

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**



Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

**Jakub Štenc**

**Přenos pylu jako funkce druhu opylovače a prostorového  
uspořádání rostlinné populace**

Pollination efficiency as a function of plant spatial aggregation and  
pollinator functional traits

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha 2018

## Poděkování

Předně bych chtěl poděkovat svému školiteli Zdeňku Janovskému za to, že mi byl průvodcem a inspirací při psaní této práce. Dále bych chtěl poděkovat Veronice Juroškové za její podporu v mém snažení a dohled nad mou pracovní morálkou, Pavlíně Hillerové za její dodávání mi tolik potřebného sebevědomí a Anně Barusové za nasměrování mé cesty do náruče geobotaniky. Mimoto bych chtěl vyjádřit své díky Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, na jejíž půdě jsem dostal příležitost poznávat nekonečné, nesmírně obdivuhodné a překrásné formy živé přírody.

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně s užitím uvedené literatury. Tato práce nebyla předložena k získání jiného akademického titulu.

V Praze 9. 5. 2018

Jakub Štenc

## Abstrakt

Přenos pylu mezi zoogamními rostlinami je zásadně ovlivněn prostorovým uspořádáním rostlinné populace a vlastnostmi svých vektorů – opylovačů. Prostorové uspořádání rostlin lze popsat pomocí vlastností, které mohou mít vliv na přenos pylu v rámci populace, jako je velikost populace, denzita, agregovanost a složení společenstva okolních rostlin. Jak hlavní skupiny opylovačů, tak jednotliví opylovači se liší v mnoha ohledech. Konkrétně ve vzdálenostech na které šíří pyl, množství pylu který mohou přenášet, své potravní specializaci, preferencích a smyslových schopnostech. Na základě rozdílů v těchto vlastnostech mají různý význam pro přenos pylu v různém prostorovém uspořádání rostlin. Pochopení vlivu jednotlivých vlastností těchto dvou složek zásadně ovlivňujících opylování nám může pomoci udělat si lepší představu o fungování pohlavního rozmnožování na úrovni populací rostlin.

## Klíčová slova

opylování, interakce opylovačů a rostlin, prostorová struktura populace, přenos pylu, opylovači, pohlavní rozmnožování rostlin

## Abstract

Pollen transfer between zoogamous plants is strongly influenced by spatial structure of plant population and functional traits of its vectors – pollinators. Spatial structure of plants can be described by attributes that may affect pollen transfer, such as population size, density, aggregation and composition of surrounding plants. Both the main pollinator groups and individual pollinators differ in pollen transfer distance, pollen carry-over capacity, food specialisation, preferences and sensoric abilities. Due to these differences, they vary in impact on pollen transfer in a different spatial structure of plant population. Understanding the impact of individual attributes of both of these components and their influence on pollination can help us to get a better idea of how sexual reproduction works at the plant population level.

## Key words

pollination, plant-pollinator interactions, spatial structure of population, pollen transfer, pollinators, sexual reproduction of plants

# Obsah

1.Úvod.....	1
2.Prostorová struktura populací rostlin.....	2
2.1.Velikost populace.....	4
2.2.Denzita populace.....	5
2.3.Míra agregace rostlin.....	6
2.4.Vliv společenstva rostlin.....	7
3.Vlastnosti významných skupin opylovačů.....	9
3.1.Vzdálenosti šíření pylu.....	9
3.2. Kapacita přenosu pylu.....	10
3.3.Míra specializace opylovače.....	11
3.4.Rozpoznávací schopnosti.....	12
3.5.Preferenze opylovačů.....	14
3.6.Věrnost opylovače.....	15
4.Diskuze literární rešerše.....	16
4.1.Vlastnosti rostlinných populací.....	16
4.2.Vlastnosti opylovačů.....	17
4.3.Syntéza poznatků.....	17
5.Navazující diplomová práce.....	19
6.Závěr.....	21
7.Citovaná literatura.....	22

# 1. Úvod

Opylování je výrazný ekologický fenomén. Mimo nezanedbatelný, byť složitě kvantifikovatelný, přínos pro člověka v rámci ekosystémových služeb (Kremen a kol. 2007), významně ovlivňuje biologickou zdatnost rostlin i živočichů. Na jedné straně stojí rostliny, které investují do lákání opylovačů nemalé zdroje, přičemž odhady tvrdí, že pohlavní rozmnožování přibližně 80 % krytosemenných rostlin (Magnoliophyta) závisí na opylovačích (Ollerton a kol. 2011). Na druhé straně opylovači vnímají rostliny jako zdroje potravy a svou aktivitu optimalizují na základě zisku z těchto zdrojů (Ohashi a Thomson 2009). Jedná se tedy o vztah mezi dvěma skupinami rozdílných organismů s velice různými vlastnostmi a požadavky, na kterých závisí podoba opylování.

Vlastnosti rostlin, které mají dopad na pohlavní rozmnožování, lze rozdělit dle úrovně na vlastnosti jedince, populace a druhu. Na úrovni jedinců se jedná o vlastnosti popisující stav jednotlivé rostliny, jako jsou například velikost či investice do reprodukce. Na druhové úrovni lze mluvit o vlastnostech vypovídajících o rozmnožovacím systému, šířce ekologické niky a mnohých dalších. Na úrovni populací mluvíme o vlastnostech, které popisují strukturu populace. Tu lze popsat dle různých kritérií, například dle věkové struktury, poměru pohlaví, či prostorového uspořádání (Silvertown a Charlesworth 2001).

Na druhou stranu, je nutné si uvědomit, že opylovači se liší ve vlastnostech jak na úrovni fyziologicko-morfologické, tak behaviorální. Tyto rozdíly vedou k tomu, že různí opylovači přenášejí pyl s rozdílnou efektivitou (Herrera 1987). To v důsledku vede k rozdílnému vlivu různých opylovačů na pohlavní rozmnožování rostlin.

Z vlastností opylovačů, které ovlivňují přenos pylu, jmenujme vzdálenosti pohybu mezi rostlinami, kapacitu přenosu pylu, míru potravní specializace opylovače, preference opylovače, věrnost opylovače (*flower constancy*) a schopnost detekce a rozpoznávání rostlin. Různé skupiny opylovačů se v těchto vlastnostech liší, což může ovlivňovat jejich schopnost přenášet pylová zrna v různém počtu a na různou vzdálenost.

V této práci se zaměřím na vliv uspořádání rostlinných populací opylovaných zvířecími opylovači a vliv vlastností opylovačů na úspěšnost opylování. V první části se pokusím zhodnotit jednotlivé možnosti změn v uspořádání rostlin v rámci populace a dopad těchto změn na přenos pylu opylovači. V druhé části popíšu vliv vlastností opylovačů na přenos pylu. U jednotlivých vlastností nastíním možné rozdíly mezi jednotlivými skupinami opylovačů z prostředí střední Evropy.

## 2. Prostorová struktura populací rostlin

Prostorovou strukturou rostlinných populací označujeme rozmístění jedinců, čímž souhrnně popisujeme vztahy mezi jedinci v rámci populace. Vznik rozmístění je ovlivněn jak podmínkami prostředí a vztahy jednotlivých organismů, tak i náhodnými a historickými ději. Jelikož jsou rostliny sesilnými organismy, hraje rozmístění jedinců významnou roli v mezidruhových i vnitrodruhových interakcích (Silvertown a Charlesworth 2001). V případě opylování to platí dvojnásobně, protože uspořádání má vliv jak na samotnou dostupnost sexuálních partnerů a tím spojené působení Alleeho efektu (Allee a kol. 1949), tak na chování opylovačů (Heinrich 1979, Olesen a Warncke 1989). Obojí probíhá na prostorové škále, která je především funkcí opylovače, což hlavně u hmyzu znamená jednotky až desítky metrů, byť může docházet i k přenosu na větší vzdálenosti (van Rossum 2010).

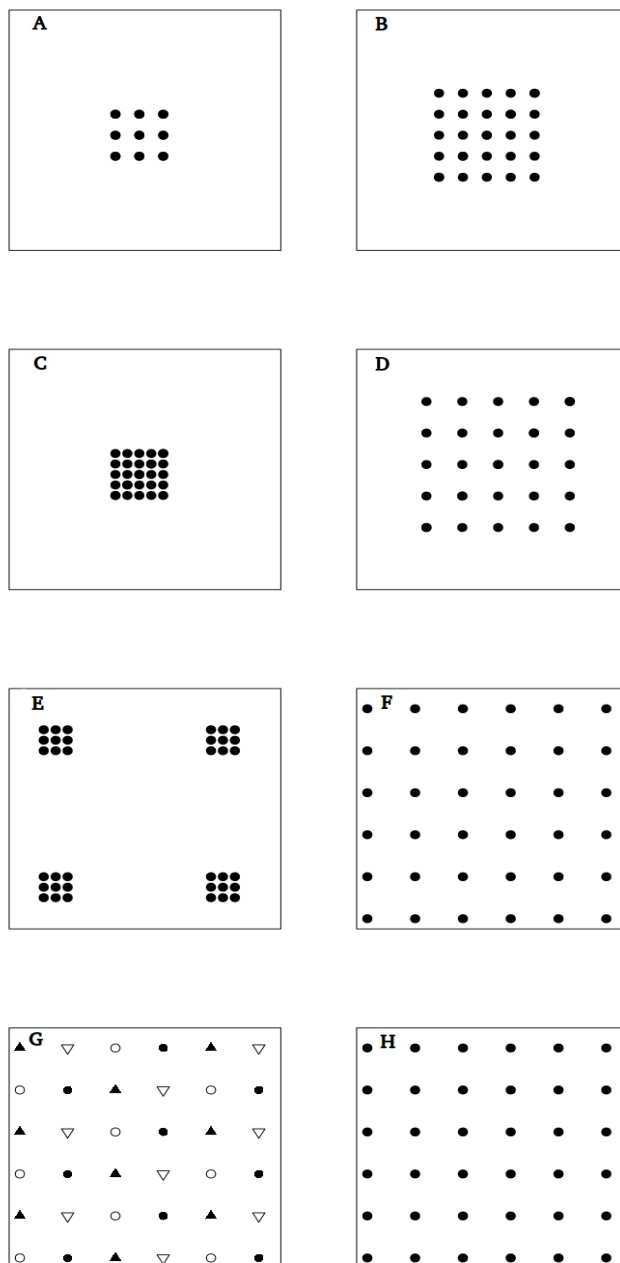
Samotnou prostorovou strukturu lze popsat z různých hledisek. Uvažujme velikostně konstantní prostor, v jehož rámci existuje populace rostlin v aktuálním čase. Ta se může lišit svou velikostí, tedy celkovým počtem jedinců (viz obr. 1 A, B), denzitou, tedy průměrnými vzdálenostmi mezi jedinci (viz obr. 1 C, D), agregovaností, tedy variabilitou vzdáleností mezi nejbližšími sousedními jedinci (viz obr. 1 E, F), a druhovou heterogenitou, tedy počtem jedinců různých druhů rostlin (viz obr. 1 G, H). Tyto vlastnosti mají různý vliv na dostupnost sexuálních partnerů, jejich možný počet a v neposlední řadě na chování opylovačů.

Denzitu populace rostlin lze popsat buďto jako počet jedinců na plochu nebo také jako průměr vzdáleností mezi nejbližšími sousedními rostlinami. Nevypovídá tedy nijak o celkovém počtu jedinců (tedy velikosti populace), jejich agregovanosti či rovnoměrnosti jejich uspořádání. V přirozených populacích lze sledovat rozdíly mezi denzitami různých druhů, které závisí na vlastnostech druhů. Zároveň se lze setkat i s variabilitou denzity populací v rámci druhu, která závisí spíše na podmínkách prostředí (Silvertown a Charlesworth 2001).

Agregovanost rostlin vyjadřuje rozptyl vzdáleností mezi nejbližšími sousedními rostlinami (Silvertown a Charlesworth 2001). Rostliny v rámci populace vytváří agregáty, které jsou od sebe odděleny většími vzdálenostmi, než jaké jsou mezi rostlinami v rámci agregátu. Pokud jsou vzdálenosti mezi agregáty stejné jako vzdálenosti v rámci agregátu, mluvíme o neagregované populaci. Pokud je vzdálenost mezi agregáty větší, než na jakou se může šířit pyl, lze o nich mluvit jako o jednotlivých populacích. Z pohledu opylovače, limitovaného svými rozpoznávacími schopnostmi, může hrát vzdálenost mezi agregáty důležitou roli také jednoduše proto, že opylovač

k dalšímu agregátu ze své aktuální pozice „nedohlédne“ a přestože by k němu byl schopen dolétnout, nerozezná ho od okolí a nevěnuje mu tak pozornost.

Druhá heterogenita společenstva je závislá na počtu druhů, které se spolu vyskytují v prostoru a potenciálně tak mohou sdílet opylovače. Vyšší i nižší druhová heterogenita může mít na přenos pylu v rámci populace jednoho druhu jak negativní, tak pozitivní efekt.



Obr. 1: Grafy popisující rozdíly v různých vlastnostech prostorového uspořádání rostlin, přičemž jednotlivé body znázorňují jedince v populaci a různé symboly znázorňují rozdílné druhy rostlin. Grafy A, B zobrazují různě velké populace rostlin, C, D zobrazují populace o stejných velikostech, ale různých densitách, E, F zobrazují různou míru agregovanosti rostlin a grafy G, H zobrazují rozdílnou míru druhové heterogenity ve společenstvu. Vytvořeno pomocí softwaru R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)) a Pinta ([www.pinta-project.com](http://www.pinta-project.com)).

## 2.1. Velikost populace

Zásadní vlastností prostorového uspořádání rostlin je velikost populace, chápaná jako počet jedinců v populaci. S klesající velikostí populace klesá počet možných sexuálních partnerů a následně genetická variabilita. Díky tomu vzrůstá riziko inbrední deprese<sup>1</sup> (Charlesworth & Charlesworth, 1987). U rostlin závislých na opylovačích se může stát, že malé populace nepřilákají dostatek opylovačů (Ågren 1996). Zároveň vzrůstá v dané populaci vliv stochastických procesů vůči selekci nejlépe adaptovaných genotypů (Menges 1992).

Více prací ukazuje, že s rostoucím počtem jedinců v populaci roste reprodukční úspěch rostlin (Jennersten a Nilsson 1993, Ågren 1996, Groom 1998, Morgan 1999, Moeller 2004, Leimu a kol. 2006). Jedním možným vysvětlením je skutečnost, že menší populace rostlin nepřilákají dostatek opylovačů (Sih a Baltus 1987, Ågren 1996). Naproti tomu některé práce (Jennersten a Nilsson 1993, Campbell a Husband 2007) nedokládají pokles návštěv opylovačů v menších populacích s nižším reprodukčním úspěchem. Tento jev je vysvětlován limitací reprodukce, která je způsobena klesajícím poměrem pylu přeneseným ze stejného druhu vůči pylu přenesenému z ostatních druhů rostlin (Moeller 2004)

Velikost populace, kromě celkového počtu návštěv rostlin v populaci, také ovlivňuje poměr opylovači navštívených rostlin a květů vůči celkovému počtu v rámci populace. Při rostoucí velikosti populace a rostoucím počtu návštěv na celou populaci, klesá počet návštěv na jednu rostlinu (Ishihama a Washitani 2007). Stejně tak u rostlin s více květy, s rostoucím celkovým počtem květů na rostlině klesá relativní počet navštívených květů (Klinkhamer a kol. 1989).

Řada výzkumů ukazuje, že nárůst reprodukčního úspěchu s rostoucí velikostí populace je u rostlin z počátku lineární, ale u velkých populací stagnuje. To může být způsobeno dostatkem sexuálních partnerů v dostatečně velkých populacích (Menges 1991) a zároveň se může zvýšit kvalita opylení rostlin, protože přilákají více opylovačů (Menges 1991, Oostermeijer a kol. 1998, Bernhardt a kol. 2008).

V závislosti na reprodukčním systému se liší význam malých a velkých populací pro přežívání druhu. Například velice malé populace autoinkompatibilních druhů rostlin nemusí vytvářet vůbec žádná semena i po několik let (Lamont a kol. 1993) a pro přežití druhu tak mají malý, či nulový význam. Přesto u druhů schopných rozmnožovat se i v malých populacích mohou mít populace s menším počtem jedinců nezanedbatelný vliv na přežívání druhu (Eriksson 2000). Tudíž je vliv velikosti silnější u autoinkompatibilních druhů než u druhů autokompatibilních. Dalším faktorem,

---

<sup>1</sup> Inbreeding, příbuzenská plemenitba



ovlivňujícím význam malých populací pro přežívání druhů, je míra specializace vztahu rostliny a jejího opylovače. Vyšší specializace opylovače na rostlinu vede k menší potřebě udržovat velké populace, neboť s rostoucí specifičností a věrností opylovače roste efektivita přenosu pylu a kvalita opylení (Gong a Huang 2014). Naopak v generalizovaných systémech s rostoucí pravděpodobností přenosu pylu z jiných druhů rostlin se projevuje nutnost udržovat větší populace (Morgan a kol. 2005). Specifickým případem, stojícím v opozici s většinou výše diskutovaných obecných pravidel, jsou práce publikované na základě výzkumu opylování keřovité rostliny *Rhododendron ferrugineum* v Alpách (Delmas a kol. 2015), kde došlo k poklesu úspěšnosti opylení jednotlivých květů s růstem velikosti populace. To mohlo být zapříčiněno nedostatkem opylovačů v horských podmínkách a následně převažující vnitrodruhovou nad mezidruhovou kompeticí o opylovače.

## 2.2. Denzita populace

Denzita, či populační hustota, je v některých pracích zaměňována za velikost populace, která vypovídá pouze o počtu jedinců v populaci (pro srovnání (Kunin 1997) a (Forsyth 2003)). Přitom vliv výše jmenované vlastnosti může být odlišný od vlivu denzity, která na rozdíl od velikosti populace, ovlivňuje chování opylovačů při přeletech mezi jednotlivými rostlinami (Kunin 1997, Bernhardt a kol. 2008).

Populační denzita rostlin obecně pozitivně koreluje s reprodukčním úspěchem rostlin (Dauber a kol. 2010). To lze vysvětlit různými mechanismy. Dříve byl pozitivní vztah dáván do souvislosti s mírou návštěv rostlin opylovači za čas (Thomson 1981). Ta se ale mění spíše v závislosti na denzitě všech potravních zdrojů využívaných opylovačem, než na denzitě populace jednoho druhu rostliny (Kunin 1993). Dalším možným vysvětlením je míra přeletů opylovače mezi jednotlivými druhy rostlin, známá jako věrnost opylovače (*flower constancy*) (Waser 1986). Věrnost při nízkých denzitách rostlin stejného druhu klesá a opylovači navštěvují i rostliny jiných druhů (Kunin 1993), díky čemuž se zvyšuje možnost přenosu pylu z různých druhů rostlin. Tím pádem s klesající denzitou (i při stejné návštěvnosti) klesá kvalita opylení (Kunin 1993) a zároveň s klesající denzitou se zvyšuje pravděpodobnost samoopylení, tedy přenosu pylu pouze mezi květy v rámci jedné rostliny (Karron a kol. 1995). V obou případech následkem nízké denzity klesá reprodukční úspěch rostlin (Kwak a kol. 1998, Bosch a Waser 1999, Moeller 2004).

Efekt klesající denzity na reprodukční úspěch nemusí být ovšem jen negativní. Například autokompatibilní rostliny nejsou tak často limitovány nutností získat pyl z jiné rostliny téhož druhu (Larson a Barrett 2000). Jejich reprodukční úspěch je proto zdánlivě nezávislý na hustotě populace.

Přesto klesající denzita stále ovlivňuje chování opylovačů autokompatibilních rostlin, které se projeví vyšším počtem navštívených květů na jedné rostlině a nižším počtem navštívených rostlin (Mustajärvi a kol. 2001). Následkem toho se snižuje přenos pylu mezi jedinci a roste přenos pylu v rámci jednoho jedince.

Přestože lze vyvodit obecný závěr, že rostoucí denzita pozitivně ovlivňuje opylování, liší se u různých druhů rostlin škála průměrných vzdáleností mezi rostlinami, na kterých lze tento vliv pozorovat, od jednotek centimetrů po jednotky metrů (Dauber a kol. 2010). Možným vysvětlením této variability jsou rozdílné vzdálenosti, na které opylovači přenáší pyl mezi rostlinami.

### 2.3. Míra agregace rostlin

Uvažujme hypotetickou populaci, v jejímž rámci se vyskytují agregáty rostlin s kratšími vzdálenostmi, než je průměrná vzdálenost mezi rostlinami celé populace. Vzhledem k tomu, že opylovači obecně optimalizují pohyb mezi květy a upřednostňují krátké vzdálenosti mezi zdroji potravy (Waser 1982), mohou být přelety v rámci agregátu častější než přelety mezi agregáty (Cresswell a Osborne 2004). Zároveň s rostoucí agregací se snižuje směrovanost pohybu opylovačů mezi rostlinami (Cresswell 1997, 2000, Cartar a Real 1997).

Pozitivní dopad na efektivitu opylování mají krátké vzdálenosti přeletů v rámci agregátu (Cresswell 2000), díky čemuž se může zvyšovat efektivita přenosu pylu. Naproti tomu negativní dopad na opylování, jakožto výměnu genetické informace, má zvýšená míra revizitací (poměr návratů na již navštívenou rostlinu na počet navštívených rostlin). Zvýšená míra revizitací v agregovaných populacích byla pozorována v experimentech, při nichž byly porovnávány přelety v rámci rovnoměrného a agregovaného uspořádání (Cartar a Real 1997, Cresswell 2000). Obdobně byla pozorována vyšší míra návštěv v rámci agregátu než mezi agregáty (Cresswell a Osborne 2004). Důsledky obou těchto jevů mohou být podobné: zvýšená míra a uzavírání přenosu pylu mezi menším počtem jedinců může dlouhodobě snižovat genetickou variabilitu potomstva v rámci agregátu.

Opylovači vnímají agregát jako část populace rostlin s vyšší denzitou, než jaká je v okolí agregátu. Jak vyplývá z předchozí kapitoly, opylovači upřednostňují pohyb mezi rostlinami s vyšší denzitou, díky čemuž upřednostní přelety v rámci agregátu před lety mimo agregát. V důsledku toho může v agregátu tvořeném rametami jedné genety klonální rostliny silně převažovat samosprašení. Možným evolučním důsledkem je silné omezení až ztráta sexuální reprodukce (Vallejo-Marín a kol. 2010, Barrett 2015), obzvláště v kombinaci s pohlavní autoinkompatibilitou (Wang a kol. 2005).

Celkově je ovšem vliv této vlastnosti populace rostlin na přenos pylu doposud nedostatečně prozkoumán. Navíc většina experimentů byla prováděna s čmeláky, kteří se liší od ostatních skupin opylovačů délkou přeletů, věrností a kapacitou přenosu pylu (Goulson 2010).

## 2.4. Vliv společenstva rostlin

Dosud popisovaná prostorová uspořádání populací rostlin se zabývala pouze uspořádáním rostlin v rámci jednoho druhu. Až na výjimky je realita složitější, protože rostlinná společenstva nejenže obývají jeden prostor, ale i sdílí opylovače.

Negativní dopad druhově rozmanitého společenstva na opylovaní může být zprostředkován dvěma mechanismy: mezidruhovým přenosem pylu a kompeticí o opylovače. Ve společenstvu kde dochází k mezidruhovému sdílení opylovačů bez fyziologických zábran přenosu pylu, jako je například druhově specifické umístování pylu na opylovače (Macior 1971), se zvyšuje pravděpodobnost přenosu pylu cizích druhů na květ rostliny (Brosi a Briggs 2013). Přitom poměr mezi mezidruhovým a vnitrodruhovým přenosem pylu může limitovat reprodukci rostlin (Levin a Berube 1972, Moeller 2004, Schuett a Vamosi 2010, Ashman a Arceo-Gómez 2013) například nedostatečným počtem zrn vlastního pylu na blizně (Campbell a Motten 1985), nebo ucpáváním blizen cizím pylem a následně sníženou receptivitou blizen (Waser a Fugate 1986). Ke kompetici o opylovače může docházet ve společenstvu, kde druhy opylovače sdílí. Ti optimalizují vyhledávání potravních zdrojů s ohledem na nejvyšší zisk potravy (Rasheed a Harder 1997). Pokud se ve společenstvu vyskytne druh pro opylovače atraktivnější než ostatní druhy, získá kompetiční výhodu a bude opylovači navštěvován preferenčně (Campbell a Motten 1985, Feinsinger 1987, Feinsinger a Tiebout 1991). Přičemž důležitou složkou atraktivity pro opylovače je i četnost daného druhu ve společenstvu (Goulson 1994).

Kompetice o opylovače mezi rostlinami je pokládána za jednu z příčin evoluční diferenciacie fenologie rostlin (Aizen a Vazquez 2006) a květní morfologie rostlin (Kodric-Brown a Brown 1979, Caruso 2010). Ve výsledku může být spoluzodpovědná za bohatost vztahů mezi rostlinami a opylovači (Muchhala a kol. 2010). Přestože si rostliny mohou v rámci společenstva o návštěvy opylovačů konkurovat, může mít růst ve společenstvu i pozitivní dopady, například rostliny mohou profitovat z toho, že mají větší šanci přitáhnout pozornost opylovačů, než kdyby rostly samostatně při srovnatelných denzitách (Feinsinger 1987, Hegland a kol. 2009). Tomuto jevu, kdy přítomnost jiných druhů rostlin pozitivně ovlivňuje prospívání, či jako v tomto případě opylování, se obecně říká *facilitace*. *Facilitace* by měla mít pozitivní dopad hlavně na rostliny s malými a řídkými populacemi spoléhajícími na generalistické opylovače (Thomson 1982, Feinsinger a kol. 1986, Feinsinger 1987).

Velká část prací zabývajících se tímto tématem je omezená na výzkum vztahu mezi dvěma rostlinami (Free 1968, Campbell a Motten 1985, Feinsinger a Tiebout 1991, Feldman a kol. 2004). Ve skutečnosti ve společenstvech o více současně kvetoucích druzích dochází mezi některými druhy ke kompetici a mezi jinými zase k facilitaci (Feinsinger 1987, Hegland a kol. 2009, Hegland a Totland 2012). Nicméně jistým omezením výzkumu na dané téma je jeho zaměření na měření nevhodných ukazatelů. Tím je převážně míra návštěv rostlin (Free 1968, Feinsinger a Tiebout 1991, Feldman a kol. 2004, Hegland a kol. 2009), která nemusí vypovídat o přenosu konspecifického pylu a heterospecifického pylu (Ashman a Arceo-Gómez 2013).

Tématem vlivu sdílení opylovačů se také zabývá teorie opylovacích nebo také polinačních sítí (*pollination network*). Ta využívá specifických metrik na popsání vztahu ve společenstvu rostlin a jejich opylovačů. Příkladem může být takzvaná zahnížděnost sítě (*nestedness*), která popisuje vztahy mezi generalisty a specialisty v rámci sítě, kdy specialisté (rostliny i opylovači) častěji interagují s generalistickými partnery (Bascompte a kol. 2003). Předpokládá se, že zahnížděnost je častá vlastnost u většiny polinačních sítí (Bastolla a kol. 2009).

### 3. Vlastnosti významných skupin opylovačů

Mezi opylovači, tedy živočichy přenášejícími pyl z rostliny na rostlinu, lze nalézt široké spektrum taxonomických skupin od brouků (Coleoptera) přes motýly (Lepidoptera), blanokřídly (Hymenoptera) a dvoukřídly (Diptera) hmyz až po některé skupiny ptáků (Aves) a savců (Mammalia). Tyto rozdílné skupiny se liší jak morfologicky, fyziologicky tak behaviorálně, což se promítá do rozdílného vlivu na přenos pylu mezi rostlinami. Ten se může u různých skupin lišit nejen vzdáleností na jakou probíhá, ale i jak je efektivní, tedy jaký je poměr mezi pylem nabraným na květu rostliny a pylem skutečně doručeným na bliznu rostliny stejného druhu.

Mezi významné vlastnosti opylovačů, které mohou přenos ovlivnit, patří vzdálenost na kterou šíří pyl, kapacita přenosu pylu, míra potravní specializace opylovače, preference opylovače, věrnost opylovače a schopnost detekce a rozpoznávání rostlin. V následujících podkapitolách se zaměřím na zmíněné vlastnosti opylovačů a pokusím se uvést přibližný přehled těchto vlastností u skupin významných opylovačů z prostředí střední Evropy. Těmi jsou motýli (Lepidoptera), blanokřídli (Hymenoptera), dvoukřídli (Diptera), které budu dále rozdělovat na pestřenky (Syrphidae) a ostatní opylující dvoukřídle.

#### 3.1. Vzdálenosti šíření pylu

Vzdálenost na níž je pyl přenášen opylovači je do jisté míry ovlivněna vzdáleností, na kterou se pohybuje opylovač mezi rostlinami, byť vzdálenost šíření pylu ovlivňují také ztráty pylu z těla opylovače během přeletů (Rademaker a kol. 1997). Obecně lze říci, že k přenosu pylu dochází převážně na kratší vzdálenosti a k přenosu na delší vzdálenosti dochází vzácněji (Campbell a Waser 1989, Broyles a Wyatt 1991, Wratten a kol. 2003, Wolf a Moritz 2008, van Rossum 2010), což odpovídá poklesu frekvence přeletů opylovačů mezi vzdálenějšími rostlinami (Schaal 1980, Levin 1981, Campbell a Waser 1989, Rader a kol. 2011).

Přelety různých skupin opylovačů mezi rostlinami se liší škálou na které probíhají, to lze pozorovat při porovnávání průměrných vzdáleností přeletů mezi skupinami opylovačů. Lze obecně tvrdit, že delší průměrné vzdálenosti přeletů, než u ostatních skupin, vykazují motýli (Lepidoptera) (Herrera 1987). Dále můžeme zobecňovat s většími obtížemi, neboť je vysoká variabilita délky průměrných přeletů uvnitř jednotlivých skupin. Příkladem mohou být pestřenky (Syrphidae), z nichž rod *Volucella* létá na téměř stejnou průměrnou vzdálenost jako většina motýlů, naproti tomu rod *Systoechus* létá v průměru na mnohem kratší vzdálenosti (Herrera 1987). Zajímavá je situace u sociálních blanokřídlych, jako jsou včely a čmeláci (Apidae, Hymenoptera). Tyto skupiny, jejichž dělnice se zaměřují převážně na sběr potravy, bez potřeby investovat čas do vlastní reprodukce

(Heinrich 1979), navštěvují rostliny i ve vzdálenosti stovek metrů od svých hnízd (Westphal a kol. 2006). Vzdálenost, na kterou létají, roste se vzdáleností rostlin s nejvyššími odměnami a nejvyšší abundancí (Beekman a Ratnieks 2000). Na druhou stranu samotné přelety mezi jednotlivými rostlinami jsou mnohem kratší než lety mezi hnízdem a oblastí s rostlinami a průměrné délky přeletů mezi rostlinami patří k nejkratším jak v rámci blanokřídlých, tak i při srovnání mezi skupinami opylovačů (Herrera 1987). Lze tedy soudit, že tato skupina opylovačů sice létá poměrně pravidelně na velké vzdálenosti, ale většina přenosů pylu probíhá na velmi krátké vzdálenosti. Blanokřídlí zároveň navštíví více rostlin v rámci jedné populace v porovnání s motýly (Schmitt 1983).

Opylovači se také liší v maximální vzdálenosti, na kterou byl zaznamenán jejich přesun. Dálkové přelety, i přes svou relativní vzácnost a klesající pravděpodobnost úspěšného přenosu pylu, mohou být významné pro výslednou genetickou variabilitu potomstva rostlin (Zurbuchen a kol. 2010). Obecně lze pozorovat růst maximální vzdálenosti přeletů s rostoucí velikostí těla či křídel opylovačů u čmeláků (Westphal a kol. 2006) a samotářských včel (Gathmann a Tscharrntke 2002, Araujo a kol. 2004). Je možné, že podobný trend vykazují i další skupiny opylovačů, byť doposud nebyly v tomto ohledu zkoumány.

### 3.2. Kapacita přenosu pylu

Pro pochopení celého vlivu opylovače na opylovaní je nutné uvažovat nejen, jak daleko přenáší pyl, ale i kolik pylu přenáší a kolik pylu se dostane na blizny dalších jedinců stejného druhu. Nejvíce pylu na svém těle přenášejí ochlupení opylovači, jako například včelovití (Apoidae) (Herrera 1987, Orford a kol. 2015), nebo srovnatelně velké a ochlupené pestřenky rodu *Eristalis* (Rader a kol. 2009). Z různých skupin dvoukřídlých přenášejí nejvíce pylu pestřenky (Wagner a kol. 2016). Naproti tomu neochlupení opylovači malých rozměrů přenášejí pylu výrazně méně (Rader a kol. 2009).

Nelze ovšem tvrdit, že opylovač přenášející nejvíce pylu bude mít největší vliv na opylovaní (Larsson 2005, Adler a Irwin 2006). Některé skupiny opylovačů, jako včelovití (Apoidae), sice přenášejí na svém těle velké množství pylu, ale na bliznu rostliny se dostane jen relativně malý podíl, protože ho využívají jako potravu pro své larvy (Fewell a Winston 1992). Pyl je častým zdrojem potravy i pro pestřenky (Haslett 1989). Naopak motýli pyl zpravidla nekonzumují, byť jsou známy i výjimky (Hikl a Krenn 2011).

Kromě potenciálního množství pylu, které může opylovač přenášet, je důležitý vliv ztrácení pylu z těla opylovače. Ztráty pylu rostou jak s rostoucím časem mezi navštívenými rostlinami

(Courtney a kol. 1982), tak s rostoucí vzdáleností (Thomson 1986, Rademaker a kol. 1997) od rostliny, na které opylovač pyl nabral.

### 3.3. Míra specializace opylovače

Rostliny motivují opylovače k navštěvování květů nabízenými odměnami, popřípadě šálením a předstíráním odměny. Odměnou může být potrava ve formě nektaru, pylu, olejů, nebo teplo (Seymour a Schultze-Motel 1997), místo k vyhledávání partnerů, či útočiště před predátory (Simpson a Neff 1981). Odměny jsou pro různé opylovače různě dostupné, v závislosti na morfologii květů a morfologii opylovačů. To ovlivňuje šířku potravních zdrojů dostupných pro opylovače a investici, kterou musí vynaložit na jejich získání. Na základě šířky potravních zdrojů využívaných opylovači se mění specifita potravních preferencí opylovače k různým rostlinám a vytváří se tak kontinuum od generalistů po specialisty. Přestože by bylo přirozené předpokládat, že s rostoucí specializovaností opylovače roste efektivita opylení, ve skutečnosti tomu může být i naopak (Motten a kol. 1981, Larsson 2005), protože specializovanost opylovače se může vázat spíše k jeho potravnímu zisku. Zároveň se zvyšuje závislost opylovače na rostlině a její vymizení může vést až k vymření populace specializovaného opylovače (Stang a kol. 2007, Armbruster 2017).

Diverzita druhů rostlin s dostupnou odměnou pro opylovače se částečně odvíjí od morfologie ústního ústrojí opylovače. Pro opylovače využívající nektar roste diverzita teoreticky dostupných rostlin s rostoucí délkou jejich ústního ústrojí (Ranta a Lundberg 1980). Navíc se s rostoucí délkou ústního ústrojí snižuje čas potřebný k získání nektaru z květu (*handling time*) (Balfour a kol. 2013). Nicméně s rostoucí délkou ústního ústrojí roste také vliv fyziologických omezení, jako je klesající schopnost požití nektar s vysokou koncentrací. Změnou koncentrace nektaru tak může rostlina ovlivnit spektrum svých opylovačů. Například včelovití, kteří vydávají mnoho energie na let a shání potravu pro další členy kolonie preferují vysoce koncentrovaný nektar (okolo 50 – 60 % (Kim a kol. 2011)). Naopak pro motýly jsou optimální rostliny s nižší koncentrací nektaru (Kim a kol. 2011). Pro pestřenky a další opylovače s krátkým sosákem hraje větší roli než koncentrace nektaru jeho dostupnost, a proto preferují květy se snadno přístupnými nektáři (Gilbert 1981).

Pyl je často zdrojem potravy pro pestřenky (Haslett 1989) a včelovité (Fewell a Winston 1992), pro které často představuje významný zdroj bílkovin nutný k vytvoření potomstva. Pro opylovače přímo požírající pyl může být limitní velikost pylových zrn, což vede k růstu velikosti požíraných pylových zrn s rostoucí velikostí těla opylovače (Müller a kol. 2006). Pyl může také kontaminací nektaru přispívat k vyššímu obsahu aminokyselin v nektaru, což může být významný zdroj těchto látek pro motýly (Erhardt a Baker 1990).

### 3.4. Rozpoznávací schopnosti

Rostliny lákají opylovače nabízenou odměnou, nicméně aby opylovači tyto benefity registrovali v okolním porostu, vytváří rostliny širokou škálu vizuálních a chemických signálů za účelem upoutání pozornosti opylovače. Přitom investice do přilákání pozornosti opylovače s sebou však může nést i jistá rizika v podobě zvýšené atraktivity pro herbivory (McCall a Irwin 2006). Pro člověka jsou nejnápadnější vizuální signály, mezi které řadíme barvu květů (popřípadě dalších částí těla rostliny), tvar květů a jejich velikost. Nicméně vizuální vnímání hmyzích opylovačů se od toho lidského liší jak vnímáním barev, kdy velká část opylovačů vidí lidským okem neviditelné UV vzory<sup>1</sup>, tak (převážně horšími) rozlišovacími schopnostmi vzdálených objektů (například včela rozezná květ o průměru 1 cm na vzdálenost 11,5 cm (Chittka a Raine 2006)).

Co se týče barvy květů, opylovači se liší v tom, jaké barvy jsou schopni vnímat. Blanokřídlí (Hymenoptera) rozpoznávají modrou, zelenou a jsou schopni rozeznat UV vzory, zatímco červenou barvu jsou schopni vnímat pouze achromaticky<sup>2</sup> (Spaethe a kol. 2001) (pro lepší představu viz obr. 2 zobrazující model barevného vidění blanokřídlého hmyzu). Dvoukřídlí (Diptera) jsou schopni rozeznat UV vzory (Tsukahara a Horridge 1977) a barvy odpovídající námi viditelné modré, fialové, zelené a žluté barvě (Lunau a Maier 1995) přičemž se zdá, že dokáží rozeznat mezi těmito čtyřmi barvami, ale již nikoliv mezi odstíny v rámci těchto barev (Troje 1993). Lze se tedy domnívat, že vnímají barvy spíše jako kategorie, než jako kontinuum. Denní motýli rozeznávají široké spektrum barev přes modrou a zelenou až po červenou a taktéž dokáží rozeznat UV vzory (Lunau a Maier 1995). Zatímco samotná barva hraje zřejmě velkou roli v odlišení květu od ostatní vegetace, díky čemuž musí být hlavně kontrastní vůči okolí (Goulson 2000), UV vzory pomáhají navádět opylovače v rámci květu k prašníkům a nektáriím (Eugene Jones a Buchmann 1974). Dalším vizuálním podnětem zaujímajícím pozornost opylovačů je velikost květu, přičemž obecně opylovači preferují větší květy před menšími, nejspíše v očekávání větší odměny (Blarer a kol. 2002). Vizuální podněty slouží k upoutání pozornosti opylovače, který na jejich základě zkracuje dobu nutnou k vyhledání květu (*searching time*) a tím optimalizuje svůj zisk odměny. Doba nutná k vyhledání květu klesá s rostoucí velikostí květu a mírou, s níž je kontrastní vůči převážně zelenému okolí (Goulson 2000, Spaethe a kol. 2001)

Dalším způsobem, jak upoutat pozornost opylovače, mohou být vůně. Ty jsou široce rozšířené napříč zoogamními rostlinami a mohou mít různou chemickou podstatu (Knudsen a Tollsten 1993). Vůně mohou být zásadní pro orientaci opylovačů vyhledávajících rostliny v noci, kdy pro ně nemusí být vizuální podněty tolik zásadní. Mimoto pomáhají upoutat pozornost i blanokřídlého

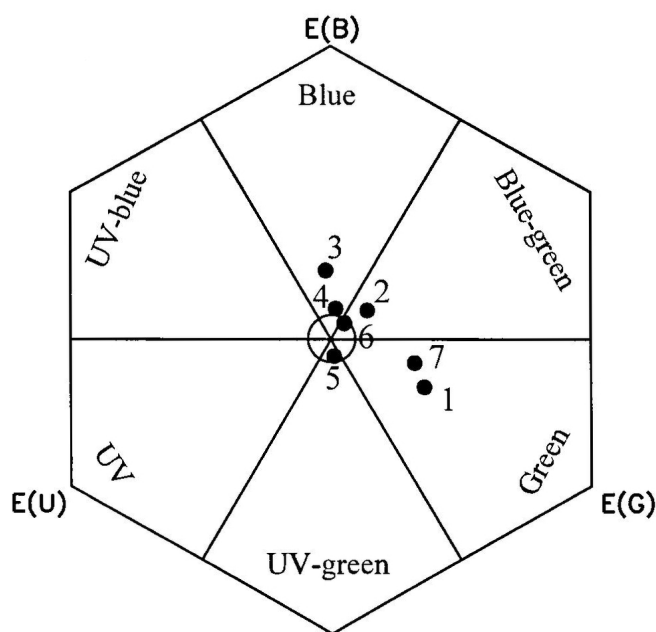
<sup>1</sup> Vzory vytvořené střídáním oblastí reflektující a absorbující světlo v ultrafialové části elektromagnetického spektra.

<sup>2</sup> Achromatické barvy nelze rozeznat na základě odlišné barvy, ale lze u nich vnímat odlišnou intenzitu.



hmyzu, který pomocí vůně dokáže rozeznat vizuálně podobné rostliny (Kunze a Gumbert 2001). Naproti tomu pro lákání denních motýlů nejsou vůně příliš důležité (Ômura a Honda 2005).

Z pohledu člověka je obtížně představitelné vnímání elektromagnetického pole, na jehož základě opylovači pomocí ochlupení rozpoznávají elektrický náboj květů. Dle vnímání elektrického náboje dokáže opylovač posoudit, jestli byl květ v řádu minut před ním navštíven či nikoliv (Clarke a kol. 2013). Vnímání elektromagnetického pole je známé u včel a čmeláků, ale u ostatních skupin opylovačů nebylo doposud dostatečně prozkoumáno.



Obr. 2: Zobrazení přibližného barevného vidění blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera). Protilehlé oblasti hexagonu představují tři fotoreceptory (E(B) pro modrou barvu, E(G) pro zelenou barvu a E(U) pro UV část spektra). Oblasti mezi receptory představují oblast smíšeného vnímání. Směrem od kraje klesá sytost barvy a oblast vyznačená kružnicí v centrální části představuje oblast achromatického vnímání (nelze rozeznat jednotlivé barvy, pouze jejich intenzitu). Body představují barvu vnímanou lidských okem: 1 – žlutá, 2 – UV- absorbující bílá, 3 – modrá, 4 – tyrkysová, 5 – červená, 6 – UV-reflektující bílá, 7 – citrónová. Přejato z Spaethe a kol. (2001).

### 3.5. Preference opylovačů

Na základě specializovanosti a smyslového vnímání preferují opylovači různé rostliny dle jejich vlastností. Preference opylovačů lze rozdělit na vrozené a naučené. Vrozené preference vykazují opylovači bez předchozí zkušenosti s daným podnětem (Waser 1986, Lunau a Maier 1995) a jsou často zkoumány ve spojitosti s preferencemi barev květů, ale týkají se i jiných vlastností rostlin. Preference opylovačů se mění dle osobních zkušeností jedinců s rostlinami a v závislosti na rostlinami poskytované odměně a její dostupnosti (Lewis 1986). Lze tedy mluvit o preferencích vznikajících na základě učení. Limitovaná kapacita paměti dovoluje naučené preference opylovačů uchovat jen po omezenou dobu, díky čemuž mohou být naučené preference zapomenuty s rostoucím časem od poslední návštěvy preferované rostliny (Raine a Chittka 2007).

Ze schopnosti vnímat barvy vychází tendence různých skupin opylovačů vrozeně preferovat různé barvy květů (Lunau a Maier 1995). Blanokřídlý hmyz vrozeně preferuje barvy spíše kratších vlnových délek, tedy přibližně okolo 400 - 420 nm, což odpovídá tomu, co lidské oko vnímá jako fialovou barvu (Gumbert 2000). Pestřenky vrozeně preferují žlutou barvu (Lunau a Wacht 1994, Sutherland a kol. 1999). Denní motýli vrozeně preferují modrou a červenou barvu květů (Lunau a Maier 1995). Na základě vnímání elektrického náboje včely a čmeláci vrozeně preferují rostliny s mírně záporným nábojem (Clarke a kol. 2013). U ostatních skupin opylovačů nebyla schopnost vnímat elektrický náboj dosud zkoumána, tudíž jsou znalosti v této oblasti preferencí nedostatečné.

Opylovači se v průběhu svého života dokáží na základě signálů naučit rozeznat květy v závislosti na získané odměně (Weiss a Papaj 2003), a tak mohou upravovat své naučené preference k různým rostlinám (Raine a Chittka 2007) dle jejich barvy (Weiss a Papaj 2003), vůně (Riffell a kol. 2008), či elektrického náboje (Clarke a kol. 2013). Na naučené preference má významný vliv paměť, přičemž je známo, že čmeláci si dokáží zapamatovat nejenom barvu, tvar květu a elektrický náboj, ale i přibližně odkud přilétli a které rostliny již navštívili, díky tomu se může snižovat počet návštěv již jednou navštívených květů (Pyke a Cartar, 1992).

Relativně přehlíženou proměnnou při výzkumu opylování je možný vliv pohlaví a věku na potravní preference různých opylovačů (Sutherland a kol. 1999). Přitom je známo, že pohlaví se liší v nárocích na výživu, přičemž například u pestřenek samičky preferují rostliny s vyšší nabídkou pylu, zatímco samečci jsou na nabídce pylu méně závislí. Toto jednoduché rozdělení může být narušeno měnicími se preferencemi v závislosti na věku opylovače (Sutherland a kol. 1999) a může tak přinášet další změny preferencí u jednotlivých opylovačů.

### 3.6. Věrnost opylovače

Na základě specializovanosti, rozpoznávacích schopností a preferencí opylovače se mění výběr rostliny, na kterou se opylovač rozhodne přelétnout z rostliny, kterou právě navštívil. Pro úspěšný přenos pylu je ale důležité, zda další navštívená rostlina bude stejného či jiného druhu, protože úspěšnost přenosu pylu klesá jak s rostoucím časem, tak i s rostoucím počtem navštívených rostlin jiného druhu před návštěvou rostliny stejného druhu (Rademaker a kol. 1997). O pravděpodobnosti, že v rámci přeletů navštíví opylovač stejný druh rostliny, jako je ten, který navštívil předtím, lze referovat pomocí metriky známé jako věrnost opylovače (*flower constancy*) (Waser 1986). Tu lze stanovit na základě relativního počtu mezidruhových a vnitrodruhových přeletů v rámci sekvence návštěv rostlin opylovačem (viz obr. 3). Věrnost opylovače tedy vypovídá o pravděpodobnosti přeletu z jedné rostliny na druhou na základě druhu původně navštívené rostliny a druhu nabízených rostlin, na které může opylovač přelétnout.

Věrnost opylovače může být ovlivněna mnoha faktory – od vlivu prostorového uspořádání (Chittka a kol. 1997), přes kapacitu paměti (Waser 1986, Raine a Chittka 2007) až po vliv parazitů opylovačů (Otterstatter a kol. 2005). Závislost věrnosti na těchto faktorech omezuje srovnání věrnosti jednotlivých druhů a skupin opylovačů mezi sebou. Přesto lze obecně tvrdit, že čmeláci patří mezi věrnější opylovače – mezi nejvěrnější patří čmelák zemní (*Bombus terrestris* L.) (Raine a Chittka 2005). Nižší věrnost vykazují pestřenky (Goulson a Wright 1998) a u motýlů převládají z pohledu věrnosti náhodné přelety mezi různými druhy rostlin (Pohl a kol. 2011).

		TO	
		1	2
FROM	1	A	B
	2	C	D

$$\text{Index věrnosti} = \frac{A+D}{A+B+C+D}$$

Obr. 3: Zobrazení Batemanovi matice. Čísla 1 a 2 označují dva různé druhy rostlin, mezi kterými dochází k přeletům, písmena A, B, C a D představují dílčí pravděpodobnosti přeletu. A z druhu 1 na druh 1, B z druhu 1 na druh 2, C z druhu 2 na druh 1 a D z druhu 2 na druh 2. Tyto dílčí pravděpodobnosti pak lze dosadit do vzorce k vypočtení indexu věrnosti opylovače. Výsledný index nabývá hodnot od 1 do 0, kdy 1 znamená maximální možnou věrnost opylovače (létá stále na jeden druh rostliny), hodnota 0,5 znamená náhodné rozhodování a 0 znamená minimální věrnost opylovače (neustále přelétává mezi různými druhy rostlin) (Dafni a kol. 2005). Přejato z Waser (1986).

## 4. Diskuze literární rešerše

### 4.1. Vlastnosti rostlinných populací

Přenos pylu opylovači je ovlivněn prostorovým uspořádáním rostlinných populací, přičemž jednotlivé vlastnosti mají vliv na počet a dostupnost partnerů. Počet možných partnerů, mezi kterými může docházet k přenosu pylu, roste hlavně s rostoucím počtem jedinců v populaci. Samotná dostupnost partnerů pak roste s jejich rostoucí denzitou, zatímco s rostoucí mírou agregovanosti klesá přenos pylu mezi agregáty a s rostoucí druhovou heterogenitou společenstva může růst mezidruhové soupeření o opylovače.

Chování opylovače se nejspíš mění v závislosti na škále, na jaké vnímá prostorové uspořádání rostlin, protože je schopen vnímat jen omezenou část z rostlinné populace. Lze předpokládat, že tato škála se nejspíš mění spolu s typem pohybu opylovače - mezi jednotlivými rostlinami nebo mezi většími celky kvetoucích rostlin. Při pohybu opylovače mezi většími celky kvetoucích rostlin hraje pravděpodobně největší roli počet květů (Ågren 1996) a jejich výraznost proti okolní vegetaci (Goulson 2000). Na druhou stranu přelety mezi jednotlivými rostlinami téhož druhu nejvíc ovlivňuje vzdálenost k nejbližším rostlinám, která klesá s rostoucí denzitou populace (Waser 1982). S rostoucí mírou agregace rostlin roste denzita rostlin v rámci agregátu, díky čemuž budou opylovači preferovat pohyb v rámci agregátu před přelety mezi agregáty (Cresswell a Osborne 2004), a bude tak docházet ke zvýšenému přenosu pylu v rámci agregátu (Liao a Harder 2014). Zvýšení přenosu pylu v rámci agregátu na úkor přenosu mezi agregáty může vést ke snížení genetické diverzity agregátu, obzvlášť pokud je tvořen příbuznými rostlinami (např. ramety jedné genety u klonálních rostlin).

Pokud rostliny sdílí opylovače v rámci společenstva více druhů rostlin, zvyšuje se pravděpodobnost přenosu pylu mezi různými druhy rostlin, což může mít negativní dopad na generativní reprodukci rostlin (Levin a Berube 1972, Moeller 2004, Brosi a Briggs 2013), a proto může být pro rostliny zásadní snížit pravděpodobnost přenosu pylu mezi více druhy rostlin. Pravděpodobnost mezidruhového přenosu pylu se může snižovat se snižujícím se počtem druhů navštívených rostlin a rostoucí věrností opylovače během letu mezi rostlinami. Věrnost opylovače mohou rostliny zvýšit ve svůj prospěch například tím, že na základě lákavější odměny a silnějších signálů změni jeho naučené preference (Weiss a Papaj 2003), nebo zvýší přímo jeho věrnost tvorbou komplexnějších květů (Chittka a kol. 1999).

## 4.2. Vlastnosti opylovačů

Souhrn vlastností opylovačů může ovlivňovat podíl jednotlivých opylovačů na celkovém přenosu pylu mezi rostlinami a v důsledku tak i jejich pohlavní rozmnožování. Z pohledu rostliny, v jejímž zájmu je co možná nejefektivnější přenos pylu na jedince téhož druhu, by měl opylovač ideálně kombinovat vlastnosti, které zvyšují množství přeneseného pylu a specifickou jeho přenosu. Zatímco množství přeneseného pylu roste s ochlupením opylovače (Rader a kol. 2009), druhově specifický přenos pylu pravděpodobně roste s klesajícím počtem opylovačem navštěvovaných druhů rostlin. Některé skupiny, jako například včely (*Apis mellifera*) a čmeláci (*Bombus*), mohou být velice efektivní opylovači, i když v průběhu života navštěvují velký počet druhů rostlin, protože vykazují vysokou věrnost při přeletech mezi jednotlivými rostlinami v rámci jednoho letu za potravou (Raine a Chittka 2007).

Při porovnání jednotlivých skupin opylovačů lze říci, že motýli (Lepidoptera) mohou pyl přenášet na velké vzdálenosti (Herrera 1987), nepřenáší ho ale v porovnání s jinými skupinami mnoho (Herrera 1987, Orford a kol. 2015) a jsou málo věrní (Pohl a kol. 2011). Blanokřídlí (Hymenoptera) naproti tomu uskutečňují většinu přeletů mezi rostlinami na kratší vzdálenosti a přenáší velké množství pylu (Herrera 1987), vykazují vyšší věrnost (Chittka a Raine 2006), ale pyl často využívají jako zdroj potravy (Fewell a Winston 1992). Dvoukřídlý hmyz (Diptera) přelétává mezi rostlinami spíše na kratší vzdálenosti, byť velké pestřenky létají i na delší vzdálenosti (Herrera 1987). Dvoukřídlí přenáší na těle srovnatelné množství pylu jako motýli (Orford a kol. 2015), jsou méně věrní než blanokřídlý hmyz (Goulson a Wright 1998) a také často využívají pyl jako zdroj potravy (Haslett 1989).

## 4.3. Syntéza poznatků

Na základě vlastností opylovačů lze s jistou mírou zobecnění předpokládat, které skupiny opylovačů mohou mít největší vliv na přenos pylu pro daná uspořádání rostlin. Pro rostliny s malými populacemi mohou být vhodnými opylovači blanokřídlí (Hymenoptera), protože vykazují vyšší věrnost než ostatní skupiny, která může být důležitější pro přenos pylu v rámci malé populace, než celkový počet návštěv (Bosch a Waser 1999). Pro populace s nižší denzitou mohou být vhodnými opylovači například motýli a nebo velké pestřenky, protože mohou přenášet pyl mezi rostlinami na delší vzdálenosti (Herrera 1987). Pro rostliny oddělené v rámci populace do agregátů s vysokou denzitou jedinců na malé ploše jsou vhodní opylovači, kteří nebudou přelétávat jen v rámci agregátu ale i mezi agregáty, jako třeba motýli (Lepidoptera), nebo dvojkřídlí (Diptera) (Herrera 1987). Naopak pro úspěšný přenos pylu v druhově bohatém společenstvu společně

kvetoucích rostlin (jako mohou být například luční společenstva), kde rostliny soupeří o opylovače a zároveň hrozí mezidruhový přenos pylu (Brosi a Briggs 2013), je zapotřebí, aby opylovač vykazoval vysokou věrnost ve výběru rostlin, které postupně navštěvuje. Příkladem takové skupiny jsou včelovití (Apoidea, Hymenoptera) (Raine a Chittka 2005).

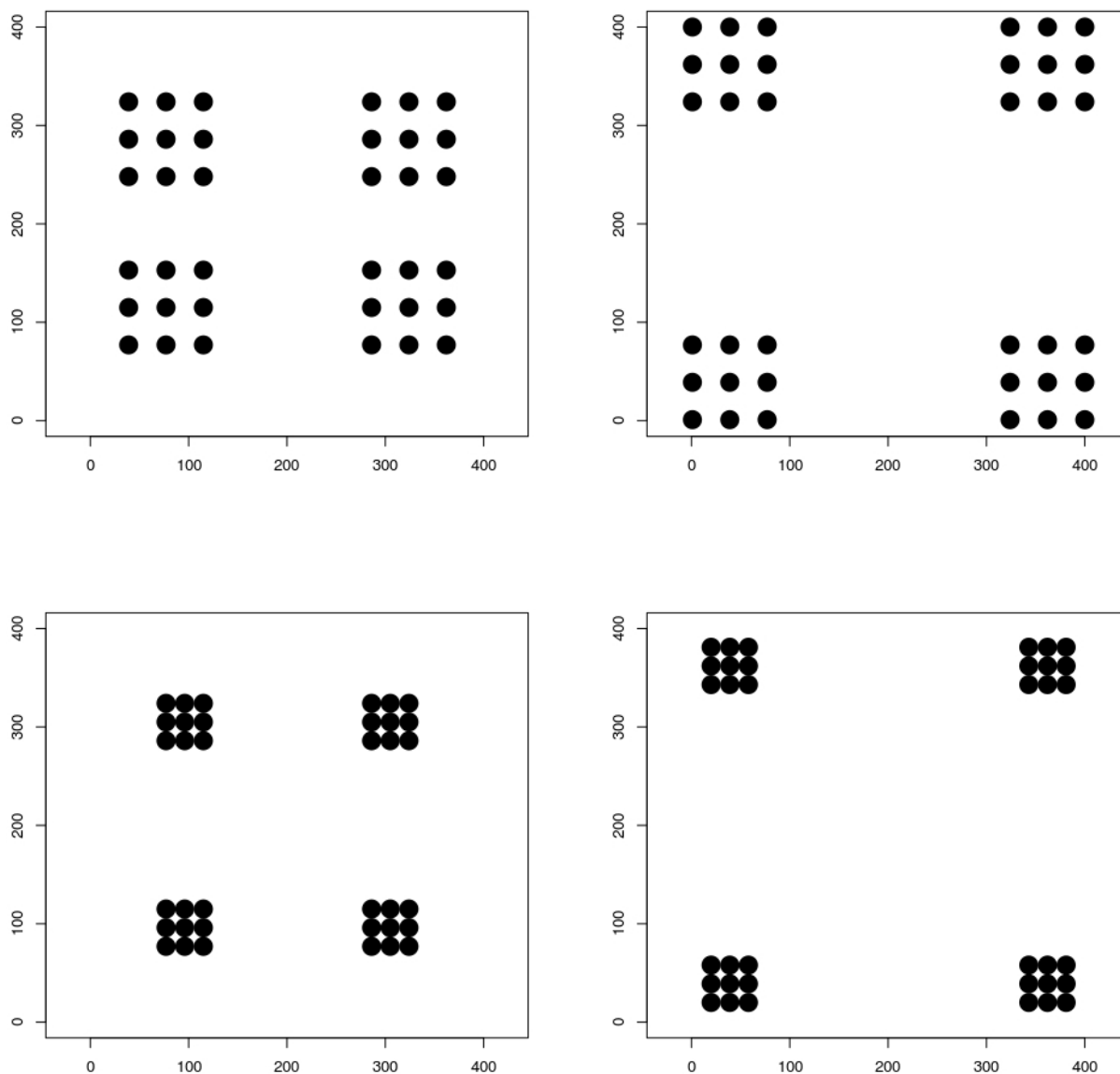
## 5. Navazující diplomová práce

Ve své navazující diplomové práci bych se chtěl zaměřit na sledování změn přenosu pylu v závislosti na změně prostorového uspořádání rostlin a druhu opylovače. Kladu si následující konkrétní otázky:

1. Jak ovlivní šíření pylu rozdílná míra agregace rostlin?
2. Jak ovlivní rozdílná míra agregace rostlin pohyb opylovačů mezi nimi?
3. Jak se bude měnit šíření pylu v závislosti na funkční skupině opylovače?
4. Jak se bude měnit pohyb opylovačů mezi různě agregovanými rostlinami v závislosti na druhu opylovače?

O zodpovězení těchto otázek se chci pokusit pomocí manipulativního experimentu, ve kterém budu měnit prostorové uspořádání předpěstovaných rostlin (viz obr. 4) přibližně pěti různých druhů, lišících se spektrem svých opylovačů. U prostorového uspořádání budu měnit vzdálenosti mezi rostlinami umístěných v agregátech a vzdálenost mezi agregáty. Přenos pylu budu sledovat pomocí pylového analogu (dále též fluorescenční prášek; podobná metodika použita v pracích: (Waser a Price 1982, Schmitt 1983, Campbell a Waser 1989, Rademaker a kol. 1997, Adler a Irwin 2006, van Rossum 2010)) umístěného do květů předpěstovaných rostlin. Souběžně budu zaznamenávat pohyb opylovačů mezi rostlinami.

Z depozice fluorescenčního prášku na sledovaných rostlinách plánuji získat přibližnou informaci o míře šíření pylu mezi rostlinami v různých prostorových uspořádáních a zároveň, jak se šíření pylu liší v závislosti na spektru opylovačů zkoumané rostliny. Pozorování sekvence návštěv opylovačů z různých skupin v rámci různých prostorových uspořádáních mi poskytne informaci o frekvenci délek přeletů, jejich směru, a míře návštěv již navštívených rostlin, což následně srovnám s množstvím přeneseného pylu v závislosti na vzdálenosti od zdroje.



Obr. 4: Možná prostorová uspořádání, která budou testována v rámci manipulativního experimentu s předpěstovanými rostlinami, lišící se vzdáleností rostlin v agregátu a vzdálenostmi mezi agregáty. Jeden bod představuje jednu předpěstovanou rostlinu v květináči, osy udávají rozměr v centimetrech.



## 6. Závěr

Tato práce si klade za cíl přinést přehled důležitých vlastností rostlinných populací a jejich opylovačů ovlivňujících přenos pylu v závislosti na prostorovém uspořádání rostlin. Zatímco prostorové uspořádání rostlin ovlivňuje dostupnost sexuálních partnerů a chování opylovačů, vlastnosti opylovačů ovlivňují množství a kvalitu přenosu pylu mezi rostlinami. Z hlediska chování opylovačů se zdá být významnější lokální denzita rostlin než velikost populace, protože má větší význam na rozhodování opylovače o jeho přeletech. Vliv denzity se projevuje i u agregovaných populací, kdy vyšší denzita v rámci agregátů vede k vyšší míře přenosu pylu v rámci agregátu než mezi agregáty, což může vést k vyšší míře samoopylení uvnitř agregátů jedinců. V druhově heterogenním společenstvu rostlin roste potřeba druhové specifity přenosu pylu, kterou lépe zajišťují specializovaní opylovači nebo opylovači s vyšší věrností.

Vyšší míra agregovanosti populací, které vytváří agregáty geneticky identických rostlin (jako například klonální rostliny nebo rostliny s horší schopností šířit semena), může mít při vyšší míře přenosu pylu v rámci agregátu negativní dopad na pohlavní rozmnožování hlavně pro autoinkompatibilní rostliny. Pro jejich pohlavní rozmnožování tak mohou mít vyšší přínos opylovači, kteří zajišťují přenos pylu mezi agregáty, přičemž posouzení významu jednotlivých skupin opylovačů na přenos pylu mezi agregáty bych se chtěl věnovat v rámci své diplomové práce.

## 7. Citovaná literatura

- Adler L. S. & Irwin R. E. (2006): Comparison of pollen transfer dynamics by multiple floral visitors: Experiments with pollen and fluorescent dye. – *Ann. Bot.* 97: 141–150.
- Ågren J. (1996): Population Size, Pollinator Limitation, And Seed Set In The Self-Incompatible Herb *Lythrum Salicaria*. – *Ecology* 77: 1779–1790.
- Aizen M. A. & Vazquez D. P. (2006): Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: is there evidence of competitive displacement? – *Ecography (Cop.)*. 29: 357–366.
- Allee W. C., Park O., Emerson A. E., Park T., & Schmidt K. P. (1949): Principles of animal ecology. – W. B. Saundere Co. Ltd.
- Araujo E. D., Costa M., Chaud N. J., & Fower H. G. (2004): Body size and flight distance in stingless bees ({Hymenoptera}: {Meliponinae}): {Influence} of flight range and possible ecological implications. – *Brazilian J. Biol* 64: 563–568.
- Armbruster W. S. (2017): The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation (G. Wright, Ed.). *Functional Ecology*. 31: 88–100.
- Ashman T. L. & Arceo-Gómez G. (2013): Toward a predictive understanding of the fitness costs of heterospecific pollen receipt and its importance in co-flowering communities. – *Am. J. Bot.* 100:.
- Barrett S. C. H. (2015): Influences of clonality on plant sexual reproduction. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112: 8859–8866.
- Bascompte J., Jordano P., Melian C. J., & Olesen J. M. (2003): The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 9383–9387.
- Bastolla U., Fortuna M. A., Pascual-García A., Ferrera A., Luque B., & Bascompte J. (2009): The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. – *Nature* 458: 1018–1020.
- Beekman M. & Ratnieks F. L. W. (2000): Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. – *Funct. Ecol.* 14: 490–496.
- Bernhardt C. E., Mitchell R. J., & Michaels H. J. (2008): Effects of Population Size and Density on Pollinator Visitation, Pollinator Behavior, and Pollen Tube Abundance in *Lupinus perennis*. – *Int. J. Plant Sci.* 169: 944–953.
- Blarer A., Keasar T., & Shmida A. (2002): Possible mechanisms for the formation of flower size preferences by foraging bumblebees. – *Ethology* 108: 341–351.
- Bosch M. & Waser N. M. (1999): Effects of Local Density on Pollination and Reproduction in *Delphinium nuttallianum* and *Aconitum columbianum* (ranunculaceae). – *Am. J. Bot.* 86: 871–879.
- Brosi B. J. & Briggs H. M. (2013): Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110: 13044–13048.
- Broyles S. B. & Wyatt R. (1991): Effective Pollen Dispersal in a Natural Population of *Asclepias exaltata*: The Influence of Pollinator Behavior, Genetic Similarity, and Mating Success. – *Am. Nat.* 138: 1239–1249.
- Campbell L. G. & Husband B. C. (2007): Small populations are mate-poor but pollinator-rich in a rare, self-incompatible plant, *Hymenoxys herbacea* (Asteraceae). – *New Phytol.* 174: 915–925.
- Campbell D. R. & Motten A. F. (1985): The Mechanism of Competition for Pollination between Two Forest Herbs. – *Ecology* 66: 554–563.
- Campbell D. R. & Waser N. M. (1989): Variation in pollen flow within and among populations of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*. 43: 1444–1455.
- Cartar R. V. & Real L. A. (1997): Habitat structure and animal movement: the behaviour of bumble bees in uniform and random spatial resource distributions. – *Oecologia* 112: 430–434.

- Caruso C. M. (2010): Competition for Pollination Influences Selection on Floral Traits of *Ipomopsis aggregata*. – *Society* 54: 1546–1557.
- Clarke D., Whitney H., Sutton G., & Daniel R. (2013): Detection and Learning of Floral Electric Fields by Bumblebees. – *Science* (80-. ). 340: 66–69.
- Courtney S. P., Hill C. J., & Westerman A. (1982): Pollen Carried for Long Periods by Butterflies. – *Oikos* 38: 260.
- Cresswell J. E. (1997): Spatial Heterogeneity, Pollinator Behaviour and Pollinator-Mediated Gene Flow: Bumblebee Movements in Various Aggregated Rows of Oil-Seed Rape. – *Oikos* 78: 546.
- Cresswell J. E. (2000): A comparison of bumblebees' movements in uniform and aggregated distributions of their forage plant. – *Ecol. Entomol.* 25: 19–25.
- Cresswell J. E. & Osborne J. L. (2004): The effect of patch size and separation on bumblebee foraging in oilseed rape: Implications for gene flow. – *J. Appl. Ecol.* 41: 539–546.
- Dauber J., Biesmeijer J. C., Gabriel D., Kunin W. E., Lamborn E., Meyer B., Nielsen A., Potts S. G., Roberts S. P. M., SÅuber V., Settele J., Steffan-Dewenter I., Stout J. C., Teder T., Tscheulin T., Vivarelli D., & Petanidou T. (2010): Effects of patch size and density on flower visitation and seed set of wild plants: a pan-European approach. – *J. Ecol.* 98: 188–196.
- Delmas C. E. L., Escaravage N., Cheptou P. O., Charrier O., Ruzafa S., Winterton P., & Pornon A. (2015): Relative impact of mate versus pollinator availability on pollen limitation and outcrossing rates in a mass-flowering species (N. Vereecken, Ed.). – *Plant Biol.* 17: 209–218.
- Erhardt A. & Baker I. (1990): Pollen amino acids—an additional diet for a nectar feeding butterfly? – *Plant Syst. Evol.* 169: 111–121.
- Eriksson O. (2000): Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. – *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9: 443–449.
- Eugene Jones C. & Buchmann S. L. (1974): Ultraviolet floral patterns as functional orientation cues in hymenopterous pollination systems. – *Anim. Behav.* 22: 481–485.
- Feinsinger P. (1987): Effects of plant species on each other's pollination: Is community structure influenced? – *Trends Ecol. Evol.* 2: 123–126.
- Feinsinger P., Murray K. G., Kinsman S., & Busby W. H. (1986): Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. – *Ecology* 67: 449–464.
- Feinsinger P. & Tiebout H. M. (1991): Competition among plants sharing hummingbird pollinators: laboratory experiments on a mechanism. – *Ecology* 72: 1946–1952.
- Feldman T. S., Morris W. F., & Wilson W. G. (2004): When can two plant species facilitate each other's pollination? – *Oikos* 105: 197–207.
- Fewell J. H. & Winston M. L. (1992): Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. – *Behav Ecol Sociobiol* 30: 387–393.
- Forsyth S. A. (2003): Density-dependent seed set in the Haleakala silversword: Evidence for an allee effect. – *Oecologia* 136: 551–557.
- Free J. B. (1968): Dandelion as a Competitor to Fruit Trees for Bee Visits. – *J. Appl. Ecol.* 5: 169–178.
- Gathmann A. & Tschardt T. (2002): Foraging ranges of solitary bees. – *J. Anim. Ecol.* 71: 757–764.
- 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. – *Ecol. Entomol.* 6: 245–262.
- 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 Biol.* 16: 843–847.
- Goulson D. (1994): A model to predict the influence of flower constancy on Interspecific Competition between insect Pollinated Plants. – *J. theor. Biol.* 168: 309–314.
- Goulson D. (2000): Are insects flower constant because they use search images to find flowers? – *Oikos* 88: 547–552.
- Goulson D. (2010): *Bumblebees: behaviour, ecology and conservation.* – Oxford University Press.

- Goulson D. & Wright N. P. (1998): Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). – *Behav. Ecol.* 9: 213–219.
- Groom M. J. (1998): Allee Effects Limit Population Viability of an Annual Plant. – *Am. Nat.* 151: 487–496.
- Gumbert A. (2000): Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): Innate preferences and generalization after learning. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 36–43.
- Haslett J. R. (1989): Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *Rhingia campestris* (Diptera: Syrphidae). – *Oecologia* 81: 361–363.
- Hegland S. J., Grytnes J. A., & Totland Ø. (2009): The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. – *Ecol. Res.* 24: 929–936.
- Hegland S. J. & Totland Ø. (2012): Interactions for pollinator visitation and their consequences for reproduction in a plant community. – *Acta Oecologica*.
- Heinrich B. (1979): Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. – *Oecologia* 40: 235–245.
- Herrera C. M. (1987): Components of Pollinator „Quality“: Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage. – *Oikos* 50: 79.
- Hikl A.-L. & Krenn H. W. (2011): Pollen Processing Behavior of Heliconius Butterflies: A Derived Grooming Behavior. – *J. Insect Sci.* 11: 1–13.
- Charlesworth D. & Charlesworth B. (1987): Inbreeding Depression and its Evolutionary Consequences. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 155: 1439–1447.
- Chittka L., Gumbert A., & Kunze J. (1997): Foraging dynamics of bumble bees: Correlates of movements within and between plant species. – *Behav. Ecol.* 8: 239–249.
- Chittka L. & Raine N. E. (2006): Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology.* 9: 428–435.
- Chittka L., Thomson J. D., & Waser N. M. (1999): Flower Constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution. – *Naturwissenschaften*.
- Ishihama F. & Washitani I. (2007): Behavior of queen bumblebee pollinators on *Primula sieboldii* (Primulaceae) in response to different patch sizes and spacing. – *Plant Species Biol.* 22: 167–174.
- Jennersten O. & Nilsson S. G. (1993): Insect flower visitation frequency and seed production in relation to patch size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). – *Oikos* 68: 283–292.
- Karron J. D., Thumser N. N., Tucker R., & Amy J. (1995): The influence of population density on outcrossing rates in *Mimulus ringens*. – *Genet. Soc. Gt. Britain* 75: 175–180.
- Klinkhamer P. G. L., Jong T. J. de, & Bruyn G.-J. de. (1989): Plant Size and Pollinator Visitation in *Cynoglossum Officinale*. – *Oikos* 54: 201.
- Knudsen J. T. & Tollsten L. (1993): Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in Ino- pollinated taxa. – *Bot. J. Linn. Society* 3: 263–284.
- Kodric-Brown A. & Brown J. H. (1979): Competition between distantly related taxa in the evolution of plants and pollinators. – *Am. Zool.*
- Kremen C., Williams N. M., Aizen M. A., Gemmill-Herren B., LeBuhn G., Minckley R., Packer L., Potts S. G., Roulston T., Steffan-Dewenter I., Vázquez D. P., Winfree R., Adams L., Crone E. E., Greenleaf S. S., Keitt T. H., Klein A.-M., Regetz J., & Ricketts T. H. (2007): Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. – *Ecol. Lett.* 10: 299–314.
- Kunin W. E. (1993): Sex and the Single Mustard : Population Density and Pollinator Behavior Effects on Seed-set. 74: 2145–2160.
- Kunin W. E. (1997): Population Size and Density Effects in Pollination: Pollinator Foraging and Plant Reproductive Success in Experimental Arrays of Brassica Kaber. – *Source J. Ecol. J. Ecol. J. Ecol.* 85: 225–234.

- Kunze J. & Gumbert A. (2001): The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. – *Behav. Ecol.* 12: 447–456.
- Kwak M. M., Velterop O., & Andel J. van. (1998): Pollen and gene flow in fragmented habitats. – *Appl. Veg. Sci.* 1: 37–54.
- Lamont B. B., Klinkhamer P. G. L., & Witkowski E. T. F. (1993): Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. – *Oecologia* 94: 446–450.
- Larson B. M. H. & Barrett S. C. H. (2000): A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. – *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 503–520.
- Larsson M. (2005): Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). – *Oecologia* 146: 394–403.
- Leimu R., Mutikainen P., Koricheva J., & Fischer M. (2006): How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*. 94: 942–952.
- Levin D. A. (1981): Dispersal versus gene flow in plants. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 233–253.
- Levin D. A. & Berube D. E. (1972): Phlox and *Colias* : The efficiency of a pollination system. – *Soc. Study Evol.* 26: 242–250.
- Lewis A. C. (1986): Memory Constraints and Flower Choice in *Pieris rapae*. – *Science* 232: 863–865.
- Liao W.-J. & Harder L. D. (2014): Consequences of Multiple Inflorescences and Clonality for Pollinator Behavior and Plant Mating. – *Am. Nat.* 184: 580–592.
- Lunau K. & Maier E. J. (1995): Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology A*. 177: 1–19.
- Lunau K. & Wacht S. (1994): Optical releasers of the innate proboscis extension in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). – *J. Comp. Physiol. A* 174: 575–579.
- Macior L. W. (1971): Co-Evolution of Plants and Animals. Systematic Insights from Plant-Insect Interactions. – *Taxon* 20: 17.
- McCall A. C. & Irwin R. E. (2006): Florivory: the intersection of pollination and herbivory. – *Ecol. Lett.* 9: 1351–1365.
- Menges E. S. (1991): Seed Germination Percentage Increases with Population Size in a Fragmented Prairie Species. – *Conserv. Biol.* 5: 158–164.
- Menges E. S. (1992): Stochastic modeling of extinction in plant populations. In *Conservation Biology*, s. 253–275. – Springer US, Boston, MA.
- Moeller D. A. (2004): Facilitative interactions among plants via shared pollinators. – *Ecology* 85: 3289–3301.
- Morgan J. W. (1999): Effects of Population Size on Seed Production and Germinability in an Endangered, Fragmented Grassland Plant. – *Conserv. Biol.* 13: 266–273.
- Morgan M. T., Wilson W. G., & Knight T. M. (2005): Plant Population Dynamics, Pollinator Foraging, and the Selection of Self-Fertilization. – *Am. Nat.* 166: 169–183.
- Motten A. F., Campbell D. R., Alexander D. E., & Miller H. L. (1981): Pollination Effectiveness of Specialist and Generalist Visitors to a North Carolina Population of *Claytonia virginica*. – *Ecology* 62: 1278–1287.
- Muchhala N., Brown Z., Armbruster W. S., & Potts M. D. (2010): Competition Drives Specialization in Pollination Systems through Costs to Male Fitness. – *Am. Nat.* 176: 732–743.
- Müller A., Diener S., Schnyder S., Stutz K., Sedivy C., & Dorn S. (2006): Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. – *Biol. Conserv.* 130: 604–615.
- Mustajärvi K., Siikamäki P., Rytönen S., & Lammi A. (2001): Consequences of plant population size and density for plant – pollinator interactions and plant performance. – *J. Ecol.*
- Ohashi K. & Thomson J. D. (2009): Trapline foraging by pollinators: Its ontogeny, economics and possible consequences for plants. – *Ann. Bot.* 103: 1365–1378.

- Olesen J. M. & Warncke E. (1989): Temporal changes in pollen flow and neighbourhood structure in a population of *Saxifraga hirculus* L. – *Oecologia* 79: 205–211.
- Ollerton J., Winfree R., & Tarrant S. (2011): How many flowering plants are pollinated by animals? – *Oikos* 120: 321–326.
- Ômura H. & Honda K. (2005): Priority of color over scent during flower visitation by adult *Vanessa indica* butterflies. – *Oecologia* 142: 588–596.
- Oostermeijer J. G. B., H. L. S., Křenová Z. V, & Nijss H. C. M. Den. (1998): Society for Conservation Biology Society for Conservation Biology. – *Conserv. Biol.* 15: 1061–1075.
- Orford K. A., Vaughan I. P., & Memmott J. (2015): The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. – *Proceedings. Biol. Sci.* 282: 20142934.
- Otterstatter M. C., Gegeer R. J., Colla S. R., & Thomson J. D. (2005): Effects of parasitic mites and protozoa on the flower constancy and foraging rate of bumble bees. – *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58: 383–389.
- Pohl N. B., Wyk J. Van, & Campbell D. R. (2011): Butterflies show flower colour preferences but not constancy in foraging at four plant species. – *Ecol. Entomol.* 36: 290–300.
- Pyke G. H. & Cartar R. V. (1992): The flight directionality of bumblebees: do they remember where they came from? – *OIKOS*.
- Rademaker M. C. J., Jong T. J. de, & Klinkhamer P. G. L. (1997): Pollen dynamics of bumble-bee visitation on *Echium vulgare*. – *Funct. Ecol.* 11: 554–563.
- 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. – *Divers. Distrib.* 17: 519–529.
- Rader R., Howlett B. G., Cunningham S. A., Westcott D. A., Newstrom-Lloyd L. E., Walker M. K., Teulon D. A. J., & Edwards W. (2009): Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. – *J. Appl. Ecol.* 46: 1080–1087.
- Raine N. E. & Chittka L. (2005): Comparison of flower constancy and foraging performance in three bumblebee species (Hymenoptera : Apidae : *Bombus*). *Entomologia Generalis*. 28: 81–89.
- Raine N. E. & Chittka L. (2007): Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera : Apidae : *Bombus*). – *Entomol. Gen.* 29: 179–199.
- Ranta E. & Lundberg H. (1980): Resource partitioning in bumblebees the significance of differences in proboscis length. – *Oikos* 35: 298.
- Rasheed S. & Harder L. (1997): Economic motivation for plant species preferences of pollen-collecting bumble bees. – *Ecol. Entomol.*
- Riffell J. A., Alarcón R., Abrell L., Davidowitz G., Bronstein J. L., & Hildebrand J. G. (2008): Behavioral consequences of innate preferences and olfactory learning in hawkmoth-flower interactions. – *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105: 3404–3409.
- Rossum F. van. (2010): Reproductive success and pollen dispersal in urban populations of an insect-pollinated hay-meadow herb. – *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12: 21–29.
- Seymour R. S. & Schultze-Motel P. (1997): Heat-producing flowers. – *Endeavour* 21: 125–129.
- Schaal B. A. (1980): Measurement of gene flow in *Lupinus texensis*. – *Nature* 284: 450–451.
- Schmitt J. (1983): Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. – *Oecologia* 60: 97–102.
- Schuett E. M. & Vamosi J. C. (2010): Phylogenetic community context influences pollen delivery to *Allium cernuum*. – *Evol. Biol.* 37: 19–28.
- Sih A. & Baltus M.-S. (1987): Patch Size, Pollinator Behavior, and Pollinator Limitation in Catnip. – *Ecology* 68: 1679–1690.
- Silvertown J. W. & Charlesworth D. (2001): *Introduction to Plant Population Biology*. – Blackwell Science.
- Simpson B. B. & Neff J. L. (1981): Floral Rewards: Alternatives to Pollen and Nectar. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 301.
- Spaethe J., Tautz J., & Chittka L. (2001): Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. – *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 3898–3903.

- Stang M., Klinkhamer P. G. L., & Meijden E. Van Der. (2007): Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: A matter of morphology or abundance? – *Oecologia* 151: 442–453.
- Sutherland J. P., Sullivan M. S., & Poppy G. M. (1999): The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly, *Episyrphus balteatus*. – *Entomol. Exp. Appl.* 93: 157–164.
- Thomson J. D. (1981): Spatial and Temporal Components of Resource Assessment by Flower-Feeding Insects. – *J. Anim. Ecol.* 50: 49.
- Thomson J. D. (1982): Patterns of visitation by animal pollinators. – *Oikos* 39: 241–250.
- Thomson J. D. (1986): Pollen Transport and Deposition by Bumble Bees in *Erythronium*: Influences of Floral Nectar and Bee Grooming Published by : British Ecological Society Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2260258> REFERENCES Linked references are available on JST. – *J. Ecol.* 74: 329–341.
- Troje N. (1993): Spectral Categories in the Learning-Behavior of Blowflies. – *Zeitschrift Fur Naturforsch. C- a J. Biosci.* 48: 96–104.
- Tsukahara Y. & Horridge G. A. (1977): Visual pigment spectra from sensitivity measurements after chromatic adaptation of single dronefly retinula cells. – *J. Comp. Physiol.* 114: 233–251.
- Vallejo-Marín M., Dorken M. E., & Barrett S. C. H. (2010): The Ecological and Evolutionary Consequences of Clonality for Plant Mating. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 193–213.
- Wagner J., Lechleitner M., & Hosp D. (2016): Pollen limitation is not the rule in nival plants: A study from the European Central Alps. – *Am. J. Bot.* 103: 375–387.
- Wang Y., Wang Q. F., Guo Y. H., & Barrett S. C. H. (2005): Reproductive consequences of interactions between clonal growth and sexual reproduction in *Nymphoides peltata*: A distylous aquatic plant. – *New Phytol.* 165: 329–336.
- Waser N. M. (1982): A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. – *Oecologia* 55: 251–257.
- Waser N. M. (1986): Flower Constancy: Definition, Cause, and Measurement. – *Am. Nat.* 127: 593–603.
- Waser N. M. & Fugate M. L. (1986): Pollen predence and stigma closure: a mechanism of competition for pollination between *Delphinium nelsonii* and *Ipomopsis aggregata*. – *Oecologia* 70: 573–577.
- Waser N. M. & Price M. V. (1982): A Comparison of Pollen and Fluorescent Dye Carry-Over by Natural Pollinators of *Ipomopsis Aggregata* (Polemoniaceae). – *Ecology* 63: 1168–1172.
- Weiss M. R. & Papaj D. R. (2003): Colour learning in two behavioural contexts: how much can a butterfly keep in mind? – *Anim. Behav.*
- Westphal C., Steffan-Dewenter I., & Tschardt T. (2006): Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: Possible implications for coexistence. – *Oecologia* 149: 289–300.
- Wolf S. & Moritz R. F. A. (2008): Foraging distance in *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae)\*. – *Apidologie*.
- Wratten S. D., Bowie M. H., Hickman J. M., Evans A. M., Sedcole J. R., & Tylianakis J. M. (2003): Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. – *Oecologia* 134: 605–611.
- Zurbuchen A., Landert L., Klaiber J., Müller A., Hein S., & Dorn S. (2010): Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. – *Biol. Conserv.* 143: 669–676.