

Vybrané polinační systémy v horách západní Afriky ve světle současné vědy

Polinační ekologie (ekologie opylování) se již odnepaměti těší velké přízni vědecké komunity a zčásti i laické veřejnosti. Vcelku se není čemu divit, když si uvědomíme, že právě vztahy mezi rostlinami a jejich opylovači stojí v pozadí obrovské diverzity rostlinné i živočišné říše a jsou odpovědné za krásu rozkvetlých luk, fascinujících květů rodu *Rafflesia* nebo půvab růží. Přesto v posledních letech došlo v polinační ekologii k velkým názorovým posunům, ba co víc, začalo se hýbat se základními kameny našich znalostí, které se postupně tvořily od vzniku Darwinovy evoluční teorie.

Mezi základní postuláty polinační ekologie patřila existence polinačních syndromů rostlin (viz dále) a převaha koevolučních procesů, které směřují ke specializaci

rostlin i jejich opylovačů. Polinační syndromy představují soubor květních vlastností, které se vyvinuly jako přizpůsobení jednotlivým skupinám opylovačů napříč

vývojovými liniemi rostlin. Podle teorie polinačních syndromů tak můžeme v přírodě nalézt např. květy s vodíci linkami k nektárium opylované včelami, bílé vonné květy s dlouhými květními trubkami navštěvované můrami, nebo červené nevonící květy opylované ptáky. Souběžně se v rámci koevolučních vztahů vyvíjely různé adaptace u opylovačů, které jim umožňují využívat květy jako zdroj potravy (tvar zobáku nebo způsob letu u ptáků, dlouhé sosáky motýlů apod.). Zajímavé příklady opylovačů můžeme najít i u dalších skupin živočichů, např. savců (netopýři, vačnatci) nebo dokonce plazů (někteří ještěři). Právě evoluce specifických květních znaků, které rostlině zajišťují efektivní opylení, měla mít za následek dnešní převahu specializovaných vztahů v přírodě.

Avšak zmíněné postuláty byly v současné době zpochybněny řadou vědců, kteří začali studovat polinační systémy na úrovni společenstev prostřednictvím tzv. polinačních sítí, tedy všech interakcí v daném společenstvu rostlin a jejich opylovačů. Tito vědci dospěli k názoru, že mnohé rostliny se specializovanými květními znaky navštěvuje široké spektrum opylovačů a jsou tedy ekologicky generalizované (např. Waser a kol. 1996).

Oponenti těchto prací však stále častěji upozorňují na jeden vážný nedostatek při výzkumu polinačních sítí, a to skutečnost, že za opylovače jsou často považováni všichni návštěvníci květů. Četné studie však ukázaly, že existuje řada dalších vztahů mezi návštěvníky květů a rostlinami. Na květech tak můžeme najít kromě opylovačů i zloděje nektaru a pylu, kteří mají neutrální nebo dokonce negativní vliv na reprodukci rostlin.

Ve světle těchto diskuzí bychom nyní čtenáře rádi seznámili se třemi příklady polinačních vztahů v tropických horských společenstvech v pohoří Bamenda Highlands v západoafrickém Kamerunu. Jde o součást výsledků dlouhodobého studia různých ekologických vztahů vybraných skupin živočichů a rostlin tohoto pohoří, kterými se od r. 2003 zabývají čeští vědci a studenti z přírodovědeckých fakult JU v Českých Budějovicích a UK v Praze a ústavů Akademie věd ČR.

Rod třezalka – generalista či specialista?

Třezalka *Hypericum roeperianum* je až 5 m vysoký keř, který má 5–7 cm velké žluté květy uspořádané ve vrcholičnatých květenstvích. Oproti tomu keřovitá až stromová třezalka *H. revolutum*, která může v některých případech dorůstat výšky až 12 m, nese na konci větví jednotlivé 4–6 cm velké žlutooranžové květy produkující značné množství nektaru (obr. 1). Ten vylučují nektária umístěná v úžlabí korunních plátků a kapky nektaru jsou v květu dobře viditelné a přístupné.

Oba námi studované druhy třezalek, které se v oblasti vyskytují na stejných stanovištích, mají morfologicky generalizované květy – ploché, zcela otevřené a tedy

1 Včela medonosná (*Apis mellifera*) sající nektar na květu třezalky *Hypericum revolutum* – jednoho ze studovaných druhů rostlin v kamerunském pohoří Bamenda Highlands





snadno přístupné. Žlutá barva, silné aroma a dobrá dostupnost nektaru a pylových zrn jsou neklamným příslibem značného počtu nejen hmyzích návštěvníků. Třezalku *H. revolutum* velice často navštěvují tři druhy ptáků – strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*), s. severní (*Cinnyris reichenowi*) a s. fialovočelý (*C. bouvieri*) – pátrající po nektaru, jenž zpravidla slouží jako lákadlo i odměna pro opylovače. Jelikož třezalka *H. roeperianum* na rozdíl od *H. revolutum* nektar neprodukuje, musí se její návštěvníci spokojit pouze s pylem a lze tedy předpokládat, že u ní najdeme především pyložravý hmyz. Tím jsou i samice drvodělek (1,5–2 cm velké včely; rod *Xylocopa*), které budují hnízdní komůrky v mrtvém dřevě. Tyto komůrky plní pylovými bochánky sloužícími jako potrava jejich larvám. Právě drvodělky byly shledány častými návštěvníky druhu *H. roeperianum*. Na základě uvedených zjištění jsme se rozhodli otestovat vliv těchto velkých včel na reprodukční úspěšnost obou druhů třezalek v pokusu, který spočíval v selektivním zamezení přístupu strdimilů a drvodělek ke květům pomocí instalovaných sítěk.

Použitím sítěk s velikostí ok 1 cm se nám podařilo zabránit strdimilům v návštěvě květů *H. revolutum* a drvodělkám u *H. roeperianum*, avšak drobnější hmyz měl stále volný přístup ke květům obou druhů. Zatímco u třezalky *H. roeperianum* jsme v důsledku vyloučení drvodělek zaznamenali sníženou produkci semen, u *H. revolutum* se nepřítomnost strdimilů na její reprodukční úspěšnosti nijak neprojevila. Strdimilové zde vystupují spíše v roli zlodějů, kteří kradou odměnu určenou pro efektivní opylovače. Z toho lze usuzovat, že ačkoli je třezalka *H. revolutum* součástí potravních sítí uvedených strdimilů, ptačí návštěvníci nepatří do její polinační sítě. A naopak z výsledků vyplývá, že v polinačním systému třezalky *H. roeperianum* hraje významnou úlohu přítomnost drvodělek rodu *Xylocopa*.

Jelikož se ani u jednoho ze studovaných druhů třezalek nepodařilo prokázat samosprašnost, je zřejmé, že efektivními opylovači jsou zástupci hmyzu. Ovšem ne všichni hmyz navštěvující květy plní



funkci opylovačů. Pro úspěšné opylení je nezbytnou podmínkou přenos pylu z prašníků jednoho květu na bliznu druhého, což vyžaduje kontakt hmyzu s těmito reprodukčními orgány. A právě díky detailnímu pozorování chování a pohybu jednotlivých návštěvníků na květech třezalek se nám podařilo zjistit, že kontakt hmyzu s prašníky a bliznou není tak častý, jak jsme u těchto morfologicky generalizovaných rostlin očekávali. U třezalky *H. revolutum* produkující nektar bylo ze širokého spektra návštěvníků od třásněnek přes brouky až po různé druhy much schopno efektivního přenosu pylu pouze několik málo druhů včel (např. včela medonosná – *Apis mellifera*, obr. 1). Třezalku *H. roeperianum*, kterou rovněž hojně navštěvovaly různé skupiny hmyzu (obr. 5), opylovaly pouze drvodělky (např. *X. lugubris*, obr. 3). Podrobným studiem polinačních systémů obou blízce příbuzných a v květní morfologii si navzájem velice podobných druhů třezalek se nám podařilo zjistit, že tito na první pohled zjevně generalisté jsou ve skutečnosti úzce specializováni na několik málo opylovačů zaujímajících zcela odlišnou ekologickou niku.

Hypoestes aristata – polinační syndrom stále žije

Hypoestes aristata z čeledi paznehtníkovitých (*Acanthaceae*) je až 1,5 m vysoká rostlina vytvářející husté trsy bohatě kvetoucích výhonů. Fialové souměrné květy s bílou kresbou na vrchním korunním plátku jsou uspořádané do květenství a produkují relativně malé množství poměrně koncentrovaného nektaru. Ten se hromadí v úzké 1 cm dlouhé květní trubce. Z květu značně vyčnívají reprodukční orgány, přičemž pestík je obvykle delší než tyčinky. Po opylení květ dozrává v pukavou tobolku obsahující nejvýše čtyři semena.

Ačkoli je *H. aristata* díky svým květním znakům typickým představitelem rostlin s tzv. včelím polinačním syndromem, její květy navštěvují i další živočichové. Velmi často byl na květenstvích pozorován jeden ze tří místních nektarivorních strdimilů – strdimil severní (obr. 6). Kromě ostatních druhů strdimilů pak byla mezi návštěvníky zaznamenána také řada hmyzích zástupců. Na základě těchto údajů se proto *H. aristata* jeví jako ideální modelový druh na ověření platnosti polinačních syndromů.



- 2 Samec drvodělky *Xylocopa lugubris* na květenství druhu *Hypoestes aristata* z čeledi paznehtníkovitých (*Acanthaceae*)
 3 Samice drvodělky *X. lugubris* nad květem třezalky *Hypericum roeperianum*
 4 Včela medonosná se dobývá k nektaru ukrytému v květní trubce druhu *Hypoestes aristata*.
 5 Včela sbírající pyl z prašníků třezalky *H. roeperianum*
 6 Zahnutý zobák pestře zbarveného samce strdimila severního (*Cinnyris reichenowi*) je dobře přizpůsobený k sání nektaru z květů *H. aristata*.
 7 Samice s. severního zavěšená na květní stopce netýkavky *Impatiens sakeriana*. Snímky Š. Janečka a R. Tropka

Jelikož *H. aristata* není schopna samoopcení nebo partenogeneze, její reprodukční úspěšnost plně závisí na přenosu pylu opylovači. Kterí návštěvníci ale hrají roli účinných opylovačů? Jsou jimi skutečně včely, jak naznačují květní znaky?

Abychom zodpověděli tyto otázky, podrobili jsme studovaný druh pokusu, díky němuž jsme byli schopni určit četnost návštěv na jednotlivých květech a jejich význam pro úspěšné opylení. Pokus spočíval v expozici doposud nenavštívených květů opylovačům, jejichž návštěvy jsme zaznamenávali. Po určité stanovené době jsme květy zakryli a ponechali na dozrání semen – jejich produkce pak sloužila jako parametr reprodukční úspěšnosti jedince.

Během našeho sledování jsme zaznamenali návštěvníky z množství taxonomických skupin. Avšak z velkého počtu pozorovaných druhů pouze dvě drvodělky rodu *Xylocopa* byly významnými opylovači *H. aristata*. Nejefektivnější a nejčastější se ukázala drvodělka *X. inconstans*. Druhým důležitým opylovačem byla *X. lugubris* (obr. 2), jejíž účinnost opylení byla víceméně náhodná a celkový přínos spočíval spíše ve velké četnosti návštěv. Včelí polinační syndrom tak plně odpovídá specializaci květu na opylování drvodělkami.

Nejpřekvapivější roli v systému ale hráli strdimil severní a včela medonosná, která svou přítomností v květu rostlině spíše škodila. Ukázalo se, že oba druhy v tomto polinačním systému figurují jako zloději –

pouze vysávají nektar, aniž by květ opyly (obr. 4). Květ bez nektaru pak přestává být atraktivní pro jiné potenciální opylovače. Neúčinnost strdimila a včely v přenosu pylu je dána jejich tělesnými rozměry a chováním na květech. Zatímco včela má příliš krátké tělo, a tudíž při sání nektaru nepříjde do kontaktu s vyčnívající bliznou, strdimil se prašníků a blizny dotýká spodní stranou zobáku, která zřejmě není pro přenos pylu uzpůsobena.

Impatiens sakeriana – co nevíme o strdimilech

Kolibříci v Novém světě a strdimilové ve Starém světě představují dvě fylogeneticky nezávislé konvergentní linie nektarivorních ptáků (z řádu svišťouni – *Apodiformes* a řádu pěvci – *Passeriformes*). Při pohledu do vědeckých databází najdeme velké množství studií zabývajících se koelucí těchto skupin s jimi navštěvovanými rostlinami. Podíváme-li se, odkud jednotlivé práce pocházejí, dojdeme k překvapivému zjištění. Zatímco výzkum amerických kolibříků se provádí v celém areálu jejich výskytu, naprostá většina studií zabývajících se strdimily, jejichž centrum diverzity na africkém kontinentě leží v tropické oblasti kolem rovníku, pochází z Jihoafrické republiky. Navíc velmi často z kapské oblasti, která hostí zcela specifickou flóru. Otázkou tak zůstává, zda je vůbec možné tyto poznatky Jihoafrické republiky zobecnit.

Často uváděným rozdílem mezi rostlinami s vazbou na strdimily oproti těm adaptovaným na opylení kolibříky je vztah mezi květními znaky a chováním ptáků při sání nektaru. Předpokládá se, že mnohé vlastnosti rostlin navštěvovaných kolibříky se vyvinuly v souvislosti s unikátním třepotavým letem těchto ptáků. Adaptace rostlin Starého světa oproti tomu umožňují strdimilům, aby si při návštěvě květu mohli pohodlně sednout. V neprobádaných oblastech afrických tropů se však vyskytují rostliny, které svým vzhledem této představě odporují. Mezi ně patří i netýkavka (rod *Impatiens*) s dosud popsány 120 africkými druhy (nepočítaje Madagaskar, který je na tento rod bohatý). Řada z nich nese květní znaky časté u forem

opylovaných ptáky. Pro tzv. ptačí polinační syndrom jsou typické červené nebo oranžové květy s dlouhou ostruhou, bez výrazné vůně a produkující velké množství nektaru. Na rozdíl od jihoafrických rodů mají květy nebo květenství tropických netýkavek tenké dlouhé květní stopky. Tento znak lze jen těžko považovat za adaptaci, která by usnadňovala strdimilům usednutí.

Při našem bádání jsme se zaměřili na kamerunskou endemickou netýkavku *I. sakeriana*, často přes 2 m vysokou bylinu vyskytující se podél potoků v horských deštných lesích (dnes již spíše v lesních fragmentech, které po nich zbyly). Zjistili jsme, že ji navštěvují pouze dva druhy strdimilů – endemický s. kamerunský (*Cyanomitra oritis*) a více rozšířený, už zmíněný s. severní. Druh *C. oritis* se ukázal jako neobyčejně účinný opylovač, který během jediné návštěvy květu dokázal přinést dostatek pylu pro vývoj maximálního počtu semen. Jinými slovy, v plodech vyvinutých z květů navštívených strdimilem pouze jednou bylo stejné množství semen jako v plodech z květů, u nichž nebyl přístup opylovačům nikterak omezen. Mnohem překvapivější bylo ale zjištění, že strdimil kamerunský velice často při návštěvě květů třepotal ve vzduchu křídly (obr. na 3. str. obálky). Strdimil severní zvolil jinou strategii. Ačkoli i on se občas třepotal, ve většině případů se snažil zavěsit na dlouhou květní stopku (obr. 7), probodnout květ ze zadu a bez opylení vysát nektar. Naše studie tak objevila první polinační systém ve Starém světě, kdy se rostlina zřejmě přizpůsobila třepotavému letu strdimilů. Otázkou zůstává, zda vznik dlouhých květních stopek u netýkavky *I. sakeriana* způsobuje větší efektivita opylení strdimilem kamerunským během třepotání, nebo spíše snaha uniknout loupeživému strdimilovi severnímu.

Na základě získaných poznatků lze shrnout, že celková morfologická shoda mezi rostlinou a jejím opylovačem hraje při opylování velmi důležitou roli a bez podrobných znalostí o všech návštěvnících květu nelze ověřovat platnost polinačních syndromů, odhadovat míru specializace polinačních systémů a formulovat platné evoluční hypotézy.