

Současný pohled na vzájemnou spolupráci rostlin a opylovačů

Interakce mezi rostlinami a jejich opylovači jsou klasickým příkladem mutualistických vztahů s velkým významem napříč rostlinnou i živočišnou říší. Ve svém důsledku nejde o nic jiného než o přenesení samčích pohlavních buněk rostliny na její samičí pohlavní orgán, v tomto případě dokonce za úplatu, a navíc jedincem zcela jiného druhu organismu. Kdyby nešlo o rostlinu, způsobovala by podobná představa nelehké spaní nejednomu mravokárci. Tvorba semen téměř tří čtvrtin všech krytosemenných rostlin je závislá na opylovacích službách živočichů (zoogamie), z nichž velká část naopak závisí na různých odměnách nabízených rostlinami. Zdaleka ne vždy jde však o vzájemnou spolupráci dvou rovnocenných partnerů. Vztahy mezi rostlinami a opylovači jsou mnohem častěji přetahováním o zdroje, při němž se jeden z partnerů snaží ošálit či dokonce zneužít toho druhého. V následujícím textu přiblížíme povahu vztahu mezi rostlinami a opylovači i nejnovější poznatky ohledně evoluce a specializovanosti jejich vzájemné spolupráce.

Polinační interakce zahrnují podstatnou část globální biodiverzity, odhaduje se, že do nich vstupuje přes 300 tisíc druhů krytosemenných rostlin a přinejmenším 350 tisíc druhů živočichů (tab. 1). Nahosemenné rostliny jsou sice převážně opylovány větrem (anemogamie), přesto i zde najdeme zoogamní zástupce, např. rody liánovec (*Gnetum*) a chvojník (*Ephedra*), většinu cykasů nebo welwitschií podivnou (*Welwitschia mirabilis*). Podíl rostlin opylovaných živočichy je obzvláště vysoký v tropických oblastech (94 %), v temperátních společenstvech dosahuje 78 %. Evoluční vznik a rozvoj zoogamie je jedním z nejpravděpodobnějších důvodů ohromné diverzifikace krytosemenných rostlin, které dnes tvoří většinu druhové bohatosti rostlin většiny současných terestrických ekosystémů. Podobně je specializace na jejich opylování velmi rozšířena i mezi řadou druhově bohatých skupin živočichů a u mnoha z nich (např. u včel nebo kolib-

říků) se úzké vztahy s opylovanými rostlinami staly rovněž jednou z příčin jejich diverzifikace a evolučního úspěchu. V některých typech prostředí hraje tento mutualistický vztah natolik významnou roli, že by bez něj řada druhů v daném biotopu dlouhodobě nepřežila. V tropických lesích zcela dominují zoogamní druhy, protože šíření pylu větrem je v teplém a vlhkém klimatu velmi neefektivní. Krátká vegetační sezona polárních nebo horských oblastí zase ztěžuje anemogamii z čistě stochastického hlediska, v krátkém čase přenášejí pyl mnohem efektivněji především různé druhy much a několik málo specializovaných čmeláků. Hmyzí opylovači by zase bez kvetoucích rostlin nemuseli sehnat dostatek potravních zdrojů.

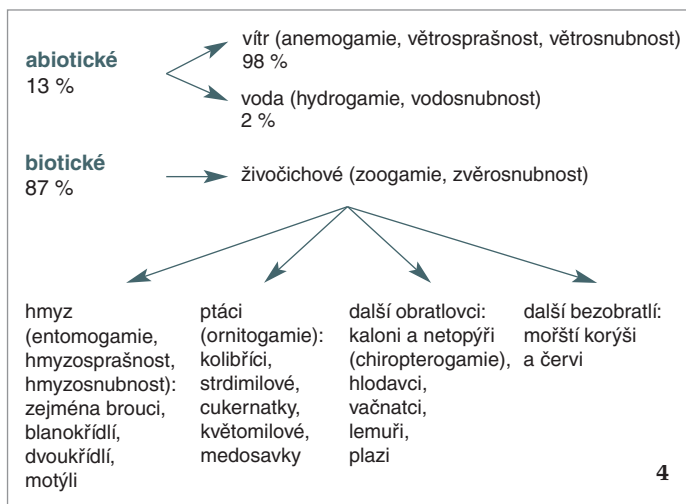
Opylovači mají zásadní přínos i pro člověka v agroekosystémech. Produkce tří čtvrtin zemědělských plodin pěstovaných pro plody a semena závisí alespoň částečně na opylovačích. Podle různých odhadů z USA, kde jsou podobné kvantifikace zřejmě nejoblíbenější a nejpracovanější, závisí až třetina veškeré lidské potravy přímo či nepřímo na opylování živočichy. Za nejvýznamnější a nejefektivnější skupinu opylovačů bývají tradičně považovány včely (Apoidea), které opylují přibližně 400 různých typů zemědělských plodin. Jen přínos opylování dobře známou včelou medonosnou (*Apis mellifera*) je v USA odhadován ročně na 8 až 16 miliard dolarů. Nové studie však ukazují, že i jiné skupiny živočichů, jako např. mouchy, brouci, motýli, ptáci a letouni (tj. kaloni a netopýři), významně přispívají k opylování plodin. Přestože jsou většinou méně efektivními opylovači než včely, zejména v případě málo specializovaných zemědělských plodin, navštěvují květy mnohem častěji.



1 a 2 Rekonstrukce opylování nahosemenných rostlin ve středních druhohorách (před 105 miliony let) srpcem (Mecoptera), které se svým dlouhým sosákem snažily dostat ke sladké tekutině ukryté hluboko v samičích šišticích. Semenná kapradina rodu *Caytonia* (obr. 1), jehličnan rodu *Alvinia* (2). Orig. M. Parrish **3** Fosilní srpice *Lichnomesopsyche glorieae* (Mesopsychidae) ze střední jury (před 165 miliony let) nalezená v severovýchodní Číně. Foto C. Labandeira

Tab. 1 Odhadované druhové bohatství opylovačů ve významných skupinách živočichů (podle J. Ollertona 2017)

denní a noční motýli (Lepidoptera)	141 600
brouci (Coleoptera)	77 300
blanokřídlí (Hymenoptera)	70 000
dvoukřídlí (Diptera)	55 000
třásněnky (Thysanoptera)	1 500
ptáci (Aves)	1 089
polokřídlí (Hemiptera)	1 000
chvostokoci (Collembola)	400
švábi (Blattodea)	360
savci (Mammalia)	344
sítokřídlí (Neuroptera)	293
chrostíci (Trichoptera)	144



Mutualismus založený na sobeckých motivech

Interakce vedoucí k opylení rostlin živočichy jsou (až na výjimky, z nichž některé zmíníme dále) jednou z učebnicových forem mutualismu, profitují z něj totiž obě zúčastněné strany. Živočišné přenašejí pyl mezi květy a umožňují tak rostlinám se rozmnožit. Za své služby získávají z květů odměnu, nejčastěji pyl a nektar. Přesto nejde o tak idylický vztah, žádný ze zdánlivých partnerů se totiž nechová nezištně. Opylování je založeno na sobeckých zájmech každého z účastníků a jakýkoli přínos mutualistického partnera představuje nezamýšlený důsledek dané interakce, přinejmenším na úrovni jedinců rostlin i živočichů. Až z dlouhodobě evolučního hlediska celý systém (většinou) funguje. Již Charles Darwin ve svém díle *O původu druhů* (1859) připustil, že mutualistické interakce nejsou tak altruistické: „Nevěřím, že jakýkoli živočich na světě by dělal cokoli pro blaho jiného druhu. Naopak, druhy se snaží zneužít instinktu toho druhého.“ A přesně tak funguje i opylování.

Živočichům jde především o poměrně vydatný zdroj potravy, tolik dusíku nutného pro stavbu tkání najde ze všech částí rostliny jen v pylu. Rostliny zase neinvestují příliš cenných zdrojů do odměn pro opylovače, mohou-li se tomu vyhnout. Kromě opravdu silně specializovaných vztahů mezi dvěma druhy, kterých je v přírodě jen naprosté minimum, se navíc nějaký „hloupější“ opylovač nebo „neekonomická“ rostlina v dnešních bohatých společnostech téměř vždy objeví. A tak rostliny využívají smyslových predispozic opylovačů a lákají je i na nepatrné množství nektaru a pylu. V extrémním případě jim pak nenabízejí vůbec nic, takovým rostlinám říkáme šalivé či deceptivní. Mistry v podvádění opylovačů jsou orchideje, téměř třetina jejich druhů své opylovače neodměňuje. Opylovači se na oplátku snaží k odměnám dostat jakýmkoli způsobem, často kradou pyl nebo nektar z květů, ke kterým morfologicky vůbec „nepasují“, a nemají tak nejmenší šanci přenést pylová zrna na správné místo na blizně. I mezi živočichy jsou mistři podvodů, v tomto případě řada větších druhů – ať již včel, brouků, hlodavců, nebo dokonce ptáků, kteří květ jednoduše prokousnou či rozklovnou zvenčí. Tím navíc umožňují podobný přístup ke skrytému nektaru nebo

4 Způsoby přenosu pylu

5 Trásněnky druhu *Cycadotherips chadwicki* odnášející pyl se samčí šišťice australského cykasu *Macrozamia lucida*. Aby se trásněnky přesunuly na samčí šišťice, samčí šišťice se zahřeje až na 40 °C a silně voní po monoterpenu myrcenu.

Na spodní straně mikrosporofylů vidíme pylové váčky. Foto I. Terry

6 Darwinův model koevolučního závodu (A), který předpokládá postupné prodlužování sosáku opylovače i ostruhy s nektarem, a model výměny opylovače (B), kde se délka ostruhy přizpůsobuje novému opylovači s delším sosákem skokové.

Orig. R. Boškova, upraveno podle: J. B. Whittall a S. A. Hodges (2007)

7 Madagaskarská orchidej *Angraecum sesquipedale* s ostruhou dlouhou 30 cm, opylovaná místním poddruhem lišaje Morganova (*Xanthopan morgani praedicta*). Foto L. T. Wasserthal

pylu i jiným skupinám živočichů, kteří by se k němu jinak museli často pracně prodírat přes pohlavní části květu.

Důraz na efektivitu

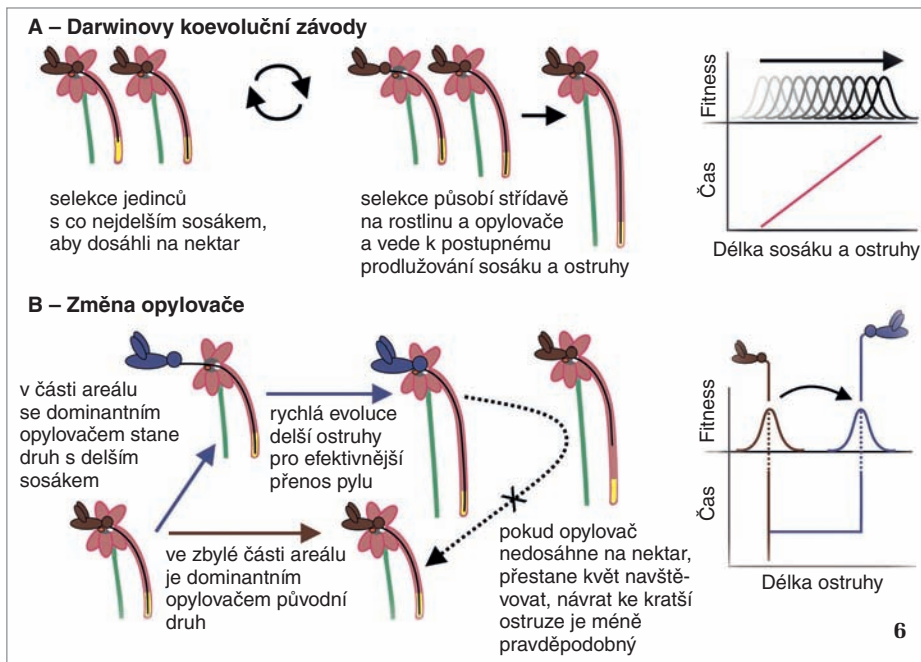
Rostliny jsou přisedlé organismy, tudíž si nemohou hledat sexuálního partnera aktivně jako pohyblivé organismy. Semenné rostliny to vyřešily vynálezem snadno transportovatelné samčí pohlavní buňky – pylu. Pylová zrna mohou být přenášena pasivně větrem a vodou nebo cíleně živočichy (obr. 4). Pyl větrosnubných rostlin (jde zejména o jehličnany, listnaté dřeviny s jehnědami a traviny) je větrem přenášen zcela pasivně a na bliznu příslušného druhu se tak dostane ryzí náhodou. Proto tyto rostliny vytvářejí ohromné množství pylu a kvetou synchronizovaně. Např. jediná jehněda břízy bělokoré (*Betula pendula*) vyprodukuje průměrně 10 milionů pylových zrn, kolik jich pak musí produkovat celý mladý les např. na opuštěném poli? O čtených loukách, na nichž větrosnubné traviny dominují, ani nemluví. Při takových koncentracích pylu ve vzduchu nemůže být překvapením, že mezi rostlinami opylovanými větrem najdeme drtivou většinu druhů, s jejichž pylem mají problémy alergici. Přesto se méně než 1 % pylových zrn úspěšně zachytí na blizně jiného jedince stejného druhu. Pyl je však pro rostlinu docela nákladnou investicí, hlavně kvůli

poměrně vysokému obsahu dusíku a dalších, pro mnohé rostliny špatně dostupných prvků. Takové plýtvání cennými gametami, které každoročně pokrývají krajinu nezaměnitelným žlutavým prachem, vedlo rostliny k tomu, aby získaly spolehlivějšího a preciznějšího přenašeče (vektor) pohlavních buněk. V evoluci se jim staly právě některé skupiny živočichů. Úspěšnost přenosu pylu se tím zvýšila až na 5 % u rostlin s pylem rozpadajícím se na jednotlivá zrna (monády). Rostliny s pylem uspořádaným do sluků, jako jsou např. brylky vstavačovitých (*Orchidaceae*) a klejichovitých rostlin (*Asclepiadaceae*), dosahují 10 až 40% úspěšnosti. K efektivnímu opylení však vedla dlouhá evoluční cesta od primitivních květů bez okvěti až po složité pyskaté nebo trubkovité květy s různými lákadly a odměnami pro opylovače.

Jak to všechno začalo

Opylování rostlin vzniklo ve stejné době jako rozmnožování semeny. Fosilizovaná pylová zrna kapradosemenných rostlin (*Lyginopteridophyta*, skupina vymřelých dřevin podobných kapradinám, ale již se skutečnými semeny) známe z pozdního karbonu (před 300 miliony let). Tyto větrosnubné rostliny nepotřebovaly – na rozdíl od primitivnějších výtrusných rostlin, jejichž pohyblivé bičíkaté spermatozoidy musely doplovat k vajíčce – k oplození vodu. Mohly tak efektivněji kolonizovat terrestrické prostředí a vypořádat se lépe i se suššími periodami, které se na konci karbonu střídaly s vlhkým tropickým klimatem.

Podle oblíbeného evolučního příběhu bylo primitivní opylování nahosemenných rostlin pomocí větru nahrazeno specializovanějším opylováním krytosemenných rostlin hmyzem (vznikly před 130 miliony let, více o evoluci cévnatých rostlin v Živě 2016, 2: 70–75), což vedlo k následné koevoluci a bouřlivé radiaci (urychlené speciace a nárůstu druhové početnosti) krytosemenných rostlin a hmyzu v období pozdní křídly (před 99–65 miliony let). Nicméně fosilní pylová zrna některých raných nahosemenných rostlin byla zřejmě příliš těžká pro přenos větrem. Obsah tráviciho traktu i morfologie ústního ústrojí fosilního hmyzu také svědčí o tom, že opylování jakožto mutualistický vztah mezi hmyzem a rostlinami se objevilo již v juře (před 170 miliony let), tedy dávno před rozvojem krytosemenných rostlin. K tomu



nejspíše přispělo i poměrně teplé a vlhké jurské klima, jež větrosnubnosti příliš nepřálo. Přímé důkazy o opylování máme zejména ze zkamenělých pryskyřic (jantaru) v podobě fosilizovaného pylu na tělech třásněnek, broků, sítkokřídlého a dvoukřídlého hmyzu a v jejich fosilizovaných výkalech. Brouci, hmyz s kousacím ústním ústrojím, požírali pyl, ale i listy a reprodukční šišťice rostlinám z vymřelých řádů *Bennettitales* a *Pentoxylales* podobným cykasům se silnými kmeny. Třásněnky (Thysanoptera) svým bodavě sacím ústrojím dodnes vysávají pylová zrna, rostlinné tkáně, houby i malé členovce. Předpokládá se, že se takto podílely na opylování již předchůdců cykasů a jinanů. Oba příklady zřejmě byly ještě nepřilíživě specializovanými polinačními vztahy.

Již z této doby však známe i poměrně sofistikované příklady koevoluce nahosemenných rostlin a jejich opylovačů. Sítkokřídlý hmyz připomínající motýly (Kalligrammatidae) a různí zástupci hmyzu dvoukřídlého (Diptera) měli vyvinuté po-

měrně specializované sosáky, jimiž sáli tekutiny podobné nektaru vytékající z klovného otvoru (mikropyle) na vrcholu vajíčka. Ty zřejmě původně usnadňovaly pronikání pylového zrna k vajíčku. Tato na cukry i proteiny bohatá odměna pro opylovače byla v mnoha případech skryta na dně prodlouženého klovného otvoru nebo uzavřena v čišce, spojující povrchové otvory s hluboko ukrytým klovným otvorem pomocí trubicovitých a kanálkovitých útvarů (obr. 1 a 2). Pyl býval uvnitř pylotvorných váčků umístěných na mikrosporofylech. Hmyz s prodlouženým sacím ústrojím se podílel na opylování vymřelých předchůdců jehličnanů, jinanů, liánovců, cykasů a semenných kapradin z řádu *Caytoniales*. Mezi první opylovače s relativně dlouhým sacím ústním ústrojím (až 1,3 cm dlouhým) zřejmě patřily i druhohorní srpice (Mecoptera, obr. 3), přestože na jejich fosiliích nebyl dosud nalezen pyl. Je tak zřejmé, že evoluce opylování krytosemenných rostlin od svého počátku stála na vztazích s vysoce specializovaným hmyzem, nikoli pouze na nespecializovaných druhích hmyzu, jakými jsou např. brouci. Některé skupiny hmyzích opylovačů nahosemenných rostlin přežily až do současnosti a nadále opylují tytéž rostliny, např. dnešní cykasy jsou stále opylovány převážně třásněnkami a broky (obr. 5). Ostatní skupiny buď vymřely, nebo se přeorientovaly na krytosemenné rostliny.

Skutečný rozvoj četnosti a různorodosti polinačních vztahů a s nimi spojených specializovaných strategií a morfologických přizpůsobení však skutečně přišel až s krytosemennými rostlinami. Již první z nich byly opylovány hmyzem, opylování větrem nebo jiné specializovanější typy se u nich druhotně vyvinuly až později (viz obr. 1 na str. CLXX kulové přílohy této Živy). Evoluce hlavních květomilných skupin hmyzu, jako jsou např. včely (Apoidea), medovosy (Masarinae), pestřenky (Syrphidae), dlouhosoky (Bombyliidae), kroužilký (Empididae), bráněnky (Stratiomyidae) nebo motýli (Lepidoptera), se odehrávala od konce spodní a během svrchní křídy (mezi 125–90 miliony let) a zcela jasně ko-

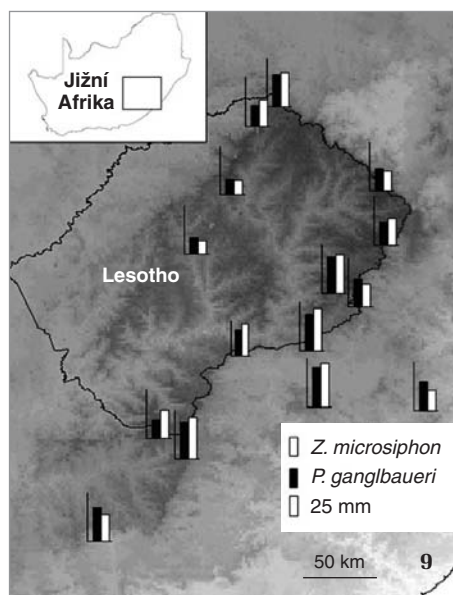
relovala s radiací krytosemenných rostlin a postupnou čím dál tím složitější květní morfologií (viz schéma na webu Živy).

Koevoluční závody

Zejména kvůli tradičnímu přesvědčení o převaze specializovaných vztahů mezi rostlinami a jejich opylovači je opylování jedním z klasických příkladů koevoluce, kdy vzájemné interakce partnerů vedou k souběžným morfologickým a fyziologickým změnám. Rostliny se snaží nespécializovaným návštěvníkům svých květů zabránit přístup ke květním odměnám, které jsou určeny pouze jejich specializovanému partnerovi. Vznikají tak oboustranná morfologická přizpůsobení, z nichž neklasičtější je dlouhá květní trubka nebo ostruha a dlouhý sosák, zobák či jazyk (obr. 6A). Rostlina ztěžuje svému partnerovi přístup k odměně, aby se opylovač při krmení musel dotýkat reprodukčních orgánů. I specializovaný opylovač se tedy k odměně dostane, pouze má-li dostatečně dlouhý sosák. Ten sice znamená energetickou investici, ale pokud je dostatečně dlouhý, umožní živočichovi přístup do širšího spektra květů. Pyl se obvykle přenáší na chlupech na hlavě nebo na peří při koření zobáku, příliš dlouhý sosák tedy vede z hlediska rostliny k tomu, že návštěvník přestane přenášet pyl mezi květy. Proto se rostlině dále vyplatí prodlužovat vzdálenost mezi ústím květu a odměnou. Soupeření rostlin a opylovačů tak představuje klasický příklad evolučních závodů ve zbrojení, jež v některých případech končí monstrózními útvary, jako jsou extrémně dlouhé ostruhy a obří sosáky. Známý je třeba madagaskarský druh orchideje *Angraecum sesquipedale* s 30 cm dlouhou ostruhou, na jehož základě Ch. Darwin předpověděl existenci až později objeveného madagaskarského poddruhu lišaje Morganova (*Xanthopan morgani praedicta*) s více než 20 cm dlouhým sosákem (obr. 7).

Taková postupná selektce delších a delších znaků samozřejmě nebude nekonečná, protože s sebou nese i větší náklady a různá rizika, včetně vyšší predace nebo problémů při letu pro opylovače a rizika pro rostliny, že se ve společenstvu již nenajde opylovač s dostatečně dlouhým sosákem, aby se mu vyplatilo květ navštívit. Takové evoluční tlaky se liší podle podmínek prostředí i složení společenstev, výsledkem je proto geografická variabilita v délce ostruhy a sosáku. Ta vede k úzké korelaci délek květních ostruh a sosáků v rámci jednotlivých populací. Tento fenomén můžeme ilustrovat na jihoafrické kritičníkovité rostlině *Zaluzianskya microsiphon* (Scrophulariaceae), opylovaná mouchami s dlouhými sosáky *Prosoeca ganglbaueri* z čeledi Nemestrinidae. Zatímco uvnitř populací je variabilita v hloubce korunní trubky malá, mezi populacemi se může lišit až několikanásobně, a to i mezi geograficky blízkými (obr. 8 a 9).

Alternativním vysvětlením vzniku dlouhých ostruh a hlubokých korunních trubek jsou i výměny opylovače – hypotézu vysvětluje zařazené schéma (obr. 6B). Ta předpokládá, že délka sosáku opylovačů je relativně stabilní a délka ostruhy se mu jednostranně přizpůsobuje, selekční tlak na reprodukci rostliny je totiž silnější.



šího partnera, ale dlouhá ostruha a sofistikovaná tvorba nektaru jí zachovávají zadní vrátka v podobě méně efektivních opylovačů. Jak vidíme, i tak zdánlivě jednoduchý příklad koevoluce jako souběžné prodlužování květů a ústních ústrojí opylovačů může být díky vlivu různých selekčních tlaků poměrně komplikovaný.

Navždy spolu v dobrém i zlém

Případů obligátních mutualistů, tedy druhů vzájemně na sobě natolik závislých, že by jeden bez druhého nepřežil, známe v případě opylování rostlin skutečně jen několik. Zajímavé je, že jde často o vysoce specializovaný vztah druhů, které musejí pro svého partnera nemálo obětovat. Jde totiž o případy, kdy je opylovač zároveň i predátorem plodů a semen opylované rostliny.

Klasickým a dobře prozkoumaným příkladem jsou dva druhy „sloupovitých“ kaktusů rodu *Pachycereus* z pouště Kalifornského zálivu a drobný noční motýl travařík *Upiga virescens* (obr. 10). Nepředvídatelná dostupnost zdrojů, především vody, a poměrně nízká početnost i diverzita kvetoucích rostlin i opylovačů vedla ke koevoluci úzce specializovaného vztahu – travařík se stal téměř výhradním opylovačem obou kaktusů (k úspěšnému opylení jinými návštěvníky dochází velmi vzácně) a kaktusy jsou výlučným zdrojem potravy pro travaříkovy dospělce i larvy. Dospělci se na květech a ostnech kaktusů rovněž páří. Aby travaříci zajistili dostatek potravy pro své larvy, mají samice na konci zadečku speciální polinační štětečky z prodloužených šupin (obr. 11). Těmi po setmění aktivně sbírají pyl kaktusů, který poté cíleně přenesou na bliznu květu jiného jedince (tyto kaktusy jsou zcela neschopné samooplození), při opylování se zároveň vyhýbají již dříve oplozeným květům. Na „vlastnoručně“ opylený květ pak nakladou jediné vajíčko, larva postupně vyžere dozrávající semeník, aby se nakonec zakuklila přímo ve stonku kaktusu. Zdaleka ne ze všech vajíček se nakonec vyvinou dospělí travaříci – zatímco aktivní opylení vede k oplození až 90 % květů (každý kaktus jich během vegetační sezony vyprodukuje asi 3 000), pouhých 30 % z nich padne za obět larvám travaříků. I když kaktusy část produkce semen ztratí, je výsledná zhruba 60 % úspěšnost opylení stále velmi vysoká, a to zejména s přihlédnu-



Když se rostlina dostane do kontaktu s jiným opylovačem – ať už při kolonizaci nového území, nebo při změnách ve společenstvech opylovačů – délka ostruhy se díky selekčnímu tlaku poměrně rychle přizpůsobí délce sosáku nového opylovače. Hlavní rozdíl mezi oběma hypotézami spočívá v tom, zda se evolute morfologie květu odehrává postupně během koevolučního závodu se stejným opylovačem, nebo zda probíhá skokově jako odpověď na přítomnost nového opylovače. Výměnu opylovače často následuje i reprodukční izolace, změny v délce ostruhy nebo hloubce korunní trubky se v takových případech podílejí na rychlém štěpení vývojových linií.

S další možnou příčinou prodlužování květních ostruh přišli nedávno i čeští vědci vedení Štěpánem Janečkem z katedry ekologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. Na příkladu kamerunské netýkavky Burtonovy (*Impatiens burtonii*) ukázali, že netýkavka plní ostruhu nektarem tak, aby z ní v průběhu dne mohli sít nektar opylovači s různou délkou ústního ústrojí. Ráno je odměna dosažitelná i pro nejkratší sosáky nespécializovaných pestřenek, ty jsou dopoledne vystřídány včelami medonosnými se středně dlouhým jazykem a odpoledne na hladinu nektaru v hlubší části ostruhy dosáhnou jen vysoce specializované pestřenky rodu *Rhingia* s dlouhým skládacím sosákem. Netýkavka tak nespolečá na svého nejspecializovaněj-

tím k extrémním pouštním podmínkám. Koevoluce mezi těmito druhy je tedy vysoce výhodná, možná i proto, že v chudých pouštních společenstvech najdeme pouze málo druhů, které by na tomto vztahu mohly úspěšně parazitovat.

Podobných složitějších obligátně mutualistických vztahů známe několik i z jiných koutů světa. Žádný z nich však není takto úzce specializovaným vztahem mezi dvěma druhy, nýbrž jde o koevoluci a kospéciaci v rámci druhových komplexů rostlin a jejich opylovačů. Ve všech dalších případech rovněž známe i druhy, u nichž se z mutualistů stali podvodníci. V amerických pouštích roste několik desítek druhů juk (*Yucca*), některé z nich dobře známe i jako pokojové rostliny. Jsou opylovány výhradně drobnými skvrničkovitými motýly (Prodoxidae) rodu *Tegeticula* a *Parategeticula*. Jejich samičky mají speciálně vyvinutá makadla, jimiž aktivně přenášejí pyl mezi květy juk (obr. 12). Do semeníků pak kladou vajíčka, larvy zkonsumují 3–30 % dozrávajících semen v oplozeném plodu a zakuklí se v zemi. Rostlina příliš neztrácí, kvůli omezeným zdrojům v pouštních oblastech většinou nedozraje více než 10 % opylených semen i bez jejich predace. Část skvrničníků však druhotně přestala květy juk opylovat a pouze se živí v semenících opylených jinými druhy, jejich larvy obvykle využijí všechna semena v plodu. Obdobný, i když mnohem méně prozkoumaný příklad najdeme i v Evropě. Květy upolínou evropského (*Trollius europaeus*) jsou opylovány téměř výhradně mouchami květilkami (rod *Chiastocheta*), které jediné efektivně pronikají důsledně poskládanými korunními lístky až dovnitř květu. Tam kladou vajíčka, larvy opět zkonsumují část semen oplozených květů. Pouze dva druhy květilék však kladou jen několik vajíček, takže larvy nezničí všechna



8 a 9 Geografická variabilita v hloubce korunní trubky krtičníkovité rostliny *Zaluzianskya microsiphon* (*Scrophulariaceae*, obr. 8) úzce koreluje s délkou sosáku mouchy *Prosoeca ganglbaueri*. Délka obou znaků se mezi jednotlivými populacemi liší (9). Orig. a foto: B. Anderson a S. D. Johnson

10 Travařík *Upiga virescens* při aktivním přenosu pylu na bliznu kaktusu rodu *Pachycereus*

11 Zvětšenina zadečkového (abdominálního) štětečku travaříka *U. virescens*, tvořená specializovanými šupinami a sloužící k přenosu pylu. Foto J. N. Holland (obr. 10 a 11)

12 Skvrničník rodu *Tegeticula* aktivně přenáší pyl na bliznu juky (*Yucca* sp.) pomocí prodloužených makadel (palpů). Foto R. A. Klips

13 Sameček pískorypky černolesklé (*Andrena nigroaenea*) při pokusu o kopulaci s květem tořiče pavoukonosného (*Ophrys sphegodes*). Na čele pískorypky jsou vidět přilepené pylové balíčky tořiče – brylky. Foto H. F. Paulus

14 Schéma představuje tři polinační syndromy, u nichž geneticky nepříbuzné taxony rostlin vykazují podobnost květních signálů (barvy, vůně, hloubky květu atd.). Fylogenetické vztahy různých druhů jsou naznačeny ve spodní části obr. Opylování kolibříky, zleva doprava: povijnice dlanitolistá (*Ipomoea quamoclit*), orlíček kanadský (*Aquilegia canadensis*), petúnie *Petunia exserta*; opylování včelami: povijnice pomořská (*I. pes-caprae*), orlíček *A. brevistyla*, petúnie *P. integrifolia*; opylování nočními motýly: povijnice *I. alba*, orlíček *A. coerulea* var. *ochroleuca*,

petúnie *P. axillaris*. Con – svlačkovité (*Convolvulaceae*), Ran – pryskyřníkovité (*Ranunculaceae*), Sol – lilkovité (*Solanaceae*). Orig. J. Jersáková, upraveno podle: F. P. Schiestl a S. D. Johnson (2013)

semena. Dalších zhruba 10 druhů květ sice opylí, ale larvy pak zničí všechna semena, nebo alespoň jejich drtivou většinu. Několik dalších druhů dokonce na tomto vztahu parazituje a klade vajíčka do květů již oplozených jinou květkou.

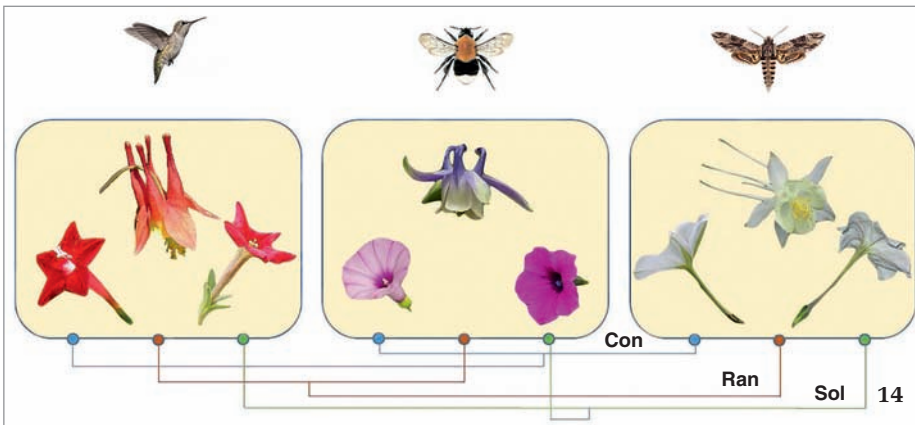
Posledním příkladem obligátně mutualistických vztahů je opylování fíků tzv. fíkovými vosičkami z několika čeledí blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera). Tyčinky i pestíky fíků (*Ficus*), jednoho z druhově nejbohatších rodů rostlin na světě, jsou schovány uvnitř dužnatého okvětu. Do něj vstupním otvorem proniknou jen samice specializovaných opylovačů, ven se však již obvykle nedostanou. Oplodní tam přineseným pylem jednotlivé květy a do části z nich nakladou i vajíčka, larvy se totiž živí jednotlivými semeníky a později v plodu dospějí. Nově vylíhlé samičky aktivně sbírají pyl do speciálních orgánů na hrudi, se samečkami se pak spáří, z plodu se prokoušou a vydají se hledat čerstvá květenství. V rámci tohoto systému se však vyvinula řada strategií od ryčích mutualistů až po parazity fíků i vosiček, popis dalších detailů je bohužel mimo možnosti tohoto příspěvku a zasloužil by si samostatný článek.

(Ne)specializovaná a koevoluce mezi guildami

Tradičně si představujeme, že vrcholem evoluce polinačního vztahu je idylický partnerský vztah jediného druhu kvetoucí

rostliny s jediným druhem opylovače, které jsou si morfologicky zcela přizpůsobeny, jsou na sobě závislé, ale na druhou stranu si toho vzájemně nejvíce poskytují. Od samotného evolučního vzniku zoogamie se však vyvinulo mnoho vzájemných strategií od velmi úzce specializovaných vztahů až po oportunistické generalisty na straně opylovačů i rostlin. Úzce specializované vztahy s sebou nesou vedle řady nesporných výhod (např. vysoce efektivní přenos pylu, oboustranně výhodné množství i složení odměn, morfologická i jiná zamezení ztrát těchto odměn, fenologická synchronizace) také poměrně zásadní nevýhody. Jednou z nich je velká křehkost vztahu v případě, že se s jedním z partnerů něco stane. Nemusí jít jen o případ vyhytnutí jednoho z druhů, po němž je osud druhého téměř jistě zpečetěn. Stačí, když se změni podmínky nebo vztahy ve společenstvu a u jednoho z partnerů se třeba krátkodobě sníží početnost, dojde k sezónnímu posunu jeho aktivity nebo je třeba kompetičně vytlačen na okraj areálu. Takový problém nastal např. u anglických populací tořiče pavoukonosného (*Ophrys sphegodes*), který je vysoce specializovaný na jediný druh opylovače, samotářskou včelu pískorypku černolesklou (*Andrena nigroaenea*, obr. 13). Tořič napodobuje tvarem, vůní a chlupatostí květů samičku pískorypek a láká samečky k falešnému páření. Při pseudokopulacích s květy nabírá sameček pyl a přenáší ho. Trik tořiče však funguje pouze tehdy, kvete-li dříve, než se líhnou samičky, protože v konkurenci vůni skutečných samiček již neobstojí. Samičky se však kvůli teplým jarům způsobeným globální změnou klimatu v současnosti líhnou dříve, než tořič začne kvést, což výrazně snižuje míru jeho opylení. Kvůli podobným případům si mnohé rostliny i opylovači drží jakási zadní vrátka a dlouhodobý evoluční tlak obvykle nedovolí výlučné a nenahraditelné specializace.

I přesto je většina skutečných vztahů mezi rostlinami a jejich opylovači specializovaná alespoň do určité míry. V podstatě každá rostlina cílí na přilákání pouze menší části spektra všech potenciálních návštěvníků ve společenstvu, obdobně i většina opylovačů preferenčně navštěvuje jen několik druhů v danou chvíli kvetoucích rostlin. To neznamená, že z květních odměn netýjí i četní náhodní návštěvníci a dokonce vyloženě zloději odměn, nebo že opylovač nevyužije příležitosti napít se nektaru či ujíst trochu pylu z obvykle nenavštěvovaného květu (více o specializaci polinačních systémů v Živé 2012, 4: 213–215). I takové, z krátkodobých zájmů jedinců rostlin i opylovačů vyplývající interakce mohou koneckonců vést k úspěšnému opylení, i když spíše zřídka. V dlouhodobějším měřítku je však jistá úroveň specializace nespornou výhodou až nutností – může se lišit i mezi jednotlivými populacemi celého druhu, ty se totiž vyskytují ve společenstvech s rozdílným složením. Není proto vůbec žádnou výjimkou, že populace jednoho druhu jsou v různých částech areálu nebo dokonce v různé části sezony specializované na interakce s partnery zcela jiných druhů, dokonce zcela jiných taxonomických nebo funkčních skupin (o funkčních skupinách opylovačů



a rostlin se dočtete podrobněji v kulérové příloze na str. CLXIX–CLXXII této Živy). Taková místní, případně časová specializace je podstatou teorie tzv. geografické koevoluční mozaiky, která na základě působení různých koevolučních tlaků v jednotlivých populacích druhů vysvětluje dlouhodobé udržování, nebo dokonce posilování geografické variability nejruznějších znaků mnoha druhů (obr. 9). Slouží jednak jako pojistka pro zachování druhu v případě závažnějších změn prostředí nebo společenstev, je ale i jednou z příčin speciace, k níž mohou rozdílné selekční tlaky postupně vést.

V řadě známých případů tedy není (ko)evoluce polinačních vztahů omezena na dva interagující specializované druhy. Mnohem častěji pozorujeme spíše přízpů-

sobení rostlin k některé z funkčních skupin opylovačů, v nichž je vždy poměrně slušná šance, že se ve společenstvu bude jeden nebo několik druhů vyskytovat a vždy tak bude zajištěno více či méně úspěšné opylení. Stejně tak opylovači většinou využívají odměny relativně hojných nebo dobře dostupných květů určitých tvarů i jiných vlastností. Taková evoluce řízená podobnými tlaky pak vede až ke konvergentnímu vývoji květních znaků a vzniku polinačních syndromů (obr. 14), kterým se blíže věnuje výše zmíněný článek v kulérové příloze.

Opylování rostlin živočichy je tedy velmi zásadním vztahem zodpovědným za fungování většiny suchozemských společenstev i za evoluci podstatné části současné biodiverzity. Jak je však zřejmé, zdaleka ne vždy jde o idylický vztah mezi

rostlinou a jejím opylovačem. Z krátkodobého hlediska totiž často převažují zájmy jednotlivce, které pro partnera v polinačním vztahu nemusejí být vždy nejlepší. V delších časových horizontech však převládají evoluční tlaky na vzájemnou prospěšnost obou partnerů, díky čemuž kolem sebe stále pozorujeme takovou bohatost více či méně mutualistických vztahů.

Výzkum opylování je podporován Grantovou agenturou České republiky (16-12243S a 16-11164Y), Univerzitou Karlovou (PRIMUS/17/SCI/8) a Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích.

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živy.

Jana Jersáková, Robert Tropek

K výuce

Polinační syndromy

Polinační syndromy představují ucelené soubory fenotypových vlastností květů rostlin (jako jsou barva, vůně, tvar apod.), které jsou výsledkem konvergentní adaptace květů k opylování určitou skupinou živočichů. Tento koncept vznikl již v 70. letech 19. stol. a sloužil především k utřídění nesmírné diverzity květů a odhadům, kdo je skutečným opylovačem v případě absence přímých pozorování. Není proto překvapením, že syndromy sehrály ústřední roli v rozvoji oboru polinační biologie a jsou dodnes používaným nástrojem. Následující obrazový materiál je součástí příspěvku o debatě nad užitečností tradičních polinačních syndromů v současné polinační ekologii a přehledu hlavních polinačních syndromů (více na str. CLXIX–CLXXII kulérové přílohy této Živy).

1 Hrabalky rodu *Hemipepsis* opylují nevýrazně zbarvený květ jihoafrické toješťovité rostliny *Pachycarpus asperifolius* (*Apocynaceae*). Foto S. D. Johnson

2 Páteříček modravý (*Cantharis livida*) je jedním z mnoha opylovačů miříkovitých (*Apiaceae*). Foto M. Honzírková

3 Mískovitý květ se snadno dostupným hojným nektarem tropického stromu

Drypetes natalensis (*Putranjivaceae*) opylují zlatohlávcí *Porphyronota hebraea*. Foto J. Jersáková

4 Pěstřenky (*Syrphidae*) jsou hlavními opylovači třezalek (*Hypericum*), které mají ploché květy se snadno přístupným nektarem a velkým množstvím prašníků.

Foto M. Honzírková

5 Chlupaté dlouhososky (*Bombylius*) svým dlouhým sosákem sají nektar z úzkých korunních trubek pomněnek (*Myosotis*). Foto M. Honzírková

6 Metalicky zbarvená včela *Euglossa subandina* se dvěma žlutými balíčky pylu na zádech sbírá předními končetinami polotekutou vůni ekvádorské orchideje *Peristeria ehippium* (*Orchidaceae*). Foto G. Gerlach

7 Jihoafrický mnohokvět hroznatý (*Kniphofia uvaria*, kopíčkovité – *Asphodelaceae*) neboli Kleopatřina jehla s dlouze trubkovitými květy je hlavním zdrojem nektaru pro okáče *Aeropes tulbaghia*. Foto J. Jersáková

8 Kosatcovitá *Babiana ringens* (*Iridaceae*) poskytuje svému opylovači strdimilu malachitovému (*Nectarinia famosa*) bidýlko. Jižní Afrika. Foto C. Ewart-Smith

9 Kubánský endemit listonos květní (*Phylloncytheris poeyi*) opyluje ibiškovitý strom *Talipariti elatum* (slézovité – *Malvaceae*). Foto C. A. Mancina

10 Bodlinatka *Acomys subspinosus* líže nektar protey bezlodyžné (*Protea acaulos*, proteovité – *Proteaceae*). Jižní Afrika. Foto S. D. Johnson

11 Myš čtyřpruhá (*Rhabdomys pumilio*) vyhledává nektar parazitické ozorny *Cytinus visseri* (ozornovité – *Rafflesiaceae*). Jižní Afrika. Foto S. D. Johnson. Všechny snímky zahraničních autorů v článku rubriky K výuce byly použity s jejich laskavým svolením.



1



2

