

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie (B1501)

Studijní obor: BBI (1501R001)



Alžběta Čechová

Evidence o nesouladu mezi opylovači a rostlinami v načasování výskytu způsobeného
globálními změnami
Evidence of a mismatch between pollinators and plants in the timing of occurrence due to
global changes

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: Mgr. Jakub Straka, Ph.D.

Praha, 2021

Poděkování

Ráda bych poděkovala Mgr. Jakubovi Strakovi, Ph.D., vedoucímu mé bakalářské práce, za jeho trpělivost, vstřícnost a cenné rady, které mi poskytl. Dále bych ráda poděkovala mé rodině, že mě podporovala a poskytla mi podmínky ke studiu.

Prohlášení

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

V Praze dne 12.8.2021

Alžběta Čechová

Abstrakt

Fenologie je odrazem ekologických změn ekosystému. Změny ve fenologii jsou způsobovány měnícími se globálními klimatickými a ekologickými podmínkami. V této práci se zaměřuji na teorii vlivu globálních klimatických změn na načasování výskytu rostlin a opylovačů a jejich nesouladu. Toto téma není zcela prozkoumané. Vědce stále trápí otázky, zda je časový nesoulad výskytu rostlin a opylovačů skutečný problém, zda vykazuje nějaký trend, zda skutečně úzce souvisí s klimatickými změnami a pokud ano, jak výrazně se jejich vztahy rozcházejí, zda se budou propasti mezi nimi prohlubovat a jak předejít snižování biodiverzity a případné extinkci některých druhů. Časový nesoulad není jediný faktor, který zamezuje kontaktu vazeb původních mutualistů. Okrajově představuji všechny aspekty, které jsou s globálními změnami spojené a které s nesouladem v kvetení rostlin a výskytu opylovačů souvisejí.

Klíčová slova: globální změny, opylovači, rostliny, časový nesoulad, fenologie

Abstract

Phenology reflects ecological changes in the ecosystem. Changes in phenology are caused by changing global climatic and ecological conditions. In this work, I would like to focus on the theory of the effect of global climate changes on the timing of the occurrence of plants and pollinators and their mismatches. This topic is not fully explored. Scientists are still troubled by questions whether the temporal mismatch between the occurrence of plants and pollinators is a real problem or not, whether the temporal mismatch is a trend, whether it is really closely related to climate change, and if so, how strongly their relationships diverge, whether the gaps between them will widen, and how to prevent biodiversity reduction and possible extinction of some species. The temporal mismatch is not the only factor that prevents the contact of ties of the original mutualists. I present, at least marginally, all the aspects associated with global changes and related to the mismatch of flowering of plants and occurrence of pollinators.

Keywords: global changes, pollinators, plants, temporal mismatch, phenology

Obsah

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 1. ÚVOD..... | 1 |
| 1.1. CÍLE TÉTO PRÁCE..... | 1 |
| 2. DEFINICE FENOLOGIE AKTIVIT ROSTLIN A OPYLOVAČŮ | 2 |
| 3. GLOBÁLNÍ ZMĚNY A JEJICH DŮSLEDKY | 2 |
| 3.1. INTRODUKCE EXOTICKÝCH DRUHŮ..... | 3 |
| 3.2. ZMĚNY A ZTRÁTY PŘIROZENÉHO PROSTŘEDÍ | 3 |
| 3.3. URBANIZACE – ZMĚNA MIKROKLIMATU | 4 |
| 3.4. GLOBÁLNÍ ZMĚNY KLIMATU | 5 |
| 3.4.1. <i>Definice globálního oteplování.....</i> | <i>6</i> |
| 3.4.2. <i>Zvýšené teploty, zvýšené koncentrace oxidu uhličitého a snížené srážky – morfologické a chemické změny</i> | <i>6</i> |
| 3.4.3. <i>Globální změny – časové a prostorové změny</i> | <i>7</i> |
| 4. VOLTINISMUS | 9 |
| 5. ČASOVÝ NESOULAD MEZI OPYLOVAČI A ROSTLINAMI..... | 9 |
| 5.1. VLIV INTERVALŮ AKTIVIT | 11 |
| 5.2. VYPLŇOVÁNÍ MEZER V ČASOVÉM NESOULADU DÍKY DRUHOVÉ ROZMANITOSTI..... | 12 |
| 5.2.1. <i>Různé reakce odlišných druhů</i> | <i>13</i> |
| 5.3. EFEKT KOMPETICE DRUHŮ | 14 |
| 5.4. ZÁVISLOST NA ZEMĚPISNÉ ŠÍŘCE A NADMOŘSKÉ VÝŠCE..... | 15 |
| 5.5. OTÁZKA EXISTENCE FENOLOGICKÉHO NESOULADU KVETENÍ ROSTLIN A AKTIVITY JEJICH OPYLOVAČŮ..... | 16 |
| 6. PROSTOROVÝ NESOULAD MEZI OPYLOVAČI A ROSTLINAMI..... | 18 |
| 7. VLIV EVOLUCE | 19 |
| 8. MOŽNÉ DŮSLEDKY | 21 |
| 9. ZÁVĚR | 21 |
| POUŽITÉ ZDROJE | 22 |

1. Úvod

Interakce mezi rostlinami a jejich opylovači jsou důležitou součástí a podmínkou ke správnému fungování celého ekosystému (Allen-Wardell a kol. 1998, Kearns a kol. 1998, Waser & Ollerton 2006, Klein a kol. 2007, Ollerton a kol. 2011). V současné době se velmi diskutuje téma o snižování počtu opylovačů, jejich diverzity a o objevujícím se nesouladu aktivit rostlin a opylovačů v důsledku globálních změn (Biesmeijer a kol. 2006, Thomson 2010, Pauw & Hawkins 2011). Fenologie rostlin (Bradley a kol. 1999, Abu-Asab a kol. 2001, Fitter & Fitter 2002, Miller-Rushing & Primack 2008) a opylovačů (Roy & Sparks 2000, Gordo & Sanz 2006, Doi a kol. 2008, Burkle a kol. 2013) se mění v závislosti na měnících se klimatických podmínkách. Výzkum problému rozkolu synchronizace interagujících druhů je zatím v začátcích. O toto téma se vědci začali zajímat právě z důvodu snižující se biodiverzity a postupného úpadku ekosystému. Je pravděpodobné, že jsou tyto důsledky úzce spojeny právě s globálními změnami, ale chybí mezičlánek, který by spojoval primární příčinu s konečným problémem. Otázkou je, zda zaměření se právě na časové posuny, je dobře zvolená cesta a zda je časový posun skutečně reálným a aktuálním problémem. Většina studií bere časový rozkol jako prokázaný fakt a zaměřuje se na způsoby, jak k němu dochází a co vše může způsobit, pokud by situace pokračovala dál beze změny.

Například Parmesan & Yohe (2003), Potts a kol. (2010a) a Burkle a kol. (2013) tvrdí, že změna klimatu je jedním z možných narušitelů interakcí rostlin a opylovačů, zejména ve vztahu ke klimaticky motivovaným časovým a prostorovým nesouladům mezi rostlinami a opylovači. Pokud tento problém existuje, bylo by dobré se mu naplno věnovat, abychom mohli předejít vymírání druhů rostlin a opylovačů.

Z ekologického hlediska zrychlení fenologie způsobené oteplováním vytváří nesoulad mezi rostlinami a hmyzími opylovači (DeLucia a kol. 2012). Toto tvrzení platí jen v některých případech, každý rostlinný a živočišný druh může reagovat na stejné podněty odlišně a s jinou intenzitou. Zároveň se nedá tento problém globalizovat, neboť v různých klimatických podmínkách je intenzita vlivu globálního oteplování na druhy různá. V této práci bych se chtěla dotknout základních možných globálních změn a jejich důsledků. Největší pozornost bych ráda věnovala změnám klimatu, konkrétně globálnímu oteplování a jeho vlivu na vztah mezi rostlinami a jejich opylovači.

V reakci na globální změny vykazují hmyzí opylovači posuny v načasování aktivity a různé fenologické modifikace zahrnující také změnu lokality, změny chování opylovačů, změny v morfologii rostlin a narušení atrakce opylovače. Změna potravní strategie, způsobu vyhledávání zdrojů a morfologie rostlin vede v některých případech k vytváření nových komunit a vztahů, jindy ke snížení, ale i zvýšení fitness, v ojedinělých případech může vést až k úplné extinkci druhů. Přesto, že se tato práce zaměřuje na nesoulad v načasování výskytu rostlin a opylovačů, bych ráda alespoň okrajově zmínila i výše uvedené změny v opylovací strategii.

1.1. Cíle této práce

Cílem této práce je rešerše informací o vztazích mezi rostlinami a opylovači se zaměřením na nesoulad načasování kvetení a výskytu opylovačů. Ráda bych se zaměřila zejména na následující otázky.

- Co je hlavním hybatelem změn ve fenologii druhů?
- Jsou některé druhy citlivější na klimatické změny než jiné?
- Reagují druhy v různých geografických regionech odlišně na různé klimatické vzory?
- Je míra odpovědi na klimatické změny silnější ve vyšších zeměpisných šířkách, jak se očekává díky výraznějšímu zvyšování teplot směrem k pólu?

- Jsou změny v načasování výskytu rostlin a opylovačů jen přirozenými meziročními výkyvy, nebo skutečně reálný trend? Má případný trend změn potenciál se zvětšovat?

2. Definice fenologie aktivit rostlin a opylovačů

Pokud se chceme zabývat určitým tématem, je nezbytné si ujasnit, jak jsou klíčové termíny chápány. Fenologie je velmi citlivým bioindikátorem pro změnu klimatických podmínek (Sherry a kol. 2007).

Fenologie rostlin je často kvantifikována viditelnými projevy životního cyklu. Vývojem v závislosti na lokálních podmínkách, určením doby nástupu a konce kvetení, délky kvetení, počtu vyprodukovaných květů a následně počtu plodů (Augsburger 1983, Rathcke & Lacey 1985, Neil & Wu 2006). Trendy v načasování vývojových fází rostlin, které přináší současná antropogenní globální změna klimatu, mohou mít zásadní dopad na produktivitu rostlin, konkurenci mezi rostlinnými druhy a interakce s heterotrofními organismy (Badeck a kol. 2004).

Fenologie hmyzu je většinou popisována nástupem vývoje a počátku aktivních stádií. Vývoj hmyzu začíná po nástupu kritického tepelného minima a zrychluje se přímo úměrně se zvyšující se teplotou, až končí diapauzou (Rebaudo & Rabhi 2018).

Pracovní skupina Mezinárodního biologického programu navrhla definici (Lieth 1974, Badeck a kol. 2004): „Fenologie je studium načasování opakujících se biologických událostí, příčin jejich načasování s ohledem na biotické a abiotické síly a vzájemného vztahu mezi fázemi stejného nebo odlišného druhu“.

Fenologická synchronie nastává „když se načasování vrcholného období konzumace opylovačů shoduje s maximálním požadavkem rostlin na návštěvy opylovačů“ (Singer & Parmesan 2010).

Na základě dobře známého kolísání s ročním průběhem klimatických vlivů, lze očekávat, že rostlinná fenologie bude jednou z nejnámavějších a snadno pozorovatelných vlastností v přírodě, které se mění v reakci na klima (Badeck a kol. 2004). Fenologické modely mohou být použity na předpověď načasování (Bentz a kol. 1991), rozšíření (Fand a kol. 2014), místo nejpravděpodobnějšího výskytu (Delatte a kol. 2009) a voltinismu hmyzu (Kroschel a kol. 2013). Fenologie každého jedince v každé populaci je stanovena geneticky a optimální fenologie závisí na klimatu a mezidruhových interakcích (Gilman a kol. 2011). Bylo prokázáno, že fenologie hraje klíčovou roli v uhlíkové bilanci suchozemských ekosystémů (Keeling a kol. 1996), ve zpětné vazbě vegetace na atmosférické změny (Schwartz & Crawford 2001), v míře konkurence rostlin a jejich opylovačů (Rathcke & Lacey 1985) a v plánování letů za účelem návštěvy květů (foraging) (Traidl-Hoffmann a kol. 2003).

3. Globální změny a jejich důsledky

Síly působící na načasování fenologických dějů zahrnují abiotické a biotické prvky. Dostupnost světla, živin, teplota a vlhkost jsou klíčové abiotické faktory, které mohou přímo či nepřímo omezit reprodukční období rostlin a jejich opylovačů (Rathcke & Lacey 1985). Biotické faktory jako konkurenční opylovači, introdukce nepůvodních druhů opylovačů či rostlin, patogeny a býložravci jsou také uznávány jako potenciální selektivní síly na načasování aktivit (Rathcke & Lacey 1985, Brody 1997). Kromě výše zmíněných bych ráda zmínila i ztrátu přirozeného prostředí, kterou způsobují například intenzifikace zemědělství, rozvoj agrikultury a urbanizace. Tyto tlaky, které se liší svou biotickou nebo abiotickou povahou a svými časoprostorovými měřítky, jsou ve studiích opylovačů a/nebo úbytku opylování zřídka zvažovány společně (González-Varo a kol. 2013). Všechny tyto faktory ovlivňují druhovou početnost lokálních společenstev, distribuci, fyziologii i morfologii. Důsledkem je narušení vzájemných vztahů, které mohou vést až k lokální extinkci.

Klimatickými změnami, které jsou považovány za nejzásadnější hybatele načasování výskytu a iniciace aktivit organismů, jsou fotoperioda, teplota, tání sněhové pokrývky a půdní vlhkost. Tyto faktory byly uznány jako hlavní environmentální spouštěče pro zahájení aktivity rostlin a hmyzu (Rathcke & Lacey 1985). Ačkoli fenologii většinou ovlivňuje mnoho dalších podnětů z okolního prostředí (Rathcke & Lacey 1985, Friedel a kol. 1993, Bowers & Dimmitt 1994), většina studií se zaměřila právě na ty základní.

3.1. Introdukce exotických druhů

Introdukce exotických druhů je jednou z příčin změn ekologických vztahů mezi organismy. K introdukci může dojít vlivem člověka, například cestováním, cíleným vysazením druhu a podobně, nebo samovolnou migrací, například za potravou nebo lepšími podmínkami. Exotické druhy představují konkurenci pro druhy původní a pokud je konkurence silná, nutí původní druhy ke změně potravní strategie nebo dokonce ke změně fenologie. Původní druh tak může nejen migrovat, ale postupně posouvat svou fenologii do období, kdy má konkurent aktivní období před sebou či za sebou a tím se dostat do období se slabší konkurencí (viz kapitola „Kompetice druhů“).

Nejvíce informací máme z pozorování dopadu introdukce exotických včel na původní druhy včel. Exotickými druhy se myslí jakékoli nepůvodní, například i domestikované včely medonosné, které se dostanou do prostředí, kde se nikdy nevyskytovaly. Exotické druhy soupeří s původními o zdroje, což vede k narušení tradičního chodu ekosystému (Thomson 2006).

Z experimentu D. M. Thomsonové (2006) je patrný vliv exotických včel na původní solitérní včely, které kvůli soupeření o zdroje začaly využívat jiných druhů rostlin. V tomto pozorování ale pokles hustoty populace solitérních včel nebyl zaznamenán. Změny v populaci ovšem závisejí na mnoha faktorech, zejména na síle konkurence (početnosti konkurenta) a stavu flóry, dále na načasování aktivity konkurentů, vlhkosti půdy a ovzduší, stavu živin v půdě, hojnosti alternativních zdrojů a podobně. Pokud se omezený druh dokáže přeorientovat na alternativní zdroj, nehrozí mu pokles početnosti populace.

Ve výzkumu Tylianakise (2013) bylo vyzpozorováno, že původní druhy a jejich rozmanitost je pro rostliny přínosnější než opylování jedním exotickým nepůvodním druhem. Procento květin, které produkovaly plody, bylo poměrně nízké, když byly květy navštěvovány včelami medonosnými, a zvýšená návštěvnost včel pouze zvýšila produkci plodů ve 14 % sledovaných společenstev. Naopak nárůst produkce plodů sledovaných rostlin po opylování původním hmyzem byl dvakrát větší než produkce po opylování pouze včelou medonosnou, zároveň byly rostliny navštěvované původním volně žijícím hmyzem v produkci konzistentnější.

Ke změnám v populacích rostlin a opylovačů a jejich vztazích dochází i z důvodu introdukce exotických nepůvodních rostlin. V experimentu Kaiser-Bunburyho a kol. (2010), kde došlo k odstranění nepůvodních rostlin, se prokázalo, že se po zákroku zvýšil počet druhů opylovačů o 20 % a zvýšila se produkce plodů původních rostlin. Ovšem žádné závěry nebyly stanoveny kvůli nedostatku opakování pozorování.

3.2. Změny a ztráty přirozeného prostředí

Obecně je známo, že změna prostředí například na ornou půdu mění složení a početnost opylovačů. Například z více než osmdesáti-letého pozorování (Senapathi a kol. 2015) byl zjištěn pokles početnosti druhů včel a vos v Británii v důsledku změny jejich přirozeného prostředí na zemědělsky využívanou půdu. Globální analýza ukázala silný negativní dopad intenzifikace zemědělství a izolace od přirozených habitatů. Specializovaní opylovači jsou citlivější na změny prostředí, druhy hnízdící pod zemí trpí zejména na obdělávání půdy. Studie stejně tak ukázala, že sociální včely jsou náchylnější na disturbance než solitérní. U druhu, který takovou disturbance ustojí, dochází k rozvíjení schopnosti

hledat zdroje ve větších vzdálenostech. Vlivem měnicí se krajiny a intenzifikace zemědělství se mění chování opylovačů ve smyslu hledání alternativních zdrojů, jejich druhové složení v dané lokalitě, potravní a opylovací strategie a migrace. S přeměnou krajiny na úrodnou ornou půdu se zvyšuje zastoupení obilnin, které jsou anemogamní, tudíž nepotřebují ke svému rozšiřování opylovače a ti přicházejí o potravu. Následně buď migrují, nebo hynou (Senapathi a kol. 2015). Migrace pak opět způsobuje konkurenci na nové lokalitě.

3.3. Urbanizace – změna mikroklimatu

Existující literatura zabývající se fenologií kvetení v městském prostředí naznačuje, že rostliny kvetoucí z kraje jara v různých ekosystémech v Severní Americe, Evropě a Číně mají tendenci kvést dříve ve městě než v okolním neurbanizovaném prostředí. Kromě toho efeméry (jednoleté rostliny), rostliny kvetoucí za časného jara a hmyzem opylované rostliny v těchto prostředích bývají citlivější než trvalky, rostliny středního nebo pozdního jarního období a větrem opylované rostliny (Penuelas & Filella 2001, Sparks & Menzel 2002, Walther a kol. 2002, Schwartz 2003, Badeck a kol. 2004).

Terénní pozorování prováděná v celé řadě městských stanovištích i ve volné přírodě ukazují pokrok ve fenologii kvetení a iniciaci zelenání rostlin v městských oblastech v rámci několika dnů do několika týdnů ve srovnání s okolním venkovským prostředím (Roetzer a kol. 2000, Fitter & Fitter 2002, White a kol. 2002, Ziska a kol. 2003, Zhang a kol. 2004). Tyto výsledky jsou patrné jak u efemér, tak u trvalek. Ne všechny rostliny však reagují stejně. Rostliny kvetoucí za časného jara vykazují větší pokrok než ty, které iniciují kvetení v průběhu středního nebo pozdního jara (Fitter & Fitter 2002). Rostliny opylované živočichy navíc vykazují větší pokrok než rostliny opylované větrem (Fitter & Fitter 2002). Ze současné literatury není jasné, zda stejný vzorec platí v městských oblastech nacházejících se v různých biomech nebo ekosystémových oblastech. Stávající studie pouze rozlišují mezi městskými a venkovskými oblastmi, aniž by zkoumaly jemnější prostorové nebo časové měřítko (Neil & Wu 2006).

Studie fenologie v městských oblastech Anglie, některých evropských hlavních městech a v Bostonu demonstruje historický trend dřívějšího načasování kvetení za posledních 50–100 let (Roetzer a kol. 2000, Fitter & Fitter 2002, Hepper 2003, Primack a kol. 2004). Rozdíl v načasování kvetení mezi rostlinami rostoucími v městské zástavbě a ve venkovských oblastech byl pozorován ve Spojených státech, Evropě i Asii (Roetzer a kol. 2000, White a kol. 2002, Ziska a kol. 2003, Zhang a kol. 2004). Výsledná data ukázala, že vegetace ve městech zelenala o 4–9 dní dříve a iniciovala dormanci o 2–16 dní později než v okolních méně osídlených oblastech. To by mohlo znamenat větší produkci semen a dosahování větších rozměrů. White a kol. (2002) pozorovali prodloužení vegetačního období o 7–8 dní v hustě osídlených oblastech na východě Spojených států (buď v důsledku brzké iniciace aktivity nebo pozdního nástupu dormance). Ziska a kol. (2003) studovali ambrozii v Marylandu a zjistili, že čím blíže se nachází centru, tím dřív se začíná zelenat a růst.

Jednou z hlavních příčin výraznějších změn urbanizovaných oblastí je vyšší teplota ve městech než v řídkěji zastavěném a osídleném okolí. Jedná se o efekt, kterému se říká efekt městského tepelného ostrova. Vlhkost, koncentrace CO₂, těkavé organické sloučeniny, fotoperioda a ultrafialové záření mohou také způsobit změny ve fenologii kvetení, i když jejich význam je stále kontroverzní (Neil & Wu 2006). Přestože vliv fotoperiody na fenologii rostlin je znám (Deen a kol. 1998, Yan & Wallace 1998, Borchert & Rivera 2001, Franklin & Whitelam 2004), neexistují žádné studie, které by se zabývaly možným vlivem urbanizace na délku denní periody, kdy mohou rostliny vstřebávat sluneční světlo.

Erhardt & Rusterholz (1997) sledovali vliv koncentrace CO₂ ve městech a nepozorovali žádný vliv na brzké nebo zpožděné kvetení nebo na počet květů. Nicméně se vedou spory o tom, jak velká

koncentrace kvetení neovlivňuje a jak vysoká už ano a zda to není druhově specifické (Badeck a kol. 2004).

V neposlední řadě je nutné zmínit, že urbanizované oblasti jsou značně segmentované, tudíž má rostlina omezený prostor a v některých případech může být i naprosto izolována. Změny ve fenologii rostlin v důsledku urbanizačních tlaků by mohly radikálně změnit populační dynamiku rostlinných druhů, snížit produkci semen (Rathcke & Lacey 1985, Santandreu & Lloret 1999) a ovlivnit genetickou variabilitu (Fitter & Fitter 2002, Hendry & Day 2005). Na druhou stranu, vzhledem k tomu, že změny v kvetoucí fenologii nejsou stejné pro každou rostlinu, je možné i zvýšené překrývání dob kvetení (Fitter & Fitter 2002). Zvýšená synchronizace kvetení mezi různými kultivary, poddruhy a druhy stejného rodu může mít za následek zvýšenou hybridizaci a tím i genetickou variabilitu (Neil & Wu 2006). To by mohlo být výhodné pro opylovače, protože pak mají větší diverzitu zdrojů.

Zatímco předchozí důkazy ukázaly, že rostlinná fenologie má tendenci se v městských oblastech rozvíjet, o jejích účincích na fenologii opylovačů je známo jen málo (Neil & Wu 2006). Kvetení rostlin prokázalo silnou reakci na urbanizaci na komunitní úrovni s nápadným pokrokem vrcholu kvetení v lokalitách s vysokou urbanizací. Naopak, komunity opylovačů nevykazovaly žádný zřetelný posun své letové fenologie, nebyla pozorována změna v hojnosti, ani rozmanitosti (Fisogni a kol. 2020). Zároveň se urbanizace nemusí některých opylovačů vůbec dotknout, protože mohou mít svá hnízda mimo města a do menších měst pouze dolétávat.

Výsledky ukazují, že fenologie rostlinných a hmyzích společenstev mohou reagovat různě za stejných urbanizačních podmínek. Tyto asymetrické reakce mohou být hnací silou modifikací ve struktuře sítí vztahů mezi rostlinami a opylovači a potenciálně negativně ovlivnit zdatnost obou mutualistických partnerů (Neil & Wu 2006).

Nedávné práce zaměřené na fenologii opylovačů v městském prostředí navíc porovnávají krajně kontrastní krajiny, jako jsou přírodní, zemědělské a městské oblasti (Leong a kol. 2016, Harrison a kol. 2018), ale ne městské oblasti mezi sebou.

Celosvětový podíl městských oblastí během minulého století dramaticky vzrostl a předpokládá se, že v příštích desetiletích dále poroste. Předpověď je taková, že urbanizace bude v budoucnu intenzivnější než dnes (McDonald a kol. 2008). Zajímavými otázkami je, zda se bude situace vyvíjet stejným směrem a rostliny budou svou aktivitu dál prodlužovat nebo zda bude dosaženo prahové teploty.

3.4. Globální změny klimatu

Změny klimatu neznamenají pouze zvýšení teploty. Obecný termín „globální změna klimatu“ by měl být chápán jako přestavba planetárního ekologického klimatického systému a ekosystémů nižších úrovní (Andreyev & Popova 2012).

Nejzávažnější globální změnou spjatou s časovým nesouladem opylovačů s rostlinami je globální oteplování, kvůli kterému dochází k dřívějšímu nástupu jarních teplot zejména v mírném pásmu. V letech s teplejšími jarními teplotami se ve většině případů organismy stávají aktivními dříve, což je skutečnost, o které se často diskutuje v souvislosti s globálními klimatickými změnami (Walther a kol. 2002, Bartomeus a kol. 2011). Na začátku 20. století bylo poukázáno na vztah mezi vývojem hmyzu a změnami teplot a teplota se ukázala být potenciálním faktorem, který zásadně ovlivňuje vývoj hmyzu (Rebaudo & Rabhi 2018). S globálním oteplováním úzce souvisí načasování tání sněhové pokrývky, vlhkost půdy a výpar. Živočišné druhy reagují na různé klimatické podněty, které jim pomáhají rozpoznat vhodnou dobu k zahájení reprodukce. Klimatické změny vedou ke změně načasování těchto podnětů a tím ke změně fenologie druhu. Každý druh reaguje odlišně, tudíž se jejich aktivity mohou časově různit a míjet se a tím nabourávají mutualistické vztahy (Renner & Zohner 2018).

Dalšími změnami pak jsou zvýšená koncentrace oxidu uhličitého a nedostatek srážek. Ty také ovlivňují mechanismus opylování, ale teplota je v souvislosti s časovým posunem považována za zásadní (Forrest 2015). V experimentu Sherryho a kol. (2007) konaném v severoamerických prériích byly nasimulovány různé podmínky a ukázalo se, že rostliny reagovaly stejně v případě zvýšené teploty a srážek jako za podmínek, kdy byla zvýšená pouze teplota. Dalo by se říci, že teplota má zásadní vliv na fenologii kvetení a tvorbu plodů a srážky jsou zanedbatelné. Toto tvrzení ovšem nelze globalizovat, platí pouze v severoamerických prériích a pro studované druhy. Maximálně by se dalo tvrdit, že platí také v oblastech s podobnými podnebnými podmínkami a pro příbuzné druhy.

Ve studii J. Straky a kol. (2014), která byla zaměřena na včely, bylo vypořádáno, že jedinci aktivní během teplých a/nebo vlhkých dnů žili déle, přičemž srážky byly důležitějším určovatelem délky života než teplota. Z článku je zároveň patrné, že v teplejších, případně vlhčích letech včely vylétují dříve. Je tedy méně pravděpodobné, že by se s hostitelskými rostlinami minuly. Vliv teploty se ukázal jako méně významný než srážky, ale ukazuje se, že včely mají preferované teplotní optimum (pískorypka potulná, *Andrena vaga*), nebo jim vyšší teplota vyhovuje víc než nižší (pelonoska hluchavková, *Anthophora plumipes*). Přesto měly zvýšené teploty negativní vliv na aktivitu včel. Tato data opět nelze zobecnit a globalizovat. Spíše to vypovídá o biologii konkrétních druhů.

3.4.1. Definice globálního oteplování

Globální oteplování je pojem, který odráží vliv lidské aktivity na klima, zejména spalování fosilních paliv a intenzivní odlesňování, což způsobuje vypouštění emisí do ovzduší, známých jako „skleníkové plyny“, ze kterých je nejzásadnější oxid uhličitý. Tyto plyny pohlcují infračervené záření vyzařované zemským povrchem a působí jako příkrývka nad povrchem, která jej udržuje teplejší, než by za normálních okolností byl. S tímto oteplováním jsou spojeny změny klimatu. Švédský chemik Svante Arrhenius v roce 1896 vypočítal účinek zvyšování koncentrací skleníkových plynů a odhadl, že zdvojnásobení koncentrace oxidu uhličitého by zvýšilo celosvětovou průměrnou teplotu o 5–6 °C. Tento odhad není příliš daleko od dnešní reality (Houghton 2005).

3.4.2. Zvýšené teploty, zvýšené koncentrace oxidu uhličitého a snížené srážky – morfologické a chemické změny

Vzhledem k tomu, že fenologie kvetení a tvorby plodů rostlin je citlivá na environmentální podněty, jako je teplota a vlhkost, změna klimatu pravděpodobně změní vzorce reprodukční fenologie na úrovni společenství. Úspěšnost mechanismu opylování závisí na množství a nutriční hodnotě nektaru a pylu a morfologickém uzpůsobení rostliny pro opylovače, zejména morfologie květu (Sherry a kol. 2007). Typické je například uzpůsobení okvětního lístku jako podpory pro opylovače, na kterou si mohou sednout, nebo okvěti přizpůsobené opylovačům s dlouhým sosáčkem, které zároveň zamezuje přístupu zlodějům nektaru, a podobně. Přesně tyto aspekty teplota, koncentrace CO₂ a vlhkost silně ovlivňují. Nelze ale tyto faktory chápat odděleně, všechny se sebou úzce souvisí a navazují na sebe.

- Zvýšené teploty

Ukázalo se, že zvyšující se průměrné teploty ovlivňují velikost těla u mnoha organismů a může dojít k takovému zmenšení květů rostlin, že se opylovač ke zdroji ani nedostane. Kromě toho může zvýšení teploty ovlivnit chování opylovače při hledání potravy, atraktivitu rostliny i kvalitu a množství rostlinných zdrojů (Gilman a kol. 2011). Zvýšené teploty mohou navíc způsobit fyziologická omezení aktivity opylovačů (Scaven & Rafferty 2013, Hamblin a kol. 2017), potenciálně modifikují jejich způsoby hledání potravy a snižují vzdálenost jejich letů za potravou s negativními důsledky na tok pylu ve větším měřítku. Teplota je hlavním hybatelem klíčových funkcí hmyzu, jako je přežití, rozmnožování, migrace a vývoj (Rebaudo & Rabhi 2018).

- Snížené množství srážek a snížená vlhkost

Výpar a snížená vlhkost jsou úzce spojeny s teplotou (Chen a kol. 2015). Sacharov (1930) a Payne (1929) označili teplotu za nejdůležitějšího hybatele, který ovlivňuje vývoj organismů, ale poukázali i na důležitost vlhkosti v souvislosti s morfologií a nutriční kvalitou rostlin (Rebaudo & Rabhi 2018). Sucho způsobuje zmenšení reprodukčních orgánů rostliny, nedostatek srážek a zvýšené teploty mohou snížit produkci nektaru omezenou dostupností vody, zvýšeným výparem nebo zkrácením délky života rostlin (Hoover a kol. 2012, Wolkovich a kol. 2012).

V experimentu Sherryho a kol. (2007) reagovala biomasa rostlin jak na oteplení, tak na srážky, ale zvýšené srážky nevedly k významným změnám ve fenologii načasování aktivit. Ve studii Ilera a kol. (2013), která se zaměřovala na pestřenky a jejich hostitelské rostliny, byl vliv srážek na ukončení kvetení zanedbatelný. Konec aktivity studovaných pestřenek nastal dříve se zvýšením průměrných denních teplot a se snížením srážek. To by mohlo znamenat, že snížené srážky mírně urychlují ukončení aktivity pestřenek, pokud průměrné denní teploty nejsou zvýšené. V těchto studiích se tedy nezaznamenal výrazný vliv srážek na fenologii načasování aktivit rostlin a opylovačů, ale jejich vliv na biomasu rostlin je značný.

- Zvýšená koncentrace CO₂

Rostliny rostoucí ve zvýšené koncentraci oxidu uhličitého mohou mít modifikované vlastnosti reprodukčních orgánů, například nedostatek nektaru či sníženou koncentraci pylového proteinu, což může ovlivnit fitness opylovače. V experimentu Hoovera a kol. (2012), kde byli čmeláci (*Bombus terrestris*) krmeni syntetickým nektarem, který měl simulovat nektar z rostliny rostoucí v prostředí s vyšší koncentrací oxidu uhličitého, vykazovali zástupci *Bombus terrestris* kratší délku života. Nedostatek nektaru a proteinu implikuje nedostatek potravy, což může mít za následek snížení početnosti populace. V další populaci situace vede ke snížení frekvence opylování, to ke snížení počtu semen a tím i hustoty populace rostlin. Zvýšený CO₂ obvykle zvyšuje koncentraci sacharidů v listech a v kombinaci se zvýšenou teplotou snižuje obsah dusíku. Tyto změny společně snižují nutriční hodnotu a způsobují, že někteří býložravci konzumují více listů, aby uspokojili své nutriční potřeby. Takto pozměněné vztahy vedou v některých případech ke zničujícím ztrátám plodin a v jiných případech usnadňují zemědělskou produkci díky zvýšené intenzitě opylování (snížená nutriční hodnota pylu vede k častějšímu sběru). V případě býložravého hmyzu mohou změny jak ve fyziologii, tak ve fenologii rostlin výrazně ovlivnit fitness hmyzu, protože se snižuje dostupnost rostlinných zdrojů, které byl hmyz schopen využívat a snížila se i jeho nutriční hodnota. Polyfágní druhy nebo ty, které nedávno prošly hostitelskou změnou (Pateman a kol. 2012) nejsou omezeny hostitelským rozsahem, a jsou tak schopny expandovat v rámci svého teplotního optima. Tato polyfagie může hmyzu umožnit sledovat měnící se klima a přecházet na nové rostlinné zdroje, dokonce i za nimi migrovat (DeLucia a kol. 2012).

S globálními změnami přichází také změna chemické signalizace. Nové studie podporují teorii, že zvýšená koncentrace CO₂ mění chemickou obranu převážně modifikací hormonální signalizace. Objevující se údaje naznačují, že vystavení zvýšené koncentraci CO₂ nebo vysokým teplotám moduluje hormonální signály. Zároveň byly pozorovány rozdílné odpovědi amenzálů (druhy žijící na stejné lokalitě s inhibítorem, jejichž růst a rozmnožování je metabolity inhibitora brzděn) na chemikálie vypouštěné inhibitory v případě aleopatie (DeLucia a kol. 2012). Porozumění toho, jak zvýšená koncentrace CO₂ a teplota ovlivňují hormonální signalizaci, výrazně posílí schopnost předvídat změny v aleopatii a ve vztazích mezi rostlinami a býložravým hmyzem.

3.4.3. Globální změny – časové a prostorové změny

Nesoulad interakcí mezi rostlinami a opylovači může nastat v důsledku sníženého společného výskytu interagujících partnerů na společném stanovišti. Tento nesoulad výskytu může být časový nebo

prostorový. Prostorový nesoulad spočívá hlavně v migraci druhů kvůli oteplení latitudinálně či altitudinálně. Největší pozornost je věnována časovému posunu mezi aktivitami rostlin a opylovačů. Tyto neshody mohou být způsobeny změnou období kvetení rostliny a/nebo fenologie opylovače, která může být buď předčasná nebo opožděná. Byly pozorovány fenologické změny při navýšení průměrných teplot v různých lokalitách nezávisle na sobě, ale s různými průběhy.

Je známo, že teplota má charakteristický vliv na přežití a vývoj různých larválních stádií hmyzu (Dixon a kol. 2009). Má fyziologické účinky na zimní diapauzu a tím může významně měnit fenologii druhů hmyzu (Forister & Shapiro 2003, Graham-Taylor a kol. 2009, Altermatt 2010, Sgolastra a kol. 2010). U druhů žijících v mírném pásmu je iniciace diapauzy hmyzu ovlivňována zejména fotoperiodou, která je na rozdíl od teploty invariantní a není ovlivněna lidskou činností (Springer & Ward 2007). Většinou ale fotoperioda určuje časovou fenologii v závislosti na teplotě. Ideální fotoperioda přichází po nějakém teplotním šoku či prahové teplotě a společně s ní plní funkci fenologického spouštěče (Springer & Ward 2007). Kratší fotoperioda vede k zahájení diapauzy larev hmyzu na podzim nebo v zimě, která je ukončena na jaře po vernalizaci (dostatečně dlouhém vystavení příznivým teplotám). Zvýšená teplota pak reguluje vývoj a načasování dosažení dospělosti (Tauber & Tauber 1976, Bale a kol. 2002, Denlinger 2002, Bosch & Kemp 2003, White a kol. 2009, Forrest & Thomson 2011). Řídí výskyt dospělých jedinců hmyzu v jarním období. Se zvýšenými teplotami se urychluje iniciace aktivity hmyzu i dospívání (Sparks & Yates 1997, Gordo & Sanz 2006, Ellwood a kol. 2012).

Kromě teploty a fotoperiody hrají důležitou roli i srážky a vlhkost, které se podílejí na změnách fenologie rostlin i opylovačů (Forister & Shapiro 2003, Graham-Taylor a kol. 2009). S měnícími se teplotami úzce souvisí doba a rychlost tání sněhu, který ovlivňuje zejména zahájení kvetení rostlin, ale i aktivitu hmyzu ve vysokých zeměpisných šířkách a nadmořských výškách (Høye & Forchhammer 2008). Peñuelas a kol. (2004) poukázali na to, že mnoho studií zanedbává vliv vlhkosti půdy a sami pozorovali zpožděné kvetení u rostlin s nedostatkem vlhkosti. Vlhkost může ovlivnit fenologii kvetení některých rostlin, zejména jako sekundární spouštěč (Pavón & Briones 2001), i když mechanismus ještě není zcela jasný. Tauber a kol. (1998) poznamenal, že se vliv vlhkosti na život hmyzu podceňuje a nevěnuje se mu patřičná pozornost.

Díky velkému množství druhů, které lze označit za opylovače, máme nejvíce studií souvisejících s globálními změnami a reakcemi na ně právě zaměřených na hmyz. Z těchto hmyzích opylovačů jsou právě včely klíčovým druhem, který opyluje jak zemědělské rostliny, tak rostliny rostoucí ve volné přírodě a využívá široké spektrum zdrojů, a právě proto je valná většina studií zaměřena na vztahy včel s jejich hostitelskými rostlinami. Jejich fitness je určena nejen globálními změnami ovlivňujícími přímo je, ale také změnami vyvíjejícími tlak na rostliny. Studie, které sledují interakce včel a rostlin ve stejné oblasti využívají historického souboru dat a porovnávají je se současným stavem. Detekují snížení interakcí a přisuzují ho migraci druhů a časovému posunu zahájení aktivit.

Studie Burkleho a kol. (2013) zjistila, že ze ztracených interakcí, které nebyly způsobeny extinkcí opylovačů, bylo 41 % způsobeno nedostatkem prostorové koexistence a 53 % nedostatkem souladu v načasování. Nebylo ale zjištěno, do jaké míry lze tyto posuny přičíst klimatickým změnám.

Je těžké sledovat jednotlivé odpovědi rostlin na změny klimatu a jejich konkrétní vlivy na opylovače. Obtížně se simuluje jedna změna samostatně, stejně tak jako se těžko pozoruje jedna konkrétní odpověď a k tomu i její konkrétní vliv na opylovače, kteří se pohybují i mimo pozorovanou lokalitu (Gérard a kol. 2020).

4. Voltinismus

Globální oteplení klimatu umožňuje některým druhům hmyzu zvýšit počet generací za rok, tzv. voltinismus. Znamená to zvýšení počtu opylovačů, frekvence opylování, ale zároveň i zvýšení počtu býložravého hmyzu a tím okusu rostlin ve společenstvech (DeLucia a kol. 2012). Býložravé druhy hmyzu obvykle reagují na zvyšující se teploty zrychlením vývoje, zvýšením reprodukčního potenciálu, úspěšnosti přežití zimy a počtu generací během sezóny (Ayres & Lombardero 2000). Existují multivoltinní druhy pestřenek (Stubbs & Falk 2002), u kterých klimatické změny, jako například dřívější doba tání sněhu, mohou zvýšit počet ročních generací (Liebhold & Tobin 2008). V mnoha případech se vývoj druhů hmyzu určuje spíše fakultativně než genetickým naprogramováním (Solbreck & Sillén-Tullberg 1981), tzn. určení pomocí změn prostředí je silnější než genetická predikce. Altermatt (2010) zkoumal více než 150 let záznamů o voltinismu druhů motýlů ve střední Evropě a zjistil, že podstatná část z 263 multivoltinních druhů vykazuje stabilní nárůst počtu generací po roce 1980.

Z pohledu rostlin může zvýšený počet generací herbivorů způsobit nebývalé ztráty biomasy v průběhu jedné sezóny. Opakovaná zvýšená míra býložravosti v důsledku oteplení může být zvláště škodlivá pro jehličnany, ze kterých valná většina není opadavá, tudíž nemá takovou schopnost obnovy listů. Zvýšení četnosti a intenzity poškození lesů hmyzem může potenciálně urychlit globální změny, protože velké množství uhlíku uloženého ve dřevě se rozkládá a uvolňuje do atmosféry (Hicke a kol. 2012).

S ohledem na rychlost vývoje zvyšující v důsledku globálních změn míru voltinismu je pravděpodobné, že opakované ataky býložravců budou v budoucnu častější a bude docházet k fyziologickým ztrátám rostlin. Na druhou stranu se díky zvyšování generací zvýší početnost opylovačů. Otázkou je, zda pro ně bude dostatek zdrojů.

Empirické důkazy naznačují, že fenologie efemerních rostlin (jednoletých rostlin) může být změnou klimatu ovlivněna silněji než fenologie trvalek (Fitter & Fitter 2002). Univoltinní opylovači, kteří zahrnují některé dvoukřídlé, motýly a solitérní včely (Pellmyr & Thompson 1992, Peat a kol. 2005, Biesmeijer a kol. 2006) mohou být náchylnější ke změnám životního prostředí než multivoltinní druhy (Biesmeijer a kol. 2006).

5. Časový nesoulad mezi opylovači a rostlinami

Činnost rostlin a hmyzu je často koordinována v čase. Opylovači se objevují právě ve chvíli, kdy jsou rostliny připraveny k opylování. Larvy hmyzu krmící se pylem vstupují do klidového stavu (diapauzy) v podobnou dobu, kdy u jejich hostitelské rostliny dochází k senescenci. Události, které přeruší dormanci a iniciují růst a reprodukční vývoj rostlin a opylovačů, se nazývají fenologické spouštěče (Bowers & Dimmitt 1994).

Existují smíšené empirické důkazy, že fenologie rostlin se skutečně může vyvíjet v reakci na změnu klimatu (Kochmer & Handel 1986, Etterson & Shaw 2001, Burgess a kol. 2007, Franks a kol. 2007), a existují určité důkazy, že hmyz se může vyvíjet v reakci na změny ve fenologii hostitelské rostliny (van Asch a kol. 2007). Synchronizace mezi rostlinami a hmyzem je vzájemně omezována nejen jejich ekologickými a evolučními vztahy. Stoupající koncentrace CO₂ v atmosféře, snížené srážky a zejména zvyšování globálních teplot mění současnou synchronizaci tím, že posouvají fenologii různými směry a s různou intenzitou. Toto narušení zvyšuje asynchronii a v důsledku toho roste počet interakcí rostlin a hmyzu, které lze charakterizovat jako ekologicky neslučitelné (Wolkovich a kol. 2012).

Časový rozkol mezi mutualisty se projevuje změnou v načasování kvetení rostliny a změnou fenologie opylovače. V souvislosti s aktuálním globálním oteplováním se setkáváme s dřívějším nástupem jarních teplot. Reprodukční úspěch rostlin se může u populací lišit v závislosti na tom, kdy začínají kvést (např. Augspurger 1981, Schmitt 1983, Dieringer 1991, Ehrlén & Münzbergová 2009). Rostliny, které kvetou před nebo po klimaticky stanoveném optimálním datu kvetení, dosahují nižší míry kvetení a tvoří nižší počty květů (Moss 1971, Chaikiattiyos a kol. 1994, Morrison & Stewart 2002). Posuny v načasování aktivit rostlin mohou vystavit druhy novým abiotickým a biotickým prostředím a tyto složky mohou interagovat a určit úspěšnost reprodukce. Květy rostlin, které kvetou velmi brzy, mohou být například zranitelnější vůči mrazům (Inouye 2008), a také mohou trpět na sníženou dostupnost opylovačů (Kudo & Ida 2013), zatímco rostliny, které kvetou později, mohou být náchylné k vysychání (Giménez-Benavides a kol. 2007).

Ve dvacetiletém výzkumu v Colorado Mountains (Iler a kol. 2013) bylo zjištěno, že denní teploty a srážky nejlépe predikovaly načasování a délku výskytu pestřenek, zatímco tání sněhu a denní teploty byly nejlepšími prediktory kvetení jejich hostitelských rostlin. Iniciační kvetení se dostavila dříve než první dny výskytu pestřenek v závislosti na dřívějším tání sněhu a zvyšujících se teplotách. Zvýšené hodnoty průměrných denních teplot způsobují dřívější dosažení prahové teploty pro vývoj a iniciaci aktivit. Pokud prahová hodnota stoupne, rostliny začnou dříve kvést, a tudíž může docházet i k dřívější senescenci. Zároveň sníh roztaje dříve a rychleji, voda se nerovnoměrně vsákne, začne se vypařovat dříve a z důvodu zvýšených teplot i rychleji a půda je dříve vysušená.

Oba kooperující druhy, pestřenky i jejich hostitelské rostliny, byly aktivní po delší dobu, pokud sníh roztával dříve než obvykle. Přestože v důsledku dřívějšího tání sněhu docházelo k dřívějším konci aktivit rostlin i opylovačů, nebyl posun tak výrazný jako posun iniciací aktivit do dřívějších dat, proto se doba společného výskytu prodloužila. Důležité je zmínit, že všechny popsání změny se udály v zanedbatelné míře, tudíž ani posuny nemají významný dopad na interakce. Změn mezi lety nastalo minimálně a ve většině případů se jednalo právě o posun data tání sněhu, které způsobilo delší překrytí aktivit. Pokud se v nějakém roce tání zpozdilo, překryv se zmenšil (Iler a kol. 2013).

Dlouhodobé údaje z globálních terénních výzkumů ukazují, že fenologie rostlin kvetoucích před vrcholným létem byla na jaře průměrně pokročilá do dřívějších dat o 2–3 dny. Fenologie rostlin, které kvetly po vrcholném období léta byla na podzim prodloužená o 0,3–1,6 dne (Parmesan & Yohe 2003, Root a kol. 2003, Myneni a kol. 1997, Slayback a kol. 2003) za dekádu v posledních třiceti až osmdesáti letech, což vedlo k prodloužení vegetačního období, docházelo k dřívějším kvetení na začátku jara a k pozdější senescenci poslední kohorty. Vlivem posunu fenologií ke krajním mezím vegetačního období byly jejich reprodukční fáze odděleny a vytvořila se tak reprodukční mezera, která by mohla v polovině léta vytvořit prostor pro tepelně snášenlivé druhy, což může vést k invazi nepůvodních druhů.

Z experimentálního výzkumu v prériích v Severní Americe (Sherry a kol. 2007) se prokázalo, že dochází k pokroku fenologie kvetení oběma směry (docházelo jak k dřívější iniciaci, tak ke zpoždění zahájení aktivit). Variace odpovědí různých druhů na oteplování způsobily zkrácení nebo prodloužení jejich reprodukčních období, změnilo míru překryvu jejich reprodukčních fází a vytvořili alternativní možnosti pro budoucí teplejší podnebí. Existují důkazy o tom, že rostlinné druhy, které vykazují pokročilou fenologii si vedou lépe z hlediska reprodukčních a vegetativních vlastností než rostliny s opožděnou fenologií (Cleland a kol. 2012). Například ve studii J. Straky a kol. (2014), která se zabývá včelami z čeledi pískorpkovitých a včelovitých, se ukázalo, že včely, které se objevovaly v období blíže ke konci sezóny (kritický časový horizont), žily kratší dobu než jedinci, kteří se objevovali dříve. První aktivní den je proměnná, u které bylo zjištěno, že má silný vliv na délku života (Straka a kol. 2014).

Studie zaměřující se na medvědice (*Arctostaphylos pungens*) (Rafferty a kol. 2015) v nižších horských oblastech v severovýchodní Arizoně zjistila, že iniciace kvetení se u medvědice překvapivě zpozdila na rozdíl od ostatních druhů rostlin. Zpoždění tvorby květů je pravděpodobně způsobeno reakcí na pozdější zimní deště, které se z konce zimního období posunuly na přelom zimy a jara (Crimmins a kol. 2010). Zároveň se doba kvetení medvědice zkrátila. Tento druh tak může poskytnout neobvyklý pohled na důsledky změn fenologie, která je většinou studována v kontextu posunů ve směru k brzké iniciaci aktivit. Produkce plodů pozitivně souvisela s návštěvností opylovačů, ale klesala s pozdějšími daty produkce květů a s kratší dobou kvetení. Tyto vzorce naznačují, že pokud se kvetení medvědice bude i nadále posouvat do pozdějších dat, může se její doba kvetení zkrátit, což bude mít za následek snížení dostupnosti florálních zdrojů pro opylovače a snížení reprodukce. Tyto výsledky poukazují na negativní účinky opožděné fenologie na reprodukci. Studie (Rafferty a kol. 2015) nenašla dostatečné důkazy o nesouladu mezi nástupem kvetení a návštěvami hmyzu. Očekávalo se, že nesoulad bude způsobený tím, že opylovači, kteří se probouzejí na začátku jara, se probudí dřív, než začne kvést zpožděná medvědice a vrchol kvetení se mine s nejvyšší aktivitou opylovačů.

Rostliny, které kvetou dříve či později než obvykle, se mohou částečně mýjet s dobou aktivity opylovačů, míra opylování klesne a sníží se produkce semen. Otázkou je, zda se mutualisté opět synchronizují nebo se vytvoří nové vztahy a nová společenstva. Memmott a kol. (2007) tvrdí, že asynchronie se může stát dostatečně závažnou, aby způsobila lokální vyhynutí některých mutualistických populací. Opylovači přicházejí o své zdroje a rostliny o své pylové vektory, což vede v další generaci ke snižování populací. Klimatická změna může způsobit úbytek rostlin, na které jsou opylovači specializovaní. Pokud se rostlina, na kterou je opylovač specializován, stane vzácnou, nemohou opylovači dosáhnout udržení velikosti populací. Snížení počtu opylovačů sníží míru opylování v další generaci, což vede ke snížení populační hustoty rostlin. Pokud tento trend bude pokračovat, vzájemný vliv druhů se stane zanedbatelným a mutualismus je nenávratně porušen. U obligátních opylovačů toto může vést až k extinkci, fakultativní opylovači začnou využívat jiných zdrojů.

Míra klimatické změny ovlivňuje selekční tlak. Čím rychlejší změna, tím větší šok a případné vymírání z důvodu silného rozkolu partnerů a nedostatku zdrojů či opylovačů. Snižování populačních hustot je zesilováno zpožděním mezi mutualisty, které je vytvářeno odlišným vývojem rostlin a jejich opylovačů pod tlakem globální změny. Zda mutualistické vztahy přetrvávají, závisí na vývoji fenologií daných druhů (Gilman a kol. 2012). Obnovení synchronizace původních opylovačů a opylovaných rostlin je možné. Rostliny i opylovači se vyvíjejí v závislosti na klimatických změnách a opylovači se zároveň vyvíjejí v závislosti na změnách fenologie hostitelské rostliny. Vlivy, které podporují nebo naopak zamezují koevoluci fenologií, byly zatím velmi málo studovány (Gilman a kol. 2012). I když různé druhy reagují různými způsoby, mohli bychom spoléhat na komplexitu systému opylování, který by mohl být schopen vyplňovat vzniklé mezery a být z části samoregulující se. Zároveň časový posun způsobený klimatickými změnami nemusí být konečným krokem. Organismy se ocitnou v situaci, na kterou nejsou zvyklé a ve které je spousta dalších faktorů, které určují jejich další vývoj a přizpůsobení se. Selekční tlak tak může organismy i vytlačit zpět do původní fenologie načasování aktivit různými způsoby.

5.1. Vliv intervalů aktivit

Důležitou proměnnou je interval aktivity opylovače a kvetení opylované rostliny. Pokud jsou intervaly delší, časový posun způsobený globálním oteplováním a dřívějším nástupem jara nebude mít na mutualistické vztahy těchto druhů tak drastický vliv jako na druhy, jejichž intervaly jsou kratší. V případě krátkých intervalů a výraznějšího posunu se může stát, že si rostlina odbude vrchol generativního období dříve, než se objeví opylovači a nesoulad způsobí nedostatek zdrojů pro

opylovače v pokročilém stadiu jara a může dojít i ke snížení populačních hustot nebo extinkci (Burkle a kol. 2013, Cahill a kol. 2013, Høye a kol. 2013). Zároveň se ale může stát, že se časové překrytí zvětší v důsledku rozdílných reakcí. Rostoucí časové překrývání mezi vzájemně se ovlivňujícími taxony ale nemusí nutně odpovídat zvýšenému fitness, zejména pokud delší doba kvetení vede ke snížení celkového množství květů nebo ke změnám v rozložení zdrojů během vegetačního období (Aldridge a kol. 2011).

5.2. Vyplňování mezer v časovém nesouladu díky druhové rozmanitosti

Hlavní studie biodiverzity buď opomíjejí interakce druhů (Alonso a kol. 2006, Volkov a kol. 2007) nebo předpokládají, že druhy na sebe vzájemně působí náhodně (Chesson 2000, May 2019). Nejnovější studie ale ukázaly, že síť interakcí je vysoce strukturovaná (Bascompte a kol. 2003, Montoya a kol. 2006, Pascual a kol. 2006). Bastolla a kol. (2009) se snaží ukázat vliv struktury a rozdělení interakcí na početnost koexistujících druhů. Poukazuje na to, že nenáhodnost a rozdělení interakcí vede k menší konkurenci a větší biodiverzitě.

V případě nástupu nesouladu v aktivitách rostlin a opylovačů se obecně zastává názor, že nejvýhodnější strategií pro zachování druhů a zamezení extinkce je generalismus. Hojní alternativní mutualističtí partneři s širokým časovým rozdělením mohou učinit mutualismus odolnějším vůči změně klimatu, zatímco obligátní druhy s úzkým časovým rozdělením mohou učinit mutualismus méně robustním. U druhů, které jsou na sobě úzce závislé, může i malé množství fenologické asynchronie vést ke snížení fitness (van Asch a kol. 2007). Pestřenky, které jsou pylovými specialisty, čelí vyššímu riziku snížení fitness kvůli změnám v synchronizaci se specifickými a nenahraditelnými rostlinnými zdroji (Biesmeijer a kol. 2006).

Předpokládá se, že bohatost druhů ve společenstvech napomáhá k udržení mezidruhových mutualistických vztahů. Interakce opylovačů s rostlinami je závislá na biodiverzitě a složení společenstva, tím se rozumí alternativní opylovači a alternativní zdroje potravy. Vysoká biodiverzita může zmírnit negativní vlivy časových a prostorových nesouladů a udržet částečnou rovnováhu tím, že se budou jednotlivé druhy zastupovat. To vše se děje díky flexibilnímu chování generalistů (Bartomeus a kol. 2013). Pokud je hojnost zdrojů a potravy, navštěvuje hmyz lepší bohatší zdroj, svou hostitelskou rostlinu. Pokud se zdroje omezí, bude využívat i alternativní hostitelské rostliny. Vyšší bohatost potenciálně interagujících druhů by mohla ztlumit výkyvy v počtech jednotlivých druhů v čase. Možná, že hlavní způsob, jak by k takovému zmírnění mohlo dojít, je prostřednictvím rozdílných reakcí druhů na změny životního prostředí, což je mechanismus známý jako rozmanitost reakcí (Ives a kol. 1999, Walker a kol. 1999, Elmqvist a kol. 2003). Vysoká úroveň biologické rozmanitosti by mohla utlumit negativní účinky fenologických změn specifických pro jednotlivé druhy a udržet synchronii na úrovni společenství, jak předpovídá hypotéza o „pojištění biologické rozmanitosti“. Existuje rozsáhlá teoretická (Yachi & Loreau 1999) a experimentální literatura podporující tuto hypotézu tím, že ukazuje, že zvýšená druhová bohatost vede jak k vyšší průměrné produktivitě ekosystému, tak k nižší proměnlivosti (Cardinale a kol. 2012).

V pokusu s jabloněmi a druhy včel Bartomeus a kol. (2013) vypořizovali rozsáhlou synchronizaci mezi aktivitou včel a vrcholem kvetoucího období jabloní díky komplementaritě mezi obdobími aktivit včelích druhů, a také stabilní trend v průběhu času díky rozdílným reakcím včelích druhů na oteplování klimatu. Simulace ukázala, že zvyšující se bohatost opylovačů zvyšuje základní fenologickou synchronii s květy jabloně a také stabilizuje synchronizaci v průběhu let. Zdá se, že vysoká rozmanitost návštěvníků stabilizuje fenologickou synchronizaci rostlin a opylovačů proti změně klimatu prostřednictvím mechanismu rozmanitosti reakcí. Různé druhy včel vykazují změny ve fenologii, které jsou buď rychlejší nebo pomalejší než u jabloní, což vede ke stabilní fenologické synchronizaci mezi vrcholem kvetení jabloní a souhrnnou aktivitou všech členů společenství včel.

Jabloň je vždy opylována a zachovává se synchronie mezi ní a opylovači díky větší diverzitě druhů, jejichž fenologie se různí a tudíž doplňují. V případě klimatické změny je synchronizace chráněna odlišnou odpovědí jednotlivých druhů opylovačů, tudíž je větší pravděpodobnost, že se jabloň alespoň s jedním sejde. Studie zjistila, že fenologie jabloňe a jejího kompletního souboru 26 klíčových opylovačů se během 46 let oteplování klimatu značně posunuly podobným tempem a že asynchronii pravděpodobně brání různé míry fenologických změn pozorovaných u různých druhů včel (Bartomeus a kol. 2013).

Dalším z faktorů, který by ovlivnil kooperaci hmyzu a rostlin, je stálost včel jakožto opylovačů. Květová stálost včel je fenomén diskutovaný Grantem (1950). Květová stálost znamená, že včela, jakmile si zvykne navštěvovat jeden druh květu v oblasti, bude tento druh navštěvovat i nadále, s vyloučením květů jiných druhů v okolí (Grant 1950). Čím více je opylovač věrný, tím je méně pravděpodobné, že dojde k nesouladu partnerů, nouzi o opylovače a ke kompetici o ně. Takovými opylovači jsou včely medonosné, čmeláci a divoké včely (Mosquin 1971).

5.2.1. Různé reakce odlišných druhů

Variace v reakcích druhů na abiotické podněty při změně klimatu mohou způsobit změny v časovém překrývání mezi interagujícími taxony s možnými demografickými důsledky. Reakce na klimatické změny a extrémní podmínky je obecně mezi druhy velmi variabilní (Andrewartha & Birch 1954, Precht 1973, Woodward 1987, Parmesan a kol. 2000). Například u včel a jimi opylovaných rostlin byla vyzkoušena velmi podobná reakce na změny na rozdíl od motýlů a jejich zdrojů, u nichž se liší citlivost na změny teplot (Roy & Sparks 2000).

Fenologické rozdíly v reprodukčních jevech mezi jednotlivými druhy během vegetačního období mohou omezit konkurenci tím, že rozloží využívání primárních zdrojů do různých časových skupin (Sherry a kol. 2007). Zároveň je prokázáno, že fenologické posuny, které jsou způsobeny reakcemi v odlišných mírách a směrech, mohou vytvořit nesoulad mezi rostlinami a jejich opylovači (Memmott a kol. 2007, Hegland a kol. 2009, Ogilvie & Forrest 2017). Rozdílné reakce tedy mohou zachraňovat vztahy, ale i přispívat k jejich rozkladu. Různé reakce druhů na klimatické změny mají tedy ambivalentní dopady. Na jednu stranu může dojít k rozchodu mutualistických partnerů, na druhou stranu se mohou díky rozdílné citlivosti na změny zvětšit překryvy aktivit kooperujících druhů nebo se mohou různé druhy ve své aktivitě zastoupit a zabránit tak vymírání rostlin i opylovačů.

Ve dvaceti-letém výzkumu v Colorado Mountains (Iler a kol. 2013) rozdílný pokrok ve fenologii způsobil větší časový překryv pestřenek s jejich hostitelskými rostlinami. Přestože oba druhy iniciovaly svou aktivitu dříve, rostliny na změnu reagovaly intenzivněji a kvetly před vylétnutím pestřenek. Ovšem posun aktivit obou druhů do dřívějších dat byl výraznější než zpoždění dormance. Tyto výsledky ukazují, že interagující druhy mohou na stejné i rozdílné podmínky reagovat odlišně a stále si udržet fenologickou synchronizaci. Zároveň ale studie ukazuje, že některé druhy rostlin mohou svůj časový překryv s pestřenkami zmenšit s pokračujícími klimatickými změnami.

Parmesan (2007) poukazuje na různé intenzity odpovědí různých druhů živočichů na změny prostředí, což by mohlo odpovídat na otázku, zda jsou různé druhy více či méně citlivé na klimatické změny. Například obojživelníci vykazovali dvakrát až čtyřikrát rychlejší odezvu než ostatní taxonomické skupiny. Jediné reakce, které proběhly stejnou rychlostí i směrem byly pozorovány u motýlů a ptáků, kteří vykazovali silnější posun než rostliny. Tyto poznatky by se mohly aplikovat i čistě na hmyz a mohli bychom tvrdit, že jak se liší odpovědi různých živočišných skupin, tak se mohou lišit reakce jednotlivých druhů hmyzu.

Pokud rostliny a hmyz, který je opyluje, odpovídají na různé kombinace změn a klimatických faktorů nebo pokud vykazují různé reakce na stejné podněty, mohou se časem ve své aktivitě úplně rozejít, jak se budou tyto podněty průběžně měnit (Iler a kol. 2013). Analýzy dlouhodobých údajů

naznačují, že rostliny a opylovači doposud obecně měnili své fenologie podobným tempem v reakci na mírné změny prostředí (Bartomeus a kol. 2011, Rafferty & Ives 2011, Burkle a kol. 2013, Ovaskainen a kol. 2013). V souvislosti s globálními změnami však může docházet k výraznějším fenologickým nesouladům a očekává se, že v budoucnu porostou v důsledku neustále se zrychlujících klimatických změn (Gordo & Sanz 2005, Visser & Both 2005, Kudo & Ida 2013). Pokud se opylovači nedokážou vyrovnat se změnami fenologie rostlin, na které spoléhají, mohly by čelit nedostatku zdrojů (Schenk a kol. 2018), zároveň rostliny, které přijdou o opylovače, mohou mít nedostatek kompatibilního pylu a sníženou produkci plodů nebo semen (Thomson 2010, Rafferty & Ives 2012, Rafferty & Ives 2013).

Opačným případem reakce na stejné podněty různými způsoby je podobná reakce druhů na různé podněty. I když interagující taxony reagují na různé podněty, jejich reakce mohou být ve stejném směru a v podobném rozsahu, takže změny časové synchronizace jsou nepravděpodobné, což poukazuje na potřebu dlouhodobých záznamů pro přesné zkoumání fenologických posunů interakcí organismů (Iler a kol. 2013). U mnoha druhů existuje značná variabilita v množství a typu rozpoznávaných fenologických podnětů (Blanckenhorn & Fairbairn 1995, Vaughton & Ramsey 2001, Kelly a kol. 2008, Samis a kol. 2008) a tyto druhy mohou mít potenciál se vyvíjet v reakci na změny prostředí a posuny vícero fenologických spouštěčů současně (Burgess a kol. 2007, Van Dijk & Hautekèete 2007, Jensen a kol. 2008). Takové druhy mohou reagovat na více podnětů jdoucích po sobě v určitých časových intervalech, tudíž je nerozhodí změna jednoho podnětu a mají čas změny registrovat (např. reakce některých druhů rostlin na délku fotoperiody, která přichází s určitým odstupem od prahové teploty).

Fenologické reakce na úrovni jednotlivých druhů se mohou neintuitivním způsobem lišit od reakcí na úrovni společenství a zdůrazňují úlohu meziročních změn klimatu v oblasti fenologie (Iler a kol. 2013).

5.3. Efekt kompetice druhů

Ke kompetici může docházet z mnoha důvodů. Například přemnožení opylovačů, kteří soupeří o zdroje nebo naopak přemnožení rostlin, které soupeří mezi sebou o opylovače. Další důvod může být introdukce exotických nepůvodních druhů, které jsou konkurenceschopnější a vytlačují původní druhy. Kompetice vzniká i při časovém nesouladu, kdy se opylovač či rostlina v části sezóny dostane mimo kvetení svého optimálního zdroje a dostane se do období aktivity jiného druhu opylovače či rostliny, kterému bude konkurovat. Zároveň může velmi pravděpodobně vznikat při geografickém posunu, kdy původní zdroj či opylovač sníží svou početnost v dané lokalitě nebo se zcela vytratí a objeví se v lokalitě, kde opět vyvíjí konkurenční tlak.

Z důvodů časového posunu se začínou překrývat druhy opylovačů, které by se původně nepotkaly nebo by se jen minuly. Tato situace vede ke kompetici, kdy buď slabší kompetitor sníží svoji početnost či úplně vyhyne nebo změni svou fenologii či geografické rozšíření. Zároveň následně dochází k novým vztahům, které mohou a nemusí být efektivnější. Slabší druh může změnit svoji fenologii dalším posunem své aktivity, a to do doby, kdy nebude jeho konkurent na vrcholu hojnosti.

Pokud se dva druhy rostlin dostanou do situace, kdy musejí soupeřit o opylovače, jeden z nich je vždy úspěšnější pro nejhojnější a nejběžnější skupinu opylovačů v dané oblasti. Květy slabšího konkurenta, které se otevírají ve stejnou dobu jako květy silnějšího soupeře, zůstanou nenavštíveny a přirozený výběr upřednostní genotypy stejného druhu, které kvetou v jiný čas (Mosquin 1971).

Mosquin (1971) vypořádal průběh kompetice mezi rostlinami a opylovači a zdůraznil, proč by evoluce měla dávat přednost dřívějšímu či pozdějšímu kvetení slabšího kompetitora. Svým pozorováním zjistil, že v první fázi je méně rostlinných zdrojů a hmyz mezi sebou soupeří o nektar a pyl. V druhé fázi začíná kvést nejsilnější rostlinný konkurent, na kterého se všichni opylovači zaměří a následně ve třetí fázi musejí ostatní druhy o své opylovače bojovat. Ve čtvrté fázi nejsilnější konkurent

dokončuje svůj životní cyklus a opylovači opět soupeří o ostatní zdroje. Proto se rostlinám vyplatí posunout dobu kvetení mimo hlavní dobu konkurenta. Jednou z možností je také rozložit dobu kvetení do delšího časového úseku, to by ale znamenalo sníženou kvalitu květů a menší početnost květů kvetoucích současně (Aldridge a kol. 2011).

Dalším z řešení nedostatku opylovačů je uniknout konkurenci morfologickými modifikacemi, například vývojem specializovaných květů, které jsou bohaté na nektar, ale mohou být opylovány pouze specifickými opylovači (včelami s dlouhým sosáčkem, lišaji nebo kolibříky). Velké, specializované květy by nabízely zvláštní výhody opylovačům s dlouhým sosáčkem, a díky tomu by poutaly jejich pozornost (Mosquin 1971). Jiným možným řešením by bylo efektivněji soupeřit, a tedy vydatně kvést nebo vyvinout velké nápadné květy a zároveň nabídnout dostatečné zásoby snadno dostupného nektaru nebo velké množství pylu (Mosquin 1971). Nebo selekce může vést až k samosprašnosti nebo agamospermii (tvorbě semen bez oplození) (Mosquin 1971).

5.4. Závislost na zeměpisné šířce a nadmořské výšce

Klimatické změny modifikují fenologie organismů po celém světě (Parmesan & Yohe 2003, Root a kol. 2003, Bertin 2008). Míra a směr fenologických posunů se však může u druhů stejného společenstva (Bradley a kol. 1999, Miller-Rushing & Primack 2008, CaraDonna a kol. 2014) podél latitudinálních a altitudinálních gradientů lišit (Crimmins a kol. 2010).

Největší pozornost je věnována senzitivě druhů na globální klimatické změny ve vyšších nadmořských výškách. Dle experimentu (Gilman a kol. 2012) jsou horská společenstva citlivější na změnu klimatu. Toto lze obzvláště pozorovat na alpinských a subalpinských stanovištích, kde je drsné počasí a krátká vegetační doba (Billings & Mooney 1968, Inouye & McGuire 1991). Jak rostliny, tak i opylovači jsou citliví na změny teplot (Fitter & Fitter 2002) a srážky. Kromě toho ve vysokých zeměpisných šířkách a nadmořských výškách má na kvetení a aktivitu opylovačů výrazný vliv doba tání sněhu (Dunne a kol. 2003, Høye a kol. 2007, Gordo & Sanz 2010, Lambert a kol. 2010).

Studie zaměřující se na subalpinskou lilii v Coloradu (Thomson 2010) ukazuje, že v tomto konkrétním případě má na načasování kvetení rostlin tání sněhu zásadní vliv. V této studii zůstal vzor tání sněhu stejný, jen se tání časově posunulo (mezi lety 1995–2006 sníh roztával o celý měsíc dříve). Sníh tál v podobě ostrůvků, ve kterých se objevovaly první rostliny a které se lokačně neměnily. Bylo vypořádáno, že dřívější kohorty rostlin měly větší problém s tvorbou plodů nejspíš z důvodu chladnějších podmínek, než za kterých tvořily plody prostřední kohorty a zároveň měly sníženou návštěvnost opylovačů. To může vést k selekci proti brzkému kvetení. Výhodou pozdního kvetení je větší intenzita opylování díky početnějšímu výskytu opylovačů. Kudo (1993) navrhl teorii, že by proti opylovací výhodě pozdního kvetení stála nevýhoda zrání plodů při podzimních mrazech a sněhu. Na druhé straně se zhoršila opylovací služba zejména u rostlin, které představují prostřední kohortu. Takové zhoršení je přisuzováno fenologickým změnám ve výskytu rostlin a opylovačů způsobených klimatem, kdy rostliny reagují zejména na tání sněhu a fotoperiodu, opylovači zas na zvýšení teploty (Memmott a kol. 2007). Proměnlivost v načasování tání sněhu mezi lety způsobuje časově-prostorovou mozaiku v zahájení kvetení rostlin (Kudo 1993, Stanton a kol. 1994, Kudo & Hirao 2006). Závěrem by mohl být rostoucí fenologický nesoulad mezi kvetením *E. grandiflorum* a výskytem jeho typických opylovačů. Ukazuje se, že lilie jsou se svými opylovači velmi špatně synchronizovány a rozdíl se bude pravděpodobně prohlubovat.

Co se týče latitudinálního gradientu, dopady změn klimatu na sezónní aktivitu suchozemských ekosystémů jsou významné zejména ve středních a vyšších zeměpisných šířkách (Badeck a kol. 2004, Parmesan 2007). Zahájení kvetení většiny rostlin rostoucích na severní polokouli (Sparks a kol. 2000, Abu-Asab a kol. 2001, Post a kol. 2001, Fitter & Fitter 2002, Primack a kol. 2004, Miller-Rushing & Primack 2008) a první aktivní dny některých druhů hmyzu žijících tamtéž (Roy & Sparks 2000, Gordo

& Sanz 2006, Parmesan 2007) pokročily do brzkých jarních dnů s postupným oteplováním výrazněji než v teplejších oblastech (Gilman a kol. 2012). Studie tvrdí, že v mírném podnebí je zvyšování teplot znatelnější a rostliny a opylovači reagují na zvyšování průměrných jarních teplot citlivěji (Fitter & Fitter 2002, Miller-Rushing & Primack 2008, Chambers a kol. 2013). Regionální trend delšího vegetačního období v mírném pásmu severní polokoule (Myneni a kol. 1997, Menzel & Fabian 1999) naznačuje možnost delšího časového překrytí aktivit rostlin a opylovačů a umožnění netradičních interakcí rostlin s opylovači. Může docházet ke vzniku nových vztahů, ale i ke kompetici.

Protože zvyšování průměrných ročních teplot je znatelnější ve vyšších zeměpisných šířkách, vědci očekávají, že i reakce druhů na klimatické změny budou v těchto oblastech markantnější (IPCC 2001, Root a kol. 2003, ACI Assessment 2004, Badeck a kol. 2004). Boreální oblasti se ve 20. století oteplily až o 4 °C, zatímco velká část tropů vykazuje jen zanedbatelnou změnu (IPCC 2001). Proto se ve vyšších zeměpisných šířkách jednoznačně očekává silnější fenologická odpověď.

Root a kol. (2003) zjistili vliv zeměpisné šířky v očekávaném směru na průměrný posun aktivit u druhů. Mezi 32. a 49,9. stupněm zeměpisné šířky byl pozorován posun o 4,2 dne za deset let a mezi 50. a 72. stupněm zeměpisné šířky byl zaznamenán posun o 5,5 dne za deset let. Současná analýza ukazuje významný nárůst intenzity jarního postupu ve směru k severu na severní polokouli.

Odpověď druhů v různých zeměpisných šířkách i nadmořských výškách je podstatně rozdílná, což není překvapivé díky přes 100 let prováděným experimentům zabývajících se tolerancí na klimatické změny a pokusům behaviorální ekologie (Andrewartha & Birch 1954, Precht 1973, Wieser 1973, Woodward 1987, Parmesan a kol. 2000). Ze studií je tedy jasné, že směrem k pólu jsou teplotní změny pro organismy znatelnější. Organismy ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách jsou na teplotní výkyvy citlivější (Badeck a kol. 2004).

Nejen reakce druhů se mění v závislosti na zeměpisné šířce a nadmořské výšce, ale liší se i fenologické spouštěče, které vybízejí organismy k aktivitě. Fotoperioda a teplota jsou považovány za primární spouštěče fenologických událostí rostlin lesů mírného pásma a boreálních a mediteránních rostlin. Vlhkost je považována za primární spouštěč pro aridní a semiaridní rostliny, ale empirické studie ukázaly, že i v těchto oblastech je důležitá i teplota a fotoperioda (Friedel a kol. 1993, Bowers & Dimmitt 1994, El-Ghani 1997). Studie v aridních oblastech, kde je limitujícím faktorem spíše voda než teplota, jsou však vzácné (Crimmins a kol. 2010). Podle Rathckeho a kol. (1985) a Ashtona a kol. (1988) nemají srážky výrazný vliv na fenologii kvetení a tvorby plodů v travnatých ekosystémech, stejně jako v tropických a pouštních oblastech, největší důležitost přikládají teplotě. Bowers (1994, 2007) a Dimmitt (1994) naopak tvrdí, že srážky mohou být kritickým spouštěčem kvetení rostlin zejména v pouštích. Zhang a kol. (2004) zjistili, že rostliny zalesněných oblastí jsou mnohem citlivější na změny než oblasti savan, nejstabilnější jsou pastviny. Jelikož výzkumů není mnoho a nestanovila se univerzální metoda, kterou budou vědci postupovat, se názory a výsledky mnohdy různí. Studie se nerůzní pouze typem sledovaného klimatického faktoru, ale i sledovanými duhy. Například ve studii opomíjející vlhkost vyjde jednoznačně teplota jako zásadní klimatický hybatel. Naopak ve studii zaměřující se pouze na vlhkost, budou výsledky odlišné. Zároveň variabilita reakcí druhů způsobuje, že se výsledky nedají globalizovat. Přestože se v jedné studii ukáže vlhkost jako klíčová pro daný biom, neznamená to, že to jiná studie, sledující jiné duhy, potvrdí.

5.5. Otázka existence fenologického nesouladu kvetení rostlin a aktivity jejich opylovačů

Časový nesoulad mezi rostlinami a opylovači, způsobený změnou klimatu, je považován za potenciální příčinu poklesu populací těchto mutualistů. Nicméně terénní výzkumy, které popisují populační poklesy jako důsledek klimaticky řízeného fenologického nesouladu, jsou vzácné a rozsah,

ve kterém by mohl být časový nesoulad v budoucnu problémem, je nejasný (Straka & Starzomski 2014).

Navzdory mnoha studiím, které pozorují časový posun v důsledku klimatických změn, není stále jasné, zda se jedná o trend. Současné modely předpovídají, že mezi rostlinami a jejich opylovači může stále více docházet k nežádoucímu fenologickému nesouladu (Petanidou a kol. 2014). Mnoho studií ale buď nezaznamenalo žádný posun nebo se jednalo o posun, který nebyl nějak zvlášť znatelný navzdory předpovědím. Například odhad posunu začátku kvetení černoooké Zuzany (*Rudbeckia hirta*) mezi lety 1935 až 2000 byl o 5% větší než skutečný posun (Sagarin 2001).

Ze studie Parmesana (2007) je zřejmé, že reakce na klimatické změny nejsou zdaleka jednotné. Existuje pouze několik druhů, které se liší od většiny ve směru odezvy, jako například zpožděná fenologie navzdory zvýšení průměrné teploty, ale u mnoha druhů se liší míra reakce (Parmesan & Yohe 2003). Mnohé druhy navíc nevykazují vůbec žádnou odezvu, vykazují stabilní fenologické vzorce v průběhu let, přestože žijí v prostředí, které zažívá trendy oteplování (Parmesan & Yohe 2003).

Co se týká trendu oteplování, dal by se označit za reálný ovšem s možnými výkyvy či naopak konstantními roky, které se od předchozích nijak výrazně neliší. V průběhu studie Ilera a kol. (2013) se klimatické podmínky nijak zásadně nezměnily a v důsledku toho nebyly pozorovány ani výrazné změny ve fenologii pestřenek a jejich hostitelských rostlin mezi lety 1992–2011.

Je důležité zmínit, že míra časového překryvu, která by v případě pestřenek a jejich hostitelských rostlin měla vést k negativním následkům, není známá (např. reprodukční ztráty v důsledku chybně načasované dostupnosti pylu pro pestřenky nebo pylových vektorů pro rostliny). Zároveň klimatické změny, které posunuly fenologii načasování, ji neposunuly tak výrazně, aby docházelo k drastickým redukcím početnosti druhů a k významné nouzi o zdroje či opylovače. Je tedy otázkou, jak silná klimatická změna by radikálně změnila a zredukovala druhová společenství. To představuje klíčovou mezeru v našem chápání fenologického nesouladu, jeho příčin a důsledků.

Metody pro pozorování posunu aktivit v důsledku globálních klimatických změn nejsou ještě unifikovány. Právě typ vybrané metody může data nějakým způsobem zkreslit. Zároveň se různé studie od sebe liší typem a počtem pozorovaných klimatických dějů. Existují studie zaměřené pouze na teplotu a jiné, které klimatické faktory porovnávají a jejich vlivy považují za neoddelitelné. Některé studie pozorují dva mutualistické druhy ve velkém měřítku, jiné pozorují celé společenství na menší lokalitě. Pokud jsou experimenty prováděné na menším území, mohou ovlivňovat data jedinci, kteří nejsou stálými návštěvníky, ale pouze příležitostnými (Sagarin 2001).

Ve většině případů, kdy byl časový posun zaznamenán, nebyl posun výrazně znatelný a na soulad mutualistických druhů neměl významný dopad. To, co se jeví jako změna v čase, by tedy ve skutečnosti mohlo být způsobeno pouze statistickým artefaktem vyplývajícím ze změny absolutní pravděpodobnosti pozorování jedince v určitém místě nebo čase, bez skutečné změny v rozsahu druhu nebo fenologii (Parmesan 2007).

Dose & Menzel (2004) ukázali, že bayesovské techniky pro odhad změn v době kvetení poskytly prostředek ke kvantitativnímu dotazu, zda se mění i samotné rychlosti změn. Tato technika umožnila vykázat nedávné zvýšení tempa fenologického pokroku, čímž podpořila předchozí kvalitativnější tvrzení, že reakce v posledních (teplejších) desetiletích zesílily.

Je nutné si ale uvědomit, že výkyvy v načasování aktivit druhů jsou běžné a včely na ně dokážou reagovat (Straka a kol. 2014). Navíc je velká variabilita v načasování výletu a délce jejich života a včely se snaží vždy trefit do optima (Straka a kol. 2014), které osciluje zcela běžně.

6. Prostorový nesoulad mezi opylovači a rostlinami

Globální oteplování má silný dopad na vzorec chování, aktivitu, životní cyklus a vývoj organismů. Většina hmyzu je velmi citlivá na teplotu, což ovlivňuje mimo jiné i jejich geografické rozložení (Bale a kol. 2002, Guerenstein & Hildebrand 2008). Recentní studie ukázaly, že kromě časového nesouladu dochází i k migraci. Někteří opylovači dokonce reagují na změny migrací v rámci zeměpisné šířky i nadmořské výšky a tím se vytvářejí posuny v prostorovém rozložení opylovačů. Hromadí se důkazy o změně distribuce a posunu rostlin i opylovačů v důsledku klimatických změn směrem k pólům a/nebo do vyšších nadmořských oblastí (Hughes 2000, Parmesan & Yohe 2003, Walther a kol. 2005, Kelly & Goulde 2008, Chen a kol. 2011, Kerr a kol. 2015). Důsledky jsou velmi podobné jako u časového nesouladu. Latitudinální a altitudinální migrace vede k modifikaci společenstev a jejich rozmístění. Společný výskyt rostlin a opylovačů nezbytný pro interakci, může být tedy prostorově narušen. Geografické překrývání mezi interagujícími partnery se může při globálním oteplování zmenšit nebo zvětšit (Pompe a kol. 2008, Settele a kol. 2008) v závislosti na přizpůsobivosti a požadavcích jednotlivých druhů (Schweiger a kol. 2008). Pokud rostlina migruje stejným směrem jako její opylovač, je posun i tak znatelný. Opylovač migruje rychleji a dojde k částečnému oddělení, kdy se i tak mutualisté mohou potkat, pokud posun není markantní. Jelikož tyto fenologické posuny bývají druhově specifické pro každý druh ze systému opylovačů, jsou narušena také druhová společenství. Pokud rostlinný druh a hmyz, který jej opyluje, zaujímají mírně klimaticky odlišná prostředí, oteplování klimatu má větší potenciál způsobit prostorový nesoulad mezi těmito mutualisty. Zároveň, jak již bylo řečeno, každý druh reaguje na klimatické změny svým způsobem. Například pokud organismy zaujímají mírně odlišná prostředí, která se překrývají jen z části, může mít v důsledku změn jeden z mutualistů potřebu migrovat, a to směrem ke svému partnerovi, druhý ne, a tak může dojít k většímu překrytí jejich nik (Magrach a kol. 2020).

Duchenne a kol. (2020) prokázal, že nenáhodné fenologické posuny evropských opylovačů snižují jejich hojnost a funkční komplementaritu jejich společenstev. Snižování početnosti jednoho z mutualistů může v některých případech vést k extinkcím a snížení biodiverzity. Snížení rozmanitosti a počtu opylovačů vede ke snížení návštěvnosti rostlin a redukci druhového složení rostlin, což bude mít opět negativní důsledek pro opylovače (Blüthgen & Klein 2011, Fontaine a kol. 2005).

Existuje několik příkladů posunů ve výskytu u opylovačů (např. Bedford a kol. 2012), které jsou pravděpodobně způsobeny změnou klimatu. Nejlépe jsou zdokumentovány změny u čmeláků (*Bombus spp.*). Druhy čmeláků jsou přizpůsobené chladu a za posledních 100 let se přesunuly do severnějších zeměpisných šířek a vyšších nadmořských výšek. Předpokládá se, že podobnými změnami projde také mnoho rostlinných druhů. Existuje však jen málo studií, které pozorovaly prostorové změny ve společenství rostlin a opylovačů současně (Gérard a kol. 2020). Pokud bude tento trend pokračovat, budou mít druhy kam dále postupovat?

Fenologie druhů se může lišit mezi skupinami, které obývají stejnou zeměpisnou šířku, ale také mezi zeměpisnými šířkami pro danou skupinu (Lefebvre a kol. 2018). Je prokázáno, že ve středních a vyšších zeměpisných šířkách jsou změny průměrných teplot výraznější a druhy jsou na ně citlivější (Badeck a kol. 2004, Parmesan 2007). V jedné studii (Parmesan a kol. 1999), která zkoumala reakce 35 druhů motýlů, významně větší část populací ve vysokých zeměpisných šířkách zaznamenala změnu distribuce ve srovnání s populacemi stejného druhu žijícími blíže k rovníku. 67 % severních teritoriálních hranic se posunulo směrem na sever (ve Finsku, Švédsku, Velké Británii, ve Francii a Estonsku), zatímco jižních hranic pro stejný druh motýla se severně posunulo jen 30 % (severní Afrika, Španělsko a Francie).

Zatímco prostorový nesoulad je stále velmi málo studován, hromadí se důkazy o schopnosti časového nesouladu přeměnit opylovací systém (Gérard a kol. 2020). Prostorový nesoulad je důležité zmínit z toho důvodu, abychom všechny změny v opylování a mutualistických vztazích nepřisuzovali

pouze časovému nesouladu. Je třeba chápat, že oba posuny jsou spolu úzce spojené. Časový nesoulad je způsoben mimo jiné zvyšujícími se teplotami, prostorový je teplotními změnami způsoben primárně. Zároveň mohou druhy migrovat v důsledku kompetice, která je zase způsobena časovými posuny a která může prostorově vytlačit slabší druh. Migrace druhů zároveň může způsobit konkurenci na nové lokalitě, která slabšího soupeře donutí změnit svou časovou fenologii. Oba posuny způsobují změnu distribuce druhů, společný výskyt a jejich vztahy. Je nutné s tím počítat, abychom prostorový posun v budoucích studiích neupozadili.

7. Vliv evoluce

Rostliny i opylovači si v průběhu evoluce vybrali svůj ideální spouštěč, který je nejspolehlivěji informuje o ideálním čase k zahájení aktivity. U mnoha druhů jsou fenologické jevy spouštěny ekologickými podněty, které historicky předpovídaly optimální podmínky pro následující stadia života (Brewer & Platt 1994, Schaubert a kol. 2002, Harper & Peckarsky 2006). Reagují na podmínky, na které se jim v minulosti vyplatilo reagovat. Mnoho rostlin považuje určitou délku fotoperiody za spouštěč zahájení kvetení, protože historicky předpovídala optimální podmínky pro reprodukci (del Pozo a kol. 2000, Keller & Körner 2003, Venn & Morgan 2007, Gilman a kol. 2012).

Rychlost změny klimatu řídí sílu výběru, kterým procházejí kooperující druhy. Když je změna klimatu rychlejší, je výběr silnější a populace je výrazněji snížena. Rychlá klimatická změna pravděpodobně naruší vzájemné vztahy spíše než pomalá a postupná změna. Miller-Rushing a kol. (2010) tvrdí, že meziroční kolísání časového překrývání může mít větší vliv na fitness interagujících druhů než dlouhodobé změny. Každoroční kolísání se hůř vyvažuje, než se zvyká na postupnou dlouhodobou změnu.

Přestože druhy reagují posunem své aktivity na globální změny klimatu, mohou tak reagovat i na selektivní tlak (Visser & Gienapp 2019). Nevýhodou dřívější aktivity druhů mohou být náhlé výkyvy teplot, kdy se mohou objevit ještě chladné dny a poslední mrazíky, které by mohly mít destruktivní vliv na květy rostlin a instary hmyzu. Na druhou stranu pozdně aktivní druhy jsou vystaveny podzimním mrazům. Přestože změna klimatu tlačí druhy ke změně načasování své aktivity, evoluční tlak může podněty k těmto změnám vyvažovat a mírnit dopady klimatických změn. Pokud budou klimatické změny pokračovat stejným směrem, mohla by evoluce přenastavit fenologické spouštěče (např. jiná teplota, jiná délka fotoperiody apod.).

Existuje termín „evoluční záchrana“ (Gomulkiewicz & Holt 1995), který se zabývá otázkou, zda evoluce dokáže zachránit druhy a jejich mutualistické vztahy před změnou klimatu. To závisí na síle a rychlosti klimatické změny, míře časového nesouladu, hustotě a distribuci druhu a ostatních druhů ve společenstvu (Gilman, a kol. 2012). Často se například tvrdí, že fakultativní mutualisté by měli být odolnější vůči disturbancím než obligátní mutualisté, protože se lépe dokážou vyrovnat s konkurencí i s časovým nesouladem s jejich původní hostitelskou rostlinou (Bronstein a kol. 2004). Generalisté by měli být odolnější vzhledem ke schopnosti adaptace na různé zdroje a adaptace na perturbace v klimatických podmínkách (např. střídání dob ledových a meziledových). Specializované vztahy jsou vůči změnám křehké. Srovnání historických dat s pozorováním hmyzích společenstev v posledním desetiletí ukazuje, že mnoho generalistických včel se vyhýbá nesouladu tím, že drží krok s fenologickými změnami rostlin vyvolanými změnou klimatu (Bartomeus a kol. 2011). Opylovači se přizpůsobují změnám fenologie svých hostitelských rostlin, alternativní rostliny se přizpůsobují změnám strategie shánění potravy opylovačů. To poukazuje na usměrňující selekci na fenologii kvetení rostlin.

Jednou z adaptací na nesoulad rostlin s opylovači může být větší dlouhověkost květů (Ashman & Schoen 1994) a jak u rostliny, tak u opylovače se může vyvinout zvýšená schopnost interakce s

alternativními partnery (Waser a kol. 1996, Armbruster & Baldwin 1998). Dlouhověkost květů zajistí pravděpodobnější časové překrytí s opylovačem. V důsledku globálního oteplení se mění fenologie druhů takovým způsobem, že se jejich produktivita a aktivita nezaměřuje na ideální krátký časový úsek, ale rozloží se do delšího časového úseku tak, aby změna klimatu úplně nerozhodila mutualistické vztahy (Duputié a kol. 2015).

V případech přežití opylovačů v malých populacích se u jejich primárních hostitelských rostlin mohla vyvinout větší schopnost autogamie (Darwin 1876, Jain 1976, Lloyd 1979, Schoen a kol. 1996, Knight a kol. 2005) a tím se snížit vzájemná interakce. Autogamie rostlinám zajistí opylení, ale ne genetickou variabilitu. Naproti tomu se očekává, že alochronie (případ, kdy se dva druhy vyskytují ve stejné oblasti, ale nikdy či jenom velmi zřídka jsou aktivní současně) a disruptivní selekce (upřednostňuje jedince s hraničními hodnotami, často v proměnlivém prostředí), podpoří speciaci (Crosby 1970, Gavrilets & Vose 2007). To by nastalo v případě, že by se dva velmi příbuzné druhy, které doposud fungovaly současně, časově rozdělily a došlo by ke změnám v životním cyklu. Změna klimatu tak někdy může vést spíše ke vzniku než ke ztrátě druhů.

Evoluční tlak v důsledku změn fenologie druhů, může přestavit druhová společenství a upřednostnit stabilnější druhy. Sherry a kol. (2007) ve svém experimentu tvrdí, že trvalky mají v důsledku oteplení klimatu obecně delší reprodukční trvání než letničky. To může vyvíjet selektivní tlak na genetické změny a adaptivní evoluci rostlin. Burkle & Alarcón (2011) zjistili, že úbytek druhů není náhodný, že nejohroženější jsou specialisté a paraziti. Tento závěr o nenáhodnosti vymírání předznamenává systematickou změnu globálních opylovacích sítí pod tíhou změn životního prostředí (Tylianakis 2013).

Studie (Gilman, a kol. 2012) tvrdí, že existuje sedm stabilních evolučních stádií, kterých mohou mutualisté dosáhnout (sedm scénářů, které mohou nastat v důsledku fenologických posunů v načasování aktivit).

- V prvním stadiu jsou mutualisté docela dobře synchronizováni (early pollinator state), po odeznění klimatické disturbance se den kvetení a zahájení aktivity opylovačů shoduje s ideálním dnem.
- V dalším (bimodal pollinator state) se zahájení kvetení shoduje s ideálním datem, stejně jako zahájení aktivity jednoho druhu jejich typických opylovačů. Druhý druh opylovačů se objeví až s vrcholným stadiem (nejvyšší hustota květů) kvetení alternativního zdroje.
- Ve třetím stadiu (late pollinator state) mutualismus stále odolává, ale zvyšuje se nesoulad mezi primárními mutualisty. Opylovači se probouzejí pár dní po zahájení kvetení jejich hostitelských rostlin, ale rozdíl není nějak drastický. U rostliny ovšem dochází k omezení produkce pylu v důsledku nedostatku opylovačů v prvních dnech kvetení, tudíž se sníží hustota květů mezi dny počátku kvetení a první návštěvy opylovače.
- V posledních čtyřech případech (joint extinction, plant extinct, pollinator extinct, and independent phenologies) je mutualismus silně narušen. Původní opylovači jsou eliminováni a alternativní přetrvávají v menších populacích.

Druhy, které přežily v malých populacích, budou náchylnější na vymírání v důsledku klimatických a globálních změn, než se adaptují na změnu prostředí. Někdy mohou klimatické změny vedoucí k disturbanci zachránit druhy, které by normálně byly předurčeny k vyhynutí (Corlett & Westcott 2013).

Změny klimatu tu byly i v minulosti, od konce doby ledové (včetně) jich byla celá řada. V experimentu Gilmana a kol. (2012) vědci nasimulovali zvýšení průměrných teplot podnebí tak, že rostliny začaly kvést o 25 dní dříve. Při absenci evoluce je změna klimatu takového rozsahu dostatečná, aby způsobila vyhynutí sledované populace rostlin. Některé populace rostlin už takový i větší posun z let 1954–2000 zažily. To nám umožňuje ptát se, zda evoluce může umožnit populacím vyhnout se extinkci díky tomu, že již posuny v historii prošly.

8. Možné důsledky

Předpokládá se, že pokud se bude nesoulad mezi opylovači a jejich specifickými zdroji zvyšovat, povede celý systém opylování ke generalizaci. Opylovači budou využívat více alternativních zdrojů a vztahy, kdy jsou druhy rostlin opylovány jedním druhem hmyzu a tento hmyz je na nich výhradně závislý, budou spíše výjimkou. Mohlo by zároveň docházet k extinkci specializovaných druhů a ke snížení biodiverzity (Waser & Ollerton 2006).

Existuje obava, že rychlá změna klimatu způsobí nesoulad v načasování sezónních interakcí mezi opylovači a jejich hostitelskými rostlinami (Bazzaz 1990) a že tyto nesoulady budou mít závažné demografické důsledky jak pro opylovače, tak pro rostliny (Inouye a kol. 2000). „Opylovací krize“ by snížila diverzitu a hojnost rostlinných a hmyzích druhů (např. Steffan-Dewenter a kol. 2005, Berenbaum a kol. 2007).

Pokud druhy budou svou fenologii posouvat různou mírou nebo opačným směrem, mohly by tyto změny ve fenologii vést k nesouladu mezi načasováním událostí, jako je nástup kvetení a začátek aktivity opylovače. Tyto nesoulady by mohly mít významné škodlivé účinky na fitness rostlin i opylovačů. Snížení interakcí mezi rostlinami a opylovači by mohlo vést ke snížení opylování nebo ke ztrátám zdrojů pro opylovače (Memmott a kol. 2007).

Evoluční tlak působí proti citlivějším druhům na teplotu. I kdyby tyto druhy přežily, mohou být vytlačeny odolnými druhy, které je zároveň budou připravovat o zdroje či opylovače. Vymíráním druhů rostlin může dojít k nedostatku potravních zdrojů pro herbivory, kteří tak mohou za potravou migrovat. Migrace druhů může kompletně změnit složení společenství. Druhy se novému prostředí a novým kompetitorům budou muset přizpůsobit a ty slabší by mohly postupně i vymírat (Visser & Gienapp 2019).

Pokud by se časová propast mezi opylovači a rostlinami zvětšovala a docházelo by k nedostatku zdrojů a opylovačů a ke snížení populací a diverzity, mohla by zhoršující se situace mít dopady i na lidskou populaci. Jak rostliny, tak hmyz jsou důležitou součástí potravního řetězce. Rostliny obsazují jakožto producenti základní trofickou úroveň, hmyz je pak na trofické úrovni prvního řádu. Úbytek těchto organismů by znamenal úbytek potravy pro mnoho živočichů, na kterých jsou závislí další konzumenti včetně nás (Beard a kol. 2019). Růst lidské populace a průmyslový rozvoj vedly ke zvýšené a neudržitelné spotřebě přírodních zdrojů. Výsledně vzájemně související tlaky na životní prostředí ohrožují globální biodiverzitu a ohrožují poskytování zásadních ekosystémových služeb (Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative 2013). Sociální a solitérní včely, vosy, mouchy, brouci, motýli a můry tvoří drtivou většinu světových opylovačů. Mnozí z nich jsou klíčovými opylovači důležitých plodin pro člověka (Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative 2013). Plodiny opylované hmyzem představují celosvětově důležitou složku výživy člověka (Eilers a kol. 2011). Opylovači čelí rostoucímu tlaku v důsledku intenzivnějšího využívání půdy a změny klimatu, která přináší fenologické nesoulady mezi opylovači a rostlinami (Kearns a kol. 1998, Potts a kol. 2010a). To má vážné negativní dopady na zajišťování potravin pro lidskou populaci (Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative 2013).

9. Závěr

Jednotlivé globální změny vyvíjejí tlak na časoprostorový výskyt druhů. Vyvolávají odpovědi různou rychlostí a na různých ekologických úrovních, od jednotlivců po ekosystémy (González-Varo a kol. 2013). Globální změny klimatu způsobují u většiny druhů změny ve fenologii načasování aktivit. Přestože jsou v současné době posuny zanedbatelné nebo u některých druhů dokonce nulové (Iler a kol. 2013), lze předpokládat, že jak průměrné teploty, tak časový nesoulad rostlin s opylovači dál

poroste. Otázkou je, jak výrazná globální změna musí nastat, aby posuny změnilly životní strategie druhů od základu nebo pro ně byly dokonce likvidační. Zároveň se nabízí otázka týkající se rychlosti globálních změn. Zda, pokud bude změna dostatečně postupná a pomalá, se druhy přizpůsobí a dojde k přestavbě společenstev do nových a funkčních uskupení, tzn. zda by byl dostatek času na přizpůsobení a přeorganizování do nových společenstev, která by byla konkurenčně a zdrojově vyvážená.

Ze studií, které dnes máme k dispozici nelze bohužel nalézt žádný globální ucelený obraz, neboť studie jsou doposud příliš konkrétní. Studie ze stejného biomu se zabývají konkrétními druhy, proto výsledek nelze vztáhnout na celý biom se všemi jeho obyvateli. Zároveň se studie nezabývají stejnými klimatickými faktory, proto se výsledky mohou lišit. Myslím, že by se měly stanovit klimatické změny, které by se měly v souvislosti s posuny v načasování výskytu studovat a tyto změny by se měly studovat společně, protože se navzájem ovlivňují nebo na sebe dokonce navazují.

Pokud by studie měly být obecnější a sledovat celé společenství druhů v dané oblasti, byly by časově velmi náročné a bylo by na ně potřeba využít více vědeckých pracovníků, aby bylo možné pozorovat všechny druhy v daném biomu. Proto by bylo lepší vypracovávat více konkrétnějších studií, abychom měli širokou škálu dat o co nejvíce druzích. Kromě jednotlivých druhů je třeba sledovat i vztahy mezi druhy, kterých je nespočet kombinací, a jak se tyto vztahy mění. Samozřejmě je jen těžko možné vypořádat všechny možné kombinace, proto si myslím, že by bylo vhodné pozorovat konkrétní druhy a jejich vztahy, které je možné zachytit a ty chybějící vztahy teoreticky poskládat. Podle toho, jak se fenologie jednotlivých druhů mění v různých biomech a za různých podmínek, předpovědět, jak by tyto druhy kooperovaly, dokud nebudeme mít tvrdá data.

V této práci jsem se snažila zmapovat dostupné studie zabývající se časovým nesouladem a jeho příčinami. Snažila jsem se zorientovat v globálních změnách, které mají vliv na vztahy opylovačů s rostlinami. Přestože se téma zaměřuje na časový nesoulad, je nemožné do něj očesat související problémy, které jsou způsobené stejnými globálními změnami nebo změnami, které s nimi přicházejí. Vedle časového nesouladu jsem zmínila i prostorový právě proto, že by se neměl přehlížet. Vše je třeba chápat komplexně a všimnout si, jak spolu jednotlivé problémy souvisejí a jak se ovlivňují a díky tomu pochopit, že narušování mutualistických vztahů, změny ve společenstvech a snižování populací a biodiverzity nelze přisuzovat pouze časovému posunu. Zároveň je geografický posun mimo jiné způsoben změnou klimatických podmínek stejně jako časový nesoulad, druhy migrují do vyšších zeměpisných šířek a nadmořských výšek za příznivým klimatem. Tam pak může způsobovat kompetici a utlačované druhy mohou reagovat právě časovou úpravou své aktivity. To je jen příklad situace, kvůli které nelze tato témata oddělit. Důvod, proč se v této práci částečně věnuji i morfologickým změnám opylovačů a rostlin je ten, abych poukázala, na co vše má globální změna vliv a co vše může oslabit kooperaci opylovačů s rostlinami.

Dle mého názoru je pozornost časovému nesouladu věnována zejména z ekologických důvodů a z obav o budoucnost ekosystému, pokud by docházelo k ubývání rostlinných a hmyzích druhů. Proto je ale důležité nechávat časový nesoulad odděleně od ostatních změn jak ve fenologii, potravní strategii, tak ve fyziologii.

Použité zdroje

Abd El-Ghani, Monier M. „Phenology of Ten Common Plant Species in Western Saudi Arabia“. *Journal of Arid Environments* 35, (1997): 673–83.

Abu-Asab, Mones S., Paul M. Peterson, Stanwyn G. Shetler, a Sylvia S. Orli. „Earlier Plant Flowering in Spring as a Response to Global Warming in the Washington, DC, Area“. *Biodiversity & Conservation* 10, (2001): 597–612.

- Aldridge, George, David W. Inouye, Jessica R. K. Forrest, William A. Barr, a Abraham J. Miller-Rushing. „Emergence of a Mid-Season Period of Low Floral Resources in a Montane Meadow Ecosystem Associated with Climate Change". *Journal of Ecology* 99, (2011): 905–13.
- Allen-Wardell, Gordon, Peter Bernhardt, Ron Bitner, Alberto Burquez, Stephen Buchmann, James Cane, Paul Allen Cox, et al. „The Potential Consequences of Pollinator Declines on the Conservation of Biodiversity and Stability of Food Crop Yields". *Conservation Biology* 12, (1998): 8–17.
- Alonso, David, Rampal S. Etienne, a Alan J. McKane. „The Merits of Neutral Theory". *Trends in Ecology & Evolution* 21, (2006): 451–57.
- Altermatt, Florian. „Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, (2010): 1281–87.
- Andrewartha, H. G., a L. C. Birch. „The Distribution and Abundance of Animals." *The Distribution and Abundance of Animals.*, (1954).
- Andreyev and Popova. „Global warming and anthropogenic factor". *European Journal of Natural History*, (2012).
- Arctic Climate Impact Assessment. „Impacts of a Warming Arctic - Arctic Climate Impact Assessment". *Impacts of a Warming Arctic - Arctic Climate Impact Assessment*, (2004).
- Armbruster, W. Scott, a Bruce G. Baldwin. „Switch from Specialized to Generalized Pollination". *Nature* 394, (1998): 632–632.
- Ashman, Tia-Lynn, a Daniel J. Schoen. „How Long Should Flowers Live?" *Nature* 371, (1994): 788–91.
- Ashton, P. S., T. J. Givnish, a S. Appanah. „Staggered Flowering in the Dipterocarpaceae: New Insights Into Floral Induction and the Evolution of Mast Fruiting in the Aseasonal Tropics". *The American Naturalist* 132, (1988): 44–66.
- Asch, MARGRIET Van, PETER H. Van Tienderen, Leonard J. M. Holleman, a Marcel E. Visser. „Predicting Adaptation of Phenology in Response to Climate Change, an Insect Herbivore Example". *Global Change Biology* 13, (2007): 1596–1604.
- Augspurger, Carol K. „Phenology, Flowering Synchrony, and Fruit Set of Six Neotropical Shrubs". *Biotropica* 15, (1983): 257–67.
- Augspurger, Carol K. „Reproductive Synchrony of a Tropical Shrub: Experimental Studies on Effects of Pollinators and Seed Predators in *Hybanthus Prunifolius* (Violaceae)". *Ecology* 62, (1981): 775–88.
- Ayres, Matthew P., a María J. Lombardero. „Assessing the Consequences of Global Change for Forest Disturbance from Herbivores and Pathogens". *Science of The Total Environment* 262, (2000): 263–86.
- Badeck, Franz-W., Alberte Bondeau, Kristin Böttcher, Daniel Doktor, Wolfgang Lucht, Jörg Schaber, a Stephen Sitch. „Responses of Spring Phenology to Climate Change". *New Phytologist* 162, (2004): 295–309.
- Bale, Jeffery S., Gregory J. Masters, Ian D. Hodkinson, Caroline Awmack, T. Martijn Bezemer, Valerie K. Brown, Jennifer Butterfield, et al. „Herbivory in Global Climate Change Research: Direct Effects of Rising Temperature on Insect Herbivores". *Global Change Biology* 8, (2002): 1–16.
- Bartomeus, I., J. S. Ascher, D. Wagner, B. N. Danforth, S. Colla, S. Kornbluth, a R. Winfree. „Climate-Associated Phenological Advances in Bee Pollinators and Bee-Pollinated Plants". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, (2011).

- Bartomeus, Ignasi, Mia G. Park, Jason Gibbs, Bryan N. Danforth, Alan N. Lakso, a Rachael Winfree. „Biodiversity Ensures Plant-Pollinator Phenological Synchrony against Climate Change". Editoval Micky Eubanks. *Ecology Letters* 16, (2013): 1331–38.
- Bascompte, Jordi, Pedro Jordano, Carlos J. Melián, a Jens M. Olesen. „The Nested Assembly of Plant–Animal Mutualistic Networks". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, (2003): 9383–87.
- Bastolla, Ugo, Miguel A. Fortuna, Alberto Pascual-García, Antonio Ferrera, Bartolo Luque, a Jordi Bascompte. „The Architecture of Mutualistic Networks Minimizes Competition and Increases Biodiversity". *Nature* 458, (2009): 1018–20.
- Bazzaz, F. A. „The Response of Natural Ecosystems to the Rising Global CO₂ Levels". *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, (1990): 167–96.
- Beard, Karen H., Katharine C. Kelsey, A. Joshua Leffler, a Jeffrey M. Welker. „The Missing Angle: Ecosystem Consequences of Phenological Mismatch". *Trends in Ecology & Evolution* 34, (2019): 885–88.
- Bedford, Felicity E., Robert J. Whittaker, a Jeremy T. Kerr. „Systemic range shift lags among a pollinator species assemblage following rapid climate change|This article is part of a Special Issue entitled “Pollination biology research in Canada: Perspectives on a mutualism at different scales”." *Botany* 90, (2012): 587–97.
- Bentz, Barbara, Jesse Logan, a Gene Amman. „Temperature Dependent Development of the Mountain Pine Beetle and Simulation of Its Phenology". *The Bark Beetles, Fuels, and Fire Bibliography* 123 (1991).
- Berenbaum, Bernhardt, Buchmann, Calderone, Goldstein, Inouye, Kevan, Kreme, Medellin, a Ricketts. *Status of Pollinators in North America*. National Academies Press, (2007).
- Bertin, Robert I. „Plant Phenology And Distribution In Relation To Recent Climate Change". *The Journal of the Torrey Botanical Society* 135, (2008): 126–46.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, et al. „Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands". *Science* 313, (2006): 351–54.
- Billings, W. D., a H. A. Mooney. „The Ecology of Arctic and Alpine Plants". *Biological Reviews* 43, (1968): 481–529.
- Blanckenhorn, W. U., a D. J. Fairbairn. „Life History Adaptation along a Latitudinal Cline in the Water Strider *Aquarius Remigis* (Heteroptera: Gerridae)". *Journal of Evolutionary Biology* 8, (1995): 21–41.
- Blüthgen, Nico, a Alexandra Klein. „Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions". *Basic and Applied Ecology* 12 (2011): 282–91.
- Borchert, Rolf, a Guillermo Rivera. „Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees". *Tree Physiology* 21, (2001): 213–21.
- Bosch, Jordi, a William P. Kemp. „Effect of Wintering Duration and Temperature on Survival and Emergence Time in Males of the Orchard Pollinator *Osmia lignaria* (Hymenoptera: Megachilidae)". *Environmental Entomology* 32, (2003): 711–16.
- Bowers, Janice E. „HAS CLIMATIC WARMING ALTERED SPRING FLOWERING DATE OF SONORAN DESERT SHRUBS?" *The Southwestern Naturalist* 52, (2007): 347–55.
- Bowers, Janice E., a Mark A. Dimmitt. „Flowering Phenology of Six Woody Plants in the Northern Sonoran Desert". *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121, (1994): 215–29.

- Bradley, Nina L., A. Carl Leopold, John Ross, a Wellington Huffaker. „Phenological Changes Reflect Climate Change in Wisconsin". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, (1999): 9701–4.
- Brewer, J. Stephen, a William J. Platt. „Effects of Fire Season and Herbivory on Reproductive Success in a Clonal Forb, *Pityopsis Graminifolia*". *Journal of Ecology* 82, (1994): 665–75.
- Brody, Alison K. „Effects of Pollinators, Herbivores, and Seed Predators on Flowering Phenology". *Ecology* 78, (1997): 1624–31.
- Bronstein, Judith, Ulf Dieckmann, a Régis Ferrière. „Coevolutionary dynamics and the conservation of mutualisms", (2004).
- Burgess, K. S., J. R. Etterson, a L. F. Galloway. „Artificial Selection Shifts Flowering Phenology and Other Correlated Traits in an Autotetraploid Herb". *Heredity* 99, (2007): 641–48.
- Burkle, L. A., J. C. Marlin, a T. M. Knight. „Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function". *Science* 339, (2013): 1611–15.
- Burkle, Laura A., a Ruben Alarcón. „The Future of Plant–Pollinator Diversity: Understanding Interaction Networks across Time, Space, and Global Change". *American Journal of Botany* 98, (2011): 528–38.
- Cahill, Abigail E., Matthew E. Aiello-Lammens, M. Caitlin Fisher-Reid, Xia Hua, Caitlin J. Karanewsky, Hae Yeong Ryu, Gena C. Sbeglia, et al. „How does climate change cause extinction?" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, (2013)
- CaraDonna, Paul J., Amy M. Iler, a David W. Inouye. „Shifts in Flowering Phenology Reshape a Subalpine Plant Community". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, (2014): 4916–21.
- Cardinale, Bradley J., J. Emmett Duffy, Andrew Gonzalez, David U. Hooper, Charles Perrings, Patrick Venail, Anita Narwani, et al. „Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity". *Nature* 486, (2012): 59–67.
- Cleland, Elsa E., Jenica M. Allen, Theresa M. Crimmins, Jennifer A. Dunne, Stephanie Pau, Steven E. Travers, Erika S. Zavaleta, a Elizabeth M. Wolkovich. „Phenological Tracking Enables Positive Species Responses to Climate Change". *Ecology* 93, (2012): 1765–71.
- Corlett, Richard T., a David A. Westcott. „Will Plant Movements Keep up with Climate Change?" *Trends in Ecology & Evolution* 28, (2013): 482–88.
- Crimmins, Theresa M., Michael A. Crimmins, a C. David Bertelsen. „Complex Responses to Climate Drivers in Onset of Spring Flowering across a Semi-Arid Elevation Gradient". *Journal of Ecology* 98, (2010): 1042–51.
- Crosby, J. L. „The evolution of genetic discontinuity: computer models of the selection of barriers to interbreeding between subspecies." *Heredity* 25 (1970): 253–97.
- Darwin, Charles. *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom*. Cambridge Library Collection - Darwin, Evolution and Genetics. Cambridge University Press, (1876).
- Deen, William, Tony Hunt, a Clarence J. Swanton. „Influence of Temperature, Photoperiod, and Irradiance on the Phenological Development of Common Ragweed (*Ambrosia Artemisiifolia*)". *Weed Science* 46, (1998): 555–60.
- Del Pozo, Alejandro, Carlos Ovalle, James Aronson, a Julia Avendaño. „Developmental Responses to Temperature and Photoperiod in Ecotypes of *Medicago Polymorpha* L. Collected Along an Environmental Gradient in Central Chile". *Annals of Botany* 85, (2000): 809–14.

- Delatte, H., G. Gimonneau, A. Triboire, a D. Fontenille. „Influence of Temperature on Immature Development, Survival, Longevity, Fecundity, and Gonotrophic Cycles of *Aedes albopictus*, Vector of Chikungunya and Dengue in the Indian Ocean". *Journal of Medical Entomology* 46, (2009): 33–41.
- DeLucia, Evan H., Paul D. Nability, Jorge A. Zavala, a May R. Berenbaum. „Climate Change: Resetting Plant-Insect Interactions". *Plant Physiology* 160, (2012): 1677–85.
- Denlinger, David L. „Regulation of Diapause". *Annual Review of Entomology* 47, (2002): 93–122.
- Dieringer, Gregg. „Variation in Individual Flowering Time and Reproductive Success of *Agalinis Strictifolia* (Scrophulariaceae)". *American Journal of Botany* 78, (1991): 497–503.
- Dijk, H. Van, a N. Hautekèete. „Long Day Plants and the Response to Global Warming: Rapid Evolutionary Change in Day Length Sensitivity Is Possible in Wild Beet". *Journal of Evolutionary Biology* 20, (2007): 349–57.
- Dixon, Anthony F. G., Alois Honěk, Petr Keil, Mohamed Ali A. Kotela, Arnošt L. Šizling, a Vojtěch Jarošík. „Relationship between the Minimum and Maximum Temperature Thresholds for Development in Insects". *Functional Ecology* 23, (2009): 257–64.
- Doi, Hideyuki, Oscar Gordo, a Izumi Katano. „Heterogeneous Intra-Annual Climatic Changes Drive Different Phenological Responses at Two Trophic Levels". *Climate Research* 36, (2008): 181–90.
- Dose, Volker, a Annette Menzel. „Bayesian Analysis of Climate Change Impacts in Phenology". *Global Change Biology* 10, (2004): 259–72.
- Duchenne, F., E. Thébault, D. Michez, M. Elias, M. Drake, M. Persson, J. S. Rousseau-Piot, M. Pollet, P. Vanormelingen, a C. Fontaine. „Phenological Shifts Alter the Seasonal Structure of Pollinator Assemblages in Europe". *Nature Ecology & Evolution* 4, (2020): 115–21.
- Dunne, Jennifer A., John Harte, a Kevin J. Taylor. „Subalpine Meadow Flowering Phenology Responses to Climate Change: Integrating Experimental and Gradient Methods". *Ecological Monographs* 73, (2003): 69–86.
- Duputié, Anne, Alexis Rutschmann, Ophélie Ronce, a Isabelle Chuine. „Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change". *Global Change Biology* 21 (2015).
- Ehrlén, Johan, a Zuzana Münzbergová. „Timing of Flowering: Opposed Selection on Different Fitness Components and Trait Covariation." *The American Naturalist* 173, (2009): 819–30.
- Eilers, Elisabeth J., Claire Kremen, Sarah Smith Greenleaf, Andrea K. Garber, a Alexandra-Maria Klein. „Contribution of Pollinator-Mediated Crops to Nutrients in the Human Food Supply". *PLOS ONE* 6, (2011):
- Ellwood, Elizabeth R., Jeffrey M. Diez, Inés Ibáñez, Richard B. Primack, Hiromi Kobori, Hiroyoshi Higuchi, a John A. Silander. „Disentangling the Paradox of Insect Phenology: Are Temporal Trends Reflecting the Response to Warming?" *Oecologia* 168, (2012): 1161–71.
- Elmqvist, Thomas, Carl Folke, Magnus Nyström, Garry Peterson, Jan Bengtsson, Brian Walker, a Jon Norberg. „Response Diversity, Ecosystem Change, and Resilience". *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, (2003): 488–94.
- Erhardt, Andreas, a Hans-Peter Rusterholz. „Effects of Elevated CO₂ on Flowering Phenology and Nectar Production". *Acta Oecologica*, From alpine grassland to tropical forest: Biological consequences of elevated atmospheric CO (a synthesis of Swiss research), 18, (1997): 249–53.
- Etterson, Julie R., a Ruth G. Shaw. „Constraint to Adaptive Evolution in Response to Global Warming". *Science* 294, (2001): 151–54.

- Fand, Babasaheb, Henri Tonnang, Mahesh Kumar, Santanu Bal, Naveen Singh, D.V.K.N. Rao, Ankush Kamble, D.D. Nangare, a P. Minhas. „Predicting the impact of climate change on regional and seasonal abundance of the mealybug *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae) using temperature-driven phenology model linked to GIS". *Ecological Modelling* 288 (2014): 62–78.
- Fisogni, Alessandro, Nina Hautekèete, Yves Piquot, Marion Brun, Cédric Vanappelghem, Denis Michez, a François Massol. „Urbanization Drives an Early Spring for Plants but Not for Pollinators". *Oikos* 129, (2020): 1681–91.
- Fitter, A. H., a R. S. R. Fitter. „Rapid Changes in Flowering Time in British Plants". *Science* 296, (2002): 1689–91.
- Fontaine, Colin, Isabelle Dajoz, Jacques Meriguet, a Michel Loreau. „Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities". *PLOS Biology* 4, (2005)
- Forister, Matthew L., a Arthur M. Shapiro. „Climatic Trends and Advancing Spring Flight of Butterflies in Lowland California". *Global Change Biology* 9, (2003): 1130–35.
- Forrest, Jessica R. K. „Plant-Pollinator Interactions and Phenological Change: What Can We Learn about Climate Impacts from Experiments and Observations?" *Oikos* 124, (2015): 4–13.
- Forrest, Jessica R. K., a James D. Thomson. „An Examination of Synchrony between Insect Emergence and Flowering in Rocky Mountain Meadows". *Ecological Monographs* 81, (2011): 469–91.
- Franklin, Keara A., a Garry C. Whitelam. „Light signals, phytochromes and cross-talk with other environmental cues". *Journal of Experimental Botany* 55, (2004): 271–76.
- Franks, Steven J., Sheina Sim, a Arthur E. Weis. „Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, (2007): 1278–82.
- Friedel, M. H., D. J. Nelson, A. D. Sparrow, J. E. Kinloch, a J. R. Maconochie. „What Induces Central Australian Arid Zone Trees and Shrubs to Flower and Fruit?" *Australian Journal of Botany* 41, (1993): 307–19.
- Gavrilets, Sergey, a Aaron Vose. „Case Studies and Mathematical Models of Ecological Speciation. 2. Palms on an Oceanic Island". *Molecular Ecology* 16, (2007): 2910–21.
- Gérard, Maxence, Maryse Vanderplanck, Thomas Wood, a Denis Michez. „Global Warming and Plant–Pollinator Mismatches". *Emerging Topics in Life Sciences*, (2020).
- Gilman, Eric, Daniel Dunn, Andrew Read, K. David Hyrenbach, a Robin Warner. „Designing Criteria Suites to Identify Discrete and Networked Sites of High Value across Manifestations of Biodiversity". *Biodiversity and Conservation* 20, (2011): 3363–83.
- Gilman, R. Tucker, Nicholas S. Fabina, Karen C. Abbott, a Nicole E. Rafferty. „Evolution of Plant–Pollinator Mutualisms in Response to Climate Change". *Evolutionary Applications* 5, (2012): 2–16.
- Giménez-Benavides, L., A. Escudero, a J. M. Iriondo. „Reproductive Limits of a Late-Flowering High-Mountain Mediterranean Plant along an Elevational Climate Gradient". *New Phytologist* 173, (2007): 367–82.
- Gomulkiewicz, Richard, a Robert D. Holt. „When does Evolution by Natural Selection Prevent Extinction?" *Evolution* 49, (1995): 201–7.
- González-Varo, Juan P., Jacobus C. Biesmeijer, Riccardo Bommarco, Simon G. Potts, Oliver Schweiger, Henrik G. Smith, Ingolf Steffan-Dewenter, Hajnalka Szentgyörgyi, Michał Wojciechowski, a Montserrat Vilà. „Combined Effects of Global Change Pressures on Animal-Mediated Pollination". *Trends in Ecology & Evolution* 28, (2013): 524–30.

- Gordo, Oscar, a Juan José Sanz. „Impact of Climate Change on Plant Phenology in Mediterranean Ecosystems". *Global Change Biology* 16, (2010): 1082–1106.
- Gordo, Oscar, a Juan José Sanz. „Phenology and Climate Change: A Long-Term Study in a Mediterranean Locality". *Oecologia* 146, (2005): 484–95.
- Gordo, Oscar, a Juan José Sanz. „Temporal Trends in Phenology of the Honey Bee *Apis Mellifera* (L.) and the Small White *Pieris Rapae* (L.) in the Iberian Peninsula (1952–2004)". *Ecological Entomology* 31, (2006): 261–68.
- Graham-Taylor, L. G., A. E. Stubbs, a M. de L. Brooke. „Changes in Phenology of Hoverflies in a Central England Garden." *Insect Conservation and Diversity* 2, (2009): 29–35.
- Grant, Verne. „The Flower Constancy of Bees". *The Botanical Review* 16, (1950): 379–98.
- Guerenstein, Pablo G., a John G. Hildebrand. „Roles and Effects of Environmental Carbon Dioxide in Insect Life". *Annual Review of Entomology* 53, (2008): 161–78.
- Hamblin, April L., Elsa Youngsteadt, Margarita M. López-Urbe, a Steven D. Frank. „Physiological thermal limits predict differential responses of bees to urban heat-island effects". *Biology Letters* 13, (2017).
- Harper, Matthew P., a Barbara L. Peckarsky. „Emergence Cues Of A Mayfly In A High-Altitude Stream Ecosystem: Potential Response To Climate Change". *Ecological Applications* 16, (2006): 612–21.
- Harrison, Tina, Jason Gibbs, a Rachael Winfree. „Phylogenetic Homogenization of Bee Communities across Ecoregions". *Global Ecology and Biogeography* 27, (2018): 1457–66.
- Hegland, Stein Joar, Anders Nielsen, Amparo Lázaro, Anne-Line Bjerknæs, a Ørjan Totland. „How Does Climate Warming Affect Plant-Pollinator Interactions?" *Ecology Letters* 12, (2009): 184–95.
- Hendry, Andrew P., a Troy Day. „Population Structure Attributable to Reproductive Time: Isolation by Time and Adaptation by Time". *Molecular Ecology* 14, (2005): 901–16.
- Hepper, F. Nigel. „Phenological Records of English Garden Plants in Leeds (Yorkshire) and Richmond (Surrey) from 1946 to 2002. An Analysis Relating to Global Warming". *Biodiversity & Conservation* 12, (2003): 2503–20.
- Hicke, Jeffrey A., Craig D. Allen, Ankur R. Desai, Michael C. Dietze, Ronald J. Hall, Edward H. (Ted) Hogg, Daniel M. Kashian, et al. „Effects of Biotic Disturbances on Forest Carbon Cycling in the United States and Canada". *Global Change Biology* 18, (2012): 7–34.
- Hoover, Shelley E. R., Jenny J. Ladley, Anastasia A. Shchepetkina, Maggie Tisch, Steven P. Gieseg, a Jason M. Tylianakis. „Warming, CO₂, and Nitrogen Deposition Interactively Affect a Plant-Pollinator Mutualism: Disruption of Plant-Pollinator Mutualism". *Ecology Letters* 15, (2012): 227–34.
- Houghton, John. „Global Warming". *Reports on Progress in Physics* 68, (2005): 1343–1403.
- Høye, Toke T., a Mads C. Forchhammer. „Phenology of High-Arctic Arthropods: Effects of Climate on Spatial, Seasonal, and Inter-Annual Variation". In *Advances in Ecological Research* 40, High-Arctic Ecosystem Dynamics in a Changing Climate. Academic Press, (2008): 299–324.
- Høye, Toke T., Eric Post, Hans Meltofte, Niels M. Schmidt, a Mads C. Forchhammer. „Rapid Advancement of Spring in the High Arctic". *Current Biology* 17, (2007): 449–51.
- Høye, Toke T., Eric Post, Niels M. Schmidt, Kristian Trøjelsgaard, a Mads C. Forchhammer. „Shorter Flowering Seasons and Declining Abundance of Flower Visitors in a Warmer Arctic". *Nature Climate Change* 3, (2013): 759–63.

- Hughes, Lesley. „Biological Consequences of Global Warming: Is the Signal Already Apparent?" *Trends in Ecology & Evolution* 15, (2000): 56–61.
- Chaikiattiyos, S., C. M. Menzel, a T. S. Rasmussen. „Floral induction in tropical fruit trees: Effects of temperature and water supply". *Journal of Horticultural Science* 69, (1994): 397–415.
- Chambers, Lynda E., Res Altwegg, Christophe Barbraud, Phoebe Barnard, Linda J. Beaumont, Robert J. M. Crawford, Joel M. Durant, et al. „Phenological Changes in the Southern Hemisphere". *PLOS ONE* 8, (2013).
- Chen, I.-Ching, Jane K. Hill, Ralf Ohlemüller, David B. Roy, a Chris D. Thomas. „Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming". *Science* 333, (2011): 1024–26.
- Chen, Sheng, Wei-Biao Li, Yao-Dong Du, Cheng-Yan Mao, a Lan Zhang. „Urbanization Effect on Precipitation over the Pearl River Delta Based on CMORPH Data". *Advances in Climate Change Research* 6, (2015): 16–22.
- Chesson, Peter. „Mechanisms of Maintenance of Species Diversity". *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, (2000): 343–66.
- Iler, Amy M., David W. Inouye, Toke T. Høye, Abraham J. Miller-Rushing, Laura A. Burkle, a Eleanor B. Johnston. „Maintenance of Temporal Synchrony between Syrphid Flies and Floral Resources despite Differential Phenological Responses to Climate". *Global Change Biology* 19, (2013): 2348–59.
- Inouye, David W. „Effects of Climate Change on Phenology, Frost Damage, and Floral Abundance of Montane Wildflowers". *Ecology* 89, (2008): 353–62.
- Inouye, David W., Billy Barr, Kenneth B. Armitage, a Brian D. Inouye. „Climate Change Is Affecting Altitudinal Migrants and Hibernating Species". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, (2000): 1630–33.
- Inouye, David W., a A. David McGuire. „Effects of Snowpack on Timing and Abundance of Flowering in *Delphinium Nelsonii* (Ranunculaceae): Implications for Climate Change". *American Journal of Botany* 78, (1991): 997–1001.
- IPCC. „TAR Climate Change 2001: The Scientific Basis", (2001).
- Ives, A. R., K. Gross, a J. L. Klug. „Stability and Variability in Competitive Communities". *Science* 286, (1999): 542–44.
- Jain, S. K. „The Evolution of Inbreeding in Plants". *Annual Review of Ecology and Systematics* 7, (1976): 469–95.
- Jensen, Lasse Fast, Michael M Hansen, Cino Pertoldi, Gert Holdensgaard, Karen-Lise Dons Mensberg, a Volker Loeschke. „Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, (2008): 2859–68.
- Kaiser-Bunbury, Christopher N., Stefanie Muff, Jane Memmott, Christine B. Müller, a Amedeo Caflisch. „The Robustness of Pollination Networks to the Loss of Species and Interactions: A Quantitative Approach Incorporating Pollinator Behaviour". *Ecology Letters* 13, (2010): 442–52.
- Kearns, Carol A., David W. Inouye, a Nickolas M. Waser. „ENDANGERED MUTUALISMS: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions". *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, (1998): 83–112.
- Keeling, C. D., J. F. S. Chin, a T. P. Whorf. „Increased Activity of Northern Vegetation Inferred from Atmospheric CO₂ Measurements". *Nature* 382, (1996): 146–49.
- Keller, Franziska, a Christian Körner. „The Role of Photoperiodism in Alpine Plant Development". *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 35, (2003): 361–68.

- Kelly, Anne E., a Michael L. Goulden. „Rapid Shifts in Plant Distribution with Recent Climate Change". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, (2008): 11823–26.
- Kelly, Dave, Matthew H. Turnbull, Richard P. Pharis, a Michal S. Sarfati. „Mast Seeding, Predator Satiation, and Temperature Cues in *Chionochloa* (Poaceae)". *Population Ecology* 50, (2008): 343–55.
- Kerr, Jeremy T., Alana Pindar, Paul Galpern, Laurence Packer, Simon G. Potts, Stuart M. Roberts, Pierre Rasmont, et al. „Climate Change Impacts on Bumblebees Converge across Continents". *Science* 349, (2015): 177–80.
- Klein, Alexandra-Maria, Bernard E. Vaissière, James H. Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A. Cunningham, Claire Kremen, a Teja Tscharntke. „Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, (2007): 303–13.
- 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, a Tia-Lynn Ashman. „Pollen Limitation of Plant Reproduction: Pattern and Process". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, (2005): 467–97.
- Kochmer, John P., a Steven N. Handel. „Constraints and Competition in the Evolution of Flowering Phenology". *Ecological Monographs* 56, (1986): 303–25.
- Kroschel, J., M. Sporleder, H. E. Z. Tonnang, H. Juarez, P. Carhuapoma, J. C. Gonzales, a R. Simon. „Predicting Climate-Change-Caused Changes in Global Temperature on Potato Tuber Moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) Distribution and Abundance Using Phenology Modeling and GIS Mapping". *Agricultural and Forest Meteorology*, Agricultural prediction using climate model ensembles 170, (2013): 228–41.
- Kudo, Gaku. „Relationship between Flowering Time and Fruit Set of the Entomophilous Alpine Shrub, *Rhododendron aureum* (Ericaceae), Inhabiting Snow Patches". *American Journal of Botany* 80, (1993): 1300–1304.
- Kudo, Gaku, a Akira S. Hirao. „Habitat-Specific Responses in the Flowering Phenology and Seed Set of Alpine Plants to Climate Variation: Implications for Global-Change Impacts". *Population Ecology* 48, (2006): 49–58.
- Kudo, Gaku, a Takashi Y. Ida. „Early Onset of Spring Increases the Phenological Mismatch between Plants and Pollinators". *Ecology* 94, (2013): 2311–20
- Lambert, Allison M., Abraham J. Miller-Rushing, a David W. Inouye. „Changes in Snowmelt Date and Summer Precipitation Affect the Flowering Phenology of *Erythronium grandiflorum* (Glacier Lily; Liliaceae)". *American Journal of Botany* 97, (2010): 1431–37.
- Leong, Carmen, Shan L Pan, Sue Newell, a Lili Cui. „The Emergence of Self-Organizing E-Commerce Ecosystems in Remote Villages of China: A Tale of Digital Empowerment for Rural Development". *MIS Quarterly* 40 (2016): 475–84.
- Liebhold, Andrew M., a Patrick C. Tobin. „Population Ecology of Insect Invasions and Their Management". *Annual Review of Entomology* 53, (2008): 387–408.
- Lieth, Helmut. „ Purposes of a Phenology Book" *Phenology and Seasonality Modeling*, Springer, (1974): 3–19.
- Lloyd, David G. „Some Reproductive Factors Affecting the Selection of Self-Fertilization in Plants". *The American Naturalist* 113, (1979): 67–79.
- Magrath, Ainhoa, Carlos Lara, Ubaldo Márquez Luna, Sergio Díaz-Infante, a Ingrid Parker. „Community-level reorganizations following migratory pollinator dynamics along a latitudinal gradient". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287, (2020).

- May, Robert M. *Stability and Complexity in Model Ecosystems. Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, (2019).
- McDonald, Robert I., Peter Kareiva, a Richard T. T. Forman. „The Implications of Current and Future Urbanization for Global Protected Areas and Biodiversity Conservation". *Biological Conservation* 141, (2008): 1695–1703.
- Memmott, Jane, Paul G. Craze, Nickolas M. Waser, a Mary V. Price. „Global Warming and the Disruption of Plant?Pollinator Interactions". *Ecology Letters* 10, (2007): 710–17.
- Menzel, Annette, a Peter Fabian. „Growing Season Extended in Europe". *Nature* 397, (1999): 659–659.
- Miller-Rushing, Abraham J., Toke Thomas Høye, David W. Inouye, a Eric Post. „The effects of phenological mismatches on demography". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, (2010): 3177–86.
- Miller-Rushing, Abraham J., a Richard B. Primack. „Global Warming and Flowering Times in Thoreau’s Concord: A Community Perspective". *Ecology* 89, (2008): 332–41.
- Montoya, José M., Stuart L. Pimm, a Ricard V. Solé. „Ecological Networks and Their Fragility". *Nature* 442, (2006): 259–64.
- Morrison, Malcolm J., a Doug W. Stewart. „Heat Stress during Flowering in Summer Brassica". *Crop Science* 42, (2002): 797–803.
- Mosquin, Theodore. „Competition for Pollinators as a Stimulus for the Evolution of Flowering Time". *Oikos* 22, (1971): 398–402.
- Moss, G. I. „Promoting Flowering in Sweet Orange". *Australian Journal of Agricultural Research* 22, (1971): 625–29.
- Myneni, R. B., C. D. Keeling, C. J. Tucker, G. Asrar, a R. R. Nemani. „Increased Plant Growth in the Northern High Latitudes from 1981 to 1991". *Nature* 386, (1997): 698–702.
- Neil, Kaesha, a Jianguo Wu. „Effects of Urbanization on Plant Flowering Phenology: A Review". *Urban Ecosystems* 9, (2006): 243–57.
- Ogilvie, Jane E, a Jessica RK Forrest. „Interactions between Bee Foraging and Floral Resource Phenology Shape Bee Populations and Communities". *Current Opinion in Insect Science* 21, (2017): 75–82.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, a Sam Tarrant. „How many flowering plants are pollinated by animals?" *Oikos* 120, (2011): 321–26.
- Ovaskainen, Otso, Svetlana Skorokhodova, Marina Yakovleva, Alexander Sukhov, Anatoliy Kutenkov, Nadezhda Kutenkova, Anatoliy Shcherbakov, Evgeniy Meyke, a Maria del Mar Delgado. „Community-level phenological response to climate change". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, (2013).
- Parmesan, Camille. „Influences of Species, Latitudes and Methodologies on Estimates of Phenological Response to Global Warming". *Global Change Biology* 13, (2007): 1860–72.
- Parmesan, Camille, Terry L. Root, a Michael R. Willig. „Impacts of Extreme Weather and Climate on Terrestrial Biota". *Bulletin of the American Meteorological Society* 81, (2000): 443–50.
- Parmesan, Camille, a Gary Yohe. „A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems". *Nature* 421, (2003): 37–42.

- Pascual, Department of Ecology and Evolutionary Biology Mercedes, Mercedes Pascual, Jennifer A. Dunne, Jennifer A. Dunne, a Visiting Professor Jennifer A. Dunne. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, USA, (2006).
- Pateman, Rachel M., Jane K. Hill, David B. Roy, Richard Fox, a Chris D. Thomas. „Temperature-Dependent Alterations in Host Use Drive Rapid Range Expansion in a Butterfly". *Science* 336, (2012): 1028–30.
- Pauw, Anton, a Julie A. Hawkins. „Reconstruction of Historical Pollination Rates Reveals Linked Declines of Pollinators and Plants". *Oikos* 120, (2011): 344–49.
- Pavón, Numa P., a Oscar Briones. „Phenological Patterns of Nine Perennial Plants in an Intertropical Semi-Arid Mexican Scrub". *Journal of Arid Environments* 49, (2001): 265–77.
- Payne, Nellie M. „Absolute Humidity as a Factor in Insect Cold Hardiness with a Note on the Effect of Nutrition on Cold Hardiness". *Annals of the Entomological Society of America* 22, (1929): 601–20.
- Peat, J., B. Darvill, J. Ellis, a D. Goulson. „Effects of Climate on Intra- and Interspecific Size Variation in Bumble-Bees". *Functional Ecology* 19, (2005): 145–51.
- Pellmyr, O., a J. N. Thompson. „Multiple occurrences of mutualism in the yucca moth lineage". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 89, (1992): 2927–29.
- Penuelas, Josep, a Iolanda Filella. „Responses to a Warming World. (Perspectives: Phenology)". *Science* 294, (2001): 793+.
- Peñuelas, Josep, Iolanda Filella, Xiaoyang Zhang, Laura Llorens, Romà Ogaya, Francisco Lloret, Pere Comas, Marc Estiarte, a Jaume Terradas. „Complex Spatiotemporal Phenological Shifts as a Response to Rainfall Changes". *New Phytologist* 161, (2004): 837–46.
- Petanidou, Theodora, Athanasios S. Kallimanis, Stefanos P. Sgardelis, Antonios D. Mazaris, John D. Pantis, a Nickolas M. Waser. „Variable Flowering Phenology and Pollinator Use in a Community Suggest Future Phenological Mismatch". *Acta Oecologica* 59, (2014): 104–11.
- Pompe, Sven, Jan Hanspach, Franz Badeck, Stefan Klotz, Wilfried Thuiller, a Ingolf Kühn. „Climate and land use change impacts on plant distributions in Germany". *Biology Letters* 4, (2008): 564–67.
- Post, Eric, Mads C. Forchhammer, Nils Chr. Stenseth, a Terry V. Callaghan. „The timing of life–history events in a changing climate". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268, (2001): 15–23.
- Potts, Simon G., Jacobus C. Biesmeijer, Claire Kremen, Peter Neumann, Oliver Schweiger, a William E. Kunin. „Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers". *Trends in Ecology & Evolution* 25, (2010a): 345–53.
- Precht, Herbert. *Temperature and Life*, Springer-Verlag, (1973).
- Primack, Daniel, Carolyn Imbres, Richard B. Primack, Abraham J. Miller-Rushing, a Peter Del Tredici. „Herbarium Specimens Demonstrate Earlier Flowering Times in Response to Warming in Boston". *American Journal of Botany* 91, (2004): 1260–64.
- Rafferty, Nicole E., C. David Bertelsen, a Judith L. Bronstein. „Later Flowering Is Associated with a Compressed Flowering Season and Reduced Reproductive Output in an Early Season Floral Resource". *Oikos* 2015, (2015): 821–28.
- Rafferty, Nicole E., a Anthony R. Ives. „Phylogenetic Trait-Based Analyses of Ecological Networks". *Ecology* 94, (2013): 2321–33.

- Rafferty, Nicole E., a Anthony R. Ives. „Pollinator Effectiveness Varies with Experimental Shifts in Flowering Time". *Ecology* 93, (2012): 803–14.
- Rafferty, Nicole, a Anthony R. Ives. „Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions". *Ecology letters* 14 (2011): 69–74.
- Rathcke, B, a E P Lacey. „Phenological Patterns of Terrestrial Plants". *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, (1985): 179–214.
- Rebaudo, François, a Victor-Badre Rabhi. „Modeling Temperature-Dependent Development Rate and Phenology in Insects: Review of Major Developments, Challenges, and Future Directions". *Entomologia Experimentalis et Applicata* 166, (2018): 607–17.
- Renner, Susanne S., a Constantin M. Zohner. „Climate Change and Phenological Mismatch in Trophic Interactions Among Plants, Insects, and Vertebrates". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49, (2018): 165–82.
- Roetzer, T., Markus Wittenzeller, Hans Haeckel, a Jiri Nekovar. „Phenology in Central Europe – Differences and Trends of Spring Phenophases in Urban and Rural Areas". *International Journal of Biometeorology* 44, (2000): 60–66.
- Root, Terry L., Jeff T. Price, Kimberly R. Hall, Stephen H. Schneider, Cynthia Rosenzweig, a J. Alan Pounds. „Fingerprints of Global Warming on Wild Animals and Plants". *Nature* 421, (2003): 57–60.
- Roy, D. B., a T. H. Sparks. „Phenology of British Butterflies and Climate Change". *Global Change Biology* 6, (2000): 407–16.
- Sagarin, Raphael. „False Estimates of the Advance of Spring". *Nature* 414, (2001): 600–600.
- Sacharov, N. L. „Studies in Cold Resistance of Insects". *Ecology* 11, (1930): 505–17.
- Samis, Karen E., Katy D. Heath, a John R. Stinchcombe. „Discordant Longitudinal Clines in Flowering Time and Phytochrome C in *Arabidopsis thaliana*". *Evolution* 62, (2008): 2971–83.
- Santandreu, Marc, a Francisco Lloret. „Effect of flowering phenology and habitat on pollen limitation in *Erica multiflora*". *Canadian Journal of Botany* 77, (1999): 734–43.
- Scaven, Victoria L., a Nicole E. Rafferty. „Physiological effects of climate warming on flowering plants and insect pollinators and potential consequences for their interactions". *Current Zoology* 59, (2013): 418–26.
- Senapathi, Deepa, Luísa G. Carvalheiro, Jacobus C. Biesmeijer, Cassie-Ann Dodson, Rebecca L. Evans, Megan McKerchar, R. Daniel Morton, et al. „The impact of over 80 years of land cover changes on bee and wasp pollinator communities in England". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, (2015)
- Settele, Josef, Otakar Kudrna, Alexander Harpke, Ingolf Kühn, Chris Swaay, Rudi Verovnik, A. Warren, et al. *Climatic Risk Atlas of European Butterflies. BioRisk 1 Special Issue*, (2008).
- Sgolastra, F., J. Bosch, R. Molowny-Horas, S. Maini, a W. P. Kemp. „Effect of Temperature Regime on Diapause Intensity in an Adult-Wintering Hymenopteran with Obligate Diapause". *Journal of Insect Physiology* 56, (2010): 185–94.
- Sherry, Rebecca A., Xuhui Zhou, Shiliang Gu, John A. Arnone, David S. Schimel, Paul S. Verburg, Linda L. Wallace, a Yiqi Luo. „Divergence of reproductive phenology under climate warming". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, (2007): 198–202.

- Schauber, Eric M., Dave Kelly, Peter Turchin, Chris Simon, William G. Lee, Robert B. Allen, Ian J. Payton, Peter R. Wilson, Phil E. Cowan, a R. E. Brockie. „Masting by Eighteen New Zealand Plant Species: The Role of Temperature as a Synchronizing Cue". *Ecology* 83, (2002): 1214–25.
- Schenk, Mariela, Jochen Krauss, a Andrea Holzschuh. „Desynchronizations in Bee–Plant Interactions Cause Severe Fitness Losses in Solitary Bees". *Journal of Animal Ecology* 87, (2018): 139–49.
- Schmitt, Johanna. „Individual Flowering Phenology, Plant Size, and Reproductive Success in *Linanthus Androsaceus*, a California Annual". *Oecologia* 59, (1983): 135–40.
- Schoen, Daniel J., Martin T. Morgan, a Thomas Bataillon. „How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation". *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351, (1996): 1281–90.
- Schwartz, Mark. *Phenology: An Integrative Environmental Science*, (2003).
- Schwartz, Mark D., a Todd M. Crawford. „Detecting Energy-Balance Modifications at the Onset of Spring". *Physical Geography* 22, (2001): 394–409.
- Schweiger, Oliver, Josef Settele, Otakar Kudrna, Stefan Klotz, a Ingolf Kühn. „Climate Change Can Cause Spatial Mismatch of Trophically Interacting Species". *Ecology* 89, (2008): 3472–79.
- Singer, Michael C., a Camille Parmesan. „Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy?" *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, (2010): 3161–76.
- Slayback, Daniel A., Jorge E. Pinzon, Sietse O. Los, a Compton J. Tucker. „Northern Hemisphere Photosynthetic Trends 1982–99". *Global Change Biology* 9, (2003): 1–15.
- Solbreck, Christer, a Birgitta Sillén-Tullberg. „Control of Diapause in a ‚Monovoltine‘ Insect, *Lygaeus Equestris* (Heteroptera)". *Oikos* 36, (1981): 68–74.
- Sparks, T. H., a A. Menzel. „Observed Changes in Seasons: An Overview". *International Journal of Climatology* 22, (2002): 1715–25.
- Sparks, T. H., a T. J. Yates. „The Effect of Spring Temperature on the Appearance Dates of British Butterflies 1883–1993". *Ecography* 20, (1997): 368–74.
- Sparks, Tim, E Jeffree, a Christopher Jeffree. „An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK". *International journal of biometeorology* 44 (2000): 82–87.
- Springer, Clint J., a Joy K. Ward. „Flowering Time and Elevated Atmospheric CO₂". *New Phytologist* 176, (2007): 243–55.
- Stanton, M. L., M. Rejmánek, a C. Galen. „Changes in Vegetation and Soil Fertility along a Predictable Snowmelt Gradient in the Mosquito Range, Colorado, U. S. A." *Arctic and Alpine Research* 26, (1994): 364–74.
- Steffan-Dewenter, Ingolf, Simon G. Potts, a Laurence Packer. „Pollinator Diversity and Crop Pollination Services Are at Risk". *Trends in Ecology & Evolution* 20, (2005): 651–52.
- Straka, Jakub, Kateřina Černá, Lenka Macháčková, Monika Zemenová, a Petr Keil. „Life Span in the Wild: The Role of Activity and Climate in Natural Populations of Bees". *Functional Ecology* 28, (2014): 1235–44.
- Straka, Jason Ryan, a Brian M. Starzomski. „Humming along or Buzzing off? The Elusive Consequences of Plant-Pollinator Mismatches". *Journal of Pollination Ecology* 13 (2014): 129–45.

- Stubbs, A. E., a S. J. Falk. „British Hoverflies: An Illustrated Identification Guide." *British Hoverflies: An Illustrated Identification Guide.*, (2002).
- Tauber, M J, a C A Tauber. „Insect Seasonality: Diapause Maintenance, Termination, and Postdiapause Development". *Annual Review of Entomology* 21, (1976): 81–107.
- Tauber, Maurice J., Catherine A. Tauber, Jan P. Nyrop, a Michael G. Villani. „Moisture, a Vital but Neglected Factor in the Seasonal Ecology of Insects: Hypotheses and Tests of Mechanisms". *Environmental Entomology* 27, (1998): 523–30.
- Thomson, Diane M. „Detecting the Effects of Introduced Species: A Case Study of Competition between *Apis* and *Bombus*". *Oikos* 114, (2006): 407–18.
- Thomson, James D. „Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, (2010): 3187–99.
- Traidl-Hoffmann, Claudia, Anna Kasche, Annette Menzel, Thilo Jakob, Martina Thiel, Johannes Ring, a Heidrun Behrendt. „Impact of Pollen on Human Health: More Than Allergen Carriers?" *International Archives of Allergy and Immunology* 131, (2003): 1–13.
- Tylianakis, J. M. „The Global Plight of Pollinators". *Science* 339, (2013): 1532–33.
- Vanbergen, Adam J., a the Insect Pollinators Initiative. „Threats to an Ecosystem Service: Pressures on Pollinators". *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, (2013): 251–59.
- Vaughton, Glenda, a Mike Ramsey. „Variation in Summer Dormancy in the Lilioid Geophyte *Burchardia Umbellata* (Colchicaceae)". *American Journal of Botany* 88, (2001): 1223–29.
- Venn, Susanna E., a John W. Morgan. „Phytomass and Phenology of Three Alpine Snowpatch Species across a Natural Snowmelt Gradient". *Australian Journal of Botany* 55, (2007): 450–56.
- Visser, Marcel E, a Christiaan Both. „Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, (2005): 2561–69.
- Visser, Marcel E., a Phillip Gienapp. „Evolutionary and Demographic Consequences of Phenological Mismatches". *Nature Ecology & Evolution* 3, (2019): 879–85.
- Volkov, Igor, Jayanth R. Banavar, Stephen P. Hubbell, a Amos Maritan. „Patterns of Relative Species Abundance in Rainforests and Coral Reefs". *Nature* 450, (2007): 45–49.
- Walker, Brian, Ann Kinzig, a Jenny Langridge. „Original Articles: Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species". *Ecosystems* 2, (1999): 95–113.
- Walther, Gian-Reto, Sascha Beißner, a Conradin A. Burga. „Trends in the Upward Shift of Alpine Plants". *Journal of Vegetation Science* 16, (2005): 541–48.
- Walther, Gian-Reto, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor J. C. Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg, a Franz Bairlein. „Ecological Responses to Recent Climate Change". *Nature* 416, (2002): 389–95.
- Waser, Nickolas M., a Jeff Ollerton. *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization.*, University of Chicago Press, (2006).
- Waser, Nikolas M., Lars Chittka, Mary V. Price, Neal M. Williams, a Jeff Ollerton. „Generalization in Pollination Systems, and Why It Matters". *Ecology* 77, (1996): 1043–60.

- White, Joseph, Youngsoo Son, a Yong-Lak Park. „Temperature-Dependent Emergence of *Osmia cornifrons* (Hymenoptera: Megachilidae) Adults". *Journal of Economic Entomology* 102, (2009): 2026–32.
- White, Michael A., Ramakrishna R. Nemani, Peter E. Thornton, a Steven W. Running. „Satellite Evidence of Phenological Differences Between Urbanized and Rural Areas of the Eastern United States Deciduous Broadleaf Forest". *Ecosystems* 5, (2002): 260–73.
- Wieser, Wolfgang. *Effects of Temperature on Ectothermic Organisms: Ecological Implications and Mechanisms of Compensation*, Springer-Verlag, (1973).
- Wolkovich, E. M., B. I. Cook, J. M. Allen, T. M. Crimmins, J. L. Betancourt, S. E. Travers, S. Pau, et al. „Warming Experiments Underpredict Plant Phenological Responses to Climate Change". *Nature* 485, (2012): 494–97.
- Woodward, F. I. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, (1987).
- Yachi, Shigeo, a Michel Loreau. „Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, (1999): 1463–68.
- Yan, WEIKAI, a DONALD H Wallace. „Simulation and Prediction of Plant Phenology for Five Crops Based on Photoperiod×Temperature Interaction". *Annals of Botany* 81, (1998): 705–16.
- Zhang, Xiaoyang, Mark A. Friedl, Crystal B. Schaaf, a Alan H. Strahler. „Climate Controls on Vegetation Phenological Patterns in Northern Mid- and High Latitudes Inferred from MODIS Data". *Global Change Biology* 10, (2004): 1133–45.
- Zhang, Xiaoyang, Mark A. Friedl, Crystal B. Schaaf, Alan H. Strahler, a Annemarie Schneider. „The Footprint of Urban Climates on Vegetation Phenology". *Geophysical Research Letters* 31, (2004).
- Ziska, Lewis H., Dennis E. Gebhard, David A. Frenz, Shaun Faulkner, Benjamin D. Singer, a James G. Straka. „Cities as Harbingers of Climate Change: Common Ragweed, Urbanization, and Public Health". *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 111, (2003): 290–95.