

Masožravé rostliny

řád *Caryophyllales*

Adam Veleba

(184653@mail.muni.cz)

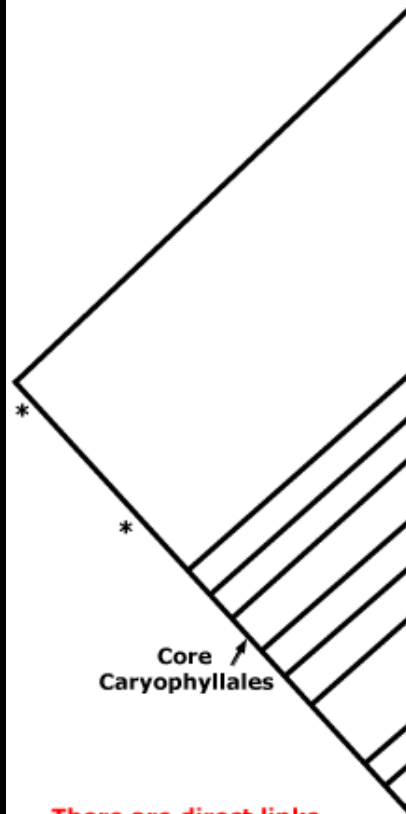
Caryophyllales

masožravé čeledě

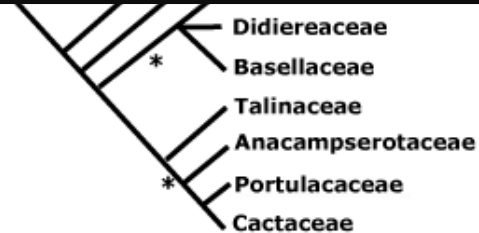
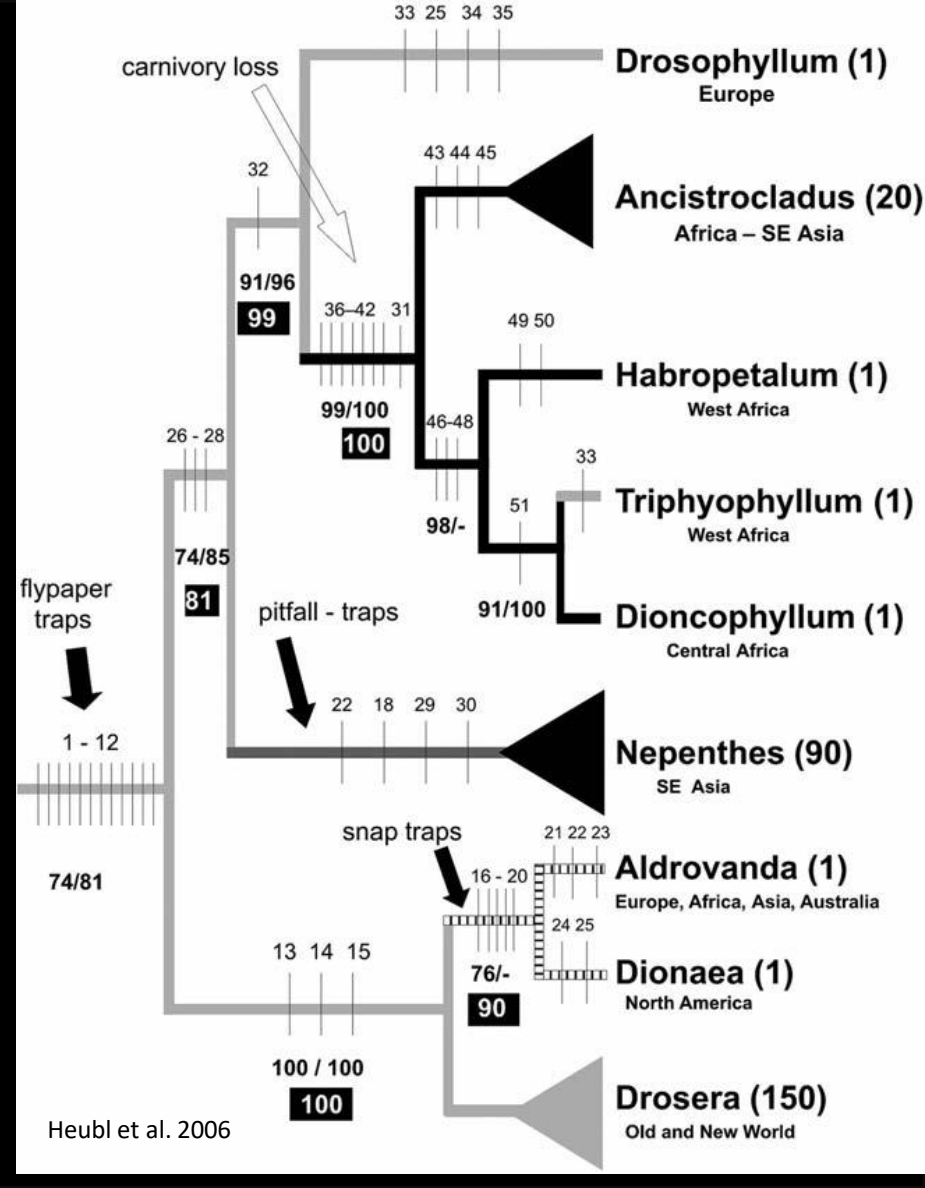


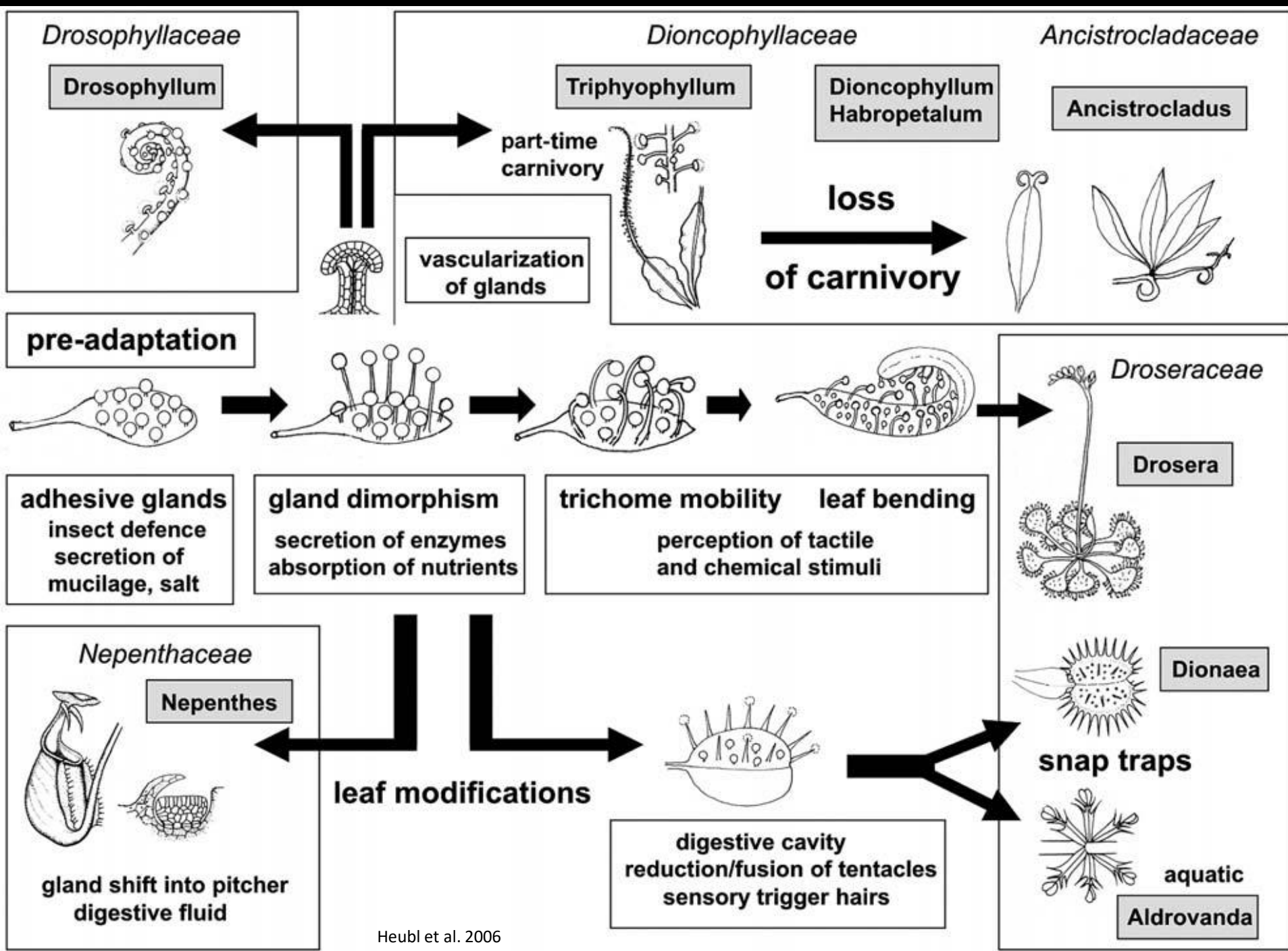
Caryophyllales masožravé čeledě

* Denotes nodes with 50-80% bootstrap support; unmarked nodes have >80% support.



There are direct links from all terminal taxa and all internal nodes to the relevant location in the text.





Droseraceae

- *Drosera* (pokusy o vydělení *Sondera*, *Freatulina*)
- *Dionaea* (dříve i *Dionaeaceae*)
- *Aldrovanda* (dříve i *Aldrovandaceae*)

Drosera

- Morfologicky pestrý rod, především J polokoule
- Adventní kořeny, někdy nápadně ztlustlé, někdy tvorba hlíz.
- Listy nejčastěji v přízemní růžici, méně často na vystoupavém, poléhavém či popínavém stonku; vyskytuje se circinátní vernace
- Palisty obvykle přítomny, často nápadné
- Čepel vybavena žláznatými mnohobuněčnými emergencemi (tentakule) a drobnějšími přisedlými žlázkami
- Květenstvím je vijan, květy nejčastěji bílé nebo růžové až fialové, pětičetné
- Holokinetické chromozomy; $2n = 12 - 80$

Lapání kořisti

- Listy vybavené žláznatými emergencemi, „tentakulemi“
- Primárně jde o nalepení kořisti na lepkavý sekret vylučovaný tentakulemi
- Úspěšnost polapení a velikost kořisti ovlivňuje:
 - Tvar listů
 - Pohyblivost
 - Atraktanty
 - Rychlost (speciální případy)



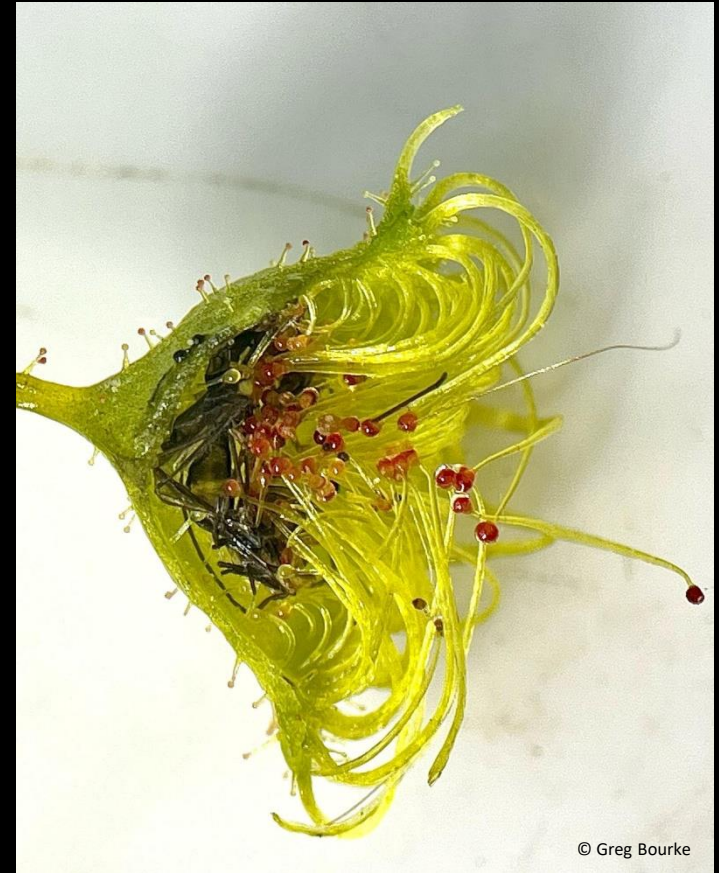
- Velikost a tvar listu – okrouhlé vs. protáhlé



- Prostorová struktura velkého listu
- Mnoho malých lístků
- Hustý porost mnoha rostlin

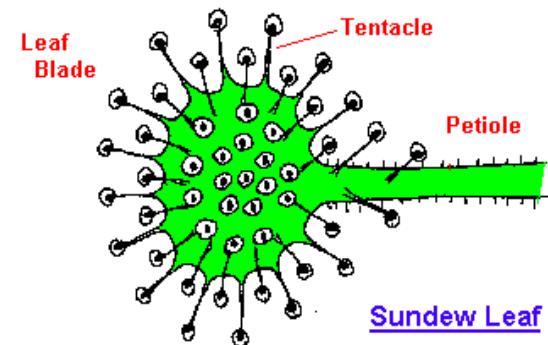
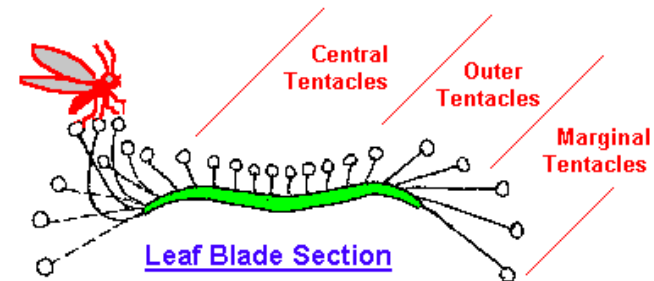
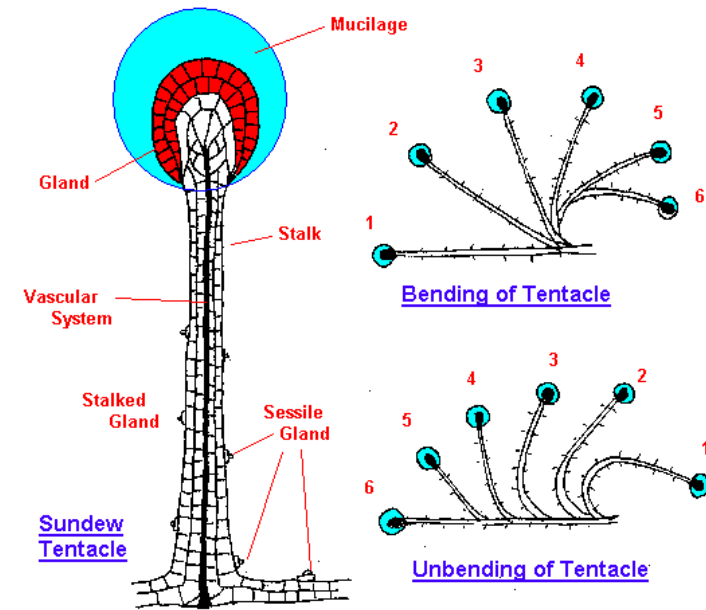


- Pohyblivost tentakulí a listů zamezuje únik, vyplavení či krádež kořisti (mravenci) a zároveň zvětšuje trávící plochu a zlepšuje kontakt žlázek s kořistí



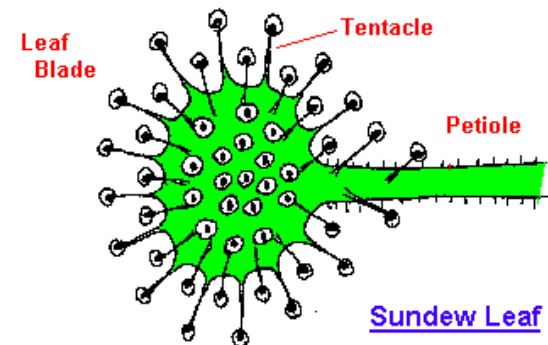
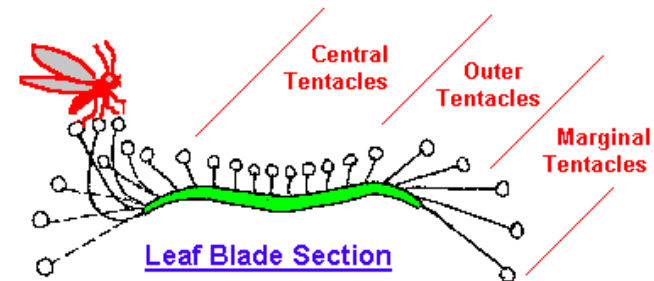
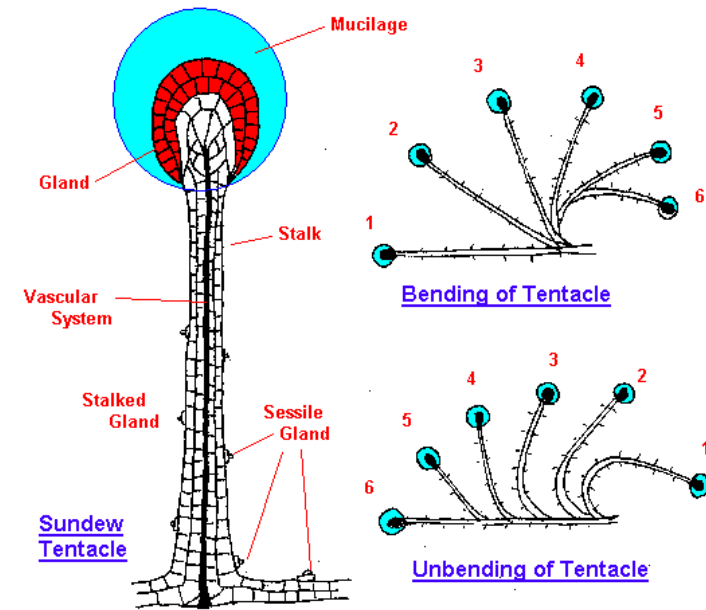
Tentakule

- Mnohobuněčné, komplexní stavby
- Stopkou prochází xylem
- „hlavička“ má na povrchu sekreční buňky
- Pohyb primárně změnou turgoru buněk epidermis ve stopce
- Na epidermis listu i tentakulích samotných jsou přítomny drobné přisedlé žlázy jednodušší stavby: produkce enzymů + vstřebávání živin z kořisti



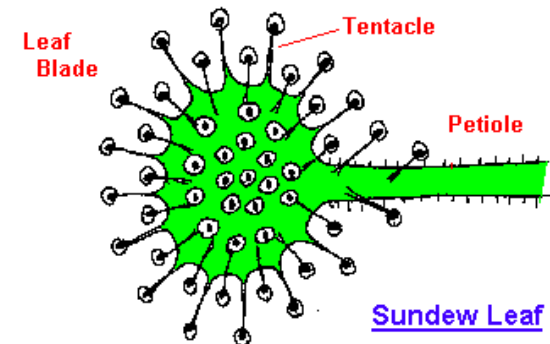
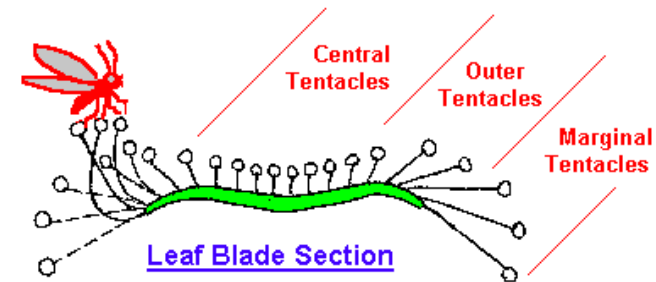
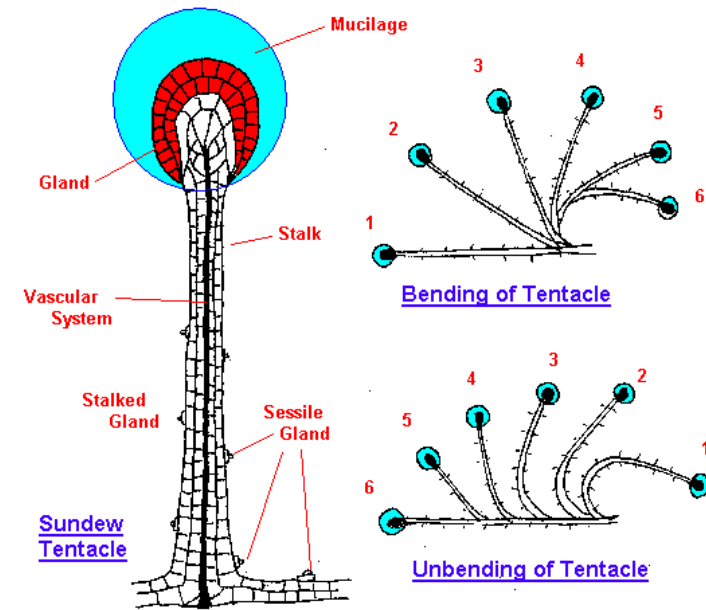
Tentakule

- Diskální
 - Uprostřed listů
 - Produkuje sliz i enzymy,
 - Pohyb tropický = řízený za kořistí (chemotropie)
 - Morfologicky/evolučně vychází spíše z trichomů (?)
- Interzonální
 - Přejídné, v podstatě prodloužené diskální



Tentakule

- Marginální
 - Na okrajích listů
 - Často neprodukují sliz ani enzymy
 - Pohyb spíše nastický = ohýbají se pouze směrem ke středu listu
 - Morfologicky/evolučně vychází spíše z okraje listu samotného (?)



Tentakule

- Marginální
 - Typ *Drosera scorpioides*
 - jako centrální, jen dlouhé
 - Typ *Drosera burmannii*
 - rychlé, bez slizu, pohyb změnou turgoru
 - Typ *Drosera glanduligera*
 - velmi rychlé, bez slizu, pohyb je kombinací změny turgoru a uvolnění elastické energie („snap tentacles“)



Drosera glanduligera



Drosera scorpioides



http://www.youtube.com/watch?feature=player_embedded&v=Zzi3XDQ

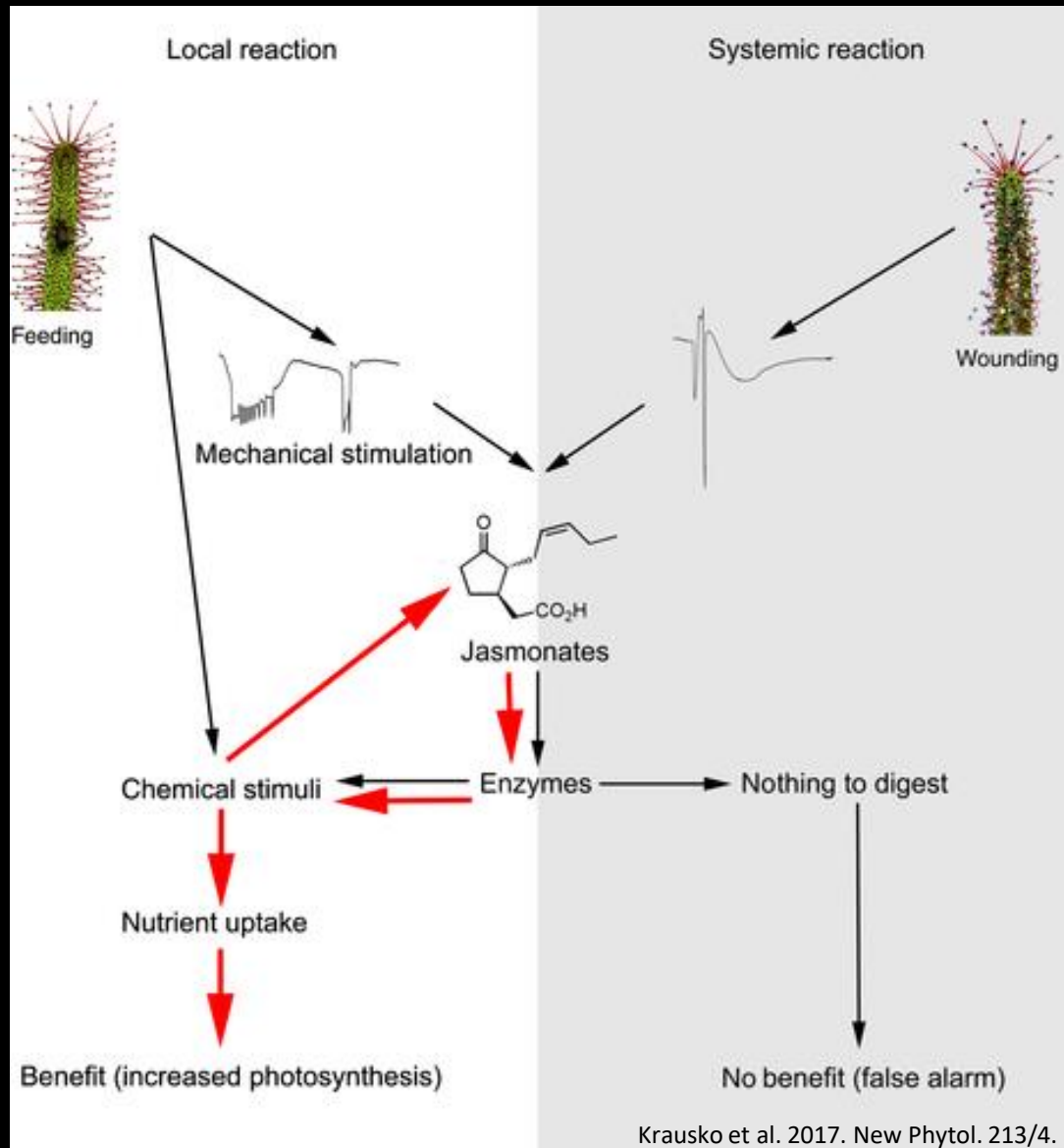
Polapení kořisti

- Lepkává tekutina
 - Voda, mukopolysacharidy [slizovitost], malé množství enzymů
 - Povrch slizové kapky – nanočástice omezující výpar
 - Kořist se přilepí
 - Stimul mechanický (Ca^{+2} vlna)
 - Stimul chemický (chitináza – zpětnovazební systém s jasmonáty)
 - Tentakule se snaží přiklonit ke kořisti
- <https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.2206433119>

Polapení kořisti

- Lepkává tekutina
 - Voda, mukopolysacharidy [slizovitost], malé množství enzymů
 - Povrch slizové kapky – nanočástice omezující výpar
- Kořist se přilepí
 - Stimul mechanický (Ca^{+2} vlna)
 - Stimul chemický (chitináza – zpětnovazební systém s jasmonáty)
 - Tentakule se snaží přiklonit ke kořisti
- Kořist umírá
 - Udusí se (tracheje se zalepí slizem)
 - Obalena tentakulemi a u některých druhů celými listy
- Trávení kořisti
 - Přisedlé žlázy = další enzymy (peptidázy, fosfatázy a lipázy)
 - Vstřebávání živin
 - Produkce enzymů klesá s tím, jak postupně klesá množství uvolněných živin

System signalizace kořist/poranění



System a ekologie rosnatek

- Tradičně býval rod *Drosera* členěn na 11 podrodů a ~17 sekcí, toto členění je však fylogeneticky nesprávné
- Fylogeneticky: australský a kosmopolitní klád + dva bazální druhy

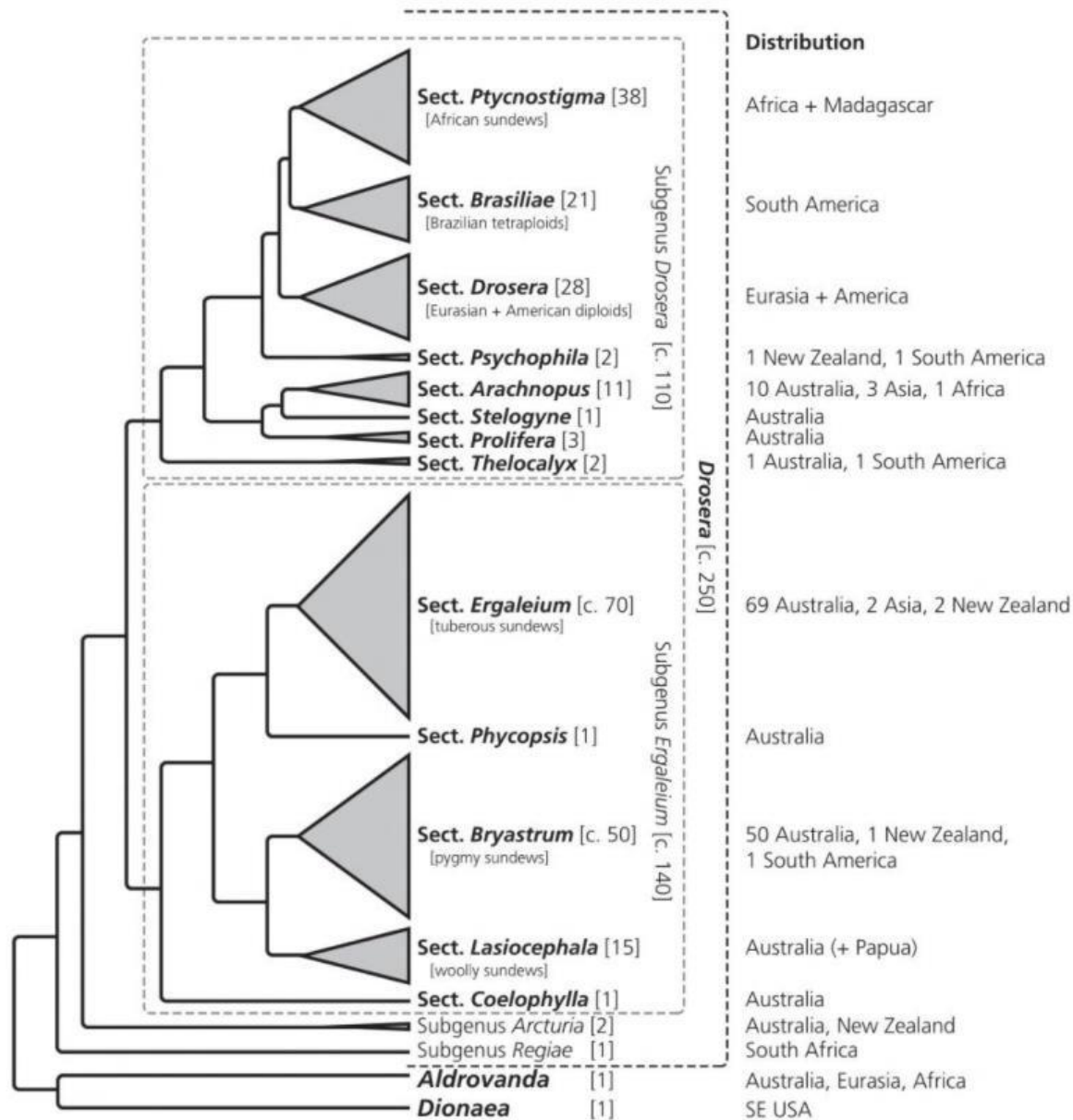
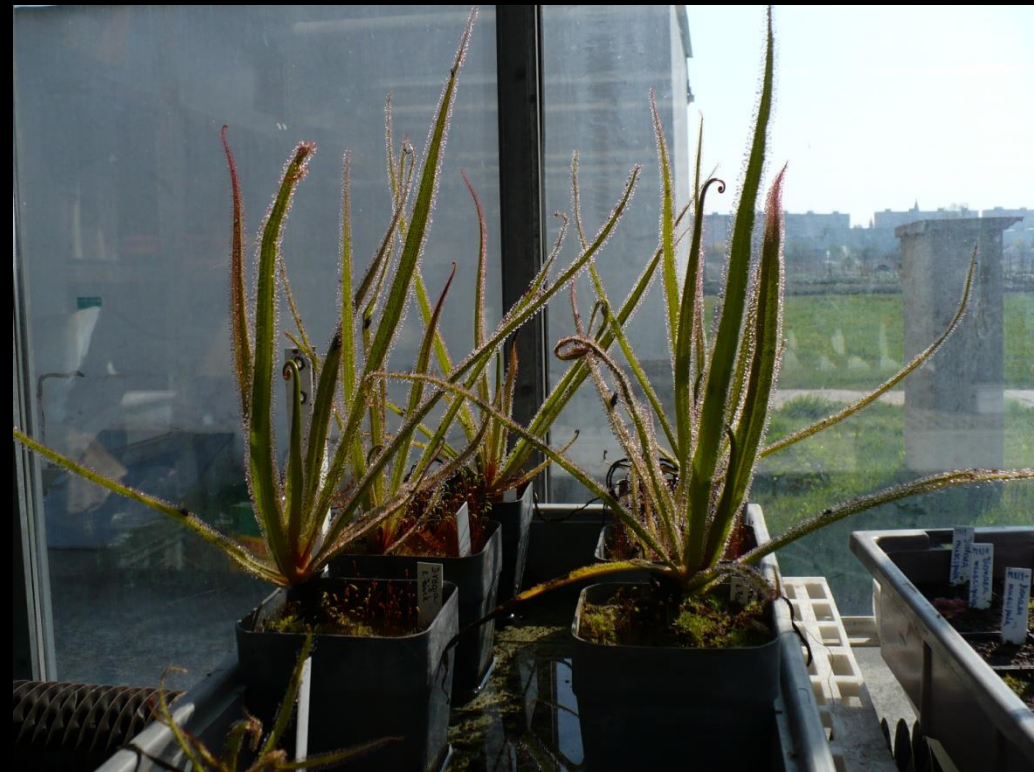
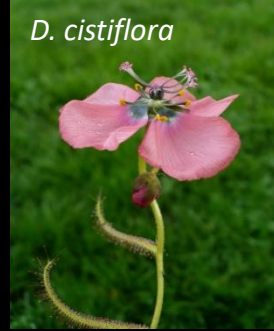


Figure 4.2 Simplified cladogram of Droseraceae and the genus *Drosera* based on molecular phylogenetic reconstructions; topology based on Rivadavia et al. (2003, 2012) and Fleischmann et al. (*unpublished data*). Triangle size corresponds to number of species in each clade; species numbers for each monophyletic lineage are indicated in square brackets. Species numbers largely following Lowrie (2013) and Gonella et al. (*unpublished data*). Illustration by A. Fleischmann.

Subg. *Regiae*

- *Drosera regia* (JAR)
- Patrně nejbazálnější druh rodu, odlišné květy (nálevkovité), pokus o samostatný rod *Freatulina*
- Jedna z největších rosnatek



Subg. *Regiae*

- *Drosera regia* (JAR)
- Ohrožený druh (absence managementu, požárů, invazní druhy...)
- V posledních letech nalezeno několik nových lokalit



Subg. *Arcturia*

- Bazální *D. arcturi* a *D. murfetii* (polyploid?)
- Nový Zéland, JV Austrálie, Tasmánie
- Dříve nesprávně i *D. stenopetala* ze stejné oblasti



D. arcturi

Australský klád

(*Drosera* subg. *Ergaleium*)

- Vyskytují se primárně v Austrálii a přilehlých oblastech
- Morfologicky pestrá skupina (přízemní růžice i vystoupavé stonky, jednoletky, trvalky, geofyty...)

sect. *Phycopsis*

- *Drosera binata* (J Austrálie, Tasmánie, Nový Zéland)
- Variety se někdy rozlišují jako samostatné druhy
- *D. binata* var. *dichotoma*
- *D. binata* var. *multifida*



sect. *Coelophylla*

- *Drosera glanduligera* (J Austrálie, Tasmánie)
- Drobný jednoletý druh, „snap tentacles“
- <https://www.youtube.com/watch?v=eFShLcxNswk>



sect. *Bryastrum*

- Tzv. trpasličí rosnatky, cca 40 druhů (J Austrálie, Nový Zéland)



D. pygmaea

http://www.cpubforum.co.uk/uploader/user_uploads/D-pygmaea-1517.jpg

Drosera barbigera
Giant northern form



Drosera citrina



www.pygmy-drosera.net

www.pygmy-drosera.net

sect. *Bryastrum*

- Suché a horké léto vs. chladná a vlhká zima = vegetace zejm. jaro a podzim, léto dormance, zima produkce gemm



Drosera meristocaulis

- Výjimka celého podrodu i sekce:
 - fylogeneticky je nejbližší trpasličím rosnatkám
 - morfologicky podobná (netvoří ale gemmy)
 - Geograficky = Cerro Neblina (Jižní Amerika)
- Dlouhověký, pomalu rostoucí, značných rozměrů potenciálně dosahující druh (desítky cm dlouhé plazivé stonky)
- Relikt? „Long-distance dispersal“?



sect. *Lasiocephala*

- Asi 14 druhů S Austrálie
- Horké a vlhké léto vs. chladnější suchá zima
- Rostliny jsou do jisté míry poikilohydrické, přežívají tak suchou zimu





sect. *Ergaleium*

- Tzv. hlíznaté rosnatky
- Druhy vystoupavé (sect. *Ergaleium*, sect. *Stolonifera*) a druhy růžicovité (sect. *Erythrorhiza*)
- Druhy J Austrálie (zejm. JZ), výjimečně větší areál (*D. peltata* agg. až JV Asie)
- Tvorba hlíz je adaptací na mediteránní typ klimatu – suché a horké léto vs. chladnější a vlhká zima



© www.utricularia.de
Drosera macrantha
Hyden



© www.utricularia.de
Drosera macrantha
Drosera pallida
Brookton Highway



D. erythrorhiza
(sect. *Erythrorhiza*)



© www.utricularia.net
Drosera stolonifera
Brookton Highway

Kosmopolitní klád

(*Drosera* subg. *Drosera*)

- Zástupci z celého světa (kromě Antarktidy)

sect. *Theocalyx*

- Dva druhy:
 - *D. burmanii* (Austrálie, JV Asie)
 - *D. sessilifolia* (Jižní Amerika)
- Oba drobné, krátkověké, obvykle jednoleté
- Rychlé tentakule, ale ne jako *D. glanduligera*



sect. *Stelogyne*

- Pouze *Drosera hamiltonii* (JZ Austrálie), nedělené čnělky (unikum v rodu *Drosera*)



sect. *Arachnopus*

- cca 11 druhů jednoletých rosnatek
- Asie, Afrika, Austrálie

D. indica



D. hartmeyerorum



http://farm5.static.flickr.com/4104/5063426879_0554b6ff55_z.jpg

<http://imageshack.us/photo/my-images/10/p1080626w.jpg/>

D. hartmeyerorum – reflexní emergence na listech (lákání kořisti)
Podobné emergence byly následně objeveny i u jiných druhů rodu *Drosera*.
https://www.youtube.com/watch?v=_TkGTiqkDIY



sect. *Prolifera*

- 4 druhy „pralesních rosnatek“ (Queensland, S Austrálie)
- tentakule s omezenou pohyblivostí, řídké, ne vždy orostené = evoluce od masožravosti?
- trvale vlhké podmínky v podrostu deštného pralesa

D. schizandra



www.auscps.com

D. Schizandra
a *D. prolifera*



D. adelae – též otevřená stanoviště, mokravé skály apod.



https://c1.staticflickr.com/3/2070/2351083989_06d92afee6_z.jpg?zz=1

Nově popsáný druh – *Drosera buubugujin*



Mathieson & Thompson 2020, Austrobaileia 10(4).

sect. *Drosera*

- druhy mírného pásu

- zima – hibernakula



D. rotundifolia



D. intermedia



D. linearis



D. anglica

Exkurze do Žďárských vrchů

přezimovací pupen - hibernakulum



sect. *Ptycnostigma*

- někdy letní dormance (ztlustlé kořeny)
- zejm. Kapsko

© www.utricularia.de
Drosera capensis
Orange Kloof

D. capensis



© www.utricularia.net
Drosera hilaris
Frankloof

D. hilaris



D. cistiflora



sect. *Brasiliae*

Jižní Amerika

- stolové hory

- brazilské savany

„campos rupestres“

(také páramos a niva Amazonky)

D. roraimae



Drosera amazonica



D. schwackei



D. graminifolia

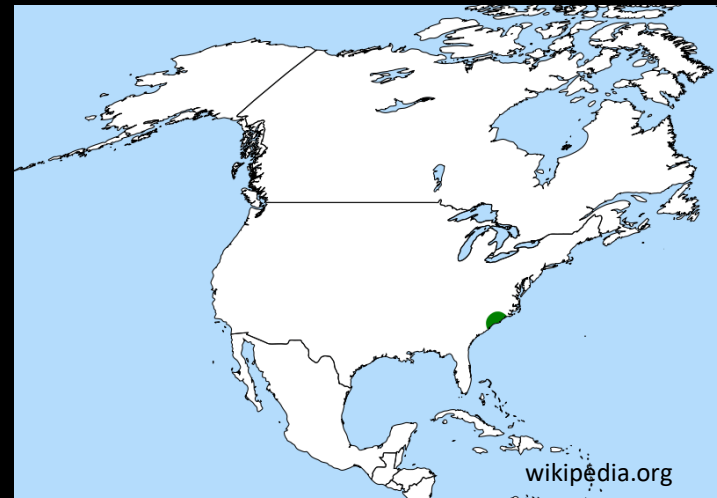


Drosera magnifica
masožravý objev roku 2015
(„Drosera facebookii“)



Dionaea

- Jediný severoamerický druh - *Dionaea muscipula*
- Relikt subtropických mokřadů východního pobřeží USA (Severní a Jižní Karolína)
- Adventivní kořeny, listy v růžici, báze tvoří cibulovitý útvar
- Čepele metamorfované na lapací orgány (až 4 cm dlouhé), řapík rozšířený (asimilace)
- Jarní vs. letní listy
- Květy bílé, pětičetné, cizosprašné
- Vyšlechtěno mnoho kultivarů



© Kateřina Braunová



© Jiří Vaněk

http://farm5.static.flickr.com/4065/5144821070_fd4311cd91_b.jpg



FlytrapStore.com



©Nico59



Polapení kořisti

- Čepel mucholapky je rozdělena na dvě škeblovité poloviny
- Okraje jsou opatřeny výčnělkami a nektarovými žlázkami, na vnitřní ploše pasti najdeme tři páry citlivých spouštěcích chlupů a mikroskopické trávicí žlázy
- Sepnutí pasti je vyvoláno opakovaným podrážděním spouštěcích chlupů v krátkém rozmezí (součet elektrických potenciálů, Ca^{+2} , ale možná také Cl^- , H^+ , K^+ ionty – kauzální důkaz pro konkrétní iontový kanál zatím není)
- Uzavírání pasti začíná změnou turgoru buněk v žeburu, mechanické napětí pak „překlapne“ konvexně prohnuté čepule do konkávního tvaru
- Rychlost v ideálních podmínkách cca 0,5 s

- Další uzavírání pasti probíhá pomaleji „kyselým růstem“ (okyselení buněčných stěn, jejich rozvolnění a následné zvětšení buněk), je dosaženo téměř hermetické těsnosti a kořist je zpracována
- Past detekuje přítomnost kořisti chemicky (chitináza) a mechanicky (počítá další dráždění citlivých chlupů, signalizace jasmonáty => čím více dotyků, tím více se produkuje enzymů – očekává se větší kořist)
- Po strávení kořisti se past opět otvírá
- Aby se past mohla po použití vrátit do připraveného stavu, musí na vnitřním žeburu trochu povyrůst, aby se otevřela – postupně se past opotřebuje a je nahrazena

Video zavírání pasti mucholapky: www.youtube.com/watch?v=aiDskGkeqzo

Videa šíření Ca^{+2} vlny (akční potenciál) – supplementary data:

www.nature.com/articles/s41477-020-00773-1

© Jakub Štěpán



© Michal Rubeš



© Jakub Štěpán



© Michal Rubeš



Aldrovanda

- Jediný vodní druh – *Aldrovanda vesiculosa*
- Disjunktní areál – mírný pás i tropická Afrika, Asie a Austrálie (tažní ptáci?)
- Třetihory – několik druhů (fosilní pylové záznamy)
- Bezkořenná vzplývavá rostlina, na centrálním stonku vyrůstají přesleny listů (rozšířené asimilační řapíky s čepelemi připomínajícími pasti mucholapky, cca 4 mm dlouhé, pasti pouze 1x!)
- Květy nad hladinou, pětičetné, semena v mírném pásu obvykle netvoří, pouze ve výjimečně teplých letech
- V mírném pásu tvoří zimní přezimovací pupeny (turiony), v tropech a subtropech rostou rostliny trvale a jsou obvykle červeně zbarvené



Aldrovanda

- Na podzim turiony klesají ke dnu, s oteplením na jaře opět stoupnou k hladině a rostliny vyraší
- Lapací systém analogií mucholapky pro vodní prostředí, reakce škeblovitých čepelí rychlejší, spouštěcích chlupů neurčitý větší počet (<https://www.youtube.com/watch?v=OdQSHSUVpZQ&feature=youtu.be>)
- Rostlina vyhledává silně osluněné, mělké a prohřáté vody bohaté na huminové kyseliny a taniny uvolněné ze stařiny ostřic, rákosu či orobinců
- Přítomnost zooplanktonu je důležitá, stejně jako obsah CO₂, porosty plovoucích rostlin jsou nežádoucí konkurencí





© Alex Kawazaki



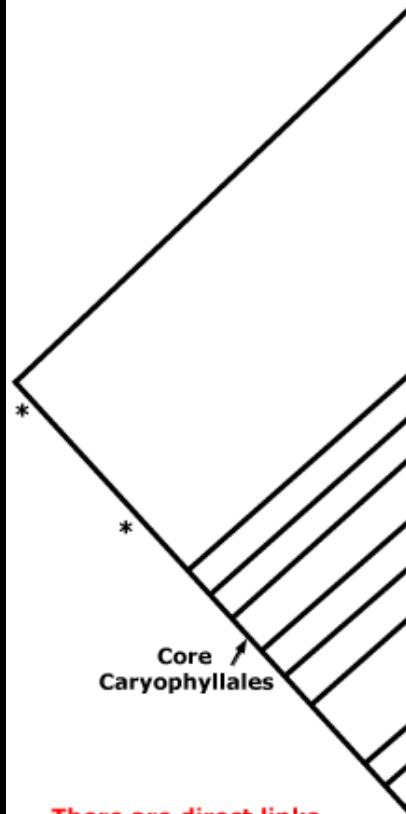
© Alex Kawazaki



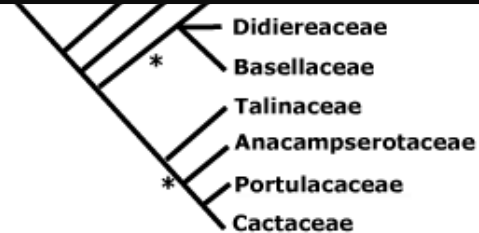
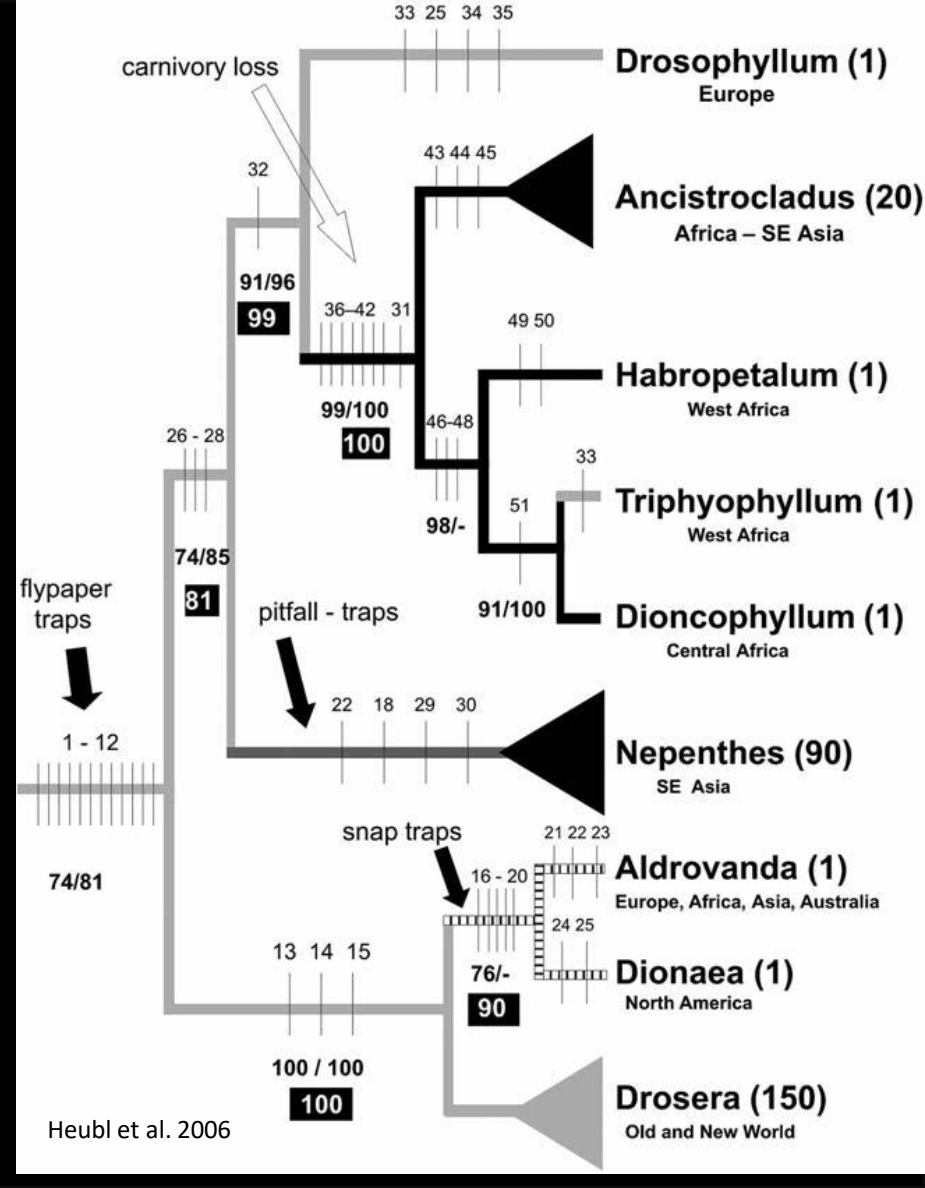
© Alex Kawazaki

Caryophyllales masožravé čeledě

* Denotes nodes with 50-80% bootstrap support; unmarked nodes have >80% support.



There are direct links from all terminal taxa and all internal nodes to the relevant location in the text.



Drosophyllaceae

- Monotypická čeleď s jediným druhem řazeným původně do čeledi *Droseraceae*



Drosophyllum

- Jediný jihoevropský/severoafriický druh *Drosophyllum lusitanicum*
- Relikt pravděpodobného evolučního centra svého kládu
- Vytrvalý \pm polokeř (analogie spíše s archaickými životními formami Kanárských o. – *Aeonium*)
- Kořenový systém poměrně rozsáhlý, na dřevnatějícím stonku početný chochol dlouhých listů, circinátní vernace
- Pětičetné žluté květy ve vrcholičnatém květenství
- Semena se silným o semením – pyrofyty

Drosophyllum

- Mediteránní vegetace (macchie) u atlantského pobřeží Pyrenejského poloostrova a severního výběžku africké části Gibraltaru = málo letních srážek, ale vlhký vzduch a mlhy
- Listy jsou opatřeny dvěma typy žláznatých emergencí (přisedlé a stopkaté žlázy), podobně jako u rosnatek napojených na cévní systém, na rozdíl od nich nepohyblivé
- Produkováná rosa znatelně voní (zejm. za slunečných dnů) a rosnolist je velmi výkonným lapačem hmyzu





Dioncophyllaceae

- Tři monotypické rody: *Dioncophyllum*, *Habropetalum* a *Triphyophyllum*

Triphyophyllum



- Jediný druh *Triphyophyllum peltatum* z deštných pralesů tropické západní Afriky
- „Part-time carnivory“
- Vytrvalá liána až desítky metrů dlouhá, poněkud připomínající některé druhy rodu *Nepenthes* (bez láček)
- Tři typy listů
 - dlouhé kopinaté listy v růžici nebo na krátkém stonku
 - masožravé listy podobné listům rosnolistu
 - po prvním kvetení se rostlina začíná pnout po okolí a tvoří krátké listy se dvěma háčky na koncích
- Květy pětičetné, bílé, semena s velkým křídlem



www.redfernnaturalhistory.com



http://storage.kanshin.com/free/img_47/470187/k924409790.jpg



thm-a02.yimg.com/nimage/42df505e9d0fa486



<http://lccocpl.com.ne.kr/050205Tpeltatum.jpg>

Nepenthaceae

- Jediný rod *Nepenthes* s téměř 130 druhy



Nepenthes

- Výskyt zejména v JV Asii (včetně přilehlých ostrovů), ale také Seychely, Madagaskar a Austrálie
- Rostliny v mládí rostou v listových růžicích, později vystoupavě i jako mnohametrové liány
- Epifytické (spíše fakultativně) druhy nejsou výjimkou
- Od stonku se odděluje asimilační plocha (listovitě rozšířený řapík + přeměněné palisty?), následuje úponka a čepel přeměněná v láčku
- Láčky obvykle dvou typů („horní“ a „dolní“, někdy i přechodné)
- Květenství u primitivních druhů vrcholičnatá (*N. pervillei*), u většiny hroznatá
- Přísná dioecie, kříženci jsou plodní – ekologické a evoluční dopady



N. argentii

http://www.cpkforum.co.uk/uploader/user_uploads/Nepenthes_argentii_14.jpg

N. madagascariensis



N. gracilis



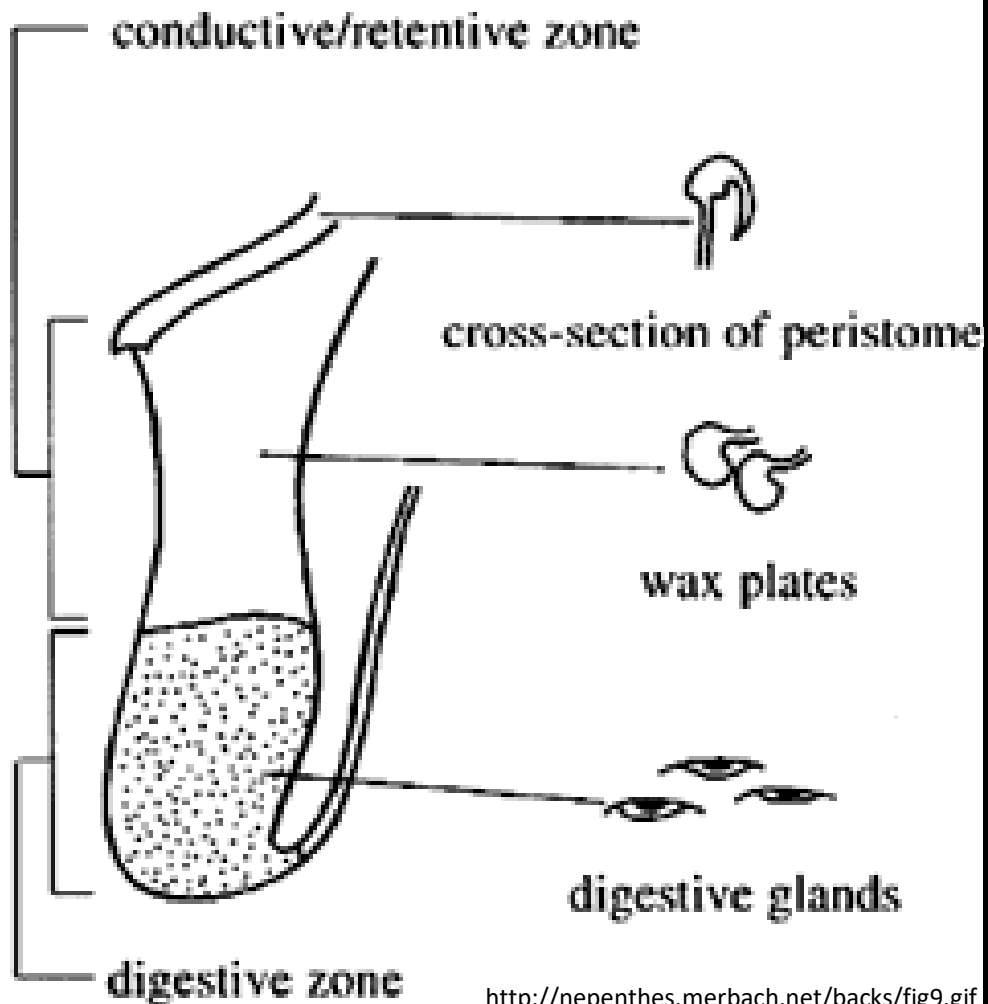
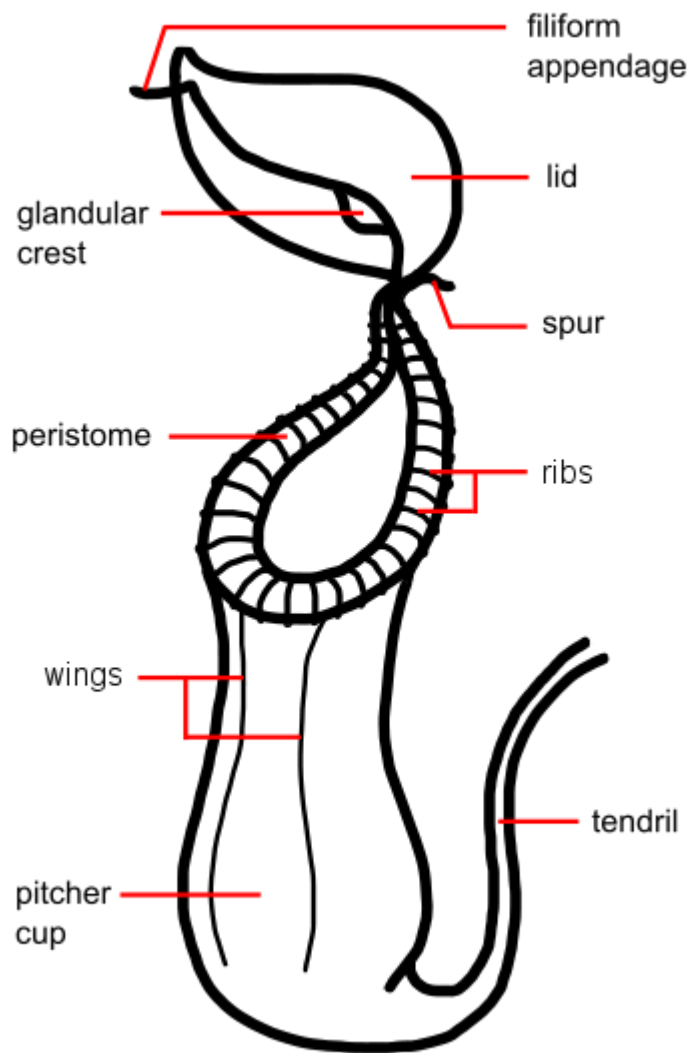
http://www.cpkforum.co.uk/uploader/user_uploads/N-gracilis-Bako-5459.jpg

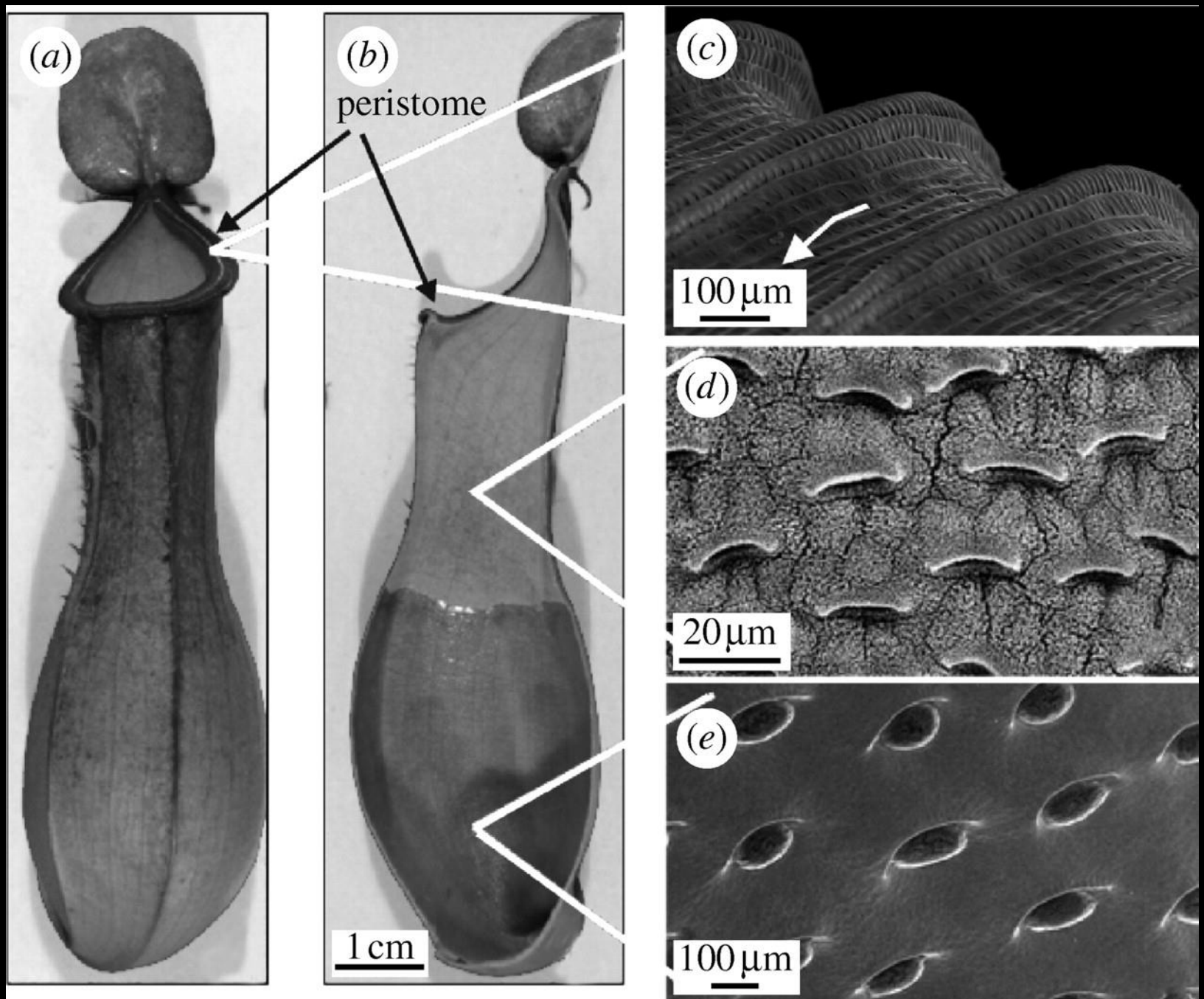
http://www.cpkforum.com/forum/uploads/gallery_2816_341_146802.jpg

Nepenthes - láčky

- Vývoj láček může trvat několik dní až týdnů
- Jejich trvanlivost kolísá od necelého měsíce po téměř rok, počet aktivních láček na rostlině se liší druh od druhu, patrně v závislosti na prostředí, kořisti, potřebě živin atd.
- Kořist je obvykle přilákána nektarem vylučovaným na víčku a na okraji láčky. Tekutý nektar je extrémně kluzký, čímž zvyšuje pravděpodobnost pádu kořisti do láčky.
- Základním způsobem, jak kořist udržet uvnitř, je vrstva voskovitých krystalů, často s významnou pomocí dovnitř obrácených zubů na obústí
- Polapenou kořistí je obvykle drobný hmyz, ale velké druhy mohou úspěšně polapit a strávit i hlodavce či ptáka

Nepenthes – láčky





N. edwardsiana



N. aristolochioides





N. vogelii
horní láčka



N. campanulata
květenství



N. spathulata
samice



N. vogelii
dolní láčka

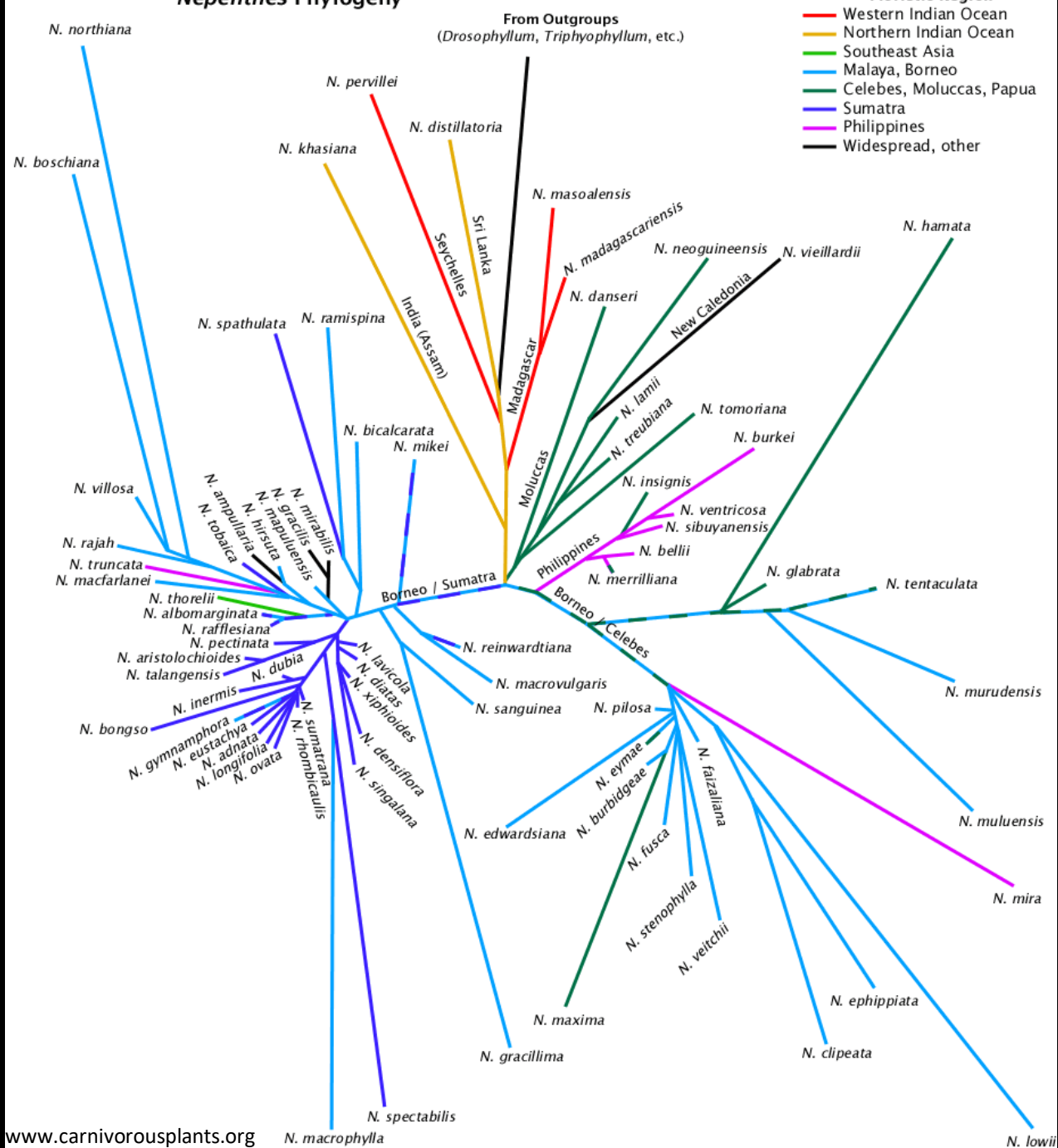


N. ventricosa samec

Nepenthes

- Druhová pestrost láčkovek (zejména horských druhů – „co kopec, to druh“) je z velké části pravděpodobně způsobena dioecií = na nové stanoviště nestačí jedno semeno, nutná jsou dvě a k tomu odděleného pohlaví
- Naproti tomu kříženci jsou plodní – průnik jiného druhu na nové stanoviště může způsobit vyštěpení nového hybridogenního druhu zkřížením s již přítomnými láčkovkami
- Jedním z nejrozšířenějších druhů je *N. mirabilis* – často se vyskytuje v blízkosti mořského pobřeží = vodní ptáci
- Taxonomie láčkovek je prozatím neustálená a problematická (+ pravděpodobná retikulátní evoluce)

Nepenthes Phylogeny



Nepenthes – ekologie + specializace

- Podobně jako nádržky bromélií se mohou i láčky láčkovek stát malým ostrovem specializovaných organismů – ve vodě mohou žít larvy různých komárů a moskytů, na nichž se může živit další, větší hmyz, v láčkách se mohou vyvíjet pulci žab...
- Více viz přednáška o ekologii



©Mark W. Moffett, www.adventuresamongants.com



N. bicalcarata

www.captiveexotics.com

Na nečekané zdroje živin se specializovala např. *N. ampullaria*, která svými dolními láčkami tráví častěji opad z okolních rostlin než živočišnou kořist.



Zvláštní způsob, jak udržet kořist v láčce, se vyvinul například u *N. jacquelineae*. Vnitřní povrch láčky je pokryt lepkavým slizovitým sekretem, díky čemuž je past svým principem podobná rosnatkám



Víčko pastí *N. gracilis* při dešti vibruje dopadajícími kapkami a hmyz, který se pod ním ukrývá před deštěm, je „sklepnut“ do láčky.

<https://www.youtube.com/watch?v=gcr01LdxuzM>



Na velké množství
produkovaného
sladkého sekretu
některé druhy lákají
kořist:

- *N. albomarginata*
láká nejčastěji
mravence
- *N. ephippiata*
produkuje nápadně
velké množství
sladkého sekretu



Mezi láčkovkami by málokdo čekal geofyty, ale rostliny z okruhu *N. thorelii* (zde vyobrazena *N. holdenii*) mají ztlustlé kořeny, díky kterým přežívají časté požáry



<http://img200.imageshack.us/img200/2998/p1070630y.jpg>



<http://i30.servimg.com/u/f30/12/30/30/27/p1070710.jpg>



<http://i30.servimg.com/u/f30/12/30/30/27/p1070711.jpg>