Apuntes ecológicos sobre *Drosophyllum lusitanicum*

Una especie singular de planta carnívora

Maria Paniw,
Roberto Salguero-Gómez
y Fernando Ojeda

EL CORZO
una publicación de la
Sociedad Gaditana de Historia Natural

EL CORZO

VOLUMEN V - AÑO 2017
Sociedad Gaditana de Historia Natural

APUNTES ECOLÓGICOS SOBRE *DROSOPHYLLUM LUSITANICUM* UNA ESPECIE SINGULAR DE PLANTA CARNÍVORA

Maria Paniw, Roberto Salguero-Gómez y Fernando Ojeda

Drosophyllum lusitanicum (L.) Link (Drosophyllaceae), uno de cuyos nombres vernáculos es Atrapamoscas (aunque aquí nos referiremos a ella como Drosophyllum), es una especie de planta carnívora relativamente frecuente en las sierras del este y sureste de la provincia de Cádiz (España). Se trata de un pequeño subarbusto de menos de 50 cm de altura con hojas lineares de desarrollo circinado (i.e. hojas jóvenes enrolladas en espiral), cubiertas de glándulas mucilaginosas y agrupadas en rosetas (Figura 1). Sus flores amarillas, grandes y vistosas, se disponen en inflorescencias erectas y terminales en cada una de las rosetas (Figura 1). Las glándulas mucilaginosas son peltadas (con un pequeño pie) y el mucílago es pegajoso, confiriéndole a las hojas la cualidad de trampa adhesiva (Figura 2). Los insectos quedan atrapados por el mucílago y luego son degradados y digeridos mediante la secreción de enzimas digestivos a partir de otras glándulas, menos aparentes, adpresas a la superficie de las hojas (visibles en la Figura 2A). Visualmente, Drosophyllum es una planta extraña y llamativa, aunque no es de las plantas carnívoras más extravagantes. Sin embargo, nos encontramos ante una de las especies más raras de la flora Mediterránea; rara desde tres puntos de vista diferentes: geográfico, ecológico y taxonómico.

Su rareza geográfica está determinada por lo reducido de su área de distribución. Se trata de una

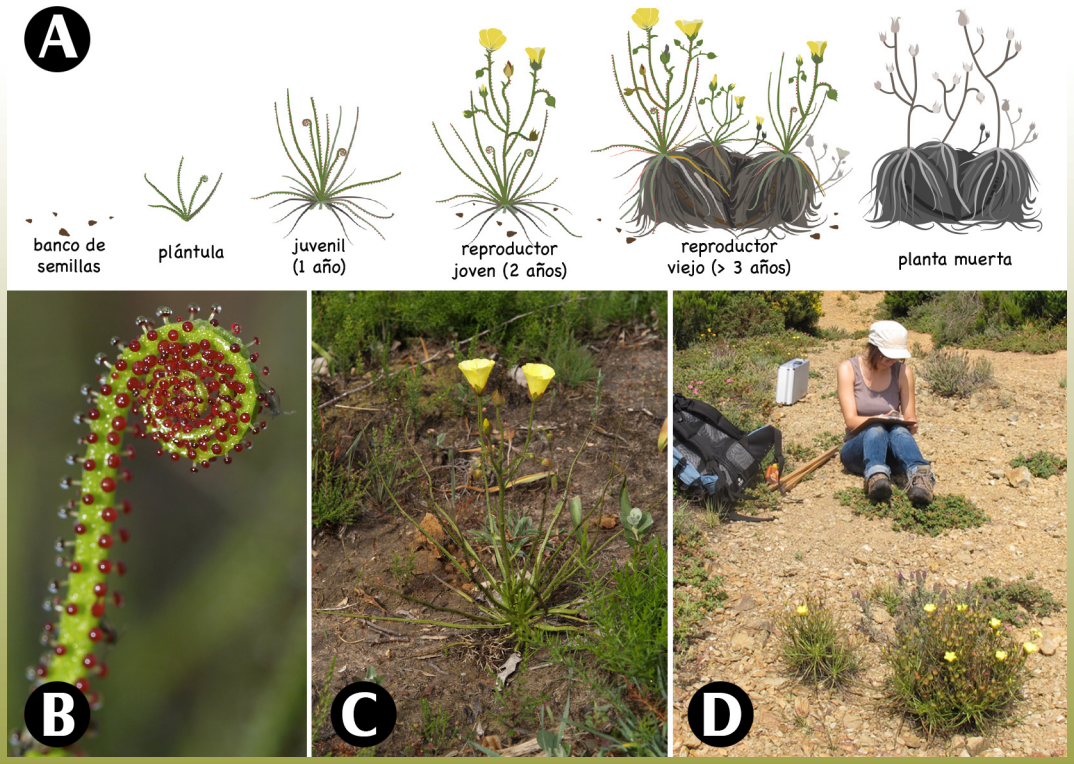

Figura 1.
Morfología y hábitat de *Drosophyllum lusitanicum*.

A.- Esquema de los diferentes estados vitales (dibujos de Vanessa González, http://vgonzalezortiz.com/)

B.- Detalle de una hoja joven, aún enrollada sobre sí misma (desarrollo circinado)

C.- Planta joven en flor

D.- Suelo seco característico del hábitat de esta especie.

especie endémica del cuadrante suroccidental de la península Ibérica y de la península Tingitana en el extremo noroccidental de África, siendo la región del estrecho de Gibraltar la que, con diferencia, alberga un mayor número de poblaciones de esta especie (Figura 3). En cuanto a su rareza ecológica, no sólo estamos ante una especie de planta carnívora, lo cual ya es raro en sí mismo (Ellison & Gotelli 2009), sino que su ecología es extremadamente rara dentro del conjunto de plantas carnívoras. Mientras que la práctica totalidad de las especies de plantas carnívoras se encuentran en suelos encharcados o higroturbosos, Drosophyllum crece sobre suelos secos (véase Figura 1D). Por último, esta especie constituye una familia por sí sola, la familia Drosophyllaceae, de ahí su rareza taxonómica o singularidad filogenética. Sus parientes más cercanos no son las Droseras, sino dos familias de especies lianoides paleotropicales: la familia Dioncophyllaceae, endémica de África ecuatorial, y la familia Ancistrocladaceae, presente en África ecuatorial y el trópico asiático (Heubl et al. 2006). Drosophyllum es sin duda un ejemplo fascinante de relicto Terciario de nuestra flora; un testigo más del carácter de refugio Plio-Pleistocénico de la región del estrecho de Gibraltar (Rodríguez-Sánchez et al. 2008).

La necesidad de un ambiente hiperhúmedo por parte de las plantas carnívoras viene determinada por la demanda de agua para generar y mantener el mucílago en las numerosas glándulas de sus hojas-trampa. Por eso llama la atención ver una planta de Drosophyllum sobre suelo seco y toda cubierta de gotas de mucílago (Figuras 1 y 2). De hecho, en Portugal se conoce esta especie como "Pinheiro baboso" y su nombre en inglés es "Dewy pine", cuya traducción es "Pino húmedo". Las tres adaptaciones básicas que explican que Drosophyllum, a diferencia del resto de plantas carnívoras, pueda encontrarse en sustratos no saturados de agua son: (1) presencia de

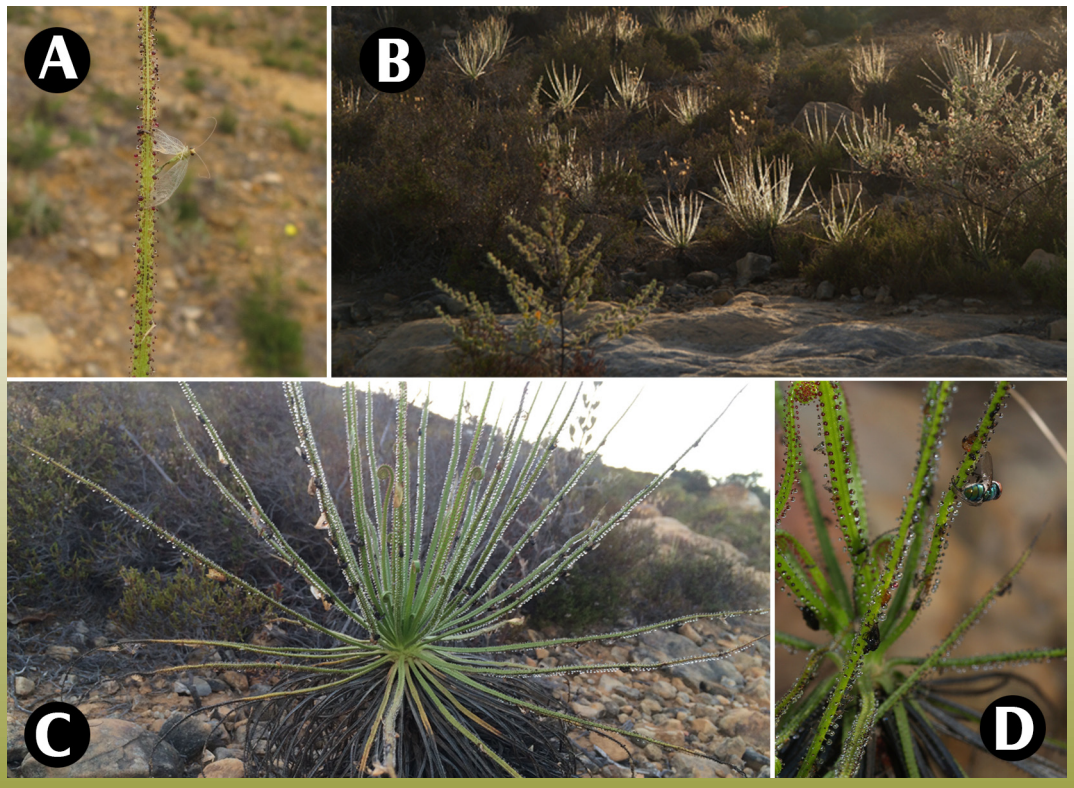

Figura 2.
Atracción y captura de insectos por *Drosophyllum lusitanicum*.

A.- Detalle de una hoja con glándulas mucilaginosas y una Crisopa (*Chrysoperla carnea*, Chrysopidae, Neuroptera) atrapada

B.- Plantas con la luz del atardecer a través de las gotas de mucílago de sus hojas

C.- Planta con insectos capturados en sus hojas entre los que se distinguen mariposas nocturnas de tamaño mediano

D.- Detalle de una planta con moscas de varias especies y tamaños atrapadas en sus hojas.

un sistema radical bien desarrollado y muy efectivo para la absorción de agua, cuya anatomía es similar a la de raíces xeromórficas propias de plantas de ambientes áridos (Adlassnig et al. 2005); (2) capacidad de absorción de la humedad ambiental por parte de las gotas de mucílago (Adamec 2009), probablemente asociada a una concentración de azúcares libres llamativamente elevada en el mucílago, mucho más que la de otras especies de plantas carnívoras con hojas glandulares (ej. *Drosera* spp.); y (3) cierta caducifolia funcional de verano para superar el estrés hídrico estival. En el campo, estas plantas entran en una especie de letargo estival y parece que se secan casi por completo (no siempre y no todos los individuos, ya que hay variabilidad microambiental). Con las primeras lluvias del otoño, nuevas hojas empiezan a brotar desde el centro de las rosetas marchitas.

El hábitat de Drosophyllum, desde Oporto, en el norte de Portugal, a Jbel Bouhachem, en la península Tingitana (Marruecos), es la herriza o brezal Mediterráneo o modificaciones antrópicas de este hábitat (ej. plantaciones forestales, taludes, franjas cortafuegos; Paniw et al. 2015). La presencia de la herriza está estrechamente asociada a (i) la existencia de suelos arenosos y ácidos, poco desarrollados e infértiles, (ii) un clima Mediterráneo húmedo y suavizado y (iii) la incidencia recurrente de incendios. En la región del estrecho de Gibraltar esos suelos ácidos, escasos y pobres en nutrientes aparecen en crestas y cumbres de colinas y sierras de areniscas silíceas Oligo-Miocénicas o "areniscas del Aljibe". El clima Mediterráneo húmedo y suave de esta región es consecuencia de una fuerte influencia oceánica debida a su posición geográfica entre dos mares y al efecto de los vientos de Levante, frecuentes en verano, que llegan desde el mar Mediterráneo y se condensan en las sierras en nubes bajas de estancamiento, contribuyendo a aliviar el rigor de la sequía estival. Nuestro interés por Drosophyllum vino inicialmente determinado por un afán por conocer la ecología de la herriza y su relación con el fuego. Drosophyllum no sólo es una especie exclusiva de este hábitat sino que se asocia a estadíos tempranos de regeneración post-incendio. Decidimos, pues, utilizar esta especie como caso de estudio para probar la hipótesis de que el fuego constituye un elemento natural del sistema en la herriza. No obstante, la biología y ecología de esta especie fascinante nos cautivó y surgieron nuevas preguntas que nos impulsaron a seguir indagando.

Ciertamente, la presencia de Drosophyllum se restringe a formaciones de herriza y, dentro de ellas, a estadíos tempranos de regeneración después de un fuego (Figura 4). Cuando la herriza se ha regenerado (unos seis años tras el incendio), su cobertura arbustiva es densa y las plantas de Drosophyllum tienen muchas dificultades para persistir (Paniw et al. 2017a). Éstas acaban muriedo y la población persiste sólo en forma de semillas latentes en el suelo (banco de semillas) a la espera un nuevo incendio que les "despeje" el campo para germinar y volver a desarrollar su ciclo vital en esa ventana temporal de regeneración post-incendio. Para ello, las semillas de Drosophyllum, al igual que las de muchas otras especies pirófitas, poseen mecanismos de rotura de la latencia y estimulación de la germinación asociados al fuego, como son el choque térmico y la eliminación temporal de señales químicas proporcionadas por metabolitos secundarios de plantas de la herriza. No obstante, Drosophyllum ha encontrado un refugio secundario, aparentemente óptimo, en modificaciones antrópicas de la herriza como franjas cortafuegos, taludes

Figura 3. Distribución geográfica de *Drosophyllum lusitanicum*. Los puntos se corresponden con poblaciones muestreadas por nosotros (Paniw et al. 2015).

de carreteras y carriles, forestaciones comerciales o parches de herriza sujetos a una fuerte presión de herbivoría, donde las poblaciones persisten de forma aparentemente estable sin la necesidad de que ocurran incendios (Paniw et al. 2015; Figura 5). ¿Qué tienen esos hábitats antrópicos en común con una herriza recién quemada?: el clareo o eliminación de la vegetación que ocurriría con fuegos naturales, que en hábitats antrópicos se mantiene de forma crónica. La germinación en las poblaciones de estos hábitats antrópicos es continua y, aunque mucho menor que la que ocurriría en la población de una herriza tras un incendio, suficiente para mantener su aparente viabilidad demográfica en el tiempo. Sin embargo, aunque cada año haya eventos de germinación y puedan encontrase plantas de muchas clases de edad, incluso algunas con edades cercanas a los 10 años, en estos hábitats se observa una mortalidad muy elevada de plántulas y juveniles de primer año (no reproductores). Es como si el banco de semillas tuviera una "fuga" importante y perdiera su relevancia como fuente de recambio poblacional frente a un evento de perturbación severa (ej. fuego) que eliminase los individuos adultos de la población. De ese modo, a pesar de su aparente estabilidad demográfica, estas poblaciones se vuelven tremendamente vulnerables a los efectos de un posible incendio (Paniw et al. 2017a), lo cual resulta paradójico tratándose de una especie pirófita.

¿Por qué las plantas de Drosophyllum se restringen en la herriza a estadios tempranos de regeneración post-incendio? ¿Por qué es difícil ver plantas de esta especie en herrizas maduras? Parece como si fueran excluidas por competencia interespecífica en el proceso de regeneración post-incendio (Figura 4). En realidad, no es un proceso clásico de competencia ecológica en el que dos o más especies compiten por un recurso, siendo una de ellas menos eficiente. Se trata más bien de un proceso de interferencia de las otras especies de la herriza sobre la capacidad de las plantas de Drosophyllum de capturar insectos, lo que limitaría su eficacia biológica y, finalmente, su persistencia en la comunidad. En esa ventana temporal post-incendio, la vegetación es baja y rala, por lo que las plantas de Drosophyllum son conspicuas para los insectos y capturan una mayor cantidad de presas. Esto lo hemos constatado experimentalmente colocando macetas con plantas juveniles de Drosophyllum en una herriza quemada (pocos meses después del incendio) y en zonas de herriza adyacente que no ardió. Lo replicamos en dos lugares en dos años sucesivos y, en ambos casos, las plantas del área quemada capturaron muchos más insectos que las de la no quemada (Paniw et al. 2017b).

Sabemos que Drosophyllum atrapa sus presas con el mucílago pegajoso de las glándulas de sus hojas (Figura 2). Pero, ¿son las plantas de Drosophyllum meras trampas pasivas que capturan los insectos que tropiezan con ellas? Parece ser que

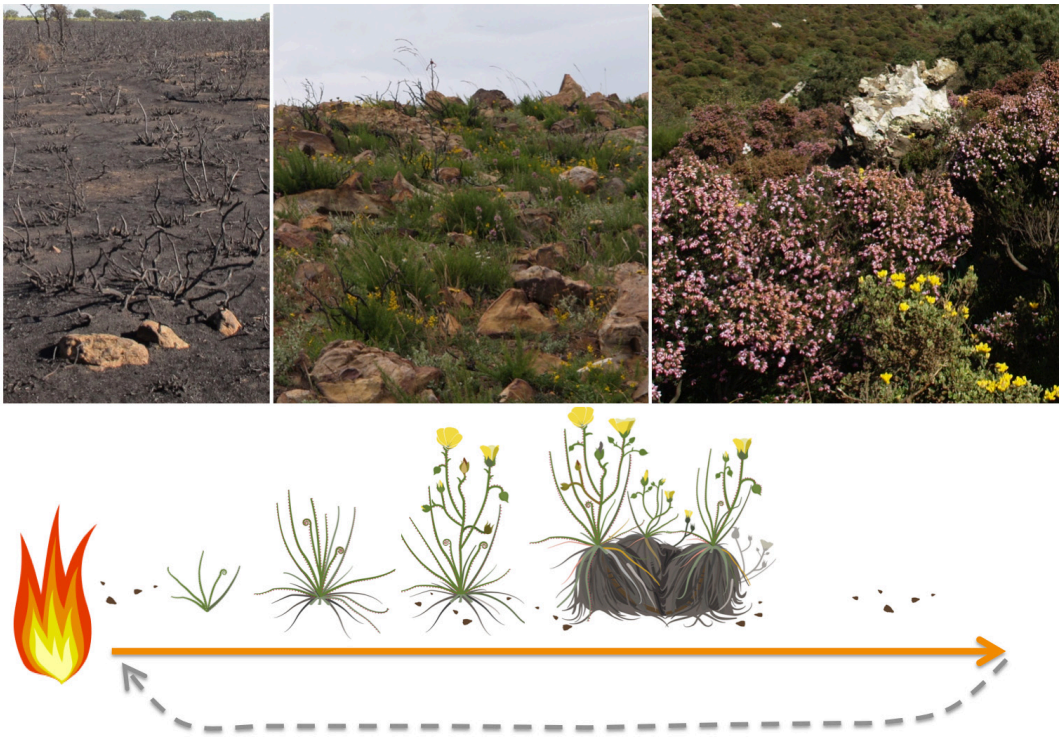

Figura 4.
Brezal Mediterráneo o herriza, el hábitat natural de *Drosophyllum lusitanicum*, en tres momentos de regeneración tras el fuego donde se indica de forma esquemática cómo el ciclo de vida de esta especie se asocia a los estadíos iniciales de regeneración.

no. En su interesante obra "Insectivorous Plants", Darwin (1875) sugirió que estas plantas emiten una fragancia dulce que parece atraer los insectos que luego atrapan con el mucílago de las glándulas de sus hojas-trampa. En un estudio reciente, mostramos de forma experimental que Drosophyllum captura insectos de una forma mucho más eficiente a la que cabría esperar en un modelo nulo (aleatorio) por su simple forma y disposición espacial (Bertol et al. 2015). Lejos de ser una trampa pasiva, Drosophyllum atrae los insectos a sus hojas-trampa, probablemente mediante señuelos olfativos (compuestos orgánicos volátiles que emiten un olor dulzón) y puede que también visuales (reflejos lumínicos crepusculares; Figura 2B). Cuánto contribuye cada uno de estos tipos de señuelo a la atracción de insectos, aún no lo sabemos. La mayoría de los insectos presa son dípteros diurnos de tamaño pequeño a mediano (moscas de la fruta y otras moscas), pero también capturan insectos nocturnos y crepusculares como mariposas nocturnas y crisopas (Figura 2).

El carnivorismo o captura y digestión de insectos en plantas como forma alternativa de nutrición en suelos infértiles es una adaptación muy costosa desde un punto de vista energético. De hecho, muchas especies de plantas carnívoras reducen la digestión de presas y toman los nutrientes del suelo cuando la fertilidad del suelo aumenta. Algunas, como la Venus atrapamoscas (*Dionaea muscipula*; https://es.wikipedia.org/wiki/Dionaea_muscipula) o la Sarracenia (*Sarracenia purpurea*; https://es.wikipedia.org/wiki/Sarracenia_purpurea), incluso disminuyen su proporción de hojas-trampa en relación a hojas convencionales en dichas condiciones. Sin embargo, a pesar de su sistema radical aparentemente bien desarrollado, Drosophyllum muestra una fuerte dependencia del aporte nutricional de los insectos para su crecimiento. Esto lo pudimos probar mediante un estudio experimental en el invernadero con plantas jóvenes en el que incluimos tratamientos de fertilización del suelo y alimentación controlada con mosca de la fruta (*Drosophila virilis*). Observamos

Figura 5.
Herriza alterada y sobrepastoreada (cabras) en la sierra del Bujeo (Algeciras), ejemplo de hábitat antrópico o secundario de *Drosophyllum lusitanicum*, donde su ciclo de vida no se asocia al fuego.

que, aunque las plantas eran capaces de absorber los nutrientes aportados por el fertilizante a través de la raíz, éstas apenas crecían si no se les suministraba moscas. De las plantas sin moscas, las que recibieron fertilizante en el suelo crecieron algo más que las que no fueron fertilizadas, pero mucho menos que las plantas a las que se les suministró moscas. Estas últimas, además de crecer mucho más, no mostraron diferencias entre aquellas que fueron o no suplementadas con fertilizantes (Paniw et al. 2017c).

La mayoría de las plantas carnívoras son también entomófilas, es decir, producen flores que son polinizadas por insectos. Si una planta carnívora capturase sus insectos polinizadores como presas obtendría un beneficio nutricional extra a corto plazo, pero su eficacia reproductiva se vería comprometida. Para evitar este conflicto polinizador-presa, las plantas carnívoras han desarrollado diversas estrategias entre las que cabe destacar la separación espacial (o temporal) entre las hojas-trampa y las flores. ¿Cómo se explica que existan estas estrategias aparentemente "astutas" en plantas carnívoras? Muy sencillo: aquellos fenotipos con estrategias "torpes", es decir, incapaces o poco capaces de evitar atrapar sus polinizadores, tendrían una menor producción de semillas y una menor probabilidad de ser el progenitor de las semillas de plantas vecinas. Es decir, los fenotipos "torpes" dejarían una menor descendencia y, finalmente, desaparecerían, fijándose en la población los fenotipos "astutos" con separación marcada (espacial o temporal) entre hojas-trampa y flores. Hay especies carnívoras, como *Pinguicula lusitanica*, que además son autógamas y su reproducción es casi independiente de insectos polinizadores. En Drosophyllum, aunque con un elevado grado de autogamia, su producción de semillas aumenta considerablemente con la actividad de polinizadores (Salces-Castellano et al. 2016), lo que explica el tamaño y vistosidad de sus flores (Figuras 1C y 1D). En los individuos jóvenes se detecta además una separación marcada entre flores y hojas, que se va perdiendo en subsiguientes años de floración a medida que la planta envejece. Por último, la diferenciación entre la fauna de insectos

polinizadores y la de insectos presa es casi completa (Bertol et al. 2015), lo que indica que las señales de atracción de presas y polinizadores por parte de Drosophyllum deben ser muy diferentes.

A pesar de tratarse de una especie rara, consideramos que su figura de protección es insuficientemente. Drosophyllum está catalogada como "vulnerable" en el Libro Rojo de la Flora Silvestre Amenazada de Andalucía y como "casi amenazada" en la Lista Roja de la Flora Vascular Española. También se encuentra protegida en Portugal y Marruecos. No obstante, no aparece catalogada en la *European Red List of Vascular Plants*, aunque la directiva Hábitats protege la asociación *Stauracantho–Drosophylletum* a nivel europeo, que se corresponde con el brezal Mediterráneo o herriza, al que esta especie se asocia. A pesar de que el área de distribución no es muy reducida y de que puede ser localmente abundante, creemos que su valor de conservación debería ser mayor. Las poblaciones están ecológicamente aisladas; si una población desaparece localmente, esta extinción local será prácticamente irreversible, ya que la dinámica metapoblacional de Drosophyllum es prácticamente nula. La mayoría de las poblaciones del estrecho de Gibraltar, tanto en la orilla europea como en la africana, no parecen estar en regresión, pero las de la sierra de Andújar y, sobre todo, las extremeñas están en franco declive, al igual que la mayoría de las portuguesas (Paniw et al. 2015). Y, aunque apenas tenido en cuenta en los criterios IUCN de especies amenazadas, *Drosophyllum lusitanicum* es una de las especies más raras de nuestra flora: además de ser endémica, es ecológicamente singular y filogenéticamente única. En otras palabras: es una especie rara, rara, rara.

Agradecimientos

Agradecemos al Parque Natural Los Alcornocales, desde su director a los agentes de Medio Ambiente, la colaboración, interés y apoyo a nuestros estudios. Así mismo, agradecemos a la Armada Española, en particular al Coronel I.M. Jefe del C.A.S. Retín, por autorizarnos el acceso a la sierra de Retín (Barbate), donde hemos realizado algunos de los estudios citados en esta contribución. Hacemos extensivo este agradecimiento al resto del destacamento del CAS Retín por su predisposición a facilitar nuestro trabajo. Estos estudios han sido posibles gracias a la financiación de los proyectos MINECO-FEDER de Excelencia BREATHAL (CGL2011-28759) y HERRIZA (CGL2015-64007-P).

Bibliografía

• Adamec L. 2009. Ecophysiological investigation on *Drosophyllum lusitanicum*: Why doesn't the plant dry out? *Carnivorous Plant Newsletter* 38: 71-74.

• Adlassnig W, Peroutka M, Lambers H, Lichtscheidl IK. 2005. The roots of carnivorous plants. *Plant and Soil* 274: 127-140.

• Bertol N, Paniw M, Ojeda F. 2015. Effective prey attraction in the rare *Drosophyllum lusitanicum*, a flypaper-trap carnivorous plant. *American Journal of Botany* 102: 689-694.

• Darwin C. 1875. *Insectivorous plants*. John Murray, London, UK.

• Ellison AM, Gotelli NJ. 2009. Energetics and the evolution of carnivorous plants – Darwin's 'most wonderful plants in the world'. *Journal of Experimental Botany* 60: 19-42.

• Heubl G, Bringmann G, Meimberg H. 2006. Molecular phylogeny and character evolution of carnivorous plant families in Caryophyllales - revisited. *Plant Biology* 8: 821-830.

• Paniw M, Salguero-Gómez R, Ojeda F. 2015. Local-scale disturbances can benefit an endangered, fire-adapted plant species in Western Mediterranean heathlands in the absence of fire. *Biological Conservation* 187: 74-81.

• Paniw M, Quintana-Ascencio PF, Ojeda F, Salguero-Gómez R. 2017a. Interacting livestock and fire may both threaten and increase viability of a fire-adapted Mediterranean carnivorous plant. *Journal of Applied Ecology* (en prensa; doi: 10.1111/1365-2664.12872).

• Paniw M, Salguero-Gómez R, Ojeda F. 2017b. Transient facilitation of resprouting shrubs in fire-prone habitats. *Journal of Plant Ecology* (en prensa).

• Paniw M., Gil-Cabeza E., Ojeda F. 2017c. Plant carnivory beyond bogs: reliance on prey feeding in *Drosophyllum lusitanicum* (Drosophyllaceae) in dry Mediterranean heathland habitats. *Annals of Botany* (en prensa; doi:10.1093/aob/mcw247)

• Rodríguez-Sánchez F, Pérez-Barrales R, Ojeda F, Vargas P, Arroyo J. 2008. The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quaternary Science Reviews* 27: 2100-2117.

• Salces-Castellano A, Paniw M, Casimiro-Soriguer R, Ojeda F. 2016. Attract them anyway - Benefits of large, showy flowers in a highly autogamous, carnivorous plant species. *AoB Plants* plw 017.

Autores

• **Maria Paniw**
Department of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University of Zurich (Suiza)

• **Roberto Salguero-Gómez**
Departament of Zoology, Oxford University (Reino Unido)

• **Fernando Ojeda**
Departamento de Biología, Universidad de Cádiz
fernando.ojeda@uca.es

© Sociedad Gaditana de Historia Natural
ISSN 2445-2718
e-mail: sghn96@gmail.com

Fotografía y diseño de portada: Carlos Soto
Maquetación y montaje: Carlos Soto