KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 65 2016
Numer 1 (310)
Strony 117–126

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

KATARZYNA ROGUZ, MARCIN ZYCH

Ogród Botaniczny
Wydział Biologii
Uniwersytet Warszawski
Aleje Ujazdowskie 4, 00-478 Warszawa
E-mail: k.roguz@biol.uw.edu.pl
mzych@biol.uw.edu.pl

OKAZJA CZYNI ZŁODZIEJA, CZYLI O KWIATOWYCH DYLEMATACH ROŚLIN

WSTĘP

Większość roślin kwiatowych zapylana jest przez zwierzęta. Ponieważ proces przenoszenia ziaren pyłku na znamię słupka jest również jedną z najważniejszych usług ekosystemowych, a zwierzęta zapylające kwiaty stanowią kluczowy komponent różnorodności biologicznej, fenotyp kwiatów jest często postrzegany jako efekt przystosowania do najbardziej wydajnego zapylacza (WILLMER 2011). Dokładna analiza zależności roślina-zapylacz wskazuje jednak, że są one bardziej złożone. Chociaż obserwowane obecnie związki mutualistyczne pomiędzy roślinami a ich zapylaczami to efekt ponad 100 milionów lat koewolucji oraz adaptacji obydwu stron, początków tego układu szukać należy w roślinożerności, a kwiaty w dalszym ciągu pozostają atrakcyjnym kąskiem także dla zwierząt nie będących zapylaczami (IRWIN i współaut. 2001).

Skuteczne zapylenie to swoisty kompromis ewolucyjny między wymagającymi wektorów pyłku roślinami, z jednej strony, a poszukującymi pokarmu zwierzętami z drugiej. Szukające pożywienia zwierzęta wchodzą lub sięgają do kwiatów, których budowa wymusza kontakt ciała z pylnikami lub znamionami. Relacja ta jest jednak bardzo dynamiczna i łatwo dochodzić może do oszustw i „nadużyć" którejś ze stron. Przykładem takiego zjawiska może być kradzież nagrody kwiatowej przeznaczonej dla zapylaczy – niektóre zwierzęta odżywiają się nektarem nie dokonując zapylenia. Dla rośliny oznacza to realną utratę zasobów oraz obniżenie atrakcyjności dla zapylaczy. Jeszcze bardziej niekorzystna może być dla roślin kradzież pyłku. Jest to sytuacja częsta w kwiatach odwiedzanych np. przez odżywiające się pyłkiem muchówki z rodziny bzygowatych (Syrphidae) czy też przez pszczoły zbierające pyłek będący pokarmem dla ich larw. Przylatując do kwiatu, kierują się one bezpośrednio do pylników, nie zbliżając się nawet do znamion i nie dokonują zapylenia (WILLMER 2011). Utrata pyłku jest szczególnie niebezpieczna w przypadku gatunków, u których występuje zjawisko limitacji pyłkiem, skutkujące zaniżoną produkcją nasion (ASHMAN i współaut. 2004). W niektórych okolicznościach także zapylacze mogą okazać się antagonistami. Jak wskazują badania przeprowadzone dla wielu gatunków roślin, efektywność poszczególnych grup zwierząt może się znacząco wahać, łącznie z tym, że w pewnych warunkach ich aktywność jest ograniczona, np. wyłącznie do jednej z faz płciowych kwiatów. Goście kwiatowi pojawiają się w kwiatach jedynie po nektar, nie odwiedzają ich natomiast w trakcie prezentacji pyłku. W rezultacie, zachowanie takie bardziej przypomina pasożytnictwo niż mutualizm (ZYCH 2007).

Słowa kluczowe: nektar, parazytyzm, pyłek, zapylanie, zoogamia

Korzystając z nagród kwiatowych, nie będąc jednocześnie najbardziej wydajnym zapylaczem, uszczuplają one zasoby dostępne dla zwierząt, których odwiedziny mogłyby skutkować większym sukcesem reprodukcyjnym rośliny. Warto tu zauważyć, że takie zwierzęta można podzielić na gatunki dokonujące tylko kradzieży (ang. theft) oraz kradnące i jednocześnie niszczące kwiaty (ang. robbery). W pierwszym przypadku kradzież jest często związana ze zjawiskiem niedopasowania ciała owada do budowy morfologicznej kwiatu (ang. mismatch), a złodziejami są najczęściej owady o małych rozmiarach ciała, np. mrówki, chrząszcze, wciornastki czy niektóre niewielkie pszczoły. Omijając znamiona i pylniki, dostają się one do kwiatu od tyłu lub z boku. Mogą też wczołgiwać się „właściwym" wejściem, ale wtedy też ich małe rozmiary wykluczają kontakt z elementami generatywnymi. Z tym samym rodzajem kradzieży mamy do czynienia także w przypadku owadów z długimi narządami gębowymi, np. motyli czy długojęzyczkowych trzmieli, które pijąc nektar nie dotykają pręcików i znamienia. W mniej korzystnym dla roślin przypadku, zwierzęta w trakcie kradzieży niszczą kwiaty. Zdarza się to w przypadku krótkojęzyczkowych trzmieli, które swoimi silnymi żuwaczkami przegryzają korony długich, rurkowatych kwiatów. Niszczenie fragmentów roślin często jest też udziałem zapylaczy o większych rozmiarach ciała, np. ptaków, które próbując dostać się do nektaru, rozrywają całe kwiaty (WILLMER 2011).

Jak pokazują liczne przykłady, większość roślin odwiedzana jest przez bardzo różnorodne grupy zwierząt, zarówno mutualistów, jak i odżywiających się tkankami roślin antagonistów. Ta druga grupa jest często przywabiana przez cechy atrakcyjne także dla zapylaczy. Wymusza to na roślinach przystosowania skutkujące nie tylko wabieniem najbardziej wydajnych zapylaczy, ale także ewolucję cech umożliwiających unikanie odwiedzin niepożądanych gości. Plan budowy i sposób działania kwiatu musi być zatem kompromisową odpowiedzią roślin na korzyści płynące z odwiedzin zapylaczy oraz zagrożenia związane z pojawieniem się pasożytów czy roślinożerców. Jest to trudne w sytuacji, kiedy antagonista i mutualista korzystają z tego samego źródła pokarmu, a presja selekcyjna wywierana przez te dwie grupy zwierząt działa w odwrotnych kierunkach (IRWIN i współaut. 2001). W efekcie niektóre cechy kwiatów lub całych roślin spełniają rolę podwójnego filtra: z jednej strony funkcjonują jako powabnia, z drugiej mają zniechęcać niepożądanych gości (PAPIOREK i współaut. 2014).

MECHANICZNE BARIERY

Jednym z najbardziej podstawowych sposobów ochrony przed złodziejami są mechaniczne wzmocnienia elementów kwiatu lub kwiatostanu, takie jak np. działki kielicha, dno kwiatowe czy podsadki. U niektórych gatunków części te są dodatkowo wzmocnione, tak by zapobiegać kradzieżom i niszczeniu, zwłaszcza generatywnych elementów kwiatu, przez złodziei poszukujących pożywienia. Jest to zarazem system ochrony często spotykany w kwiatach zapylanych przez ptaki (ornitogamicznych). W większości są to bowiem struktury o dużych rozmiarach, ze znaczną ilością nektaru, co powoduje, że są chętnie okradane przez owady. Mechaniczne wzmocnienia z jednej strony utrudniają dostęp złodziejom, z drugiej zaś zmniejszają ryzyko zniszczeń dokonywanych przez zapylacze o większych rozmiarach ciała, co często ma miejsce w trakcie odwiedzin ptasich zapylaczy. Przykładowo masywna podsadka ostrzeszynu żółtego (*Calathea lutea*) broni dostępu do nagród kwiatowych starającym się ją przegryźć mrówkom (WILLMER 2011). Podobnie jest w przypadku strelicji królewskiej (*Strelitzia reginae*), której podsadka jest na tyle sztywna i twarda, że owady nie są w stanie jej przegryźć i dostać się do obfitej nagrody (Ryc. 1-A). Gość kwiatowy zbyt drobnych rozmiarów nie dostanie się również do pyłku *S. reginae*. Jest on bowiem ukryty w specjalnie ukształtowanych działkach okwiatu, które odsłaniają cenną zawartość jedynie pod znacznym naciskiem, co skutecznie uniemożliwia kradzież pyłku przez owady (COOMBS i PETER 2009). Ponadto, u niektórych przedstawicieli rodzin Bignoniaceae, Gesneriace czy Heliconiaceae, wzmocnione podsadki kształtem przypominają rynienki, które w czasie deszczu napełniają się wodą i tworzą swego rodzaju fosę, trudną do pokonania przez nielotne owady (PRYS-JONES i WILLMER 1992).

U części gatunków znajdziemy rozwiązania, które utrudniają złodziejom dostanie się do wnętrza kwiatu. Sposoby te sprawdzają się w ochronie przed niewielkimi lub nielotnymi owadami. Mechaniczne przeszkody lub pokryte lepkimi wydzielinami fragmenty roślin są dla części zwierząt barierą niemożliwą do pokonania. Przykładowo, u rdestu ziemnowodnego (*Polygonum amphibium*) zewnętrzne części kielicha, a czasem także łodyga, pokryte są lepkimi lub powodującymi ześlizgiwanie substancjami. Zewnętrzna powierzchnia okwiatu może być również porośnięta gęstymi włoskami, jak ma to miejsce np. u przedstawicieli rodzaju zatrwian (*Plumbago*). Małe owady, nie mogąc wlecieć do kwiatu, nie dostaną się do niego także

Ryc. 1. Rośliny o kwiatach zoogamicznych.

(A) zapylana przez ptaki strelicja królewska (*Strelitzia reginae*); (B) orlik *Aquilegia formosa* zapylany przez kolibry; (C) krzyżownica mirtolistna (*Polygala myrtifolia*); (D) róża pomarszczona (*Rosa rugosa*). Ryciny z kolekcji Władysława Zaleskiego (1852-1925), przechowywanej w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu Warszawskiego i częściowo udostępnionej w wersji cyfrowej w ramach projektu Floratheca (Zych i Jędrzejewska-Szmek 2014; szczegóły na http://www.ogrod.uw.edu.pl/floratheca).

poprzez wspinaczkę, ponieważ na przeszkodzie staje im gęsty „las" włosków (WILLMER 2011). Włoski (trichomy) mogą znajdować się także we wnętrzu korony. Takie struktury obecne są u *Dirachma socotrana*, gdzie pokrywają nektarniki oraz znajdują się między nasadą pręcika a płatkami, blokując tym samym dostanie się do dna kwiatowego (RONSE DE CRAENE i MILLER 2004).

W ochronie przed większymi organizmami bardziej skuteczne mogą okazać się kolce. Choć najczęściej stanowią one ochronę przed roślinożernymi ssakami, okazało się, że mogą także zapobiegać niechcianym odwiedzinom na kwiatach. Kilkucentymetrowe kolce wyrastające na podsadce kwiatu śródziemnomorskiego chabra (*Centaurea solstitialis*) zniechęcają do odwiedzin motyle, których długa ssawka pozwala na swobodne dostanie się do nektaru tego kwiatu bez kontaktu z pylnikami. Jak wykazały badania, usunięcie mechanicznej bariery w postaci kolców podwoiło częstość ich wizyt, skutkując jednocześnie znacznym spadkiem liczby wytworzonych przez roślinę nasion (ADLER i współaut. 2005).

Efektywną ochroną przed wchodzeniem złodziei do kwiatu jest też jego kształt. Długie i wąskie korony kwiatów, z ciasno upakowanymi elementami generatywnymi stanowią skuteczne zabezpieczenie przed niezbyt silnymi lub małymi złodziejami. Taka aranżacja elementów w kwiecie *Dysoxylum mollissimum* skutecznie zapobiega kradzieżom dokonywanym przez mrówki (BLÜTHGEN i współaut. 2004). Także kwiaty zapylane przez ptaki często są długie i rurkowate. Taki kształt korony powoduje, że ptaki przenoszą więcej pyłku, a proces zapylenia jest bardziej wydajny. Ponadto, wąskie otwory kwiatowe skutecznie utrudniają wejście owadom, których wizyty nie skutkują zapyleniem (WILLMER 2011).

Bardziej oszczędnym mechanizmem wykluczającym odwiedziny części gości może okazać się redukcja lub brak pewnych struktur kwiatowych. Kolibry są zapylaczami, które zawisają w powietrzu podczas żerowania w kwiecie, natomiast pozostałe ptaki nektarożerne potrzebują sztywnych części rośliny, na których będą mogły przysiąść. Ich brak może być przystosowaniem, które pozwala na uniknięcie odwiedzin gatunków z rzędu wróblowych, ale także pszczół. Ważna jest także orientacja kwiatu na pędzie. Badania wskazują, że owady unikają kwiatów skierowanych „wejściem" do dołu (CRONK i OJEDA 2008). Zwisające kwiaty orlika *Aquilegia formosa* (Ryc. 1-B), są chętnie odwiedzane przez kolibry, ale nie przez owady, które traciłyby zbyt dużo energii i czasu próbując dostać się do nagrody kwiatowej. Najprawdopodobniej mechanizm ten działa u rodzimej szachownicy kostkowatej (*Fritillaria meleagris*), która zniechęca do odwiedzin niewielkie pszczoły samotnice, niepasujące rozmiarami ciała do wielkości okwiatu (ZYCH i współaut. 2014).

BARWA KWIATU

Jedną z bardziej istotnych cech kwiatu, decydującą o jego wizualnej atrakcyjności jest barwa. Dla zwierząt kolor obiektów jest jednym z najlepiej rozpoznawanych sygnałów (PAPIOREK i współaut. 2014). Z drugiej jednak strony, z uwagi na ograniczenia fizjologiczne, pewne barwy są poza zasięgiem percepcji niektórych gatunków zwierząt. Na przykład kolory w krótkim zakresie fal świetlnych (ultrafiolet) są doskonale widoczne dla pszczół, a niedostrzegane przez ludzi. Barwa jest więc uważana za fenotypowy filtr, pozwalający zamaskować istnienie kwiatu przed nieskutecznymi zapylaczami lub złodziejami, jednocześnie działając jako powabnia skierowana do właściwych adresatów. Przykładem mogą być czerwone kwiaty *Ipomopsis aggregata* czy kroplika szkarłatnego (*Mimulus cardinalis*), które wabią ptaki, lecz są słabo widoczne dla pszczół, które ze względu na małe rozmiary ciała mogłyby wchodzić do ich dużych koron i zabierać pyłek lub nektar bez kontaktu z elementami generatywnymi.

Warto tu zauważyć pewną wyraźną prawidłowość: wiele kwiatów ornitogamicznych ma barwę czerwoną. Wcześniejsze badania sugerowały, że wiąże się to z wrodzonymi preferencjami ptaków. Późniejsze prace eksperymentalne wykazały jednak, że mechanizm ten jest dużo bardziej skomplikowany. Po pierwsze, testy behawioralne wykonywane m.in. na kolibrach pokazały, że choć ptaki te doskonale widzą czerwień, to nie mają wrodzonej preferencji względem tego koloru. Po drugie, w warunkach naturalnych występują rośliny, których czerwone kwiaty są chętnie odwiedzane przez owady, a kwiaty odbierane (przez ludzi) jako czerwone mogą znacząco różnić się właściwościami fizycznymi, co jest związane z zakresem widzialnych długości fal pobudzających receptory wzrokowe różnych organizmów. Analiza barwy pozwala podzielić kwiaty postrzegane przez nas jako czerwone na trzy główne grupy. Jedne z nich odbijają światło, które powoduje u pszczół pobudzenie receptora wrażliwego na kolor niebieski – są one przez te owady postrzegane jako niebieskie. Drugi rodzaj czerwieni ma szczyt reflektancji poniżej 400 nm, jest ona przez owady postrzegana jako ultrafiolet. Trzecią grupę stanowią „typowe" kwiaty ornitogamiczne, które odbijają

światło w zakresie 580-620 nm, pobudzając u pszczół receptor odpowiedzialny także za percepcję zieleni. Owady te postrzegają je jako nieróżniące się od zielonego tła lub różniące się w niewielkim stopniu, co sprawia, że są one dla nich trudniejsze do odnalezienia. Owady zatem często unikają odwiedzania czerwonych kwiatów, ponieważ obniża to znacząco ich efektywność w pozyskiwaniu pokarmu i w tym świetle cechę tę należałoby uważać raczej za rozwiązanie „anty-pszczele" niż „pro-ptasie" (RODRÍGUEZ-GIRONÉS i SANTAMARÍA 2004).

WYGLĄD I STRUKTURA PŁATKÓW

Sposobem uniknięcia rabunku może być ułatwienie poszukiwania ukrytych nagród kwiatowych, a przy tym takie sterowanie zachowaniem zwierzęcia, które skutkuje skutecznym zapyleniem. U wielu gatunków roślin, np. u przedstawicieli *Alstroemeria*, na płatkach spotyka się wizualne lub zapachowe „wskazówki" (ang. nectar guides), kierujące zwierzęta ku miejscu, gdzie znajdą nektar lub pyłek. Choć nie bronią one rośliny w sposób bezpośredni przed kradzieżami nagród kwiatowych, to znacznie zmniejszają liczbę wizyt, podczas których dochodzi do kradzieży. Rzadziej w takich kwiatach zdarzają się próby kradzieży poprzez wygryzanie dziur. Podpowiedzi, które można określić jako uczciwe wskazówki (ang. honest signal) dla zapylaczy, zwiększają efektywność zapylania (LEONARD i współaut. 2013).

Poza barwą płatków, także ich struktura może odgrywać bardzo istotną funkcję. Wyróżnia się dwa podstawowe typy kształtu komórek epidermalnych: stożkowate i płaskie (Ryc. 2). Zmiana ich kształtu pociąga za sobą zmianę właściwości fizycznych komórek, wpływając tym samym na połysk płatków oraz strukturę ich powierzchni. Stożkowe komórki epidermalne, obecne np. w płatkach wyżlinu (*Antirrhinum majus*), znanego częściej jako lwia paszcza, funkcjonują jak soczewki oraz swoiste pułapki świetlne, zmieniające poprzez refrakcję promieni swoje właściwości optyczne. Taka struktura powoduje pojawienie się połysku w szczytowej części stożków, co przez owady postrzegane jest jako drobne połyskujące punkty, zwiększające atrakcyjność całego obiektu (GLOVER 2007). W przypadku płaskich komórek epidermalnych, obecnych np. u krzyżownicy *Polygala myrtifolia* (Ryc. 1-C), światło skupiane jest w mezofilu, pod komórkami epidermalnymi, zawierającymi barwniki. Płatki są więc bardziej matowe, co pociąga za sobą mniejsze zainteresowanie owadzich gości. Poza czynnikami wizualnymi, kształt komórek epidermalnych ma także wpływ na zachowanie zwierząt w obrębie kwiatu. W przypadku owadów obecność stożkowych komórek epidermalnych znacznie ułatwia utrzymanie się na kwiecie, ponieważ powierzchnia, po której się poruszają, staje się mniej śliska w porównaniu do komórek płaskich (PAPIOREK i współaut. 2014).

UCIECZKA W CZASIE

Jedną ze skutecznych form uniknięcie odwiedzin niepożądanych gości jest także skrócenie czasu kwitnienia. Kwiaty wilca białego (*Ipomoea alba*), które utrzymują się na roślinie nie dłużej niż jeden dzień, są mało atrakcyjne dla złodziei kwiatowych. Traciliby oni zbyt dużo czasu i energii przegryzając części kwiatu podczas prób dostania się do nagrody kwiatowej, poniesiony nakład byłby się niewspółmierny do zysków, kiedy kwiat więdnie tak szybko (ROUBIK 1982). W tym kontekście korzystne może być także ucieczka w czasie, do kradzieży dochodzi bowiem znacznie częściej w pełni sezonu wegetacyjnego, kiedy pojawiają się masowo robotnice różnych gatunków trzmieli i pszczoły miodnej (*Apis mellifera*). Strategia części gatunków roślin, narażonych na utratę nektaru i pyłku, polega więc na wydaniu kwiatów w pierwszej części sezonu, co daje roślinom możliwość uniknięcia chociaż części kradzieży (IRWIN 2006).

ZAPACH KWIATÓW

Pierwotnie zapach kwiatów służył odstraszeniu roślinożerców, jednakże na skutek milionów lat koewolucji obecnie jest on także ważnym czynnikiem wabiącym zapylaczy (WILLMER 2011). Stanowi on często kluczowy element komunikacji między roślinami i ich zapylaczami. Samodzielnie lub z udziałem sygnałów wzrokowych zapach kwiatów jest odbierany jako informacja o lokalizacji, jakości i ilości nektaru czy pyłku. Dla znacznej części gości kwiatowych jest to sygnał, z którym utożsamiają oni nagrodę kwiatową, skracając tym samym czas poszukiwania. W przypadku wymagających zapylenia kwiatów, to korona jest miejscem, które ma „pogodzić" skonfliktowane potrzeby przywabiania mutualistów i zniechęcania antagonistów. Rozwiązaniem dla tych sprzecznych interesów może być różne rozmieszczenie odstraszającego zapachu, np. nikotyny, w obrębie korony kwiatowej w zależności od tego, czy ma kontakt z mutualistą czy antagonistą. Największa jej ilość w kwiatach *Nicotiana attenuata* znajduje się w miejscu najsilniej chronionym, w tkankach w pobliżu nasady słupka. Niższe stężenie charakterystyczne jest dla miejsc, w których docho-

dzi do kontaktu z zapylaczem, czyli np. w miejscu jego lądowania na kwiecie. Ponadto ilość nikotyny zmniejsza się w kwiatach *N. attenuata* w czasie, na który przypada największa aktywność zapylaczy. Związki nikotyny są produkowane w taki sposób, żeby odstraszyć złodziei nagród kwiatowych, ale nie zapylaczy. Plastyczność, z jaką związki chemiczne mogą być syntetyzowane, emitowane i uwalniane w odpowiedzi na czynniki zewnętrzne pokazuje, jak ważną rolę odgrywają one w życiu roślin (EULER i BALDWIN 1996). Z odwrotną sytuacją mamy do czynienia w przypadku *Acacia collinsii*. Rośliny należące do tego gatunku są na stałe zamieszkałe przez mrówki *Pseudomyrmex spinicola* oraz *P. avicornis*, które są agresywnymi strażnikami chroniącymi pędy rośliny przed roślinożercami. Mrówek nie stwierdza się natomiast w otwartych, dojrzałych kwiatach tego gatunku. Ma to związek z produkowaniem przez akację zapachu, który na kilka godzin odstrasza stróżujące mrówki z kwiatów, umożliwiając odwiedziny zapylaczy (GHAZOUL 2001).

W całej szerokiej gamie zapachów kwiatowych znaleźć można substancje, które spełnią funkcję podwójnego filtra fenotypowego, wabiącego zapylaczy i zniechęcającego antagonistów. Przykładem takiej cząstki jest linalol, znajdujący się m.in. w nektarze wawrzynka wilczełyko (*Daphne mezereum*). Działa on odstraszająco na mrówki, przywabia natomiast motyle i pszczoły, będące zapylaczami jego kwiatów (JUNKER i BLÜTHGEN 2010).

Jeśli roślina nie zawiera żadnych substancji odstraszających, korzystne jest dla niej zmniejszenie intensywności zapachu emitowanego w celu przywabienia zapylaczy tak, aby nie „kusić" złodziei. Tak też dzieje się w przypadku ostrożenia polnego (*Crisium arvense*); emisja zapachu w kwiecie jest najbardziej intensywna w czasie aktywności zapylaczy, spada natomiast znacznie w momencie aktywności roślinożerców (WILLMER 2011).

W niektórych sytuacjach ochrona przed złodziejami nagród kwiatowych wymusza przystosowanie do usług mniej wydajnego zapylacza. U wielosiłu *Polemonium viscosum* mamy do czynienia z dwoma formami roślin występującymi w sąsiadujących populacjach. Kwiaty jednej z nich charakteryzują się kielichem szczelnie pokrytym trichomami oraz „smrodliwym" zapachem. Nieprzyjemny zapach pozwala uniknąć odwiedzin złodziei nektaru, mrówek, które mają w okolicy dużo gniazd i mogłyby doprowadzać do znaczącego uszczerbku nagrody kwiatowej. Unikając antagonisty roślina „rezygnuje" jednak z usług najwydajniejszych zapylaczy, jakimi są trzmiele, ponieważ ten zapach przywabia jedynie mniej wydajne w zapyleniu muchy. Morfy występujące na większych wysokościach nie są natomiast zagrożone odwiedzinami mrówek, ponieważ warunki tam panujące skutecznie zniechęcają te owady do budowania gniazd. W sytuacji braku zagrożenia ze strony antagonistów w wyżej zlokalizowanych populacjach pojawiają się głównie morfy z kwiatami o słodkim zapachu, przywabiające trzmiele (GALEN 1983).

Również pyłek może wydzielać zapachy zniechęcające złodziei. W przypadku róży pomarszczonej (*Rosa rugosa*, Ryc. 1-D) jest to intensywny zapach pochodzący od ketonu (alfa metyl). Działa on odstraszająco na potencjalnych złodziei, nie odstrasza jednak trzmieli, będących zapylaczami kwiatów *R. rugosa* (DOBSON i BERGSTRÖM 2000).

NEKTAR

Nektar jest najważniejszą nagrodą kwiatową. Dla zwierząt jest to łatwo dostępne źródło pokarmu, bogate w proste do strawienia cukry, aminokwasy i metabolity wtórne. Dla roślin jest on z kolei łatwą do wyprodukowania nagrodą dla zapylaczy, pozwalającą oszczędzać pyłek potrzebny do zapylenia i zapłodnienia. Główną funkcją nektaru jest wabienie zapylaczy, rzadko więc jego wytwarzanie jest analizowane w kontekście pasożytnictwa czy roślinożerności (WILLMER 2011). Goście kwiatowi chętnie i często korzystają jednak z nektaru „bez usługi", czyli nie dokonując zapylenia kwiatów. U roślin pojawił się więc szereg cech, które zmniejszają ryzyko jego kradzieży. Może być to zawartość metabolitów wtórnych takich jak alkaloidy, fenole czy niebiałkowe aminokwasy. Istnieje również cały szereg właściwości chemicznych lub fizycznych nektaru, które zapobiegają kradzieżom nagród kwiatowych (COOMBS i PETER 2009).

Zarówno ilość dostępnego nektaru, jak i stężenie cukrów są najczęściej skorelowane z preferencjami i zapotrzebowaniem najbardziej wydajnego zapylacza. Oczywiście podobne preferencje mogą mieć także złodzieje nektaru. Na przykład w przypadku kwiatów ornitogamicznych duża ilość łatwo dostępnego nektaru przyciąga pszczoły jak magnes, co dla rośliny wiąże się z utratą nagrody dla zapylaczy i brakiem zapylenia lub jego słabą wydajnością. Między innymi z tej przyczyny, pomimo że zapotrzebowania metaboliczne kolibrów są wysokie, stężenie cukrów w nektarze kwiatów, które są przez nie zapylane rzadko przekracza 20% (WILLMER 2011). Cecha ta sprzyja także częstszym odwiedzinom ptaków, którym niska lepkość nektaru ułatwia żerowanie, a ponadto pozwala

uniknąć odwiedzin pszczół, które preferują nektar o stężeniu cukrów 30-50% (CRONK i OJEDA 2008).

Formą ochrony nektaru może być obecność substancji zmieniających jego smak. Choć gorzko smakujący nektar wydaje się zjawiskiem dość paradoksalnym, to spotykamy się z nim np. w nektarze aloesu *Aloe vryheidensis*, co pozwala skutecznie zniechęcić kradnące nektar pszczoły. Co ciekawe, gorzki nektar nie jest także przysmakiem ptaków, będących właściwymi zapylaczami kwiatów tego aloesu; bilbile tolerują nieprzyjemny smak, ponieważ nektar nie jest jedynym składnikiem ich diety. Ptaki chętnie odwiedzają jednak kwiaty, o których nektar nie muszą konkurować z innymi zwierzętami (JOHNSON i współaut. 2006).

Gorzki smak nie jest wystarczającą ochroną dla nektaru *Lathraea clandestina*. Kwiaty tej rośliny rosną bowiem bezpośrednio na ziemi, co pociąga za sobą trudność w utrzymaniu odpowiedniej ilości nektaru dla właściwych zapylaczy, mogłyby bowiem być łatwo okradane przez mrówki, pszczoły i ptaki. Spadek zainteresowania złodziei jest tu skutkiem połączenia nieprzyjemnego smaku oraz niespotykanie wysokiego pH, które związane jest z obecnością uwodnionego amoniaku. Cechy te nie odstraszają natomiast długojęzyczkowych trzmieli, które zapylają kwiaty *L. clandestina* (PRYS-JONES i WILLMER 1992).

Choć nektar jest najczęściej przezroczystą substancją o słodkim smaku, są jednak gatunki takie jak wspomniany wcześniej *A. vryheidensis* czy *Combretum lanceolatum*, u których ma on bordowobrązowe zabarwienie i jest gorzki. Zarówno smak, jak i kolor związane są z obecnością fenoli. Kolorowy nektar także może odgrywać rolę podwójnego filtra fenotypowego oraz uczciwej informacji: dla zapylaczy jest to atraktant oraz wyraźna informacja o zawartości nektaru. Z drugiej zaś strony, dla zwierząt kojarzących nagrodę z sygnałem wizualnym jest to ostrzeżenie, żeby nie korzystać z tego źródła pokarmu, ponieważ np. jest on niesmaczny lub niestrawny (WILLMER 2011).

W przypadku niektórych roślin mamy do czynienia z pachnącym nektarem. Z jednej strony zapach nektaru może zniechęcać złodziei do odwiedzin, jak ma to miejsce np. w przypadku tytoniu *Nicotiana*, z drugiej zaś, zapylaczom pozwala uniknąć kwiatów, w których nie ma nagrody. Podobnie jak w przypadku koloru nektaru, zapach jest wyraźną informacją: emisja zapachu jest jednoznaczna z obecnością nagrody kwiatowej (KESSLER i BALDWIN 2007).

Jednym z bardziej skutecznych i częstych sposobów ochrony nektaru jest za-

Ryc. 2. Obraz różnych typów komórek epidermalnych płatków widziany w mikroskopie skaningowym.

(A) płaskich w kwiatach *Bulbophyllum blepharistes*; (B) stożkowatych w kwiatach *Oncidium myrtilloides* (fot. M. Stpiczyńska).

wartość toksycznych składników; cecha ta została stwierdzona w 21 rodzinach roślin okrytonasiennych (GEGEAR i współaut. 2007). W jednym z pionierskich badań STEPHANSON (1981) wykazał, że irydoidy glikozydowe w nektarze surmii (*Catalpa speciosa*) mają zniechęcający wpływ na mrówki czy motyle kradnące nektar. Konsumpcja tego nektaru u niektórych owadów powoduje zburzenia równowagi czy brak zdolności poruszania. Co istotne, składnik ten nie ma wpływu na częstość pojawiania się najbardziej istotnych zapylaczy, trzmieli czy też pszczół z rodzaju zadrzechnia *Xylocopa*. Obligatoryjni konsumenci nektaru, dla których jest on jedynym źródłem pokarmu, prawdopodobnie wykształcili zdolność tolerowania substancji niesmacznych czy nawet toksycz-

nych. Natomiast fakultatywni konsumenci często unikają toksycznych źródeł pokarmu; w ich przypadku zdolność przystosowawcza do omijania obrony stosowanej przez rośliny jest zbyt niska (GONZÁLEZ-TEUBER i HEIL 2009).

Dość częstym wśród roślin zjawiskiem jest porcjowanie nektaru, które pozwala na ochronienie przed złodziejami chociaż części zasobów. W okresie kwitnienia dla zapylaczy dostępna jest pewna określona ilość nektaru, która jest uzupełniania w ciągu nocy lub po odwiedzinach kwiatowych gości. Takie stałe uzupełnianie zapasów, jak ma to miejsce np. u wielu przedstawicieli rodzaju *Penstemon*, pozwala także na zwiększenie częstości odwiedzin zapylaczy, skuszonych stałą, pewną, choć może niezbyt obfitą nagrodą (WILLMER 2011).

PRZEKUPIĆ ZŁODZIEJA

Ochrona przed antagonistami kradnącymi nagrody dla zapylaczy może przyjąć także formę łapówki dla złodziei. Popularną formą „roślinnego przekupstwa" są nektarniki pozakwiatowe, których obecność została odnotowana u ponad 90 rodzin roślin okrytonasiennych. Jest to sposób ochrony pośredniej, która powoduje, że roślinożercy nie odżywiają się nektarem i pyłkiem przeznaczonym dla zapylaczy, a ponadto mogą odgrywać rolę strażników. Nagroda w nektarnikach pozakwiatowych jest często dostosowana do wymagań strażników: nektar, który się w nich znajduje może mieć obniżoną zawartość sacharozy i/lub podwyższoną zawartość aminokwasów. Wadą fizycznych barier chroniących nagrody kwiatowe jak np. kolce czy trichomy, jest fakt, że antagoniści mogą wciąż pozostawać na roślinie. Choć nie odżywiają się nektarem i pyłkiem, ich agresywne zachowanie, co często ma miejsce w przypadku mrówek, może odstraszać zapylaczy. Jeśli natomiast roślina ma nektarniki pozakwiatowe, z nagrodą odpowiadającą preferencjom potencjalnych antagonistów, nie będą oni pojawiać się w rejonie, gdzie wytwarzane są kwiaty (GONZÁLEZ-TEUBER i HEIL 2009).

KONSEKWENCJE EKOLOGICZNE

Powszechnie uważa się, że relacje z zapylaczami to jeden z czynników, które mają ogromny wpływ na ewolucję roślin. Warto jednak pamiętać o drugiej stronie tej zależności, także okradanie kwiatów jest ważnym czynnikiem kształtującym fenotyp roślin. W przypadku złodziei korzyść jest oczywista, rośliny są dla nich źródłem pokarmu. Ponadto, kradzieże są dla zwierząt bardzo intratnym działaniem: często skracają czas niezbędny do uzyskania pokarmu oraz umożliwiają korzystanie z wcześniej niedostępnych zasobów (WILLMER 2011). W przypadku roślin, ocena wpływu kradzieży nektaru lub pyłku zależy od wielu zmiennych m. in. od tożsamości złodzieja oraz zapylacza, ilości zrabowanych nagród kwiatowych oraz dostępności pokarmu roślinnego w danym ekosystemie. Znaczna część danych wskazuje jednak, że okradanie kwiatów ma negatywny wpływ na dostosowanie roślin. Ponadto, kradzież pyłku może dla roślin skutkować zniszczeniem i utratą organów generatywnych, spadkiem dostępności lub jakości pyłku. Kradzieże mogą mieć także negatywny wpływ na trwanie populacji, szczególnie w przypadku roślin rozmnażających się przez nasiona; złodzieje mogą doprowadzić do sytuacji, w której nasiona nie zostaną wytworzone lub dojdzie do śmierci rośliny (MALOOF i INOUYE 2000). Nawet w przypadkach, kiedy złodzieje zapylają kwiaty, często są oni przy tym mniej wydajni (IRWIN i BRODY 1998).

Antagoniści mogą wywierać także pośredni negatywny wpływ, polegający na zmianie zachowania zapylacza. Może do niej dochodzić jeśli złodziej i zapylacz korzystają z tego samego źródła pokarmu lub gdy złodziej jest agresywny, co, jak wyżej wspomniano, często ma miejsce w przypadku mrówek (WILLMER 2011). Zasoby uszczuplone przez złodziei mogą okazać się także nieatrakcyjne dla właściwych zapylaczy. Kolibry np. potrafią ocenić czy ilość nektaru w kwiecie jest dostatecznie duża (IRWIN i BRODY 1998).

Wpływ złodziei może być także w pewnym stopniu pozytywny. W przypadku roślin samoniezgodnych zmniejsza się bowiem ryzyko „zapchania" znamienia własnym pyłkiem, kiedy jego ilość jest uszczuplana przez antagonistów. Także pośredni wpływ może być pozytywny. Kiedy dostępne dla zapylaczy zasoby są zmniejszone odwiedzają one mniej kwiatów w obrębie jednego kwiatostanu, co pozwala na uniknięcie zapylenia sąsiedzkiego (geitonogamii). Ponadto, odwiedzając rośliny, które były poprzednio okradzione, owady pokonują większe odległości. Umożliwia to większy udział zapylenia krzyżowego, szerszy transfer pyłku, a co za tym idzie, lepsze dostosowanie (MALOOF i INOUYE 2000).

Wpływ złodziei kwiatowych może być także neutralny, jeśli w roślinie jest znaczący nadmiar pyłku i nie cierpi ona na nieodpylenie lub też jeśli dany gatunek rozmnaża się głównie wegetatywnie.

Odpowiedź na pytanie o opłacalność wykształcania mechanizmów ochronnych dla roślin zwykle także zależy od kontekstu ekologicznego. Utrzymywanie związków ochronnych

w kwiatach może stanowić bardzo duży koszt ekologiczny dla rośliny, np. doprowadzając do zmniejszania liczby wizyt uprawnionych zapylaczy. Przykładowo, trzmiel *Bombus impatiens* odwiedza kwiaty *Gelsemium sempervirens* niezależnie od stężenia związków odstraszających w nektarze, ale w przypadku pojawienia się alternatywnego źródła pokarmu szybko przejawia awersję względem nektaru tej rośliny. Wykształcanie cech zniechęcających złodziei może pociągać za sobą także odwrotne skutki. Długie korony kwiatowe mają chronić kwiaty ornitogamiczne przed kradzieżą, ale część autorów zwraca uwagę, że dłuższe korony powodują częstsze kradzieże (WILLMER 2011). Ponadto, badania wykazały pozytywną korelację między długością korony oraz liczbą wygryzionych otworów (CRONK i OJEDA 2008). Ochrona nektaru przez wytworzenie głębokiego, niedostępnego kwiatu może więc skutkować nie tylko utratą pyłku i nektaru, ale także zniszczeniem kwiatu.

Pojawia się wiele hipotez, że wtórne metabolity zwiększają dostosowanie roślin pozwalając im uniknąć odwiedzin „nieproszonych" gości. Może się jednak okazać, że nie przynoszą one pożądanego efektu, a ponadto ich wytwarzanie jest dla roślin zbyt kosztowne. Nie opłaca się więc inwestować w mechanizmy chroniące przed złodziejami, jeśli kradzież nektaru nie jest kosztowna lub jeśli dostępność pyłku nie limituje sukcesu reprodukcyjnego. Negatywne skutki mogą wtedy przeważyć korzyści (WILLMER 2011). Wykształcanie mechanizmów ochronnych może się natomiast sprawdzać w przypadku roślin kwitnących w ekosystemach charakteryzujących się małą różnorodnością lub bardzo wczesną wiosną, w sytuacji niskiej konkurencji. W ekosystemie, w którym dostępność pokarmu roślinnego jest mała, zapylacze mogą nie zmieniać swoich preferencji w związku ze zubożeniem zasobów lub pojawiających się substancji zniechęcających (MALOOF i INOUYE 2000).

Nie ma więc jednej, uniwersalnej odpowiedzi na pytanie o wpływ złodziei kwiatowych na sukces reprodukcyjny roślin. Także opłacalność rozwiązań pozwalających na uniknięcie niepożądanych wizyt zależy od wielu zmiennych i, mimo iż zjawisko to zostało opisane już przez Hermana Müllera (1873) i Karola Darwina (1876), wciąż brakuje wielu ważnych elementów tej układanki. Są one jednak bardzo potrzebne, ponieważ pozwalają zrozumieć ewolucję cech kwiatów, interakcje między nimi i ich mutualistami oraz antagonistami, a tym samym ogromną różnorodność świata roślin i zwierząt.

PODZIĘKOWANIA

Profesor Małgorzacie Stpiczyńskiej za udostępnienie zdjęć SEM i cenne uwagi dotyczące wcześniejszej wersji artykułu, mgr Krystynie Jędrzejewskiej-Szmek za pomoc w odnalezieniu ilustracji. Artykuł powstał w ramach grantu Preludium 2013/11/N/NZ8/00611 finansowanego przez Narodowe Centrum Nauki.

Streszczenie

Zapylanie jest jedną z najważniejszych usług ekosystemowych. Powszechnie uważa się, że relacje z zapylaczami to jeden z ważnych czynników w ewolucji roślin. Dokładna analiza zależności roślina-zapylacz wskazuje jednak, że interakcja ta jest bardzo dynamiczna i łatwo dochodzić może do oszustw i „nadużyć" którejś ze stron. Przykładem takiego zjawiska może być kradzież pyłku lub nagrody kwiatowej przeznaczonej dla zapylaczy, ponieważ cechy kwiatów stanowiące kluczowy element komunikacji z zapylaczami są także atrakcyjne dla antagonistów odżywiający się tkankami roślin. Plan budowy i sposób działania kwiatu musi być więc kompromisową odpowiedzią roślin na korzyści płynące z odwiedzin zapylaczy oraz zagrożenia związane z pojawieniem się pasożytów czy roślinożerców, a wiele cech kwiatów lub całych roślin spełnia rolę podwójnego filtra: z jednej strony funkcjonują jako powabnia, z drugiej mają zniechęcać niepożądanych gości. Mimo iż zjawisko okradania kwiatów jest znane od dawna, wciąż brakuje wielu istotnych informacji, które pozwalałyby lepiej zrozumieć ewolucję cech kwiatów, interakcje między nimi i ich mutualistami oraz antagonistami, a tym samym ogromną różnorodność świata roślin i zwierząt.

LITERATURA

ADLER L. S., IRWIN R. E., BOTSFORD L. W., CUTLER D., GORIN J. B., LUNDQUIST J., SPITZER B. W., SWANN A. L., 2005. *Benefits and constrains on plant defense against herbivores: spines influence the legitimate and illegitimate flowers visitors of yellow star thistle, Centaurea solstitialis L. (Asteraceae).* Southwest Nat. 45, 2968-2978.

ASHMAN T. L., KNIGHT T. M., STEETS J. A., AMARASEKARE P., BURD M., CAMPBELL D. R., DUDASH M. R., JOHNSTON M. O., MAZER S. J., MITCHELL R. J., MORGAN M. T., WILSON W. G., 2004. *Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences.* Ecology 85, 2408-2421.

BLÜTHGEN N., GOTTSBERGER G., FIEDLER K., 2004. *Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest.* Aust. J. Ecol. 29, 418-429.

COOMBS G., PETER C. I., 2009. *Do floral traits of Strelitzia reginae limit nectar theft by sunbirds?* S. Afr. J. Bot. 75, 751-756.

CRONK Q., OJEDA I., 2008. *Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context.* J. Exp. Bot. 59, 715-727.

DOBSON H. E. M., BERGSTRÖM G., 2000. *The ecology and evolution of pollen odors.* Plant Syst. Evol. 222, 63-87.

EULER M., BALDWIN I. T., 1996. *The chemistry of defence and apparency in the corollas of Nicotiana attenuata.* Oecologia 107, 102-112.

GALEN C., 1983. *The effects of nectar thieving ants on seed set in floral scent morphs of Polemonium viscosum.* Oikos 41, 245-249.

GEGEAR R. J., MANSON J. S., THOMSON J. D., 2007. *Ecological context influences pollinator*

deterrence by alkaloids in floral nectar. Ecol. Lett. 10, 375-382.
GHAZOUL J., 2001. *Can floral repellents pre-empt potential ant-plant conflicts?* Ecol. Lett. 4, 295-299.
GLOVER B., 2007. *Understanding flowers and flowering. An integrated approach.* Oxford University Press, Oxford.
GONZÁLEZ-TEUBER M., HEIL M., 2009. *Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters.* Plant Signal. Behav. 4, 809-813.
IRWIN R. E., 2006. *The consequences of direct versus indirect species interactions to selection on traits: pollination and nectar robbing in Ipomopsis aggregata.* Am. Nat. 167, 315-328.
IRWIN R. E., BRODY A. K., 1998. *Nectar robbing in Ipomopsis aggregata: effects on pollinator behavior and plant fitness.* Oecologia 116, 519-527.
IRWIN R. E., BRODY A. K., WASER N. M., 2001. *The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities.* Oecologia 129, 161-168.
JOHNSON S. D., HARGREAVES A. L., BROWN M., 2006. *Dark, bitter-tasting nectar functions as a filter of flower visitors in a bird-pollinated plant.* Ecology 87, 2709-2716.
JUNKER R. R., BLÜTHGEN N., 2010. *Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones.* Ann. Bot. 105, 777-782.
KESSLER D., BALDWIN I. T., 2007. *Making sense of nectar scents: the effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of Nicotiana attenuata.* Plant J. 49, 840-854.
LEONARD A.S., BRENT J., PAPAJ D. R., DORNHAUS A., 2013. *Floral nectar guide patterns discourage nectar robbing by bumble bees.* PLoS ONE 8, 1-6.
MALOOF J. E., INOUYE D. W., 2000. *Are nectar robbers cheaters or mutualists?* Ecology 81, 2651-2661.
PAPIOREK S., JUNKER R. R., LUNAU K., 2014. *Gloss, colour and grip: multifunctional epidermal cell shapes in bee- and bird-pollinated flowers.* PLoS ONE 9, 1-7.
PRYS-JONES O. E., WILLMER P. G., 1992. *The biology of alkaline nectar in the purple toothwort (Lathraea clandestina): ground level defences.* Biol. J. Linn. Soc. 45, 373-383.
RODRÍGUEZ-GIRONÉS M. A., SANTAMARÍA L., 2004. *Why are so many bird flowers red?* PLoS Biol. 2, 1515-1519.
RONSE DE CRAENE L. P., MILLER A. G., 2004. *Floral development and anatomy of Dirachma socotrana, (Dirachmaceae): a controversial member of the Rosales.* Plant Syst. Evol. 249, 111-127.
ROUBIK D. W., 1982. *The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub.* Ecology 63, 354-360.
STEPHANSON A. G., 1981. *Toxic nectar deters nectar thieves Catalpa speciosa.* Am. Midl. Nat. 8, 1025-1034.
WILLMER P. G., 2011. *Pollination and floral ecology.* Princeton University Press, Princeton and Oxford.
ZYCH M., 2007. *On flower visitors and true pollinators: the case of protandrous Heracleum sphondylium L.* (Apiaceae). Plant Syst. Evol. 263, 159-179.
ZYCH M., JĘDRZEJEWSKA-SZMEK K., 2014. *Floratheca: a digital library for plant education.* Roots BGCI Educat. Rev. 11, 16-19.
ZYCH M., STPICZYŃSKA M., ROGUZ K., 2014. *Pollination biology and breeding system of the European Fritillaria meleagris L. (Liliaceae).* [W:] RAMAWAT K.G., MÉRILLON J.-M., SHIVANNA K.R. (red.). *Reproductive biology of plants.* CRC Press, Boca Raton, 147-163.

KOSMOS Vol. 65, 1, 117–126, 2016

OPPORTUNITY MAKES A THIEF: ON THE FLORAL DILEMMAS OF PLANTS

KATARZYNA ROGUZ, MARCIN ZYCH

Botanic Garden, Faculty of Biology, University of Warsaw, Aleje Ujazdowskie 4, 00-478 Warszawa,
e-mail: k.roguz@biol.uw.edu.pl, mzych@biol.uw.edu.pl

Summary

Pollination is one of the most important ecosystem services. It is believed to have a significant influence on the plants evolution. However, detailed analysis of plant-animal interactions shows that this relation is dynamic and may involve also cheating and floral theft. Floral characters attractive to pollinators appeal also to herbivores. Therefore, flower construction and functionality must be an evolutionary compromise between benefits from pollinators' visits and risks associated with parasites and herbivores. As a result, some floral characters serve double function at the same time supporting the attraction of pollinators and filtering out plant antagonists. Although the phenomenon of floral larceny is long studied there are still many essential information that are missing. Studies of the above mentioned processes would bring us to better understanding of the evolution of flowers, interactions of flowers with animal mutualists and antagonists and, in result, the anormous biodiversity of plant and animal kingdoms.