



UPPSALA
UNIVERSITET

Köttätande växter

-äter för att leva, lever för att äta.



Elin Orvendal

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2009
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Köttätande växter - äter för att leva, lever för att äta.

Elin Orvendal

Självständigt arbete i biologi 2009

Sammanfattning

Det finns ungefär 600 arter av köttätande växter. Köttätande växter har evolverat fram flertalet gånger inom angiospermerna, både hos monokotelydoner och eudikotelydoner. Köttätande växter lever i näringsfattiga, terrestra, fuktiga och öppna miljöer eller i näringsfattiga akvatiska miljöer, över hela världen. Majoriteten av de köttätande växterna finns i Afrika, Australien och Sydamerika, men de finns även i Europa, Nordamerika och Asien. En av de stora föregångarna till dagens forskning om köttätande växter var Charles Darwin. Redan år 1875 gav han ut sin bok *Insectivorous plants*.

Köttätande växter fångar och bryter ner bytesdjur samt tillgodogör sig näringen från dessa djur. Deras främsta energikälla är fotosyntesen, men mikro- och makronäringsämnen får de i sig via bytesdjuren. Köttätande växter är perenner och är långlivade. De har ofta en vegetativ förökning och bildar kloner. De har även en sexuell förökning och är insektspollinerade. Köttätande växter är generellt sett toleranta mot yttre störningar, men inte mot konkurrens. Då karnivora växter är konkurrenssvaga lever de ofta i näringsfattiga miljöer där konkurrenskraftiga växter inte kan leva. De har väl utvecklade fällor och saknar eller har ett reducerat rotsystem.

Köttätande växter använder fem olika typer av fångstmetoder. Det är flugpappersfällan, fallgropsfällan, slagfällan, sugfällan samt ryssjfallan. Insekterna lockas till fällorna med hjälp av färg, doft samt nektar. Flugpappersfällan används av *Pinguicula*- och *Drosera*arter och fungerar som traditionellt flugpapper, d.v.s. att insekterna landar och fastnar i ett klabbigt sekret på växtens fångstorgan, där de sedan bryts ner. *Sarracenia* och *Nepenthes* har fallgropsfällor som består av en kanna eller trumpet med en vätska i botten som attraherar och löser upp bytesfångsten. Kannan är utrustad med en peristome (en sorts ring på insidan av kannväggen) som ser till att insekterna inte kan ta sig ur. Vissa arter har även ett operculum (ett litet lock) som förhindrar vätskan i kannan att dunsta samt hindrar vatten ifrån att regna in. Vissa arter lockar med ljusets hjälp in bytesdjuren längre och längre in tills de slutligen inte kan komma ut. Slagfällan består av två delar som slås ihop likt en rävsax när en insekt landar och vidrör de små håren som växer på fällans insida. Slagfällan används av *Dionaea*arter. Sugfällan är en akvatisk fälla och finns hos *Utricularia* och består av en blåsa med en lucka som kan öppnas och stängas för att vatten ska kunna flöda ut och in ur fällan. Sugfällan skapar ett undertyck när vattnet trycks ut, vilket leder till att den suger in nytt vatten. Ryssjfallan består av två sipralformade långa rör som är belägna under mark med hår på insidan som hindrar djuren att ta sig ur. Med hjälp av kemotaxi (höga koncentrationer av kemikalier som) lockas protozoer (encelliga ”urdjur”) in i fällan. Fällans insida är hårbeklädd vilket medför att djuren endast kan färdas i en riktning, d.v.s. in i fällan.

Köttätande växter livnär sig på insekter, spindeldjur, protozoer och mikroorganismer så som Rotifera. Bland de mest vanligt förekommande bytena är Acari, Coleoptera, Collembola, Diptera, Formicidae, Hymenoptera och Nematocera. I och med att köttätande växter lever i olika habitat och därmed har adapterat olika fällvarianter fångar de varierande bytesdjur.

Att vara karnivor är en avvägning mellan att tillgodogöra sig näringen genom att fånga djur och energiförlusten som uppstår vid bildandet av fällor som är ineffektiva på att

fotosyntetisera i jämförelse med vanliga blad. Det har föreslagits tre potentiella fördelar som ett resultat av en ökad mineralabsorption från bytet. Det första är att karnivori kan öka fotosyntetens verkningsgrad på grund av en förbättrad näringstillgång, särskilt kväve men även andra viktiga ämnen så som fosfat och kalium. För det andra kan karnivori leda till en ökad fröproduktion på grund av högre näringstillgång och för det tredje kan karnivori delvis ersätta autotrofi mot heterotrofi. Flera författare förkastar det tredje påståendet om att autotrofi skulle kunna ersättas av karnivori. Detta är grundat på försöks slutsatser som föreslår att köttätande växter inte erhåller några stora mängder av kol från bytena och att karnivori inte kan ersätta autotrofi vid låg ljusintensitet.

Introduktion

Köttätande växter har fascinerat evolutionsekologer, botaniker och hortonomer under århundraden. Den som lade grunden till forskningen om köttätande växter var Charles Darwin med sin bok *Insectivorous plants* (1875). Darwin (1875) lade fram bevis för karnivori (förmågan att fånga och tillgodogöra sig näring ifrån bytesdjur) i flera växtsläkten och en gång för alla bevisade han att heterotrofi existerade i ett autotrofiskt rike. Heterotrofi är en organisms (t.ex. djur, svampar eller bakterier) förmåga att syntetisera cellmaterial med organiska föreningar som kolkälla och autotrofi är en organisms (t.ex. växt, alg eller bakterie) förmåga att omvandla oorganiskt material till organiska ämnen. Under större delen av 1900-talet ägnade sig botanikerna åt att beskriva de morfologiska specialiseringarna och fysiologiska mekanismerna som krävs av växter för att kunna fånga och bryta ner byten (Lloyd 1942, Juniper *et al.* 1989). Nu på senare år har ekologer använt sig av kostnads-vinstmodeller för att förklara rariteten med karnivori bland växterna och förekomsten av karnivora växter till solexponerade, näringsfattiga och sumpiga habitat (Givnish *et al.* 1984). Nya studier använder köttätande växter för att undersöka fundamentala frågor i evolutionsekologi (Ellison *et al.* 2003). Dessa studier förtydligar/förklarar potentialen för köttätande växter att användas som modeller i ekologiska system för experimentell forskning inom flera ekologiska subdiscipliner (Ellison *et al.* 2003).

Det finns mer än 600 arter av köttätande växter runt om i världen. Köttätande växter har evoluerat fram flertalet gånger inom angiospermerna, d.v.s. gömfröiga växter. Den konvergenta utvecklingen av morfologi och fysiologi som man kan se hos de köttätande växterna är häpnadsväckande (Ellison och Gotelli 2009). Charles Darwin var den första som utan tvivel beskrev hur vissa växter var speciellt anpassade till att fånga insekter. Växter som kunde fånga insekter och bryta ner dem ökade i tillväxt om de fick tillgång till animaliska proteiner (Darwin 1875). Lösta näringsämnen absorberades av den köttätande växten och bytesdjuret bidrog därmed till en ökad tillväxt. Lloyd (1942) har definierat köttätande växter efter tre kriterier som måste uppfyllas. De måste fånga eller stänga in byten, absorbera metaboliter från bytena och till sist måste de använda metaboliterna till tillväxt (Lloyd 1942). Insekter utgör en näringsrik samt en koncentrerad och varierad källa för organiskt och oorganiskt material (Juniper *et al.* 1989). Köttätande växters främsta energikälla är fotosyntesen men det får majoriteten av sina mikro- och makronäringsämnen ifrån bytena (Givnish *et al.* 1984).

Uppsatsen kommer att behandla en kort översikt över evolutionen och utbredningen av köttätande växter för att sedan fortsätta att beskriva de olika anpassningarna som finns och hur de olika fångstmekanismerna ser ut och fungerar. Detta följs av vad som hamnar i fällorna, d.v.s. bytesdjuren. Därefter kommer kostnads-vinstmodeller att diskuteras och vilka fördelarna respektive nackdelarna med karnivori är.

Köttätande växter

Köttätande växter är vanligtvis långlivade perenner och förekommer i varierande habitat. De flesta köttätande växter har bristfälliga rotsystem t.ex. de flesta silesår (*Drosera*), Venusflugfälla (*Dionaea*), tätört (*Pinguicula*), säckfälla (*Cephalotus*), flugtrumpet (*Sarracenia*) och de flesta kannranksarterna (*Nepenthes*) eller saknar rötter helt som bland annat bläddra (*Utricularia*), korkskruvsplanta (*Genlisea*) och vattenfälla (*Aldrovanda*), men det finns ett fåtal arter som har rotsystem likt de du finner hos övriga växter. Köttätande växter har en förmåga att tillväxa vegetativt, vilket leder till att kloner bildas. Detta gör dem med hjälp av stolon (utlöpare) eller rhizomer (rotstockar). Köttätande växter är intoleranta mot konkurrens av andra växter, framför allt blommande växter, men ibland även andra köttätande växter och mossor. De är även väldigt känsliga för skuggning eller bristfälliga ljusförhållanden och kräver därför öppna miljöer (Juniper *et al.* 1989). Köttätande växter lever oftast i näringsfattiga och sura miljöer, och absorberar delvis näring ifrån döda djur och delvis ifrån marken. Absorptionen sker på olika sätt hos olika arter med olika adaptationer (Ellison och Gotelli 2001). Generellt sett är de känsliga för kalk och kan inte leva på basiska jordar. De kan även leva i habitat som förekommer som temporära eller permanenta våtmarker. Köttätande växter är toleranta mot störningar och ofta opportunistiska (det vill säga arter som kännetecknas av en hög spridningspotential) och kan därmed gynnas av bränder om de inte når allt för höga temperaturer (Juniper *et al.* 1989).

Evolution och utbredning av köttätande växter

Köttätande växter har evoluerat fram flertalet gånger inom angiospermerna (gömfröiga växter), både bland monokotelydoner (enhjärtbladigaväxter som t.ex. gräs och halvgräs) och eudikotelydoner (äkta tvåhjärtbladigaväxter som t.ex. Rosider eller Asterider) (Albert *et al.* 1992, Ellison och Gotelli 2001) (Tabell 1). Den konvergenta (parallella) utvecklingen av morfologi och fysiologi är häpnadsväckande för köttätande växter (Ellison och Gotelli 2009).

Köttätande växter förekommer globalt, men artrikedomen är som störst i fuktiga, öppna, näringsfattiga habitat som t.ex. i Guyanas högländer, sydöstra USA och västra Australien (Givnish *et al.* 1984). I västra Afrika har man funnit köttätande växter med en stor diversitet, på fuktiga och öppna gnejs och granitklippor (Seine *et al.* 1996). Många köttätande växter har markanta adaptationer för bytesfångst och mycket tidig ekologisk forskning på dessa unika växter fokuserade på vilka de selektiva vinsterna med karnivori är. Darwin (1875) föreslog att karnivori hos växter representerade en adaptation för näringsfattiga miljöer. Med sina enkla experiment var Darwin först med att påvisa hur viktig bytesfångsten var som kvävekälla för köttätande växter. Dessa experiment blev en grund till 1900-talets mer exakta och rigorösa studier av fångstmekanismer och näringsupptag (Chandler och Anderson 1976, Juniper *et al.* 1989). Eftersom karnivori är ovanligt bland växter är det tydligt att fördelarna med karnivori oftast uppvägs av kostnaderna, och aktuella modeller och experiment har framhållit de potentiella kostnaderna med karnivori (Givnish *et al.* 1984).

Tabell 1. Köttätande växter systematiskt indelade efter klass, ordning, familj, släkte och art (Loyd 1942, Ellison och Gotelli 2009).

Klass	Ordning	Familj	Släkte	Antal arter	Fångstmetod	Utbredning	
Eudikotyledoner	Caryophyllales	Nepenthaceae	<i>Nepenthes</i>	90	Fallgropsfälla	Tropiska habitat i Australien, Madagaskar, Papua Nya Guinea, Seychellerna, sydöstra Asien och Sri Lanka.	
		Drosophyllaceae	<i>Drosophyllum</i>	1	Flugpappersfälla	Kustliga habitat i norra Marocko, Portugal och sydvästra Spanien.	
		Dioncophyllaceae	<i>Triphyophyllum</i>	1	Flugpappersfälla	Regnskogshabitat i västra Afrika (Liberia, Sierra Leone och Elfenbenskustan).	
		Droseraceae	<i>Drosera</i>	152	Flugpappersfälla	Temperade and tropiska habitat över hela världen.	
				<i>Dionaea</i>	1	Slagfälla	Sydöstra USA (North- och South Carolina).
				<i>Aldrovanda</i>	1	Slagfälla	Akvatiska habitat i Europa, Asien och Australien.
	Oxalidales	Cephalotaceae	<i>Cephalotus</i>	1	Fallgropsfälla	Torvmossar i sydvästra Australien.	
	Ericales	Sarraceniaceae	<i>Darlingtonia</i>	1	Fallgropsfälla	Mossar i nordvästra USA (södra Oregon och norra Californien).	
			<i>Sarracenia</i>	10	Fallgropsfälla	Östra Nordamerika (centrala Kanada till sydöstra USA).	
			<i>Heliamphora</i>	7	Fallgropsfälla	Bergsplatåer i Guianaskölden i norra-centrala Sydamerika.	
			<i>Roridula</i> *	2	Flugpappersfälla	Fynbos (en buskvegetation i södra Western Cape) i Sydafrika.	
	Lamiales	Lentibulariaceae	<i>Utricularia</i>	220	Sugfälla	Tempererade och tropiska akvatiska habitat över hela världen.	
			<i>Genlisea</i>	20	Ryssjfalla	Afrika, Madagaskar och Sydamerika.	
			<i>Pinguicula</i>	79	Flugpappersfälla	Europa, Asien, Nordamerika och Sydamerika.	
<i>Byblis</i>			5	Flugpappersfälla	Norra och västra Australien och Nya Guinea.		
<i>Byblis</i>			5	Flugpappersfälla	Norra och västra Australien och Nya Guinea.		
Monokotyledoner	Poales	Bromeliaceae	<i>Brocchinia</i> **	2	Fallgropsfälla	Låglandssavanner och bergshabitat i Sydamerika	
			<i>Catopsis</i> ***	1	Fallgropsfälla	Humida habitat i Sydamerika, Centralamerika, Mexico, Västindien och Florida	

* *Roridula* har klibbiga blad som kan fånga insekter men saknar enzymer som bryter ner dem. *Roridula* ses ibland som en köttätande växt och ibland inte.

** Tillhör underfamiljen Pitcairnioideae.

*** Tillhör underfamiljen Tillandsioideae.

I Sverige har vi några få arter som använder sig av karnivori. Det finns 14 köttätande arter tillhörande fyra släkten och tre olika familjer (Tabell 2). Dessa arter är både landlevande i form av flugtrumpeten, sileshåren och tätörterna samt de akvatiska bläddorna. *Sarracenia purpurea* (flugtrumpet) är sällsynt i Sverige och växer på blöt och näringsfattig mark med vitmossa (*Sphagnum* spp.) (Mossberg och Stenberg 2003). Den har funnits i södra Sverige sen 1948 då den blev inplanterad från Kanada (Almborn 1983). *Sarracenia purpurea* är perenn (Pietropaolo och Pietropaolo 1986) och blommar i juni-juli (Mossberg och Stenberg 2003). Den solitära blomman är stor med purpurröda kron- och foderblad. Fångstorganen i form av cirka 30 cm långa, gröna-rödaktiga strutar växer i en rosett (Pietropaolo och Pietropaolo 1986, Mossberg och Stenberg 2003, Anderberg 2010). Sileshåren är små perenna myrväxter. Vi har tre arter i Sverige (Tabell 2). Bladen är långskaftade, glandelhåriga och växer i rosett. Växten är rödaktig och blommar med vita blommor i juni-augusti (Mossberg och Stenberg 2003, Anderberg 2010). Tätörterna växer i våtmarker så som myrar. I Sverige finns det tre arter, *P.*



Figur 1. Tätört (*Pinguicula vulgaris*) är en av arterna som använder den så kallade flugpappersfällan för att fånga byten (Foto: Elin Orvendal).

vulgaris som växer i hela landet, *P. villosa* som växer i nordväst och *P. alpina* som växer i fjällen samt på Gotland. Bladen är klubbiga, ljus gröna och växer i en basal rosett. De blommar i juni-juli med solitära lila eller vita blommor (Figur 1) (Mossberg och Stenberg 2003, Anderberg 2010). Bläddror är akvatiska och flyter fritt vid vattenytan. Bladen är fint flikiga med små blåsor som fångar djur i vattnet. De blommar mellan juni och september. Blomningen är riklig vid höga sommartemperaturer (Mossberg och Stenberg 2003). Blomman är gul och växer i en gles klase på en stjälp som höjer upp dem ur vattnet. I Sverige finns det sju arter (se Tabell 2) och de är spridda över större delen av landet, med undantag för fjälltrakterna (Mossberg och Stenberg 2003, Anderberg 2010).

Tabell 2. Svenska köttätande växter indelade efter familj, släkte och art (Mossberg och Stenberg 2003).

Miljö	Familj	Släkte	Art	
Terrestra	Sarraceniaceae (Flugtrumpetväxter)	<i>Sarracenia</i>	<i>S. purpurea</i> (Flugtrumpet)	
	Droseraceae (Sileshårväxter)	<i>Drosera</i>	<i>D. rotundifolia</i> (Rundsileshår)	
			<i>D. anglica</i> (Storsileshår)	
Akvatiska	Lentibulariaceae (Tätörtsväxter)	<i>Pinguicula</i>	<i>P. vulgaris</i> (Tätört)	
			<i>P. villosa</i> (Dvärgtätört)	
			<i>P. alpina</i> (Fjälltätört)	
			<i>Utricularia</i>	<i>U. minor</i> (Dvärgbläddra)
			<i>U. bremii</i> (Småbläddra)	
			<i>U. intermedia</i> (Dybläddra)	
			<i>U. ochroleuca</i> (Blekbläddra)	
			<i>U. stygia</i> (Sumpbläddra)	
			<i>U. vulgaris</i> (Vattenbläddra)	
			<i>U. australis</i> (Sydbläddra)	

Fångststrategier

Olika arter av köttätande växter fångar sina byten på olika sätt. Det finns fem olika fångststrategier. Dessa strategier är fallgropsfällan, flugpappersfällan, slagfällan, sugfällan och ryssjfallan (Juniper *et al.* 1989, BSA 2009). Fallgropsfällan har evolverat fram i fyra olika ordningar och flugpappersfällorna har evolverat fram i tre eller fyra klader. Inom samma familj kan växterna ha olika fångststrategier (Tabell 1). Ett exempel på en väldigt diversifierad familj är Droseraceae där både sileshår som använder sig av flugpappersfällan och venus flugfälla som har slagfällor befinner sig (Cameron *et al.* 2002).

Fallgropsfällan

Växterna har glatta blad som bildar en trumpet- eller en kannliknande struktur med en vätska i botten (BSA 2009). Vätskan består av en enzymlösning som dränker och löser upp bytena. Flugtrumpeterna är de enda som har ett operkulum, ett sorts lock överst på trumpeten som minskar avdunstning samt hindrar vatten från att regna in (Cronk och Fennessy 2001) (Figur 2). Djuren hamnar i ett hålrum där nedbrytningen sker. Det som attraherar smådjuren till fallgropsfällan kan exempelvis vara nektar (Juniper *et al.* 1989). Vissa arter av köttätande växter har även, en för bytesdjuren tilltalande doft som lockar dem till växten (Lloyd 1942).



Figur 2. Flugtrumpeten (*Sarracenia oreophila*) är en av arterna som använder sig av fallgropsfällan för att fånga byten (Foto: Alan Cressler).

Insekter och andra smådjur faller eller luras ner i växten där de sedan blir kvar. Köttätande växter har flera strategier för att förebygga att smådjuren kan smita ur fällan (Juniper *et al.* 1989). Detta kan till exempel vara hår som växer på växtens insida vilket omöjliggör att de kan ta sig upp (Lloyd 1942, Cronk och Fennessy 2001) eller så kan de ha släta ytor (som till exempel flugtrumpeter) eller vaxiga ytor som smådjuren inte kan greppa (*Bricchinia*, kibratrumpet (*Darlingtonia*) och kannranka (*Nepenthes*)) vilket gör att de inte kan klättra ur och ramla tillbaka istället. Olika strukturer på växten t.ex. peristomen (en tillbakaböjd ring av vävnad som omger ingången till matsmältningszonen) bildar hinder som gör att insekterna snubblar när de försöker klättra upp ur kannan (säckfälla (*Cephalotus*), flugtrumpet (*Sarracenia*) och kannranka (*Nepenthes*)) (Juniper *et al.* 1989). Den kan även ha långa vertikala avsmalnade rör som tvingar flygande insekter neråt. De kan även ha lock av olika former och strukturer som förebygger flygande insekter ifrån att fly. Detta kan även vara kombinerat med olika transparenta strukturer som lurar insekten att tro att det är en utgång för att förvirra insekten på väg ut ur fångstfällan (Juniper *et al.* 1989).

Det finns två huvudtyper av kannor, en typ som är adapterad för krypande djur och en annan sort som är adapterad för att fånga flygande. Vissa arter ur kannrankssläktet överlappar i dessa funktioner. De tidiga arterna låg vanligtvis på marken eller hade utvecklat gångvägar för krypande insekter. Fällorna är ofta ganska korta och ofta håriga. Fällorna som är anpassade till att fånga flygande insekter är högväxta och har vanligtvis något sofistikerat sätt att attrahera insekterna på. I flugtrumpetsläktet är vissa arter anpassade för att fånga krypande insekter (t.ex. papegojtrumpeten, *Sarracenia psittacina*) medan andra är anpassade för flygande insekter (t.ex gul flugtrumpet, *Sarracenia flava*). I kannrankssläktet (*Nepenthes*) finns vanligtvis båda fälltyperna. Först producerar växterna de lägre fällorna som fångar krypande insekter och senare utvecklar de de övre fällorna som mestadels fångar flygande insekter (Juniper *et al.* 1989).



Figur 3. Rundsilesår (*Drosera rotundifolia*) använder den så kallade flugpappersfällan för att fånga sina byten (Foto: Elin Orvendal).

Flugpappersfällan

En annan fångststrategi efterliknar flugpapper. De har blad som är täckta av glandler, det vill säga stjälförsedda körtlar som avsöndrar ett kletigt sekret som får insekter och smådjur att fastna på växten (BSA 2009). Glandlerna är antingen flercelliga som hos silesår (*Drosera* spp.) (Figur 3) eller encelliga som de hos tätört (*Pinguicula* spp.) (Figur 4) (Juniper *et al.* 1989). De multicellulära glandlerna är ofta försedda med xylem (Lloyd 1942) och enligt Green *et al.* (1979) så är glandlerna inom släktena *Drosophyllum* och *Triphyophyllum* även försedda med floem. Varje glandel bär en trögflytande och klar droppe glänsande sekret (Juniper *et al.* 1989). Sekretet är en sur lösning med hög viskositet och har ett pH som varierar mellan 2,5 och 5 för olika arter (Juniper *et al.* 1989).

Smådjur som hamnar (landar) på en flugpappersfälla, tillhörande ett silesår, fastnar omedelbart och kan inte gå vidare medan större djur kan krypa vidare på fällan. De kommer att passera flera droppar med sekret som kommer att klibba fast på deras ben men det kommer inte att hindra dem ifrån att röra sig. När de större djuren fortsätter sin vandring på flugpappersfällan kommer de till slut att ackumulera så mycket sekret att benen är helt täckta och de inte längre kan röra sig. Först kommer insektens nedre delar att bli indränkta i sekretet och efter hand kommer hela insekten vara täckt av sekret och den kommer att falla ner ifrån håren/glandlerna och hamna i mellanrummet mellan glandlerna, var på glandlerna och bladet kommer att böja sig över djuret och fånga det (Juniper *et al.* 1989). Fördelen med stjälförsedda glandler är inte endast deras förmåga att täcka bytena med sekret, de förebygger också att hela bladytan blir täckt med sekret (Juniper *et al.* 1989).



Figur 4. Tätört (*Pinguicula vulgaris*), a) blomman och b) bladen, är en annan av arterna som använder den så kallade flugpappersfällan för att fånga byten (Foto: Elin Orvendal).

Slagfällan

Köttätande växters fångstrategi kan även bestå av en fälla som smäller igen. De fungerar på följande vis. Plantan har blad med en gångjärnsliknande struktur som smäller igen när en trigger utlöses, den fungerar lite som en rävsax. Detta beror oftast på olika hår som växer i bladkanten böjs när något djur kommer och trampar på den så att den smäller igen (BSA 2009). Både den landlevande venusflugfällan och den akvatiska vattenfällan har den här fångstrategin och båda har utvecklat två viktiga system: känselorgan som kan överföra rörelsestimuli till elektriska signaler; och rörliga delar som aktiveras av elektriska signaler och svarar med en snabb rörelse som stänger fällan (Figur 5). I slagfällor går det åt energi för att stänga fällorna (Juniper *et al.* 1989).



Figur 5. Venusflugfälla (*Dionaea muscipula*) är en av många arter som använder sig av slagfällan (Foto: Alan Cressler).

Sugfällan

Sugfällan bygger på en blåsliknande bladstruktur med ett hinnlikande lock. Den bildar ett undertryck i blåsan, vilket gör att den suger in vatten i blåsan när locket öppnas, då håren runt locket stimuleras (Friday 1989, Juniper *et al.* 1989, BSA 2009). Allt som kommer i dess väg sugts in i blåsan. Det kan vara allt ifrån jordpartiklar till smådjur. I det här systemet är det när vattnet pressas ut ur blåsan d.v.s. skapandet av undertrycket som är den energikrävande fasen. Sugfällor av den här typen används av bläddror (*Utricularia*) (Juniper *et al.* 1989) (Figur 6).



Figur 6. Bläddra (*Utricularia* spp.) använder sig av sugfällan för att suga i sig bytesdjur (Foto till vänster: Alan Cressler; Foto till: Jaap Cost Budde).

Ryssjällan

Korkskruvsplantan (*Genlisea*) använder sig av den femte och sista fångstmetoden. *Genlisea* har y-formade, vridna underjordiska fällor som liknar de långsmala, rörliga fällor man fångar ål eller hummer i (Barthlott *et al.* 1998). Fällorna används för att attrahera och fånga protozoer i marken (Barthlott *et al.* 1998, Płachno *et al.* 2008). I korkskruvsplantorna har

fällorna evolverats till två spiralformade “armar” för att öka ytans area som är exponerad mot vatten (Darwin 1875, Lloyd 1942, Juniper *et al.* 1989, Płachno *et al.* 2007). Fällorna har länge ansetts fånga små evertibrater (Darwin 1875, Lloyd 1942, Juniper *et al.* 1989) men de har relativt nyligen visat sig att de använder sig av kemotaxis för att locka till sig protozoer i jorden, för att fånga och bryta ner sina byten (Barthlott *et al.* 1998). Bytesfångsten underlättas av de hår som växer på fällans insida som medför att bytesdjuret endast kan röra sig i en viss riktning, det vill säga inåt, när de väl har anträt fällan (Fischer *et al.* 2000).

Bytesfångst hos köttätande växter

Zamora (1990) studerade bytesfångst av leddjur hos den endemiska tätörten (*Pinguicula nevadense*) i Spanien. *Pinguicula nevadense* använder sig av flugpappersfångstmetoden och fångar mestadels insekter med vingar. Ungefär 50 % av alla byten i *P. nevadense* består av myggor (underordningen Nematocera). Därefter består bytesfångsten generellt sett av kvalster (Acari), tvåvingar (Diptera undantagsvis Nematocera) och hoppstjärter (Collembola) (Zamora 1990). Tätörtspopulationer vid olika altituder har praktiskt taget samma taxonomiska variation av byten. Detsamma gäller subpopulationer i torra, fuktiga och våta mikrohabitat som befinner sig på samma altitud. Torra och humida subpopulationer fångar mestadels Nematocera medan de våta subpopulationerna domineras av Acari, och följs därefter utav Nematocera som är av kvantitativ vikt. Acari och Collembola som fastnar på bladen ökar stegvis längs med en torr-humid-våt gradient (Zamora 1990). Alcalá och Domínguezs (2003) studie av skär tätört (*Pinguicula moranensis*) i Mexico finner att den konsumerar olika mycket av insekter, spindlar och gastropoder. Diptera står för runt 80 % av alla fångade insekter i *P. moranensis* men det varierade kraftigt mellan olika populationer. I vissa populationer utgjorde tvåvingar 55 % av födan medan de utgjorde 99 % i andra populationer. De följdes av skalbaggar (Coleoptera) som svarade för 6,5 % av den totala bytesfångsten. Därefter var fjärilar (Lepidoptera) och kvalster de följande grupperna av betydande fångststorlek. Övriga grupper utgjorde mindre än 2 % av den totala bytesfångsten. *Pinguicula moranensis* viktigaste föda är Diptera men det varierar stort mellan olika populationer (Alcalá och Domínguezs 2003).

Karlsson *et al.* (1987) studerade bytesfångsteffektiviteten hos de svenska arterna *Pinguicula vulgaris* (tätört), *P. alpina* (fjälltätört) och *P. villosa* (dvärgtätört) i Abisko i norra Sverige. *Pinguicula vulgaris* har sin fångsttopp i början av juli. En liknande trend, men inte fullt så tydlig, sågs även hos *P. alpina*. Majoriteten av bytena var små Nematocera. Antalet bytesdjur ökade långsamt över säsongen för *P. villosa*. Variationen mellan olika individer och arter var stor, i mitten av juli fångade *P. vulgaris* 9-69 byten per individ, medan *P. alpina* fångade 0-14 byten per individ. Under den andra halvan av säsongen var bytesfångsten mer eller mindre konstant hos *P. vulgaris* och *P. alpina*, även fast 30 %, 60 % och 50 % av respektive *P. vulgaris*, *P. alpina* och *P. villosas* blad dog under den perioden. De byten som var vanligast förekommande hos *P. alpina* och *P. vulgaris* var Acari (35-65 % av alla byten). Små Nematocera och Collembola var relativt vanliga och bestod av 15-31 % respektive 8-32 % av bytesfångsten. Det vanligaste bytena hos *P. villosa* var Collembola som utgjorde 44 % av bytena och Acari med 40 % av bytesfångsten. *Pinguicula vulgaris* var effektivast och fångade i genomsnitt 21-37 $\mu\text{g cm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ medan *P. villosa* fångade mellan 21-37 $\mu\text{g cm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$. Utifrån ett massperspektiv så dominerade Nematocera bytesfångsten i *P. vulgaris* med 65 % av den totala fångstvikten. Därefter följde Collembola och Hymenoptera (steklar). I *P. villosa* var 69 % av bytesvikten Collembola och Hymenoptera var de näst vanligaste bytet (Karlsson *et al.* 1987).

Antor och Garcias (1994) studie av två platser Plan och Añisclo år 1990 samt Añisclo år 1991 visar att *Pinguicula longifolia* lever av olika leddjur, men mestadels bevingade insekter. Vanligast var Nematocera som utgör mellan 50 och 70 % av bytesfångsten. Därefter var Diptera (Nematocera exkluderat) och Hymenoptera (myror exkluderade) de vanligaste identifierade bytesdjuren. Majoriteten av alla byten var mindre än 4 mm långa (Antor och Garcia 1994).

Nepenthes rafflensianas använder sig av fallgropsfällan och är både utrustad med övre och nedre kannor. De övre kannorna fångar både fler byten (upp till tre gånger mer) än de nedre kannorna samt har ett bredare spektrum av byten. I de nedre kannorna identifierades tio ordningar innehållande 17 familjer av leddjur, medan innehållet i de övre kannorna identifierades till 11 ordningar och 59 familjer. Alla ordningar som innehöll flygande insekter fångades nästan uteslutande av de övre kannorna. Dessa ordningar är Coleoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera (steklar med undantag av myror), Dictyoptera (bönsyrsor) och Thysanoptera (tripsar) (di Giusto *et al.* 2008). *Nepenthes rafflensianas* bytesfångst består till största delen av Hymenoptera (särskilt Formicidae, myror). Ca 50 % av bytena i de övre kannorna representerades av Hymenoptera, 25 % av bytesfångsten utgjordes av Coleoptera, speciellt Chrysomelidae (bladbaggar) och 13 % av bytena var Diptera. Även om Diptera är den ordning där flest olika familjer fångas så utgör formicidae de flesta individer och är därmed det viktigaste byte. *Formicidae* utgör nästan 90 % av bytena i de lägre kannorna och 40 % av de övre. Totalt identifierades 23 arter av myror (di Giusto *et al.* 2008).

Sarracenia alata har under en studie (Bhattari och Horner 2009) fångat 352 bytesdjur från 9 olika ordningar. Det vanligast förekommande bytet var myror vilka utgjorde 42 % av bytesdjuren. Därefter identifierades Diptera (21 %), Thysanoptera (18 %), Orthoptera (hoppkräftor) (6 %) och Hymenoptera (myror är exkluderade) (5 %). Övriga byten utgjorde tillsammans mindre än 10 % av den totala bytesfångsten.

Utricularia inflata och *U. gibba* fångar både djur och alger i och med att de lever i vattnet och konstant suger in vatten i blåsorna oberoende om det finns något byte i närheten eller ej. I *U. inflata* och *U. gibba* fann man delvis nedbrytna djur, rester från växter, nematoder, insekter, ägg och annat oidentifierbart material. Av *U. inflatas* blåsor innehöll 69 % både alger och djur medan 53 % av *U. gibbas* blåsor endast innehöll alger. Algerna som identifierades var Cyanophyta (Cyanobakterier, blågröna alger), Chlorophyta (grönalger) och Bacillariophyta (kiselalger) (Gordon och Pacheco 2007). Även Euglenophyta identifierades, men huruvida det är en alg eller en protozoa går åsikterna isär om. Gordon och Pacheco (2007) klassificerar den som en alg. Totalt identifierades 102 alger i *U. gibbas* blåsor och i genomsnitt fanns det 2 alger/blåsa. I *U. inflata* identifierades 256 alger och i genomsnitt fanns det 5 alger/blåsa. Av alla organismer funna i *U. inflata* och *U. Gibba* så var 34 % respektive 39 % djur, resten var alger. I *U. gibba* identifierades 56 djur och i genomsnitt fanns det 1,3 djur per blåsa medan 129 djur identifierades i *U. inflata* och i medel fanns 2,6 djur per blåsa. I *U. inflata* var Cladocera (hinnkräftor) och Rotifera (hjuldjur) vanligt förekommande medan Nematoda (rundmaskar), Copepoda (hoppkräftor) och Rhizopoda (amöbadjur) lika vanliga i båda arterna. Endast en insekt var funnen och den detekterades hos *U. inflata* (Gordon och Pacheco 2007).

Vinster och kostnader med karnivori

Darwin var den förste som misstänkte att det kunde finnas någon fördel med karnivori. Han började att studera hur strukturer för bytesfångst och nedbrytning av byten hade evolverat inom växterna. Lloyd (1942) och Juniper *et al.* (1989) gick sedan i Darwins fotspår och fortsatte fundera kring evolutionen av karnivori hos växter. Inte förrän 1984 började Givnish *et al.* (1984) fundera på varför växter åt kött och hur den egenskapen evolverat fram. Han lade grunden till en kostnad-nytta modell för att förklara varför köttätande växter är vanligast i habitat som är ljusa och fuktiga men väldigt näringsfattiga. Modellen antog ett trade-off mellan näringen som växterna kunde tillgodogöra sig genom att fånga djur och energiförlusten som bildas genom bildandet av fällor som är ineffektiva på att fotosyntetisera i jämförelse med vanliga blad.

Landlevande köttätande växter växer i soliga, näringsfattiga och fuktiga habitat. Kostnads- och vinstmodeller för karnivori hos växter förutsäger att i soltöta miljöer kommer näringsvinsten från bytesfångsten att överstiga kostanden för modifierade blad som är anpassade för bytesfångst men som är ineffektiva för fotosyntes (Givnish *et al.* 1984). Generellt inkluderas energikraven för tillväxt av fällor/modifierade blad samt fällornas funktion (att fånga byten och tillgodogöra sig näring ifrån djuren) i kostnaderna. Givnish *et al.* (1984) anser att det finns tre potentiella fördelar som ett resultat av en ökad mineralabsorption från bytet. Det första är att karnivori kan öka fotosyntetens verkningsgrad på grund av en förbättrad näringstillgång, särskilt kväve men även andra viktiga ämnen som fosfat och kalium, för det andra kan karnivori leda till en ökad fröproduktion på grund av högre näringstillgång och för det tredje kan karnivori delvis ersätta autotrofi mot heterotrofi. Givnish *et al.* (1984) anser att den andra fördelen med en ökad fröproduktion beror av den första som påstår att fotosyntesen ökar. Flera författare förkastar det tredje påståendet om att autotrofi skulle kunna ersättas av karnivori. Detta är grundat på försöksslutsatser som visar att köttätande växter inte erhåller några stora mängder av kol från bytena och att karnivori inte kan ersätta autotrofi vid låg ljusintensitet (Chandler och Anderson 1976). Tillväxt hos vissa karnivora växter är delvis beroende av organiskt kol som tas upp ifrån dess byten, vilket påvisas genom en ökad tillväxt utan en ökning av fotosyntesens verkningsgrad (Adamec 1997a, 2008). Med avseende på kostnaderna för karnivori har det observerats att fotosyntesens verkningsgrad i fällor är lägre än i andra blad (Knight 1992, Adamec 1997a). Med avseende på fördelarna med karnivori har runt 30 studier testat om tillväxten av köttätande växter har förbättrats på grund av deras förmåga att äta djur. En av studierna, genomförd av Ellison (2006), kom fram till att det finns en signifikant positiv effekt, av att tillsätta byten, på plantans tillväxt hos olika släkten av köttätande växter. Ellison (2006) påpekar även att detta endast är ett indirekt bevis, eftersom kostnads-vinstmodeller uttrycker fördelar i fotosyntesens verkningsgrad och inte i form av tillväxt. Endast få studier har undersökt vilken effekt bytesfångst har på fotosyntesens verkningsgrad på landlevande köttätande växter, och resultaten var väldigt olika. Övertygande bevis på att tillgängligheten av byten ökade fotosyntesens verkningsgrad i *Sarracenia* har visats av Fransworth och Ellison (2008). I Wakefield *et al.*s studie (2005) fann man ingen effekt av bytesfångsten på fotosyntesens verkningsgrad hos tätört (*Pinguicula vulgaris*) och flugtrumpet (*Sarracenia purpurea*) som en respons till bytesfångsten.

Diskussion

Jämfört med hur många angiospermer som finns världen; över 223300 (Scotland och Wortley 2003), 257400 (Thorne 2000), 260000 (Thorne 2002) och 422127 (Govaerts 2001) så är de 600 arter som är köttätande relativt få (Ellison och Gotelli 2001). Är det en bra strategi att

vara karnivor? Eftersom karnivori är ovanligt bland växter är det tydligt att fördelarna med karnivori oftast uppvägs av kostnaderna (Givnish *et al.* 1984). Med tanke på att det finns mellan 0,1% och 0,3% köttätande växter bland angiospermerna, så är det kanske inte den bästa överlevnadsstrategin, men är ändå tillräckligt bra för att över huvud taget existera. Livsstrategin ser ut att vara kopplad till vissa miljöer.

Den konvergenta evolutionen av köttätande växter är anmärkningsvärd eftersom det har skett inom både monokotelydoner och eudikotelydoner (Ellison och Gotelli 2009). Livsstrategierna är densamma men genomförandet är minst sagt brett. De lever på land i fuktiga, öppna, näringsfattiga habitat (Givnish *et al.* 1984) samt i vatten (Juniper *et al.* 1989). Det finns fem olika strategier för att fånga bytesdjur. Att lägga ner så mycket energi på att utveckla olika fångstmekanismer förutsäger också att man är en lite mer långlivad organism, särskilt om man har stora fällor eller fällor som bara kan användas ett fåtal gånger. Det innebär också att andra delar som till exempel rötter har lägre prioritet. Vissa arter saknar helt rötter medan de flesta har ett rotsystem, om än ett ganska outvecklat (Juniper *et al.* 1989). Att sakna rötter kräver att växten intar all näring och allt vatten via andra delar. *Utricularia* har löst ett av problemen med att leva fritt flytande i vattnet och behöver därmed inte rötter (Adamec 1997b, Ellison 2006). Vissa köttätande växter minskar i tillväxt eller till och med dör om de växer i näringsrika jordar, detta beror till största del på konkurrens från andra växter (Juniper *et al.* 1989).

Lite av en paradox är att de köttätande växter som har en sexuell reproduktion är insektspollinerade. Att både behöva insekter till reproduktion och föda är inte en helt optimal situation. Med det faktum att fällorna använder alla knep (färg, lukt, nektar och UV som vägledning) som vanliga insektspollinerade blommor använder för att locka till sig insekter så bildas en intressekonflikt. Detta har köttätande växter löst genom att ha blommorna så långt ifrån fångstorganen som möjligt, för om den pollinerade insekten hamnar fel slutar den som mat istället (Juniper *et al.* 1989).

Tack

Först av allt vill jag tacka min älskade Mathias Lamu för stöd, inspiration och tålamod under denna tid. Jag vill även tacka Johanna Wallenius och Jenny Clasenius för korrekturläsning och ovärderliga kommentarer. Datorn Doris som bara kraschade en gång förtjänar också ett litet tack för alla fina timmar tillsammans. Jag vill även tacka Jaap Cost Budde och Alan Cressler för de vackra bilderna på köttätande växter. Till sist vill men inte minst vill jag tacka Katariina Kiviniemi Birgersson och Anna Brunberg för allt stöd och hjälp med arbetet.

Referenser

- Adamec L. 1997a. Photosynthetic characteristics of the aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa*. *Aquatic botany* **59**:297-306.
- Adamec L. 1997b. Mineral nutrient of carnivorous plants: A review. *The botanical review* **63**:273- 299.
- Adamec L. 2008. The influence of prey capture on photosynthetic rate in two aquatic carnivorous plant species. *Aquatic Botany* **89**:66-70.
- Albert VA, Williams SE, Chase MW. 1992. Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution. *Science* **257**:1491-1495.
- Alcala' R, Domínguez C. 2003 Patterns of prey capture availability among populations of the carnivorous plant *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae) along an environmental gradient. *American Journal of Botany* **90**:1341–1348.
- Almborn O. 1983. Flugtrumpet, *Sarracenia purpurea*, naturaliserad i Sverige. *Svensk Botanisk Tidskrift* **77**: 209-216.
- Anderberg A. 2010. Den virtuella floran, Naturhistoriska riksmuseet. WWW-dokument: <http://linnaeus.nrm.se/flora/welcome.html>. Hämtad 2010-05-15.
- Antor RJ, Garcia MB. 1994. Prey capture by a carnivorous plant with hanging adhesive traps: *Pinguicula longifolia*. *American Midland Naturalist* **131**:128-135.
- Barthlott W, Porembski S, Fischer E, Gemmel B. 1998. First protozoa-trapping plant found. *Nature* **392**, 447.
- Bhattari GP, Horner JD. 2009. The importance of pitcher size in prey capture in the carnivorous plant, *Sarracenia alata* Wood (Sarraceniaceae). *American Midland Naturalist* **161**:264–272
- BSA. 2009. Carnivorous plants/insectivorous plants. Botanical Society of America. WWW-dokument: http://www.botany.org/carnivorous_plants/. Hämtad 2009-11-27.
- Cameron KM, Wurdack KJ, Jobson RW. 2002. Molecular evidence for the common origin of snap-traps among carnivorous plants. *American Journal of Botany* **89**:1503–1509.
- Chandler GE, Anderson JW. 1976. Uptake and metabolism of insect metabolites by leaves and tentacles of *Drosera* species. *New Phytologist* **77**:625-634.
- Cronk JK, Fennessy MS. 2001. *Wetland plants: biology and ecology*. CRC Press, Boca Raton.
- Darwin CR. 1875. *Insectivorous plants*. New York, D. Appleton and Company, 1896.
- Di Giusto B, Grosbois V, Fargeas E, Marshall, DJ och Gaume L. 2008. Contribution of pitcher fragrance and fluid viscosity to high prey diversity in a *Nepenthes* carnivorous plant from Borneo. *Journal of Biosciences* **33**:121–136.
- Ellison AM, Gotelli NJ. 2001. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:623-629.
- Ellison AM, Gotelli NJ, Brewer JS, Cochran-Stafira DL, Kneitel JM, Miller TE, Worley AC och Zamora R. 2003. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Advances in Ecological Research* **33**:1-74.
- Ellison AM. 2006. Nutrient limitation and stoichiometry of carnivorous plants. *Plant biology* **8**:740-747.
- Ellison AM, Gotelli NJ. 2009. Energetics and the evolution of carnivorous plants-Darwin's most wonderful plants in the world'. *Journal of Experimental Botany* **60**:19–42.
- Farnsworth EJ, Ellison AM. 2008. Prey availability directly affects physiology, growth, nutrient allocation and scaling relationships among leaf traits in 10 carnivorous plant species. *Journal of Ecology* **96**:213–221.

- Fischer E, Porembski S, Barthlott W. 2000. Revision of the genus *Genlisea* (Lentibulariaceae) in Africa and Madagascar with notes on ecology and phytogeography. *Nordic Journal of Botany* **20**:291–318.
- Friday LE. 1989. Rapid turnover traps in *Utricularia vulgaris* L. *Oecologia* **5**:272-277.
- Givnish TJ, Burkhardt EL, Happel RE, Weintraub JD. 1984. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *American Naturalist* **124**:479-497.
- Gordon E, Pacheco S. 2007. Prey composition in the carnivorous plants *Utricularia inflata* and *U. Gibba* (Lentibulariaceae) from Paria Peninsula, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* **55**:795-803.
- Govaerts R. 2001. How many species of seed plants are there? *Taxon* **50**:1085-1090.
- Green ML, Horner JD. 2007. The relationship between prey capture and characteristics of the carnivorous pitcher plant, *Sarracenia alata* wood. *The American Midland Naturalist* **158**:424– 431.
- Juniper BE, Robins RJ, Joel DM. 1989. *The carnivorous plants*. Academic Press, London.
- Karlsson PS, Nordell KO, Eirefelt S, Svensson A. 1987. Trapping efficiency of three carnivorous *Pinguicula* species. *Oecologia* **73**:518-521.
- Knight SE. 1992. Costs of carnivory in the common bladderwort *Utricularia macrorhiza*. *Oecologia* **89**:348 -355.
- Lloyd FE. 1942. *The carnivorous plants*. Chronica Botanica Company, Waltham.
- Mossberg B, Stenberg L. 2003. *Den nya nordiska floran*. Wahlström och Widstrand, Tangen.
- Pietropaolo J, Pietropaolo P. 1986. *Carnivorous plants of the world*. Timber Press, Hong Kong.
- Plachno BJ, Kozieradzka-Kiszkurno M., Świątek P. 2007. Functional ultrastructure of *Genlisea* (Lentibulariaceae) digestive hairs. *Annals of Botany* **100**:195–203.
- Plachno BJ, Kozieradzka-Kiszkurno M., Darnowski DW. 2008. Prey attraction in carnivorous *Genlisea* (Lentibulariaceae). *Acta Biologica Carnoviensa Series Botanica* **50**:87-94.
- Scotland RW, Wortley AH. 2003. How many species of seed plants are there? *Taxon* **52**:101–104.
- Seine R, Porembski S, Barthlott W. 1996. A neglected habitat of carnivorous plants: Inselbergs. *Feddes Repertorium* **106**:555-562.
- Thorne RF. 2000. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class angiospermae (subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamiidae). *The Botanical Review* **66**:441-647.
- Thorne RF. 2002. How many species of seed plants are there? *Taxon* **51**:511–512.
- Wakefield AE, Gotelli NJ, Wittman SE, Ellison AM. 2005. Prey addition alters nutrient stoichiometry of the carnivorous plant *Sarracenia purpurea*. *Ecology* **86**:1737–1743.
- Zamora R. 1990. The feeding ecology of a carnivorous plant (*Pinguicula nevadense*): prey analysis and capture constraints. *Oecologia* **84**:376–379.