

Mesojedne biljke

Broz, Josipa

Undergraduate thesis / Završni rad

2010

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

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:090122>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**



Repository / Repozitorij:

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



**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK**

**MESOJEDNE BILJKE
CARNIVOROUS PLANTS**

SEMINARSKI RAD

Josipa Broz
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: prof. dr. sc. Branka Pevalek-Kozlina

Zagreb, 2010.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	3
2. PASIVNE STUPICE.....	4
2.1. VRČASTE STUPICE.....	4
2.1.1. Rod <i>Heliamphora</i>	4
2.1.2. Rod <i>Sarracenia</i>	5
2.1.3. Rod <i>Darlingtonia</i>	10
2.1.4. Rod <i>Nepenthes</i>	12
2.1.5. Rod <i>Cephalotus</i>	17
2.2. STUPICE NALIK NA VRŠU ZA JASTOGE.....	20
2.2.1. Rod <i>Genlisea</i>	20
2.3. LJEPLJIVE STUPICE.....	22
2.3.1. Rod <i>Byblis</i>	22
2.3.2. Rod <i>Drosophyllum</i>	24
3. AKTIVNE STUPICE.....	26
3.1. LJEPLJIVE STUPICE.....	26
3.1.1. Rod <i>Pinguicula</i>	26
3.1.2. Rod <i>Drosera</i>	29
3.2. STUPICE S IZNENADNIM ZATVARANJEM.....	33
3.2.1. Rod <i>Dionaea</i>	33
3.2.2. Rod <i>Aldrovanda</i>	37
3.3. STUPICE S USISAVANJEM.....	40
3.3.1. Rod <i>Utricularia</i>	40
3.3.2. Rod <i>Polypompholyx</i>	42
4. LITERATURA.....	44
5. SAŽETAK.....	45
6. SUMMARY.....	46

1. UVOD

Mesojedne (karnivorne) biljke imaju klorofil, što znači da su sposobne za fotosintezu - autotrofne su, ali se povremeno hrane životinjama, najčešće kukcima (kukcojedne ili insektivorne biljke) jer žive na tlima siromašnim mineralnim tvarima, posebice dušikom. Te biljke primamljuju životinje živahnim bojama, mirisom i lučenjem nektara. Love ih, probavljaju uz pomoć egzoenzima i/ili bakterija i zatim apsorbiraju produkte probave. Listovi su im preobraženi u različite oblike stupica kojima hvataju životinje: vrčaste stupice, stupice s iznenadnim zatvaranjem, ljepljive stupice, stupice s usisavanjem i stupice nalik na vrše za jastoge, od čega su neke pasivne (ne zahtijevaju gibanja da bi se plijen uhvatio) a neke aktivne (gibaju se da bi uhvatile plijen). Između tipa stupice i određene porodice ne postoji nikakva veza.

2. PASIVNE STUPICE

2.1. VRČASTE STUPICE

2.1.1. Rod *Heliamphora*

Vrčeve ovog južnoameričkog roda oblikuju zarolani listovi spojeni rubovima i strukturno su najprimitivniji od svih vrčastih stupica. Neobično je da su jako slični s davno izumrlim precima koji su bili široko rasprostranjeni za vrijeme njihova vrhunca, jer danas je *Heliamphora* prisutna na ograničenom području, izolirana na nekoliko udaljenih i teško dostupnih brdovitih predjela na području Gvajane, Venezuele i Brazila. 1839. Sir Roberto Schomburgk otkrio je prvu vrstu, *Heliamphora nutans* (sl. 1.) koju je imenovao George Bentham. Ime „sunčani vrčevi“ nastalo je uslijed zabune da *heli* u riječi *Heliamphora* dolazi od grčkog *helios* = Sunce. Zapravo ime potječe od grčkih riječi *helos* = močvara i *amphora* = vrč.

Iako duljina vrča među vrstama varira od 5.5 do 35 cm, osnovna struktura ostaje veoma slična. Lijevak se postepeno širi od baze prema gore većinu svoje dužine, tada se nakon vratu sličnog suženja koje je jedva primjetno u nekih vrsta, cijev širi u eliptično zvono, čiji rubovi se oštro dižu sprijeda prema straga gdje se spajaju u točku koja je okrunjena kratkim uspravnim drškom koji nosi malenu žličastu strukturu koja predstavlja vrh lista.

S prednje strane zvona rubovi se ili spajaju odmah, ili ostavljaju uzak otvor prije nego se spoje. Ispod mjesta spajanja rubovi se šire prema van tvoreći 2 „krila“ koja se nastavljaju prema dolje do baze. Otvoreni vrč brzo se napuni kišnicom do otvora ili, ako je otvor odsutan, do prednjeg ruba zvona. Otvor uspješno sprečava bijeg ili gubitak plijena, istodobno propuštajući višak vode koja bi u suprotnom mogla učiniti vrh vrča preteškim. U viših vrčolikih vrsta prisutan je i mali otvor dolje niže s prednje strane vrča koja služi kao dodatni odvod.

Unutarnja površina vrča podijeljena je na 4 zasebne zone. Prva je žličica, koja je očito sredstvo za privlačenje plijena, zbog svoje glatke konkavne površine sa žlijezdama koje luče nektar. Često je blago nagnuta naprijed kako kiša ne bi isprala nektar. Druga zona uključuje cijelo zvono i malo ispod njega. Također su tu prisutne točkasto

rapoređene žlijezde koje luče nektar privlačan kukcima, ali je druga zona prekrivena i slojem dlaka usmjerenih prema dolje. One pružaju nesigurno uporište potencijalnim žrtvama koje će se, u pokušaju da dođu do nektara iz žlijezda ispod, vjerojatno poskliznuti i pasti u vrč pun vode. Treća zona je glatka i jako uglačana s malom šansom uporišta. Četvrta, i posljednja, zona naoružana je kratkim, oštrim i prema dolje usmjerenim dlakama čija je jedina uloga zadržati uhvaćeni plijen. Vrč uopće nema probavnih žlijezda i biljka se u potpunosti oslanja na bakterije koje razgrađuju plijen. Tako oslobođene hranjive tvari rastope se u vodi pa vrč apsorbira otopinu.



Slika 1. Vrsta *Heliamphora nutans*

(<http://en.wikipedia.org/wiki/File:Kew.gardens.pitcher.plant.heliamphora.arp.jpg>)

2.1.2. Rod *Sarracenia*

Velike varijacije u metodama hvatanja plijena unutar ovog roda očituju se u jednakom broju varijacija u izgledu vrča. U osnovi, list oblikuje cijev tj. lijevak koji je sa stražnje strane natkriven nepokretnim poklopcem zvanim “kaciga”. Sam miris nektara dovoljno je privlačan da privuče kukce iz neke udaljenosti, ali u većine vrsta nadmašuje ga obojenost vrčeva. Obično se vide grimiznocrvene ili kestenjaste žile na gornjem dijelu

vrča i kacigi. Žilice mogu biti oskudne i jednostavno razgranate, mrežaste ili jako uočljive, šireći se preko većine vanjske površine, a u nekih vrsta i cijeli vrč može postati tamnocrven. Neki oblici (*S. leucophylla*) imaju bijeli gornji dio vrča i kacige istočkan tamnocrvenom, često i s ružičastom koja se prelijeva s mreže crvenih žila na bijelo područje između, dok su prozirnobijeli prozori lažni izlazi i kod *S. minor* i *S. psittacina*. *Sarracenia* može imati trubaste vrčeve dužine do jednog metra, a u nekih vrsta vrčevi mogu sadržavati i više od litre tekućine.

Prvi zapis neke vrste je crtež *S. minor* iz 1576., iako se zna da je *S. purpurea* puno prije toga morala biti poznata najranijim naseljenicima istočne morske obale, mada se ona spominje tek 1601. William Bartram 1793. u svom djelu spominje ljepote vrsta iz roda *Sarracenia* u cvatu u divljini i zanimljivu strukturu vrčeva. Smatrao je da oni služe za hvatanje velikih količina kukaca, i shvatio da kratke, čvrste, prema dolje usmjerene dlake služe za sprečavanje plijena da pobjegne. Stoga čudi što se dvoumio da li kukci razgrađeni i pomiješani s tekućinom služe za hranu ili potporu, i što je smatrao da tekućina u vrčevima služi kao zaliha u slučaju suše. Ipak je iz toga jasno da je barem sumnjao na mogućnost karnivorije, i mogao bi biti prvi u tome. Više se o tome pričalo tek u drugoj polovici 19. st., kada se jako počelo sumnjati da je rod karnivoran. Ime *Sarracenia* prvi je upotrijebio Michel Sarrazin, koji je krajem 17. st. poslao žive primjerke J. P. de Tournefortu koji je opisao vrstu. Linné je prihvatio to ime. Hrvatski naziv bio bi hunstmanov rog. Sam Darwin nije proveo nikakva istraživanja na tim biljkama, ali 1875. u djelu *Insectivorous plants* spominje da iz odličnih opažanja dvojice američkih fizičara i botaničara amatera, J. H. Mellichampa i W. M. Canbyja, postoji sumnja da *Sarracenia* i *Darlingtonia* pripadaju tom razredu, iako se to ne može smatrati potpuno dokazanim. Konačan dokaz, da su tijela životinja uhvaćenih u vrču probavljena i apsorbirana dali su eksperimenti istog Dr. Mellichampa oko 20 godina kasnije.

Većinom su nađene u jugoistočnim državama SADa, prvenstveno na obalnim čistinama, ali sjeverna vrsta *S. purpurea* ssp. *purpurea* ide sjeverno do arktičkog dijela Kanade. Sve više su ugrožene uslijed uništavanja staništa, urbanizacije, upotrebe herbicida, požara, trgovine i dr. Postoje i neka mjesta gdje su je ljudi unijeli i gdje se udomaćila (Švicarska, Irska, Engleska, Njemačka...). Trajnice su, i nastanjuju vlažne

močvare i travnate ravnice, s kiselim tlima od pijeska i mahovine *Sphagnum*. Vole jaku, direktnu sunčevu svjetlost, bez sjene.

U opisivanju tipičnog vrča koristit ćemo vrste koje imaju vrčeve oblika trube – *S. flava*, *S. oreophila*, *S. alata* i *S. rubra*, jer pokazuju glavne značajke koje su u ostalih vrsta malo izmijenjene. Najuočljivija vanjska značajka je trubolika cijev. Natkrivena je sa stražnje strane kacigom u obliku poklopca (operkulum), poduprtom kratkim drškom. Usta, gdje nisu prekinuta kacigom, imaju zaobljeni rub tj. valjak s nektarom (peristom). Ravna struktura – krilo – spušta se s prednje strane vrča od dna valjka s nektarom do baze. Iako u blisku povezanost rodova *Sarracenia* i *Heliamphora* nema sumnje, razlike između njihovih vrčeva su očite. Dok kod vrsta roda *Heliamphora* kraj lista ostaje slobodan, formirajući otvoreno zvono, u vrsta roda *Sarracenia* je to isto područje podijeljeno na 2 dijela. Od njih, gornji (kaciga) je ekvivalentan stražnjem dijelu zvona kod roda *Heliamphora*, dok su strane i prednji dio zvona kod roda *Sarracenia* smotani prema van i formiraju valjak s nektarom. Jedno prednje krilo u roda *Sarracenia* nastalo je fuzijom dvaju prvobitnih krila koja su, kao ona u roda *Heliamphora*, u predaka predstavljala slobodne rubove primitivnog lista izbačene preko brazde vrča. Na te načine rod *Sarracenia* pokazuje uvjerljivu evolucijsku prednost nad svojim srodnikom. Cijela vanjska površina vrča istočkana je žlijezdama koje luče nektar. Prema vrhu vrča postaju brojnije, a posebno su obilne na krilu. Vrsta *S. purpurea* sadrži značajne količine kišnice unutar vrča, a i u ostalima je nađena voda, što čudi jer kacige služe sprečavanju ulaska vode.

Unutrašnjost vrča uzdužno je podijeljena na nekoliko zona, s različitim funkcijama. Prvi je to uočio Sir Joseph D. Hooker, i prepoznao 4 zone kod *S. purpurea*, na što je F. E. Lloyd dodao petu. Tu, petu, zonu ima samo *S. purpurea*. Glatka je, bez dlaka i žlijezda, ne obavlja apsorpciju i funkcija joj je nepoznata. U nekih vrsta (*S. purpurea*) zone su jasno definirane, dok se u drugih dvije zone mogu spojiti ili preklapati. Ipak, redoslijed i funkcije ostaju prilično jednake u svih. Ovdje će biti opisan vrč vrste *S. flava* (sl. 2.).

Prva zona uključuje cijelu unutarnju površinu kacige i dio drška. Tuda su raspršene žlijezde koje luče nektar, a između njih su razbacane kratke, oštre, prema dolje usmjerene dlake. Druga zona leži odmah ispod. Uključuje donji dio drška, cijeli valjak s

nektarom i cijelu unutarnju površinu usta, približno do dubine od 8 mm. Žlijezde koje luče nektar su vrlo brojne, posebno u valjku s nektarom i sa stražnje strane vrča odmah ispod baze drška, i te su površine često vidljivo mokre, a kukci koji stoje na toj zoni imaju slabo uporište. Kod *S. flava* ova se zona stapa s trećom, koja se pruža nekoliko cm u dubinu cijevi. Ima sjajnu voštanu površinu koja ne pruža uporište kukcima. Površina je prekrivena mikroskopskim žlijezdama koje su slične žlijezdama koje luče nektar iz zona iznad, ali ove luče sokove s probavnim enzimima. To se nastavlja i u četvrtoj zoni, koja ide do dna cijevi, i obložena je dugim, oštrim, prema dolje usmjerenim dlakama. U toj zoni stanicama na površini manjka vodootporna voštana kutikula koja inače normalno prekriva izložene epidermske stanice.

Vrčevi privlače puzajuće i leteće kukce. Puzajući su uglavnom mravi, koji posebno vole vrste *S. rubra* i *S. minor*. Najpopularniji put za njih je krilo s nektarom. Leteći kukci mogu sletjeti na bilo koji dio vrča, jer je nektar dostupan na cijeloj površini izvana, iako je kaciga najpopularnije mjesto za slijetanje. Oni koji slete na cijev nastoje se popeti, što je razumljivo s obzirom na povećanje količine nektara prema vrhu, a obojane žile bez sumnje služe kao putokaz. Stoga, većina posjetitelja nastoji naći put do valjka s nektarom u drugoj zoni. Slično, kukci na kacigi namamljeni su u drugu zonu, gdje nailaze na bogate zalihe nektara u blizini baze drška. Smatralo se da se usmjereni prema tamo dlakama kojima je unutarnja površina kacige prekrivena - to može biti istina za manji plijen, dok većina posjetitelja nema nekih većih poteškoća u uspinjanju nego pri spuštanju po toj površini.

Jednom kada kukac nađe put prema preobilnom izvoru hrane u drugoj zoni, skliska površina dovodi ga u veliku opasnost, jer dok hoda tuda sigurno će izgubiti uporište. Kada se to dogodi, kukac se može bespomoćno utapati u dubinama vrča, ili na vrijeme početi mahati krilima i poletjeti, iako je teško letjeti u tako ograničenom prstoru i mnogi kukci neće uspjeti. Nema nikakvog oslonca na voštanim zidovima treće zone koja služi jedino da se žrtva odskliže u četvrtu zonu. Tamo duge, prema dolje usmjerene dlake ometaju uspinjanje ali pomažu pri spuštanju, pa je vjerojanost bijega nemoguća jer su već krila i cijelo tijelo zagušeni tekućinom koju luče žlijezde iz treće zone 3 i koja se skuplja u bazi vrča.

Jednom, kada je žrtva u četvrtoj zoni, sudbina joj je zapečaćena. Ne može pobjeći i uskoro će uginuti. Neki promatrači uočili su da su mnoge žrtve savladane i očito otrovane, te tako postaju laki plijen. U nedavnim istraživanjima iz hlapljivih sastojaka vrča *S. flava* izoliran je koniin, koji paralizira kukce. Ipak, ličinke komarca *Wyeomyia smithii* žive u vrču biljke *Sarracenia purpurea*, dok odraslim primjercima ne predstavlja nikakvu poteškoću ulijetati i izlijetati, a i pauk *Misumenops nepenthicola* također je redoviti podstanar. Vrsta *S. psittacina* za vrijeme poplava lovi i punoglavce i male ribe.

Nakon smrti kukca počinje probava i traje sve dok mekani dijelovi nisu razgrađeni i sve što ostane su tvrdi hitinozni skelet i krila. U rodu *Sarracenia* je to obično kombinirani proces koji uključuje bakterijsku razgradnju i ulogu kiselina i enzima izlučenih iz probavnih žlijezda u trećoj zoni. Enzimi su invertaza, proteaza, a vjerojatno i amilaza i lipaza koji razgrađuju proteine odnosno ugljikohidrate i masti.

Bakterije nisu nađene u zatvorenim vrčevima. One se unose naknadno, većinom s tijelima samih žrtava. U uvjetima bez bakterija, i sami probavni sokovi sposobni su razgraditi tijela žrtvi. Suprotno, i same bakterije to mogu, ali u kombinaciji je proces puno brži i učinkovitiji. U razgrađenom stanju hranjive tvari vrč lako apsorbira. To se odvija na dnu cijevi, u četvrtoj zoni, gdje površinske stanice nemaju voštanu kutikulu. Prema tome, ne postoji ništa da onemogući prijenos hranjive otopine u biljni sok tih epidermskih stanica pomoću difuzije, a time i u provodni sustav.

Kada su meki dijelovi žrtve probavljeni, preostali skelet postaje krhak u odsutnosti potpornog tkiva. Kako se vrč puni, te ljuske se zdrobe i zbiju uslijed težine tijela iznad, što se lijepo može vidjeti u dobro napunjenom vrču vrste *S. flava* kad se uzdužno prereže na kraju sezone. Na taj način velika klopka te vrste potpno je sposobna za hvatanje na tisuće kukaca tijekom života.



Slika 2. Vrsta *Sarracenia flava*

(http://vizi-husevonoveny.hu/Nagykepek/sarracenia_flava.jpg)

2.1.3. Rod *Darlingtonia*

Vrč vrsta iz *Darlingtonia*, s proširenom „kacigom” i rascijepljenim „jezikom” nalikuje žutozelenoj kobri spremnoj za napad (odatle engleski naziv “cobra lily”). Otkrivena je blizu Mt. Shasta u Kaliforniji 1841. godine (J. D. Brackenridge) a vrstu je opisao John Torrey 1853. i nazvao po svom prijatelju Dr. Williamu Darlingtonu. Samo je jedna vrsta tog sjevernoameričkog roda, *Darlingtonia californica* (sl. 3.), rasprostranjena u Oregonu i Kaliforniji. Raste u planinskim predjelima, u tresetnim močvarama kroz koje neprestano teče hladna voda jer korijen treba biti na hladnijoj temperaturi nego ostatak biljke.

Vrčevi dugi 10 – 75 cm uzdižu se u terminalnu rozetu iz rizoma. Cijev se postepeno širi prema gore savijajući se pri vrhu gdje je napuhnuta i čini krov u obliku „kacige” koji je išaran areolama. Odmah ispod centralno su smještena eliptična usta. S

prednje strane vrča spušta se krilo koje završava u unutrašnjem kutu usta. S krajnjeg vanjskog kuta usta visi rascijepljen „jezik” nazvan „riblji rep”. Rubovi usta zarolani su prema unutra formirajući valjak s nektarom. Vrč je svinut cijelom dužinom jednim kompletnim polu-okretom što je vidljivo uvijanjem krila, češće u smjeru obratnom od kazaljke na satu. To osigurava da su usta i jezik otvoreni prema van, što povećava šanse privlačenja plijena.

Cijela vanjska površina vrča prekrivena je malim žlijezdama koje luče nektar. Najbrojnije su na krilu i „ribljem repu” – glavnom mamcu za plijen, a najobilnije u valjku s nektarom. U unutrašnjosti vrča mnogo ih je ispod valjka a nešto rjeđe su u kacigi gdje su pomiješane s ostrim dlakama usmjerenima prema dolje. U stražnjem dijelu kacige i središnjem dijelu cijevi nema žlijezda ni dlaka, nego je to područje glatko i pruža slabo uporište kukcima. Donji dio cijevi prekriven je dugim, tankim, ne tako ostrim, prema dolje usmjerenim dlakama. To je također zona bez žlijezda i probavnih enzima, ali voda prolazi kroz stijenke pa je ima na dnu vrča.

Kukci mogu ući u vrč na više načina. Svijetlo obojan „riblji rep” im je prostor za odmor i hranjenje, a uspinjući se njime uđu direktno kroz usta u valjak ispunjen nektarom. Drugi će sletjeti na kacigu i tijekom potrage za hranom otkriti isti obilni izvor nektara, dok će neki sletjeti na cijev i biti privučeni na isto mjesto vođeni krilom, koje predstavlja glavni put mravima koji se uspinju njime kako bi došli od tla do valjka s nektarom.

Jednom kad dođu do valjka s nektarom, kukci su već zarobljeni u vrču, a opasno je kada dođu u područje kacige. Oni nemirni sami tamo odlutaju, dok se drugima vrh kacige čini najočitijim izlazom zbog prozirnih areola, pa se, misleći da lete prema van, u pokušaju bijega suoče s glatkom površinom bez uporišta te padnu na dno vrča. Oštre, prema dolje usmjerene dlake u gornjem dijelu vrča nedvojbeno ohrabruju kukce da hodaju u tom smjeru. Padajući na dno, žrtve se suočavaju s vodom. Trupovi i krila natope se, a ni skliska površina vrča iznad i dlake usmjerene protiv njih ne idu im u korist. Šanse za bijeg su gotovo nikakve. Kako u vrču uopće nema sekrecije enzima, tijela žrtava razgrađuju bakterije u vodi, pa vrč upija otopinu pomoću stanica identičnih onima za apsorpiranje hranjivih tvari u korijenju. Voda je važna u tom procesu, i nađeno je da se

njen volumen povećava kada se poveća broj kukaca u sastavu vrča. Količinu vode kontrolira otpuštanje, ili upijanje preko sustava korijenja.



Slika 3. Vrsta *Darlingtonia californica*

(http://en.wikipedia.org/wiki/File:Darlingtonia_californica_ne8.JPG)

2.1.4. Rod *Nepenthes*

Prekrasni viseći vrčevi, koji padaju naprijed s dugih peteljki, izgledaju kao biljke bez listova jer laici zamijenjuju vrčeve s cvjetovima. Naziv dolazi od grčkih riječi *ne* = ne i *penthos* = bol, patnja, nazvan po mitskom antidepresivu *nepenthe*, koji je pružao i zaborav. Zovu ih još i “majmunske šalice” jer je primijećeno da majmuni iz njih piju kišnicu. Ime *Nepenthes* prvi je put objavljeno u Linnéovom *Hortus Cliffortianus*, 1737. a službeno, kao ime roda, 1753. u njegovom djelu *Species Plantarum*.

Prvi put pronašli su ga europljani na Madagaskaru sredinom 17. st., otkada je otkriveno preko 60 vrsta, neke tek nedavno. Rod *Nepenthes* je široko rasprostranjen u tropskim područjima Starog Svijeta. Na Borneu i Sumatri brojne su endemske vrste, ali i najveća raznolikost. Tek u 2. polovici 19. st. je kultivirana. Vrste koje uspijevaju na manjim nadmorskim visinama vole toplu klimu s malim razlikama temperature između dana i noći, dok one na višim nadmorskim visinama uspijevaju pri toplim danima i mnogo hladnijim noćima.

Biljke su tipične penjačice maglovitih vlažnih džungli gdje se penju do 15 m. Ipak, mogu se često naći i na sušim, otvorenijim mjestima, gdje nisu penjačice ili se nalaze među niskim šikarama ili biljem. Ima i iznimki: litofiti, epifiti, neke žive na pjeskovitim plažama, itd. Debele loze prihvate se za prateću vegetaciju pomoću vitica koje proizlaze iz završetaka dugih ravnih listova. One se obaviju oko bilo koje stabljike ili druge potpore koju dotaknu (obično je samo 1 zavoj), ali krajevi vitice ostaju slobodni i odatle potječu vrčevi.

Klopke nastaju u proljeće, ali nije pravilo da će se razviti iz svakog lista. Dapače, biljka može biti i bez vrčeva, iako to ovisi o uvjetima u kojima se nalazi, poput manjka svjetlost ili, posebno u kultivaciji, premalo vlage. Prvi znak pojave vrča je primjetno bubrenje na kraju vitice nedavno formiranog lista. Raste prilično brzo i vitica se uslijed težine spušta dolje. Kako se vrč razvija – uspravlja se uslijed savijanja graničnog dijela vitice.

Kako ravni "pup" zrije, napuhuje se zrakom. U to vrijeme pojavljuju se i prve mrlje boje, ali poklopac ostaje čvrsto zatvoren. S vremenom se obojanost povećava u intenzitetu i području, a nakon nekoliko dana i poklopac se otvara. Tada već na dnu vrča ima tekućine, izlučene nakon napuhavanja. Iako je vrč sada funkcionalan, stijenke su još slabe ali očvrsnu u sljedećih nekoliko dana, i 7 – 10 dana nakon otvaranja vrč je potpuno zreo. Unutrašnja strana vrča odgovara gornjoj strani lista. U vrč vrste *Nepenthes rajah* (sl. 4.) može stati nogometna lopta.

Postoji vjerovanje da se vrč zatvori kada ulovi plijen, no to nije točno. Naprotiv, da je tako to bi smanjilo kapacitet ulova. Uloga poklopca je dvostruka. Prvo, sredstvo je privlačenja plijena. Kukce privlači nektar s njegove unutarnje površine i pruža im pogodno uporište. U nekih vrsta vrč je i privlačno obojan. I drugo, u većine vrsta formira

krov iznad usta da ih zaštiti od kiše. To je bitno u područjima s puno oborina, jer bi se u suprotnom vrč previše napunio vodom i izgubio hranjivu tekućinu i učinkovitost klopke. Usta vrča imaju obruč ili okovratnik koji je čvrst, sjajan i zaobljen. Naboran je vrlo pravilno paralelnim rebrima koja su obojana upadljivo kontrastno crveno, zeleno, pa i bijelo. Svako rebro završava unutar vrča oštirim, prema dolje usmjerenim trnom, a između svakog se nalazi po jedna žlijezda koja luči nektar.

Oblik vrča varira među vrstama, ali i na jednoj biljci. Zapravo, neke vrste nose vrčeve 2 – 3 oblika na različitim nivoima iste biljke – dimorfizam listova. Tipičan oblik je manje - više cilindričan sa zaobljenom bazom, a donja polovica je malo bulbozna. U nižim vrčevima većine vrsta jako su uočljiva 2 paralelna krila s prednje strane. Kada su visoko razvijeni obrubljeni su dlakama ili čekinjastim „zubima“. U višim vrčevima krila su obično zamijenjena brazdama koje se na bazi vrča spajaju s viticom. Unutrašnjost vrča podijeljena je na 2 zone. Odmah ispod ruba je voštano područje, a zatim slijedi glatko, sjajno, žlijezdano područje ispunjeno brojnim mikroskopskim žlijezdama. To je zona u kojoj se događa probava, a žlijezde ne luče samo probavnu tekućinu nađenu na dnu vrča, nego i apsorbiraju rezultate probavnog procesa.

Mravi su brzo otkrili opskrbu nektarom, a privlači i leteće kukce. Oni će sletjeti na sam vrč, ili na poklopac (bogat nektarom), i inače koračaju u potrazi za obilnijim izvorom te prije ili kasnije dođu do nektara između prema dolje usmjerenih zubi u unutrašnjosti ruba. Sam uski rub pruža nesigurno uporište većini kukaca, posebno onima tipa kućne muhe, ali da to nije uvijek tako dokazali su Dr. F. E. Lloyd i profesor Kupper promatrajući mrave koji su uporno posjećivali poklopac i rub. Na poklopcu su bili potpuno sigurni, ali tada se mislilo da rub ne pruža nikakvo uporište. No dokazano je da nije tako, jer viđeno je da trčkaraju unatrag i prema naprijed brzo bez rizika, glatka sjajna površina pruža im idealno uporište za njihove noge. Ipak, ustanovljeno je da je velik broj mrava završio u vrču. Oni nisu u opasnosti sve dok ne dođu na voštanu zonu odmah ispod ruba. Tu se mekani vosak lako otkine i zalijepi za njihove noge pri čemu izgube uporište i veliki broj mrava tako završi u vrču. Životinje se u potrazi za hranom kreću neprekidno, što je pogotovo točno za kukce u potrazi za nektarom. Čak i oni koji nađu prikladno uporište na rubu, ipak nastave koračati sve dok im noge nisu djelomično ili potpuno na voštanoj zoni. Nadalje, prostrana voštana zona pojavljuje se da pruži

povoljnije odmorište velikim kukcima jer im rub pruža ograničen prostor i prisiljeni su tražiti uporište barem djelomično na voštanoj zoni. Jednom kada dođu tamo, vjerojatno će izgubiti uporište i pasti u ponor ispod.

Jednom uhvaćeni, kukci se bore u tekućini dok se ne utope. Istraživanja su dokazala prisutnost viskoelastičnih biopolimera u toj tekućini, koji bi mogli biti ključni za zadržavanje kukaca. To ne traje dugo, jer tekućina ima puno kapaciteta za potapanje. Ta aktivnost odmah pokreće probavne žlijezde koje tada izlučuju kiselinu i enzime, pri čemu se kiselost tekućine povećava u roku par sati. Manji kukci otplivat će do stijenki i možda se uspjeti popeti do neke udaljenosti, ali čineći to opet aktiviraju žlijezde po kojima hodaju da luče još soka, pa čak i manjina koja dođe sve do zone voska ne uspije se izvući. Probava je učinkovita i brza. U prirodi, muha srednje veličine može biti potpuno probavljena za 2 dana (osim tvrdog hitinoznog skeleta) dok je ona veličine mušice probavljena za nekoliko sati. U kultiviranih biljaka proces traje dulje. Bakterije, iako prisutne u svim osim u novootvorenim vrčevima, imaju tek sekundarnu ulogu. Zatvoreni ili tek otvoreni vrč ima neutralnu reakciju, ali brzo nakon dodavanja hrane kiselost se postupno povećava. To je važno za enzime, kao i u ljudi, jer oni ne mogu biti aktivni bez prisutnosti kiseline. Za vrijeme probave kiselost se smanjuje i tekućina može opet postati neutralna ili bazična. Prisutni probavni enzimi su: ribonukleaza, lipaza, esteraza, kisela fosfataza, proteaza (nepentaza) a možda i hitinaza.

U divljini, vrčevi su teški zbog probavljenih kukaca. U nekima ne nalazimo samo tijela većih kukaca poput žohara i stonoga, čestih u tropima nego, rjeđe, i škorpione, puževe, male sisavce, gmazove i vodozemce, pa i manju pticu. Takvi ulovi su dragocjeni za biljku ali kao slučajni dodatak a ne namjeran plijen, a dođu zbog radoznalosti, u potrazi za kukcima ili mjestom za skrivanje.

Neke vrste uspostavljaju mutualističke odnose sa svojim plijenom. Vrsta *N. albomarginata* gotovo isključivo lovi termite iako slabo proizvodi nektar. Ime je dobila po prstenu bijelih dlaka, odmah ispod usta vrča, koje su ukusni termitima. Vrsta *N. bicalcarata* osigurava mjesto za gradnju gnijezda u šupljim viticama gornjih vrčeva mravima drvodjeljama, *Camponotus schmitzi*. Mravi uzimaju veći plijen iz vrčeva a to odgovara biljci jer smanjuje količinu truljenja skupljenog organskog materijala koje bi moglo naškoditi prirodnoj zajednici životinja unutar vrča koje mu pomažu u probavi.

Vrsta *Nepenthes lowii* izlučuje na poklopcu šećer kojeg jedu verirovke istodobno ostavljajući izmet unutar vrča. Istraživanje iz 2009. nazvano „toalet verirovki“ pokazalo je da biljka 57 - 100% potrebnog dušika dobiva iz izmeta tih sisavaca. Drugo istraživanje pokazalo je da oblik i veličina otvora vrča točno odgovaraju dimenzijama tipične verirovke. Slična je prilagodba nađena u *N. macrophylla*, *N. rajah* i *N. ephippiata*.

Kao i u roda *Sarracenia*, i *Nepenthes* posjeduje vlastitu prateću faunu – „infaunu“. Neki pauci koriste zidove vrča kao područje za lov, a u samoj tekućini nađeni su protozoa, kolnjaci i račići (*Geosesarma malayanum*). Pauci mogu premostiti voštanu površinu bez teškoća, dok su vodene životinje otporne na probavne tekućine. Mnogi nisu uobičajeni u tom okolišu, ali većina ih živi isključivo unutar vrča dio ili cijeli svoj životni vijek. To se odnosi i na ličinke mnogih dvokrilaca (Diptera). Dakle velik broj komaraca, i najmanje jedan pauk provede cijeli svoj život unutar njegovih granica. Ličinke komaraca često su na vrhu prehrambenog lanca ekosistema unutar vrča, a tu su i ličinke muha, mušica, mravi, grinje i dr. Često se jedna vrsta životinja specijalizira za određenu vrstu vrča i ne nalazimo je nigdje drugdje. Ti specijalisti nazvani su nepenthebionti. Ostali, koji su česti ali nisu ovisni o rodu *Nepenthes* su nepenthofili. Nepenthekseni su rijetko nađeni unutar vrča, ali se pojave kada truljenje dosegne određen prag, npr. ličinke muha. Pretpostavlja se da su ti odnosi vrčeva s infaunom mutualistički – infauna dobiva sklonište, hranu i zaštitu a biljka dobiva bržu razgradnju plijena, povećanu brzinu probave i ograničenu količinu bakterija.



Slika 4. Vrsta *Nepenthes rajah*

(http://en.wikipedia.org/wiki/File:Nepenthes_rajah.png)

2.1.5. Rod *Cephalotus*

Cephalotus follicularis (sl. 5.), jedina vrsta ovoga roda, živi na ograničenim područjima krajnjeg jugozapada Australije, gdje uglavnom nastanjuje tresetne močvare, među mokrim pijeskom u obalnim područjima. Prvi put je zabilježena 1792., u francuskoj ekspediciji, a opisao ju je La Billardièr 1806. Naziv *Cephalotus* dolazi od grčkih riječi što znače glava i uho.

Korijenje je debelo i razgranato. Ima dva tipa listova: ne-karnivorno lišće i vrčevi, koji oblikuju rozetu. Prvo može rasti i zimi pod određenim uvjetima u uzgoju, ali u

prirodnom staništu rastu u proljeće, ovalni su, šiljasti i svijetlozeleni. Peteljka je plosnata, kratka i skrivena među ostalim lišćem u rozeti. Ti listovi traju približno 1 god., a venu kada izraste plod. Stvaranje tih proljetnih listova prestaje pri kraju sezone. U to vrijeme, začeci vrčeva pojavljuju se u obliku malih, dlakavih, ježolikih formi oko središta rozete. Kako rastu, peteljke se izdužuju sve dok ne dopru ispod vanjskog ruba rozete. U tom stadiju dosežu vrhunac rasta, i kada peteljka prestaje s rastom vrč ostaje ležati na zemlji, prednje strane okrenute od rozete, pod kosim kutom s bazom prema naprijed. Nekoliko dana kasnije poklopac se otvara. Ako vrč raste u sjeni zelene je boje, ali na suncu poprima crveno obojenje. Naraste do 5 cm, najčešće 3 cm.

Oblik vrčeva uspoređuje se s mokasinkama čije peta bi bila smotana preko čineći poklopac. Trbuh je kratak i debeo; u profilu podsjeća na sjemenku graha. Usta imaju dobro razvijen ovalan rub koji je jako rebrast. 3 su rebra izraženija i spuštaju se prednjom stranom cijevi, a poklopac je poput školjke, položen pod kutom i služi za sprečavanje ulaska kiše u vrč. Poklopac je naboran a između brazdi nalazi se određen broj dugih, uskih i prozirnih areola. Postoje 2 teorije o njihovoj ulozi, a vjerojatno su obje točne. Prva je da kukci kroz njih pokušavaju pobjeći pošto su prozirne pri čemu se odbiju od njih i padnu u dubine vrča, a druga da se svjetlost koja pada kroz njih odražava u tekućini u vrču i da to privlači kukce.

Peteljka je pričvršćena na pozadinu cijevi odmah ispod spajanja s poklopcem, dok je kod ostalih vrčolikih mesožderki na dnu vrča, a razlika je i u podrijetlu poklopca koji nije vrh lista kao kod ostalih, nego je proizvod baze lista.

Primarna funkcija triju rebara je da vode kukce prema ustima. Srednje rebro je najrazvijenije, poput lađice obrubljene jakim dlakama. Druga 2 smještene su lateralno, spuštaju se prema natrag a zatim zavijaju prema naprijed. Sva rebra svijaju se i prema unutrašnjosti vrča gdje svako završava trnom usmjerenim prema dolje.

Žlijezde koje luče nektar raspoređene su po cijeloj površini vrča, uključujući i rub, a nađene su i s vanjske i unutrašnje strane poklopca. Mnogobrojne su u gornjem dijelu unutrašnjosti vrča, a prema dnu njihov se broj smanjuje. Neobičnost u unutrašnjosti vrča je debeli, široki ovratnik ispod ruba koji natkriva jamu. Bijele je boje, gladak, sjajan i prekriven s mnogo žlijezda koje luče nektar.

U unutrašnjosti vrča, negdje oko sredine, nalazi se s obje strane područje bubrežastog oblika, intenzivne crnoružičaste boje, na kojima su probavne žlijezde posebno brojne i nešto veće nego na ostalim mjestima u vrču. Unutar vrčeva, osim u onim najstarijim, postoji određena količina tekućine koju je biljka izlučila.

Malena, ali visokoučinkovita zamka, posebno je fascinantna mravima, koje lovi u velikim količinama, a privlači i brojne kukce koji lete. Privučeni su prvenstveno nektarom kojeg ima po cijeloj vanjskoj površini. Plijen je ograničen na kukce koji se hrane nektarom, kao što će sadržaj vrča često pokazati, a mnogi su slučajne žrtve i kad im se vrč nađe na putu vođeni su do usta trima rebrima. Ipak, zanimljivost je da se unutar vrča razvijaju ličinke vrste *Badisis ambulans*, muhe bez krila nalik mravima iz porodica Micropezidae.

Kukci koji se hrane nektarom hodat će prema ustima prije ili poslije, bilo da su na tijelu ili poklopcu vrča. Osjetit će prisutnost hrane u izobilju na ovratniku unutar vrča. To je područje sklisko i ubrzo će izgubiti uporište, padajući u vodenastu tekućinu. U pokušaju bijega preko ruba suočit će se i sa prema dolje usmjerenim trnovima. Kukci koji padnu u jamu imaju male šanse za bijeg zbog tekućine koja začepi njihova tijela i skliskih zidova koji ih okružuju. Utopit će se i biti probavljeni enzimom proteazom prisutnim u tekućini.



Slika 5. Vrsta *Cephalotus follicularis*

(http://www.plantsystematics.org/users/dws/2_22_06/Cephalotus/Cephalotus_follicularis_12.JPG)

2.2. STUPICE NALIK NA VRŠU ZA JASTOGE

2.1.2. Rod *Genlisea*

Ova mesojedna biljka ima potpuno drugačiju zamku za plijen – poput vrše za jastoge, ili kako je Darwin to nazvao – poput jegulje, ali malo složenije. Osim cvjetova koji se drže iznad vode, cijela biljka je pod vodom. Pojavljuje se u tropskim predjelima

južne Amerike, zapadne Indije, Afrike i Madagaskara. Malene su biljke, dužina lista-klopke varira od 2,5 do 15 cm, ovisno o vrsti, uključujući peteljku (sl. 6.). Vrlo se razlikuju, što stvara probleme u nomenklaturi, a niti jedna ne uspijeva kultivirana. Iz tankog i povremeno razgranatog rizoma nepravilno se uzdižu 2 tipa listova: žličasti ukrasni listovi i klopka-listovi.

Klopka se sastoji od peteljke i šupljeg bulbila iz kojeg izlazi cilindrični vrat, na kraju kojeg je otvor usta. Zatim se rašlja u 2 grane, a usta produžuju u spiralu obavijenu oko grana cijelom njihovom dužinom, pri čemu gornja usna postaje vanjska na spirali. Na kraju vrata nalazi se ulaz. Ventralna usna kraća je od dorzalne a između njih su male pandžolike stanice praćene redovima dlaka usmjerenih prema unutra koje dopuštaju životinjama da uđu ali i sprečavaju da izađu. Unutar biljke su poprečni redovi dugih, oštih, dlaka usmjerenih prema bulbilu. Ti redovi se nastavljaju u intervalima i oblikuju linije s po 50 dlaka koje se lagano isprepliću s dlakama iz reda iznad.

Životinja koja je u pokretu na kraju mora doći do bulbila, koji predstavlja trbuh zamke. Tu će na kraju uginuti i njeni meki dijelovi pretvorit će se u tekućinu iz koje će biljka apsorbirati hranjive tvari. U unutrašnjosti bulbila su žlijezde koje su i probavne i apsorpcijske, brojnije uz dva ruba koji se produljuju jedan dorzalno i jedan ventralno. U vratu i ograncima dugi je, manji, tip žlijezda, čije točna uloga nije poznata ali misli se da luči sluz koja olakšava prolaz većim životinjama.

Prednost spiralnog rasta biljke razno se interpretira, ali se teorija F. E. Lloyda čini najlogičnijom. Smatra da ono ima ulogu u načinu ulaska plijena u unutrašnjost, iz kojeg god smjera dođe. Ipak, nije poznato ima li klopka nešto posebno za privlačenje plijena. Na vanjskom dijelu biljke postoje žlijezde koje luče sluz, ali ne zna se je li to za primamljivanje. Nedvojbeno, samo znatiželja može biti dovoljna za hvatanje plijena – dok se približite ustima povratak je gotovo nemoguć. Izvanredna dužina usta i spiralan razmještaj po granama sigurno povećava šanse.



Slika 6. Vrsta *Genlisea violacea*

(http://www.bestcarnivorousplants.com/CP_Photos/Genlisea_violacea_giant_Copyright_L_Adamec_CzEPS.jpg)

2.2. LJEPLJIVE STUPICE

2.2.1. Rod *Byblis*

Australski rod; vrste su vrlo privlačne kada skroz narastu, ukrašene blago ljubičastim ili lila cvjetovima. Raste na močvarnim tlima. Listovi i stabljike su prekriveni sjajnim kapljicama sluzi. Prvu vrstu otkrio je Richard Anthony Salisbury, 1808. godine. Ime roda dolazi iz grčke mitologije. Byblis je bila prekrasna kći Mileta, Apolonovog sina. Zaljubila se u svog brata blizanca, ali ljubav je bila neuzvrćena te je on pobjegao. Plačući za njim, pretvorila se u izvor.

Listovi su uski, sužavajući se prema jednoj točki, koja je pod povećalom jasno izbočena. Kada narastu, nalaze se pod ostrim kutem u odnosu na stabljiku; naličje lista izloženo je više od lica, i predstavlja najvjerojatniju površinu na koju bi kukci u letu

mogli sletjeti. Stoga je naličje lista, kao glavni mamac za plijen, posuto mukoznim žlijezdama sa drškom, kojih gotova da i nema na licu lista, a ako se i pojave onda su jako malene.

Stabljike, cvjetne stapke pa čak i lapovi su gusto prekriveni žlijezdama, pa na suncu biljka svjetluca bezbrojnim kapljicama. One navodno u prirodnom staništu lome svjetlost u sve boje spektra, poput duge, odakle i englesko ime „the rainbow plant”.

I dok su te mukozne žlijezde velike i jako upadljive, probavne žlijezde, iako veoma brojne, mikroskopskih su veličina i stoga nevidljive golom oku. Svrstane su u pojedinačne redove i radi zaštite uronjene u male brazde. Ima ih s obje strane lista, ali i na stabljikama, što ovu biljku čini jedinstvenom.

Byblis (sl. 7.) lovi iznenađujuće mnogo kukaca i ponekad je potpuno prekriven njima. Ima ih čak i na licu lista koje je oskudno ljepljivim kapljicama služi, jer se one produže sa strane s naličja lista. Kada se zalijepe, ako nisu dovoljno snažni za bijeg, uginu ili zbog iscrpljenosti ili uslijed nedostatka kisika. Tek 2005. dokazano je da biljka uz pomoć probavnih enzima probavlja plijen. Prije toga mislilo se da je to samo oblik simbioze s kukcima roda *Setocoris* koji se također hrane kukcima koje uhvati biljka.



Slika 7. Vrsta *Byblis gigantea*

(http://farm4.static.flickr.com/3153/2292989189_269ee6ba7d.jpg?v=0)

2.2.2. Rod *Drosophyllum*

Jedinu vrstu ovog roda, *Drosophyllum lusitanicum* (sl. 8.), nalazimo u Španjolskoj, Portugalu i Maroku, u brdovitim obalnim regijama na siromašnim, kamenitim, suhim i alkaličnim tlima, što je razlikuje od ostalih mesojednih biljaka. Grmolika trajnica, formira debele razgranate drvenaste stabljike, prekrivene suhim ostacima prošlogodišnjeg rasta. U uzgoju naraste do 30 cm, a u prirodnom staništu 90 - 150 cm.

Svijetlozeleno lišće do 20 cm dugačko veoma je usko, ravno i suzuje se, nalikujući na busen borovih iglica, odakle engleski naziv „dewy pine”. Listovi su konveksni ispod, ali duboko izbrazdani na gornjoj površini, i spiralno zavijeni prema van. Dva su tipa žlijezda. One koje luče sluz nalaze se na debelom dršku, veće su i gljivastog oblika. Raspoređene su u 6 redova: 2 na donjoj površini lista pri čemu su žlijezde pravilno raspoređene, i 4 reda nepravilno raspoređenih žlijezda s obje strane rubova lista. Upadljive su zbog sjajnih crvenih površina na kojima nose kapi glutinozne tekućine, a to obojenje vjerojatno služi za privlačenje i zavaravanje kukaca u potrazi za nektarom. Pored toga, zavedeni su i slatkastim mirisom same sluzi, koja se nešto razlikuje od one u ostalih mesojednih biljaka i manje je viskozna.

Tehnika savladavanja plijena visoko je učinkovita ali također različita. Ovdje kukac nije zarobljen, već se može kretati gore – dolje po listu. Čineći to, otkida kuglicu sa svake žlijezde koju dotakne. One se skupljaju oko njegovog tijela sve dok se ne uguši zbog začepljenja stigmi na površini tijela preko kojih diše. Uskoro, dotad neaktivne probavne žlijezde počinju s lučenjem. One nemaju drške, sesilne su, okruglastog do eliptičnog oblika, razmještene s obje strane lista. Iako neznatno manje od mukoznih žlijezda, teško ih je uočiti čak i pod većim objektivom jer su prozirne. Luče isključivo probavne enzime: peroksidaze, esteraze, te kisele fosfataze i proteaze. Nema ih na stabljikama ni lapovima. Zabilježeno je da komarac može biti probavljen za 24 sata.



Slika 8. Vrsta *Drosophyllum lusitanicum*

(http://bestcarnivorousplants.com/CP_Photos/drosophyllum_lusitanicum_Copyright_J_Flisek_01.jpg)

3. AKTIVNE STUPICE

3.1. LJEPLJIVE STUPICE

3.1.1. Rod *Pinguicula*

Većinom unutar sjeverne hemisfere, pojavljuju se u arktičkim, umjerenim i tropskim regijama, te prelaze preko ekvatora u Južnu Ameriku. Ondje, i u središnjoj Americi ih je najviše, a ima ih i u Europi, Aziji i Sjevernoj Americi. Sve favoriziraju vlažna do jako mokra tla, ali ne uvijek u obliku kiselih močvara, jer su neke vrste nađene na alkalnim vapnenjačkim stijenama. Ima i nekoliko epifita. Ne nalaze se sve u uvjetima ekstremnog manjka minerala, i zapravo je mnogo vrsta sposobno jednako dobro rasti i bez karnivorne prehrane. Postoji podjela prema klimi u kojoj rastu na tropske i umjerene vrste, koje se i morfološki dijele na heterofilne i homofilne.

Većinom su to vlaknasto ukorijenjene trajnice. Ljeti većina razvija ravne rozete tuptih duguljastih ili eliptičnih listova, rubovi kojih su prevrnuti. Listovi imaju slabi miris po gljivama i blijedo do žuto zeleni su. Masni su na dodir, zahvaljujući kapljicama čiste sluzi na brojnim žlijezdama s drščima koje prekrivaju površinu. Tako su sićušne da su jedva vidljive, ali na suncu refleksija tih brojnih kuglica daje raskošan sjaj lišću. Odatle im i ime, zahvaljujući Conradu Gesneru, koji u svom djelu opisujući njene listove spominje lat. *pinguis*, što znači mastan. Inače, prvi je naziv *Zittrochkraut* upotrijebio Vitus Auslasser 1479., a koristi se i danas u Austriji za ovaj rod. Hrvatski naziv bio bi tučnica ili tustica.

Ljeti su sve vrste karnivorne. Ipak, takve su bez sumnje i ostalo vrijeme. Na jesen ili zimi neke stvaraju rozete manjih i zaobljenijih listova koji ne moraju biti niti ljepljivi niti karnivorni, dok se ostali nalaze u obliku uskih zimskih dormantnih pupoljaka. Ovisno o vrsti, listovi su dugi od 2 do 30 cm.

Da je biljka karnivorna posumnjao je tek W. Marahall i rekao Darwinu da je primijetio da se tijela kukaca lijepe na listove. Darwin je proveo pokuse i uočio da se rubovi listova mogu micati i uskoro je dokazao da oni i probavljaju i apsorbiraju žrtve. Postoje dvije vrste žlijezda na površini listova. Primarna funkcija ljepljivih žlijezda je uloviti i zadržati plijen, ali je nedavno utvrđeno da imaju i malu, sekundarnu ulogu u

probavi. Imaju bezbojne, skoro prozirne drške, koji su često nekako bulbozni malo iznad baze, ali se suzuju prema vrhu, što podržava žlijezdu pravilno. Žlijezda je poput pilule, baza je ravna, sa zaobljenim stranama i plitkom kupolom na vrhu. Kuglica mukozne tekućine izlučena iz žlijezde podržana je u potpunosti njenim stranama i vrhom. Moguće da one privlače kukce u potrazi za vodom. Druga vrsta žlijezda je bez drška i stoga se smatraju sesilnim žlijezdama. Ne luče sluz i uvijek su suhe, osim dok su aktivne. Oblikom slične prethodnom žlijezdama, ali su $\frac{1}{4}$ njihove veličine, smještene u malom udubljenju samo je vrh kupole u istoj ravnini s površinom lista. To ih čini teško uočljivima pod povećanjem bez upotrebe pažljivo namještenog osvjjetljenja. Te su žlijezde brojnije i one su zaslužne za probavu plijena i apsorpciju konačnih hranjivih tvari. Predstavljaju i izazov za biljku, pošto prekidaju kontinuitet voštane kutikule koja štiti od isušivanja, pa zato žive u vlažnom okolišu.

Nije još dovoljno istraženo imaju li listovi kakvu ulogu u privlačenju plijena. Nisu obdareni žlijezdama koje luče nektar, i premda imaju miris po gljivama, da li to ili ne privlači kukce, ne zna se. Sigurno love dovoljno za svoje potrebe, a žrtve su muhe poput mušica, lisne uši s krilima, skokuni, te sićušni puzajući insekti, često uhvaćeni u velikim količinama. Mogu probaviti i polen dospio na njihovu površinu. Rijetko zadrže one veličine kućne muhe, ali se mala veličina njihovih žrtava nadoknadi većom količinom. Pokreti kukca sletjelog na list odmah su spriječeni ljepljivim žlijezdama i boreći se samo dolazi u kontakt s više njih. Štoviše, njegova prisutnost potiče ih na lučenje dodatne sluzi i žrtva je uskoro poražena i ugušena.

Novoizlučena tekućina razlikuje se od kuglica koje žlijezde normalno podupiru po tome što je blago kisela. To je važno, jer je prisutnost kiseline neophodna za normalan proces probave. Tekućina također sadrži nekoliko enzima, ali glavna opskrba njima dolazi od sesilnih žlijezda koje su sad pobuđene i aktivne. One izlučuju sve dok žrtvino tijelo nije „progutano“ u tekućini. Kombinacija kiseline i enzima brzo smanjuje i razgrađuje meke dijelove kukaca, dok konačna hranjiva tekućina nije apsorbirana u biljni sustav istim tim sesilnim žlijezdama. Poznati enzimi su ribonukleaza, esteraza, kisela fosfataza, amilaza i proteaza. Svaki dio lista može samo jednom probaviti plijen.

Bakterije, ako uopće, imaju malu ulogu u probavi. Doduše, sekreti sadrže blage baktericide i mala je vjerojatnost da su štetni za list, čija je površina dosta osjetljiva. Oni

sprečavaju truljenje kukca tijekom probave. Prema Linnéu, Europljani su znali za to svojstvo, pa su stavljali listove biljke na rane stoke da brže zacijeli. Listove su koristili i za zgrušavanje mlijeka, da bi dobili fermentirajući mliječni proizvod nazvan *filmjolk* (Švedska) i *tjukkmjolk* (Norveška).

Ako se npr. uhvati veći kukac nego što je normalno na središnjem dijelu lista, probavni sokovi ne mogu prodrijeti dovoljno da potpuno probave najgornje dijelove. Stoga na red dolaze bakterije i šire se s tijela žrtve i na list. To rezultira smrću dijela lista ispod i oko žrtve, a često i šireg područja, ponekad rezultirajući smrću cijelog lista.

U većine vrsta list ima mogućnost pokretanja. To je vidljivo u mogućnosti rubova listova da se saviju preko tijela žrtvi, i u tome da je unutarnja površina „podijeljena“ pod plijenom. Oba procesa najuočljivija su kada je velik plijen savladan, a ne moraju se uopće pojaviti kod hvatanja malih kukaca. Korist biljke tim kretnjama bila je mnogo ispitivana. Kako je savijanje listova spor proces, rijetko kada treba manje od 2 dana da se završi, pa, suprotno ponavljanoj zabludi, možda nema ulogu u mehanizmu hvatanja u klopku. Naravno, obje kretnje doprinose bržoj probavi: podjela lista čini lađicu koja zadržava „jezerce“ probavnih sokova u koje je uronjen veći dio tijela žrtve nego što bi inače bio, dok savijanje rubova preko kukca izlaže puno veću površinu njegovog tijela direktnom kontaktu sa žlijezdama (tigmotropizam).

Ali može li povećana brzina probave biti stvarno prednost biljci, jer da je sporija ne bi li biljka konačno apsorbirala jednaku količinu hranjivih tvari? To nije nužno slučaj, jer uvijek postoji mogućnost gubitka prije ili za vrijeme probave, prvenstveno zbog kiše koja će, ako pada dugo i obilno, isprati hranjivu tekućinu s površine lista. Dakle, biljci je u interesu da se probava završi što brže može, posebno u područjima s puno oborina gdje većina ovih vrsta i živi. U vrstama čestim u takvim područjima (*P. vulgaris* (sl. 9.) i *P. grandiflora*) savijanje trajno izvrnutog ili blago zavijenog ruba lista je posebno značajno, kao i sposobnost savijanja preko žrtve. Korisna funkcija tih rubova je spriječiti da tijela kukaca budu isprana s lista, a prednost savijanja je da prekrije i tako zaštititi tijelo od kiše. Zapravo, bez te zaštite prednost karnivorije tih biljaka bila bi puno manja u tim područjima gdje često pada kiša.



Slika 9. Vrsta *Pinguicula vulgaris*

(http://www.nhm.uio.no/botanisk/nbf/plantefoto/pinguicula_vulgaris_Roger_Johansen01.jpg)

3.1.2. Rod *Drosera*

Na gornjoj površini listova rosike su izbočine – tentakuli, kroz koje se protežu snopovi traheida. Obično su crvenkaste boje, a svaki je okrunjen kapljicom čiste bezbojne sluzi koji se sjaji na suncu poput rose. Stoga ne čudi da je time privukla i zanimanje ranih botaničara, od kojih je Henry Lyte dao 1578. englesko ime biljci, odnosno *Ros Solis* na latinskom tj. grčki "drosos" što znači rosa, kapljica rose. Tek je u 18. st. sposobnost listova da hvataju kukce privukla nešto pažnje. Erasmus Darwin zaključio je da sluz štiti listove od napada kukaca, a William Bartram je uočio da su kukci namjerno zarobljeni, ali nije vidio kakvu korist biljka ima od toga. Do sredine 19. st. počelo se sumnjati na karnivorni karakter biljke, i Charles Darwin je, provevši eksperimente, napokon je to

dokazao i pisao o tome u djelu *Insectivorous plants* iz 1875. Toliko su specijalizirane na karnivoriju da nemaju ni enzime koje ostale biljke inače koriste za unos nitrata iz tla.

Najbrojniji rod karnivornih biljaka, prisutan na obje hemisfere, u većini zemalja i različitih klimatskih uvjeta – ima ih svugdje osim na Antarktici, a 50% vrsta prisutno je u Australiji. Skoro sve su nađene na siromašnim, kiselim tlima, obično u močvarama, dok su u Australiji neke vrste evoluirale i prilagodile životu u sušim staništima, koja se povremeno mogu potpuno isušiti. Dosta vrsta živi u zajednici s mahovinom *Sphagnum*, koja uzima hranjive tvari iz tla i dodatno zakiseljava tlo.

Vrste se razlikuju i u veličini. Listovi su dugi od 1,5 mm do preko 60 cm. Mogu biti jednostavni ili razdijeljeni, u rozeti na razini sa zemljom, ili pojedinačno na dugim pačak i puzajućim stabljikama. Korijen može biti vlaknast ili mesnat, ili stabljika može pružati izdanak iz gomolja. Vrste *Drosera intermedia* i *D. rotundifolia* (sl. 10.) imaju i arbuskularnu mikorizu, gdje gljiva prodire u kortikalne stanice korijena biljke. Rosike mogu živjeti i do 50 godina.

Tentakuli su raspoređeni po čitavoj lisnoj plojci, ali se oni na rubu morfološki i fiziološki razlikuju od onih u središnjem dijelu plojke. Pravilo je da se najduži tentakuli nalaze na rubu lista. Tentakuli se mogu savijati (ili kemonastija ili tigmonastija) samo u jednom smjeru – prema sredini lista – ali obično brže odgovaraju na podražaj i kreću se brže nego unutarnji tentakuli (u vrste *D. burmanii* mogu se pomaknuti za 180° za manje od minute). Stoga su posebno korisni u sprečavanju većih kukaca da pobjegnu. Ti tentakuli usmjereni su prema van, manje – više uzduž plohe lista, blago odraženi. Od ruba lista prema unutra dužina tentakula postepeno se smanjuje, dok istovremeno njihov kut nagiba postaje strmiji, sve dok u središnjem dijelu lista nisu jako kratki i potpuno uspravni. Tentakuli na površini plojke radijalno su simetrični, a oni na rubu dorziventralno. Vršni dio tentakula osjetljiv je i na kemijski i na mehanički podražaj. Gibanja potaknuta kemijskim ili mehaničkim podražajem jasno su odvojena od područja percepcije podražaja, a lokalizirana su u području baze tentakula. Podražaj može biti stimuliran iritacijom, kao kada je tentakul lagano ogreben, ili malenim teretom poput sićušne sjemenke, ili dodatkom čvrste ili tekuće hranjive tvari. Ako se tentakuli zatvore zbog ne-hranjivog tijela, u roku 24 sata vratit će se u prethodni položaj.

Tentakule čine dršci sa žlijezdom na vrhu, kompleksne strukture. Same žlijezde su jajolike, obično crveno obojane, posebno kada su izložene suncu, čak i ako ostatak tentakula ostane zelen. One okrunjuju uspravne drške, osim u slučaju vanjskih tentakula u nekih vrsta (npr. *D. rotundifolia*) gdje je vrh drška spljošen u obliku žličice u središtu koje je žlijezda.

Ove su žlijezde posebne, u usporedbi s ostalim karnivornim biljkama ljepljivih listova, jer imaju 3 zasebne i jednako važne funkcije. Ne samo da luče sluz koja lovi i savladava plijen, nego luče i enzime (peroksidaze, kisele fosfataze, esteraze i proteaze) koji, u kombinaciji sa slabom kiselinom prisutnom u sluzi, razgrađuju sve osim hitinoznog skeleta žrtava. I na kraju, apsorbiraju većinu konačne tekućine. Vrlo je vjerojatno da im u ovoj posljednje navedenoj funkciji u maloj mjeri pomažu i mikroskopske dlake koje se nalaze na površini lista i na samim drškama tentakula.

Kukci sletjeli na središnji dio lista bit će zadržani, barem privremeno, viskoznom izlučinom žlijezda na koje su došli. Veći kukci mogu se osloboditi, ali većina će ih se boriti, time samo dolazeći u kontakt i aktivirajući i susjedne žlijezde. Na do sada neutvrđen način, signal se širi preko lista aktivirajući ostale tentakule. Broj tako aktiviranih tentakula ovisi o otporu i veličini životinje, i tako ih se uključi dovoljno da potpuno savladaju plijen.

Naravno, ne uhvate se svi kukci u središnjem dijelu lista; više je obratno, jer je vanjska žlijezdana površina veća. Ali ondje probava ne bi bila efiksana zbog manjeg broja žlijezda. Taj problem biljka rješava tako što se tada tentakuli saviju unatrag i dovode plijen u središnji dio, gdje su žlijezde brojnije. A. Batalin otkrio je da je savijanje tentakula rezultat fenomena rasta, a istraživanja je nekih 25 godina kasnije proveo H. D. Hooker. Da bi se savio, tentakul počinje rasti u dužinu od baze prema gore, ali strane rastu različitom brzinom – vanjska brže od unutarnje. Središnji tentakuli ne mogu biti direktno podraženi nego samo indirektno, uslijed provođenja podražaja od rubnih tentakula. Njihovo je savijanje isključivo tropna reakcija. Kada je probava završena, proces se ponavlja, ali obratno. No postoji ograničenje – savijanje se može ponoviti samo 3 puta po tentakulu. Često drugo i treće savijanje nije istog intenziteta kao prvo. Bitna je ekonomičnost. Čak i malena mušica sletjela na vanjski tentakul može biti savladana u jednoj kapi sluzi i transportirana u centar samim tim tentakulom.

U većine vrsta manji ili veći dio samog lista može se usko smotati preko žrtve. To ne počinje prije nego je plijen već savladan, i potrebno je 24 – 48 sati da se proces dovrši. Nema ulogu u hvatanju žrtve, iako često izgleda upravo tako. Služi samo da se veća površina lista, a time i žlijezda, dovede u kontakt s kukcem. Tako će probava biti brža i učinkovitija, pa ne čudi da se to češće događa kada je u pitanju veći plijen. Taj proces također ima korisnu, ali sekundarnu, ulogu u pružanju zaštite od kiše, jer sprečava da tekući produkti probave budu isprani prije nego ih list apsorbira.

Da li list čime mami plijen? Još uvijek nema konačnog odgovora. Nema žlijezda koje luče nektar, iako se zbog čistih kapi sluzi može pretpotaviti obratno; ili se radi o privlačnom mirisu nedostupnom ljudima? To su pretpostavke, ali sigurno je da velik broj kukaca izabire sletjeti na listove.

Rosike sadrže mnogo medicinski korisnih sastojaka (što je jedan od razloga njihove sve veće ugroženosti) – flavonoide, karotenoide, vitamin C, i mnoge druge. Još u 12. st. uočeno je da ima ljekovita svojstva i koristila se (u obliku čaja) protiv kašlja, bronhitisa i astme, a i moderna medicina dokazala je da biljka sadrži sastojke protiv kašlja. Spominje se još korištenje biljke kao afrodizijaka, pa za jačanje srca, kod opekotina od sunca i zubobolje. Koristi se i danas u pripremi 200 – 300 registriranih lijekova - za astmu, kašalj, plućne infekcije i čireve na želucu. Podzemne stabljike gomoljastih rosika iz Australije su delikatesa tamošnjim Aboridžinima, a korištene su i kao boje za tkaninu. Postoji i recept za liker od rosika, još iz 14. st.



Slika 10. Vrsta *Drosera rotundifolia*

(<http://mysite.verizon.net/elgecko1989/Drotundifolia.jpg>)

3.2. STUPICE S IZNENADNIM ZATVARANJEM

3.2.1. Rod *Dionaea*

Kada ju vidimo po prvi put, naglo zatvaranje krila nalik raljama, iznenađujuće je iskustvo, i ne čudi da je to prva biljka kod koje se sumnjalo na karnivoriju, nedugo nakon što je otkrivena u 18.st. *Dionaea muscipula* (sl. 11.) jedina je vrsta toga roda. Usprkos nesumnjivoj genijalnosti i učinkovitosti klopke, čini se da je na rubu izumiranja, zbog ograničene rasprostranjenosti - u obalnom području jugoistočne Sjeverne Karoline i pripadajućoj zemlji na istočnom obalnom uglu Južne Karoline – koja se brzo smanjuje. Ondje voli vlažno ali ne natopljeno tlo većinom od pijeska i s malim udjelom treseta, tj. pjeskovitim travnjacima - savanama, i očito je “dosljedna” u svojim potrebama jer su pokušaji da se unese na druga prilično slična staništa izvan prirodnog raspona propali. Zanimljivo je da neće preživjeti u okolišu bogtim dušikom, vjerojatno jer je uslijed zamršenog evolucijskog procesa razvila mogućnost hvatanja i probavljanja kukaca. Dobro podnosi vatru i to joj je kompetitivna prednost za vrijeme periodičkih požara.

Prvi poznati zapis je onaj A. Dobbsa, iz 1763., koji ju je nazvao „veliko čudo biljnoga svijeta”. Uspoređuje ju sa željeznom odskočnom klopkom za lisice, napominjući da „na sve što dotakne listove, ili padne između njih, odmah se zatvore poput odskočne klopke, i zarobe kukca ili bilo što što padne između njih” ali ne navodi zaključke o mogućem razlogu takvog ponašanja.

1768. prve žive biljke donesene su u Englesku (William Young). Vidio ih je John Ellis, botaničar amater. Jako je sumnjao na karnivoriju i poslao pismo Linnéu, zajedno sa suhim uzorcima. U svom izvještaju čak je spomenuo da bi krila mogla lučiti slatku tekućinu za privlačenje kukaca, što danas znamo da je točno, iako je on pretpostavio da ju luči ono što su zapravo probavne žlijezde. Pošto je Linné imao samo suhi materijal, razumljivo je da se nije uvjerio u tu, kako se njemu činilo prilično maštovitu, hipotezu. Zbog njene ljepote nazvao ju je *Dionaea*, prema jednom od grčkih imena za Afroditu (lat. *Venus* – rimska božica ljubavi), između ostalog božicu ljepote. 30-ak godina kasnije William Bartram, američki botaničar, 1793., u svom djelu spominje da su biljke na koje je naišao bez sumnje karnivorne. Do sredine 19. st. mnogi botaničari bili su uvjereni u karnivorni karakter ove klopke, ali jaka sumnja ne može ništa dokazati, i tek je u ranim 70-im godinama 19. st. Darwin proveo pokuse na, kako ju je on smatrao, jednoj od najljepših biljaka na svijetu, dokazujući bez sumnje da *Dionaea* probavlja žrtve i apsorpira konačnu tekućinu u svoj sustav.

Listovi, njih 4 -7 u rozeti, dižu se s kratkog nerazgranatog rizoma, prekrivenog sukulentskim bazama peteljki prijašnjih listova. Ako ih je više, onda su to kolonije koje se uzdižu s rozeta podijeljenih pod zemljom. List je u obliku klopke s dva krila. Nalazi se na peteljci koja je često ravna i listolika u proljeće, malo u obliku klina, pa i srcolika, šireći se prema kraju. Sposobna je provoditi fotosintezu. Strane se zatim savijaju unutra, formirajući duboki središnji urez, s kojeg izraženo središnje rebro izlazi kao kratki držak koji čini „kralješnicu” klopke. Ti podupirući listovi su povaljeni i rozeta u proljeće rijetko doseže 7,5 cm u promjeru, a peteljka je duga od pola do dvije dužine klopke.

Drugi, ljetni, tip peteljki plosnat je, ali uži nego proljetni tip, ili čak u obliku drška. Razlikuju se i jer su uvijek uspravni. Obično su dugi 3 - 4 dužine klopke, cijeli list 6,5 – 13 cm dužine, iako mogu doseći i do 16,5 cm, pa i više. Stvaranje tog tipa listova nije nepromjenjivo jer neke biljke nastavljaju stvarati proljetne listove, i vjerojatno neki

klonovi uvijek to čine. Listovi nastali zimi su položeni i širokih peteljki, ali manji od proljetnih, i klopke se jedva mogu zatvoriti, ako uopće. Pri hladnim uvjetima biljka može postati polu-dormantna s nekoliko listova, dok se potpuna dormancija može pojaviti pri nižim temperaturama. Zapravo, biljka koja ne prođe period dormancije zimi oslabit će i uginuti nakon nekog vremena.

Nazubljene polovice dviju lisnih plojki, „krila”, formiraju klopku, pričvršćene za nastavak središnjeg rebra, tzv. bodlju. Gornja površina svakog krila je podijeljena, i smještena između rubova na kojima je 15 – 20 šiljastih zubi. Tvrdi su i nagnuti prema unutarnjem rubu tako da se, dok se klopka zatvori, isprepletu. Lako se vidi ispravnost Dobbsove usporedbe s klopkom za lisice.

U središnjem dijelu svakog krila su osjetne čekinje, zbog kojih se klopka zatvara. Bezbojne su, šiljaste i duge $\frac{1}{5}$ širine krila. Iako ih je obično 3, mogu biti i 2, 4 a ponekad i više po krilu. Na skoro cijeloj gornjoj površini raspršene su mikroskopske žlijezde. U uskom pojasu odmah ispod bazalnog dijela rubnih zubi nalaze se, obično bezbojne, žlijezde koje luče nektar i time privlače plijen. Žlijezde u preostalom području su probavne. One su prvo bezbojne ali izložene suncu pocrvene (antocijan), što tada daje površini krila rozo do tamnocrveno obojenje, stvarajući ekstremno privlačnu značajku klopke. Za to vrijeme zona lučenja nektara prepoznatljiva je ostajući zelena, ali ponekad se boja prelije i u njihovo područje i oboji bodlje. Područja oko osjetnih čekinja venerine muholovke kukcima svjetlucaju u odnosu na tamne rubove zamke.

Većinu kukaca privlači miris nektara, u kombinaciji s crvenim obojenjem krila, ali velik broj su zapravo slučajni posjetitelji, posebno zimi i u proljeće, koji se ne hrane nektarom. Moguće je zatvoriti klopku bez diranja osjetnih čekinja, npr. višekratnim trljanjem ili grebenjem po površini, ali ju kukac uvijek zatvori diranjem jedne ili više osjetne čekinje. Jedan dodir dlake nije dovoljan – zatvaranje zahtijeva uvijek ili 2 dodira jedne te iste dlake u roku 20 sekundi, ili 2 različite dlake, u istom tom periodu, nakon čega se klopka zatvara u roku 0,1 sekunde. To je mjera opreza protiv lažnog alarma, jer ako bi se klopka zatvorila npr. zbog kapi kiše ili nekog materijala kojeg je dopuhao vjetar to bi biljci potratilo 24 h. Brzina zatvaranja klopke varira ovisno o količini svjetlosti, vlage, veličini plijena, i općenitim uvjetima, pa služi i kao pokazatelj zdravlja biljke.

Ako posadimo sjemenku venerine muholovke treba joj 4 – 5 godina da potpuno izraste, i živjet će 20 – 30 godina ako se uzgaja u dobrim uvjetima. Smatra se da su "zubi" i osjetne čekinje homologni s tentakulima rosike, a postoje i hipoteza da je venerina muholovka evoluirala od rosike. Iako se u laboratorijskim uvjetima klopka može zatvoriti više puta tijekom života, u prirodi ne može uhvatiti više od 3 kukca u tom periodu, jer ili postane inaktivna ili uginu.

Zatvaranje (seizmonastijsko gibanje) se odvija u 2 stadija: zatvaranje i sužavanje. Turgorska gibanja uzrokuju sklapanje obiju polovica lisne plopke, nakon kojeg slijedi polaganiji proces rasta koji klopku steže još čvršće oko plijena. U prvom stadiju se krila približe dovoljno da se zubi isprepletu dok klopka ostaje malo poluotvorena. Zubi tada formiraju rešetke, koje sprečavaju izlaz većeg plijena, dok manji kukci, poput mrava, mogu sigurno odšetati u slobodu. To je sve, kako je Darwin zabilježio, u interesu biljke - zbog ograničenog broja zatvaranja hvatanje premaleni kukaca je beskorisno, pa je bolje čekati veći, hranjiviji plijen. Klopka ostaje u tom stadiju oko 30 min., i ako je plijen pobjegao ili se radilo o lažnom alarmu, postepeno će se ponovno otvoriti, a sve to skupa traje 24 h. Svakako, vjerojatnije je da je uhvatila dobar plijen, i u tom slučaju prelazi u fazu 2.

U toj, sužavajućoj fazi, krila se približavaju sve dok se skroz ne priljube jedno uz drugo, osim na malom području oko bodlje i oko tijela žrtve, koja je sada tako jako stisnuta da izvana nalikuje na izbočinu. Nadalje, pritisak je tolik da se tijelo često zdrobi. Klopka je sada hermetički zatvorena i probava počinje. Kiselina i enzimi dolaze iz probavnih žlijezda, koje i apsorbiraju hranjive produkte razgradnje. Kada je taj proces gotov, za oko 10 dana, sve što ostaje su hitinozni skelet i krila muhe (kukca). Bakterije nemaju ulogu u probavi. Lovi i paučnjake, a povremeno uhvati i kukca poput ose, većeg nego što se opskrba sokova može nositi s tim, i u tom slučaju tijelo će postati predmat bakterijske razgradnje koja se širi listom i naposljetku ga ubije. Zabilježen je i slučaj da je ulovila malu žabu.

Mehanizam hvatanja klopke nije baš objašnjen. Zna se da podražena čekinja okida električni signal koji pokreće fazu zatvaranja – akcijski potencijal koji najviše uključuje ione kalcija, ali je li to rezultat otpuštanja staničnog turgora ili nečeg drugog, nije objašnjeno. Faza sužavanja je fenomen rasta srodan onome što uzrokuje savijanje

tentakula rosike. Vanjska površina krila brzo raste uslijed toga što vanjski dijelovi režnjeva nakupljaju vodu i povećavaju se, dok unutrašnji ne, i to tjera krila unutra, dok kod otvaranja unutarnja površina raste a vanjska ne. Dakle u otvorenom stadiju krila klopke su konveksna a u zatvorenom su konkavna, tvoreći šupljinu.



Slika 10. Vrsta *Dionaea muscipula*

(http://hr.wikipedia.org/wiki/Datoteka:Dionaea_muscipula_trap.jpg)

3.2.2. Rod *Aldrovanda*

Aldrovanda vesiculosa (sl. 12.) jedini je predstavnik ovoga roda. Submerzna tj. vodena biljka raširena je u Europi (osim Velike Britanije) i Africi, te istočno u Indiji i Japanu i južno u Australiji. Malena je biljka koja raste odmah ispod površine kiselih voda, i pošto voli rasti između stabljika trske, šaša i rogoza nije lako uočljiva. Možda je to razlog što u Europi nije zabilježena do sredine 18. st. Najraniji zapis bio je onaj Leonarda Plukeneta u djelu *Almagestum Botanicum* iz 1699. u kojem opisuje varijetet iz tropske Indije kojeg je nazvao *Lenticula palustris Indica*. Biljka je kasnije nađena u

močvari blizu Bologne i poslana botaničaru Gaetanu Montiju, koji ju je opisao pod nazivom *Aldrovandia*, oko 1747. To je ime kasnije slučajno izmijenjeno 1753. u Linnéovom djelu *Species plantarum*.

Kao i mnoge druge plutajuće vodene biljke, i ova je bez korijenja. Obično postoji jedna kratka stabljika koja jedva doseže 15 cm, dužina ostaje podjednaka dok biljka raste, jer dok vrh raste baza stabljike ugiba i razgrađuje se. Listovi su raspoređeni oko stabljike u pršljenima od po 8, povremeno 6 ili 9 komada. Svaki list sastoji se od široke ravne peteljke koja se širi prema kraju, gdje nosi na kratkim dršcima 4 - 8 visoko usmjerenih mačolikih struktura skupa s dvodijelnom klopkom. Te strukture, nazvane čekinje, pružaju dobru zaštitu, za klopke koje bi lako mogle biti otkinute s krhkih držaka.

Središnja žilica peteljke nastavlja se preko uskog drška do klopke, gdje završava bodljom. Klopka je slična onoj u venerine muholovke, osim što je manja (2 mm). Na prvi pogled čini se da joj nedostaju rubni zubi i, iako zelena, krila klopke toliko su tanka da se čine prozirna. Svaka klopka savijena je unatrag pod nekim kutom i nagnuta ulijevo uslijed razvoja stabljike, što pršljenu daje oblik vodenog kotača. Kada je klopka potpuno otvorena, kut između krila iznosi oko 50°.

Gornja površina svakog krila podijeljena je na dvije zone. Prva, vanjska zona, uključuje nešto više od polovice površine od ruba prema unutrašnjosti. Pretežno je glatka, a tu i tamo nađe se četverostruka žlijezda koja luči sluz koja možda pomaže pri hermetičkom zatvaranju, ali to nije dokazano. Krilo je u toj zoni ekstremno tanko. Ispod je druga, unutarnja zona, koja se proteže do bodlje. U toj zoni puno je kuglastih probavnih žlijezda. Gusto su raspoređene u vanjskom dijelu te zone, postupno postaju rjeđe i skoro odsutne blizu baze. Ipak, nagomilane su u redu uz graničnu bodlju. Ali najuočljivije u toj zoni su osjetne čekinje koje su, iako mikroskopskih dimenzija, mnogo veće u odnosu na veličinu klopke nego u venerine muholovke, jer iznose $\frac{1}{4}$ širine krila. Također, brojnije su – prosječno ih je 20 po krilu tj. 40 po klopki. Ta je zona nešto deblja od vanjske, osim rubnog dijela gdje postaje jednako tanka.

U klopki tek nedavno otvorenoj prvi put, jedan dodir na osjetnu čekinju bit će dovoljan da se klopka zatvori. Starijoj klopki trebat će više, ali i nakon 300-tinjak pokusa Dr. F. E. Lloyd nije uspio naći konačno pravilo. Neke klopke zatvore se nakon 2 podražaja, neke nakon nekoliko uzastopnih.

Iako klopke ulove mnogo plijena, ne zna se da li životnje nešto privlači ili su uhvaćene slučajno. Zatvaranje ima dvije faze. U prvoj se dva krila približe dovoljno da se slobodni rubovi dotaknu i njihovi zubi međusobno povežu, čineći bijeg nemogućim. Ako je to bilo uzrokovano lažnom uzbunom, klopka će se opet otvoriti za nekih 25 – 30 minuta. Ako se ipak radilo o žrtvi, ona će dalje potaknuti drugu fazu, za vrijeme koje se vanjske zone krila priljube, od rubova prema unutra. Tako se sav višak vode istisne van i klopka potpuno zatvori. Žrtva se postupno spušta dolje prema bazalnom, probavnom dijelu klopke, i istjecanje vode bez sumnje pomaže probavi koja sada počinje. Probavne žlijezde luče enzime i kiselinu, a čini se da one i apsorbiraju rezultate probave.

Kao i kod venerine muholovke, do danas nije razjašnjen mehanizam osjetnih čekinja, što krila drži razdvojenima i metoda njihova brzog otpuštanja. Ipak, proces spajanja proučavao je Jogi Ashida 1930-ih. To je tzv. fenomen rasta - kako se približavaju, debele zone uzrokuju spajanje i tankih zona, a pri otvaranju je suprotno.



Slika 12. Vrsta *Aldrovanda vesiculosa*

(<http://en.wikipedia.org/wiki/File:AldrovandaVesiculosaHabit.jpg>)

3.3. STUPICE S USISAVANJEM

3.3.1. Rod *Utricularia*

Ova biljka – mješinka - s mjehurastim klopama široko je rasprostranjena – ima je svugdje osim na Antarktici i nekim oceanskim otocima. Ime dolazi od latinske riječi *utriculus* koja ima više značenja, ali najčešće je „kožna / vinska boca”. Većinom vodena biljka – živi submerzno, ali ima i terestričkih (na vlažnim tlima), dok su neke epifiti i rastu na tresetnoj i truloj kori drveća kišnih šuma, ima i litofita, a neke su tako ekstremne da rastu samo u „lavorima” koje formiraju rozete listova epifitske biljke *Tillandsia* i koji su ispunjeni vodom.

Posebnost svih vrsta ovoga roda je da nemaju korijenje ni u jednoj fazi razvoja. Većina ih formira duge, povremeno razgranate drške iz kojih kod kopnenih i epifitskih vrsta listovi izlaze prema gore, a u vodenih vrsta zamijenjeni su nastavcima koji funkcioniraju kao listovi, ali mogli bi biti i modificirani izdanci. Zapravo, osim cvjetnih stapki, ove mjehuraste „trave” nemaju mnogo zajedničkog s ostalim kritosjemenjačama, a čak je i kod kopnenih vrsta teško odrediti gdje završava izdanak a počinje list. Najsofisticiranija značajka ovih biljaka su klopke – mjehurići na dršcima razbacani uokolo po stabljici i/ili listovima, ali nikad iznad površine vode ili supstrata, osim kod jedne vrste kada je supstrat prekriven slojem vode. Prije nego je otkrivena njihova prava uloga, smatralo se da služe za plutanje.

Veličina ovalne, okrugle ili kruškolike klopke varira među vrstama, od 0,25 do 5 mm. Obično je prozirna i spljoštena sa strane. Za biljku je bazom pričvršćena uskim drškom a sprijeda je ulaz s „vratima”. U većine postoje privjesci koji mogu biti dugi i granati se, jednostruki i nalik kljovi ili pak krilu. Mjehur je ispunjen vodom i prilagođen za hvatanje sićušnih vodenih životinja. Veličina plijena kojeg klopka može uloviti ovisi o veličini ulaza u klopku. Najmanje love mikroskopske jednostanične protozoa i sićušne kolnjake, dok najveće klopke nađene u vodenih vrsta love vodenbuhe, pa čak i riblju ikru, punoglavce, oblice i ličinke komaraca. Kod mješinke *Utricularia exoleta* prehrana životinjama vidljivo pospješuje stvaranje cvjetova.

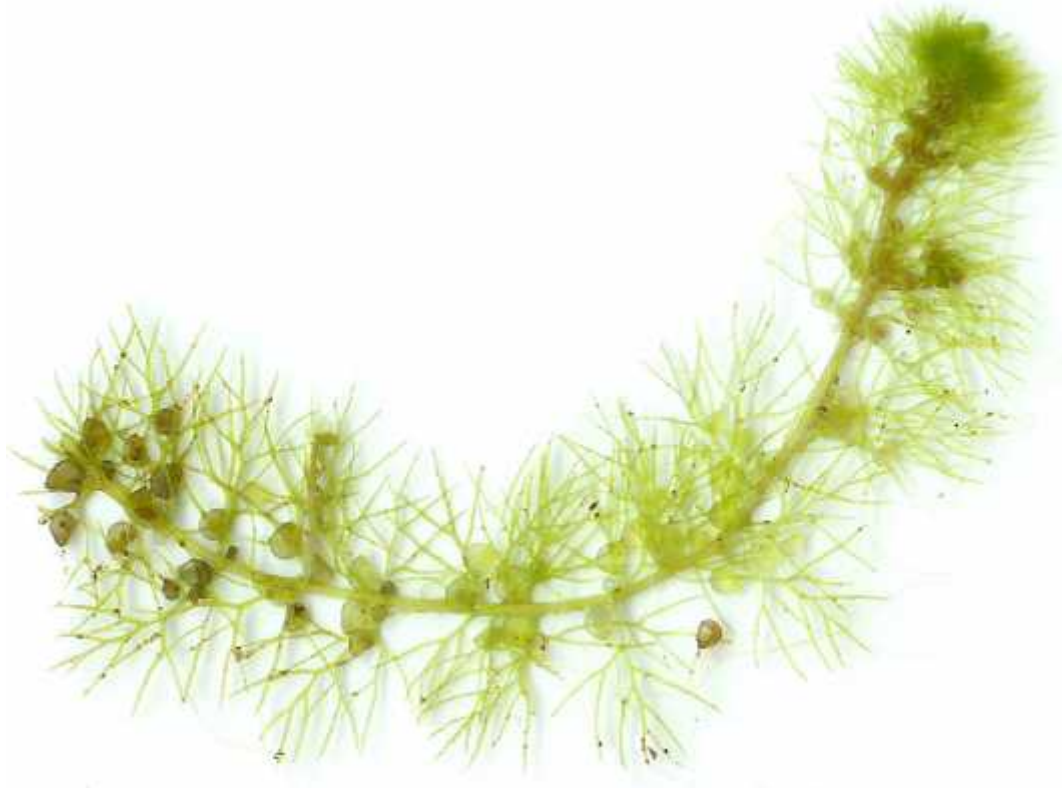
Usprkos nekim razlikama u strukturi klopke među različitim vrstama, funkcija im je u osnovi ista. Ovdje će biti opisana klopka vrste *Utricularia vulgaris* (sl. 13.) zbog

njene široke rasprostranjenosti i veličine. Kod nje, kao i u većine vodenih vrsta, „antene” se granaju i formiraju lijevak koji vjerojatno služi vođenju potencijalnog plijena prema ulazu, istodobno sprečavajući doticanje osjetnih čekinja većim životinjama. Područje vrata prekriveno je žljezdanim stanicama koje luče sluz koja pomaže održati vrata vodonepropusnima dok su zatvorena. Posebne žlijezde crpe gotovo svu vodu iz unutrašnjosti mjehura (mješine), tako da se vrata drže čvrsto zatvorena pomoću vodenog tlaka izvana. Dodatna izolacija smještena je izvana u obliku membrane nazvane velum, koja hermetički zatvara pukotinu. Vanjska strana vrata blago je konveksna i na njoj su brojne žlijezde s drščima koje luče sluz i šećer koji, pretpostavlja se, privlači vodene životinje. Na donjem rubu vrata su 4 šiljaste čekinke blago uzdignute i usmjerene prema van, oblikujući okidač. Unutrašnjost mjehura prekrivena je s mnogo dvokrakih i četverostrukih žlijezda. Strane klopke su konkavne i mjehur je gledan odozgo uzak. To je zato što unutra postoji djelomični vakuum pa vrata ostaju zatvorena zbog napetosti.

Osjetne čekinke su poput kvake i neznatni dodir neke male vodene životinje dovoljan je za prekid te napetosti i otvaranje vrata, pri čemu životinja bude usisana unutar mjehura, uz nalet vode. Sada kada je vakuum tj. negativni tlak oslobođen, poništava se napetost, vrata se vraćaju u prijašnju, zatvorenu poziciju i životinja je zatvorena u mjehuru. Sve to dogodi se u roku 10 – 15 tisućinki sekunde. Voda se zatim postepeno povlači iz mjehura (stanice na rubu zamke počinju izlučivati ione, što uzrokuje da voda osmozom počinje izlaziti iz zamke) a pretpostavlja se da ju uklanjaju četverostruke žlijezde i da prolazi kroz stijenke. U roku 30 min – 2 h većina vode je uklonjena i vakuum opet uspostavljen, te je klopka spremna za novu žrtvu. Jedini aktivni mehanizam je ovdje zapravo ispumpavanje vode iz mjehura aktivnim transportom. Bočno udubljenje i napetost mjehura prije „gutanja” temelji se na adheziji vode na unutrašnjoj stijenci mjehura, kao i na koheziji vode koja ga ispunjava nakon što se oko 40% vode izbacila aktivnim crpljenjem.

Plijen može ostati živ neko vrijeme unutar mjehura (neki protozoa i po nekoliko dana) ali naposljetku ugine i bude probavljen. Probavne enzime i kiselinu izlučuju četverostruke žlijezde, ali ne zna se da li bakterije imaju kakvu ulogu u procesu probave. Enzimi su kisela fosfataza, esteraza i proteaza. Iste žlijezde apsorbiraju konačnu otopinu,

a vjerojatno i dvostruke žlijezde iako dio njih služi sprečavanju plijena da pliva blizu vrata.



Slika 13. Vrsta *Utricularia vulgaris*

(http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/3b/Uk_pond_bladderwort2.jpg)

3.3.2. Rod *Polypompholyx*

Ovaj australski rod mješinki (sl. 14.) razlikuje se od roda *Utricularia* po prisutnosti četverodijelne čaške. Cvjetovi su ružičasti. Gornja usna podijeljena je na 2 manja, uska dijela dok je donja, i do 6 puta veća, podijeljena na 3 sjajna dijela od kojih su vanjska 2 kraća od srednjega, a sve skupa podsjeća na podsuknju. Lišće izlazi iz baze biljke, malo je i usko a širi se prema zaobljenom vrhu.

Klopku čine dva lateralna krila na dršku koji se povećava tj. napuhuje što je bliže klopci. „Kljun“ je rascijepljen i blisko priljubljen uz napuhnuti držak, tako da je ulaz potpuno blokiran sprijeda ali ne i sa strane, gdje krilo i kljun kombinirano čine ulaze

poput lijevka. Svaki lijevak je podijeljen češljem oštih dlaka na dršku i vodi sa strane prema posebnom prostoru koji je odvojen od susjednog prvenstveno rubom na dršku blisko priljubljenim s donje strane kljuna, popraćeno još jednim češljem krutih dlaka. Vršni dio tog prostora čine kljun i prema unutra nagnuta vrata. Donje površine prostora i njihovi vršni dijelovi prekriveni su ostrim dlakama usmjerenim prema unutra, tjerajući životinje prema mjevuru.



Slika 14. Vrsta *Polypompholyx multifida*

(http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/c/c0/Utricularia_multifida_in_Alison_Baird_Reserve.jpg/220px-Utricularia_multifida_in_Alison_Baird_Reserve.jpg)

4. LITERATURA

Denffer, D., Ziegler, H. (1988.) Botanika – morfologija i fiziologija, Udžbenik botanike za visoke škole, Školska knjiga, Zagreb

Pevalek-Kozlina, B. (2003.) Fiziologija bilja, Profil, Zagreb

Skupina autora, (1997.) Drvo znanja – enciklopedijski časopis za mladež, Broj 2, tema: Mesojedne biljke, 7. - 8. str., SysPrint, Zagreb

Slack, A. (2000.) Carnivorous plants, The MIT Press, Velika Britanija

Springer, O. P., Pevalek-Kozlina, B. (1997.) Biologija 3 – fiziologija čovjeka i fiziologija bilja, Udžbenik za 3. razred gimnazije, Profil, Zagreb

http://en.wikipedia.org/wiki/Carnivorous_plant

http://hr.wikipedia.org/wiki/Biljke_meso%C5%BEderke

5. SAŽETAK

U ovom radu izložen je pregled rodova mesojednih biljaka, s podjelom na pasivne i aktivne klopke. Karnivorne biljke su vrlo specijalizirane. Ima ih oko 630 vrsta, iz 6 redova: Asterales, Caryophyllales, Ericales, Lamiales, Oxalidales i Poales, a nalazimo ih diljem svijeta na vrlo raznolikim staništima.

Da bi pojedine biljne vrste bile svrstane u skupinu karnivornih biljaka moraju zadovoljiti sljedeće kriterije:

1. Moraju biti sposobne privući plijen (npr. mirisom, bojom, nektarom)
2. Moraju razviti posebne prilagodbe za hvatanje životinja (npr. zamka u obliku vrča s glatkim i skliskim stjenkama, zamka u obliku školjke koja se može zatvoriti, zamka u obliku ljepljive trake)
3. Moraju posjedovati posebne prilagodbe kako bi razgradili uhvaćene životinje (npr. probavne enzime, simbiotske gljive, bakterije)

U flori Hrvatske možemo naći 8 karnivornih biljaka svrstanih u četiri roda:

1. *Aldrovanda vesiculosa* L.
2. *Drosera anglica* Huds., *Drosera intermedia* Hayne, *Drosera rotundifolia* L.
3. *Pinguicula vulgaris* L.
4. *Utricularia minor* L., *Utricularia vulgaris* L., *Utricularia neglecta* L.

6. SUMMARY

In this work, a short review of carnivorous plants has been presented, divided into “passive” and “active” trapper. Carnivorous plants are very specialized. There are about 630 species, from 6 orders: Asterales, Caryophyllales, Ericales, Lamiales, Oxalidales and Poales. We can find them all over the World in very diverse habitats.

To be classified into carnivorous plants group, plants must meet the following criteria:

1. They must be able to attract prey (eg, scent, color, nectar)
2. They must develop special adaptations for catching animals (eg, a pitfall traps with smooth and slippery walls, shell-shaped traps that close rapidly, sticky traps)
3. They must have special adaptations to decompose captured animal (eg, digestive enzymes, symbiotic fungi, bacteria)

In the Croatian flora, we can find 8 carnivorous plants, belonging to four genera:

5. *Aldrovanda vesiculosa* L.
6. *Drosera anglica* Huds., *Drosera intermedia* Hayne, *Drosera rotundifolia* L.
7. *Pinguicula vulgaris* L.
8. *Utricularia minor* L., *Utricularia vulgaris* L., *Utricularia neglecta* L.