



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för landskapsarkitektur, trädgårds-
och växtproduktionsvetenskap

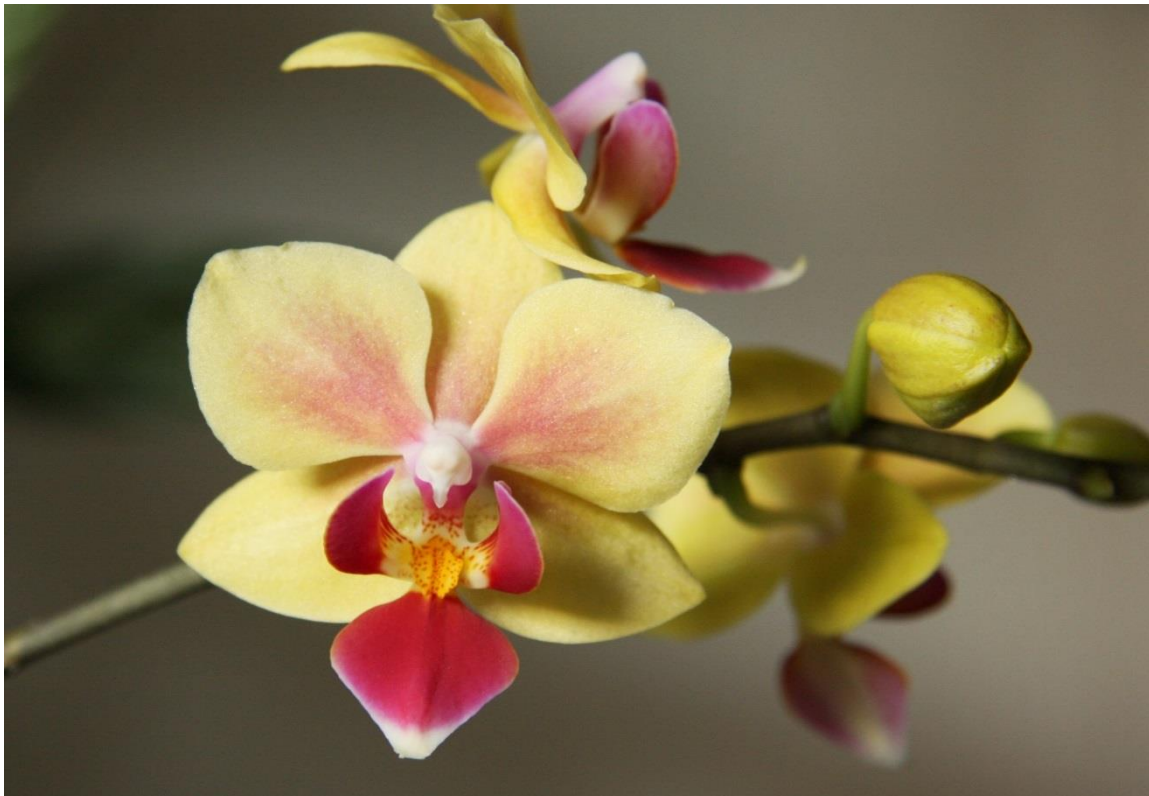
Orkidépollinering:

En litteraturstudie om växters belöning och bedrägeri av pollinerande insekter

Orchid pollination:

A literature study on plant reward and deception of pollinating insects

Hanna Olovsson



Orkidépollinering: En litteraturstudie om växters belöning och bedrägeri av pollinerande insekter

Orchid pollination: A literature study on plant reward and deception of pollinating insects

Hanna Olovsson

Handledare: Åsa Lankinen, SLU, Institutionen för växtskyddsbiologi

Examinator: Anna Balkenius, SLU, Institutionen för växtskyddsbiologi

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: G2E

Kurstitel: Kandidatarbete i biologi

Kurskod: EX0493

Program/utbildning: Hortonomprogrammet

Examen: Kandidatexamen i biologi

Ämne: Biologi

Utgivningsort: Alnarp

Utgivningsmånad och -år: maj 2014

Omslagsbild: Phalaenopsis gelb/rot. Fotograf: Maja Dumat

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: *bedrägeri, belöning, blomanpassning, blomevolution, naturlig selektion, orkidé, pollinerande insekter, pollinering, pollinium*

Sammanfattning

Orkidéer har länge utgjort en stor del av forskningen om pollinatörsförmedlad selektion på blomegenskaper. En anledning till intresset för just orkidéer är det stora antal arter i familjen som inte ger någon belöning till pollinerande insekter. Syftet med den här litteraturstudien är att få en överblick över vilka bedrägerimekanismer orkidéer använder sig av för att lura insekter att besöka och pollinera blomman samt se vilka blomanpassningar detta lett till och hur bedrägeri har evolverat. Orkidéer har flera belöningsystem utöver nektar som t.ex. vax, pseudopollen och doftoljor. Ungefär en tredjedel av arterna i orkidéfamiljen ger dock inte någon belöning till sina pollinatörer. Litteratursammanställningen visar att orkidéer använder sig av sju olika bedrägerimekanismer och de vanligaste bedrägerierna är genom födobedrägeri och sexuellt bedrägeri. Bedrägeri kan leda till anpassningar hos blomman som t.ex. insektsspecifik feromonproduktion och blomform som liknar insektshonor. Orkidéer som använder sig av bedrägeri har en högre variation av blomegenskaper som färg och form vilket tros hindra insekter från att lära sig känna igen blommor med bedrägeri. Evolutionen av bedrägerimekanismer kan ännu inte förklaras fullständigt men det finns hypoteser om att främjande av utkorsning kan vara en stor del av förklaringen.

Abstract

Research on pollinator-mediated selection has often focused on orchids. One of the main reasons for this interest in orchids is the large number of deceptive species in the family i.e. species that do not provide rewards to visiting pollinating insects. The purpose of this literature study was to investigate different mechanisms of deception in orchid pollination and how these mechanisms have affected floral adaptation in the orchid flower. Orchids provide different types of reward to their pollinators in addition to nectar e.g. wax, oils and pseudopollen. Seven different deceptive mechanisms are used by orchids to fool pollinating insects and the two most common mechanisms are by food deception and by sexual deception. The literature shows that deception can lead to adaptations on floral traits such as insect specific pheromone production and floral structures mimicking female insects. Orchids that use deception tend to have greater variation in their flower traits, such as color and structure, which is believed to prevent pollinators from learning that they are deceptive. Evolution of deception cannot yet be fully explained. However, there are several hypotheses about the evolution of deception and the main hypothesis is that it can be a mechanism to prevent self-crossing.

Förord

Den här litteraturstudien är ett kandidatarbete på 15hp inom hortonomprogrammet på Sveriges lantbruksuniversitet.

Jag vill rikta ett stort tack till min handledare Åsa Lankinen för stöd och hjälp under arbetets gång.

Jag vill även tacka familj och vänner som har stöttat och uppmuntrat. Ett speciellt tack till Sanna och Lina som alltid funnits tillhands med positiv energi och uppmuntrande ord.

Hanna Olovsson

Alnarp, mars 2014

Innehåll

Sammanfattning.....	
Abstract	
Förord.....	
1. Introduktion.....	8
1.1 Syfte och frågeställning.....	10
1.2 Avgränsningar	10
2. Metod	10
3. Resultat.....	11
3.1 Orkidéblommans uppbyggnad	11
3.2 Orkidéers belöningsystem	12
3.2.1 Nektar	12
3.2.2 Pseudopollen.....	13
3.2.3 Oljor	13
3.2.4 Doftande oljor	13
3.2.5 Vax och kåda	13
3.3 Orkidéers bedrägerimekanismer	14
3.3.1 Generellt födobedrageri.....	14
3.3.2 Batesiansk blommimikry	14
3.3.3 Parningsplatsbedrägeri.....	15
3.3.4 Sexuellt bedrägeri.....	15
3.3.5 Ägglägningsbedrägeri.....	17
3.3.6 Skyddsplatsbedrägeri.....	17
3.3.7 Imitation av inkräktare	18
3.4. Hypoteser om evolution av bedrägeri och skillnader mellan belönande och icke-belönande blommor	18
3.4.1 Utkorsningshypotesen	18
3.4.2 Nektarkostnadshypotesen	21
3.4.3 Täthetshypotesen	22
3.4.4 Pollenavlägsnandehypotesen	23
3.4.5 Transporthypotesen.....	24

3.4.6 Pollenöverföringshypotesen.....	24
4. Diskussion.....	25
4.1 Bedrägerimekanismer och belöningsystem.....	25
4.2 Blomanpassningar.....	26
4.3 Evolution av bedrägerimekanismer	27
4.3.1 Är bedrägeri evolutionärt stabilt?	27
4.4 Framtida forskning.....	29
5. Slutsatser	31
6. Referenser	32

1. Introduktion

Artrikedomen hos angiospermer har länge fascinerat biologer och flera försök har gjorts för att förklara hur denna mångfald har uppstått (Kay & Sargent 2009; Darwin 1862). Även om frågan fortfarande är obesvarad så har flera idéer och hypoteser utvecklats under tidens gång (Pyke 1991; Johnson, Peter & Ågren 2004; Nilsson 1992; Smithson & Gigord 2001; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). En idé som länge varit på tapeten är att mångfalden kan bero på den relation som finns mellan djurpollinatörer och blommande växter (Kay & Sargent 2009). En djurpollinerad växt är beroende av sina pollinatörer för sin reproduktion vilket medför en pollinatörsförmedlad selektion på egenskaper hos blomman som effektiviserar pollineringen (Kay & Sargent 2009).

En av de artrikaste familjerna inom angiospermerna är *Orchidaceae*, orkidéfamiljen, som med sina ca 30 000 arter endast kan jämföras med korgblommiga växter (Mondragón-Palomino & Theissen 2008). Orkidéer delas in i fyra olika grupper beroende på sitt levnadssätt vilka är epifyter, saprofyter, terrestra och litofyter (Widén & Widén 2008). Epifyter är den största gruppen och dessa lever ovanpå andra växter, främst träd, utan att ta deras näring eller vatten (Widén & Widén 2008). Saprofyter som är en liten grupp orkidéer kan sakna klorofyll och växer i och lever av dött material (Widén & Widén 2008). Terrestra orkidéer är marklevande (Widén & Widén 2008) och den fjärde orkidégruppen kallas litofyter och de växterna finner man främst på stenig mark och berg (Stewart 1988). Som artrikast är familjen i tropikerna där den största gruppen epifyter dominerar men orkidéer finns utspridda över hela världen och har således anpassat sig till flera, för oss, extrema klimat (Widén & Widén 2008). Det är främst insekter som pollinerar orkidéer men även fåglar och andra djur kan fungera som pollinatörer för orkidéer (Nilsson 1992).

Inom orkidéfamiljen finns en stor variation hos blomformer och denna variation har länge fascinerat evolutionsbiologer som till exempel Darwin (Darwin 1862). Darwin fann sina idéer om evolution genom naturlig selektion särskilt tillämpningsbara på insektpollinerade orkidéblommor. *On the various contrivances by which British and foreign orchids are*

fertilised by insects (Darwin 1862) var den första boken som i detalj beskrev kraften hos naturligt urval och hur interaktioner mellan växter och insekter kan leda till samevolution.

Darwin studerade orkidéen *Angraecum sesquipedale* och kom fram till att den borde ha en pollinatör med en lång sugsnabel eftersom dess nektarsporre är så djup (Darwin 1862). 1903 fann Rothschild och Jordan en fjäril med gigantisk sugsnabel som de såg ta nektar från *A. sesquipedale*. Selektionen har i det fallet påverkat både växt och pollinatör (Nilsson 1992). Längre sugsnabel har gynnats hos pollinatör och längre sporrar hos orkidén (Nilsson 1992). Men om orkidén plötsligt försvann skulle antagligen pollinatören kunna hitta en annan växt som tillfredsställde dess behov av nektar (Nilsson 1992). Orkidén däremot skulle få större problem om pollinatören plötsligt försvann eftersom nektaren sitter för långt in för att andra pollinatörer ska kunna nå in (Nilsson 1992).

Relationen mellan orkidé och pollinatör har länge setts som en asymmetrisk interaktion eftersom den mesta evolutionära förändringen sker på växtens sida och växten ofta är mer beroende av pollinatören än vad pollinatören är av växten (Nilsson 1992; Cozzolino & Widmer 2005; Mant, Peakall & Schiestl 2005; Schiestl & Schlüter 2009). Det var Sprengel (1793) som gjorde den första upptäckten av att ett flertal orkidéer saknar nektar och därmed inte ger belöning till pollinatörer. Flera motsatte sig denna upptäckt, bland dem Darwin (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Darwin menade att insekter, speciellt bin, är för intelligenta för att låta sig luras av sådant bedrägeri (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

Idag vet man dock att flera orkidéer använder någon form av bedrägeri för att lura till sig pollinatörer, faktiskt så många som ca en tredjedel av alla arter i familjen (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Orkidéer använder sig av ett flertal bedrägerimekanismer som lurar pollinatören att tro att där finns någon belöning att hämta (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Bedrägerimekanismer finns i fler växtfamiljer, som exempelvis i *Caricaceae* och *Begoniaceae* men det är i *Orchidaceae* som det övervägande antalet finns (Schemske, Ågren & Le Corff 1996).

Det har gjorts flera studier på orkidéer och deras mekanismer för att lura pollinatörer och hur mekanismernas selektionstryck påverkar evolutionen av bedrägeri och anpassningar hos

blomman (Schiestl 2005; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Men hur bedrägerisystemen har evolverat verkar dock fortfarande vara relativt oklart och det finns än så länge enbart hypoteser om hur det har gått till.

1.1 Syfte och frågeställning

Syftet med den här litteraturstudien är att få en överblick över vilka bedrägerimekanismer orkidéer använder sig av för att lura insekter att besöka och pollinera blomman samt se vilka blomanpassningar detta lett till och hur bedrägeri har evolverat. Skillnader mellan belönande orkidéer och orkidéer med bedrägeri studeras för att se vilket stöd olika hypoteser om evolution av bedrägeri har.

Följande frågeställningar kommer att användas:

Vilka bedrägerimekanismer använder orkidéer för att locka till sig pollinatörer?

- Hur har mekanismerna påverkat anpassningar hos orkidéblommor?
- Vilka skillnader och likheter finns mellan belönande och icke-belönande orkidéer
- Hur har bedrägeri evolverat?

1.2 Avgränsningar

Avgränsning har gjorts till orkidéfamiljen. Avgränsning har även gjorts i avseende på hypoteser om evolution av blomgenskaper då det finns flera hypoteser men jag har valt att fokusera på de idag mest uppmärksammade hypoteserna. Eftersom den övervägande pollineringen hos orkidéer sker med insekter avgränsades studien till insektpollinering.

2. Metod

Databaserna Web of science, Scopus och Google scholar har använts för att söka litteratur. Databasen Primo, som är ett verktyg för material inom SLUs bibliotek, samt kurslitteratur från övriga kurser har också använts i litteratursökningen.

Sökord som jag ofta har använt är bland annat floral evolution, deception in flowers, deceptive orchids, reward pollinators, floral mimicry.

3. Resultat

3.1 Orkidéblommans uppbyggnad

Trots den stora variation i blombyggnaden finns en basstruktur av orkidéblomman som gör orkidéblommor relativt lätta att känna igen (Widén & Widén 2008). Blomman är zygomorf vilket betyder att endast en linje kan dras genom blomman för att få två likadana delar (Widén & Widén 2008). Några orkidéarter är uteslutande självpollinerande men de flesta är korspollinerade även om de fortfarande är självfertila (Nilsson 1992).

Orkidéblommans foder- och kronblad kallas kalkblad då det inte går att skilja dem åt (Widén & Widén 2008). Orkidéblomman består av en yttre och en inre krans av kalkblad (fig. 1a) (Widén & Widén 2008). Kransarna består av tre kalkblad vardera (Rittershausen & Rittershausen 1999). Den inre kransen består av två sidoställda kalkblad med ett tredje mellan sig som kallas läpp eller labellum (Rittershausen & Rittershausen 1999). Läppen skiljer sig oftast åt från de andra kalkbladen vad gäller färg och form (Rittershausen & Rittershausen 1999). Läppen är en landningsplats för pollinatörer och kan antingen vara stelt fästad eller rörlig (Rittershausen & Rittershausen 1999). Under knoppstadiet sitter läppen överst hos de flesta orkidéer men sedan vrider sig skaftet 180° tills läppen befinner sig nedåt (Rittershausen & Rittershausen 1999). Det kallas att blommorna är resupinata och förekommer inom alla släkten av orkidéer (Rittershausen & Rittershausen 1999). Det finns även arter som behåller läppen överst som exempelvis hos bläckfiskorkidé, *Prosthechea cochleata* (Rittershausen & Rittershausen 1999).

Blommorna kan ha en sporre som ser ut som en tub och den kan innehålla nektar men ibland är den nektarlös och producerar alltså ingen nektar (Widén & Widén 2008). Sporren är i regel placerad bakåt med en öppning vid läppen (Widén & Widén 2008).

I mitten av blomman finns kolumnen som består av både hanliga och honliga reproduktionsorgan (Rittershausen & Rittershausen 1999). Längst fram sitter ståndarknappar med en pollenmössa och under detta finns pollen (Rittershausen & Rittershausen 1999). Pollen hos orkidéer består av små gyllengula klumpar. En sådan klump av pollen kallas pollinium medan det i plural heter pollinier (fig. 1b) (Rittershausen & Rittershausen 1999). I regel finns två men ibland förekommer fler pollinier i en blomma (Rittershausen & Rittershausen 1999). Pollinium sitter på ett skaft med en klibbig häftskiva

och detta tillsammans kallas för pollinarium (fig. 1b) (Rittershausen & Rittershausen 1999; Widén & Widén 2008). Pollinier är inte unikt för orkidéfamiljen utan förekommer även i familjen *Apocynaceae*, oleanderväxter (Meve & Liede 1994).

Längre in på kolumnens undersida sitter pistillmärket, en liten hålighet med klibbig yta där pollen fastnar när pollinatören med pollen landar på blomman (Rittershausen & Rittershausen 1999).

De flesta orkidéer har både han- och honorgan i samma blomma men de finns de som är enkönande (Rittershausen & Rittershausen 1999).

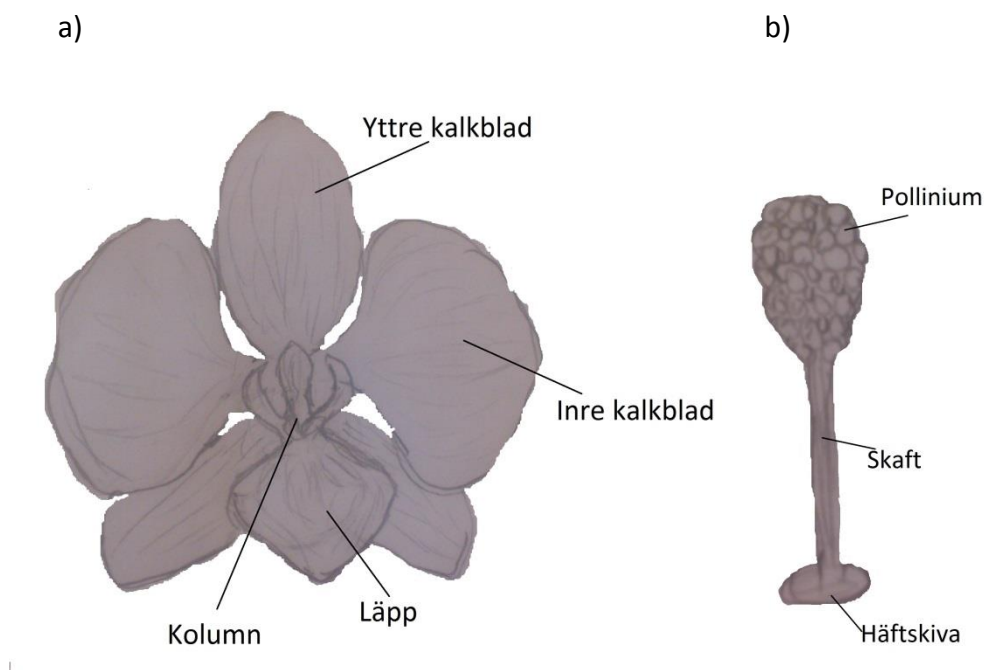


Fig. 1 a) Orkidéblommans uppbyggnad, b) Uppbyggnad av pollinarium.

3.2 Orkidéers belöningsystem

Belöning från blommor kan vara allt från en blomma eller blomställning som pollinerande insekter kan använda till sin fördel (Simpson & Neff 1981). Nektar och pollen är de vanligaste belöningarna som växter erbjuder pollinatörer (Simpson & Neff 1981). Pseudopollen, oljor, vax och kåda är andra belöningar som hittas i orkidéfamiljen (Van der Pijl & Dodson 1969; Dressler 1993a; Reis et al. 2004).

3.2.1 Nektar

Nektar är en energirik vätska som främst består av socker som pollinatörer kan använda som föda (Widén & Widén 2008). Inom orkidéfamiljen finns stor variation på placering av

nektarier och hur de ser ut (Hobbhahn et al. 2013). Ytliga nektarier på basen av läppen och sporrar med nektar i botten är vanliga (Galetto, Bernardello & Rivera 1997; Van der Pijl & Dodson 1969).

3.2.2 Pseudopollen

Pseudopollen är mjölig och vit-gul i färgen. Det är rikt på protein och innehåller även stärkelse men innehållet kan skilja sig åt mellan släkten (Davies, Winters & Turner 2000). Eftersom pollen från de flesta orkidéer är bundet i pollinier är det inte tillgängligt för pollenätande insekter (Davies, Stpiczynska & Kaminska 2013). Pseudopollen tros fungera som föda för pollinatören (Davies, Winters & Turner 2000). Observationer av insekter som samlar pseudopollen är fortfarande få och man vet inte hur stort det nutritionella värdet av pseudopollen är (Davies & Turner 2004; Davies, Stpiczynska & Kaminska 2013).

3.2.3 Oljor

Oncidium är ett orkidésläkte där oljebelöning förekommer och oljan är ofta producerad i ytliga och öppna körtlar vilket gör dem lätta att upptäcka (Dressler 1993b; Pemberton 2008). Dessa oljeproducerande blommor besöks och pollineras av bin som samlar oljan och det är främst honbin från familjerna *Melittidae* och *Apidae* som samlar oljan (Winson et al. 1997). Oljan används för att mata larver med eller för att bygga bon (Dressler 1993b).

3.2.4 Doftande oljor

Doft används främst för att attrahera pollinatörer men det finns även hanbin inom släktet *Euglossa* som samlar doft och lagrar den i speciella organ på sina bakre ben (Dressler 1993b). Möjligtvis samlar de oljan för att attrahera honor från samma art på speciella parningsplatser men ännu vet man inte säkert att så är fallet (Reis et al. 2004). *Stanhopea lietzei* och *S. insignis* är doftoljebelönande orkidéarter som pollineras av bin från släktet *Euglossa* (Eltz et al.1999).

3.2.5 Vax och kåda

Orkidéer kan erbjuda vax- eller kåda-liknande substanser som belöning till sina pollinatörer (Rodrigo 2003; Van der Pijl & Dodson 1969). Vaxet eller kådan kan användas för exempelvis bobyggning (Rodrigo 2003; Van der Pijl & Dodson 1969). På läppen hos *Maxillaria divaricata* har man funnit utsöndring av vax och insekter har setts samla in vaxet (Van der Pijl & Dodson 1969).

3.3 Orkidéers bedrägerimekanismer

I litteraturen finns beskrivet sju olika bedrägerimekanismer vilka är generellt födobedrägeri, batesiansk blommimikry, parninsplatsbedrägeri, sexuellt bedrägeri ägglägningsbedrägeri, skyddsplatsbedrägeri och imitation av inkräktare (Cozzolino & Widmer 2005; Dafni 1984; Johnson 2008; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

3.3.1 Generellt födobedrägeri

Generellt födobedrägeri är den vanligaste formen av bedrägeri hos orkidéer (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Genom att utnyttja den medfödda födosökningen hos insekter attraherar blomman pollinatörer genom generella blomgenskaper som är typiska för blommor med belöning (Schiestl & Schlüter 2009). Blomställningens form, blommans färg, doft, nektarguider och sporrar samt pollenliknande utväxter är exempel på sådana egenskaper (Gumbert & Kunze 2001).

Karaktäristiskt för orkidéer som använder sig av den här typen av bedrägeri är att de ofta blommar under tidig vår och har skyltande färger (Internicola et al. 2010; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Det är därför främst unga och oerfarna insekter som blir lurade (Internicola et al. 2010; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Erfarna insekter kan bli lurade då likheten med belönande växter kan vara stor och speciellt om det i övrigt är ont om föda (Gumbert & Kunze 2001). Bin är den grupp av pollinatörer som är viktigast för orkidéer som använder sig av generellt födobedrägeri och blir lurade oftast (Faegri & van der Pijl 1979). Peter & Johnsson (2013) menar på att det inte behöver betyda att bin är mer lättlurade än andra insekter utan att det kan reflektera att de är så vanliga pollinatörer.

Blommorna är stora, rymliga och robusta för att klara av besök av större pollinatörer, som olika arter av bin (Peter & Johnsson 2013). De har ofta UV-absorberande fläckar på läppen och det finns hypoteser om att fläckarnas funktion är att likna pollenklädda ståndarknappar och därför lockar pollenätande insekter (Peter & Johnsson 2013).

3.3.2 Batesiansk blommimikry

En orkidé som bedrar sin pollinatör med batesiansk blommimikry härmar en annan växtarts blomutseende som ger belöning (Dafni 1984). Den belönande blomman blir modell för den bedragande orkidén (Dafni 1984). Blommor hos orkidéer som använder sig av batesiansk blommimikry kan vara oerhört lika sin modellväxt (Jersáková et al. 2012). Oftast är det växter som har en stark mutualistisk relation med sin pollinatör som blir utsatta för batesiansk

blommimikry (Anderson, Johnson & Carbutt 2005). Ett exempel är hur relationen mellan nektarbelönande *Zaluzianskya microsiphon* och dess långsnablade pollinatör *Prosoeca ganglbaueri* utnyttjas av den nektarlösa orkidén *Disa nivea* som härmar *Z. microsiphons* blommor med långa sporrar (Anderson, Johnson & Carbutt 2005).

Studier visar på att färglikheten är en av de viktigaste egenskaperna för att evolvera fram ett framgångsrikt batesianskt blommimikry beteende (Jersáková et al. 2012).

Pollinatörer kan lära sig vilka blomfärger som brukar ge belöning och attraheras därför oftare till sådana färger (Newman, Anderson & Johnson 2012). Eftersom pollinatören kopplar modellväxtens färger med belöning kommer pollinatören oftare bli lurad av färger som liknar modellväxtens (Newman, Anderson & Johnson 2012). Det kan göra att selektion för modellväxtens färger främjas hos orkidén med bedrägeri (Newman, Anderson & Johnson 2012).

3.3.3 Parningsplatsbedrägeri

Utnyttjande av hanbin som letar efter en passande partner kallas för parningsplatsbedrägeri (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Växten utnyttjar hanar som är på jakt efter lämpliga honor att para sig med (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Hanen söker igenom blommor med nektar och pollen för att hitta födosökande honor, vilket orkidén drar nytta av genom att likna belönande växter som blommor samtidigt (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

Cephalanthera rubra är ett exempel på en europeisk orkidé som använder sig av parningsplatsbedrägeri (Nilsson 1983).

3.3.4 Sexuellt bedrägeri

Detta beteende kallas för sexuellt bedrägeri då insekthanen kommer att försöka para sig med växten (Bergström 1978). Under parningsförsöket fastnar pollinarium på hanens huvud eller bakkropp och överförs till en annan blomma när insekten försöker para sig med den (Borg-Karlson 1990). Det är främst arter i insektsordningen *Hymenoptera*, steklar, som är involverade i pollinering med sexuellt bedrägeri (Borg-Karlson 1990).

Växten härmar honinsekters parningssignaler som färg, form, känsel och dofter för att locka till sig insektshonar (Bergström 1978). Visuella egenskaper är viktiga hos orkidén för att

guida pollinatören till rätt position på läppen så en effektiv pollinering sker (Borg-Karlson 1990). Flera orkidéarter i släktet *Ophrys* har evolverat behåring på läppen för att guida insekter till rätt position i samband med parningsrörelser i blomman (Borg-Karlson 1990).

Feromon fungerar som doftsignaler inom en insektsart och påverkar insektens beteende (Peakall 1990). Till exempel kan honor utsöndra feromon när de är redo för parning med syfte att attrahera hanen (Peakall 1990). Genom att använda feromonlika dofter lyckas orkidéer lura till sig hanar och doften kan locka hanarna från långt håll (Kullenberg 1961; Peakall 1990; Schiestl et al.1999). Dofteväxten sänder ut måste vara så pass lik det naturliga feromonet att hanen inte kan upptäcka någon skillnad (Schiestl & Ayasse 2002). Ibland kan en mutation ske i växten som gör att den feromonlika doften skiljer sig för mycket från det naturliga feromonet (Schiestl & Ayasse 2002). Detta kan leda till att en annan insektsart blir attraherad av mutanten (Schiestl & Ayasse 2002). Då mutanter kommer att lyckas föröka sig kan selektionstryck komma att ske på dessa nya doftegenskaper och doftskillnaden kan skapa en isolering som ger upphov till en ny art (Schiestl & Ayasse 2002).

Orkidéerna *Ophrys fusca* och *Ophrys bilunulata* har extremt lika dofter (Schiestl & Ayasse 2002). Trots likheterna attraherar de olika arter av steklar vilket visades bero på olika mängd av ämnen i doften (Schiestl & Ayasse 2002). Det tyder på att det inte behöver vara stora skillnader mellan ämnena i feromondofterna som ändå kan vara artspecifika för insekterna (Schiestl & Ayasse 2002).

Orkidéer med sexuellt bedrägeri använder sig främst av specialistpollinering då de oftast bara pollineras av en enskild insektsart (Paulus & Gack 1990). Det gör att växten är beroende av en insektsart för sin reproduktion och det tros ha gett upphov till stark pollinatörsförmiddad selektion på egenskaper som pollinatören föredrar (Cozzolino & Widmer 2005; Mant, Peakall & Schiestl 2005; Schiestl & Schlüter 2009).

Eftersom den feromonlika doft som växten utsöndrar är allt för lik för att insektshannen ska kunna känna igen växten som bedragare kan de inte lära sig att undvika blommorna (Wong & Schiestl 2002). Istället kan de lära sig att undvika områden där de har lärt sig att de blir lurade (Wong & Schiestl 2002). Wong & Schiestl (2002) visade att orkidén *Chiloglottis trapeziformis* kan påverka sin pollinatör negativt då insektshannarna kan lära sig att undvika områden med orkidéer som lurar dem och att även honorna påverkas negativt eftersom de

inte blir parade. Pollinatören till *C. trapeziformis* är en myrstekel från underfamiljen *Tiphiidae* där honorna är vinglösa (Wong & Schiestl 2002). Eftersom honorna är vinglösa måste de förlita sig på att hanen hittar dem när de kallar för parning (Wong & Schiestl 2002).

3.3.5 Äggläggingsbedrägeri

En del orkidéer lurar insekter till pollination genom att likna äggläggingsplatser. Denna mekanism kallas för äggläggingsbedrägeri. Växter som använder den här typen av bedrägerimekanism lurar insekter som letar efter attraktiva ställen att lägga sina ägg på (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). För att locka till sig pollinatörer härmar växterna vanliga äggläggingsplatser som dynga eller fruktkroppar av svampar (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Det är främst honor från arter i *Diptera*, tvåvingar, som blir offer för bedrägeriet (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Genom färg på blommor och framförallt doft efterliknar växten äggläggingsplatserna (Stökl et al. 2010).

Satyrium pumilum är ett exempel på en orkidéart med den här typen av bedrägerimekanism. Arten använder doft av kadaver för att attrahera honflugor från familjen *Sarcophagidae*, köttflugor vilkas larver lever på kadaver (van der Niet, Hansen & Johnson 2011).

3.3.6 Skyddsplatsbedrägeri

En del blommor härmar skyddsplatser för att locka till sig pollinatörer som söker skydd (Grumprecht 1977). Det är främst i orkidésläktet *Serapias* som skyddsplatsbedrägeri förekommer och *S. vomeracea* är en orkidéart som använder sig av den här typen av bedrägeri (Pellegrino et al. 2005). Blomman har mörkröda inre och yttre kalkblad som formar en tub där insekter kan krypa in. Man tror att blomman efterliknar utseendet hos bi-nästen (Pellegrino et al. 2005).

Eftersom pollinatören faktiskt kan stanna i blomman och få skydd är det delade meningar om denna mekanism verkligen ska klassas som bedrägeri (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Det finns också de som menar på att pollinatören kan få belöning i form av värme som gör pollinatören mer aktiv då det tenderar att bli varmare i blomman än vad det är i luften utanför (Sapir, Shmida & Ne'eman 2006). Än så länge finns inga signifikanta skillnader som stöd för att insekter skulle välja blomma att ta skydd i på grund av hur varma de blir (Sapir, Shmida & Ne'eman 2006) och därför menar Vereecken et al. (2013) att det finns

andra egenskaper som färg och form som påverkar vilken blomma insekten väljer att ta skydd i.

3.3.7 Imitation av inkräktare

Orkidéer kan utnyttja bins försvarsbeteenden för att få hjälp med sin pollinering genom att härma inkräktare till bin (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Blommorna står på vippor som får dem att vibrera i vinden vilket gör att bin uppfattar dem som inkräktare (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Det gör att insekterna attackerar dem och samtidigt kommer de att pollinera orkidéerna (Ackerman 1986). Den här bedrägerimekanismen är relativt sällsynt och det finns inte så mycket studier gjorda. Ackerman (1986) föreslår att relationen kan vara mutualistisk då insekterna som attackerar blommorna kan träna upp sig och på så sätt bli bättre försvarare men än så länge finns inga bevis för detta. I släktet *Oncidium* förekommer den här typen av bedrägeri (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

3.4. Hypoteser om evolution av bedrägeri och skillnader mellan belönande och icke-belönande blommor

Evolutionen av bedrägeri hos växter har inte lyckats förklarats fullständigt, dock har flera hypoteser utvecklats (Pyke 1991; Johnson, Peter & Ågren 2004; Nilsson 1992; Smithson & Gigord 2001; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Nektarkostnadshypotesen, lågdensitethypotesen, utkorsningshypotesen och pollinium-avlägsnandehypotesen är några av de vanligaste hypoteserna om bedrägerimekanismernas evolution. I detta avsnitt kommer skillnader och likheter mellan belönande och icke-belönande orkidéer tas upp för att se vilket stöd de olika hypoteserna har.

3.4.1 Utkorsningshypotesen

Utkorsningshypotesen är en hypotes som nyligen fått mycket uppmärksamhet (Schiestl 2005; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Hypotesen föreslår att bedrägeri minskar självpollinering och främjar utkorsning då pollen transporteras längre och pollinatörer besöker färre blommor på en och samma planta som inte ger belöning (Johnson, Peter & Ågren 2004).

När orkidéer pollineras tar pollinatören med sig hela pollinariatet med häftskiva och skaft vilket gör att det oftast bara behövs ett besök för att exportera allt pollen (Oregon Orchid Society 2014; Widén & Widén 2008). Eftersom hela pollenmängden kan försvinna vid ett

besök tror man att orkidéer är särskilt känsliga för självpollinering då allt pollen vid självpollinering hamnar på märket (Oregon Orchid Society 2014; Widén & Widén 2008). Självpollinering kan förekomma inom samma blomma men också inom samma planta. Autogami är självpollinering inom blomman och geitonogami är självpollinering med pollen från en blomma från samma planta (Johnson, Peter & Ågren 2004).

Generellt är självpollinering negativt för fitness hos utkorsandeväxter (Andersson & Waldmann 2002). Fitness är det genetiska bidraget från en individs avkomlingar till framtida generationer inom populationen (Nationalencyklopedin 2014a). En egenskap som innebär högre fitness i en viss situation kan innebära lägre fitness om omständigheterna förändras (Nationalencyklopedin 2014a).

Självpollinering kan skapa inavelsdepression (Andersson & Waldmann 2002). Inavel ökar risken för en individ att få dubbel uppsättning av recessiva gener eftersom det då är större chans att föräldrarna bär på samma anlag (Nationalencyklopedin 2014b). Därför ökar inavel risken att skadliga gener kommer att uttryckas. Självbefruktning är den starkaste formen av inavel och inavelsdepression karaktäriseras av lägre reproduktivitet och lägre livskraftighet hos avkommorna (Andersson & Waldmann 2002; Nationalencyklopedin 2014b).

Självpollinering kan reducera honfitness som betyder en negativ påverkan på frö och fruktutveckling (Peakall and Beattie 1996; Johnson, Peter & Ågren 2004). Reducerad honfitness på grund av självpollinering kan innebära att inavlade frön utvecklas långsammare eller aborteras i tidiga stadier av utvecklingen (Peakall and Beattie 1996; Johnson, Peter & Ågren 2004). Geitonogami kan också påverka hanfitness negativt, vilket betyder en minskning av pollenmängd och spridningen av pollen då mindre pollen kommer vara tillgängligt för export (Schiestl 2005).

3.4.1.1 Stöd för utkorsningshypotesen

Orkidéer som belönar sina pollinatörer får högre besöksantal, fler besök per blomma och längre besökstid än icke-belönande (Johnson & Nilsson 1999; Johnson, Peter & Ågren 2004). Det beteendet tenderar att ge upphov till högre nivå av autogami och geitonogami (Johnson, Peter & Ågren 2004).

Avsaknaden av nektar i många orkidéer kan därför fungera som ett sätt att förhindra geitonogami eftersom pollinatörerna tenderar att besöka färre blommor på en sådan planta

(Johnson & Nilsson 1999). Johnson, Peter & Ågren (2004) visade detta experimentellt då konstgjord nektar tillsattes i den nektarlösa orkidéarten *Anacamptis morio*, vilket resulterade i högre grad av självpollinering. Det har även visats att det i två belönande arter, *Comparettia falcata* och *Microtis parviflora* var mer än 70 % av pollenöverföringen som var involverad i självpollinering (Peakall & Beattie 1991). Även om orkidéer typiskt är självkompatibla är frö mängd och kvalitet normalt kraftigt reducerat efter självpollinering (Tremblay et al. 2005).

3.4.1.1.1 Pollinariumböjning

Pollinariumböjning förekommer i flera orkidéarter för att förhindra självpollinering (Johnson & Edwards 2000). När pollinariat är klistrat på pollinatören så är skaftet på pollinarium böjt på ett sätt som förhindrar att pollen kommer att träffa pistillens märke om pollinatören slår sig ned på en blomma (Johnson & Edwards 2000). Det kan ta allt mellan några sekunder till flera timmar innan pollinarium är vänt så att befruktning kan ske (Johnson & Edwards 2000). Tiden det tar för pollinarium att böjas till rätt position är ofta korrelerad med hur länge pollinatören uppehåller sig på blomställningen vilket betyder att pollinariat oftast böjs till rätt position först när pollinatören lämnat blomställningen (Johnson & Edwards 2000).

Johnson & Nilsson (1999) visade att pollinariumböjningen hos bedrägeriarten *Anacamptis morio* var signifikant snabbare än i den nektarbelönande arten *Platanthera chlorantha*. Det har även föreslagits att växter som saknar pollinariumböjning som exempelvis ett flertal arter i släktet *Disa* kan erfaras starkare selektion för evolution av icke-belönande blommor för att förhindra självpollinering (Jersáková, Johnson & Kindlmann 2006).

3.4.1.1.2 Polliniumkrympning och kvarhållande av ståndarknappsmössa

Polliniumkrympning är en annan mekanism som tros verka för att förhindra självpollinering. I arter där den här mekanismen förekommer måste pollinier krympa för att kunna föras in genom den smala gången in till pistillmärket (Johnson & Edwards 2000). Om pollinier är för stora kommer de inte att kunna ta sig in genom ingången till märket (Peter & Johnson 2006; Johnson & Edwards 2000). Det kan ta 100-130 minuter innan pollinier har krympt så pass mycket (Johnson & Edwards 2000). Mekanismen bakom krympningen tros vara uttorkning (Johnson & Edwards 2000). Hur denna mekanism fungerar för att förebygga självpollinering är fortfarande relativt okänd och mekanismen är vad vi vet idag sällsynt (Peter & Johnson

2006; Johnson & Edwards 2000). Borba & Semir (1999) fann denna mekanism i två belönande arter från orkidésläktet *Bulbophyllum*.

En annan mekanism som också förekommer men som även den är ganska ovanlig är kvarhållande av ståndarknappsmössa (Johnson & Edwards 2000). En ståndarknappsmössa täcker pollinium och gör pollen otillgängligt (Johnson & Edwards 2000). De flesta orkidéarter tappar mössan direkt när pollinariat avlägsnas av pollinatören men i en del arter hålls mössan kvar ett tag vilket gör att polliner inte kan befrukta under den tiden tills mössan åker av (Peter & Johnson 2006). När mössan är borta kan pollen avlägsnas vid nästa blombesök (Peter & Johnson 2006). Mössan kan också fungera för att göra pollen för stort för att kunna gå in i ingången till pistillmärket vilket även det förhindrar självpollinering (Peter & Johnson 2006). *Eulophia foliosa* är en orkidé som använder sig av bedrägeri och Craig & Johnson (2006) fann att denna art använde kvarhållande av ståndarknappsmössa, vilket förhindrade självpollinering. Men om denna mekanism förekommer i belönande arter verkar vara oklart.

Det verkar inte finnas några studier gjorda på om mekanismerna polliniumkrympning och kvarhållande av ståndarknappsmössa är vanligare eller mer sällsynt förekommande i belönande eller icke-belönande orkidéer (Borba & Semir 1999; Craig & Johnson 2006).

3.4.2 Nektarkostnadshypotesen

Riklig produktion av nektar kan förbruka en väsentlig andel av en växts fotosyntetiska produktion under en blommande period (Harder & Barrett 1992). Pyke (1991) var den förste som demonstrerade att nektar medför en kostnad för växten vad gäller tillväxt och reproduktion. Nektar kan återabsorberas efter pollination vilket ses som ett indirekt bevis för nektarkostnad (Stpiczynska 2003). Förmodligen sker återabsorberingen för att omfördela kolhydrater för fruktproduktion (Stpiczynska 2003). Den här hypotesen föreslår att det kan förekomma situationer då nektarproduktion är för kostsamt och att det då är bättre att lägga den energin på andra egenskaper såsom form och färg (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Om andra egenskaper som form och färg har större betydelse för att attrahera insekter än nektar så kan det när det finns många pollinatörer vara en fördel att lägga energin på sådana egenskaper istället. Däremot när pollinatörer är få så kan det vara bättre att lägga energi på nektarproduktion då det skapar återbesök (Johnson, Peter & Ågren 2004; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Det verkar således inte finnas några uppgifter

om hur stor kostnaderna för nektarproduktion respektive färg och form är i förhållande till varandra vilket gör det svårt att avgöra om det ena kostar mer än det andra.

3.4.2.1 Stöd för nektarkostnadshypotesen

Belönande växters högre besöksantal (Johnson, Peter & Ågren 2004) bidrar till att orkidéer med bedrägeri lider av en högre pollenbegränsning än vad belönande gör (Charlesworth & Charlesworth 1987). Pollenbegränsning innebär att växten skulle kunna producera mer frukter eller frön om den hade fått tillgång till mer pollen (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Var pollen kommer ifrån har också betydelse vid pollenbegränsning då självpollinering oftare leder till en lägre fruktsättning och en avkomma med låg livskraftighet (Charlesworth & Charlesworth 1987).

Det har därför varit svårt att med nektarkostnadshypotesen förklara varför orkidéer med bedrägeri inte producerar nektar som skulle lindra pollenbegränsningen (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Ett förslag har varit att andra egenskaper så som blommans färg, form och storlek har mer betydelse för att attrahera pollinatörer (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Men vid experiment med nektaraddition har besöksantalen ökat (Johnson, Peter & Ågren 2004). Det finns dock förslag på att egenskaper som större blommor och färg kan ha en större betydelse när pollinatören lockas från långt håll (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

3.4.3 Täthetshypotesen

Täthetshypotesen föreslår att bedrägerimekanismer evolverar när populationens täthet är för låg för att bibehålla ett konstant födosök av pollinatörer (Ackerman 1986).

Resurser som används för belöning kan då vara bättre att lägga på egenskaper som ökar fitness (Nilsson 1992). Sådana egenskaper kan vara större blommor (Schemske 1980) eller längre blomningsperiod (Proctor & Harder 1995).

3.4.3.1 Stöd för täthetshypotesen

Pollinatörer kan lära sig att känna igen blomgens egenskaper som ger belöning och även lära sig att undvika blommor som pollinatören förknippar med bedrägeri (Salzmann et al. 2007). Det kan därför vara en fördel för orkidéer med bedrägeri att växa utspritt eftersom pollinatören då inte kommer att lära sig undvika specifika områden där orkidéerna finns då belönande växter också kommer finnas inom samma område (Salzmann et al. 2007).

Orkidéer som använder sig av bedrägeri har en högre variation i blomgenskaper än vad belönande orkidéer har. Variationen av blomgenskaper har tolkats som en anpassning till fördröjning av inläring hos pollinatören (Salzmann et al. 2007). *Dactylorhiza sambucina*, Adam och Eva, är en orkidéart med generellt födobedrägeri där blommorna förekommer i två färgmorfer (Gigord et al. 2001). Ungefär hälften av plantorna har röd-lila blommor och den andra hälften har vit-gula vilket man tror förhindrar att pollinatören lär sig känna igen arten som bedragare (Gigord et al. 2001). Proportionerna av färgerna kan också variera med tiden. Det betyder att pollinatörer kan lära sig känna igen den morf som är vanligast förekommande. Då kommer pollinatören lära sig att undvika den vanligaste morfen och denna kommer att minska i populationen. Den andra morfen kommer istället att öka i antal eftersom pollinatörerna inte ännu har lärt sig att associera den med bedrägeri (Gigord et al. 2001).

Orkidéer förekommer generellt i små utspridda populationer (Nilsson 1992) och det verkar inte finnas några bevis på att orkidéer som använder bedrägeri skulle växa mer utspritt. Ännu är mycket oklart om hur selektion för blomgenskaper och växtpopulationens täthet hänger ihop (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

3.4.4 Pollenavlägsnandehypotesen

Den här hypotesen bygger på att pollinium hos orkidéer kan avlägsnas vid ett enda besök av pollinatören. Eftersom växten därför inte behöver fler besök för att avlägsna pollen föreslår den här hypotesen att belöning inte behövs för att främja återbesök av pollinatörer (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

3.4.4.1 Stöd för pollenavlägsnandehypotesen

Oleanderväxter har också pollinium men de har oftast fem fasta pollinier per blomma vilket gör att blomman måste bli besökt fler än en gång för att göra pollenöverföringen så effektiv som möjligt (Meve & Liede 1994). Det kan vara en anledning till varför oleanderväxter i regel ger riklig belöning till sina pollinatörer och orkidéer tenderar att lura (Meve & Liede 1994).

Smithson & Gigord (2001) föreslår att graden av pollinieravlägsnande ökar vid bedrägeri då en studie gjordes där nektar tillsattes vilket minskade pollinieravlägsnandet. Men andra studier har inte visat någon märkbar skillnad på effektiviteten av pollinieravlägsnande (Smithson 2002).

Morris et al. (2010) visade att högre besöksantal kan medföra kostnader då fruktsättningen var högst vid de blommor som hade en mellannivå av antal av pollinatörer. Växtarter som användes av Morris et al. (2010) var *Citrus paradisi*, *Capparis atamisquea*, och *Mertensia paniculata*, samtliga av dessa arter ger någon form av belöning. Det kan därför tänkas att det högre besöksantal som syns i belönande orkidéer kan medföra en kostnad.

3.4.5 Transporthypotesen

Orkidéer har relativt högt misslyckande vid avlägsnande av pollinier vilket betyder att mycket pollen går förlorat (Harder 2000). Men orkidéer tenderar att ha låg transportförlust då pollinarium klistras fast på pollinatören (Harder 2000). Då transportförlusten är låg och oftast allt pollen tas med på ett besök tros orkidéer ha mindre anledning att ge belöning som uppmuntrar konstanta återbesök (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006).

3.4.5.1 Stöd för transporthypotesen

Det är få studier gjorda på hur transportförlust skiljer sig åt mellan belönande och icke-belönande orkidéer och det verkar inte finnas några studier gjorda på om graden av klistrighet av pollinium skiljer sig mellan belönande och icke-belönande växter.

3.4.6 Pollenöverföringshypotesen

Överföring av pollen kan ske på flera sätt hos orkidéer. Det kan ske i enstaka enheter eller flera enheter som är ihopklumpade (Knox & McConchie 1986; Pacini & Franchie 1998). Orkidéer kan antingen ha fasta eller lösa pollinier. Fasta pollinier är vanligast bland orkidéer och det överförs som en enda enhet (Dressler 1993a). Lösa pollinier överförs i mindre enheter och kan överföras till flera blommor (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Därför menar Jersáková, Johnsson & Kindlmann (2006) att pollenöverföring med fasta pollinier borde vara mer begränsande eftersom det är mer känsligt för ett misslyckande då allt pollen går till spillo.

3.4.6.1 Stöd för pollenöverföringshypotesen

Än så länge verkar det inte finnas några studier på om det är någon skillnad mellan förekomsten av fasta och lösa pollinier hos orkidéer med eller utan belöning (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Harder (2000) visade att mängden pollen som till slut når pistillmärket är ungefär detsamma för belönande och icke-belönande orkidéer. Mängden pollen som insekten bar med sig var kontrollerad i studien vilket tyder på att det inte behöver vara pollenöverföringen som är begränsande hos orkidéer med bedrägeri.

4. Diskussion

4.1 Bedrägerimekanismer och belöningssystem

Litteratursammanställningen av orkidéers bedrägerimekanismer visar att orkidéer har sju olika mekanismer för att lura insekter till pollinering. Det är framförallt genom födobedrägeri och sexuellt bedrägeri som orkidéer lurar sina pollinatörer (Jersáková, Johnsson & Kindlmann).

En del av bedrägerimekanismerna liknar varandra och kan därför vara svåra att skilja på, som t.ex. parningsplatsbedrägeri och generellt födobedrägeri. I båda fallen används generella signaleringar för att likna andra nektar- och pollenbelönande blommor (Schiestl & Schlüter 2009; Jersáková, Johnsson & Kindlmann). Parningsplatsbedrägeri lockar hanar som söker honor och generellt födobedrägeri lockar till sig födosökande insekter. Skillnaden mellan dem är främst varför pollinatören är motiverad att besöka blomman och inte växtens sätt att attrahera insekten. I batesiansk blommimikry använder sig växten också av egenskaper som signalerar föda. Skillnaden mellan batesiansk blommimikry, generellt födobedrägeri och parningsplatsbedrägeri är att batesiansk blommimikry härmar en specifik modellväxt snarare än att använda sig av generella signaler för att signalera belöning som är fallet för generellt födobedrägeri och parningsplatsbedrägeri (Dafni 1984; Jersáková et al. 2012).

En växts bedrägerimekanismer för pollinering kan vara riktat mot specifika insektsarter eller locka flera olika insektsarter. Generellt födobedrägeri, parningsplatsbedrägeri, skyddsplatsbedrägeri och ägglägningsplatsbedrägeri är bedrägerimekanismer som är mer generellt riktade (Faegri & van der Pijl 1979; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006; Grumprecht 1977). Sexuellt bedrägeri innebär ofta att det är en specifik insektsart som blir lurad och blommimikry utnyttjar ofta nära relationer mellan en specifik växt och pollinatör (Paulus & Gack 1990; Anderson, Johnson & Carbutt 2005).

Man har inte uteslutit att det kan förekomma någon slags belöning i en del av bedrägerimekanismerna. I fallet med skyddsplatsbedrägeri finns det förslag på att pollinatören kan få belöning i form av skydd och en varmare plats då blomman har högre temperatur än luften utanför (Sapir, Shmida & Ne'eman 2006). Det finns också förslag på att bedrägerimekanismen imitation av inkräktare skulle kunna fungera som belöning då det kanske kan leda till att pollinatörerna blir bättre försvarare (Ackerman 1986). Om så är fallet

skulle synen på hur de har evolverat ändras eftersom det då förekommer en belöning som säkerställer besök från pollinerande insekter.

Det är oklart om pseudopollen fungerar som belöning eller inte. Insekter har setts samla in pseudopollen men ännu vet man inte i hur stor omfattning insekterna använder detta (Davies & Turner 2004; Davies, Stpiczynska & Kaminska 2013). Strukturen av pseudopollen skiljer sig mycket från art till art inom orkidéfamiljen (Davies, Winters & Turner 2000) och det kan vara så att vissa använder det som belöning medan andra använder det som bedrägeri. Det skulle i så fall kunna betyda att pseudopollen främst används för att härma pollen.

Hur bedrägeri från växtens sida påverkar pollinatörer verkar vara relativt okänt ännu. Wong & Schiestl (2002) visade i sin studie hur relationen med insekt och växt i sexuellt bedrägeri kan påverka pollinatören negativt. Genom att titta på bedrägeri från pollinatörens perspektiv skulle fler slutsatser kunna dras ifråga om hur relationen påverkar pollinatören och man skulle då också kunna klargöra vad som är belöning och vad som är bedrägeri.

4.2 Blomanpassningar

Studier pekar på att morfologiska egenskaper hos blomman har betydelse för framgången i pollineringsprocessen hos arter som använder sig av bedrägeri (Sletvold, Grindeland & Ågren 2010). Det beror på att morfologiska egenskaper hos blomman som pollinatören föredrar selekteras fram eftersom pollinatören har en stark inverkan på växtens reproduktion (Papadopoulos et al. 2013). Orkidéer som använder sig av bedrägeri i sin pollinering tenderar att ha större variation i sin blommorforlogi än andra belönande växter (Ackerman & Cuevas 2011) vilket tros beror på att pollinatörerna inte ska kunna lära sig att känna igen dem (Gaskett 2012)

Flera blomegenskaper som kan kopplas till bedrägeri har identifierats genom den här litteratursammanställningen. UV-absorberande fläckar som tros likna pollenklädda ståndarknappar, skyltande färger och pollenliknande utväxter är egenskaper som hittas hos de orkidéer som använder sig av födobedrägeri (Peter & Johnsson 2013; Internicola et al. 2010). Sletvold, Grindeland & Ågren (2010) visar i en experimentell studie att egenskaper som blomproduktion, plantlängd och sporrelängd i en orkidé som använder sig av födobedrägeri, *Dactylorhiza lapponica*, var korrelerade med pollinatörsförmedlad selektion.

Doft av kadaver och vippande blommor är också exempel på egenskaper som hittas bland orkidéer som använder bedrägeri (Stökl et al. 2010; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Orkidéer som använder batesiansk blommimikry tenderar att vara väldigt lik sin modellväxt (Jersáková et al. 2012) vilket också kan ses som en anpassning. Särskilt många blomgenskaper som är kopplade till bedrägeri kan hittas hos orkidéer med sexuellt bedrägeri. Feromonlika dofter, behåring, insektsliknande former och färger är blomgenskaper som ofta hittas här (Borg-Karlson 1990; Bergström 1978).

4.3 Evolution av bedrägerimekanismer

Av de många hypoteser som finns för att förklara evolution av bedrägeri är främjande av utkorsning den hypotes som har visats ha mest stöd genom teori och praktisk utförande (Schiestl 2005; Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Flera av hypoteserna om evolution av bedrägeri är överlappande och i grunden verkar det också som att de flesta bygger på främjande av utkorsning. Bedrägerimekanismer har haft inverkar på anpassningarna hos blomman för att förhindra självpollinering. Pollinariumböjning är en sådan egenskap eftersom böjningen tenderar att vara långsammare hos belönande orkidéer (Cozzolino & Widmer 2005). Eftersom pollinatören besöker färre blommor och stannar kortare tid på en planta med bedrägeri främjas utkorsning (Johnson & Nilsson 1999; Johnson, Peter & Ågren 2004). Det tyder på att anpassning av pollinariumböjning för att förhindra utkorsning inte behövs i lika stor grad hos orkidéer med bedrägerimekanismer.

På grund av orkidéers utspridda växtsätt och pollinatörers förmåga att lära sig känna igen icke-belönande blommor har täthetshypotesen vuxit fram. Den speciella pollenstruktur som orkidéer har anses också ha lett fram till utvecklingen av det stora antal arter i familjen som bedrar sina pollinatörer. Förklaringen kan inte hittas i en hypotes utan det är troligare en kombination av flera hypoteser som kan förklara evolutionen av bedrägeri.

4.3.1 Är bedrägeri evolutionärt stabilt?

En strategi är evolutionärt stabil när strategin är bättre för individen än andra strategier och därför leder till att populationen är immun mot genetiska förändringar som skulle ändra strategin (Nationalencyklopedin 2014c). Bedrägeri som en strategi kan tänkas vara labil eftersom insekter inte vill bli lurade om det skulle ha en negativ inverkan på deras fitness. Det skulle kunna innebära att det finns selektion för att sluta besöka blommor med bedrägeri och det skulle leda till att blommor med bedrägeri missgynnas. Men något måste

göra bedrägeristrategin stabil eftersom det annars skulle evolvera belöning i arter som använder bedrägeri.

Det har dokumenterats flera fall där nektarbelönade arter har utvecklats från bedrägeriarter, vilket pekar på att det inte är saknad av mutation för nektar som är anledningen till det fortsatta bedrägeriet utan det måste finnas andra anledningar till varför bedrägeri kan vara ett stabilt system. Johnson, Peter & Ågren (2004) föreslår att förekomsten av pollinatörer kan påverka framgången av mutationer för nektarproduktion. Johnson, Peter & Ågren (2004) menar att när pollinatörer är få borde mutationer för nektarproduktion spridas inom en population. Eftersom fördelen med att få fler blommor pollinerade och mer pollen exporterat skulle uppväga kostnaderna av inavelsdepression, pollenförlust och resursanvändning (Johnson, Peter & Ågren 2004). När pollinatörer däremot är vanliga borde mutationer för nektarproduktion inte spridas inom populationen eftersom kostnaderna av inavelsdepression, pollenförlust och resursanvändning inte skulle uppvägas av den marginella vinsten av fröproduktionen (Johnson, Peter & Ågren 2004). Det är således en kombination av främjande av utkorsning och täthetseffekter som Johnson, Peter & Ågren (2004) menar skulle göra bedrägeristrategin stabil.

Det är inga tvivel om att mer forskning behövs inom ämnet innan vi fullt ut kan förstå hur bedrägerimekanismer har evolverat och hur det har påverkat anpassningar hos växter. Men antagligen finns det flera fördelar med att ha bedrägeri då det ändå verkar vara ett stabilt system (Jersáková, Johnsson & Kindlmann 2006). Det kan också vara så att det kan finnas olika förklaringar till de olika bedrägerimekanismerna och att det är en blandning av hypoteser som ger förklaringen. Det kan tänkas att sexuellt bedrägeri och batesiansk blommimikry skulle kunna vara mer evolutionärt stabila då de utnyttjar nära relationer mellan blommor och insekter. Sexuellt bedrägeri utnyttjar insekters starka attraktion till honor och batesiansk blommimikry utnyttjar mutualistiska förhållanden mellan sin modellväxt och dess pollinatör. Bedrägerimekanismer som generellt födobedrägeri skulle då vara en mer labil strategi men generellt födobedrägeri är ändå en av de vanligaste bedrägerimekanismerna som orkidéer använder vilket gör det svårt att avgöra om någon form av bedrägeri är mer stabil än andra.

4.4 Framtida forskning

Även om det länge har ansetts att artrikedomen inom orkidéfamiljen beror på relationerna de har till sina pollinatörer (Darwin 1862) så har man ännu inte lyckats förklara fullt ut hur dessa relationer fungerar och hur de har evolverat. Det är dock relativt klart att pollinatören påverkar selektion för blomegenskaper hos en växt med bedrägeri men mycket är fortfarande oklart om hur relationen påverkar de pollinerande insekterna.

Eftersom det fortfarande är mycket som är oklart inom detta ämne finns det stort utrymme för framtida forskning. Forskning skulle kunna bedrivas på fler hypoteser än utkorsningshypotesen då det idag verkar finnas begränsad forskning om andra hypoteser som t.ex. hur transporten av pollen skiljer sig mellan belönande och icke-belönande orkidéer.

För att få en bättre bild av hur bedrägeri har evolverat och hur mycket det har påverkat anpassningar hos växten behövs det mer forskning som utreder vad som är belöning och vad som är bedrägeri. Genom att titta på fler skillnader mellan belönande och icke-belönande orkidéer kan man få en bättre bild över vad som kan ha lett till fördelen med att lura pollinatörer. Kanske finns det skillnader mellan hur klistriga pollinier är, vilket skulle kunna påverka transporten.

Fasta pollinier anses vara mer begränsande än lösa på grund av att de är känsligare för ett misslyckande i överföringsprocessen. Därför vore det intressant att se om det finns någon skillnad mellan hur fasta pollinier är hos belönande respektive icke-belönande orkidéer då graden av fasthet påverkar överföringen av pollen.

Problem som jag stötte på i den här litteraturstudien vid jämförelser av skillnader och likheter är att det finns begränsad litteratur om vissa bedrägerimekanismer. Den mesta forskningen har gjorts på orkidéer som använder sig av födobedrägeri och sexuellt bedrägeri och de andra mekanismerna är relativt okända ännu. Skillnaderna mellan belönande och bedragande orkidéer kan även bero på andra faktorer såsom växtplatsen. Man kan tänka sig att ett annat sätt att studera evolution av bedrägeri skulle vara att titta mer på situationer och omständigheter. Till exempel skulle man kunna titta på om det finns geografiska områden där det är vanligare med bedrägeri. Ett annat sätt skulle vara att titta på hur vanligt förekomsten av pollinatörer är i områden och se om det har påverkat graden av växter inom

området som använder bedrägeri. Det skulle också gå att göra experiment där man manipulerar belöningsystem hos hälften av växterna och sedan följer dem i flera generationer. Skillnaderna i den här litteraturstudien kan också bero på att det är olika arter som studerats och det vore intressant att studera en art där det finns både plantor med och utan bedrägeri för att kontrollera skillnaderna mellan dem.

I och med att variation av blomgenskaper kan gynnas i arter som använder sig av bedrägeri (Schiestl 2005; Salzmann et al. 2007) kan det tänkas att detta har påverkat diversiteten i orkidéfamiljen. Men det finns även andra faktorer som troligen har haft inverkan på diversiteten vi ser bland orkidéer. Strauss, Sharon & Justen (2006) föreslår att biotiska faktorer som herbivorer och abiotiska faktorer som värmestress kan påverka selektion för blomgenskaper som färg, form och storlek.

Orkidéer finns utspridda över hela världen världen (Widén & Widén 2008) och har en nära relation till svampar vid frögroningen (cozzolimo & widmer 2005) vilket också kan vara faktorer att ta hänsyn till vid förklaringen av den enorma diversitet som återfinns i orkidéfamiljen.

5. Slutsatser

Slutsatser som kan dras från denna litteraturstudie är följande:

- Sju olika bedrägerimekanismer har än så länge identifierats i orkidéfamiljen men det råder fortfarande tvivel om alla mekanismer verkligen är bedrägeri.
- Bedrägerimekanismer har bidragit till anpassningar hos orkidéblomman. Variationen av blomegenskaper hos blomman är större hos orkidéer med bedrägeri jämfört med de som ger belöning. Stor anpassning kan ses hos de arter som använder sig av sexuellt bedrägeri. Form, behåring och insektsferomonlik doft är anpassningar som kan hittas hos dessa orkidéer.
- Morfologiskt kan orkidéblommor vara lika andra blommor. Speciellt lika andra arter kan orkidéer vara som lurar pollinatörer med batesiansk blommimikry. Bedrägeri genom batesiansk blommimikry har lett till små skillnader mellan blomutseende då det är fördelaktigt att likna modellväxtens blommor så mycket som möjligt.
- Det finns flera hypoteser om evolutionen av bedrägeri. Utkorsning tros vara en av de främsta anledningarna till att evolvera bedrägeri. Belönande växter har högre fruktsättning och högre grad av självpollinering vilket är en konsekvens av ett högre antal besök från pollinatörer.

6. Referenser

- Ackerman, J.D.** (1986). Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* vol. 1(2), ss. 108-113.
- Ackerman J.D, Cuevas A, Hof, D.** 2011 Are deception-pollinated species more variable than those offering a reward? *Plant Systematic evolution*, vol. 293, ss. 91–99 Tillgänglig: <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00606-011-0430-6#page-1> [2014-01-29]
- Anderson, B., Johnson, S.D., Carbutt, C.** (2005). Exploitation of a specialized mutualism by a deceptive orchid. *American Journal of Botany* vol. 92 (8), ss. 1342-1349. Tillgänglig: <http://www.amjbot.org/content/92/8/1342.full.pdf+html> [2014-01-27]
- Andersson, S., Waldmann, P.** (2002). Inbreeding depression in a rare plant, *Scabiosa canescens*. *Hereditas* vol. 136, ss. 207–211. Tillgänglig: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1034/j.1601-5223.2002.1360305.x/abstract;jsessionid=1093A123FE2684C5192CEA6AF140E113.f04t02> [2014-01-30]
- Bergström, G.,** (1978). *Role of volatile chemicals in Ophrys-pollinator interactions. In Biochemical aspects of plant and animal co-evolution* ss. 207–232. Academic Press, London.
- Borba EL, Semir J.** 1999. Temporal variation in pollinarium size after its removal in species of a *Bulbophyllum*: different mechanism preventing self-pollination in Orchidaceae. *Plant Systematics and Evolution* vol. 217, ss.197–204. Tillgänglig: <http://link.springer.com/article/10.1007%2F00984365> [2014-03-09]
- Borg-Karlson, A. K.,** (1990). Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). *Phytochemistry*, vol. 29, ss. 1359–1387. Tillgänglig: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/003194229080086V> [2014-02-02]
- Charlesworth, D. & Charlesworth, B.** (1995). Quantitative genetics in plants – the effect of the breeding system on genetic variability. *Evolution*, vol. 49, ss. 911–920. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2410413> [2014-03-09]
- Cozzolino, S., Widmer, A.** (2005). Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in ecology and evolution*, vol.20 (9), ss 487-494. Tillgänglig: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534705001928> [2014-01-31].
- Craig, P., Johnson, S.D.** (2006). Anther Cap Retention Prevents Self-pollination by Elaterid Beetles in the South African Orchid *Eulophia foliosa*. *Annals of Botany*, vol. 97, ss. 345-355. Tillgänglig: <http://aob.oxfordjournals.org/content/97/3/345.full> [2014-02-26]
- Dafni, A.** (1984). Mimicry and Deception in Pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol.15, ss. 259-278. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2096949?seq=8> [2014-02-07].
- Darwin, C.** (1862). *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects*. First edition. London. Tillgänglig: <https://archive.org/details/variouscontriv00darw> [2014-02-20]
- Davies, K., Stpiczynska, M., Kaminska, M.** (2013). Dual deceit in pseudopollen-producing *Maxillaria s.s.* (Orchidaceae: Maxillariinae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 173, ss. 744–763. Tillgänglig: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/boj.12094/abstract> [2014-02-12]
- Davies, K.L., Turner, M.P.** (2004). Pseudopollen in *Eria* Lindl. Section *Mycaranthes* Rchb.f. (Orchidaceae). *Annals of Botany*, vol. 94 (5), ss. 707-715. Tillgänglig: <http://aob.oxfordjournals.org/content/94/5/707.full.pdf> [2014-01-27].
- Davies, K.L., Winters, C., Turner, M.P.** (2000). Pseudopollen: Its Structure and Development in *Maxillaria* (Orchidaceae). *Annals of Botany* vol. 85 (6) ss. 887-895. Tillgänglig: <http://aob.oxfordjournals.org/content/85/6/887.short> [2014-02-20].

- Dressler, R.L.** (1993a). *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Cambridge University Press, ss. 59-159. Tillgänglig: <http://books.google.se/books> [2014-03-10].
- Dressler, R. L.** (1993b). *Field Guide to the Orchids of Costa Rica and Panama*. Cornell university press, ss. 26-28. Tillgänglig: <http://books.google.se/books> [2014-02-13].
- Elitz, T., Whitten, W.M., Roubik, W., Linsenmair, K.E.** (1999). Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 25(1), ss.157-169. <http://link.springer.com/article/10.1023%2FA%3A1020897302355>[2014-02-20]
- Faegri, K., van der Pijl, L.** (1979) *Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, New York
- Galetto, C., Bernardello, G., Rivera L.G.** (1997). Nectar, Nectaries, Flower Visitors, and Breeding System in Five Terrestrial Orchidaceae from Central Argentina. *Journal of Plant Research*, vol. 110, ss. 393-403. Tillgänglig: <http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF02506798>[2014-02-01].
- Gaskett, A. C.** (2012). Floral shape mimicry and variation in sexually deceptive orchids with a shared pollinator. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol.106 (3) ss.469–481. Tillgänglig: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.2012.01902.x/abstract> [2014-01-29]
- Gigord L.D.B., Macnair, M.R., Smithson A.** (2001). Negative frequencydependent selection maintains a dramatic flower color polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* *Proceedings of the National Academy of Science USA* vol. 98 ss. 6253–6255. Tillgänglig: <http://www.pnas.org/content/98/11/6253.full> [2014-01-28]
- Grumprecht, R.** (1977). Seltsame Bestäubungsvorgänge bei Orchideen, Schmersow, ss.1–23.
- Gumbert A., Kunze J.** (2001). Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 72 ss. 419-433. Tillgänglig: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0024406600905108> [2014-01-23]
- Harder L. D.** (2000). *Pollen dispersal and the floral diversity of Monocotyledons*. In *Monocots : Systematics and Evolution*, ss. 243–257. CSIRO Publishing, Melbourne. Tillgänglig: <http://books.google.se> [2014-01-31]
- Harder L. D., Barrett, S. C. H.** (1992). The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). *Functional Ecology*, vol. 6, ss. 1–7. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2389759> [2014-03-09]
- Hobbhahn, N., Johnson, S.D., Bytebier, B., Yeung, E.C., Harder L.D.,** (2013).The evolution of floral nectaries in *Disa* (Orchidaceae: Disinae): recapitulation or diversifying innovation? *Annals of Botany* vol. 112, ss. 1303–1319. Tillgänglig: <http://aob.oxfordjournals.org/content/112/7/1303.full.pdf+html>[2014-02-05]
- Internicola, A.I., Pellisier, L., Vittoz, P., Bienvenu Gigord, L. D.** (2010). Generalized food-deceptive orchid species flower earlier and occur at lower altitudes than rewarding ones. *Journal of plant ecology* vol. 3 (4) ss.243-250. Tillgänglig: <http://jpe.oxfordjournals.org/content/3/4/243.full.pdf+html>[2014-01-27].
- Jersáková, J. Johnsson, S.D., Kindlmann, P.** (2006). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews* vol. 8(2), ss. 219–235. http://web.natur.cuni.cz/~uzp/data/2006_deception.pdf[2014-01-28].
- Jersáková, J., Jürgens, A. Šmilauer, P. Johnson, S.D.** (2012). The evolution of floral mimicry: identifying traits that visually attract pollinators. *Functional ecology* vol. 26 (6), ss. 1381-1389. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2435.2012.02059.x/abstract>[2014-01-26]
- Johnson, S.D.** (2008) Evidence for batesian mimicry in a butterfly-pollinated orchid.

- Biological journal of the Linnean society* vol 53 (1), ss. 91-104. Tillgänglig:
[http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.1994.tb01003.x/abstract\[2014-02-02\]](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.1994.tb01003.x/abstract[2014-02-02])
- Johnson, S.D., Edwards, T.J.** (2000). The structure and function of orchid pollinaria. *Plant systematic evolution*, vol. 222, ss. 243-269. Tillgänglig:
[http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00984105#page-1\[2014-02-04\]](http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00984105#page-1[2014-02-04])
- Johnson, S.D., Nilsson, L.A.** (1999). Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination system in orchids. *Ecology* vol. 80, ss. 2607–2619. Tillgänglig:
[http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(1999\)080%5B2607:PCGATE%5D2.0.CO%3B2\[2014-03-09\]](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(1999)080%5B2607:PCGATE%5D2.0.CO%3B2[2014-03-09])
- Johnson, S.D., Peter, C.I., Ågren, J.** (2004). The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. *Biological Sciences*, vol. 271, (1541), ss. 803-809. Tillgänglig: [http://www.jstor.org/stable/4142511\[2014-03-02\]](http://www.jstor.org/stable/4142511[2014-03-02]).
- Kay, K. M., Sargent, R.D.** (2009). The Role of Animal Pollination in Plant Speciation: Integrating Ecology, Geography, and Genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* vol. 40, ss. 637–56. Tillgänglig: [http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120310\[2014-02-23\]](http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120310[2014-02-23])
- Knox R. B., Mcconchie, C. A.** (1986). *Structure and function of compound pollen. In Pollen and spores : form and function* ss. 265–282. Academic Press, London
- Kullenberg, B.,** (1961). Studies in Ophrys pollination. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, vol. 34, ss. 1–340. Tillgänglig: [http://books.google.se/books\[2014-01-24\]](http://books.google.se/books[2014-01-24])
- Mant, J., Peakall, R., Schiestl, F.P.** (2005). Chemical communication in the sexually deceptive orchid genus *Cryptostylis*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 144 (2), ss. 199-205. Tillgänglig: [http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8339.2003.00249.x/abstract\[2014-02-10\]](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8339.2003.00249.x/abstract[2014-02-10])
- Meve, U., Liede, S.** (1994). Floral biology and pollination in stapeliads – new results and a literature review. *Plant Systematics and Evolution* vol. 192, ss. 99–116 Tillgänglig:
[http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00985911\[2014-01-31\]](http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00985911[2014-01-31])
- Mondragón-Palomino, M., Theissen, G.** (2008). MADS about the evolution of orchid flowers. *Trends in plant science* vol. 12 (2), ss. 51-59. Tillgänglig:
[http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S136013850800023X\[2014-02-28\]](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S136013850800023X[2014-02-28]).
- Morris, W., Vazquez, D.P., Chacoff, N.P.** (2010). Benefit and cost curves for typical pollination mutualisms. *Ecology*, vol. 91 (5), ss. 1276-1285. Tillgänglig:
[http://www.deepdyve.com/lp/ecological-society-of-america/benefit-and-cost-curves-for-typical-pollination-mutualisms-4cZ0oK4egp\[2014-03-07\]](http://www.deepdyve.com/lp/ecological-society-of-america/benefit-and-cost-curves-for-typical-pollination-mutualisms-4cZ0oK4egp[2014-03-07])
- Nationalencyklopedin.** (2014a), *fitness*. Tillgänglig: [http://www.ne.se/lang/fitness/170369\[2014-03-07\]](http://www.ne.se/lang/fitness/170369[2014-03-07])
- Nationalencyklopedin** (2014b). *inavelsdepression*. Tillgänglig:
[http://www.ne.se/inavelsdepression0\[2014-03-07\]](http://www.ne.se/inavelsdepression0[2014-03-07])
- Nationalencyklopedin** (2014c) *ESS*. Tillgänglig: [http://www.ne.se/lang/ess/164584,\[2014-03-12\]](http://www.ne.se/lang/ess/164584,[2014-03-12])
- Newman, E., Anderson, B., Johnson, S D.**(2012). Flower colour adaptation in a mimetic orchid. *Proceedings of the royal society B-biological science* vol. 279 (1737), ss. 2309-2313.
[http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/279/1737/2309.short\[2014-01-29\]](http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/279/1737/2309.short[2014-01-29]).
- Nilsson, L.A.** (1983). Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. *Nature*, vol. 305, ss. 799-800
- Nilsson, L.A.** (1992). Orchid pollination biology. *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 7

- (8), ss. 255-259. Tillgänglig: <http://www.sciencedirect.com/science/journal/01695347> [2014-02-24]
- Oregon Orchid Society (2014).** *Orchid pollination*.
[<http://oregonorchidsociety.org/education/orchid-pollination>]
- Pacini, E., Franchi G. G.** (1998). *Pollen dispersal unit, gynoeceum and pollination*. In *Reproductive biology* ss. 183–195. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Papadopoulos, A. S. T., Powell, M.P., Pupulin, F., Warner, J., Hawkins, J.A., Salamin, N., Chittka, L., Williams, N.H., Whitten, W.M., Loader, D., Valente, L. M. Chase, M.W., Savolainen, V.** (2013). Convergent evolution of floral signals underlies the success of Neotropical orchids. *Proceedings of the royal society B, biological sciences (Proceedings B)*, vol. 280 (1765) Tillgänglig: <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/280/1765/20130960.abstract>[2014-02-10]
- Paulus, H.F., Gack, C.** (1990). Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). *Israel Journal of Botany* vol. 39, ss. 43–79. Tillgänglig: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/0021213X.1990.10677133#>.UzK8yfl5NCg [2014-03-09]
- Peakall, R.** (1990). Responses of male *Zaspilothynnus trilobatus* Turner wasps to females and the sexually deceptive orchid it pollinates. *Functional Ecology* vol. 4, ss.159–167. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2389335> [2014-03-09]
- Peakall, R., Beattie, A. J.** (1991). The genetic consequences of worker ant pollination in a self-compatible clonal orchid. *Evolution* 45, 1837–1848. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2409835> [2014-03-09]
- Peakall, R., Beattie, A.J.** (1996). Ecological and genetic consequences of pollination by sexual deception in the orchid *Caladenia tentaculata*. *Evolution* 50, 2207–2220. Tillgänglig: <http://www.ask-force.org/web/Pollination/Peakall-Ecological-Genetic-Consequences-Caladenia-1996.pdf> [2014-03-09]
- Pellegrino, G., Gargano, D., Noce, M.E., Musacchio, A.** (2005). Reproductive biology and pollinator limitation in a deceptive orchid, *Serapias vomeracea* (Orchidaceae). *Plant species biology*, vol. 20(1), ss. 33-39 Tillgänglig: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1442-1984.2005.00121.x/full> [2014-03-09]
- Pemberton, R.** (2008). Pollination of the ornamental orchid *Oncidium sphacelatum* by the naturalized oilcollecting bee (*Centris nitida*) in Florida. *Selbyana*, vol. 29(1), ss.87-91. Tillgänglig: http://apps.webofknowledge.com/full_record.do?product=UA&search_mode=GeneralSearch&qid=17&SID=T2y72Cexg3yVHOUuc8c&page=1&doc=5 [2014-03-02]
- Peter, C.I., Johnson, S.D.** (2006). Doing the twist: a test of Darwin's cross-pollination hypothesis for pollinarium reconfiguration. *Biology letters*, vol. 2 (1), ss. 65-68. [Tillgänglig: <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/2/1/65> [2014-02-10]
- Peter, C., Johnson, S.D.** (2013). Generalized food deception: color signals and efficient pollen transfer in bee-pollinated species of *Eulophia* (Orchidaceae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 171, ss. 713–729. Tillgänglig: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/boj.12028/full>[2014-01-22].
- Proctor, H.C., Harder L. D.** (1995). Effect of pollination success on floral longevity in the orchid *Calypso Bulbosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, vol. 82, ss. 1131–1136. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2446066>
- Pyke, G. H.** (1991). What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature*, vol. 350, ss. 58–59.

- Reis, M.G., Pansarim, E.R., da Silva, U.,F., Maria do C., Estanislau do Amaral M. C., Marsaioli, A.J.,** (2004). Pollinator attraction devices (floral fragrances) of some Brazilian orchids. *Arkivoc* vol. 6, ss. 103-111. Tillgänglig: <https://www.arkat-usa.org/get-file/19513> [2014-02-20].
- Rittershausen, W., Rittershausen, B.** (1999). *Orkidé: Drömmen om evig skönhet*. Quadrille Publishing Limited, Alhambra House, London.
- Rodrigo, B.S.,** (2003). Orchid pollination: recent developments from Brazil. *Lankesteriana*, vol 7, ss. 111-114. Tillgänglig: <http://www.lankesteriana.org/lankesteriana/Lankesteriana%20vol.%203.%202003/Lankesteriana%20N%207/Numeroporseccion%20es/41%20Singer.pdf>[2014-02-06]
- Rothschild, L. W., and K. A. Jordan.** 1903. A revision of the lepidopterous family Sphingidae. *Novitates Zoologicae*, vol. 9, ss. 1–972. Tillgänglig: <http://troplep.org/TLR/16-1-2/img002.pdf> [2014-02-06]
- Salzmann, C., Nardella, A.M., Cozzolino, S., Schiestl, F.P.** (2007). Variability in Floral Scent in Rewarding and Deceptive Orchids: The Signature of Pollinator-imposed Selection? *Annals of Botany* vol. 100 (4), ss. 757-765. [<http://aob.oxfordjournals.org/content/100/4/757>]
- Sapir Y, Shmida A, Ne'eman G.** (2006). Morning floral heat as a reward to the pollinators of the *Oncocylus* irises. *Oecologia* vol. 147, ss. 53–59 tillgänglig: <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00442-005-0246-6#>[2014-03-07]
- Schemske, D. W.** (1980). Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* vol. 34, ss. 489–493 Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2408218>
- Schemske, D.W., Ågren, J., Le Corff, J.** (1996). *Floral Biology kap 11: Deceit Pollination in the Monoecious, Neotropical Herb Begonia oaxacana (Begoniaceae)* ss. 292-318. Tillgänglig: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4613-1165-2_11# [2014-02-05].
- Schiestl, F. P.** (2005) On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* vol.92 (6), ss. 255-264. Tillgänglig: <http://link.springer.com/article/10.1007/s00114-005-0636-y#page-1>[2014-02-08].
- Schiestl, F.P., Ayasse, M., Paulus, H.F., Löfstedt, C., Hansson, B.S., Ibarra, F., Francke, W.** (1999). Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*, vol.399, ss. 421–422.
- Schiestl, F. P., Ayasse M.,** (2002). Odor changes and speciation in *Ophrys*. *Plant Systematics and Evolution* vol. 234 (1-4), ss. 111-119. Tillgänglig: <http://link.springer.com/article/10.1007/s00606-002-0187-z#page-1>[2014-02-25]
- Schiestl F. P., Schlüter, P.M.**(2009). Floral Isolation, specialized pollination and pollinator behavior in orchids. *Annual Review of Entomology* vol. 54, ss. 425-446. Tillgänglig: <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ento.54.110807.09060>[2014-02-05]
- Simpson, B.B., Neff, J. L.,** (1981) Floral Rewards: Alternatives to Pollen and Nectar *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 68 (2), ss. 301-322. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/2398800>[2014-02-06].
- Sletvold, N., Grindeland, J.M., Ågren, J.**(2010). Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytologist* vol. 188, ss. 385–392. [<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x/pdf>]
- Smithson, A.** (2002). The consequences of rewardlessness in orchids: reward-supplementation experiments with *Anacamptis morio* (Orchidaceae) *American Journal of Botany* vol. 89, ss. 1579–1587. Tillgänglig: <http://www.amjbot.org/content/89/10/1579.short> [2014-01-28]

- Smithson, A., Gigord, L. D. B.** (2001). Are there advantages in being a rewardless orchid? Reward supplementation experiments with *Barlia robertiana*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* vol. 268, ss. 1–7. Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/3068044>[2014-02-26]
- Sprengel, C. K.** (1793). *Das Entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. Vieweg, Berlin. Tillgänglig: https://archive.org/details/Sprengel1793fs85V_MS [2014-02-03].
- Stewart, J.** (1988). *Kew gardening guides: Orchids*. Timber press, Portland, Oregon
- Strauss, S.Y., Whittall, J. B.** (2006). *Ecology and evolution of flowers Kap 7: Non-pollinator agents of selection on floral traits*. Tillgänglig: <http://scholar.google.se/scholar?hl=sv&q=Strauss%2C+Sha+ron+Just+en+2006+herbivores&btnG=>[2014-03-10]
- Stpicynska, M.** (2003). Floral longevity and nectar secretion of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae). *Annals of Botany*, vol. 92, ss. 191–197. Tillgänglig: <https://archive.org/details/mobot31753000792082> [2014-01-27].
- Stökl J., Strutz A., Dafni, A., Svatos A., Doubsky, J., Knaden, M., Sachse, S., Hansson, B.S., Stensmyr M.C.** (2010) A deceptive pollination system targeting drosophilids. *Current Biology* vol. 20(20) ss.1846-52. Tillgänglig: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982210011516>[2014-02-13]
- 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. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 84 (1), ss. 1–54. Tillgänglig: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x/full> [2014-01-30]
- van der Niet, T., Hansen, D.M., Johnson, S.D.**(2011). Carrion mimicry in a South African orchid: flowers attract a narrow subset of the fly assemblage on animal carcasses. *Annals of Botany* vol. 107 ss. 981-992. Tillgänglig: <http://aob.oxfordjournals.org/content/107/6/981.short>[2014-01-28].
- Van der Pijl, L., Dodson, C.H.,** (1969). *Orchid Flowers/ Their Pollination and Evolution*. University of Miami Press, Coral Gables, FL., kap 11 ss. 129-142, kap 13, ss. 163-174.
- Vereecken, N.J., Dorchin, A., Dafni, A., Hötling, S., Schulz, S., Watts, S.** (2013). A pollinators' eye view of a shelter mimicry system. *Annals of botany*, ss.1-11. Tillgänglig: <http://aob.oxfordjournals.org/content/early/2013/04/17/aob.mct081.full.pdf+html> [2014-03-10]
- Widén, M., Widén, B.** (2008). *Botanik, systematik evolution mångfald*. upplaga 1:1 ss. 316-318.
- Winson, S.B., Williams,H.J., Frankie, G.W., Shrum, G.** (1997). Floral Lipid Chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpigheaceae) and a Use of Floral Lipids by *Centris* Bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica*, vol. 29 (1), ss. 76-83. Tillgänglig: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00008.x/full> [2014-02-14]
- Wong, B.B.M., Schiestl, F.P.** (2002). How an orchid harms its pollinator. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* vol. 269, ss. 1529–1532 Tillgänglig: <http://www.jstor.org/stable/3067861>[2014-01-29]