

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bc. Michaela Steffelová

Faktory ovlivňující reprodukční úspěch šálivých orchidejí

Factors affecting reproductive success of deceptive orchids

Diplomová práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Pavel Kindlmann, DrSc.

Praha, 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem předkládanou diplomovou práci vypracovala samostatně a uvedla jsem všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyly předloženy k získání jiného nebo obdobného druhu vysokoškolské kvalifikace.

V Praze 20. dubna 2024

Bc. Michaela Steffelová

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli prof. RNDr. Pavlu Kindlmannovi, DrSc. za jeho připomínky, cenné rady a opravy, které mi pomohly vylepšit mou práci. Taktéž bych ráda poděkovala RNDr. Ivě Traxmandlové, Ph. D. za sběr dat a konzultace, které mi umožnily získat potřebné informace pro napsání této práce.

Abstrakt

Tato diplomová práce se zabývá studiem reprodukční biologie šálivých orchidejí, které se vyznačují absencí nektaru, následkem čehož opylovači nedostávají odměnu za přenos pylu. Tento faktor může mít významný dopad na reprodukční úspěch těchto rostlin. Kromě toho je reprodukční úspěch šálivých orchidejí ovlivněn dalšími faktory, jako jsou velikost květenství, výška rostliny, druh, doba kvetení, vlastnosti populace nebo klimatické a prostorové podmínky.

V této práci byly zkoumány šálivé orchideje *Anacamptis morio*, *Dactylorhiza majalis* a *Anacamptis pyramidalis*, na nichž byly naměřeny výše uvedené faktory.

Hlavní dosažené výsledky této práce jsou:

(i) Počet konspecifických sousedů nemá téměř žádný vliv na reprodukční úspěch.

(ii) Existuje parabolická závislost mezi reprodukčním úspěchem a počtem květů u druhů *A. morio* a *D. majalis*, zatímco u druhu *A. pyramidalis* je tato závislost lineární.

Parabolická závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů, predikovaná teoretickým modelem, který zde uvádím, byla nalezena pouze v jediné další studii. Častěji v literatuře nalézáná lineární závislost mezi těmito veličinami, nalezená v mé studii pouze u druhu *A. pyramidalis*, je možná následkem významného vlivu množství opylovačů na reprodukční úspěch. Podrobná analýza role opylovačů v budoucích výzkumech by proto mohla vést k vylepšení našich znalostí o veličinách ovlivňujících reprodukční úspěch u šálivých orchidejí.

Klíčová slova: reprodukční úspěch, délka stvolu, délka květenství, izolovanost, počet sousedů, *A. morio*, *D. majalis*, *A. pyramidalis*

Abstract

This thesis focuses on the study of the reproductive biology of nectarless orchids, which are characterized by the absence of nectar, resulting in pollinators not receiving a reward for pollen transfer. This factor can have a significant impact on the reproductive success of these plants. Furthermore, the reproductive success of nectarless orchids is influenced by other factors, such as inflorescence size, plant height, species, flowering time, population characteristics, or climatic and spatial conditions.

This study examines nectarless orchids *Anacamptis morio*, *Dactylorhiza majalis* and *Anacamptis pyramidalis* as model species and measure the above-mentioned factors on the plants.

The main findings of this study are:

- (i) The number of conspecific neighbors has almost no influence on reproductive success.
- (ii) There is a parabolic dependence between reproductive success and the number of flowers in the species *A. morio* and *D. majalis*, while in the species *A. pyramidalis*, this dependence is linear.

The parabolic dependence of reproductive success on the number of flowers, predicted by the theoretical model presented here, was found in only one other study. The more frequently found linear dependence between these variables, found in this study only in the species *A. pyramidalis*, may be due to the significant influence of the number of pollinators on reproductive success. A detailed analysis of the role of pollinators in future research could lead to improved understanding of the factors influencing reproductive success in nectarless orchids.

Key words: reproductive success, stem length, inflorescence length, isolation, number of neighbors, *A. morio*, *D. majalis*, *A. pyramidalis*

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Orchidaceae.....	1
1.2. Strategie opylování šálivých orchidejí.....	2
1.3. Reprodukční úspěch šálivých orchidejí.....	2
1.3.1. Hlavní faktory ovlivňující reprodukční úspěch šálivých orchidejí.....	3
2. Cíle práce a hypotézy.....	5
2.1. Důvody, proč předpokládáme H1-H3.....	5
3. Metodika.....	8
3.1. Charakteristika zkoumaných druhů.....	8
3.1.1. <i>Anacamptis morio</i>	8
3.1.2. <i>Anacamptis pyramidalis</i>	8
3.1.3. <i>Dactylorhiza majalis</i>	9
3.2. Lokality sběru dat.....	10
3.3. Metodika sběru dat.....	10
3.4. Zpracování dat.....	11
4. Výsledky.....	13
4.1. Charakteristika zkoumaných druhů.....	13
4.2. Korelace faktorů ovlivňující reprodukční úspěšnost.....	14
4.3. Vliv izolovanosti na reprodukční úspěch.....	20
4.4. Vliv izolovanosti na počet květů.....	27
4.5. Reprodukční úspěšnost.....	33
5. Diskuze.....	37
5.1. Faktory ovlivňující reprodukční úspěch.....	37
5.2. Vliv izolovanosti na reprodukční úspěch.....	37
5.3. Reprodukční úspěšnost.....	39
5.4. Shoda empirických výsledků s teoretickou predikcí ohledně reprodukční úspěšnosti.....	40
6. Závěr.....	41
7. Seznam použité literatury.....	42

1. Úvod

1.1. Orchidaceae

Orchideje patří do čeledi Orchidaceae, která se řadí k nejpočetnějším čeledím na Zemi. V roce 2015 bylo známo 736 rodů v této čeledi (Chase et al., 2015). O celkovém počtu druhů orchidejí se vedou diskuze, podle světové online databáze je známo přes 24 000 druhů v čeledi Orchidaceae (Govaerts, 2022), Dressler (2005) uvádí 24 500 druhů orchidejí a Christenhusz a Byng (2016) uvádí až 28 000 druhů orchidejí.

Orchideje dělíme na dvě skupiny podle typu opylení. První skupinu tvoří dvě třetiny druhů orchidejí, vytvářejících ve svých květech nektar jako odměnu pro opylovače, kteří k nim přiletí a zprostředkují přenos pylu. Nazýváme je „odměňující druhy“. Druhou skupinu tvoří druhy s šálivými květy, které klamou své opylovače tím, že jim za přenos pylu neposkytnou nektar ani žádnou jinou odměnu (Gijbels et al., 2015). Tyto druhy se vyznačují specializovanými adaptacemi, které vznikly během evoluce a lákají tím své opylovače (Dressler, 1981). Šálivost se zřejmě vyvinula během evoluce z odměňující strategie, která využívá nektar (Ackerman, 1986) a vyskytuje se zhruba u 9 000 druhů orchidejí (Christenhusz a Byng, 2016). Šálivé květy využívají i jiné rostliny z jiných čeledí, přesto orchideje tvoří většinu všech šálivých druhů rostlin (Jersáková et al., 2006). Odměňující druhy jsou úspěšnější v rozmnožování a mají vyšší reprodukční úspěch než šálivé druhy (Hansen a Olesen, 1999). Ackerman (1986) se však domnívá, že šálivost se mohla vyvinout následkem vyšší zdatnosti rostliny na lokalitě s nedostatkem zdrojů. Použitím šálivosti nemusí následně rostlina investovat tolik energie do tvorby nektaru (Ackerman, 1986; Johnson, 2000).

Většina orchidejí se řadí mezi ohrožené druhy. Ve valné většině žijí v symbióze s houbami – mykorhize (Swarts et al., 2010). Většina druhů orchidejí se totiž může vyskytovat pouze tam, kde roste jejich symbiotická houba. Orchidej s vyšší mírou specializace na jistý druh houby má proto nižší možnost rozšíření a naopak orchidej, která je vázaná na více druhů hub, má lepší schopnost adaptace na změnu podmínek, které jsou doprovázené změnou houbového složení v půdě (Swarts et al., 2010).

1.2. Strategie opylování šálivých orchidejí

Rostliny investují do tvorby svých květů, aby lákaly své opylovače, protože opylovači zajistí přenos pylu a umožní tak rozmnožování rostliny, což je jediná cesta, jak druh může v evoluci přežít (Trapnell a Hamrick, 2006). Hlavní prostředky, kterými jsou opylovači lákáni, je barva květu, vůně nebo přítomnost odměny (D'Auria et al., 2019; Micheneau et al., 2009). Šálivé orchideje využívají různé strategie opylování, kterými lákají své opylovače (Dafni, 1984). U orchidejí můžeme nalézt spoustu adaptací a možností tvorby květu. Nejčastěji orchideje využívají strategii, kdy vytvoří svůj květ podobný květu vedlejší rostliny, která nabízí opylovačům odměnu v podobě nektaru (Jersáková et al., 2006). Dalšími, méně zastoupenými strategiemi, jsou sexuální atrapa, vůně, imitace pylu nebo prašníku, úkryt nebo nektar (Steffelová et al., 2023).

Důvodem, proč opylovači létají na květ je, že shánějí potravu (Ackerman, 1986). Opylovači většinou hledají pyl, olej nebo nektar, proto se většina šálivých orchidejí snaží o tzv. potravinový podvod (Gomiz et al., 2013; Jersáková et al., 2006). Šálivé orchideje, které využívají podobu květu jiné odměňující rostliny, se snaží napodobit květ jak tvarem, tak i barvou. Orchideje se snaží vytvořit květ, který je podobný květu rostliny často z jiné čeledi, která má nektar, aby signalizovala opylovačům, že nabízí odměnu. Tento způsob se nazývá Batesovská mimikra (Dafni, 1984). Opylovač si následně splete květ a v květu hledá nektar, který ale šálivá rostlina nemá (Johnson et al., 2003). Mezi takové orchideje řadíme například druhy *Anacamptis pyramidalis*, *Anacamptis morio* a *Dactylorhiza majalis*.

1.3. Reprodukční úspěch šálivých orchidejí

Reprodukční úspěch (RU) počítáme jako podíl počtu plodů ku počtu květů vytvořených rostlinou během jedné sezóny (Pellegrino et al., 2017; Scaccabarozzi et al., 2020). Reprodukční úspěch neznamená zdatnost (fitness) rostliny, ale je to důležitý faktor používaný k jejímu výpočtu (Kindlmann a Jersáková, 2006). Podle některých autorů, jako například Sonkoly et al. (2016), není reprodukční úspěch vhodným měřítkem, protože počítá s počtem plodů a nikoliv s počtem semen, což by byla věrohodnější charakteristika. Orchideje mají velmi malá semena a ve svých semenících obsahují tisíce, někdy desetitisíce, semen (Sonkoly et al., 2016), z toho důvodu se zřejmě pro jednoduchost počítá s počtem plodů. U orchidejí je plodem tobolka (Gomiz et al., 2013).

Reprodukční úspěch šálivých orchidejí je menší než u orchidejí s nektarem (Neiland a Wilcock, 1998). Svůj nízký reprodukční úspěch si mohou šálivé orchideje kompenzovat tím, že mají více semen v plodu, větší semena, nebo více květů (Sonkoly et al., 2016). Sonkoly et al. (2016) došli na několika druzích orchidejí k závěru, že šálivé orchideje mají v průměru více semen v plodu než orchideje odměňující. Šálivé orchideje si tak našly své kompenzace a i přes nízký reprodukční úspěch v evoluci přežívají (Steffelová, 2022). Reprodukční úspěch u šálivých orchidejí může být omezen dostupností zdrojů, predací nebo opylovači (Ackerman, 1986).

U šálivých orchidejí byla pozorována limitace opylovači a naopak u odměňujících druhů orchidejí byla zjištěna limitace dostupností zdrojů (Cozzolino et al., 2005). Reprodukční úspěch je závislý na mnoha faktorech, které spolu často korelují a nelze je jednoznačně rozlišovat. Nejčastějšími faktory ovlivňujícími reprodukční úspěch orchidejí jsou velikost květu, velikost populace, hustota populace, počet květů nebo fenologie kvetení (G. Pellegrino et al., 2005). Dalšími faktory mohou být výška rostliny nebo poloha květu v rámci květenství (Vandewoestijne et al., 2009).

1.3.1. Hlavní faktory ovlivňující reprodukční úspěch šálivých orchidejí

Počet květů je faktor, kterým se v této práci nejvíce zabývám. Tento faktor může ovlivnit reprodukční úspěch šálivých orchidejí a vkládáme ho přímo jako proměnou při výpočtu reprodukčního úspěchu. Jedná se o celkový počet vykvetlých květů na jedinci během reprodukční sezóny (Pellegrino et al., 2017). Závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů není jednoznačná a rozdíly byly pozorovány jak mezi rody, tak i mezi druhy. V některých studiích nebyla nalezena žádná závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů, konkrétně u druhů *Dactylorhiza majalis* a *Dactylorhiza maculata* (Kindlmann a Jersáková, 2005), *Orchis ustulata* (Kindlmann a Jersáková, 2005, 2006), *Phaius delavayi* (Li et al., 2011), *Barkeria whartonianiana* a *Cyrtopodium macrobulbon* (Miranda-Molina et al., 2021). V jiných studiích byla nalezena pozitivní závislost, což znamená, že šálivá orchidej s více květy měla vyšší reprodukční úspěch, například u druhů *Calopogon tuberosus* (Firmage a Cole, 1988), *Myrmecophila christinae* (Parra-Tabla a Vargas, 2007), *Dactylorhiza incarnata* a *Dactylorhiza fuchsii* (Kindlmann a Jersáková, 2006). U některých druhů byla nalezena závislost parabolická (Kindlmann a Jersáková, 2006). Tato rozmanitost výsledků však může být způsobena tím, že mezi daty bývá často velká variabilita, závislosti mezi proměnnými nejsou zcela zřetelné, a proto se zde neukazuje žádná nebo neprůkazná matematická závislost (Kindlmann a Jersáková, 2005, 2006; Li et al., 2011; Miranda-Molina et al., 2021; Vallius, 2000).

S počtem květů souvisí výška rostliny. Bylo pozorováno, že vyšší jedinci druhu *Dactylorhiza lapponica* mají více květů (Sletvold et al., 2010). Počet květů je jeden z hlavních faktorů šálivých orchidejí, na který reagují opylovači a jehož hlavní funkcí je přilákání opylovačů. Větší počet květů u druhů *Dactylorhiza majalis* a *Dactylorhiza sambucina* více přitahuje opylovače a orchidej s větší pravděpodobností bude mít více plodů (Vojtkó et al., 2015), zatímco *Orchis mascula* má větší pravděpodobnost produkce alespoň jednoho plodu (Jacquemyn et al., 2008). Velké množství květů efektivně láká opylovače na velkou vzdálenost (Brys et al., 2008).

Reprodukční úspěch šálivých orchidejí může být ovlivněn též dobou kvetení. Většina orchidejí se šálivými květy rozkvétá dříve než květy odměňujících orchidejí (Kindlmann a Jersáková, 2006). U druhu *Orchis boryi* bylo pozorováno, že dříve kvetoucí jedinci mají více plodů (Galizia et al., 2005). Rozsáhlejší studie ukazují, že druhy, které kvetou déle, mají více opylených květů, než druhy, které jsou vykvetlé kratší dobu (Henneresse et al., 2017; Piper a Waite, 1988).

Hustota rostlin může mít vliv na reprodukční úspěch šálivé orchideje. Orchideje *Calapogon tuberosus* nebo *Disa pulchra* více přitahují opylovače, pokud rostou blízko sebe s ostatními jedinci stejného druhu. Mají pak vyšší pravděpodobnost opylení (Duffy a Johnson, 2017; Firmage a Cole, 1988). U jiných druhů byl pozorován opačný efekt. *Ophrys balearica* a *Diuris magnifica* mají při nízké hustotě vyšší reprodukční úspěch (Borràs a Cursach, 2021; Scaccabarozzi et al., 2020). Brundrett (2019) došel ke stejnému závěru ve srovnávací studii zabývající se více druhy šálivých orchidejí. Dalším významným faktorem je přítomnost odměňující rostliny, která zřejmě láká k šálivé orchideji opylovače (Duffy a Johnson, 2017). *Anacamptis morio* a *Disa pulchra* mají tím vyšší reprodukční úspěch, čím blíže jsou k populaci odměňujících rostlin (Johnson et al., 2003; Duffy a Johnson, 2017).

Opylovači hrají velkou roli v opylování, na kterém závisí hodnota reprodukčního úspěchu. Šálivé orchideje se vyznačují nízkou návštěvností opylovačů oproti odměňujícím orchidejím (Hobbhahn et al., 2017). Jakmile opylovač na květ přiletí, moc dlouho se na květu nezdrží, protože nedostane odměnu ve formě nektaru (Hobbhahn et al., 2017; Jersáková a Johnson, 2006). U šálivých orchidejí navštíví opylovač méně květů v květenství (Jersáková a Johnson, 2006). Při cizoprašnosti mají tobolky více semen a semena jsou kvalitnější (Peter a Johnson, 2013; Vallius, 2000).

Dalšími faktory, které mohou reprodukční úspěch ovlivnit, je samotný druh a jeho specializace, predace na dané lokalitě nebo vliv počasí nebo podnebí (Steffelová, 2022).

2. Cíle práce a hypotézy

Reprodukční úspěch (RU) ovlivňuje míru přežití daného druhu do dalších let. Při velkém reprodukčním úspěchu se danému druhu daří a má menší pravděpodobnost vymření. Reprodukční úspěch je praktický a jednoduše určitelný indikátor úspěchu rostliny, díky kterému lze dost dobře odhadnout její zdatnost (fitness – F). Pro zlepšení ochrany zvláště chráněných druhů rostlin je užitečné znát faktory, které ovlivňují její reprodukční úspěch. Ochránáři díky tomu mohou upravit a přizpůsobit péči o orchideje na daném stanovišti podle toho, jaký je ohrožující faktor pro orchideje na daném území. Tyto faktory lze použít také jako indikátory úspěšnosti rostliny: podle vzhledu rostliny mohou ochranáři přibližně poznat stav rostliny. Lze také odhadnout, jaká je pravděpodobnost, že rostlina vykvete i v příštím roce.

Cílem mé práce bylo otestovat následující tři hypotézy u tří druhů šálivých orchidejí rostoucích v České republice:

H1: Závislost RU na počtu květů je konkávní parabola.

H2: Maximální zastoupení v populaci mají rostliny, které mají počet květů menší než je vrchol této paraboly.

H3: Množství jedinců ve skupině (hustota jedinců) pozitivně ovlivňuje reprodukční úspěch šálivých orchidejí.

2.1. Důvody, proč předpokládáme H1-H3

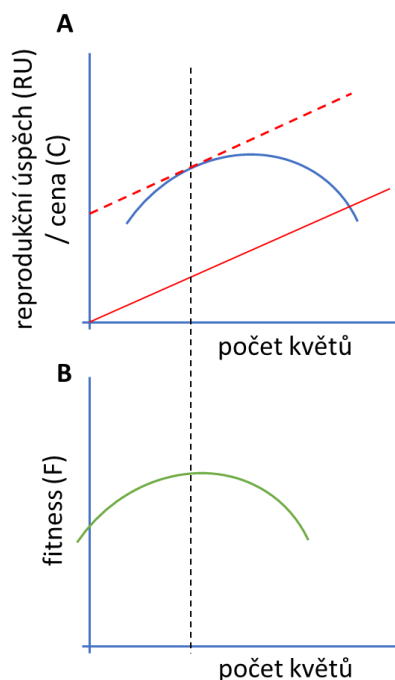
Domníváme se, že pro rostlinu není výhodné, aby měla příliš málo květů (opylovači ji pak neuvidí a přiletí na ni proto málo opylovačů) ani příliš mnoho květů (rostlina opylovače sice přiláká, ale protože je šálivá, opylovač opylí jen malou část květů a rostlina má proto opět nízký reprodukční úspěch; navíc rostlina vynaloží na tvorbu květů hodně energie, kterou by mohla využít jiným způsobem, třeba uchovat pro další léta v hlíze). Závislost mezi RU a počtem květů by tudíž měla být konkávní parabolou (H1).

Pro ověření, proč očekáváme to, co říká H2, musíme provést následující matematickou úvahu (viz Radovich, 1975):

Na obr. 2.1A je ukázáno, jak na počtu květů závisí (i) mnou předpokládaný RU (modrá čára – za předpokladu platnosti H1 má tvar konkávní paraboly) a (ii) C – cena za tvorbu květů (množství energie potřebné pro vytvoření všech květů na dané rostlině – plná červená čára, předpokládáme pozitivní lineární závislost).

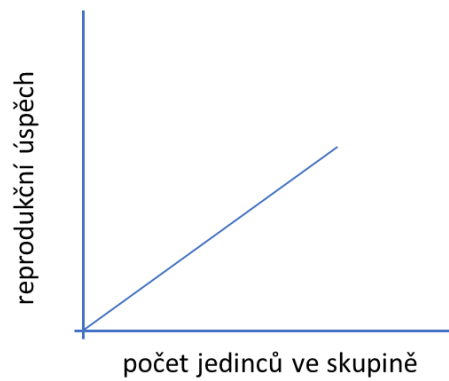
Evolučně optimální počet květů z hlediska úspěšnosti opylování je takový, který maximalizuje fitness (F): rozdíl mezi RU a cenou za tvorbu květů (C). Obr. 2.1B tak ukazuje závislost F na počtu květů (zelená čára, rozdíl mezi modrou a plnou červenou čarou na obr. 2.1A).

Optimální hodnotu počtu květů maximalizující F pak najdeme takto: vytvoříme na obr. 2.1A tečnu k modré čáře, rovnoběžnou s červenou plnou čarou – touto tečnou je na obr. 2.1 červená čárkovaná čára. Spustíme-li nyní svislou přímkou z bodu dotyku modré čáry s čárkovanou červenou čarou (čárkovaná černá čára), dostaneme na vodorovné ose, na obr. 2.1A i 2.1B, hledaný optimální počet květů, neboť právě pro tento počet květů je rozdíl mezi hodnotami na modré a červené plné čáře na obr. 2.1A maximální (jde o nalezení tzv. maximum sustainable yield – viz Radovich, 1975). Evoluce by tedy měla směřovat k tomu, že rostliny s tímto optimálním počtem květů budou mít největší zastoupení v populaci, což tvrdí H2. Na obr. 2.1A je vidět, že tento optimální počet květů (a tedy i maximální četnost jedinců v populaci) leží vlevo od vrcholu paraboly na obr. 2.1A. Rostliny s maximálním zastoupením v populaci mají tedy menší počet květů než ty, které dosahují za daných podmínek maximálního RU.



Obr. 2.1: Grafické znázornění první hypotézy. (A) Závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů (modrá čára), závislost ceny (potřebné energie) za tvorbu květů na počtu květů (červená čára) a tečna s touto čarou rovnoběžná (čárkovaná červená čára); bod jejího dotyku s modrou čarou určuje optimální počet květů. (B) Závislost fitness na počtu květů.

Platnost H3 předpokládáme proto, že očekáváme, že větší shluk rostlin přiláká více opylovačů a následkem toho bude větší průměrný reprodukční úspěch v této skupině. Očekáváme tedy, že tato závislost bude pozitivní a lineární (viz obr. 2.2).



Obr. 2.2: Grafické znázornění třetí hypotézy: závislost reprodukčního úspěchu na počtu jedinců ve skupině.

3. Metodika

3.1. Charakteristika zkoumaných druhů

Výzkum probíhal na třech druzích šálivých orchidejí vyskytujících se v České republice: *Anacamptis morio*, *Anacamptis pyramidalis* a *Dactylorhiza majalis*. Celosvětově se tyto druhy řadí mezi ohrožené nebo kriticky ohrožené, ale podle záznamů z databáze AOPK počty *A. morio* a *A. pyramidalis* neubývají. Naopak přibývají lokality s jejich výskytem, což může být způsobeno dokonalejším monitoringem v novější době (Štípková a Kindlmann, 2021). Jejich zásobním orgánem je kořenová hlíza a tyto druhy se vyznačují jedním velkým květenstvím (Jersáková a Kindlmann, 2004). U těchto rostlin nelze jednoduše určit, jestli se jedná o samotného jedince nebo klon. V rámci práce se považuje za jedince každá lodyha s jedním květenstvím.

3.1.1. *Anacamptis morio*

Šálivá orchidej *A. morio* má klas růžových, červenofialových nebo bílých květů na lodyze o výšce 7-35 cm (Chytrý et al., 2021; www.pladias.cz, 2014a). Orchidej kvete během května, řadí se mezi specialisty a je opylována hmyzem, především včelami (Fantinato et al., 2017). Druhou možností je rozmnožování klonální, přes kořenovou hlízu. Plodem je tobolka, která mívá barvu zelenou nebo hnědou a orchidej se rozmnožuje výhradně semeny šířenými větrem. Jedná se o slabého kompetitora s převažující R životní strategií. Patří mezi kriticky ohrožené druhy (Chytrý et al., 2021; www.pladias.cz, 2014a). Výskyt v České republice je evidovaný rozptýleně po celém území (Wild et al., 2019).



3.1.2. *Anacamptis pyramidalis*

Šálivá orchidej *A. pyramidalis* má lodyhu měřící 20-50 cm a její květenství vytváří klas s červenofialovými květy, které kvetou od června do července (Chytrý et al., 2021; www.pladias.cz, 2014b). Vnější morfologii tohoto druhu popsal už Charles Darwin (Darwin,

1892). Druh *A. pyramidalis* se řadí mezi specialisty a je převážně opylována denními i nočními motýly (Fantinato et al., 2017). Její kořenová hlíza má schopnost klonálního růstu. Plodem je tobolka, která má hnědou barvu a orchidej se rozmnožuje výhradně semeny. Jedná se o slabého kompetitora s převažující R životní strategií. V České republice je to druh původní a řadí se mezi kriticky ohrožené druhy (Chytrý et al., 2021; www.pladias.cz, 2014b). *A. pyramidalis* se vyskytuje do nadmořské výšky 1600 m n. m. na loukách nebo v prosvětlených místech v lesích, které jsou bohaté na jíl (Sevgi et al., 2012). Druh *A. pyramidalis* je v České republice rozšířen v CHKO Český Kras a CHKO Bílé Karpaty (Wild et al., 2019).



3.1.3. *Dactylorhiza majalis*

Šalivá orchidej *D. majalis* je klonální bylina, která kvete v období květen až červen. Vytváří klas s bílými, růžovými nebo červenofialovými květy. Délka stvolu se pohybuje od 20 do 70 centimetrů (Chytrý et al., 2021; www.pladias.cz, 2014c). Květy jsou opylovány hmyzem, zejména včelami a čmeláky (Jersáková a Kindlmann, 2004). Semena ukrytá v zelených nebo hnědých tobolkách jsou šířena vzduchem. Její životní strategie je z poloviny kompetitor a z poloviny R-stratég. Druh *D. majalis* je řazen mezi ohrožené taxony (Chytrý et al., 2021; www.pladias.cz, 2014c) s původním výskytem na našem území. Je rozšířen po celém území a hojněji zastoupen než druhy *A. pyramidalis* a *A. morio* (Wild et al., 2019).



3.2. Lokality sběru dat

Pro druh *A. morio* byla vybrána přírodní památka Svaté pole, poměrně druhově bohatá ovsíková mezofilní louka, na které převažuje výskyt tohoto druhu ve velkém počtu jedinců (Kotlínek, 2017). Vyskytují se zde desítky tisíc jedinců. Pro výzkum byl vybrán jeden určitý úsek, na kterém byla data sbírána každý rok po dobu tří let. Podle plánu péče probíhá na lokalitě kosení za pomoci lehké mechanizace jednou ročně po vysypání semen vstavače, poté je doporučena pastva stádem ovcí a koz (Kotlínek, 2017).

Druh *A. pyramidalis* byl studován v Chráněné krajinné oblasti Český Kras poblíž města Srbsko. *A. pyramidalis* zde roste na vápencovém podloží na travinných loukách poblíž listnatých lesů (Plán péče o CHKO Český kras, 2020). Výzkum probíhal na menší louce, kde byli každý rok spočítáni všichni jedinci bez výběru.

Druh *D. majalis* byl pozorován v prvním roce na lokalitě Brod v Plzeňském kraji a dále pro nedostatek počtu jedinců také na louce poblíž vesnice Číhaň. V následujících letech byla pro sběr dat zvolena pouze louka u Číháně. Druh *D. majalis* snáší širší rozpětí podmínek a vyskytuje se na více typech lokalit. Preferuje vlhčí půdy. Na lokalitě se vyskytuje několik stovek jedinců a pro výzkum byli jedinci náhodně vybráni.

3.3. Metodika sběru dat

V době rozkvětu orchidejí byl každý jedinec označen červenou tyčkou nebo špejlí s červeným praporkem. Červené označení jedinců je vhodné pro snadné nalezení odkvetlých jedinců a pro ověření, že jedinec nebyl spočítán vícekrát. Při stanovení reprodukčního úspěchu rostliny byl po odkvětu určen počet odkvetlých květů a počet semeníků na každé lodyze. Po spočítání jedince bylo odstraněno označení, aby se předešlo případnému opětovnému sečtení téhož jedince.

Jedinci byli vybráni náhodně. U velkých populací druhů *A. morio* a *D. majalis* byl na lokalitě vybrán určitý úsek, na kterém byli změřeni všichni jedinci. Na dané lokalitě byli jedinci uspořádání nepravidelně. Na lokalitě u druhu *A. pyramidalis* byli spočítáni všichni jedinci. Na zkoumané lokalitě rostli jedinci druhu *A. pyramidalis* agregovaně.

Pro stanovení vzdálenosti od sousedního jedince a klasifikaci shluků byly použity kruhy s průměrem 65 cm. Tento průměr byl vybrán proto, že obruč, která k tomu byla používána, měla průměr 65 cm. V populaci byl náhodně zvolen jedinec, který byl označen jako středová

rostlina a byl považován za střed kruhu. Kolem středové rostliny byl určen také menší kruh o průměru 10 centimetrů.

Délka květenství a délka stvolu se měřily metrem a byly zapisovány v centimetrech. Délka květenství byla změřena jako vzdálenost od nejspodnějšího květu k nejvyššímu hornímu květu. Délka stvolu byla měřena od země k nejvyššímu hornímu květu. Pod pojmem délka stvolu si lze představit výšku rostliny a v této míře je zahrnuta i délka květenství. U jedinců, kteří nerostli vzpřímeně, byla naměřena délka stvolu pod takovým úhlem, aby metr kopíroval přirozeně rostoucí stvol.

Tato práce se zabývá pouze lokálními a kvantitativními faktory, které ovlivňují reprodukční úspěch, jedná se o vlastnosti jednotlivých jedinců. Reprodukční úspěch zároveň může být ovlivněn také klimatem, vegetačním pásmem a počasím dané oblasti, kde orchidej roste (Kindlmann a Jersáková, 2005; Neiland a Wilcock, 1998). Byly měřeny tyto veličiny: počet květů, počet semeníků, délka květenství, výška rostliny, hustota květenství, sezónnost, vzdálenost od vedlejší rostliny, hustota jedinců v určité oblasti, počet jedinců ve skupině.

3.4. Zpracování dat

Reprodukční úspěch byl vypočítán jako podíl počtu semeníků ku počtu květů na daném jedinci vytvořených za jednu sezónu. Hustota květenství byla vypočítána jako podíl počtu květů ku délce květenství na daném jedinci. Za jedince byl považován jeden stvol orchideje daného druhu na lokalitě.

Byly vypočteny korelace mezi počtem květů, délkou květenství a délkou stvolu. Tyto závislosti byly již popsány a důkladně studovány, nebo alespoň zmíněny v jiných pracích. Tvar těchto závislostí je velice dobře možné odhadnout intuitivně, takže výsledné korelace a regrese nejsou pro vědu ničím novým. Zde však byly přesto spočteny, protože málokde, a snad vůbec nikde, nebyly explicitně uvedeny parametry těchto regresních přímek či křivek, jejich determinační koeficienty a příslušné p-hodnoty. Publikování těchto konkrétních numerických výsledků může být možná užitečné jakožto reference pro ty, kdo budou hledat konkrétní regrese a korelace.

Všechny uvedené závislosti byly analyzovány jednocestnou anovou. Data byla proložena přímkami $y = bx + c$ nebo parabolickými křivkami $y = ax^2 + bx + c$. U každého grafu byl stanoven determinační koeficient (R^2) a byla spočtena hladina významnosti (p-hodnota).

Byl vypočten průměrný reprodukční úspěch všech jedinců v kruzích o průměru 65 a 10 cm. Závislosti mezi těmito průměry a počtem jedinců v daném kruhu byly poté proloženy lineární funkcí. Při vytváření některých analýz u výpočtu vlivu izolovanosti byly některé skupiny kruhů sjednoceny do kategorií, aby v dané kategorii byl větší počet zaznamenaných kruhů.

Závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů budeme dále nazývat reprodukční úspěšností. Rostliny byly pro tyto analýzy seskupeny dle počtu květů do kategorií po dvou nebo po pěti květech z důvodu zvýšení signifikance a koeficientu determinace. Nebyly uvažovány kategorie s malým množstvím dat. Jednalo se vždy o kategorie s nejnižšími a nejvyššími počty květů.

4. Výsledky

Výsledky jsou rozděleny do těchto částí:

4.1 Charakteristiky zkoumaných druhů (délka stvolu, délka květenství, hustota květenství, počet květů, počet semeníků, reprodukční úspěch), jejich průměr, minimální a maximální hodnota.

4.2 Korelace mezi počtem květů, délkou květenství a délkou stvolu. Jak bylo vysvětleno v části 3.3. Metodika sběru dat, jde pouze o doplňkovou analýzu.

4.3 Vliv izolovanosti na reprodukční úspěch: závislost reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu a délky stvolu na počtu jedinců v kruhu reprezentujícím nejbližší okolí rostliny.

4.4 Vliv izolovanosti rostliny na počet květů: závislost počtu květů a délky květenství na počtu jedinců v kruhu.

4.5 Výsledky týkající se reprodukční úspěšnosti, které jsou považovány za klíčové v této diplomové práci.

4.1. Charakteristika zkoumaných druhů

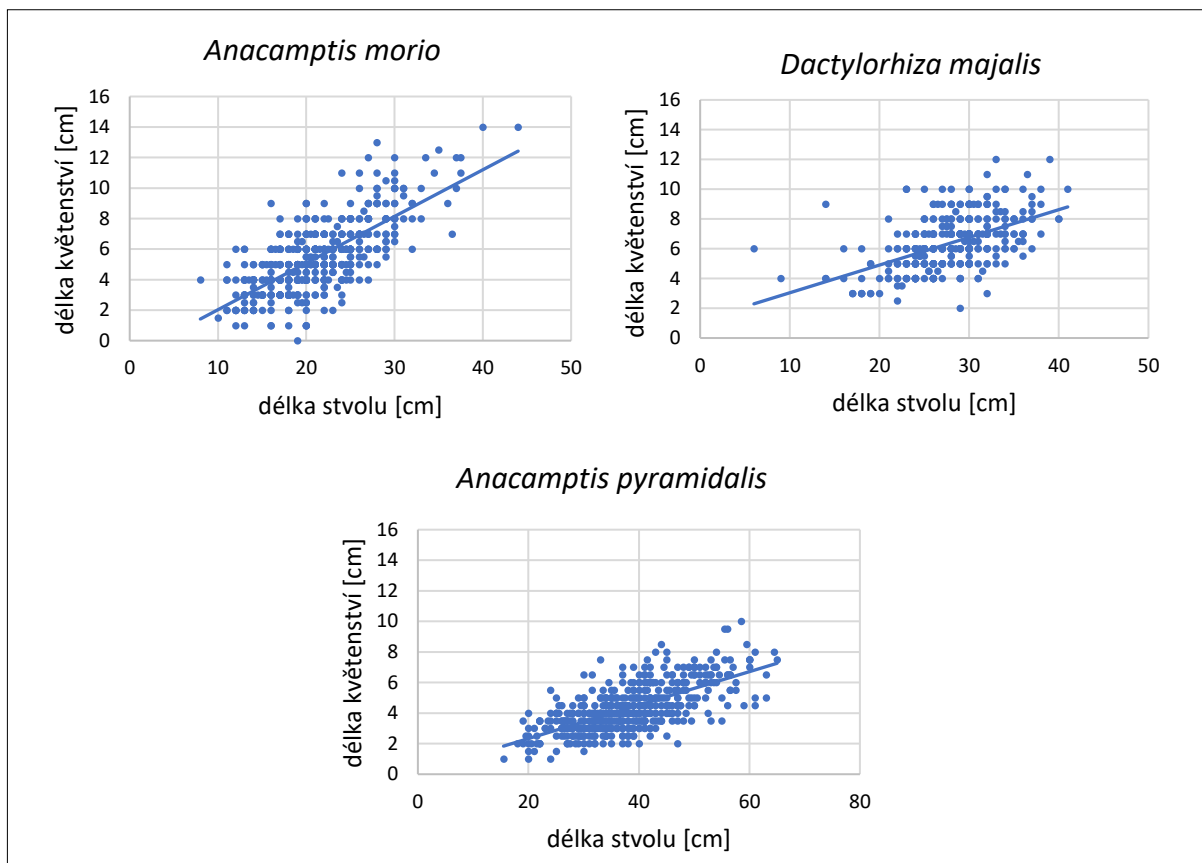
V tabulce 4.1 jsou uvedeny naměřené charakteristiky, jejich maximální a minimální hodnoty pro každý zkoumaný druh, reprodukční úspěch a hustota květenství. Nejdelší stvol má druh *A. pyramidalis*, následovaný druhem *D. majalis* s průměrnou délkou stvolu o 10 centimetrů kratší. Nejdelší květenství má druh *D. majalis* a těsně za tímto druhem se nachází druh *A. morio*, který má nejnižší hustotu květenství ze všech tří druhů. Druh *A. pyramidalis* má v průměru nejvíce květů a nejmenší délku květenství, čímž je jeho hustota květenství nejvyšší. V hodnotě reprodukčního úspěchu se druhy mezi sebou příliš neodlišují, nejnižší průměrný reprodukční úspěch má druh *A. pyramidalis*, druh *A. morio* jej má o dvě desetiny větší a druh *D. majalis* oproti druhu *A. morio* má reprodukční úspěch o jednu desetinu větší (viz tab. 4.1).

druh	parametry	průměr	minimální hodnota	maximální hodnota
<i>Anacamptis morio</i>	délka stvolu [cm]	21.2	8	44
	délka květenství [cm]	5.4	1	14
	počet květů	8	1	19
	počet semeníků	1	0	11
	reprodukční úspěch	0.19	0	1
	hustota květenství	1.47	0.14	3.67
<i>Dactylorhiza majalis</i>	délka stvolu [cm]	28.0	6	41
	délka květenství [cm]	6.4	2	12
	počet listů	4	1	9
	počet květů	13	2	31
	počet semeníků	3	0	13
	reprodukční úspěch	0.20	0	1
	hustota květenství	2.10	0.57	6.25
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	délka stvolu [cm]	38.1	15.5	65
	délka květenství [cm]	4.3	1	10
	počet květů	40	11	116
	počet semeníků	8	0	59
	reprodukční úspěch	0.17	0	0.89
	hustota květenství	9.47	1.08	21.00

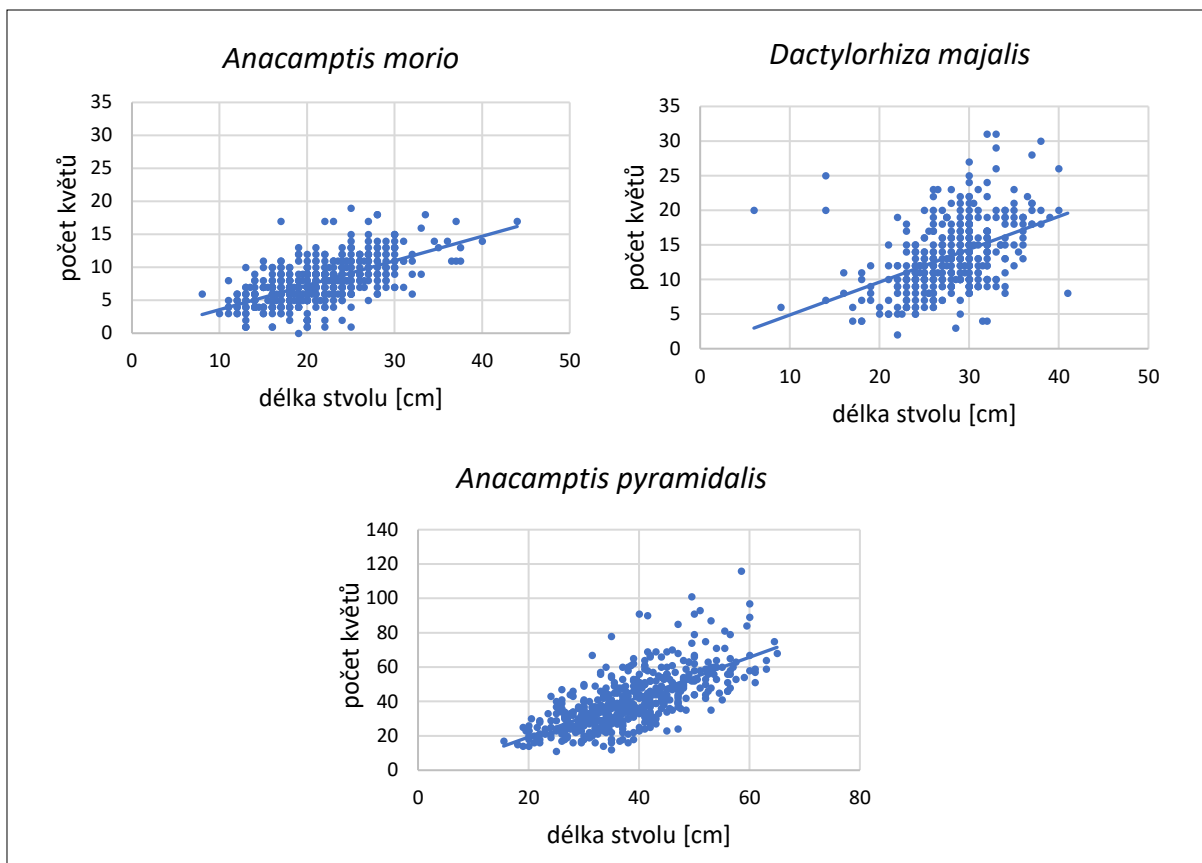
Tab. 4.1: Tabulka měřených a počítaných parametrů, jejich průměrů, minimálních a maximálních hodnot u šálivých druhů *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis* v roce 2023. Reprodukční úspěch byl vypočítán jako podíl počtu semeníků ku počtu květů. Hustota květenství byla vypočítána jako podíl počtu květů ku délce květenství na daném jedinci.

4.2. Korelace faktorů ovlivňující reprodukční úspěšnost

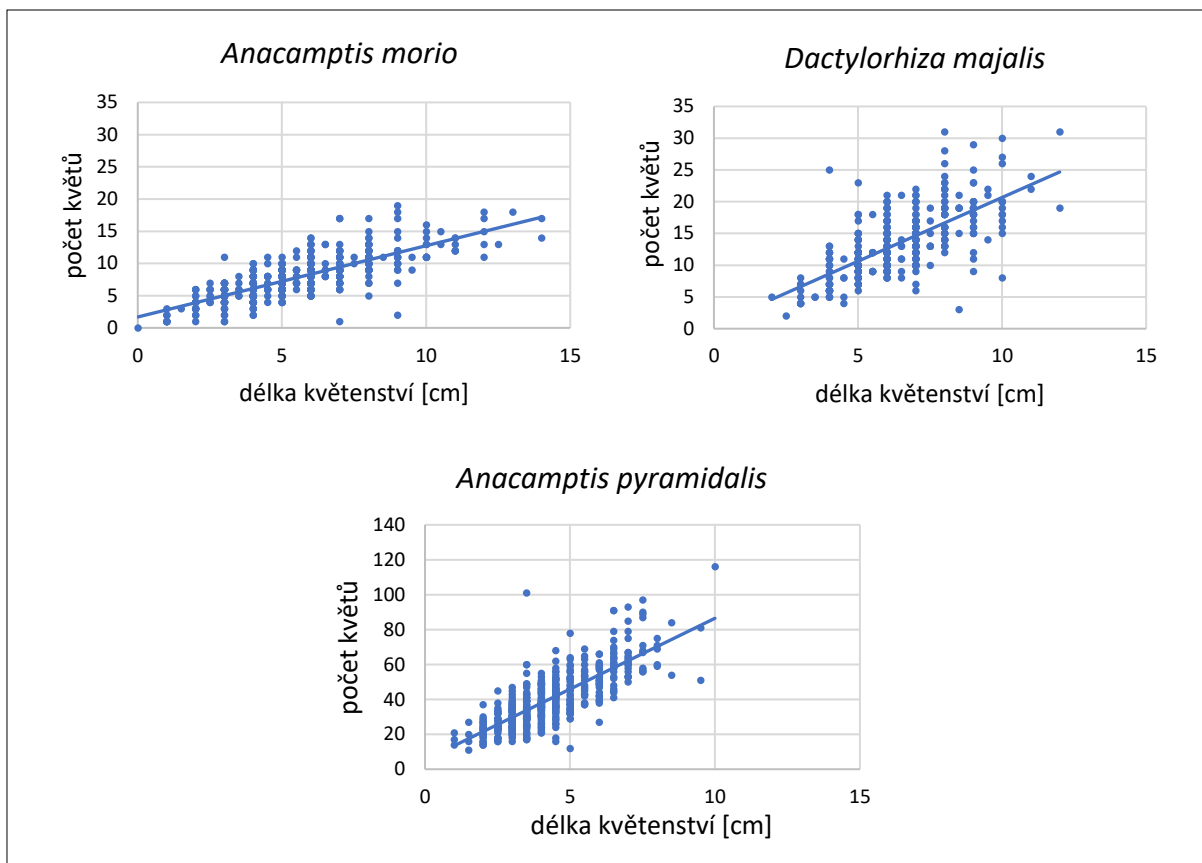
Všechny vztahy mezi dvojicemi proměnných: délka květenství, délka stvolu a počet květů, vyšly pozitivní a lineární se statisticky významnými korelačními koeficienty (obr. 4.1, 4.2 a 4.3), což odpovídá obecně známým trendům. Koeficienty determinace byly maximálně 0.6, ale hladina signifikance (p) byla vždy mnohem menší než obecně používaná hodnota 0.05 (viz tab. 4.2) Nejmenší korelační koeficient byl pokaždé nalezen u druhu *D. majalis*. Druhy *A. morio* a *A. pyramidalis* byly pozitivně zkorelovány a jejich koeficienty determinace byly podobné (viz tab. 4.2), až na závislost počtu květů na délce stvolu, při které se u druhu *A. pyramidalis* projevila nejtěsnější závislost ($R^2 = 0.5$).



Obr. 4.1: Závislost délky květenství na délce stvolu u druhů *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis*.



Obr. 4.2: Závislost počtu květů na délce stvolu u druhů *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis*.

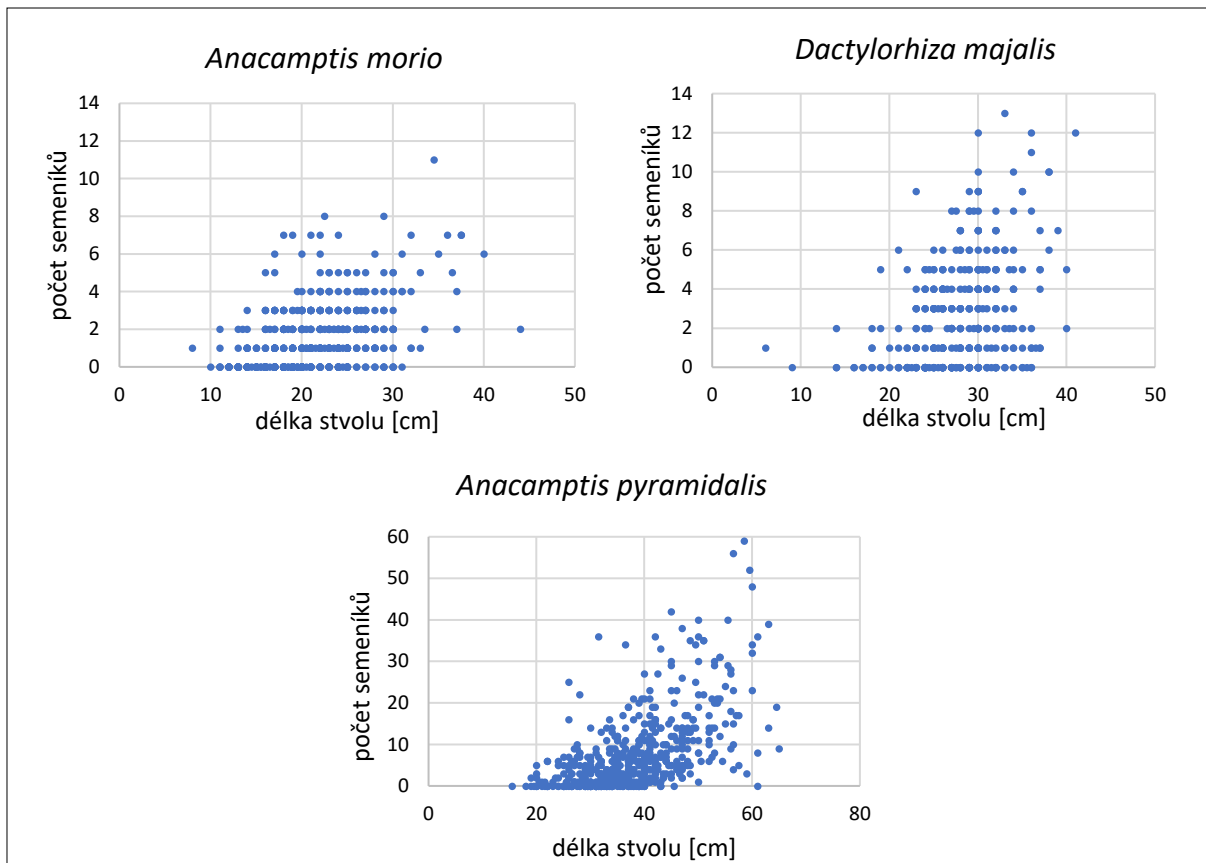


Obr. 4.3: Závislost počtu květů na délce květenství u druhů *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis*.

Nezávisle proměnná	Závisle proměnná	Druh	Směrnice přímký (b)	Průsečík s osou y (c)	Koeficient determinace (R ²)	Hladina významnosti (p)
délka stvolu [cm]	délka květenství [cm]	<i>A. morio</i>	0.3057	-1.0291	0.53	1.18E-91
		<i>D. majalis</i>	0.1861	1.1799	0.26	9.46E-27
		<i>A. pyramidalis</i>	0.1095	0.1414	0.46	8.41E-71
délka stvolu [cm]	počet květů	<i>A. morio</i>	0.371	-0.1385	0.38	1.74E-59
		<i>D. majalis</i>	0.4744	0.1298	0.20	1.61E-20
		<i>A. pyramidalis</i>	1.1614	-3.956	0.48	1.58E-73
délka květenství [cm]	počet květů	<i>A. morio</i>	1.1059	1.697	0.60	7.05E-112
		<i>D. majalis</i>	2.0083	0.5775	0.48	1.71E-55
		<i>A. pyramidalis</i>	8.148	5.3025	0.60	1.27E-103

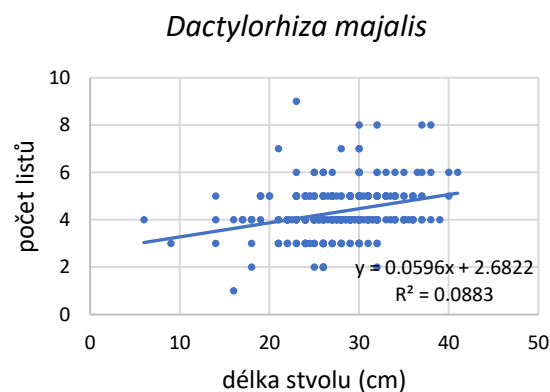
Tab. 4.2: Parametry závislosti délky květenství na délce stvolu, počtu květů na délce stvolu a počtu květů na délce květenství. Rovnice lineárních regresí jsou ve tvaru $y = bx + c$.

Na obrázku 4.4 je závislost počtu semeníků na délce stvolu. Tato závislost není lineární, ale naměřená data vytvářejí v obrázku trojúhelník. S větší délkou stvolu se zvyšuje pravděpodobnost většího množství semeníků na daném jedinci. Počet semeníků koreluje s počtem květů na rostlině a tato závislost je korelována s délkou květenství. Délka květenství je pozitivně závislá na délce stvolu. Tyto zkoumané charakteristiky jsou navzájem ovlivněny a směrnice pozitivních korelací jsou signifikantně odlišné od nuly. Graf vychází u všech druhů podobně.



Obr. 4.4: Závislost počtu semeníků na délce stvolu u druhů *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis*.

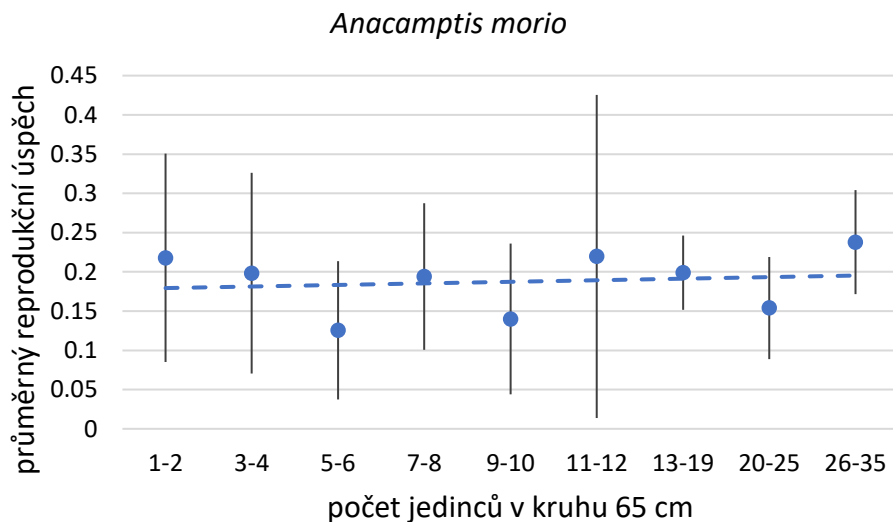
Druh *D. majalis* má různý počet listů na svém stvolu, proto byly spočítány listy na každém stvolu (viz obr. 4.5). Závislost počtu listů na délce stvolu je zde proložena přímkou, její směrnice je signifikantně odlišná od nuly ($p = 3.16E-09$), ale s nízkým koeficientem determinace ($R^2 = 0.0883$).



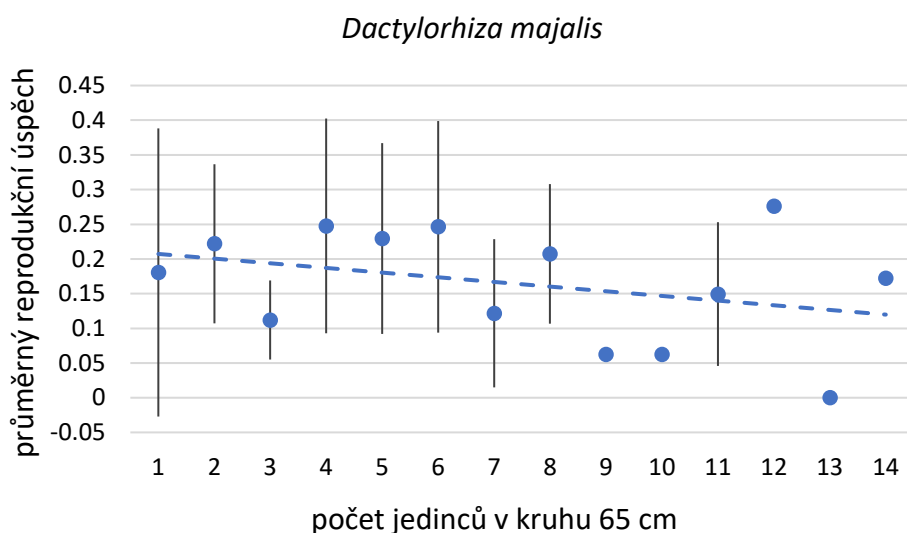
Obr. 4.5: Závislost počtu listů na délce stvolu u druhu *D. majalis*.

4.3. Vliv izolovanosti na reprodukční úspěch

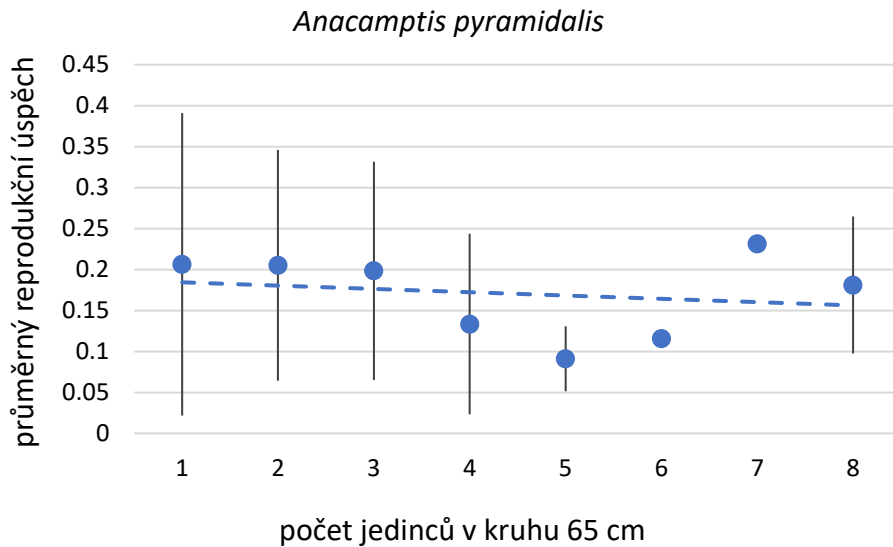
Mezi důležité výsledky řadíme méně prozkoumané závislosti mezi reprodukčním úspěchem, délkou stvolu a počtem jedinců v kruhu. Obrázky 4.6, 4.7 a 4.8 znázorňují závislosti reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu, jejichž směrnice nejsou signifikantně odlišné od nuly ani u jednoho druhu. Koeficienty determinace jsou velmi nízké, protože jsou velké rozptyly mezi hodnotami (viz tab. 4.3).



Obr. 4.6: Závislost průměrného reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *A. morio*.

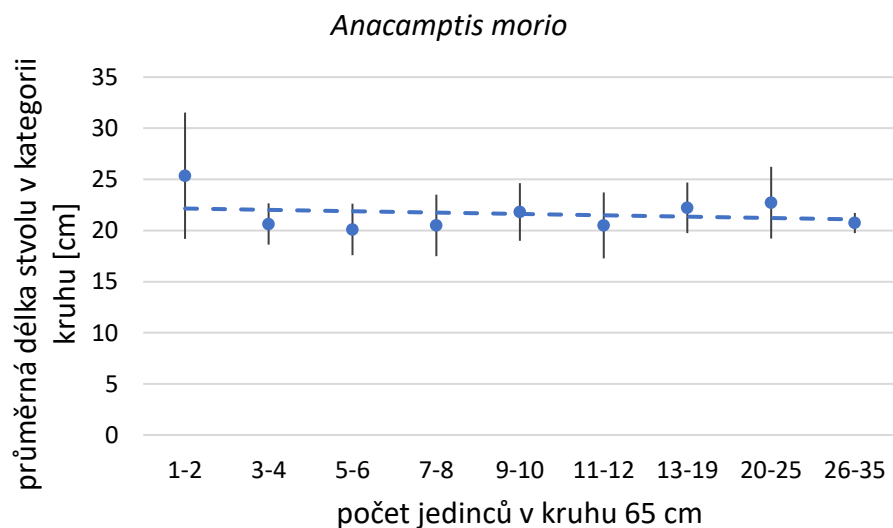


Obr. 4.7: Závislost průměrného reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *D. majalis*.

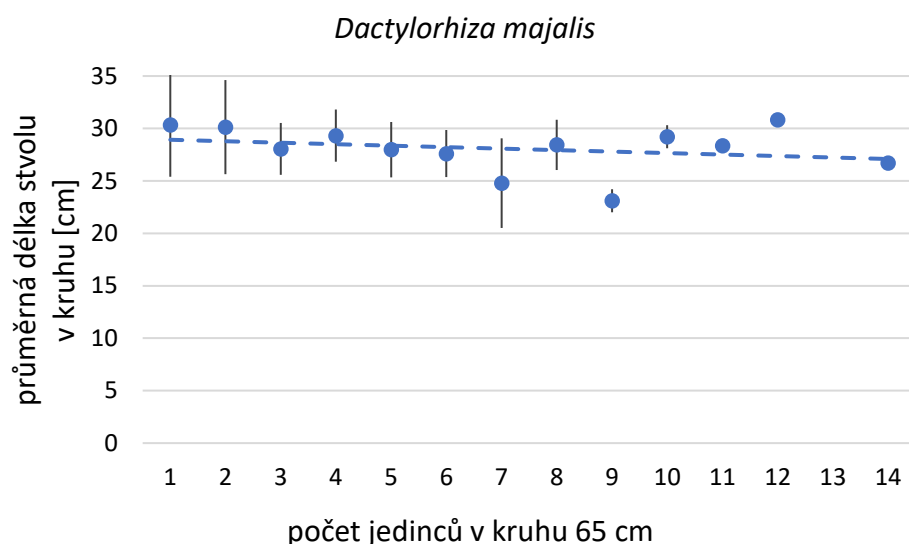


Obr. 4.8: Závislost průměrného reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *A. pyramidalis*.

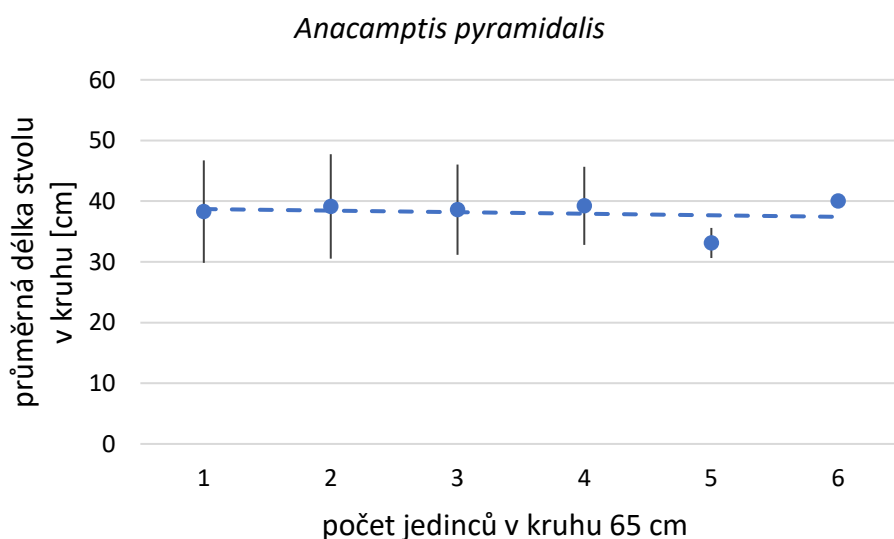
Pro vyloučení možného ovlivnění výsledků v závislosti reprodukčního úspěchu na délce stvolu bylo testováno, zda délka stvolu koreluje s počtem jedinců v kruhu. Z tabulky 4.3 je zřejmé, že délka stvolu nezávisí na počtu jedinců v kruhu. Délka stvolu není zkorelována s reprodukčním úspěchem. U všech tří druhů jsou koeficienty determinace velmi malé a hladiny významnosti velmi vysoké (viz tab. 4.3). Rozdíly nejsou patrné ani z grafického znázornění na obrázcích 4.9, 4.10 a 4.11.



Obr. 4.9: Závislost délky stvolu na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *A. morio*.



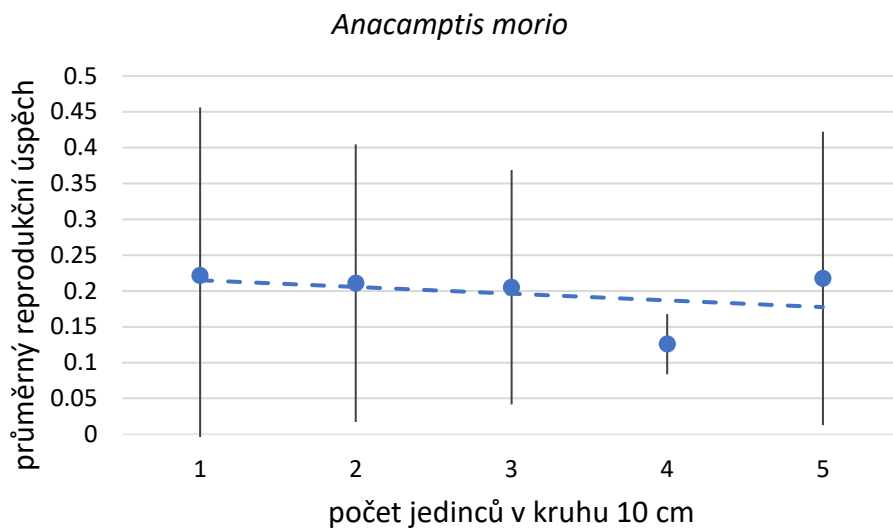
Obr. 4.10: Závislost délky stvolu na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *D. majalis*.



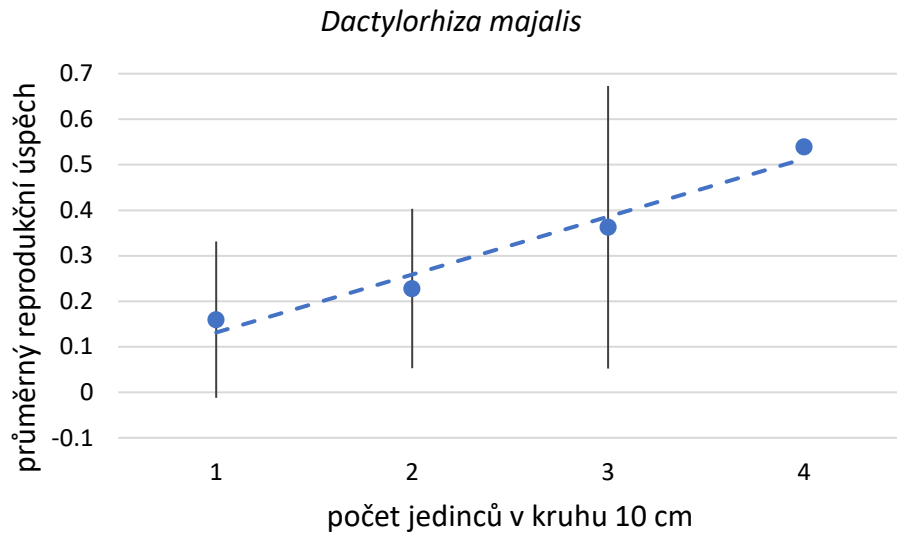
Obr. 4.11: Závislost délky stvolu na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *A. pyramidalis*.

Korelace mezi charakteristikami orchidejí nacházejícími se ve velkém kruhu nebyly signifikantní. Na obrázcích 4.12 až 4.18 byly provedeny stejné analýzy jako v předchozích obrázcích, ale v menším kruhu. Tyto výsledky mohou být ovlivněny počtem záznamů pro jednotlivé kategorie, protože je hodně nasbíraných dat pro jednoho jedince v kruhu a pro více jedinců v kruhu je méně záznamů. Kruh o průměru 10 cm je velmi malý a největší počet jedinců v takovém kruhu byl pět. Výsledky mezi druhy jsou odlišné. U druhu *A. morio* nejsou výsledky průkazné, zatímco u druhu *D. majalis* se prokázala signifikantnost (viz tab. 4.3). Na obrázku

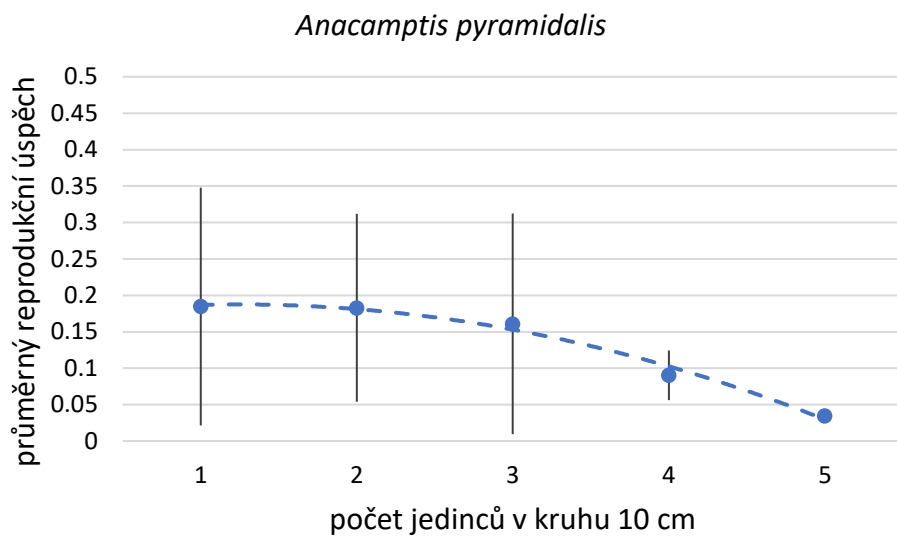
4.13 pozorujeme lineární pozitivní závislost reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu ($R^2 = 0.96$) a obrázek 4.16 zobrazuje závislost délky stvolu na počtu jedinců v kruhu, což ukazuje, že reprodukční úspěch je zkorelovan s délkou stvolu. U druhu *A. pyramidalis* jsou rozdílné výsledky (viz obr. 4.14). Graf závislosti reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu neprokázal významnost ($p = 0.7$), protože data mají velký rozptyl, i přestože spojnice zprůměrovaných hodnot má vysoký koeficient determinace ($R^2 = 0.98$). Při ověřování vlivu délky stvolu na reprodukční úspěch byla zaznamenána negativně parabolická závislost, jejíž kvadratický člen byl průkazně odlišný od nuly (viz obr. 4.17 a tab. 4.3). Největší délku stvolu měli ti jedinci, kteří byli v kruhu v počtu tři. Pokud byl v kruhu jeden jedinec nebo pět jedinců, měli délku stvolu signifikantně menší.



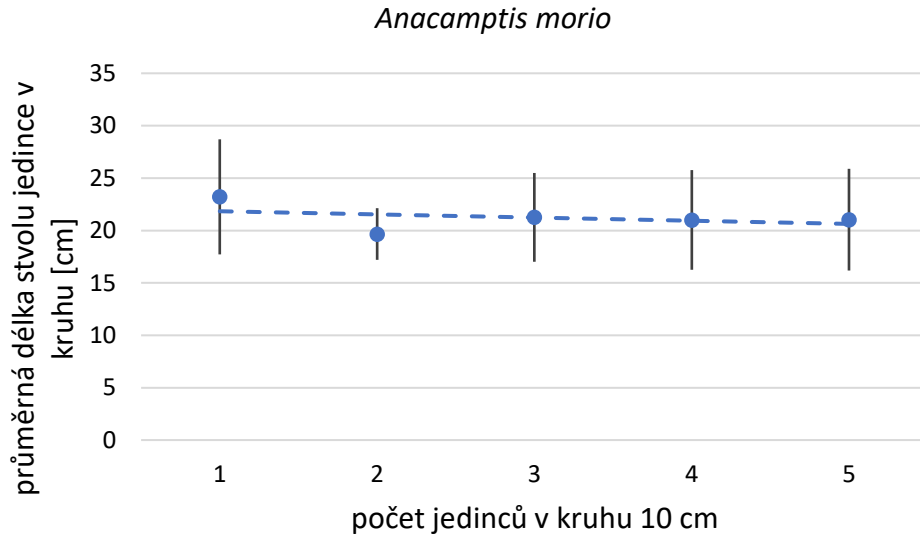
Obr. 4.12: Závislost průměrného reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů u druhu *A. morio*.



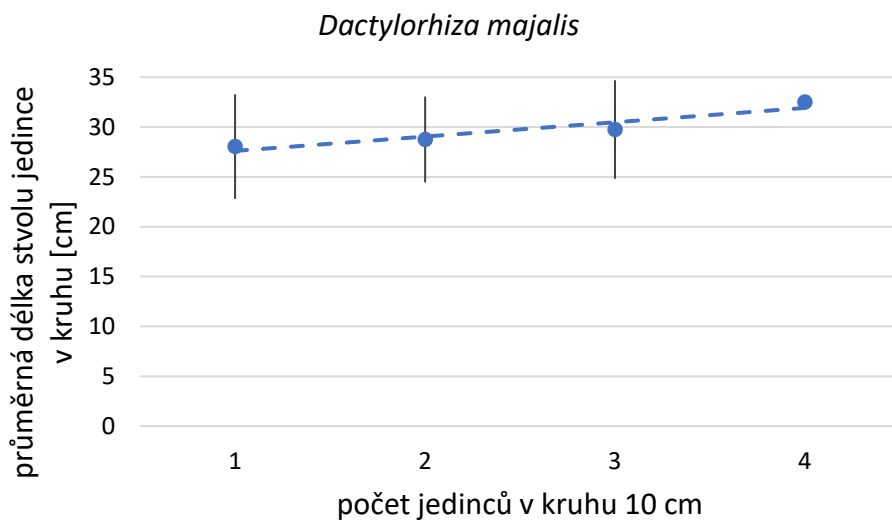
Obr. 4.13: Závislost průměrného reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 cm u druhu *D. majalis*.



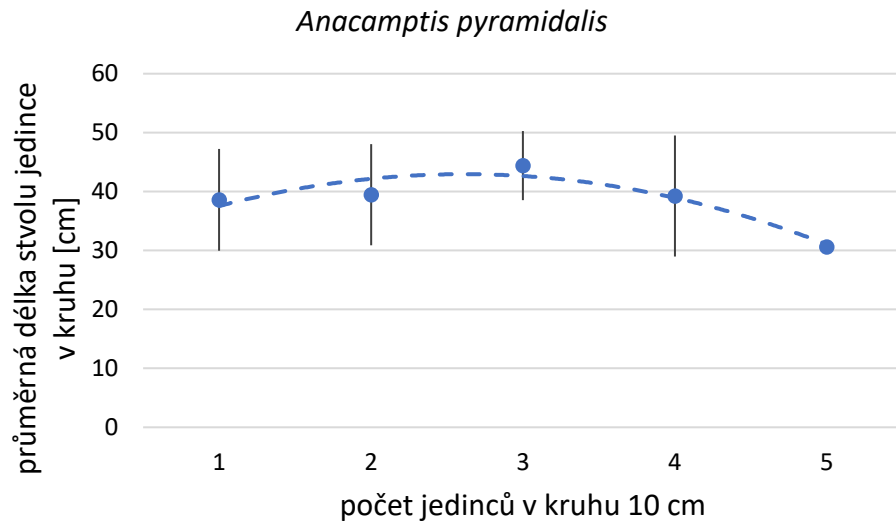
Obr. 4.14: Závislost průměrného reprodukčního úspěchu na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů u druhu *A. pyramidalis*.



Obr. 4.15: Závislost průměrné délky stvolu jedince v kruhu na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů u druhu *A. morio*.



Obr. 4.16: Závislost průměrné délky stvolu jedince v kruhu na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů u druhu *D. majalis*.



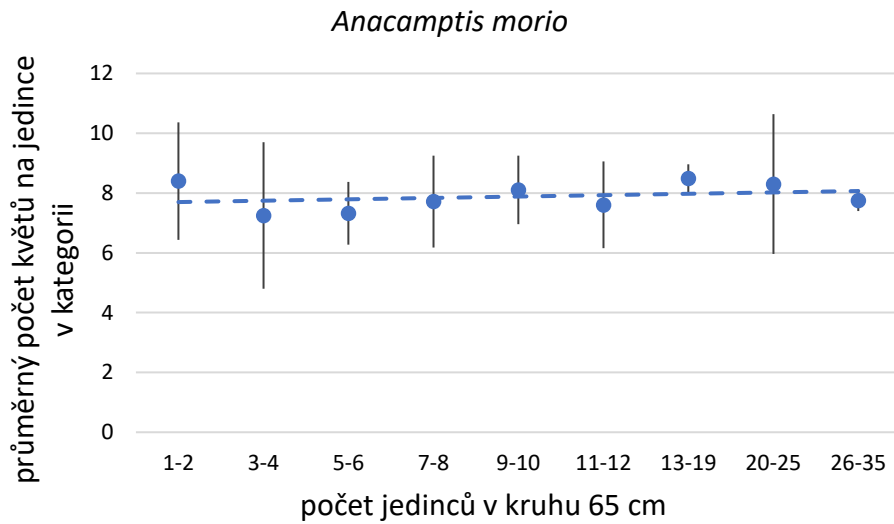
Obr. 4.17: Závislost průměrné délky stvolu jedince v kruhu na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů u druhu *A. pyramidalis*.

Nezávisle proměnná	Závisle proměnná	Druh	Kvadratický člen (a)	Směrnice přímky (b)	Průsečík s osou y (c)	Koeficient determinace (R ²)	Hladina významnosti (p)
počet jedinců v kruhu 65 cm	reprodukční úspěch	<i>A. morio</i>		0.002	0.1773	0.02	6.20E-01
		<i>D. majalis</i>		-0.0067	0.214	0.12	4.10E-01
		<i>A. pyramidalis</i>		-0.0036	0.1675	0.04	4.00E-01
počet jedinců v kruhu 65 cm	délka stvolu [cm]	<i>A. morio</i>		-0.1325	22.281	0.05	6.00E-01
		<i>D. majalis</i>		-0.1412	29.064	0.07	1.30E-01
		<i>A. pyramidalis</i>		-0.256	38.959	0.04	8.00E-01
počet jedinců v kruhu 10 cm	reprodukční úspěch	<i>A. morio</i>		-0.0094	0.2243	0.14	9.00E-01
		<i>D. majalis</i>		0.1272	0.0043	0.96	9.34E-67
		<i>A. pyramidalis</i>	-0.0112	0.0276	0.1704	0.99	7.00E-01
počet jedinců v kruhu 10 cm	délka stvolu [cm]	<i>A. morio</i>		-0.3021	22.139	0.14	2.00E-01
		<i>D. majalis</i>		1.4368	26.169	0.90	7.76E-18
		<i>A. pyramidalis</i>	-2.0841	10.882	28.748	0.88	1.65E-06

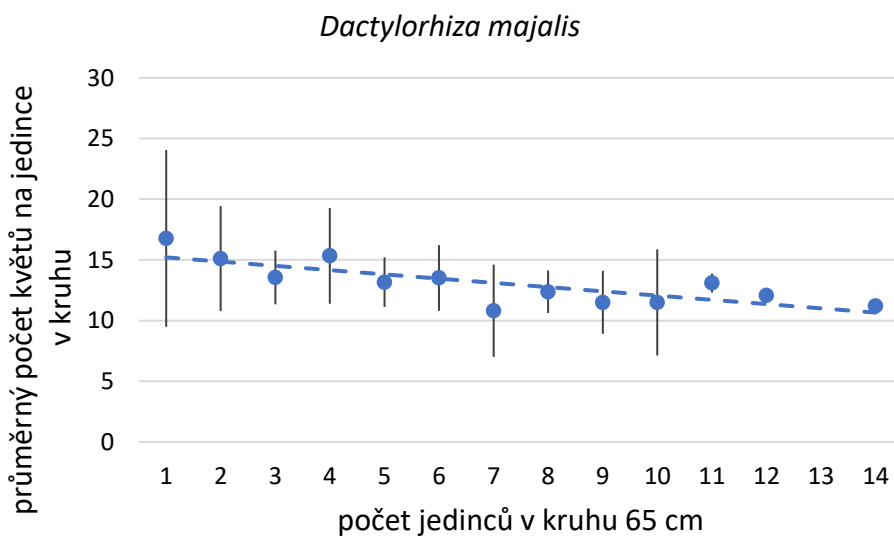
Tab. 4.3: Parametry závislostí reprodukčního úspěchu a délky stvolu na počtu jedinců v kruzích o průměru 65 a 10 centimetrů. Rovnice lineárních regresí jsou ve tvaru $y = bx + c$ a rovnice kvadratických funkcí $y = ax^2 + bx + c$.

4.4. Vliv izolovanosti na počet květů

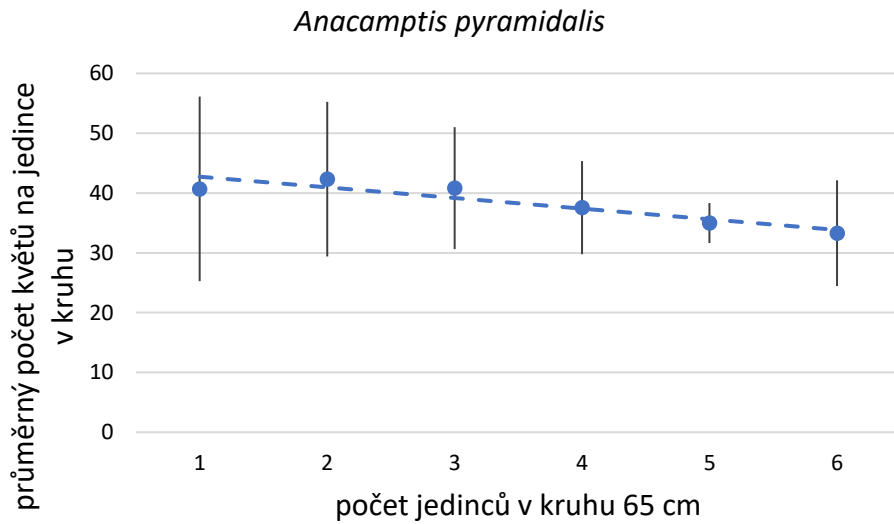
Negativní vliv počtu jedinců na počet květů se projevil pouze u druhu *A. pyramidalis* v kruhu o průměru 65 cm (viz obr. 4.20). Osamělý jedinec druhu *A. pyramidalis* měl v průměru největší počet květů a zároveň nejdelší květenství. Na obrázcích 4.20 a 4.23 je vidět korelace počtu květů s délkou květenství. Šálivé druhy *A. morio* a *D. majalis* se odlišují od *A. pyramidalis*, protože jejich výsledná hladina významnosti je příliš velká pro potvrzení hypotézy a koeficienty determinace dosahují příliš malých hodnot (viz obr. 4.18, 4.19, 4.21, 4.22 a tab. 4.4)



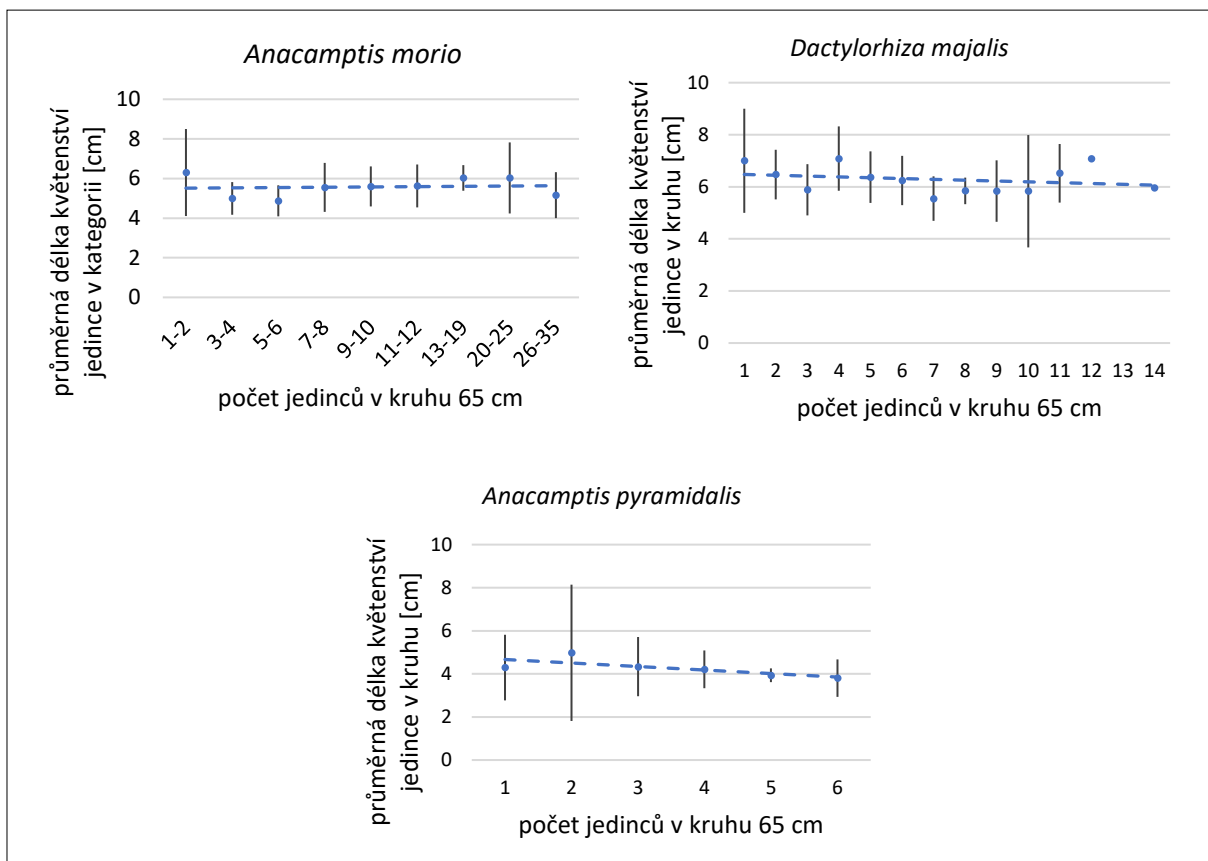
Obr. 4.18: Závislost průměrného počtu květů na jedince v kategorii na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *A. morio*.



Obr. 4.19: Závislost průměrného počtu květů na jedince v kategorii na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *D. majalis*.

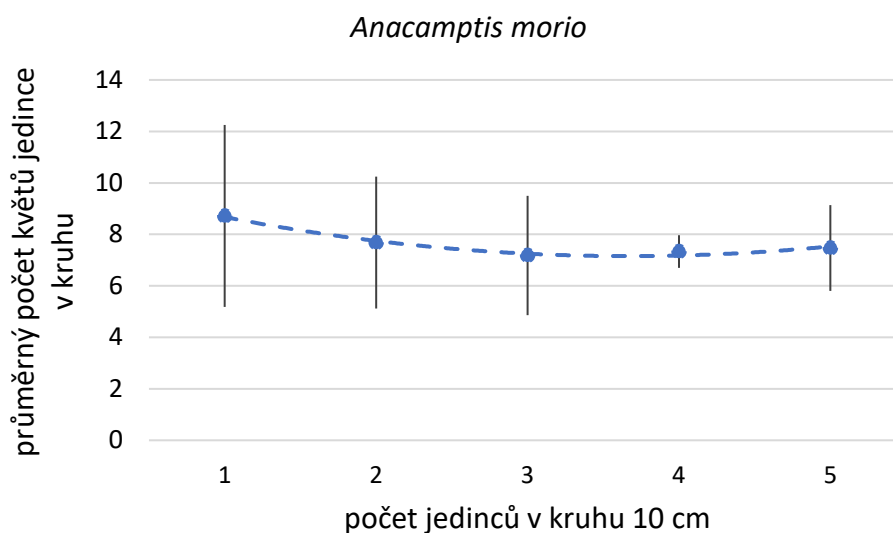


Obr. 4.20: Závislost průměrného počtu květů na jedince v kategorii na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druh *A. pyramidalis*.

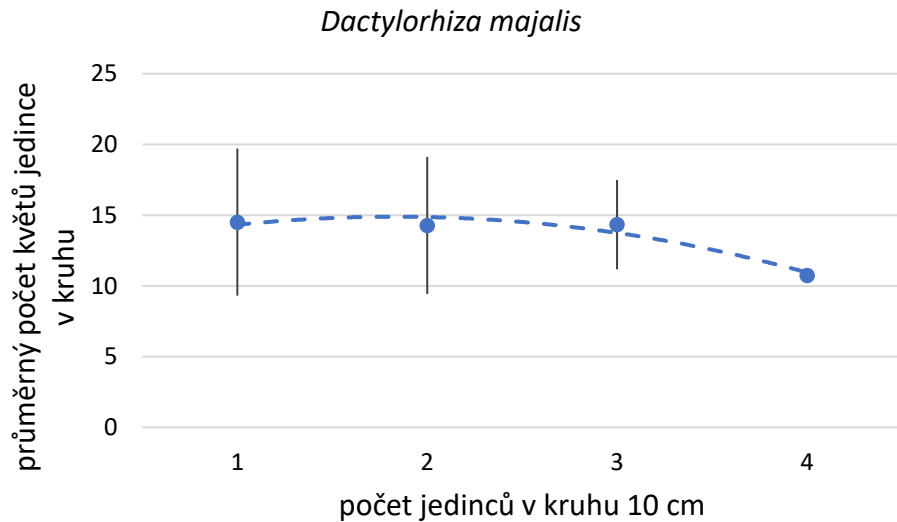


Obr. 4.21: Závislost průměrné délky květenství jedince v kruhu/ kategorii na počtu jedinců v kruhu o průměru 65 centimetrů pro druhy *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis*.

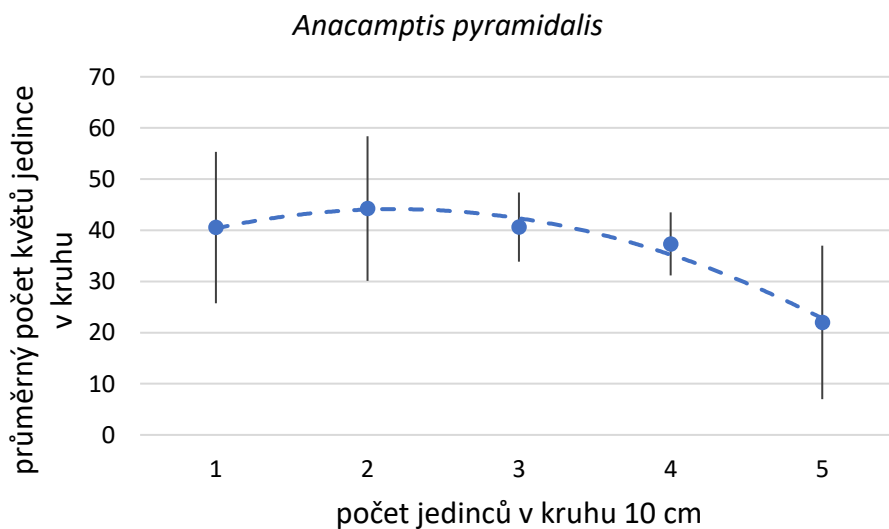
Zaměříme-li se pouze na menší kruhy, tak můžeme pozorovat významné výsledky oproti velkým kruhům. Výsledky se mezi druhy odlišují, ale existuje statisticky významný vztah mezi proměnnými u všech druhů (viz tab. 4.4). Maximální počet jedinců v kruzích byl pět. U druhů *D. majalis* a *A. pyramidalis* byly negativní parabolické závislosti počtu květů na počtu jedinců v kruhu 10 cm, shodně i se závislostí délky květenství na počtu jedinců v kruhu (viz obr. 4.23 a 4.24). Tvar křivky u druhu *D. majalis* je silně ovlivněn bodem pro čtyři jedince v kruhu. Takový kruh byl zaznamenán pouze jednou, a pokud bychom tuto kategorii odstranili pro nedostatek údajů, křivka by změnila svůj tvar. Pro výpočet byly použity všechny záznamy, koeficient determinace činí 0.92 a analýza dosáhla signifikantních výsledků (viz tab. 4.4). Porovnáme-li druhy *D. majalis* a *A. pyramidalis* s druhem *A. morio*, zaznamenáváme rozdílnou křivku. Z obrázku 4.22 je zřejmá mírná pozitivní parabolická křivka.



Obr. 4.22: Závislost průměrného počtu květů na jedince v kategorii na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů pro druh *A. morio*.

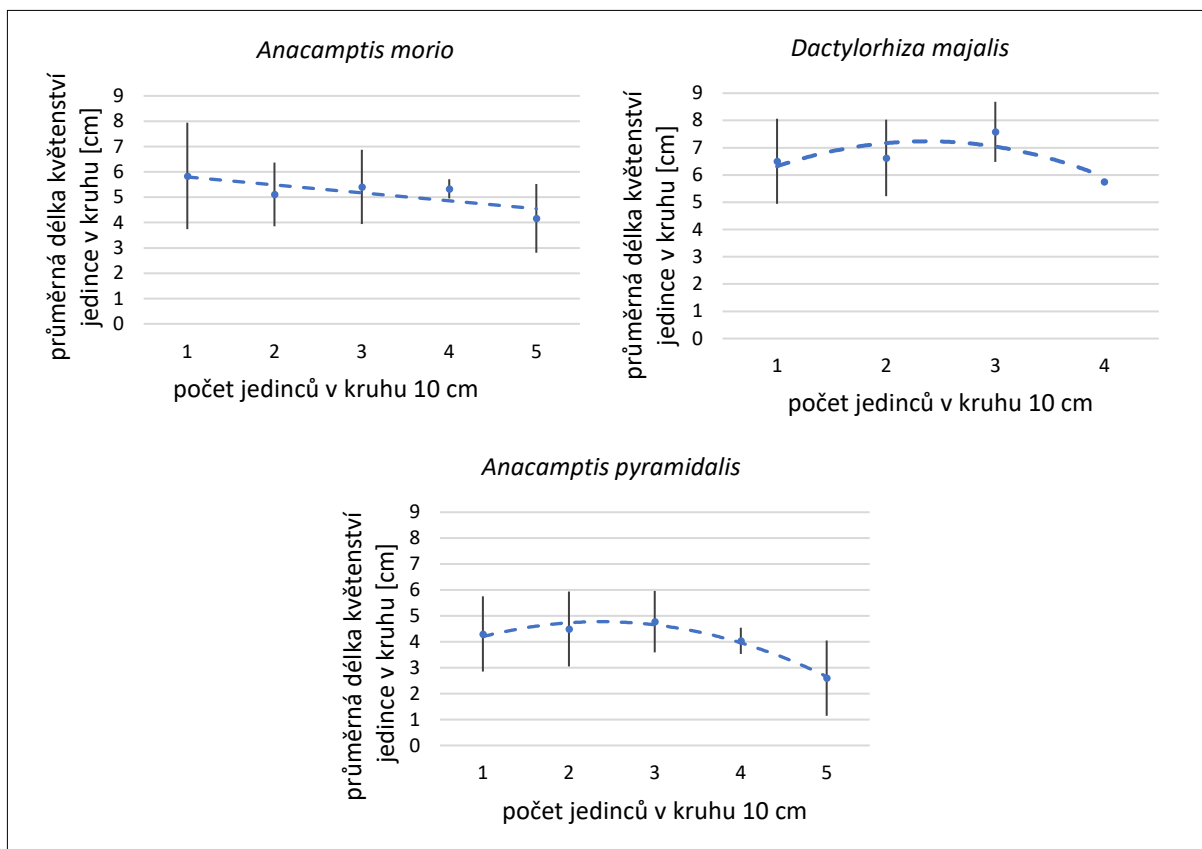


Obr. 4.23: Závislost průměrného počtu květů na jedince v kategorii na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů pro druh *D. majalis*.



Obr. 4.24: Závislost průměrného počtu květů na jedince v kategorii na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů pro druh *A. pyramidalis*.

Průměrný počet květů jedince, který je závislý na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 cm, je ovlivněn délkou květenství daných jedinců. Tyto dvě charakteristiky jsou zkorelovány, jak již bylo zmíněno výše. Další důkaz korelace těchto dvou faktorů vyplývá z obrázku 4.25, na kterém jsou zobrazeny závislosti délky květenství na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 cm u druhů *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis*. U všech tří druhů jsou výsledky z testu považovány za signifikantní (viz tab. 4.4) Tvary křivek u druhů *D. majalis* a *A. pyramidalis* jsou identické jako křivky na obrázcích 4.23 a 4.24 pro jednotlivé druhy.



Obr. 4.25: Závislost průměrné délky květenství jedince v kruhu na počtu jedinců v kruhu o průměru 10 centimetrů pro druhy *A. morio*, *D. majalis* a *A. pyramidalis*.

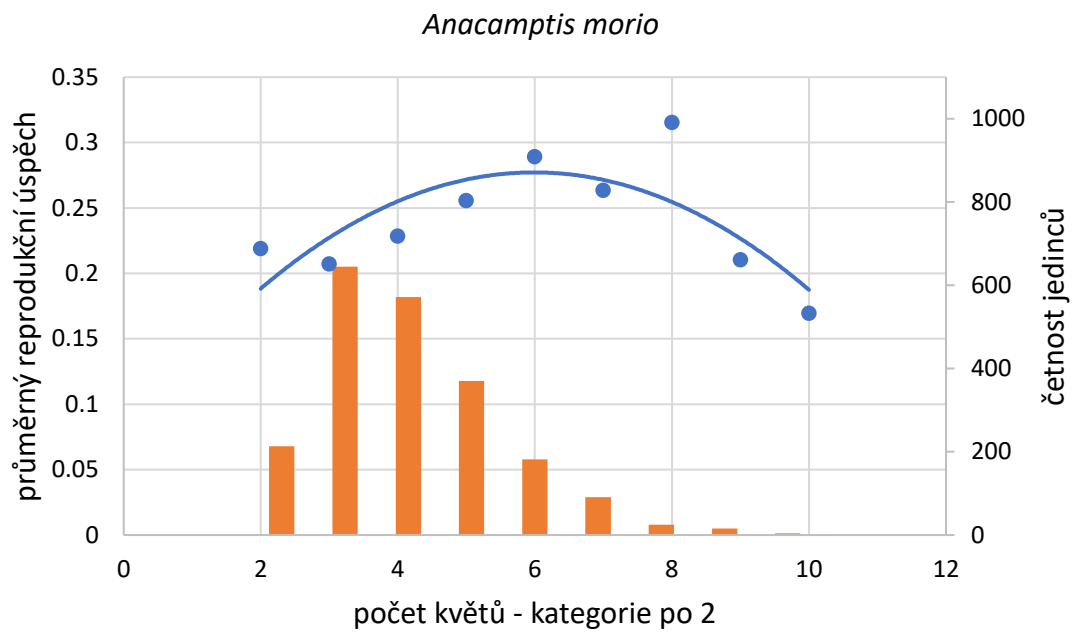
Nezávisle proměnná	Závisle proměnná	Druh	Kvadratický člen (a)	Směrnice přímky (b)	Průsečík s osou y (c)	Koeficient determinace (R ²)	Hladina významnosti (p)
počet jedinců v kruhu 65 cm	počet květů	<i>A. morio</i>		0.0463	7.6512	0.08	9.73E-01
		<i>D. majalis</i>		-0.35	15.556	0.62	4.00E-01
		<i>A. pyramidalis</i>		-1.7798	44.51	0.85	2.34E-81
počet jedinců v kruhu 65 cm	délka květenství [cm]	<i>A. morio</i>		0.0153	5.4969	0.01	3.60E-01
		<i>D. majalis</i>		-0.0316	6.5072	0.06	4.40E-01
		<i>A. pyramidalis</i>		-0.1632	4.8305	0.56	2.17E-98
počet jedinců v kruhu 10 cm	počet květů	<i>A. morio</i>	0.2131	-1.5629	10.02	0.97	2.29E-27
		<i>D. majalis</i>	-0.8381	3.0683	12.082	0.92	7.47E-30
		<i>A. pyramidalis</i>	-2.6929	11.757	31.299	0.97	2.00E-04
počet jedinců v kruhu 10 cm	délka květenství [cm]	<i>A. morio</i>		-0.3133	6.1129	0.63	9.38E-29
		<i>D. majalis</i>	-0.4896	2.3187	4.4896	0.61	1.52E-34
		<i>A. pyramidalis</i>	-0.3062	1.4519	3.0557	0.97	3.41E-81

Tab. 4.4: Parametry závislosti počtu květů a délky květenství na počtu jedinců v kruzích o průměru 65 a 10 centimetrů. Rovnice lineárních regresí jsou ve tvaru $y = bx + c$ a rovnice kvadratických funkcí $y = ax^2 + bx + c$.

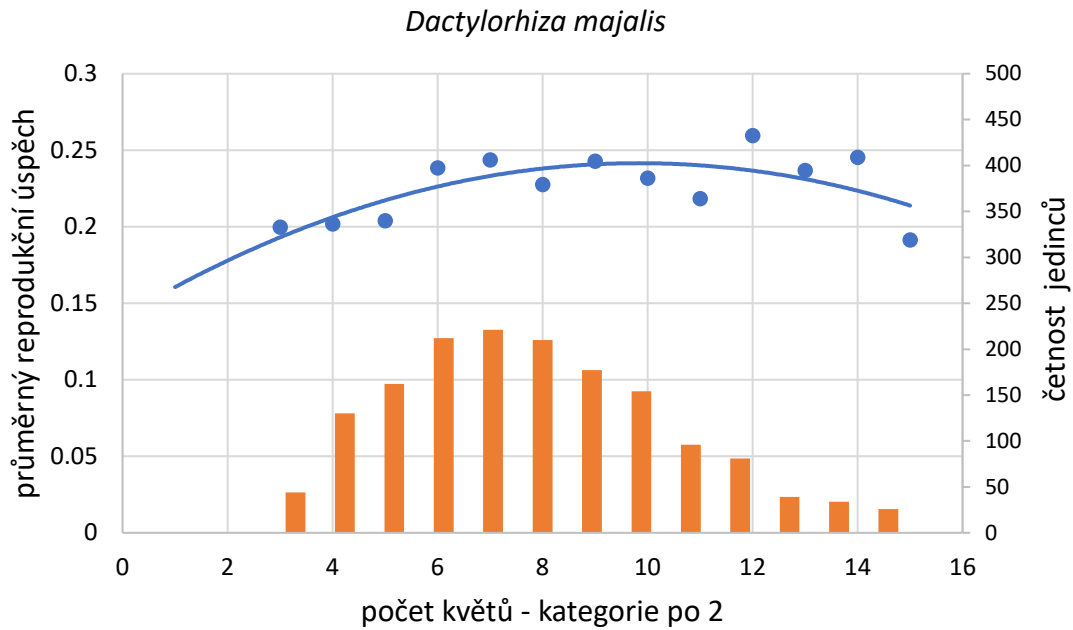
4.5. Reprodukční úspěšnost

Výsledná data u druhů *A. morio* a *D. majalis* prokázala parabolickou závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů (viz obr. 4.26 a 4.27). Negativní parabolické závislosti reprodukčního úspěchu na počtu květů mají kvadratické členy významně odlišné od nuly. Naopak druh *A. pyramidalis* vykazuje pozitivně lineární závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů, kde směrnice je významně odlišná od nuly (viz obr. 4.28). Všechny výsledky týkající se reprodukční úspěšnosti mají nízké p-hodnoty (viz tab. 4.5). Na obrázcích 4.26, 4.27 a 4.28 jsou taktéž zobrazeny četnosti jedinců pro určité počty květů. Nejvíce jedinců má menší počet květů, než je vrchol paraboly popisující závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů.

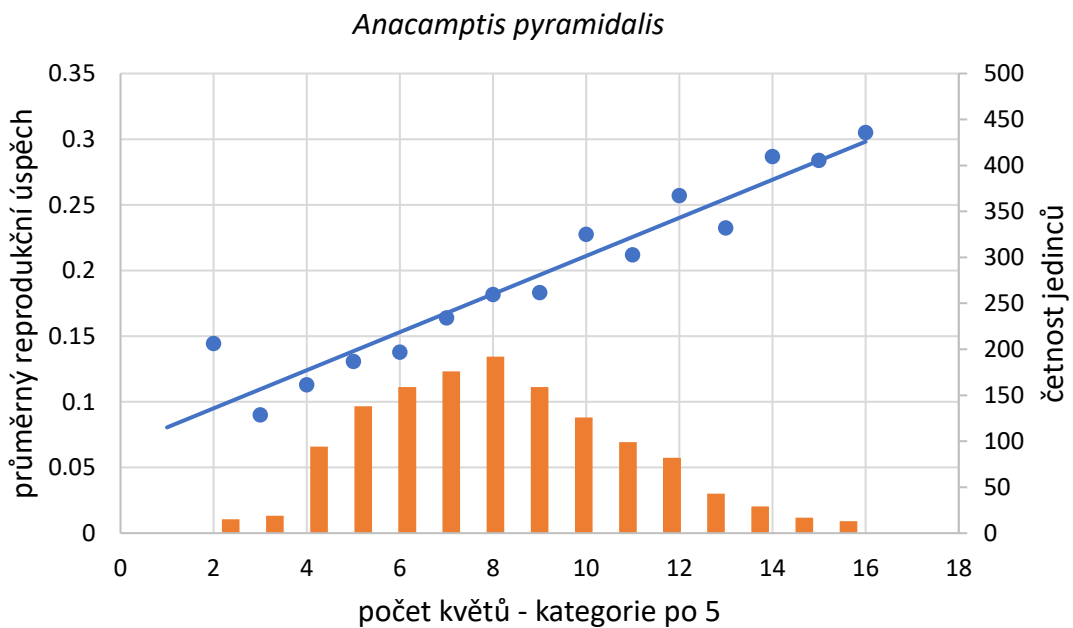
Jedinci druhu *A. morio* mají nejčastěji 5-6 květů v květenství, druh *D. majalis* má nejčastěji 13-14 květů v květenství a druh *A. pyramidalis* má nejčastěji 36-40 květů v květenství.



Obr. 4.26: Závislosti reprodukčního úspěchu na počtu květů pro druh *A. morio* (modrá křivka) a četnost jedinců na počtech květů (oranžové sloupce). Data byla sbírána v letech 2021, 2022 a 2023. Počty květů byly kategorizovány po dvou.



Obr. 4.27: Závislosti reprodukčního úspěchu na počtu květů pro druh *D. majalis* (modrá křivka) a četnost jedinců na počtech květů (oranžové sloupce). Data byla sbírána v letech 2021, 2022 a 2023. Počty květů byly kategorizovány po dvou.



Obr. 4.28: Závislosti reprodukčního úspěchu na počtu květů pro druh *A. pyramidalis* (modrá křivka) a četnost jedinců na počtech květů (oranžové sloupce). Data byla sbírána v letech 2021, 2022 a 2023. Počty květů byly kategorizovány po pěti.

Nezávisle proměnná	Závisle proměnná	Druh	Kvadratický člen (a)	Směrnice přímky (b)	Průsečík s osou y (c)	Koeficient determinace (R ²)	Hladina významnosti (p)
počet květů	reprodukční úspěch	<i>A. morio</i>	-0.0056	0.0668	0.077	0.59	2.25E-06
		<i>D. majalis</i>	-0.001	0.0204	0.1412	0.50	2.08E-02
		<i>A. pyramidalis</i>		0.0145	0.066	0.92	0.00E+00

Tab. 4.5: Parametry závislosti reprodukčního úspěchu na počtu květů. Rovnice lineárních regresí jsou ve tvaru $y = bx + c$ a rovnice kvadratických funkcí $y = ax^2 + bx + c$.

5. Diskuze

5.1. Faktory ovlivňující reprodukční úspěch

„Trojúhelníková závislost“ počtu semeníků na počtu květů vychází z toho důvodu, že orchidej s kratším stvolem má vždy kratší květenství s menším počtem květů, tudíž pravděpodobnost velkého množství květů je malá. Delší stvoly mají větší rozptyl v počtu semeníků, které mohou být rostlinou vytvořeny.

Mezi počtem květů a délkou stvolu vyšla pozitivní lineární závislost. Tento vztah byl pozorován autory Sletvold et al. (2010) u *Dactylorhiza lapponica* a dalších šálivých druhů (Vandewoestijne et al., 2009; Vojtkó et al., 2015). Po zhodnocení literatury a provedení našeho výzkumu na třech druzích šálivých orchidejí lze s velkou pravděpodobností říci, že počet květů u nich pozitivně závisí na délce stvolu.

Šálivé orchideje ve svých květech nemají nektar, který slouží jako odměna pro opylovače za přenos pylu (Brundrett, 2019). Musí proto investovat své úsilí do přilákání svých opylovačů daleko více než rostliny s nektarem. Když opylovač na květu zjistí, že nedostane odměnu, odletí pryč z daného květenství, protože není motivován přeletět na jiný květ téže rostliny (Hobbhahn et al., 2017; Jersáková a Johnson, 2006; Sun et al., 2006). Opylovači reagují na daný květ bez odměny, nenaucí se rozlišovat šálivé a nektariferní druhy (Juillet et al., 2011). Šálivé orchideje proto musí zaujmout mnohem více opylovačů, kteří na této orchideji nebyli a nevědí, že je květ neodměněn (Jersáková a Johnson, 2006). Z toho plyne, že šálivé orchideje jsou silně závislé na opylovačích (Calvo, 1990). Na základě výsledků našeho výzkumu lze konstatovat, že klíčovým faktorem ovlivňujícím reprodukční úspěch šálivých orchidejí je přítomnost a počet opylovačů na daném stanovišti. Pro další výzkumy by bylo vhodné zaměřit se na množství opylovačů na louce a porovnat více lokalit stejného druhu s důrazem na počet opylovačů a reprodukční úspěch.

5.2. Vliv izolovanosti na reprodukční úspěch

Dosavadní studie se zabývaly pouze otázkou, zda má orchidej kolem sebe sousedy a nachází se ve shluku nebo se vyskytuje samostatně. Jedinec druhu *A. pyramidalis* měl více květů, jakmile se vyskytoval osamoceně, což se neshoduje s druhem *Epipactis helleborine*, který měl více květů ve shluku než jedinci vyskytující se osamoceně (Piper a Waite, 1988). Duffy a Johnson (2017) a Firmage a Cole (1988) pozorovali na druzích *Calopogon tuberosus*

a *Disa pulchra*, že je výhodné nacházet se ve shluku, protože více květů více přitahuje opylovače. Stejná myšlenka tvořila naši hypotézu. Na druhou stranu Scaccabarozzi et al. (2020) uvádějí, že velké shluky orchidejí nemusejí být výhodou, protože záleží na opylovačích a jejich paměti. U našich zkoumaných druhů nebyla nalezena žádná závislost reprodukčního úspěchu na počtu sousedů.

Výzkumů, které by se přesně tímto zabývaly, je nedostatek. Lze nalézt studie, které zkoumaly velikost populace, což lze přirovnat k počtu jedinců v kruhu, avšak s významným rozdílem v tom, že se zde pracuje s podstatně menším počtem jedinců. Výzkum zabývající se druhem *D. majalis* předpokládal, že větší populace přilákají více opylovačů. Hansen a Olesen (1999) měli myšlenku podobající se naší hypotéze a taktéž se jim nepotvrdila. Nelze zatím ale tvořit obecné závěry. U šálivé orchideje *Phaius delavayi* byl vyšší reprodukční úspěch v menších populacích (Li et al., 2011), naopak u druhu *Orchis purpurea* byl vyšší reprodukční úspěch ve větších populacích (Jacquemyn et al., 2007). Reprodukční úspěch může být ovlivněn jinými rostlinami v okolí a nemusí záležet pouze na počtu sousedů stejného druhu orchideje (Duffy a Johnson, 2017; Johnson et al., 2003).

Uvažovali jsme, že reprodukční úspěch může být závislý na počtu jedinců, ale může být také zkorelován s délkou stvolu daného jedince. Tato hypotéza se potvrdila, protože u druhu *D. majalis* závislost reprodukčního úspěchu na počtu jedinců do 10 cm je signifikantně odlišná od nuly, stejně tak i závislost délky stvolu na počtu jedinců do 10 cm. Naše hypotéza je ale podpořena pouze daty získanými od druhu *D. majalis* a pouze při sledování malého kruhu o průměru 10 cm, ve kterém byli zaznamenáni maximálně čtyři jedinci.

Průkazný výsledek byl pozorován v závislosti délky stvolu na počtu jedinců u druhu *A. pyramidalis*, u kterého v grafu pozorujeme parabolu. Průměrnou nejvyšší délku stvolu měli jedinci vyskytující se v počtu tři v malém kruhu. S délkou stvolu v malém kruhu u druhu *A. pyramidalis* jsou zkorelovány i charakteristiky délka květenství a počet květů, jejich parabolické závislosti jsou taktéž signifikantně odlišné od nuly. Osamělý jedinec druhu *A. pyramidalis* má v porovnání se skupinou jedinců v malém kruhu malou délku stvolu, malý počet květů a malou délku květenství, ale nebyl pozorován nízký reprodukční úspěch osamělé rostliny. Ke stejnému závěru došel také Vandewoestijne et al. (2009) při pozorování druhů rodu *Ophrys*. Tento výzkum nepotvrdil závislost počtu jedinců v kruhu na reprodukčním úspěchu u druhu *A. pyramidalis*.

Naše zjištění naznačují možnou nepřesnost a nedostatečnost použité metodiky. Pro budoucí výzkum by bylo vhodnější zaměřit se na sledování konkrétního jedince v rámci

víceletého studia, aby bylo možné detailněji pozorovat změny v reprodukčním úspěchu v průběhu jednotlivých let.

5.3. Reprodukční úspěšnost

Druhy *A. morio* a *D. majalis* vykazují parabolickou závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů, jejíž kvadratické členy jsou průkazně odlišné od nuly. Oba tyto druhy podporují naši hypotézu a výsledky se shodují i se studií Kindlmann a Jersáková (2006), jejichž výzkum byl prováděn na druhu *A. morio*. Parabolická křivka vysvětluje, že pro orchidej není výhodné, aby měla málo, nebo naopak hodně květů, a nejvýhodnější je pro ni mít průměrný počet květů, který vytváří její druh, což pro druh *A. morio* představuje osm květů a pro druh *D. majalis* 13 květů. Druh *A. pyramidalis* je značně odlišný a výsledkem je pozitivní lineární závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů. Pozitivní lineární závislost, která naznačuje, že reprodukční úspěch roste s počtem květů, byla zaznamenána u více šálivých druhů orchidejí v minulosti. Nalezneme ji například u druhů *Calopogon tuberosus* (Firmage a Cole, 1988), *Myrmecophila christinae* (Parra-Tabla a Vargas, 2007), *Dactylorhiza incarnata*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Orchis ustulata* (Kindlmann a Jersáková, 2006) a *Cephalanthera falcata* (Suetsugu et al., 2015). Nalezneme však také velké množství studií, kde tato závislost nebyla potvrzena (Borràs a Cursach, 2021; Miranda-Molina et al., 2021). Některým druhům orchidejí se zřejmě vyplatí mít více květů i přesto, že do nich orchideje investovaly velké množství energie. Více květů vytvoří větší květenství, které je přitažlivější pro opylovače a opylovač květ s větší pravděpodobností nepřehlédne a uvidí jej na větší vzdálenost (Brys et al., 2008; Pellegrino et al., 2017; Vojtkó et al., 2015).

Druhy *A. morio* a *D. majalis* mají výrazně nižší počty květů než *A. pyramidalis* a mají nižší hustotu květenství. Piper a Waite (1988) pozorovali, že u orchideje s hustším květenstvím bylo pozorováno více opylovačů. Pro *A. pyramidalis* je výhodné mít co nejvíce květů: čím více květů s vysokou hustotou, tím více opylovačů, kteří jsou zvláště výhodní pro šálivou orchidej.

Druhy se navzájem odlišují v délce kvetení. Zkoumané druhy s menším počtem květů kvetou po dobu dvou týdnů, zatímco *A. pyramidalis* kvete v jedné sezóně až čtyři týdny. Podle Henneresse et al. (2017) a Piper a Waite (1988) má orchidej vyšší procento opylených květů, pokud kvete déle. Doba kvetení se u zkoumaných druhů lišila v rámci sezón, což mohlo být ovlivněno množstvím srážek nebo teplotou. Na druhou stranu lze uvažovat, že *A. pyramidalis* se odlišuje od ostatních zkoumaných druhů tím, že kvete po delší časový úsek a o dva měsíce později.

Další odlišnosti jsou, že druh *A. pyramidalis* má výrazně delší stvol a celková výška rostliny je téměř dvojnásobně vyšší než u druhů *A. morio* a *D. majalis*. Odlišná je i skladba hlavních opylovačů. Druh *A. pyramidalis* je převážně opylován motýly (Lind et al., 2007), zatímco druhy *A. morio* a *D. majalis* jsou opylovány včelami (Fantinato et al., 2017; Ostrowiecka et al., 2019).

Pro další odpovědi na otázky by se budoucí výzkum měl zaměřit na rozdělení orchidejí s malým a velkým počtem květů a následně by se mělo diskutovat o tom, zda orchideje s malým počtem květů nemají parabolickou závislost a orchideje s velkým počtem květů nemají lineární závislost reprodukčního úspěchu na počtu květů.

5.4. Shoda empirických výsledků s teoretickou predikcí ohledně reprodukční úspěšnosti

Ve shodě s předpovědí teoretického modelu byla u dvou ze tří druhů (*A. morio* a *D. majalis*) nalezena parabolická závislost mezi reprodukčním úspěchem a počtem květů, zatímco u druhu *A. pyramidalis* byla tato závislost lineární. Tato závislost byla v jiných studiích nalezena jen výjimečně, a to nejen pro tyto druhy, ale i pro druhy jiné. V práci ukazují, že to bylo pravděpodobně tím, že jiní autoři používali pro své analýzy menší počet jedinců, následkem čehož se statisticky neprojevila významnost kvadratického členu v použité regresi.

Vrchol rozdělení četností jedinců podle počtu květů jedince byl u obou druhů "vlevo" od vrcholu výše zmíněné paraboly (nastal tedy pro menší počet květů, než byl vrchol výše zmíněné paraboly pro reprodukční úspěch). To je ve shodě s modelovou predikcí. Jak je podrobně vysvětleno v práci, měl by být tento jev důsledkem evoluční adaptace dané populace v daném místě na to, jak opylovači ovlivňují reprodukční úspěch a následně i fitness jedince. Tento jev nebyl v jiných pracích studován. Je však třeba zmínit, že v práci uvedený teoretický model bude predikovat pro různá stanoviště různý evoluční vývoj, a následkem toho různé optimální počty květů maximalizující fitness vzhledem k reprodukčnímu úspěchu a množství energie potřebné k vytvoření květu. Model proto nepočítá s migrací jedinců a rozdílnými místními podmínkami týkajícími se množství opylovačů a množství živin v půdě, které ovlivňují velikost rostlin, a tudíž i množství květů. Tento fenomén by neměl zatížit mou studii, protože orchideje na mnou zkoumaných stanovištích zde existují po mnohá desetiletí, což mohlo umožnit evoluční vývoj k optimálnímu počtu jedinců, a proto shodu empirických výsledků s teoretickou předpovědí modelu.

6. Závěr

Data u druhů *A. morio* a *D. majalis* podporují platnost H1: empiricky zjištěný tvar závislosti reprodukčního úspěchu (RU) na počtu květů byla konkávní parabola, což odpovídá našemu očekávání. Počet květů na rostlině nejčastěji zastoupený v populaci byl menší než x -ová souřadnice vrcholu této paraboly, což opět odpovídá našemu očekávání, moje data tedy podporují platnost H2. Pokud jde o druh *A. pyramidalis*, moje data nepodporují H1. Důvodem pro to může být, že druh *A. pyramidalis* se svými charakteristikami odlišuje od druhů *D. majalis* a *A. morio*, tento fakt by však zasloužil dalšího zkoumání.

H3 byla podporována pouze u druhu *D. majalis* ve velmi malé skupině. Čím více bylo jedinců v těsné blízkosti orchideje *D. majalis*, tím měly rostliny vyšší průměrný reprodukční úspěch – více jedinců v blízkosti bylo tedy výhodou. Oproti tomu při porovnání větších skupin a u ostatních druhů nebyla pozorována shoda s naší hypotézou H3.

V závěru lze tedy říci, že H1 a H2 byly potvrzeny u dvou ze tří druhů, zatímco H3 byla potvrzena pouze u druhu *D. majalis* v malé skupině. Tyto výsledky podporují naši teorii o tom, že optimální počet květů a hustota populace mají vliv na reprodukční úspěch orchidejí, ale zároveň ukazují, že tyto závislosti mohou být ovlivněny specifickými charakteristikami každého druhu a lokálními podmínkami.

7. Seznam použité literatury

- Ackerman, J. D. 1986. Mechanism and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana*. 1(2): 108–113.
- Borràs, J., Cursach, J. 2021. Female and male fitness of a sexually deceptive orchid with a narrow distribution area: from phenotypic traits to spatial distribution patterns. *Plant Biology*. 23(1): 130–139. doi: 10.1111/plb.13184.
- Brundrett, M. C. 2019. A comprehensive study of orchid seed production relative to pollination traits, plant density and climate in an urban reserve in Western Australia. *Diversity*. 11(8): 123. doi: 10.3390/d11080123.
- Brys, R., Jacquemyn, H., Hermy, M. 2008. Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 157(4): 713–721. doi: 10.1111/j.1095-8339.2008.00830.x.
- Calvo, R. 1990. Four-year growth and reproduction of *Cyclopogon cranichoides* (Orchidaceae) in South Florida. *American Journal of Botany*. 77(6): 736–741. doi: 10.2307/2444365.
- Cozzolino, S., Schiestl, F. P., Müller, A., De Castro, O., Nardella, A. M., Widmer, A. 2005. Evidence for pollinator sharing in Mediterranean nectar-mimic orchids: absence of pre-mating barriers? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 272(1569): 1271–1278. doi: 10.1098/rspb.2005.3069.
- Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15: 259–278. doi: 10.1146/annurev.es.15.110184.001355.
- Darwin, C. 1892. The various contrivances by which orchids are fertilised by insects. 2. vydání. New York. D. Appleton and company.
- D'Auria, M., Lorenz, R., Mecca, M., Racioppi, R., Romano, V. 2019. Aroma components of *Cephalanthera* orchids. *Natural Product Research*. 35: 1–4. doi: 10.1080/14786419.2019.1616724.
- Dressler, R. L. 1981. The orchids: natural history and classification. Cambridge, Mass. Harvard University Press. p. 332. ISBN: 978-0-674-87525-8.
- Dressler, R. L. 2005. How Many Orchid Species? *Selbyana*. 26(1/2): 155–158.
- Duffy, K. J., Johnson, S. D. 2017. Effects of distance from models on the fitness of floral mimics. *Plant Biology*. 19(3): 438–443. doi: 10.1111/plb.12555.
- Fantinato, E., Del Vecchio, S., Baltieri, M., Fabris, B., Buffa, G. 2017. Are food-deceptive orchid species really functionally specialized for pollinators? *Ecological Research*. 32(6): 951–959. doi: 10.1007/s11284-017-1501-0.
- Firmage, D., Cole, F. 1988. Reproductive success and inflorescence size of *Calopogon Tuberosus* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 75(9): 1371–1377. doi: 10.2307/2444460.
- Galizia, C. G., Kunze, J., Gumbert, A., Borg-Karlson, A. K., Sachse, S., Markl, C., Menzel, R. 2005. Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. *Behavioral Ecology*. 16(1): 159–168. doi: 10.1093/beheco/arh147.
- Gijbels, P., Ceulemans, T., Van den Ende, W., Honnay, O. 2015. Experimental fertilization increases amino acid content in floral nectar, fruit set and degree of selfing in the orchid *Gymnadenia conopsea*. *Oecologia*. 179(3): 785–795. doi: 10.1007/s00442-015-3381-8.

- Gomiz, N., Torretta, J., Aliscioni, S. 2013. Comparative anatomy of elaiophores and oil secretion in the genus *Gomesa* (Orchidaceae). *Turkish Journal of Botany*. 37(5): 859–871. doi: 10.3906/bot-1209-6.
- Govaerts, R. 2022. The world checklist of vascular plants (WCVP). (Verze 10.0) In: *Catalogue of Life Checklist*. London, United Kingdom. The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hansen, I., Olesen, J. M. 1999. Comparison of reproductive success in two orchids: the nectarless *Dactylorhiza majalis* s.s. and the nectar-producing *Gymnadenia conopsea* s.l. *Nordic Journal of Botany*. 19(6): 665–671. doi: 10.1111/j.1756-1051.1999.tb00676.x.
- Henneresse, T., Wesselingh, R. A., Tyteca, D. 2017. Effects of floral display, conspecific density and rewarding species on fruit set in the deceptive orchid *Orchis militaris* (Orchidaceae). *Plant Ecology and Evolution*. 150(3): 279–292. doi: 10.5091/plecevo.2017.1313.
- Hobbhahn, N., Johnson, S. D., Harder, L. D. 2017. The mating consequences of rewarding vs. deceptive pollination systems: Is there a quantity-quality trade-off? *Ecological Monographs*. 87(1): 91–104. doi: 10.1002/ecm.1235.
- Chase, M. W., Cameron, K. M., Freudenstein, J. V., Pridgeon, A. M., Salazar, G., Van den Berg, C., Schuiteman, A. 2015. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 177(2): 151–174. doi: 10.1111/boj.12234.
- Christenhusz, M. J. M., Byng, J. W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*. 261(3): 201. doi: 10.11646/phytotaxa.261.3.1.
- Chytrý, M., Danihelka, J., Kaplan, Z., Wild, J., Holubová, D., Novotný, P., Řezníčková, M., Rohn, M., Dřevojan, P., Grulich, V., Klimešová, J., Lepš, J., Lososová, Z., Pergl, J., Sádlo, J., Šmarda, P., Štěpánková, P., Tichý, L., Axmanová, I., Bartušková, A., Blažek, P., Chrtek, J., Fischer, F. M., Guo, W.-Y., Herben, T., Janovský, Z., Konečná, M., Kühn, I., Moravcová, L., Petřík, P., Pierce, S., Prach, K., Prokešová, H., Štech, M., Těšitel, J., Těšitelová, T., Večeřa, M., Zelený, D., Pyšek, P. 2021. *Pladias Database of the Czech flora and vegetation*. *Preslia*. 93(1): 1–87. doi: 10.23855/preslia.2021.001.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O., Hermy, M. 2008. Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula*. *Basic and Applied Ecology*. 9(4): 392–400. doi: 10.1016/j.baae.2007.05.002.
- Jacquemyn, H., Vandepitte, K., Brys, R., Honnay, O., Roldán-Ruiz, I. 2007. Fitness variation and genetic diversity in small, remnant populations of the food deceptive orchid *Orchis purpurea*. *Biological Conservation*. 139(1–2): 203–210. doi: 10.1016/j.biocon.2007.06.015.
- Jersáková, J., Johnson, S. D. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. *Oecologia*. 147(1): 60–68. doi: 10.1007/s00442-005-0254-6.
- Jersáková, J., Johnson, S. D., Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*. 81(02): 219. doi: 10.1017/S1464793105006986.
- Jersáková, J., Kindlmann, P. 2004. *Zásady péče o orchidejová stanoviště*. 1. vyd. České Budějovice. Kopp. ISBN: 978-80-7232-254-1.
- Johnson, S. 2000. Batesian mimicry in the non-rewarding orchid *Disa pulchra*, and its consequences for pollinator behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*. 71(1): 119–132. doi: 10.1006/bjpl.1999.0430.

- Johnson, S. D., Peter, C. I., Nilsson, L. A., Agren, J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*. 84(11): 2919–2927. doi: 10.1890/02-0471.
- Juillet, N., Salzman, C. C., Scopece, G. 2011. Does facilitating pollinator learning impede deceptive orchid attractiveness? A multi-approach test of avoidance learning. *Plant Biology*. 13(4): 570–575. doi: 10.1111/j.1438-8677.2010.00421.x.
- Kindlmann, P., Jersáková, J. 2005. Floral display, reproductive success, and conservation of terrestrial orchids. *Selbyana*. 26(1,2): 136–144.
- Kindlmann, P., Jersáková, J. 2006. Effect of floral display on reproductive success in terrestrial orchids. *Folia Geobotanica*. 41(1): 47–60. doi: 10.1007/BF02805261.
- Kotlínek, M. 2017. Plán péče o přírodní památku Svaté Pole na období 2017-2026. Agentura ochrany přírody a krajiny.
- Li, P., Huang, B. Q., Pemberton, R. W., Luo, Y. B., Cheng, J. 2011. Floral display influences male and female reproductive success of the deceptive orchid *Phaius delavayi*. *Plant Systematics and Evolution*. 296(1–2): 21–27. doi: 10.1007/s00606-011-0473-8.
- Lind, H., Franzen, M., Pettersson, B., Nilsson, L. A. 2007. Metapopulation pollination in the deceptive orchid *Anacamptis pyramidalis*. *Nordic Journal of Botany*. 25(3–4): 176–182. doi: 10.1111/j.0107-055X.2007.00103.x.
- Micheneau, C., Johnson, S. D., Fay, M. F. 2009. Orchid pollination: from Darwin to the present day. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 161(1): 1–19. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00995.x.
- Miranda-Molina, Y. M., Gonzalez, E. J., Marquez-Guzman, J., Meave, J. A., Perez-Garcia, E. A. 2021. Pollination success in three tropical dry forest orchid species from Mexico: Insights from floral display, visitation rates, and flower micromorphology. *Botanical Sciences*. 99(4): 771–790. doi: 10.17129/botsci.2785.
- Neiland, M. R. M., Wilcock, C. C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*. 85(12): 1657–1671. doi: 10.2307/2446499.
- Ostrowiecka, B., Talalaj, I., Brzosko, E., Jermakowicz, E., Mirski, P., Kostro-Ambroziak, A., Mielczarek, L., Lason, A., Kupryjanowicz, J., Kotowicz, J., Wroblewska, A. 2019. Pollinators and visitors of the generalized food-deceptive orchid *Dactylorhiza majalis* in North-Eastern Poland. *Biologia*. 74(10): 1247–1257. doi: 10.2478/s11756-019-00285-0.
- Parra-Tabla, V., Vargas, C. F. 2007. Flowering synchrony and floral display size affect pollination success in a deceit-pollinated tropical orchid. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. 32(1): 26–35. doi: 10.1016/j.actao.2007.02.002.
- Pellegrino, G., Bellusci, F., Palermo, A. M. 2017. Functional differentiation in pollination processes among floral traits in *Serapias* species (Orchidaceae). *Ecology and Evolution*. 7(18): 7171–7177. doi: 10.1002/ece3.3264.
- Pellegrino, G., Caimi, D., Noce, M. E., Musacchio, A. 2005. Effects of local density and flower colour polymorphism on pollination and reproduction in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soo. *Plant Systematics and Evolution*. 251(2–4): 119–129. doi: 10.1007/s00606-004-0248-6.

- Peter, C. I., Johnson, S. D. 2013. Generalized food deception: colour signals and efficient pollen transfer in bee-pollinated species of *Eulophia* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171(4): 713–729. doi: 10.1111/boj.12028.
- Piper, J. G., Waite, S. 1988. The gender role of flowers of broad leaved Helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Functional Ecology*. 2(1): 35–40. doi: 10.2307/2389457.
- Radovich, J. 1975. Application of optimum sustainable yield theory to marine fisheries. In: P.M. Roedel (ed.): *Optimum Sustainable Yield as a Concept in Fisheries Management*. American Fisheries Society. 21-28.
- Scaccabarozzi, D., Guzzetti, L., Phillips, R. D., Milne, L., Tommasi, N., Cozzolino, S., Dixon, K. W. 2020. Ecological factors driving pollination success in an orchid that mimics a range of Fabaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 194(2): 253–269. doi: 10.1093/botlinnean/boaa039.
- Sevgi, E., Altundag, E., Kara, O., Sevgi, O., Tecimen, H. B., Bolat, I. 2012. Studies on the morphology, anatomy and ecology of *Anacamptis pyramidalis* (L.) L. C. M. Richard (Orchidaceae) in Turkey. *Pakistan Journal of Botany*. 44: 135–141.
- Sletvold, N., Grindeland, J. M., Agren, J. 2010. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytologist*. 188(2): 385–392. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x.
- Sonkoly, J., E. Vojtkó, A., Tökölyi, J., Török, P., Sramkó, G., Illyés, Z., Molnár V., A. 2016. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology*. 104(2): 343–351. doi: 10.1111/1365-2745.12511.
- Steffelová, M. 2022. Reprodukční úspěch při opylování šálivých orchidejí (Bakalářská práce). Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Praha.
- Steffelová, M., Traxmandlová, I., Štípková, Z., Kindlmann, P. 2023. Pollination strategies of deceptive orchids – a review. *European Journal of Environmental Sciences*. 13(2): 110–116. doi: 10.14712/23361964.2023.12.
- Suetsugu, K., Naito, R. S., Fukushima, S., Kawakita, A., Kato, M. 2015. Pollination system and the effect of inflorescence size on fruit set in the deceptive orchid *Cephalanthera falcata*. *Journal of Plant Research*. 128(4): 585–594. doi: 10.1007/s10265-015-0716-9.
- Sun, H. Q., Luo, Y. B., Alexandersson, R., Ge, S. 2006. Pollination biology of the deceptive orchid *Changnienia amoena*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 150(2): 165–175. doi: 10.1111/j.1095-8339.2006.00457.x.
- Swarts, N. D., Sinclair, E. A., Francis, A., Dixon, K. W. 2010. Ecological specialization in mycorrhizal symbiosis leads to rarity in an endangered orchid. *Molecular Ecology*. 19(15): 3226–3242. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04736.x.
- Štípková, Z., Kindlmann, P. 2021. Orchid extinction over the last 150 years in the Czech Republic. *Diversity*. 13(2): 78. doi: 10.3390/d13020078.
- Trapnell, D. W., Hamrick, J. L. 2006. Floral display and mating patterns within populations of the neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 93(7): 1010–1017. doi: 10.3732/ajb.93.7.1010.
- Vallius, E. 2000. Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). *Functional Ecology*. 14(5): 573–579. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.t01-1-00450.x.

- Vandewoestijne, S., Róis, A. S., Caperta, A., Baguette, M., Tyteca, D. 2009. Effects of individual and population parameters on reproductive success in three sexually deceptive orchid species. *Plant Biology*. 11(3): 454–463. doi: 10.1111/j.1438-8677.2008.00125.x.
- Vojtkó, A. E., Sonkoly, J., Lukács, B. A., Molnár, V. A. 2015. Factors affecting reproductive success in three entomophilous orchid species in Hungary. *Acta Biologica Hungarica*. 66(2): 231–241. doi: 10.1556/018.66.2015.2.9.
- Wild, J., Kaplan, Z., Danihelka, J., Petřík, P., Chytrý, M., Novotný, P., Rohn, M., Šulc, V., Brůna, J., Chobot, K., Ekrť, L., Holubová, D., Knollová, I., Kocián, P., Štech, M., Štěpánek, J., Zouhar, V. 2019. Plant distribution data for the Czech Republic integrated in the Pladias database. *Preslia*. 91(1): 1–24. doi: 10.23855/preslia.2019.001.
- www.pladias.cz 2014. a, *Anacamptis morio* – vstavač kukačka. Pladias: Databáze české flóry a vegetace. Získáno 11. březem 2023,
z <https://pladias.cz/taxon/overview/Anacamptis%20morio>
- www.pladias.cz 2014. b *Anacamptis pyramidalis* – rudohlávek jehlancovitý. Pladias: Databáze české flóry a vegetace. Získáno 11. březem 2023,
z <https://pladias.cz/taxon/overview/Anacamptis%20pyramidalis>
- www.pladias.cz 2014. c *Dactylorhiza majalis* – prstnatec májový. Pladias: Databáze české flóry a vegetace. Získáno 11. březem 2023,
z <https://pladias.cz/taxon/overview/Dactylorhiza%20majalis>
- Plán péče o CHKO Český kras na období 2020–2029. 2020. Agentura ochrany přírody a krajiny.