

Zvláštní strategie získávání živin u rodu láčkovka

Láčkovky (*Nepenthes*) patří k masožravým rostlinám, které lapají hmyz a jinou kořist pomocí listů modifikovaných na láčku. Jako většina masožravých druhů rostou v půdách s nízkým obsahem živin, zejména dusíku. Jejich výskyt je vázaný na tropické oblasti jihovýchodní Asie s vývojovými centry na ostrovech Borneo a Sumatra, dále na Filipínách a Nové Guineji. Několik málo druhů se vyskytuje také v Austrálii, na Madagaskaru, Seychelách, Srí Lance a na Nové Kaledonii. V současnosti známe okolo 130 druhů, přičemž se objevují stále nové. V posledním desetiletí se na láčkovkách provedlo mnoho studií týkajících se zejména jejich taxonomie, funkční anatomie a výživy – tím se tento rod dostal na jedno z předních míst v moderním výzkumu masožravých rostlin.

Láčkovky rostou nejčastěji jako šplhavé liány a jejich láčky (přeměněné listy) jsou spojeny úponkou s asimilující částí listu. U většiny druhů je nad vstupem do láčky nepohyblivé víčko, které zabraňuje zředování obsahu trávicí tekutiny a zároveň vábí hmyz na sladký nektar produkovaný velkými mimokvětními žlázami. Okolo obvodu ústí pasti se nachází obústí (peristom), které také produkuje nektar a má vábí funkci. Navíc pokud je dostatečně vlhké, stává se mimořádně kluzkým. Většina druhů hmyzu ztrácí na tomto povrchu stabilitu a padá dovnitř pasti. Tu vyplňuje trávicí tekutina produkovaná velkými trávicími žlázami, které se zároveň zúčastňují vstřebávání živin z kořisti. Trávicí tekutina může být extrémně kyselá (pH 2–3), což napomáhá aktivitě enzymů štěpících proteiny na kratší peptidy (např. proteináza nepenthesin). U některých druhů je i silně viskózní, což má význam pro zadr-

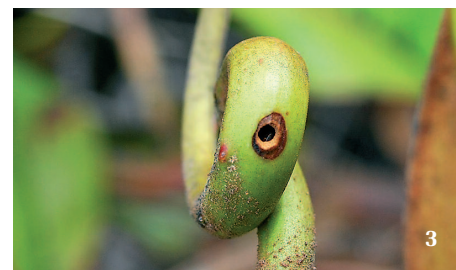
žování kořisti (např. u *N. inermis*). Nad touto trávicí zónou se nachází vosková zóna, která má především retenční funkci, ale může se účastnit i samotného chytání kořisti. Je pokryta drobnými voskovými šupinami přichytávajícími se na končetiny hmyzu. Hmyz se na tomto povrchu neudrží a spadne do trávicí tekutiny. U různých druhů láčkovek je zastoupení uvedených struktur (víčko, obústí, trávicí a vosková zóna) velmi variabilní a doteď se těmto rozdílům nepřipisoval příliš velký význam. Dokonce i v rámci jednoho druhu se uvedené struktury nemusí vyskytovat ve spodních anebo vrchních pastečích zároveň (výrazná heterofylie neboli různolistost u některých druhů – rozdíl v podobě listů, zde láček). Nejnovější výzkumy v této oblasti ukazují, že láčkovky jsou pod silným selekčním tlakem své kořisti, což v evoluci vedlo k jejich adaptivní radiaci do velkého počtu druhů a mor-

fologické rozmanitosti pastí. Navíc ne vždy musí být zdrojem dusíku a fosforu pouze živočišná kořist.

Úzká potravní specializace

Ještě poměrně nedávno se předpokládalo, že láčkovky nejsou příliš vybíravé a využívají téměř všechno, co se jim dostane do pasti. V tomto ohledu bylo prvním zajímavým zjištěním, že se *N. albormarginata* (obr. 1) specializuje na termity rodu *Hospitalitermes*. Tento druh láčkovky má k lovu termitů vytvořenou speciální adaptaci. Pod obústím se nacházejí trichomy vytvářející souvislý bílý pás. Pravděpodobně napodobují lišejníky, kterými se termiti uvedeného rodu živí. Když jeden termit objeví past, vrátí se do hnízda a povolá armádu dělníků. Zatímco svými kusadly okusují bílé trichomy, nemalá část svou nepozorností skončí v pasti. Jedna láčka je schopna chytit až 22 jedinců za minutu. Izotopová analýza potvrdila, že *N. albormarginata* tímto způsobem získává z termitů až 54 % celkového obsahu dusíku v listech (Moran a kol. 2001). V přirozeném biotopu je možné pasti, které tímto způsobem získaly velké množství kořisti, jednoduše rozeznat. Většinou jim chybí bílý pás trichomů, čímž se stávají pro další termity neatraktivními. Silná specializace na jeden druh kořisti dovoluje *N. albormarginata* soužití na lokalitách s jinými druhy láčkovek, aniž by si vzájemně potravně konkurovaly.

U většiny láčkovek nemusí být specializace na jeden druh kořisti tak výrazná. Nicméně typ kořisti nacházející se v přirozeném biotopu může v průběhu evoluce zásadním způsobem ovlivnit morfologii a funkci pastí. Nejnovější zjištění ukázala,





že vosková zóna je velmi efektivní v zadržování mravenců, zatímco viskózní trávicí tekutina spíše v zachytávání létajícího hmyzu. Vyplývá to z faktu, že vysoce smáčivá tekutina znemožní rozprostřít křídla a vzlétnout. Naproti tomu vosková zóna reaguje s končetinami kořisti, a je proto účinnější při lapání lezoucích druhů hmyzu. Většina láčkovek má jednu, nebo druhou strategii zadržování kořisti, různé způsoby se téměř nikdy nevyskytují současně u jedné rostliny.

Láčkovky mají poměrně značné vertikální rozšíření (0 až 3 200 m n. m.), proto je zřejmé, že se s rostoucí nadmořskou výškou mění také zastoupení a typ kořisti.

1 Láčkovka *Nepenthes albomarginata* vytváří pod obústím souvislý bílý pás trichomů, který láká kořist – termity rodu *Hospitalitermes*. Národní park Bako, Sarawak, Borneo

2 Druh *N. inermis*, pocházející z ostrova Sumatra, má nálevkovité horní pasti a extrémně viskózní trávicí tekutinu, kterou využívá k chytání drobného hmyzu. Typické obústí chybí. Ze sbírky A. Devečky

3 Detailní pohled na úponku *N. bicalcarata* s otvorem vykousaným mravenci *Camponotus schmitzi*

4 Zvláštní symbiotický vztah se vyvinul mezi *N. bicalcarata* a mravenci druhu *C. schmitzi*, kteří pomáhají láčkovce chytat kořist. Miri, Sarawak, Borneo

5 Pasti *N. lowii* jsou přizpůsobené ke sbírání výkalů tany horské (*Tupaia montana*). Adaptace na chytání hmyzu se u této láčkovky v průběhu evoluce vytratily (např. redukce obústí). NP Pulong Tau, Sarawak, Borneo

6 Největší pasti částečně adaptované na zachytávání výkalů tany horské má mezi láčkovkami druh *N. rajah*. NP Kinabalu, Sabah, Borneo

7 *N. ampullaria* tvoří láčky s výrazně odkloněným víčkem, v kompaktním seskupení na povrchu půdy. Obě adaptace umožňují tomuto druhu zachytávat rostlinný materiál a přijímat nízkomolekulární látky uvolňující se při jeho rozkladu. Bau, Sarawak, Borneo

V nížinách se vyskytuje především množství mravenců, přičemž s přibývajícím výškou jejich zastoupení klesá a dominantní skupinou se stává spíše létající hmyz. To velmi dobře koreluje se zjištěním, že většina vysokohorských láčkovek má spíše viskózní trávicí tekutinu (92 %) a nížinné druhy se více spoléhají při chytání mravenců na voskovou zónu – pouze 25 % z nich je vybaveno viskózní trávicí tekutinou (Bonhomme a kol. 2011). Přítomnost voskové zóny zásadně ovlivňuje samotnou morfologii pastí – jsou většinou dlouhé a úzké, zpravidla alespoň nahoře trubcovité (např. *N. albomarginata*), což ztěžuje hmyzu cestu ven. Naopak druhy s viskózní tekutinou mají spíše nahoře nálevkovitě rozšířené pasti. Horský druh *N. inermis*, endemit ostrova Sumatra, produkuje extrémně viskózní trávicí tekutinu, která pokrývá stěny láčky ve formě tenkého filmu, přičemž se na ni lepí létající hmyz (obr. 2). Tento druh svou strategií připomíná lepkavé pasti rosnatek (*Drosera*) a naopak mu chybějí mnohé struktury, které mají význam pro chytání kořisti do typických gravitačních pastí láčkovek (např. obústí, vosková zóna). Navíc viskózní tekutina se nemísí s vodou, což zabraňuje vyplachování pastí během silných dešťů. Tato vlastnost mohla vést během evoluce k redukci víčka. Strategie *N. inermis* a příbuzných druhů, jako jsou *N. dubia*, *N. jacquelineae* a *N. jamban*, ale stále nejsou dobře známy.

Hmyz však nemusí sloužit pouze jako kořist. *N. bicalcarata* (obr. 4) je nížinný druh rostoucí na ostrově Borneo, který si vytvořil symbiotický vztah s mravenci *Camponotus schmitzi* (viz Živa 2011, 4: LXIV). Tato láčkovka má v jednom místě rozšířené a duté úponky, v nichž se mravenci usídlují (obr. 3). Většina myrmekofilních rostlin využívá mravence pro svou ochranu (např. akácie, viz Živa 2012, 4: 205–209); mnohdy je vztah též trofický (mravenci poskytují rostlině živiny). Zdá se proto neobvyklé, že masožravá rostlina, která má zájem spíše přilákat hmyz, poskytuje mravencům obydlí. U těchto mravenců se však vyvinul zvláštní typ chování, které můžeme označit jako opožděná

agresivita. Běžně si symbiotičtí mravenci příliš nevíšmají hmyzu přivábeného láčkami. Jakmile však hmyz spadne do pasti, začíná boj. Kořist se snaží dostat ven po kluzkých stěnách. Tehdy mravenci *C. schmitzi*, kteří se zdržují pod obústím, začnou útočit a kusadly se zakusují do končetin kořisti, dokud nespadne zpět do trávicí tekutiny. Mravenci tak pomáhají rostlině chytat kořist a zároveň určitou část z ní konzumují. Rostlina jim k tomu navíc poskytuje sladký nektar. Jejich opožděná agresivita se ale neuplatňuje u druhů hmyzu, které rostlinu poškozují. Např. na nosatce rodu *Alcidodes* útočí okamžitě. Mravenci tedy umějí rozlišit, který hmyz je pro jejich hostitelskou rostlinu prospěšný. Symbiotickým soužitím získávají oba partneři. Spolehnutím se na mravence při zadržování kořisti nevznikl selekční tlak na udržení voskové zóny a viskózní trávicí tekutiny – obě struktury u *N. bicalcarata* tedy chybějí. Peristom naopak i nadále slouží jako účinné zařízení pro chytání kořisti, které mravenci udržují v dokonalé čistotě a tak ještě zvyšují jeho účinnost (Thornham a kol. 2012).

Chytání rostlinného opadu

Během evoluce se však u některých druhů láčkovek vyvinuly strategie získávání živin, které už s masožravostí nemají mnoho společného. Láčkovka *N. ampullaria* vykazuje morfologické adaptace související s „vegetariánským“ způsobem výživy (obr. 7). Její pasti se nacházejí převážně na povrchu půdy a ne na šplhavých stoncích jako u ostatních druhů; mohou tak tvořit hustý koberec v podrostu deštného lesa. Víčko pasti je výrazně redukováno a ohnuto směrem ven z ústí, což umožňuje sbírat padající rostlinný materiál. Tato adaptace poskytuje určitou selekční výhodu v tom, že zachytí živiny ještě před dopadem na zem, kde by o jejich příjem kořeny musely láčkovky soutěžit s jinými druhy (Živa 2012, 3: LXII–LXIII). Terénní výzkum potvrdil, že 50 % obsahu organické hmoty v láčce je rostlinného původu a pochází z něho asi 35 % dusíku obsaženého v listech (Moran a kol. 2003). Protože se rozklad opadu ve vodě při nízkém pH snižuje, *N. ampullaria*

výrazně neokyseluje svou trávicí tekutinu. To sice nevytváří optimální podmínky pro enzymy, ale tento druh při trávení více spoléhá na přítomnost bohatého společenstva bakterií a hub, které rozkládají odumřelý rostlinný materiál. Bakteriemi a houbami v láčce se živí organismy od prvoků až po komáří larvy, které v pasti průběžně hynou a stávají se tak zdrojem výživy pro rostlinu, stejně jako nízkomolekulární látky vznikající tlením opadu. *N. ampullaria* postrádá nektarové žlázy (nebo má jen velmi malý počet) a voskovou zónu, obsahuje však velmi četné měsíčkované trávicí žlázy, rozmístěné po celém vnitřním povrchu láčce. Listový opad ale nestačí pokrýt nároky rostliny na živiny, proto tento druh částečně chytá i živočišnou kořist.

Koprofágní strategie láčkovek

Nedostatek kořisti ve vyšších nadmořských výškách vedl v evoluci k další zajímavé morfologické adaptaci, s níž se setkáme u horské láčkovky *N. lowii* (obr. 5). Již na první pohled horní pasti tohoto druhu tvarem připomínají toalety. Víčko je velké a orientované v tupém úhlu k ústí pasti. Obústí je výrazně redukované a střed pasti zúžený. Pasti nejenže vypadají, ale jako toalety i slouží. Láčky navštěvují malí savci – tany horské (*Tupaia montana*), které se krmí nektarem produkovaným na víčku, zatímco sedí na ústí pasti. V láčkách se našlo velké množství trusu těchto savců a izotopové analýzy potvrzují, že z nich *N. lowii* může získat 57–100 % obsahu dusíku v listech. Naopak v pastech bylo zjištěno jen malé množství hmyzu, což může souviset s adaptací rostliny na novou strategii získávání živin. A důležité funkční prvky chytání živočišné kořisti opět chybějí (vosková zóna, redukované obústí, tekutina není příliš viskózní). Naopak zúžený tvar pasti při silných deštích dobře zadržuje výkaly a živiny, které se shromažďují na dně. Zajímavé je, že se dolní pasti podobají typickým hmyzožravým druhům – mají horizontálně umístěné víčko a nápadně obústí; v jejich láčkách se našlo i množství hmyzu.

Zdá se, že tato koprofágní strategie není omezena pouze na druh *N. lowii*. Trus horských tan se našel rovněž v pastech *N. rajah* (obr. 6) a *N. macrophylla*, ačkoli jejich specializace není tak výrazná jako u *N. lowii*. Pro oba druhy je charakteristické poměrně velké klenuté víčko, orientované vertikálně – přibližně v pravém úhlu k ústí pasti a poskytuje dostatečný prostor pro usazení drobného savce na obústí, zatímco se krmí nektarem produkovaným na spodní straně víčka. Příležitostně přitom vyloučí exkrementy do pasti. Dalším koprofágním zástupcem by mohla být *N. ehippiata*, jejíž pasti jsou morfologicky velmi podobné *N. lowii*. Terénní výzkum a podrobné údaje o tomto druhu však zatím nemáme.

Dlouhé úzké láčky *N. rafflesiana* var. *elongata* zase využívají netopýři *Kerivoula hardwickii* jako úkryt, přičemž svými výkaly zároveň přispívají k výživě rostliny. Hostí je přibližně 29 % jedinců tohoto druhu láčkovky a jsou díky nim schopni získat až 34 % dusíku v listech. Varieta *elongata* v porovnání s nominální varietou má pasti



výrazně prodloužené, čímž vzniká prostor pro usídlení netopýra. Navíc se zdá, že var. *elongata* je pro hmyz méně atraktivní.

Hybridní taxony

Hybridy láčkovek nesou přechodný fenotyp obou rodičů. Po překonání prostorových, časových a ekologických bariér se v přirozeném prostředí poměrně dobře kříží, avšak početnost hybridů je nízká i navzdory faktu, že jsou plodní. Charles M. Clarke (2001) předpokládá, že hlavním důvodem nízké početnosti hybridů je specializace jejich rodičovských druhů. Pokud mají některé druhy unikátní morfologické adaptace k získávání dusíku, pak u náhodných hybridů, kteří se vyznačují přechodným tvarem pasti, nemusí být pasti dostatečně zajímavé pro hmyz, nebo nejsou optimální pro některou ze zvláštních strategií popsaných výše. Hybridní rostliny tak získají méně dusíku z prostředí a nemohou konkurovat rodičovským druhům. Např. *N. × hookeriana* – jejími rodiči jsou *N. ampullaria* a *N. rafflesiana*, nemá vykloněné víčko v ústí a pasti netvoří tak kompaktní shluk na povrchu půdy jako v případě *N. ampullaria*. Je zřejmé, že taková změna morfologie pastí zneumožňuje chytat rostlinný materiál, přičemž adaptace k vábení a lovu živočišné kořisti nejsou vyvinuty do takového stupně jako u *N. rafflesiana* (Pavlovič 2012).

Dalším zajímavým příkladem jsou hybridy s *N. bicalcarata*. U žádného z popsaných kříženců se nezjistilo, že by vytvářeli symbiotický vztah s mravenci *C. schmitzi*. Hybridní rostliny pravděpodobně nemají dostatečně hrubou úponku a životnost pastí (ta je u *N. bicalcarata* velmi dlouhá) na to, aby se v nich usídlili mravenci. Pokud je velké vertikálně postavené víčko *N. rajah* a *N. lowii* předpokladem k tomu, aby láčkovky navštěvovaly tany horské, u hybridní *N. × kinabaluensis* je tento charakter potlačený (viz obr. 8). Láčkovka *N. × kinabaluensis* vznikla křížením mezi *N. rajah* a *N. villosa*; druhý z rodičů představuje klasický hmyzožravý taxon s horizontálně postaveným víčkem. Mnohé láčkovky, které se při trávení spoléhají na



8 Láčkovka *N. × kinabaluensis* je hybridem mezi *N. rajah* a *N. villosa*. Postavení víčka má přechodné mezi oběma rodičovskými druhy. NP Kinabalu

9 Horní past *N. hurrelliana* – příklad úspěšného hybridu *N. fusca* a *N. veitchii*, který prošel evolucí až k speciaci. NP Pulong Tau. Snímky A. Pavloviče

symbiotické organismy (např. *N. ampullaria*, *N. bicalcarata*), mají pH trávicí šťávy o něco vyšší než druhy využívající vlastní enzymatickou aktivitu (např. *N. rafflesiana*, *N. gracilis*). Hybridi mezi těmito druhy mají pH šťávy průměrné a nová hodnota pH nemusí být optimální ani pro jednu ze strategií. Tak jako vždy i v tomto případě existují výjimky, kdy hybridizace vedla k vytvoření úspěšného křížence, který dokonce vytlačil původní rodičovské druhy ze společného prostředí. Takový hybrid se v průběhu stabilizačního procesu pak stává novým druhem. Příkladem může být nedávno popsaná *N. hurrelliana* (obr. 9), křížencec *N. veitchii* a *N. fusca*.

Příčina různotvárnosti pastí

Láčkovky jsou dobrým příkladem adaptivní radiace s ohledem na získávání dusíku a fosforu z prostředí. Ačkoli hmyz je zřejmě nejlepším a nejstabilnějším zdrojem dusíku (obsahuje ho 2× více než výkaly savců a asi 10× více než listy), některé druhy láčkovek byly nuceny přizpůsobit se získávání živin z jiných zdrojů. Zásadní význam dusíku pro všechny rostliny dokumentuje i skutečnost, že se 50 % tohoto prvku v listech nachází v proteinech souvisejících s fotosyntézou, jako základní metabolickou dráhou rostlin. Příjem dusíku z kořisti výrazně zvyšuje jeho koncentraci v listech, a tím rychlost fotosyntézy, růst, reprodukci, a tedy celkový fitness – biologickou zdatnost. Proto se adaptace zvyšující jeho příjem přirozeným výběrem udržovaly. Struktury, které už dále nebyly potřebné, zanikly. Oba mechanismy zřejmě vedly k vytvoření obrovské morfologické a funkční rozmanitosti pastí rodu *Nepenthes*.