

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Jan Pinc**

Vztahy mezi rostlinami a opylovači v extrémních a izolovaných ekosystémech  
Plant-pollinator relationships in isolated ecosystems and ecosystems with extreme  
fluctuations in climatic conditions

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: Mgr. Blanka Vlasáková, Ph.D.

Praha, 2013

**Poděkování:**

Chtěl bych poděkovat především své školitelce Blance Vlasákové za obrovskou ochotu, a nápady a připomínky jak tuto práci vylepšit. Dále bych chtěl poděkovat svým spolužákům a kamarádům, kteří mi během psaní byli velkou psychickou podporou.

**Prohlášení:**

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

V Praze, 17.5.2013

Podpis:

**Abstrakt:** Organismy žijící v extrémních a izolovaných ekosystémech jsou, díky poměrně rychle probíhající diverzifikaci a silnému selekčnímu tlaku, často specificky adaptovány na zdejší abiotické podmínky a jejich mutualistické vztahy jsou velmi často poměrně neobvyklé a ojedinělé. Rostliny zde rostou v populacích s omezeným počtem jedinců a jsou vystaveny silnému selekčnímu tlaku pro vznik outcrossingu, aby minimalizovali ztrátu genetické variability během inbreedingu, ke kterému v malých populacích často dochází. Maximalizace outcrossingu většinou probíhá nejrůznějšími modifikacemi opylovacích systémů, které jsou komplikovány nedostatečným počtem potencionálních opylovačů a jejich nepravidelným výskytem. Cílem této práce je shrnout typické vlastnosti opylovacích systémů v extrémních a izolovaných ekosystémech a objasnit podmínky, které vedly k jejich vzniku.

**Abstract:** In extreme and isolated ecosystems, organisms are often specifically adapted to local abiotic conditions due to relatively fast-moving diversification and strong selection pressure. Their mutualistic relationships are very often quite unusual and unique. Plants grow in populations with a limited number of individuals. They are exposed to strong selection pressure for outcrossing to minimize the loss of genetic variability due to inbreeding, which is common in small populations. Maximizing outcrossing usually results in various modifications of pollination systems. These modifications are affected by the insufficient number of potential pollinators and by their irregular occurrence. The aim of this paper is to summarize the typical features of pollination systems in extreme and isolated ecosystems and to clarify the conditions that led to their creation.

**Klíčová slova:** Opylování, vztahy rostlin a jejich opylovačů, reprodukční systémy, ostrovní biogeografie, environmentální podmínky, květní znaky, generalizace, specializace, květní morfologie

**Key words:** Pollination, plant-pollinator relationship, mating systems, island biogeography, environmental conditions, floral trait, generalization, specialization, floral morphology

## Obsah

|         |   |    |
|---------|---|----|
| 1       | Úvod .....  | 1  |
| 2       | Charakteristika extrémních a izolovaných ekosystémů .....                               | 2  |
| 2.1     | Extrémní ekosystémy.....  | 2  |
| 2.2     | Izolované ekosystémy.....   | 3  |
| 2.3     | Extrémní a zároveň izolované ekosystémy.....  | 6  |
| 2.3.1   | Příklady extrémních a zároveň izolovaných ekosystémů.....                               | 6  |
| 2.3.2   | Inselbergy .....  | 7  |
| 3       | Opylování a speciace .....  | 9  |
| 4       | Opylování v izolovaných a extrémních ekosystémech.....                                  | 10 |
| 4.1     | Obecná charakteristika opylovacích systémů v extrémních a izolovaných ekosystémech..... | 10 |
| 4.2     | Typické způsoby opylení v extrémních a izolovaných ekosystémech.....                    | 13 |
| 4.2.1   | Entomogamie .....   | 14 |
| 4.2.2   | Ornitogamie a chiropterogamie.....  | 14 |
| 4.2.3   | Anemogamie .....  | 15 |
| 4.3     | Generalizace vs. specializace .....   | 16 |
| 4.3.1   | Generalizace .....  | 16 |
| 4.3.2   | Specializace .....  | 16 |
| 4.3.3   | Generalizace vs. specializace v extrémních izolovaných ekosystémech.....                | 17 |
| 4.4     | Příklady opylovacích systémů z extrémních a izolovaných ekosystémů.....                 | 18 |
| 4.4.1   | Ještěři na oceánských ostrovech.....  | 18 |
| 4.4.1.1 | Gekoni na Novém Zélandu.....  | 18 |
| 4.4.1.2 | Ještěrky ve Středozeří .....  | 19 |
| 4.4.2   | Cvrčci a orchideje na Mauritiu a Réunionu .....   | 20 |
| 4.4.3   | Opylování šváby .....   | 21 |
| 4.4.4   | Mravenci jako opylovači na skalních výchozech v USA.....                                | 22 |
| 4.4.5   | <i>Chamaegigas intrepidus</i> na inselbergu v centrální Namibii.....                    | 23 |
| 5       | Zranitelnost extrémních a izolovaných ekosystémů .....                                  | 24 |
| 6       | Závěr.....  | 25 |
| 7       | Seznam citované literatury .....  | 27 |

# 1 Úvod

Mutualistické vztahy, které vznikají v extrémních a izolovaných ekosystémech, jsou často poměrně neobvyklé a jedinečné, protože zdejší abiotické podmínky vytvářejí silný selekční tlak a izolace ekosystému omezuje genový tok, a tím silně podporuje diverzifikaci populací místních rostlin i živočichů a také jejich mutualistických vztahů, včetně opylování (Salomon 2001).

Extrémní ekosystémy jsou charakterizovány přítomností nějakého abiotického stresoru a jsou typické menší produktivitou, menší druhovou diverzitou a specifickými adaptacemi, které usnadňují život a reprodukci místním organismům (Porembski, Szarzynski et al. 1996; Townsend, Begon et al. 2009). Opylovací systémy jsou v těchto ekosystémech omezeny malým množstvím potencionálních opylovačů a velkou nepravidelností jejich výskytu (Bawa 1990; Biedinger, Porembski et al. 2000).

Izolované ekosystémy můžeme rozdělit podle jejich vzniku a historie, kontrastu místních a okolních podmínek a době, která uplynula od vzniku izolace. Druhová diverzita v izolovaných ekosystémech, je omezená na ty druhy, které se sem byly schopné rozšířit z jiného fragmentu nebo ostrovu, okolního ekosystému, anebo relikty předchozího rozšíření (Watson 2002). Od vzniku izolace dochází v izolovaných ekosystémech k nové kolonizaci a všechny zdejší organizmy jsou pod silným selekčním tlakem, což může způsobit až extinkci (MacArthur and Wilson 1963). Navíc zde poměrně rychle probíhá diverzifikace místních druhů organismů, díky které mohou vznikat nové druhy a mutualistické vztahy (Salomon 2001).

O opylování v extrémních a zároveň izolovaných ekosystémech zatím není příliš mnoho informací. Tyto ekosystémy kombinují vlastnosti předchozích dvou ekosystémů. Typické příklady extrémních a zároveň izolovaných ekosystémů jsou vrcholky hor a skalní výchozy, mezi které patří například inselbergy (Watson 2002; Porembski 2007).

Cílem této práce je shrnout typické vlastnosti opylovacích systémů v extrémních a izolovaných ekosystémech a objasnit podmínky, které vedly k jejich vzniku.

## 2 Charakteristika extrémních a izolovaných ekosystémů

### 2.1 Extrémní ekosystémy

Označení extrémní ekosystém je velmi variabilní a závisí na vlastnostech konkrétních organismů. Pro každý organismus tedy pojem extrémní podmínky znamená něco jiného. Obecně lze extrémní ekosystémy charakterizovat přítomností nějakého abiotického stresoru. Mezi nejčastější stresory patří velmi vysoká nebo nízká teplota, velmi vysoká nebo nízká vlhkost, nedostatek živin, vysoké nebo nízké pH, salinita anebo také různé disturbance. Tyto nepříznivé podmínky vytvářejí silný selekční tlak a organismy schopné tolerovat tyto podmínky často disponují specifickými adaptacemi, které organismům v ostatních ekosystémech chybí (Odum 1985; Townsend, Begon et al. 2009). Extrémní ekosystémy jsou obvykle mnohem méně produktivní a mají mnohem nižší druhovou diverzitu než běžné ekosystémy (Porembski, Szarzynski et al. 1996).

Extrémní ekosystémy jsou tedy charakterizovány přítomností abiotického stresoru, ale nejsou omezeny svojí rozlohou (Odum 1985). Příklady typických extrémních ekosystémů jsou například pouště, polární oblasti nebo vysokohorské oblasti. Extrémní ekosystémy tak zabírají podstatnou část naší planety.

Poměrně častý jev, ke kterému dochází v extrémních ekosystémech, je geografická partenogeneze. Geografická partenogeneze (Haag and Ebert 2004) je děj, při kterém nepohlavně se množící organismy jsou běžnější v extrémních ekosystémech. Častým způsobem asexuálního množení u rostlin při geografické partenogenezi je apomixie<sup>1</sup>. Asexuálně se množící rostliny jsou schopné velmi rychlého šíření a kolonizace nových ekosystémů, a nejsou při tom závislé na opylovačích, kterých bývá v extrémních ekosystémech nedostatek (Hörandl 2006). Na druhou stranu, v nepohlavně se množících populacích je genetická variabilita minimální, a téměř tak nedochází k selekci a možné adaptaci rostlin na okolní podmínky (Stuessy, Jakubowsky et al. 2006). Minimální schopnost adaptace vede k minimální odpovědi na kompetici, herbivorii, výskyt patogenu, parazita nebo změnu ekologických podmínek, proto jsou populace nepohlavně se množících rostlin z dlouhodobého hlediska velmi nestálé a vyskytují se převážně v extrémních ekosystémech, kde jsou biologické interakce s ostatními organismy minimální (Glesener and Tilman 1978).

---

<sup>1</sup> Apomixie neboli produkce semen bez opylení, takto vzniklá semena jsou geneticky identická s mateřským jedincem

## 2.2 Izolované ekosystémy

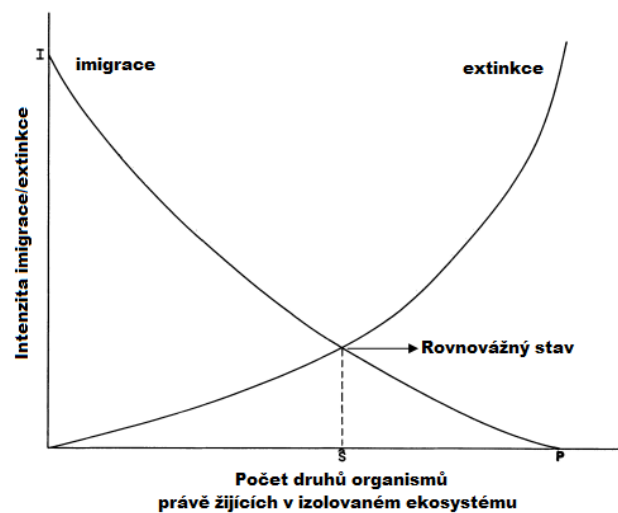
Izolované ekosystémy jsou charakterizovány jako ekosystémy, které jsou obklopeny odlišným prostředím (Diamond 1975). Od publikování Rovnovážné teorie ostrovní biogeografie (MacArthur and Wilson 1963), je často jakýkoliv izolovaný ekosystém považován za ostrov (Ricketts 2001).

Watson (2002) rozdělil izolované ekosystémy na dva typy, podle jejich původu. Jako ostrovy Watson (2002) označil izolované oblasti, které nebyly nikdy spojené s dalšími oblastmi a jejich fauna a flora se skládá pouze z organismů, které se sem rozšířili odjinud. Typické příklady ostrovů jsou tedy například oceánské ostrovy, které vznikly de novo, jeskyně, termální prameny, inselbergy nebo některé horské louky (Porembski 2007). Jako fragmenty označil oblasti, které během své historie byly spojené s dalšími oblastmi a organismy se zde vyskytují buďto jako relikty svého dřívějšího rozšíření, anebo se sem rozšířili až po vzniku izolace (Watson 2002). Mezi fragmenty patří například ostrovy, které byly spojené pevninskými mosty s jinými oblastmi, přehrady, kontinenty nebo různé antropogenní fragmenty jako jsou například fragmenty krajiny obklopené obdělávanou půdou nebo parky (Quinn and Harrison 1988; Watson 2002). K vznikům těchto fragmentů docházelo často v průběhu dob ledových a meziledových, v pozdním pleistocénu, kdy vznikaly a zanikaly pevninské mosty s oceánskými ostrovy, alpská vegetace se rozšiřovala a ustupovala podél fluktuujícího pevninského ledovce, a tropické deštné lesy ustupovaly rozšiřujícím se savanám a naopak (Simberloff 1974; Diamond 1975).

Další důležitá vlastnost izolovaných ekosystémů je kontrast mezi prostředím izolovaného ekosystému a prostředím, které izolovaný ekosystém obklopuje (Watson 2002). Se snižujícím se kontrastem obou prostředí se zvětšuje tzv. edge effect. Edge effect způsobuje průchod energie, živin, i biologických interakcí, jako je herbivorie, predace, mutualismus, mezi dvěma ekosystémy (Murcia 1995). Edge effect může zvyšovat diverzitu místních organismů, protože do izolovaného ekosystému mohou vnikat a přežívat i organismy z okolního ekosystému. Ale zároveň se zvětšujícím se edge effectem dochází k poklesu počtů původních druhů organismů, díky změně abiotických i biotických podmínek a pronikání druhů ze sousedícího ekosystému. Stejný efekt může mít zmenšování izolovaného ekosystému, kdy se díky edge effectu zmenšuje plocha původního ekosystému

neovlivněná edge effectem. Tento jev se nazývá geometrický efekt (Bender, Contreras et al. 1998)

Posledním kritériem silně ovlivňující druhovou diverzitu izolovaného ekosystému je čas (Watson 2002), protože podle Rovnovážné teorie ostrovní biogeografie (MacArthur and Wilson 1963) dochází neustále ke kolonizaci izolovaného ekosystému novými druhy a zároveň dochází k extinkci místních organismů (viz Obr. 1), nezávisle na tom, jakého je izolovaný systém původu.

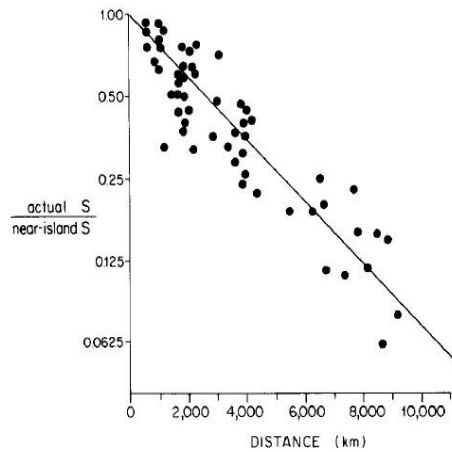


**Obrázek 1:** Model Rovnovážné teorie ostrovní biogeografie pro izolovaný ekosystém. Převzato a upraveno z MacArthur and Wilson (1963).

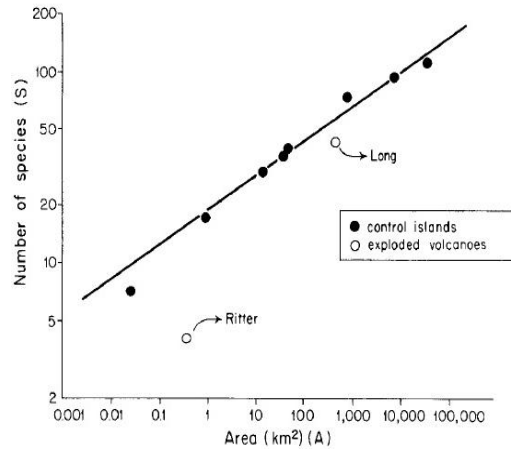
Organismy se v izolovaných ekosystémech vyskytují buďto jako relikty předchozího rozšíření, jako kolonisté, co byly schopni disperze na dlouhou vzdálenost anebo jako kolonisté z prostředí, které obklopuje izolovaný ekosystém (Watson 2002).

Druhová diverzita a velikost populací zde žijících organismů je obecně menší než v ostatních ekosystémech a závisí na rozloze a intenzitě izolace. S rostoucí izolací klesá druhová diverzita (Obr. 2) a počet jedinců, zatímco s rostoucí rozlohou druhová diverzita a počet jedinců žijících v ekosystému roste (Obr. 3) (MacArthur and Wilson 1963). V izolovaných ekosystémech jsou také redukováni anebo chybí velcí predátoři a býložravci (Simberloff 1974).





**Obrázek 2:** Závislost druhové diverzity na izolaci izolovaného ekosystému na příkladu oceánských ostrovů. Převzato a upraveno dle Diamond (1975).



**Obrázek 3:** Závislost druhové diverzity na rozloze izolovaného ekosystému na příkladu oceánských ostrovů. Převzato a upraveno dle Diamond (1975).

Organismy v izolovaných ekosystémech jsou vystaveny nepříznivým ekologickým podmínkám, například silné kompetici a izolaci, která zhoršuje možnost migrace. Tyto podmínky, které mohou vést až k extinkci místních organismů, působí na organismy silným selekčním tlakem (Cody and McC 1996). Organismy se v izolovaných ekosystémech vyskytují většinou v poměrně malých populacích, v kterých, díky omezenému genovému toku, dochází velmi často ke genetickému driftu, který v kombinaci se silným selekčním tlakem nebo koevolucí s dalším druhem organismu může způsobit speciaci, a to v poměrně krátké době (Salomon 2001). Díky rychlé speciaci zdejších organismů se v ostrovních ekosystémech poměrně často vyskytují endemické nebo poměrně obskurní druhy organismů. Jedna z nejvýraznějších bizarních vlastností je ostrovní gigantismus (Böhle, Hilger et al. 1996) nebo naopak nanismus (Pregill 1986). Nedochozí pouze ke speciaci jednotlivých druhů, ale u celých skupin organismů probíhá koevoluce a vznikají nejrůznější mezidruhové vztahy, které mohou být stejně ojedinělé a bizarní (Simberloff 1974; Carlquist 2009).

## **2.3 Extrémní a zároveň izolované ekosystémy**

Extrémní a zároveň izolované ekosystémy jsou ekosystémy, které vykazují vysoký stupeň izolace a zároveň přítomnost nějakého abiotického stresoru. Vlastnosti zdejších ekosystémů a druhová skladba zdejších organismů závisí na původu a minulosti extrémních a zároveň izolovaných ekosystémů, které v minulosti byly buď součástí jednoho geografického celku, nebo vznikly de novo, na kontrastu prostředí extrémního a zároveň izolovaného ekosystému a prostředí, které ho obklopuje, a na jejich stáří od začátku izolace (Watson 2002).

Zde žijící organismy se zde vyskytují buď jako relikty svého původního rozšíření, jako kolonisté z dalšího fragmentu, nebo ostrovu, anebo jako kolonisté z oblasti obklopující extrémní a izolovaný ekosystém (Watson 2002). Tyto organismy mají často specifické adaptace na zdejší, ne příliš příznivé, abiotické podmínky (Porembski 2007). Právě zdejší abiotické podmínky spolu s velkou mírou izolace, působí na zdejší organismy velkým selekčním tlakem a způsobují intenzivní diverzifikaci místních populací organismů, která může vést až ke speciaci (Diamond 1975; Porembski 2007).

### **2.3.1 Příklady extrémních a zároveň izolovaných ekosystémů**

Mezi extrémní ekosystémy, které jsou charakteristické velkým stupněm izolace, patří například různé vysokohorské nebo skalní ekosystémy (Watson 2002; Porembski 2007). Typické extrémní a zároveň izolované ekosystémy jsou i jeskyně a termální prameny, které vznikají de novo a kontrast jejich ekologických podmínek a ekologických podmínek okolního ekosystému je vysoký. V jeskyních ani v termálních pramenech však nerostou žádné rostliny, a vzhledem k tomu, že se tato práce má zabývat vztahem rostlin a opylovačů, tak se o těchto ekosystémech již nebudu dále zmiňovat. (Watson 2002).

Vysokohorské ekosystémy jsou charakteristické abiotickými stresy spojené s vysokou nadmořskou výškou, jako je krátká vegetační sezóna, nízké zimní teploty a poměrně velké sucho. Tyto extrémní podmínky částečně izolují pohoří od ostatní krajiny, a proto se zde poměrně často vyskytují reliktní a endemické druhy rostlin (García and Zamora 2003). Vysokohorské ekosystémy zpravidla nemají velký kontrast mezi svými ekologickými podmínkami a okolními ekologickými podmínkami, a nevznikají de novo, ale fragmentací původního ekosystému (Watson 2002). K těmto fragmentacím docházelo zejména během

dob ledových a meziledových v pozdním pleistocénu, kdy ekosystémy fluktovali podél rozšiřujícího se a ustupujícího pevninského ledovce (García and Zamora 2003).

Dalším příkladem extrémních a zároveň izolovaných ekosystémů jsou nejrůznější skalní ekosystémy, jako jsou například různé vápencové skalní výchozy, které jsou velmi specifické svojí flórou (Pérez-García and Meave 2005), inselbergů (Porembski 2007) a tepui (Huber 1988). Tyto skalní ekosystémy jsou většinou velmi staré, kontrast jejich ekologických podmínek s okolními ekologickými podmínkami není příliš velký, a s výjimkou inselbergů, vznikají zpravidla fragmentací původního ekosystému (Watson 2002).

### **2.3.2 Inselberg**

Inselberg jsou podle Watsona (2002) ostrovy, protože na rozdíl od většiny ostatních skalních ekosystémů vznikly de novo a ne fragmentací původní oblasti. Inselberg jsou monolitické izolované skalní výchozy tvořené tvrdým, těžko erodujícím materiálem, jako je například žula nebo rula. Mají různou rozlohu a dosahují výšky od desítek metrů po několik stovek metrů a jsou velmi staré (Bremer and Sander 2000). Povrch tropických inselbergů má většinou tmavou barvu, což je způsobeno epiliticky rostoucími mikrobiálními krustami, které jsou tvořeny převážně sinicemi (Obr. 4). Sinice jsou v temperátních oblastech nahrazeny lišejníky, díky kterým mají tyto inselberg světlou barvu (Porembski, Becker et al. 2000).

Inselberg jsou typickým příkladem extrémních a zároveň izolovaných ekosystémů. Pro inselberg jsou charakteristické poměrně extrémní abiotické podmínky, jako je maximální ozáření, extrémní teplota, a její obrovské výkyvy mezi dnem a nocí, nedostatek vody, nízká vzdušná vlhkost, vysoký odpar, nedostatek živin a silná eroze. Nedostatek živin a silnou erozi způsobují zejména dešťové srážky, které jsou velmi intenzivní zejména v tropických oblastech (Bremer and Sander 2000; Szarzynski 2000; Porembski 2007).

Místní ekosystém se svými abiotickými podmínkami velmi liší od okolního ekosystému a tento rozdíl abiotických podmínek působí jako poměrně efektivní izolační bariéra. I přes tuto izolační bariéru inselberg nejsou tak dobře izolované jako oceánské ostrovy (Porembski 2007).

Pro inselberg je typická mozaikovitá vegetace a většina rostlin není schopna růst na holé skále a na inselberzích osidlují kanály a prohlubně vzniklé erozí způsobnou dešťovými

srážkami a ostatní nerovnosti vzniklé erozí (Porembski, Becker et al. 2000). Vysoce specifické extrémní podmínky, velké stáří a poměrně velká stabilita zdejšího ekosystému způsobují, že je zdejší vegetace vysoce adaptovaná a vyskytuje se ve specifických vegetačních typech nebo životních formách (Bremer and Sander 2000; Szarzynski 2000). Inselbergy jsou svými abiotické podmínky natolik specifické, že se tyto typické vegetační typy a životní formy vyskytují konvergentně na inselberzích po celém světě (Porembski, Seine et al. 1997). V nerovnostech povrchu inselbergu rostou kaulescentní keře (Apocynaceae, Euphorbiaceae, Crassulaceae Clusiaceae), ty jsou obklopeny polštářovitými porosty jednoděložných rostlin (Poaceae, Cyperaceae, Bromeliaceae) a na holé skále, v epilittické vrstvě sinic, a v ostatních neosídlených místech rostou sezónně efemérní rostliny (Biedinger, Porembski et al. 2000; Porembski 2007). Na inselberzích se celosvětově vyskytují specifické životní formy rostlin, jako jsou masožravé a vyšší poikilohydrické rostliny, které se vysoce adaptovali na nedostatek vody a živin (Barthlott and Porembski 2000).



**Obrázek 4:** Žulový inselberg ve Francouzské Guyaně. © Jan Pinc.

### 3 Opylování a speciace

Speciace rostlinných druhů může být způsobena několika biotickými i abiotickými událostmi. Důležitá událost při diverzifikaci a následné speciaci populací, je reprodukční izolace (Salomon 2001; Rieseberg and Willis 2007). Úplná geografická izolace je extrémně vzácná, ve většině případů občas dochází k migraci nových jedinců. Redukce migrace a omezení genového toku však vede k akumulaci genetických rozdílů mezi populacemi, což následně vede k redukci genového toku mezi populacemi. Většina rostlinných druhů má několikanásobné reprodukční bariéry. Reprodukční bariéry můžeme rozdělit na časně a pozdní (Rieseberg and Willis 2007).

K časným reprodukčním bariérám dochází před opylením květu anebo před oplozením zralého vajíčka. Časně reprodukční bariéry efektivněji izolují populace rostlin než pozdní reprodukční bariéry (Ramsey, Bradshaw et al. 2003). Reprodukční bariéry, ke kterým dochází před opylením květu, obecně zamezují mezidruhovému přenosu pylových zrn (Rieseberg and Willis 2007). Tyto reprodukční bariéry mohou být například bariéry ekogeografické (Ramsey, Bradshaw et al. 2003), etologické (Mant, Peakall et al. 2005), mechanické (Harder and Barrett 1993; Herrera 1993) a časové (Schemske and Horvitz 1989). Bariéry způsobené opylovačem zprostředkovanou izolací květu (Kephart and Theiss 2004), jsou spojovány se speciací rostlinného druhu. Reprodukční bariéry, ke kterým dochází před oplozením, jsou bariéry založené na nekompatibilitě gamet 2 různých druhů (Rieseberg and Willis 2007).

Pozdní reprodukční bariéry jsou založené na sterilitě, snížené životnosti nebo snížené možnosti reprodukce hybridních jedinců (Yasumoto and Yahara 2006).

Ekologické interakce mezi rostlinami a jejich opylovači jsou jedním z hlavních faktorů ovlivňující koevoluci rostlinných vlastností, zejména květní morfologii a morfologii a etologii jejich opylovačů (Kiestler, Lande et al. 1984). Koevoluce rostlin a jejich opylovačů je pravděpodobně důvodem obrovské diverzity krytosemenných rostlin a hmyzu (Eriksson and Bremer 1992). Mnoho faktorů limituje koevoluci rostlin a jejich opylovačů. Mezi hlavní limitující faktory patří schopnost samoopylení, omezení rostlinných zdrojů vedoucí k redukci produkce semen nebo zvýšení diverzity opylovačů (Kiestler, Lande et al. 1984).

## 4 Opylování v izolovaných a extrémních ekosystémech

### 4.1 Obecná charakteristika opylovacích systémů v extrémních a izolovaných ekosystémech

O opylování v extrémních a zároveň izolovaných ekosystémech zatím není příliš informací. Tyto ekosystémy kombinují vlastnosti izolovaných a zároveň extrémních ekosystémů, takže vykazují velký stupeň izolace. Vlastnosti opylovacích systémů závisí stejně na původu a historii extrémního a izolovaného ekosystému, a času od jeho vzniku (Watson 2002).

Opylovací systémy v izolovaných ekosystémech, jsou ovlivněny vlastnostmi, které rostlinám umožnili úspěšnou kolonizaci izolovaného ekosystému a přežití v omezeném množství jedinců v populaci. Izolované ekosystémy jsou často osidlovány rostlinami, které se mohou rozmnožovat pomocí samoopylení. Tyto rostliny mají velkou výhodu při kolonizaci izolovaných stanovišť, protože jeden jedinec je schopen založit sexuálně se množící populaci (Baker 1955; Barrett 1996). Ale výhradně autogamická populace rostlin brzy podlehne inbreedingu, což povede k snížení genetické variability a následnému snížení fitness populace (Morgan and Wilson 2005). Možnost, jak se rostliny mohou vyhnout upadnutí do inbrední deprese, je vyvinutí opylovacího systému schopného opylování mezi různými jedinci, tzv. outcrossingu (Baker 1955; Barrett 1996; Morgan and Wilson 2005).

Rostliny rostoucí v ekosystémech, vzniklých fragmentací původního ekosystému, jsou vystaveny vlivu malé populace, díky které dochází k inbreedingu, a klesá genetická variabilita, což může vést až k extinkci. Rostliny však mohou ztrátě genetické variability předejít maximalizací outcrossingu (Allendorf 1983). Další problém, kterému jsou tyto rostliny vystaveny, je redukce druhové diverzity a možnost ztráty opylovače (Bond 1994; Aizen, Ashworth et al. 2002). Dalo by se očekávat, že generalisté budou snášet izolaci mnohem lépe než specialisté díky širokému spektru opylovačů (Bond 1994). Ale i přes to generalisté i specialisté reagují na izolaci velmi podobně. Generalista pravděpodobně ztratí velkou část svých opylovačů, což se projeví negativně na jeho reprodukční schopnosti. Při specializaci na jednoho nebo několik málo opylovačů, izolace nemusí mít téměř žádný vliv na výskyt opylovačů, ale na druhou stranu je může stejně snadno ztratit všechny a zapříčinit reprodukční selhání rostliny (Ashworth, Aguilar et al. 2004).

V obou případech, po fragmentaci ekosystému nebo úspěšné kolonizaci, je kontakt rostliny s mateřskou populací obvykle přerušen, a rostliny se v těchto ekosystémech se

vyvíjejí nezávisle (Salomon 2001). Po osídlení izolovaného ekosystému těmito rostlinami dochází k maximalizaci jejich evoluční plasticity, ve snaze přizpůsobit se novým podmínkám a maximalizovat outcrossing, aby zabránili snižování genetické variability populace, důležité pro její dlouhodobé přežití s omezenou možností genového toku (Baker 1955; Barrett 1996; Salomon 2001). Mezi typické rozmnožovací strategie zajišťující outcrossing je specializace, dvoudomost, opylování větrem, self-inkompatibilita nebo různé formy dichogamie, jako je protandrie a protogynie, které se ovšem vyskytují velmi zřídka a heterostylie, která je také poměrně vzácná (Carlquist 1966).

Důležitou a poměrně častou možností, jak zajistit outcrossing je dvoudomost. V izolovaných ekosystémech se vyskytuje výrazně více dvoudomých rostlin než v ostatních ekosystémech (Bawa 1980). Jejich zvýšený výskyt byl pozorován například na oceánských ostrovech. Mezi nejtypičtější příklady patří Havaj, kde dvoudomé rostliny tvoří 27,5 % místní flory (Carlquist 1966). Zvýšený výskyt dvoudomých rostlin je spojován s intenzivní selekcí vzniku outcrossingu ve snaze vyhnout se inbreedingu (Carlquist 1966; Gilmartin 1968). I přes tento výrazný selekční tlak, dvoudomost u rostlin v izolovaných ekosystémech nevzniká tak často, ale většina dvoudomých rostlin se do těchto ekosystémů dostane odjinud (Thomson and Barrett 1981). Zvýšená kolonizace extrémních a izolovaných ekosystémů dvoudomými rostlinami je většinou způsobena jejich specifickou květní morfologií a disperzí semen. Velká část entomofilních dvoudomých rostlin má poměrně malé, nevýrazně zbarvené, nespecializované květy (Bawa and Opler 1975) a jejich semena jsou rozšiřována ptáky nebo netopýry, což umožňuje dvoudomým rostlinám disperzi na dlouhou vzdálenost a usnadňuje jim kolonizaci izolovaných ekosystémů (Bawa 1980). Vzhledem k absenci typických druhů opylovačů, a hojnému zastoupení drobného létavého hmyzu, který preferuje malé, nevýrazné, nespecializované květy, mají dvoudomé rostliny, které tyto květy zpravidla mají, velkou selekční výhodu (Carlquist 1966; Bawa and Opler 1975; Bawa 1980). Díky těmto vlastnostem a nulové možnosti samoopylení jsou dvoudomé rostliny poměrně úspěšné v izolovaných ekosystémech.

V extrémních a izolovaných ekosystémech je také významný výskyt gynodioecie, neboli výskytu samičích a hermafroditických jedinců rostlinného druhu<sup>2</sup>. Gynodioecie poskytuje

---

<sup>2</sup> Obdobou gynodioecie je androdioecie, neboli výskyt oboupohlavních a samčích rostli. Androdioecie je také velmi efektivní při outcrossingu ale její zvýšený výskyt v extrémních a izolovaných ekosystémech nebyl dosud zaznamenán.

rostlinnému druhu vysokou pravděpodobnost outcrossingu a zároveň možnost rychlé reprodukce v nepříznivých podmínkách pomocí možné autogamie hermafroditických květů. Gynodioecie je pravděpodobně pouze fáze vedoucí k dvoudomosti a z delšího časového měřítka je velice nestálá (Carlquist 1966).

Další možností jak se vyhnout inbreedingu je možnost zajištění nového genového toku. Jedna možnost jak zajistit nový genový tok v silně izolované populaci, kde je možnost migrace minimální, je hybridizace. V izolovaných ekosystémech, zejména pak na oceánických ostrovech<sup>3</sup>, dochází poměrně často k hybridizaci příbuzných druhů, která vede k obrovskému polymorfismu jednotlivých taxonů, a do populací rostlin vnáší nový genetický materiál a možnost vyhnout se inbreedingu (Carlquist 1966). Aby k hybridizaci došlo, populace těchto dvou druhů musí být v naprosté izolaci od ostatních populací těchto dvou druhů, včetně možného outcrossingu nebo sekundární disperze (Rattenbury 1962). V takovýchto populacích může nedostatek genetických bariér mezi druhy, který může být umocněný genetickým driftem, způsobit hybridizaci dvou druhů rostlin. Hybridizace má podobně pozitivní efekt, jako outcrossing, a vnáší do inbredních populací nový genetický materiál (Carlquist 1966). Hybridizace vede k obrovskému polymorfismu a velmi zhoršuje klasifikaci rostlinných druhů (Rattenbury 1962).

V extrémních a izolovaných stanovištích se vyskytuje poměrně málo členovců (Janzen 1973). A typičtí opylovači jako jsou například včely a čmeláci chybí anebo jsou zastoupeny minoritně (Barrett 1996). Velmi často v těchto ekosystémech žije množství drobného hmyzu, díky jeho snadné disperzi vzdušnými proudy na dlouhou vzdálenost. Tento hmyz se často zapojuje do opylovacího systému v těchto ekosystémech (Carlquist 1966). Opylovači zde obvykle navštěvují širokou škálu květů a znesnadňují tak potenciální specializaci rostlin na dotyčného opylovače (Barrett 1996).

Často se na extrémních a izolovaných stanovištích vyskytují rostliny s poměrně generalizovanými, malými květy, v bílé, žlutavé nebo nevýrazně zelenavé barvě a s jednoduchou miskovitou korunou. Pouze velmi málo zde rostoucích rostlin má barevné, tubulární a zygomorfní květy. Tato typická květní morfologie se zřejmě vyvinula jako reakce

---

<sup>3</sup> Na Novém Zélandu nacházíme známky hybridizace u asi 30% druhů cévnatých rostlin. Mezi typické novozélandské hybridní rody patří například *Coprosoma*, *Aristotelia*, *Hebe* a *Fuchsia*. Tato flora v dobách ledových fluktovala do malých refugií, kde docházelo k hybridizaci, a v následných dobách meziledových se druh šířily do zbytku území (Rattenbury 1962)

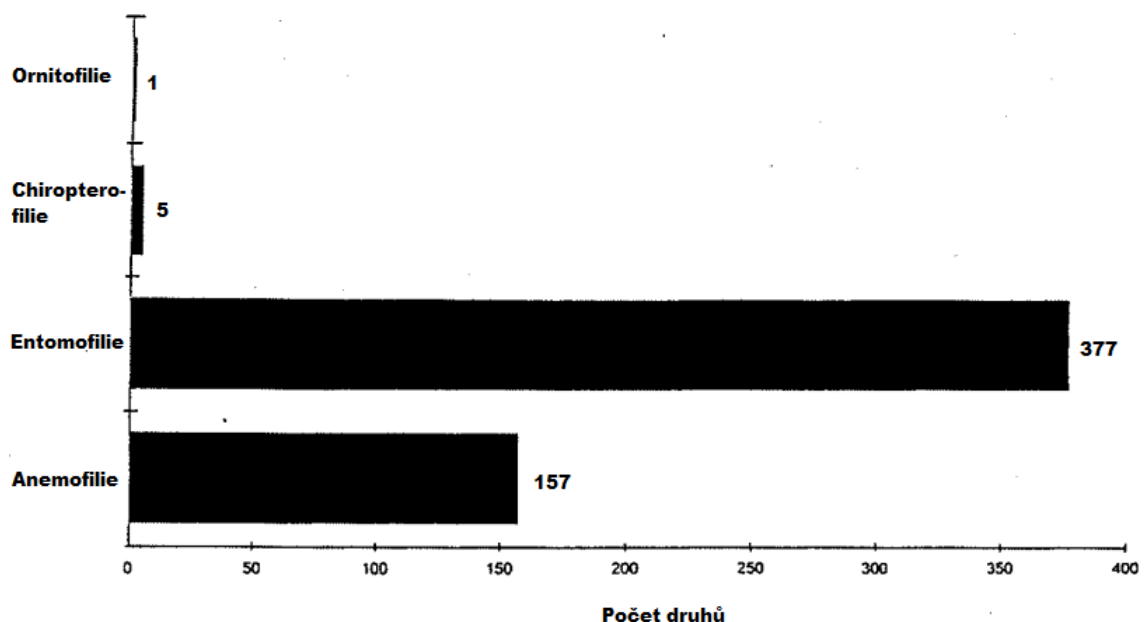


na nespolehlivé opylování, a opylování drobným hmyzem, který je na těchto stanovištích poměrně běžný (Rattenbury 1962; Carlquist 1966; Chamorro, Heleno et al. 2012) .

Vzhledem k poměrně rychle probíhající specializaci, která je v malých izolovaných populacích běžná, a extrémním podmínkám, působícím velký selekční tlak, zde dochází ke vzniku nových a mnohdy neobvyklých adaptací a mutualistických vztahů, včetně mutualistického vztahu rostliny a jejího opylovače (Salomon 2001).

## 4.2 Typické způsoby opylení v extrémních a izolovaných ekosystémech

Zastoupení různých opylovacích systémů je zobrazeno na Obr. 5, z inselbergu v centrální Namibii, jako příkladu extrémního a zároveň izolovaného ekosystému. Jako nejčastější opylovač v tomto extrémním a zároveň izolovaném ekosystému působí hmyz, a ornitogamie a chiroptergamie jsou v tomto ekosystému zastoupeny jen okrajově (Biedinger, Porembski et al. 2000). V tom se tyto ekosystémy nijak neliší od ostatních ekosystémů. Co je ale podstatně odlišné, je výrazně vyšší výskyt anemogamie v extrémních a zároveň izolovaných ekosystémech (Biedinger, Porembski et al. 2000; Jacobi and do Carmo 2011). Tento zvýšený výskyt anemogamie je odůvodněn v jedné z dalších kapitol.



**Obrázek 5:** Způsoby opylení na inselbergu Cote d'Ivoire na Pořeží Slonoviny, jako příklad extrémního a zároveň izolovaného ekosystému. Převzato a upraveno z Biedinger, Porembski et al. (2000).

### 4.2.1 Entomogamie

Entomogamie neboli opylování hmyzem je nejrozšířenější způsob opylování krytosemenných rostlin a v extrémních a izolovaných ekosystémech tomu není jinak (Jacobi and do Carmo 2011). Malá izolovaná stanoviště zpravidla nemají dostatečně heterogenní podmínky na to, aby uživila populaci opylovačů po celý rok (Bawa 1990; Biedinger, Porembski et al. 2000). Běžné významné druhy opylovačů jsou v extrémních a izolovaných ekosystémech zastoupeny mnohem méně anebo úplně chybí. Velmi často se v těchto ekosystémech hojně vyskytují druhy velmi drobného hmyzu, což je způsobeno především jeho schopností migrace na dlouhé vzdálenosti pomocí vzdušných proudů. Tento drobný hmyz se v těchto ekosystémech také zapojuje do opylovacích systémů a může fungovat jako efektivní opylovač (Carlquist 1966; Barrett 1996).

Protože na izolovaných a extrémních stanovištích obvykle chybí specializovaní opylovači, obzvláště tzv. long tongued bees<sup>4</sup>. Takže větší reprodukční úspěch mají rostlinné druhy, které mohou být opyleny širokou škálou opylovačů, tedy generalisté (Barrett 1996). Rostliny se přirozeně specializují na nejefektivnější, nejčastější a nejspolehlivější druh opylovače (Stebbins 1973), ale opylovači v extrémních a izolovaných ekosystémech často navštěvují širokou škálu květů a znesnadňují tak potenciální specializaci rostlin na dotýcného opylovače (Barrett 1996). Ale i přes to je na izolovaných stanovištích zvýšený výskyt specializovaných opylovacích systémů (Olesen and Jordano 2002)

### 4.2.2 Ornitogamie a chiropterogamie

Ornitogamie neboli opylování ptáky a chiropterogamie neboli opylování netopýry je v extrémních a vysoce izolovaných ekosystémech velmi nepravděpodobné. Šance, že se ornitofilní nebo chiropterofilní rostliny dostanou na izolované stanoviště i se svými opylovači je minimální. A aby se takovéto rostliny mohli úspěšně se množit, a kolonizovat extrémní a izolovaná ekosystémy, musí mít dostatečně universální květy pro ostatní možnosti opylení, které mohou být poskytovány například místním druhem nějakého létajícího obratlovce. Výskyt ornitogamie a chiropterogamie v extrémních a vysoce izolovaných ekosystémech je

---

<sup>4</sup> Tzv. long-tongued bees je označení pro blanokřídlý hmyz z čeledi *Apidae*, kam patří například čmeláci, včely nebo bezžihadlé včely, které jsou častými opylovači v tropických oblastech

tedy pravděpodobný pouze jejím autochtonním vznikem v těchto ekosystémech (Carlquist 1966).

V extrémních a zároveň izolovaných ekosystémech, které nevykazují tak vysoký kontrast mezi místními a okolními ekologickými podmínkami se může ornitogamie nebo chiropterogamie vyskytnout, jako součást edge effectu, kdy opylovač pochází z okolní krajiny, ale v extrémním a zároveň izolovaném ekosystému čerpá květní zdroje a funguje jako vektor pylových zrn (Jacobi and Antonini 2008).

### **4.2.3 Anemogamie**

Na extrémních a izolovaných stanovištích je také zvýšený výskyt anemogamie neboli opylování větrem (Biedinger, Porembski et al. 2000; Jacobi and do Carmo 2011). Podle fylogenetických analýz se anemogamie vyvinula z entomogamie (Reeves and Olmstead 1998; Blattner and Kadereit 1999). Opylování větrem je poměrně pasivní proces, který není závislý pouze na větru ale i na velkém množství ostatních abiotických podmínek, například teplotě, vlhkosti vzduchu nebo srážkách, které ovlivňují schopnost disperze pylových zrn větrem (Whitehead 1969). Vznik anemogamie je spojován se změnami v abiotických podmínkách, které znevýhodňují klasické opylovače (Whitehead 1969; Niklas 1985).

Anemogamie je typická pro otevřená stanoviště s nízkou vzdušnou vlhkostí, která umožňují bezproblémové šíření pylových zrn, a běžně se vyskytuje v extrémních a izolovaných ekosystémech, jako jsou vyšší nadmořské výšky, vyšší zeměpisné šířky, velmi suché ekosystémy a ostrovní ekosystémy, kde může být opylování hmyzem nebo ostatními živočichy nevýhodné (Whitehead 1969; Regal 1982). Opylování hmyzem nebo ostatními živočichy může být pro rostlinu nevýhodné zejména při velké časové a prostorové variabilitě návštěv opylovačů na květech, kompetice rostlin o opylovače nebo při ztrátě nebo absenci opylovače (Cox and Grubb 1991; Goodwillie 1999). Tyto neefektivní opylovací systémy mohou vést například ke vzniku samoopylení nebo anemogamie, která vede k poměrně úspěšnému outcrossingu, a to i na poměrně dlouhou vzdálenost (Whitehead 1969). I přes tuto výhodu je anemogamie za normálních podmínek mnohem méně efektivní než entomogamie, protože při ní dochází k obrovským ztrátám pylu (Regal 1982; Culley, Weller et al. 2002) .

### 4.3 Generalizace vs. specializace

V mutualistickém vztahu mezi rostlinou a opylovačem se vyskytují 2 základní opylovací strategie a to je generalizace a specializace. Jako generalisté se označují rostliny jejichž pyl je přenášen širokým spektrem různých opylovačů. Naopak přenos pylu u specialistů je zajištěn jedním nebo několika málo živočišnými druhy. Označení generalizace versus specializace je velmi zjednodušené. V praxi se jedná o plynulý přechod mezi generalistou až po specialistu a extrémní specializace i extrémní generalizace jsou vzácné (Johnson and Steiner 2000). Typickým příkladem extrémního specialisty je rod *Ficus*, který bez své vosičky, zajišťující specifický způsob reprodukce, není schopen pohlavního množení.

Tyto dva typy se od sebe odlišují různými energetickými ztrátami, zahrnujícími obranu květu před herbivory a zloději nektaru<sup>5</sup> (Tyre and Addicott 1993; Addicott and Tyre 1995), ale také spolehlivostí opylovače a vzdáleností, na kterou jsou pylová zrna přenášena (Bawa 1990). Rostliny se přirozeně specializují na nejefektivnější, nejčastější a nejspolehlivější druh opylovače ale širší spektrum opylovačů nebo jejich nepravidelný výskyt rostlině ve specializaci brání (Stebbins 1973).

#### 4.3.1 Generalizace

Generalizace se vyznačuje několika hlavními a podobně efektivními opylovači, kteří se vyskytují nepravidelně (Waser, Chittka et al. 1996). Hlavní problémy generalizace je nízký počet kompatibilních pylových zrn díky velkému množství pylových zrn pocházejících od jiných rostlinných druhů a velká možnost samoopylení (Bawa and Opler 1975). Vzdálenost mezi opylenými rostlinami je mnohem menší, což značí větší možnost příbuzenského křížení, a to může vést ke snížení fitness následujících generací, stejně jako při samoopylení (Bawa 1990).

#### 4.3.2 Specializace

Specializace je oproti generalizaci, z hlediska přenosu pylu efektivnější, ale je také velmi zranitelná, protože vždy při ní hrozí ztráta opylovače a možnost reprodukčního selhání.

---

<sup>5</sup> Tzv. zloději nektaru (nectar robbers) jsou živočichové, kteří využívají energetické zdroje na květech, ale nefungují jako vektor pylových zrn. Tito živočichové mnohdy květ výrazně poškodí (Tyre and Addicott 1993; Addicott and Tyre 1995).

Aby toto reprodukční selhání, nevedlo k vyhynutí celé populace nebo celého rostlinného druhu, tak se u specialistů často vyskytuje tzv. kompenzační efekt (Bond 1994). Kompenzační efekt je způsob, kterým se rostliny brání reprodukčnímu selhání. Je to dočasné snížení závislosti na opylovači, která je umožněna samoopylením, vegetativním rozmnožováním nebo dlouhověkostí rostliny. Schopnost samoopylení se může poměrně rychle vyvinout při nedostatečném opylování. Stejný kompenzační efekt se často vyskytuje u rostlin, které se vyskytují v podmínkách, ve kterých se opylovači vyskytují nepravidelně (Bond 1994; Biesmeijer, Roberts et al. 2006).

### **4.3.3 Generalizace vs. specializace v extrémních izolovaných ekosystémech**

V izolovaných a extrémních ekosystémech obvykle chybí specializovaní opylovači, takže větší reprodukční úspěch, by zde měli mít generalisté, kteří mohou být opylovány širokou škálou opylovačů (Barrett 1996). To je případ ekosystému s velmi extrémními podmínkami, které mohou způsobit nepravidelný výskyt opylovače, což zhoršuje specializaci, protože generalizované květy mají větší šanci na opylení náhradním opylovačem (Woitke, Wolf et al. 2006). Ale i přes to je na izolovaných stanovištích zvýšený výskyt specializovaných opylovacích systémů (Olesen and Jordano 2002). Tento zvýšený výskyt specializace umožňuje izolace stanoviště, díky které probíhá koevoluce mezi 2 druhy organismů poměrně rychle ve srovnání s neizolovaným ekosystémem (Salomon 2001). Tato rychlá koevoluce umožňuje vznik specializovaných opylovacích vztahů mezi rostlinami a živočichy, kteří na tento mutualistický vztah nejsou příliš preadaptováni. Tyto procesy lze názorně předvést na několika příkladech z extrémních a izolovaných ekosystémů. Těmto vztahům je věnována jedna z dalších kapitol.

## 4.4 Příklady opylovacích systémů z extrémních a izolovaných ekosystémů

Díky poměrně rychlé speciaci a omezenému množství potenciálních opylovačů, mají některé organismy v extrémních a izolovaných stanovištích poměrně bizarně se jevící specializace a také obskurní mezidruhové vztahy. V následující kapitole je uvedeno několik velmi neobvyklých mutualistických vztahů opylovačů a rostlin, které se v těchto ekosystémech vyskytují.

### 4.4.1 Ještěři na oceánských ostrovech

Většina ještěrů se živí dravě, pouze malé množství se živí jako býložravci a z nich někteří využívají i květní zdroje. Zatím je zdokumentováno 37 druhů ještěrů z pěti různých skupin, kteří pravidelně navštěvují květy, a někteří mohou fungovat jako vektor pylových zrn. Třicet pět druhů těchto ještěrů se vyskytuje na oceánských ostrovech a pouze dva druhy žijí na pevnině (Olesen and Valido 2003). Rostliny i živočichové jsou limitováni množstvím hmyzu, který se na ostrovech vyskytuje v mnohem menším množství než na pevnině (Janzen 1973). Rostliny trpí nedostatkem potenciálních opylovačů a ještěři jsou limitováni nedostatečným potravním zdrojem, což může způsobit koevoluci obou druhů, kdy ještěři získají nový potravní zdroj a rostliny alternativní opylovače (Olesen and Valido 2003).

#### 4.4.1.1 Gekoni na Novém Zélandu

Nový Zéland sice vznikl fragmentací Gondwany, ale díky svému obrovskému stáří se většina místních organismů na Nový Zéland rozšířila až po této události (McGlone, Duncan et al. 2001). Na Novém Zélandu se vyskytuje několik druhů gekonů rodu *Hoplodactylus* a jeden gekon z rodu *Naultinus*, tito gekoni jsou noční živočichové, umí velmi dobře šplhat a na květech pojídají pyl a nektar (Obr. 6). Tito gekoni se vyskytují na květech několika rostlin z čeledí Agavaceae, Myrtaceae, Myoporaceae a Cucurbitaceae, a mohou potenciálně sloužit jako vektor pylových zrn. Tyto rostliny mají poměrně robustní květy ornitofilního charakteru, které jsou schopné gekona svou vůní a barvou přilákat, a udržet bez výraznějšího poškození květu. Květy a květenství těchto rostlin mají kartáčovitou strukturu, která umožní gekonovi přístup k nektaru a pylu a zároveň na něj umístí velké množství pylových zrn v okolí jeho brady a krku. I přes tyto vlastnosti není žádná z těchto novozélandských rostlin

specializována na gekony jako opylovače. Primárně jsou tyto druhy rostlin opylovány hmyzem nebo ptáky. Gekoni pylová zrna přenášejí velmi nepravidelně, a fungují více jako zloději nektaru a ostatních květních zdrojů, než jako efektivní opylovači (Whitaker 1987).



**Obrázek 6:** Gekon *Hoplodactylus duvaucelii* na květech *Phormium tenax* (Agavaceae) na Novém Zélandu. © A. H. Whitaker, převzato a upraveno dle Olesen and Valido (2003).

#### 4.4.1.2 Ještěrky ve Středozeří

Ještěrky čeledi Lacertidae jsou převážně masožravé, pouze některé ostrovní druhy rodů *Podarcis* a *Gallotia*, byly pozorovány, jak konzumují nektar (Pérez-Mellado and Casas 1997; Traveset and Sáez 1997). Ve dvou případech z Baleárských ostrovů ve Středozeří bylo prokázáno, že ještěrky z čeledi Lacertidae fungují jako důležitý pylový vektor (Pérez-Mellado and Casas 1997; Traveset and Sáez 1997). Baleárské ostrovy vznikly fragmentací původního ekosystému v pozdním pleistocénu, kdy byly spojeny s pevninou pevninským mostem, odkud se sem rozšířila většina místních organismů (Palmer, Pons et al. 1999).

*Podarcis lilfordi* je endemická ještěrka žijící na Baleárských ostrovech. Tato ještěrka navštěvuje květy rostliny *Crithmum maritimum* z čeledi Apiaceae, krmí se na nich nektarem ale přitom květy neničí. Na ještěrkách bylo nalezeno velké množství pylových zrn, která byla umístěna zejména v okolí tlamy, na krku a na břicho. Květy *C. maritimum* jsou navštěvovány i hmyzími opylovači, ale experimentálně bylo dokázáno, že květy navštěvované ještěrkami *Podarcis lilfordi* mají signifikantně vyšší seed-set. Ještěrka *Podarcis lilfordi* tedy funguje jako důležitý opylovač rostliny *C. maritimum* (Pérez-Mellado and Casas 1997).

*Podarcis pytiusensis* je endemická ještěrka z Baleárských ostrovů. Tato ještěrka často konzumuje nektar a pyl z keřovitého prýčce *Euphorbia dendroides* (Euphorbiaceae). Cyathia

*E. dendroides* navštěvuje 18 druhů hmyzu, všichni jsou potencionální opylovači, protože se dostanou do kontaktu s bliznou a tyčinkami. Pryšec *E. dendroides* je schopný samoopylení, ale opylovače potřebuje. Jejich nedostatek způsobuje nízký seed-set. *Podarcis pytiusensis* je důležitým opylovačem *E. dendroides*. Při hledání nektaru se ještěrka dostane do kontaktu se samčími květy v cyathiu, nasbírání přitom na sebe velký počet pylových zrn a při pohybu mezi cyathii zprostředkuje přenos pylu, a to jak mezi květy jedné rostliny, tak mezi jednotlivými rostlinami (Traveset and Sáez 1997).

#### 4.4.2 Cvrčci a orchideje na Mauritiu a Réunionu

Cvrčci a ostatní rovnokřídlý hmyz se obvykle živí jako býložravci nebo všežravci. Zatím byl popsán pouze jeden případ z Mauritiu a Réunionu, kdy cvrček působil jako efektivní opylovač (Obr. 7). Mauritius i Réunion jsou ostrovy vulkanického původu, takže všechny místní druhy organismů kolonizovali ostrovy jenom díky disperzi na dlouhou vzdálenost (Vaughan and Wiehe 1937). Cvrčci druhu *Glomeremus orchidophilus* zde působí jako efektivní opylovači jednoho druhu orchideje, *Angraceum cadetii* (Hugel, Micheneau et al. 2010; Micheneau, Fournel et al. 2010).



**Obrázek 7:** Cvrček *Glomeremus orchidophilus* a květy orchideje *Angraceum cadetii*.  
© Sylvain Hugel (*Glomeremus orchidophilus*) a © C. Micheneau (*Angraceum cadetii*),  
převzato z [http://species.asu.edu/files/Glomeremus\\_0.jpg](http://species.asu.edu/files/Glomeremus_0.jpg)

Jedná se jednoznačně o vysoce specializovaný vztah. Většina orchidejí rodu *Angraceum* je opylovaná můrami s dlouhým sosákem a jejich květy mají velikou ostruhu, dlouhou více než 30 cm (Nilsson 1988). Tito opylovači však na Mauritiu a Réunionu chybí, což vedlo ke koevoluci, kdy rostlina získala nového opylovače, a cvrček získal zdroj potravy. *Angraceum cadetii* je epifytický rostoucí orchidej, která má několik hroznovitých květenství s 4-5 drobnými bělavými květy. Na květech se přes den vyskytuje celá řada bezobratlých



živočichů ale pouze cvrček *Glomeremus orchidophilus*, který květy navštěvuje v noci, leze hluboko do květu a dostane se do kontaktu s brylkami, které mu za hlavu umístí množství pylových zrn (Micheneau, Fournel et al. 2010)

#### 4.4.3 Opylování šváby

Švábi jsou všeobecně známí jako všežravci a destruenti. Opylovací systém, kde by švábi fungovali jako efektivní opylovači, byl popsán pouze dvakrát. V obou případech se jedná o ostrovní ekosystémy.



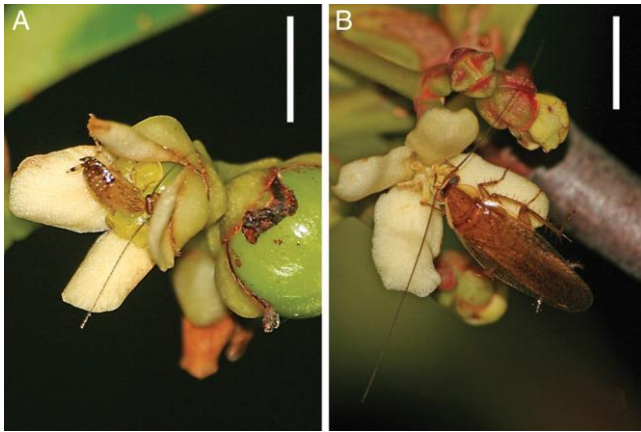
**Obrázek 8:** Květ *Uvaria elmeri* a opylující šváb. Převzato a upraveno dle Nagamitsu and Inoue (1997).

První případ, kdy švábi působí jako opylovači, je popsán z Malajsie, z níženého tropického deštného lesa v provincii Sarawak na ostrově Borneo (Obr. 8). Ostrov Borneo byl během dob ledových společně s Jávou a Sumatrou spojen pevninským mostem s Asií, odkud pochází většina místních organismů (Ross 1972). Rostlina *Uvaria elmeri* (Annonaceae) je strom s kauliformními,

hermafroditními, protogyními<sup>6</sup> květy, které jsou navštěvovány širokým spektrem hmyzu, ale častěji se na květech vyskytují pouze švábi, cvrčci a mušky rodu *Drosophila*. Efektivní opylovači *Uvaria elmeri* jsou pouze mušky rodu *Drosophila* a švábi. *Drosophily* se živí pouze sekretem produkovaným bliznou a také na bliznu kladou vajíčka, ze kterých se líhnou a vyvíjí larvy, ale květ nepoškozují. Švábi různého stáří navštěvují květy *U. elmeri* a konzumují jak pyl, tak sekret, který je produkován bliznou. Oba druhy navštěvují květy jak v samčí tak v samičí fázi a byl na nich nalezen pyl (Nagamitsu and Inoue 1997)

---

<sup>6</sup> Protogynie je rozmnožovací strategie, kdy samičí pohlavní orgány dozrávají dříve než ty samčí.



**Obrázek 9:** A: samičí květ *C. blattophila* a nymfa švába *A. platystylata*; B: samčí květ *C. blattophila* a dospělec *A. platystylata*. Převzato a upraveno dle Vlasáková, Kalinová (2008).

Druhý příklad švábů jako opylovačů pochází z žulového inselbergu v Francouzské Guyaně. Na tomto inselbergu roste epiliticky dvoudomá, keřovitá rostlina *Clusia blattophila* (Clusiaceae). Květy *C. blattophila* jsou navštěvovány různým hmyzem, ale šváb *Amazonina platystylata* je častý návštěvník na samičích i samičích květech (Obr. 9) a vzhledem k tomu, že dospělci umí létat a nymfy jsou schopné skákat na poměrně velkou vzdálenost, tak je

šváb *A. platystylata* velmi dobře pohyblivý. Na samčích květech švábi konzumují jakýsi sekret, ostatní hmyzí zástupci, jako cvrčci a ostatní švábi, konzumují pyl a celé tyčinky. I přes to, že šváb *A. platystylata* nemá žádné specializované morfologické znaky pro zachycení a přenos pylu, tak na jeho těle byla nalezena pylová zrna a jedná se pravděpodobně o hlavního opylovače *C. blattophila* (Vlasáková, Kalinová et al. 2008; Vlasáková and Gustafsson 2011).

#### 4.4.4 Mravenci jako opylovači na skalních výchozech v USA

Mravenci mají mnoho různých mutualistických vztahů s rostlinami ale jako efektivní opylovači působí zřídka. Mutualistický vztah mezi rostlinou *Diamorpha smallii* (Crassulaceae) (Obr. 10), která je endemická na izolovaných, žulových, skalních výchozech na jihovýchodě USA, a mravenců *Formica schaufussi* a *Formica subsericea*, je pouze druhý popsáný příklad kdy mravenci působí jako opylovači (Wyatt 1981). Skalní výchozy na jihovýchodě USA jsou tvořeny žulou, jsou považovány za inselberg a vznikají tedy de novo, erozí pevného podkladu (Bremer and Sander 2000). *Diamorpha smallii* je drobná, sukulentní rostlina rostoucí na izolovaných skalních výchozech, které jsou typické extrémně vysokou teplotou a extrémním suchem (Wyatt 1981). Na květech *Diamorpha smallii* se velmi zřídka vyskytují motýly a včely, a protože to je to rostlina neschopná samoopylení,

tak je reprodukčně závislá na svých opylovačích a sporadická návštěva včel a motýlů jí k dostatečně velkému seed-setu stačit nemůže. *Diamorpha smallii* má velmi drobné květy, a velmi drobnými nektárii je přizpůsobená k opylování drobným hmyzem. Mravenci nejsou



příliš efektivní jako pylový vektor, ale na těchto skalních výchozech jsou běžní a poměrně efektivně opylují tuto rostlinu (Wyatt 1981).

**Obrázek 10:** Rostlina *Diamorpha smallii*, která je opylována mravenci. © Linda Lee, převzato z [http://herbarium.biol.sc.edu/herb/DD/Diamorpha\\_smallii1.jpg](http://herbarium.biol.sc.edu/herb/DD/Diamorpha_smallii1.jpg)

#### 4.4.5 *Chamaegigas intrepidus* na inselbergu v centrální Namibii

Drobná vodní poikilohydrická rostlina *Chamaegigas intrepidus* (Obr. 11), rostoucí v dočasných vodních nádržkách na inselberzích v centrální Namibii, která je opylována převážně bezžihadlými včelami *Liotrigona bottegoi* a dvěma druhy brouků rodu *Condylops*, kteří jsou běžně známí jako konzumenti pylu a nespécializovaní opylovači. Extrémní podmínky zde



**Obrázek 11:** *Chamaegigas intrepidus* a bezžihadlá včela. Převzato a upraveno dle Woitke, Wolf et al. (2006)

způsobují nespolehlivý výskyt opylovačů, a proto květy *Ch. intrepidus* nejsou příliš specializované, což rostlině umožňuje využívat ostatní opylovače, když se jeden opylovač nevyskytuje. A proto mezi vtažením této rostliny a jejich opylovačů neproběhla tak silná koevoluce jako v jiných ekosystémech s příhodnějšími podmínkami (Woitke, Wolf et al. 2006).

## 5 Zranitelnost extrémních a izolovaných ekosystémů

Naprostá většina organismů žijících na extrémních a izolovaných stanovištích, je velmi náchylná k jakýmkoliv nepřírozeným disturbancím. Nejvíce pozornosti se v poslední době přikládá nepřírozeným disturbancím způsobených lidskou činností. Nejničivější jsou zásahy související s destrukcí místních, mnohdy jedinečných ekosystémů a problémy související s introdukcí nepůvodních organismů (Cox and Elmqvist 2000), které mohou efektivně rozvrátit zdejší opylovací systémy (Traveset and Richardson 2006).

Rostliny i jejich opylovači mají sníženou genetickou variabilitu díky dlouhotrvajícímu genetickému driftu, častému v malých izolovaných populacích, a velké příbuznosti jedinců (Allendorf 1983). A právě snížená genetická variabilita jsou jedním z důvodů, proč původní druhy většinou nejsou schopné úspěšné kompetice s introdukovanými druhy. Kromě toho jsou s nepůvodními druhy často zavlečeni různí herbivoři, predátoři i paraziti, kteří se samozřejmě neživí pouze na introdukovaných druzích ale i na těch původních (Cox and Elmqvist 2000).

Introdukovaní opylovači jsou zpravidla generalisté, jsou obecně méně efektivní opylovači než původní druhy a snižují fitness opylovaných rostlin. Kromě toho nepůvodní druhy opylovačů kompetují s původními druhy opylovačů o rostlinné zdroje (Olesen, Eskildsen et al. 2002).

Introdukce nové rostliny se projeví menším fitness původních rostlin, způsobeným kompeticí obou druhů rostlin o opylovače (Brown, Mitchell et al. 2002). Vysoce specializované druhy mutualistů jsou více chráněny proti kompetici s nepůvodními druhy. Obzvláště na izolovaných stanovištích, kde je mnoho vysoce specializovaných druhů, nemůže introdukovaný generalista soupeřit v efektivitě opylování s původním specialistou (Traveset and Richardson 2006; Aslan, Zavaleta et al. 2012).

Výjimečně může introdukovaný opylovač nahradit vyhynulého původního opylovače. K tomu došlo například na Havaji, kdy japonské kruhoočko *Zosterops japonica* nahradilo původního, již vyhynulého ptačího opylovače u rostliny *Freycinetia arborea* (Pandanaceae) (Cox and Elmqvist 2000). I přes to, že introdukce nového opylovače může mít pozitivní vliv na ekosystém, tak by nový druh neměl být introdukován, dokud se v ekosystému ještě vyskytuje druh původní. Introdukce Nového druhu by pravděpodobně vedla rychlé extinkci původního opylovače (Parker, Seabrook-Davison et al. 2010).

Vyhynutí jen jednoho druhu opylovače může mít dalekosáhlé důsledky. Například při vyhynutí vosiček opylující fíkovníky (Moraceae) by vyhynutí nezasáhlo pouze opylovače a opylovanou rostlinu, ale vyhynulo by i několik druhů vosiček parazitujících na mutualistických vosičkách a velmi těžce postiženy by byly populace nejrůznějších organismů, které se živí plody fíkovníků. Plody mnoha druhů fíkovníků jsou totiž důležitou součástí jídelníčku velkého množství živočišných druhů v tropech po celém světě (Bawa 1990).

## 6 Závěr

Organismy žijící v extrémních a zároveň izolovaných ekosystémech jsou, díky poměrně rychle probíhající diverzifikaci a silnému selekčnímu tlaku, často specificky adaptovány na zdejší abiotické podmínky a jejich mutualistické vztahy jsou velmi často poměrně neobvyklé a ojedinělé (Salomon 2001). Rostliny zde rostou v populacích s omezeným počtem jedinců. Rostliny jsou vystaveny silnému selekčnímu tlaku pro vznik outcrossingu, aby minimalizovali ztrátu genetické variability během inbreedingu, ke kterému v malých populacích často dochází (Baker 1967; Barrett 1996).

Maximalizace outcrossingu většinou probíhá modifikacemi opylovacích systémů, jako je například specializace rostliny a jejího opylovače, vznik anemogamie a různé změny v květní morfologii. Mezi časté změny květní morfologie patří dvoudomost, heterostylie a dichogamie (Carlquist 1966).

Specializace rostliny a jejího opylovače je jednou z častých možností vzniku outcrossingu. Tato specializace je však v extrémních a zároveň izolovaných ekosystémech limitována nepříznivými abiotickými podmínkami, které způsobují nedostatečné množství potencionálních opylovačů a jejich nepravidelný výskyt (Biedinger, Porembski et al. 2000; Woitke, Wolf et al. 2006).

Pokud nějaký potencionální opylovač funguje jako vektor pylových zrn poměrně spolehlivě, tak díky omezenému genovému toku, malým populacím a velké diverzifikaci organismů v izolovaných ekosystémech, dochází poměrně rychle ke koevoluci rostliny a potencionálního opylovače (Stebbins 1973; Salomon 2001). Takto vznikají poměrně specializované opylovací systémy, z organismů, které nemusely být příliš preadaptovány na

tento mutualistický vztah. Výsledkem mohou být poměrně obskurní mutualistické vztahy, které se v izolovaných a v extrémních a zároveň izolovaných ekosystémech vyskytují.

## 7 Seznam citované literatury

- Addicott, J. F. and A. J. Tyre (1995). "Cheating in an obligate mutualism: how often do yucca moths benefit yuccas?" Oikos: 382-394.
- Aizen, M. A., L. Ashworth, et al. (2002). "Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter?" Journal of Vegetation Science **13**(6): 885-892.
- Allendorf, F. W. (1983). "Isolation, gene flow, and genetic differentiation among populations." Genetics and conservation: 51-65.
- Ashworth, L., R. Aguilar, et al. (2004). "Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation?" Journal of Ecology **92**(4): 717-719.
- Aslan, C. E., E. S. Zavaleta, et al. (2012). "Effects of Native and Non-Native Vertebrate Mutualists on Plants." Conservation Biology **26**(5): 778-789.
- Baker, H. G. (1955). "Self compatibility and establishment after long distance dispersal." Evolution **9**(3): 347-349.
- Baker, H. G. (1967). "Reproductive biology and taxonomy of vascular plants." Quarterly Review of Biology **42**(3): 431-&.
- Barrett, S. C. H. (1996). "The reproductive biology and genetics of island plants." Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences **351**(1341): 725-733.
- Barthlott, W. and S. Porembski (2000). Vascular Plants on Inselbergs: Systematic Overview. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 103-116.
- Bawa, K. S. (1980). "Evolution of dioecy in flowering plants." Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 15-39.
- Bawa, K. S. (1990). "Plant-pollinator interactions in tropical rain-foresta." Annual Review of Ecology and Systematics **21**: 399-422.
- Bawa, K. S. and P. A. Opler (1975). "Dioecism in tropical forest trees." Evolution **29**(1): 167-179.
- Bender, D. J., T. A. Contreras, et al. (1998). "Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect." Ecology **79**(2): 517-533.
- Biedinger, N., S. Porembski, et al. (2000). Vascular plants on inselbergs: Vegetative and reproductive strategies. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 117-142.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, et al. (2006). "Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands." Science **313**(5785): 351-354.

- Blattner, F. R. and J. W. Kadereit (1999). "Morphological evolution and ecological diversification of the forest-dwelling poppies (Papaveraceae: Chelidonioideae) as deduced from a molecular phylogeny of the ITS region." Plant Systematics and Evolution **219**(3-4): 181-197.
- Böhle, U.-R., H. H. Hilger, et al. (1996). "Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L.(Boraginaceae)." Proceedings of the National Academy of Sciences **93**(21): 11740-11745.
- Bond, W. J. (1994). "Do mutualistic matter - assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction." Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences **344**(1307): 83-90.
- Bremer, H. and H. Sander (2000). Inselbergs: Geomorphology and geoecology. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 7-35.
- Brown, B. J., R. J. Mitchell, et al. (2002). "Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener." Ecology **83**(8): 2328-2336.
- Carlquist (1966). "Biota of long-distance dispersal. IV. Genetic systems on floras of oceanic islands." Evolution **20**(4): 433-&.
- Carlquist, S. (2009). "Darwin on island plants." Botanical Journal of the Linnean Society **161**(1): 20-25.
- Cody, M. L. and J. McC (1996). "Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations." Journal of Ecology: 53-61.
- Cox, P. A. and T. Elmquist (2000). "Pollinator extinction in the pacific islands." Conservation Biology **14**(5): 1237-1239.
- Cox, P. A. and P. J. Grubb (1991). "Abiotic pollination: An evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms [and discussion]." Philosophical Transactions: Biological Sciences **333**(1267): 217-224.
- Culley, T. M., S. G. Weller, et al. (2002). "The evolution of wind pollination in angiosperms." Trends in Ecology & Evolution **17**(8): 361-369.
- Diamond, J. M. (1975). "The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves." Biological conservation **7**(2): 129-146.
- Eriksson, O. and B. Bremer (1992). "Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families." Evolution **46**(1): 258-266.
- García, D. and R. Zamora (2003). "Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants." Journal of Vegetation Science **14**(6): 921-926.
- Gilmartin, A. (1968). "Bakers law and dioecism in Hawaiian flora - an apparrent contradiction." Pacific Science **22**(3): 285-&.
- Glesener, R. R. and D. Tilman (1978). "Sexuality and the components of environmental uncertainty: clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals." American Naturalist: 659-673.
- Goodwillie, C. (1999). "Wind pollination and reproductive assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a self-incompatible annual." American Journal of Botany **86**(7): 948-954.



- Haag, C. R. and D. Ebert (2004). A new hypothesis to explain geographic parthenogenesis. *Annales Zoologici Fennici*, Helsinki: Suomen Biologian Seura Vanamo, 1964-.
- Harder, L. D. and S. C. Barrett (1993). "Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization." *Ecology*: 1059-1072.
- Herrera, C. M. (1993). "Selection on floral morphology and environmental determinants of fecundity in a hawk moth-pollinated violet." *Ecological monographs*: 251-275.
- Hörandl, E. (2006). "The complex causality of geographical parthenogenesis." *New Phytologist* **171**(3): 525-538.
- Huber, O. (1988). "Guayana highlands versus Guayana lowlands, a reappraisal." *Taxon*: 595-614.
- Hugel, S., C. Micheneau, et al. (2010). "Glomeremus species from the Mascarene islands (Orthoptera, Gryllacrididae) with the description of the pollinator of an endemic orchid from the island of Réunion." *Zootaxa* **2545**: 58-68.
- Chamorro, S., R. Heleno, et al. (2012). "Pollination patterns and plant breeding systems in the Galápagos: a review." *Annals of Botany* **110**(7): 1489-1501.
- Jacobi, C. M. and Y. Antonini (2008). "Pollinators and defence of *Stachytarpheta glabra* (Verbenaceae) nectar resources by the hummingbird *Colibri serrirostris* (Trochilidae) on ironstone outcrops in south-east Brazil." *Journal of Tropical Ecology* **24**(03): 301-308.
- Jacobi, C. M. and F. F. do Carmo (2011). "Life-forms, pollination and seed dispersal syndromes in plant communities on ironstone outcrops, SE Brazil." *Acta Botanica Brasilica* **25**(2): 395-412.
- Janzen, D. H. (1973). "Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity." *Ecology*: 687-708.
- Johnson, S. D. and K. E. Steiner (2000). "Generalization versus specialization in plant pollination systems." *Trends in Ecology & Evolution* **15**(4): 140-143.
- Kephart, S. and K. Theiss (2004). "Pollinator-mediated isolation in sympatric milkweeds (*Asclepias*): do floral morphology and insect behavior influence species boundaries?" *New Phytologist* **161**(1): 265-277.
- Kiester, A. R., R. Lande, et al. (1984). "Models of coevolution and speciation in plants and their pollinators." *American Naturalist* **124**(2): 220-243.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1963). "An equilibrium theory of insular zoogeography." *Evolution*: 373-387.
- Mant, J., R. Peakall, et al. (2005). "Specific pollinator attraction and the diversification of sexually deceptive *Chiloglottis* (Orchidaceae)." *Plant Systematics and Evolution* **253**(1-4): 185-200.
- McGlone, M., R. Duncan, et al. (2001). "Endemism, species selection and the origin and distribution of the vascular plant flora of New Zealand." *Journal of Biogeography* **28**(2): 199-216.
- Micheneau, C., J. Fournel, et al. (2010). "Orthoptera, a new order of pollinator." *Annals of Botany* **105**(3): 355-364.

- Morgan, M. T. and W. G. Wilson (2005). "Self-fertilization and the escape from pollen limitation in variable pollination environments." Evolution **59**(5): 1143-1148.
- Murcia, C. (1995). "Edge effects in fragmented forests: implications for conservation." Trends in Ecology & Evolution **10**(2): 58-62.
- Nagamitsu, T. and T. Inoue (1997). "Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak." American Journal of Botany **84**(2): 208-208.
- Niklas, K. J. (1985). "The aerodynamics of wind pollination." The Botanical Review **51**(3): 328-386.
- Nilsson, L. A. (1988). "The evolution of flowers with deep corolla tubes." Nature **334**(6178): 147-149.
- Odum, E. P. (1985). "Trends expected in stressed ecosystems." BioScience: 419-422.
- Olesen, J. M., L. I. Eskildsen, et al. (2002). "Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists." Diversity and Distributions **8**(3): 181-192.
- Olesen, J. M. and P. Jordano (2002). "Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks." Ecology **83**(9): 2416-2424.
- Olesen, J. M. and A. Valido (2003). "Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon." Trends in Ecology & Evolution **18**(4): 177-181.
- Palmer, M., G. X. Pons, et al. (1999). "Historical processes and environmental factors as determinants of inter-island differences in endemic faunas: the case of the Balearic Islands." Journal of Biogeography **26**(4): 813-823.
- Parker, K. A., M. Seabrook-Davison, et al. (2010). "Opportunities for nonnative ecological replacements in ecosystem restoration." Restoration Ecology **18**(3): 269-273.
- Pérez-García, E. A. and J. A. Meave (2005). "Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México." Plant Ecology **175**(2): 147-163.
- Pérez-Mellado, V. and J. L. Casas (1997). "Pollination by a lizard on a Mediterranean island." Copeia **1997**(3): 593-595.
- Porembski, S. (2007). "Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns." Revista Brasileira de Botânica **30**(4): 579-586.
- Porembski, S., U. Becker, et al. (2000). Islands on islands: Habitats on inselbergs. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 49-67.
- Porembski, S., R. Seine, et al. (1997). "Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops." Journal of the Royal Society of Western Australia **80**(3): 193-199.
- Porembski, S., J. Szarzynski, et al. (1996). "Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Tai, Ivory Coast)." Journal of Biogeography **23**(1): 47-55.
- Pregill, G. (1986). "Body size of insular lizards: a pattern of Holocene dwarfism." Evolution: 997-1008.

- Quinn, J. F. and S. P. Harrison (1988). "Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns." Oecologia **75**(1): 132-140.
- Ramsey, J., H. Bradshaw, et al. (2003). "Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae)." Evolution **57**(7): 1520-1534.
- Rattenbury, J. A. (1962). "Cyclic hybridization as a survival mechanism in New Zealand forest flora." Evolution **16**(3): 348-&.
- Reeves, P. and R. Olmstead (1998). "Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae)." American Journal of Botany **85**(8): 1047-1047.
- Regal, P. J. (1982). "Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns." Annual Review of Ecology and Systematics **13**: 497-524.
- Ricketts, T. H. (2001). "The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes." The American Naturalist **158**(1): 87-99.
- Rieseberg, L. H. and J. H. Willis (2007). "Plant speciation." Science **317**(5840): 910-914.
- Ross, H. H. (1972). "The origin of species diversity in ecological communities." Taxon: 253-259.
- Salomon, M. (2001). "Evolutionary biogeography and speciation: essay on a synthesis." Journal of Biogeography **28**(1): 13-27.
- Schemske, D. W. and C. C. Horvitz (1989). "Temporal variation in selection on a floral character." Evolution **43**(2): 461-465.
- Simberloff, D. S. (1974). "Equilibrium theory of island biogeography and ecology." Annual Review of Ecology and Systematics **5**: 161-182.
- Stebbins, G. L. (1973). "Adaptive radiation and origin of forms in earliest multinuclear organisms." Systematic Zoology **22**(4): 478-485.
- Stuessy, T. F., G. Jakubowsky, et al. (2006). "Anagenetic evolution in island plants." Journal of Biogeography **33**(7): 1259-1265.
- Szarzynski, J. (2000). Xeric islands: Environmental conditions on inselbergs. Inselbergs. S. Porembski and W. Barthlott, Springer Berlin Heidelberg. **146**: 37-48.
- Thomson, J. D. and S. C. H. Barrett (1981). "Selection for outcrossing, sexual selection, and the evolution of dioecy in plants." American Naturalist **118**(3): 443-449.
- Townsend, C. R., M. Begon, et al. (2009). Essentials of ecology, Wiley-Blackwell.
- Traveset, A. and D. M. Richardson (2006). "Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms." Trends in Ecology & Evolution **21**(4): 208-216.
- Traveset, A. and E. Sáez (1997). "Pollination of *Euphorbia dendroides* by lizards and insects: spatio-temporal variation in patterns of flower visitation." Oecologia **111**(2): 241-248.

- Tyre, A. and J. Addicott (1993). "Facultative non-mutualistic behaviour by an "obligate" mutualist: "Cheating" by yucca moths." Oecologia **94**(2): 173-175.
- Vaughan, R. and P. O. Wiehe (1937). "Studies on the vegetation of Mauritius: I. A preliminary survey of the plant communities." The Journal of Ecology: 289-343.
- Vlasáková, B. and M. H. Gustafsson (2011). "Clusia blattophila sp. nov.(Clusiaceae) from an inselberg in French Guiana." Nordic Journal of Botany **29**(2): 178-181.
- Vlasáková, B., B. Kalinová, et al. (2008). "Cockroaches as pollinators of Clusia aff. sellowiana (Clusiaceae) on inselbergs in French Guiana." Annals of Botany **102**(3): 295-304.
- Waser, N. M., L. Chittka, et al. (1996). "Generalization in pollination systems, and why it matters." Ecology **77**(4): 1043-1060.
- Watson, D. M. (2002). "A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems." Journal of Biogeography **29**(5-6): 823-834.
- Whitaker, A. (1987). "The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies." New Zealand Journal of Botany **25**(2): 315-328.
- Whitehead, D. R. (1969). "Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations." Evolution: 28-35.
- Woitke, M., R. Wolf, et al. (2006). "Flower morphology of the resurrection plant Chamaeigigas intrepidus Dinter and some of its potential pollinators." Flora **201**(4): 281-286.
- Wyatt, R. (1981). "Ant-pollination of the granite outcrop endemic *Diamorpha smallii* (Crassulaceae)." American Journal of Botany: 1212-1217.
- Yasumoto, A. A. and T. Yahara (2006). "Post-pollination reproductive isolation between diurnally and nocturnally flowering daylilies, *Hemerocallis fulva* and *Hemerocallis citrina*." Journal of plant research **119**(6): 617-623.