

Mehanizmi uključeni u brzo zatvaranje stupica karnivornih biljaka

Čuček, Marija

Undergraduate thesis / Završni rad

2014

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/um:nbn:hr:217:985681>

Rights / Prava: [In copyright/Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-25**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

**MEHANIZMI UKLJU ENI U BRZO ZATVARANJE STUPICA
KARNIVORNIH BILJAKA**

TRAPPING MECHANISMS OF CARNIVOROUS PLANTS

SEMINARSKI RAD

Marija u ek
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: izv. prof. dr. sc. Mirta Tkalec

Zagreb, 2014.

Sadržaj

1. UVOD	3
2. MEHANIZAM ZATVARANJA STUPICE KOD VENERINE MUHOLOVKE (<i>DIONAEA MUSCIPULA</i>) ...	5
3. MODEL ZATVARANJA STUPICE KOD VRSTE <i>ALDROVANDA VESICULOSA</i> TE USPOREDBA S MODEЛОМ VENERINE MUHOLOVKE.....	9
4. USPOREDBA MEHANIZMA ZATVARANJA STUPICE KOD RODA <i>UTRICULARIA</i> I VENERINE MUHOLOVKE	11
5. ZAKLJUČAK.....	13
6. LITERATURA	14
7. SAŽETAK.....	15
8. SUMMARY	16

1. Uvod

Kada promatramo biljke, one nam se ine vrlo stati nima, me utim, prilikom pažljivijeg promatranja možemo primjetiti njihovo gibanje koje ponekad može biti vrlo brzo. To je primjetio i Darwin još u 19. stolje u (Scorza i Dornelas, 2011). Posebno su ga zaintrigirale mesojedne biljke venerina muholovka i mjeherasta vodena stupica (*Aldrovanda vesiculosa* L.), a razlog je bila upravo brzina zatvaranja njihovih aktivnih stupica. To nije nimalo za u uju e s obzirom da venerina muholovka svoju stupicu zatvara za samo 100 ms (Forterre i sur., 2005.). Upravo nevjerljiva brzina tog procesa dovodi do želje za razumijevanjem mehanizama kojima se on zbiva.

Gibanja biljaka generalno možemo svrstati u dva tipa, a to su slobodna lokomotorna gibanja i gibanja organa. Slobodna lokomotorna gibanja su relativno rijetka kod viših biljaka, a obuhva aju gibanja unutar stanica i taksije. Gibanja organa su posebno važna budu i da se ve ina biljaka ne može slobodno kretati. U taj tip gibanja spadaju gibanja u obliku savijanja biljaka potaknuta jednostranim podražajem (tropizmi), gibanja iji je smjer odre en samom gra om organa (nastijska gibanja), autonomna gibanja uzrokovana unutrašnjim imbenicima, turgorom uvjetovana gibanja izbacivanjem i eksplozijom, te higroskopska i kohezijska gibanja. Gibanja potaknuta mehani kim podražajima su seizmonastije, a nastaju zbog promjene turgora u odre enim stanicama ili organima. To su brza i vrlo esto potpuno reverzibilna gibanja (Pevalek-Kozlina, 2003).

Kod mesojednih biljaka su prisutna upravo seizmonastijska gibanja, na primjer gibanja tentakula rosike (*Drosera rotundifolia* L., okrugolisna rosika) ili gibanje listova muholovke (*Dionaea muscipula* J. Ellis, venerina muholovka), a služe hvatanju životinja (Pevalek-Kozlina, 2003). Mesojedne biljke obično rastu na staništima koja su siromašna mineralima (N, P, K, Ca, Mg) kao što su cretovi odnosno mo varna tresetišta. Iz tog razloga razvile su razliite prilagodbe za privla enje (miris, boja, nektar), hvatanje te razgradnju životinja i iskorištavanje nitrata iz njihovih bjelan evina. Ta staništa su kisela, što dovodi do veće koncentracije vodikovih H^+ iona u tlu. Povećanjem koncentracije vodikovih H^+ iona, smanjuje se koncentracija ostalih kationa (npr. NH_4^+ , Mg^{2+}) jer ih H^+ istiskuje i okružuje estice tla. Ti bi kationi u ostalim slu ajevima postali slobodni i bili dostupniji biljci, me utim u ovom slu aju zbog velike koli ine vode, dolazi do ispiranja te u kona nici do njihovog pomanjkanja u tlu. S druge strane, anioni (npr. NO_3^-) ne bi ni bili vezani za estice tla, a u

ovom sluaju se zbog puno vlage još lakše ispiru iz takvih staništa. Upravo iz tih razloga mesojedne biljke su razvile specifičan način prehrane (Adamec, 2002).

Postoji 20 rodova karnivornih vrsta biljaka, od toga su poznatiji *Drosophyllum*, *Aldrovanda*, *Dionaea*, *Drosera*, *Stylidium*, *Nepenthes* i *Utricularia* (Sl. 1.).



Slika. 1. Primjer pasivne stupice oblika vrata kod vrste *Nepenthes Edwardsiana* H. Low ex Hook (1859.) (Preuzeto i prilagođeno prema <http://www.wistuba.com/>)

Najjednostavnije, stupice karnivornih biljaka možemo podijeliti u dvije skupine, a to su aktivne i pasivne stupice.

Kod pasivnih stupica nema gibanja prilikom hvatanja plijena, samim time nema ni utroška energije te izlučuju enzime neovisno o prisutnosti plijena. Njih možemo promatrati kao spremnike probavnih tekućina i tu spadaju vrste (*Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliamphora*, *Cephalotus*, *Nepenthes*), spremnici (*Brocchinia*, *Catopsis*), stupica koja se sastoji od peteljke i šupljeg bulbila iz kojeg izlazi cilindrići vrat, vrat se grana i na kraju svake grane je otvor (*Genlisea*) (Płachno i sur., 2008) i ljepljive stupice (*Drosophyllum*, *Triphyophyllum*, *Byblis*, *Roridula*, većina vrsta iz roda *Pinguicula*).

Aktivne stupice se pomiču u prilikom hvatanja plijena i pri tome troše energiju. Ljepljive stupice nalazimo kod roda *Drosera* i *Pinguicula*. Kod roda *Drosera* na gornjoj površini listova su tentakuli kroz koje se proteže snopovi traheja. Tentakuli su obično crvenkaste boje, a svaki je okrunjen kapljicom bezbojne sluzi koja se na suncu sjaji poput rose. Sluz, koja sadrži mravlju kiselinu, izlučuje žljezde i ona u kombinaciji sa enzimima (peroksidaze, kisele fosfataze, esteraze i proteaze) razgrađuje sve osim hitinoznog skeleta

žrtve. Vrste roda *Pinguicula* na listovima također imaju žljezde na koje se lijepe kukci. Rod *Dionaea* s jednim predstavnikom venerinom muholovkom *Dionaea muscipula* L. ima stupice koje se iznenada zatvaraju te nije udno da je aktivno hvatanje plijena najprije otkriveno kod te vrste. Slične stupice ima i mjeđurasta vodena stupica *Aldrovanda vesiculosa* L., jedini predstavnik roda *Aldrovanda*. U aktivne stupice spadaju još stupice roda *Utricularia* te roda *Polypompholyx* koji imaju mjeđuraste klopke, a plijen savladavaju usisavanjem (Krol i sur., 2012).

2. Mehanizam zatvaranja stupice kod venebine muholovke (*Dionaea muscipula*)

Plojka lista venebine muholovke sastoji se od dva režnja koji pri vršenju o središnje rebro oblikuju stupicu (Sl. 2.). Na rubu režnjeva nalazi se 15-20 šiljastih zubi koji su nagnuti prema unutrašnjosti tako da se isprepletu prilikom zatvaranja stupice. U središnjem dijelu svakog režnja, nalaze se osjetne etine. Obično ih je tri, a ponekad mogu biti dvije ili četiri po režnju. Na cijeloj površini raspršene su mikroskopske žljezde. U uskom pojasu ispod bazalnog dijela rubnih zubi, nalaze se, obično bezbojne, žljezde koje lute nektar i time privlače plijen. Žljezde u preostalom dijelu su probavne, a sadrže antocijan od kojeg potječe crveno obojenje i njime privlače plijen. Osjetnu etinu potrebno je dva puta podražiti unutar 40 s, međutim pri višoj temperaturi, dovoljan je samo jedan podražaj (Markin i sur., 2008). Podraživanjem etina dolazi do zatvaranja stupice venebine muholovke. Danas se sam mehanizam zatvaranja stupice objašnjava pomoću hidroelastičnog modela zakrivljenosti (Forster i sur., 2005).

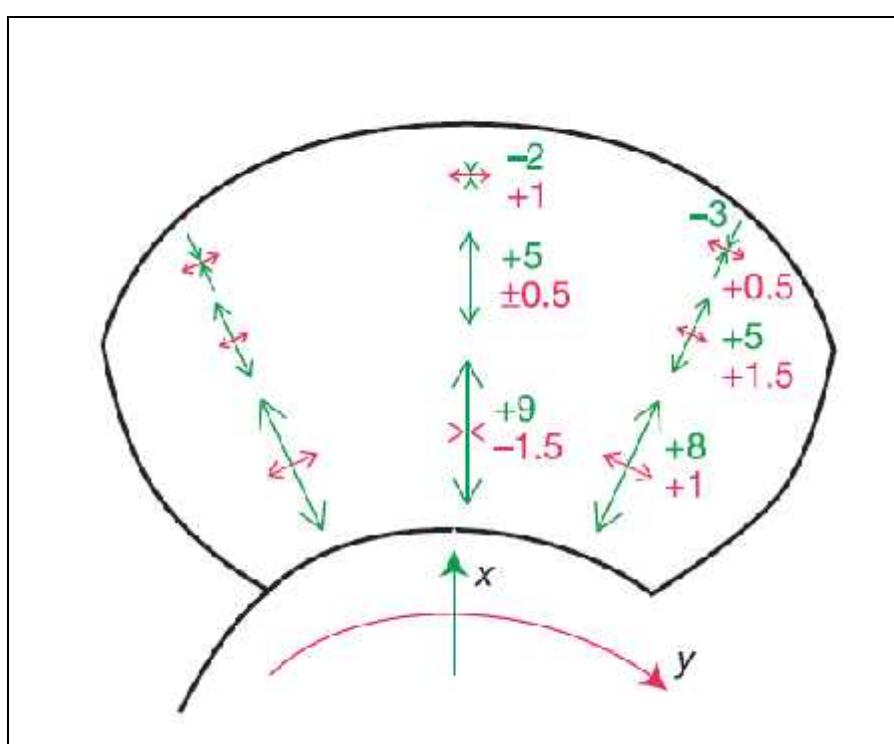


Slika 2. List venerine muholovke (Preuzeto i prilagođeno prema http://hr.wikipedia.org/wiki/Venerina_muholovka)

Još je Darwin uočio da gornji list venerine muholovke ima dva različita sloja stanica, na gornjoj i donjoj površini lista te da se oni ponašaju potpuno druga ije prilikom zatvaranja stupice. U sloju parenhima ispod gornje epiderme dolazi do smanjenja turgora, a to prati širenje tkiva i porast turgora u donjem sloju parenhima ispod donje epiderme. Stanice u unutrašnjem dijelu stupice izbacuju vodu, smanjuju se i omogućuju režnjevima da se saviju preko njih, a stanice u donjem dijelu epiderme se tada naglo šire. Na stani nom nivou, Cl^- , K^+ , Ca^{2+} i H^+ , aktivno sudjeluju u nastanku električnog potencijala. Stimuliranjem etina mehaničkim podražajem, aktiviraju se ionski kanali te može doći do nastanka akcijskog potencijala. Akcijski potencijal se širi središnjim rebrom i to dovodi do akumuliranja električnog naboja u stupici. Kada akumulirani naboј dosegne graničnu vrijednost, hidrolizira se ATP i prenose se protoni. To dovodi do otvaranja akvaporina, transporta vode, promjena turgora te naposljetku do promjene volumena režnjeva (Markin i sur., 2008). Blokatori ionskih kanala mogu prekinuti nastanak električnog potencijala kod venerine muholovke, što je dokaz da su upravo oni odgovorni za nastanak akcijskog potencijala. U otvorenom stanju, stupica sadrži veliku količinu elastične energije akumulirane uslijed razlike hidrostatskih tlakova između unutrašnjeg i vanjskog sloja režnja. Na podražaj voda prelazi iz unutrašnjeg u vanjski sloj, stupica se opušta i dolazi u ravnotežnu konfiguraciju koja odgovara zatvorenom stanju stupice. Transport vode dovodi do širenja stanica na vanjskoj površini lista i mijenja zakrivljenost lista, a smatra se da upravo to dovodi do samoga zatvaranja stupice.

Osim aktivne biokemijske komponente koja sudjeluje u zatvaranju stupice, bitna je i pasivna elastična komponenta, a dokazana je naprednim tehnikama snimanja i

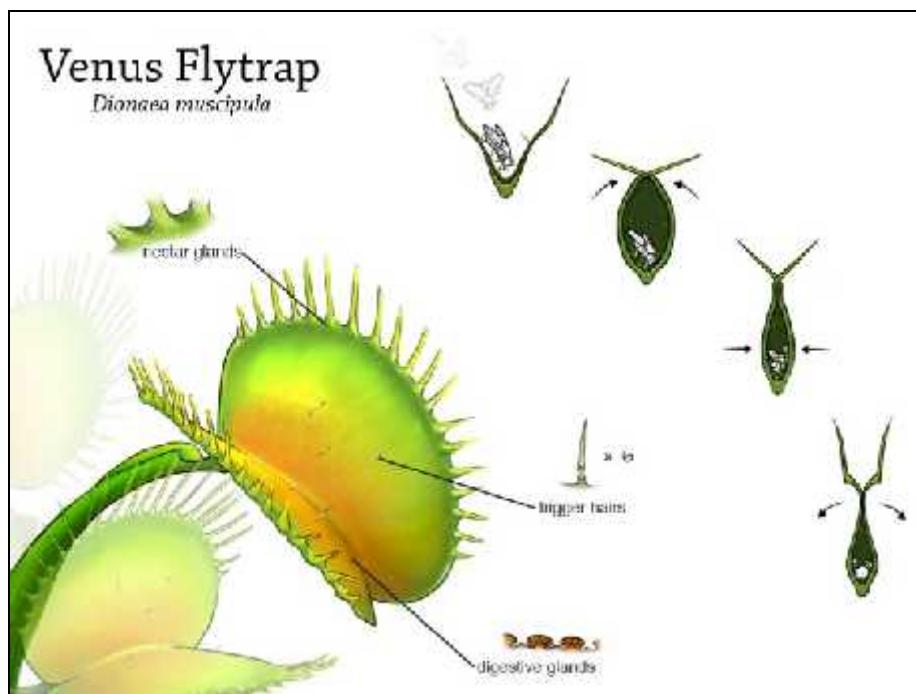
mikroskopiranja. Sami stani ni procesi ne mogu objasniti zatvaranje cijelog lista na mikroskopskoj razini pa to dovodi do zaklju ka da bi elasti ne promjene mogle igrati važnu ulogu u mehanizmu zatvaranja i predložen je tzv. hidroelasti ni model zakriviljenosti. Prilikom prouavanja, obavljena su mjerena lista te je zaklju eno da je on u otvorenom stanju konveksan, odnosno, svinut prema van, a u zatvorenom stanju konkavan, odnosno, svinut prema unutra. Oblik lista možemo opisati pomo u dvije mjere K_m i K_g – K_m oznaava srednju zakriviljenost, a K_g Gaussovu zakriviljenost. Ako gledamo promjenu K_m u vremenu, tada proces zatvaranja dijelimo na tri faze, od kojih su prva i posljednja spore, a srednja je brza i u njoj se dešava 60% ukupne promjene oblika iz konveksnog u konkavni. K_g (Gaussova zakriviljenost) se polako mijenja dok ne do e do minimuma, a zatim se naglo mijenja. Pošto je K_g vezana uz rastezanje srednjeg dijela lista, ovo upu uje da je zatvaranje stupice povezano sa sporim skupljanjem elasti ne energije koju prati njezino brzo osloboanje. Rastegnu e u središnjem dijelu u smjeru x, ve e je od rastegnu a u y smjeru (Sl. 3.).



Slika 3. Prikaz rastegnu a režnjeva stupice Dionaeae u smjeru x te u smjeru y
(Prilago eno na temelju Forterre i sur., 2005)

Isto tako, rastegnu a na unutarnjoj strani lista upu uju da je zatvaranje potaknuto promjenama u x smjeru. Razlog tome je što su stanice na vanjskoj površini jako izdužena oblika, i os im je orijentirana u smjeru x. Kako je stani ni zid poja an celuloznim mikrofibrilima, svaka promjena turgora uzrokuje promjenu u x smjeru. Oblik lista se temelji na bezdimenzijskoj elasti noj energiji koja ovisi o savijanju u x smjeru i parametru $\alpha =$

Lk^2/h^2) koji ovisi o debljini lista (h), veličini lista (L) te njegovojo zakrivljenosti (k). Već rezultira bržom maksimalnom brzinom zatvaranja stupice. Zbog izrazite hidratiziranosti lista, promjena zakrivljenosti prilikom zatvaranja stupice dovodi do prolaznog usmjerena vode okomito na površinu lista, a vrijeme potrebno za to je obrnuto proporcionalno propusnosti tkiva lista. Prema hidroelastičnom modelu zakrivljenosti, biljka kada je stimulirana podražajem, „aktivno“ mijenja zavojitost. Međutim, to ni procesi koji se zbivaju na molekularnoj i stani noj razini, a dovode do promjene zavojitosti još uvijek ostaju nedovoljno jasni. Kada dođe do promjene zavojitosti, geometrija lista omogućuje mehanizam u kojem se elastična energija pohranjuje pa otpušta, a hidratiziranost lista takođe je ključna za brzinu zatvaranja stupice i uspješno hvatanje plijena (Sl. 4.) (Forterre i sur., 2005).



Slika 4. Prikaz postupka hvatanja plijena kod venerine muholovke
(Preuzeto i prilagođeno prema <http://www.coroflot.com/pluww/scientific-illustrations>)

3. Model zatvaranja stupice kod vrste *Aldrovanda vesiculosa* te usporedba s modelom venerine muholovke

Zbog toga što je akvatička vrsta, mjeđurasta vodena stupica (*Aldrovanda vesiculosa* L.) nema korijen (Sl. 5.), već je biljka grana od lanaka od kojih svaki sadrži pršljene sa 7 ili 8 listova. Svaki list se sastoji od para režnjeva veličine 4-7 mm. Oni se zatvaraju unutar perioda od 100 ms ako se podraži neka od 20 osjetnih petina koje su smještene na unutrašnjoj površini svakog režnja.

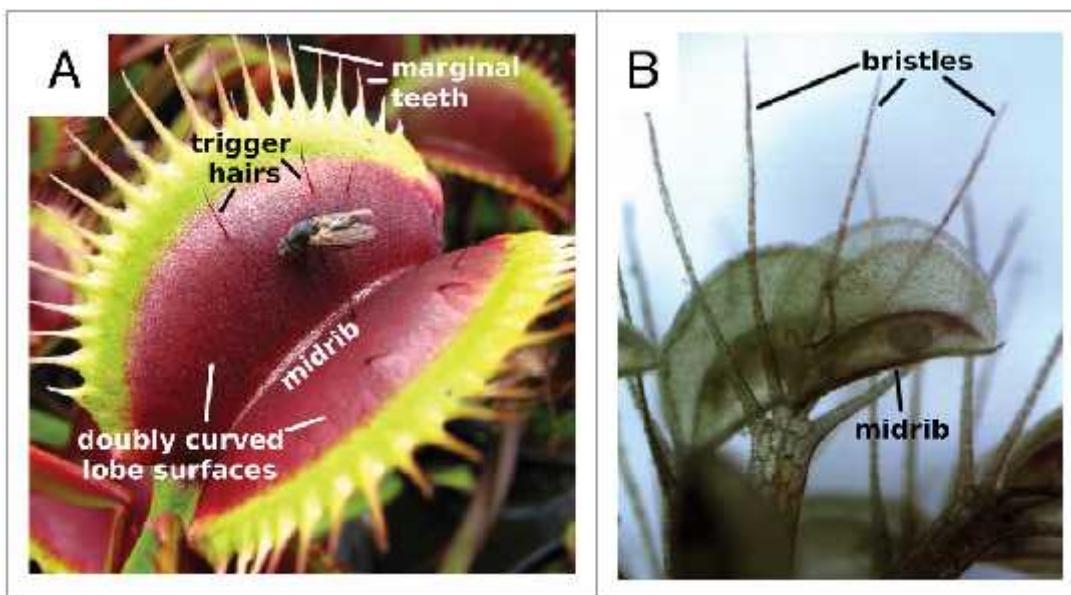
Mjeđurasta vodena stupica i venerina muholovka obje imaju stupice koje se iznenada zatvaraju. Mjeđurasta vodena stupica se tradicionalno smatraла minijaturnom venerinom muholovkom, međutim ustanovljeno je da imaju potpuno različite mehanizme zatvaranja stupica. Dok kod venerine muholovke prilikom zatvaranja dolazi do savijanja oba režnja, kod mjeđuraste vodene stupice dolazi samo do savijanja središnjeg rebra, ali ne i režnjeva (Sl. 6.).



Slika 5. Vanjski izgled mjeđuraste vodene stupice (preuzeto i prilagođeno prema:
<http://calphotos.berkeley.edu/>)

Mehanizam zatvaranja stupice kod mjeđuraste vodene stupice je kontinuiran. Prilikom zatvaranja jedini dio koji se savija je središnje rebro lista, a ono se tada savija prema unutra. Zavojitost ostalog dijela lista se ne mijenja. S obje strane rebra smještene su motorne stanice. Turgor u tim stanicama raste prilikom otvaranja, a smanjuje se prilikom zatvaranja. Da bi se ovaj mehanizam potvrdio osmišljen je i model. Prema modelu dobiveni su rezultati koji

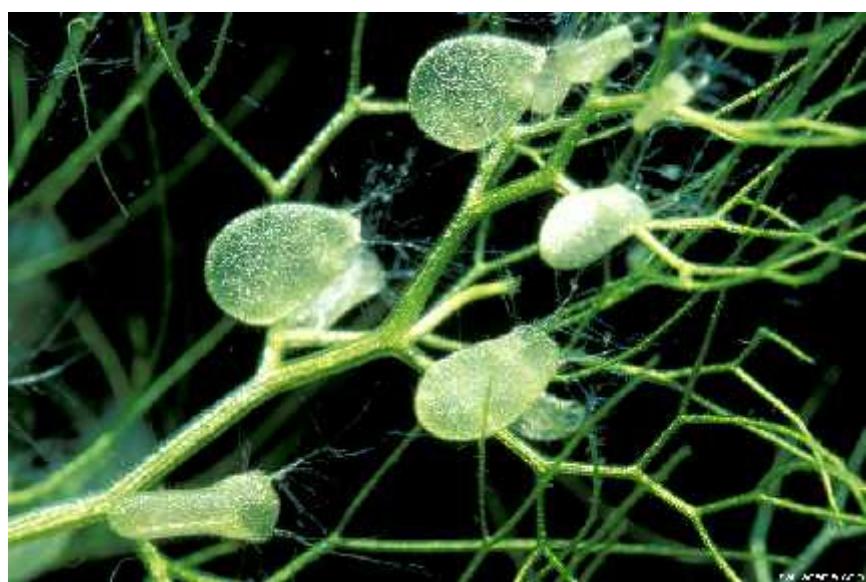
pokazuju da se potencijalna energija prilikom zatvaranja i otvaranja ne mijenja, a kod savijanja venevine muholovke potencijalna energija je diskontinuirana. To pokazuje da se mjeđurasta vodena stupica otvara i zatvara zbog mehanizama bubrenja i smanjivanja stanica, a prilikom toga je bitna i geometrija lista koja omogu uje otvaranje režnjeva nakon što se savije samo središnje rebro (Poppinga i Joyeux, 2011). Iako ove dvije vrste potje u od evolucijski zajedni kog kopnenog pretka iz roda *Drosera* još uvijek nije potpuno jasan razlog zbog kojeg su razvile razli ite mehanizme. Ne zna se utje e li na to potpuno razli it okoliš (kopneni odnosno voden) u kojima te dvije vrste obitavaju ili je kod mjeđuraste vodene stupice došlo do poboljšanja mehanizma u svrhu efikasnosti. Dok se kod venevine muholovke mehanizam temelji na aktivnoj biokemijskoj komponenti i na pasivnoj elasti noj, kod mjeđuraste vodene stupice mehanizam se temelji samo na biokemijskoj komponenti. Naglasak je na bubrenju i smanjivanju stanica, odnosno na promjeni turgora u motori kim stanicama srednjeg rebra, a to mjeđurastoj vodenoj stupici omogu uje da prilikom zatvaranja ne dolazi do kolanja velike koli ine vode i na taj na in pljen ostaje zato en unutar stupice, a ne izmi e što je važno s obzirom na voden okoliš u kojem živi.



Slika 6. Usporedni prikaz gra e stupica venevine muholovke i mjeđuraste vodene stupice
(Prilago eno na temelju Poppinga i sur., 2013)

4. Usporedba mehanizma zatvaranja stupice kod roda *Utricularia* i venerine muholovke

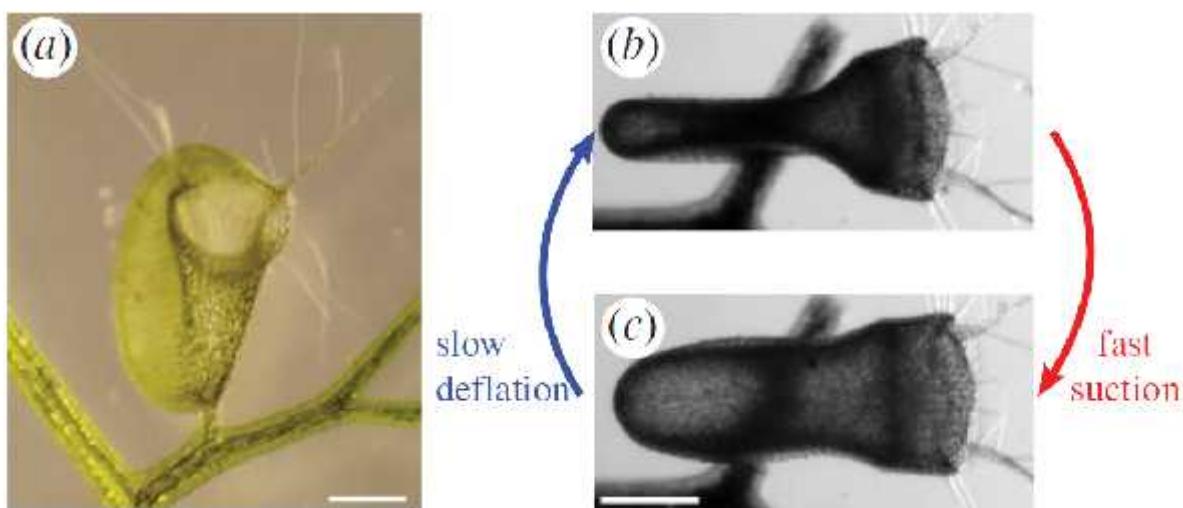
Promatrana vrsta roda *Utricularia* je akvatična karnivorna vrasta koja nema korijen, a svaki list sadrži mnoštvo mjeđurastih stupica koje imaju elastični zid i pokretna vratašca na ulazu u stupicu (Sl. 7.). U unutrašnjosti stupice su dva tipa žlijezdi. Prve izlučuju probavne enzime i resorbiraju nutrijente, a druge su smještene oko vratašaca i imaju ulogu u pumpanju



Slika 7. Izgled mjeđura vrste *Utricularia inflata* Walt. (Preuzeto i prilagođeno sa <http://www.sarracenia.com/galleria/g132s.html>)

vode. Za razliku od venerine muholovke i mjeđuraste vodene stupice, vrsta roda *Utricularia* hvata plijen mehanizmom usisavanja (Adamec, 2011). Mehanizam se sastoji od dvije faze. Prva faza traje 1 h i u njoj unutarnje žlijezde pumpaju vodu izvan mjeđura. To je aktivni proces uslijed kojeg dolazi do pohranjivanja elastične energije u tijelu stupice na razinu hidrostatskog tlaka. Žlijezdane stanice pumpaju ion Cl⁻ van iz mjeđura, a s njima dolazi i do prijenosa vode osmozom (prvi dio „puta“ vode). Ioni Cl⁻ kreću se zajedno s jednovalentnim ionima Na⁺ i K⁺, a dvovalentniioni Ca²⁺ i Mg²⁺ inhibiraju taj proces. U drugom dijelu „puta“, voda se vjerojatno potiskuje iz žlijezdi oko vratašaca, kroz vrlo tanku plazmalemu zahvaljujući turgoru, međutim to još nije sasvim sigurno. Zbog ispumpavanja vode iz mjeđura, u stupici se stvara negativan hidrostatski tlak, a zidovi stijenke postaju konkavni. Vratašca stupice su fleksibilna i sadrže osjetne ćelije koje plijen podražuju i tada slijedi druga faza. Ona je jako brza i traje nekoliko sekundi, a dešava se pasivno zbog pretvorbe elastične energije u kinetičku. Samo vrijeme usisa traje pola milisekunde. Vrata stupice se otvaraju,

voda se usisava u stupicu te dolazi do opuštanja stijenki i povećanja volumena stupice (Sl. 8.). Nakon zatvaranja vrata plijen se razgrađuje probavnim enzimima koje izlaze u žlijezde unutar mjeđura (Vincent i sur., 2011). Još jedna razlika između venevine muholovke i vrste roda *Utricularia* je ta da se unutar stupice nalaze različiti komenzalski mikroorganizmi (alge, cijanobakterije, bakterije itd.) koji takođe sudjeluju u razgradnji plijena, međutim, teško je razlučiti koji organizmi unutar stupice su komenzali, a koji su plijeni, zato što se vrste roda *Utricularia* oporenu hrane zooplanktonskim organizmima (Adamec, 2011).



Slika 8. Mehanizam usisavanja plijena kod vrste *Utricularia inflata* Walt. (Prilagođeno prema Vincent i sur. 2014.)

5. Zaključak

Kako bi se prilagodile životu na staništima siromašnima mineralnim tvarima, karnivorne biljke su razvile različne mehanizme kojima hvataju i razgrađuju svoj plijen te naposlijetku crpe i koriste potrebne nutrijente iz njega. Najistraživaniji mehanizmi u takvim mehanizmima je mehanizam zatvaranja stupice kod venerine muholovke. Ustanovljeno je da u njemu sudjeluju aktivna biokemijska komponenta (prijenos iona i molekula vode) te pasivna elastičnost, a samom procesu zatvaranja stupice prethodi mehaničko podraživanje. Usprkos detaljnem istraživanju i mnogim zaključcima, mehanizam još uvek nije u potpunosti razjašnjen. Ne zna se kako to učinjava muholovka „pamtiti“ dva podražaja koji se dešavaju u vremenskom intervalu od 20 s i zašto samo tada reagira. Isto tako nije u potpunosti razjašnjena aktivacija putem električnog potencijala, kao ni to učinak na prijenos K⁺ iona kroz membrane stanica.

Kod mjeđuhraste vodene stupice, usprkos zajedničkom evolucijskom podrijetlu sa venerinom muholovkom, mehanizam je potpuno različit i temelji se na savijanju središnjeg rebra, a ne i režnjeva stupice. Zašto je do toga došlo, još uvek nije u potpunosti razjašnjeno. Ne zna se da li je razlog tome utjecaj različitih okolišnih uvjeta, sa obzirom da je mjeđuhrasta vodena stupica vodena vrsta, a venerina muholovka kopnena, ili je jednostavno kod mjeđuhraste vodene stupice mehanizam prilagođen kako ne bi došlo do izmicanja plijena zbog prevelikog strujanja vode prilikom zatvaranja stupice.

Vrste roda *Utricularia* pak imaju mehanizam koji se temelji na usisavanju. Sa obzirom da vrste roda *Utricularia* mogu biti kopnene i vodene, a istraživanja su rađena na akvatickim vrstama (jer imaju veće mjeđuhraste stupice), ne zna se到底 koji proces kod kopnenih vrsta naista je. Nedovoljno je istraženo i pumpanje vode van stupica, a novih saznanja moglo bi biti i u vezi spontanog zatvaranja stupice, koje se ponekad dešava, a nije uzrokovani nikakvim posebnim podražajem. U svakom slučaju, usprkos mnogim istraživanjima i zajedničkim suradnjima znanstvenika iz područja biologije, fizike i kemije, na ovom području potrebna su daljnja istraživanja za njegovo potpuno razumijevanje.

6. Literatura

- Adamec L., 2002. Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. *New Phytologist* 155, 89-100.
- Adamec L., 2011. The smallest but fastest- ecophysiological characteristics of traps of aquatic carnivorous Utricularia. *Plant Signaling & Behavior* 6, 640-646.
- Forterre Y., Skotheim J. M., Dumais J., Mahadevan L., 2005. How the Venus flytrap snaps. *Nature* 433, 421-425.
- Król E., Bratosz J., Adamec L., Stolarz M., Dziubínska H., Tr bacz K., 2012. Quite a few reasons for calling carnivores the most wonderful plants in the world. *Annals of Botany* 109, 47–64.
- Markin V.S., Volkov A. G., 2008. Active movements in plants- Mechanism of trap closure by *Dionaea muscipula* Ellis. *Plant Signaling & Behavior* 3, 778-783.
- Pevalek-Kozlina, 2003. Fiziologija bilja. Fiziologija gibanja, 533-542.
- Płachno B. J., Kozieradzka-Kiszko M., wiatek P., Darnowski D. W., 2008. Prey attraction in carnivorous Genlisea (*Lentibulariaceae*). *Acta Biologica Cracoviensia series botanica* 50/2, 87-94.
- Poppinga S, Hartmeyer S. R. H., Masselter T., Hartmeyer I., Speck T., 2013. Trap diversity and evolution in the family *Droseraceae*. *Plant signaling & behavior* 8, e24685.
- Poppinga S., Joyeux M., 2011. Different mechanics of snap-trapping in the two closely related carnivorous plants *Dionaea muscipula* and *Aldrovanda vesiculosa*. *Physical Review E* 84, 041928, 1-7.
- Scorza L. C. T., Dornelas M. C., 2011. Plants on the move-Toward common mechanisms governing mechanically-induced plant movements. *Plant Signaling & Behavior* 6:12, 1979-1986.
- Vincent O., Marmottant P., 2011. Carnivorous *Utricularia*- The buckling scenario. *Plant Signaling & Behavior* 6, 1752-1754.

<http://calphotos.berkeley.edu/>

<http://www.coroflot.com/pluww/scientific-illustrations>

<http://www.sarracenia.com/galleria/g132s.html>

http://hr.wikipedia.org/wiki/Venerina_muholovka

<http://www.wistuba.com/>

7. Sažetak

Iako nam se biljke na prvi pogled ne vrlo stati nima, one se zapravo mogu gibati, a neka od tih gibanja su vrlo brza. Primjer takvih brzih gibanja je zatvaranje stupica kod karnivornih biljaka rodova *Aldrovanda*, *Utricularia* i *Dionaea*. Mehanizmi tih gibanja su složeni. Karnivorne su biljke te mehanizme razvile zbog prilagodbe na okolišne uvjete i manjak potrebnih nutrijenata. Kod venerine muholovke u mehanizam zatvaranja uključene su aktivna biokemijska komponenta i pasivna elastična komponenta, međutim nijedna nije u potpunosti objašnjena. Još uvijek nije razjašnjen to an prijenos K^+ iona preko membrana stanica kao ni na koji je učinak venerina muholovka „pamtiti“ dva uzastopna podražaja koji se dese u vremenskom razmaku od 20 s. Mjehurasta vodena stupica ima mehanizam zatvaranja u koji je prilikom savijanja uključeno samo središnje rebro. Po tome se najviše razlikuje od mehanizma zatvaranja stupice kod venerine muholovke. Zašto se razlikuju, iako potječe u odjednici kog teresti kog pretka, još uvijek nije u potpunosti jasno. Kod vrsta roda *Utricularia* plijen biva uhvaćen usisavanjem. Unutar mjehurate stupice na eni su različiti mikroorganizmi, međutim ne zna se koji su mutualistički, a koji biljka hvata i razgrađuje da bi iz njih uzela potrebne minerale. Nije razjašnjeno ni zašto dolazi do povremenog zatvaranja stupice bez ikakvog podražaja. Sudeći po svim pitanjima koja ostaju neodgovorena u vezi različitih mehanizama zatvaranja stupica, to područje biologije ostaje otvoreno za mnoga istraživanja.

8. Summary

When observing plants, they seem relatively immobile, but if we carefully watch them, it is clear that plants do provide movements, and sometimes even rapid ones. Trapping mechanisms of carnivorous plants in the genera *Aldrovanda*, *Utricularia* and *Dionaea*, are some of examples. These mechanisms are very complex, and are developed as an adaption to environmental conditions and lack of nutrients. Trapping mechanisms of the Venus flytrap include active biochemical component and passive elastic component, but none of them are completely understood. Exact transport of K⁺ ions through the cell wall, and the way Venus flytrap „memoryizes“ two stimulus within 20 s, are not clear enough. The waterwheel plant deforms only her midrib during closure. That is the main difference between trapping mechanism of the Venus flytrap. Even though they originate from the same ancestor, it is still not fully understood why their mechanisms are different. All species of the genus *Utricularia* have suction traps. In their traps there are various microorganisms but it is not understood yet which of them are microorganisms living as commensals and which are prey used for absorption of mineral nutrients. Spontaneous firings without any apparent cause are also not yet fully clear. Many questions regarding the different mechanisms of closing traps remain unanswered leaving this field of biology with wide range of possible research.