

Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity

Polinační ekologie *Impatiens sakeriana*.

Diplomová práce



Bc. Eliška Patáčová

Školitel: Mgr. Štěpán Janeček, PhD., botanický ústav AV ČR

České Budějovice 2011

Patáčová, E., 2011: Polinační ekologie *Impatiens sakeriana*. [Pollination biology of *Impatiens sakeriana*. Mgr. Thesis, in Czech.] - 36 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

The pollination biology of *Impatiens sakeriana* was studied in Northwest province, Cameroon. The most efficient way of reproduction was examined: parthenogenesis, autogamy, geitonogamy and out-crossing. Furthermore, the following features of nectar production were measured - cumulative nectar production, standing crop and nectar sugar composition. Finally, the bird pollinators of *I. sakeriana* were studied.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. V platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

3.1. 2011 v Českých Budějovicích

Poděkování

Děkuji školiteli Štěpánu Janečkovi za téma této práce, odborné vedení a rady, za pomoc při terénních a laboratorních pracích, při závěrečném zpracování práce a za poskytnuté fotografie. Za pomoc v terénu děkuji také Michalovi Pešatovi, Elišce Padyšákové, Michaelovi Bartošovi a Lukášovi Spitzerovi. Za opravu gramatiky a všeobecnou podporu děkuji Ondrovi Gahurovi. Za fotografie děkuji také Honzovi Altmanovi.

Obsah

Úvod.....	1
Metodika.....	7
Výsledky.....	10
Diskuse.....	20
Závěr.....	25
Literatura.....	26
Přílohy.....	32

Úvod

Interakce mezi jednotlivými organismy jsou nedílnou součástí druhové rozmanitosti ekosystémů. Jedny z nejdůležitějších interakcí v přírodě jsou interakce mezi rostlinami a jejich opylovači. Polinační ekologie, která tyto interakce studuje, pomáhá porozumět nejen biologii a ekologii jednotlivých organismů ale i evolučním mechanismům, které stojí za druhovou rozmanitostí kvetoucích rostlin a jejich návštěvníků (Yang a Guo 2005, van der Pijl 1961). Většina krytosemenných rostlin je specializována na opylování různými skupinami živočichů. Na opylování se podílí mnoho řádů hmyzu, ale také ptáci, plazi a obratlovci (Fenster a kol. 2004, Kress a kol. 1994, Olesen a Valido 2003).

Ačkoli je studium polinačních systémů jednou z nejstarších ekologických disciplín, v posledních letech se v tomto oboru mění názory na řadu ustálených hypotéz. Již od dob Darwina se předpokládalo, že koevoluce mezi opylovačem a rostlinou vede k stále větší oboustranné specializaci. Tento pohled je však v současné době kritizován mnohými autory, kteří na základě komplexnějších studií předpokládají že hlavním evolučním trendem polinačních systémů je generalizace (Waser a kol. 1996, Johnson a Steiner 2000, Waser a Ollerton 2006). Jak specializace tak generalizace přináší účastníkům interakce své výhody a nevýhody. Specializací a omezením rostliny na několik potencionálních druhů opylovačů se může výrazně zvýšit efektivita opylení (Stiles 1978). Rostliny se specializovaným polinačním systémem tak ale podstupují vysoké riziko, že ztratí svého jediného opylovače, zatím co generalistům využívajícím více druhů opylovačů toto riziko nehrozí. Proto si rostliny s vysokou specializací vyvinuly kompenzační mechanismy jako klonalitu, dlouhověkost či fakultativní samosprašnost pro případ, že se jejich opylovač ztratí (Bond 1994).

Produkce nektaru je společnou vlastností mnoha krytosemenných rostlin. Díky nektaru získávají rostliny opylovače a zajišťují si tak transport pylu mezi květy (Burd 1995). Rostliny a opylovači jsou tak vzájemně pod selekčním tlakem vedoucím ke zvýšení efektivity tohoto mutualistického vztahu (Zimmerman a Look 1985). Tato vlastnost je z pohledu rostlin velice významnou investicí do produkce nektaru, jeho udržení a květních struktur a vyplatí se pouze tehdy, vyváží-li tyto náklady odměny ve formě vysoce efektivního opylení (Stiles 1978). Rostliny nejvíce získají z častých návštěv opylovače, který dostane malé množství nektaru. Zatím co opylovači preferují vysoké odměny získané co nejméně návštěvami s minimálním manipulačním časem (Rathcke 1992).

Energetická závislost opylovačů na nektaru jako zdroji potravy vede často ke konvergenci fyziologických a morfologických adaptací opylovačů (Nicolson a Fleming 2003) a

konvergenci vlastností různých druhů rostlin opylovaných stejnými opylovači. Tuto konvergenci z pohledu rostlin asi nejlépe popisuje hypotéza polinačních syndromů, které představují soubor podobných vlastností květů druhů navštěvovaných stejnými opylovači (van der Pijl 1961). Rostliny s ptačím polinačním syndromem mají červený nebo oranžový květ, nevoní, mají nektar, jsou velké, kvetou postupně a jsou dlouhotrvající (Stiles 1978, Stiles 1981). Stejně tak jako převaha specializovaných polinačních vztahů tak i koncept polinačních syndromů bývá v dnešní době zpochybňován. V současné době je asi nejvíce diskutována práce Ollerton a kol. (2009), kdy autoři statisticky zpracovali data společenstev tří kontinentů a tvrdí, že hypotéza polinačních syndromů špatně popisuje diverzitu rostlinných fenotypů a nedají se podle ní předpovídat opylovači většiny rostlinných druhů.

Jedním z nejdéle studovaných polinačních vztahů je vztah mezi rostlinou a nektarožravými ptáky, jejichž koevoluce sahá již do nižšího oligocénu (Mayr 2005) a vyvinula se několikrát v historii nezávisle na sobě, především v tropických a subtropických oblastech (Wolf a Gill 1986). Asi nejznámějšími ptačími opylovači jsou američtí kolibříci, ale řadu fylogeneticky nezávislých linií nektarivorů najdeme i mezi pěvci, jako například strdimily v Africe a Asii a medosavky v Austrálii (Stiles 1981). Pro dlouhověké rostliny s dlouhou květní sezónou a lokálním rozšířením jsou ptačí opylovači výhodnější než hmyzí, jelikož déle žijí, pamatují si lokality a jsou také mobilnější. Avšak opylení ptáky je pro rostlinu energeticky náročné a je pro ní výhodné pouze tehdy, pokud opylovač zajistí optimální přenos pylu a počet semen, což mimo jiné závisí i na prostředí, druhovém rozšíření a reprodukčním systému rostliny (Stiles 1978).

Velice diskutabilním tématem je rozšíření způsobů chování ptačích opylovačů při sání nektaru a evoluce souvisejících znaků rostlin. Obecně rozšířené je rozdělení na rostliny Nového Světa adaptované na třepotání a rostliny Starého Světa adaptované na opylovače sající ze sedu (Fenster 2004). Jinak řečeno rostliny opylované kolibříky (tedy rostliny Nového Světa) mají tendenci orientovat květy do volného prostoru a tím podporovat třepotání jejich opylovačů, zatímco květy rostlin zaměřené na opylovače ze skupiny pěvců (tedy i strdimilů; rostliny Starého Světa) mají tendenci vytvářet bidýlka (Sigfried a kol. 1985). Podle této hypotézy rostliny opylované kolibříky mají nektar bohatý na sacharózu, zatímco rostliny opylované ptáky ze skupiny pěvců mají nektar složený především ze směsi glukózy a fruktózy (del Rio 1990, Nicolson a Fleming 2003), jelikož sacharózu špatně stravují jejich opylovači (Stiles 1978). Kolibříci mají ve střevech více sacharázy a tedy lépe vstřebávají sacharózu a naopak hůře glukózu (del Rio 1990).

Avšak novější studie se přiklání k dělení opylovačů do funkčních skupin se stejným konvergentním selekčním tlakem (Fenster 2004), tedy spíše na specialisty a generalisty než na skupiny dle geografického rozšíření. Specialisti preferují nektar o nižším objemu, vyšší koncentraci cukrů a obsahu sacharózy v porovnání s generalisty (Johnson a Nicolson 2008). Westerkamp (1990) popisuje, že nektarivorie je obecně rozšířeným chováním mezi ptáky a i ve Starém Světe jsou rostliny orientované do volného prostoru pravděpodobně podporující třepotavý let svých opylovačů (včetně *Impatiens sakeriana*). Tito starosvětští opylovači však nejsou při třepotavém letu tak elegantní a proto ani tak známí.

Trochu jiný pohled na problematiku rostlin Starého světa, které se zdají být adaptované na třepotavý let svých opylovačů přináší Mayr (2004, 2005, 2007), který objevil několik zkamenělin předků kolibříků ve Starém světě a tvrdí, že rostliny Starého světa jsou s nimi koevolučně spjaté a po jejich vymření se rostliny staly opylované hmyzem.

Rostliny opylované ptáky, kteří při sání nektaru sedí, musí zajistit bidýlka pro opylovače buď před květem (z blízké větve, stonku) nebo z některé části květu nebo různých os květenství (Westerkamp 1990). Rostliny z rodu *Erica* opylované ptáky mají prokazatelně silnější stonek v porovnání s rostlinami opylovaných hmyzem, což může být podporou pro opylovače nebo podporou silnějšího xylémového spojení, které je nutné pro vodou bohatou nektarovou sekreci (Sigfried a kol. 1985). Podobně také rostliny z rodu *Satyrium* mají hvězdovitou stopku květenství, která vytváří bidýlko pro opylovače a zároveň nosnou konstrukci pro velké množství zředěného nektaru (Johnson 1996). *Strelitzia nicolai* vytváří bidýlka přímo z květních částí. *S. nicolai* opylují 4 druhy strdimilů, kteří občas využívají bidýlka z prašníku či z blizen květu a tak pyl přenáší na nohách (Frost a Frost 1981). *Aloe marlothii* a *Aloe frrox* mají robustní květenství k podpoře ptačích opylovačů, kteří mají více než 250g (Symes a kol. 2008).

Co se týče specializace nektarivorů přirovnávají Fleming a Muchhala (2008) tropickou Afriku k Novému Světu, kdy strdimilové jsou ekologickou obdobou kolibříků, avšak kolibříci jsou zhruba poloviční ve velikosti (Fleming a Muchhala 2008). Strdimilové mají ve střevech pravděpodobně stejně jako kolibříci sacharázu a preferují nektar se stejnými vlastnostmi. Pěvci jsou často bráni jako jedna skupina opylovačů, ale je třeba je rozlišovat na specialisty (např. strdimilové) a generalisty (např. žluvy, kruhoočka a bulbulové) (Johnson a Nicolson 2008). Vysoce energeticky náročný třepotavý let a velice rychlý metabolismus vyžadují velké objemy nektaru (Heinrich 1981) a vysoký obsah sacharózy, což ale zároveň může být obranným mechanismem proti zlodějům nektaru, kteří ji špatně stravují (Nicolson a Fleming 2003). Aby se nektar ptačím opylovačům lépe nasával a konzumoval, obsahuje relativně nízké koncentrace cukrů, čímž zároveň uspokojí potřebu přijímat vodu, odradí včely vyžadující vyšší koncentrace

cukrů (35 %) a rostlina tak povzbudí opylovače k více návštěvám tím, že neuspokojí jeho energetickou potřebu ihned (Baker 1975). Kromě nižší koncentrace cukrů mají květy opylované ptáky ve srovnání s hmyzem větší množství nektaru s celkově větší produkcí cukrů (Stiles 1981). Pro populaci rostlin závislých na cizosprašnosti je výhodné, aby květy obsahovaly dostatečné množství odměny na přilákání opylovače, která však musí být dostatečně malá, aby nutila opylovače přesouvat se z květu na květ a tak zvyšovat cizosprašnost (Heinrich a Raven 1972). Jinými slovy, nízká kvalita nektaru maximalizuje fitness jedince. Což dokazuje pokus s *Lobelia deckenii*, ve kterém se zvýšením množství odměny dosáhlo vyšší teritoriality hlavního opylovače, který omezil návštěvy ostatních květů a následně tak snížil tok genů (Burd 1995). Cizosprašnost a genetickou variabilitu rostlina zvyšuje i tak, že obsahuje prázdné a skoro prázdné květy, kdy je opylovač nucen hledat odměnu ve více květech či opouští květenství dříve než najde velkou odměnu (Stiles 1978, Zimmerman a Look 1985, Thakar a kol. 2003). A také delší čas strávený opylovačem hledáním odměny může zlepšit kontakt opylovače s prašníky či bliznou a následně tak zefektivnit přenos pylu (Thakar a kol. 2003).

Specializovaní nektarivoři jsou obecně malého vzrůstu (kolibříci 2-20 g, strdimilové 5-22 g, kystrácci 8-250 g) (Brown a kol. 1979), avšak jestli budou třepotat před květem nebo využijí bidýlka, není dáno velikostí těla, ale rostlinnou architekturou květu (Westerkamp 1990) a také přítomností bidýlka. Kolibříci, známí svým třepotavým letem, využívají bidýlka kdykoliv mají možnost (Miller 1985). Příkladem toho, že hlavní roli v rozhodování jakým způsobem bude rostlina opylena hraje rostlina samotná, je studie Geerts a Pauw (2009) popisující situaci, kdy do Afriky pronikla invazivní *Nicotiana glauca*, která má květy čnějící do prostoru a v Novém Světě ji opylují třepotající kolibříci. Ve Starém Světě se na ní naučilo sát z třepotavého letu 80 % strdimilů (především *Nectarinia famosa*), ačkoliv jakmile měli k dispozici bidýlko, tak ho využili. Vystává tak spíše otázka, proč se rostliny adaptované na třepotající ptáky nevyskytují mimo území Nového světa.

Ve své práci jsem se zaměřila na studium polinačního systému druhu *Impatiens sakeriana*. Rod *Impatiens* vznikl zhruba před 22,5 milióny let v JZ Číně, odkud se rozšířil na ostatní kontinenty, a dnes obsahuje více než 1 000 druhů. Je největší skupinou kvetoucích rostlin a je téměř kosmopolitní. Do Afriky pronikl v evoluční historii třikrát nezávisle na sobě. Do jižní a východní části v pozdním miocénu, na západ někdy mezi miocémem a pliocémem a naposledy na východ a do centrální části Afriky někdy na přelomu miocénu a pliocénu. Diverzifikace rodu začala již v brzkém miocénu, ale největších rozměrů dosahuje posledních 5 miliónů let, kdy vzniklo 84 % druhů. Ohnisko dnešní diverzity rodu je v tropické Africe, Himalájích,

Madagaskaru, J Indii, Srí Lance a v JV Asii. Typickým stanovištěm jsou okraje vodních toků, vlhká místa a horské pralesy (Janssens a kol. 2009). *Impatiens sakeriana* Hook.f. patří do široké skupiny středoafričských netýkavek sdílejících společné vlastnosti, jako jsou například pětičetný zygomorfně souměrný květ a protandrické (prvosprašné) dozrávání květů. Tyto netýkavky jsou vázány na vyšší nadmořské výšky a horské pralesy a jsou tak izolovány v jednotlivých pohořích jako na ostrovech, což vedlo k vysokému stupni speciace a endemismu tohoto rodu. *I. sakeriana* je endemickým druhem hor SZ Kamerunu a ostrova Bioko v Rovnické Guineji (Grey-Wilson 1980) a je zapsána v červeném seznamu ohrožených druhů (www.iucnredlist.org). Roste v nadmořských výškách od 900 do 3 000 m. n. m., na zastíněných místech a okrajích horského pralesa (Grey-Wilson 1980).

Květní morfologie *I. sakeriana* je dokonale přizpůsobena na zvířecí opylovače - tyčinky v jejich horní polovině splývají v zygomorfní strukturu, prašníky těsně obepínají ovária semeníku a mírně vyčnívají tak, že se pyl zachytává na případné opylovače, u ptáků na hlavu nad horní část zobáku. Teoreticky je u *I. sakeriana* nemožné samoopylení – prašníky jsou protandrické - blizna dozrává až po odpadnutí tyčinek a nedochází tak ke kontaktu vlastního pylu s bliznou (Grey-Wilson 1980). Avšak některé netýkavky jsou schopné samoopylení. *Impatiens reptans* je schopná samoopylení, ale cizosprašnost je u ní reprodukčně neúspěšnější (Tian 2004). *Impatiens pallida* a *Impatiens biflora* jsou schopné samobřeznosti (kleistogamie), která je méně nákladná, jelikož má rostlina redukováné květní části, pyl, nektar i počet semen na semeník a má větší pravděpodobnost na dozrání semen než u cizosprašnosti. Jaká sprašnost se vyvine, je u nich limitováno množstvím světla, tedy energií – s množstvím světla stoupá frekvence cizosprašnosti (Schemske 1978).

Květní fenotyp rostliny se vytváří podle nejčastějšího a nejefektivnějšího opylovače (Stebbins 1970). *I. sakeriana* patří do skupiny rostlin s „ptačím polinačním syndromem“ – kvete červeně, má trubkovitý květ, nevoní, produkuje nektar (Stiles 1981), otvírá se během dne, kvete průběžně během celého roku, má dlouhou ostruhu (25 mm) (Grey-Wilson 1980) a dlouhou květní stopku, která často ční do prostoru a tím pravděpodobně podporuje třepotání (Westerkamp 1990).

V horách SZ Kamerunu se vyskytují strdimilové *Cyanomitra oritis*, *Cinnyris reichenowi* a *Cinnyris bouvieri*. *Cyanomitra oritis* je endemickým druhem Kamerunu, Nigérie a ostrova Bioko. Obývá podrosty pralesů podél potoků, lesní mýtiny a lemy v nadmořských výškách 1200-2 100 m. n. m., váží 9,8 - 13,8 g a zobák má dlouhý 25 – 29 mm.

Cinnyris reichenowi má širší rozšíření s běžným výskytem v Kamerunských horách. *C. reichenowii* preferuje rozvolněné lesy s roztroušenou vegetací keřů na březích potoků v nadmořských výškách 1 200 – 2 400 m.n.m., váží 5,2 – 8 g a zobák má dlouhý 19 – 22 mm.

Cinnyris bouvieri se vyskytuje v centrální části Afriky a je běžným druhem Kamerunských hor. Obývá fragmentované prostředí vymýcených lesů, plantáží a horských trávníků v nadmořských výškách 1 300 – 2 000 m.n.m. Váží 7 – 10 g a zobák má dlouhý 18,5 – 23 mm (Cheke a kol. 2001).

Testované hypotézy:

H_A –alternativní (starší) hypotézy

H1: Polinační systém *I. sakeriana* představuje reliktní systém po vyhynutí kolibříků ve Starém světě (Mayr 2004). *I. sakeriana* k úspěšnému opylení nevyžaduje zvířecí opylovače a je schopna samoopylení nebo samobřeznosti (možnost opylení hmyzem byla zpochybněna pozorováním kolegy Tropka (Janeček a kol. 2010)).

H1_A: *I. sakeriana* je efektivně opylována třepotajícími strdimily (Westerkamp 1990).

H2: *I. sakeriana* jakožto rostlina která byla či je opylovaná ptáky vykazuje velkou produkci relativně málo koncentrovaného nektaru (koncentraci cukrů zhruba 15 - 25 % (Johnson a Nicolson 2008)).

H3: Nektar druhu *I. sakeriana* jakožto rostliny specializované na specializované ptačí opylovače je bohatý na sacharózu (Johnson a Nicolson 2008).

H3_A: Platí dřívější představa že rostliny Nového světa produkují nektar bohatý na sacharózu a rostliny Starého světa nektar bohatý na hexózy (glukózu a fruktózu) (Bruneau 1997, Baker a kol. 1998, Nicolson a Fleming 2003, Schmidt-Lebuhn a kol. 2007).

I. sakeriana bude tedy produkovat nektar bohatý na hexózy.

Metodika:

Lokalita:

Terénní práce probíhala ve fragmentech tropického horského pralesa v oblasti My Ogade (6° 5' N, 10° 18' E; 2100 – 2200 m. n. m.), která je součástí ranče Elba Ranch v Bamenda Highlands, zhruba 8 km od vesnice Big Babanki v SZ provincii Kamerunu. Většina pralesa byla v minulosti vykácena nebo vypálena za účelem převedení na zemědělskou plochu, především extenzivní a intenzivní pastvu, v nižších polohách na menší políčka. Období dešťů je v těchto zeměpisných šířkách zhruba od začátku dubna do začátku listopadu, s úhrnem srážek 1780 - 2290 mm za rok (Cheek a kol. 2000). Pokusné plochy se nacházely v oblasti zhruba 1 km² mozaikovitě vegetace obsahující a) trávníky s dominujícím *Hyparrhenia*, b) nižší horské trávníky s dominující *Sporobolus africanus*, c) intenzivní pastviny s dominující *Pennisetum cladestianum*, d) mýtiny pralesa s dominující *Pteridium aquilinum*, e) druhově bohaté extenzivní pastviny, f) druhově bohaté keřové vegetace s četnými Labiatae a Compositae, g) lesní porosty *Gnidia glauca*, h) vegetace potočních břehů s mnoha druhy z čeledě Acanthaceae, i) horské pralesy s dominující *Schefflera abyssinica*, *S. manii*, *Bersama abyssinica*, *Syzygium staudtii*, *Carapa grandiflora* a *Ixora foliosa* (Reif a kol. 2007), a byly od sebe odděleny větší plochou bezlesí.

Reprodukční systém druhu *I. sakeriana*:

Ke zjištění úspěšnosti reprodukčního systému druhu *I. sakeriana* bylo od listopadu 2008 do ledna 2009 vybráno 8 lokalit, na nichž byly vytvořeny tyto treatmenty v sedmi opakováních:

- 1) Samobřeznost (partenogeneze) – květům byl odstraněn prašník a byly zasítkovány
- 2) Samosprašnost 1 (autogamie) – květy byly zasítkovány
- 3) Samosprašnost 2 (geitonogamie) – květy byly zasítkovány a ve vhodnou dobu ručně opyleny z té samé rostliny
- 4) Cizosprašnost (allogamie, outcrossing) - květy byly zasítkovány a ve vhodnou dobu ručně opyleny pylem z květu z nejbližší lokality
- 5) Kontrola – nebylo zasítkováno, ani ručně opyleno

Jakmile plody začaly dozrávat, byly zasítkovány i „květy“, které dříve zasítkovány nebyly, aby se zamezilo požití od zvířete. Plody byly pozorovány, jestli dozrávají a těm, které dozrály, byla odebírána, počítána a vážena semínka.

Studium nektaru:

Studium nektaru proběhlo v listopadu a prosinci roku 2007 a byla při něm zkoumána produkce nektaru, jeho aktuální stav a nabídka v prostředí a složení nektaru.

1. Produkce nektaru

Odběry nektaru proběhly ve třech sériích na dvou lokalitách. Při studiu produkce nektaru byli květy zasít'kovány ve fázi poupěte, aby se zamezilo přiletu opylovačů. Počet kohort byl naplánován tak, aby odpovídal délce života květu (která byla stanovena z předchozí pilotní studie pozorováním a zaznamenáváním květních fází na cca 5 dní - od 4 do 6,5 s průměrnou hodnotou 5,04). Síťky byly vytvořeny ze záclonoviny a drátků a to tak, aby nijak neomezovaly květ a aby se k němu nedostal opylovač. V první sérii byl odebrán nektar ze 4 květů z každé věkové kohorty, ve druhé a třetí sérii ze 6 květů. Odběry probíhaly dvakrát denně, v 6:30 a v 16:30. Nektar byl odebírán mikrokapilárami o různých objemech (5, 10, 25 μ l) a byla odečtena výška sloupce nektaru pomocí pravítka, která byla posléze přepočítána na objem, či pomocí Hamiltonovi injekční stříkačky. Nektar se poté kvantitativně převedl na refraktometr Pal-1 (Atago co.) a byla odečtena hodnota cukernatosti (váhová procenta v ekvivalentech sacharózy). Pokud byl nektar příliš koncentrovaný, bylo k němu přidáno malé množství přefiltrované vody a toto množství zaznamenáno.

2. Aktuální stav a nabídka nektaru

Pro studium aktuálního stavu a nabídky nektaru v prostředí byl nektar odebírán náhodně z nezasít'kovaných květů, po jednom květu na rostlinu. Odběry proběhly v pěti sériích, s týdenním intervalem, na různých lokalitách, ve třech denních dobách v 6:30, 11:30 a v 16:30, a to vždy z 12 květů, 6 v samčí fázi květu a 6 v samičí. Pokud květ obsahoval nektar, byl odebírán a měřen postupem popsaným výše.

3. Složení nektaru:

Nektar na rozbor v laboratoři byl odebírán z 25 náhodných květů a to mikrokapilárami či Hamiltonovou injekční stříkačkou, změřen refraktometrem a poté nasán na filtrační papír Whatman, usušen a pečlivě uschován v silikagelu.

V laboratoři byl nektar z filtračního papíru vymyt destilovanou vodou a obsah glukózy, fruktózy a sacharózy byl analyzován pomocí chromatografu s pulzně- amperometrickou detekcí (HPAE-PAD) systémem Dionex ISC-3000, jednotlivé cukry byly děleny na koloně CarboPac PA1 (Dionex).

Pozorování opylovačů *I. sakeriana*:

Pro zjištění úspěšnosti polinačního systému *I. sakeriana* bylo od listopadu 2008 do ledna 2009 na 8 lokalitách zasít'kováno co největší množství poupat a byl zaznamenán čas jejich rozkvětu. V určitých fázích kvetení byl květ odhalen a byla umožněna jedna návštěva opylovače, jehož druh a způsob chování byl zaznamenán. Jako různé druhy chování bylo zaznamenáváno třepotání a sání nektaru ze sedu. Bylo zaznamenáváno, jestli během sání nektaru došlo k narušení květu (ostruhy) a tedy ke „krádeži“ nektaru. Pokud byl květ v samčí fázi, byl pyl odebrán do mikroskopavky. Pokud byl květ v samičí fázi, byl opět zasít'kován a pozorován jestli dozrává a případně po dozrání byla odebrána a počítána semínka.

Na každé lokalitě bylo také odebráno 7 vzorků prašníků, jako kontrola a vytvoření průměrů k odběrům po návštěvě opylovače samčí fáze květu.

V laboratoři byl pyl pečlivě promyt z prašníků, ultrazvukován po 1 hodinu a třepán na třepáče 1 hodinu. Roztok, v němž byl pyl promyt, byl doplněn do dvou mikrolitrů a pylová zrna byla počítána pomocí hemocytometru.

V Čechách byla semínka vážena a vysázena do misek a byla zaznamenávána klíčivost.

Laboratorní práce probíhala na Botanickém ústavu AV ČR v Třeboni.

Data byla zpracována v programu Microsoft Excel a Statistika 8.0.

Práce byla vypracována za podpory grantu AV ČR (IAA601410709).

Vzhledem k náročnosti terénní práce se na sběru dat podílelo více osob a tak uvádím svůj podíl na provedené práci:

Odběry nektaru ve dvojici s Michalem Pešatou.

Zkoumání reprodukčního systému a pozorování opylovačů společně se Štěpánem Janečkem, Michaelem Bartošem, Eliškou Padyšákovou a Lukášem Spitzerem.

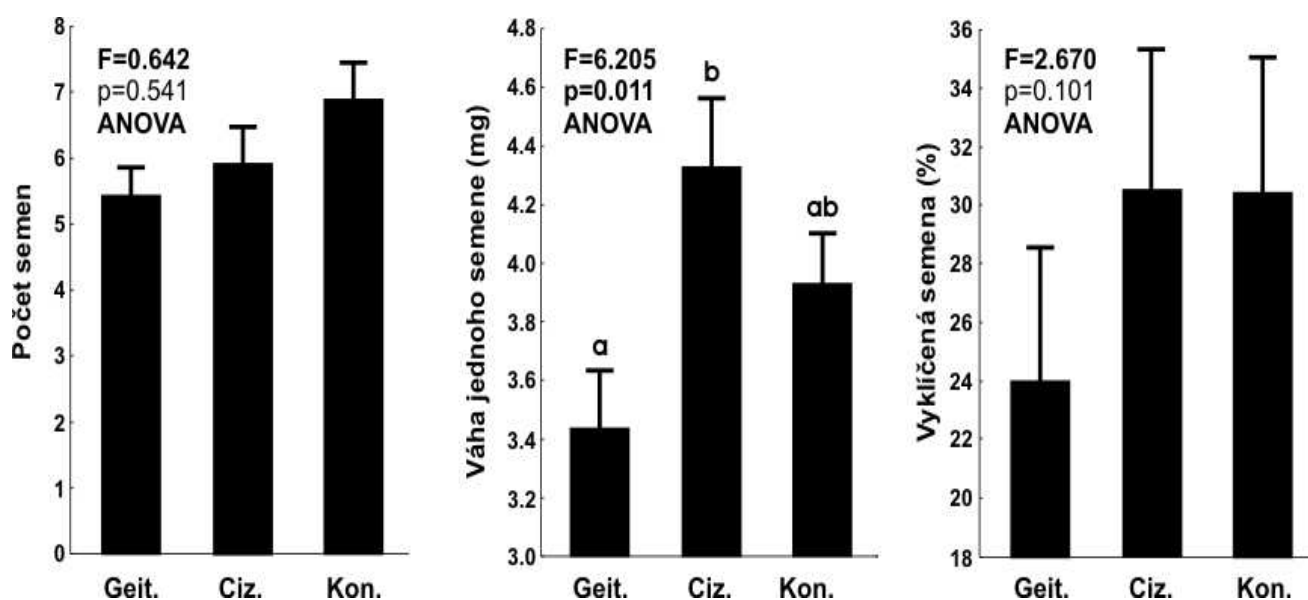
Počítání pylových zrn.

Vážení a vysazování semínek.

Výsledky:

Reprodukční systém druhu *I. sakeriana*:

Nejvýhodnějším způsobem opylení je pro *I. sakeriana* cizosprašnost. Při samobřeznosti (partenogenezi) dozrála 2 semena z 56, při samosprašnosti dozrála 3 semena z 56 a oproti tomu po geitonogamii (opylení z jiného květu téže rostliny)dozrálo 45 semen z 55 a po cizosprašnosti dozrálo 44 semen z 55. Po opylení pylem ze vzdálené populace dosáhne rostlina jak vysokého počtu semen tak zároveň semena o vysoké hmotnosti. Ačkoliv velký počet semen produkuje i geitonogamie, semena po tomto způsobu opylení nedosahují velké hmotnosti (Obr. 1).

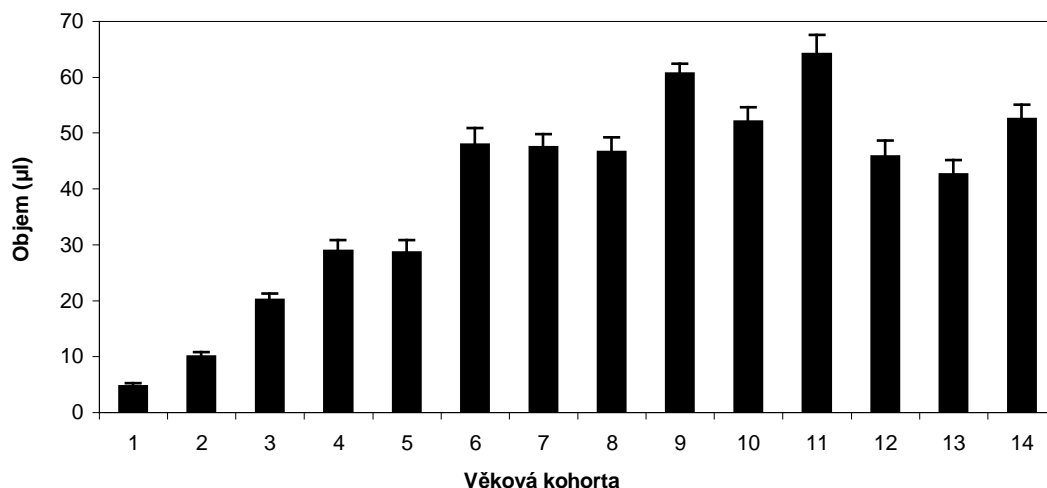


Obr. 1 : Průměrný počet semen v tobolce *I.sakeriana*, váha semen a množství vyklíčených semen po určitém způsobu opylování: Geit. - geitonogamie (samosprašnost), Ciz. - cizosprašnost (oucrossing) a Kon. - kontrola. Rozdílná písmena naznačují významné rozdíly mezi druhy opylování (Post-hoc test – unequal N HSD test, chybové úsečky jsou SE).

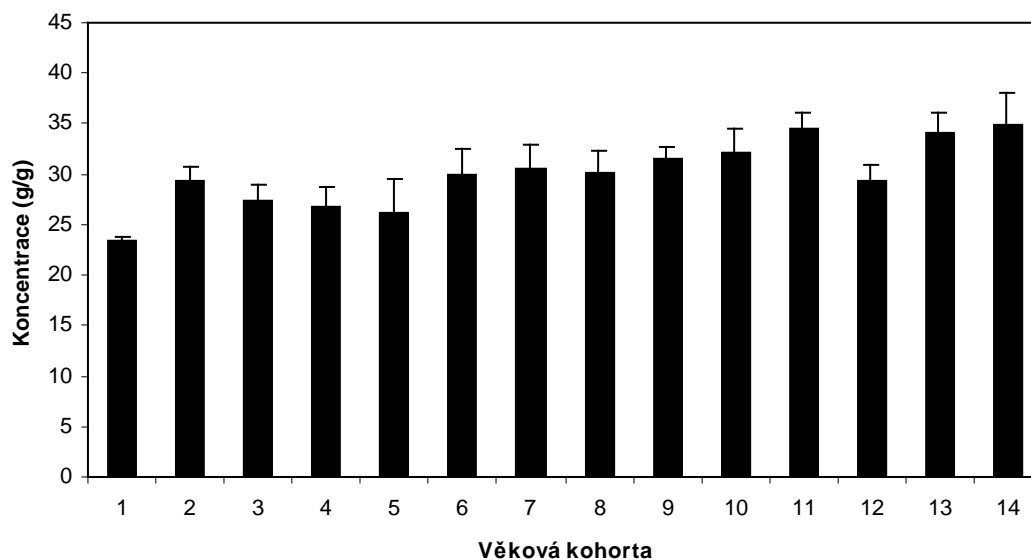
Studium nektaru:

1. Produkce nektaru

Objem nektaru v průběhu kvetení *I. sakeriana* je nejnižší po rozkvětu a nejvyšší kolem pátého dne kvetení (Obr. 2), zatímco průměrná koncentrace cukrů v nektaru je v průběhu kvetení celkem konstantní (Obr. 3). Dvě kohorty odpovídají jednomu dni.



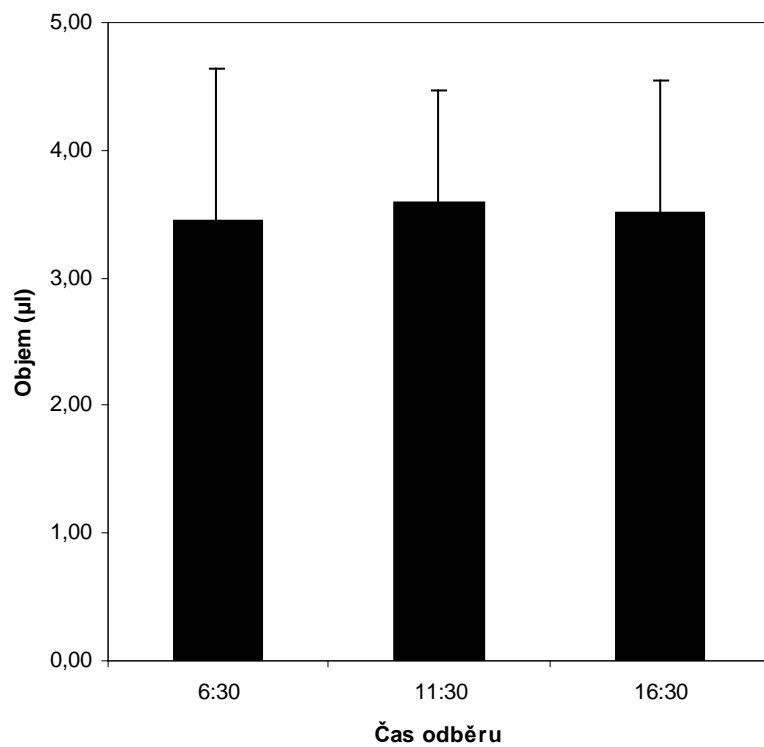
Obr. 2: Průměrný objem nektaru v průběhu kvetení *I. sakeriana* (chybové úsečky jsou SE).



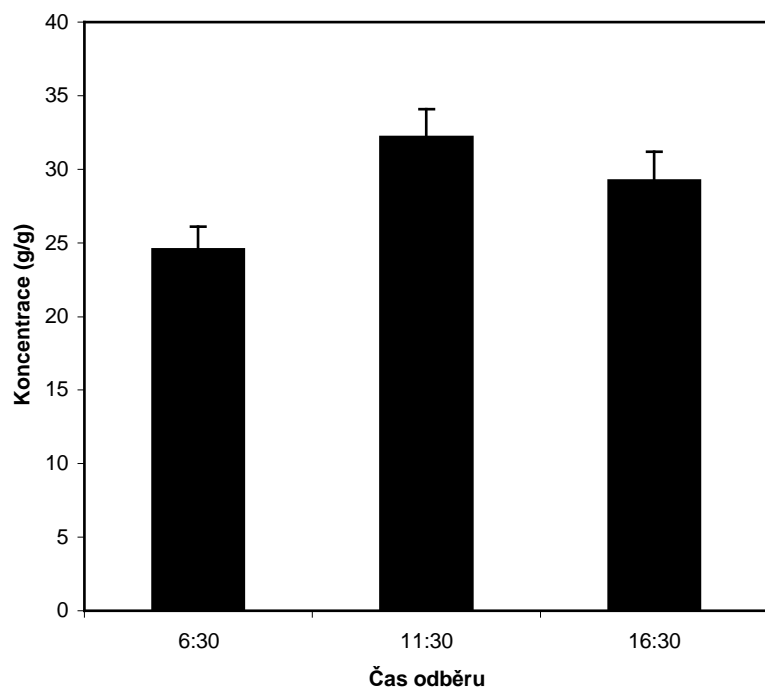
Obr. 3: Průměrná koncentrace cukrů v nektaru v průběhu kvetení *I. sakeriana* (chybové úsečky jsou SE).

2. Aktuální stav a nabídka nektaru

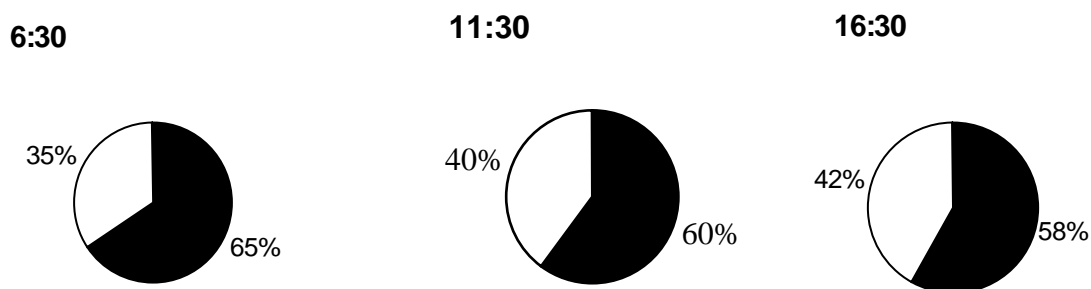
I. sakeriana je celkem spolehlivou rostlinou v nabídce nektaru, který má v každou denní dobu konstantně poměrně vysoký objem (Obr. 4), vysokou koncentraci cukrů (Obr. 5) a během dne většina květů obsahuje nektar (Obr. 6).



Obr. 4: Průměrný objem nektaru během dne (ANOVA, $df = 2$, $F = 0,005$, $p = 0,995$, chybové úsečky jsou SE).



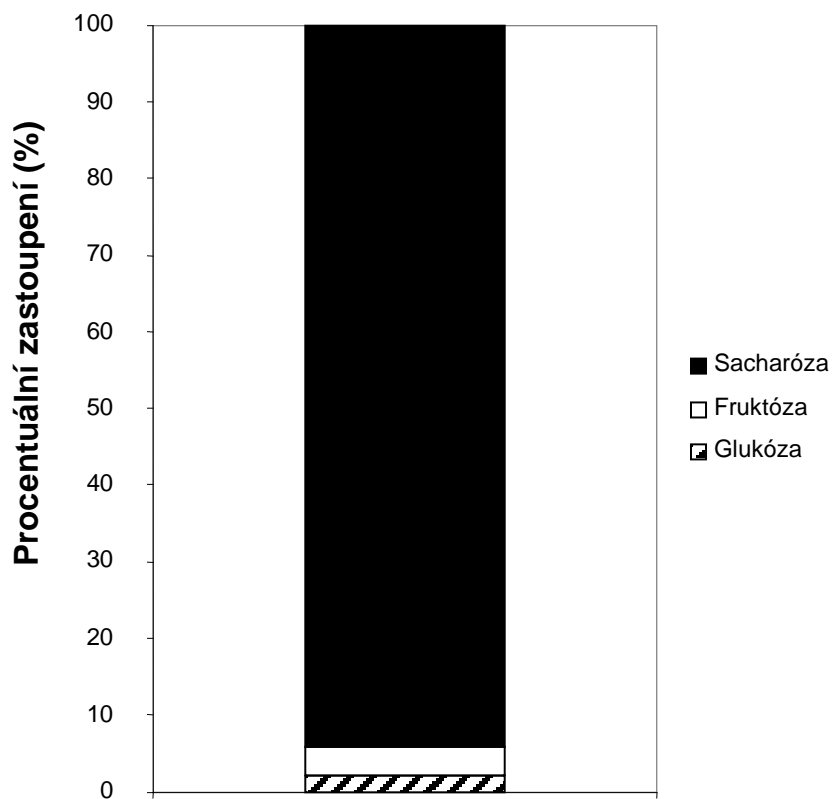
Obr. 5: Průměrná koncentrace cukrů v nektaru během dne (ANOVA, $df = 2$, $F = 3,367$, $p = 0,039$, chybové úsečky jsou SE).



Obr. 6: Průměrný poměr květů obsahujících nektar (černá barva výseče) a prázdných květů (bílá barva výseče) v určitou denní dobu.

3. Složení nektaru:

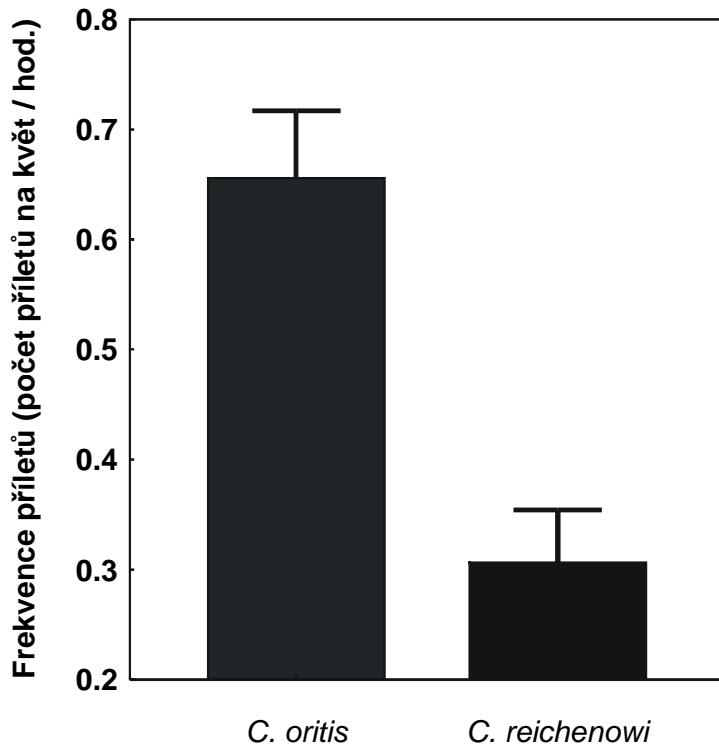
Odběry nektaru prokázaly, že *I.sakeriana* jako rostlina vázána na opylování ptáky nabízí nektar o vysoké cukernatosti (29,99 %) s převahou sacharózy (94,14 % z celkového množství cukrů) (fruktóza 3,73 % a glukóza 2,14 % z celkového množství cukrů) (Obr. 7).



Obr. 7 : Cukerné složky nektaru *I. sakeriana*.

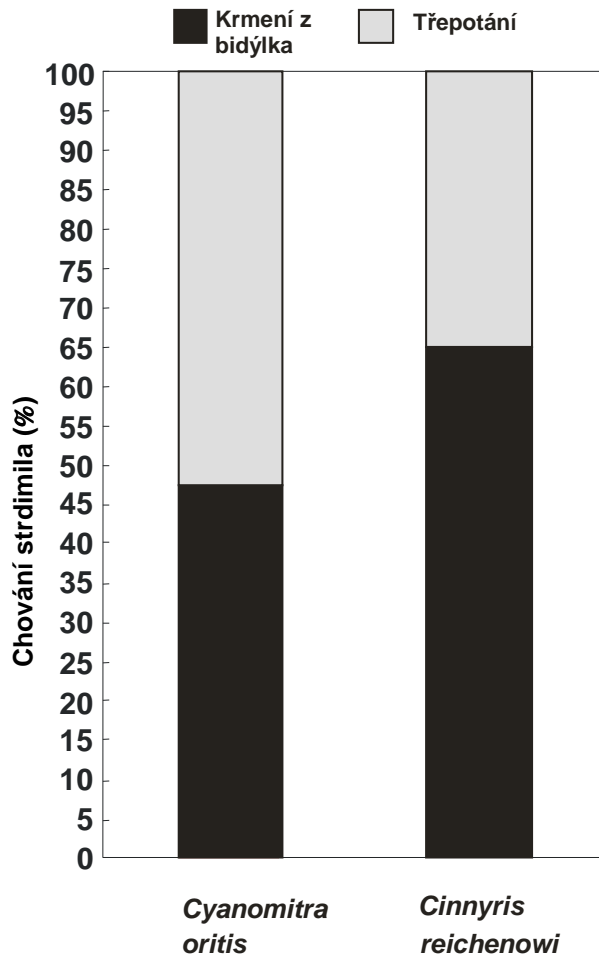
Pozorování opylovačů *I. sakeriana*:

Nejčastějším opylovačem *I. sakeriana* je *Cyanomitra oritis* (0,66 návštěv za hodinu, SD = 1,13, *Cinnyris reichenowi* 0,31 návštěv, SD = 0,88) (Obr. 8).



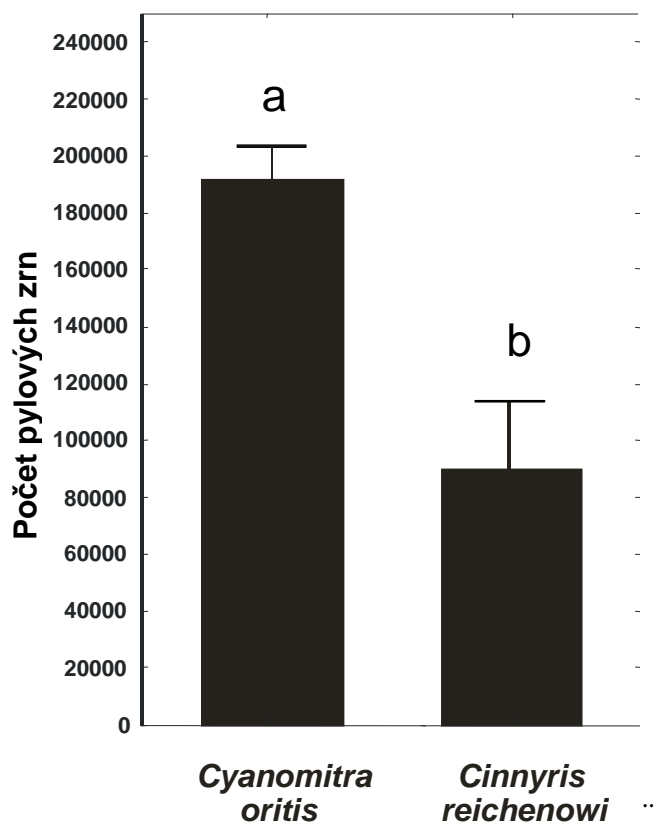
Obr. 8: Frekvence přiletů opylovačů – *C. oritis* a *C. reichenowi* na květ za hodinu (Mann-Whitney U Test, $Z = 8,109691$, $U = 36533,00$, $p = 0,000$, chybové úsečky jsou SE).

Běžným chováním obou opylujících strdimilů je třepotání před květem, avšak *C. reichenowi* mírně preferuje využívání bidýlek (Obr. 9).



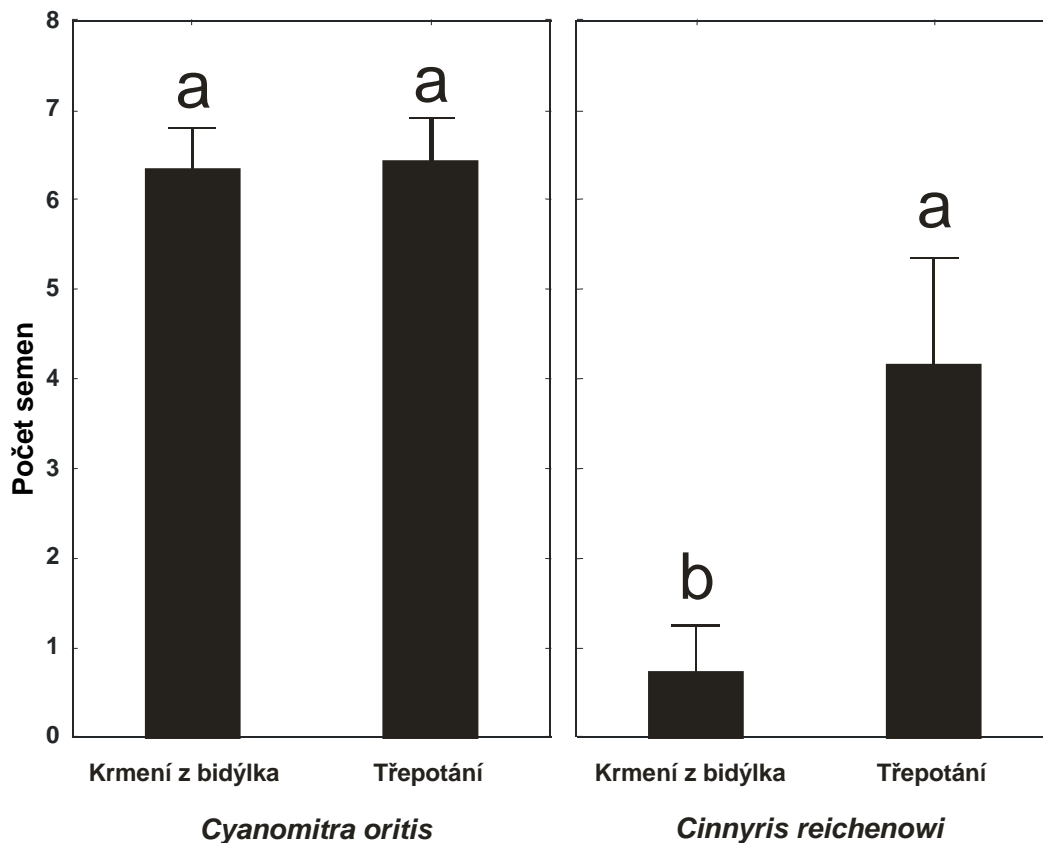
Obr. 9: Chování strdimilů *C. oritis* (n = 181) a *C. reichenowi* (n = 64) při krmení.

I. sakeriana vytváří poměrně veliké množství pylových zrn (v průměru 489 996, SD = 176 953) a největší množství jich po jedné návštěvě květu odnese *C. oritis* (v průměru 191 350, SD = 113 147, n = 80) (Obr. 10) a naopak *C. reichenowi* po návštěvě květu odnáší menší množství pylu (v průměru 98 776, SD = 148 441, n = 35).



Obr. 10: Průměrné množství odneseného pylu po jedné návštěvě *C. oritis* a *C. reichenowi*. Různá písmena naznačují významné rozdíly mezi druhy opylovačů (Post-hoc test – Tukey HSD test, chybové úsečky jsou SE).

Po jedné návštěvě květu strdimilem *C. oritis* dozrálo nejvíce semen v tobolkách, a to nezávisle na druhu chování. *C. reichenowi* je méně úspěšným opylovačem a nejméně semen dozrálo po jeho krmení se z bidýlka (Obr. 11) (Tab. 1).



Obr. 11: Průměrný počet semen, která dozrála po jedné návštěvě *C. oritis* či *C. reichenowi* při různém druhu chování, třepotání před květem či po krmení se z bidýlka. Různá písmena naznačují významné rozdíly mezi způsoby opylování (Post-hoc test – Tukey HSD test, chybové úsečky jsou SE).

Tab. 1: Efektivita opylovačů na odnos pylu, na počet a váhu dozrálých semen a na procento jejich vyklíčení (počet semen zlogaritmován pro vylepšení normálního rozdělení dat) (ANOVA-mixed effect model, $P < 0,05$ u zvýrazněných hodnot).

	Odnos pylu		Počet semen		Váha jednoho semene		Procento vyklíčených semen	
	F	p	F	p	F	p	F	p
druh (DR)	7.872	0.006	39.66	0.000	0.086	0.770	1.662	0.201
chování (CH)	0.108	0.743	3.72	0.056	1.117	0.294	3.07	0.083
DR * CH	0.063	0.802	5.94	0.016	0.448	0.505	3.322	0.072
lokality (náhodný faktor)	4.538	0.000	1.34	0.236	3.657	0.002	4.405	0.000

Diskuse:

Impatiens sakeriana není schopna samoopylení, což je v souladu s hypotézou, že hermafroditi mají často genetický systém znemožňující tento způsob reprodukce (Bond 1994). Cizosprašnost se jeví naopak jako nejlepší způsob opylení, kdy se vyvíjí dostatečný počet semen o poměrně vysoké hmotnosti. Výsledky studia reprodukčního systému tak spolu s pozorováním absence návštěv hmyzu (Janeček a kol. 2010) nepodporují hypotézu, že *I. sakeriana* představuje reliktní systém po vyhynutí kolibříků ve Starém světě, tedy systém kdy rostlina nese znaky rostliny opylované ptáky a přitom je v současnosti opylována hmyzem nebo je schopna samoopylení (Mayr 2004).

Tian (2004) popisuje polinační systém hmyzem opylované *Impatiens reptans*, která je schopna samoopylení, ale cizosprašnost ji vynáší nejlepší reprodukční úspěch, a uvádí průměrný počet semen na plod ve třech populacích 5,85 – 5,9 – 5,83, což jsou hodnoty velice blízké počtu semen *I. sakeriana* po ručním opylení ze vzdálené populace, kdy počet semen byl 5,9.

Podobně je tomu i u druhů rostlin opylovaných ptáky. Například *Protea roupelliae* je schopna samoopylení, avšak po tomto způsobu opylení dozrává průkazně méně semen než z ručního opylení, při kterém nejsou průkazné rozdíly mezi opylením z té samé rostliny a z jiné populace. Pro tvorbu optimálního množství semen rostlina vyžaduje opylovače (Hargreaves 2004).

Na rozdíl od *Impatiens sakeriana* jsou některé druhy netýkavek schopné samoopylení s dosažením ideální reprodukční úspěšnosti. Schemske (1978) uvádí, že *Impatiens pallida* a *Impatiens biflora* jsou schopné samobřeznosti i cizosprašnosti. Která sprašnost se u nich vyvine je limitováno množstvím světla. S přibývajícím množstvím světla stoupá frekvence cizosprašnosti. Naopak samobřeznost je pro ně méně nákladná, rostlina při ní má redukované květní části, pyl, nektar i počet semen na semeník, a má větší pravděpodobnost na dozrání semen než při cizosprašnosti.

Některé rostliny mají aktivní regulaci koncentrace cukrů v nektaru a udržují konstantní objem nektaru během dne. Nicolson (1996) to popisuje u *Grevillea robusta* (Proteaceae) v jižní Africe. A pravděpodobně stejnou regulaci můžeme nalézt i ve střední Africe u *Impatiens sakeriana*, která má konstantní objem a koncentraci cukrů v nektaru během dne a dalo by se říci, že relativně konstantní je i koncentrace cukrů v průběhu kvetení a objem nektaru od třetího dne kvetení, který se do té doby pozvolně zvyšoval. Průměrný objem nektaru v květu *Impatiens sakeriana* je 39,44 µl a koncentrace cukrů 29,99 %, což jsou hodnoty blízké například *Impatiens*

reptans 29,5 % (Tian 2004). Johnson a Nicolson (2008) uvádějí, že nektar preferovaný strdimily a kolibříky nabývá objemu 10 - 30 μ l a koncentraci cukrů 15 – 25 %. Preferenci vyšších objemů nektaru 40 - 100 μ l popisují u rostlin adaptovaných na více druhů opylovačů, v těchto případech je však nektar hodně zředěný (8-12 % cukru). Nicolson a Fleming (2003) udávají koncentrace cukrů v nektaru pro americké kolibříky 25 %, pro africké strdimily 21 % a pro australské nektarivory 23 %. Baker (1975) uvádí, že nektar ideální pro kolibříky má koncentraci cukrů 22 %.

Prostředí opylované ptáky je vysoce variabilní, obsahuje prázdné a skoro prázdné květy, což nutí opylovače opustit květ dříve než najde největší odměnu, a tak zlepšuje rostlinnou cizosprašnost (Zimmerman a Cook 1985, Thakar a kol. 2003). Prázdné květy se mohou vyskytovat v důsledku náhodných příletů opylovačů na květ - některé květy jsou navštíveny méněkrát než jiné a tak se v nich akumuluje nektar a naopak (Burd 1994). Druhou možností je, že rostliny přímo podvádí opylovače a v některých květech nektar nevytváří (Burkle a kol. 2007). Prázdný květ bez nektaru opylovač neodhalí před nahlédnutím dovnitř. Pokud opylovač narazí na květ neobsahující nektar, navštíví více květů jedné či více rostlin nebo důkladněji prohledává květy a zlepšuje tak kontakt prašníků či blizen se zobákem a tím přenos pylu. Produkovat květy bez nektaru je výhodné především pro rostliny rostoucí ve větších skupinách, u nichž nehrozí, že se opylovač naučí rozeznávat rostlinu s často prázdnými květy a vyhybat se jí. I když se tak stane, bude častěji navštěvovat sousední rostlinu, která je příbuzná (Thakar a kol. 2003). V souladu s tímto předpokladem se v porostech *Impatiens sakeriana* vyskytují prázdné i plné květy, přičemž plných je vždy větší množství (65 %, 60 %, 58 %). Podobnou situaci popisují u ptáky opylovaných rostlin i Thakar a kol. (2003) (*Impatiens balsamina* má 67 % prázdných květů) a Burd (1995) (*Lobelia deckenii*, u níž v samčí fázi květu bylo 26,7 % a v samičí fázi 31,1 % květů bez nektaru).

V cukerné složce nektaru *Impatiens sakeriana* naprosto převažuje sacharóza (94,14 %), dále jsou zastoupeny fruktóza (3,73 %) a glukóza (2,14 %). Tento výsledek odporuje tvrzení že nektar rostlin opylovaných pěvci je bohatý na glukózu a fruktózu, zatímco nektar rostlin opylovaných kolibříky je bohatý na sacharózu (Martínez 1990, Nicolson a Fleming 2003). Stejně tak Stiles (1981) tvrdí, že nektar květů Starého světa obsahuje málo sacharózy, jelikož jí opylovači špatně stravují. Sacharóza, glukóza i fruktóza mají stejný energetický obsah, ale jsou různě vstřebávány opylovači či vyžadují různé časy potřebné k jejich zpracování. Martínez (1990) tvrdí, že nektar květů opylovaných kolibříky obsahuje převážně sacharózu, jelikož kolibříci mají ve střevech sacharázu a dobře ji stravují. Podle Nicolson a Fleming (2003) však mají ve střevech sacharázu i strdimilové. Johnson a Nicolson (2008) uvádí, že obsah sacharózy

v nektaru strdimilů je 40-60 % z celkových cukrů. Tato relativně vysoká hodnota obsahu sacharózy může být obraným mechanismem před zloději nektaru, kteří neumí sacharózu strávit (Nicolson a Fleming 2003).

Měřením nektaru bylo dosaženo výsledků velice blízkým hodnotám uváděných Johnson a Nicolson (2008), tedy že květy rostlin opylovaných ptáky mají velké množství nektaru o koncentracích cukrů 15 - 25 % s převažujícím zastoupením sacharózy. Lze tak tedy potvrdit původní hypotézy o specializaci *I. sakeriana* na specializované ptačí opylovače a zároveň zamítnout starší hypotézu o nektaru s převažujícími hexózy u rostlin Starého světa (Bruneau 1997, Baker a kol. 1998, Nicolson a Fleming 2003, Schmidt-Lebuhn a kol. 2007).

Studie prokázala, že *Impatiens sakeriana* je reprodukčně závislá na strdimilech, kteří navíc často třepotají, což je v souladu s hypotézou kterou navrhl Westerkamp (1990). Jejím nejčastějším opylovačem je *Cyanomitra oritis* (0,66 přiletů na květ za hodinu s větší efektivitou na jeden přilet). Následuje *Cynniris reichenowi* (0,31 přiletů na květ za hodinu s menší efektivitou na jeden přilet). Podle Miller (1985) je dán způsob krmení opylovače architekturou rostliny, která určuje zda bude opylovač třepotat před květem či využije bidýlka. To potvrzuje i studie s *Nicotiana glauca*, kterou se naučili opylovat afričtí strdimilové třepotáním (Geerts a Pauw 1990). Dalo by se tedy předpokládat shodné chování obou ptačích opylovačů *Impatiens sakeriana*, což se ale úplně nepotvrdilo. Celkem běžným chováním obou opylovačů je třepotání, *Cyanomitra oritis* stráví 52 % času krmení třepotáním před květem, zatím co *Cinniris reichenowi* pouze 45 %, mírně tedy preferuje využívání bidýlek. Květy adaptované na třepotavý let ptáků jsou často trubkovitého tvaru, visací, nemají možnost bidýlek (Miller 1985), jsou často solitérní nebo je v květenství jen jeden květ v aktivní fázi. Naopak květy opylované ptáky ze sedu mají v blízkosti bidýlka pro své opylovače, a to buď mimo květenství – na zemi či sousední rostlině, či přímo v květu nebo květenství (Westerkamp 1990).

Opylování ptáky je pro rostlinu vysoce energeticky náročné a je pro ni výhodné pouze tehdy, zajistí-li pták opylovač optimální přenos pylu mezi rostlinami jednoho druhu a optimální počet semen (Stiles 1978). To je silně ovlivněno chováním opylovačů (Yong a kol. 2007) a závisí mimo jiné i na množství pylu umístěném na opylovači a na složení tohoto pylu, tedy jestli blízka přichází do styku i s pylem jiného druhu (Hargreaves 2004). Květy s různou architekturou rozmnožovacích orgánů jsou méně negativně ovlivněny mezidruhovým přenosem pylu (Murica a Feisinger 1996). To jsou právě protandrické květy netýkavek, kdy andoecium je celkem uniformní, 5 tyčinek splynulo v horní polovině v zygomorfní strukturu, prašníky se drží kolem semeníku a vyčnívají mírně vpřed a dolů a vytvářejí tak strukturu podobnou kartáči vystavenou

proti tělu opylovače - u protandrických květů proti hlavě ptáků, kde je umístěn pyl (Grey-Wilson 1980).

I. sakeriana vytváří poměrně velký počet pylových zrn, v průměru 489 996, a *Cyanomitra oritis* při jedné návštěvě květu odnese průměrně 191 350 pylových zrn, zatímco *Cinnyris reichenowi* odnese průměrně 89 776 pylových zrn.

Hulbert a kol. (1996) popisují opylení *Impatiens capensis*, která se během krmení kolibříka pohybuje, čímž zvyšuje až 2x odnos pylu (silnějším kontaktem prašníku a horní poloviny zobáku či delším trváním tohoto kontaktu) v porovnání s nepohyblivými květy, ale zvyšuje tak i energetickou náročnost pro kolibříka. Počet přenesených pylových zrn za jednu návštěvu udávají u pohyblivých květů 7 874 a u nepohyblivých květů 3 359. Tian (2004) udává počet pylových zrn v květu *Impatiens reptans* průměrně 6 450 – 6 600 – 6 520 (3 populace).

Dalším významným aspektem ovlivňující efektivitu opylení je květní ostruha obsahující nektar, která může být různě dlouhá a zakřivená. Tyto charakteristiky květní ostruhy hrají důležitou roli v evoluci rostlinné diverzity a přizpůsobování opylovače a krmné rostliny. Samčí reprodukční úspěch lze popsat jako vztah mezi zakřivením ostruhy a přenosem pylu (Travers a kol. 2003). Grey-Wilson (1980) uvádí, že africké netýkavky opylované ptačími opylovači mají delší a zakřivenější ostruhy v porovnání s netýkavkami opylovanými včelími opylovači. Travers a kol. (2003) popisují opylení *Impatiens capensis*. Kolibřík měl po návštěvě květů se zakřivenou ostruhou na horní polovině zobáku prokazatelně více pylu (1,75x více) než po návštěvě květu s rovnou ostruhou, strávil na květu 1,13x více času a byl 1,44x účinnější. Burd (1994) popisuje význam délky ostruhy a délky zobáků opylovačů u *Lobelia deckenii*, kdy skalníček s kratším zobákem je nucen při hledání nektaru hlavu více zanořit do květu a usadí se mu tak pyl na větší ploše těla než u druhého opylovače, strdimila, který má dlouhý zobák a není tedy tak efektivní.

I. sakeriana má 25 mm dlouhou ostruhu (Grey-Wilson 1980). *Cyanomitra oritis* má 25-29 mm dlouhý zobák (Cheke a kol. 2001) a je tedy ideálním opylovačem. Jeho zobák není ani moc dlouhý, že by při sání nektaru nedocházelo ke kontaktu zobáku s reprodukčními orgány rostliny, a ani příliš krátký jako u *Cinnyris reichenowi* (19-22 mm) (Cheke a kol. 2001). Ten často naklovává květní ostruhu ze strany květu bez opylení a je tedy spíše tzv. „zlodějem nektaru“ (Irwin a kol. 2001). To potvrzuje i množství semen, která dožrála a vyklíčila po jeho opylení. Po jedné návštěvě květu třepotajícím strdimilem *C. reichenowi* dožrálo průměrně 4,1 semen a 63 % z nich vyklíčilo, po využití bidýlka dožrálo průměrně 0,9 semen z nichž nevyklíčilo žádné. Po jedné návštěvě třepotajícím *C. oritis* dožrálo průměrně 6,5 semen a 24 % jich následně i vyklíčilo a po využití bidýlka dožrálo průměrně 6,1 semen a vyklíčilo 19 %.

Obecně rozšířenou limitací tvorby semen je nedostatek kompatibilního pylu (až 62 % krytosemenných rostlin; Burd 1995). Rostliny se naopak často setkávají s opylením nekompatibilním pylem, nedostatkem schopných opylovačů (Kalinganire 2001) nebo s neadekvátním opylením způsobeným krádežemi nektaru. A to má negativní vliv především na pylem limitované rostliny, jež nejsou schopné samobřeznosti nebo samoopylení. Pro *I. sakeriana* to neplatí, není limitována nedostatkem pylu a dokonce kontrolní květy měly větší počet semen než květy po cizosprašnosti. Dlouze žijící rostliny mají větší pravděpodobnost, že budou obětí krádeže nektaru, ale pokud se tak stane až po opylení květu, tak tato krádež nemá vliv na reprodukční úspěch rostliny (Burkle a kol. 2007). Zimmerman a Look (1985) popisují kladný efekt krádeží nektaru u *Impatiens capensis*, kdy se na lokalitách, kde ke krádežím docházelo, zvýšila návštěvnost legitimních opylovačů z větší vzdálenosti, kteří kvůli malému obsahu nektaru (u kontrolních květů 1,6 μ l a po návštěvě zloděje nektaru 0,1 μ l) byli nuceni zkoušet více květů a létat dále než obvykle. Tak se zároveň zvýšila i genetická variabilita – cizosprašnost a samičí reprodukční úspěch. Počet semen se průkazně nelišil u okradených a neokradených květů a po odstranění zloděje nektaru spíše počet semen klesal, jelikož opylovač byl energeticky uspokojen již po návštěvě méně květů.

Závěr

Studiem polinační ekologie *Impatiens sakeriana* byly zjištěny následující výsledky:

I. sakeriana není schopná samoopylení a nejlepší fitness ji vynáší opylení ze vzdálené populace. Je tedy reprodukčně závislá na zvířecích opylovačích.

Měřením objemu a koncentrací cukrů v nektaru *I. sakeriana* bylo dosaženo výsledků podporujících hypotézu o specializaci *I. sakeriana* na specializované ptačí opylovače.

Pozorováním opylovačů bylo zjištěno velice efektivní opylování strdimilem *Cyanomitra oritis*, který většinu času krmení třepotal před květem, a méně efektivní opylování strdimilem *Cinnyris reichenowi*, který preferoval sání nektaru ze sedu s využitím bidýlka, při kterém často nakloval ostruhu ze strany květu bez kontaktu s reprodukčními orgány rostliny a tak byl spíše zlodějem nektaru či podvodníkem.

Rostlina tedy zřejmě podporuje třepotavý let svých opylovačů nejen z důvodů koevolučních adaptací s nejefektivnějším strdimilem *C. oritis*, ale pravděpodobně také k omezení neadekvátního opylení sedícím strdimilem *C. reichenowi*.

Literatura

Baker, H. G. 1975. Sugar concentrations in nectar from hummingbird flowers. - *Biotropica* 7: 37-41.

Baker, H. G., Baker, I. and Hodges, S. A. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. - *Biotropica* 30: 559-586.

Bond, W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 344: 83-90.

Brown, J. H. and Brown, A. K. 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. - *Ecology* 60: 1022-1035.

Bruneau, A. 1997. Evolution and homology of bird pollination syndromes in *Erythrina* (Leguminosae). - *Amer. J. Bot.* 84: 54-71.

Burd, M. 1994. A probabilistic analysis of pollinator and seed production in *Lobelia deckenii*. *Ecology* 75 (6), 1635-1646.

Burd, M. 1995. Pollinator behavioural responses to reward size in *Lobelia deckenii*: no escape from pollen limitation of seed set. – *J. Ecol.* 83: 865-872.

Burkle, L. A., Irwin, R. E. and Newman, D. A. 2007. Predicting the effects of nectar robbing on plant reproduction: implications of pollen limitation and plant mating system. - *Amer. J. Bot.* 94: 1935-1943.

del Rio, M. C. 1990. Sugar preferences in hummingbirds: The influence of subtle chemical differences on food choice. - *Condor* 92: 1022-1030.

Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. and Thomson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 35: 375-403.

- Fleming, T. H and Muchhala, N. 2008. Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. – J. Biogeogr. 35: 764-780.
- Frost, S. K. and Frost, P. G. H. 1981. Sunbird pollination of *Strelitzia nicolai*. - Oecologia 49: 379-384.
- Geerts, S. and Pauw, A. 2009. African sunbirds hover to pollinate an invasive hummingbird-pollinated plant. - Oikos 118: 573-579.
- Grey-Wilson, C. 1980. *Impatiens* of Africa. – A. A. Balkema, Rotterdam.
- Hargreaves, A. L., Johnson, S. D. and Nol, E. 2004. Do floral syndromes predict specialization in plant pollination systems? An experimental test in an "ornithophilous" African *Protea*. - Oecologia 140: 295-301.
- Heinrich, B. 1981. The energetics of pollination. – Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 370-378.
- Heinrich, B. and Raven, P. H. 1972. Energetics and Pollination ecology. - Science 176: 597-602.
- Hurlbert, A. H., Hosoi, S. A., Temeles, E. J. and Ewald, P. W. 1996. Mobility of *Impatiens capensis* flowers: effect on pollen deposition and hummingbird foraging. - Oecologia 105: 243-246.
- Cheek, M., Onana, J. M. and Pollard, B. P. 2000. The plants of Mount Oku and the Ijim Ridge, Cameroon. - Royal Botanic Gardens Kew.
- Cheke, R. A., Mann, C. E. and Allen, R. 2001. Sunbirds: a guide to the sunbirds, flowerpeckers, spiderhunters and sugarbirds of the World. – Christopher Helm, London.
- Irwin, R. E., Brody, A. K. and Waser, N. M. 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. - Oecologia 129: 161-168.

Janeček, Š., Patáčová, E., Bartoš, M., Padyšáková, E., Spitzer, L. and Tropek, R. 2010. Hovering sunbirds in the Old World: occasional behaviour or evolutionary trend? – *Oikos*, doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18612.x.

Janssens, S. B., Knox, E. B., Huysmans, S., Smets, E. F. and Merckx, V. S. F. T. 2009. Rapid radiation of *Impatiens* (Balsaminaceae) during Pliocene and Pleistocene: result of a global climate change. - *Molec. Phylogen. Evol.* 52: 806-824.

Johnson, S.D. 1996. Bird pollination in South African species of *Satyrium* (Orchidaceae). - *Pl. Syst. Evol.* 203: 91-98.

Johnson, S.D. and Nicolson, S.W. 2008. Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. - *Biol. Lett.* 4: 49-52.

Johnson, S. D. and Steiner, K. E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. - *Tree* 15 (4): 140-143.

Kalinganire, A., Harwood, C. E., Slee, M. U. and Simons, A. J. 2001. Pollination and fruit – set of *Grevillea robusta* in western Kenya. – *Austral Ecol.* 26: 637- 648.

Kress, W. J., Schatz, G. E., Andrianifahanana, M. and Morland, H. S. 1994. Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by lemurs in Madagascar: evidence for an archaic coevolutionary system? - *Amer. J. Bot.* 81: 542-551.

Mayr, G. 2004. Old world fossil record of modern-type hummingbirds. - *Science* 304: 861-304.

Mayr, G. 2005. Fossil hummingbirds in the Old World. - *Biologist* 52: 12-16.

Mayr, G. 2007. New specimens of the early oligocene Old World hummingbird *Eurotrochilus inexpectatus*. – *J. Ornithol.* 148: 105-111.

Miller, R. S. 1985. Why hummingbirds hover. – *Auk* 102 (4): 722-726.

- Murcia, C. and Feinsinger, P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: effects of floral architecture. - *Ecology* 77: 550-560.
- Nicolson, S. W. and Fleming, P. A. 2003. Nectar as food for birds: the physiological consequences of drinking dilute sugar solutions. – *Plant. Syst. Evol.* 238: 139-153.
- Olesen, J. M. and Valido, A. 2003. Lizards as a pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. - *Trends Ecol. Evol.* 18: 177-181.
- Ollerton, J., Alarcón, R., Waser, N. M., Price, M. V., Watts, S., Cranmer, L., Hingston, A., Peter, C. I. and Rotenberry, J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. – *Ann. Bot.* 103: 1471-1480.
- Rathcke, B. J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive Access. In: Hunter, M. D., Ohgushi, T. and Price, P. W. Effects of resource distribution on animal-plant interactions. - Academic Press, California. *Non vidi*.
- Reif, J., Sedláček, O., Hořák, D., Riegert, J., Pešata, M., Hrázský, Z. and Janeček, Š. 2007. Habitat preferences of birds in a montane forest mosaic in the Bamenda Highlands, Cameroon. – *Ostrich* 78 (1): 31-36.
- Schemske, D. W. 1978. Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): The significance of cleistogamy and chasmogamy. - *Ecology* 59: 591-613.
- Schmidt-Lebuhn, A. N., Schwerdtfager, M., Kessler, M. and Kessler, M. 2007. Phylogenetic constraints vs. Ecology in the nectar composition of Acanthaceae. - *Flora* 202: 62-69.
- Siegfried, W. R., Rebelo, A. G. and Prys-Jones, R. P. 1985. Stem thickness of *Erica* plants in relation to avian pollination. - *Oikos* 45: 153-155.
- Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of Reproductive characteristics in Angiosperms, I: Polination Mechanisms. - *Annual Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326.

Stiles F. G. 1978. Ecological and Evolutionary implications of Bird Pollination. - Amer. Zool. 18: 715-727.

Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to central America. - Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 323-351.

Symes, C. T., Nicolson, S. W. and McKechnie, A. E. 2008. Response of avian nectarivores to the flowering of *Aloe marlothii*: a nectar oasis during dry South African winters. - J. Ornithol. 149: 13-22.

Thakar, J. D., Kunte, K., Chauhan, A. K., Watve, A. V. and Watve, M. G. 2003. Nectarless flowers: ecological correlates and evolutionary stability. - Oecologia 136: 565-570.

Tian, J., Liu, K. and Hu, G. 2004. Pollination ecology and pollination system of *Impatiens reptans* (Balsaminaceae) endemic to China. - Ann. Bot. 93: 167-177.

Travers, S. E., Temeles, E. J. and Pan, I. 2003. The relationship between nectar spur curvature in jewelweed (*Impatiens capensis*) and pollen removal by hummingbird pollinators. - Can. J. Bot. 81: 164-170.

van der Pijl, L. 1961. Ecological aspects of flower evolution II. Zoophylous flower classes. - Evolution 15: 44-49.

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M. and Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters? - Ecology 77 (4): 1043-1060.

Waser, N. M. and Ollerton, J. 2006. Plant-Pollinator Interactions: from specialization to generalization. - The University of Chicago Press, Ltd., Chicago, USA.

Westerkamp, C. 1990. Bird-Flowers: Hovering Versus Perching Exploitation. - Bot. Acta. 103: 366-371.

Wolf, L. L., Gill, F. B. 1986. Physiological and ecological adaptations of high montane sunbirds and hummingbirds. In: Vuilleumier, F. and Monasteio, M. High altitude tropical biogeography. - Oxford University Press and American Museum of Natural History, Oxford.

Yang, C. and Guo, Y. 2005. Floral evolution: Beyond traditional viewpoint of pollinator mediated floral design. - Chinese Sci. Bull. 50: 2413-2417.

Zimmerman, L. and Cook, S. 1985. Pollinator foraging, experimental nectar – robbing and plant fitness in *Impatiens capensis*. - Amer. Midl. Naturalist 113 (1): 84-91.

www.iucnredlist.org

www.thecommonwealth.org

Příloha



Obr. 1: Mapa Kamerunu



Obr. 2: Bamenda Highlands, obl. My Ogade 1



Obr. 3: Bamenda Highlands, obl. My Ogade 2, fragmenty pralesa



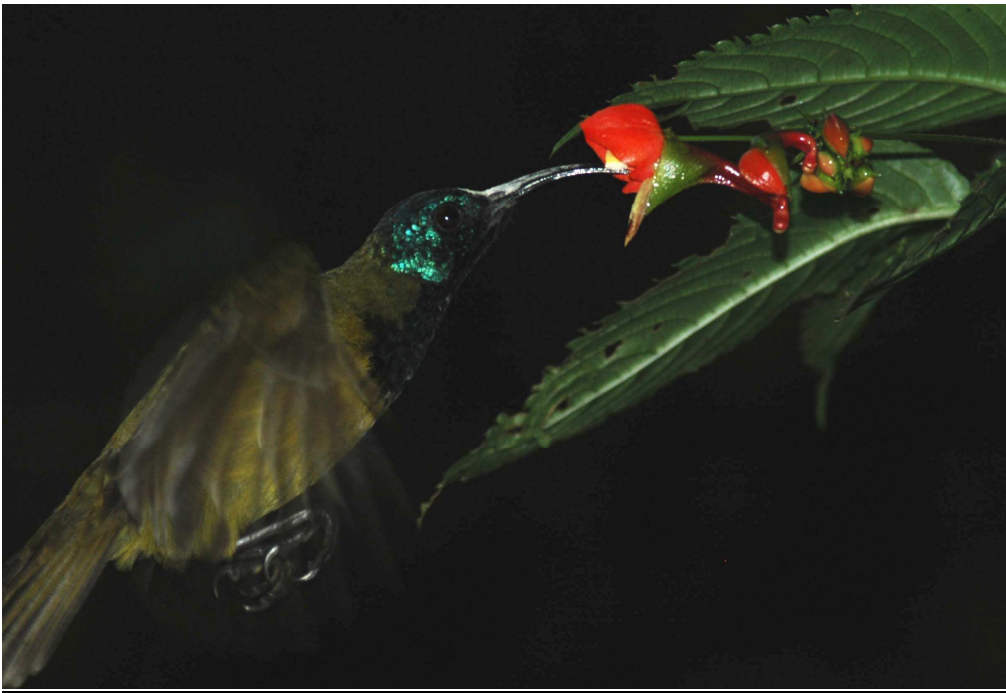
Obr. 4: Bamenda Highlands, obl. My Ogade 3, mýtiny



Obr. 5: *Impatiens sakeriana*, samčí fáze



Obr. 6: *Impatiens sakeriana*, samičí fáze



Obr. 7: Třepotající *Cyanomitra oritis* před květem *I. sakeriana* 1



Obr. 8: Třepotající *Cyanomitra oritis* před květem *I. sakeriana* 2



Obr. 9: *Cinnerys reichenowi* při sání nektaru *I. sakeriana* s využitím bidýlka



Obr. 10: Team in grassland