



UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Maja MIRTIČ

**MESOJEDE RASTLINE - STRATEGIJE IN
EKOLOGIJA**

DIPLOMSKI PROJEKT

Univerzitetni študij - 1. stopnja

Ljubljana, 2011

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Maja MIRTIČ

MESOJEDE RASTLINE - STRATEGIJE IN EKOLOGIJA

DIPLOMSKI PROJEKT
Univerzitetni študij - 1. stopnja

CARNIVOROUS PLANTS – STRATEGIES AND ECOLOGY

B. SC. THESIS
Academic Study Programmes

Ljubljana, 2011

Diplomski projekt je zaključek Univerzitetnega študija Kmetijstvo – agronomija – 1. stopnja. Delo je bilo opravljeno na Katedri za fiziologijo rastlin.

Študijska komisija Oddelka za agronomijo je za mentorja diplomskega dela imenovala prof. dr. Dominika Vodnika.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Borut BOHANEČ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, oddelek za agronomijo

Član: prof. dr. Dominik VODNIK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, oddelek za agronomijo

Član: prof. dr. Helena GRČMAN
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, oddelek za agronomijo

Datum zagovora: 26. 09. 2011

Diplomski projekt je rezultat lastnega dela. Podpisani se strinjam z objavo svojega diplomskega projekta na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je delo, ki sem ga oddal v elektronski obliki, identično tiskani verziji.

Maja Mirtič

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Du1
DK	UDK 581.137.2(043.2)
KG	mesojede rastline/dušik/hranila/stroški/koristi
AV	MIRTIČ, Maja
SA	VODNIK, Dominik (mentor)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo
LI	2011
IN	MESOJEDE RASTLINE - STRATEGIJE IN EKOLOGIJA
TD	Diplomski projekt (Univerzitetni študij - 1. stopnja)
OP	V, 13 str., 6 pregl., 5 sl., 16 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	Mesojede rastline so rastline, ki pridobivajo del hranilnih snovi iz ujetih živali, največkrat žuželk in drugih členonožcev. Prilagojene so za lovljenje in prebavljanje majhnih živali, kjer rastlina žival hkrati privabi, ujame, usmrti, prebavi in posrka hranilne snovi iz nje. S pomočjo karnivorije (mesojedosti) so se mesojede rastline prilagodile življenju v okoljih, ki so siromašna s hranili in pogosto prepojena z vodo in kjer avtotrofne rastlin brez posebnih prilagoditev ne uspevajo. Z lovljenjem in prebavljanjem žuželk dobijo mesojede rastline ponavadi samo majhen del vseh za rast in razvoj pomembnih dušikovih snovi. Mnoge se lahko razvijejo tudi brez dodatnih dušikovih snovi iz žuželk, vendar so tedaj večinoma manjše in razvijejo manj plodov od rastlin, ki uspešno lovijo svoj plen. Poleg tega se s karnivorijo poveča stopnja fotosinteze, rast ter vsebnost hranil v tkivih. Vendar pa karnivorija zahteva tudi svoje stroške. Potencialni stroški vključujejo naložbe v pasti, vabe, vzdrževanje karnivorijskih organov, kakor tudi dvojna raba listov za lovljenje in opravljanje fotosinteze. Za ekonomičnost te prilagoditve morajo hranila pridobljen iz ulova odtehtati vse stroške takšnega načina prehrane.

KEY WORDS DOCUMENTATION

- DN Du1
- DC UDC 581.137.2(043.2)
- CX carnivorous plants/nitrogen/nutrients/costs/benefits
- AU MIRTIČ, Maja
- AA VODNIK, Dominik (supervisor)
- PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
- PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Agronomy
- PY 2011
- TY CARNIVOROUS PLANTS – STRATEGIES AND ECOLOGY
- DT B. Sc. Thesis (Academic Study Programmes)
- NO V, 13 p., 6 tab., 5 fig., 16 ref.
- LA sl
- Al sl/en
- AB Carnivorous plants are plants that obtain some nutrients from the trapped animals, mostly insects and other arthropods. They are adjusted for capturing and digestion of small animals, where plant at the same time attracts, captures, kills, digests and absorbs nutrients from animals. Carnivorous plants have adapted to life in nutrient poor habitats, which are often soaked with water and where autotrophic organisms without special adaptation does not thrive. With the capture and digestion of insects carnivorous plants usually get only a small part for the growth and development important nitrogen substances. Many can be developed without additional nitrogen substances from insects, but are then usually smaller in comparison with plants that have successfully hunted their prey. Carnivory also increases the rate of photosynthesis, tissue nutrient content and growth. However carnivory is not prevalent among plants in general since it entails also costs. Potential costs of carnivory include investment in prey trapping, luring devices and also, dual use of leaves for catching and do photosynthesis. Nutrient benefits of prey capture must be very important to counteract the substantial costs of prey capture to carnivorous plants.

KAZALO VSEBINE

	Str.
KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	II
KEY WORDS DOCUMENTATION	III
KAZALO VSEBINE	IV
KAZALO PREGLEDNIC	V
KAZALO SLIK	V
1 UVOD	1
2 SPLOŠNO O MESOJEDIH RASTLINAH	2
2.1 LOV	4
2.2 PREBAVA	6
2.2.1 Prebavne žleze mesojedih rastlin	6
3 MEHANIZMI ZA PRIDOBIVANJE DUŠIKA PRI MESOJEDIH RASTLINAH	7
4 STROŠKI IN KORISTI KARNIVORIJE, UČINKOVITOST	9
5 SKLEPI	11
6 VIRI	12

KAZALO PREGLEDNIC

	Str.
Preglednica 1: Mesojede rastline v Sloveniji.	3
Preglednica 2: Prisotnosti (+) ali odsotnosti (-) prilagoditve mesojedih rastlin na privabljanje plena, lov in prebavo.	5
Preglednica 3: vsebnost dušika (μg na plen) v vinski mušici in komarju.	7
Preglednica 4: Prevzem dušika iz plena ali substrata (μg na rastlino) v reproduktivnih in vegetativnih rastlinah iz rodu <i>Pinguicula</i> .	7
Preglednica 5: Relativni prispevek dušika iz insektov na skupno vsebnost dušika za mesojede rastline.	8
Preglednica 6: povprečna masa na osnovi maksimalne fotosintetske stopnje (P_{max}) in fotosintetske učinkovitosti izrabe dušika (PNUE) za mesojede rastline.	10

KAZALO SLIK

	Str.
Slika 1: okroglostna rosika – <i>Drosera rotundifolia</i> .	2
Slika 2: Levo pasivna past vrčnice – <i>Nepenthes ampullaria</i> , desno Rafflesova vrčnica.	4
Slika 3: Aktivna past južnoafriške rosike – <i>Drosera capensis</i> , ki z lepljivimi laski trdno drži svoj plen.	5
Slika 4: Žlezni trihom mesojede vrste <i>Drosera sp.</i>	6
Slika 5: Fotosintetski stroški in koristi povezani z diferencialno stopnjo naložbe v karnivorijske prilagoditve v mineralno revnih habitatih, v odvisnosti od okoljskih razmer.	10

1 UVOD

Prave avtotrofne rastline s koreninami vsrkavajo iz tal vodo in v njej raztopljene rudninske snovi. Iz njih in iz ogljikovega dioksida, ki ga rastline sprejemajo iz zraka, nastanejo v fotosintezi in drugih presnovnih procesih vse organske snovi, ki jih rastline potrebujejo za življenje. Nekatere avtotrofne rastline v okolju ne dobijo dovolj rudninskih snovi in ta primanjkljaj nadomestijo s sprejemanjem že pripravljenih organskih snovi iz drugih živih bitij (Červenka in sod., 1988). Ker se prehranjujejo mešano, jih imenujemo miksotrofne rastline in to so mesojede oziroma žužkojede rastline. Po zunanosti so pogosto zelo podobne pravim avtotrofnim rastlinam, saj imajo prav tako razvite korenine, stebila in liste. Organske snovi tvorijo same s fotosintezo, vendar pa mnogo bolje uspevajo, kadar se dodatno prehranjujejo z ujetimi žuželkami. Verjetno so se te rastline prav z mešanim načinom prehranjevanja lahko prilagodile rasti v okoljih, kjer je v tleh zelo malo dušika (Červenka in sod., 1988).

Namen diplomskega projekta je predstaviti zanimivo življenje mesojedih rastlin, ki so se s pomočjo karnivorije (mesojedosti) prilagodile življenju v okoljih, kjer večina avtotrofnih rastlin ne uspeva. Prav tako sem želela predstaviti pomen karnivorije ter stroške in koristi za mesojedo rastlino, ki pri tem nastanejo.

2 SPLOŠNO O MESOJEDIH RASTLINAH

Mesojede rastline so rastline, ki pridobivajo del hranilnih snovi iz ujetih živali, največkrat žuželk in drugih členonožcev. Prilagojene so za lovljenje in prebavljanje majhnih živali, kjer rastlina žival hkrati privabi, ujame, usmrti, prebavi in posrka hranilne snovi iz nje. Lovljenje ji omogočajo posebej oblikovani listi, ki imajo funkcijo pasti, v katero se živali največkrat prilepijo, rastlina pa jih nato zapre vase in predela s pomočjo encimov. Živali so za rastlino hrana in alternativni vir dušika, beljakovin, maščob, jedrnih snovi in ogljikovih hidratov, katere ne pridobi iz tal. Uspevajo na mineralno revnih in pogosto kislih rastiščih, kot so močvirja, šotna barja, ali na nekaterih skalnatih podlagah, kjer pa je veliko vode in svetlobe. Prvo obširno razpravo o razvoju in delovanju mesojedih rastlin je napisal leta 1875 Charles Darwin, od takrat je bilo odkritih približno 600 vrst mesojedih rastlin.

Mala flora Slovenije (Martinčič in sod., 2007) navaja, da v Sloveniji uspeva 11 mesojedih vrst. To so rosike iz družine Droseraceae, ter mastnice in mešinke iz družine Lentibulariaceae. Rosike in mastnice so vpisane v seznam zavarovanih domorodnih rastlinskih vrst v Sloveniji. Pojavljanje in način lova teh vrst prikazuje preglednica 1.



Slika 1: okroglostna rosika – *Drosera rotundifolia* (Bavcon, 2010)

Preglednica 1: Mesojede rastline v Sloveniji (Martinčič in sod., 2007)

Rod	Vrsta	Način lova	Rastišče	Razširjenost
<i>Drosera</i>	<i>D. rotundifolia</i> - okroglostna rosika	<u>Lovilne žleze</u> (listna površina, porasla z nitastimi žleznimi lovkami, ki izločajo mravljično kislino in prebavne fermente)	Šotna barja od nižine do montanskega pasu	Alpsko, dinarsko, predalpsko, preddinarsko, subpanonsko območje
	<i>D. intermedia</i> - srednja rosika		Šotna barja in vlažna tla	Dinarsko, predalpsko, preddinarsko območje
	<i>D. anglica</i> - dolgolistna rosika		Barja, močvirja in vlažna mesta ob izviroh	Alpsko območje (Julijske Alpe, Pohorje-Kobansko, Muta), dinarsko, predalpsko, preddinarsko območje
	<i>D. x obovata</i> (<i>D. anglica</i> x <i>D. rotundifolia</i>)			Dinarsko območje
<i>Pinguicula</i> L.	<i>P. alpina</i> - alpska mastnica	<u>Lovilne žleze</u> (listi imajo na površini veliko pecljatih in včasih gibljivih žlez, ki izločajo lepljiv izcedek s prebavnimi fermenti)	Nizka barja, močvirna mesta, ob gorskih potokih, vlažno skalovje in vlažna gruščnata mesta na karbonatni podlagi	Raztreseno, lokalno pogosto od (nižine) montanskega pasu do alpskega pasu. Alpsko, dinarsko, predalpsko, preddinarsko (redko na obrobju), submediteransko območje (severno obrobje)
	<i>P. vulgaris</i> - navadna mastnica		Vlažni travniki, močvirja, barja in ob izviroh	Redko do raztreseno od nižine do montanskega pasu. Alpsko, dinarsko (severno obrobje), predalpsko območje
<i>Urticularia</i> L.	<i>U. minor</i> - mala mešinka	<u>Z mešički</u> (posebne pasti, ki se ob dotiku žuželke samodejno in bliskovito zaprejo)	Stoječe vode, jarki in močvirja	Alpsko območje (Pokljuka), dinarsko (Bloke, Cerknjsko jezero), predalpsko, subpanonsko območje
	<i>U. bremii</i> - Bremova mešinka		Stoječe vode in močvirja	Predalpsko območje (Ljubljansko barje)- izumrla vrsta
	<i>U. intermedia</i> - srednja mešinka		Stoječe vode in močvirja	Dinarsko območje (Cerknjsko jezero), predalpsko območje (Ljubljansko barje?)
	<i>U. vulgaris</i> - navadna mešinka		Stoječe vode, ribniki in močvirja	V Sloveniji je razširjenost slabo poznana
	<i>U. australis</i> - južna mešinka		Stoječe in počasi tekoče vode	Predalpsko, subpanonsko območje, verjetno tudi drugod v SLO, razen submediteransko območje

2.1 LOV

Spremenjeni listi mesojedih rastlin, z lepljivo površino delujejo kot pasivne oziroma aktivne pasti s prebavnimi encimi. Pasivne pasti se ob lovljenju žrtve ne premikajo, kar lahko zasledimo pri vrstah iz rodov *Nepenthes*, *Sarracenia*, *Heliamphora*, *Darlingtonia* in *Cephalotus*. Listi ali njihovi deli so preobraženi v odprte vrčkaste tvorbe. Ko se žuželka ujame v te vrčke, se po gladkih notranjih stenah ne more rešiti iz pasti in zdrsne v notranjost, kjer so na dnu prebavni encimi, ki žuželko razgradijo v nekaj urah do nekaj dneh.



Slika 2: Levo je pasivna past vrčnice – *Nepenthes ampullaria*, desno pa Rafflesova vrčnica (Attenborough, 1996)

Aktivne pasti pa pri lovu dejavno sodelujejo. Ločimo dva tipa v lovilne pasti preobraženih listov. Listi, ki imajo na površini veliko pecljatih in gibljivih žlez, ki izločajo lepljiv izcedek s prebavnimi fermenti. Ko se žuželka ujame na list, se prilepi, listna ploskev pa se začne uvihavati okoli žrtve. Iz teh žleznih dlačic se nato začne izločati prebavni fermenti, ki žuželko počasi razkrojijo, da od nje ostane le hitinski oklep. Te vrste pasti zasledimo pri vrstah iz rodov *Pinguicula*, *Drosera*, *Byblis* in *Drosophyllum*. Lahko pa so listi preobraženi v posebne pasti, ki se ob dotiku žuželke samodejno in bliskovito zaprejo. Najbolj znana mesojeda rastlina s to vrsto pasti je zagotovo muholovka (*Dionaea*). Ta ima dvoloputasto listno ploskev, ki je po vsej površini porasla z nežnimi dlačicami in listni rob, ki je narezan v ostre nitaste bodice. Ko se žuželka dotakne dlačic, se listni loputi vzdolžno bliskovito sklopita in ujameta žrtev (Červenka in sod., 1988). Past se zapre v približno 100 milisekundah (Dermastia, 2007). Na podoben način lovijo tudi rastline iz rodu *Aldrovanda*, ki so vodne mesojede rastline in *Utricularia* (mešinka), ki pa so lahko tudi kopenske.



Slika 3: Aktivna past južnoafriške rosike – *Drosera capensis*, ki z lepljivimi laski trdno drži svoj plen (Attenborough, 1996)

Pasti privabljajo žrtve na podoben način kot cvetovi privabljajo opraševalce z barvami, vzorci in vonjavami. Na pasteh so kot na cvetovih našim očem nevidni, a žuželkam privlačni vzorci. Vzorci, vidni le v UV-svetlobi, delujejo kot zemljevid v notranjost pasti (Dermastia, 2007).

Nekatere mesojede rastline so zelo odvisne od ulova, nekatere pa lahko preživijo tudi brez, kar je v največji meri odvisno od okolja kjer živijo. Bolj kot so siromašna tla, bolj so mesojede rastline odvisne od ulova.

Preglednica 2: Prisotnosti (+) ali odsotnosti (-) prilagoditve mesojedih rastlin na privabljanje plena, lov in prebavo (Givnish in sod., 1984)

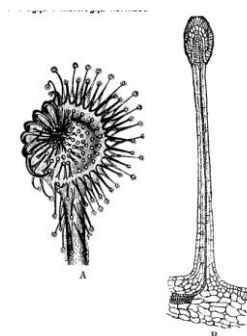
Rod (število vrst)	Privabljanje plena	Lov	Prebava
<i>Brocchinia</i> (1)	+	pasivni	-
<i>Heliamphora</i> (6)	+	pasivni	-
<i>Darlingtonia</i> (1)	+	pasivni	-
<i>Sarracenia</i> (9)	+	pasivni	+/-
<i>Cephalotus</i> (1)	+	pasivni	+
<i>Nepenthes</i> (71)	+	pasivni	+
<i>Genlisea</i> (35)	-	pasivni	+
<i>Drosera</i> (90)	-	+	+
<i>Drosophyllum</i> (1)	+	+	+
<i>Byblis</i> (2)	-	+	+
<i>Pinguicula</i> (35)	-	+	+
<i>Triphyophyllum</i> (1)	-	+	+
<i>Dionaea</i> (1)	+	+	+
<i>Aldrovanda</i> (1)	-	+	+
<i>Utricularia</i> (280)	-/+	+	+
<i>Biovularia</i> (1)	-	+	+
<i>Polypompholyx</i> (2)	-	+	+

2.2 PREBAVA

Ko je žrtev enkrat v pasti, se sproži izločanje prebavnih encimov. Teh imajo nekatere rastline več, druge manj ali so celo brez njih (*Heliophora*, *Darlingtonia*). Slednjim pomagajo bakterije, ki se naselijo v vrčkah. Izločanje prebavnih encimov poteka precej podobno pri vseh mesojedih rastlinah. Encimi, ki jih izločajo pasti, razgrajujejo beljakovine (proteaze, peptidaze), maščobe (lipaze, esteraze), ogljikove hidrate (amilaze, celo hitinaze), jedrne snovi (fosfataze, ribonukleaze). Prebavni sok lahko sestavlja celo več različnih encimov kot v človeškem želodcu. Njihovo delovanje je pogojeno z različno pH vrednostjo tekočine, ki se tekom razkroja spreminja tako, da se zaporedoma aktivirajo različni encimi. K razgradnji pripomorejo še drugi razkrojevalci, kot so plesni, bakterije in praživali. Ti del hrane razkrojijo, hkrati pa gnojijo s svojimi izločki (Slatner, 1999). Absorpcija hranil iz pasti je podobna kot s koreninami iz tal (Dermastia, 2007). V celice se sprejemajo s pomočjo transportnih membranskih proteinov. V celoti pa mehanizem prebave mesojedih rastlin še ni popolnoma znan.

2.2.1 Prebavne žleze mesojedih rastlin

Prebavne žleze nekaterih mesojedih rastlin so lahko kratke in pecljate kot pri muholovki (*Dionea*). Prebavna žleza mastnice (*Pinguicula*) ima eno bazalno celico, eno celico vratu in nekaj izločalnih celic v glavi. Apoplastno pronicanje izločkov v rastlino preprečujejo kutinizirane stranske stene celice vratu. Z razliko od enostavnejših prebavnih žlez je prebavna žleza rosike (*Drosera sp.*, Slika 4) najbolj izdelan tip žleznega trihoma, v katerem posamezni sklopi celic opravljajo različne naloge: zbirajo snovi z velike površine, jih prenašajo skozi labirintske prenosne celice in plazmodezme ter imajo posebne celice, specializirane za izločanje. Izloček je izoliran in ne more pronicati nazaj v rastlino. Pecelj žleze je iz dveh plasti celic – povrhnjice, ki je iz majhnih celic in notranje plasti s podaljšanimi celicami, ki imajo na končnih stenah številne plazmodezme. V sredini peclja je vrsta traheid, ki sega do vrha žleze. Na bazi glave so traheide obkrožene s plastjo prenosnih celic. Traheide in prenosne celice obdaja plast celic s casparijevimi progami. Nad prenosnimi celicami sta dve plasti sekretornih celic, ki imajo prav tako labirintske stene, kar olajšuje prenos snovi. Celotna žleza je prekrita s kutikulo, v kateri so kanalčki. Sekretorne celice prebavne žleze imajo dve nalogi. Poleg izločanja prebavnih encimov iste celice tudi absorbirajo prebavljena hranila (Dermastia, 2007).



Slika 4: Žlezni trihom mesojede vrste *Drosera sp.* (Mohr in Schopfer, 1995)

3 MEHANIZMI ZA PRIDOBIVANJE DUŠIKA PRI MESOJEDIH RASTLINAH

Običajne rastline sprejemajo dušik skozi korenine in sicer delno aktivno, delno pasivno, pretežno kot NO_3^- , NH_4^+ oz. fiksirajo N_2 s pomočjo bakterij. Dušika pogosto primanjkuje, rastline se lahko do neke mere prilagodijo z učinkovitejšimi mehanizmi transporta (uporabljajo transportne proteine z večjo afiniteto).

Dušik je pri mesojedih rastlinah omejujoč dejavnik, saj rastejo v habitatih, kjer poleg dušika primanjkuje tudi ostalih hranil, kjer je veliko svetlobe in vlage. Posledično so rastline razvile šibke korenine, ki so običajno kratke in slabo razvejane, vendar zmožne tolerirati pomanjkanje kisika v mokrih tleh. Sprejem dušika in ostalih hranil iz substrata skozi korenine je torej omejen. Vendar pa lahko mesojede rastline s svojo prilagoditvijo in zmožnostjo lovljenja ter prebave žuželk del hranilnih snovi pridobijo iz ulova. Količina dušika, pridobljenega na račun karnivorije je predvsem odvisna od posamezne vrste mesojede rastline, nekaj pa tudi od vrste plena (preglednica 3). Watson (1982, cit. po Adamec, 1997) in Reichle (1969, cit. po Adamec, 1997) sta v svojih raziskavah podala skupne vsebnosti hranil v žuželkah, in sicer (g/kg SS): N, 99-121; P, 6-14,7; K, 1,5-31,8; Ca, 22,5; Mg, 0,94. Vendar pa del hranilnih snovi žuželk mesojedim rastlinam ni dostopnih.

Preglednica 3: vsebnost dušika (μg na plen) v vinski mušici in komarju (Adamec, 2002)

Plen	Vsebnost dušika (μg na plen)
Vinska mušica (<i>Drosophila melanogaster</i>)	18,8
Komar (<i>Culex pipiens</i>)	65,9

Učinkovitost sprejema dušika iz plena lahko preučujemo z uporabo stabilnega dušikovega izotopa ^{15}N kot sledilca. S pomočjo sledilca lahko natančno izračunamo delež dušika, pridobljenega iz ulova, kakor tudi kje v rastlini se nahaja. Na omenjen način sta Friday in Quarmby (1994, cit. po Ellison, 2001) ocenila, da navadna mešinka (*Utricularia vulgaris*) s funkcionalnimi mešički, ki jih proizvede sredi poletja, iz plena pridobi približno 50% dušika. Ostali dušik prejme iz vode. Raziskave Hanslina in Karlssona (1996) so pokazale, da *Pinguicula vulgaris* iz plena pridobi kar 41% dušika, medtem ko je ta delež manjši pri vrstah *Pinguicula alpina*, *P. vilosa* in *Drosera rotundifolia* le od 29-35% (preglednica 4).

Preglednica 4: Prezem dušika iz plena ali substrata (μg na rastlino) v reproduktivnih in vegetativnih rastlinah iz rodu *Pinguicula* (Hanslin in Karlsson, 1996)

Vrsta	Faza razvoja	Dušik pridobljen iz:	
		plena	substrata
<i>Pinguicula alpina</i>	r	6,3	31,8
	v	4,1	44,5
<i>Pinguicula villosa</i>	r	1,5	(-8)
	v	1,6	19,8
<i>Pinguicula vulgaris</i>	r	7,3	15,8
	v	6,0	46,7

*r-reproduktivne, v-vegetativne.

Prav tako je z uporabo dušikovega izotopa ^{15}N , Schulze (1991) raziskoval delež dušika, pridobljenega iz plena, glede na različne oblike rasti mesojedih rastlin iz družine Droseraceae, rosikovke. Ugotovil je, da rozetaste vrste (*Drosera rotundifolia*, *D. erythrorhiza*, *D. macrophylla*, *D. zonaria*, *D. bulbosa*, *D. glanduligera*, *D. dichrosepala*, *D. pulchella*) pridobijo najmanj dušika iz plena, le od 12-32%. Nasprotno od rozetastih vrst so bile vrednosti pri pokončno, nizko rastočih vrstah od 37-57% (*D. huegellii*, *D. menziesii*, *D. stolonifera*), pri pokončno in visoko rastočih od 49-65% (*D. gigantea*, *D. heterophylla*, *D. marchantii*) ter najvišje vrednosti dušika, pridobljenega iz plena pri plezalkah 35-87% (*D. macrantha*, *D. modesta*, *D. pallida*, *D. subhirtella*). Pri vrsti *Drosera pallida* je bilo zabeleženo, da pridobi kar 87,1% celotnega dušika od plena, kar pomeni, da je močno odvisna od ulova v primerjavi z *D. erythrorhiza*, ki pridobi le 19,6% (preglednica 5).

Preglednica 5: Relativni prispevek dušika iz insektov na skupno vsebnost dušika za mesojede rastline (Ellison in Gotelli, 2001)

Tip pasti	Način rasti	Vrsta	Povprečna vrednost dušika iz insektov [%]
Mešički	vodna	<i>Utricularia vulgaris</i>	51,8
	kopenska	<i>Polypompholyx multifida</i>	21,0
Lepljivi listi	rozeta	<i>Drosera rotundifolia</i>	26,5
	rozeta	<i>Drosera erythrorhiza</i>	19,6
	plezalka	<i>Drosera macrantha</i>	54,2
	plezalka	<i>Drosera modesta</i>	34,5
	plezalka	<i>Drosera pallida</i>	87,1
	plezalka	<i>Drosera subhirtella</i>	35,6
	pokončna, nizko rastoča	<i>Drosera huegelli</i>	57,3
	pokončna, nizko rastoča	<i>Drosera menziesii</i>	36,7
	pokončna, nizko rastoča	<i>Drosera stolonifera</i>	51,4
	pokončna, visoka	<i>Drosera gigantea</i>	49,1
	pokončna, visoka	<i>Drosera heterophylla</i>	47,2
Vrčki	pokončna, visoka	<i>Drosera marchantii</i>	64,7
	rozeta	<i>Cephalotus follicularis</i>	26,1
	plezalka	<i>Nepenthes mirabilis</i>	61,5
	rozeta	<i>Darlingtonia californica</i>	76,4
	rozeta	<i>Heliamphora sp.</i>	79,3
	rozeta	<i>Brocchinia reducta</i>	59,8
	rozeta	<i>Sarracenia purpurea</i>	10,0

Omenjene raziskave kažejo, da je delež iz insektov pridobljenega dušika v mineralni prehrani mesojedih rastlin precej variabilen in povečini ni prevladujoč. Z lovljenjem in prebavljanjem žuželk dobijo mesojede rastline ponavadi samo majhen del vseh za rast in razvoj pomembnih dušikovih snovi. Mnoge se lahko razvijejo tudi brez dodatnih dušikovih snovi iz žuželk, vendar so tedaj večinoma manjše in razvijejo manj plodov od rastlin, ki uspešno lovijo svoj plen (Červenka in sod., 1988). Lovljenje pa poleg dodatnih hranil stimulira rast korenin in posledično se poveča njihova učinkovitost.

4 STROŠKI IN KORISTI KARNIVORIJE, UČINKOVITOST

Karnivorija je strategija za pridobivanje hranil v mineralno revnih habitatih, kjer se mesojede rastline pogosto pojavljajo. Koristi karnivorije izhajajo predvsem v večji stopnji fotosinteze zaradi povečanja dušika, prejetega iz plena, v povečani rasti ter povečani vsebnosti hranil v tkivih. Poleg tega lahko karnivorija poveča možnost preživetja, konkurenčne sposobnosti ter vegetativno in spolno razmnoževanje. Vendar pa karnivorija zahteva tudi svoje stroške. Potencialni stroški vključujejo naložbe v pasti, vabe (npr. z aminokislinami bogat nektar), vzdrževanje karnivorijških organov, kakor tudi dvojna raba listov za lovljenje in opravljanje fotosinteze (Mendez in Karlsson, 1999).

Givnish in sod. (1984) so razvili model stroškov in koristi za razvoj karnivorije, kjer so upoštevali tri potencialne energetske koristi karnivorije, navadno v habitatih z malo hranil, veliko vlage in svetlobe.

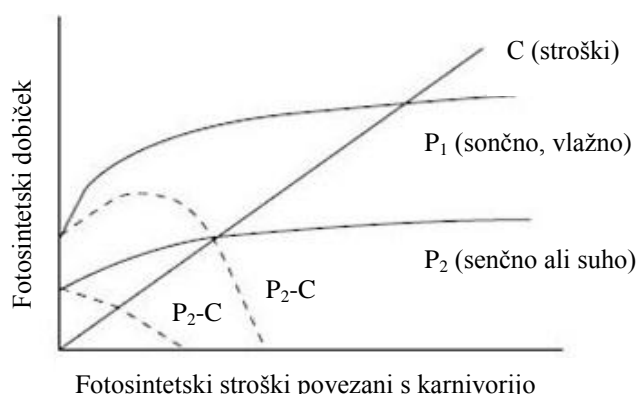
(1) S karnivorijo se lahko v rastlini poveča stopnja fotosinteze kot rezultat povečane absorpcije mineralov, kot (a) povečana stopnja fotosinteze na enoto listne mase ali (b) povečanje celotne mase listov. Weiss (1980, cit. po Givnish, 1984) je potrdil, da vnos hranil s karnivorijo v *Sarracenia flava* lahko dvigne stopnjo fotosinteze, kakor tudi trajanje sezonske fotosinteze na enoto listne mase.

(2) S karnivorijo se lahko poveča raven hranilnih snovi v semenih ali poveča produkcija semena. Pri epifitski *Brocchinia reducta* je Benzing (1976, cit. po Givnish, 1984) pokazal, da se lahko velik del osvojenih hranil usmerja v semena in cvetove.

(3) Karnivorija lahko služi za delno zamenjavo avtotrofije s heterotrofijo kot vir kemične energije. Številne mesojede rastline ne morejo proizvajati pasti ali liste z večjo fotosintetsko učinkovitostjo med neugodnimi letnimi časi, kjer drugi faktorji kakor hranila zavirajo rast. Zato nekatere saracenije (*Sarracenia*) v pozni poletni suši ne oblikujejo pasti. Muholovka (*Dionaea*) proizvaja liste s širokimi, fotosintetsko aktivnimi peclji in majhne pasti pozimi. *Cephalotus* proizvaja samo filodije in ne pasti med mrzlo zimo v jugozahodni Avstraliji. *Nepenthes* pa pogosto ne proizvede vrčev v preveč suhih in senčnih razmerah.

Fotosintetska učinkovitost je osrednjega pomena za vse razprave o stroških in koristih karnivorije.

V območjih, ki so sončna in vlažna (P_1), bi imela karnivorija največji vpliv na fotosintetski dobiček (P), ki hitro narašča in počasi upada. V okoljih, ki pa so senčna in/ali suha (P_2) v času fotosintetske aktivnosti, svetloba ali voda bolj verjetno omejujeta rast in dobiček iz karnivorije je manjši in upada hitreje (slika 5). Razlika med fotosintetskimi stroški in koristi bo bolj verjetno pozitivna pri nizki naložbi v karnivorijo in s tem spodbuja svojo evolucijo v habitatih siromašnih s hranili, ki pa so prav tako sončna in vlažna v obdobju fotosintetske aktivnosti.



Slika 5: Fotosintetski stroški in koristi, povezani z diferencialno stopnjo naložbe v karnivorijske prilagoditve v mineralno revnih habitatih, v odvisnosti od okoljskih razmer (Givnish in sod., 1984)

Knight (1992) je v raziskavi na vrsti *Utricularia macrorhiza* poudarila, da imajo karnivorijski mešički nižjo stopnjo fotosinteze (na gram tkiva) kot listi (preglednica 6), kar lahko štejemo kot strošek karnivorije, saj biomasa investirana v mešičke, ne povrne toliko fotosintatov kot druga tkiva in rastlina raste počasneje, kot če ne bi proizvedla nobenega mešička. Razlike med fotosintetsko aktivnostjo lista in mešička predstavljajo precejšnji strošek karnivorije. Rastlina z največjim številom mešičkov izgubi največ ogljika zaradi nizke produktivnosti. Če rastlina ne bi proizvedla nobenega mešička, bi bilo produktivnim listom odvzeta hranila pridobljena z ulovom, rastlina pa bi posledično imela nižjo vsebnost dušika. Hranila, pridobljena iz ulova, morajo biti zelo pomembna in morajo odtehtati vse stroške, ki so pri tem nastali.

Preglednica 6: povprečna masa na osnovi maksimalne fotosintetske stopnje (P_{max}) in fotosintetske učinkovitosti izrabe dušika (PNUE) za mesojede rastline (Ellison in Gotelli, 2001)

Vrste	Struktura	P_{max} ($\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	PNUE ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol N}^{-1} \text{ s}^{-1}$)
<i>Pinguicula alpina</i>	Listi	69.30	45.4
<i>Pinguicula villosa</i>	Listi	41.80	29.4
<i>Pinguicula vulgaris</i>	Listi	56.70	37.7
<i>Drosera rotundifolia</i>	Listi	45.60	33.6
<i>Sarracenia purpurea</i>	Listi	29.70	N.P
<i>Aldrovanda vesiculosa</i>	Listi	76.50	N.P
<i>Utricularia macrorhiza</i>	Mešički	23.62	N.P
<i>Utricularia macrorhiza</i>	Listi	53.23	N.P

*N.P., ni podatka, N, dušik

Prav tako je Knight (1992), primerjala maksimalno fotosintetsko stopnjo (P_{max}) in vrednost fotosintetske učinkovitosti izrabe dušika (PNUE) mesojedih rastlin z navadnimi-avtotrofnimi rastlinami, kjer je poudarila, da imajo mesojede rastline nižjo maksimalno fotosintetsko stopnjo kot rastline, ki rastejo v okolici in prav tako nižjo vrednost PNUE. Nižja fotosintetska stopnja izhaja predvsem iz nižje produktivnosti karnivorijskih organov, saj imajo lahko do dva krat nižjo vrednost fotosinteze. Vendar se s karnivorijo ta stopnja lahko poveča. Kot primer imajo listavci P_{max} od 46,7 do 252,5 $\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, mesojede rastline pa le od 23,62 do 69,30 $\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (preglednica 6).

5 SKLEPI

Karnivorija je strategija za pridobivanje hranil (predvsem dušika) v mineralno revnih habitatih, kjer se mesojede rastline pogosto pojavljajo. Nekatere mesojede rastline so zelo odvisne od ulova, nekatere pa lahko preživijo tudi brez, vendar so tedaj manjše in razvijejo manj plodov. Delež iz insektov pridobljenega dušika je v mineralni prehrani mesojedih rastlin precej variabilen in po večini ni prevladujoč. S karnivorijo pa se poleg dodatnih hranil, poveča tudi fotosintetska zmogljivost rastline, zmožnost preživetja in konkurenčne sposobnosti ter vegetativno in spolno razmnoževanje. Vendar pa karnivorija zahteva tudi svoje stroške, zato morajo biti hranila pridobljena iz ulova zelo pomembna in morajo odtehtati vse svoje stroške, ki so pri tem nastali. Evolucijsko gledano, se ta način prehrane ne bi ohranil, če se ne bi splačal.

Na samo razmerje med stroški in koristi karnivorije, ima zelo velik vpliv človek in njegovi posegi v naravo. Z vnosom hranil v habitate, kjer uspevajo mesojede rastline lahko omejeno razmerje poruši. Če je v tleh dovolj razpoložljivih hranil, se lahko mesojeda rastlina 'odpove' karnivoriji ali pa celo propade, če je vsebnost hranil previsoka. Poleg hranil, so mesojede rastline omejene tudi na specifične habitate (šotna barja, stoječe vode, ribniki), ki so občutljivi na škodljive antropogene vplive, kar še dodatno omejuje njihovo razširjenost in povečuje njihovo ogroženost. V Sloveniji so rosike iz družine Droseraceae ter mastnice iz družine Lentibulariaceae, že močno ogrožene in zato vpisane v seznam zavarovanih rastlinskih vrst. Mešinke so trenutno uvrščene med prizadete in ranljive vrste, vendar se tudi njihovo število močno zmanjšuje.

6 VIRI

- Adamec L. 1997. Mineral Nutrition of Carnivorous Plants: A Review. *The Botanical Review*, 63, 3: 273-299
- Adamec L. 2002. Leaf Absorption of Mineral Nutrients in Carnivorous Plants Stimulates Root Nutrient Uptake. *New Phytologist*, 155, 1: 89-100
- Attenborough D. 1996. Zasebno življenje rastlin. Ljubljana, Cankarjeva založba: 319 str.
- Bavcon J. 2010. Botanični vrt Univerze v Ljubljani. Ljubljana, Kmečki glas: 231 str.
- Červenka M., Feráková V., Haber M., Kresánek J., Pačlová L., Peciar V., Šomšák L. 1988. Rastlinski svet Evrope. Ljubljana, Mladinska knjiga: 374 str.
- Dermastia M. 2007. Pogled v rastline. Ljubljana, Nacionalni inštitut za biologijo: 237 str.
- Ellison A.M, Gotelli N.J. 2011. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16, 11: 623-629
- Givnish T.J, Burkhardt E.L, Happel R.E, Weintraub J.D. 1984. Carnivory in the Bromeliad *Brocchinia*, with a Cost/Benefit Model for the General Restriction of Carnivorous Plants to Sunny, Moist, Nutrient-Poor Habitats. *The American Naturalist*, 124, 4: 479-497
- Grudnik L. 2004. Mesojede rastline- posebneži med rastlinami. *Mariborski Agronom*, 9, 4: 18-20
- Hanslin H.M, Karlsson P.S. 1996. Nitrogen uptake from prey and substrate as affected by prey capture level and plant reproductive status in four Carnivorous Plant species. *Oecologia*, 106, 3: 370-375
- Knight S.E. 1992. Cost of Carnivory in the Common Bladderwort, *Utricularia macrorhiza*. *Oecologia*, 89, 3: 348-355
- Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Podobnik A., Turk B., Vreš B., Ravnik V., Frajman B., Strgulc Krajšek S., Trčak B., Bačič T., Fischer M.A., Eler K., Surina B. 2007. Mala flora Slovenije: Ključ za določanje praprotnic in semenk. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 967 str.
- Mendez M., Karlsson P.S. 1999. Costs and Benefits of Carnivory in Plants: Insights from the Photosynthetic Performance of Four Carnivorous Plants in a Subarctic Environment. *Oikos*, 86, 1: 105-112
- Mohr H., Schopfer P. 1995. *Plant Physiology*. Springer, Berlin: 629 str.

Schulze W., Schulze E.D, Pate J.S, Gillison A.N. 1997. The nitrogen supply from soils and insects during growth of the pitcher plants *Nepenthes mirabilis*, *Cephalotus follicularis* and *Darlingtonia californica*. *Oecologia*, 112: 464-471

Slatner J. 1999. Mesojedke.

<http://www2.arnes.si/~sopjlat/mesojedke/> (julij 2011)