



**Universitat de les  
Illes Balears**

Facultat de Ciències

**Memòria del Treball de Fi de Grau**

**Canvis en el creixement i fotosíntesi de la planta  
carnívora *Nepenthes x ventrata* sotmesa a  
diverses dietes orgàniques i inorgàniques**

**Sebastià Capó Bauçà**  
**Grau de Biologia**

Any acadèmic 2015-16

DNI de l'alumne: 41585750W

Treball tutelat per Jeroni Galmés Galmés  
Departament de Biologia.

S'autoritza la Universitat a incloure aquest treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línia, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació	Autor		Tutor	
	Sí	No	Sí	No
	X		X	

Paraules clau del treball:

Creixement, fotosíntesi, intercanvi de gasos, *Nepenthes x ventrata*, nutrients, plantes carnívores



## Resum:

*Nepenthes x ventrata* és una planta insectívora, híbrida i formadora de pitxers, endèmica de les Filipines. Avui en dia, es coneix poc sobre la fisiologia de les plantes carnívores i de com responen a condicions ambientals i experimentals. L'objectiu d'aquest estudi és analitzar diferències en el creixement i en la fotosíntesi de *Nepenthes x ventrata* sota diferents dietes orgàniques i inorgàniques. Per fer això, es sotmeteren plantes d'aquesta espècie a un període d'estrès nutricional, després del qual, les plantes s'assignaren als següents grups: un grup seguí les condicions d'estrès nutricional (tractament C, control), un grup es sotmeté a tractament de nutrició inorgànica aplicada al sòl (tractament I, inorgànic) i quatre grups de plantes a tractaments orgànics als que es van aplicar dosis de vespes (*Polistes fuscatus*, tractament W), de formigues (*Crematogaster scutellaris*, tractament A), d'escarabats (*Phyllognathus silenus*, tractament B) i de mosques (*Musca domestica*, tractament F). A l'inici i al final dels tractaments, es realitzaren mesures de intercanvi de gasos i fluorescència de la clorofil·la per a determinar paràmetres fotosintètics clau, mesures de creixement i assignació de biomassa i paràmetres descriptius de característiques foliars. S'obtingueren millores tant en fotosíntesi com en creixement en els tractaments orgànics i inorgànic, on els valors més grans s'obtingueren per el tractament I i els menors pel tractament C. La distribució de biomassa entre les diferents fraccions de la planta va ser diferent, el tractament I formà més part verda i el tractament C dedicà més recursos a formar pitxers. Aquests resultats confirmaren que la millora de l'estat nutricional provoca increments en el creixement i fotosíntesi, i que aquesta millora pot modular el creixement de les diverses fraccions de la planta. A més no s'observa una especificitat fisiològica per a un determinat taxó d'insecte i es confirma la capacitat d'absorció radicular d'aquesta planta. Com a conclusió, tant la carnivoria com la nutrició inorgànica augmenten el creixement i la fotosíntesi en *Nepenthes x ventrata*.

## Introducció:

Les plantes carnívores o insectívores han fascinat els científics des de que Charles Darwin fes els primers estudis amb elles. Aquesta fascinació es deu a la capacitat que tenen aquestes plantes d'extreure nutrients minerals de les preses que atrapen, fet estrany dins el regne vegetal. Encara que les plantes carnívores solen tenir una distribució mundial, queden restringides en hàbitats particulars on hi ha humitat i insolació elevada, i sobretot sòls pobres en nutrients minerals (Lambers et al. 2008).

La carnivoria sorgeix de la necessitat de sobreviure en ambients molt pobres en nutrients, on tenir la capacitat d'obtenir elements minerals extres és un avantatge enfront als altres espècies competidores (Zamora et al. 1997). Encara que les adaptacions a la captura i digestió de les preses siguin molt variades, la capacitat d'extreure nutrients d'insectes ha sorgit en diferents grups filogenètics, resultat d'una convergència evolutiva (Pavlovič et al. 2014).

Segons el model de costs-beneficis de la canivoria proposat per a Givnish et al. (1984), les plantes carnívores sols poden ser competitives a la natura quan els beneficis de la carnivoria són

superiors al cost que aquesta demanda. Els desavantatges de ser carnívora són per una banda la necessitat de dedicar recursos a construir trampes, atreure i digerir insectes i per l'altra, l'increment de la respiració i la baixa taxa fotosintètica deguda a la doble funcionalitat de les fulles, ja que aquestes han de funcionar com a trampes i com a òrgan fotosintètic. A més, han de tenir mecanismes per a regular l'absorció de nutrients per les arrels i la que prové de la digestió de les preses (Pavlovič et al. 2009; Moran & Clarke 2010). Aquests costos fan que aquestes plantes perdin competitivitat en hàbits on els recursos minerals no són un factor limitant (Lambers et al. 2008).

La captura de preses, en la majoria de plantes carnívores, s'ha demostrat que indueix una millora en la seva fisiologia, ja que millora la taxa de fotosíntesi, incrementa la biomassa, el creixement i la producció de llavors (Farnsworth & Ellison 2007; Pavlovič et al. 2009; Lambers et al. 2008). Malgrat aquestes tendències generals, hi ha certa controvèrsia en la literatura, ja que en certes espècies com *Pinguicula vulgaris* no es reporten canvis significatius en la taxa de fotosíntesi durant la captura de preses, però sí en la capacitat de reproducció (Méndez & Karlsson 1999). Resoldre aquesta aparent controvèrsia requereix de més estudis que proporcionin una informació més detallada de com la captura de preses i la diversitat d'aquestes afecta la capacitat d'assimilació de CO<sub>2</sub> i, com a conseqüència, la capacitat de creixement.

Els canvis reportats derivats de la captura de preses es deuen principalment a la major disponibilitat de nitrogen (N), element principal que les plantes carnívores extreuen de les preses arribant a un 50% del N total de l'insecte, si bé es cert que aquest percentatge pot variar entre espècies (Lambers et al. 2008). Malgrat que altres nutrients com el fòsfor i el potassi són importants en la millora de l'estat nutricional de la planta, aquesta es deu principalment al N (Pavlovič et al. 2009). Segons Farnsworth & Ellison (2007) aquesta millora de l'estat nutricional de la planta augmenta els nivells de clorofil·la i Rubisco de les fulles. Quant al carboni, els insectes no pareixen ésser una font important d'aquest element en la majoria de les plantes carnívores, encara que certs autors defensen l'existència d'aquesta capacitat en algunes espècies (Pavlovič et al. 2009).

La varietat de mecanismes i formes que han adquirit les plantes carnívores per a la captura i digestió dels insectes són vàries i es podrien incloure en dos grups segons Gorb et al. (2004). El primer grup estaria format per trampes actives, que com el seu nom indica són trampes on la planta realitza activament una acció. En són exemples la *Dionaea muscipula* coneguda com a Venus atrapa mosques on la fulla s'ha transformat en una trampa formada per dos lòbuls amb tres tricomes que actuen com a detonadors. Quan aquests s'accionen la trampa es tanca en una fracció de segon (Andrej Pavlovič et al. 2010). El segon grup serien trampes passives on les plantes no realitzen una acció, sinó que atrapen els insectes indirectament. En són exemples les trampes adhesives de *Byblis* spp i *Roridula* spp o les trampes de caiguda de les *Sarracenia* spp o les *Nepenthes* spp (Gorb et al. 2004).

El gènere *Nepenthes* és l'únic de la família Nepenthaceae i inclou plantes carnívores formadores de pitxers distribuïdes per el sud-est d'Àsia, principalment a les illes de Sumatra, Borneo i Filipines així com també a la Península de Malàisia. També es troben poblacions a la Índia, Sri Lanka, Austràlia, Nova Caledònia, Madagascar i les illes Seychelles (Pavlovič et al. 2009). El nombre d'espècies del gènere *Nepenthes* que avui en dia és més acceptat és sobre 140, encara que no es descarta que aquest nombre vagui incrementant degut a nous descobriments (Cheek & Jebb 2014). Els caràcters que s'utilitzen per a la determinació de les espècies són la forma del pitxer, especialment en les morfologies de les tapes i peristomes, el tipus de la vellositat que presenten i la forma de les fulles i la tija (Cheek & Jebb 2014).

La capacitat de *Nepenthes* spp. d'atreure i atrapar insectes es deu a la formació de pitxers, trampes passives on l'insecte hi cau per gravetat. Aquestes trampes són modificacions de la fulla i es formen al l'apex de la nervadura principal d'aquestes (Moran & Clarke 2010). Els pitxers presenten una tapa i un peristoma que envolta la seva obertura. Aquestes dues estructures, tenen colors i formes vistoses i a més tenen la capacitat de segregat nèctar per a atreure a l'insecte. El cos del pitxer presenta dues parts, una part serosa i una digestiva. La part serosa és l'encarregada de que l'insecte perdi tracció i caigui al fons del pitxer on es troba amb un líquid secretat per les glàndules de la part digestiva que a més de ofegar l'insecte, conté enzims capaços de digerir-lo (Moran & Clarke 2010).

Les plantes analitzades del gènere *Nepenthes*, segons Ellison & Gotelli (2009) presenten més captures de mosques, i especialment de formigues, respecte a altres taxons d'insecte. Sui & Charles (2015) troben resultats similars on les captures més abundants són de formigues (família Formicidae), si bé, tal com s'indica als mateixos estudis, els resultats poden estar esbiaixats per la diferència d'abundància entre els diferents taxons d'insecte. Encara que s'ha demostrat una especificitat per a termites (Moran 2001) a espècies com *Nepenthes albomarginata*, es necessiten més estudis que demostrin una especificitat de tot el gènere *Nepenthes* a un taxó d'insectes en particular. Segons Sui & Charles (2015) els híbrids de *Nepenthes* perden les característiques morfològiques dels pitxers que en les espècies parental ajuden a la captura específica de certes preses. En general, aquesta manca d'informació sobre l'especificitat de preses de *Nepenthes* demanda estudis fisiològics que comparin els efectes fisiològics resultants de la nutrició a partir de diverses fonts d'insectes.

En el present estudi s'estudiarà *Nepenthes x ventrata*, un híbrid natural entre *Nepenthes alata* i *Nepenthes ventricosa* que es troba als bocs del nord de Filipines (Gorb et al. 2004). Se sap que aquestes dues espècies i l'híbrid solen viure a sòls pobres en N, però també manca informació sobre la seva ecologia (Cheek & Jebb 2013; He & Zain 2012). Tant l'híbrid com les espècies d'on prové, són endèmiques de les Filipines, illes amb una gran diversitat de *Nepenthes*, que es troben confinades a boscs de peu de muntanya, o bé es troben en grups individuals a zones de més altura o en illes. Encara que algunes espècies es veuen afavorides per la pertorbació moderada dels boscs, la majoria de

*Nepenthes* requereixen d'hàbitat primari i la pèrdua d'aquest és la seva gran amenaça (Cheek & Jebb 2014).

En aquest treball es compararà l'efecte de dietes orgàniques a partir de diferents insectes i inorgànica sobre aspectes determinants de la fisiologia i el creixement de *Nepenthes x ventrata*. En concret, l'estudi profunditzà especialment en paràmetres com l'increment de biomassa, la distribució d'aquesta en les diferents parts de la planta, els canvis en l'assimilació de CO<sub>2</sub> i paràmetres d'anatomia foliar. La finalitat d'aquest estudi és donar a conèixer aspectes de la fisiologia de les *Nepenthes* per a l'ajuda de la seva conservació i cultiu. Aquestes plantes tenen un gran valor com a plantes ornamentals i de cada dia més empreses dedicades a la jardineria es dediquen a cultivar-la (He & Zain 2012).

## **Metodologia**

### *Material vegetal, animal i condicions de creixement*

S'obtingueren 28 plantes de *Nepenthes x ventrata* ja crescudes de l'empresa distribuïdora FleuraMetz. Després de l'arribada, les plantes es mantingueren en un sòl de turba rossa i perlita, i sota condicions ambientals controlades dins d'un fitotrò, a una PAR (Photosynthetically active radiation) de 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , fotoperíode de 12 h llum/12 h fosca, temperatura ambiental d'entre 26 °C dia/18°C nit i humitat ambiental de 50% dia/70% nit.

Durant un període de 4 mesos, les plantes es sotmeteren a un estrès nutricional on es regaren per sobre amb aigua destil·lada dos dies per setmana amb la finalitat de rentar el substrat. Els pitxers, que varen arribar sense insecte, es taparen amb cotó humitejat per evitar captures no desitjades (Pavlovič et al. 2009). Durant aquest període, les plantes van anar expressant paulatinament símptomes clars d'estrès nutricional, com disminució en la taxa d'aparició de noves fulles o engrogiment (aparició de clorosi) a les fulles.

Els tractament orgànics varen consistir en un tractament en dípters, concretament *Musca domestica* (mosca comú), un tractament amb *Phyllognathus silenus* (coleòpter) i dos tractaments amb hemípters, *Polistes fuscatus* (vespa) i *Crematogaster scutellaris* (formiga de cap vermell). Els insectes es varen capturar d'ambients naturals, les vespes i mosques de la granja de vaques de Son Suau (Manacor, Illes Balears), les formigues de Son Macià (Manacor, Illes Balears) i els escarabats a Cala Morlanda (Manacor, Illes Balears). Un cop capturats es congelaren ràpidament a -20°C.

### *Disseny experimental i tractaments*

Després de 4 mesos d'inducció d'estrès nutritiu, els 28 individus es dividiren aleatòriament en 7 grups de 4 plantes, segons s'especifica a la Taula 1. El tractament C0 s'analitzà en finalitzar els 4 mesos d'estrès nutricional, mentre que en els altres 6 grups es realitzaren els tractaments. En els quatre tractaments orgànics, les plantes es varen alimentar amb 0.3 g d'insecte fresc cada setmana al pitxer més

jove totalment desenvolupat durant 9 setmanes, seguint les indicacions d'altres autors (Pavlovič et al. 2009). Aquests quatre tractaments es continuaren regant amb aigua destil·lada dos dies per setmana.

Al tractament I se li administrà una solució inorgànica ajustada a la quantitat de N, P i K que poden aportar de mitjana els insectes. Es va fer una mitjana dels valors trobats a la bibliografia del contingut de N, P i K de mosques, formigues i vespes (Taula 2) i s'assumí que el pes sec era un 50% del pes fresc de l'insecte i que la planta podria extreure un 50% dels minerals d'aquest. Així es calcularen les concentracions de cada compost.

La solució nutritiva final s'ajustà a 1.20 mM KNO<sub>3</sub>, 18.026 mM Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O, 2.20 mM NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> i 0.26 mM MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O. Els micronutrients s'ajustaren d'acord als de la solució Hoagland (Shi et al. 2016), ja que en la bibliografia no es trobà la quantitat d'aquests que pot aportar l'insecte a la planta. L'administració de la solució es va fer un pic per setmana durant 9 setmanes coincidint amb l'administració de les dietes orgàniques. Cada setmana es proporcionava 3.125ml de la solució a la base de la tija de cada planta i es regaven per sota amb aigua destil·lada cada dos dies.

Respecte al tractament C, no se li va administrar ni solució inorgànica ni dieta orgànica, sols es regava cada dos dies amb aigua destil·lada. Tots els tractaments varen continuar amb les mateixes condicions de substrat, llum, temperatura, humitat i fotoperíode especificats anteriorment, durant les 9 setmanes del tractament, sempre evitant la captura d'insectes tapant l'obertura dels pitxers amb cotó humitejat.

#### *Mesures de llum*

Tres setmanes després de l'acabament del tractament, es realitzaren mesures instantànies de la conductància estomàtica ( $g_s$ ) i d'assimilació neta de CO<sub>2</sub> de la fulla ( $A_n$ ) de cada planta, amb la càmera foliar de l'IRGA Li-6400-40 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). Aquests paràmetres es mesuraren a llum saturant (PAR) de 1700  $\mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , temperatura de la fulla ajustada a 25 °C, concentració de CO<sub>2</sub> dins la càmera de mesura de 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  d'aire i un flux d'aire de 150  $\mu\text{mol s}^{-1}$ . Les mesures es feren a les fulles més joves totalment desenvolupades durant les 9 setmanes de tractament. La concentració de CO<sub>2</sub> a la càmera subestomàtica foliar ( $C_i$ ) va ser estimada d'acord amb Galmés et al. (2007). A partir d'aquestes mesures es calculà la ràtio  $A_n/C_i$  que segons Galmés et al. (2007) és un paràmetre per a estimar l'eficiència de la fotosíntesi en la carboxilació.

#### *Mesures de respiració fosca i fluorescència*

La respiració nocturna ( $R_{\text{dark}}$ ) es mesurà abans d'encendre les llums del fitotró de 7:00 am a 8:00 am usant Li-6400-40 a concentració de CO<sub>2</sub> de 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  d'aire, temperatura de la fulla ajustada a 25 °C i un flux d'aire de 150  $\mu\text{mol d'aire s}^{-1}$ , a les mateixes fulles utilitzades per a les mesures de llum. Per a determinar el senyal de fluorescència de fons ( $F_0$ ), s'aplicà llum a 0.5  $\mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a freqüència de 600 Hz abans de l'encesa de llums. Seguidament, per obtenir el punt de màxima

fluorescència (Fm), s'aplicaren polsos de llum saturant a  $8500 \mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durant 0.8 s. Amb aquests valors es calculà la màxima eficiència quàntica (eficiència intrínseca) del fotosistema PSII ( $F_v/F_m$ ) =  $(F_m - F_0)/F_m$ . Durant les mesures de llum, les senyals de fluorescència base en estat estable ( $F_s$ ) i la fluorescència màxima en estat estable ( $F'_m$ ) a una PAR de  $1700 \mu\text{mol fotons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Amb aquestes dues mesures obtenim la proporció de llum absorbida per les clorofil·les associada amb el PSII que es dedica a reaccions fotoquímiques, l'anomenada eficiència quàntica del PSII en condicions de llum ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) =  $(F'_m - F_s)/F'_m$  (Galmés et al. 2007; Maxwell & Johnson 2000).

#### *Mesures de morfologia i estat hídric de les fulles*

El RWC (Relative Water Content, contingut hídric foliar) i el LMA (Leaf Mass Area, pes específic foliar) i el es calcularen a partir de les fulles més joves totalment desenvolupades durant les 9 setmanes de tractament. De cada planta, es mostrejaren 6 discs de  $0.78 \text{ cm}^2$  cada un i s'anotà el pes fresc. Seguidament, es guardaren en aigua destil·lada 24 h a  $4 \text{ }^\circ\text{C}$  i les fosques per a obtenir el pes turgent. Finalment s'assecaren a l'estufa amb ventilació (model Dry-Big, JP SELECTA S.A, Espanya) a  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  durant 72 h. El LMA es calculà amb la ràtio pes sec 6 discs/àrea 6 discs. El RWC es determinà com a  $\text{RWC} = (\text{Pes fresc} - \text{Pes sec})/(\text{Pes turgent} - \text{Pes sec}) \times 100$ .

El LF (Leaf thickness, gruixa foliar) es mesurà a la mateixa fulla on es feren les mesures d'intercanvi de gasos, concretament a la part més ample del limbe a una distància mitjana entre el marge i el nervi foliar. Es mesurà amb un peu de rei digital i amb la ràtio LMA/LT es va obtenir el LD (Leaf Density, desitat foliar).

#### *Mesures de biomassa, recompte i àrea foliar*

En acabar la presa de mostres es realitzà la poda de les plantes. Per a mesurar l'àrea foliar es prengueren fotografies de totes les fulles de cada planta i amb el programa ImageJ 1.47v (ImageJ, Wayne Rasband National Institutes of Health, USA) es mesurà l'àrea. L'increment d'àrea foliar es mesurà com a la diferència entre l'àrea final de cada planta i l'àrea mitjana del tractament C0. Els valors negatius no es consideraren com increments i se'ls donà el valor 0.

Es va fer un recompte del nombre de fulles totals i nombre de fulles desenvolupades durant el tractament. També es va comptar el nombre de pitxers totals, el nombre de pitxers en formació, on es consideraren aquells pitxers on la tapa no s'ha obert i nombre de pitxers necròtics, aquells en els que la necrosi havia afectat tot el peristoma. D'aquí es calculà el percentatge de necrosi dels pitxers com a nombre pitxers necròtics/nombre total de pitxers x 100, i el percentatge de pitxers en formació com a nombre de pitxers en formació/nombre total de pitxers x 100.

Per al càlcul de l'increment de biomassa seca es separarà la planta en quatre parts: pitxers, fulles, tija i arrel. Cada fracció s'assecà per separat a una estufa amb ventilació (model Dry-Big, JP SELECTA S.A, Espanya) a  $70 \text{ }^\circ\text{C}$  durant 72 h i s'obtingué el pes sec amb la balança de precisió (Balança analítica



AUW, COBOS PRECISION S.L, Espanya). L'increment de biomassa de cada fracció es calculà a com a la diferència entre la biomassa final respecte a la biomassa del tractament C0. Els increments negatius no es consideraren com creixement pròpiament dit i se'ls donà el valor 0. L'increment de biomassa total es calculà amb la suma dels increments de cada una de les fraccions. Per a obtenir les proporcions de l'increment de biomassa seca que corresponen a cada una de les parts de la planta es va fer servir aquesta fórmula:

$$\% \text{ Increment biomassa seca part } (X) = \frac{\text{Increment biomassa seca part } X}{\text{Increment de biomassa seca Total}} \cdot 100$$

### *Estadística*

Per a determinar la normalitat de les dades es va fer servir el test de Anderson-Darling i per la homogeneïtat de variàncies el test de Bartlett. Les diferències entre mitjanes es calcularen mitjançant una anàlisi de les variàncies (ANOVA) d'una via amb 6 nivells. Les diferències entre mitjanes es feren mitjançant el test poc-hoc d'Holm. Els coeficients de correlació i la significança de la correlació es calculà seguint el mètode de Pearson. Els nivell de significació de cada test s'establiren a partir d'un  $P < 0.05$ .

Es realitza un anàlisi de components principals (ACP) on es representen els paràmetres que determinaren en major grau la variabilitat entre els tractaments. Aquests foren la taxa d'assimilació neta de CO<sub>2</sub> (A<sub>n</sub>), eficiència quàntica del PSII en condicions de llum (ΦPSII), eficiència en la carboxilació (A<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>), l'increment de biomassa seca total, l'increment d'àrea foliar, nombre total de fulles, percentatge de pitxers amb necrosi, el percentatge de pitxers en formació i la proporció de l'increment de biomassa seca dedicada a la formació de fulles i la pitxers. Els anàlisis es varen calcular amb el programa RStudio (RStudio Version 0.99.879 – © 2009-2016, Inc) i graficats amb SigmaPlot software package (SPSS) 10.0 (SPSS, Chicago, IL, USA).

## **Resultats:**

### *Efecte sobre la morfologia foliar i l'estat hídric*

Pel que fa als resultats obtinguts en morfologia foliar, no es trobaren diferències significatives en els paràmetres de pes específic foliar (LMA), gruixa foliar (LT) o densitat foliar (LD) (Taula 3). L'estat hídric foliar, representat pel RWC fou similar entre els diferents tractament (Taula 3).

### *Efecte sobre els paràmetres fotosintètics*

Respecte dels paràmetres fotosintètics, es trobaren diferències significatives en la taxa d'assimilació neta de CO<sub>2</sub> (A<sub>n</sub>) entre els tractament W, F i I amb valors majors que els tractaments control (C i C0). Aquesta mateixa tendència s'observà en la conductància estomàtica (g<sub>s</sub>); en canvi, no es trobaren diferències significatives en la concentració de CO<sub>2</sub> a la cambra subestomàtica (C<sub>i</sub>) (Taula

4). Pel que fa a les eficiències de carboxilació ( $A_n/C_i$ ), els tractaments W, F, I i A varen ser significativament majors que les dels tractaments control. Aquestes diferències es feren més evidents en l'eficiència quàntica del PSII en condicions de llum ( $\Phi$ PSII), on s'observà que el tractament C presentà valors significativament menors que la resta dels tractaments (Taula 4). Cal notar els valors baixos obtinguts per  $\Phi$ PSII en tots els tractaments, probablement causats per un excés de irradiància en la cambra de mesura del Li-Cor.

Pel que fa a la taxa de respiració nocturna ( $R_{\text{dark}}$ ), sols es trobà que el tractament C0 era menor que en el tractament A. Els valors d'eficiència màxima del PSII ( $F_v/F_m$ ) els tractaments I, F, A i B presentaren valors majors respecte el tractament C0 (Taula 4).

Es trobaren correlacions positives significatives entre  $A_n$  i  $g_s$  i entre  $A_n$  i  $\Phi$ PSII. També es trobà una correlació significativa entre increment de biomassa total i  $A_n$  (Fig. 2). No es trobà correlació entre  $R_{\text{dark}}$  i increment de biomassa ( $P > 0.05$ , dades no presentades).

#### *Efecte sobre el creixement*

Els valors de nombre de fulles total varen ser més alts al tractament I que en els tractaments C, A i B. Respecte al nombre de pitxers totals, el tractament I també presentà valors més alts que els tractaments C i B (Taula 5). Pel que fa a l'increment d'àrea, els tractament I presentaren un increment més alt que els tractaments C, B i A (Taula 5). En l'increment de biomassa, el tractament C presentà valors més baixos que el tractament I (Taula 5).

Respecte al percentatge de pitxers amb necrosi, els valors més alts es trobaren al tractament C, que es diferencià significativament de la resta de tractaments. El percentatge de pitxers sense desenvolupar va ser major al tractament I i es diferencià significativament dels tractaments C i A (Taula 5)

#### *Efecte sobre la distribució de biomassa a les diferents fraccions de la planta*

S'observà que la proporció d'increment de biomassa de pitxers va ser la més gran a tots els tractaments, on els tractaments C i B varen presentar els valors més elevats. Els tractaments C, A, B i W presentaren proporcions d'increment de biomassa de pitxers superiors que el tractament I. En contraposició, el tractament I presentà valors de proporció d'increment de biomassa foliar majors que els tractaments C, B i A. En la proporció d'increment de biomassa de tija, s'obtingueren valors majors al tractament I que en el tractament B. Pel que fa a la proporció d'increment de biomassa dedicada a arrels, no es trobaren diferències significatives entre els diversos tractaments (Fig. 1). A més, s'observà una correlació negativa entre la proporció d'increment de biomassa dedicada a la producció de pitxers i la proporció de l'increment de biomassa dedicada a fulles (Fig. 2).

### *Anàlisi de components principals*

La primera component principal representada a l'eix x, explicà un 61.2% de la variància total de les dades. Respecte a aquest eix, els paràmetres  $A_n$ ,  $A_n/C_i$ , percentatge de pitxers en formació,  $\Phi$ PSII, proporció d'increment de biomassa dedicada a fulles, increment de biomassa total, increment d'àrea i nombre total de fulles incrementaren en sentit oposat al percentatge de pitxers amb necrosi i la proporció d'increment de biomassa dedicada a pitxers. Pel que fa a la segona component principal, es representà a l'eix y i explicà un 14.1% de la variància total de les dades. Respecte a aquesta, els paràmetres  $A_n$ ,  $A_n/C_i$ , percentatge de pitxers en formació,  $\Phi$ PSII i proporció d'increment de biomassa dedicada a pitxers incrementaren en sentit oposat a la proporció d'increment de biomassa dedicada a fulles, increment de biomassa total, increment d'àrea i nombre total de fulles i percentatge de pitxers amb necrosi (Fig. 3). Entre les dues components s'explica un 75.3% de la variabilitat total de les dades.

En aquest anàlisi s'observen els tractaments ordenats segons els valors dels paràmetres abans esmentats. L'ordre d'esquerre a dreta va ser C, B, A, F, W i I. El clúster del tractament C es diferencià dels clústers dels tractaments F, W i I, mentre que els clúster dels tractaments A i B es trobaren a una posició intermèdia.

### **Discussió:**

#### *La capacitat d'adquisició de nutrients minerals limita les capacitats fotosintètiques*

Les plantes carnívores estan restringides a hàbitats on la falta de nutrient és un dels principals factors limitants, per aquest motiu han desenvolupat certes característiques fisicoquímiques per adaptar-se a aquests ambients (Osunkoya et al. 2008). Una d'aquestes característiques és la baixa taxa fotosintètica comparada amb les dades de la xarxa GLOBNET per a plantes no carnívores (Pavlovič et al. 2007).

Una disminució en la capacitat d'adquirir nutrients minerals, especialment de nitrogen, s'ha demostrat que provoca una disminució en la capacitat fotosintètica, ja que entre un 50-80% del nitrogen foliar és incorporat en forma de proteïnes fotosintètiques (Pavlovič et al. 2009). Especialment, la falta de nitrogen afecte a la Rubisco, que és el primer enzim que es degrada del cicle de Calvin quan les plantes es veuen sotmeses a falta de N (Huang et al. 2004).

El paràmetre variant en els tractaments d'aquest estudi, va ser la disponibilitat de nutrients minerals per part de *Nepenthes x ventrata*. Es demostrà que la capacitat fotosintètica va incrementar tant en els tractaments orgànics A, W i F com el tractament I respecte els tractaments C i C0, ja que paràmetres com la taxa d'assimilació de  $CO_2$  ( $A_n$ ) i l'eficiència en la carboxilació ( $A_n/C_i$ ) varen incrementar significativament (Taula 4). Aquests augments es varen donar gràcies a la millora en la disponibilitat de nutrients minerals per part de la planta, i per tant en augments dels nivells de Rubisco.

L'augment de la  $A_n$  es correlacionaren positivament amb increments de la conductància estomàtica ( $g_s$ ). Les diferències en la  $g_s$  no estaven provocades per diferències en l'estat hídric de les plantes, ja que el RWC fou constant en tots els tractaments i les plantes no estaven sotmeses a estrès hídric (Taula 3). La variació de la  $g_s$  sol estar relacionada amb la regulació estomàtica per a mantenir valors constant de  $C_i$  amb una mínima pèrdua d'aigua, d'aquí que no es trobessin diferències en aquest paràmetre. (Taula 4) Per tant, en les plantes on la capacitat de carboxilació va augmentar a causa d'un increment de Rubisco, es necessitava una obertura més gran de l'estoma per a mantenir constant  $C_i$  davant els increments de  $A_n$  i  $A_n/C_i$ . Per aquest motiu els valors de  $A_n$  es correlacionen amb els de  $g_s$ .

A més, es coneix que el dèficit de Rubisco fa que la cadena transportadora d'electrons es saturei degut a la inhibició del cicle de Calvin. En aquesta situació es formen espècies reactives d'oxigen que poden malmetre la maquinària fotosintètica de la planta i provocar fotoinhibició (Pavlovič et al. 2009). Com a mecanisme de defensa, la planta disminueix l'absorció de llum i per tant es produeix un descens de  $\Phi_{PSII}$ . Ho fa mitjançant el desacoblament dels pigments antena associats al PSII i inactivació dels seus centres de reacció evitant així la fotoinhibició (Maxwell & Johnson 2000; Golding & Johnson 2003).

L'augment de la  $A_n$  es correlacionà positivament amb  $\Phi_{PSII}$  (Fig. 2). Amb aquesta interacció es demostrà que els tractaments amb aport de nutrients minerals, i consegüentment amb augments en els nivells de Rubisco, experimentaren millores del  $\Phi_{PSII}$  respecte als tractaments control. Aquests resultats coincideixen amb els de Pavlovič et al. (2009) on amb *Nepenthes tailangensis* es troben valors de  $\Phi_{PSII}$  menors en el tractaments control que en el tractament alimentat amb larva d'escarabat.

En fases d'estrès llarg, el dany en la maquinària fotosintètica deguda espècies reactives d'oxigen augmenta, i s'ha relacionat la seva aparició amb una disminució de la màxima eficiència intrínseca del PSII ( $F_v/F_m$ ) (Huang et al. 2004). Entre els tractaments C, B, A, W, F i I, no es trobaren diferències de  $F_v/F_m$  fet que fa pensar en algun tipus de mecanisme de protecció front a espècies oxidatives en *Nepenthes x ventrata*, ja que sí s'ha observat una disminució en  $F_v/F_m$  a plantes d'espècies no carnívores com l'arròs sotmeses a limitació de N (Huang et al. 2004). Per altra banda, cal fer notar que algunes espècies carnívores sotmeses a manca de N, com *Nepenthes tailangensis*, també pateixen disminucions en  $F_v/F_m$  (Pavlovič et al. 2009), el que podria suggerir que els canvis en  $F_v/F_m$  podrien estar més relacionats amb la durada de la fase d'estrès que amb l'existència d'un mecanisme de protecció eficaç.

La capacitat fotosintètica es correlacionà positivament amb l'increment de biomassa total (Fig. 2), però no amb la respiració fosca. Es sap que la respiració fosca és principalment el resultat de la respiració dedicada al manteniment de les estructures i d'aquella dedicada al creixement (Ryan & Waring 1992). En no trobar diferències de respiració fosca entre els tractaments, es pot afirmar que la respiració que s'observà principalment era de manteniment i no la de creixement.

De entre tots els tractaments, es diferencià un grup format per I, W i F, on es demostrà un augment en la seva capacitat fotosintètica, ja que els paràmetres  $A_n$ ,  $g_s$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $A_n/C_i$  i  $F_v/F_m$  augmentaren significativament respecte a les condicions inicials (C0) (Taula 4). Els tractament C, on no se li ha administrat cap font de nutrients minerals, és el que presentà una eficiència fotosintètica menor, ja que la falta de N li causà problemes de fotoinhibició, inactivació del PSII i falta de Rubisco. Pel que fa els tractaments B i A, es trobaren en una situació intermèdia entre el tractament control i els tractaments més eficients. Cal remarcar que tots aquests paràmetres, incús els valors més alts, són clarament inferiors als que s'esperarien per a plantes no carnívores, demostrant així la singularitat de les plantes carnívores com *Nepenthes x ventrata*.

*La disponibilitat de nutrients minerals modula el creixement total i de les diverses fraccions de la planta.*

Les plantes carnívores no responen per igual a administracions de solució inorgànica. En *Drosera rotundifolia*, dosis baixes de solució inorgànica ( $4 \text{ g N m}^{-2}$ ) provoquen augments de LT, nombre de fulles i del pes sec d'aquestes, ara bé, si la concentració de solució inorgànica és elevada ( $170 \text{ g N m}^{-2}$ ) es produeix una disminució de la biomassa total, fet també demostrat en *Sarracenia alata* (Pavlovič et al. 2010). En el present estudi, s'ha demostrat que tant l'aportació de nutrients minerals orgànics com inorgànics són capaços d'augmentar la biomassa total, l'àrea foliar total i nombre total de fulles de *Nepenthes x ventrata*. No obstant, no s'han observat diferències en els paràmetres com LT, LMA i LD.

La creació de noves estructures també es pot veure afectada per a la disponibilitat de nutrients minerals inorgànics de sòl. Segons Ellison & Gotelli (2002), fertilitzacions de nitrogen a *Sarracenia purpurea* provoquen una disminució de la producció de pitxers, en front a una major producció de fil·loides, fulles sense activitat carnívora amb major capacitat fotosintètica. En el gènere *Nepenthes*, es demostra que la fertilització augmenta les capacitats fotosintètiques i la capacitat de produir biomassa, però disminueix la producció de pitxers (He & Zain 2012; A Pavlovič et al. 2010).

En els tractaments realitzats es trobaren resultats similars, ja que en el tractament I l'increment de biomassa de pitxers respecte de a l'increment total de biomassa va ser significativament inferior respecte a la resta de tractaments, mentre que l'increment de biomassa verda (tija i fulles) va ser superior respecte els tractaments C, A i B (Fig.1). Per aquest motiu s'observà una correlació negativa entre l'increment de biomassa foliar i l'increment de pitxers (Fig. 2). A més, el tractament I també presentà els valors més alts de percentatge de pitxers sense desenvolupar (Taula 5). Per tant, aquest estudi confirmà la plasticitat fenotípica dels òrgans en funció carnívora, ja que la seva producció es veu inhibida quan la planta pot adquirir suficient nutrients minerals per les arrels. Aquest fet reforça el model de cost-benefici reportat per Givnish et al. (1984) on proposà que la carnívoritat sols és viable en hàbitats on els nutrients minerals són limitants.

A més, igual que Pavlovič et al. (2010), es demostrà la capacitat de *Nepenthes* per abstreure nutrients de les arrels, ja que el tractament I és el qui presentà valors més alts de capacitat fotosintètica

i de creixement. Aquest fet indicà que no existeix una compensació *o trade-off* entre la capacitat de obtenir nutrients per les arrels enfront a obtenir-los per els pitxers. Ara bé, no es trobaren diferències en l'increment de biomassa de les arrels respecte a l'increment de biomassa total de la planta, en contra sí que es trobaren en l'increment de biomassa de pitxers (Fig.1.). Per tant, encara que la planta tenia la capacitat per abstroure nutrients per a les arrels, davant situacions d'estrès nutricional, dedicà més esforços a la producció de pitxers que a arrels.

Per altra banda, en condicions d'estrès nutricional, s'ha demostrat que el dèficit de nitrogen accelera la necrosi foliar (Huang et al. 2004). La necrosi de pitxers, que són estructures d'origen foliar, s'ha demostrat que en *Sarracenia purpurea* és un mecanisme de reciclatge de N eficaç que permet la formació de noves estructures en condicions estressants (Butler & Ellison 2007). En aquest estudi també s'observà un major percentatge de pitxers amb necrosi en el tractament C respecte als altres. Per tant, es pot afirmar que la necrosi i reciclatge dels pitxers és una adaptació important de les plantes carnívores, ja que actua com a font de nitrogen per crear noves estructures durant l'estrès nutricional.

*Les diferents dietes orgàniques difereixen en els efectes que provoquen sobre el creixement i la fotosíntesi*

Segons l'anàlisi de components principals, els paràmetres que explicaren millor les diferències entre els tractaments varen ser paràmetres indicadors de creixement i fotosíntesi. Les diferències més clares es trobaren entre el tractament I i el tractament C, mentre que els tractaments orgànics es trobaren en transició entre aquests dos (Fig. 3). Els tractaments F i W presentaren un perfil més similar al tractament I mentre que el tractament B s'apropà més al tractament C. El tractament A quedà difós entre el tractament B i els tractaments F i W. Per tant els tractaments I, F i W foren els que presentaven un increment major del creixement i capacitat fotosintètica.

En aportar la mateixa quantitat d'insecte a cada pitxer, aquestes diferències es podien deure o bé a la eficiència en la digestió d'aquests, o a la diferència de concentracions d'elements minerals en cada un dels insectes. Segons la informació reportada en publicacions anteriors, la concentració dels principals elements minerals entre formigues, vespes i mosques era pràcticament igual (Taula 2), per tant les diferències en els tractaments A, W i F no eren a causa d'aquest factor.

Encara que no es reportà la concentració mineral d'escarabats, el més raonable és que les diferències que es s'observaren en els tractaments orgànics eren provocades per a la biodisponibilitat d'aquests elements dins l'insecte. Aquesta biodisponibilitat podia estar ocasionada per a la proporció d'exosquelet de la presa, ja que segon Adamec (2002) els nutrients que es troben dins la quitina no és poden absorbir degut a la falta de segregació de l'enzim N-acetil-glucosamina en les trampes. Aquest fet podria ser la causa que els tractaments orgànics més desfavorables fossin B i A, ja que els escarabats tenen un exosquelet molt desenvolupat i les formigues, encara que aquest no tingui la voluptuositat de l'escarabat, al ser de petita mida fa que el rati exosquelet/volum sigui molt elevat.

Com s'ha esmentat a la introducció, el gènere *Nepenthes* presenta una major freqüència de captures d'insectes de la família Formicidae. En contraposició, en aquest estudi es demostrà que formigues no induïen uns augments majors de creixement ni de fotosíntesi respecte als altres tractament orgànics, incús eren inferiors als tractament F i W. Per tant, a nivell fisiològic, *Nepenthes x ventrata* no presentà especificitat per a aquest taxó en concret.

### **Conclusió:**

Els resultats d'aquest estudi demostren una millora dels paràmetres fisiològics i del creixement de la planta carnívora *Nepenthes x ventrata* en l'administració tant de tractaments orgànics com d'inorgànic. Les diferències entre els dos recauen en que l'inorgànic millora més eficaçment els paràmetres fotosintètics de la planta i provoca un increment major del creixement. Aquest fet demostra que el procés adaptatiu d'obtenció de nutrients inorgànics a partir d'insectes a *Nepenthes x ventrata* no ha conduït a una pèrdua en la seva capacitat d'obtenció i assimilació de minerals per via radicular. Respecte als tractaments orgànics, les diferències que s'hi observen es deuen a la digestió de les preses i no a una especificitat per a un taxó en concret. Les dietes orgàniques poden servir d'adob natural, ecològic i econòmic per a les empreses dedicades al cultiu de plantes carnívores, disminuint costos de producció i sense risc a una disminució de òrgans amb activitat carnívora, que és la característica que fa més atractiva aquestes espècies al mercat.

### **Agraïments:**

L'autor agraeix a Marcel Font, a Mateu Fullana, a Marc Carriquí i a Cyril Douthe per a la seva ajuda tècnica durant la presa de mesures. També s'agraeix a la Universitat de les Illes Balears i al Departament de Biologia de les Plantes en Condicions Mediterrànies per a fer possible aquest treball.



**Taules i figures:**

**Taula 1:** Tractaments realitzats a l'estudi amb la seva respectiva abreviatura.

Abreviatura	Tractament
<b>C0</b>	Control inicial
<b>C</b>	Control negatiu
<b>B</b>	Dieta orgànica a partir de <i>Phyllognathus silenus</i> (escarabats)
<b>A</b>	Dieta orgànica a partir de <i>Crematogaster scutellaris</i> (formigues de cap vermell)
<b>W</b>	Dieta orgànica a partir de <i>Polistes fuscatus</i> (vespes)
<b>F</b>	Dieta orgànica a partir de <i>Musca domestica</i> (mosca comú)
<b>I</b>	Solució inorgànica, control positiu.

**Taula 2.** Percentatges del pes sec dels insectes que correspon a N, P i K i la seva mitjana.

Insecte	N (% pes sec)	P (% pes sec)	K (% pes sec)	Referència
<b>Mosca</b>	9.86	0.99	0.99	(Pavlovič et al. 2014)
<b>Vespa</b>	10.70	1.75	1.01	(Farnsworth & Ellison 2007)
<b>Formiga</b>	12.10	1.52	0.93	(Farnsworth & Ellison 2007)
<b>Mitjana</b>	10.89	1.42	0.98	

**Taula 3:** Mesures de gruixa foliar (LT), pes específic foliar (LMA), densitat foliar (LD) i contingut hídic foliar (RWC) per els diversos tractaments (C0 = Control inicial, C = Control, B = *Beetles* (escarabats), A = *Ants* (formigues), W = *Wasps* (vespes), F = *Flies* (mosques), I = Inorgànic). Es representen les mitjanes de cada tractament  $\pm$  SE. Els valors amb diferents lletres són significativament diferents per la variable mesurada en qüestió ( $P < 0.05$ , test d'Holm per a comparacions per parelles de mitjanes,  $n=4$ ).

Tractament	LT (mm)	LMA ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ )	LD ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ )	RWC (%)
<b>C0</b>	$0.44 \pm 0.02$ a	$78.3 \pm 1.4$ a	$0.178 \pm 0.005$ a	$86.4 \pm 1.9$ a
<b>C</b>	$0.40 \pm 0.03$ a	$72.7 \pm 3.6$ a	$0.183 \pm 0.013$ a	$80.2 \pm 2.9$ a
<b>B</b>	$0.38 \pm 0.02$ a	$69.4 \pm 4.8$ a	$0.183 \pm 0.012$ a	$76.1 \pm 2.0$ a
<b>A</b>	$0.38 \pm 0.02$ a	$75.8 \pm 3.3$ a	$0.199 \pm 0.003$ a	$79.0 \pm 2.0$ a
<b>W</b>	$0.41 \pm 0.02$ a	$81.0 \pm 4.8$ a	$0.197 \pm 0.013$ a	$80.0 \pm 1.1$ a
<b>F</b>	$0.43 \pm 0.03$ a	$70.3 \pm 8.2$ a	$0.169 \pm 0.027$ a	$81.7 \pm 2.4$ a
<b>I</b>	$0.43 \pm 0.01$ a	$86.6 \pm 6.3$ a	$0.202 \pm 0.018$ a	$79.4 \pm 1.6$ a

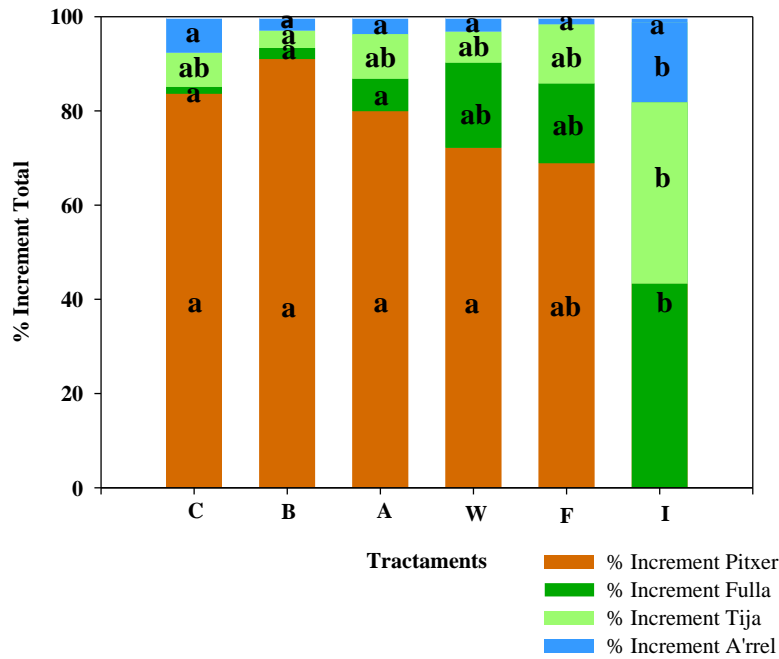


**Taula 4:** Valors de la taxa d'assimilació neta de CO<sub>2</sub> (A<sub>n</sub>), conductància estomàtica (g<sub>s</sub>), concentració de CO<sub>2</sub> a la cambra subestomàtica (C<sub>i</sub>), eficiència en la carboxilació (A<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>), eficiència quàntica del PSII en condicions de llum (ΦPSII), eficiència màxima del PSII (Fv/Fm) i taxa de respiració nocturna (R<sub>dark</sub>) i) pels diversos tractaments (C0 = Control inicial, C = Control, B = *Beetles* (escarabats), A = *Ants* (formigues), W = *Wasps* (vespes), F = *Flies* (mosques), I = Inorgànic). Es representen les mitjanes de cada tractament ± SE. Els valors amb diferents lletres són significativament diferents per la variable mesurada en qüestió (P < 0.05, test d'Holm per a comparacions per parelles de mitjanes, n=4)

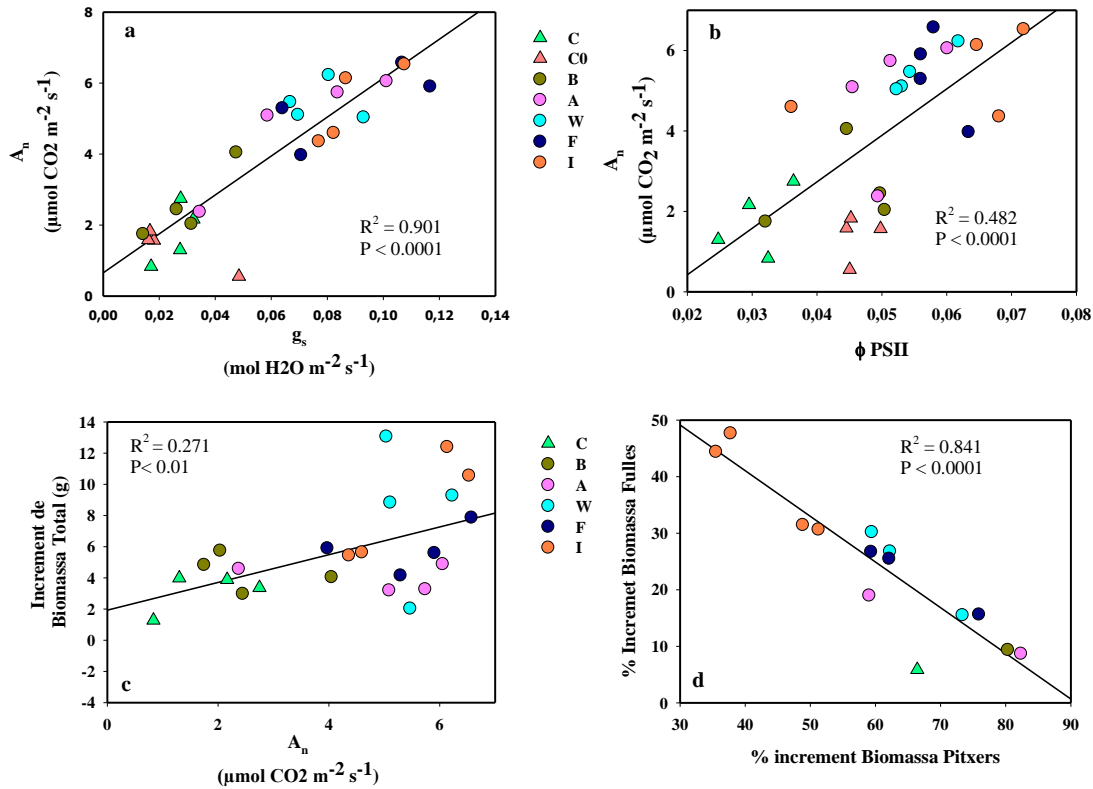
Tractament	A <sub>n</sub> (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	g <sub>s</sub> (mol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	C <sub>i</sub> (μmol CO <sub>2</sub> mol air <sup>-1</sup> )	A <sub>n</sub> /C <sub>i</sub> (mol aire m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	ΦPSII	Fv/Fm	R <sub>dark</sub> (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
<b>C0</b>	1.38 ± 0.28 a	0.025 ± 0.008 a	268.4 ± 35.7 a	0.006 ± 0.002 a	0.046 ± 0.001 b	0.73 ± 0.01 a	-0.26 ± 0.08 a
<b>C</b>	1.76 ± 0.43 a	0.026 ± 0.003 a	282.8 ± 19.6 a	0.007 ± 0.002 a	0.031 ± 0.002 a	0.78 ± 0.02 ab	-0.45 ± 0.07 ab
<b>B</b>	2.57 ± 0.51 ab	0.030 ± 0.007 ab	240.8 ± 19.1 a	0.011 ± 0.002 ab	0.044 ± 0.004 b	0.79 ± 0.00 b	-0.73 ± 0.10 ab
<b>A</b>	4.81 ± 0.84 bc	0.069 ± 0.015 bc	273.2 ± 8.9 a	0.018 ± 0.003 b	0.052 ± 0.003 bcd	0.79 ± 0.01 b	-0.75 ± 0.19 b
<b>W</b>	5.46 ± 0.27 c	0.077 ± 0.006 c	270.9 ± 9.6 a	0.020 ± 0.001 b	0.055 ± 0.002 bce	0.76 ± 0.01 ab	-0.41 ± 0.08 ab
<b>F</b>	5.43 ± 0.55 c	0.090 ± 0.013 c	282.1 ± 11.5 a	0.019 ± 0.002 b	0.058 ± 0.002 cde	0.80 ± 0.00 b	-0.27 ± 0.06 ab
<b>I</b>	5.41 ± 0.54 c	0.088 ± 0.007 c	286.4 ± 5.3 a	0.019 ± 0.002 b	0.068 ± 0.002 e	0.79 ± 0.01 b	-0.52 ± 0.06 ab

**Taula 5:** Valors de diversos paràmetres de creixement per els diversos tractaments (C = Control, B = *Beetles* (escarabats), A = *Ants* (formigues), W = *Wasps* (vespes), F = *Flies* (mosques), I = Inorgànic). Es representen les mitjanes de cada tractament ± SE. Els valors amb diferents lletres són significativament diferents per la variable mesurada en qüestió (P < 0.05, test d'Holm per a comparacions per parelles de mitjanes, n=4)

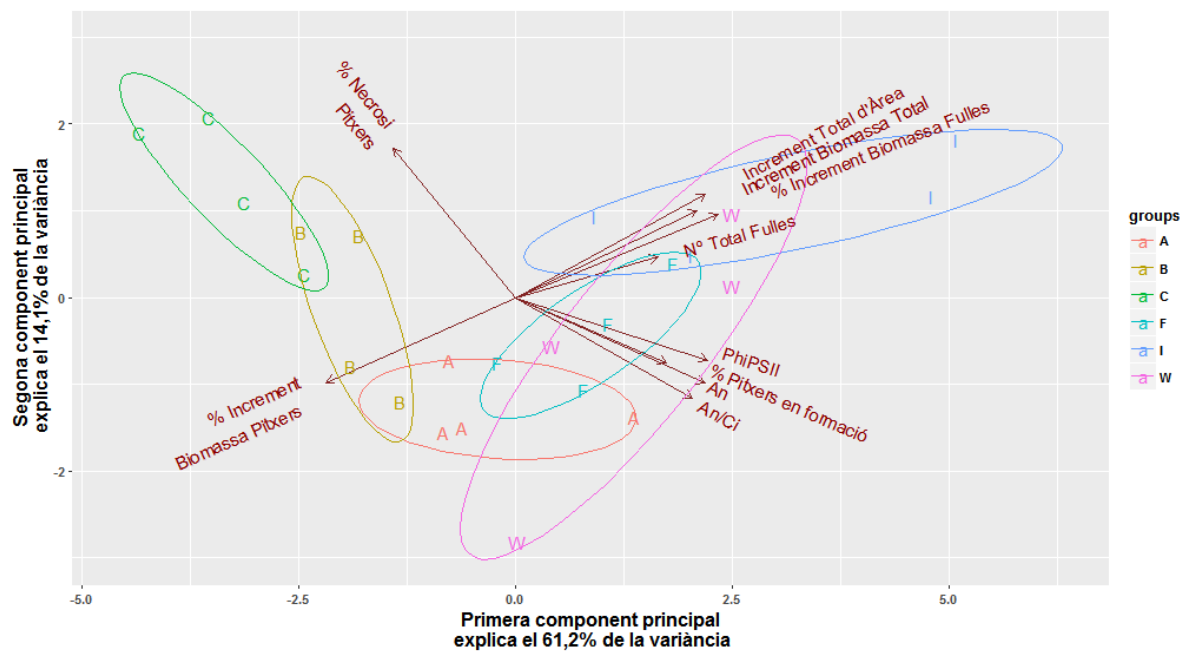
Tractament	C	B	A	W	F	I
<b>Nombre total de pitxers</b>	15.3 ± 0.5 a	17.0 ± 0.8 a	17.3 ± 0.3 a	17.8 ± 0.9 ab	18.0 ± 0.9 ab	20.8 ± 0.6 b
<b>Nombre total de fulles</b>	25.0 ± 2.7 a	28.5 ± 0.7 a	29.5 ± 0.7 ab	28.8 ± 1.3 ab	30.3 ± 1.4 ab	35.5 ± 0.7 b
<b>% Necrosi de pitxers</b>	54.4 ± 5.3 a	24.3 ± 4.1 b	16.7 ± 1.9 b	17.9 ± 4.1 b	30.5 ± 3.5 b	23.6 ± 2.5 b
<b>% Pitxers desenvolupats</b>	21.4 ± 2.7 a	21.8 ± 2.0 ab	30.2 ± 4.8 a	33.5 ± 2.4 ab	32.7 ± 4.7 ab	34.5 ± 3.1 b
<b>Increment àrea foliar (cm<sup>2</sup>)</b>	0 ± 0.0 a	21.1 ± 14.6 a	15.2 ± 8.9 a	138.8 ± 73.3 ab	70.5 ± 34.6 ab	290.0 ± 84.9 b
<b>Increment biomassa total (g)</b>	3.13 ± 0.63 a	4.40 ± 0.59 ab	4.00 ± 0.44 ab	8.30 ± 2.30 ab	5.88 ± 0.76 ab	8.51 ± 1.76 b



**Fig. 1.** Proporcions d'increment de biomassa seca per a cada una de les fraccions de la planta (pitxer, fulla, tija i arrel) en els diversos tractaments (C = Control, B = *Beetles* (escarabats), A = *Ants* (formigues), W = *Wasps* (vespes), F = *Flies* (mosques), I = Inorgànic). Es representen les mitjanes de cada tractament per a cada paràmetre en qüestió. Diferents lletres indiquen diferència significativa per la variable mesurada en qüestió ( $P < 0.05$ , test d'Holm per a comparacions per parelles de mitjanes,  $n=4$ ).



**Fig. 2.** a Correlació entre la taxa d'assimilació neta de CO<sub>2</sub> ( $A_n$ ) i la conductància estomàtica ( $g_s$ ) (recta de regressió:  $y = 54.867 x + 0.654$ ,  $n = 28$ ). b Correlació entre taxa d'assimilació neta de CO<sub>2</sub> ( $A_n$ ) i l'eficiència quàntica del PSII en condicions de llum ( $\Phi$ PSII) (recta de regressió:  $y = 115.529 x - 1.887$ ,  $n = 28$ ). c Correlació entre l'increment de biomassa seca total i la taxa d'assimilació neta de CO<sub>2</sub> ( $A_n$ ) (recta de regressió:  $y = 0.889 x + 1.932$ ,  $n = 24$ ). d Correlació entre la proporció de l'increment de biomassa seca dedicada a fulles i la dedicada a pitxer (recta de regressió  $y = -0.807x + 73.335$ ,  $n = 14$ ). Cada rèplica pren color d'acord amb el tractament al que correspon (C0 = Control inicial, C = Control, B = *Beetles* (escarabats), A = *Ants* (formigues), W = *Wasps* (vespes), F = *Flies* (mosques), I = Inorgànic). El símbol ▲ s'utilitza per a tractaments control i el ● pels altres tractaments. Per a les Fig. 2.c i a la Fig. 2.d no existeixen valors de C0. En la Fig. 2.d sols es tingueren en compte les rèpliques amb increments major que 0. Es mostren el quadrat del coeficient de correlació de Pearson ( $R^2$ ) i el p-valor (P) del test d'associació de entre mostres aparellades utilitzant el mètode de Pearson).



**Fig. 3.** Gràfic de l'anàlisi de components principals a partir del conjunt de dades format pels paràmetres taxa d'assimilació neta de  $\text{CO}_2$  ( $A_n$ ), eficiència en la carboxilació ( $A_n/C_i$ ), l'eficiència quàntica del PSII en condicions de llum ( $\Phi\text{PSII}$ ), l'increment de biomassa seca total, l'increment d'àrea foliar, número total de fulles, percentatge de pitxers amb necrosi, el percentatge de pitxers en formació i la proporció de l'increment de biomassa seca dedicada a la formació de fulles i la pitxers. Els diversos tractaments (C = Control, B = *Beetles* (escarabats), A = *Ants* (formigues), W = *Wasps* (vespes), F = *Flies* (mosques), I = Inorgànic) es representen amb un clúster que engloba els punts que representen cada una de les plantes del tractament (n=4).

### Bibliografia:

- Adamec, L., 2002. Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. *New Phytologist*, 155(1), pp.89–100.
- Butler, J.L. & Ellison, A.M., 2007. Nitrogen cycling dynamics in the carnivorous northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Functional Ecology*, 21(5), pp.835–843.
- Cheek, M. & Jebb, M., 2014. Expansion of the *Nepenthes alata* group (Nepenthaceae), Philippines, and descriptions of three new species. *Blumea: Journal of Plant Taxonomy and Plant Geography*, 59(2), pp.144–154.
- Cheek, M. & Jebb, M., 2013. Typification and redelimitation of *Nepenthes alata* with notes on the *N. alata* group, and *N. negros* sp. nov. from the Philippines. *Nordic Journal of Botany*, 31(5), pp.616–622.
- Ellison, A.M. & Gotelli, N.J., 2009. Energetics and the evolution of carnivorous plants - Darwin's "most wonderful plants in the world." *Journal of Experimental Botany*, 60(1), pp.19–42.
- Ellison, A.M. & Gotelli, N.J., 2002. Nitrogen availability alters the expression of carnivory in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(7), pp.4409–4412.
- Farnsworth, E.J. & Ellison, A.M., 2007. Prey availability directly affects physiology, growth, nutrient allocation and scaling relationships among leaf traits in 10 carnivorous plant species. *Journal of Ecology*, 96(0), pp.213–221.
- Galmés, J., Medrano Hipólito & Flexas, J., 2007. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *The New phytologist*, 175, pp.81–93.
- Givnish, T.J., Burkhardt, E. L., Happel, R. E. & 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. *The American Naturalist*, 124(4), pp.479–497.
- Golding, A.J. & Johnson, G.N., 2003. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta*, 218(1), pp.107–114.
- Gorb, E., Kastner, V., Peressadko, A., Arzt, E., Gaume, L., Rowe, N. & Gorb, S., 2004. Structure and properties of the glandular surface in the digestive zone of the pitcher in the carnivorous plant *Nepenthes ventrata* and its role in insect trapping and retention. *The Journal of experimental biology*, 207(Pt 17), pp.2947–2963.
- He, J. & Zain, A., 2012. Photosynthesis and Nitrogen Metabolism of *Nepenthes alata* in Response to

- Inorganic and Organic Prey N in the Greenhouse. *ISRN Botany*, 2012, pp.1–8.
- Huang, Z., Jiang, D., Yang, Y., Sun, J. & Jin, S., 2004. Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in leaves of rice plants. *Photosynthetica*, 42(3), pp.357–364.
- Lambers, H., Chapin III, F.S. & Pons, T.L., 2008. *Plant Physiological Ecology* 2nd ed. Springer, ed., New York, USA.
- Maxwell, K. & Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345), pp.659–668.
- Méndez, M. & Karlsson, P.S., 1999. Costs and benefits of carnivory in plants: insights from the photosynthetic performance of four carnivorous plants in a subarctic environment. *Oikos*, 86, pp.105–112.
- Moran, J.A., Merbach, M. A., Livingston, N. J., Clarke, C. M. & Booth, W. E., 2001. Termite Prey Specialization in the Pitcher Plant *Nepenthes albomarginata* — Evidence from Stable Isotope Analysis. *Annals of Botany*, 88, pp.307–311.
- Moran, J.A. & Clarke, C.M., 2010. The carnivorous syndrome in *Nepenthes* pitcher plants: current state of knowledge and potential future directions. *Plant signaling & behavior*, 5(6), pp.644–648.
- Osunkoya, O.O., Daud, S.D. & Wimmer, F.L., 2008. Longevity, lignin content and construction cost of the assimilatory organs of *Nepenthes* species. *Annals of Botany*, 102(5), pp.845–853.
- Pavlovič, A., Singerová, L., Demko, V. & Hudák, J., 2009. Feeding enhances photosynthetic efficiency in the carnivorous pitcher plant *Nepenthes talangensis*. *Annals of Botany*, 104(2), pp.307–314.
- Pavlovič, A., Krausko, M., Libiaková, M. & Adamec, L., 2014. Feeding on prey increases photosynthetic efficiency in the carnivorous sundew *Drosera capensis*. *Annals of Botany*, 113(1), pp.69–78.
- Pavlovič, A., Singerová, L., Demko, V., Šantrůček, J. & Hudák, J., 2010. Root nutrient uptake enhances photosynthetic assimilation in prey-deprived carnivorous pitcher plant *Nepenthes talangensis*. *Photosynthetica*, 48(2), pp.227–233.
- Pavlovič, A., Demko, V. & Hudák, J., 2010. Trap closure and prey retention in Venus flytrap (*Dionaea muscipula*) temporarily reduces photosynthesis and stimulates respiration. *Annals of Botany*, 105(1), pp.37–44.
- Pavlovič, A., Masarovičová, E. & Hudák, J., 2007. Carnivorous syndrome in Asian pitcher plants of the genus *Nepenthes*. *Annals of Botany*, 100(3), pp.527–536.

- Ryan, M.G. & Waring, R.H., 1992. Maintenance Respiration and Stand Development in a Subalpine Lodgepole Pine Forest. *Ecology*, 73(6), pp.2100–2108.
- Shi, X. Sun, H., Pan, H., Chen, Y., Jiang, Z., Liu, J. & Wang, S., 2016. Growth and efficiency of nutrient removal by *Salix jiangsuensis* J172 for phytoremediation of urban wastewater. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(3), pp.2715–2723.
- Sui, H. & Charles, P., 2015. Prey capture patterns in *Nepenthes* species and natural hybrids – are the pitchers of hybrids as effective at trapping prey as those of their parents? *Carnivorous Plant Newsletter*, 44, pp.62–79.
- Zamora, R., Gómez, J.M. & Hódar, J.A., 1997. Responses of a carnivorous plant to prey and inorganic nutrients in a Mediterranean environment. *Oecologia*, 111(4), pp.443–451.