

Katedra Botaniki Akademii Rolniczej w Lublinie

MAŁGORZATA STPICZYŃSKA

**Wpływ cech morfologicznych kwiatów i kwiatostanów
Platanthera chlorantha (Orchidaceae) na skuteczność
zapylenia i owocowanie**

Effect of Morphological Features of the Flowers and Inflorescences of *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) on Efficiency of Pollination and Fruit Set

Synopsis. Wpływ cech morfologicznych kwiatów i kwiatostanów *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) na skuteczność zapylenia i zawiązywanie owoców badano w latach 2002-2003. W okresie kwitnienia codziennie notowano w 45 kwiatostanach liczbę pyłkowin usuniętych z kwiatów, zdeponowanych na znamieniu i poza znamieniem. Po zakończonej antezie policzono zawiązane torebki. Uzyskane wyniki wskazują na istotną korelację pomiędzy liczbą kwiatów w kwiatostanie a procentem kwiatów z pyłkowinami zdeponowanymi na znamieniu i procentem zawiązanych torebek. Wpływ długości ostrogi nektarnikowej oraz gęstości populacji na liczbę zapylnych kwiatów i zawiązanych owoców okazał się nieistotny.

Słowa kluczowe – key words: zapylenie – pollination, kwitnienie – flowering, *Platanthera chlorantha*, Orchidaceae.

WSTĘP

W rodzinie *Orchidaceae* zawiązywanie owoców i nasion jest zwykle ograniczone niedostatecznym zapyleniem, wynikającym z rzadkich wizyt zapylaczy. Zjawisko to obserwowano zarówno u naziemnych, jak i epifitycznych storczyków (Neiland i Wilcock, 1995). Kwiaty wykorzystują szereg przystosowań w celu maksymalnego wykorzystania pyłku do skutecznego zapylenia. U większości europejskich storczyków tetradę pyłkową tworzą liczne massule, a te z kolei, sklejone elastowiscyną, stanowią całość zwaną pyłkowiną. Pyłkowina

wraz z trzonkiem (*stipe* lub *caudicula*) oraz uczepekkiem (*viscidium*) zwana jest *pollinarium*. Skupienie pyłku w pyłkowiny, które są przyklejane jako pakiety do ciała zapylacza, zmniejsza straty pyłku podczas transportu. Ponadto gwarantuje podczas jednej wizyty w kwiecie zarówno pobranie, jak i pozostawienie na znamieniu odpowiedniej do zapylenia porcji pyłku (Jonson i Edwards, 2000; Harder, 2000; Pacini i Hesse, 2002). Jest to szczególnie istotne w przypadku storczyków o kwiatach zwodniczych, wykorzystujących mimikrę i nie oferujących zapylaczom żadnej nagrody. W kwiatach tych powtórne odwiedziny zapylaczy obserwowane są bardzo rzadko (Neiland i Wilcock, 2000). Jednakże storczyki, które produkują nektar lub inne atraktanty, takie jak olejki do produkcji feromonów, włoski jadalne lub воск są częściej odwiedzane. Jak wynika z badań Neiland i Wilcock (1995, 1998) gatunki te charakteryzują się większym procentem zawiązanych owoców i nasion.

Kwiaty podkolana zielonawego zapyłane są przez Lepidoptera (Nilsson, 1978) i oferują zapylaczom znaczne ilości nektaru przez cały okres antezy (Stpiczyńska i Pielecki, 2002; Stpiczyńska, 2003b). Nektar jest wydzielany i gromadzony w ostrodze o długości zwykle ponad 3 cm i tylko zapylacze o odpowiednio długich ssawkach mogą pobrać nektar i usunąć pyłkowiny z kwiatu bądź przykleić je na znamieniu. Po zapyleniu sekrecja nektaru nie zostaje zahamowana, co może sprzyjać dodatkowym wizytom zapylaczy (Stpiczyńska, 2003b).

Celem niniejszej pracy było zbadanie, czy cechy morfologiczne kwiatostanów i kwiatów oraz gęstość populacji wpływają na częstość wizyt zapylaczy oraz skuteczność zapylenia podkolana zielonawego.

MATERIAŁ I METODA

Badania przeprowadzono w latach 2002-2003 na terenie lasu grądowego (*Tilio-Carpinetum*) pod Lublinem. Na powierzchni 50 m² oznakowano 45 kwiatostanów podkolana zielonawego *Platanthera chlorantha* Custer Rchb. z kwiatami w stadium ścisłego pąka (około 10 dni przed rozpoczęciem kwitnienia). W 2002 roku obserwacje przeprowadzono na 747 kwiatach, natomiast w 2003 na 660 kwiatach. Ponadto obserwacjom poddano 10 dodatkowych kwiatostanów (150 kwiatów w 2002 roku i 179 kwiatów w 2003 roku) rosnących w lesie pojedynczo, poza oznakowaną powierzchnią. Obserwacje prowadzono przez cały okres kwitnienia roślin. W przypadku każdego kwiatostanu zanotowano wysokość i liczbę kwiatów, a także początek i koniec kwitnienia wszystkich kwiatów. W każdym kwiecie zmierzono długość ostrogi, a ponadto codziennie sprawdzano liczbę usuniętych pyłkowiec oraz liczbę pyłkowiec przyklejonych na znamieniu i poza znamieniem. Dodatkowych 10 kwiatostanów zaizolowano siatką nylonową w celu wyeliminowania wizyt owadów. W kwiatostanach tych sprawdzono występowanie autogamii. Po dwóch tygodniach od zakończenia kwitnienia na każdym kwiatostanie policzono zawiązane torebki. Uzyskane wyniki opracowano statystycznie metodą analizy regresji i testem t-Studenta.

WYNIKI

Kwitnienie podkolana zielonawego przypadało na okres od 23 maja do 22 czerwca w 2002 roku i od 27 maja do 2 lipca w 2003 roku. Badane kwiatostany miały średnią wysokość 45-50 cm i wytwarzały od 7 do 34 kwiatów. Jeden kwiat kwitł średnio powyżej 15 dni (tab.1). Rośliny osiągały pełnię kwitnienia po 6-12 dniach od rozwinięcia się pierwszego kwiatu w kwiatostanie. Owady odwiedzały kwiaty przez cały okres kwitnienia. Oprócz zmierzchnikowców, na kwiatostanach często występowały mrówki, które uszkadzały ostrogi wraz z nektarem oraz drobne chrząszcze i pajęczaki. Z przeprowadzonych obserwacji wynika, że w obrębie kwiatostanu procent pyłkown usuniętych z kwiatów był większy w porównaniu z procentem pyłkown zdeponowanych na znamieniu (tab. 2), a ponad 10% usuniętych pyłkown było przyklejonych poza znamieniem (na listkach okwiatu, ostrodze, przysadkach, osi kwiatostanu lub pędach sąsiednich roślin). Nie stwierdzono korelacji pomiędzy liczbą kwiatów w kwiatostanie i procentem usuniętych pyłkown, natomiast liczba kwiatów w kwiatostanie była istotnie

Tab. 1. Cechy morfologiczne oraz kwitnienie kwiatów i kwiatostanów podkolana zielonawego
Morphology and flowering of the flowers and inflorescences of greater butterfly orchid

Cechy Features	2002		2003	
	Średnia (SD) Mean (SD)	Zakres Range	Średnia (SD) Mean (SD)	Zakres Range
Wysokość kwiatostanu (cm) High of the inflorescence	50 (7,7)	29-65	45,0 (8,31)	27,2-59,8
Liczba kwiatów w kwiatostanie Number of the flowers in inflorescence	16,6 (5,24)	11-34	17,84 (4,92)	7-27
Długość ostrogi (cm) Length of the spur	3,1 (0,24)	2,1-3,8	2,73 (0,53)	2,1-3,6
Długość kwitnienia kwiatostanu (dni) Period of inflorescence flowering	24,76 (1,57)	21-26	29,47 (3,69)	19-35
Długość życia kwiatu (dni) Flower life-span	12,88 (3,67)	7-21	22,65 (5,58)	7-34

Tab. 2. Aktywność zapylaczy podkolana zielonawego mierzona procentem pyłkowin usuniętych z kwiatostanu, procentem zapylonych kwiatów, pyłkowin zdeponowanych poza znamieniem oraz zawiązanych owoców

Activity of visitors of greater butterfly orchid measured as a percentage of the removed pollinia, pollinated flowers, pollinia deposited beyond the stigma, and fruit set

Cechy Features	2002 %	2003 %
Pyłkowiny usunięte Pollinia removed	50,96	73,53
Pyłkowiny zdeponowane na znamieniu Pollinia deposited on the stigma	3,68	4,1
Pyłkowiny przyklejone poza znamieniem Pollinia attached beyond stigma	-	10,38
Kwiaty zapylone Pollinated flowers	61,43	57,66
Zawiązane torebki (kwiatostany w zagęszczeniu) Capsule set (inflorescences in density)	57,18	56,88
Zawiązane torebki (kwiatostany rozproszone) Capsule set (inflorescences dispersed)	62,91	62,27

skorelowana z procentem kwiatów mających pyłkowiny na znamieniu ($r^2 = 0,55$; $t = 5,25$; $p < 0,001$). Więdnięcie okwiatu obserwowano 6 dni po zapyleniu, natomiast grubienie zalążni było widoczne po 5-13 dniach. W 2002 roku 93,1% zapylonych kwiatów zawiązało owoce, natomiast w 2003 roku 98,65%. Znamiona kwiatów były receptywne przez cały okres antezi. Kwiaty zapylone zarówno w drugim, jak i w 18 dniu kwitnienia wiązały owoce. Badane kwiatostany zawiązywały torebki w ponad 50% (tab. 2). Nie stwierdzono istotnej korelacji pomiędzy długością ostrogi a procentem zawiązanych torebek, natomiast procent zawiązanych owoców był istotnie zależny od liczby kwiatów w kwiatostanie ($r^2 = 0,33$; $t = 3,67$; $p < 0,001$). Procent zawiązanych torebek w kwiatostanach roślin rosnących w zagęszczeniu na niewielkiej powierzchni nie różnił się istotnie w porównaniu z procentem torebek zawiązanych w kwiatostanach występujących w znacznym rozproszeniu (tab. 2). W żadnym z zaizolowanych kwiatostanów nie stwierdzono zawiązanych owoców.

DYSKUSJA

Skuteczne zapylenie i zawiązywanie owoców jest uzależnione od atrakcyjności kwiatów dla zapylaczy kierujących się bodźcami wzrokowymi i zapachowymi podczas poszukiwania nektaru (Nilsson, 1978). Wyniki przeprowadzonych badań wskazują na większą aktywność zapylaczy podkolana zielonawego w przypadku kwiatostanów o liczniejszych kwiatach, gdzie zanotowano zarówno istotnie większą liczbę pyłkowni pozostawionych na znamieniu, jak i procent zawiązanych torebek. Podobne wyniki badań uzyskali Zimmerman i Aide (1989), Rodriguez-Robles i wsp. (1992), Luyt i Johnson (2001) oraz Ehlers i wsp. (2002). Jednakże procent pyłkowni usuniętych z kwiatów podkolana nie był skorelowany z wysokością kwiatostanu czy liczbą kwiatów w kwiatostanie prawdopodobnie dlatego, że wiele pyłkowni było usuniętych przez krople deszczu lub dotykające do kwiatostanów pędy sąsiednich roślin. W badanych kwiatostanach podkolana w 2002 roku 49,04% kwiatów pozostało z nienaruszonymi pyłkownikami i tylko 26,5% w 2003 roku. Jest to znacznie niższy procent w porównaniu do północnoamerykańskich gatunków *P. dilata* i *P. obtusata*, gdzie w ponad połowie kwiatów pollinia nie zostały usunięte (Harder, 2000).

Porównanie liczby pyłkowni *P. chlorantha* usuniętych z kwiatów i przyklejonych do znamienia wskazuje na fakt, że znaczny procent pyłkowni nie trafia na znamię, podobnie jak w przypadku *Mystacidium* (Luyt i Johnson, 2001). Jednakże liczba zawiązanych torebek znacznie przewyższa liczbę kwiatów z pyłkownikami zdeponowanymi na znamieniu. Brak owocowania w przypadku zaizolowanych kwiatostanów wyklucza występowanie autogamii u podkolana. Przypuszczalnie więc pyłek z jednej pyłkowiny był w stanie zapylić więcej niż jeden kwiat. Obserwacje te są zbieżne z wynikami uzyskanymi w warunkach szklarniowych przez Johnson i Nilsson (1999), gdzie średnio 13,8 kwiatów podkolana było zapylnych przez pyłek pochodzący z jednej pyłkowiny. Zapylenie większej liczby kwiatów pyłkiem z jednego pollinarium, zwiększające potencjalną liczbę ksenogamii, jest często notowane u gatunków z luźną strukturą pyłkowni (typu sectille), natomiast gatunki z twardymi pyłkownikami mają zwykle kilka pyłkowni w jednym pollinarium, co również umożliwia zapylenie kilku kwiatów (Johnson i Edwards, 2000).

Kwiaty podkolana zawiązywały torebki niezależnie od wieku, w którym zostały zapyłone. Obserwacje te potwierdzają rezultaty badań laboratoryjnych, z których wynika, że znamiona podkolana zielonawego są receptywne przez cały okres antezi (Stpiczyńska, 2003a). Badane kwiatostany charakteryzowały się wysokim procentem zawiązanych owoców, podobnie jak u innych gatunków oferujących zapylaczom nektar (Neiland i Wilcock, 1998). Jednakże wyniki przeprowadzonych badań nie wykazały istotnych różnic w liczbie zawiązanych

torebek pomiędzy kwiatostanami rosnącymi w zagęszczeniu na małej powierzchni i w rozproszeniu. Z danych zawartych w literaturze wynika, że maksymalna odległość, na jaką są przenoszone pyłkowiny wynosi od 0.45 m u *Microtis parviflora*, gatunku zapylanego przez mrówki (Peakall i Beattie, 1991) do 200 m w przypadku *Aerangis ellisi* zapylanego przez zawisaki (Nilsson i wsp., 1992). Jedynie w przypadku *Ophrys fusca-lutea* stwierdzono przy użyciu analizy DNA, że pyłkowiny tego gatunku mogą być przemieszczane na dalsze odległości pomiędzy różnymi populacjami (Widmer i wsp., 2000). Wysoki procent wytworzonych torebek u podkolana w przypadku pojedynczych kwiatostanów może być wynikiem geitonogamii obserwowanej u Orchidaceae (Harder, 2000) lub możliwości zapylenia kilku kwiatów w kwiatostanie pyłkiem z pyłkowiny przyniesionej podczas jednej wizyty owada.

WNIOSKI

1. Skuteczne zapylenie i zawiązywanie owoców podkolana zielonawego uzależnione jest od liczby kwiatów w kwiatostanie.
2. Jedna pyłkowina typu sectile dostarcza pyłku do zapylenia kilku kwiatów.
3. Znamiona podkolana zielonawego są receptywne przez cały okres antezi.
4. Podkolan zielonawy charakteryzuje się wysokim procentem zawiązanych torebek, co jest typową cechą storczyków produkujących nektar.

PIŚMIENNICTWO

- Ehlers B.K., Olsen J.M., Agren J. 2002. Floral morphology and reproductive success in the orchid *Epipactis helleborine*: regional and local across-habitat variation. *Plant Syst. Evol.* 326:19-32.
- Harder L.D. 2000. Pollen dispersal and the floral diversity of Monocotyledons. *Monocots: Systematics and Evolution*. Wyd. K.L. Wilson i D.A. Morrison CSIRO, Melbourne 2000.
- Johnson S.D., Edwards T.J. 2000. The structure and function of orchid pollinaria. *Plant. Syst. Evol.* 222: 243-269.
- Johnson S.D., Nilsson L.A. 1999. Pollen carryover, geitonogamy and the evolution of deception in orchids. *Ecology* 80: 2607-2619.
- Luyt R., Johnson S.D. 2001. Hawkmoth pollination of the African epiphytic orchid *Mystacidium venosum*, with special reference to flower and pollen longevity. *Plant Syst. Evol.* 228: 49-62.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1995. Maximisation of reproductive success by European Orchidaceae under conditions of infrequent pollination. *Protoplasma* 187: 39-48.
- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *Am. J. Bot.* 85: 1657-1671.

- Neiland M.R.M., Wilcock C.C. 2000. Effect of pollinator behaviour on pollination of nectarless orchids: floral mimicry and interspecific hybridisation. *Monocots: Systematics and Evolution*. Wyd. K.L. Wilson i D.A. Morrison CSIRO, Melbourne 2000.
- Nilsson L.A. 1978. Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae). *Bot. Notiser* 131: 35-51.
- Nilsson L.A., Rabakonandrianina E., Pettersson B. 1992. Exact tracking of pollen transfer and mating in plants. *Nature* 360: 666-667.
- Pacini E., Hesse M. 2002. Types of pollen dispersal units in orchids, and their consequences for germination and fertilization. *Ann. Bot.* 89: 653-664.
- Pekal R., Beattie A. 1991. The genetic consequences of worker ant pollination in a self compatible, clonal orchid. *Evolution* 45: 1837-1848.
- Rodríguez-Robles J.A., Meléndez E.J., Ackerman D.J. 1992. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 79: 1009-1017.
- Stpiczyńska M., Pielecki J. 2002. Sekrecja, resorpcja i skład chemiczny nektaru podkolana zielonawego *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae). *Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, sec. EEE, Hort.*, 10: 173-179.
- Stpiczyńska M. 2003a. Stigma receptivity during life span of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. flowers. *Acta Biol. Cracov. Series Botanica* 45: 37-41.
- Stpiczyńska M. 2003b. Floral longevity and nectar secretion of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae). *Ann. Bot.* 92: 191-197.
- Widmer A., Cozzolino G., Pellegrino M., Siliva M., Dafni A. 2000. Molecular analysis of orchid pollinaria and pollinaria remains found on insects. *Molecular Ecology* 9: 1911-1914.
- Zimmerman J.K., Aide T. M. 1989. Pattern of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *Am. J. Bot.* 76: 67-73.

SUMMARY

The effect of morphology of the flowers and inflorescences of *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) on pollination efficiency and fruit set was examined in 2002-2003. Throughout the whole flowering period the number of pollinia removed from the flowers, pollinia deposited on the stigma and beyond stigma were noted in 46 inflorescences. After the anthesis the number of capsules in each inflorescence was counted. The results indicated a significant correlation between the number of flowers in the inflorescence and the percentage of flowers with pollinia deposited on the stigma as well as fruit set. The influence of the length of nectary spur, length of flowering period of the individual inflorescence and density of the examined populations appeared insignificant.