

# INTRODUCCIÓN A LA BIOLOGÍA DE *DROSOPHYLLUM LUSITANICUM* (L.) LINK.

Begoña Garrido Díaz / Lda. en Biología. Universidad de Sevilla.

Juan Manuel Ortiz Herrera / Ldo. en Biología. Universidad de Sevilla.

## Abstract

*Some aspects of the life-history of a carnivorous plant, *Drosophyllum lusitanicum* wich is frequent in the Campo de Gibraltar area, are studied.*

*Fruit set usually exceed 90% although there are some differences related to the growth state of the plants. This high fruit set seems to indicate a lack of interaction between insects attraction to flowers (the species is entomofilous) and insect capture as prey.*

*We tested in experimental conditions (glasshouse) the degree of dependence of seedlings on the level of mineral nutrients in the soil and on the prey capture. The moist important differences were observed on the survival rate of seedlings. It is concluded that seedlings need prey for survival, although some influence of nutrient influence of nutrient in the soil was also observed.*

*We analyzed the prey captured by *Drosophyllum lusitanicum* at the strait and the end of flowering time and we compare the array of captured taxa with that present in the habitat (stimate being made through experimental traps). We observed some changes on the frecuency, Diptera being more frequent at the beginning and Hymenoptera at the end. The overall frequency of Diptera was higher among prey captured by *D. lusitanicum* than in traps. We did not observe strong selection of prey band on its size.*

## Resumen

*Se estudiaron algunos aspectos biológicos de una planta carnívora, *Drosophyllum lusitanicum* que crece con relativa frecuencia en el Campo de Gibraltar.*

*Se describieron el nivel de fructificación diferenciando a los individuos por su estado de crecimiento resultando ser mayor del 90%. Teniendo en cuenta el síndrome entomófilo de esta planta, ésto parecía indicar que la carnivoría no afectaba de forma importante al nivel de fructificación medido por los insectos polinizadores.*

*Se determinaron el grado de dependencia en las plántulas, tanto de los nutrientes minerales como de la presa. Esta parte del trabajo se llevó a cabo en condiciones experimentales en un invernadero. Los resultados más importantes se obtuvieron al observar la supervivencia de las plántulas a los distintos tratamientos, concluyéndose que en las condiciones del experimento necesitaban a las presas para sobrevivir. El número de supervivientes también aumentaba con la concentración de nutrientes minerales.*

*Se analizaron las capturas realizadas por *Drosophyllum lusitanicum* al principio y al final del período de floración, comparando una de las muestras con la disponibilidad de presas en el medio. Esto se estimó mediante trampas. Se observaron cambios en las frecuencias de los distintos grupos de presas, siendo más frecuentes los dípteros al principio y los himenópteros al final. Al comparar las presas reales con las potenciales capturadas por las trampas, se observó que la frecuencia de dípteros atrapados en las hojas era mayor que en las trampas. En cuanto al tamaño no se detectó ninguna selección fuerte.*

## 1. Introducción

La mayoría de las plantas carnívoras se restringen a hábitats soleados y húmedos, al menos en la estación de crecimiento, y pobres en nutrientes (Givnish et al., 1984). El hábito carnívoro hace que su tasa potencial de crecimiento sea menor que la de otras plantas, las cuales al aumentar los nutrientes del suelo pueden excluir competitivamente a las carnívoras (Karlsson et al., 1991). Un factor importante relacionado es el grado de dependencia del estado nutritivo del suelo en la respuesta biológica a la captura de la presa (Karlsson y Pate, 1992; Karlsson et al., 1991). Otro aspecto interesante en la ecología de estos organismos son las interacciones planta-animal. Una cuestión que inmediatamente puede plantearse es si la captura de presas es selectiva en comparación con la disponibilidad del medio. Ello permite evaluar procesos como la capacidad de atracción y de la retención de la presa (Antor y García, 1994; Karlsson et al., 1994; Zamora, 1990). Las interacciones planta-animal se manifiestan también en la reproducción de esta especie, al ser de polinización entomófila. Normalmente se observa un elevado éxito reproductivo en términos de producción de semillas, pero se desconoce el grado de dependencia de los polinizadores y la relación entre éxito reproductivo y estado vegetativo de la planta.

*Drosophyllum lusitanicum* es una planta carnívora de distribución Iberonorteafricana que habita en condiciones marginales aparentemente sometidas a fuerte stress hídrico (Juniper et al., 1986). Se considera que funciona como una trampa adhesiva con mecanismos de captura y digestión de la presa activos (Givnish et al., 1984). Hay que señalar la singularidad taxonómica de esta especie, que constituye un género monotípico y podría formar incluso una familia, las Drosofiláceas (Williams et al., 1994), separada de las Droseráceas, dónde es actualmente incluida (Valdés et al., 1986).

Los objetivos de este trabajo son los siguientes:

- 1.- Conocer el grado de dependencia de las presas y/o de los nutrientes minerales en el desarrollo de las plántulas.
- 2.- Analizar las capturas de *D. lusitanicum* durante el periodo de floración y la disponibilidad de presas en el medio.
- 3.- Comparar el nivel de fructificación entre individuos con distinta forma de crecimiento (tallo dividido con varias rosetas de hojas y de tallo sin dividir, con una sola roseta).

## 2. MATERIAL Y MÉTODO

### 2. 1. ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se localiza en el término municipal de Tarifa (Cádiz), en el suroeste de España (fig. 1). El clima se define como Mediterráneo marítimo (temperatura media anual de 16 a 18° C; evapotranspiración media anual de 900 a 1000 mm; precipitación media anual de 700 a 1100 mm; duración media del período seco de 3 a 5 meses). La vegetación natural está formada por bosques de *Quercus suber* y *Quercus canariensis*. Por degradación de esta clímax se presentan matorrales de tipo brezal, especialmente en los lugares de suelos más arenosos y ácidos (Ojeda, 1995).

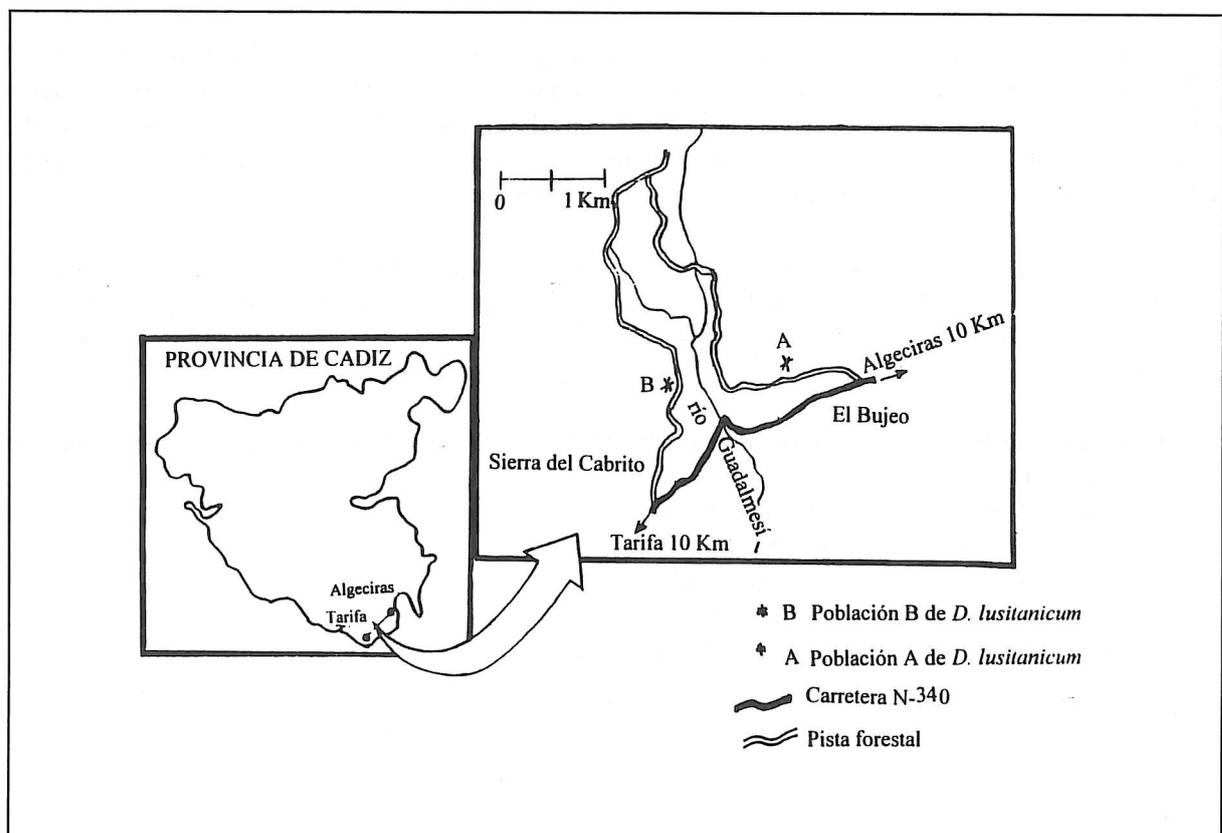


Fig. 1 Localización del área de estudio.

El trabajo se realizó en dos poblaciones cercanas entre sí (población A y población B) de *D. lusitanicum* con características ecológicas similares (Fig. 1). Ambas poblaciones se encuentran en laderas, al borde de una pista forestal y distanciadas 2 km. entre sí. El suelo es suelto, arenoso, pedregoso y de escasa cobertura vegetal (aproximadamente 25%). La vegetación está constituida mayoritariamente por *Calluna vulgaris*, *Tuberaria lignosa*, *Stauracanthus boivinii*, *Erica australis*, *Quercus lusitanica*, *Genista tridentata* y *Cistus salvifolius*. La topografía del terreno, unida a la falta de formas arbóreas y arbustivas, diferencian microhábitats distintos a los característicos de la zona, con una intensa exposición a la insolación y al viento, sometiendo probablemente a la vegetación a mayor déficit hídrico.

### 2.2. EFECTOS DE LA NUTRICIÓN MINERAL Y LA CAPTURA DE PRESAS EN EL DESARROLLO DE LAS PLÁNTULAS.

Este apartado del trabajo se realizó en un invernadero con semillas de *D. lusitanicum* recolectadas en Noviembre de 1994 de las dos poblaciones. Se sembraron previamente escarificadas en arena de sílice libre de nutrientes. Cuando brotaron las primeras plántulas en Enero de 1995 se taparon con tela de malla muy fina que dejaba pasar la luz. El trasplante a maceta se inició cuando las plántulas alcanzaron un grado de desarrollo ya fijado (2 hojas desarrolladas sin contar los cotiledones). Las macetas se trasladaron en Febrero de 1995 al interior de una estructura metálica cubierta por tela de las mismas características que la anterior.

Se diseñaron tres niveles de nutrición mineral, uno con agua del grifo (nivel bajo) y dos con solución nutritiva Hoagland n°2 (Jones, 1982) diluidas 1/20 y 1/200 (niveles alto y medio respectivamente). Cada maceta se regó con 1 ml de su nivel de nutrición, aplicado dos veces a la semana a partir de Febrero de 1995. Para acentuar las diferencias entre los distintos niveles de nutrición, se utilizó como sustrato arcilla expandida (Europel A-13). Se bajó el pH de las preparaciones hasta 4,5, ya que este fue el valor medio obtenido al medir la acidez en agua de muestras del suelo (1:4) de la población A.

La adición de presas comenzó en Abril. Se utilizaron moscas de la fruta, *Drosophila melanogaster*, criadas mediante una papilla equilibrada en nutrientes. Los niveles de suplementación de presas fueron dos: con moscas y sin moscas. La alimentación se realizó dos veces a la semana con dos moscas de cada vez que se habían matado congelándolas antes de aplicar el tratamiento.

Los niveles de nutrición "animal" y mineral se combinaron factorialmente, obteniéndose así seis tratamientos con un total de 101 plántulas:

- Agua (A0) utilizado como control, 17 individuos
- Agua más insectos (A1), 17 individuos
- Solución nutritiva diluida (D0), 19 individuos
- Solución nutritiva diluida más insectos (D1), 18 individuos
- Solución nutritiva concentrada (C0), 15 plántulas
- Solución nutritiva concentrada más insectos (C1), 15 plántulas

Estos tratamientos se mantuvieron hasta finales de Mayo registrándose para cada planta los siguientes datos:

- supervivencia.
- número medio de hojas verdes desarrolladas.
- longitud de las tres hojas más grandes.
- peso seco total del individuo.

### 2.3. ANÁLISIS DE LAS PRESAS CAPTURADAS EN EL CAMPO

Se compararon las presas capturadas por hojas de *D. lusitanicum* con las capturadas por trampas colocadas en la población A (Zamora, 1990a; Antor y García, 1994; Karlsson et al., 1994). Se confrontaron las capturas de las hojas entre la primavera temprana (coincidiendo con el inicio de la floración) y la primavera tardía.

Se recolectaron hojas los días 14 y 26 de Abril y 2 de Junio. Se eligieron plantas al azar, cortando de cada una, una hoja desde la base. Se seleccionaron las hojas más jóvenes totalmente desarrolladas, tratando de homogeneizar así la edad de las hojas.

Las trampas se realizaron con acetato transparente (tamaño DIN A4) doblado por la mitad y se fijaron al suelo mediante clavos. Las caras externas de las trampas se impregnaron con pegamento inodoro, incoloro y resistente a la desecación (Rata-Stop). La comparación entre la presa real capturada y los artrópodos atrapados por las trampas, permitían identificar la selección de captura de *D. lusitanicum*, debido a que el pegamento usado tiene gran capacidad adhesiva (Zamora, 1990a). Fueron colocadas cinco trampas el día 14 de Abril, dispuestas aleatoriamente dentro de la población y se recogieron el día 26 de Abril.

Las presas capturadas tanto por hojas como por trampas recibieron el mismo análisis. Se determinaron a nivel de orden con ayuda de lupa binocular y claves de identificación (Chinery, 1984) y se midió la longitud del cuerpo independientemente de los apéndices en las muestras de las hojas de los días 14 de Abril y 2 de Junio y de las trampas del 26 de Abril. Los datos de tamaños se agruparon en las siguientes clases: de 0 a 2 mm, de 2 a 5 mm, de 5 a 10 mm y de 10 a 15 mm.

### 2.4. FRUCTIFICACIÓN

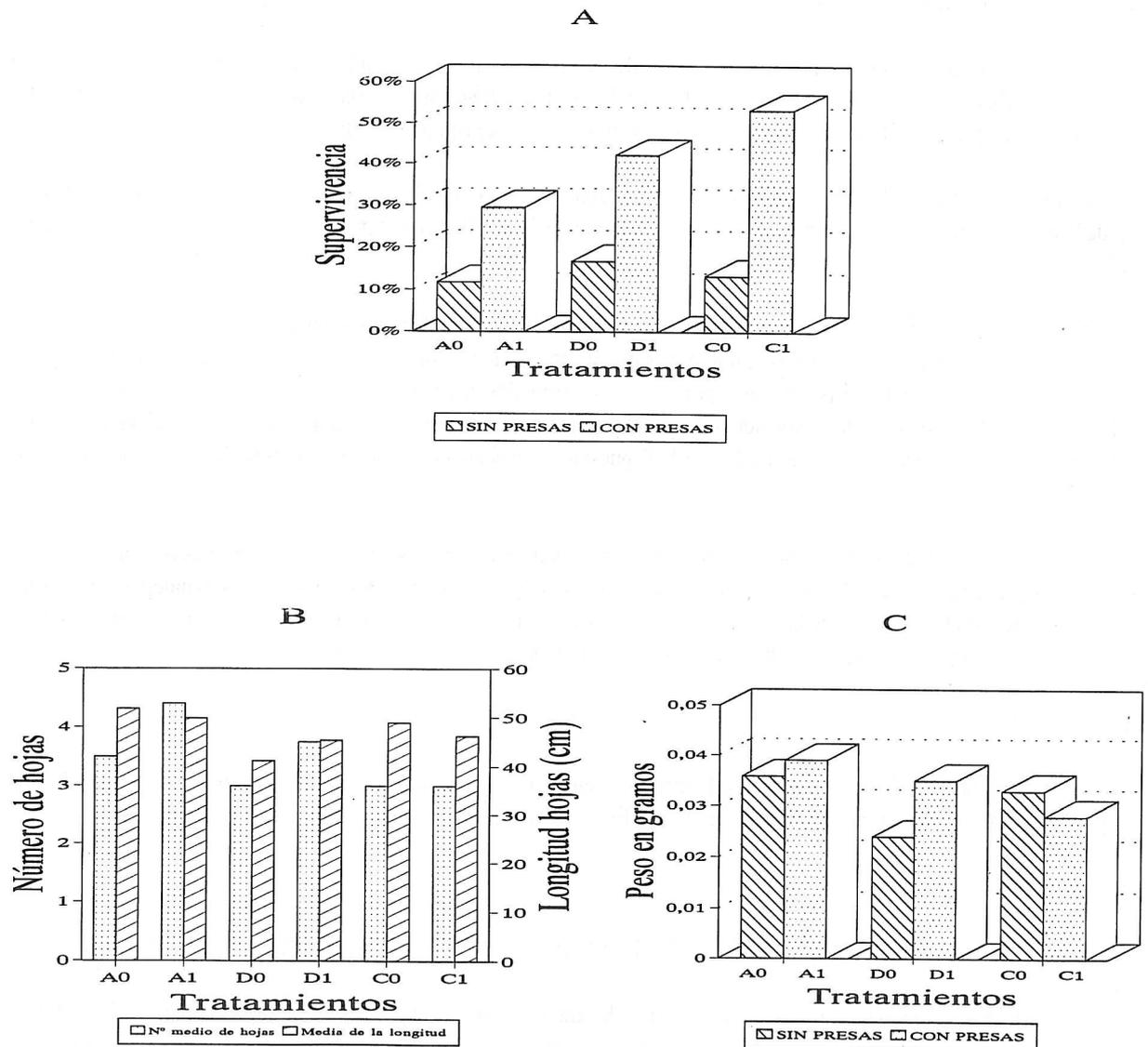
Se contó el número de frutos y de flores desarrolladas en 42 individuos, diferenciándolos en ramificados (tallo dividido originando varias rosetas) y no ramificados (tallo sin dividir, con una sola roseta) en Junio en la población A.

## 3. RESULTADOS

### 3.1. EFECTOS DE LA NUTRICIÓN ANIMAL Y MINERAL EN EL DESARROLLO DE LAS PLÁNTULAS

La variable que mayores contrastes presentó entre los tratamientos fue el porcentaje de supervivencia de las plántulas al final del estudio. Las diferencias más drásticas se encontraron entre los tratamientos con moscas (A1,D1,C1) y sin moscas (A0,D0,C0). En las plantas alimentadas con moscas se detectó un gradiente de mortalidad, aumentando ésta al disminuir la cantidad de nutrientes suministrada. En las plantas sin alimentación con moscas no aparecieron grandes variaciones entre los tratamientos (Fig. 2b y c).

Según el análisis de contingencia aplicado (test-G, Sokal y Rohlf, 1969) los factores supervivencia, nutrición mineral y adición de presas están significativamente asociados entre sí ( $G = 5,876$ , g.l. = 7,  $P < 0,001$ ). También están asociados los factores supervivencia y nutrición mineral ( $G = 1,422$ , 2 grados de libertad,  $P < 0,001$ ) y supervivencia y adición de presas ( $G = 9,644$ , g.l. = 2,  $P < 0,001$ ).



**Fig. 2.-** Efectos de los distintos tratamientos en las plántulas: A0 agua sin insectos (control); A1 agua con insectos; D0 nivel bajo de nutrición (solución nutritiva diluida 200 veces) sin insectos; D1 igual que D0 y adición de insectos; C0 nivel alto de nutrición mineral (solución Hoagland diluida 20 veces) sin insectos; C1 nivel alto de nutrición mineral sin insectos.

**A.** Porcentaje de supervivencia de cada tratamiento. **B.** Media del número de hojas verdes totalmente desarrolladas en las plántulas de cada tratamiento y media del promedio de la longitud de las tres hojas más largas por cada tratamiento. **C.** Media del peso seco por cada tratamiento.

## 3.2. ANÁLISIS DE LA PRESA

PRESAS REALES EN *DROSOPHYLLUM LUSITANICUM*

El análisis estadístico mostró que los grupos taxonómicos están distribuidos por igual en las muestras de los días 14 y 26 de Abril ( $X^2 = 11,17$ , g.l. = 6,  $P < 0,05$ ). En cambio sí eran significativas las diferencias entre estas dos fechas y las del día 2 de Junio ( $X^2 = 42,34$ , g.l. = 6,  $P < 0,05$ , y  $X^2 = 34,62$ , g.l. = 6,  $P < 0,05$ , respectivamente).

Las capturas encontradas en las hojas pertenecían principalmente a los órdenes de los dípteros, himenópteros, hemípteros, tisanópteros o trips, coleópteros y lepidópteros. A éstos hay que añadir otros grupos que aparecieron con una frecuencia baja y que se agrupaban en otros, como efímeras, arañas y colémbolos. Casi la totalidad de los animales capturados eran voladores, exceptuando varias hormigas que se encontraron en los ápices de las hojas.

El grupo más abundante en el mes de Abril fueron los dípteros, en cambio en el mes de Junio fueron más abundantes los himenópteros y los hemípteros (Fig. 3A).

Las diferencias de las distribuciones de tamaños en las presas encontradas en las hojas de los días 14 de Abril y 2 de Junio eran significativas ( $X^2 = 9,07$ , g.l. = 3,  $P < 0,05$ ). En ambas muestras la mayoría de las presas estaban dentro del intervalo de tamaño de 0 a 5 mm (Fig. 3B).

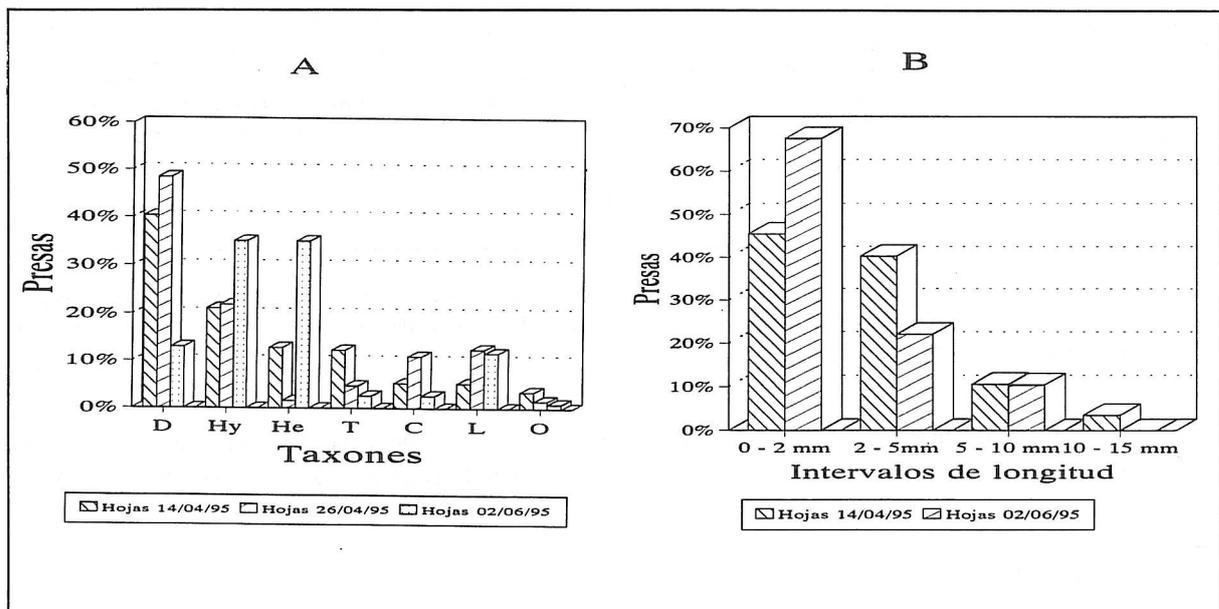


Fig. 3.- Frecuencias de los porcentajes de las presas encontradas en las hojas recogidas los días 14 y 26 de Abril y 2 de Junio. El número total de presas muestreadas fue 57 para las hojas recogidas el 14, 64 para las del 26 y 77 para las del 2. A. Distribuidas en grupos taxonómicos: D: dípteros; Hy, himenópteros; H, hemípteros; T, tisanópteros; C, coleópteros; L, lepidópteros; O, otros. B. Distribuidas en los intervalos de tamaño siguientes: de 0 a 2 mm., de 2 a 5 mm., de 5 a 10 mm. y de 10 a 15 mm.

## DISPONIBILIDAD DEL MEDIO Y PRESAS REALES

Las diferencias taxonómicas entre las muestras de las hojas y las trampas del día 26 eran significativas ( $X^2 = 66,92$ , g.l. = 6,  $P < 0,05$ ). Los grupos taxonómicos encontrados en las trampas fueron los mismos a los de las muestras de hojas. Los grupos que presentaban diferencias mayores con respecto a las hojas fueron los hemípteros y los tisanópteros. Todos los ejemplares pertenecientes a los tisanópteros eran menores de 2 mm, mientras que para el grupo de los hemípteros esto sucedía con el 90%. Estos dos grupos estaban bastante mejor representados en las trampas. Los dípteros en cambio se encontraban en mayor proporción en las hojas, sin embargo para los himenópteros no se mostraban diferencias entre hojas y trampas (Fig. 4A).

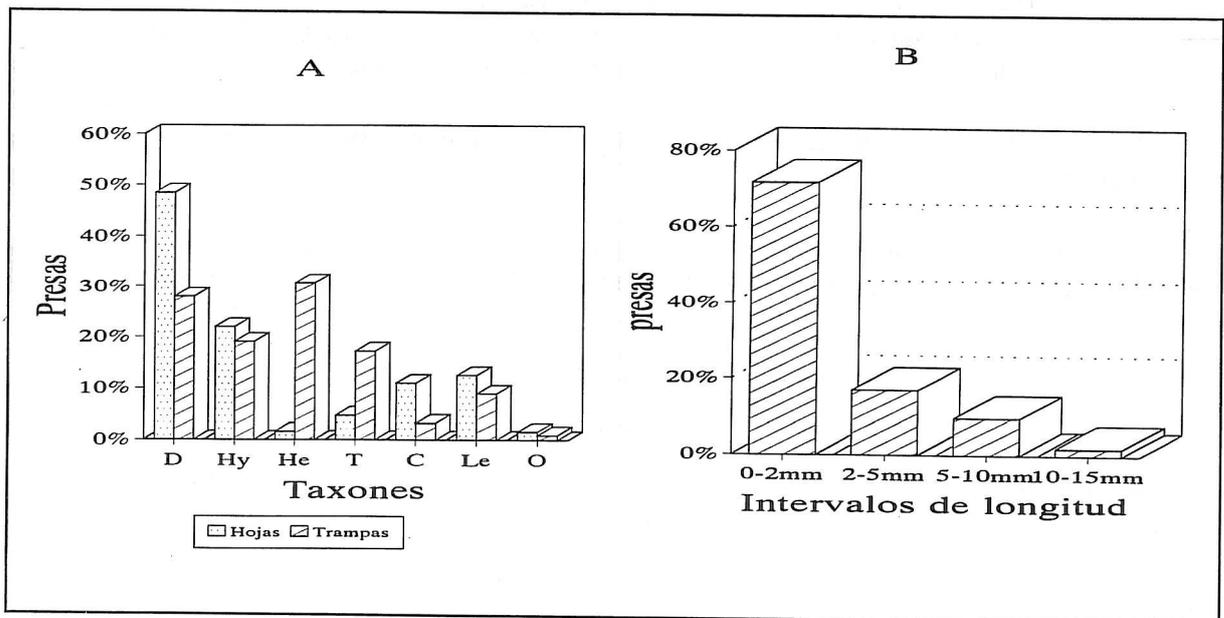


Fig. 4.- Animales capturados en trampas artificiales y en hojas de *D. Lusitanicum* cogidas el 26 de Abril. Taxones e intervalos de tamaños como en la fig. 3. El número total de presas muestreadas en las trampas y en las hojas es 437 y 64 respectivamente. A. Comparación entre grupos taxonómicos. B. Tamaños de las presas en las trampas.

Todos los rangos de tamaño que aparecieron en las trampas también se encontraron en las hojas. Las comparaciones de los tamaños de los artrópodos de las trampas y de las hojas de 14 nos indicaban que en los dos casos el intervalo de tamaño más frecuente era el de 0 a 2 mm, aunque estaba bastante mejor representado en las trampas (Figs. 4B y 3B).

### 3.3. FRUCTIFICACIÓN

La media de la fructificación obtenida era  $93\% \pm 11,4$  ( $N=42$ ). Las diferencias en las distribuciones de las dos muestras (individuos con varias rosetas e individuos solitarios) resultaron no ser significativas; ( $D = 30/70$ ,  $n = 18$ ,  $m = 24$ ,  $P < 0,05$ , test de Kolmogorov-Smirnov). Sin embargo, el porcentaje de individuos con una única roseta que fructificaron al 100% era mayor (75%) que el de los individuos con crecimiento en varias rosetas (33%).

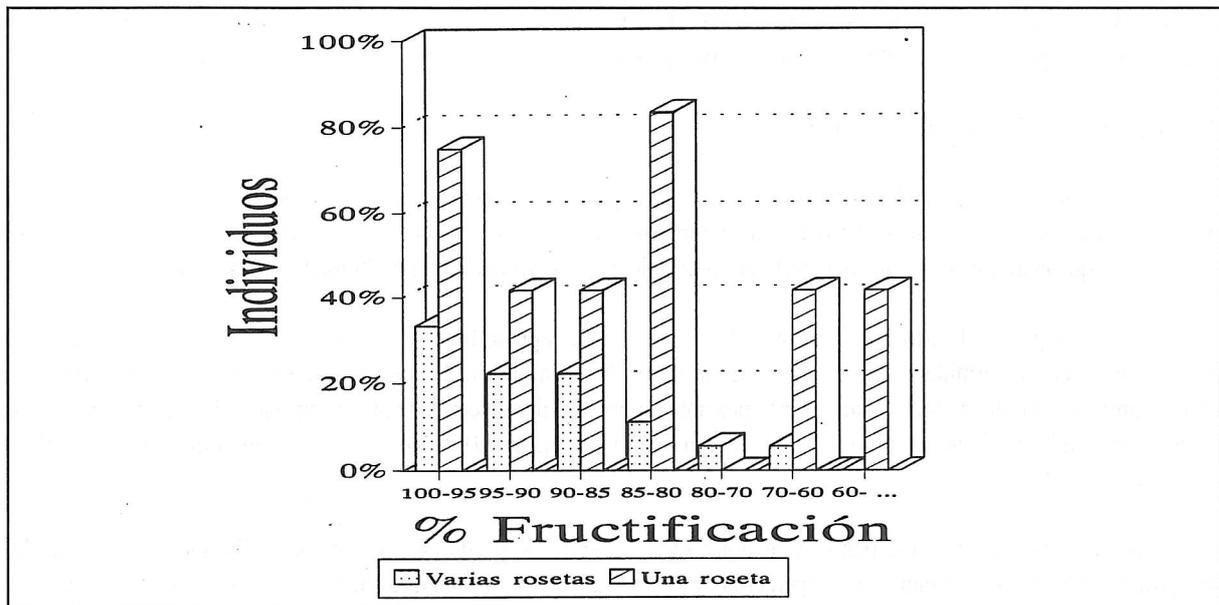


Fig. 5.- Media de los porcentajes de fructificación individuales separando las muestras en individuos con tallo ramificado (varias rosetas) y sin ramificar (una roseta). El número total de individuos muestreados fue 18 para los de tallo ramificado y 24 para una roseta.

#### 4. DISCUSIÓN

##### 4.1. EXPERIMENTOS DE NUTRICIÓN

Las diferencias en la mortalidad entre los distintos tratamientos pueden explicarse mediante varios factores. Un grupo de ellos es el relacionado con la incapacidad de la planta para absorber nutrientes por las raíces debido a una especialización asociada a la carnivoría, como ya fue observado por Karlsson y Pate, (1992), en especies de *Drosera*. Al igual que las especies de *Drosera* estudiadas por Karlsson y Pate, (1992), *D. lusitanicum* crece en suelos ácidos donde algunos nutrientes se encuentran poco disponibles (Ojeda, 1995) para las plantas favoreciendo una especialización a la carnivoría. Al menos las plantas muy jóvenes de *D. lusitanicum* necesitan, en las condiciones experimentales, las presas para su supervivencia. De todas formas también deben obtener nutrientes mediante las raíces, ya que al aumentar los niveles de nutrición, aumentaba la supervivencia.

Otros factores que deben influir en los datos obtenidos son los propios derivados del experimento tales como las posibles condiciones desfavorables del sustrato de cultivo (se pretendía acentuar las diferencias) y los pequeños tamaños muestrales. De hecho el primer factor (pobreza del medio) puede relacionarse con las escasas diferencias en las respuestas de crecimiento entre los distintos tratamientos, ya que las plantas podían encontrarse en un nivel de subsistencia mínimo.

Si los niveles de nutrición aportados en el experimento fueran iguales a los que se encuentran en el hábitat natural de *D. lusitanicum*, al menos los individuos jóvenes dependerían de las presas capturadas. Para comprobarlo, habría que realizar análisis de nutrientes del suelo además de repetir el diseño factorial en el campo, como hacen Karlsson y Pate (1992), con plántulas e individuos adultos. Esto podría completarse con estudios de la absorción de nutrientes tanto en las raíces como

## Comunicaciones

en las hojas, además de comparaciones de respuestas al crecimiento con distintos niveles de nutrición entre *Drosophyllum* y otras especies que crecen con ella (R. Zamora, com. pers.).

### 4.2. *D. LUSITANICUM* EN EL CAMPO

Las categorías de tamaño de los artrópodos capturados por las hojas coincidían con las encontradas en las trampas. Es decir, no se encontró un umbral en el uso de la disponibilidad de presas en el medio (Zamora, 1990a; Antor y García, 1994). Esto sugiere que la trampa fabricada era una buena herramienta para estimar la disponibilidad de presas para *D. lusitanicum*.

Aunque los grupos de artrópodos encontrados en las trampas y en las hojas son los mismos, se observa un sesgo en la proporciones hacia determinados taxones. Esto se muestra en las hojas del día 26 donde los dípteros son más abundantes que en las trampas de la misma fecha. Tal vez estamos ante un proceso de selección de presas por parte de la planta que puede estar determinado por la atracción o por la retención (Juniper et al., 1989), o bien se trata de una diferencia puntual sin significado funcional.

Los individuos de menor tamaño en las hojas serán digeridos antes que los más grandes. Por tanto al observar las muestras se subestima su número en comparación con los tamaños mayores, ya que quedan menos individuos susceptibles de ser identificados que en los grupos mayores. Esto es lo que podría ocurrir con los hemípteros y los trips que en la hojas se encuentra con una frecuencia bastante menor que en las trampas.

La observación ocasional de individuos de especies ápteras, como las hormigas, sólo puede explicarse por el transporte mediante un agente externo a la planta, como es el viento, el cual es importante en el área de estudio. De todas maneras, el viento podría afectar al proceso de captura en la fase de retención de aquellas presas cuyo cuerpo no se impregnase totalmente de mucílago, ayudándola a escapar, o bien, reteniéndola aún más. Otros factores que pueden influir son la lluvia y los posibles animales cleptoparásitos que disminuirían el número de artrópodos capturados inicialmente, como se ha estudiado en especies del género *Pinguicula* (Zamora, 1990; Zamora, 1995).

Las diferencias en las proporciones de los grupos entre las muestras de los distintos meses se deben relacionar con los cambios fenológicos en los ciclos biológicos de estos animales.

Un cambio importante en la fenología de la captura fue el aumento de los himenópteros en las muestras de Junio. De hecho en el campo se observaron himenópteros que después de visitar las flores acudían a las hojas quedando atrapados. El aumento en la frecuencia de captura de este grupo puede explicarse tanto por su incremento en el medio como por la atracción que podrían ejercer las flores. Aunque se observaron entre las presas a posibles polinizadores, el porcentaje de fructificación promediado era bastante alto. Sería interesante observar si entre la polinización y la captura hay separación espacial, fenológica o taxonómica como se ha señalado anteriormente con otras plantas carnívoras (Juniper et al., 1989; García y Antor, 1994).

### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es resultado directo de las prácticas de curso de la asignatura de Geobotánica (curso 1994-1995) de la Universidad de Sevilla. J. Arroyo y R. Zamora comentaron numerosos aspectos en varias fases del desarrollo del trabajo.

También agradecemos la colaboración a todas aquellas personas que nos prestaron su ayuda durante la realización de este trabajo, entre ellos se cuentan Juana que nos proporcionó la solución nutritiva; T. Marañón y E. M. Castellanos que nos informaron sobre algunos aspectos de nutrición vegetal; J. Escudero, R. Bocanegra, P. Garrido, M. E. Díaz, A. Jordán y F. Salvador por acompañarnos al campo; J. Escudero, A. Jordán, A. Rey, y D. Reyes por su ayuda con el ordenador; J. M<sup>a</sup>. Higuera y A. Jordán por facilitarnos la labor en el invernadero; J. L. Ramírez nos resolvió dudas con los artrópodos; L. Labourdette y M. A. Gutiérrez por poner a nuestra disposición sus ordenadores; R. Hidalgo y M. C. Machado por sus indicaciones y su apoyo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Antor R.J. y García M.B. 1994 Prey capture by a carnivorous plant with hanging adhesive traps: *Pinguicula longifolia*. *Am. Midl. Nat.* 131:128-135
- García M.B., Antor R.J. y Villar L. 1994 Phenomorphology and reproductive biology of *Pinguicula longifolia* Ramond ex DC. subsp. *longifolia* (Lentibulariaceae), a carnivorous endemic plant of the Pyrenees. *Acta Bot. Gallica* 141:343-349
- Givnish T.J., Burkhardt E.L., Happel R.E. y Weintraub J.D. 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. *Am. Nat.* 124:479-497
- Jones J.B. Jr. 1982 Hydroponics: its history and use plant nutrition studies. *Journal of Plant Nutrition* 5:1003-1030
- Juniper B.E., Robins R.J. y Joel D.M. 1989 *The carnivorous plants*. Academic Press, London
- Karlsson P.S., Nordell K.O., Carlsson B.A. y Svensson B.M. 1991 The effect of soil nutrients status on prey utilization in four carnivorous plants. *Oecologia* 86:1-7
- Karlsson P.S. y Pate J.S. 1992 Contrasting effects of supplementary feeding of insects or mineral nutrients on the growth and nitrogen and phosphorous economy of pygmy species of *Drosera*. *Oecologia* 92:8-13
- Karlsson P.S., Thorén L.M. y Hanslin H.M. 1994 Prey capture by three *Pinguicula* species in a subarctic environment. *Oecologia* 99:188-193
- Ojeda F. 1995 Ecología, biogeografía y diversidad de los brezales del Estrecho de Gibraltar (Sur de España, Norte de Marruecos). Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1981 *Biometry. The Principles and Practice of statistics in Biological Research*. W.H. Freeman and Company. New York.
- Valdés B., Talavera S. y Fernández-Galiano F. (eds) 1987 *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. Barcelona.
- Williams S.E., Albert V.A. y Chase M.W. 1994 Relationships of Droseraceae: a cladistic analysis of rbcL sequence and morphological data. *Am. J. of Bot.* 81: 1027-1037
- Zamora R. 1990a The feeding ecology of a carnivorous plant (*Pinguicula nevadense*): prey analysis and capture constraints. *Oecologia* 84:376-379
- Zamora R. 1990b Observational and experimental study of a carnivorous-plant ant kleptobiotic interaction. *Oikos* 58:368-372
- Zamora R. 1995 The trapping success of a carnivorous plant, *Pinguicula vallisneriifolia*: the cumulative effects of availability, attraction, retention and robbery of prey. *Oikos* (en prensa).