

BIOLOGIA ZAPYLANIA BALDASZKOWATYCH (*APIACEAE*) – STARE MITY I NOWE PERSPEKTYWY

Pollination biology of *Apiaceae* – old myths and new perspectives

Marcin ZYCH

Summary. Since the beginning of the systematic surveys of plants pollination systems the family *Apiaceae* was regarded promiscuous in terms of pollination biology. However for the last several decades new research based on more detailed study of pollinators' importance and flower biology revealed that umbellifers are much more specialised than previously suggested and their pollination systems may contain various sophisticated mechanisms overlooked by earlier workers. The present paper outlines the available data on pollination biology of *Apiaceae* and indicates directions for further research.

Key words: *Apiaceae*, pollination, specialization.

dr Marcin Zych, Ogród Botaniczny Uniwersytetu Warszawskiego, Al. Ujazdowskie 4, 00-478 Warszawa, e-mail: mzych@biol.uw.edu.pl

WSTĘP

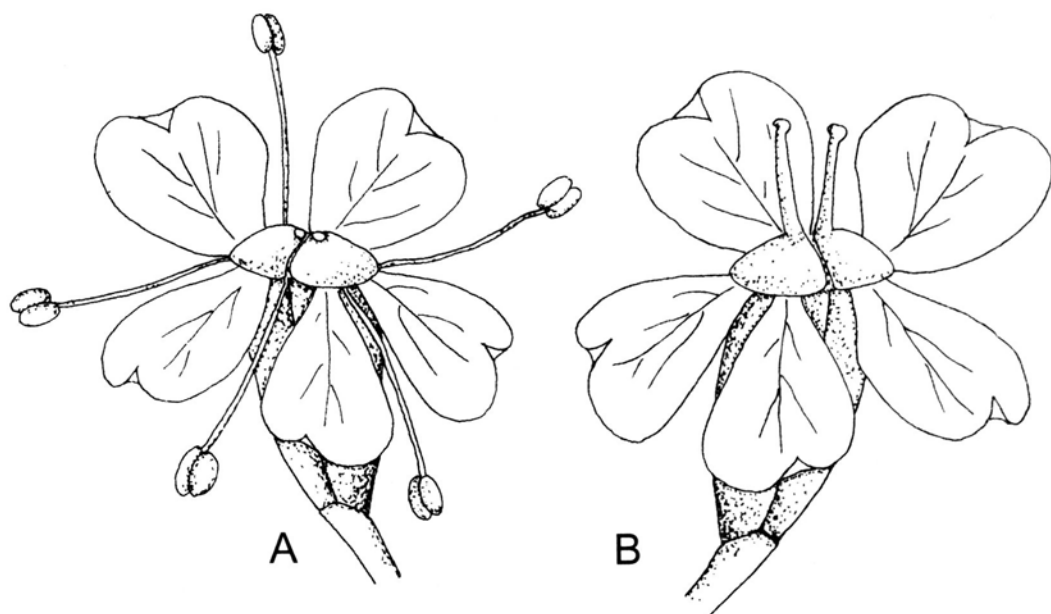
Wśród okrytozalążkowych istnieje niewiele grup, które mogą być rozróżnione na pierwszy rzut oka nawet przez osoby nie zajmujące się botaniką. Rzadko kiedy też badania odnoszące się do konkretnego gatunku czy nawet rodzaju dają dobrą pozycję do wnioskowania o ogólniejszych tendencjach ekologicznych czy ewolucyjnych, działających na wyższych poziomach systematycznych. Jednym z nielicznych przykładów rodzin spełniających, jak się powszechnie uważa, oba te warunki są baldaszkowate (*Apiaceae* = *Umbelliferae*).

Baldaszkowate, szczególnie gatunki należące do podrodziny Apioideae, są łatwą do rozpoznania grupą roślin, charakteryzującą się m.in. detą łodygą, złożonymi liśćmi o pochwiastych nasadach, niewielkimi, zwykle białymi, samozgodnymi (ang. self-compatible) kwiatami zebranymi w złożone baldachy o niekiedy znacznych rozmiarach, suchymi, dwunasiennymi owocami typu rozłupni i wysoką zawartością

olejków eterycznych. Cechy te oraz użyteczność wielu gatunków jako roślin leczniczych, przyprawowych, uprawnych spowodowały, iż baldaszkowate już od wielu stuleci traktowane są jako naturalna grupa systematyczna [9, 14].

Większość gatunków *Apiaceae* to rośliny zielne, do rodziny tej zalicza się także nieliczne formy krzewiaste i drzewiaste. Wśród baldaszkowatych znajdziemy gatunki roczne (np. kminek *Carum carvi* L.), dwuletnie (np. marchew zwyczajna *Daucus carota* L.) oraz wieloletnie (np. lubczyk ogrodowy *Levisticum officinale* L., barszcz zwyczajny *Heracleum sphondylium* L.), jedno- i dwupienne.

Charakterystyczną cechą baldaszkowatych jest andromonoecja, czyli wytwarzanie przez poszczególne osobniki dwóch rodzajów kwiatów: męskich oraz obupłciowych. Kwiaty obupłciowe posiadają prawidłowo rozwinięty słupki i pręciki, zaś męskie charakteryzują się zdegenerowanym słupkiem, który nie wytwarza owoców. W zależności od gatunku, wytwarzanie obu rodzajów kwiatów odbywa się w róż-



Ryc. 1. Baldaszkowate (*Apiaceae*) to najczęściej rośliny protoandryczne: (A) kwiat w fazie męskiej z nierozwiniętymi szyjkami słupków. (B) kwiat w fazie żeńskiej po opadnięciu pręcików z wydłużonymi szyjkami słupka (rys. A. Wojewódzka).

Fig. 1. Umbellifers (*Apiaceae*) are often protoandrous: (A) flower in the male phase before styles elongation, (B) flower in the female phase after stamens loss with elongated styles (drawing by A. Wojewódzka).

nych sekwencjach czasowych i przestrzennych. Choć andromonoecja nie jest częstą cechą okrytonasiennych [4], jest praktycznie regułą wśród *Apiaceae* [26, 40]. Większość z nich charakteryzuje się także dichogamią, czyli czasowym rozdzieleniem płci w kwiecie (niekiedy w polskiej literaturze używane jest określenie „dichomania”). Znacznie powszechniejsza jest wśród nich protoandria (przedprątność), choć spotyka się także gatunki protogyniczne (przedstłupne), w obu przypadkach o różnym stopniu czasowego rozdzielenia faz płciowych [2, 11]. Niektóre rodzaje, np. *Ptilimum* i amerykańscy przedstawiciele rodzaju *Chaerophyllum*, charakteryzują się bardzo słabo zaznaczoną przedprątnością [2], u innych natomiast, np. *Ammi*, *Angelica*, *Cicuta*, *Heracleum*, *Pastinaca* czy *Sium*, fazy płciowe są kompletnie rozdzielone lub nakładają się w niewielkim stopniu [11]. Dla gatunków, których fazy płciowe oddzielone są całkowicie, ukuto nawet termin „czasowej dwupienności” [11], zaś zjawisko sekwencyjnego powtarzania się

kolejnych faz płciowych określono mianem „wielocyklicznej protoandrii (protogynii)” [39, 40].

BALDASZKOWATE – PRZYKŁAD PRYMITYWNYCH STRATEGII ZAPYLANIA?

Do niedawna baldaszkowate (*Apiaceae*) uważane były za rodzinę prymitywną (*sensu* Grant [19]) pod względem systemów zapylania. Miała o tym świadczyć budowa morfologiczna kwiatów (Ryc. 1), w tym brak jakichkolwiek zabezpieczeń przed niepożądanymi wizytami owadów, oraz fakt, że gatunki z tej rodziny są atrakcyjne dla wielu grup zwierząt odwiedzających kwiaty [10, 12, 13, 23, 24, 26, 37]; dla przykładu – baldachy występującego w Polsce *Heracleum sphondylium* odwiedzane są, w zależności od stanowiska badań, przez kilkadziesiąt do kilkuset gatunków owadów należących do 5–9 rzędów [10, 15, 16, 18, 23, 37, 41, 50, 51] (Tabela 1). Owady takie uważane są zwykle za zapylaczy kwiatów baldaszkowatych [10, 15,

Tabela 1. Owady odwiedzające kwiaty *Heracleum sphondylium* L. (według różnych źródeł).Table 1. Insect visitors to flowers of *Heracleum sphondylium* L. (according to various sources).

	Niemcy Germany [23]	Niemcy pn. N Germany [23]	Polska pd. S Poland [23]	Polska pn.- wsch. NE Poland [50, 51]	Wlk. Brytania UK [41]	Wlk. Brytania UK, Norfolk [10]	Wlk. Brytania UK, S Scotland [18]
<i>Coleoptera</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dermaptera</i>					+	+	
<i>Diptera</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ephemeroptera</i>					+		+
<i>Heteroptera</i>	+			+	+	+	+
<i>Hymenoptera</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lepidoptera</i>	+			+	+	+	+
<i>Mecoptera</i>	+			+	+	+	+
<i>Neuroptera</i>				+	+		+
<i>Trichoptera</i>							
<i>Thysanoptera</i>					+		+

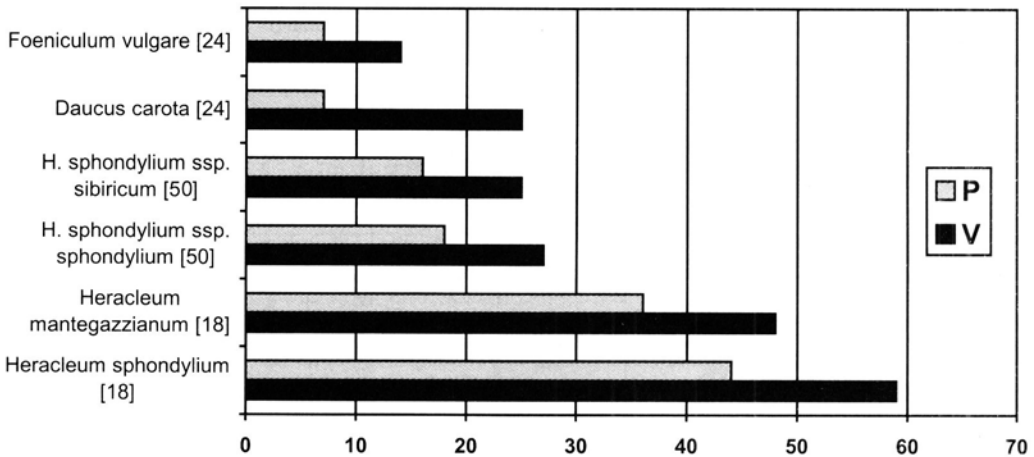
16, 23, 37, 41, 46], choć niektóre tylko faktycznie przenoszą pyłek tych roślin (Ryc. 2).

W dotychczasowych badaniach nad baldaszkowatymi niewielu badaczy, określając efektywność poszczególnych owadów stwierdzanych na kwiatkach różnych gatunków *Apiaceae*, brała pod uwagę dane o ładunkach przenoszonego przez nie pyłku [18] lub obserwacje ich zachowania na kwiatkach [40, 48]. Jak powszechnie wiadomo, wszystkie powyższe elementy mogą pośrednio świadczyć o efektywności owadów, lecz traktowane oddzielnie, są bardzo słabą miarą wagi poszczególnych zapylaczy. Zależy ona bowiem nie tylko od częstości wizyt, ale także od ilości pyłku przenoszonego w pojedynczej wizycie na znamię słupka, liczby odwiedzonych kwiatów, czasu spędzonego na kwiatkach oraz, w przypadku kwiatów rozdzielno płciowych bądź dichogamicznych, od preferencji w stosunku do jednej z płci. Aby więc badać wkład poszczególnych gatunków w zapylanie roślin, szczególnie takich jak baldaszkowate, należy stosować bardziej kompleksowe metody. Wydaje się, że dobre wyniki daje obliczanie wagi po-

szczególnych zapylaczy z jednoczesnym zastosowaniem wymienionych wyżej parametrów [21, 36, 47]. Z powodzeniem zastosowano ten sposób właśnie w przypadku baldaszkowatych [27, 29, 50, 51].

ZMIANA KONCEPCJI

Pierwsze prace kwestionujące twierdzenia o „prymitywizmie” systemów zapylania baldaszkowatych pojawiły się już dość dawno – w latach 70. ubiegłego wieku [2]. Jednak do chwili obecnej zaledwie kilku autorów pokusiło się o dokładną analizę gatunków z tej rodziny. W studiowanej grupie większość stanowią rośliny amerykańskie [2, 3] lub powszechnie uprawiane (np. *Daucus carota* subsp. *carota*, *Foeniculum vulgare* [24]; *Coriandrum sativum* [25]). Spośród badanych baldaszkowatych najobszerniejsze dane dotyczą rodzajów protogynicznych – *Zizia* i *Thaspium* [29, 30] – zaś prace dotyczące roślin protoandrycznych – *D. carota*, *F. vulgare* i *C. sativum* [24, 25] – opierają się na dość frag-



Ryc. 2. Liczba taksonów owadów obserwowanych (V) na kwiatkach wybranych gatunków baldaszkowatych (*Apiaceae*) w stosunku do liczby taksonów faktycznie przenoszących pyłek tych roślin (P). Przy nazwie rośliny zaznaczono źródło danych.

Fig. 2. Number of insect visitors (V) to flowers of various *Apiaceae* compared with the number of actual pollen-carrying taxa (P). The source of data is indicated by the plant name.

mentarycznych danych, a ich opracowanie statystyczne jest mało czytelne.

W przypadku dzikich europejskich baldaszkowatych, opublikowane dotychczas prace odnoszą się do zaledwie trzech gatunków – marchwi zwyczajnej (*Daucus carota*) [27] oraz barszczy: kaukaskiego (*H. mantegazzianum*) i zwyczajnego [18, 50, 51]. Praca dotycząca porównania systemów zapylania *H. sphondylium* i *H. mantegazzianum* [18] jest jednak zaledwie próbą określenia efektywności zapylaczy na podstawie liczby wizyt oraz szacunkowych ładunków pyłku poszczególnych owadów. Wszystkie wspomniane badania, z wyjątkiem prac Lindsey [29] oraz Lamborna i Ollertona [27], opierają się na obserwacjach ograniczonych do jednego sezonu. Jak wynika z prac tych autorów, w przypadku baldaszkowatych, podobnie jak wśród innych entomogamicznych okrytozalążkowych [20, 21, 34, 36, 47 oraz cytowana tam literatura], istnieją duże wahania w liczebności poszczególnych zapylaczy, a efektywność kluczowych grup może się zmieniać z sezonu na sezon.

ZAPYLACZE BALDASZKOWATYCH

Z dotychczasowych badań wynika, że najważniejszą grupę w zapylaniu kwiatów baldasz-

kowatych są muchówki (*Diptera*) – choć wniosek autorów badań przeczą niekiedy temu stwierdzeniu. Owady te stanowiły np. główną grupę zapylaczy *H. sphondylium* w badaniach Corbet [10], Grace'a i Nelsona [18] oraz Zycha [50, 51]. W pierwszym przypadku stanowiły ponad 72%, w drugim ponad 78%, a w trzecim 80% owadów odwiedzających kwiaty; przenosiły także znaczne ładunki pyłku. Jednak, poza Zychem [50, 51], autorzy pozostałych prac nie dokonali dokładnej analizy efektywności poszczególnych gatunków, poprzestając na obserwacjach zachowania owadów na kwiatkach [10] lub szacunkowym określeniu ładunków pyłku [18]. Także Proctor i współautorzy [37] uznają barszcz zwyczajny i inne baldaszkowate za gatunki typowo muchówkowe. Podobne wyniki przynoszą studia biologii zapylania innych gatunków z tej rodziny – na przykład *Carum carvi*, gdzie *Syrphidae*, *Muscidae*, *Calliphoridae* oraz błonkówki *Andrena minutula* i *Halictus maculatus* odpowiadają za 99% zapyleń [7]. W badaniach dotyczących *D. carota* i *Foeniculum vulgare* [24] autorzy podają, że najważniejszą grupą zapylaczy były błonkówki, choć badacze ci nie oznaczają poszczególnych gatunków oraz nie analizują dokładnie efektywności poszczególnych grup. Na podstawie danych, które pre-

zentują, wydaje się, że równie ważne dla badanych gatunków były muchówki, ponieważ przynosiły one co prawda mniejsze ładunki pyłku, lecz były częstsze na kwiatach niż błonkówki. Podobne zastrzeżenia mogą odnosić się do badań Koula i współautorów [25] dotyczących *Carum carvi*. Dodatkowe wątpliwości w odniesieniu do tych prac budzi fakt, że w większości opierają się one na dość wyrwykowych obserwacjach prowadzonych w przeciągu jednego sezonu. Wyjątek stanowi tu praca dotycząca *C. carvi* [25]. Choć w badaniach nad tym gatunkiem zauważono pewną różnicę efektywności różnych grup owadów, wynikającą z przeprowadzenia badań w kolejnych dwóch sezonach, może ona wynikać z faktu, że obserwacje przeprowadzono w różnych porach kolejnych lat (czerwiec 1984 i luty-marzec 1985). Na wynik mogły więc wpłynąć naturalne, wewnątrzsezonowe fluktuacje populacji owadów [34].

W zapylaniu innych baldaszkowatych duży udział mają błonkówki. Mają one prawdopodobnie spore znaczenie w zapylaniu kwiatów *H. mantegazzianum*. Choć według badań Grace'a i Nelsona [18] inne grupy owadów są liczniejsze, wszystkie błonkówki obserwowane na kwiatach tego gatunku przenoszą największe ładunki pyłku. Niepodważalny jest także udział *Hymenoptera* w zapylaniu amerykańskich protoandrycznych *Angelica* [3] oraz protogynicznych gatunków z rodzaju *Zizia* i *Thaspium* badanych przez Lindsey [29]. Ta ostatnia autorka analizowała w dwuletnim cyklu (w przypadku niektórych populacji nawet trzyletnim) zarówno częstość odwiedzin owadów, jak i ich zachowanie na kwiatostanach oraz ładunki pyłku. Podobnie jak w wielosezonowych obserwacjach na podgatunkach *H. sphondylium* [51], w przypadku gatunków *Zizia* i *Thaspium* duża część odwiedzin (45–64%) przypadała na gatunki rzadkie, których przedstawiciele odwiedzali kwiaty wyłącznie okazjonalnie. Istotnymi zapylaczami okazały się 1–4 gatunki (głównie błonkówki), odpowiedzialne za co najmniej 3/4 zapyleń. Dla opisywanych roślin udało się także zaobserwować pewne subtelne cechy morfologii kwiatów (np. tworzenie się „rurkowatych” kwiatów powstających dzięki zwijaniu się płatków korony), które

mogą świadczyć o silnej specjalizacji tych gatunków w stosunku do samotnej pszczoły *Andrena ziziae* [30].

Błonkówki są także dość istotnymi zapylaczami marchwi zwyczajnej (*D. carota*), choć większą efektywnością charakteryzowały się muchówki. Dla gatunku tego, podobnie jak dla innych badanych baldaszkowatych, wykazano jednak dużą zmienność w efektywności poszczególnych grup owadów w kolejnych dwóch sezonach. W jednym z sezonów najważniejszym gatunkiem zapylającym kwiaty marchwi zwyczajnej był chrząszcz zmięk żółty (*Rhagonycha fulva*, *Cantharidae*), który nie pojawił się w kolejnym roku, kiedy jego rolę przejęły muchy z rodziny bzygowatych (*Syrphidae*) [27].

NEKTAR I ZAPACHY KWIATOWE

W kontekście specjalizacji biologii zapylania baldaszkowatych warto wspomnieć o zapachach kwiatowych oraz dynamice produkcji nektaru, niektórzy autorzy postulują bowiem istnienie mechanizmów specyjalnych, u podstawy których stoją takie właśnie cechy biochemiczne. Obok storczykowatych [38], koncepcje takie dotyczą także baldaszkowatych [6, 44, 45].

Choć generalnie skład zapachów kwiatowych gatunków z rodziny *Apiaceae* zdominowany jest przez różne monoterpény i związki benzenowe, i bywa niekiedy bardzo podobny u blisko spokrewnionych gatunków (np. *H. sphondylium* i *Pastinaca sativa* [6]), to jednak obserwuje się także dość znaczne różnice w ich składzie w różnych populacjach tego samego gatunku (*Conopodium majus* [45]) lub gatunków należących do tego samego rodzaju (*Angelica* [44]). Może to świadczyć o postępującej specjalizacji w kierunku lokalnie znaczącej grupy zapylaczy.

Baldaszkowate charakteryzują się także ciekawą dynamiką produkcji nektaru: u wielu gatunków jest on produkowany w dwóch okresach w ciągu kwitnienia każdego kwiatu – w momencie pęknięcia pylników i w czasie, gdy znamiona słupka stają się receptywne. W ten sposób, biorąc pod uwagę sekwencyjne kwitnienie baldachów roślin z rodziny *Apiaceae*, na kwiatostanie

w przeciągu całego okresu kwitnienia znajdują się kwiaty wydzielające nektar. Z badań przeprowadzonych nad *Carum carvi*, *Coriandrum sativum* czy *Daucus carota* wynika jednak, że w fazie żeńskiej kwiaty wytwarzają znacznie więcej nektaru niż w fazie męskiej [25, 26, 28]. Ilość ta może stanowić nawet 70% całości produkowanego nektaru [28]. Zjawisko to tłumaczy się mechanizmem kompensującym zapylaczom brak pyłku w fazie żeńskiej [26].

SPECJALIZACJA, ALE NIE DO KOŃCA...

Wydaje się, że zarówno w przypadku baldaszkowatych, jak i innych rodzin uważanych wcześniej za „niewyspecjalizowane” pod względem zapylania, poszczególne gatunki charakteryzują się dość stałym zespołem zapylaczy, jednak może on się dość znacznie zmieniać w innych warunkach geograficznych i/lub siedliskowych. Ma to bardzo ważne implikacje dotyczące biologii tych gatunków oraz ich konkurencyjności. Po pierwsze oznacza, że wbrew wcześniejszym, cytowanym już poglądom, nie mogą być one uważane za „prymitywne” pod względem zapylania. Z uwagi na dość liczną grupę owadów odwiedzających jego kwiaty i korzystających z nagród kwiatowych (nektaru i pyłku), trudno jednak zaliczyć je także do grupy roślin „wyspecjalizowanych”. Gatunki te są więc dobrym przykładem strategii pośredniej. Od pewnego już czasu sugeruje się, że taka właśnie strategia jest najpowszechniejsza wśród roślin okrytozalążkowych [21, 47], zwłaszcza wśród gatunków krótkowiecznych, których reprodukcja zależy w całości od liczby wytwarzanych nasion [5].

Brak ścisłej specjalizacji wynikać może z dwóch powodów: z ewolucyjnych ograniczeń (ang. evolutionary constrains), które uniemożliwiają pojawianie się nowych, bardziej wyspecjalizowanych form kwiatowych [21, 34], co sugeruje się w przypadku baldaszkowatych [2], oraz z korzyści związanych z bardziej generalistyczną strategią. Choć, jak sugerują modele, roślina odnosi korzyści ze specjalizacji w stosunku do najczęstszych zapylaczy, to jeśli jednak populacje tych zwierząt podlegają znacznym

fluktuacjom w czasie (co jest częste w przypadku owadów [34]), specjalizacja jest znacznie mniej prawdopodobna [47]. Konkurencyjność tej strategii wynika więc zarówno z zapewnienia sukcesu reprodukcyjnego lokalnie, nawet w przypadku znacznych wahań liczebności głównych zapylaczy, ale także z możliwości kolonizacji nowych terenów, na których, w przypadku gatunków bardzo wyspecjalizowanych, lokalna fauna zapylaczy może być niewystarczająca do zapylania kwiatów. Opisywane gatunki baldaszkowatych są dobrym przykładem takiej strategii.

Choć badań dotyczących geograficznego zróżnicowania zapylaczy konkretnych gatunków roślin jest jeszcze niewiele, można przypuszczać, że większość taksonów o szerokich zasięgach geograficznych charakteryzuje się takimi właśnie oportunistycznymi strategiami. Jak dotąd istnienie podobnego zjawiska postulowano już na przykład dla niektórych gatunków *Asclepias* [20, 49].

PREFERENCJE OWADÓW

Aby uzupełnić ten obraz należy wspomnieć o jeszcze jednym aspekcie biologii zapylania, rzadko obecnym w badaniach nad innymi roślinami, a praktycznie nie badanym w przypadku baldaszkowatych: preferencjach owadów w stosunku do faz płciowych kwiatów. Preferencje takie dotyczą zwykle fazy męskiej [17]. W przypadku większości badanych pod tym względem gatunków roślin okrytozalążkowych, np. *Echium vulgare*, można to wytłumaczyć zwiększoną produkcją nektaru kwiatów w fazie męskiej [22].

Zjawisko preferencji owadów może być istotne z dwóch powodów: po pierwsze z ewolucyjnego punktu widzenia, w świetle analizy sukcesu reprodukcyjnego każdej z faz płciowych [17] – ten aspekt w przypadku *Apiaceae* wydaje się szczególnie ważny w świetle licznych doniesień mówiących o „nadprodukcji” kwiatów męskich [2, 26, 30, 31, 32, 33, 42] oraz informacjach o tym, że zawiązywanie nasion przez gatunki z tej rodziny nie jest zwykle limitowane dostępnością zapylaczy [3]. Oba te elementy są

zwykle łączone z występowaniem doboru płciowego [1, 43]. Po drugie, co ma także znaczenie użytkowe, informacje o preferencjach owadów w stosunku do faz płciowych kwiatów są ważne w kontekście właściwego określenia efektywnych zapylaczy danego gatunku rośliny. Jeśli bowiem rozważymy, że pewne gatunki pojawiają się na kwiatkach wyłącznie w fazie męskiej, ich wkład w zapylanie, mimo ich liczebnej przewagi w tej fazie, dużych ładunków pyłku etc., jest bardzo mały lub zerowy. W chwili obecnej trudno jednoznacznie ocenić jak kwestia preferencji zapylaczy w stosunku do faz płciowych wygląda w przypadku dichogamicznych baldaszkowatych. W dostępnych pracach, zarówno tych zawierających wyłącznie listy potencjalnych zapylaczy [10, 15, 16, 23, 37, 40, 41, 46], jak i dokładniejsze analizy efektywności poszczególnych gatunków [7, 18, 24, 25, 26, 27, 29], praktycznie brak jest informacji o fazie płciowej, w czasie której dokonywane były połowy bądź obserwacje potencjalnych zapylaczy. Informacja taka znajduje się jedynie w pracy Zycha [50], który prowadził obserwacje fazy męskiej kwiatów *H. sphondylium*. Fragmentaryczne obserwacje Webba [48] dotyczące zapylaczy drzewiastego gatunku *Myrrhidendron donnellsmithii* – trzmieli, pszczoł z rodziny *Colletidae* i trzech gatunków bzygowatych (*Syrphidae*) – przynoszą informację o tym, iż „wszystkie te owady były obserwowane zarówno w trakcie kontaktów z pękającymi pylnikami, jak i receptywnymi znamionami słupka.” Niestety, autor porzucił na powyższym stwierdzeniu i nie oparł go dokładniejszymi badaniami.

Jasne stwierdzenie o preferencji niektórych owadów w stosunku do poszczególnych faz płciowych baldaszkowatych można znaleźć wyłącznie w pracy Lindsey i Bella [30]. Z obserwacji tych autorów wynika, iż uważana za głównego zapylacza *Thaspium barbinode* i *Zizia trifoliata* pszczoła *Andrena ziziae* [29] wyraźnie preferuje kwiatostany w fazie męskiej obu gatunków. Podobne preferencje wykazują muchówki z rodziny *Syrphidae*. Inne obserwowane błonkówki (*Colletidae*, *Eumenidae*, *Sphecidae*) częściej odwiedzały kwiatostany w fazie żeńskiej [30]. Wspomniane wyniki oparto jednak tylko

na jednosezonowych, trzydziestosześciodziesięciu obserwacjach. Preferencje owadów obserwowane były także dla dwóch podgatunków europejskiego *H. sphondylium* [54].

W świetle tych doniesień można podejrzewać, że dane literaturowe nie są w pełni miarodajne i należałoby podobne badania przeprowadzić dla innych gatunków z tej rodziny. Szczególnie dotyczy to gatunków uprawnych, w przypadku których często zakłada się *a priori*, że główna część zapyleń jest dokonywana w warunkach rolnych przez pszczołę miodną [8]. Na potwierdzenie tego często przytacza się dane dotyczące analizy koszyczków pyłkowych tych zwierząt, a wiadomo, iż pyłek ten nie jest już dostępny do zapyleń [8, 35]. Ponadto z badań gatunków roślin należących do innych rodzin wynika, że *A. mellifera* często powoduje się preferencjami w stosunku do którejś z faz płciowych [17]. Oznacza to, że doniesienia o zapylaczach poszczególnych gatunków *Apiaceae* muszą być traktowane z pewną ostrożnością, a w celu rozstrzygnięcia powstających wątpliwości należałoby przeprowadzić odpowiednie obserwacje. Zjawisko preferencji owadów obrazuje także pewne ogólne spostrzeżenie o złożoności badanych systemów – mimo wieloletnich studiów ciągle znajdowane są czynniki, które nie były analizowane podczas badań, a które mogą znacząco wpływać na wyniki studiów i fałszować bądź zaciemniać wnioskowanie.

PODSUMOWANIE

Wszystkie powyższe stwierdzenia potwierdzają generalną tezę, że problem biologii zapylania baldaszkowatych jest zagadnieniem bardzo złożonym. Niewątpliwie roślin tych nie można określać jako „prymitywne”, jednak, zważywszy ich niewątpliwą oportunistyczność, trudno uznać argumenty niektórych autorów [2, 24, 25, 26], mówiące o dużej specjalizacji baldaszkowatych. Problemem w tej kwestii jest brak dostatecznej liczby studiów wieloletnich. Na podstawie przeprowadzonych już wielosezonowych badań nad różnymi gatunkami baldaszkowatych [27, 29, 51], można wnioskować, że większość

roślin z tej rodziny to gatunki o strategii pośredniej: odwiedzane przez dużą liczbę gatunków owadów, lecz zapylane przez niewielki, niekiedy kilkogatunkowy, zespół zapylaczy, których efektywność waha się w poszczególnych sezonach. Niewątpliwie jednak zagadnienie to wymaga dalszych szczegółowych badań, którymi należy objąć także inne gatunki *Apiaceae*. Pewne jest, że studia takie powinny polegać na wielosezonowych obserwacjach, ale również obejmować zmienność przestrzenną populacji danej rośliny – zarówno w sensie geograficznym, jak i siedliskowym.

PODZIĘKOWANIE. Dziękuję Anecie Wojewódzkiej za wykonanie rysunku kwiatów baldaszkowatych.

LITERATURA

- [1] ANDERSSON M., IWASA Y. 1996. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 53–58.
- [2] BELL C. R. 1971. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae or evidence for specialization in unspecialized flowers. W: V. H. HEYWOOD (red.), *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*, Academic Press, London, s. 93–107.
- [3] BELL C. R., LINDSEY A. H. 1978. The umbel as a reproductive unit in the Apiaceae. W: *Actes du 2eme Symposium International sur les Ombelliferes, Contributions pluridisciplinaires a la Systematique*, Perpignan, France, s. 739–747.
- [4] BERTIN R. I. 1982. The evolution and maintenance of andromonoecy. *Evol. Theory* **6**: 25–32.
- [5] BOND W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philos. T. Roy. Soc. B* **344**: 83–90.
- [6] BORG-KARLSON A.-K., VALTEROVA I., NILSSON L. A. 1994. Volatile compounds from flowers of six species in the family *Apiaceae*: bouquets for different pollinators? *Phytochemistry* **35**: 111–119.
- [7] BOUWMEESTER H. J., SMID H. G. 1995. Seed yield in caraway (*Carum carvi*). I. Role of pollination. *J. Agr. Sc.* **124**: 235–244.
- [8] BUCHMANN S. L., NABHAN G. P. 1996. *The forgotten pollinators*. Island Press, Washington.
- [9] CONSTANCE L. 1971. History of the classification of *Umbelliferae* (*Apiaceae*). W: V. H. HEYWOOD (red.), *The Biology and Chemistry of the Umbelliferae*, Academic Press, London, s. 93–107.
- [10] CORBET S. A. 1970. Insects on hogweed flowers: a suggestion for a student project. *J. Biol. Edu.* **4**: 133–143.
- [11] CRUDEN R. W., HERMANN-PARKER S. M. 1977. Temporal dioecism: an alternative to dioecism? *Evolution* **31**: 863–866.
- [12] DLUSSKY G. M., LAVROVA N. V. 1994. Vlianie konkurencji na opyliteley na siemienniu produktivnost' u kupria lesnovo (*Anthriscus silvestris*) i snyti (*Aegopodium podagraria*). *Zh. Obshch. Biol.* **55**: 548–555.
- [13] DLUSSKY G. M. 1998. Mekhanizmy konkurencji za opyliteley u kupyria (*Anthriscus sylvestris*) i snyti (*Aegopodium podagraria*) (*Apiaceae*). *Zh. Obshch. Biol.* **59**: 24–44.
- [14] DOWNIE S. R., KATZ-DOWNIE D. S., SPALIK K. 2000. A phylogeny of *Apiaceae* tribe *Scandiceae*: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. *Am. J. Bot.* **87**: 76–95.
- [15] DRABBLE E., DRABBLE H. 1917. The syrphid visitors to certain flowers. *New Phytol.* **16**: 105–109.
- [16] DRABBLE E., DRABBLE H. 1927. Some flowers and their dipteran visitors. *New Phytol.* **26**: 115–123.
- [17] GOULSON D. 1999. Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspect. Plant Ecol.* **2**: 185–209.
- [18] GRACE J., NELSON M. 1981. Insects and their pollen loads at a hybrid *Heracleum* site. *New Phytol.* **87**: 413–423.
- [19] GRANT V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. *Evolution* **3**: 82–97.
- [20] IVEY C. T., MARTINEZ P., WYATT R. 2003. Variation in pollinator effectiveness in swamp milkweed, *Aclepias incarnata* (*Apocynaceae*). *Am. J. Bot.* **90**: 214–225.
- [21] JOHNSON S. D., STEINER K. E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 140–143.
- [22] KLINKHAMER P. G. L., DE JONG T. J. 1990. Effects of plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (*Boraginaceae*). *Oikos* **57**: 453–472.
- [23] KNUTH P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- [24] KOUL A. K., KOUL P., HAMAL I. A. 1986. Insects in relation to pollination of some umbellifers. *Bull. Bot. Surv. Ind.* **28**: 39–42.
- [25] KOUL A. K., HAMAL I. A., GUPTA S. K. 1989. Pollination mechanisms in *Coriandrum sativum* Linn. (*Apiaceae*). 1989. *Proc. Indian. Acad. Sc. – Plant Sc.* **99**: 509–515.
- [26] KOUL P., SHARMA N., KOUL A. K. 1993. Pollination biology of *Apiaceae*. *Curr. Sc.* **65**: 219–222.
- [27] LAMBORN E., OLLERTON J. 2000. Experimental assessment of the functional morphology of inflorescence of *Daucus carota* (*Apiaceae*): testing the fly catcher effect. *Funct. Ecol.* **14**: 445–454.
- [28] LANGENBERGER M. W., DAVIS A. R. 2002. Temporal changes in flora nectar productions, reabsorption, and composition associated with dichogamy in annual caraway (*Carum carvi*; *Apiaceae*). *Am. J. Bot.* **89**: 1588–1598.
- [29] LINDSEY A.H. 1984. Reproductive biology of *Apiaceae*. I. Floral visitors to *Thaspium* and *Zizia* and their importance in pollination. *Am. J. Bot.* **71**: 375–387.
- [30] LINDSEY A. H., BELL C. R. 1985. Reproductive biology of *Apiaceae*. II. Cryptic specialization and floral evolution in *Thaspium* and *Zizia*. *Am. J. Bot.* **72**: 231–247.

- [31] LOVETT DOUST J. 1980. Floral sex ratios in andromonoecious Umbelliferae. *New Phytol.* **85**: 265–273.
- [32] LOVETT DOUST J. 1980. A comparative study of life history and resource allocation in selected Umbelliferae. *Biol. J. Linn. Soc.* **13**: 139–154.
- [33] LOVETT DOUST J., HARPER J. L. 1980. The resource costs of gender and maternal support in an andromonoecious umbellifer, *Smyrniolus olusatrum* L. *New Phytol.* **85**: 251–264.
- [34] OLLERTON J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollinator systems. *J. Ecol.* **84**: 767–769.
- [35] PARKER F. D. 1981. Sunflower pollination: abundance, diversity and seasonality of bees and their effect on seed yields. *J. Agr. Res.* **20**: 49–61.
- [36] PELLMYR O. 2002. Pollination by animals. W: C. M. HERRERA & O. PELLMYR (red.), *Plant-Animal Interaction. An Evolutionary Approach*, Blackwell, Oxford, s. 157–184.
- [37] PROCTOR M., YEO P., LACK A. 1996. *Natural History of Pollination*. Harper Collins Publishers, London.
- [38] SCHIESTL F. P., AYASSE M. 2002. Do changes in floral odor cause speciation in sexually deceptive orchids? *Plant Syst. Evol.* **234**: 111–119.
- [39] SCHLESSMAN M. A., LLOYD D. G., LOWRY II P. P. 1990. Evolution of sexual systems in New Caledonian Araliaceae. *Mem. N.Y. Bot. Gard.* **55**: 105–117.
- [40] SCHLESSMAN M. A., GRACEFFA L. M. 2002. Protogyny, pollination, and sex expression of andromonoecious *Pseudocymopterus montanus* (Apiaceae, Apioidae). *Int. J. Plant Sc.* **163**: 409–417.
- [41] SHEPPARD A.W. 1991. *Heracleum sphondylium* L. *J. Ecol.* **79**: 235–258.
- [42] SPALIK K., WOODILL S. R.J. 1994. Regulation of pollen production in *Anthriscus sylvestris*, and andromonoecious species. *Int. J. Plant Sc.* **155**: 750–754.
- [43] STEPHENSON A. G., BERTIN R. I. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. W: L. REAL (red.), *Pollination Biology*, Academic Press, London, s. 109–149.
- [44] TOLLSTEN L., KNUDSEN J. T., BREGSTRÖM L. G. 1994. Floral scent in generalistic *Angelica* (Apiaceae) – an adaptive character? *Bioch. Syst. Ecol.* **22**: 161–169.
- [45] TOLLSTEN L., RYSTEDAL D. O. 1994. Differentiation in floral scent chemistry among populations of *Conopodium majus* (Apiaceae). *Nord. J. Bot.* **14**: 361–367.
- [46] WARAKOMSKA Z., KOLASA Z., WRÓBLEWSKA A. 1986. Biologia kwitnienia i zapylania warzyw baldaszkowych. Część III. SELERY korzeniowe (*Apium graveolens* L. var. *rapaceum* Gaud.). *Acta Agrobot.* **39**: 29–45.
- [47] WASER N. M., CHITTKA A L., PRICE M. V., WILLIAMS N. M., OLLERTON J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* **77**: 1043–1060.
- [48] WEBB C.J. 1984. Pollination specialization and protogyny in *Myrrhidendron donnellsmithii* (Umbelliferae). *Syst. Bot.* **9**: 240–246.
- [49] WOODSON R. E. 1954. The North American species of *Asclepias* L. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **41**: 1–211.
- [50] ZYCH M. 2002. Pollination biology of *Heracleum sphondylium* L. (Apiaceae). The advantages of being white and compact. *Acta Soc. Bot. Pol.* **71**: 163–170.
- [51] ZYCH M. 2003. *Biologia zapylania i pozycja filogenetyczna dwóch podgatunków barszczu zwyczajnego (Heracleum sphondylium L.)*. Rozprawa doktorska. Wydział Biologii Uniwersytetu Warszawskiego.