

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**GRADO EN BIOLOGÍA**  
**TRABAJO FIN DE GRADO**  
**CURSO ACADÉMICO [2019-2020]**

TÍTULO:

**LAS PLANTAS CARNÍVORAS**  
**Y SUS INTERACCIONES CON LOS INSECTOS**

AUTOR:

**ÓSCAR CLIMENT SOLER**

TUTOR:

**JOSÉ LUIS CASAS MARTÍNEZ**

## **AGRADECIMIENTOS**

*Quisiera agradecer la paciencia y la dedicación a mi profesor Jose Luís Casas Martínez por permitir la realización de este trabajo y descubrir el “maravilloso mundo” de las plantas carnívoras. También agradecer, el esfuerzo realizado por la Universidad de Alicante por permitir el acceso a las diferentes fuentes de información que de otra forma hubiese sido imposible la redacción de este trabajo.*

*A mi familia, por el esfuerzo económico que han soportado y permitir cumplir mis sueños. Y por último y no menos importante, a mi alma incondicional, Sam. Por escuchar las interminables charlas sobre plantas y que poco a poco han conseguido despertar en él un interés por las plantas carnívoras.*

## **ABSTRACT**

Over the last decades, carnivorous plants have acquired a certain prestige in popular culture beyond the awakening of a huge interest on the scientific community due to its extreme rareness. Since the first mentions in ancient botanical treatises until now, the current knowledge about carnivorous plants would even surprise Darwin. New technologies have been able to reveal the many mechanisms involved in carnivory in plants, allowing us to suggest that its appearance wasn't an unique event throughout evolution, but however has emerged in many occasions and in completely different orders. In addition, the existence of vegetables without the capacity of absorbing insect nutrients, but with mechanisms to catch them has been known. The plant-insect interactions make a supporting axis of the whole ecosystem. The interactions between carnivorous plants and the small invertebrates associated to them is a good example. Nowadays, it is known that several interactions between invertebrates and species of carnivorous plants do exist and not always with predation links, but even mutualism as it has been observed in Indonesia's tropical jungles. As time goes by, carnivorous plants have filled an important niche in the ecosystems where other plants have not been able to grow due to ground characteristic. Climate change and the improper use of the land have caused real damages in many species of carnivorous plants leading them to be threatened or in danger of extinction according to the UICN. Their own extinction would lead to many ecosystems to be unbalanced, producing changes in trophic nets that may imply the appearance of plagues, or the extinction of other species due to their microsystem loss. The present work is aimed to collect and analyse the bibliography about the existing knowledge of carnivorous plants, including the biotic or abiotic interactions that they maintain with the environment, and the own biology which regulates carnivory in plants. This work pretends to contextualize in which point of the path is the knowledge of the carnivorous plants located, which are the unsolved questions or which ones are still under investigation, and how the interest on carnivorous plants has evolved over the last decades.

**Keywords: Carnivorous Plants, Bibliometric study, traps, Phytotelmata, Protocarnivorous**

## **RESUMEN**

En las últimas décadas, las plantas carnívoras, han adquirido un cierto prestigio en la cultura popular además de despertar un gran interés en la comunidad científica por su extremada rareza. Desde las primeras menciones en antiguos tratados de botánica hasta la actualidad, el conocimiento que se tiene hoy en día sobre las plantas carnívoras sorprendería incluso a Darwin. Las nuevas tecnologías han podido desvelar muchos de los mecanismos implicados en la carnivoría en plantas, permitiendo sugerir que la aparición no fue única a lo largo de la evolución, sino que ha surgido en varias ocasiones y en órdenes completamente distintos, además, se ha conocido la existencia de vegetales sin capacidad de absorber nutrientes de insectos, pero con mecanismos para atraparlos. Las interacciones de planta-insecto forman un eje vertebrador de todo el ecosistema y no hay mejor demostración de ello que las interacciones que ocurren entre las plantas carnívoras y los pequeños invertebrados que habitan en equilibrio. Actualmente se sabe que existen multitud de interacciones entre invertebrados y especies de plantas carnívoras y no siempre relaciones de depredación sino incluso de mutualismo que han sido observadas en selvas tropicales de Indonesia. Las plantas carnívoras con el paso del tiempo han ocupado un nicho importante en los ecosistemas donde otras plantas por las características del suelo no han podido crecer. El cambio climático y el uso indebido del suelo ha causado verdaderos estragos en multitud de especies de plantas carnívoras ocasionando que se encuentren en peligro o en peligro crítico de extinción según la UICN. Su propia extinción conllevaría a muchos ecosistemas a desestabilizarse, produciendo cambios en las redes tróficas que podría comportar la aparición de plagas, e incluso la extinción de otras especies por la pérdida de su microecosistema. En el presente trabajo se ha abordado una recopilación y actualización bibliográfica del conocimiento que se tiene sobre las plantas carnívoras, ya sean las interacciones, bióticas o abióticas, que mantiene con el ambiente o la propia biología que rige la carnivoría en las plantas. Se pretende poner en contexto en qué punto nos encontramos, cuáles son las preguntas que todavía no han sido resueltas o cuales están siendo estudiadas, así como el interés que en las últimas décadas han envuelto a las plantas carnívoras.

# ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>06</b>
<b>a. Historia.....</b>	<b>06</b>
<b>i. Primeros estudios de plantas carnívoras .....</b>	<b>06</b>
<b>ii. Linneo y las plantas carnívoras.....</b>	<b>07</b>
<b>iii. Darwin y su obra <i>Insectivorous Plants</i> .....</b>	<b>08</b>
<b>iv. Investigadores posteriores a Darwin .....</b>	<b>10</b>
<b>b. Definición de carnivoría .....</b>	<b>11</b>
<b>c. El hábitat de las plantas carnívoras.....</b>	<b>12</b>
<b>d. Las plantas carnívoras en la Península Ibérica.....</b>	<b>13</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>14</b>
<b>3. METODOLOGÍA .....</b>	<b>15</b>
<b>a. Línea constructiva del trabajo .....</b>	<b>15</b>
<b>b. Herramientas utilizadas .....</b>	<b>15</b>
<b>i. Herramientas informáticas .....</b>	<b>15</b>
<b>ii. Herramientas bibliográficas.....</b>	<b>16</b>
<b>c. Cronograma.....</b>	<b>17</b>
<b>4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>18</b>
<b>a. Ecología evolutiva .....</b>	<b>18</b>
<b>i. Amenazas de las plantas carnívoras .....</b>	<b>18</b>
<b>ii. Filogenia .....</b>	<b>19</b>
<b>iii. Beneficios y costes de la carnivoría .....</b>	<b>23</b>
<b>b. Sistemas de captura de las plantas carnívoras .....</b>	<b>24</b>
<b>i. Trampas activas .....</b>	<b>25</b>
<b>i. Trampas instantáneas (<i>snap traps</i>).....</b>	<b>25</b>
<b>ii. Trampas de succión (<i>suction traps</i>) .....</b>	<b>29</b>
<b>ii. Trampas pasivas .....</b>	<b>31</b>

i. Trampas de caída ( <i>pitcher traps</i> ).....	33
ii. Trampas adhesivas ( <i>flypaper traps</i> ) .....	39
iii. Trampas de <i>Genlisea</i> .....	43
c. Plantas protocarnívoras .....	43
d. Interacciones planta-insecto .....	46
i. El “conflicto” polinizador-presa .....	46
ii. Inquilinismo y parasitismo: fitotelmata.....	47
e. Cuantificando el interés por las plantas carnívoras en la ciencia – Un breve análisis bibliométrico .....	49
<b>5. CONCLUSIONES .....</b>	<b>51</b>
<b>6. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>59</b>
<b>7. GLOSARIO.....</b>	<b>67</b>
<b>8. ANEXOS .....</b>	<b>69</b>
a. Anexo 1 .....	69

# 1. INTRODUCCIÓN

## a. Historia

### i. Primeros estudios de plantas carnívoras

Desde sus orígenes, las plantas han supuesto un gran valor económico, medicinal y sobre todo cultural que los humanos han aprovechado en distintos momentos de la historia. En el Renacimiento, el contexto socio-político marcó el estudio científico, y el papel de las plantas en la ciencia cambio de los tratamientos médicos a la clasificación y estudio fisiológico de las mismas. El paradigma cambió, sin embargo, en los siglos XIX y XX en los que, los vegetales resultaron esenciales para el establecimiento de la teoría celular, la genética mendeliana y la biología evolutiva, entre los descubrimientos más importantes. Posteriormente, el estudio de las plantas implicó la aparición de nuevos campos de la biología como la ecología y la conservación en jardines botánicos (Browne, 2001).

Dentro de los vegetales existen singularidades que han fascinado a numerosos investigadores y estudiosos, incluido el mismo Darwin. Entre ellas destaca sin duda el grupo que componen las plantas carnívoras o insectívoras, un grupo de vegetales que cuenta con más de 600 especies hasta el momento, repartidas en distintos órdenes de la división Angiospermas. En un principio se pensaba que provenían de un ancestro único con un comportamiento carnívoro, pero con el paso del tiempo este hecho, que había llevado a muchos científicos de cabeza, se resolvió con estudios filogenéticos. En ellos, se demostró que la distribución de vegetales con un hábito carnívoro en los diversos órdenes de dicotiledóneas provenían de linajes completamente independientes que desarrollaron paralelamente estructuras para la captura de artrópodos y, por consiguiente, nutrirse de ellos. Por lo tanto, como ya presumía con anterioridad Charles Darwin, las plantas carnívoras fueron consideradas un grupo polifilético en el cual la carnivoría se había originado un total de 6 veces en los distintos órdenes que lo configuran (Albert *et al.*, 1992).

Los contactos de la humanidad con las distintas especies de plantas carnívoras antiguamente han sido muy escasos, principalmente, por desconocimiento. La corriente religiosa del creacionismo ha defendido siempre el orden natural de las cosas y el **hábito carnívoro** de algunas plantas se consideraba antinatural, por lo que en los testimonios escritos que se conservan de la Edad Media se habla de *plantas come humanos* o poseídas por el demonio.

El primer registro que se tiene de las plantas carnívoras data de 1554, en un tratado sobre botánica del médico belga **Rembert Dodoens**. Este antiguo tratado, en la sección de musgos, se ilustraba una *Drosera* a la que le atribuían propiedades farmacológicas (Finnie y Van Staden, 1993). En él se indicaban remedios naturales para la cura de verrugas y callos e incluso, las infusiones de extractos vegetales de esta planta servían como remedio para paliar la tuberculosis. Actualmente se conoce que el compuesto que presenta la familia Droseraceae, en la que se encuentra el género *Drosera*, es la **plumbagina**, un compuesto derivado de la naftoquinona originalmente identificado en las raíces de la planta *Plumbago zeylanica* y que exhibe propiedades anti-proliferativas, anti-angiogénicas, anti-invasivas y apoptóticas en muchos cánceres humanos, tanto *in vivo* como *in vitro* (Tripathi *et al.*, 2019).

Rembert Dodoens y los botánicos de su época no concebían la posibilidad de la existencia de vegetales que pudiesen capturar presas y digerirlas, puesto que atentaba contra el orden divino. Obviando la carnivoría en *Drosera*, esta planta despertó cierta expectación por la presencia de una capa viscosa que recubría las hojas, para la que se sugirió un papel como mecanismo de defensa contra los insectos (Finnie y Van Staden, 1993; Beatović y Randelović, 2018).

## ii. Linneo y las plantas carnívoras

Posteriormente a Dodoens, en 1759 el botánico irlandés **John Ellis** examinó unas pequeñas plantas que el gobernador de Carolina del Norte le ofreció por las particularidades que presentaba dicho vegetal. Fue descrita como *Dionaea muscipula* (*sic*) en la publicación británica *The St James's Chronicle; or the British Evening Post* en 1768, aunque con el tiempo se renombró como *Dionaea muscipula* (Lloyd, 1942). Etimológicamente el nombre del género (*Dionaea*) proviene de *Dione*, la madre de Venus, y hace simbolismo a la conformación que tiene la trampa, similar al aparato reproductor femenino humano. En cambio, el término específico *muscipula* hacía referencia a la capacidad de atrapar moscas. Al observar estas particularidades, John Ellis inmediatamente envió muestras e individuos vivos a **Linneo** como muestra de agradecimiento a la ardua tarea que estaba realizando. Presentó las muestras con una nota informativa en la cual aseguraba que la planta tenía la capacidad de atrapar y matar las moscas. Linneo examinó cuidadosamente la planta y envió a John Ellis una carta en la cual desacreditaba cualquier capacidad que pudiese tener un vegetal de capturar y matar



a insectos. En su respuesta recriminaba las creencias preconcebidas que había tenido ante lo desconocido que ensombrecían su perspicacia, ya que estas hojas con aparente similitud a los sarcófagos de tortura de la Edad Media no demostraban que presentara la capacidad de matar insectos sino capturarlos para después dejarlos escapar, aunque sin embargo muchos de ellos no sobrevivían (Hooker, 1875).

Linneo no solo recibió ejemplares de la planta popularmente conocida como *Venus atrapamoscas*, durante toda su vida trató con multitud de plantas carnívoras sin darse cuenta. Desde las selvas de Borneo, Linneo recibió un ejemplar de planta trepadora que presentaba unas copas unidas al ápice de la hoja. Linneo, al igual que muchos nobles estudiosos, además de su interés por la fauna y la flora también mostraba ciertos intereses con la literatura grecorromana. A estas plantas trepadoras las denominó *Nepenthes*, que significa No (*Ne*) Dolor (*Penthos*). El origen del término proviene de *La Odisea* de Homero, en donde se cuenta cómo Penélope tomaba una copa con una droga que calmaba sus penas por la partida de Ulises. Linneo consideró que esta planta era una bella rareza en las selvas indonésicas que hacía olvidar los males pasados de los exploradores al admirar tal ejemplar (Veitch, 1897). A causa de la negación de la carnivoría, los científicos del siglo XVIII no entendían la utilidad de dicha copa. Muchos botánicos intentaron traer ejemplares a las capitales europeas y hacerlas crecer en los jardines botánicos, sentando las bases de lo que aún hoy en día existe, el cultivo aficionado de las plantas carnívoras (Simpson, 1995).

Otro género que Linneo introdujo en el tratado botánico *Species Plantarum* fue *Aldrovanda vesiculosa*, una especie descrita por primera vez en 1696 con el nombre de *Lenticula palustris Indica*. Al elaborar un sistema binomial en los términos de la flora, el botánico Monti reescribió en 1747 la descripción del espécimen y en honor al naturalista italiano Ulisse Aldrovandi (1522-1605), renombró a esta planta como *Aldrovandia*. En 1753, Linneo asumió la descripción de Monti y en su tratado *Species Plantarum* utilizó el nombre *Aldrovanda vesiculosa*, lo que ha sido interpretado como un error ortográfico (Breckpot, 1997).

### **iii. Darwin y su obra *Insectivorous Plants* (1875)**

El paradigma sobre el conocimiento de las plantas carnívoras cambió radicalmente con la publicación de *Insectivorous plants* en 1875 por el naturalista **Charles Darwin**. Este libro continuó su reciente descubrimiento de la selección natural como motor en la

evolución. Después de la publicación de *On the Origin of Species*, en 1859, donde relata los descubrimientos en las islas Galápagos mientras estaba de expedición a bordo del HMS Beagle y que provocó un cambio en el paradigma de lo que se creía de la evolución, empezó a recabar información sobre este peculiar grupo de plantas insectívoras (Alcalá, 2018; Alcalá y Domínguez, 1997).

En *Insectivorous Plants*, Darwin describe la presencia de unos vegetales de pequeño tamaño en los cuales se observaban multitud de insectos pegados a sus estructuras foliares (Alcalá, 2018; Alcalá y Domínguez, 1997). Darwin realizó diferentes experimentos para conocer la naturaleza de las plantas carnívoras. En un primer momento, Darwin creía que las plantas carnívoras presentaban tal singularidad como defensa a los insectos y parásitos. Pero dicha hipótesis fue descartada al observar un crecimiento mayor en los individuos que presentaban un mayor número de insectos capturados. Este fenómeno, cambió radicalmente el pensamiento del naturalista y enfocó sus experimentos para refutar su hipótesis, conocer los mecanismos que actuaban en dichos vegetales y, sobre todo, conocer el motor selectivo que había originado tal adaptación al medio (Strathern, 2015).

Las primeras observaciones de Darwin fueron con droseras. Observó una particularidad de estas plantas: los suelos donde crecían. Observó que se trataban siempre de suelos poco nitrogenados y, por lo tanto, suelos con pocos nutrientes para el crecimiento de plantas. Observó, además, que estos suelos presentaban una biodiversidad pobre, lo que le llevó a considerar a las presas atrapadas como la fuente de nitrógeno para estos vegetales. Mediante un experimento rudimentario quiso demostrar sus observaciones. Dividió dos poblaciones de droseras durante un periodo para observar el crecimiento de ambas respecto al tiempo. A una población le suministró diferentes insectos como alimento, mientras que a la otra la mantuvo sin un aporte de insectos. Con el tiempo, la población sobrealimentada presentaba un crecimiento mayor, como si se hubiese abonado (Darwin, 1875).

Darwin también quedó impresionado por la manera de capturar insectos de la Venus atrapamoscas. En su libro relata diferentes observaciones que había realizado con un ejemplar de esta planta. Sus lóbulos presentaban unas glándulas sensibles que debían notar una perturbación constante para su total cierre y así evitar que, por ejemplo, la lluvia cerrase sus hojas. Darwin sentó las bases de los requisitos para la carnivoría en plantas y comparando con otras plantas carnívoras aseguró que las distintas especies habían desarrollado sus funciones según la presión ambiental que las rodeaba y si bien

desconocía la genética, aseguró en su libro que sería necio pensar que todas las plantas carnívoras presentasen un antepasado común pues la carnivoría dentro de los autótrofos es una adaptación singular y apasionante obligada por una presión selectiva del medio (Darwin, 1875; Alcalá, 2018).

#### **iv. Investigadores posteriores a Darwin**

Tras la publicación de *Insectivorous Plants*, el conocimiento sobre el funcionamiento del hábito carnívoro en plantas promovió un mayor interés entre los científicos. En la segunda mitad del siglo XX, el estudio de las plantas carnívoras no se centró en la descripción fisiológica de los géneros sino, el conocimiento divergió en distintas líneas de investigación. Por un lado, en el campo de la ecología evolutiva se abordó el estudio de los beneficios y los costes que presentaba la adaptación alcanzada por las plantas carnívoras. En el mismo campo, se publicaron estudios observando relaciones mutualistas entre insectos y plantas carnívoras, incluso se descubrió larvas de insectos que vivían exclusivamente en las trampas de *Nepenthes* y que formaban parte de un microecosistema con una red trófica realmente compleja. Por otro lado, la capacidad insectívora que presentaban dichas trampas llevó a los investigadores a conocer los distintos polinizadores que presentaban las plantas carnívoras. Muchas de las líneas de investigación que aparecieron a finales del siglo XX, hoy en día, siguen ofreciendo resultados sorprendentes (Ellison y Gotelli, 2001).

Los descubrimientos que Darwin plasmó en su libro han influido a diferentes científicos que han dedicado su trabajo a resolver las cuestiones que en su momento Darwin no pudo resolver. El profesor **Francis Ernest Lloyd** (1868-1947), botánico inglés, amplió el conocimiento fisiológico de las plantas, describió detalladamente los distintos géneros de plantas carnívoras conocidas en su época, publicando un libro donde se mostraban todos sus resultados, *The Carnivorous Plants* (1942). Este libro relata cómo la observación de una planta acuática carnívora (*Utricularia gibba*), motivó al autor para escribir un libro en el que recabara toda la información presente y describir detalladamente los géneros conocidos (Lloyd, 1942). Dicho libro, hoy en día, es un recurso bibliográfico necesario para una introducción a la fisiología de las plantas insectívoras.

Además de Lloyd, hubo biólogos importantes que hablaron de las plantas carnívoras e introdujeron términos muy importantes como la **protocarnivoría**. Este es el caso de

**Barrie E. Juniper** (1950-) que junto a sus compañeros del departamento de botánica de la Universidad de Oxford escribieron un trabajo importante sobre la bioquímica enzimática de las plantas carnívoras y su fisiología bajo el mismo título que el libro publicado por Lloyd (Juniper *et al.*, 1989).

Con el desarrollo y aplicación de los análisis genéticos, la segunda mitad del siglo XX e inicios del XXI estuvieron marcados por diferentes correcciones en la taxonomía de los distintos géneros de plantas carnívoras dentro de las angiospermas. Además, también surgieron modelos teóricos y matemáticos sobre los beneficios ocasionados por la carnívora en vegetales (Ellison y Gotelli, 2009).

Finalmente, en los últimos años las plantas carnívoras han ido formando parte del imaginario colectivo, apareciendo en multitud de representaciones artísticas como películas, videojuegos, etc., siempre representándose con habilidades sobrenaturales. Cabe señalar también, que las plantas carnívoras se han hecho hueco entre los amantes de la horticultura, cultivando y creando un mercado potencial que, sin embargo, ha propiciado también la extracción de individuos de parajes naturales para su venta a pesar de que, actualmente, muchas de las especies están catalogadas dentro del Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES).

## **b. Definición de carnivoría**

Las plantas carnívoras o insectívoras son un grupo polifilético, que engloba distintas familias sin un antepasado común. Los caracteres análogos propios de este grupo consisten, fundamentalmente, en la modificación de sus estructuras foliares hacia una estructura de caza inmóvil o con capacidad primitiva de movimiento. Dichas estructuras son conocidas como **trampas** y permiten al vegetal apresar distintos organismos de reducido tamaño, la mayoría, artrópodos de la clase Insecta. Una vez capturada la presa, las estructuras de caza poseen la particularidad de secretar enzimas que **digieren** al insecto y posibilita la **absorción** de los nutrientes a través del tejido epitelial interno de la trampa. Por tanto: captura, capacidad de digestión y absorción de nutrientes son las tres características que definen el hábito carnívoro de las plantas.

Actualmente, sin embargo, existe cierta dificultad para clasificar una planta como insectívora, dado que se han observado casos en los que estos tres requisitos no se cumplen claramente. Es por ello que diversos autores consideran la carnivoría, no como

un grupo, sino como un espectro funcional que va desde planta fotoautótrofa estricta a una planta fotoautótrofa carnívora, aceptando la existencia de plantas protocarnívoras, cuyo concepto veremos más adelante. Cabe señalar, y muchos autores están conformes, que cuando se habla de plantas carnívoras se hace referencia al grupo de plantas tradicionalmente consideradas insectívoras (Schnell, 2002; Juniper *et al.*, 1989).

### **c. El hábitat de las plantas carnívoras**

La gran mayoría de los medios donde habitan las plantas carnívoras son medios pantanosos y anegados durante gran parte del año. La humedad excesiva del medio dificulta la oxigenación del suelo necesaria para el desarrollo de las raíces. Estos medios cenagosos presentan un alto contenido en materia orgánica y un pH normalmente ácido. La descomposición de la materia orgánica la llevan a cabo bacterias anaerobias provocando una mayor acidez del medio por la liberación de ácido sulfúrico, además el bajo potencial redox provoca la toxicidad de algunos minerales como el hierro y el magnesio (Adamec, 1997). Todos estos factores provocan que el hábitat de las plantas carnívoras sea un medio que se puede considerar extremófilo. En el caso de géneros como *Utricularia* y *Aldrovanda*, sin embargo, su crecimiento tiene lugar en medios acuáticos usualmente ácidos y pobres en nutrientes (Adamec, 2010).

En el caso de las carnívoras terrestres se ha demostrado que presentan una proporción menor de raíces, en relación a la biomasa total de la planta, respecto a las no carnívoras. Aunque en un principio puede ser una competencia deficiente en la captura de minerales del suelo, es una modificación excepcional para evitar la muerte por anoxia del medio, puesto que redirigen toda su estrategia en la captación de minerales a través de las trampas, evitando así competencia interespecífica con las plantas no-carnívoras (Brewer, 2003).

En medios desfavorables como estos, la mayoría de las especies vegetales verían significativamente afectado su crecimiento, pero en el caso de las plantas carnívoras la deficiencia de minerales en el suelo, desplazados por la materia orgánica y la lixiviación, la compensan con la captación de minerales a través de la captura de presas (Adamec, 1997). En las plantas carnívoras acuáticas se ha observado que mediante procesos de senescencia localizada se recurre a la movilización de los minerales más limitantes desde partes envejecidas hacia estructuras jóvenes en crecimiento (Adamec, 2010).

Un gran número de plantas carnívoras presentan un periodo de **hibernación** en el cual su crecimiento se reduce y aparece una senescencia completa o parcial de las hojas. Durante los meses de invierno, la disminución de luminosidad, la ausencia de presas y la disminución de la temperatura inducen a la planta carnívora a un estado latente. Es por ello que las plantas carnívoras en su mayoría necesitan ambientes muy luminosos y temperaturas cálidas o templadas. En especies meridionales no aparece un periodo de hibernación debido a la constancia de las condiciones de temperatura y luminosidad (Joel *et al.*, 1985; Juniper *et al.*, 1989).

#### **d. Las plantas carnívoras en la Península Ibérica**

Las plantas carnívoras han colonizado prácticamente los 5 continentes, a excepción de la Antártida, y aunque en su mayoría habitan en medios húmedos y cálidos, habituales en los trópicos, algunas especies se han alejado hacia lugares más fríos, e incluso más xéricos. En la Península Ibérica existen lugares con unas características bióticas y abióticas tales que hacen posible la existencia de plantas carnívoras.

La especie vegetal insectívora más significativa de la Península Ibérica es *Drosophyllum lusitanicum*, endémica del clima mediterráneo. Se puede encontrar en algunas regiones del sur de Andalucía, norte de Extremadura, Portugal y norte de Marruecos; aunque sus poblaciones no suelen ser muy importantes. Debido a la degradación del clima mediterráneo, esta especie endémica subarabustiva se encuentra protegida en parajes naturales, crece normalmente en matorrales areniscos, xéricos y presenta cierta afinidad con los incendios, tras los que mejora significativamente su germinación (Deudero *et al.*, 2018).

Recientemente se ha descrito el descubrimiento de una nueva especie de planta carnívora dentro del género *Pinguicula* en el centro-sur del levante peninsular. El género *Pinguicula* no es insólito en la península, ya que se han catalogado un total de nueve especies repartidas en los Pirineos, Guadalajara, acantilados calcáreos de Almería, Tarragona y Sierra Nevada, entre otros lugares (Blanca *et al.*, 1999). La nueva especie, *Pinguicula saetabensis*, se ha descubierto en la localidad de Enguera, en la provincia de Valencia, creciendo en un hábitat calcáreo húmedo (Crespo *et al.*, 2019). Este hecho pone de manifiesto la riqueza presente en la flora mediterránea, en relación a las plantas carnívoras.

En la Comunidad Valenciana se han observado otro género de planta carnívora, *Utricularia*, el cual se puede observar en la Albufera de Valencia, en el Marjal Pego-Oliva y el marjal de Xeresa-Xeraco-Gandia. Según la Conselleria de Medio Ambiente de la Comunidad Valenciana, es en este último marjal donde los núcleos de especímenes se mantienen. *Utricularia vulgaris* o *Utricularia australis* se encuentra como especie protegida en la Lista de especies protegidas de la Comunidad Valenciana (Aguilella *et al.*, 2010).

Por otro lado, en la sierra de Béjar existe una singularidad que es la formación de una turbera con una vegetación específica. A una altitud de más de 1400 msnm se encuentran pequeñas poblaciones de *Drosera rotundifolia*. Esta turbera presenta una humedad relativa alta, una temperatura suave que permite la hibernación de la misma y un suelo ácido pobre en nutrientes (López-Sáez *et al.*, 2016).

## 2. OBJETIVOS

El objetivo del presente trabajo es realizar una actualización y puesta al día de los conocimientos existentes alrededor de determinados aspectos de las plantas carnívoras mediante el análisis de la bibliografía existente. Los objetivos a cumplir en este trabajo serán los siguientes:

- Conocer la evolución en el conocimiento de las plantas insectívoras
- Conocer los cambios ocurridos en la taxonomía después de la aparición de los análisis genéticos.
- Conocer los resultados que se obtuvieron en la aplicación de un modelo coste-beneficio en las plantas carnívoras.
- Conocer la ecología y su estado de conservación de los distintos géneros y especies de plantas carnívoras.
- Describir fisiológicamente los distintos taxones de plantas carnívoras y sus estructuras de caza.
- Analizar las distintas interacciones planta-insecto que afectan a las plantas carnívoras.
- Conocer cómo han afectado las diversas interacciones planta-insecto en la aptitud de las plantas carnívoras.
- Conocer el gradiente existente de la carnivoría en vegetales.

- Analizar el impacto generado de las plantas carnívoras en la comunidad científica a través de un análisis bibliométrico.

### **3. METODOLOGÍA**

#### **a. Línea constructiva del trabajo**

Como cualquier estudio científico se sigue una línea constructiva en el desarrollo del mismo utilizando una lógica que puede ser deductiva si a partir de principios generales se aplican a casos particulares o inductiva si desde los casos particulares se llega a una conclusión general acorde a lo establecido previamente.

En este trabajo bibliográfico se empezó con un tema ya establecido, la interacción planta-insecto. A partir de esa cuestión, se quiso mostrar desde una visión menos generalizada, pero a su vez completa, las distintas relaciones y cambios morfológicos que auspician las relaciones interespecíficas. La visión que presentaba las plantas carnívoras con los insectos relacionaba todos los criterios que se buscaban en dicho tema, además, las plantas carnívoras daban pie a ofrecer una visión neodarwinista acorde a dichos cambios.

Una vez establecido el tema y con los conocimientos adquiridos durante el periodo educativo se pasó a una búsqueda bibliográfica, tal y como se especifica en el apartado Herramientas bibliográficas. Hecha ya la búsqueda y seleccionados los artículos pertinentes, se eligió un método deductivo, en el cual, la visión generalizada de los artículos era extraída para ir estableciendo el cuerpo del trabajo y responder así los distintos objetivos formulados. Con este planteamiento, este trabajo no busca confirmar ni rebatir ninguna hipótesis, sino analizar la literatura disponible y detallar los conocimientos establecidos.

#### **b. Herramientas utilizadas**

##### **i. Herramientas informáticas**

Para la elaboración del trabajo se han utilizado distintas herramientas según la necesidad que requerían en cada momento: Para la redacción del trabajo se ha utilizado el procesador de texto Microsoft Word, versión 2016. El cronograma y la gráfica del estudio bibliométrico sobre el número de publicaciones de cada género de plantas carnívoras se han realizado con Microsoft Excel 2016. Para la visualización de artículos



en formato PDF se ha utilizado el visualizador de PDF integrado de Google Chrome y Microsoft Edge y para los libros digitales el Adobe Reader PDF.

## **ii. Herramientas bibliográficas**

La búsqueda de artículos científicos se realizó mediante la plataforma digital ScienceDirect ([www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)) y Scopus ([www.scopus.com](http://www.scopus.com)). Ésta última incluye herramientas que permiten realizar un análisis bibliométrico de los resultados obtenidos.

La búsqueda de los artículos se realizó a partir de términos o palabras clave (*keywords*), bien de manera individual o en combinación utilizando para ello conectores booleanos lógicos (AND, OR) para afinar o concretar la búsqueda. Las palabras clave utilizadas fueron:

- “Carnivorous plants”, para una búsqueda general, utilizada sobre todo para construir la Introducción.
- “Carnivorous plants” AND “Iberian Peninsula”, para buscar información sobre las distintas especies de plantas carnívoras en España.
- “Phylogenetic OR Conservation AND “carnivorous plants”; y “cost-benefit model” AND “carnivorous plants”, para completar el apartado de Ecología evolutiva.
- La información concreta sobre cada género de planta seleccionado se obtuvo introduciendo como palabra clave el nombre del género, sin restricciones.
- “Carnivorous plants” AND “protocarnivorous” AND “pollinators”, para obtener información concreta sobre interacciones.

Una vez realizadas las búsquedas bibliográficas, las tareas de almacenamiento y gestión de toda la información recopilada se realizó utilizando el gestor bibliográfico Mendeley ([www.mendeley.com](http://www.mendeley.com)).

### c. CRONOGRAMA

Tabla 1. Cronograma de las tareas a realizar para el Trabajo Fin de Grado. Cada espacio a rellenar equivale a una semana, menos las semanas 5, 9, 14 y 18 que corresponden a dos espacios, un espacio, inicio de semana final de mes, mientras que el segundo, final de semana e inicio del mes siguiente. A diferencia de las dos primeras tareas, el resto se ha dividido en bloques, cada uno de distinto color, y desglosado en subtareas.

MES	ENERO				FEBRERO				MARZO				ABRIL				MAYO				JUNIO							
SEMANA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
<b>TAREAS</b>																												
Recabar información																												
Consulta con el tutor																												
<b>Resumen</b>																												
Redacción del borrador																												
Traducción																												
Corrección de fallos																												
<b>Introducción</b>																												
Elaboración del índice																												
Borrador introducción																												
Corrección de fallos																												
Introducción definitiva																												
<b>Objetivos Y metodología</b>																												
Borrador																												
Corrección de fallos																												
Apartados definitivos																												
<b>Resultados y discusión</b>																												
Borrador Resultados																												
Corrección de fallos																												
Borrador Discusión																												
Corrección de fallos																												
Apartados definitivos																												
<b>Conclusión</b>																												
Borrador Conclusión																												
Corrección de fallos																												
Conclusión definitiva																												
<b>Presentación Power Point</b>																												
Elaboración de la presentación																												
Corrección de fallos																												
Presentación definitiva																												

## 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### a. ECOLOGÍA EVOLUTIVA

#### i. AMENAZAS DE LAS PLANTAS CARNÍVORAS

Existen alrededor de 300.000 especies de Angiospermas descritas en la actualidad. De ellas, solo el 8% se ha sometido a una evaluación de riesgo de extinción según la IUCN (International Union for Conservation of Nature). Asimismo, dicho organismo, indica que el 60% de especies de Angiospermas presenta algún grado de amenaza (IUCN, 2020). En el caso particular de las plantas carnívoras, los datos de Jennings y Rohr (2011) muestran que solo el 15% de las 600 especies descritas han sido analizadas y más del 10% estaban en grave peligro de extinción (Jennings y Rohr, 2011).

Estos datos perfilan una situación preocupante de amenaza seria para la supervivencia de este grupo de vegetales, cuya desaparición afectaría de manera significativa al ecosistema donde habitan dada la alta diversidad y especificada en las interacciones que establecen con otros animales. No sólo las plantas carnívoras aportan beneficios al ecosistema, los seres humanos también obtienen beneficios de este tipo de plantas, como es la disminución de larvas de mosquito y, en consecuencia, la disminución de los vectores principales de muchas enfermedades (Jennings y Rohr, 2011).

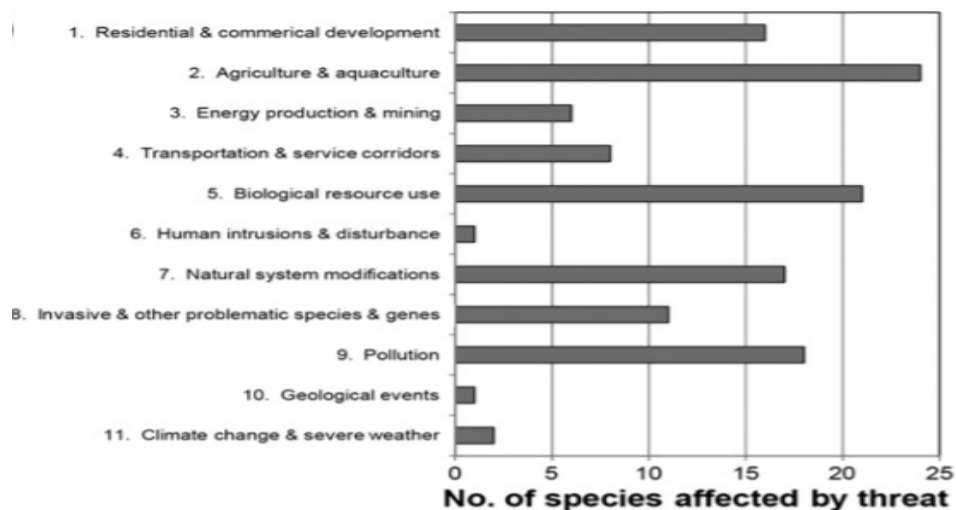


Figura 1. Número de especies afectadas por las categorías de amenazas según la clasificación propuesta por Salafsky *et al.* (2008) (Jennings y Rohr, 2011).

Siguiendo la clasificación de las amenazas descritas para la diversidad vegetal (Salafsky *et al.*, 2008), en la Figura 1 se muestra cómo se distribuyen las amenazas para las 48 especies con bibliografía existente en materia de conservación (Jennings y Rohr, 2011). Como podemos observar, casi un 50 % se ven amenazadas por la agricultura y la

acuicultura. La degradación de parajes naturales para uso agrícola constituye una gran amenaza para la supervivencia de las especies carnívoras, sobre todo las tropicales, en cambio, las intrusiones humanas son poco influyentes posiblemente por la localización tropical que se encuentran muchas especies (Jennings y Rohr, 2011).

Con los datos ofrecidos por la IUCN, nos sorprende la poca información sobre el estado conservación de las plantas carnívoras. Jennings y Rohr (2011) intentan ofrecer una perspectiva en conjunto de las amenazas que afectan a las plantas carnívoras. Sin embargo, hay que tener en cuenta que su conclusión de que la agricultura y la acuicultura son la principal amenaza se basa en un muestreo de 48 de las 600 especies conocidas, lo que quizás resulte una visión todavía poco concluyente. Por otro lado, no existen estudios más recientes del estado general de las plantas carnívoras. No obstante, el estudio demuestra una clara amenaza de la agricultura en la conservación de las plantas carnívoras y una aparente poca intromisión del hombre. Sería interesante conocer si en las selvas amazónicas donde la agricultura constituye una amenaza importante en la pérdida de ecosistemas, existe una escorrentía de fertilizantes, perturbando las selvas adyacentes y afectando a las plantas carnívoras endémicas de la región.

## ii. Filogenia

La carnivoría ha evolucionado de manera independiente en 6 linajes distintos dentro de los aproximadamente 17 géneros de plantas carnívoras que existen (Figura 2). Aunque su evolución haya sido paralela entre los linajes, ha existido una **convergencia evolutiva** en la formación de las estructuras de caza, generando una fuerte analogía entre ellas. Para entender la convergencia se ha de ver el medio donde habitan, siempre hábitats pobres en nutrientes. Mientras las plantas carnívoras más septentrionales se han adaptado a hábitats de turberas, los más meridionales se han adaptado a climas húmedos tropicales y boscosos, desarrollado en algunos géneros habilidad trepadora (Albert *et al.*, 1992; Ellison y Gotelli, 2001; 2009).

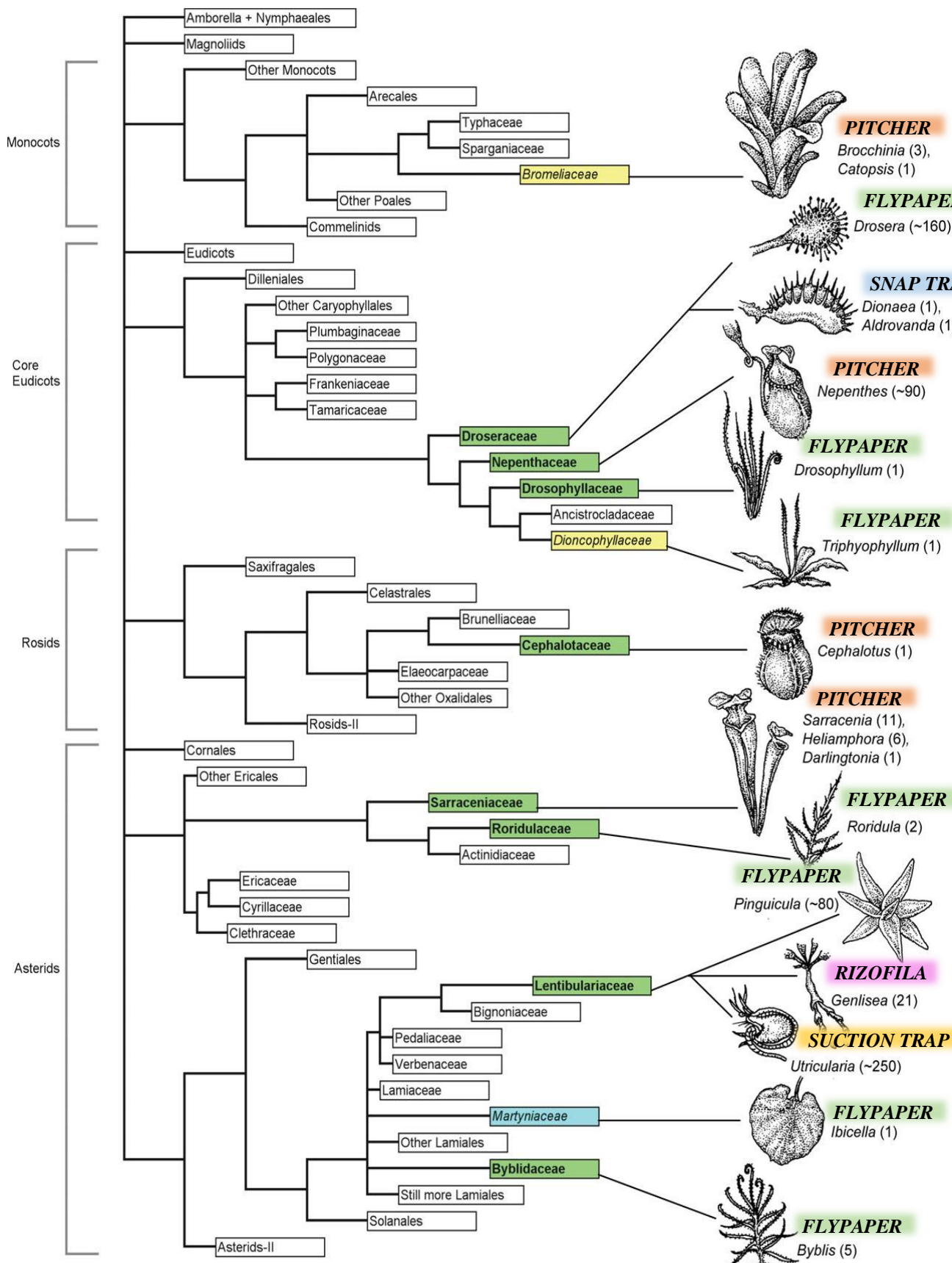


Figura 2. Representación taxonómica de las distintas familias que incluyen plantas carnívoras dentro de las angiospermas con el número de especies entre paréntesis y el tipo de trampa (modificado a partir de Ellison y Gotelli, 2009).

La convergencia evolutiva debido a una presión selectiva similar se puede observar en *Byblis* y *Drosophyllum*, ambos géneros comparten su estructura de caza y su tallo leñoso, pero en cambio, pertenecen a dos familias completamente distintas, aunque con hábitats similares. Por otro lado, *Pinguicula* y *Utricularia* no comparten absolutamente nada a nivel morfológico. La primera presenta unas hojas crasas mientras que *Utricularia* carece de ellas. Sin embargo, son géneros de una misma familia. Solamente observamos la similitud en observaciones microscópicas de las glándulas (Albert *et al.*, 1992).

Antes de los análisis filogenéticos, la sistemática de las plantas carnívoras presentaba muchas relaciones taxonómicas inconclusas y poco aceptadas. La gran mayoría de las relaciones filogenéticas que están trazadas actualmente provienen de los análisis moleculares hechos a finales de los años 80. Aunque la convergencia evolutiva estaba bastante aceptada fue demostrada con los análisis moleculares y con ello, la hipótesis de Croizat sobre el ancestro carnívoro fue rechazada completamente (Ellison y Gotelli, 2001; 2009).

Los análisis filogenéticos en las plantas carnívoras se basaron, principalmente, en la utilización de secuencias *rbcL* (gen asociado a la proteína RuBisCO, útil por su carácter universal en todos los vegetales) del ADN cloroplástico y ARN ribosómico para representar las ubicaciones de cada clado. Los análisis moleculares corrigieron los taxones Sarraceniaceae y *Roridula* dentro del orden Ericales, asimismo el taxón *Byblis* se situó filogenéticamente más cercana de las utricularias y pinguículas (Ellison y Gotelli, 2001).

Siguiendo con el método utilizado, el hábito carnívoro demostró ciertas singularidades en los taxones donde aparecían, en el caso de las cariofiláceas existe un **rasgo basal** de carnivoría en Droseraceae y Nepenthaceae, desapareciendo en familias filogenéticamente lejanas y volviendo a materializarse en la familia Dioncophyllaceae (*Triphyophyllum peltatum*) (Meimberg *et al.*, 2000).

Además de los datos filogenéticos, los análisis mostraron la expansión y división del clado que incluye *Dionaea* y *Aldrovanda*. Se separó de *Drosera* hace aproximadamente unos 53,4 millones de años y después de 5 millones de años se separaron definitivamente los tres géneros. Se sabe que *Aldrovanda* y *Dionaea* presentan un origen monofilético por la alta similitud morfológica y molecular entre ambos taxones. Aunque *Aldrovanda* no pertenezca al nuevo mundo, fósiles de especies extintas de este género datadas del terciario tardío se han descubierto en Alaska y se cree que *Dionaea* se desplazó hacia el

sur hasta la distribución que ocupa actualmente (Adamec, 2018; Fleischmann *et al.*, 2018).

En el caso de Sarraceniaceae, los análisis moleculares han ofrecido una visión completamente opuesta a los análisis morfológicos. La morfología que presenta *Darlingtonia*, es muy similar al aspecto de *Sarracenia psittaccina*. En cambio, la filogenia sitúa el clado *Heliampora* + *Sarracenia* continuo a *Darlingtonia*. Además, el origen de las sarraceniáceas se podría situar en el continente suramericano (Ellison *et al.*, 2012).

No siempre los datos moleculares han ayudado a realizar un cladograma correcto. *Sarracenia* presenta dificultad para establecer un número correcto de especies y subespecies. Esto se debe a dos factores principales, una diversificación rápida y la ausencia de una barrera que aisle las poblaciones, provocando la presencia de híbridos fértiles que funcionan como canal de transferencia inter-específica. Actualmente se piensa que la diversificación de las especies ocurrió aproximadamente entre 0.5 de años y 3 millones de años ocasionando una diversificación rápida y corta no asentando bien el aislamiento poblacional (Stephens *et al.*, 2015). Actualmente, se conoce poco de la hibridación en *Sarracenia*, no hay estudios que analicen la repercusión que conllevará una hibridación constante entre los distintos géneros y si la falta de una barrera geográfica llevará a la homogenización de los genes, mostrando solamente un **fenotipo** de *Sarracenia*, aunque actualmente se conoce que no todas las especies contribuyen de igual forma al flujo de genes entre sarracenias (Furches *et al.*, 2013).

Cabe señalar que la clasificación taxonómica de las especies ha de ser lo más objetiva posible, y aunque la comparación de algunos rasgos morfológicos, como pueden ser las glándulas secretoras de enzimas en Lentibulariaceae, pueden esclarecer las posibles relaciones filogenéticas de las especies, la utilización de **marcadores moleculares universales** proporciona una mayor fiabilidad, puesto que evita prejuicios y sesgos a la hora de analizar los datos.

Esta subjetividad se puede observar en la familia Sarraceniaceae, en la cual los datos filogenéticos contradicen los aspectos morfológicos de cada género, presentándolos como análogos. Sin embargo, en 2005 se publicó un estudio donde se describía un fósil vegetal con características morfológicas similares a la familia Sarraceniaceae (Li, 2005). De ser cierto la presencia de un ancestro de las sarracenias en China, se podría suponer que tanto *Aldrovanda* como las sarracenias podrían haber seguido el mismo recorrido. Por otro lado, no existe suficiente información para afirmar que *Archaeamphora* sea una **especie**

**ancestro** de las sarracénias, aunque los caracteres morfológicos sean similares, es necesario un estudio con marcadores moleculares para afirmar el parentesco.

### **iii. Beneficios y costes de las carnivoría**

A finales del siglo XX los científicos empezaron a cuestionarse por qué si la carnivoría era tan provechosa para las plantas solo había unas 600 especies conocidas con dicha adaptación (Alcalá y Domínguez, 1997). En un primer momento se justificó en que la rareza de los suelos pobres en nutrientes había limitado la expansión de la carnivoría. Sin embargo, los estudios para explicarlo se dirigieron a la cuestión del equilibrio beneficio-coste de las trampas y el hábito carnívoro (Benzing, 1987).

Las plantas presentan unos costes en la producción de hojas, raíces y demás estructuras vegetales que han de sufragar con los beneficios de la fotosíntesis. Cuando los costes energéticos superan a los beneficios generados por la fotosíntesis, el crecimiento se limita. Por otro lado, los beneficios de la fotosíntesis están limitados, a su vez, por la absorción de nutrientes en el suelo y por las condiciones ambientales (Givnish *et al.*, 1964; Adamec, 1997).

En las plantas carnívoras ocurre un efecto similar. Ante la falta de nutrientes en el medio, la presión selectiva ha hecho desarrollar trampas para la captura de artrópodos y compensar su escaso rendimiento fotosintético (Adamec, 1997). Sin embargo, las estructuras de caza han aumentado el coste energético de la planta y por ello ha de optimizar lo máximo posible las capturas. El caso más simple donde las plantas carnívoras optimizan el gasto energético de las trampas es en las denominadas trampas instantáneas o *snap traps* de *Dionaea muscipula*. La activación de la trampa ocasiona un gasto energético y la activación constante de las trampas puede provocar la muerte de la planta. Por ello, las trampas han aprendido a “contar” los toques en sus pelos sensitivos, de manera que la activación de la trampa se efectúa cuando existe un contacto a dos pelos o más y sean constantes en el tiempo, por lo que solo se cerrarán cuando el insecto sea atrapado por la trampa e intente escapar evitando, sin embargo, que se cierre a causa de



factores físicos como la lluvia (Böhm *et al.*, 2016). La descripción completa de este tipo de trampas la estudiaremos más adelante.

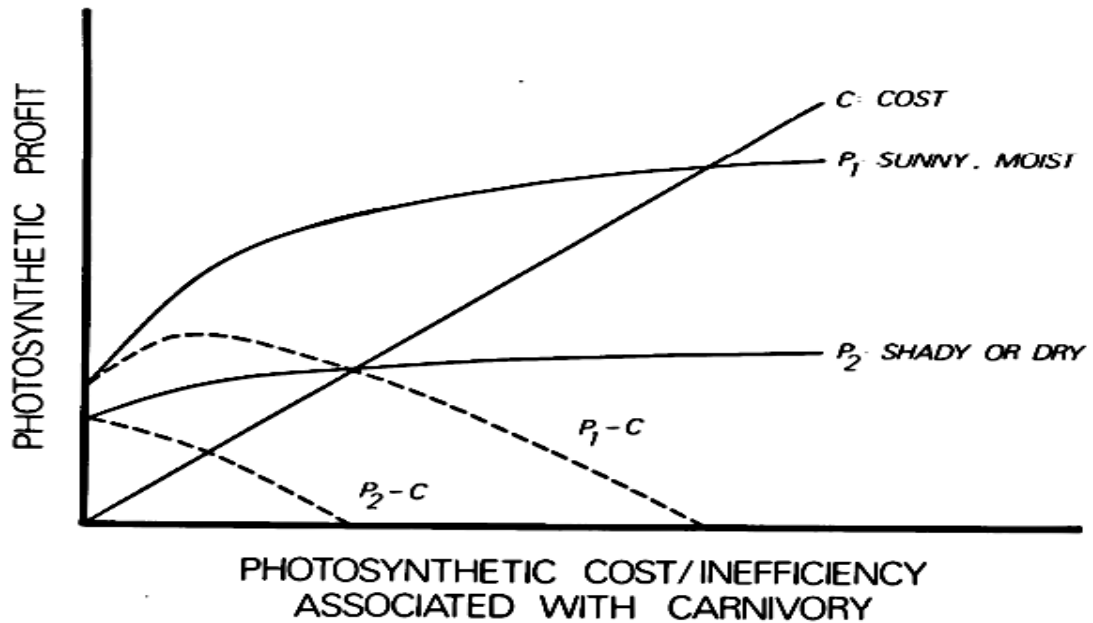


Figura 3. Representación gráfica de la relación entre los costes energéticos de la carnivoría y el aprovechamiento fotosintético en distintos medios (P1: soleado y húmedo; y P2: sombrío y seco) Las líneas punteadas indican la fotosíntesis neta con el gasto energético. Cuando mayor es el gasto menor son los beneficios y menor es la aptitud al medio (Givinish *et al.*, 1984).

Por otro lado, y aunque parezca paradójico, las plantas carnívoras presentan una fotosíntesis mucho más óptima que las plantas no-carnívoras. Ante la falta de nitrógeno inorgánico del suelo, las plantas carnívoras absorben de las presas el nitrógeno orgánico, pero no existe asimilación del carbono desde las presas digeridas. La formación de carbohidratos se debe exclusivamente a la fotosíntesis y para ello es necesario un ambiente soleado y húmedo para que los beneficios de la fotosíntesis superen a gasto energético de las plantas y la carnivoría (Figura 3, P1). Siguiendo el modelo, los géneros *Drosophyllum* y *Byblis* presentarían unos menores beneficios puesto que habitan un medio árido (Figura 3, P2) (Givinish *et al.*, 1984).

### **b. Sistemas de captura de las plantas carnívoras**

La evolución durante millones de años ha ido moldeando las distintas estructuras de caza seleccionando las más adecuadas según el entorno donde se localizaban, apareciendo un paralelismo entre especies sin parentesco común (Figura 2). Hoy en día, las distintas estructuras de caza se pueden clasificar, entre otros criterios, según su dinámica de funcionamiento en trampas activas y trampas pasivas.

### i. Trampas activas

Las trampas activas, como sugiere su nombre, presentan una estrategia de caza en la cual se requiere de movimiento para aprisionar la presa. Este movimiento puede ser de unos pocos segundos, en el caso de la *Dionaea muscipula* o extremadamente rápida (~100ms) (Poppinga *et al.*, 2016) como es el caso de *Utricularia* sp. Existen tres géneros carnívoros clásicos que presentan dicha trampa. Dentro de las Caryophyllales están los géneros *Dionaea* y *Aldrovanda* con un tipo de trampa instantánea (*snap trap*) y en la familia Lentibulariaceae el género *Utricularia*, único al presentar una trampa de succión o (*suction trap*). Es preciso matizar que algunas droseras y pinguículas también presentan movimiento, sin embargo sus trampas son consideradas pasivas puesto que, a diferencia de los tres géneros mencionados anteriormente, en ellas el éxito de captura no depende del movimiento sino de otros factores como un recubrimiento de **mucílago** (Blondeau, 2004). A continuación, describiremos las principales características de estas trampas.

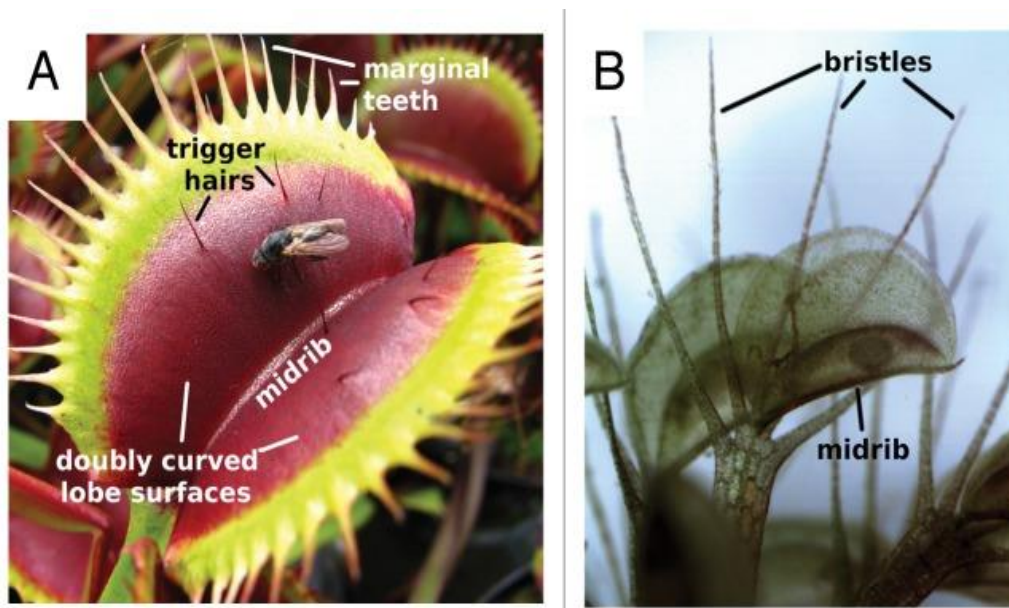


Figura 4. Trampas instantáneas tipo snap trap de los géneros *Dionaea* (A) y *Aldrovanda* (B). En *Dionaea* se pueden observar los pelos sensitivos que activan el cierre de la trampa (Poppinga *et al.*, 2013).

### i. Trampas instantáneas (*snap traps*)

La trampa instantánea, de bisagra o *snap trap*, se aplicó por primera vez en sentido estricto al género *Dionaea muscipula* de la familia Droseraceae. Esta es una trampa en forma de bisagra que atrapa cerrando sus dos lóbulos a velocidades extremadamente rápidas e inusuales para el reino vegetal (alrededor de 0,2 segundos, Volkov y Markin (2015)). La trampa presenta unos **pelos sensitivos** en cada lóbulo de la hoja que, con el

contacto de la presa, activan un flujo de iones en las células que vuelven turgentes la parte distal de la estructura cerrando la hoja y atrapando el artrópodo (Figura 4). La primera descripción de este tipo de trampa la realizó el naturalista irlandés John Ellis en *Dionaea muscipula*, aunque posteriormente se observó en la planta carnívora acuática *Aldrovanda vesiculosa* (Yearsley, 2017).

*Dionaea* presenta un rizoma del cual emergen las hojas enrolladas jóvenes que poco a poco van desenrollándose y mostrando la trampa bilobulada. Una vez la hoja madura, presenta una forma lanceolada con una nervadura en la parte posterior de la hoja que se extiende por la trampa y une los dos lóbulos en forma de bisagra. Antes de la activación de la trampa los lóbulos se presentan totalmente separados mostrando en su interior 3 o más pelos sensitivos en cada lóbulo. En la parte exterior de la trampa se puede observar un borde rodeado de **cilios** que le da un aspecto parecido a dientes, y que tienen como función, evitar que escape la presa una vez se cierra la trampa (Figura 4). El margen interno de la trampa, anterior a los cilios presenta un borde engrosado encargado de secretar néctar y sustancias volátiles que atraen a las presas. Además, el interior de la trampa adopta un color rojo intenso debido a la presencia de antocianinas (Hedrich y Neher, 2018).

La activación de la trampa es un proceso de naturaleza electromecánica en el cual la perturbación de pelos sensitivos, que actúan como mecanorreceptores, es la que va a promover el cierre de la trampa. Para que una trampa se active y por tanto se cierre, la presa ha de rozar dos pelos en un periodo corto de tiempo, dicha estrategia evita que las gotas de lluvia, u otros factores ambientales aleatorios, puedan cerrar las trampas accidentalmente, comportando un gasto de energía (Brownlee, 2017). Cuando una presa toca un pelo sensitivo, este genera lo que se llama un **potencial receptor** que se va a convertir en un **potencial de acción** que se propaga entre los pelos de un lóbulo y la vena central con una amplitud de 0.16-0.18 V (Volkov y Markins, 2015). Sin embargo, no hay más respuestas para este único potencial de acción. Pero si en un periodo inferior a los 35 segundos se genera un segundo potencial de acción, la trampa se cerrará (Volkov *et al.*, 2008). Con el segundo potencial de acción se supera un umbral que propaga la despolarización a través de los plasmodesmos hasta la vena central y se disparan diferentes acontecimientos moleculares: hidrólisis de ATP, transporte rápido de protones, así como la apertura rápida de las **acuaporinas**, canales moleculares especializados en el flujo de agua, todo lo cual hace que la trampa se cierre sobre sí misma de manera muy rápida (en torno a 0.2-0.3 segundos) (Volkov *et al.*, 2007; 2008; Volkov y Markins, 2015).

Si la presa es pequeña, puede escapar por los reducidos espacios que quedan entre los cilios de ambos lóbulos, con lo cual la trampa vuelve a abrirse en un periodo de aproximadamente dos días (Volkov *et al.*, 2007). Pero si la presa queda atrapada, las posteriores estimulaciones mecánicas producidas por los movimientos de esta inician cascadas de señalización de calcio y ácido jasmónico y la inducción, en último término, de la expresión de genes asociados a la digestión y a la producción de proteínas de transporte. Finalmente se produce una importante secreción de agua y ácido hacia la zona que ocupa la presa (Brownlee, 2017). Desde el punto de vista hormonal, la estimulación de la hoja activa las rutas del ácido jasmónico (JA) y del ácido abscísico (ABA) que median en la activación del sistema secretor de la planta liberando finalmente las enzimas proteolíticas (Escalante-Pérez *et al.*, 2011; Böhm *et al.*, 2016; Brownlee, 2017; Hedrich y Neher, 2018).

Teniendo, por tanto, en cuenta el citado mecanismo activado por potenciales de acción en el cual, el cierre de la trampa se produce cuando se supere el umbral, se puede entender que está estrechamente relacionado con los costes-beneficios de la carnivoría. De la misma manera, no sería arriesgado señalar que los cilios presentes en el borde de la hoja pudieran desempeñar un papel funcional relacionado con los costes. *Dionaea muscipula* además de capturar presas ha de cribar qué presas son beneficiosas y cuáles no. Por consiguiente, los cilios podrían servir para evitar el escape de las presas potenciales y posiblemente, dejar escapar presas poco rentables por su tamaño. Además, es posible que la planta desarrolle trampas de distintos tamaños para mejorar las capturas, tal como señalan Gibson y Waller (2009).

Siguiendo con la familia de Droseraceae, encontramos *Aldrovanda*, otro género monotípico con su única especie, *A. vesiculosa*, si bien el estudio fósil ha demostrado la existencia de otras especies ahora extintas. Esta **planta carnívora acuática** no presenta raíces que la anclan al suelo y permanece sumergida en las aguas poco profundas como estanques y lagos. Existen registros de esta especie en Eurasia, África o Australia, aunque en los últimos estudios de conservación de flora, sus poblaciones han mermado hasta un punto crítico. Al ser acuática, esta especie presenta unos parámetros para el crecimiento muy estrictos y procesos como la introducción de especies invasoras, la eutrofización de aguas poco profundas y la desertización han provocado que, en las últimas décadas, en muchas zonas de Europa occidental y central se haya evidenciado una clara ausencia de esta planta carnívora. Se ha observado, además, que los tallos de las poblaciones de

*Aldrovanda vesiculosa* de Australia muestran un tono rojizo al presentar niveles altos de antocianinas, debido a la alta irradiación solar existente en sus hábitats (Adamec, 2018).

La morfología de *Aldrovanda vesiculosa* se caracteriza por tallos poco ramificados en los cuales se desarrollan de 6 a 9 hojas en disposición espiral, presentando una vesícula central en cada hoja que permite la flotabilidad de la planta. El tallo no suele alcanzar más de 10-15 cm de longitud y 2 cm de diámetro, incluyendo las hojas y sus trampas. El crecimiento que presenta *A. vesiculosa* recuerda a una “cinta transportadora” en la cual la parte basal del tallo inicia procesos de senescencia, exportando los nutrientes para el crecimiento de la parte apical del tallo, formando de entre 1-1.5 espirales de hojas por día. Las trampas, mucho más pequeñas que el taxón hermano *Dionaea muscipula*, presentan una envergadura de 8 mm y desde la parte distal de la nervadura se proyectan de entre 3 a 6 cerdas largas. Estas trampas presentan una torsión desde la base de la nervadura encarando el margen de los lóbulos hacia la izquierda, visto desde arriba (Lloyd, 1942; Adamec, 2018).

En las hojas de la espiral que rodea el tallo crecen en la parte apical dos lóbulos conectados por un nervio central que realizan la función de *snap trap* (Figura 4) y aunque presente el mismo mecanismo de captura, el estudio de los mecanorreceptores solo se ha hecho en *Dionaea muscipula*, por lo que no se sabe con certeza que el mecanismo funcione de igual manera, se necesitan más estudios para corroborar la identidad de las trampas en ambos géneros.

*Aldrovanda vesiculosa* presenta, al igual que muchas otras plantas acuáticas, la propagación vegetativa como medio más efectivo para la proliferación de ejemplares. *A. vesiculosa* produce unas estructuras vegetativas latentes que en estaciones desfavorables sobreviven hasta la llegada de altas temperaturas con el aumento de los niveles de fósforo y nitrógeno en el agua. Estas pequeñas estructuras en forma de pepita forman nuevos ejemplares genéticamente iguales a la planta madre. Además, como toda Angiosperma, también forma estructuras florares. Se ha observado que la floración de *Aldrovanda vesiculosa*, a pesar de ser muy poco frecuente, se puede dar si el medio donde habita presenta unas características óptimas para el gasto energético que requiere la floración. Se ha estudiado que el crecimiento poblacional de la planta puede reducirse drásticamente con la eutrofización del hábitat y con la competencia interespecífica con otras plantas acuáticas. En medios donde se ha observado la floración de esta planta, se detectan temperaturas del agua prolongadas superiores a 28°C, concentraciones relativamente altas de CO<sub>2</sub>, alta irradiación, poca eutrofización y ausencia de competidores vegetales

acuáticos. No obstante, la viabilidad que presenta las semillas es bastante baja (Adamec, 2003; 2018; Cross *et al.*, 2015).

## **ii. Trampas de succión (*suction traps*)**

Este tipo de trampa pertenece al género acuático *Utricularia* perteneciente a la familia Lentibulariaceae. Contiene más de 240 especies conocidas con una estructura de caza extremadamente rápida (Jobson *et al.*, 2003). Los órganos básicos de los cormófitos (hojas y tallo) no se distinguen claramente en *Utricularia* y además carece de raíces, aunque en algunas especies se pueden observar rizoides con la función de anclarse en el suelo. Por un lado, presenta un tallo alargado horizontalmente que se denomina **estolón**, del cual surge la flor verticalmente, sobresaliendo del agua. Las hojas aparecen como pequeños brotes del tallo, aunque en algunas especies terrestres las hojas están dispuestas en forma de roseta, en espiral o dispersa por el estolón. En algunas especies adaptadas a vivir sobre rocas se forman rizoides especializados que adicionalmente posee tricomas adhesivos para anclarse a las rocas (Poppinga *et al.*, 2016).

La trampa de este género se presenta como una vejiga hermética de 1-6 mm que captura pequeños invertebrados acuáticos como tardígrados, rotíferos, etc. La estrategia de captura se presenta en dos fases como se observa en la figura 5 (b y c). En un primer momento, la vesícula presenta una presión osmótica negativa respecto al exterior, y para evitar la entrada de agua se mantiene sellada por una tapa en la cual, surgen unos pelos con función de “gatillo”. En la segunda fase de la activación de la trampa, la presa al estar cerca de los pelos de la tapa con una suave vibración del agua puede activarla, abrir la trampilla y provocar un flujo de agua que arrastra a la presa hacia el interior cerrándose a continuación (Adamec, 2011; Poppinga *et al.*, 2016).

La succión y posterior captura del insecto es rápida, completándose en aproximadamente 100 ms. Además, se ha observado que el flujo de agua con dirección al interior de la vesícula transcurre en forma de remolino, disminuyendo la posibilidad de escapatoria de la presa. Por último, se ha estudiado que la pared vesicular presenta cierta capacidad para la deformación cuando existe una presión osmótica negativa en el interior. Esta energía elástica es liberada al abrirse la trampilla, aumentando así la fuerza de succión (Adamec, 2011; Poppinga *et al.*, 2016; Vincent *et al.*, 2011).

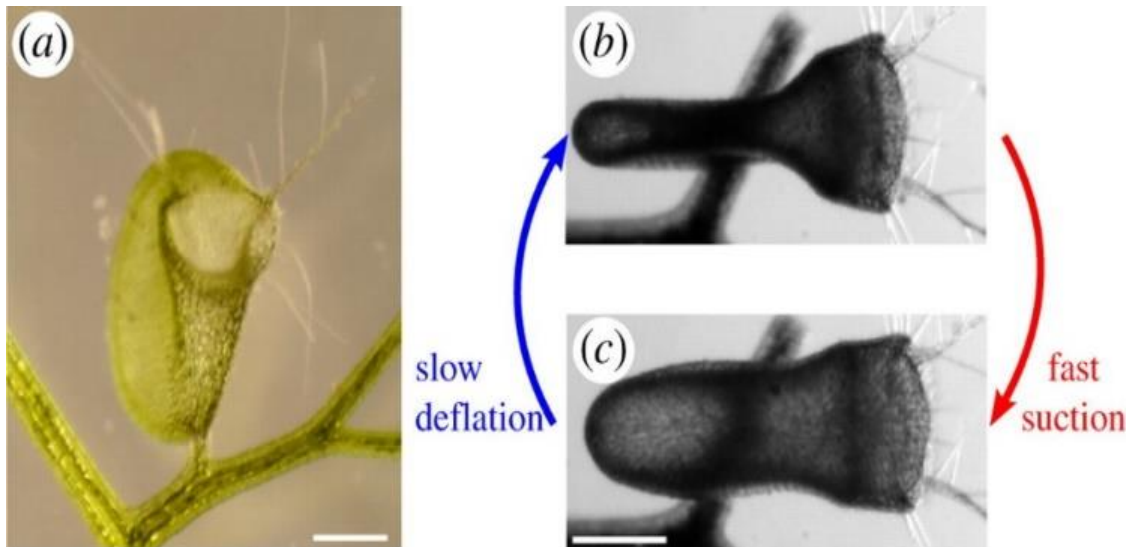


Figura 5. Trampa de succión (suction trap) de *Utricularia* sp. En la imagen (a) podemos observar la trampa en la lupa y en la (b) la trampa cerrada y (c) la trampa activada entrando un flujo de agua hacia el interior (Vincent et al., 2011).

Si analizamos las distintas trampas de los géneros, nos damos cuenta que los géneros de plantas carnívoras que utilizan esta estrategia de trampas activas (*Aldrovanda*, *Dionaea* y *Utricularia*) presentan una saturación en sus trampas, pudiendo capturar solamente un número limitado de presas a la vez. Por otro lado, las plantas carnívoras que presentan una estrategia de trampas pasivas, no presentan una saturación en la captura de presas. La captura de presas de las trampas pasivas no está limitada por la activación de la trampa, como sí ocurre en las trampas activas, sino por otros factores como el tamaño y el grosor de la propia trampa.

Esta saturación en la captura de presas supone ciertas limitaciones para las trampas activas, de manera que, al analizar la relación entre el tamaño de las presas y la tasa de captura, observamos que, mientras el tamaño del insecto no supere al tamaño de la trampa, la tasa de captura aumentará en relación al tamaño de la presa, mostrando tasas de captura insignificantes en presas menores a 1 mm. En cambio, en la trampa adhesiva (*flypaper*) de *Drosera* (trampa pasiva que veremos a continuación), la relación es contraria: a menor tamaño de la presa mayor tasa de captura. Sin embargo, y como así lo expone al final del estudio, no se ha estudiado, por un lado, si la diversidad en el tamaño de las trampas proporciona una mayor aptitud al medio al poder aumentar el espectro de tamaño de las presas y, por otro lado, si permitir escapar a las presas más pequeñas es una estrategia para optimizar las capturas puesto que los costos en la captura de un insecto pequeño supera a los beneficios de la digestión del mismo (Gibson y Waller, 2009).

Si examinamos las trampas de *Utricularia*, observamos que su arquitectura y su diversidad de formas varía según el grupo de *Utricularia* que analicemos. Mientras que las especies epífitas y acuáticas presentan trampas uniformes, las especies terrestres presentan una mayor heterogeneidad en las trampas. Dicha variabilidad en el tamaño de las trampas ayuda a presentar un espectro de presas más amplio (Reifenrath *et al.*, 2006). Con dichos estudios se podría pensar que la estrategia de presentar trampas de distintos tamaños evita la limitación detallada anteriormente y que una homogeneidad en el tamaño de las trampas llevaría a una menor aptitud de la captura. Sin embargo, no hay estudios que hayan enfatizado en la aptitud de presentar trampas de distintos tamaños.

## ii. Trampas pasivas

A diferencia de las activas, las trampas pasivas presentan un diseño basado en que una vez atraída la presa, esta sea incapaz de escapar. Dentro de las trampas pasivas existen dos estrategias importantes: las trampas de caída, o trampas jarra (en inglés, *pitcher*) y las trampas adhesivas (*flypaper*).

Las trampas jarra presentan una estructura similar a una copa o jarra, en algunos géneros está unida a una hoja por el nervio central y en otros casos, la jarra es la propia hoja. Este tipo de trampa se ha generado paralelamente en tres taxones distintos (Schnell, 2002).

En la familia Nepentáceas del orden Caryophyllales, la trampa está unida a la hoja por la nervadura de la hoja y presentan jarras de distintos tamaños y formas. Este tipo de trampa es muy similar al género *Cephalotus* del orden Oxalidales, esta planta jarra de Australia presenta unas copas mucho más pequeñas que la mayoría de los nepentes y no están unidas a las hojas sino presenta hojas fotosintéticas a la par que hojas trampa. Por otro lado, en la familia Sarraceniaceae del orden Ericales las hojas han sellado sus bordes entre si formando un cono, aunque en los distintos géneros, la jarra ha adoptado distintas formas y tamaños apareciendo un apéndice en forma de tapa e incluso sellándose con el borde de la copa en forma de cayado (Adlassnig *et al.*, 2010; Schnell, 2002).

En cambio, otras familias han optado por una secreción pegajosa en sus hojas para la captura de insectos. Esta estrategia de caza toma el nombre de *flypaper*, las tiras pegajosas utilizadas para la captura de moscas (Lloyd, 1942).

En los Caryophyllales donde están los nepentes y la Venus atrapamoscas, existen dos géneros con trampas *flypaper*, *Drosera* (Droseraceae) y *Drosophyllum* (Drosophyllaceae)



una planta carnívora endémica de la península ibérica (*D. lusitanicum*). En la familia Lentibulariaceae se encuentra un grupo de plantas carnosas que presentan unas hojas recubiertas de mucílago (Henarejos-Escudero *et al.*, 2018). Además de estas, existe una especie poco conocida, *Triphyophyllum peltatum* (Dioncophyllaceae), una liana del oeste tropical africano considerada el análogo africano de *Nepenthes*, que utiliza también esta estrategia de captura, aunque de forma temporal ya que sólo aparece en los individuos juveniles (Green *et al.*, 1979).

Por último, existe una planta carnívora que presenta una trampa muy particular, se trata de la *Genlisea* del orden Lentibulariaceae, que a diferencia de las demás no captura insectos sino microorganismos como pulgas de agua y algunos paramecios, su trampa es similar a las trampas que se utilizan para capturar anguilas. A pesar de que existen unos cilios que empujan a la presa hacia la cavidad interna, se considera una trampa pasiva (Fleischmann *et al.*, 2010).

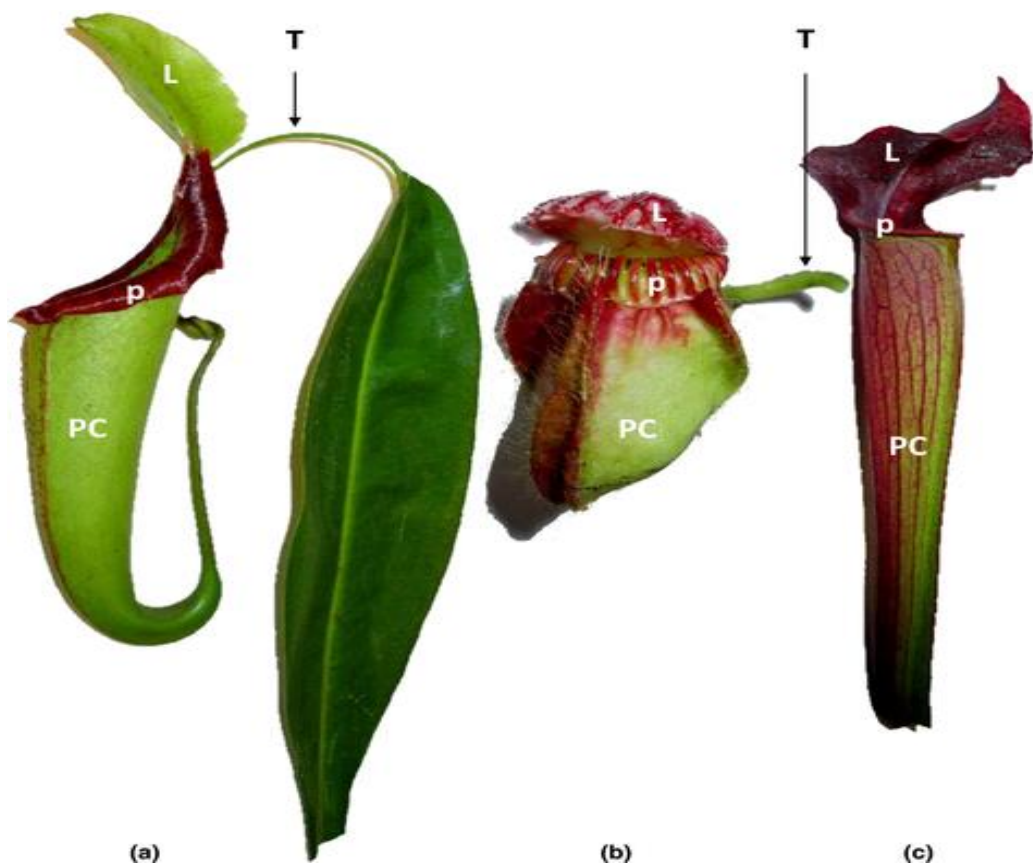


Figura 6. Distintas trampas pitcher de los distintos géneros (a) *Nepenthes sp.*, (b) *Cephalotus follicularis* (c) *Sarracenia sp.* Las distintas estructuras de la jarra son: tapa u opérculo (L), peristoma (p), jarra o pitcher (PC) y nervadura (T) (Thorogood *et al.*, 2018).

### **i. Trampas de caída (*pitcher traps*)**

La trampa jarra o *pitcher* es una trampa pasiva, sin movimiento, en la cual los insectos atraídos por el néctar del borde de la jarra caen irremediamente en el interior de ella. Sin poder salir, las presas mueren y son digeridas por la propia trampa a partir de enzimas proteolíticas. En la Figura 6 podemos observar las distintas trampas *pitcher* de cada familia,

- **Género *Nepenthes***

Este género, endémico de las selvas indonésicas con más de 160 especies descubiertas, ha desarrollado una diversidad de formas y tamaños en sus trampas excepcional (Thorogood *et al.*, 2018). No solo existen nepentes en Indonesia, sino que se han referenciado ya en otros continentes (Rembold *et al.*, 2010).

Las trampas del género *Nepenthes* están protegidas por una tapa para evitar la evaporación de los fluidos internos, la caída de partículas que podrían dificultar la acción de las enzimas o también para evitar que se contamine el líquido interno. Por debajo de esta cubierta, se encuentra la abertura, rodeado por un anillo llamado **peristoma**, una estructura lisa y muy resbaladiza en la cual las células epidérmicas se superponen y despliegan un enmarañado complejo de crestas. Todo este complejo de crestas que rodean la superficie de la abertura presentan una dirección conjunta hacia el interior de la jarra, terminando en pequeños dientes donde se encuentran los **nectarios**, glándulas que excretan un fluido azucarado o néctar (Wang *et al.*, 2009). La humedad ambiental y la secreción azucarada en el peristoma, componen una película resbaladiza por toda la estructura, reduciendo casi a cero la fuerza de fricción. Esto provoca en el insecto un efecto similar al “acuaplaning” que le hace caer irremediable en el líquido enzimático del interior de la trampa (Bohn y Federle, 2004).

Para más infortunio de la presa, las paredes interiores de la jarra están cubiertas por una película quebradiza de cera que da una apariencia engañosa de rugosidad para el insecto, que al intentar fijarse a ella para salir de interior se rompe inutilizando la capacidad de adherencia del artrópodo. Además, la maquinaria de la trampa *pitcher* en *Nepenthes* esconde otro secreto, la presencia de pelos en dirección al interior de la jarra que, en contacto con los cristales de cera imposibilitan la salida (Wang *et al.*, 2009).

Se han descrito diversas modificaciones a esta estructura general de las trampas *pitcher*, en función de las condiciones ambientales o situación geográfica de la especie

concreta. Así, en las selvas de Borneo las especies típicas de suelos montañosos presentan un peristoma mucho más desarrollado y un líquido enzimático más viscoso que dificultan la salida de los insectos voladores. En cambio, especies de *Nepenthes* de tierras bajas presentan recubrimientos internos de ceras que imposibilitan la salida de hormigas y demás insectos que colonizan el suelo donde habitan. Además, estas plantas carnívoras no solo han modificado sus estructuras para garantizar el éxito en las capturas de sus presas, sino que se han adaptado con un objetivo distinto a la depredación. Especies como *Nepenthes lowii*, *N. rajah* y *N. macrophylla* han desarrollado peristomas más grandes y tapas cóncavas para facilitar la entrada de excrementos de musaraña, desarrollando un mutualismo con dicho mamífero. Estas especies de *Nepenthes* producen cantidades significantes de néctar que alimentan a musarañas y estas, en cambio, defecan dentro de la jarra (Thorogood *et al.*, 2018).

No obstante, los últimos estudios mantienen una discrepancia con la afirmación de Thorogood *et al.* (2018) sobre el mutualismo con las musarañas, y que actualmente no está resuelta. Mientras Greenwood *et al.* (2011) defienden un mutualismo beneficioso para ambas especies, Bauer *et al.* (2015) no defienden dicho mutualismo de forma efectiva puesto que la trampa de *N. rajah* es visitada por multitud de vertebrados nectarívoros que no benefician a la planta.

Analizando el artículo de Bohn y Federle (2004) en el cual consideran el peristoma una de las principales estructuras de captura por parte de la planta debido al efecto “*aquaplaning*”, se presenta cierta discrepancia cuando se compara con el trabajo de Gaume *et al.* (2002). En este último artículo se analizan las distintas estructuras para observar cual presenta mayor eficiencia en la captura de presas. Utilizando ejemplares de *Nepenthes alata* se suministran a dos poblaciones distintas, moscas (*Drosophila melanogaster*) y hormigas (*Iridomyrmex humilis*). Los resultados no muestran diferencias significativas en la captura de moscas y hormigas, sin embargo, ambas especies resbalan siempre por la parte cerosa, señalándola como el principal mecanismo de captura (Gaume *et al.*, 2002). Dicha afirmación parece contradecirse con el artículo de Bohn y Federle (2004), al cuestionar el peristoma como efectivo para la captura de insectos.

El efecto de *aquaplaning* presenta ciertos requisitos que defiende Bohn y Federle (2004) en su discusión. Por un lado, el *aquaplaning* solo se produce en situaciones donde la humedad es relativamente alta para que se impregne completamente el peristoma. Debido a la hidrofobicidad de las hojas que aportan los lípidos de superficie que la recubren, está completa hidratabilidad de una estructura vegetal es una situación poco

común. No obstante, podría darse la situación de *aquaplaning* siempre y cuando la superficie rugosa del peristoma forme ángulos inferiores a 90°. Si se compara con el estudio de Thorogood *et al.* (2018) no sería extraño señalar que los *Nepenthes* de tierras altas presenten un peristoma desarrollado porque en dicho hábitat, las condiciones para que ocurra el *aquaplaning* se cumplen. Los hábitats montañosos donde crecen *Nepenthes* de tierras altas presentan una humedad relativa superior a los hábitats con una elevación menor (Thorogood *et al.*, 2018). El estudio de Gaume *et al.* (2002) utiliza un *Nepenthes* de tierras bajas (*N. alata*) en condiciones de laboratorio y posiblemente no alcanza las condiciones necesarias para una completa hidratabilidad del peristoma, por ello, la captura recae en la parte cerosa del interior de la jarra. Por último, los estudios analizados anteriormente, no han considerado el tamaño de los insectos como un factor en la tasa de captura de las trampas existiendo un sesgo y mostrando una necesidad en estudiar cómo afectan las distintas estructuras de la trampa *pitcher* en el tamaño de los insectos.

*Nepenthes* se ha adaptado a un aislamiento poblacional en las islas de Indonesia colonizándolas desde el nivel del mar hasta los 3000 m de altitud, por lo cual, ha tenido que haber una especialización entre los individuos para evitar una competencia intraespecífica y coexistir grandes poblaciones de plantas jarras. Cabe señalar, además, que la localización paleotrópica donde se hallan facilita la **radiación adaptativa** del género (Pavlovič, 2012).

- **Familia Sarraceniaceae**

Como ya hemos señalado las plantas con trampa tipo jarra no solo crecen en Indonesia. La familia Sarraceniaceae es originaria del continente americano y está compuesta por tres géneros, el género *Sarracenia* o planta jarra norteamericana, el género monotípico *Darlingtonia* o lirio cobra y el género suramericano *Heliamphora* o ánfora de pantano (Ellison *et al.*, 2012). En primer lugar, hablaremos del género más popular dentro de esta familia, *Sarracenia*. Este género presenta 8 especies “clásicas” aunque con los últimos estudios moleculares han considerado aumentar el número de especies a 11. Muchas de sus especies y subespecies presentan una gran amenaza debido a la pérdida del hábitat y la captura indebida de sus ejemplares, pero la complejidad que existe genéticamente entre las diversas especies complica la realización de estudios para la conservación (Stephens *et al.*, 2015).

El género *Sarracenia* ha convertido su hoja en una jarra bilobulada con una nervadura central y un **opérculo** que protege la abertura y evita el llenado excesivo por la lluvia. A

diferencia de *Sarracenia*, en el género *Heliamphora*, el tamaño del opérculo se ha reducido a una pequeña “cuchara” que no protege del llenado, pero obtiene otra función como atrayente principal de la planta, por la presencia de nectarios. En cambio, en el género *Darlingtonia* el opérculo se ha sellado con los labios evitando completamente la entrada de agua. En etapas inmaduras de la hoja, el opérculo se encuentra sellado con los labios formando una cavidad cerrada, pero una vez madura la hoja, el opérculo se separa de los labios permitiendo la funcionalidad de la trampa (Samuel y Jones, 1920; Schnell, 2002).

La pared interna de las jarras, incluido también el opérculo, está recubierta por multitud de pelos orientados hacia el interior que evita la salida de los insectos una vez capturados. En la pared externa y, sobre todo, en la proximidad de la abertura existen multitud de glándulas secretoras de néctar encargadas de atraer al insecto. Generalmente el insecto escala por el exterior de la trampa hasta llegar a los labios del orificio de entrada donde encuentra una gran cantidad de néctar. El labio se encuentra engrosado y curvado hacia el interior, muy similar al peristoma de *Nepenthes*, provocando que el insecto resbale y caiga al interior. En el interior se secreta un líquido enzimático que digiere las presas. En algunas especies el volumen de este líquido enzimático puede ser de unas pocas gotas, pero en otras de varios mililitros (Samuel y Jones, 1920; Schnell, 2002).

En el género *Heliamphora*, endémico de las tierras altas de Venezuela, se han descubierto en el último siglo una decena de especies distintas. Este género ha colonizado tierras con una altitud de 3000 m sobre el nivel del mar, los tepuyes venezolanos. El género *Heliamphora* ha presentado cierta controversia ante la falta de presas en sus trampas y la ausencia de enzimas, lo que ha llevado a considerarla simplemente como una planta fotosintética. Actualmente, se conoce un número abundante de especies en las cuales han observado presencia de enzimas, cumpliendo los requisitos de plantas carnívoras (Jaffe *et al.*, 1992).

Como habíamos mencionado anteriormente, su tapa u opérculo se ha modificado a una pequeña cuchara resbaladiza de la cual emana un olor atrayente y una secreción similar a la miel o el néctar. La presa al posarse sobre esta pequeña proyección del nervio central de la trampa, resbala y cae al líquido interno del cual no puede escapar por la presencia de pelos hacia el interior que recubre toda la pared de la trampa. Al presentar un opérculo que no evita el llenado excesivo de la trampa, el género *Heliamphora* ha desarrollado unas trampas con capacidad de sifón manteniendo el líquido por debajo de la región con

pelos. Actualmente se piensa que dicho género presenta multitud de especies que aún no han sido descubiertas (Jaffe *et al.*, 1992).

El último género de la familia Sarraceniaceae es *Darlingtonia* con una única especie *D. californica*, proveniente de los estados de Oregón y California. Es un género que se encuentra amenazado y figura en la lista de especies en peligro de extinción de la UICN. Presenta un rasgo distintivo a sus taxones hermanos, la parte más distal de la jarra presenta una estructura en forma de casco o globo con una abertura inferior desde la cual emergen dos prolongaciones aladas simulando la flor de un lirio o la lengua de una cobra. Esta abertura hacia abajo que presenta *Darlingtonia* evita el llenado de la trampa por agua de lluvia, reduciendo su contenido enzimático a unas pocas gotas en el interior de la trampa (Lloyd, 1942).

El néctar se secreta por toda la apertura de la trampa y por las prolongaciones aladas, El insecto es atraído por este néctar y por los colores vistosos que presenta el casco de la *Darlingtonia*. Engañados por las falsas **fenestraciones** que presenta *Darlingtonia californica* los insectos se adentran hacia el interior y acaban resbalando, al igual que sus taxones hermanos, evita la salida con la presencia de pelos (Lloyd, 1942).

- *Cephalotus follicularis*

El último linaje importante con presencia de trampas tipo jarra o *pitcher* es la familia monotípica Cephalotaceae con la especie *Cephalotus follicularis* o planta jarra australiana. Esta especie endémica del suroeste del continente australiano se encuentra en peligro de extinción debido a la pérdida de hábitad. La planta jarra australiana no es una planta carnívora obligada como las demás, puesto que presenta hojas fotosintéticas sin jarras. La jarra está unida a la estructura foliar por la parte distal de la hoja que se conectan por el peciolo, fusionándose con la tapa u opérculo de la jarra. Esta tapa al igual que sus análogos evita la entrada masiva de agua o la evaporación del líquido acuoso enzimático presente en el interior, estas tapas u opérculos presentan una movilidad en forma de bisagra en la cual dependiendo de factores ambientales se abre o se cierra. Sobre esta estructura se asientan unos dientes que sobresalen hacia el interior a modo de cornisa con el propósito de hacer resbalar las presas y evitar su salida. Como todas las demás plantas jarra, presenta pelos en dirección al interior y un contenido volumétrico sustancial equiparable a los nepentes. El tamaño de sus jarras puede depender de la variedad en cuestión, pero no suele superar los 20 cm (Nicholls *et al.*, 1985; Arber, 1941).

- **Enzimas**

A pesar de la similitud morfológica de los tres linajes, el conjunto de enzimas que utilizan para la digestión es muy dispar, ya no solo a nivel de familias sino de géneros como ocurre en las Sarraceniaceae. Los primeros estudios sobre la actividad enzimática de las plantas carnívoras se realizaron con *Nepenthes*. Se observó que estas plantas realizaban una digestión de pequeños trozos de carne que el observador suministraba. Al colocar trozos de carne similares en agua destilada, la desintegración no tenía lugar con la misma velocidad, lo que llevó a sugerir que el líquido excretado por las *Nepenthes* presentaba compuestos proteolíticos y un grado de acidez similar a los jugos gástricos de los humanos (Adlassnig *et al.*, 2010). Un experimento se realizó con *Sarracenia purpurea*, y en este caso la digestión duró un tiempo mayor que en *Nepenthes*. Con las nuevas técnicas se pudo cuantificar la presencia de enzimas, particularmente peptidasas, proteasas y RNAasa. En cambio, se observó que en algunas especies de *Heliamphora* (*H. nutans*, *H. minor* y *H. ionassi*) no se medía actividad enzimática, pero sí una gran cantidad de colonias bacterianas que podrían realizar la función digestora. En *Darlingtonia californica* se conoce que la función de la digestión está encargada a las bacterias simbioses que colonizan el líquido interno de la planta (Adlassnig *et al.*, 2010).

Por último, los estudios más recientes en biotecnología, aportan nuevos descubrimientos sobre enzimas y sus posibles usos en la industria. Cabe señalar que actualmente, en la industria del cuero, farmacéutica, y de producción alimentaria, se utilizan grandes cantidades de proteasas. Las proteasas ocupan un 60% de la producción de enzimas a nivel mundial, provocando que se necesiten nuevas vías para la obtención de dichas enzimas. En los últimos años se ha prestado cierta atención a la obtención de enzimas de origen vegetal, sobre todo, partir de las plantas carnívoras, puesto que presentan una gran diversidad de proteasas con características distintas. El uso de enzimas Nepenthesin, obtenidas de especies de *Nepenthes*, se han utilizado para la industria biofarmacéutica debido a la estabilidad ante reactivos desnaturizantes y la alta especificidad con el sustrato (Ravee *et al.*, 2018). Cabe señalar que actualmente no existen estudios comparativos entre la producción de enzimas específicas y el tipo de insectos digeridos, pero el nuevo enfoque que se está dando a las proteasas para uso industrial, podría ofrecer nuevos descubrimientos que esclareciesen el origen evolutivo de las enzimas en las plantas carnívoras.

## ii. Trampas adhesivas (*flypaper traps*)

Las trampas de 5 familias distintas (Drosophyllaceae, Roridulaceae, Lentibulariaceae, Byblidaceae y Droseraceae) han desarrollado un sistema de captura basado en hojas pegajosas que digieren sus presas. El potencial que presentan dichas trampas en la captura de invertebrados se basa en la presencia de tricomas secretores de mucílago.

- **Género *Drosera***

El género por excelencia de las trampas *flypaper* es *Drosera*, con un total de casi 200 especies conocidas, distribuyéndose por todos los continentes a excepción de la Antártida. La forma que presentan las droseras puede ser muy variada, aunque se pueden englobar en dos morfologías básicas. Por un lado, especies como *Drosera capensis*, que presenta unas hojas lineales con el haz cubierto por tentáculos alargados que terminan en pequeñas gotas de mucílago, y que, al igual que otras especies, presentan una movilidad en la hoja que permite enroscarla alrededor de la presa aumentando el contacto con las glándulas digestivas. Por otro lado, *Drosera spatulata* presenta unas hojas de forma espatulada, es decir, en forma de cuchara y aunque presenta cierta movilidad en sus hojas, no resulta tan llamativa como *D. capensis* (Poppinga *et al.*, 2013).

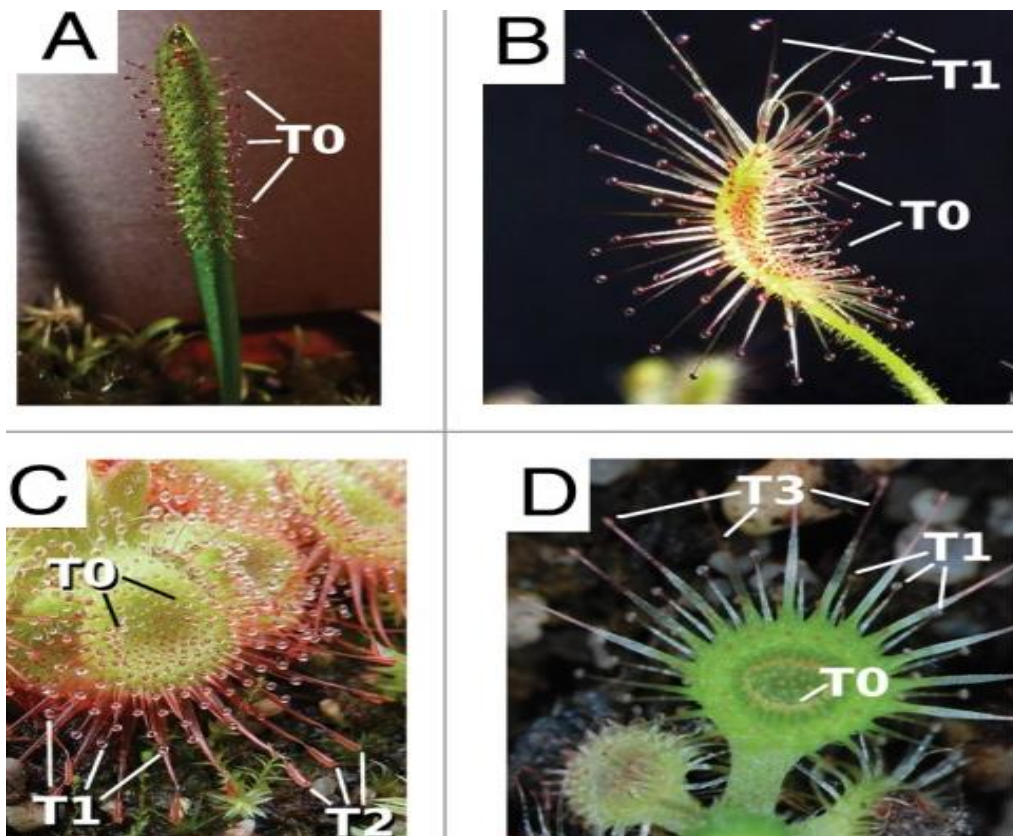


Figura 7. Trampas flypaper del género *Drosera*. (A) *D. arcturi*. (B) *D. scorpioides*. (C) *D. sessilifolia*. (D) *D. glanduligera* (Poppinga *et al.* 2013).



Las droseras han presentado también modificaciones en sus **tentáculos** según la necesidad y la diversidad de insectos con los que interacciona (Figura 7). El tentáculo base, o T0, es el más indiferenciado de todos, capaz de moverse en un plano para capturar las presas que se posan en el centro de la hoja. Algunas especies de *Drosera* han desarrollado tentáculos para la captura de artrópodos voladores, T1. Se localizan en el extremo de la hoja y presentan un tamaño mayor, además de una mayor rapidez de movimiento respecto al T0. Los T2, tentáculos sin pegamento, presentan un ápice en forma de cuchara que ayudan a los T0 y T1 a inmovilizar presas grandes. Al igual que los T1, también se encuentran en el borde de la hoja. Por último, los T3 son tentáculos sin pegamento al igual que los T2, pero se distinguen por su forma en bisagra. Los T3 son únicos de *Drosera glanduligera* y presentan un movimiento extremadamente rápido, su activación solo se da de manera directa, no por la activación de otros tentáculos (Poppinga *et al.*, 2013).

- **Géneros *Drosophyllum* y *Byblis***

Dentro de los Caryophyllales, existe otra familia, Drosophyllaceae. Con una sola especie, *Drosophyllum lusitanicum* que presenta unas particularidades a analizar. Filogenéticamente parte de un origen común a las droseras. En cambio, sus tricomas glandulares han surgido análogamente a las droseras, aunque las glándulas digestivas son genéticamente similares. Por otro lado, es una especie endémica de la Península Ibérica, encontrándose en suelos secos. Presenta un tallo leñoso con hojas lineales cóncavas recubiertas por glándulas sésiles y pedunculadas en la cara axial y unas raíces desarrolladas para absorber la deficiente humedad del suelo (Paniw *et al.*, 2017; Salces *et al.*, 2014).

Al igual que el género *Byblis*, no presentan movimiento en sus hojas, formando el grupo de trampas *flypaper* inmóviles. Por otro lado, la atracción que presentan sus trampas se debe a un aroma que libera, muy similar a la miel. Otros estudios defienden que el mucilago aparte de reflejar la luz visible, también refleja radiación ultravioleta que atraen a pequeños insectos voladores que se posan en sus hojas y quedan atrapados. Esta radiación ultravioleta que emite *D. lusitanicum* también se ha corroborado en el género *Drosera*, explicando la funcionalidad del tono rojizo que adopta el mucilago en estos dos géneros (Bertol *et al.*, 2015; Joel *et al.*, 1985).

Una vez conocida la ecología de *Drosophyllum* surge la discrepancia con el artículo de Givinish *et al.* (1984) mencionado en el apartado iii de resultados, “Beneficios y costes

de las plantas carnívoras”. Este trabajo analiza los principales factores que promovieron la aparición de las plantas carnívoras y cuando describe los costes y beneficios de *Drosophyllum* y *Byblis* no se tiene en cuenta la presencia de unas raíces desarrolladas, puesto que, en la mayoría de las plantas carnívoras habitan en suelos pantanosos donde el desarrollo de raíces es contraproducente. Este rasgo es estudiado por Paniw *et al.* (2017), donde se demuestra la aptitud de la planta carnívora al medio xérico gracias a una red de raíces desarrollada que puede absorber la cantidad de agua y nutrientes necesarios para una correcta afinidad al medio.

Tanto *Byblis* como *Drosophyllum* habitan medios xéricos y presentan trampas *flypaper*. La cuestión que se presenta y para la que no hay estudios existentes, es la relación de las trampas *flypaper* con la aptitud de la planta a medios secos y soleados (Figura 3, P2). Según nos indican Bertol *et al.* (2015), la tasa de captura de las trampas *flypaper* es bastante elevada, sin embargo, se desconoce si debido a su alta capacidad en atrapar insectos haga posible la aptitud al medio xérico.

Tanto Bertol *et al.* (2015) como Joel *et al.* (1985) defienden que las plantas carnívoras con trampas *flypaper* presentan la capacidad de producir compuestos orgánicos volátiles y refracción UV en el mucílago para atraer a las potenciales presas. Es cierto que los estudios comparativos realizados con imitadores de trampas *flypaper* (estructura de alambres amarillos impregnado con pegamento, (Bertol *et al.* (2015)) han mostrado un claro incremento en las capturas de las trampas respecto a los imitadores. Sin embargo, no hay estudios concluyentes en los mecanismos de atracción. Se sabe que el pigmento rojizo del mucílago, está compuesto de antocianinas. Sin embargo, no hay evidencia que sea atrayente de insectos puesto no hay estudios comparativos entre individuos de la misma especie con y sin antocianinas. Por otro lado, las antocianinas son pigmentos que protegen de la radiación UV, no sería imprudente señalar que la funcionalidad de las antocianinas no sea de atracción sino de protección para un medio tan soleado como en el que habitan.

- **Género *Pinguicula***

Como ya habíamos señalado, las trampas *flypaper* no solo se encuentran en los cariófilos, sino también en el género *Pinguicula*, que cuenta con más de 80 especies, distribuyéndose la mayoría en América Central, aunque también se pueden encontrar en Europa, Rusia y suroeste de China. Un rasgo basal en Lentibulariaceas es la presencia de glándulas sésiles encargadas de la absorción de los nutrientes. Sus hojas presentan cierta

movilidad enrollándose cóncavamente, aumentando la superficie de contacto con las presas capturadas, así pues, las glándulas sésiles pueden digerir y absorber mejor los nutrientes. A diferencia de las droseras, no presenta colores llamativos sino un gradiente de tonos verdosos y grisáceos (Legendre, 2000).

La diversidad existente en *Pinguicula* y el clima en el que conviven, las hace dividirse en dos grupos de especies (Anexo 1), de clima templado y de clima tropical. En las especies de clima templado durante los meses de invierno la planta detiene su crecimiento y forma una roseta sin hojas *flypaper* ni fotosintéticas para proteger la parte interna de la planta (**hibernaculum**) Incluso, en algunas especies la roseta se entierra debajo del suelo. Por otro lado, en las especies tropicales durante el invierno caen las hojas pegajosas y crecen hojas fotosintéticas. En especies centroamericanas, sus hojas se vuelven crasas para evitar la pérdida de agua, puesto que los inviernos suelen ser poco húmedos (Legendre, 2000).

Cabe señalar que las especies que presentan diferentes hojas según la estación son pinguículas heterófilas, mientras que, cuando no siguen un ciclo y presentan hojas carnívoras todo el año, son homófilas (Legendre, 2000).

La familia Byblidaceae presenta 6 especies de un mismo género *Byblis*, de las cuales, la mayoría son plantas australianas de crecimiento anual, desapareciendo en la estación desfavorable y manteniéndose en un pequeño bulbo enterrado bajo la tierra que seguidamente a las lluvias, vuelve a crecer hasta la siguiente floración, marcando el final del crecimiento. En su mayoría, las especies de *Byblis* se presentan como arbustos con hojas filiformes rodeada por tentáculos con mucílago, muy similar a *Drosophyllum lusitanicum*. Al inicio del siglo XXI, el género *Byblis* dividía a la comunidad científica, puesto que, al carecer de glándulas enzimáticas en sus hojas se consideraba protocarnívora (Conran *et al.*, 2002). En 2005, se publicó un artículo demostrando la existencia de enzimas fosfatasas en la especie *Byblis filifolia* (Hartmeyer, 2005).

- **Especie *Triphyophyllum peltatum***

Por último, la familia Dioncophyllaceae, que presenta una sola especie, *Triphyophyllum peltatum*. Habita en las selvas del trópico africano occidental creciendo sobre los árboles y adoptando una forma de liana. Además, posee la particularidad de que su carnivoría es **temporal** apareciendo solamente en la etapa juvenil. Presenta unas hojas filiformes repletas de mucílago que proporciona al organismo la capacidad de atrapar pequeños invertebrados e impedir que escapen para posteriormente ser digerido por la

presencia en la hoja de glándulas con capacidad hidrolítica, absorbiendo aminoácidos como la L-alanina. Algunos estudios demuestran que la carnivoría que presenta en etapas juveniles proporcionan a la planta nutrientes suficientes para transitar a una etapa adulta. Por último, mencionar que esta especie, debido a la situación beligerante que afrontan los países donde es endémica, se encuentra en peligro de extinción según la UICN (Bringmann *et al.*, 1999).

### **iii. Trampas de *Genlisea***

La carnivoría de *Genlisea* fue cuestionada durante mucho tiempo, puesto que no se observaban invertebrados en su medio que pudiesen ser presas potenciales. *Genlisea* no presentan unas raíces como tal, sino pseudoraíces o **rizofilas** que son derivados ontogénicos de las hojas y se convierten en las estructuras de caza que utiliza esta planta. Las presas de *Genlisea* no son invertebrados sino protozoos. Las rizofilas, o como describió Darwin, “trampa de anguila”, presentan un entramado de hileras con aberturas en la parte apical de sus brazos que se dirigen hacia el interior terminando en una cámara hueca de la cual las presas no pueden salir por la presencia de cilios que evitan el retroceso durante todo el recorrido. En el interior de esta cámara existen unas secreciones enzimáticas que digieren las presas, además se cree que en el interior de los rizomas se produce una situación de anoxia que contribuye a terminar con la vida de las presas (Fleischmann *et al.*, 2010).

### **c. Plantas protocarnívoras**

Se denomina **protocarnivoría** a aquella situación en la que las plantas no cumplen todos los requisitos establecidos para la carnivoría. Aunque algunos autores defienden este concepto, otros, sin embargo, defienden una rectificación en la definición de carnivoría, incluyendo el **mutualismo digestivo** (Anderson y Midgley, 2003). Este mutualismo digestivo se basa en obtención de nutrientes por parte de la planta gracias a la depredación del insecto hospedado. El caso más significativo es el género *Roridula gorgonias* (Anderson y Midgley, 2003; Darnowski *et al.*, 2006).

La especie *Roridula gorgonias*, pertenece a la familia Roridulaceae del orden Ericales, endémica de Sudáfrica, presenta tricomas glandulares que secretan un líquido viscoso con la misma función que las trampas *flypaper*, aunque distinta en cuanto a la composición del mucílago de la familia de las droseráceas. A diferencia de la secreción básicamente

proteica de *Drosera*, en *Roridula* es de carácter resinoso (hidrofóbico) y permite que se queden pegados multitud de insectos a sus estructuras foliares (Voigt y Gorb, 2010). Las gotas producidas por *Roridula* no contienen enzimas digestivos, pero en cambio, la planta ha establecido un mutualismo digestivo con hemípteros del género *Pameridea* sp., de la familia Miridae, del suborden de los heterópteros, que es capaz de caminar por encima de esta secreción sin quedarse pegado e ir consumiendo las presas que van quedando atrapadas en la planta, a diferencia de otros artrópodos, no es presa de la planta (Figura 8) (Anderson y Midgley, 2003; Voigt y Gorb, 2010a; 2010b).

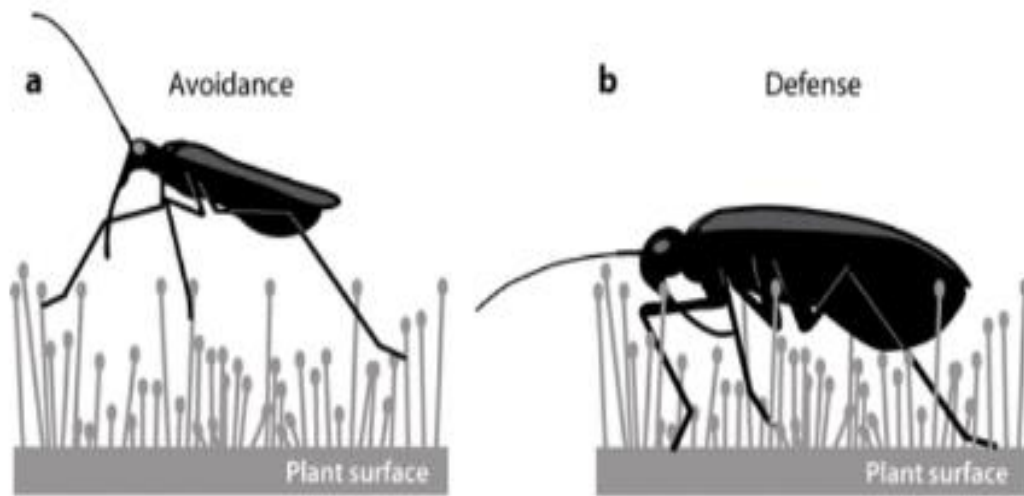


Figura 8. Representación gráfica de distintos insectos en contacto con *Roridula* sp. En la izquierda (a) el insecto *Pameridea* sp. puede desplazarse sin dificultad por las hojas. En la imagen de la derecha (b) se observa otro insecto inmovilizado en la hoja (Voigt y Gorb, 2010a).

*Pameridea* sp. ha desarrollado una fuerte interacción con su hospedador la planta protocarnívora *Roridula* sp., hasta el punto que las dos especies que incluye el género: *R. dentata* y *R. gorgonias* se asocian a dos especies distintas de *Pameridea*: *P. roridulae* (*R. gorgonias*) y *P. marlothi* (*R. dentata*). Es tal la especialización alcanzada que existen estudios donde demuestran que poblaciones de *Roridula* sp. sin interacción con *Pameridea* sp. disminuyen significativamente su crecimiento. *Pameridea* sp. es un insecto que depreda los insectos atrapados por *Roridula* sp. y los excrementos del insecto sirven como fuente de N para la planta (Anderson y Midgley, 2003; Wheeler y Krimmel, 2015). Los últimos estudios demuestran que la especie *Roridula gorgonias* presenta actividad fosfatasa en la epidermis, pero no se ha encontrado en las glándulas, es por eso que se encuentra en discusión si dicha fosfatasa tiene la función digestiva (Płachno *et al.*, 2006).

Observando el caso de *Roridula* es extraño considerar *Darlingtonia californica* como planta carnívora, puesto que no presenta enzimas digestivas y su carnivoría depende de

la microbiota que habita en el interior de la jarra. O, también, el caso de *Heliamphora*, en el que en algunas de sus especies no se ha observado una producción de enzimas. Por otro lado, ninguno de los estudios mostrados demuestra que *Roridula* absorba los minerales necesarios por otras estructuras que no sean las raíces. Las plantas carnívoras, por el contrario, presentan la facultad de poder absorber los nutrientes de la presa. La única pregunta que no se puede responder es si las plantas protocarnívoras son un escalón anterior a la carnivoría o forma parte de un gradiente que va de planta no carnívora a planta carnívora, similar a las plantas parásitas.

Existe otro caso, mencionado anteriormente, que complica más el concepto de carnivoría. Es *Triphyophyllum peltatum*. La carnivoría que presenta esta planta es temporal, ya que sólo es carnívora durante un período de tiempo corto en fase juvenil, mientras que durante toda su vida adulta es una planta no-carnívora (Bringmann *et al.*, 1999; Green *et al.*, 1979). Otro caso curioso es el género *Utricularia*. Esta planta acuática presenta una dieta en la cual, el 80% de las “presas” capturadas son restos vegetales y granos de polen (Renato, 2015). Estos ejemplos ilustran que probablemente los conceptos de carnivoría y protocarnivoría sirvan más para hacer referencia a un determinado hábito de las plantas que para una verdadera clasificación (Darnowski *et al.*, 2006).

Por otro lado, existen diversos géneros que presentan ciertas características similares a las plantas carnívoras. El género *Stylidium* y *Plumbago* presentan tricomas glandulares que secretan un mucílago capaz de atrapar insectos de reducido tamaño. El género *Stylidium*, con 316 especies descritas, habita en el Oeste de Australia coexistiendo a veces, con algunas especies de *Drosera* en suelos poco nitrogenados. Se ha observado la presencia de tricomas glandulares con actividad proteínasa, hecho que sugirió ser considerada protocarnívora. Sin embargo, un estudio utilizando la relación de isótopos de nitrógeno orgánico e inorgánico ( $\delta^{15} \text{N}$ ) asimilado por *Stylidium* mostró una mayor presencia de nitrógeno de procedencia inorgánica, demostrando que la planta no digería los insectos para obtener N (Nge y Lambers, 2018).

Al igual que *Stylidium*, *Plumbago auriculata* y *Plumbago indica* presentan tricomas mucilaginosos en los sépalos de la flor. El género *Plumbago* pertenece a la familia Plumbaginaceae y se considera un clado basal de los Cariofilales carnívoros (*Nepenthes*, *Drosera*...) (Albert *et al.*, 1992), presentando unos tricomas similares a las *flypaper* de dicho orden. Mediante un experimento se observó la secreción de proteasas aplicando soluciones de amonio, cloruro sódico (NaCl) y cloruro de amonio (NH<sub>4</sub>Cl), tal como ocurre en *Drosera capensis*. Sin embargo, se consideró que la carnivoría en *Plumbago* y

también en *Stylidium* es temporal durante la floración, de manera que el gasto energético que requiere la producción de semillas se costea con la captura y digestión de presas (Stoltzfus *et al.*, 2002). En cambio, otros autores defienden que la presencia de tricomas en las flores es un mecanismo de defensa para que los verdaderos polinizadores cumplan su función mientras que los insectos visitantes de las flores queden pegados en ellos y así aumentar la tasa polinizadora de esta especie (Schlauer, 1997). Por otro lado, se crea cierta discrepancia al considerar *T. peltatum* planta carnívora temporal, mientras que *Stylidium* y *Plumbago* protocarnívoras.

#### **d. Interacciones planta-insecto**

##### **i. El “conflicto” polinizador-presa**

La convivencia de plantas e insectos no solamente se ha establecido basándose en el beneficio de uno frente al perjuicio de la otra. Otras interacciones han surgido beneficiando a la planta sin causar ningún tipo de daño al insecto, incluso en muchos casos, los insectos también se han visto beneficiados en dicha interacción. En la polinización, las plantas necesitan transportadores de sus gametos para una correcta dispersión. En algunas especies, necesitan solo el viento (plantas anemófilas e hidrófilas) pero en la mayoría de las especies de plantas, necesitan polinizadores para realizar una correcta fecundación entre especímenes vegetales distantes.

Para entender la alta diversidad floral existente en el medio, hay que entender primero el **síndrome floral**. En el periodo que transcurre desde la apertura de la flor hasta su senescencia, la flor es visitada por multitud de insectos potencialmente polinizadores e insectos con una polinización deficiente. La presión selectiva que produce el coste metabólico en la producción de flores ha de ser compensado con el éxito reproductivo y por ello la selección de los polinizadores es clave para el éxito reproductivo (Fenster *et al.*, 2004).

La mayoría de las plantas carnívoras necesitan polinizadores para que la reproducción sexual sea posible. Sin embargo, los polinizadores podrían ser potencialmente capturados por la planta. De ahí el conflicto que se puede establecer entre el papel de polinizador y el de presa. Actualmente existen diversas hipótesis que intentan explicar cómo el vegetal evita dicho conflicto (Jüngens *et al.*, 2011).

En primer lugar, se piensa que la separación espacial de las flores respecto a las trampas intenta evitar que los polinizadores no sean cazados por las trampas. Esta

hipótesis se puede observar en el género *Dionaea*. En segundo lugar, algunas especies de plantas carnívoras para evitar el conflicto, presentan flores hermafroditas que permiten la autofecundación sin la presencia de polinizadores. Dicho mecanismo se puede observar en plantas carnívoras anuales. En tercer lugar, el género *Sarracenia* presenta especies que una vez empiezan la estación favorable y antes de la producción de nuevas jarras aparece la inflorescencia produciendo una separación temporal entre los polinizadores y las presas (Jüngens *et al.*, 2011). Por último, lugar, especies como *Drosophillum lusitanicum* el conflicto entre presa y polinizador se resuelve con la secreción de sustancias volátiles, distintas a las producidas por las trampas, que atraen insectos poco comunes como presas de la planta, de tal forma que existe una diferencia entre especies polinizadores y presas (Bertol *et al.*, 2015; Jüngens *et al.*, 2011).

Si analizamos la primera hipótesis, defiende, la separación de la flor de las estructuras de caza. En el artículo de Anderson (2010), concluye que en las *Droseras* la presencia de flores separadas de las trampas no se debe al conflicto de presa-polinizador, sino a otros factores como mejorar la dispersión de las semillas o sobresalir de las demás flores y por tanto ser más atrayente. Pero a diferencia de las droseras, *Dionaea* es un género monotípico y no es posible realizar el mismo estudio para aceptar o rechazar la hipótesis de la separación espacial.

Sin embargo, existen casos estudiados donde la resolución del conflicto polinizador-presa no encaja en ninguna hipótesis. Es el caso de la planta protocarnívora *Roridula* y su hemíptero hospedador *Pameridea* sp., del que hablamos anteriormente. *Pameridea* es posiblemente también el polinizador de *Roridula*, debido principalmente a dos factores, por un lado, su naturaleza carnívora depreda a los polinizadores que visitan las flores y, por otro lado, el contacto con las flores permite el transporte de polen de un espécimen a otro. Sin embargo, no se puede descartar que la polinización pueda ser anemófila. Por último, y aunque no se han observado abejas alrededor de *Roridula*, sus flores parecen estar adaptadas para alguna especie de abeja (Anderson *et al.*, 2003).

## **ii. Inquilinismo y parasitismo: fitotelmata**

En muchas ocasiones, algunos caracteres de las plantas son aprovechados por los insectos sin causarles ningún daño. El concepto de fitotelmata se acuñó para aquellos ambientes acuáticos que puede presentar una planta en sus hojas o tronco (Maguire, 1971), incluso, en el caso de las plantas carnívoras, en sus trampas. Estos hábitats no



suelen superar los 200 ml de agua y en la mayoría de los casos se dan en ambientes tropicales. Estas charcas formadas pueden ser efímeras o duraderas, que son las que verdaderamente tienen un interés biológico, puesto que se crean multitud de relaciones tróficas (Mogi, 2004).

Además de las interacciones mutualistas que se han observado entre musarañas y *Nepenthes* de tierras altas. La acumulación permanente del líquido en las jarras ha promovido la presencia de una gran diversidad de bacterias, protozoos, incluso invertebrados, formando una comunidad ecológica. La fuente de energía de este microecosistema es el detritus, la hojarasca y demás materia orgánica que va cayendo en la jarra de la planta carnívora, posteriormente, podemos encontrar descomponedores procariotas e, incluso, depredadores como las larvas de mosquito (Mogi, 2004).

*Sarracenia purpurea* no presenta una tapa que proteja el interior de la trampa y la lluvia se introduce dentro produciendo un potencial ecosistema acuático, ya que todas las presas que puedan caer dentro, no son digeridas por completo dejando materia orgánica a disposición de otros organismos como bacterias, hongos y otros descomponedores. A su vez, los rotíferos consumen estas bacterias y hongos, por último, las larvas de mosquito de algunas especies pueden crecer dentro de estos medios y ser depredador de rotíferos. En un medio de tan solo 50 ml aproximadamente, se crea una red trófica de 3 niveles que incluso puede incluir un cuarto nivel trófico si este medio es descubierto por alguna araña (Miller *et al.*, 2002).

La fitotelmata no solamente ofrece un medio acuático en el cual se sustenta un microecosistema ajeno al medio externo. Existen diversas interacciones con la planta jarra carnívora. La fitotelmata es un **inquilinismo** que puede ocasionar una relación de parasitismo hacia la planta. Algunas especies de hormigas se aprovechan de las presas capturadas por la planta para robarlas, si bien es cierto que la retirada de presas de las trampas por parte de las hormigas puede también contribuir a evitar su putrefacción dentro de la jarra, lo que supondría un beneficio indirecto para la planta (Clarke y Kitching, 1993; Adlassnig *et al.*, 2010).

Por otro lado, la fitotelmata puede ofrecer beneficios en la digestión de las plantas jarra. Algunas bacterias ofrecen enzimas que mejoran la absorción de minerales de los insectos incluso pueden aumentar la viscosidad que evita la escapatoria de las presas. Este fenómeno se ha observado en el líquido de las darlingtonias (Adlassnig *et al.*, 2010; Armitage, 2016). Otra característica que presenta la fitotelmata y con alto valor ecológico, es la presencia de especies no observadas en ningún otro medio, es el caso de la araña

cangrejo *Misumenops nepenthicola* que se ha encontrado solo en las jarras de *Nepenthes gracilis* (Figura 9) (Chua y Lin, 2011).

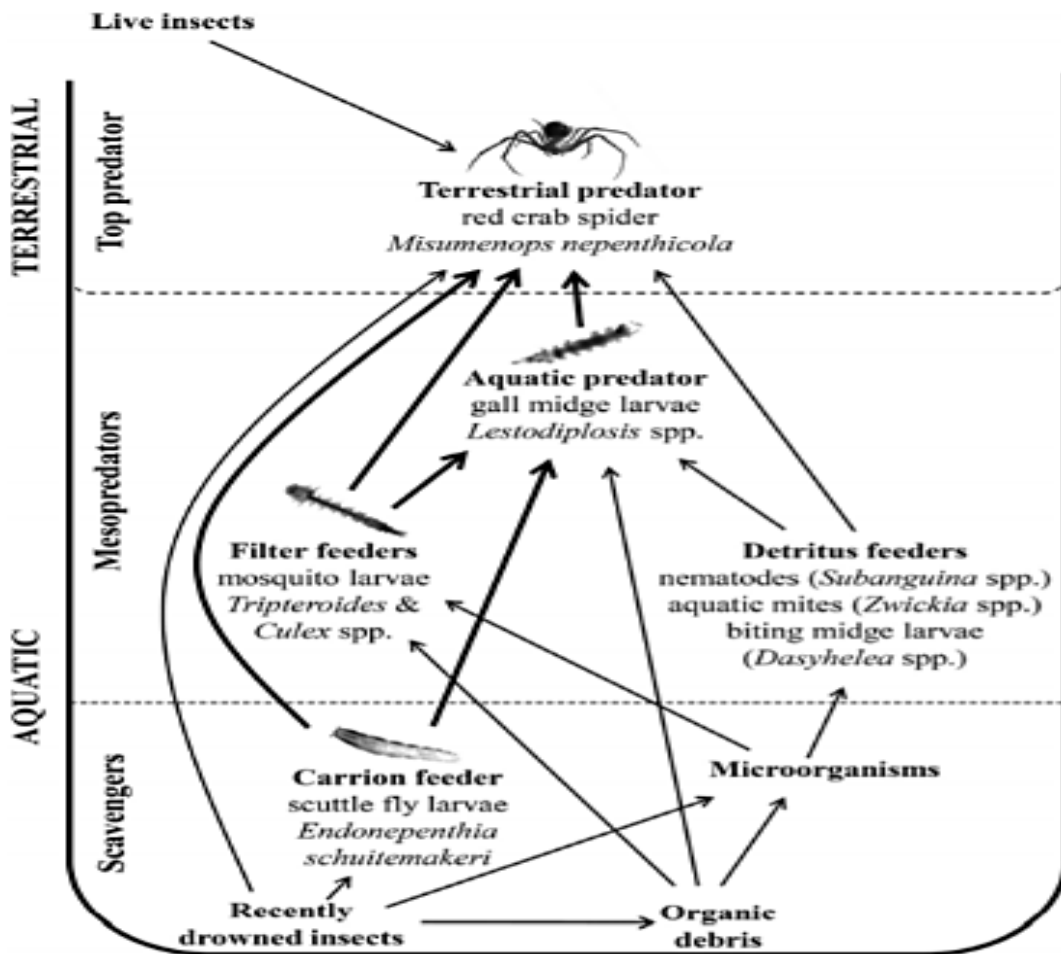


Figura 9. Esquema representativo de una cadena trófica en el microecosistema formado en el líquido de una jarra de *Nepenthes gracilis*. Se puede observar la presencia de varios niveles con la presencia de un superdepredador en el nivel 4º de la cadena trófica (Chua y Lin, 2011).

### e. Cuantificando el interés por las plantas carnívoras en la ciencia – Un breve análisis bibliométrico

El estudio bibliométrico es una disciplina dentro de la cienciometría en la cual su objetivo es mostrar un indicativo cuantitativo de la tendencia mostrada en la ciencia a partir de las publicaciones académicas (Becerra, 2014). Dado que el objetivo de este trabajo es una puesta al día de los conocimientos sobre las plantas carnívoras he creído conveniente realizar una evaluación bibliométrica para ver cómo ha evolucionado el número de publicaciones sobre este tema a lo largo del tiempo, como una aproximación al interés científico en esta materia.

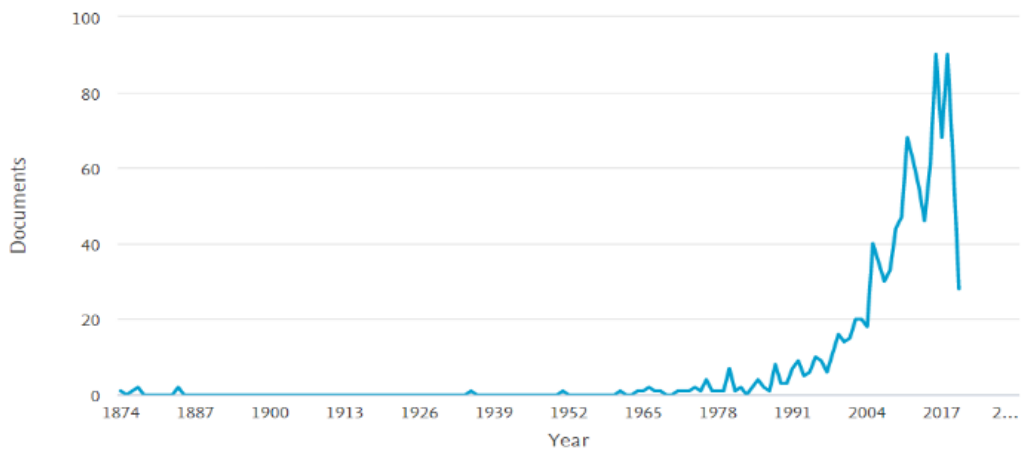


Figura 10. Gráfica de las publicaciones por año en las cuales aparece el término "plantas carnívoras" en título, resumen o keywords. Fuente: Scopus

Como podemos observar en la Figura 10, la primera publicación donde se hace referencia a las plantas carnívoras es en 1875, mismo año en el que se publica el libro *Insectivorous Plants* de Charles Darwin. Sin embargo, las publicaciones son escasas hasta finales del siglo XX donde empieza un creciente número de publicaciones relacionadas con las enzimas de las plantas carnívoras. El creciente número de publicaciones sobre enzimas concuerda con los avances en la cristalografía además de los estudios de filogenia a partir de los años 90. Por último, hay que señalar que en el año 2019 el número de publicaciones ha disminuido y parece que el 2020 sigue la misma tendencia.

#### Nº de publicaciones de cada género

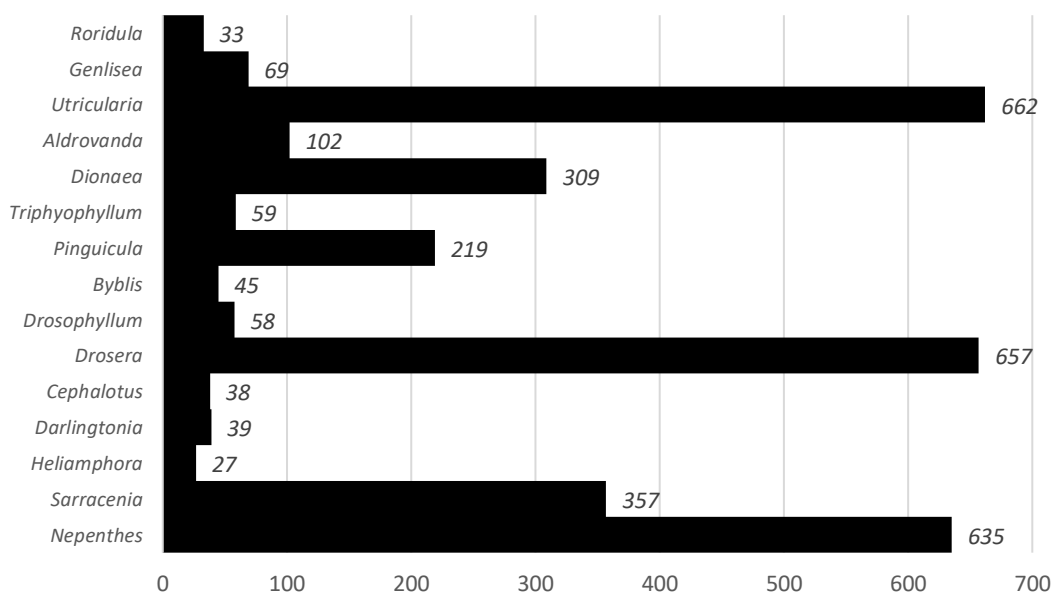


Figura 11. Gráfica acumulativa de las publicaciones por género.

En la Figura 11 se representa la distribución de las publicaciones en función de los distintos géneros de plantas carnívoras. Los géneros con más publicaciones, y los que por tanto han generado mayor interés en la comunidad científica, son: *Utricularia*, *Drosera* y *Nepenthes*.

Observando los resultados mostrados en este apartado cabe señalar que existe cierto sesgo en el número de publicaciones. La base de datos de Scopus, la cual se ha utilizado para este estudio, no alberga la totalidad de los artículos publicados en relación a las plantas carnívoras, por ello, el estudio se ha de tomar de forma orientativa. La suposición ofrecida para explicar el crecimiento de las publicaciones puede no deberse a la aparición de nuevas técnicas que hemos citado anteriormente sino, se podría deber a la mayor facilidad existente en la publicación de artículos de manera digital y que cada vez es mayor. Para ofrecer un estudio más concluyente se debería realizar un estudio estadístico comparativo y demostrar si la aparición de las nuevas técnicas sea causa de un aumento de publicaciones.

## 5. CONCLUSIONES

Habiendo formulado los objetivos propuestos para este trabajo y expuestos, a posterior, los argumentos estructuradamente en los distintos títulos en el apartado de resultados, cabe extraer las conclusiones respondiendo y unificando la finalidad de trabajo mostrado.

### ✓ **Objetivo 1 y 2. Conocer la evolución en el conocimiento de las plantas insectívoras y los cambios ocurridos en la taxonomía después de la aparición de los análisis filogenéticos.**

En el presente trabajo se ha evidenciado una evolución en el conocimiento de las plantas carnívoras. Esta evolución ha estado marcada por la mentalidad y los conocimientos preconcebidos existentes en el periodo histórico. Empezando por una explicación mitológica de los hechos en la edad media, se ha pasado a un razonamiento darwinista, refutando la hipótesis de Croizat y reorganizando los taxones, no solamente de las plantas carnívoras sino de los vegetales, empleando criterios filogenéticos (APG). Dichos análisis filogenéticos han profundizado en la problemática para la clasificación de las sarracénias, que hoy en día, sigue en controversia.

En la actualidad, los análisis filogenéticos han ofrecido una visión exitosa, desembocando en un cambio radical en el paradigma creyente de las plantas carnívoras.

La existencia indiscutible de los caracteres análogos en las plantas carnívoras ha encaminado a los científicos a conocer la ecología de las mismas y sus interacciones con el medio. Definitivamente, la taxonomía cambió hacia un modelo objetivo, basados principalmente en la genética y no solamente en aspectos morfológicos que pueden llevar a la confusión, como se ha demostrado en los distintos linajes independientes apareciendo y desapareciendo, la carnivoría, a lo largo de la evolución.

En conclusión, el conocimiento de las plantas carnívoras ha sido segmentado en diversas disciplinas que a través de la historia han sido estudiadas, desde la morfología, la fisiología y la evolución hasta los últimos avances en la filogenia. En cambio, se presentan diversas preguntas sin responder tan básicas como que es carnivoría y que es protocarnívora. Además, el poco registro fósil que se tiene, dificulta más conocer la evolución que presentó los distintos ancestros carnívoros presumiendo algunos focos como origen de la carnivoría.

✓ **Objetivo 3. Conocer los resultados obtenidos con la aplicación de un modelo coste-beneficio en las plantas carnívoras.**

La utilización pionera de un modelo matemático de coste-beneficio, ayudó a los científicos a esclarecer los distintos flujos de energía y explicar desde otra perspectiva la aparición de la carnivoría.

En este estudio se ha reiterado las características que presenta los medios donde la carnivoría en vegetales es común. Dichos medios además de la ausencia de minerales y la alta humedad, también presenta una alta luminosidad. El modelo coste-beneficio aplicado a la carnivoría, demostró una ausencia en el flujo de materia, en cambio, demostró que el aporte de nutrientes activaba potencialmente la fotosíntesis. El hecho de que las carnívoras presentaran una asimilación de Carbono heterótrofa fue reprobado. La aptitud de la carnivoría en el medio era posible si la luminosidad era lo suficiente para costear el gasto energético de las trampas.

Conocer la taxonomía mediante análisis filogenético nos muestra la presencia de caracteres análogos que complementado con los modelos de coste-beneficio demuestran la similitud de la presión selectiva efectuada sobre la planta.

✓ **Objetivo 4 y 5. Conocer la ecología y las amenazas de las plantas carnívoras y el funcionamiento de sus trampas.**

Un correcto análisis filogenético y un conocimiento profundo del medio, ayuda fundamentalmente a la conservación de las especies en su paraje natural. Sin embargo, existe poca literatura disponible sobre el estado de conservación de las distintas especies de plantas carnívoras, equiparable al conocimiento general en la conservación de los vegetales. A pesar de ello, los estudios indican que la principal causa en la disminución de biodiversidad en cuestión de plantas carnívoras es el crecimiento de la agricultura, la acuicultura y el uso de los recursos del suelo.

Conocer el estado de conservación, las amenazas y la presión antropogénica que presenta las distintas especies de plantas carnívoras se necesita la existencia de un estudio anterior sobre la ecología de las plantas carnívoras y sus interacciones con el medio. De esta manera, la correcta clasificación de las especies nos ayuda a desmenuzar realmente los problemas ocasionados a cada especie. Nuevamente, la **problemática de las sarracénias** se refleja por la dificultad presentada en la discrepancia en el número de sus especies que comporta a un estudio insuficiente para la conservación del género.

✓ **Objetivos 6 y 7. Conocer las interacciones de las plantas carnívoras con los insectos y que cambios evolutivos ha conllevado dicha coexistencia**

La descripción de las distintas estructuras de caza ayuda a conocer las interacciones de depredación de planta hacia insecto. Los dos casos más relevantes representados en el trabajo son el género *Nepenthes* y *Drosera*. Aunque la más común en la optimización de los recursos haya sido la depredación las plantas carnívoras, en determinadas circunstancias han desarrollado un mutualismo con algún insecto o animal.

Por otro lado, en algunos casos las interacciones con los insectos han sido alteradas por la alta competencia inter-específica, obligando a una relación trófica exclusiva para cada especie evitando así, una competencia por los recursos y mejorando su aptitud con el medio. Este hecho se demuestra en *Nepenthes*.

Debido a la depredación de insectos de las plantas carnívoras se ha originado un problema en la polinización de plantas carnívoras. Actualmente, existen distintas hipótesis para explicar cómo las plantas carnívoras afrontan el problema.

La coexistencia durante millones de años se manifiesta en las plantas carnívoras con las interacciones de mutualismo y depredación que hemos desarrollado en el trabajo, sin embargo, existe una relación de inquilinismo en el líquido interno de algunas trampas

carnívoras que permite el desarrollo de una cadena trófica. Dicha relación se define como fitotelmata.

✓ **Objetivo 8. Conocer el espectro existente de la carnivoría en plantas.**

Además de la problemática de las Sarracénias y las distintas hipótesis resolutivas al conflicto polinizador-presa, la comunidad científica en los últimos años se mantiene confrontada con la definición de carnivoría y protocarnivoría. Por un lado, la protocarnivoría se defiende como un eslabón antecesor a la carnivoría en sentido estricto y, por otro lado, la carnivoría no se define como un conjunto de requisitos sino la carnivoría y protocarnivoría se manifiestan dentro de un gradiente del hábito carnívoro, empezando por las plantas no carnívoras hasta las plantas carnívoras incluyendo dentro de espectro la protocarnivoría.

✓ **Objetivo 9. Analizar el impacto generado de las plantas carnívoras en la comunidad científica a través de un análisis bibliométrico**

Finalmente, el trabajo termina con un estudio bibliométrico sobre la evolución del conocimiento de las plantas carnívoras a partir de las publicaciones. La observación final que se extrae es, por un lado, el creciente número de publicaciones que cada año van saliendo y, por otro lado, la heterogeneidad en el conocimiento de los géneros. En este trabajo se ha mostrado un mayor conocimiento de los géneros que presentan mayor número de publicaciones.

## CONCLUSIONS

Having formulated the proposed objectives for this work and subsequently having set out the arguments structured in the various titles in the results section, conclusions can be drawn by unifying the purpose of the work shown.

- **Objectives 1 and 2. Know the evolution in the knowledge of insectivorous plants and the changes in taxonomy after the emergence of phylogenetic analyses.**

Throughout this project knowledge on carnivorous plants has been gained in many aspects. The aforementioned course presented the beliefs that were predominant during different historical periods. Starting with a mythological explanation of the facts in the Middle Age it has moved on to a Darwinist reasoning refuting the Croizat hypothesis and also reorganized taxons, not only from carnivorous plants but from vegetables which uses phylogenetic criteria (APG). The already said analyses have delved into the problem of the classification of sarracenias, which today remains in controversy.

To date, phylogenetic analyses have offered an insightful vision leading to a radical change in the paradigm for the evolution of carnivorous plants. The undeniable existence of analogous characteristics in carnivorous plants has directed scientists towards further understanding their ecology and their interactions with the environment. Taxonomy allowed for a more objective model, based mainly on genetics and not only on morphological aspects which can lead to confusion as has been demonstrated in the various independent lineages with appearing and disappearing carnivory over evolution.

In conclusion, knowledge of carnivorous plants has been fragmented into several disciplines that through history have been studied, from morphology, physiology and evolution to the latest advances in phylogeny. However, there are a number of unanswered questions fundamental as to how to define the concepts of carnivory and protocarnivory. (In addition, the shortage of the current fossil records hinders further investigation into the evolution of carnivorous ancestors, let alone the origin of carnivory.



- **Objective 3. Knowing the results obtained with the application of a cost-benefit model in carnivorous plants.**

The innovative use of a mathematical cost-benefit model helped scientists elucidate the different energy flows and explain the appearance of carnivory from a different perspective.

This study reiterated the characteristics of the environments where plant carnivory is common. These places, in addition to the absence of minerals and high humidity, also present a high luminosity. The cost-benefit model applied to carnivory demonstrated an absence in the flow of matter, but a deposition of nutrients that potentially activated photosynthesis. The hypothesis that carnivores presented a heterotroph carbon assimilation failed. The suitability of carnivory in the medium was possible when luminosity was sufficient to provide the energy output of the traps.

Knowing the taxonomy through phylogenetic analysis shows us the presence of analogous characteristics that complemented with the cost-benefit models demonstrate the similarity of the selective pressure executed on the plant.

- **Objectives 4 and 5. Knowing the ecology, the threats of carnivorous plants and the functioning of their traps.**

A correct phylogenetic analysis and a deep knowledge of the environment fundamentally helps the conservation of species in their natural place. However, there is scant literature available on the conservation status of the different species of carnivorous plants, compared to general knowledge in plant conservation. Nevertheless, studies indicate that the main cause in the decline of biodiversity in question of carnivorous plants is the rise in agriculture, aquaculture and the use of land (soil) resources.

In order to know the conservation state, threats and anthropogenic pressures presented by the different species of carnivorous plants, an earlier study on the ecology of carnivorous plants and their interactions with the environment is needed. In this way, the correct classification of the species helps us to analyse the problems each species faced thoroughly. Once again, the problem of sarracenias is reflected by the difficulty presented in the discrepancy of the number of its species that results in an inadequate study for the conservation of the genus.

- **Objectives 6 and 7. Knowing the interactions of carnivorous plants with insects and what evolutionary changes has led to such coexistence.**

The description of the different hunting structures helps to understand the plant predation interactions to insects. The two most relevant cases represented at the work are the genus *Nepenthes* and *Drosera*. Although the most common in the optimization of resources has been predation of carnivorous plants, in particular situations they have developed a mutualism with some insect or animal.

Additionally, in some cases interactions with insects have been altered by high interspecific competency, forcing a unique trophic relationship for each species thus avoiding a competency for resources and also improving their aptitude with the environment. This fact is demonstrated in *Nepenthes*.

Due to the predation of insects from carnivorous plants, there is a problem in the pollination of these types of plants. Currently, there are different hypotheses to explain how carnivorous plants face the problem.

The coexistence for millions of years manifests itself in carnivorous plants with the interactions of mutualism and predation that we have developed at work. However, there is a relationship of inquilinism in the internal liquid of some carnivorous traps that allows the development of a trophic chain. This relationship is defined as phytotelmata.

- **Objective 8. Knowing the existing spectrum of carnivorous plants.**

In addition to the problems of Saracens and the various resolute hypotheses of the pollinating-prey conflict, the scientific community remains confronted with the definition of carnivorie and protocarnivory recently. On the one hand, protocarnivory is defended as a previous link to carnivore in the strict sense.

On the other hand, carnivore is not defined as a set of requirements but carnivore and protocarnivory manifest within a gradient of the carnivore habit, starting with non-carnivorous plants to carnivorous, including within protocarnivorous spectrum.

- **Objective 9. Analyze the impact of carnivorous plants on the scientific community through bibliometric analysis.**

Analyzing the behaviour of the number of publications recorded on carnivorous plants over the years we conclude, on the one hand, that interest in this topic has been growing continuously from 1990 to 2017. In addition, it should be pointed out the heterogeneity in the knowledge of genres, as it is fathom from the unequal number of publications dedicated to each of them.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Adamec L. (1997) Mineral nutrition of carnivorous plants: a review. *The Botanical Review* 3: 273-299.
- Adamec L. (2003) Ecophysiological characterization of dormancy states in turions of the aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa*. *Biologia Plantarum* 3: 395-402.
- Adamec L. (2010) Mineral cost of carnivory in aquatic carnivorous plants. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 9: 618-621.
- Adamec L. (2018) Biological flora of Central Europe: *Aldrovanda vesiculosa* L. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 35: 8-21.
- Adlassnig W, Peroutka M, Lendl T. (2010) Traps of carnivorous pitcher plants as a habitat: composition of the fluid, biodiversity and mutualistic activities. *Annals of Botany* 2: 181-194.
- Aguilera A.: Fos S, Laguna E. (Eds.) (2010) Catálogo Valenciano de Especies de Flora Amenazadas. Colección Biodiversidad, 18. Conselleria de Medi Ambient, Aigua, Urbanisme i Habitatge, Generalitat Valenciana. Valencia.
- Albert VA, Williams SE, Chase MW. (1992) Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution. *Science* 5076: 1491-1495.
- Alcalá RE. (2018) Darwin, los pinzones y las plantas carnívoras. *Inventivo, la génesis de la cultura universitaria en Morelos* 13: 73-78.
- Alcalá RE, Domínguez CA. (1997) Biología de las plantas carnívoras: aspectos ecológicos y evolutivos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59-69.
- Anderson B. (2010) Did *Drosera* evolve long scapes to stop their pollinators from being eaten? *Annals of Botany* 4: 653-657.
- Anderson B, Midgley JJ. (2003) Digestive mutualism, an alternate pathway in plant carnivory. *Oikos* 1: 221-224.
- Anderson B, Midgley JJ, Stewart BA. (2003) Facilitated selfing offers reproductive assurance: a mutualism between a hemipteran and carnivorous plant. *American Journal of Botany* 7: 1009-1015.
- Arber A. (1941) On the morphology of the pitcher-leaves in *Heliamphora*, *Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Cephalotus*, and *Nepenthes*. *Annals of Botany* 5, 20: 563-578.
- Armitage DW. (2016) Bacteria facilitate prey retention by the pitcher plant *Darlingtonia californica*. *Biology Letters* 11: 20160577.

- Bauer U, Rembold K, Grafe TU. (2016) Carnivorous *Nepenthes* pitcher plants are a rich food source for a diverse vertebrate community. *Journal of Natural History* 7-8: 483-495.
- Beatović M, Randelović VN. (2018) *Drosera rotundifolia* L. (Droseraceae), endangered carnivorous plant species in the flora of Serbia – state of populations and phytocoenological compliance in the area of the Vlasina plateau. (Tesis postgrado). University of Niš, Serbia.
- Becerra LDA. (2014) Estudio bibliométrico sobre uso de métodos y técnicas cualitativas en investigación publicada en bases de datos de uso común entre el 2011-2013. *Revista Iberoamericana de Psicología* 2: 67-76.
- Benzing DH. (1987) The origin and rarity of botanical carnivory. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 364-369.
- Bertol N, Paniw M, Ojeda F. (2015) Effective prey attraction in the rare *Drosophyllum lusitanicum*, a flypaper-trap carnivorous plant. *American Journal of Botany* 5: 689-694.
- Blanca G, Ruíz-Rejón M, Zamora R. (1999) Taxonomic revision of the genus *Pinguicula* L. in the Iberian Peninsula. *Folia Geobotanica* 3: 337-361.
- Blondeau, G. (2004) *El gran libro de las plantas carnívoras*. Editorial de Vecchi.
- Böhm J, Scherzer S, Krol E, Kreuzer I, von Meyer K, Lorey C, Al-Rasheid KA, Rennenberg H, Shabala S, Neher E, Hedrich R. (2016) The Venus flytrap *Dionaea muscipula* counts prey-induced action potentials to induce sodium uptake. *Current Biology* 3: 286-295.
- Bohn HF, Federle W. (2004) Insect aquaplaning: *Nepenthes* pitcher plants capture prey with the peristome, a fully wettable water-lubricated anisotropic surface. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 39: 14138-14143.
- Breckpot C. (1997) *Aldrovanda vesiculosa*: Description, distribution, ecology and cultivation. *Carnivorous Plant Newsletter* 73-82.
- Brewer JS. (2003) Why don't carnivorous pitcher plants compete with non-carnivorous plants for nutrients? *Ecology* 2: 451-462.
- Bringmann G, Schlauer J, Wolf K, Rischer H, Buschbom U, Kreiner A, Thiele F, Duschek M, Aké Assi L. (1999) Cultivation of *Triphyophyllum peltatum* (Dioncophyllaceae), the part-time carnivorous plant. *Carnivorous Plant Newsletter* 28: 7-13.

- Browne J. (2001) History of Plant Sciences. En: *eLS*, John Wiley & Sons Ltd, Chichester. <http://www.els.net> [doi: 10.1002/9780470015902.a0003081.pub2]
- Brownlee C. (2017) Plant physiology: the Venus flytrap counts on secretion. *Current Biology* 27: R763-R764.
- Tripathi SK, Panda M, Biswal BK. (2019) Emerging role of plumbagin: cytotoxic potential and pharmaceutical relevance towards cancer therapy. *Food and Chemical Toxicology* 125: 566-582
- Chua TJL, Lim MLM. (2012) Cross-habitat predation in *Nepenthes gracilis*: the red crab spider *Misumenops nepenthicola* influences abundance of pitcher dipteran larvae. *Journal of Tropical Ecology* 1: 97-104.
- Clarke CM, Kitching RL. (1993) The metazoan food webs from six Bornean *Nepenthes* species. *Ecological Entomology* 1: 7-16.
- Conran JG, Lowrie A, Moyle-Croft J. (2002) A revision of *Byblis* (Byblidaceae) in south-western Australia. *Nuytsia* 15: 11-19.
- Crespo MB, Martínez-Azorín M, Alonso-Vargas M<sup>a</sup>. (2019) Morphological and molecular data support recognition of a new rupicolous species of *Pinguicula* (Lentibulariaceae) from the Iberian Peninsula. *Plant Biosystems* 1: 77-87.
- Cross AT, Skates LM, Adamec L, Hammond CM, Sheridan PM, Dixon KW. (2015) Population ecology of the endangered aquatic carnivorous macrophyte *Aldrovanda vesiculosa* at a naturalised site in North America. *Freshwater Biology* 9: 1772-1783.
- Darnowski DW, Carroll DM, Płachno B, Kabanoff E, Cinnamon E. (2006) Evidence of protocarnivory in triggerplants (*Stylidium* spp.: Stylidiaceae). *Plant Biology* 06: 805-812.
- Darwin C, Darwin F. (1875) *Insectivorous plants*. J. Murray.
- Deudero IR, González SG, Copete FO. (2018) Distribución geográfica y estado de conservación de la planta carnívora *Drosophyllum lusitanicum* a partir de registros de herbario. *Almoraima: Revista de Estudios Campogibraltareños* 49: 55-73.
- Ellison AM, Butler ED, Hicks EJ, Naczi RF, Calie PJ, Bell CD, Davis CC. (2012) Phylogeny and biogeography of the carnivorous plant family Sarraceniaceae. *PLoS One* 6: e39291.
- Ellison AM, Gotelli NJ. (2001) Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 623-629.
- Ellison AM, Gotelli NJ. (2009) Energetics and the evolution of carnivorous plants—Darwin's ‘most wonderful plants in the world’. *Journal of Experimental Botany* 1: 19-42.

- Escalante-Pérez M, Krol E, Stange A, Geiger D, Al-Rasheid KAS, Hause B, Neher E, Hedrich R. (2011) A special pair of phytohormones controls excitability, slow closure, and external stomach formation in the Venus flytrap. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 108: 15492-15497.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD. (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 375-403.
  - Finnie JF, Van Staden J. (1993) *Drosera* spp. (Sundew): micropropagation and the in vitro production of plumbagin. En: *Medicinal and Aromatic Plants V*. Bajaj YPS Eds. *Springer, Berlin, Heidelberg* 164-177pp
  - Fleischmann A, Schäferhoff B, Heubl G, Rivadavia F, Barthlott W, Müller KF. (2010) Phylogenetics and character evolution in the carnivorous plant genus *Genlisea* A. St.-Hil. (Lentibulariaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 2: 768-783.
  - Fleischmann A, Cross A, Gibson R, Gonella P, Dixon K. (2018) Systematics and evolution of Droseraceae. En: *Carnivorous Plants: physiology, ecology, and evolution* (2018) Ellison AM y Adamec L. Eds. Oxford University Press 192
  - Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S. (2013) Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 5: 10242-10297.
  - Furches MS, Small RL, Furches A. (2013) Hybridization leads to interspecific gene flow in *Sarracenia* (Sarraceniaceae). *American journal of botany* 10: 2085-2091.
  - Gaume L, Gorb S, Rowe N. (2002) Function of epidermal surfaces in the trapping efficiency of *Nepenthes alata* pitchers. *New Phytologist* 3: 479-489.
  - Green S, Green TL, Heslop-Harrison Y. (1979) Seasonal heterophylly and leaf gland features in *Triphyophyllum* (Dioncophyllaceae), a new carnivorous plant genus. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2: 99-116.
  - Greenwood M, Clarke C, Ch'ien CL, Gunsalam A, Clarke RH. (2011) A unique resource mutualism between the giant Bornean pitcher plant, *Nepenthes rajah*, and members of a small mammal community. *PLoS One* 6: e21114.
  - Gibson TC, Waller DM. (2009) Evolving Darwin's 'most wonderful' plant: ecological steps to a snap-trap. *New Phytologist* 3: 575-587.
  - 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. *The American Naturalist* 4: 479-497.

- Hartmeyer I. (2005) *Byblis filifolia* als echte Karnivore rehabilitiert. *Das Taublatt* 3: 4-5.
- Hedrich R, Neher E. (2018) Venus flytrap: how an excitable, carnivorous plant works. *Trends in plant science* 3: 220-234.
- Hooker JD. (1875) Las Plantas carnívoras. *Revista Europea* 52: 535-547
- UICN 2020. International Union for Conservation of Nature. Red List of threatened species <https://www.iucnredlist.org> (consultado el 20 de mayo de 2020)
- Jaffe K, Michelangeli F, Gonzalez JM, Miras B, Christine Ruiz M. (1992) Carnivory in pitcher plants of the genus *Heliamphora* (Sarraceniaceae). *New Phytologist* 4: 733-744.
- Jennings DE, Rohr JR. (2011) A review of the conservation threats to carnivorous plants. *Biological Conservation* 5: 1356-1363.
- Jobson RW, Playford J, Cameron KM, Albert VA. (2003) Molecular phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid rps16 intron and trnL-F DNA sequences: implications for character evolution and biogeography. *Systematic Botany* 28: 157-171.
- Joel DM, Juniper BE, Dafni A. (1985) Ultraviolet patterns in the traps of carnivorous plants. *New Phytologist* 4: 585-593.
- Juniper EB, Robins JR, Joel MD. (1989) *The Carnivorous Plants*. Londres: Academic Press. 353 pp.
- Jürgens A, Sciligo A, Witt T, El-Sayed AM., Suckling, DM. (2012) Pollinator-prey conflict in carnivorous plants. *Biological Reviews* 3: 602-615.
- Lam WN, Tan HT. (2019) The crab spider–pitcher plant relationship is a nutritional mutualism that is dependent on prey-resource quality. *Journal of Animal Ecology* 1: 102-113.
- Legendre L. (2000) The genus *Pinguicula* L.(Lentibulariaceae): an overview. *Acta Botanica Gallica* 1: 77-95.
- Li H. (2005) Early Cretaceous sarraceniacean-like pitcher plants from China. *Acta Botanica Gallica* 2: 227-234.
- Lloyd, F. E. (1942) *The Carnivorous Plants*. Ronald Press, New York.
- López-Sáez JA, Carrasco RM, Turu V, Ruiz-Zapata B, Gil-García MJ, Luelmo-Lautenschlaeger R, Pérez-Díaz S, Alba-Sánchez F, Abel-Schaad D, Ros X, Pedraza J. (2020) Late Glacial-early holocene vegetation and environmental changes in the western Iberian Central System inferred from a key site: The Navamuño record, Béjar range (Spain). *Quaternary Science Reviews* 230: 106167.



- Maguire Jr B. (1971) Phytotelmata: Biota and community structure determination in plant-held Waters. *Annual Review of Ecology Systematics* 2: 439-464.
- Meimberg H, Dittrich P, Bringmann G, Schlauer J, Heubl G. (2000) Molecular phylogeny of Caryophyllidae s.l based on matK sequences with special emphasis on carnivorous taxa. *Plant Biology* 2: 218-228.
- Miller TE, Horth L, Reeves RH. (2002) Trophic interactions in the phytotelmata communities of the pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Community Ecology* 1: 109-116.
- Mogi, M. (2004) Phytotelmata: hidden freshwater habitats supporting unique faunas. En: *Freshwater Invertebrates of the Malaysian Region*. Akademi Sains Malaysia Ed. Academy of Sciences, Malaysia. ISBN :983-41936-0-2.
- Nge FJ, Lambers H. (2018) Reassessing protocarnivory—how hungry are triggerplants?. *Australian Journal of Botany* 4: 325-330.
- Nicholls KW, Bohm BA, Ornduff R. (1985) Flavonoids and affinities of the Cephalotaceae. *Biochemical systematics and ecology* 3: 261-263.
- Paniw M, Gil-Cabeza E, Ojeda F. (2017) Plant carnivory beyond bogs: reliance on prey feeding in *Drosophyllum lusitanicum* (Drosophyllaceae) in dry Mediterranean heathland habitats. *Annals of botany* 6: 1035-1041.
- Płachno BJ, Adamec L, Lichtscheidl IK, Peroutka M, Adlassnig W, Vrba J. (2006) Fluorescence labelling of phosphatase activity in digestive glands of carnivorous plants. *Plant Biology* 6: 813-820.
- Poppinga S, Hartmeyer SR, Masselter T, Hartmeyer I, Speck T. (2013) Trap diversity and evolution in the family Droseraceae. *Plant signaling and behavior*, 8, 7: e24685.
- Poppinga S, Weisskopf C, Westermeier AS, Masselter T, Speck T. (2016) Fastest predators in the plant kingdom: functional morphology and biomechanics of suction traps found in the largest genus of carnivorous plants. *AoB Plants* 8: plv 140.
- Ravee R, Salleh F, Goh HH. (2018) Discovery of digestive enzymes in carnivorous plants with focus on proteases. *PeerJ* 6: e4914.
- Reifenrath K, Theisen I, Schnitzler J, Porembski S, Barthlott W. (2006) Trap architecture in carnivorous *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 8: 597-605.
- Rembold K, Fischer E, Wetzel M A, Barthlott W. (2010) Prey composition of the pitcher plant *Nepenthes madagascariensis*. *Journal of Tropical Ecology* 4: 365-372.
- Salafsky N, Salzer D, Stattersfield AJ, Hilton-Taylor C, Neugarten R, Butchart SH, Collen B, Cox N, Master LL, O'Connor S, Wilkie D. A (2008) A standard lexicon for

biodiversity conservation: unified classifications of threats and actions. *Conservation Biology* 4: 897-911.

· Salces Castellano A. (2014) Biología floral y reproductiva de la planta carnívora *Drosophyllum lusitanicum* (L.) Link (Drosophyllaceae): una especie endémica, singular y amenazada. (Tesis final de máster). Universidad de Cádiz, Cádiz, 63pp.

· Samuel J, John EQS, Jones FM. (1920) The absorption of nutrients and allied phenomena in the pitchers of the Sarraceniaceae. *Journal of the Franklin Institute* 2: 147-184.

· Schlauer J. (1997) " New" data relating to the evolution and phylogeny of some carnivorous plant families. *Carnivorous Plant Newsletter* 26: 34-38.

· Schnell DE. (2002) *Carnivorous plants of the United States and Canada* (2ª Ed). Timber Press. 2ª Edición.

· Simpson RB. (1995) Nepenthes and conservation. *Curtis's Botanical Magazine* 12: 111-118

· Stephens JD, Rogers WL, Heyduk K, Cruse-Sanders JM, Determann RO, Glenn TC, Malmberg RL. (2015) Resolving phylogenetic relationships of the recently radiated carnivorous plant genus *Sarracenia* using target enrichment. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 85: 76–87

· Stoltzfus A, Suda J, Kettering R, Wolfe A, Williams S. (2002) Secretion of digestive enzymes in *Plumbago*. In *4th International Carnivorous Plant Conference, Tokyo*.

· Strathern P. (2015) *Darwin y la evolución en 90 minutos*. Siglo XXI de España Editores. 36ª Ed.

· Thorogood CJ, Bauer U, Hiscock SJ. (2018) Convergent and divergent evolution in carnivorous pitcher plant traps. *New Phytologist* 3: 1035-1041.

· Veitch HJ (1897) "Nepenthes". *Revista de la Royal Horticultural Society* 2: 226–262.

· Vincent O, Weißkopf C, Poppinga S, Masselter T, Speck T, Joyeux M, Quilliet K, Marmottant P. (2011) Ultra-fast underwater suction traps. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 1720: 2909-2914.

· Voigt D, Gorb S. (2010a) Desiccation resistance of adhesive secretion in the protocarnivorous plant *Roridula gorgonias* as an adaptation to periodically dry environment. *Planta* 6: 1511-1515.

· Voigt D, Gorb S. (2010b) Locomotion in a sticky terrain. *Arthropod-Plant Interactions* 2: 69-79.

- Volkov AG, Markin VS. (2015) Active and passive electrical signaling in plants. En: *Progress in Botany*, 76. Lütte U, Beyschlag W Eds. Springer International Publishing Switzerland, 438pp.
- Volkov AG, Adesina T, Markin VS, Jovanov E. (2008) Kinetics and mechanism of *Dionaea muscipula* trap closing. *Plant Physiology* 2: 694-702.
- Volkov AG, Adesina T, Jovanov E. (2007) Closing of Venus flytrap by electrical stimulation of motor cells. *Plant Signaling & Behavior* 3: 139-145.
- Wang L, Zhou Q, Zheng Y, Xu S. (2009) Composite structure and properties of the pitcher surface of the carnivorous plant *Nepenthes* and its influence on the insect attachment system. *Progress in Natural Science* 12: 1657-1664.
- Wheeler J AG, Krimmel BA. (2015) Mirid (Hemiptera: Heteroptera) specialists of sticky plants: adaptations, interactions, and ecological implications. *Annual Review of Entomology* 60: 393-414.
- Whitney HM, Federle W. (2013) Biomechanics of plant–insect interactions. *Current opinion in plant biology* 1: 105-111.
- Yearsley C. (2017) The Venus flytrap: Conserving the carnivorous curiosity. *HerbalEGram* 14, 5, Mayo 2017.  
<http://cms.herbalgram.org/heg/volume14/05May/VenusFlytrapConservation.html>  
 Accedido el: 20 de mayo del 2020.

## 7. GLOSARIO

**Aquaplaning:** Efecto en las presas que provoca una pérdida de atracción debido a la presencia de agua en la entrada de las trampas jarra.

**Aquaporinas:** Canales en la membrana plasmática que permite el paso de moléculas de agua.

**Conflicto polinizador-presa:** Hipótesis en la cual, la presas y los polinizadores no son diferenciados por la planta, provocando un bajo rendimiento en la fecundación de las flores.

**Convergencia evolutiva o paralelismo:** Se produce cuando una estructura evoluciona de manera similar en taxones no emparentados.

**Cilios:** Pelo relativamente corto situado en el borde de la hoja. En *Dionaea muscipula* tienen una apariencia de dientes.

**Digestión:** Las plantas carnívoras pueden absorber diferentes nutrientes como Nitrógeno o Fósforo a partir de glándulas que presenta una funcionalidad similar a las raíces.

**Especie ancestro:** Se les dice a aquellas especies que se encuentran en la base del árbol filogenético del taxón estudiado.

**Estolón:** Tallo alargado que se extiende horizontalmente que puede formar raíces y desarrollar un retoño genéticamente igual a la planta madre.

**Falsa fenestración:** En *Darlingtonia californica* presenta pequeñas porciones en la epidermis del casco traslucidas que engaña al insecto creyendo posibles escapatorias.

**Hábito carnívoro:** Expresión referida a la posibilidad de capturar presas y poder asimilar sus compuestos nitrogenados.

**Hibernación:** Plantas carnívoras como Venus atrapamoscas, rocío de sol de clima templado o plantas jarra norteamericanas, en invierno reducen su crecimiento y se mantienen latentes hasta la estación favorable.

**Inquilinismo:** Relación interespecífica en la cual la especie 1 ofrece refugio a la especie 2 a cambio de protección.

**Marcadores moleculares universales:** Para la realización de análisis moleculares se utilizan regiones de material genético que exprese un fenotipo común a las especies a analizar y que, a su vez, presente poca mutabilidad.

**Mucílago:** Secreción pegajosa de las trampas *flypaper*. Secreción hidrofílica en la mayoría de los taxones y resinosa en *Roridula*.

**Mutualismo digestivo:** Relación entre planta-insecto con beneficio en ambas y que ocurre en *Roridula*. El insecto digiere los insectos apegados en la planta y proporciona una fuente de nitrógeno a partir de los excrementos.

**Nectario:** Glándula secretora de néctar que en las plantas carnívoras tiene la función de atraer las presas.

**Opérculo:** Extensión de la trampa jarra en forma de tapa que protege de la lluvia.

**Pelos sensitivos:** Extensiones epidérmicas de *Dionaea* que activan la trampa y la cierran. Se localizan en el interior de la trampa.

**Peristoma:** Estructura ensanchada que rodea la apertura la trampa jarra que provoca un efecto aquaplaning en las presas.

**Potencial de acción:** Término utilizado para designar la onda que produce el flujo de iones cuando se activan los mecanoreceptores.

**Potencial receptor:** Cuando se activan los mecanoreceptores, aparece una despolarización que ocasiona un flujo de iones de manera gradual.

**Problemática de las sarracénias:** Las sarracénias presentan un árbol filogenético poco concluyente que dificulta el estudio en la conservación y en la evolución.

**Protocarnivoría:** Plantas que presentan capacidad para atraer y capturar presas.

**Radiación adaptativa:** Proceso que explica una rápida especiación generando nuevos nichos ecológicos.

**Rasgo basal:** Se les dice a aquellos rasgos que aparecen en el taxón ancestral y a medida que diverge y aparecen los distintos clados, el rasgo basal se modifica o se pierde.

**Rizofila:** Estructuras foliares similares a raíces y que en el género *Genlisea* han desembocado en un tipo de trampa específica para microorganismos.

**Síndrome floral:** Conjunto de caracteres que permiten la atracción de determinados polinizadores.

**Tentáculos:** Tricomas glandulares que secretan mucílago y que presentan cierta motilidad.

**Trampas o estructuras de caza:** Modificaciones en las hojas de las plantas carnívoras que permiten apresar y digerir distintos invertebrados.

## 8. ANEXOS

### a. ANEXO 1

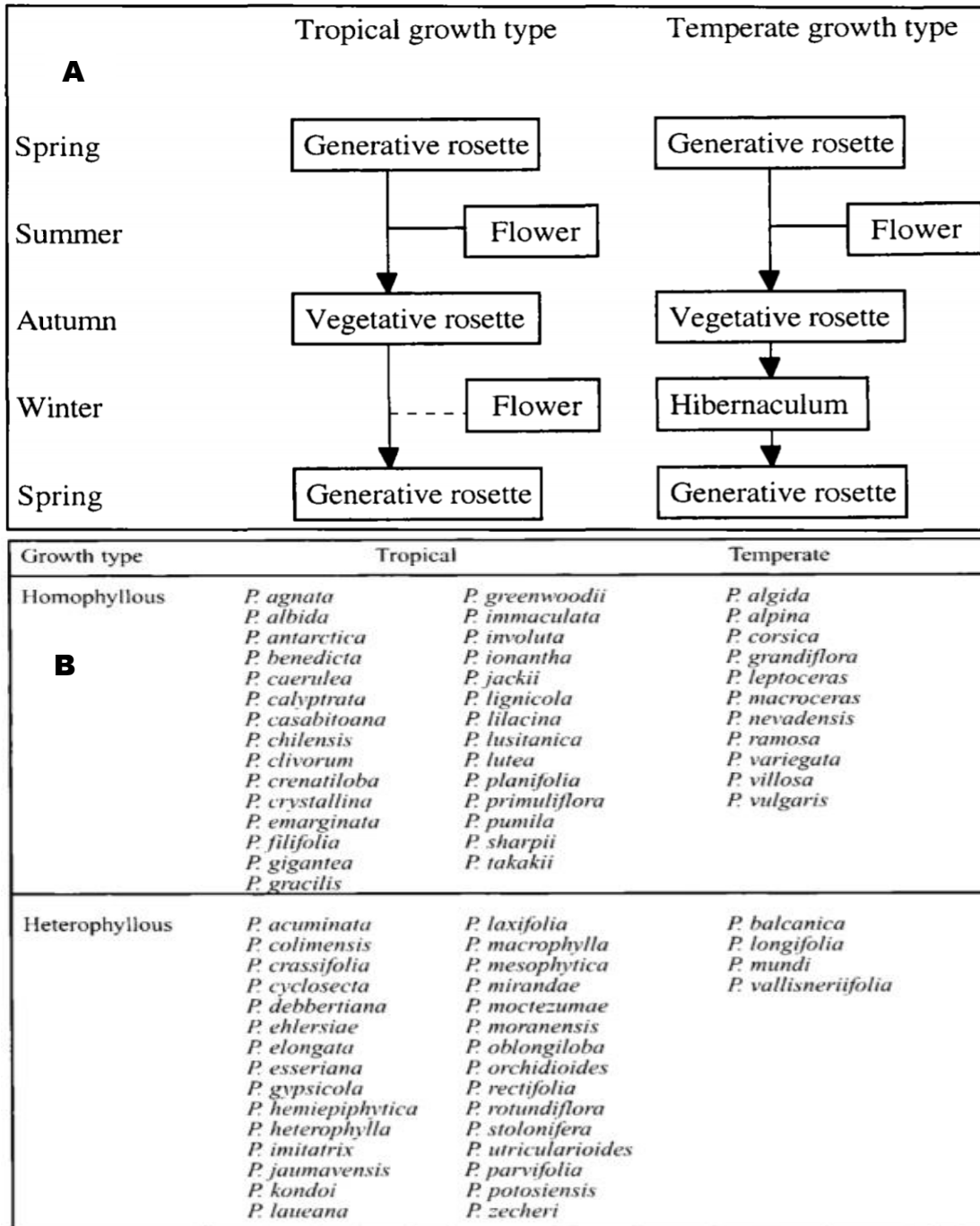


Figura 12. Representación taxonómica de las distintas familias que incluyen plantas carnívoras dentro de las Angiospermas con el número de especies entre paréntesis y el tipo de trampa. Modificado a partir de Ellison y Gotelli (2009).