

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Michaela Steffelová

Reprodukční úspěch při opylování šálivých orchidejí

Reproductive success in pollinating deceptive orchids

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Pavel Kindlmann, DrSc.

Praha, 2022

Prohlášení

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

V Praze 1. 8. 2022

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli prof. RNDr. Pavlu Kindlmannovi, DrSc. za věnovaný čas, užitečné rady a cenné připomínky. Dále bych také tímto chtěla poděkovat RNDr. Lukáši Kubičkovi, Ph.D. za vhodné a důležité poznámky a čas, který mi při konzultacích věnoval.

Abstrakt

Třetina rostlin z čeledi Orchidaceae využívá šálivou strategii k oklamání opylovače. Strategii šálivých orchidejí je mnoho a každá z nich má své výhody i nevýhody. Reprodukční úspěch je veličina obvykle definovaná jako podíl počtu plodů ku počtu rostlinou vytvořených květů během dané sezóny. Je ovlivňován mnoha faktory. Tato práce je psaná formou literární rešerše a zabývá se faktory, které ovlivňují reprodukční úspěch šálivých orchidejí v souvislosti s jejich opylením. Reprodukční úspěch šálivé orchideje závisí převážně na hustotě květenství, době kvetení nebo na místě, kde se rostlina nachází. Tyto faktory následně ovlivňují opylovače, kteří jsou z převážné většiny zodpovědní za reprodukční úspěch orchideje. Specializované strategie šálivých orchidejí vedou ke snížení reprodukčního úspěchu jedince, ale malá hustota populace nebo nižší návštěvnost opylovačů na jednom květenství naopak vedou ke zvyšování reprodukčního úspěchu jedince šálivé orchideje. Šálivé orchideje nevyužívají strategii, která by byla jednoznačně nevýhodná, a tudíž je nepravděpodobné, že by v budoucnu mohlo dojít k vyhynutí orchideje kvůli její strategii opylení.

Klíčová slova: Orchidaceae, opylování, strategie opylování, reprodukční úspěch, velikost květenství, šálivé orchideje

Abstract

One third of plant species in the Orchidaceae family use a deceptive strategy to fool pollinators. There are many strategies for deceiving orchids, and each has its advantages and disadvantages. Reproductive success is a quantity usually defined as the ratio of the number of fruits to the number of flowers produced by the plant during a given season. It is influenced by many factors. This work is written in the form of a literature review and deals with the factors that influence the reproductive success of deceptive orchids in connection with their pollination. The reproductive success of the orchid depends mainly on the density of the inflorescence, the time of flowering or the place where the plant is located. These factors in turn affect the pollinators, who are largely responsible for the orchid's reproductive success. The specialized strategies of deceptive orchids lead to a decrease in the reproductive success of an individual, but a low population density or lower pollinator attendance at one inflorescence, on the contrary, lead to an increase in the reproductive success of a deceptive orchid individual. Deceptive orchids do not use a strategy that is clearly disadvantageous, so it is unlikely that the orchid will become extinct in the future due to its pollination strategy.

Key words: Orchidaceae, pollination, pollination strategies, reproductive success, floral display, deceptive orchids

Obsah

Úvod	1
1. Šálivé orchideje a jejich schopnost imitace.....	3
1.1. Podobnost s rostlinou produkující nektar.....	3
1.2. Sexuální atrapa	4
1.3. Vůně	5
1.4. Imitace pylu nebo prašníku	5
1.5. Úkryt.....	6
1.6. Nektar	6
2. Hlavní faktory ovlivňující reprodukční úspěch šálivých orchidejí	8
2.1. Velikost květenství.....	8
2.2. Výška rostliny	11
2.3. Hustota květenství	12
2.4. Doba kvetení	13
2.5. Velikost a hustota populace.....	14
2.6. Význam umístění rostliny	15
2.7. Závislost na opylovačích.....	17
2.7.1. Cizosprašnost	18
2.8. Specializace	19
2.9. Predace	20
2.10. Sezónnost	20
Závěr.....	22
Zdroje	24

Úvod

Opylování je přenos pylu z prašníku na bliznu. Tímto způsobem se rostlina rozmnožuje (Dressler 1981). Rostlina se může rozmnožovat dvěma způsoby, buď samosprašením, nebo cizosprašením, popřípadě geitonogamií. Cizosprašnost a geitonogamie jsou způsoby rozmnožování rostliny, které musí být zprostředkované přes prostředníka, což je buď voda, vítr, nebo živočich. Orchideje většinou využívají jako prostředníka k opylování živočichy, zejména hmyz, například vosy, pestřenky nebo motýly. Rostlina proto musí umět svého opylovače zaujmout tak, aby opylovač očekával nějakou odměnu, pokud dosedne na květ (Dressler 1981).

Čeď Orchidaceae se vyznačuje specializovanými adaptacemi, které si tyto rostliny během evoluce vytvořily pro přilákání opylovačů (Dressler 1981). Orchideje můžeme rozdělit podle dvou typů strategie opylování. Do jedné skupiny řadíme šálivé orchideje se šálivými květy bez nektaru a ve druhé skupině jsou orchideje odměňující, které produkují nektar, jenž slouží jako odměna pro opylovače (Gijbels et al. 2015). Pro určení, jestli určitá orchidej využívá šálivou strategii či nikoli, se tedy využívá přítomnost nektaru (Gijbels et al. 2015). Orchideje se šálivými květy tvoří asi třetinu ze všech druhů čeledi Orchidaceae (Tremblay et al. 2005) a představují naprostou většinu všech rostlin se šálivými květy (Jersáková et al. 2006).

Strategie opylování u šálivých orchidejí jsou velice rozmanité. Vlastnosti květů se formovaly selekcí, která byla zprostředkována opylovači (Micheneau et al. 2009). Mezi vlastnosti lákající opylovače, které se u květů evolučně vyvinuly, řadíme vůni, barvu květu, délku ostruhy nebo přítomnost odměny (Micheneau et al. 2009). Pro rostlinu je tedy výhodné, pokud nabídne opylovači nějakou formu odměny, třeba tím, že jej vizuálně láká (Roberts 2007).

Pokud květ přiláká více opylovačů než jiný, je přenos genů do další generace úspěšnější (Trapnell et Hamrick 2006). Přenos genů do další generace je důležitý pro přežití a evoluci druhů, proto rostliny investují do květů. Květ vizuálně láká opylovače, což signalizuje, že se zde nachází odměna (Trapnell et Hamrick 2006).

V této práci se věnuji především úspěšnosti rostliny v závislosti na tzv. reprodukčním úspěchu, což je veličina obvykle definovaná jako podíl počtu plodů ku počtu rostlinou vytvořených květů během dané sezóny (Pellegrino et al. 2017; Vojtko et al. 2015). Reprodukční úspěch rostlin je převážně ovlivňován počtem, velikostí a hustotou květů v květenství (Trapnell et Hamrick 2006).

Cílem práce je představení a zhodnocení strategií opylování šálivých orchidejí z hlediska vlivu na reprodukční úspěch, analýza výhod a nevýhod šálivých strategií a zhodnocení faktorů, které souvisí s opylením a ovlivňují reprodukční úspěch šálivých druhů orchidejí. Zvláštní důraz je kladen na závislost mezi velikostí květenství orchideje a jejím reprodukčním úspěchem, protože tato oblast nebyla doposud zcela prozkoumána a shrnuta.

1. Šálivé orchideje a jejich schopnost imitace

Šálivých druhů se vyskytuje v čeledi Orchidaceae méně než druhů odměňujících. Šálivých orchidejí je zhruba jedna třetina z čeledi Orchidaceae (Tremblay et al. 2005). Šálivost je efektivní strategie, kterou využívá zhruba 9 000 z celkem asi 28 000 druhů orchidejí (Christenhusz et Byng 2016).

Orchideje se šálivými květy se snaží oklamat opylovače. Hlavními prostředky, které pro to používají, jsou barevné signály, vůně nebo morfologie květu (Dafni 1984). Orchidej může vytvořit květ různých tvarů. Může tak třeba napodobit úkryt, partnera opylovače nebo květ blízko rostoucí rostliny, která poskytuje odměnu (Jersáková et al. 2006). Častý způsob klamání opylovače u šálivých orchidejí je imitace prašníku nebo pylu (Jersáková et al. 2006). Jiné šálivé druhy zase pro přilákání opylovače využívají chemické látky. Mohou to být feromony nebo těkavé látky, konkrétně silice, éterické oleje, aldehydy nebo alkoholy (Stökl et al. 2011; Brodmann et al. 2008). U šálivých druhů je vysoká specializace a vysoká variabilita signálů, které vysílají opylovačům pro jejich přilákání (Schiestl 2005). Schiestl (2005) se domnívá, že vysoká variabilita signálů se vyvinula kvůli schopnosti opylovače si zapamatovat běžné napodobeniny, takže se jim opylovači následně vyhýbají častěji než těm vzácným.

Dvě třetiny druhů orchidejí jsou odměňující a jako odměnu pro opylovače nabízejí nektar. Nektar je nejčastější a nejběžnější odměna u rostlin, která je nabízena opylovačům (Roberts 2007). Odměňující druhy produkují obvykle větší počet semen (Trapnell et Hamrick 2006) a mají více plodů než šálivé druhy (Molnár et al. 2015; Schiestl 2005; Neiland et Wilcock 1998). Při výzkumech na více druzích orchidejí bylo zjištěno, že druhy nabízející odměnu mají vyšší reprodukční úspěch než druhy bez odměny (Hobbhahn et al. 2017; Kindlmann et Jersáková 2006). Z přehledové studie porovnávající přes 100 druhů orchidejí bylo vyvozeno, že reprodukční úspěch šálivých orchidejí je až o polovinu menší než u druhů odměňujících (Neiland et Wilcock 1998). Můžeme tedy shrnout, že odměňující orchideje jsou oproti šálivým úspěšnější v rozmnožování (Hansen et Olesen 1999).

1.1. Podobnost s rostlinou produkující nektar

Některé šálivé orchideje napodobují rostliny poskytující nektar (tzv. nektariferní rostliny) rostoucí na stejné lokalitě. Tyto orchideje využívají tzv. Batesovské mimikry, což znamená, že květ takové orchideje napodobuje květ jiné rostliny, která opylovači na rozdíl od orchideje nabízí odměnu (Dafni 1984). Barvou podobnou barvě odměňující rostliny či tvarem jejího

květu se snaží, aby se opylovač spletl a hledal v ní nektar (Johnson et al. 2003). Rostliny, které orchidej napodobuje, nazýváme „magnetické“ rostliny, právě kvůli tomu, že přitahují opylovače, které šálivá orchidej využívá (Johnson et al. 2003). Například šálivá orchidej *Disa pulchra* se morfologicky velmi podobá právě druhu *Watsonia lepida*, což je rostlina z čeledi kosatcovitých, poskytující odměnu ve formě nektaru. Oba tyto druhy opyluje stejný druh hmyzu (Duffy et Johnson 2017). Čím je orchidej podobnější nektarodárnému druhu, tím má větší pravděpodobnost, že přiláká opylovače (Johnson et al. 2003). Dalším příkladem je šálivá orchidej *Cephalanthera longifolia*, jejíž květ napodobuje květ rostliny *Cistus salviifolius* z čeledi cistovité. Tam, kde se vyskytuje *Cistus salviifolius*, má šálivá orchidej *Cephalanthera longifolia* větší produkci semen (Dafni et Ivri 1981).

1.2. Sexuální atrapa

Strategie využívající květ jako sexuální atrapu k ošálení opylovače jsou méně časté než potravně šálivé strategie (Jersáková et al. 2006). Množství rodů využívajících potravně šálivou strategii je zhruba dvakrát větší než množství rodů se sexuální atrapou (Jersáková et al. 2006).

Speciální opylovací strategii mají různé druhy rodu *Ophrys*, které využívají šálivou strategii tak, že napodobují samici svého opylovače (Kullenberg 1950) či signály samic pro páření (Schiestl 2005). Opylovač na květ přiletí s domněnkou, že přistane na samici svého druhu, snaží se s květem kopulovat, tím na sebe nalepí brylky z orchideje, čímž se uskuteční transport pylu (Ayasse et al. 2000). Květy šálivých orchidejí využívající sexuální atrapu nelákají své opylovače pouze vizuálním signálem, ale často i vůní květu (Schiestl 2005). U druhu *Ophrys sphegodes* květ láká samce svého opylovače jednak tím, že vizuálně vypadá jako samička, jednak tím, že vylučuje tytéž chemické látky, které emituje skutečná samička. Mohlo by se zdát, že má tento druh orchideje nízký reprodukční úspěch kvůli své specializaci pouze na jeden druh hmyzího opylovače. Je to však naopak. Díky této speciální strategii se samci vrací na stejnou rostlinu podruhé nebo potřetí, protože složení chemických látek se liší v každém květu (Ayasse et al. 2000). K odebrání brylek z květu je důležitá správná pozice opylovače na květu, což následně snižuje pravděpodobnost geitonogamie (Ayasse et al. 2000). Druh *Caladenia huegelii* je opylován vosami. Jakmile vosy vidí květ, v blízkosti něho vypouští své feromony. Podle autorů studie se jedná o důkaz toho, že si opylovač myslí, že letí kopulovat se svým partnerem (Phillips et al. 2015). Phillips et al. (2015) výzkumem na druhu *Caladenia huegelii* dále zjistili, že až polovina vos dosedne na květ, přičemž dvě třetiny z nich se snaží o kopulaci s květem. Scopece et al. (2010) došel ve svém výzkumu k závěru, že orchideje

využívající sexuální atrapu v porovnání s orchiděmi s nepravou odměnou mají vyšší opylovací účinnost, někdy až srovnatelnou s odměňujícími druhy orchidejí.

1.3. Vůně

Poměrně nově prozkoumaná opylovací strategie šálivých orchidejí je tzv. chemická mimikra, což je vůně, kterou šálivá orchidej vytváří pro přilákání opylovače (Brodmann et al. 2008). Například orchidej *Epipactis veratrifolia* je opylována pestřenkami. Pro přilákání opylovače využívá imitaci hmyzích feromonů a voní stejně jako mšice. Druh pestřenky, kterou orchidej láká, klade obvykle svá vajíčka tam, kde se mšice nachází. Pestřenka tak následně klade svá vajíčka do květů orchideje v domnění, že zde jsou mšice, avšak přitom zprostředkuje přenos pylu orchideje (Stökl et al. 2011). Druh ze stejného rodu *Epipactis helleborine* vylučuje těkavé látky, aldehydy a alkoholy. Brodmann et al. (2008) sledovali opylovače orchideje *Epipactis helleborine*, kterými jsou sociální vosy. Zjišťovali, zda jsou lákání vizuálním signálem květu nebo vůní, kterou květ vylučuje. Opylovači více nalétávali na jedince, kteří byli zakrytí a tudíž je nemohli přímo vidět, ale cítili jeho vůni. U jedinců, které mohly vosy vidět, ale nemohly cítit, bylo pozorováno méně náletů vos (Brodmann et al. 2008). Druh *Orchis israelitica* láká své opylovače také vůní, ale pouze na velkou vzdálenost. Pokud je opylovač blízko rostliny, je přitahován zbarvením jejích květů (Galizia et al. 2005).

1.4. Imitace pylu nebo prašníku

Zde využitím Batesovské mimikry oklamávají orchideje svého opylovače například tím, že část jejich květu morfologicky připomíná pyl nebo prašník (Dafni 1984). Další strategií, kterou orchideje využívají, je falešně signalizovaná přítomnost pylu. Významnou roli v této opylovací strategii hraje barva a vzor květu. Pyl je běžně žlutý, protože žlutá barva pohlcuje ultrafialové záření, a tak chrání DNA před poškozením (Heuschen et al. 2005). Žluté květy absorbují UV záření a mají vysokou odrazivost (Kropf et Renner 2005). Další barvou, která pohlcuje UV záření, je bílá. Opylovač přitom dokáže rozeznat bílou a žlutou barvu od barev ostatních (Heuschen et al. 2005). Pokud jsou okvětní lístky bílé nebo žluté, může to včelám falešně signalizovat přítomnost pylu (Heuschen et al. 2005). Stejná strategie byla pozorována u rostliny opylované čmeláky, kdy květ byl žlutě zbarvený pouze uprostřed. Může to být upozornění pro opylovače, že zde najdou odměnu. Čmeláci si mohou splést část květu s pylem (Pohl et al. 2008). Mezi takové druhy se žlutými květy řadíme například orchidej *Dactylorhiza sambucina* (Kropf et Renner 2005).

Dalším způsobem, jak šálivá orchidej může dát najevo opylovači, že se v květu nachází pyl, je schopnost vytvořit takový květ, ve kterém opylovač vidí z dálky prašníky. Šálivá orchidej *Orchis israelitica* napodobuje odměňující rostlinu *Bellevalia flexuosa* z čeledi Liliaceae. Tato odměňující rostlina má své prašníky tmavě zbarvené a orchidej má uprostřed květu tmavé tečky, které právě napodobují tyto prašníky (Dafni et Ivri 1981). Včely jsou opylovači obou druhů a jsou přitahováni vizuálními signály, tedy podobným zbarvením květu a podobnou velikostí květu (Galizia et al. 2005).

1.5. Úkryt

Některé šálivé rostliny napodobují úkryt pro opylovače. Například orchidej *Serapias vomeracea* je opylována včelami, které využívají květ k přenocování. Tyto včely běžně hnízdí v dírách v zemi, a květ se snaží právě takovéto otvory napodobovat (Dafni et al. 1981). Včely, které odpoledne přelétávají z květu na květ, se poté usídlí v květu orchideje a stráví tam noc. Ráno se květ ohřívá od slunce, což opylovače zahřívá, proto včely květ využijí i další noc (Dafni et al. 1981). V porovnání s druhem *Serapias lingua*, který využívá sexuální atrapu pro opylovače, měla *Serapias vomeracea* vyšší procento plodů než *Serapias lingua* (Pellegrino et al. 2017).

Tato strategie není u orchidejí moc rozšířena, zatím byla dokumentována pouze u jednoho rodu – *Serapias* (Jersáková et al. 2006). Je možné, že je to z důvodu velké investice zdrojů do tvorby květu. Květ musí být dostatečně velký, aby se tam opylovač mohl celý schovat.

1.6. Nektar

Některé šálivé orchideje obsahují malé množství nektaru. Vytváří ho zřejmě pro lepší přilákání hmyzu a svých opylovačů (Phillips et al. 2020). *Caladenia nobilis* je příklad šálivé orchideje, jejíž některé květy obsahují stopové množství nektaru, který je bohatý na sacharózu, ale obsahuje i fruktózu a glukózu (Phillips et al. 2020). Tato orchidej má vysokou ekologickou specializaci a láká pouze jeden druh hmyzu. Pomocí nektaru orchidej zřejmě navyšuje návštěvnost opylovače (Phillips et al. 2020). Jersáková et al. (2008) pozorovali, jak na nektar reagují opylovači. Přidáním sacharózy do květu šálivé orchideje *Dactylorhiza sambucina* se zvýšil podíl opylených plodů. U šálivého druhu *Disa pulchra* bylo více květů opylováno v případě, kdy jedinec měl v květu obsaženou sacharózu (Jersáková et Johnson 2006).

Nektar je důležitá složka květu hlavně odměňujících druhů orchidejí, která láká opylovače, pro které je potravou (Gijbels et al. 2015). Přítomnost nektaru podporuje přenos pylu opylovačem, a proto ovlivňuje i reprodukční úspěch rostliny. Nektar odměňujících orchidejí je složen převážně z cukrů a aminokyselin (Gijbels et al. 2015). Rozmezí koncentrace cukrů je velké a pohybuje se od 3,5 % do 71 % (Brzosko et Mirski 2021). Složení nektaru se liší u jednotlivých rodů odměňujících orchidejí (Brzosko et Mirski 2021), případně některých šálivých (Phillips et al. 2020) a nelze jednotně říci, čím je to ovlivněno. Pro utváření vlastnosti nektaru u odměňujících druhů může být důležitým faktorem opylovač (Brzosko et Mirski 2021; Micheneau et al. 2009) nebo naopak složení nektaru ovlivňuje sexuální, sociální i potravní chování opylovače (Wróblewska et al. 2019).

2. Hlavní faktory ovlivňující reprodukční úspěch šálivých orchidejí

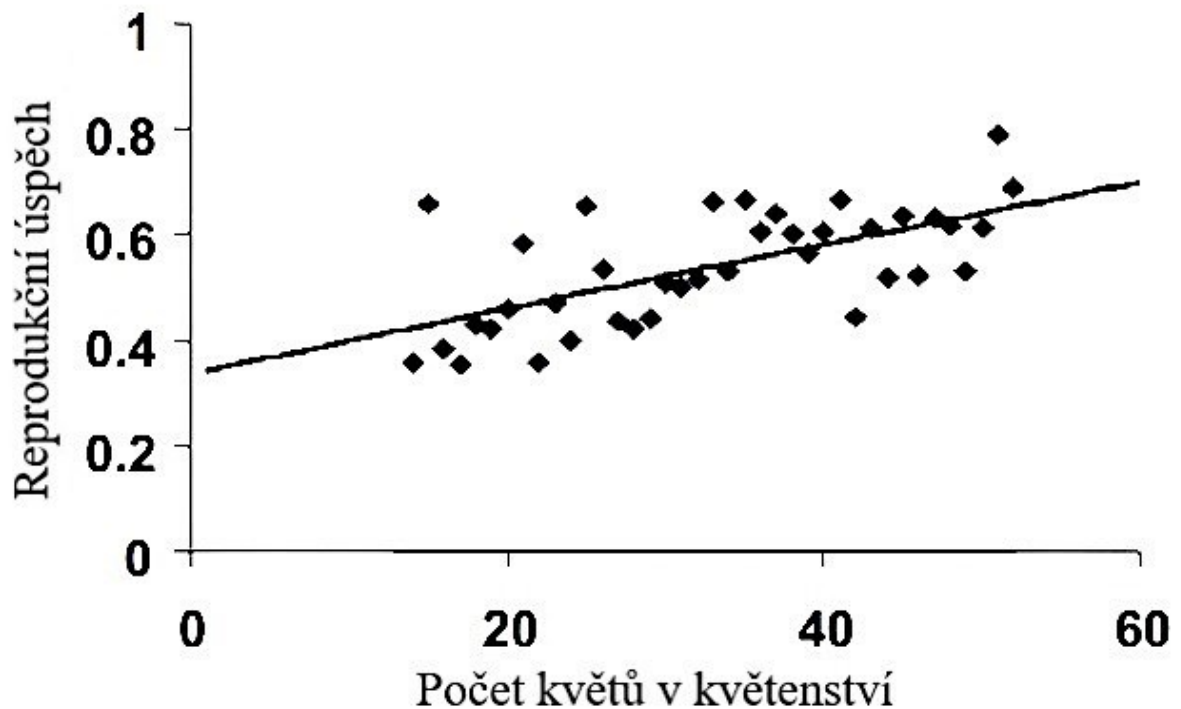
Jak bylo řečeno výše, reprodukční úspěch je obvykle počítán jako podíl počtu plodů ku počtu květů, které rostlina vytvoří během jedné sezóny (Scaccabarozzi et al. 2020), avšak může být také definován jako hodnota, při které je uskutečněn přenos genů do další generace (Trapnell et Hamrick 2006). Reprodukční úspěch se rozlišuje na samčí a samičí. Samčí reprodukční úspěch se určuje podle počtu odstraněných poliní z květu a za samičí reprodukční úspěch považujeme příjem pylu na květ (Pellegrino et al. 2017). Nejvíce šálivých orchidejí využívá potravně šálivou strategii a také většina studií pracuje s těmito druhy (Jersáková et al. 2006). Následující faktory ovlivňující reprodukční úspěch jedince byly sledovány převážně u druhů s potravně šálivou strategií, poté jsou nejvíce zastoupeny studie sledující druhy se sexuálně šálivou strategií (Jersáková et al. 2006).

2.1. Velikost květenství

Velikost květenství na rostlině udává celkový počet vykvetlých květů na jedinci během reprodukční sezóny (Pellegrino et al. 2017). Velikost květenství ovlivňuje opylující hmyz a určuje míru přitažlivosti pro opylovače. Tím je ovlivněn přenos pylu a následně reprodukční úspěch rostliny (Pellegrino et al. 2017). Například velikost květenství u *Dactylorhiza lapponica* je důležitá pro přenos pylu. Jakmile byla odstraněna polovina květů z květenství, došlo ke snížení počtu květů tvořících plody (Sletvold et Agren 2011). Způsobilo to snížení samičí fitness o 75 % a také velikost plodů byla menší (Sletvold et Agren 2011). Reprodukční úspěch rostliny nemusí vždy být ovlivňován velikostí květenství, ale u některých druhů můžeme nalézt například pozitivní závislost mezi reprodukčním úspěchem a velikostí květenství (Kindlmann et Jersáková 2006).

Pozitivní závislost reprodukčního úspěchu na velikosti květenství byla pozorována u několika druhů šálivých orchidejí. Pozitivní závislost znamená, že reprodukční úspěch roste s rostoucí velikostí květenství. Tento typ závislosti byl zaznamenán u šálivých orchidejí *Calopogon tuberosus* (Firmage et Cole 1988), *Myrmecophila christinae* (Parra-Tabla et Vargas 2007) nebo u druhů *Dactylorhiza incarnata* a *Dactylorhiza fuchsii* (Kindlmann et Jersáková 2006). Pozitivní závislost u druhu *Dactylorhiza incarnata* je patrná z obrázku 1. U druhů *Dactylorhiza majalis* a *Dactylorhiza maculata* však nebyla pozorována žádná závislost mezi reprodukčním úspěchem a velikostí květenství (Kindlmann et Jersáková 2005, 2006; Vallius 2000). Tento jev byl dále pozorován u šálivých druhů *Orchis ustulata* (Kindlmann et Jersáková 2005, 2006) a *Phaius delavayi* (Li et al. 2011). Velikost květenství

není také důležitá pro šálivé orchideje *Barkeria whartonia* a *Cyrtopodium macrobulbon*, které obsahují malé množství nektaru pro oklamání opylovače (Miranda-Molina et al. 2021).



Obrázek 1 - Pozitivní závislost mezi reprodukčním úspěchem a počtem květů v květenství u *Dactylorhiza incarnata*. Reprodukční úspěch je zde počítán jako podíl počtu plodů ku počtu květů, které rostlina vytvoří během jedné sezóny. Převzato z Kindlmann et Jersáková (2006) a upraveno se svolením autorů.

Vojtkó et al. (2015) uvádějí, že nelze zaměnit celkový počet plodů s hodnotou reprodukčního úspěchu. Neplatí pravidlo, že čím má rostlina více plodů, tím má větší reprodukční úspěch. Vyvodili to ze závěrů jejich výzkumu, kde pozorovali šálivé druhy *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza sambucina* a *Platanthera bifolia*. U těchto druhů byla pozorována pozitivní závislost mezi počtem květů a počtem plodů, ale významná závislost reprodukčního úspěchu na velikosti květenství nebyla nalezena (Vojtkó et al. 2015). Nalezneme však i studie, v kterých byly provedeny analýzy pouze na závislost mezi počtem plodů a počtem květů v květenství. Významná pozitivní závislost mezi velikostí květenství a počtem plodů byla pozorována u šálivých orchidejí *Orchis purpurea* (Jacquemyn et Brys 2010), *Cypripedium fasciculatum* (Lipow et al. 2002) nebo u orchideje *Anacamptis coriophora* (Joffard et al. 2020). U druhů *Orchis italica*, *Orchis anthropophora* a *Anacamptis papilionacea* nebyla pozorována

žádná závislost (Pellegrino et al. 2010). Každý výše zkoumaný druh orchideje se v tomto faktoru liší, nelze tedy vytvářet závěr pouze na úrovni rodů. Další studie, kde počet plodů není závislý na velikosti květenství, se zabývaly šálivými druhy *Ophrys balearica* (Borràs et Cursach 2021) a *Epidendrum exasperatum* (Calvo 1990b). Perez-Hernandez et al. (2011) pozorovali pozitivní závislost mezi velikostí květenství a počtem plodů u druhu *Notylia barkeri*. Udávají však, že to není u tohoto druhu jednoznačné, protože nejvíce rostlin nemělo žádný plod a nejčastěji měly jeden až čtyři plody. Jedinec tohoto druhu může vytvořit dokonce okolo 120 květů (Perez-Hernandez et al. 2011).

Pozitivní závislost reprodukčního úspěchu na velikosti květenství má souvislost s opylovači, protože velikost květenství ovlivňuje přitažlivost pro hmyz u šálivých druhů rodu *Serapias* (Pellegrino et al. 2017). Větší květenství *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza sambucina* a *Platanthera bifolia* jsou častěji navštěvována opylovači pro svoji větší přitažlivost (Vojtko et al. 2015). Větší květenství je také efektivnější pro přilákání opylovačů na velkou vzdálenost (Brys et al. 2008). Orchideji *Myrmecophila christinae* se vyplatí mít větší květenství, protože kvete ve stejném období jako blízko rostoucí rostliny a dochází tak ke konkurenci o opylovače (Parra-Tabla et Vargas 2007). Ackerman (1989) při výzkumu u druhu *Encyclia Krugii* nenašel žádnou závislost mezi velikostí květenství a frekvencí návštěv opylovače. Dále uvádí, že velikost květenství neovlivňuje atraktivitu rostliny pro opylovače. Jacquemyn et Brys (2010) na příkladu druhu *Orchis purpurea* dále ukazují, že má-li v daném roce orchidej větší květenství, má větší pravděpodobnost vykvetení v dalším roce (Jacquemyn et Brys 2010). S velikostí květenství se zvyšuje pravděpodobnost, že orchidej bude mít alespoň jeden plod (Calvo 1990b; Jacquemyn et al. 2008).

Pozitivní závislost reprodukčního úspěchu na velikosti květenství nepozorujeme pouze u šálivých druhů, ale vyskytuje se také u řady druhů odměňujících. U rodu *Disa*, který obsahuje jak druhy s nektarem, tak i druhy se šálivými květy, byla pozorována pozitivní závislost, kdy více květů v květenství znamenalo více plodů a v průměru bylo oploženo 79 % květů (Hobbhahn et al. 2017). Pozitivní závislost byla jednoznačně zjištěna u odměňujících druhů *Habenaria limprichtii* a *Habenaria petelotii* (Zhang et Gao 2021). U orchideje *Comparettia falcata*, epifytické orchideje produkující nektar, se projevila pozitivní závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem, ale pouze v jednom roce provedeného tříletého výzkumu (Rodriguez-Robles et al. 1992). Pozitivní závislost u odměňujících druhů nalezneme i při pozorování počtu plodů, jako u druhu *Listera ovata* (Brys et al. 2008). Výzkumy na odměňujících druzích došly ke stejným závěrům, jako výzkumy na šálivých druzích.

Nevýznamná závislost počtu plodů na velikosti květenství byla pozorována u druhů *Lepanthes wendlandiia*, *Oeceoclades maculata* (Calvo 1990b) a *Ryncholaelia glauca* (Flores-Palacios et García-Franco 2003).

Hansen et Olesen (1999) porovnávali orchideje šálivé a odměňující. Bylo zjištěno, že *Gymnadenia conopsea* produkující nektar měla více květů než šálivá *Dactylorhiza majalis*. Sonkoly et al. (2016) porovnávali ve své studii více druhů a vyvodili závěr, že není rozdíl v průměrném počtu květů mezi šálivými a odměňujícími druhy. Jestli je výhodou mít více květů, o tom můžeme zatím pouze spekulovat, protože není jasné, jak velké květenství je výhodné pro šálivé orchideje. Pozitivní závislost reprodukčního úspěchu na velikosti květenství byla pozorována u čtyř šálivých druhů (Firmage et Cole 1988; Kindlmann et Jersáková 2006; Parra-Tabla et Vargas 2007) a pozitivní závislost s počtem plodů u šesti druhů (Vojtkó et al. 2015; Jacquemyn et Brys 2010; Joffard et al. 2020; Perez-Hernandez et al. 2011) a šálivých druhů rodu *Disa* (Hobbhahn et al. 2017). Více studií ale nenašlo žádnou závislost, která by vyšla významně. U šesti druhů nebyla nalezena žádná závislost reprodukčního úspěchu na velikosti květenství (Kindlmann et Jersáková 2005, 2006; Li et al. 2011; Miranda-Molina et al. 2021; Vallius 2000), u dalších pěti druhů nebyla nalezena žádná závislost počtu plodů na velikosti květenství (Pellegrino et al. 2010; Borràs et Cursach 2021; Calvo 1990b; Jacquemyn et Brys 2010). Mezi daty je velký rozptyl hodnot. Pozitivní závislost většinou nebyla zřetelně jasná, avšak u některých studií vyšla významně (Kindlmann et Jersáková 2006). Některé z uvedených studií byly založeny na malém množství dat (Perez-Hernandez et al. 2011), anebo závislost vyšla pouze v jednom roce z několika sledovaných (Rodriguez-Robles et al. 1992). Vallius (2000) u výzkumu na *Dactylorhiza maculata* uvedl, že závislost mezi velikostí květenství s reprodukčním úspěchem nevyšla významně, protože počet semen i počet plodů jsou závislé pouze na množství zásob uložených v hlíze. Na základě uvedených studií lze pouze usoudit, že velké květenství šálivých orchidejí efektivněji přitahuje opylovače (Vojtkó et al. 2015). U větších květenství je také vyšší pravděpodobnost produkce plodu (Jacquemyn et al. 2008).

2.2. Výška rostliny

Závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem nemusí být vždy zřetelná. Vědci se proto zaměřili na ukazatele, které by mohly souviset s velikostí květenství. Sletvold et al. (2010) našli určitou závislost reprodukčního úspěchu na výšce rostliny. Více květů bylo pozorováno u vyšších jedinců šálivé orchideje *Dactylorhiza lapponica*, přičemž celková výška

rostliny u tohoto druhu ovlivňuje úspěch opylení (Sletvold et al. 2010). Vojtkó et al. (2015) sledovali *Dactylorhiza majalis* a *Dactylorhiza sambucina*. Vyšší jedinci vytvářeli větší květenství, která jsou atraktivnější pro opylovače. Opylovači častěji navštívili větší květenství (Vojtkó et al. 2015). Pellegrino et al. (2010) při výzkumu na *Orchis italica*, *Orchis anthropophora* a *Anacamptis papilionacea* došli k závěru, že vyšší jedinci měli více plodů.

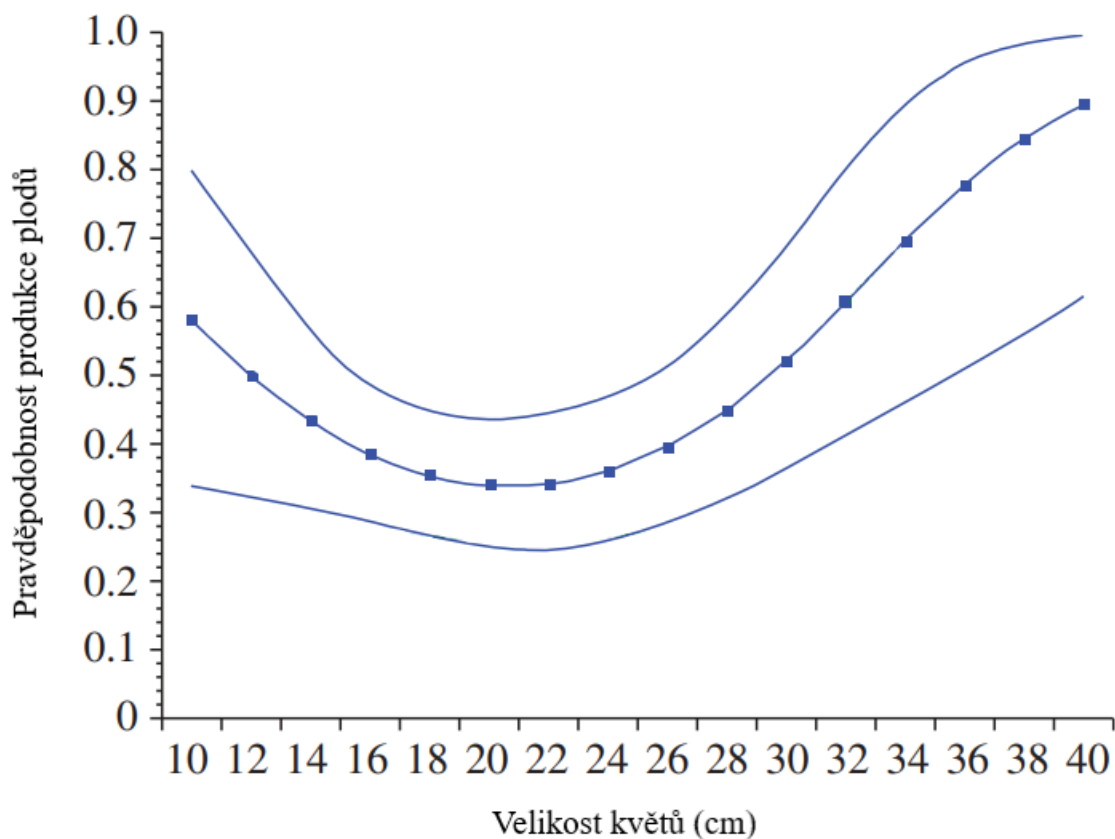
Joffard et al. (2020) při sledování odměňující orchideje *Anacamptis coriophora* dospěli ke stejnému závěru jako u šálivých druhů. Vyšší jedinci tohoto druhu měli větší reprodukční úspěch (Joffard et al. 2020).

Ve většině případů výška rostliny pozitivně závisí na velikosti květenství (Sletvold et al. 2010). To může následně pozitivně ovlivňovat její reprodukční úspěch (Vojtkó et al. 2015).

2.3. Hustota květenství

Vliv velikosti jednoho květu v květenství zatím nebyl zcela prozkoumán. Nalezneme však studii, která se zabývala šálivou orchidejí *Caladenia valida*, která má jeden až tři květy. Její reprodukční úspěch je vyšší, jestliže květenství má velmi malé nebo velmi velké květy. Při střední velikosti květů je reprodukční úspěch nižší. Ukazuje to obrázek 2, kde prostřední křivka ukazuje střední hodnotu pravděpodobnosti produkce plodů. (Tremblay et al. 2010). Při sledování hustoty květenství byla nalezena závislost, která může mít kladný vliv na reprodukční úspěch. Pokud rostlina měla hustší květenství, bylo u ní též pozorováno více opylovačů, což může být výhodné kvůli tomu, že k opylení každého květu je potřeba více návštěv opylovačů (Piper et Waite 1988).

Trendy byly pozorovány i při sledování polohy květu v rámci květenství. Květy vyskytující se ve spodní části květenství jsou více opyleny než vrchní květy. Tento výsledek byl vyvozen z pozorování orchideje *Phaius delavayi* (Li et al. 2011).



Obrázek 2 - Závislost mezi velikostí květu *Caladenia valida* a pravděpodobností produkce plodů. Při střední velikosti květů má šálivá orchidej nejmenší pravděpodobnost produkce plodů. Křivka uprostřed znázorňuje střední hodnotu pravděpodobnosti produkce plodů a plné čáry ukazují 95% konfidenční interval. Převzato z Tremblay et al. (2010) a upraveno se svolením autorů.

2.4. Doba kvetení

Šálivé květy orchidejí rozkvétají dříve než květy orchidejí odměňujících (Kindlmann et Jersáková 2006). Možná je to kvůli dostupnosti opylovačů nebo kvůli předcházení konkurence s odměňujícími druhy (Pellissier et al. 2010). Doba rozkvětu nemusí být spojena s opylovači a může i nemusí ovlivňovat reprodukční úspěch. Sletvold et al. (2010) u druhu *Dactylorhiza lapponica* zaznamenali, že vyšší jedinci začali kvést později než jedinci s malou výškou. Dříve kvetoucí jedinci šálivé orchideje *Orchis boryi* mají více plodů (Galizia et al. 2005). Ve studii Galizia et al. (2005) uvádějí, že je to možná způsobeno tím, že opylovači se šálivé květy naučí později rozpoznávat.

Délka období kvetení může být významným faktorem pro procento opylených květů. Orchidej, která kvete déle, má obvykle vyšší procento opylených květů (Piper et Waite 1988). Delší kvetení u *Orchis militaris* má pozitivní vliv na produkci plodů (Henneresse et al. 2017). V sušších oblastech mají orchideje v průměru kratší dobu květenství, ale naopak mají více

květů (Ehlers et al. 2002). Délka kvetení *Orchis militaris* je závislá na hustotě populace daného druhu, což ovlivňuje jeho reprodukční úspěch (Henneresse et al. 2017). U šálivých orchidejí *Orchis italica*, *Orchis anthropophora* a *Anacamptis papilionacea* nebyl naopak pozorován žádný vztah mezi počtem plodů na rostlině a délkou kvetení (Pellegrino et al. 2010).

Shrnutím nalezených studií lze zhodnotit, že pozitivní vliv na reprodukční úspěch má zřejmě delší doba kvetení (Henneresse et al. 2017) a pro šálivé druhy hlavně brzké kvetení (Galizia et al. 2005).

2.5. Velikost a hustota populace

Velikost populace můžeme definovat jako počet kvetoucích jedinců na daném území (například Jacquemyn et al. 2007). Podle některých autorů navštíví větší populace zkoumaných šálivých druhů orchidejí více opylovačů než populace menší (Ehlers et al. 2002; Jacquemyn et al. 2007). Naopak Hansen a Olesen (1999) ve svém výzkumu na *Dactylorhiza majalis* uvedli, že pokud je populace větší, neznámá to, že je tam přilákáno více opylovačů. Čím byla větší populace *Dactylorhiza majalis*, tím byl každý jedinec navštíven méně opylovači (Hansen et Olesen 1999). Reprodukční úspěch *Dactylorhiza majalis* nebyl též ovlivňován velikostí populace (Hansen et Olesen 1999). Při výzkumech orchideje *Phaius delavayi* bylo zjištěno, že větší skupina měla nižší celkový reprodukční úspěch než skupina malá (Li et al. 2011). Při výzkumech na šálivé orchideji *Orchis purpurea* bylo nalezeno, že větší populace měly více plodů a jednotliví jedinci ve větších populacích měli vyšší reprodukční úspěch (Jacquemyn et al. 2007, 2009). Tremblay et al. (2005) porovnali několik studií a vyhodnotili, že reprodukční úspěch šálivých orchidejí není ovlivňován velikostí populace. Pro porovnání, odměňující druh *Listera ovata* má podle Brys et al. (2008) nejvyšší reprodukční úspěch při střední velikosti populace, ale Jacquemyn et al. (2009) našli u větší populace stejného druhu více plodů.

Reprodukčního úspěchu šálivých orchidejí zřejmě závisí, spíše než na velikosti populace, na typu stanoviště, kde se rostlina vyskytuje, nebo na hustotě populace. Šálivá orchidej *Orchis mascula* je toho příkladem. Reprodukční úspěch orchidejí ve stinném lese nezávisel na velikosti populace. V prosvětleném lese se však s velikostí populace *Orchis mascula* zvyšovalo procento opylených plodů (Jacquemyn et al. 2008).

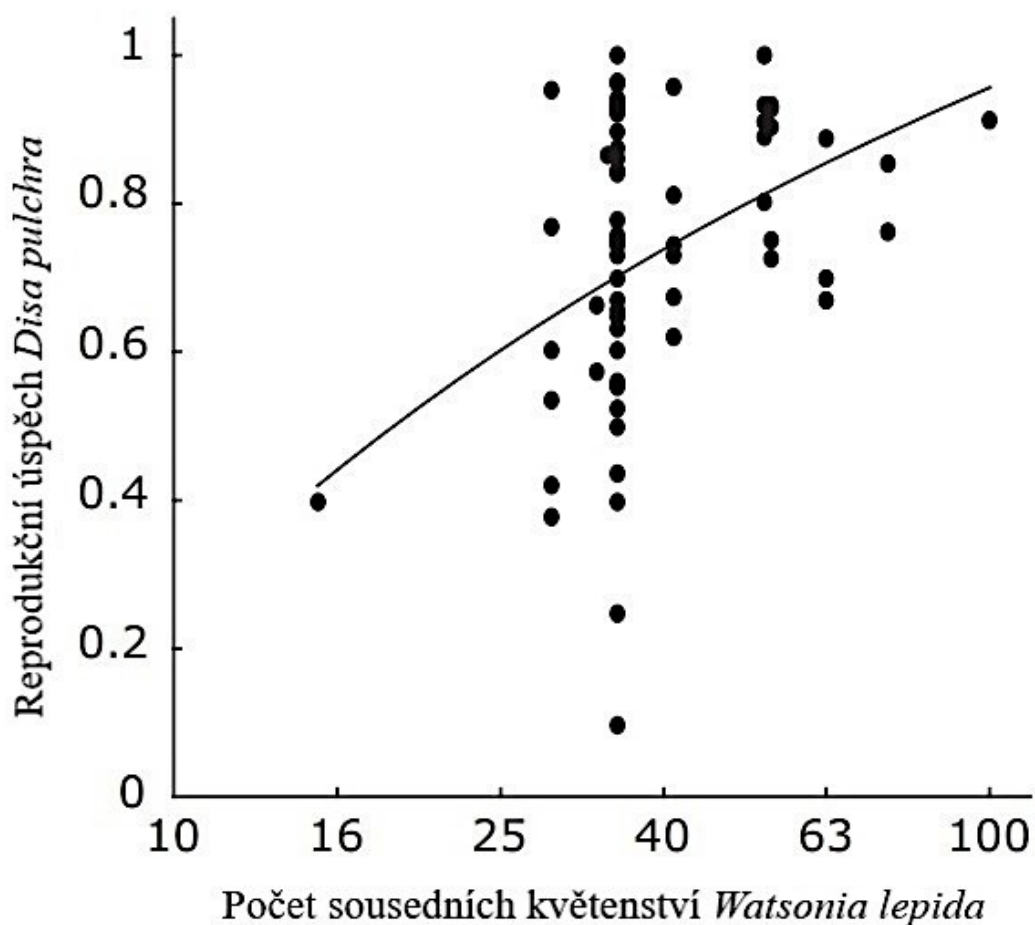
Zásadní vliv může mít i to, zda se jedinec vyskytuje ve shluku nebo samostatně. Například ve shlucích se vyskytující jedinci druhu *Epipactis helleborine* vytvářejí více květů (Piper et Waite 1988). Pokud *Calopogon tuberosus* a *Disa pulchra* rostla ve shluku s ostatními

rostlinami stejného druhu, tak její květy měly větší pravděpodobnost opylení z důvodu větší přitažlivosti pro opylovače (Firmage et Cole 1988; Duffy et Johnson 2017). Šálivá orchidej *Ophrys balearica* využívající sexuální atrapu k přilákání opylovače má naopak při nízkých hustotách své populace vysoký reprodukční úspěch (Borràs et Cursach 2021). To je typické pro jedince rostoucí na okraji populace, kde se jedinci vyskytují v menší hustotě (Borràs et Cursach 2021). Orchidej *Diuris magnifica*, která se podobá rostlině z čeledi bobovité, má také vysoký reprodukční úspěch při nízké hustotě populace (Scaccabarozzi et al. 2020). Ze studie, která porovnávala několik druhů orchidejí s různými strategiemi, vyplynulo, že při vysoké hustotě jedinců je snížena produkce plodů a květy jsou menší (Brundrett 2019). Při porovnání strategií šálivých orchidejí, tak sexuálně šálivá orchidej *Caladenia discoidea* měla daleko méně plodů při větší hustotě jedinců než šálivá orchidej využívající jiný typ strategie (Brundrett 2019). Scaccabarozzi et al. (2020) uvažovali, že negativní závislost mezi hustotou populace a reprodukčním úspěchem může být způsobena malým počtem vyskytujících se opylovačů, nebo právě pamětí opylovače, kdy si opylovači zapamatují šálivou rostlinu.

Výsledky jednotlivých studií o velikosti květenství jsou rozporuplné. Reprodukční úspěch spíše nezávisí na velikosti populace daného druhu (Tremblay et al. 2005), ale bude zřejmě ovlivněn stanovištěm (Jacquemyn et al. 2008). Reprodukční úspěch u šálivých orchidejí je vyšší, jakmile je hustota populace menší (Brundrett 2019).

2.6. Význam umístění rostliny

Pro šálivou orchidej je důležitá přítomnost odměňující rostliny na lokalitě jejího výskytu. Jakmile se šálivá orchidej *Anacamptis morio* vyskytovala uvnitř populace odměňujících rostlin, její úspěšnost v opylení byla výrazně vyšší, než když orchidej rostla dál od populace rostlin produkujících nektar (Johnson et al. 2003). Míra opylení, množství plodů i reprodukční úspěch u *Disa pulchra* jsou ovlivněny jak počtem květů odměňujícího druhu, tak i vzdáleností od odměňujícího druhu. Množství odebraného pylu se snižuje s rostoucí vzdáleností od populace druhu poskytující odměnu (Duffy et Johnson 2017). Podle autorů této studie reprodukční úspěch *Disa pulchra* pozitivně koreluje s počtem sousedních květenství *Watsonia lepida*. V znázorněném grafu na obrázku 3 jsou data proložena mocninnou funkcí a po zlogaritmování obou os by tedy vznikla pozitivní lineární závislost (Duffy et Johnson 2017).



Obrázek 3 - Pozitivní závislost reprodukčního úspěchu *Disa pulchra* na počtu sousedních květenství *Watsonia lepida* po zlogaritmování osy x . Reprodukční úspěch je podíl počtu plodů ku počtu květů v květenství orchideje. Převzato z Duffy et Johnson (2017) se svolením autorů.

Šálivé orchideje mají větší reprodukční úspěch, pokud se vyskytují v blízkosti jiných rostlin, ale prostorové umístění orchideje *Disa pulchra* v rámci populace jejího druhu není pro orchidej důležité (Duffy et Johnson 2017). U odměňující orchideje *Comparettia falcata* ukazují výsledky stejné závěry jako u šálivých orchidejí (Rodriguez-Robles et al. 1992). Vzdálenost mezi odměňujícími rostlinami neovlivňuje jejich reprodukční úspěch a k cizosprašnosti u odměňujících druhů dochází, přestože se jedinci nachází daleko od sebe (Capo et al. 2022).

Reprodukční úspěch je ovlivňován i typem stanoviště, kde orchideje rostou. Největší reprodukční úspěch měla orchidej *Cypripedium acaule* na vřesovištích, kde nalezneme keře nebo opadavé stromy. Naopak na lokalitě s jehličnany měla tato šálivá orchidej reprodukční úspěch nejmenší (O'Connell et Johnston 1998). Opylování orchidejí je ovlivněno

i mikroklimatem daného stanoviště. Terestrické orchideje rostoucí v podmínkách, které jsou ovlivněny oceánským klimatem, mají větší poměr opylených květů než v podmínkách kontinentálního klimatu (Kindlmann et Jersáková 2005). Ze srovnávací studie prováděné na mnoha druzích vyplynulo, že orchideje rostoucí v mírném pásu mají vyšší reprodukční úspěch než orchideje, které rostou v pásmu tropickém, a to jak v rámci šálivých, tak i v rámci nektariferních orchidejích (Neiland et Wilcock 1998).

Pozorovány byly i rozdíly mezi populacemi nacházejícími se ve stinném lese a narušeném světlejším lese. Více světla dopadajícího na šálivé orchideje *Orchis mascula* pozitivně ovlivnilo tvorbu květů a plodů (Jacquemyn et al. 2008). Zemědělstvím narušené stanoviště orchidejím neprospívá. Druh *Oncidium ascendens* rostoucí v suchém tropickém lese měl na narušeném stanovišti až třikrát menší produkci plodů než na stanovišti zachovalém (Parra-Tabla et al. 2000). Narušení prostředí zemědělstvím má negativní vliv na rozmnožování, protože dochází k narušování opylování, orchideje tak mají následně nižší reprodukční úspěch (Parra-Tabla et al. 2000).

Pro šálivé orchideje je výhodné vyrůst v blízkosti odměňující rostliny (Johnson et al. 2003; Duffy et Johnson 2017) a v blízkosti zázemí opylovačů (Kindlmann et Jersáková 2005). K jejich vyššímu reprodukčnímu úspěchu přispívá oceánské klima (Kindlmann et Jersáková 2005) a mírný pás (Neiland et Wilcock 1998). Pozorovaný nižší reprodukční úspěch orchidejí v tropických oblastech může být způsoben velkou diverzitou rostlin v této oblasti (Neiland et Wilcock 1998). Podle studie Jacquemyn et al. (2008) orchidejím prospívají prosvětlená stanoviště, a naopak jim neprospívají stanoviště narušená zemědělstvím (Parra-Tabla et al. 2000).

2.7. Závislost na opylovačích

Šálivé orchideje jsou méně navštěvovány opylovači než odměňující druhy orchidejí (Hobbhahn et al. 2017; Jersáková et Johnson 2006). Například u odměňujících druhů rodu *Disa* bylo pozorováno dvanáctkrát více jedinců opylovačů než u šálivých druhů rodu *Disa*, a proto bylo odebraného pylu více. Jednalo se v průměru o 2,8 % odebraného pylu z každé rostliny, zatímco u šálivých orchidejí to bylo v průměru 1,2 % (Hobbhahn et al. 2017). Při pozorování orchidejí rostoucích v antropogenních biotopech bylo dosaženo podobného výsledku (Zhang et Gao 2021).

Úroveň reprodukčního úspěchu je závislá na množství opylovačů (Zhang et Gao 2021). Důkazem toho jsou studie provádějící ruční opylení květů, při kterých mají orchideje významně více květů. Šálivý druh *Calypso bulbosa* při ručním křížovém opylení vyprodukoval více plodů než přirozeně opylované rostliny (Abeli et al. 2013). Studie zabývající se *Epipactis helleborine* potvrdila výsledky předchozí studie (Ehlers et al. 2002). U šálivého druhu *Dactylorhiza lapponica* byl po ručním opylení zaznamenán až dvojnásobný podíl opylených květů (Sletvold et al. 2010). U šálivých druhů *Dactylorhiza majalis* a *Changnienia amoena* bylo zjištěno, že uměle opylované rostliny mají více plodů než přirozeně opylovaní jedinci. Podle autorů je to důkaz toho, že reprodukční úspěch šálivých druhů je omezen opylovači (Hansen et Olesen 1999; Sun et al. 2006). V tomto nejsou šálivé orchideje výjimečné. Tento trend s umělým opylením byl pozorován i u druhu orchideje produkujícího nektar. Jedinci odměňujícího druhu *Cyclopogon cranichoides* byli opylováni ručně a vyprodukovali více plodů než přirozeně opylovaní jedinci. Autor výzkumu Calvo uvádí, že reprodukční úspěch této orchideje je též limitován opylovači (Calvo 1990a).

Opylovači navštíví více květů v květenství u odměňujících druhů oproti šálivým druhům (Jersáková et Johnson 2006). Paměť opylovače může být dalším důvodem, proč mají šálivé orchideje menší reprodukční úspěch (Hobbhahn et al. 2017). Opylovači, kteří nedostanou odměnu od rostliny, na kterou byli nalákáni, uletí při hledání další rostliny obvykle delší vzdálenost (Jersáková et Johnson 2006; Hobbhahn et al. 2017). Tak třeba opylovači šálivých květů rodu *Disa* vynechají při takovém přeletu na jiná květenství až třikrát více rostlin (Hobbhahn et al. 2017). Další studie dokládá to, že si včely zapamatují rostlinu bez nektaru. U šálivé orchideje *Barkeria whartonia* byla pozorována vyšší návštěvnost včel na začátku období kvetení než na konci stejného období kvetení (Miranda-Molina et al. 2021). Čmeláci, kteří opylují šálivou orchidej *Changnienia amoena*, se nevrací na tu samou rostlinu a vyhýbají se i rostlině vedlejší. Tato orchidej také měla při sledování mnohem více odstraněných brylek než přinesených (Sun et al. 2006).

2.7.1. Cizosprašnost

Opylovači si dokáží zapamatovat, která orchidej je šálivá, protože jim neposkytla odměnu. Může to být důvod pro jejich nižší reprodukční úspěch než u odměňujících druhů (Hobbhahn et al. 2017). Na druhou stranu to může mít výhody. Může to způsobit vyšší reprodukční úspěch, protože opylovači navštíví méně květů v květenství, čímž je zvýšena pravděpodobnost cizosprašnosti a snížena pravděpodobnost samoopylení zprostředkované opylovači (Jersáková et Johnson 2006). Životaschopnost semen vytvořených cizosprašným opylením je výrazně

vyšší než při samoopylení nebo geitonogamii (Capo et al. 2022; Zhang et Gao 2021). Jersáková et Johnson (2006) uvádí, že při samosprašnosti klesá životaschopnost semen na polovinu.

Je známo, že semeno, které vzniklo křížením gamet od dvou různých jedinců, má daleko vyšší kvalitu než semeno, které je výsledkem samoopylení (Peter et Johnson 2013). Procento samoopylení u orchideje je ovlivněno i přítomností nektaru v květu. Bylo ukázáno, že květů využívajících samoopylení je více u druhů s nektarem, ale procentuální rozdíl mezi samosprašností a cizosprašností je u obou skupin stejný. V průměru se jedná o okolo 26 % květů, které jsou opyleny vlastním pylem (Hobbhahn et al. 2017). V souvislosti s tím je vhodné uvést, že třeba orchidej *Disa pulchra* má menší míru samosprašených květů, pokud nemá uvnitř květu nektar (Jersáková et Johnson 2006). Samoopylení však navíc zřejmě vede ke snížení počtu semen (Vallius 2000). Ve srovnávací studii Sonkoly et al. (2016) uvedli, že šálivé orchideje mají sice méně plodů, ale více semen v plodu než nektariferní druhy. Ke stejnému závěru došel i výzkum zabývající se orchidejemi na severní hranici jejich výskytu (Kirillova et Kirillov 2021).

Z tohoto důvodu může být šálivá strategie výhodou, protože je snižená pravděpodobnost samoopylení květů (Jersáková et Johnson 2006; Schiestl 2005). Strategie šálivých orchidejí mohou být evolučně stabilní právě z důvodu omezení samosprašnosti a následně lepší zdatnosti (Johnson 2000). Jersáková et Johnson (2006) předpokládají, že výhodou pro šálivé druhy je to v případě, že je hodně opylovačů. Pokud je opylovačů na lokalitě málo, upřednostňují nektar. Pro odměňující druhy to může být výhodou a šálivé druhy musí častěji využívat samoopylení (Jersáková et Johnson 2006).

2.8. Specializace

U orchidejí se šálivými květy je výrazně vyšší specializace než u orchidejí produkující nektar (Joffard et al. 2019). Ze shrnující studie porovnávající několik evropských druhů orchidejí vyplývá, že orchideje, které mají vysokou specializaci na své opylovače, mají úzké prostorové rozšíření. Pokud má šálivá orchidej širší geografické rozšíření, jedná se druh méně specializovaný na konkrétní opylovače (Joffard et al. 2019). Specializace uvažovaná pouze ve vztahu orchidej-opylovač nezávisí pouze na geografickém rozšíření, ale také na druhu strategie opylování, fylogenezi a na čase rozkvetu květu orchideje (Joffard et al. 2019). Velká specializace se vyskytuje typicky u orchideje *Ophrys*, která využívá sexuální atrapu a musí se specializovat na jeden druh opylovače a láká pouze samce druhu *Andrena nigroaenea* (Ayasse et al. 2000). Vysoká ekologická specializace byla pozorována i u druhu *Caladenia nobilis*, který

je opylován jedním druhem hmyzu, ale svojí šálivou strategií přitahuje více druhů hmyzu (Phillips et al. 2020). Autoři této studie navíc zjistili, že tento druh se specializuje na každém místě výskytu na jiný druh opylovače.

Pro rostlinu je výhodnější být opylována druhem, který se specializuje na méně druhů rostlin. Nízké sdílení opylovačů mezi druhy rostlin je základem pro efektivní opylení (Scopece et al. 2010). Pro rostlinu je také výhodnější být opylován méně druhy opylovačů (Tremblay 1992). Většina druhů orchidejí přiláká na své květy v průměru jeden až deset druhů opylovačů, zhruba polovina z jich jsou extrémní specialisté a specializují se jen na jeden konkrétní druh opylovače (Joffard et al. 2019). Bylo pozorováno, že vývojově odvozenější a evolučně mladší druhy orchidejí se specializují na méně druhů opylovačů, což zamezuje ztrátám pylu během transportu a snižuje náklady na přenos pylu (Tremblay 1992).

2.9. Predace

Míra reprodukčního úspěchu může být omezena různými faktory a nejedná se pouze o roli opylovačů. Například u orchideje *Encyclia Krugii* dochází ke ztrátám plodů kvůli predaci, parazitům nebo nedostatku zdrojů až o 60 % (Ackerman 1989). Mezi nejběžnější omezující faktory patří predátoři, nejčastěji z řad savců, kteří semena požírají. U *Encyclia Krugii* to v průměru obnáší až 10 % plodů, které savci sežerou (Ackerman 1989). Druh od druhu se liší, u *Dactylorhiza lapponica* herbivoři sežerou méně než jeden plod na rostlinu (Sletvold et al. 2010). Extrémně vysoká predace postihuje orchideje v místě, kde se hojně vyskytují predátoři (Borràs et Cursach 2021). Například populace orchidejí *Ophrys balearica*, sexuálně klamavá orchidej, se vyskytovala na místě, kde také žily divoké kozy. Tato jedna populace byla zasažena vysokou predací oproti druhé populaci, která se vyskytovala na místě, kde kozy nežily (Borràs et Cursach 2021). Celkem 73 % jedinců šálivé orchideje *Cypripedium candidum* trpí predací semen způsobenou nosatci. Nižší rostliny tohoto druhu jsou zasaženy predací více než rostliny vyšší a vyšší rostlina má následně více plodů (Walsh et al. 2014).

2.10. Sezónnost

Výsledky různých studií se mohou navzájem lišit, protože data mohou být ovlivněna sezónností. V každém roce může mít druh jiný reprodukční úspěch, protože významnou roli hraje například počasí. Sucho nejvíce omezuje růst a vývoj kvetení. Například šálivá orchidej *Orchis purpurea* mívá v průměru až 50 % květů opylených. Jacquemyn a Brys (2010) však uvádí, že v suchém roce měla pouze 5 % květů opylených. U orchideje *Comparentia falcata*,

epifytické orchideje produkující nektar, se projevila pozitivní závislost mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem, avšak pouze v jednom roce provedeného tříletého výzkumu (Rodriguez-Robles et al. 1992). Vojtkó (2015) prováděl výzkumy na jiných druzích šálivých orchidejí a nepozoroval rozdíly v sezónnosti. Šálivé orchideje *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza sambucina* a *Platanthera bifolia* neměly snížený reprodukční úspěch v suchých letech (Vojtkó et al. 2015). Borràs et Cursach (2021) sledovali šálivou orchidej *Ophrys balearica* a došli k závěru, že se velikost populace ani počet květů neměnily mezi sezónami. Sezónnost tak může mít vliv na reprodukční úspěch orchidejí, ale ne vždy byla tato závislost experimentálně potvrzena.

Závěr

Reprodukční úspěch šálivých orchidejí je ovlivňován mnoha faktory, kterými se zabývá tato práce. Vlivy těchto faktorů spolu souvisí a mezi sebou interagují. Obecně mívají šálivé druhy v průměru nižší reprodukční úspěch než druhy odměňující (Neiland et Wilcock 1998; Hansen et Olesen 1999; Hobbhahn et al. 2017; Kindlmann et Jersáková 2006) a také mají menší počet plodů než odměňující druhy (Sonkoly et al. 2016), přesto šálivá strategie v evoluci přežívá, protože má v určitých směrech výhody, jako například nižší počet samoopylených květů (Jersáková et Johnson 2006; Schiestl 2005).

Nejčastěji využívanou strategií šálivých orchidejí je potravně šálivá strategie, při které šálivé orchideje napodobují signály odměňujících orchidejí (Jersáková et al. 2006). Nejméně využívanou šálivou strategií je úkryt pro opylovače (Jersáková et al. 2006), i přesto, že tato strategie má vyšší reprodukční úspěch v podobě vyšší produkce plodů než šálivé orchidej využívající k opylování hmyzí sexuální atrapu (Pellegrino et al. 2017).

Šálivé orchideje, hlavně ty využívající potravně šálivé strategie, přilákají nejvíce opylovačů, pokud mají velké květenství (Pellegrino et al. 2017; Vojtko et al. 2015), mají vysokou hustotu květů (Piper et Waite 1988) a vyskytují se ve shluku (Firmage et Cole 1988; Duffy et Johnson 2017). Šálivá orchidej, která má větší květenství, je vyšší a rozkvétá později (Sletvold et al. 2010; Vojtko et al. 2015). Ten druh, který kvete po delší časový úsek, má zřejmě více plodů (Piper et Waite 1988), ale šálivým orchidejím neprospívá vysoká hustota populace (Brundrett 2019). Ne úplně zřetelně vychází závislost mezi velikostí květenství a počtem plodů nebo reprodukčním úspěchem (Kindlmann et Jersáková 2006). Při velkém květenství má šálivá orchidej větší pravděpodobnost, že zase vykvete v dalším roce a bude mít alespoň jeden plod (Jacquemyn et al. 2008). Reprodukční úspěch šálivé orchideje může ovlivnit její místo výskytu. Na narušeném stanovišti má orchidej nižší reprodukční úspěch (Parra-Tabla et al. 2000), naopak v blízkosti nektariferní rostliny má šálivá orchidej vyšší reprodukční úspěch (Duffy et Johnson 2017). Na snížení reprodukčního úspěchu šálivých orchidejí může mít vliv úroveň specializace, predace semen nebo nepříznivé počasí v jednotlivých reprodukčních sezónách (Tremblay 1992; Ackerman 1989; Jacquemyn et Brys 2010).

Šálivá strategie orchidejí omezuje orchideje ve svém reprodukčním úspěchu, ale shrnutím všech poznatků nasbíraných při sepisování této práce, docházíme k závěru, že tyto orchideje si nízký reprodukční úspěch kompenzují například tím, že v plodech mají více semen (Sonkoly et al. 2016), nebo jejich semena jsou kvalitnější (Jersáková et Johnson 2006). Tato strategie se zdá

být evolučně stabilní (Johnson 2000) a i když spousta ohrožených druhů využívá šálivou strategii, neuvažovala bych nad tím, že šálivá strategie je nevýhodná a že druhy díky této strategii později vymřou.

Pro rozšíření poznatků v oblasti závislostí mezi velikostí květenství a reprodukčním úspěchem se míním tímto tématem zabývat ve své magisterské práci. Zaměřím se na otázku, jaký je optimální počet květů, které rostlina vyprodukuje. V žádných publikacích jsem dosud nedohledala, že by tato otázka byla zpracována. Zatím se předpokládá, že odpovědí na tuto otázku bude střední hodnota součtu květů na jedinci daného druhu. Opylovač zřejmě přehlédne rostlinu, která má malý počet květů. Na druhou stranu pro vytvoření velkého počtu květů musí rostlina hodně investovat ze svých zdrojů, přičemž většina květů zůstane neopylená. S ohledem na mou bakalářskou práci spíše očekávám velkou náhodnost ve výsledcích a velký rozptyl mezi hodnotami.

Zdroje

1. Abeli, T., Jakalaniemi, A., Wannas, L., Mutikainen, P., Tuomi, J. 2013. Pollen limitation and fruiting failure related to canopy closure in *Calypso bulbosa* (Orchidaceae), a northern food-deceptive orchid with a single flower. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171 (4). 744–750. doi: 10.1111/boj.12014.
2. Ayasse, M., Schiestl, F. P., Paulus, H. F., Lofstedt, C., Hansson, B., Ibarra, F., Francke, W. 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? *Evolution*. 54 (6). 1995–2006.
3. Ackerman, J. 1989. Limitations to Sexual Reproduction in *Encyclia Krugii* (Orchidaceae). *Systematic Botany*. 14 (1). 101–109. doi: 10.2307/2419054.
4. Borràs, J., Cursach, J. 2021. Female and male fitness of a sexually deceptive orchid with a narrow distribution area: from phenotypic traits to spatial distribution patterns. *Plant Biology*. 23 (1). 130–139. doi: 10.1111/plb.13184.
5. Brodmann, J., Twele, R., Francke, W., Hölzler, G., Zhang, Q.-H., Ayasse, M. 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. *Current Biology*. 18 (10). 740–744. doi: 10.1016/j.cub.2008.04.040.
6. Brys, R., Jacquemyn, H., Hermy, M. 2008. Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 157 (4). 713–721. doi: 10.1111/j.1095-8339.2008.00830.x.
7. Brundrett, M. C. 2019. A comprehensive study of orchid seed production relative to pollination traits, plant density and climate in an urban reserve in Western Australia. *Diversity*. 11 (8). 123. doi: 10.3390/d11080123.
8. Brzosko, E., Mirski, P. 2021. Floral nectar chemistry in Orchids: A short review and meta-analysis. *Plants*. 10 (11). 2315. doi: 10.3390/plants10112315.
9. Calvo, R. 1990. a Four-year growth and reproduction of *Cyclopogon cranichoides* (Orchidaceae) in South Florida. *American Journal of Botany*. 77 (6). 736–741. doi: 10.2307/2444365.
10. Calvo, R. 1990. b Inflorescence size and fruit distribution among individuals in 3 orchid species. *American Journal of Botany*. 77 (10). 1378–1381. doi: 10.2307/2444598.
11. Capo, M., Perello-Suau, S., Rita, J. 2022. Preventing inbreeding depression in *Anacamptis coriophora* (Orchidaceae) as a model of food-rewarding orchid. *Plant Ecology*. 223. 423–436. doi: 10.1007/s11258-022-01221-0.
12. Christenhusz, M. J. M., Byng, J. W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*. 261 (3). 201. doi: 10.11646/phytotaxa.261.3.1.
13. Dafni, A. 1984. Mimicry and Deception in Pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15. 259–278. doi: 10.1146/annurev.es.15.110184.001355.
14. Dafni, A., Ivri, Y. 1981. Floral mimicry between *Orchis israelitica* Baumann and Dafni (Orchidaceae) and *Bellevalia flexuosa* Boiss (Liliaceae). *Oecologia*. 49 (2). 229–232. doi: 10.1007/BF00349193.
15. Dafni, A., Ivri, Y. 1981. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) - Pollen imitation and facultative floral mimicry. *Plant Systematics and Evolution*. 137 (4). 229–240. doi: 10.1007/BF00982788.

16. Dafni, A., Ivri, Y., Brantjes, N. 1981. Pollination of *Serapias-Vomeracea Briq* (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera). *Acta Botanica Neerlandica*. 30 (1–2). 69–73. doi: 10.1111/j.1438-8677.1981.tb00388.x.
17. Dressler, R. L. 1981. The orchids: natural history and classification. Cambridge, Mass. Harvard University Press. 332 pp. ISBN: 978-0-674-87525-8.
18. Duffy, K. J., Johnson, S. D. 2017. Effects of distance from models on the fitness of floral mimics. *Plant Biology*. 19 (3). 438–443. doi: 10.1111/plb.12555.
19. Ehlers, B. K., Olesen, J. M., Agren, J. 2002. Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation. *Plant Systematics and Evolution*. 236 (1–2). 19–32. doi: 10.1007/s00606-002-0197-x.
20. Firmage, D., Cole, F. 1988. Reproductive Success and Inflorescence Size of *Calopogon tuberosus* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 75 (9). 1371–1377. doi: 10.2307/2444460.
21. Flores-Palacios, A., García-Franco, J. G. 2003. Effects of floral display and plant abundance on fruit production of *Ryncholaelia glauca* (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical*. 51 (1). 71–78.
22. Galizia, C. G., Kunze, J., Gumbert, A., Borg-Karlson, A. K., Sachse, S., Markl, C., Menzel, R. 2005. Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. *Behavioral Ecology*. 16 (1). 159–168. doi: 10.1093/beheco/arh147.
23. Gijbels, P., Ceulemans, T., Van den Ende, W., Honnay, O. 2015. Experimental fertilization increases amino acid content in floral nectar, fruit set and degree of selfing in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *Oecologia*. 179 (3). 785–795. doi: 10.1007/s00442-015-3381-8.
24. Hansen, I., Olesen, J. M. 1999. Comparison of reproductive success in two orchids: the nectarless *Dactylorhiza majalis* s.s. and the nectar-producing *Gymnadenia conopsea* s.l. *Nordic Journal of Botany*. 19 (6). 665–671. doi: 10.1111/j.1756-1051.1999.tb00676.x.
25. Henneresse, T., Wesselingh, R. A., Tyteca, D. 2017. Effects of floral display, conspecific density and rewarding species on fruit set in the deceptive orchid *Orchis militaris* (Orchidaceae). *Plant Ecology and Evolution*. 150 (3). 279–292. doi: 10.5091/plecevo.2017.1313.
26. Heuschen, B., Gumbert, A., Lunau, K. 2005. A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. *Plant Systematics and Evolution*. 252 (3–4). 121–137. doi: 10.1007/s00606-004-0249-5.
27. Hobbhahn, N., Johnson, S. D., Harder, L. D. 2017. The mating consequences of rewarding vs. deceptive pollination systems: Is there a quantity-quality trade-off? *Ecological Monographs*. 87 (1). 91–104. doi: 10.1002/ecm.1235.
28. Huang, Q., Burd, M. 2019. The effect of pollen limitation on the evolution of mating system and seed size in hermaphroditic plants. *The American Naturalist*. 193 (3). 447–457. doi: 10.1086/701782.
29. Jacquemyn, H., Brys, R. 2010. Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food-deceptive orchid: a five-year study: Spatio-temporal variation in fruit set in a deceptive orchid. *Plant Biology*. 12 (1). 145–153. doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00217.x.
30. Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O., Hermy, M. 2008. Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula*. *Basic and Applied Ecology*. 9 (4). 392–400. doi: 10.1016/j.baae.2007.05.002.

31. Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O. 2009. Large population sizes mitigate negative effects of variable weather conditions on fruit set in two spring woodland orchids. *Biology Letters*. 5 (4). 495–498. doi: 10.1098/rsbl.2009.0262.
32. Jacquemyn, H., Vandepitte, K., Brys, R., Honnay, O., Roldán-Ruiz, I. 2007. Fitness variation and genetic diversity in small, remnant populations of the food deceptive orchid *Orchis purpurea*. *Biological Conservation*. 139 (1–2). 203–210. doi: 10.1016/j.biocon.2007.06.015.
33. Jersáková, J., Johnson, S. D. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. *Oecologia*. 147 (1). 60–68. doi: 10.1007/s00442-005-0254-6.
34. Jersáková, J., Johnson, S. D., Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*. 81 (02). 219. doi: 10.1017/S1464793105006986.
35. Joffard, N., Le Ronce, I., Langlois, A., Renoult, J., Buatois, B., Dormont, L., Schatz, B. 2020. Floral trait differentiation in *Anacamptis coriophora*: Phenotypic selection on scents, but not on colour. *Journal of Evolutionary Biology*. 33 (8). 1028–1038. doi: 10.1111/jeb.13657.
36. Johnson, S. 2000. Batesian mimicry in the non-rewarding orchid *Disa pulchra*, and its consequences for pollinator behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*. 71 (1). 119–132. doi: 10.1006/bjpl.1999.0430.
37. Joffard, N., Massol, F., Grenie, M., Montgelard, C., Schatz, B. 2019. Effect of pollination strategy, phylogeny and distribution on pollination niches of Euro-Mediterranean orchids. *Journal of Ecology*. 107 (1). 478–490. doi: 10.1111/1365-2745.13013.
38. Johnson, S. D., Peter, C. I., Nilsson, L. A., Ågren, J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*. 84 (11). 2919–2927. doi: 10.1890/02-0471.
39. Kindlmann, P., Jersáková, J. 2005. Floral display, reproductive success, and conservation of terrestrial orchids. *Selbyana*. 26 (1,2) . 136–144.
40. Kindlmann, P., Jersáková, J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*. 41 (1). 47–60. doi: 10.1007/BF02805261.
41. Kirillova, I. A., Kirillov, D. V. 2021. Reproductive success of orchids at the northern border of their distribution areas (North-East of European Russia). *Nature Conservation Research*. 6 (1). doi: 10.24189/ncr.2021.014.
42. Kropf, M., Renner, S. S. 2005. Pollination success in monochromic yellow populations of the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina*. *Plant Systematics and Evolution*. 254 (3–4). 185–197. doi: 10.1007/s00606-005-0338-0.
43. Kullenberg, B. 1950. Investigations on the pollination of *Ophrys* species. *Oikos*. 2 (1). 1. doi: 10.2307/3564660.
44. Li, P., Huang, B. Q., Pemberton, R. W., Luo, Y. B., Cheng, J. 2011. Floral display influences male and female reproductive success of the deceptive orchid *Phaius delavayi*. *Plant Systematics and Evolution*. 296 (1–2). 21–27. doi: 10.1007/s00606-011-0473-8.
45. Lipow, S. R., Bernhardt, P., Vance, N. 2002. Comparative rates of pollination and fruit set in widely separated populations of a rare orchid (*Cypripedium fasciculatum*). *International Journal of Plant Sciences*. 163 (5). 775–782. doi: 10.1086/342083.
46. Micheneau, C., Johnson, S. D., Fay, M. F. 2009. Orchid pollination: from Darwin to the present day. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 161 (1). 1–19. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x.

47. Miranda-Molina, Y. M., Gonzalez, E. J., Marquez-Guzman, J., Meave, J. A., Perez-Garcia, E. A. 2021. Pollination success in three tropical dry forest orchid species from Mexico: Insights from floral display, visitation rates, and flower micromorphology. *Botanical Sciences*. 99 (4). 771–790. doi: 10.17129/botsoci.2785.
48. Molnár, V. A., Loeki, V., Takacs, A., Schmidt, J., Tokolyi, J., Bodis, J., Sramko, G. 2015. No evidence for historical declines in pollination success in hungarian orchids. *Applied Ecology and Environmental Research*. 13 (4). 1097–1108. doi: 10.15666/aeer/1304_10971108.
49. Neiland, M. R. M., Wilcock, C. C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*. 85 (12). 1657–1671. doi: 10.2307/2446499.
50. O’Connell, L. M., Johnston, M. O. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology*. 79 (4). 1246. doi: 10.2307/176740.
51. Parra-Tabla, V., Vargas, C. F. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. 32 (1). 26–35. doi: 10.1016/j.actao.2007.02.002.
52. Parra-Tabla, V., Vargas, C. F., Magana-Rueda, S., Navarro, J. 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindley (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest vs agricultural field. *Biological Conservation*. 94 (3). 335–340. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00187-1.
53. Pellegrino, G., Bellusci, F., Musacchio, A. 2010. The effects of inflorescence size and flower position on female reproductive success in three deceptive orchids. *Botanical Studies*. 51 (3). 351–356.
54. Pellegrino, G., Bellusci, F., Palermo, A. M. 2017. Functional differentiation in pollination processes among floral traits in *Serapias* species (Orchidaceae). *Ecology and Evolution*. 7 (18). 7171–7177. doi: 10.1002/ece3.3264.
55. Pellissier, L., Vittoz, P., Internicola, A. I., Gigord, L. D. B. 2010. Generalized food-deceptive orchid species flower earlier and occur at lower altitudes than rewarding ones. *Journal of Plant Ecology*. 3 (4). 243–250. doi: 10.1093/jpe/rtq012.
56. Perez-Hernandez, H., Damon, A., Valle-Mora, J., Sanchez-Guillen, D. 2011. Orchid pollination: specialization in chance? *Botanical Journal of the Linnean Society*. 165 (3). 251–266. doi: 10.1111/j.1095-8339.2010.01109.x.
57. Peter, C. I., Johnson, S. D. 2013. Generalized food deception: colour signals and efficient pollen transfer in bee-pollinated species of *Eulophia* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171 (4). 713–729. doi: 10.1111/boj.12028.
58. Phillips, R. D., Bohman, B., Brown, G. R., Tomlinson, S., Peakall, R. 2020. A specialised pollination system using nectar-seeking thynnine wasps in *Caladenia nobilis* (Orchidaceae). *Plant Biology*. 22 (2). 157–166. doi: 10.1111/plb.13069.
59. Phillips, R. D., Peakall, R., Retter, B. A., Montgomery, K., Menz, M. H. M., Davis, B. J., Hayes, C., Brown, G. R., Swarts, N. D., Dixon, K. W. 2015. Pollinator rarity as a threat to a plant with a specialized pollination system. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 179 (3). 511–525. doi: 10.1111/boj.12336.
60. Piper, J. G., Waite, S. 1988. The gender role of flowers of broad leaved *Helleborine*, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Functional Ecology*. 2 (1). 35–40. doi: 10.2307/2389457.
61. Pohl, M., Watolla, T., Lunau, K. 2008. Anther-mimicking floral guides exploit a conflict between innate preference and learning in bumblebees (*Bombus terrestris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63 (2). 295–302. doi: 10.1007/s00265-008-0661-x.

62. Roberts, D. L. 2007. Observations on the effect of nectar-robbing on the reproductive success of *Aeranthes arachnitis* (Orchidaceae). *Lankesteriana International Journal on Orchidology*. 7 (3). 509–514.
63. Rodriguez-Robles, J., Melendez, E., Ackerman, J. 1992. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 79 (9). 1009–1017. doi: 10.2307/2444910.
64. Scaccabarozzi, D., Guzzetti, L., Phillips, R. D., Milne, L., Tommasi, N., Cozzolino, S., Dixon, K. W. 2020. Ecological factors driving pollination success in an orchid that mimics a range of Fabaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 194 (2). 253–269. doi: 10.1093/botlinnean/boaa039.
65. Schiestl, F. P. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*. 92 (6). 255–264. doi: 10.1007/s00114-005-0636-y.
66. Scopece, G., Cozzolino, S., Johnson, S. D., Schiestl, F. P. 2010. Pollination efficiency and the evolution of specialized deceptive pollination systems. *The American Naturalist*. 175 (1). 98–105. doi: 10.1086/648555.
67. Sletvold, N., Agren, J. 2011. Nonadditive effects of floral display and spur length on reproductive success in a deceptive orchid. *Ecology*. 92 (12). 2167–2174. doi: 10.1890/11-0791.1.
68. Sletvold, N., Grindeland, J. M., Agren, J. 2010. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytologist*. 188 (2). 385–392. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x.
69. Sonkoly, J., E. Vojtkó, A., Tökölyi, J., Török, P., Sramkó, G., Illyés, Z., Molnár V., A. 2016. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology*. 104 (2). 343–351. doi: 10.1111/1365-2745.12511.
70. Stökl, J., Brodmann, J., Dafni, A., Ayasse, M., Hansson, B. S. 2011. Smells like aphids: orchid flowers mimic aphid alarm pheromones to attract hoverflies for pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 278 (1709). 1216–1222. doi: 10.1098/rspb.2010.1770.
71. Sun, H. Q., Luo, Y. B., Alexandersson, R., Ge, S. 2006. Pollination biology of the deceptive orchid *Changnienia amoena*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 150 (2). 165–175. doi: 10.1111/j.1095-8339.2006.00457.x.
72. Trapnell, D. W., Hamrick, J. L. 2006. Floral display and mating patterns within populations of the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 93 (7). 1010–1017. doi: 10.3732/ajb.93.7.1010.
73. Tremblay, R. 1992. Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae – evolution and systematics. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*. 70 (3). 642–650. doi: 10.1139/b92-083.
74. Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Pérez, M.-E. 2010. Riding across the selection landscape: fitness consequences of annual variation in reproductive characteristics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 365 (1539). 491–498. doi: 10.1098/rstb.2009.0239.
75. Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., Calvo, R. N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*. 84 (1). 1–54. doi: 10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x.

76. Vallius, E. 2000. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). *Functional Ecology*. 14 (5). 573–579. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00450.x.
77. Vojtkó, A. E., Sonkoly, J., Lukács, B. A., Molnár, V. A. 2015. Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary. *Acta Biologica Hungarica*. 66 (2). 231–241. doi: 10.1556/018.66.2015.2.9.
78. Walsh, R. P., Arnold, P. M., Michaels, H. J. 2014. Effects of pollination limitation and seed predation on female reproductive success of a deceptive orchid. *Aob Plants*. 6. plu031. doi: 10.1093/aobpla/plu031.
79. Wróblewska, A., Szczepaniak, L., Bajguz, A., Jędrzejczyk, I., Tałałaj, I., Ostrowiecka, B., Brzosko, E., Jermakowicz, E., Mirski, P. 2019. Deceptive strategy in *Dactylorhiza* orchids: multidirectional evolution of floral chemistry. *Annals of Botany*. 123 (6). 1005–1016. doi: 10.1093/aob/mcz003.
80. Zhang, W., Gao, J. 2021. A comparative study on the reproductive success of two rewarding *Habenaria* species (Orchidaceae) occurring in roadside verge habitats. *Bmc Plant Biology*. 21 (1). 187. doi: 10.1186/s12870-021-02968-w.