UPPSALA
UNIVERSITET

Pollinatörers roll för reproduktiv isolering hos sexuellt vilseledande växter

Anneli Svanholm

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, höstterminen 2014
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag
Blomväxterna är en väldigt artrik grupp. En av de mest accepterade förklaringarna till det är deras nära interaktion med djur, främst gällande pollinering. Djurpollinering kan leda till att populationer divergerar, där första steget är att det uppstår någon form av reproduktiv isolering emellan dem. Specifika pollinationssystem, där det förekommer få pollinatörer per blomart, tros i särskilt stor utsträckning kunna ge upphov till reproduktiv isolering mellan växtpopulationer. Därför är växtgrupper som både är artrika och har en specifik form av pollinering bra system för att studera detta fenomen. Sexuellt vilseledande orkidéer är ett sådant fall, då de pollineras genom att insektshanar försöker para sig med blomman i tron om att det är en insektshona. De mest studerade släktena inom denna grupp är *Ophrys* och *Chiloglottis*. Hos båda dessa grupper har man funnit sympatriska arter som är reproduktivt isolerade från varandra enbart för att de brukar skilda pollinatörer. Skillnader i arternas doftsignaler verkar vara orsaken till de skilda pollinatörerna. Dessa skillnader kan vara mycket små, som en dubbelbindning som skiljer sig mellan arterna. Genetiska analyser visar också att arterna är väldigt lika varandra och inte alltid uppvisar den grad av differentiering som det förväntas för individer på artnivå. Det tyder på att små förändringar i de genetiska vägar som styr doftsignaler kan få stora fenotypiska effekter som påverkar artgränser. En annorlunda doftsignal som leder till brukande av en annan pollinatör kan vara en tidig form av differentiering mellan populationer inom släkten av sexuellt vilseledande orkidéer.

Inledning
Blomväxterna utgör med sina över 300 000 arter 90 % av landväxterna och är därmed deras största grupp (Crepet & Niklas 2009, Soltis & Soltis 2014). En av de mest studerade och accepterade förklaringarna till blomväxternas stora diversitet och framgång är att blomman har möjliggjort specialiserade interaktioner med djur (Crepet & Niklas 2009). I denna hypotes ingår interaktioner både i form av fröspridning och pollinering via djur. De flesta blomväxter är pollinerade av djur och denna interaktion skulle kunna vara drivkraften för divergens hos blomväxterna (Kay & Sargent 2009, Ollerton *et al*. 2011). Divergens är den evolutionära process där två arter som härrör från samma förfader blir skilda från varandra. Därmed ses den starka associationen med pollinatörer vara en bidragande faktor till blomväxternas stora artantal och deras stora utbredning.

Djurpollinering kan driva diversifiering genom att ge upphov till reproduktiv isolering (Kay & Sargent 2009). Reproduktiv isolering hindrar genflöde mellan populationer som leder till att populationer divergerar från varandra, vilket kan leda till bildandet av nya arter (t.ex. Lowry *et al*. 2008, Moyle *et al*. 2014). Reproduktiv isolering kan uppstå till följd av att två populationer exempelvis är geografiskt skilda (Lowry *et al*. 2008). Om populationer förekommer i samma geografiska område, i sympatri, och det uppstår en reproduktiv barriär som hindrar genflöde mellan dem kan det leda till divergens (Johnson 2006, Bird *et al*. 2012). Detta kallas då sympatrisk artbildning. Populationer i sympatri kan ha olika typer av reproduktiva barriärer mellan sig, till exempel i form av urvalsparning där individer med liknande fenotyp tenderar att para sig med varandra eller så kan det bero på genetisk inkompatibilitet (t.ex. Surget-Groba & Kay 2013). Temporala skillnader som olika blomningstider kan också verka reproduktivt isolerande (Boas *et al*. 2013). Ett slags reproduktiv isolering hos blomväxter som förekommer bland djurpollinerade arter är pollinatörsisolering (floral isolation) (Grant 1949, Kay & Sargent 2009, Whitehead & Peakall 2014). Pollinatörsisolering innebär att pollenöverföringen från ståndarknapp till märke är mindre mellan arter än vad den är inom arter, där minskningen orsakas av karaktärsdrag hos blomman. Ett exempel på det är när två sympatriska arter attraherar skilda pollinatörer vilket

därmed leder till minskat eller hindrat genflöde mellan dem. Detta kan förekomma hos växtpopulationer som inte har andra reproduktivt isolerande barriärer (t.ex. Peakall & Whitehead 2014). Sådan specialisering i pollinationssystem har setts som en drivkraft för uppkomst av reproduktiv isolering hos blomväxter och deras diversitet (Gegear & Burns 2007, Kay & Sargent 2009, Schiestl & Schlüter 2009). Anpassningar till de mest effektiva pollinatörerna leder till divergens om två populationer är isolerade ifrån varandra och i förlängningen till pollinatörsdriven artbildning. Om dessa populationer skulle återförenas kan pollinatörernas specifika preferens verka som en stark reproduktivt isolerande mekanism (Johnson 2006, Peakall *et al*. 2010).

Den vanligaste strategin för att attrahera pollinatörer är att erbjuda dem ett slags belöning, vilket kan vara i form av mat men också eteriska oljor (sammanställt av Schiestl & Johnson 2013). Det förekommer dock fall där pollinatören inte får någon belöning. Hos vilseledande växter lurar växten pollinatören till att tro att växten erbjuder belöning i form av till exempel näring eller yngelplats. Om växterna är sexuellt vilseledande tror pollinatören att blomman är en individ av det motsatta könet och pollination sker genom parningsförsök. Sexuellt vilseledande arter uppvisar en specialiserad form av pollinering eftersom det ofta enbart är ett fåtal pollinatörer eller en insektsart som pollinerar samma blomma (sammanställt av Xu *et al*. 2012a). Eftersom insekters parningssignaler ofta är specifika blir därmed attraktionen av pollinatörer via sexuell vilseledning också specifik. Växtgrupper som är sexuellt vilseledande uppvisar inte bara hög grad av specificitet till sin pollinatör utan de uppvisar även stor diversitet och artrikedom (Schiestl & Schlüter 2009).

Artrikedomen och den morfologiska diversiteten hos sexuellt vilseledande växter kan möjligen förklaras av specifika interaktioner med pollinatörer, där pollinatören potentiellt kan ge upphov till reproduktiv isolering mellan populationer vilket kan leda till divergens och artbildning (t.ex. Scopece *et al*. 2007). I och med att detta har jag för avsikt att utreda om pollinatörer kan ge upphov eller bidra till reproduktiv isolering hos sexuellt vilseledande växter, vilket kan leda till diversifiering inom dem. Spelar pollinatörer en viktig roll för reproduktiv isolering hos sexuellt vilseledande växter?

Reproduktiv isolering före pollinering

Pollinatörsisolering myntades av Grant (1949) som delade in den i två typer: isolering som beror på blommans morfologi och isolering som beror på pollinatörens beteende. Den första är en mekanisk form av isolering, där till exempel olika typer av pollenplacering kan förhindra genflöde mellan populationer och arter. En sådan form av mekanisk isolering uppvisas hos några arter av orkidésläktet *Ophrys* (Orchidaceae) (t.ex. Borg-Karlson 1990). Orkidéer har sitt pollen i pollinier, små pollenpaket, som fastnar någonstans på pollinatören för att pollenplaceringen ska bli så precis som möjligt. Orkidéarter som lever i sympatri kan därmed pollineras av samma pollinatör eftersom de olika arternas pollinier placeras på olika delar av pollinatörens kropp. Detta blir därmed ett mekaniskt hinder för pollenöverföring mellan arterna. Enligt Cortis *et al*. (2009) verkar denna mekaniska barriär inte vara särskilt starkt isolerande mellan två sympatriska arter inom *Ophrys (O. iricolor* och *O. incubacea*). De två arterna bildar nämligen hybrider i naturligt förekommande populationer till följd av brukandet av samma pollinatör. Författarna menar att det istället finns postzygotiska barriärer som verkar starkare mellan just dessa två arter. Det skulle kunna indikera att mekanisk isolering hos släktet *Ophrys* inte är en så stark barriär mot genflöde.

Den andra typen av pollinatörsisolering är när pollinatörens beteende, till följd av blommans karaktärer, verkar reproduktivt isolerande på växtpopulationer (Grant 1949, Kay & Sargent 2009, Schiestl & Schlüter 2009). Det kan innebära brukandet av skilda pollinatörer eller skillnader i beteende hos dem.

Både mekanisk isolering och isolering som beror på pollinatörens beteende sker före pollinering och utgör därmed exempel på prezygotiska barriärer (t.ex. Kay & Sargent 2009). Postzygotiska barriärer är de som verkar efter det att en zygot har bildats. Lowry *et al*. (2008) menar att postzygotiska barriärer har mindre effekt på reproduktiv isolering hos blomväxter än vad prezygotiska har, där en del av förklaringen skulle vara att reproduktiva barriärer som verkar tidigt i en organisms livscykel bidrar mer till den totala isoleringen än barriärer som verkar senare. Författarna menar också att prezygotiska barriärer kan vara viktiga under tidigt skede av artbildning och att de är viktiga för att minska genflöde mellan arter. Pollinatörsisolering förmodas ha varit en bidragande faktor till blomväxternas utbredning och diversitet. (Kay & Sargent 2009, Whitehead & Peakall 2014).

Sexuellt vilseledande växter

Pollinering genom sexuell vilseledning är vanligast förekommande hos orkidéer där sexuellt vilseledande fenotyper har uppstått oberoende hos flera arter i Australien, Europa, Sydamerika och Sydafrika (sammanställt av Xu *et al*. 2012a). Orkidéer har länge studerats för deras specifika interaktioner med sina pollinatörer, där de mest studerade släktena är *Ophrys* i Europa och *Chiloglottis* i Australien. *Ophrys* förekommer främst i regioner kring medelhavet och innehåller över 200 arter, vilka till största del pollineras av olika släkten av solitära bin. *Chiloglottis* pollineras av olika arter av myrsteklar inom släktet *Neozeleboria*.

Sexuellt vilseledande orkidéer härmar parningssignaler hos honliga insekter för att locka till sig pollinatörer av det motsatta könet. Blomman pollineras sedan genom att insektshanen försöker para sig med blomman, vilket kallas pseudokopulering. Blommornas doft efterliknar honornas könsferomoner vilka är kopplade till deras parningsbeteende (t.ex. Vereecken & Schiestl 2009). Det har visat sig att doft är en stark signal som är viktig vid attraktion av specifika hanliga pollinatörer hos sexuellt vilseledande växter (t.ex. Stökl *et al*. 2007). Doft är också en av de första signalerna som pollinatören upptäcker hos blomman och doftsignaler kan verka på längre avstånd än visuella signaler (t.ex. Phillips *et al*. 2013). Eftersom doft är en tidigt attraherande signal för pollinatörer borde den också ge upphov till en tidig form av pollinatörsisolering om pollinatörens beteende förändras av signalen.

Dock ger även blommans färg, form och olika känselmekanismer tillsammans en härmande bild av en insektshona (sammanställt av Schiestl & Johnson 2013). De flesta sexuellt vilseledande orkidéer har blommor som härmar sina insektspollinatörer även till utseendet (Schiestl & Johnson 2013). Det är ofta blommans underläpp (labellum) som är av vikt för attraktion då den är nära associerad med pollenöverföring. När insekter väljer partner vid parning spelar flera sensoriska parametrar roll, därmed borde sexuellt vilseledande växters skyltning av blomman också göra det (sammanställt av Gaskett 2011).

De flesta arter av sexuellt vilseledande orkidéer reproducerar sig genom korsbefruktning, men ett fåtal arter kan självfertilisera (sammanställt av Schiestl & Johnson 2013). Hos orkidéer förekommer även andra typer av pollinering som har med vilseledning att göra. Dessa arter pollineras genom att efterlikna arter som ger matbelöning eller genom att härma en yngelplats

eller ett skydd. Sådana typer av vilseledande pollinering förekommer i större utsträckning än sexuell vilseledning och ses som mindre specialiserade former av pollinering.

Specialister, diversitet och reproduktiv isolering

Ökad specialisering hos pollinatörer eller byte av pollinatör kan potentiellt leda till reproduktiv isolering mellan populationer och därmed bidra till diversifiering genom att påverka genflödet mellan och inom populationer (Vereecken *et al*. 2010, Scopece *et al*. 2010). Orkidéer ses som några av de mest specialiserade växterna med avseende på interaktionen med sin pollinatör (t.ex. Schiestl & Schlüter 2009).

I en metaanalys, där andras publicerade data och resultat analyseras, kom Schiestl och Schlüter (2009) fram till att orkidéer generellt hade en hög grad av pollinatörsisolering. Vilseledande orkidéer hade en starkare reproduktiv isolering än de orkidéer som pollineras av födosökande insekter. De vilseledande orkidéerna innefattade inte bara de som vilseleder pollinatören sexuellt utan även de som pollinerades av insekter som letade efter yngelplats eller eteriska oljor. De vilseledande orkidéerna hade generellt ett lägre antal gemensamma pollinatörer mellan arterna och hade mer specialiserade pollinationssystem än de som inte var vilseledande. Författarna hävdar att det är just de vilseledande växternas specifika pollinationssystem som ger en högre grad av reproduktiv isolering. Det visade sig även finnas en positiv koppling mellan släkten som var väldigt specialiserade och artrikedom inom dem, detta jämfört med grupper som var mindre specialiserade. En möjlig förklaring till att de vilseledande orkidéerna uppvisar en högre grad av reproduktiv isolering är att det enligt Schiestl och Schlüter (2009) skulle ge en större lojalitet mellan pollinatören och blomman när ett beteende utvecklats under sexuell selektion, i motsats till beteenden som är relaterade till födosök. Eftersom beteende som är kopplat till fortplantning ofta är specifikt borde det kunna bidra starkt till pollinatörsisolering (Schiestl & Schlüter 2009). Pollinatörers svar på könsferomoner kan vara föremål för inlärning vilket har setts hos vissa pollinatörer av sexuellt vilseledande orkidéer (Ayasse *et al*. 2000). I studien av Ayasse *et al*. (2000) slutade pollinatörerna att svara på blandningar av könsferomoner när de var associerade med icke mottagliga honor, det vill säga blommor. Om pollinatören lär sig känna igen att blommorna faktiskt inte är honor skulle de inte längre bli pollinerade (sammanställt av Schiestl & Schlüter 2009, Xu *et al*. 2011). Detta skulle kunna ge upphov till negativt densitetsberoende selektion, där hög populationsdensitet leder till lägre grad av pollinering eftersom pollinatörerna lär sig att undvika de vilseledande blommorna. Detta kan medföra en ökad variation i signaler, eftersom variation i de signaler som attraherar pollinatörer är till fördel hos individer i populationer som uppvisar detta fenomen.

Sexuellt vilseledande orkidéarter har starka prezygotiska barriärer men svaga postzygotiska, enligt Scopece *et al*. (2007). De arter som är vilseledande gällande mat uppvisar istället svaga prezygotiska barriärer och starka postzygotiska barriärer. Författarna jämförde även samband mellan graden av den reproduktiva isoleringen med det genetiska avståndet mellan arter. Detta kan vara ett slags tidsmått på divergensen arter emellan. Författarna fann en positiv korrelation mellan graden av postzygotisk isolering och det genetiska avståndet hos gruppen som var sexuellt vilseledande gällande mat. Hos den sexuellt vilseledande gruppen, där författarna undersökte prezygotiska barriärer, fann de inget samband med genetiskt avstånd. Scopece *et al*. (2007) menar att det kan bero på att sexuellt vilseledande orkidéer är en mer nyligen divergerad grupp och att postzygotiska barriärer inte har uppkommit ännu, då prezygotiska barriärer oftast uppkommer mer plötsligt och oregelbundet.

Enligt ett par metaanalyser verkar pollinatörsisolering som en starkt reproduktivt isolerande barriär i olika familjer av blomväxter men att den ofta kan samverka med andra reproduktiva barriärer som isolering efter pollinering eller geografiska barriärer (Lowry *et al*. 2008, Kay & Sargent 2009).

Signaler av betydelse för pollinatörsisolering

Genom att analysera dofterna som olika arter producerar med hjälp av gaskromatografi kan man kvantifiera skillnader och fastställa den kemiska sammansättningen hos dofterna (t.ex. Sedeek *et al*. 2014). Utifrån detta kan man även producera syntetiska varianter av dofterna för att göra beteendestudier (så kallade bioassays). Man kan även använda riktiga doftprov från blommorna. Detta görs för att undersöka pollinatörens beteende i förhållande till doftsignalen och därmed också eventuell koppling till reproduktiv isolering. För att förstå färgers inverkan på pollinatören, är det viktigt att man sätter färgerna i pollinatörens perspektiv. Spektrofotometri kan då användas på blommans delar och resultatet jämförs sedan med insektens färgrymd.

Ophrys

Det är mycket som tyder på att doft är den signal som till största delen leder till pollinatörsisolering mellan några arter inom släktet *Ophrys*. Xu och medförfattare fann att de tre arterna *Ophrys sphegodes*, *O. exaltata* och *O. garganica* är reproduktivt isolerade från varandra och att detta beror på att pollinatörernas beteende påverkas av doftskillnader då de olika arterna attraherar varsin specifik pollinatör (Xu *et al*. 2011). Arternas doftsignaler skiljde sig i komposition när de analyserades med gaskromatografi, där den största skillnaden var i proportionen alkener dem emellan. För de två arterna *O. sphegodes* och *O. exaltata* fanns det även en korrelation mellan deras skillnader i doft och deras genetiska differentiering. Genom vidare beteendeförsök har Xu och medförfattare försökt jämföra attraktionen av pollinatörer via doftsignaler för *O. sphegodes* och *O. exaltata* (Xu *et al*. 2012b). När dofter associerade med *O. sphegodes* placerades på blommor av *O. exaltata* så minskade attraktionen av den senares pollinatör. Detsamma gällde för det motsatta förhållandet. Variationerna i doftsignalerna menar författarna orsakas av små variationer i genuttryck som påverkar biosyntesen av alkener. Dessa variationer verkar räcka för att en annan doftsignal ska produceras och för att en annan pollinatör ska attraheras, vilket innebär att variation i doftsignalen kan påverka attraktionen av specifika pollinatörer. Resultaten från dessa beteendeförsök tyder på att få förändringar på gennivå ger stora förändringar på fenotypnivå (Xu *et al*. 2012b). Schlüter *et al*. (2011) kom fram till att det är två gener som är inblandade i produktionen av doftsignalerna som *O. sphegodes* och *O. exaltata* producerar. En förklaring till skillnaderna dem emellan är att doftsignalen påverkas av i hur hög grad generna uttrycks, och att detta skiljer sig mellan arterna. I tidigare studier har andra författare också kunnat visa att doft är en signal som har en inverkan på pollinatörens beteende hos släktet *Ophrys* och därmed kan bidra till reproduktiv isolering (t.ex. Schiestl & Ayasse 2002, Mant *et al*. 2005).

För att undersöka det mest troliga karaktärsdraget som bidrog till pollinatörsisolering mellan de fyra arterna *O. exaltata*, *O. garganica*, *O. incubacea* och *O. sphegodes* så analyserade Sedeek *et al*. (2014) blommornas morfologi, färg och doft. Morfologin visualiserades i 3D med hjälp av mikrotomografi och jämfördes mellan arterna. Trots att få skillnader i storlek uppmättes så visade 3D-analysen att arternas blommor var tydligt morfologiskt skilda från varandra. För att analysera färgerna mellan arterna användes spektrala reflektansdata som kartlades på insektens färgrymd. Utifrån vad de fick fram menar författarna att färgsignaler eventuellt kan bidra till attraktion av en specifik pollinatör och därmed bidra till

pollinatörsisolering. Detta menar författarna beror på att blommorna förväntas efterlikna och därmed dela egenskaper med insektshonan den härmar, samt att det bidrar till att blomman urskiljs från andra arter. Sedeek *et al*. (2014) kom även fram till att underläppen (labellum) skiljde sig mellan arterna, då i form av ljushetsgrad. Här menar författarna att färg på underläppen kan vara resultat av pollinatörsdriven selektion men att lite tyder på att enbart blomfärg skulle bidra till pollinatörsisolering. Doft undersöktes med hjälp av gaskromatografi och tydliga skillnader mellan arterna uppmättes. Skillnaderna bestod av olika längd på kolkedjor samt olika dubbelbindningar i alkener. Författarna menar att flera karaktärsdrag möjligen kan bidra till pollinatörsisolering men att blomdoft är den signal som bidrar mest till reproduktiv isolering i det här fallet.

Sedeek och medförfattare (2014) utförde även genetiska analyser som visade att arterna var mycket svagt differentierade från varandra. Gener som mest troligt är kopplade till produktion av doft var de som visade tydligast skillnader mellan de fyra arterna. Författarna tycker dock att den genetiska differentieringen är förvånande låg eftersom arterna trots allt uppvisar skillnader i flera fenotypiska karaktärer och de loci som styr dessa karaktärer borde skilja sig i större utsträckning. En förändring i en regulatorisk del som påverkar genuttrycket hos flera av dessa fenotypiska karaktärer kan eventuellt förklara dessa få genetiska skillnader. De påträffade genetiska skillnaderna menar författarna tyder på tidig och kanske även fortgående artbildning. Brist på differentiering kan vara resultatet av en nyligen inträffad radiering, ökning av artantal, eller resultat av genflöde mellan arter, introgression.

Två *Ophrys*-arter (*O. arachnitiformis* och *O. lupercalis*) har visat sig ha en kontaktzon där de bildar hybrider (Vereecken *et al*. 2010). Genom att jämföra dofterna från vardera föräldraart samt första generationens hybrider kunde författarna komma fram till att dofternas sammansättning skiljer sig åt. Genom beteendeförsök kunde de även visa att pollinatörerna till respektive föräldraart visade mindre intresse för hybriden än för sin föräldraart. Författarna såg även att en ny pollinatör som inte varit involverad i föräldraarternas pollinering visade intresse för hybridernas doft. Detta tyder på, enligt författarna, att doft är en signal som kan bidra till eventuell reproduktiv isolering mellan hybriderna och deras föräldraarter.

O. arachnitiformis, som studerades ovan, uppvisar variation i kronbladens färg mellan populationer men pollineras ändå av samma pollinatör (Vereecken & Schiestl 2009). De båda morferna producerar flyktiga ämnen som är kemiskt identiska och är de som främst visade sig ha betydelse för pollineringsbeteende hos pollinatören. Pollinatören gjorde nämligen parningsförsök med låtsasblommor som utsöndrade doftsignalen. Resultaten tyder på att blommans morfologi spelar en liten roll för pollinatörens beteende och därmed för pollinatörsisolering. Dock verkar morfologi kunna påverka antalet besök hos en annan art (Spaethe *et al*. 2007). Genom att hålla doften intakt hos *O. Heldreichii* och ändra blommans morfologi kunde man notera att antalet besök minskades. Författarna menar att visuella signaler är av vikt när pollinatören ska landa men att de ensamt inte är av betydelse för attraktion av pollinatören. I ytterligare en studie med samma art menar Rakosy *et al*. (2012) att visuella signaler kan öka reproduktiv framgång hos arten. Här studerades blommor där kronbladen tagits bort, blommor med konstgjorda kronblad och en oförändrad grupp, i alla grupper fanns underläppen kvar. Författarna kom fram till att om kronbladen togs bort helt minskade både hanlig och honlig reproduktiv framgång hos orkidén.

Chiloglottis
De kemiska ämnen som utgör doftsignalerna hos arter inom släktet *Chiloglottis* har fått namnet chiloglottoner. Genom beteendeförsök har Peakall *et al*. (2010) kommit fram till att sympatriska arter inom *Chiloglottis* attraherar varsin art av pollinatör och är därmed mycket specifika. För att undersöka om doft är det som bidrar till pollinatörernas specificitet gjordes en kemisk analys av chiloglottonerna och sedan producerades syntetiska kopior av doftämnena. Dessa kopior användes sedan i beteendeförsök där författarna jämförde arter i sympatri med arter i allopatri för att se pollinatörernas beteendemönster. Försöken demonstrerade att några arter attraherade insekter som annars inte förekom i deras geografiska område, vilket författarna menar tyder på att vissa komponenter i insekters feromoner delas mellan olika steklar. Författarna kom fram till att det i de flesta fall enbart var en förening som krävdes för att en specifik pollinatör skulle attraheras. I de fall där det var två föreningar involverade var det enbart en särskild blandning av dessa två föreningar som fungerade för attraktion. Peakall och medförfattare (2010) jämförde även arternas utbredning samt deras kemiska och genetiska skillnader. De kemiska ämnena tillhörande respektive art kartlades på en fylogeni över släktet, där förändringar i chiloglottonerna och byte av pollinatör oftast överensstämde med artbildningshändelser. Författarna tror även att det är få gener som är involverade i att kontrollera de kemiska skillnaderna som bidrar till pollinatörsdriven reproduktiv isolering för arter i sympatri. Pollinatörsdriven selektion kan leda till att en ny doftsignal blir beständig, vilket kan resultera i en ny pollinatör, menar författarna, och att pollinatörsbyte är det som skulle vara den starkast drivande kraften för artbildning hos *Chiloglottis*. I två av fallen verkar pollinatörsbyte dock ha förekommit utan att en förändring i doft har uppstått. I det ena fallet är det två allopatriska arter som använder samma doftsignal, är morfologiskt lika men har skilda pollinatörer. Deras pollinatörer tycks dock vara närbesläktade systertaxa. Det andra fallet är två allopatriska arter med lika doft som har skilda pollinatörer vilka inte tycks vara närbesläktade.

I vidare studier fann Peakall & Whitehead (2014) att chiloglottonerna hos tre arter i sympatri skilde sig i komposition när de jämfördes med hjälp av gaskromatografi. Skillnaderna ledde till att de tre arterna lockade till sig skilda pollinatörer i deras beteendeförsök. Morfologiska jämförelser, där man mätte olika blomdelar under mikroskop, visade ingen märkbar skillnad mellan arterna. Författarna menar att detta är ett exempel på pollinatörsisolering där pollinatörens beteende verkar isolerande till följd av olika doftsignaler.

Andra exempel
Mönster och färg på blommorna tycks stämma bra överens med pollinatörens bild av insektshonan hos fyra arter av sexuellt vilseledande orkidéer inom släktet *Cryptostylis* (Gaskett & Herberstein 2010). Dessa specifika signaler ska göra att pollinatörens landning och beteende blir precist så att blomman blir pollinerad. Det gör det även lättare att urskilja blomman från bakgrunden. Arterna uppvisar variation i blommorfologi men pollineras trots detta enbart av en stekelart. Phillips *et al*. (2013) menar att morfologi kan spela en viktig roll för pollineringen på nära håll hos två andra arter. Arterna *Drakaea livida* och *Caladenia pectinata* från två avlägsna orkidéslakten pollineras av samma myrstekel *Zaspilothynnis nigripes* trots att de båda arterna skiljer sig mycket åt morfologiskt. På långt håll tycktes inte morfologi spela en stor roll för pollinatörens attraktion. Författarna menar att förändringar i morfologi kan påverka pollineringsbeteendet och dess effekt. Båda dessa studier tyder på att morfologi kan vara av vikt för pollinatörens effektivitet men det är inte exempel på pollinatörsisolering då pollinatörer delas mellan arter.

Reproduktiva barriärer: korsning och beteendeförsök

När man vill undersöka hur mycket pollinatörsisolering bidrar till den totala reproduktiva isoleringen samt leta efter eventuella andra reproduktiva barriärer som kan finnas närvarande är det några saker man kan göra. Arterna som studeras bör vara närbesläktade och antalet kromosomer bör överensstämma (t.ex. Xu *et al*. 2011). Att uppskatta graden av sympatri är av vikt då geografisk överlappning och blomningstid kan variera och därför bidra till reproduktiv isolering. Genom att handpollinera individer kan man ta reda på om arterna kan bilda hybrider. Det blir då möjligt att jämföra livsdugligheten för inomartskorsningar med hybrider, vilket kan göras genom att till exempel räkna deras frön eller avkomma. Detta är ett sätt att se om det finns eventuella reproduktiva barriärer efter pollinering och fertilisering. För att studera reproduktiva barriärer före pollinering används oftast observationer på plats (*in situ* experiment), där man noterar pollinatören samt pollinationsbesöken den gör. Genom att färga pollinierna kan man se vilka individer som har blivit pollinerade.

Ophrys

Xu och medförfattare har visat att sympatriska arter inom *Ophrys* har förmågan att vara reproduktivt isolerade från varandra som en följd av skillnader i doftsignal (Xu *et al*. 2011). Författarna ville undersöka hur stark pollinatörsisolering är hos dessa sympatriska arter och vilka reproduktiva barriärer det är som bidrar mest till den totala reproduktiva isoleringen mellan dem. De tre arterna som studerades var *O. sphegodes*, *O. exaltata* och *O. garganica*, vilka är närbesläktade, förekommer i sympatri, både vad gäller geografi och blomningstid, och har samma antal kromosomer. Via handpollineringsförsök såg författarna att alla tre arterna kan bilda livsdugliga och fertila hybrider med varandra, då det inte förekom någon skillnad i livsdugliga frön mellan inomartskorsningar och hybrider. Författarna kom därmed fram till att reproduktiva barriärer som verkar efter pollinering var mycket svaga och därmed inte förekommer mellan arterna. Det finns heller ingen mekanisk pollinatörsisolering mellan arterna då pollinier placeras på samma ställe på pollinatörerna. Genom att kartlägga pollineringen kunde författarna se om det förekommer pollinatörsisolering till följd av beteende, detta gjordes genom observationer på plats. Författarna observerade enbart pollenöverföring inom samma art och ingen mellan arterna. Eftersom doft ses som den signal som bidrar mest till attraktion inom *Ophrys* och doftanalyser visade att arternas dofter var tydligt olika menar författarna att pollinatörernas beteende beror på doft. Resultaten indikerar att pollinatörsisolering är den viktigaste barriären mot genflöde mellan dessa tre arter inom *Ophrys*. Enbart ett fåtal hybrider påträffades i de naturliga populationerna när man utförde genetiska analyser och arterna hade en låg grad av differentiering. Deras resultat visade också att de tre arterna kan bilda hybrider, då reproduktiva barriärer efter pollinering är svaga och de kan förekomma i naturliga populationer. Dock är hybriderna inte vanligt förekommande i naturliga populationer på grund av pollinatörernas doftdrivna beteende.

Det finns ytterligare studier av olika former av reproduktiv isolering hos sympatriska arter av *Ophrys*, Sedeek med flera (2014) undersökte olika möjliga former av reproduktiv isolering mellan *O. exaltata*, *O. garganica*, *O. incubacea* och *O. sphegodes*. De fyra arterna pollineras av fyra olika arter av solitära bin. För att undersöka om pollinatörsisolering förekommer gjordes observationer på plats för att följa pollineringen. Korsningsförsök och mätning av antalet kromosomer utfördes för att kunna utvärdera styrkan i reproduktiva barriärer efter pollinering, där mängden frukt samt livsdugliga frön som produceras användes som en indikation på reproduktiv framgång. I detta fall kom författarna fram till att de reproduktiva barriärer som verkar efter pollinering var väldigt svaga och bidrog litet till den totala reproduktiva isoleringen mellan arterna. I de fall där olika blomningstid förekom var det den starkaste reproduktiva barriären. I sympatriska fall var pollinatörsisolering fullständig och

därmed den starkaste agerande barriären mellan arterna. Sedeek *et al*. (2014) menar också att mekanisk reproduktiv isolering som beror på olika pollenplacering mellan arter har liten effekt på den totala reproduktiva isoleringen.

En kontaktzon för de två sympatriska arterna *O. arachnitiformis* och *O. lupercalis* har nyligen påträffats av Vereecken *et al*. (2010). Dessa två *Ophrys*-arter är annars reproduktivt isolerade från varandra på grund av brukandet av två skilda pollinatörer och till viss del på grund av mekanisk isolering. Hybriderna som dessa arter bildar menar författarna kan ge upphov till nya fenotyper och dessa nya kombinationer av karaktärsdrag kan leda till att nya pollinatörer brukas. När byte av pollinatör har skett bidrar detta starkt till reproduktiv isolering, som författarna menar är främst av betydelse för specifika pollinationssystem. Författarna menar även att just hybridisering ger en möjlighet för uppkomst av reproduktiv isolering, exemplevis pollinatörsisolering, som leder till diversifiering hos blomväxter.

Chiloglottis

Inom orkidésläktet *Chiloglottis* har doft visat sig vara en starkt reproduktivt isolerande karaktär. Nyligen visade Peakall och Whitehead (2014) att skillnader i doftsignaler är det som gör tre sympatriska arter inom släktet reproduktivt isolerade från varandra. De jämförde tre arter som överlappade både geografiskt och i blomningstid samt en allopatrisk art. De fyra arternas morfologi skiljer sig så lite att mekanisk isolering inte förekommer. För att undersöka om det finns reproduktiva barriärer efter pollinering och efter fertilisering så handpollinerades och korsades de fyra arterna med varandra. Eftersom de kunde få livsdugliga och fertila hybrider kunde andra reproduktiva barriärer uteslutas. De fyra arterna är inte differentierade i sådan utsträckning som förväntas av divergerande populationer på artnivå enligt författarna. Detta menar de indikerar att även små genetiska variationer är nog för att definiera gränser mellan arter. Whitehead och Peakall (2014) undersökte vidare på två av de sympatriska arterna inom *Chiloglottis* som studerades ovan. Där fann författarna genom beteendeförsök att pollinatören för vardera art enbart attraherades av respektive arts doftsignaler. Arterna kunde bilda livsdugliga hybrider, vilket innebär att inga postzygotiska barriärer verkar mellan de två arterna. Detta pekar än en gång, enligt författarna, på att det är pollinatörens beteende som verkar reproduktivt isolerande mellan dessa två arter.

I en tidigare studie visade Peakall och medförfattare (2010) att två andra arter inom släktet (*C. valida* och *C. jeanesii*) inte heller uppvisar några postzygotiska barriärer när de jämförde frönas livsduglighet mellan och inom arterna. Inga av arterna inom *Chiloglottis* uppvisar någon form av mekanisk isolering då pollinierna alltid blir placerade på insektens mellankropp. Resultaten från dessa tre studier tyder på att sympatriska arter inom *Chiloglottis* är reproduktivt isolerade från varandra till följd av pollinatörsisolering som beror på pollinatörens beteende.

Diskussion

Arter kan vara reproduktivt isolerade på grund av flera barriärer men tidigt agerande barriärer är de som bidrar mest till den totala reproduktiva isoleringen och de kan även påverka senare verkande barriärer (Lowry *et al*. 2008, Sedeek *et al*. 2014). Eftersom pollinatörsisolering kan samverka med andra reproduktiva barriärer är fall där pollinatörsisolering är den enda förekommande barriären viktiga att studera (t.ex. Kay & Sargent 2009, Xu *et al*. 2011). Detta blir tydligt i studien av Sedeek *et al*. (2014) där några av de studerade *Ophrys*-arterna inte alltid överlappade i blomningstid och då var blomningstid den barriär som verkade mest reproduktivt isolerande mellan arterna. Blomningstid är en tidigare verkande barriär än

pollinatörsisolering och när den finns närvarande så bidrar den mest till den totala reproduktiva isoleringen. För några *Ophrys*-arter som förekommer helt i sympatri, där blomningstid helt överlappar, är det pollinatörsisolering som är den mest betydande barriären för reproduktiv isolering (t.ex. Xu *et al*. 2011). I dessa fall förekommer inte heller reproduktiva barriärer som verkar efter pollinering. Exempel på detta har man även påträffat hos det australiensiska släktet *Chiloglottis*, där artgränser för sympatriska arter utgörs av reproduktiva barriärer som beror på pollinatörens beteende (t.ex. Whitehead & Peakall 2014). Det tycks inte förekomma mekanisk isolering inom dessa grupper och Cortis *et al*. (2009) menar att mekanisk isolering inte heller är av stor vikt inom dessa orkidéslägten.

Att det inte förekommer postzygotiska barriärer hos grupper som *Ophrys* menar Scopece *et al*. (2007) kan bero på att dessa grupper är relativt nyligen divergerade och att postzygotiska barriärer inte har hunnit bildas. Det kan även bero på att utvecklingen av postzygotiska barriärer är långsammare hos grupper där prezygotiska barriärer är väldigt starka, som hos några arter av *Ophrys* och *Chiloglottis*. Schiestl och Schlüter (2009) menar i sin metaanalys att grupper som är sexuellt vilseledande har en starkare form av pollinatörsisolering än grupper som är mindre specialiserade i sitt pollinationssystem. De sexuellt vilseledande grupperna hade också en större mångfald och artrikedom, vilket indikerar att pollinatörsisolering kan leda till diversifiering och en större mångfald. Specificitet i pollinationssystem och koppling till reproduktiv isolering har även påträffats hos en viss art av fikon och fikonsteklar som pollinerar den (Wang *et al*. 2013). Det stärker bevisen för kopplingen mellan specifik pollinering och reproduktiv isolering.

Skillnader i doftsignaler är den faktor som tycks spela störst roll för pollinatörsisolering hos sympatriska arter inom både *Ophrys* och *Chiloglottis* (t.ex. Whitehead & Peakall 2014). Man har man funnit att karaktärer hos blomman, i form av doftsignaler, kan upprätthålla gränser mot genflöde mellan populationer och arter vilket tyder på att pollinatörsisolering förekommer (t.ex. Xu *et al*. 2011, Peakall & Whitehead 2014). Doft förefaller därmed kunna verka som en tydlig reproduktiv barriär hos sympatriska arter av sexuellt vilseledande orkidéer. Det är dock svårt att dra en slutsats om hur pass vanligt förekommande denna pollinatörsisolering är bland dessa system men i fall där det förekommer tycks det vara den starkast bidragande faktorn för den totala reproduktiva isoleringen. Blomdoft verkar vara en viktig signal för attraktion av specifika pollinatörer samt vilken typ av beteende som pollinatören uppvisar (t.ex. Xu *et al*. 2012b, Peakall & Whitehead 2014). Det i doftsignalen som verkar ha betydelse för pollinatörens beteende är signalens mängd eller proportionen av olika kemiska ämnen i den. Variationer i doft verkar kunna leda till brukandet av skilda pollinatörer och därmed vara en reproduktivt isolerande karaktär hos sexuellt vilseledande växter. Om en pollinatör ändrar sitt pollineringsbeteende till följd av förändring i en doftsignal kan det begränsa eller förhindra genflöde mellan växtpopulationer och därmed leda till divergens. Det verkar som närbesläktade sympatriska arter inom både *Ophrys* och *Chiloglottis* har låg nivå av differentiering mellan dem men en märkbar differentiering när det kommer till gener som är kopplade till doft. Eftersom blomdoft är den signal som sexuell vilseledning till största delen bygger på, då den härmar insekthonans könsferomoner, borde den också vara en viktig bidragande faktor till pollinatörsisolering (t.ex. Sedeek *et al*. 2014).

Möjligen är det så att förändringar i doftsignalen sker före förändringar hos andra blomkaraktärer vid divergens av arter inom dessa släkten (Sedeek *et al*. 2014). Därför är det möjligt att genetiska förändringar som påverkar blomdoft kan påbörja divergens vilket kan leda till nya arter. Detta gäller även andra tidigt verkande reproduktiva barriärer som till exempel blomningstid. Detta kan möjligen appliceras på andra arter som divergerar till följd

av starka reproduktiva barriärer innan pollinering. Enligt Xu *et al*. (2012a) är blomningstid och morfologi komplexa karaktärer som kontrolleras av genetiska mekanismer i flera nivåer. Blomdoft och färg har mindre komplexa vägar och skulle därför lättare och i större utsträckning kunna ändra vilka pollinatörer som attraheras och bidra till reproduktiv isolering. Det innebär att små förändringar på gennivå kan leda till stora fenotypiska förändringar. Att kvantitativt kunna utvärdera geners fenotypiska effekt i fält är nödvändigt för att kunna säga mer om detta (Xu *et al*. 2012b). Detta skulle kunna göras genom manipulering av karaktärer i fält eller manipulering av genuttryck. För att kunna veta mer om pollinatörsisolering och dess roll som reproduktiv barriär för artbildning behöver man veta mer om den genetiska bakgrunden samt kunna kvantifiera hur vanligt förekommande pollinatörsisolering är i naturliga populationer (Xu *et al*. 2011). Sedeek *et al*. 2014 menar att arterna som studerats är i ett tidigt skede i artbildningsprocessen och därför är förändringarna mycket små. De menar också att denna form av artbildning kan vara vanligt förekommande i system där subtila förändringar i karaktärsdrag kan påverka reproduktiv isolering. Eftersom många arter inom de studerade grupperna hade låg differentieringsgrad från varandra kan det vara svårt att separera artgränser enbart genom molekylära analyser. I dessa specifika fall kan genetiska studier tillsammans med beteendestudier vara nödvändiga för att definiera artgränser. Detta kan vara av vikt när det kommer till bevarande av mångfald då det kräver kunskap om vilka arter som finns.

Visuella signaler tycks inte kunna bidra till reproduktiv isolering på egen hand men de verkar kunna ha en inverkan på antalet besök och skulle kunna samverka för total reproduktiv isolering (t.ex. Sedeek *et al*. 2014). Även om doft är viktig för attraktion på långa avstånd verkar visuella signaler vara av betydelse för hur insekten placerar sig själv och därmed viktiga för pollinerings- och reproduktiv framgång (t.ex Rakosy *et al*. 2012). Till hur stor grad en karaktär kan påverka pollinatörsisolering och genflöde mellan populationer beror på vad den har för inverkan på pollinatörens beteende och därmed pollineringen. Eftersom doft är den starkast attraherande signalen är det också den som potentiellt skulle kunna bidra mest till reproduktiv isolering genom att ge upphov till brukandet av skilda pollinatörer. Det är av vikt att få mer kunskap om hur doft- och ljussignaler tolkas hos pollinatörens sensorer eftersom detta kan skilja sig mellan arter och grupper av insekter. Jämförande studier på parningsbeteende kopplat till dessa signaler och egenskaper kan vara till nytta, där mätteknik som gaskromatografi och ljuspektrometri utgår från insektens uppfattning (t.ex. Sedeek *et al*. 2014). Det kanske också är lättare för oss att kvantifiera en förändring i doftsignal än en visuell förändring.

Eftersom *Ophrys* är det enda sexuellt vilseledande släktet i Europa och främst förekommer kring medelhavet så är systemet begränsat och specifikt, både vad gäller antal organismer att studera och forskargrupper som studerar dem. Detsamma gäller för *Chiloglottis* i Australien. Det är också ett begränsat antal arter som förekommer i sympatri som lämpar sig för studier om pollinatörsisolering inom dessa grupper. Det innebär att det inte går att dra några generella slutsatser om hur pass vanligt förekommande pollinatörsisolering är hos sexuellt vilseledande växter, men det går att säga att pollinatörsisolering förekommer. Därmed kan pollinatörer bidra till reproduktiv isolering för ett fåtal arter av sexuellt vilseledande orkidéer, vilket med tiden även kan leda till diversifiering inom gruppen.

Tack

Stort tack till min handledare Anders Ödeen som kommit med värdefulla kommentarer och tankar som underlättat arbetets gång. Tack till mina två återkopplare Marie Bengtsson och

Olivia Orback för kloka kommentarer. Jag vill även tacka Aksel Pålsson, Elin Ljunggren och Caroline Nilsson för stöd och läsning av mitt arbete på sena kvällar. Till sist tack till alla andra som hjälpt och stöttat mig genom denna skrivprocess.

Referenser

Ayasse M, Schiestl FP, Paulus HF, Lofstedt 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**:1995-2006.

Bird CE, Fernandez-Silva I, Skillings DJ, Toonen RJ. 2012. Sympatric speciation in the post ”Modern Synthesis” era of evolutionary biology. Evolutionary Biology **39**: 158-180.

Boas JVC, Fava WS, Laroca S, Sigrist MR. 2013. Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns. Flora **208**: 360-369.

Borg-Karslon AK. 1990. Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). Phytochemitry **29**: 1359-1387.

Cortis P, Vereecken NJ, Schiestl FP, Barone Lumaga MR, Scrugli A, Cozzolino S. 2009. Pollinator convergence and the nature of species’ boundaries in sympatric Sardinian *Ophrys* (Orchidaceae). Annals of Botany **104**: 497-506.

Crepet WL, Niklas KJ. 2009. Darwin’s second ”abominable mystery”: Why are there so many angiosperm species? American Journal of Botany **96**: 366-381.

Gaskett AC. 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. Biological Reviews **86**: 33-75.

Gaskett AC, Herberstein ME. 2010. Colour mimicry and sexual deception by Tounge orchids (*Cryptostylis*). Naturwissenschaften **97**: 97-102.

Grant V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in angiosperms. Evolution **3**: 82-97.

Johnson SD. 2006. Pollinator-driven speciation in plants. I: Harder LD, Barrett SCH (red.). Ecology and evolution of flowers, ss. 295-310. Oxford University Press, Oxford.

Kay KM, Sargent RD. 2009. The role of animal pollination in plant speciation: integrating ecology, geography and genetics. The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics **40**: 637-656.

Lowry DB, Modliszewski JL, Wright KM, Wu CA, Willis JH. 2008. The strength and genetic basis of reproductive isolation in flowering plants. Philosophical Transactions of The Royal Society B **363**: 3009-3021.

Mant J, Peakall R, Schiestl FP. 2005. Does selection on floral odor promote differentiation among populations and species of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys*? Evolution **59**: 1449-1463.

Moyle LC, Jewell CP, Kostyun JL. 2014. Fertile approaches to dissecting mechanisms of premating and postmating prezygotic reproductive isolation. Current Opinion in Plant Biology **18**: 16-23.

Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos **120**: 321–326.

Peakall R, Ebert D, Poldy J, Barrow RA, Francke W, Bower CC, Schiestl FP. 2010. Pollinator specifity, floral odour chemistry and the phylogeny of Australian sexually deceptive *Chiloglottis* orchids: implications for pollinator-driven speciation. New Phytologist **188**: 437-450.

Peakall R, Whitehead MR. 2014. Floral odour chemistry defines species boundaries and underpins strong reproductive isolation in sexually deceptive orchids. Annals of Botany **113**: 341-355.

Phillips RD, Xu T, Hutchinson MF, Dixon KW, Peakall R. 2013. Convergent specialization – the sharing of pollinators by sympatric genera of sexually deceptive orchids. Journal of Ecology **101**: 826-835.
Schiestl FP, Ayasse M. 2002. Do changes in floral odor cause speciation in sexually deceptive orchids? Plant Systematics and Evolution **234**: 111-119.
Schiestl FP, Johnson SD. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. Trends in Ecology & Evolution **28**: 307-315.
Schiestl FP, Schlüter PM. 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in Orchids. Annual Review of Entomology **54**: 425-46.
Schlüter PM, Xu S, Gagliardini V, Whittle E, Shanklin J, Grossniklaus U, Schiestl FP. 2011. Stearoyl-acyl carrier protein desaturases are associated with floral isolation in sexually deceptive orchids. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **108**: 5696–5701.
Scopece G, Cozzolino S, Johnson SD, Schiestl FP. 2010. Pollination efficiency and the evolution of specialized deceptive pollination systems. The American Naturalist **175**: 98-105.
Scopece G, Musacchio A, Widmer A, Cozzolino S. 2007. Patterns of reproductive isolation in mediterranean deceptive orchids. Evolution **61**: 2623-2642.
Sedeek KEM, Scopece G, Staedler YM, Schönenberger J, Cozzolino S, Schiestl FP, Schlüter PM. 2014. Genic rather than genome-wide differences between sexually deceptive *Ophrys* orchids with different pollinators. Molecular Ecology **23**: 6192-6205.
Soltis PS, Soltis DE. 2014. Flower diversity and angiosperm diversification. Methods in Molecular Biology **1110**: 85-102.
Stökl J, Twele R, Erdmann DH, Francke W, Ayasse M. 2007. Comparison of the flower scent of the sexually deceptive orchid *Ophrys iricolor* and the female sex pheromone of its pollinator *Andrena morio*. Chemoecology **17**: 231-233.
Surget-Groba Y, Kay KM. 2013. Restricted gene flow within and between rapidly diverging neotropical plant species. Molecular Ecology **22**: 4931-4942.
Vereecken NJ, Cozzolino S, Schiestl FP. 2010. Hybrid floral scent novelty drives pollinator shift in sexually deceptive orchids. BMC Evolutionary Biology **10**: 103
Vereecken NJ, Schiestl FP. 2009. On the roles of colour and scent in a specialized floral mimicry system. Annals of Botany **104**: 1077-1084.
Whitehead MR, Peakall R. 2014. Pollinator specifity drives strong prepollination reproductive isolation in sympatric sexually deceptive orchids. Evolution **68**: 1561–1575.
Xu S, Schlüter PM, Grossniklaus U, Schiestl FP. 2012b. The genetic basis of pollinator adaption in a sexually deceptive orchid. PLOS Genetics **8**: e1002889.
Xu S, Schlüter PM, Schiestl FP. 2012a. Pollinator-driven speciation in sexually deceptive orchids. International Journal of Ecology, doi 10.1155/2012/285081.
Xu S, Schlüter PM, Scopece G, Breitkopf H, Gross K, Cozzolino S, Schiestl FP. 2011. Floral isolation is the main reproductive barrier among closely related sexually deceptive orchids. Evolution **65**: 2606-2620.

Pollinatörers roll för reproduktiv isolering hos sexuellt vilseledande växter: Etisk bilaga

Anneli Svanholm

Självständigt arbete i biologi 2014

Bevarande av biologisk mångfald

Några av skälen till att vi ska bevara den biologiska mångfalden är att den ger upphov till olika ekosystemtjänster som i slutändan innebär en fördel för människor. Ekosystemtjänster kan handla om allt från näringscykler till mänsklig rekreation. Det är både privata personer och offentlig sektor som är beroende och gynnas av olika ekosystemtjänster. Detta är en del av ett antropocentriskt synsätt där mångfald är viktig eftersom vi inte alltid vet vilka arter som är viktiga för ett ekosystem. Biocentrism är det etiska argument som menar att naturen och organismer har ett värde i sig, utan att ha ett direkt värde för oss. Det behandlar huruvida vi människor har rätten att bestämma vilka arter som ska finnas och inte.

När man talar om organismers rätt att finnas kan man fråga sig om det finns någon gräns? Jag tolkar det biocentriska synsättet som att vi borde skydda alla organismer och deras variation. Innefattar det även de organismer som inte är önskvärda i det mänskliga samhället? Till exempel organismer som påverkar grödor negativt eller mikroorganismer som orsakar sjukdomar och påverkar både människors och andra organismers hälsa. Dessa organismer har, om man utgår från det biocentriska argumentet, ett värde i sig och vi har kanske inte rätt att bestämma om de ska finnas eller inte. Att kunna avgöra om en art är hotad som en direkt följd av människan eller inte kan bli problematiskt eftersom arter skulle komma och gå även om människan inte var inblandad. Detta kan i många fall säkert vara näst intill omöjligt att veta eller ta reda på.

Om man utgår från det antroposofiska synsättet och tar hänsyn till alla levande organismer eftersom de eventuellt är viktiga för någonting menar jag att det biocentriska synsättet ändå blir inräknat. Det går kanske att kombinera de båda synsätten med utgångspunkt från det antroposofiska, för vad gör det om det även gynnar oss i slutändan?

Forskningsetik

Jag har skrivit min översiktsartikel så att den i största möjliga mån ska täcka det berörda ämnet och göra det på ett opartiskt sätt. Källors ursprung och pålitlighet har kritiskt granskats och en bedömning angående studiernas relevans för ämnet har gjorts innan jag refererat till dem. I mitt sökande av litteratur har jag främst använt mig av söktjänsten Web of Science. För att hitta mer litteratur har jag även använt mig av källor som hänvisats till i de studier jag redan använt mig av. Det framgår tydligt i texten när argument och åsikter är framförda av någon annan än mig, vilket är refererat till i texten med tillhörande referenslista.