

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA GEOLOGIE

**Koevoluce rostlin a jejich opylovačů mutualismu vždy a všude, nebo
pestrá škála strategií, kde je povoleno téměř vše?**

Bakalářská práce

Kateřina Kolková

Biologie – geologie a ochrana životního prostředí pro vzdělávání

prezenční studium

vedoucí práce: Mgr. Monika Mazalová, Ph.D.

Olomouc 2017

Prohlašuji, že jsem předloženou práci vypracovala samostatně, za použití citované literatury a zdrojů.

V Olomouci dne

Podpis

Ráda bych poděkovala své vedoucí práce, Monice Mazalové, za poskytnutí cenných rad, její ochotu a především obrovskou trpělivost, kterou se mnou během psaní této práce měla. Dále bych ráda poděkovala všem lidem, kteří mě v průběhu mého studia podporovali, inspirovali mě a věřili ve mně i ve chvílích, kdy jsem to sama nedokázala.

Bibliografické informace

Jméno a příjmení autora: Kateřina Kolková

Název práce: Koevoluce rostlin a jejich opylovačů – mutualismus vždy a všude, nebo pestrá škála strategií, kde je povoleno téměř vše?

Typ práce: bakalářská

Pracoviště: Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra geologie

Vedoucí práce: Mgr. Monika Mazalová Ph.D.

Rok obhajoby: 2017

Abstrakt: Jedním z typických příkladů procesu koevoluce je vzájemná interakce rostlin a jejich opylovačů. Tento vztah mezi rostlinami a živočichy, kteří je opylují, bývá oboustranně výhodný. Zatímco rostliny poskytují živočichům pyl, nektar, případně obojí, živočichové šíří rostlinný pyl na jiné jedince téhož druhu a umožňují rostlinám rozmnožení. Nicméně ne vždy se jedná o čistou hru. Některé rostliny během svého vývoje zvolily odlišný druh strategie a opylovačům žádnou odměnu za jejich poskytnuté služby nenabízí. Tyto druhy rostlin nazýváme tzv. klamně (deceptivní). Deceptivní druhy rostlin nalezneme u mnoha skupin krytosemenných rostlin. Tou neznámější, nejpočetnější a bezpochyby nejzajímavější je čeleď *Orchidaceae*. V této práci byla vypracována rešerše z dostupných zdrojů literatury pojednávající o vývoji vzájemného vztahu rostlin a jejich opylovačů s důrazem na čeleď *Orchidaceae*. Součástí je rovněž návrh experimentálního designu diplomové práce. Tento design sestává ze zkoumání variability květů u vybraných (odměňujících i neodměňujících) druhů.

Klíčová slova: koevoluce, opylovači, přenos pylu, opylovací strategie, orchideje, odměňující a deceptivní druhy

Počet stran: 59

Počet příloh: 0

Jazyk: čeština

Bibliographical identification:

Autor's name and surname: Kateřina Kolková

Title: Plant-pollinator coevolution mutualism as an evolutionary imperative or a heterogeneous complex of strategies where anything is allowed?

Type of thesis: bachelor

Institution: Palacký University in Olomouc, Faculty of science, Department of geology

Supervisor: Mgr. Monika Mazalová, Ph.D.

The year of presentation: 2017

Abstract: One of the typical examples of coevolution is the interaction between plants and their pollinators. This relationship between plants and animals which pollinate them is usually reciprocally beneficial. Whereas plants provide a reward for their pollinators as pollen, nectar or both; animals spread the pollen onto other individuals of the same plant species and thus ensure their reproduction. However, it is not always 'fair-play' because some plants have chosen a different type of strategy during their evolution. These kinds of plants are called deceptive because they do not offer any reward to their pollinators for their services. These deceptive species can be found in many groups of angiosperms. The most famous, most numerous and undoubtedly the most interesting is the family Orchidaceae. This bachelor thesis has been compiled of work based on a variety of available resources, which deal with the development of the relationship between plants and their pollinators, with a special emphasis placed on the family Orchidaceae. This thesis also includes a proposal for an experimental project for a diploma thesis. The project consists of examining the variability of flowers in selected (rewarding and non-rewarding) species.

Keywords: coevolution, pollinators, pollination strategies, transfer of pollen, orchids, rewarding and deceptive species

Number of pages: 59

Number of appendices: 0

Language: Czech

OBSAH

1. ÚVOD.....	8
2. CÍLE PRÁCE	10
3. VÝVOJ OPYLOVACÍHO MECHANISMU.....	11
3.1. Nahosemenné rostliny	11
3.2. Krytosemenné rostliny	12
3.2.1. Květ.....	12
3.2.2. Opylení a oplození	13
4. OPYLOVACÍ MECHANISMY	14
4.1. Anemogamie	14
4.2. Entomogamie.....	15
4.3. Ornitogamie.....	19
4.4. Chiropterogamie.....	21
4.5. Ostatní opylovači.....	23
5. ROSTLINNÁ LÁKADLA	25
5.1. Barva	25
5.2. Vůně	27
5.3. Pyl.....	28
5.4. Nektar	29
5.5. Teplota.....	30
5.6. Zvuk.....	31
5.7. Tvar a struktura květu.....	32
6. DECEPTIVNÍ STRATEGIE: NE VŽDY SE JEDNÁ O „FAIR-PLAY“	33
7. ČELEĎ <i>ORCHIDACEAE</i>	34
7.1. Morfologie.....	34
7.2. Opylovací strategie.....	35
8. NÁVRH DESIGNU DIPLOMOVÉ PRÁCE.....	38
8.1. Úvod.....	38
8.2. Materiál a metody.....	39
8.3. Lokality	40
8.3.1. NPR Malhotky	41
8.3.2. NPR Čertoryje.....	41
8.3.3. PR Losový.....	42
8.3.4. PR Galovské lúky.....	43
9. ZÁVĚR.....	45
10. LITERATURA	46

SEZNAM OBRÁZKŮ

- Obrázek 1:** Lodyha vyrůstající uprostřed květenství *Babiana ringens* sloužící jako „bidýlko“ pro ptačí návštěvníky. (<http://www.pacificbulbsociety.org>).....21
- Obrázek 2:** Odlišnost ve vnímání barev – vlevo květy hrachoru horského (*Lathyrus linifolius*) ve viditelném světle, vpravo v ultrafialovém spektru. (<http://www.naturfotograf.com>).....26
- Obrázek 3:** Brylka zachycená na těle opylovače – včela rodu *Euglossa*. (<https://www.whatsthatbug.com>).....28

1. ÚVOD

Koevoluce je stěžejní součástí evoluce od počátku složitého vývoje života na Zemi. Je to proces, během kterého se nejméně dva různé druhy organismů přizpůsobují nejen měnícímu se vnějšímu prostředí, ale také sobě navzájem. Přitom se uplatňují stejné principy, jako při klasické evoluci prostřednictvím přirozeného výběru (*sensu* Darwin 1861). Koevoluce rovněž často vede ke vzniku nových druhů, protože různé populace interagujících druhů se vyvíjejí odlišným způsobem v rozdílných geografických oblastech (Levin a Carpenter 2009).

Koevoluce se velmi často vyskytuje u dvojic dravec-kořist, hostitel-parazit, rostlina-oppylovač, u symbiotických druhů či komenzálů. V některých případech je koevoluce dvou druhů zvláště těsně provázána a v jejím průběhu u obou vznikají specifická přizpůsobení podmínkám takového vztahu. Například některé druhy mravenců jsou zcela potravně závislé na medovici vylučované mšicemi, přičemž mšice jsou závislé na pomoci mravenců při obraně proti predátorům nebo při transportu z jedné napadené rostliny na druhou (Flegl 2009). Koevoluce většinou probíhá tak, že evoluční novinka u jednoho organismu vede k posunu znaků u organismu druhého. Výsledek koevoluce je poté dán především typem interakcí, které mezi jednotlivými účastníky probíhají.

Významným vztahem vznikajícím prostřednictvím společné evoluce dvou taxonů je mutualismus (Kleister et al. 1984). Jedná se o vztah, který je vzájemně prospěšný pro oba jedince zapojené do této interakce (Cain et al. 2014). Mutualisté jsou důležitou součástí ekosystémů a dle Begona et al. (2006) je většina biomasy na Zemi tvořena právě mutualisty. Rozlišujeme mutualismus fakultativní (protokooperace) a obligátní. Fakultativní mutualismus představuje vztah, kdy jedinci těží ze vzájemné interakce určité výhody, ale zároveň jsou schopni přežít i samostatně. Naproti tomu obligátní mutualismus je pro oba jedince výhodný a zároveň nezbytný pro jejich přežití (Standler a Dixon 2008). Jednou z nejběžnějších forem mutualismu představuje vztah mezi rostlinami a živočichy, kteří je opylují (Kleister et al. 1984). Různé druhy živočichů jako jsou hmyz, ptáci, netopýři a další, navštěvují květy, na nichž se živí pylem, nektarem, případně zde sbírají další chemické látky (oleje) nebo květ využívají ke kladení vajíček či rozmnožování. Zároveň přenášejí pyl z jednoho květu na druhý a zajišťují tak rostlinám jejich rozmnožení (Ricklefs a Miller 2000). I přes nezbytnost tohoto vztahu pro oba zúčastněné druhy se z něj každý z nich snaží vytěžit co nejvíce za nejmenší možné výdaje. Rostliny lákají opylovače, kterým však nabízejí malé množství odměny, čímž si zajišťují návštěvu většího počtu květů, a tím

i úspěšnější rozmnožení. Naopak opylovač se snaží v co nejkratším čase získat velké množství potravy (Kleister et al. 1984).

2. CÍLE PRÁCE

- Vypracování rešerše ze současných zdrojů literatury a vytvoření uceleného přehledu vývoje vzájemného vztahu rostlin a jejich opylovačů s důrazem na čeleď *Orhidaceae*.
- Vytvoření experimentálního designu pro diplomovou práci.

3. VÝVOJ OPYLOVACÍHO MECHANISMU

Primitivnější druhy rostlin (např. kapradiny) potřebují ke svému rozmnožení vodu. Ta slouží k pohybu bičíkatých spermatozoidů. Díky vodě se mohou spermatozoidy přemístit a oplodnit vajíčka (Evert a Eichhorn 2013). Inovace tohoto původního mechanismu přichází během spodního devonu, kdy se na Zemi objevují první semenné rostliny (Willis a McElwain 2002). Semenné rostliny zahrnují dvě hlavní vývojové linie – nahosemenné a krytosemenné rostliny.

3.1. Nahosemenné rostliny

Původnější taxon z recentních skupin semenných rostlin představuje oddělení nahosemenných rostlin (*Gymnospermae*), jež se s největší pravděpodobností vyvinuly z *Progymnospermae*, vymřelé skupiny rostlin žijících v devonu (Campbell a Reece 2006). Původně byla tato skupina výtrusnými rostlinami, avšak během klimatických změn, které nastaly během permu (sušší a teplejší klima způsobené spojením kontinentů v jeden prakontinent – Pangea) se začala adaptovat na nově vzniklé podmínky (Campbell a Reece 2006). Největší rozvoj pak nahosemenné rostliny zaznamenaly v druhohorách, především v triasu a juře. V současnosti rozlišujeme čtyři oddělení žijících zástupců nahosemenných rostlin: *Pinophyta*, *Cycadophyta*, *Ginkophyta* a *Gnethophyta* (Evert a Eichhorn 2013).

Název skupiny nahosemenných rostlin vychází z faktu, že vajíčka a později vzniklá semena se vyvíjejí na povrchu megasporofylu místo toho, aby byla uzavřena v plodech, jako je tomu u kvetoucích rostlin (Kubát et al. 2003). Nahosemenné rostliny jsou dřeviny s dokonalou převahou sporofytu nad gametofytem, který je často redukován na ještě menší počet buněk, než je tomu u kapradin a jejich příbuzných (Bidlack a Jansky 2008). Jejich květy jsou jednopohlavné, drobné a skládají se v šišticevitá květenství (strobily). Mikrosporofyly (tyčinky) jsou šupinovité, seskupené v mikrostrombily a mají jedno nebo několik mikrosporangii (prašníky) s mikrosporami (pylová zrna). Megasporofyly nesou megasporangia (vajíčka), která jsou volně přístupná pylovým zrnům a obsahují primární endosperm (Novák a Skalický 2012). Pylová zrna jsou z mikrosporangii na vajíčka přenášena pasivně, pomocí větru (Ingrouille a Eddie 2006). Pylové zrno dosedá přímo na polinační kapku, která je na vajíčku. Oplodnění nastává, když jedna spermatická buňka mikrogametofytu prorůstá skrze klovy otvor, kde se spojí s vajíčkem, které je u většiny nahosemenných rostlin umístěno v zárodečníku. Po oplození z každého vajíčka vzniká semeno (Evert a Eichhorn 2013).

3.2. *Krytosemenné rostliny*

Vzájemný vztah mezi rostlinami a jejich opylovači je spojen se vznikem krytosemenných rostlin (*Angiospermae*). Tato skupina rostlin je na naší planetě dominantní a zahrnuje zhruba 13 000 rodů a něco okolo 250 000–300 000 druhů (Evert a Eichhorn 2013). Z evolučního pohledu jsou však krytosemenné rostliny relativně mladé. Ve fosilním záznamu se poprvé objevují z doby před 140 miliony let, ve spodní křídě, s následným rychlým šířením a radiací v křídě střední (Willis a McElwin 2002). Během křídý dochází k rozpadu Pangey, což vyvolalo sopečnou aktivitu, rozsáhlé záplavy a pochopitelně změnu klimatu (Smith et al. 2010). Podle drobných fosilií lze soudit, že místem vzniku a počátečního rozvoje kvetoucích rostlin byly příbřežní pláně podél vodních toků a jezer. Tam nejspíše vznikla stanoviště uvolněná dřevinami předchozí etapy rozvoje rostlinstva. Jiná hypotéza předpokládá vznik kvetoucích rostlin v suchých oblastech, kde krytosemenné mohly uplatnit svoje přednosti – ukryvání semen do plodů, nebo schopnost lépe vést vláhu i živiny svým cévním systémem (Kvaček a Kvaček 2009).

Krytosemenné rostliny jsou budovány pravými pletivy, včetně pletiv vodivých. Za evoluční zdokonalení je možné považovat cévy, které jsou typické pro většinu z nich; umožňují efektivnější transport vody rostlinou (Kubát et al. 2003). Většinou jsou autotrofní, zřídka heterotrofní (parazitické, saprofytické); terestrické, méně vodní (sladkovodní, velmi málo mořské). Tradičně se toto oddělení člení na rostliny dvouděložné (*Magnoliopsida*) a rostliny jednoděložné (*Liliopsida*) (Novák a Skalický 2012). Mají mnoho speciálních znaků, jako jsou květy, plody nebo typický životní cyklus odlišný od všech ostatních rostlin (Evert a Eichhorn 2013).

3.2.1. *Květ*

Květ je výsledkem dlouhodobého vývoje a představuje specializovaný reprodukční orgán, který v rámci rostlinné říše zajišťuje nejlépe přenos genetické informace z generace na generaci (Sýkora a Hroudová 2009). Květ je tvořen květním lůžkem, na němž vyrůstají květní obaly (okvětí nebo kalich a koruna), tyčinky a pestíky. Většina rostlin má květy oboupohlavné, s funkčními tyčinkami i pestíky, vzácněji jedнопohlavné, nesoucí buď jen tyčinky, nebo pestíky (Kubát et al. 2003).

3.2.2. Opylení a oplození

Opylení je přenos pylových zrn z prašníků na bliznu. Ve většině případů je opylení zprostředkováno hmyzem či větrem, ale u mnoha (zejména tropických) skupin se jako opylovači uplatňují ptáci, netopýři či jiní savci (Evert a Eichhorn 2013). V ostatních případech dochází k samosprašnosti (autogamie), kdy pylová zrna klíčí na stejném květu, kde vznikla. (Evert a Eichhorn 2013).

Po opylení dochází ke kontaktu pylových zrn s povrchem blizny, odkud absorbují vodu potřebnou k vyklíčení pylové láčky (Bidlack a Jansky 2008). Pylová láčka prorůstá bliznou a dále skrze čnělku až do zárodečného vaku (Evert a Eichhorn 2012). Následuje dvojité oplození, typické pouze pro krytosemenné rostliny. Mezi opylením a oplozením uplyne různě dlouhá doba, od několika hodin po mnoho měsíců (Kubát et al. 2003).

4. OPYLOVACÍ MECHANISMY

Fosilní důkazy naznačují, že první krytosemenné rostliny měly jednoduché oboupohlavné květy a jejich opylovači byli brouci. Tyto brouky opylované rostliny však nenabízely žádný nektar, z čehož je zřejmé, že se brouci krmili pylem a měli tedy nejspíš vliv na vývoj přenášení pylu. Rozsáhlá radiace hmyzu nastala ještě v době před vznikem krytosemenných rostlin a všechny dnes známé skupiny již byly v té době přítomny a představovaly tak obrovský potenciální zdroj opylovačů. K jejich skutečnému využití krytosemennými rostlinami došlo v průběhu křídy. Rozsáhlá radiace krytosemenných rostlin si vyžádala (resp. byla podmiňována) mnoha morfologickými, fyziologickými a biochemickými změnami, které umožnily obsazení nových stanovišť (Willis a McElwain 2002).

Recentně využívá přibližně 80 % krytosemenných rostlin k přenosu pylu asi 200 000 různých živočišných druhů. Drtivá většina těchto živočichů jsou bezobratlí, zejména hmyz. Ve zbylých 20 % převažuje jako přenašeč pylu vítr a asi u 2 % rostlin slouží jako přenosné médium voda (Faegri a van der Pijl 1979; Abrol 2011).

4.1. *Anemogamie*

Opylování pomocí větru se v minulosti vyvinulo opakovaně u řady taxonů a v současné době jej nalezneme asi u 18 % krytosemenných rostlin. Mechanismus opylování větrem je považován za odvozený. Fylogenetické analýzy naznačují, že většina rostlin, jejichž pyl je v současnosti přenášen pomocí větru, byly v minulosti opylovány pomocí hmyzu. Návrat k opylení větrem zřejmě souvisí se změnou abiotických podmínek (sušší a chladnější klima), které v průběhu evoluce nastaly (Culley et al. 2002). Nejvyšší početnosti tyto druhy dosahují v oblastech vyšší zeměpisné šířky, především v temperátních oblastech, naopak nejmenší zastoupení mají v tropech, zejména pak v nížinném deštném pralese. Často se také vyskytují v oblastech s nízkou diverzitou rostlinné vegetace, dále v oblastech vyznačujících se otevřenou stukturou (např. savany) nebo na ostrovech (např. Havaj) (Whitehead 1969).

U druhů, které jsou opylovány pomocí větru je zřejmá adaptace k tomuto způsobu přenosu (Mauseth 2014). Přejít rostlin od entomogamie k anemogamii je doprovázen zmenšením celých květů i jednotlivých lístků květního obalu, nebo dokonce vymizením květního obalu. Absence květního obalu je velice výhodná – z tyčinek s dlouhými nitkami se snadno uvolňuje pyl. Rovněž blizna je uzpůsobena ke snadnějšímu zachycení pylu.

Mezi větrem opylované rody krytosemenných rostlin patří např. dub (*Quercus*), bříza (*Betula*), buk (*Fagus*); velkou skupinu využívající tento typ přenosu představují trávy.

4.2. Entomogamie

Entomogamie představuje původní a nejvíce rozšířený typ zoogamie, během níž dochází k přenosu pylu z jednoho květu na druhý prostřednictvím hmyzu. Mimořádný evoluční úspěch krytosemenných rostlin nepochybně souvisí s adaptací jejich reprodukčních orgánů právě na opylování hmyzem. Již první krytosemenné rostliny a jejich sesterské skupiny byly nejspíše entomogamní, ačkoliv některé z těchto raných skupin využívaly k přenosu pylu i vítr (Cox a Grubb 1991; Crepet et al. 1991). Rozsáhlá radiace krytosemenných rostlin na konci spodní křídy a počátek jejich převahy nad ostatními skupinami rostlin co do počtu druhů se datuje od svrchní křídy a začátku třetihor a jsou spojovány se společnou diversifikací hmyzu, který se živí sbíráním pylu či nektaru. Pestrá škála sofistikovaných opylovacích mechanismů charakteristických pro existující druhy krytosemenných rostlin vznikl právě v této době (Crane et al. 1995).

Již středně devonské spory, které se vyznačovaly složitou kresbou, naznačují možnost jejich šíření pomocí hmyzu. Tyto spory obsahovaly různé přívěsky a háčky, jež mohly sloužit k zachycení se na těle opylovačů. Z tohoto období pochází rovněž důkazy o výskytu heterosporických rostlin. Je tedy zřejmé, že vznikla potřeba malé mikrospory transportovat k větším, více či méně imobilním megasporám (Kevan a Baker 1983). Z konce devonu jsou dochovány důkazy o existenci megagametofytu a útvaru připomínajícího semena u skupiny Pteridophytes (Chaloner et al. 1977). Jejich nálezy jsou potvrzeny i v následujícím období karbonu. Pyl pravděpodobně sloužil jako první forma odměny pro členovce, kteří šířili spory. Těmi mohli být zástupci řádu *Collembola* nebo třídy *Arachnida* (van Valen a Taylor 1982). Nektar nejspíše původně sloužil jako pomocná vyživovací látka během klíčení rostlin a až později začal být konzumován malými členovci. Tyto stále častější paleoekologické vztahy nejspíše vedly ke vzniku křídel u hmyzu a také ke zvětšení jejich celkové velikosti (Kevan et al. 1975). Na konci prvohor a začátkem druhohor byly nejdůležitějšími rostlinami řády *Cycadales* a *Bennettitales* (Kevan a Baker 1983). I když máme jen málo přímých důkazů, tak podle některých studií mohly vzájemné vztahy mezi rodem *Cycadeoidea* a hmyzem existovat. Některé druhy *Bennettitales* (např. r. *Williamsonia*) pravděpodobně měly nápadná květenství, která přitahovala opylovače (Faegri a van der Pijl 1979). Jiné studie (Crepet 1979) objasňují vývoj vztahů hmyzích opylovačů z čeledi *Coleoptera*,

Diptera, Hymenoptera a *Lepidoptera* a jejich příslušných květních druhů induktivním uvažováním z existujících interakcí.

Ve srovnání s anemogamií přináší entomogamie značné výhody. Na rozdíl od anemogamie opylování pomocí hmyzu nevyžaduje tak velkou, a tedy zbytečnou produkci pylu. Entomogamie také umožňuje efektivnější pohlavní rozmnožování rostlin s nízkou populační hustotou a zajišťuje přesný přenos pylu i mezi jedinci na velké vzdálenosti. Jedna z dalších výhod entomogamie se uplatňuje v tropickém deštném lese. V této oblasti téměř nenalezneme druhy, které by využívaly k přenosu pylu vítr, jelikož v strukturně bohatém interiéru lesa je nedostatek proudění vzduchu potřebného k jeho přenosu (Schoonhoven et al. 2005).

Nejdůležitějšími opylovači jsou včely, opylující největší procento (80 %) entomogamních rostlin zahrnující i mnohé hospodářsky důležité plodiny jako např. jetel, tuřín či len. Během návštěvy květu sbírají včely a čmeláci pyl do specializovaných útvarů připomínající košíky umístěných na zadních končetinách. Tibiální segment zadní končetiny je u včely medonosné a čmeláků zploštělý a na okrajích opatřen řadou dlouhých, silných chloupků. Pyl smíchaný s nektarem a slinami je ukládán do košíkovitých útvarů, ve kterých je přenášen do úlu. Během tohoto procesu ulpívají na chloupkách opylovače jednotlivá pylová zrna, která při návštěvě dalšího květu přenesou na bliznu a zajistí tak rostlině rozmnožení.

Jejich vysoká efektivita coby opylovače je dána „věrností“ místu a konkrétnímu druhu rostlin po dobu snůšky nektaru. Dobré opylení má za následek zvýšení výnosnosti pěstovaných rostlin, které se projevuje větší kvantitou i kvalitou plodů. S výkonem při opylování těsně souvisí zatížení létavek při návštěvách květů. Když včela vyletí během jednoho snůškového dne v průměru desetkrát a navštíví při tom 20 květů, je to za den 200 květů. Včelstvo má v květnu - červnu kolem 30000 dělnic, z toho je létavek asi 10000. Toto včelstvo tedy může během jednoho dne navštívit, a tím i opylit až dva miliony květů (www20).

Vynikající vlastností včely medonosné v úspěšném konkurenčním boji je věrnost druhu květu. To znamená, že létavka, která naletuje na květ určitého druhu rostliny, navštívuje tuto rostlinu tak dlouho, až odkvete a nemůže již poskytovat potřebnou potravu. Když objeví včela např. kvetoucí třešeň, hledá podobné květy v jejím okolí tak dlouho, až je najde. Věrnost místu znamená, že při sběrací činnosti se včela soustřeďuje na omezenou plochu, která zaujímá maximálně 100m². Velikost sběrné plochy je závislá na vydatnosti a atraktivitě navštívených květů – čím lepší je zdroj, tím menší je sběrná plocha (www20; www22).

Důležitý je rovněž i přínos pro opylování rostlin, které jsou důležitou součástí našeho potravního řetězce a zachování druhové rozmanitosti rostlin. Bez včel by převládly anemogamní druhy rostlin, které by následně vytlačily většinu ostatních rostlin. Následkem by bylo vymizení živočišných druhů, které jsou na tyto rostliny navázány. Tím včely přispívají k udržitelnému rozvoji životního prostředí a zachování biodiverzity (www21).

Brouci patří mezi jedny z nejpůvodnějších návštěvníků květů rostlin (Grimaldi 1999) a dodnes se řadí k nepostradatelným opylovačům. Obzvláště důležitými jsou pro starobylé rody rostlin (např. *Magnolia* či *Lindera*). Přestože zástupci primitivních čeledí rostlin opylovaných brouky zpravidla nemají nektária, některé druhy magnolií představují výjimku. Význam pro opylovače má však především pyl (uvolňovaný v samčí fázi vývoje květů), který obsahuje volné aminokyseliny a je pro opylovače zdrojem dusíku. Naproti tomu ani bliznové sekrety neobsahují sacharidy a samičí fáze vyvíjejících se květů tak z hlediska přínosu pro opylovače zřejmě není nijak atraktivní. Proč hmyz navštěvuje květy i v samičí fázi je vysvětlováno teorií automimiker (Brower et al. 1967). Opylovači našich magnolií jsou drobní brouci. Konkrétně jde o rod blýskáček (*Meligethes*), jehož zástupci tvoří až 85% jedinců spektra opylovačů našich časně kvetoucích druhů magnolií a i u pozdních druhů je zastoupen přibližně 60%. Pozdnější druhy magnolií dále opylují druhy blýskáčků r. *Eपुरaea* (10%), r. *Dasytes* z čel. štetináčovití či více rodů drabčíkovitých brouků (*Staphylinidae*) (Jakl 2005).

Některé z druhů vos rovněž zčásti živí své potomstvo pylem nebo nektarem. Jedná se například o rody *Vespula* a *Dolichovespula*, jejichž strava se skládá z hmyzu a nektaru. Během jejich návštěvy na jejich těle ulpívá pyl, který je posléze přenesen na další rostlinu. Nejzajímavějšími a nejznámějšími vosími opylovači jsou pravděpodobně fíkovnice, které slouží jako primární opylovači fíkovníků (www5). Fíkovníky (*Ficus spp.*, *Moraceae*) a vosičky (*Agonidae*, *Chalcidoidea*), které je opylují, představují jeden z nejtěsnějších mutualistických vztahů (Janzen 1979). Rozmnožování fíkovníků závisí na návštěvě květu samičkou vosičky a vosička je závislá na rozvoji květenství, jelikož se v nich vyvíjí její larvy. Cyklus začíná, když oplodněné samičky proniknou dovnitř uzavřeného oboupohlavného květenství (*sykonium*) (Machado et al. 2005). Uvnitř každého *sykonia* jsou oddělené samčí a samičí květy, přičemž samičí jsou dvojího typu – s krátkou a s dlouhou čnělkou a vykvétají dříve než květy samčí. Samička do květů s krátkou čnělkou klade vajíčka a květy s dlouhou čnělkou opyluje přineseným pylem. Pak zahyne. Po nějaké době v květech s dlouhou čnělkou dozrávají semena a z květů s krátkou čnělkou vylézají právě vylíhlí samci a samičky fíkovnic. Samci nemají křídla a jejich úkol je pouze oplodnit samičky, poté hynou.

Oplozené samičky pak nasbírají do speciálních váčků pyl, opustí dozrávající fík a hledají další květenství (Čepička et al. 2007).

Evoluce můr a motýlů (*Lepidoptera*) byla umožněna až díky rozvoji novodobého typu květu, který jim poskytuje zdroj potravy. Téměř všechny druhy čeledi *Lepidoptera* mají jazyk nebo sosák přizpůsobený ke konzumaci pylu, resp. sání nektaru. Sosák je v klidovém stavu svinutý a během krmení se rozvinuje. Lišajové (*Sphingidae*) se během návštěvy květu pouze vznášejí kolem, naproti tomu motýli ho využijí i k přistání. Ačkoliv jsou můry obecně nočními a motýli denními živočichy, byl u obou zástupců prokázán jejich vztah k barevnosti květů. Ve většině případů slouží jako atraktant barva i vůně, v ostatních je to pouze jeden z nich (www6). Zajímavý příklad mutualistického vztahu představují malé můry *Tegeticula maculata* a květy rodu *Yucca* (Segraves et al. 2008). Samička této můry nejprve přiletí k jednomu květu a začne na něm sbírat pyl. Postupně vytvoří obrovskou pylovou kouli a odletí s ní k jinému jedinci juky. Tam nejprve naklade svá vajíčka do semeníku rostliny a pak umístí pylovou kouli na bliznu. Tím je zajištěno opylení a rostlinná vajíčka se začnou vyvíjet. Většina z nich se postupně mění v semena, některá však začnou abnormálně růst, čímž poskytují potravu pro právě vylíhlé larvy (Čepička et al. 2007).

Další skupinou důležitých opylovačů je dvoukřídý hmyz. Od ostatního hmyzu se odlišují počtem křídel; mají pouze jeden pár funkčních křídel, druhý pár je přeměněn v tzv. haltery, které slouží k vyvažování. Dvoukřídý hmyz se pravděpodobně spolu s brouky podílel na opylování raných kvetoucích rostlin. Řád Diptera je jednou z nejpočetnějších skupin na Zemi zahrnující přes 160 000 pojmenovaných druhů v asi 150 čeledích. (Ssymank et al. 2008) a na některých stanovištích je obzvláště důležitý. Mezi ně patří například keřová patra lesa, arktické a alpské oblasti, ve kterých je nedostatek včel. Dipterní hmyz je velmi důležitým opylovačem mnoha pěstovaných plodin. Jsou jimi např. pohanka obecná (*Fagopyron esculentum*), mangovník obecný (*Mangifera indica*) či bez černý (*Sambucus nigra*) (Ssymank et al. 2008). Zástupci pakomárců (*Ceratopogonidae*) a bejlmorok (*Cecidomyiidae*) jsou hlavními opylovači kakaovníku (*Theobroma cacao*).

Mezi další hmyzí opylovače patří i zástupci řádu *Thysanoptera*. Jedním z nich je *Scirtothrips dorsalis*, který je důležitým opylovačem chilli papriček (Sakai 2001; Frame 2003). *Thrips setipennis* je jediným opylovačem stromu *Wilkiea huegeliana* rostoucího v deštném pralese východní Austrálie, který je jedním ze dvou druhů sloužících jako potrava pro larvy australského motýla *Euschemon rafflesia*. (Williams et al. 2001). Elektronová mikroskopie prokázala, že třásněnky přenášejí pylová zrna na svých zádech a jejich třásnitá křídla jim dokonale umožňují pohybovat se z květu na květ (Eliyahu et al. 2015).

4.3. Ornitogamie

Mnoho druhů ptáků příležitostně navštěvuje květy rostlin při hledání potravy. Primárně zde sice hledají hmyz ukrytý v květenství, avšak nepohrdnou ani nektarem, pokud je přítomen. eledí (Proctor et al. 2006). Hlavními skupinami ptáků, kteří opylují rostliny, jsou kolibříci (*Trochilidae*), strdimilové (*Nectariniidae*) a kystráčkovití (*Meliphagidae*). Další důležité skupiny nalezneme v čeledi *Icteridae* – šatovníkovití (*Drepanidinae*), kruhoočkovití (*Zosteropidae*) a jihoafrické cukernatky (*Promeropidae*) (Cronk a Ojeda 2008). Kolibříci žijí výhradně na kontinentech „Nového světa“. Nalezneme je od nejj jižnějšího cípu jižní Ameriky až po Aljašku s největší diverzitou v severních Andách. Během návštěvy rostlin nedosedají přímo na květ, ale opylují ho za letu. Z toho důvodu je většina jimi opylovaných květů dlouhých a převislých. Kolibříci se živí zejména nektarem rostlin, k čemuž mají přizpůsobený svůj dlouhý zobák, který je často u různých druhů odlišný a specializovaný na určitý druh květu. Strdimilové (*Nectariniidae*) jsou hlavní skupinou opylujících ptáků v Africe a Asii. Kystráčkovití (*Meliphagidae*) jsou důležitými opylovači rostlin z čeledi *Ericaceae* (podčeleď *Styphelioideae*), *Myrtaceae* a *Proteaceae* rostoucí v Austrálii (Cronk a Ojeda 2008).

Některé vlastnosti, jako například překonávání velkých vzdáleností nebo velmi ostrý zrak činí z ptáků vynikající opylovače. Obzvláště užiteční jsou během nepříznivých povětrnostních podmínek, kdy jsou ostatní opylovači (např. včely) neaktivní. Ptáci tedy představují důležité doplňkové opylovače v prostředí, kde je nízká hustota populací hmyzu, například ve vysokohorských ekosystémech (van der Pijl a Dodson 1996), v suchém prostředí (Stiles 1978), nebo na ostrovech, kde je druhové spektrum hmyzu díky izolovanosti prostředí ochuzené (Micheneau et al. 2006). Jejich význam je zásadní také při opylování rostlin kvetoucích v zimních měsících, kdy je nedostatek hmyzích opylovačů (Kunitake et al. 2004).

Na druhou stranu jsou ptáci větší a vyžadují tedy mnohem více energie než hmyz. Z tohoto důvodu mají některé ornitogamní rostliny tendenci investovat více energie do produkce nektaru a často vytvářejí i větší květy, aby uspokojily své ptačí opylovače. Vzhledem k nadprodukcí nektaru rostliny rovněž investují více prostředků do tvorby květních struktur, které je chrání před tzv. zloději nektaru (Stiles 1978). Prostředí s nízkou produktivitou rostlin může být limitující pro tvorbu nektaru a obecně i pro ornitogamii. Například v podrostu tropického deštného lesa, kde je omezená míra fotosyntézy nalezneme poměrně málo rostlin opylovaných ptáky (Stiles 1978). Totéž platí v chladném, aridním

a na živiny chudém prostředí. Ornitogamie je běžná v tropických a subtropických křovinatých porostech, otevřených lesích a ve společenstvech břehových porostů (citace).

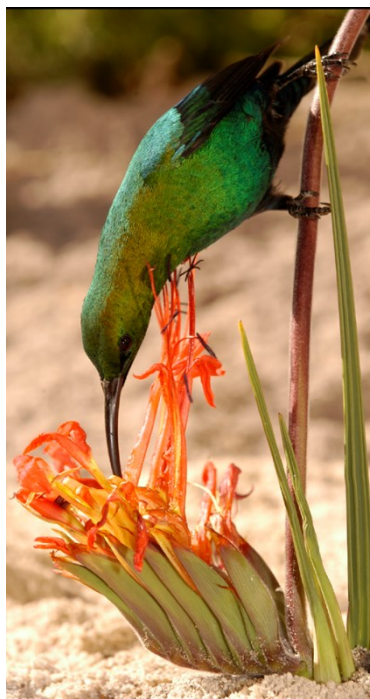
Ornitogamie je u kvetoucích rostlin poměrně rozšířená a zdá se, že se v minulosti vyvinula opakovaně. Nalezneme ji asi u 65 rostlinných čeledí a ve většině případů se pravděpodobně jedná o nezávislý vznik obvykle z předešlého mechanismu opylování včelami. Je pozoruhodné, že ornitogamie není příliš častá u nejpočetnějších čeledí krytosemenných rostlin. Například u čeledi *Asteraceae* se nachází pouze jediný jihoamerický rod *Mutisia*, který jako opylovače využívá ptáky (Buzeto et al 2000). Na druhé straně existují některé velké skupiny rostlin, pro které je opylování ptáky běžné. Jednu z takových skupin představuje řád *Zingiberales*. U všech čeledí tohoto řádu je ornitogamie přítomná (Specht 2006).

Vícenásobný vznik ornitogamie u kvetoucích rostlin vyvolává otázku, jaká preadaptace podporovala tento evoluční přechod. Dvě vlastnosti obvykle spojené s opylováním včelami mohou představovat výhodný znak z hlediska přechodu k ornitogamii. Jednou z nich je zygomorfie květů a druhou srůst květních částí v trubku. U čeledí se silně zygomorfními květy (*Scrophulariaceae*, *Heliconiaceae*, *Gesneriaceae*, *Fabaceae*) je ornitogamie běžná. Tato vlastnost je obecně považována za adaptaci k opylení včelami, protože umožňuje přesné umístění pylu na tělo opylovače. Zdá se však, že tato adaptace může být stejně důležitá i při opylování ptáky (Cronk a Ojeda 2008). Totéž platí o květních částech srůstajících v korunu nebo o přítomnosti češule trubkovitého tvaru (rody *Passiflora* a *Fuchsia*). Trubkovitý tvar květu se také původně vyvinul u entomogamních druhů rostlin, ale zdá se být stejně vhodný pro zobáky ptačích návštěvníků (Grant a Grant 1968).

Společným znakem ornitogamních skupin je paralelní vývoj určitých rysů, které jsou spojené právě s ornitogamií. Mnoho druhů rodu *Columnea* rozšířeného ve střední a jižní Americe má podobné morfologické vlastnosti (epifytní způsob života a poměrně velké, nápadné červené květy) se zástupci rodu *Aeschynantus* rostoucími v paleotropické oblasti (Cronk a Ojeda 2008).

Rostliny opylované ptáky mají některé specifické adaptace, kterými napomáhají přenosu pylu. Např. zástupci čeledi *Larantaceae* mají explozivní květy, které vybuchují v momentu, kdy se ke květu přiblíží opylovač (Feehan 1985). Pylová zrna se tímto výbuchem dostanou na ptačí tělo a při návštěvě dalšího květu tak zajistí jeho opylení. V Austrálii některé druhy rodu *Banksia* otevírají své květy až po určité interakci s ptáky, čímž omezují plýtvání pylem (Ramsey 1988). Kosatcovitá rostlina *Babiana ringens* má uprostřed svého květenství holou část lodyhy, která funguje jako jakési bidýlko pro její ptačí návštěvníky. Během této

návštěvy se strdimil drží bidýlka a v poloze hlavou dolů strká svůj zobák do květů (viz obr.1). V této poloze se hrudí nejsnáze oře o prašníky, a tak nejefektivněji přenesení pyl (Cronk a Ojeda 2008; Čepicka et al. 2007). Květy rodu helikónie (*Heliconia*) obsahují speciální lepivá vlákna, která napomáhají přilnutí pylu k hladkým strukturám těla kolibříků (Rose a Barthlott 1995). Některé africké orchideje rodu *Disa* mají polinaria, která se přilepí k nohám opylujících strdimilů (Johnson a Brown 2004).



Obrázek 1: Lodyha vyrůstající uprostřed květenství *Babiana ringens* sloužící jako „bidýlko“ pro ptačí návštěvníky. (<http://www.pacificbulbsociety.org>)

4.4. *Chiropterogamie*

Při chiropterogamii jsou rostliny opylovány netopýry, což zajišťuje řada určitých adaptací. Rostliny kupříkladu otevírají své květy během noci, aby tak byly k dispozici netopýrům (Tschapka et al. 2015). Jelikož mnohé z těchto rostlin kvetou pouze jednu noc, je potřeba maximální efektivita přenosu pylu. Aby toho bylo dosaženo, vytvářejí rostliny extrémně velké pohavní orgány a velké množství pylu (až 7krát více, než květy opylované kolibříky). Tím si zajistí, že se na těle netopýra zachytí velké množství pylu, který je pak přenesen na další květ (Muchhala a Thompson 2010). Další adaptace představují velké a silné květy či květenství, mimořádně velké množství nektaru a pylu nebo charakteristická pozice okvětních lístků umožňující netopýrům snadný přístup dovnitř květů. Důležitou adaptací rostlin je specifická vůně, atrahující opylující druhy netopýrů. Barva květů je nejčastěji bílá či nenápadná. Jelikož se netopýři orientují echolokací, není investice do barvy příliš důležitá. Netopýří květy jsou často charakteristické pachem, který je pro

člověka nepříjemný – chlór, moč, exkrementy, česnek či mrtvolný zápach (van der Pijl 1960). Pozice květů je často kauliflorní nebo flageliflorní, což se zdá být pro netopýry rovněž výhodné.

Opylování rostlin netopýry je charakteristické pro tropické oblasti s nepatrným rozšířením v subtropech. V současnosti existují dvě čeledi letounů fungující jako opylovači, mezi nimiž jsou určité rozdíly. Jedná se o kaloně (*Pteropodidae*) z podřádu *Megachiroptera* a listonosy (*Phyllostomidae*) patřící do podřádu *Microchiroptera*. Kaloni se na Zemi objevili během pozdního eocénu a jejich přítomnost je omezena na paleotropickou oblast. Listonosové se vyvinuli nejspíše z některého z jejich hmyzožravých předků na přelomu oligocénu a miocénu a nachází se pouze v tropech „Nového světa“ (Kunz 1982). Zástupci podřádu *Microchiroptera* jsou dosud méně specializovaní než jejich příbuzní „Starého světa“ a kromě nektaru a pylu se stále živí i hmyzem. (Baker 1960).

Adaptace rostlin k chiropterogamii byla pozorována u zhruba 750 druhů z 64 různých rodů. Také některé hospodářsky významné rostliny jsou opylovány netopýry. Příkladem může být durian (*Durio zibethinus*) pěstovaný pro své plody v jihovýchodní Asii, divoká odrůda banánů (*Musa*) rostoucí na kontinentech „Starého světa“, agáve (*Agave*), anebo balsový strom (*Ochroma pyramidale*) rostoucí v deštném lese „Nového světa“ (Kunz 1982).

Jedna z podčeledí listonosů – *Glossophaginae* obsahuje druhy vysoce specializované k využívání nektaru. Stejně jako kolibřici se tyto netopýři vznášejí před květem, zatímco svým jazykem, který je dlouhý téměř jako celé jejich tělo, získávají nektar z květu. Kombinace těchto adaptací umožnila velkému počtu druhů rostlin využívat netopýry jako opylovače (Helvesen 2003). Rostlinný druh *Marcgravia evenia* se vyskytuje v husté vegetaci korunového patra. Jelikož jeho květenství nevisí na dlouhých stopkách, je potřeba „vyčnívat“ v husté vegetaci jiným způsobem (Dressler 2000). To zajišťují listy, které velmi dobře odrážejí zvukové signály a nacházejí se v blízkosti jednotlivých květů, čímž napomáhají netopýrům tyto nalézt (Simon et al. 2011).

Naproti tomu květenství druhu *Mucuna holtonii* se vyznačují dlouhými stopkami, a tak jsou v husté vegetaci korunového patra lépe viditelná (von Helversen a von Helversen 2011). Avšak jednotlivé květy jsou v květenství hůře rozeznatelné a využitelné – nektar je dobře ukrytý a uvolní se pouze tehdy, když netopýr přistane na květu a svým čenichem stlačí okvětní lístky, čímž uvolní nektar z nektárií (Schoner et al. 2016).

4.5. Ostatní opylovači

Bylo zjištěno, že některé druhy rostlin využívají ke svému opylení „nelétající“ savce, kteří se živí nektarem. Tato skupina savců zahrnuje především zástupce z řad vačnatců, primátů a hlodavců (Johnson 2001). Současné studie popisují okolo 85 druhů rostlin 43 rodů z 19 čeledí, které jsou navštěvovány savci nejméně 59 druhů z 19 čeledí šesti různých řádů (Carthewa 1997).

Rostlinné druhy, jež jsou opylovány savci, často vykazují podobné morfologické (velikost, tvar a barva květu) a fyziologické (načasování otevření květů, produkce nektaru) vlastnosti na podporu jejich opylení. Květy těchto rostlin jsou většinou velké a robustní nebo vytvářejí velká květenství. Mnoho nelétajících savců se vyznačuje noční aktivitou a výborným čichem, proto květy nebývají nápadně zbarvené, ale vylučují štiplavý zápach. Rostliny většinou hojně kvetou a produkují velké množství na cukr bohatého nektaru. Tyto rostliny mají také tendenci produkovat nadměrné množství pylu, protože jejich opylovači jsou mnohem větší než jejich bezobratlí návštěvníci, což může snižovat přesnost při přenosu pylu. (Carthewa 1997). Jedním z příkladů mutualistického vztahu mezi rostlinami a savci je jihoafrická lilie *Massonia depressa*, která je navštěvována některými druhy pískomilů. Vlastnosti květů *M. depressa* podporují opylení nelétajícími hlodavci nevýraznou barvou a kvasnicovým zápachem (Johnson 2001). Jsou robustní, rostou těsně nad zemí (Wiens et al. 1983) a vylučují velké množství na sacharózu bohatého nektaru (Johnson 2001). Viskozita nektaru *M. depressa* je 400krát větší než v roztoku s ekvivalentní koncentrací cukru. Tato jeho rosolovitá konzistence odrazuje hmyz a zároveň usnadňuje jeho konzumaci hlodavcům (Johnson 2001).

Další skupinou, která je schopna opylovat rostliny jsou ještěři. Konkrétně zástupci z čeledí ještěrkovití (*Lacertidae*), gekonovití (*Gekkonidae*) a scinkovití (*Scincidae*). Ačkoliv byly tyto skupiny v minulosti jako opylovači podceňovány, současné studie ukazují jejich důležitost při přežití mnoha rostlinných druhů. Ještěři a rostliny představují klasický příklad mutualistického soužití. Většina záznamů o opylování rostlin ještěry pochází z ostrovů, což potvrzují i Olesen a Valido (2003) ve své studii, kde rovněž zdůrazňují, že se jedná o tzv. ostrovní fenomén. Ještěři většinou hledají nektar v květenstvích, která jsou dobře přístupná pro lezoucího návštěvníka. Endemický druh scinka *Euprepis atlanticus* žijící v brazilském souostroví Fernando de Noronha. Je opylovačem stromu *Erythrina velutina* (*Fabaceae*), který kvete během období sucha. Zatímco scinkové v květu hledají nektar, otírají se ostatními částmi těla o prašníky a pylová zrna ulpívají na jejich

pokožce (Sazima et al. 2005). Gekoni rodu *Hoplodactylus* jsou přitahováni pouze nektarem, nikoliv pylem. To znamená, že rostliny, které jsou jimi opylovány, musejí vytvářet velké množství nektaru. Důležitou roli hraje i vůně, jelikož gekoni mají velmi dobrý čich. Vzhledem k tomu, že se rod *Hoplodactylus* a další druhy gekonů vyznačují noční aktivitou, není barva květu příliš důležitá (Whitaker 1987).

Z africké oblasti známe největšího pravidelného opylovače vůbec – je jím více než 1m na délku měřící madagaskarský lemur *Varecia variegata* (Čepička et al. 2007). Tento lemur je aktivní především brzy ráno a pozdě odpoledne. Jeho strava je velmi rozmanitá. Zahrnuje různé ovocné plody, semena, listy, ale také nektar, díky čemuž se mezi ním a palmou *Ravenala madagascariensis* vytvořil velmi úzký vzájemně prospěšný vztah. Během návštěvy této palmy lemur nasává/olizuje svým dlouhým jazykem nektar a čenichem se otírá o prašníky s pylem. Na jeho chlupch tak ulpívají pylová zrna, která při návštěvě dalšího květu přenese na bliznu a zajistí opylení (www7; www8).

5. ROSTLINNÁ LÁKADLA

Velký počet druhů kvetoucích rostlin na naší planetě je výsledkem adaptivní radiace řízené právě koevolucí rostlin a jejich zvířecích opylovačů (Yuan et al. 2013). Jako první na tahu byly nejspíše rostliny, které potřebovaly, aby pylová zrna ulpívala na opylovačích a mohla tak být transportována. Vyvinuly tedy lepkavý sekret, který postupně jednotlivá zrna obalil. Tím byl transport zajištěn a opylovači získali nový zdroj potravy. Dalším problémem bylo, jak přimět opylovače navštěvovat pouze jediný rostlinný druh případně pouze druhy příbuzné (Žďárek 1980). Květy tedy začaly lákat své opylovače skrze širokou škálu smyslových podnětů zahrnující barvu, vůni, texturu, a dokonce i zvuk (Cepero et al. 2015). Přestože je pyl či nektar „hmatatelnou“ odměnou pro opylovače, primárně jsou opylovači přitahováni právě skrze ostatní smyslové podněty (Proctor et al. 1996).

5.1. Barva

Krytosemenné rostliny představují skupinu s velkou rozmanitostí barev, která je způsobena pigmenty vzniklými během různých biochemických reakcí, jejich kombinacemi, rozdílnou koncentrací, různým pH ve vakuolách, přítomností kovových pigmentů a rozdílným umístěním pigmentů v tkáňových vrstvách (Papiorek et al. 2014). Bílá barva okvětních lístků je v některých případech produkována bez pomoci jakéhokoliv pigmentu a efekt bělosti je výsledkem odrazu a lomu světla dopadajícího na povrch buněk. Pigmenty se nacházejí v květních částech buď rozpuštěné v buněčné šťávě nebo v plastidech (Proctor and Yeo 1973).

Různí opylovači vnímají barevnost květů odlišně. Souvisí to s tím, jakým způsobem je vyvinut jejich zrakový orgán. Květní generalisté – mnoho druhů včel a motýlů – využívají svůj zrak k detekci květů. Zapamatují si tvar, barvu a vzory těch květů, jež je odmění a naučí se je tak odlišovat od méně výnosných rostlin (Chittka et al. 2014). Z elektrofyziologických záznamů a testování chování je známo, že včely mají trichromatické vidění zahrnující ultrafialově (UV), modře a zeleně citlivé fotoreceptory. Toto rozdělení receptorů je zachovalé u většiny blanokřídlých. Barevné rozlišení je nejvyšší ve vlnových délkách, kdy dochází k překryvu všech fotoreceptorů. V případě trichromatického vidění se nachází mezi 400–500 nm (Dyer et al. 2012). Díky fotoreceptorům citlivým na UV záření vnímá hmyz barvy odlišně, než například člověk (viz obr.2). Bílé květy se včelám jeví jako pestře zbarvené, často i s rozmanitými vzory. Část okvětní, odrážející UV světlo, hmyzu ostře kontrastuje se zbytkem květu, který UV světlo pohlcuje. Vznikají tak pro nás neviditelné vzory mající mnohostranný biologický význam (Žďárek 1980). Výskyt ultrafialových

květních vzorů je v přírodě mnohem častější než výskyt viditelných barevných kreseb (Evert a Eichhorn 2013). Posun spektra směrem k nižším vlnovým délkám znamená, že hmyz neumí rozpoznat červenou barvu. Tuto skutečnost podporuje i fakt, že většina entomogamních rostlin vytváří květy maximálně purpurové nebo modročervené. Výjimky jako např. vlčí mák jsou viditelné díky velkému množství odraženého UV světla.



Obrázek 2: Odlišnost ve vnímání barev – vlevo květy hrachoru horského (*Lathyrus linifolius*) ve viditelném světle, vpravo v ultrafialovém spektru. (<http://www.naturfotograf.com>)

Výzkum vývoje interakcí mezi ornitogamními druhy rostlin a barevného vidění jejich ptačích opylovačů je předmětem zájmu četných fyziologů i ekologů, a přesto je stále relativně neprobádaným odvětvím. Ptáci s denní aktivitou mají možná nejdokonalejší zrakové vnímání ze všech obratlovců, dobře vyvinuté pro detekci barvy, jasu a pohybu (Bowmaker et al. 1997). O toto tvrzení se opírá mnoho aspektů jako je schopnost vyhnout se dravci, výběr partnera či krmení se nektarem (Odeen 2009). Květní pigmenty – antokyany jsou důležitými zprostředkovateli odrazu světla, který umožňuje vyniknout charakteristickým květním strukturám. Tři hlavní typy antokyanů jsou pelargonidin, cyanin a delphinidin (Cronk a Ojeda 2008), který je ze všech tří nejméně běžný u ornitogamních rostlin (Scogin 1988). Posun květního zbarvení vyplývající z rozdílného obsahu pigmentů naznačuje odlišné vnímání barevnosti: červené květy jsou ptáci schopni rozlišovat mnohem snadněji než květy ostatních barev (Herrera et al. 2008). Většina „ptačích“ květů je proto především červená. Oblibu této barvy u ptáků dokazuje řada ornitogamních druhů rostlin pocházejících z různých částí světa, které, navzdory svému různému systematickému postavení, všechny uspěly s červenou barvou.

Kromě květní reklamy může barva květu fungovat i jako prostředek jemnější komunikace mezi rostlinou a opylovačem. V některých případech se barva květu s jeho stářím může změnit. Takovou změnou barvy rostlina opylovači signalizuje, že dotyčný květ je již opylený a bez nektaru. Tímto se snaží pozornost opylovače soustředit na květy, které

ještě opyleny nebyly. Řada entomogamních rostlin mění s odkvetením barvu květu (nebo jeho části) na odstíny červené, tedy barvy, kterou hmyz nerozlišuje (Čepička et al. 2007).

5.2. Vůně

Vůně má rovněž velký podíl na lákání opylovačů, zejména u druhů s velkou mírou specializace (Rauth a Ramiréz 2016). Je velmi důležitá především pro hmyzí a netopýří návštěvníky, kteří jsou schopni vůni rozpoznat i na velkou vzdálenost (Ingrouille a Eddie 2006). Tato skutečnost je dána schopností opylovačů, zejména včel, naučit se rozpoznat vůni mnohem rychleji než barvu, či tvar květu (Balamurali et al. 2015). Vůně je složena z několika komponent, které se vzájemně zesilují, a obvykle vzniká na povrchu okvětních lístků nebo ji produkují specializované orgány zvané osmofory (Ingrouille a Eddie 2005).

Krytosemenné rostliny uvolňují mimořádně rozmanité spektrum květních vůní a mnoho skupin těkavých organických látek (VOC), které vůni vytvářejí, jež jsou opakovaně spojovány se specifickými opylovači. Tito opylovači vyvíjejí silný tlak na minimalizaci změn vonných látek, čímž podporují lepší zapamatování si vůně a květní stálost (Gerber et al. 1996). Nedávné studie VOC prokázaly podobnost těchto sloučenin jak u rostlin, kde tvoří květní vůni, tak u hmyzu, což naznačuje vývoj zprostředkovaný opylovači a zároveň čichové preference hmyzu (Schiestl a Johnson 2013). Je tedy jisté, že tvorba VOC opylovači je evolučně starší než jejich výskyt u rostlin. O tom svědčí jejich postupný vývoj, během něhož rostliny využily smyslové zaujatosti opylovačů a vytvářejí látky stejné či podobné, jako jsou ty, které se podílejí na chemické komunikaci opylovačů (např. feromony). V současnosti je známo i několik případů konvergentního vývoje vonných látek u rostlin, jejichž vztah s opylovači je velmi specializovaný (Vlasáková et al. 2008).

Intenzita květinové vůně se mění v souvislosti s cirkadiánním cyklem (Harmer 2000). Maximální intenzita vůně se shoduje s vrcholem největší aktivity opylovačů. Např. u rostlin rodu *Antirrhinum*, které jsou obvykle opylovány včelami, je intenzita nejvyšší v poledne, naproti tomu tabák, který navštěvují opylovači s noční aktivitou, mají intenzitu vůně nejvyšší právě během noci (Kolossova 2001). Intenzita vůně se také snižuje po opylení daného květu (Dudareva et al 2000), což souvisí se skutečností, že květ již nepotřebuje k sobě lákat opylovače (Negre et al. 2003). Některé rostliny lákají své opylovače na vůně, které jsou pro člověka nepříjemné. Často se jedná o napodobování pachu hnoje, hniječícího masa či exkrementů. Takové druhy rostlin nalezneme u několika čeledí zahrnující např. *Asclepiadaceae*, *Aristolochiaceae*, *Sterculiaceae*, *Rafflesiaceae*, *Araceae*

či *Orchidaceae*. Květy těchto rostlin jsou charakteristické nevýraznou až fádňí barvou (hnědá, fialová, nazelenalá) a často tvoří květní pasti (Dudareva a Pichersky 2006).

5.3.Pyl

Pyl je jemný až hrubý prášek složený z jednotlivých pylových zrn (mikrogametofyt) nesoucí samčí gamety semenných rostlin. U čeledi *Orchidaceae* a *Asclepiadaceae* jsou všechna pylová zrna prašného pouzdra slepena v jednu hrudku, tzv. brylku (*pollinarium*), zachycující se lepkou na těle opylovače (viz obr.3) (www1; www2).



Obrázek 3: Brylka zachycená na těle opylovače – včela rodu *Euglossa*. (<https://www.whatsthatbug.com>)

Pyl je velmi výživnou látkou. Obsahuje 16-30 % (nebo i více) proteinů, 1-7 % škrobu, 0-15 % cukru a 3-10 % tuku. Je rovněž významným zdrojem fosfátů a dalších základních složek živých buněk (Proctor et al. 1991). Pro včely je pyl velmi důležitou látkou. Je nezbytný pro zachování a růst jejich kolonie, protože slouží jako zdroj bílkovin pro vyvíjející se larvy, nově vzniklé dělnice a rovněž pro královnu (Haydak 1970; Crailsheim 1992; Dafni et al. 2000). Včely rozpoznávají pyl svých hostitelských druhů rostlin především skrze vůni (Dobson a Bergstrom 2000). Velmi často se ve svrchní vrstvě pylových zrn nachází aminokyselina prolin (Lehman et al. 2010; Weiner et al. 2010) a zdá se, že pro zástupce čeledi *Syrphidae* hraje klíčovou roli při rozpoznávání jejich hostitelských květů (Wacht et al. 2000). U ostatních opylovačů tato souvislost zatím prokázána nebyla. Jelikož jsou proteiny a ostatní vyživovací látky uloženy uvnitř pylových zrn, dochází k jejich vstřebání buď tak, že hmyz naruší pyl svými kusadly nebo až během samotného trávení v těle opylovače (Konzmann et al. 2014).

Některé včelami opylované druhy rostlin se postupem času vyvinuly ve specialisty, kteří produkují velké množství pylu a žádné, případně jen velmi malé množství nektaru.

Příkladem těchto rostlin jsou rody *Papaver*, *Paeonia*, *Cistus* či *Helianthemum*. Tato skupina rostlin dále zahrnuje jedovatý lilek potměchuť (*Solanum dulcamara*) nebo kiwi (*Actinidia deliciosa*) (Proctor et al. 1996).

5.4. Nektar

Nektar je vylučován specializovaným žlázatým orgánem zvaným nektárium. Nektária nalezneme u většiny krytosemenných rostlin, několika druhů nahosemenných rostlin, a dokonce i u některých kapradin (Koptur et al. 1982; Pacini et al. 2003). Jsou uložena uvnitř květu při jeho bázi a obvykle jsou zásobena skrze floém (Razem a Davis 1999; Elias et al. 1975). Mají jednu nebo více vrstev specializovaného nektar-produkujícího parenchymu, který se nachází pod epidermis. (Pacini et al. 2003; Razem a Davis 1999). Dále v parenchymu nalezneme škrobová zrna, která po dozrání nektaru praskají a spustí tak jeho vylučování. Skladování a rozklad škrobových zrn je pravděpodobně evolučně odvozeným krokem, který umožňuje správné načasování vylučování nektaru (Nobel 1999; Taiz a Zeiger 2002; Barrera a Nobel 2004). Produkce nektaru často vrcholí v době, kdy je k dispozici velké množství pylu, jako je tomu například u tykve obecné (*Cucurbita pepo*) nebo u některých druhů *Agave*. V jiných případech je sekrece nektaru maximální v době, kdy je blizna květu nejvíce vnímavá, jako tomu je v případě kaktusu *Stenocerus stellatus* (Nepi et al. 1996; Molina-Freaner a Eguiarte 2003).

Pevné látky rozpuštěné ve vodném roztoku nektaru jsou zastoupeny mono- nebo disacharidy (sacharóza, fruktóza a glukóza) a aminokyselinami. U některých druhů rostlin byly v nektaru nalezeny i proteiny, lipidy, alkaloidy či těkavé organické látky (VOC) (González-Teuber a Heil 2014). I když nalezneme spoustu výjimek, existuje jistý vztah mezi typem nektaru a opylovačem, který květ navštíví. Množství a složení nektaru souvisí s energetickými požadavky opylovačů. Zhruba 10 % rozpuštěných látek bychom našli u druhů, které jsou opylovány kolibříky, přes 20 % u druhů opylovaných nektarivorními pěvcí a okolo 30 % rozpuštěných látek u druhů, které navštěvují včely (Nicolson a Fleming 2003; Nicolson 2002; Tóth et al. 2003; Luttge 1977; Pyke a Waser 1981). Obecně platí, že na sacharózu bohatý nektar má tendenci být ukryt hluboko v nektáriích, a tudíž je zapotřebí opylovače s dlouhým sacím ústrojím jako jsou některé druhy včel, motýli, můry nebo ptáci. Nektar bohatý na monosacharidy je spojován s nektárii, která jsou snadno dostupná. Mohou je tedy navštívit včely s kratším sosákem, mouchy či netopýři (Perret 2001). Koncentrace nektaru se může rovněž měnit v závislosti na velikosti evaporace a na vlhkosti vzduchu (Proctor et al. 1996).

5.5. Teplota

Termogenní rostliny jsou rostliny, které jsou schopné vyzařovat teplo, aby tak zvýšily teplotu okolního vzduchu. Velká část těchto rostlin byla popsána v čeledi *Araceae*. Téměř všechny termogenní rostliny dorůstají mnohem větších velikostí než běžné byliny a některé z nich jsou schopny po určitou dobu (až několik dní) udržovat teplotu až o 30 stupňů vyšší, než je teplota okolní. (www3).

Schopnost květů vytvářet teplo vznikla nejspíš brzy po samotném objevu krytosemenných rostlin. Zástupci několika bazálních čeledí krytosemenných rostlin (*Nymphaeaceae* a *Magnoliaceae*) jsou schopni ve svých květech produkovat teplo (Thien et al. 2000). Teplo je vytvářeno v mitochondriích, jako sekundární proces buněčného dýchání zvaný termogeneze. Tento mechanismus zprostředkuje enzym alternativní oxidáza (AOX) vyskytující se uvnitř mitochondriální membrány (Onda 2008).

V současnosti uznávaná hypotéza předpokládá, že termogeneze urychluje vypařování sloučenin, které lákají opylovače. Tento proces zajišťuje větší účinnost opylení. Chemické signály se rychleji rozptylují ve vzduchu a celý proces lákání opylovačů se tak urychlí. Tuto hypotézu podporuje strategie zástupců rodu *Amorphophallus* rostoucích v tropických oblastech. Rostliny rozšiřují chemické sloučeniny, jejichž zápach připomíná shnilé maso, mnohem efektivněji právě díky rychlejšímu rozptylu při vyšších teplotách. Hnilobný pach přitahuje specifické opylovače, jako jsou například mouchy (rody *Calliphora*, *Lucilia*, *Sarcophaga* či *Phormia*), které při letu z jednoho květu na druhý přenášejí pyl a zajišťují tak klíčovou roli opylovačů v životním cyklu těchto rostlin (Taiz a Zeiger 2010; Seymour a Schultze-Motel 1997). Další z hypotéz uvádí, že termogenní rostliny (rostoucí v oblastech, kde teplota klesá pod nulu) se vytvářeným teplem chrání před mrazem. Příkladem je skunkovka páchnoucí (*Symplocarpus foetidus*) rostoucí v Severní Americe. Tato rostlina kvete brzy na jaře a teplo, které sama uvolní, zajistí roztátí sněhové pokrývky (Knutson 1974). I v tomto případě však mnoho botaniků tvrdí, že primárním účelem tohoto procesu je rychlejší šíření chemických látek k lákání opylovačů, čemuž odpovídá i fakt, že některé termogenní rostliny nalezneme i v tropických oblastech, kde je ochrana před mrazem zbytečná (www3). Alternativní vysvětlení termogeneze u rostlin vychází z předpokladu, že sama teplota je lákadlem pro opylovače, kterým poskytuje tepelnou ochranu v nepříznivých podmínkách. Hmyz je v tomto případě přímo zásoben teplem, které je nezbytné pro zachování jejich životně důležitých funkcí (Seymour et al. 2003). Například květenství některých horských druhů rodu *Saussurea* (čeleď *Asteraceae*) připomíná huňatou

kouli, která slouží jako příležitostné nocoviště řadě druhů čmeláků. Během takto strávené noci na sebe opylovač nachytá pyl a nejpozději následující večer ho dopraví na jiný květ. Asi nejdůmyslnější tepelný systém vyvinuly rostliny čeledi *Araceae*. Díky enzymatické zkratce v dýchacím řetězci v mitochondriích nevyužijí energii oxidačních reakcí pouze k tvorbě ATP, ale část mohou nechat běžet „samospádem“, čímž vygenerují velké množství tepla. Vnitřek jejich toulce se tak může ohřát až o 22 °C oproti okolnímu prostředí (Čepička et al. 2007).

5.6. Zvuk

Je známo, že rostliny jsou schopny produkovat nízko a vysoko frekvenční ultrazvuk (100–300 kHz), který je výsledkem rychlého poklesu napětí v xylému rostlin po kavitaci způsobené suchem (Kikuta et al. 1997; Laschimke et al. 2006; Rosner et al. 2006; Perks et al. 2004). Rostliny jsou rovněž schopny reagovat na zvukové vlny například změnou genové exprese, produkcí fytohormonů nebo klíčením a růstem (Jeong et al. 2008; Bochu et al. 2004; Gagliano et al. 2012; Takahashi et al. 1991). Ke komunikaci s opylovači, parazity či herbivory používají rostliny různé signály (Karban 2008). Nedávný objev rostlinného elektrického pole, které jsou schopni opylovači vnímat, ukazuje, jak skryté mohou tyto signály být (Clark 2013). Dobrým příkladem akustické komunikace mezi rostlinami a živočichy jsou rostliny závislé na netopýrech, se kterými komunikují prostřednictvím echolokace. Echo-akustické hledání partnerů je náročné, jelikož rostlinné signály jsou velmi variabilní a závisí na tvaru a pozici každé jednotlivé rostliny a jejích orgánů (Yovel et al. 2009; Yovel et al. 2011; Muller a Kuc 2009). Obvykle rostliny ovlivňují akustickou komunikaci negativně. Živočichové tedy musejí tyto překážky obejít, překonat je a přizpůsobit se jim (Wiley a Richards 1978). To platí zejména v přeplněných stanovištích, kde je pro netopýry složitější odhalit a identifikovat jejich partnerské rostliny, protože okolní vegetace může odrážet ultrazvukové vlny silněji než ohniskové rostliny. Proto na netopýrech závislé rostliny vyvinuly morfologické struktury, vytvářející nápadné ozvěny, které zaujmou pozornost netopýrů. Několik neotropických druhů rostlin opylovaných netopýry (*Mucuna holtonii* a *Marcgravia evenia*) vyvinulo květy s modifikovanými okvětními lístky nebo listy, které odrážejí ultrazvukové signály blížících se netopýrů s vysokou intenzitou a v širokém rozmezí úhlů (Simon et al. 2011; von Helversen a von Helversen 1999; von Helversen a von Helversen 2003). Květy některých kaktusů, které opylují netopýři, jsou obklopeny chlupatým *cephaliem*, které může zlepšit kvalitu odraženého zvuku tlumením hluku v pozadí. Navíc některé květy

zvonkovitého tvaru (*Markea neurantha*), které jsou opylované netopýry, produkují ozvěny s dlouhou dobou trvání a se složitým spektrálním složením (von Helversen et al. 2003). Experimentální studie ukazují, že tyto struktury nebo listy jsou nezbytné pro to, aby opylovači úspěšně našli své partnerské rostliny a využily jejich nektar (Simon et al. 2011; von Helversen a von Helversen 1999).

5.7. Tvar a struktura květu

Rovněž struktura a tvar květu jsou vytvářeny tak, aby přitahovaly své specifické opylovače. Květy rodu *Daucus carota* ukládají nektar na dně svých malých kalichů, aby jejich opylovači s krátkým sosákem (včely, mravenci, vosy, mouchy a brouci) dosáhli své odměny. Na druhé straně opylovači s dlouhým sosákem (čmeláci, motýli a můry) navštěvují květy s méně přístupným nektarem. Příkladem mohou být květy rodu *Aquilegia* mající dlouhý trubkovitě zahnutý tvar. Jsou tedy komplementární s dlouhým jazýčkem čmeláků, sosákem motýlů, případně se zobákem kolibříků. Ukrýváním nektaru hluboko uvnitř květu brání rostliny svůj nektar před odcizením živočichy, kteří neplní funkci opylovačů (www4).

6. DECEPTIVNÍ STRATEGIE: NE VŽDY SE JEDNÁ O „FAIR-PLAY“

Většina kvetoucích rostlin potřebuje služby opylovačů ke svému rozmnožení, zatímco opylovači květy využívají jako zdroj potravy ve formě nektaru, olejů či pylu. Některé rostliny si však vyvinuly odlišnou strategii a opylovačům žádnou odměnu za jejich poskytnuté služby nenabízejí (Ackerman et al. 2011). Tyto druhy rostlin označujeme jako tzv. klamné (deceptivní). Deceptivní strategie se vyvinula u řady skupin kvetoucích rostlin, nicméně nejznámějším příkladem jsou deceptivní orchideje. Existence této „podvodné hry“ je podmiňována neschopností hmyzu rozlišovat mezi květy odměňujícími a neodměňujícími. Skutečnost, že byli oklamáni, zjistí jedinci hmyzu až poté, co dosednou na květ. Délka jejich návštěvy je však dostačující k tomu, aby došlo k uchycení pylu na tělo opylovače.

Jedna z hypotéz vysvětlující vznik deceptivní strategie uvádí, že zdroje primárně určené k produkci nektaru rostliny investují do jiných aspektů jejich přežití jako je například jejich celkový růst. Další hypotéza tvrdí, že vznik podvodných květů podporuje u rostlin allogamii. Zvyšující se pravděpodobnost allogamie je pro rostliny prospěšná, jelikož autogamie má negativní dopad na jejich fitness a může postupně snižovat jejich genetickou variabilitu (Levine 2014).

Neodměňující květy nalezneme přibližně u 146 druhů z 33 různých čeledí (Renner 2006; Jersáková et al. 2006a). U většiny neorchideoiních druhů existují dvě hlavní formy deceptce. V prvním případě jde o druhy, jejichž opylovači jsou mrchožravé mouchy či brouci. Klasickými zástupci těchto rostlin jsou raflézie (*Rafflesia spp.*), jejichž květy v průběhu kvetení vydávají zápach připomínající hnijící maso, který má přilákat opylovače. Opylovači jsou mouchy nebo brouci hledající mršinu k naklazení vajíček. Mršinu však nenajdou a musí hledat dál. Pokud se nechají znovu oklamat páchnoucím obřím květem dalšího jedince raflézie, úspěšně přenesou ulpělá pylová zrna na bliznujiné rostliny. Další zástupce této strategie nalezneme v čeledích *Araceae*, *Aristolochiaceae*, *Asclepiadaceae* či *Hydnoraceae*. V druhém případě se jedná o rostliny s jednopohlavnými květy. Samčí květy jsou v tomto případě vybaveny pylem či nektarem – tedy odměnou, kdežto samičí květy již nikoliv (*Arecaceae*, *Asteraceae*, *Cucurbitaceae* a *Myristicaceae*) (Renner 2006). Potravně-deceptivní rostliny, které napodobují jiné odměňující květy a sexuálně deceptivní druhy se mimo čeleď *Orchidaceae* vyskytují pouze vzácně. Příkladem mohou být zástupci z čeledí *Apocynaceae*, *Begoniaceae*, *Berberidaceae* a *Ranunculaceae* (Jersáková et al. 2009).

7. ČELEĎ *ORCHIDACEAE*

Čeleď *Orchidaceae* zahrnuje 7 % krytosemenných rostlin a je považována za největší čeleď tétotohoto taxonu. Obsahuje přibližně 25 000 druhů z celého světa s největší diverzitou v tropických oblastech, a to především v jejich neotropické části. Orchideje jsou terestrické nebo epifytické vytrvalé byliny, zřídka liány. V počátečních stádiích ontogeneze jsou vždy heterotrofní (endotrofní mykorhiza), v dospělosti buď zelené (mixotrofní případně zcela autotrofní) nebo nezelené (obligátně heterotrofní) (Ježek 2012).

7.1. *Morfologie*

Základem morfologické stavby orchidejí je stonek, který nese vegetativní i generativní orgány. Orchideje mají růst stonku sympodiální nebo monopodiální. Monopodiální stonek je vývojově starší a roste neustále jedním směrem z jediného vrcholového pupenu. Sympodiální stonek sleduje povrch substrátu, případně roste i pod povrchem. Jedná se v podstatě o rhizom s krátkými ale i dlouhými internodii. Pro sympodiální druhy orchidejí je typická tvorba pahlíz, tedy ztlustlých stonkových článků, na nichž bývají přisedlé listy. (Dušek a Křístek 1986; Ježek 2012).

U epifytických orchidejí jsou vzdušné kořeny v některých případech dlouhé několik metrů. Starší části těchto kořenů jsou pokryté vrstvou mrtvých buněk zvanou velamen, která váže vzdušnou vlhkost a způsobuje bílé zbarvení kořenů (Ježek 2012). Živiny epifytických orchidejí pocházejí převážně z minerálního prachu, organického detritu, z trusu živočichů a dalších látek, které se nashromáždí mezi opěrnými plochami. Terestrické druhy orchidejí tvoří kulovité hlízy, které slouží jako zásobárna živin (rody *Ophrys* a *Orchis*) (Dušek a Křístek 1986). Listy jsou celokrajné na bázi většinou s pochvou, kopinaté, eliptické ale i kruhové či cylindrické. Stomata jsou umístěna na spodní straně listů, pouze výjimečně na svrchní (Dušek a Křístek 1986).

Dominantou orchidejí na první pohled jsou bezpochyby květy, které jsou u této čeledi velmi rozmanité. Květy vyrůstají v paždí listenů, většinou jsou oboupohlavné, u tropických druhů i jednopohlavné (Procházka 1980). Nejčastěji jsou zygomorfní, méně aktinomorfní složené z 6 okvětních lístků ve dvou řadách. Střední lístek vnitřního kruhu tvoří tzv. pysk (*labellum*), který má odlišnou stavbu, velikost, často i barvu a slouží k lákání opylovačů nebo k jejich přistání. Pysk je někdy protažen dozadu v podobě duté ostruhy obsahující nektar (Štěpánková et al. 2011). Pyl je spojenou viscinem v kyjovité, nebo paličkovité hrudky zvané brylky. Semeník orchidejí je spodní s velkým množstvím dvouobalných vajíček, vyvíjejících se většinou až po oplození. (Štěpánková et al. 2011).

7.2. Opylovací strategie

Důležitost opylovačů v průběhu evoluce orchidejí odráží velké množství specializovaných opylovacích mechanismů charakteristických pro tuto početnou čeleď (Faegri et al. 1979). Opylovači jsou přitahováni tvarem či barvou pysku. Jiné rody (např. *Bulbophyllum*) lákají samečky ovocných mušek (*Bactrocera* spp.) pomocí vylučování chemické látky, která současně slouží jako odměna (Tan a Nishida 2000). Květy rovněž vytvářejí atraktivní vůně a u odměňujících druhů najdeme i nektar. Proces opylení probíhá u orchidejí následovně: Během návštěvy květu ulpí na těle opylovače brylka (nejčastěji na hlavě či spodní straně těla). V momentu, kdy opylovač vstoupí do jiného květu stejného druhu, dojde k zachycení brylky na bliznu a dochází k oplození.

Některé druhy orchidejí se částečně nebo zcela spoléhají na samoopylení. Většinou je tomu tak v chladnějších oblastech, kde se nachází méně potenciálních opylovačů. Orchidej *Paphiopedilum parishii* se rozmnožuje samooplodněním. Dochází k němu, když prašník změní své pevné skupenství na kapalné, čímž dojde k přímému kontaktu s povrchem blizny (Chen et al. 2012).

Přibližně 1/3 druhů čeledi *Orchidaceae* neposkytuje svým opylovačům odměnu (Dafni 1984; Jersáková et al. 2006). Potravně-deceptivní orchideje neprodukují nektar a jejich pyl, který vytváří brylku, je ve většině případů jako odměna nepřístupný (Johnson and Edwards 2000). Vzhledem k tomu, že se opylovači po čase naučí vyhýbat těmto klamavým květům (Ackerman 1986), vykazují potravně-deceptivní orchideje obvykle nižší reprodukční úspěšnost než druhy odměňující. Proto ke zvýšení své šance na opylení často využívají mimikry (Trembley et al. 2005). K přilákání opylovačů orchideje využívají propagaci obecných znaků, které jsou typické pro odměňující druhy. Mezi tyto znaky patří tvar květenství, barva květu, vůně, ostruha či pylové papily (Jersáková et al. 2006). Tímto způsobem využívají vrozené potravní chování svých opylovačů. Jejich opylování je tedy zajištěno naivním hmyzem, který se doposud nenaučil vyhýbat těmto šálivým rostlinám (Heinrich 1975), nebo zkušenými opylovači, jejichž zásoby jsou vyčerpány a zkoumají jiné potenciální zdroje potravy (Internicola et al. 2009).

Menší procento orchidejí láká opylovače nabízením pseudopylu (prášková hmota podobná pylu nacházející se na pysku některých orchidejí) či falešnými prašníky. U druhů *Arethusa bulbosa*, *Pogonia ophioglossoides*, *Calopogon tuberosus* a *Cephalanthera longifolia* nalezneme na jejich pysku jasně žlutě zbarvené trsy chloupků, které lákají včely hledající pyl (Dafni a Ivri 1981b). Atrapy prašníků se vyskytují např. u rodů *Caladenia*,

Glossodia, *Elythranthera* a *Eriochilus* (Jersáková et al. 2006). Papily a trichomy rodů *Polystachya*, *Maxillaria* a *Eria* obsahují látky bohaté na bílkoviny a škrob, které jsou aktivně sbírány opylovači (Davies et al. 2003). V některých případech neodměňující orchideje těží z růstu v blízkosti druhů, které odměnu poskytují, jelikož je na těchto lokalitách větší početnost možných opylovačů (tzv. efekt magnetů) (Johnson et al. 2003b).

Jak bylo uvedeno výše, některé deceptivní druhy orchidejí využívají ke svému opylení mimikry, kdy si zajišťují opylení napodobováním květů odměňujících druhů. Roste počet evidovaných případů využití tzv. Batesova mimikry - květy některých deceptivních druhů orchidejí jsou natolik podobné svým (odměňujícím) předlohám, že opylovači nejsou schopni rozeznat tyto dva druhy od sebe (Dafni a Ivri 1981). Tento druh mimeze byl pozorován u jihoaustralských rodů *Diuris* (Beardsell et al. 1986) a *Thelimitra* (Dafni a Calder 1987) připomínající luštěniny nebo čmeláky opylované druhy rostlin. Několik druhů jihoafrického rodu *Disa* tvoří součást společenství rostlin opylovaných motýly (Johnson 1994) nebo mouchami s dlouhým sosákem (Anderson et al. 2005). Konvergence mezi členy tohoto společenství zahrnuje podobnost v době kvetení, délce ostruhy či květní trubky a v barvě květu.

Další skupina orchidejí klame své opylovače tím, že napodobuje místa, na která by mohli naklást svá vajíčka. Květy tak napodobují například mršinu, hnůj či plodnice hub. Oběťmi tohoto podvodu jsou pak většinou zástupci skupiny *Diptera* či *Coleoptera* (Jersáková 2006). Tento mechanismus je typický pro orchideje tropických a subtropických oblastí. Mnoho druhů orchidejí starého i nového světa je opylováno mouchami, které jsou přitahovány hnědými nebo temně rudými květy s nepříjemným zápachem. Tyto druhy často tvoří květní pasti s jednosměrným východem. Jedná se například o rody *Pterostylis*, *Paphiopedilum*, *Bulbophyllum*, *Cirrhopetalum*, *Megaclinium*, *Pleurothallis* či i u nás rostoucí rod *Cypripedium* (Borba a Semir 2001). Australský rod *Corybas* napodobuje svými květy plodnice stopkovýtrusných hub. Květy jsou pak opylovány bedlobytkami (*Mycetophilidae*), které běžně kladou svá vajíčka právě na tyto houby (Jones 1970).

Strategie, která je v pravém smyslu vlastní pouze čeledi *Orchidaceae* je sexuální decepce. V tomto případě květy napodobují samičí signály používané k páření. Podvedení samci, kteří se pokouší o kopulaci s květem, přenesou pyl na další takto klamný květ. Sexuální decepce se pohybuje od méně pokročilých forem, kdy orchideje klamou své opylovače pouze skrze čichové podněty (Stoutamire 1983) až po vysoce specializované vztahy, při nichž dochází k tzv. pseudokopulaci (Schiestl a kol. 2003). Stejně jako v případě

potravně-deceptivních druhů se ukazuje, že i sexuální decepce má spíše negativní dopad na frekvenci úspěšného opylení (Schiestl 2005).

Sexuální decepce není řízena jen klamnou vůní feromonů, ale i vizuálními a hmatovými podněty. Orchideje vydávající vůni samičích feromonů jsou v mnoha případech pro samečky mnohem lákavější než jejich skutečné samičky. V těchto případech samičky zvyšují svou atraktivitu změnou působiště mimo orchidejovou oblast (Wong et al. 2004).

Sexuální decepce se vyznačuje vysokou specializovaností, jelikož feromony hmyzu jsou obecně vysoce specifické pro určitý druh (Paulus a Gack 1990). Mnoho neotropických druhů orchidejí je opyleno samci včel, kteří navštěvují květy, z nichž sbírají látky k výrobě feromonů. Bylo zjištěno, že samci těchto druhů (*Euglossa imperialis* nebo *Eulaema meriana*) pravidelně opouštějí své teritorium k zajištění aromatických látek (např. cineol) k syntéze feromonu, jenž jim slouží k přilákání partnerky (Kimsey 1980; Zimmermann et al. 2006). Míra specializace se pohybuje v rozmezí lákání několika různých taxonů (Schiestl et al. 2000) až k naprosté exkluzivitě jednoho opylovače (Schiestl et al. 2003). Sexuálně-deceptivní rody orchidejí se nezávisle vyvinuly v Evropě, Austrálii, Africe a Jižní Americe. V Evropě se pseudokopulace objevuje pouze u jediného rodu *Ophrys* (Schiestl et al. 1999). Pysk napodobuje svou barvou, vůní a strukturou ochlupení samičku svého specifického opylovače, čímž k sobě přiláká samečka tohoto druhu. Opylení se pak děje během snahy samečka o kopulaci s touto falešnou samičkou (Zimmermann et al. 2006).

8. NÁVRH DESIGNU DIPLOMOVÉ PRÁCE

8.1. Úvod

Ve své diplomové práci se zaměřím na vybrané zástupce čeledi *Orchidaceae*, u nichž budu zjišťovat vztah mezi mírou morfologické variability květů zvolených taxonů s odlišnou strategií ve vztahu k lákání opylovačů. Většina druhů této čeledi poskytuje svým opylovačům odměnu v podobě nektaru či pylu. Nicméně asi u 1/3 z nich se vyvinula odlišná strategie a opylovač opouští květ bez kýžené odměny (potravní decepce). Potravně deceptivní druhy jsou nejčastěji vyvinutou strategií klamání opylovačů (Jersáková et al. 2006a). S výjimkou několika květních specializací (Dafni 1984), neodměňující orchideje využívají vrozeného chování hmyzích opylovačů a lákají je na znaky, které jsou typické pro odměňující rostliny. Nápadná barva, velké pysky, které mohou posloužit jako místo pro přistání opylovačů, dlouhá ostruha – to všechno jsou typické rysy odměňujících rostlin, které ale obvykle najdeme i u orchidejí, jež se adaptovaly k potravně deceptivní strategii lákání opylovačů (Ren et al. 2014). Potravně-deceptivní druhy rostlin obvykle spoléhají na naivitu čerstvě vylíhnutých imag hmyzu nebo na jedince druhů, jež zkoumají alternativní zdroje potravy za účelem získání vyšší odměny, než jim nabízejí květy, které běžně navštěvují. Fenotypová variabilita potravně-deceptivních druhů, tak pravděpodobně zvyšuje počet jejich návštěv opylovači, než se je naučí rozpoznávat a vyhnout se jim (Ren et al. 2014). Druhy nabízející odměnu by tak měly vykazovat spíše morfologickou uniformitu (jde jim o fixování svého „obrazu“ v paměti odměněného opylovače), naproti tomu květy potravně-deceptivních druhů by měly být značně variabilní. Reprodukční úspěšnost druhů, které poskytují odměnu, se zvyšuje se schopností opylovače daný druh rozpoznat, a opakovaně jej vyhledat. Morfologické znaky na jejich květech proto podléhají stabilizující selekci. Dle Ackermana (2011) by tak měla u klamavé strategie stoupat pravděpodobnost opylení úměrně s tím, jak moc se jedinci v populaci liší, a na populaci tak působí disruptivní selekce. Určitá míra variability byla rovněž pozorována u jednotlivých květů v rámci jednoho květenství deceptivního druhu orchideje. Vallius (2000) tuto skutečnost pozoroval u temperátního druhu *Dactylorhiza maculata*. Došel zde k závěru, že se jednotlivé květy v květenství odspodu k jeho vrcholu zmenšují. Stejný výsledek uvedl Berry a Calvo (1991) u jihoamerického druhu *Myrosmodes cochleare*. Empirická evidence, jež by podpořila Ackermanovu hypotézu, nebo naopak vedla k jejímu zamítnutí, je však dosud velmi kusá. Z toho důvodu jakožto praktický výstup předkládané rešeršní bakalářské práce zahrnuji návrh experimentálního designu nadcházející práce diplomové. Tento vychází z provedené

zevrubně rešerše tématu, jež mi umožnila nalézt mezery v dosavadním poznání pestrých aspektů koevoluce vztahu opylovač-rostlina.

8.2. *Materiál a metody*

Druhy zvolené pro diplomovou práci budou vybrány tak, aby symetricky reprezentovaly obě strategie, odměňující i potravně-deceptivní a ovšem také na základě početnosti výskytu na zvolených lokalitách. U pokud možno co největšího počtu jedinců budou měřeny morfologické znaky (např. délka a šířka okvětních lístků, velikost pysku, délka ostruhy atd.), uvažováno je také doplnění zjištěné morfologické variability proměnlivostí v barvě květu (měření pomocí reflexní spektrofotometrie). Variabilita výše uvedených znaků pak bude vyhodnocena na odlišných úrovních, tj. zvláště pro dvě skupiny jedinců reprezentující více druhů stejné strategie, v rámci druhů a v závislosti na pozici daného květu v květenství (míra variability u květů rostoucích ve spodní, střední a horní části květenství). Kromě morfologické variability květů budou na každé dílčí lokalitě měřeny základní abiotické environmentální charakteristiky (průběh teploty, vlhkost půdy, jednorázově také parametry jako pH, obsahy základních půdních živin apod.), jež budou korelovány s mírou morfologické variability, resp. barevné proměnlivosti květů individuálně pro každou lokalitu.

Možným vysvětlením variability květů mohou totiž kromě selekčního tlaku ze strany opylovačů být i abiotické faktory působící na rostliny. Je známo, že mnoho druhů rostlin syntetizuje flavonoidy v reakci na extrémní podmínky prostředí, což naznačuje, že změna pigmentace by mohla být řízena výběrem souvisejícím s heterogenitou prostředí a stress-tolerancí rostlin. Barva květů je z velké části dána antokyaniny, které mění barvu s měnící se hodnotou pH. V silně kyselém prostředí se zbarvují oranžově až červeně, zatímco v slabě kyselých až neutrálních roztocích v odstínech fialové. Modrá barva květu vzniká pouze v alkalických roztocích (Goto a Kondo 1991). Barevný polymorfismus orchidejí by tedy mohl vznikat také na základě rozdílného pH půdy na jejich stanovištích.

Dalším významným činitelem ovlivňujícím hromadění antokyaninů v rostlinných pletivech je teplota. Nízké teploty iniciují syntézu antokyaninů způsobující jejich akumulaci v jednotlivých částech rostlin, což vede ke vzniku odlišnosti barvy květu. Stabilita antokyaninů v rostlinných pletivech se snižuje s rostoucí teplotou (Shaked-Sachray et al. 2002). V tomto případě by tedy barevnou variabilitu mohl způsobovat odlišný průběh teploty.

U polymorfního druhu *Linanthus parrye* se vyvinuly dvě květní formy – bílá a modrá. Reprodukční úspěšnost jednotlivých forem závisí na množství srážek během sezony. Menší

reprodukční úspěšnost bílé formy nastává během období s nižším úhrnem srážek, které naopak vyhovují modré formě. Tato skutečnost nadále souvisí i faktem, že bílé formy uvnitř svých pletiv koncentrují větší množství iontů hořčíku a selenu, jež jsou pro rostlinu do značné míry toxické a během vydatných dešťů se vyplavují do půdy. Jedinci s modrými květy se před příjmem těchto nežádoucích kationtů chrání celkovou redukcí příjmu iontů, čímž si na druhou stranu snižují i příjem prospěšných minerálů (vápník, fosfor) (Schemske a Bierzychudek 2001).

Dalším ze stresových faktorů růstu rostlin je nedostatek dusíku, který zvyšuje obsah flavonoidů v rostlinách. Zvýšený obsah flavonoidů je způsoben zvýšenou deaminací fenylalaninu (Bonguebarbartsman a Phillips 1995). Nedostatek dusíku implikující vzrůst flavonoidů by měl způsobit změnu barvy květů.

Existující studie pojednávají také o vlivu koncentrace iontů různých kovů na stabilitu antokyanu a barvu jeho roztoku. Mazza a Miniati (1993 in Sached-Sachray 2001) uvádějí, že ionty cínu, mědi a hliníku jsou schopny s antokyanem vytvářet stabilní komplexy. Výsledný účinek těchto kovových iontů je změna barvy květu. Asen et al. (1962 in Larson 1980) zjistili, že barva okvětních lístků u rodu *Hydrangea* se změnila z červené na modrou v důsledku zvyšování koncentrace hlinitých iontů. Změna odstínu je způsobena vytvořením komplexu hliníku s antokyanem delfinidin-3-glukosidem. Modrý pigment u rodu *Salvia* je tvořen komplexem antokyanu s hořečnatými ionty (Takeda 1994).

Na základě výsledků výše popsaných studií bude na vybraných experimentálních lokalitách provedeno monitorování průběhu teploty a množství srážek. Dále bude na každé z lokalit proveden reprezentativní odběr půdních vzorků (dle plochy a heterogenity každé z lokalit), u nichž následně proběhne stanovení pH. Rovněž tyto vzorky poslouží k chemické analýze, během níž bude zjišťován obsah dusíku a jednotlivých iontů, jež by mohly způsobovat odchylky ve zbarvení květů. Množství těchto látek bude následně porovnáno s obsahem pigmentů, které budou zjištěny pomocí reflexní spektrofotometrie. Výsledné hodnoty nám pak umožní zjistit hlavní determinanty barevné variability zástupců čeledi *Orchidaceae*.

8.3. Lokality

Pro účely práce jsem na základě konzultace s botanikem s výbornou znalostí regionu (Dr. M. Dančák) vybrala 4 lokality, na kterých je potvrzen aktuální hojný výskyt zástupců čeledi *Orchidaceae*. Jedná se o Národní přírodní rezervaci (NPR) Malhotky, NPR Čertoryje, přírodní rezervace (PR) Losový a PR Galovské lúky. Nadmořská výška těchto lokalit

se pohybuje v rozmezí od 230 m n. m. (NPR Malhotky) do 770 m n. m. (PR Galovské lúky). Z hlediska fytogeografického členění ČR se lokality nacházejí ve dvou rozdílných oblastech. NPR Malhotky, NPR Čertoryje leží v oblasti panonského termofytika a PR Losový a PR Galovské lúky v karpatském mezofytiku. Díky tomu zde tedy mohou být při vyhodnocování zohledněny i další faktory než jen morfologie květů, a to již výše zmíněné abiotické faktory, které by měly na zvolených lokalitách vykazovat odlišný průběh, resp. nabývat různých hodnot, a tedy poskytovat dostatečnou variabilitu v datech.

8.3.1. NPR Malhotky

Národní přírodní rezervace Malhotky má rozlohu 9,47 hektaru a nachází se v katastrálním území (k.ú.) obce Nevojice, severně při silnici z Bučovic do Uherského Hradiště. Byla vyhlášena v roce 1981, aby sloužila k ochraně pestrých teplomilných společenstev travnatých a keřovitých svahů s navazujícími porosty světlých listnatých lesů. Stepní společenstva se nacházejí na jižně orientovaných svazích, na které v jejich horní hraně navazuje vegetace lesní. Členitý makrorelief je tvořen strmými kamenitými a hlinitými svahy, modelovanými erozní činností řeky Litavy ve vápnatých horninách žďánického flyše. V některých místech je skalní podloží překryto sprašemi a nalezneme zde i projevy gravitačního sesouvání a zvlnění půdního pokryvu. Místy jsou patrné pozůstatky antropogenních úprav terénu v podobě teras s ovocnými sady.

Flóra je zde zastoupena teplomilnou stepní a travní vegetací s bohatým podílem chráněných druhů rostlin. Z orchidejí se zde vyskytuje silná populace vstavače nachového (*Orchis purpurea*) a vstavače vojenského (*Orchis militaris*). Fauna zahrnuje četné zástupce z řad hmyzu. Z brouků je to např. svižník polní (*Cicindela campestris*), početnou skupinou jsou mravenci a z pavouků zde nalezneme např. sklípkánka (*Atypus piceus*). Poměrně pestré zastoupení zde mají i motýli – modrásek kozincový (*Glaucopsyche alexis*) či okáč ovsový (*Minois dryas*). Ze vzácnějších obratlovců se zde vyskytuje např. užovka hladká (*Coronella austriaca*) a z ptáků bychom mohli zahlédnout např. t'uhýka obecného (*Lanius collurio*) nebo krutihlava obecného (*Jynx torquilla*). (www9, www10)

8.3.2. NPR Čertoryje

Národní přírodní rezervace Čertoryje se nachází v nadmořské výšce od 350 do 444,7 m (v ochranném pásmu až do 500 m n. m.), asi 2,6 km jižně od obce Kněždub, mezi rekreační oblastí Lučina, obcí Malá Vrbka a státní hranicí se Slovenskem. Rezervace zaujímá k.ú. obcí Hrubá Vrbka, Kněždub a Tvarožná Lhota v okrese Hodonín a nachází se v chráněné krajinné

oblasti (CHKO) Bílé Karpaty. Zřízena byla v roce 1987. Celková výměra rezervace 325,5785 ha, výměra ochranného pásma 370,4025 ha. Čertoryje představují nejrozsáhlejší květnaté bělokarpatské louky s vysokou krajinářskou hodnotou a výskytem mnoha druhů chráněných rostlin a živočichů. Geologické podloží je zde tvořeno zvrásněných flyšem bělokarpatské jednotky magurského flyše, na němž vznikla převážně černozem těžší zrnitosti a ve vyšších polohách kambizem.

Typické pro tuto rezervaci jsou roztroušené hájky a solitérní duby, lípy a jeřáby. Kolem potoka Járkovce se vyvinula vegetace karpatských dubohabřin. Převažujícím typem vegetace jsou druhově velmi bohaté teplomilné louky. V rezervaci nalezneme velké množství vzácných a chráněných druhů, mimo jiné přibližně dvacet různých druhů orchidejí. K nejhojnějším patří pětiprstka žežulník pravá (*Gymnadenia conopsea* subsp. *conopsea*), vstavač mužský (*Orchis mascula*), vstavač vojenský (*Orchis militaris*), vemeník dvoulistý (*Platanthera bifolia*) a rudohlávek jehlancový (*Anacamptis pyramidalis*). Významné jsou i tořiče a prstnatce. Fauna je rovněž zastoupena mnohými vzácnými druhy. Z bezobratlých živočichů zde žijí např. sklípkánek černý (*Atypus piceus*) či tesařík obrovský (*Cerambyx cerdo*). Pestrá je i fauna mravenců, vosiček, včel a dalších zástupců blanokřídlých. Motýly reprezentuje pestrokřídlec podražcový (*Zerynthia polyxena*), silné zastoupení mají i noční motýli a celkově je v rezervaci známo více než tisíc druhů motýlů. Z plazů a obojživelníků můžeme narazit na ještěrku obecnou (*Lacerta agilis*), užovku hladkou (*Coronella austriaca*) či ropuchu obecnou (*Bufo bufo*). V Járkovci se pravidelně rozmnožuje mlok skvrnitý (*Salamandra salamandra*). Rezervace je rovněž významným hnízdištěm ptáků vázaných na luční biotopy a světlé háje. Žije zde např. chřástal polní (*Crex crex*), křepelka polní (*Coturnix coturnix*), bramborníček černohlavý (*Saxicola torquata*) a mnoho dalších. (www11, www12, www13).

8.3.3. PR Losový

Přírodní rezervace Losový se nachází ve Vsetínských vrších v horním konci údolí Losový v pramenné oblasti stejnojmenného potoka asi 1,5 km severně od obce Huslenky. Nadmořská výška je v rozmezí 490 až 570 m. n. m. a celková výměra činí 14,41 ha. Rezervace se nachází v k. ú. obce Huslenky, okres Vsetín v CHKO Beskydy. Předmětem ochrany jsou zachovalé podhorské pastviny a květnaté louky na svazích s jižní expozicí. Geologickým podkladem jsou vsetínské vrstvy zlínského souvrství račanské jednotky magurského flyše. Je zde patrná převaha vápnitých jílovců nad glaukonitickými pískovci. Lokalita je postižena četnými sesuvy, z nichž jsou některé staré desetiletí až staletí.

Na hlinitokamenitých svahových sedimentech se vytvořila kambizem, na zamokřených místech v okolí potoka i kambizem pseudoglejová.

Vzhledem k tomu, že jsou svahy exponovány převážně jižním směrem a na severní straně jsou chráněny hlavním hřbetem Vsetínských vrchů, představuje PR Losový v této oblasti nadprůměrně teplou lokalitu s velmi bohatou květenou. Významnými zástupci z čeledi vstavačovitých jsou zde vstavač mužský znamenáný (*Orchis mascula* subsp. *signifera*), vstavač osmahlý letní (*Orchis ustulata* subsp. *aestivalis*) či vemeník dvoulistý (*Platanthera bifolia*). V roce 2001 byl na této lokalitě nalezen rudohlávek jehlancovitý (*Anacamptis pyramidalis*) považovaný na Vsetínsku za vyhynulý a nedávno pak i vstavač trojzubý (*Orchis tridentata*). Fauna je zastoupena významnými druhy teplomilných bezobratlých, především hmyzu. Z motýlů zde byl zjištěn kriticky ohrožený modrásek černoskvřnný (*Maculinea arion*) nebo rovněž jedna z našich nejvzácnějších vřetenušek – vřetenuška třeslicová (*Zygaena brizae*). Jsou zde i vhodné hnízňní podmínky pro běžné i vzácnější druhy ptactva, např. pěnice vlašská (*Sylvia nisoria*), pěnice hnědokřídlá (*Sylvia communis*), strnad luční (*Emberiza calandra*) či žluna šedá (*Picus canus*). (www14, www15, www16)

8.3.4. PR Galovské lúky

Poslední z vybraných lokalit je přírodní rezervace Galovské lúky, jež představuje květnaté louky na svazích pod hřebenem Hrachovce. Nachází se v západní části Javorníků v Ráztocké hornatině v nadmořské výšce od 710 do 740 m, asi 3,5 km od obce Huslenky, k.ú. Huslenky, okres Vsetín v CHKO Beskydy. Celková výměra činí 21,55 ha. Geologický podklad tvoří vsetínské vrstvy zlínského souvrství račanské jednotky magurského flyše s převahou vápnitých jílovců nad glaukonitickými pískovci. Jako půdní typ se zde vyvinula kambizem.

I zde jsou svahové horské louky stanovištěm mnoha chráněných a ohrožených druhů. V rezervaci se nachází jedna z největších populací prstnatce bezového (*Dactylorhiza sambucina*) na území Moravy. Z dalších orchidejí zde nalezneme např. prstnatec májový (*Dactylorhiza majalis*), vstavač kukačka (*Orchis morio*), hlavinku horskou (*Traunsteinera globosa*), kruštík širolistý (*Epipactis helleborine*) či bradáček vejčitý (*Listera ovata*). Fauna je opět zastoupena různými druhy hmyzu, z motýlů se zde vyskytují např. ohniváček modrolelý (*Lycaena hippothoe*) či hnědásek jitrocelový (*Melitaea athalia*). Z brouků je to např. zlatohlávek tmavý (*Oxythyrea funesta*). Rovněž mnohé druhy obojživelníků a plazů zde nalézají vhodné podmínky pro život. Je jím např. slepýš křehký (*Anguis*

fragilis), ještěrka živorodá (*Zootoca vivipara*) a užovka obojková (*Natrix natrix*). V keřích hnízdí ťuhák obecný (*Lanius collurio*), v okolních lesích jeřábek lesní (*Bonasa bonasia*), ale zavítá do nich i rys ostrovid (*Lynx lynx*) a medvěd hnědý (*Ursus arctos*). (www17, www18, www19)

9. ZÁVĚR

Kovoluce je jedním z procesů, který formuje biologická společenstva. Druhy nebo skupiny druhů, které spolu interagují, uplatňují vzájemné selekční tlaky, což může vést ke vzniku velmi specializovaných vztahů mezi druhy. Jedním z takových vztahů je i interakce rostlin a jejich opylovačů, jež vznikla nedlouho po samotném objevení se krytosemenných rostlin na Zemi. Od té doby probíhá dlouhá společná evoluce kvetoucích rostlin a jejich hmyzích i nehmyzích opylovačů, během níž vznikla pestrá škála rozličných strategií, které jednotlivé druhy, či jejich skupiny uplatňují. Ve většině případů se jedná o vzájemně prospěšný vztah, kdy rostliny svým opylovačům nabízejí odměnu v podobě pylu, nektaru či jiných užitečných látek a opylovač na oplátku přenáší jejich pyl na další květ, což umožní sexuální reprodukci rostliny. Některé druhy rostlin však odměnu neposkytují a lákají opylovače na podvrhy, nebo využívají instinktivního chování opylovačů. Největší skupinou rostlin vytvářející šálivé květy je čeleď *Orchidaceae*. Studie, provedené v tropických oblastech naznačují, že druhy orchidejí, které vytváří podvodné květy, vykazují větší variabilitu v mnoha znacích. K tomu, abychom si vytvořili úplnější obrázek o strategii deceptivních rostlin, však vede ještě dlouhá cesta experimentálního ověření hypotézy i mimo region tropů. Prvním krokem může být ověření avizovaného trendu větší variability v morfologických charakteristikách květů, resp. jejich barvě, v prostředí temperátní klimatické zóny, které navrhuji jakožto výzkumný cíl budoucí diplomové práce.

10. LITERATURA

ABROL D.P. (2012): Non Bee Pollinators-Plant Interaction. In: *Pollination Biology*. Springer, Dordrecht.

ACKERMAN J. (1986): Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana*. 1: 108-113.

ACKERMAN J.D., CUEVAS A.A., HOF D. (2011): Are deception-pollinated species more variable than those offering a reward? *Plant. Syst. Evol.* 293: 91-99.

ANDERSON B., JOHNSON S.D., CARBUTT C. (2005): Exploitation of a specialized mutualism by a deceptive orchid. *Am. J. Bot.* 92: 1342–1349.

BAKER H.G. (1959): Reproductive Methods as Factors in Speciation in Flowering Plants. *Cold Spring Harb. Sym.* 24: 177-191.

BAKER H.G. (1961): The Adaptation of Flowering Plants to Nocturnal and Crepuscular Pollinators. *Q. Rev. Biol.* 36(1): 64-73.

BAKER H.G., HARRIS B.J. (1957): The Pollination of *Parkia* by Bats and Its Attendant Evolutionary Problems. *Evolution*. 11(4): 449-460.

BAKER H.G., HURD P.D. (1968): Intrafloral Ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 13(1): 385-414.

BALAMURALI G.S., KRISHNA S., SOMANATHAN H. (2015): Senses and signals: evolution of floral signals, pollinator sensory systems and the structure of plant–pollinator interactions. *Curr. Sci.* 108(10): 1852-1861.

BEARDSSELL D., CLEMENTS M.A., HUTCHINSON J.F., WILLIAMS E.G. (1986): Pollination of *Diuris maculata* R. Br. (Orchidaceae) by floral mimicry of the native legumes, *Daviesia* spp. and *Pultenaea scabra* R. Br. *Aust. J Bot.* 34: 165–173.

BEGON M., TOWNSEND C., HARPER J. (2006): *Ecology*. CPI Bath Press, United Kingdom.

BERTSCH A. (1983): Nectar production of *Epilobium angustifolium* L. at different air humidities; nectar sugar in individual flowers and the optimal foraging theory. *Oecologia*. 59: 40-48.

BIDLACK J.E., JANSKY S.H. (2011): *Stern's Introductory plant biology*. McGraw-Hill, New York.

BÍLÝ S. (2004): Netradiční opylovači. *Vesmír*. 83(4): 220-222.

BOCHU W., JIPING S., BIAO L., JIE L., CHUANREN D. (2004): Soundwave stimulation triggers the content change of the endogenous hormone of the *Chrysanthemum* mature callus. *Colloid. Surface. B.* 37(3-4): 107-112.

BONGUEBARTELSMAN M., PHILLIPS D.A. (1995): Nitrogen stress regulates gene-expression of enzymes in the flavonoid biosynthetic-pathway of tomato. *Plant Physiol. Bioch.* 33: 539-546.

BORBA E. L., SEMIR J. (2001): Pollinator specificity and convergence in fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) species: a multiple population approach. *Ann. Bot.* 88: 75–88.

BROWER L.P., COOK L.M., CROZE H.J. (1967): Predator Responses to Artificial Batesian Mimics Released in a Neotropical Environment. *Evolution.* 21(1): 11-23.

BOWMAKER J.K., HEATH L.A., WILKIE S.E., HUNT D.M. (1997): Visual Pigments and Oil Droplets from Six Classes of Photoreceptor in the Retinas of Birds. *Vision Res.* 37(16): 2183-2194.

BUZATO S., SAZIMA M., SAZIMA I. (2000): Hummingbird-Pollinated Floras at Three Atlantic Forest Sites I. *Biotropica.* 32(4b): 824-841.

CAIN M.L., BOWMAN W.D., HACKER S.D. (2014): *Ecology.* MA: Sinauer Associates, Sunderland.

CAMPBELL N.A., REECE J.B. (2006): *Biologie.* Computer Press, Brno.

CARTHEW S. (1997): Non-flying mammals as pollinators. *Trends Ecol.* 12(3): 104-108.

CASAS A. (1999): Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *Am. J. Bot.* 86: 534–542.

CEPERO L.C., ROSENWALD L.C., WEISS M.R. (2015): The Relative Importance of Flower Color and Shape for the Foraging Monarch Butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae). *J. Insect Behav.* 28: 499-511. ISSN 1572-8889.

CLARKE D., WHITNEY H., SUTTON G., ROBERT D. (2013): Detection and Learning of Floral Electric Fields by Bumblebees. *Science.* 340(6128): 66-69.

COX P.A., GRUBB P.J. (1991): Abiotic Pollination: An Evolutionary Escape for Animal-Pollinated Angiosperms. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 333(1267): 217-224.

CRAILSHEIM K. (1992): The flow of jelly within a honeybee colony. *J. Comp. Physiol. B.* 162(8): 681-689.

CRANE P.R., FRIIS E.M., PEDERSEN K.R. (1995): The origin and early diversification of angiosperms. *Nature.* 374(6517): 27-33.

CREPET W.L. (1979): Insect Pollination: A Paleontological Perspective. *BioScience.* 29(2): 102-108.

CREPET W.L., FRIIS E.M., NIXON K.C., LACK A.J., JARZEMBOWSKI E.A. (1991): Fossil Evidence for the Evolution of Biotic Pollination. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 333(1267): 187-195.

CRONK Q., OJEDA I. (2008): Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *J. Exp. Bot.* 59(4): 715-727.

CULLEY T.M., WELLER S.G., SAKAI A.K. (2002): The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 17(8): 361-369.

ČEPIČKA I., KOLÁŘ F., SYNEK P. (2007): Biologická olympiáda: Mutualismus vzájemně prospěšná symbióza. Institut dětí a mládeže Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy České republiky, Praha.

DAFNI A. (1984): Mimicry and deception in pollination. *Ann Rev Ecol Syst*, 15: 259-78.

DAFNI A., CALDER D. M. (1987): Pollination by deceit – floral mimesis in *Thelymitra antennifera* Hook f., (Orchidaceae). *Plant Syst. Evol.* 158: 11–22.

DAFNI A., HESSE M., PACINI E. (2000): Pollen and pollination. Springer, New York.

DAFNI A., IVRI Y. (1981b): The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen imitation and facultative floral mimicry. *Plant Syst. Evol.* 137: 229–240.

DAVIS A.R., PETERSON R.L., SHUEL R.W. (1988): Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae). *Can. J. Bot.* 66: 1435-1448.

DAVIES K.L., ROBERTS D.L., TURNER M.P. (2002): Pseudopollen and food-hair diversity in *Polystachya* Hook. (Orchidaceae). *Ann. Bot.* 90(4): 477–484

DAVIES K.L., TURNER M.P. (2004b): Pseudopollen in *Dendrobium unicum* Seidenf. (Orchidaceae): reward or deception? *Ann. Bot.* 94(1): 129–132.

DAVIES K.L., TURNER M.P. (2004c): Pseudopollen in *Eria* Lindl. Section *Mycaranthes* Rchb. f. (Orchidaceae). *Ann. Bot.* 94(5): 707–715.

DAVIES K.L., TURNER M.P., GREGG A. (2003): Atypical pseudopollen-forming hairs in *Maxillaria* (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 143: 151–158.

DAVIES K.L., WINTERS C., TURNER M.P. (2000): Pseudopollen: its structure and development in *Maxillaria* (Orchidaceae). *Ann. Bot.* 85: 887–895.

DE LA BARRERA E., NOBEL P.S. (2004): Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. *Trends Plant Sci.* 9(2): 65-69.

DOBSON H.E.M., BERGSTROM G. (2000): The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Syst. Evol.* 222(1-4): 63-87.

DRESSLER S. (2000): A new species of *Marcgravia* (Marcgraviaceae) from Amazonia with some notes on the *Galeatae* group including a key. *Willdenowia.* 30(2): 369-374.

DUDAREVA N. (2000): Developmental Regulation of Methyl Benzoate Biosynthesis and Emission in Snapdragon Flowers. *Plant cell*. 12(6): 949-961.

DUDAREVA N.A., PICHERSKY E. (2006): *Biology of floral scent*. FL: CRC/Taylor, Boca Raton.

DYER A.G., BOYD-GERNY S., MCLOUGHLIN S., ROSA M.G.P., SIMONOV V., WONG B.B.M. (2012): Parallel evolution of angiosperm colour signals: common evolutionary pressures linked to hymenopteran vision. *P. Roy. Soc. B. Bio.* 279(1742): 3606-3615.

ELIAS T.S., ROZICH W.R., NEWCOMBE L. (1975): The Foliar and Floral Nectaries of *Turnera ulmifolia* L. *Am. J. Bot.* 62(6): 570-576.

ELIYAHU D., MCCALL A.C., LAUCK M., TRAKHTENBROT A., BRONSTEIN J.L. (2015): Minute pollinators: The role of thrips (Thysanoptera) as pollinators of pointleaf manzanita, *Arctostaphylos pungens* (Ericaceae). *J. Pollinat. Ecol.* 16: 64-71.

EVERT R.F., EICHHORN S.E. (2013): *Biology of plants*. W. H. Freeman and Company Publishers, New York.

FAEGRI K., van der PIJL L. (1979): *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, New York.

FEEHAN J. (1985): Explosive flower opening in ornithophily: a study of pollination mechanisms in some Central African Loranthaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 90(2): 129-144.

FLEGR J. (2009): *Evoluční biologie*. Academia, Praha.

FRAME D. (2003): Generalist Flowers, Biodiversity and Florivory: Implications for Angiosperm Origins. *IAPT*. 52(4): 681-685.

GAGLIANO M., MANCUSO S., ROBERT D. (2012): Towards understanding plant bioacoustics. *Trends plant sci.* 17(6): 323-325.

GERBER B., GEBERZAHN N., HELLSTERN F., KLEIN J., KOWALKSY O., WÜSTENBERG D., MENZEL R. (1996): Honey bees transfer olfactory memories established during flower visits to a proboscis extension paradigm in the laboratory. *Anim. Behav.* 52(6): 1079-1085.

GONZÁLEZ-TEUBER M., HEIL M. (2014): Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. *Plant Signal. Behav.* 4(9): 809-813.

GOTO T., KONDO T. (1991): Structure and molecular stacking of anthocyanins – flower color variation. *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* 30: 17-33.

GRIMALDI D. (1999): The Co-Radiations of Pollinating Insects and Angiosperms in the Cretaceous. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 86(2): 373-406.

HARMER S.L., HOGENESCH J.B., STRAUME M. (2000): Orchestrated Transcription of Key Pathways in Arabidopsis by the Circadian Clock. *Science*. 290(5499): 2110-2113.

HAYDAK M.H. (1970): Honey Bee Nutrition. *Ann. Rev. Ent.* 15(1): 143-156.

HEINRICH B. (1975): Bee flowers—hypothesis on flower variety and blooming times. *Evolution*. 29(2): 325-334.

HELVERSEN D.V. (2003): Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *J. Exp. Biol.* 206(6): 1025-1034.

HERRERA G., ZAGAL J.C., DIAZ M. (2008): Spectral sensitivities of photoreceptors and their role in colour discrimination in the green-backed firecrown hummingbird (*Sephanoides sephaniodes*). *J. Comp. Physiol. A*. 194(9): 785-794.

HETHERINGTON-RAUTH M.C., RAMÍREZ S.R. (2016): Evolution and diversity of floral scent chemistry in the euglossine bee-pollinated orchid genus *Gongora*. *Ann. Bot.* 118(1): 135-148.

HODSON M.J., BRYANT J.A. (2012): *Functional Biology of Plants*. John Wiley, Chichester.

CHALONER W.G., HILL A.J., LACEY W.S. (1977): First Devonian platyspermic seed and its implications in gymnosperm evolution. *Nature*. 265(5591): 233-235.

CHEN L.J., LIU K.W., XIAO X.J., TSAI W.C., HSIAO Y.Y., HUANG J., LIU Z.J. (2012): The anther steps onto the stigma for self-fertilization in a slipper orchid. *PLoS ONE*. 7(5): e37478.

CHITTKA L., RAINE N.E. (2006): Recognition of flowers by pollinators. *Curr. Opin. Plant Biol.* 9(4): 428-435.

INGROUILLE M., EDDIE B. (2006): *Plants: diversity and evolution*. Cambridge University Press, New York.

INTERNICOLA A.I., PAGE P.A., BERNASCONI G. (2009): Carry-over effects of bumblebee associative learning in changing plant communities leads to increased costs of foraging. *Arthropod Plant Interact.* 3: 17-26.

JAKL J. (2005): Tajemství magnoliových květů. *Živa*. (3): 110-111.

JANZEN D.H. (1979): How to be a Fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* (10): 13-51.

JERSÁKOVÁ J., JOHNSON S.D., JURGENS A. (2009): Deceptive Behavior in Plants. II. Food Deception by Plants: From Generalized Systems to Specialized Floral Mimicry. In: BALUŠKA F. (2009): *Plant-environment interactions: from sensory plant biology to active plant behavior*. Springer, Berlin.

JERSÁKOVÁ J., JOHNSON S.D., KINDELMANN P. (2006a): Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biol. Rev.* 81: 219–235.

JEONG M.J., SHIM CH.K., LEE J.O., KWON H.B., KIM Y.H., LEE S.K., BYUN M.O., PARK S.CH. (2008): Plant gene responses to frequency-specific sound signals. *Mol. Breeding*. 21(2): 217-226.

JEŽEK Z. (2012). *Orchideje: praktická encyklopedie*. Rebo, Čestlice.

JOHNSON S.D. (1994): Evidence for Batesian mimicry in a butterfly pollinated orchid. *Biol. J. Linn. Soc.* 53: 91–104.

JOHNSON S.D., BROWN M. (2004): Transfer of pollinaria on birds' feet: a new pollination system in orchids. *Plant Syst. Evol.* 244(3): 181-188.

JOHNSON S.D., EDWARDS T.J. (2000): The structure and function of orchid pollinaria. *Plant Syst Evol.* 222: 243-269.

JOHNSON S.D., PAUW A., MIDGLEY J. (2001): Rodent Pollination in the African Lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). *Am. J. Bot.* 88(10): 1768-1773.

JOHNSON S.D., PETER C.I., NILSSON L.A., AGREN J. (2003b): Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by cooccurring rewarding magnet plants. *Ecology*. 84: 2919–2927.

KARBAN R. (2008): Plant behaviour and communication. *Ecol. Lett.* 11(7): 727-739.

KEVAN P.G., BAKER H.G. (1983): Insects as Flower Visitors and Pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* 28(1): 407-453.

KEVAN P.G., CHALONER W.G., SAVILE D.B.O. (1975): Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology*. 18(2): 391–417.

KIESTER A.R., LANDE R., SCHEMSKE D.W. (1984): Models of Coevolution and Speciation in Plants and Their Pollinators. *Am. Nat.* 124(2): 220-243.

KIKUTA S.B., LO GULLO M.A., NARDINI A., RICHTER H., SALLEO S. (1997): Ultrasound acoustic emissions from dehydrating leaves of deciduous and evergreen trees. *Plant Cell Environ.* 20(11): 1381-1390.

KIMSEY L.S. (1980): The behaviour of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. *Anim. Behav.* 28(4): 996–1004.

KNUTSON R.M. (1974): Heat Production and Temperature Regulation in Eastern Skunk Cabbage. *Science*. 186(4165): 746-747.

KOLOSOVA N., GORENSTEIN N., KISH CH.M., DUDAREVA N. (2001): Regulation of Circadian Methyl Benzoate Emission in Diurnally and Nocturnally Emitting Plants. *Plant Cell*. 13(10): 2333–2347.

KONZMANN S., LUNAU K., RAINE N.E. (2014): Divergent Rules for Pollen and Nectar Foraging Bumblebees – A Laboratory Study with Artificial Flowers Offering Diluted Nectar Substitute and Pollen Surrogate. *PLoS ONE*. 9(3): e91900.

- KOPTUR S. (1982): Nectaries in some neotropical species of *Polypodium* (Polypodiaceae): preliminary observations and analyses. *Biotropica*. 14(2): 108–113.
- KUBÁT K. (2003): *Botanika*. Scientia, Praha.
- KUNITAKE Y.K., HASEGAWA M., MIYASHITA T., HIGUCHI H. (2004): Role of a seasonally specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area. *Plant Species Biol.* 19(3): 197-201.
- KUNZ T.H. (1982): *Ecology of Bats*. Plenum Publishing Corporation, New York.
- KVAČEK Z., KVAČEK J. (2009): Jak vznikly krytosemenné rostliny a jejich květy. *Živa*. (5): 209-211.
- LARSON R.A. (1980): *Introduction to floriculture*. Academic Press, New York.
- LASCHIMKE R., BURGER M., VALLEN H. (2006): Acoustic emission analysis and experiments with physical model systems reveal a peculiar nature of the xylem tension. *J. Plant Physiol.* 163(10): 996-1007.
- LEHMANN S., FUNCK D, SZABADOS L., RENTSCH D. (2010): Proline metabolism and transport in plant development. *Amino Acids*. 39(4): 949-962.
- LEVINE T.R. (2014): *Encyclopedia of deception*. SAGE Publications, New York.
- LÜTTGE U. (1977): Nectar composition and membrane transport of sugars and amino acids: a review on the present state of nectar research. *Apidologie*. 8(4): 305-319.
- MACHADO C.A., ROBBINS N., GILBERT M.T.P., HERRE E.A. (2005): Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *PNAS*. 102(1): 6558-6565.
- MAUSETH J.D. (2014): *Botany: an introduction to plant biology*. Jones, Burlington.
- MEEUSE B. J.D. (1975): Thermogenic Respiration in Aroids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* (26): 117-126.
- MICHENEAU C. (2006): Bird Pollination in an Angraecoid Orchid on Reunion Island (Mascarene Archipelago, Indian Ocean). *Ann. Bot.* 97(6): 965-974.
- MINORSKY P.V. (2003): Plant Thermogenesis and Thermoregulation. *Plant Physiol.* 132(1): 25-26.
- MOLINA-FREANER F., EGUIARTE L.E. (2003): The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *Am. J. Bot.* 90(7): 1016-1024.
- MUCHHALA N., THOMPSON J.D. (2010): Fur versus Feathers: Pollen Delivery by Bats and Hummingbirds and Consequences for Pollen Production. *Amer. Nat.* 175(6): 717-726.

- MÜLLER R., KUC R. (2000): Foliage echoes: A probe into the ecological acoustics of bat echolocation. *J. Acoust. Soc. Am.* 108(2): 836-845.
- NEGRE F. (2003): Regulation of Methylbenzoate Emission after Pollination in Snapdragon and Petunia Flowers. *Plant cell.* 15(12): 2992-3006.
- NEPI M., PACINI E., WILLEMSE M.T.M. (1996): Nectary biology of Cucurbita pepo: ecophysiological aspects. *Acta Bot. Neerl.* 45(1): 41-54.
- NICOLSON S.W. (2002): Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute? *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 131: 645–652.
- NICOLSON S.W., FLEMING P.A. (2003): Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. *Plant Syst. Evol.* 238(1-4): 139-153.
- NOBEL P.S. (2009): Physicochemical and environmental plant physiology. Elsevier/Academic Press, Amsterdam.
- NOVÁK J., SKALICKÝ M. (2012): Botanika: cytologie, histologie, organologie a systematika. Powerprint, Praha.
- ÖDEEN A., HÅSTAD O. (2010): Pollinating birds differ in spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol. A.* 196(2): 91-96.
- OLESEN J.M., VALIDO A. (2003): Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends Ecol.* 18(4): 177-181.
- ONDA Y. (2008): Functional Coexpression of the Mitochondrial Alternative Oxidase and Uncoupling Protein Underlies Thermoregulation in the Thermogenic Florets of Skunk Cabbage. *Plant Physiol.* 146(2): 636-645.
- PAPIOREK S., JUNKER R.J., LUNAU K., OSORIO D. (2014): Gloss, Colour and Grip: Multifunctional Epidermal Cell Shapes in Bee- and Bird-Pollinated Flowers. *PLoS ONE.* 9(11): 1-7.
- PACINI E., NEPI M., VESPRINI J.L. (2003): Nectar biodiversity: a short review. *Plant Syst. Evol.* 238(1-4): 7-21.
- PAULUS H.F., GACK C. (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Isr. J. Bot.* 39: 43–79.
- PERKS M.P., IRVINE J., GRACE J. (2004): Xylem acoustic signals from mature *Pinus sylvestris* during an extended drought. *Ann. For. Sci.* 61(1): 1-8.
- PERRET M. (2001): Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in *Sinningieae* (Gesneriaceae). *Ann. Bot.* 87(2): 267-273.
- POKORNÝ V., ŠIFNER F. (2004): Atlas hmyzu. Paseka, Praha.
- PROCTOR M.C.F., YEO P. (1973): The pollination of flowers. Collins, London.

PROCHÁZKA F. (1980): Naše orchideje. Krajské museum východních Čech – pracoviště Pardubice, Pardubice.

PYKE G.H., WASER N.M. (1981): The Production of Dilute Nectars by Hummingbird and Honeyeater Flowers. *Biotropica*. 13(4): 260-270.

RAMSEY M.W. (1988): Floret Opening in *Banksia menziesii* R.Br.; The Importance of Nectarivorous Birds. *Aust. J. Bot.* 36(2): 225-232.

RAZEM F.A., DAVIS A. R. (1999): Anatomical and ultrastructural changes of the floral nectary of *Pisum sativum* L. during flower development. *Protoplasma*. 206(1-3): 57-72.

REN M X., CAFASO D., LUMAGA M.R.B., COZZOLINO S. (2014): Low pollination success of hybrids between nectar-rewarding and food-deceptive orchids. *Plant. Syst. Evol.* 300: 1895 – 1993.

RENNER S.S. (2006): Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In: WASER N.M., OLERTON J. (2006): *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.

RICKLEFS R.E., MILLER G.L. (2000): *Ecology*. W.H. Freeman, New York.

ROSE M.J., BARTHLOTT W. (1995): Pollen-connecting threads in *Heliconia* (Heliconiaceae). *Plant Syst. Evol.* 195(1): 61-65.

ROSNER S., KLEIN A., WIMMER R., KARLSSON B. (2006): Extraction of features from ultrasound acoustic emissions: a tool to assess the hydraulic vulnerability of Norway spruce trunkwood? *New Phytol.* 171(1): 105-116.

SAKAI S. (2001): Thrips Pollination of Androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a Seasonal Tropical Forest. *Am. J. Bot.* 88(9): 1527–1534.

SAZIMA I., SAZIMA C., SAZIMA M. (2005): Little dragons prefer flowers to maidens: a lizard that laps nectar and pollinates trees. *Biota Neotrop.* 5(1): 1-8.

SEGRAVES K.A., ALTHOFF D.M., PELLMYR O. (2008): The evolutionary ecology of cheating: does superficial oviposition facilitate the evolution of a cheater yucca moth? *Ecol. Entomol.* 33: 765-770.

SEYMOUR R.S., SCHULTZE-MOTEL P. (1997): Heat-producing flowers. *Endeavour* Vol. 21(3): 125-129.

SEYMOUR R.S., WHITE C.R., GIBERNAU M. (2003): Environmental biology: Heat reward for insect pollinators. *Nature*. (426): 243-244.

SHAKED-SACHRAY L., WEISS D., REUVENI M., NISSIM-LEVI A., OREN-SHAMIR M. (2002): Increased anthocyanin accumulation in aster flowers at elevated temperatures due to magnesium treatment. *Physiol. plant.* 114: 559-565.

- SCHEMSKE D.W., BIERZYCHUDEK P. (2001): Perspective: Evolution of flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Wright revisited. *Evolution*. 55: 1269-1282.
- SCHIESTL F.P. (2005): On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*. 92(6): 255-264.
- SCHIESTL F.P., AYASSE M., PAULUS H.F., LOFSTEDT C., HANSSON B.S., IBARRA F., FRANCKE W. (1999): Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*. 399: 421–422.
- SCHIESTL F.P., AYASSE M., PAULUS H.F., LOFSTEDT C., HANSSON B.S., IBARRA F., FRANCKE W. (2000): Sex pheromone mimicry in the Early Spider Orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *J. Comp. Physiol. A*. 186: 567–574.
- SCHIESTL F.P., DÖTTERL S. (2012): The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? *Evolution*. 66(7): 2042-2055.
- SCHIESTL F.P., JOHNSON S.D. (2013): Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends Ecol.* 28(5): 307-315.
- SCHIESTL F.P., PEAKALL R., MANT J.M., IBARRA F., SCHULZ C., FRANKE S., FRANCKE W. (2003): The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science*. 302: 437–438.
- SCHÖNER M.G., SIMON R., SCHÖNER C.R. (2016): Acoustic communication in plant–animal interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 32: 88-95.
- SCHOONHOVEN L.M., van LOON J.J.A., DICKE M. (2005): *Insect-plant biology*. Oxford University Press, New York.
- SIMON R., HOLDERIED M.W., KOCH C.U., VON HELVERSEN O. (2011): Floral Acoustics: Conspicuous Echoes of a Dish-Shaped Leaf Attract Bat Pollinators. *Science*. 333(6042): 631-633.
- SPECHT CH.D. (2006): Systematics and Evolution of the Tropical Monocot Family Costaceae (Zingiberales): A Multiple Dataset Approach. *Syst. Bot.* 31(1): 89-106.
- SSYMANK A. (1991): Rüssel- und Körperlängen von Schwebefliegen (Diptera, Syrphidae) unter Berücksichtigung der Verwendung von Alkoholmaterial. *Mitt. Schweizer. Entom. Gesellschaft*. 64(1-2): 67-80.
- SSYMANK A., KEARNS C.A., PAPE T., THOMPSON F. CH. (2008): Pollinating Flies (Diptera): A major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity*. 9(1-2): 86-89.
- STADLER B., DIXON A.F.G. (2008): *Mutualism: Ants and their Insect Partners*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- STILES F.G. (1978): Ecological and Evolutionary Implications of Bird Pollination. *Am. Zool.* 18(4): 715-727.
- STOUTAMIRE W.P. (1983): Wasp-pollinated species of *Caladenia* (Orchidaceae) in south-western Australia. *Aust. J. Bot.* 31: 383–394.
- SÝKORA V., HROUDOVÁ V. (2009): *Tajemství rostlin: Secrets of plants*. Academia, Praha.
- ŠTĚPÁNKOVÁ J. et al. (2011): *Květena České republiky 8*. Academia, Praha.
- TAIZ L., ZEIGER E. (2010): *Plant physiology*. MA: Sinauer Associates, Sunderland.
- TAKAHASHI H., SUGE H., KATO T. (1991): Growth Promotion by Vibration at 50 Hz in Rice and Cucumber Seedlings. *Plant Cell Physiol.* 32(5): 729-732.
- TAKEDA K., YANAGISAWA M., KIFUNE T., KINOSHITA T., TIMBERAKE C.F. (1994): A blue pigment complex in flowers of *Salvia patens*. *Phytochemistry.* 35: 1167–1169.
- TAN K.H., NISHIDA R. (2000): Mutual reproductive benefits between a wild orchid, *Bulbophyllum patens*, and *Bactrocera* fruit flies via a floral synomone. *J. Chem. Ecol.* 26(2): 533–546.
- THIEN L.B., AZUMA H., KAWANO S. (2000): New Perspectives on the Pollination Biology of Basal Angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 161(6): 225-235.
- TÓTH E. N., SZABÓ L.G., BOTZ L., OROSZ-KOVÁCS Z. (2003): Effect of rootstocks on floral nectar composition in apple cultivars. *Plant Syst. Evol.* 238: 43–55.
- TREMBLAY R.L., ACKERMAN J.D., ZIMMERMAN J.K. et al. (2005): Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biol. J. Linn. Soc.* 84(1): 1-54.
- TSCHAPKA M., DRESSLER S. (2002): Chiropterophily: On bat-flowers and flower-bats. *Curtis's Bot. Mag.* 19(2): 114-125.
- TSCHAPKA M., GONZALEZ-TERRAZAS T.P., KNORNSCHILD M. (2015): Nectar uptake in bats using a pumping-tongue mechanism. *Sci. Adv.* 1(8): e1500525-e1500525.
- VAN DER PIJL L. (1960): Ecological Aspects of Flower Evolution. II. Zoophilous Flower Classes. *Evolution.* 15(1): 44-59.
- VAN VALEN L. M., TAYLOR T. N. (1982): *Biology of Fossil Plants Paleobotany: An Introduction to Fossil Plant Biology*. *BioScience.* 32(8): 695-695.
- VON HELVERSEN D. (2003): Echoes of bat-pollinated bell-shaped flowers: conspicuous for nectar-feeding bats? *J. Exp. Biol.* 206(6): 1025-1034.

VON HELVERSEN D., VON HELVERSEN O. (1999): Acoustic guide in bat-pollinated flower. *Nature*. 398: 759-760.

VON HELVERSEN D., VON HELVERSEN O. (2003): Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. *J. Comp. Physiol. A*. **189**(5): 327-336.

VLASAKOVA B., KALINOVA B., GUSTAFSSON M.H.G., TEICHERT H. (2008): Cockroaches as Pollinators of *Clusia* aff. *sellowiana* (Clusiaceae) on Inselbergs in French Guiana. *Ann. Bot.* **102**(3): 295-304.

WACHT S., LUNAU K., HANSEN K. (2000): Chemosensory control of pollen ingestion in the hoverfly *Eristalis tenax* by labellar taste hairs. *J. Comp. Physiol. A*. 186(2): 193-203.

WEINER CH.N., HILPERT A., WERNER M., LINSENMAIR K.E., BLÜTHGEN N. (2010): Pollen amino acids and flower specialisation in solitary bees. *Apidologie*. 41(4): 476-487.

WHITAKER A.H. (1987): The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *NZJB*. 25(2): 315-328.

WHITEHEAD D.R. (1969): Wind Pollination in the Angiosperms: Evolutionary and Environmental Considerations. *Evolution*. 23(1): 28-35.

WIENS D., ROURKE J.P., CASPER B.B., RICKART E.A., LAPINE T.R., PETERSON C.J., CHANNING A. (1983): Nonflying Mammal Pollination of Southern African Proteas: A Non-Coevolved System. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 70(1): 1-31.

WILEY R.H., RICHARDS D.G. (1978): Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3(1): 69-94.

WILLIAMS G.A., ADAM P., MOUND L.A. (2001): Thrips (Thysanoptera) pollination in Australian subtropical rainforests, with particular reference to pollination of *Wilkiea huegeliana* (Monimiaceae). *J. Nat. Hist.* 35(1): 1-21.

WILLIS K.J., McELWAIN J.C. (2002): *The evolution of plants*. Oxford University Press, New York.

WONG B.B.M., SALZMANN CH., SCHIESTL F.P. (2004): Pollinator attractiveness increases with distance from flowering orchids. *Proc. R. Soc. Lond. Biol.* 271: 212–214.

YAMAMURA N., HIGASHI M., BEHERA N., YUICHIRO WAKANO J. (2004): Evolution of mutualism through spatial effects. *J. Theor. Biol.* 226: 421 – 428.

YOVEL Y., FRANZ M.O., STILZ P., SCHNITZLER H.U. (2011): Complex echo classification by echo-locating bats: a review. *J. Comp. Physiol. A*. 197(5): 475-490.

YOVEL Y., STILZ P., FRANZ M.O., BOONMAN A., SCHNITZLER H.U., FRISTON K.J. (2009): What a Plant Sounds Like: The Statistics of Vegetation Echoes as Received by Echolocating Bats. *PLOS Biol.* 5(7): e1000429.

YUAN Y.W. (2013): The genetic control of flower–pollinator specificity. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2013, 16(4), 422-428. ISSN 1369-5266.

ZIMMERMANN Y., ROUBIK D.W., ELTZ T. (2006): Species-specific attraction to pheromonal analogues in orchid bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60(6): 833–843.

ZONA S., SCOGIN R. (1988): Flavonoid Aglycones and C-Glycosides of the Palm Genus *Washingtonia* (Arecaceae: Coryphoideae). *Southwest. Nat.* 33(4): 498.

ŽĎÁREK J. (1980): Neobvyklá setkání. Panorama, Praha.

Internetové odkazy:

www1: Anatomická stavba tyčinky, pyl. *Atlas anatomie cévnatých rostlin*. [online]. Olomouc: Katedra botaniky, PřF Univerzity Palackého, 2004 [cit. 2017-04-02]. Dostupné z: <http://botany.upol.cz/atlasy/anatomie/index.html>

www2: Pollen. *New World Encyclopedia*. [online]. [cit. 2017-04-02]. Dostupné z: <http://www.newworldencyclopedia.org>

www3: Plants that generate heat. *Technology.org*. [online]. 2014 [cit. 2017-04-15]. Dostupné z: <http://www.technology.org>

www4: Plants and Animals, Partners in Pollination. *Extension*. [online]. 2011 [cit. 2017-04-17]. Dostupné z: <http://articles.extension.org/>

www5: Wasps. *Pollinator Health: Be aware. Be save*. [online]. National Pest Management Association [cit. 2017-04-25]. Dostupné z: <http://www.pollinatorhealth.org>

www6: Pollination. *Encyclopaedia Britannica*. [online]. 2017 [cit. 2017-04-25]. Dostupné z: <https://www.britannica.com>

www7: Flies –Pollinators on two wings. *The new Diptera Site*. [online]. 2009 [cit. 2017-05-02]. Dostupné z: <http://diptera.myspecies.info>

www8: Black-and-white ruffed lemur. *Wildscreen arkive*. [online]. [cit. 2017-05-03]. Dostupné z: <http://www.arkive.org>

www9: Národní přírodní památka Malhoky. *Národní přírodní památky ČR*. [online]. [cit. 2017-06-12]. Dostupné z: http://www.cittadella.cz/europarc/index.php?p=mapaNPP&site=default_cz

www10: Malhotky. *AOPK ČR*. [online]. [cit. 2017-06-12]. Dostupné z: <http://www.ochranaprirody.cz>

www11: Národní přírodní rezervace Čertoryje. *Národní přírodní rezervace ČR*. [online]. [cit. 2017-06-12]. Dostupné z: http://www.cittadella.cz/europarc/index.php?p=mapaNPR&site=default_cz

- www12: Národní přírodní rezervace Čertoryje. *Chráněná území Zlínského kraje*. [online]. [cit. 2017-06-12]. Dostupné z: <https://nature.hyperlink.cz/>
- www11: Bílé Karpaty, Čertoryje - národní přírodní rezervace. *BOTANY.CZ*. [online]. 2007 [cit. 2017-06-12]. Dostupné z: <http://botany.cz>
- www14: Přírodní rezervace Losový. *Chráněná území Zlínského kraje*. [online]. [cit. 2017-06-15]. Dostupné z: <https://nature.hyperlink.cz/>
- www13: Losový. *AOPK ČR*. [online]. [cit. 2017-06-15]. Dostupné z: <http://www.ochranaprirody.cz>
- www16: Huslenky. *Příroda Valašska*. [online]. [cit. 2017-06-15]. Dostupné z: <http://www.priroda-valasska.cz>
- www17: Přírodní rezervace Galovské lúky. *Chráněná území Zlínského kraje*. [online]. [cit. 2017-06-15]. Dostupné z: <https://nature.hyperlink.cz/>
- www18: Javorníky, Galovské lúky – přírodní rezervace. *BOTANY.CZ* [online]. 2012 [cit. 2017-06-15]. Dostupné z: <http://botany.cz>
- www19: PR Galovské lúky u Huslenek. *Beskydy.cz* [online]. [cit. 2017-06-15]. Dostupné z: <https://www.beskydy.cz>
- www20: Význam včely v přírodě. *Včelaři Semily* [online]. [cit. 2017-07-05]. Dostupné z: <http://www.vcelarisemily.cz>
- www21: O včelách a medu: Proč potřebujeme včely? *Včelstva online* [online]. [cit. 2017-07-05]. Dostupné z: <http://vcelstva.czu.cz>
- www22: Native plants: Pollination. *Michigan state University: AGBIORESEARCH NATIVE PLANTS AND ECOSYSTEM SERVICES* [online]. [cit. 2017-07-05]. Dostupné z: <http://www.canr.msu.edu>