

Milena Rychnovská - Soudková:

## Studie o minerální výživě rostliny *Drosera rotundifolia* L.

### II. Kořenová sorpce dusíku v anorganické formě.

(Práce z Ústavu pro fyziologii rostlin přírodovědecké fakulty Masarykovy university v Brně.)

#### Úvod.

Masožravost u rostlin, tento dosti výjimečný způsob získávání živných látek u jinak autotrofních organismů, byl předmětem zájmu mnoha botaniků od nejstarších dob. Nejprve pouhým pozorováním, a později více či méně exaktními experimenty se mělo objasnit, jaký význam pro rostlinu může mít tento svérázný způsob výživy, který poměrně složitými metodami dosahuje zdánlivě ne příliš velkých výsledků. Otázka byla řešena obecně pro všechny masožravé rostliny, i speciálně pro určité druhy, nevylímaje ani naši *rosnatku* (*Drosera rotundifolia* L.).

Již Weber (1902) a Neger (1913) pozoroval, že masožravé rostliny mají své sídlo převážně na solemi chudých rašeliništích a sterilních písčích, tedy vždy na substrátu extrémně chudém živnými solemi. Schmid (1912) specifikoval tento nedostatek v tom smyslu, že substrát, na němž roste *Drosera*, je proti jiným půdám obzvláště chudý na dusík. Proto byla vyslovena domněnka, kterou později Schmid analysami dotvrdil, že masožravé rostliny svým způsobem bojují především proti nedostatku anorganického dusíku v substrátu, který je v rašeliništích obsažen v nemineralisované, a tudíž rostlinám nepřístupné formě. Nechyběly pak ani domněnky, že *Drosera* je již natolik přizpůsobena tomuto speciálnímu způsobu výživy, že nedovede vůbec kořenovým systémem sorbovat minerální látky (Neger 1913) a že výhradním orgánem výživy je u ní list.

V tomto stadiu začali řešit otázku autoři Kellermann a Raumer (1878) a Fr. Darwin (1878), kteří v kultivačních pokusech, založených s dospělými, různě starými rostlinami, zkoumali, zda je opravdu bílkovinná potrava pro *Droseru* nutná, nebo ne. Zjistili, že rostliny přikrmované bílkovinami jeví mnohem lepší růst, nežli rostliny nekrmené, ačkoliv *Drosera* prospívaly dosti dobře i bez organického dusíku. Regel (1879), který konal podobné pokusy, došel na jejich základě k názoru opačnému. Domníval se, že u *Drosery* může být pouze kořen pokládán za orgán pro sorpci živných roztoků, nikoliv list.

Exaktní pokusy založil o několik let později BÜGEN (1883). Aby eliminoval chybu dřívějších autorů, spočívající na různém vývojovém stadiu použitých rostlin, experimentoval po dvě vegetační periody s klíčovými rostlinkami. Zjistil, že sice krmené rostlinky byly vitálnější, než nekrmené, ale že přesto bílkovinný dusík nebyl schopen nahradit zcela dusík nitrátový z živného roztoku. Dalším z autorů, zabývajících se experimentálně problémem masožravosti *Drosery*, byl Schmid (1912), který konstatoval, že masožravost působí jako činitel, zrychlující asimilační činnost rostliny, a že kořenový systém sám není schopen zprotfedkovat dostatečné množství živných látek. Poslední obsáhlejší pokusy v tomto směru vykonal Behre (1921); jeho výsledky naznačují, že sama masožravost nemůže zásobovat rostlinu mineráliemi.

Souborně řeší otázku masožravosti Czaja (1934) s ohledem na veškerou do té doby vydanou literaturu, a konstatuje, že dosud neexistuje uspokojivá odpověď na otázku, zda mohou insektivorní rostliny přijímat a zužitkovat anorganické dusíkaté sloučeniny substrátu pomocí kořenů, nebo ne.

Z tohoto krátkého přehledu literatury je patrné, že otázka sorpce minerálního dusíku kořenovým systémem *Drosera* dosud rozřešena nebyla, a že názory potud tradované byly podloženy buď pouze spekulativně, anebo jednostranně a úzce založenými experimenty. Nebylo zjištěno a experimenty ověřeno:

1. Dovede-li *Drosera* sorbovat anorganický dusík svými kořeny a dovede-li ho též asimilovat,

2. dovede-li jako zdroje dusíku použít nitrátů anebo amonných solí ve stejné míře,

3. jakou úlohu má acidita substrátu při příjmu neústrojného dusíku kořenovým systémem.

Tyto otázky se snažila vyřešit předložená práce.

## Materiál a metoda.

Pro objasnění nadhozených otázek bylo nutno sestavit řadu pokusných roztoků o různé aciditě a o stupňovaném obsahu dusíku jak ve formě nitrátů, tak i ve formě amonné, a v nich pak sledovat růst stadijně stejně starých rostlinek kontinuálně po celou dobu pokusu. Protože v předchozí práci (Rychnovská - Soudková 1953) bylo nalezeno, že *Drosera rotundifolia* L. se liší od jiných rostlin především níže položeným isoelektrickým bodem kolem hodnoty pH 4, byla zvolena acidita pokusných řad jednak vyšší (kolem pH 3) a jednak nižší (kolem pH 5), kde bylo sledováno přijímání a využití dusíku v aniontové i kationtové formě, za vyloučení masožravosti.

Jako pokusný materiál byly použity mladé rostlinky *Drosera rotundifolia* L., vegetativně namnožené z jednoho trsu mateřských rostlin, sbíraného na rašelinné loučce u Rodvínova v jižních Čechách. Namnožené rostlinky pocházely ze stejně starých listů a lze je tedy pokládat za stadijně stejně staré. Metodika množení i kultivace byla zcela shodná s metodou, uvedenou v předchozí práci (Rychnovská - Soudková 1953).

Použité živné roztoky byly připraveny tak, aby representovaly závislost tří faktorů: acidity substrátu, stupňovaných nitrátů a stupňovaných amonných solí. Jako základ byl zvolen Knopův živný roztok, ředěný v poměru 1 : 4, jehož dusíkaté soli však musely být nahrazeny jinými. Tak  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  byl nahrazen kalciumchloridem s ekvivalentním množstvím kalcia, a rovněž  $\text{KNO}_3$  nahrazen kaliumchloridem s ekvivalentním množstvím kalia. K takto adaptovanému živnému roztoku byly pak stupňovitě přidávány dávky nitrátů ve formě  $\text{NaNO}_3$  a amonných solí ve formě  $\text{NH}_4\text{Cl}$ . Kyselé reakce kolem pH 3 byla navozena 0,1 n HCl a pro aciditu kolem pH 5 byla ponechána acidita samotného živného roztoku.

V tabulce č. 1 je přehledně uvedeno složení jednotlivých živných roztoků, jakož i uspořádání celého pokusu.

Protože se však během pokusu zjistilo, že pro dosažení žádoucích výsledků je acidita, odpovídající pH 3, nedostatečná, bylo po 46denní kultivaci sníženo pH celé serie živných roztoků (roztoky č. 1—9) na pH 2,5 opět přidávkem 0,1 n HCl.

V každém pokusném roztoku bylo pěstováno vždy 6 rostlinek, jejichž vahové a habituální změny byly sledovány po 70 dní. Na konci pokusu byly stanoveny jejich anatomické rozdíly a čerstvá váha sumárně pro všech šest individuí.

## Výsledky pokusů.

Při kultivačních pokusech s mladými rostlinkami *Drosera rotundifolia* L. byly zjištěny rozdíly vahové i habituální, závislé na použitých živných roztocích.

Výsledky měření, udávající přírůstek živé váhy, a to jednak za dobu celého pokusu, a jednak za interval 46 a 24denní, t. j. před a po snížení pH roztoků, jsou uspořádány v tabulce 2.

Tabulka 1

Table 1

Živné roztoky, použité při studiu kořenové sorpce dusíku v anorganické formě u mladých vegetativně namnožených rostlinek *Drosera rotundifolia* L. Základ tvořil Knopův živný roztok, ředěný 1 : 4, jehož  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  byl nahrazen kalciumchloridem a  $\text{KNO}_3$  nahrazen kaliumchloridem s ekvivalentním množstvím  $\text{Ca}^{++}$  a  $\text{K}^+$ .

Nutrient solutions used in studying the absorption of inorganic nitrogen by roots on the young, vegetatively reproduced seedlings of *Drosera rotundifolia* L. Knop's nutrient solutions used in the experiment, diluted 1 : 4, were adapted as follows: The  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  was replaced by  $\text{CaCl}_2$  and the  $\text{KNO}_3$  was replaced by  $\text{KCl}$  with the equivalent amount of  $\text{Ca}^{++}$  or  $\text{K}^+$ .

| Roztok čís.<br>Solution No | pH | $\text{NaNO}_3$ v mg<br>na 1000 ccm<br>živného roztoku<br><br>$\text{NaNO}_3$ in mg<br>per 1000 ccm<br>nutrient solution | $\text{NH}_4\text{Cl}$ v mg<br>na 1000 ccm<br>živného roztoku<br><br>$\text{NH}_4\text{Cl}$ in mg<br>per 1000 ccm<br>nutrient solution | Absolutní<br>množství dusíku<br>v mg na 1000 ccm<br>roztoku<br><br>Total nitrogen<br>in mg per 1000 ccm<br>solution |
|----------------------------|----|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1                          | 3  | —                                                                                                                        | —                                                                                                                                      | —                                                                                                                   |
| 2                          | 3  | 185                                                                                                                      | —                                                                                                                                      | 30,5                                                                                                                |
| 3                          | 3  | 370                                                                                                                      | —                                                                                                                                      | 61,0                                                                                                                |
| 4                          | 3  | 740                                                                                                                      | —                                                                                                                                      | 122,0                                                                                                               |
| 5                          | 3  | 1480                                                                                                                     | —                                                                                                                                      | 244,0                                                                                                               |
| 6                          | 3  | —                                                                                                                        | 117                                                                                                                                    | 30,5                                                                                                                |
| 7                          | 3  | —                                                                                                                        | 234                                                                                                                                    | 61,0                                                                                                                |
| 8                          | 3  | —                                                                                                                        | 468                                                                                                                                    | 122,0                                                                                                               |
| 9                          | 3  | —                                                                                                                        | 936                                                                                                                                    | 244,0                                                                                                               |
| 10                         | 5  | —                                                                                                                        | —                                                                                                                                      | —                                                                                                                   |
| 11                         | 5  | 185                                                                                                                      | —                                                                                                                                      | 30,5                                                                                                                |
| 12                         | 5  | 370                                                                                                                      | —                                                                                                                                      | 61,0                                                                                                                |
| 13                         | 5  | 740                                                                                                                      | —                                                                                                                                      | 122,0                                                                                                               |
| 14                         | 5  | 1480                                                                                                                     | —                                                                                                                                      | 244,0                                                                                                               |
| 15                         | 5  | —                                                                                                                        | 117                                                                                                                                    | 30,5                                                                                                                |
| 16                         | 5  | —                                                                                                                        | 234                                                                                                                                    | 61,0                                                                                                                |
| 17                         | 5  | —                                                                                                                        | 468                                                                                                                                    | 122,0                                                                                                               |
| 18                         | 5  | —                                                                                                                        | 936                                                                                                                                    | 244,0                                                                                                               |

Grafické znázornění závislosti růstu pokusných rostlin na aciditě substrátu i na koncentraci nitrátů, resp. amonných solí, je zachyceno na obr. 1.

Z těchto výsledků vyplývá, že nitráty na kyselé straně od isoelektrického bodu silně podporují růst. Na alkalické straně naproti tomu nevykazují žádný efekt. Přídavek amonných solí na kyselé straně slaběji podporuje růst, a po zvýšení acidity až na pH 2,5 jeho stimulační vliv vůbec přestává. Naproti tomu na alkalické straně kation  $\text{NH}_4^+$  dosti silně podporuje růst.

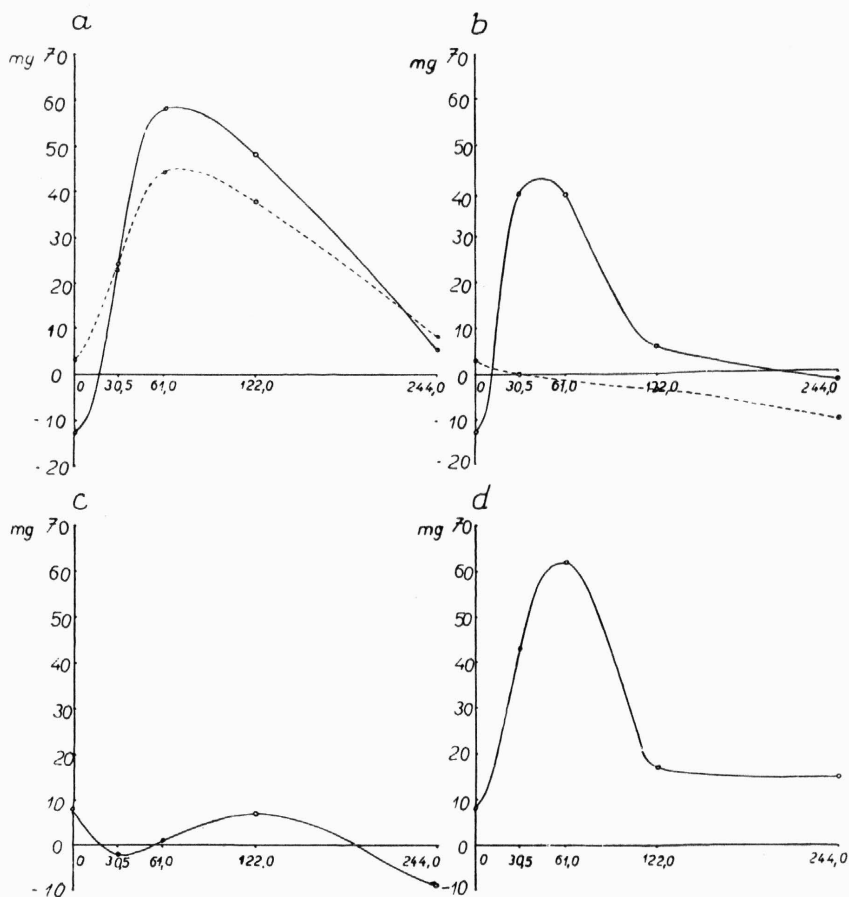
Výsledky pokusů s kultivací mladých vegetativně namnožených rostlinek *Drosera rotundifolia* L. v adaptovaném Knopově živném roztoku, ředěném 1 : 4, s různou koncentrací  $\text{NO}_3$  a  $\text{NH}_4$  a za různé acidity.

Hodnoty živé váhy jsou udány sumárně pro 6 pokusných rostlin.

Results of the experiments with young vegetatively reproduced seedlings of *Drosera rotundifolia* L., grown in adapted Knop's solution, diluted 1 : 4, with the various concentration of  $\text{NO}_3$  and  $\text{NH}_4$  and various pH-values.

The values of the fresh weight are assumed even for 6 seedlings.

| Roztok<br>č.<br><br>Solution<br>No | pH | Množství N<br>v mg<br>na 1000 ccm<br>roztoku<br><br>Total N<br>in mg<br>per 1000 ccm<br>solution | Dusík ve formě<br>N in the solution as |                        | Živá váha sumárně v mg<br>Fresh weight in mg |                              |                              | Přírůstek živé váhy v mg<br>Increase of the fresh weight in mg |                              |                             |
|------------------------------------|----|--------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|------------------------|----------------------------------------------|------------------------------|------------------------------|----------------------------------------------------------------|------------------------------|-----------------------------|
|                                    |    |                                                                                                  | $\text{NaNO}_3$                        | $\text{NH}_4\text{Cl}$ | na<br>začátku                                | za 46 dní<br>kultivace       | za 70 dní<br>kultivace       | celkem                                                         | za 46 dní<br>kultivace       | za dalších<br>24 dní        |
|                                    |    |                                                                                                  |                                        |                        | at the<br>beginning                          | after 46 days<br>cultivation | after 70 days<br>cultivation | in whole                                                       | after 46 days<br>cultivation | in further<br>24 days' time |
| 1                                  | 3  | —                                                                                                | —                                      | —                      | 43                                           | 30                           | 33                           | — 10                                                           | —13                          | + 3                         |
| 2                                  | 3  | 30,5                                                                                             | +                                      | —                      | 31                                           | 54                           | 78                           | + 47                                                           | +23                          | +24                         |
| 3                                  | 3  | 61,0                                                                                             | +                                      | —                      | 33                                           | 91                           | 135                          | +102                                                           | +58                          | +44                         |
| 4                                  | 3  | 122,0                                                                                            | +                                      | —                      | 24                                           | 72                           | 110                          | + 86                                                           | +48                          | +38                         |
| 5                                  | 3  | 244,0                                                                                            | +                                      | —                      | 25                                           | 30                           | 38                           | + 13                                                           | + 5                          | + 8                         |
| 6                                  | 3  | 30,5                                                                                             | —                                      | +                      | 31                                           | 70                           | 70                           | + 39                                                           | +39                          | 0                           |
| 7                                  | 3  | 61,0                                                                                             | —                                      | +                      | 38                                           | 77                           |                              |                                                                | +39                          |                             |
| 8                                  | 3  | 122,0                                                                                            | —                                      | +                      | 34                                           | 40                           | 37                           | + 3                                                            | + 6                          | — 3                         |
| 9                                  | 3  | 244,0                                                                                            | —                                      | +                      | 30                                           | 28                           | 17                           | — 13                                                           | — 2                          | —11                         |
| 10                                 | 5  | —                                                                                                | —                                      | —                      | 27                                           | 37                           | 35                           | + 8                                                            | +10                          | — 2                         |
| 11                                 | 5  | 30,5                                                                                             | +                                      | —                      | 29                                           | 29                           | 27                           | — 2                                                            | 0                            | — 2                         |
| 12                                 | 5  | 61,0                                                                                             | +                                      | —                      | 21                                           | 20                           | 22                           | + 1                                                            | — 1                          | + 2                         |
| 13                                 | 5  | 122,0                                                                                            | +                                      | —                      | 28                                           | 38                           | 35                           | + 7                                                            | +10                          | — 3                         |
| 14                                 | 5  | 244,0                                                                                            | +                                      | —                      | 29                                           | 23                           | 20                           | — 9                                                            | — 6                          | — 3                         |
| 15                                 | 5  | 30,5                                                                                             | —                                      | +                      | 32                                           | 57                           | 75                           | + 43                                                           | +25                          | +18                         |
| 16                                 | 5  | 61,0                                                                                             | —                                      | +                      | 28                                           | 66                           | 90                           | + 62                                                           | +38                          | +24                         |
| 17                                 | 5  | 122,0                                                                                            | —                                      | +                      | 23                                           | 36                           | 40                           | + 17                                                           | +13                          | + 4                         |
| 18                                 | 5  | 244,0                                                                                            | —                                      | +                      | 27                                           | 36                           | 42                           | + 15                                                           | + 9                          | + 6                         |



Obr. č. 1

Sumární přírůstky živé váhy mladých rostlinek *Drosera rotundifolia* L., pěstovaných v adaptovaném Knopově živném roztoku, ředěném 1 : 4, za různých koncentrací  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$  a za různé acidity.

Na osách  $x$  je vyznačena koncentrace dusíku v mg na 1000 ccm živného roztoku.

Pro oddíly a) a c) ve formě  $\text{NaNO}_3$

b) a d) ve formě  $\text{NH}_4\text{Cl}$ .

Na osách  $y$  jsou uvedeny přírůstky živé váhy v mg.

V oddílech a) a b) jsou plnou čarou znázorněny přírůstky živé váhy za prvních 46 dní kultivace při pH 3, přetrhovanou čarou přírůstky těchto rostlin po zvýšení acidity na pH 2,5 po dobu dalších 24 dnů.

V oddílech c) a d) jsou vyznačeny přírůstky živé váhy pokusných rostlin při pH 5 za dobu 70 dnů.

Fig. No 1

The summary increase of young seedlings of *Drosera rotundifolia* L., grown in adapted Knop's nutrient solution, diluted 1 : 4, in various  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  concentrations and various pH-values.

X — axis: The concentration of the total nitrogen in mg per 1000 ccm nutrient solution.

a) and c) division = in the nitrate form

b) and d) division = in the ammonia form.

Y — axis: Increases of the fresh weight in mg.

The complete line in the division a) and b) designates the increases of the fresh weight after the first 46 days' time of cultivation at pH 3.

The dash — line designates the increases of the same seedlings after raising the acidity to pH 2,5 in further 24 days' time of cultivation.

In the c) and d) divisions the increases of the fresh weight at pH 5 in 70 days' time of cultivation are marked.

Při srovnávání celkového habitu, případně anatomické stavby pokusných rostlin nitrátové řady, bylo konstatováno toto: Při pH 3 (2,5) se u rostlin z vyšších nitrátových koncentrací jevila sytější stejnoměrně zelená barva, kdežto u rostlin z roztoků o nízké nebo nulové koncentraci nitrátu převládala barva červenozelená až hnědozelená. Zatímco rostliny bez nitrátů obsahovaly četné červené idioblasty, doprovázející zejména řapík a nervaturu v čepeli, postrádaly nitrátové rostlinky téměř úplně tento jev. Zatímco tentakule rostlinek bez nitrátů byly poměrně kratší a většinou obsahovaly na svých plně vyvinutých paličkách červený pigment, měly nitrátové rostlinky tentakule dlouhé, štíhlé, ale s málo diferencovanými hlavičkami a vesměs úplně bez červeného pigmentu. Nejnapadnější však byl rozdíl v celkové stavbě rostliny: *Drosera* bez nitrátu měly řapíky silné, krátké a lístky naměstnány do přízemní rosetty, kdežto nitrátové rostlinky měly vztyčené čepele na dlouhých odstálých štíhlých řapících. Rovněž anatomická stavba jevila tyto rozdíly. Zatímco u rostlin bez nitrátů se vcelku jevila dosti zřetelná listová epidermis a střední až silné blány buněčné, měly rostlinky s nitráty většinou tenké blány buněčné a epidermis nezřetelnou. Veškerá zde uvedená srovnání platí pro nitrátovou řadu o pH 3; řada s pH 5 nejevila veskrze žádný přírůstek a během kultivace se na ní neprojevovaly žádné habituální změny.

## Diskuse.

Účelem této práce bylo zjistit, zda a do jaké míry dovede *Drosera rotundifolia* využít přídavku anorganického dusíku do živného roztoku, je-li tedy schopna sorbovat tuto důležitou živinu i v neústrojně formě cestou kořenové sorpce.

V předešlé práci (R y c h n o v s k á - S o u d k o v á 1953) se ukázalo, že isoelektrický bod (v dalším označován IEP) proteinů mladých rostlinek *Drosera rotundifolia* leží kolem pH 4. Platí-li tedy koncepce o sorpci iontů na základě amfolytické povahy bílkovin, rozvedená v předešlé práci, měly by pokusné rostlinky sorbovat směrem ke kyselé straně od IEP, t. j. v živných roztocích o nižším pH než je 4, převážně anionty, t. j. v tomto případě nitráty, kdežto kationty by měly zůstat nevyužity; naopak v prostředí alkaličtějším, než je IEP, t. j. od pH 4 výše, by měly sorbovat převážně kationty. Skutečně nitráty i amonné soli, podávané ve formě různě kyselých roztoků, plně potvrdily toto pojetí.

## A) Vliv nitrátů.

Pokud byly nitráty přidávány v kyselém prostředí při pH 3, jevil se nápadně bujnější růst pokusných rostlin, při čemž se jejich stimulační vliv snižoval úměrně se stoupající koncentrací nitrátů. Toto zjištění, a rovněž zaznamenané rozdíly habituální svědčí o tom, že rostlina v kyselém prostředí skutečně nitráty v anorganické formě sorbovala. Zda lze či nelze úplně nahradit živočišnou potravu přívodem nitrátů ze substrátu, neměla tato práce rozřešit. Ale měla vyšetřit, zda vůbec *Drosera* dovede využít zvýšené hladiny dusíku v živném prostředí, a jak na ni reaguje. Že nitráty v anorganické formě rostlina využije, je nesporné. Avšak výsledky nasvědčují i tomu, že v kyselém prostředí alespoň částečně též nahradí masitou potravu.

Máme-li nyní zhodnotiti habituální změny, které u *Droser* vyvolal bohatý přívod anorganického dusíku ve srovnání s rostlinami, žijícími z organického bílkovinného dusíku, jak jsou popisovány v literatuře, musíme postupovati asi takto:

Vyjděme z *N e g e r o v a* předpokladu, že červený pigment, *N e g e r e m* označený jako anthokyan a *M ü l l e r e m* (1932) jako juglon, je v souvislosti s lapáním hmyzu, totiž že slouží jako lákadlo. Pak lze rozdíly ve vylučování tohoto pigmentu u pokusných rostlin hodnotit jako skutečný následek sorpce anorganického dusíku. *Droser*y, pěstované v minimálních koncentracích nitrátů měly totiž k dispozici asi tak málo živin, jako v rašelinách. Vytvářely proto všechna zařízení na lapání hmyzu, t. j. dokonalé tentakule i s barevným sekretem, aby mohly tak krýt svůj požadavek na dusík. Jestliže byl však k témuž roztoku přidán dusík v anorganické formě, rostlina ho sorbovala svým kořenovým systémem, i když možná ne tak intensivně, jako z bílkovin hmyzu. Proto se její potřeba chytat hmyz stala bezpředmětnou, na což reagovala rostlina nedokonalou stavbou tentakulí a vymizením červeného pigmentu. Že hojnost pigmentu v sekretu tentakulí skutečně souvisí s chudým substrátem a s nutností chytat živočichy, dosvědčují i pokusy *B e h r o v y*, který pozoroval u pokusných rostlinek, pěstovaných v destilované vodě, a nucených svůj dusík přijímat pouze cestou listů, rovněž hojnost červeného barviva. Domněnka *N e g e r o v a*, že by toto bohatství pigmentu sloužilo snad i k absorpci tepelných paprsků, neboť se prý pohyby tentakulí a vylučování fermentů odehrávají jen při patřičně vysoké teplotě, se zdá pod zorným úhlem těchto pokusů nevyhovující.

Dalším podepřením tvrzení, že *Drosera* skutečně dusík z půdy sorbuje se stejným užitkem jako z bílkovin, je fakt, že při dostatku nitrátů jsou rostliny syté zelené, kdežto bez nitrátů jeví hnědé zabarvení za současného, jinak dobrého vzhledu. Srovnajme toto zjištění s výsledky *Fr. D a r w i n a* a *B ü s g e n a*: při substrátu naprosto bez nitrátů se krmené *Droser*y jevíly sytější zelené, kdežto nekrmené měly hnědočervený, avšak zcela zdravý vzhled. Jeví se tedy i ve zbarvení paralela mezi rostlinami, které svůj požadavek dusíku kryjí z živočišných bílkovin, s těmi, které ho přijímají přímo ze substrátu, ovšem za podmínek, kdy je jim to umožněno pro silnou aciditu prostředí.

*N ě m c e m* (1942) uváděný předpoklad, že živočišnou potravu nelze hmyzožravým rostlinám nahradit zvýšenou dávkou nerostných solí, a že v pokusech právě jen živočišná strava způsobuje bujnější růst, neodpovídá výsledkům této práce; *Drosera* nejen že dovede anorganické dusíkaté látky

sorbovat svými kořeny, ale reaguje na jejich příjem tak, jako by další sorpce ve formě hmyzožravosti byla zbytečná.

Další jev, konstatovaný u nitrátových rostlinek proti rostlinkám bez nitrátů, je rozdíl v celkové stavbě rostliny. Zatímco *Drosera* s minimem nitrátů měly krátké, silné řapíky a nahloučené růžice listů, bylo lze pozorovat u *Droser* z vyšších koncentrací nitrátů štíhlé dlouhé řapíky a poměrně široko do prostoru rozprostřené listy. Rovněž byly konstatovány anatomické rozdíly. Za všech těchto diferencí se zřetelně rysuje domněnka, že rostliny bez nitrátů jeví určité xeromorfní znaky proti rostlinám nitrátovým.

A skutečně Schimper (1898) uvádí, že vrchovištní rostliny jeví xeromorfní stavbu, což je prý způsobeno jedovatým působením nadbytku huminových kyselin v půdě, které ztěžují příjem vody rostlinami. Jsou tedy vrchovištní půdy fyziologicky suché, byť obsahovaly velké množství vody a nepatrně rozpustných solí. S tímto názorem nesouhlasí Šennikov (1950), uváděje, že právě rašeliništní rostliny energicky transpirují, což by při „fyziologicky suchém“ substrátu nebylo možné. Vysvětlení xeromorfnosti je tedy podle Šennikova třeba hledati jinde. Firas (1931) nalezl, že i rostliny jinak nexerofytní při přechodu do rašeliniště jeví některé znaky xeromorfie v povrchu i stavbě listů a ve vybavení vodivých systémů úzkými luminy. Jedinou nexeromorfni obyvatelkou rašelinišť je podle jeho zjištění právě *Drosera*. Tuto xeromorfii rašelinných rostlin vysvětluje kromě jiného především oligotrofností substrátu. Rovněž Czaja se domnívá, že xeromorfni strukturu u rostlin vyvolává právě nedostatek dusíku v substrátu a souhlasně s předchozí prací tvrdí, že v mokřím a dusíkem extrémně chudém vrchovišti představuje *Drosera* jedinou hygromorfni rostlinu mezi četnými vyloženě xeromorfními, a to jen díky tomu, že nedostatek dusíku kryje svým speciálním způsobem, t. j. trávením bílkovin.

Srovnajme u *Droser* nalezené změny ještě s prací Mothesovou (1932): Tabákové rostlinky, pěstované naprosto bez dusíku, jevíly proti rostlinkám nitrátem dobře zásobeným, mimo jiné tyto rozdíly: Vnější povrch je silně redukovaný, osy dominují proti hmotě listů, epidermální buňky se zmnožují, kutikula je silnější a blána buněčná se vyznačuje větší tloušťkou. V závěru své práce pak uvádí, že navozený nedostatek dusíku vyvolává vysloveně xeromorfni strukturu, a že takto změněné rostlinky jsou pak fyziologicky i anatomicky blízké Schimperovým xerofytům.

Platí-li tedy tato závislost i pro *Droseru*, a Czajovo mínění by tomu nasvědčovalo, pak anatomicko-morfologické rozdíly, zjištěné v této práci, opět dokazují schopnost *Drosery* přijímat nitráty kořenovým systémem, jako každá jiná rostlina, a využít jich se stejným užitkem, jako dusíkaté látky, získané masožravostí, ovšem pouze za acidity vyšší, než je její předpokládaný IEP.

Vliv nitrátů, konstatovaný u řady kyselé při pH 3, respektive 2,5, se neprojevil ani v nejmenším u pokusné řady při pH 5. Živá váha nevykazovala rozdíl proti kontrole bez nitrátů. a ani v anatomické stavbě, ani v celkovém habitu se nejevily rozdíly. Toto zjištění opět potvrzuje koncepci amfolytické povahy bílkovin. Zatím co na kyselé straně od IEP rostlina dovedla nitráty sorbovat a jich využít, nemohla na alkalické straně, ve smyslu této koncepcie, přijímati anionty, a proto zvýšená koncentrace nitrátů zůstala zcela nevyužita.

## B) Vliv amonného dusíku.

Rovněž přidavek amonných solí do živných roztoků vykazoval efekt, zcela odpovídající předešlému výkladu. Amonné soli, podané v kyselém živném roztoku o pH 3, jevíly proti paralelně podaným nitrátům menší efekt. Částečný stimulační vliv, který bylo možno konstatovat během prvních 46 dnů, lze objasnit takto: Regulační protein, odpovědný za sorpci anorganických živin, není pouze jediný o určitém, přesně vymezeném IEP, nýbrž celý komplex proteinů o různých IEP, pohybujících se v tomto případě přibližně od pH 3 do pH 5. Je tedy v tomto rozmezí umožněna sorpce jak aniontů, tak kationtů, jak také vyžadují normální přírodní podmínky. Jestliže tedy zvolená acidita roztoků byla přesně pH 3, případně i o něco vyšší, (pohybovala se od pH 3,01 do 3,11), nebylo možno zabránit částečné sorpci kationtů, v tomto případě  $\text{NH}_4^+$ , což se projevilo na příbytku živé váhy. V druhé třetině experimentu však byla acidita živného roztoku snížena pod pH 3, t. j. na pH 2,51—2,56. Ihned se zmenšil obvyklý přírůstek živé váhy, svědčící o sníženém přívodu dusíku. Že snad nešlo o nepříznivé působení přílišné koncentrace vodíkových iontů, svědčí okolnost, že na uvedené zvýšení acidity vůbec nereagovala řada nitrátová, jejíž pravidelný přírůstek zůstal stále stejný.

Byly-li amonné soli přidány v odstupňované dávce k živnému roztoku o pH kolem 5, jevíly ve srovnání s přidavkem nitrátů za téže acidity právě opačný účinek: významným způsobem stimulovaly růst, což nitráty nevykazovaly ani v nejmenším. Dusík ve formě kationtu  $\text{NH}_4^+$  zřejmě mohl být sorbován a využit převážně jen v prostředí alkaličtějším, než je IEP rostliny. Jeho příjem se projevils nejen na přírůstku živé váhy, ale i na celkovém habitu rostlin, které měly proti alkalickým nitrátovým rostlinám plně rozvinuté čepele, zbarvené sytě zeleně, odpovídající nejspíše rostlinám z přirozených stanovišť. Řapíky byly silnější a kratší, než u nitrátových rostlin z kyselého prostředí, a tentakule rovněž nebyly plně diferencovány, a neobsahovaly červené barvivo.

Platí zde tedy právě opačná závislost, nežli byla nalezena pro sorpci nitrátů: v kyselém prostředí *Drosera* nedovede využít přidavek amonného dusíku do substrátu, protože jako kationt ho nemůže sorbovat. V alkalickém prostředí — ovšem vzhledem k jejímu IEP — však kationty sorbuje, a proto dovede přidavek amonného dusíku plně využít a asimilovat.

S tohoto hlediska je pochopitelné, proč pokusy starších autorů, o nichž se zmiňuje Němec, rezultovaly k výsledku, že nitráty v anorganické formě nemohou nahraditi živočišnou potravu:

Jestliže autoři pěstovali pokusné rostlinky v prostředí rašeliny, živných roztoků anebo destilované vody, jejichž acidita se pohybuje vesměs v rozmezí pH 5—6, pak sledovali vliv anorganické výživy vždy pouze na alkalické straně od IEP plasmy studovaných rostlin. Je samozřejmé, že za takových okolností zvýšený přívod nitrátů nemohl projevit žádoucí efekt, neboť rostlina je vůbec nemohla sorbovat, a výsledek z takového pokusu plynoucí se zdál pak jednoznačně mluvit pro výživu organickou, pro masožravost.

Rovněž tak starší autoři, jako Kellermann a Raumer, Fr. Darwin, Regel, Büs gen, Behre a jiní, studovali-li význam masožravosti vůbec, dopouštěli se této vážné chyby. Srovnávali-li pokusné serie krmené a nekrmené, nebrali v potaz aciditu substrátu. Protože používali vesměs vodovodní vody nebo různých živných roztoků, alkaličtěších než IEP

*Drosera*, vyloučili a priori příjem nitrátů a fosfátů kořenovým systémem a rostliny musely zakrnět nebo uhynout z nedostatku těchto základních živin. Jestliže druhou serií krmili bílkovinami, které cestou listů rostlina mohla sorbovat, a jestliže tyto dvě pokusné serie srovnávali, neuvědomili si, že opomínutím acidity substrátu srovnávají podvyživenou rostlinu s rostlinou za normálních podmínek. Pak mohli snadno dojít k závěru, že *Drosera rotundifolia* není vůbec uzpůsobená přijímat živiny kořenovým systémem (N e g e r), a že veškerou svou výživu si musí získat cestou fermentativního štěpení bílkovin cestou masožravosti.

Tyto klamné závěry nebyly tedy podloženy nějakým výsadním a výjimečným postavením *Drosery*, nýbrž pramenily z jednoduchého, touto prací zjištěného faktu: isoelektrický bod této rostliny je posunut níže, než u většiny rostlin ostatních, což vede za normálních okolností k vyloučení aniontové sorpce a k nutnosti tuto aniontovou potřebu krýt způsobem méně obvyklým — masožravostí. Že nejde o přepych, který složitými prostředky dosahuje malého efektu, jak se domnívá S a c h s (podle N ě m c e 1942), nýbrž o nutné přizpůsobení daným podmínkám, dokazuje dosti přesvědčivě extrémní nedostatek živin v půdě, proti němuž musí *Drosera* bojovat.

Výsledky této práce opět dotvrzují, že k správnému pochopení řešeného problému je nezbytně třeba sledovat jej v plné šíři; a jestliže starší autoři při řešení téhož problému věnovali svou pozornost jen jedinému jevu, vytrženému z komplexu ostatních, pro rostlinu důležitých činitelů, dopustili se zásadní chyby a nutně museli dospět ke klamným závěrům, neboť organismus a jeho pro život nezbytné podmínky představují celek (L y s e n k o 1948).

## Závěr.

Tato práce se snažila rozřešit kořenovou sorpci anorganického dusíku rostliny *Drosera rotundifolia* L., a to ve formě aniontové i kationtové, v závislosti na aciditě substrátu. Mladé, vegetativně namnožené rostlinky byly pěstovány v Knopově živném roztoku s odstupňovaným množstvím nitrátů i amonných solí při pH nižším a vyšším než čtyři. Uspořádání celého pokusu je patrné z tab. 1. Ukázalo se, že v kyselých roztocích nitráty silně podporují růst, kdežto v alkalických roztocích byly celkem indiferentní. Amonné soli naproti tomu v kyselém prostředí působily nepatrně, kdežto v alkalickém prostředí dosti značně stimulovaly růst. (Viz obr. 1). Toto rozdílné působení dusíku v aniontové a kationtové formě lze vysvětlit amfolytickou povahou bílkovin. Pro *Droseru* byl zjištěn isoelektrický bod kolem pH 4, takže v kyseljším prostředí probíhala převážně sorpce nitrátového dusíku, kdežto v alkalickém prostředí dusíku amonného. Z konstatovaných rozdílů váhových, anatomických i habituálních, jakož i z analogických pozorování starších autorů lze soudit, že *Drosera* anorganický dusík dovede nejen sorbovat cestou kořenů, ale i využít podobně, jako dusík, získaný masožravostí. Chyba všech starších prací spočívala v tom, že pokusné rostliny byly pěstovány při aciditě, odpovídající alkalické straně od isoelektrického bodu. Protože při této alkalické reakci pokusných medií nemohla rostlina přidané nitráty sorbovat svým kořenovým systémem, nýbrž jako jediný zdroj dusíku byla pro ni bílkovinná potrava, přijímaná cestou listů, a s amonnými solemi pokusy konány nebyly, došlo se k chybnému závěru, že *Drosera* není uzpůsobená k normální sorpci živin kořenovým systémem, a že anorganický dusík nemůže nahradit dusík organický, získaný masožravostí.

**Zvláštní zařízení *Drosery* na získávání minerálních živin — masožravost, stejně tak i posunutí jejího isoelektrického bodu na kyselou stranu, je třeba chápat jako nutné přizpůsobení na extrémní nedostatek živin a kyselou reakci, panující v rašeliníštích, kde *Drosera* žije.**

#### Literatura.

1. Behre K.: Physiologische und cytologische Untersuchungen über *Drosera*. Zeitschr. f. wiss. Biologie Abt. E — Planta 7 : 208—306 (1929).
2. Büsgen M.: Die Bedeutung des Insektenfanges für *Drosera rotundifolia*. Bot. Zeitung 41 : 569—577, 585—594 (1883).
3. Czaja A. Th.: Insektivoren. Handwörterbuch d. Naturwissenschaften 2. Auflage, Bd. 5 : 655—666, Jena 1934.
4. Darwin F.: Experiments on the nutrition of *Drosera rotundifolia*. The Journal of the Linnean Society of London, 98 (1878).
5. Firbas F.: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 74 : 459 (1931).
6. Kellerman Ch. a Raumer E.: Vegetationsversuche an *Drosera rotundifolia* mit und ohne Fleischfütterung. Bot. Zeit. 36 : 209—218; 225—229 (1878).
7. Lysenko T. D.: O stavu současné biologie 1948.
8. Mothes K.: Ernährung, Struktur und Transpiration. Biolog. Zentralblatt 52 : 193—223 (1932).
9. Müller K.: Moderní lékařský herbář květeny ČSR. 1932.
10. Němec B.: Život rostlin, díl I.: 355. Praha 1942.
11. Regel E.: Fütterungsversuche mit *Drosera longifolia* und *Drosera rotundifolia* L. Bot. Zeit. 37 : 645 (1879).
12. Rychnovská-Soudková M.: Studie o minerální výživě rostliny *Drosera rotundifolia* L. I. — Vliv kalcia jako důležitý fyziologický a ekologický činitel. Preslia 1953.
13. Schimper A. F. W.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
14. Schmid G.: Beiträge zur Oekologie der insektivoren Pflanzen. Allgem. bot. Zeit. oder Flora 104 : 335—383 (1912).
15. Šennikov A. P.: Ekologija rastenij. Moskva 1950.
16. Weber C. A.: Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoores von Augustumal im Memeldelta. Berlin 1902.

**М. Соудкова - Рыхновска:**

**Научная работа о минеральном питании насекомоядного растения — росянки круглолистной.**

**II. Поглощение азота в неорганической форме корневой системой.**

В этой работе делалась попытка объяснить абсорбцию азота в неорганической форме корневой системой насекомоядного растения *росянки круглолистной*, а именно — в форме анионта и катионта, в зависимости от кислотности субстрата.

Для этого молодые растения выращивались в Кноповом питательном растворе с градуированным количеством нитратов и аммонных солей при рН низшем и высшем нежели 4.

Обнаружено, что в кислых растворах нитраты сильно содействовали росту, — в то время, как в щелоческом растворе, были почти индифферентны. Наоборот аммонные соли в кислой среде незначительно содействовали росту, в щелоческой же среде — значительно ему помогали. Этот различный эффект азота в анионтовой и катионтовой форме можно

объяснить амфолитическим характером белков. Для *росянки* был найден изоэлектрический пункт около pH 4, поэтому в более кислой среде протекает поглощение нитратового азота, в более щелоческой среде — аммонного азота. Что *росянка* неорганический азот действительно в состоянии поглощать и расходовать также, как органический, добытый ей, как насекомоядным растением, вытекает из ее различного анатомического и морфологического строения. Эти различия аналогичны тем, которые наблюдали прежние исследователи у растений, их азотное питание черпалось главным образом из белков, добываемых листьями.

Ошибка старших работ заключалась в том, что растения при экспериментах росли при более щелоческом pH, нежели изоэлектрический пункт, а поэтому не могли приданные нитраты поглощать корневой системой. С аммонными солями опыты не производились, а поэтому был узан за единственный источник азота для *росянки* — азот, добытый этим насекомоядным растением из животного царства. Этот особенный способ питания, находящийся в природе, а также смещение изоэлектрического пункта в более кислую сторону, нужно понимать, как необходимое приспособление благодаря крайнему недостатку главных питательных веществ, а из-за кислой реакции, господствующей в торфяниках, где *росянка* живет.

M. R y c h n o v s k á - S o u d k o v á :

## A study about the mineral nutrition of *Drosera rotundifolia* L.

### II. The absorption of inorganic nitrogen by the way of the roots.

#### S u m m a r y

The problem of the absorption of inorganic nitrogen through the roots of *Drosera rotundifolia* L. has been solved with reference to the acidity of substratum. The effect of nitrogen has been studied both in the anion- and in the kation-form. Young vegetatively reproduced seedlings were grown in Knop's nutrient solutions with increasing rates of nitratous and ammonia salts, at pH value lower and higher than pH 4. The arrangement of the whole experiment is shown in the table No 1. It was found, that the growth was very stimulated in the acid solutions by the nitrat addition, but in the more alkaline solutions no stimulation effect of the nitrat-nitrogen was remarkable. The ammonia salts didn't shown any stimulation effect at very low pH values at all, but their stimulation effect appeared at more alkaline pH values in a quite high degree (see fig. No. 1.) The different effect of nitrat and ammonia-nitrogen at various acidity can be explained by amphotical character of proteins. The isoelectric point of the examined *Drosera*-seedlings was found at pH 4. Therefore the nitrat nitrogen was absorbed at acid pH values, but not the ammonia-nitrogen one. At more alkaline pH values the absorption appeared inversely. From the weight, anatomical and habitual differences it can be inferred, *Drosera* being able to absorb the inorganic nitrogen and to make use of them similarly, as the nitrogen gained by carnivory. Many of the previous authors were mistaken because they cultivated the examined plants in alkalic media regarding to the isoelectric point. Because at that alkalic reaction the absorption of nitrates through roots was impossible and the only source of nitrogen was the proteinic — nutriment absorbed through the leaf, i. m. the carnivory, and because no experiments were made with ammonia — nitrogen, they concluded *Drosera* being not able to absorb its nutrition by the way of the roots, as other normal plants, and that the organic nitrogen, gained by the carnivory cannot be replaced by the inorganic one from the substratum. The special disposition of *Drosera* for gaining of mineral-salts—the carnivory and the very low pH—value of its isoelectric point too, must be regarded as a necessary adaptation to the extreme lack of nutrient salts and to the acid reaction, prevailing in peats where *Drosera* lives.