

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra fyziologie rostlin**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**



**Elektrofyzologie dráždivosti lapacích orgánů  
rosnatkovitých (Droseraceae)**

Vypracovala: Markéta Aubrechtová

Školitel: Doc. Ing. Jiří Šantrůček, CSc.

Školitel specialista: RNDr. Lubomír Adamec, CSc.

Aubrechtová M. (2011): Elektrofyzologie dráždivosti lapacích orgánů rosnatkovitých (Droseraceae). [Electrophysiology of stimulation of the trap sensory system in the Droseraceae family. Bc. Thesis, in Czech] – 53 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### **Annotation**

Electrophysiological response such as receptor potential (RP) and action potential (AP) to mechanical stimulation was studied on *Drosera* tentacles. Voltage records were measured using digital milivoltmeter with analogous output connected to linear recorder and then graphically analysed.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat svému školiteli specialistovi RNDr. Lubomíru Adamcovi, Csc. za nedocenitelnou pomoc a užitečné rady při vlastním experimentu i psaní této práce a za jeho ochotu mi vždy bleskově poradit. Dále svému školiteli Doc. Ing. Jiřímu Šantrůčkovi, CSc. za jeho velmi cenné rady, pomoc a dobrou náladu. V neposlední řadě bych ráda poděkovala svému příteli Ing. Martinovi Janouchovi za technické a grafické úpravy a trpělivé snášení mých přednášek o akčních potenciálech. Také bych chtěla poděkovat Josefu Benešovi za velikou pomoc a psychickou podporu během psaní. Děkuji samozřejmě i celé své rodině, bez jejichž podpory bych se určitě neobešla.

# Obsah

1	Úvod a cíle práce .....	1
2	Obecná charakteristika masožravých rostlin .....	2
2.1	Popis čeledi rosnatkovitých (Droseraceae).....	4
2.1.1	Rod rosnolist ( <i>Drosophyllum</i> ) .....	4
2.1.2	Rod rosnatka ( <i>Drosera</i> ) .....	5
2.1.3	Rod mucholapka ( <i>Dionaea</i> ).....	6
2.1.4	Rod aldrovandka ( <i>Aldrovanda</i> ) .....	6
2.2	Srovnávací anatomie lapacích orgánů a senzorických systémů u rodů čeledi Droseraceae.....	6
2.2.1	Rod <i>Drosophyllum</i> .....	6
2.2.2	Rod <i>Drosera</i> .....	7
2.2.3	Rod <i>Dionaea</i> .....	10
2.2.4	Rod <i>Aldrovanda</i> .....	13
3	Elektrické signály a jejich fyziologický význam u rostlin.....	15
3.1	Iontová regulace elektrofyziologické aktivity u rodu <i>Dionaea</i> .....	17
3.2	Mechanorecepce a akční potenciál u rodu <i>Dionaea</i> .....	17
3.3	Elektrická paměť a vliv teploty u rodu <i>Dionaea</i> .....	19
3.4	Rozpojovače a inhibitory iontových a vodních kanálů u rodu <i>Dionaea</i> .....	20
3.5	Srovnávací senzorická fyziologie čeledi Droseraceae a evoluce jejich senzorického systému .....	21
3.6	Průběh receptorových a akčních potenciálů v tentakulích rodu <i>Drosera</i> .....	22
4	Vlastní experimentální část.....	24
4.1	Metody a materiál .....	24
4.2	Popis měřicí soupravy.....	24
4.3	Postup měření.....	26
5	Výsledky.....	27
5.1	Měření 1 - <i>Drosera prolifera</i> .....	27
5.2	Měření 2 - <i>Drosera capensis</i> 1.....	29
5.3	Měření 3 - <i>Drosera capensis</i> 2.....	30
5.4	Měření 4 - <i>Drosera capensis</i> 3.....	32
5.5	Měření 5 - <i>Drosera schizandra</i> .....	34
6	Diskuse .....	35
7	Závěr .....	37
8	Seznam citované literatury .....	38
9	Přílohy .....	44

# 1 Úvod a cíle práce

„Starám se více o rosnatku než o původ všech druhů na světě.“

Charles Darwin, 1860

Již v roce 1875 Charles Darwin vydal první ucelenou monografii o masožravých rostlinách s názvem *Insectivorous Plants*, všeobecně považovanou za počátek systematického vědeckého výzkumu masožravých rostlin. Pro své pozoruhodné ekologické, anatomické, morfologické a v neposlední řadě fyziologické vlastnosti, zájem o tyto rostliny neustále stoupá.

Pro jejich zcela unikátní rychlé pohyby a elektrofyziologickou odezvu lapacích orgánů jsem si pro svou práci vybrala právě čeled' rosnatkovitých (*Droseraceae*). Má práce by měla shrnout dosavadní poznatky a přispět k prohloubení znalostí v oblasti elektrofyziologie masožravých rostlin.

## Cíle práce:

- 1) Sestavit soudobý kritický přehled literatury o dráždivosti rosnatkovitých (*Droseraceae*), zahrnující strukturu pastí, vlastnosti elektrofyziologických signálů i charakteristiky rychlých pohybů.
- 2) Ověřit charakteristiku akčních potenciálů v lapacích orgánech u vybraných druhů rodu *Drosera* z různých klimatických oblastí.

## 2 Obecná charakteristika masožravých rostlin

Veškeré masožravé rostliny jsou řazené mezi rostliny krytosemenné (Magnoliophyta). V současné době je popsáno 8 komplexně masožravých čeledí, v nichž je dohromady 15 rodů a odhadem téměř 650 druhů, tvořících květenu všech klimatických pásem (Studnička 2006).

Co je to „masožravost“, neboli „karnivorie“ u rostlin? Podstatou karnivorie je schopnost rostliny **přilákat** kořist (bezobratlí, ale i drobní obratlovci), a tím zvýšit pravděpodobnost náhodného chycení kořisti, **polapit** ji pomocí důmyslných lapacích orgánů, **rozložit** vlastními enzymy, či symbiotickými mikroorganismy a získané látky **využít** ve svůj prospěch. Soubor těchto schopností a adaptací se nazývá „karnivorní syndrom“ (Studnička 2006). Každá z těchto schopností je podmínkou nutnou, ale sama o sobě nepostačující. Nejdůležitějším aspektem je však **příjem živin** z kořisti. Karnivorie se v evoluci vyvinula několikanásobně a nezávisle právě jako adaptace rostlin na živinami chudá stanoviště (Ellison *et* Gotelli 2001, Schaefer *et* Ruxton 2007). Ta bývají často kyselá, zamokřená, anoxická a obvykle s nedostatkem dostupných minerálních živin (N, P, K, Ca, Mg) (Juniper *et al.* 1989, Adamec 1997, Slack 2000, Studnička 2006, Schaefer *et* Ruxton 2007). Dostupnost kořisti na takovýchto stanovištích je klíčovým faktorem určujícím fitness, nárůst biomasy, kvetení a také produkci semen těchto rostlin (Schaefer *et* Ruxton 2007). Typickým příkladem ekosystémů masožravých rostlin (MR) jsou rašelinné mokřady či tropické deštné a mlžné lesy. Jiným jsou zase živiny postrádající písčité a jílovité půdy jihozápadní Austrálie. Masožravé rostliny jsou typickými S-stratégy, což jim jakožto konkurenčně slabším umožňuje vzdorovat „ekologickému stresu“, a tím osídlivat extrémní stanoviště. K těmto podmínkám se terestrické masožravé rostliny přizpůsobily také pomalým růstem. Rychlosti fotosyntézy na jednotku listové plochy jsou proto asi 5x nižší než u ostatních rostlin (Hájek *et* Adamec 2010). Kvůli zajištění správného chodu lapacích a trávicích orgánů jsou masožravé rostliny obvykle vázané na vlhká a alespoň přechodně mokrá stanoviště.

Nejčastější kořisti těchto rostlin jsou kromě hmyzu také prvoci, červi, korýši, pavouci, plži, ale i drobní obratlovci. Kořist slouží masožravým rostlinám jako zdroj prvků, jichž se jim v půdě nedostává, ale jako zdroj uhlíku je nepodstatná (Studnička 2006). Téměř všechnu uhlík pro stavbu své biomasy fixují stejně jako jiné autotrofní organismy ve fotosyntéze. Díky této skutečnosti bývají masožravé rostliny označovány též jako „mixotrofní“ (Studnička 2006).

Společnou charakteristikou většiny MR je slabě vyvinutý kořenový systém (Juniper *et al.* 1989, Adamec 1997). Poměr hmotnosti kořenů k celkové hmotnosti rostlin je u různých MR v rozsahu od 3,4 do 23 % (obvykle 10-20 %) (Adamec *et al.* 1992, Adamec 2005). Kořeny jsou převážně krátké, slabě větvené a jsou schopny v zamokřených půdách neznámým způsobem tolerovat anoxii a příbuzné fenomény, jako je H<sub>2</sub>S v podmáčených půdách (Adamec 1997, 2005). Obvykle také mají snadnou regeneraci. Kapacita kořenů MR je pro příjem minerálních živin limitována a je kompenzována příjmem živin z kořisti (Adamec 1997).

Prokázanou ekofyziologickou zvláštností MR je nejen účinný příjem minerálních živin z kořisti, ale také velmi účinná reutilizace N, P a K ze starých listů před odumřením, což svědčí o mimořádně dobrém hospodaření s minerálními živinami. Dalším velmi pozoruhodným jevem je skutečnost, že minerální látky přijaté rostlinou přes listy z kořisti nebo živného roztoku neznámým způsobem stimulují činnost kořenů, které pak přijmou potřebné množství živin z minerálně chudé půdy. Z čehož vyplývá, že hlavním živinovým přínosem z masožravosti je zvýšený kořenový příjem živin z půdy (Adamec 2002).

Společným znakem MR je i původ vzniku lapacích orgánů, který je u všech druhů výhradně přeměnou listové čepele. V evoluci se vyvinulo pět naprosto odlišných principů lapání kořisti (viz. Příloha 1) (Studnička 2006).

K rozložení a následnému vstřebání živin z lapené kořisti si MR vyvinuly různé typy trávicích enzymů (Studnička 1984) (viz. Tabulka 1).

**Tabulka 1: Výskyt hydrolytických enzymů v čeledi Droseraceae (Studnička 2006)**  
Přítomnost enzymu: +, Nepřítomnost enzymu: -

ENZYMY	PROTEÁZA	GLYKOSIDÁZA	ESTERÁZA	FOSFATÁZA
Účinek na:	Bílkoviny	polysacharidy	tuky	fosforyl. slouč.
<i>Drosera</i>	+	-	+	+
<i>Dionaea</i>	+	+	+	+
<i>Aldrovanda</i>	+	+	+	+
<i>Drosophyllum</i>	+	-	+	+

Kromě hydroláz vylučují MR také enzymy působící jiným způsobem (Studnička 1984). U všech rosnatkovitých (Droseraceae) dochází k sekreci trávicích enzymů až několik desítek minut po začátku dráždění, kdy se v trávicích žlázách spouští sekreční cyklus (Juniper *at al.* 1989). Tímto se zástupci čeledi Droseraceae odlišují od jiných

druhů masožravých rostlin lapajících pomocí láček, jejichž tvorba trávicích enzymů je konstitutivní (trvalá a nezávislá na kořisti). Někteří zástupci čeledi Droseraceae jsou díky svým enzymům při trávení kořisti plně samostatní, příkladem je rosnolist lusitánský (*Drosophyllum lusitanicum*). Ale vyskytují se i jiné druhy MR, které jsou vyloženě závislé na exoenzymech vylučovaných symbiotickými mikroorganismy (Studnička 1984). V pastech téměř všech druhů MR se vyskytují nejen bohatá společenstva bakterií, nižších hub, ale i řada dalších organismů. Všechny tyto symbiotické organismy bez problémů snášejí prostředí hydrolytických enzymů uvnitř pastí a vylučováním vlastních enzymů zvyšují účinnost trávení kořisti. Masožravé rostliny mohou také výrazně regulovat pH v trávicí tekutině a tím optimalizovat trávicí aktivity enzymů (Slack 2000, Švarc 2003, Studnička 2006).

## **2.1 Popis čeledi rosnatkovitých (Droseraceae)**

Čeleď Droseraceae je reprezentována čtyřmi rody: *Drosophyllum*, *Drosera*, *Dionaea*, *Aldrovanda*. Jednotlivé rody se mezi sebou výrazně liší.

### **2.1.1 Rod rosnolist (*Drosophyllum*)**

*Drosophyllum lusitanicum* (rosnolist lusitánský), jediný druh tohoto rodu se jako paleoendemit zachoval v mediteránní vegetaci při atlantickém nebo středozezemním pobřeží Pyrenejského poloostrova. Areál výskytu zaujímá malou příbřežní část Portugalska, jihozápadní část Španělska a severní Maroko (Flísek *et* Pásek 2001, Studnička 2006, Adamec 2009).

Rosnolist je jedinou MR s typicky xerofytními rysy dokonce během růstové sezóny, což je veliký kontrast oproti obecné strategii ostatních MR (Adamec 2009). Je jedním z neúspěšnějších lovců v množství ulovené kořisti a na přírodních stanovištích dorůstá délky až 1,5 metru. Stonek rostliny je jen 5-15 mm tlustý, časem dole dřevnatí a ztrácí olistění, oproti tomu vrcholová olistěná partie je bylinná. Listy jsou jehlicovité, tuhé a spirálově se rozvíjející až do délky 20 cm a mají trojhranný tvar (Studnička *et. al.* 2007).



### 2.1.2 Rod rosnatka (*Drosera*)

Rod *Drosera* je druhým největším rodem MR vůbec a je jednoznačně nejpočetnějším rodem z celé čeledi Droseraceae. Zahrnuje přibližně 195 celosvětově se vyskytujících druhů. Kromě Antarktidy lze zástupce rodu *Drosera* najít všude na světě. Obecně je můžeme charakterizovat jako velmi různorodou skupinu rostlinných druhů mezi kterými lze nalézt hned několik odlišných vývojových typů. Jednotlivé druhy nebo skupiny druhů rosnatek se navzájem odlišují jak morfologickými znaky, tak životní formou či ekologickými nároky. Nalezneme je v rozdílných biotopech a na různých geograficky izolovaných územích (Švarc 2003).

Z hlediska fyto geografie je rod *Drosera* bohatě zastoupen druhy zvláště v jižní Africe, v horských polohách tropické Jižní Ameriky, v Austrálii a to jak v severní části s letními dešti, tak i v jižní se zimními dešti. Na severní polokouli se vyskytuje jen velmi málo druhů. Což opodstatňuje názor, že rosnatky byly rozšířeny již na pravěkém jižním superkontinentu Gondwaně, přičemž recentní druhy rodu vznikaly speciací až po oddělení uvedených kontinentů (Studnička 2006). Zástupci rodu *Drosera* mají velmi pozoruhodné životní formy a s nimi související životní strategie. Nepříznivé podmínky přečkávají pomocí dokonale přizpůsobených specializovaných orgánů (hlízou, přezimovacím pupenem (hibernaculum), pouze semeny), a od toho se různí jejich životní formy (Studnička 2006).

Dle základních charakteristik společných znaků a ekologických nároků na podmínky prostředí, lze rod *Drosera* rozdělit do několika skupin (podrobněji viz. Příloha 2):

- nezatahující světlomilné rosnatky
- rosnatky jižní Afriky přežívající suchou periodou
- rosnatky s přezimovacími pupeny
- trpasličí rosnatky
- rosnatky s hlízami a jejich blízké příbuzné druhy
- stínomilné pralesní rosnatky
- rosnatky ze sekce *Lasiocephala* (okruh *D. petiolaris*)

### 2.1.3 Rod mucholapka (*Dionaea*)

Tento rod reprezentuje pouze jediný druh **mucholapka podivná** (*Dionaea muscipula*). *Dionaea* je reliktem starobylé flóry superkontinentu Laurasie z jaké pozůstal ve Starém světě i další zástupce čeledi Droseraceae rosnolist (*Drosophyllum*).

Dnešním areálem výskytu je území subtropických močálů Severní a Jižní Karolíny (Studnička 2006). Listy mucholapky se vyznačují asimilační a lapací funkcí zároveň s výrazným sezónním dimorfismem.

### 2.1.4 Rod aldrovandka (*Aldrovanda*)

Jediným zástupcem rodu a také jediným plně vodním druhem čeledi Droseraceae je **aldrovandka měchýřkatá** (*Aldrovanda vesiculosa*). Aldrovandka je vzplývavá, nezakotvená rostlina, která naprosto ztratila schopnost tvorby kořenů. Proto musí minerální živiny přijímat povrchem prýtů. Listy mají taktéž jako u předchozího druhu jak asimilační, tak lapací funkci a jsou na lodyze uspořádány v přeslenech (nejčastěji po 8). Zimu přečkává tento rod pomocí přezimovacích pupenů neboli turionů, vznikajících nahloučením mladých nevyvinutých listů (Studnička *et al.* 2007).

Areál výskytu aldrovandky lze rozdělit na čtyři fytogeografická centra a to euro-západoasijské, africké, japonsko-východoasijské a australské (Švarc 2003).

## 2.2 Srovnávací anatomie lapacích orgánů a senzorických systémů u rodů čeledi Droseraceae

Všechny rody čeledi s výjimkou rosnolistu vynikají svými rychlými pohyby, majícími povahu seimonastií a u rosnatek i chemonastií. Rychlost těchto pohybů se pohybuje od 0,2 s (*Dionaea*) po desítky sekund až minut (*Drosera*).

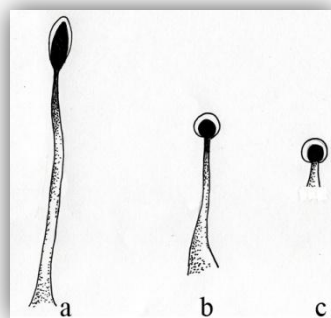
### 2.2.1 Rod *Drosophyllum*

*Drosophyllum* je jediný rod čeledi Droseraceae prezentující stacionární (nepohyblivý) typ pastí. Jeho adhezní lapací orgány tvoří lepkavé žlázy, mající povahu emergencí. Ty vyrůstají z vícebuněčné báze a jsou napojené na cévní systém rostliny. Lepkavé žlázy jsou dvojího typu. Mohutné stopkaté žlázy jsou vysoké až 0,5 mm, zcela nepohyblivé a mají funkci hmyz přilákat a polapit. Tyto žlázy jsou lokalizovány na spodní straně nebo na okrajích listu a stále vylučují sekreci s medovou vůní. Mezi nimi jsou hustě rozesety bochánkovité přisedlé žlázy o velikosti 0,2 mm s trávicí funkcí

(Studnička 2006). Je dokumentován záznam o zvýšení sekrece přisedlých žlázek na povrchu listu jako odpověď na stimulaci polapením hmyzu přilehlými stopkatými žlázami. Stimulace není však rázu mechanického, ale chemického (Williams 1976). Stopkaté a přisedlé žlázy se navzájem liší chemickým složením sekretu. Lepivý výměšek stopkatých žláz obsahuje mukopolysacharidy a je vysoce smáčivý. Rudé zbarvení stopkatých žláz napomáhající vábení kořisti je způsobeno barvivem droserinem. Aktivací činnosti přisedlých žláz se začne vylučovat trávicí šťáva obsahující enzymy ze skupiny endopeptidáz, fosfomonoesteráz, peroxidáz a karboxylesterhydroláz. Trávení kořisti u rodu *Drosophyllum* je plně samostatné a probíhá bez účasti symbiotických organismů (Studnička *et al.* 2007).

### 2.2.2 Rod *Drosera*

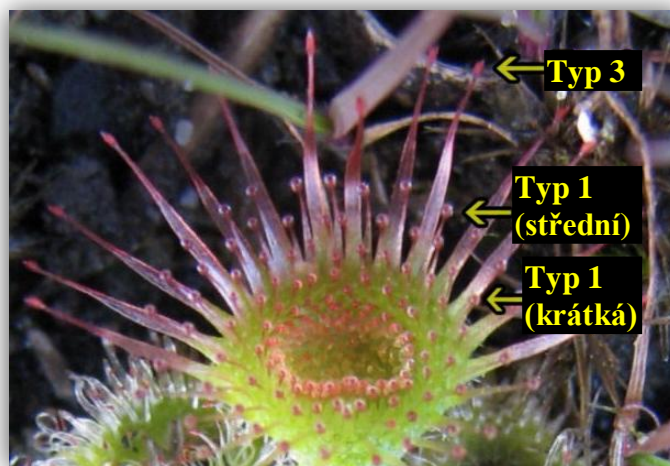
I přes častý popis lapacího orgánu rodu *Drosera* jako pasivní pasti, charakterizoval Lloyd (1942) správně tento mechanismus jako aktivní (Williams 2002). Společným znakem všech zástupců tohoto rodu jsou adhezivní lapací orgány představující různě tvarované listy hustě nebo řídko pokryté žláznatými výčnělky - emergencemi. Tyto pohyblivé stopkaté žlázy jsou schopné ohýbat se v důsledku podráždění, což je unikátním znakem tohoto rodu. Stopkaté žlázy rodu *Drosera* se označují souhrnným termínem tentaculum neboli tentakule (Williams 1976, Studnička 2006). Jsou zakončeny hlavičkou s mechanoreceptory a obaleny kapkou lepidivého sekretu (slizu), obsahujícího mukopolysacharidy, organické kyseliny a hydrolytické enzymy (Studnička *et al.* 2007). Tentakule jsou trojího druhu, rozlišné jak vzhledem tak funkcí. Na samém okraji listové čepele se vyskytují tentakule **marginální**, hned za marginálními vyrůstají tentakule **interzonální**, které je však svou délkou mohou i překonat (*D. burmannii*) a uprostřed listové čepele se nalézají tentakule **diskální** (Studnička 2006; Obr. 1).



Obrázek 1: Tentakule trojího druhu: a) marginální, b) interzonální, c) diskální  
(Vlastní perokresba 2006)

Podle Irmgarda a Hartmeyera (2010) můžeme marginální tentakule rozdělit ještě na 3 různé typy:

- **Typ T1** – Vyznačuje se symetrickou žláznatou hlavičkou produkující sekret. Tvarem i funkcí se podobá ostatním sekret-produkujícím stopkatým žlázám na listové čepeli. Tento typ marginální tentakule se vyvinul protažením stopky vycházející z velmi široké báze. Příkladem je *D. scorpioides*.
- **Typ T2** – Obsahuje nežláznatou hlavičku vždy postrádající lepidivou slizovou sekreci. Tvarem se podobá lopatce s plochou spodní stranou a nahoře vyklenutou nežláznatou buněčnou strukturou. Ta se obdobně jako u typu T1 vyvinula protažením stopky vycházející ze široké báze. Příkladem je *D. burmannii*.
- **Typ T3** – Je známý pouze u druhu *D. glanduligera*. Stopka se skládá ze spodního úseku vyrůstajícího z velmi široké báze na okraji listové čepele, který je propojen s velmi štíhlou a dlouhou horní částí zakončenou nežláznatou hlavičkou, postrádající lepidivý sliz. Evidentně hlavička tohoto typu marginální tentakule obsahuje spouštěcí mechanismus, který po aktivaci vyvolá velmi rychlý pohyb. Štíhlá horní část se ohne ve svém středním úseku připomínajícím spoj a hlavička tentakule „zaklapne“ směrem do středu listové čepele. Celý proces se odehrává pozoruhodně rychle (0,16 s). Pouze *D. glanduligera* se může svou rychlostí pohybu rovnat mucholapce.



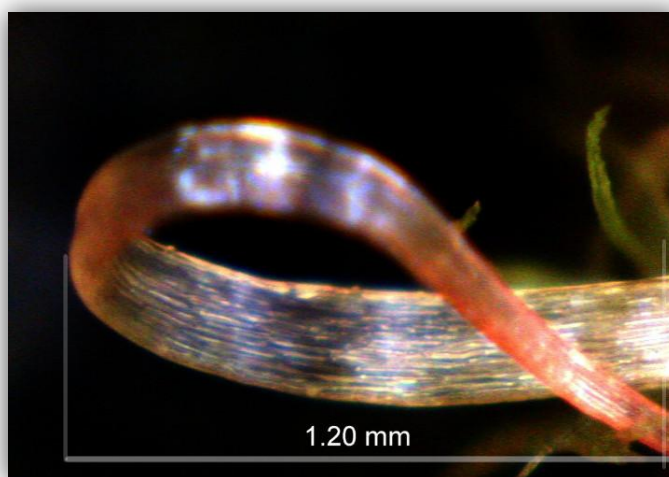
Obrázek 2: *Drosera glanduligera*, tentakule typu T1 (krátká, střední) a T3 (Richard Davion, upraveno z Irmgard et Hartmayer; 2010)

Typy marginálních tentakulí **T2** a **T3** definovali Irmgard et Hartmeyer (2010) jako tzv. „lapací“ tentakule, vynikající svým rychlým ohybem. V případě typu **T3** dochází

ještě k 50-100x rychlejšímu pohybu než u **T2**. Protože oba typy tentakulí postrádají lepidivé slizové žlázy, zdá se, že jejich primární role spočívá v zajištění fixace kořisti uprostřed listové čepele a tak znesnadnění úniku kořisti, či zabránění krádeži kořisti kleptoparazity (Irmgard *et* Hartmeyer 2010).



Obrázek 3: Detail narovnané „lapací“ tentakule u *D. glanduligera* (upraveno z Irmgard *et* Hartmeyer; 2010)

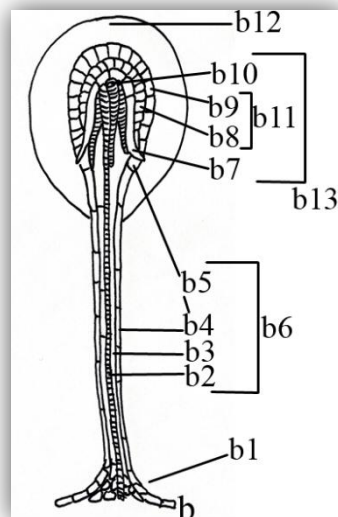


Obrázek 4: Detail stočené „lapací“ tentakule u *D. glanduligera* (upraveno z Irmgard *et* Hartmeyer; 2010)

Přímým či zprostředkovaným mechanickým podrážděním marginálních tentakulí dochází ke sklánění se tentakulí ke středu či ose listu. Pohyby jsou vždy stejného směru, nezávisle na místě podráždění, tzv. nastie. Jak už bylo zmíněno jejich hlavní funkcí je fixování a posunutí kořisti do ideální polohy. Interzonální tentakule jsou podobného tvaru jako tentakule diskální, jen interzonální jsou mnohem delší. Hlavní funkcí interzonálních tentakulí je rozpoznávání stravitelnosti kořisti. Marginální a interzonální tentakule jsou

drážděny převážně mechanicky na rozdíl od tentakulí diskálních, kde převažuje dráždění chemické. Nízkomolekulární fragmenty bílkovin uvolňované proteázovým štěpením chemicky stimulují další žlázy k aktivitě. Pohyb tentakulí diskálních podobně jako interzonálních má povahu tzv. tropismu, tedy směrem k lapené kořisti (Studnička 2006). Rychlé pohyby tentakulí jsou způsobené rychlou změnou turgoru (Irmgard *et* Hartmeyer 2010). Soubor pomalejších druhotných pohybů spuštěných a udržovaných pomocí mechanických i chemických stimulů má u rodu *Drosera* za následek ohyb a svinutí listu kolem kořisti. Tyto pomalé pohyby jsou zprostředkované fytohormonem auxinem a mají za úkol udržet past zavřenou dokud nebude kořist kompletně strávena a nepřestane uvolňovat chemické signály (Williams 2002).

Na ovlivnění ohybu tentakulí má vliv řada faktorů jako jsou stáří, opotřebovanost listu, ale také teplota. Regenerace všech částí listu po strávení kořisti nastává opět procesem růstové povahy regulovaným auxinem (Williams 1976, Studnička 2006).



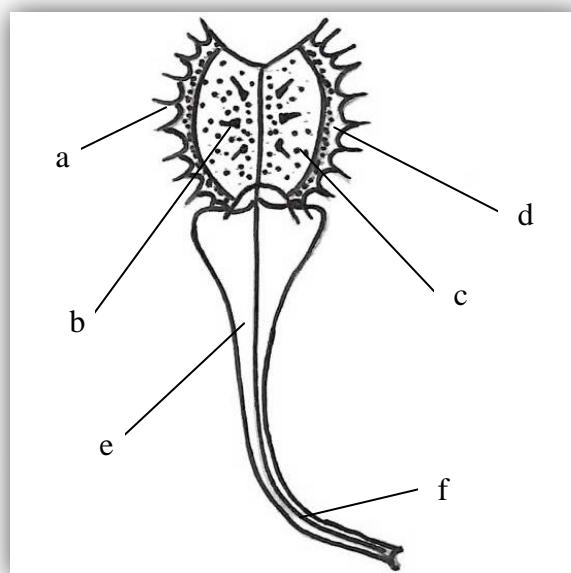
**Obrázek 5: Anatomická stavba tentakule rodu *Drosera*: b1) báze tentakule, b2) xylém stopky, b3) vnitřní buňky stopky, b4) vnější buňky stopky, b5) buňky krčku, b6) krček, b7) endodermální buňky, b8) vnitřní sekreční buňky, b9) vnější sekreční buňky, b10) xylém hlavičky, b11) vylučovací čepička, b12) hlavička, b13) sliz**

(Vlastní perokresba s popisky 2006 (originál Williams 1976))

### 2.2.3 Rod *Dionaea*

Rod *Dionaea* se vyznačuje výrazným sezónním dimorfismem, ve kterém se mění podíl velikosti asimilační plochy řapíku a velikosti lapacího orgánu vzniklého přeměnou listové čepele. Lapací zařízení je u tohoto rodu tvořeno okrouhlou listovou čepelí přehnutou podél středního nervu tak, že vytváří 2 stejné čelisti rozevřené v úhlu 40-50°.

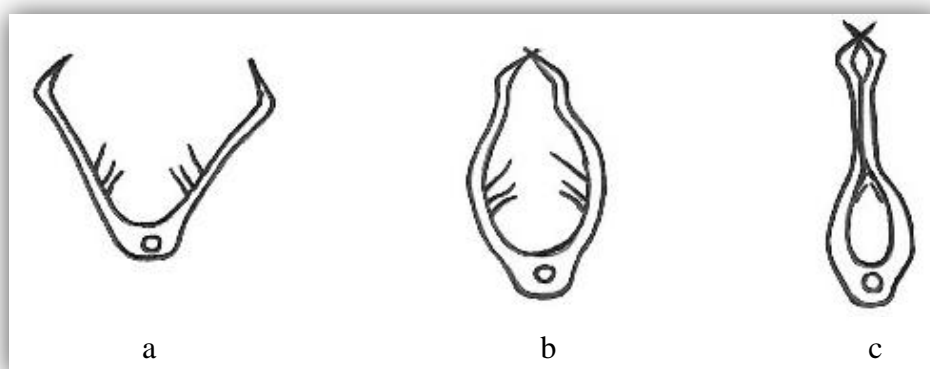
Po obvodu čepel vybílhá v tuhé špičaté emergence připomínající zuby a zabraňující po sklopení pasti úniku kořisti. Na vnitřní ploše čepelí blíž k obvodu čelisti jsou v pokožce zapuštěny nektarové vábivé žlázy sloužící spolu s červeným anthokyaninovým pigmentem k lákání kořisti (Lloyd 1942, Williams 1976, Studnička *et al.* 2007). Směrem ke střednímu nervu je plocha čepelě pokrytá mnohobuněčnými trávicími žlázami hříbovitého tvaru (Williams 1976, Studnička *et al.* 2007). Z hlaviček žláz se vylučuje trávicí šťáva a následné vstřebávání živin probíhá na jejich bázi (Studnička *et al.* 2007). Na každé polovině listové čepelě se vyskytují 3 (výjimečně i více) citlivé spouštěcí „chlupy“ dlouhé 2 mm. Každý „chlup“ vyrůstá z mnohobuněčné báze, která je velmi ohebná a pružná. Na bázi navazuje zúžená část tvořená zaškrcením buněk, která při deformaci vzniklé podrážděním „chlupu“ kořisti má zásadní význam pro vznik elektrického signálu (Williams 1976, Studnička *et al.* 2007). Celý „chlup“ je pak zakončen mnohobuněčným hrotem. Elektronová mikroskopie odhalila 3 oblasti ve kterých se buňky liší velikostí, tvarem a cytoplasmatickým obsahem (Williams *et* Mozingo 1971). Z morfologického hlediska v pravém slova smyslu nejde o „chlup“, neboli trichom jako takový, ale vzhledem k jeho mnohobuněčné povaze se v přesné terminologii jedná o emergenci (Studnička *et al.* 2007). Nadále se však budu držet vžitého a užívaného výrazu spouštěcí „chlup“.



**Obrázek 6:** Schéma pasti *Dionaea muscipula*: a) obvodové výčnělky, b) citlivé výčnělky, c) trávicí žlázy, d) nektarové žlázy, e) křídlatě rozšířený asimilační řapík, f) ztlustlý spodek listu (Vlastní perokresba s popisky 2011 (originál Studnička *et al.* 2007))

Sklapnutí pasti nastává prohnutím obou polovin listové čepele podél středního nervu z konvexního do konkávního tvaru (Studnička *et al.* 2007). Rychlému zaklapnutí čelistí předchází opakovaná mechanická stimulace totožného nebo jiného spouštěcího chlupu (Williams 1976). Jeden mechanický stimul na zaklapnutí při běžných teplotách 20-30 °C nestačí (Williams 1976, Slack 2000, Studnička *et al.* 2007). K uskutečnění pohybu čelistí je třeba alespoň dvou po sobě následujících podráždění v intervalu 0,75-20 s (Macfarlane 1982, Studnička *et al.* 2007). Odpověď na mechanický podnět je vždy rychlá (0,3-5 s) a s předem definovaným směrem (nastie; Williams 1976).

Zavírání čelistí probíhá ve dvou odlišných fázích, které byly nazvány „uzavřená“ a „zúžená“ fáze (Ashida 1934, Williams 1976, Slack 2000). V první fázi se čelisti čepele zaklapnou jen tak, aby okrajové emergence tvořící zuby se zaklesly do sebe a vytvořily „klec“, ze které už větší kořist nemůže uniknout. Celá past je přitom mírně pootevřená. Toto pootevření má podle Darwina (Hutchens *et al.* 2009) svůj opodstatněný význam. Menší kořist může lehce uniknout a rostlina nevynaloží své síly na rozklad kořisti s mizivou nutriční hodnotou (Darwin 1875). V této fázi past přetrvá kolem 30 min. Pokud rostlina není dále mechanicky, ale hlavně chemicky stimulována lapenou kořistí, dojde k opětovnému otevření pasti. Jsou známy důkazy o tom, že aminokyseliny z kořisti mohou také napomáhat k udržování pasti zavřené (Williams 1976). Další sekvence stimulů aktivuje u rostliny druhou „zúženou“ fázi. Ta je charakteristická pomalým ohybem horních okrajů čelistí pasti ven, což umožní dokonalé přilnutí polovin čepele (Studnička *et al.* 2007, Slack 2000). Ve chvíli, kdy je past hermeticky uzavřena, dojde k vylití trávicí tekutiny z trávicích žláz. Výměšek trávicích šťáv o hodnotě pH=2 obsahuje enzymy ze skupiny endopeptidáz, fosfomonoesteráz, glykosidáz, karboxylesterhydroláz a peroxidáz (Studnička *et al.* 2007). U rodu *Dionaea* byl zjištěn dokonce i enzym chitináza, narušující chitinové struktury hmyzu (Studnička *et al.* 2007).

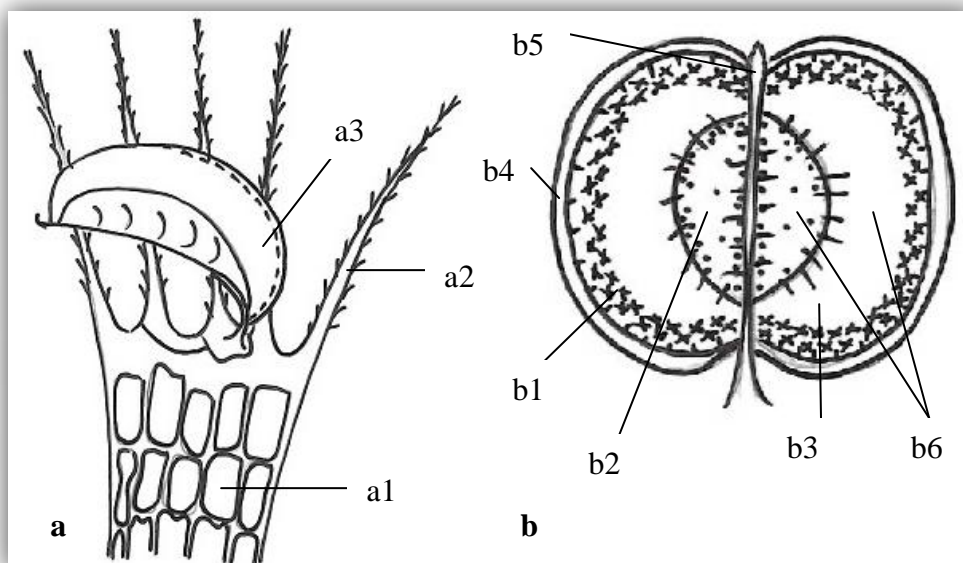


Obrázek 7: Schéma stádií závírání pasti *Dionaea muscipula*: a) otevřené, b) zavřené, c) zúžené (Vlastní perokresba 2011 (originál Slack 2000))



## 2.2.4 Rod *Aldrovanda*

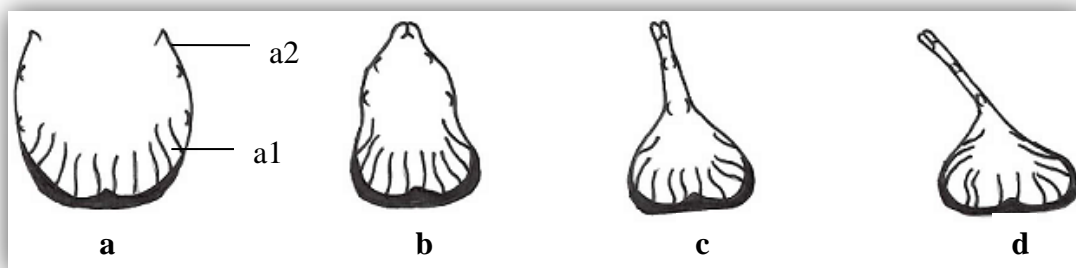
Listy aldrovandky jsou složeny z plochého řapíku a lapací listové čepele. Řapík je vyplněn dutinami s plynným obsahem sloužící rostlině k nadnášení. Čepele je připojena k řapíku krátkou stopkou. Je prohnutá podél středního nervu, čímž vytváří lapací čelisti. Listová čepele aldrovandky má po svém obvodu dvojité zoubkovaný okraj ohrnutý dovnitř. Za ním směrem do centra čepele následuje zóna čtyřramenných žláz, dále nežláznatá hladká zóna a úplně ve středu čepele se nachází zóna trávící. Zóna čtyřramenných žláz projevující se svým vylučováním slizu má stěžejní význam pro vábení kořisti. Hladká nežláznatá zóna zajišťuje sevření listové čepele a centrální trávící zóna je pokryta krátce stopkatými trávícími žlázami hříbovitého tvaru (Slack 2000, Studnička *et al.* 2007). Tyto trávící žlázy vylučují enzymy ze skupiny endopeptidáz, karboxylesterhydroláz, glykosidáz a fosfomonoesteráz (Studnička *et al.* 2007) a zdá se, že i samy absorbují produkty vzniklé trávením (Slack 2000). Na okrajích pole s trávícími žlázami je asi 30 vícebuněčných citlivých chlupovitých orgánů tvořících spouštěcí dráždivý mechanismus. Při mechanickém podráždění těchto orgánů dojde k ohybu v dolní části chlupovitých senzorů, což vyvolá elektrický impuls šířící se čepelí a následné zaklapnutí pasti. Sklapnutí trvá za ideálních teplotních podmínek (30 °C) asi 0,2 s a vyvolá ho i velmi slabé mechanické podráždění. Rychlost reakce je závislá na teplotě, při nižších teplotách se zpomaluje (Studnička *et al.* 2007).



Obrázek 8: Schéma listu *Aldrovanda vesiculosa* (a) a pasti (b): a1) řapík s plovacími komorami, a2) štětínovitý výrůstek, a3) lapací čepele, b1) zóna se slzovými čtyřčetnými žlázami, b2) zóna s trávícími žlázami, b3) hladká zóna, b4) dovnitř ohrnutý okraj čepele, b5) střední nerv, b6) citlivé chlupovité orgány

(Vlastní perokresba s popisky 2011 (originál Studnička *et al.* 2007))

Zavírání čelistí probíhá ve dvou fázích. V první fázi se obě čelisti zavřou tak, že se jejich okraje dotýkají a zuby se mohou propojit, což zabrání úniku kořisti. Chycená oběť dále dráždí senzorický systém, což aktivuje druhou fázi. Druhá fáze má podobu stlačení hladkých laloků obou čepelí k sobě a směrem od okraje pasti do středu je vytlačována přebytečná voda. Teprve poté je hermetické těsnění čelistí kompletní (Studnička *et al.* 2007). Kořist je postupně posouvána do bazální části pasti - zóny s trávicími žlázami. Není pochyb o tom, že vytlačení vody napomáhá trávení kořisti (Slack 2000).



**Obrázek 9:** Schéma zavírání čelistí pasti *Aldrovanda vesiculosa*: a) otevřená past, a1) spouštěcí chlup a2) zub, b) uzavření, c) zahájení zúžení, d) kompletní fáze zúžení  
(Vlastní perokresba 2011 (originál Slack 2000))

### 3 Elektrické signály a jejich fyziologický význam u rostlin

Roku 1873 Burdon-Sanderson poprvé objevil akční potenciál u rostlin, konkrétně u listu mucholapky podivné (*Dionaea muscipula*) (Fromm et Lautner 2007). S prvním komplexním shrnutím o AP u rostlin přišli Sibaoka (1966, 1969) a Pickard (1973), s výsledkem naznačujícím, že veškeré vyšší rostliny mohou využívat elektrické signály k regulaci řady fyziologických funkcí (Fromm et Lautner 2007).

Elektrická dráždivost a signalizace u rostlin je velmi často spojená s rychlou odpovědí na podmínky okolního prostředí (Williams 1976, Fromm et Lautner 2007, Volkov 2007). Rychlé pohyby rostlin byly vyvinuty pro základní funkce jakými jsou rozšiřování plodů a semen (u *Impatiens*), obrana (u *Mimosa*), nebo v případě (*Dionaea* a *Aldrovanda*) výživa (Forterre et al. 2005). Elektrický signál zajišťuje přenos informace z části rostliny, která přijímá vnější podnět (poranění, mechanické podráždění, změnu teploty) do ostatních částí rostliny, kde vyvolá patřičnou fyziologickou odezvu (Adamec et Macháčková 1993). V roce 1984 byly u rostlin taktéž jako u živočichů objeveny iontové kanály (Schroeder et al. 1984), umožňující přenos těchto elektrických signálů a tvořící tím základ pro akční potenciály. Nedávno byla u rostlin dokonce objevena i většina chemických látek neuromotorického systému jako například neurotransmitter acetylcholin, buněční poslové a buněčné „motory“, jako jsou aktin a myosin (Baluška et al. 2006, Volkov et al. 2007). Ale také napětěově řízené kanály a senzory na dotyk, světlo, gravitaci i teplotu (Volkov et al. 2007). Ačkoli toto nervům podobné buněčné vybavení nikdy nedosáhlo stejného stupně komplexity jako u živočišných nervů, je u rostlin vyvinutá jednoduchá síť, zejména v rámci floémových buněk, které jsou zodpovědné za komunikaci na dlouhou vzdálenost (Volkov 2009). Důvodem proč si rostliny vyvinuly takovouto možnost přenosu elektrického signálu je s největší pravděpodobností nutnost reagovat na vnější stimuly, jakými je například i stresový faktor životního prostředí (Fromm et Lautner 2007, Volkov et al. 2007, 2008a,b). Dokonce bylo v poslední době zjištěno, že rozdílné stimuly životního prostředí vyvolávají v rostlinných buňkách specifické reakce, schopné přenášet elektrické signály přímo do zodpovědné oblasti (Lautner et al. 2005). Oproti chemickým signálům zprostředkovaným hormony jsou elektrické signály schopné rychlého přenosu i na dlouhou vzdálenost (Fromm et Lautner 2007). Rostlinné buňky jsou v pletivech propojeny plazmodezmaty, neboli buněčnými spoji, které jsou analogické s tzv. štěrbinovým propojením (gap junction) u živočichů a

umožňují přenos elektrického signálu do další symplastické buňky (Adamec *et* Macháčková 1993, Fromm *et* Lautner 2007). Přenos elektrického signálu do vzdálenější části rostliny se uskutečňuje pomocí floému, který prochází celou rostlinou a jeho sítkovice vytvářejí nízkoodporovou síť umožňující přenos akčního potenciálu. Díky relativně velkým otvorům v sítkovicích a propojení plasmatické membrány a endoplasmatického retikula vytvářejí sítkovice vhodnou cestu přenosu elektrického signálu na velké vzdálenosti. Přenos elektrických signálů sítkovicemi je umožněn iontovými kanály v jejich plasmatických membránách, nejčastěji  $K^+$  kanály. Ukázalo se, že membránový potenciál sítkovic závisí na vodivosti iontů  $K^+$  (Fromm *et* Lautner 2007). V podstatě lze říci, že přenos elektrického signálu uvnitř rostliny závisí na elektrické vodivosti plazmodezmat v příčném směru a vysokém stupni elektrického propojení přes sítkovice ve směru podélném (Fromm *et* Lautner 2007).

Všechny živé rostlinné buňky neustále udržují rozdíl elektrického potenciálu (tzv. klidový membránový potenciál o velikosti -80 až -200 mV (Fromm *et* Lautner 2007) mezi cytoplazmou a vnějším okolím buňky, činností iontových pump a selektivní propustností iontových kanálů v plasmatické membráně (Adamec *et* Macháčková 1993). Stimuly vnějšího prostředí jako jsou spontánní změny teploty, světlo, mechanické podráždění, nebo poranění, mohou na každém místě symplastického kontinua vyvolat elektrický signál. Jako první je depolarizována plasmatická membrána a dochází k formování receptorového potenciálu, který jako elektrická odpověď na podnět trvá jen po dobu, kterou je podnět přítomný. Pokud je podnět dostatečně velký, aby depolarizoval membránu pod určitou hodnotu, začíná se generovat potenciál akční (Fromm *et* Lautner 2007).

Akční potenciál (AP) je změněný elektrický potenciál mající vlastnosti signálu a u rostlin podobně jako u živočichů má povahu „všechno-nebo-nic“. Ke generování AP dojde, když podnět dosáhne určité hodnoty a další jeho nárůst už nezmění ani amplitudu ani tvar AP. Depolarizace buněčné membrány se šíří pasivně z místa excitované oblasti membrány do sousední neexcitované oblasti (Fromm *et* Lautner 2007). Zatímco iontový mechanismus AP živočichů závisí na toku  $Na^+$  iontů dovnitř (depolarizace) a  $K^+$  iontů ven (repolarizace), excitace rostlinných buněk závisí na iontech  $Ca^{2+}$ ,  $Cl^-$  a  $K^+$  (Adamec *et* Macháčková 1993). Po odeznění AP následuje perioda nazývaná refraktorní, ve které buňky nejsou schopné excitace. Tato perioda má u rostlin mnohem delšího trvání než u živočichů (0,5 ms savčí nerv, 4-40 s Characeae; Fromm *et* Lautner 2007).

### **3.1 Iontová regulace elektrofyziologické aktivity u rodu *Dionaea***

Jacobson (1974) naznačil, že klidový membránový potenciál u pastí rodu *Dionaea* je zprostředkován  $K^+$  ionty, zatímco potenciál akční ionty  $Ca^{2+}$ . Tento předpoklad byl později podpořen mikroskopickou studií. Předpokládá se, že  $Ca^{2+}$  ionty jsou v senzorických buňkách kompartmentalizované, avšak není ještě jasné, jakou roli v tomto procesu hrají jednotlivé kompartmenty (Juniper *et al.* 1989). Hodick *et Sievers* (1986) později experimentálně odhalili, že akční potenciál u *Dionaea* předně závisí na extracelulární koncentraci vápníku. Měřením elektrických potenciálů v tkáních všech částí rostliny bylo v posledních letech zjištěno, že nejen  $Ca^{2+}$  a  $K^+$ , ale také  $Cl^-$  a  $H^+$  ionty jsou aktivně zapojeny do procesu uskutečnění akčních potenciálů a jejich modulací (Krol *et al.* 2006, Volkov *et al.* 2007).

### **3.2 Mechanorecepce a akční potenciál u rodu *Dionaea***

Elektrický signál je iniciován stimulací mechanoreceptorů lokalizovaných u *Dionaea* ve spouštěcích chlupcích (Williams *et Pickard* 1979). Receptorové buňky odpovídají na stimulaci tvorbou stupňovitých nešířících se změn transmembránového potenciálu nazývaných receptorové potenciály (RP). Receptorové potenciály, generované aktivací mechanosenzitivních iontových kanálů (Volkov *et al.* 2008b) svými dostatečně rychlými vzestupy nebo jejich vysokými amplitudami, indukují akční potenciál (Williams *et Pickard* 1979). Receptorový potenciál u *Dionaea*, jak bylo prokázáno intracelulárním záznamem, nastává v modifikovaných epidermálních buňkách lokalizovaných v zářezu poblíž báze každého citlivého spouštěcího chlupu. Umístění těchto buněk je cílené a umožňuje maximální natažení a stlačení během ohybu chlupu. Receptorový potenciál může dosáhnout svého maxima a zahájit v rámci sekundy šíření akčního potenciálu (Williams *et Pickard* 1979), který aktivuje motorické buňky (Volkov *et al.* 2007). RP rychle odeznívá. V době, kdy buňky již vyšly z refrakterní fáze prvního AP, jsou hodnoty RP pro vznik druhého AP již příliš nízké. AP vznikající v kterémkoli citlivém spouštěcím chlupu na vnitřním povrchu čelistí pastí se rozšíří do celé listové čepele. Buňky, ve kterých AP vzniká, jsou modifikované epidermální buňky. Elektrický signál se šíří epidermis, až dosáhne motorických buněk, které jsou primárně zodpovědné za počáteční ohyb abaxiální epidermis (Williams *et Pickard* 1979). Četné publikace za posledních 130 let uvádějí díky nedokonalému technickému vybavení hodnoty rychlosti šíření AP 6-20

cm/s, amplitudu 8,4-200 mV a délku trvání 300 ms - 10 s (Burdon-Sanderson 1873, 1882, Sibaoka 1966). Avšak Volkov (2007) použitím ultra rychlého datového systému umožňujícího měření v reálném čase přišel se zcela odlišnými výsledky: délka trvání AP 1,5 ms, rychlost šíření 10 m/s (Volkov *et al.* 2008a). Nedávno bylo s použitím vysokorychlostního videa pod ultrafialovým světlem objeveno, že rychlé zavírání pasti *Dionaea* začíná přibližně 40 ms po mechanické stimulaci a je dokončeno za 0,3-0,7 s (Volkov *et al.* 2007).

Rychlý pohyb zaklapnutí pasti se skládá ze 3 zřetelných fází (Forterre *et al.* 2005, Volkov *et al.* 2008a):

1. **„Tichá“ pomalá iniciální fáze** bez pozorovatelného pohybu  
(20 % z celkové dislokace v 1/3 s)
2. **Rychlá střední fáze** se zrychleným pohybem čelistí  
(60 % z celkové dislokace v 1/10 s)
3. **Finální pomalá fáze** s relaxací do rovnováhy v zavřeném stavu  
(20 % z celkové dislokace v 1/3 s)

Jednoznačné vysvětlení mechanismu rychlého sklapnutí pasti mucholapky nebylo však do dnešní doby objasněno (Forterre *et al.* 2005, Volkov *et al.* 2007). Nejčastěji navrhovaným vysvětlením je nevratný model „kyselého růstu“ (Adamec *et Macháčková* 1993, Forterre *et al.* 2005, Volkov *et al.* 2007), jehož princip spočívá v rychlém aktivním transportu iontů  $H^+$  z cytoplasmy do buněčných stěn. Přítomný „expanzin“, látka účinná právě v kyselém prostředí, dokáže rušit vodíkové můstky v ultrastruktuře buněčných stěn a tím umožní vzájemný posun celulózních mikrofibril původně napevno propojených hemicelulózami (Williams *et Bennet* 1982, Studnička 2006). Dalším možným doprovodným mechanismem je rychlá ztráta turgoru v horní epidermis (Forterre *et al.* 2005, Volkov *et al.* 2007). Několik současných studií spojuje zavírání pasti s výrazným poklesem pH uvnitř pasti. Což podporuje i experimentální zjištění, že pokud je past ponořena do roztoku o pH 4,5 a nižším, dojde ke sklapnutí (Williams *et Bennet* 1982). Nízké pH může aktivovat enzymy, které rozšíří buněčné stěny listové čepele. Listy infiltrované neutrálními pufrými udržujícími pH nad 4,5 neuzavřou své čelisti ani po stimulaci citlivých spouštěcích chlupů i přesto, že je AP generován (Volkov *et al.* 2008a). Proces uzavírání pasti zahrnuje také změnu listové geometrie při níž je listová čepel v otevřené pozici konvexní (z pohledu zespodu) a v zavřené konkávní (Volkov *et al.*

2008a). Jako s možným vysvětlením zavření celého listu na makroskopické úrovni přišel Forterre *et al.* (2005) s návrhem elastické deformace, kterou charakterizoval jako pomalé ukládání elastické energie a její následné rychlé uvolnění. Forterreův model však nebral v úvahu řadu experimentálních faktů:

1. past je stabilní a bez podnětů nedochází ke spontánnímu zavření;
2. při teplotě do 35 °C jsou k uzavření pasti nutné 2 mechanické podněty v intervalu do 20 s;
3. past se nezavírá během deště, ani větrného poryvu;
4. znovu otevření pasti je pomalý proces, během kterého mění listové čelisti svůj tvar od plochého přes konkávní a nakonec na konvexní.

To znamená, že podstatné změny ve struktuře a mechanismu pasti nastávají během zavírání čelistí. Uznává se, že zavírání pasti představuje nesvalový pohyb založený na hydraulice a mechanice. Uzavření nastane spíše rychlou změnou v zakřivení každé čelisti než pohybem listu jako celku. Buněčné stěny horní i spodní epidermis a přilehlého mezofylu charakterizuje převládající orientace mikrofibril ve směru působícího podnětu. Tyto anatomické vlastnosti byly vybrány jako základ pro model hydroelastického zakřivení (Volkov *et al.* 2008a). Mechanismus hydroelastického zakřivení je založen na předpokladu, že jednotlivé čelisti mají pružný tvar a obsahují vyšší a nižší hydraulickou vrstvu s rozdílným hydrostatickým tlakem. Za otevřeného stavu se udržuje vysoká elastická energie způsobená rozdílem hydrostatických tlaků mezi jednotlivými hydraulickými vrstvami čelistí. V důsledku vyššího tlaku v horní hydraulické vrstvě oproti spodní si list v otevřeném stavu zachovává konvexní tvar. Spouštěcí signál otevírá vodní póry mezi těmito vrstvami a tekutina proudí z vyšší vrstvy do nižší. Listová čepel přejde do svého rovnovážného stavu, který odpovídá uzavřené pasti (Volkov *et al.* 2009). Celý proces se odehrává ve zlomku sekundy (Volkov *et al.* 2008a).

### **3.3 Elektrická paměť a vliv teploty u rodu *Dionaea***

Čelisti pasti *Dionaea* za normálních teplotních podmínek (20-25 °C) neodpovídají na podráždění, pokud jsou citlivé spouštěcí chlupy na listových čepelích stimulovány pouze jedenkrát (při teplotách 35-40 °C stačí obvykle pouze jediný stimul (Brown *et Sharp* 1910). Tato absence odpovědi na první podráždění zajišťuje ochranu před zcela náhodným uzavřením pasti v důsledku působení větru nebo kapek deště. Pokud dojde

k druhému mechanickému podnětu na stejném nebo jiném spouštěcím chlupu do 20 s od prvního podnětu, past zaklapne. Se zvětšujícím se časovým intervalem od prvního podnětu stoupá množství podnětů potřebných k uzavření pasti. Při intervalu jedné minuty je zapotřebí 6 podnětů a při dvouminutovém se začne past zavírat až při 10 podnětech, ale kompletně uzavřena je až při 27 (Juniper *et al.* 1989).

Roku 2008 Volkov *et al.* objevili u pasti rodu *Dionaea* krátkodobou elektrickou paměť. Experimentálně dokázali, že přenos jediného elektrického náboje o minimální velikosti 14  $\mu\text{C}$  způsobí zavření pasti a indukuje elektrický signál šířící se mezi čelistmi a středním nervem. Past je však schopná akumulovat menší náboje dokud jejich součet nedosáhne prahového náboje (14  $\mu\text{C}$ ), který způsobí zaklapnutí pasti. Zavírání pasti způsobené elektrickým podnětem se řídí pravidlem „vše nebo nic“: Podprahový podnět nevyvolá žádnou reakci a rychlost uzavření pasti nezávisí na síle nadprahového podnětu. Na reakci nemá vliv ani původ stimulace: mechanická stimulace i elektrostimulace uzavře past za normálních podmínek se stejnou rychlostí (Volkov *et al.* 2009). Rozhodujícím kritériem pro rychlost uzavírání pasti je teplota. Při 20 °C je rychlost dvakrát vyšší než při 36 °C (Volkov *et al.* 2008a).

### **3.4 Rozpojovače a inhibitory iontových a vodních kanálů u rodu *Dionaea***

Rychlý pohyb čelistí *Dionaea* vyžaduje vodní kotransportéry nebo kontraktilní proteiny (Morillon *et al.* 2001). Vodní tok přes biologické membrány nezahrnuje pouze pasivní difúzi lipidickou dvojvrstvou, ale je usnadněn specifickými proteiny (akvaporiny), hrajícími ústřední roli v osmoregulaci (Maurel 1997, Maurel *et al.* 2001). Voda může procházet rostlinnými membránami pomocí specifických bílkovinných kanálů, skládajících se z hydrofobních proteinů (se šesti alfa-helixy) prostupujících membránou o molekulární hmotnosti v rozmezí 26-34 kDa (Törnroth-Horsefield 2006). Rychlost buněčného pohybu je určena vodním tokem indukovaným výraznou změnou osmotického tlaku následující po rychlém a přechodném otevření akvaporinů (Volkov *et al.* 2008b).  $\text{HgCl}_2$ , tetraethylammonium chlorid (TEACl),  $\text{Zn}^{2+}$  a  $\text{Ba}^{2+}$  inhibují aktivitu vodních kanálů. Iontový inhibitor  $\text{Ba}^{2+}$  zapříčiní výrazné zpoždění před uzavřením pasti ale rychlost sklapanutí po mechanickém i elektrickém podnětu zůstává stejná. TEACl, známý inhibitor  $\text{K}^+$  kanálu u rostlin, způsobil výrazné zpomalení uzavírání pasti indukované mechanicky i elektricky Volkov *et al.* (2008b).

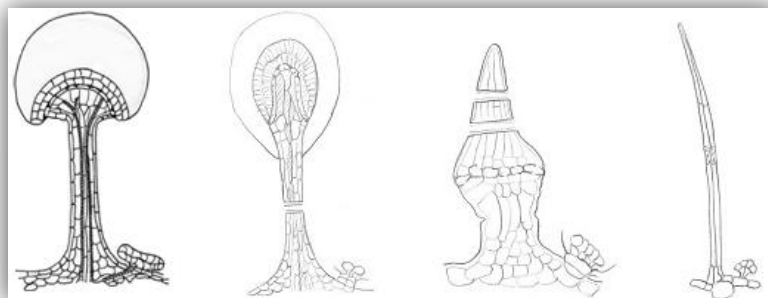


Rozpojovače rozpustné ve vodné i lipidické fázi pronikají lipidickou částí membrány pomocí difúze, čímž eliminují koncentrační gradient protonů anebo membránový potenciál (Volkov *et al.* 2008b). Karbonylkyanid 3-chloro-fenylhydrazon (CCCP), karbonylkyanid 4-trifluoro-methoxyfenylhydrazon, pentachlorofenol a 2,4 dinitrofenol zvyšují čas zaklapnutí pasti a v jejich přítomnosti je k uzavření pasti zapotřebí průkazně větší elektrický náboj (Volkov *et al.* 2007).

### 3.5 Srovnávací senzoričká fyziologie čeledi Droseraceae a evoluce jejich senzoričkého systému

Většina studií senzoričkého systému v pastech čeledi Droseraceae se přiklání k názoru vývoje senzoričkých ústrojí ze žláznatých struktur společného předka (Williams 1976, Williams *et al.* Pickard 1980). Původní rosnatkovití byli pravděpodobně vybaveni stacionární adhezní pastí obdobnou, jakou má rod *Drosophyllum* (Williams 1976). Spekuluje se, že tyto pasti sloužily k jiné funkci. Jako obrana proti hmyzím predátorům či zabránění odcizení pylu (Williams 2002). Podle Williamse (1976) tyto struktury podobné rosnolistu daly u předchůdců rodu *Drosera* vznik velkým přisedlým žlázám v důsledku ztráty floému u stopkatých struktur. Redukcí přisedlých žláz se vyvinul rod *Drosera*. Ponecháním si velkých přisedlých žláz, ztrátou vaskularizace a sekreční funkce žláz stopkatých se pak dále mohl vyvinout předchůdce rodu *Dionaea*. Důkazem tohoto tvrzení je například přítomnost pokročilých stopkatých struktur citlivých spouštěcích chlupů u rodu *Dionaea*. Ty ztratily veškerou sekreční i chemoreceptorovou funkci a slouží pouze jako mechanoreceptory (Williams 1976).

Všichni zástupci čeledi Droseraceae sensu stricto - rody *Drosera*, *Dionaea* a *Aldrovanda* mají aktivní typ pastí, které rychle reagují na mechanické podněty tvorbou akčních potenciálů.



Obrázek 10: Anatomická stavba senzoričkého systému čeledi Droseraceae: zleva *Drosophyllum*, *Drosera*, *Dionaea*, *Aldrovanda* (Vlastní perokresby 2011 (originál Williams 1976))

Porovnáním rodů *Drosera* a *Dionaea* je možno dojít k závěrům:

- U obou rodů dochází k rychlému nastickému pohybu jako reakci na mechanický podnět.
- U obou rodů dochází k pomalému tropizmu jako reakci na chemický podnět.
- Důležitý rozdíl mezi oběma rody je však v lokalizaci odpovědi - u rodu *Dionaea* odpovídá na mechanické podráždění celý list, kdežto u rodu *Drosera* pouze jednotlivá tentakule, která byla mechanicky podrážděna.
- Další rozdíl je v lokalizaci mechano- a chemoreceptorů - u rodu *Drosera* je lokalizace mechano- a chemoreceptoru na stejné struktuře (tentakuli). Kdežto u rodu *Dionaea* je mechanoreceptor lokalizován na soustředěném „chlupu“ a chemoreceptor na trávicích žlázách.

### **3.6 Průběh receptorových a akčních potenciálů v tentakulích rodu *Drosera***

Hlavičku tentakule lze stimulovat několika způsoby. Přímým kontaktem s hmyzem, elektrostimulací, ale i mechanicky a chemicky. Podrážděním vyvolané změny elektrického napětí, zodpovědné za receptorové potenciály (RP), vznikají ve vrstvě specializovaných buněk lokalizovaných v hlavičce tentakule a pouze zde je možné receptorový potenciál naměřit (Williams *et* Pickard 1972a). V závislosti na frekvenci a velikosti receptorového potenciálu nastává potenciál akční (AP) (Williams *et* Pickard 1972a, b). Rychlost šíření AP závisí na kondici rostliny a teplotě okolního prostředí (Williams *et* Pickard 1972b). Williams a Pickard experimentálně odhalili, že AP se mohou šířit oběma směry, nejen bazipetálně (od hlavičky k bázi tentakule) ale i akropetálně (od báze směrem k hlavičce). Toto zjištění podporuje možnost, že přenos mezi buňkami je elektrického charakteru (Williams *et* Pickard 1972b). Výsledkem jediné depolarizace v hlavičce tentakule je série AP a počet jednotlivých AP v sérii je řízen délkou a intenzitou receptorového potenciálu (Williams *et* Pickard 1972a). AP rodu *Drosera* mají podobný charakter jako obratlovčí periferní nervy (Williams *et* Pickard 1972b), mohou být měřeny ve všech oblastech stopky tentakule (Williams *et* Pickard 1972a) a probíhají podle následujícího obecného schématu:

*AP jsou graficky znázorněny jednotlivými „píky“ (amplitudami, vychýlenými od základní hladiny tzv. baseline). Každý „pík“ jednotlivého AP je*

*bezprostředně následován absolutní refraktorní periodou, během které není možné vyvolat další AP. Absolutní refraktorní perioda plynule přechází v relativní refraktorní periodu, během níž lze dalšího AP docílit pouze nadprahovým podnětem. Amplitudy AP vyvolaných během relativní refraktorní periody jsou nepřímo úměrné síle stimulu (Erlanger et Gasser 1937).*

Mechanická i chemická stimulace každé marginální tentakule vede k ohybu pouze vlastní stopky tentakule a nemá vliv na ohyb tentakulí sousedních (Williams *et* Pickard 1972a, b). Přesto jsou sousední tentakule schopné reagovat na nepřímou stimulaci umístěním mrtvého hmyzu do centra listové čepele (Williams *et* Pickard 1972a). Williams a Pickard experimentálně zkoumali šíření AP a došli k závěru, že šíření AP za bázi jednotlivé tentakule, ve které tento elektrický impulz vzniká, je velmi nepravděpodobné (Williams *et* Pickard 1972a, 1972b). Míra ohybu tentakule je závislá jak na počtu AP, tak na intervalu mezi nimi. Při větším intervalu mezi jednotlivými AP je ohyb tentakule pomalý a těžko patrný, zatímco s rostoucí frekvencí AP se velikost a rychlost ohybu zvyšují (Williams *et* Pickard 1972a). Rychlé bezprostřední pohyby po stimulaci mají povahu nastie, kdežto pomalejší zpožděné jsou u většiny druhů tohoto rodu považovány za tropismy (Williams *et* Pickard 1972a). Na mechanické podráždění jsou nejvíce citlivé tentakule marginální. RP vzniklé v těchto tentakulích mají výrazné amplitudy s relativně dlouhým průběhem, což má za následek sled mnoha po sobě jdoucích AP. Interzonální tentakule jsou citlivé jen o něco méně. Avšak směrem ke středu listové čepele senzitivita zdatelně klesá. V diskálních tentakulích je možné vyvolat RP pouze pomocí relativně silného stimulu a extrémně velký podnět umožní pouze dva až tři AP (Williams *et* Pickard 1972a). Podobně jako u *Dionaea*, jeden AP ve většině případů k ohybu nestačí. Průkazný ohyb způsobí alespoň dva AP v intervalu do jedné minuty (Williams *et* Pickard 1972a, Adamec *et* Macháčková 1993). Ohyb tentakule nastává po 8-10 s, což je podle Williamse a Pickardové také přibližná délka trvání jednoho AP. Pokud druhý AP následuje 1,5-2 min po prvním, není možné zaznamenat žádný pohyb. Avšak je-li série AP v tomto intervalu delší, ohyb se přesto uskuteční (Williams *et* Pickard 1972a). Za ohyb tentakule je zodpovědné tzv. motorické pletivo, lokalizované ve spodní části stopky tentakule (Williams *et* Pickard 1972a).

## 4 Vlastní experimentální část

### 4.1 Metody a materiál

Cílem našeho měření bylo ověření přítomnosti a charakteristiky elektrofyziologické odpovědi na mechanické podráždění tentakulí v podobě receptorového potenciálu (RP) následovaného sérií akčních potenciálů (AP) u zástupců rodu *Drosera* (*D. binata*, *D. capensis*, *D. prolifera*, *D. schizandra*) a také u *Drosophyllum lusitanicum*, jakožto jediného zástupce rodu *Drosophyllum*. Všechny pokusné rostliny patří do čeledi Droseraceae a reprezentují různé ekologické skupiny.

Rostliny byly před vlastním měřením pěstovány po dobu 30 dnů v klimaboxu (teploty noc/den 15/22 °C, asi 80 % vzdušná vlhkost, 12-ti hodinová délka fotoperiody s fotosynteticky aktivním zářením 200  $\mu\text{mol}$  (fotonů)  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

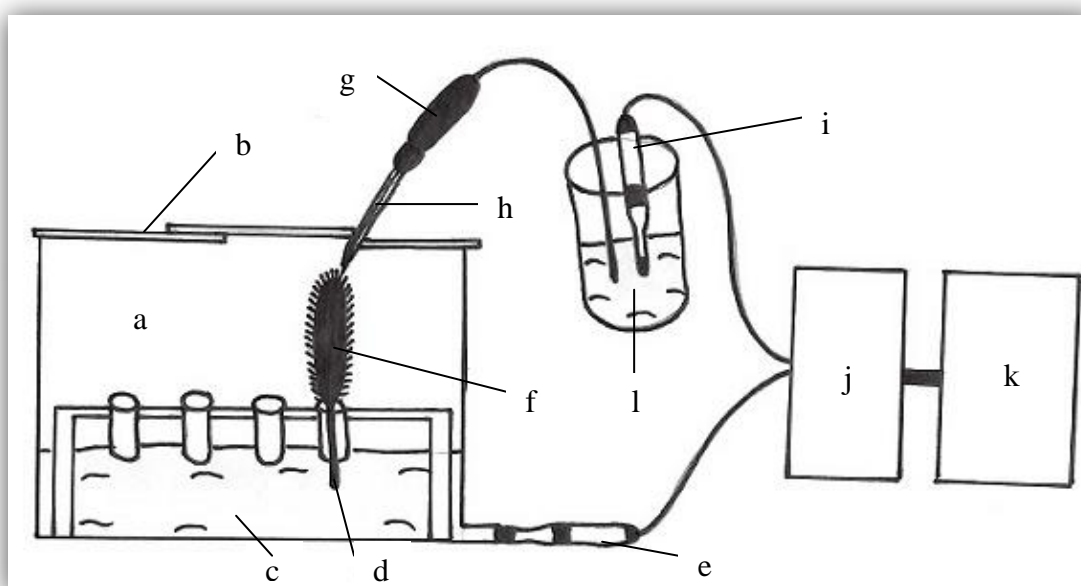
K měření nebyly použity intaktní/celé rostliny, ale pouze odříznuté listy. Rostlinám byly oddělovány v průměru 2-3 listy v závislosti na kvalitě rostliny. Podle vzácnosti a dostupnosti jednotlivých druhů byl pro měření použit různý počet (1-3) rostlin. Na jednotlivých listech proběhl různý počet měření, jak v rámci jednoho listu na různých tentakulích, tak i v rámci jedné tentakule. Odpověď na mechanické podráždění v podobě transorgánového potenciálu byla vždy měřena na marginálních tentakulích, které jsou na podráždění nejcitlivější. Povrchový neboli transorgánový potenciál má podobu rozdílu potenciálů mezi různými částmi povrchu, nebo vnitřními pletivy rostliny a je považován za „odraz“ membránového potenciálu, což je rozdíl elektrického potenciálu mezi vnitřním prostředím buňky a jejím okolím (Adamec 1988).

Design našeho pokusu byl konstruován na základě studie Williams *et* Pickard (1972 a, b). Ovšem na rozdíl od studie Williams *et* Pickard, kteří svá měření prováděli převážně na stopkách tentakulí, byla naše měření kvůli zachycení RP prováděna výhradně na hlavičkách. Výhodou tohoto postupu je zaznamenání jak RP, tak AP na jediné části tentakule.

### 4.2 Popis měřicí soupravy

Základem měřicí soupravy (Obr. 3) je elektrochemický milivoltmetr MEM 102 (vyroben malosériově v Praze) se vstupním odporem  $10^{12}$  ohm a s analogovým výstupem na lineární zapisovač TZ 4200 (Laboratorní přístroje, Praha, ČSSR). K voltmetru jsou připojené dvě shodné kalomelové elektrody. Jedna z elektrod, která představuje referentní

elektrodu, je umístěna u dna plexisklové komory naplněné do 1/3 elektrolytem (1 mM KCl). Do této vlhké komory se umísťují měřené, čerstvě odříznuté listy tak, aby báze řapíku listu byla vždy ponořená, ale celá listová čepel s tentakulemi čněla nad hladinu elektrolytu. Druhá kalomelová elektroda, spojená s živým neboli snímajícím vodičem, je pomocí mechanického zařízení tvořeného pístovým manipulátorem spojena s vlastním solným můstkem v tenké polyetylenové hadičce, umožňujícím vedení elektrického napětí. Ten byl zakončen skleněnou trubičkou o vnějším průměru 1,6 mm vyplněnou 2%ním agarovým gelem s 10 mM KCl, kterou prochází po celé délce slabá nit, která přesahuje špičku kapiláry a tím umožňuje kontakt s měřenou rostlinou.



**Obrázek 11:** Schéma měřicí soustavy: a) vlhká plexisklová komora, b) plexisklové posuvné destičky pro uzavření komory, c) elektrolyt (1 mM KCl) d) báze řapíku měřeného listu ponořená do elektrolytu, e) referentní elektroda, f) listová čepel s tentakulemi, g) pístový manipulátor, h) solný můstek, i) kalomelová elektroda, j) milivoltmetr MEM 102, k) lineární zapisovač, l) elektrolyt (10 mM KCl)

(Vlastní perokresba s popisky 2011, konstruováno dle Adamec *et* Křekule 1989)



**Obrázek 12:** Souprava pro měření akčních potenciálů na tentakulích rodu *Drosera* (fotografie Lubomír Adamec 2006)

### 4.3 Postup měření

Veškerá měření probíhala v laboratoři na měnícím se denním světle s přidavkem osvětlení v podobě stolní lampy (20-30 W). Pro stabilitu měření bylo důležité předejít vyschnutí lepivého sekretu obalujícího povrch hlavičky tentakule a stopkaté žlázy kvůli vytvoření kvalitního elektrického kontaktu mezi solným můstkem (10 mM KCl) a slizovým obalem hlavičky tentakule. Vlastní spojení tohoto solného můstku s KCl se slizovým obalem hlavičky nevytváří žádné změny elektrického napětí, čímž dojde k ustálení klidového napětí (tzv. „baseline“; Williams *et* Pickard 1972 a).

Rostlině jsme uřízli vždy několik listů najednou, co nejbližší jejich bazi řapíku, a umístili je do připravené plexisklové vlhké komory. V komoře byla udržována konstantní vysoká vzdušná vlhkost, zabraňující vyschnutí slizových kapek na hlavičkách tentakulí. Báze řapíků listů jsme ponořili do elektrolytu (1 mM KCl) (viz. výše). Vyčkali jsme 15 min, aby se listy mohly z předchozího zákroku vzpamatovat a nejevily známky fyziologické odpovědi na poranění. Pomocí pístového manipulátoru, jsme nejdříve uvedli solný můstek do kontaktu se slizem na tentakuli. Při tomto procesu je velmi důležité, abychom se vyvarovali kontaktu s povrchem hlavičky samotné. Jelikož i při jemné manipulaci a dotyku samotné slizové kapky často vzniká malé negativní napětí uvnitř hlavičky, musíme vyčkat, než se hladina napětí ustálí na „baseline“ (0,5-3 min). Poté jsme co nejjemněji posunuli pístový manipulátor hlouběji, dokud nedošlo ke kontaktu s povrchem hlavičky, a nepatrně ji tím ohnuli, čímž byl vytvořen trvalý mechanický stimul vyvolávající patřičnou fyziologickou odezvu (transmembránový receptorový a následně akční potenciál). Průběh celého měření byl v grafické podobě zaznamenáván analogovým lineárním zapisovačem.

## 5 Výsledky

Celkem bylo provedeno 70 měření, z nichž pouze 20 bylo úspěšných. Ze všech pokusných rostlin rodu *Drosera* (*D. binata*, *D. capensis*, *D. prolifera*, *D. schizandra*) se pouze u rostliny *Drosera binata* nepodařilo zaznamenat žádnou známku elektrické aktivity v podobě AP. U všech ostatních zástupců rodu *Drosera* byl AP zaznamenán jako odpověď na mechanické podráždění. Celý průběh RP a následných AP u *D. schizandra* nebyl z důvodu nekvalitního zápisu lineárního zapisovače (posun papíru při dané rychlosti nebyl konstantní) čitelně zaznamenán. Proto je u *D. schizandra* vyhodnocená pouze koncová část série AP. U zástupce rodu *Drosophyllum* (*Drosophyllum lusitanicum*) nebyl pořízen žádný záznam AP. Jeho stopkaté žlázy nejevily na mechanickou stimulaci žádnou elektrickou odezvu.

Podrobné výsledky a popisy jednotlivých grafů jsou uvedeny níže. Postup vyhodnocování grafu je znázorněn u měření 1 (Graf 1). Podle stejného schématu byly vyhodnoceny grafy i u následných měření. U těchto grafů byly vyznačeny případné odchylky od vyhodnocení uvedeného u grafu 1. Grafy uvedené v této práci u jednotlivých měření slouží pouze jako náhled reálných grafů z lineárního zapisovače.

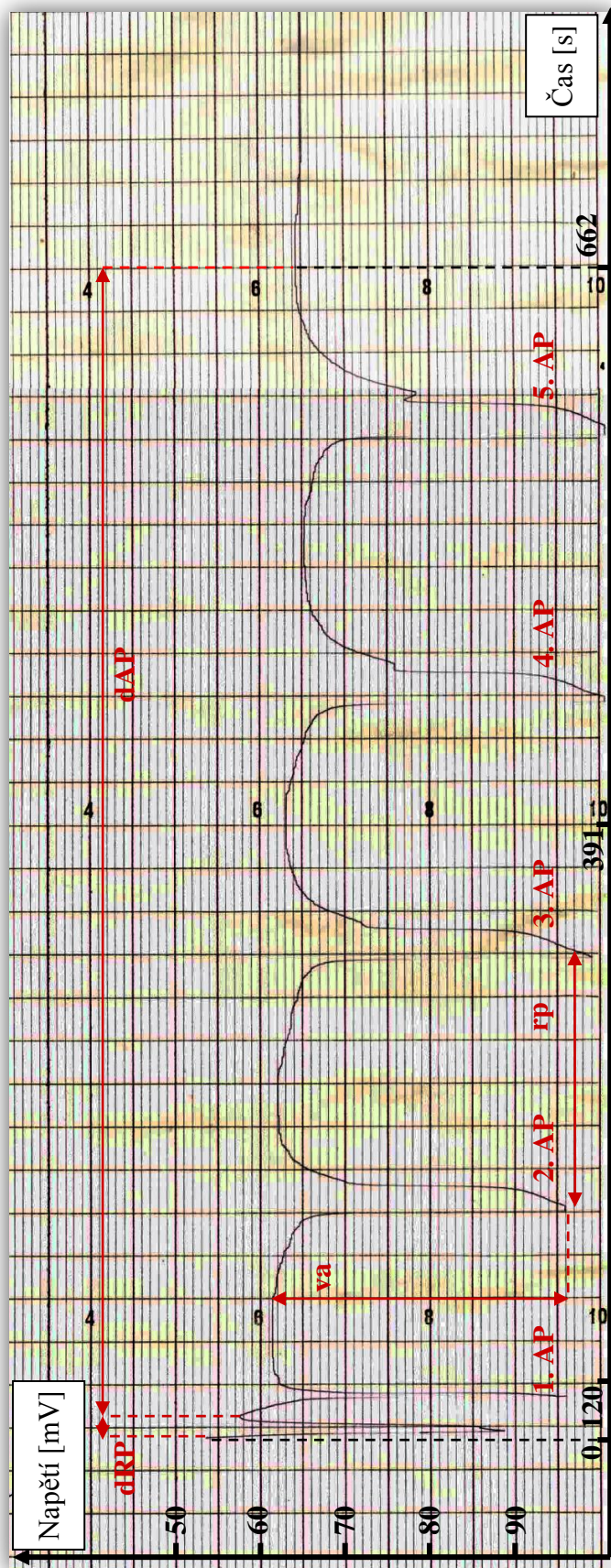
### 5.1 Měření 1 - *Drosera prolifera*

14.11.06 16:10

Středně starý list, marginální tentakule.

Posun papíru do 120 s 0,1 mm/s, posun papíru od 120 s do konce měření 0,5 mm/s, rozsah měření 100 mV, hodnota baseline se pohybovala v rozmezí (61-65 mV).

Celý záznam trval i s návratem k základní linii (baseline) 1042 s. Z toho 40 s byl RP, po něm následovala série 5 AP s celkovou dobou trvání 622 s. Amplitudy jednotlivých AP se pohybovaly v rozmezí 33,5-38,0 mV (od hodnoty baseline). Délky refrakterních period byly od 86 do 126 vteřin s prodlužující se tendencí. Kompletní souhrn hodnot je podrobně znázorněn v tabulkách Příloha 3.



Graf 1: Měření 1 - *Drosera prolifera*, ukázka vyhodnocování grafu  
 va) Velikost amplitudy AP [mV], rp) Délka refraktorní periody [s], AP) Akční potenciál, dRP) Délka trvání receptorového potenciálu [s], dAP) Celková délka trvání akčních potenciálů [s]



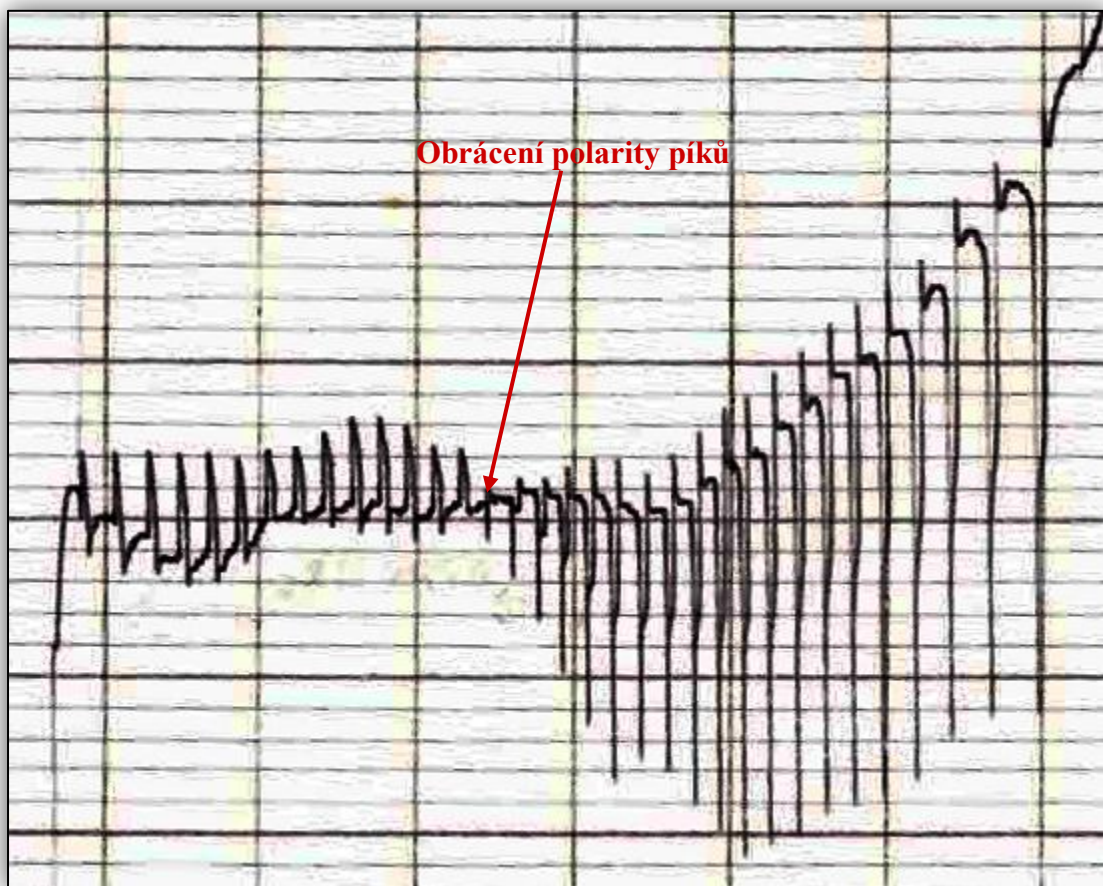
## 5.2 Měření 2 - *Drosera capensis* 1

23.9.09 10:23

Středně starý list, marginální tentakule.

Posun papíru 0,1 mm/s, rozsah měření 200 mV, hodnota baseline se pohybovala v rozmezí (31-67 mV).

Celý záznam trval i s návratem k základní linii (baseline) 650 s. RP tvořil 10 s záznam s následnou sérií 34 AP a trváním 640 s. Amplitudy jednotlivých AP se pohybovaly v rozmezí 2-34 mV (od hodnoty baseline). Délky refraktorních period byly od 18,5 do 31 s taktěž s prodlužující se tendencí. Po 14. AP došlo k obrácení polarity píků AP. Amplitudy se před obrácením polarity postupně zmenšují a po změně polarity opět rostou. Poslední AP mají amplitudy jednoznačně největší. Kompletní souhrn hodnot je podrobně znázorněn v tabulkách Příloha 4.



Graf 2: Měření 2 - *Drosera capensis* 1

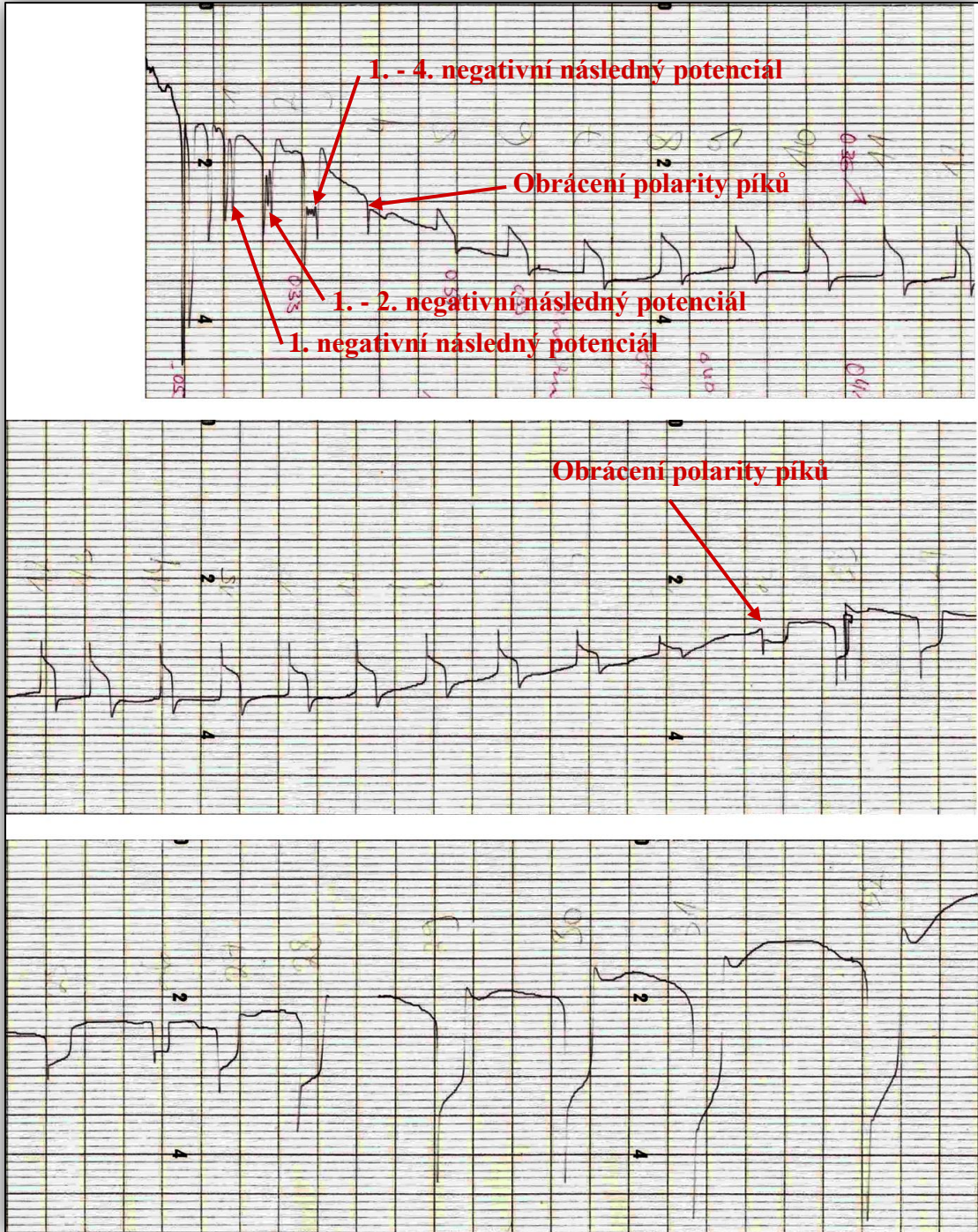
### **5.3 Měření 3 - *Drosera capensis* 2**

23.9.09 11:31

Středně starý list, marginální tentakule.

Posun papíru 1 mm/s rozsah měření 200 mV, hodnota baseline se pohybovala v rozmezí (13-71 mV).

Celý záznam trval i s návratem k základní linii (baseline) 750 s. RP tvořil 10 s záznam s následnou sérií 32 AP a trváním 678 s. Amplitudy jednotlivých AP se pohybovaly v rozmezí 4-66 mV (od hodnoty baseline). Délky refrakterních period byly od 7 do 44,5 s taktéž s prodlužující se tendencí. Po 4. a 21. AP došlo k obrácení polarity píků AP. Amplitudy se do změny polarity postupně snižují a po změně polarity opět rostou. Poslední AP v sérii mají amplitudy jednoznačně největší. U 1., 2. a 3. AP můžeme pozorovat výskyt negativních následných AP. Kompletní souhrn hodnot je podrobně znázorněn v tabulkách Příloha 5.



Graf 3: Měření 3 - *Drosera capensis* 2

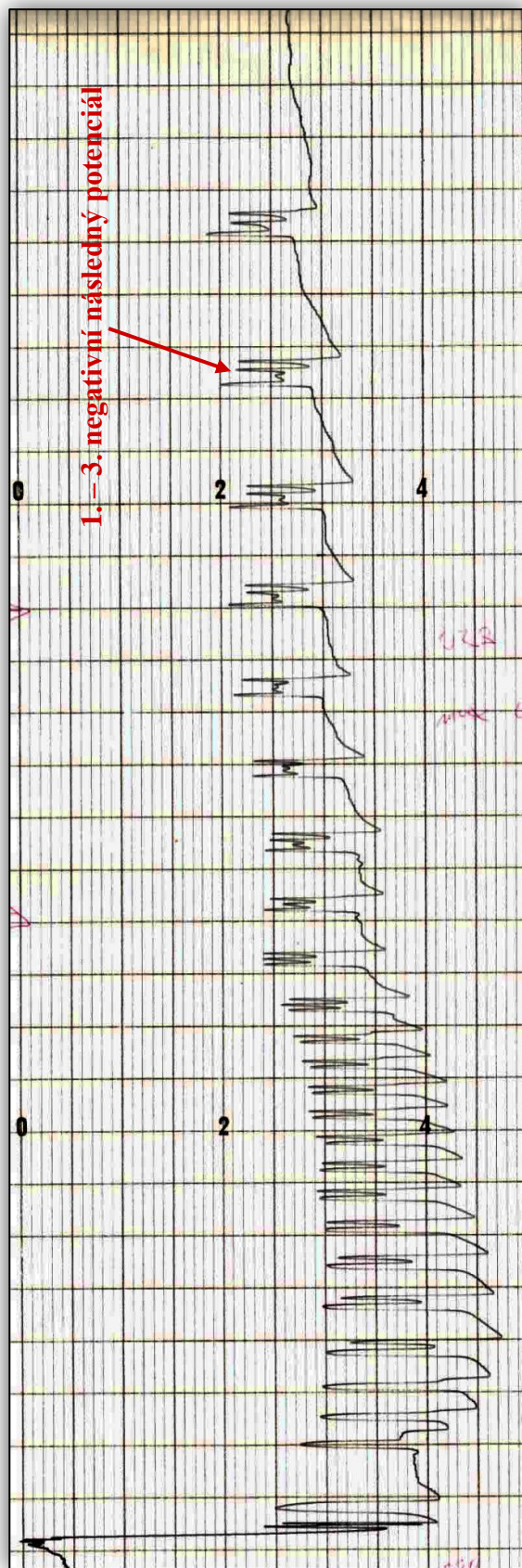
## **5.4 Měření 4 - *Drosera capensis* 3**

23.9.09 12:24

Středně starý list, marginální tentakule.

Posun papíru 1 mm/s, rozsah měření 200 mV, hodnota baseline se pohybovala v rozmezí (57-87mV).

Celý záznam trval i s návratem k základní linii (baseline) 256 s. RP tvořil 16 s záznam s následnou sérií 24 AP a trváním 240 s. Amplitudy jednotlivých AP se pohybovaly v rozmezí 16-27 mV (od hodnoty baseline). Od 4. AP se v grafu vyskytuje 1 negativní následný potenciál, od 15. AP 2 negativní následné potenciály a od 18. AP (s výjimkou posledního 24. AP) 3 negativní následné potenciály. Délky refraktorních period byly od 2 do 23 s taktéž s prodlužující se tendencí ke konci záznamu. Kompletní souhrn hodnot je podrobně znázorněn v tabulkách Příloha 6.



Graf 4: Měření 4 - *Drosera capensis* 3

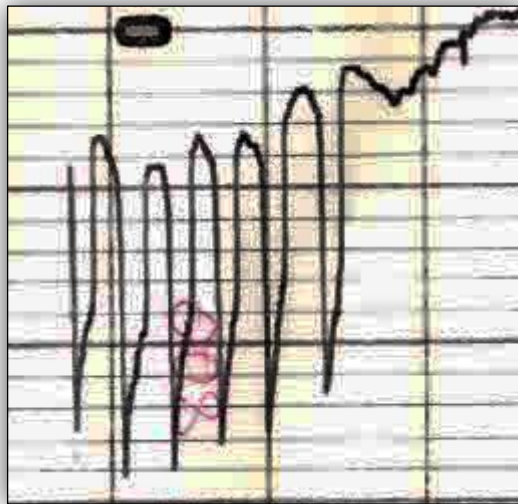
## 5.5 Měření 5 - *Drosera schizandra*

22.9.09 15:36

Spíše mladší list, marginální tentakule.

Posun papíru 0,1 mm/s, rozsah měření 200 mV, hodnota baseline se pohybovala v rozmezí (43,2-47,2 mV).

Průběh celého měření nebyl, kvůli problému při zapisování zaznamenám. Počátek zápisu bohužel chybí. Celková doba úspěšného záznamu s návratem k základní linii (baseline) trvala 400 s. RP nebyl zaznamenán, druhá polovina série AP trvala 400 s. Amplitudy zaznamenaných AP se pohybovaly v rozmezí 13,6-15,2 mV (od hodnoty baseline). Délky zaznamenaných refraktorních period byly mezi jednotlivými AP 30 s, pouze poslední refraktorní perioda trvala 40 s. Kompletní souhrn hodnot je podrobně znázorněn v tabulkách Příloha 7.



Graf 5: Měření 5 - *Drosera schizandra*

## 6 Diskuse

I přes méně než třetinovou úspěšnost, se u všech vybraných zástupců rodu *Drosera* (*D. capensis*, *D. prolifera*, *D. schizandra*), s výjimkou *Drosera binata*, podařilo zaznamenat odpověď na mechanické podráždění v podobě receptorového potenciálu (RP) následovaného sérií akčních potenciálů (AP) (Williams *et* Pickard 1972 a,b). Relativně nízká úspěšnost záznamů (20 pozitivních záznamů z celkových 70 měření) je zčásti dána nedostatečným technickým vybavením pro tak precizní práci (niť procházející solným můstkem a zajišťující kontakt s tentakulí měla oproti velikosti tentakule stále velký průměr), ale také vlastnostmi použitého materiálu. Williams *et* Pickard (1972a) ve své práci taktéž uvádějí skutečnost, že úspěšnost měření silně závisela na denní době a že ve značném počtu měření tentakule nereagovaly vznikem AP.

Absenci elektrofyzilogické odpovědi u *Drosera binata* z 23.10.08 i přes zjevnou velmi dobrou kondici použitých rostlin, si můžeme vysvětlit sníženou senzitivitou způsobenou blížícím se stádiem dormance, ve kterém v podobě hibernakula (přezimovacího pupenu) tato rostlina přečkává nepříznivé podmínky zimního období (Slack 2000, Švarc 2003, Studnička 2006). Diskutabilním faktem však zůstává, proč tedy použité listy ve vlhké měřicí komoře jeví částečný ohyb marginálních tentakulí svědčící o jejich aktivitě.

Ostatní zdařilá měření zaznamenala sérii několika po sobě následujících akčních potenciálů (Williams *et* Pickard 1972 a,b). Délka trvání série AP u kompletních záznamů *D. capensis* 1, 2 a *D. prolifera* (viz Graf 1, 2, 3) se pohybovala přibližně mezi 10,4 – 11,3 min, což zhruba odpovídá délkám AP *D. intermedia*, které naměřili Williams *et* Pickard (1972a, b). Naměřené záznamy se mezi jednotlivými druhy, ale i v rámci jednoho druhu lišily. Což může být ovlivněno tím, že senzitivita tentakulí se v průběhu dne výrazně mění (s postupem dne se zvyšuje) (Williams *et* Pickard 1972a). Ačkoli pokus probíhal v laboratoři za stálého přídatného osvětlení, mohla mít vliv i měnící se intenzita denního světla. Celková délka záznamu závisí na intenzitě mechanického podnětu, čím větší je působící podnět, tím vyšší je počet AP v sérii (Williams *et* Pickard 1972 a,b). S tímto souvisí i počet refraktorních period, jelikož za každým AP následuje absolutní a poté relativní refraktorní perioda (Fromm *et* Lautner 2007). Délka refraktorní periody je na konci každého naměřeného záznamu nejvyšší, což svědčí o přítomnosti únavy (Williams *et* Pickard 1972b). Moment počátku výskytu únavy závisí na předcházejících procesech v jednotlivých tentakulích a na faktorech jako jsou věk, intenzita osvětlení, dřívější

stimulace nebo polapení kořisti (Williams *et* Pickard 1972b). Typické průběhy únavy byly zaznamenány u *D. prolifera* a *D. capensis* 1,3 (Graf 1, 2, 4), kdy délka refraktorních period v závislosti na pořadí AP úměrně roste. Dalším důsledkem přítomnosti únavy jsou podle těchto autorů postupně se zmenšující amplitudy jednotlivých AP v sérii, což je také velmi dobře patrné z našeho záznamu *D. capensis* 3 (Graf 4). Dle jejich názoru by tato únava mohla být z části následkem extrémního úpadku transmembránového gradientu iontů účastnících se šíření AP a zčásti snižujícím se počtem buněk odpovídajících na stimulaci (Williams *et* Pickard 1972b).

Zajímavým fenoménem námi zaznamenaným pouze u *D. capensis* (Graf 2, 3) bylo obrácení elektrické polarity píků AP v průběhu měření. S jediným dosavadním vysvětlením tohoto fenoménu přišli Williams *et* Pickard (1972a), naznačujícím, že inverze AP je způsobena změnou propustnosti receptorové membrány. Avšak pravdivost této hypotézy nebyla dosud jednoznačně prokázána. Během našich měření nebyl tento jev zaznamenán u žádného jiného druhu. Tento výsledek však může souviset s nevyrovnaným množstvím kvalitních záznamů u jednotlivých druhů, kde *D. capensis* tvoří převážnou většinu celkových kvalitních záznamů. Amplitudy jednotlivých AP se před obrácením polarity zmenšují a po dosažení inverze opět rostou, přičemž nejvyšších hodnot jednoznačně nabývají poslední AP v sérii (kompletní záznamy *D. capensis* 1, 2 (Graf 2, 3). Interpretace tohoto následného nárůstu amplitud po změně polarity AP, však zůstává stále otázkou.

Záznam *D. capensis* 3 (Graf 4) jsem do své práce zahrнула především pro specifický tvar jednotlivých ramen AP. Tvar jednotlivých AP zachycuje, obdobně jako u měření Williams a Pickard, charakteristickou píkovou fází následovanou vysoce variabilním negativním následným potenciálem. Čímž naše výsledky potvrzují přítomnost nadprůměrné periody (Williams *et* Pickard 1972b), během níž může i podprahový podnět vyvolat sérii AP s relativně nízkými amplitudami (Williams *et* Pickard 1972b). Tato nadprůměrná perioda odpovídá výskytu negativních následných potenciálů (Williams *et* Pickard 1972b). Do dnešní doby nebyla stanovena žádná hypotéza vysvětlující souvislost tvaru a rozsahu jednotlivých ramen AP (Williams *et* Pickard 1972b). Některé AP jeví známku přítomnosti jednoho, ale vzácně také dvou, tří nebo čtyř ostrých píků (Williams *et* Pickard 1972b), což je zaznamenáno u *D. capensis* 3 (Graf 4). Tyto „znásobené“ píky by mohly být přímým zobrazením samotných následných potenciálů (Williams *et* Pickard 1972b).



## 7 Závěr

Má práce měla za cíl shrnout poznatky o dráždivosti masožravých rostlin z čeledi Droseraceae a spolu s vlastním experimentem přispět k objasnění elektrofyzilogického principu regulace pohybu tentakulí, a tím lapání kořisti.

Podařilo se nám experimentálně ověřit přítomnost elektrofyzilogické odpovědi na mechanické podráždění, v podobě série akčních potenciálů u 3 ze 4 vybraných druhů rodu *Drosera*, pocházejících ze zcela odlišných geografických oblastí a představujících různé ekologické skupiny. Z důvodu nedostatečného množství kvalitních záznamů od jednotlivých druhů rodu *Drosera*, nelze jednoznačně stanovit mezidruhové rozdíly, ale charakter odpovědi je podobný.

Do budoucna by bylo přínosem naměření dostatečného množství statisticky zhodnotitelných záznamů širšího spektra druhů rodu *Drosera*, umožňujících nám lépe nahlédnout do variability elektrofyzilogické odpovědi rosnatek z různých ekologických skupin.

## 8 Seznam citované literatury

Adamec L. (1988): Použití elektrofyziologických charakteristik při studiu vývojových procesů u rostlin. *Biologické listy* **53** (4), 268-289.

Adamec L. (1989): The comparison between membrane and transorgan electric potentials in *Chenopodium rubrum*: The methods. *Biologia Plantarum* **31** (5), 327-335.

Adamec L. & Krekule J. (1989): Changes in membrane potential in *Chenopodium rubrum* during the course of photoperiodic flower induction. *Biol. Plant.* **31**, 336-343.

Adamec L. & Macháčková I. (1993): *Vesmír* **72** (9), 493-495.

Adamec L. (1997): Mineral nutrition of carnivorous plants. A review. *Botanic Rev.* **63**, 273-299.

Adamec L. (2002): Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. *New Phytol.* **155**, 89-100.

Adamec L. (2005a): Ecophysiological characterization of carnivorous plant roots: oxygen fluxes, respiration, and water exudation. *Biologia Plantarum* **49** (2), 247-255.

Adamec L. (2009): Ecophysiological investigation on *Drosophyllum Lusitanicum*: Why doesn't the plant dry out? *Carnivorous Plant Newsletter* **38**, 71-74.

Hájek T. & Adamec L. (2010): Photosynthesis and dark respiration of leaves of terrestrial carnivorous plants. *Biologia* **65/1**, 69-74.

Ashida J. (1934): Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. I. Process and mechanism of the movement. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B* **9**, 141-244.

Baluška F., Volkmann D., Hlavacka A., Mancuso S. & Barlow P.W. (2006): Neurobiological view of plants and their body plan. *Communication in plants – Neural*

aspects of plant life (eds F. Baluska, S. Mancuso & D.Volkmann), Springer – Verlag, Berlin and Heidelberg, Germany, 19-35.

Burdon-Sanderson J. (1873): Note of the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionaea muscipula*. Proceedings of the Royal Society of London **21**, 495-496.

Burdon-Sanderson J. (1882): On the electromotive properties of the leaf of *Dionaea* in the excited and unexcited states. Proceedings of the Royal Society of London **173**, 1-55.

Brown W.H. Sharp L.W. (1910): The closing response in *Dionaea*. Bot Gaz **49**, 290–302.

Darwin Ch. (1875): Insectivorous plants. London. Murray. 462 pp.

Ellison A.M. & Gotelli N.J. (2001): Evolutionary ecology of carnivorous plants. Trends Ecol. Evol. **16**, 623-629.

Erlanger J. & Gasser H. S. (1937): Electrical signs of nervous activity. Philadelphia University of Pennsylvania.

Flísek J. & Pásek K. (2001): The Portuguese Sundew (*Drosophyllum lusitanicum* Link.) in nature and cultivation.

[http://www.bestcarnivorousplants.com/Drosophyllum\\_lusitanicum.htm](http://www.bestcarnivorousplants.com/Drosophyllum_lusitanicum.htm).

Forterre Y., Skothelm J.M., Dumals J. & Mahadevan L. (2005): How the Venus flytrap snaps. Nature **433**, 421-425.

Fromm J. (2006): Long-distance electrical signalling and its physiological functions in higher plants. Plant electrophysiology (ed. A.G. Volkov), Springer–Verlag, Berlin and Heidelberg, Germany, 269-285.

Fromm J. & Lautner S. (2007): Electrical signals and their physiological significance in plants. Plant, Cell and Environment **30**, 249-257.

Hodick D. & Sievers A. (1986): The influence of  $\text{Ca}^{2+}$  on the action potential in mesophyll cells of *Dionaea muscipula* Ellis. *Protoplasma* **133**, 83-84.

Hutchens J.J. & Luken J.O. *et* Jr (2009): Prey capture in the Venus flytrap: collection or selection? *Botany* **87**, 1007-1010.

Irmgard & Hartmeyer S.R.H. (2010): Snap-tentacles and runway lights: Summary of comparative examination of *Drosera* tentacles. *Carnivorous Plant Newsletter (ICPS)* **39/4**, 101-113.

Jacobson S.L. (1974): The effect of ionic environment on the response of the sensory hair of Venus's flytrap. *Can J Bot* **52**, 1293-1302.

Juniper B.E., Rolins R.J. & Joel D.M. (1989): *The carnivorous plants*. Academic Press, London.

Krol E., Dziubinska H., Stolarz M. & Trebacz K. (2006): Effect of ion channel inhibitors on cold- and electrically-induced action potentials in *Dionaea Muscipula*. *Biol Plant* **50** (3), 411-416.

Lautner S., Grams T.E.E., Matyssek R. & Fromm J. (2005): Characteristics of electrical signals in poplar and responses in photosynthesis. *Plant Physiology* **138**, 2200-2209.

Lloyd F.E. (1942): *The Carnivorous plants*. Ronald, New York.

Macfarlane J.M. (1982): Contributions to the history of *Dionaea muscipula* Ellis. *Contrib Bot Lab Penna.* 1:7-44. 24.

Maurel C. (1997): Aquaporins and water permeability of plant membranes. *Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **48**, 399-429.

Maurel C., Chrispeels M.J. (2001): Aquaporins, A molecular entry into plant water. *Relations. Plant Physiol.* **125**, 135-138.

Morillon D., Lienard D., Chrispeels M.J., Lassalles J.P. (2001): Rapid movements of plants. Organ require solute-water trasporters or contractile proteins. *Plant Physiol.* **127**, 720-723.

Schaefer H.M. & Ruxton G.D. (2007): Fatal attraction: carnivorous plants roll out the red carpet to lure insects. *Biol. Lett.* doi:10.1098/rsbl.2007.0607.

Schroeder J.I., Heidrich R. & Ferandez J.M. (1984): Potassium-selective single channels in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. *Nature* **312**, 361-362.

Sibaoka T. (1966): Action potentials in plant organs. Symposia of the Society for Experimental Biology **20**, 49-73.

Sibaoka T. (1969): Physiology of rapid movements in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **20**, 165-184.

Slack A. (2000): Carnivorous plants. Marston House. Marston Magna. Yeovil. BA22 8DH. UK. 240 pp.

Studnička M. (1984): Masožravé rostliny. Academia. Praha. 144 pp.

Studnička M. (2006): Masožravé rostliny. Objekt badatelů, dobrodruhů a snůlků. Academia. Praha. 331 pp.

Studnička M., Franta J. & Spousta M. (2007): Masožravé rostliny. Sborník článků pro časopis Živa 1980-2004. Praha. Darwiniana. 238 pp.

Švarc D. (2003): Masožravé rostliny. SURSUM. 180 pp.

Törnroth-Horsefield S., Wang Y., Johanson U., Karlsson M., Tajkhorshid E., Neutze R., Kjellbom P. (2006): Structural mechanism of plant aquaporin gating. *Nature* **439**, 688–694.

Volkov A.G., Adesina T. & Jovanov E. (2007): losing of Venus flytrap by electrical stimulation of motor cells. *Plant Signaling & Behavior* **2:3**, 139-144.

Volkov A.G., Adesina T., Markin V.S. & Jovanov E. (2008a): Kinetics and mechanism of *Dionaea muscipula* trap closing. *Plant Physiology* **146**, 694-702.

Volkov A.G., Coopwood K.J. & Markin V.S. (2008b): Inhibition of the *Dionaea Muscipula* Ellis trap closure by ion and water channels blockers and uncouplers. *Plant Science* **175**, 642-649.

Volkov A.G., Carrell H. & Markin V.S. (2009): Biologically closed electrical circuits in Venus flytrap. *Plant Physiology* **149**, 1661-1667.

Williams M.E. & Mozingo H.N. (1971): The fine structure of the trigger hair in Venus's flytrap. *Am J Bot* **58**, 532-539.

Williams S.E. & Pickard B.G. (1972a): Receptor potentials and action potentials in *Drosera* tentacles. *Planta (Berl.)* **103**, 193-221.

Williams S.E. & Pickard B.G. (1972b): Properties of action potentials in *Drosera* tentacles. *Planta (Berl.)* **103**, 222-240.

Williams S.E. & Pickard B.G. (1974): Connections and barriers between cells of *Drosera* tentacles in relation to their electrophysiology. *Planta (Berl.)* **116**, 1-16.

Williams S.E. (1976): Comparative sensory physiology of the Droseraceae – The evolution of a plant sensory system. *Proceedings of the American Philosophical Society* **120** (3), 187-204.

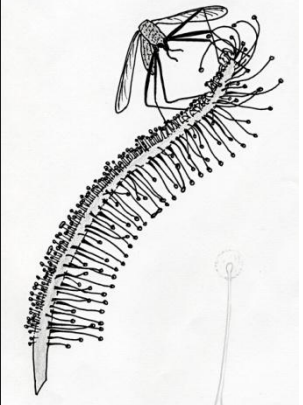
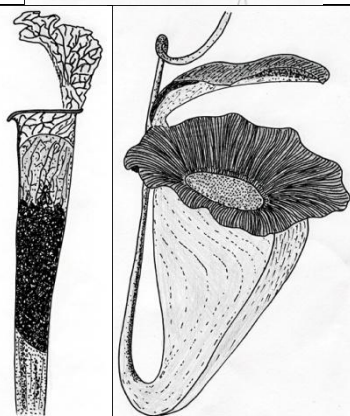
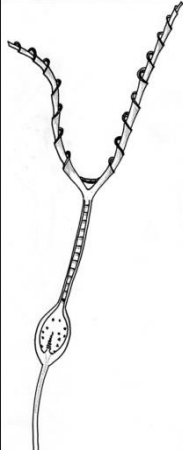
Williams S.E. & Pickard B.G. (1980): The role of action potentials in the control of capture movements of *Drosera* and *Dionaea*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg, Germany, 470-480.

Williams S.E. & Bennet A.B. (1982): Leaf closure in the Venus flytrap: An acid growth response. *Science* **218**, 1120-1.

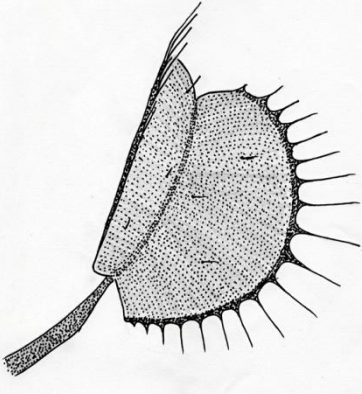
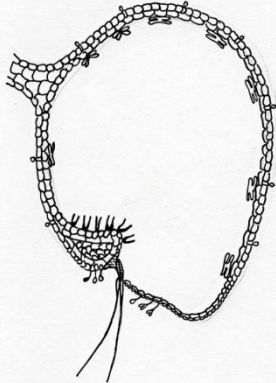
Williams S.E. (2002): Comparative physiology of the Droseraceae sensu stricto – How do tentacles bend and trap close. *Proceedings of the 4th Intern. Carnivorous Plant Conference*. Tokyo, Japan, Hiroshima, 77-81.

## 9 Přílohy

Příloha 1: Principy lapání kořisti masožravých rostlin (Scan vlastní perokresby 2006)

Typ pasti	Rod	Čeleď	Orientační nákres pasti
Lepkavý list	<i>Drosera</i> <i>Pinguicula</i> <i>Roridula</i> <i>Drosophyllum</i> <i>Byblis</i>	Droseraceae Lentibulariaceae Roridulaceae Droseraceae Byblidaceae	
Láčka	<i>Nepenthes</i> <i>Sarracenia</i> <i>Heliamphora</i> <i>Cephalotus</i> <i>Darlingtonia</i>	Nepenthaceae Sarraceniaceae Heliamphoraceae Cephalotaceae Sarraceniaceae	
Typ pasti „vrš“	<i>Genlisea</i> <i>Sarracenia psittacina</i>	Lentibulariaceae Sarraceniaceae	



Svěrací pasti	<i>Dionaea muscipula</i> <i>Aldrovanda</i>	Droseraceae Droseraceae	
Sací měchýřek se záklopkou	<i>Utricularia</i>	Lentibulariaceae	

Příloha 2: Skupiny masožravých rostlin rodu *Drosera* (převzato z Švarc 2003)

#### Nezatahující se světlomilné rosnatky

Rostou v tropických a subtropických oblastech s celoročně stabilním a příznivým klimatem s vyššími průměrnými teplotami a vlhkostí vzduchu. Díky tomu nemusí tyto rosnatky vytvářet přezimovací orgány. Případné trvalé chladné období se projeví jen útlumem tvorby listů, popřípadě růstu. Zvláštní skupinou s poněkud odlišnými ekologickými požadavky jsou tzv. africké kaulescentní rosnatky se spirálovitým přirůstáním listů, vyskytující se především v hornatých oblastech jižní Afriky, kdy denní teploty dosahují až 40 °C a noční klesají často až k 0 °C. Přirozeně se tyto rostliny objevují především na volných místech s dostatkem světla, protože zástin ani konkurenci jiných rostlin nesnášejí. Do této skupiny patří například *D. spatulata*, *D. burmanii*, *D. capensis*, *D. capillaris*, nebo *D. dielsiana*.

#### Rosnatky jižní Afriky přežívající suchou periodu

Zatímco některé druhy jihoafrických rosnatek rostou celoročně, jiné výrazně omezují nebo zastavují svůj růst při postupném vysychání substrátu v období léta. V těchto nepříznivých podmínkách nadzemní části hynou a rostliny přežívají období letního sucha ve formě ztlustlého dužnatého kořene. S prvními srážkami, rostliny opět obnovují svůj růst. Jako například *D. esterhuysenae*, *D. cistiflora*, *D. pauciflora*, *D. alba*.

#### Rosnatky s přezimovacími pupeny

Nepočtená skupina rosnatek, které přežívají nepříznivé období vegetaci tak, že silně omezují až zastavují růst, nebo vytvářejí přezimovací pupen, tzv. hibernakulum (nahloučené pozměněné listy, které ustrnuly v počáteční fázi vývinu). Přezimovací pupen

také umožňuje některým druhům přežívání kratších období sucha (např. *D. filiformis*). Rostou především v mírném podnebném pásmu severní a jižní polokoule. Některé druhy se vyznačují obrovskými areály, sahajícími od jihoamerických tropů až po subarktické pásmo (*D. intermedia*). Nejrozsáhlejší areál ze všech druhů rosnatek, který lze nazvat areálem cirkumpolárním, má i u nás se vyskytující *D. rotundifolia*. Oproti tomu jiné jsou endemity několika málo oblastí (např. *D. stenopetala*- Nový Zéland).

Druhy z této skupiny rostou většinou na celoročně vlhkých stanovištích s minimální konkurencí ostatních rostlin. Snášejí mrazy a často jsou během zimy pod vrstvou sněhu. Do této malé skupiny hibernujících druhů můžeme také zařadit *D. binata*, *D. filiformis* a také rosnatky rostoucí u nás, konkrétně Rosnatka okrouhlolistá (*Drosera rotundifolia*), Rosnatka anglická (*Drosera anglica*), Rosnatka prostřední (*Drosera intermedia*), Rosnatka objevená (*Drosera ×Obovata*) – přírodní hybrid druhů *D. anglica* a *D. rotundifolia*.

### **Trpasličí rosnatky**

Většina druhů této skupiny má listové růžice okolo 2 cm v průměru. Jejich drobný vzrůst je velmi účelový a souvisí s podmínkami, ve kterých tyto rostliny rostou. Svým výskytem jsou vázány na aridní až semiaridní oblasti a pro přežití v mnohdy velmi nepříznivých podmínkách využívají zvláštní strategii. Před příchodem suchého a horkého léta (u nás období zimy) vytvářejí rostliny ve středu svých miniaturních růžic zvláštní pupen s množstvím drobných palistů (stipul), které chrání jejich vzrostné vrcholy před intenzivními paprsky slunečního záření. Po tomto období, trvajícím od 2 až do 8 měsíců, se s příchodem prvních dešťů začínají ve středu růžic vytvářet početná, drobná rozmnožovací tělíska, tzv. gemmy (nepohlavní vegetativní orgány velké 0,5- 2 mm, obsahující zárodky nových rostlin, které se v příznivých podmínkách vyvinou v nové jedince). Vývin rostlinek z gemmů je rychlý a rostliny jsou schopné vyprodukovat semena ještě v téže sezoně. Zástupci této skupiny nejčastěji osídlují močalová vřesoviště v mokřadních oblastech Austrálie, charakterické občasnými záplavami a písčitém až jílovitým substrátem. Dále pak v oblastech řídkých lesů na lateritových půdách s vyšším obsahem jílu. Teploty těchto oblastí se v zimním období pohybují v rozmezí 4-21 °C a v období suchého léta 21-38 °C. V dnešní době je taxonomicky popsáno více než 30 druhů a počet stále stoupá. Mezi trpasličí rosnatky patří například *D. nitidula*, *D. scorpioides*, *D. pygmaea*, *D. roseana*, *D. pulchella*, nebo *D. ericksoniae*.

### **Hlíznaté rosnatky a jim blízce příbuzné druhy**

Početná skupina druhů z vysychavých území jihozápadní a jihovýchodní Austrálie se vyznačuje schopností přežít nepříznivé období roku pomocí podzemního zásobního orgánu, hlízy. Termoperiodické hlízy mají nejčastěji kulovitý, až podlouhle oválný tvar, velikosti od několika mm až po 5 cm, a mající různá zbarvení od bílé, přes žlutou či hnědočervenou, záležící na druhu. S přicházejícím suchým obdobím australského léta nadzemní části rostliny usychají a rostliny začínají vytvářet hlízy. Hlízy druhů rostoucích na zvláště suchých stanovištích jsou mechanicky a tepelně chráněny mnohvrstevnatými papírovitými obaly. Kromě samostatných hlíz vytváří rostliny i hlízy dceřiné, které slouží k jejich rozmnožování.

Hlíznaté rosnatky nejčastěji osídlují vysychavé a dočasně naprosto vyprahlé půdy zastíněné křovinami, ale lze je také nalézt na březích trvalých nebo sezónních mokřadů či jezer. Občasné požáry na biotopech jim vyhovují, jelikož dokonale redukuje biomasu ostatních rostlin. Skupina hlíznatých rosnatek se mezi sebou výrazně liší jak ekologickými nároky, tak i celkovým habitem. Do této skupiny se řadí *D. peltata*, *D. stolonifera*, nebo *D. erythrorhiza*.

### **Stínomilné pralesní rosnatky severovýchodní Austrálie**

Dnes již velmi vzácné a vysoce ohrožené stenoendemické rosnatky, vyskytující se pouze na několika málo stanovištích v deštných pralesích severovýchodní Austrálie. Do této skupiny se řadí pouze 3 příbuzné druhy *D. prolifera*, *D. schizandra* a *D. adelaie*. Vyznačují se několika zvláštními adaptacemi, které jim umožňují vegetovat ve stinném a vlhkém prostředí. Jejich listy na rozdíl od ostatních zástupců rodu *Drosera* jsou posety tentakulemi jen zřídka, což umožňuje v případě hustých dešťů dobrý odtok vody z listů. Dále mají velmi vyvinutou schopnost odnožování. Tyto 3 druhy osídlují téměř výhradně stinné vlhké písčité břehy potoků a zátok. *D. adelaie* se jako jediná ze zmíněných příbuzných druhů vyskytuje na dvou oddělených lokalitách, na ostrově Hinchinbrook a na protilehlém Rockingham Bay. *D. prolifera* je endemickou rosnatkou na kopci Thorntons Peak v Gueenslandu a *D. schizandra* stenoendemitem lokality Mount bartle Frere.

### **Rosnatky ze sekce *Lasiocephala* (okruh *D. petiolaris*)**

Tyto rosnatky pocházející taktéž z území Austrálie, ale jsou vzhledově natolik odlišné od ostatních, že byly taxonomicky zařazeny do samostatné sekce *Lasiocephala*. Nejnápadnějším znakem většiny z nich jsou charakteristické listové růžice s dlouhými štíhlými řapíky, zakončenými miniaturní okrouhlou čepelí s okrajovými tentakulemi výrazně delšími než středovými. Listy jsou buďto přitisklé k podkladu, vystoupavé, nebo vzpřímené. Území, na němž se tyto rostliny vyskytují, a to tropická oblast severní Austrálie, se vyznačuje suchou zimou a vlhkým létem. Maximální teploty jsou 45 °C a minimální kolem 17 °C. Vlhká růstová perioda trvá zpravidla od prosince do března a je doprovázena ranními mlhami a dešti. Klidová suchá perioda trvá přibližně od května do listopadu, stanoviště vysychají a teploty se pohybují v rozmezí 14-32 °C. V období sucha rostliny redukují svůj růst a vytváří dormantní pseudohlízu tvořenou krátkými řapíky s minimalizovanými čepelemi listů, která se zatáhne do roviny nebo pod úroveň substrátu. Jiné druhy využívají strategii odlišnou, založenou na zvýšené odrazivosti slunečního záření chlupatým povrchem listů. Tyto rostliny také vytvářejí cibulovitý útvar, který ale na rozdíl od předešlého případu zůstává při povrchu. Díky povrchu listů, který odráží maximum tepla a světla, přežívají tyto rostliny období sucha jen s využitím vláhy z občasných mlh. Dormance pak bývá přerušena s příchodem prvních dešťů a rostliny obnovují opět svůj růst.

Přírodní stanoviště těchto rostlin jsou velice slunná, sezonně vlhká až zamokřená, tvořená písčítými a rašelinnými substráty. Vyskytují se jak v čistém písku eukalyptových savan, tak na lateritových půdách v otevřených lesích a křovinách. Patří sem druhy jako *D. petiolaris*, *D. fulva*, *D. paradoxa*, nebo *D. lanata*

### **PŘÍLOHA 3: Měření 1 - *Drosera prolifera***

<b>Celková délka trvání RP</b>	40 s
<b>Celková délka trvání AP</b>	622 s
<b>Počet jednotlivých AP</b>	5

<b>Pořadí AP v sérii</b>	<b>Velikost amplitud jednotlivých AP (mV)</b>
1. AP	38 mV
2. AP	33,5 mV
3. AP	36 mV

4. AP	36 mV
5. AP	36 mV

Pořadí refraktorních period (rp) v sérii AP (intervaly mezi jednotlivými AP)	Délka intervalu mezi píky jednotlivých AP (refraktorní perioda) (s)
1. rp	86 s
2. rp	116 s
3. rp	120 s
4. rp	126 s

#### PŘÍLOHA 4: Měření 2 - *Drosera capensis* 1

Po 14. AP došlo k obrácení polarity píků AP.

<b>Celková délka trvání RP</b>	10 s
<b>Celková délka trvání AP</b>	640 s
<b>Počet jednotlivých AP</b>	34

Pořadí AP v sérii	Velikost amplitudy jednotlivých AP (mV)
1. AP	4 mV
2. AP	4 mV
3. AP	5 mV
4. AP	6 mV
5. AP	6 mV
6. AP	5 mV
7. AP	4 mV
8. AP	4 mV
9. AP	5 mV
10. AP	5 mV
11. AP	5 mV
12. AP	5 mV
13. AP	4 mV
14. AP	3,5 mV
15. AP	2 mV
16. AP	5 mV
17. AP	8 mV
18. AP	11 mV
19. AP	14 mV
20. AP	17 mV
21. AP	15 mV
22. AP	16 mV
23. AP	19 mV

24. AP	22 mV
25. AP	24 mV
26. AP	24,5 mV
27. AP	25 mV
28. AP	26 mV
29. AP	27 mV
30. AP	28 mV
31. AP	28 mV
32. AP	29 mV
33. AP	31 mV
34. AP	34 mV

<b>Pořadí refraktorních period (rp) v sérii AP (intervaly mezi jednotlivými AP)</b>	<b>Délka intervalu mezi píky jednotlivých AP (s)</b>
1. rp	18,5 s
2. rp	18,5 s
3. rp	18,5 s
4. rp	18,5 s
5. rp	18,5 s
6. rp	18,5 s
7. rp	18,5 s
8. rp	18,5 s
9. rp	18,5 s
10. rp	18,5 s
11. rp	18,5 s
12. rp	18,5 s
13. rp	18,5 s
14. rp	18,5 s
15. rp	18,5 s
16. rp	18,5 s
17. rp	18,5 s
18. rp	18,5 s
19. rp	18,5 s
20. rp	18,5 s
21. rp	18,5 s
22. rp	18,5 s
23. rp	18,5 s
24. rp	18,5 s
25. rp	18,5 s
26. rp	18,5 s
27. rp	18,5 s
28. rp	20 s
29. rp	20 s
30. rp	21 s

31. rp	25 s
32. rp	30 s
33. rp	31 s

## PŘÍLOHA 5: Měření 3 - *Drosera capensis* 2

Po 4. a 21. AP došlo k obrácení polarity píků AP.

<b>Celková délka trvání RP</b>	10 s
<b>Celková délka trvání AP</b>	678 s
<b>Počet jednotlivých AP</b>	32

Pořadí AP v sérii	Velikost amplitudy jednotlivých AP (mV)	Velikost amplitudy negativních následných AP (mV)			
		1.	2.	3.	4.
1. AP	24 mV	18 mV	-	-	-
2. AP	20 mV	13 mV	12 mV	-	-
3. AP	28 mV	2 mV	1 mV	1,5 mV	8 mV
4. AP	8 mV	-	-	-	-
5. AP	5 mV	-	-	-	-
6. AP	7 mV	-	-	-	-
7. AP	8 mV	-	-	-	-
8. AP	10 mV	-	-	-	-
9. AP	10 mV	-	-	-	-
10. AP	11 mV	-	-	-	-
11. AP	12 mV	-	-	-	-
12. AP	13 mV	-	-	-	-
13. AP	13 mV	-	-	-	-
14. AP	14 mV	-	-	-	-
15. AP	14 mV	-	-	-	-
16. AP	14 mV	-	-	-	-
17. AP	13,5 mV	-	-	-	-
18. AP	12 mV	-	-	-	-
19. AP	11 mV	-	-	-	-
20. AP	9 mV	-	-	-	-
21. AP	4 mV	-	-	-	-
22. AP	6 mV	-	-	-	-
23. AP	15 mV	-	-	-	-
24. AP	16 mV	-	-	-	-
25. AP	11 mV	-	-	-	-
26. AP	10 mV	-	-	-	-
27. AP	17 mV	-	-	-	-
28. AP	30 mV	-	-	-	-

29. AP	41 mV	-	-	-	-
30. AP	46 mV	-	-	-	-
31. AP	56 mV	-	-	-	-
32. AP	66 mV	-	-	-	-

Pořadí refraktorních period (rp) v sérii AP (intervaly mezi jednotlivými AP)	Délka intervalu mezi píky jednotlivých AP (s)
1. rp	7 s
2. rp	8 s
3. rp	12 s
4. rp	17 s
5. rp	18 s
6. rp	20 s
7. rp	20 s
8. rp	19 s
9. rp	19 s
10. rp	19 s
11. rp	18,5 s
12. rp	12 s
13. rp	18 s
14. rp	16 s
15. rp	17 s
16. rp	17 s
17. rp	18 s
18. rp	18,5 s
19. rp	20 s
20. rp	21 s
21. rp	27 s
22. rp	19 s
23. rp	22 s
24. rp	25 s
25. rp	28 s
26. rp	17 s
27. rp	20 s
28. rp	36 s
29. rp	33 s
30. rp	33 s
31. rp	44,5 s

## PŘÍLOHA 6: Měření 4 - *Drosera capensis* 3

<b>Celková délka trvání RP</b>	16 s
<b>Celková délka trvání AP</b>	240 s
<b>Počet jednotlivých AP</b>	24

Pořadí AP v sérii	Velikost amplitudy jednotlivých AP (mV)	Velikost amplitudy negativních následných AP (mV)		
		1.	2.	3.
1. AP	23 mV	-	-	-
2. AP	25 mV	-	-	-
3. AP	26 mV	-	-	-
4. AP	27 mV	16,5 mV	-	-
5. AP	27 mV	16,0 mV	-	-
6. AP	26 mV	14,5 mV	-	-
7. AP	24 mV	14,0 mV	-	-
8. AP	23 mV	13,5 mV	-	-
9. AP	21 mV	12,0 mV	-	-
10. AP	21 mV	13,0 mV	-	-
11. AP	20 mV	12,5 mV	-	-
12. AP	20 mV	13,0 mV	-	-
13. AP	19 mV	13,0 mV	-	-
14. AP	19 mV	13,0 mV	-	-
15. AP	19 mV	11,5 mV	11,0 mV	-
16. AP	18 mV	9,0 mV	10,0 mV	-
17. AP	18 mV	5,0 mV	9,0 mV	-
18. AP	17 mV	3,5 mV	7,0 mV	11,0 mV
19. AP	17 mV	3,0 mV	1,5 mV	10,0 mV
20. AP	17 mV	2,0 mV	1,0 mV	9,0 mV
21. AP	17 mV	2,0 mV	6,0 mV	12,5 mV
22. AP	17 mV	2,0 mV	7,5 mV	13,5 mV
23. AP	17 mV	2,0 mV	9,0 mV	14,5 mV
24. AP	16 mV	7,0 mV	11,0 mV	-

Pořadí refrakterních period (rp) v sérii AP (intervaly mezi jednotlivými AP)	Délka intervalu mezi píky jednotlivých AP (s)
1. rp	3,5 s
2. rp	4,0 s
3. rp	5,0 s
4. rp	5,5 s
5. rp	5,0 s
6. rp	4,0 s
7. rp	3,5 s
8. rp	3,0 s
9. rp	3,0 s



10. rp	2,5 s
11. rp	2,0 s
12. rp	2,5 s
13. rp	2,5 s
14. rp	4,0 s
15. rp	6,0 s
16. rp	7,5 s
17. rp	8,0 s
18. rp	10,5 s
19. rp	11,5 s
20. rp	13,0 s
21. rp	14,0 s
22. rp	18,5 s
23. rp	23,0 s

### **PŘÍLOHA 7: Měření 5 - *Drosera schizandra***

Průběh celého měření nebyl, kvůli problému při zapisování zaznamenám. Začátek zápisu chybí.

<b>Celková délka trvání RP</b>	-
<b>Celková délka trvání AP</b>	250 s
<b>Počet jednotlivých AP</b>	4

<b>Pořadí AP v sérii</b>	<b>Velikost amplitudy jednotlivých AP (mV)</b>
2. AP	14,4 mV
3. AP	14,4 mV
4. AP	13,6 mV
5. AP	13,6 mV

<b>Pořadí refrakterních period (rp) v sérii AP (intervaly mezi jednotlivými AP)</b>	<b>Délka intervalu mezi píky jednotlivých AP (s)</b>
1. rp	30 s
2. rp	30 s
3. rp	30 s
4. rp	40 s