

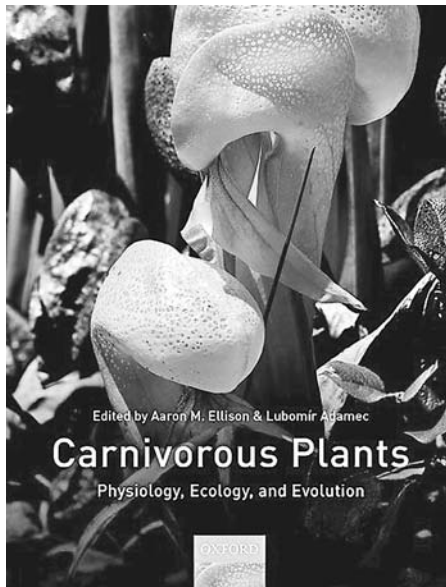
Aaron M. Ellison a Lubomír Adamec (eds.): Carnivorous Plants: Physiology, Ecology, and Evolution

Přemýšleli jste někdy nad tím, co jsou masožravé rostliny, nikoli ve smyslu spektakulárních pastí, pro které jsou známy, ale ve smyslu jejich vymezení vůči „normálním“, nemasožravým rostlinám? Kniha *Carnivorous Plants* s podtitulem *Physiology, Ecology, and Evolution* neukazuje líbivé fotografie a nenabízí návody pro pěstitelce. Šestašedesát autorů na více než 500 stranách představuje kompendium většiny probádaných aspektů vědeckého výzkumu rostlinných druhů, které splňují následující podmínky – polapí, usmrtí a stráví kořist, kterou vstřebají a využijí z ní uvolněné látky.

Kniha je koncipována jako soubor více-méně nezávislých kapitol, v podstatě odborných článků, tematicky sdružených do pěti částí. Logickým začátkem je již zmíněné vymezení masožravosti u rostlin, v současnosti jde asi o 800 rozeznávaných druhů. Příloha uvádí i jejich seznam, který navzdory tomu, že nevyhnutelně brzy zastará, může posloužit dalším autorům jako taxonomická reference.

Myšlenka, podle níž se masožravost jako unikátní adaptace vyvinula u rostlin pouze jednou a všechny jsou si příbuzné, vzala definitivně zaskvě s nástupem systematiky založené na metodách molekulární biologie. Je jisté, že k její evoluci došlo opakovaně v několika rádech, ale stejně tak se z původně masožravých rostlin mohou v průběhu vývoje stávat rostliny nemasožravé.

Druhá část knihy podrobně charakterizuje jednotlivé rody a jejich evoluční vztahy. Právě taxonomie uvnitř některých rodů byla v posledních letech problematická,



neboť fylogenetické stromy opakovaně ukazovaly jiné vztahy, než jaké předpokládal systém založený na tradičnějších znacích, často obtížně uchopitelných v důsledku nezvyklých adaptací spojených s masožravostí. Řešení, nebo alespoň jeho začátek, hodnotím jako velmi cenný příspěvek této publikace.

Na závěr druhé části editoři zařadili kapitolu o genomech masožravých rostlin. Není to jen velkou popularitou těchto rostlin mezi laiky i odborníky, pro intenzivní výzkum jejich genomů existují objektivní důvody. Jsou jimi speciální adaptace, které nezbytně musejí mít základ právě

v genomu, ale i velikost – především čeledi bublinatkovitých (*Lentibulariaceae*) je známa přítomností nejmenších genomů mezi krytosemennými rostlinami vůbec (viz také Živa 2015, 6: 286–288; 2016, 2: 61–63 a 3: 104–106). Většina této kapitoly se však věnuje překotně se rozvíjejícímu směru moderní biologie, sekvenování dlouhých úseků nebo rovnou celých genomů a transkriptomů. Nemohu se ubránit dojmu, že rozsah věnovaný této tematice je neúměrný prezentovaným výsledkům, neboť zatím tento přístup nepředkládá tolik přesvědčivých odpovědí, kolik otevírá nových otázek. Je to snad způsobeno stále ještě poměrně omezeným množstvím dostupných dat (zejména ve smyslu počtu prozkoumaných druhů), takže lze mluvit o štěstí nebo prozíravém výběru, pokud autoři porovnávají druhy alespoň ze stejného řádu.

Tradičnější oblasti výzkumu genomu bohužel nejsou tak podrobně zpracovány, ať už jde o studie chromozomů (kterých bylo od vydání posledního podobného kompendia, Juniper a kol. 1989, publikováno nemalé množství), nebo o velikosti genomu jako celku. V knize zcela chybí zmínka o poměrně dobře probádaných chromozomech rosnatek (*Drosera*), u nichž jsou již dlouho známy chromozomy holokineticke (Rothfels a Heimburg 1968, Sheikh a kol. 1995), což má nezanedbatelné evoluční dopady. Tento typ chromozomů, vyskytující se např. u ostříc (*Carex*), motýlů (Lepidoptera) nebo již zmíněných rosnatek, totiž nemá lokalizovanou centromeru a dělicí vřetenko se během buněčného dělení upíná po celé délce chromozomu. Díky tomu se do dalších generací přenášejí i odložené fragmenty chromozomů (více viz např. Bureš a kol. 2013).

Procesem masožravosti u rostlin se zabývá třetí část, nazvaná *Physiology, form, and function*. Od nalákání kořisti do specializovaného orgánu (pasti) přes její polapení, usmrcení a strávení až po využití získaných živin popisují autoři makroskopické, mikroskopické i biochemické mechanismy, s jakými různé typy pastí pracují. Kromě procesu zpracování kořisti, který je velice různorodý a zčásti ho přibližují už kapitoly o jednotlivých rodech, se tato část zabývá i podstatou masožravosti. Proč je masožravých rostlin tak málo, jaké nevýhody omezují jejich evoluci? Cost/benefit model (model nákladů a výnosů) byl pro masožravé rostliny zpracován již v r. 1984 (Givnish a kol. 1984) a vysvětluje, proč je karnivorie výhodná pouze za určitých podmínek, především na chudých, vodou i světlem dostatečně zásobených místech. Je totiž nutné vzít v úvahu nejen zisk v podobě doplňkových živin, ale i náklady na tvorbu a provoz specializovaných pastí. Specifickou skupinu tvoří vodní masožravé rostliny, jejichž fyziologii intenzivně zkoumá jeden z editorů a předních odborníků na tuto problematiku (Lubomír Adamec) i u nás. Poslední kapitola mě osobně však trochu překvapila, ačkoli do knihy bezpochyby patří. Ne každý o maso-



1 Národní přírodní památka Swamp na Kokořínsku – typický biotop masožravých rostlin, kde je hojnost vody i světla, růst rostlin je však limitován nedostatkem živin. Foto A. Veleba

žravých rostlinách uvažuje jako o zdroji biotechnologické inspirace, ale využití některých druhů ve farmacii je dobře známo a biomimetické materiály (např. extrémně kluzké a hydrofobní povrchy založené na kluzkých zónách láček láchkovek – *Nepenthes*) mají před sebou nejspíš slibnou budoucnost.

Co podstatného ještě nebylo řečeno? Čtvrtý oddíl rozebírá interakce masožravých rostlin s vnějším prostředím a dalšími organismy – tedy ekologii. Kromě klasických vztahů mezi rostlinami navzájem a rostlinami a živočichy však u masožravek najdeme i méně obvyklé vztahy, typické spíše pro živočichy – objevují se potravní paraziti, komenzalové i symbionti. Těch i oněch mají hlavně pastí, nějakým způsobem nabízející malý uzavřený ekosystém, nemalé množství. Diverzita jeho obyvatel pak může zahrnovat pouze mikroskopické nebo i makroskopické organismy a dává vědcům vzácnou příležitost k ekologickým studiím. Zejména špirlice nachová (*Sarracenia purpurea*) s rozsáhlým areálem napříč Severní Amerikou je v tomto směru hojně využívána. Zajímavým aspektem masožravosti je také konflikt mezi lákáním kořisti a opylovačů. Rostliny ho řeší několika možnými způsoby – oddělením květu a pastí (v prostoru nebo čase) nebo odlišením signálů, které hmyzu vysílají.

Poslední část knihy je vážným zamyšlením nad budoucností masožravých rostlin ve světě pozmeněném člověkem. Autoři se pokoušejí odhadnout dopad globálních změn klimatu nebo přežití jednotlivých druhů ve stále se zmenšujících areálech narušených lidskou činností. U některých druhů však k vyhubení přírodních populací bohatě stačí nelegální sběr rostlin v přírodě. Jediné, co mě v této části opravdu zarazilo, je tvrzení, že dostatečná data o ochraně masožravých rostlin jsou dostupná pouze pro USA, jihozápadní Austrálii, a rod láchkovek. Věřím, že přinejmenším u nás v Evropě je toto téma také dostatečně probídané.

Co říci závěrem? Kniha má bezesporu vysokou odbornou hodnotu. Oba její editoři, A. M. Ellison a L. Adamec, patří ke světově známým odborníkům s mnohaletými zkušenostmi. Autorské týmy jednotlivých kapitol také skrývají zvučná jména vědců, kteří se úspěšně věnují některému z aspektů výzkumu masožravých rostlin. Čtenáři se zájmem o odbornější uchopení tématu se dovědí více, než očekávali. Může jít o poučené laiky i studenty specializovaných odborných kurzů, věřím však, že rovněž odborníci v knize v případě potřeby najdou jak přiblížení tématu, v němž se třeba obvykle nepohybují, tak množství cenných odkazů na další literaturu. Obrovské plus tohoto díla spatřuji ve srozu-

mitelném zpracování, stejně jako v mezioborové provázanosti informací v jednotlivých kapitolách. Zajímavý je rovněž nástin nejpálčivějších otázek čekajících na zodpovězení (Future research na konci každé kapitoly).

Na druhou stranu je v knize viditelná snaha o jistou nezávislost kapitol, jež vyústila v několikanásobné opakování některých informací. Neustále se opakující popisy zkoumaných druhů jsem přibližně v polovině knihy začal přeskakovat. Redukcí těchto odstavců na odkazy do úvodních kapitol by se text zkrátil bez ztráty výpovědní hodnoty, chápu však, že by pak bylo obtížnější věnovat se pouze vybrané kapitole. Stejně tak několik kapitol (např. o vlivu změn klimatu) obsahuje zbytečně mnoho metodických informací, které s tématem přímo nesouvisejí, a v jiných kapitolách byly řešeny spíše odkazy na příslušnou literaturu (v již zmíněné kapitole jde o popis metodiky modelování klimatu a reakce jednotlivých druhů na jeho změny). Odborné nedostatky ve smyslu chybějících nebo mírně zavádějících informací jsou pouhými výjimkami (viz příklady uvedené výše).

**Oxford University Press, 2018, 510 str.
Cena v internetových knihkupectvích
kolem 107 Euro / 95 britských liber**

Použitá literatura uvedena na webu Živý.

Lubomír Adamec

ZAUJALO NÁS

Masožravá mucholapka podivná využívá k respiraci aminokyseliny z kořisti

Masožravé rostliny získávají z rozložených živočišných těl minerální i organické látky a využívají je ke svému růstu. Všechny masožravé rostliny fotosyntetizují, a i proto je už přes 100 let přijímána tzv. minerální teorie masožravosti. Podle ní tyto rostliny osídlující minerálně chudá stanoviště získávají z kořisti pro růst limitující a nezbytné minerální živiny (především dusík – N a fosfor – P) jakožto hlavní ekologický přínos (benefit), zatímco případný příjem organických látek (uhlíku – C) se považuje za ekologicky nevýznamný. Z minerálních látek obsažených v těle živočišné kořisti (nejčastěji hmyzu) mohou masožravé rostliny jednoznačně získat nejvíce dusíku, protože kořist obsahuje v těle, přepočteno na sušinu, přibližně 10 % N, to je asi 5–12× více oproti hodnotám v sušině prýtlů těchto rostlin. Dusík se v kořisti vyskytuje ve třech hlavních formách – v proteinech, nukleových kyselinách a chitinu. Zatímco velmi účinný příjem N z proteinů a v malé míře i z chitinu byl již prokázán, paradoxně předpokládané účinné využívání N z nukleových kyselin nebylo dosud nikdy sledováno. U různých druhů masožravých rostlin a různé hmyzí kořisti byla ve skleničkách pokusech zjištěna celková účinnost příjmu N z kořisti 40–83 %. Z poku-

sů prováděných již v 60. letech 20. stol. pomocí značení těžkým izotopem ^{15}N se spolehlivě ví, že pastí masožravých rostlin účinně přijímají organické dusíkaté látky – aminokyseliny (případně oligopeptidy a močovinu) – a také amonné ionty. Masožravé rostliny tedy z kořisti získávají většinu dusíku v organické formě, ale ekologický ani fyziologický význam příjmu organického uhlíku z kořisti nebyl nikdy sledován a s výjimkou u vodních druhů je zřejmě malý. Pionýrská práce na špirlici nachové (*Sarracenia purpurea*) s aplikací dvojité značených aminokyselin (^{13}C a ^{15}N v jedné molekule) aromatického fenylalaninu a jednoduchého glycinu do pastí prokázala, že molekulu fenylalaninu rostliny přijímají celou, kdežto rychle metabolizovatelný glycin je při příjmu již rozložen (Karagatzides a kol. 2009; viz Živa 2010, 2: XXVIII).

Lukas Fasbender se spolupracovníky z univerzit ve Freiburgu a Würzburgu v Německu provedli na masožravé mucholapce podivné (*Dionaea muscipula*) komplexní pokus, při němž do pastí rostlin ve skleničku aplikovali kapičku dvojité značené (^{13}C a ^{15}N) koncentrované diaminokyseliny glutaminu (Gln) spolu s práškem z mletého hmyzu, a po 46 hod. trávení této umělé kořisti provedli celkové metabolic-

ké, proteomické a transkriptomické vyhodnocení biomasy rostlin. Výměnu oxidu uhličitého (celkový CO_2 i $^{13}\text{CO}_2$) na světle a ve tmě sledovali průběžně. Z nízké korelace současného příjmu ^{13}C a ^{15}N rostlinami se dalo odvodit, že dusík z molekuly glutaminu byl už v trávicí tekutině pastí částečně odštěpen před příjmem do rostliny. Většina značeného C a N z glutaminu přijatého rostlinami byla lokalizována v krmených pastech. Z ostatních orgánů rostlin se ukázaly nekrmené pastí silnějším úložištěm (sinkem) zejména pro ^{13}C z Gln, naopak v kořenech se ukládalo relativně více ^{15}N . Průkazné množství ^{13}C z Gln bylo uvolněno respirací rostliny ve formě CO_2 , přičemž se zvýšila hladina metabolitů respiračního rozkladu Gln a respiračních enzymů. Transkripční analýza odhalila v pastech trvalou (konstitutivní) aktivitu genů pro enzymy zahrnuté v metabolismu Gln – glutamin aminohydrolázy, asparagin syntetázy a také glutamát dehydrogenázy. Ta poslední dodává oxoglutarát do Krebsova cyklu, který řadou reakcí uvolňuje redukční látky později použité při oxidativní fosforylaci k syntéze adenosintrifosfátu (ATP) – hlavního energetického zdroje buňky.

Závěrem lze tedy shrnout, že aminokyseliny přijímané v pastech mucholapky přímo z kořisti jsou nejen stavebními dusíkatými látkami pro růst rostliny, ale dodávají pastem přechodné energii jako respirační substrát a také stimulují hladinu respiračních enzymů a energetický metabolismus. Fyziologický význam příjmu organického uhlíku v pastech z kořisti by tedy mohl být mnohem větší, než se dosud předpokládalo.

[New Phytologist 2017, 214: 597–606]

Adam Veleba. Review of *Carnivorous Plants: Physiology, Ecology, and Evolution*, edited by Aaron M. Ellison and Lubomír Adamec. *Živa* 4/2018: 110–111. (Translated from the Czech by the author; translation edited by Aaron Ellison.)

Have you ever wondered what are carnivorous plants? Not in the sense of the spectacular traps for which they are justly famous, but in the sense of their differences from “normal”, non-carnivorous plants? The book *Carnivorous Plants: Physiology, Ecology, and Evolution* doesn't present showy photographs and tutorials for growers. Rather, 66 authors present—in more than 500 pages—a review and synthesis of current scientific research of those plant species—defined as those that trap, kill, and digest the prey from which the plants absorb and use the nutrients released from their prey.

The book is a set of 30 more-or-less independent chapters—basically scientific papers—merged into five thematic parts. Its logical beginning is the aforementioned definition of carnivory in plants. The book closes with an appendix listing the currently recognized ≈800 species that will serve others as a taxonomic reference, although it inevitably will be outdated soon.

The idea that carnivory in plants originated as a single unique adaptation that led to a radiation of a single lineage encompassing all carnivorous plants has been definitively refuted by taxonomic studies based on molecular methods. Not only has carnivory evolved repeatedly in several plant orders, but carnivory can be lost in related, evolutionarily derived groups. The second part of the book describes the individual genera and their evolutionary relationships in detail. The taxonomy of some genera has become more complex in recent years as new phylogenetic trees consistently revealed relationships different from those based on more traditional characteristics, which can be difficult to evaluate because of the unusual adaptations associated with carnivory. I consider the solutions, or at least their beginnings, to be a very valuable contribution of this book.

A chapter on carnivorous plant genomes completes the book's second part. There are good reasons to study their genomes intensively that go beyond the overall popularity of these plants. These reasons include their unique adaptations, which are genetically based, and the remarkably small size of carnivorous plant genomes, especially in the family Lentibulariaceae, which has some of the smallest genomes among all Angiosperms (see also Adamec et al. 2015, Štorchová 2016a, 2016b). Although most of the chapter on genomes deals with rapidly developing research directions and sequencing of the long sections or the entire genomes and transcriptomes, I cannot help but feel that it is too long relative to the results presented and fewer studies are closed than new questions are opened. This feeling may be caused by the limited amount of data available (especially in the sense of number of species analyzed), so it is fortuitous that the authors compared species within the same order.

Unfortunately, there is less presentation of more traditional fields of genetic research such as studies of the chromosomes (on which much has been published since the last similar compendium: Juniper et al. 1989) or studies of the genome as a whole. The book completely lacks any note about the well-studied chromosomes of sundews (*Drosera*), which are known for their holokinetic chromosomes (Rothfels et Heimburg 1968, Sheikh et al. 1995) that have notable evolutionary effects. This type of chromosome, also known from sedges (*Carex* spp.) and butterflies doesn't have a localized centromere and the dividing spindle attaches to the whole length of the chromosome during cell division. Thus, even broken fragments of chromosomes are inherited (e.g., Bureš et al. 2013).

The third part of the book, on physiology, form, and function, reviews the process of carnivory itself. The chapters' authors describe the macroscopic, microscopic, and biochemical mechanisms used by different types of specialized organs ("traps") to lure capture, kill, and digest prey, and then use the acquired nutrients. Apart from the processes of prey use and processing, which are very diverse and were outlined earlier in chapters in part two on individual genera, this third part deals with the essence of carnivory: "why are carnivorous plants so few and what disadvantages limit their evolution?" A cost/benefit model for carnivorous plants was presented more than thirty years ago (Givnish et al. 1984) and explains why carnivory is selected for only under certain conditions, especially on sites poor in nutrients, but rich in light and water. It is necessary to consider not only the benefits of the additional nutrients but also the costs to build and operate the specialized traps. Aquatic carnivorous plants have unique adaptations, and their physiology has been studied intensively by Lubomír Adamec, one of the book's two editors. Finally, the last chapter of this part—on biotechnological uses of carnivorous plants—quite surprised me, but it fit in well. Not everybody thinks about the carnivorous plants as sources of biotechnological inspiration, but the medical usage of some species is well known and biomimetic materials (e.g., extremely slippery and hydrophobic surfaces based on slippery zones of *Nepenthes* pitchers) probably have a very promising future in front of them.

The fourth part of the book deals with ecology: interactions between carnivorous plants, other organisms, and their shared environment. Apart from classical plant-plant and plant-animal relationships, the authors describe some unusual interactions, more typically found among animals, such as food parasites, commensals, and symbionts. All of them are especially abundant in traps with miniature, closed environments. The diversity of their inhabitants can include both microscopic and macroscopic organisms and offers unique opportunities for ecological research. The purple pitcher plant (*Sarracenia purpurea*), widespread across North America, is commonly used in these studies. Pollinator-prey conflicts are also an interesting aspect of carnivory. Carnivorous plants resolve them in several possible ways – by separating the flowers and traps (in space or time) or varying signals used to attract prey or pollinators.

The last part of the book is a serious reflection about the future of carnivorous plants in our human-modified world. The authors try to estimate impacts of global climatic changes or survival of individual species in areas shrinking because of human presence or actions. Some species could be easily exterminated in the wild simply by poaching. It really surprised me that the authors claimed that sufficient data about protection of carnivorous plants are available only for the USA, southwest Australia, and the genus *Nepenthes*. I believe that this topic is quite well researched in Europe, too.

Carnivorous Plants: Physiology, Ecology, and Evolution undoubtedly has high professional value. Both editors, Aaron M. Ellison and Lubomír Adamec, are experts with many years of experience and whose work is known worldwide. The teams of authors who wrote the individual chapters include well-respected scientists who study different aspects of carnivorous plants. Readers with interests in deeper knowledge in any of the book's topics will learn more than they expected. These readers may be interested nonspecialists or students in specialized courses, but even experts can use the book to delve deeper into unfamiliar topics and find valuable references for further reading.

The intelligible text and connections between different chapters are both great plusses. The lists of the most pressing and interesting questions that close each chapter also are valuable. On the other hand, the visible effort to keep the chapters somehow independent resulted in repetition of some information. After

reading about half of the book, I started to skip the descriptions of researched species. With the reduction of these paragraphs to simple links or references to the introductory chapters of the book, the text could have been shortened without losing its value. However, I understand that such trimming would make it difficult to read single chapters in isolation. Some of the chapters (*e.g.*, climate-change modelling) included too much methodological information that was not directly connected with the topic and could have been addressed by referencing other chapters. However, these are but technical weaknesses that overall are rare in the book.

Literature Cited

- Adamec, L., D. Sirová, J. Vrba, J. Bárta, J. Šantrůček, and K. Šimek (2015). Lovci, nebo zahradníci? Komplexní výzkum vodních masožravých bublinatek / Hunters or gardeners? Comprehensive research into aquatic carnivorous bladderworts. *Živa* 6/2015: 286–288.
- Bureš P., F. Zedek, and M. Marková (2013). Holocentric chromosomes. Pages 187–208 In: J. Wendel, J. Greilhuber, J. Doležel, and I. J. Leitch, eds. *Plant genome diversity. Vol. 2. Physical structure of plant genomes*, Springer, Heidelberg.
- Givnish, T. J., E. L. Burkhardt, R. E. Happel, and J. E. Weintraub JE (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. *American Naturalist* 124: 479–497.
- Juniper, B. E., R. J. Robins, and D. M. Joel (1989). *The Carnivorous plants*, Academic Press, London.
- Rothfels, K. and M. Heimburg (1968). Chromosome size and DNA values in sundews (Droseraceae). *Chromosoma* 25: 96–103.
- Sheikh, S. A., K. Kondo, and Y. Hoshi Y (1995). Study of diffused centromeric nature of *Drosera* chromosomes. *Cytologia* 60: 43–47.
- Štorchová, H. (2016a). Co prozradilo srovnání genomů a transkriptomů bublinatek. Od populační genetiky k populační genomice 1. / What a Comparison of Bladderwort Transcriptomes and Genomes Revealed. From Population Genetics to Population Genomics 1. *Živa* 2/2016: 61–63.
- Štorchová, H. (2016b). Co prozradilo srovnání genomů a transkriptomů bublinatek. Od populační genetiky k populační genomice 2. / What a Comparison of Bladderwort Transcriptomes and Genomes Revealed. From Population Genetics to Population Genomics 2. *Živa* 3/2016: 104–106.