

Foredragsresumé: Liv og død i kødædende planter faldgrubefælder, specielt i slægten *Sarracenia*

Henning S. Heide-Jørgensen

Jydsk Naturhistorisk Forening var 15. marts 2014 medarrangør på en conference på Naturhistorisk Museum i Aarhus "Krig og Fred i Naturen – Modspil og samspil mellem dyr, planter og svampe". Flora og Faunas redaktion har tilbudt alle indlægs-holderne at bringe skriftlige udgaver af foredragene. Denne artikel er resultatet af sådan et mundtligt conference-indlæg.

Kødædende planter fanger og fordøjer dyr, fortrinsvis insekter, men dyr kan også udnytte kødædende planter som fødekilde, til gemmested eller opfostring af afkom, og enkelte dyr lever tilmed i symbiose med kødædende planter. Disse relationer mellem plante og dyr illustreres i denne artikel, fortrinsvist gennem den amerikanske slægt *Sarracenia*.

Kødædende bedre betegnelse end insektædende planter

Darwin var den første, der med bogen 'Insectivorous plants' fra 1875, udgav en samlet beskrivelse af kødædende planter. Ikke mindst pga. denne bog og titel er der fortsat nogen, der kalder planterne for "insektædende planter". Men det er et dårligt navn, og alle senere monografier bruger betegnelsen 'carnivorous plants', som direkte oversat bliver til kødædende planter. Det er et bedre navn, fordi der fanges meget andet end insekter, og selv insekter har muskler, dvs. kød, selv om et fluelår må siges at være mager kost. F.eks. fanger Fluefanger (*Dionaea muscipula*) kun få fluer, men langt flere stankelben samt edderkopper, der slet ikke hører til insekterne. Kandeberer (*Nepenthes*) fanger lejlighedsvis frøer, fugleunger og mus. Blærerod (*Utricularia*) fanger måske en gang imellem en lille myggelarve, men ellers primært krebsdyr. Altså er kødædende planter den bedste betegnelse på dansk.

Kødædende planter karakteriseres ved, at de kan lokke bytte til sig, fange det, dræbe det og så nedbryde det gennem en fordøjelsesproces, der foregår på bladoverfladen, og endelig kan de optage nedbrydningsprodukterne og anvende dem som næringsstoffer. Læg mærke til, at de ikke optager f.eks. kulhydrater, proteiner og fedtstoffer

for at udnytte energien i dyrenes væv. Der er alene tale om nedbrydning for at udnytte deres "gødningsværdi".

Kødædende planter får derfor kun en klar fordel af deres livsform i meget næringsfattige naturtyper, som vi også kender det fra de danske eksempler – Blærerod (*Utricularia*) i næringsfattige søer, Vibefedt i næringsfattige kalkpåvirkede ekstrem-rigkær og Soldug i mere sure næringsfattige højmoser, hængesækmoser og vådt hedesand.

Der er godt og vel 600 arter af kødædende planter fordelt på 20 slægter. Funktionelt hovedinddeles de efter fangstmetoden i hhv. passive og aktive fælder. Det er kun hos de sidste, der indgår bevægelige dele af planten i fangstforløbet. Det sker f.eks. hos de hjemlige slægter Soldug (*Drosera*), Blærerod (*Utricularia*) og Vibefedt (*Pinguicula*). Alle arter i den amerikanske familie Sarraceniaceae har derimod passive fælder, der fungerer som faldgruber.

Udviklingen af fangstredskaberne

De simpleste faldgrubefælder findes i Ananasfamilien (Bromeliaceae), hvor to slægter i Sydamerika er kødædende planter. Her består fælden af en bladros, hvor bladene står så tæt sammen, at de danner en tragt, der kan holde på regnvand. Bladrosetten tjener generelt i denne familie til at opsamle vand som plantens vandressource. Hos familiens kødædende arter opfattes nedbrydningen som primitiv, idet kande-væsken inficeres med bakterier, der sørger for nedbrydning af byttet.

Hos de øvrige familier med faldgrubefælder danner hvert blad en tragt eller kande. Kandens udvikling i tidernes morgen forklares ved, at et hjerteformet blad er vokset kraftigere på undersiden end oversiden. Det har derved fået en tragtformet facon, hvor bladrandene efterhånden er vokset sammen i en vingeformet som. Bladspidsen udvikles til et låg, der hos *Heliamphora*, den mest primitive af de tre slægter i Sarraceniaceae, er meget beskedent og kun har lokkefunktion via nektarier, mens låget hos de fleste *Sarracenia*-arter får en paraplyeffekt ved at vokse skråt ind over kandens

munding. Hos *Darlingtonia* opnås en maksimal paraplyeffekt ved, at den øvre del af kanden helt ombøjes, og det fiskehale-lignende, nedhængende låg fungerer så som landingsplads for insekter, der søger efter nektar.

Sarracenia purpurea (Fig. 1) er den mest udbredte *Sarracenia* art, idet den strækker sig fra det SØ-lige USA op i Canada, og den er desuden introduceret flere steder i Europa, bl.a. i Blekinge. Arten vokser på lysåben, fugtig og næringsfattig bund. Det er også den mest primitive art i familien Sarraceniaceae, idet den ikke selv udskiller fordøjelsesenzymer, men ligesom hos bromeliacéerne er den afhængig af bakterier til at sørge for byttedyrenes nedbrydning. Kandens låg er opret og ligner mere en krave, der ikke giver nogen paraplyeffekt. Her gør det ikke så meget, hvis kande-væsken bliver fortyndet med regnvand. Flyder væsken over, har planten ikke spildt energi på at producere fordøjelsesenzymer, de kommer som nævnt fra bakterier, der lever i kanden.

Avanceret samspil mellem blomst og insekt

Blomstringen hos *Sarracenia purpurea* sker i det tidlige forår, før kanderne vokser frem og bliver funktionsdygtige. Desuden er de enlige, nikkende blomster placeret på lange blomsterstilke 20-25 cm over kanderne. Denne tidsmæssig og rumlige adskillelse af blomstring og fangst af bytte har den fordel for planten, at de insekter, der skal bestøve blomsterne, ikke ender som føde i fælderne.

I blomsten er der således fred og fordragelighed mellem plante og bestøvere, der først og fremmest er pollensamlende bier. Blomsten er indrettet, så selvbestøvning undgås (Fig. 2). Griflen er udformet som en hængende udslået paraply, og for enden af hver af de 5 paraplystivere sidder et støvfang. Pollenkornene falder ud af de modne støvknapper og opsamles af paraplyen. Bierne kan kun komme ind i blomsten ved at kravle hen over et af støvfangene, for mellem fangene spærrer de nedhængende kronblade for vejen ind i blomsten. Bierne tvinges således til at afsætte medbragt

Indlæg på konferencen "Krig og Fred i Naturen" 15. marts 2014 på Naturhistorisk Museum.

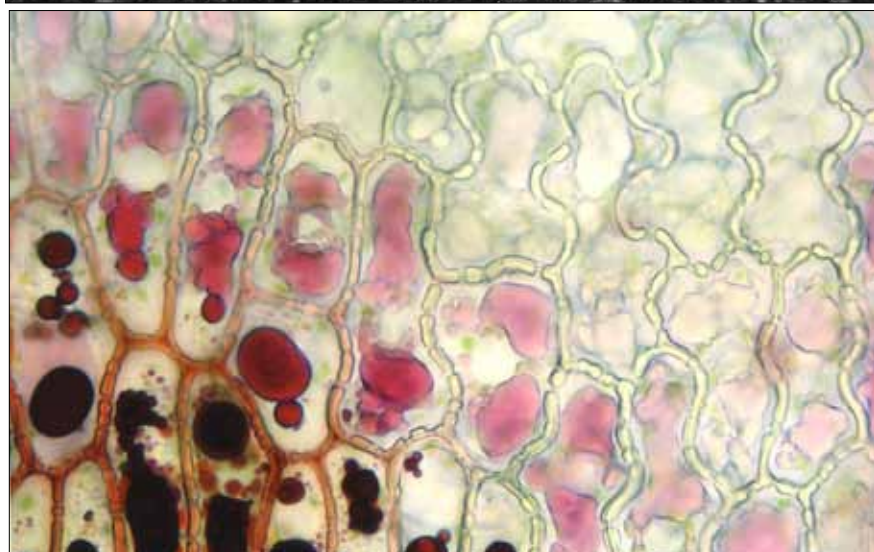
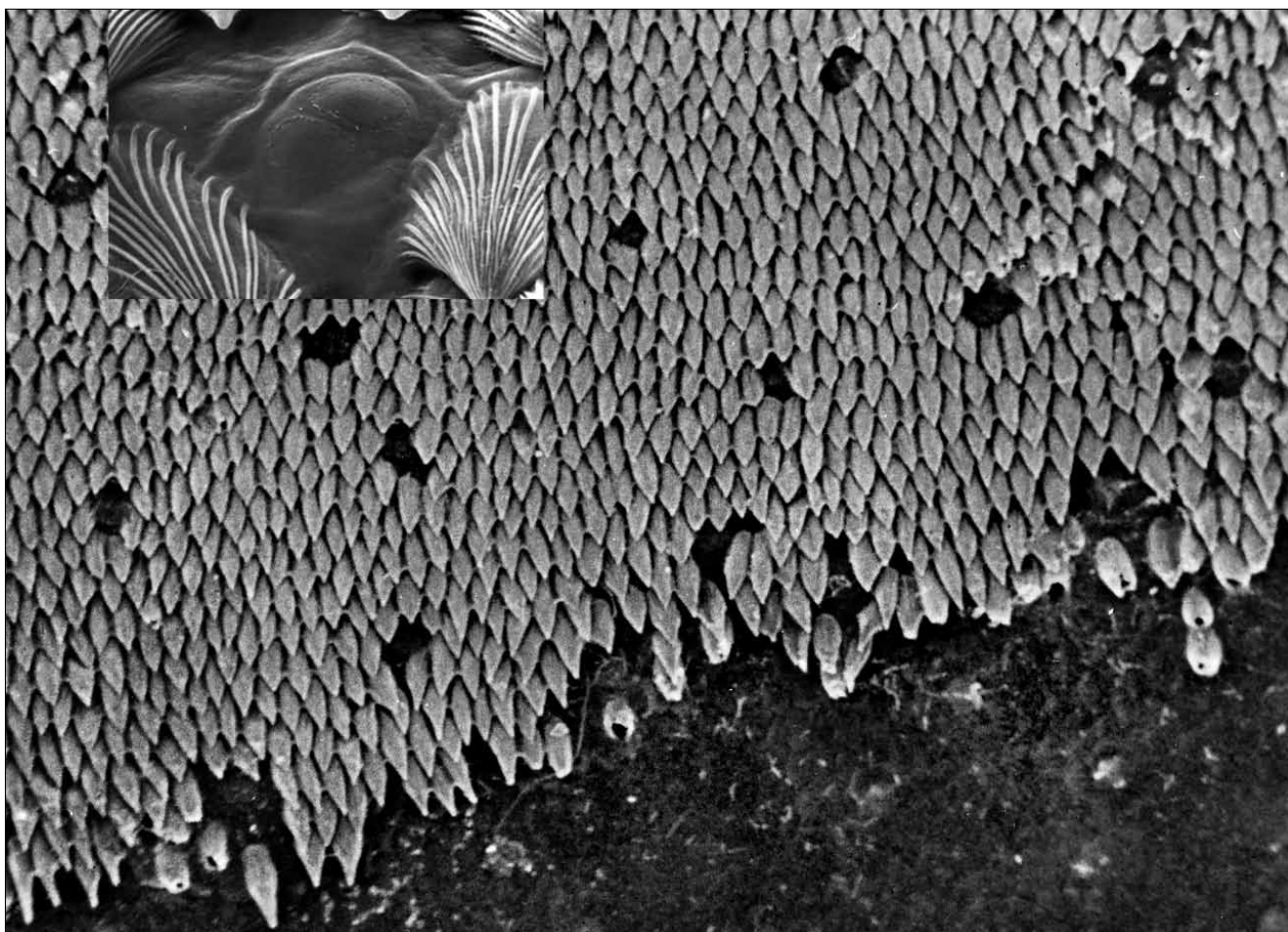


Figur 1. *Sarracenia purpurea* fra Nordamerika er introduceret i Blekinge (øverst tv). Her ses blomsterne og ikke kanderne, som først kommer senere. Foto forfatteren.

Figur 2. *Sarracenia* blomst (*S. leucophylla*), hvor et af de fem kronblade er fjernet, så man ser støvdragere og den paraply formede griffel med opsamlede pollen-korn (nederst tv). Foto forf.

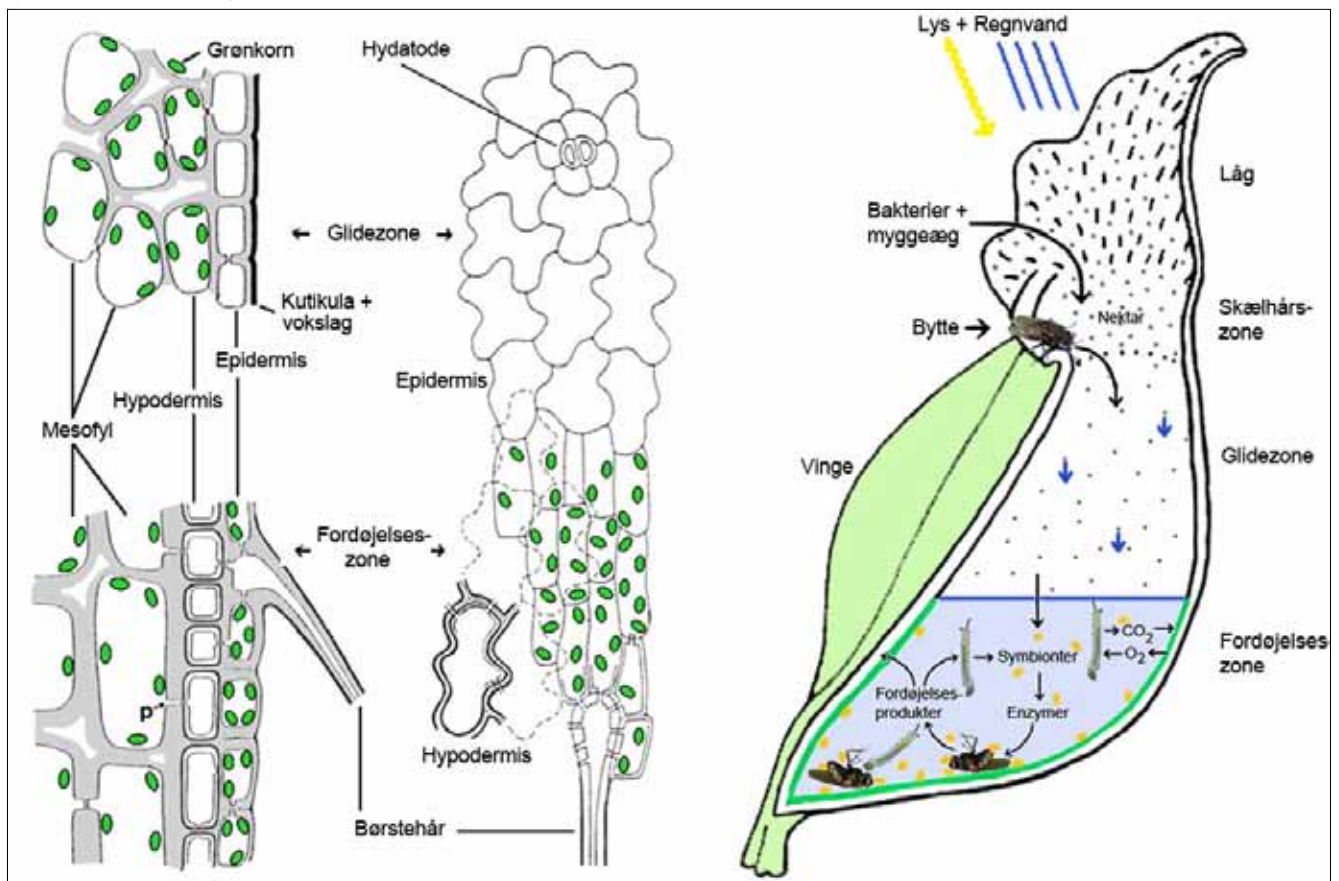
Figur 3. Faldgrubefælde hos *Sarracenia purpurea* med kraveformet låg og nektarie besat vinge. (th) Foto forf.

Figur 4. *Sarracenia purpurea*. Kandens inderside ved overgangen fra skælhårszone til glidezone. Der sidder nektarier spredt mellem skælhårene og tilsvarende i glidezonen. Det indsatte forstørrede nektarie viser de to centrale celler, der tolkes som omdannede døde læbeceller uden funktion. Foto forf.

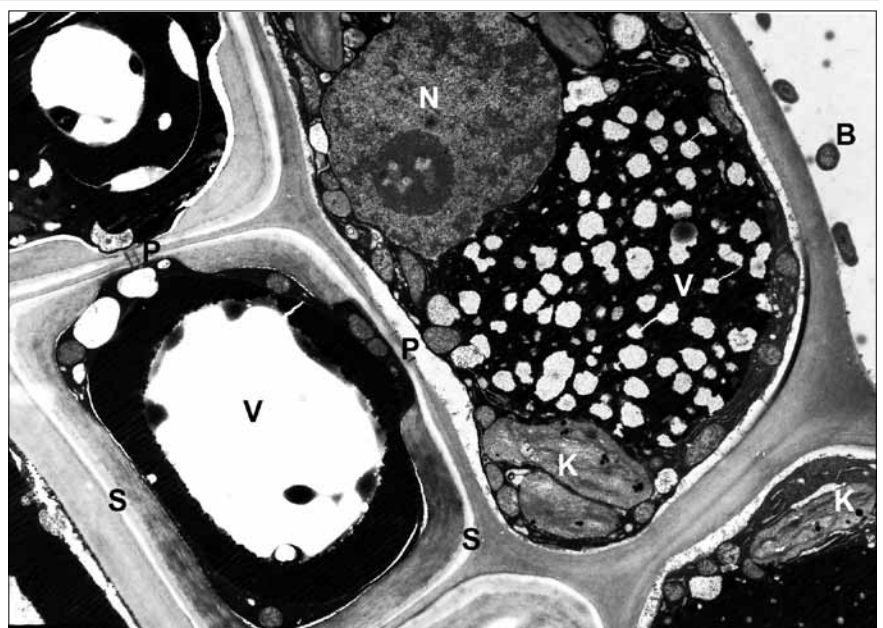


Figur 5. *Sarracenia purpurea*. Kandens inderside ved overgangen fra glidezone til fordøjelseszone. Kanden har stået med farvestoffet neutralrødt i 7 timer ved lav pH før billedet er taget. I glidezonen gør epidermiscellernes vokslag, at farvestoffet ikke trænger ind i cellerne, men fordøjelseszonens kirtelceller har ikke dette vokslag, for de skal kunne optage næringsstoffer fra kandevasken, så her er væggen porøs. Farvestoffet skal symbolisere næringsstofferne, men da planten registrerer det som et affaldsprodukt, oplagres farvestoffet i vakuolerne. Der anes desuden små grønne legemer i de rektangulære celler. Det er grønkorn med klorofyl og fungerende fotosyntese. Der er normalt ikke grønkorn i landplanter epidermisceller, men kandevasken giver inder-siden vandplante egenskaber. Foto forf.

Figur 6. Oversigt over zonerne på *Sarracenia* faldgrubens inderside. T.v., tværsnit. I midten, fladesnit. T.h., kande med låg, vinge og processer i kande-væsken. Børstehårene i fordøjelseszonen er kun medtaget på tvær- og fladesnit. Hypodermiscellernes korklamel er markeret med fed streg. Gule pletter symboliserer bakterier. Figur forf.



Figur 7. Tværsnit fra fordøjelseszonen hos *Sarracenia psittacina* set i transmissions elektronmikroskop. Strukturerne er helt identiske med *S. purpurea*. Kandens inderside er øverst t.h. B, bakterie i kande-væsken. K, grønkorn (kloroplaster). N, cellekerne. P, plasmodesmer, dvs cytoplasmatiske forbindelser mellem cellerne på tværs af cellevæggen. S, hypodermiscellers korklamel (suberin). Det sorte materiale i cellerne er garvestof oplagret i vakuoler (V). Der ses desuden mange mitokondrier i de epidermale kirtelceller. De tykke cellevægge og meget garvestof vanskeliggør fixeringen, så cellerne er svagt plasmolyserede. Foto forf.





Figur 8. *Sarracenia leucophylla*. Kanderne plettede og årede mønster er et lokkemiddel. En kande fyldt godt op med svirre-fluer har enten haft besøg af en snegl eller af gravrøvere som f.eks. hvepse. Foto forf.



Figur 9. *Nepenthes ampullaria* med kanderne på jorden opsamler nedfaldne blade og blomster og fordøjer dem. Foto forf.

pollen fra tidligere besøgte blomster på støvfanget. Til gengæld kan bien let mase sig ud af blomsten under kronbladene efter den har samlet pollen og fået andre hæftet på bugen. Ad denne vej kommer den ikke i berøring med støvfangene. De opsamlede pollen afsættes så på fanget i den næste blomst, og selvbestøvning er undgået.

Kandernes indretning

I kanderne er der derimod mindre fredeligt. Her føres der krig på flere fronter samtidig med, der er etableret symbiotiske forhold med flere organismer. For at forstå både fangstforløbet og de symbiotiske relationer kræves kendskab til kandens anatomiske konstruktion.

Først skal byttet lokkes hen til faldgrubefælden. Generelt sker det ved hjælp af nektar, duft og farvemønstre på det oprette låg (Fig. 3). Nektarierne er især talrige på låget, kanderanden og vingen, der repræsenterer de sammenvoksede bladrande. Sidstnævnte fungerer ligefrem som et duft- og madspor, der leder kravlende byttedyr op til kanderanden. Låget er desuden beklædt med stive hår. På lågets yderside er de korte og peger opad, så det er let at få fodfæste. På indersiden er de millimeter lange og peger nedad, så dyrene lettere skrider på dem. Kanderanden er tilbagerullet, og epidermis består af taglagte skælhår, der på ydersiden af kanderanden peger opad, men som følge af randens tilbagerulning peger nedad på kandens inderside, så byttet også her nemt mister fodfæstet.

Kandens inderside er inddelt i zoner med forskellige overflade egenskaber, der skal modvirke, at indfanget bytte kan få fodfæste og kravle ud af kanden. Kanderandens skælhår fortsætter i den øverste zone kaldet skælhårzonen (Fig. 4). Den næste zone er en glidezone, hvor overfladen er voksbelagt og fuldstændig glat. Byttedyrenes fødder er forskelligt udformede, så dem med klør har svært ved at klatre på den glatte glidezone, mens dem med sugefødder godt kan og omvendt på skælhårzonen.

Den samme type kirtel, som fungerer som nektarier på låget og kanderanden, findes også i skælhårzonen og glidezonen (Fig. 4), men nektaren bliver mere og mere vandig, jo længere væk kirtlen er placeret fra kanderanden, og i skælhårzonen skifter nektarierne helt funktion og bliver til hydatoder, der er rent vandudskillende. Det udskilte vand samler sig i bunden af kanden. Det er i øvrigt bemærkelsesværdigt, at denne kirteltype oprindeligt er opstået omkring en spalteåbning, hvor læbecellerne er blevet forkorkede og ubevægelige, så de dermed har mistet deres oprindelige funktion, mens de tilstødende epidermisceller har udviklet sig til kirtelceller.

I glidezonen hænger epidermiscellerne sammen som brikkerne i et puslespil (Fig. 5-6). Det øger styrken i kandeveggen, og det må være af betydning, for samtidig med, at epidermiscellerne i næste zone, fordøjelseszonen, ændres til rektangulært formede kirtelceller, bliver cellerne i det nærmest underliggende lag, hypodermis, puslespilsbrik formede (Fig. 6). Den øvre del af fordøjelseszonen er desuden besat med 2-3 mm lange sylespidse nedadrettede hår, der skal forhindre byttet i at flygte. På hele kandens yderside er der ligesom på låget korte opadrettede hår, der giver godt fodfæste.

I fordøjelseszonen vil der under optimale forhold stå væske udskilt af hydatoderne, men ofte suppleret med regnvand. Væsken inficeres med bakterier, der leverer enzymer til nedbrydning af byttet, hvorefter næringsstofferne optages gennem epidermiscellerne, der her fungerer som energikrævende kirtelceller. Det kræver, at ydervæggen bliver permeabel, og derfor forsvinder glidezonens vokslag fuldstændigt, og cellernes kutikula bliver meget tynd og gennemhullet. Denne markante ændring i både celleform og vægstruktur sker pludseligt, inden for en enkelt cellerække (Fig. 5-6).

Grønkorn, CO₂ og myggelarver

Det er bemærkelsesværdigt, at der er grønkorn (kloroplaster) i fordøjelseszonen epidermale kirtelceller (Fig. 5-7). Det fore-

kommer kun hos de allermest skyggetolerante landplanter, men er til gengæld normalt hos vandplanters undervandsblade. Det hænger sammen med, at lysintensiteten falder omvendt proportionalt med dybden i vandet. I *Sarracenia*-kander er fordøjelseszonen som regel under vand, og lys fra ydersiden skal desuden gennem hele bladtykkelsen, før det når fordøjelseszonen epidermis, så lysintensiteten er her stærkt nedsat.

Det er påvist ved både immunocytokemi, fluorescensmikroskopi og måling af iltudvikling, at grønkornene udfører fotosyntese. Det kræver, at grønkornene forsynes med kuldioxid. Den får en landplante normalt via spalteåbningerne og bladets intercellulære luftrum; men spalteåbningerne sidder på ydersiden af kanden, og indersidens epidermisceller er hos *Sarracenia purpurea* afskåret fra dem, da det intercellulære system af luftrum er effektivt blokeret af de tæt sammenvævede hypodermisceller. Disse celler er dels forkorkede, dels forveddede og yderligere imprægneret med et stof, der gør deres vægge fuldstændig uigennemtrængelige for ilt og kuldioxid (Fig. 6-7). Cellerne er dog stadig levende og står via plasmodesmer i forbindelse med alle omgivende celler, så den optagne næring kan føres ind i bladet. Kloroplasterne må altså få deres kuldioxidforsyning fra kandevesken, og det kan lade sig gøre, fordi kandevesken i naturen indeholder et antal levende myggelarver samt diverse protozoer, der alle har udviklet immunitet overfor den sure kandeveskes fordøjelsesenzymer (Fig. 6).

Et lille økosystem

Disse organismer er symbionter, der lever i fredelig sameksistens med hinanden og *Sarracenia*. Samlivet er til fordel for begge parter. Her er altså en plante, *S. purpurea*, der bekrieger en lang række dyrearter, mest insekter, ved at lokke dem i en faldgrubefælde, drukne dem og optage næringsstoffer fra de nedbrudte dyr; men samtidig skal *Sarracenia* have hjælp til fordøjelsen af byttet fra bakterier. Desuden fungerer kanderne som vuggestue ved at levere ilt og næring til larverne af myggen *Wyeomyia smithii* (Culisidae) og mitten *Metriocnemes*

knabi (Chironomidae), der på deres side forsyner kandeundersidens grønkorn med kuldioxid. Enkelte andre dyr kan også leve i kandevesken.

Vi har dermed i *Sarracenia purpurea* kanderne noget, der kommer tæt på et selvforsynende økosystem. Ud over lys og vand kræves kun, at der tilføres bakterier, myggeæg og byttedyr. Larverne producerer kuldioxid, som kloroplasterne i epidermis udnytter til fotosyntesen, der så leverer ilt til larverne. Bakterierne udskiller enzymer, der nedbryder byttet, og fordøjelsesprodukterne giver næring til både kanden og larverne. Det er et raffineret samspil med både elementer af krig og fred.

De øvrige undersøgte arter i slægten *Sarracenia* er udstyret med samme anatomiske forhold som *S. purpurea*, men det er ikke påvist, om grønkornene er funktionsdygtige, og om de har symbionter. Tilsvarende gælder for *Darlingtonia californica*, der er hjemmehørende i Oregon og Californien.

Mange af familiens arter har farvede, åremønstrede eller såkaldt fenestrede låg, dvs. områder i bladkødet (mesofyllet), der er uden grønkorn, og hvor vandfyldte vakuoler stort set fylder hele cellen, hvilket gør den gennemsigelig. Sådanne pletter og farvemønstre fungerer som lokkemiddel. Og det virker, som illustreret hos *Sarracenia leucophylla* (Fig. 8). Kanderne her er fyldt op primært med svirrefluer.

Utsigtet brug af kanderne

Når kødædende planter kan samle store mængder døde insekter, er vejen kort til endnu et kuriøst samspil. Det er næppe svirrefluerne selv, der har gnavet hul i væggen (Fig. 8), så der har enten været besøg af en snegl eller af regulære gravrøvere som f.eks. hvepse. Det sker ofte i naturen. Det er således ikke kun de kødædende planter, der udnytter andre organismer som fødekilde. En række dyr udnytter også de kødædende planters faldgrubefælder til at skaffe sig føde, søge beskyttelse eller opfostre afkom i. Det følger der et par eksempler på.

Snyltehvepsen *Isodontia auripes* samler bl.a. bedøvede fårekylinger (*Oecanthus latipennis*) i sin rede bygget af græs, så dens larver har et spisekammer, når æggene klækkes. Rederne bygges i hule plantestængler, men også i kanderne af flere arter af *Sarracenia*, der formentlig er attraktive pga. deres gode, rummelige og solide beholderform. En kande, der overtages af hvepsen, mister muligheden for at fange bytte.

Tre arter af natsværmeren *Exyra* lægger æg i *Sarracenia*-kander. Der lægges et æg pr. kande, og larven går straks i gang med at spise indervæggen cirkelformet lidt under munden, så den øvre del af kanden klapper sammen som et låg, der beskytter mod regn og fjender. Før forpupningen gnaves to huller, et udgangshul for den voksne lige over insektresterne og et drænhul lidt længere nede. Larven har nu en bolig og et spisekammer for vinteren. Men tro ikke, at det betyder fred, for nogle fugle har lært, at udgangs- og drænhuller betyder larver, som de derefter røver. Den voksne *Exyra* gemmer sig også i kanderne, og den er i stand til at gå på vokszonen uden problemer. *Exyra rolandiana* udnytter kun *Sarracenia purpurea*, *E. ridingsii* foretrækker *S. flava*, og *E. semicrocea* anvender flere arter.

Sarracenia-kander og andre faldgrubefælder anvendes også til, hvad der kan kaldes bagholdsangreb. Visse frøer har lært sig, at kanderne er et godt sted at gemme sig, når der skal fanges bytte, som de derved kan siges at stjæle fra den kødædende plante. Det samme gælder for en række edderkopperarter.

Den malaysiske krabbeedderkop *Misumenops nepenthicola* lever således i *Nepenthes gracilis* kander og angriber insekter, der lokkes til af nektaren udskilt af kirtler på kanderanden, og den lægger æg på kandens inderside. Hvis den fanger et bytte, der ikke smager den, bliver byttet droppet i kandevesken, og så får planten også noget ud af det. Forstyrres edderkoppen, synker den ned i væsken via en line, og den kommer først op efter et par minutter. Brug af line skyldes, at den ikke kan færdes sikkert på kandens inderside, der er beklædt med løstsiddende voksskæl.

Der er sjældent udviklet noget forsvar mod tyveknægte som frøer og edderkopper, men et enkelt eksempel fra Borneo kan nævnes. *Tarsius spectrum* er en lille primat, der lever bl.a. i Sabah Nationalpark. Den stjæler bytte fra bl.a. *Nepenthes bicalcarata*, hvor hugtænder placeret under låget kan være udviklet som forsvar. Aben erotorisk bange for slanger, og det synes *Nepenthes* at udnytte om end, det nok er så som så med effektiviteten, når dyret får erfaring.

En enkelt *Nepenthes*-art har udviklet sig i mere fredelig retning. De fleste *Nepenthes*-arter er klatreplanter, men *N. ampullaria* fra Borneo har kanderne stående på jorden. Låget er her fuldstændig tilbagebøjet, så kandumningen er frit eksponeret. For få år siden opdagede man, at denne art (som den til dato eneste kendte) udskiller enzymeret amylase, der bruges til at nedbryde stivelse – altså plantemateriale. Så denne art er unik ved at være både kødædende og planteædende, idet kanderne opsamler nedfaldne blade og blomster og fordøjer dem. Man kan vel sige, at her har vi den første kødædende plante, der er ved at blive vegetar.

LITTERATUR

Flere bøger af Stewart McPherson.

Heide-Jørgensen HS. 1986: Kødædende planter 1. Indledning, faldgrubefælder. - Naturens Verden 1986(3): 81-102.

Joel DM & Heide-Jørgensen HS 1985. Ultrastructure and development of the pitcher epithelium of *Sarracenia*. - Israel J. Bot. 34: 331-349.

Juniper B E, Robins R J & Joel D M. 1989. The carnivorous plants. - Academic Press.

www.carnivorousplants.org/
www.viscum.dk - Kødædende planter.