



Kämmekkäkasvien (Orchidaceae) pölytysbiologia ja sen vaikutus lajiutumiseen

LUK-tutkielma 750367A

Emma Heinänen

Oulun Yliopisto, Ekologian yksikkö

2017

Sisällysluettelo

| | |
|---|----|
| Tiivistelmä..... | 1 |
| 1. Johdanto | 2 |
| 2. Orchidaceae – heimo: yleistä | 3 |
| 3. Huijauspölytteiset kämmekät..... | 4 |
| 3.1 Yleisesti ravinnonetsinnässä huijaavat kämmekät..... | 4 |
| 3.2 Batesin matkimismalli..... | 6 |
| 3.3 Seksuaalinen huijaus | 7 |
| 3.4 Pesäpaikan teeskentely..... | 8 |
| 4. Palkintopölytteiset kämmekät..... | 10 |
| 4.1 Ravinnolla palkitseminen..... | 10 |
| 4.2 Tuoksuilla palkitseminen | 12 |
| 5. Pölytyksen erilaistuminen ja kämmeköiden lajiutuminen..... | 14 |
| 5.1 Huijaus vai palkinto – edut ja haitat kämmekälle..... | 15 |
| 5.1.1 Resurssien säästämishypoteesi..... | 16 |
| 5.1.2 Itsepölytyksen välttämishypoteesi | 16 |
| 5.2 Pölyttäjän vaikutus | 17 |
| 5.3 Johtopäätökset | 18 |
| 6. Yhteenveto | 20 |
| Lähdeluettelo..... | 21 |

Tiivistelmä

Orchidaceae – heimo on maailman suurin ja monimuotoisin kukkakasvien ryhmä. Kämmekkäkasvit ovat erityisesti tunnettuja hyvin pitkälle erikoistuneista suhteista pölyttäjien kanssa, ja suuresta huijauspölytteisten lajien määrästä. Huijauspölytteiset lajit eivät tarjoa pölyttäjälle palkintoa pölytyksestä, vaan houkuttelevat pölyttäjät kukkaan muilla avuilla. Huijauspölytteiset kukat voidaan jakaa ravinnon etsinnässä huijaaviin sekä pölyttäjän seksuaalista ja pesänrakennuskäyttäytymistä hyväksikäyttäviin strategioihin. Palkintoa tarjoavat kämmekät palkitsevat yleisimmin medellä ja siitepölyllä. Pölytysstrategioiden on todistettu vaikuttaneen heimon suuren lajimäärän syntyyn, mutta ekologiset prosessit lajiutumisen taustalta ovat hämärän peitossa. Yleisimmät hypoteesit huijauspölytteisten lajien kelpoisuuseduista ovat resurssien säästämishypoteesi ja itsepölytyksen välttämishypoteesi. Myös kämmeköiden populaatioiden pienen tiheyden on arveltu vaikuttavan, sekä rajallisen siitepölyn määrän. Tutkimusten mukaan myös pölyttäjien rajallisella määrällä sekä geneettisellä ajautumisella on ollut suuri merkitys lajiutumiseen.

1. Johdanto

Kämmekät ja niiden pölytysbiologia ovat kiinnostaneet tutkijoita jo satoja vuosia. Kämmeköiden lisääntymisen tutkimisen voidaan katsoa alkavan G.E. Rumphiukselta (v. 1627-1702), joka on todennäköisesti ensimmäinen kämmeköiden siemeniä tutkinut luonnontieteilijä. Tutkimuksen historia jatkuu satojen tutkijoiden kautta nykypäivään. Tunnetuin kämmeköistä kiinnostunut tutkija lienee Charles Darwin, joka kirjoitti kirjan kämmeköiden pölytyksestä jo 1800-luvun keskivaiheilla (Arditti 1992).

Vaikka kyse on vain yhdestä heimosta, kämmeköiden on arvioitu olevan maailman runsaslajisin kukkakasvien ryhmä. Lajeja arvioidaan olevan enemmän kuin nisäkkäitä, lintuja ja matelijoita yhteensä (Givnish ym. 2015). Kämmeköitä esiintyy lähes kaikissa erilaisissa elinympäristöissä, lukuun ottamatta täysin vedenalaisia ympäristöjä (Arditti 1992). Maailmanlaajuisen leviämisen seurauksena Orchidaceae – heimo on hyvin monimuotoinen taksonominen ryhmä. Muun muassa pölytysstrategiat ovat hyvin pitkälle erikoistuneita. Ristipölytteisistä kämmeköistä noin yksi kolmasosa on niin kutsuttuja huijaavia kämmeköitä, jotka tulevat pölytetyksi, vaikka ne eivät tarjoa pölyttäjälle mettä tai muuta palkintoa pölytyksestä (Tremblay ym. 2005). Myös yleisempää strategiaa hyödyntävien palkitsevien kämmeköiden joukosta löytyy erikoisuuksia, kuten tuoksuilla palkitseminen (Dressler 1968).

Mielenkiintoista Orchidaceae – heimossa on se, miten suhteellisen nopea ja maailmanlaajuinen radiaatio on tapahtunut. Monet tutkijat ovat arvelleet, että syynä ovat monipuolinen pölytysbiologia sekä erikoiset suhteet pölyttäjien kanssa (Givnish ym. 2015, Tremblay ym. 2005, Jersáková ym. 2006). Lajiutumiseen on saatu tietoa muun muassa nykyaikaisten geneettisten tutkimusmenetelmien avulla (Givnish ym. 2015).

Tässä työssä käsitellään ristipölytteisten kämmeköiden pölytysmekanismeista huijauspölytystä ja palkintopölytystä ja niiden erilaisia muotoja. Työssä tarkastellaan myös pölytysbiologian vaikutusta lajiutumiseen, niitä ekologisia tekijöitä, jotka vaikuttavat eri pölytysstrategioiden suosioon sekä pölyttäjän valinnan vaikutusta kämmeköiden lajiutumiseen.

2. Orchidaceae-heimo: yleistä

Kämmekät ovat yksisirkkaisia, värikkäistä kukista ja erikoisista pölytysmekanismeista tunnettuja kasveja. Suurin osa kämmekkälajeista esiintyy trooppisilla alueilla, mutta niitä löytyy kuitenkin lähes kaikkialta maapallolta, Arktikselta Patagoniaan (Arditti 1992). Suomessa esiintyviä kotoisia kämmeköitä ovat muun muassa neidonkenkä, *Calypso bulbosa*, ja maariankämmekkä, *Dactylorhiza maculata*.

Vaikka Orchidaceae on hyvin monipuolinen heimo, kämmeköitä ympäri maailmaa yhdistävät silti useat piirteet. Kämmevän kukat ovat kaksikylyksymmetrisiä, ja kukista voidaan nähdä kolme yhteistä rakenteellista ominaisuutta, jotka yhdistävät lähes kaikkia kämmeköitä (Arditti 1992, Tremblay ym. 2005).

Kämmevän kukka muodostuu kahdesta kolmen lehden kiehkurasta, ulommista ja sisemmistä kehälehdistä (Arditti 1992). Kiehkurat muodostavat yhdessä kehän. Ulomman kiehkuran kehälehdet ovat usein keskenään samanlaisia, mutta sisemmän kiehkuran keskimäinen kehälehti eroaa yleensä muista. Tätä kutsutaan huulimaiseksi kehälehdeksi. Kukan keskellä sijaitsee kämmevän lisääntymiselin, siitintukku, emi- ja hederakenteiden yhteenliittymä (Tremblay ym. 2005). Kämmevän siitepöly voi esiintyä yksittäisinä hiukkasina, kuten alkukantaisimmissa alaheimoissa Apostasioideae ja Cypripedioideae (Arditti 1992), tai suuremmissa yksiköissä, jotka muodostavat siitepölymyhkyn. Myhkymäisessä muodossa siitepöly pysyy erilaisten sitkeiden yhdisteiden avulla. Nämä yhdisteet myös kiinnittävät myhkyn pölyttäjään (Arditti 1992). Suurimmalla osalla kämmeköistä siitepöly on myhkymäisessä muodossa (Freudenstein & Rasmussen, 1997).

Tremblay ym. (2005) esittivät, että kämmekkälajien kukkien monimuotoisuus on kolmen kukkarakenteen variaatiota. Nämä rakenteet ovat siitintukku, myhkymäinen siitepöly ja huulimainen kehälehti. Etenkin huulimaisen kehälehdien muoto, koko ja väri vaihtelee hyvin yksinkertaisesta hyvin koristeelliseen. Huulimaisella kehälehdellä on usein tärkeä osa pölyttäjän houkuttelemisessa (Tremblay ym. 2005).

Suurin osa kämmeköistä on ristipölytteisiä, jolloin siitepölyn kuljettaa kukasta kukkaan ulkopuolinen pölyttäjä. Orchidaceae -heimolla pölyttäjinä toimivat pääasiassa hyönteiset. Pelkästään pistiäiset (Hymenoptera) pölyttävät noin 60 % kämmekkälajeista (Arditti 1992). Muita kämmeköiden pölyttäjiä ovat muun muassa linnut, ampiaiset, perhoset ja yöperhoset (Arditti 1992; Tremblay ym., 2005).

3. Huijauspölytteiset kämmekät

Ristipölytteiset kämmekät voidaan jakaa karkeasti kahteen ryhmään: pölyttäjälle palkinnon tarjoavat kämmekät ja pölyttäjää huijaavat kämmekät. Pölyttäjää huijaavilla lajeilla kasvi houkuttelee pölyttäjän kukkaan, joka ei kuitenkaan tarjoa pölyttäjälle mitään palkintoa. Pölyttäjä ei hyödy kukan pölyttämisestä, vaan tapahtuma perustuu pölyttäjän kokemattomuuteen. Vaikka pölyttäjää huijaavat kukkakasvit ovat kasvukunnassa vähemmistö, niitä on kuitenkin huomattavan suuri määrä Orchidaceae -heimossa. Arviolta noin kolmannes kämmekälajeista käyttää pölytyksessä hyväkseen huijaamista (Tremblay ym., 2005). Huijaustaktiikoita on monia, mutta suurin osa niistä liittyy pölyttäjän ravinnonetsintään.

Tässä työssä käsitellään huijausstrategioista yleisesti ravinnonetsinnässä huijaavia kämmeköitä, Batesin matkimismallia, seksuaalista huijausta sekä pesäpaikan teeskentelyä. Batesin matkimismalli perustuu pölyttäjiään palkitsevien kämmeköiden matkimiseen. Kämmekät käyttävät hyväkseen myös pölyttäjän seksuaalista käyttäytymistä teeskentelemällä esimerkiksi naarasyksilöä, jolloin koiras yrittää paritella kukan kanssa. Seksuaalinen petos voi olla myös sopivan lisääntymispaikan eli pesäpaikan teeskentelyä (Jersáková ym. 2006).

Harvinaisempia ja kiistellympiä pettämistaktiikoita ovat pseudoantagonismi ja suojateoria. Ensimmäisen mukaan jotkut pistiäisten (Hymenoptera) lahkoon lajien yksilöt hyökkäävät kilpailevaa yksilöä esittävää orkidean kukkaa vastaan. Suojateoria puolestaan esittää, että jotkut orkideat teeskentelevät kasveja, jotka tarjoavat suoja- ja lepopaikkaa hyönteispölyttäjille (Jersáková ym. 2006). Nämä teoriat ovat kuitenkin vähän tutkittuja, enkä tule perehtymään niihin tarkemmin tässä työssä. Huijauspölytyksen ekologista merkitystä tarkastellaan luvussa 5.

3.1. Yleisesti ravinnonetsinnässä huijaavat kämmekät

Pölyttäjää ravinnonetsinnän yhteydessä huijaavat kämmekät voidaan jakaa karkeasti kahdenlaisiin: yleisesti ravinnonetsinnässä pölyttäjiään huijaaviin kämmeköihin ja Batesin matkimismalliin. Nämä yleisesti ravinnonetsinnässä pölyttäjiään huijaavat orkideat käyttävät hyväkseen pölyttäjiään palkitseville kukille tyypillisiä piirteitä, yleensä erilaisia visuaalisia signaaleja, matkimatta kuitenkaan mitään tiettyä pölyttäjiään palkitsevaa lajia (Jersáková ym. 2006). Ravinnonetsinnässä huijaavien kämmeköiden yleisimpiä pölyttäjiä

ovat mehiläiset (Apoidea, Hymenoptera), mutta myös muut hyönteiset, kuten perhoset (Lepidoptera) ja kovakuoriaiset (Coleoptera) toimivat pölyttäjinä (Schiestl, 2005; Heuschen ym. 2005).

Useiden tutkimusten mukaan visuaaliset signaalit ovat ratkaisevassa asemassa, kun houkutellaan pölyttäjiä kukkaan ravinnon perässä. Näitä signaaleja ovat muun muassa kukan väri, kukinnon muoto ja koko. Useiden ravintoa etsiviä pölyttäjiä huijaavien kämmeköiden värityksessä on vahva kontrasti keski- ja reunaosien UV-absorption välillä. Etenkin huulen väri eroaa usein muiden terälehtien väreistä (Peter & Johnson, 2008). Pölyttävälle hyönteisille tärkeitä ovat erot värien spektrin heijastussuhteessa. Tämän takia pienetkin erot kukkien värispektrissä voivat näyttää suurilta pölyttävän mehiläisen silmin (Galizia ym. 2005). Keski- ja reunaosien kontrasti helpottaa kukkia pölyttäviä mehiläisiä erottamaan pölyttävän kukan ympäristöstä ja ohjaa pölyttäjän kukan keskelle (Ma ym. 2016). Heuschen ym. (2005) esittivät myös, että kukan ulkoreunojen väri houkuttelee kauempana olevia pölyttäjiä ja kukan keskustan väri houkuttelee pölyttäjiä taas lähempää.

Todisteita reuna- ja keskiosan kontrastin merkityksestä pölyttäjille saivat Ma ym. (2016), jotka tutkivat ravintoa etsiviä pölyttäjiä huijaavia kämmeköitä ja niiden väritystä. Tutkimuksessa käytettiin pinkki-keltaista *Paphiopedilum micranthum* – orkideaa ja muita samanvärisiä kukkia, jotka palkitsivat pölyttäjänsä. Tutkimuksessa *P. micranthum*in värejä manipuloitiin, yrittäen selvittää orkidean pölyttäjien mieltymyksiä. Kukasta värjättiin joutoheteitä valkoiseksi, tai ne peitettiin erivärisillä levyillä, jotta nähtiin, onko keskustan värillä vaikutusta pölytykseen. Värjätty kukat sijaitsivat keskimäärin metrin säteellä alkuperäisen värisistä palkitsevista kukista. Tulokseksi saatiin, että *P. micranthum*ia pölyttävät kimalaiset suosivat kukkia, joiden keskusta oli keltainen, ja kukkia, joiden värit muistuttivat palkitsevien kukkien värejä. Pölytyksen todennäköisyyttä tutkimuksen kämmeköillä lisäsivät myös muut kukan kuviot, kuten kohti kukan keskustaa ohjaavat viivat. Myös Heuschen ym. (2005) saivat tutkimuksissaan samankaltaisia tuloksia keskustan ja reunan värien kontrastin houkuttelevuudesta.

Huijaavien kämmeköiden kukissa yleistä on myös erilaiset UV-valoa hyvin absorboivat laikut ja viivat (Peter & Johnson, 2008). Viivat ovat usein sädemäisiä, jotka kulkevat reunoilta kohti keskustaa ikään kuin ohjeistaen pölyttäjän suoraan kukan keskustaan. On havaittu, että kimalaiset pölyttävät mielellään sellaisia kukkia, joissa kyseisiä viivoja esiintyy. Ne saattavat pölyttäjän näkökulmasta muistuttaa mettä (Manning 1956, Heuschen ym. 2005 mukaan). Siitepölyä ravinnokseen keräävien mehiläisten on todettu suosivan kukkia, joissa esiintyy hyvin UV-valoa absorboivia laikkuja. Laikut

imitoivat ravinnoksi käytettävää siitepölyä (Heuschen ym. 2005). Tuoksun merkitys ravinnonetsinnässä petkuttavilla kämmeköillä on käytännössä olematon. Galizia ym. (2005) mukaan ravintoa etsivät pölyttäjät, yleensä mehiläiset, menevät palkitsevaa kämmekkää visuaalisesti muistuttavaan kukkaan, vaikka sen tuoksu eroaisikin palkitsevasta kämmekästä.

3.2 Batesin matkimismalli

Batesin matkimismallin periaate on se, että petkuttava kämmekälaji matkii värityksensä avulla jotakin tietynlaista, pölyttäjänsä palkitsevaa kukkakasvia (Jersáková ym. 2006). Myös Batesin matkimismallin kämmekät käyttävät pääsääntöisesti hyväkseen edellisessä käsittelyosiossa mainittuja visuaalisia signaaleja. Vaikka kämmekät pyrkivät matkimaan spesifisti tiettyä palkitsevaa kukkaa, niiden värityksessä on silti usein vaihtelua. Tämä vaihtelu on hyödyllistä, sillä se estää pölyttäjää oppimasta välttämään tietynvärisiä kukkia sen takia, että ne eivät tarjoa palkintoa. Matkivan kämmekän yksilöiden värien vaihtelu myös lisää todennäköisyyttä siitä, että ne muistuttavat jotakin ympärillä olevista palkitsevista lajeista. Värien vaihtelu ei kuitenkaan saa olla liian laajaa, sillä kukan tulee kuitenkin muistuttaa palkitsevaa lajia niin paljon, että pölyttäjä erehtyy vierailemaan siinä (Galizia ym. 2005).

Batesin matkimistaktiikkaan liittyy myös palkitsevien lajien magneetti-efekti (Thompson, 1978; Peter & Johnson, 2008 mukaan). Magneetti-efektissä pölyttäjänsä palkitsevat kukkakasvit houkuttelevat alueelle paljon pölyttäjiä. Nämä ”magneettilajit” hyödyttävät siten myös muita kasveja, muun muassa huijaavia Batesin matkimismallin kämmeköitä, jotka voivat värityksellään matkia magneettikasveja.

Peter ja Johnson (2008) ovat tutkineet pitkälle erikoistunutta suhdetta *Eulophia zeyheriana* – kämmekän ja kellokasveihin (Campanulaceae) kuuluvan *Wahlenbergia cuspidatan* välillä. Kämmekkä ei tarjoa pölyttäjilleen palkintoa, mutta *W. cuspidata* puolestaan tarjoaa mettä. *W. cuspidata* ja *E. zeyheriana* kasvavat Etelä-Afrikassa samoilla alueilla, ja kaikilla tutkimusalueilla esiintyi kumpaakin lajia. Lajeilla on myös yhteinen pölyttäjä, *Lipotriches* – sukuun kuuluva mehiläinen. *W. cuspidatan* ja *E. zeyherianan* väritykset muistuttavat hyvin läheisesti toisiaan: analyysissä värien ero oli vain 0,03 yksikköä Chittkan (1992; Peter & Johnson 2008 mukaan) kehittämällä mehiläisen näkökyvyn asteikolla, kun *E. zeyherianan* etäisyys muihin Etelä-Afrikassa esiintyviin *Eulophia* – suvun kämmekköihin on keskimäärin 0,24 yksikköä. Myös kukkien väritys UV-

valossa muistuttaa toisiaan. *E. zeyherianan* huuli ja *W. cuspidatan* ponsi ovat molemmat voimakkaasti UV-absorboivia, minkä johdosta pölyttävät mehiläiset voivat helposti erehtyä luulemaan *E. zeyheriana* tämän matkimaksi *W. cuspidata*ksi. *E. zeyheriana* on hyvä esimerkki Batesian matkimismallin kämmekästä, joka hyötyy palkitsevan *W. cuspidatan* paikalle houkuttelemista pölyttäjistä matkimalla tämän väritystä.

3.3 Seksuaalinen huijaus

Kämmeköiden seksuaalisen huijauksen periaatteena on naaraiden parittelusignaalien matkiminen, jolloin parittelunhaluiset pölyttäjäkoiraat erehtyvät pölyttämään kukan (Jersáková ym. 2006). Seksuaalisessa huijauksessa tuoksut ovat tärkeimmässä roolissa, mutta myös kukan väritys ja kuviointi houkuttelevat pölyttäjää. Suurin osa seksuaalisesti huijaavien kämmeköiden pölyttäjistä kuuluu pistiäisiin (Hymenoptera) ja kaksisiipisiin (Diptera). Seksuaalisen huijauksen voidaan ajatella olevan myös Batesin matkimismallin muoto, jossa kämmekä matkii tietyn, pölyttävän lajin naaraspuolista yksilöä (Schiestl, 2005). Usein kämmekälajit matkivat vain yhtä pölyttävää hyönteislajia (Schiestl ym. 1999).

Seksuaalisessa huijauksessa tuoksut ovat kehittyneet pitkälle muistuttamaan erittäin tarkasti pölyttävän hyönteislajin feromoneja. Euroopassa esiintyvä orhojen (*Ophrys*) suvusta on löydetty paljon seksuaalisesti huijaavia kämmeköitä. Niitä tutkineet Schiestl ym. (1999) huomasivat, että *Ophrys sphegodes* - kämmekän huijaustuoksu sisältää tarkalleen kaikki samat aineet kuin lajia pölyttävän *Andrena nigroaenea* – mehiläisen naaraiden houkutustuoksu. Kyseisellä kämmekälajilla tuoksu tulee kukan kutikulan vahakerroksesta. Näiden hiilivety-yhdisteiden ensisijainen tehtävä on ollut estää veden haihtumista, mutta evoluution myötä ne ovat erikoistuneet myös houkuttelemaan pölyttäjiä. Tuoksujen yhdisteet ovat hiljalleen kehittyneet täysin vastaaviksi pölyttäjän seksuaaliferomonien kanssa.

On havaittu, että seksuaalisessa huijauksessa kukan naaraita matkivat signaalit ovat voimakkaampia kuin oikean naaraan ominaisuudet. Kämmekän tuoksuissa on suuri määrä houkuttelevia feromoneja, mikä houkuttelee koirasta tehokkaammin kuin oikea naaras (Schiestl 2004). Tuoksujen on havaittu houkuttelevan pölyttäjiä usein kauempaa, ja lähempää houkuttelevat värit ja muodot. Kämmekät esittävät myös visuaalisesti liioiteltuja naaraita. On havaittu, että koiraat suosivat tavallisen naaraan keskikokoa suurempia naaraita esittäviä kuvioita kämmeköillä. Liian suuria naaraiden näköisiä kuvioita ei kuitenkaan suosita, sillä koiras ei välttämättä tunnista niitä naaraksi (Schiestl 2004). Nämä kuviot

sijaitsevat yleensä huulimaisella terälehdellä, jonka kanssa koiras yrittää paritella saaden orkidean siitepölymyhkyn tarttumaan itseensä. Jos koiras erehtyy yrittämään samaa toisen seksuaalisesti huijaavan orkidean kanssa, pölytys onnistuu (Ayasse ym. 2000).

3.4 Pesäpaikan teeskentely

Hieman erikoisempi ja harvinaisempi tapa huijata pölyttäjiä on teeskennellä sopivaa pesäpaikkaa. Tätä taktiikkaa käyttävien kämmeköiden pölyttäjät ovat hyönteisiä, kuten kaksisiipisiä tai kovakuoriaisia (Jersàkovà ym. 2006). Pölyttäjät ovat yleensä naaraita, jotka etsivät lajilleen ominaista pesäpaikkaa, jonne laskea munat (Shi ym. 2007; Kelly ym. 2013 mukaan). Joskus koiraatkin voivat toimia pölyttäjinä, kun ne etsiessään naaraita löytävät huijaavan kämmekän luokse. Tällöin koiras saattaa tulla palkituksi, jos se törmää naaraaseen ja saa paritella sen kanssa (Renner, 2006; Urru ym. 2011 mukaan). Pesäpaikkateeskentely on yleisintä trooppisilla sademetsäalueilla, missä kämmekälajien kirjo on suuri, mutta Euroopassa sitä ei ole havaittu esiintyvän (Jersàkovà ym. 2006).

Ihanteellinen pesäpaikka muniville hyönteisille tarjoaa ravintoa ja suojaa. Kämmekät voivat matkia esimerkiksi sienien itiöemiä, raatoja tai lantaa (Jersàkovà ym. 2006). Pesäpaikan teeskentelyyn yhdistyy usein loukuksi erikoistunut terälehtien rakenne, jonne pölyttäjä menee. Loukku saattaa sulkeutua ja avautua tietyn ajan kuluessa vangiten pölyttäjän sisäänsä. Pölyttäjän loukuttamisen etu on muun muassa pölyttäjän pidempi viipyminen kukassa, mikä lisää pölytyksen todennäköisyyttä (Dafni 1984; Urru ym. 2011 mukaan).

Pesäpaikan teeskentely, kuten muutkin huijausmekanismit, perustuu visuaalisiin signaaleihin ja tuoksuihin. Yleensä tärkeimpänä houkuttimena toimivat tuoksut (Urru ym. 2011), mutta myös tuoksuttomia pesäpaikkahuijareita esiintyy kämmeköiden joukossa (Kelly ym. 2013). Policha ym. (2016) puolestaan esittävät tutkimuksessaan, että tuoksut ja visuaaliset signaalit ovat yhtä tärkeitä. He tutkivat *Dracula* –suvun kämmeköitä Ecuadorissa. *Dracula* –sukuun kuuluvien kämmeköiden pölyttäjinä toimivat sieniin munivat kärpäset, joita houkuttelevat kukan sientä muistuttava huulimainen terälehti sekä sienille ominainen tuoksu (Policha 2014; Policha ym. 2016 mukaan). Tutkimuksessa havaittiin, että tutkittavan *Dracula lafleuri* –kämmekän tuoksuvat yhdisteet olivat identtisiä matkittavien sienien yhdisteiden kanssa. Tuoksu myös erittyy vain kämmekän kukan sientä muistuttavasta osasta, huulimaisesta terälehdestä.

Pesäpaikkaa teeskentelevien kämmeköiden värimaailma on yleensä tumma, kukat esiintyvät ruskeina tai punertavina sienten värejä matkien (Jersàkovà ym. 2006). Yleensä kukissa esiintyy erilaisia kuvioita, sillä on havaittu, että viiva – ja täpläkuviot viehättävät pesäpaikkaa etsiviä pölyttäjiä enemmän kuin yksiväriset kukat (Policha ym. 2016). Esimerkiksi *Paphiopedilum dianthum* – kämmekällä huulimaisella terälehdellä esiintyy tummia läikkiä, jotka imitoivat kirvoja. Lajia pölyttävä *Episyrphus balteatus* – kukkakärpäsen toukat käyttävät ravinnokseen kirvoja, jolloin kukan terälehdien väriä houkuttelee naaraita munimaan (Shi ym. 2009).

4. Palkintopölytteiset kämmekät

Vaikka kämmeköiden heimossa esiintyy huomattava määrä huijauspölytteisiä kasveja, enemmistö kämmeköistä on silti pölyttäjensä palkitsevia. Tremblay ym. 2005 luokittelevat palkitsevat kämmekät kolmeen pääryhmään: ravinnolla, tuoksuilla ja vahoilla palkitsevat kämmekät. Ravinnolla palkitsevat kämmekät ovat yleisimpiä, ja yleisimpänä ravintona on mesi (Tremblay ym. 2005). Jotkut orkideat tarjoilevat pölyttäjilleen myös siitepölyä, valesiitepölyä (Davies & Turner, 2004) tai öljyä (Stpiczyńska & Davies, 2008).

Tuoksuja palkintona tarjoavat kämmekät ovat muodostaneet erikoisen mutualistisen suhteen Euglossini – ryhmään (Hymenoptera: Apidae) kuuluvien mehiläisten kanssa. Mehiläiset keräävät tuoksuja, joita kukat erittävät. Se, mihin Euglossini – mehiläiset käyttävät tuoksuja, ei ole aivan varmaa, mutta niillä arvellaan olevan merkitystä parittelussa (Eltz ym. 2005). Vahoilla ja risiineillä palkitsevia kämmeköitä puolestaan esiintyy lähinnä *Maxillaria* –ryhmässä (Tremblay ym. 2005) ja muutamassa muussa taksonissa (Stpiczyńska ym. 2007). Tässä työssä käsitellään ravinnolla ja tuoksuilla palkitsevia kämmeköitä ja palkittamisen ekologista ja evolutiivista merkitystä tarkastellaan luvussa 5.

4.1 Ravinnolla palkitseminen

Yleisimmällä palkinnolla, medellä, palkitsevia kämmeköitä pölyttävät yleisimmin hyönteiset ja linnut. Mettä etsiviä pölyttäjiä ovat muun muassa kärpäset (Diptera), perhoset (Lepidoptera), mehiläiset ja ampiaiset (Hymenoptera) ja kolibrit (Trochilidae) (van der Pijl & Dodson, 1966; Neubig ym. 2015 mukaan). Hyönteis- ja lintupölytteisillä lajeilla tavataan yleensä paljon pölyttäjäspesifisiä piirteitä. Esimerkiksi *Sobralieae* –tribukseen kuuluvilla kämmeköillä kolibrien pölyttämät kukat ovat pieniä, kirkkaanvärisiä ja putkimaisia, kun taas mehiläisten pölyttämät kukat ovat suuria, pitkulaisia ja kirkkaanvärisellä siitepölyllä varustettuja. Kyseisessä taksonissa mehiläisten pölyttämät kukat ovat tosin yleisimmin huijauspölytteisiä (Neubig ym. 2015). Myös Nunes ym. (2016) tutkivat kolibri-pölytteisten kämmeköiden, *Elleanthus brasiliensis* ja *E. crinipes*, erikoispiirteitä. Hekin havaitsivat, että kukkien värin kirkkaus ja etenkin kaksivärisyys houkutteli lintuja. Kukilta myös puuttui hyönteispölytteisille kämmeköille tyypillinen huulimaisen kehälehdän muodostama laskeutumisalusta.

Mesi voi kämmekän kukassa syntyä useassa eri paikassa (Neubig ym. 2015). Mesi syntyy tavallisesti jonkinlaisessa huulimaisesta terälehdessä erikoistuvassa rakenteessa, kuten kannuksessa tai mesiäisessä. Sitä huulimaisen terälehdän osaa, josta

rakenteet kasvavat, kutsutaan erikoistumattomaksi kallussolukoksi. Kallussolukon olemassaolo on todennäköisesti sopeuma, joka edistää meden tai muiden palkintoeritteiden erittämistä, sillä sitä ei esiinny kaikilla orkideoilla. Meden tärkein ravintoaine on sakkaroosi (Neubig ym. 2015). Rakenteet poikkeavat eri kämmekkätaksonien välillä, ja usein lajikohtaiset rakenteet ovat muodostuneet sopiviksi tietyille pölyttävälle lajille (Ramírez ym. 2011).

Toinen hyvin ravinteikas erite, jota osa kämmeköistä tarjoaa pölyttäjilleen, on öljy. Öljyä erittäviä kämmeköitä tavataan lähinnä Afrikassa ja Amerikoissa trooppisilla alueilla, ja niiden yleisimpiä pölyttäjiä ovat *Tetrapedia* – ja *Centris* – sukuihin kuuluvat mehiläiset (Stpiczyńska ym. 2007). Ne ovat yleensä joko täysin tuoksuttomia, tai sitten erittävät hyvin voimakasta ja pistävää tuoksua. Usein öljyeritteisten kämmeköiden värityksessä toistuvat keltaisen ja vihreän tai pinkin sekoitukset, ja erilaiset kuviot. Öljyn erityys tapahtuu öljyrauhasista, jotka voivat sijaita esimerkiksi huulimaisen terälehdän kalluksessa tai huulimaisen terälehdän sivuilla (Stpiczyńska & Davies, 2008).

Stpiczyńska ja Davies (2008) ovat tutkineet öljyeritteisiä kämmeköitä Oncidiinae – alaheimossa. He vertailivat usean eri Oncidiinae – alaheimon lajien öljyrauhasia, ja havaitsivat sekä morfologisia että anatomisia erilaisuuksia. Osan lajeista, esimerkiksi *Oncidium loefgrenii*, öljyrauhaset muistuttivat anatomisesti hyvin paljon trooppisen Malpighiaceae – heimon öljyä erittävien kasvien öljyrauhasia (Stpiczyńska ym. 2007). Myöskin erittyvät kemialliset yhdisteet ovat samoja näiden taksonien lajeilla, vaikka ne eivät ole sukua toisilleen. On arveltu, että kämmeköiden öljyrauhaset ovat kehittyneet muistuttamaan Malpighiaceae – heimon öljykasvien rauhasia siksi, että kämmekkälajit hyötyisivät pölyttäjistä, jotka ovat sopeutuneet pölyttämään kyseisen heimon öljyä erittävien kasvien kukkia (Reis ym. 2007). Kämmeköiden matkimisperusteinen pölyttäjien houkuttelu ei siis rajoitu pelkästään pölyttäjiä huijaaviin mekanismeihin, vaan sitä esiintyy myös palkitsevien kämmekkälajien joukossa.

Valesiitepölyllä palkitseminen on harvinaisempaa, mutta sitä esiintyy muun muassa *Maxillaria*-ryhmässä. Useimmilla kämmeköillä siitepöly on myhkymäisessä muodossa, mikä ei ole käyttökelpoista pölyttäjille, jotka käyttävät siitepölyä ravintonaan. Jotkut lajit tarjoavat palkinnoksi sen sijaan valesiitepölyä, joka on kehittynyt muistuttamaan muiden koppisiemenisten siitepölyä, ja jota hyönteiset voivat käyttää ravintonaan (Davies ym. 2013). Se on keltaista tai valkoista, jauhomaista, siitepölyä muistuttavaa ainetta (Davies & Turner, 2004). Tämä siitepölymäinen tuote syntyy huulimaisella terälehdellä sijaitsevissa karvamaisissa ulokkeissa, ja usein se sisältää proteiineja ja tärkkelystä (Davies ym. 2013).

Valesiitepölyn funktio on ollut epäselvä, sillä ei ole tiedetty, onko sen tarjoaminen palkitseminen – vai huijausmekanismi. Tämän hetkiset tutkimukset osoittavat kuitenkin sen puolesta, että valesiitepöly toimii pölyttäjien palkkiona (Davies ym. 2013; Davies & Turner, 2004).

4.2 Tuoksuilla palkitseminen

Yleisimpinä kämmekkäläjien pölyttäjinä uudessa tropiikissa toimivat Euglossini – taksoniin (*Apidae* – heimo) kuuluvat mehiläiset. Ne pölyttävät monia eri tavoilla palkitsevia kämmeköitä ja muita kasveja, esimerkiksi medellä, siitepölyllä tai risiineillä (Janzen 1971; Ramírez ym. 2011 mukaan). Erikoista on kuitenkin se, että koiraspuoliset Euglossini – mehiläiset ovat kehittyneet keräämään kukista tuoksuvia yhdisteitä, jotka ne säilövät jaloissaan oleviin onteloihin (Dressler 1968). Tämän käyttäytymisen seurauksena noin 10 % uudessa tropiikissa esiintyvistä kämmeköistä on sopeutunut tarjoamaan Euglossini – mehiläisille pelkkiä tuoksua palkinnoksi (Dodson ym. 1969). Tuoksujen keräämisen syytä ei tunneta tarkasti, mutta epäillään, että tuoksuilla on merkitystä mehiläisten seksuaalisessa käyttäytymisessä ja koirasmehiläisen elinkelpoisuuden osoittamisessa. (Eltz ym. 2005).

Euglossini – mehiläisten keräämät yhdisteet ovat terpenoideja ja muita aromaattisia yhdisteitä (Eltz ym. 1999). Mehiläiset keräävät yhdisteitä usein monesta eri lähteestä, kuten eri taksoneihin kuuluvista kukkakasveista, puuaineksesta, sienistä, lehdistä ja maatuovasta maa-aineksesta (Eltz ym. 1999; Ramírez ym. 2011). Kerätyistä yhdisteistä muodostuu koirasmehiläiselle oma tuoksuyhdistelmä, jonka se säilöö jalkoihinsa pienen öljypisaran avulla. Mehiläisten mieltymyksen tiettyihin kämmekkälajeihin arvellaan olevan sekä sisäsyntyistä että opittua (Eltz ym. 2005).

Tuoksuilla palkitsevien kämmeköiden ulkomuoto vaihtelee monimutkaisesta hyvin vaatimattomaksi. Kaikista vaatimattomimpiin kämmeköihin pölyttäjät löytävät perille pelkän tuoksun avulla. Tuoksut erittyvät yleensä huulimaisesta kehälehdessä, jonka päällä kärpänen ”tepastelee” kerätäkseen yhdisteitä. Kämmekät tuottavat noin 50 erilaista tuoksuvaa yhdistettä, joista esiintyy kuitenkin yleensä noin 7-10 samassa kukassa. Yhdisteiden määrät vaihtelevat luonnollisesti lajien välillä (Dodson ym. 1969). Dodson ym. (1969) havaitsivat, että suurimmalla osalla kämmeköistä houkuttelevin yhdiste oli 1,8-sineoli eli eukalyptoli. Yhdisteiden houkuttelevuus Euglossini – mehiläisten keskuudessa vaihteli kuitenkin alueittain. Kyseisessä tutkimuksessa metyyliisinnamaatti havaittiin

esimerkiksi houkuttelevammaksi Meksikossa, kun taas eukalyptoli oli houkuttelevampi Väli-Amerikan eteläpuolella.

5. Pölytyksen erilaistuminen ja kämmekköiden lajiutuminen

Edellä on käsitelty yleisimpiä kämmekkälajien huijaus- ja palkitsemisperustaisia pölytysstrategioita. Kämmekköiden suurelle lajikirjolle ja pölytysstrategioiden monipuolisuudelle on pitkään etsitty selittäviä teorioita, ja vasta uusimpien perimän tutkimuksen menetelmin on löydetty todisteita tukemaan erilaisia teorioita lajiutumisen syistä. Givnish ym. (2015) ovat tehneet kattavan analyysin kämmekkälajien alaheimojen plastidien genomeista, selvittäen kämmekköiden fylogeniaa ja lajiutumiseen vaikuttaneita tekijöitä. Merkittäviä tekijöitä löytyy useita, esimerkiksi epifytismi, siitepölyn myhkymäinen muoto, CAM-yhteyttäminen ja trooppinen levinneisyys. Kuitenkin suurin selittäjä kämmekkälajien runsaalle määrälle on huijaus pölytysstrategiana. Givnish ym. (2015) arvion mukaan se on lisännyt kämmekköiden lajimäärää noin 50 prosentilla. Huijauspölytys ei ole sinänsä kiihdyttänyt radiaatioita, vaan sen kehittyminen on mahdollistanut useiden uusien samankaltaisten lajien synnyn (Givnish ym. 2015).

Lajiutumisen ehtoja ovat muuntelu ja sitä seuraavat luonnonvalinta ja geneettinen ajautuminen (Tremblay ym. 2005). Yleisesti pätee, että luonnonvalinta suosii niitä yksilöitä, joilla on paras kelpoisuus olemassa olevassa ympäristössä. Tremblay ym. mukaan kämmeköillä kelpoisuutta voidaan yleensä mitata hedelmöittyneiden siementen määrällä, tai joissain tapauksissa siirtyneiden siitepölymyhkyjen määrällä. Kelpoisuuteen vaikuttavat kasvin geneettiset ja ympäristölliset tekijät. Geneettinen ajautuminen puolestaan tarkoittaa sattuman vaikutusta lajiutumiseen. Kämmeköillä esimerkiksi pienet populaatiokoot ja pieni tiheys saattavat sattuman kautta johtaa geneettisen ajautumisen kautta lajiutumiseen. Myös pölyttäjän käyttäytyminen saattaa saada aikaan lajiutumista, sillä pölyttäjien mieltymykset ohjaavat osaltaan kukkien muuntelua (Tremblay ym. 2005).

Pölytysmekanismien kannalta olennainen kysymys lajiutumisen tarkastelussa on se, että miksi kämmekköiden heimossa huijauspölytys on niin yleistä, kun muissa kasviryhmissä se on lähes tuntematon strategia. Vastaus on ristiriitainen, sillä joidenkin teorioiden mukaan huijauspölytyksellä on selvä kelpoisuusetu palkintopölytykseen nähden, ja toisten taas palkintopölytyksellä on parempi kelpoisuus kuin huijauspölytyksellä (Tremblay ym. 2005; Jersáková ym. 2006). Seuraavaksi tarkastellaan palkinto – ja huijauspölytyksen etuja ja haittoja, sekä pölyttäjän valinnan vaikutusta kämmekköiden evoluutioon.

5.1 Huijaus vai palkinto – edut ja haitat kämmekälle

On useita arvioita siitä, millainen ensimmäinen kämmekkälaji on ollut ja millaiset pölytysmekanismit se on omannut. Kämmekkäheimon geneettisten analyysien perusteella on havaittu, että *Apostasioideae* – alaheimo on kaikista alkukantaisin (Givinish ym. 2015). Kyseisen heimon lajit ovat palkintopölytteisiä mutta medettömiä, käyttäen palkintona siitepölyä (Garay, 1960, Jersáková ym. 2006 mukaan). Tästä on päätelty, että ensimmäiset orkideat ovat olleet palkintopölytteisiä, jolloin huijauspölytys on syntynyt luonnonvalinnan tai geneettisen ajautumisen seurauksena palkintopölytteisistä kämmeköistä. Tässä kappaleessa tarkastellaan huijaus- ja palkintopölytysstrategioiden etuja ja haittoja kelpoisuuden kannalta.

Palkintopölytteisyys on huomattavan suosittu pölytysstrategia, sillä noin 90% kukkivista kasveista on palkintopölytteisiä (Willmer, 2011). Vaikka kämmeköissä huomattavan suuri osa lajeista on huijauspölytteisiä, palkintopölytteisyys on silti noin kahden kolmasosan kämmekkälajien pölytysstrategia (Tremblay ym. 2005).

Palkintopölytteisyyden selvin kelpoisuusetu on pölytyksen varmistaminen palkinnon tarjoamisella. Pölytys nähdään yleisesti pölyttäjän ja kasvin mutualistisena suhteena, eli siitä hyötyvät molemmat (Willmer, 2011). Palkintopölytteisillä kämmeköillä on yleisesti suurempi siementuotto ja enemmän pölyttäjän vierailuja kukassa (Tremblay ym. 2005). Palkintopölytteisyys on kasville etu etenkin silloin, kun tiheys on pieni eli populaation yksilöiden välinen etäisyys on suuri (Jersáková ym. 2006). Tällöin kukassa vierailijoita on enemmän, siitepölyn siirtymisiä tapahtuu enemmän ja kukka tulee todennäköisimmin pölytetyksi. Jersáková ym. (2006) mukaan suurempi pölytystodennäköisyys korvaa kasville palkinnon aiheuttamat haitat, joina pidetään itsepölytyksen lisääntymistä, resurssien kulumista palkinnon tuottamiseen ja siitepölyn kulkeutumisen vähentymistä.

Vaikka palkintopölytysstrategialla on vahva etunsa, myös huijauspölytysstrategialla on kelpoisuutta edistäviä ominaisuuksia. Tremblay ym. (2005) ja Jersáková ym. (2006) ovat esittäneet useita hypoteeseja, jotka selittävät, miksi huijauspölytys on kämmeköillä yleistä. Kaksi yleisintä hypoteesia huijauspölytyksen suosion selittäjiksi ovat resurssien säästämishypoteesi ja itsepölytyksen välttämishypoteesi, joita käsitellään seuraavaksi.

5.1.1 Resurssien säästämishypoteesi

Kukinnan aikana suurin osa kasvin yhteyttämällä tuotetusta energiasta voi kulua palkinnon tuottamiseen (Jersáková ym. 2006). Jos kämmekkä panostaa palkinnon tarjoamiseen, muuhun kasvuun ja kehitykseen käytettävät resurssit jäävät pienemmiksi. Resurssien säästämishypoteesin mukaan huijauspölytys on edullisempi vaihtoehto kasville, sillä silloin palkinnon tuottamiseen käytettävät resurssit voidaan käyttää muuhun, kuten esimerkiksi kukinnan koon tai yksittäisen kukan koon kasvattamiseen. Usein kämmekkäpopulaatioissa tiheys on pieni, eli yksilöiden välimatka voi olla suuri. Tässä tapauksessa palkinnon tarjoaminenkaan ei houkuttele pölyttäjiä riittävän tehokkaasti, vaan resursseja kannattaa käyttää esimerkiksi kukan koon suurentamiseen, mikä houkuttelee pölyttäjiä pitkän matkan päästä (Jersáková ym. 2006).

Kämmeköiden lisääntymisen on havaittu olevan hyvin riippuvaista siitepölyn määrästä (Tremblay ym. 2005). Resurssien säästämishypoteesia on kritisoitu, sillä siitepölyn on nähty olevan tärkeämpi tekijä kämmeköiden lisääntymiseen kuin resurssien määrän. Tämän näkökulman mukaan meden tai muun palkinnon tuottamisesta aiheutunut energian kuluminen on pieni tekijä lisääntymisessä verrattuna rajalliseen siitepölyn määrään (Johnson ym. 2004). Jotkut tutkimukset ovat myös esittäneet, että huijauspölytys olisi sopeuma siitepölyn myhkymäiseen muotoon, sillä myhkymäinen siitepöly saadaan siirrettyä yhdellä kerralla. Tällöin olisi turhaa tarjota palkintoa, jotta pölyttäjät vierailisivat useamman kerran kasvin kukissa. Tälle teorialle ei kuitenkaan ole löytynyt empiirisiä todisteita (Johnson ym. 2004, Smithson & Gigord, 2001).

5.1.2. Itsepölytyksen välttämishypoteesi

Itsepölytyksen välttämishypoteesin mukaan huijauspölytteiset kämmekät kärsivät vähemmän itsepölytyksestä (Tremblay ym. 2005). Itsepölytys tarkoittaa sitä, että kasvinkukat pölyttyvät sen omalla siitepölyllä, joko pölyttäjän välityksellä tai ilman. Tässä tapauksessa itsepölytyksellä tarkoitetaan nimenomaan pölyttäjän välityksellä tapahtuvaa pölytystä saman kasvin eri kukkien välillä, eli geitonogamiaa. Tämä voi olla ongelma, jos kasvin kukinnossa on paljon kukkia tai jos pölyttäjä vierailee kaikissa saman kasvin kukissa palkintoa etsien. Palkitsevilla kasveilla pölyttäjät vierailevat samassa kasvissa useammin, ja pölyttäjät viettävät kukalla myös enemmän aikaa kuin palkitsevillä kasveilla (Jersáková ym. 2006). Jersáková ym. 2006 mukaan itsepölytys lisää sukusiitosheikkoutta, mikä vähentää geneettistä monimuotoisuutta lisäämällä kelpoisuutta alentavien

ominaisuuksien sekä haitallisten mutaatioiden määrää populaatiossa, sekä sen seurauksena myös hedelmöittyneiden munasolujen määrä laskee. Kämmeköiden siementen määrän ja laadun on havaittu heikkenevän merkittävästi itsepölytyksen seurauksena (Tremblay ym. 2005).

Huijauspölytyksessä itsepölytyksen riski pienenee, sillä pölyttäjä harvemmin vierailee samassa palkinnottomassa kukassa useampaa kertaa. Kyseistä ilmiötä on myös testattu empiirisesti lisäämällä mettä huijauspölytteiseen kämmekkään, ja on havaittu, että se nostaa merkittävästi itsepölytyksen määrää (Johnson ym. 2004). Kaikissa tutkimuksissa meden lisäämisellä medettömään kämmekkään ei kuitenkaan ole havaittu itsepölytyksen määrän lisääntymistä (Gozzolino & Widmer, 2005).

5.2 Pölyttäjän vaikutus

Pölyttäjällä on myös vaikutusta kämmeköiden lajiutumiseen. Pölyttäjän valinta on osa luonnonvalintaa, joka suuntautuu pölyttäjän suosimiin ominaisuuksiin kukassa. Tällä voi olla suuri merkitys kämmekän evoluutioon, sillä se vaikuttaa kasvin lisääntymismenestykseen ja geenien siirtymiseen (Tremblay ym. 2005). Pölyttäjän toimivat perimän siirtäjinä populaatioiden sisällä ja niiden välillä. On havaittu, että pölyttäjän vaikutus on yleensä sitä suurempi, mitä erikoistuneempi suhde kasvin ja pölyttäjän välillä on (Shiestl 2005). Etenkin huijauspölytteisillä kämmeköillä pölyttäjän ja kämmekän välinen suhde on usein hyvinkin pitkälle erikoistunut (Shiestl 2005).

Pölyttäjän vierailu kukassa riippuu sisäsyntyisistä mieltymyksistä ja oppimisesta. Sisäsyntyiset mieltymykset kohdistuvat erilaisiin väreihin ja tuoksuihin, esimerkiksi seksuaalisesti huijaavat kämmekät käyttävät hyväkseen koiraspölyttäjien sisäsyntyisiä mieltymyksiä tietynlaisiin naaraisiin (Shiestl 2005). Vaikka osa mieltymyksistä on sisäsyntyisiä, pölyttäjät voivat myös oppia suosimaan tai välttämään tietynlaisia kämmeköitä (Shiestl & Schluter 2009). Pölyttäjien mieltymykset erilaisiin kukkiin saattavat vaihdella pölyttäjäpopulaatioittain tai jopa yksilöiden välillä. Pölyttäjän suosio voi johtaa tietynlaisen kukinnon välttämiseen ja toisen suosimiseen, esimerkiksi värin perusteella (Shiestl 2005). Pölyttäjän voivat myös oppia välttämään palkitsevia kasveja matkivia huijaavia kämmeköitä (Shiestl 2005).

Pölyttäjät voivat vaikuttaa kukkakasvien evoluutioon monella tavalla (Willmer 2011). Ne voivat luoda lisääntymisisolaatiota lajin sisällä, jolloin suosittujen yksilöiden perimä yleistyy populaatiossa ja suuntaa kasvin evoluutiota. Ne myös ylläpitävät lajin

yksilöiden välistä geenivirtaa, ja saattavat aiheuttaa geneettistä ajautumista. Kasvien kilpailu pölyttäjistä saattaa myös suunnata lajin kehitystä jotakin pölyttäjälajia suosivaksi, jolloin laji voi valloittaa uuden ekolokeron. Pölyttäjän valinnan seurauksena kukassa voi yleistyä myös piirteitä, jotka eivät varsinaisesti ole valinnan kohteena, mutta ovat geneettisesti yhteenliittyneinä kasvin perimässä (Willmer 2011). On vaikea todistaa, kuinka suuri vaikuttava tekijä pölyttäjät ovat kasvien evoluutiossa, mutta kiistattomasti tiedetään, että ne ovat osa kukkakasvien evoluutiota suuntaavia voimia (Willmer 2011)

Pölyttäjän valinnan vaikutusta ja pölyttäjän ja kämmekän välistä mahdollista koevoluutiota on tutkittu paljon. Pölyttäjän vaikutusta voi olla vaikea todistaa luonnon olosuhteissa ja lyhyessä ajassa, ja siksi tulokset voivat olla ristiriitaisia (Willmer 2011). Shiestl (2005) mukaan on voitu osoittaa, että esimerkiksi ravinnonetsinnässä huijaavilla kämmeköillä on havaittu kukan tai kukinnan suuruuden vaikuttavan positiivisesti siitepölyn siirtymisen määrään ja hedelmien määrään. Ramirez ym. (2011) puolestaan etsivät todisteita Euglossini – mehiläisten ja trooppisilla alueilla elävien kämmeköiden koevoluutiosta, mutta tutkimustulokset eivät tukeneet hypoteesia. Pölyttäjän valinnan todistamista vaikeuttaa myös pölyttäjien ja kasvien moninaisuus: valinta voi ilmetä hyvin erilaisina ominaisuuksina tai ilmiöinä ekosysteemeissä.

5.3 Johtopäätökset

Kuten kappaleen alussa todettiin, huijauspölytys on merkittävin syy kämmekkäkasvien laajaan radiaatioon, vaikka palkintopölytteisyys onkin yleisin strategia kukkakasvien keskuudessa. Huijauspölytyksellä on useita kämmeköille sopivia etuja, kuten sukusiitosheikkouden välttäminen ja resurssien koordinoiminen muihin kukan ominaisuuksiin (Tremblay ym. 2005; Jersáková ym. 2006). Vaikka luonnonvalinnan vaikutus kämmeköiden lajiutumiseen näyttää ilmeiseltä, sitä on hyvin harvoin havaittu luonnossa (Tremblay ym.2005). Kämmeköiden siitepölyn rajallisen määrän takia valinnan pitäisi kohdistua pölyttäjien vierailujen määrän lisääntymiseen (Tremblay ym.2005).

Jersáková ym. (2006) mukaan todennäköisin syy olisi pölyttäjien määrän vaikutus. Etenkin silloin, kuin pölyttäjien määrä on vähäinen, meden tuotantoa lisäävien mutaatioiden tulisi yleistyä populaatioissa (Jersáková ym. 2006). Pölyttäjiä ollessa runsaasti huijauspölytteisillä kämmeköillä siementuotanto on suurempi ja siitepölyä siirtyy enemmän huijaavilla kämmeköillä. Kun pölyttäjien määrä laskee tietyn rajan alapuolelle, valinnan tulisi suosia palkintopölytteisiä kämmeköitä.

Populaatioiden pienen tiheyden ja pölyttäjän valinnan seurauksena geneettisellä ajautumisella on todennäköisesti paljon vaikutusta kämmeköiden lajiutumiseen (Tremblay ym.2005). Tremblayn ym. (2005) mukaan geneettinen ajautuminen on pääasiallinen syy kämmeköiden suureen diversiteettiin ja huijauspölytyksen suosioon. Geneettinen ajautuminen on seurausta matalasta lisääntymismenestyksestä.

Voidaan kuitenkin osoittaa että huijauspölytyksen omaavia lajeja on kehittynyt palkintopölytteisistä lajeista, mutta myös palkintopölytteisiä lajeja on kehittynyt huijauspölytteisistä lajeista (Tremblay ym. 2005). Geneettisen ajautumisen lisäksi pölytysstrategioiden menestykseen ovat vaikuttaneet monet tekijät, ja huijaus- ja palkintopölytteisyyteen kohdistuvat valintapaineet vaihtelevat hyvin suuresti lajien elinympäristöjen mukaan.

6. Yhteenveto

Orchidaceae-heimon pölytysbiologia on hyvin monipuolinen ja pitkälle erikoistunut, ja pölytyksen erilaistumista voidaan pitää tärkeänä tekijänä heimon lajiutumisen. Tässä tutkielmassa käsiteltiin huijaus- sekä palkintopölytysstrategiaa sekä niiden erilaisia ilmenemismuotoja. Kämmeköiden kukkien ominaisuuksista pölyttäjän kannalta tärkeimmiksi nousivat väri, muoto ja tuoksu, joiden tärkeysjärjestys vaihtelee pölyttäjistä ja pölytysstrategiasta riippuen.

Pölytyksen erilaistuneisuuden vaikutusta lajiutumiseen käsiteltiin sekä huijauspölytyksen että palkintopölytyksen kelpoisuusetujen näkökulmasta. Kummallakin strategialla on omat hyvät ja huonot puolensa, joiden kelpoisuusetu luonnonvalinnassa on riippuvaista lajien elinympäristöstä, pölyttäjien määrästä ja geneettisestä ajautumisesta. Lajiutumismekanismit ovat monimutkaisia, joten yksittäisellä hypoteesillä tuskin pystytään selittämään koko heimon lajirunsauden syitä. Kelpoisuustekijät ovat vaikuttaneet eri elinympäristöissä erilailla, joten todennäköisesti kaikki hypoteesit voidaan todistaa päteviksi joissakin tilanteissa. Kämmekkätutkimusten tulokset ovat usein ristiriitaisia, mikä johtunee lajien ja erikoistumisstrategioiden suuresta määrästä ja heimon laajasta levinneisyysalueesta.

Vaikka on pystytty todistamaan, että huijauspölytys on suurin lajiutumiseen vaikuttanut tekijä, kämmeköiden evoluution ja ekologian tutkimus tulee jatkumaan. Lajimäärältään suuri heimo takaa, että tulevaisuudessakin näistä ihmeellisistä kukkakasveista riittää mielenkiintoisia ilmiöitä tutkittavaksi.

Lähdeluettelo

- Arditti, J. (1992): *Fundamentals of Orchid Biology*. John Wiley & Sons, New York.
- Ayasse, M., Schiestl, F. P., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B., 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.
- Chittka, L. (1992): The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a general representation of colour opponency. - *Journal of Comparative Physiology A (Sensory, Neural, and Behavioral Physiology)* 170:533–543.
- Cozzolino, S. & Widmer, A. (2005): Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception?-*Trends in Ecology & Evolution* 20(9): 487-494.
- Dafni, A. (1984): Mimicry and deception in pollination. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 259-278.
- Davies, K. L. & Turner, M. P. (2004): Pseudopollen in *Dendrobium unicum* Seidenf. (Orchidaceae): Reward or Deception? - *Annals of Botany* 94(1): 129-132.
- Davies, K. L., Stpiczyńska, M. & Kamińska, M. (2013): Dual deceit in pseudopollen-producing *Maxillaria* s.s. (Orchidaceae: Maxillariinae). - *Botanical Journal of the Linnean Society* 173(4): 744-763.
- Dodson, C. H., Dressler, R. L., Hills, H. G., Adams, R. M. & Williams, N. H. (1969): Biologically Active Compounds in Orchid Fragrances. – *Science* 164: 1243-1249.
- Dressler, R. L (1968): Pollination by Euglossine Bees. – *Evolution* 22: 202-210.
- Eltz, T., Whitten, W., Roubik, D. & Linsenmair, K. (1999): Fragrance Collection, Storage, and Accumulation by Individual Male Orchid Bees. – *Journal of Chemical Ecology* 25(1): 157-176.
- Eltz, T., Roubik, D. & Lunau, K. (2005): Experience-dependent choices ensure species-specific fragrance accumulation in male orchid bees. - *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59(3): 460.
- Freudenstein, J. V. & Rasmussen, F. N. (1997): Sectile pollinia and relationships in the Orchidaceae. – *Plant Systematics and Evolution* 205: 125-146
- Galizia, C. G., Kunze, J., Gumbert, A., Borg-Karlson, A., Sachse, S., Markl, C. & Menzel R. (2005): Relationship of visual and olfactory signal parameters in a food-deceptive flower mimicry system. - *Behavioral Ecology*. 16(1): 159-168.
- Garay, L. A. (1960): On the origin of the Orchidaceae. - *Botanical Museum Leaflets, Harvard University, Cambridge* 19: 57–96.

- Gozzolino, S. & Widmer, A. (2005): Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? – *Trends in Ecology and Evolution* 20 (9): 487-494.
- Heuschen, B., Gumbert, A. & Lunau, K. (2005): A generalised mimicry system involving angiosperm flower colour, pollen and bumblebees' innate colour preferences. - *Plant Systematics and Evolution* 252(3-4): 121-137.
- Janzen, D. H. (1971): Euglossine Bees as Long-Distance Pollinators of Tropical Plants. – *Science* 171(3967): 203-205.
- Jersáková, J., Johnson, S. D. & Kindlmann, P. (2006): Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. - *Biological Reviews* 81(2): 219-235.
- 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*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271(1541): 803-809.
- Kelly, M. M., Toft, R. J. & Gaskett, A. C. (2013): Pollination and insect visitors to the putatively brood-site deceptive endemic spurred helmet orchid, *Corybas cheesemanii*. - *New Zealand Journal of Botany* 51(3): 155-167.
- Ma, X., Shi, J., Bänziger, H., Sun, Y., Guo, Y., Liu, Z., Johnson, S. D., Luo, Y. & Campbell, D. (2016): The functional significance of complex floral colour pattern in a food-deceptive orchid. - *Functional Ecology* 30(5): 721-732.
- Manning, A. (1956): The effect of honey guides. – *Behaviour* 9: 114–139.
- Neubig, K. M., Carlsward, B. S., Whitten, W. M. & Williams, N. H. (2015): Nectary structure and nectar in *Sobralia* and *Elleanthus* (Sobralieae: Orchidaceae). – *Lankesteriana* 15(2): 113-127.
- Nunes, C. E. P., Amorim, F. W., Mayer, J. L. S., Sazima M. & Dafni A. (2016): Pollination ecology of two species of *Elleanthus* (Orchidaceae): novel mechanisms and underlying adaptations to hummingbird pollination. - *Plant Biology* 18(1): 15-25.
- Peter, C. I. & Johnson, S. D. (2008): Mimics and Magnets: The Importance of Color and Ecological Facilitation in Floral Deception. - *Ecology* 89(6): 1583-1595.
- Policha, T., Davis, A., Barnadas, M., Dentinger, B. T. M., Raguso, R. A. & Roy, B. A. (2016): Disentangling visual and olfactory signals in mushroom-mimicking *Dracula* orchids using realistic three-dimensional printed flowers. - *New Phytologist* 210(3): 1058-1071.
- Policha, T. (2014): Pollination biology of the mushroom-mimicking orchid genus *Dracula*. - PhD-tutkielma. University of Oregon, Eugene, OR, USA.
- Ramírez, S. R., Eltz, T., Fujiwara, M. K., Gerlach, G., Goldman-Huertas, B., Tsutsui, N. D., & Pierce, N. E. (2011): Asynchronous Diversification in a Specialized Plant-Pollinator Mutualism. - *Science* 333(6050): 1742-1746.

- Reis, M., de Faria, A., dos Santos, I., Amaral, M. & Marsaioli, A. (2007): Byrsonic Acid—the Clue to Floral Mimicry Involving Oil-Producing Flowers and Oil-Collecting Bees. - *Journal of Chemical Ecology* 33(7): 1421-1429.
- Renner, S.S. (2006): Rewardless flowers in the Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. - Teoksessa: Waser, N. M., Ollerton, J. (Toim.), *Plant–Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*. University of Chicago Press, Chicago. sivut: 123–144.
- 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.
- Schiestl, F. P. (2004): Floral evolution and pollinator mate choice in a sexually deceptive orchid. - *Journal of Evolutionary Biology* 17(1): 67-75.
- Schiestl, F. P. (2005): On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. – *Naturwissenschaften* 92: 255-264.
- Schiestl, F. P. & Schlüter, P. M. (2009): Floral Isolation, Specialized Pollination, and Pollinator Behavior in Orchids. – *Annual Review of Entomology* 54: 425-446.
- Shi, J., Cheng, J., Luo, D., Shangguan, F-Z., Luo, Y-B. (2007). Pollination syndromes predict brood-site deceptive pollination by female hoverflies in *Paphiopedilum dianthum* (Orchidaceae). - *Acta Phytotaxonomica Sinica* 45: 551-560.
- Shi, J., Luo, Y., Bernhardt, P., Ran, J., Liu, Z. & Zhou, Q. (2009): Pollination by deceit in *Paphiopedilum barbiggerum* (Orchidaceae): a staminode exploits the innate colour preferences of hoverflies (Syrphidae). - *Plant biology* 11(1): 17.
- Smithson, A. & Gigord, L. D. B. (2001): Are there fitness advantages in being a rewardless orchid? Reward supplementation experiments with *Barlia robertiana*. – *Proceeding of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268(1475): 1435-1441.
- Stpiczyńska, M., Davies, K. L. & Gregg, A. (2007): Elaiophore diversity in three contrasting members of Oncidiinae (Orchidaceae). - *Botanical Journal of the Linnean Society* 155(1): 135-148.
- Stpiczyńska, M. & Davies, K. L. (2008): Elaiophore Structure and Oil Secretion in Flowers of *Oncidium trulliferum* Lindl, and *Ornithophora radicans* (Rchb.f.) Garay & Pabst (Oncidiinae: Orchidaceae). - *Annals of Botany* 101(3): 375-384.
- Thomson, J. D. (1978): Effects of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. - *American Midland Naturalist* 100: 431–440.
- 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* 84(1): 1-54.
- Urru, I., Stensmyr, M. C. & Hansson, B. S. (2011): Pollination by brood-site deception. – *Phytochemistry* 72(13): 1655-1666.

van der Pijl, L. & Dodson, C. H. (1966): Orchid flowers: their pollination and evolution.
University of Miami Press, Florida.

Willmer, P. (2011): Pollination and Floral Ecology. Princeton University Press, Princeton.