

1 Ewolucja i znaczenie roślin mięsożernych – niejasne 2 ścieżki roślinnej drapieżności

3 **Wstęp: rośliny także potrafią!**

4 Kiedy kilka lat temu na moim parapecie pojawiły się pierwsze gatunki roślin drapieżnych (ang. *car-*
5 *nivorous plants*) – muchołówka oraz kapturnica – były one tylko i wyłącznie ciekawostką botaniczną,
6 oraz ewentualnie środkiem do straszenia przychodzących gości. Jedno spojrzenie na te gatunki wy-
7 starcza jednak, by zorientować się, że mięsożerność sama w sobie to nie jedyna cecha wyróżniająca te
8 gatunki. Chwila zastanowienia pozwala dostrzec w roślinach mięsożernych kompleksowe adaptacje i
9 przekształcenia, tak morfologiczne jak i funkcjonalne. Dla biologa niesamowita precyzja i „zgranie”
10 tych przystosowań – którego końcowym produktem jest niezwykła drapieżność – stanowi niedościg-
11 niony przykład doskonałości mechanizmów, jakie natura potrafi zaprząć by uzyskać maksymalne
12 szanse na przetrwanie w określonych warunkach.

13 Obecnie, w dobie biologii opartej na fundamencie darwinowskiej ewolucji, spoglądamy na ro-
14 śliny mięsożerne z nieco innej perspektywy. Stanowią one koronne przykłady tego, jak dobór natural-
15 ny może kierować rozwojem cech faworyzujących efektywny rozwój i reprodukcję w określonym
16 środowisku. Biologia roślin mięsożernych jest doskonałą ilustracją ewolucyjnych kompromisów, jakie
17 kształtują historie życiowe organizmów żywych, a eksploracja prawidłowości leżących u ich podstaw,
18 wespół z poznawaniem sił ukierunkowujących rozwój biologiczny, pozwala na formułowanie ogólnych
19 twierdzeń dotyczących biologii i ekologii ewolucyjnej. Co więcej – rośliny mięsożerne stanowią
20 obecnie jedną z najbardziej zagrożonych grup roślin, częściowo ze względu na swoje nietypowe wy-
21 magania siedliskowe i związaną z nimi wrażliwość, częściowo zaś z powodu postępującej degradacji
22 środowisk zamieszkałych przez te gatunki. Stąd poznawanie biologii drapieżnych roślin może pomóc
23 w efektywnej ochronie tych oraz innych zagrożonych wyginięciem gatunków.

24 **Współczesna różnorodność roślin mięsożernych**

25 Badacze nie zgadzają się precyzyjnie co do liczby znanych gatunków roślin mięsożernych. Obecnie
26 opisano blisko 600 gatunków takich roślin, z czego niemal wszystkie są roślinami dwuliściennymi
27 (zaledwie dwa gatunki należą do jednoliściennych). Ogólnie rzecz biorąc, opisane jak dotąd rośliny

1 mięsożerne należą do 19 rodzajów zgrupowanych w 9 rodzinach (Tabela 1). 13 gatunków znanych jest
2 z terenu Polski: 1 z rodzaju *Aldrovanda*, 3 z rodzaju *Drosera*, 3 w rodzaju *Pinguicula* oraz 4 – *Utricu-*
3 *laria*.

4 Niepewność i zmienność podawanych liczb wynika częściowo z kłopotów, na jakie napotyka
5 się próbując zweryfikować ekofizjologię badanego gatunku. Aby roślina klasyfikowała się jako mię-
6 sożerna musi spełniać dwa warunki:

- 7 i. musi być zdolna do utylizowania związków odżywczych pozyskiwanych z martwych zwierząt;
- 8 ii. musi posiadać wyraźne przystosowania do wabienia, aktywnego łapania i/lub aktywnego tra-
9 wienia potencjalnych ofiar.

10 Stwierdzenie obecności tych cech, szczególnie zdolności do wchłaniania nutrientów, nie jest trywial-
11 ne. Oczywiście wydaje się więc, że na odkrycie czeka jeszcze wiele gatunków roślin drapieżnych.

12 Rozmieszczenie roślin mięsożernych na świecie jest stosunkowo równomierne – występują na
13 wszystkich kontynentach (z wyjątkiem Antarktydy), zarówno w rejonach gorących jak i chłodniej-
14 szych. Ogromna większość jest jednak ograniczona do dość specyficznych siedlisk. Z powodów opi-
15 sanych dalej rośliny mięsożerne zasiedlają głównie siedliska nasłonecznione, wilgotne lub wręcz mo-
16 kre (szereg gatunków to formy wodne) i nade wszystko ubogie w składniki odżywcze (rozumiane jako
17 przyswajalny azot oraz fosfor). Istnieje także odrębna ekologicznie grupa, charakteryzująca się wzro-
18 stem jako epifity – należą tutaj tropikalne gatunki dzbaneczników *Nepenthes* oraz pływaczy *Utricula-*
19 *ria*. Szerokie rozprzestrzenienie się roślin mięsożernych nie idzie w parze z ich lokalną obfitością.
20 Generalnie rośliny te są rzadkie, często zagrożone wyginięciem. Wiele gatunków to epifity. Co zaś jest
21 najbardziej znamienite – mimo posiadania tak wyrafinowanych przystosowań nie istnieją prawie sie-
22 dliska zdominowane przez rośliny mięsożerne. Fakt ten zdaje się stać w sprzeczności z poziomem
23 ewolucyjnych przystosowań jakie one wykazują, ale dobrze zgadza się z rozważaniami dotyczącymi
24 ewolucji mięsożerności (dalej).

25 Tabela 1 obok zestawienia opisanych rodzajów roślin mięsożernych podaje także rodzaje wyko-
26 rzystywanych przez nie pułapek. Arsenal stosowanych forteli jest godzien podziwu i obejmuje naj-
27 rozmaitsze metody tak wabienia jak i zabijania ofiar. Rzeczą bardzo wyraźnie widoczną jest ogromne
28 zróżnicowanie pułapek – fakt, który pozwala sądzić, iż drapieżność wśród roślin podlegała silnej ra-

1 diacji. Warto także zauważyć, że mięsożerność nie jest cechą wyróżniającą pojedynczy takson – mię-
2 sożerne rośliny to grupa polifiletyczna o charakterze nie systematycznym a ekologicznym, grupująca
3 wiele linii rozwojowych.

4 **Filogeneza i paleobiologia roślin mięsożernych**

5 Zastosowanie metod molekularnych dało paleobiologii oraz taksonomii nowe narzędzie w zmiernym
6 procesie opracowywania zależności ewolucyjnych między poszczególnymi grupami organizmów. Jest
7 to tym istotniejsze, że określenie zależności filogenetycznych wśród roślin na gruncie paleobotaniki
8 jest utrudnione – rośliny są rzadko znajdowanymi skamieniałościami, a istniejący zapis kopalny jest
9 wysoce fragmentaryczny.

10 Powszechnie obecnie przyjmowana interpretacja danych archeologicznych umiejscawia pierw-
11 sze kwiatowe rośliny mięsożerne w środkowej kredzie, około 130 mln lat temu. Do najstarszych za-
12 chowanych skamielin należą ziarna pyłku roślin z rodzaju *Aldrovanda*. Najstarsze w miarę kompletne
13 skamieniałości roślin mięsożernych (*Aldrovanda*, *Drosera*) pochodzą z eocenu i jest to okres kenozo-
14 iku od którego datuje się dość regularne znaleziska mięsożernych roślin. Pojawia się dość istotne py-
15 tanie – czy mięsożerność pojawiła się raz i z tego „wspólnego przodka” wywodzą się znane dziś for-
16 my, czy też może wyewoluowała ona wielokrotnie w kilku liniach rozwojowych? Jeśli tak – czy ist-
17 nieją „formy przejściowe” odpowiadające nabywaniu cech mięsożerności bez kompletu cech uznawa-
18 nych z jej definicję?

19 Odpowiedź na pierwsze pytanie wydaje się być przesądzona – polifiletyczność grupy jaką sta-
20 nowią rośliny mięsożerne może być z dużym prawdopodobieństwem interpretowana jako wynik roz-
21 woju kilku równoległych dróg ewolucyjnych. Co więcej, obecne ich rozmieszczenie pozwala sądzić,
22 że aby osiągnąć obecny poziom biogeograficznej dyspersji rośliny mięsożerne musiały narodzić się w
23 kilku miejscach na świecie. Nie ma więc mowy o „wspólnym przodku”.

24 Pochodzenie od wspólnego przodka sugerowałoby także, że określone cechy będące prerekwi-
25 zytami drapieżności roślin zostały nabyte w trakcie ewolucji przez pojedynczą odnogę drzewa filoge-
26 netycznego i dalej „promieniowały” w procesie radiacji adaptatywnej. Taka interpretacja jest wysoce
27 nieprawdopodobna, gdyż jak obecnie się sądzi, cechy determinujące ten wyjątkowy sposób odżywia-

1 nia się pewnych roślin nie są cechami nowymi ewolucyjnie (z punktu widzenia królestwa roślin). Fe-
2 notyp związany z takimi zdolnościami rośliny jak: produkcja wabiących antocyjanów i nektarów, pro-
3 dukcja wosków zmniejszających przyczepność, obecność enzymów proteolitycznych i włosków gru-
4 czołowych, zdolność do wchłaniania substancji, obecność „zbiorników” wody czy zdolność do reakcji
5 motorycznej na bodźce nie jest wynalazkiem ewolucji – tego typu funkcje fizjologiczne powstały
6 znacznie wcześniej jako mechanizmy leżące u podstaw innych czynności życiowych. Presja środowi-
7 ska umożliwiła jedynie przekształcenie ich w określonym kierunku – łatwo sobie wyobrazić szereg
8 równoległych procesów umożliwiających podobne wzorce przekształceń w odrębnych liniach filoge-
9 netycznych na drodze ewolucji konwergentnej. Na tej podstawie sądzi się, że wiele cech związanych z
10 mięsożernością roślin to homoplazje – co zresztą wspierają badania cytomorfologiczne i fizjologiczne.

11 Znacznie bardziej prawdopodobne jest istnienie form o charakterze przejściowym. Givinish
12 zapropozował termin *protocarnivory* („przedmięsożerność”) jako określenie gatunków posiadających
13 pewne przystosowania mogące być punktami wyjścia dla mięsożerności, ale nie posiadających kla-
14 rownych cech ujmowanych w definicji mięsożerności roślinnej. Obecnie proponuje się objąć tym
15 określeniem kilka gatunków z rodzaju *Catopsis*. Jak pokazuje Givinish, sekwencyjne pojawianie się
16 pewnych przystosowań w związku z określonymi czynnikami środowiska (patrz te z dalej) może dać
17 roślinie pewne możliwości, których „ubocznym” efektem może być mięsożerność. Zestawy takich
18 cech pozwalają więc wyróżnić pewne formy przejściowe, także we współczesnej florze.

19 W ciągu ostatnich lat ustalenia paleobotaników zostały potwierdzone badaniami molekularny-
20 mi. Porównania sekwencji genomów chloroplastowych (*rbcL*, *MatK*, *ORF2280*) oraz sekwencji ją-
21 drowych (18S rRNA oraz ITS – *Internal Transcribed Spacer*) pozwoliły uszczegółwić pokrewień-
22 stwa w obrębie roślin mięsożernych. Polifiletyzm jest faktem: pułapki typu „lepkich liści” (ang. *flypa-*
23 *per traps*) wyewoluowały co najmniej pięciokrotnie; pułapki dzbankowate (ang. *pitfall traps*) niez-
24 ależnie powstały przynajmniej trzykrotnie. Co ciekawe - genomika filogenetyczna pozwoliła wykazać,
25 że nawet niektóre rodziny są polifiletyczne: jak się okazuje, monofiletyczna według dotychczasowych
26 poglądów rodzina *Droseraceae* zawiera co najmniej jeden „nie pasujący” takson (rys. 1) – proponuje
27 się bowiem wyodrębnienie osobnej, nowej rodziny *Drosophyllaceae*. Co do jednego dane molekularne
28 są zgodne w stu procentach – pułapki typu „lepkiego liścia” tak charakterystyczne dla *Droseraceae* są

1 najbardziej pierwotnym typem mechanizmu chwytneho; z takich pułapek wywodzi się bardziej za-
2 awansowane rozwiązania (np. *Roridula* → *Sarracenia* (dzbanki); *Drosera* → *Nepenthes* (dzbanki);
3 *Byblis* → *Utricularia* (pęcherzyki)).

4 Badania genetyczne pozwoliły również zaobserwować inne intrygujące zjawisko – w kilku li-
5 niach filogenetycznych wywodzących się od roślin pierwotnie mięsożernych doszło do wtórnej utraty
6 tej zdolności (np. *Ancistrocladaceae* oraz *Dioncophyllaceae* – ta ostatnia z wyjątkiem rodzaju *Triphy-*
7 *ophyllum* – wywodzone z *Droseraceae*).

8 Sieć zależności w historii rozwoju drapieżnych roślin wydaje się być zawiła. Jakie procesy ewo-
9 lucyjne napędzały powstawanie i doskonalenie tak złożonych cech?

10 **Mięsożerność jako adaptacja – kręta ścieżka do doskonałości?**

11 Wyobraźmy sobie roślinę dokonującą kolonizacji nowych siedlisk. Otwarte przestrzenie i silne nasło-
12 necznienie wymuszają sekrecję wosków zabezpieczających przed transpiracją. Dobór faworyzuje tak-
13 że osobniki posiadające elementy fotoprotekcji w postaci podwyższonej produkcji antocyjanów.
14 Utworzone przez liście zagłębienie wypełnia woda deszczowa do której przypadkowo dostają się sub-
15 stancje zapachowe i słodkie z mniej odpornych liści. Efektem ubocznym jest wykształcenie komplek-
16 su sygnałów zapachowych i wizualnych, wabiących owady, które wpadają do zbiornika ześlizgując się
17 z warstewki wosku. Jeśli roślina posiada dodatkowo powszechne w wielu taksonach włoski wchłania-
18 jące biogeny – otrzymujemy doskonały przykład ścieżki startowej w ewolucji mięsożerności. Dobór
19 naturalny może następnie faworyzować takie osobniki, szczególnie w pustych niszach ekologicznych
20 odpowiadających siedliskom ubogim w składniki odżywcze. Jest to moment w którym mięsożerność z
21 cechy zapewniającej dodatkowe źródło azotu staje się adaptacją kluczową w zwyciężaniu wyścigu
22 konkurencji ekologicznej.

23 Pojawia się jednak dość istotne pytanie – dlaczego mięsożerność roślin, będąc tak efektywną
24 adaptacją, jest jednocześnie tak rzadka i zarezerwowana dla dość nietypowych gatunków z terenów
25 podmokłych?

26 Istotną wskazówką jest jedna z najstarszych zasad obowiązujących w ekologii – prawo mini-
27 mum Liebiga. Mówi ono, że działanie ograniczające ma ten czynnik środowiskowy, który występuje

1 w największym niedoborze. Wiemy jednak, że oddziaływanie intensywności określonych czynników
2 środowiskowych rozciąga się na znacznie bardziej złożony poziom. Przyjmowane obecnie w wielu
3 badaniach ekologicznych podejście ‘historii życiowej’ (ang. *life history*) mówi, że wybór odpowied-
4 nich strategii rozwojowych, kierowany działaniem doboru naturalnego, jest wynikiem kompromisów
5 ewolucyjnych, których obecność wiąże się z różnymi poziomami zysków i kosztów związanymi z
6 określonymi wyborami. Innymi słowy organizm inwestuje swoją energię tak, aby najoptymalniej wy-
7 korzystać te zasoby środowiskowe, które mają najbardziej ograniczający wpływ. Roślina żyjąca w
8 cieniu nie będzie inwestować większości biogenów w syntezę nowych cząsteczek karboksylazy RuBP,
9 ale w maszynę zbierającą fotony, gdyż właśnie strumień fotonów jest najbardziej ograniczającym
10 czynnikiem siedliskowym. Podobnie – mimo ogromnej ilości światła – rośliny pustynne nie rozwijają
11 powierzchni absorbującej promieniowanie, ale inwestują asymilaty w rozwój korzeni, jako że to one
12 najlepiej odpowiadają na ograniczenie siedliskowe jakim jest brak wody.

13 Bazując na założeniach związanych z ewolucyjnymi kompromisami Givinish zaproponował
14 pierwszy model tłumaczący ewolucję mięsożerności u roślin. Rozważa on trzy potencjalne korzyści z
15 mięsożerności:

- 16 i. zwiększone tempo fotosyntezy związane ze zwiększonym poborem azotu i fosforu;
- 17 ii. korzyść reprodukcyjna związana z magazynowaniem w nasionach większych ilości pierwiast-
18 ków biogennych;
- 19 iii. zysk związany z bezpośrednim zastąpieniem autotrofii innym, organicznym źródłem węgla.

20 Możliwość trzecią Givinish z góry odrzuca, postulując, iż węgiel z zabitych zwierząt nie jest przyswa-
21 jany przez rośliny mięsożerne. Z kolei korzyści reprodukcyjne mogą wynikać pośrednio z alokacji
22 dodatkowych zasobów w fotosyntezę, i co za tym idzie większą wydajność rozrodczą. Wydaje się
23 więc, że zysk fotosyntetyczny jest głównym źródłem korzyści związanych z mięsożernością.

24 Główne założenie opisywanego modelu to wyraźny wzrost wydajności fotosyntetycznej zwią-
25 zany z dodatkowym azotem oraz fosforem dostarczonymi dzięki rozkładowi schwytych ofiar. Foto-
26 synteza nie może jednak przyspieszać bez końca. W szczególności – jako proces fotochemiczny –
27 wydajność kwantowa fotosyntezy jest związana bezpośrednio ze strumieniem energii świetlnej otrzy-
28 mywanym przez liście w jednostce czasu. W pewnym momencie wzrost efektywności fotosyntezy

1 powinien więc zwolnić, jako że inne czynniki ograniczające dochodzą wtedy do głosu. Co więcej, w
2 warunkach kiepskiego oświetlenia szybkość fotosyntezy powinna wzrastać znacznie wolniej ze wzro-
3 stem ilości dodatkowych biogenów, a wzrost ten powinien szybciej osiągać plateau. Otrzymuje się
4 więc dwie różne krzywe fotosyntezy (rys. 2), zależnie od warunków świetlnych i wilgotnościowych
5 (podobnie jak światło, woda również pełni rolę czynnika ograniczającego fotosyntezę, co wiąże się z
6 transpiracją i respiracją organów fotosyntezujących). Proste porównanie uzyskiwanych zysków oraz
7 ponoszonych kosztów pokazuje, że w warunkach dobrego oświetlenia i zasobności wody właśnie obfi-
8 tość biogenów jest czynnikiem ograniczającym. Innymi słowy – w warunkach obfitości światła i wody
9 różnica zysków i kosztów (zysk netto – przerywane linie na rys. 2) przekracza w wartościach C bli-
10 skich zeru koszt utrzymania mięsożerności (fragment gdzie nachylenie krzywej $P_I - C$ jest większe
11 niż zero).

12 Pośrednim dowodem na działanie takiego mechanizmu ewolucyjnego jest tzw. różnolistność
13 (ang. *heterophylly*) roślin mięsożernych, objawiająca się wytwarzaniem liści bez pułapek lub z pułap-
14 kami uwstecznonymi w warunkach niekorzystnych (np. susza, niska temperatura, sezonowe niedo-
15 świetlenie). Jej zaistnienie związane jest prawdopodobnie bezpośrednio ze wzrostem kosztów mięso-
16 żerności – np. w przypadku braku wody koszt produkcji wydzielin trawiennych może być zbyt duży i
17 roślina zwyczajnie rezygnuje z wytwarzania chwytnych liści by zmniejszyć stres. Różnolistność znana
18 jest w wielu rodzajach, m.in. *Dionaea*, *Sarracenia*, *Cephalotus*, *Nepenthes*. Rodzaje nie wykazujące
19 takiego przystosowanie stosują zwykle inne formy fenotypowej plastyczności. Gatunki z rodzaju *Pin-*
20 *guicula* oraz *Drosera* dopiero po zadziałaniu bodźca, jakim jest złapanie ofiary, zwiększają gęstość
21 gruczołów i produkcję lepkiej wydzieliny – redukując tym samym koszt „jałowej” sekrecji substancji
22 bójczych.

23 Opisany model jest przywoływany również w próbach wyjaśnienia rzadkości roślin mięsożer-
24 nych. Odpowiednia kombinacja warunków świetlnych i hydrologicznych nie jest częsta (np. siedliska
25 wilgotne – bagna, lasy tropikalne – najczęściej są także mocno zacienione). Dodatkowo musi być
26 obecny najważniejszy czynnik limitujący – jałowość podłoża. Jeśli obecne są tego typu nisze – prawie
27 na pewno zasiedlane są przez rośliny mięsożerne. Stanowią one jednak najczęściej jedynie niewielkie

1 płaty w rozległych obszarach i tylko tam drapieżne gatunki roślin mogą się rozwijać – wszędzie in-
2 dziej ich adaptacja jest zbyt kosztowna i przegrywa w konkurencji z N-autotroficznymi gatunkami.

3 Jakkolwiek model Givinisha wydaje się być dobrym podejściem do ewolucji mięsożerności u
4 roślin – nie jest on pozbawiony wad. Najważniejszym zarzutem może być zbytne uproszczenie. Pra-
5 widłowości ekologiczne są związkami sterowanymi wieloma parametrami. Stąd, jak się wydaje, pod
6 uwagę powinny być brane także inne czynniki, nie tylko wilgotność i nasłonecznienie (tym bardziej,
7 że nie tylko te dwa parametry limitują szybkość fotosyntezy). Zastrzeżenia można mieć także do jed-
8 nego z założeń modelu, stwierdzającego, że roślina nie asymiluje uzyskanego z ofiar węgla (co mo-
9 głoby wpływać na zmniejszenie wydajności fotosyntezy związane z częściową C-heterotrofią). Wyda-
10 je się mało prawdopodobne, by w toku ewolucji rośliny mięsożerne nie wykształciły zdolności utyli-
11 zacji węgla (co mogłoby stanowić bardzo istotną część ewolucyjnych korzyści), tym bardziej, że
12 wśród wchłanianych związków jest nie tylko azot amonowy, ale także aminokwasy – złożone przecież
13 z azotu, węgla i tlenu. Ich obecność stwierdzono w płynie wielu pułapek dzbankowych, a wchłanianie
14 zostało potwierdzone badaniami izotopowymi z użyciem ^3H -znakowanych pochodnych. Podobne
15 badania izotopowe powinny być więc przeprowadzone z uwzględnieniem partycjonowania węgla
16 pochodzącego ze zwierząt w komórkach rośliny.

17 Największe jednak zarzuty stawiane są modelowi Givinisha w świetle badań eksperymental-
18 nych. Jakkolwiek proponowany przez niego wzór zmian aktywności fotosyntetycznej jest zgodny
19 wieloma z obserwacjami, istnieją także dowody na zupełnie przeciwne zależności. W szczególności w
20 przypadku kilku gatunków (głównie subarktycznych) stwierdzono negatywną zależność wydajności
21 fotosyntezy i intensywności drapieżności. Obserwacje takie próbowano wytłumaczyć na gruncie in-
22 nych wzorców alokacji zasobów w roślinie. Być może azot przeznaczany jest do syntezy metabolitów
23 nie mających związku z fotosyntezą? Może też – co zdają się sugerować niektóre rezultaty – założenie
24 Givinisha o braku bezpośredniego wkładu absorbowanego azotu w reprodukcję (z pominięciem wy-
25 dajności fotosyntetycznej) także wymaga rewizji? Wreszcie – możliwe, iż mięsożerność zmienia ana-
26 tomie organów fotosyntezujących (szczególnie udział wydajnego miękiszu palisadowego) tak dalece,
27 że wpływa to negatywnie na wydajność fotosyntetyczną. Możliwości są różnorodne i każda wymaga
28 ostrożnej weryfikacji empirycznej.

1 W świetle przytoczonych argumentów oczywiste wydaje się, że model Givinisha – jakkolwiek
2 interesujący dzięki podejściu typu „zyski-koszty” – jest jedynie punktem wyjścia do bardziej złożo-
3 nych rozwiązań, opartych na koncepcji niszy ekologicznej. Jednym z takich modeli jest propozycja
4 Benziga, oparta na trójwymiarowej niszy określonej trzema parametrami: nasłonecznieniem, wilgot-
5 nością oraz obfitością materii nieorganicznej. Inspiracją były dla Benziga rośliny z rodziny *Bromelia-*
6 *ceae*, gdzie mięsożerność jest stosunkowo rzadka (2 gatunki), a obecne są także inne formy adaptacji
7 do ubogich siedlisk: wykorzystanie martwej materii organicznej wpadającej do zbiorników utworzo-
8 nych przez liście oraz myrmekofilia (związek z mrówkami dostarczającymi substratów odżywczych i
9 obronę w zamian za schronienie w strukturach rośliny). Tym, co odróżnia model Benziga od propozy-
10 cji Givinisha jest możliwość wystąpienia mięsożerności w szeregu reżimów świetlnych/wodnych, co
11 wynika z obecności kompromisów między danym czynnikiem a pozostałymi dwoma parametrami.
12 Innymi słowy – zestawy parametrów tworzą w niszy przestrzenie, gdzie wystąpienie danego typu od-
13 żywania jest ewolucyjnie możliwe, a zmiana tych parametrów może stanowić swego rodzaju „prze-
14 łącznik” przerzucający daną strategię między poszczególnymi obszarami (rys. 3). Dzięki takiemu
15 układowi sił selekcyjnych model Benziga najlepiej tłumaczy występowanie epifitycznych form roślin
16 mięsożernych w środowisku cienistych lasów tropikalnych.

17 Przytoczone modele pozwalają przewidzieć, czy mięsożerność roślin w określonych warunkach
18 będzie miała przewagę adaptacyjną, i tym samym czy się utrzyma jako stabilna cecha. Na czym jed-
19 nak owa przewaga adaptacyjna polega? Jak manifestuje się w ramach fizjologii osobnika? Szereg do-
20 świadczeń przeprowadzonych na wielu rodzajach roślin mięsożernych potwierdza, że ich dostosowa-
21 nie – mierzone jako potencjał reprodukcyjny, reprodukcja wegetatywna czy intensywność wegetatyw-
22 nego wzrostu – zwiększa się w przypadku zastosowania sztucznego odżywiania dodatkowymi zdoby-
23 czami. Rośliny odpowiadały na takie zabiegi zwiększeniem rozmiarów, zwiększeniem intensywności
24 kwitnienia, wzrostem inwestycji w mechanizmy związane z drapieżnictwem. Rośliny mięsożerne po-
25 legają więc na biogenach uzyskanych z trawienia swoich ofiar, a ich obfitość w środowisku jest czyn-
26 nikiem wyraźnie limitującym możliwości wzrostu i reprodukcji.

27 Co ciekawe – stopień wykorzystania azotu zwierzęcego różni się pomiędzy poszczególnymi
28 grupami drapieżnych roślin. Jak wykazały badania podziału izotopu azotu ^{15}N w tkankach – użycie

1 azotu zwierzęcego jest różne nawet w obrębie danej rośliny. Niskie wartości $\delta^{15}\text{N}$ (wskaźnik zawarto-
2 ści izotopu azotu-15 względem próby odniesienia) charakterystyczne dla azotu glebowego są typowe
3 dla starszych organów chwytnych (jak wykazano u *Nepenthes* oraz *Cephalotus*). Większość zwierzę-
4 cego azotu ucieka z tych organów (ang. *nitrogen sources*) i gromadzi się w organach młodszych (ang.
5 *nitrogen sinks*) zwiększając w nich wartości $\delta^{15}\text{N}$. W przypadku rodzaju *Cephalotus* całkowita ilość
6 ^{15}N zwiększała się także z ilością otwartych dzbanków. Co więcej, w tym rodzaju najbardziej zależne
7 od ilości zwierzęcego azotu okazało się kwitnienie – kwiaty zawierały bowiem najwięcej azotu zwie-
8 rzęcego. Tego typu zróżnicowanie rozciąga się także na poziomie międzyrodzajowym – największy
9 udział azotu zwierzęcego wykazują gatunki o najbardziej złożonych systemach chwytnych (np. *Drosera*
10 – średnio około 30-40%, a *Nepenthes* czy *Heliamphora* – około 70-80%). Obserwacje te dowodzą,
11 że wzorce zależności roślin od dodatkowego źródła azotu są różne, a gradienty jego zawartości dyna-
12 micznie zmieniają się w obrębie pojedynczych osobników, silnie zależąc od historii rozwoju osobni-
13 czego. Całość dodatkowo komplikuje fakt zróżnicowanej alokacji azotu w struktury będące bezpo-
14 średnimi beneficjentami roślinnej drapieżności. Szereg gatunków inwestuje dodatkowe zasoby w roz-
15 wój wegetatywny i podnoszenie efektywności chwytania zdobyczy. Istnieją jednak gatunki wytwarza-
16 jące w toku rozwoju osobniczego struktury przetrwalne, takie jak pąki zimowe, i tam kierują główne
17 zasoby uzyskiwane z drapieżności. Zjawisko takie, określane jako preformacja, jest nie lada wyzwania-
18 niem w badaniach ekologicznych, gdyż „ucieczka” biogenów do struktur przetrwalnych może nawet o
19 kilka lat opóźnić odpowiedź rośliny na zabieg eksperymentalny (w rodzaju dodatkowego karmienia),
20 co utrudnia interpretację wyników eksperymentu.

21 **Adaptacje do mięsożerności – nie zawsze tak doskonałe...**

22 O tym, że mięsożerność wymaga specyficznych adaptacji nie trzeba przekonywać. Plejada możliwości
23 bójczych, wyjątkowych i zarezerwowanych tylko dla tej grupy ekologicznej roślin, jest doprawdy
24 imponująca. Pułapki kleiste, zasysające, krępujące – to tylko początek listy. Nie mniej wyrafinowane
25 są zbiorniki trawiącego płynu, zdolne rozłożyć nawet drobne kręgowce (*notabene* znajdowane w
26 dzbankach *Nepenthes* szczątki drobnych gryzoni i kolibrów były jednym z powodów zmiany określe-
27 nia ‘rośliny owadożerne’ (ang. *insectivorous plants*) na ‘rośliny mięsożerne’). Szczytem morderczej

1 inżynierii są zatraskowe pułapki gatunku *Dionaea muscipula* – zawierające szereg mechanizmów nie
2 tylko natychmiast reagujących na obecność ofiary ale i zabezpieczających przed „fałszywymi alarma-
3 mi”, czyli fałszywymi sygnałami obecności ofiary, gdy w rzeczywistości nie została ona złapana.

4 Okazuje się jednak, że przystosowania do mięsożerności nie zawsze są tak efektywne. Jednym z
5 najwcześniej rozpoznanych konfliktów ewolucyjnych jest interakcja pułapek z procesami rozrodczymi
6 roślin. Głównie wyraża się to w przypadkowym zabijaniu zwierząt zapylających, skutkujące jaskra-
7 wym konfliktem interesów rośliny, próbującej z jednej strony zdobyć dodatkowe zasoby, z drugiej
8 strony inwestującej zasoby w efektywność reprodukcji.

9 Najczęściej badany pod tym względem gatunek to endemiczny tflustosz, *Pinguicula vallisnerifo-*
10 *lia*. Eksperymenty wykluczające określone gatunki owadów z otoczenia rośliny potwierdziły, że re-
11 produkcja tego gatunku jest silnie limitowana obecnością zapylaczy, szczególnie zaś dużych gatunków
12 zdolnych dokonać zapylenia krzyżowego, najbardziej efektywnego w kategoriach ilości i żywotności
13 produkowanych nasion. Z drugiej strony wykazano istotną korelację liczby owadów znajdujących w
14 kwiatach oraz chwypanych przez liście. W obydwu grupach owadów były identyczne gatunki, szcze-
15 gólnie zaś wśród ofiar były gatunki zapylające. Konflikt ofiara-zapylacz jest więc wyraźny. Co więcej
16 – jego intensywność modyfikowana jest gradientami czynników środowiskowych. W miejscach do-
17 brze nasłonecznionych, gdzie przeważają owady duże, jak motyle oraz duże chrząszcze (efektywni
18 zapylacze krzyżowi) i przez to trudniejsze do złapania, konflikt nie wyraża się tak wyraźnie. Łapane są
19 bowiem głównie owady mniejsze (drobne chrząszcze, przylżeńce, dokonujące głównie samozapyle-
20 nia) co paradoksalnie zwiększa dostosowanie rośliny poprzez zmniejszenie udziału tych mało efek-
21 tywnych zapylaczy (a więc i zmniejszenie prawdopodobieństwa samozapylenia). Dodatkowo roślina
22 odzyskuje część inwestycji w pyłek trawiąc go częściowo razem z zabitymi owadami. W siedliskach
23 cienistych dużych owadów jest znacznie mniej – tutaj główną siłą zapylającą są właśnie mniejsze
24 owady i ich przypadkowe wylapywanie wyraźnie zmniejsza dostosowanie rośliny – i zaostrza kon-
25 flikt.

26 Jeszcze lepiej manifestuje się ten konflikt w przypadku roślin o pułapkach typu dzbanka. Ewo-
27 lucja konwergentna wyposażyła dzbanki w mechanizmy wabiące do złudzenia przypominające te spo-
28 tykane w kwiatach. Chodzi tu głównie o zapach i smak nektaru. Niektóre gatunki dzbaneczników i

1 kapturonic posiadają także barwne wzory na swoich pułapkach, stanowiące precyzyjne drogowskazy
2 dla owadów. Jak się okazało, charakterystyka spektralna tych wzorów (szczególnie w świetle UV)
3 doskonale odpowiada pasmom największej czułości zmysłu wzroku owadów – nie pozostawia to naj-
4 mniejszych wątpliwości co do przeznaczenia tego typu cech. Eksperymenty polegające na maskowa-
5 niu wzorów lub sztucznej manipulacji zapachem dają wyniki zgodne z przewidywaniami, tzn. raptow-
6 ny spadek efektywności łapania zwierząt po usunięciu danej cechy.

7 Spadek dostosowania rośliny powinien wywołać jednak określony efekt ewolucyjny. Wiele
8 gatunków roślin mięsożernych wykształciło więc mechanizmy zmniejszające intensywność konfliktu
9 zapylacz-ofiara. Najczęściej dzieje się tak dzięki czasowemu lub przestrzennemu rozdzielaniu orga-
10 nów chwytanych oraz kwiatów (rys. 4), co zapobiega wyłapywaniu gatunków zapylających. U niektó-
11 rzych kapturonic i dzbaneczników strategia jest zgoła inna – w toku ewolucji wyspecjalizowały one sy-
12 gnały wizualne i zapachowe tak dalece, że wabią one tylko zdobyczą, nie będąc jednocześnie bodźcami
13 atrakcyjnymi dla zapylaczy.

14 Manipulacja sygnałami wizualnymi i zapachowymi może mieć także zgoła inną funkcję. Rów-
15 nie szkodliwe co wyłapanie potencjalnych zapylaczy może być zbyt intensywne łapanie jakichkolwiek
16 ofiar – przeciążone pułapki mogą ulegać procesom gnilnym i narażać na śmierć całą roślinę. Specjali-
17 zacja – a czasem wręcz osłabienie konkretnych sygnałów wabiących – może mieć więc bardzo istotne
18 znaczenie w regulacji ilości chwytanych ofiar. Niektórzy badacze zwracają także uwagę na aspekty
19 behawioralne. „Przepuszczanie” niektórych ofiar może mieć znaczenie w rozprzestrzenianiu przez nie
20 informacji o potencjalnym źródle pożywienia (co jest zjawiskiem znanym doskonale w przypadku
21 socjalnych *Hymenoptera*). Takie zachowanie owadów miałoby więc bardzo korzystny wpływ na przy-
22 szły sukces „łowny” danego osobnika. Okazuje się, że w kilku przypadkach (rodzaj *Nepenthes*)
23 dzbanki naziemne – a więc mające wyraźnie większe szanse na złapanie zdobyczy – mają faktycznie
24 zredukowane elementy mechanizmów wabiących.

25

26

27

28

1 **Mięsożerność roślin w kontekście ekosystemu**

2 Nie ważne jak rzadki i wyjątkowy organizm byśmy rozważali – nigdy nie żyje on sam. Funkcjonowa-
3 nie każdego gatunku rozważać można na wielu poziomach – ale dopiero poziom ekosystemu, angażu-
4 jący interakcje z innymi organizmami, jest najpełniejszy, także z ewolucyjnego punktu widzenia.

5 Rośliny mięsożerne dzięki swoim niezwykłym adaptacjom mogą oddziaływać ze środowiskiem
6 na wiele sposobów. Potencjał interakcji jest olbrzymi. Już sam fakt, że te gatunki biorą bezpośredni
7 udział w obiegu materii organicznej jako producenci oraz konsumenci jednocześnie jest intrygujący.
8 Co ciekawe – nie istnieją programy badawcze, których celem byłaby ocena udziału i istotności tej
9 grupy roślin w przepływie energii przez ekosystem. Częściowo wynika to z rzadkości takich roślin –
10 niemal nigdy nie dominują one zbiorowisk roślinnych. Poza tym badania tego typu są niezmiernie
11 trudne i – co może nawet istotniejsze – kosztowne ze względu na konieczność angażowania drogich
12 preparatów izotopowych.

13 Niemniej jednak pewien wgląd w miejsce roślin w ekosystemach już jest. Nie ulega wątpliwo-
14 ści, że ich znaczenie rozciąga się znacznie poza udział w przetwarzaniu zdobyczy. Wiele roślin owa-
15 dożernih o pułapkach dzbankowych zawiera w płynie trawiennym kultury bakterii wiążących azot.
16 Stanowią więc one bardzo istotne ogniwo wzbogacania zasobów dostępnego azotu – szczególnie w
17 miejscach, gdzie gleba zawiera tego biogenu mało (tropikalne gleby laterytowe).

18 Nie mogą także ujść naszej uwadze złożone zależności, jakie powstają między drapieżnymi
19 roślinami a zwierzętami – i bynajmniej nie chodzi tutaj o antagonizm interakcji drapieżniczej. Jednym
20 z najbardziej zaskakujących odkryć było odnalezienie gatunków mięsożernih które... przeszły na
21 wegetarianizm! Badacze znaleźli bowiem rośliny, które nie łapały owadów, ale pozwalały aby te owa-
22 dy stały się pożywieniem tropikalnych drzewołazów lub drobnych ptaków. W zamian za przywabianie
23 zdobyczy kręgowce te wydalają odchody do dzbanków swoich roślinnych partnerów – i tym sposo-
24 bem zapewniają im stałe i znacznie łatwiej przyswajalne źródło azotu. Odkryto także takie gatunki z
25 rodzaju *Nepenthes*, które rosnąc na ziemi pozwalały swoim dzbankom wrastać w podłoże. Zjawisko
26 takie sprawia, że do dzbanka wpadają szczątki roślin z otaczającego runa i to one są rozkładane. We-
27 getarianizm – nic dodać, nic ująć.

1 Warto także wspomnieć o tych gatunkach, która wprawdzie nie zrezygnowały ze swoich zwierzęcych zdobyczy – ale zupełnie zmieniły sposób ich łapania. Wiele gatunków wytwarzających nektar
2 weszło w mutualistyczne interakcje z drobnymi owadami. Żywią się one wydzielinami rośliny jednocześnie
3 stanowiąc tzw. drugorzędowe atraktanty (ang. *secondary attractants*), wabiące znacznie większe i cenniejsze
4 zdobycze wprost w wygłodzone pułapki.
5

6 Jeżeli dodamy do tego kształtowanie składu gatunkowego drobnej fauny w siedlisku, niejednokrotnie
7 związane ze specjalizacją poszczególnych gatunków względem konkretnych zdobyczy – otrzymujemy grupę
8 organizmów o niezwyklej i istotnej roli ekologicznej. Znaczenia tego prawdopodobnie wciąż nie jesteśmy
9 w stanie ocenić w pełni – powinniśmy jednak pamiętać o jednym. Siedliska dające schronienie roślinom
10 mięsożernym giną w zastraszającym tempie. Jeśli konkretne środki zaradcze nie zostaną podjęte – ta
11 piękna i wyjątkowa grupa roślin może zniknąć z powierzchni naszej planety. A to oznaczałoby stratę nie
12 tylko gatunków ale i niezwyklej historii ewolucyjnej stojącej za ich pochodzeniem.
13

14 **Literatura**

- 15 1. Benzing D.H. 1987 – The origin and rarity of botanical carnivory – Trends Eco.Evo. 2: 364-369
- 16 2. Ellison A.M., Gotelli N.J. 2001 – Evolutionary ecology of carnivorous plants – Trends Eco. Evo. 16: 623-628
- 17 3. Givinish J.T., Burkhardt E.L., Happel R.E., Weintraub J.D. 1984 – Carnivory in the Bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats – Am.Nat. 124: 479-497
- 18 4. Méndez M., Karlsson P.S. 1999 – Costs and benefits of carnivory in plants: insights from the photosynthetic performance of four carnivorous plants in a subarctic environment – Oikos 86: 105-112
- 19 5. Moran J.A. 1996 – Prey attraction in *N. rafflesiana* – J. Ecol. 84: 515-525
- 20 6. Moran J.A., Booth W.E., Charles J.K. 1999 – Aspects of pitcher morphology and spectral characteristics of six Bornean *Nepenthes* pitcher plant species: implications for prey capture – Ann. Bot. 83: 521-528
- 21 7. Pietropaolo J., Pietropaolo P. 1997 – Carnivorous plants of the world – Timber Press, Inc. (Portland, USA)
- 22 8. Schulze W., Schulze E.D., Pate J.S., Gillison A.N. 1997 – The nitrogen supply from soils and insects of the pitcher plants *Nepenthes mirabilis*, *Cephalotus follicularis*, and *Darlingtonia californica* – Oecologia 112: 464-471
- 23 9. Thorén L.N., Karlsson P.S. 1998 – Effects of supplementary feeding on growth and reproduction of three carnivorous plant species in a subarctic environment – J.Ecol. 86: 501-510
- 24 10. Worley A.C., Harder L.D. 1999 – Consequences of preformation for dynamic resource allocation by a carnivorous herb *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae)
- 25
- 26
- 27
- 28
- 29
- 30
- 31
- 32
- 33
- 34

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40

11. Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A. 1997 – Responses of a carnivorous plant to prey and inorganic nutrients in a Mediterranean environment – *Oecologia* 111: 443-451

12. Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A. 1998 – Fitness responses of a carnivorous plant In contrasting ecological scenarios – *Ecology* 79: 1630-1644

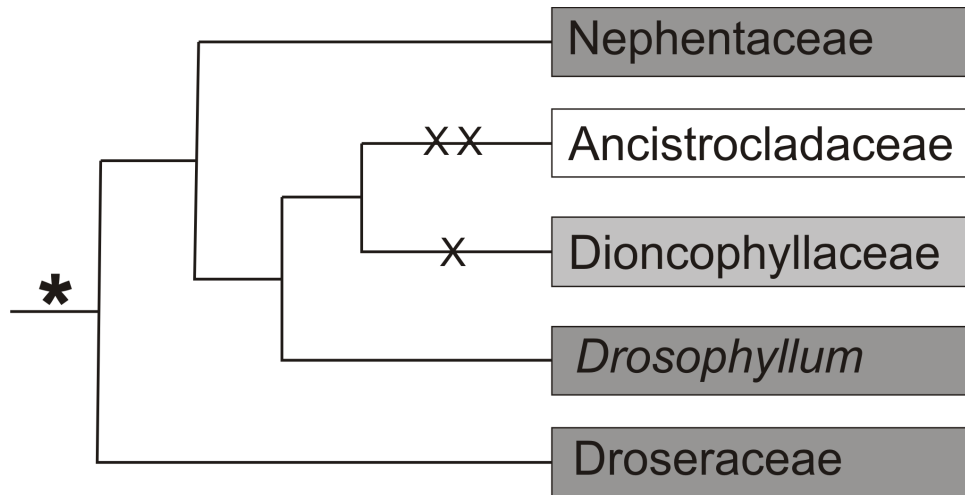
13. Zamora R. 1999 – Conditional outcomes of interactions: the pollinator-prey conflict of an insectivorous plant – *Ecology* 80: 786-795

Tabela 1: Przegląd taksonów roślin mięsożernych (odpowiadające nazwy polskie w nawiasie poniżej nazwy łacińskiej)

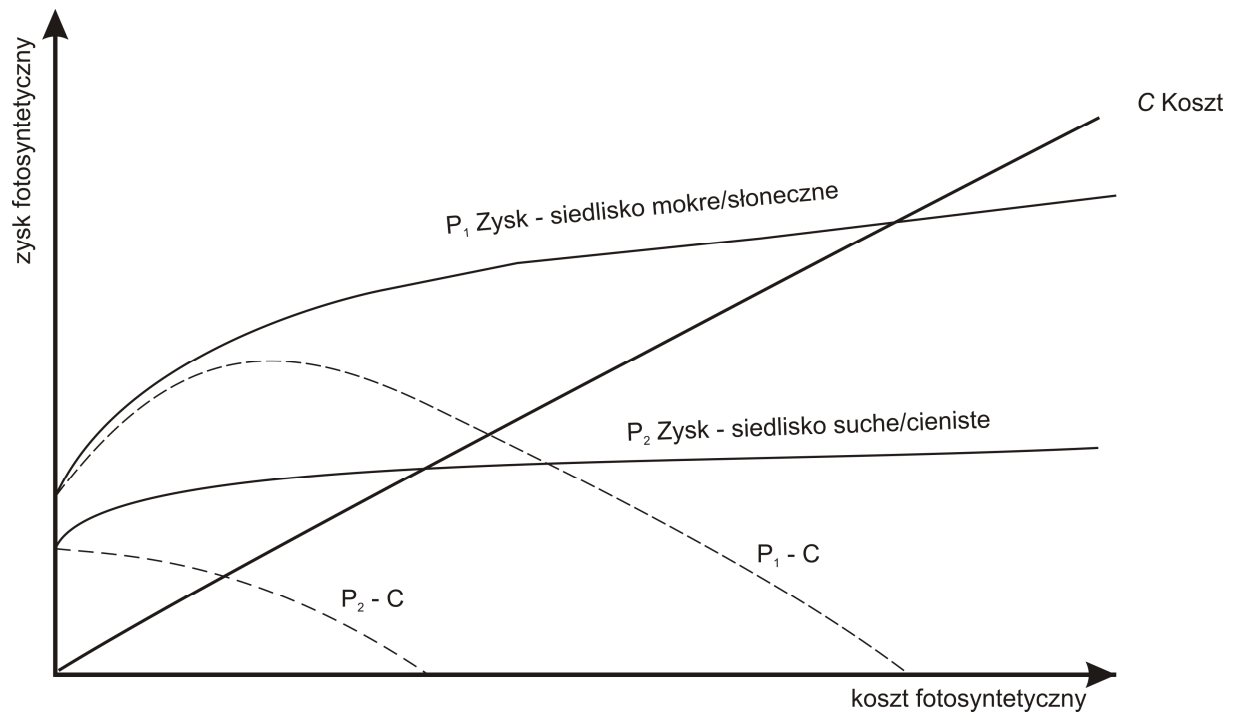
Rząd	Rodzina	Rodzaj	W*	Ł*	T*	Rodzaj pułapki	Liczba gat. †
Sarraceniales (Kapturkowce)	Sarraceniaceae (Kapturkowate)	<i>Darlingtonia</i>	+	-	-	Dzbanek	1
		<i>Heliamphora</i>	+	-	-	Dzbanek z przynętą	3+
		<i>Sarracenia</i> (kapturka)	+	-	±	Dzbanek	9×
Nepentales (Dzbanecznikowce)	Nepentaceae (Dzbanecznikowate)	<i>Nepenthes</i> (dzbanecznik)	+	-	+	Dzbanek	80+×
		<i>Aldrovanda</i>	-	+	+	Pułapka zatraskowa	1
	Droseraceae (Rosiczkowate)	<i>Drosera</i> (rosiczka)	-	+	+	Ruchliwe, lepki włoski	90+×
		<i>Dionaea</i> (muchotłówka)	+	+	+	Pułapka zatraskowa	1
		<i>Drosophyllum</i> (rosolistnik)	+	+	+	Lepkie włoski	1
Violales (Fiołkowce)	Dioncophyllaceae	<i>Triphyophyllum</i>	-	+	+	Lepkie włoski	1
Scrophulariales (Trędownikowce)	Lentibulariaceae (Pływaczowate)	<i>Utricularia</i> (pływacz)	-	+	+	Chwytne pęcherzyki	250+
		<i>Polypompholyx</i>	-	+	+	Chwytne pęcherzyki	2+
		<i>Gelisea</i> (żelinsea)	-	-	+	„Rybacki węcierz”	12
		<i>Biovularia</i>	-	-	+	Pęcherzyki	2
		<i>Pinguicula</i> (tłustosz)	-	-	+	Lepka powierzch. liści	30+×
Saxifragales (Skalnicowce)	Byblidaceae	<i>Byblis</i>	-	-	+	Lepkie włoski	2
	Roridulaceae	<i>Roridula</i>	?	-	+	Lepkie włoski	1+
	Cephalotaceae	<i>Cephalotus</i>	+	-	+	Dzbanek	1
Bromeliales (Bromeliowce)	Bromeliaceae (Bromeliowate)	<i>Brocchinia</i>	+	-	+	Zagłębienie z liści	1
		<i>Catopsis</i>	?	-	-	Zagłębienie z liści	1

* W – obecność mechanizmów wabienia ofiar; Ł – aktywne mechanizmy łapania ('-' oznacza mechanizm pasywny); T – obecność enzymów proteolitycznych trawiących ofiarę ('-' – trawienie z udziałem mikroorganizmów)

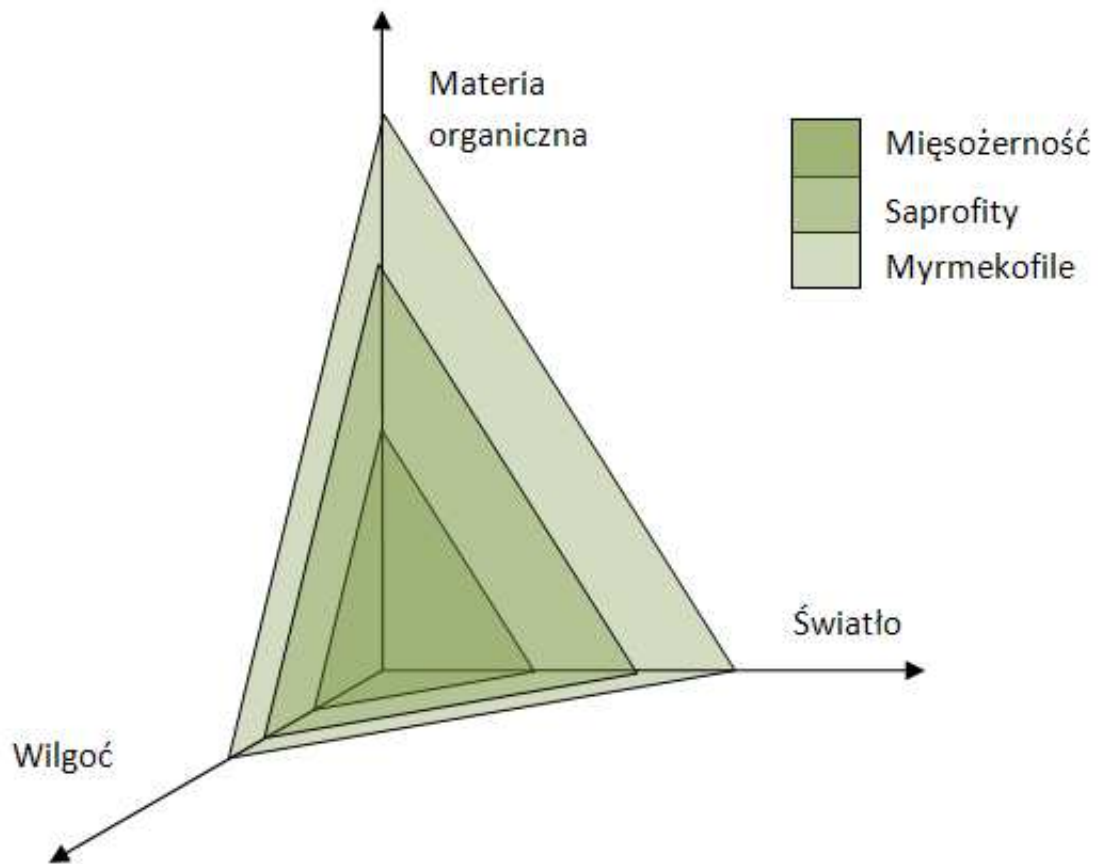
† Znak '+' oznacza, że podano liczbę pewnych gatunków, mimo że pewne źródła podają więcej; znak 'x' oznacza, że znanych jest wiele form mieszańcowych (głównie formy hodowane).



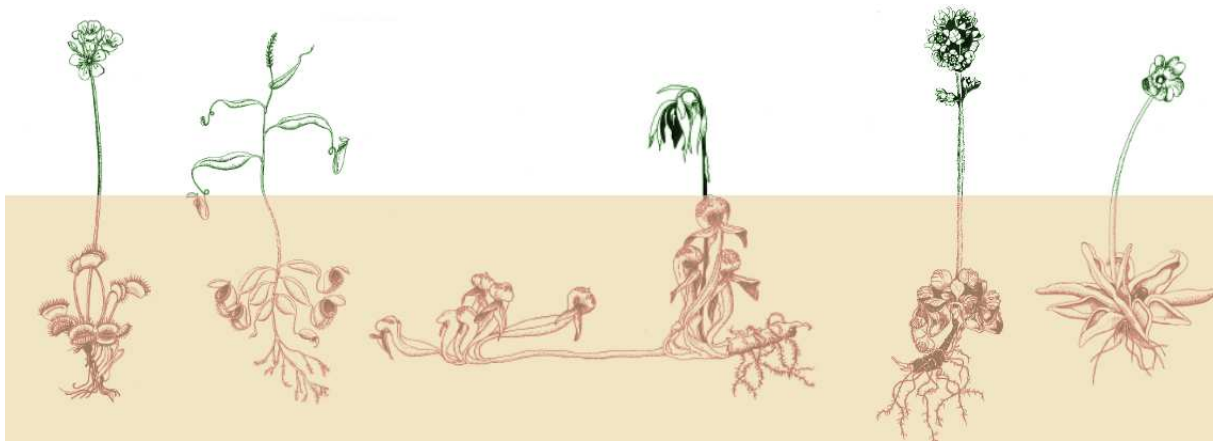
Rys. 1: Filogeneza kilku rodzin roślin owadożernych; gwiazdka - mięsożerność jako cecha pierwotna; X - utrata mięsożerności w kilku rodzajach; XX - całkowita utrata mięsożerności.



Rys. 2: Model Givnish'a ewolucji mięsożerności roślin. (wg Givnish i in. (1987))



Rys. 3: Model Benziga ewolucji mięsożerności; powierzchnie ograniczają obszary występowania odpowiednich strategii odżywiania.



Rys. 4: Przestrzenne rozdzielanie organów chwytnych (czerwone) i kwiatów jako zabezpieczenie przed konfliktem zapylacz-ofiara; od lewej: *Dionaea*, *Nepenthes*, *Darlingtonia*, *Cephalotus*, *Pinguicula*.