

powodowaną przez ten nowotwór. Istnieją jednak doniesienia, że w walce z czerniakiem można się skutecznie posłużyć immunoterapią. Jest to rodzaj terapii, której celem jest skierowanie komórek układu odpornościowego na walkę z komórkami nowotworu. Obecnie wielu naukowców skupia się również na

opracowaniu szczepionki na czerniaka, a także próbie zwalczenia tego nowotworu poprzez manipulację komórek macierzystych chorego. Należy także postawić sobie pytanie, czy możemy zrobić coś, by chronić się przed tym nowotworem?

Mgr Dorota Marczyńska i mgr Monika Cichon są absolwentkami kierunku Biologia na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Jagiellońskiego. Swoje prace magisterskie wykonały pod kierunkiem dr hab. Małgorzaty Przybyło w Zakładzie Biochemii Glikokoniuatów UJ. E-mail: dor.marczynska@gmail.com, cichon.mo@gmail.com, monika.cichon@uj.edu.pl.

ZAPYLANIE ROŚLIN PRZEZ ZWIERZĘTA

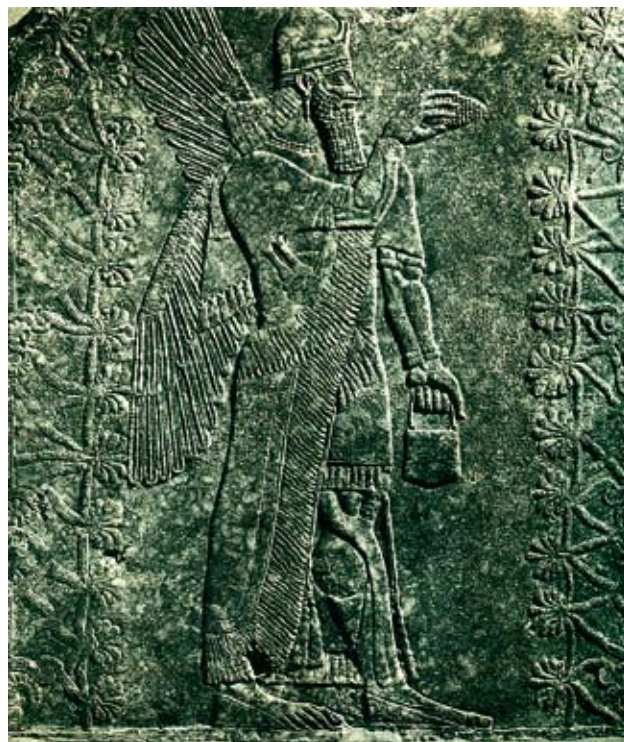
Lukasz Dylewski (Poznań)

Zapylenie jest ekosystemowym procesem, który ewoluował przez miliony lat z korzyścią zarówno dla roślin jak i zwierząt. Zapylenie w głównej mierze prowadzi do wytworzenia nasion, które następnie ulegają rozprzestrzenianiu oraz zapewnia zmienność genetyczną danego gatunku rośliny. Wytworzenie odpowiednich atraktantów, tj. nektaru, powabni czy ciałek jadalnych, wiąże się z kosztami energetycznymi, jakie roślina musi ponieść, by zapewnić jak najwyższą skuteczność przyciągnięcia zapylacza. Sukces reprodukcyjny roślina osiąga wtedy, kiedy jej „potomstwo” przeżyje, rozprzestrzeni się na odpowiednią odległość i wytworzy nowe organizmy. Interakcje roślina – zapylacz czasami są skomplikowane, ponieważ każda ze stron chce skorzystać, a jednocześnie stracić jak najmniej.

Krótką historia badań nad biologią zapylenia

Poznanie zjawiska tak ważnego jak zapylenie oraz roli kwiatów żeńskich i męskich intrygowało ludzi starożytnego Egiptu i Bliskiego Wschodu. W antycznej Grecji wnikliwej obserwacji poddawane były palmy daktylowe oraz figi, stanowiące ważny składniki diety. Dowodem na to, że ludzie wiedzieli jaką funkcję pełni pyłek, ilustruje jedna z płaskorzeźb pochodząca ze starożytnej Asyrii z IX w. p. n. e. (Ryc. 1) Przedstawia ona demona trzymającego w dłoniach kwiatostan męski, którym zapyła palmę daktylową. Stosowanie sztucznego zapylenia, tzw. kapryfikacji figi jadalnej czy palmy daktylowej było procesem już znanym, a szczegółowo opisanym przez Teofrasta (ojca botaniki). Za rozkwit badań nad biologią kwiatów i procesem zapylenia możemy uznać przełom XVIII i początek XIX wieku, a szczególnie prace Sprengela dotyczące morfologii wielu gatunków kwiatów i owadów ich zapyłających. Rozpoczęto

także wnikliwe badania nad ekologią kwiatów i rolą owadów w zapyleniu. Wraz z ukazaniem się epokowego dzieła Karola Darwina „O powstaniu gatunków” w 1859 roku, zaczęto dopatrywać się przyczyn ewolucyjnych tych interakcji. Poglądy koncentrowały się na procesach ewolucyjnych, które mogły i mogą wpływać na biologię zapylenia. Już w latach



Ryc. 1. Fragment płaskorzeźby przedstawiający bóstwo zapyłające kwiaty żeńskie daktyli. Źródło: <http://www.yorku.ca/kdenning++2140%2006-72140writingsystems.htm>.

50-tych XX wieku rozpoczęto pierwsze eksperymenty dotyczące tego zagadnienia. Współczesne badania mają wymiar ekologiczno-ewolucyjny i skupiają się w głównej mierze na poznawaniu funkcjonowania ekologicznych cech kwiatów, dynamiki transportu

pyłku, konkurencji o usługi, relacje niszowe i relacje społeczne zapylaczy.

Jak rośliny wabią zapylaczy

Rośliny okrytozalążkowe nie mogą bezpośrednio kontrolować swoich gamet, $\frac{3}{4}$ wszystkich gatunków roślin podlega zapylaniu przez zwierzęta, które mogą biernie przenosić pyłek między kwiatami. To czy pyłek z jednego osobnika zostanie pobrany w odpowiedniej ilości oraz czy zostanie potem przetransportowany na znamię słupka innego osobnika tego samego gatunku, zależy od sposobów przyciągania konkretnego zapylacza. Funkcja pierwotna okwiatu zapewnia rozwój i ochronę zalążków i nasion oraz odpowiednie uwolnienie ziaren pyłku, a także recepcję męskich gametofitów na znamieniu słupka. Wtórna funkcja kwiatów ma zapewnić ochronę dla odpowiednio wykształconych słupków i pręcików, zwiększyć skuteczność zapylania i zapewnić równowagę pomiędzy samopylnością i obcopylnością. Rośliny kwiatowe wykształciły wiele mechanizmów przyciągających zapylaczy. Jednym ze sposobów zwabienia jest wydzielanie zapachu, który produkowany przez odpowiednie organy, m. in. liście przykwiatowe zawierające osmoфор (organ produkujący zapach) i liście powabniowe, których celem jest wydzielanie do środowiska zewnętrznego odpowiedniego stężenia olejków eterycznych. Ważną rolę pełni także barwa kwiatów: płatków korony, słupków czy pręcików, a nawet nektarników. Rośliny okrytozalążkowe wykazują ogromną różnorodność barwną, nawet u gatunków siostrzanych można często dostrzec drobne różnice w intensywności, odcieniu czy wzorach korony. Taka różnorodność barw może świadczyć o tym, że w toku ewolucji pojawiały się nowe wzory kolorystyczne, które stanowiły najskuteczniejszą powabnię dla danego zwierzęcia zapylającego. Barwa korony jest dostosowana do spektrum widzianego przez zapylającego owada. Dla przykładu pszczoły widzą część widma promieniowania ultrafioletowego w zakresie od 0,3 μm , zatem również rośliny posiadają receptory ultrafioletu. Pszczoły nie widzą barwy czerwonej, która przedstawia się u nich jako czarna. Jest to związane z tym, że widmo, w jakim widzą te owady, jest przesunięte w stronę fal krótszych. Zmiana koloru związana była z dostosowaniem się do nowych zapylaczy. Dość ważnym przystosowaniem jest czas kwitnienia, zależny od aktywności dobowej danego zapylacza. Dodatkowy wydatek energetyczny przeznaczany jest na produkcję odpowiedniego nektaru dla zapylaczy oraz na produkcję pyłku na tyle lepkiego, aby był w stanie przyczepić się i utrzymać na

zwierzęciu. Nektar jest mieszanką glukozy, fruktozy, sacharozy, aminokwasów, kwasów organicznych, enzymów i witamin. Za jego produkcję odpowiedzialne są miodniki, a ich rozmieszczenie i występowanie może być przeróżne: na działkach okwiatu, nasadach płatków, dnie kieliszkowatej korony, liściach.

Charakterystyka cech kwiatów zoogamicznych

Cechy morfologiczne kwiatów są przystosowane dla określonej grupy zwierząt zapylających. Wyróżnić możemy kwiaty dla pszczoł, motyli dziennych, motyli nocnych, ptaków, jaszczurek, nietoperzy, gryzoni czy torbaczy. Kwiaty mogą także posiadać cechy charakterystyczne dla wielu zapylaczy, takich jak owady, ssaki czy jaszczurki. Takie rozwiązanie pozwala na zwiększenie możliwości zapylenia i wydania zawiązanych nasion. Ten mutualistyczny związek pomiędzy roślinami i zapylaczami zapewnia korzyści dla obu z tych grup, jednakże koszty ponoszone przez roślinę są większe.

Kwiaty entomogamiczne

Ewolucja kwiatu związana jest w głównej mierze z ewolucją owadów – mamy tu do czynienia z procesem, który nazywamy koewolucją. Zapylanie przez chrząszcze (Coleoptera) ewoluowało niezależnie w 14 rodzinach roślin dwuliściennych i 6 jednoliściennych. Chociaż tylko nieliczne gatunki chrząszczy przyczyniają się do przenoszenia pyłku i zapylania, są one bardzo ważne dla starych ewolucyjnie gatunków roślin, np. magnolii *Magnolia virginiana*.

Kwiaty zapylane przez *Coleoptera* są zazwyczaj dużymi pojedynczymi kwiatami o umiarkowanej produkcji nektaru. Płatki korony są białe lub zielone. Pyłek zazwyczaj przyczepia się do włosków występujących na żuwaczkach i języku. Roślina oferuje tym gatunkom słodki nektar oraz ciała jadalne. Największy odsetek kwiatów zapylanych przez chrząszcze występuje w Afryce Południowej.

Rośliny strefy umiarkowanej zapylane są głównie przez błonkówki (około 47%). Szczególnie ważnym gatunkiem o znaczeniu ekonomicznym jest pszczoła miodna, gatunek w ostatnich latach zagrożony z powodu powszechnej chemizacji rolnictwa oraz chorób pasożytniczych (Tab. 1). Jej wartość gospodarcza w przenoszeniu pyłku roślin uprawowych oszacować można na 9 miliardów dolarów. Najcenniejszymi produktami roślinnymi dla błonówek są nektar i pyłek. Nektar to słodki, aromatyczny płyn, bogaty w węglowodany i sole mineralne, wydzielany przez miodniki kwiatów. Pszczoła zasysa go wpuszczając

w głębi kwiatu trąbkę o długości około 6 mm. Nektar gromadzony jest w wolu i aby go wypełnić pszczoła-zbieraczka musi odwiedzić około 1000 kwiatów, przy okazji zapylając je. Nektar może też być ważnym pożywieniem dla innych owadów, a także ptaków, nietoperzy i niektórych torbaczy. Zwierzęta te przy okazji odwiedzin kwiatów przenoszą między nimi pyłki, zapylając je. Najbardziej rozwiniętymi i najlepiej przystosowanymi do zbierania pyłku są pszczoła (*Apis*) i trzmiel (*Bombus*). Pyłek zbierany jest do specjalnie przystosowanego do tej funkcji golenia trzeciej pary odnóży, który na zewnętrznej stronie jest pozbawiony włosków i nieco wklęsły, a na brzegach osadzone są szczeciniaste włoski, które u pszczoł są gładkie, a u trzmieli piórkowate. Tak przystosowaną strukturę nazywa się koszyczkiem. Na końcu goleni znajduje się grzebyk służący do szczywania i przesuwania pyłku do koszyczka. Część zbieranego przez pszczoły lub trzmiele pyłku pozostaje przyczepiona do włosków szczecinowych na głowie czy odwłoku, co umożliwia przeniesienie go na znamię innego słupka podczas pobierania pyłku czy nektaru. Kwiaty roślin „pszczelich” mają postać krótkiej szerokiej rurki, zwykle barwy niebieskiej lub fioletowej i posiadają dodatkowe wzory (niewidoczne dla naszego oka). Rozmaitość ekologiczno-morfologiczna typów kwiatów zapylanych przez błonkówki jest ogromna, a symbioza błonówek z zapylanymi kwiatami jest ścisła do tego stopnia, że w przypadku braku tych owadów, rośliny nie są w stanie w jakikolwiek inny sposób rozprzestrzenić pyłku.

Tab. 1. Straty plonu u różnych gatunków roślin uprawnych w wyniku braku pszczołowatych w czasie kwitnienia (na podstawie Kołtowski Z. „Pszczoła miodna owadem zapylającym”).

Roślina uprawna	Poziom strat plonu (%)	
	Brak 50% pszczoł	Całkowity brak pszczoł
Jabłoń <i>Malus sp.</i>	30	80–100
Lucerna <i>Medicago sp.</i>	20	60–100
Ogórek <i>Cucumis sp.</i>	30	60–90
Śliwa <i>Prunus sp.</i>	30	50–70
Wiśnia <i>Cerasus sp.</i>	30	60–90
Marchew <i>Daucus sp.</i>	10	60–100
Słonecznik <i>Helianthus sp.</i>	50	80–100
Szparagi <i>Asparagus sp.</i>	10	90–100

Kolejną grupą owadów mającą istotne znaczenie przy transferze pyłku są motyle, zarówno o aktywności dziennej, jak i nocnej. W Europie 10% roślin jest zapylana dzięki motyłom. Głównym pokarmem

motyli jest nektar, dlatego jego jakość i ilość w kwiatkach przez nie zapylanych jest wysoka. Motyle zapylają kwiaty, które mają nektar ukryty głęboko, niedostępny dla pszczoł. Dostać się do niego można tylko przy użyciu długiej trąbki, charakterystycznej dla motyli. Pyłek w takim przypadku przyczepia się albo do włosków, którymi pokryte są ssawki lub też do gęsto pokrytej włoskami głowy. Żywe, jaskrawe barwy, zazwyczaj żółte lub czerwone, o słabym zapachu i nektarze produkowanym w dolnej części okwiatu, są cechami pożądanymi przez motyle. W odróżnieniu od kwiatów zapylanych przez motyle dzienne, kwiaty motyli nocnych otwierają się w nocy oraz produkują silnie słodki zapach, który przyciąga odpowiednie gatunki zmierzchnikowców (*Sphingidae*) czy nocnicówek (*Noctuidae*) nawet z większej odległości. Przykładami takich roślin są tytoń (*Nicotiana*) i podkolan (*Platanthera*), których morfologia i fizjologia przystosowana jest do zapylania wyłącznie przez motyle nocne.

Najbardziej intrygującymi przenosicielami pyłku są mrówki. Zapylenie przez mrówki zaobserwowano u niektórych gatunków roślin: polonicznik orzęsiony (*Herniaria ciliolata*), rdest kaskadowy (*Polygonum cascadenae*), mlecznik nadmorski (*Glaux maritima*), żebrzyca (*Seseli libanotis*), morinda (*Morinda royoc*), kostliwka (*Cordia brownei*). Cechą wspólną tych gatunków jest to, że kwiaty są małe, zebrane w nisko osadzone kwiatostany. Gatunki mrówek odgrywających znaczącą rolę w zapylaniu to *Formica shaufussi* i *Formica subsericea*. Pyłek przylegać może do ich włosków, jak i pokrywać zewnętrzne urzeźbienie ciała. Wiele roślin tropikalnych korzysta natomiast z innej usługi mrówek, jaką jest obrona. Wydzielany na zewnątrz nektar przyciąga mrówki, dzięki temu roślina korzysta ze zdolności obronnych mrówek (gryzienie, wydzielanie kwasu mrówkowego), chroniąc tym samym roślinę przed innymi owadami.

Malakogamia

Malakogamię, czyli zapylanie roślin przez ślimaki zanotowano u siedmiu gatunków roślin, m.in. u filodendronu (*Philodendron pinnatifidum*), koloazji (*Colocasia odora*) i u *Volvolopsis nummularium*. Ten ostatni gatunek posiada dwóch zapylaczy, mianowicie ślimaka (*Lamellaxis gracile*) oraz błonkówkę (*Apis cerana indica*). Występuje tu wyraźne oddzielenie roli gatunku zapylacza, zależne od warunków atmosferycznych. W czasie słonecznych dni kwiaty (*Volvolopsis nummularium*) są otwarte i dostępne dla pszczoły (*Apis cerana indice*), jednakże kiedy następuje

okres deszczowy lub gdy aktywność pszczoł jest niska, przenoszeniem pyłku zajmuje się ślimak. *Lamel-laxis gracile* wędruje poprzez liść do płatków korony dotykając czułkami pylników i słupka, podczas deszczu ślimak ten wchodzi bezpośrednio do zamkniętych kwiatów. Należy nadmienić, że nie następuje tu w żaden sposób uszkodzenie pylników czy słupka. Taki sposób zapylania przez dwa gatunki mające odrębną ekologię stanowi niezwykle przykład adaptacji w znaczeniu wysokiego sukcesu reprodukcyjnego, bez uciekania się w pewnych niekorzystnych warunkach do samozapylania.

Ornitogamia i teriogamia

W strefie klimatu tropikalnego i subtropikalnego to ptaki stanowią najważniejszą grupę zapylaczy. Należy wymienić tu kolibry i cukrzyki będące mieszkańcami Nowego Świata oraz nektarniki występujące w Afryce i południowej Azji. Gatunki tych ptaków odżywiają się głównie produkowanym przez rośliny nektarem. Dobrze przystosowany dziób i długi język pozwalają precyzyjnie dosięgnąć do głęboko leżącego pokarmu. Kwiaty roślin ornitogamicznych są duże i silnie zbudowane, zazwyczaj czerwone lub pomarańczowe, o wydłużonych kielichach tworzących rurki, w których na dnie występuje rozcieńczony nektar. Na ogół kwiaty te nie mają miejsc do lądowania czy do zawieszania się ptaków na kwiecie, które to cechy obecne są u roślin entomogamicznych. Pylniki zazwyczaj są wydłużone i umieszczone w taki sposób, że kiedy ptak próbuje dosięgnąć dziobem do dna kwiatowego, lepkie ziarna pyłku pozostają na jego głowie. Dojrzałe słupki mogą być wydłużone i przy pobieraniu nektaru znamie słupka dotyka głowy ptaka, na której znajduje się pyłek.

Dlaczego ptaki są dobrymi zapylaczami? Po pierwsze czas pobierania pokarmu u kolibrów stanowi około sekundy, a w ciągu dnia jest w stanie odwiedzić 1000–2000 kwiatów. Po drugie tempo przelotów z kwiatu na kwiat jest o wiele szybsze niż w przypadku owadów. Po trzecie okres aktywności ptaków może trwać od wczesnego ranka do wieczora. Ten typ zapylania wiąże się z wyższymi kosztami wydatkowanymi przez roślinę. Dotyczą one produkcji skutecznej powabni, dużej ilości pyłku oraz mocnej struktury elementów kwiatowych, a także produkcji znacznie większej ilości nektaru niż u kwiatów entomogamicznych, gdyż pokarm potrzebny jest nie tylko dla jednego osobnika, lecz także do wyżywienia jego potomstwa. Ze względu na wysokie koszty energetyczne niektóre gatunki pozostają przy owadzych przenosicielach pyłku.

Ziarna pyłku mogą być również przenoszone przez ssaki (proces zapylania przez ssaki nazywa się teriogamią). Wśród gromady ssaków największe znaczenie mają nietoperze, gryzonie oraz torbacze, niewielki odsetek mają także ssaki owadożerne i naczelne. Od lat 30-tych XX wieku udokumentowano, że nietoperze mogą mieć udział przy zapylaniu niektórych gatunków roślin. Dopiero wnikliwe obserwacje terenowe oraz determinacja badaczy wykazały, że nie tylko nietoperze zapylają rośliny. W 1970 roku zaobserwowano po raz pierwszy zjawisko zapylania przez gryzonie dokonane na krzewie srebrnika (*Protea* sp.). W 2009 roku potwierdzono obserwację z lat 70 na gatunku srebrnika (*Protea nana*), który zapylany jest przez gatunek z rodziny myszowatych (Muridae) *Myomyscus verreauxi*.



Ryc. 2. Zapylanie ostu (*Carduus acanthoides*) przez dostojkę (*Argynnis* sp.). Fot. Ł. Maćkowiak.

Ewolucja kwiatów, które korzystają z zapylania przez kręgowce doprowadziła do znacznych zmian morfologicznych. Przyczyną był tu rozmiar ciała gryzoni czy nietoperzy znacznie większy niż u owadów. To sprawiło, że elementy kwiatów wzmacniały swoją strukturę, a w szczególności pylniki i słupki. Dodatkowo wzrastała produkcja nektaru. Gatunki tych roślin charakteryzują się kwiatami o ubogim zabarwieniu, wzniesionymi ku górze pręcikami i dużą ilością nektaru.

Dowodami wskazującymi na to, że dany gatunek rośliny korzysta z usług ssaków są:

- Nienaruszona struktura kwiatu po odwiedzinach,
- Znajdywanie pyłku na futrze bądź w kale zwierząt,
- Stwierdzenie kontaktu pomiędzy częścią ciała z pyłkiem a słupkami kwiatów,
- Rzadko obserwowane przy nich owady i ptaki,
- Zmniejszona płodność roślin w obszarach, gdzie ssaki nie były obserwowane,

- Produkcja i wydzielanie nektaru jest zsynchronizowana z okresem aktywności danych gatunków ssaków.

Główną uwagę badaczy zajmujących się teriogamią przyciąga relacja roślin i nietoperzy. Z usług nietoperzy korzysta około 250 gatunków roślin okrytozalążkowych. Znane są dwie rodziny nietoperzy, których ewolucja przystosowała do czerpania zasobów energetycznych z kwiatów, mianowicie rudawkowate (Pteropodidae) – zamieszkujące Afrykę, Madagaskar, Azję południową, Indonezję, Australię, Papuę i Nową Gwineę oraz rodzina liścionosowate (Phyllostomidae), które zasiedlają tropikalne i subtropikalne rejonu obu Ameryk. U tych gatunków wystąpiła wysoko idąca specjalizacja morfologiczna pozwalająca na korzystanie z pokarmu roślinnego, różniąc je od gatunków nietoperzy owadożernych. Szczęka i żuchwa nietoperzy odwiedzających kwiaty są wydłużone, a język długi i cienki, posiadający brodawki. Wystąpiła także redukcja w rozmiarze szczęki i żuchwy oraz w uzębieniu. Przy odnajdywaniu pokarmu roślinnego, w postaci nektaru bądź owoców, nietoperze używają echolokacji, węchu i wzroku.



Ryc. 3. Pobieranie pyłku i nektaru przez trzmiele (*Bombus* sp.) na kwiecie ostu (*Cirsium oleraceum*). Fot. Ł. Maćkowiak.

Korzyści z zapylania przez nietoperze wiążą się z tym, że ssaki te mogą pomieścić i przetransportować na pyszczku dużą ilość pyłku i to od wielu gatunków roślin, na znaczne odległości.

Podstępny u storczyków

Storczykowate osiągnęły wysoki stopień specjalizacji pod względem zapylania. Kwiaty storczyków mogą występować pojedynczo lub w kwiatostanach. Najważniejszym elementem kwiatu mającym swoją rolę w zapylaniu jest warzka, która jest jednym z listków wewnętrznego okwiatu. Zapylanie tych roślin odbywa się głównie dzięki owadom.

Storczyki wytworzyły cztery odrębne strategie przyciągania owadów. Pierwsza z nich działa na bodźce wizualne owadów. Warzka jest specjalnie ubarwiona, posiada również wzory i plamy mające wskazać miejsce do lądowania dla owada, również jej wielkość jest ważna. Druga strategia pozwala na zredukowanie kosztów produkcji nektaru, mianowicie kwiaty niektórych storczykowatych upodabniają się (proces mimikry) do kwiatów produkujących nektar. Proces zapylenia odbywa się w ten sposób, że odwiedzający owad zostaje uwięziony, a jedynym wyjściem jest przecięnięcie się między pylnikami. Zwraca się uwagę na to, że gatunki storczyków produkujące nektar mają wyraźnie wyższy poziom owocowania niż gatunki upodabniające się.

Trzecia strategia, która jest zarazem fenomenalnym przykładem mimikry seksualnej, wykorzystuje pęd płciowy samców różnych gatunków błonkówek. Warzki storczyków z rodzaju *Ophrys* naśladują odwłoki samic bądź całych osobników samotnych pszczoł lub os, co przyciąga samce tych gatunków. Jeden gatunek storczyka naśladuje konkretny gatunek lub kilka spokrewnionych gatunków pszczoł lub os. Samiec takiej pszczoły próbuje kopulować z pseudosamicą, co doprowadza do przykleśnięcia się do odwłoku samca pyłków, które mogą być następnie przeniesione na inny kwiat podczas kolejnej próby pseudokopulacji. Nie tylko przekształcona morfologicznie warzka ma przyciągnąć samca, ale także wydzielany specyficzny zapach przypominający feromony samicy. Ten ostatni czynnik przyczynia się do efektywniejszego zapylenia.

Ciekawe zjawisko zaobserwowano u chińskiego storczyka dendrobium (*Dendrobium sinense*). Cechą tego gatunku jest produkcja specyficznego feromonu, jaki produkują zaatakowane pszczoły. Pozwala to na przyciągnięcie gatunku szerszenia (*Vespa bicolor*), który jest drapieżnikiem tych pszczoł. Zapach produkowany przez (*Dendrobium sinense*) jest kojarzony z pszczołami, a więc z pokarmem, co skutkuje bardzo szybkim pojawieniem się szerszenia. Jest to jedyny przypadek interakcji, w której gatunek rośliny produkuje specyficzną woń jednego gatunku owada by przyciągnąć zupełnie innego.

Mutualizm u figowców

Różnorodność fig oceniana jest na około 750 gatunków. Wszystkie figi zapylane są przez owady z nadrodziny błęskotek (*Chalcidoidea*), które żywią się wyłącznie na rozwijających się nasionach. Zapyłacze fig charakteryzują się dość skrajną specyfiką gospodarza, adaptacją morfologiczną i cyklem życiowym,

który zależy od reprodukcji gospodarza. Teoretycznie może tu wystąpić konflikt o zasoby między zapyłaczem a gospodarzem, co może zagrażać trwałości mutualizmu. Analiza filogenetyczna wykazała, że proces zapylania u fig wyewoluował tylko raz.

Nazywany powszechnie „owoc” figi to w rzeczywistości zamknięty kwiatostan zawierający wiele jednopłciowych lub dwupłciowych kwiatów, które dostępne są przez wąski otwór na szczycie kwiatostanu jedynie dla bleskotek. Samice zwabiane są dzięki wydzielaniu specyficznej woni przez roślinę. W zależności od pienności danego gatunku fig odmienny jest sposób ich zapylania.



Ryc. 4. Kwietnik (*Misumena vatia*) jako przykład drapieżnika polującego na owady odwiedzające kwiaty. Fot. Ł. Dylewski.

U jednopiennych gatunków fig samica bleskotki wraz z pyłkiem zmagazynowanych w zbiornikach na odnóżach przedostaje się do wnętrza kwiatostanu. Następnie zapyla kwiaty, a do części z nich składa jaja dzięki posiadaniu odpowiedniej długości pokładełka. Po inkubacji jaj larwy żywią się nasionami. Z larw rozwijają się samce i samice. W czasie, kiedy przeobrażają się w postać dorosłą, rozwijają się kwiaty męskie. Po odbyciu kopulacji i zebraniu pyłku samice opuszczają kwiatostan dzięki tunelowi wygryzionemu przez samca. Samce, ze względu na brak skrzydeł i morfologię ciała, pozostają w kwiatostanie.

U fig dwupiennych schemat zapylania i proces składania jaj zależy od kwiatostanu, do którego przedostanie się samica. Jeśli samica osy wraz z pyłkiem wejdzie do kwiatostanu męskiego, w którym obecne są krótkosłupkowe kwiaty żeńskie, możliwe jest złożenie jaj i rozwój następnego pokolenia. Jeśli samica znajdzie się w kwiatostanie żeńskim, który posiada długosłupkowe kwiaty, rozwój następnego pokolenia bleskotek nie nastąpi z powodu zbyt krótkiej długości pokładełka. Samica osy w tym przypadku zapyla wszystkie kwiaty, bez możliwości złożenia jaj.

Cały ten związek, który zapewnia ciągłość gatunkową figowców i os bleskotek, zaburzają pasożyty konkurujące o zasoby. W przeciwieństwie do zapyłaczy niektóre pasożyty fig atakują kwiaty przebijając dno kwiatowe długim pokładełkiem.

Rodzaj *Apocryptophagus* wywołuje zaburzenia komórek żeńskich fig, z których wyrastają długie wyrośla. W tym przypadku omijany jest proces zapłodnienia. Zatem pasożytnicze bleskotki osiągają tutaj sukces w przeciwieństwie do os zapyłających, ponieważ dany gatunek z rodzaju *Apocryptophagus* jest w stanie wejść do kwiatostanu dowolnego gatunku fig i złożyć jaja, a specyficzna substancja produkowana przez larwy powoduje wytworzeniu wyrośli.

Interakcje roślina – zapyłacz są często postrzegane jako mutualistyczne, o wspólnej relacji ewolucyjnej. Pomimo wzajemnych korzyści interakcje przynoszą też konflikty, które mogą różnić się czasowo i przestrzennie i nie muszą pociągać za sobą wspólnej ewolucji. Dużą uwagę zwraca się na trasy lotu owadów zapyłających, w większości przypadków zdarza się, że transport pyłku odbywa się na niewielkich odległościach, co może prowadzić do niekorzystnych implikacji dla danej populacji. Krótki zakres lotu zapyłacza może ograniczać skalę rozprzestrzeniania się pyłku i mieć wpływ na strukturę genetyczną populacji oraz częstotliwość chowu wsobnego, a co za tym idzie zmniejszać produkcję nasion.

Nowa idea badań nad biologią zapylania umożliwia połączenie ekologicznych i ewolucyjnych perspektyw poprzez prowadzenie doświadczeń nad mechanizmem zapylania, wzorów lotów zapyłaczy, kosztów i korzyści oraz implikacji genetycznych.

Podziękowania

Autor pragnie serdecznie podziękować Panu prof. dr hab. Piotrowi Tryjanowskiemu za wsparcie i cenne uwagi podczas pisania pracy oraz Panu dr Łukaszowi Myszko za materiał literaturowy niezbędny przy pisaniu tego artykułu. Podziękowania należą się również dla Pana mgr inż. Łukasza Maćkowiaka za udostępnienie swoich prywatnych zdjęć na cel tego artykułu.