Tytuł

WSTĘP

Międzygatunkowe relacje są powszechne w ekosystemach, gdzie łączą wszystkie królestwa żywych organizmów. Niemal każdy gatunek jest związany z jednym bądź wieloma innymi organizmami, a te międzygatunkowe relacje stanowią podstawę działania ekosystemów (Jones i in. 1997, Bahram i Netherway 2022). Także rośliny, jako integralna część ziemskiej bioty, są częścią tej skomplikowanej sieci zależności. Powiązania, które tworzą, są związane z jedną z kluczowych cech determinujących ewolucję roślin – najczęściej są one nieruchomo przytwierdzone do miejsca, w którym rosną. Przykładowo, rośliny nie mogą aktywnie poszukiwać pożywienia ani partnerów seksualnych. Odpowiedzią na ograniczenia związane z brakiem mobilności może być właśnie wchodzenie w relacje. Współpracują z z bakteriami brodawkowatymi, które wiążą niedostępny dla roślin wolny azot atmosferyczny, tworzą mikoryzę, dzięki której zwiększają efektywność pobierania wody i związków mineralnych z gleby, czy wabią zapylaczy, którzy przenoszą pyłek między kwiatami, a tym samym umożliwiają znalezienie partnera do rozmnażania i, w razultacie, zapylanie.

ROZDZIAŁ I

Jednym z najważniejszych procesów, jakie zachodzą w życiu roślin nasiennych jest zapylenie. Jest to proces, w którym ziarno pyłku zawierające w sobie materiał genetyczny jednego osobnika, zostaje przeniesione na znamię słupka drugiego. [SCHEMAT ZAPYLENIA] Następnie z ziarna pyłku wyrasta łagiewka pyłkowa, która wrastając w szyjkę słupka, dociera do zalążni z woreczkiem zalążkowym. Jednak sam proces zapylenia, pomimo powszechności i pozornej prostoty, może być dość skomplikowany. Ten związek pomiędzy zwierzętami a roślinami pojawił się prawdopodobnie już w środkowej kredzie, w mezozoiku, a jednymi z pierwszych zwierząt, które zaczęły odwiedzać kwiaty i przenosić pyłek, były chrząszcze (Grant 1950). Obecnie zapylenie stało się na tyle powszechnym procesem, że występuje w prawie wszystkich ekosystemach lądowych naszej planety. Przyjmuje się, że nawet 90% gatunków roślin okrytonasiennych, jako wektor przenoszący pyłek, wykorzystuje zwierzęta (Ollerton i in. 2011). Wyróżniamy wiele grup zapylaczy – poza wspomnianymi wcześniej chrząszczami, zaliczymy tu motyle nocne i dzienne, muchówki, a także błonkówki do których należą m.in. pszczoły, trzmiele i osy. Poza owadami, także niektóre grupy kręgowców są uznawane za wektory pyłku - znajdziemy gatunki roślin zapylane także przez ssaki, czy ptaki żywiące się nektarem (Kearns i Inouye 1997).

Mimo powszechności zapylenia i mnogości grup zwierząt odwiedzających kwiaty, nie każde zwierzę może być uznane za zapylacza. Wyróżnia się dwa główne warunki, które determinują przydatność zwierzęcia pojawiającego się w kwiecie, jako zapylacza. Po pierwsze, pyłek przenoszony na ciele zwierzęcia musi trafić z części męskich jednej rośliny na części żeńskie innej rośliny tego samego gatunku. W związku z tym zapylacz powinien być fizycznie dopasowany do odwiedzanych kwiatów pod względem wielkości i kształtu. Drugim ważnym kryterium jest regularny transfer pyłku. Zapylaczami można nazwać tylko te zwierzęta, które przenoszą pyłek odwiedzanych kwiatów regularnie. Jeśli oba wspomniane wcześniej warunki nie zostaną spełnione, zwierzę może być określane raczej jako złodziej kwiatowy, niż zapylacz (Willmer 2011).

WSPÓŁPRACA ROŚLIN I ZWIERZĄT

Rzadko spotykane są zależności, w których żadna ze stron nie odnosi korzyści, zarówno w przypadkach organizmów tego samego gatunku, jak i między gatunkami (Okasha 2003). Obserwowane relacje skłaniają do myślenia, że co najmniej jedna ze stron powinna odnosić jakieś korzyści, nie inaczej jest w przypadku zapylania. Rośliny, dzięki współpracy ze zwierzętami, zyskują możliwość rozmnażania płciowego. Co zyskują zwierzęta? Zapylacze często odwiedzają kwiaty w poszukiwaniu nagród pokarmowych, z których z najważniejszą jest nektar (Simpson i Neff 1983, Canto i in. 2011). Jest on dla gości kwiatowych często podstawowym źródłem pożywienia zasobnym w wodę i cukry, takie jak glukoza, fruktoza czy sacharoza (Ryniewicz i in. 2020). Ponadto nektar zawiera w sobie także aminokwasy. Niektóre z nich, nazywane niezbędnymi aminokwasami (ang. Essential Amino Acids), zostały opisane jako kluczowe dla prawidłowego rozwoju i funkcjonowania np. u pszczół miodnych (*Apis mellifera*). Do grupy niezbędnych aminokwasów można zaliczyć przykładowo metioninę, tryptofan, argininę, lizynę, histydynę, fenyloalaninę, izoleucynę, treoninę, leucynę oraz walinę (de Groot 1952). Oprócz nektaru, zapylacze mogą poszukiwać w kwiatach także pyłku [PSZCZOŁA ŻRĄCA PYŁEK], który ze wzlgędu na swoje właściowości jest wykorzystywany jako pokarm dla larw, m.in. przez pszczoły i trzmiele. . Pyłek jest zasobnym jest dla zwierząt także źródłem jjest zasobnym jest dla zwierząt także źródłem est zasobnym jest dla zwierząt także źródłem jest zasobnym jest dla zwierząt także źródłem aminokwasów, w tym tych niezbędnych, a także inne mikro- i makroskładników, przez co jest wykorzystywany jako pokarm dla larw m. in. przez pszczoły i trzmiele minokwasów, w tym tych niezbędnych, a także inne mikro- i makroskładników, przez co jest wykorzystywany jako pokarm dla larw m. in. przez pszczoły i trzmiele aminokwasów, w tym tych niezbędnych, a także inne mikro- i makroskładników, przez co jest wykorzystywany jako pokarm dla larw m. in. przez pszczoły i trzmiele (Ceulemans i in. 2017, Ruedenauer i in. 2021). Inne rośliny oferują zwierzętom woski i żywice do budowy gniazd (Armbruster i in. 2005) lub schronienie przed niekorzystnymi warunkami np. przed niską temperaturą (Cooley 1995, Seymour i in. 2003, Sapir i in. 2006).

ROZDZIAŁ III

Ze względu na fakt że zapylacze poszukują w kwiatach głównie pożywienia, najbardziej korzystne jest dla nich odwiedzanie kwiatów zasobnych w nagrodę o wysokiej jakości oraz ilości (Waddington i Holden 1979). Najbardziej bezpośrednią i uczciwą formą komunikacji między rośliną a jej zapylaczem, jest prezentowanie samej nagrody, jako swego rodzaju reklamy. W tym przypadku nagroda pokarmowa może spełniać podwójną rolę – zarówno sygnału biorącego udział w wabieniu zapylaczy, jak i samej nagrody (Hansen i in. 2007, Raguso 2008, Roguz i in. 2021). Ten rodzaj sygnalizacji występuje m. in w roślinach z rodziny selerowatych (Apiaceae), których nektar jest widoczny na dnie kwiatowym w formie połyskujących kropel [Zycho cytat]. Taka ekspozycja nektaru, wiążę się jednak z niebezpieczeństwami. Prezentowany tak nektar jest wrażliwy na wysychanie (Witt i in. 2013), może też stać się łupem mniej wydajnych zapylaczy lub wręcz złodziei kwiatowych, którzy uszczuplają zasobność nagród kwiatowych, ale nie zapylają kwiatów.

Niekorzystny wpływ czynników atmosferycznych czy ryzyko utraty nektaru na rzecz złodziei, powoduje, że w większości kwiatów nagrody są ukryte w koronie. Konkretna lokalizacja nektaru wpływa na skład gatunkowy gości kwiatowych oraz ich zachowanie w kwiecie (Irwin i in. 2004), dając roślinie szansę uniknięcia odwiedzin złodziei kwiatowych oraz pewnego rodzaju selekcją zapylaczy. Z drugiej jednak strony, ukrycie nagrody kwiatowej wiąże się często z koniecznością wysyłania pośrednich sygnałów, które mają zachęcić zapylaczy do odwiedzin. Takim sygnałem mogą być cechy kwiatów, oddziałujące na zmysły zapylaczy wielkością, kształtem, kolorem oraz zapachem. Chociaż postrzeganie kwiatów przez owady oraz przebieg zapylania mogą się różnić w zależności od gatunku rośliny i zapylacza, to właśnie sygnały kwiatowe na ogół dostosowują się do systemów sensorycznych zapylaczy, a nie odwrotnie (Chittka, 1996; Ramírez i in., 2011; Schiestl & Dötterl, 2012; van der Kooi & Ollerton, 2020). więc Komunikacja z zapylaczami oraz relacja między jakością oraz ilością nagrody a cechami kwiatów to ważne , a przez to kluczowe zagadnienia w obszarze biologii zapylania (Armbruster i in., 2005; Knauer i Schiestl, 2015; Essenberg, 2021).

Zjawisko, w którym roślina pośrednio sygnalizuje cechy nagrody nazywa się uczciwą sygnalizacją (ang. honest signaling; Kanuer i Schiestl 2015). Tego rodzaju uczciwe sygnały są istotne dla kształtowania interakcji roślina-zapylacz, ponieważ jakość i ilość nagród kwiatowych wykazuje dużą zmienność wewnątrz- i międzygatunkową (Benitez-Vieyra i in. 2014). Znaczenie będzie tu mieć także dokładność z jaką zapylacze mogą interpretować odbierane sygnały i na tej podstawie dokonywać wyboru kwiatu (Blarer i in. 2002, McLinn i Stephens 2006). Sukces reprodukcyjny rośliny bywa więc nie tylko pochodną właściwości nagrody kwiatowej, ale także sposobu, w jaki jest ona sygnalizowana oraz odbierana.

WIELKOŚĆ MA ZNACZENIE?

Jedne z pierwszych obserwacji, łączące wielkość kwiatów z nagrodami przez nie oferowanymi, zostały zawarte w pracy Fahna (1949). Autor wskazywał, że większe kwiatybananów (*Musa paradisiaca* L, Musaceae) oraz *Abutilon* *pictum* L, Malvaceae, produkują większe ilości nektaru. Po dość długiej przewie zaczęły się ukazywać kolejne badania analizujące relację pomiędzy cechami kwiatów a właściwościami nagrody. Przykładowo, u rzodkwi zwyczajnej (*Raphanus sativus* L., Brassicaceae) kwiaty o większej średnicy korony produkowały większą ilość nektaru. Podobną zależność wykryto także w innej roślinie z tej rodziny, *Erysimum mediohispanicum* Polatschek, gdzie większa długość rurki korony oznaczała więcej pyłku i nektaru w kwiecie (Gómez i in. 2008).

Wydaje się, że komunikacja roślina-zapylacz może być zmienna w zależności od ekologicznego kontekstu. Zapylacze nie zawsze bowiem wybierają osobniki uczciwie sygnalizujące większą zasobność w nagrody. Przykładowo, pszczoły odwiedzające gatunek o uniwersalnie dużych kwiatach (o średnicy powyżej 16 mm), nie koniecznie wybierają kwiaty większe i bardziej zasobne w nektar (Lunau 1991, Blarer i in. 2002). Brak odpowiedzi zapylaczy na uczciwą sygnalizację nagrody może być związany z faktem, że u gatunków o dużych kwiatach nawet te relatywnie mniejsze są dobrze widoczne i atrakcyjne dla zapylaczy. Ponadto, przy wysokim poziome zasobności w nagrody kwiatowe niewielkie różnice w ich ilości nie wpływają na preferencje zapylaczy, które np. nie są w stanie podjąć całej dostęneje nagrody w czasie jednych odwiedzin w kwiecie. Badania dowodzą, że posiadanie dużych kwiatów, niezależnie od ilości oferowanej nagrody, może być korzystną strategią, jeżeli wykrywalność kwiatów przez zapylaczy jest tym co może ograniczać sukces reprodukcyjny rośliny (Blarer i in. 2002).

ZBYT SZCZERY TAKŻE TRACI

Wytworzenie i utrzymanie korony, jako atrakcyjnej wystawy kwiatowej jako atrakcyjnej wystawy kwiatowej, jako atrakcyjnej wystawy kwiatowej oraz produkcja nektaru, poza kluczową rolą w rozmnażanie, jest kosztowne fizjologiczne. Rośliny inwestują w wystawę kwiatową zasoby, które mógłby wykorzystać do innych procesów koniecznych do przetrwania (Dafni 1984, Charnov i Bull 1986, Cohen i Shmida 1993, Sletvold i in. 2016), a uczciwość w relacji z zapylaczami nie zawsze popłaca. Przykładem rośliny, której inwestycja w dużą wystawę kwiatową nie przekłada się na wymierne korzyści jest wspomniana wcześniej rzodkiew zwyczajna (*R. sativus*). Wielkość jej korony jest w istocie dodatnio skorelowana z objętością nektaru oraz produkcją pyłku, jednak nie znaleziono związku tych cech z liczbą zalążków, ani z liczbą i wielkością nasion (Stanton i Preston 1988, Young i Stanton 1990, Stanton i in. 1991). Oznacza to, że te rośliny posiadające większe kwiaty, pomimo produkcji większej ilości nagród, nie zawsze osiągają większy sukces reprodukcyjny. Co za tym idzie, nie osiągają „przewagi” ewolucyjnej - ich potomstwo nie jest bardziej liczne, ani lepiej zaopatrzone w materiały zapasowe niż potomstwo konkurentów.

Kosztowana i efektowna wystawa kwiatowa to także ryzyko większej presji roślinożerców i utraty zainwestowanych zasobów. Przykładem roślinożercy, który wykorzystuje duże kwiaty jest jednorek kosaćcowy (Mononychus punctumalbum Herbst, J.F.W.). Jest to chrząszcz z rodziny ryjkowcowatych (Coleoptera, Curculionidae), który żeruje tylko na niektórych gatunkach kosaćców, w tym na kosaćcu żółtym (*Iris pseudacorus* L., Iridaceae). [ZDJECIE ZIOMA] Żywi się on nasionami kosaćca przegryzając się przez ich łupinę i składając w nich swoje jaja. Dorosłe osobniki żywią się także działkami okwiatu rośliny powodując ich duże zniszczenia (Skuhrovec et al., 2018; Gültekin i Korotyaev, 2012). W tym przypadku duże kwiaty kosaćców przywabiają nie tylko zapylaczy, którymi są głównie trzmiele (Sutherland, 1990). Stanowią też dostępny i obfity pokarm dla całego wachlarza roślinożerców, w tym takich, które żerują tylko na kosaćcach (Minuti i in. 2020).

ROZDZIAŁ ??

Niektóre rośliny zamiast uczciwie nagradzać swoich zapylaczy, oferują nagrodę kwiatową nieproporcjonalną do wielkości wystawy kwiatowej, a w ekstremalnych przypadkach nie oferują nagrody wcale. Jest to dość ryzykowna strategia, szczególnie w przypadku rośliny obcopylnych, które do produkcji nasion i owoców potrzebują wizyty zapylaczy. Zwierzęta odwiedzające kwiaty uczą się, czy kwiaty są równie zasobne w nagrodę co atrakcyjne, lub czy określony wygląd to tylko gra pozorów (Smithson i MacNair 1997, Ferdy i in.1998, Gumbert i Kunze 2001). Ryzyko, że oszukany zapylacz przestanie odwiedzać kwiaty jest więc wysokie. Mimo potencjalnie niekorzystnych skutków strategii bazującej na oszustwie, można znaleźć przykłady gatunków, które z powodzeniem ją realizują. Jednym z nich jest z rodziny storczykowatych (Orchidaceae),, którego obligatoryjnie owadopylne kwiaty nie produkują nektaru. Strategia tego gatunku polega na upodobnieniu się do roślin w swoim otoczeniu. Jego kwiaty przypominają kolorem, wyglądem i zapachem kwiaty *Bellevalia flexuosa* Boiss., rośliny z rodziny szparagowatych (Asparagaceae) (Galizia i in. 2005). Kwiaty *B. flexuosa* są bogate w nektar i wydzielają zapach przywabiający owady. Podobny zapach wydzielają kwiaty *A. israelitica*. Owady zapylające nie są w stanie odróżnić kwiatów tych dwóch gatunków roślin i odwiedzają zarówno te oferujące nagrodę, jak i te bez nektaru. Jest to strategia, która jest na tyle skuteczna, że storczyki wspomnianego gatunku żyjące w pobliżu *B. flexuosa* wytwarzają więcej nasion niż osobniki występujące bez nich(Dafni i Ivri 1981).

U niektó©ych storczyków znajdziemy kwiaty, które wyglądem przypominają owadów, które je zapylają (Dafni i Bernhardt 1990, Steiner i in.1994; Pridgeon i in. 1997). Przykładowo, kwiaty dwulistnika pajęczego (*Ophrys sphegode*s Mill.; Orchidaceae) swoim kształtem i kolorem przypominają samice pszczolinki z gatunku *Andrena nigroaenea* Kirby (Andrenidae). Ponadto kwiaty te wydzielają substancje przypominające feromony wydzielane przez samice tych owadów (Schiestl 2000). Feromony wydzielane przez kwiaty przywabiają samce tej pszczolinki, które podczas wielokrotnych „pseudokopulacji” przenoszą na swoim ciele pyłek, dzięki czemu zapylają odwiedzane kwiaty cytacja.

Jednak sukces reprodukcyjny może być mierzony także jako przeżywalność nasion. Zauważono, że wiele storczyków stosujących strategię oszukiwania produkuje mniej owoców niż spokrewnione z nimi gatunki, które nagradzają swoich zapylaczy (Johnson i Bond 1997, Neiland i Wilcock 1998). Prawdopodobnym wytłumaczeniem tego zjawiska jest teoria mówiąca, że w przypadku gatunków oszukujących, pyłek jest bardziej wydajny, a owoce są lepszej jakości, tzn. nasiona w nich powstałe przeżywają dłużej (Johnson i Nilsson 1999). W związku z tym storczyki te inwestują więcej w to, żeby mniej zarodków miało większe szanse na przeżycie – produkują mniej nasion, ale wyższej jakości. Tę inwestycję dodatkowo może też wspomagać zachowanie zapylacza. Kiedy ten orientuje się, że odwiedzony przez niego osobnik nie oferuje nagród przelatuje na inną roślinę, zamiast sprawdzać pozostałe dostępne kwiaty w obrębie tego samego kwiatostnau (Heinrich 1975). Taka manipulacja zachowaniem owadem sprawia, że spada ryzyko zapylenia własnym pyłkiem, które może prowadzić do spadku jakości owoców i nasion (Charlesworth i Charlesworth 1987, Jersakova i Johnson 2006). Strategię tę wykorzystuje także *Anacamptis boryi* (Rchb.f.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase (Orchidaceae; Gumbert i Kunze 2001) oraz wiele innych storczyków (Johnson, 2008; de Jager i in. 2016). [ZDJĘCIA STORCZKÓW].

Powyższe przypadki, to jedne z wielu przykładów na wykorzystywanie strategii oszustwa przez przedstawicieli rodziny Orchidaceae. Przyjmuje się, że nawet 1/3 wszystkich gatunków storczyków stosuje różne strategie mające oszukać zapylacza (Schiestl 2005).

BADANIA NAD HONEST SIGNALING – CZEGO NIE MA, CO JEST BADANE

Pośród ponad 300 tys. roślin kwiatowych obserwujemy szeroki wachlarz strategii, które prowadzą do zwiększania sukcesu reprodukcyjnego roślin kwiatowych. Trudno przy tym wskazać uniwersalne kierunki – czasem nawet blisko spokrewnione gatunki mogą prezentować daleko posunięte różnice w biologii zapylania. Jak się okazuje zarówno uczciwe sygnalizowanie nagród kwiatowych, jak i częściowe czy całkowite oszukiwanie zapylaczy może prowadzić do wydajnego i skutecznego zapylania. Oprócz głównych partnerów towrzących interakcję, czyli rośliny i związanego z nią zapylacza, istotny jest także szerszy kontekst interakcji z innymi organizmami oraz otoczenie, w których do tej interakcji dochodzi. Ze względu na wielowymiarowość relacji między właściwościami nagrody a sygnałami kwiatowymi, a także odbieraniem tych sygnałów przez zapylaczy, dokładne poznanie zagadnienia uczciwej sygnalizacji oraz jej znaczenia ewolucyjnego często wymaga osobnego analizowania poszczególnych gatunków.

Cennym uzupełnieniem naszej wiedzy byłaby analiza uczciwej sygnalizacji prowadzona na większej grupie spokrewnionych gatunków. Równie interesujące będą wyniki badania prowadzonego z uwzględnieniem kontekstu siedliskowego. Obecnie dostępne wyniki badań dotyczą pojedynczych gatunków w danym siedlisku, nie zaś wszystkich kwitnących w tym samym momencie gatunków w danym zbiorowisku. Ponadto brakuje także badań testujących ewolucyjne czynniki wpływające na relacje roślina-zapylacz i utrzymywanie uczciwej sygnalizacji z perspektywy roślin (Knauer i Schiestl 2015). Odkrycie w jakim stopniu morfologia kwiatów wpływa na sukces reprodukcyjny, pozwoli zrozumieć w jaki sposób zachodziła ewolucja cech kwiatów u poszczególnych grup taksonomicznych. Może także rzucić światło na niepoznane przez nas aspekty biologii i ekologii roślin oraz zwierząt z nimi związanych – także gatunków rzadkich i zagrożonych. Dopiero kompletna wiedza o funkcjonowaniu otaczającej nas przyrody pozwoli zapobiec dalszym negatywnym zmianom, których przyspieszenie obserwujemy w ciągu ostatnich lat, a także wspomoże działania ochronne podejmowane w interesie zachowania cennych miejsc, organizmów oraz ich interakcji.



Bibliografia

Armbruster, W. S., Antonsen, L., & Pélabon, C. (2005). Phenotypic selection on Dalechampia blossoms: honest signaling affects pollination success. *Ecology*, *86*(12), 3323-3333.

Bahram, M., & Netherway, T. (2022). Fungi as mediators linking organisms and ecosystems. FEMS Microbiology Reviews, 46(2), fuab058.

Benitez-Vieyra, S., Fornoni, J., Pérez-Alquicira, J., Boege, K., Domínguez, C. A. (2014). The evolution of signal-reward correlations in bee- and hummingbirdpollinated species of Salvia. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281(1782).

Blarer, A., Keasar, T. Shmida, A. (2002). Possible mechanisms for the formation of flower size preferences by foraging bumblebees. Ethology, 108, 341–351

Cain, M. L., Milligan, B. G., & Strand, A. E. (2000). Long‐distance seed dispersal in plant populations. American journal of botany, 87(9), 1217-1227.

Canto, A., Herrera, C. M., García, I. M., Pérez, R., Vaz, M. (2011). Intraplant variation in nectar traits in Helleborus foetidus (Ranunculaceae) as related to floral phase, environmental conditions and pollinator exposure. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 206(7), 668-675

Ceulemans, T., Hulsmans, E., Vanden Ende, W., Honnay, O. (2017). Nutrient enrichment is associated with altered nectar and pollen chemical composition in Succisa pratensis Moench and increased larval mortality of its pollinator Bombus terrestris L. Plos one, 12(4).

Charnov, E. L., Bull, J. J. (1986). Sex allocation, pollinator attraction and fruit dispersal in cosexual plants. Journal of Theoretical Biology, 118(3), 321-325.

Cohen D, Shmida A (1993) The evolution of flower display and reward. Evolutionary Biology, 27:197–243

Cooley, J. R. (1995). Floral heat rewards and direct benefits to insect pollinators. *Annals of the Entomological Society of America*, *88*(4), 576-579.

Dafni, A., & Ivri, Y. (1981). Floral mimicry between Orchis israelitica Baumann and Dafni (Orchidaceae) and Bellevalia flexuosa Boiss.(Liliaceae). *Oecologia*, *49*, 229-232.

Dafni, A. (1984). Mimicry and deception in pollination. Annual review of ecology and systematics

Dafni A, Bernhardt P (1990) Pollination of terrestrial orchids of southern Australia and the Mediterranean region. In: Hecht MK, Wallace B, Macintyre RJ (eds) Evolutionary Biology 24. Plenum Press, New York, pp 193–252

de Jager, M., Newman, E., Theron, G., Botha, P., Barton, M., & Anderson, B. (2016). Pollinators can prefer rewarding models to mimics: consequences for the assumptions of Batesian floral mimicry. *Plant Systematics and Evolution*, *302*, 409-418.

Ferdy JB, Gouyon PH, Moret J, Godelle B (1998) Pollinator behavior and deceptive pollination: learning process and floral evolution. Am Natl 152:696–705

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.

Gómez, José M, Bosch, J., Perfectti, F., Fernández, J. D., Abdelaziz, M., Camacho, J. P. M. (2008). Association between floral traits and rewards

Grant, V. (1950). The flower constancy of bees. Botanical Review, 16(7), 379-398

Gumbert A, Kunze J (2001) Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, Orchis boryi. Biol J Linn Soc 72:419–433

Gültekin, L., & Korotyaev, B. A. (2012). Ecological description of two seed-feeding weevils of the genus Mononychus Germar (Coleoptera: Curculionidae) on Iris iberica Hoffmann and Iris spuria L. in north-eastern Turkey. The Coleopterists Bulletin, 66(2), 155–161.

Hansen, D. M., Olesen, J. M., Mione, T., Johnson, S. D., Müller, C. B. (2007). Coloured nectar: Distribution, ecology, and evolution of an enigmatic floral trait. Biological Reviews, 82(1), 83–111.

Irwin, R. E., Adler, L. S., Brody, A. K. (2004). The dual role of floral traits: Pollinator attraction and plant defense. Ecology, 85(6), 1503–1511.

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology, 78(7), 1946-1957.

Johnson, S. D. (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.

Kearns, C. A., & Inouye, D. W. (1997). Pollinators, flowering plants, and conservation biology. Bioscience, 47(5), 297-307.

Knauer, A. C., Schiestl, F. P. (2015). Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. Ecology Letters, 18(2), 135–143.

Lunau, K. (1991). Innate Flower Recognition in Bumblebees (Bombus terrestris, B. lucorum; Apidae): Optical Signals from Stamens as Landing Reaction Releasers. Ethology, 88(3), 203–214.

McLinn, C. M., Stephens, D. W. (2006). What makes information valuable: signal reliability and environmental uncertainty. Animal Behaviour, 71(5), 1119-1129.

Minuti, G., Coetzee, J. A., Ngxande-Koza, S., Hill, M. P., Stiers, I. (2021). Prospects for the biological control of Iris pseudacorus L. (Iridaceae). Biocontrol Science and Technology, 31(3), 314–335.

Okasha, S. (2003). Biological altruism.

Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos, 120(321), 321–326.

Parachnowitsch, A. L., Manson, J. S., Sletvold, N. (2019). Evolutionary ecology of nectar. Annals of Botany, 123(2), 247–261.

Pridgeon AM, Bateman RM, Cox AV, Hapemann JR, Chase MW (1997) Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoideae, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequenes. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of Orchis sensu lato. Lindleyana 12(2):89–109

Raguso, R. A. (2008). Start making scents: The challenge of integrating chemistry into pollination ecology. Entomologia Experimentalis et Applicata, 128(1), 196–207

Roguz, K., Bajguz, A., Gołębiewska, A., Chmur, M., Hill, L., Kalinowski Pawełand Schönenberger, J., Stpiczyńska, M., Zych, M. (2018). Functional diversity of nectary structure and nectar composition in the genus Fritillaria (Liliaceae). Frontiers in plant science, 9, 1246.

Roguz, K., Hill, L., Koethe, S., Lunau, K., Roguz, A., Zych, M. (2021). Visibility and attractiveness of Fritillaria (Liliaceae) flowers to potential pollinators. Scientific Reports, 11(1), 1–14.

Ryniewicz, J., Skłodowski, M., Chmur, M., Bajguz, A., Roguz, K., Roguz, A., Zych, M. (2020). Intraspecific Variation in Nectar Chemistry and Its Implications for Insect Visitors : The Case of the Medicinal Plant, Polemonium Caeruleum L. Plants, 9(10), 1297

Sapir, Y., Shmida, A., & Ne’eman, G. (2006). Morning floral heat as a reward to the pollinators of the Oncocyclus irises. *Oecologia*, *147*, 53-59.

Schiestl, F. P., Ayasse, M., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Ibarra, F., & Francke, W. (2000). Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (Ophrys sphegodes): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *Journal of Comparative Physiology A*, *186*, 567-574.

Schiestl, F. P. (2005). On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*, *92*, 255-264.

Seymour, R. S., White, C. R., & Gibernau, M. (2003). Heat reward for insect pollinators. *Nature*, *426*(6964), 243-244.

Simpson, B. B., Neff, J. L. (1983). Floral biology and floral rewards of Lysimachia (Primulaceae). American Midland Naturalist, 249-256.

Skuhrovec, J., Gültekin, L., Śmigala, M., Winiarczyk, K., Dąbrowska, A., & Gosik, R. (2018). Description of the immature stages of two Mononychus species (Coleoptera: Curculionidae: Ceutorhynchinae) and a study of the host preferences of M. punctumalbum for Iris species in Central Europe. Acta Zoologica, 99(3), 296–318

Sletvold, N., Trunschke, J., Smit, M., Verbeek, J., Ågren, J. (2016). Strong pollinator-mediated selection for increased flower brightness and contrast in a deceptive orchid. Evolution, 70(3), 716–724.

Smithson A, MacNair MR (1997) Negative frequency dependent selection by pollinators on artificial flowers without rewards. Evolution 51:715–723

Stanton, M. L., Preston, R. E. (1988). Ecological consequences and phenotypic correlates of petal size variation in wild radish, Raphanus sativus (Brassicaceae). American Journal of Botany, 75(4), 528–539.

Stanton, M., Young, H. J., Ellstrand, N. C., Clegg, J. M. (1991). Consequences of floral variation for male and female reproduction in experimental populations of wild radish, Raphanus sativus L. Evolution, 45(2), 268-280.

Steiner KE, Whitehead VB, Johnson SD (1994) Floral pollinator divergence in two sexually deceptive South African orchids. Am J Bot 81(2):185–194

Sutherland, W. J. (1990). Iris Pseudacorus L. The Journal of Ecology, 78(3), 833.

Waddington, K. D., Holden, L. R. (1979). Optimal Foraging: On Flower Selection by Bees. The American Naturalist, 114(2), 179–196

Willmer, P. (2011). Pollination and floral ecology. In Pollination and floral ecology. Princeton University Press.

Witt, T., Jürgens, A., Gottsberger, G. (2013). Nectar sugar composition of European Caryophylloideae (Caryophyllaceae) in relation to flower length, pollination biology and phylogeny. Journal of evolutionary biology, 26(10), 2244-2259

Young, H. J. &M. L. Stanton. 1990. Influences offloral variation on pollen removal and seed production in wild radish. Ecology 71: 536–547.