

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

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



**Bc. Martin Freudenfeld**

Efektivita přenosu pylu vybranými funkčními skupinami opylovačů a možnost rostlin ji ovlivňovat

The efficiency of pollen transfer by selected functional groups of pollinators and the ability of plants to influence it

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha, 2022

**Poděkování:**

Chtěl bych poděkovat zejména svému školiteli Zdeňku Janovskému za odborný dohled, pomoc a rady při psaní této diplomové práce. Dále bych chtěl poděkovat Jakubovi Štencovi za pomoc s grafy a morální podporu, Evče Matouškové, Michalovi Mikátovi a Jiřímu Hadravovi pak za pomoc s určováním hmyzu. Stejně tak bych chtěl poděkovat všem svým blízkým, kteří pro mě znamenají hodně a jen díky nim a jejich podpoře se můžu zabývat tím, co mě baví a zajímá.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem tuto závěrečnou diplomovou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité zdroje v seznamu citované literatury. Tato práce ani její podstatná část nebyla použita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne

Podpis:

# Abstrakt

Jednotlivé funkční skupiny opylovačů se díky svým specifickým vlastnostem mezi sebou velmi liší v efektivitě přenosu pylových zrn a ve své důležitosti pro konkrétní druhy kvetoucích rostlin, které se díky svým specifickým vlastnostem mezi sebou taktéž výrazně liší. Abych mohl provést srovnání efektivitě přenosu pylových zrn jednotlivých funkčních skupin opylovačů a rozhodnout, které funkční skupiny jsou nejefektivnější a které naopak nejméně efektivní v přenosu pylu, stanovil jsem pomocí stěrů pylových zrn z těl opylovačů jejich přenosové kapacity. Aby bylo srovnání přenosových kapacit funkčních skupin přesnější, vzal jsem v potaz vliv poslední kvetoucí rostliny, kterou opylovač navštívil. Dále jsem zjistil poměry konspecifického a heterospecifického pylu na tělech jednotlivých funkčních skupin opylovačů, abych odhadl jejich efektivitu přenosu pylu. Zároveň jsem porovnal spektra druhů pylových zrn přenášených na jejich tělech, abych zjistil, jak se u jednotlivých funkčních skupin opylovačů liší.

Ze získaných výsledků lze vyvodit, že se jednotlivé funkční skupiny opylovačů mezi sebou liší v efektivitě přenosu pylu. Nejvíce pylových zrn na svých tělech nosí včely medonosné a skupina samotářských včel. Naopak nejnižší přenosové kapacity mají motýli a malí dvoukřídlí. Poslední navštívená rostlina má vliv na množství neseného pylu a po zohlednění identity této rostliny se relativní přenosové kapacity některých funkčních skupin opylovačů oproti předchozímu srovnání změni. Nejvyšší podíl konspecifického pylu nosí kuklice, následované včelou medonosnou. Naopak nejnižší podíl nosí motýli a velké pestřenky. Rostlina, která má nejvyšší podíl svého pylu na tělech všech opylovačů je *Potentilla* sp. a nejnižší podíl pak *Pimpinella saxifraga* a *Prunella vulgaris*. Jednotlivé funkční skupiny opylovačů se liší ve spektrech druhů přenášených pylových zrn na svých tělech.

*Klíčová slova:* opylování, přenosová kapacita, efektivita přenosu, opylovači, funkční vlastnosti

# Abstract

Pollinator functional groups differ in their pollen carryover effectiveness and in the importance for particular species of plants, due to specific functional traits of pollinator functional groups. Plant species differ in their specific functional traits too. I determined pollen loads of pollinators by swabbing their bodies with a jelly to compare pollen carryover effectiveness of pollinator functional groups. This helped me to decide which pollinator functional groups are the most and the least effective in pollen carryover. I considered an influence of the last visited flower to make the comparison of pollen loads more accurate. I also calculated proportions of conspecific and heterospecific pollen grains carried on bodies of pollinators to estimate their carryover effectiveness. Likewise, I compared composition of pollen morphotypes carried on pollinator's bodies to find out differences among pollinator functional groups.

My analysis shows that pollen carryover effectiveness of particular pollinator functional groups differ. *Apis mellifera* and solitary bees have the biggest pollen loads, on the other hand, butterflies and small dipterans have the smallest pollen loads. The last visited flower influences an amount of pollen grains carried on bodies of pollinators. Relative pollen loads of some pollinator functional groups varied after taking into consideration the identity of the last visited flower. Tachinid flies and *Apis mellifera* carry the biggest proportion of conspecific pollen grains. In contrast, butterflies and big syrphids carry the lowest proportion of conspecific pollen. *Potentilla* sp. has the biggest proportion of its pollen on bodies of pollinators, the lowest have *Pimpinella saxifraga* and *Prunella vulgaris*. Particular pollinator functional groups differ in their composition of pollen morphotypes carried on their bodies.

*Key words:* pollination, pollen load, carryover effectiveness, pollinators, functional traits

# Obsah

1 Úvod.....	1
1.1 Opylování.....	1
1.2 Vlastnosti opylovačů ovlivňující přenos pylu.....	2
1.3 Podíl heterospecifického pylu.....	3
1.4 Vlastnosti rostlin ovlivňující přenos pylu.....	4
1.6 Cíle práce.....	6
2 Metodika.....	7
2.1 Design pokusu.....	7
2.2 Studovaná lokalita.....	7
2.3 Opylovači.....	7
2.4 Stěry pylu z opylovačů.....	8
2.5 Rostliny.....	9
2.6 Analýza pylových zrn.....	12
2.7 Morfotypy pylových zrn.....	14
2.8 Statistická analýza dat.....	14
2.8.1 Otázka 1 a 2 - Množství přenášeného pylu.....	14
2.8.2 Otázka 3 - Poměry konspecifického a heterospecifického pylu.....	15
2.8.3 Otázka 4 - Spektra druhů pylových zrn na tělech opylovačů.....	16
3 Výsledky.....	17
3.1 Výsledky vzorkování.....	17
3.2 Otázka 1 – Rozdíly mezi funkčními skupinami v množství přenášeného pylu.....	19
3.3 Otázka 2 - Vliv poslední navštívené rostliny.....	19
3.4 Otázka 3 - Poměry konspecifického a heterospecifického pylu.....	22
3.5 Otázka 4 – Spektra druhů pylových zrn na tělech opylovačů.....	27
4 Diskuze.....	33
4.1 Otázka 1 – Rozdíly mezi funkčními skupinami v množství přenášeného pylu.....	33
4.2 Otázka 2 - Vliv poslední navštívené rostliny.....	34
4.3 Otázka 3 - Poměry konspecifického a heterospecifického pylu.....	35
4.4 Otázka 4 – Spektra druhů pylových zrn na tělech opylovačů.....	36
4.5 Vhodnost zvolené metodiky.....	39
5 Závěr.....	40
6 Zdroje.....	41

# 1 Úvod

## 1.1 Opylování

Většina kvetoucích krytosemenných rostlin využívá hmyz k přenosu svých pylových zrn (Ollerton *et al.*, 2011). Opylovači přenášejí pylová zrna těchto rostlin na svém těle na blizny dalších květů umožňující jim tím se pohlavně rozmnožovat. Nakolik přispěje jeden takový přelet opylovače k fitness opylovaných rostlin pak závisí na efektivitě přenosu pylu. Tuto míru lze v podstatě převést na, jak dobře je opylovač schopný nabrat pylová zrna z prašníků jednoho květu a přemístit je na bliznu dalšího květu s co možná nejmenšími ztrátami.

Jednotliví opylovači ovšem nejsou stejní a jsou mezi nimi výrazné rozdíly v jejich specifických vlastnostech. Zprvce se velmi liší ve vlastnostech, které vedou k tomu, s jakou pravděpodobností vůbec přelétne z jedné rostliny na druhou a navštíví její květ. Mezi tyto vlastnosti patří zejména preference potravy, věrnost nebo schopnost rozeznávat a pamatovat si specifické vlastnosti navštěvovaných rostlin. Za druhé se opylovači liší ve vlastnostech, které ovlivňují kolik pylu z daného květu odnesou, kolik ho naopak jsou schopni deponovat na další květ a kolik ho v průběhu procesu přenosu pylu ztratí. Zjednodušeně lze říci, že čím víc pylu nese, tím zvyšuje šanci ho deponovat na bliznu (Larsson, 2005; Phillips *et al.*, 2018) a tím zvyšuje pro možné zisky a ztráty z jedné návštěvy. Ztráty mohou vznikat jednak přeletem opylovače na jinou rostlinu, ale také náhodně během přenosu či cíleně. Ztráty pylu zásadně snižují efektivitu jeho přenosu, protože se pylová zrna sebraná z prašníků nikdy nedostanou na bliznu. Pokud jsou rostliny entomogamní, tedy adaptované na opylování hmyzem, snaží se různými způsoby své opylovače nalákat a přimět je k návštěvě svých květů. Kromě sensorických vlastností, které slouží hlavně k atrakci opylovačů, jako jsou například barva květu, UV návodníky, vůně nebo velikost květů, hrají zásadní roli odměny, které rostlina svým opylovačům za přenos pylu nabízí, čímž do značné míry pozitivně ovlivňuje efektivitu přenosu pylu a pravděpodobnost úspěšného opylení. Mezi nejrozšířenější odměny patří samotný pyl, nektar nebo různé oleje a silice (Gilbert, 1981; Simpson *et Neff*, 1981).

Ke srovnání efektivitu přenosu pylu jednotlivých funkčních skupin opylovačů lze použít více charakteristik, ale jednou z účinných a často používaných je přenosová kapacita opylovačů, což je množství pylových zrn, které nesou jednotliví opylovači na svém těle po návštěvě květu (Alarcón, 2010; Bartomeus *et al.*, 2008; Escaravage *et Wagner*, 2004; Rader *et al.*, 2011). Tato metoda má oproti jiným používaným charakteristikám řadu výhod. Jednak množství přenášeného pylu se přímo promítá do množství pylu, které opylovač přenesení na bliznu (Li *et al.*, 2021), a proto může dobře ukazovat potenciální účinnost opylovače, jednak je metodika pro zjištění přenosové kapacity

relativně méně náročná, a tudíž umožňuje efektivní studium velkého množství opylovačů z různých funkčních skupin opylovačů.

## 1.2 Vlastnosti opylovačů ovlivňující přenos pylu

Opylovači se velmi liší v důležitosti pro dané druhy rostlin. Mají jednak velmi rozdílné vlastnosti, jsou různě početní a aktivní při návštěvách květů a květy si vybírají podle jiných charakteristik.

Mezi vlastnosti opylovačů ovlivňující výběr rostlin, které opylovač navštíví, patří zejména preference potravy a specifických vlastností rostlin (Gilbert, 1985; Haslett, 1989; Rademaker *et al.*, 1997). Pokud opylovač například preferuje nektar jako svou potravu, nebude navštěvovat rostlinné druhy, které ho nabízí malé množství. Opylovači mohou také preferovat určitou velikost květu (Grindeland *et al.*, 2005), jeho specifickou morfologii (Rodríguez *et al.*, 2004; Wignall *et al.*, 2006) nebo jeho barvu (Chittka *et al.*, 1997; Raine *et al.*, 2006).

Další důležitou vlastností opylovačů je věrnost (Waser, 1986), která výrazně ovlivňuje pravděpodobnost, s níž opylovač navštíví dalšího jedince stejného druhu (Straw, 1972). Ne podle všech teorií je věrnost adaptivní vlastností opylovačů (Chittka *et al.*, 1999), ale je zřejmé, že jejím základem je paměť, schopnost učit se, specializovat se na určitý typ květu a schopnost ho vyhledávat v prostoru (Raine *et al.*, 2007). Hlavním důsledkem věrnosti pro rostlinu je pak zúžení spektra navštěvovaných druhů rostlin, čímž se zvyšuje šance na úspěšný přenos pylu. To, jestli opylovač navštíví daný druh rostliny, závisí také na její lokální abundanci a míře kompetice opylovače s ostatními opylovači (Goulson, 1994).

Umístování pylu na tělo opylovače ovšem neovlivňují pouze vlastnosti rostlin, ale také vlastnosti samotných opylovačů (Benjamin *et al.*, 2014; Newman *et al.*, 2014), jako je například velikost jejich těla (Benachour *et al.*, 2017; Phillips *et al.*, 2018; Solís-Montero *et al.*, 2017), chlupatost, délka sosáku nebo specifický způsob jejich pohybu po květu (Escaravage *et al.*, 2004; Holloway, 1976; Roquer-Beni *et al.*, 2020). Z literatury vyplývá, že nejvíce pylových zrn na svých tělech díky svým specifickým vlastnostem nosí včely (Adler *et al.*, 2006; Bartomeus *et al.*, 2008; Escaravage *et al.*, 2004; Rader *et al.*, 2011). Naopak skupiny, které jsou považovány za nejhorší v přenosu pylu jsou motýli (Alarcón, 2010), brouci (Bartomeus *et al.*, 2008) nebo pestřenky (Escaravage *et al.*, 2004).

Nesmíme zapomínat, že téměř pro všechny opylující hmyz, kromě motýlů, jsou pylová zrna jeden z nejvýznamnějších zdrojů potravy s nezanedbatelným obsahem proteinů, proto může být určité množství pylových zrn opylovačem zkonsumováno (Haslett, 1989; Sedivy *et al.*, 2011), což se týká všech funkčních skupin opylovačů kromě motýlů. Ve zvláště vysoké míře pak působí cílené ztráty pylu včely, především sociální, které jím krmí své potomstvo. Opylovač se s nasbíraným pylem na svém těle pohybuje v prostoru a může značné množství pylových zrn ztrácet (Johnson *et al.*, 2005; Rademaker *et al.*, 1997). Ztrácí ho samovolně při pohybu důsledkem gravitace (Inouye *et al.*, 1994), ale část pylových zrn může ztratit i cíleně při čištění svého těla (Gilbert, 1981; Rademaker *et al.*, 1997).

### 1.3 Podíl heterospecifického pylu

Nedostatkem přenosové kapacity jako míry efektivity přenosu pylu je, že z ní není jasné, jaký pyl opylovač přenáší. Jeho efektivita je pro opylení daného druhu rostliny pochopitelně tím vyšší, čím vyšší je podíl konspecifického pylu (tedy pylu stejného druhu rostliny jako je ta navštívená) z celkového přenášeného množství (Adler *et al.*, 2006; Rammell *et al.*, 2019). Naopak, přenáší-li opylovač převážně heterospecifický pyl (tedy pyl cizích druhů rostlin), může být jeho vliv na zkoumané opylování rostliny dokonce až negativní, protože depozice pylu jiných druhů na bliznu vede k jejímu ucpávání a nemožnosti vlastního pylu klíčit (Jakobsson *et al.*, 2008). Podíl konspecifického a heterospecifického pylu na daném opylovači může vycházet například z množství navštívených druhů rostlin, s čímž souvisí abundance jednotlivých druhů rostlin na lokalitě a jejich specifické vlastnosti, nebo z potravních preferencí a věrnosti opylovače navštěvovat daný druh rostliny (Chittka *et al.*, 1999; Waser, 1986).

Hmyz může navštěvovat i jiné druhy rostlin, a proto se poměr konspecifického a heterospecifického pylu na těle opylovače v průběhu času mění (Adler *et al.*, 2006; Bartomeus *et al.*, 2008; Rammell *et al.*, 2019). Pyl nabraný z prašníků jednoho květu se tak nikdy nemusí dostat na bliznu dalšího květu, nebo může v mezičase ztratit životaschopnost (Dafni *et al.*, 2000), pokud na opylovači cestuje příliš dlouho. Pyl zachycený na některých částech těla, jako jsou například křídla, opylovače může být navíc pro rostlinu nedostupný, protože se nedostane na blizny dalších květů (Escaravage *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2015; Koch *et al.*, 2017). Některé skupiny opylovačů jako například včely (Apidae) adaptovaly své části těla i své chování, aby získávaly z květů velké množství pylových zrn a co nejméně jich ztrácely (Thorpe, 2000), a tudíž o to větší ztráty v podstatě rostlině působí.



## 1.4 Vlastnosti rostlin ovlivňující přenos pylu

Jednotlivé druhy rostlin, na jejichž květy opylovači létají a jejichž pylová zrna nosí na svých tělech, se často velmi liší ve svých vlastnostech významných pro to, kolik umístí pylu na opylovače (Bosch *et al.*, 1997; Hegland *et Totland*, 2005; la Rosa *et Conner*, 2017). Samotný tvar a velikost květu nebo květenství mohou silně ovlivnit, které funkční skupiny opylovačů budou na dané rostliny létat (Gómez *et al.*, 2006; Jennersten, 1984; Lázaro *et Totland*, 2014), ale i to, na jaké části těla se bude pyl umisťovat a jak to ovlivní úspěšnost depozice pylu na bliznu (Bookman, 1981), pokud se totiž bude pyl umisťovat na méně obvyklé části těla opylovače, může to potom vést k tomu, že na těchto místech bude méně heterospecifického pylu, což zlepší efektivitu přenosu. Mezi další vlastnosti rostlin ovlivňující umístění pylových zrn na těle opylovače patří množství a specifické umístění samčích pohlavních orgánů, ze kterých je pyl otírán. Stejně tak je umísťování pylu ovlivňováno délkou a specializací tyčinek (Sahli *et Conner*, 2007; Wolfe *et Barrett*, 1989), což napomáhá k tomu, aby se pyl dostal na těla různých funkčních skupin opylovačů. Velmi důležitý je i způsob uvolňování pylových zrn z prašníků (Castellanos *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2014), který určí kolik pylových zrn se dostane na těla opylovačů v daném čase. Rostliny se také velmi liší ve velikosti, tvaru (Aizen *et Harder*, 2007; Cruden, 2000), samotné produkci pylových zrn (Antoń *et Denisow*, 2018; Cruden, 1981; Dmitruk *et al.*, 2021) nebo poměru vyprodukovaných pylových zrn ku vyprodukovaným vajíčkům (Cruden, 2000), což přímo souvisí s efektivitou přenosu pylových zrn na tělech opylovačů (Gong *et Huang*, 2014), jelikož rostliny s velkou produkcí pylu budou na opylovače umisťovat větší množství pylových zrn.

Z rozmanitosti květních vlastností, které prokazatelně ovlivňují efektivitu přenosu pylu, lze předpokládat, že i přenosová kapacita opylovačů, kterou používáme jako ukazatel efektivity přenosu pylu jednotlivými funkčními skupinami opylovačů, a druhové složení pylu na jejich tělech může být silně ovlivněno identitou rostliny, kterou opylovač naposledy navštívil. Pokud poslední navštívená rostlina má určité specifické vlastnosti, například produkuje velké množství pylových zrn, je pravděpodobnější, že bude mít opylovač na svém těle větší množství pylu tohoto konkrétního druhu rostliny a poměr mezi konspicivním a heterospecifickým pylem bude větší než u rostliny, která produkuje výrazně méně pylových zrn.

Ve většině dosavadních prací zabývajících se přenosovou kapacitou a efektivitou přenosu pylu obecně nebyl tento efekt poslední navštívené rostliny studován. Může tím docházet ke zkreslení při stanovení efektivity přenosu pylových zrn jednotlivých funkčních skupin opylovačů. Funkční skupiny, které jsou v literatuře běžně v přenosu pylu považovány za málo efektivní (pestrěnky a jiní dvoukřídlí, brouci, motýli) (Alarcón, 2010; Bartomeus *et al.*, 2008; Escaravage *et Wagner*, 2004)

mohou být po zohlednění efektu poslední navštívené rostliny relativně efektivnější. Naopak skupiny považované za velmi efektivní (blanokřídlí a hlavně včely) se poté mohou zdát relativně méně efektivní. Takový efekt pak také může znesnadňovat srovnání přenosových kapacit jednotlivých funkčních skupin opylovačů. Takové srovnání na základě již existujících prací by navíc bylo zatíženo i tím, že pocházejí z různých ekosystémů, a tak studování opylovači mohou být zatíženi dalšími nesledovanými vlivy. Chceme-li proto udělat obecné srovnání přenosových kapacit jednotlivých funkčních skupin opylovačů, bylo by výhodou tak učinit v jednom ekosystému, pokud možno s využitím rostlinných druhů bez výraznějších morfologických a dalších adaptací k specifickému způsobu vypouštění pylu.

## 1.6 Cíle práce

Hlavním cílem mé diplomové práce je srovnání předpokladů k přenosu pylových zrn všech hlavních funkčních skupin opylovačů v mírném pásu pomocí stanovení jejich přenosových kapacit. Zároveň chci zjistit, jak se toto srovnání změní, vezmu-li v potaz efekt poslední navštívené rostliny. Jako další složku efektivity přenosu pylu jednotlivými funkčními skupinami opylovačů jsem dále zkoumal podíl konspecifického pylu poslední navštívené rostliny na tělech jednotlivých opylovačů. Konečně s cílem získat představu o tom, na které rostlinné druhy jednotlivé funkční skupiny opylovačů létají a které druhy pylu na svých tělech nosí (a v jakých proporcích), jsem zaznamenával složení druhů pylu na jejich tělech. V rámci práce hledám odpovědi na následující konkrétní otázky.

1. Liší se jednotlivé funkční skupiny opylovačů v absolutním množství pylových zrn přenášených na těle? Jaké konkrétní funkční skupiny přenášejí nejvíce pylových zrn a jaké ho přenášejí nejméně?
2. Jaký je vliv poslední navštívené rostliny na množství pylu neseného opylovačem? Jak se změní srovnání efektivity přenosu pylu po zohlednění vlivu navštívené rostliny?
3. Jak se funkční skupiny opylovačů liší v poměru konspecifického a heterospecifického pylu na svém těle? Jak se odlišují jednotlivé druhy rostlin v poměru konspecifického a heterospecifického pylu na tělech svých opylovačů?
4. Jaké je složení pylových zrn, která opylovači nosí na svých tělech? Jsou některé druhy pylu charakteristické pro jednotlivé funkční skupiny opylovačů?

V rámci jedné lokality, která měla stabilní druhové spektrum rostlin a opylovačů, známé vlastnosti prostředí a klimatické podmínky, jsem zkoumal stěry pylu ze zástupců všech hlavních funkčních skupin opylovačů. Následně jsem počítal a určoval pylová zrna pod mikroskopem a vyhodnocoval potřebné analýzy. Dále jsem mohl zkoumat vliv poslední navštívené rostliny, díky znalosti identity a vlastností rostlin, které se vyskytují na lokalitě a ze kterých jsem chytal opylovače. Vytvořil jsem sbírku pylových zrn konkrétních druhů rostlin a zjistil poměr konspecifického a heterospecifického pylu i přesného proporčního složení pylových zrn, které opylovači nosí na svých tělech.

## 2 Metodika

### 2.1 Design pokusu

Pro úspěšné nalezení odpovědí na položené otázky jsem uspořádal hlavní pokus v letech 2020 (10.-20.8.) a 2021 (16.-21.8.) vždy v době maxima kvetení rostlin mezi sečí a otavou a zároveň v době maxima aktivity většiny hlavních funkčních skupin opylovačů. Pokus byl prováděn na lokalitě K Handrkovu na jihozápadním Kutnohorsku a skládal se z odchyty opylujícího hmyzu z květů pro opylovače významných kvetoucích druhů rostlin, následných stěrů pylových zrn z jejich těl a přípravy trvalých preparátů. Později jsem v laboratoři preparáty s pylem analyzoval, počítal množství pylu, určoval jeho druhy pod mikroskopem a zjišťoval identity chycených opylovačů.

### 2.2 Studovaná lokalita

Lokalita „K Handrkovu“, nedaleko vesnice Vernýřov, okres Kutná Hora (N 49,8466; E 15,1498; WGS 1984) je poměrně podrobně prozkoumána z hlediska opylování rostlin (Janovský *et al.*, 2013, 2017). Jedná se o dvakrát ročně sečenou louku, první seč probíhá na přelomu května a června, druhá pak na konci srpna. Plocha louky je 4,05 ha bez nekosených lemů, které přidávají k ploše další asi 0,3 ha a které jsou rovněž hojně navštěvovány opylovači. Klima lokality je mírně suboceánické, množství srážek za rok se pohybuje okolo 650 mm a průměrné teploty okolo 8°C (Řezníčková *et al.*, 2007). Podle evropského systému klasifikace biomů EUNIS lze lokalitu popsat jako vlhký eutrofní až mezotrofní travinný porost (Janovský *et al.*, 2013), syntaxonomicky lze vegetaci louky zařadit do relativně širokého spektra svazů od mezofilního Arrhenatherion elatioris, přes Molinion caeruleae, po Calthion palustris a konečně malou část na SV lokality do svazu Violion caninae (Janovský *et al.* nepublikované údaje).

### 2.3 Opylovači

Na lokalitě je relativně vysoká abundance a diverzita opylujícího hmyzu z mnoha skupin (tabulka 1), které navštěvují kvetoucí rostliny. Nejpočetnější i druhově nejrozmanitější skupinou jsou dvoukřídlí (Diptera). Brouci (Coleoptera) mají nižší druhovou diverzitu a výrazně nižší abundance. Další důležitou skupinou jsou včely, které mají relativně vysokou abundance i diverzitu. Poslední skupinou opylujícího hmyzu jsou motýli (Lepidoptera), kteří nemají příliš vysokou abundance ani diverzitu (pouze nižší jednotky druhů). Skupina ostatních blanokřídlých (Hymenoptera) není příliš druhově bohatá, ale vyskytující se druhy mají vysokou abundance.

Jednotlivé studované druhy jsem rozdělil do funkčních skupin podle kombinace taxonomické příslušnosti a funkčních a behaviorálních znaků, podobným způsobem jako v jiných studiích

zkoumajících přenosovou kapacitu (Alarcón, 2010; Escaravage *et Wagner*, 2004; Jacobs *et al.*, 2010). Vytvořil jsem následující funkční skupiny: Apis (*Apis mellifera*), brouci, bzučivky, čmeláci, kuklice, masařky, motýli a samotářské včely. Pestřenky, které představují nejpočetnější skupinu opylovačů na lokalitě jsem pak dále rozdělil ještě do dvou skupin podle předpokládané přenosové kapacity na malé a velké (podobný přístup zvolil Larson 2005). Sběrná skupina „ostatní Hymenoptera“ vznikla ze zbývajících taxonů řádu blanokřídlých, které nepatří mezi včely a mají malé abundance. Poslední vzniklou funkční skupinou jsou malí dvoukřídlí (Diptera), do níž spadají veškeré taxony dvoukřídlých, které mají výrazně menší velikost těla (okolo 1-2 mm).

## 2.4 Stěry pylu z opylovačů

Pylová zrna byla z těl opylovačů stírána pomocí bločků želatiny (cca 5×5×2 mm), která sestává z glycerinu, želatiny a fuchsinu a byla připravena podle standardní metodiky (Dafni *et al.*, 2005). V rámci lokality byly pro sběr opylovačů vytipovány druhy rostlin, které byly dostatečně početné a navštěvované větším množstvím funkčních skupin opylovačů. Opylovač byl chycen za pomoci entomologické sítky ve chvíli, kdy se vyskytoval na květu rostliny nebo bezprostředně po jeho opuštění (předtím, než měl šanci navštívit další květ). V co nejkratší době po odchycení byl imobilizován a ve většině případů v průběhu procesu usmrcen, aby se zamezilo ztrátě pylových zrn jeho pohybem uvnitř sítky. Po vyjmutí byl opylovač držen pouze za jednu polovinu těla a z druhé poloviny těla byl pomocí pinzety a bločku želatiny setřen pyl. Při stírání byly záměrně vynechávány části těla adaptované na sběr a hromadění pylových zrn (například sběrací košíčky u včely medonosné a čmeláků), protože pylová zrna nashromážděná na těchto částech těla opylovače nemají šanci se dostat na bliznu dalšího květu a přispět k opylení. Bloček želatiny s pylem byl následně uschován do uzavíratelné zkumavky, aby se předešlo jeho kontaminaci a vysychání. Tělo opylovače bylo uloženo do 70% ethanolu pro pozdější bližší určení. Z uschovaných bločků želatiny byl později v terénu (nejdéle další den) vytvořen trvalý preparát roztavením želatiny nad plamenem mezi podložním a krycím sklíčkem. Po vychladnutí preparátu byly okraje zalakovány lakem na nehty, který zpomaluje vysychání preparátu.

Většina chycených opylovačů byla za pomoci entomologů zpětně určena na nejbližší možnou taxonomickou úroveň (tabulka 1). Názvosloví jednotlivých taxonů opylovačů bylo použito na základě existujících klíčů k určování hmyzu, pestřenky byly určovány podle van Veena (2010), blanokřídlí podle Macka a kol. (2010). Některé jedince bylo možné určit na úroveň druhu, některé kvůli malé morfologické odlišnosti druhů jen do rodů nebo skupin. Malí dvoukřídlí zůstali ze stejných důvodů pouze na úrovni funkční skupiny a stejně tak i samotářské včely, jejichž funkční skupina navíc kvůli tomu může zahrnovat i některé druhy včel sociálních.

## 2.5 Rostliny

Nejčastěji byli opylovači odchytáváni na družích z čeledi *Apiaceae* (zejména na družích *Daucus carota* a *Selinum carvifolia*), čeledi *Asteraceae* (nejčastěji na družích *Centaurea jacea* a *Cirsium palustre*) a čeledi *Ranunculaceae* (na družích *Ranunculus acris* a *R. flammula*; tabulka 2). Různé funkční skupiny opylovačů obvykle navštěvují různé druhy rostlin, a proto jsem vybíral rostliny, které jsou dostatečně abundantní tak, abych pokryl co největší možné spektrum funkčních skupin opylovačů.

Tabulka 1: Funkční skupiny a druhy opylovačů, z nichž byla stírána pylová zrna, a počty sebraných vzorků jednotlivých taxonů opylovačů

Funkční skupina	Český název	Latinský název	Počet vzorků	
Apis	včela medonosná	<i>Apis mellifera</i>	17	
Coleoptera	hrotaři	Mordellidae	14	
	páteříčkovití	Cantharidae	16	
	tesaříci	Cerambycidae	11	
Bzučivky	bzučivky	Calliphoridae	32	
Čmeláci	čmelák skalní	<i>Bombus lapidarius</i>	25	
	čmelák rolní	<i>Bombus pascuorum</i>	15	
	čmelák zemní	<i>Bombus terrestris</i>	18	
Kuklice	kuklice	Tachinidae	24	
Malí dvoukřídlí	malí dvoukřídlí	Diptera	20	
Malé pestřenky	<sup>1</sup>	<i>Anasimyia lineata</i>	1	
		<i>Dasysyrphus</i> spp.	1	
		<i>Episyrphus balteatus</i>	22	
		<i>Eupeodes</i> spp.	5	
		<i>Cheilosia</i> spp.	5	
		<i>Chrysogaster</i> spp.	12	
		<i>Chrysotoxum</i> spp.	4	
		<i>Melanostoma</i> spp.	16	
		<i>Parasyrphus</i> spp.	14	
		<i>Platycheirus</i> spp.	3	
		<i>Scaeva</i> spp.	4	
		pestřenka psavá	<i>Sphaerophoria scripta</i>	33
		malé pestřenky	<i>Syrirta pipiens</i>	21

Funkční skupina	Český název	Latinský název	Počet vzorků
Malé pestřenky	pestřenka pisklavá	<i>Syritta pipiens</i>	21
		<i>Syrphus</i> spp.	16
Masařky	masařky	Sarcophagidae	32
Motýli	bělásek řepný	<i>Pieris rapae</i>	18
	okáč poháňkový	<i>Coenonympha pamphilus</i>	13
	vřetenuška obecná	<i>Zygaena filipendulae</i>	15
Ostatní blanokřídli	kuťáci	Crabronidae	3
	kutilky	Sphecidae	4
	lumčici	Ichneumonidae	10
	pilatky	Tenthredinidae	18
Samotářské včely	samotářské včely	Apoidea	37
Velké pestřenky	včelice bělortá <sup>2</sup>	<i>Eristalis arbustorum</i>	11
	včelice pruhovaná	<i>E. interruptus</i>	35
	včelice žlutohá	<i>E. pertinax</i>	13
	včelice trubcová	<i>E. tenax</i>	13
	bahnomilka pruhovaná	<i>Helophilus hybridus</i>	7
	bahnomilka malá	<i>H. pendulus</i>	17
	bahnomilka žlutortá	<i>H. trivittatus</i>	19
	smrtihlávka obecná	<i>Myathropa florea</i>	3

<sup>1</sup> České názvosloví malých pestřenek ještě z velké části nebylo navrženo

<sup>2</sup> Názvosloví velkých pestřenek bylo doplněno na základě názvů zvažovaných pro připravované vydání atlasu českých pestřenek (J. Hadrava in prep.).

Tabulka 2: Čeledi a druhy rostlin vyskytující se na lokalitě, ze kterých sbírání opylovači, jim příslušné morfotypy pylu a zkratky použité v ordinačních diagramech a koláčových grafech. Nomenklatura dle Kaplan *et* Danihelka (2019)

Čeď	Druh	Latinský název	Zkratka
Apiaceae	bedrník obecný	<i>Pimpinella saxifraga</i>	Pim_sax
	bolševník obecný	<i>Heracleum sphondylium</i>	Her_sph
	děhel lesní	<i>Angelica sylvestris</i>	Ostatní
	mrkev obecná	<i>Daucus carota</i>	Dau_car
	olešník kmínolistý	<i>Selinum carvifolia</i>	Sel_car
Asteraceae	čekankovité	<i>Cichorioideae</i>	Cichor
	chrpa luční	<i>Centaurea jacea</i>	Cen_jac
	kopretina bílá	<i>Leucanthemum vulgare</i>	SenLeu
	máchelka podzimní	<i>Leontodon autumnalis</i>	Cichor
	m. srstnatá	<i>L. hispidus</i>	Cichor
	pcháč bahenní	<i>Cirsium palustre</i>	Cir_pal
	p. oset	<i>C. arvense</i>	Cir_pal
	p. šedý	<i>C. canum</i>	Cir_pal
	řebříček bertrám	<i>Achillea ptarmica</i>	Ach_sp
	řebříček obecný	<i>A. millefolium</i>	Ach_sp
	srpice barvířská	<i>Serratula tinctoria</i>	Ser_tin
	starček	<i>Senecio</i>	SenLeu
	škarda dvouletá	<i>Crepis bienis</i>	SenLeu
Boraginaceae	pomněnka bahenní	<i>Myosotis palustris</i>	Ostatní
Caprifoliaceae	čertkus luční	<i>Succisa pratensis</i>	Suc_pra
	chrastavec rolní	<i>Knautia arvensis</i>	Ostatní
Caryophyllaceae	kohoutek luční	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	Ostatní
	ptačinec	<i>Stelaria</i> sp.	Ostatní
Fabaceae	hrachor luční	<i>Lathyrus pratensis</i>	Lat_pra
	jetel luční	<i>Trifolium pratense</i>	Tri_sp
	j. plazivý	<i>T. repens</i>	Tri_sp
	j. prostřední	<i>T. medium</i>	Tri_sp
	j. zvrhlý	<i>T. hybridum</i>	Tri_sp



Čeľad'	Druh	Latinský názov	Zkratka
Fabaceae	štírovník růžkatý	<i>Lotus corniculatus</i>	Lot_cor
Hypericaceae	třezalka skvrnitá	<i>Hypericum maculatum</i>	Hyp_sp
	t. tečkovaná	<i>H. perforatum</i>	Hyp_sp
Lamiaceae	bukvice lékařská	<i>Betonica officinalis</i>	Ostatní
	černohlávek obecný	<i>Prunella vulgaris</i>	Pru_vul
	máta rolní	<i>Mentha arvensis</i>	Ostatní
Lythraceae	kyprej vrbice	<i>Lythrum salicaria</i>	Lyt_sal
Onagraceae	vrbovka	<i>Epilobium</i> sp.	Ostatní
Plantaginaceae	jitrocel kopinatý	<i>Plantago lanceolata</i>	Pla_lan
Polygonaceae	rdesno červivec	<i>Persicaria maculosa</i>	Ostatní
	r. menší	<i>P. minor</i>	Ostatní
Primulaceae	vrbina obecná	<i>Lysimachia vulgaris</i>	Lys_vul
Ranunculaceae	pryskyřník plamének	<i>Ranunculus flammula</i>	Ran_sp
	p. prudký	<i>R. acris</i>	Ran_sp
	p. plazivý	<i>R. repens</i>	Ran_sp
Rosaceae	krvavec toten	<i>Sanguisorba officinalis</i>	San_off
	mochna husí	<i>Potentilla anserina</i>	Pot_sp
	mochna nátržník	<i>P. erecta</i>	Pot_sp
Rubiaceae	svízel bílý	<i>Galium album</i>	Gal_sp
	s. severní	<i>G. boreale</i>	Gal_sp
	s. sivý	<i>G. glaucum</i>	Gal_sp
	s. slatinný	<i>G. uliginosum</i>	Gal_sp

## 2.6 Analýza pylových zrn

Pro odhad počtu pylových zrn jsem použil světelný mikroskop se čtvercovou sítí (velikost čtverce 1×1mm) přeloženou přes krycí sklíčko. V prvním kroku počítání jsem zaznamenával semikvantitativně počet pylových zrn v každém druhém čtverečku mřížky (tabulka 3). Pokud v takto prohlédnuté polovině preparátu bylo odhadováno méně než sto pylových zrn, zaznamenával jsem počet pylových zrn v každém čtverečku mřížky. Po kategorizaci prohlížených políček na sklíčku, jsem počty pylových zrn zjištěných v jednotlivých kategoriích vynásobil prostředními hodnotami intervalu hodnot dané kategorie (tabulka 3), abych ze získaných hodnot odhadl počet pylových zrn na polovině preparátu (tedy ideální čtvrtině opylovače). Po odhadu počtu přenášených pylových zrn jsem v každém preparátu určil dvě stě pylových zrn do druhu (nebo alespoň rodu či

podčeledi) rostliny. Pylová zrna jsem vybíral stratifikovaně náhodně s ohledem na zastoupení pylových zrn v jednotlivých kategoriích početnosti pylových zrn ve sčítaných čtvercích. Toto řešení jsem zvolil, abych vzal v potaz možné rozdíly v míře shlukování různých druhů pylových zrn (např. velká hůře mobilní pylová zrna by při roztékání želatiny mohla být méně náchylná k tomu dostat se dále od míst s velkou koncentrací pylových zrn). Pokud se v preparátu nacházelo méně než dvě stě pylových zrn, určil jsem všechna pylová zrna.

Tabulka 3: Kategorie polí s pylovými zrny a rozmezí jejich přesného počtu

Kategorie	0	1	2	11	26
Počet pyl. zrn	0	1	2-10	11-25	26-∞
Prostřední hodnota	0	1	6	18	40

Pro každého opylovače jsem spočítal a určil množství pylových zrn, které jsem pro každý druh pylu rozřadil do čtyř kategorií podle počtu (tabulka 3). Pylová zrna v každé kategorii jsem sečetl napříč druhy rostlin, čímž mi vznikly čtyři součty (každý pro danou skupinu počtu zrn), kterými jsem vydělil celkové počty pylu každého druhu rostliny. Tím jsem získal procentuální zastoupení daných druhů pylu v rámci kategorie. Počty čtverců preparátu náležící daným kategoriím jsem vydělil počtem čtverců vynásobeným konstantou (vždy polovina intervalu počtu zrn kategorie), čímž jsem zjistil procentuální zastoupení čtverců v každé kategorii podle počtu pylu. Posledním krokem bylo vynásobení procentuálního zastoupení druhů pylu v kategoriích s procentuálním zastoupením čtverců dané kategorie, které mi po sečtení všech kategorií dalo celkové procentuální zastoupení druhů pylových zrn v preparátu.

## 2.7 Morfotypy pylových zrn

Kvůli omezeným možnostem přesného určení druhu pylových zrn jsem některé zjištěné morfotypy pylových zrn řadil pouze do vyšších taxonomických skupin, které jdou ještě morfologicky odlišit (informace o určitelnosti byly vzaty z databáze PalDat – a palynological database, 2000 a dále, [www.paldat.org](http://www.paldat.org)). Konkrétně jsem řadil do společné skupiny (Ran\_sp) pyl pryskyřníku prudkého a pryskyřníku plaménku. Stejně tak jsem sjednotil pyl všech druhů jetele (Tri\_sp), třezalky tečkované a třezalky skvrnitě (Hyp\_sp), mochny husí a mochny nátržníku (Pot\_sp) a vícera druhů svízelů (*Galium album*, *G. uliginosum*, *G. palustre* a *G. boreale*; Gal\_sp). V rámci čeledi *Asteraceae* jsem z přítomných druhů rostlin vytvořil šest skupin pylových zrn, které se od sebe dají odlišit na základě morfologie. První sjednocuje pyl řebříčku obecného a řebříčku bertrámu do skupiny „Ach\_sp“, druhá obsahuje pyl srpice barvířské (Ser\_tin), třetí pyl rostlin z podčeledi Cichorioideae (Cichor), čtvrtá seskupuje pylová zrna pcháče bahenního a pcháče osetu (Cir\_pal), pátá pylová zrna chrpy luční (Cen\_jac) a šestá obsahuje pylová zrna specifického paprscitého tvaru vícera málo zastoupených druhů (např. starčku nebo kopretiny bílé; SenLeu). Další typy pylových zrn odpovídají jednotlivým druhům rostlin, na kterých byli opylovači chytáni a poslední skupinou „Ostatní“ jsou pak nezařazená vzácná pylová zrna, která jsem nedokázal blíže určit.

## 2.8 Statistická analýza dat

Všechny analýzy byly prováděny v prostředí programovacího jazyka R (verze 4.2.0) v základní instalaci. Pro mnohorozměrné analýzy jsem využil balíček funkcí *vegan* (verze 2.6-2; Oksanen *et al.*, 2022).

### 2.8.1 Otázka 1 a 2 - Množství přenášeného pylu

K zodpovězení první a druhé otázky jsem pracoval s odhadem počtu pylových zrn na čtvrtině těla opylovače, v některých případech na polovině těla dělené dvěma, jako se závislou proměnnou. Nezávislou proměnnou byla funkční skupina opylovače, mající dvanáct hladin (tabulka 1). Další nezávislou proměnnou, přesněji kovariátou, pak byla identita poslední navštívené rostliny. Vytvořil jsem postupně tři modely, které jsem analyzoval pomocí analýzy variance (ANOVA).

První model ukazuje vztah množství pylových zrn na polovině sklíčka (zlogaritmovaného) s rostlinou odchyty, funkčními skupinami opylovačů a druhem odchyceného opylovače a slouží především k odhadu velikosti jednotlivých složek variability. Vzhledem k tomu, že na druh opylovače v rámci funkční skupiny lze pohlížet jako na faktor s náhodným efektem, tak jsem za tím účelem i spočítal jednotlivé složky variance (*variance component analysis – VarComp*; Cowles, 2004). Design pokusu nebyl ortogonální zejména na úrovni počtu druhů opylovačů v rámci

jednotlivých funkčních skupin, a proto je použití tohoto postupu předpokládajícího vyvážený design jen určitou aproximací velikosti jednotlivých složek variability.

Druhý model porovnává množství pylových zrn přenášeného na tělech všech funkčních skupin opylovačů (jejich přenosové kapacity), ale nepracuje s jednotlivými druhy v rámci funkční skupiny. Pro zjištění, které funkční skupiny se mezi sebou liší, jsem na výsledný model následně aplikoval Tukeyho-Kramerův test mnohonásobných porovnaní. Třetí model také porovnává přenosové kapacity jednotlivých funkčních skupin opylovačů, ale po ošetření o vliv poslední navštívené rostliny – pracuje s reziduály z analýzy, kde počet přenášených pylových zrn byl závislou proměnnou a identita poslední navštívené rostliny prediktorem. Prediktorem je opět funkční skupina opylovače.

Druhý model slouží k zodpovězení první otázky diplomové práce a ke zjištění hrubých rozdílů mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů. Třetí model odpovídá na druhou otázku diplomové práce a analyzuje rozdíly v množství přenášeného pylu mezi funkčními skupinami opylovačů po ošetření vlivu kovariáty, poslední navštívené rostliny, tedy čisté rozdíly mezi jednotlivými skupinami opylovačů po korekci na rozdílné produkce pylu rostlin, z nichž byli opylovači odchyceni. Kvůli pozitivně šikmému rozdělení reziduálů jsem závislou proměnnou transformoval pomocí přirozeného logaritmu. Tato transformace rovněž homogenizovala rozptyl.

### **2.8.2 Otázka 3 - Poměry konspecifického a heterospecifického pylu**

K zodpovězení třetí otázky, tedy ke srovnání poměrů konspecifického a heterospecifického pylu mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů, jsem vytvořil datový soubor sestávající pouze z dat o rostlinných druzích, ze kterých bylo sebráno dostatečné množství opylovačů patřících do různých funkčních skupin. Dostatečným počtem vzorků jsem rozuměl, že z rostliny byly sebrány jedinci opylovačů z alespoň tří funkčních skupin a každá byla zastoupena alespoň osmi vzorky. Podmínky splnily následující druhy: *Selinum carvifolia*, *Ranunculus* sp., *Daucus carota*, *Centaurea jacea*, *Succisa pratensis*, *Potentilla* sp., *Pimpinella saxifraga*, *Lathyrus pratensis*, *Prunella vulgaris*, *Lythrum salicaria* a *Sanguisorba officinalis*. Zároveň dostatečné počty vzorků u čtyř nejběžnějších rostlin (*Selinum carvifolia*, *Daucus carota*, *Centaurea jacea* a *Ranunculus* sp.) mi umožnily je analyzovat ještě samostatně.

Vzhledem k tomu, že závislá proměnná je binomické povahy (počet konspecifických pylových zrn z celkového počtu určených zrn), analyzoval jsem rozdíly mezi funkčními skupinami opylovačů pomocí binomického zobecněného lineárního modelu. Při analýze dat jsem zjistil nadměrný rozptyl pozorování (*overdispersion*), poměr reziduální deviance ku reziduálnímu počtu stupňů volnosti byl

výrazně vyšší než jedna ku jedné, nemohl jsem tudíž použít binomický model, a proto jsem podle standardního postupu přešel k modelu kvasibinomickému (Crawley, 2007).

### **2.8.3 Otázka 4 - Spektra druhů pylových zrn na tělech opylovačů**

Pro nalezení odpovědi na čtvrtou otázku diplomové práce, srovnání druhového složení pylových zrn na tělech funkčních skupin opylovačů, jsem analyzoval relativní podíly jednotlivých morfotypů pylových zrn opět v závislosti na jednotlivých funkčních skupinách opylovačů. V první fázi analýzy jsem na data použil detrendovanou korespondenční analýzu (DCA), abych se podle délky gradientu první osy mohl rozhodnout o tom, zda použít lineární či unimodální techniky (Lepš et Šmilauer 2003). Gradient byl delší než 4 SD, a proto jsem na svá data v další fázi použil kanonickou korespondenční analýzu (CCA), tedy přímou ordinační metodu pro data s unimodálními odpověďmi druhů na gradienty prostředí. Po zjištění procentuálního podílu vysvětlené variability jednotlivými osami jsem se rozhodl použít první dvě z nich. Na relativní proporce pylových zrn jsem použil Hellingerovu transformaci (Legendre *et* Legendre, 2012), tj. relativní proporce jsem odmocnil. Následně jsem testoval nulovou hypotézu, že složení přenášeného pylu se mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů neliší, permutačním testem s 4999 permutacemi.

Pro možnou bližší analýzu vztahů mezi jednotlivými druhy pylových zrn na tělech opylovačů jsem ještě vytvořil matici korelačních koeficientů, která ukazuje, které druhy pylu se vyskytují ve stěrech často společně a které mají navzájem negativní korelaci. Poté jsem vytvořil tabulku, která ukazuje průměrné zastoupení druhů pylových zrn na tělech opylovačů z jednotlivých funkčních skupin.

## 3 Výsledky

### 3.1 Výsledky vzorkování

Celkem jsem sebral 618 vzorků, z toho v prvním roce 508 vzorků a ve druhém dalších 110 vzorků. Z tohoto celku 314 vzorků obsahovalo v polovině své plochy 200 nebo více pylových zrn, zbytek obsahoval méně pylových zrn a jeden vzorek neobsahoval žádné pylové zrno. Nejčastějšími zaznamenanými druhy pylu na tělech opylovačů byla zrna patřící druhům, z nichž byli opylovači odchytáváni *Selinum carvifolia* (výskyt ve 196 vzorcích), *Daucus carota* (108 vzorků), *Centaurea jacea* (84 vzorků) a *Ranunculus* sp. (71 vzorků). V roce 2020 kvetlo v trvalých plochách na lokalitě v době sběru dat 56 druhů rostlin, o rok později dokonce 62.

Tabulka 4: Absolutní a relativní četnosti zastoupení otevřených květů v 93 trvalých na lokalitě K Handrkovu v letech 2020 a 2021. Metodika stanovení je podle Janovský a kol. (2013).

Druh rostliny	2020 abs.	2021 abs.	2020 rel.	2021 rel.
<i>Plantago lanceolata</i>	3053	2569	18.3%	11.5%
<i>Ranunculus acris</i>	2505	3013	15.0%	13.5%
<i>Prunella vulgaris</i>	2487	2383	14.9%	10.6%
<i>Centaurea jacea</i>	952	1883	5.7%	8.4%
<i>Potentilla erecta</i>	1164	1440	7.0%	6.4%
<i>Lathyrus pratensis</i>	465	1628	2.8%	7.3%
<i>Lotus corniculatus</i>	601	1114	3.6%	5.0%
<i>Pimpinella saxifraga</i>	692	894	4.2%	4.0%
<i>Trifolium repens</i>	342	1156	2.1%	5.2%
<i>Galium album</i>	1331	67	8.0%	0.3%
<i>Ranunculus flammula</i>	446	788	2.7%	3.5%
<i>Sanguisorba officinalis</i>	490	722	2.9%	3.2%
<i>Trifolium pratense</i>	339	596	2.0%	2.7%
<i>Trifolium hybridum</i>	328	560	2.0%	2.5%
<i>Achillea ptarmica</i>	5	728	0.0%	3.3%
<i>Selinum carvifolia</i>	248	417	1.5%	1.9%
<i>Succisa pratensis</i>	122	253	0.7%	1.1%
ostatní druhy celkem	1097	2166	6.6%	9.7%

Nejvyšších proporcí na tělech všech opylovačů dohromady dosahuje pyl druhů *Selinum carvifolia* (31,66 %), u brouků a ostatních blanokřídlých pak až 57,2 %, resp. 45,7 % (tabulka 4). Dalším velmi častým pylem na tělech opylovačů jsou zrna druhu *Daucus carota* (17,41 %), která nosí hlavně bzučivky (36,7 %), masařky (41,8 %) a ostatní blanokřídlí (33,3 %). Třetí nejčastější typ pylu patří druhu *Centaurea jacea* (13,55 %) a na svých tělech ho nosí hlavně *Apis mellifera* (56,4 %) a čmeláci (40,2 %).

Tabulka 5: Relativní procentuální podíl jednotlivých typů pylových zrn ve vzorcích stěrů pylových zrn na tělech jednotlivých funkčních skupin opylovačů.

	Ach_sp	Gen_lac	Clehor	Cir_pal	Dau_car	Gal_sp	Her_sph	Hyp_sp	Lat_pra	Lot_cor	Lys_vul	Lyt_sal	Ostatni	Pim_sax	Plan	Pot_sp	Pru_vul	Ran_sp	San_off	Sel_car	SenLen	Ser_din	Suc_pra	Tit_sp
Apis mellifera	0	56,4	3,4	0,1	0,2	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0,7	0	23	14,7	0	0,7	0,1	0,1	0	0,6
Brouci	0,2	3,6	0,3	0,2	19,1	0	0,4	0,2	0	1	0	0,1	0	1,8	2,7	2	0	8	0,7	57,2	1,4	1,2	0	0
Bzučivky	0	0,1	0,3	0,3	36,7	0	4	1,1	0	0	0	0,4	0	0,2	1,1	0	0,6	6,7	5,5	36,8	5,8	0	0,3	0
Čmeláci	0,3	40,2	0,4	2,5	0,3	0	0	3,5	20,7	8,1	0	0	0	0,2	1,3	0,5	10,8	0,6	0	1,6	0,6	0	5,5	2,7
Kučlice	0,4	0,1	0,1	0,3	23,5	0	1,1	0,2	0	0	0	0,1	0	1,8	0,4	0	0,6	2,3	0,3	65,5	3,1	0	0	0
Malé Diptera	3,7	1,9	0,6	0,3	12,8	0	0,6	0,1	0	0,1	0	0	0	0	1,4	2,1	0	9,4	0,3	64,2	2,5	0	0	0
Malé pestřenky	0,1	3	1,9	0,2	6,1	0,3	1,1	4,5	1,1	0,3	0	0,5	0	1,4	3,5	16,4	0,6	36,8	1,9	16	2,7	0	1,7	0
Masařky	0	0,9	0,2	0,1	41,8	0	7,3	1,4	0	0,4	0	4	0	0,2	0,7	0,2	0,7	6	7,9	25,9	2,2	0	0,1	0
Motýli	0,1	28,9	1,9	12,1	0,3	0	0	0,6	1,9	3,3	0	0,1	0,7	0,2	7,5	6,7	2,8	26,2	0,3	3	2,7	0	0,8	0
Ost. Hymenoptera	0	0,4	0,1	0	33,3	0	3,3	0,3	0,1	0,2	0	0,2	0,1	8,1	0,5	0,5	0	4,9	0,1	45,7	2	0	0	0,1
Samotářské včely	0,1	2,4	4,1	0,2	0,7	0	0,5	0,3	0,7	0	9,8	8,5	0	1,4	0,1	11,9	1	37,8	0,1	15,4	5	0	0	0,3
Velké pestřenky	1,1	16	5,2	3,4	6,5	0	0,6	2,1	0,1	0,1	0	0	0	0,4	1	7	0,2	9,4	0,2	25,8	9,5	0	11,4	0
Všechny skupiny	0,48	13,55	0,92	1,61	17,41	0,03	1,78	1,19	2,38	1,35	0	0,54	0,08	1,39	1,98	2,84	3,91	11,56	1,7	31,66	2,31	0,13	0,84	0,34

### 3.2 Otázka 1 – Rozdíly mezi funkčními skupinami v množství přenášeného pylu

Rozklad variability do jednotlivých složek (ANOVA – 1. model) ukázal, že 13,8 % vysvětlené variability přenosové kapacity připadlo na rozdíly v druhu rostliny, ze které byl sebrán opylovač, 28 % vysvětlené variability na rozdíly mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů a 13,2 % vysvětlené variability na rozdíly mezi jednotlivými druhy opylovačů. V následném výpočtu variability jednotlivých komponent ve smíšených modelech (VarComp) zohledňující rozdílné počty stupňů volnosti vyšla variabilita připadající na rozdíly mezi jednotlivými druhy opylovačů 0,27, na rozdíly mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů 25,58, na rozdíly v posledních druzích navštívených rostlin 0,21 a 0,89 na reziduální variabilitu. Přestože lze vcelku logicky předpokládat, že pozorování z jednoho druhu opylovače si budou podobnější než s pozorováními z jiných druhů, a tudíž se jedná o přirozeného kandidáta n faktor s náhodnými, tak rozklad variability ukázal, že tento efekt je výrazně menší než rozdíly mezi jednotlivými pozorováními v rámci druhu opylovače (reziduální variabilita). V dalších analýzách jsme proto s ním dále nepracovali.

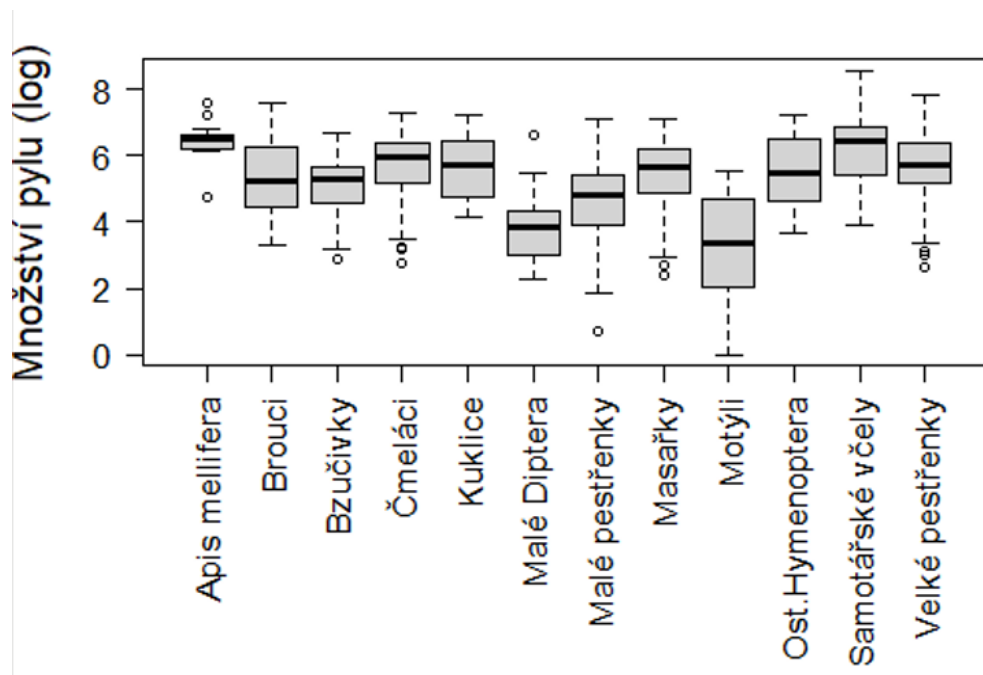
Na základě analýzy variance druhého modelu (prediktor funkční skupina bez zohlednění vlivu poslední navštívené rostliny; ANOVA  $F_{11, 606} = 26,2$ ;  $p < 0,001$ ) a následného post-hoc Tukeyho-Kramerova testu se dá tvrdit, že se funkční skupiny opylovačů mezi sebou liší v množství přenášeného pylu a příslušnost opylovače k funkční skupině vysvětlila 32,2 % variability mezi vzorky. Nejvyšší přenosové kapacity mají funkční skupiny *Apis mellifera* a samotářské včely a naopak nejméně pylových zrn na svých tělech nosí motýli a malé Diptera (obr. 3). U ostatních funkčních skupin opylovačů nelze tvrdit, že by se mezi sebou prokazatelně lišily. Rozptyly průměrných množství přenášených pylových zrn jednotlivých funkčních skupin opylovačů se téměř neliší a jednotlivá pozorování u všech funkčních skupin jsou poměrně homogenní, nejvíce heterogenní skupinou jsou motýli (obr. 1).

### 3.3 Otázka 2 - Vliv poslední navštívené rostliny

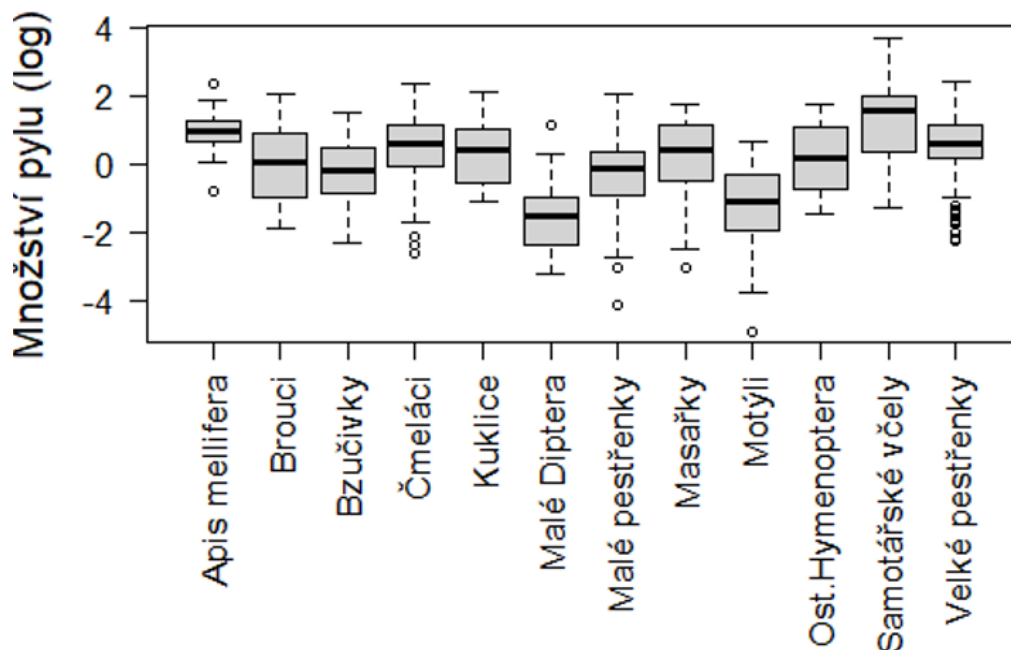
Po odfiltrování vlivu poslední navštívené rostliny, kdy byla identita této rostliny brána jako kovariáta, připadá na rozdíly mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů 26,7 % vysvětlené variability. Alespoň některé funkční skupiny opylovačů se mezi sebou signifikantně liší (ANOVA,  $F_{11, 606} = 20,1$ ;  $p < 0,001$ ) v relativní přenosové kapacitě. Podle výsledků Tukeyho-Kramerova testu mají prokazatelně nejvyšší průměrné relativní přenosové kapacity samotářské včely, ale z dostupných dat od nich nejdu odlišit ani průměrné relativní přenosové kapacity včely medonosné, čmeláků, velkých pestřenek a kuklic (obr. 4). Naopak nejméně pylových zrn na svých tělech stále prokazatelně nosí motýli a malí dvoukřídli. Oproti modelu bez kovariáty pouze s funkčními skupinami jako prediktorem (obr. 3), tedy oproti absolutním přenosovým kapacitám se



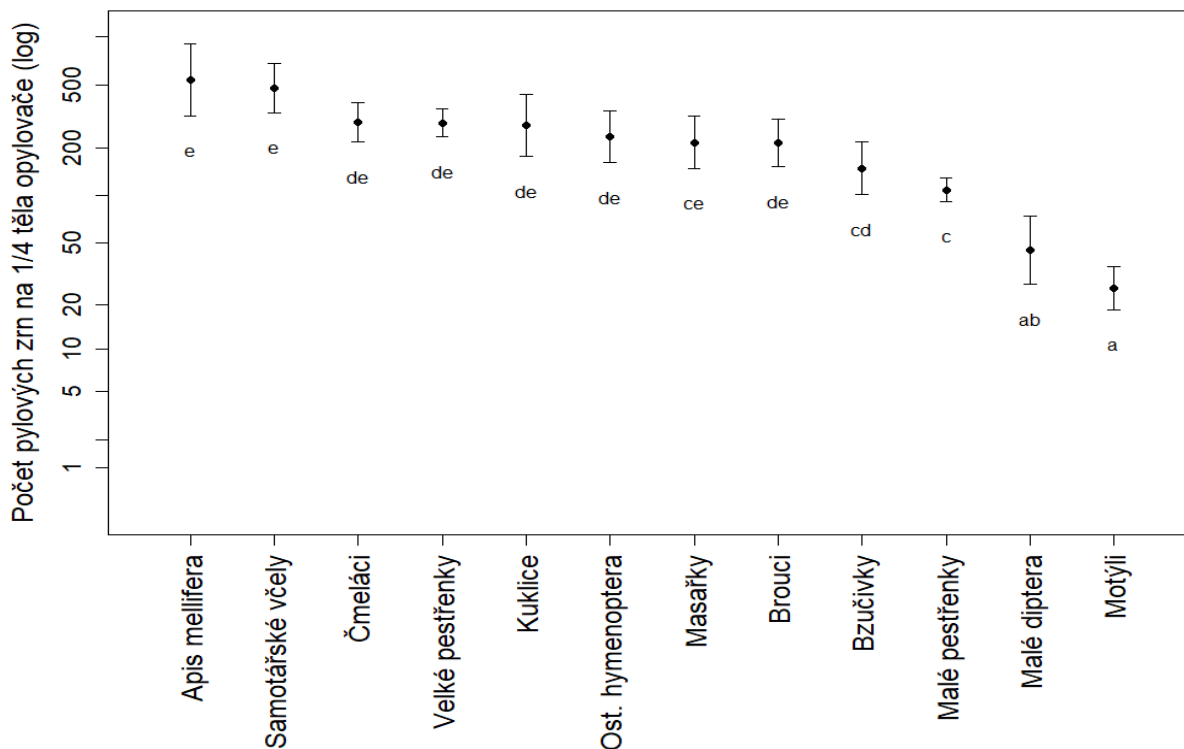
změnilo pořadí některých funkčních skupin opylovačů. Posun k vyšším relativním přenosovým kapacitám můžeme pozorovat hlavně u malých pestřenek, masařek, velkých pestřenek a zejména u samotářských včel. Rozptyly jednotlivých funkčních skupin opylovačů se oproti modelu bez kovariáty téměř nezměnily.



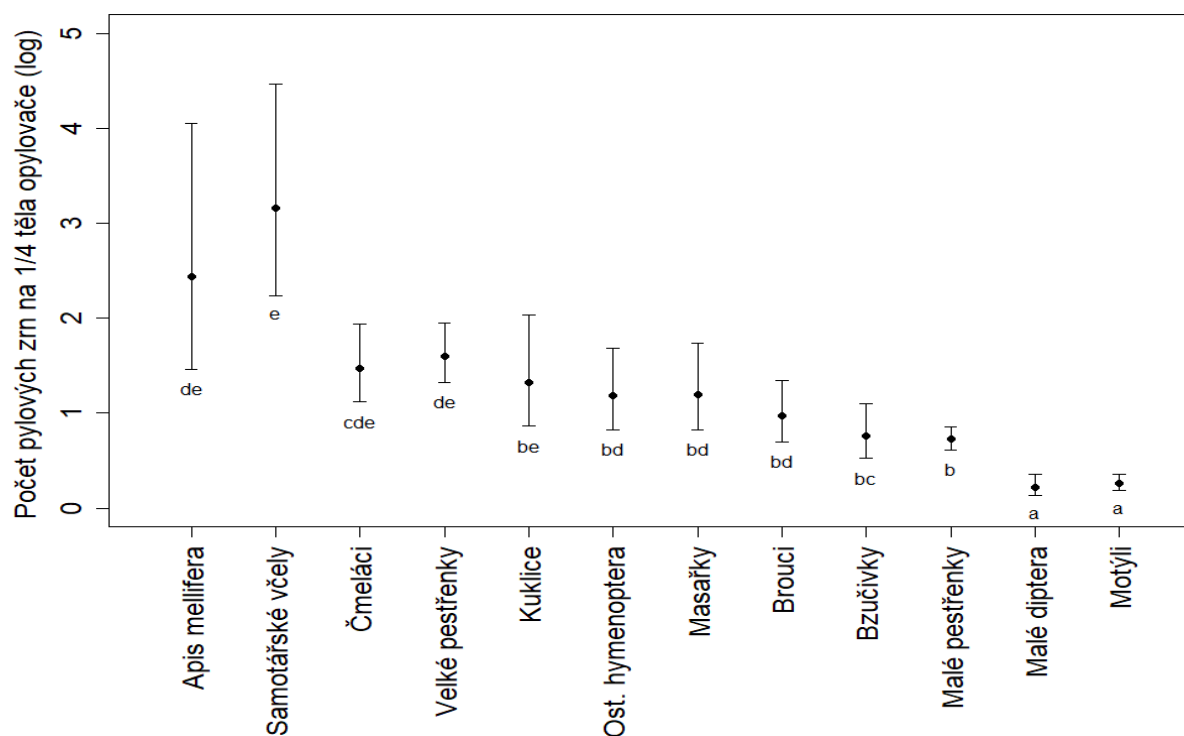
Obr. 1: Krabicový graf počtu pylových zrn přenesených na jedné čtvrtině těla opylovače připadající na jednotlivé funkční skupiny opylovačů.



Obr. 2: Krabicový graf relativní přenosové kapacity po zohlednění vlivu poslední navštívené rostliny



Obr. 3: Počet pylových zrn přenesených na jedné čtvrtině těla opylovače připadající na jednotlivé funkční skupiny opylovačů. Chybové úsečky označují 95% konfidenční interval odhadu střední hodnoty, písmena u skupin odpovídají výsledkům Tukeyho-Kramerova testu, střední hodnoty skupin nesoucích stejné písmeno se od sebe signifikantně neliší.



Obr. 4: Relativní přenosové kapacity po zohlednění vlivu poslední navštívené rostliny. Chybové úsečky označují 95% konfidenční interval odhadu střední hodnoty, písmena u skupin odpovídají výsledkům Tukeyho-Kramerova testu a ukazují odlišnosti jednotlivých funkčních skupin opylovačů.

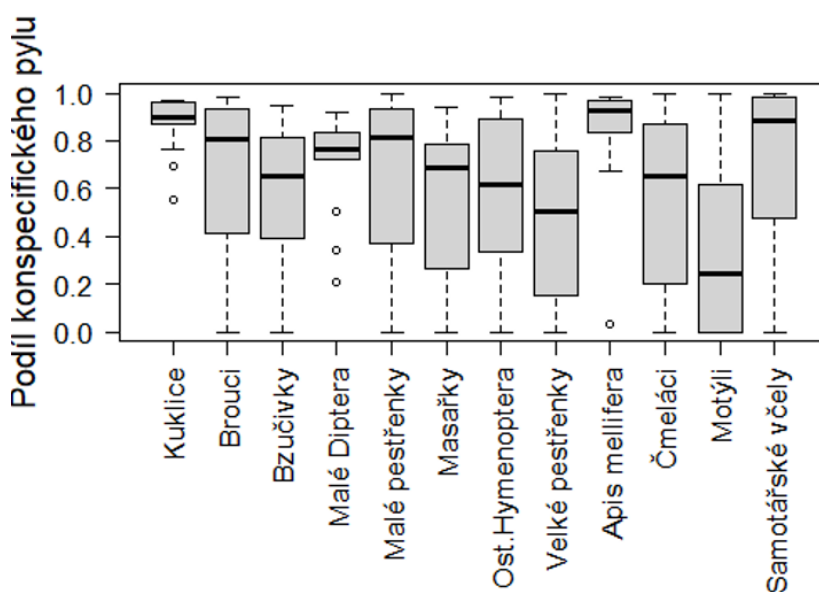
### 3.4 Otázka 3 - Poměry konspecifického a heterospecifického pylu

Analýza poměrů konspecifického a heterospecifického pylu pomocí kvazibinomického zobecněného lineárního modelu (GLM) ukázala signifikantní rozdíly mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů a stejně jako mezi jednotlivými vybranými druhy kvetoucích rostlin (tabulka 5). Nejvyšší podíl konspecifického pylu nosí opylovači odchycení z mochny, následují pak opylovači druhů *Centaurea jacea*, *Ranunculus* sp. a *Selinum carvifolia* (obr. 6). Naopak nejnižší podíl konspecifického pylu nesou opylovači odchycení na družích *Pimpinella saxifraga* a *Prunella vulgaris*. Mezi opylovači nosily nejvyšší podíl konspecifického pylu na svých tělech kuklice, následované včelou medonosnou (obr. 7). Naopak nejnižší podíl konspecifického pylu nosili motýli a velké pestřenky.

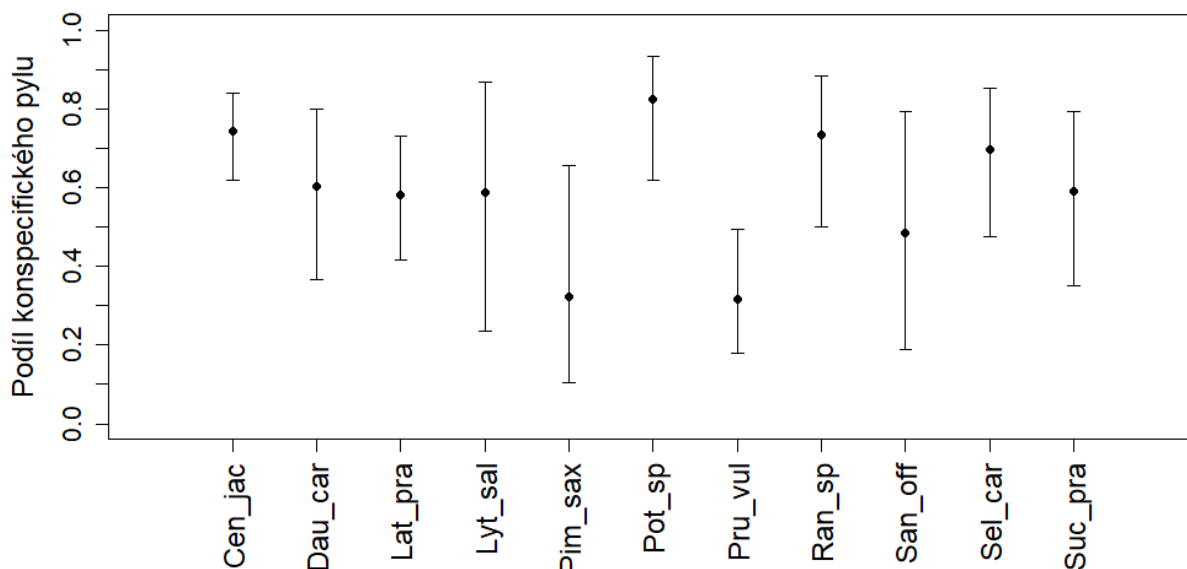
Jednotlivé funkční skupiny opylovačů se výrazně liší v rozptylu svých podílů konspecifického pylu (obr. 5). Zatímco některé skupiny, jako jsou kuklice, malí dvoukřídlí a včela medonosná jsou relativně homogenní co do přenášeného podílu konspecifického pylu, všechny ostatní skupiny jsou naopak relativně dosti heterogenní.

Tabulka 5: Výsledky analýzy kvazibinomického GLM závislosti podílu konspecifického pylu na navštíveném druhu rostliny a funkční skupině opylovače, nulová deviance modelu je 42739, reziduální deviance modelu je 35700, reziduální počet stupňů volnosti je 476.

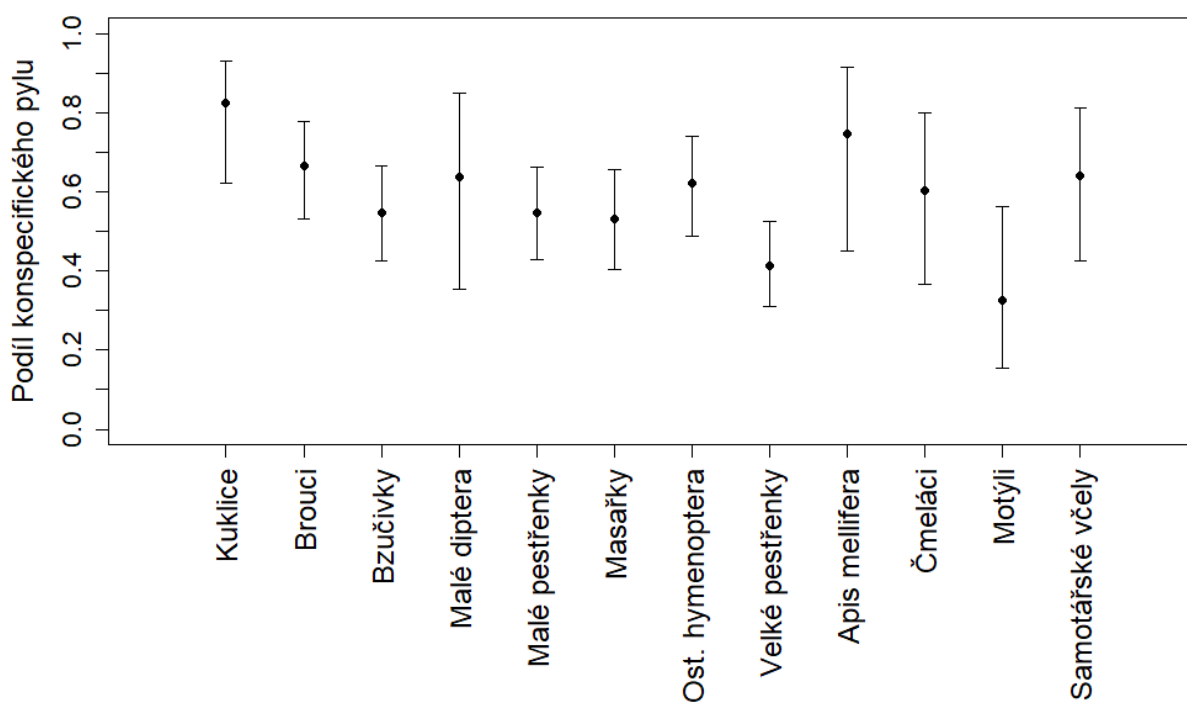
Prediktor	Stupně volnosti	Deviance	F hodnota	p hodnota
Skupiny opylovačů	11	2812,8	3,78	p < 0,001
Rostliny	10	4226,3	6,25	p < 0,001



Obr. 5: Krabicový graf podílů konspecifického pylu na tělech funkčních skupin opylovačů

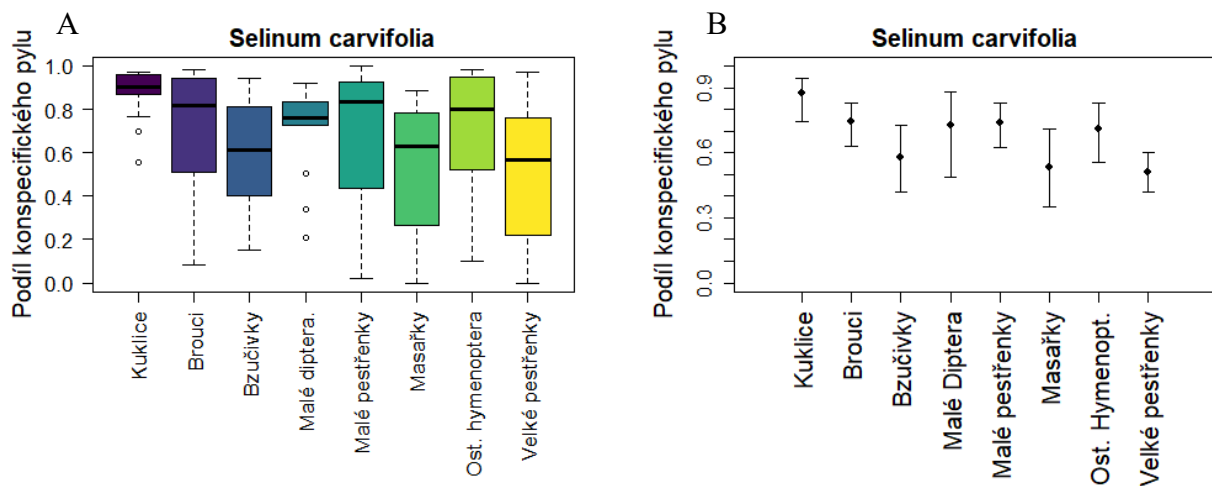


Obr. 6: Graf predikcí očekávaného podílu konspecifického pylu přenášeného jednotlivými funkčními skupinami opylovačů na základě výsledků kvazibinomického GLM uvedeného v tabulce 5. Chybové úsečky vyjadřují 95% konfidenční interval očekávaného podílu konspecifického pylu.



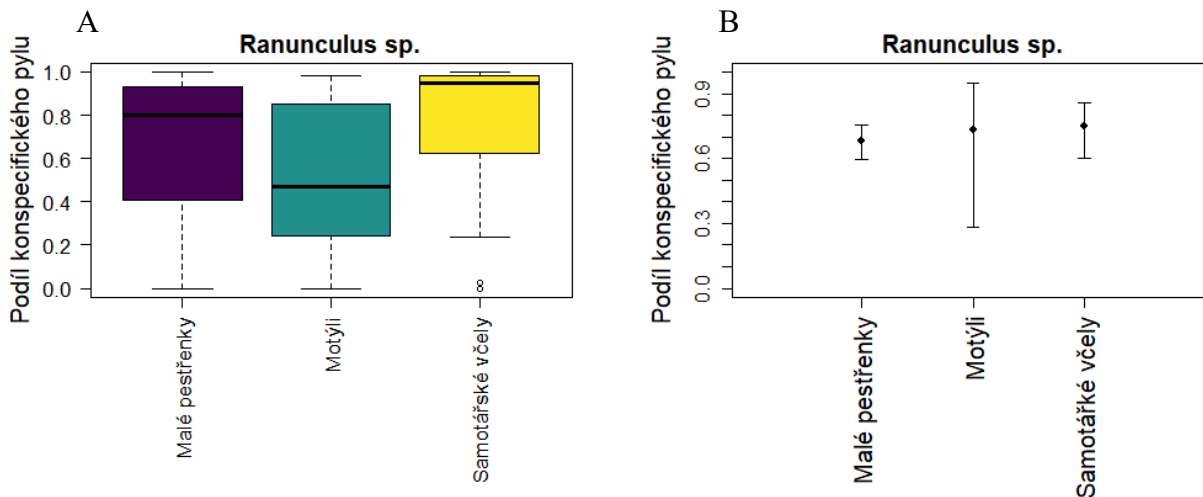
Obr. 7: Graf predikcí očekávaného podílu konspecifického pylu přenášeného jednotlivými funkčními skupinami opylovačů na základě výsledků kvazibinomického GLM uvedeného v tabulce 5. Chybové úsečky vyjadřují 95% konfidenční interval očekávaného podílu konspecifického pylu.

Nejvyšší podíl konspecifického pylu z opylovačů druhu *Selinum carvifolia* na svém těle nosí kuklice. Za nimi následuje větší množství skupin (brouci, malé pestřenky, malé diptera a ostatní Hymenoptera; obr. 8A), jejichž konfidenční intervaly očekávaného podílu konspecifického pylu se výrazně překrývají (obr. 8B). Analýza kvazibinomického GLM však potvrdila, že přinejmenším mezi některými funkčními skupinami opylovačů existují signifikantní rozdíly v podílech přenášeného konspecifického pylu (tabulka 6).



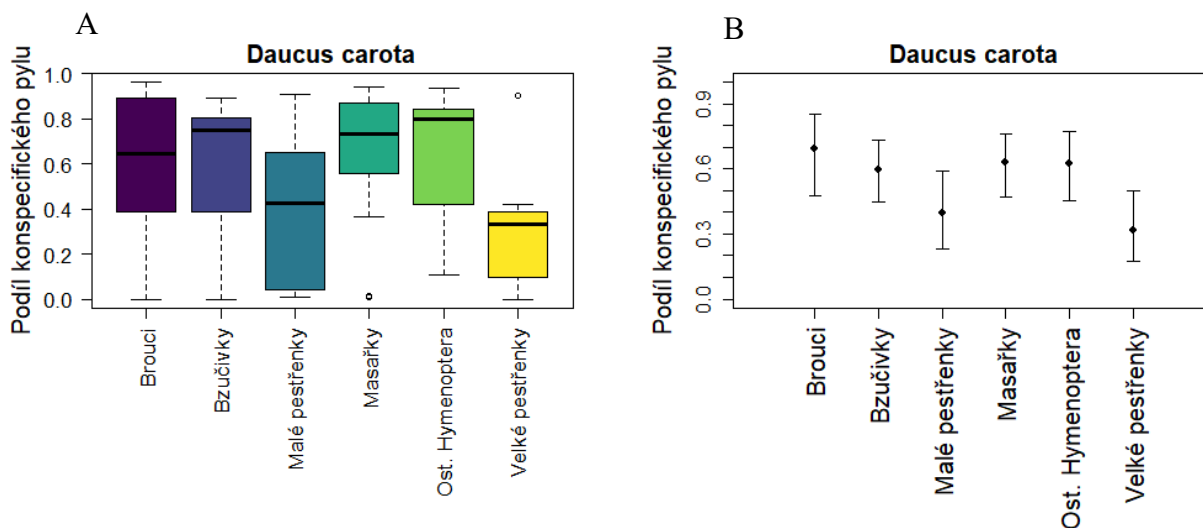
Obr. 8: (A) Krabicový graf znázorňující podíl konspecifických pylových zrn na opylovačích druhu *Selinum carvifolia*; (B) Graf predikcí očekávaného podílu konspecifického pylu druhu *Selinum carvifolia* přenášeného vybranými funkčními skupinami opylovačů na základě výsledků kvazibinomického GLM uvedeného v tabulce 6.

Stejným způsobem jsem provedl analýzu podílu konspecifického pylu druhu *Ranunculus* sp. na tělech vybraných funkčních skupin opylovačů (obr. 9). Jednotlivé skupiny mají velký překryv, ale nejvyšší podíl konspecifického pylu nosí na svých tělech samotářské včely. Na základě výsledků kvazibinomického GLM lze ale tvrdit, že se jednotlivé vybrané skupiny opylovačů signifikantně neliší (tabulka 6).



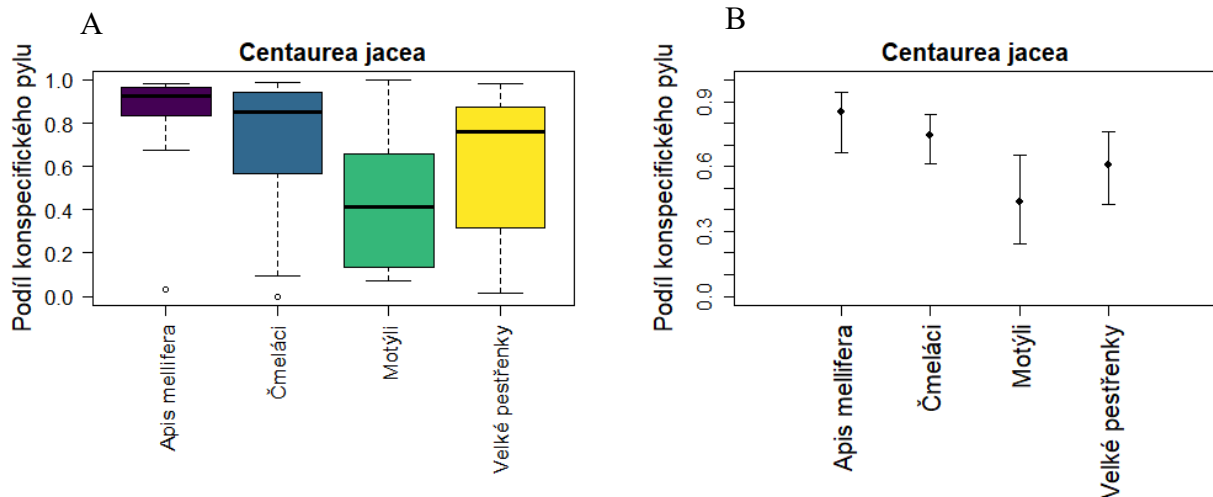
Obr. 9: (A) Krabicový graf znázorňující podíl konspecifických pylových zrn na opylovačích druhu *Ranunculus* sp.; (B) Graf predikcí očekávaného podílu konspecifického pylu druhu *Ranunculus* sp. přenášeného vybranými funkčními skupinami opylovačů na základě výsledků kvazibinomického GLM uvedeného v tabulce 6. Chybové úsečky vyjadřují 95% konfidenční interval očekávaného podílu konspecifického pylu.

Stejným způsobem jsem provedl analýzu podílu konspecifického pylu patřícího druhu *Daucus carota* na tělech vybraných funkčních skupin opylovačů (obr. 10). Nejvyšší podíl konspecifického pylu nosí na svých tělech ostatní blanokřídlí. Za nimi následují skupiny masařky a bzučivky. Analýza kvazibinomického GLM potvrdila, že přinejmenším mezi některými funkčními skupinami opylovačů existují signifikantní rozdíly v podílech přenášeného konspecifického pylu (tabulka 6).



Obr. 10: (A) Krabicový graf znázorňující podíl konspecifických pylových zrn na opylovačích druhu *Daucus carota*; (B) Graf predikcí očekávaného podílu konspecifického pylu druhu *Daucus carota* přenášeného vybranými funkčními skupinami opylovačů na základě výsledků kvazibinomického GLM uvedeného v tabulce 6. Chybové úsečky vyjadřují 95% konfidenční interval očekávaného podílu konspecifického pylu.

Konečně stejná analýza podílů konspecifického pylu druhu *Centaurea jacea* ukázala, že nejvyšších hodnot dosahuje včela medonosná následovaná čmeláky (obr. 8). Analýza kvazibinomického GLM potvrdila, že alespoň mezi některými funkčními skupinami opylovačů existují signifikantní rozdíly v podílech přenášeného konspecifického pylu (tabulka 6).



Obr. 11: (A) Krabicový graf znázorňující podíl konspecifických pylových zrn na opylovačích druhu *Centaurea jacea*; (B) Graf predikcí očekávaného podílu konspecifického pylu druhu *Centaurea jacea* přenášeného vybranými funkčními skupinami opylovačů na základě výsledků kvazibinomického GLM uvedeného v tabulce 6. Chybové úsečky vyjadřují 95% konfidenční interval očekávaného podílu konspecifického pylu.

Podíly konspecifického pylu přenášeného na tělech jednotlivých funkčních skupin opylovačů se výrazně liší u různých vybraných druhů rostlin. Stejně funkční skupiny mají u rozdílných druhů rostlin rozdílné poměry konspecifického a heterospecifického přenášeného pylu. Například skupina velkých pestřenek má u druhu *Daucus carota* (obr. 10) výrazně nižší podíl konspecifického pylu než u druhu *Centaurea jacea* (obr. 11). Podobně je to pak i u skupiny malých pestřenek, které nosí relativně nízký podíl konspecifického pylu u druhu *Daucus carota* (obr. 10), ale relativně vyšší podíl u druhů *Selinum carvifolia* (obr. 8) a *Ranunculus* sp (obr. 9).

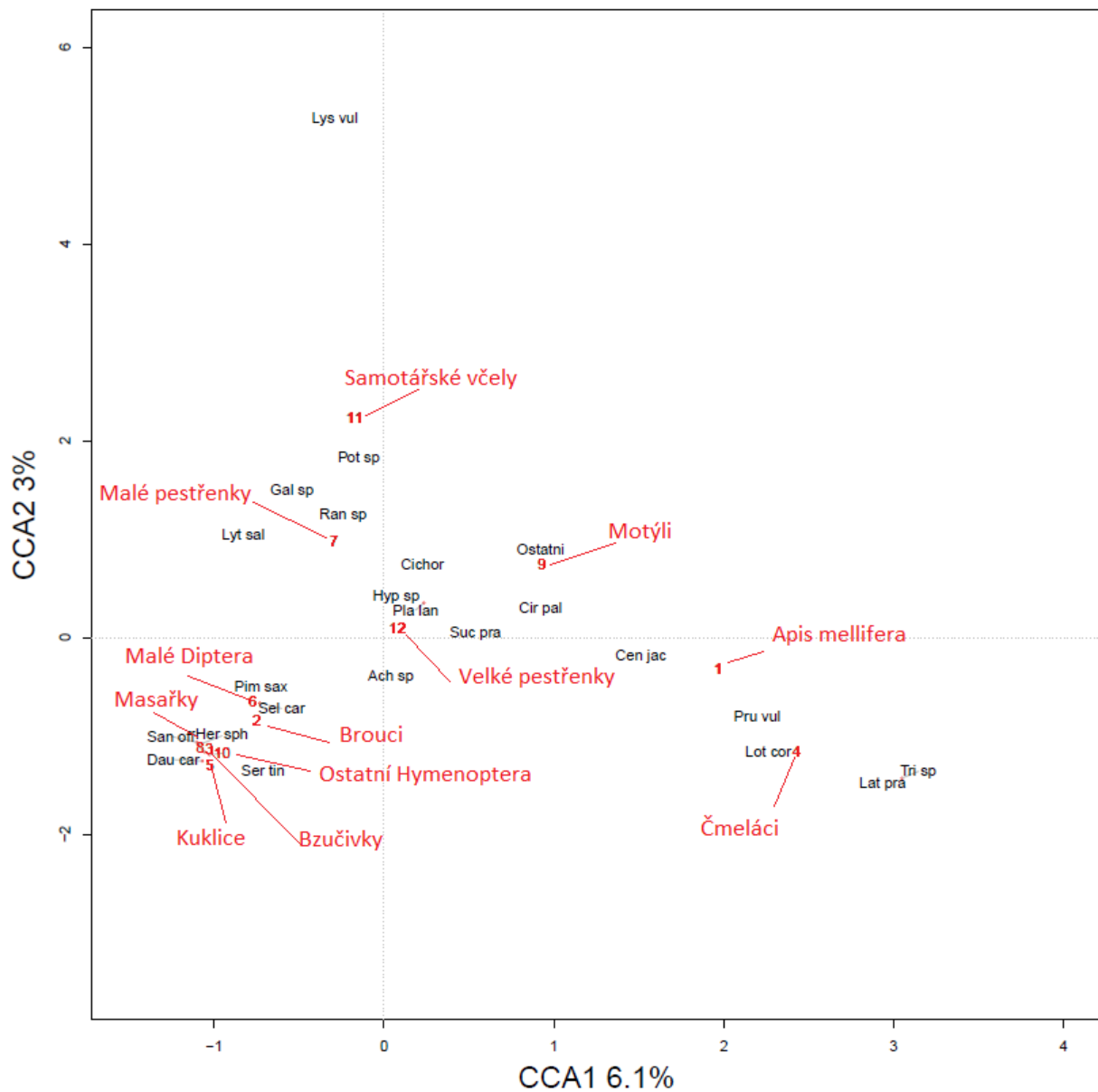
Tabulka 6: Výsledky analýzy kvazibinomického GLM závislosti podílu konspicifického pylu vybraných druhů rostlin a funkční skupině opylovače.

Model	Stupně volnosti	Deviance	Rezid. Deviance	Rezid. stupně volnosti	F hodnota	p hodnota	Nulová reziduál. deviance
Sel_car	7	1840,3	9487,1	144	4,36	< 0,001	42739
Ran_sp	2	63,88	7502,3	90	0,42	0,657	7566,2
Dau_car	5	871,28	4979,8	70	2,77	0,025	5851
Cen_jac	3	818,83	3906,6	53	3,75	0,016	4725,4

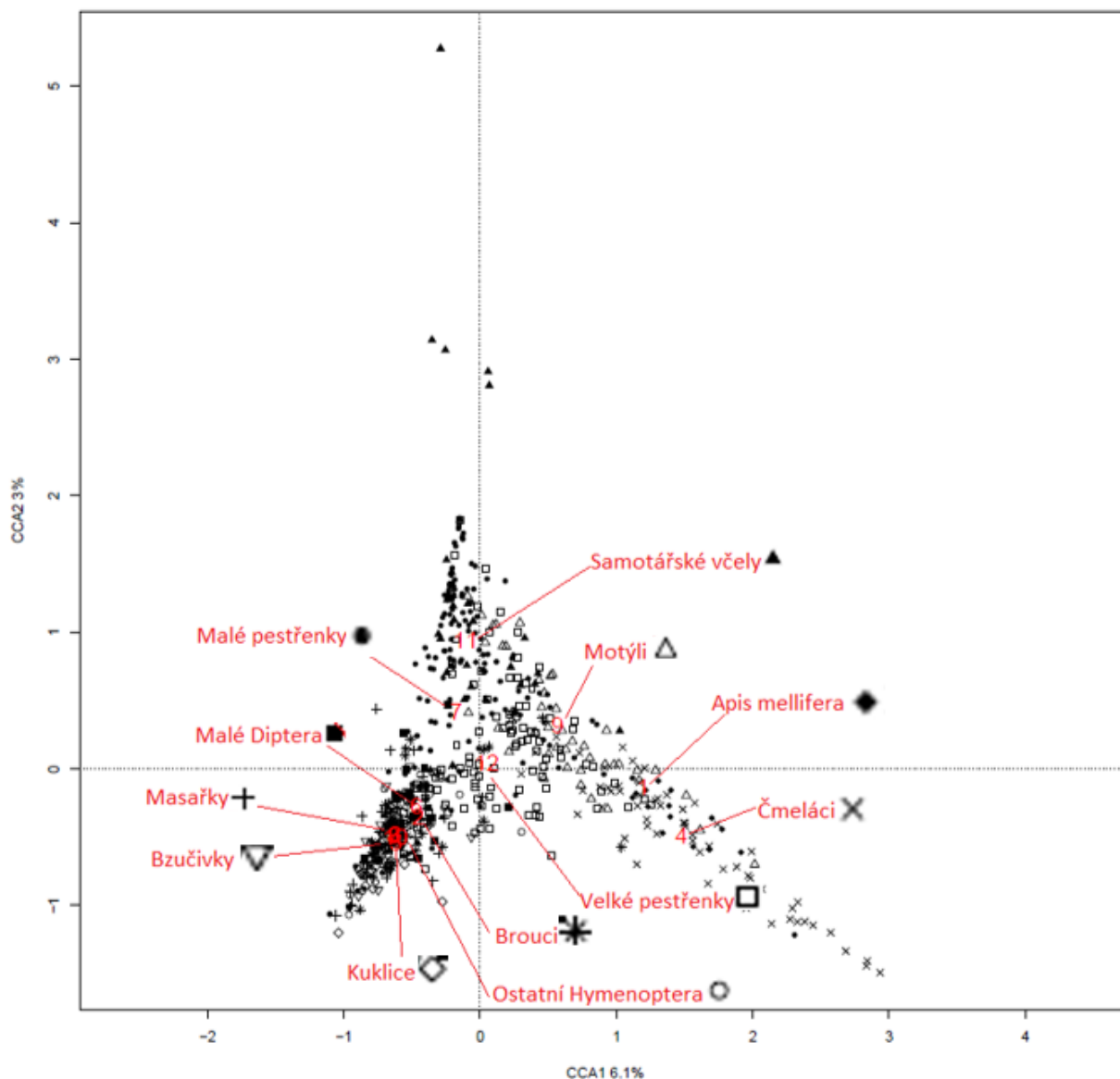
### 3.5 Otázka 4 – Spektra druhů pylových zrn na tělech opylovačů

Průslušnost jednotlivých opylovačů do funkčních skupin vysvětlila celkem 15,2 % variability ve složení typů pylových zrn jimi přenášených (CCA;  $p < 0,001$ ; 4999 permutací). Jednotlivé morfotypy pylu se shlukly do několika skupin (obr. 9). První skupinou, ve které mají výrazné zastoupení rostliny z čeledi Fabaceae jsou pylová zrna druhů *Lotus corniculatus*, *Lathyrus pratensis*, *Centaurea jacea*, *Prunella vulgaris* a *Trifolium* sp., ke kterým se promítly funkční skupiny *Apis mellifera* a čmeláci. Druhou skupinu, ve které zase výraznou část tvoří rostliny z čeledi Apiaceae pak tvoří pyl druhů *Pimpinella saxifraga*, *Selinum carvifolia*, *Heracleum sphondilium*, *Daucus carota*, *Serratula tinctoria* a *Sanguisorba officinalis*, ke kterým se přiřadily funkční skupiny brouci, bzučivky, kuklice, malé Diptera, masačky a ostatní Hymenoptera. Třetí skupinu tvoří pylová zrna druhů *Hypericum* sp., *Plantago lanceolata*, *Achillea* sp., *Succisa pratensis*, *Cirsium palustris* a pyl patřící cichorioidním Asteraceae, ke kterým se přiřadily funkční skupiny motýli a velké pestřenky. Poslední skupinu potom tvoří pylová zrna druhů *Lythrum salicaria*, *Galium* sp., *Ranunculus* sp. a *Potentilla* sp., ke kterým se promítly funkční skupiny malé pestřenky a samotářské včely. Posledním typem pylových zrn, který se nepřihodil k žádné z dříve zmíněných skupin je pyl *Lysimachia vulgaris*, což je důsledkem obecně nízkých relativních proporcí tohoto pylu i ve vzorcích, v nichž se vyskytoval.





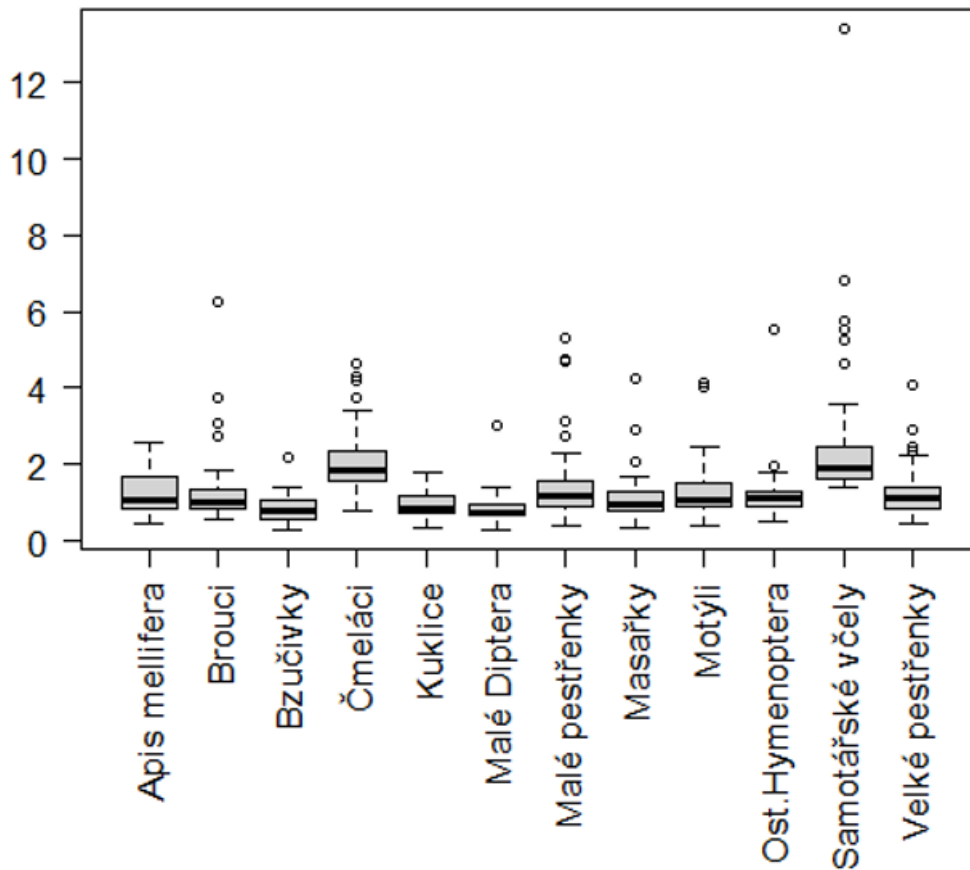
Obr. 12: Ordinační diagram první a druhé kanonické osy CCA procentuálního zastoupení druhů pylových zrn přenášených na tělech opylovačů zařazených do funkčních skupin. Variabilita vysvětlená jednotlivými osami je uvedena u jejich popisů. Morfotypy pylu jsou popsány svými zkratkami uvedenými v tabulce 2.



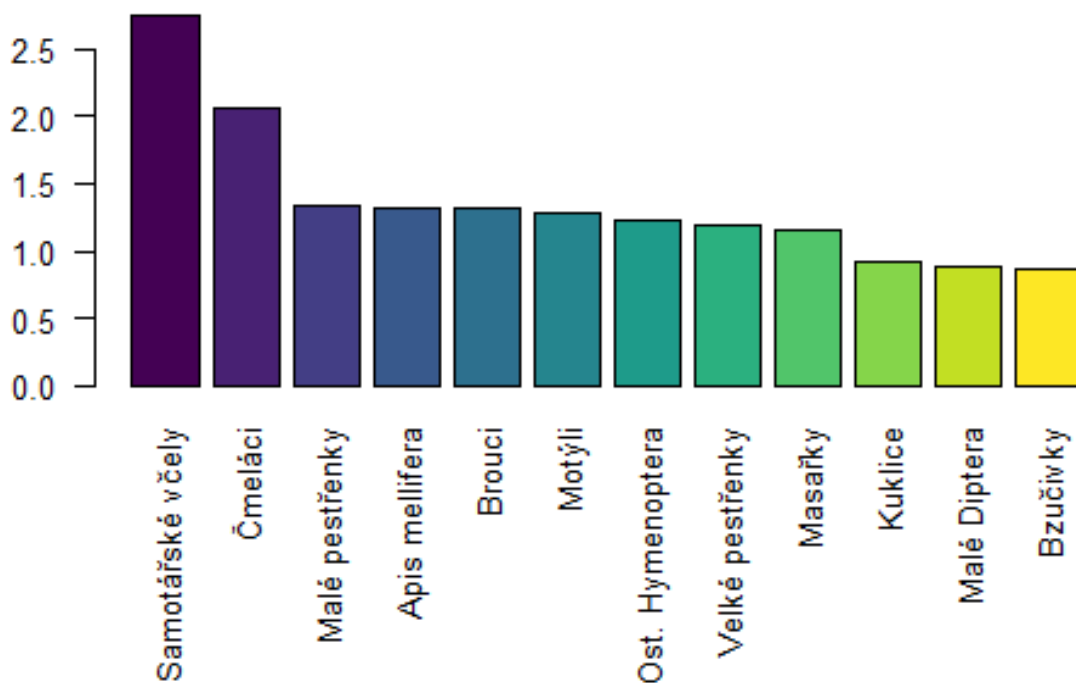
Obr. 13: Ordinační diagram první a druhé kanonické osy CCA procentuálního zastoupení druhů pylových zrn přenášených na tělech opylovačů zařazených do funkčních skupin. Jednotlivé vykreslené body odpovídají jednotlivým pozorování. Variabilita vysvětlená jednotlivými osami je uvedena u jejich popisek.

Jednotlivé funkční skupiny se liší v míře heterogenity složení pylu, jenž přenášejí, tj. ve vzdálenostech jednotlivých pozorování od centroidu dané funkční skupiny (obr. 13). Krabicový graf zobrazuje variabilitu v průměrné vzdálenosti jednotlivých pozorování opylovačů od centroidu dané funkční skupiny. Nejdelší průměrné vzdálenosti od centroidu ukazuje funkční skupina samotářské včely a čmeláci (obr. 14). Druhou nejdelší průměrnou vzdálenost od centroidu skupiny mají čmeláci. Nejvíce konzistentními skupinami jsou bzučivky, kuklice a malé Diptera, které mají nejkratší průměrnou vzdálenost jednotlivých pozorování od centroidu skupiny, tedy složení pylu mezi jednotlivými jedinci je si vzájemně nejpodobnější ze všech skupin (obr. 15).

Matice korelačních koeficientů (tabulka 7) ukazuje, že výskyt některých typů pylových zrn je negativně korelován. Například pylová zrna patřící *Centaurea jacea* mají negativní korelaci s pylem patřícím *Daucus carota* (korelační koeficient -0,20), *Selinum carvifolia* (korelační koeficient -0,27). Stejně tak pylová zrna patřící *Selinum carvifolia* mají negativní korelaci s *Potentilla* sp. (korelační koeficient -0,21) a *Ranunculus* sp. (korelační koeficient -0,33). Negativní korelace převažují nejspíš proto, že jsou opylovači relativně věrní a navštěvují jen úzké spektrum kvetoucích rostlin. Dalším možným vysvětlením jsou velké rozdíly v počtech vzorků získaných z různých druhů rostlin (viz 2.8.2 Otázka 3 - Poměry konspecifického a heterospecifického pylu).



Obr. 14: Krabicový graf průměrných vzdáleností jednotlivých pozorování od centroidu funkční skupiny opylovačů.



Obr. 15: Graf průměrných vzdáleností jednotlivých pozorování od centroidu funkční skupiny opylovačů.

Tabulka 7: Matice korelačních koeficientů všech typů pylových zrn vyskytujících se na tělech opylovačů

	Ach_sp	Cen_jac	Cichor	Cir_pal	Dau_car	Gal_sp	Her_sph	Hyp_sp	Lat_pra	Lot_cor	Lys_vul	Lyt_sal	Ostatni	Pim_sax	Pla_lan	Pot_sp	Pru_vul	Ran_sp	San_off	Sel_car	Senleu	Ser_tin	Suc_pra	Tri_sp
Ach_sp	1.00	0.01	-0.02	-0.01	-0.02	-0.01	-0.01	-0.02	-0.02	-0.02	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01	-0.02	-0.06	-0.02	-0.01	0.01	-0.01	0.03	0.00
Cen_jac	0.01	1.00	-0.02	0.06	-0.20	-0.02	-0.09	-0.05	-0.07	0.01	-0.04	-0.05	-0.02	-0.05	0.01	-0.11	0.11	-0.18	-0.07	-0.27	-0.09	-0.03	-0.02	0.08
Cichor	-0.02	-0.02	1.00	0.01	-0.07	0.03	-0.03	0.02	-0.04	-0.02	-0.02	-0.03	-0.01	-0.03	-0.04	-0.06	-0.04	-0.03	-0.03	-0.08	0.07	-0.01	-0.03	-0.02
Cir_pal	-0.01	0.06	0.01	1.00	-0.08	-0.01	-0.04	-0.02	-0.04	0.00	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	0.00	-0.06	-0.02	-0.05	-0.03	-0.10	-0.02	-0.01	0.01	0.00
Dau_car	-0.02	-0.20	-0.07	-0.08	1.00	-0.02	0.11	-0.08	-0.08	-0.07	-0.04	-0.03	-0.02	-0.02	-0.03	-0.15	-0.09	-0.19	0.02	-0.09	-0.07	0.04	-0.11	-0.05
Gal_sp	-0.01	-0.02	0.03	-0.01	-0.02	1.00	-0.01	-0.01	-0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01	-0.02	0.02	0.02	-0.01	0.00	-0.01	0.00
Her_sph	-0.01	-0.09	-0.03	-0.04	0.11	-0.01	1.00	-0.04	-0.03	-0.03	-0.02	-0.01	-0.01	-0.02	-0.04	-0.06	-0.02	-0.11	0.03	0.03	-0.02	-0.01	-0.05	-0.02
Hyp_sp	-0.02	-0.05	0.02	-0.02	-0.08	-0.01	-0.04	1.00	-0.02	-0.02	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	-0.04	-0.03	0.01	-0.02	0.02	-0.10	0.01	-0.02	-0.01	-0.02
Lat_pra	-0.02	-0.07	-0.04	-0.04	-0.08	-0.01	-0.03	-0.02	1.00	0.24	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	-0.03	-0.06	-0.02	-0.09	-0.03	-0.13	-0.06	-0.01	-0.04	0.03
Lot_cor	-0.02	0.01	-0.02	0.00	-0.07	0.00	-0.02	-0.02	0.24	1.00	1.00	0.03	0.00	-0.01	-0.02	0.04	-0.02	-0.05	-0.01	-0.06	-0.02	-0.01	-0.04	0.02
Lys_vul	-0.01	-0.04	-0.02	-0.02	-0.04	0.00	-0.02	-0.02	-0.02	-0.02	1.00	0.03	0.00	-0.01	-0.02	0.04	-0.02	-0.05	-0.01	-0.06	-0.02	-0.01	-0.02	-0.01
Lyt_sal	-0.01	-0.05	-0.03	-0.02	-0.03	0.00	-0.01	-0.02	-0.02	-0.01	0.03	1.00	-0.01	-0.01	-0.03	0.02	0.02	-0.05	-0.02	-0.05	-0.01	-0.01	-0.03	-0.01
Ostatni	-0.01	-0.02	-0.01	-0.01	-0.02	0.00	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01	0.00	-0.01	1.00	-0.01	-0.01	-0.04	0.12	-0.03	-0.01	-0.03	0.10	0.00	-0.01	0.00
Pim_sax	-0.01	-0.05	-0.04	-0.02	-0.02	-0.01	-0.02	-0.02	-0.02	-0.02	-0.01	-0.01	-0.01	1.00	-0.01	-0.04	-0.03	-0.06	-0.02	-0.09	-0.05	-0.01	-0.02	-0.02
Pla_lan	-0.01	0.01	-0.04	0.00	-0.03	-0.01	-0.04	-0.04	-0.03	-0.02	-0.03	-0.03	-0.01	-0.01	1.00	-0.02	-0.01	-0.04	-0.02	-0.09	-0.05	0.08	-0.01	0.04
Pot_sp	-0.01	-0.11	-0.05	-0.06	-0.15	-0.01	-0.06	-0.03	-0.06	-0.05	0.04	-0.03	-0.01	-0.04	-0.02	1.00	-0.05	-0.06	-0.04	-0.21	-0.05	-0.02	-0.06	-0.03
Pru_vul	-0.02	0.11	-0.04	-0.02	-0.09	-0.01	-0.02	0.01	-0.02	0.03	-0.02	0.02	0.12	-0.03	-0.01	-0.05	1.00	-0.10	-0.03	-0.14	-0.02	0.00	-0.04	0.07
Ran_sp	-0.06	-0.18	-0.03	-0.05	-0.19	-0.02	-0.11	-0.02	-0.09	-0.07	-0.05	-0.05	-0.03	-0.06	-0.04	-0.06	-0.10	1.00	-0.06	-0.33	-0.10	-0.02	-0.05	-0.04
San_off	-0.02	-0.07	-0.03	-0.03	-0.19	-0.02	0.03	0.02	-0.03	-0.03	-0.01	-0.02	-0.01	-0.02	-0.02	-0.04	-0.03	-0.06	1.00	0.05	-0.04	0.01	-0.03	-0.02
Sel_car	-0.01	-0.27	-0.08	-0.10	-0.09	0.02	0.03	-0.10	-0.13	-0.10	-0.06	-0.05	-0.03	-0.02	-0.09	-0.21	-0.14	-0.33	-0.05	1.00	-0.05	-0.01	-0.15	-0.06
Senleu	0.01	-0.09	0.07	-0.02	-0.07	-0.01	-0.02	0.01	-0.06	-0.05	-0.02	-0.01	0.10	-0.04	-0.05	-0.05	-0.02	-0.10	-0.04	-0.05	1.00	0.02	0.02	-0.03
Ser_tin	-0.01	-0.03	-0.01	-0.01	-0.04	0.00	-0.01	-0.02	-0.01	-0.01	-0.01	-0.01	0.00	-0.01	0.08	-0.02	0.00	-0.02	0.01	-0.02	1.00	-0.02	-0.01	-0.01
Suc_pra	0.03	-0.02	-0.03	0.01	-0.11	-0.01	-0.05	-0.01	-0.04	-0.04	-0.02	-0.03	-0.01	-0.02	-0.01	-0.06	-0.04	-0.05	-0.03	-0.15	0.02	-0.01	1.00	-0.02
Tri_sp	0.00	0.08	-0.02	0.00	-0.05	0.00	-0.02	-0.02	0.03	0.02	-0.01	-0.01	0.00	-0.02	0.04	-0.03	0.07	-0.04	-0.02	-0.06	-0.03	-0.01	-0.02	1.00

## 4 Diskuze

### 4.1 Otázka 1 – Rozdíly mezi funkčními skupinami v množství přenášeného pylu

Z provedených analýz vyplývá, že se funkční skupiny opylovačů skutečně liší v množství pylových zrn přenášených na jejich tělech, a tím pádem i v efektivitách přenosu pylu (obr. 1). Rozdíly v přenosových kapacitách ale nejsou tak výrazné, jak by se dalo očekávat na základě velmi odlišných specifických vlastností jednotlivých funkčních skupin opylovačů. Je možné, že rozdíly mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů byly v dosavadních studiích zvýrazněny prací v odlišných systémech, ve kterých se mohly vyskytovat i úzce specializované rostliny.

Nejvíce pylových zrn na svých tělech nosí *Apis mellifera*, což víceméně koresponduje s řadou studií zabývajících se přenosovou kapacitou (Bartomeus *et al.*, 2008; Escaravage *et Wagner*, 2004; Howlett *et al.*, 2011; Ivey *et al.*, 2003; Rader *et al.*, 2011). Prokazatelně se od včely medonosné v přenosové kapacitě neliší samotářské včely, které se díky své heterogenitě morfologie i životních strategií, dané jejich diverzitou, v literatuře objevují na obou koncích pomyslné stupnice srovnávající přenosové kapacity. Některé studie ukazují, že samotářské včely přenášejí velké množství pylových zrn (Adler *et al.*, 2006; Talavera *et al.*, 2001) a některé naopak ukazují samotářské včely jako funkční skupinu s relativně nižší přenosovou kapacitou (Benachour *et Benachour*, 2017; Rao *et al.*, 2017).

Funkční skupinou, která bývá považována za skupinu s největší přenosovou kapacitou vůbec jsou čmeláci (Adler *et al.*, 2006; Bartomeus *et al.*, 2008; Benachour *et Benachour*, 2017; Escaravage *et Wagner*, 2004; Howlett *et al.*, 2011), kteří mají relativně velká těla a jsou velmi chlupatí. Z výsledků mého výzkumu ale vyplývá, že jsou čmeláci podobně efektivní jako například velké pestřenky, kuklice, ostatní Hymenoptera, masařky nebo brouci, kteří ale mají velmi odlišné vlastnosti. Toto zjištění je v přímém rozporu s dosavadními studii zabývajících se efektivitou přenosu pylu, které vykreslují čmeláky, jako jednu z nejefektivnějších funkčních skupin opylovačů a ostatní skupiny jako relativně méně efektivní v přenosu pylových zrn (Rader *et al.*, 2009). Já ve své práci nezjistil mezi zmíněnými funkčními skupinami opylovačů žádný prokazatelný rozdíl v přenosové kapacitě, zjistil jsem pouze, že všechny funkční skupiny opylovačů jsou v přenosu pylu méně efektivní, než *Apis mellifera* a samotářské včely.

Často silně podceňovanou funkční skupinou opylovačů jsou pestřenky, které podobně jako samotářské včely mohou obsahovat velké množství velmi rozdílných druhů. Tuto heterogenitu jsem snížil rozdělením funkční skupiny podle velikosti těla na malé a velké pestřenky. Velké pestřenky

vykazují signifikantně vyšší přenosové kapacity, než pestřenky malé a jsou v přenosu pylových zrn podobně efektivní jako například jiné skupiny dvoukřídých nebo čmeláci, což ale neukazují dosavadní studie zabývající se efektivitou přenosu pylu. Z dostupné literatury lze vyčíst, že mají pestřenky relativně velmi nízké přenosové kapacity, a tedy i malou efektivitu přenosu oproti jiným funkčním skupinám (Escaravage *et Wagner*, 2004; Rader *et al.*, 2011; Talavera *et al.*, 2001; Jacobs *et al.*, 2010). Tento jev ale může být způsoben prací se specializovanými druhy rostlin, ale u generalistických rostlin, které lákají širší spektrum opylovačů, mohou být pestřenky dokonce v přenosu pylových zrn efektivnější než ostatní funkční skupiny opylovačů (Larsson, 2005).

Nejnižší přenosové kapacity a efektivitu přenosu pylu podle mých výsledků mají motýli a malé Diptera. Dostupné studie také potvrzují, že jsou motýli v přenosu pylu nejméně efektivní a že na svých tělech nosí nejmenší počet pylových zrn (Ivey *et Wyatt*, 2003; Rao *et al.*, 2017). Pokud jde o funkční skupinu malých Diptera, není s ní pracováno v žádných dostupných studiích zabývajících se přenosovou kapacitou a efektivitou přenosu pylu, zřejmě proto, že někdy její zástupci ani nebývají považováni za opylovače. Podobné je to i se skupinami bzučivek, masařek nebo kuklic. Funkční skupinou, která je také v literatuře zobrazována jako skupina s relativně nejnižšími přenosovými kapacitami, jsou brouci (Bartomeus *et al.*, 2008; Talavera *et al.*, 2001). V mých výsledcích však nejsou brouci signifikantně odlišitelní od většiny jiných funkčních skupin včetně čmeláků, což může být tím, že pracuji s většinou rostlin lákajících široké spektrum funkčních skupin opylovačů a žádná skupina tak není na dané druhy rostlin specializována.

## 4.2 Otázka 2 - Vliv poslední navštívené rostliny

Identita poslední navštívené kvetoucí rostliny má navzdory tomu, že vybrané rostliny mají všechny generalizované květy, vliv na změřenou přenosovou kapacitu funkčních skupin opylovačů, jež rostlinu navštěvuje. Dá se předpokládat, že nejvíce bude množství přenášených pylových zrn na tělech opylovačů ovlivňovat specifická produkce pylových zrn. Čím bude vyšší, tím větší je šance, že se opylovač důkladněji pylem „obalí“. Žádná dostupná studie zabývající se přenosovou kapacitou funkčních skupin opylovačů vliv poslední navštívené rostliny nezohledňuje.

Celkově není vliv poslední navštívené rostliny tak silný, jak jsem očekával a většina funkčních skupin opylovačů má stejné relativní přenosové kapacity před i po zohlednění tohoto vlivu a většina funkčních skupin opylovačů se nedá signifikantně odlišit. Výsledky ukazují, že se po zohlednění vlivu poslední navštívené rostliny částečně pozměnilo pořadí přenosových kapacit jednotlivých funkčních skupin opylovačů (obr. 4). Některé funkční skupiny, jako například samotářské včely si po zohlednění vlivu poslední navštívené rostliny zvýšili svou relativní přenosovou kapacitu. Může

to být tím, že navštěvují květy rostlin, které mají relativně nižší produkce pylu, a proto mají na svých tělech relativně méně těchto pylových zrn. Podobný posun lze pozorovat ještě u velkých a zejména u malých pestřenek. Je možné, že pouhé přidání identity rostliny, ze které byl opylovač chycen, jako kovariátu je nedostatečné, aby se vliv silněji projevil. Rozdíly v jednotlivých srovnáních přenosových kapacit by se mohly prohloubit po přidání informací o produkcích pylu a jiných funkčních vlastnostech jednotlivých kvetoucích rostlin, ze kterých byl hmyz chytán. Lze předpokládat, že opylovači navštěvující rostliny s relativně vyšší produkcí pylu budou na svých tělech nosit větší počet pylových zrn než ti, kteří navštěvují druhy rostlin s nižšími produkcemi pylu.

### 4.3 Otázka 3 - Poměry konspecifického a heterospecifického pylu

Informace o poměru konspecifického a heterospecifického pylu na tělech jednotlivých funkčních skupin opylovačů může zpřesnit a doplnit odhad efektivity přenosu pylu a také ukazuje, jak jsou dané skupiny opylovačů potenciálně důležité pro konkrétní druhy kvetoucích rostlin (Adler *et al.*, 2006; Alarcón, 2010; Bartomeus *et al.*, 2008; Rammell *et al.*, 2019). Dá se předpokládat, že opylovač s vyšším podílem konspecifického pylu na svém těle je pro danou rostlinu důležitější, protože může být potenciálně efektivnější v přenosu daného pylu. Tato efektivita je samozřejmě ovlivňována i jinými vlivy, jako jsou specifické vlastnosti jednotlivých funkčních skupin opylovačů nebo jejich abundancemi (Gómez *et Zamora*, 1999; Herrera, 1987) a věrností (Waser, 1986).

Jednotlivé rostliny, ze kterých byli chytáni a stírání opylovači se liší v podílu konspecifického pylu na tělech opylovačů (obr. 3). Některé rostliny jako například *Potentilla* sp., *Centaurea jacea*, *Ranunculus* sp. nebo *Selinum carvifolia* mají vysoký podíl konspecifického pylu na tělech opylovačů. Co se týče funkčních skupin opylovačů, které nosí na svých tělech vysoký podíl konspecifického pylu, můžeme mezi ně počítat například *Apis mellifera*, která často létá na *Centaurea jacea*, ze které byla také často sbírána (obr. 4). Další takovou skupinou jsou samotářské včely, které často navštěvují květy *Potentilla* sp. a *Ranunculus* sp., z nichž byly také sbírány. A podobně jsou na tom i kuklice, létající na *Selinum carvifolia*, které mají dokonce nejvyšší podíl konspecifického pylu na svých tělech. Dá se předpokládat, že rostliny, jejichž pyl má vysoký podíl na tělech opylovačů, jsou navštěvovány hlavně funkčními skupinami opylovačů, které nosí obecně nejvyšší podíly konspecifického pylu, a proto mohou být pro tyto rostliny nejefektivnějšími opylovači. I z dostupné literatury vyplývá, že tyto funkční skupiny opylovačů, zejména *Apis mellifera* a samotářské včely, nosí vysoký podíl konspecifického pylu na svých tělech (Rammell *et al.*, 2019; Alarcón, 2010; Bartomeus *et al.*, 2008). Velký vliv mají ovšem specifické vlastnosti daných rostlin, ke kterým se onen konspecifický pyl vztahuje. Poměr konspecifického a



heterospecifického pylu se tak může mezi rostlinami a tím i mezi studii razantně lišit (Adler *et al.*, 2006). Velmi malý podíl konspecifického pylu nosí motýli, což dokazují i existující studie (Alarcón, 2010).

Jednotlivé funkční skupiny se liší i v rozptylech průměrných podílů konspecifického pylu přenášeného na svých tělech. Některé skupiny, jako například kuklice, malí dvoukřídli nebo včela medonosná jsou v rámci jednotlivých jedinců daleko homogennější, což může být způsobené malými rozdíly ve vlastnostech mezi jedinci. Naopak skupiny samotářských včel, čmeláků nebo malých pestřenek jsou relativně heterogenní, což může být způsobeno malou variabilitou ve spektru navštěvovaných rostlin mezi jedinci. U včely medonosné mohly hrát významnou roli rozdíly mezi jednotlivci, protože na rozdíl od ostatních funkčních skupin je v této funkční skupině obsažen pouze jediný druh.

Rostliny se liší ve svých specifických vlastnostech, zejména v produkci pylových zrn. Rozdíly mezi rostlinami jsou zejména dobře patrné u podílů konspecifického pylu přenášeného funkčními skupinami velkých a malých pestřenek. Průměrný podíl konspecifického pylu na tělech těchto skupin opylovačů je někde uprostřed, nenosí oproti ostatním funkčním skupinám, ani výrazně vysoký, ani výrazně nízký podíl konspecifického pylu (obr. 6). Pokud se ale zaměříme na konkrétní vybrané druhy rostlin, zjistíme, že malé pestřenky nosí vysoký podíl konspecifického pylu patřícího *Selinum carvifolia* (obr. 7) a *Ranunculus* sp. (obr. 8), ale u pylu *Daucus carota* je tento podíl výrazně nižší (obr. 9). Podobný jev můžeme pozorovat i u velkých pestřenek, které nosí vysoký podíl konspecifického pylu *Centaurea jacea* (obr. 10), o něco nižší podíl konspecifického pylu *Selinum carvifolia* (obr. 7) a výrazně nižší podíl konspecifického pylu *Daucus carota* (obr. 9). Důvodem může být vliv dalších specifických vlastností jednotlivých funkčních skupin opylovačů, jako je například preference určitých rostlin a její intenzita, která může výrazně měnit podíl konspecifického pylu, který opylovač nese.

#### **4.4 Otázka 4 – Spektra druhů pylových zrn na tělech opylovačů**

Díky svým rozličným vlastnostem, zejména preferencím potravy (Haslett, 1989; Rademaker *et al.*, 1997), schopnostem rozeznávat a zapamatovat si určité druhy květů rostlin (Goulson, 2000) a úrovní věrnosti (Waser, 1986), navštěvují různé funkční skupiny opylovačů různé kvetoucí rostliny vyskytující se na lokalitě, což vede k rozdílům ve skladbě pylových zrn na jejich tělech. Mnohorozměrná analýza ukazuje, že spektra druhů pylových zrn nošených na tělech opylovačů se mezi některými funkčními skupinami opylovačů opravdu liší (obr. 9). Naopak některé funkční skupiny opylujícího hmyzu, zejména čmeláci a *Apis mellifera*, očividně navštěvují podobné

spektrum druhů kvetoucích rostlin a díky tomu na svých tělech nosí velmi podobné složení druhů pylových zrn. Nosí hlavně pylová zrna patřící *Centaurea jacea*, *Prunella vulgaris*, *Lotus corniculatus*, *Lathyrus pratensis* a *Trifolium* sp., což odpovídá studiím zabývajícím se návštěvností těchto druhů rostlin těmito funkčními skupinami opylovačů (Janovský *et al.*, 2013; Martins *et al.*, 2021; van der Kooi *et al.*, 2016). Podobně jsou na tom funkční skupiny brouci, ostatní Hymenoptera a většina funkčních skupin z řádu dvoukřídlých, kromě malých a velkých pestřenek, které nosí zejména pyl patřící rostlinám z čeledi Apiaceae, což se také shoduje s dostupnou literaturou (Ahmad *et al.*, 2002; Zych, 2007), a pak pyl patřící *Sanguisorba officinalis* a *Serratula tinctoria* (Ziaja *et al.*, 2018). Třetí, už poněkud rozvolněnější pomyslnou skupinou funkčních skupin opylovačů, jsou motýli a velké pestřenky, které také nosí podobné složení druhů pylových zrn, zejména pyl patřící podčeledi Asteraceae Cichoriaceae a dále pak pylová zrna *Hypericum* sp., *Plantago lanceolata*, *Achillea* sp., *Succisa pratensis* a *Cirsium palustre*. Poslední takovouto skupinou jsou pak malé pestřenky a samotářské včely, které nosí nejvíce pylových zrn patřících *Potentilla* sp., *Ranunculus* sp., *Galium* sp. a *Lythrum salicaria*. Tyto čtyři poslední funkční skupiny jsou výrazně heterogenní v taxonech, které do nich spadají a nelze tak dobře vyhledat v dostupné literatuře a nalézt shody či neshody v jejich preferencích. Druhy rostlin, na které létají výše zmíněné skupiny opylovačů ovlivňují podobnost spekter pylu nošeného opylovači svými specifickými vlastnostmi, například první skupina létá převážně na rostliny z čeledi Fabaceae, které mají specifickou morfologii květu cílicího na včely. Druhá skupina zase létá převážně na rostliny z čeledi Apiaceae, které mají velká bílá otevřená květenství lákající široké spektrum opylovačů.

Rozdíly mezi druhy jsou relativně malé, když je porovnáme s rozdíly mezi jedinci v rámci druhu, ale přesto jsou jednotlivé funkční skupiny opylovačů lehce rozdílné ve své homogenitě. Některé funkční skupiny jsou tvořeny pouze jedním druhem opylovače, jako například funkční skupina *Apis mellifera*, jedním nebo několika málo rody, jako například čmeláci, masařky nebo bzučivky. Ostatní skupiny jsou více, či méně heterogenní a velmi se liší v počtu taxonů, které do nich spadají. Další variabilitu do funkčních skupin vnáší samotné rozdíly mezi jednotlivými jedinci, kteří byli chyceni a byla z nich setřena pylová zrna. Relativně variabilní funkční skupinou, která sice neobsahuje velké množství taxonů, ale jednotlivé zahrnuté druhy mohou mít rozdílné vlastnosti (Raine *et al.*, 2005), jsou čmeláci. Ostatní funkční skupiny jsou víceméně relativně homogenní a nejnižší variabilitu ve složení druhů pylových zrn přenášených na jejich tělech vykazují bzučivky, malé Diptera a kuklice, které jsou nejspíš i velmi konstantní ve svých specifických vlastnostech, především v preferenci potravy a generalistických květů. Analýza variability složení druhů pylových zrn na tělech jednotlivých funkčních skupin opylovačů ukázala, že nejvíce variabilní a rozrůzněnou funkční skupinou jsou samotářské včely (obr. 12). Tato skutečnost může být dána tím, že tato funkční skupina opylovačů obsahuje velké množství taxonů, které se navíc mohou výrazně

lišit ve svých specifických vlastnostech (Everaars *et al.*, 2018), které ovlivňují, jakou skladbu pylových zrn budou na svých tělech nosit.

Dalším důkazem toho, že různé funkční skupiny opylovačů létají na různé druhy kvetoucích rostlin a přenášejí na svých tělech různé druhy pylových zrn, jsou negativní korelace některých druhů pylu ve stěrech pylu z těl opylovačů (tabulka 7). Nejvýraznější negativní korelace lze pozorovat mezi pylovými zrny patřícími *Selinum carvifolia* a pylem *Ranunculus* sp., *Potentilla* sp. a *Centaurea jacea*. Opylovači navštěvující *Selinum carvifolia*, což jsou nejčastěji skupiny dvoukřídlých mimo malé a velké pestřenky, s velkou pravděpodobností nenavštěvují *Ranunculus* sp. a *Potentilla* sp., na které létají spíše samotářské včely a malé pestřenky a které mají výrazně jiné funkční květní vlastnosti. Druh *Centaurea jacea* je zase díky svým vlastnostem spíše navštěvována velkými pestřenkami, čmeláky a hlavně včelou medonosnou. Jediná výraznější pozitivní korelace se ukázala u pylových zrn druhu *Lotus corniculatus* a *Lathyrus pratensis*, které jsou si velmi podobné ve svých specifických vlastnostech a navštěvují je stejné funkční skupiny opylovačů, zejména čmeláci a včela medonosná.

## 4.5 Vhodnost zvolené metodiky

Během práce na svém výzkumu jsem zaznamenal několik nevýhod ve zvolené metodice. Zaprvé, přenosová kapacita nebere v potaz možné ztráty pylových zrn, ke kterým dochází v průběhu přenosu pylu (King *et al.*, 2013). Zadruhé, stejně tak jak se mění množství dostupného pylu na květech rostlin během dne, s velkou pravděpodobností se mění i množství neseného pylu na tělech opylovačů a doba, ve které opylovače chytíme může mít vliv na stanovení jeho přenosové kapacity. Dále pak přenosová kapacita neuvažuje důležitost frekvence návštěv daného druhu rostliny jednotlivými funkčními skupinami opylovačů. Pokud opylovač nosí na svém těle velké množství pylových zrn, ale daný druh rostliny navštěvuje jen zřídka, nemůže se jednat o efektivního opylovače této rostliny. Naopak jiní opylovači mohou mít velmi malou přenosovou kapacitu, ale na daný druh rostliny létají často a opakovaně a tím pro ni být efektivním opylovačem (Alarcón, 2010; Herrera, 1987; Talavera *et al.*, 2001).

Ke srovnání efektivity přenosu pylových zrn jednotlivých skupin opylovačů se používá i několik dalších metod. Mezi ty nejpoužívanější patří například množství pylových zrn nabraných na tělo opylovače při jedné návštěvě květu (Larsson, 2005), která ovšem nedává představu o tom, jaký další pyl může daný opylovač nosit na svém těle a také nerozlišuje mezi pylem, který je skutečně přenášen a ztrátami, které mohou tvořit až vyšší desítky procent (Larsson, 2005). Dalším způsobem stanovení efektivity přenosu pylu je množství pylových zrn deponovaných na bliznu květu (King *et al.*, 2013; Phillips *et al.*, 2018). Tato metoda má tu nevýhodu, že nedává možnost jednoduše zjistit podíl konspicifického pylu a spektrum dalších druhů pylu, které opylovač nosí. Ne všechny deponovaný pyl také musí být životaschopný. Další možností, jak ukázat efektivitu přenosu pylu je zjistit množství vyprodukovaných semen po opylení (Jacobs *et al.*, 2010; Kandori, 2002), které ale zpravidla není ovlivněno jen vlastnostmi opylovače a může záviset na místních podmínkách, v nichž rostlina roste, tato metoda se proto někdy kombinuje s použitím předpěstovaných (alogamických) rostlin (Steffan-Dewenter *et Tschardtke*, 1999). Někdy jsou k přesnějšímu srovnání použity různé kombinace dříve zmíněných způsobů, aby se omezily nevýhody a podpořily výhody jednotlivých metod. Nejlepším způsobem zjištění efektivity přenosu pylu by bylo použití přenosové kapacity společně s frekvencí návštěv a ošetřením vlivu poslední navštívené rostliny.

## 5 Závěr

Úspěšně se mi podařilo nalézt odpovědi na všechny položené otázky. Zjistil jsem, že rozdíly v přenosové kapacitě mezi jednotlivými funkčními opylovači jsou při studiu opylovačů ve stejném systému menší, než předpokládá literatura. Nejvíce pylu nosí včely medonosné a samotářské včely, naopak nejnižší přenosovou kapacitu mají motýli a malé druhy dvoukřídých. Ostatní funkční skupiny se ve svých přenosových kapacitách na základě dostupných dat neliší. Poslední rostlina, kterou opylovač navštívil, ovlivňuje detekovanou přenosovou kapacitu, ale tento vliv alespoň v mnou studovaných podmínkách nepřekryl základní rozdíly mezi skupinami. Po zohlednění vlivu poslední navštívené rostliny se pořadí relativních přenosových kapacit jednotlivých funkčních skupin opylovačů částečně změnilo, konkrétně vzrostl význam samotářských včel a některých skupin, které nebývají považovány za efektivní opylovače (především malých pestřenek a bzučivek). Podíl přenášeného konspecifického pylu na tělech opylovačů se stejně jako celkové množství lišil výrazně mezi jednotlivými skupinami. Nejvyšší podíl konspecifického pylu nosily kuklice a včela medonosná, nejnižší překvapivě velké pestřenky. Rostlina s nejvyšším podílem svého pylu na opylovačích je *Potentilla* sp. Spektra druhů pylových zrn na tělech opylovačů se mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů také velmi liší a různí opylovači nosí pyl různých druhů rostlin. Jednotlivé funkční skupiny opylovačů jsou též v těchto spektrech různě homogenní.

## 6 Zdroje

- Adler, L. S., Irwin, R. E., & Tech, V. (2006). Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: Experiments with pollen and fluorescent dye. *Annals of Botany*, 97(1), 141–150.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcj012>
- Ahmad, M., & Aslam, M. (2002). *POLLINATORS VISITING CARROT (DAUCUS CAROTA L.) SEED CROP*. 13(1), 31–35.
- Aizen, M. A., & Harder, L. D. (2007). Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88(2), 271–281. <https://doi.org/10.1890/06-1017>
- Alarcón, R. (2010). Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos*, 119(1), 35–44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17694.x>
- Antoñ, S., & Denisow, B. (2018). Floral phenology and pollen production in the five nocturnal *Oenothera* species (Onagraceae). *Acta Agrobotanica*, 71(2). <https://doi.org/10.5586/aa.1738>
- Bartomeus, I., Bosch, J., & Vilà, M. (2008). High invasive pollen transfer, yet low deposition on native stigmas in a *Carpobrotus*-invaded community. *Annals of Botany*, 102(3), 417–424.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcn109>
- Benachour, A., & Benachour, K. (2017). Insect Visitors of Lavender ( *Lavandula officinalis* L.): Comparison of Quantitative and Qualitative Interactions of the Plant with Its Main Pollinators . *African Entomology*, 25(2), 435–444. <https://doi.org/10.4001/003.025.0435>
- Benjamin, F. E., Reilly, J. R., & Winfree, R. (2014). Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *Journal of Applied Ecology*, 51(2), 440–449.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12198>
- Bookman, S. S. (1981). The Floral Morphology of *Asclepias speciosa* (Asclepiadaceae) in Relation to Pollination and a Clarification in Terminology for the Genus. *American Journal of Botany*, 68(5), 675. <https://doi.org/10.2307/2442794>
- Bosch, J., Retana, J., & Cerdá, X. (1997). Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, 109(4), 583–591.
- Castellanos, M. C., Wilson, P., Keller, S. J., Wolfe, A. D., & Thomson, J. D. (2006). Anther evolution: Pollen presentation strategies when pollinators differ. *American Naturalist*, 167(2), 288–296.  
<https://doi.org/10.1086/498854>
- Chittka, L., Gumbert, A., & Kunze, J. (1997). Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. In *Behavioral Ecology* (Vol. 8, Issue 3).  
<https://academic.oup.com/beheco/article/8/3/239/187553>
- Chittka, L., Thomson, J. D., & Waser, N. M. (1999). Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86(8), 361–377. <https://doi.org/10.1007/s001140050636>
- Cowles, M. K. (2004). *Statistical Computing: An Introduction to Data Analysis using S-Plus*. Taylor &

Francis.

- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470515075>
- Cruden, R. W. (1981). Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. *Evolution*, 35(5), 964–974.
- Cruden, R. W. (2000). Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution*, 222(1–4), 143–165. <https://doi.org/10.1007/BF00984100>
- Dafni, A., & Firmage, D. (2000). Plant Systematics and Evolution Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implications. In *Plant Syst. Evol* (Vol. 222).
- Dafni, A., Kevan, P. G., & Husband, B. C. (2005). Practical pollination biology. In *Practical pollination biology*. Enviroquest Ltd. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20053155384>
- Dmitruk, M., Wrzesień, M., Strzałkowska-Abramek, M., & Denisow, B. (2021). Pollen food resources to help pollinators. A study of five Ranunculaceae species in urban forest. In *Urban Forestry and Urban Greening* (Vol. 60). Elsevier GmbH. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2021.127051>
- Escaravage, N., & Wagner, J. (2004). Pollination effectiveness and pollen dispersal in a *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) population. *Plant Biology*, 6(5), 606–615. <https://doi.org/10.1055/s-2004-821143>
- Everaars, J., Settele, J., & Dormann, C. F. (2018). *Fragmentation of nest and foraging habitat affects time budgets of solitary bees, their fitness and pollination services, depending on traits: Results from an individual-based model*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188269>
- GILBERT, F. S. (1981). Foraging ecology of hoverflies: morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species. *Ecological Entomology*, 6(3), 245–262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1981.tb00612.x>
- Gilbert, F. S. (1985). Morphometric patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 224(1234), 79–90. <https://doi.org/10.1098/rspb.1985.0022>
- Gómez, J. M., Perfectti, F., & Camacho, J. P. M. (2006). Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: Insights into the evolution of zygomorphy. *American Naturalist*, 168(4), 531–545. <https://doi.org/10.1086/507048>
- Gómez, J. M., & Zamora, R. (1999). *Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormatophylla spinosa* (Cruciferae)*.
- Gong, Y. B., & Huang, S. Q. (2014). Interspecific variation in pollen-ovule ratio is negatively correlated with pollen transfer efficiency in a natural community. *Plant Biology*, 16(4), 843–847. <https://doi.org/10.1111/plb.12151>
- Goulson D. (1994). A model to predict the influence of insect flower constancy on interspecific competition between insect pollinated plants. *Journal of Theoretical Biology*, 168(3), 309–314. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1994.1111>

- Goulson, D. (2000). Are insects flower constant because they use search images to find flowers? *Oikos*, 88(3), 547–552. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880311.x>
- Grindeland, J. M., Sletvold, N., & Ims, R. A. (2005). Effects of floral display size and plant density on pollinator visitation rate in a natural population of *Digitalis purpurea*. *Functional Ecology*, 19(3), 383–390. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00988.x>
- Haslett, J. R. (1989). Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). *Oecologia*, 81(3), 361–363. <https://doi.org/10.1007/BF00377084>
- Hegland, S. J., & Totland, Ø. (2005). Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*, 145(4), 586–594. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0165-6>
- Herrera, C. M. (1987). Components of Pollinator “Quality”: Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage. *Oikos*, 50(1), 79. <https://doi.org/10.2307/3565403>
- Holloway, B. A. (1976). Pollen-feeding in hover-flies (Diptera: Syrphidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 3(4), 339–350. <https://doi.org/10.1080/03014223.1976.9517924>
- Howlett, B. G., Walker, M. K., Rader, R., Butler, R. C., Newstrom-Lloyd, L. E., & Teulon, D. A. J. (2011). Can insect body pollen counts be used to estimate pollen deposition on pak choi stigmas? *New Zealand Plant Protection*, 64, 25–31. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2011.64.5951>
- Huang, Z. H., Liu, H. le, & Huang, S. Q. (2015). Interspecific pollen transfer between two coflowering species was minimized by bumblebee fidelity and differential pollen placement on the bumblebee body. *Journal of Plant Ecology*, 8(2), 109–115. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv015>
- Inouye, D. W., Gill, D. E., Dudash, M. R., & Fenster, C. B. (1994). A Model and Lexicon for Pollen Fate. In *Source: American Journal of Botany* (Vol. 81, Issue 12).
- Ivey, C. T., Martinez, P., & Wyatt, R. (2003). Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Asclepias incarnata* (Apocynaceae). *American Journal of Botany*, 90(2), 214–225. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.214>
- Jacobs, J. H., Clark, S. J., Denholm, I., Goulson, D., Stoate, C., & Osborne, J. L. (2010). Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). *Arthropod-Plant Interactions*, 4(1), 19–28. <https://doi.org/10.1007/s11829-009-9080-9>
- Jakobsson, A., Padrón, B., & Traveset, A. (2008). Pollen transfer from invasive *Carpobrotus* spp. to natives - A study of pollinator behaviour and reproduction success. *Biological Conservation*, 141(1), 136–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.005>
- Janovský, Z., Mikát, M., Hadrava, J., Horčíčková, E., Kmecová, K., Požárová, D., Smyčka, J., & Herben, T. (2013). Conspecific and Heterospecific Plant Densities at Small-Scale Can Drive Plant-Pollinator Interactions. *PLoS ONE*, 8(10). <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0077361>
- Janovský, Z., Smyčka, J., Smyčková, M., & Herben, T. (2017). Pollinator preferences and flower constancy: Is it adaptive for plants to manipulate them? *Biological Journal of the Linnean Society*,



- 121(3), 475–483. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw032>
- Jennersten, O. (1984). Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies. *Oecologia*, 63(1), 80–89. <https://doi.org/10.1007/BF00379789>
- Johnson, S. D., Neal, P. R., & Harder, L. D. (2005). Pollen fates and the limits on male reproductive success in an orchid population. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(2), 175–190. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00541.x>
- Kandori, I. (2002). Diverse visitors with various pollinator importance and temporal change in the important pollinators of *Geranium thunbergii* (Geraniaceae). *Ecological Research*, 17(3), 283–294. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00488.x>
- Kaplan, Z., & Danihelka, J. (2019). *Klíč ke květeně České republiky* (2.). Academia.
- King, C., Ballantyne, G., & Willmer, P. G. (2013). Why flower visitation is a poor proxy for pollination: Measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(9), 811–818. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12074>
- Koch, L., Lunau, K., & Wester, P. (2017). To be on the safe site – Ungroomed spots on the bee’s body and their importance for pollination. *PLoS ONE*, 12(9), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182522>
- la Rosa, R. J., & Conner, J. K. (2017). Floral function: Effects of traits on pollinators, male and female pollination success, and female fitness across three species of milkweeds (asclepias). *American Journal of Botany*, 104(1), 150–160. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600328>
- Larsson, M. (2005). Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia*, 146(3), 394–403. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0217-y>
- Lázaro, A., & Totland, O. (2014). The influence of floral symmetry, dependence on pollinators and pollination generalization on flower size variation. *Annals of Botany*, 114(1), 157–165. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu083>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Lepš, J., & Šmilauer, P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge university press.
- Li, H. Y., Luo, A. C., Hao, Y. J., Dou, F. Y., Kou, R. M., Orr, M. C., Zhu, C. D., & Huang, D. Y. (2021). Comparison of the pollination efficiency of *Apis cerana* with wild bees in oil-seed camellia fields. *Basic and Applied Ecology*, 56, 250–258. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.08.005>
- Li, X. X., Wang, H., Gituru, R. W., Guo, Y. H., & Yang, C. F. (2014). Pollen packaging and dispensing: Adaption of patterns of anther dehiscence and flowering traits to pollination in three *Epimedium* species. *Plant Biology*, 16(1), 227–233. <https://doi.org/10.1111/plb.12040>
- Macek, J., Straka, J., Bogusch, P., Dvůrák, L., Bezdecka, P., & Tyrner, P. (2010). Blanokřídlní České

republiky. I. *Zahadlovi. Academia, Prague.*

- Martins, A. E., Arista, M., Morellato, L. P. C., & Camargo, M. G. G. (2021). Color signals of bee-pollinated flowers: the significance of natural leaf background. *American Journal of Botany*, *108*(5), 788–797. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1656>
- Newman, E., Manning, J., & Anderson, B. (2014). Matching floral and pollinator traits through guild convergence and pollinator ecotype formation. *Annals of Botany*, *113*(2), 373–384. <https://doi.org/10.1093/aob/mct203>
- Oksanen, Gavin L. Simpson, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R.B. O’Hara, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs, Helene Wagner, Matt Barbour, Michael Bedward, ben Bolker, Daniel Borcard, Gustavo Carvalho, Michael Chirico, Miquel {De Caceres}, Sebastien Durand, ... James Weedon. (2022). *vegan: Community Ecology Package*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, *120*(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Phillips, B. B., Williams, A., Osborne, J. L., & Shaw, R. F. (2018a). Shared traits make flies and bees effective pollinators of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Basic and Applied Ecology*, *32*(2017), 66–76. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.06.004>
- Phillips, B. B., Williams, A., Osborne, J. L., & Shaw, R. F. (2018b). Shared traits make flies and bees effective pollinators of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Basic and Applied Ecology*, *32*, 66–76.
- Rademaker, M. C. J., de Jong, T. J., & Klinkhamer, P. G. L. (1997). Pollen dynamics of bumble-bee visitation on *Echium vulgare*. *Functional Ecology*, *11*(5), 554–563. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00124.x>
- Rader, R., Edwards, W., Westcott, D. A., Cunningham, S. A., & Howlett, B. G. (2011). Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape. *Diversity and Distributions*, *17*(3), 519–529. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00757.x>
- Raine, N. E., & Chittka, L. (2007). Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomologia Generalis*, *29*(2–4), 179–199. <https://doi.org/10.1127/entom.gen/29/2007/179>
- Raine, N. E., Ings, T. C., Dornhaus, A., Saleh, N., & Chittka, L. (2006). Adaptation, Genetic Drift, Pleiotropy, and History in the Evolution of Bee Foraging Behavior. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 36, pp. 305–354). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(06\)36007-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(06)36007-X)
- Raine Nigel E, & Chittka Lars. (2005). Comparison of Flower Constancy and Foraging Performance in three Bumblebee species (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomol Gener*, *28*(2), 081–089.
- Rammell, N. F., Gillespie, S. D., & Elle, E. (2019). Visiting insect behaviour and pollen transport for a generalist oak-savannah wildflower, *camassia quamash* (asparagaceae). *Canadian Entomologist*, *151*(1), 58–68. <https://doi.org/10.4039/tce.2018.58>

- Rao, M. M., Raju, A. J. S., Medabalimi, M. R., Solomon, J., & Aluri, R. (2017). Secondary pollen presentation, psychophily and anemochory in *Lagascea mollis* Cav. (ASTERACEAE). *Biotropia*, 24(3), 202–211. <https://doi.org/10.11598/btb.2017.24.3.696>
- Reznickova, P., Pařil, P., & Zahrádková, S. (2007). The ecological effect of drought on the macroinvertebrate fauna of a small intermittent stream - An example from the Czech Republic. *International Review of Hydrobiology*, 92(4–5), 514–526. <https://doi.org/10.1002/iroh.200610997>
- Rodríguez, I., Gumbert, A., de Ibarra, N. H., Kunze, J., & Giurfa, M. (2004). Symmetry is in the eye of the “beeholder”: Innate preference for bilateral symmetry in flower-naïve bumblebees. *Naturwissenschaften*, 91(8), 374–377. <https://doi.org/10.1007/s00114-004-0537-5>
- Roquer-Beni, L., Rodrigo, A., Arnan, X., Klein, A. M., Fornoff, F., Boreux, V., & Bosch, J. (2020). A novel method to measure hairiness in bees and other insect pollinators. *Ecology and Evolution*, May 2019, 2979–2990. <https://doi.org/10.1002/ece3.6112>
- Sahli, H. F., & Conner, J. K. (2007). Visitation, effectiveness, and efficiency of 15 genera of visitors to wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 94(2), 203–209. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.2.203>
- Sedivy, C., Müller, A., & Dorn, S. (2011). Closely related pollen generalist bees differ in their ability to develop on the same pollen diet: Evidence for physiological adaptations to digest pollen. *Functional Ecology*, 25(3), 718–725. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01828.x>
- Simpson, B. B., & Neff, J. L. (1981). Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals Missouri Botanical Garden*, 68(2), 301–322. <https://doi.org/10.2307/2398800>
- Solís-Montero, L., & Vallejo-Marín, M. (2017). Does the morphological fit between flowers and pollinators affect pollen deposition? An experimental test in a buzz-pollinated species with anther dimorphism. *Ecology and Evolution*, 7(8), 2706–2715. <https://doi.org/10.1002/ece3.2897>
- Steffan-Dewenter, I., & Tschardt, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121(3), 432–440.
- Straw, R. M. (1972). A Markov Model for Pollinator Constancy and Competition. In *Source: The American Naturalist* (Vol. 106, Issue 951). <https://about.jstor.org/terms>
- Talavera, S., Bastida, F., Ortiz, P. L., & Arista, M. (2001). Pollinator attendance and reproductive success in *Cistus libanotis* L. (Cistaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 162(2), 343–352. <https://doi.org/10.1086/319573>
- Thorp, R. W. (2000). The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution*, 222(1–4), 211–223. <https://doi.org/10.1007/BF00984103>
- van der Kooij, C. J., Pen, I., Staal, M., Stavenga, D. G., & Elzenga, J. T. M. (2016). Competition for pollinators and intra-communal spectral dissimilarity of flowers. *Plant Biology*, 18(1), 56–62. <https://doi.org/10.1111/plb.12328>
- van Veen, M. P. (2010). *Hoverflies of Northwest Europe: identification keys to the Syrphidae*. Brill.

- Waser, N. M. (1986). Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist*, 127(Winter), 318–321. <https://doi.org/10.1126/science.26.678.918>
- Wignall, A. E., Heiling, A. M., Cheng, K., & Herberstein, M. E. (2006). Flower symmetry preferences in honeybees and their crab spider predators. *Ethology*, 112(5), 510–518. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01199.x>
- WOLFE, L. M., & BARRETT, S. C. H. (1989). Patterns of pollen removal and deposition in tristylous *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae). In *Biological Journal of the Linnean Society* (Vol. 36, Issue 4, pp. 317–329). <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb00498.x>
- Ziaja, M., Denisow, B., Wrzesień, M., & Wójcik, T. (2018). Availability of food resources for pollinators in three types of lowland meadows. *Journal of Apicultural Research*, 57(4), 467–478. <https://doi.org/10.1080/00218839.2018.1454293>
- Zych, M. (2007). On flower visitors and true pollinators: The case of protandrous *Heracleum sphondylium* L. (Apiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 263(3–4), 159–179. <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0493-y>