

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Hana Veljačiková

Opylování v lesních ekosystémech

Pollination in forest ecosystems

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha, 2019

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

V Praze dne 9. 5. 2019

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Zdeňkovi Janovskému za všechnu věnovaný čas a skvělé vedení při tvorbě práce.

Abstrakt

V prostředí temperátního lesa fungují interakce mezi rostlinami a jejich opylovači jinak než v otevřené krajině. Rozmnožování rostlin je závislé na výskytu opylovačů, kterých je v lesích méně než v bezlesí. Limitace reprodukčního úspěchu rostlin dostupností pylu je častým důsledkem nízkých denzit opylovačů v lese. Jejich rozšíření limituje převážně nedostatek potravy, protože kvetoucí rostliny, bojující o světlo se vzrostlými stromy, jsou nerovnoměrně rozloženy v čase i prostoru. Opylovači také musí přizpůsobit létání členitému prostředí a překonávat nepříznivé mikroklimatické podmínky.

Tato práce shrnuje poznatky o ochraně a fenologii lesních opylovačů, ze kterých vyplývá, že rozmístění opylovačů je dáno hlavně dostupností potravy, vhodnými mikroklimatickými podmínkami a dostatkem úkrytů a možností hnízdění. Zásahy člověka jsou důležitým faktorem ovlivňujícím výskyt opylovačů, udržování otevřenějšího lesa a odstraňování křovin v podrostu vytváří příznivé podmínky pro růst kvetoucích bylin i pro život opylovačů. Práce se dále zabývá tím, jaký vliv má denzita rostlinných populací na úspěšnost reprodukce rostlin a vzdálenostem, na které je pyl mezi rostlinami v lese přenášen.

Klíčová slova

Opylování, opylovači, temperátní les, limitace dostupností pylu, pohlavní rozmnožování rostlin, přenos pylu, způsob obhospodařování

Abstract

Interactions between plants and their pollinators in temperate forest are different from open habitats. In forest, pollinators are less abundant and this results in frequent pollen limitation of forest understory herbs. Pollinators also need to be adapted for flying in complex stands and for living in unfavorable microclimatic conditions. Floral resources predominantly limit pollinator abundance because of their uneven distribution in space and time.

In the present bachelor thesis, I summarize knowledge on pollinator conservation and phenology as well as food resources, microclimate, which together with sufficient nesting options seem to contribute the most to pollinator abundance. Type of forest management is also an important factor, which affects density and diversity of pollinators. Generally, thinning out of trees and removal of understory shrubs have positive effect on flower abundance and benefit pollinators. Factors that influence reproduction success of flowers and pollen transfer distances are further discussed.

Key words

Pollination, forest, temperate forest, pollen limitation, pollinators, plant sexual reproduction, pollen transfer, forest management

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Dostupnost pylu v lese	2
2.1 Limitace reprodukčního úspěchu rostlin dostupností pylu.....	2
2.2 Faktory ovlivňující nedostatek pylu u lesních bylin	3
2.2.1 Vlastnosti rostlin ovlivňující míru omezení dostupností pylu.....	3
2.2.2 Densita rostlin	4
2.2.3 Reprodukční systém	5
2.2.4 Vliv chování opylovačů na dostupnost pylu	5
2.3 Vzdálenosti, na které je pyl v lese přenášen.....	6
2.3.1 Pohyb opylovačů v lese.....	6
2.3.2 Vliv prostorového uspořádání rostlin	7
3. Interakce hmyzu a rostlin	9
3.1 Ekologie dominantních lesních opylovačů.....	9
3.1.1 Vliv druhového složení rostlin na abundanci opylovačů	9
3.1.2 Rozmístění opylovačů v prostoru lesa.....	10
3.1.3 Rozhraní lesa a otevřeného prostranství.....	11
3.1.4 Působení disturbancí na společenstva opylovačů.....	11
3.2 Konkrétní příklady lesních společenstev.....	12
3.2.1 Vliv fluktuace kvetení stromů na byliny podrostu	12
3.2.2 Společenstvo jarního aspektu.....	13
4. Vliv člověka na podobu opylování v lese	14
4.1 Management.....	14
4.2 Vliv nepůvodních rostlin.....	15
4.3 Nesoulad interakcí rostlin a opylovačů jako důsledek klimatické změny.....	16
5. Diskuze literární rešerše	17
6. Citovaná literatura.....	19

1. Úvod

Opylování spojuje v mutualistickém vztahu rostliny a jejich opylovače. Rostliny potřebují k rozmnožení přenést pyl ze svého květu na květ dalšího jedince. Přenos může zajistit vítr, voda nebo živočichové, přičemž se odhaduje, že většinu krytosemenných rostlin opyluje hmyz (Ollerton et al. 2009). Opylovači sbírají z květů nektar a pyl, a je to pro ně často hlavní způsob, jak zajistit potravu sobě, případně svým nedospělým potomkům. Fenomén opylování je zásadní pro celý ekosystém, protože ovlivňuje velikost populací rostlin i jejich opylovačů, skrze ně ovlivňuje další trofické úrovně, a utváří tak podobu společenstva. Většina studií o opylování se však věnuje bezlesí. Cílem této práce je shrnout specifika opylování v prostředí temperátního lesa.

Zatímco bezlesé biotopy jsou do značné míry dvourozměrné, les je výrazně strukturovaný v prostoru. Z vertikálního pohledu odlišujeme v lese tři patra, stromové, keřové a bylinné, přičemž každé z nich vytváří specifické podmínky pro život organismů. Temperátní les je oproti bezlesí také proměnlivější v čase. Podoba lesa se rytmicky mění v závislosti na ročním období stejně jako abiotické podmínky celého společenstva. Jedním ze zásadních faktorů je olistění korun, a tedy přístup rostlin bylinného a keřového patra ke světlu. Podmínky v lese jsou určeny vlastnostmi jednotlivých dominantních druhů stromů a jejich vzájemným prostorovým uspořádáním.

Jen některé druhy opylovačů dokážou překonat náročné podmínky, které v lese panují. Kromě toho, že stromy a křoviny vytvářejí překážky v letu, musí hmyz oproti bezlesí také překonávat chladnější mikroklima. Náročnost přežívání v lese je navíc podpořena tím, že kvetoucí rostliny, tedy zdroje potravy, jsou v lese rozloženy nerovnoměrně v čase i v prostoru.

V této práci se zaměřuji na specifické adaptace ovlivňující podobu vztahu rostlin a opylovačů v temperátních lesích. V první části se zabývám dostupností pylu v lese, na jaké vzdálenosti je pyl přenášen a jaký má jeho případný nedostatek vliv na populace rostlin. Druhá část práce popisuje faktory, které ovlivňují distribuce opylovačů v prostoru lesa. Ve třetí části rozebírám, jaký vliv mohou mít zásahy člověka na rostliny a opylovače.

2. Dostupnost pylu v lese

Úspěšnost opylení určuje velikost rostlinných populací a zároveň přenos pylu zajišťuje jejich genetickou diverzitu (Totland et al. 2006). Charakter lesního prostředí proces opylování značně ztěžuje. V této kapitole shrnuji, proč je přenos pylu v lese omezen a jaké důsledky to má pro společenstva rostlin. Dále kapitola pojednává o tom, jak přenos pylu mezi rostlinami v lese ovlivňuje denzita rostlin a vlastnosti opylovačů.

2.1 Limitace reprodukčního úspěchu rostlin dostupností pylu

Většina krytosemenných rostlin (Magnoliophyta) je opylována hmyzem (Ollerton et al. 2009). Rostliny jsou limitovány dostupností pylu, když vytvoří méně semen, než by za stejných podmínek byly schopny vyprodukovat s adekvátním množstvím pylu (Knight et al. 2005). Vztah mezi denzitou populace a reprodukční úspěšností je známý jako Alleeho efekt. Původně byl popsán pro zvířata, ale je platný i pro rostliny, protože přenos pylu je závislý na opylovačích (Knight 2003).

Limitace dostupností pylu se neprojeví v lesním prostředí tak často, jak bychom v podobně extrémních podmínkách mohli předpokládat (Ashman et al. 2004). Rostliny mohou být limitovány dalšími faktory více než dostupností pylu, například dostupností živin nebo světla (Gaku et al. 2008; Motten 1986). Nižší denzity opylovačů, kupříkladu v důsledku invaze nového atraktivního druhu, však nemusí vždy vést ke snížení produkce semen (Totland et al. 2006). U druhů rostlin jarního aspektu, které čelí většímu riziku nedostatku pylu, bylo omezení reprodukce pozorováno jen u 3 ze 12 druhů (Motten 1986). Navíc snížení produkce semen nemusí mít vždy vliv na úspěšnost populace rostlin, například pokud se rostlina rozmnožuje převážně vegetativně (Knight et al. 2005). Rostliny mohou být limitované dostupností pylu nebo dostupností zdrojů. Podmínky daného roku určují, který vliv bude mít větší váhu (Aizen 2001; Aizen and Rovere 2010; Wheelwright et al. 2006).

Příčinou limitace dostupností pylu může být jak jeho nedostatečná kvantita, tak i kvalita (Ashman et al. 2004; Motten 1986). Nedostatečná kvantita pylu může omezit rozmnožování rostlin v situaci, kdy v okolí nejsou v dostatečné blízkosti jedinci stejného druhu (Knight et al. 2005) nebo pokud opylovači nenavštěvují rostlinu v dostatečné míře (Totland et al. 2006). To nastává, pokud je jich v prostředí nedostatek

(Aizen 2001), nebo pokud je nalákají květy jiného druhu (Aizen and Rovere 2010). Kvalita pylu může být snížena, pokud dochází k heterospecifickému přenosu pylu (Campbell and Motten 1985; Totland et al. 2006), tedy například pokud je rostlina obklopena jinými druhy a opylovači nevykazují věrnost jednomu druhu při sběru odměny (Chittka *et. al.* 1999). Heterospecifický pyl může na bliznách překážet prorůstání pylové láčky preferovaného pylového zrna, a snižovat tak úspěšnost reprodukce. Také, pokud je přinesený pyl příliš příbuzný, nemusí se část semen vyvinout (Ashman et al. 2004; Nagamitsu et al. 2014; Scobie and Wilcock 2009). Les svými specifickými podmínkami často vytváří takové situace. Množství vytvořených semen či plodů ovlivňuje další organismy, které jsou na rostlinnou produkci navázané, například býložravce nebo predátory semen. Snížení produkce semen z důvodu nedostatku pylu tak ovlivňuje vyšší trofické úrovně (Ashman et al. 2004).

2.2 Faktory ovlivňující nedostatek pylu u lesních bylin

2.2.1 Vlastnosti rostlin

Náchylnost k limitaci dostupností pylu se mění v závislosti na vlastnostech pozorovaného druhu rostliny. Dlouhodobá limitace dostupností pylu vede buď k lokální extinkci populace nebo ke vzniku evolučních změn, jako adaptace na extrémní podmínky (Ashman et al. 2004; Wheelwright et al. 2006), nedostatek opylovačů tak napomáhá například k evoluci samooplození (Motten 1986; Wheelwright et al. 2006). Druhy schopné samooplození mají také větší šanci kolonizovat odlehlá stanoviště, kde více hrozí limitace dostupností pylu, jako například ostrovy, fragmentovanou krajinu nebo lesní prostředí (Wheelwright et al. 2006). Rostliny, které jsou dvoudomé, autoinkompatibilní nebo dichogamické, mohou být náchylnější k nedostatku pylu (Aizen 2001; Knight 2003).

Rostliny, které se specializovaly na určitý druh nebo skupinu opylovačů, jsou mnohem náchylnější k omezení reprodukce nedostatkem pylu (Knight et al. 2005). V lesním prostředí můžeme tedy předpokládat více generalistů mezi rostlinami, což bylo ostatně pozorováno u druhů jarního aspektu (Motten 1986). Možnost lákat co nejvíce druhů opylovačů pomocí generalistických květů převažuje nad tím, že je pak úspěšnost rozmnožení ohrožena přenosem heterospecifického pylu (Campbell and Motten 1985). To by mohlo vysvětlovat konvergenci květních fenotypů u druhů jarního aspektu, které jsou často bílé, růžové nebo žluté, talířovité se snadno dostupným pylem a nektarem

(Motten 1986). Také dlouhá životnost květů (Motten 1986; Osada and Sugiura 2006) nebo prodloužení trvanlivosti květu do momentu opylení zajišťuje dostatek času k opylení i v nepříznivých podmínkách (Campbell and Motten 1985).

Ve společenstvu opylovačů rostlin jarního aspektu jsou také významněji zastoupeny skupiny opylovačů bez výraznějších preferencí k jednotlivým druhům rostlin (Abe and Kamo 2003), například pestřenky nebo mouchy. Ty často střídavě navštěvují květy různých druhů a přenášejí tak častěji heterospecifický pyl (Motten 1986).

2.2.2 Denzita rostlin

Vysoká denzita rostlin může vést ke zvýšené kompetici o opylovače a nárůstu heterospecifického přenosu pylu (Aizen and Rovere 2010; Campbell 1986; Knight 2003; Motten 1986; Totland et al. 2006), což se často děje například mezi rostlinami jarního aspektu (Abe and Kamo 2003; Gaku et al. 2008; Motten 1986). Krátká vegetační sezóna mezi koncem zimy a olistěním korun nutí všechny druhy vykvést najednou (Osada and Sugiura 2006). Pro květiny jarního aspektu tedy může být přínosné, že ve velkých denzitách nalákají více opylovačů (Spellman et al. 2015; Spellman, Mulder, and Carlson 2016; Totland et al. 2006). Druhy, které nabízí větší odměnu v podobě pylu či nektaru, mají v takových podmínkách výhodu (Knight et al. 2005; Spellman et al. 2015).

Rostliny mohou být limitovány pylem z důvodu nedostatku dalších jedinců v okolí (Knight 2003; Knight et al. 2005). To nastává, pokud jsou jedinci od sebe dál, než je obvyklá doletová vzdálenost opylovačů (Knight 2003), nebo pokud je jejich populace příliš malá, a tedy nedostatečně atraktivní a opylovači k ní ani nepřiletí (Aizen and Rovere 2010; Campbell and Motten 1985; Sobek et al. 2009). Příkladem jsou lesní orchideje kvetoucí v nízkých denzitách, u kterých byla pozorována snížená úspěšnost reprodukce z důvodu nedostatku přineseného pylu (Gaku et al. 2008; Sakata et al. 2014).

Přidání nového druhu rostliny do prostředí může snížit reprodukční úspěšnost rostlin původního společenstva (Spellman et al. 2015). Vyšší denzity květů jsou pro opylovače atraktivnější, a proto může přidání nové rostliny nalákat více opylovačů, a působit tak pozitivně skrz tzv. magnet species effect (Campbell and Motten 1985; Spellman et al. 2015; Totland et al. 2006). Vyšší intenzita kompetice o opylovače může působit negativně, záleží ale na věrnosti opylovačů určitému druhu květů, charakteru

bezprostředního okolí i celé krajiny a velikosti nabízené odměny původního nebo přidaného druhu (Knight et al. 2005; Spellman et al. 2015; Totland et al. 2006) či na vzdálenosti původních a nových jedinců (Spellman et al. 2016).

2.2.3 Reprodukční systém

Specifickým případem je omezení produkce semen kvůli snížené dostupnosti nepříbuzných sexuálních partnerů (Mori et al. 2009). Dochází k tomu nezávisle na denzitě jedinců (Ashman et al. 2004). Ohrožení platí zvláště pro rostliny, které nepřijímají pyl příbuzného jedince, protože jsou citlivé k inbreedingu, tedy se u nich snižuje počet vytvořených životaschopných semen v důsledku nízké genetické variability (Mori et al. 2009). Takto jsou často ohroženy klonální rostliny, které svoje okolí zaplní populací složenou ze svých ramet (Mori et al. 2009; Vallejo-Marín et al. 2010).

2.2.4 Vliv chování opylovačů na dostupnost pylu

Do jaké míry je rostlina limitována dostupností pylu závisí také na chování opylovačů a jejich vlastnostech. Ochranu před přenosem heterospecifického pylu zajišťuje např. specializace na opylovače s úzkým spektrem hostitelských rostlin (Motten 1986) nebo opylení hmyzem, který je při krmení věrný úzkému výběru druhů rostlin (Chittka et al. 1999). Obvyklá vzdálenost, na níž opylovač přenáší pyl mezi jednotlivými květy, má vliv na to, jak dostupní jsou pro rostlinu další jedinci, potažmo jak ovlivňuje genetickou rozmanitost populace (Mori et al. 2009). Schopnost opylovačů překonávat bariéru, kterou představuje les ovlivňuje, jak daleko se pyl šíří. Stejně tak má na šíření pylu vliv i frekvence, s jakou létají mezi populacemi (Knight et al. 2005; Mori et al. 2009). Například pestřenky a další mouchy, nejčastější opylovači lesních populací *Silene dioica* (Westerbergh and Saura 1994), přeletují jen mezi blízkými květy a téměř nikdy nepřelétají mezi populacemi. Následkem je snížení genetické variability odlehlých populací a snížení reprodukční úspěšnosti izolovaných rostlin (Westerbergh and Saura 1994).

Rostliny, které obvykle nejsou limitovány dostupností pylu, mohou trpět nedostatkem pylu z důvodu nepříznivého počasí v daném roce (Aizen 2001). Povětrnostní podmínky určují, kolik dní vegetační sezóny jsou opylovači aktivní (Aizen and Rovere 2010; Knight 2003). Například v jarních měsících je počasí často nevhodné pro hmyz, rychle

se mění a je těžké jej predikovat (Osada and Sugiura 2006). Zima, oblačnost, mlha, déšť a vítr mají negativní vliv na aktivitu opylovačů (Motten 1986; Wheelwright et al. 2006).

2.3 Vzdálenosti, na které je pyl v lese přenášen

Pohyb pylu v lesním prostředí můžeme pozorovat buď nepřímo skrz tok genů mezi populacemi a jedinci nebo skrz pohyb opylovačů po prostředí (Burczyk et al. 2004). Znalost vlastností, chování a fenologie opylovačů nám může prozradit mnoho o tom, na jakou vzdálenost pyl přenášejí.

Pro rostliny je obvykle výhodné, když je jejich pyl přenesen na vzdálené jedince stejného druhu. Zajišťuje se tak genetická variabilita mezi populacemi nebo vzdálenými jedinci. Kromě opylení může tok genů zajistit i disperze semen (Kamm et al. 2009). Velká vzdálenost mezi jedinci při rozmnožování může mít i negativní vliv, když se projeví genetická nekompatibilita jedinců, tedy tzv. outbrední deprese (Fenster and Galloway 2000; Grindeland 2008; Price and Waser 1979; Vandepitte et al. 2010).

2.3.1 Pohyb opylovačů v lese

Druhy opylovačů se mezi sebou zásadně liší průměrnou délkou přeletu mezi jednotlivými květy. Také se liší schopností překonávat překážky (Kreyer et al. 2004; Lövei, Macleod, and Hickman 1998; Wratten et al. 2003) nebo trajektorií letu při sběru potravy (Osborne et al. 2008; Vandepitte et al. 2010; Westerbergh and Saura 1994). Vzdálenost, kterou jsou opylovači schopni překonat, nevypovídá přímo o tom, do jaké dálky přenáší pyl mezi rostlinami, protože se zvětšující se vzdáleností od rostliny pyl postupně ztrácí (Rademaker et al. 1997).

Mezi pozorovanými lesními rostlinami se mezi květy nejméně pohybovaly pestřenky a další krátkorozí dvoukřídlí (Scobie and Wilcock 2009; Vandepitte et al. 2010; Westerbergh and Saura 1994), ale jsou známé druhy velkých pestřenek, které dokážou překonat delší vzdálenosti (Herrera 1987). Nezakládají kolonie, a mohou tak strávit celý svůj dospělý život na několika málo květech nebo v jejich blízkém okolí (Scobie and Wilcock 2009; Westerbergh and Saura 1994). Jejich doletová vzdálenost se přizpůsobuje dostupné potravě. Přenášejí tak pyl hlavně na malé vzdálenosti do jednoho metru. Na květech zůstávají delší dobu než například čmeláci a často se vrátí vícekrát na stejný květ (Herrera 1987; Westerbergh and Saura 1994). U rodu *Thricops* (Muscidae) bylo dokonce pozorované teritoriální chování v rámci jedné rostliny. Pestřenky ve

stejně studii přelétaly víc mezi jednotlivými květy silenky, přenášely tak pyl mezi blízkými jedinci.

Čmeláci a včely jsou schopni přeletět velkou vzdálenost, a zajistit tak přenos pylu i mezi odlehlými populacemi (Inari et al. 2012; Kamm et al. 2009; Mori et al. 2009; Scobie and Wilcock 2009). Dráha jejich letu se liší v závislosti na typu krajiny, nabízené potravě i podle druhu. Při krmení optimalizují svou doletovou vzdálenost tak, aby spotřebovali co nejméně energie (Osborne et al. 1999). Není časté, že by se krmili hned u svého hnízda. I když měli čmeláci dostatek zdrojů v blízkosti hnízda, byly pozorovány kolonie, ve kterých většina jedinců létala za potravou padesát metrů, nebo i přes kilometr daleko (Kreyer et al. 2004; Osborne et al. 2008). Je obvyklé, že při svých cestách za potravou opakují stejnou trajektorii (Osborne et al. 1999). Nejdelší vzdálenost obvykle urazí na cestě od hnízda a mezi jednotlivými květy se pohybují rychle a na krátkou vzdálenost (Herrera 1987). Pokud jsou odměny v místě vydatné, opylovači mají tendenci často měnit směr a přelétat jen na krátkou vzdálenost. Naopak pokud květiny nabízejí malou odměnu, délka přeletu se prodlužuje a směr se tolik nemění (Heinrich 1979; Osborne et al. 1999). Schopnost překonávat velké vzdálenosti byla pozorována u motýlů (Lepidoptera) (Herrera 1987) a velkých samotářských včel (Apoidea) (Gathmann and Tschardt 2002).

2.3.2 Vliv prostorového uspořádání rostlin

Většina pylu bývá přenesena mezi blízkými stromy (Hoebee et al. 2007; Kamm et al. 2009; Nagamitsu et al. 2014; Oddou-Muratorio et al. 2006; Shibata et al. 2009). Vzorec, podle kterého je pyl mezi stromy přenášen, závisí na rozmístění jedinců v prostoru i množství květů, které mohou opylovači momentálně v okolí využívat. Vysoká denzita květů na stromech může způsobit, že opylovači nebudou mít potřebu přelétat mezi vzdálenějšími jedinci, protože dostatek potravy nasbírají na jednom místě, aniž by investovali energii do přeletů mezi populacemi (García et al. 2005; Hoebee et al. 2007; Oddou-Muratorio et al. 2006).

Chování opylovačů v místech s velkou koncentrací zdrojů může být pro rostliny nevýhodné, protože nedojde k dostatečnému přenosu genů a hrozí jim inbrední deprese. Velké populace lákají opylovače množstvím květů. Izolovaní jedinci mohou trpět tím, že k sobě nepřilákají opylovačů dostatek (Kamm et al. 2009; Nagamitsu et al. 2014). Přijímají ale více nepříbuzného pylu z větších vzdáleností, případně se jejich pyl přenáší

do větší dálky, což je pro ně výhodné (Oddou-Muratorio et al. 2006). Je potvrzeno mnoho případů, kdy byl pyl mezi stromy přenesen na velkou vzdálenost. Například u *Sorbus domestica* bylo pozorováno přenesení pylu mezi dvěma stromy vzdálenými i šestnáct kilometrů (Kamm et al. 2009).

U rostlin v podrostu je tok genů někdy snížen ve srovnání s jedinci z volného prostranství. Populace schované v lese mohou být od sebe izolovány jak vzdáleností, tak bariérou lesa (Westerbergh and Saura 1994). Vše záleží na tom, jak daleko opylovači obvykle létají mezi květy, i na jejich schopnostech létat lesem (Kreyer et al. 2004; Scobie and Wilcock 2009; Vandepitte et al. 2010; Westerbergh and Saura 1994). Například *Linnaea borealis* byla převážně opylována pestřenkami (Syrphidae), takže většina pylu byla přenesena jen do vzdálenosti pěti metrů. Dál pyl přenášeli pouze čmeláci, kteří přelétali až padesát metrů mezi jednotlivými květy (Scobie and Wilcock 2009).

3. Interakce hmyzu a rostlin

3.1 Ekologie dominantních lesních opylovačů

V lese musí opylovači překonávat chladnější mikroklima a sníženou dostupnost potravy oproti bezlesí. Výhodou je ale ochrana před větrem, více úkrytů a možností hnízdění. Mezi významné skupiny opylovačů, kterým prostředí lesa poskytuje množství zdrojů, patří včely, čmeláci, mnozí krátkorozí dvoukřídlí a motýli (Hanula et al. 2016). Včely a čmeláci potřebují nektar a pyl po celý životní cyklus, krátkorozí dvoukřídlí, jako například pestřenky (Syrphidae), se živí pylem a nektarem jen v dospělosti. Motýli sají nektar také jen jako dospělci, larvy jsou herbivorní.

3.1.1 Vliv denzity a druhového složení rostlin na abundanci opylovačů

Ukazuje se, že hlavní vliv na hustotu a diverzitu opylovačů má dostatek zdrojů pylu a nektaru, tedy bohatý podrost kvetoucích rostlin, přičemž nezáleží na jejich druhové bohatosti, ale spíše na množství květů (Aizen and Rovere 2010; Campbell and Motten 1985; Fartmann, Müller, and Poniatowski 2013; Sobek et al. 2009). Rozšíření hmyzu závisí také na diverzitě úkrytů, preferenci půdy pro vytvoření hnízda u včel a čmeláků nebo dostatku rostlin vhodných pro ontogenezi motýlích larev (Devoto, Medan, and Montaldo 2005; Sobek et al. 2009; Taki et al. 2008). Motýli jsou výjimkou, protože na ně má vliv i diverzita rostlin v podrostu, neboť jejich larvy často vyžadují pro svůj vývoj specifický druh rostliny (Beneš et al. 2006). Vhodné mikroklima i dostatek kvetoucích rostlin najdeme na okrajích lesa, v raných sukcesních stádiích (Fartmann et al. 2013; Rubene, Schroeder, and Ranius 2015), případně ve vhodně udržovaném lese (Beneš et al. 2006; Hanula et al. 2016).

Druhové složení stromů má také určitý vliv na přítomnost opylovačů. Jednotlivé druhy stromů poskytují odlišné prostředí, protože mají rozdílnou morfologii. Druhové složení lesa tedy určuje jeho vlastnosti, jako například míru zastínění, diverzitu podrostu či prostupnost pro letící hmyz. Příkladem stromu, který přispívá rozšíření opylovačů, může být dub či jasan, s otevřenější architekturou koruny, která zároveň kumuluje větší množství suchých větví ve srovnání například s bukem, který je častým druhem evropských lesů (Sobek et al. 2009).

V různých situacích může mít větší význam buď dostatek úkrytů a míst k hnízdění nebo dostupnost potravy. Stále zelený les ve studii z Vermontu souvisel s vyšší abundancí

čmeláků v porovnání s opadavým lesem. Počet kvetoucích rostlin v podrostu se od opadavého lesa neliší, takže v tomto případě byl určující dostatek úkrytů (Richardson et al. 2019). V japonském habrovém lese byl pozorován větší počet květů než v borovém, což naopak naznačuje, že vyšší denzita hmyzu byla v listnatém lese (Abe and Kamo 2003). V krajině může opadavý les působit pozitivně na výskyt opylovačů, například poskytuje v rámci jarního aspektu dostatek potravních zdrojů na jaře pro královny zakládající kolonie čmeláků (Richardson et al. 2019).

3.1.2 Rozmístění opylovačů v prostoru lesa

Opylovači preferují otevřený les s dostatkem slunce (Beneš et al. 2006; Fartmann et al. 2013; Rubene et al. 2015; Taki et al. 2008). Motýly, včely a čmeláci vyhledávají vyšší teploty a méně vlhkosti (Devoto et al. 2005; Korpela et al. 2015). Lesním motýlům vyhovuje les, kde se často střídá světlo a stín (Beneš et al. 2006). V otevřeném prostoru je pro hmyz snazší vyhledat květy. Díky tomu dochází k častějšímu navštěvování tamních rostlin opylovači, takže i k efektivnějšímu opylování (Korpela et al. 2015). Navíc v prosluněném lese při optimálních teplotách hmyz spotřebuje méně energie na létání (Cartar 2005).

Podíváme-li se na les z hlediska výškového rozdělení, můžeme pozorovat rozdíly v denzitě i diverzitě opylovačů v rámci bylinného, keřového i stromového patra. Zatímco podrost lesa je poměrně homogenní, koruny stromů je třeba chápat jako členité prostředí, které nabízí velké množství úkrytů a poskytuje rozličné prostorové možnosti (Sobek et al. 2009; Ulyshen et al. 2010). Liší se od podrostu i mikroklimatickými podmínkami. Teplota korun stromů více kolísá mezi dnem a nocí (De Smedt et al. 2019). Rychlost větru v lese je nejnižší u země v podrostu, mezi kmeny se zvyšuje a v korunách je opět o něco nižší. Nejvyšší rychlost je nahoře nad korunami stromů. V korunách je větší diverzita motýlů, mūr i včel a čmeláků (De Smedt et al. 2019; Sobek et al. 2009; Ulyshen et al. 2010). Včely a čmeláci se tam přesouvají hlavně v době, kdy jsou koruny olistěné a je nedostatek potravy u země. V létě v korunách sbírají především medovici od mšic (Ulyshen et al. 2010). Na louce jsou opylovači nízko nad zemí, směrem do lesa se přesouvají do korun stromů (Ewers, Bartlam, and Didham 2013; Ulyshen et al. 2010).

3.1.3 Lesní okraje

Les je ve srovnání s loukou na opylovače chudší. Se vzdáleností od okraje lesa se diverzita i denzita opylovačů snižuje (Ewers et al. 2013; Ulyshen et al. 2010). Důležitou roli v krajině mají okraje lesa, lesní cesty a průseky pro elektrické vedení. Na okrajích lesa je obvykle vyšší diverzita rostlin i více potravních zdrojů, což je pro opylovače příznivější než uzavřený les bez květů (Korpela et al. 2015; Ulyshen et al. 2010). Abundance pestřenek byla kladně asociována s cestami a průseky, zvláště pak u druhů žijících v otevřených prostranstvích (Gittings et al. 2006). Důvodem mohou být vyšší teploty, či dostupnost nektaru a pylu pro dospělé, jejichž larvy jsou asociovány s lesním prostředím. Mohou je také používat jako letové koridory (Gittings et al. 2006). Les oproti zemědělským polím nabízí ochranu před větrem (Korpela et al. 2015). S rozšiřováním cest a průseků se ale ochranná funkce lesa proti větru snižuje, což může znamenat problém pro lehčí hmyz, který nedokáže regulovat svůj let v silnějším větru (Pasek 1988). Může záležet i na orientaci lesního okraje ke světovým stranám. Okraj, který je vystaven slunečnímu záření během dne déle, vykazuje vyšší teploty, a tak poskytuje přívětivější podmínky (Korpela et al. 2015). V zemědělské krajině se s blízkostí lesa zvyšuje diverzita opylovačů (Richardson et al. 2019; Rubene et al. 2015).

Při pohybu krajinou letí opylovači raději podél rozhraní, než aby zaletěli do relativně chladnějšího a temnějšího prostoru pod korunami, les pro ně tedy v krajině někdy tvoří bariéru (Ewers et al. 2013). Protože čmeláci jsou schopni letět za potravou i několik kilometrů (Osborne et al. 1999), může se jejich habitat sestávat z různých prostředí (Pengelly and Cartar 2010), například kolonie hnízdící v lese si při nedostatku zdrojů dokáží opatřit potravu i mimo les, zvláště pak ve fragmentované krajině (Steffan-Dewenter and Kuhn 2003).

3.1.4 Působení disturbancí na společenstva opylovačů

Rozšíření opylovačů mohou částečně určovat disturbance, které působí na opylovače jak negativně, tak pozitivně. Negativní vliv mohou mít požáry (Rubene et al. 2015), intenzivní těžba dřeva (Cartar 2005; Pengelly and Cartar 2010), nebo pastva velkých býložravců (Beneš et al. 2006). Citlivost k disturbancím se liší podle druhu, například larvy motýlů žijí na stoncích či listech rostlin, a jsou tedy k požáru či pastvě náchylnější (Hanula et al. 2016).

Nejlépe včelám a motýlům vyhovuje management, který zachová tzv. výstavky (10-20 % původních stromů), s tím i společenstvo původních bylin a zároveň otevře prostor pro sluneční záření (Pengelly and Cartar 2010). Byliny v podrostu tak získají z fotosyntézy více energie, kterou investují do růstu či rozmnožování, například vytváří víc květů. Pod příliš silným zářením mohou ale i strádat suchem a přehříváním (Cartar 2005). Vhodným typem lesa pro motýly se ukázal výmladkový les, nabízející dostatek úkrytů, světla i podrost kvetoucích bylin (Beneš et al. 2006; Fartmann et al. 2013). Vyšší diverzita blanokřídlých a motýlů byla pozorována na vypálených stanovištích z důvodu velkého množství kvetoucích rostlin, dostatku mrtvého dřeva ke hnízdění a příznivým mikroklimatickým podmínkám (Hanula et al. 2016). Vliv hustoty keřového podrostu byl pozorován například ve vzrostlém borovém lese, v oblasti s hustými keři byla nižší diverzita i denzita opylovačů (Hanula et al. 2015).

3.2 Konkrétní příklady vazeb rostlin a opylovačů v lesních společenstvech

3.2.1 Vliv fluktuace kvetení stromů na byliny podrostu

Vztah rostlin a opylovačů v lesním prostředí je velmi křehký a populace jednotlivých aktérů tohoto systému jsou na sebe úzce vázány (Gaku et al. 2008). Příkladem může být souvislost kvetoucích stromů, podrostových bylin a populací čmeláků z japonského lesa.

Stromy v korunovém patře zajišťují velké množství květních zdrojů pro opylovače, ale produkce jejich květů se zásadně mění v průběhu let (Inari et al. 2012). Kvetení je synchronizováno mezidruhově a přichází v tzv. semenných rocích (*mast seeding*). Kvetoucí koruny stromů jako javor (*Acer*), slivoň (*Prunus*) nebo sturač (*Styrax*) představují mnohonásobně vyšší zdroj pylu a nektaru než byliny podrostu (Abe and Kamo 2003; Fujiwara and Washitani 2017; Inari et al. 2012). Meziroční fluktuace kvetení stromů ovlivňuje reprodukční úspěch rostlin jarního aspektu následující sezónu. Zvýšená dostupnost potravy v semenných letech způsobí, že kolonie čmeláků vyprodukují hojné počty přezimujících královen, které na jaře opylují byliny jarního aspektu (Inari et al. 2012). Příkladem podobných druhů evropského lesa může být jabloň (*Malus*), slivoň (*Prunus*) či jeřáb (*Sorbus*) (García et al. 2005; Mori et al. 2009; Oddou-Muratorio et al. 2006), které však rostou v nízkých denzitách, takže podobné interakce v evropském temperátním lese nemůžeme očekávat. V Americe nebylo

pozorováno synchronizované kvetení stromů, ale i tam mají kvetoucí stromy pro opylovače zásadní význam (Houle 1999).

3.2.2 Společenstvo bylin jarního aspektu

Kvetení bylin jarního aspektu je jedním z podrobněji zkoumaných fenoménů. Na začátku vegetační sezóny, před olistěním korun, je v lese dostatek světla, které využívají byliny v podrostu (Gaku et al. 2008; Osada and Sugiura 2006). V rámci jarního aspektu tak kvete mnoho druhů zároveň. Při vyšších denzitách květů lákají společně více opylovačů, ale zároveň o ně navzájem kompetují (Aizen and Rovere 2010; Campbell and Motten 1985; Motten 1986; Spellman et al. 2016; Totland et al. 2006), protože denzita opylovačů je v jarních lesích omezená (Spellman et al. 2016). Navíc na začátku sezóny je jejich aktivita limitována teplotou (Osada and Sugiura 2006), kdy například velké množství samotářských včel je schopno létat jen při teplotách vyšších než 12 °C (Motten 1986).

Květy jsou obvykle bílé, případně růžové, tedy dobře viditelné pro většinu opylovačů. Také jsou velké a otevřené, aby byl pyl i nektar snadno přístupný. Vyznačují se dlouhou životností. Vydrží týden nebo i déle, což je více než květy rostlin rostoucích na otevřených prostranstvích (Inari et al. 2012; Motten 1986; Osada and Sugiura 2006), a mnoho květů vykazuje prodlouženou citlivost v případě, že nedojde k opylení. Zajistí tak přenos pylu, i pokud musí přečkat delší pro hmyz nepříznivé období (Campbell 1986). Denzita květů se se olistováním korun postupně snižuje a s tím i denzita opylovačů (Aizen 2001). Nedostatek světla se může také projevit sníženou produkcí semen u rostlin, které vykvetly až v době olistování korun (Gaku et al. 2008; Motten 1986).

Protože jsou na jaře v lese příznivé podmínky s dostatkem světla, jsou rostliny limitovány hlavně dostatkem opylovačů (Gaku et al. 2008). Přesto se jeví většina rostlin dostatečně opylená, například Motten (1986) zjistil limitaci dostupností pylu pouze u tří z dvanácti zkoumaných druhů. Nejistota opylení v náročných nepředvídatelných podmínkách vedla u mnoha druhů k evoluci autogamie či podpoření vegetativního rozmnožování (Motten 1986; Wheelwright et al. 2006). V japonských temperátních lesích je kromě jarního aspektu pozorované podobné intenzivní kvetení na podzim, kdy byliny podrostu využívají podruhé v sezóně zvýšenou dostupnost světla, a vytváří tak pro opylovače další vydatný zdroj potravy (Fujiwara and Washitani 2017).

4. Vliv člověka na podobu opylování v lese

Tato kapitola popisuje, jak lesní hospodaření působí na rozšíření opylovačů, jaký vliv na interakce rostlin a opylovačů mohou mít invaze nových druhů rostlin. Také se věnuje nesouladu interakcí při dřívějším nástupu jara.

4.1 Management

Tradičně udržované lesy byly slunné a tvořily mozaiku různých sukcesních stádií, světlin, křovin, pařezin a vzrostlých stromů (Fartmann et al. 2013; Rubene et al. 2015). Díky pastvě dobytka zůstávaly lesy otevřené a prosvětlené (Beneš et al. 2006). Oproti tomu dnes převažuje management, který preferuje vzrostlý les se spojitými korunami vytvářejícími stinné prostředí obvykle nevhodné pro kvetoucí rostliny i pro většinu druhů opylovačů (Beneš et al. 2006; Hoebee et al. 2007). Většině opylovačů vyhovuje les s dostatkem světla, spíše teplejší a otevřený (viz kapitola 3.1.2). Hlavní vliv má množství květů s nektarem a pylem jako potrava, dostatek úkrytů, míst k hnízdění a vhodné rostliny pro vývoj larev (viz kapitola 3.1.1).

Vytváření mezer v korunách, kterými může proudit světlo, má pozitivní vliv na společenstva opylovačů. Vhodným prostředkem je například ředění lesa, tedy selektivní odstraňování stromů za účelem snížení jejich denzity, ale i další zásahy, které narušují zapojení korun opylovačům prospívají (Cartar 2005; Fartmann et al. 2013; Hanula et al. 2016). Úspěšnost zásahů se liší v závislosti na podílu odstraněných stromů, přičemž nejlépe populace opylovačů reagují na zachování výstavek (10-20 % původních stromů) (Pengelly and Cartar 2010). Prospěšnost zásahů může ovlivňovat i šetrnost provedeného kácení a přístup ke zpracování dřevního odpadu (Hanula et al. 2016). Pozitivním se ukázalo také rozšiřování rozhraní lesa a otevřeného prostoru pomocí vykácení části lesa na okraji a ředění navazující lesní oblasti (Korpela et al. 2015). Zachovávání pařezin, tedy v minulosti poměrně obvyklý způsob hospodaření, má pozitivní vliv na populace motýlů, včel i čmeláků. Odpuštění od tohoto způsobu péče o les může mít za vinu snížení diverzity i denzity těchto druhů ve středoevropských lesích (Beneš et al. 2006; Hanula et al. 2016).

Kontrolované vypalování se v ochraně lesních opylovačů používá jako prostředek k potlačení zarůstání křovinami, který zároveň stimuluje růst bylinné vegetace. Ukazuje

se, že to může být velice efektivní nástroj, jak vylepšit podmínky pro motýly, včely i čmeláky (Hanula et al. 2016). Nejlepší výsledky přinášejí kombinace vypalování a odstraňování některých stromů, hlavní přínos má v tomto případě uvolnění prostoru pro růst kvetoucích rostlin a vytvoření prosvětlenějšího lesa (Campbell et al. 2007; Wagner et al. 2003). Mnoho studií poukazuje na pozitivní vliv kontrolovaných požárů, je třeba ale zmínit pozorované negativní efekty, jejichž škodlivost se různí v závislosti na intenzitě a frekvenci vypalování (Rubene et al. 2015). Doporučuje se zachovat dostatek nezasazených populací v okolí, ze kterých mohou být právě vypálené oblasti okamžitě znovu kolonizovány, a také kombinovat požáry s výše zmíněnými postupy pročišťování lesa (Hanula et al. 2016).

Cesty, okraje lesa a průseky vytvořené například pro elektrické vedení jsou přirozenou součástí hospodářského lesa, kde tvoří další otevřený prostor, který může sloužit jako útočiště lesních druhů opylovačů. Do jaké míry jsou podmínky příznivé, závisí na tom, jak je udržována místní vegetace a také na intenzitě provozu motorových vozidel (Hanula et al. 2016). Příliš frekventované cesty mohou být pro opylovače překážkou, kterou zřídka překonávají (Bhattacharya et al. 2003).

4. 2 Vliv nepůvodních rostlin

V lesním prostředí, kde je kvetoucích rostlin poměrně málo, může příchod nových rostlinných druhů podstatně narušit fungování původního společenstva (Spellman et al. 2016). Výsledky studií zkoumající vliv nepůvodních rostlin na interakce původních druhů s opylovači se různí. Invazní rostlina vstupuje jako nová složka do zaběhlých mutualistických vazeb a může působit na společenstvo původních rostlin jak pozitivně, tak negativně (Spellman et al. 2015; Totland et al. 2006). Nová rostlina může způsobit přísun dalších opylovačů (Campbell and Motten 1985). Dopad zvýšení denzity opylovačů na reprodukční úspěch původního druhu se v různých případech liší. Rozhoduje vzdálenost invazní rostliny od populace původního druhu, množství nabízené odměny i druh opylovače a jeho chování při opylení (Campbell and Motten 1985; Spellman et al. 2015; Totland et al. 2006). Pro opylovače může přítomnost nepůvodní rostliny znamenat nový zdroj potravy (Hanula et al. 2016).

4. 3 Nesoulad interakcí rostlin a opylovačů jako důsledek klimatické změny

Změny abiotických podmínek prostředí v důsledku klimatické změny, například odchylka od obvyklé průměrné denní teploty, mohou působit nesoulad v interakcích rostlin a opylovačů, i když většina těchto interakcí se zdá být poměrně odolná (Hegland et al. 2009). Výjimkou jsou rostliny a jejich opylovači na začátku vegetační sezóny mírného pásu, protože ti jsou svou strategií vázaní na načasování změn teplot v jarních měsících.

Olistění a kvetení u stromů určuje celá řada faktorů, jako například průměrná teplota v předcházejících měsících, délka dne, počet chladných dnů v průběhu zimy nebo průměrná denní teplota (Allen et al. 2014; Delpierre et al. 2016). U bylin může mít vliv ještě tání sněhové pokrývky nebo vlhkost půdy (Gaku et al. 2008; Hegland et al. 2009). Oproti tomu probuzení hmyzu na jaře určuje obvykle průměrná denní teplota, u druhů hnízdících v zemi také teplota půdy a tání sněhové pokrývky (Gaku et al. 2008; Hegland et al. 2009).

V temperátním lese jsou příkladem citlivého vztahu byliny jarního aspektu nebo stromy kvetoucí brzy z jara. Správná synchronizace počátku kvetení a zahájení aktivity opylovačů je klíčová pro fungování společenstva (Gaku et al. 2008). Například pokud rostliny vykvetou dřív, než začnou létat opylovači, vede to ke snížení jejich reprodukčního úspěchu, protože není přenesen dostatek pylu mezi květy (Aizen 2001; Aizen and Rovere 2010; Knight 2003; Motten 1986). Opylovači jsou v tomto případě ještě citlivější, protože dostupnost potravy přímo určuje jejich přežití a rozmnožení (Hegland et al. 2009). Pokud se tedy opylovači probudí z hibernace dříve, než se v lese otevře dostatek květů, jsou limitováni nedostatkem nektaru, a vede to ke zmenšení populace oproti normálu. V důsledku to může mít vliv i na další interakce, například rostliny kvetoucí později v sezóně mohou trpět nedostatkem opylovačů (Gaku et al. 2008; Hegland et al. 2009).

5. Diskuze literární rešerše

Reprodukční úspěch lesních rostlin může být limitován jak dostupností pylu, tak i dostupností živin nebo světla. V lesních podmínkách lze předpokládat, že limitace dostupností živin bude výraznější. Nejspíš z toho důvodu také nepozorujeme výraznější zastoupení klonálních rostlin v lesních ekosystémech oproti nelesním (Klimeš et al. 1997) navzdory pozorovanému *trade-off* mezi investicemi rostlin do generativního a klonálního rozmnožování (Herben et al. 2015). Klimeš a kol. (1997) ovšem neudávají, jak četné klonální a neklonální druhy v lesích jsou, a nemůžeme z toho tedy usuzovat, jak jsou úspěšné. Vždyť například silně klonální borůvka (*Vaccinium myrtillus*) je jednou z nejčastějších rostlin podrostu evropského lesa.

Pro byliny lesního podrostu je vesměs výhodné, rostou-li poblíž dalších kvetoucích rostlin. Osamocení jedinci tak často trpí sníženou reprodukční úspěšností, protože nedostatek kvetoucích rostlin v sousedství brání přilákání většího počtu opylovačů. U hmyzosprašných druhů stromů však byl pozorován jak negativní (Hoebee et al. 2007), tak i pozitivní vliv izolovanosti jednice (Oddou-Muratorio et al. 2006). Větší vzdálenost od ostatních jedinců může mít do jisté míry pozitivní vliv na úspěšnost reprodukce, protože díky ní strom obdrží větší množství pylu (Oddou-Muratorio et al. 2006). Izolované stromy mají oproti izolovaným bylinám z podrostu výhodu v lepší viditelnosti a velkém množství květů na jednom místě.

V neprediktabilním prostředí lze očekávat, že rostliny budou mít tendenci lákat spíše opylovače generalisty (Waser et al. 1996). U rostlin jarního aspektu, jehož klimatické podmínky se často mění a nemusí být pro opylovače příznivé, bylo pozorováno více druhů, které měly navzájem podobné květy a byly snadno přístupné pro všechny druhy hmyzu (Campbell 1986; Motten 1986). Mohli bychom očekávat, že riziko přenosu heterospecifického pylu v důsledku velké denzity různých druhů rostlin v rámci jarního aspektu bude působit na větší výskyt specialistů. Vliv neprediktabilního prostředí má v tomto případě ale pravděpodobně větší význam.

Různé skupiny opylovačů mají pro rostliny odlišný význam podle toho, jaký preferují habitat a na jakou vzdálenost obvykle přelétají. Pestřenky (Syrphidae) a mouchy (Muscidae) zajišťují přenos pylu spíše na kratší vzdálenost (Herrera 1987; Westerbergh

and Saura 1994), významní proto mohou být v období jarního aspektu, když rostliny v lese kvetou ve velkých denzitách. Nehrají ale pravděpodobně roli v přenosu pylu mezi izolovanými populacemi. Včely a čmeláci se vyznačují tím, že létají pro potravu i daleko od svého hnízda, a tak pro ně mění dostupnost zdrojů potravy v čase nemusí představovat takový problém, jako pro jiné méně pohyblivé skupiny (Inari et al. 2012). Studie naznačují, že čmeláci mohou být zásadní pro přenos pylu mezi vzdálenými jedinci stromů nebo izolovanými populacemi rostlin (Kamm et al. 2009; Westerbergh and Saura 1994). Motýli upřednostňují otevřený a prosvětlený les (viz kapitola 3.1.2), proto jsou pravděpodobně důležitějšími vektory přenosu pylu v otevřených habitatech a do interakcí s rostlinami lesa s vyšším zakmeněním se tolik nezapojují.

Abiotické podmínky se v lesích mírného pásu v průběhu sezóny zásadně mění a s nimi se mění i podoba lesních společenstev. Jednotlivé komponenty na sebe úzce navazují. Například vydatnost jarní části sezóny může ovlivnit úspěšnost později kvetoucích druhů přes sdílené druhy opylovačů (Gaku et al. 2008). Po olistění korun denzita kvetoucích rostlin v lese a s ní i denzita opylovačů zásadně poklesne. Kam se opylovači přesunou, když je v lese květů nedostatek, není jisté. Studie naznačují, že buď hledají potravu v korunách, kde je jejich denzita poměrně vysoká, nebo létají za potravou mimo les (viz kapitola 3.1.2).

Kvetoucí koruny stromů mohou být zásadním zdrojem potravy pro opylovače žijící v lese, a to zvláště v době, kdy byliny jarního aspektu již nekvetou a v lese obecně poklesne množství potravy (Inari et al. 2012). Pokud entomogamní druhy stromů v lese chybí, musí si opylovači pravděpodobně zajišťovat potravu mimo les a jejich rozšíření je tedy limitováno doletovou vzdáleností k okraji lesa. Můžeme předpokládat, že tím trpí společenstva opylovačů v evropských lesích, ve kterých dominují převážně větrosnubné druhy stromů. Nabízí se otázka, jestli by vysazení kvetoucích stromů v hospodářských lesích nepomohlo zvýšení denzity opylovačů. Příkladem takových stromů je slivoň (*Prunus*) nebo jabloň (*Malus*), ale ty jsou asociovány spíše s ranými sukcesními stádii a jejich kvetení je podmíněno dostatkem světla. Ve stinných monokulturách s vysokým zakmeněním by proto těžko přeživaly. V kompetici by mohly obstát například některé druhy jeřábů (*Sorbus*).

6. Citovaná literatura

- Abe, Tetsuto and Koichi Kamo. 2003. "Seasonal Changes of Floral Frequency and Composition of Flower in Two Cool Temperate Secondary Forests in Japan." *Forest Ecology and Management* 175(1–3):153–62.
- Aizen, Marcelo A. 2001. "Flower Sex Ratio, Pollinator Abundance, and the Seasonal Pollination Dynamics of a Protandrous Plant." *Ecological Research* 82(1):127–44.
- Aizen, Marcelo A. and Adriana E. Rovere. 2010. "Reproductive Interactions Mediated by Flowering Overlap in a Temperate Hummingbird-Plant Assemblage." *Oikos* 119(4):696–706.
- Allen, Jenica M., Maria A. Terres, Toshio Katsuki, Kojiro Iwamoto, Hiromi Kobori, Hiroyoshi Higuchi, Richard B. Primack, Adam M. Wilson, Alan Gelfand, and John A. Silander. 2014. "Modeling Daily Flowering Probabilities: Expected Impact of Climate Change on Japanese Cherry Phenology." *Global Change Biology* 20(4):1251–63.
- Ashman, Tia Lynn, Tiffany M. Knight, Janette A. Steets, Priyanga Amarasekare, Martin Burd, Diane R. Campbell, Michele R. Dudash, Mark O. Johnston, Susan J. Mazer, Randall J. Mitchell, Martin T. Morgan, and William G. Wilson. 2004. "Pollen Limitation of Plant Reproduction: Ecological and Evolutionary Causes and Consequences." *Ecology* 85(9):2408–21.
- Beneš, Jiri, Oldrich Cizek, Jozef Dovala, and Martin Konvicka. 2006. "Intensive Game Keeping, Coppicing and Butterflies: The Story of Milovicky Wood, Czech Republic." *Forest Ecology and Management* 237(1–3):353–65.
- Bhattacharya, Madhumita, Richard B. Primack, and Joel Gerwein. 2003. "Are Roads and Railroads Barriers to Bumblebee Movement in a Temperate Suburban Conservation Area?" *Biological Conservation* 109(1):37–45.
- Burczyk, J., S. P. Difazio, and W. T. Adams. 2004. "Gene Flow in Forest Trees: How Far Do Genes Really Travel?" *Environmental Sciences* 11(3/4):179–92.
- Campbell, Diane R. 1986. "Predicting Plant Reproductive Success from Models of Competition for Pollination." *Oikos* 47(3):257.
- Campbell, Diane R. and Alexander F. Motten. 1985. "The Mechanism of Competition for Pollination between Two Forest Herbs." *Ecology* 66(2):554–63.
- Campbell, Josh W., James L. Hanula, and Thomas A. Waldrop. 2007. "Observations of *Speyeria Diana* (Diana Fritillary) Utilizing Forested Areas in North Carolina That Have Been Mechanically Thinned and Burned." *Southeastern Naturalist* 6(1):179–82.
- Cartar, Ralph V. 2005. "Short-Term Effects of Experimental Boreal Forest Logging Disturbance on Bumble Bees, Bumble Bee-Pollinated Flowers and the Bee-Flower Match." *Biodiversity and Conservation* 14(8):1895–1907.
- Chittka, Lars, James D. Thomson, and Nickolas M. Waser. 1999. "Flower Constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution." *Naturwissenschaften* 86(8):361–77.
- Delpierre, Nicolas, Yann Vitasse, Isabelle Chuine, Joannès Guillemot, Stéphane Bazot, This Rutishauser, and Cyrille B. K. Rathgeber. 2016. "Temperate and Boreal Forest Tree Phenology: From Organ-Scale Processes to Terrestrial Ecosystem Models." *Annals of Forest Science* 73(1):5–25.
- Devoto, Mariano, Diego Medan, and Norberto H. Montaldo. 2005. "Patterns of Interaction between Plants and Pollinators along an Environmental Gradient." *Oikos* 109(3):461–72.

- Ewers, Robert M., Scott Bartlam, and Raphael K. Didham. 2013. "Altered Species Interactions at Forest Edges: Contrasting Edge Effects on Bumble Bees and Their Phoretic Mite Loads in Temperate Forest Remnants." *Insect Conservation and Diversity* 6(5):598–606.
- Fartmann, Thomas, Cornelia Müller, and Dominik Poniowski. 2013. "Effects of Coppicing on Butterfly Communities of Woodlands." *Biological Conservation* 159:396–404.
- Fenster, Charles B. and Laura F. Galloway. 2000. "Inbreeding and Outbreeding Depression in Natural Populations of *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae)." *Conservation Biology* 14(5):1406–12.
- Fujiwara, Ayumi and Izumi Washitani. 2017. "Dependence of Asian Honeybee on Deciduous Woody Plants for Pollen Resource during Spring to Mid-Summer in Northern Japan." *Entomological Science* 20(1):96–99.
- Gaku, Kudo, Y. Ida Takashi, and Tani Tomokazu. 2008. "Linkages between Phenology, Pollination, Photosynthesis, and Reproduction in Deciduous Forest Understory Plants." *Ecology* 89(2):321–31.
- García, C., J. M. Arroyo, J. A. Godoy, and P. Jordano. 2005. "Mating Patterns, Pollen Dispersal, and the Ecological Maternal Neighbourhood in a *Prunus Mahaleb* L. Population." *Molecular Ecology* 14(6):1821–30.
- Gathmann, Achim and Teja Tschardt. 2002. "Foraging Ranges of Solitary Bees." *Journal of Animal Ecology* 71(5):757–64.
- Gittings, Tom, John O'Halloran, Tom Kelly, and Paul S. Giller. 2006. "The Contribution of Open Spaces to the Maintenance of Hoverfly (Diptera, Syrphidae) Biodiversity in Irish Plantation Forests." *Forest Ecology and Management* 237(1–3):290–300.
- Grindeland, J. M. 2008. "Inbreeding Depression and Outbreeding Depression in *Digitalis Purpurea*: Optimal Outcrossing Distance in a Tetraploid." *Journal of Evolutionary Biology* 21(3):716–26.
- Hanula, James L., Scott Horn, and Joseph J. O'Brien. 2015. "Have Changing Forests Conditions Contributed to Pollinator Decline in the Southeastern United States?" *Forest Ecology and Management* 348:142–52.
- Hanula, James L., Michael D. Ulyshen, and Scott Horn. 2016. "Conserving Pollinators in North American Forests: A Review." *Natural Areas Journal* 36(4):427–39.
- Hegland, Stein Joar, Anders Nielsen, Amparo Lázaro, Anne Line Bjerknes, and Ørjan Totland. 2009. "How Does Climate Warming Affect Plant-Pollinator Interactions?" *Ecology Letters* 12(2):184–95.
- Heinrich, Bernd. 1979. "Resource Heterogeneity and Patterns of Movement in Foraging Bumblebees." *Oecologia* 40(3):235–45.
- Herben, Tomáš, Božena Šerá, and Jitka Klimešová. 2015. "Clonal Growth and Sexual Reproduction: Tradeoffs and Environmental Constraints." *Oikos* 124(4):469–76.
- Herrera, Carlos M. 1987. "Components of Pollinator 'Quality': Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage." *Oikos* 50(1):79.
- Hoebee, S. E., U. Arnold, C. Düggelin, F. Gugerli, S. Brodbeck, P. Rotach, and R. Holderegger. 2007. "Mating Patterns and Contemporary Gene Flow by Pollen in a Large Continuous and a Small Isolated Population of the Scattered Forest Tree *Sorbus torminalis*." *Heredity* 99(1):47–55.

- Houle, Gilles. 1999. "Mast Seeding in *Abies Balsamea*, *Acer Saccharum* and *Betula Alleghaniensis* in an Old Growth, Cold Temperate Forest of North-Eastern North America." *Journal of Ecology* 87(3):413–22.
- Inari, Naoki, Tsutomu Hiura, Masanori J. Toda, and Gaku Kudo. 2012. "Pollination Linkage between Canopy Flowering, Bumble Bee Abundance and Seed Production of Understorey Plants in a Cool Temperate Forest." *Journal of Ecology* 100(6):1534–43.
- Kamm, U., P. Rotach, F. Gugerli, M. Siroky, P. Edwards, and R. Holderegger. 2009. "Frequent Long-Distance Gene Flow in a Rare Temperate Forest Tree (*Sorbus Domestica*) at the Landscape Scale." *Heredity* 103(6):476–82.
- Klimeš, L., Jitka Klimešová, R. Hendriks, and J. M. van Groenendael. 1997. "Clonal Plant Architecture: A Comparative Analysis of Form and Function." *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (January 1997):1–29.
- Knight, Tiffany M. 2003. "International Association for Ecology Floral Density, Pollen Limitation, and Reproductive Success in *Trillium Grandiflorum*." *Springer in Cooperation with International Association for Ecology* 137(4):557–63.
- Knight, Tiffany M., Janette A. Steets, Jana C. Vamosi, Susan J. Mazer, Martin Burd, Diane R. Campbell, Michele R. Dudash, Mark O. Johnston, Randall J. Mitchell, and Tia-lynn Ashman. 2005. "Pollen Limitation of Plant Reproduction: Pattern and Process." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36(1):467–97.
- Korpela, Eeva Liisa, Terho Hyvönen, and Mikko Kuussaari. 2015. "Logging in Boreal Field-Forest Ecotones Promotes Flower-Visiting Insect Diversity and Modifies Insect Community Composition." *Insect Conservation and Diversity* 8(2):152–62.
- Kreyer, Daria, Alexander Oed, Kerstin Walther-Hellwig, and Robert Frankl. 2004. "Are Forests Potential Landscape Barriers for Foraging Bumblebees? Landscape Scale Experiments with *Bombus Terrestris* Agg. and *Bombus Pascuorum* (Hymenoptera, Apidae)." *Biological Conservation* 116(1):111–18.
- Lövei, G. L., A. Macleod, and J. M. Hickman. 1998. "Dispersal and Effects of Barriers on the Movement of the New Zealand Hover Fly *Melanostoma Fasciatum* (Dipt., Syrphidae) on Cultivated Land." *Journal of Applied Entomology* 122(1–5):115–20.
- Mori, Yosuke, Teruyoshi Nagamitsu, and Takuya Kubo. 2009. "Clonal Growth and Its Effects on Male and Female Reproductive Success in *Prunus Ssiori* (Rosaceae)." *Population Ecology* 51(1):175–86.
- Motten, Alexander F. 1986. "Pollination Ecology of the Spring Wildflower Community of a Temperate Deciduous Forest." *Ecological Monographs* 56(1):21–42.
- Nagamitsu, Teruyoshi, Satoshi Kikuchi, Mayuko Hotta, Tanaka Kenta, and Tsutomu Hiura. 2014. "Effects of Population Size, Forest Fragmentation, and Urbanization on Seed Production and Gene Flow in an Endangered Maple (*Acer Miyabei*)." *The American Midland Naturalist* 172(2):303–16.
- Oddou-Muratorio, Sylvie, Etienne K. Klein, Brigitte Demesure-Musch, and Frédéric Austerlitz. 2006. "Real-Time Patterns of Pollen Flow in the Wild-Service Tree, *Sorbus Torminalis* (Rosaceae). III. Mating Patterns and the Ecological Maternal Neighborhood." *American Journal of Botany* 93(11):1650–59.
- Ollerton, Jeff, Ruben Alarcon, Nickolas M. Waser, Mary V. Price, Stella Watts, Louise Cranmer, Andrew Hingston, Craig I. Peter, and John Rotenberry. 2009. "A Global Test of the Pollination Syndrome Hypothesis." *Annals of Botany* 103(9):1471–80.

- Osada, Noriyuki and Shinji Sugiura. 2006. "Effects of Pollinators and Flower Bud Herbivores on Reproductive Success of Two Ericaceous Woody Species Differing in Flowering Season." *Canadian Journal of Botany* 84(1):112–19.
- Osborne, J. L., S. J. Clark, R. J. Morris, I. H. Williams, J. R. Riley, A. D. Smith, D. R. Reynolds, and A. S. Edwards. 1999. "A Landscape-Scale Study of Bumble Bee Foraging Range and Constancy, Using Harmonic Radar." *Journal of Applied Ecology* 36(4):519–33.
- Osborne, Juliet L., Andrew P. Martin, Norman L. Carreck, Jennifer L. Swain, Mairi E. Knight, Dave Goulson, Roddy J. Hale, and Roy A. Sanderson. 2008. "Bumblebee Flight Distances in Relation to the Forage Landscape." *Journal of Animal Ecology* 77(2):406–15.
- Pasek, Judith E. 1988. "30. Influence of Wind and Windbreaks on Local Dispersal of Insects." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 22–23(C):539–54.
- Pengelly, Chris J. and Ralph V Cartar. 2010. "Effects of Variable Retention Logging in the Boreal Forest on the Bumble Bee-Influenced Pollination Community, Evaluated 8-9 Years Post-Logging." *Forest Ecology and Management* 260(6):994–1002.
- Price, M. V. and N. M. Waser. 1979. "Pollen Dispersal and Optimal Outcrossing in *Delphinium Nelsoni* [11]." *Nature* 277(5694):294–97.
- Rademaker, M. C. J., T. J. De Jong, and P. G. L. Klinkhamer. 1997. "Pollen Dynamics of Bumble-Bee Visitation on *Echium Vulgare*." *Functional Ecology* 11(5):554–63.
- Richardson, Leif L., Kent P. Mcfarland, Sara Zahendra, and Spencer Hardy. 2019. "Bumble Bee (*Bombus*) Distribution and Diversity in Vermont, USA: A Century of Change." *Journal of Insect Conservation* 23(1):45–62.
- Rubene, Diana, Martin Schroeder, and Thomas Ranius. 2015. "Diversity Patterns of Wild Bees and Wasps in Managed Boreal Forests: Effects of Spatial Structure, Local Habitat and Surrounding Landscape." *Biological Conservation* 184:201–8.
- Sakata, Yuzu, Shota Sakaguchi, and Michimasa Yamasaki. 2014. "Does Community-Level Floral Abundance Affect the Pollination Success of a Rewardless Orchid, *Calanthe Reflexa Maxim.*?" *Plant Species Biology* 29(2):159–68.
- Scobie, A. R. and C. C. Wilcock. 2009. "Limited Mate Availability Decreases Reproductive Success of Fragmented Populations of *Linnaea borealis*, a Rare, Clonal Self-Incompatible Plant." *Annals of Botany* 103(6):835–46.
- Shibata, Mitsue, Satoshi Kikuchi, Hiroshi Tanaka, Masahiro Sueyoshi, Hiroshi Yoshimaru, and Kaoru Niiyama. 2009. "Effects of Population Density, Sex Morph, and Tree Size on Reproduction in a Heterodichogamous Maple, *Acer mono*, in a Temperate Forest of Japan." *Ecological Research* 24(1):1–9.
- De Smedt, Pallieter, Pieter Vangansbeke, Rani Bracke, Warre Schauwvlieghe, Luc Willems, Jan Mertens, and Kris Verheyen. 2019. "Vertical Stratification of Moth Communities in a Deciduous Forest in Belgium." *Insect Conservation and Diversity* 12(2):121–30.
- Sobek, Stephanie, Teja Tschardt, Christoph Scherber, Susanne Schiele, and Ingolf Steffan-Dewenter. 2009. "Canopy vs. Understory: Does Tree Diversity Affect Bee and Wasp Communities and Their Natural Enemies across Forest Strata?" *Forest Ecology and Management* 258(5):609–15.
- Spellman, Katie V, Christa P. H. Mulder, and Matthew L. Carlson. 2016. "Effects of Invasive Plant Patch Size and Distance on the Pollination and Reproduction of Native Boreal Plants." *Botany* 94(12):1151–60.

- Spellman, Katie V, Laura C. Schneller, Christa P. H. Mulder, and Matthew L. Carlson. 2015. "Effects of Non-Native *Melilotus Albus* on Pollination and Reproduction in Two Boreal Shrubs." *Oecologia* 179(2):495–507.
- Steffan-Dewenter, Ingolf and Arno Kuhn. 2003. "Honeybee Foraging in Differentially Structured Landscapes." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270(1515):569–75.
- Taki, Hisatomo, Blandina F. Viana, Peter G. Kevan, Fabiana O. Silva, and Matthias Buck. 2008. "Does Forest Loss Affect the Communities of Trap-Nesting Wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Forests? Landscape vs. Local Habitat Conditions." *Journal of Insect Conservation* 12(1):15–21.
- Totland, Ørjan, Anders Nielsen, Anne Line Bjerknæs, and Mikael Ohlson. 2006. "Effects of an Exotic Plant and Habitat Disturbance on Pollinator Visitation and Reproduction in a Boreal Forest Herb." *American Journal of Botany* 93(6):868–73.
- Ulyshen, Michael D., Villu Soon, and James L. Hanula. 2010. "On the Vertical Distribution of Bees in a Temperate Deciduous Forest." *Insect Conservation and Diversity* 3(3):222–28.
- Vallejo-Marín, Mario, Marcel E. Dorken, and Spencer C. H. Barrett. 2010. "The Ecological and Evolutionary Consequences of Clonality for Plant Mating." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41(1):193–213.
- Vandepitte, K., O. Honnay, H. Jacquemyn, and I. Roldán-Ruiz. 2010. "Effects of Outcrossing in Fragmented Populations of the Primarily Selfing Forest Herb *Geum Urbanum*." *Evolutionary Ecology* 24(6):1353–64.
- Wagner, David L., Michael W. Nelson, and Dale F. Schweitzer. 2003. "Shrubland Lepidoptera of Southern New England and Southeastern New York: Ecology, Conservation, and Management." *Forest Ecology and Management* 185(1):95–112.
- Waser, Nickolas M., Lars Chittka, Mary V Price, Neal M. Williams, and Jeff Ollerton. 1996. "Generalization in Pollination Systems, and Why It Matters." *Ecology* 77(4):1043–60.
- Westerbergh, Anna and Anssi Saura. 1994. "Gene Flow and Pollinator Behaviour in *Silene Dioica* Populations." *Oikos* 71(2):215–24.
- Wheelwright, Nathaniel T., Erin E. Dukeshire, Joseph B. Fontaine, Stefan H. Gutow, David A. Moeller, Justin G. Schuetz, Timothy M. Smith, Sarah L. Rogers and Andrew G. Zink 2006. "Pollinator Limitation, Autogamy and Minimal Inbreeding Depression in Insect-Pollinated Plants on a Boreal Island." *The American Midland Naturalist* 155(1):19–38.
- Wratten, Steve D., Mike H. Bowie, Janice M. Hickman, Alison M. Evans, J. Richard Sedcole, and Jason M. Tylianakis. 2003. "Field Boundaries as Barriers to Movement of Hover Flies (Diptera: Syrphidae) in Cultivated Land." *Oecologia* 134(4):605–11.