dočasného zastínění dané plochy (Janovský nepublikovaná data).

Modely pohybu na velkých škálách jsou dobře parametrizovatelné pomocí radiotelemetrických dat (Laidre 2003), která jsou pro hmyzí opylovače ze zjevných důvodů nedostupná. Dalším způsobem, jak si o pohybech na velkých škálách udělat alespoň přibližnou představu, jsou prostorově strukturované mark-and-recapture pokusy.

3. Modely založené na potravním chování

3.1. Potravní chování opylovače

Pokud chceme modelovat pohyby opylovačů přesněji, než pomocí nějakých jednoduchých statistických procesů, je nutné se zabývat chováním opylovačů. Základním rámcem pro uvažování o potravním chování jakéhokoliv sběrače je teorie optimálního sběru potravy (MacArthur & Pianka 1966). Z té vyplývá, že pro sběrače je adaptivní takové chování, které nejlépe využívá čas k získávání energie, nebo jiné potřebné komodity (Charnov & Orians 1973), tedy maximalizuje výraz

$$\frac{E}{h + s}$$

(3)

kde E je energie získaná konzumací potravy, h je čas strávený zpracováním potravy (handling time) a s je čas strávený hledáním (searching time).

Reální sběrači však obecně nedosahují optimálního řešení při sběru potravy (Barclay & Brigham 1994; Cakmak et al. 2009) a to hned z několika důvodů. Prvním z nich je nedostatek informací o poloze a případně vzhledu zdrojů vzhledem k různým smyslovým omezením. Speciálně denní hmyzí opylovači se na větší vzdálenosti orientují především zrakem, přičemž složené hmyzí oko je svojí stavbou vhodné spíše ke kontrole velkého zorného pole, než pro identifikaci vzdálených předmětů. Druhým je fakt, že opylovač obvykle nemá žádnou objektivní informaci o velikosti odměny a handling time květu, ale pouze o jeho vzhledu. Nejvýše je schopen si květ zařadit do nějaké vzhledové kategorie a ke každé kategorii přiřadit atraktivitu na základě své minulé zkušenosti. A třetím je skutečnost, že handling time pro jeden zdroj nemusí být pevně určený, ale může být závislý na kontextu předchozích navštívených květů, díky tomu, že opylovač má časově omezenou schopnost učení, jak nakládat s jednotlivými květy.

V následujících podkapitolách se pokusím rozebrat mechanismy těchto tří omezení optimality sběru potravy, včetně vzájemných vztahů a možností, jak odhadovat jejich vliv v reálných systémech. Tyto znalosti jsou totiž nezbytné pro formulaci procesu, pomocí kterého si opylovač vybírá zdroje.

3.1.1. Smysly u hmyzích opylovačů

Pro vyhledávání potravy je u denních hmyzích opylovačů důležitý především zrak (Roy & Raguso 1997), dále potom čich a zdá se, že i elektromagnetický smysl (Clarke 2013). Smysly slouží opylovači ke dvěma odlišným úkonům souvisejícím s výběrem potravy. V situaci, kdy si opylovač na velkou vzdálenost vybírá z různých květů, orientuje se převážně zrakem. Když opylovač zblízka hodnotí kvalitu jednoho květu a rozhoduje se, zda na něm přistát nebo nikoliv, hraje významnou roli i čich a elektromagnetický smysl.

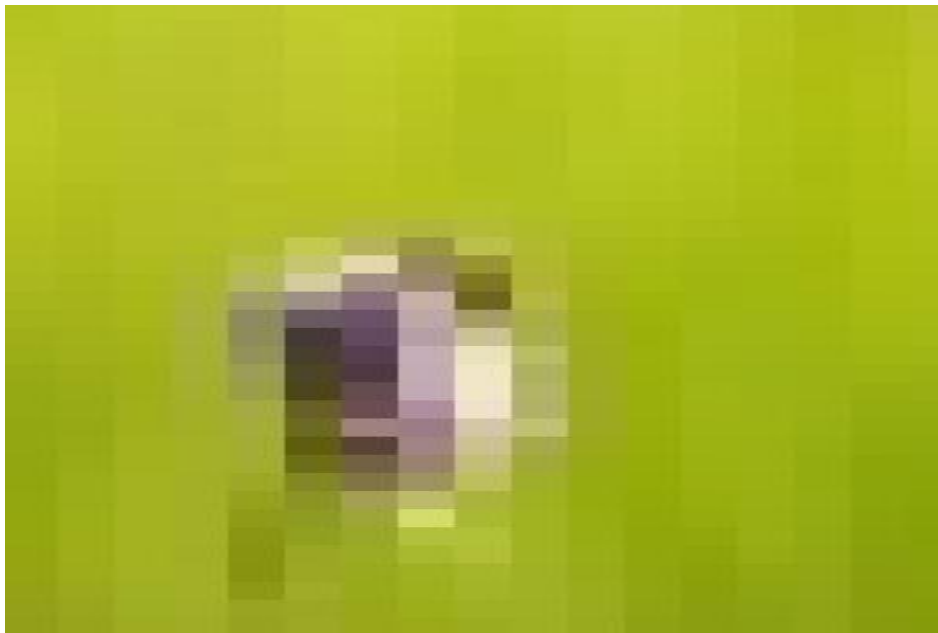
Na dálku se denní opylovači orientují především zrakem. Ten se však u hmyzu výrazně liší od našeho a to hned v několika ohledech. Na rozdíl od obratlovců hmyz nemá receptory pro červenou barvu, ale zato vidí v ultra fialové oblasti (Chittka & Raine 2006). To může způsobovat, že různé květy, které nám se jeví jako nebarevné, nebo od sebe nerozlišitelné vnímají opylovači úplně jinak. Dalším zajímavým efektem je, že pyl silně odráží UV záření a pyložraví opylovači (například včely nebo pestřenky) by tak mohli být poměrně snadno schopni odhadnout jeho množství v květu. Další odlišností hmyzího oka je jeho stavba. Složené oko se skládá z mnoha samostatných ommatidií, z nichž každé má vlastní čočku bez schopnosti akomodace, a jeden nervový výstup. V každém ommatidiu jsou buď všechny tři barevné receptory (modrý, zelený a UV), nebo je dva z nich (Chittka & Raine 2006). Zorný úhel složených očí může být velmi velký, nicméně stereoskopicky vidí opylovač pravděpodobně pouze v přední části, kde se zorné pole obou očí překrývá. Zdá se, že při výběru dalšího květu opylovač skutečně zohledňuje pouze květy, ke kterým je natočen čelem (Pospíšková ústní sdělení) a o kterých má největší přehled. Za veliký zorný úhel složené oči platí poměrně malým úhlovým rozlišením. Ommatidia totiž není možné natolik miniaturizovat, aby se jich vešlo na plochu srovnatelně, jako světločivných buněk na sítnici komorového oka. Minimální hodnota vertikálních úhlů, které svírají optické osy jednotlivých ommatidií, se například u čmeláka se pohybuje okolo $0,6^\circ$ a horizontálních okolo $1,8^\circ$ (Spaethe & Chittka 2003). Pokud pro představu údaj přepočteme na rozlišení v pixelech v horizontálním úhlu 21° a vertikálním 30° , což odpovídá 150 mm objektivu fotoaparátu, dostaneme rozlišení necelých 600 pixelů⁵. To skutečně není mnoho (viz obr. 1). Reálné rozlišení, se kterým pracuje opylovač, může být ještě nižší, vzhledem k tomu, že ne každé ommatidium je vybaveno všemi barevnými receptory a opylovač obvykle interpoluje signály z několika vedlejších ganglií (Chittka & Raine 2006), nebo mírně vyšší, díky tomu, že

⁵ Výpočet není úplně přesný vzhledem k tomu, že hmyzí oko ne neskládá ze čtverců, ale hexagonů.

opylovač může pohybovat hlavou a údaje za delší dobu integrovat v čase (toto chování je známé například u kudlanek). Nicméně lze předpokládat, že na vzdálenosti přesahující několik málo metrů mají opylovači problém rozeznat přítomnost květu, natožpak aby byli informováni o jeho tvaru, případně dalších vlastnostech.

Ke zjištění kvality květu na krátké vzdálenosti slouží především čich a elektromagnetický smysl. Čich opylovačů je zajišťován chemoreceptory v tykadlech. Ač je například u včel přítomno 130 různých receptorů (Chittka & Raine 2006), lze smyslový prostor včelího čichu dobře popsat třemi osami, z nichž jedna odpovídá délce řetězce uhlíkaté látky a zbylé dvě funkčním skupinám (Guerrieri et al. 2005). To svědčí pravděpodobně o tom, že v signalizaci opylovačů a rostlin by se složitější systém nezužitoval. Většině denních opylovačů slouží čich pravděpodobně především k posouzení množství odměny na květu, případně přesnějšimu určení jeho druhu po předchozím vizuálním prozkoumání, a rozhodnutí, zda se jim na něm vyplatí přistát (Roy & Raguso 1997). Například u včel, nebo ještě lépe u pestřenek je dobře pozorovatelné chování, kdy opylovač chvíli obletuje květ, než se na něm rozhodne přistát (Pavlíková et al. nepublikovaná data).

Podobným účelům může sloužit i elektromagnetický smysl u včel. Elektrický náboj je pravděpodobně vnímán pomocí ochlupení, přičemž letící včela má mírně kladný náboj, kdežto květ mírně záporný. Opylovač po přiletu ke květu pak dokáže posoudit, jestli ten je vybitý, a tudíž nedávno navštívený jiným opylovačem (Clarke 2013).



Obr. 1: Nahoře je květ čertkusu (*Succisa pratensis* Moench) vyfotografován 150 mm makroobjektivem ze vzdálenosti 1 metr. Dole ta samá scéna v rozlišení, s jakým ji vidí čmelák.

Odhad parametrů týkajících se zraku, především dohledu, zorného pole, prostorového vidění a rozlišení, je možné provést pomocí detailní znalosti stavby a fyzikálních vlastností očí studovaného hmyzu. V takovém případě se ovšem přehlížíme vliv postprocesování obrazu.

Přesnějším způsobem proto je přímé parametrů zraku opylovačů v manipulativních experimentech (jako např. Horridge 2005)

Informace o tom, které druhy květů od sebe hmyz nerozlišuje lze získat na základě manipulativních experimentů se standardizovaným nabízením různých druhů květů opylovači (např. presentation stick method, více viz kapitola 3.1.2).

Pro zapracování chování na základě čichu a elektromagnetického smyslu je užitečné mít nějakým způsobem kvantifikovanou pravděpodobnost, že opylovač je ke květu zrakově atrahován, nicméně potom, co se dostane do jeho blízkosti, nesedne na něj a rozhoduje se pro další květ. Toto chování je velmi časté a je různě silné pro různé druhy rostlin (Smyčka nepublikovaná data). To může vést například k situaci, kdy některé rostliny jsou schopny z dálky přilákat opylovače a kompetují tak s ostatními, ale samy z přilákání opylovače nebenefitují, protože ten se po přiblížení většinou rozhodne je nenavštívit.

3.1.2. Atraktivita květů

Nejjednodušší představy o atraktivitě květů se zakládají na tom, že opylovač má ke každému typu květu vrozenou preferenci, podle které se řídí a při svém rozhodování ji váží proti vzdálenosti, kterou by musel k cíli uletět. Je důležité si uvědomit, že typy květů vnímané opylovačem, nemusí odpovídat kategoriím námi vymezeným. Vzhledem ke vlastnostem hmyzího zraku je například dobře představitelné, že opylovač nerozliší dva stejně barevné druhy, ale v rámci rostlin těchto dvou druhů rozliší samčí a samičí květy díky rozdílné reflektanci UV záření.

Vrozené preference však bývají obvykle doplněny o nějaký proces učení. Zdá se, že například u čmeláků odpovídají preference naivních jedinců viditelnosti květů (Smithson & Macnair 1996), ale v průběhu času jsou schopni se učit a své preference částečně modifikovat na základě zkušenosti s množstvím odměny v nich (Gegear & Laverty 2005). Otázkou jaký vliv na atraktivitu květů má odměna, komplikuje fakt, že v konkrétních případech není zcela zřejmé, co odměnu tvoří. Většinu denních opylovačů (blanokřídlé a pestřenky) zajímá na květu především nektar a pyl (Colley & Luna 2000). Přičemž nektar je využit především pro potřeby dospělého opylovače (s výjimkou některých eusociálních hymenopter tvořících med), kdežto pyl poskytuje aminokyseliny pro vývoj potomstva. Není tedy jasné, zda by se nemělo

nahlížet na květy obsahující nektar jako na „čerpací stanici“ na cestě za skutečnou odměnou v podobě pylu.

Situaci komplikuje to, že množství pylu a nektaru poskytované květy jednoho druhu (nehledě na to že „druhy“ z pohledu opylovačů mohou být jinak vymezené, viz výše) mohou výrazně kolísat. Za to je zodpovědná jednak vnitrodruhová variabilita a jednak exploatace jinými opylovači. Dalším důvodem je, že množství odměny v květu se mění s ontologickým stářím květu a dokonce i v průběhu dne (Janovský & Vosolsobě nepublikovaná data). Zdá se, že kromě průměrného množství odměny na květu opylovači hodnotí i její rozptyl, s tím, že větší rozptyl penalizuje daný druh (Real & Silverfine 1982). Otázkou, zda opylovači modifikují své preference na základě kolísání množství odměny v průběhu dne, se pravděpodobně nikdo nezabýval, ale je to v nějaké formě velmi pravděpodobné a nasvědčují tomu terénní data (Pavlíková et al. nepublikovaná data).

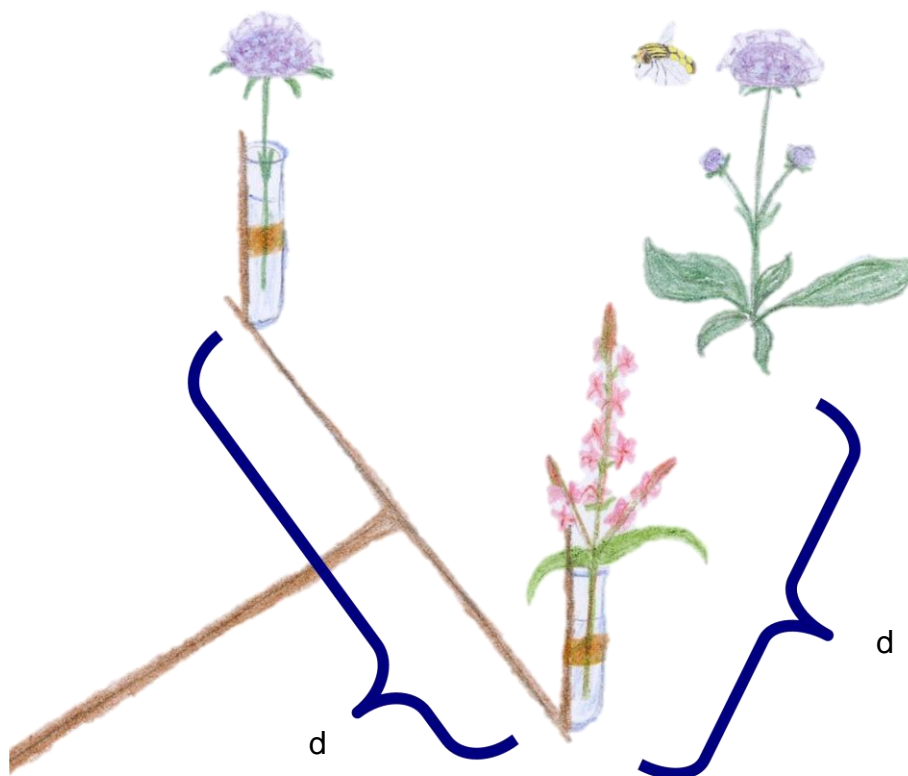
Další, co ovlivňuje atraktivitu květu, kromě vrozených preferencí a předpokládaného množství odměny, je čas, který stráví získáváním pylu a nektaru na nich. Tvarově komplexní květy, které vyžadují velký handling time, mohou vznikat z několika různých důvodů. Prvním z nich je snaha rostlin o minimalizaci ztrát pylu, který opylovač zkonsumuje. Extrémním příkladem takovéto specializace jsou orchideje, jejichž květy jsou uzpůsobené k přilepení brylky opylovači do míst, kde ji nemůže zkonsumovat ani jinak odstranit a její přesnou depozici v dalším navštíveném květu (Darwin 1862). Dalším důvodem pro vznik květů s velkým handling time může být flower constancy (viz kapitola 3.1.3).

Zajímavou otázkou je jak a jak dobře si opylovači pamatují identitu jednotlivých květů. Bylo ukázáno, že se opylovači lépe učí, pokud se květy liší ve více funkčních znacích, i když i na základě jednoho znaku jsou schopni je rozeznat (Gegear & Lavery 2005). Dále se ukazuje, že se opylovači lépe učí a déle si pamatují květy obsahující více odměny (Leonard et al. 2011). Zdá se, že opylovači jsou schopni si pamatovat kvalitu druhu květu téměř neomezeně dlouho, nicméně potom, co s květem delší dobu nepřišli do kontaktu, dostává se tato informace do dlouhodobé paměti (sensu Chittka et al. 1999) odkud je třeba ji vyvolat dodatečným signálem v podobě zvýšeného kontaktu s květem daného druhu (Leonard et al. 2011).

Atraktivitu květů a její paměťovou dynamiku je možné zjišťovat pomocí pozorování sekvencí navštívených květů a určování diskriminace květů v těchto sekvencích (Smithson & Macnair 1996; Goulson & Wright 1998; Gegear & J. Thomson 2004; Gegear & Lavery 2005). Tento

přístup však vyžaduje měření v umělých podmínkách, kde jsou všechny zkoumané květy ve stejných denzitách a prostorových patterns. Výhodou tohoto přístupu je dobrá možnost podchycení procesu dynamického učení květů. Další metodou, která zkoumání učení neumožňuje, ale je proveditelná přímo v terénu, je nabízení kombinací rostlin ve standardizované vzdálenosti, tzv. presentation stick method (obr. 2; podle Thomson 1988). Z napozorovaných poměrů přeletů na každý z dvojice květů lze potom usuzovat na atraktivitu jednotlivých květů. U obou těchto přístupů je v ideálním případě vhodné měřit nezávisle v různých částech dne (případně sezóny) a zohlednit tak případnou časovou variabilitu v poskytovaném množství odměny.

Důležité je si uvědomit, že atraktivita květu nemůže být určována pouze na základě dostupné odměny. Kromě problému s definicí odměny brání tomuto přístupu existence rozdílného handling time květů, jejich rozdílné výraznosti pro opylovače, a v neposlední řadě fakt, že různé druhy květů nemusí opylovač rozlišovat.



Obr. 2: Schéma presentation stick metody (Thomson 1988). Dva květy ve zkumavkách se nabízejí ze standardizované vzdálenosti sedícímu opylovači.
(autor kresby: Marie Pospíšková)

3.1.3. Flower constancy

Celkem běžné je chování, kdy opylovač upřednostňuje stejný druh květu, jako je posledně navštívený, i když jsou v okolí jiné pro opylovače atraktivnější květy (Waser 1986). Toto chování se nazývá flower constancy a je různě intenzivní u různých skupin hmyzu. Nejsilnější constancy byla zaznamenána u sociálních blanokřídlých, jako jsou čmeláci a včely (Smithson & Macnair 1996; Gegear & J. Thomson 2004; Gegear & Laverty 2005; Grüter et al. 2011), slabší u pestřenek (Goulson & Wright 1998) a prakticky nulová u motýlů (Pohl et al. 2011; Ellis & Johnson 2012). Pro vznik flower constancy existuje několik hypotéz a je možné, že u různých skupin hmyzu se flower constancy vyvinula z jiného důvodu.

Hypotéza omezené paměti (memory limitation hypothesis) pracuje s představou, že opylovač může mít ve své krátkodobé paměti v jednu chvíli uložen jen jeden „předobraz“ toho, jak vypadá zdroj potravy a pro tento zdroj je potom schopný se efektivně rozhodovat (Waser 1986; Chittka et al. 1999). To obecně nemusí znamenat, že by nebyl schopen se rozhodovat i o ostatních květech, pouze toto rozhodování může znamenat zvýšené časové náklady, vzhledem k tomu, že informace o dalších zdrojích je třeba získat z méně pohotové dlouhodobé paměti. Velmi podobným mechanismem je hypotéza investice do učení (learning investment hypothesis). Ta opět předpokládá existenci krátkodobé paměti u hmyzu, do které je uložena informace o tom, jak vstupovat do květu, kde se v něm nachází nektar a podobně. Jakmile se opylovač naučí zacházet s jedním typem květu, přelet na jiný by pro něj znamenal časovou a energetickou investici do učení. V této podobě byla hypotéza formulována údajně již Darwinem (dle Waser 1986) a obecně jsou tyto dvě hypotézy založené na tom, že v sekvenci stejných květů má opylovač kratší handling time nejuznávanější a nejlépe prozkoumané (Waser 1986; Chittka & J. D. Thomson 1997; Chittka et al. 1999; Gegear & Laverty 2005; Raine & Chittka 2007). Drobným zesložitěním může být, že krátkodobá paměť opylovače pravděpodobně je schopná informaci udržet jen po velmi krátkou dobu (Raine & Chittka 2007). V takovém případě musí být handling time ovlivněn nejen typem předchozího květu, ale i jeho vzdáleností.

Mezi další hypotézy patří hypotéza cenné informace (costly information hypothesis), která operuje s tím, že opylovač nerad riskuje a raději vsadí na rostlinu, u které má představu, kolik odměny obsahuje (Chittka et al. 1999).

Vysoké míry flower constancy u sociálních hymenopter se snaží vysvětlit hypotéza rozdělení zdrojů (resource partitioning hypothesis). Ta pracuje s představou, že pro sociální hmyz je výhodné se „domluvit“, kdo bude sbírat na kterých druzích, aby nedocházelo ke kompetici a zbytečnému navštěvování exploatovaných květů (Chittka et al. 1999). V tomto případě se jedná o constancy téměř absolutní, kdy opylovač po dlouhou dobu navštěvuje jen rostliny jednoho druhu.

Zajímavým efektem, který by mohl mít podobné důsledky jako flower constancy, případně jí být zapříčiněn, je na hustotně závislá selekce květů. Jde o jev, kdy květ je pro opylovače atraktivnější v situaci, kdy je častý. To bylo ukázáno, že může fungovat u čmeláků (Smithson 1996), nicméně nebyla zde odfiltrována složka tohoto chování, která je implicitně způsobena flower constancy. U pestřenek v situaci, kdy byla tato složka odfiltrována, pravděpodobně žádná hustotně závislá selekce neprobíhá (Pospíšková & Smyčka v přípravě).

Informace o reálných hodnotách flower constancy je možné získat z podobných dat, jako informace o atraktivitě. Tedy z dat o sekvencích přeletů vyhodnocováním délek přeletů po jednom druhu. Případně pomocí presentation stick metody, kde se porovnává situace kdy opylovač letí z květu A na výběr má A a B, proti situaci, kdy letí z květu B a na výběr má A a B. V minulosti byly pro porovnávání velikosti flower constancy mezi různými systémy používány různé indexy, například Batemanův index (Bateman 1947) nebo index elektivity (Ivlev 1961 dle Jacobs 1974). Tyto indexy mají velmi dobré vlastnosti pro srovnávání různých opylovacích systémů, nicméně je poměrně náročné a u více než dvoudruhových systémů nemožné z nich odvodit, jak modifikuje zaznamenaná flower constancy handling time, což je vhodný vstupní parametr do většiny modelů.

3.2. Implementace modelů

Modely opylování, které postihují chování opylovače mohou být implementovány dvěma principiálně odlišnými způsoby.

Prvním z nich je počítačová simulace (např. Degen & Roubik 2004; Rodríguez-Gironés & Santamaría 2007; Hanoteaux et al. 2012) chování, rozhodování, a na základě toho přeletů opylovače. Výhodou tohoto přístupu je, že model principiálně může obsahovat i velmi realistické vzorce chování opylovače a velmi dobře se v něm pracuje s prostorem. Na základě toho je například možné do něj jednoduše zavést stochasticitu rozhodování na různých

úrovních. Příkladem takovéto víceúrovňové stochastiky, kde se aplikují vzorce chování popsané v předchozí kapitole, může být proces, kdy opylovač na květu náhodně vygeneruje úhel, kterým pohlíží, pouze v tomto úhlu deterministicky najde nejlepší zdroj potravy (na základě vzdálenosti, flower constancy, preferenčního chování), a po tom, co k němu doletí, může modifikovat svoje rozhodnutí usednout na ně. Zásadní nevýhodou simulačních modelů je, že jejich výsledky se obecně velmi složitě hodnotí (Grimm et al. 2005). Výstupem jsou obvykle sekvence navštívených květů, ale mnohem lépe využitelným výsledkem by byly pravděpodobnosti přeletů mezi jednotlivými květy.

Druhou možností je pohlížet na pohyb opylovače jako na markovský řetězec (Markov 1906 dle Basharin et al. 2004) s konečným počtem stavů. Za jednotlivé stavy řetězce můžeme považovat různé druhy, pokud se nechceme zabývat prostorem (Straw 1972; Leebens-Mack & Milligan 1998), ale principiálně i jednotlivé jedince, pokud nás prostor zajímá. Přechody mezi stavy jsou typicky z Bernoulliho rozdělení, jehož střední hodnota může být závislá na atraktivitě cílového květu, jeho vzdálenosti a pozici vzhledem k jiným květům, tom jestli je stejného druhu jako výchozí květ atd. Tyto střední hodnoty lze potom vyjádřit pomocí tzv. přechodové matice. To je matice M , pro kterou platí

$$v_t * M = v_{t+1}$$

(4)

kde v jsou vektory pravděpodobností, že opylovač je na jednotlivých květech v časových krocích t a $t+1$. Výhodou maticových modelů je, že pravděpodobnosti jednotlivých přeletů mohou být vyjádřené jako algebraické výrazy závislé na parametrech chování opylovače, vzdáleností rostlin a podobně. Pokud tedy chceme zkoumat vlivy změn těchto parametrů, nemusíme je složitě generovat, ale můžeme problém řešit analyticky. Další výhodou je, že přechodová matice přímo reprezentuje pravděpodobnosti přeletů mezi jednotlivými druhy a lze z ní přes základní maticové operace získávat další zajímavé informace, jako jsou například průměrné návštěvnosti jednotlivých květů (odpovídají vlastním vektorům), nebo toky opylovačů mezi různými skupinami květů (pomocí blokované dekompozice). Nevýhodou je, že pokud chceme zavést do modelu nějaké složitější náhodné procesy výběru rostlin, například náhodné generování zorného úhlu opylovače nebo vícenásobné rozhodování v průběhu letu, obtížně se to provádí analyticky. Další nevýhodou je, že takovýto model založený na markovských řetězcích nemůže postihnout paměť opylovače, protože stavové přechody

markovského řetězce jsou z definice nezávislé na dřívějších stavech, než je ten výchozí (Markov 1906 dle Basharin et al. 2004). To je nicméně možné obejít tím, že za jednotlivé stavy považujeme nejen jedince nebo druhy květů, ale i jednotlivé stavy preferencí opylovače na základě předchozí zkušenosti (Neuhaus & Bobisud 1975). Omezením tohoto přístupu je, že takto pojatá paměť opylovače musí pracovat pouze na konečný (a z výpočetních důvodů nepřilíš velký) počet kroků dozadu.

Přístup, kombinující některé výhody obou předchozích, je pokusit se na základě simulace a z ní získaných sekvencí přeletů zkonstruovat pravděpodobnosti přeletů mezi všemi dvojicemi květů, a na základě nich opět přechodovou matici. Tím dostaneme výsledek simulačního modelu, který může být založen na složitém algoritmu výběru květů, může zahrnovat paměť opylovače, ale je ve tvaru přechodové matice, se kterým se snadno dále pracuje. V případě, že nás zajímají nejen střední hodnoty pravděpodobností přeletů mezi květy, ale chtěli bychom do modelu zakomponovat nejistotu ohledně námi naměřených parametrů, můžeme použít v zásadě dva přístupy. Tím jednodušším je aplikovat na simulační model bootstrap proceduru (sensu Efron 1979) a i při dalších výpočtech s přechodovou maticí využívat kromě střední hodnoty i hodnoty generované bootstrapem. Složitější metodou, která ovšem umožňuje například i propojit model s referenčními daty o přeletech opylovačů v přírodních systémech, je formulace hierarchického bayesovského modelu (sensu Rosen et al. 2001; Clark 2004; Ellison 2004) se strukturou odpovídající simulačnímu modelu. Na základě něj je možné zkonstruovat matici nikoliv středních hodnot, ale distribučních funkcí. Také je možné přímo rámci bayesovské struktury generovat rozdělení dalších proměnných, jako je přenos pylu (viz kapitola 4.).

4. Modely přenosu pylu

Zajímavým výstupem modelování vztahu opylovačů a rostlin obvykle není pattern jeho pohybu mezi rostlinami, ale efekt opylovače na růst a genetickou strukturu rostlinných populací (např. Leebens-Mack & Milligan 1998). V tom případě je nutné nějakým způsobem přeložit pohyb opylovače do relevantnější proměnné, kterou je přenos pylu. Akvizice i depozice pylu se může lišit pro různé druhy rostlin, protože ty mají možnost ovlivnit je řadou adaptací, jako je stavba květu, která nutí opylovače oříznout se při návštěvě o pohlavní orgány rostliny. Stejně tak různí opylovači jsou různě dobrými přenašeči pylu, vzhledem ke své tělesné stavbě, tělnímu pokryvu i dalším cíleným adaptacím na přenos pylu. Je důležité si uvědomit, že pro hmyz není adaptivní přenášet co nejvíce pylu mezi rostlinami, ale nakrmit se. Pokud tedy má nějaké cílené adaptace na zachycování pylu na svém těle (jako jsou košíčky nebo chlupy), tak slouží primárně k zachycení a následné konzumaci, nikoliv k přenosu na další rostlinu.

Jádrem naprosté většina modelů přenosu pylu jsou tzv. křivky přenosu pylu. Jedná se o distribuční funkce pravděpodobnosti přenosu pylu ze zdrojového květu na další navštívené květy, ze kterých lze pronásobením s pravděpodobnostmi návštěv a vhodnou integrací (resp. sumací) získat požadované hodnoty týkající se přenosu pylu mezi jedinci, populacemi, druhy atd. Tento přístup obvykle zanedbává, že ztráty mohou být závislé i na délce přeletu mezi květy, případně chování opylovače mimo návštěvu květu. Nejjednodušší křivka tohoto typu (Bateman 1947; Leebens-Mack & Milligan 1998; Montgomery 2009) je ve tvaru geometrické posloupnosti

$$p = (1 - d)^t a$$

(5)

kde p je střední hodnota množství pylu deponovaného na t -té rostlině v sekvenci návštěv, přičemž a je akvizice pylu na opylovači na rostlině s $t=0$ a d je poměr pylu deponovaného ku přinesenému na každém navštíveném květu. V případě stochastického modelování se uvažuje a s Poissonovým rozdělením (Bianchi & Cunningham 2012) a d s binomickým. Tento jednoduchý model předpokládá, že různé druhy rostlin mají stejnou akvizici i depozici pylu,

což se dá snadno vyřešit drobným zesložitěním pro více druhů

$$p = (1 - d)^t (1 - c)^u da$$

(6)

kde c je depozice na dalším předpokládaném druhu a u je počet návštěv na něm. Dalším nerealistickým předpokladem je, že během přenosu nedochází k jiným ztrátám, než je depozice pylu. Z toho důvodu tento model podhodnocuje šikmost křivky přenosu pylu (Leebens-Mack & Milligan 1998). Složitější modely (jako např. Rademaker et al. 1997) proto zohledňují i ztráty při přeletech. Střední hodnota přenesených zrn se potom spočítá jako

$$p = (l - dl)^t da$$

(7)

kde l je ztráta při přeletu.

Důležité je si uvědomit, že ani kvalita přenosu pylu nemusí v některých situacích odpovídat růstu populace rostliny (např. Ågren 1996). To ve skutečných populacích platí pouze v případě, že rostliny jsou limitovány právě přenosem pylu. Pokud ten je dostačující, mohou se limitujícími pro rostliny stát jiné faktory, jako například dostupnost zdrojů pro tvorbu semen, fyziologická omezení, predace atd. V takovém případě je třeba zahrnout tyto procesy do modelu, což v praxi znamená zabývat se šířeji populační dynamikou rostlin.

Modely přenosu pylu jsou obecně špatně parametrizovatelné, vzhledem k tomu, že jediný běžně používaný způsob získávání dat je nedestruktivně pozorovat pohyb značeného pylu ve studovaném systému (např. Morris 1993; Van Geert et al. 2010). Obzvláště problematické je postihnout proces akvizice pylu. Ta je ve větší míře možná pouze, pokud je v květu přítomen zralý prašník, přičemž dozrávání prašníků je záležitost nárazová, krátkodobá a velmi stochastická (Vosolsobě nepublikovaná data). Obecně je u akvizice i depozice pylu nutné vzít v úvahu, že velké množství rostlin prochází samčí a samičí fází vývoje květu, případně fází bez funkčních pohlavních orgánů, a tyto mohou (viz kapitola 3.1.1) ale nemusí být pro opylovače rozpoznatelné.

5. Rozbor konkrétních modelů

V této kapitole se pokusím rozebrat některé zajímavé modely. Ty jsem se pokusil vybrat tak, aby byly prakticky reprezentovány všechny přístupy, kterým se věnují předchozí kapitoly, tzn. difúzní modely, modely přenosu pylu, maticové modely a simulační modely. U každého modelu stručně shrnu jeho implementaci a nejdůležitější predikce, které na jeho základě byly učiněny. A nakonec se pokusím popsat omezení daného přístupu, případně navrhnout modifikace, které by uzpůsobily model k řešení dalších problémů.

5.1. Difúzně advekční model - Morris 1993

Tento model je příkladem velmi jednoduchého prostorového modelu pohybu opylovačů na pouze jednom druhu rostliny. Jeho zásadní výhodou je snadná analytická manipulace, a také se jedná se o zajímavý nulový model pro srovnání se složitějšími přístupy. Pracuje s pohybem pouze v jednom rozměru, což nicméně odpovídá i datům, kterými byl parametrizován (viz dále). Popisuje pohyb opylovačů na základě advekčně difúzní diferenciální rovnice

$$\frac{\partial B(x, t)}{\partial t} = -c \frac{\partial B(x, t)}{\partial x} + D \frac{\partial^2 B(x, t)}{\partial x^2} \quad (8)$$

tedy že změna pravděpodobnosti výskytu opylovače v prostoru a čase $B(x, t)$ je závislá na advekci, která je dána velikostí a směrem pravděpodobné změny polohy pro daný čas a advekčním koeficientem c . Dále pak difúzí, která je dána dynamikou pravděpodobnosti změny v čase t a difúzním koeficientem D . Této rovnici vyhovuje řešení

$$B(x, t) = \frac{1}{2\sqrt{\pi Dt}} * \exp\left\{-\frac{(x - ct)^2}{4Dt}\right\} \quad (9)$$

tzn. pravděpodobnost výskytu opylovače v prostoru má normální rozdělení kolem polohy určené advekčním koeficientem s rozptylem určeným difúzním koeficientem.

Další součástí tohoto modelu je křivka přenosu pylu ve tvaru

$$p(t) = \alpha e^{-\mu t} + \beta e^{-\nu t} \tag{10}$$

Kde pravděpodobnost $p(t)$, že pyl zůstane na opylovači přichycen po dobu t odpovídá součtu dvou různých exponenciálních rozdělení, jednoho velmi šikmého popisujícího přenos pylu na krátké vzdálenosti, druhého méně šikmého popisujícího přenos na dlouhé vzdálenosti. Tato křivka nebere v potaz množství rostlin navštívených v čase t a je evidentně založena na předpokladu, že dlouhodobé a krátkodobé skladování pylu jsou principiálně jiné povahy.

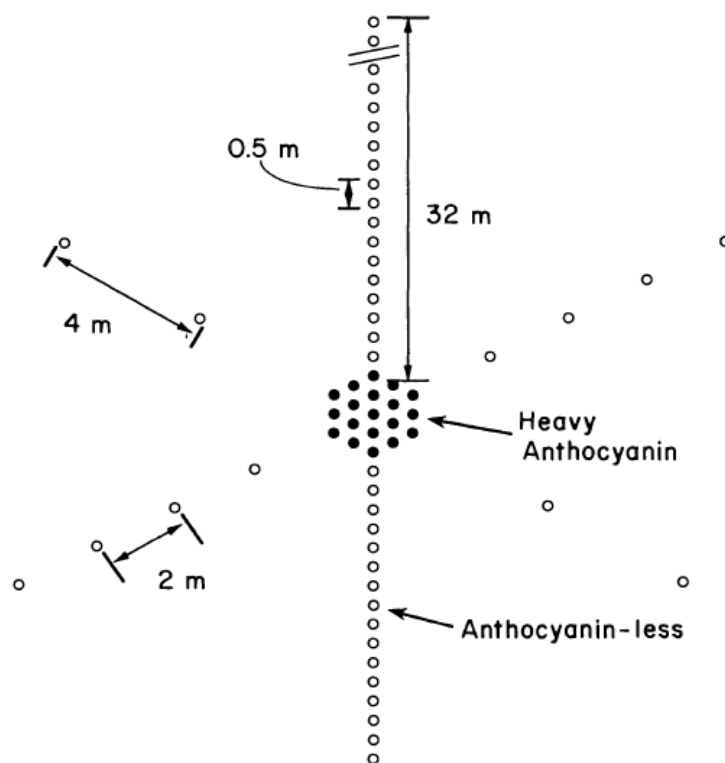
Součin $B(x,t)$ a $p(t)$ určuje pravděpodobnost přenosu pylu do souřadnice x v čase t . Integrál

$$\int_0^{\infty} B(x,t)p(t)dt \tag{11}$$

potom odpovídá pravděpodobnosti přenosu pylu z výchozího bodu (o souřadnici 0 v čase $t=0$) do souřadnice x .

Model byl parametrizován pomocí pozorování včel v útvaru tvořeném lineárními transekty rostlin hořčice rozesázených ve třech různých vzdálenostech (viz obr. 3). Uprostřed útvaru byla skupina rostlin s barevně značeným pylem, jehož přenos na ostatní rostliny byl měřen.

Hlavní predikcí experimentu, pro který byl model zkonstruován je, že pokud jsou rostliny dál od sebe, probíhá lépe přenos pylu na větší vzdálenosti. Je nicméně důležité si uvědomit, že tento výsledek může být arteficiálně ovlivněn tím, že je křivka přenosu pylu závislá pouze na čase a nikoliv na počtu navštívených rostlin. Předpoklad, že opylovač ztrácí pyl stejně při návštěvě květu a za letu je totiž silně nerealistická.



Obr 3: Prostorové uspořádání rostlin, pomocí kterého byl parametrizován difúzní model Morris 1993. Rostliny hořčice byly uspořádány do tvaru šesticípé hvězdy, přičemž střed byl tvořen rostlinami se značenými pylem a cípy rostlinami rozesázenými v různých vzdálenostech od sebe. (převzato z Morris 1993)

Modelování pomocí advekčně difúzních rovnic se může hodit pro predikce přenosu pylu v jednodruhových systémech, kde jsou všechny květy podobně atraktivní, a lze alespoň hrubě předpokládat, že výběr květů je rozumně aproximovatelný difúzním procesem. Použité advekčně difúzní rovnice by bylo principiálně možno využít také pro modelování pohybu opylovačů a pylu na úrovni krajiny (viz kapitola 2).

Myšlenka zavedení advekce do modelu je zajímavá i pro konstrukci jiných modelů. I pro opylovače vyhledávající květy složitějším způsobem, založeným na teorii optimálního sběru, by totiž byla směřovaná složka pohybu mohla být adaptivní, protože efektivně řeší problém se znovunavštěvováním květů. Z výsledků parametrizace modelu se zdá, že jedinci včel se v daném systému skutečně pohybovali směřovaně, nicméně oba možné směry byly stejně

časté, což principiálně nelze vysvětlit ani modelem založeným na vybírání květů podle atraktivity.

5.2. Maticový model - Straw 1972

Pokud v uvažování o pohybech opylovačů zanedbáme prostor i individualitu květů a zajímá nás pouze dostupnost opylovačů ve společenstvu pro jednotlivé druhy rostlin na základě jejich vlastnosti a abundancí, stává se velmi užitečným nástrojem přechodový model, který navrhl Straw. Jedná se o jednoduchý Markovský řetězec, kde jednotlivými stavy jsou druhy rostlin a pravděpodobnost přeletu opylovače mezi druhy je pro dva druhy rostlin (A a B) rovna údajům v tabulce (která je ekvivalentní levé přechodové matici N)

		z	
		A	B
na	A	$p+aq$	$p-bp$
	B	$q-aq$	$q+bp$

(12)

kde a a b jsou flower constancy k druhům A a B , p a q jsou jejich proporce ve společenstvu. Pro každou rostlinu se tedy rozhodne opylovač s takovou pravděpodobností, jak moc je častá, navíc nějaká část opylovačů se rozhodne na základě flower constancy. Pro matici N dále platí rovnice 4.

Na základě tohoto modelu lze odvodit mimo jiné stabilní proporce, ke které konvergují počty opylovačů na družích A a B . Ta odpovídá levému vlastnímu vektoru asociovanému s vlastním číslem 1 přechodové matice N , tedy

$$e = (e_A \quad e_B)^T = \left(\frac{(-1+b)p}{(-1+b)p + (-1+a)q} \quad \frac{(-1+a)q}{(-1+b)p + (-1+a)q} \right)^T$$

(13)

Proměnná, která ve Strawově modelu vypovídá o intraspecifickém přenosu pylu je střední délka přeletů pouze po jednom druhu. Ta se spočítá jako střední hodnota negativně binomického rozdělení. Pro druh A odpovídá výrazu

$$s_A = \frac{p + aq}{q - aq}$$

(14)

Pomocí tohoto modelu je možné ukázat, že druh, který vykazuje nižší flower constancy je proti ostatním v nevýhodě díky nižším abundancím opylovačů i horší kvalitě přenosu pylu. Dále pak, že vzácnější druhy jsou znevýhodněny horším přenosem pylu, pokud je celkově úroveň flower constancy ve společenstvu vyšší.

Jednou z nevýhod modelu je, že zahrnuje pouze tu složku atraktivity květů, která odpovídá flower constancy. Pokud bychom chtěli zahrnout i další preferenční chování opylovače, narazíme na konceptuální problém týkající se toho, že musíme kromě něj znát ještě váhu, jakou opylovač přiřazuje atraktivitě druhu rostliny v kontextu toho, jak dlouho by musel letět, kdyby ji odmítl (což souvisí s abundancemi jednotlivých druhů). Nicméně i bez této váhící konstanty lze zkonstruovat podobný model, který naopak předpokládá stejné abundance druhů a zabývá se pouze atraktivitou rostlinných druhů rozložitelnou na flower constancy a kontextově nezávislou atraktivitu (Smyčka v přípravě). Samozřejmě modelování atraktivity na základě paměťové zkušenosti více kroků dozadu tento typ modelu neumožňuje (viz kapitola 3.2).

Ve Strawově práci také není použita křivka přenosu pylu, s tím, že se omezuje pouze na zkoumání dostupnosti opylovačů pro jednotlivé druhy a pravděpodobnosti jejich přeletu na stejný druh. To postačí pro porovnání jednotlivých druhů. Nicméně pokud bychom chtěli například vyčíslit interspecifický přenos pylu u druhu A, museli bychom spočítat výraz

$$e_A * \sum_{i=1}^{\infty} \pi_i * \rho_{Ai}$$

(15)

Kde e_A je jako v rovnici 13, π_i je pravděpodobnost, že i -tý květ bude druhu A a ρ_{Ai} je střední množství pylu, které se deponuje na i -tém květu, pokud je druhu A⁶.

Tento model se, vzhledem k absenci prostoru i individuality rostlin, příliš nehodí k predikování procesů v konkrétních společenstvech. Nicméně může být (případně v různých modifikacích, jako Neuhaus & Bobisud 1975, Smyčka v přípravě) velmi zajímavým nástrojem pro řešení obecných problémů týkajících se evoluce chování opylovače nebo funkčních znaků květů. Důležitým přínosem Strawovy práce je i to, že poskytuje dobré teoretické zázemí pro práci s maticovými modely pohybu opylovačů obecně. Velkou část metodiky práce s maticemi je možné použít i u maticových modelů pracujících s individuí a zahrnujících prostor.

5.3. Simulační model – Hanoteaux et al. 2012

Tento model propojuje dohromady problematiku opylování a populační biologie rostlin, s tím, že se snaží popsat, jakým způsobem ovlivňuje prostorové pattern rostlin jejich populační dynamiku skrze prostorové vztahy v opylování. Model je založený na mřížce i individuích rostlin (grid and individual based), což znamená, že fyzický prostor v modelu je diskretizován na buňky, které mají srovnatelnou velikost jako jedinci rostlin a každá buňka obsahuje nejvýše jednu rostlinu.

Model pracuje s vývojem společenstva tvořeného dvěma druhy rostlin, z nichž jeden je více a druhý méně atraktivní, a jedním druhem opylovače. Rostliny jsou v každé generaci rozmístěny do okolí opylených mateřských rostlin na základě disperzního parametru. Pro

⁶ To může být složitější výraz, pokud zvolíme nějaký netriviální model přenosu pylu.

každou rostlinu je také s určitou pravděpodobnost určeno, zda obsahuje nebo neobsahuje odměnu, přičemž tato odměna se v průběhu jedné generace neobnovuje. Tento model se podrobněji nezabývá přenosem pylu a rostlina je považována za opylenou, pokud na ní přistál opylovač potom, co navštívil rostlinu stejného druhu.

Opylovači se v modelu pohybují podle následujících pravidel. Každý opylovač se rozhoduje na základě polí, která jsou v jeho dohledu (field of view), kde každému poli je přiřazeno skóre na základě rovnice

$$S = G + \frac{1}{d + 1}$$

(16)

kde d je vzdálenost pole a aktuální pozice opylovače a G je atraktivita rostliny, rostoucí na poli. Ta je rostlinám přiřazena iniciálně, ale může být mezi druhy prohozena s pravděpodobností zde nazývanou constancy⁷, pokud opylovač navštíví květ neposkytující odměnu. Opylovač si v každém kroku vybere pole s nejvyšším skóre, na které dohlédne, a tam se přesune. Pokud se na poli s nejvyšším skóre nachází jiný opylovač, provede dlouhý let náhodným směrem, kde algoritmus pokračuje tím samým způsobem.

Na základě tohoto modelu je možné ukázat, že prostor hraje v interakci opylovačů a rostlin důležitou roli a že například méně atraktivním rostlinám se pro efektivní opylování vyplatí růst ve shlucích. Ty slouží jako dočasná past na opylovače, který si po přiletu do shluku vybírá bližší, byť méně atraktivní květy.

Nevýhodou modelu je, že nepracuje přesněji s přenosem pylu. Používá představu, že každá navštívená rostlina je opylena, pokud opylovač předtím navštívil stejný druh. Tento přístup však uměle podhodnocuje přenos pylu na větší vzdálenosti a může nadhodnocovat diskriminaci méně atraktivního druhu. Drobným nesouladem s realitou je také to, že výběr dalšího cíle není nijak stochastický, ale v každém kroku je deterministicky vybrán nejlepší cíl. To totiž znamená, že opylovač v jednodruhovém patchi vždy letí na nejbližší rostlinu, což neodpovídá minimálně terénním pozorováním pestřenek z lučních společenstev (Smyčka nepublikovaná data). Tento problém by byl řešitelný zavedením stochastiky buďto to určení atraktivity jedinců jednoho druhu, nebo do výběru rostlin (například generováním náhodného

⁷ Takto definovaná constancy je odlišná od flower constancy v kapitole 3.1.3.

úhlu, ve kterém si opylovač vybírá optimální květ, viz kapitolu 3.2). Dalším omezením modelu je fakt, že nepracuje s flower constancy. Ta může výrazně ovlivňovat chování celého systému a mít podobný efekt jako shlukovitost rostlin (Straw 1972, Smyčka v přípravě).

Tento model je v současné době pravděpodobně jediným prostorovým modelem opylování, který pracuje s realitě blízkým rozhodováním opylovače, a zároveň se zabývá populační dynamikou rostlin (na rozdíl od Degen & Roubik 2004, který je zaměřen na genetickou strukturu). Proto může být dobrým odrazovým můstkem pro tvorbu dalších modelů zabývajících se dynamikou společenstev rostlin a opylovačů.

6. Závěr

V současné době existují velmi elegantní postupy, jak simulačně modelovat pohyby opylovačů na malých škálách v systémech s více druhy rostlin a se zahrnutím prostoru (např. Degen & Roubik 2004; Hanoteaux et al. 2012). Tyto modely zahrnují, nebo mají snadno využitelný potenciál zahrnout, i poměrně realistické chování opylovače na základě znalosti jeho orientačních schopností, rozhodování a paměti (viz kapitolu 3.). Jsou využitelné především ke zodpovídání otázek týkajících kompetice druhů rostlin ve společenstvu o opylovače, vývoje různých funkčních znaků souvisejících s opylováním, případně prostorového rozmístění květů.

Pomocí křivek přenosu pylu je pak možné věrohodně modelovat přenos pylu, pokud je znám pattern pohybu opylovače (viz kapitolu 4.). Nicméně zdá se, že zatím nebyl navržen a použit model, který by tyto dva přístupy kombinoval. To je možné vysvětlit faktem, že výsledky simulačních modelů v podobě sekvencí navštívených květů jsou poměrně špatně hodnotitelné (Grimm et al. 2005), a toto hodnocení by bylo ještě složitější, pokud by byly napojeny na křivky přenosu pylu. Důležitost tohoto propojení je však zřejmá, pokud vezmeme v úvahu, že primární motivací pro konstrukci modelů pohybu opylovačů je obvykle získání znalostí o přenosu pylu.

Zajímavé řešení tohoto problému by byla konstrukce přechodových matic na základě výsledků simulačního modelu, případně konstrukce hierarchického Bayesovského modelu (viz 3.2). Tyto přístupy poskytují výsledky, se kterými se velmi dobře dále pracuje i pokud budou napojeny na křivky přenosu pylu. Díky snadné manipulaci s těmito modely by bylo možné zodpovědět i na další zajímavé otázky týkající se vlivu prostoru v opylovacích interakcích.

Rozklad modelu do podsystémů vymezených příbuzností rostlin by například mohl pomoci řešit otázky týkající se autoinkompatibility a jejího vlivu na opylování v kontextu prostorových patterns rostlin. Zavedení předpokladu autoinkompatibility totiž pravděpodobně ovlivní predikce týkající se výhodnosti shlukovitého rozmístění květů (sensu kapitola 5.3, Hanoteaux et al. 2012). Myslitelnými nástroji, kterými mohou rostliny ovlivňovat prostorové patterns kvetení jsou především disperze semen, klonální růst a synchronizace rozkvétání shluků květů. Přičemž první dva mechanismy umožňují manipulaci pouze v rámci příbuzných, tedy pravděpodobně inkompatibilních, květů. Synchronizované rozkvétání může

být principiálně řízeno nejen příbuzností nebo signalizací mezi rametami, ale nějakým typem signalizace mezi nepříbuznými rostlinami, či přesnou odpovědí na nějaký lokální environmentální faktor. Nicméně na základě prostorově korelovaných příbuzných jedinců rostlin může samo o sobě těžko vytvářet shluky nepříbuzných květů.

Vliv autoinkompatibility na prostorové vztahy v opylování může být obzvláště zajímavý například v případě středoevropských mezických luk, pokud si uvědomíme, že velké množství jejich rostlin vytváří klonální shluky květů a zároveň jsou autoinkompatibilní, jako například komplex *Centaurea jacea* (Gardou 1972), většina druhů komplexu *Achillea millefolium* (Vetter & Franz 1998 dle Michler & Arnold 1999) a druh *Achillea ptarmica* L. (Andersson 1991). Vývojem modelu popisujícího prostorový aspekt opylování v systému s autoinkompatibilními klonálními druhy, jako je právě mezická louka, bych se chtěl zabývat v rámci své diplomové práce.

7. Použitá literatura

- Ågren, J., 1996: Population Size, Pollinator Limitation, and Seed Set in the Self- Incompatible Herb *Lythrum Salicaria*. *Journal of Ecology*, 77, pp.1779–1790.
- Andersson, S., 1991: Floral display and pollination success in *Achillea ptarmica* (Asteraceae). *Ecography*, 14, pp.186–191.
- Barclay, R. & Brigham, R., 1994: Constraints on optimal foraging: a field test of prey discrimination by echolocating insectivorous bats. *Animal Behaviour*, 48, pp.1013–1021.
- Bascompte, J., Jordano P., Melian C. J., Olesen J. M., 2003: The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, pp.9383–9390
- Basharin, G.P., Langville, A.N. & Naumov, V., 2004: The life and work of A.A. Markov. *Linear Algebra and its Applications*, 386, pp.3–26
- Bateman, A.J., 1947: Contamination in seed crops - Relation with isolation distance. *Heredity*, 1, pp.303–336
- Bianchi, F.J.J.A. & Cunningham, S.A., 2012: Unravelling the role of mate density and sex ratio in competition for pollen. *Oikos*, 121, pp.219–227.
- Cakmak, I., Sanderson, C. & Blocker, T., 2009: Different solutions by bees to a foraging problem. *Animal Behaviour*, 77, pp.1273–1280.
- Clark, J.S., 2004: Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters*, 8, pp.2–14.
- Clarke D., Whitney H., Sutton G., Robert D., 2013: Detection and Learning of Floral Electric Fields by Bumblebees. *Science*, 340, pp.66–69.
- Colley, M.R. & Luna, J.M., 2000: Relative Attractiveness of Potential Beneficial Insectary Plants to Aphidophagous Hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Environmental Entomology*, 29, pp.1054–1059.
- Darwin C., 1962: On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and on the good effects of intercrossing, John Murray, London
- Degen, B. & Roubik, D.W., 2004: Effects of Animal Pollination on Pollen Dispersal, Selfing, and Effective Population Size of Tropical Trees: A Simulation Study. *Biotropica*, 36, pp.165–179.
- Efron, B., 1979: Bootstrap methods: Another look at the jackknife. *The Annals of Statistics*, 7, pp.1–26.

- Ellis, a. G. & Johnson, S.D., 2012: Lack of floral constancy by bee fly pollinators: implications for ethological isolation in an African daisy. *Behavioral Ecology*, 23, pp.729–734.
- Ellison, A.M., 2004: Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, 7, pp.509–520.
- Van Geert, A., Van Rossum, F. & Triest, L., 2010: Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *Journal of Ecology*, 98, pp.178–187.
- Gardou C., 1972: Recherches biosystematiques sur la Section Jacea Cass. et quelques sections voisines du genre Centaurea L. en France et dans les regions limitrophes. *Feddes Repertorium*, 83, pp.311-472.
- Gegear, R. & Laverty, T., 2005: Flower constancy in bumblebees: a test of the trait variability hypothesis. *Animal Behaviour*, 69, pp.939–949.
- Gegear, R. & Thomson, J., 2004: Does the flower constancy of bumble bees reflect foraging economics? *Ethology*, 805, pp.793–805.
- Goulson, D. & Wright, N., 1998: Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.)(Syrphidae). *Behavioral Ecology*, 9, pp.215–219.
- Grimm V., Revilla E., Berger U., Jeltsch F., Mooij W. M., Railsback S. F., Thulke H., Weiner J., Wiegand T., DeAngelis D. L., 2005: Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science*, 310, pp.987–91.
- Grüter C., Moore H., Firmin N., Helantera H., Ratnieks F., 2011: Flower constancy in honey bee workers (*Apis mellifera*) depends on ecologically realistic rewards. *The Journal of Experimental Biology*, 214, pp.1397–1402.
- Guerrieri F., Schubert M., Sandoz J., Giurfa M., 2005: Perceptual and neural olfactory similarity in honeybees. *PLoS biology*, 3, pp.718-732.
- Hanoteaux, S., Tielbörger, K. & Seifan, M., 2012: Effects of spatial patterns on the pollination success of a less attractive species. *Oikos*, 0, pp.1-14
- Horridge, A., 2005: What the honeybee sees : a review of the recognition system of *Apis mellifera*. *Physiological Entomology*, 30, pp.2–13.
- Charnov, E. & Orians, G., 1973: *Optimal foraging: some theoretical explorations*, University of Washington
- Chittka, L. & Raine, N.E., 2006: Recognition of flowers by pollinators. *Current opinion in plant biology*, 9, pp.428–35.
- Chittka, L. & Thomson, J.D., 1997: Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, pp.385–398.
- Chittka, L., Thomson, J.D. & Waser, N.M., 1999: Flower Constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution. *Naturwissenschaften*, 86, pp.361–377.

- Jacobs, J., 1974: Quantitative Measurement of Food Selection : A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia*, 14, pp.413-417.
- James, A., Plank, M.J. & Edwards, A.M., 2011: Assessing Lévy walks as models of animal foraging. *Interface*, 8, pp.1233–1247.
- Kasinger, H. & Bauer, B., 2006: The Utility of Pollination for Autonomic Computing. *Biologically Inspired Cooperative Computing*, 216, pp.55–64.
- Laidre, K.L., 2003: *Space use patterns of narwhals (Monodon monoceros) in the high Arctic*, University of Washington (dissertation thesis)
- Leebens-Mack, J. & Milligan, B., 1998: Pollination biology in hybridizing Baptista (Fabaceae) populations. *American journal of botany*, 85, pp.500–507.
- Leonard, A.S., Dornhaus, A. & Papaj, D.R., 2011: Forget-me-not: Complex floral displays, inter-signal interactions, and pollinator cognition. *Current Zoology*, 57, pp.215–225.
- MacArthur, R. & Pianka, E., 1966: On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100, pp.603-609.
- Mandelbrot B., 1983: *The Fractal Geometry of Nature*, Henry Holt & Co., New York
- Michler, B. & Arnold, C., 1999: Predicting presence of proazulenes in the Achillea millefolium group. *Folia Geobotanica*, 34, pp.143–161.
- Montgomery, B.R., 2009: Do pollen carryover and pollinator constancy mitigate effects of competition for pollination? *Oikos*, 118, pp.1084–1092.
- Morris, W.F., 1993: Predicting the Consequence of Plant Spacing and Biased Movement for Pollen Dispersal by Honey Bees. *Ecology*, 74, pp.493–500.
- Neuhaus, R.J. & Bobisud, L.E., 1975: Pollinator Constancy and Survival of Rare Species. *Oecologia*, 272, pp.263–272.
- Pohl, N.B., Van Wyk, J. & Campbell, D.R., 2011: Butterflies show flower colour preferences but not constancy in foraging at four plant species. *Ecological Entomology*, 36, pp.290–300.
- Rademaker, M.C.J., De Jong, T.J. & Klinkhamer, P.G.L., 1997: Pollen dynamics of bumblebee visitation on Echium vulgare. *Functional Ecology*, 11, pp.554–563.
- Raine, N.E. & Chittka, L., 2007: Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: Bombus). *Entomologia Generalis*, 29, pp.179–199.
- Real, L. & Silverfine, E., 1982: On the Tradeoff Between the Mean and the Variance in Foraging: Effect of Spatial Distribution and Color Preference. *Ecology*, 63, pp.1617–1623.

- Rodríguez-Gironés, M. a & Santamaría, L., 2007: Resource competition, character displacement, and the evolution of deep corolla tubes. *The American naturalist*, 170, pp.455–64.
- Rosen O, Jiang W., King G., Tanner M. A., 2001: Bayesian and frequentist inference for ecological inference: The $R \times C$ case. *Statistica Neerlandica*, 55, pp.134–156.
- Roy, B. & Raguso, R., 1997: Olfactory versus visual cues in a floral mimicry system. *Oecologia*, 109, pp.414–426.
- Seuront L., 2009: Fractals and Multifractals in Ecology and Aquatic science, Taylor & Francis, Boca Raton
- Skellam, J.G., 1951: Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38, pp.196–218.
- Smithson, A. & Macnair, M., 1996: Frequency dependent selection by pollinators: mechanisms and consequences with regard to behaviour of bumblebees *Bombus terrestris* (L.)(Hymenoptera: Apidae). *Journal of Evolutionary Biology*, 588, pp.571–588.
- Smouse P. E., Focardi S., Moorcroft P. R., Kie J. G., Forester J. D., Morales J. M., 2010: Stochastic modelling of animal movement Stochastic modelling of animal movement. *Philosophical Transaction of the Royal Society*, 365, pp.2201–2211.
- Spaethe, J. & Chittka, L., 2003: Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees. *Journal of Experimental Biology*, 206, pp.3447–3453.
- Straw, R.M., 1972: The University of Chicago A Markov Model for Pollinator Constancy and Competition. *The American Naturalist*, 106, pp.597–620.
- Thomson J. S., 1988: Effects of variation in inflorescence size and floral rewards on the visitation rates of traplining pollinators of *Aralia hispida*. *Evolutionary Ecology*, 2, pp.65-78.
- Tyson, R., Wilson, J. & Lane, W., 2011: Beyond diffusion: Modelling local and long-distance dispersal for organisms exhibiting intensive and extensive search modes. *Theoretical Population Biology*, 79, pp.70–81.
- Viswanathan, G., Buldyrev, S. & Havlin, S., 1999: Optimizing the success of random searches. *Nature*, 401, pp.911–914.
- Waser, N.M., 1986: Flower constancy: definition, cause, and measurement. *American Naturalist*, 127, pp.593–603.
- Young, A.G., Broadhurst, L.M. & Thrall, P.H., 2012: Non-additive effects of pollen limitation and self-incompatibility reduce plant reproductive success and population viability. *Annals of botany*, 109, pp.643–53.