

Polinační syndromy

I v ohromné diverzitě květních forem si všimneme, že v mnoha nepřibuzných čeledích rostlin opakovaně a nezávisle vznikly podobné typy květů. Nepřibuzné druhy rostlin opylované stejnou skupinou opylovačů mají tendenci konvergovat v květních znacích (např. stavba, tvar, barva květu, kdy, kde a jak kvete, co a jak nabízí), které jsou pak velmi úzce závislé na rostlinou lákaném opylovači. Protože řada morfologických a behaviorálních vlastností opylovačů není unikátní pro jednotlivé druhy, ale sdílejí je mnohem větší taxonomické či ekologické skupiny, můžeme opylovače rozdělit do tzv. funkčních skupin. Liší se v řadě základních rysů vzhledem k preferovaným květům: např. noční opylovači reagují na zcela jiné podněty a mají jiné potřeby než opylovači denní, jinak se při sběru nektaru chovají živočichové, kteří jím krmí své larvy, a jinak ti hledající potravu jen sami pro sebe, nebo určité květy budou navštěvovány relativně velkými obratlovci a jiné skupinami drobného hmyzu. Rostlinám se většinou nevyplatí specializovat se na jednotlivé druhy opylovačů (podrobněji v článku na str. 295–300 tohoto čísla *Živy*), velká část selekčních tlaků proto směřuje ke specializaci na funkční skupiny nebo jejich části. Jednotlivé květní znaky (viz výše) tak souběžně dospěly k uceleným souborům podobným u rostlin specializovaných na určité skupiny opylovačů, známým jako polinační syndromy (viz obr. 14 na str. 299 a barevné fotografie k tomuto článku na str. 300–301; tab. 1).

Na jejich základě, tedy podle vzhledu a dalších vlastností květů, můžeme odhadnout, jaká skupina opylovačů hraje v rozmnožování dané rostliny významnou roli. Konvergence květních signálů mezi rostlinami je pevně svázána s vrozenými sensorickými vlastnostmi nebo jinými preferencemi jejich opylovačů společnými v rámci funkčních skupin. Např. včely špatně vnímají červenou oblast světelného spektra, ale velmi dobře vnímají jeho fialovou a UV část (ultrafialové spektrum). Proto je tak málo červených rostlin specializovaných na opylování včelami, zatímco mnohé z nich jsou modré, fialové nebo s výraznými UV vzory (blíže v *Živě* 2016, 2–4). Řada měřivých motýlů má vrozené preference pro chemické sloučeniny, jako jsou „šerškovy“ (lilakový) aldehyd a fenylacetaldehyd, kte-

ré bývají často obsaženy ve vůni květů opylovaných v noci. Jiný příklad představují květy opylované sociálními vosami, jež zneužívají smyslových predispozic svých opylovačů k těkavým organickým látkám. Ty jsou často produkovány listy napadenými herbivory, masožravé vosy je proto využívají k hledání potravy. Druhy jako krtičník hlízatý (*Scrophularia nodosa*) nebo kruštík širolistý (*Epipactis helleborine*) přidaly tento signál do své květní vůně, aby přilákaly vosy a za opylení je odměnily nektarem.

Vztahy mezi rostlinami a opylovači však nejsou jen mutualistické, ale i antagonistické. Jinými slovy, rostliny lákají své opylovače, ale zároveň se snaží vyhnout návštěvníkům, kteří je výměnou za květní odměnu neopylí. Často je pak těžké rozhodnout, zda jednotlivé vlastnosti květů odrážejí adaptaci k efektivnímu opylovačům, nebo zda se květy snaží určitou skupinu návštěvníků eliminovat. Např. včely často vykrádají nektar a pyl květů adaptovaných na opylení ptáky. V takových případech nemusejí včely rozlišit červené zbarvení květů od zeleného pozadí, čímž se pro ně květ stane prakticky neviditelným. Naopak kolibříci vidí v červené části spektra dobře, snadno proto červené květy rozpoznávají a rychle se je naučí spojovat se štědrá odměnou. Jiným příkladem je nevyrazná barva květů rostlin opylovaných hrabalkami, obtížně odlišitelná od pozadí okolní vegetace (obr. 1 na str. 300). Pokud by takto specializované rostliny měly nápadné barvy, snadno by k nechráněnému nektaru přilákaly včely a mouchy, které však nejsou k opylování těchto květů anatomicky uzpůsobeny. Hrabalky se

při hledání zelenobílých až nahnědlých květů spoléhají především na jejich vůni. Dobrým příkladem je i řada rostlin opylovaných nočními návštěvníky – ať už jde o noční motýly, nebo netopýry. Pro takové květy je typické, že rozkvétají až se soumrakem a ráno se zavřou nebo přestanou vonět, aby se dalšího večera opět otevřely či vonět začaly. Vzácné není ani to, že noční květy jsou otevřené jen několik hodin. Tím se vyhnou plýtvání odměnami pro neefektivní návštěvníky s denní aktivitou.

Koncept polinačních syndromů vychází z toho, že se rostliny specializují na určité funkční skupiny opylovačů, které jsou „na oplátku“ specializovány na určité květní charakteristiky. Tento koncept se dočkal bouřlivých diskuzí, a zatímco mnozí autoři ve svých polinačních studiích nacházejí četnou podporu polinačních syndromů, jiní je považují za nepřiliš spolehlivý nástroj pro predikování efektivního opylovače. Před několika lety byl koncept silně zpochybněn rozsáhlou studií testující na datech z několika biomů, jak dobře polinační syndrom předpovídá hlavního opylovače jednotlivých rostlin. Přibližně u dvou třetin z nich nebyl hlavní opylovač ve shodě s polinačním syndromem rostliny. Pravdou ovšem je, že se dalším autorům nepovedlo analýzu testovaných dat zopakovat a výsledky studie tak zrekonstruovat a potvrdit. Další rozsáhlá analýza zohlednila i fylogenetickou historii jednotlivých druhů rostlin, jež má na podobu některých znaků nesporný vliv. Její autoři ukázali, že u podstatné části rostlin polinační syndrom skutečně předpovídá jejich primárního či sekundárního opylovače, přičemž v případech neshody je opylovač mnohdy ve shodě s ancestrálním syndromem, tedy prapůvodním pro danou skupinu rostlin. Zároveň se ukázalo, že za různých podmínek se mění i prediktabilita opylovačů příslušným syndromem (vyšší je např. u tropických rostlin), a proto je nutné věnovat větší pozornost i dalším ekologickým a evolučním procesům.

Jiné studie poukázaly na další problémy hovořící proti konceptu:

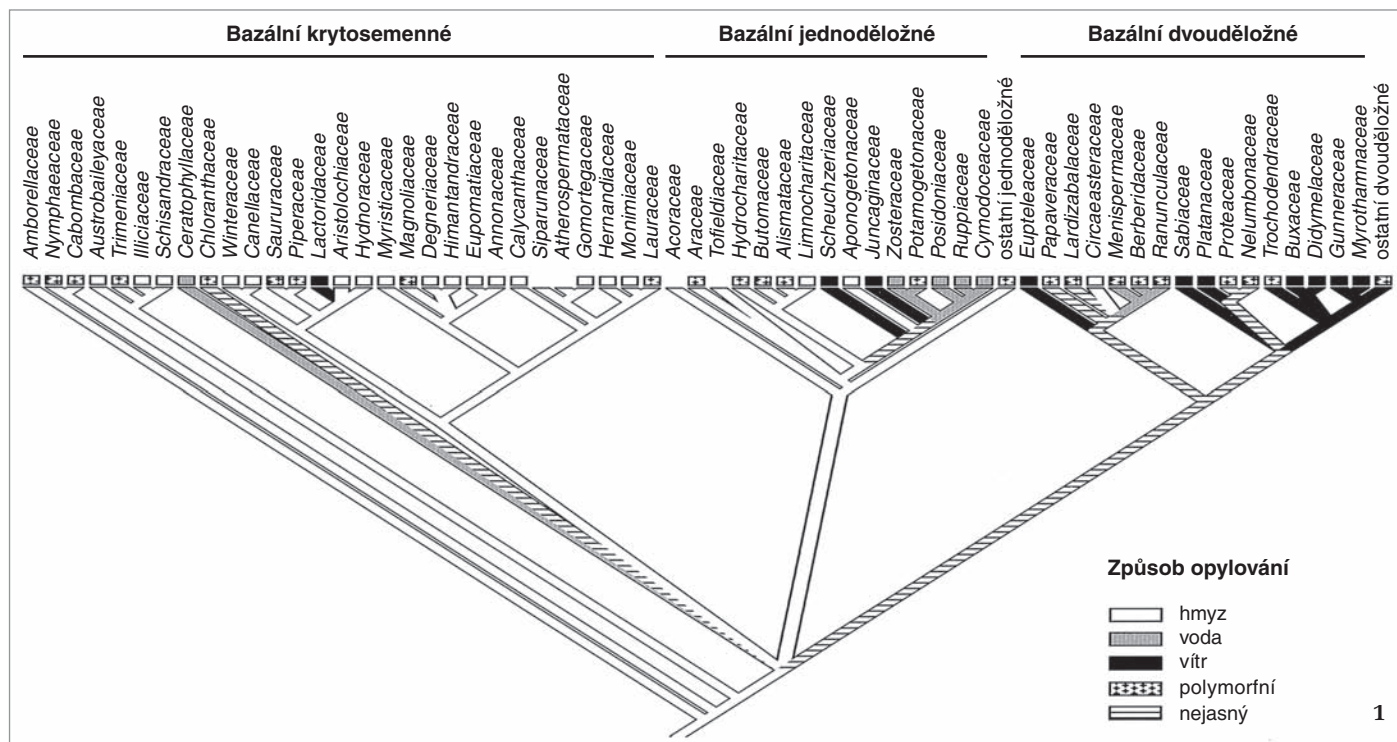
- sekundární opylovači mohou být srovnatelnými, nebo dokonce lepšími opylovači než ti primární, predikovaní polinačními syndromy;
- květní antagonisté mohou hrát důležitou roli v evoluci květních znaků, ne vždy pak selekční tlaky vedou k jasnému syndromu;
- interakce mezi rostlinami a živočichy nejsou studovány náhodně, protože biologové mají tendenci si vybírat velkokvěté rostliny s klasickými květními znaky souvisejícími s určitými syndromy;
- mnoho příkladů konvergentní evoluce s „neočekávanými“ opylovači ještě zbývá objevit v málo prozkoumaných částech světa.

Platnost konceptu je tak nutně dále studovat, abychom byli schopni rozhodnout, zda (a případně za jakých podmínek) jde o skutečný jev, nebo o pouhý antropomorfní koncept.

I přes všechny nejasnosti a četnou kritiku částí biologů však považujeme koncept polinačních syndromů za dobrý didaktický nástroj. Lze na něm úspěšně ukázat, jak rozdílné mohou být selekční tlaky na květy navštěvované různými živočichy, i částečně

Tab. 1 Základní polinační syndromy v interakcích rostlin a živočichů

hmyz	brouci	cantharofilie
	mouchy	myofilie
	mouchy kladoucí do mršín a výkalů	sapromyofilie
	denní motýli	psychofilie
	většina nočních motýlů	phalaenofilie
	lišaji	sphingofilie
	včely	melitofilie
	vosy	sphecofilie
obratlovci	ptáci	ornitofilie
	letouni	chiropterofilie
	nelétaví savci	therofilie



představit pestrost polinačních vztahů, nabízených odměn, květů i opylovačů.

Květy opylované brouky

Brouci jsou významnou, ale často přehlíženou a podceňovanou skupinou, která stála u zrodu opylování primitivních květů krytosemenných rostlin hmyzem (obr. 1). Navštěvují květy kvůli potravě (pyl, nektar, květní části) a řada z nich se chová tak destruktivně, že dokážou během několika minut až hodin doslova zhltnout i poměrně velké květy. Brouci jsou většinou nespecializovaní a také poměrně neohrabaní opylovači. Jimi navštěvované květy bývají často generalizované, tedy opylované širším spektrem funkčních skupin opylovačů (např. miříkovité nebo hvězdicovité rostliny, na jejichž květech kromě brouků najdeme také včely, čmeláky, vosy, lumky, pestřenky a motýly, obr. 2 na str. 300). Řada skutečných „broučích květů“ je ale robustních s charakteristickým plochým nebo miskovitým tvarem, např. šácholany neboli magnolie (*Magnolia*), stulíky (*Nuphar*), protey (*Protea*), se snadno dostupným nektarem a velkým množstvím pylu. Zpravidla mají nevýrazné zbarvení, protože většina brouků nevytváří dobrý zrakem; výjimkou jsou např. pestře zbarvené květy kosatcovitých, kosmatcovitých a hvězdicovitých rostlin z polopouštní jihoafrické oblasti Karu, které opyluje až 700 druhů vrubounů z tribu Hopliini. Cantharofilní květy obvykle vydávají ovocnou, kořeněnou nebo fermentovanou vůni. Vedle bohaté nabídky pylu a hustého nektaru se brouci často živí dužnatými částmi květů bohatými na cukry a dusík, které rostliny cíleně produkují. Brouci hrají významnější roli na jižní polokouli, a to v tropických i polopouštních oblastech. Opylují řadu tropických stromů (obr. 3 na str. 301), často komerčně významných, např. muškátovník vonný (*Myristica fragrans*), jenž poskytuje muškátový květ i oříšek, či palmu olejnou (*Elaeis guineensis*). Mezi opylovači bychom našli i mrchožrouty a lejno-

žrouty, kteří jsou lákáni k zápachajícím květenstvím áronovitých rostlin, jakými jsou zmijovce (rod *Amorphophallus*), difenbachie (*Dieffenbachia*) nebo filodendrony (*Philodendron*). Zajímavou adaptací je produkce tepla cantharofilními květy, což zřejmě láká některé brouky zejména během chladných nocí, po nichž musejí do prohrátí svých robustních těl investovat dost energie. Takovou termogenezi známe např. u filodendronů, z nichž mnohé pěstujeme jako pokojové rostliny.

Květy opylované mouchami

Mouchy, v pojetí polinačních syndromů celý řád dvoukřídlého hmyzu, představují morfoloogicky i ekologicky velmi rozmanitou skupinu. Z celosvětového hlediska jsou mouchy po včelách druhou nejvýznamnější skupinou opylovačů. Jejich efektivita přenosu pylu však není velká, většinou jim chybí specializované orgány pro jeho přenos. To však často vyvažují četnějšími návštěvami květů. Důležitými opylovači jsou zejména v chladných vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách, i ve vlhčích a chladnějších částech vegetační sezony. Dominovat mohou i v některých oblastech s nízkou diverzitou a četností včel (např. ostrovní systémy jako Nový Zéland). Dvoukřídlí jsou významnými opylovači některých tropických plodin, jako je mangovník (*Mangifera*) nebo papája obecná (*Carica papaya*), pestřenky se využívají k opylování paprik ve sklenících a vyzpakování rodů *Forcipomyia* by tak hojně nepodlil kakaovník pravý (*Theobroma cacao*).

Mouchy můžeme z hlediska opylování rozdělit do dvou funkčních skupin podle délky sosačky. První skupinu tvoří mouchy s krátkými sosačkami, z nichž část hledá v květech nektar či pyl a část do květů klade vajíčka. Druhy živící se nektarem a pylem bývají generalisty navštěvujícími široké spektrum malých otevřených květů s exponovaným nektarem. Mouchy s lízavým sáním ústním ústrojím se mohou živit i velmi koncentrovaným nektarem (až 75% cuker-

1 Rekonstrukce evoluce způsobu opylování krytosemenných rostlin. Chybějící čtverečky u čeledi značí neznámý způsob opylování. Polymorfni způsob opylování znamená, že daná čeleď rostlin zahrnuje více typů opylování, např. druhy větrosnubné i hmyzosnubné. Převzato a upraveno podle: S. Hu a kol. (2008)

natost) za horkých dnů, což motýli ani včely nedokážou. Myofilní květy jsou obvykle bílé (zástupci čeledi miříkovitých, růžovitých), žluté (pryskyřníky) nebo zelenavé (pryšce), často jde o květenství složená z mnoha drobných květů. Mezi nejvýznamnější dvoukřídlé opylovače s krátkými sosačkami patří většina pestřenek (Syrphidae, obr. 4 na str. 301), některé kroužilky (Empididae), kuklice (Tachinidae), květilky (Anthomyiidae) nebo slunilky (Fanniidae).

Mouchy, jejichž potomstvo se vyvíjí v organickém substrátu (obvykle mrtví živočichové, jejich výkaly, nebo jiný rozkládající se materiál), jsou lákány saprofylními květy, které svým vzhledem a vůní daný substrát napodobují a většinou neposkytují opylovačům žádnou odměnu. Vajíčka, která hmyz na květy naklade, jsou tak odsouzena k zániku, většinou tedy nejde o mutualistický vztah. Masařky (Sarcophagidae) a bzučivky (Calliphoridae) navštěvují červené a hnědé, často skvrnitě květy, které páchnou jako mršina, např. rafflesie (*Rafflesia*) a smrdutky (*Stapelia*). Ty jsou silně cítit díky produkovaným dusíkatým a sirným sloučeninám a derivátům mastných kyselin. Výkalnice (Scathophagidae), koutule (Psychodidae) a další dvoukřídlé skupiny hledají květy páchnoucí po výkalech, moči, hniječích rybách a přežralých sýrech (např. áronovité rostliny nebo severské mechy volatky rodu *Splachnum*). Octomilky (*Drosophilidae*) vyhledávají květy s vůní bohatou na estery, ketony a alkoholy, typické produkty kvašení. Např. hnědě zbarvené květy orchideje *Gastrodia similis* vůní připomínají hniječ jablka, ananas nebo fíky, které octomilky vyhledávají pro své

potomstvo. Zajímavou skupinou opylovačů jsou bedlobytkovití (Mycetophilidae) a smutnicovití (Sciaridae), jejichž potomstvo se vyvíjí v plodnicích hub. Jimi opylované květy napodobují plodnice hub nejen vůní, ale i vzhledem, např. orchideje rodu *Dracula* a chřestovitá kořenokvětka vyšší (*Aspidistra elatior*). Řada sapromyofilních květů své opylovače lapá do pastí, když vůní nalákaného opylovače uzavře v květní trubce a uvolní mu cestu ven až po opylení (více v Živě 2007, 6: 254–256; 2011, 4: 161–163 a 6: 266–269). Jde např. o podražec křovištní (*Aristolochia clematitis*), áron plamatý (*Arum maculatum*) nebo svícničky (*Ceropegia*).

Druhou skupinou jsou mouchy s dlouhým sosákem specializující se na květy s hlubokými korunními trubkami, převážně bílé, modré a růžové barvy. Mezi základní skupiny patří dlouhososky (Bombyliidae), mouchy z čeledi Nemestrinidae nebo některé pestřenky (např. rod *Rhingia*). Dlouhososky jsou chlupaté a vypadají jako čmeláci, ale mají vpřed směřující sosák, který nelze složit. V mírném pásu opylují řadu rodů se středně velkými trubkovitými květy, jako pomněnka (*Myosotis*, obr. 5 na str. 301), rožec (*Cerastium*), plicník (*Pulmonaria*) nebo hvozdík (*Dianthus*). Zástupci čeledi Nemestrinidae mohou mít sosáky dlouhé až 7 cm, tedy až čtyřikrát delší než tělo (obr. 8 na str. 298). Podobně jako dlouhososky nedokážou sosák stočit, ale při letu ho tisknou pod tělo. Opylují květy s velmi hlubokými korunami, které často mají navíc ostruhu a nápadná nektarová vodítka, aby mouchy sosákem snadněji trefily do úzké koruny květu (např. pelargonie, kosatce, mečíky, orchideje).

Není bez zajímavosti, že i některé krevsající skupiny dvoukřídlých mohou opylovat rostliny. Samci komárů, živících se v dospělosti pouze nektarem z květů, jsou hlavními opylovači např. severoamerické orchideje *Platanthera obtusata*. Podobně se někteří „krvelačci“ ovádi (Tabanidae) úzce specializují na řadu jihoafrických rostlin.

Květy opylované včelami

Včely sbírají nektar a pyl pro výživu dospělců i svého potomstva, tím jsou mezi opylovači unikátní. Proto jsou velmi efektivními opylovači a pro potravu létají i na několikakilometrové vzdálenosti. Na rozdíl od motýlů a much si dovedou poměrně úspěšně zvyšovat tělesnou teplotu, což jim umožňuje létat i za nízkých teplot na jaře, v brzkých ranních hodinách nebo v tropických obdobích dešťů. Včely se staly celosvětově dominantními opylovači ve většině ekosystémů, včetně pouštních a polopouštních biotů. Pouze v chladných severovýchodních a vysokohorských oblastech je nahrazují dvoukřídlí. Včelí sosák může být velmi krátký, ale také značně dlouhý, proto mohou včely coby skupina využívat odměny z květů s poměrně rozmanitou architekturou. Tělo včel je pro sběr potravy důmyslně uzpůsobeno – pyl přenášejí v košíčcích na holeni zadních nohou, nebo na speciálních chlupcích na spodní straně zadečku, nektarem a medovicí plní medný váček (volátka) uložený v zadečku. Kromě pylu a nektaru mohou rostliny včelám nabízet i mnohem specializovanější odměny, jako jsou oleje, parfě-



2 Denní lišaj dlouhozobka svízelová (*Macroglossum stellatarum*) sající nektar z pětiprstky hustokvěté (*Gymnadenia densiflora*). Na konci sosáku jsou vidět přichycené balíčky pylu – brylky. Foto J. Jersáková

my, pryskyřice a vosky sloužící ke stavbě hnízd nebo k sexuální komunikaci mezi pohlavími (obr. 6 na str. 301).

Melittofilní květy bývají často dvoustranně souměrné (zygomorfni), mnohdy s přistávací plošinkou. Otvírají se obvykle již brzy ráno a nabízejí odměny během dopoledne, než začne aktivovat většina dalších návštěvníků květů. Vysílají optické i čichové signály spojené s nabízenou odměnou – květy inzerující hlavně pyl bývají žluté a bílé, květy bohaté na nektar zase modré, růžové a fialové. Časté jsou i různé tečky a linky, které navádějí opylovače přímo k nektaru – nektarová vodítka. Lokalizaci odměny uprostřed květů napomáhají i ultrafialové značky a vzory, protože včely dobře vnímají UV část světelného spektra. Květy typicky sladce voní, vylučují také mnoho terpenoidních látek (linalol, farnesol, limonen, pinen apod.). Čmeláci a některé samotářské včely jsou jedinými opylovači, kteří umějí opylovat květy vyžadující k uvolnění pylu speciální vibraci (buzzing), včela medonosná vibrovat neumí. Rostlin, jež mají prašníky otevřeny jen úzkou štěrbinou nebo pórem a pyl se z nich uvolní až po rozvibrování květu, je až 20 tisíc druhů, patří mezi ně důležité plodiny jako rajčata, brambory, lilky, také borůvky a brusinky.

Květy opylované vosami

Vosy (v pojetí polinačních syndromů tato skupina kopíruje anglický výraz wasps, a tudíž zahrnuje i další dravé skupiny žahadlových blanokřídlých) doplňují sáním nektaru energii nutnou pro lov kořisti. Mají poměrně krátké ústní ústrojí, proto nektar musí být snadno dostupný. Květy opylované vosami mívají nevýraznou bílou, zelenou nebo žlutou až hnědou barvu, často také specificky voní, aby je vosy v okolní vegetaci našly. Sociální vosy (Vespididae) často navštěvují generalizované

květy miříkovitých rostlin, břečtan (*Hedera*) nebo sadec (*Eupatorium*). V úvodu této kapitoly jsme zmínili i specializovanější květy napodobující vůni listů napadených housenkami, čímž lákají vosí predátory, např. krtičník (*Scrophularia*). Zajímavým příkladem je čínská orchidej rodu *Dendrobium*, která láká sršně na vůni napodobující poplašný feromon včely medonosné. Významnějšími opylovači jsou i některé hrabalky (Pompilidae) a kutilky (Sphecidae), opylující řadu druhů toješťovitých rostlin (*Apocynaceae*, obr. 1 na str. 300).

Květy opylované denními motýly

Motýli se díky dlouhým sosákům živí výhradně nektarem, psychofilní květy jsou proto dlouze trubkovité nebo s dlouhou ostruhou. Při sání nektaru potřebují denní motýli na květu sedět, a proto upřednostňují květy s dostatečnou přistávací plochou tvořenou plochými květenstvími, ale i okolními listy. Tyčinky a blizny vyčnívají z květů, aby se pyl snadněji dostal na sosák či hlavu návštěvníka. Květy jsou obvykle výrazně zbarvené – červené, oranžové (viz obr. 7 na str. 301), žluté a fialové. Hluboko schovaný nektar je poměrně řídký, aby prošel dlouhým a úzkým sosákem. Vůně bývá slabá, ale sladká. Některé rostliny, např. dlouhocévky (*Mussaenda*), využívají k nalákání denních motýlů i speciální kontrastně zbarvené listy (světle zelené až bílé, nebo červené) vyrůstající okolo drobných trubkovitých květů, ty navíc účinně odrážejí UV světlo. Protože se motýli nedokážou živit pylem, obsahuje nektar nezvykle velké množství dusíkatých látek, včetně esenciálních aminokyselin. Nejčastějšími návštěvníky květů jsou soumráčníkovití (Hesperiidae), otakárkovití (Papilionidae), běláskovití (Pieridae) a některé tropické skupiny denních motýlů. Přes den se opylování účastní i některé skupiny ve dne aktivních nočních motýlů, jako jsou vřetenuškovití (Zygaenidae), lišaj dlouhozobka svízelová (*Macroglossum stellatarum*, obr. 2). Mezi typické rostliny opylované denními motýly patří kohoutek luční (*Lychnis flos-cuculi*), hvozdíky, sadec konopáč (*E. cannabinum*), rudohlávek jehlančový (*Anacamptis pyramidalis*), levandule (*Lavandula*), keře rodu komule (*Buddleja*; v současnosti v zahradnictví velmi oblíbený tzv. motýlí keř původem z Číny) a libora (*Lantana*).

Květy opylované nočními motýly

Noční motýly můžeme podle chování na květech, stylu letu a délky sosáku rozdělit do dvou funkčních skupin – na lišaje a ostatní noční motýly. Lišajové létají velmi rychle, mají většinou delší sosáky než jiní noční motýli a při sání nektaru na květ nesedají, ale třepotají ve vzduchu. Jejich návštěvy květu trvají klidně i pouhou jednu až dvě sekundy, i když v případě bohaté nabídky nektaru dokážou setrvat i mnohem déle. Většina ostatních nočních motýlů při sání nektaru sedí (i když existují výjimky, např. někteří kovolesskleci podčeledi Plusiinae) a na květu stráví několikanasobně delší čas. Všichni noční motýli se ve tmě orientují hlavně čichem, nicméně se mohou orientovat i zrakem, a přinejmenším někteří vidí i barevně. Obě funkční skupiny opylují květy, které za soumraku a v noci

silně sladce voní, mají bílou, krémovou nebo světle žlutozelenou barvu a schovávají nektar v dlouhých korunních trubkách a ostruhách. Mezi phalaenofilní květy patří např. silenky (*Silene*), mydlice (*Saponaria*), plamenky (*Phlox*). Většina opylujících nočních motýlů pochází z čeledi můrovití (Noctuidae), dalšími zástupci jsou např. méně specializované píďalky (Geometridae) a zavíječi (Pyrallidae). Sphingofilní květy mají často radiálně symetrické trumpetovité květy se značně hlubokými korunami (někdy až 10 cm), takovými zástupci jsou durman (*Datura*), svlaček (*Convolvulus*) či zimolez (*Lonicera*). Případně mají značně dlouhou květní ostruhu (obr. 7 na str. 297). Většinu sphingofilních rostlin najdeme v tropech.

Květy opylované ptáky

Opylování ptáky představuje široce rozšířenou strategii a zahrnuje přinejmenším 50 ptačích čeledí. Pro ptáky není nektar nikdy jedinou potravou, i když u specializovaných druhů může tvořit její podstatnou část. Mnohé z nektarivorních ptačích skupin zahrnují pouze příležitostně návštěvníky, kteří květům spíše škodí, než aby je opylovali. Za významné opylovače můžeme považovat druhy z 10 čeledí, zahrnující zhruba 10 % ptačí biodiverzity (tab. 2). Z hlediska chování ptáků na květech lze rozlišit ty, kteří při sání nektaru třepotají ve vzduchu (vysoce specializovaní kolibřici i někteří zástupci dalších čeledí, např. strdimil kamerunský – *Cyanomitra oritis*, obr. 3; viz Živa 2012, 4: 213–215), a ptáky, kteří na květech, stoncích i větvích sedí (většina zástupců ostatních čeledí z tab. 2). Zpravidla přenášejí pyl na zobák, hlavě nebo krku, existují ale případy, kdy je pyl přenášen na nohách, např. u strelície královské (*Strelitzia reginae*) opylované snovačem kapským (*Plouceus capensis*) a u orchideje *Disa chrysochrysa* opylované strdimilem malchitovým (*Nectarinia famosa*). Ornitofilní květy bývají nápadné, často červené a oranžové bez nektarových vodítek. Mohou být radiální nebo bilaterální, trubkovité i kartáčovité, někdy nicí, často s ostruhou, bez přistávací plochy a obvykle i bez vůně. Méně specializovaným ptákům poskytují hojný nektar o nízké koncentraci cukrů, což se někdy vysvětluje i jako obrana proti včelám, pro které by taková potrava mohla být energeticky ztráta. Ptáci jsou však schopni ho vypít mnohem větší množství najednou a přebytečnou vodu vyloučí. Specializovanější nektarivorní ptáci jsou pak odměňováni nektarem s vysokými koncentracemi



3 I mimo Ameriku existují silně specializované polinační vztahy ptáků a ornitofilních rostlin. Strdimil kamerunský (*Cyanomitra oritis*) při sání nektaru z květu netýkavky *Impatiens sakeriana* třepotá podobně jako kolibřici. Foto Š. Janeček

cukrů, který vylizují přizpůsobeným jazykem. Tento nektar může dosahovat takových hustot, že prochází tenkými hmyzími sosáky jen pomalu, nebo může obsahovat repelentní složky odpuzující případné hmyzí návštěvníky. Květy jsou často robustního vzhledu, s tuhými květními obaly a tyčinkami. Vysoce specializované květy některých ochmetovitých (*Loranthaceae*) potřebují k otevření silný tlak ptačího zobáku, hmyz se tak k jejich odměnám nedostane dříve než ptačí opylovač. Specializace rostlin na jediný druh ptáka je vzácná. Bizarní případ představuje kosatcovitá *Babiana ringens* z jižní Afriky, jejíž hlavní opylovač strdimil malchitový sedí při sání nektaru z jasně červených květů hlavou dolů na speciální sterilní lodyze. Ta je natolik charakteristická, že podle ní místní nazývají rostlinu krysí ocas (obr. 8 na str. 301).

Květy opylované letouny

Letouny (Chiroptera) opylující květy najdeme především mezi plodožravými (frugivorními) kaloni Starého světa, avšak nektarivorní zástupci se vyvinuli i v primárně hmyzožravé americké čeledi listonosovitých netopýrů (Phyllostomidae, viz obr. na 1. str. obálky a obr. 9 na str. 301). Zatímco kaloni zpravidla strčí do květu hlavu a nektar vylizují, specializovanější listonosi před květem třepotají a nektar vylizují rychlým pumpováním jazyka. Opylování letouny je typické hlavně pro tropické oblasti, ale specializovaní listonosí opylují velkokvě-

té kaktusy a další pouštní rostliny i v horkých pouštních oblastech na jihu USA, nektarivorní kaloni rovněž zasahují do některých subtropických oblastí Starého světa. Letouni navštěvující květy mohou být značně velcí, a tak jsou chiropterofilní květy větší a mohutnější než ty opylované ptáky a běžně kvetou na větvích keřů, stromů, lián nebo epifytů. Květy bývají bílé, světle béžové, hnědé až červené a silně voní po zralém či fermentovaném ovoci. Mají miskovitý, zvonovitý nebo kartáčovitý tvar, množství vyčnívajících tyčinek, velký objem nektaru o nízké koncentraci a často kvetou pouze jednu noc. Květy opylované většími kaloni mohou produkovat až 20 mililitrů nektaru za noc. Listonosovití netopýři využívají při hledání květů echolokaci, řada květů proto zvýšila svou odezvu speciálními tvary, některé mají vyklenutý horní okvětní plátek, který funguje jako parabolické zrcadlo (např. kubánská liána *Marcgravia evenia*). Letouni se podílejí na opylování řady komerčně významných plodin a okrasných dřevin, jako jsou durian (*Durio*), agáve (*Agave*), banánovník (*Musa*), „salámový strom“ kigélie (*Kigelia*) nebo baobab (*Adansonia*).

Opylování nelétavými savci

Mezi hlavní skupiny nelétavých savců, kteří opylují květy, patří afričtí hlodavci, hmyzožravci, bécrouni, primáti (zejména madagaskarští) a austrálští i američtí vačnatci. Jimi opylované květy můžeme rozdělit do dvou morfologických skupin. Přízemní květy navštěvované drobnými savci mívají velké a zvonovité tvary, nebo malé, ale sdružené do většího květenství, nevýraznou barvu, zapáchají po kvasinkách a kvetou v noci. Jde především o některé jihoafrické zástupce proteí (*Protea*, obr. 10 na str. 301), ocúnovitých androcymbií (*Androcymbium*), chřestovitých masonií (*Masonia*) a ozorn (*Cytinus*, obr. 11 na str. 301), navštěvované kryсами rodu *Aethomys*, běložubkami rodu *Crocidura* nebo bécrouny rodu *Elephantulus*. Druhou skupinou jsou arborikolní květy uspořádané do shluků s tuhým okvětním tvořícím miskou s nektarem, do níž noří opylovač skrze kartáč vyčnívajících tyčinek jazyk nebo čenich. Barva květů se mění od nevýrazné krémové a zelené (noční opylovači) po výrazně červenou (denní opylovači). Např. rudé květy australských banksií (*Banksia*) přes den lákají ptáky, v noci vakomyši (*Antechinus*), vakovevkerky (*Petaurus*) a possuma medosavého (*Tarsipes rostratus*). Jihoafrické tropické stromy z čeledi cejbovitých (*Bombacaceae*) opylují primáti a vačice. Na Madagaskaru se některé rostliny specializovaly na opylování lemury, i když lemuři jsou nespécializovaní všežravci. Mezi ně patří např. „palma poutníků“ ravenala madagaskarská (*Ravenala madagascariensis*) nebo bobovitá liána *Strongylodon craveniae* (*Fabaceae*). Jak přízemní, tak arborikolní květy sdílejí některé společné znaky: velký objem nektaru o nízké až střední koncentraci, často s vysokým obsahem alkoholu z fermentačních pochodů a hojný pyl, který se z květu snadno uvolňuje.

Na webu Živy najdete srovnávací tabulku jednotlivých polinačních syndromů a květních znaků, které jim odpovídají.

Tab. 2 Přehled hlavních ptačích skupin opylujících květy

Skupina	Počet druhů navštěvujících květy	Rozšíření druhů navštěvujících květy
kolibříkovití (Trochilidae)	300–350	Amerika
strdimilovití (Nectariniidae)	± 110	Afrika, Asie, Austrálie
cukernatkovití (Promeropidae)	2	jižní Afrika
kystráčekovití (Meliphagidae)	160–180	Asie, Austrálie
kruhoočkovití (Zosteropidae)	± 90	Asie, Austrálie, Afrika
papouškovití (Psittacidae)	60–70	Austrálie, Asie, Amerika
šatovníkovití (Drepanidinae)	?	Havajské ostrovy
květozobovití (Dicaeidae)	55–60	Austrálie, jižní Asie
tangarovití (Thraupidae)	16	Amerika
vlhvcovití (Icteridae)	?	Amerika