

# Zvláštnosti výživy masožravých rostlin

## 1. Suchozemské druhy

Lubomír Adamec

Autor věnuje honorář Nadaci Živa

Masožravé rostliny (MR) představují zvláštní ekologickou skupinu rostlin s pozoruhodným způsobem doplňkového získávání živin z těla živočišné kořisti. Samotné chytání kořisti je často spojeno s rychlými pohyby pastí (mucholapka, bublinatka), a stalo se tak bezesporu jedním z fyziologických divů rostlinné říše. MR tvoří taxonomicky pestrá skupinu asi 650 systematicky navzájem nepřibuzných druhů rostlin, pouhý zlomek z celkového bohatství asi 300 000 druhů cévnatých rostlin. Z nich je asi 50 druhů ponořených vodních, ostatní jsou suchozemské nebo epifytní. V uplynulých 25 letech představil podrobně čtenářům Živy jednotlivé skupiny těchto rostlin v téměř třicetce článků M. Studnička. V návaznosti na tyto články bych chtěl přiblížit ekofyziologické vztahy spojené s nejdůležitějším aspektem masožravosti — příjmem a využitím živin z kořisti.

Co je příznačné pro všechny druhy masožravých rostlin? Především: a) vytvářejí vždy pasti listového původu, do nichž různými důmyslnými způsoby chytají kořist; b) uvolňují živiny z kořisti a přijímají je; c) využívají je ke svému růstu. I přes tyto zdánlivě jasné znaky však nemusí být hranice mezi rostlinami masožravými a nemasožravými zcela zřejmá. Někdy je za kritérium masožravosti považována tvorba vlastních trávicích enzymů a lákání kořisti, ale to jsou spíše technické detaily. Podle mého názoru je zcela zásadní, zda dochází k příjmu živin z kořisti, což je hlavní ekologický smysl a fyziologický důsledek chytání kořisti.

Ukázkovým hraničním příkladem masožravosti jsou dva jihoafrické druhy rodu chejlava (*Roridula*, viz obr.). Rostliny pomocí lepivých tentakulí (paličkovitých útvarů se žlázkami, viz obr.) chytají kořist, ale netráví ji. Chycenou kořist vysávají plošnice dvou druhů rodu *Pameridea*, které jsou na chejlavy striktně vázány a bez nebezpečí po nich lezou. Chejlavy však využívají živiny z těl kořisti nepřímo — z výkalů ploštic — a jsou tudíž také masožravé.

Uznávaná monografie Juniper a kol. (1989) přesto uvádí jako nezbytné znaky syndromu masožravosti u rostlin lákání

kořisti, její zachycení, ulovení, usmrcení, trávení a příjem užitečných látek. Můžeme tedy nazývat masožravost se všemi výše uvedenými znaky jako holokarnivorii (rody rosnatka — *Drosera*, mucholapka — *Dionaea*, bublinatka — *Utricularia*, láčkovka — *Nepenthes*, špirlice — *Sarracenia*) v protikladu s hemikarnivorii (rody broknie — *Brocchinia*, heliamfora — *Heliamphora*, chejlava — *Roridula* aj.; Joel 2002). V pastech prakticky všech druhů masožravých rostlin se totiž nacházejí bohatá společenstva bakterií, hub, řas a někdy i živočichů — komezálů (spolustolovníků). Všechny tyto organismy dobře snášejí prostředí hydrolytických enzymů a vylučováním svých enzymů zvyšují účinnost trávení kořisti. Proto i u druhů masožravých rostlin, které vlastní trávicí enzymy netvoří, může dobře probíhat enzymatický rozklad kořisti.

### Ekologická charakteristika masožravých rostlin a jejich stanovišť

Velká většina suchozemských (terestrických) masožravých rostlin roste v půdách rašelinišť, slatinišť a mokřadů, v nichž se setkává s mnoha nepříznivými podmínkami pro svůj růst. Tyto půdy jsou hodně

zamokřené, často značně kyselé (pH až 3), ale i neutrální nebo slabě zásadité, chybí v nich kyslík a naopak se v nich mnohdy vyskytuje sirovodík a jiné toxické látky. Často také mají vysoký obsah těžko rozložitelných rostlinných zbytků a hlavně jsou velmi chudé na využitelné minerální živiny. Masožravost lze tedy považovat za adaptaci ke všem těmto stresovým faktorům.

MR však rostou na svých typických mokřadních stanovištích spolu s mnoha nemasožravými druhy rostlin (např. mokřadní lipnicovité — *Poaceae* a šachorovitě — *Cyperaceae*, keřky z čel. vřesovcovitých — *Ericaceae* aj.), tudíž masožravost, která se během evoluce vyvinula několikrát paralelně, je pouze jedním ze způsobů adaptace rostlin na nepříznivé prostředí.

Ekologické podmínky, za nichž by měla být masožravost podle poměru ekologických přínosů a nákladů pro rostliny výhodná, formulovali ve své klasické ekologické studii Givnish a kol. (1984). Jsou jimi slunná stanoviště a minerálně chudé zamokřené půdy. Existuje nicméně mnoho výjimek, a proto tato koncepce představuje značné zjednodušení. V každém případě však mají masožravé rostliny značnou schopnost regulovat tvorbu svých pastí podle ekologických podmínek prostředí (dostupnost kořisti nebo minerálních živin v půdě, ozářenost apod.), a tím nastavují svoji investici do masožravosti. Tato optimalizace je nezbytná, protože tvorba pastí je pro všechny MR značnou fyziologickou zátěží.

Jako typičtí stres-stratégové se masožravé rostliny přizpůsobily specifickým podmínkám pomalým růstem — rychlost fotosyntézy na jednotku listové plochy je u nich asi 5× nižší než u ostatních rostlin (pomalý růst terestrických MR je také důvodem jejich slabé konkurenční schopnosti). Nevyžadují rychlý přísun minerálních živin z půdy a s přijatými živinami dobře hospodáří.

Většina druhů těchto rostlin má slabé, krátké a nepřilíš větvené kořeny, jejichž podíl na celkové biomase činí v průměru asi 10–15 %. Při poškození většinou rostlinám snadno dorůstají. Kořeny mají značnou schopnost trvale tolerovat nepřítomnost kyslíku v zamokřených půdách. Na základě anatomie je možno soudit, že jejich hlavní adaptací k nedostatku kyslíku v půdě je difuze mezibuněčnými prostory a omezení ztrát na povrchu kořenů (Živa 2003, 3: 137–138).

Celkově mají kořeny masožravých rostlin značně malou kapacitu pro příjem živin z půdy, avšak ta je doplňována příjmem živin z kořisti. Přesto u nich příjem živin kořeny z půdy obvykle převládá (ač např. druhy rodu *Gentlisea* kořeny vůbec nemají). Je proto s podivem (zejména ve srovnání s velkým počtem prací o nadzemních orgánech MR), že vůbec první ekofyziologická studie provedená na kořenech MR byla publikována teprve nedávno (Adamec 2005). Výsledky této ekofyziologické studie překvapivě ukázaly vysokou metabolickou aktivitu kořenů všech sledovaných masožravých rostlin z rodů rosnatka, mucholapka a špirlice. Rychlost dýchání i čerpání vody uříznutými kořeny MR na jednotku čerstvé hmotnosti byla stejná nebo i výrazně vyšší než u jiných nemasožravých rostlin, např.

*Špirlice nachová* (*Sarracenia purpurea*) pochází ze Severní Ameriky, ale byla vysazována v řadě evropských zemí. Soudí se, že pro tento druh nemá masožravost velký ekologický význam



kulturních plodin. Z toho vyplývá, že kořeny MR jsou fyziologicky velmi aktivní a i přes svůj malý podíl mají pro MR velký význam.

### Výživa suchozemských masožravých rostlin

Základní otázky, které si přírodovědci v souvislosti s MR kladou již asi 130 let, znějí: jaký je význam listové a kořenové výživy, jaký je relativní význam příjmu organických a minerálních látek z kořisti a příjem jakých živin (prvků) z kořisti má pro růst MR rozhodující význam?

Charles Darwin byl první (v r. 1875), kdo si všiml, že rosnatky krmené hmyzem rostou rychleji než nekrmené. Jeho pokračovatelé brzy prokázali, že krmení hmyzem více podporuje rozmnožování rosnatek než jejich vegetativní růst. Pěstováním ve sterilních pískových kulturách se také prokázalo, že příjem živin listy pouze z těl kořisti k růstu nestačí, a rosnatky tedy potřebují přijímat část živin také kořeny z půdy. Naopak výhradně kořenová minerální výživa bez krmení hmyzem je pro zdravý růst MR dostatečná. Všechny MR jsou fototrofní a probíhá tedy u nich fotosyntetická fixace CO<sub>2</sub> v tzv. Calvinově cyklu. Krmení hmyzem proto také nikdy nenahradilo fotosyntetickou produkci organických látek.

Vztah fotosyntézy a masožravosti je však složitější a nejednoznačný. Nezanedbatelný příjem organických látek z kořisti by sice měl snižovat rychlost fotosyntézy, ale na druhé straně větší listová biomasa a vyšší orgánový obsah živin v listech by měl celkovou rychlost fotosyntézy zvýšit. Význam masožravosti shrnul už v r. 1893 německý fyziolog K. Goebel větou: „Masožravost je pro rostliny užitečná, nikoli však nezbytná.“

Ačkoli MR rostou na minerálně chudých půdách, mají přibližně stejný obsah minerálních živin v jednotlivých orgánech jako jiné mokřadní nebo vodní druhy nemasožravých rostlin. U vodních MR může být obsah živin podstatně vyšší než u terestrických (vodní MR probereme příště). Živočišná kořist (hmyz nebo zooplankton) může být pro MR bohatým zdrojem jen dusíku (N— 9,7 až 12,1 % sušiny) a fosforu (P — 0,6 až 1,47 %), kdežto na draslík (K — 0,15 až 3,2 %), vápník (Ca — 2,25 %) i hořčík (Mg — 0,094 %) je zdrojem dosti chudým. Mimoto určitá část minerálních látek kořisti nemusí být pro MR dostupná, protože je obsažena v nerozložitelných částech těla.

### Pokusy ve skleníku

Mnoho zásadních poznatků o výživě a růstu MR bylo získáno při skleníkových růstových pokusech. Protože však představují značné zjednodušení oproti přírodním podmínkám (např. chybí konkurence, mortalita, déšť), jejich výsledky odrážejí spíše potenciální fyziologické schopnosti MR využívat minerální živiny přes listy nebo kořeny než ekologický význam masožravosti. U všech dosud sledovaných terestrických druhů MR se zjistilo, že na přírodních rašelinových půdách mohou růst uspokojivě i bez krmení hmyzem nebo hnojení do půdy. Hnojení kapkami minerálního živného roztoku na listy však mělo přibližně stejný růstový účinek jako modelové krmení hmyzem a prokázalo, že masožravé rostliny využívají z kořisti zejména N a P. Celkově mohlo krmení hmyzem nebo hnojení do půdy v závislosti na podmínkách zvýšit jejich růst až několikanásobně.

Podle schopnosti vytvářet novou biomasu a hromadit v ní minerální živiny na základě buď kořenového nebo listového příjmu byly všechny sledované terestrické druhy MR rozděleny do tří skupin (Adamec 1997). Největší skupina, druhy náročné na živiny, zahrnuje všechny naše druhy MR (tři druhy rosnatek, dva druhy tučnic — *Pinguicula*). Ty rostou poměrně rychle na značně vlhkých stanovištích a někdy i s mírně zvýšeným obsahem živin a výrazně zrychlují svůj růst vlivem jak listové, tak i kořenové dodávky minerálních živin. Listová dodávka živin může u některých těchto druhů stimulovat příjem živin kořeny, ale u jiných může docházet k mírnému saturačnímu účinku (nasycení příjmu). Druhotně využití (reutilizace) N a P ze stárnučích orgánů je poměrně málo účinné.

Druhá skupina MR, živinová konkurenti mezi kořeny a listy, zahrnují zejména několik australských druhů rosnatek ze suchých oblastí, využívá listovou i kořenovou dodávku živin ke zrychlení svého růstu, ale růstový účinek bývá obvykle nízký a kořenový příjem živin je omezen. Navíc zde dochází k záporným interakcím mezi kořenovým a listovým příjmem živin. Tyto druhy však velmi účinně znovu využívají N a P ze starých orgánů.

Třetí skupina, druhy nenáročné na živiny, zahrnuje některé australské trpasličí rosnatky a také mucholapku. Tyto druhy žijí na velmi neúrodných půdách a jejich kořeny mají jen velmi nízkou schopnost přijímat živiny, takže se téměř plně spoléhají na příjem živin listy.

### Pokusy v přírodě

Pokusy v přírodních podmínkách jsou sice méně přesné než skleníkové, ale jasně ukazují ekologický význam masožravosti pro růst a vývoj MR v daných podmínkách. Zahrnují působení konkurence a mortality, ale také kradení kořisti tzv. oportunistickými predátory (kleptobionty, kleptoparazity) a vymývání živin z kořisti nebo i její odnos deštěm.

Stejně jako ve skleníkových pokusech se potvrdil zásadní význam získávání živin z kořisti pro růst i u masožravých rostlin ve volné přírodě. Avšak konkrétní ekologický význam masožravosti v jednotlivých případech vždy závisel na množství chycené kořisti, v němž se i blízcí jedinci téhož druhu v těžce mikropopulaci lišili až více než 10x. Pokusy s dodatečným příkrmováním vybraných pěti evropských druhů masožravých rostlin hmyzem prokázaly, že MR jsou



*Hemikarnivorní jihoafrická chejlava Roridula dentata získává živiny z kořisti zprostředkovaně přes výkaly symbiotických ploštic*

schopny využít ke svému zrychlenému růstu mnohem více kořisti, než kolik skutečně uloví, takže jejich kapacita využití kořisti v přírodě není obvykle naplněna.

Chytání kořisti má mnohem větší význam pro semenáčky a mladé rostliny než pro rostliny dospělé. U semenáček je sice kvůli jejich malé velikosti chytání kořisti značně omezeno, ale u úspěšných jedinců vede k rychlejšímu růstu a dosažení dospělosti, a tím i k bohatému kvetení a tvorbě semen. Rychlejší růst pastí potom umožňuje účinnější chytání větší kořisti (tj. pozitivní zpětná vazba). U našich druhů rosnatek se někdy dokonce uvádí, že jejich semenáčky bez ulovení kořisti nemohou vyrůst anebo mají vysokou úmrtnost. Chytání kořisti u vzrostlých jedinců výrazně urychluje dosažení minimální velikosti potřebné pro kvetení a podporuje kvetení i tvorbu semen, navíc také posiluje konkurenční schopnost ve vztahu k nemasožravým rostlinám.

Ekologický význam masožravosti v přírodních podmínkách závisí také na tom, jaký podíl potřebných živin mohou rostliny během svého sezonního růstu přijmout z kořisti. Pokusy ukázaly, že na různých stanovištích mohou tímto způsobem uhradit 7–100 % svého sezonního příjmu N a stejně tolik % P, ale jen malý podíl K (1–16 %)

*Tab. Sezonní příjem živin (v %) z masožravosti v přírodních podmínkách, podle různých autorů. Stanovené hodnoty u evropských druhů tučnic jsou vzhledem k jejich poměrně nízké účinnosti chytání kořisti několikanásobně nižší než u úspěšnějších rosnatek*

Druh	dusík (N)	fosfor (P)	draslík (K)
tučnice obecná ( <i>Pinguicula vulgaris</i> )	26–40	36	7–16
tučnice alpská ( <i>P. alpina</i> )	8–14	12–19	1,3–1,9
tučnice huňatá <i>P. villosa</i>	7–15	6–10	3–12
rosnatka prostřední ( <i>Drosera intermedia</i> )	92	100	1,6
rosnatka okrouhlolistá ( <i>D. rotundifolia</i> )	63	95	1,1
rosnatka <i>D. erythrorhiza</i>	11–17 (–100)	100	2–3



*Rosnatka Drosera schizandra* ♦ Vlevo dole detail pasti rosnatky okrouhlohlísté (*D. rotundifolia*) se zbytky ulovené a strávené kořisti. Slizové krůpěje na hlavičkách palčičkovitých útvarů se žlázkami — tentakulí — obsahují po podráždění kořisti trávicí enzymy. Foto M. Parvanov

a zřejmě i Ca a Mg. Tím je také určeno, že hlavním ekologickým smyslem masožravosti je získat z kořisti co největší podíl dusíku a fosforu, což jsou v rašelinných půdách často nejvíce limitující živiny. Draslík, vápník a hořčík naopak musí být dodány z půdy.

### Hospodaření s živinami

Jednou z typických ekofyziologických adaptací MR k růstu na živinami chudých a zamokřených půdách je jejich efektivní hospodaření s minerálními živinami. Kromě účinnosti příjmu živin z kořisti jde zejména o druhotné využití — reutilizaci živin ze starých orgánů a stimulaci příjmu kořeny listovou dodávkou živin.

Reutilizace N, P a K ze starých listů před odumřením může být velmi účinná. U různých druhů se pohybuje v rozmezí 56–99 % pro N, 51–98 % pro P a 41–99 % pro K. Je zajímavé, že stejně jako u typických nemasožravých rostlin bylo u MR zjištěno většinou málo účinné druhotné využití Mg a spíše záporné v případě Ca. Průměrné účinnosti reutilizace dusíku (70–75 %) a fosforu (75–80 %) v listech či prýtech MR jsou ve srovnání s rašeliništními nemasožravými druhy rostlin, které zpravidla rostou na stejných mikrostanovištích, asi o 20 až 25 procentních bodů vyšší. Toto srovnání ukazuje, že i přes možnost získávání potřebných živin z kořisti věnují MR značné úsilí omezování ztrát živin ve starých orgánech.

Stimulace kořenové výživy listovým příjmem živin z kořisti byla opakovaně potvrzena v posledních 10 letech celkem asi u 10 suchozemských druhů MR ve skleníkových i přírodních podmínkách (např. Hanslin a Karlsson 1996, Adamec 2002) a představuje zřejmě nejvýznamnější ekofyziologickou adaptaci MR. V různých růstových pokusech s definovaným krmením hmyzem nebo kapáním minerálního živného roztoku na listy se opakovaně zjistilo, že MR narostly a hromadily živiny ve své biomase oproti nekrměné kontrolní rostlině mnohem více (pro N, K, Ca a Mg asi 5–27×), než kolik

mohly teoreticky přijmout listy. Zvýšení příjmu kořeny je tedy podstatou velmi vysoké efektivity využití listové výživy pro růst MR. Tento jev působily pouze minerální a nikoli organické látky. Znamená to, že minerální látky přijaté v listech z kořisti nebo živného roztoku nějakým zatím neznámým způsobem stimulovaly činnost kořenů, které pak přijaly potřebné množství živin pro růst z minerálně chudé půdy. Lze předpokládat, že rozsah této stimulace bude v přírodních podmínkách několikanásobně vyšší pro příjmem K, Ca a Mg, protože kořist je dosti chudým zdrojem těchto prvků ve srovnání s N nebo P. U několika druhů MR bylo prokázáno, že stimulační účinek na kořeny je kvantitativní povahy v závislosti na množství kořisti.

Je nepochybné, že podobná meziorganová korelace mezi listovým příjmem živin a stimulací činnosti kořenů funguje i u všech ostatních nemasožravých rostlin (znají to dobře zemědělci jako důsledek aplikace hnojiv na listy), ale rozsah této korelace u nemasožravých rostlin je nižší.

Podstata stimulace příjmu živin kořeny u MR nebyla dosud vysvětlena. Z našich výsledků (Adamec 2002) vyplývá, že u tří druhů rosnatek hnojených na listy živným roztokem docházelo sice k průkaznému zvýšení biomasy kořenů, ale jejich délka se zvyšovala jen velmi málo, takže kořeny musely být silnější a nebo měly větší aktivní příjmovou zónu. Metabolická aktivita kořenů (jako respirace) však nebyla změněna. U několika druhů MR byla příjmová činnost kořenů výrazně zvýšena i minerálním přihnojením půdy: kořeny přijaly více živin, než kolik bylo přidáno do půdy. I s tímto jevem se můžeme setkat u nemasožravých rostlin. Stimulační účinek na příjem živin kořeny MR není tedy omezen jen na listový příjem živin. Nabízí se zásadní otázka, jaké minerální živiny přijaté z listů mohou u MR stimulovat kořenový příjem živin? Může to být samotný fosfát, ale úloha ostatních živin (zejména dusíku) není dosud známa.

### Organická výživa masožravých rostlin

Přestože všechny MR jsou zelené a fixují CO<sub>2</sub>, může pro ně být při silném zastínění nebo u vodních druhů při nedostatku CO<sub>2</sub> důležitý příjem organických látek z kořisti.



*Bezkořená masožravá rostlina Genlisea hispidula* (čel. bublinatkovitých — Utriculariaceae). Její bílé pasti listového původu fungují jako vrš na úboře a mají funkci kořenů. Snímky L. Adamce, pokud není uvedeno jinak

V pastech MR dochází k uvolnění minerálních látek z těl kořisti současně s enzymatickým rozkladem organických makromolekul. Pokud by nízkomolekulární organické látky uvolňující se z kořisti nebyly v pastech přijímány, pasti s kořisti by mohly podlehnout rozkladu. Existují tři typy důkazů pro přímé využití organických látek z kořisti (nebo z vody u vodních druhů) u MR: příjem radioaktivně značených (<sup>14</sup>C) organických látek ze značené kořisti v pastech, zrychlení růstu MR následkem chytání kořisti při nedostatku CO<sub>2</sub> a striktní požadavek na organické látky ve vodě u některých vodních druhů MR pro jejich růst a vývoj.

V pastech mnoha druhů MR byl dokázán příjem různých organických látek (všechny aminokyseliny, dipeptidy, močovina) s vysokou rychlostí a citlivostí příjmu i jejich transport po rostlině. U rosnatek se projevila vysoká účinnost příjmu značených organických látek z kořisti kolem 80 %, která je srovnatelná s účinností příjmu dusíku nebo fosforu (Živa 2005, 1: XV).

### Závěr

Ačkoli pasti vytvářejí pouze masožravé rostliny, jednotlivé fyziologické zvláštnosti, jako je sekrece hydrolytických enzymů, elektrofyziologicky řízené rychlé pohyby, příjem minerálních i organických látek listy apod., můžeme najít i u mnoha rostlin nemasožravých. U masožravých rostlin však fungují současně jako celek a obvykle ve větší míře.

Zatímco u suchozemských nemasožravých rostlin je listová výživa vzácná a má malý rozsah, u MR je pravidelná a její ekologický význam je velký. Zmíněné výzkumy ukázaly, že hlavní fyziologický důsledek masožravosti není přímé podpoření růstu živinami přijatými z kořisti, ale podpora kořenového příjmu živin z minerálně chudé půdy. S dnešními znalostmi výživy MR tak můžeme výrok fyziologa K. Goebela o masožravosti upřesnit: „Masožravost není nepostradatelná pro rostliny rostoucí ve skleníku, ale je téměř nepostradatelná pro rostliny na přírodních stanovištích.“