

PLANTAS CARNÍVORAS: POPULARES, PERO GRANDES DESCONOCIDAS

Paula Estévez Caride

e-mail: pecaride@outlook.es

Trabajo Botánica II

Tutora:

- Marisa Castro

Departamento de Biología

Vegetal y Ciencias del Suelo

Facultad de Biología

Universidad de Vigo.

Resumen

En el siguiente trabajo se pretende hacer una breve introducción a las plantas carnívoras y aquellas características que las determinan como tales, así, como otros datos que las hacen unas plantas tan especiales gracias a las adaptaciones y relaciones que han establecido a lo largo de su evolución.

Palabras clave: *plantas carnívoras, adaptaciones de plantas, mecanismos de captura, mutualismo, simbiosis, nutrición, digestión.*

INTRODUCCIÓN

El descubrimiento de las plantas carnívoras supuso un gran shock para la comunidad científica en su época, que en un primer momento nunca aceptó como real, su capacidad para alimentarse de animales. Se conservan grabados de la Edad Media, como el Manuscrito de Voynich (1404-1438), en el que se describen algunos géneros como *Drosera* y se comentan algunas de sus cualidades para el tratamiento de catarros, pero en ningún caso sus características “carnívoras” (Barthlott et al., 2007).

En 1770, comenzaron a suponerse estas características gracias al descubrimiento de *Dionaea muscipula* en América. John Ellis, se encargó de enviar una carta a Carl von Linné (Linneo) con una descripción precisa de la planta, en la que comentaba su capacidad para capturar insectos y, por lo visto, alimentarse de ellos. La respuesta de Linné, fue cortante, y al igual que otros reconocidos botánicos, no aceptaron esa posibilidad basándose en que iba “*contra el orden natural establecido por Dios*” (Barthlott et al., 2007).

El carnivorismo de estas plantas se mantuvo latente hasta la primera documentación científica realizada por Charles Darwin, quien en 1875 publicó su obra “Plantas insectívoras”, en la que demuestra su capacidad y adaptaciones para capturar insectos y alimentarse a partir de ellos. De nuevo, Charles Darwin fue descalificado y no se aceptó la posibilidad de que estas plantas pudiesen presentar estas capacidades, pero, con el paso del tiempo y el descubrimiento de especies así como la profundización en su estudio, ha permitido confirmar este hecho (Barthlott et al., 2007). Esta imagen de plantas carnívoras que choca con la pasividad y el rol vegetativo de las plantas, ha atraído la mirada tanto de Darwin en su momento: “Me importa más la historia de *Drosera* que el propio origen de todas las especies del mundo” (Rice, 2006). y “Son las plantas más maravillosas del mundo” (Król et al., 2011); como el de todas las personas en la actualidad, aunque a pesar de esto, la mayor parte de la gente desconoce muchas de sus características.

Concepto y origen de las adaptaciones

Las plantas carnívoras presentan ciertas características que les permiten asimilar los nutrientes de sus capturas y la formación de estructuras foliares especializadas para generar trampas.

El origen de estas adaptaciones es independiente entre cada familia, ya que han aparecido en distintos momentos de la historia evolutiva de estas plantas. Los registros fósiles (Figura.1), son muy escasos ya que las estructuras son blandas y difíciles de preservar, por lo que es difícil seguir la historia evolutiva de cada especie, género o familia.



Figura1: Archaeamphora longicervia, posible ancestro de Sarracenia (Rice, 2006).

Adaptaciones dirigidas a la atracción de presas: Pueden atraer visualmente a los insectos mediante la luz reflejada en las gotas de mucílago, así como mediante colores llamativos en las hojas (como el rojo, púrpura y amarillo, procedentes de naftoquinonas, flavonoides y antocianinas). También pueden formar patrones de estos colores, o reflejar la luz ultravioleta (Figura 2) en lugares estratégicos de la trampa.

Las hojas pueden presentar capas muy finas de tejido foliar que permiten pasar la luz dentro de la trampa para confundir a las presas (Figura 9.8), y la mayoría pueden generar olores atrayentes procedentes del néctar situado en zonas peligrosas de la trampa, o del agua con olor dulce retenida en los jarros.

Es muy frecuente la presencia de pelos dentro de trampas jarro que evitan la huida de los insectos, así como ornamentaciones en algunas partes de la trampa que ayudan a la caída de las presas.

Existen algunos géneros y especies que mimetizan su ambiente a pesar de no tener otros métodos de atracción, o no tan elaborados como los anteriores. Por ejemplo, *Cephalotus follicularis* es difícilmente distinguible de la vegetación cercana gracias a su color y a que las trampas están embebidas en el sustrato, por lo que es sencillo que algunos insectos terrestres como hormigas caigan en la trampa.



Figura 2: Nepenthes khasiana con luz normal (izq.), y luz UV (derech.). Rajani Kurup, Anil J. Johnson, Sreethu Sankar y Sabulai Baby.

En el caso de los géneros acuáticos o semiacuáticos como *Genlisea* y *Utricularia*, se conoce que liberan atrayentes solubles en el agua para captar protozoos. *Utricularia* además, posee la curiosidad de poder presentar microorganismos como algunas bacterias y diatomeas que se establecen a lo largo de su estructura, facilitando la atracción pequeños crustáceos que las predan, y permitiendo que la planta pueda capturarlos mediante este método de atracción indirecto (Barthlott *et al.*, 2007).

Adaptaciones foliares: Las especializaciones foliares se basan en la formación de trampas pegajosas, de cepo, de caída o de succión, con estructuras y mecanismos dirigidos a la captura de animales (ver apartado: tipos de trampas).

Adaptaciones para la digestión y absorción: la absorción de los nutrientes es posible debido a la producción de enzimas y la presencia de células especializadas en la secreción y absorción. Por otro lado, las relaciones mutualistas o simbióticas con otros organismos que viven en ellas, permiten una mejora del proceso digestivo.

La absorción de los nutrientes difiere en cada especie, y pueden captar nitrógeno, fósforo, calcio, potasio, magnesio y hierro de sus presas (en diferentes proporciones según el género de carnívora). Las enzimas que producen no son muy variadas, por lo que no pueden aprovechar completamente las presas. Las más frecuentes son: amilasas, quitinasas, esterases, lipasas, peroxidasas, fosfatasas, proteasas y ribonucleasas (Barthlott *et al.*, 2007).

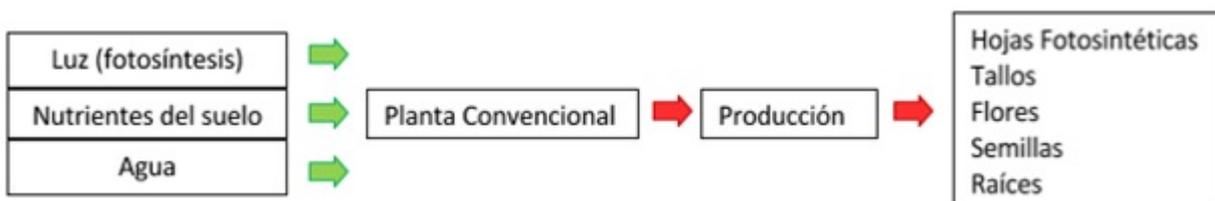
Las glándulas que generan las enzimas y a la vez se encargan de la absorción de los productos digestivos, se pueden clasificar en tres tipos: sésiles, situadas sobre la superficie de la hoja (como las de *Aldrovanda*, *Byblis*, *Dionaea*, *Drosophyllum*, *Genlisea*, *Nepenthes*, *Pinguicula*, *Triphyophyllum* y *Utricularia*); sobre un tallo o tentáculo, que actúa como estructura de soporte (en *Byblis*, *Drosera*, *Drosophyllum*, *Pinguicula* y *Tryphyophyllum*); y/o sumergidas por debajo de la epidermis de la trampa (Barthlott *et al.*, 2007).

El proceso de digestión se lleva a cabo en una especie de cámara digestiva, que puede ser de diferentes tipos: cámaras formadas por la trampa, llenas con el fluido digestivo y que consumen a las presas de forma continua (en todas las trampas de tipo caída o jarro, y en *Utricularia* y *Genlisea*); cámaras de digestión cíclica, la digestión en estas solo se da cuando la planta captura con éxito a su presa, llenándose entonces del líquido digestivo (en trampas de tipo cepo); por último, el líquido digestivo puede ser liberado en la superficie de la planta en zonas o áreas muy cercanas a la presa (en trampas adhesivas) (Barthlott *et al.*, 2007).

Características

Muchas plantas reúnen algunas de las adaptaciones que entrarían dentro del concepto de planta carnívora, pero el principal limitante para poder decir que una planta es carnívora, es que obtenga un beneficio relevante a partir de sus capturas.

Comparando una planta convencional con una carnívora, podemos ver ciertas diferencias a nivel de entradas energéticas y del gasto de esta energía en los tejidos de la planta.



En el caso de plantas convencionales, las entradas de luz, nutrientes y agua son abundantes, pero el gasto en producción de los tejidos es muy costoso.



Por otro lado, las carnívoras tienen unas entradas de energía diferentes, siendo la captación de nutrientes y luz menor. A pesar de esto hay un aporte extra, el de los nutrientes procedentes de las presas. Las raíces en la mayor parte de carnívoras son mínimas o no funcionales y solo intervienen como soporte y absorción de agua (incluso en algunos géneros no existen: *Genlisea*, *Utricularia*, y *Aldrovanda*). Por lo tanto, la absorción de minerales es mínima, e incluso hay géneros que no pueden captarlos (*Darlingtonia*), así como pueden verse dañadas por las presencias de esos nutrientes. (International Carnivorous Plant Society, online).

En cuanto a la energía obtenida por fotosíntesis, se reduce muchísimo, ya que las hojas y tallos están muy poco dedicados a esta función en muchas especies. Tampoco se invierte tanto en producción de pigmentos, fotosistemas y estomas, así como el número de capas celulares de las estructuras como las hojas son mucho menores. Esto permite que el coste en biomasa de las trampas sea mucho más económico que el de una hoja fotosintética típica, a pesar de que suponga una pérdida de eficacia fotosintética muy importante (lo que también supone una gran pérdida de competitividad en el medio y que la planta tenga un gasto en carbono en estas estructuras que no puede recuperar a través de la fotosíntesis).

Dependiendo del tipo de carnívora, pueden vivir sin presas ya que con sus raíces pueden mantenerse estables por un tiempo, otras pueden alternar nutrientes absorbidos desde la raíz con las capturas, así como algunas son completamente dependientes de las presas. *Sarracenia flava*, por ejemplo, solo produce trampas durante la primavera, mientras que el resto del año mantiene hojas fotosintéticas llamadas filodios (Figura 3) (International Carnivorous Plant Society, online).

En todos los casos, la reproducción se ve muy afectada por el número de presas obtenidas, y es casi obligatoria para todos los géneros.



Figura 3: Filodios de *Sarracenia flava*. International Carnivorous Plant Society.

Distribución y hábitat

El hecho de tener una eficacia fotosintética tan baja, hace que estas plantas no puedan competir en ambientes completos en nutrientes con otras plantas convencionales. De ahí, que hayan conseguido un nicho en hábitats más severos, como suelos ácidos, con poco oxígeno, encharcados, con residuos tóxicos o metales pesados (típicos de *Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliamphora* y *Nepenthes*), donde si pueden ser competentes frente a otras plantas que no resisten las condiciones o son menos eficaces en ese medio.

Un requerimiento básico para estas plantas es la enorme necesidad de humedad, por lo que se dan con facilidad en lugares encharcados, bordes de ríos, bosques lluviosos o zonas tropicales. Uno de los lugares clave son las turberas, donde el *Sphagnum* (principal sustrato para los cultivos de estas plantas) forma capas muy densas de materia orgánica viva y muerta, y acidifica el medio, lo que lo hace ideal para estas plantas. Otra gran cantidad de géneros son epífitos de plantas de su entorno, consiguiendo obtener mayor cantidad de luz en ambientes con plantas más competentes. También hay especies que pueden encontrarse en zonas de montaña y creciendo en lugares rocosos, incluso pueden llegar a encontrarse algunas especies en suelos alcalinos de algunas marismas, o en suelos de serpentinita como el caso de *Darlingtonia* (Rice, 2006).

Las acuáticas prefieren lugares con poca concentración de nitrógeno y fósforo para reducir su competencia con otras plantas.

En España podemos encontrar géneros como *Pinguicula*, *Drosera*, *Utricularia*, y *Drosophyllum lusitanicum* (especie endémica de España y Portugal).

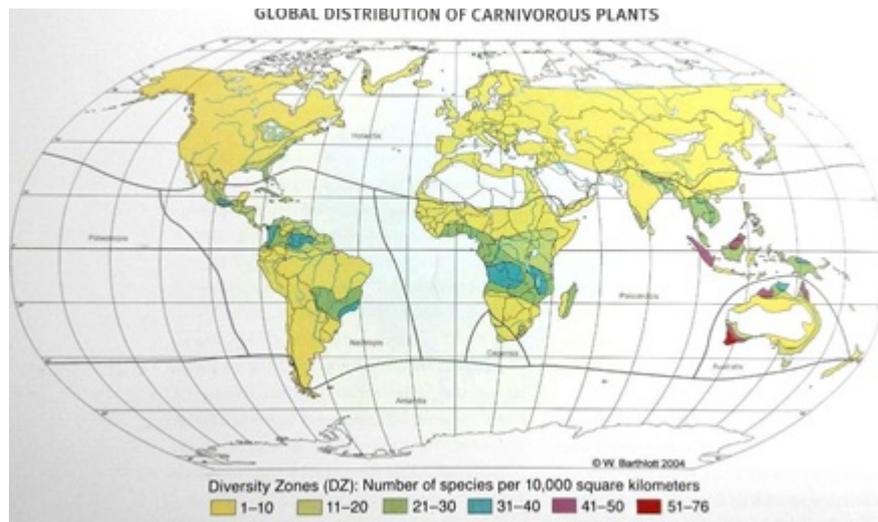


Figura 4: Distribución global de plantas carnívoras. W. Barthlott

Ventajas y desventajas del carnivorismo

Estabilidad y supervivencia: La economía de las estructuras foliares les permite sobrevivir en ambientes donde la obtención de nutrientes es muy baja. Por otra parte, con tan poca eficacia fotosintética, se verán restringidas a estas zonas, ya que no podrán competir con plantas fotosintéticamente más eficientes en un medio normal. Esto también supone un problema si los ambientes no son estables, por ejemplo, que haya aumento de los nutrientes, descenso del nivel de agua, o aumento de vegetación convencional al rededor, lo que presionará a las carnívoras. A su vez, el crecimiento de las carnívoras es bastante lento, y muchas de ellas son especies anuales o perennes, lo que implica la necesidad de mantenerse durante varios años hasta poder florecer. Lo que las hace más sensibles ante la competencia de otras plantas, los cambios del ambiente y las actividades humanas (Barthlott *et al.*, 2007).

Polinización: Existe un pequeño problema alimentación – polinización. Para evitar eliminar a sus propios polinizadores, algunas especies se han adaptado formando talos florales alejados de las trampas, mientras que otras, aprovechan el momento en el que sus trampas están deterioradas, reducidas o no funcionales para florecer (generalmente al final invierno - inicios de la primavera).

En el caso de géneros como *Utricularia*, las trampas están situadas en el agua mientras que la flor se sitúa en la zona aérea, permitiendo la polinización.

Por otro lado, algunos de los sistemas de atracción de polinizadores y presas difieren, el género *Pinguicula* presenta una coloración específica para atraer a los polinizadores a la flor, mientras que emite un olor característico en las hojas para las presas.

Predadores, comensales y simbiosis: Es muy frecuente la presencia de simbiosis (bacterias, larvas de algunos insectos...) en la mayoría de estas plantas, tanto en el mucílago como en los líquidos que contienen las trampas jarro o de caída, ayudando a la digestión de las presas.

En el caso de las trampas jarro, puede llegar a haber incluso redes alimenticias complejas en estos líquidos (W. Adlassnig *et al.*, 2011).

Por otro lado, en algunos géneros y especies se dan casos de mutualismo y comensalismo con otros animales. Por ejemplo, es muy frecuente que algunas arañas roben presas de las plantas jarro, o se escondan en las flores para capturar polinizadores. Las ranas suelen esconderse dentro de los jarros, e incluso realizar las puestas de huevos dentro de ellas, como *Microhyla nepenthicola* en *Nepenthes ampullaria*.

Nepenthes hemsleyana, *N. raffledsiana elongata* y *N. bicalcarata*, alteran el nivel de líquido de los jarros permitiendo que los murciélagos *Kerivoula hardwickii* descansen dentro durante el día, obteniendo así las

heces de estos que contienen grandes cantidades de nitrógeno (Grafe *et al.*, 2011; Schöner *et al.*, 2013). También en *N. bilcarata*, se dan relaciones con hormigas *Camponotus schmitzi* que viven en la planta y que aportan prácticamente todos los nutrientes que la planta necesita, procedentes de sus residuos. La planta a su vez les ofrece un lugar donde vivir y néctar. Además, las hormigas se encargan de eliminar a algunos organismos indeseables de los fluidos, como larvas de mosquito que se alimentan de las presas de la planta, nadando en el fluido y sacando a las larvas fuera (Bazile *et al.*, 2012; Schamannet *et al.*, 2013).

Otro caso similar al de los murciélagos, se da con *Nepenthes lowii* y *N. rajah*, que a cambio de generar gran cantidad de néctar con la que atrae a animales, recibe sus excrementos.

En cuanto a predadores, existen diversos animales que se alimentan de estas plantas, como por ejemplo algunas babosas y caracoles, e incluso algunas polillas y avispas (Barthlott *et al.*, 2007), así como pueden presentar algunos parásitos.

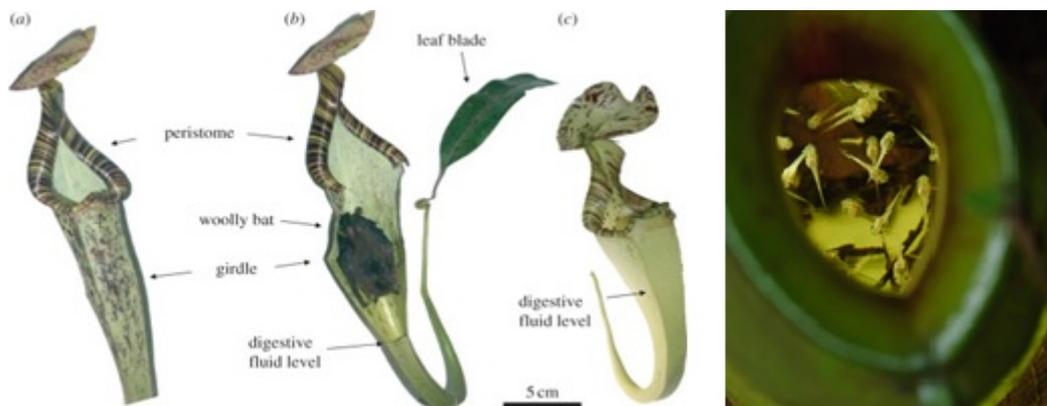


Figura 5: *Nepenthes rafllessiana elongata* y *Kerivoula hardwickii* (izq.), Grafe *et al.* 2011. Renacuajos de *Microhyala nepenthicola* en *N. ampullaria* (derech.). Chi'en C. Lee

Tipos de trampas

Los mecanismos de captura se pueden clasificar en 4 tipos de trampas:

Trampas de succión: *Utricularia* es el único género con este tipo de captura. Esta planta acuática forma pequeñas bolsas o nasas con pequeños pelos. Antes de la captura, la planta vacía de agua las bolsas, que presentan una pequeña tapa que las deja cerradas y vacías. Cuando un animal roza los pelos, la tapa se abre y se produce una entrada masiva de agua junto con la presa dentro de la bolsa, quedando encerrado dentro. Este es el movimiento vegetal más rápido del mundo.

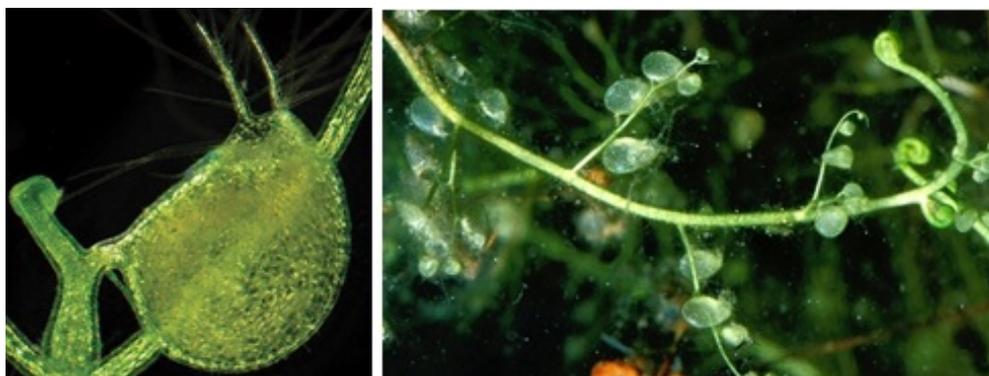


Figura 6: Trampa de *Utricularia gibba* (izq.), Enrique Ibarra Laclette y Claudia Anahí Pérez Torres. *Utricularia striata* (derech.), Barry Rice.

Trampas adhesivas: Las especies con este sistema de captura, se basan en la atracción por el olor dulzón del mucílago y el brillo de este cuando le da la luz. El mucílago es generado por glándulas secretoras (formadas por una o más células) distribuidas por la superficie de hojas y tallos. Dependiendo del género, el mucílago surge de una glándula en la superficie del tejido o de tentáculos que las elevan.

Cuando la presa toca el mucílago, se queda pegada, y al intentar escapar acaba pegándose a más gotas o tentáculos y queda embebida, asfixiándose. La hoja y los tentáculos pueden llegar a tener movimientos activos que ayudan a atrapar mejor a la presa, como en *Drosera* y *Pinguicula*.

La composición del mucílago es una solución formada por una mezcla de polisacáridos ácidos como el ácido glucónico, la galactosa, xilosa y arabinosa (Barthlott *et al.*, 2007).

Dentro de este tipo de sistemas de captura se encuentran los géneros *Drosera*, *Drosophyllum*, *Pinguicula*, *Byblis*, *Roridula* y *Triphyphyllum* (International Carnivorous Plant Society, online).



Figura 7: 1. *Drosophyllum lusitanicum*, Diogo Oliveira. 2. *Drosera rotundifolia*, Juza. 3,6. *Triphyphyllum* y *Roridula*, Nicole Rebbert. 4. *Pinguicula jaumavensis*, cascadedcarnivores.com. 5. *Byblis*, Georg Benda.

Trampas cepo: Las trampas cepo están representadas por dos géneros muy emparentados: *Aldrovanda* (acuática) y *Dionaea*. El sistema de captura se basa en dos lóbulos que al recibir estímulos por la presa en un cierto periodo de tiempo, se cierran bruscamente al perder su estado de alta tensión. Las dos son ejemplos relevantes de la captura activa de presas, siendo *Dionaea* uno de los géneros más conocidos y más populares.



Figura 8: *Aldrovanda vesiculosa* y *Dionaea muscipula*. International Carnivorous Plant Society.

Trampas de jarro o de caída: Las trampas jarro o de caída, se centran en estructuras en forma de tubo o de jarro que contienen agua con diversas enzimas y compuestos disueltos.

Atraen a los insectos produciendo néctar alrededor del peristoma, con el color que adquieren, e incluso con paredes muy finas que permiten que traspase mucho la luz para hacer creer al animal que no está atrapado, vuele hacia el techo para que choque y caiga al fondo de la trampa (típico en *Darlingtonia californica*, Figura 9.8). Los peristomas también pueden presentar diferentes ornamentaciones que faciliten la caída de los insectos, como molduras dirigidas al interior del jarro.

Algunas de las especies o géneros presentan tapas que regulan la entrada de agua, en ciertas *Nepenthes*, la tapa incluso actúa como una catapulta al caer gotas de lluvia sobre ella, propulsando al interior del jarro a los insectos que intentan protegerse debajo de la tapa (Bauer *et al.*, 2012).

Los tubos o jarros están recubiertos de pequeños pelos dirigidos hacia abajo, lo que evita que los insectos y otros animales puedan subir por las paredes y huir. Además, los fluidos, en particular los de *Nepenthes*, son visco-elásticos, lo que ayuda al ahogamiento de las presas (Gaume & Forterre, 2007).

Dentro de estos mecanismos de trampas, se encuentran los géneros *Brocchia*, *Catopsis*, *Cephalotus*, *Darlingtonia*, *Genlisea*, *Heliophora*, *Nepenthes* y *Sarracenia*. (International Carnivorous Plant Society, online). En muchos de estos géneros, las simbiosis con bacterias son muy frecuentes, incluso algunos están obligados a depender de ellas o de otros microorganismos para poder llevar a cabo la digestión de las presas.



Figura 9: 1. *Heliophora*, Stewart McPherson. 2. *Sarracenia leucophylla*, Stephen C. Doonan. 3. *Nepenthes ephippiata*, JeremiahsCPs. 4. *Darlingtonia californica*, Janet y Iain Clark. 5. *Brocchinia reducta*, BotBI. 6. *Catopsis*, Ian Hook. 7. *Cephalotus follicularis*, Paraflora. 8. Techo de la trampa de *Darlingtonia californica*, vevasbotanicalarea.blogspot.com

Protocarnívoras

El concepto de protocarnívora o paracarnívora, se utiliza para aquella planta con características carnívoras (capacidad para capturar), pero incompletas, es decir, la planta no consigue realizar la digestión y absorción de los nutrientes. Estas plantas suelen presentar trampas de caída, o tricomas pegajosos para realizar las capturas.

La tendencia o dirección evolutiva de esas especies, es la que determina que con el paso del tiempo completen sus características para ser consideradas carnívoras o no. A pesar de que esto parece fácil, muchas especies llevan a la discusión de si realmente son o no carnívoras:

Por ejemplo, *Rodirula* genera en vez de mucílago resina, donde no difunden ni las enzimas ni los nutrientes. Pero a pesar de esto, su escarabajo mutualista (*Pameridea roridulae*), se alimenta de sus

presas y defeca sobre la superficie planta, pudiendo entonces absorber los nutrientes de los residuos de este escarabajo (International Carnivorous Plant Society, online). Por otro lado, no todos los géneros forman las hojas “carnívoras” durante todo el año, si no que las forman solo en algunas épocas. Algunos también tienen capacidad para abortar la formación de las trampas en condiciones ambientales favorables (International Carnivorous Plant Society, online).

CONCLUSIONES

En los complejos caminos de la evolución, las plantas carnívoras suponen un extraordinario ejemplo de la capacidad de adaptación de las especies al entorno, y de cómo en aras de la supervivencia, la selección natural permite generar formas de vida diferentes para adaptarse a las circunstancias del medio. Así, en algún momento pasado, el hecho de tener la capacidad de nutrirse de presas caídas accidentalmente en su interior, supuso a estas plantas una ventaja evolutiva, que les permitió crecer en ambientes difíciles donde apenas había competencia. A partir de ahí los mecanismos evolutivos han encaminado estas plantas hacia lo que son hoy en día: trampas elaboradas, capacidad de digestión de la presa, asimilación eficaz de los nutrientes... El coste de todas estas modificaciones parece compensarse con la menor inversión en el costoso proceso fotosintético.

A pesar de que solo pueden mantenerse en hábitats muy limitados debido a su falta de competencia con otras plantas, existe una enorme variedad de especies, mecanismos de captura, enzimas y métodos de atracción. Con el avance de los estudios, se van conociendo nuevas especies que confirman sus características de carnivorismo, y otras, con el paso del tiempo perderán estos caracteres. Lo que sí es seguro, es que estas plantas continuarán sorprendiéndonos con sus adaptaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Adlassnig, W., Peroutka, M., and Lendl, T. (2011). Traps of carnivorous pitcher plants as a habitat: composition of the fluid, biodiversity and mutualistic activities. *Ann Bot.* 107(2): 181–194.
- Barthlott, W., Porembski, S., Seine, R., Theisen, I. (2007). *The Curious World Of Carnivorous Plants. A Comprehensive Guide to Their Biology and Cultivation.* Portland, London. Timber Press.
- Bauer, U., D. Giusto, B., Skepper, J., U. Grafe, T. and Federle, W. (2012). With a Flick of the Lid: A Novel Trapping Mechanism in *Nepenthes gracilis* Pitcher Plants. *PLoS ONE* 7(6): e38951.
- Bazile, V., J. A. Moran, G. Le Moguédec, D. J. Marshall & L. Gaume 2012. A carnivorous plant fed by its ant symbiont: a unique multi-faceted nutritional mutualism. *PLoS ONE* 7(5): e36179
- Gaume, L., and Forterre, Y. (2007). A Viscoelastic Deadly Fluid in Carnivorous Pitcher Plants. *PLoS ONE* 2(11): e1185.
- Grafe, T. U., R. Schöner, C., Kerth, G., Junaidi, A., and G. Schöner, M. (2011). A novel resource-service mutualism between bats and pitcher plants. *Biol. Lett.* 23 7(3):436-439.
- International Carnivorous Plants Society (online) www.carnivorousplants.org/ [consultado 9/11/2014]
- Król, E., J. Plachno, B., Adamec, L., Stolarz, M., Dziubińska, H. and Trębaczl, K. (2011). Quite a few reasons for calling carnivores “the most wonderful plants in the world”. *Ann Bot.* Jan 2012; 109(1): 47–64.
- Rice, B.A. (2006). *Growing Carnivorous Plants.* Oregon., U.S.A.: Timber Press.
- Scharmann, M., G. Thornham, D., U. Grafe, T. And Federle, W. (2013). A Novel Type of Nutritional Ant-Plant Interaction: Ant Partners of Carnivorous Pitcher Plants Prevent Nutrient Export by Dipteran Pitcher Infauna. *PLoS ONE* 8(5): e63556.
- Schöner, C., Schöner, M., Kerth, G., and Grafe, U. (2013). Supply Determines Demand: Influence of Partner Quality and Quantity on the Interactions between Bats and Pitcher Plants. In Abstracts. 16th International Bat Research Conference y 43rd North American Symposium on Bat Research.