INTIMNÍ ŽIVOT ROSTLIN

Albrecht Dürer: Das grosse Rasenstück, 1503 (Albertina, Wien)

RNDr. Lubomír Hrouda, CSc.
RNDr. Zdeněk Janovský, Ph. D.
Bc. Jakub Štenc
RNDr. Jan Ponert Ph. D.
Mgr. Ludmila Němcová (garant anglických překladů)

Botanická zahrada Praha

Souhrnné texty k výstavě Intimní život rostlin
skleník Fata Morgana
7. 11.-5. 12. 2019

OBSAH:

Proč jsou rostliny jiné než živočichové: pohlavní rozmnožování a jeho svízele …… 2
Opylování od rovníku k pólu …… 4
Naši opylovači: včely, čmeláci a jim podobní ……8
Naši opylovači II: mouchy, motýli, brouci ……11
Opylování na louce ……14
Nic není zadarmo aneb jak rostliny lákají opylovače: nektar versus pyl…18
Barva, vůně, teplo květů: co je pro hmyz výhodné ……21
Jak zabránit samoopylení I: jde o prostor ……...25
Jak zabránit samoopylení II: jde o čas ……29
Opylovací „vychytávky“ aneb každý má svou metodu I ……32
Opylovací „vychytávky“ aneb každý má svou metodu II ……..38
Královny Větru ……40
Hmyz nebo vítr? ……..45
Víme, co je to biologický květ? ……...48
Pryšec: jak vstoupit podruhé do stejné řeky ……51
Jak vyrobit semeno bez tatínka: úchylnost zvaná apomixie I ……..53
Jak vyrobit semeno bez tatínka: úchylnost zvaná apomixie II ……56
Sex sám se sebou: proč jej rostliny provozují? ……59
Podivné orchideje …… 63
Šálivé květy orchidejí …….. 67
“Pohlavní“ nemoci rostlin …… 69

Proč jsou rostliny jiné než živočichové: pohlavní rozmnožování a jeho svízele

O rozmnožování živočichů (samozřejmě hlavně savců), a o intimních chvilkách, které s tím souvisejí, víme „téměř všechno“. Zato kvetoucí rostliny to mají jednoduché - tyčinky a pestík, včelka přenese pyl a pak je z toho semeno; nepíší se o tom romány ani netočí filmy. Ale jednoduché to vůbec nemají …

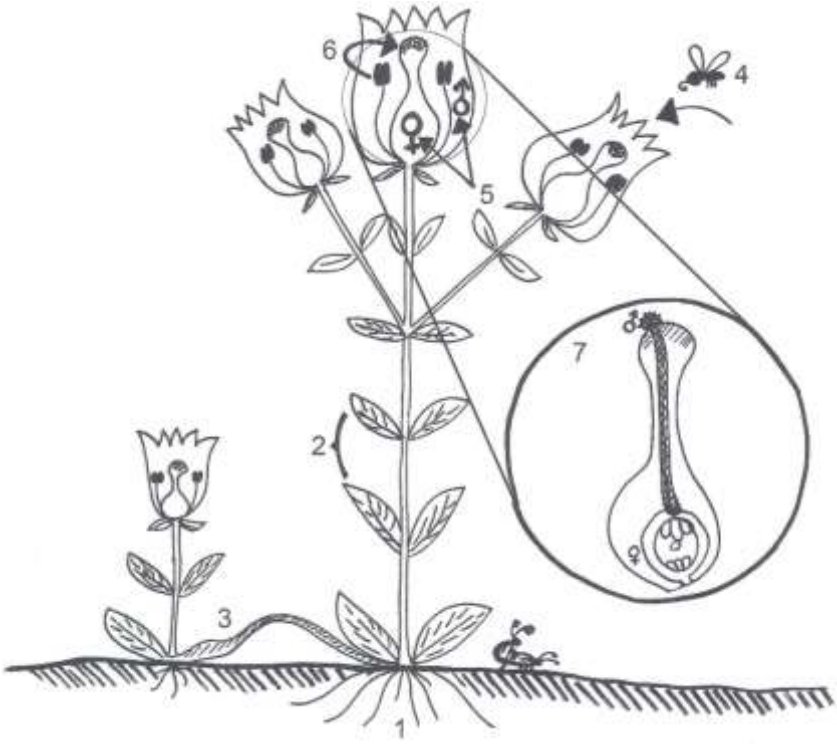
Rostliny mají oproti živočichům několik zvláštností, které je donutily si uspořádat životní cyklus, tj. opakování generací, specifickým způsobem. Všimněme si několika zásadních odlišností oproti živočichům (nebo alespoň jejich většině):

- Jsou přisedlé, a proto se v mnohém, zejména v rozmnožování, musejí spolehnout na jiné pohyblivé organizmy
- Mají obvykle tzv. modulární stavbu – tři základní části uzlina, internodium a list se stále opakují
- Díky tomu mají obvykle na jedinci více pohlavních orgánů – květů (živočicha s více pohlavními orgány si těžko dovedeme představit)
- K rozmnožování používají „pasivní sex“: minimálně u většiny semenných rostlin jsou samčí i samičí pohlavní buňky nepohyblivé a k přenosu s následným vytvořením zygoty, zárodku, resp. semene potřebují zprostředkovatele (vítr, živočichy, vodu…)
- Pohlavní generace, haploidní gametofyt, je na rozdíl od samostatných haploidních pohlavních buněk živočichů (spermií a vajíček), vždy vícebuněčná (i když u krytosemenných jen v počtu 3 u samčího a obvykle 8 u samičího pohlaví); ostatní buňky mají podpůrnou a vyživovací úlohu. To vše je patrné z nákresu stavby rostlinného těla.
- Situaci velmi komplikuje to, že přes 80% semenných rostlin má rozmnožovací orgán, tj. květ, oboupohlavný (hermafroditní). Schéma květu se učíme už na základní škole, pro osvěžení si jej ale prohlédněme, abychom si uvědomili onu „blízkost pohlaví“.
- Rostliny se tedy musely naučit jednak se „smířit“ se samoopylením, které u většiny živočichů může v několika generacích působit až letálně, Samoopylení se také začaly bránit, protože cizosprášení (alogamie) je přece jen mnohonásobně výhodnější, i když, jak uvidíme na konci výstavy, některým rostlinám to vlastně nevadí, nebo z toho dokázaly vytěžit výhodu!

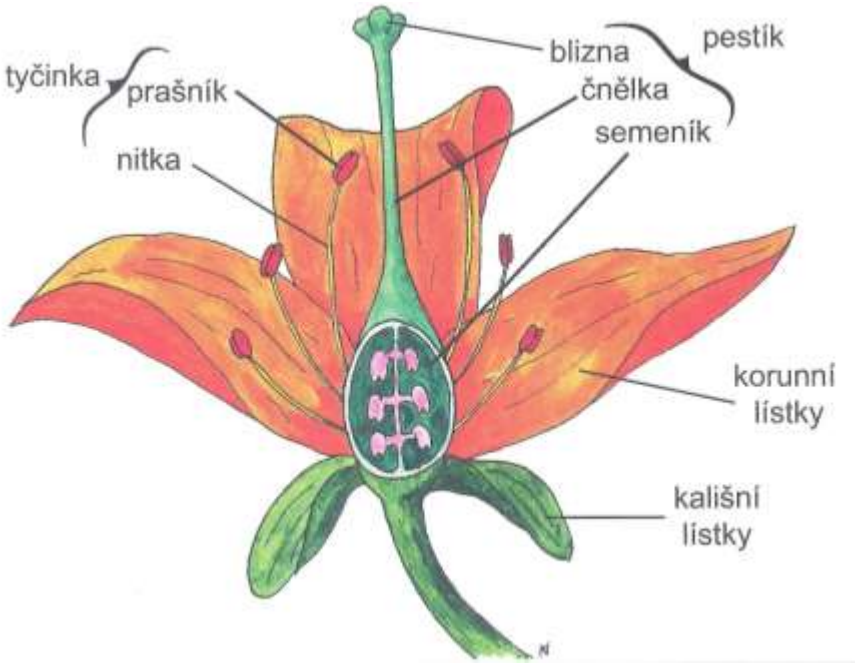
Na této výstavě se Vás pokusíme seznámit se způsoby opylení u rostlin, kdo jsou opylovači a s čím u nich musí rostliny počítat, jak se rostliny umí nutnosti opylení vyhnout a konečně, jak se rostliny brání sexu se sebou samými, tedy jak brání samoopylení. Bránění se samoopylení je možná z hlediska různorodosti způsobů tím nejzajímavějším, co v „intimním životě“ rostlin nacházíme, protože podnítilo jejich vynalézavost, a tak se mu věnuje podstatná část výstavy. Vybrali jsme pro Vás jen příklady rostlinných příběhů o cestě k rozmnožení, které se vyskytují u našich „lučních“ rostlin a můžete je často sledovat i třeba u Vás za domem. Tropická přizpůsobení rostlin k opylování by vydala na samostatnou knihu…

A ještě se domluvme: slovo rostliny je používáno v mnoha různě širokých významech. My jej budeme používat výhradně ve smyslu kvetoucích krytosemenných rostlin; kterých je ostatně zdaleka nejvíce: střízlivé odhady se pohybují okolo 300 000 druhů.

English summary:
Plant sexual reproduction is much more challenging for them than for animals. Plants are sedentary and have to rely on vectors to transfer their germ cells. Additionally, great majority of plants possess hermaphroditic flowers with both female and male sexual organs (the stamens and the pistils) located close to each other. Therefore, plants evolved various spatial, temporal and shape adaptations to avoid the deteriorating consequences of pollination with its own pollen. This exhibition mainly focuses on various ways how plants achieve pollination. Part of the content is also devoted to pollinators and to ways, how plants circumvent the need of sexual reproduction.



Schematizované zvláštnosti rozmnožování rostlin: 1 – přisedlé; 2 – základní články (moduly); 3 – schopnost vegetativního množení; 4 – pyl je pasivně přenášen na bliznu; 5 – květ je oboupohlavný; 6 – proto se mohou i samosprášit; 7 – oplození probíhá růstem pylové láčky k zárodečnému vaku, kde dojde ke dvojitému oplození. (orig. P. Synek, převzato se svolením autorů z knihy Balážová at el. Rozmnožování z pohledu evoluce, Academia Praha)



Schematická stavba květu krytosemenných rostlin (orig. A. Vosolsobě, převzato se svolením autorů z knihy Balážová at el. Rozmnožování z pohledu evoluce, Academia Praha)

Opylování od rovníku k pólu

Když se řekne opylovač, většina z nás si představí včelu medonosnou a někteří ještě dodají slavný citát Alberta Einsteina, že pokud by zmizely na zemi včely, zbývaly by lidstvu jen čtyři roky života. Skutečnost je však mnohem pestřejší, než si lidé vykládající Einsteinův výrok doslovně dovedou představit.

Celosvětově je cca 87,5 % druhů rostlin opylováno živočichy. Nejvíce druhů opylovaných živočichy nalezneme v tropech (94 %) a jejich podíl směrem k pólům klesá. V našich zeměpisných šířkách je okolo čtyř pětin druhů rostlin (78 %) opylováno živočichy. Mezi cca 20 % větrosprašných (anemogamních) druhů se pak nacházejí všechny trávy a většina zemědělských plodin a pícnin (naopak ovoce a zelenina jsou téměř bez výjimky na opylovačích závislé). Zbývající dvě procenta druhů rostlin připadají na vodosprašnost (hydrogamii) a tzv. apomixii (agamospermii), kdy pro vývoj semene nemusí dojít k přenosu pylu (apomixii jsou věnovány zvláštní tabule).

Oproti obvyklému očekávání se můžeme nejčastěji setkat v květech s dvěma klíčovými skupinami čmeláky a pestřenkami, zatímco včelu medonosnou v nich potkáme jen ve zhruba 7 % případů a odvádí tak srovnatelnou práci jako nenápadné samotářské včely. Navíc u včely medonosné se věc má spíše tak, že hojně navštěvuje jen malou část rostlinných druhů a většině se vyhýbá. Oproti tomu samotářské včely jsou mnohem rovnoměrněji rozděleny mezi velké množství rostlinných druhů. Z grafu můžeme také vyčíst, jak máme tendenci co do počtu podceňovat nevýrazné skupiny (zejména dvoukřídlý hmyz – modré výseče) a naopak jak přeceňujeme význam výrazných a přitažlivých motýlů a včely medonosné.

V tropech je to poněkud jinak. Tam jsou rostliny mnohem více (cca 40-50 % druhů) adaptovány na opylování různými skupinami včel. Sekundují jim ptáci (v Jižní Americe kolibříci, ve Starém světě zejména strdimilové) s cca 10 % opylovaných druhů rostlin a v některých typech tropického lesa (zejména v JV Asii) také brouci. Ač na pohled velice efektní, opylování rostlin letouny (zejména kaloni) patří spíše mezi kuriosity a obvykle se pohybuje pouze okolo 2 % druhů rostlin daného tropického lesa. Nezanedbatelná část tropických druhů se však také nespecializuje pouze na jednu skupinu opylovačů.
Z hlediska druhového počtu opylovačů jasně vedou motýli (Lepidoptera), následovaní brouky (Coleoptera), blanokřídlými (Hymenoptera) a dvoukřídlými (Diptera).

V tropech a přilehlých oblastech můžeme narazit i na opylovače z neobvyklých skupin hmyzu jako jsou např. polokřídlí (Hemiptera), švábi (Blattodea), síťokřídlí (Neuroptera), chrostíci (Trichoptera) a bezkřídlí chvostoskoci (Collembola). Nejjižnější část Afriky (Kapsko a část JAR) má svá specifika nejen co do složení rostlin, ale také opylovačů – některé rostliny mají květy při zemi a lákají jako opylovače malé savce. Naopak celá skupina rostlin s dlouze trubkovitými květy se tam specializuje na skupinu ovádů (čeledi Tabanidae, Nemestrinidae) se sosáky delšími, než je jejich tělo. Asi největší kuriozitou jsou ještěrky gekoni (čeleď *Gekkonidae*), kteří na Madeiře a Baleárách požírají pyl z květů a při tom je opylují, protože tam chybí spousta tradičních skupin opylovačů.

Vydali-li bychom se od nás naopak na sever nebo do hor, zjistíme, že blanokřídlých rychle ubývá a nakonec vymizí i čmeláci. Podobně také rychle ubývá motýlů. Jejich místa ve společenstvech přebírají dvoukřídlí, a to jak ti, u nichž bychom to čekali (pestřenky, mouchy), tak i drobné nenápadné skupiny, nebo skupiny v první řadě se živící něčím jiným, např. komáři. Ve vyšších zeměpisných šířkách, stejně jako v horách se také vyskytuje více druhů rostlin, které se umějí různými cestami obejít při tvorbě semen bez opylovačů.

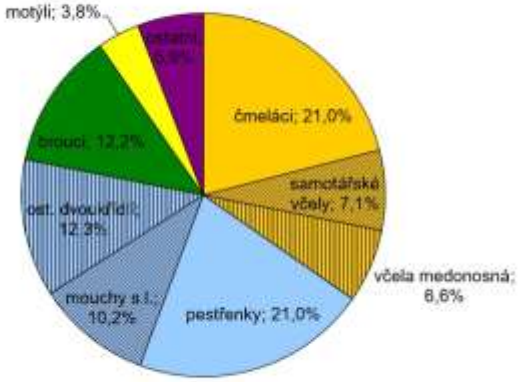
English summary:
Pollination from tropics to poles
A vast majority of plants (ca 88%) rely with pollination on animals. The share of animal-pollinated plants is highest in the tropics and declines towards poles. In temperate regions of Europe, the share of animal-pollinated plant species is ca 78%, another 20% are wind-pollinated and water-pollinated and so-called apomictic plants make up the rest. Contrary to common knowledge, the two dominant pollinator groups in temperate regions are bumblebees and hoverflies making up together ca 45% of all visits, while the honeybee makes up only cca 7% of all visits. Various small and large dipterans also make up a large proportion of visits. In tropics, plants are commonly adapted to pollination by hymenopterans, birds and sometimes also beetles (especially in Southeast Asia). Bats do not dominate plant pollination in any particular biotope, but plants adapted to them are very conspicuous. Pollinator spectrum of northern latitudes is more similar to the temperate regions, but the more to the north the less are represented hymenopterans and the more are represented dipterans, even such as midges.

V tundře je nouze o rostlinné druhy s výraznými květy a odměnami, jednou z výjimek je ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*; jako pozůstatek z dob ledových se vyskytuje i u nás v Krkonoších), jehož výrazné květy s velkým množstvím odměn jsou hojně navštěvovány.

Zatímco nektar sající sameček komára (zde na prstnatci májovém, *Dactylorhiza majalis*) je v našich krajích spíše kuriositou. Studium orchidejí rostoucích na Islandu naopak ukázalo komáry a pakomáry jako výhradní opylovače ostruhovitých květů tamějšího druhu vemeníku (*Platanthera obtusata*).

Cesta do hor mírného pásu je co do změn spektra opylovačů podobná cestě na sever. Zde je navštěvován mléčivec alpský (*Cicerbita alpina*) blíže neurčenými malými dvoukřídlými. Takovýchto skupin dvoukřídlých příbuzných mouchám existuje velké množství, které rozezná od sebe pouze specialista.

Subtropická vodní rostlina zákruticha spirálovitá (*Vallisneria spiralis*) se opyluje vodou. Květy jsou jednopohlavné: velký samičí květ dorůstá až na vodní hladinu, zatímco malé samčí květy vyrůstají na krátkých stopkách, posléze se utrhnou a vyplouvají na hladinu, kde jsou někdy zaneseny až k samčímu květu.



Procentuální zastoupení hlavních skupin opylovačů v mírném pásu Evropy (orig. Z. Janovský).

Naši opylovači: včely, čmeláci a jim podobní

Každého, kdo si někdy prohlížel květy venku, jistě upoutalo ono nepřeberné množství tvarů a forem hmyzu, kteří navštěvují květy a „přikládají ruce k dílu“. Návštěvníci květů mají ale své vlastní zájmy a dělají si pramálo z toho, že rostlina by po nich chtěla, aby přenesli její pyl na dalšího jedince stejného druhu. Oni se chtějí v květech najíst, hledat partnera k rozmnožování nebo jen bezpečný úkryt. Rozpor těchto zájmů tak vede k tomu, že zdaleka ne o všech návštěvnících můžeme mluvit jako o opylovačích, protože někteří požírají odměnu, aniž by poskytovali nějakou protislužbu, a dokonce někteří květy přímo ničí. Pojďme si povědět o základních skupinách hmyzu, které jsou tradičně považovány za opylovače:

Včela medonosná (*Apis mellifera*) je bezkonkurenčně nejpočetnějším druhem opylovače, ačkoliv i ona tvoří jen zlomek všech opylovačů. Podobně jako čmeláci je přizpůsobena sbírání pylu do aparátů zvaných pylové košíčky, které má umístěné na zadních nožičkách a takto sesbíraným pylem posléze krmí své larvy. Z květů sice velkou část pylu nenávratně odnesou do svých hnízd, čemuž se rostliny snaží různými „vychytávkami“ zabránit. Nicméně stále ho dostatek přenesou mezi květy na svých chlupatých tělíčkách. Včely si vybírají větší květy, které je unesou, obvykle bez ostruh a dlouhých trubek, protože oproti čmelákům mají včely krátké sosáky.

Čmeláci (rod *Bombus*) jsou blízcí příbuzní včely, ale ve svých „chutích“ se od ní poměrně liší. Je to dáno především jejich ještě o něco vyšší hmotností a delšími sosáky. Navštěvují tak často rostliny s trubkovitými květy a naopak se obvykle vyhýbají zcela otevřeným květům, kde bývá „přetlak“ návštěvníků. Druhy čmeláků se mezi sebou liší délkami sosáků. Čmeláci s kratšími sosáky obvykle navštěvují větší množství druhů rostlin, zatímco ti s dlouhými sosáky se více specializují na rostliny s dlouhými květními trubkami či ostruhami.

Co do počtu druhů nejpočetnějšími blanokřídlými opylovači jsou samotářské včely, které představují velmi různorodou skupinu lišící se co do velikosti i délek sosáků (převážně však krátkých). Mezi samotářskými včelami najdeme jak druhy nevybíravé, tak i specialisty na jednu čeleď, či několik málo příbuzných rodů.

Oproti blanokřídlým požírají pestřenky, patřící mezi dvoukřídlé, pyl přímo na květech a tak jsou jejich jednotlivé “porce” pylu menší. Pestřenky jsou příbuzné mouchám, ale svým zbarvením záměrně napodobují nebezpečné včely a vosy, aby mátly predátory. I necvičené lidské oko si je často může splést, mj. i kvůli tomu, že napodobují vosy nebo včely i způsobem letu. Pestřenky mají velké rozpětí velikostí i délek sosáků, jsou mezi nimi specialisté i ryzí oportunisté požírající „co dům dal“.

English summary:
Temperate pollinators: bees and hoverflies
Pollinators visit flowers in order to extract rewards and find shelter or mating partners. It is non of their business to pollinate plants and this conflict of interest means that not all insects visiting plants can be regarded as pollinators. The present and the next table introduce the main pollinator groups of Czech flora.
Honeybee and bumblebees are well-adapted for collection of pollen of flowers and store

it on a special structure called corbiculae at their hind legs. Both groups prefer larger flowers, which can support their heavy bodies. Bumblebee species differ among themselves by the length of tongue (proboscis). Especially the long-tongued species prefer flowers with long tubes, while avoiding the “overcrowded” open bowl-shaped ones. Bumblebees also show an innate preference for violet flowers (but they can learn to visit also other flower types).
Solitary bees are the most species-rich functional group of hymenopteran pollinators. They differ both in length of their tongues and in breadths of their diet. Some solitary bee species are oligolectic, i.e. they visit only narrow range of plant species (e.g. one or several genera).
Hoverflies (though being dipterans) resemble hymenopterans in their looks (they are harmless, therefore they mainly mimic stinging hymenopterans). Hoverfly species vary greatly in lengths of tongues and breadths of their diets, but the bulk of the species are generalists with clear preferences. Therefore at a site, they are typically spread over most of the flower types present.

Ostřice spolu s trávami patří u nás k hlavním větrosprašných skupinám rostlin. Kvůli nízké efektivitě přenosu pylu větrem tvoří větrosprašné rostliny obvykle o řád více pylových zrnu než rostliny hmyzosprašné. Takové množství potravy pochopitelně nemůže uniknout pozornosti opylovačů (zde konkrétně pestřenka *Melanostoma mellinum* požírá pyl přímo z tyčinek ostřice obecné, *Carex nigra*). Jiné pestřenky (např. druhy rodu *Xylota*) se specialisují na sběr pylu větrosnubných rostlin napadaného na listy.

Mnozí brouci, podobně jako tento kovařík na řeřišnici luční (*Cardamine pratensis*), požírají květy jako celek, protože květy bývají oproti listům výrazně poživatelnější. Při té příležitosti sice mohou brouci také přenášet pyl, ale poškození pestíků bývá tak velké, že daný květ již často nedovede vytvořit.

Čmelák zemní (*Bombus terrestris* agg.) podobně jako ostatní druhy čmeláků již od narození vykazuje slabost pro fialové květy, jako tento pcháč bahenní (*Cirsium palustre*). Opylovači se v průběhu svého života samozřejmě učí vybírat si květy, přesto u nich tato preference pro fialové květy nikdy úplně nezmizí.

Rostlinám s drobnými květy se většina opylovačů vyhýbá, protože je najdou pouze z malé dálky a malé květy obvykle slibují mizernou odměnu. Pestřenky ze všech skupin opylovačů dokáží obsáhnout nejširší spektrum druhů rostlin a i tento drobný svízel nízký (*Galium pumilum* agg.) tak v podobě pestřenky pisklavé (*Syritta pipiens*) našel svého opylovače.

Zatímco většina pestřenek napodobuje včely nebo vosy, pestřenka čmeláčí (*Volucella bombylans*) se rozhodla napodobovat čmeláka zemního (*Bombus terrestris*), a to i co do velikosti, kterou patří k jedněm z největších pestřenek u nás. Ve své nápodobě šla až tak daleko, že i její larvy se živí odpadem v hnízdech tohoto čmeláka.

Naši opylovači II: mouchy, motýli, brouci

Ostatní dvoukřídlí jsou rovněž početní a spíše nevybíraví opylovači. Nejčastěji se jedná o nejrůznější „mouchy“, které si navštívené květy příliš nevybírají, dokud se do nich dá dosáhnout s jejich krátkým sosákem. U většiny nepestřenkovitých dvoukřídlých nemáme příliš dobré údaje, jak účinnými opylovači jsou a jestli se na ně rostliny mohou spolehnout. Výjimkou jsou dlouhososky (Bombylidae) a kroužilky (Empididae), které jsou poměrně významné při opylování jarních bylin, ale se zástupci těchto skupin se dá setkat během celé vegetační sezóny.

Těžko přehlédnutelnou skupinou opylovačů jsou motýli. Ti létají na květy hlavně sosat nektar a nekonzumují pyl, protože by jej svými velmi dlouhými a tenkými sosáky obvykle ani nedokázali pozřít. Bílkoviny si motýli musí obstarávat jinými cestami. Často se tak děje nasáváním různých nevábných substrátů (bahýnko, exkrementy apod.), ale některé rostliny se opylování motýly přizpůsobily do té míry, že přidávají do svého nektaru jednotlivé aminokyseliny, stavební kameny bílkovin, a tím si pojistí opravdu motivované opylovače. Jako opylovači patří motýli spíše k méně spolehlivým, zato však přenášejí pyl na největší vzdálenosti.

Speciální skupinu tvoří za noci létající můry a za soumraku létající lišajové, kteří rádi navštěvují bledé květy s výraznou vůní. Lišajové mají z u nás žijících opylovačů nejdelší sosáky a sají nektar za letu, aniž by na ně usedli. Oproti tomu můry mají sosáky kratší, a tak na květy musí klasicky usedat.

Méně známou skupinou opylovačů jsou brouci, kteří přitom prehistoricky byli jedněmi z prvních opylovačů. Narozdíl od blanokřídlých a dvoukřídlých nemají brouci žádný sosák a do květů si chodí hlavně pro pyl. Brouci při přenosu pylu nejsou příliš efektivní a nejspíše žádná rostlina nespoléhá u nás na brouky jako na své hlavní opylovače.

English summary:
Temperate pollinators: dipterans, butterflies, beetles
Although hoverflies are the most prominent dipteran pollinators, a multitude of other “flies” regularly visits flowers and pollinates them as well. However, little is known how efficient they are, the only exceptions of confirmed efficient pollinators are bombylid (Bombylidae) and empid (Empididae) flies.
On one hand, butterflies are beneficial for the plant as pollinators, since they consume only nectar, on the other this is offset by their long proboscises, which require the plants to form long floral tubes in order to make butterflies touch anthers and stigmas. Sphingids and moths have clearly differ in their visitation behaviour from the diurnal butterflies. Moreover, sphingids resemble hummingbirds in the way of extracting nectar – they hover over the flower and solely extend their long proboscises into the flowers without otherwise touching them.
Beetles belong to the oldest ever-recorded pollinator groups, but their mouthparts are not adapted to pollination at all. They lack probosics and they mainly consume pollen within the flowers. Beetles have low pollination efficiency and no plant of the Czech flora relies predominantly on pollination by beetles.

Zvláštní kategorii mezi „mouchami“ tvoří masařky (Sarcophagidae) a bzučivky („kovově lesklé mouchy“, Calliphoridae) se svou slabostí pro tmavě červené až hnědé květy připomínající vzhledem či vůní hnijící maso či exkrementy, jako např. krvavec toten (*Sanguisorba officinalis*).

„Mouchy“ s oranžovým zadečkem a výraznými štětinami patří k jedné z doposud záhadných skupin, a sice kuklicím (čeleď Tachinidae). U většiny kuklic totiž nevíme, kde se vyvíjejí jejich larvy, ale ty známé patří mezi tzv. parasitoidy. Samička naklade vajíčko na hostitelský druh hmyzu a vylíhlá larva se do nebožáka prokouše. Jak postupně roste, není v hostiteli místo pro jeho orgány a larva ho před zakuklením doslova vyžere za živa.

Specialisace na opylování denními motýly je běžná u skupiny hvězdnicovitých rostlin příbuzných bodlákům (chrpy, srpice, lopuchy, pcháče ad.). Zde na pcháči obecném (*Cirsium vulgare*) saje některý z druhů soumračníků (čeleď Hesperidae).

Pářící se tesaříci obecní (*Stictoleptura rubra*) na pcháči bahenním (*Cirisum palustre*). Tesaříci (Cerambycidae), páteříčci (Cantharidae) a zlatohlávci (Cetoniinae) bývají narozdíl od většiny ostatních brouků tradičně považováni za opylovače

Intimní život zlatohlávků (Cetoniinae) často vede k poškození květu a narušení intimního života rostlin

Pestřenkám jsou podobné dlouhososky (Bombylidae), které dělají čest svému jménu. Na jaře je často najdeme na rostlinách s trubkovitými květy (zde prvosenka vyšší, *Primula elatior*).

Můry (zde za dne zastižený kovolesklec gama, *Autographa gamma*) narozdíl od lišajů musí na květy usedat. Na jednu stranu tak za stejný čas můry navštíví méně květů, ale naopak se zase dovedou dostat i do květů, kam lišajové nedosáhnou, např. zachyceného čtírovníku růžkatého (*Lotus corniculatus*).

Opylování na louce

Při pohledu na rozkvetlou louku za teplého dopoledne naši pozornost hned upoutá ruch a bzukot opylovačů, kteří pravidelně přilétnou na květ, chvilku se zdrží sáním nektaru

a pokračují na další. Po chvíli pozorování můžeme začít rozeznávat pravidla, podle nichž se jednotliví opylovači pohybují.

Jen málokterý opylovač dokáže navštívit květy všech druhů rostlin na louce. Těžké včely a čmeláci se nedokáží udržet na drobných květech, opylovači s krátkými sosáky neumějí dostat nektar z květů s dlouhými trubkami atd. Přesto naprostá většina rostlin patří mezi tzv. generalisty, kteří „sázejí na více koňů", a tak je často v různých letech nebo třeba v různých koutech louky opylují velmi rozdílná spektra hmyzu. Co za hmyz to nakonec bude, závisí např. na početnosti druhu na louce, s jakými dalšími druhy kvete a také třeba, kdy uvolňuje pyl a vylučuje nektar.

Některé druhy rostlin pro velká množství dobře dostupného pylu i nektaru působí vysloveně jako magnety na opylovače, jako např. některé druhy z čeledi mrkvovitých, zejména bolševník obecný. Takové "magnetové" druhy pak přitáhnou do dané části louky opylovače, z nichž mají prospěch i další druhy rostlin.

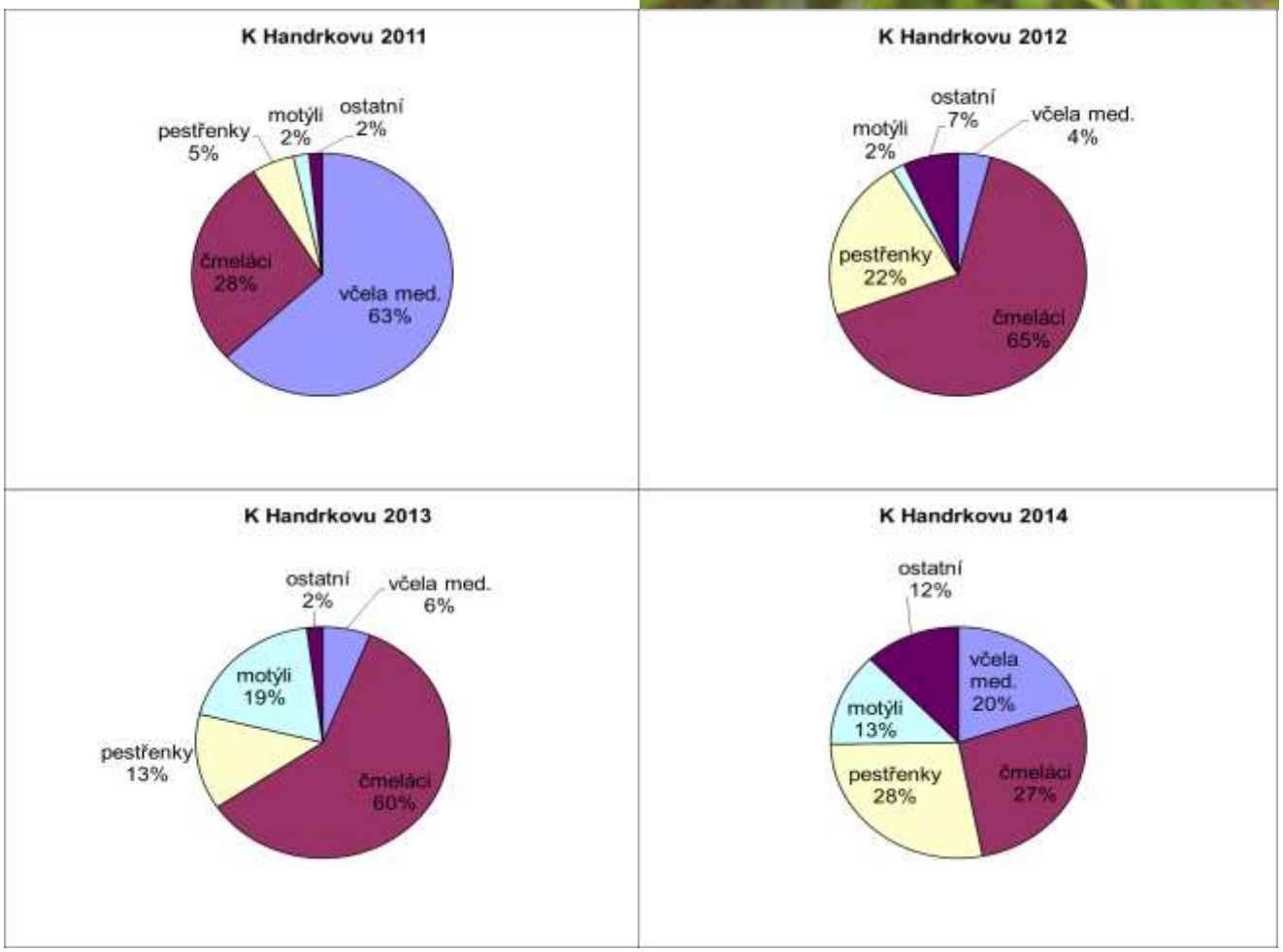
Rozkvetlá louka pro opylovače představuje švédský stůl, ale podobně jako u toho lidského některé chody jsou lákavější než jiné a u jiných se dělá zase fronta. Příkladem může být chování včely medonosné, jejíž dělnice si navzájem v úlu sdělují, kde je bohatá odměna. Včely se tak soustředí na louce jen na několik málo druhů rostlin, kterých se toho roku opravdu "urodilo". Navštěvované rostliny ale také střídají s denní dobou.

English summary:
Pollination in the meadows
Majority of plants do not attract any specialised pollinators and are content being visited by diverse insect species. However, some rules for that can be found as well, e.g. bumblebees and honeybees are unable to land on small flowers because of their weight, or short-tongued pollinators cannot reach into flowers with long tubes,.
Plants with plenty of rewards often receive disproportionately high frequencies of pollinator visits and act as so called "magnet" species. Examples of such magnet species can be *Heracleum sphondylium* (and also many other species of *Apiaceae* family) or *Succisa pratensis.*
The patterns of pollinator visits to plant speceis also differ during the day often in response to different times, in which plants release their rewards (pollen and nectar). For example honeybees. start their day often on *Hypericum*, which relaeases pollen in the morning, then they shift to *Centaurea* with peak pollen production around midday and besides *Centaurea* they include in their diet *Trifolium* in the afternoon.

Typický obrázek rozkvetlého bolševníku obecného obsypaného třemi pestřenkami pruhovanými (*Episyrphus balteatus*) a pestřenkou hrušňovou (*Scaeva pyrastri*). Bolševník, podobně jako většinu mrkví, opylují především dvoukřídlí.

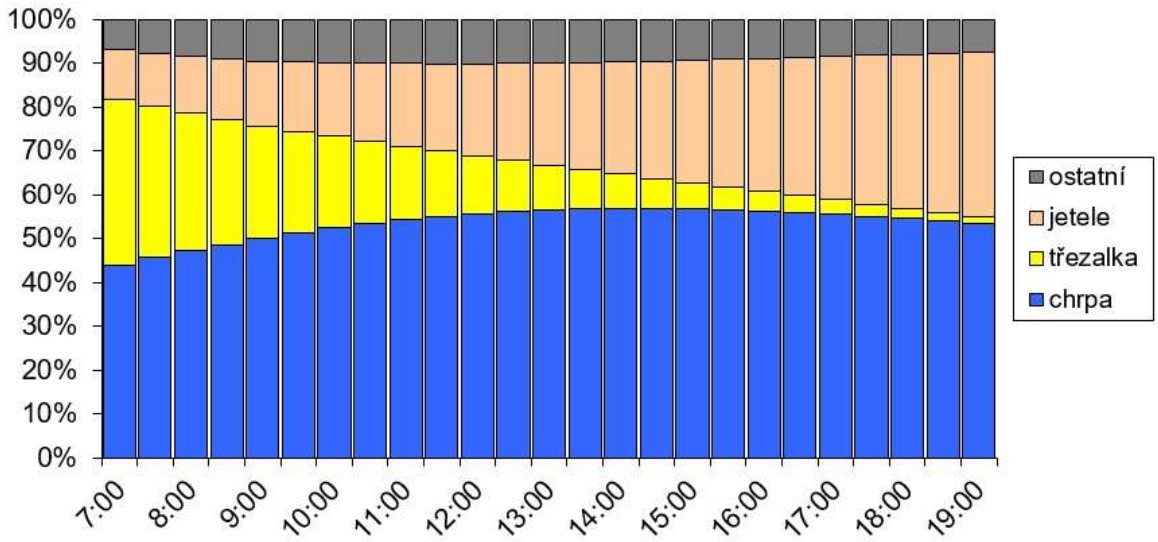
Čertkus hraje důležitou roli v udržení populací opylovačů na lokalitě do dalšího roku, protože tvoří podstatnou složku potravy samiček jak pozdních druhů pestřenek, tak i královen čmeláků připravujících se na přezimování.

Podobně jako bolševník i čertkus luční (*Succisa pratensis*) působí jako tzv. magnetový druh přitahující opylovači z širokého okolí.



Chrpa luční (*Centaurea jacea*) tvoří jednu z kvetoucích dominant středně vlhkých ovsíkových luk a po stránce opylování je klasickým příkladem generalistického druhu. Koláčové grafy ukazují proměny spektra jejích opylovačů během čtyř let na louce

K Handrkovu, Vernýřov, okr. Kutná Hora. Rok 2011 byl pro chrpu obzvláště příznivý, kvetlo cca 5× více jedinců než obvykle, a tak se již vyplatilo včele medonosné se na ni soustředit.



Včela medonosná (*Apis mellifera*) na naší podrobně zkoumané louce K Handrkovu na Kutnohorsku snídá ráda na třezalce, která uvolňuje pyl ráno, pak se přesune na chrpy, které mají nejvíce pylu okolo poledne, a později „přikusuje" také pylu a nektaru jetelů (v tomto případě plazivého a zvrhlého, neboť do jetele lučního svým sosákem nedosáhne), které uvolňují více pylu v odpoledních hodinách.

Nic není zadarmo aneb jak rostliny lákají opylovače: nektar versus pyl

Celé opylování založené na tzv. mutualismu, kdy jeden něco potřebuje a za to připravuje druhému odměnu, která mu vyhovuje. Opylovači čerta sejde na úspěšné tvorbě semen rostliny, jde mu jen o vlastní prospěch, obvykle reprezentovaný nějakou energetickou potravou. Podívejme se na nejčastější (opět učebnicové) způsoby odměn a lákání jednotlivých skupin opylovačů.

Hmyz je nejčastěji lákán na **nektar** a **pyl**:

Nektar se tvoří obvykle ve zvláštních orgánech, nektariích, která jsou obvykle na bázi semeníku nebo korunních či okvětních lístků. Obsahuje vodu, cukry, aminokyseliny i další živné látky. Hlavním „fíglem" je to, aby hmyz při snaze dosáhnout sosákem pro nektar zavadil nebo se otřel o prašníky popř. bliznu, a to ve správném pořadí podle dozrávání prašníků nebo blizny. V nektaria se mnohdy přeměňují i jiné části květu – známá jsou např. pohárkovitá či jiná nektaria vzniklá přeměnou koruny u pryskyřníkovitých. Oblíbenou strukturou květů, a to v různých skupinách, je protažení korunních lístků do ostruhy, takže opylovač musí sáhnout sosákem až na „dno" květu. Přičemž nektarium je buď v ostruze samé, nebo do ní zasahují nektaria z jiných částí

květu: zde jsou příkladem dvě tyčinky v květu violek (*Viola*), které mají na bázi nektáriové přívěsky, směřující právě do ostruhy violkového květu. To, že se ostruhy opakují u různých skupin rostlin, dokazuje, že jde o úspěšnou strategii, která se v evoluci vytvořila jistě vícekrát. Specifickým případem jsou nektaria některých jednoděložných cibulovin, která jsou uložena v přepážkách (septech) trojpouzdrého semeníku a vytlačují nektar do rýh tohoto trojlaločného orgánu (tzv. septální nektaria).

Různorodá je koncentrace nektaru: příliš hustý nektar znemožňuje sát opylovačům s dlouhými sosáky (motýli, některé včely a čmeláci), ten je vhodný pro drobné druhy s krátkými sosáky (část blanokřídlých, dvoukřídlí). Ptáci a letouni („netopýři“) mají často raději řidší nektar než hmyz. Koncentrace se mění i během dne – při dlouhodobém slunečním svitu se z květu odpařuje voda a nektar „houstne“. Je také pochopitelné, že květy využívající noční opylovače začínají tvořit nektar na večer a k ránu opět přestávají. Některé rostliny namísto vylučování nektaru vyvinuly vylučování energeticky ještě bohatší odměny, a to oleje. Tento druh odměny je rozšířený spíše v tropech, ale i Evropě máme jeden rod, který „uplácí“ opylovače olejem, a to vrbiny (*Lysimachia*).

Pyl je pro hmyz nesmírně výživná struktura, protože pylová napěchovaná bílkovinami a lipidy, aby po dopadu na bliznu dokázala prorůst celou bliznou, čnělkou až do semeníku k zárodečnému vaku. Hmyz zřejmě v prehistorii začal navštěvovat květy právě proto, aby sežral pyl a rostliny se tomu snažily všemožně zabránit. S postupem času se ale vyvinuly rostliny, které pyl používají jako odměnu k lákání opylovačů, jen musí zajistit, aby jim ho nesežraly všechen. Na hmyzáka a jeho „žravost v mezích“ se nedá vždy spolehnout ani nelze předpokládat, že část pylu vždy ulpí na těle opylovače mimo dosah jeho ústního ústrojí. Jedním z dobrých „vynálezů“ je spojování pylových zrn do lepkavých hrudek, které se na opylovače lépe přichytí. Dokonalosti tímto směrem dosáhly orchideje (viz tabule o orchidejích) a několik dalších skupin, jakou jsou klejichovité (*Asclepiadaceae*), zastoupené u nás např. jedovatou tolitou lékařskou (*Vincetoxicum hirundinaria*), které mají celý obsah prašného pouzdra slepený v útvar zvaný brylka (pollinium), přenášený z rostliny na rostlinu jako celek. Někdy pomáhá mírná asymetričnost květu: divizna (*Verbascum*), má dvě tyčinky delší a nápadnější, ty opylovače zaujmou prvoplánově, a při požírání pylu se otírá o mnohem kratší tyčinky uvnitř květu a jejich pyl přenáší. Jinou fintou je dávkovat pyl opylovačům postupně, aby v každém okamžiku ho bylo jen trochu dostupného. V tomto směru vyvinuly pozoruhodně propracovaná řešení třeba hvězdnicovité rostliny (*Asteraceae*). S jednodušší „fintou“ přišly lilkovité rostliny (*Solanaceae*), mezi něž patří třeba brambory, u nichž prašníky tyčinek nepukají, nýbrž se otevřeou jen malou dírkou a fungují jako slánka. Opylovači z těchto poricidních prašníků mají problém získat větší množství pylu, ale na každou zbraň existuje protizbraň. Čmeláci ovládají tzv. opylování bzukotem (buzz pollination), obejmou tyčinky a začnou bzučet (kmitat letovými svaly) a pyl se již sype.

English summary:
How to attract pollinators?
Plants usually offer pollinators rewards in the form of nectar or pollen. Nectar is usually created in specific structures, called nectaries, which are often elaborately hidden at the bottom of the flower orflower spur. A pollinator looking for nectaries thus has to extend its proboscis and duck deep into the flower and brush against the anthers or the stigma on its way into the flower. Pollen is nutritionally even more desirable for pollinators because of its high content of proteins. Pollination actually evolved from pollen feeding and plants needed to evolve elaborate mechanisms how to prevent all their pollen being eaten. Pollen

grains therefore often carry specific surface structures to stick to pollinator body. An adaptation masterpiece are the so called pollinia (e.g. in orchids), in which all pollen grains from a pollen sac are sticked together and transfered as single package too large to be eaten.

Orlíčky (*Aquilegia*) mají nektaria uložena ve vzhůru směřujících ostruhách okvětí

Talovín (*Eranthis*) má nápadná pohárkovitá nektaria mezi zbarveným žlutým kalichem a tyčinkami; jsou to přeměněné korunní lístky

Stračka vyvýšená (*Delphinium elatum*) má ve vodorovné ostruze z okvětních lístků 2 nektaria

Lepkavý nektariový terč mají ve svých květech nápadně zbarvené květy lomikamenů (*Saxifraga*): patrné jsou 2 čnělky uprostřed

Mimořádné množství nektaru produkují jarní květy javoru mléče (*Acer platanoides*); žláznatý plochý terč je na povrchu semeníku mezi tyčinkami a čnělkou

Jedovatá tolita lékařská (*Vincetoxicum hirundinaria*) má v drobných květech zvláštní útvar zvaný gynostemium, vzniklý spojením pestíku a tyčinek (jimž atrofovaly nitky); pyl se v pylových pouzdrech slepuje dohromady do útvaru zvaného brylka, který je přenášen jako celek (více též u orchidejí)

Prašníky lilkovitých (*Solanaceae*) se otvírají jen malou vrcholovou dírkou

Barva, vůně, teplo květů: co je pro hmyz výhodné

Hmyz vidí barvy stejně jako my trichromaticky, ale s posunem. Zatímco my vidíme jako tři hlavní barvy červenou, zelenou a modrou, vnímání hmyzu je většinou posunuté do kratších vlnových délek, modré, zelené a ultrafialové. Naopak hmyz (s jedinou větší výjimkou v podobě motýlů) „nevidí“ červenou, ta jej jako opylovače nenavádí. Zbarvení v ultrafialovém spektru může být zásadní. My například vidíme květ blatouchu (*Caltha*

palustris) jako jednolitou žluť, pro hmyz je ale střední část tmavší a slouží jako „směrovka“ k nektáriím.

Jistě jsme si všimli, že některé květy jsou matné a některé lesklé. Lesklosti, která je pro opylovače vodítkem, dosahuje rostlina vzduchem vyplněnými mezibuněčnými prostorami pod pokožkou korunních lístků; které zcela mění lom světla. Vezměme si lesklý květ pryskyřníku (*Ranunculus*) a matný květ mochny (*Potentilla*), oba nápadně žluté; ale lesklý květ hmyz vidí lépe.

Na „neviditelnosti“ červené pro hmyz je založen ještě jeden „fígl“: rostlina mění barvu po opylení květu. Charakteristické je to např. v krásném květenství jírovce maďalu (*Aesculus hippocastanum*), kde se žlutá skvrna na bázi korunního pysku změní v červenou. Hmyz ztratí o „červené“ květy zájem, protože pro něj nejsou atraktivní. Rostlina tak nemusí v nich vytvářet nektar (série několika návštěv prázdných květů totiž opylovače spolehlivě přesvědčí, že se má soustředit na jiný druh rostliny).

Stejně jako v lidské společnosti, bohužel nestačí nabízet dobrý výrobek (u rostlin odměnu), ale musíte mu udělat dobrou reklamu a zacílit ji těm zákazníkům, které chcete přimět ke koupi. K tomu mohou sloužit například vůně květů. Specifickým lákadlem je vůně, resp. spíše nelibá vůně. Nevábně, často po zkaženém mase, vonící rostliny využívají oblibu much a dalších dvoukřídlých v kladení vajíček do rozkládajícího se masa. V teplejších oblastech šly rostliny v lákání much a masařek až tak daleko, že i celé květy vypadají jako mršiny a i čichová iluse je dokonalá, jak se můžeme čas od času přesvědčit třeba u jihoafrických stapelií (*Stapelia*) pěstovaných jako pokojové sukulenty. Pověstná je rovněž parazitická rostlina s největším květem na světě *Rafflesia*, jejíž téměř metrové květy páchnou v sumatránském pralese na desítky metrů.

Ptákům nevoní téměř nic; ale rozeznávají obvykle výborně barvy, na rozdíl od většiny hmyzu vidí i červenou, a tak rostliny, které se na ně specializují, mají zářivě červené květy (ptákům tak nektar zbytečně neujídá hmyz). Kolibříci a někteří strdimilové, nejčastější ptačí opylovači, dovedou z květů sát nektar za letu, a tak rostliny mají často dlouhé květní trubky, odpovídající obvykle délce jejich zobáku, aby se museli dotknout květu i kořenem zobáku, kde většinou přenášejí pyl

Opravdové vůně jsou důležité u nočních opylovačů, naopak barva je jim zpravidla k ničemu, a tak nevytvářejí žádná barviva a koruny zůstávají bílé. „Netopýří“ květy mají obvykle vůni zralého ovoce a vystouplé tvary (aby je mohli echolokovat), naopak květy opylované nočními motýly či blanokřídlými voní nasládle.

Hitem novověké květní biologie je zkoumání teploty květů, resp. uzavřených květenství. Mnohé horské rostliny mají květy tvaru parabolického zrcadla, s teplotou ve středu květu větší než v okolí. Příkladem je třeba pryskyřník ledovcový (*Ranunculus glacialis*), rostlina niválního stupně rostoucí na okraji oblastí trvalého sněhu. Podobně se chovají některé jarní rostliny, například šafrány (*Crocus*), kde je uvnitř květu o několik stupňů tepleji. Ale největší specialitou jsou květenství áronovitých rostlin, které tvoří palice drobných květů obalená zveličelým listenem zvaným toulec. Díky enzymatické zkratce v dýchacím řetězci se uvolňuje značné množství tepla, takže uvnitř toulce středomořské rostliny *Dracunculus vulgaris* může být až o 22 stupňů tepleji než v okolním prostředí. Není tedy divu, že se do toulce uchylují na noc drobní opylovači, kteří ráno opouštějí

noclehárnu často s plnou náručí pylu. Náš áron plamatý (*Arum maculatum)* sice oteplí toulec jen o několik stupňů, ale přesto má nočních návštěvníků dost.

English summary:
Colour, scent and temperature of flowers
Insects perceive colours different from people. Most insects (with exception of butterflies) are blind towards red colour (they see it as black), whereas they are able to detect also ultraviolet colour. Flowers that are to us seemingly plain thus can bear UV markings that act as nectar guides navigating insects to nectaries. Some plants use flower colour change to red after pollination as a signal to pollinators that rewards are no longer produced in that flower as it can be observed in horse-chestnut (*Aesculus hippocastanum*), where the yellow parts of petals turn after fertilisation turn red.
Plants also need to communicate their offer of rewards to those pollinators they want to attract. Scents often play a key role in this attraction. For example, carrion smell plants use to attract meat flies (Sarcophagidae) and related dipterans, flowers preferring night moths emit sweety smell, whereas those advertising to bats prefer the smell of ripe fruit.
Plants pollinated by birds exploit the fact, that most insects cannot see red colour whereas birds can, and bird-pollinated plants have predominantly red flowers.
In alpine and arctic ecosystems, plants shape their flowers as bowls in order to act as parabolic mirrors concentrating solar radiation into the center of flower with heat being one of the pollinator benefits. Arum like plants (*Araceae*) even produce actively heat in their inflorescences and are able to achieve temperatures up to 20°C higher tthan ambient temperatures.. Insects thus use arum inflorescences as a dormitory and in the morning they leave being packed up with pollen load.

Kvetoucí blatouch *Caltha palustris* má květy zcela rovnoměrně žluté, ale hmyz to vidí jinak a je směrován dovnitř květu

Pryskyřník ledovcový (*Ranunculus* glacialis) je typický svým parabolickým tvarem květů; opylovače láká tím, že za slunečního svitu je v něm tepleji než v okolí.
/https://commons.wikimedia.org/w/index.ph?curid=4493718/

Pryskyřník (*Ranunculus*) a mochna (*Potentilla*) mají zářivě žluté květy, ale květ pryskyřníku je mnohem lesklejší

Mediteránní áronovitá rostlina *Dracunculus vulgaris* „vyrábí“ v toulci značné teplo, takže se do něj na noc „stěhují“ opylovači.

Mladší žluté a starší červené skvrny v květech jírovce (*Aesculus hippocastanum*)

Podobný tepelný efekt vytváří ve svých květech šafrán (*Crocus*); vzhledem k tomu, že často kvete ještě ve sněhu, je tento způsob lákání opylovačů pro něj potřebný

Jak zabránit samoopylení I: jde o prostor

Když už se rostliny vyvinuly jako hermafroditi, ve většině případů se samčími i samičími orgány v květu pospolu (tyčinkami a pestíky), je jejich největším problémem, jak zabránit tomu, aby se pestík opylil z téhož květu resp. z květu téže rostliny. Na počátku si ale škrtněme dvoudomé rostliny, kdy každá rostlina nese jen jedno pohlaví; jsou mezi nimi jak dřeviny (vrby), liány (chmel otáčivý) i byliny (knotovka bílá – *Silene pratensis subsp. alba*, devětsil – *Petasites*), Zatímco např. samčí a samičí rostliny vrb („kočičky“) poznáme snadno (‚kočičky jsou vlastně jen samčí květenství), květy silenky jsou velmi podobné: ale samičí mají už za květu nafouklejší kalich – očekávají, že bude vyplněn dozrávající tobolkou. Některé dvoudomé rostliny z celé rostlinné říše provozují pohlavní život asi nejpodobnější tomu, který najdeme u zvířat. Již zmiňované silenky, šťovík kyselý (*Rumex acetosa*) nebo také cykasy či jinany mají pohlavní chromosomy, které podobně jako u zvířat určují pohlaví jedince.

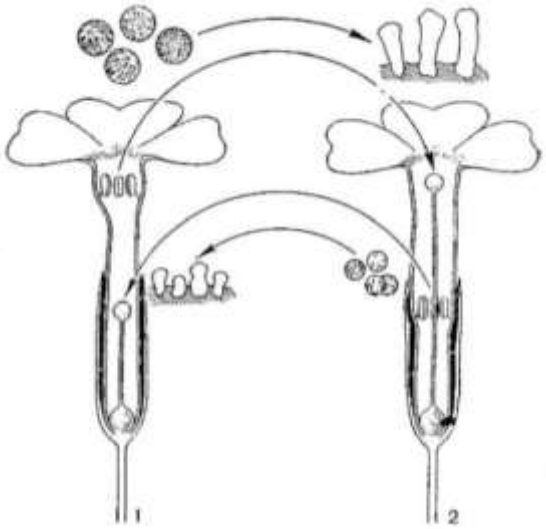
Samosprášení se technicky nejlépe zabrání tím, že pyl z nějakého důvodu nevyklíčí na blizně stejného květu, nebo je jeho vývoj a růst pylové láčky výrazně zpomalován. Takovému jevu se říká pylová autoinkompatibilita (odmítnutí vlastního pylu); každá rostlina nese geny pro bílkoviny na povrchu pylových zrn - blizna podle této bílkoviny dokáže rozpoznat, že pyl pochází ze stejné nebo blízce příbuzné rostliny a zabrání takovým pylovým zrnům vyklíčit. Existuje i typ autoinkompatibility, kdy pylová láka vyklíčí, ale „skončí“ svůj život v čnelce, dávno předtím, než by doputovala k buňce vaječné. Nevýhody tohoto uspořádání se projevují v malých populacích, kde jsou si po pár generacích (podobně jako na českých vesnicích) všichni se všemi tak trochu příbuzní. Rostliny s pylovou inkompatibilitou bývají ve svém přežití nejzávislejší na dostatku správných opylovačů.

Na podobném principu je založená tzv. heterostylie (různočnělečnost), která je ale na rozdíl od pylové inkompatibility morfologicky dobře patrná. Rostliny stejného druhu vytvářejí dva (nebo tři) různé typy květů, přičemž pyl je schopen vyklíčit jen na blizně jedince jiného typu. Například prvosenky (*Primula*) vytvářejí dva typy květů, dlouhočnělečné a krátkočnělečné. U dlouhočnělečných jedinců je blizna v ústí korunní trubky a věnec prašníků na krátkých nitkách je níže, asi uprostřed korunní trubky.

Krátkočnělečné květy mají v ústí koruny věnec tyčinek a bliznu dosahující asi doprostřed trubky. Prašníky krátkočnělečných květů vytvářejí velká pylová zrna, která vyklíčí jen na velkých papilách blizny květu dlouhočnělečného. Naopak prašníky dlouhočnělečných květů vytvářejí pylová zrna malá, která jsou „kompatibilní“ s malými bliznovými papilami květu krátkočnělečného. Ještě komplikovanější je situace u některých rostlin se dvěma kruhy tyčinek, kde se vyvíjí dokonce trojčnělečnost (tristylie). Jejím příkladem je kyprej vrbice (*Lythrum salicaria*), kterou potkáme v létě běžně u stojatých a pomalu tekoucích vod nebo šťavel (*Oxalis acetosella*), často zvaný lesní jetelíček a kvetoucí bílými květy v časném jaru ve smíšených nebo jehličnatých lesích. Obdobně se vytvářejí tři druhy pylových zrn a tři velikosti bliznových papil a blizna se nachází buď pod všemi tyčinkami, nebo nad nimi, popřípadě mezi delším a kratším kruhem tyčinek (to je vlastně hlavní rozdíl oproti prvosenkám).
Délky čnělek a ostatní znaky jsou rovněž geneticky kódovány, a tak všechny květy na jedné rostlině jsou stejného typu a k samoopylení nemůže dojít. Různočnělečnost je rovněž podobná pohlavím u zvířat (akorát někdy jsou tři), ale rozdíl je v tom, že pohlaví určuje jen několik málo genů, které jsou ukryty na běžném chromosomu a nenesou s sebou žádné další změny ve vzezření a chování rostliny, jako je tomu mezi pohlavími u zvířat.

Silenka bílá (*Silene pratensis* subsp. *alba*) – samčí rostlina; uvnitř nalezneme 10 tyčinek.

Silenka bílá (*Silene pratensis* subsp. a*lba*) – detail samičí rostliny; květy jsou podobné, ale toto pohlaví má nápadněji nafouklý kalich – uvnitř nalezneme jen pestík



Různočnělečnost u prvosenek (*Primula*): na nákresu je patrné, že velký pyl vyklíčí jen na blizně s velkými papilami (a naopak)

Dlouhočnělečný a krátkočnělečný květ prvosenky; v krátkočnělečném květu jsou patrné v ústí trubky tyčinky

Kyprej vrbice (*Lythrum salicaria*): příklad tristylie: na obrázku jsou dlouhočnělečné a „středněčnělečné“ květy

Podobné trojí uspořádání květu má i šťavel (*Oxalis acetosella)*

Jak zabránit samoopylení II: jde o čas

Zabránit samoopylení jde i mnohem snáze, stačí oddělit v čase dozrávaní pohlaví v květu. Jde o dva hlavní mechanismy: proterandrii a proterogynii.

Proterandrie (prvoprašnost) se projevuje časnějším dozráváním prašníků, kdy se blizny v květu otvírají až potom, co jsou prašníky vypyleny. Klasickým příkladem prvosprašnosti jsou zvonky (*Campanula*) nebo mnoho rodů z čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Tyto rostliny mají prašníky spojeny v trubičku (přičemž nitky jsou volné). Čnělka touto trubičkou prorůstá, receptivní části 2 nebo 3 blizen jsou ale k sobě těsně přiloženy a zpočátku nefungují, takže čnělka tvoří jakési beranidlo, které roztrhne prašníky odzdola nahoru a často i od sebe navzájem. Část pylu se zachytí na čnělce pod bliznami (a občas jej rostlina využije – viz dále), ale větší část je postupně vytlačována na vrchol srostlých prašníků k odnosu opylovači. Teprve ve značné relativní výšce nad prašníky se blizna rozevírá a je schopna přijmout pyl; prašníky vlastního květu jsou tou dobou ale již bez pylu.

Kakost (*Geranium*) má dva pětičetné kruhy tyčinek a uprostřed jeden pestík. Jako první ale dozrávají tyčinky vnitřního kruhu, tedy bližší pestíku, obvykle o den později pak prašníky vnějšího kruhu, a teprve se na vrcholu čnělky rozevírá pětiklanná blizna. jak ukazuje obrázek, tehdy už je všech 10 tyčinek prakticky bez prašníků s nitkami obrácenými naspod květu.

Proterogynie (prvobliznost) se vyznačuje dříve dozrávající receptivní bliznou, která je schopna zachytit pyl a nechat jej vyklíčit v pylovou láčku dávno předtím, než puknou prašníky vlastního květu. Může se projevovat různými způsoby:

Pryskyřník (*Ranunculus*) má v květu velké množství tyčinek a uprostřed velké množství pestíků. Jejich blizny dozrávají dříve. Prašníky se začínají otevírat později, a to od nejvzdálenějších po pestíkům nejbližší. I když nelze zabránit zcela možnému samoopylení, přece jenom vzdálenost i v milimetrech zde hraje roli.

Specifickým příkladem prvobliznosti jsou květy podražců, včetně našeho podražce křovištního (*Aristolochia clematitis*). Jejich květy mají asymetrický, srostlý, dlouze trubkovitý květní obal (jde o zbarvený kalich), uvnitř na bázi s kulovitým útvarem zvaným gynostegium. Ten vznikl srůstem čnělky, blizny a tyčinek na vrcholu spodního semeníku. Blizna je na vrcholu , prašné váčky v kruhu po obvodu gynostegia. Když do květu vstoupí opylovač (obvykle drobný dvoukřídlý), blizna je již obvykle připravena přijmout pyl, pokud jej opylovač má na svém těle. Proniknutí do květu usnadňují tuhé dolů skloněné chlupy (trichomy), které naopak zabraňují opylovači, aby se z květu rychle dostal ven. Odevzdá-li opylovač pyl na připravenou bliznu, nastává biochemicky podmíněný „koncert“. Pyl indukuje puknutí prašníků, které jsou na „cestě“ mezi bliznou a nektarii na bázi gynostegia. Při puknutí prašníků současně povolí buněčný turgor trichomů v květní trubce, které ochabnou, a opylovač může opustit květ a vydat se na další opylovací cestu. Jakkoli je vlastně dočasně v květu uvězněn, je „nepoučitelný“ a vydává se okamžitě vstříc dobrodružství v dalším květu.

Oddělení dozrávání pohlaví v čase se u rostlin vyvinulo v evoluci mnohokrát a zřejmě je pro ně snadné na rozdíl od pylové autoinkomaptibility nebo různočnělečnosti. Zároveň ale není tak dokonalé, protože rostliny obvykle dokáží uhlídat dozrávání pohlaví v rámci

jednoho květu, nikoliv napříč květy v rámci rostliny, a tak k samoopylení stále může dojít, a to pylem z jiného květu téže rostliny. Ještě jedna evoluční zajímavost, ačkoliv, jak to v přírodě bývá, není jednoznačná. Proterogynie převládá u prokazatelně evolučně starších skupin (čeledí) a je často spojena s opylováním brouky. Naopak proterandrie je vlastní nejčastěji evolučně nejmladším skupinám – za všechny jmenujme obrovskou čeleď hvězdnicovitých (*Asteraceae*). A ještě dodatek – proterandrie je mnohem častější: inu je to „modernější“ vynález!

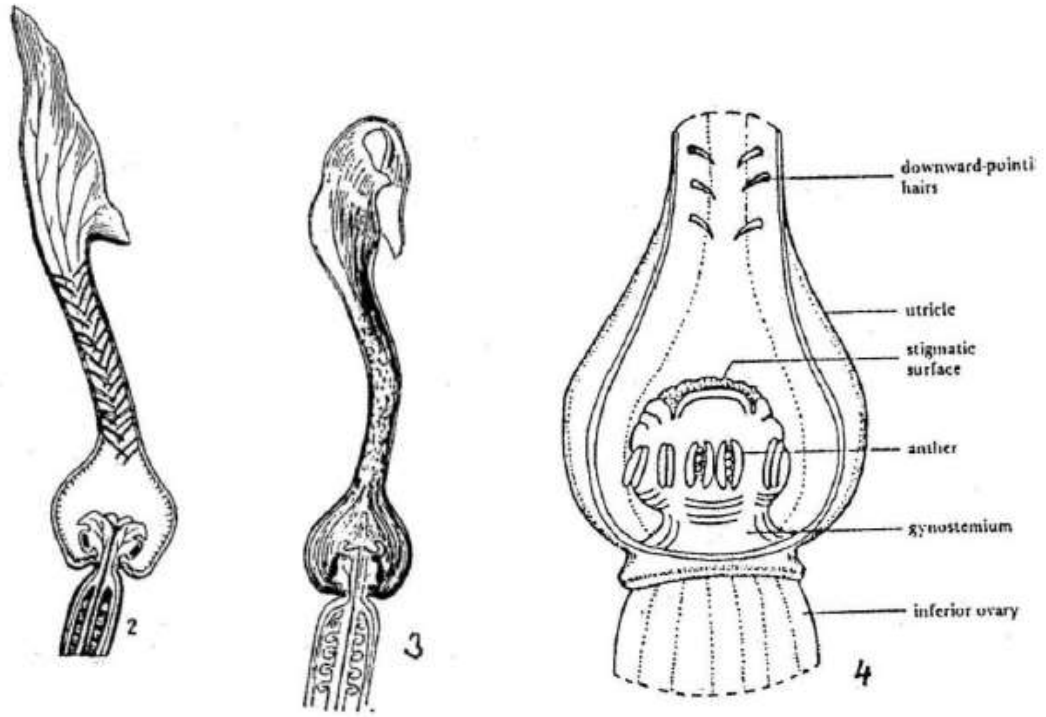
English summary:
How to prevent self-pollination
The easiest way to prevent self-pollinating is dioecy, when separate plant individuals bear exclusively only male or female flowers. In some plants, such as *Silene* sp., *Rumex acetosa* or cycads this is even contrieved by means of sexual chromosomes similarly to animals. Nevertheless, dioecy is rather rare (more often with trees and shrubs than with herbs). Other plants evolved genetic pollen incompatibility, when stigma recognizes pollen of relatives by specific proteins on pollen grain surface and the germination of such pollen grains is prevented. Similar mechanism is heterostyly, when two (distyly) or three (tristyly) different flower morphs involving length of styles and anthers as well as pollen size and stigmatic surface types occur. Another fairly common method of prevention of self-pollination is differentiation of maturation of pollen and stigmas in time (dichogamy). Protogyny (stigmas mature before the anthers) is prevalent for the evolutionary oldest Angiosperms while for the evolutionary youngest groups (e.g. *Asteraceae*) proterandry is more frequent. The disadvantage of dichogamy lies in gradual maturation of flowers on the plant, which often leads to self-pollination of flower by pollen from a different flower on the same plant.

Prvoblizný květ pryskyřníku (*Ranunculus*); v tomto stavu jsou již blizny nefunkční a rovněž vnější tyčinky jsou vypyleny; zato právě dozrávají vnitřní tyčinky (patrné zejména v dolní části květu)

Květ zvonku *Campanula persicifolia* ve vrcholném stadiu kvetení; čnělka se rozevírá ve 3 ramena schopná přijmout pyl, zatímco krátké tyčinky uvnitř květu jsou již dávno vypyleny a prašníky jsou odumřelé

Květy podražce *Aristolochia clematitis*

Květy kakostu (*Geranium*) jsou proterandrické; z prvního obrázku je patrné první dozrávání vnitřního kruhu tyčinek a z druhého fakt, že při rozevření pětiramenné blizny jsou již všechny prašníky opadány



Řez květem podražce *Aristolochia clematitis*: v dolní rozšířenině se nachází útvar gynostemium s bliznou na horním povrchu a prašníky po obvodu. Tuhé chlupy v květní trubce naznačují, že prašníky ještě nepukly (viz text)

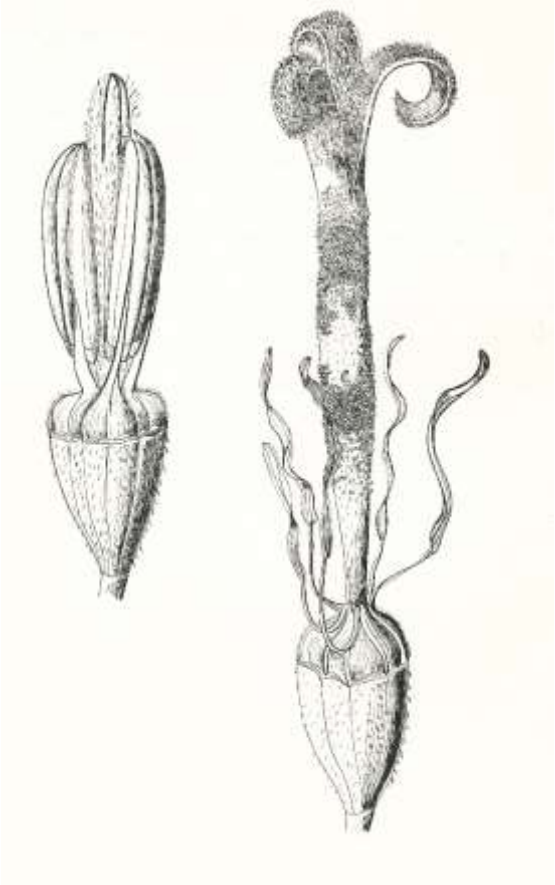
Opylovací „vychytávky“ aneb každý má svou metodu I

Pozdní samosprašnost (autogamie) aneb lepší alespoň nějaké semeno než žádné

Tento krátký příběh nás vrátí do kapitoly o proterandrii (prvosprašnosti), v níž jsme zmínili u zvonku (*Campanula*) část pylu, která se přilepí na čnělku, prorážející slepený kruh prašníků. Je-li vhodné počasí a dostatek opylovačů, pak je tento pyl odsouzen k zániku. Ale pokud květ není zavčasu opylen, začne pletivo blizny vysychat a ramena blizny se stáčejí obloukovitě dolů, až si mohou pod bliznou „dosáhnout“ pro onen jinak zbůhdarma přilepený pyl, a tak se samosprášit. Pokud k tomu nedochází příliš často, pravděpodobně se to výrazně neprojeví na dalších generacích, a opravdu platí ono v nadpisu zmíněné „lepší nějaké semeno než žádné“.

Tento jev je relativně běžný u rostlin zvonkovitých (*Campanulaceae*), hořcovitých (*Gentianaceae*) a hvězdnicovitých (*Asteraceae*), tj. skupiny, pro níž je velmi charakteristickým znakem ono čnělkové „beranidlo“.

English summary:
Delayed self-pollination
In some protandric groups, the style with the closed stigma grows through the anther tube, and a small amount of pollen sticks to the style. If the stigma is not pollinated by outcross pollen then the old drying-out stigma curls down and reaches for the pollen grains still sticked to the style. The seeds can then develop by self-pollination, which is always better than not developing any seeds at all.



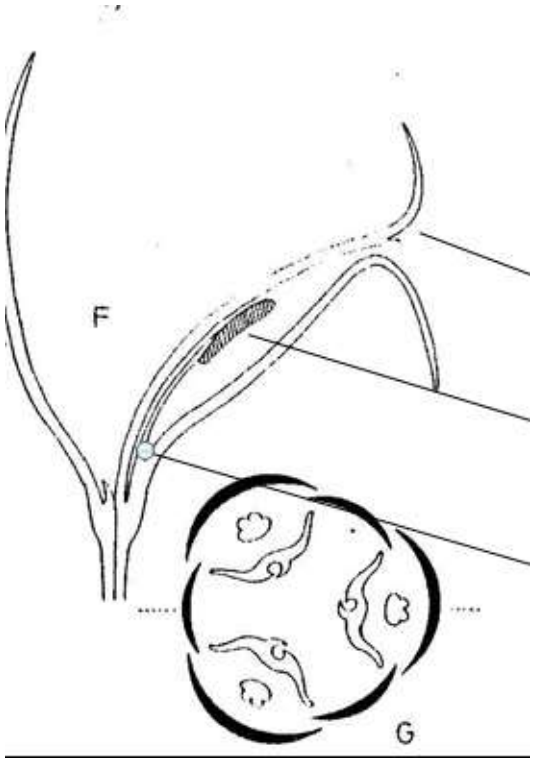
Nákres proterandrického květu zvonku (*Campanula*); patrné zbytky pylu na čnělce.

Plně rozkvetlý úbor pampelišky (*Taraxacum*); bliznová ramena vysychají a pomalu se stáčejí ke čnělce

Jak to dělá kosatec

Květy kosatce jsou bezesporu nádherné, a člověk by řekl, že musí opylovače lákat vším. Ale jak už jsme si řekli, opylovač potřebuje odměnu. A ta je chytře skrytá naspodu květu na vrcholu semeníku (semeník je spodní, takže vlastně vně květu). Kosatec má dva kruhy okvětních cípů: vnější obvykle velké, zatímco vnitřní jsou mnohem menší. Velmi nápadná je ale v květu trojramenná barevná čnělka, která vypadá jako třetí okvětí. Také jako lákadlo opylovačů působí. Protože je nektar skryt na její bázi, musí si opylovač sáhnout pod čnělku; a tam na něj „čeká“ velmi malá blizna, pod níž se musí protáhnout. Pokud má na sobě pyl, nahrne ho při pohybu dovnitř květu na receptivní část blizny. Teprve pod bliznou je krátká tyčinka, na jejíž pyl tedy opylovač dosáhne až později a nabere ho při vytahování sosáku z květu. A vzhledem k postavení receptivní části blizny na straně přitisklé ke spodu čnělky jej nemůže otřít o bliznu.

English summary:
The Iris way to cross-pollination
Irises prevent self-pollination in another way. Their nectaries are hidden at the bottom of the flower on the top of the ovary. The pollinator must reach for the nectar with its proboscis. If it carries the pollen, it transfers the pollen to the small stigma on the way down (the only receptive part of the structure). There is a short stamen under the style and the pollinator touches it while releasing its proboscis.



Řez květem kosatce *Iris pseudacorus*: patrná je blizna i krátká tyčinka pod čnělkou

Detail květu kosatce *Iris pseudacorus*. Šipkami označena velmi malá blizna a „schovaný“ prašník

Sklápěčka značky Salvia

Šalvěje (*Salvia*) mají v rámci čeledi hluchavkovitých morfologické zvláštnosti v květu. Zatímco většina rodů má tzv. dvoumocné tyčinky (dvě delší a dvě kratší), šalvěje mají tyčinky pouze dvě. Kromě toho ale jejich tyčinky mají vyvinut jenom jeden prašný váček, a místo druhého mají nášlapnou plošku. Obě tyto části jsou spojeny prodlouženým spojidlem nasazeným kloubově na vrchol nitky. Tyčinky jsou přitom výrazně kratší než blizna.

To je základní schéma pro přistávání opylovače. Ten přistává tak, že pokud má na zadečku či těle pyl, otře jej nejprve o blizny, která mu stojí „v cestě“. Poté dosedne na onu nášlapnou plošku, spojidlo se „zváhne“ a prašný váček, je-li již puklý, se vysype opylovači na chlupatý zadeček. Opylovač se mezitím „napojí“ nektarem na bázi květu a odlétá obtěžkán pylem za dalším květem.

Nejlépe tento proces můžeme pozorovat resp. simulovat na květu šalvěje luční (*Salvia pratensis*), jejíž květy jsou dostatečně velké. K demonstraci můžeme použít preparační jehlu nebo i jen propisku.

Jistě si položíme otázku, zda opylovač nepřeletí hned na vedlejší květ též rostliny a neprovede tedy samoopylení. Otázka je správná, ale květy na rostlině se vyvíjejí postupně od zdola nahoru a šalvěj je proterandrická, takže spodní (tj. starší) květy mají aktivní i bliznu, zatímco horní mají dozrálé jen prašníky. Šalvěj tak krásně využívá chování čmeláků a dalších blanokřídlých, kteří u svislého květenství přistávají vždy dole a navštěvují dále květy směrem nahoru a z vrcholu květenství pak odlétnou.

English summary:
The Salvia way to cross-pollination
The plants of the genus *Salvia* prevent self-pollination by a very special adaptation in their flowers. Their anthers have only one pollen sac, and the other one is transformed in a rather wide platform with a long connective. An approaching pollinator brushes first against the long style protruding out of the flower. The style collects the pollen, if the pollinator already carries any. After the pollinator lands, it steps on the wide platform and the anthers release the pollen over the hairy body of the pollinator before it leaves for another plant. Salvias usually have only a few open flowers at a time, and therefore the chance of allogamy is fairly high. All this phenomenon is best observed at the large flowers of *Salvia pratensis.*

Květenství šalvěje luční (*Salvia pratensis*)

a detail květu šalvěje luční

Opylovač si právě „zvrhnul“ prašníky na zadeček

Opylovací „vychytávky“ aneb každý má svou metodu II

Šest dnů květu panenské tolije

Tolije bahenní (*Parnassia palustris*) je pro nás už dnes vzácnou rostlinou vlhkých slatinných luk. Ale její nádherný samostatný bílý květ na konci lodyhy, rozkvétající na vrcholu léta, si zapamatujete okamžitě. Působí trochu tajemně jak už svým vzhledem, tak průběhem kvetení. Pět bělostných, nápadně žilkovaných korunních lístků se střídá s kruhem 5 tyčinek. Na korunních lístcích pak „leží“ složité žlázkovité struktury, která s největší pravděpodobností vznikly zesterilněním vnitřního kruhu tyčinek a jeho přeměnou na nektaria. Tolije je výrazně proterandrická, ale velmi specifickým způsobem. Každý den po rozkvětu dozrává a pukne jeden prašník, který se před puknutím postaví nad dosud nefunkční bliznu a pukne směrem ven, takže se opylovači, který navštíví květ, aby se nakrmil nektarem z nektarií, nabízí téměř „na talíři“. Navečer se vypylená tyčinka zkrucuje dolů a na její místo se ráno přemístí další nepuklý prašník. Teprve poté, co pukne všech pět prašníků a květ vlastně už nemá vlastního pylu, dozrává blizna. Nektaria fungují stále i po vypylení, takže hmyz je opět silně lákán a při té příležitosti předá cizí pyl blizně. Naskýtá se otázka, proč tak dlouho květ kvete: může to být přizpůsobení proměnlivému počasí, kdy každý den nemusí být pro opylovače „posvícení“. Květ je v porovnání s jinými značně robustní, aby tu dlouhou dobu své existence (v podstatě zadržování odkvětu) vydržel!

English summary:
Six days of flowering of the Grass-of-Parnassus
The proterandry of *Parnassia palustris* is rather unusual. The flower has exactly 5 stamens and every day a single stamen ripens and rises over the stigma so that the pollinator brushes against it while reaching for the nectar. After releasing the pollen, the stamen bends down again and the next day another anther follows the same fate. The stigma opens only after all of the anthers have wilted, i.e. on the sixth day, prepared for

the pollen from a different flower. Parnassia has almost always only one flower, therefore a perfect allogamy is secured.

Tolije *Parnassia palustris* v porostu

Detail květu tolije s patrnými žlázkami a nepuklým prašníkem nad ještě nereceptivní bliznou

Kručinky a janovce: jinakost v klanu bobovitých

Převážně žluté květy těchto bobovitých mají několik zvláštností. Na rozdíl od standardních zvyklostí bobovitých nemají tyčinky v systému velký a malý bratr (9 srostlých, jedna volná), ale mají jich všech 10 srostlých, navrch obloukovitě zkroucených v člunku, připravených k vymrštění. Člunek je při rozkvětu „spojen“ s křídly pomocí hrbolků, zapadajících do dutinek v křídlech. To se uplatňuje při opylení. Kručinka má květy proterandrické, prašníky pukají již v poupěti a vypylí se do koncové dutinky člunku. Těžší (a tedy správný) opylovač – čmelák, včela –„vykloubí“ při dosednutí na květ člunek z křídel, ten klesne a umožní vymrštění blizny, která může být opylena pylem na břišní části opylovače. Téměř současně se může na opylovače „vysypat“ pyl z dutinky člunku. Květ, který byl navštíven opylovačem, je patrný tím, že má dolů visící „vykloubený“ člunek. Ačkoliv převažuje cizosprašnost, zařízení není tak dokonalé, aby zcela eliminovalo možné samoopylení.
Obdobný mechanismus můžeme pozorovat ve velkých květech janovce metlatého (*Cytisus scoparius*). Tam se ale při dosednutí opylovače na květ tyčinky zkroucené v člunku vymršťují a rovnou „posypou“ opylovače.

English summary:
The pecularities of the Fabaceae – the case of Dyer's Broom
The plants of Legume family has symmetrical flowers consisting of five petals, the upper banner, two adjacent wings and the lower apex called keel made of the two remaining petals. The flowers of Dyer's Broom have the wings with two sockets. The keel with the stamens and the pistil fitted in it. The pollinator lands on the flower to reach the nectar. If it is heavy enough, it dislocates the keel, which subsequently simply hangs down from the flower. Other pollinators coming later to the flower can recognize that the flower has already been pollinated and therefore the nectar is missing.

Květ bobovitých na příkladu květu hrachoru: 5 korunních lístků, horní velká pavéza, pod ní dvě postranní křídla a v nich poloskryt člunek, vzniklý srůstem zbylých dvou korunních lístků

Kručinka *Genista tinctoria* na počátku rozkvětu: člunek je „skryt“ v křídlech

Kručinka *Genista tinctoria* po opylení: člunek je „vyklouben“

Květ janovce *Cytisus scoparius* s „vystřelenými“ tyčinkami

Vážení opylovačů aneb šklebivé květy

Tato adaptace se vyvinula u části rodů jitrocelovitých rostlin (*Plantaginaceae*; dříve součást krtičníkovitých). Nektaria jsou uložena v protažené (lnice – *Linaria*) nebo vakovité (hledík – *Antirrhinum*) ostruze, a dolní pysk symetrického květu je nafouklý a zcela květ uzavírá. Úspěšného opylení je schopna jenom „těžká váha“ s dlouhým sosákem, jaký má čmelák; ten ostruhu zváhne a květ si otevře. Naproti tomu lehcí opylovači, zejména z řad dvoukřídlých, na nektar nedosáhnou, protože pravděpodobnost úspěšného opylení je u nich velmi malá.

English summary:
The heavier pollinator takes it all
This adaptation developed in plants of the Snapdragon genus (family *Plantaginaceae*) plants with symmetrical flowers (*Linaria, Cymbalaria, Antirrhinum*). The lower petals form a bulging “lip” and close the flower. The flower can be opened only by pollinators that are heavy enough to lower the lip. They also need to possess a very long proboscis to reach the nectar located deep in the nectar spur (and touch the stigma and anthers meanwhile). The flower during the pollination process becomes “gaping”.

Šklebivý květ hledíku *Antirrhinum majus*

Podobně šklebivý je i miniaturní květ zvěšince - *Cymbalaria muralis*

Královny větru

Královnami větru jsou (minimálně mezi bylinami) bezesporu trávy (*Poaceae*) a ostřice (*Cyperaceae*); nepoznáme je často do druhu, ale přitom dominují téměř každému bylinnému biotopu. Trávy tomu, že se jejich „sex“ odehrává pomocí větru, speciálně přizpůsobily svoje květy. Nemají žádné pořádné květní obaly (kalich, korunu, okvětí),

mají své přeměněné plevy, pluchy, plušky, plenky a jejich zvětšený květ se všemi těmito orgány je jistě noční můrou gymnazistů před maturitou z biologie.

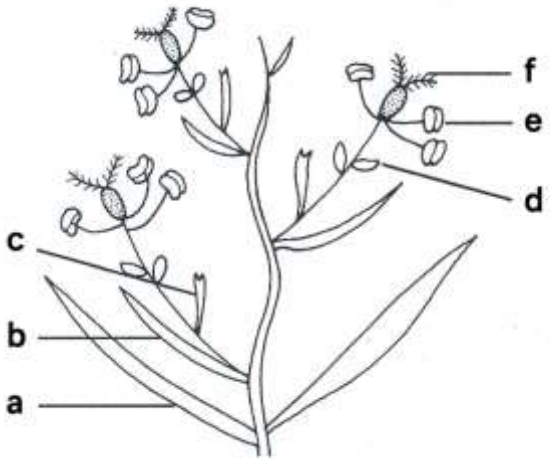
Ale co je hlavní: musí za květu usnadnit větru co nejlepší přístup ke svým tyčinkám a pestíkům. Proto
(1) mají jako všechny větrosprašné rostliny tyčinky na dlouhých nitkách vyčnívajících z květů, u trav jsou dokonce prašníky připojeny k nitce uprostřed, nikoli na bázi a proto se neustále pohybují ve větru; naši obrozenci pro ně vymysleli krásný název „vrtivé prašníky“.
(2) Jejich pylová zrna jsou zcela hladká, aby se větrem pohybovala co nejlépe a neulpívala na jiných površích.
(3) A blizny, příjemci pylu, které jsou v květu trav dvě, jsou rozestálé, pérovité, s velmi členitým povrchem, aby byla pravděpodobnost zachycení pylu co největší.

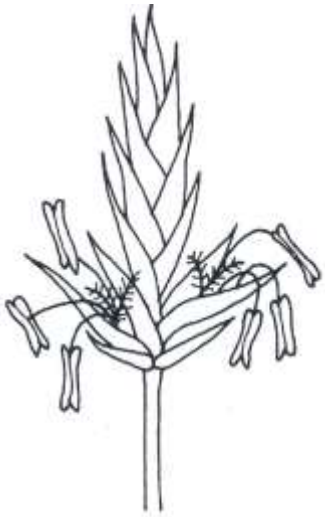
Přesto musí rostliny počítat s tím, že vítr je nevyzpytatelný opylovač, mnohem méně spolehlivý než hmyz či jiní živočichové, a proto vytvářejí pylu nadbytek a na bliznách přistane jen zlomek pylu. Zato nám přebytečný pyl způsobuje nepříjemné alergické reakce a mnozí z nás se dnes téměř bojí vstoupit do rozkvetlé louky. Jakkoli možná nic hezčího než louku člověk v historii nevytvořil…

Trávy kvetou jen krátký čas, ale v něm nastane malý zázrak, kterého si méně pozorný poutník ani nevšimne. Mohou za to většinou mikroskopické útvary v květu zvané „plenky“, které v pravý čas dozrávání prašníků i blizen „otevřou“ květ, nechají rozestoupit ony orgány zvané pluchy a plušky a mezi nimi utvoří prostor pro tyčinky a blizny. A za den za dva je po všem, květy se uzavřou a dál máme v louce, než ji pokosíme, jen řadu nepříliš vzhledných lat či klasů trav, v nichž „aby se čert vyznal“!

Ostřice (*Carex*) jsou našimi nejbohatšími zástupci travám příbuzné čeledi šáchorovitých rostlin, vyskytuje se jich u nás přes 80 druhů. Mají vždy jednopohlavné květy, ale obvykle samčí i samičí na jedné rostlině. Ale květy podle pohlaví mají buď různé klásky (pak se jim říká ostřice různoklasé) nebo jsou v každém klásku nahromaděné květy obojího pohlaví (pak jde o ostřice stejnoklasé). Ale když kvetou, napřed vždy samčí květy, posléze květy samičí, vypadají jejich květy téměř stejně, a jen odborník je pozná podle vzrůstu; zato podle plodů, zvaných mošničky, to není složité. Jejich pyl ale není tak agresivní, a tak se nedostanou do předpovědi počasí…

English summary:
The Queens of the Wind (Grasses and Sedges)
Anemogamic plants possess a very specific adaptation of their floral parts for dispersing pollen by wind. Their anthers usually protrude far from the flowering parts on very long filaments, and the styles are showy, feathery, divided in multiple appendages in order to capture as many pollen grains as possible. Grasses (*Poaceae*) and sedges (genus *Carex*) are among the dominant anemophilous plants. Grasses in meadow undergo a rapid change during blooming, one day virtually all individuals open their flowers and release pollen and a day or two later they close and become “dull” again.





Nákres klásku trávy s jednotlivými částmi: pod kláskem z různého počtu květů jsou vždy 2 plevy (a), vlastní květ se skládá z pluchy (b), plušky (c), dvou plenek (d), tří tyčinek (e) a pestíku s pérovitou dvouklanou bliznou (f) /orig. A. Skoumalová. Klíč ke květeně ČR, převzato se svolením/

Nákres rozkvétajícího vícekvětého klásku /orig. A. Skoumalová, Klíč ke květeně ČR, převzato se svolením/

Detail květů válečky prapořité (*Brachypodium pinnatum*) s nápadnými pérovitými bliznami

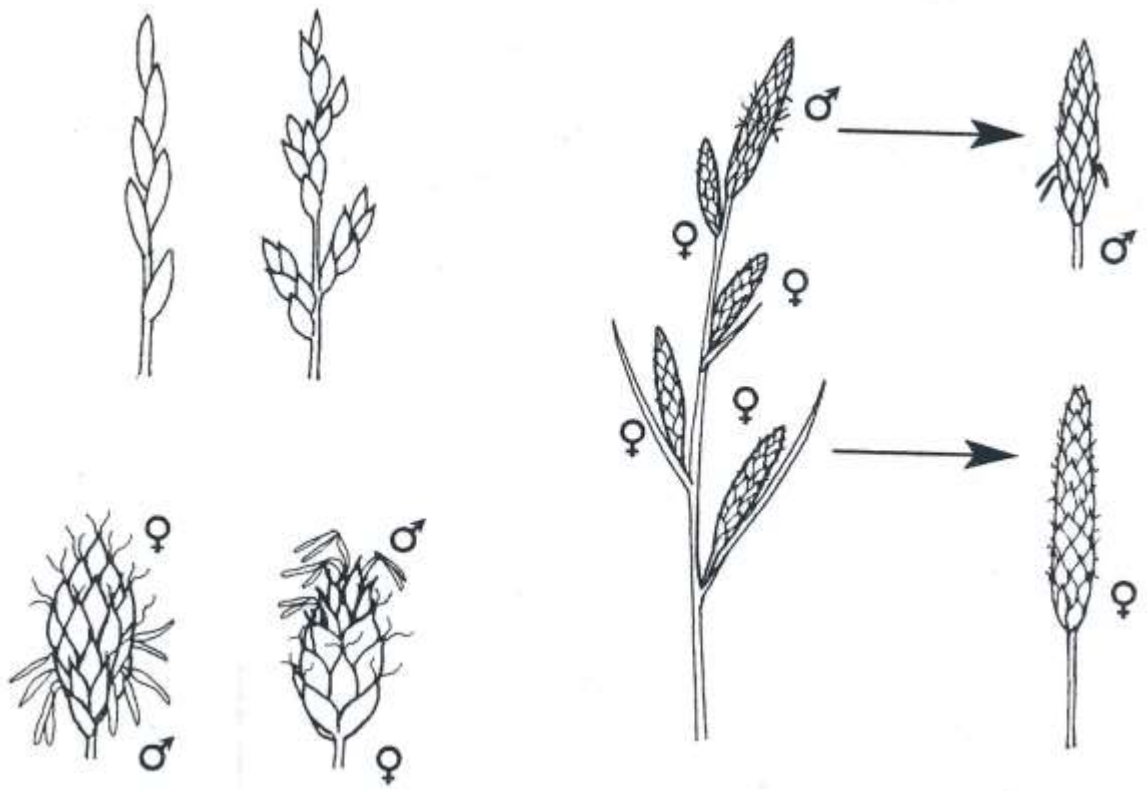
Kvetoucí ovsík vyvýšený (*Arrhenatherum elatius*)

Vlevo pro srovnání nekvetoucí (odkvetlý) ovsík vyvýšený

Vpravo kvetoucí sveřep bezbranný (*Bromus inermis*) má nejkrásněji barevné vrtivé prašníky

Naopak nejdelší nitky má první jarní luční tráva tomka vonná (*Anthoxanthum odoratum)*

Králem mezi travami je samozřejmě kavyl péřitý (*Stipa pennata*) s pérovitými osinami



Nákres květenství stejnoklasých a různoklasých ostřic (*Carex*): vlevo stejnoklasé ostřice, klásek obsahuje samčí i samičí květy; vpravo různoklasá ostřice, horní klásek samčí, dolní samičí

Kvetoucí ostřice chabá (*Carex flacca*)

Příklad stejnoklasé ostřice: ostřice časná (*Carex praecox*) rostoucí v suchých trávnících

Příklad různoklasé ostřice: luční druh ostřice bledavá (*Carex pallescens*)

Hmyz nebo vítr?

Krvavce: jeden hot, druhý čehý; Jitrocele: chytré horákyně

Hlavní způsoby opylování rostlin mírného pásu – entomogamie (hmyzosprašnost) a anemogamie, jsou obvykle charakteristické pro celou rostlinnou čeleď nebo alespoň rod. Je jen málo výjimek a jednou z nich jsou naše dva běžné druhy rodu krvavec (*Sanguisorba*) z čeledi růžovitých (*Rosaceae*). Můžeme si na nich demonstrovat i některé charakteristické znaky pro tyto odlišné způsoby opylení.

Krvavec toten (*Sanguisorba officinalis*) je nápadnou letní rostlinou vlhčích luk, dominantou druhých sečí, tzv. otav. Jeho strboulovité květenství je tvořeno větším počtem drobných čtyřčetných květů s kalichem tmavě karmínové barvy (koruna chybí), uvnitř se 4 stejně zbarvenými tyčinkami a pestíkem, který je na bázi obklopen kruhovitým nektariem. Květy opyluje hmyz; a protože vydávají specifický „odér“ není divu, že jsou to zejména masařky a bzučivky (patří mezi dvoukřídlé).

Krvavec menší (*Sanguisorba minor*) je rostlina sušších strání a skal, mnohem méně nápadná. Její strbouly jsou zelenavé a mimo plné kvetení přehlédnutelné. Květy jsou rovněž se 4 cípy zelenavého kalichu (koruna též chybí), ale v rámci strboulu najdeme 3 typy květů: naspodu květy samčí, z nichž vyčnívá na dlouhých nitkách větší počet tyčinek, nahoře květy samičí, s červenavými až karmínovými bliznami; uprostřed je pak obvykle pás květů oboupohlavných. Květy jsou proterandrické, prašníky dozrávají dříve

než blizny; z toho důvodu se horní samičí květy vyvíjejí později. Krvavec menší má dva typické znaky větrosprašných rostlin (květů): dlouhé do větru vyčnívající tyčinky a jakoukoliv absenci nektarií. Je to jeden z mála případů větrosprašných rostlin v rámci velké čeledi růžovitých!

Ještě větší „zmatek“ najdeme u jitrocelů. V principu jsou to rostliny větrosprašné, ale dva z našich druhů, jitrocel prostřední (*Plantago media*) a jitrocel kopinatý (*P. lanceolata*) se opylují obojím způsobem. Jitrocel prostřední má růžové nitky tyčinek (jako jediný druh), ale pylová zrna uzpůsobená i k přenosu větrem. I výrazné bílé prašníky jitrocele kopinatého působí jako lákadlo. Takže za slunného počasí na nich můžeme pozorovat hmyz (převážně pestřenky), a jinak to jistí vítr.

English summary:
Insects, or wind?
Most families or genera of angiosperms are quite uniform regarding their mode of pollination. An interesting anomaly is the two local species of Burnets (*Sanguisorba*). The Great Burnet (*S. officinalis*) is entomophilous (it attracts meat flies and blow flies) and all flowers in its heads are the same. On the other hand, the Little Burnet (*Sanguisorba minor*) has most of its flowers in the inflorescence unisexual, the lower ones are male, the upper female and between them is a portion of flowers hermaphroditic. First flower the male flowers in the lower part , then the hermaphroditic ones and then the female flowers at the top. Thus the head behaves as effectively protandric. Little Burnet has typical features of a wind-pollinated plant: the anthers protruding out of the flower from long filaments, and the absence of nectaries. Even more curious is the Hoary Plantain (*Plantago media*) which is the only species with colourful stamen filaments. It is pollinated by insects during the sunny weather, otherwise the wind backs it up.

Krvavec *Sanguisorba officinalis* na louce

Detail strboulu *Sanguisorba officinalis*

Krvavec lékařský opylovaný masařkou

Krvavec menší (*Sanguisorba minor*): květenství

Krvavec menší: detail květenství s rozkvétajícími i samičími květy

Jitrocel *Plantago media*: detail květenství

Jitrocel *Plantago lanceolata*: detail květenství

Víme, co je to biologický květ?

V evoluci se vyvinulo mnoho strategií, jak lákat opylovače. Pozorujeme-li na jaře otevřený květ koniklece a jeho včelí návštěvníky, a podobně stojíme-li pod rozkvetlou bzučící třešní, je nám vše jasné: velký květ, mnoho nektaru, nápadné barvy. V některých skupinách rostlin se ale vytváří nahloučený soubor květů, který vypadá jako velký květ, a většina nebotaniků ho také květem nazve; jakkoli je to vlastně květenství malých kvítků, často s různými úkoly. Botanika a vegetační ekologie, vlastně terénní biologie vůbec, si pro takové květenství vytvořila název zmíněný v nadpisu. Biologický květ je seskupení dílčích květů, kde opylovač při pohybu mezi nimi nemusí letět.

Podívejme se na několik příkladů: jistě nejnápadnější příkladem jsou úbory hvězdnicovitých rostlin (*Asteraceae*), zejména tam, kde jsou květy rozděleny na jinak zbarvený vnější paprsek a středový terč. Příkladem budiž sedmikráska: bílé obvodové květy paprsku mají za úkol hlavně lákat, a neobsahují žádné pohlavní orgány. Zatímco trubkovité květy terče obsahují vše, co mají, tyčinky i pestík (o tom, jak podobně drobné květy zabraňují samosprášení, jsme již mluvili v kapitole o proterandrii). Někdy lákají obvodové květy jen svou velikostí, nikoli odlišnou barvou. Tady mohou být příkladem chrpy: všechny květy jsou trubkovité, ale obvodové jsou větší a sterilní. Biologické květy úborů přitahují velmi různorodé opylovače, od drobných dvoukřídlých a brouků (zejména u drobných květů typu sedmikrásek či kopretin) po motýly a čmeláky u dlouhých trubkovitých květů bodláků, pcháčů či chrp. Ti jsou často nektarem, který sají z báze květů, téměř „opilí“ a nereagují třeba ani na dotyk.

Miříkovité (*Apiaceae*) se svými složenými okolíky jsou obdobné, jen odlišná délka mezi květy není tak nápadná. Asymetrické okrajové květy složeného okolíku nejsou vzácnosti, a u některých druhů jsou tyto květy nejen asymetrické se zveličelými vnějšími korunními lístky, ale i sterilní. Příkladem může být nápadná teplomilná jednoletka paprska velkokvětá (*Orlaya grandiflora*), kterou najdeme na jaře v kvantech na Pálavských vrších, kde je její severní hranice rozšíření. A všimli jste si někdy černého květu uprostřed okolíku obyčejné mrkve (*Daucus carota)*? Je sterilní a funguje jako naváděč opylovačů.

Klasickým příkladem do třetice jsou štětkovité (*Dipsacaceae*), které mají dokonce pod svými květenstvími obdobný listenový útvar zvaný zákrov. Na rozdíl od hvězdnicovitých mají ale tyčinky dost nápadně vyčnívající z květu, což je u hmyzosprašných rostlin neobvyklé.

Výhod „biologických“ květů využívají i další skupiny, které mají vrcholičnatá stažená květenství. Podívejme se například na květenství našich bezů (*Sambucus*): ty mají ale všechny drobné květy stejné. Jiné keře mají i sterilní zveličelé okrajové květy; příkladem mohou být některé kaliny (*Viburnum*), příbuzné štětkovitým, či pěstované hortenzie (*Hydrangea*).

Zvláštními biologickými květy se vyznačují některé dřínovité (*Cornaceae*). Příkladem může být pěstovaný keř *Cornus florida* nebo bylinný severský dřín *Cornus suecica*. Zde jsou nápadné čtyřčetné „květy“ tvořeny vlastně zveličelými listeny, a vnitřek tvoří drobné skutečné pravidelné květy, které by jinak opylovači asi minuli bez povšimnutí.

English summary:
What do you know about a compound flower?
Let´s define it: it is an inflorescence, usually flat or hemispherical, formed by many small flowers (florets) grouped so that the pollinators perceive it as a single flower. The outer flowers are usually sterile or unisexual and intended to attract the pollinators, while the inner flowers are usually fully functioning. The expression – compound flowers – is used for compact inflorescences: the calathids, sometimes referred as capitulums of *Asteraceae*, condensed composite umbels for *Apiaceae* or the heads of *Dipsacaceae.* Even some shrubs have them e.g. guelder-rose (*Viburnum opulus*) or commonly planted hortensias (*Hydrangea*). There are even more elaborate compound flowers, where "petals" are formed by large whitish bracts while the real flowers are tiny, as e.g. in flowering dogwood (*Cornus florida*) or in North European herbaceous cornel *Cornus suecica*. Obviously, the existence of compound flower is beneficial only for insect - pollinated plants. Another important feature for pollinators is that they do not have to fly between the individual florets.

Sedmikráska *Bellis perennis*: typický příklad úboru členěného v paprsek s bílými jazykovitými sterilními květy a terč se žlutými oboupohlavnými trubkovitými květy

Chrpa *Centaurea triumfetii* má všechny květy trubkovité a stejně barevné, ale vnější větší jsou sterilní a slouží v biologickém květu jenom k lákání

Paprska velkokvětá (*Orlaya grandiflora*) s paprskujícími sterilními okrajovými květy

Mrkev *Daucus carota*, okolík s černými květem uprostřed

Strboul štětkovité rostliny čertkus luční *Succisa pratensis*

Chrastavec *Knautia arvensis* s opylovačem

Biologický „květ“ kaliny obecné *Viburnum opulus*

Biologický květ bezu chebdí (*Sambucus ebulus*) s opylovačem

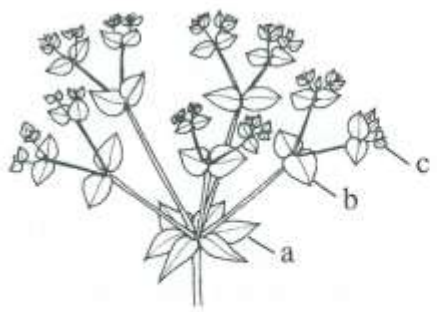
Kvetoucí dřín *Cornus florida* s „květem“ tvořeným 4 zveličelými listeny a malým květenstvím uprostřed

„Dvojnásobný“ biologický květ řebříčku *Achillea millefolium*: malé chudokvěté úborky typu sedmikrásky dávají dohromady velké květenství

Pryšec: jak vstoupit podruhé do stejné řeky

Pryšce (*Euphorbia)* jsou na první pohled nápadné a zarážející rostliny. Mléčí lepkavou tekutinou, „kvetou“ žlutozeleně a přesto je navštěvují opylovači. Jsou hlavním rodem obrovské čeledi *Euphorbiaceae*, která je v současnosti větrosprašná - příkladem je náš druhý rod bažanka (*Mercurialis*) s nenápadnými jednopohlavnými květy. Ale rod pryšec je prokazatelně vývojově nejmladší, a „pokusil“ se o návrat k hmyzosprašnosti zvláštní cestou.
Vytvořil nenápadné květu podobné květenství zvané cyathium (ani český název nemá), které je složité rozklíčovat. Řeknu-li Vám, že cyathium se skládá z 5 vijanů samčích květů a jediného květu samičího, budete si ťukat na čelo. Ale je to tak, byť v současnosti u našich pryšců obvykle zbyla z každého vijanu jediná tyčinka jako nahý samčí květ. Její nitka je ale přerušená, článkovaná, a to žádná nitka krytosemenných nedělá. Vysvětlení je nabíledni: horní část je nitka a dolní květní stopka. Uprostřed cyathia se pak opravdu vyvíjí jediný samičí, rovněž nahý květ, vlastně semeník s trojklannou čnělkou a bliznou, který při rozkvětu „vykoukne“ z „květu“. A proč nám to připomíná květ? Protože celá tato struktura je obkroužena oválnými nebo dvourohými útvary, zvanými žlázky, a právem: tyto žlázky, obvykle lesklé a „vlhké“, fungují jako nektaria. Jsou to přeměněné listeny na bázi bývalých vijanů samčích květů. A ještě, aby nebylo zvláštností dost, žlázky jsou obvykle jen 4. Pátá zanikla, aby bylo v „květu“ místo, kudy se vykloní stopkatý samičí květ s bliznou do prostoru. A teď se teprve divme: cesta do stejné řeky je opravdu klikatá, ale nakonec se to celé chová jako obyčejný samostatný hmyzosprašný květ.

English summary:
Spurges (*Euphorbia*): how to become an evolutionary new insect-pollinated plant
Euphorbiaceae are one of the biggest angiosperm families, they harbour more than 7000 species. They are mostly wind-pollinated, only the largest genus Euphorbia, presumably the evolutionary youngest, set out on a fairly complicated way to “the return to the insects”. Its “large flowers”, called cyathium are formed by simplification of several male inflorescences (only one stamen left in every flower) and their combination with a single female flower. Insects visit cyathia, because this object is surrounded by the so called nectar glands, which were originally bracts under the inflorescences. These “nectar glands” produce nectar in large quantities, so that the flowers, although not colourful, are sufficiently pollinated by insects.



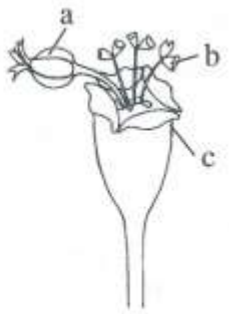


Schéma květenství pryšce (1): A – přeslen listenů po lichookolíkem; b- zákrovní listeny pod vidlanem; c – cyathium; (2) schéma vlastního cyathia: a – samičí květ; b – samčí květy tvořené jednou tyčinkou; c – žlázky

Pryšec lesklý (*Euphorbia lucida*), detail květenství s poloměsíčitými žlázkami

Pryšec chvojka (*Euphorbia* cyparissias), náš nejobyčejnější druh

Nejčastějším polním plevelem z pryšců je pryšec kolovratec (*Euphorbia helioscopia*)

Ale polních plevelů je více druhů: na obrázku můžete nalést 3 dobře rozeznatelná druhy v zorném poli objektiv: nahoře pryšec plocholistý (*Euphorbia platyphyllos*), dole vlevo p. srpovitý (*E. falcata*) a vpravo p. drobný (*E. exigua*)

Suchomilný subtropický a často pěstovaný pryšec *Euphorbia millii* má květenství dokonce červeně zbarvené

Větrosprašná bažanka vytrvalá (*Mercurialis* perennis) kvete zcela normálními malými květy, ale zato je striktně dvoudomá; na obrázku je samčí jedinec s viditelnými tyčinkami

Jak vyrobit semeno bez tatínka: úchylnost zvaná apomixie I

Už jsme o tom hovořili v jednom z úvodních panelů, tento způsob „výroby“ semene se děje zcela bez účasti pylu, tj. samčích pohlavních buněk. Přesto je v mírném až arktickém pásu dosti rozšířen a „provozují“ jej mnohé běžné rostliny, namátkou pampelišky, ostružiníky nebo jestřábníky, krásně kvetoucí rostliny, u nichž by nás toto ani nenapadlo. Odborně se jmenuje tento způsob rozmnožování **apomixie.** Rostliny tímto vynálezem dokázaly zkombinovat výhody nepohlavního (vegetativního) množení s výhodami semen.

Na začátek si zopakujme základy opylení a oplození běžné sexuálně se množící rostliny

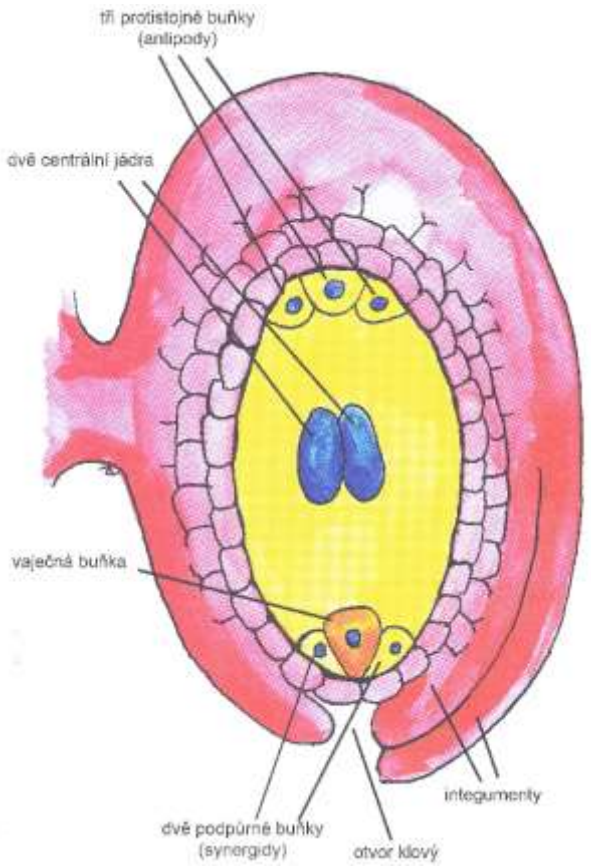
- Ve vajíčku se vytvoří meiózou (redukčním dělením buněk) *haploidní* (mající pouze jednu ze dvou sad chromosomů) zralý zárodečný vak, který obsahuje 8 jader v čele s buňkou vaječnou (viz obrázek).
- Pylová láčka obsahuje dvě spermatická jádra, z nichž jedno splyne s buňkou vaječnou v *diploidní zygotu* (má dvě sady chromosomů – od matky i od otce), která se vyvine v embryo (zárodek), druhá spermatická buňka splyne se dvěma jádry zárodečného vaku a vytvoří živné pletivo – *endosperm.*
- Toto tzv. dvojité oplození je výsadou krytosemenných rostlin; pomineme-li ale tvorbu endospermu, pak ono první oplození je zcela obdobné oplození u živočichů včetně člověka.

Apomixie vychází z obdobného základního schématu, ale občas některý proces zkrátí nebo pozmění. Podívejme se na příklady dvou základních „výmyslů“.

- U **diplosporie** vzniká obdobný zárodečný vak, ale předtím u něj nedojde k redukčnímu dělení, takže je *diploidní.* Zygota tedy vznikne z diploidní vaječné buňky a z ní embryo bez oplození. Živné pletivo vznikne jaksi „spontánně“, opět bez splynutí s buňkou pylové láčky. Pyl je v tomto případě vlastně „nadbytečný“.
    - Příkladem tohoto typu jsou známé rostliny čeledi *Asteraceae* – jestřábník (*Hieracium*) nebo pampeliška (*Taraxacum*); diplosporie funguje u těchto rostlin téměř výlučně, rostliny se obvykle nemohou vrátit k normálnímu způsobu sexuální tvorby semen.

- Druhým typem je tzv. **aposporie**, související s drobným „podvodem“. Vytváří se redukčním dělením *haploidní* zárodečný vak; po čase ale vznikne z pletiva vajíčka další, neredukovaný, *diploidní* zárodečný vak, jakýsi podvodník, který buď „správný“ zárodečný vak zcela vytlačí, nebo oba vaky koexistují a jejich soužití „rozhodne“ až pylová láčka prorůstající čnělkou, která indukuje to, že se podvodný diploidní vak začne vyvíjet v embryo, podobně jako u diplosporie. Někdy dokonce pylová láčka doroste až do tohoto vaku a dá vzniknout živnému pletivu, endospermu (v tom případě *triploidnímu*), ale nikdy se nepodílí na vzniku zygoty (takže samčí genetický materiál se podílí jen na tvorbě živného, v podstatě dočasného pletiva). Pyl je zde tedy často (nikoli vždy) užitečným „startérem“ a rostliny ho potřebují, aniž využijí samčí genetické výbavy.
    - Takto to funguje například u trav lipnic (*Poa*), mochen (*Potentilla*), pryskyřníku zlatožlutého (*Ranunculus auricomus)* nebo chlupáčků (*Pilosella*). Protože se zde vytváří i *haploidní* zárodečný vak, nezřídka se mohou rostliny „přepnout“ do normálního sexuálního modu, a mnohé tyto rostliny provozují apomixii pouze částečnou.

English summary:
Produce the seeds without pollination I.
Scientists call this process apomixis. It is based on developing the seeds from the cells in the maternal ovule only. The pollen is either not necessary at all, or it has just an inductive role. In such cases, the pollen grain germinates into the pollen tube, and it actually initiates the process of apomixis, but does not reach the ovule. A reversion to sexual reproduction is relatively possible. Apomixis triggered by pollen is more frequent and occurs among *Poaceae*, *Ranunculaceae* or *Rosaceae*. In cases, when the pollen is unnecessary, the main “knack” is that the meiosis does not occur in the ovule and the diploid ovule develops into the embryo. The endosperm is then created spontaneously from the diploid cells. This mode of apomixis is more frequent only among some groups of *Asteraceae* (mainly *Hieracium* and *Taraxacum*) and reversion back to sexual reproduction is hard to undertake.



Schematický nákres zralého zárodečného vaku krytosemenných rostlin (Orig. A. Vosolsobě, převzato z publikace Balážová at el. Rozmnožování z pohledu evoluce, Academia Praha, se svolením autorky)

Pampelišky (*Taraxacum)* jsou asi našimi nejznámějšími apomikty: je jich u nás přes 200 druhů

Pampeliška pozdní (*Taraxacum serotinum)* je naopak jedním ze 2 našich sexuálních druhů; zasahuje vzácně na jižní Moravu ze Středozemí

Jestřábník je dalším typickým apomiktním rodem; na rozdíl od pampelišek se botanik naučí rozeznávat alespoň „kolektivní druhy“. Na fotografii je jeden z nejběžnějších jestřábník zední (*Hieracium murorum*)

Mochna přímá (*Potentilla recta*) patří k apomiktním mochnám, u nichž je klíčící pyl podmínkou k apomixii (jde o tzv. pseudogamii); mochny se často „vracejí“ k normálnímu sexuálnímu rozmnožování

Pryskyřník zlatožlutý (*Ranunculus auricomus*) je jediná apomiktní skupina v pryskyřníkovitých. To, že nepotřebuje opylovače, dokazuje různě znetvořenými květy s chybějícími korunními lístky

Jak vyrobit semeno bez tatínka: úchylnost zvaná apomixie II

Vysvětleme si, proč je apomixie, tento zdánlivě komplikovaný způsob rozmnožování, výhodný, zejména v našich podmínkách:

- Apomixie kombinuje výhody nepohlavního rozmnožování s výhodami šíření semeny a plody, které se dostanou dál než různé výhonky.
- Nepotřebují opylovače: to je výhodné jak při dočasném zhoršení klimatu, tak i z dlouhodobého hlediska, kdy opylovači se mohli z území dlouhodobě stáhnout

kvůli nepříznivým klimatickým podmínkám (např. doby ledové), což rostliny jako přisedlé organismy nemohou a mají jen dvě možnosti: zahynout nebo se tímto způsobem přizpůsobit. Proto také apomiktické zástupce některých význačných skupin (např. jestřábníky) najdeme nad horní hranicí lesa.

- Apomixie je geneticky výhodnější než samosprášení (samoopylení); nedochází totiž u nich k redukčnímu dělení, při němž se rozbijí výhodné kombinace genů; rostliny jsou tak jednotné v genotypu, který se na daném místě ukázal jako výhodný (to ale snižuje jejich šance při kolonizaci nových lokalit). Autogamické rostliny se více vystavují nebezpečí výskytu škodlivých až letálních genetických kombinací.
- Apomixie je výhodná u hybridogenních taxonů: protože nemusí podstupovat redukční dělení (meiosu), nemůže tak dojít k jinak u hybridů častým poruchám párovaní chromosomů při meiose.

Většina apomiktních skupin si zachovává schopnost pohlavního rozmnožování: téměř u všech apomiktických rodů jsou „normální“, sexuálně se množící druhy (obvykle na jihu, v Evropě ve Středozemí), z nichž se vyvinuli apomikti; ve střední Evropě mohou sexuálové i apomikti koexistovat, severněji se pak vyskytují už jen apomikty. Jediným rodem, kde není v současnosti sexuální rozmnožování známo, je kontryhel (*Alchemilla*) z růžovitých.

Semeno bez tatínka „umí“ na světě vyrobit 440 rodů ze 40 čeledí napříč celým vývojovým stromem. U nás jsou to zejména rody z čeledí růžovitých (*Asteraceae*) a hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Není tedy pochyb, že je to úspěšná strategie umožňující překlenout i dlouhá nepříznivá klimatická období.

U apomiktních rostlin by bylo možné s nadsázkou každou linii pocházející z jedné mateřské rostliny považovat za samostatný druh sestávající se ze zcela uniformních jedinců. Ale rostliny mají cesty, jak tuto uniformitu narušit, např. mutace či vegetativní kombinace (např. hřížení u ostružiníků). A hlavním činitelem, byť opravdu občasným, ale genetický významným, je vzácný „mimomanželský“ sex, návrat k sexuálnímu rozmnožování ať už v rámci jednoho druhu, anebo v rámci hybridizace. Tyto excesy jsou ale pro tyto rostliny velmi významné.

Ještě poznámka mimo rostliny: tento jev se vyskytuje i u nám dobře známé skupiny živočichů, a sice u ryb. Ale to je již jiná pohádka.

English summary:
Produce the seeds without pollination II.
Apomixis combines the advantages of both sexual and asexual reproduction. The plants gain ability to produce offspring predictably and effectively while maintaining the advantage of sexual reprodcution, i.e. the ability of seeds to spread further than the spread of tillers produced asexually. At the same time, the plants do not need any pollinators, therefore bad weather cannot complicate the apomictic seed production. Plants can also save resources needed for generating pollinator rewards.
From the genetical viewpoint, apomixis is superior to self-pollination, because of maintaining the successful gene combinations and avoiding inbreeding. On top of that, most apomictic species can “switch” into a sexual mode. Apomixis was developed in plants most likely in the glacial or interglacial times and it occurs widely, from the temperate to the subpolar climatic regions.

About 440 genera from 40 families show this ability, it is for example dandelion (*Taraxacum*), hawkweed (*Hieracium*), blackberry (*Rubus*), mountain-ash (*Sorbus*), ladies-mantle (*Alchemilla*) and goldilocks buttercups (*Ranunculus auricomus* agg.)

Apomixie funguje i u dřevin; nejznámější jsou ostružiníky (*Rubus*), jichž je u nás přes 150 druhů – proto ostružiny chutnají různě. Ale podobně jako u pampelišek máme i sexuální druhy, jakým je např. maliník (R*ubus idaeus*)

Nejznámějším apomiktem mezi jeřáby je náš krkonošský endemit jeřáb krkonošský (*Sorbus sudetica*)

Kontryhel (*Alchemilla*) je jediným rodem, u něhož není znám žádný sexuálně se rozmnožující druh. Těžiště jeho variability leží v alpinském stupni, a nelze vyloučit, že sexuální druhy zanikly v dobách ledových

Poměrně pozdě byla objevena apomixie u lipnicovitých, v našem případě u lipnic z okruhu lipnice luční (*Poa pratensis*); to dodnes komplikuje systematické rozlišení druhů v této skupině

Sex sám se sebou: proč jej rostliny provozují?

Ač se nám to z našeho „lidského“ hlediska zdá nesmyslné, rostliny samoopylení nezřídka provozují, protože může být pro ně z některých důvodů výhodné. A jeho výhody převažují nad jistě existující příbuzenskou plemenitbou (*inbreeding*).

Představme si hlavní možné výhody: (1) Rostlina nemusí spoléhat na často nejisté opylovače; (2) nemusí vyrábět odměny ani barevné koruny a může si také dovolit vyrobit méně pylu, protože ho méně přijde vniveč apod.; (3) rostlina dokáže kolonizovat nové stanoviště a založit populaci i z jednoho semene. Nejčastějším případem samoopylení je schopnost se v nouzi v poslední fázi kvetení opylit vlastním pylem, protože „opylovači nepřiletěli“ (např. u zvonkovitých nebo hvězdnicovitých), ale existuje i podstatná část rostlin (mezi 10-20 % naší flory), která samosprášení provozuje cíleně a přenos pylu opylovači mezi rostlinami je spíše (vzácnou a vítanou) výjimkou.

Samoopylení se děje buď v rámci normálního květu, nebo rostliny vytvářejí na konci kvetení zvláštní, uzavřené (kleistogamické) květy, které se vůbec neotevřou, až při dozrání semen. Klasickým příkladem kleistogamie jsou některé violky, které napřed na

jaře tvoří normální otevřené květy a později s úbytkem opylovačů mohou tvořit květy uzavřené. Častost kleistogamie může kolísat u jednoho druhu v rámci areálu. U našich populací plevele hluchavky objímavé (*Lamium amplexicaule)* jsou drobné neotevřené květy dosti časté a otevřené květy se vyskytují řidčeji. Naopak stejný druh ve Středozemí vytváří jenom otevřené květy, protože pravděpodobnost nedostatku opylovačů nebo nepříznivého počasí je tam velmi malá. Populace, které by spoléhaly výlučně na kleistogamii prakticky nejsou známy.

Často se vyskytují příbuzné cizosprašné a samosprašné druhy, kdy je samosprašný druh nápadný svou „nenápadností“, t.j. resignací na lákání opylovačů. Příkladem mohou být opět violky-macešky, kdy cizosprašný druh violka trojbarevná (*Viola tricolor*) má větší korunní lístky, překrývající lístky kališní, a na blizně drobný nektáriový hrbolek (a květy vůbec nemusí být trojbarevné). Naproti tomu samosprašný druh violka rolní (*V. arvensis*) má menší korunní lístky, takže za nimi „vykukují“ lístky kališní, a na blizně žádný nektariový hrbolek nemá – k čemu taky. Podobným případem jsou huseníčky, např vytrvalý huseníček skalní (*Arabidopsis petraea*) má dvakrát větší korunní lístky než známý samosprašný druh huseníček rolní (*A. thaliana*), o který by opylovači „ani nezavadili“.

Zvláštně se chová ustupující rostlina upolín nejvyšší (*Trollius altissimus),* která má různorodé populace. Některé populace nikdy květy neotevírají a spoléhají na opylovače květolibku (Anthomyiidae), která do nich proleze, opylí je, ale zároveň naklade vajíčka a larvy sežerou část vznikajících semen. Naopak jiné populace mají květy sice také uzavřené, ale za hezkého počasí je otevírají a opylují je normální opylovači jako např. pestřenky. Květolibky jsou sázkou na jistotu, ale za dvojí cenu – část semen je sežrána a pravděpodobnost samoopylení mouchou prohrabující se celým květem je vyšší.

Samoopylení je mnohem častější u jednoletých rostlin než u trvalek, a opět častější u bylin než u dřevin. Je to logické: u jednoletek je nutnost zachovat se tady a teď existenční. Naopak čím déle rostlina žije, tím více se může spolehnout na to, že opylovači příští rok přiletí nebo se počasí umoudří.

English summary:
Self-pollination: why plants may opt for it
The advantages of self-pollination are similar to apomixy: (1) no need to rely on pollinators; (2) no need to produce rewards; and (3) even a single seed is able to found a viable population at a newly colonised site. Self-pollination often functions only as a “supplementary” means of pollination, but there is considerable part of species (ca 10- 20 % of Czech flora), which rely on autogamy as an almost exclusive means of pollination.
Forest violets (*Viola riviniana* and *V. reichenbachiana*) produce two types of flowers – open and closed (cleistogamous). They produce open flowers in spring with relatively abundant pollinators in forest understorey, while they produce cleistogamous ones later in spring and summer under lack of pollinators. The climate also plays an important role in plant’s decision to produce open or closed flowers. Henbit dead-nettle *(Lamium amplexicaule)* creates mainly closed flowers in Central Europe, while open allogamic flowers are dominant in the Mediterranean with better conditions for pollinators. Autogamous species tend to invest less into floral dispaly and rewards (if at all) than the outcrossing species they typically have evolved from as can be demonstrated on violets,

the Johnny Jump up **(***Viola tricolor*) and the Field Pansy (*Viola arvensis*). Autogamy is on average much more common in annuals than in perennials, trees and shrubs. Annuals have only one attempt for reproduction so it must not fail, whereas the longer the plant lives, the less it depends on pollinators and weather being favourable each year.

Samosprašná violka rolní (*Viola arvensis*) a cizosprašná violka trojbarevná (*Viola tricolor*) se liší poměrem korunních a kališních lístků (které u v. rolní „vykukují“

Samosprašný huseníček rolní (*Arabidopsis thaliana*) a příbuzný cizosprašný huseníček skalní (*Arabidopsis petraea*) se výrazně liší velikostí květů

Hluchavka objímavá (*Lamium amplexicaule*) s otevřenými a kleistogamickými květy

Uzavřené a polootevřené květy upolínu nejvyššího (*Trollius europaeus*)

Violky jsou charakteristické tím, že mají „plán B“, po odkvětu „normálních“ květů se mohou vytvářet uzavřené samoopylivé květy, které ale tvoří normálně vyvinutá semena

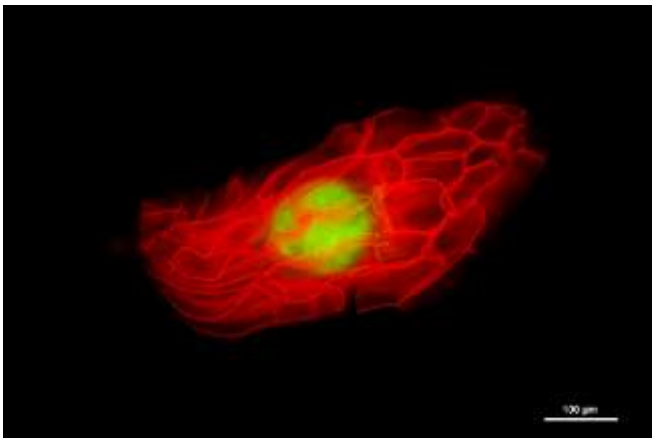
Podivné orchideje

Orchideje jsou proslulé svými neobvyklými květy, které mají často značně komplikovanou stavbu. To jim přináší oblibu lidí a náležitý zájem zahradníků. Květy nicméně v přírodě nevznikly pro lidi, ale pro opylovače. Neobvyklá stavba květů orchidejí proto dává tušit neobvyklé opylování.

Co je u orchidejí jinak?

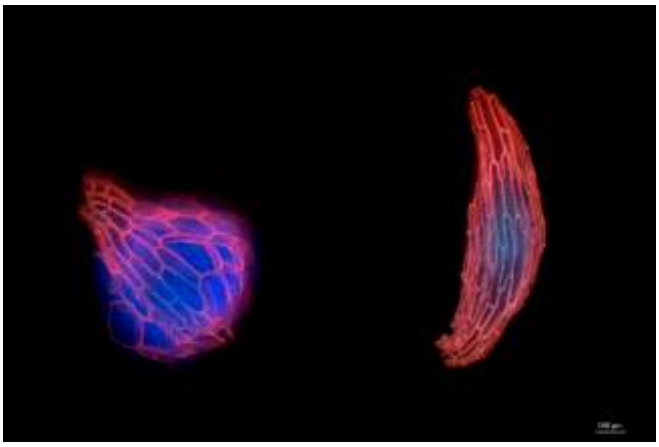
Orchideje si zvolily jinou strategii rozmnožování, než většina ostatních rostlin. Vytvářejí nesmírně drobná semena, která většinou měří výrazně méně než milimetr. Proto se jim také říká prachová semena. Tak drobná semena ale nemají připravené základy žádných orgánů ani dostatečné množství zásobních látek. Živou část semene, která vypadá jako malá nepravidelná kulička, obklopuje protáhlý obal z odumřelých buněk. Po vyklíčení semeno nemá dostatek zásobních látek k tomu, aby vyrostlo ve větší rostlinu. Je proto odkázané na náhodu. Musí najít správný druh houby, na kterém začne parazitovat a získávat z ní výživu.

Pokud semeno orchideje nenajde správný druh houby, orchidej z něj nikdy nevyroste a semeno po určité době odumře.



Orchideje vytváří obrovská množství velice drobných semen

Semena svou velikostí připomínají prach a uvnitř odumřelého obalu (obarven červeně) obsahují jen malý živý zárodek (obarven zeleně)

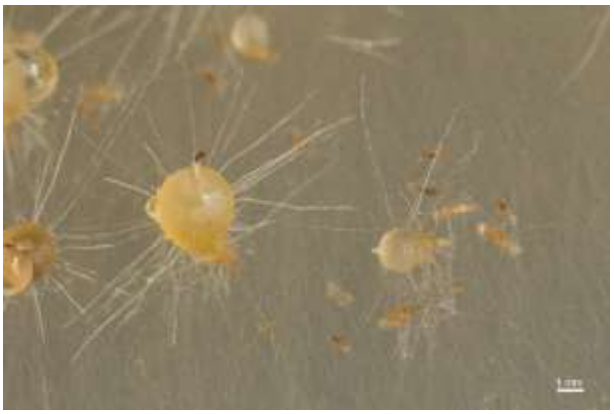


Když semena začnou klíčit, živý zárodek začne růst a protrhne obal semene

Růst mladé orchideje pokračuje vytvořením zvláštní struktury, tzv. protokormu. Ten je alespoň zpočátku zcela závislý na výživě poskytnuté mykorhizní houbou.

Malá semena, ale zas je jich hodně!
Lze si snadno představit, že šance na nalezení správné houby je extrémně malá. V přírodě se sice vyskytuje mnoho druhů hub, ale pokud semeno dopadne do míst bez výskytu správné houby, má s největší pravděpodobností smůlu. Orchideje toto nebezpečí

kompenzují obrovským množstvím semen. Z jediného květu dokáží vytvořit některé druhy až miliony semen. Taková čísla nemají mezi rostlinami obdoby. Pro vznik semene je ale nutné nejprve přenést samčí pylové zrno z jiného květu, které oplodní samičí vajíčko. To znamená, že pokud má orchidej vytvořit například milion semen, tak na ní musí opylovač přenést minimálně milion pylových zrn. To nelze zajistit pomocí volných pylových zrn, a proto orchideje slepují veškerý pyl do hrudek. Ty se nazývají brylky a opylovači je přenášejí z květu na květ jako celek.



Zde je vidět protokormy orchidejí a jejich dlouhé rovné vlásky dohromady s jemnými a větvenými vlákny symbiotické houby, která vrůstá do protokormů

Z protokormu posléze vyroste stonek a z něj celá rostlina

Orchideje slepují pyl do hrudek, nazývaných brylky, které se vcelku lepí na opylovače. To jim umožňuje přenášet i více než milion pylových zrn najednou

V každém květu jsou přitom jen jedna nebo dvě brylky, a proto květy orchidejí musí svou stavbou zajistit, aby si opylovač na sebe brylky nalepil a trefil se s nimi přesně na bliznu v dalším květu. Pokud brylka bliznu mine, květ není vůbec opylený.

Květy orchidejí vytvářejí komplikovanou stavbu, aby navedly opylovače do přesné pozice, kdy se brylkou dotknou blizny

Orchideje patří co do tvaru a barev květů k nejvariabilnějším rostlinám.

English summary:
Pollination in orchids
Orchids have extremely tiny seeds, resembling dust. To grow into a new plant, a seed needs to find a proper mycorrhizal fungus and starts to parasite it until the young plant gets big enough. To compensate a very low probability that the seed will find the compatible fungal species, orchids produce immense amounts of seeds, which requests pollination with the immense number of pollen grains. The pollen grains produced by a single flower are glued together into special block called pollinarium. There are usually only one or two pollinaria in each flower. The flower therefore needs to guide pollinators precisely into proper position, which leads to attachment of pollinarium and placing it exactly on stigma. This leads to the odd or bizarre shapes and colours of orchid flowers.

Šálivé květy orchidejí

I když některé druhy orchidejí nabízejí opylovačům odměny, velká část druhů žádnou odměnu nedává. Květy lákají opylovače na vidinu odměny, která ale ve skutečnosti neexistuje. Zde si ukážeme tři příklady takových fint.

Sexuální šálení

Sexuální atrapy rodu tořič

Sexuální atrapy z Austrálie. Např. "Australská orchidej *Chiloglottis platyptera* napodobuje samice trněnkovitých vos (*Vespoidea, Tiphiidae, Neozeloboria*)"

Květy některých orchidejí napodobují samice různých druhů hmyzu a tím lákají samce, kteří se s květy snaží pářit. Nejprve jsou samci přilákáni vůní napodobující feromon samic. Teprve, když přiletí blíž, spatří květ připomínající samici. Ten využívá tvarů, barev a často i chloupkaté textury svého povrchu. Samci se snaží s květem kopulovat a sami se tak nastavují do správné polohy k vyzvednutí a přilepení brylek, slepených hrudek pylu.
Nejznámějším příkladem je rod tořič (*Ophrys*), kterých roste převážně ve Středomoří, ale čtyři druhy lze najít i u nás. Lákají převážně samce samotářských včel. Květy tohoto rodu nenapodobují celou samici, ale pouze části těla nejvíce vnímané samci. Například u tořičů samicím chybí hlava i nohy, ale lesklé plochy na květu pečlivě napodobují křídla.

Napodobeniny mšic

Kruštík *Epipactis veratrifolia* svými květy napodobuje rostlinu napadenou mšicemi

Květy jiných orchidejí zase napodobují rostlinu napadenou mšicemi. Lákají tak samice pestřenek. Ty kladou svá vajíčka poblíž kolonií mšic, jimiž se jejich larvy živí. Květy kruštíku (*Epipactis veratrifolia*) se snaží vypadat jako mírně oschlé, zežloutlé a vydávají vůni, která napodobuje feromon mšic. Samice pestřenek jsou oklamané tak dokonale, že do květů často nakladou vajíčka. Larvy, které se v květech vylíhnou, pak ale zemřou hlady.

Opylování dravcem

Dendrobium christyanum z tropů jihovýchodní Asie svým květem napodobuje včelu a láká tím dravé vosy, které se domnělou včelu snaží najít a sežrat

Květy asijské orchideje *Dendrobium christyanum* svou vůní napodobují feromon tamějších včel. Tím lákají dravé vosy, které dotyčné včely rády loví jako svou potravu. V květu orchideje sice žádná včela není, ale barevná skvrna jí vosám připomíná a nutí je zalézat do středu květu.

English summary:
Deceptive orchid flowers
Flowers of some orchids deceive pollinators by attracting them without providing any reward.
Sexual deception
The flowersof some orchid species imitate insect females, or just a part of their body and attract males. A well-known genus making sexually deceptive flowers is the bee orchid *(Ophrys)*.
Imitation of aphids
Other orchid species imitate aphid infestation. Their flowers fake shape and even the smell of an infested plant. Such flowers attract hoverflies (Syrphidae), whose larvae feed on aphids. Females search for aphids into the flowers, while they transfer the pollen. Flowers of *Epipactis veratrifolia* are so effective in mimicking the aphids that the females lay eggs into the flowers and the hatched larvae die of hunger.
Pollination by predator
Flowers of the tropical orchid *Dendrobium christyanum* mimic the pheromone smell of the Asian honeybees (*Apis cerana*). The predatory wasps, usually catching these honeybees, enter the flowers thinking a bee sits there and thus pollinate the flowers.

“Pohlavní“ nemoci rostlin

Rostliny, podobně jako živočichové, riskují při rozmnožování nákazu “pohlavně přenosnými“ chorobami. Příkladem takové choroby jsou květní sněti, které pro své šíření obratně využívají opylovače hostitelské rostliny. Když se spory květní sněti dostanou do květu, vyklíčí a sněť začne prorůstat rostlinou a v dosud nerozvitých květech se v tyčinkách místo pylu vyvinou spory sněti. Opylovači je pak roznášejí na další rostliny. Rostlina napadená květní snětí dále vylučuje nektar a láká opylovače. Některé druhy hostitelských rostlin přijdou nákazou pouze o pyl, ale semena mohou tvořit dál. U většiny hostitelských druhů však sněť rostlinu vykastruje úplně.

Květní sněti patří mezi tzv. systemické nákazy, které prorostou napadenou rostlinu doslova od hlavy k patě a přečkávají v jejích kořenech zimu. Další rok pak rostlina již od začátku šíří spory svého okupanta. Jinak však květní sněť rostlině příliš neubližuje. Není to v jejím zájmu, protože při slušném zacházení jí napadená rostlina může posloužit k šíření ještě po mnoho let.

Květními sněťmi obzvláště trpí rostliny z čeledi hvozdíkovitých, kam patří i třeba nám dobře známý karafiát. U široce rozšířeného hvozdíku kartouzku můžeme dokonce v některých populacích nalézt více nakažených rostlin než zdravých!
Silně nakažené populace hvozdíku se postupně stávají podivným lapidáriem. Život se v nich zastaví, neobjevují se nové semenáčky a přestárlé nakažené rostliny vymírají

někdy i několik desítek let. Těch několik zbývajících zdravých rostlin nemá šanci situaci změnit.

Hvozdík kartouzek je opylován nejčastěji motýly a pestřenkami (květomilnými dvoukřídlými příbuznými much). Obě skupiny dokáží poznat nakažené květy od zdravých a částečně se jim vyhýbají. Pestřenky se vyhýbají nakaženým květům více, neboť v květech nesají pouze nektar jako motýli, ale také požírají pyl, který pro ně představují cenný zdroj bílkovin pro tvorbu vajíček.

English summary:
Plant veneric diseases
Plants have veneric diseases similar to animals. Anther smuts are an example of such pollinator-transmitted plant veneric disease. After transmitting a spore on flower, the spore germinates and fungal hyphae grow into the plant. They target stamens of younger flowers, where spores of anther smut develop instead of pollen. Infected plants still produce nectar and attract the pollinators. The smut spores infest the whole plant and overwinter in root system of perennial plants. In this way, they are able to infest all anthers of the plant in that season. As the anther smut spreads in plant population, almost no plants are able to produce seeds and the population slowly dwindles. Plants infected by anther smuts come often from the Carnation family (*Caryophyllaceae*), as shown for the Carthusian Pink (*Dianthus carthusianorum*).

Napravo je květ zdravé rostliny se světlými tyčinkami nesoucími pyl. U rostliny nakažené květní snětí (vlevo) jsou však tyčinky vyplněny sporami květní sněti, které jim dají tmavou barvu. Takto pozměněné tyčinky nakažených rostiln puknou ještě v poupěti, a tak jsou květy nakažených rostlin na první pohled poněkud ušpiněné nevzhledné (korunní lístky jsou deformovány vyplněním veškerého volného prostoru sporami ještě před rozvitím květu.

Hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*) patří mezi klasické rostliny lákající především motýly, jako např. tohoto běláska zelného (*Pieris rapae*). Napomáhá jim v tom květ zbarvený do červena (motýli narozdíl od většiny hmyzu červenou barvu vidí) a relativně velká množstrví řídkého nektaru.

Specialisace hvozdíku na motýly červeno fialovou barvou květu a dlouhou trubkou, na jejímž dně je nektar, však nebrání dalším opylovačům navštěvovat jeho květy (pyl je snadno dostupný). Druhou nejpočetnější skupinou opylovačů hvozdíku jsou tak pestřenky (zde pestřenka pruhovaná, *Episyrphus balteatus*).

Květenství čertkusu lučního (*Succisa pratensis*) napadené květní snětí (*Microbotryum succisae*). Květní sněť napadající čertkus je ke svému hostiteli „milosrdnější“ a ničí pouze jeho produkci pylu. Semena však tvoří normálně, a tak květní sněti hrozí mnohem méně, že by si podřezala pod sebou větev v podobě zabránění obnovy populace hostitele.