Mehanizam zamki u vrsta reda Caryophyllales

Kolomaz, Mihael

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:649123

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

Mehanizam zamki u vrsta reda *Caryophyllales*

Caryophyllales trap mechanism

SEMINARSKI RAD

Mihael Kolomaz

preddiplomski studij molekularne biologije /
Undergraduate Study of Molecular Biology

Mentorica: izv. prof. dr. sc. Mirta Tkalec

Zagreb, 2019.

SADRŽAJ

1. UVOD 1
2. VENERINA MUHOLOVKA 3
2.1. Habitus 3
2.2. Privlačenje kukaca otpuštanjem organskih spojeva 3
2.3. Hvatanje plijena zatvaranjem zamke 4
2.4. Regulacija aktivnosti zamki 7
2.5. Žlijezde u zamci luče enzime koji probavljaju plijen 7
2.6. Sudbina aminokiselina dobivenih iz plijena 7
3. MJEHURASTA VODENA STUPICA 9
4. ROSIKE 11
4.1. *Drosera capensis* L. 12
4.2. Kukci prepoznaju zamku 12
5. PORODICA *DROSOPHYLACEAE* 13
6. VRČONOŠE 15
7. ROD *TRIPHYOPHYLLUM* 18
8. ZAKLJUČAK 19
9. LITERATURA 20
10. SAŽETAK 24
11. SUMMARY 24

1. UVOD

Charles Darwin, engleski prirodoslovac devetnaestog stoljeća, gledao je venerinu muholovku (*Dionaea* sp.) kao najdivniju biljku na svijetu i mario više za rosiku (*Drosera* sp.) nego za podrijetlo svih vrsta na svijetu (Jones 1923). Budući da posjeduju svojstvo podražljivosti, Darwin je spomenute biljke poslao u laboratorij sveučilišta u Londonu, gdje je medicinski fiziolog Burdon-Sanderson otkrio postojanje električne struje u listovima venerine muholovke (The British Association 1873) što možemo smatrati početkom istraživanja elektrofiziologije biljaka. Činjenica da biljni organizmi nemaju živčanih stanica često je kamen spoticanja u poimanju signala u biljaka jer ustaljenja slika životinjskog organizma, koja podražljivost i provodljivost pripisuje živčanom te pokrete mišićno-koštanom sustavu ne predviđa prostor za gibanja i reakciju biljaka. Međutim, usporedbom životinjskih pukotinskih spojeva (prevedeno *gap junctions*) i biljnih plazmodezmija te životinjskog živčanog i biljnog vaskularnog sustava nalazimo analogije. Plazmodezmije povezuju susjedne stanice biljaka i omogućuju komunikaciju koja regulira deferencijaciju i razvoj dok u životinja takvu kratkometnu signalizaciju dopuštaju pukotinski spojevi. Danas također znamo da biljni floem prenosi mnoge male proteine, molekule RNA i fitohormone od kojih neki imaju važne signalne uloge. Patogeni poput virusa mogu iskoristiti floemski tok za razvoj sustavne infekcije. Također se akcijski potencijali, slični, ali sporiji nego u životinjskih živaca, prenose floemom do udaljenijih stanica (Bloemendal i Kück 2013; Lee i Frank 2018; Volkov 2006).

Venerina muholovka, rosika, mjehurasta vodena stupica, vrčonoše, *Drosophyllum lusitanicum* i *Triphyophyllum peltatum* su karnivorne biljke (kukcojedne biljke) koje ubrajamo u red *Caryophyllales* (https://www.carnivorousplants.org/cp/evolution/Caryophyllales). Biljke smatramo karnivornima ako imaju koristi od hvatanja životinja koje tada nazivamo plijenom. Karnivorija je dodatan način asimilacije tvari uz fotosintezu i mineralnu prehranu iz tla. Rezultat je mnogih prilagodbi od kojih se one koje su najčešće istraživane navode u daljnjim poglavljima. Zamke (stupice) koje posjeduju karnivorni pripadnici reda *Caryophyllales* omogućuju privlačenje, hvatanje i razgradnju plijena (kukaca), a razlikuju se po mehanizmima djelovanja. Moguće je da su ti mehanizmi evoluirali od fizikalnih i kemijskih mehanizama obrane od biljoždera i patogena, na što ukazuju neke nove spoznaje. Primjerice, voskovi i superhidrofilni trihomi nalaze se na površini zamki, kao i na listovima nekarnivornih vrsta unutar reda. Također enzimi hitinaze koji su inače uključeni u obrani biljaka od biljoždera i patogenih gljiva, u službi su enzimske razgradnje plijena uhvaćenog u zamki (Renner i Specht 2013).

U nekoliko sljedećih poglavlja sažeta su neka saznanja o mehanizmima kojim se koriste karnivorne biljke reda *Caryophyllales* za hvatanje plijena te neke popratne pojave vezane uz te mehanizme.

2. VENERINA MUHOLOVKA

Najistraženiji mehanizam zamki unutar reda *Caryophyllales*, s više od 50 radova pronađenih pod ključnim riječima „*Dionaea trap mechanism*“, ima venerina muholovka službenog imena *Dionaea muscipula* J.Ellis ex L. (https://apps.webofknowledge.com).

2.1. Habitus

Venerina muholovka ima rozetu prizemnih listova koji izrastaju iz kratkog podanka te listove preobražene u zamke pri čemu je plojka preko središnjeg rebra sastavljena od dva zaklopca sa čvrstim zupcima (čekinjama) na rubovima. Duljina listova varira između 6 i 15 cm. Zimi su listovi mali ili izostaju, pa biljka prezimljava mirujući dok u proljeće iz izdanka ne izrastu novi listovi. Tek nakon 6 – 7 godina života cvate, pri čemu na jednoj cvjetnoj stapci, visokoj 15 – 45 cm, bude 3 – 10 bijelih cvjetova. Nalazimo je u močvarnim područjima i vlažnim savanama odnosno u okolišu siromašnom dušikom i fosforom (https://en.wikipedia.org/wiki/Venus_flytrap).



Slika 1. Zamke venerine muholovke (*Dionaea muscipula* J. Ellis ex L.)
(preuzeto s https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190311)

2.2. Privlačenje kukaca otpuštanjem organskih spojeva

Biljke otpuštaju mnogobrojne hlapljive organske spojeve iz vegetativnih organa, cvijeća i plodova koji djeluju kao signalne molekule za komunikaciju s drugim biljkama ili životinjama, često u svezi s reprodukcijom biljaka. Istraživanje Kreuzwiesera i sur. (2014) utvrdilo je da vinsku mušicu

privlače hlapljivi spojevi odnosno mirisi venerine muholovke. Nadalje, identificirano je više od 60 hlapljivih organskih spojeva koje otpušta venerina muholovka, među kojima su monoterpeni, seskviterpeni, aromatski spojevi, alkani, alkoholi, aldehidi i organske kiseline. Biljke nedavno hranjene kukcima otpuštaju više terpena od biljaka koje se nisu nedavno hranile kukcima (biljke lošijeg prehrambenog statusa). Sumarno, listovi venerine muholovke otpuštaju mirise koji sliče mirisima voća i cvijeća kako bi privukli kukce koji traže hranu.

2.3. Hvatanje plijena zatvaranjem zamke

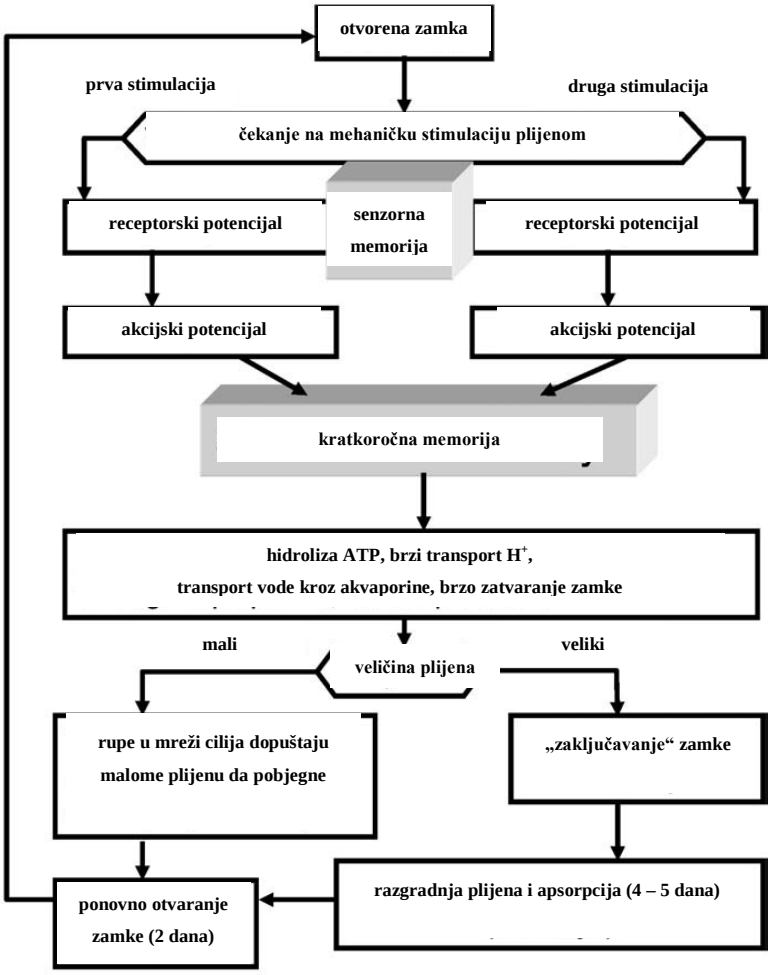
Za zatvaranje lista (prikazano na slici 2.) potrebna su dva mehanička podražaja. Mehanički podražaj prima se putem okidačkih dlačica otvorene zamke pri čemu nastaje receptorski potencijal i posljedično akcijski potencijal koji se širi plazmodezmijama do središnjeg rebra i biva zapamćen četrdesetak sekundi. Ukoliko u tom vremenu dođe do drugog mehaničkog podražaja, električni signal aktivira hidrolizu ATP-a, započinje brzi prijenos protona i otvaranje akvaporina. Brzi prijenos protona izaziva prijenos vode i promjenu u turgoru koja je uključena u zatvaranje zamke (Volkov i sur. 2009). Proces je prikazan shematski na slici 3.



Slika 2. Zatvaranje zamke venerine muholovke inducirano komadom želatine. Fotografija lijevo prikazuje stanje mirovanja, zatim fotografije udesno prikazuju redom stanje u vremenu od 0,1 s, 1 s, 4 min i 40 sati nakon nanošenja želatine na zamku. (preuzeto iz Volkov i sur. 2011)

U proces zatvaranja zamke uvelike je uključena promjena geometrije gornjeg lista (zamke), što se vidi na slici 4. List je konveksan prije hvatanja plijena. Brze promjene zakrivljenosti zaklopaca, a ne cijeloga lista (kut kojeg zaklopci zatvaraju pri središnjem rebru ne mijenja se), zatvaraju list u

konkavni položaj. Takvo brzo kretanje lista rezultat je aktivne upotrebe turgora i hidrodinamičkog protoka. Naime, gubitak turgora parenhima ispod gornje epiderme uz aktivno širenje parenhimskog tkiva blizu donjeg epidermisa zatvara zamku. Dakle, stanice unutarnjeg sloja zamke izbacuju vodu i skupljaju se dok se stanice vanjskog sloja šire, što omogućava preklapanje zaklopaca zamke (Volkov i sur. 2011).



Slika 3. Shematski prikaz zatvaranja zamke venerine muholovke.
(preuzeto i prevedeno iz Volkov i sur. 2009)

Nadalje, biljci je potrebno nekoliko minuta da potpuno stegne zamku i učini ju vodonepropusnom kako bi mogla započeti enzimatska razgradnja unutar zamke (Volkov i sur. 2011). Akcijski potencijal u okidačkim dlačicama venerine muholovke potpuno se gubi pod utjecajem tretmana 15%-tnim dietil-eterom, što dokazuje da se biljka može anestezirati (Yokawa i sur. 2018). Blokatori ionskih kanala, barijev (ili cinkov) kation i tetraetilamonijev klorid smanjuju brzinu zatvaranja zamki, bila ona stimulirana mehanički ili električki. Prvi od navedenih blokira biljne anionske ka-

nale i kalcijeve propusne kanale dok potonji blokira kalijeve kanale u biljaka. Stoga je vjerojatno da ti kanali sudjeluju u propagaciji akcijskog potencijala. Karbonilcijanid-4-(trifluorometoksi)fenil-hidrazon, 2,4-dinitrofenol i pentaklorofenol (*protonophoric uncouplers*) također smanjuju brzinu zatvaranja zamki. Topljivi su u vodi i lipidima, pa prodiru u membranu difuzijom i prenose protone preko membrane čime otklanjaju protonski gradijent i/ili membranski potencijal, što potvrđuje uključenost akcijskog potencijala u proces zatvaranja zamki (Volkov i sur. 2007).



Slika 4. Fotografije zamke venerine muholovke u stanju pripravnosti (lijevo) i odmah nakon zatvaranja zamke (desno). Uočava se promjena zakrivljenosti zaklopaca.
(preuzeto iz Poppinga i Joyeux 2011)

Mehanički podražaj koji obično zatvara zamku može se zamijeniti i električnim. Dodirivanje okidačkih dlačica aktivira mehanički osjetljive ionske kanale koji stvaraju receptorski potencijal, koji dalje može inducirati akcijski potencijal. Električni podražaj između središnjeg rebra i zaklopca zamjenjuje receptorski potencijal, te se posljedično zamka venerine muholovke zatvara unutar 0,3 s bez mehaničkog podražaja okidačkih dlačica. Za takav podražaj potreban je električni naboj od 14 μC, bilo kao jedan puls, bilo kao niz manjih naboja u kratkom periodu vremena. Stimulacija manja od te granične vrijednosti ne zatvara zamku, a svaki podražaj veće vrijednosti od granične (iznad praga podražaja) potpuno zatvara zamku, što je tipično obilježje akcijskih potencijala (Markin i sur. 2008; Volkov i sur. 2007).

2.4. Regulacija aktivnosti zamki

Venerina muholovka precizno kontrolira procese hvatanja i razgradnje plijena putem mehano-električne i hormonske signalizacije. U tom sustavu povremeno jednostruko podraživanje okidačkih dlačica smatra se lažnim pozitivom odnosno ne dovodi do zatvaranja zamke. Kako bi plijen bio uhvaćen, potrebno je dvostruko podraživanje u vremenu od pola minute i to je posljedica zbrajanja akcijskih potencijala. Time zamka pokušava uhvatiti plijen. Nadalje, ukoliko ne dođe do daljnjeg generiranja akcijskih potencijala, zamka će se otvoriti unutar 12 sati čime se izbjegava utrošak energije za proizvodnju enzima koji bi bili otpušteni u praznu zamku. Međutim, uhvaćeni plijen obično proizvodi niz akcijskih potencijala koji zapečaćuju zamku. Pet i više akcijskih potencijala potiče biosintezu biljnih hormona jasmonata koji potiču izražaj gena za probavne enzime (Hedrich i Neher 2018; Pavlovič i sur. 2017).

2.5. Žlijezde u zamci luče enzime koji probavljaju plijen

Među prvim koracima probave plijena jest razgradnja vanjskog kostura kukaca izgrađenog od hitina, koji je ujedno sadrži i mnogo dušika. Venerina muholovka izražava aktivnost različitih hitinaza. Glavna hitinaza iz probavne tekućine koju su istražili Paszota i sur. (2014) poznata je pod nazivom VF hitinaza-I. Enzim je stabilan pod grubim uvjetima poput visoke temperature i velike kiselosti, svojstvo koje dijelom objašnjava njegova kompaktna trodimenzionalna struktura. Enzim razgrađuje topljivi i kristalni hitin.

Osim hitinaza, opisani enzimi pronađeni u probavnoj tekućini venerine muholovke jesu: cisteinske i aspartatne proteaze, serinske karboksipeptidaze, kisele fosfataze, tioglukozidaza, glukanaza, peroksidaza, amidaza i nukleaze (Ellison i Adamec 2018).

2.6. Sudbina aminokiselina dobivenih iz plijena

Karnivorne biljke nastanjuju vlažna tla često siromašna dušikom ili s nedostupnim dušikom zbog kiselosti ili drugih nepogodnih uvjeta tla (https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant), stoga je plijen važan izvor dušika za njih. Probava plijena uključuje proteolitičku razgradnju njegovih bjelančevina pri čemu nastaju aminokiseline koje se i dalje enzimatski razlažu. Aminokiselinski ostatci s dušikom češće završavaju u korijenu dok aminokiselinski ostatci s ugljikom češće završavaju u ostalim organima. Ipak najviše svih aminokiselinskih ostataka ugrađuje se u same zamke u kojima su probavljeni. Također se značajna količina asimiliranog ugljika izdiše u obliku ugljikova dioksida. Zaključno, plijen ne osigurava samo gradivne jedinice stanice, već se koristi i za dobivanje energije (Fasbender i sur. 2017). Tijekom probavljanja plijena pojačava se

fotosinteza i rast (Kruse i sur. 2014). Navedene činjenice dobivene su istraživanjima provođenim pomoću teških izotopa dušika i ugljika koji su ugrađeni u kemijske spojeve koji su dani kao plijen zamkama venerine muholovke.

3. MJEHURASTA VODENA STUPICA

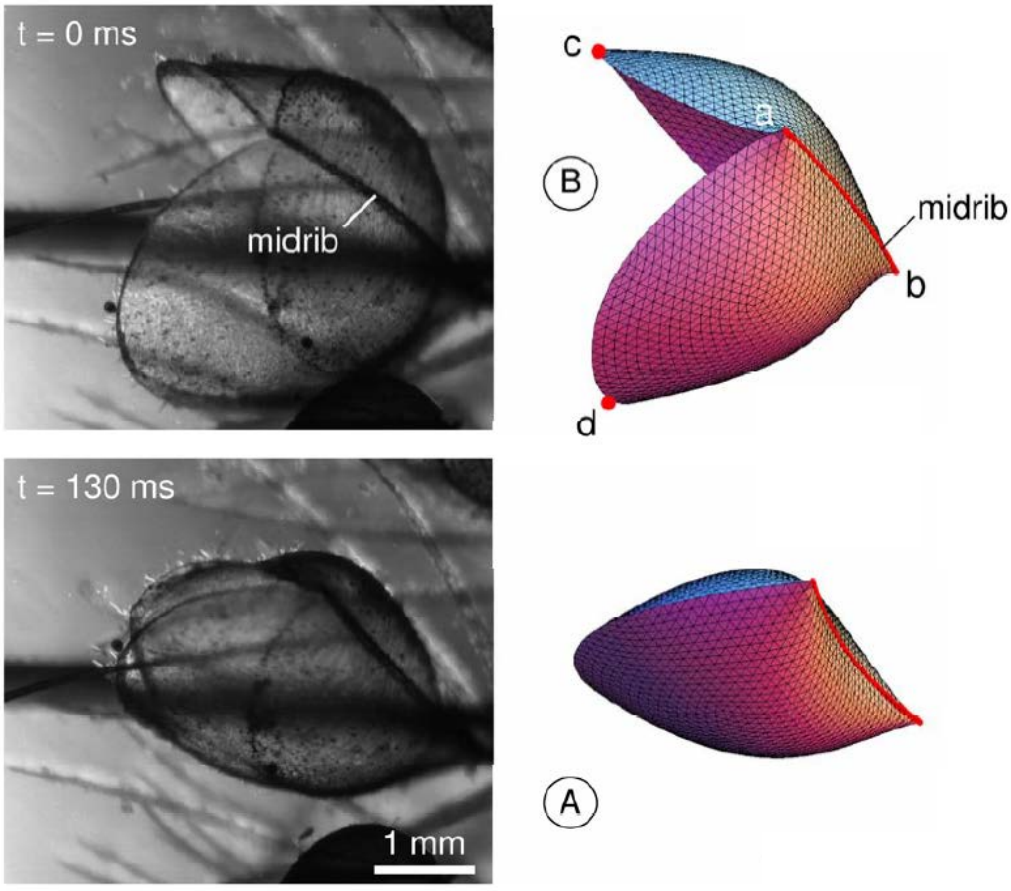
Mjehurasta vodena stupica (*Aldrovanda vesiculosa* L., slika 5.) vrlo je rijetka i ugrožena podvodna karnivorna biljka iz porodice *Droseraceae*. Njezini najvažniji ekološki zahtjevi jesu visoka koncentracija ugljikova dioksida u vodi, plitka voda s relativno malo biljaka, debeli sloj spororaz-građujućeg biljnog otpada na dnu i obilati zooplankton kao plijen (Adamec 2018).



Slika 5. Stabljika s listovima (zamkama) vrste *Aldrovanda vesiculosa* L.
(preuzeto s https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/191469)

Za razliku od svoje filogenetske sestrice venerine muholovke, saznanja o biljci *Aldrovanda vesiculosa* rijetko obogaćuju znanstvene časopise. U obje su vrste zamke preobraženi listovi koji grade dva zaklopca sa središnjim rebrom, što je prikazano slikama 3. i 6. Pokretanje osjetljivih dlačica izaziva zatvaranje zamke. Zamka venerine muholovke veća je (20 mm) i zatvara se sporije (100 – 300 ms) i na zraku dok je zamka mjehuraste vodene stupice manja (2 – 4 mm) i zatvara se brže (20 – 100 ms) te u vodi. Za razliku od svoje sestrice, *Aldrovanda vesiculosa* ne mijenja zakrivljenost zaklopaca tijekom zatvaranja zamke. Turgor unutarnjih epidermalnih stanica zaklopaca blizu središnjeg rebra naglo se smanjuje zbog protoka kalija, pa se vanjski sloj

epidermalnih stanica produljuje posredujući deformaciju središnjeg rebra iz ravne u savijenu konfiguraciju. Posljedično, zaklopci se kreću jedan k drugome. Nejasno je zbog čega su rodovi *Dionaea* i *Aldrovanda* razvili zamke različite veličine i načina zatvaranja. Jedna hipoteza smatra da je veličina plijena glavni selektivni faktor, pa je tako venerina muholovka prilagođena hvatanju velikog plijena zbog velike prehrambene nagrade. Druga hipoteza stavlja naglasak na okolišni medij, pa tako mjehurasta vodena stupica preferira manje zamke jer se nalazi u vodi koja pruža znatan otpor zatvaranju zamki. Takva strategija omogućava joj posjedovanje velikog broja zamki (i preko stotinu po biljci) kako bi povećala učinkovitost zarobljavanja plijena (Poppinga i Joyeux 2011; Westermeier i sur. 2018).



Slika 6. Fotografije i shematski prikaz zamke biljke *Aldrovanda vesiculosa* u zatvorenoj (A) i otvorenoj (B) konfiguraciji. Uočava se promjena zakrivljenosti središnjeg rebra (*midrib*). (preuzeto iz Poppinga i Joyeux 2011)

4. ROSIKE

Rosika (*Drosera*) najveći je rod karnivornih biljaka sudeći po broju vrsta. Naziv zahvaljuje svojim tentakulima (zamkama, žljezdastim izdancima) koji izgledaju poput rose, a za koje se lijepe kukci i koji su prikazani na slici 7. Rosike su široko rasprostranjene na svim kontinentima osim Antarktike. Nastanjuju različita staništa suptropske i umjerene klime, a znatan broj vrsta preživljava vrlo suha ljeta (https://en.wikipedia.org/wiki/Drosera).



Slika 7. Habitus vrste *Drosera capensis* L.
(preuzeto s https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190315)

Opisano je više vrsta tentakula. Tipični T0-tentakuli, kakvi su prikazani na slici 7., (tzv. ljepljivi tentakuli) radijalno su simetrični, građeni od štapića sa okruglom žlijezdom na vrhu koja luči mukozni sekret. Nakon mehaničkog ili kemijskog podražaja dolazi do njihova reverzibilna savijanja prema uhvaćenom plijenu. Takva kretnja može trajati minutama ili satima, a uzrokovana je uglavnom zakiseljavanjem stanične stijenke pri čemu ona omekšava i dopušta rast stanica. Ostale se vrste tentakula razlikuju u strukturi (većina ima mnogo dulje štapiće sa širokom, plosnatom bazom) i načinu savijanja (Poppinga i sur. 2013).

4.1. *Drosera capensis* L.

Među najistraženijim rosikama jest vrsta *Drosera capensis*. Kod nje mehanički podražaji živog plijena pobuđuju brzo i lokalizirano uvijanje tentakula te enzimsku sekreciju na mjestima podražaja. Prilikom ranjavanja zamke, električni signali koji nastaju mogu imitirati plijen, što nam ukazuje da je karnivorija povezana s obrambenim mehanizmima biljaka. Međutim, za punu enzimsku aktivnost potreban je i kemijski podražaj plijena (Krausko i sur. 2016).

Budući da bismo mogli reći da karnivorne biljke hvataju člankonošce da bi nadomjestili manjak dušika u prehrani, uspoređena su dva izvora dušika – hitin i bjelančevine. Dobiveno je da 49% dušika u listu proizlazi iz prehrane hitinom dok prehrana bjelančevinama rezultira listovima kojima je 70% dušika porijeklom iz probavljenih bjelančevina. Također se prilikom prehrane bjelančevinama udio dušika udvostručio u usporedbi s prehranom hitinom. Dakle, vrsta *Drosera capensis* takoreći preferira bjelančevinasti plijen (Pavlovič i sur. 2016).

4.2. Kukci prepoznaju zamku

Budući da su karnivorne biljke ozbiljna prijetnja malenim kukcima u nekim staništima, moguće je da u kukaca postoji mehanizam izbjegavanja tih opasnih predatora. Prvi koji su opisali da kukci naslućuju odnosno izbjegavaju zamku jesu Tagawa i suradnici 2018. godine pomoću vrste kukca *Sphaerophoria menthastri* i rosike *Drosera toyoakensis*. Brojanjem prilaženja i slijetanja oprašivača na različite organe rosike i susjednih biljaka opaženo je da kukac uspješno izbjegava slijetanje s jednim ili dva oklijevanja. Značajno je da 71,4% kukaca obilazi listove-zamke sa samo jednim oklijevanjem.

5. PORODICA *DROSOPHYLACEAE*

Vrsta *Drosophyllum lusitanicum* (slika 8.) jedini je primjerak porodice *Drosophyllaceae*, endemična je vrsta zapadnog Mediterana i nalazi se na suhim tlima za razliku od većine karnivornih biljaka koje zaposjedaju vlažna tla. Za hvatanje plijena koristi pasivni mehanizam: listovi uhvate kukca pomoću adhezivne sluzi bogate ugljikohidratima koje stvaraju velike žlijezde. Plijen se probavlja sekretom iz malih žlijezda. Pokazano je da su takve zamke puno učinkovitije od umjetno napravljenih adhezivnih zamki slična oblika i veličine, što sugerira na dodatne mehanizme privlačenja plijena (Bertol i sur. 2015).



Slika 8. Izgled zamke u vrste *Drosophyllum lusitanicum* (preuzeto s https://carnivorousplantresource.com/portfolio_category/drosophyllum-lusitanicum/)

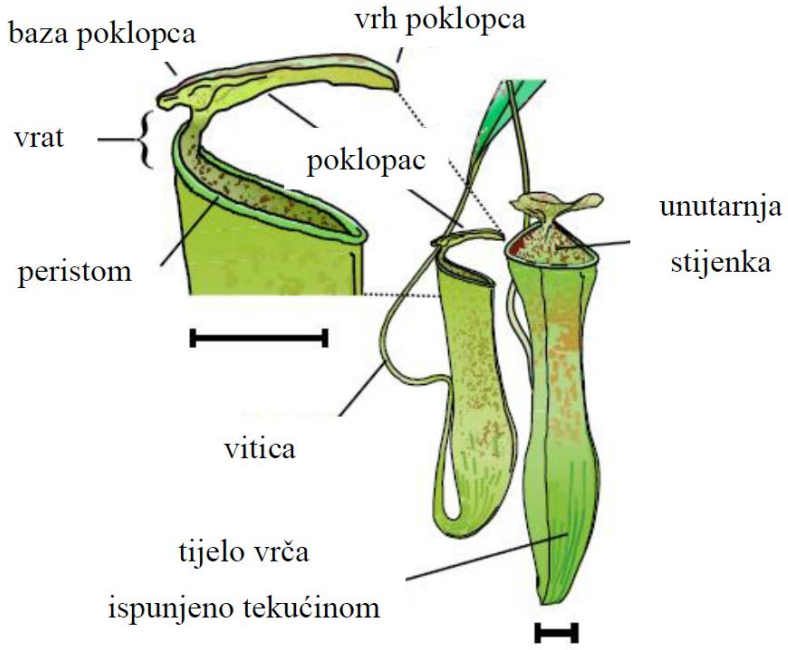
U pokusu kojeg su proveli Paniw i sur. 2017. godine istražuje se uloga unosa nutrijenata listom (razgradnja plijena) i korijenom (iz tla) u poticanju rasta biljaka *Drosophyllum lusitanicum*. Hranjenje biljaka kukcima znatno je više doprinijelo rastu nego obogaćivanje tla gnojivom. S druge strane, dodatno gnojenje biljaka koje su hranjene kukcima nije dodatno poboljšalo rast. Stoga se može zaključiti da korijenje nije učinkovito u apsorpciji hranjivih tvari.

Zanimljivo je da je vrsta *Drosophyllum lusitanicum* (L.) Link, ponajprije istraživana u farmakološke svrhe kao potencijalan izvor bioaktivnih spojeva. Opaženo je da tvari ekstrahirane etanolom iz biljke inhibiraju proliferaciju stanica i induciraju apoptozu na HeLa stanicama (Goncalves i sur. 2010).

6. VRČONOŠE

Vrčonoše (rod *Nepethes*) imaju listove prilagođene privlačenju, hvatanju i probavi plijena, a nazivamo ih vrčevima. Građa vrča prikazana je na slici 9. Na dnu vrča nalazi se probavna tekućina u kojoj se uhvaćeni plijen utapa i razgrađuje. Dobivene nutrijente apsorbiraju žlijezde unutarnje stijenke vrča. Vrč je obično natkriven poklopcem koji štiti zamku od jake kiše. Peristom je obodni dio vrča koji se obično ističe bojom ili uzorkom te posjeduje mnogo nektarija. Vrčevi po svojoj sposobnosti privlačenja plijena nalikuju cvijeću – odašiljanje vizualnih i mirisnih signala te nagrada nektarom rezultiraju posjetima kukaca. Međutim, za razliku od cvijeća, vrčevi privlače mnogo mrava jer posjeduju nektarije i na svojoj vanjskoj stijenci te na viticama (Bauer i Federle 2009).

Vrčevi ne uključuju nikakve pokretne dijelove, stoga je mehanizam zamki vrčonoša pasivan i zasniva se na skliskoj površini listova na kojoj kukci izgube oslonac te završe na dnu vrča. Hoće li se plijen zadržati i probaviti ili pobjeći ovisi o svojstvima tekućine vrčonoša: visokoelastičnosti, kiselosti i sposobnosti ovlaživanja. Mijenjanjem njenih svojstava, primjerice nadzorom sekrecije vodikovih iona i polisaharida, moguće je da vrčonoše odabiru plijen koji će zadržati i time prilagođavaju vlastitu prehranu. Naime, kiselija tekućina povećava stopu hvatanja plijena i smanjuje vrijeme potrebno za njegovu razgradnju (Bazile i sur. 2015). Vrčonoše su evoluirale s mnogim enzimima koji probavljaju uhvaćeni plijen. Identificirano je 29 proteina koji se izlučuju u zamke, među kojima je serinska karboksipeptidaza, galaktozidaze, lipidni transferni proteini i esteraze/lipaze (Rottloff i sur. 2016).



Slika 9. Shematski prikaz zamke (vrča) roda *Nepenthes*. Mjerilo na slici pokazuje 1 cm. (preuzeto i prevedeno iz Bauer i sur. 2015)

Budući da je kompeticija za dušik iz tla na nekim staništima velika, karnivorne su biljke našle alternativu mineralnoj prehrani iz tla, a to su dušikom bogati beskralježnjaci koje hvataju posebnim zamkama. Međutim, kompetiraju li karnivorne biljkemeđusobno za plijen? Istraživanjem odnosa dvije simpatričke vrste vrčonoša nađen je jedan odgovor. Između vrsta *Nepenthes rafflesiana* i *N. gracilis*, prikazanih slikom 10., postoji dijeljenje plijena, međutim, suprotno pretpostavci o kompeticiji tih dviju vrsta, otkrivena je drugačija interspecijska interakcija. Navodno, blizina vrčonošama *N. rafflesiana* povezana je s većim ukupnim brojem uhvaćenog plijena u vrčonošama *N. gracilis*. *N. rafflesiana* olakšava skupljanje plijena vrsti *N. gracilis* (Lam i sur. 2018). Međutim točan mehanizam nije poznat.



Slika 10. Zamka vrste *Nepenthes gracilis* Korth. (lijevo, preuzeto s https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190381) i zamka vrste *Nepenthes rafflesiana* Jack (desno, preuzeto s https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190378)

7. ROD *TRIPHYOPHYLLUM*

Karnivorna biljka *Triphyophyllum peltatum* (Hutch. & Dalziel), prikazana na slici 12., stvara tri vrste listova: mlade stabljike prvo stvaraju listove uglavnom bez žlijezdi, prije vrhunca kišne sezone pojavljuju se listovi sa žlijezdama koji žive nekoliko tjedana, odrasle stabljike penjačice stvaraju listove bez žlijezda. Listovi sa žlijezdama posjeduju dvije vrste žlijezda: jedne izlučenim kapljicama hvataju plijen, a druge se aktiviraju tek nakon stimulacije uhvaćenim plijenom. Osobitost je vrste *Triphyophyllum peltatum* karnivorna ishrana u samo jednom dijelu životnog ciklusa, između mlade i odrasle faze biljke. Smatra se da takav obrazac rasta predviđa nakupljanje nutrijenata prije brzog rasta u odraslu biljku. Najnovija istraživanja pak ukazuju da biljke mogu više puta u svojem životnom ciklusu mijenjati vrstu listova (Chase i sur. 2009).



Slika 12. Listovi sa i bez žlijezda na mladoj stabljici (lijevo) te listovi bez žlijezda na odrasloj stabljici (desno) vrste *Triphyophyllum peltatum*. (preuzeto iz Chase i sur. 2009)

8. ZAKLJUČAK

Karnivorne biljke zauzimaju osobito mjesto u biologiji. Svojom morfologijom lako se svrstavaju među biljne organizme, no svojim predatorstvom oponašaju životinjski svijet. Privlačenje kukaca izgledom i mirisom karakteristika je dijeljena s mnogim biljkama, primjerice kaćunima koji privlače svoje oprašivače. Mehanizmi zamki, koje su zapravo modificirani listovi, variraju sa staništima i vrstom plijena koje biljka lovi, pa tako razlikujemo aktivne i pasivne zamke (stupice). Brzo pokretanje dijelova zamki rezultat je akcijskog potencijala. Zamke su slične po enzimima koje izlučuju da bi probavile plijen. Nutrijenti apsorbirani iz zamki nadomjestak su za dušik koji nedostaje mineralnoj prehrani tih autotrofnih biljaka. Mnogo je toga još neobjašnjeno, međutim postavljeni su temelji za buduća istraživanja na područjima elektrofiziologije bilja, ekologije karnivornih biljaka i biokemije izlučenih sekreta. Nove spoznaje poput elektroničkog sklopa kojim karnivorna biljka regulira aktivnost zamki i svojstava stabilnih hitinaza iz probavnog sekreta mogle bi se primijeniti u elektrotehnici i biotehnologiji.

9. LITERATURA

Adamec, Lubomír. 2018. Biological flora of Central Europe: *Aldrovanda vesiculosa* L. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 35. 8-21.

Bazile, Vincent; Le Moguédec, Gilles; Marshall, David J.; Gaume, Laurence. 2015. Fluid physico-chemical properties influence capture and diet in *Nepenthes* pitcher plants. *Annals of Botany* 115/4. 705-706.

Bauer, Ulrike; Federle, Walter. 2009. The insect-trapping rim of *Nepenthes* pitchers surface structure and function. *Plant Signaling & Behavior* 4/11. 1019-1023.

Bauer, Ulrike; Paulin, Marion; Robert, Daniel; Sutton, Gregory P. 2015. Mechanism for rapid passive-dynamic prey capture in a pitcher plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112/43. 13384-13389.

Bertol, Nils; Paniw, Maria; Ojeda, Fernando. 2015. Effective prey attraction in the rare *Drosophyllum lusitanicum*, a flypaper-trap carnivorous plant. *American Journal of Botany* 102/5. 689–694.

Bloemendal, Sandra; Kück, Ulrich. 2013. Cell-to-cell communication in plants, animals, and fungi: a comparative review. *Naturwissenschaften* 100/1. 3-19.

Burdon-Sanderson, John Scott. 1873. On the electrical phenomena which accompany the contractions of the leaf of *Dionaea muscipula*. *Nature* 8. 479.

Ellison, Aaron M.; Adamec, Lubomír. *Carnivorous Plants: Physiology, Ecology, and Evolution*. 2018. Oxford University Press. pp. 202-220.

Chase, Mark W.; Christenhusz, Maarten J. M.; Sanders, Dawn; Fay, Michael F. 2009. Murderous plants: Victorian Gothic, Darwin and modern insights into vegetable carnivory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161. 329-356.

Fasbender, Lukas; Maurer, Daniel; Kreuzwieser, Jürgen; Kreuzer, Ines; Schulze, Waltraud X.; Kruse, Jörg; Becker, Dirk; Alfarraj, Saleh; Hedrich, Rainer; Werner, Christiane; Rennenberg, Heinz.2017. The carnivorous Venus flytrap uses prey-derived amino acid carbon to fuel respiration. *New Phytologist* 214/2. 597-606.

Goncalves, Sandra; Xavier, Celine; Costa, Patricia; Albericio, Fernando; Romano, Anabela. 2010. Antioxidant, cytotoxic and apoptotic activity of *Drosophyllum lusitanicum* extracts. *Journal of medicinal plants research* 4/15. 1601-1608.

Hedrich, Rainer; Neher, Erwin. 2018. Venus flytrap: how an excitable, carnivorous plant works. *Trends in Plant Science* 23/3. 220-234.

Jones, F. M. 1923. „The Most Wonderful Plant in the World“ with some unpublished correspondence of Charles Darwin. *Natural History* 23. 589–596.

Krausko, Miroslav; Perutka, Zdeněk; Šebela, Marek; Šamajová, Olga; Šamaj, Jozef; Novák, Ondřej; Pavlovič, Andrej. 2016. The role of electrical and jasmonate signalling in the recognition of captured prey in the carnivorous sundew plant *Drosera capensis*. *New Phytologist* 213/4. 1818-1835.

Kreuzwieser, Jürgen; Scheerer, Ursel; Kruse, Joerg; B; Burzlaff, Tim; Honsel, Anne; Alfarraj, Saleh; Georgiev, Plamen; Schnitzler, Jörg-Peter; Ghirardo, Andrea; Kreuzer, Ines; Hedrich, Rainer; Rennenberg, Heinz. 2014. The Venus flytrap attracts insects by the release of volatile organic compounds. *Journal of Experimental Botany* 65/2. 755-766.

Kruze, Jörg; Peng, Gao; Honsel, Anne; Kreuzwieser, Jűrgen; Burzlaff, Tim; Alfarraj, Saleh; Hedrich, Rainer; Rennenberg, Heinz. 2014. Strategy of nitrogen acquisition and utilization by carnivorous *Dionaea muscipula*. *Oecologia* 174. 839-851.

Lam, Weng Ngai; Wang, Wendy Yanling; Cheong, Loong Fah; Koh, Joseph Kok Hong; Foo, Maosheng; Chong, Kwek Yan; Tan, Hugh Tiang Wah. 2018. Pitcher plant facilitates prey capture in a sympatric congener. *Plant Ecology* 219/3. 299-311.

Lee, Jung-Youn; Frank, Margaret. 2018. Plasmodesmata in phloem: different gateways for different cargoes. *Current Opinion in Plant Biology* 43. 119-124.

Markin, Vladimir S.; Volkov, Alexander G.; Jovanov, Emil. 2008. Active movements in plants. *Plant Signaling & Behavior* 3/10. 778-783.

Paniw, Maria; Gil-Cabeza, Ester; Ojeda, Fernando 2017. Plant carnivory beyond bogs: reliance on prey feeding in *Drosophyllum lusitanicum* (*Drosophyllaceae*) in dry Mediterranean heathland habitats. *Annals of Botany* 119. 1035-1041.

Paszota, Paulina; Escalante-Perez, Maria; Thomsen, Line R.; Risør, Michael W.; Dembski, Alicja; Sanglas, Laura; Nielsen, Tania A.; Karring, Henrik; Thøgersen, Ida B.; Hedrich, Rainer; Enghild, Jan J.; Kreuzer, Ines; Sanggaard, Kristian W. 2014. Secreted major Venus flytrap chitinase enables digestion of Arthropod prey. *Biochimica et Biophysica Acta* 1844. 374-383.

Pavlovič, Andrej; Jakšová, Jana; Novák, Ondřej. 2017. Triggering a false alarm: wounding mimics prey capture in the carnivorous Venus flytrap (*Dionaea muscipula*). *New Phytologist* 216. 927-938.

Pavlovič, Andrej; Krausko, Miroslav; Adamec, Lubomír. 2016. A carnivorous sundew plant prefers protein over chitin as a source of nitrogen from its traps. *Plant Physiology and Biochemistry* 104. 11-16.

Poppinga, Simon; Joyeux, Marc. 2011. Different mechanics of snap-trapping in the two closely related carnivorous plants *Dionaea muscipula* and *Aldrovanda vesiculosa*. *Physical review E* 84/4.

Poppinga, Simon; Hartmeyer, Siegfried R. H.; Masselter, Tom; Hartmeyer, Irmgard; Speck, Thomas. 2013. Trap diversity and evolution in the family *Droseraceae*. *Plant Signaling & Behavior* 8/7. e24685.

Renner, Tanya; Specht, Chelsea D. 2013. Inside the trap: gland morphologies, digestive enzymes, and the evolution of plant carnivory in the Caryophyllales. *Current Opinion in Plant Biology* 16. 436–442.

Rottloff, Sandy; Miguel, Sissi; Biteau, Flore; Nisse, Estelle; Hammann, Philippe; Kuhn, Lauriane; Chicher, Johana; Bazile, Vincent; Gaume, Laurence; Mignard, Benoit; Hehn, Alain; Bourgaud, Frédéric. 2016. Proteome analysis of digestive fluids in *Nepenthes* pitchers. *Annals of Botany* 117. 479-495.

Tagawa, Kazuki; Watanabe, Mikio; Yahara, Tetsukazu. 2018. Hoverflies can sense the risk of being trapped by carnivorous plants: An empirical study using *Sphaerophoria menthastri* and *Drosera toyoakensis*. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 21/3. 944-946.

Volkov, Alexander G.; Adesina, Tejumade; Jovanov, Emil. 2007. Closing of Venus flytrap by electrical stimulation of motor cells. *Plant Signaling & Behavior* 2/3. 139-145.

Volkov, Alexander G.; Carell, Holly; Baldwin, Andrew; Markin, Vladislav S. 2009. Electrical memory in Venus flytrap. *Bioelectrochemistry* 75. 142-147.

Volkov, Alexander G; Murphy, Veronica A.; Clemmons, Jacqueline I.; Curley, Michael J.; Markin, Vladislav S.2012. Energetics and forces of the *Dionaea muscipula* trap closing. *Journal of Plant Physiology* 169. 55-64.

Volkov, Alexander G. *Plant Electrophysiology Theory and Methods*. 2006. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Westermeier, Anna S.; Sachse, Renate; Poppinga, Simon; Vögele, Philipp; Adamec, Lubomír; Speck, Thomas; Bischoff, Manfred. 2018. How the carnivorous waterwheel plant (*Aldrovanda vesiculosa*) snaps. *Proceedings of the Royal Society B* 285/1878.

Yokawa, K i sur. 2018. Anaesthetics stop diverse plant organ movements, affect endocytic vesicle recycling and ROS homeostasis, and block action potentials in Venus flytraps. *Annals of Botany* 122/5. 747-756.

Mrežni izvori

https://apps.webofknowledge.com (pristupljeno 09. 07. 2019.)

https://www.carnivorousplants.org/cp/evolution/Caryophyllales (pristupljeno 17. 09. 2019.)

https://en.wikipedia.org/wiki/Venus_flytrap (pristupljeno 17. 09. 2019.)

https://en.wikipedia.org/wiki/Drosera (pristupljeno 17. 09. 2019.)

Mrežni izvori slika

https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190311 (pristupljeno 09. 07. 2019.)

https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190315 (pristupljeno 09. 07. 2019.)

https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190378 (pristupljeno 09. 07. 2019.)

https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/190381 (pristupljeno 09. 07. 2019.)

https://www.britannica.com/plant/carnivorous-plant/media/1/96390/191469 (pristupljeno 09. 07. 2019.)

https://carnivorousplantresource.com/portfolio_category/drosophyllum-lusitanicum/ (pristupljeno 17. 09. 2019.)

10. SAŽETAK

Iako su karnivorne biljke očaravale ljude još od Darwinovog doba, značajno je istražena i istražuje se jedino venerina muholovka. Njezin preobraženi list zarobljava plijen nakon višestrukog mehaničkog podražaja promjenom zakrivljenosti svojih dvaju zaklopaca. Mehanički se podražaj očituje kao akcijski potencijal u listu i on nadalje mijenja turgor, potiče sekreciju probavnih enzima i dr. što je fiziološki slično animalnim organizmima s tom razlikom da umjesto posebnog živčanog sustava biljka koristi već postojeći vaskularni sustav na veće i plazmodezmije na manje udaljenosti. Sličan mehanizam rabi filogenetska sestrica venerine muholovke, mjehurasta vodena stupica, s različitom prilagodbom na lov manjeg plijena u vodi.

Karnivorne biljke nalazimo u različitim porodicama s različitim zamkama kojima hvataju plijen i njegovom enzimatskom razgradnjom i apsorpcijom tvari poboljšavaju svoju niskodušičnu mineralnu prehranu iz tla. Rosika ima ljepljive tentakule koji se uvijaju na podražaj, *Drosophyllum lusitanicum* koristi pasivne adhezivne stupice, vrčonoše posjeduju zamke nalik vrčevima u koje upada plijen. U većine je zabilježeno privlačenje kukaca mirisima ili bojom/izgledom.

11. SUMMARY

Despite the fact that carnivorous plants fascinated people even back in the time of Darwin, the Venus flytrap is the only one that was thoroughly researched and is still being researched. Its transformed leaf captures prey by changing the curvature of its two lobes after several mechanical stimuli. The mechanical stimulus is manifested as the action potential in the leaf, after which it changes turgor, stimulates digestive enzyme secretion and so on, which is physiologically similar to animal organisms with the difference that instead of a dedicated nervous system the plant uses an already existing vascular system for long distances and plasmodesmata for short. The waterwheel plant, one of Venus fly trap's phylogenetic sisters, uses a similar mechanism that is adapted for hunting smaller prey in water.

Carnivorous plants are found in various families with different traps used to hunt prey from which they improve their low-nitrogen mineral nutrition from the soil using enzymatic degradation and nutrient absorption. The common sundew has sticky tentacles that curl on contact, *Drosophyllum lusitanicum* uses passive adhesive traps, pitcher plants have pitcher-like traps that catch prey. It is recorded that most attract insects with smells or colors/appearance.