

URSZULA KRASUSKA, ANNA GLINKA, AGNIESZKA GNIAZDOWSKA

*Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
Wydział Rolnictwa i Biologii
Katedra Fizjologii Roślin
Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
E-mail: agnieszka_gniazdowska@sggw.pl
urszula_krasuska@sggw.pl*

MENU ROŚLIN MIĘSOŻERNYCH

WSTĘP – JAKIE ROŚLINY NAZYWAMY MIĘSOŻERNYMI?

Spośród wszystkich roślin, które oddziałują na wyobraźnię człowieka szczególnie wyróżniają się rośliny mięsożerne (łac. *plantae carnivorae*). Organizmy te, w wyniku szeregu zmian adaptacyjnych, mogły opanować siedliska niesprzyjające innym gatunkom roślin.

Mięsożerność w świecie roślin to fenomen przyrodniczy. Powszechnie uważa się, że ten sposób pozyskiwania pokarmu jest zarezerwowany głównie dla organizmów zwierzęcych. Stąd też wynika fascynacja roślinami mięsożernymi sięgająca czasów Karola Darwina, który w dziele poświęconym tym organizmom nazywał je „jednymi z najbardziej cudownych roślin na świecie” (DARWIN 1875, ELLISON i GOTELLI 2009). Należy zaznaczyć, że wszystkie poznane do tej pory rośliny mięsożerne są autotrofami (przeprowadzają proces fotosyntezy). Naturalnie występują w środowiskach ubogich w łatwo przyswajalne składniki mineralne, zatem zapotrzebowanie roślin na makro- i mikroelementy jest zaspokajane poprzez pobieranie ich z ciał zdobytých ofiar. Taki sposób przetrwania tych organizmów, jako swoistych heterotrofów, stał się możliwy dzięki przekształceniu liści asymilacyjnych w pułapki wabiące zdobycz (kolorem, kształtem czy zapachem), przeprowadzaniu procesu trawienia oraz wchłaniania uwolnionych składników pokarmowych (ADLASSNIG i współaut. 2009, JURGENS i współaut. 2009). Dokładny opis budowy i funkcjonowania pułapek roślin mięsożernych zaintereso-

wany czytelnik znajdzie w pracach przeglądowych: PODBIELKOWSKI i SUDNIK-WÓJCIKOWSKA 2003, MITHÖFER 2011, KRÓL i współaut. 2012. Warto pamiętać, że zdolność do wydzielania enzymów trawiennych (takich jak proteiny czy fosfatazy) mają też rośliny nie zaliczane do mięsożernych (PŁACHNO i współaut. 2009). Ponadto, jak ma to miejsce w przypadku bodziszka lepkiego (*Geranium viscosissimum*), produkty powstające w wyniku aktywności egzogennych protein są absorbowane przez roślinę (PŁACHNO i współaut. 2009).

Rośliny mięsożerne niewątpliwie dostarczają nam szczególnych wrażeń estetycznych. Ponadto były, są i mogą być wykorzystywane przez człowieka w życiu codziennym, chociażby jako „ekologiczne” środki owadobójcze (PODBIELKOWSKI i SUDNIK-WÓJCIKOWSKA 2003). Coraz częściej też zwraca się uwagę na substancje wytwarzane przez rośliny mięsożerne, takie jak np. związki grzybobójcze należące do naftochinonów (MITHÖFER 2011). Ponadto liście pułapkowe typu dzbanek zawierają specyficzne mikroorganizmy, których enzymy, np. lipazy odporne na niskie pH płynu trawiennego, mogłyby być z powodzeniem wykorzystywane przez człowieka (MOROHOSHI i współaut. 2011).

Dziś szacuje się, że wśród wszystkich roślin naczyniowych występuje około 700 gatunków zaliczanych do grupy mięsożernych (KRÓL i współaut. 2012). Rośliny mięsożerne to głównie byliny z przewagą hemikryptofi-

tów (ich pąki odnawiające mogą przetrwać niekorzystną porę roku na powierzchni podłoża). Można je odnaleźć zarówno pośród roślin jedno-, jak i dwuliściennych (ELLISON i GOTELLI 2009). Nieliczne gatunki należą do epifitów, np. pływacz lotosolistny (*Utricularia nelumbifolia*), czy tłustosz morański (*Pinguicula moranensis*), lian (niektóre dzbaneczniki *Nepenthes*), lub są roślinami jednorocznymi, tak jak żenlisea afrykańska (*Gentlisea africana*) (PODBIELKOWSKI i SUDNIK-WÓJCIKOWSKA 2003, ADLASSNIG i współaut. 2005). Rośliny mięsożerne nie posiadają jednego wspólnego przodka i nie należą do jednej grupy systematycznej. Mięsożerność jako adaptacja rozwijała się w różnych regionach geograficznych, niezależnie i pięciokrotnie w toku ewolucji (ELLISON i GOTELLI 2009, ADLASSNIG i współaut. 2011).

Wyniki badań prowadzonych nad mięsożernością roślin zaowocowały sformulowaniem koncepcji tzw. syndromu mięsożerności (PŁACHNO i współaut. 2009, KRÓL i współaut. 2012), wiążącego się ze zwabieniem ofiary do pułapki, utrzymaniem ofiary w pułapce, zabiciem jej, strawieniem i przyswojeniem uzyskanych składników pokarmowych. Jednakże wiele roślin, które uważano do tej pory za mięsożerne nie spełnia wszystkich kryteriów syndromu mięsożerności. Część roślin nie wabi ofiar, a niektóre nie są w stanie samodzielnie strawić schwytanej zdobyczy (PŁACHNO i współaut. 2009). Takie organizmy często są uważane za pseudomięsożerne. *Summa summarum*, jako główny warunek zaliczenia danej rośliny do grupy mięsożernych uważa się zdolność do pobierania i wykorzystywania składników mineralnych z ciał innych organizmów (bądź ich fragmentów) (PŁACHNO i współaut. 2009). Przykład stanowią rośliny z rodzaju roridula (*Roridula*), kapturnica (*Sarracenia*), bądź dojrzałe osobniki dzbanecznika Lowiego (*Nepenthes lowii*) (CLARKE i współaut. 2009, PŁACHNO i współaut. 2009, KOOPMAN i współaut. 2010). Roridula chwytą ofiarę za pomocą lepkiej, hydrofobowej wydzieliny pochodzącej z włosków gruczołowych umieszczonych na liściach. Ofiary nie są trawione przez roślinę, lecz zjadane przez owady symbiotyczne, których odchody służą jako donator składników mineralnych absorbowanych przez roridulę (PŁACHNO i współaut. 2009). Kapturnice żyją w symbiozie z mikroorganizmami, które rozkładają schwytaną w pułapkę zdobycz na swoistego rodzaju pożywny bulion. Uwolnione składniki mineralne są absorbowane

przez roślinę (KOOPMAN i współaut. 2010, KRÓL i współaut. 2012). Dzbanecznik występuje w tropikalnych lasach w górach na Borneo. Osobniki niedojrzałe należą do „klasycznych” roślin mięsożernych, które produkują dzbanki naziemne zdolne do wabienia i łapania głównie mrówek. Z chwilą kiedy roślina uzyskuje dojrzałość (wytworza zmodyfikowane dzbanki powietrzne) zmienia sposób pozyskiwania azotu. Wchodzi w mutualistyczne interakcje z wiewiórecznikiem górskim (*Tupaia montana*), wabionym słodką wydzieliną, którego odchody pozostawione w dzbanku dostarczają około 57-100% azotu absorbowanego przez liść (CLARKE i współaut. 2009). Ponadto, niedawno odkryty gatunek dzbanecznika (*N. baramensis*), wcześniej znany jako *N. rafflesiana* var. *elongata*, korzysta z azotu pochodzącego z odchodów nietoperza z gatunku *Kerivoula hardwickii* (CLARKE i współaut. 2011). Jak wykazano, nietoperze dostarczają w ten sposób około 34% całkowitego azotu pobieranego przez liście (CLARKE i współaut. 2011).

Ze względu na wzrost, stopień odzyskiwania składników pokarmowych z obumierających organów oraz interakcje pomiędzy pobieraniem korzeniowym a absorpcją przez liście pułapkowe, lądowe rośliny mięsożerne zostały podzielone na trzy grupy ekofizjologiczne (ADAMEC 1997). Do pierwszej należą gatunki, u których wchłanianie przez pułapki stymuluje zdolność pobierania substancji odżywczych przez korzenie. Stopień odzyskiwania azotu i fosforu ze starszych części rośliny jest w tym przypadku niewielki. Druga grupa charakteryzuje się współzawodnictwem pomiędzy pobieraniem korzeniowym i liściowym – jeden sposób odżywiania hamuje drugi. Trzecia grupa to rośliny ze słabo wykształconymi korzeniami, które są zdecydowanie zależne od odżywiania mineralnego poprzez trawienie ofiar.

Pozyskiwanie przez rośliny niezbędnych do przeżycia substancji z ciał ofiar jest związane ze specyficznym środowiskiem naturalnym (JURGENS i współaut. 2009). Większość gatunków roślin mięsożernych występuje w siedliskach oligotroficznym bądź dystroficznych, bezwapiennych i kwaśnych: na torfowiskach wysokich i przejściowych, piaskach, w szczelinach skał granitowych oraz piaskowców (ADLASSNIG i współaut. 2005, KRÓL i współaut. 2012). Charakterystyczną cechą roślin mięsożernych jest słabo wykształcony system korzeniowy (rosiczki *Drosera*, mucholówki *Dionea*, kapturnice, dzbaneczniki)

lub nawet całkowity jego brak (aldrowanda *Aldrovanda*, część pływaczy *Utricularia*, żenlisea *Genlisea*) (ADLASSNIG i współaut. 2005, BREWER i współaut. 2011). Jedynie rosolistniki *Drosophyllum* i byblis *Byblis* występują na glebach okresowo suchych i są silniej przytwierdzone do podłoża (ADLASSNIG i współaut. 2005). Brak rozwiniętego systemu korzeniowego stanowi kolejną adaptację roślin mięsożernych do trudnych warunków środowiska (BREWER i współaut. 2011).

Typowe rośliny mięsożerne są zdolne do trawienia ciał drobnych zwierząt takich jak owady i ich larwy, pająki, roztocza, oczliki,

rozwielitki, ślimaki, żaby, a nawet małe ryby i drobne ssaki (PEROUTKA i współaut. 2008, PAVLOVIĆ i współaut. 2011). Niektóre gatunki korzystają z katabolicznych zdolności mikroorganizmów zamieszkujących wnętrze pułapki i w ten sposób absorbują przygotowany im pożywny bulion (KRÓL i współaut. 2012). Należy jednak wziąć pod uwagę fakt, że w ogromnej większości rośliny zaliczane do mięsożernych wabią ofiarę do pułapki, w której następuje śmierć zwierzęcia, to promuje wzrost, rozwój i kwitnienie (ELLISON i FARNSWORTH 2005).

MINERALNE ODŻYWIANIE ROŚLIN

Skład pierwiastków wchodzących w skład każdego żywego organizmu decyduje o jego funkcjonowaniu, ze względu na specyficzną budowę poszczególnych pierwiastków oraz ich zdolność do tworzenia charakterystycznych wiązań chemicznych.

Makro- i mikroelementy niezbędne do życia decydują o zachowaniu równowagi elektro-chemicznej komórek, uczestniczą jako kofaktory w reakcjach biochemicznych, a przede wszystkim, stanowią podstawowy budulec tkanek roślinnych (BAXTER 2009). Nauka zajmująca się badaniem znaczenia, regulacji i wzajemnych oddziaływań pierwiastków biogennych to jonomika (BAXTER 2009).

W przyrodzie naturalnie występują 92 różne pierwiastki, ale jedynie kilkanaście spośród nich jest niezbędnych dla organizmów roślinnych do realizacji cyklu życiowego (MAATHUIS 2009). Termin mineralne odżywianie roślin dotyczy pobierania makro- i mikroelementów, transportu i dystrybucji oraz przemian w organizmie.

Węgiel (C) (pierwiastek biogeny) absorbowany jest głównie w postaci CO_2 przez liście. Rośliny mięsożerne są zdolne do pobierania węgla również w postaci organicznej (z ciała schwytanej ofiary). To źródło węgla w niektórych przypadkach pokrywa nawet do kilkudziesięciu procent zapotrzebowania na ten pierwiastek (ADAMEC 1997). Typowe rośliny lądowe rozwinęły różne metody pozyskiwania składników mineralnych. Głównym organem odpowiedzialnym za pobieranie związków mineralnych takich jak np. azot (N) jest korzeń. U większości gatunków roślin pula zgromadzonego azotu, fosforu (P) i siarki (S) jest zbyt niska, by umożliwić normalny wzrost i rozwój dłużej niż przez kilka

dni (GOJON i współaut. 2009). Stąd istnieje konieczność regularnego pobierania tych pierwiastków dla zapewnienia ich homeostazy w organizmie i prawidłowego przebiegu wszystkich procesów fizjologicznych.

Azot jest pobierany przez rośliny głównie w formie jonów azotanowych (NO_3^-) i amonowych (NH_4^+), a także w pewnym stopniu jako związki organiczne, np. aminokwasy (również amidy) czy mocznik. Jednakże stężenie najbardziej korzystnych energetycznie, zredukowanych form azotu (NH_4^+ , mocznik, aminokwasy czy peptydy) w standardowych warunkach w glebie jest niskie (RENTSCH i współaut. 2007, GOJON i współaut. 2009, KROUK i współaut. 2010). Pierwiastek ten jest niezbędny, ponieważ stanowi element budulcowy kwasów nukleinowych, białek (w tym enzymów), chlorofilu, regulatorów wzrostu i rozwoju, lipidów i nośników energii w postaci ATP (MAATHUIS 2009, ADAMCZYK i GÓDLEWSKI 2010). Dużą rolę w fizjologii roślin odgrywają NO_3^- , pełniące funkcję cząsteczki sygnałowej, regulującej ekspresję genów, architekturę korzeni, wzrost liści, kiełkowanie nasion czy kwitnienie (KROUK i współaut. 2010). Bezpośrednie pobieranie aminokwasów (amidów) i peptydów z gleby możliwe jest dzięki występowaniu selektywnych transporterów zlokalizowanych w błonach komórkowych korzeni (RENTSCH i współaut. 2007). Jednakże rośliny przeważnie korzystają z pomocy symbiotycznych, mikorozowych grzybów glebowych rozkładających wysoko-cząsteczkowe peptydy na prostsze związki, które tylko w części są przyswajane przez grzyby, a reszta pozostaje do dyspozycji dla organizmów roślinnych. W warunkach bez-

tlenowych azot jest pobierany głównie w postaci NH_4^+ (MAATHUIS 2009).

Fosfor, który jest dosyć trudno dostępny dla roślin, jest pobierany przez korzenie w postaci jonów fosforanowych (PO_4^{3-}) lub wodorofosforanowych (HPO_4^{2-}) (GOJON i współaut. 2009). Podobnie jak azot, wchodzi on w skład ważnych biologicznie cząsteczek, takich jak kwasy nukleinowe, fosfolipidy, bierze udział w procesach przemiany energii (MAATHUIS 2009).

Siarka jest pobierana z podłoża w postaci utlenionej (SO_4^{2-}) oraz w niewielkich ilościach w postaci gazowej jako dwutlenek siarki (SO_2). W roślinach pierwiastek ten występuje głównie w formie zredukowanej w grupach sulfhydrylowych aminokwasów – cysteiny (Cys) i metioniny (Met). W małych ilościach siarka w postaci utlenionej jest obecna w sulfolipidach, które wchodzi w skład błon komórkowych. Pierwiastek ten wpływa na kształtowanie struktury drugo- i trzeciorzędowej białek (MAATHUIS 2009).

Potas występuje w tkankach wyłącznie w formie K^+ . Wpływa on na gospodarkę wodną komórek, jest aktywatorem wielu enzymów, zwiększa odporność roślin na szkodniki i choroby. Ponadto, bierze udział w syntezie białek i ich fosforylacji, w syntezie polisacharydów oraz transporcie cukrów (MAATHUIS 2009).

MINERALNE ODŻYWIANIE ROŚLIN MIĘSOŻERNYCH

U roślin mięsożernych, nastąpiła zdecydowana modyfikacja sposobu pozyskiwania pierwiastków. Duży udział w absorpcji makro- i mikroelementów mają wyspecjalizowane liście pułapkowe (ADAMEC 1997). Korzenie roślin mięsożernych mogą stanowić stały element organizmu bądź są wytwarzane tylko przez pewien okres w roku, jak ma to miejsce w przypadku rościszek czy tłustoszy (ADLASSNIG i współaut. 2005). Powszechnie uważa się, że rośliny mięsożerne nie tworzą mikoryzy, z wyjątkiem roriduli, której mięsożerność nadal jest kwestionowana. Redukcja systemu korzeniowego szczególnie posunięta u pływaczy zaowocowała inwestycją w liście pułapkowe (ADLASSNIG i współaut. 2005, ADAMEC 2010, SIROVÁ i współaut. 2010). Pływacze posiadają zmodyfikowane pędy pozbawione barwników, które mogą wrastać w podłoże i w ten sposób zastępować korzenie. Ponadto takie bezbarwne pędy uczestniczą w pobieraniu składników mineralnych (ADLASSNIG i współaut. 2005). Udział masy korzenia w

całkowitej biomase rośliny u mięsożernych wynosi (w zależności od gatunku) od 3,4 do 23% (ADAMEC 1997).

Płyn trawienny liści pułapkowych posiada odczyn kwaśny (w przypadku dzbaneczników od pH 5,5 do nawet poniżej 3,0), co sprzyja aktywności enzymów trawiennych. Aktywne zakwaszanie płynu jest związane z wydzielaniem protonów (H^+) przez komórki epidermy (ADLASSNIG i współaut. 2011). Wykazano, że dzbanecznik beczułkowaty (*Nepenthes ampullaria*) nie tylko wydziela H^+ ale również absorbuje protony w zależności od zmian pH płynu trawiennego (MORAN i współaut. 2010). Ilość pierwiastków pobieranych z ciał złapanych ofiar zależy od gatunku rośliny mięsożernej oraz środowiska, w którym występuje. Nie można zatem jednoznacznie stwierdzić, że substancje organicznego pochodzenia są najistotniejszym źródłem niezbędnych pierwiastków. Ważny wpływ na odżywianie mineralne roślin mięsożernych mają takie czynniki jak budowa organizmu (w tym rodzaj pułapki) i dostępność nieorganicznych związków w podłożu. Niektóre gatunki roślin mięsożernych traktują trawienie zwierząt jako dodatkową formę pozyskiwania składników mineralnych (kapturnice), inne są od tego bardziej zależne (tłustosze lub dzbaneczniki) (ADAMEC 1997).

Łądowe rośliny mięsożerne zazwyczaj pobierają około 50% azotu i fosforu z ciał złapanych ofiar. W zależności od gatunku większość potasu, wapnia (Ca) oraz magnezu (Mg) jest pobierana z gleby. Z drugiej strony, wyniki badań prowadzonych na cefalotusie buklakowatym (*Cephalotus follicularis*), heliamforze zwisłej (*Heliamphora nutans*) i kapturnicy purpurowej (*Sarracenia purpurea*) dotyczące pobierania składników mineralnych wykazały, że potas, żelazo (Fe) i mangan (Mn) są absorbowane przez pułapki (ADLASSNIG i współaut. 2009). Wykazano, że powyżej 50% potasu rośliny pobierały właśnie z pułapki. Wyniki te tłumaczy fakt, że jest to pierwiastek trudno dostępny w środowisku bytowania roślin mięsożernych, ale bardzo ważny w przemianach metabolicznych (ADLASSNIG i współaut. 2009). Gatunki wodne zaadaptowały się do niższych stężeń składników mineralnych, wyższych stężeń kwasów humusowych oraz tanin w środowisku. Odżywianie mineralne w tym przypadku dotyczy również absorpcji organicznego węgla, a co więcej, ofiary są jego bardzo ważnym źródłem (ADAMEC 1997). Generalnie stężenie azotu, fosforu i potasu w liściach roślin mię-

sożernych jest niższe w porównaniu do liści roślin nie mięsożernych (ELLISON 2006), co prawdopodobnie wynika z warunków środowiskowych w jakich występują.

WPLYW WIELKOŚCI I RODZAJU „POKARMU”
ROŚLINY MIĘSOŻERNEJ NA ABSORPCJĘ
PIERWIASTKÓW MINERALNYCH

Rozmiar ofiary wpływa na zdolność do absorpcji pierwiastków. Im jest ona mniejsza i ma delikatniejszy chitynowy pancerzyk, tym łatwiej roślinie wydobyć z niej potrzebne substancje odżywcze; np. rosiczka trawiąc muchę przyswaja z niej mniej substancji odżywczych niż z komara (ADAMEC 2002). Skuteczność przyswajania pierwiastków przez rośliny posiadające nieosłonięte pułapki lub ich części związane z absorpcją, może być osłabiona przez warunki atmosferyczne. Dla przykładu obfity deszcz może spłukać z pułapki złapane owady przed ich całkowitym wykorzystaniem (ADLASSNIG i współaut. 2011).

W celu ustalenia zdolności do absorbowania pierwiastków takich jak azot, fosfor, potas i magnez z ciał owadów przez liście pułapkowe rosiczki przyławkowej (*Drosera capensis*) i rosiczki włosowatej (*D. capillaris*), dostarczano im określone ofiary: muszki owocowe (*Drosophila melanogaster*) oraz komary brzęczące (*Culex pipiens*). Badania prowadzone były w warunkach optymalnych dla wzrostu roślin mięsożernych. Dodatkowo zabezpieczano rośliny przed niekontrolowanym połowem owadów. Umieszczone na liściach pułapkowych muszki badano po 15 dniach trawienia, natomiast komary po 22 dniach, w celu oznaczenia pierwiastków pobranych przez roślinę. Jako wzorzec wykorzystano nienaruszone owady (ADAMEC 2002). Wyniki tych doświadczeń wykazały, że poszczególne pierwiastki były pobierane przez rośliny z różną intensywnością: azot w granicach 43–62%, fosfor 61–97%, potas 60–96% oraz magnez 57–92%. Wapń przyswajany był przez rosiczki jedynie wówczas, gdy pokarm stanowiły komary (ADAMEC 2002).

Przy użyciu tych samych metod analitycznych zbadano zdolność do pobierania składników mineralnych z ciał owadów przez rośliny, które nie do końca spełniają wszystkie kryteria typowej mięsożerności, roridulę (*Roridula gorgonias*) oraz rosolistnika portugalskiego (*Drosophyllum lusitanicum*). Oba gatunki wydzielają lepkać ciecz przez gruczoły znajdujące się na zmodyfikowanych anatomicznie liściach i łodygach. Absorpcja

pierwiastków z muszek owocowych wynosiła: dla azotu 33–47%, dla fosforu 62–75%, dla magnezu 33–39%. Wyniki tych badań wykazały, że owady stanowią istotne źródło związków nieorganicznych (PŁACHNO i współaut. 2009).

WPLYW WIEKU PUŁAPKI NA POBIERANIE
ZWIĄZKÓW MINERALNYCH Z CIAŁA OFIARY

Pobieranie pierwiastków przez rośliny mięsożerne zależy również od wieku i miejsca usytuowania pułapki na samej roślinie. W przypadku dzbanecznika przedziwnego (*Nepenthes mirabilis*), który jest pnączem o nieco dłuższych dzbankach górnych w stosunku do dolnych, zawartość azotu (oznaczonego w postaci izotopu ^{15}N) pochodzącego z ciał owadów wzrastała w tkankach wraz ze wzrostem pozycji liścia pułapkowego na pędach odroślowych. Ponadto w tym przypadku obserwuje się zależność wieku pułapki od pozycji na roślinie: młodsze liście pułapkowe znajdują się wyżej na danym pędzie odroślowym rośliny. Stwierdzono, że młodsze pułapki pobierają azot pochodzący wyłącznie z owadów złapanych przez dowolny dzbanek rośliny. Starsze dzbanki (usytuowane niżej) pobierają ten pierwiastek z gleby lub korzystają z azotu atmosferycznego, asymilowanego przez mikroorganizmy zasiedlające pułapkę (SCHULZE i współaut. 1997). Na przykładzie cefalotusa bukłakowatego zbadano zależność pomiędzy wiekiem i wielkością osobnika a sposobem pobierania azotu. Uzyskane wyniki sugerują, że rośliny tego gatunku przed osiągnięciem dużych rozmiarów i wytworzeniem pułapek pobierają azot wyłącznie z gleby (SCHULZE i współaut. 1997). Ponadto wykazano, że na późniejszych etapach rozwoju azot pozyskiwany z ciał owadów stanowił jedynie dodatkowe źródło tego pierwiastka wspomagające szybszy wzrost i osiągnięcie fazy generatywnej oraz stymulujące produkcję nasion. Cefalotusy muszą zatem korzystać z azotu nieorganicznego, aby osiągnąć odpowiednią wielkość i możliwość łapania ofiary. Zdolność do pobierania różnych form azotu zależy również od gatunku rośliny. U darlingtonii kalifornijskiej (*Darlingtonia californica*) wiek liści pułapkowych nie wpływa na pobieranie azotu z ciał owadów (SCHULZE i współaut. 1997).

ZASOBNOŚĆ ŚRODOWISKA W SKŁADNIKI
MINERALNE A MIĘSOŻERNOŚĆ ROŚLIN

Uważa się, że rośliny mięsożerne powinny być zupełnie zależne od łapania ofiar w

przypadku, kiedy ich korzenie mają bardzo ograniczony dostęp do składników mineralnych (ZAMORA i współaut. 1997). Przeprowadzono eksperyment na tłustoszu wallisnerioolistnym (*Pinguicula vallisneriifolia*), który występuje w górach na kamienistym podłożu, co w znaczący sposób ogranicza możliwość pobierania związków mineralnych za pomocą korzeni. Okazało się, że osobniki, które skutecznie łapały owady, bądź były im one dostarczane, rosły, rozmnażały się wegetatywnie i generatywnie szybciej niż te, które uprawiano na pożywce zawierającej komplet składników mineralnych (ELLISON 2006). Oznacza to, że mięsożerność u tego gatunku jest głównym sposobem pozyskiwania pierwiastków, niezależnie od ich obecności w podłożu. Ponadto wyniki podobnych badań prowadzonych na rosiczce Whittakera (*Drosera whittakeri*) oraz rosiczce dwudzielnej (*D. binata*) dowiodły, że w przypadku tych gatunków dodanie nieorganicznego azotu do podłoża wręcz hamuje ich wzrost (ELLISON 2006). Tego typu różnice wynikają z odmiennych rozwiązań adaptacyjnych do środowiska życia.

Z drugiej strony, nie wszystkie gatunki roślin mięsożernych negatywnie reagują na dodatkowe wprowadzanie składników mineralnych do podłoża. W przypadku żenlisei fioletowej (*Gentlisea violacea*) wzbogacenie gleby w azot, fosfor, magnez, wapń i żelazo powodowało w czasie trwania eksperymentu dwukrotnie większy przyrost biomasy w stosunku do obserwowanego u nienawożonych roślin kontrolnych (ADAMEC 2008b). Ponadto rośliny z gleb nawożonych posiadały większą ilość pułapek i liści niezmodyfikowanych (ADAMEC 2008b). Badania te potwierdzają gatunkowe różnice w przypadku całkowitego uzależnienia roślin mięsożernych od pobierania składników mineralnych z ciał złapanych ofiar.

Na przykładzie czterech lądowych gatunków roślin mięsożernych: tłustosza alpejskiego (*Pinguicula alpina*), tłustosza kosmatego (*P. villosa*), tłustosza pospolitego (*P. vulgaris*) i rosiczki okrągłolistnej (*Drosera rotundifolia*) wykazano zmiany w asymilacji azotu w zależności od warunków otoczenia oraz jego dystrybucję do pąków spoczynkowych (łac. *hibernacula*) i organów reprodukcyjnych (HANSLIN i KARLSSON 1996). W trakcie eksperymentu część roślin rosła w warunkach dla nich naturalnych, a część w szklarni. Wszystkim roślinom podawano ofiary znakowane izotopem ^{15}N . Osobniki uprawia-

ne w szklarni pobierały większe ilości azotu (40–50%) w stosunku do roślin znajdujących się w warunkach naturalnych (30–40%). W przypadku tłustosza pospolitego rosnącego w warunkach naturalnych ilość przyswajanego azotu sięgała około 41%, podczas gdy pozostałe gatunki roślin absorbowwały ten pierwiastek tylko w około 30%. Takie różnice w pobieraniu azotu w zależności od warunków zewnętrznych najprawdopodobniej mają związek z tym, że w szklarni rośliny są osłonięte przed opadami atmosferycznymi oraz mają zapewnioną wyższą temperaturę (HANSLIN i KARLSSON 1996). Ponadto wykazano, że u osobników nie kwitnących azot pobierany z ciała ofiary kierowany był do pąków spoczynkowych (58–97%), natomiast u osobników kwitnących zarówno do pąków spoczynkowych (34–71%), jak i do organów reprodukcyjnych (17–43%) (HANSLIN i KARLSSON 1996).

Wodne gatunki roślin mięsożernych występują przeważnie w środowisku ubogim w łatwo przyswajalne składniki mineralne, które pobierają przez pęd z otoczenia lub z ciał złapanych ofiar. Ważną ekofizjologiczną adaptacją szybko rosnących gatunków pływaczy jest łatwa reutilizacja pierwiastków ze starzejących się organów (ADAMEC 2008a). Na przykładzie pływacza zachodniego (*Utricularia australis*) zbadano wpływ żyzności zbiornika wodnego (oligotroficzny, eutroficzny, mezotroficzny oraz dystroficzny) na zawartość azotu, fosforu, potasu, sodu oraz wapnia w pędzie tej rośliny (ADAMEC 2008a). Wykazano, że nawet w zbiornikach silnie oligotroficznych, przy małej ilości złapanych ofiar, zawartość azotu i fosforu w pędzie rośliny była powyżej wartości limitującej wzrost. Ponadto, ze starzejących się organów rośliny reutilizowały azot w około 57% i fosfor w 81%, ale traciły cały potas, sód, wapń i magnez. Stężenie potasu i fosforu w pułapkach było wyższe niż w liściach. Kluczowym endogennym czynnikiem regulującym wytwarzanie pułapek okazało się stężenie azotu w pędzie rośliny (ADAMEC 2008a). Regulacja ta ma charakter pętli sprzężenia zwrotnego – spadek zawartości azotu w pędzie stymuluje wytwarzanie pułapek, co pozwala na złapanie większej ilości ofiar. Korelacja pomiędzy zawartością składników mineralnych w tkance a środowiskiem wodnym oraz liczbą pęcherzyków łownych zawierających ofiarę świadczy, że azot i fosfor zawarte w pędzie nie zależą od stężenia tych pierwiastków w wodzie, a jedynie od udanego polowania na

ofiary (ADAMEC 2008a). Węgiel jest absorbowany przez pływacza głównie z wolnego CO₂. Wyniki badań wykazały, że jego stężenie jest ponadto czynnikiem limitującym wzrost rośliny. Węgiel w postaci organicznej może być pobierany, ale jedynie w niewielkim stopniu (ADAMEC 2008a). Co ciekawe, to

właśnie pływacze wydzielają zasymilowany węgiel do pułapki, w której znajduje się specyficzne środowisko mikroorganizmów symbiotycznych. Wydzielanie to jest analogiczne do aktywności wydzielniczej korzeni roślin nie będących mięsożernymi (SIROVÁ i współaut. 2010).

MIĘSOŻERNI WEGETARIANIE

Większość badań związanych z roślinami mięsożernymi skupia się na ich zdolności do pobierania składników mineralnych pochodzenia zwierzęcego. Jednakże w literaturze można spotkać pewne doniesienia związane z pozyskiwaniem makro- i mikroelementów z glonów eukariotycznych oraz roślin bądź ich fragmentów. W przypadku wodnych gatunków pływaczy, takich jak pływacz zwyczajny, pływacz zachodni, pływacz drobny (*Utricularia minor*) czy pływacz Brema (*U. bremii*), zanalizowano zawartość pułapek i okazało się, że nawet do ponad 80% schwytanych ofiar stanowią glony eukariotyczne, głównie protisty (z przewagą euglenin), które ulegają strawieniu i stanowią źródło pokarmu pływaczy (PEROUTKA i współaut. 2008). Autorzy przedstawili również zależność pomiędzy procentową zawartością glonów w pułapkach pływaczy a przewodnictwem elektroli-

tycznym wody w zbiorniku. Jeżeli woda jest uboga w jony wzrasta liczba chwytanych glonów. Jednakże podawanie okazom z gatunku pływacz zawilgocony (*U. uliginosa*) pokarmu tylko w postaci klejnotek (*Euglena* sp.) hamowało wzrost. Z drugiej strony, karmienie tych roślin pokarmem mieszanym (eugleniny i zwierzęta) skutkowało znacznym przyrostem biomasy (JOBSON i współaut. 2000). W przypadku dzbanecznika beczułkowatego wyniki badań z wykorzystaniem izotopów N dowiodły, że roślina ta korzysta z martwych części roślin, które wpadły do dzbanka. Ponadto wykazano, że nawet około 35% zaabsorbowanego azotu jest pochodzenia roślinnego (MORAN i współaut. 2003). Ten specyficzny dla roślin mięsożernych sposób pozyskiwania składników mineralnych stymuluje fotosyntezę i wzrost (PAVLOVIČ i współaut. 2011).

ENZYMY SOKU TRAWIENNEGO ROŚLIN MIĘSOŻERNYCH

Już za czasów Darwina udowodniono obecność enzymów proteolitycznych w soku trawiennym roślin mięsożernych (MITHÖFER 2011). Obecnie wiadomo, że do enzymów ułatwiających absorpcję składników mineralnych z ciał złapanych ofiar poza proteazami należą również: nukleazy, rybonukleazy, fosfatazy kwaśne i alkaliczne, fosfoamidazy, esterazy, amylazy, chitynazy i lipazy (MITHÖFER 2011, MOROHOSHI i współaut. 2011, ROTTLOFF i współaut. 2011). Jednakże trzeba zaznaczyć, że wiele gatunków roślin mięsożernych, które wykształcają pułapki pasywne w kształcie dzbanka, współżyje ze specyficznymi organizmami symbiotycznymi, których zadaniem jest trawienie martwych ciał ofiar (MITHÖFER 2011, MOROHOSHI i współaut. 2011, KRÓL i współaut. 2012). Do organizmów tych należą bakterie, grzyby, glony, nicienie i larwy owadów (KOOPMAN i współaut. 2010, KRÓL i

współaut. 2012). Warto też dodać, że w pułapkach dzbaneczników czy kaptownic rozwijają się unikatowe mikroorganizmy, które posiadają specyficzne geny kodujące białka umożliwiające trawienie zdobyczy (KOOPMAN i współaut. 2010, MOROHOSHI i współaut. 2011). U dzbaneczników i cefalotusów nie-dojrzałe, zamknięte jeszcze pułapki wypełnia płyn trawienny. W przypadku dojrzałych dzbaneczników ilość płynu może przekraczać nawet 1 litr (ADLASSNIG i współaut. 2011).

LIPAZY

Lipazy (EC 3.1.1.3) to enzymy katalizujące reakcję hydrolizy nierozpuszczalnych w wodzie triacylogliceroli (TÖKÉS i współaut. 1974, MOROHOSHI i współaut. 2011). Badania aktywności katalitycznej lipaz przeprowadzono z wykorzystaniem wydzieliny pobranej z nieotwartego dzbanka dzbanecznika Macfer-

lana (*Nepenthes macfarlanei*), którą inkubowano z trzema substratami: glicerolem trioleinowym, tripalmitynowym oraz lecytyną. W wyniku trawienia trioleinianu w pH 6,0 oraz pH 2,6 powstały produkty rozkładu: kwas oleinowy i dioleinian. Lecytyna również uległa hydrolizie do diglicerydów, co stanowi dowód na aktywność fosfatazy D. Jednak na podstawie uzyskanych wyników nie można jednoznacznie stwierdzić, że lipazy występujące w wydzielinie trawiennej są specyficzne względem nienasyconych kwasów tłuszczowych. Prawdopodobnie pełnią one dużą rolę w niszczeniu błon komórkowych, co z kolei sprzyja uwalnianiu białek z komórek ofiar (TÖKES i współaut. 1974).

AMYLAZY

Amylazy (EC 3.2.1) to enzymy hydrolityczne, które katalizują reakcje rozkładu wielocukrów. Zbadanie ich aktywności w wydzielinie trawiennej roślin mięsożernych przeprowadzono poprzez oznaczenie cukrów redukujących metodą Samogyi. Jako substratu użyto glikogenu wyizolowanego z ostrzyg, który inkubowano z wydzieliną dzbanecznika Macferlana. Nie wykryto znaczącej aktywności amylolitycznej w kwaśnym pH, charakterystycznym dla wnętrza pułapki. Jedynie znikomą aktywność zarejestrowano dla środowiska obojętnego (TÖKES i współaut. 1974). Wyniki tych badań mogą wskazywać albo na niewielką zawartość amylazy w wydzielinie trawiennej lub na małe znaczenie tego enzymu dla odżywiania mineralnego roślin mięsożernych.

GLUKOZYDAZY

Aktywność α -glukozydazy (EC 3.2.1.20) i β -glukozydazy (EC 3.2.1.21), (enzymów rozcinających wiązania pomiędzy cząsteczkami glukozy) oraz β -heksozaminidazy (EC 3.2.1.52), która rozkłada łańcuchy oligosacharydów badano u czterech gatunków wodnych roślin mięsożernych: pływacza złotego (*Utricularia aurea*), pływacza skąponasiennego (*U. foliosa*), pływacza zachodniego oraz pływacza zwyczajnego (SIROVÁ i współaut. 2003). Stosunkowo wysoką aktywność w pustych pułapkach stwierdzono tylko dla β -glukozydazy (1,35–2,95 μmol produktu $\text{l}^{-1}\text{h}^{-1}$), dla pozostałych enzymów aktywność okazała się o jeden lub nawet dwa rzędy niższa, a zatem właściwie bez znaczenia dla rośliny.

Znikoma aktywność enzymów hydrolizujących cukry złożone świadczy o niewielkim

wykorzystaniu tych związków pokarmowych z ciał ofiar. Jest to oczywiste, ponieważ rośliny mięsożerne są w stanie syntetyzować cukry w procesie fotosyntezy (SIROVÁ i współaut. 2003).

CHITYNAZY

Chitynazy (EC 3.2.1.14) katalizują hydrolizę wiązań β -1,4-glikozydowych w chitynie, która jest polimerem N-acetylo-D-glukozoaminy występującym w ciele ofiar roślin mięsożernych. Chitynazy dzieli się na dwie grupy. Endochitynazy przecinają polimer w środku łańcucha polisacharydowego, natomiast egzochitynazy na jego końcach (LIBANTOVA i współaut. 2009). Chitynazy występują w tkankach roślin i mogą być wydzielane przez komórki do apoplastu, jak i gromadzone w wakuoli (BYCZKOWSKI i współaut. 2009). Prawdopodobnie enzymy te biorą udział w reakcjach obronnych roślin na infekcje patogenne. Chityna jest również głównym związkiem, z którego zbudowane są szkielety zewnętrzne stawonogów (SUN i współaut. 2010).

Wyniki badań przeprowadzonych na rośliczce okrągłolistnej wykazały, że aktywność chitynazy w poszczególnych częściach rośliny nie jest taka sama – największa w korzeniach i kwiatach, natomiast najmniejsza w łodydze i liściach (LIBANTOVA i współaut. 2009). Większe znaczenie hydrolityczne chitynazy może mieć w przypadku dzbaneczników, podczas trawienia owadów. Aktywność endochitynazy w dzbankach zależy od gatunku rośliny, w niektórych przypadkach jest ona wysoka jak np. u dzbanecznika Thorela (*Nepenthes thorelli*) (ROTTLOFF i współaut. 2011).

PROTEAZY I FOSFATAZY

Trawienie białek umożliwiają enzymy proteolityczne (EC 3.4), które rozcinają wiązania peptydowe, łączące poszczególne aminokwasy. Analiza aktywności proteaz nie jest prosta, ponieważ enzymy te są wydzielane przez gruczoły trawienne w niewielkich ilościach. Ponadto w cieczy trawiennej pułapki mogą znajdować się enzymy proteolityczne obcego pochodzenia. Badania nad enzymami proteolitycznymi roślin mięsożernych związane były z pobieraniem wydzieliny trawiennej z nieotwartych jeszcze dzbanków dwudziestu gatunków dzbaneczników. Z analizowanej cieczy otrzymano frakcję wykazującą aktywność proteolityczną. Z frakcji tej wyizolowano enzym nazwany nepentensyną

(JENTSCH 1972). Jednakże badania aktywności proteolitycznej cieczy trawiennej dzbanków zamkniętych są obarczone pewnym błędem, ponieważ odczyn pH płynu zamkniętego dzbanka wynosi 3,0–4,5 i jest nieco wyższy niż w dorosłych (otwartych), przygotowanych do łapania ofiar (pH 2,1–2,8). Spostrzeżenia te potwierdzono w przypadku dzbanecznika *Macferlana*. Po izolacji enzymów wykazano specyficzność działania enzymu proteolitycznego w stosunku do wiązania peptydowego. Okazało się, że jest ona analogiczna do tej, jaką wykazuje pepsyna ssaków (TÖKES i współaut. 1974).

Podobnie inkubacja utlenionego łańcucha bydlęcej insuliny z płynem trawiennym pobranym z liścia pułapkowego dzbanecznika oskrzydłonego (*Nepenthes alata*) spowodowała uzyskanie zhydrolizowanych peptydów (AN i współaut. 2002b). Wyniki kolejnych badań prowadzonych na tym samym gatunku dzbanecznika wykazały, że pojawienie się ofiary w młodej, nowo otwartej pułapce powoduje spadek odczynu płynu trawiennego do pH 2,8 w ciągu 5 dni (AN i współaut. 2002b). Oznacza to, że musi istnieć mechanizm przystosowujący stężenie jonów wodorowych do pojawienia się obcego białka w wydzielinie. Ponadto, dodając do cieczy trawiennej pepstatynę A (silny inhibitor proteinazy asparaginowej) potwierdzono obecność tego enzymu w płynie trawiennym dzbanka. Uzyskane wyniki świadczą o utylizowaniu zwierzęcych białek w celu wykorzystania ich jako źródła azotu. Dodatkowo analiza ekspresji genów kodujących proteinazę asparaginową wykazała synchronizację pro-

dukcji enzymu z obecnością ofiary w pułapce (AN i współaut. 2002a).

Z drugiej strony, aktywność aminopeptydaz w przypadku pływaczy była znikoma. Minimalna obecność tego enzymu w pułapkach może być tłumaczona zanieczyszczeniem enzymami obecnymi w wodzie. Wykryto jednak wysoką aktywność kwaśnej fosfatazy (EC 3.1.3.2), która bierze udział w procesach defosforylacji estrów fosforanowych (SÍROVÁ i współaut. 2003). Dodatkowo, aktywność tego enzymu okazała się powszechna dla roślin mięsożernych, które w ten sposób są zdolne do przyswajania fosforu z ciał ofiar (PŁACHNO i współaut. 2006).

RYBONUKLEAZY

Wyniki badań przeprowadzonych na wydzielinie trawiennej rosziczki Adeli (*Drosera adelae*) wykazały obecność specyficznej rybonukleazy, czyli białka katalizującego reakcję rozkładu cząsteczki kwasu rybonukleinowego (RNA) na krótsze łańcuchy lub pojedyncze nukleotydy poprzez hydrolizę wiązań fosfodiesterowych (OKABE i współaut. 2005). Enzym sklasyfikowano jako RNazę DA-1 (EC 3.1). Homopolirybonukleotydy poddane jej działaniu ulegały strawieniu, za wyjątkiem sekwencji poli(C). Aktywność wykrytego enzymu była wysoka w kwaśnym pH, natomiast bliska zeru w zasadowym, przy czym odczyn pH płynu wydzielanego przez roślinę wynosi od 4,3 do 4,4. Mięsożerne rośliny produkują ten enzym prawdopodobnie w celu pozyskania fosforu z kwasów rybonukleinowych złapanych zwierząt (OKABE i współaut. 2005).

PODSUMOWANIE

Od czasów Karola Darwina, który zapoczątkował badania „roślin zjadających zwierzęta”, nasza wiedza na temat pokarmu mięsożernych autotrofów znacznie się poszerzyła. Dokładniej poznano *menu* tych organizmów. Na liście „przysmaków” znalazły się nie tylko owady, drobne mięczaki, małe ssaki, lecz także szczątki innych roślin i odchody zwierząt. Niektóre rośliny mięsożerne nie trawią samodzielnie zdobytego pokarmu, ale absorbują składniki mineralne z pożywnego bulionu przygotowanego przez mikroorganizmy symbiotyczne. Pozwoliło to, na wprowadzenie podziału tej grupy roślin na typowo mięsożerne i pseudomięsożerne

(w tym detrytusożerne/koprofagi). Pozornie odwrócony „porządek natury” wymagał wykształcenia przez rośliny nie tylko mechanizmów łapania ofiary, ale także biochemicznej maszyneryi pozwalającej na strawienie pokarmu i pozyskanie z ciał ofiar niezbędnych do życia składników mineralnych. Zewnętrzne „żołądki” roślin mięsożernych, pod pewnymi względami, niewiele różnią się od układu pokarmowego zwierząt. W wypełniającej je cieczy trawiennej występują podstawowe enzymy odpowiadające za rozkład białek, wielocukrów, kwasów nukleinowych, a nawet tłuszczów. Jednak, mimo intensywnie prowadzonych badań, wiedza związana z izola-

cją i identyfikacją poszczególnych związków ułatwiających absorpcję składników mineralnych jest nadal fragmentaryczna. Niewiele wiadomo też, na temat molekularnych mechanizmów kontroli syntezy tych związków w samych roślinach, jak i u symbiotycznych mikroorganizmów zasiedlających pułapki. Zastosowanie w badaniach roślin mięsożernych coraz bardziej wyrafinowanych metod analitycznych pozwoliło na odsłonięcie licznych podobieństw pomiędzy roślinami i zwierzętami przy jednoczesnym podkreśleniu różnic jakie dzielą te dwa współzależne i współistniejące światy. Biorąc pod uwagę, postępujące zmiany klimatyczne, prowadzące do

zmniejszania się arealu zajmowanego przez naturalne środowiska roślin mięsożernych, istnieje potrzeba poznania upodobań dietetycznych tych organizmów w celu zapewnienia im szansy przetrwania np. na obszarach chronionych lub w ogrodach botanicznych. Chociaż uprawa roślin mięsożernych nie jest łatwa, dostarcza jednak satysfakcji estetycznych. Może ponadto, przynosić wymierne korzyści w postaci „żywych lepów na muchy”. Obiecujące, mogłoby być także wykorzystanie przez człowieka substancji trawiennych wytwarzanych przez rośliny mięsożerne i/lub mikroorganizmy symbiotyczne występujące w pułapkach.

MENU ROŚLIN MIĘSOŻERNYCH

Streszczenie

Rośliny mięsożerne to organizmy autotroficzne wabiące i chwytające zwierzęta za pomocą specyficznych liści pułapkowych, można więc powiedzieć, że to rośliny odżywiające się pokarmem zwierzęcym. Mięsożerność w świecie roślin stanowi ciekawy przykład zdolności adaptacyjnych. Brak łatwo dostępnych składników mineralnych w środowisku naturalnym spowodował, że w toku ewolucji rośliny te wykształciły szereg mechanizmów umożliwiających im zdobywanie pierwiastków biogennych w sposób alternatywny do pobierania ich z roztworu glebowego. Wyniki badań prowadzonych od ponad 100 lat wskazują, że rośliny mięsożerne absorbują z ciał

złapanych ofiar nie tylko azot, ale również m.in. fosfor i węgiel. Przyswajanie składników mineralnych jest możliwe dzięki obecności w pułapkach cieczy trawiennej, zawierającej enzymy odpowiadające za degradację białek, kwasów nukleinowych, cukrów, a nawet lipidów. Z uwagi na różny rodzaj pokarmu, sposób jego pozyskiwania i dalszej obróbki, można wśród roślin mięsożernych wyróżnić rośliny mięsożerne *sensu stricto*, pseudomięsożerne i rośliny detrytusożerne/koprofagi. W niniejszej pracy omówiono zagadnienia mineralnego odżywiania roślin mięsożernych, ze szczególnym uwzględnieniem preferowanej przez nie diety.

MENU OF CARNIVOROUS PLANTS

Summary

Carnivory is a interesting example of plant adaptation to the environment deprived in mineral nutrients, especially nitrogen. Carnivorous plants derive some or most of their nutrients from trapping and consuming animals (mainly insects), instead of taking them from the soil. The results of experiments started in the past (even more than 100 years ago) on *menu* of carnivorous plants demonstrated that not only nitrogen but also phosphorous or carbon may be absorbed from trapped victims. Carnivorous plants are subdivided into those with passive traps and those with active traps. For some of these traps the actual method of insect decomposition involves

digestive enzymes produced by the plant and bacterial decay within the trap. The composition of digestive fluid is still controversial, although activities of typical enzymes that can hydrolyze carbohydrates, nucleic acids, proteins and even lipids were found in the solution. Depending on the manner of nutrition e.g. a variety of victims, the group of carnivorous plants may be divided into carnivorous *sensu stricto*, pseudocarnivores and detritivores/coprophages. The aim of this review was to clarify current knowledge on mineral nutrition of carnivorous plants in relation to their favor diet.

LITERATURA

- ADAMCZYK B., GODLEWSKI M., 2010. *Różnorodność strategii pozyskiwania azotu przez rośliny*. Kosmos 59, 211–222.
- ADAMEC L., 1997. *Mineral nutrition of carnivorous plants – a review*. Bot. Rev. 63, 273–299.
- ADAMEC L., 2002. *Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake*. New Phytol. 155, 89–100.
- ADAMEC L., 2008a. *Mineral nutrient relations in the aquatic carnivorous plant Utricularia australis and its investment in carnivory*. Arch. Hydrobiol. 3, 175–183.

- ADAMEC L., 2008b. *Soil fertilization enhances growth of the carnivorous plant *Genlisea violacea**. *Biologia* 2, 201–203.
- ADAMEC L., 2010. *Mineral cost of carnivory in aquatic carnivorous plants*. *Flora* 205, 618–621.
- ADLASSNIG W., PEROUTKA M., LAMBERS H., LICHTSCHEIDL I. K., 2005. *The roots of carnivorous plants*. *Plant Soil* 274, 127–140.
- ADLASSNIG W., STEINHAUSER G., PEROUTKA M., MUSILEK A., STERBA J. H., LICHTSCHEIDL I. K., BICHLER M., 2009. *Expanding the menu for carnivorous plants: Uptake of potassium, iron and manganese by carnivorous pitcher plants*. *Appl. Radiat. Isotop.* 67, 2117–2122.
- ADLASSNIG W., PEROUTKA M., LENDL T., 2011. *Traps of carnivorous pitcher plants as a habitat: composition of the fluid, biodiversity and mutualistic activities*. *Ann. Bot.* 107, 181–194.
- AN C.-I., FUKUSAKI E., KOBAYASHI A., 2002a. *Aspartic proteinases are expressed in pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata* Blanco*. *Planta* 214, 661–667.
- AN C.-I., TAKEKAWA S., OKAZAWA A., FUKUSAKI E., KOBAYASHI A., 2002b. *Degradation of a peptide in pitcher fluid of the carnivorous plant *Nepenthes alata* Blanco*. *Planta* 215, 472–477.
- BAXTER I., 2009. *Ionomics: studying the social network of mineral nutrients*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 381–386.
- BREWER J. S., BAKER D. J., NERO A. S., PATTERSON A. L., ROBERTS R. S., TURNER L. M., 2011. *Carnivory in plants as a beneficial trait in wetlands*. *Aquat. Bot.* 94, 62–70.
- BYCZKOWSKI B., MACIOSEK V. K., KONONOWICZ A. K., 2009. *Roślinne białka PR w odpowiedzi obronnej na atak grzybów neurotroficznych*. *Post. Biol. Kom.* 36, 121–134.
- CLARKE C. M., BAUER U., LEE C. C., TUEN A., REMBOLD K., MORAN J. A., 2009. *Tree shrew lavatories: a novel nitrogen sequestration strategy in a tropical pitcher plant*. *Biol. Lett.* 5, 632–635.
- CLARKE C., MORAN J. A., LEE C. C., 2011. **Nepenthes baramensis* (Nepenthaceae) – a new species from north-western Borneo*. *Blumea* 56, 229–233.
- DARWIN C., 1875. *Insectivorous plants*. John Murray, London.
- ELLISON A. M., 2006. *Nutrient limitation and stoichiometry of carnivorous plants*. *Plant Biol.* 8, 740–747.
- ELLISON A. M., FARNSWORTH E. J., 2005. *The cost of carnivory for *Darlingtonia californica* (Sarraceniaceae): evidence from relationships among leaf traits*. *Am. J. Bot.* 92, 1085–1093.
- ELLISON A. M., GOTELLI N. J., 2009. *Energetics and the evolution of carnivorous plants – Darwin's 'most wonderful plants in the world'*. *J. Exp. Bot.* 60, 19–42.
- GOJON A., NACRY P., DAVIDIAN J.-C., 2009. *Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 328–338.
- HANSLIN H. M., KARLSSON P. S., 1996. *Nitrogen uptake from prey and substrate as affected by prey capture level and plant reproductive status in four carnivorous plant species*. *Oecologia* 106, 370–375.
- JENTSCH J., 1972. *Enzymes from carnivorous plants (*Nepenthes*)*. *FEBS Lett.* 3, 273–276.
- JOBSON R.W., MORRIS E.C., BURGIN S., 2000. *Carnivory and nitrogen supply affect the growth of the bladderwort *Utricularia uliginosa**. *Aust. J. Bot.* 48, 549–560.
- JURGENS A., EL-SAYED A. M., SUCKLING D. M., 2009. *Do carnivorous plants use volatiles for attracting prey insects?* *Functional Ecol.* 23, 875–887.
- KOOPMAN M. M., FUSELIER D. M., HIRD S., CARSTENS B. C., 2010. *The carnivorous pale pitcher plant harbors diverse, distinct and time-dependent bacterial communities*. *Appl. Environ. Microbiol.* 76, 1851–1860.
- KROUK G., CRAWFORD N. M., CORUZZI G. M., TSAY Y.-F., 2010. *Nitrate signaling: adaptation to fluctuating environments*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13, 266–273.
- KRÓL E., PEACHNO B. J., ADAMEC L., STOLARZ M., DZIUBIŃSKA M., TREBACZ K., 2012. *Quite a few reasons for calling carnivores „the most wonderful plants in the world”*. *Ann. Bot.* 109, 47–64.
- LIBANTOVA J., KAMARAINEN T., MORAVCIKOVA J., MATUSIKOVA I., SALAJ J., 2009. *Detection of chitinolytic enzymes with different substrate specificity in tissues of intact sundew (*Drosera rotundifolia* L.)*. *Mol. Biol. Rep.* 36, 851–856.
- MAATHUIS F. J. M., 2009. *Physiological functions of mineral macronutrients*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 250–258.
- MITHÖFER A., 2011. *Carnivorous pitcher plants: insights in an old topic*. *Phytochemistry* 72, 1678–1682.
- MORAN J. A., CLARKE C. M., HAWKINS B. J., 2003. *From carnivore to detritivore? Isotopic evidence for leaf litter utilization by the tropical pitcher plant *Nepenthes ampullaria**. *Int. J. Plant Sci.* 164, 635–639.
- MORAN J. A., HAWKINS B. J., GOWEN B. E., ROBBINS S. L., 2010. *Ion fluxes across the pitcher walls of three Bornean *Nepenthes* pitcher plant species: flux rates and gland distribution patterns reflect nitrogen sequestration strategies*. *J. Exp. Bot.* 61, 1365–1374.
- MOROHOSHI T., OIKAWA M., SATO S., KIKUCHI N., KATO N., IKEDA T., 2011. *Isolation and characterization of novel lipases from a metagenomic library of the microbial community in the pitcher fluid of the carnivorous plant *Nepenthes hybrida**. *J. Biosci. Bioeng.* 112, 3812–3818.
- OKABE T., IWAKIRI Y., MORI H., OGAWA T., OHYAMA T., 2005. *An S-like ribonuclease gene is used to generate a trap-leaf enzyme in the carnivorous plant *Drosera adelae**. *FEBS Lett.* 579, 5729–5733.
- PAVLOVIĆ A., SLOVÁKOVÁ L., ŠANTRŮČEK J., 2011. *Nutritional benefit from leaf litter utilization in the pitcher plant *Nepenthes ampullaria**. *Plant Cell Environ.* 34, 1865–1873.
- PEROUTKA M., ADLASSNIG W., VOLGGER M., LENDL T., URL W. G., LICHTSCHEIDL I. K., 2008. *Utricularia: a vegetarian carnivorous plant? Algae as prey of bladderwort in oligotrophic bogs*. *Plant Ecol.* 199, 153–162.
- PEACHNO B. J., ADAMEC L., LICHTSCHEIDL I. K., PEROUTKA M., ADLASSNIG W., VRBA J., 2006. *Fluorescence labelling of phosphatase activity in digestive glands of carnivorous plants*. *Plant Biol.* 8, 813–820.
- PEACHNO B. J., ADAMEC L., HUET H., 2009. *Mineral nutrient uptake from prey and glandular phosphatase activity as a dual test of carnivory in semi-desert plants with glandular leaves suspected of carnivory*. *Ann. Bot.* 104, 649–654.
- PODBIELKOWSKI Z., SUDNIK-WÓJCIKOWSKA B., 2003. *Rośliny mięsożerne – zwane też owadożernymi*. Multico Oficyna Wydawnicza, Warszawa.
- RENTSCH D., SCHMIDT S., TEGEDER M., 2007. *Transporters for uptake and allocation of organic nitrogen compounds in plants*. *FEBS Lett.* 581, 2281–2288.
- ROTTLOFF S., STIEBER R., MAISCHAK H., TURINI F. G., HEUBL G., MITHÖFER A., 2011. *Functional characterization of a class III acid endochitinase from*

- the traps of the carnivorous pitcher plant genus, Nepenthes*. J. Exp. Bot. 62, 4639–4647.
- SCHULZE W., SCHULZE E. D., PATE J. S., GILLISON A. N., 1997. *The nitrogen supply from soils and insects during growth of the pitcher plants Nepenthes mirabilis, Cephalotus follicularis and Darlingtonia californica*. Oecologia 112, 464–471.
- SIROVÁ D., ADAMEC L., VRBA J., 2003. *Enzymatic activities in traps of four aquatic species of the carnivorous genus Utricularia*. New Phytol. 159, 669–675.
- SIROVÁ D., BOROVEC J., ŠANTRŮČKOVÁ H., ŠANTRŮČEK J., VRBA J., ADAMEC L., 2010. *Utricularia carnivory revisited: plants supply photosynthetic carbon to traps*. J. Exp. Bot. 61, 99–103.
- SUN J., TONG J., CHEN D., LIN J., LIU X., WANG Y., 2010. *Micro-tensile testing of the lightweight laminated structures of beetle elytra cuticle*. Adv. Nat. Sci. 3, 225–234.
- TÖKÉS Z. A., WOON W. C., CHAMBERS S. M., 1974. *Digestive enzymes secreted by the carnivorous plant Nepenthes macfarlanei L.* Planta 119, 39–46.
- ZAMORA R., GOMEZ J. M., HODAR J. A., 1997. *Responses of a carnivorous plant to prey and inorganic nutrients in a Mediterranean environment*. Oecologia 111, 443–451.