KITAIBELIA	XVI. évf. 1–2. szám	pp.: 21–35.	Debrecen 2011

Az európai orchideák megporzásbiológiája
– áttekintés a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* című kötethez *

MOLNÁR V. Attila[1] – BÓDIS Judit[2] – SULYOK József[3] – SRAMKÓ Gábor[1, 4]

(1) Debreceni Egyetem TTK Növénytani Tanszék, 4010 Debrecen, Pf.: 14.
(2) Georgikon Növénytudományi és Biotechnológiai Tanszék, 8361 Keszthely, Pf. 71.
(3) Bükki Nemzeti Park Igazgatóság, 3304 Eger Sánc u. 6.
(4) School of Biological Sciences, University of Reading, Lyle Bdg., Whiteknights, Reading RG6 6AS, United Kingdom

Az orchideák virágai megdöbbentően sokfélék. Egyesek fürtben fejlődnek, mások magányosak. Vannak milliméteres parányok és több deciméteres óriások. Megjelenésük a jelentéktelen külsőtől a feltűnő szépségig változik. A virágboltokban kapható vagy a kiállításokon megcsodált orchideák általában különböző trópusi (epifiton) fajok hibridjei. Nemesítőik látványos, szokatlan színösszetételű vagy éppen meghökkentő virágok létrehozására törekedtek. Hazánk kosborféléinek többnyire apró virágai látszólag kevésbé látványosak, de közelről szemügyre véve és a nagyfokú alkalmazkodásukat megértve, legalább ilyen figyelemreméltók.

A kosborvirágok harmonikus szépsége vagy bizarr kinézete, változatos mérete, színe, illata, szőrözöttsége, feltűnő alakbeli módosulásai mind a megporzást szolgálják. Az egyes virágalkotórészek magas fokú specializáltsága ellenére a virág szerkezeti felépítése az egész családon belül egységes. A kosborfélékre két körbe rendeződő, körönként 3–3 lepellevelet számláló (*trimer*), kétoldalian részarányos (*zigomorf*) virág jellemző. A kétoldali szimmetriáért az orchideavirág két speciális alkotója, a mézajak (*labellum*) és a bibeoszlop (*gynostemium*) felelős. A mézajak az orchideák belső lepelkörének tagja, mely a többi lepellevélnél rendszerint nagyobb, valamint eltér azoktól színezetében, mintázatában és szőrözöttségében. Elsősorban a megporzó rovarok leszállóhelyéül szolgál és rengeteg különböző módosulata ismeretes. Illattermelő ozmofóráival csalogathatja a megporzókat, kiöblösödése tartálycsapdaként működhet, vagy csőszerű nyúlványt, ún. sarkantyút viselhet, melyben nektár gyűlhet össze.

A kosborvirágok másik különleges alkotója a bibeoszlop. Ez a képződmény a bibe és a rendszerint egy (a papucsajkú orchideák esetében kettő) termékenyítőképes porzó összenövése révén keletkezik. A háromosztatú bibének legtöbbször csak a két oldalsó karéja termékeny (*fertilis*). A középső, meddő karéj elcsökevényesedhet vagy az ún. csőröcskévé (*rostellum*) alakult és ragadós anyagot választ ki. A termékeny porzó a bibeoszlopba ágyazódik s mindkét portoküregében egy-egy pollencsomag (*pollínium*) képződik. A kosborfélék virágpora nem porszerű, hanem nyálkaanyag révén összetapad. Egyes nemzetségekben a pollínium alapi vagy csúcsi része a csőröcskén keletkező ragadóstesttel (*viscidium*), egy közbeiktatott nyelecskével (*stipes*) úgynevezett pollináriumot alkot. A két portokfél két pollencsomagját tartalmazó pollinárium egyes fajok, mint a tornyos sisakoskosbor (*Anacamptis pyramidalis*) esetében együtt tapad a rovarra és így terjed, míg a legtöbb hazai faj esetében a két portokfélben képződött pollentömeg külön is terjedhet, amelyet így hemipollináriumnak neveznek.

Az orchideafajok többségének jellegzetessége a reszupinációnak nevezett folyamat (Arditti 2003). A legtöbb faj bimbóiban kezdeti állapotban felül (a virágzati tengely felé nézve) található a mézajak és alatta (a murvalevél felé irányulva) az ivaroszlop, de ez a virág kinyílását megelőzően többnyire a magház, ritkábban a kocsány 180º-os elcsavarodása következtében megváltozik. Némely fajok – mint a fonák bajuszvirág (*Epipogium aphyllum*) – esetében a reszupináció elmarad, mások – mint a fiókás tőzegorchidea (*Hammarbya paludosa*) – esetében az elcsavarodás 360º-os. Úgy tűnik, hogy a reszupináció létrejöttében az ivaroszlopnak és annak jelentős növekedési hormon tartalmának lehet szerepe, ugyanis az ivaroszlop csúcsának bimbós állapotban történő eltávolítása a reszupináció elmaradását okozza. A természetben is találhatók néha olyan rendellenes példányok, amelyeknek némely vagy éppen valamennyi virágán a reszupináció elmaradt. A folyamat a rovarmegporzású fajok esetében kulcsfontosságú ahhoz, hogy a virág és annak alkotói a megporzáshoz megfelelő helyzetbe kerüljenek.

---

* A szemle a *Magyarország Orchideáinak Atlasza* (Kossuth Kiadó, Budapest 2011) című kötet egy fejezetének szerkesztett, szövegközi irodalmi hivatkozásokkal ellátott változata, nevezéktana e könyvét követi.

Az orchideák virágainak felépítése és külső megjelenése egyaránt a megporzás biztonságát növelő, igen sokoldalú fejlődés eredménye. A kosborfélék megporzóként nagyon különböző élőlénycsoportok ismertek. Az allogám (idegenmegporzású fajok) mintegy 63 %-át hártyásszárnyúak, 16 %-át kétszárnyúak, 8 %-át éjszakai életmódú lepkék, 3 %-át nappali lepkék, 3 %-át madarak és 8 %-át más állatok porozzák meg (PIJL – DODSON 1966). A madármegporzást afrikai és dél-amerikai fajok esetében tapasztalták, amelyek virágait nektármadarak és kolibrik látogatják (JOHNSON – BROWN 2004, JOHNSON 1996, SINGER – SAZIMA 2000). Ismeretes kisemlős által megporzott orchidea is; a *Cymbidium serratum* nevű faj ízletes mézajkait fogyasztja egy rágcsáló (*Rattus fulvescens*), és eközben az orrára ragadó pollennel porozza meg a virágokat (WANG és mtsai 2008).

Az európai orchideák körében a rovarmegporzás (*entomofilia*) játssza a főszerepet. A virágok szerkezete a legnagyobb mértékben alkalmazkodott a rovarok testfelépítéséhez, sőt gyakran azokkal kölcsönhatásban fejlődött (*koevolúció*).

1. táblázat. Az európai rovarmegporzású orchideák fontosabb virágtípusai, PAULUS (2005: 107.) nyomán, módosítva.

Jellegcsoport	**Megporzók**	**Virágszín**	**Illat**	**Táplálék**	**Példa**
bogárvirágok (*Cantharophilia*)	bogarak (levéldarazsak)	zöldes-barnás	édes	nektár	*Neottia ovata, Dactylorhiza*
légyvirágok (*Myophilia*)	legyek, fürkészdarazsak	zöldes, barnás	enyhén édes	nektár	*Herminium, Malaxis,Liparis Hammarbya*
méhvirágok (*Melittophilia*)	méhek	fehér, sárga, bíboros, vöröses-zöldes	édes v. kissé kellemetlen	igen kevés nektár	*Anacamptis coriophora, Himantoglossum, Spiranthes, Epipogium, Goodyera.*
		sárga, bíboros, vöröses-zöldes	édes	nincs	*Anacamptis, Neotinea, Dactylorhiza*
		fehér vagy bíboros	nincs	nincs	*Cephalanthera rubra, C. longifolia*
		sárga	édes	nincs (tartálycsapda)	*Cypripedium*
darázsvirágok	társas darazsak	fehéres, bíboros, zöldes	édes, narkotikum	nektár	*Epipactis*
szendervirágok (*Sphingophilia*)	szenderek	zöldesfehér	erősen édes	sok nektár	*Platanthera bifolia*
éjjeli lepkevirágok (*Phalaenophilia*)	bagolylepkék, araszolók	fehéres, zöldes	édeskés	nektár	*Platanthera chlorantha*
lepkevirágok (*Psychophilia*)	nappali lepkék	bíboros vagy feketésvörös	illat nélküli vagy édeskés	nektár	*Gymnadenia*
				nincs	*Anacamptis pyramidalis*
ál-párzás (*Pseudocopulation*)	méh-, darázs- (bogár) hímek	barnás (rovarszerű)	szexuálferomonok	nincs	*Ophrys*

A különböző orchideafajok virágainak a megporzókra gyakorolt hatása nagyon eltérő specifitású. Például az erdei ujjaskosbor (*Dactylorhiza fuchsii*) megporzóiként számos különböző bogarat és méhet azonosítottak, a poloskaszagú sisakoskosbor (*Anacamptis coriophora*) esetében pedig darazsak, méhek, lepkék, legyek és poloskák megporzó tevékenységét is dokumentálták. Ugyanakkor vannak fajok (például a bibircsvirágok, sarkvirágok) amelyek virágait kizárólag egy rovarcsoport (lepkék) fajai porozzák meg, sőt a bangók esetében a pollinátorok fajspecifikusak.

Hangyákat is gyakran figyelhetünk meg a kosborok virágzataiban (többnyire nektárt fogyasztanak vagy levéltetveket őriznek), de megporzóként való szerepük az európai fajok esetében alárendelt: eddig csupán egyetlen fajnál, a havasi törpekosbornál (*Chamorchis alpina*) dokumentálták a hangyák általi megporzást (BAUMANN – BAUMANN 2010).

Eddig elég kevés adat áll rendelkezésre arról, hogy a rovarok milyen távolságra képesek az európai orchideák pollenjét eljuttatni, az viszont valószínű, hogy a különböző fajok megporzóinak eltérő röpképessége döntően meghatározza ezt. A jórészt kistermetű méhek által megporzott erdei papucskosbor (*Cypripedium calceolus*) esetében a virágporcsomag átlagos terjedési távolsága 5,2 m, maximuma pedig 23 méter volt (TREMBLAY és mtsai 1994), a bakbűzű sallangvirág (*Himantoglossum hircinum*) esetében a pollen átlagosan 1,59 m távolságra, legfeljebb 7 méter távolságra jutott el. A nagyobb termetű és jobb röpképességű poszméhek által megporzott bodzaszagú ujjaskosbor (*Dactylorhiza sambucina*) esetében a virágpor átlagosan 10,9 méter távolra és legfeljebb 176 méternyire jutott el. Ez utóbbi az orchideák körében tapasztalt rekord is egyben (KROPF – RENNER 2008).

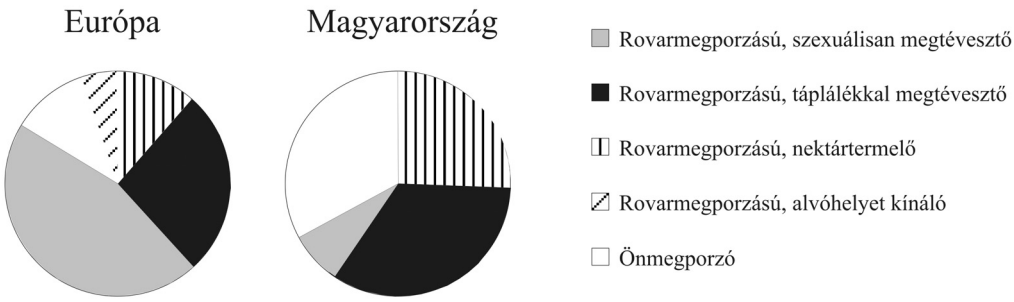
Az európai orchideák főbb megporzási típusai

Bár eredendően az ősi orchideák között általános lehetett, a rovarmegporzás a ma élő orchideák körében korántsem jelent mindig mindkét fél számára kölcsönösen előnyös (mutualisztikus) kapcsolatot. Az európai és a hazánkban előforduló fajok legfeljebb negyedének virágai termelnek nektárt (1. ábra). Úgy tűnik, legalább három újabb evolúciós irány van kibontakozóban, amelyek a nektártermelés elmaradásával járnak, és egymástól függetlenül, különböző mechanizmusok révén, több rokonsági körben kialakultak.

Az Európában előforduló orchideák körében a következő fontosabb és bizonyított mechanizmusok ismertek a megporzó rovarok vonzására:

1.) a megporzók nektárral történő csalogatása;
2.) önmegporzás;
3.) a megporzók megtévesztés útján, ellenszolgáltatás nélkül történő csalogatása,
    3a.) táplálék ígéretével történő megtévesztés,
        i.) pollentermelő virág utánzása,
        ii.) nektártermelő virág utánzása,
        iii.) zsákmány utánzása,
    3b.) tartálycsapda alkalmazása;
    3c.) szexuális megtévesztés,
4.) a virágok átalakulása búvó- és alvóhelyekké rovarok számára.

1. ábra. A különböző megporzástípusú fajok részesedése Európában, PAULUS (2005: 118.) nyomán és Magyarország területén. A két terület közötti jelentős eltérést a mediterrán *Ophrys* és *Serapias*-fajok sokasága okozza, amelyek hazánkban csekély számban, illetve nem fordulnak elő.



A különböző megporzástípusok evolúciós szempontból eltérő előnyöket nyújtanak megfordítottam, mert az előny hajtja a dolgot és más-más hátránnyal járnak (2. táblázat). Az önmegporzás előnyei közé tartozik például, hogy ezek a fajok jórészt függetlenedni tudtak a rovarmegporzóktól és azok időjárási tényezőkkel összefüggő aktivitásának változásától, ennek eredményeként virágaik nagyon jelentős arányban megtermékenyülnek; hátránya viszont az utódok csekély genetikai változatossága (NEILAND – WILCOCK 1999). Azt, hogy a rovarmegporzás nagymértékben függ az időjárástól már Darwin is megfigyelte (DARWIN 1862: 39.). Az agár sisakoskosborról (*Anacamptis morio*) a következőket írta: „*láthatjuk az 1860-as évben a szokatlanul hideg és csapadékos időjárás negatív hatását a rovarok látogatásának gyakoriságára és ebből következően ennek az orchideának a megtermékenyülésére. Nagyon kevés termés képződött ebben az évben*”. A rovarok nektárral történő csalogatásának az időjárás-függésnél jelentősebb hátránya, hogy a nektár előállítása a magas cukortartalom miatt ráfordítást igényel és emellett úgy tűnik, hogy termésenként kevesebb magot eredményez.

2. táblázat. A különböző megporzástípusok néhány jellegzetessége hazai adatok alapján. Az evolúciós szempontból feltételezhetően kedvező hatásokat „+”, a kedvezőtleneket „–”, míg a közteseket „±” jelzi. A számszerűsített értékeknél az átlag±szórás szerepel.

Megporzástípus	**Utódok várható genetikai változatossága**	**Termésmennyiség időjárástól való függése**	**Nektártermelés „költsége”**	**Megtermékenyülési arány (%)**	**Magok átlagos száma termésen-ként (db)**
Rovarmegporzású, nektártermelő	magas +	jelentős –	van –	magas (64±17,6) +	alacsony (3912±1750) –
Rovarmegporzású, táplálékkal megtévesztő	magas +	jelentős –	nincs +	közepes (45,7±18,15) ±	közepes (6253±3043) ±
Rovarmegporzású, szexuálisan megtévesztő	magas +	jelentős –	nincs +	alacsony (38,8±15,2) –	magas (11909±7340) +
Önmegporzó	alacsony –	nem jelentős +	nincs +	magas (78,7±7,4) +	alacsony (4499±2410) –

Az eddigi tapasztalatok alapján az európai rovarmegporzású fajok önkompatibilisek, azaz a virágok a saját pollennel is megtermékenyülnek. Ezt a bodzaszagú és széleslevelű ujjaskosborral (*Dactylorhiza sambucina, D. majalis*), valamint a kétlevelű sarkvirággal (*Platanthera bifolia*) végzett hazai kísérleteink is alátámasztják. Természetes körülmények között a rovarmegporzású fajok virágainak egy része is ön- vagy szomszédmegporzással (*geitonogámia*) termékenyül meg: a megporzó rovarok gyakran egyazon virágzatban alulról felfelé haladva több virágot is meglátogatnak. (A szomszédmegporzás tehát nem azt jelenti, hogy szomszédos növényről származik a pollen, hanem azt, hogy ugyanazon virágzat valamelyik másik virágából.) A bodzaszagú ujjaskosbor (*Dactylorhiza sambucina*) és a bakbűzű sallangvirág (*Himantoglossum hircinum*) esetében a megporzó által meglátogatott virágok 30 ill. 36 %-ának bibéjére került egyazon egyed másik virágának pollenje, és a virágzatok 62 ill. 71 %-ában fordult elő szomszédmegporzással képződött tok (KROPF – RENNER 2008).

Önmegporzó fajok

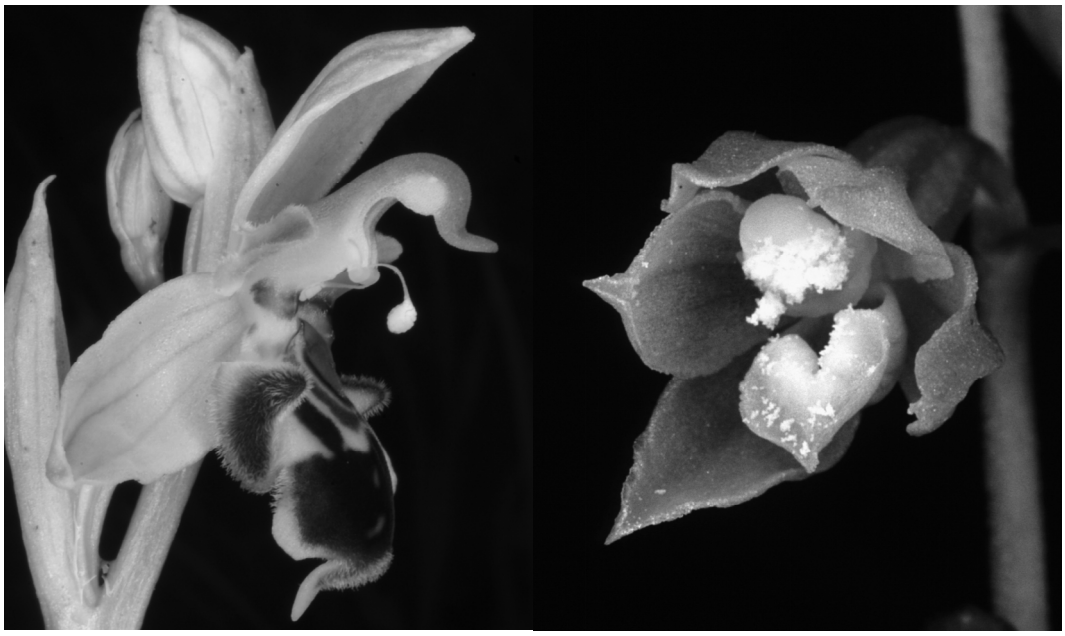
Az ismert orchideafajok mintegy 5–20 %-a önmegporzó (*autogám*) (CATLING 1990), a hazánkban eddig ismertté vált fajoknak viszont a harmada szaporodik ilyen módon. Az önmegporzó fajok között vannak olyanok, amelyek – a „*ha ló nincs a szamár is jó*” elvét követve – a virágzás első fázisában rovarmegporzásra „várnak”, és ha ez elmarad, akkor biztonsági megoldásként alkalmazzák az önmegporzást (fakultatív önmegporzás). Ezt a stratégiát követi például a tojásdad és a madárfészek békakonty (*N. ovata,*

N. nidus-avis), az ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*), a mocsári nőszőfű (*Epipactis palustris*) és az erdei korallgyökér (*Corallorhiza trifida*). Valószínűleg ezen az úton haladt tovább a méhbangó (*Ophrys apifera*), amelynek virágai iránt néha érdeklődnek hártyásszárnyú (*Eucera, Tetralonia*) rovarok hímjei, de az ilyen megporzás rendkívül ritka és a faj szinte kizárólag önmegporzással szaporodik.

Ismertek olyan fajok is, amelyek virágai olyan módon alakultak, hogy a rovarmegporzás lehetősége megszűnt és az önmegporzás vált kizárólagossá (obligát autogámia). Az ilyen fajok ivaroszlopának egyes részei különböző mértékben redukálódtak, ilyenek például a Müller, elbai és ciklámenlila nőszőfű (*Epipactis muelleri, E. albensis, E. placentina*), amelyek esetében a ragadóstest (*viscidium*) – amelynek funkciója a virágporcsomag megporzó rovarra rögzítése lenne – már nem fejlődik ki. A Tallós-, Norden, pontuszi és Vöth-nőszőfű (*E. tallosii, E. nordeniroum, E. pontica, E. voethii*) esetében a ragadóstest megtalálható, de a virág kinyílását követően hamarosan kiszárad és működőképességét elveszíti. Bizonyos fajok, mint a fehér madársisak (*Cephalanthera damasonium*), kislevelű nőszőfű (*Epipactis microphylla*) egyes egyedei vagy populációi, vagy egyes fajok, mint a Futák-nőszőfű (*Epipactis futakii*) esetében a virágok ki sem nyílnak (*kleisztogámia*), ezáltal a rovarmegporzás lehetősége már elméletileg is kizártnak mondható.

Az önmegporzást némely esetben a rovarmegporzó ősöktől való csekély módosulás teszi lehetővé (CLAESSENS – KLEYNEN 2005). A hét európai madársisak (*Cephalanthera*) faj közül csupán egyetlen, a fehér madársisak (*C. damasonium*) önmegporzó. E fajnál hiányzik a bibefelület felső szegélyén az a vékony hártya, amely a többi faj esetében megakadályozza a pollen bibére jutását. A méhbangó (*Ophrys apifera*) önmegporzó virágaiban a pollíniumok nyele (*caudicula*) – a nemzetség többi, rovarmegporzású fajától eltérően – nem tömör, hanem üregeket tartalmaz. Ennek köszönhetően a *caudicula* nem áll mereven felfelé, hanem lehajlik, és ennek következtében a pollencsomag a bibefelület előtt csüng. Ha a szél ilyenkor kissé megmozgatja a növényt akkor a pollínium a bibéhez ragad.

2. ábra. A sarkantyúikban nektárt termelő bibibrcsvirágok Obligát önmegporzó orchideák: méhbangó (*Ophrys apifera*) és elbai nőszőfű (*Epipactis albensis*) (Molnár V. Attila felvételei)



A nőszőfű-fajok (*Epipactis*) többségénél az önmegporzás az ivaroszlop különböző mértékű szerkezeti módosulásaival, egyes, a rovarmegporzáshoz szükséges alkotórészek redukciójával jár együtt. Az a ragadóstest (*viscidium*), amely a rovarmegporzású fajokban a pollencsomagokat a megporzó testéhez rögzíti, a fakultatív önmegporzó fajoknál csak rövid ideig működik, az obligát autogám fajoknál pedig teljesen hiányzik. A virágpor mindkét esetben úgy jut a bibefelületre, hogy a pollíniumokban található pollentömeg felaprózódik és a portokokból kipereg. Hogy eközben a bibefelületre is kerüljön a virágpor, azt segíti elő az ivaroszlop klinandriumnak nevezett alkotórészének redukciója is, amely a rovarmegporzású fajoknál a portokok és a bibe között helyezkedik el. A kislevelű nőszőfű (*Epipactis microphylla*) esetében viszont az

önmegporzás nem jár strukturális változásokkal, hanem a pollen rejtetten csírázik a pollíniumban, majd a növekvő pollentömlők elérik a bibét (BONATTI és mtsai 2006). A lápi hagymaburok (*Liparis loeselii*) önmegporzásában az eső játszik szerepet (CATLING 1980): a környezetüktől elszigetelt és az esőtől elzárt tövek nem hoznak magot.

A megporzó rovarokat táplálékkal „jutalmazó" fajok

A rovarmegporzású növények virágai nektárt vagy virágport kínálnak a megporzóknak. Mivel az orchideák virágpora pollencsomagokban képződik és nem szemenként vagy tetrádokban terjed, ezért a kosborfélék a pollinátorokat legfeljebb nektárral – magával a pollennel nem – csalogathatják. Ám az európai kosborféléknek csak mintegy 11,6 %-a termel nektárt (PAULUS 2005). Nektár a hazai orchideák közül csupán a következő – rovarmegporzású és fakultatív önmegporzó – fajok virágaiban észlelhető: zöldike ujjaskosbor (*Dactylorhiza viridis*), nőszőfüvek (*Epipactis* spp. – beleértve az önmegporzó fajokat is), bibircsvirágok (*Gymnadenia* spp.), sarkvirágok (*Platanthera* spp.), kúszó avarvirág (*Goodyera repens*), füzértekercsek (*Spiranthes* spp.), lápi hagymaburok (*Liparis loeselii*), békakontyok (*Neottia* spp.), poloskaszagú sisakoskosbor (*Anacamptis coriophora*), fiókás tőzegorchidea (*Hammarbya paludosa*), ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*). Az erdei ujjaskosbor (*D. fuchsii*) esetében nektár helyett a bibe által termelt váladék szolgálhat táplálékul a rovaroknak (DAFNI – WOODELL 1986). E váladéknak kulcsszerepe lehet több bogárcsoport csalogatásában, amelyek a fajjal számos esetben együtt előforduló széleslevelű ujjaskosbor (*Dactylorhiza majalis*) virágait nem látogatják (PAULUS 2005: 121.).

A növények többségének nektárja 20–75 %-ban tartalmaz cukrokat, és emellett különböző vitaminok, enzimek, antioxidánsok, aminosavak, szervetlen ionok és másodlagos anyagcseretermékek találhatók benne (BAKER – BAKER 1975). A megporzókhoz való alkalmazkodás nemcsak a virágok méretében, színében, illatában, hanem a nektár összetételében is megnyilvánul (PERCIVAL 1965): a lepkék a 21–48 %-os cukortartalmú nektárt részesítik előnyben, a házi méh számára a 10–74 %-os cukortartalom megfelelő, míg a poszméhek számára a 30–40 %-os (PAIS 1986). Húsz orchideafaj nektárjában fruktóz, glükóz, szaharóz és raffinóz fordult elő a legnagyobb mennyiségben, de mellettük kisebb arányban más mono- és oligoszaharidok is megtalálhatóak voltak (BASKIN – BLISS 1969). Általában is az a jellemző, hogy az orchideák nektárjában fruktóz, glükóz és szaharóz a domináns szénhidrát (JEFFREY és mtsai 1970). A sarkantyúkban képződő nektár elsősorban az ősibbnek tekinthető szaharóz-típusú, míg a nyílt nektáriumok által termelt inkább az evolúciósan levezetett glükóz-fruktóz típusú (PERCIVAL 1961). A vörösbarna nőszőfű (*E. atrorubens*) és az ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*) nektárjának mintegy 32 ill. 16,9 %-át teszik ki szénhidrátok (glükóz és fruktóz, ill. szaharóz), ugyanakkor 19 ill. 18 különböző aminosavat is kimutattak, amelyek együttes mennyisége 10,46 ill. 6,32 mg/100 ml-t tett ki (PAIS 1986).

3. ábra. A sarkantyúikban nektárt termelő bibibrcsvirágok (*Gymnadenia* spp.) virágait különböző lepkék porozzák meg (Molnár V. Attila felvételei)

Részletesen vizsgálták a nektártermelő sarkantyú ultrastruktúráját az ibolyás gérbics (*Limodorum abortivum*) esetében. A szekréciós üreget vékony falú sejtek határolják, a nektárt 10–12 rétegben elhelyezkedő, parenchimatikus sejtek termelik, amelyek színtesteket, endoplazmatikus retikulumot és Golgi-készüléket is tartalmaznak (FIGUEIREDO – PAIS 1992).

A virágonkénti nektár mennyisége fajon belül is igen eltérő. Például a zöldes sarkvirág (*Platanthera chlorantha*) esetében a virágok 6–86 µl nektárt termelnek. A nektár mennyisége és a megporzás valószínűsége között nem találtak összefüggést, de a meg nem porzott virágok hosszabb ideig nyílnak (STPICZYŃSKA 2003). A kétlevelű és a zöldes sarkvirág (*P. bifolia*, *P. chlorantha*) igen közeli rokonok, amelyek elválása azzal van összefüggésben, hogy az ivaroszlop szerkezetének megváltozásával a rovarok eltérő testtájaira ragasztják pollencsomagjaikat (MAAD – NILSSON 2003). Míg az ősibbnek tekinthető kétlevelű sarkvirág a pödörnyelvre, addig a levezetettebb zöldes sarkvirág a lepkék szemére rögzíti hemipollináriumait. Olyan svédországi populációkban, amelyekben együtt fordulnak elő és azonos megporzókon osztoznak, előbbi faj pollencsomagjait hatékonyabban távolítják el, de a virágpor az utóbbi faj bibéjére 1,7–4-szer gyorsabban jut el. A zöldes sarkvirág esetében a megporzó nyelve helyett szemének „megcélzása” a bibefelület megnövekedését és a virágpor hatékonyabb és gyorsabb célba juttatását eredményezte.

A két sarkvirágfaj között Európában képződő hibridek előfordulása jóval ritkább, mint azt a fajok közös előfordulásának gyakorisága alapján várnánk. Ez ökológiai, fenológiai, mechanikai és etológiai izolációs tényezők okozzák (CLAESSENS – KLEYNEN 2006). Hollandiában néhány területen viszont kifejezetten nagy egyedszámban fordul elő a hibrid, amely virágait jelentős arányban megporozza a közönséges csuklyásbagolylepke (*Cucullia umbricata*) (CLAESSENS és mtsai 2008). Ugyanez a faj egyidejűleg az erdei ujjaskosbor (*Dactylorhiza fuchsii*) és a szúnyoglábú bibircsvirág (*Gymnadenia conopsea*) virágait is megporozza.

A kosborfélék pollencsomagjai olyan erősen rögzülnek a megporzókon, hogy azok az élő rovarokon is jelentős ideig megtalálhatóak, és a preparált múzeumi példányokon is évtizedekig megmaradnak. Emiatt az egyes fajok pollinátorainak azonosításához nem feltétlenül szükséges a rovart az adott orchideafaj virágán „tetten érni”, elegendő, ha a testére (fejére, szájszervére vagy előtorára) ragadt virágporcsomagot azonosítani tudjuk. Így a megporzók körének megállapítására a terepi megfigyelések mellett alkalmas a rovargyűjteményekben található példányok vizsgálata is. Különösen célravezető lehet ez a módszer a megporzókat megtévesztő orchideák esetében, és azoknál a fajoknál, amelyek virágait éjjeli életmódú állatok látogatják. Az előbbiek esetében a terepi megfigyelést a virláglátogatás ritkasága, utóbbiaknál az időzítése nehezíti. Eddigi vizsgálatok során lepkéken talált pollíniumokat molekuláris genetikai módszerekkel (WIDMER és mtsai 2000) vagy alaktani jellemzőik és a rovarokon való rögzülés helye alapján (NAZAROV és mtsai 2005) azonosították. Utóbbi vizsgálat során a zöldes sarkvirág (*Platanthera chlorantha*) megporzóiként Bajorországban gyűjtött bagolylepkék (*Autographa*, *Macdunnoughia confusa*, *Plusia putnami gracilis*) szemeire tapadva találtak hemipollináriumokat, valamint egy pontosabban nem azonosított araszolólepkén (Geometridae). A faj megporzóiként Svédországban bagolylepkék (*Apamaea monoglypha, A. furva, Autographa gamma*) és kisebb mértékben szenderek (*Deilephila elpenor, D. porcellus*) szerepét mutatták ki (NILSSON 1983: 325.).

4. ábra. Az erdei ujjaskosbor (*Dactylorhiza fuchsii*) virgait különböző bogarak (cincérek, álcincérek, lágybogarak) porozzák meg (Molnár V. Attila felvételei)

Rovarmegporzású, táplálék ígéretével „megtévesztő" fajok

Túlnyomórészt az orchideák közül kerül ki az a mintegy 8000 zárvatermő növényfaj, amelyek megporzóikat úgy tévesztik meg, mintha számukra táplálékot kínálnának. E megporzási stratégia kialakulásának oka elég vitatott, de a legtöbb adat azt támasztja alá, hogy azért fejlődött ki, mert elősegíti az idegenmegporzást. Az illat szerepe e megporzási rendszerekben még alig ismert, jelenleg úgy tűnik elsősorban a vizuális ingereknek (színeknek) van elsődleges hatásuk. Alapvetően két típusuk ismert. Az egyikben a megporzók veleszületett preferenciáit kihasználva a növények a táplálékot nyújtó virágok általános jeleit utánozzák. A Bates-féle mimikri esetében viszont a megporzók kondicionált preferenciáit kiaknázva bizonyos más növények megjelenését mímelik (JERSÁKOVÁ és mtsai 2009).

A megtévesztő megporzás jelenségére már a virágbiológia alapítójaként tisztelt Christian Konrad Sprengel felfigyelt. Az agár sisakoskosbor (*Anacamptis morio*) és a bodzaszagú ujjaskosbor (*Dactylorhiza sambucina*) virágairól feljegyezte, hogy nem termelnek nektárt, ezért „ál-nektár virágoknak" nevezte el őket (SPRENGEL 1973: 3.).

A jelenség talán legismertebb és legjobban dokumentált esete a piros madársisaké (*Cephalanthera rubra*), amely harangvirágokat (*Campanula*) „utánoz" (NILSSON 1983). A növény termete, a virágok mérete, alakja és a méhek által érzékelt tartományban a színe is a harangvirágot mímeli, és a madársisak ajakzászlóján (*epichil*) látható sárgás, hosszanti barázdák a megporzók szemében a *Campanula* virágportól sárgás bibeszálai által kiváltott kulcsingerének felelnek meg. Mindennek eredményeként a harangvirágok közvetlen közelségében levő madársisak példányok szaporodási sikere jelentősen nagyobb, mint a tőlük távol növőké (PAULUS 2005).

Számos megtévesztő faj esetében még nem tudjuk bizonyosan, hogy mely fajokat utánozzák. A kosbor (*Orchis*) fajok esetében azt feltételezik, hogy bükköny (*Vicia*), lednek (*Lathyrus*) és pacsirtafű *(Polygala*) nemzetségek képviselői szolgálnak modellként, míg az ujjaskosboroknál (*Dactylorhiza*) a például tisztesfüvek (*Stachys*) és a kakastaréjok (*Pedicularis*) jöhetnek számításba.

A karcsú gömböskosbor (*Traunsteinera globosa*) virágzatai feltűnően hasonlítanak más, nektárt termelő növényekhez, mint a varfű (*Knautia*), ördögszem (*Scabiosa*) és here (*Trifolium*) fajok virágzataira (DAFNI 1984, 1987). A potenciálisan utánzott növények közé számítják a macskagyökereket (*Valeriana*) is (van der CINGEL 1995: 103.). Virágait lepkék, bogarak, kétszárnyúak és hártyásszárnyúak is látogatják, megporzóként főként méhek (*Apis mellifera, Psithyrus sylvestris, Bombus* spp.), lepkék (*Proclossiana eunomia, Parnassius mnemosyne, Pieris napi*), kétszárnyúak (*Volucella bombylans, Bombylius major, Empis tesselata*) jöhetnek szóba (VÖTH 1994, NEUMAYER – PAULUS 1999, PAULUS 2005). A faj és a feltételezett modellek virágai hasonlóan erősen nyelik el az UV-sugarakat (ROSEN – BARTHLOTT 1991). A svájci Alpokban folytatott vizsgálatok a fenti fajok állománysűrűsége és a gömböskosbor szaporodási sikere között csupán a réti here (*Trifolium pratense*) esetében találtak pozitív összefüggést (JUILLET és mtsai 2007). Ez alapján talán ez a növény lehet a "mágnes-faj" a megporzók számára.

Azt, hogy a nektártermelő fajokat általában nagyobb százalékban porozzák be a megporzók, mint amelyek nem nyújtanak semmiféle jutalmat sem már 1875-ben leírta Delpino. A magyarázat az, hogy a megtévesztő virágok felismerését megtanulják a megporzók. A tanulás azonban időt igényel, ezért a virágzási idő első napjaiban nyíló virágzatokban nagyobb a termékenyülési arány, mint a később virágzókében (JACQUEMYN és mtsai 2009). A tanulás folyamata sűrűbb állományban könnyebb, mint a ritkábban; a ritka állományban viszont nehéz a virágzatokat megtalálni. Emiatt a közepes sűrűségű állományokban fordul elő a legtöbb megporzott egyed a nektár nélküli, megtévesztő virágú fajok esetében. Ugyancsak befolyással van a rovarok tanulási folyamatára a növény mérete: ha egyszer megtanulta a rovar, hogy melyik fajjal kell vigyáznia, akkor a hosszabb virágzatú, s emiatt feltűnőbb egyedek hátrányba kerülnek a rövidebb virágzatú egyedekkel szemben (JACQUEMYN és mtsai 2002). A folyamat összetettségét jelzi, hogy a bíboros kosbor (*Orchis purpurea*) belgiumi populációiban a hosszú virágzatokban több tok alakult ki, mint a rövidebbekben (és ez populációtól független tulajdonságnak bizonyult), de a termékenyülési arányra már nem volt érvényes ez az összefüggés (JACQUEMYN és mtsai 2002). Az is a megporzók tanulási folyamatával magyarázható, hogy a szintén megtévesztő virágokkal rendelkező füles kosbornál (*Orchis mascula*) és bodzaszagú ujjaskosbornál (*Dactylorhiza sambucina*) kimutatták, hogy a virágzat legalsó virágainak a legjobbak a termékenyülési esélyei (JACQUEMYN és mtsai 2009, VALLIUS 2000). A megporzásra rendkívül rövid idő alatt kerül sor, ugyanis a nektár hiánya miatt a megporzók csak igen rövid időre látogatják a megtévesztő virágokat (PLEASANTS - ZIMMERMANN 1979).

Rovarmegporzású, préda-utánzó fajok

Bár pontosan nem ismert a folyamat mechanizmusa, de úgy tűnik, hogy a kaukázusi kapucínus-orchidea (*Steveniella satyrioides*) virágait társas darazsak (*Paravespula vulgaris, Dolichovespula sylvestris*) zsákmánynak vélik és a virágok mintegy 93 %-át megporozzák a virágoknak. A mézajak tövén, a sarkantyú bejáratánál levő vörösesbarna papillák környékén a virágok 78 %-ánál megtalálható rágóik nyoma (NAZAROV 1995).

A rovarmegporzású széleslevelű nőszőfű (*Epipactis helleborine*) esetében már Darwin megfigyelte, hogy a virágaikat szinte kizárólag társas darazsak látogatják, más rovarok (például méhek) szinte ügyet sem vetnek rájuk, pedig bőven termelnek nektárt (DARWIN 1862). Analitikai-kémiai és etológiai kísérletekkel csak most sikerült a másfél évszázada ismert jelenségre megtalálnia a magyarázatot. A széleslevelű és az ibolyás nőszőfű virágzáskor olyan illékony anyagokat (GLV) bocsátanak ki, mint a hernyók által megtámadott, sérült növények. Ezek a szaganyagok vonzzák a ragadozó – és hernyókat rendszeresen zsákmányoló – darazsakat (*Vespula germanica*, *V. vulgaris*), de nem hatnak például a méhekre, poszméhekre és kétszárnyúakra. A nőszőfűveken az odacsábított darazsak hiába kutatnak hernyók után, de rábukkannak a virágok által termelt nektárra, amelyet szintén nem vetnek meg (BRODMAN és mtsai 2008). Miután a darazsak fogyasztottak a nektárból lelassulnak, „megnyugszanak", repülésük pedig dezorientálttá válik. E jelenség magyarázatát keresve a nőszőfű nektárját részletes kutatásoknak vetették alá. A nektár mikrobiológiai vizsgálata gombákat (*Cladosporium*) és baktériumokat mutatott ki, amelyek a megporzók révén terjedhetnek és mérgező anyagcseretermékeiknek (elsősorban az etil-alkoholnak) szerepe lehet a darazsak lelassult, zavart mozgásában (EHLERS – OLESEN 1997). A nektár részletes analitikai vizsgálata során pedig közel félszáz kémiai alkotórészt azonosítottak (JAKUBSKA és mtsai 2005). Az anyagok jó részének hatása még nem ismert, egy részük a jellegzetes illatot okozza, mások antimikrobiális hatásúak (gátolják a baktériumok és gombák szaporodását), megint mások a rovarokat vonzzák, ugyanakkor hormon hatású molekulákat és négy narkotikus hatású vegyületet is kimutattak. A nőszőfű nektárjában tehát kábítószer található, amely hatására a darazsak bódult állapotba kerülnek, így valószínűleg több időt töltenek a virágokon, ezáltal növelve azok megporzásának esélyét.

5. ábra. Társas darazsak által megporzott préda-utánzó fajok az európai orchideaflórában: *Steveniella satyrioides* és *Epipactis helleborine* (Molnár V. Attila felvételei)

Rovarmegporzású fajok tartálycsapdával

A papucskosborok (*Cypripedium*) jellegzetes, feltűnő színű mézajka ideiglenesen csapdába ejti a megporzókat. Pontosan nem ismert hogy a méhek miért vonzódnak a nektárt nem termelő virágokhoz, ebben a színnek, a mintázatnak és az illatnak is szerepe lehet. Megporzói 10(–15) mm-nél kisebb testhosszúságú méhek elsősorban nőstény egyedei a következő családokból (és nemzetségekből): Andrenidae (*Andrena*), Anthophoridae (*Nomada*), Colletidae (*Colletes*), Halictidae (*Halictus, Lasioglossum*) és Megachilidae (*Osmia*) (NILSSON 1979, ERNEBERG – HOLM 1999, ANTONELLI és mtsai 2009). A Bükk hegységben a faj

megporzóiként megfogott méheket Józan Zsolt a következő fajokként azonosította: *Andrena bucephala*, *A. haemorrhoa*, *A. helvola*, *A. limata*, *A. nigroaenea*, *A. rosae*, *A. rufula*, *A. subopaca*, *Halictus quadricinctus*, *Osmia rufa*, *Nomada fabriciana.* A repülve érkező méhek a mézajak felső nyílásán keresztül esnek be „papucsba", de ezen a nyíláson annak visszahajló pereme és a papucs sima belső felszíne miatt nem tudnak kijutni. Kezdetben pánikba esnek, majd kis idő elteltével a csapda hátsó, összeszűkülő része felé vezető szőrsávon fel tudnak kapaszkodni. Ebbe az irányba csalogatja őket a mézajak áttetsző „fényablakain" beszüremlő fény is. A rovar útja során kénytelen átpréselni magát a bibekaréjok között, miközben ha volt rajta más virágból származó pollencsomag, akkor megporozza a virágot, majd ezt követően ragad az előtorára a növény sárga pollíniuma, és csak ezután szabadul ki.

Rovarmegporzású, szexuális úton „megtévesztő" fajok

A megtévesztő megporzású orchideák közül talán azok a legcsodálatraméltóbbak, amelyek virágai különböző rovarok párzásra kész nőstényeit utánozzák, és hímeket bírnak rá arra, hogy párosodni próbáljanak velük, miközben ezek elvégzik megporzásukat. Ismerünk ilyen fajokat Dél-Afrikából és Dél-Amerikából (PIJL – DODSON 1966), Ausztráliában pedig mintegy 10 nemzetség fajai követik ezt a stratégiát (COLEMAN 1927, STOUTAMIRE 1975, BEARDSELL – BERNHARDT 1983). Európában (és a környező területeken) pedig a mediterrán géncentrumú bangó (*Ophrys*) nemzetség szinte minden fajára ez jellemző.

6. ábra. Eucera (Tetraloniella) faj hímjének pszeudokopulációja *Ophrys tetraloniae* Techner virágán (Montenegro, 2010. Molnár V. Attila felvétele)

A bangók feltűnő tulajdonsága, hogy virágaik megjelenésükben rovarokra emlékeztetnek, melyet számos nyelven nevük is kifejez. Ennek a feltűnő hasonlóságnak a valódi okát azonban sokáig rejtély övezte. Már Darwin figyelmét felkeltette, hogy a rovarokra emlékeztető bangó virágokra „kis ördögökként" támadnak a megporzást végző méhek, de a viselkedés mögötti motivációt nem sikerült megfejtenie (DARWIN 1862).

A rejtélyt a francia Pouyanne ezredesnek sikerült feloldania, aki megfigyelte, hogy a tükörbangó (*Ophrys speculum*) nevű faj virágait kizárólag egy darázsfaj (*Dasyscolia ciliata*) hímjei látogatják, és határozottan párzó mozdulatokat tesznek rajta (CORREVON – POUYANNE 1916). Ebből helyesen azt a következtetést vonta le, hogy a virág a megporzás érdekében a rovar nőstényét utánozza. A jelenséget ma Pouyanne-mimikrinek (PASTEUR 1982), vagy elterjedtebb nevén „álpárzás"-nak (pszeudokopuláció) nevezzük (PAULUS 2006). A bangók virágai a megporzók nőstényeinek fontos és specifikus szexuális jeleit utánozva tévesztik meg a hímeket. Látási (vizuális), szaglási (olfaktorikus) és tapintási (taktilis) ingerekkel egyaránt fullánkos hártyásszárnyú-fajok – kisebb részben darazsak, nagyobbrészt méhek – (Hymenoptera*: Scoliidae, Sphecidae, Andrenidae, Colletidae, Anthophoridae, Megachilidae*) párzásra kész nőivarú egyedeit imitálják. A megtévesztett hímek megpróbálnak a mézajakkal párosodni (pszeudokopuláció), és eközben tapadnak testükre a növény pollináriumai, melyekkel a következőként meglátogatott virágot megporozzák (POUYANNE 1917, GODFERY 1925, KULLENBERG 1961). A nemzetség fajai megporzási típusuk alapján két csoportra osztthatók: vannak fajok, amelyek a megporzó fejére ragasztják a pollencsomagot (*cefálikus pszeudokopuláció*), míg mások a potrohára (*abdominális pszeudokopuláció*) (GODFERY 1927).

A bangók és a megporzó hártyásszárnyúak között specifikus kapcsolat áll fenn (PAULUS – GACK 1990), melynek fontos evolúciós következményei vannak. A fajspecifikus megporzók erős izolációs faktorokként működnek, azaz – mivel egy adott bangófaj csak egy adott rovarfajt vonz – megakadályozzák az együtt előforduló fajok hibridizációját. Másrészt a specifikus megporzó a közelrokon fajoktól elválasztja a megporzott faj genetikai állományát, ezért a biológiai fajfogalom alkalmazása esetén minden, a hasonló fajoktól szaporodásilag izolálódott alakot – az izolációs fajkritérium alkalmazása miatt – önálló fajnak lehet tekinteni. Ugyanakkor az erős izoláció azt is jelenti, hogy ha egy populáció új megporzót kezd használni, az könnyen új, a korábbi alaktól izolálódott taxon kialakulásához vezet (COZZOLINO – WIDMER 2005).

Habár a különböző alakok taxonómiai besorolása nem egységes, az biztosnak tűnik, hogy a roppant változatos bangó nemzetség variabilitása a különböző hártyásszárnyú pollinátorokhoz történő alkalmazkodás eredményeként lezajlott gyors radiáció eredménye. Ennek a radiációnak a közelmúltban lezajlott voltát jelzi, hogy a génuszon belül olyan nagyfokú a kromoszómális hasonlóság, hogy a hibridizációnak akár távolabbi rokonok között sincs akadálya (EHRENDORFER 1980). Ezért a fajok közötti gyakori hibridizációt számos szerző a nemzetségen belüli fajkeletkezés egyik mozgatórugójának tartja. Azonban a számos esetben detektált, gyakorinak mondható első generációs hibridek ellenére viszonylag kevés stabilizálódott hibrid eredetű fajt ismerünk: az európai fajok ötödét tartják ilyennek (PEDERSEN – FAURHOLDT 2007). Ugyanakkor joggal merülhet fel a kérdés, hogy miként lehetséges az erős, – pollinátorok által közvetített – izoláció ellenére olyan gyakori a hibridizáció? Nos, úgy tűnik a megporzók is tévednek, és „véletlenül" olyan közelben előforduló fajokat poroznak meg, amelyek elméletileg nem a vonzzák őket. Vagy mégis?

Ennek megválaszolására jobban el kell mélyednünk a bangók és megporzóik közötti viszony ismeretében, és ismernünk kell a megporzók párkereső viselkedését. A bangókat megporzó hártyásszárnyúak hímjei nagy távolságból észlelt nőstény szexuális-feromonok „ösvényét" követve, szaglási inger segítségével közelítik meg a párjukat. A „feromon ösvényt" követve látótávolságból már vizuális ingerekre támaszkodva közelíti meg a nőstényt a hím, majd rászállva érintési ingerek (elsősorban a nőstény szőrözöttsége) alapján választja meg a párzási testhelyzetet (PAULUS 2006). Habár már korábban is sejtették ezen ingerek nagy jelentőségét a bangók megporzásában (KULLENBERG 1961), csak az utóbbi évek technológiai újításai tették lehetővé a bangó-megporzó kapcsolat beható vizsgálatát. Nagy érzékenységű analitikai módszerek, valamint a megporzó csápjából elvezetett ingerület érzékelésének egyidejű kombinálásával lehetővé vált az egyes megporzók ingerületét kiváltó specifikus alkotóelemek meghatározása (SCHIESTL és mtsai 1999). Kiderült, hogy a vonzó vegyületek teljesen megegyeznek a megporzó nőstényének szexuális feromonjaival, sőt, a közelrokon bangók ugyanazokat a kulcsvegyületeket (ún. aktív összetevőket) használják a megfelelő arányban, mint a közelrokon megporzók nőstényei, így – hasonlóan az utánzott modellhez – ugyanazoknak a vegyületeknek mennyiségi kombinálásával hozzák létre a faj-specifikus illatot. A vizuális ingereknek (amelyek elsősorban a mézajak rajzolatában jelennek meg) és a taktilis ingereknek (amelyeket a mézajak szőrözöttsége okoz) szintén nagy szerepe van a faj-specifikus megporzó vonzásban, de a szerepük alárendeltebb, mint a feromonoké (PAULUS 2006). Összegezve a három, a pollinátor párkereső aktivitásában szerepet játszó ingert látható, hogy az szaglási, látási és tapintási stimulusok együttesen teszik lehetővé a sikeres mimikrit, igaz, ennek sikerében az elsőnek van oroszlánrésze.

Roppant változatosságot találunk mind a bangók virágának megjelenésében (NELSON 1962), mind pedig illatában (AYASSE és mtsai 2000), mely sokszor virág-specifikus (PAULUS 2006). Ennek okát a Pouyanne-mimikri sajátos tulajdonságában kell keresni. A megporzók ugyanis képesek tanulni (PAULUS és mtsai 1983, AYASSE és mtsai 2000), és a becsapott hímeknek először csak csökken az érdeklődése a további virágok iránt, majd teljesen érdektelenné válnak számukra a nőstényt imitáló virágok. Ugyanakkor azonos fajba tartozó más populációk ugyanezen hímek érdeklődését a kezdeti vehemenciával keltik fel (PAULUS 2006). Az bizonyos, hogy a pollinátorok felismerik és elkerülik a már megismert virágokat, illetve a populációban gyakoribb szag- és színmintázatú virágokat, míg a ritkákat nagyobb eséllyel nem. Ennek fontos következménye van a gyakori alak fitnesszére, mely természetesen romlik, míg a ritkábbaké javul. Az ilyen szelekciót negatív gyakoriság-függő szelekciónak nevezik, és a Bates-féle mimikri alapkritériumaként is ismert. Ennek sajátsága, hogy az utánzónak (jelen esetben a virágnak) mindig az operátor (a pollinátor hím) által megszabott keretek között, de a modell (a pollinátor nősténye) által megengedett legnagyobb variabilitást kihasználva kell utánoznia azt. Úgy tűnik, a bangók többtényezős mechanizmusa, amellyel becsapják megporzóikat és ugyanakkor a változatosság határait feszegeti a megporzók „tévedését" vonja maga után: a nem fajspecifikus megporzás pedig hibridizációhoz és az alakok közti génáramláshoz vezet. Mindazonáltal a favorizált alakok és az elkerültek frekvenciája között hosszútávon egyensúlyi állapot áll be, amiben a variációs spektrum két vége közötti teljes skála jelen van, így tartva a populációt egy, a mimikriben érintett jegyek (jelen esetben a virágok illata és morfológiája) tekintetében roppant variábilis állapotban. A genetikai izoláció hiánya miatt fellépő esetleges génáramlás ellenére a megporzók faj-specifikus illatok iránti preferenciája fenntartja a fajok közti különbséget és a fajon belüli változatosságot (SCHIESTL 2005). Miután a pollinátor populációk különböző időpontokban különböző mértékben lehetnek érzékenyek a nemi feromonokra, így a bangók illatára, azok változatos mértékű szelekciót, illetve időben eltérő intenzitású izolációt okoznak a bangó populációkban. A szelektív operátor (a megporzó) ilyen fluktuációi a bangó alakok (fajok) közötti izoláció majd „egyesülés" közti oszcillációit eredményezhetik, ezért a bangók genetikai értelemben úgynevezett syngameon-ként evolválódnak (SCHIESTL 2005).

A fent levezetett elmélet helyességét támasztják alá saját (SRAMKÓ 2008) és kollégáink (DEVEY és mtsai 2009) genetikai adatai is. Mindkét kutatócsoport azt találta, hogy a poszméhbangó fajkomplexen belül morfológiai alapon elkülönített több mint 70 faj között minimális a genetikai távolság; sőt, jelentős génáramlást tapasztalhatunk a fajok közt! Vizsgálataink azt mutatták ki, hogy a fajokat nem morfológiai megjelenésük, hanem földrajzi előfordulásuk alapján lehet csoportosítani: elkülönült egységet képeznek az ibériai-félszigeti, a korán virágzó és a későn virágzó appennini-félszigeti, a balkáni, valamit a kis-ázsiai bangók csoportjai. Ez annak az az oka, hogy ezeken a földrajzi területeken egykor – feltehetőleg a legutolsó jégkorszak idején – a mediterrán refúgiumokbam elkülönültek egymástól a fenti leszármazási ágak ősei, de a felmelegedéssel újra találkoztak, és – a már ismertetett csekély genetikai izoláció miatt – keveredtek egymással. Ez újabb genetikai nyersanyagot szolgáltatott annak az evolúciónak, mely a megporzók erőteljes irányító szelekcióján keresztül – evolúciós léptékben – időlegesen fennálló alakok sorát hozta létre. Ugyanakkor a megporzók – éppen az izoláció időleges volta miatt – evolúciós időléptékkel mérve az ide sorolt fajok genetikai izolációjára kevés hatással vannak, hiszen az továbbra is földtörténeti események bangókra gyakorolt hatását, és nem a megporzók erős, de időleges szelekciós nyomását tükrözi. A kortárs megfigyelők, azaz napjaink kutatói és természetbúvárai a bangók evolúciójának egy olyan pillanatfelvételét láthatják, ahol különleges virágzásbiológiájú növényekre megporzóikon keresztül ható „pillanatnyi" evolúciós folyamat hatására létrejött kérész életű alakok sokasága teszi ezt a nemzetséget az európai kosborok legsokszínűbb csoportjává.

A mediterrán elterjedésű nyelvorchideák (*Serapias*) legtöbb fajának virágai alvó- és búvóhelyet kínálnak magányos életmódú méheknek (van der CINGEL 1995).

Láthattuk, hogy az orchideák körében a megporzókat az elsődlegesnek tekinthető nektártermelés helyett más módszerekkel, elsősorban megtévesztéssel csalogató csoportok igen nagy változatosságot mutatnak. A „csalás" evolúciós szempontból azért lehet előnyös e növények számára, mert csökkenti a beltenyésztés mértékét (JOHNSON – NILSSON 1999). A megporzók ugyanis a megtévesztő orchideák virágzataiban kevesebb virágot látogatnak meg, mint azokéban, amelyeknél nektárt találnak – ez pedig a szomszédmegporzás (geitonogamia) csökkenéséhez vezet (JOHNSON és mtsai 2004, SMITHSON 2006) ami az utódok genetikai variabilitásának növekedésével jár. Ugyanakkor a megtévesztés és a megporzók tanulási képességének következménye az orchideavirágok fajon, állományon, sőt egyeden belüli változatossága, amely annyira elbűvöli ezeknek a növényeknek a rajongóit, mint amenyire zavarba és hozza a rendszerezésükkel foglalkozó kutatókat.

Köszönetnyilvánítás

Köszönjük Józan Zsoltnak (Mernye) a *Cypripedium calceolus* megporzóinak azonosítását. Molnár V. Attila orchideákkal kapcsolatos kutatómunkáját az FKFP 0114/2001, az NKFP 3B 0050/2002 és az OTKA K69224 számú pályázata, valamint a Magyar Tudományos Akadémia *Bolyai János Kutatási Ösztöndíja* (2001–2004, 2008–2011) támogatta.

Abstract

The pollination biology of the European Orchids – A review

A. MOLNÁR V. – J. BÓDIS – J. SULYOK – G. SRAMKÓ

The paper gives a brief account of the latest results of pollination biology of orchids by reviewing the current literature. Main parts are: the pollination types of the European orchids: autogamy, insect pollination with nectar reward, food- and sexually deceptive entomophily; false-prey pollination; the evolutionary significance of the deceptive pollination. The main aim of this account is to provide a more detailed scientific background to the chapter entitled 'The pollination biology of the European Orchids' in the forthcoming title Atlas of Hungarian Orchids published in Hungarian.

Irodalom

ANTONELLI, A. – DAHLBERG, C. J. – CARLGREN, K. H. I. – APPELQVIST, T. (2009): Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia – taxonomic and conservational aspects. – Nordic Journal of Botany **27**: 266–273.

ARDITTI, J. (2003): Resupination. – Lankesteriana **7**: 95–96.

AYASSE, M. – SCHIESTL, F. P. – PAULUS, H. F. – LÖFSTEDT, C. – HANSSON, B. S. – IBARRA, F. – FRANCKE, W. (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid Ophrys sphegodes: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? – Evolution **54**(6): 1995–2006.

BAKER, H. G. – BAKER, I. (1975): Studies of nectar-constituents and pollinator-plant coevolution. – In: GILBERT, L.E. – RAVEN, P.H. (eds.): Coevolution of plants and animals. – University Press of Texas, Austin.

BASKIN, S. I. – BLISS, C. A. (1969): Sugar occurring in the extrafloral exudates of Orchidaceae. – Phytochemistry **8**: 1139–1145.

BAUMANN, B. – BAUMANN, H. (2010): Pollination of *Chamorchis alpina* (L.) Rich. in the Alps by worker of Formica lemani Bondroit: first record of orchid ant pollination in Europe. – J. Eur. Orch. **42**(1): 3–20.

BEARDSELL, D. – BERNHARDT, P. (1983): Pollination Biology of Australian terrestrial orchids. In: WILLIAMS, E. G. – KNOX, R. B. – GILBERT, J. H. – BERNHARDT, P. (eds.): Pollination '82. –Univ. of Melbourne Press, Parkville, Victoria.

BONATTI, P. M. – SGARBI, E. – DEL PRETE, C. (2006): Gynostemium micromorphology and pollination in *Epipactis microphylla* (Orchidaceae). – Journal of Plant Research **119**: 431–437.

BRODMANN, J. – TWELE, R. – FRANCKE, W. – HÖLZLER, G. – ZHANG, Q.-H. – AYASSE, M. (2008): Orchids Mimic Green-Leaf Volatiles to Attract Prey-Hunting Wasps for Pollination. – Current Biology **18**(10): 740–744.

CATLING, P. M. – CATLING, V. R. (1991): A synopsis of breeding systems and pollination in North American orchids. – Lindleyana 6: 187–210.

CATLING, P. M. (1980): Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii* (L.) L.C. Rich. (Orchidaceae). – Bull. Torrey Bot. Club **107**: 525–529.

CATLING, P. M. (1990): Auto-pollination in the Orchidaceae. In: ARDITTI, J. (ed.): Orchid biology: reviews and perspectives V. – Timber Press, Portland. pp.: 121–158.

CLAESSENS, J. – KLEYNEN, J. (2005): Pollination in the European orchids: four examples. – Proceedings of the 18th World Orchid Congress (March 11–14. 2005, Dijon – France). pp.: 572–577.

CLAESSENS, J. – KLEYNEN, J. (2006): Anmerkungen zur Hybridbildung bei *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha*. – Jour. Eur. Orch. **38**(1): 3–28.

CLAESSENS, J. – GRAVENDEEL, B. – KLEYNEN, J. (2008): *Cucullia umbratica* L. as pollinator of Platanthera hybrida Bruegg. in South-Limburg (The Netherlands). – J. Eur. Orch. **40**(1): 73–84.

COLEMAN, E. (1927): Pollination of the orchid *Cryptostylis leptochila*. – Victorian Naturalist **44**: 20–22.

CORREVON, H. – POUYANNE, A. (1916): Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrysdées. – Journal Societatis Naturalis d'Horticulture de France **17**: 29–31, 41–42, 84.

COZZOLINO, S. – WIDMER, A. (2005): Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? – Trends in Ecology and Evolution **20**(9): 487–494.

DAFNI, A. (1984): Mimikry and deception in pollination. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **15**: 259–278.

DAFNI, A. (1987): Pollination in Orchis and related genera: evolution from reward to deception. In: ARDITTI, J. (ed.): Orchid biology: reviews and perspectives IV. – Cornell University Press, Ithaka (New York). pp.: 79–104.

DAFNI, A. – WOODELL, S. R. J. (1986): Stigmatic exudate and the pollination of *Dactylorhiza fuchsii*. – Flora **178**: 343–350.

DARWIN, Ch. (1862): The various contrivances by which orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. – John Murray, London.

DEVEY, S. D. – BATEMAN, R. M. – FAY, M. F. – HAWKINS, J. A. (2009): Genetic structure and systematic relationships within the Ophrys fuciflora aggregate (Orchidaceae: Orchidinae): high diversity in Kent and a wind-induced discontinuity bisecting the Adriatic. – Annals of Botany **104**(3): 483–495.

EHLERS, B. K. – OLESEN, J. M. (1997): The fruit-wasp route to toxic nectar in Epipactis orchids? – Flora **192**: 223–229.

EHRENDORFER, F. (1980): Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäischer-mediterranen Orchideen. – Die Orchidee (Sonderheft): 15–34.

ENGLER, H. G. A. (1924): Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. 9. – Gebrüder Borntraeger, Berlin.

ERNEBERG, M. – HOLM, B. (1999): Bee size and pollen transfer in *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae). – Nord. J. Bot. **19**: 363–367.

FARRELL, L. (1985): *Orchis militaris* L. Biological flora of the British Isles No. 160. – Journal of Ecology **73**: 141–153.

FIGUEIREDO, A. C – PAIS, S. M. (1992): Ultrastructural aspects of the nectary spur of *Limodorum abortivum* (L) Sw. (Orchidaceae). – Annals of Botany **70**: 325–331.

GODFERY, M. J. (1925): The fertilisation of *Ophrys speculum, O. lutea* und *O. fusca*. – Journal of Botany (London) **63**: 33–40.

GODFERY, M. J. (1927): The fertilisation of *Ophrys fusca*. – Journal of Botany (London) **65**: 350–351.

JAKUBSKA, A. – PRZADO, D. – STEININGER, M. ANIOL-KWIATOWSKA, J. – KADEJ, M. (2005): Why do pollinators become "sluggish"? Nectar chemical constituents from Epipactis helleborine (L.) Crantz (Orchidaceae). – Applied Ecology and Environmental Research **3**(2): 29–38.

JEFFREY, A. C. – ARDITTI, J. – KOOPOWITZ, H. (1970): Sugar content in floral and extrafloral exudates of orchids: pollination, myrmecology and chemotaxonomy implication. – New Phytol. **69**: 187–195.

JESÁKOVÁ, J. – JONHSON, S. D. – JÜRGENS, A. (2009): Deceptive Behavior in Plants. II. Food Deception by Plants: From Generalized Systems to Specialized Floral Mimicry. In: BALUŠKA, F. (ed.): Plant-Environment Interactions. Signaling and Communication in Plants. Springer Verlag, Berlin–Heidelberg. pp.: 223–246.

JOHNSON, S. D. – BROWN, M. (2004): Transfer of pollinaria on birds' feet: a new pollination system in orchids. – Plant Syst. Evol. **244**: 181–188.

JOHNSON, S. D. (1996) Bird pollination in South African species of *Satyrium* (Orchidaceae). – Plant Syst. Evol. **203**: 91–98.

JOHNSON, S.D. – NILSSON, L.A. (1999): Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. – Ecology **80**: 2607-2619, 1999.

JOHNSON, S.D. – PETER, C.I. – ÅGREN, J. (2004): The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the nonrewarding orchid *Anacamptis morio*. – Proc. Roy. Soc. London B Biol. Sci. **271**: 803–809.

JUILLET, N. – GONZALEZ, M. A. – PAGE, P. A. – GIGORD, L. D. B. (2007): Pollination of the European food-deceptive *Traunsteinera globosa* (Orchidaceae): the importance of nectar-producing neighbouring plants. – Plant Systematics and Evolution **265**: 123–129.

KROPF, M. – RENNER, S. S. (2008): Pollinator-mediated selfing in two deceptive orchids and a review of pollinium tracking studies addressing geitonogamy. – Oecologia **155**: 497–508.

KULLENBERG, B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination. – Zoologiska Bidrag fran Uppsala **34**: 1–340.

MAAD, J. – NILSSON, L. A. (2004): On the mechanism of floral shifts in speciation: gained pollination efficiency from tongue- to eye-attachment of pollinia in *Platanthera* (Orchidaceae). – Biological Journal of Linnean Society **83**: 481–495.

NAZAROV, V. V. (1995): Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae), by wasps (Hymenoptera, Vespoideae) in the Crimea. – Lindleyana **10**(2): 109–114.

PASTEUR, G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. – Annual Rev. Ecol. Syst. **13**: 169–199.

PAULUS, H. F. (2005): Zur Bestäubungbiologie der Orchideen. In: AHO (ed.): Die Orchideen Deutschlands. – Verlag des Arbeitskreise Heimische Orchideen Deutschlands, Uhlstäst-Kirchhasel. pp.: 98–140.

PAULUS, H. F. (2006): Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus Ophrys (Orchidaceae). – Journal Europäischer Orchideen **38**(2): 303–353.

PAULUS, H. F. – GACK, C. (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in Ophrys (Orchidaceae). – Israel Journal of Botany **39**: 43–79.

PAULUS, H. F. – GACK, C. – MADDOCKS, R. (1983): Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an Ophrys (Orchidaceae): das Lernverhalten von Eucera barbiventris (Apoidea, Anthophoridae) an Ophrys scolopax in Südspanien. – Die Orchidee (Sonderheft): 73–79.

PEDERSEN, H. Æ. – FAURHOLDT, N. (2007): Ophrys, the bee orchids of Europe. – Kew Publishing, Kew.

PERCIVAL, M. S. (1961): Types of nectars of angiosperms. – New Phytol. **60**: 235–281.

PERCIVAL, M. S. (1965): Floral Biology. – Pergamon Press, Oxford – New York.

PIJL, van der L. – DODSON, C. H. (1966): Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution. – University of Miami Press, Miami.

POUYANNE, A. (1917): La fécondation des *Ophrys* par les insectes. – Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire **8**: 6–7.

RODRÝGUEZ-ROBLES, J. A. – MELENDEZ, E. J. – ACKERMAN, J. D. (1992): Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (Orchidaceae). – American Journal of Botany **79**: 1009–1017.

ROSEN, D. – BARTHLOTT, W. (1991): Ökologische Aspekte der Ulraviolett-Reflexion von Blumen in Mitteleuropa, besonders in der Eifel. – Decheniana **144**: 72–112.

SCHIESTL, F. P. (2005): On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. – Naturwissenschaften **92**(6): 255–264.

SCHIESTL, F. P. – AYASSE, M. – PAULUS, H. F. – LÖFSTEDT, C. – HANSSON, B. S. – IBARRA, F. – FRANCKE, W. (1999): Orchid pollination by sexual swindle. – Nature **399**: 421–422.

SINGER, R. B. – SAZIMA, M. (2000) The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spirathinae) by hummingbirds in southeastern Brazil. – Plant Syst. Evol. 223: 221–227.

SMITHSON, A. (2006): Pollinator limitation and inbreeding depression in orchid species with and without nectar rewards. – New Phytol. **169**: 419–430.

SPRENGEL, K. C. (1793): Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau un ind der Befruchtung der Blüte. – Friedrich Vieweg, Berlin.

SRAMKÓ G. (2008): Az nrITS szekvencia változatosság a mediterrán bangó (*Ophrys* L.) nemzetség poszméhbangó (*O. fuciflora*) fajkomplexében. Doktori (PhD) értekezés. – Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Debrecen. 106 pp.

STOUTAMIRE, W. P. (1975): Pseudocopulation in Australian terrestrial orchids. – American Orchid Society Bulletin 1975: 226–235.

STPICZYŃSKA, M. (2003): Floral longevity and nectar secretion of *Platanthera chlorantha* (Custer.) Rchb. (Orchidaceae). – Annals of Botany **92**: 1–7.

TREMBLAY, R. L. – ACKERMAN, J. D. – ZIMMERMAN, J. K. – CALVO, R. N. (2005): Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. – Biol. Journal of Linnaean Society **84**: 1–54.

VALLIUS, E. (2000): Position-dependent reproductive success of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). – Functional Ecology **14**: 573–579.

Van der CINGEL, N.A. (1995): An Atlas of Orchid Pollination – European Orchids. – A. A. Balkema Publisher, Rotterdam.

VÖTH, W. (1994): Bestäuber und Besucher der Blüten von *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb., Orchidaceae, in Niederösterreich. – Linzer Biologische Beiträge **26**(1): 133–148.

WANG, Y. – ZHANG, Y. – MA, X-K. – DONG, L. (2008): The unique mouse pollination in an orchid species. – Nature Precedings http://hdl.handle.net/10101/npre.2008.1824.1

WIDMER, A. – COZZOLINO, S. – PELLEGRINO, G. – SOLIVA, M. – DAFNI, A. (2000): Molecular analysis of orchid pollinaria and pollinaria-remains found on insects. – Molecular Ecology **9**(11): 1911–1914.