

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Karolína Chvojková

Význam uspořádání květů v květenství na reprodukční úspěch rostlin

The importance of the arrangement of flowers in the inflorescence on the reproductive success
of plants

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jakub Štenc

Konzultant: RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování:

Ráda bych poděkovala především svému školiteli Jakobovi Štencovi za pozvolné otevření dveří do světa geobotaniky, nesčetné hodiny konzultací a vyprávění historek, skvělé vedení a psychickou podporu při psaní. Dále děkuji Zdeňkovi Janovskému za důvěru, odborné rady a rozšíření obzorů. Velký dík patří Sáře Chvojkové a Jakobovi Maškovi za péči o mé psychické (a fyzické) zdraví. Dále děkuji mému tátovi za exkluzivní zapůjčení "bažiny", která mi byla refugiem když jsem potřebovala být produktivní. O nic méně patří dík i mé mamince která ve mě celou dobu věřila a držela mi palce. A nakonec moc děkuji rodičům Maškovým za útočiště a veškerou štědrú péči na chalupě v horách, kde je klid na psaní jako nikde jinde.

Prohlášení:

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

V Praze, dne 6.5.2021

Karolína Chvojková

Podpis:



Abstrakt:

Květenství a jeho vlastnosti mají zásadní vliv na chování opylovačů při opylování, což může ovlivnit výsledný reprodukční úspěch rostlin. Shluk více květů v květenství představuje pro rostliny výhodu z důvodu diverzifikace zdrojů pylu a větší vizuální nabídky, která může nalákat více opylovačů a zvýšit tak šanci na přenos pylu na jiné jedince a zajištění genetické variability potomstva. Nevýhodou více květů v jednom květenství může být jak zvýšení nároků na energii pro tvorbu a udržení více květů, tak zvýšené riziko geitonogamie. Rostliny se geitonogamii v rámci květenství brání různými adaptacemi. Cílem této práce je zhodnocení vlivu uspořádání květenství na úspěšnou reprodukci rostlin. Při studiu uspořádání květů v květenství je potřeba brát v úvahu nejen jejich morfologii, tedy tvar, počet, velikost a uspořádání květů, ale i další funkční vlastnosti v podobě pohlavních orgánů, sterility a tvorby odměn. Výsledný efekt uspořádání květů na reprodukční úspěch rostlin závisí také na vektorech které přenášejí pyl, v tomto případě především hmyzích opylovačích, jejichž chování je uspořádáním rostlin ovlivněno.

Klíčová slova:

květenství, geitonogamie, opylovači, květy, chování opylovačů, Optimal foraging, Marginal Value theorem,

Abstract:

Inflorescence and its properties have a fundamental influence on the pollinating behavior of pollinators, which can affect the resulting reproductive success of plants. Clustering of more flowers in the inflorescence is an advantage for plants due to the diversification of pollen sources and greater visual supply, which can attract more pollinators and thus increase the chance of pollen transfer to other individuals and ensure genetic variability of the offspring. The disadvantage of multiple flowers in one inflorescence may be both an increase in energy requirements for the formation and maintenance of multiple flowers and an increased risk of geitonogamy. Plants prevent geitonogamy within the inflorescence by various adaptations. The aim of this work is to evaluate the effect of inflorescence arrangement on successful plant reproduction. When studying the arrangement of flowers in the inflorescence, it is necessary to take into account not only their morphology, i.e. the shape, number, size and arrangement of flowers, but also other functional properties in the form of genitals, sterility and rewards. The resulting effect of flower arrangement on the reproductive success of plants also depends on the vectors that transfer pollen, in this case especially insect pollinators, which are affected by the arrangement of plants.

Key words:

inflorescence, geitonogamy, pollinators, flowers, pollinators behaviour, Optimal foraging, Marginal Value theorem,

Obsah:

1. Úvod
2. Architektura a velikost květenství
 - 2.1. Architektura
 - 2.1.1. Prostorové uspořádání květů v květenství
 - 2.2. Velikost květenství
 - 2.2.1. Změna velikosti či počtu květů v květenství
 - 2.2.2. Regulace velikosti květenství
3. Funkční diference květů v květenství
 - 3.1. Pohlavní segregace
 - 3.2. Morfologická diference
 - 3.2.1. Změna velikosti květů a sterilita
 - 3.2.2. Změny barvy květů
4. Odměny
 - 4.1. Ovlivnění chování opylovačů distribucí odměny v rámci květenství
 - 4.2. Druhy odměn
5. Vzdálenosti
 - 5.1. Uspořádání shluků rostlin a jeho vliv na rozhodování opylovačů
6. Závěr
7. Navazující diplomová práce
8. Literatura

1. Úvod

Uspořádání květů do květenství je u krytosemenných rostlin (*Magnoliophyta*) časté a má významný vliv na chování opylovačů, a následně na reprodukční úspěch rostliny (Jordan & Harder 2006). Více květů na společném stonku (vřetenu květenství) zvětšuje vizuální signál pro opylovače oproti jednomu samostatnému květu. Květenství s více květy má tedy potenciálně větší šanci, že alespoň část jeho pylu bude přenesena opylovačem na další květenství, a tím se zvýší reprodukční úspěch celé rostliny. Přibližně 87 % krytosemenných rostlin je závislých na přenosu pylu pomocí zvířecích opylovačů (Ollerton et al. 2011), kteří přilétají na květy a květenství s cílem získat z nich různé zdroje, například v podobě nektaru či jiné odměny (pyl, oleje, ...). Opylovači přizpůsobují svůj pohyb v rámci květenství tomu, aby získali co nejvíce odměny při spotřebě co nejméně energie (Pyke 1984). Jejich pohyb mezi zdroji potravy je ovlivněn vizuálními a čichovými signály, ale i vzdáleností jednotlivých květů od sebe a dalšími vlivy (Bell 1986, Chittka & Raine 2006, Raguso 2008).

Pohyb opylovačů v rámci květenství může mít pro rostlinu ale i negativní důsledky. Konkrétně u rostlin, které nejsou autoinkompatibilní může hrozit geitonogamie, tedy přenos pylu na jiný květ v rámci stejného jedince, a následné snížení genetické variability potomstva či aborce semen (de Jong et al. 1993). Rostliny mají různé adaptace, které brání geitonogamii. Kromě již zmíněné autoinkompatibility to může být například různé prostorové uspořádání květů či velikost květenství, které mohou mít vliv na snížení počtu návštěv sousedních květů v jednom květenství (Charlesworth et al. 2005). Další možnou adaptací je pohlavní segregace květů v květenství, která může být například časová nebo prostorová (dichogamie). Úspěšnost vlivu pohlavní segregace na snížení míry geitonogamie závisí na uspořádání květenství a druhu opylovače, který může mít specifický pohyb po květenství (Harder et al. 2004). Na pohyb opylovače po květenství má vliv i různá velikost a barva květů v květenství, či přítomnost sterilních květů (Jin et al. 2010). Tyto specifické morfologické diference květů jsou považovány za evoluční adaptace rostlin, zvyšující výměnu genetické informace mezi nepříbuznými rostlinami a snižující geitonogamii, pomocí ovlivnění pohybu opylovače v rámci květenství.

Jeden z nejvýznamnějších vlivů na pohyb opylovače v rámci květenství je množství odměny, kterou může opylovač v květech najít (Fisogni et al. 2011). Variabilita množství odměny v rámci květenství může mít vliv na počet navštívených květů v květenství či na

dřívější odlet opylovače ze shluku květenství, což může ovlivnit míru geitonogamie (Birnaskie et al. 2002).

Také shluky květenství dokáží ovlivnit pohyb opylovače v rámci květenství. Vzdálenosti mezi shluky zdrojů potravy ovlivňují dobu, kterou opylovač stráví prozkoumáváním shluku, než se rozhodne přeletět na další. Delší přelety jsou pro opylovače energeticky náročné, snaží se je tedy kompenzovat doplněním dostatku energie na daném shluku květenství a získáním dostatku odměny (Pyke 1984). To může mít vliv i na množství navštívených květů ve shluku květenství a může to také ovlivnit míru geitonogamie.

Uspořádání květů v květenství a jeho vlastnosti mají tedy zřejmě důležitý vliv na celkový reprodukční úspěch rostlin i chování opylovačů. Proto je cílem této bakalářské práce rešerše základních poznatků o funkčních vlastnostech květenství, které ovlivňují chování opylovače v rámci květenství a potažmo mohou mít vliv na výslednou fitness rostliny.

Rozdělení květenství je založeno převážně na sdílených morfologických znacích. Nicméně, protože pojmenování typů květenství není zcela jednotné, tak v užívání termínů označujících jednotlivé typy květenství vycházím ze skript Morfologie rostlin (Slavíková 2002), pro jejich snadnou srozumitelnost širšímu spektru čtenářů.

2. Architektura a velikost květenství

2.1. Architektura

Květenství v základu rozdělujeme na jednoduchá a složená, kdy u jednoduchých květenství vyrůstají květní stopky nesoucí květy z úžlabí listenů vřetenu květenství a u složených květenství vyrůstají z úžlabních listenů na vřetenu květenství samotná dílčí květenství.

Novější morfologické členění rozděljuje květenství na polytelní a monotelní, podle přítomnosti terminálního květu. Všechny postranní větve květenství, které mohou, ale nemusí mít terminální květ, jsou parakládia, která se mohou dále větvit a tvořit tak parakládium vyššího řádu. Celá kvetoucí část rostliny je nazývána synflorescence (synflorescentia), což zahrnuje celý soubor všech květů na rostlině. Weberling uvádí, že polytelní typ je možná odvozený od monotelního typu, s druhotným zánikem terminálního květu a specializací parakládií (Weberling 1965).

Mezi polytelní květenství patří všechna základní jednoduchá květenství – hrozen, klas, palice, okolík, hlávka a úbor. Mezi monotelní naopak patří všechna základní složená květenství – složený hrozen, složený klas, složený okolík, lata, thyrusus, thyrsoid a cymoid.

Z pohledu opylovačů je architektura květenství důležitá především ve vztahu k množství vynaložené energie na přelety mezi jednotlivými květy při opylování. Z tohoto důvodu je pro opylovače důležitá nejen vzdálenost mezi samotnými květy v rámci květenství, ale i úhel mezi květy (např. u hroznu, klasu, atd), který tuto vzdálenost ovlivňuje (Hainsworth et al. 1983, Jordan & Harder 2006). Další možností jsou květenství, na kterých může opylovač místo přeletů jednoduše přelézat mezi květy (např. úbor). Těmto specifickým vlivům architektury květenství na chování opylovače se věnuji v následující kapitole.

2.1.1. Prostorové uspořádání květů v květenství

Prostorové uspořádání květů v květenství ovlivňuje reprodukční úspěch rostliny, skrze ovlivnění chování jejich opylovačů a následný přenos pylu. Jak píše Harder, prostorové uspořádání květenství ovlivňuje nejen samotnou atrakci opylovače, ale i množství navštívených květů a pohyb v rámci květenství (Harder et al. 2004). Jordan a kol. (2006) ukázali na pokusech se třemi typy umělých květenství vyšší návštěvnost květů čmeláky (*Bombus*) v okolících, než na latách. Hrozny byly s počtem navštívených květů zhruba uprostřed mezi okolíky a latami.

Když srovnáme tyto tři typy květenství, můžeme poukázat na to že okolík má všechny květy umístěné v horizontální rovině. Při přesunu z jednoho květu na druhý se tak opylovač pohybuje horizontálně a má přístup ke všem květům z jednoho úhlu. Hrozen má naopak květy umístěné na vertikálním vřetenu květenství, orientované v různých úhlech kolem dokola. A konečně, lata je z těchto tří jediné složené květenství, s květy prostorově uspořádanými na několika parakládiích v různých úhlech, jak k vřetenu parakládia, tak k hlavnímu vřetenu květenství. Z Jordanovy studie by se dalo usuzovat, že množství navštívených květů bude záviset na úhlech a vzdálenostech květů od sebe, či složitosti architektury květenství. Potažmo tedy na vynaložené energii, nutné k přeletu, či k přezení mezi květy. Tato hypotéza však nebyla u čmeláků potvrzena, jelikož prostorové uspořádání květenství nemělo výrazný vliv na množství navštívených květů, ale pouze na konzistentnost pohybu v rámci květenství.

Oproti tomu Hainsworth a kol. (1983) ukázali, že kolibříci navštívili méně květů v trojrozměrných květenstvích, než v dvourozměrných. To nám ukazuje, že v pohybu opylovače po květenství záleží i na druhu a velikosti opylovače. Například čmeláci (*Bombus*) mají tendenci se na vertikálních květenstvích pohybovat odspodu nahoru, zatímco kolibříci se pohybují nahoru i dolů, dle místa příletu (Pyke 1979, Harder et al. 2004).

Vliv úhlů květů v květenství byl zkoumán poprvé na orchidejích *Spiranthes sinensis*, které opylují především samotářské včely ze skupiny Megachilidae (Iwata et al. 2012). Tato studie hypotézu vlivu úhlů květů v květenství na chování opylovačů potvrdila, jelikož zvětšení úhlů mezi květy uspořádaných ve spirále kolem vřetenu květenství snížilo počet návštěv na květenství, počet po sobě jdoucích návštěv v květenstvích a konzistenci pohybu opylovačů v květenstvích.

Téma vlivu prostorového uspořádání květů v květenství, kromě prací zde uvedených, je poměrně málo prozkoumaným tématem v rámci polinační ekologie. Je zde tudíž velký prostor pro nové studie na dalších druzích opylovačů a architekturách květenství.

2.2. Velikost květenství

Rostliny opylované zvířecími opylovači jsou závislé na chování opylovačů, a tedy investují významnou část svých zdrojů do zaujetí pozornosti, a následného ovlivnění chování svých opylovačů. Zvýšení atraktivity pro opylovače může rostlina dosáhnout za pomoci zvýšení vizuální detekovatelnosti květů, skrze zvětšení plochy atrahující smysly opylovačů. Vizuální vnímání opylovačů je vzhledem k obvyklé velikosti těla, hlavně u hmyzích opylovačů, relativně horší oproti lidskému vnímání, a to hlavně ve smyslu detekce objektů na dálku a rozlišení

objektů oproti barevnému pozadí (Chittka & Raine 2006). Pro zvýšení pravděpodobnosti detekce rostliny v porostu a přilákání opylovačů, hraje tedy pozitivní roli jak zvýšení množství rozkvetlých květů v rámci jednoho květenství najednou, tak zvětšení květů v květenství, či různé architektury květenství, které opticky zvětšují nabídku pro opylovače. Zároveň, opylovači reagují na zvýšení vizuálního signálu květů, či květenství v očekávání vyššího zisku odměny (Biernaskie & Cartar 2004, Harder & Prusinkiewicz 2013, Liao & Harder 2014). Nicméně, zvětšení květenství znamená i výrazně větší náklady pro rostlinu, a ve výsledku větší a výraznější květenství láká i herbivory, zloděje nektaru a potenciálně neefektivní opylovače (Sletvold & Grindeland 2008). Navíc, zvýšení velikosti vede k takzvanému Dilematu atraktivity (Klinkhamer & Jong 1993), t.j. rostlina zvyšující atraktivitu, zvyšuje i počet po sobě jdoucích návštěv květů v rámci jednoho květenství, za současného snížení množství pylu přeneseného na jiné rostliny. Následně tak klesá výměna genetické informace mezi nepříbuznými rostlinami a potenciálně klesá kvalita potomstva, či u auto-inkompatibilních rostlin potomstvo vůbec nevznikne. Ve výsledku by tedy zvětšení květenství vedlo ke snížení fitness relativně vůči nákladům na vybudování květů a květenství. Tomu se rostliny brání různými způsoby. Například postupným rozkvétáním (manipulací počtu otevřených květů v čase), funkční diferenciací květů v květenství (pohlavní segregace květů u jednodomých květenství), změnou barvy oplozených květů, či manipulací množstvím odměny v rámci květů. Tyto mechanismy dále rozvíjím v dalších kapitolách.

Na druhou stranu, z pohledu opylovače je velká vizuální nabídka zajímavá, protože slibuje větší množství odměny. Opylovač na velkých květenstvích obvykle navštíví více květů než na malých květenstvích, což odpovídá tomu, že očekává větší zisk energie z odměny. Pokud opylovač na velkých květenstvích odměnu nenalezne, nemá tendenci se vracet (Makino & Sakai 2007). To může být z hlediska dilematu atraktivity pro rostlinu výhodné, pakliže je v daném místě dostatek opylovačů. Klinkhamer a Jong navrhli, že ideální pro rostlinu by byl neomezený počet návštěv opylovačů, z nichž každý navštíví jen jeden květ v květenství (Klinkhamer & Jong 1993). Tak to ale samozřejmě v přirozeném prostředí nefunguje. Opylovači se snaží získat co nejvíce odměny za vynaložení co nejméně energie (Charnov & Orians 1973) a rostliny se naopak skrze opylovače snaží přenést svůj pyl, aniž by na tom příliš energie ztratily.

V následujících podkapitolách rozvedu některé strategie rostlin, které umožňují zvětšit květenství, aniž by došlo ke snížení fitness.

2.2.1. Změna velikosti či počtu květů v květenství

Velká vizuální nabídka může být způsobena několika vlivy – větší velikostí jednotlivých květů, větším počtem květů v rámci květenství, různým uspořádáním či diferenciací květů v květenství a také načasováním kvetení jednotlivých květů. V této podkapitole se budu zabývat rozdíly ve velikosti a množství jednotlivých květů v květenství a jejich vlivu na fitness rostliny a na chování opylovačů.

Některé rody ze skupiny *Asteraceae* vyřešily nákladnost většího květenství tím, že se u nich vyvinuly kromě květů trubkovitých, uspořádaných v terči uprostřed úboru, i květy jazykovité, které jsou na okraji úboru a tvoří tzv. paprsek (Zhang & Elomaa 2021). Tyto květy mohou být sterilní, jako např. u slunečnice (*Helianthus*), čímž se výrazně sníží jejich nákladnost a zároveň díky velké a nápadně zbarvené koruně lákají opylovače na trubkovité květy uprostřed. Tímto či podobným přizpůsobením, spočívajícím ve zvětšení okrajových korunních lístků (např. u *Orlaya grandiflora*), se některé rody *Asteraceae* či *Apiaceae* vyhnuly výrazně vyšší nákladnosti většího květenství z hlediska počtu generativních orgánů, aniž by snížily atraktivitu květenství (Ajani et al. 2016).

Na základě výše zmíněných přizpůsobení bychom mohli předpokládat, že květenství jiných druhů v rámci *Asteraceae*, která nemají paprsek trubkovitých květů, budou výrazně znevýhodněné z hlediska počtu návštěv opylovačů, a tedy i celkového fitness na lokalitách kde se vyskytují jak *Asteraceae* s paprskem tak bez něj. Cerca a kol. zkoumali právě tento problém na dvou hybridech blízce příbuzných druhů a zjistili, že úbory bez paprsku trubkovitých květů mají větší množství trubkovitých květů v úboru a tím vyrovnávají nižší návštěvnost a potenciálně menší množství oplodněných semen (Cerca et al. 2019). Větší rozměr úborů bez paprsků tak efektivně vyrovnává atraktivitu květenství pro opylovače aniž by došlo k redukci fitness.

Nicméně, variabilita ve velikosti květů v rámci květenství nemusí být jen ve formě zvětšení okrajových květů. Pohlaví květů a květenství u jednodomých či hermafroditických rostlin hraje v tomto případě také významnou roli. Obecně se uvádí, že samčí květy jsou větší než samičí (Knuth 1906 in Bell 1985). U rostlin, jejichž květy jsou seskupeny do květenství, tvoří samčí květenství obecně více květů než samičí (Bell 1985). Dále se uvádí, že samčí květenství má obvykle více květů než samičí a samčí jedinci kvetou častěji než samičí (Lloyd & Webb 1977). Tato pohlavně specifická variabilita ukazuje, že primární cíl samčích květů je export pylu, tedy jde o přilákání co nejvíce opylovačů výraznějším vizuálním podnětem ve

formě větších dílčích květů či více květů v květenství. Samčí květy nejsou limitovány geitonogamií, tedy se jim větší investice do květů vyplatí.

Jak vyplývá z textu výše, tvorba výraznějších květenství je velmi náročná na energii (konkrétně je využíván uhlík, živiny a voda). Počet květů a květenství tedy silně závisí na množství dostupných zdrojů rostliny. Při dostatečném množství zdrojů má rostlina až 4.5x více květů a kvete až čtyřnásobnou rychlostí, ve srovnání s nízkou dostupností zdrojů (Spigler & Woodard 2019). Dostupnost zdrojů je tak zodpovědná za vnitrodruhovou variabilitu množství květů a velikost jednotlivých květenství.

2.2.2. Regulace velikosti květenství

Většina květenství rozkvétá postupně, v jednu chvíli tak můžeme v květenství najít květy v různé fázi vývoje. Různé rostliny mají různé délky jednotlivých fází vývoje květů a to spolu s celkovým počtem květů květenství ovlivňuje, kolik květů je v jednu chvíli v květenství otevřeno. Počet otevřených květů v květenství, ovlivňuje sílu a velikost vizuálního signálu, který opylovač vidí, a tak i jeho chování.

Na začátku tzv. křivky kvetení bývá otevřeno málo květů a květenství tak není pro opylovače výrazné. Květy otevřené v této rané fázi kvetení, plní především funkci označení polohy zdroje potravy pro hmyz, který má tendenci se vracet na již navštívené lokality v různých podmínkách a časech (trapline foraging) (Thomson et al. 1982). Následně se počet otevřených květů zvýší, když se otevře více nových květů a ty, které rozkvetly dříve jsou ještě stále otevřené. Postupně se poměr otevřených květů začne zase zmenšovat a poslední otevřené květy jsou opět v nevýhodě, protože jejich vizuální signál není podpořený množstvím dalších květů, a květenství tak neláká opylovače k návštěvě (Bauer et al. 2017).

Ishii & Sakai zjistili, že doba po kterou jsou otevřeny jednotlivé květy v květenství, může být různá v závislosti na pozici v rámci květenství (Ishii & Sakai 2001). Květy ve spodní a střední části hroznu *Nartheicum asiaticum* (*Liliaceae*) jsou otevřené průměrně 6-7 dní, tedy daleko déle, než je potřeba pro samčí (3 dny) i samičí (do 3 dnů) fázi. Toto prodloužení doby po kterou jsou květy otevřené, slouží pravděpodobně ke zvětšení velikosti květenství, a tedy k nalákání více opylovačů. Květy v horní části květenství jsou naopak otevřeny pouze 3-4 dny, což autoři přičítají tomu, že tyto květy rozkvétají později než ostatní a prodloužení doby jejich kvetení nad dobu potřebnou pro samčí a samičí fázi, by vedlo pouze ke zvýšení nákladů na jejich udržení. Spodní květy jsou tou dobou již odkvetlé a květenství jako celek tak již není pro opylovače dostatečně velké a lákavé, proto se náklady na udržení déle otevřených květů, nevyvážejí počtem návštěv opylovačů.

Délka kvetení jednotlivých květů má zásadní vliv na reprodukci rostlin. Prodloužení doby po kterou jsou květy otevřené, přímo ovlivňuje fitness rostliny umožněním přenosu více pylu různými opylovači na další jedince, čímž se zvyšuje genetická variabilita populace.

3. Funkční diferenciaci květů v květenství

Květy v rámci květenství se mohou lišit prostorovým uspořádáním, velikostí, stářím, ale i svou funkcí. Některé květy se postupně přizpůsobily specifické funkci, kterou v rámci květenství zastávají, jako např. sterilní okrajové květy u některých *Asteraceae*, či starší a jinak barevné květy u lantany (*Verbenaceae*) či plicníku (*Pulmonarie*). Hlavní funkcí květů a květenství krytosemenných rostlin je však stále pohlavní rozmnožování.

Diferenciací květů v rámci květenství dokáže rostlina ovlivnit chování opylovačů, svůj reprodukční úspěch a snížit geitonogamii, čímž může do jisté míry vyřešit dilema atraktivity. V této kapitole se zabývám vybranými funkčními diferenciacemi květů v rámci květenství, které ovlivňují chování opylovačů, přenos pylu, a tak i samotné rozmnožování rostliny.

3.1. Pohlavní segregace

Většina krytosemenných rostlin má květy oboupohlavné (monoklinické). Další variantou jsou květy diklinické, které jsou z oboupohlavných evolučně odvozené a mají buď jen tyčinky (samčí), nebo jen pestík(y) (samičí). Pakliže jsou na jednom jedinci zároveň samčí a samičí květy, jedná se o rostliny jednodomé (monoecické), opakem jsou rostliny dvoudomé (dioecické), které jsou evolučně mladší a mají na jednom jedinci květy samčí a na druhém jedinci květy samičí (Bell 1985). Vyskytují se však i případy květů bez pohlavních orgánů, tzv. sterilních květů (viz kap. 3.2.1.).

Rozdělení pohlaví květů se považuje za adaptaci sloužící k zabránění samoopylení. Pohlaví v rámci rostlin může být odděleno nejen prostorově, ale i časově – oddělení samčí a samičí fáze kvetení se nazývá dichogamie. Dělí se na protandrii, kdy samčí fáze předchází samičí (pyl se vyvine dřív než vajíčka), a protogynii, při které samičí fáze předchází samčí. Dichogamie může být v rámci jednoho květu (intraflorální), jako i mezi různými květy či květenstvími jedné rostliny (interflorální) (Webb & Lloyd 1986). Prostorové oddělení samčích a samičích orgánů v rámci květu nebo květenství tak, aby nemohlo dojít k samooplození, se nazývá herkogamie (například u kosatce – *Iris*).

Výše popsané strategie jsou považovány za adaptace ke snížení míry geitonogamie, která snižuje fitness rostliny (Bertin & Newman 1993). I přesto ale např. u monoecických rostlin dochází ke geitonogamii, když opylovač navštíví nejdříve samčí, a poté samičí květ na stejné rostlině. Rostliny mohou různými vlastnostmi květenství snížit tento potenciál pro geitonogamii (Galloway et al. 2002). Příkladem je rozmístění květů v samičí fázi na spodní část a květů v samčí fázi na svrchní část vertikálního květenství.

Harder a kol. srovnali úspěšnost rozmnožování rostlin s jedním ze dvou možných vertikálních uspořádání samičích a samčích květů v květenství (samičí květy nad samčími či samčí květy nad samičími) v konkurenci adichogamních květenství *Eichhornia paniculata* (*Pontederiaceae*) (Harder et al. 2000). Ukázali, že pakliže jsou samičí květy nad samčími, dochází u všech květů v rámci květenství ke zvýšené míře samoopylení, narozdíl od adichogamních květenství, kde se zvyšuje míra samoopylení s výškou květu v rámci květenství. Naopak květenství se samčími květy nad samičími měla průměrně menší proporcii samoopylených květů. Různé pozice květů v květenství měly vliv na míru samoopylení (květy na spodní části květenství měly nejmenší míru samoopylení, zatímco květy na vršku květenství měly vyšší míru samoopylení). Tyto výsledky odpovídají tomu, že hlavními opylovači v tomto experimentu byli čmeláci (*Bombus fervidus* a *Bombus vagans*), kteří se na vertikálních květenstvích *Eichhornia paniculata* obvykle pohybují odspodu nahoru (Barrett et al. 1994). Je tedy pravděpodobné, že rozmístění květů v samičí fázi na spodní část a květů v samčí fázi na svrchní část vertikálního květenství je evoluční strategie rostlin, zvyšující míru oplození a přenosu pylu na dalšího jedince a zároveň snižující míru geitonogamie. Efektivita této strategie závisí na architektuře konkrétního květenství, jím ovlivněné konzistentnosti pohybu opylovače a zároveň na druhu opylovače a rostliny (Harder et al. 2004).

3.2. Morfologická diferenciac

3.2.1. Změna velikosti květů a sterilita

Morfologická změna květů v rámci květenství se považuje za evoluční adaptaci, sloužící ke zvýšení atraktivity květenství a s ním spojeným lepším přenosem pylu, zvýšením šance oplození květů a snížením míry geitonogamie. Jak jsem uvedla již dříve, čím větší květenství je, tím více zdrojů je potřeba pro jeho tvorbu a udržení, což často ovlivňuje výsledné fitness rostliny a její alokaci zdrojů. Například u horizontálních zdola rozkvétajících květenství některé druhy rostlin alokují více energie do spodních květů, což způsobuje, že spodní květy daného

květenství jsou zpravidla větší než horní květy (Bateman & Rudall 2006). Tento gradient pozitivně koreluje s větší mírou návštěvnosti na nižších květech v rámci květenství, způsobenou opylovači, kteří začínají opylovat květenství od spodních květů a postupují nahoru. Navíc u postupně zdola rozkvétajících květenství tvoří větší spodní květy vizuálně důležitý signál pro opylovače, kteří opakovaně navštěvují lokality v různých podmínkách a časech (trapline foraging) (Thomson et al. 1982). Rostliny si tak zajistí, že je opylovač zaznamená brzy a častěji se na ně v rámci doby jejich kvetení vrací, což opět napomáhá k depozici pylu a oplození květů v rámci květenství.

U horizontálně uspořádaných květenství se v rámci některých skupin vyvinuly nápadné květy na vnějším okraji květenství. Konkrétně u skupiny *Asteraceae* se tento fenomén vyvinul několikrát nezávisle v rámci ontogeneze (Chen et al. 2018). Obecně se uvádí, že květenství *Asteraceae* je úbor s jednotlivými květy uspořádanými na svrchní straně plochého vřetena květenství (lůžka úboru). Jednotlivé květy v rámci úboru mohou být dvoupyské, jazykovité či trubkovité (Zhang & Elomaa 2021). Dvoupyské či jazykovité květy jsou u některých druhů *Asteraceae* uspořádány do tzv. paprsku na vnějším okraji květenství, tvořeného samičími (*Gerbera hybrida*, *Calendula*) či sterilními (*Helianthus annuus*) květy.

Dalším příkladem nápadných okrajových květů jsou květenství kaliny (*Viburnum*), které obsahují výrazně zvětšené květy na vnějším okraji. Tyto květy jsou také sterilní a slouží, stejně jako paprsky úborů *Asteraceae*, k vizuálnímu zvětšení květenství a zvýšení jeho nápadnosti. Studie, ve které bylo toto zjištění popsáno, také ukázala, že při odstranění výrazných okrajových sterilních květů z květenství došlo až k dvojnásobnému snížení počtu návštěv opylovačů na květenství a k výraznému snížení počtu vyprodukovaných semen (Jin et al. 2010). Z výše popsaných příkladů se dá usuzovat, že změna velikosti květů a sterilita okrajových květů v květenství, jsou další důležité evoluční adaptace rostlin, zvyšující výměnu genetické informace mezi nepříbuznými rostlinami a snižující geitonogamii.

3.2.2. Změny barvy květů

Další zajímavá adaptace rostlin, která přispívá ke zvýšení jejich fitness, je změna barvy květů v rámci květenství. Jsou ho schopny jen některé rody, například *Lantana* (*Verbenaceae*) a *Pulmonaria* (*Boraginaceae*). Oba tyto rody využívají změnu barvy květů v rámci květenství k navádění opylovačů na květy tak, aby květenství bylo z dálky velké a viditelné, ale při přiletu na květenství si opylovači vybrali k návštěvě mladší, potenciálně ještě neoppylené květy (Oberrath & Böhring-Gaese 1999). Každá z rostlin ale ke změně barvy květů využívá jiný mechanismus.

Konkrétně například u druhu *Lantana camara* jsou mladé květy žluté, což láká mimo jiné i trásněnky, které se vyhýbají jinak barevným květům v rámci jejich květenství (Mathur & Mohan Ram 1978). Jakmile dojde k přenosu byť jediného pylového zrna na bliznu žlutého květu, spustí se v okvětních lístcích syntéza anthokyaninu, který způsobí postupnou změnu barvy ze žluté přes oranžovou, červenou až po tmavě růžovou (Mohan Ram & Mathur 1984). Tato strategie efektivně navádí opylovače na ještě neoplozené květy, a snižuje tak riziko geitonogamie za současného ušetření energie opylovači tím, že nemusí prohledávat již navštívené květy, které neobsahují odměnu.

Oproti tomu druhy rodu *Pulmonaria* mají mladé květy zbarveny červeně a postupem času se mění přes fialové až na modré. Spolu se změnou barvy klesá i množství nektaru a pylu, neboli odměn pro opylovače. Tyto změny nejsou ale ovlivněny opylovači či množstvím pylu na bliznách. Je to způsobeno pouze stářím daného květu (Oberrath et al. 1995). Stejně jako u rodu *Lantana* je i u *Pulmonarií* změna barvy květu užitečná k nalákání opylovače z dálky na velké květenství a po přiletu k navigaci na mladé, rozmnožení schopné květy s odměnou (Meeus et al. 2013).

Jak ukázal Weiss, změna barvy květů v rámci květenství se vyskytuje i u mnoha dalších rodů rostlin napříč taxonomickými skupinami, což ukazuje že se vyvinula mnohokrát nezávisle a představuje tak jasný příklad funkční diferenciací květů v květenství (Weiss 1991).

4. Odměny

Pohyb a chování opylovače na květenství je důležitý faktor ovlivňující opylování, a tím i fitness rostliny. Rozhodování opylovačů při návštěvě květenství bývá ovlivněno přítomností odměny v květech. Rostliny nabízí opylovačům odměny aby je motivovaly k opylování, při kterém přenášejí jejich pohlavní buňky a následně umožňují jejich rozmnožování. Odměnou se zpravidla rozumí zdroje energie či jiných výhod pro opylovače, kvůli kterým opylovači navštěvují květy. Návštěva opylovače ale může být pro rostlinu za určitých podmínek i nežádoucí, například pokud opylovač navštěvuje mnoho květů v rámci jednoho květenství, bez častého přeletu mezi rostlinami, snižuje tak fitness rostliny zvýšením míry geitonogamie (Karron et al. 2004).

V této kapitole shrnuji základní poznatky o způsobech ovlivnění chování opylovačů pomocí odměn, přičemž nejvíce zkoumanou odměnou je nektar, proto se mu budu věnovat důkladněji.

4.1. Ovlivnění chování opylovačů distribucí odměny v rámci květenství

Stejně jako je reprodukce rostliny ovlivněna chováním opylovače (z hlediska opylení, tedy fitness rostliny), tak i chování opylovače je ovlivněno dostupností odměny v květech v rámci květenství (Charnov & Orians 1973, Fisogni et al. 2011). Je důležité vědět čím je způsobena různorodost distribuce odměny – je to proces ovlivněný jak rostlinou samou (velikost květů a nektárií a jimi ovlivněná rychlost tvorby nektaru, stáří květu, samčí a samičí fáze, dědičnost, váha kořene a množství a pozice květů v květenství) (Corbet 1978, Pleasants & Chaplin 1983, Leiss et al. 2004), tak vnějšími vlivy, mezi které patří denní doba, množství a efektivita návštěv opylovačů, druh opylovačů a mikroklima (Beutler 1953, Pappers et al. 1999, Carlson & Harms 2006, Keasar et al. 2008).

Variabilita distribuce nektaru se může projevit na úrovni populace rostlin, v rámci jedince, ale i napříč květy v rámci květenství. Carlos M. Herrera a kol. ukázali, že *Helleborus foetidus* L. (*Ranunculaceae*) má extrémní vnitrodruhovou variabilitu ve složení nektaru, a to i napříč květenstvími (vrcholík) a nektárii v rámci jednoho květu (Herrera et al. 2006). Další studie na jedincích *Rosmarinus officinalis* však ukazuje, že daná rostlina nedokáže aktivně ovlivnit variabilitu množství nektaru napříč květy v rámci jedné rostliny (Keasar et al. 2008). Tyto studie tedy dohromady ukazují, že variabilita distribuce nektaru v rámci rostliny, květenství či květu je tedy spíše dána činností opylovačů a vlivem okolního prostředí (vlhkost vzduchu, teplota atd.), než rostlinou samotnou.

Rostlina sama ovlivňuje spíše míru produkce nektaru v květech než jeho variabilitu napříč květy. Například Pleasants & Chaplin ukázali, že produkce nektaru u *Asclepias quadrifolia* (*Asclepias*) je korelována s dvěma parametry – váhou kořene a počtem květů v květenství (okolík). S vyšší váhou kořene míra produkce nektaru stoupala až do váhy zhruba 3g, kde se nárůst produkce nektaru zastavil a dál již nerostl (Pleasants & Chaplin 1983). Počet květů v květenství s mírou produkce nektaru naopak negativně koreloval u větších než průměrně velkých květenství. Boose zjistil na rostlinách *Epilobium canum* (*Onagraceae*) snížení produkce nektaru při snížení dostupnosti vody, a také při zastínění (Boose 1997). Z toho vyplývá že míra produkce nektaru rostlinou je ovlivněna jak rostlinou samou, tak i abiotickými podmínkami.

Oproti tomu variabilita množství nektaru v květech napříč květenstvími je pravděpodobně z většiny způsobena opylovači. Opylovači navštěvující květy ve snaze najít a získat nektar, přirozeně ovlivňují variabilitu množství nektaru v květech v rámci květenství. Doplnění množství nektaru trvá řádově minuty až desítky minut (Thomson et al. 1989, Luo et

al. 2014). Je tedy zřejmé, že ač rostliny dokáží nektar doplnit poměrně rychle (záleží na konkrétním druhu), pokud je frekvence návštěv opylovačů vyšší než doba doplnění nektaru, najde další opylovač v květu potenciálně menší množství odměny než v ostatních, ještě nenavštívených, květech (Nicolson et al. 2007). Navíc návštěva opylovače na květu a jeho kontakt s nektarem může ovlivnit složení nektaru samotného. Opylovači mají na svém ústním ústrojí i ostatních částech těla různé bakterie a kvasinky, které mohou do nektaru přenést (Aizenberg-Gershtein et al. 2013). Canto, Herrera a kol. ukázali, že rozdílná koncentrace jednotlivých cukerných složek se může měnit s tím, který opylovač je navštíví, konkrétně to může být důsledek kontaminace nektaru kvasinkami z ústního ústrojí opylovače (Canto et al. 2008). Změna složení mikrobiálních organismů může měnit složení nektaru, a tak ovlivnit další opylovače, kteří květ navštíví (Vannette et al. 2013, Vannette & Fukami 2016). Opylovači tedy mohou ovlivňovat nektar, a tak nepřímo ovlivnit i další opylovače, kteří přiletí na stejný květ, ať už kontaminací mikrobiálními organismy, nebo prostým odebráním nektaru a způsobením variability odměny napříč květy v květenství pro další opylovače.

Na úrovni květenství lze pozorovat čtyři různé varianty variability odměny v květech v rámci květenství – konstantní množství v rámci celého květenství, květy bez odměn, náhodná (variabilní) distribuce odměny a gradient množství odměny v rámci květenství. Každá z těchto variant má jiný vliv na chování různých opylovačů, což má v důsledku odlišný vliv na reprodukční úspěch rostliny.

Konstantní množství odměny

Konstantní množství nektaru v květech a v květenstvích způsobuje, že opylovač stráví na daném květenství více času, čímž zvýší šanci opylení (Hirabayashi et al. 2006). Pokud opylovač navíc během času stráveného na daném květenství získá dostatečné množství odměny, která pokryje jeho energetický výdej, či je pro něj jinak výhodná, má tendenci příště navštívit podobné květenství. Více času stráveného na jednom květenství ale také může znamenat větší riziko geitonogamie, která je pro rostlinu nevýhodná z hlediska fitness. Rostliny se geitonogamii mohou bránit například tvorbou květů bez odměny.

Nepřítomnost odměny

Květenství bez jakékoliv formy odměny jsou poměrně málo častá, mezi většinou rostlinných skupin. Jednou ze známých výjimek je čeleď *Orchidaceae* u kterých je nepřítomnost odměny v květenstvích poměrně běžná, dle studií až jedna třetina všech druhů orchidejí netvoří pro opylovače žádnou odměnu (Smithson & Gigord 2003). I přesto se ale

dokáží, díky naivním opylovačům hledajícím odměnu, poměrně úspěšně rozmnožit. Některé druhy k tomu využívají mimizezi (napodobují odměnu nabízející rostliny), ale jak uvádí někteří autoři, týká se to pouze malé části druhů (Dafni 1984, Weigend et al. 2010).

Přítomnost prázdných květenství ve shluku rostlin a jejich poměr vůči plným (či alespoň nějakou odměnu nabízejícím), výrazně ovlivňuje chování opylovačů. Opylovač dokáže z dálky rozpoznat květy bez odměny pozorováním nebo dle čichových signálů (Bell 1986). To ale vyžaduje energii, kterou opylovač z prázdného květenství nedoplní. Vystává tedy otázka, jak by opylovač měl optimálně reagovat na přítomnost prázdných květenství. Bell tvrdil že optimální strategií je náhodné navštěvování prázdných i odměnu nabízejících květenství, pokud je nízká frekvence prázdných květenství. Vyhýbání se prázdným květenstvím je příliš energeticky náročné, je tedy lepší při zvýšení frekvence prázdných květenství přejít na strategii rozpoznávání prázdných květenství z dálky vizuálně či dle čichových signálů. Jak poukázali Smithson a Gigord, kdyby byla Bellova hypotéza správná, prázdná květenství by nebyla nikdy navštěvována, a tím pádem by pro rostliny nebylo výhodné je tvořit (Smithson & Gigord 2003). Ve svém experimentu na umělých květenstvích ukázali, že čmeláci se při zvýšení frekvence prázdných květenství přeorientovali na jiný typ květenství dostupný v daném shluku. Díky tomuto chování opylovačů je pro rostliny výhodné tvořit i květenství bez odměny, protože dokud poměr prázdných květenství nestoupne na zhruba 40 % z celkového počtu květenství ve shluku, opylovači navštěvují prázdná i plná květenství ve zhruba stejné míře (Smithson & Gigord 2003). Rostliny tak nezaznamenají snížení fitness v důsledku nižší návštěvnosti a naopak ušetří drahocennou energii kterou by jinak alokovaly do tvorby odměn.

Náhodná distribuce odměny

Náhodná distribuce nektaru v květech v rámci květenství znamená, že některé květy v květenství neobsahují žádnou odměnu, zatímco ostatní květy odměnu obsahují v různých mírách. Opylovač tak s určitou pravděpodobností dříve nebo později narazí na prázdný nebo málo naplněný květ. Variabilita množství nektaru v květenství snižuje dobu návštěvy a množství navštívených květů především u opylovačů s averzí k riziku, nehledě na velikost a stavbu květenství (Biernaskie et al. 2002, Hirabayashi et al. 2006). Dřívější odlet opylovače z květenství snižuje šanci na kontaminaci květů pylem stejného jedince a zároveň zvýší pravděpodobnost přenosu pylu na dalšího jedince. Přítomnost variability množství odměn v rámci květenství je tedy pro rostliny velmi výhodná z důvodu snížení míry geitonogamie.

Jak navrhnul Bell (1986) a otestoval Gilbert a kol., rostliny v rámci jedné populace dokáží sekretovat nektar různou rychlostí, tvoříc tak variabilitu nektaru mezi jedinci v jednom

čase (dle denní doby variující od prázdných květů až po velmi plné) (Gilbert et al. 1991). Variabilita nektaru v rámci jednoho květenství už je ale způsobena spíše množstvím návštěv opylovačů na jednotlivých květech a časovými rozestupy mezi jednotlivými návštěvami, během kterých se množství nektaru doplňuje (Pleasants & Zimmerman 1983). Náhodná distribuce nektaru v květech v rámci květenství je tedy výhodná pro rostlinu, ač ji rostlina pravděpodobně nijak neovlivňuje.

Gradient množství odměny

Koncentrační gradient u vertikálních květenství může vznikat postupným rozkvétáním květů a zároveň často závisí na pohlaví květů a typu dichogamie (Zhao et al. 2016). Produkce nektaru může být vyšší u jednoho ze dvou pohlaví dichogamních květů. Pokud jsou květy tohoto pohlaví s vyšší produkcí nektaru umístěny např. ve spodní části květenství a květy druhého pohlaví ve vrchní části květenství, vzniká koncentrační gradient závislý na pohlaví (gender-biased) (Carlson & Harms 2006). Koncentrační gradient napomáhá rostlinám ke zvýšení out-crossingu a snížení míry geitonogamie (Zhao et al. 2016). Opylovač, pohybující se po směru gradientu, se totiž pohybuje obvykle od samičích květů k samčím, čímž nedochází k samooplození. S klesající odměnou se opylovač v určité chvíli rozhodne, že množství odměny kleslo na takovou hranici, že se mu vyplatí přeletět na jiné květenství (tzv. threshold departure rule) (Pappers et al. 1999). Sníží tak přenos pylu v rámci jednoho květenství a naopak přenesení pylu ze samčích květů na další květenství, a to ideálně, vzhledem ke gradientu, přímo na spodní samičí květy. Tato strategie silně závisí na druhu opylovače, jelikož jen některé druhy opylovačů se pohybují směrovaně (např. *Bombus*, *Apis*), zatímco jiné druhy se pohybují náhodně (např.: *Megachile*) (Fisogni et al. 2011).

4.2. Druhy odměn

Způsob pohybu opylovače závisí zásadně na druhu odměny, kterou hledá. Zatímco jak rod *Bombus*, tak *Apis* hledají především nektar jako odměnu, *Megachile* hledají primárně pyl, který se nevyskytuje v rámci květenství v gradientu.

Jak jsem naznačila na konci předchozí kapitoly, nektar není jediný typ odměny který květenství nabízejí. Další velmi vyhledávanou odměnou je pyl, který může mít také významný vliv na atrakci některých opylovačů (Brunet et al. 2015).

Další, méně zkoumané odměny zahrnují například olej, různá jedlá tělíška v květech, sladké tkáně, ale i nevyživné odměny, jako třeba místa na spaní, zdroje tepla, materiály pro

stavbu hnízd, místa pro páření a sexuální atraktanty. Tyto odměny mohou být buď aktivně vylučované rostlinou jako odměny pro potenciální opylovače, nebo tvořeny jako vedlejší produkt struktury květů (Simpson & Neff 1981).

Odměny, kromě nektaru a pylu, jsou poměrně méně zkoumané a z hlediska zastoupení ne tak běžné, proto se jimi nebudu v této práci více zabývat.

5. Vzdálenosti

5.1. Uspořádání shluků rostlin a jeho vliv na rozhodování opylovačů

Na chování opylovače a jeho pohyb v rámci květenství rostliny má vliv rozmístění samotných jedinců rostlin v prostoru. Opylovači se při přeletování mezi zdroji potravy snaží optimalizovat své přelety k co nejnižšímu výdeji energie a co nejvyššímu zisku. Tyto interakce zkoumá tzv. Optimal Foraging Theory, což je model snažící se ukázat jaký by byl optimální pohyb opylovače vzhledem k rozmístění zdrojů v prostředí, ve snaze získat co nejvíce energie (potravy), za co nejkratší čas (Pyke 1984). Pokud jsou zdroje potravy rozmístěné ve shlucích, které jsou střídány plochami bez jakéhokoliv zdroje potravy, ovlivňuje toto uspořádání rozhodování opylovače. Když opylovač přiletí na shluk květenství, po určitém času a počtu návštěv na květech, začne klesat množství dostupné potravy. Může to být tím, že se zdroje postupně vyčerpají, nebo tím, že opylovač častěji navštíví stejné květy, které již předtím navštívil a potravu z nich získal. Tzv. Marginal Value Theorem (Charnov 1978) modeluje v jaké chvíli by měl opylovač optimálně shluk opustit a přeletět na další shluk tak, aby neztratil příliš času a energie přelety, ale zároveň získal co nejvíce potravy a tedy energie z jednotlivých shluků zdrojů. V tomto modelu hraje roli více proměnných, mezi nimi i vzdálenosti mezi zdroji potravy v rámci shluku, ale i vzdálenosti mezi shluky potravy.

Vzdálenosti mezi květenstvími tedy ovlivňují chování opylovačů v rámci jednoho květenství, ale i v rámci shluku více květenství. Ishii a kol. zjistili, že velká květenství která mají více květů s odměnou a jsou ve shluku dál od sebe, způsobují, že opylovači na jednotlivých květenstvích navštíví průměrně více květů než na květenstvích, která jsou menší, blíže k sobě a mají více květů bez odměny (Ishii et al. 2008). To naznačuje, že opylovači mají tendenci ve shluku s většími vzdálenostmi mezi květenstvími prohledávat více květů na jednom květenství, ve snaze najít co nejvíce odměny, než přeletí delší vzdálenost na jiné květenství. V této konkrétní studii hrála svou roli v rozhodování opylovačů variabilita odměny. Konkrétně, když se počet prázdných květů zvýšil, opylovači měli tendenci odletět dříve i z velkého květenství,

zatímco na květenstvích s méně prázdnými květy měli tendenci navštívit více květů (viz. 4. kapitola).

Rostliny, které rostou v řidších shlucích nebo samostatně, jsou méně navštěvovány i pokud tvoří větší a výraznější květenství, která by měla opylovače lákat. Když na ně opylovač přiletí, má tendenci navštívit více květů v rámci květenství než v hustém shluku rostlin, čímž se může zvýšit míra geitonogamie (Kunin 1997). Naopak čím hustší je shluk květenství, tím více návštěv opylovačů přiláká, protože vizuální nabídka je velká a výrazná a opylovači ji snadněji už z dálky vidí (Klinkhamer & de Jong 1990, Ohashi & Yahara 2002). Větší množství návštěv opylovačů pomáhá rostlinám zvyšovat přenos pylu na další jedince, ale více navštívených květů v rámci květenství na druhou stranu zvyšuje míru geitonogamie. Ani jedna ze dvou strategií (hustší nebo řidší shluk květenství) tak není v tomto kontextu výrazně výhodnější než druhá, díky čemuž nedochází k selekci jedním nebo druhým směrem.

6. Závěr

Architektura květenství ovlivňuje především pohyb opylovače v rámci květenství a počet navštívených květů, což je pro rostlinu důležité z hlediska možnosti snížení nebo zvýšení geitonogamie a výsledného fitness. Velikost květenství má zásadní vliv na nalákání opylovačů, ale zároveň čím je větší květenství, tím jsou větší náklady rostliny na jeho tvorbu a udržení. Rostliny mají různé adaptace, které jim pomáhají snížit nákladnost velkých květenství a zároveň snížit míru geitonogamie, která s velikostí květenství může potenciálně hrozit. Mezi tyto adaptace patří například morfologické diferenciaci květů v květenství, napomáhající změnou barvy, velikostí či sterilitou, ke snížení množství potřebných zdrojů či míry geitonogamie. Pohlavní segregace květů (dichogamie) a jejich uspořádání v rámci květenství, je další způsob jakým se rostliny mohou bránit zvýšení geitonogamie v rámci květenství. Navíc, pokud se tyto adaptace kombinují s různou koncentrací odměn v květech v rámci květenství, může rostlina (např. pomocí prázdných květů bez odměny a jejich koncentrací v rámci květenství) ovlivnit, jak brzy opylovač květenství opustí a přenesení tak pyl na jinou rostlinu, aniž by zvyšoval míru geitonogamie kontaktem s více prašníky a bliznami v jednom květenství. Pohyb a rozhodování opylovače při hledání potravy dále ovlivňuje i uspořádání shluků květenství či vzdálenosti mezi jednotlivými květy v květenství. Shluky květenství a jejich uspořádání v prostoru mají vliv například na množství prozkoumaných květů v květenství či dobu setrvání opylovače v jednom shluku květenství. V zásadě se dá říci, že reprodukční úspěch

jednotlivých květů v květenství může být výrazně vylepšen vhodným rozmístěním dalších květů a dalšími společnými vlastnostmi takové jednotky.

Jak je zřejmé z této práce, uspořádání květů v květenství a jejich charakteristiky mají významný vliv na reprodukční úspěch rostlin skrze ovlivnění chování opylovačů. Téma pohybu opylovačů v rámci samotného květenství je široké a není tak hluboce zkoumané, jak by si zasloužilo, vzhledem k tomu, že tvorba květenství je globálně převažující strategií rostlin. Většina prací věnujících se pohybu opylovačů v rámci květenství navíc byla dělána s opylovači z řádu blanokřídlých (*Bombus*, *Apis*).

Z toho vyplývá, že v rámci tohoto tématu zůstává stále mnoho nezodpovězených otázek. Málo zkoumané jsou například různé druhy odměn (kromě nektaru a pylu) a jejich rozšíření napříč druhy rostlin s květenstvími. Dále jsou nejasné rozdíly v chování mezi jednotlivými skupinami opylovačů při návštěvě různých typů květenství a následný vliv na potenciální fitness rostliny. Tomuto tématu se plánuji nadále věnovat ve své diplomové práci.

7. Navazující diplomová práce

V rámci své navazující diplomové práce se plánuji zaměřit na vliv architektury a rozmístění květenství na chování různých druhů opylovačů, se zaměřením na pestřenky (Syrphidae) a sociální blanokřídlé (hlavně rod *Apis* a *Bombus*). Hlavními otázkami na které budu chtít odpovědět je 1) Jak ovlivňuje architektura květenství chování opylovače, 2) Je pohyb v rámci květenství specifický dle druhu opylovače?, 3) Jaké důsledky má chování opylovače na geitonogamii?, 4) Jak ovlivňuje chování opylovačů vzdálenost mezi květenstvími?

Experiment se 3-mi typy umělých květenství (hrozen, lata, okolík) ve 2 různých vzdálenostech od sebe plánuji dělat na dvou různých lokalitách (Handrkov u Vernýřova, Prokopské údolí), lišících se převažujícím spektrem opylovačů (pestřenky na Handrkově, čmeláci a včela medonosná v Prokopském údolí). Květenství budou vyrobená pomocí techniky 3D tisku, která je v rámci výzkumné skupiny již zavedena a prokazatelně vede k tvorbě květů, které lákají opylovače. Jednotlivé shluky po 9-ti květenstvích budu zaznamenávat pomocí digitální kamery se zaměřením na chování opylovačů pouze v rámci 3 vnitřní květenství, kvůli možnému rozdílu v chování opylovačů na okraji experimentální arény a uvnitř (Harris & Johnson 2004). Ze získaných záznamů budu měřit počty návštěv opylovačů na různých typech květenství, pohyb jednotlivých druhů opylovačů v rámci květenství, dobu kterou opylovači stráví na květenství a pohyby opylovačů mezi květenstvími vzhledem ke vzdálenosti květenství od sebe.

V rámci tohoto experimentu by mi počty návštěv opylovačů a jejich pohyb v rámci jednotlivých květenství měly ukázat jaký vliv má architektura květenství na chování jednotlivých druhů opylovačů. Pohyby mezi jednotlivými květenstvími a doba setrvání na jednotlivých květenstvích by měly objasnit jak rozmístění a vzdálenosti zdrojů potravy v rámci květenství ovlivňují chování různých druhů opylovačů a to pak posléze vyhodnotím ve vztahu k potenciální míře geitonogamie.

8. Literatura

- Aizenberg-Gershtein Y., Izhaki I., & Halpern M. (2013): Do Honeybees Shape the Bacterial Community Composition in Floral Nectar? – PLoS One 8:.
- Ajani Y., Bull-Hereñu K., & Claßen-Bockhoff R. (2016): Patterns of flower development in Apiaceae–Apioidae. – Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants.
- Barrett S. C. H., Harder L. D., & Cole W. W. (1994): Effects of Flower Number and Position on Self-Fertilization in Experimental Populations of *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). – Funct. Ecol. 8: 526.
- Bateman R. M. & Rudall P. J. (2006): Evolutionary and morphometric implications of morphological variation among flowers within an inflorescence: A case-study using European orchids. – Ann. Bot. 98: 975–993.
- Bauer A. A., Clayton M. K., & Brunet J. (2017): Floral traits influencing plant attractiveness to three bee species: Consequences for plant reproductive success. – Am. J. Bot. 104: 772–781.
- Bell G. (1985): On the function of flowers. – Proc. - R. Soc. London, Ser. B 224: 223–265.
- Bell G. (1986): The evolution of empty flowers revisited. – J. theor. Biol. 161: 253–258.
- Bertin R. I. & Newman C. M. (1993): Dichogamy in angiosperms. – Bot. Rev. 59: 112–152.
- Beutler R. (1953): Nectar. – Bee World 34: 156–162.
- Biernaskie J. M. & Cartar R. V. (2004): Variation in rate of nectar production depends on floral display size: A pollinator manipulation hypothesis. – Funct. Ecol. 18: 125–129.
- Biernaskie J. M., Cartar R. V., & Hurly T. A. (2002): Risk-averse inflorescence departure in hummingbirds and bumble bees: Could plants benefit from variable nectar volumes? – Oikos 98: 98–104.
- Boose D. L. (1997): Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): Implications for natural selection. – Oecologia 110: 493–500.
- Brunet J., Thairu M. W., Henss J. M., Link R. I., & Kluever J. A. (2015): The effects of flower, floral display, and reward sizes on bumblebee foraging behavior when pollen is the reward and plants are dichogamous. – Int. J. Plant Sci. 176: 811–819.
- Canto A., Herrera C. M., Medrano M., Pérez R., & García I. M. (2008): Pollinator foraging modifies

- nectar sugar composition in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae): An experimental test. – *Am. J. Bot.* 95: 315–320.
- Carlson J. E. & Harms K. E. (2006): The evolution of gender-biased nectar production in hermaphroditic plants. – *Bot. Rev.* 72: 179–205.
- Cerca J., Agudo A. B., Castro S., Afonso A., Alvarez I., & Torices R. (2019): Fitness benefits and costs of floral advertising traits: insights from rayed and rayless phenotypes of *Anacyclus* (Asteraceae). – *Am. J. Bot.* 106: 231–243.
- Charlesworth D., Vekemans X., Castric V., & Glémin S. (2005): Plant self-incompatibility systems: A molecular evolutionary perspective. – *New Phytol.* 168: 61–69.
- Charnov E. L. (1978): Optimal foraging, the marginal value theorem. 752: 739–752.
- Charnov E. L. & Orians G. H. (1973): Optimal foraging: some theoretical explorations.
- Chen J., Shen C. Z., Guo Y. P., & Rao G. Y. (2018): Patterning the asteraceae capitulum: Duplications and differential expression of the flower symmetry CYC2-like genes. – *Front. Plant Sci.* 9: 1–14.
- Chittka L. & Raine N. E. (2006): Recognition of flowers by pollinators. – *Curr. Opin. Plant Biol.* 9: 428–435.
- Corbet S. A. (1978): Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapis alba* L. – *Ecol. Entomol.* 3: 25–37.
- Dafni A. (1984): Mimicry and Deception in Pollination. – *Ecology* 15: 259–278.
- Fisogni A., Cristofolini G., Rossi M., & Galloni M. (2011): Pollinator directionality as a response to nectar gradient: Promoting outcrossing while avoiding geitonogamy. – *Plant Biol.* 13: 848–856.
- Galloway L. F., Cirigliano T., & Gremski K. (2002): The Contribution of Display Size and Dichogamy to Potential Geitonogamy in *Campanula americana*. – *Univ. Chicago Press Stable* 163: 133–139.
- Gilbert F. S., Haines N., & Dickson K. (1991): Empty Flowers. – *Funct. Ecol.* 5: 29.
- Hainsworth F. R., Mercier T., & Wolf L. L. (1983): Floral arrangements and hummingbird feeding. – *Oecologia*.
- Harder L. D., Barrett S. C. H., & Cole W. W. (2000): The mating consequences of sexual segregation within inflorescences of flowering plants. – *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 267: 315–320.
- Harder L. D., Jordan C. Y., Gross W. E., & Routley M. B. (2004): Beyond floricism: The pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology.* 19: 137–148.
- Harder L. D. & Prusinkiewicz P. (2013): The interplay between inflorescence development and function as the crucible of architectural diversity. – *Ann. Bot.* 112: 1477–1493.
- Harris L. F. & Johnson S. D. (2004): The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. – *Int. J. Trop. Insect Sci.* 24: 29–43.
- Herrera C. M., Pérez R., & Alonso C. (2006): Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. – *Am. J. Bot.* 93: 575–581.
- Hirabayashi Y., Ishii H. S., & Kudo G. (2006): Significance of nectar distribution for bumblebee

- behaviour within inflorescences, with reference to inflorescence architecture and display size. – *Ecoscience* 13: 351–359.
- Ishii H. S., Hirabayashi Y., & Kudo G. (2008): Combined effects of inflorescence architecture, display size, plant density and empty flowers on bumble bee behaviour: Experimental study with artificial inflorescences. – *Oecologia* 156: 341–350.
- Ishii H. S. & Sakai S. (2001): Effects of display size and position on individual floral longevity in racemes of *Narthecium asiaticum* (Liliaceae). – *Funct. Ecol.* 15: 396–405.
- Iwata T., Nagasaki O., Ishii H. S., & Ushimaru A. (2012): Inflorescence architecture affects pollinator behaviour and mating success in *Spiranthes sinensis* (Orchidaceae). – *New Phytol.* 193: 196–203.
- Jin B., Wang L., Wang J., Teng N. J., He X. D., Mu X. J., & Wang Y. L. (2010): The structure and roles of sterile flowers in *Viburnum macrocephalum* f. *keteleeri* (Adoxaceae). – *Plant Biol.* 12: 853–862.
- Jong T. de, Waser N., & Klinkhamer P. (1993): Geitonogamy: The Neglected Side of Selfing. – *Trends Ecol. Evol.* 8: 321–325.
- Jordan C. Y. & Harder L. D. (2006): Manipulation of bee behavior by inflorescence architecture and its consequences for plant mating. – *Am. Nat.* 167: 496–509.
- Karron J. D., Mitchell R. J., Holmquist K. G., Bell J. M., & Funk B. (2004): The influence of floral display size on selfing rates in *Mimulus ringens*. – *Heredity (Edinb.)* 92: 242–248.
- Keasar T., Sadeh A., & Shmida A. (2008): Variability in nectar production and standing crop, and their relation to pollinator visits in a Mediterranean shrub. – *Arthropod. Plant. Interact.* 2: 117–123.
- Klinkhamer P. G. L. & Jong T. J. De. (1993): Attractiveness to Pollinators : A Plant ' s Dilemma. 66: 180–184.
- Klinkhamer P. G. L. & Jong T. J. de. (1990): Effects of Plant Size, Plant Density and Sex Differential Nectar Reward on Pollinator Visitation in the Protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). – *Oikos* 57: 399.
- Kunin W. E. (1997): Population Size and Density Effects in Pollination: Pollinator Foraging and Plant Reproductive Success in Experimental Arrays of *Brassica Kaber*. – *J. Ecol.* 85: 225.
- Leiss K. A., Vrieling K., & Klinkhamer P. G. L. (2004): Heritability of nectar production in *Echium vulgare*. – *Heredity (Edinb.)* 92: 446–451.
- Liao W.-J. & Harder L. D. (2014): Consequences of Multiple Inflorescences and Clonality for Pollinator Behavior and Plant Mating. – *Am. Nat.* 184: 580–592.
- Lloyd D. G. & Webb C. J. (1977): Secondary sex characters in plants.
- Luo E. Y., Ogilvie J. E., & Thompson J. D. (2014): Stimulation of flower nectar replenishment by removal: A survey of eleven animal-pollinated plant species. – *J. Pollinat. Ecol.* 12:.
- Makino T. T. & Sakai S. (2007): Experience changes pollinator responses to floral display size: From

- size-based to reward-based foraging. – *Funct. Ecol.* 21: 854–863.
- Mathur G. & Mohan Ram Y. H. (1978): Significance of Petal Colour in Thrips-pollinated *Lantana camara* L. – *Ann. Bot.* 67: 10–11.
- Meeus S., Brys R., Honnay O., & Jacquemyn H. (2013): Biological flora of the british isles: *Pulmonaria officinalis*. – *J. Ecol.* 101: 1353–1368.
- Mohan Ram H. Y. & Mathur G. (1984): Flower colour changes in *Lantana camara*. – *J. Exp. Bot.* 35: 1656–1662.
- Nicolson S. W., Pacini E., & Nepi M. (2007): Chapter 4 NECTAR PRODUCTION AND PRESENTATION.
- Oberrath R. & Böhning-Gaese K. (1999): Floral color change and the attraction of insect pollinators in lungwort (*Pulmonaria collina*). – *Oecologia* 121: 383–391.
- Oberrath R., Zanke C., & Bohning-Gaese K. (1995): Triggering and ecological significance of floral color change in lungwort (*Pulmonaria spec.*). – *Flora* 190: 155–159.
- Ohashi K. & Yahara T. (2002): Visit larger displays but probe proportionally fewer flowers: counterintuitive behaviour of nectar-collecting bumble bees achieves an ideal free distribution. – *Funct. Ecol.*
- Ollerton J., Winfree R., & Tarrant S. (2011): How many flowering plants are pollinated by animals? 321–326.
- Pappers S. M., Jong T. J. de, & L Klinkhamer P. G. (1999): Effects of Nectar Content on the Number of Bumblebee Approaches and the Length of Visitation Sequences in *Echium vulgare* (Boraginaceae).
- Pleasants J. M. & Chaplin S. J. (1983): Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. – *Oecologia* 59: 232–238.
- Pleasants J. M. & Zimmerman M. (1983): The distribution of standing crop of nectar: what does it really tell us? – *Oecologia* 57: 412–414.
- Pyke G. H. (1979): Optimal foraging in bumblebees: Rule of movement between flowers within inflorescences. – *Anim. Behav.* 27: 1167–1181.
- Pyke G. H. (1984): Optimal foraging theory. – *Encycl. Ecol.*
- Raguso R. A. (2008): Wake Up and Smell the Roses : The Ecology and Evolution of Floral Scent. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 549–569.
- Simpson B. B. & Neff J. L. (1981): Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 301–322.
- Slavíková Z. (2002): Morfologie rostlin.
- Sletvold N. & Grindeland J. M. (2008): Floral herbivory increases with inflorescence size and local plant density in *Digitalis purpurea*. – *Acta Oecologica* 34: 21–25.
- Smithson A. & Gigord L. D. B. (2003): The Evolution of Empty Flowers Revisited.
- Spigler R. B. & Woodard A. J. (2019): Context-dependency of resource allocation trade-offs

- highlights constraints to the evolution of floral longevity in a monocarpic herb. – *New Phytol.* 221: 2298–2307.
- Thomson J. D., Maddison W. P., & Plowright R. C. (1982): Behavior of Bumble Bee Pollinators of *ArMia hispida* Vent. (Araliaceae).
- Thomson J. D., McKenna M. A., & Cruzan M. B. . (1989): Temporal Patterns of Nectar and Pollen Production in *Aralia Hispida* : Implications for Reproductive Success. 70: 1061–1068.
- Vannette R. L. & Fukami T. (2016): Nectar microbes can reduce secondary metabolites in nectar and alter effects on nectar consumption by pollinators. – *Ecology* 97: 1410–1419.
- Vannette R. L., Gauthier M. P. L., & Fukami T. (2013): Nectar bacteria, but not yeast, weaken a plant - Pollinator mutualism. – *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280:.
- Webb C. J. & Lloyd D. G. (1986): The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. herkogamy. – *New Zeal. J. Bot.* 24: 163–178.
- Weberling F. (1965): Typology of inflorescences. – *J. Linn. Soc. London, Bot.* 59: 215–221.
- Weigend M., Ackermann M., & Henning T. (2010): Reloading the revolver - male fitness as a simple explanation for complex reward partitioning in *Nasa macrothyrsa* (Loasaceae, Cornales). – *Biol. J. Linn. Soc.* 100: 124–131.
- Weiss M. R. (1991): Floral colour changes as cues for pollinators. – *Nature*.
- Zhang T. & Elomaa P. (2021): Don't be fooled: false flowers in Asteraceae. – *Curr. Opin. Plant Biol.*
- Zhao Z., Lu N., & Conner J. K. (2016): Adaptive pattern of nectar volume within inflorescences: Bumblebee foraging behavior and pollinator-mediated natural selection. – *Sci. Rep.* 6: 1–8.