BIOLOGÍA DE LAS PLANTAS CARNÍVORAS: ASPECTOS ECOLÓGICOS Y EVOLUTIVOS

RAÚL E. ALCALÁ Y CÉSAR A. DOMÍNGUEZ

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM,
Apartado Postal 70-275, 04510 México D.F., México.
correo electrónico: ralcala@miranda.ecologia.unam.mx

Resumen. Las plantas carnívoras tienen la habilidad para atraer, atrapar, digerir y asimilar a sus presas mediante modificaciones morfológicas y fisiológicas de las hojas. En este trabajo haremos una revisión de algunos aspectos de la ecología del hábito carnívoro que han sido poco explorados, y discutiremos cuáles han sido las presiones de selección que moldearon los atributos característicos de este hábito. En particular enfatizaremos los aspectos relacionados con los mecanismos de atracción de presas, el valor selectivo de la captura, la existencia de conflictos entre la evolución de la captura y la de la polinización, y el papel de las restricciones sobre la evolución del hábito carnívoro.

Palabras clave: hábito carnívoro, carnivoría, plantas carnívoras, trampas, presas.

Abstract. Carnivorous plants have the ability for attracting, catching, digesting and assimilating preys, through morphological and physiological specializations of their leaves. In this work we review some poorly studied aspects regarding the ecology of carnivorous plants, as well as, the selective pressures that have shaped the characteristic attributes of these plants. In particular, we emphasize those aspects related with the mechanisms of prey attraction, the selective value of capture, the existence of a trade-off between capture and pollination evolution, and the role of selective constraints on the evolution of the carnivorous habit.

Key words: carnivorous habit, carnivory, carnivorous plants, traps, preys.

Las plantas carnívoras aparecen por primera vez en la literatura botánica en el año de 1554 en un tratado sobre vegetación escrito por Dodonaeus. Esta referencia se limita a la ilustración de una especie de *Drosera* que fue erróneamente clasificada como un musgo. Debieron pasar más de 300 años para que los naturalistas entendieran el significado ecológico de la carnivoría. Darwin (1875) demostró que la captura de presas incrementaba el crecimiento y la producción de semillas. Desde entonces, las plantas carnívoras han ejercido una gran fascinación en los estudiosos de las interacciones bióticas. Gran parte de ese interés proviene de que las plantas carnívoras han invertido los papeles tradicionales que juegan las plantas y los animales, es decir, las plantas se han convertido en los cazadores y los animales en las presas. En este proceso las plantas carnívoras han desarrollado la capacidad de capturar presas, en su mayoría insectos, y de aprovecharlas como fuente de elementos esenciales (Lloyd, 1942; Schnell, 1976; Slack, 1979; Lüttge,

1983; Givnish, 1989). La habilidad de estas plantas para consumir tejidos animales depende del éxito de cada uno de los procesos que ocurren desde la llegada de la presa hasta su asimilación. Es por esta razón que los atributos relacionados con la atracción de presas, como la modificación de las hojas en complejos sistemas de trampa, y la maquinaria enzimática necesaria para digerir y asimilar a las presas, se han interpretado como adaptaciones y por lo tanto, como el resultado de la selección natural. Esta serie de características han permitido que las plantas carnívoras utilicen una fuente alternativa de recursos minerales, y se ha sugerido que éstas les han conferido la habilidad para colonizar hábitats con suelos pobres, ácidos o tóxicos, que no son apropiados para otras especies de plantas (Benzing, 1987).

En esta revisión haremos una reseña de las características más sobresalientes de la biología de las plantas carnívoras. En particular, discutiremos las hipótesis sobre el origen del hábito carnívoro, la distribución

de los grupos que presentan este hábito, así como sus relaciones filogenéticas. Asimismo, haremos énfasis en aspectos de la ecología y la evolución del hábito carnívoro que han sido poco explorados, como la existencia de restricciones sobre la evolución del tamaño, la biología reproductiva y el valor selectivo de este hábito.

Origen y distribución de las plantas carnívoras

El hábito carnívoro en las plantas es polifilético y se ha originado de manera independiente en al menos 6 órdenes distintos (Sarraceniales, Saxifragales, Scrophulariales, Violales, Nepenthales y Bromeliales). Las cerca de 550 especies conocidas están distribuidas en 9 familias y 18 géneros (Thompson, 1981; Lüttge, 1983; Juniper *et al.*, 1989) (tabla 1). El origen polifilético de la carnivoría puede interpretarse como una evidencia de evolución convergente, y por lo tanto de adaptación a condiciones similares (ver Harvey y Pagel, 1991; Albert *et al.*, 1992).

Aunque no se sabe con certeza cómo se originó el hábito carnívoro en las plantas, en general se acepta que evolucionó a partir de características que en un principio tenían otra función, por lo que el hábito carnívoro es en realidad una exaptación (*sensu* Gould y Vrba, 1982). Esta visión supone que la evolución de los sistemas de trampa, es decir de las estructuras involucradas en la captura y asimilación de las presas, ocurrió inicialmente en respuesta a presiones de selección no relacionadas con la carnivoría. Por ejemplo, se ha sugerido que el mucílago y los tricomas glandulares de *Pinguicula* y *Drosera*, evolucionaron originalmente como un mecanismo de defensa en contra de los herbívoros (Juniper *et al.*, 1989). También se ha propuesto que las complejas trampas en forma de jarro como las de *Heliamphora*, *Sarracenia*, o *Nepenthes*, evolucionaron a partir de especies con hojas peltadas capaces de contener el agua de lluvia (Simons, 1981). El hecho de que estos "estanques" funcionaran como trampas primitivas para una gran cantidad de insectos pudo haber favorecido la evolución de las trampas actuales (Givnish, 1989). Es notable que las especies pertenecientes a géneros primitivos como *Heliamphora* utilizan únicamente el agua de lluvia para el funcionamiento de sus trampas, en contraste las plantas de *Nepenthes*, un género más moderno, producen secreciones que son añadidas al agua aumentando la eficiencia enzimática de estas trampas (Slack, 1979). Existe otra hipótesis que sugiere que las trampas de especies de *Nepenthes* y *Cephalotus* se originaron como resultado de una asociación antigua con hormigas (Simons, 1981). Esta hipótesis se basa en la idea de que el néctar que ac-

tualmente es utilizado en la atracción de presas evolucionó originalmente como una recompensa para atraer hormigas que defendían a las plantas del ataque de herbívoros (Simons, 1981). De hecho, *N. bicarata* una especie típicamente carnívora, mantiene actualmente una relación mutualista con hormigas que está mediada por néctar (Givnish, 1989).

Con excepción de las regiones Árticas, las plantas carnívoras han sido capaces de colonizar ambientes tropicales, templados, alpinos y semidesérticos, por lo que su distribución puede considerarse como cosmopolita (Lüttge, 1983). Algunos géneros como *Utricularia* y *Drosera* están presentes en todos los continentes (figura 1a y b), mientras que el género *Pinguicula* se distribuye principalmente en las zonas templadas del hemisferio norte (figura 1c). En contraste, existen géneros cuya distribución es muy restringida. Por ejemplo, *Dionaea* únicamente se localiza en la costa Atlántica de los Estados Unidos (figura 1d). La distribución de otros géneros corresponde con los centros de diversificación propuestos para las plantas carnívoras que son: i] El sudoeste de Australia con 5 géneros (*Polypompholyx*, *Byblis*, *Cephalotus*, *Drosera* y *Utricularia*); ii] sur de los Estados Unidos y México con 5 géneros (*Utricularia*, *Dionaea*, *Drosera*, *Pinguicula*, y *Sarracenia*); y iii] Las tierras altas de la Guayana y el norte de Sudamérica con 6 géneros simpátricos (*Brocchinia*, *Catopsis*, *Heliamphora*, *Utricularia*, *Drosera* y *Genlisea*).

La distribución de algunos taxa que presentan el hábito carnívoro se encuentra restringida a un continente y podría estar relacionada con eventos de deriva continental (Speirs, 1981). Por ejemplo, el orden Sarraceniales es netamente americano, la familia Nepenthaceae está restringida principalmente al continente asiático (Borneo), mientras que las Violales carnívoras se distribuyen exclusivamente en África (Juniper *et al.*, 1989).

En México se pueden encontrar tres géneros de plantas carnívoras: *Pinguicula* y *Utricularia* en la familia Lentibulariaceae, e *Ibicella* en la familia Martyniaceae; ambas familias pertenecen al orden Scrophulariales. El género *Pinguicula* cuenta con más de 30 especies, las cuales se distribuyen en su mayoría en la parte central del país. Debido a su elevada diversidad y al alto número de endemismos (mayor del 90%), se piensa que México es el centro de diversificación actual de este género (Zamudio, 1993). En contraste con la diversidad de especies de *Pinguicula*, *Ibicella* es un género monotípico cuyo único representante es *I. lutea*, la cual habita únicamente en el norte de México y el sur de los Estados Unidos. Por otra parte, el género *Utricularia* se encuentra representado por 18 especies, tres de las cuales son endémicas a México

Tabla 1. Distribución taxonómica de las especies de plantas carnívoras y caracterización de sus sistemas de captura. Sistemas activos: trampas con cierre (C) y captura por succión (S); sistemas pasivos: trampas adhesivas (A) y jarrones (J). Fuentes: Heslop-Harrison (1978), Givnish (1989), Juniper *et al.* (1989).

Orden	Familia y Género	No. de especies	Sistema de Captura
Sarraceniales	Sarraceniaceae		
	<i>Heliamphora</i>	5	J
	<i>Sarracenia</i>	8	J
	<i>Darlingtonia</i>	1	J
Scrophulariales	Lentibulariaceae		
	<i>Pinguicula</i>	52	A
	<i>Utricularia</i>	280	S
	<i>Biovularia</i>	2	S
	<i>Polypompholyx</i>	2	S
	<i>Genlisea</i>	15	A
Martyniaceae	<i>Ibicella</i>	1	A
Bromeliales	Bromeliaceae		
	<i>Brocchinia</i>	1	J
	<i>Catopsis</i>	1	J
Nepenthes	Nepenthaceae		
	<i>Nepenthes</i>	70	J
Droseraceae			
	<i>Dionaea</i>	1	C
	<i>Aldrovanda</i>	1	C
	<i>Drosophyllum</i>	1	A
	<i>Drosera</i>	110	A
Violales	Dioncophyllaceae		
	<i>Triphyophyllum</i>	1	A
Saxifragales	Byblidaceae		
	<i>Byblis</i>	2	A
	Cephalotaceae		
	<i>Cephalotus</i>	1	J

(M. Olvera, com. pers.). Las especies de este género se distribuyen en todo el territorio nacional, pero la mayor parte se concentra en el centro y el sur del país (Olvera, 1996). El origen de estas especies es tanto neártico como neotropical (M. Olvera, com. pers.).

Ecología de las plantas carnívoras

Aunque el hábito carnívoro ha surgido independientemente en 6 órdenes distintos de plantas, su evolución ha estado asociada únicamente a los taxa

herbáceos perennes de estos órdenes. No obstante, a pesar de esta restricción, existe una gran variedad de formas entre las plantas carnívoras. Las más comunes son las formas arrosetadas (*i.e.*, *Pinguicula*, *Brocchinia*, *Catopsis*, *Cephalotus*), aunque también existen especies que crecen como trepadoras (*i.e.*, *Nepenthes*), y otras como hierbas erectas (*i.e.*, *Ibicella*). Entre las formas arrosetadas existe una gran variación, ya que podemos encontrar plantas terrestres (*Pinguicula*), epífitas (*Brocchinia*), y acuáticas. Las especies de géneros como *Utricularia*, *Biovularia* y *Polypompholyx*,

son en su mayoría acuáticas y algunas han adquirido el hábito fitotelmático, es decir, son plantas que viven en el agua que se acumula en otras plantas más grandes como las bromelias (Lloyd, 1942).

Otra de las características de las plantas carnívoras que está íntimamente relacionada con el hábito herbáceo es su tamaño reducido. Por ejemplo, algunas plantas como *Drosera pygmaea* miden únicamente 10 mm de diámetro, y géneros completos como *Pinguicula*, *Cephalotus* y *Triphyophyllum*, por mencionar sólo algunos, se caracterizan por el reducido tamaño de sus rosetas.

De acuerdo con lo anterior, las plantas carnívoras tienden a ser herbáceas, perennes y de talla pequeña. En nuestra opinión, estas características son el

resultado de las exigencias ecológicas y fisiológicas que ha impuesto la evolución del hábito carnívoro. Aunque la evolución de la carnivoría en las plantas les ha permitido una independencia relativa de los nutrientes del suelo (en particular nitrógeno), también ha generado demandas fotosintéticas muy altas (Givnish *et al.*, 1984). Estas demandas están asociadas con los altos costos de producción de las trampas, glándulas y enzimas necesarias para la captura y digestión de las presas, así como con la reducción en la eficiencia fotosintética debida a la especialización de las hojas (Chapin y Pastor, 1994). En consecuencia, los costos asociados con la obtención de nutrientes son mayores para las plantas carnívoras que para las plantas que obtienen todo sus requerimien-

Figura 1. Patrones de distribución de algunos géneros y especies de plantas carnívoras. Los géneros *Utricularia* (a) y *Drosera* (b) presentan una distribución geográfica muy amplia, encontrándose bien representados en ambos hemisferios. La distribución del género *Pinguicula* (c) es principalmente septentrional. En contraste, algunos géneros de distribución más restringida son: *Dionaea* (1), *Sarracenia* (2), *Darlingtonia* (3), *Heliamphora* y *Brocchinia* (4), *Genlisea* (5), *Drosophyllum* (6), *Triphyophyllum* (7), *Nepenthes* (8) y *Polypompholyx* (9) (d). Modificado de Givnish (1989).

tos minerales a través de la raíz (Givnish *et al.*, 1984; Karlsson *et al.*, 1991). Esto genera que los beneficios derivados de la carnivoría sólo excedan a los costos en condiciones ecológicas muy particulares, es decir, en sitios donde la competencia con especies no carnívoras está muy relajada (sitios con suelos pobres en nutrientes, suelos ácidos, o tóxicos), y en los cuales la principal limitante al crecimiento de las plantas es el nitrógeno (*i.e.*, sitios con una buena disponibilidad de agua y luz). Es probable que la misma relación costo/beneficio que ha permitido la colonización de ambientes extremos, también haya restringido la evolución del hábito carnívoro más allá de especies herbáceas, perennes y pequeñas. Nosotros sugerimos que la baja eficiencia fotosintética asociada al hábito carnívoro no es suficiente para satisfacer los requerimientos de plantas de grandes dimensiones, leñosas, o con ciclos de vida cortos. Por ejemplo, es interesante notar que independientemente del nivel de la comparación, los órdenes (*i.e.*, Sarraceniales dentro del super orden Aristolochiales) las familias (*i.e.*, Lentibulariaceae dentro del orden Scrophulariales), y los géneros (*i.e.*, *Triphyophyllum*, dentro de la familia Dioncophyllaceae), en los que se presenta el hábito carnívoro tienden a tener las especies más pequeñas dentro del grupo. Obviamente, la validez de esta propuesta requiere de una exploración más profunda.

Mecanismos de atracción

Para que una planta pueda ser considerada como carnívora debe poseer una serie de atributos que le permitan atraer a sus presas, atraparlas, digerirlas y assimilarlas (Heslop-Harrison, 1978; Juniper *et al.*, 1989). En la naturaleza existen muchas especies de plantas que poseen alguno de estos rasgos. Por ejemplo, entre las angiospermas existe una amplia gama de atributos relacionados con la atracción de los polinizadores, tales como la presencia de recompensas (néctar y aceites), y la coloración de las flores (Stebbins, 1970; Faegri y Van der Pijl, 1971; Real, 1983; Stanton, 1987; Lovett Doust y Lovett Doust, 1988). Otras especies han desarrollado, durante su evolución, atributos que les permiten atrapar y matar insectos como parte de sus estrategias de defensa en contra de los herbívoros (Gilbert, 1971; Levin, 1973; Edwards y Wratten, 1980). Incluso, las hojas de algunas especies son capaces de realizar movimientos rápidos que reducen el riesgo de ser consumidas por herbívoros (Juniper *et al.*, 1989). Sin embargo, a pesar de que el origen de estos atributos no está asociado con la evolución del hábito carnívoro, es en este tipo de plantas en las únicas en las que la selección natural ha favorecido su ocurrencia simultánea.

El proceso de captura comienza con la atracción de las presas. Debido a la limitación de nutrientes propia de los sitios en los que crecen las plantas carnívoras, la selección natural favorecería a aquellos individuos que tuvieran la capacidad para atraer activamente a sus presas (Juniper *et al.*, 1989). Aunque se ha sugerido que varios atributos de las plantas carnívoras, como el color o el olor de las trampas, funcionan como atractivos, aún no se ha demostrado que éstos influyen directamente sobre el comportamiento de los animales. Estos mecanismos de atracción son similares a los que se han desarrollado en las interacciones entre polinizadores y las flores. Sin embargo, en la polinización existe generalmente una correlación entre el mecanismo de atracción y la presencia de recompensas (Dobson, 1987; Galen, 1989; Real y Ratchke, 1991), mientras que en las plantas carnívoras sólo algunas especies (*i.e.*, *Sarracenia*, *Darlingtonia* y *Nepenthes*) utilizan recompensas (néctar) como mecanismo de atracción (Slack, 1979; Lüttge, 1983).

La gran mayoría de plantas carnívoras no ofrecen ninguna recompensa a sus presas, y estas son atraídas "aprovechando" las imágenes de búsqueda que se han desarrollado en los insectos a lo largo de su evolución con las flores. Por ejemplo, muchas especies de plantas con flores utilizan los patrones de reflexión de luz ultravioleta para guiar a los polinizadores hacia las recompensas florales (Waser y Price, 1985; Haslett, 1989). Algunas plantas carnívoras de géneros como *Drosera*, *Heliamphora*, *Brocchinia* y *Dionaea* presentan zonas de reflexión y de absorción de luz ultravioleta que utilizan para atraer a sus presas hacia las trampas (Glossner, 1992). En contraste, algunas plantas jarro (*i.e.*, *Sarracenia* y *Heliamphora*) presentan una venación rojiza en las trampas que conduce a los insectos hacia su interior (Fish y Hall, 1978; Schnell, 1976; Slack, 1979). Otras especies producen pequeñas gotas de agua con azúcar que al refractar la luz atraen a los polinizadores (Vogel, 1983). Este mecanismo también se presenta en plantas carnívoras, pero en este caso es utilizado para atraer a sus presas. Por ejemplo, las plantas del género *Pinguicula* poseen glándulas en la superficie foliar que producen gotas de mucílago pegajoso. La luz refractada por las gotas de mucílago podría atraer a las presas de manera similar a como lo hacen las gotas de azúcar con los polinizadores. Una vez que la presa es atraída hacia la trampa, las mismas gotas sirven para retenerla hasta que es digerida (Heslop-Harrison 1978, Lüttge, 1983). El mucílago entonces podría funcionar tanto como un mecanismo de atracción como de captura de presas.

Se ha sugerido que los estímulos olfativos también

Figura 2. Existen dos sistemas pasivos de captura en las plantas carnívoras. En las trampas adhesivas, por ejemplo, las de las especies de *Drosera* (a), las presas son inmovilizadas por las gotas de mucílago presentes en las hojas. En las trampas con forma de jarro, como en *Sarracenia* sp. (b), la presa atraída mediante la presencia de néctar, cae al interior y es digerida por el líquido digestivo contenido en las trampas. Los sistemas de captura activos se caracterizan por la presencia de movimientos rápidos de las trampas inducidos por el contacto directo de la presa. Uno de los ejemplos más típicos de encierro activo se presenta en *Dionaea muscipula* (c). En este caso, cuando un insecto toca los tricomas sensitivos dispuestos en el interior de la trampa, ésta se cierra rápidamente evitando el escape de su presa. La captura por succión se presenta exclusivamente en plantas acuáticas como en *Utricularia* (d). Estas plantas presentan pequeñas trampas sumergidas (utrículos) que al ser estimuladas mediante el roce de pelos táctiles situados alrededor de la zona de apertura, abren rápidamente el opérculo succionando a sus presas. Modificado de Heslop-Harrison (1978).

podrían estar involucrados en el proceso de atracción de presas, sin embargo la evidencia es muy escasa (Miles *et al.*, 1975; Givnish 1989).

Sistemas de trampa

Los sistemas de trampa de las plantas carnívoras se han dividido en función de la presencia o ausencia de movimientos asociados con la captura de presas (figura 2). Los sistemas pasivos se caracterizan porque la captura no involucra ningún tipo de respuesta directa de la planta a la presencia de la presa. En esta categoría se encuentran las trampas adhesivas como las observadas en *Drosophyllum*, *Pinguicula* o *Drosera*, en las cuales los insectos quedan atrapados por el mucílago pegajoso que se produce en las hojas (figura 2a) (Heslop-Harrison, 1978; Lüttge, 1985). El otro tipo de trampas sin movimiento se conoce como de encierro pasivo y se presenta en especies como *Sarracenia* y *Nepenthes* (figura 2b). En estas especies las hojas se han modificado al grado que han formado verdaderos recipientes que pueden llegar a acumular hasta un litro de agua. Estas plantas, conocidas como jarrones, atraen a los insectos por medio de recompensas (néctar). Cuando la presa se posa en el borde de la trampa, resbala y cae al interior debido a que las paredes internas están lubricadas con ceras. Posteriormente, los compuestos nitrogenados provenientes de la digestión de las presas son incorporados a los tejidos de las plantas mediante procesos de transporte activo.

Por otra parte, los sistemas que presentan movimientos de las trampas se dividen en encierros activos y captura por succión. El encierro activo se presenta en plantas de los géneros *Dionaea* y *Aldrovanda*, las cuales han desarrollado mecanismos que les permiten cerrar sus trampas rápidamente al ser estimuladas por el contacto de las presas (Williams, 1980). Se ha observado que las trampas de *Dionaea muscipula* son activadas cuando se acciona alguno de los "gatillos" mecánicos que están situados sobre la superficie de las hojas (figura 2c) (Williams, 1980). En esta especie ha evolucionado un dispositivo que le permite discriminar entre los estímulos provocados por las presas y los que se deben a otros agentes. El cierre de la trampa es un fenómeno poco específico, ya que incluso las gotas de lluvia pueden activarla. En contraste, cuando se produce una estimulación química inducida por los compuestos proteicos de las presas capturadas, se observa un cierre definitivo de la trampa que se continúa con la producción de enzimas digestivas (Williams, 1980). Por lo tanto, cuando una trampa es disparada sin lograr una captura, este mecanismo minimiza el tiempo de

inactividad y evita los costos asociados con la producción de compuestos enzimáticos.

El otro tipo de trampas activas, las trampas por succión, se presentan únicamente en las especies de géneros como *Utricularia*, *Biovularia*, y *Polypompholyx* (figura 4d). Estas trampas están formadas por una pequeña cavidad, o utrículo, cerrada por un opérculo. Este sistema funciona manteniendo una diferencia de presiones entre el interior y el exterior del las trampas (Sydenham y Findlay, 1973). Cuando algún animal toca los pelos sensitivos ubicados cerca del opérculo, éste se abre rápidamente succionando a la presa. Este movimiento se realiza en un período no mayor a 30 milisegundos. El tipo de presas más frecuentemente capturadas por estas plantas son rotíferos y larvas de artrópodos (Lloyd, 1942).

Asimilación de las presas

Debido a que las trampas de las plantas carnívoras se encuentran generalmente expuestas al ambiente externo, y por lo tanto son susceptibles de ser colonizadas por microorganismos, originalmente se propuso que la digestión de las presas se realizaba por hongos y bacterias (Lüttge, 1985). Actualmente existe suficiente evidencia que demuestra que las plantas carnívoras tienen la capacidad de digerir y asimilar a sus presas por ellas mismas (Heslop-Harrison, 1978; Lüttge, 1985; Robins, 1976). Por ejemplo, se ha comprobado que las zonas de actividad enzimática digestiva coinciden siempre con la presencia de glándulas (Heslop-Harrison, 1978). En estudios con plantas del género *Nepenthes* se ha observado que la presencia de proteasas ocurre aún antes de la primera apertura del opérculo, es decir, antes de que las trampas pudieran haberse contaminado con microorganismos (Lüttge, 1985). En *Dionaea muscipula* se ha encontrado que las enzimas digestivas se producen únicamente después de la captura de una presa (Heslop-Harrison, 1978). Además, se ha observado que la aplicación experimental de compuestos nitrogenados, como el amoníaco y los ácidos úrico y glutámico, induce el cierre de las trampas, así como la producción de enzimas digestivas en esta especie. Este resultado sugiere que existe un alto grado de especificidad en los estímulos requeridos para "disparar" la actividad enzimática de las trampas (Robins, 1976; Williams, 1980).

El tiempo que tarda una planta en iniciar el proceso digestivo una vez que capturó a su presa varía entre las diferentes especies. Por ejemplo, en plantas de los géneros *Dionaea* y *Drosera* la máxima respuesta enzimática se alcanza hasta los 3 ó 4 días después de la captura (Scala *et al.*, 1969; Clancy y Coffey, 1977).

En contraste, las especies del género *Pinguicula* son capaces de iniciar la secreción de enzimas digestivas a los pocos minutos de haber capturado a una presa (Heslop-Harrison, 1978).

Valor de la captura de presas

Varios trabajos han mostrado que la captura de presas representa un beneficio real para las plantas carnívoras. Estos beneficios pueden expresarse en términos de incrementos en el crecimiento y el éxito reproductivo (Darwin, 1875; Aldenius *et al.*, 1983; Chandler y Anderson, 1976a; Karlsson *et al.*, 1991; Karlsson y Pate 1992). Los trabajos clásicos de Darwin (1875), así como los de Chandler y Anderson (1976a) y los de Aldenius *et al.* (1983), demostraron que la adición experimental de presas producía un incremento significativo en el peso seco de las plantas y en la producción de semillas. Por su parte, Dixon *et al.* (1980) encontraron que aproximadamente el 70% del nitrógeno contenido en los insectos puede ser asimilado por las plantas carnívoras. Gibson (1983) calculó que una sola trampa de *Sarracenia* puede capturar cerca del 16% del total de los recursos requeridos por una planta en una temporada de crecimiento. Asimismo, la escasez de asociaciones micorrízicas característica de las plantas carnívoras pero no exclusiva de éstas, ha sido otro argumento a favor del valor adaptativo de este hábito (Peyronel, 1932).

En contraste, existe evidencia experimental que ha mostrado que los individuos de especies como *Sarracenia*, *Nepenthes*, *Drosera*, *Dionaea* y *Utricularia*, son capaces de crecer y florecer normalmente sin necesidad de ningún aporte de nitrógeno de origen animal (Sorenson y Jackson, 1968; Daubenmire, 1974; Small *et al.*, 1977). Sin embargo, debido a que estos estudios se realizaron en condiciones de laboratorio, la heterogeneidad ambiental y las interacciones con otras especies fueron excluidas, por lo que los resultados de estos trabajos deberían ser interpretados con cautela (véase Juniper *et al.*, 1989).

En resumen, la evidencia disponible sugiere que la adición de presas tiene consecuencias sobre el crecimiento y el éxito reproductivo de las plantas (Darwin, 1875; Chandler y Anderson, 1976a; Aldenius *et al.*, 1983; Dixon *et al.*, 1980; Karlsson *et al.*, 1991; Karlsson y Pate, 1992). Sin embargo, no existen trabajos enfocados a explorar el valor adaptativo de la captura en condiciones naturales. Para ello sería necesario determinar si existen diferencias a nivel individual en el éxito en la captura de presas, si estas diferencias están asociadas con la variación fenotípica de las plantas, y si ambas se relacionan con la adecuación (ver Endler, 1986). Al respecto, hemos encontrado

que en *Pinguicula moranensis* la variación en el número de presas capturadas por individuo durante una temporada de crecimiento puede ir desde cero hasta 280 (R. E. Alcalá y C. A. Domínguez, datos no publicados) y que estas diferencias en la habilidad para capturar presas se traducen en diferencias en la producción individual de frutos. Además, el éxito en la captura de presas en estas plantas depende tanto de la variación en el área de la roseta, como de la variación en la densidad de las glándulas de captura presentes en la superficie de las hojas. Existen trabajos que han evaluado la variación en el éxito en la captura entre diferentes poblaciones, o en relación con los atributos de las plantas en condiciones naturales (Dixon *et al.*, 1980; Wolfe, 1981; Karlsson *et al.*, 1987; Jaffe *et al.*, 1992; Antor y García, 1994; Zamora, 1995), pero éstos han utilizado un enfoque puramente descriptivo y no han establecido su relación con la adecuación de las plantas.

Restricciones al hábito carnívoro

Considerando que la carnivoría se ha interpretado como una adaptación para sobrevivir en ambientes pobres, cabría preguntarse (*cf.* Benzing 1987) por qué solamente unas 500 de las 250 mil especies de angiospermas presentan el hábito carnívoro. Probablemente este hecho no se debe a la rareza de sitios con suelos pobres en nutrientes, y tal vez podría ser el resultado de la relación entre los costos y los beneficios asociados con el hábito carnívoro. Debido a que los mecanismos de trampa y los procesos enzimáticos involucrados en la digestión de las presas son muy costosos, y a que estos costos son en su mayoría sufragados por los productos de la fotosíntesis, Givnish *et al.* (1984) predijeron que en ambientes pobres en luz o agua el hábito carnívoro estaría fuertemente limitado. En otras palabras, los ambientes favorables para las plantas carnívoras serían no sólo aquellos con suelos pobres en recursos minerales, sino además sitios bien iluminados y húmedos, al menos durante la temporada de crecimiento. Estas restricciones ambientales reducirían fuertemente la probabilidad de que las plantas carnívoras colonizaran con éxito otros sitios, ya que en ambientes desfavorables los costos asociados con el hábito carnívoro superarían a los beneficios (Givnish *et al.*, 1984). Por ejemplo, se ha mostrado experimentalmente que el crecimiento de plantas de *Drosera whittakeri* depende más de condiciones lumínicas adecuadas que del aporte de presas (Chandler y Anderson, 1976b). Las plantas que fueron alimentadas con presas pero sujetas a condiciones lumínicas deficientes, crecieron 77% menos que las plantas que se desarrollaron en buena situación lumínica y

no fueron suplementadas con insectos. Asimismo, cuando las condiciones lumínicas son desfavorables, algunas especies de *Nepenthes*, *Dionaea* y *Heliamphora* producen trampas más pequeñas (Slack, 1979; Jaffe, *et al.*, 1992).

A partir de trabajos en los que se han controlado los niveles de fertilización del suelo y el aporte de presas (Aldenius *et al.*, 1983; Chandler y Anderson, 1976a), se ha establecido que el mayor beneficio asociado al hábito carnívoro se presenta en sitios con escasez de nutrimentos en el suelo. Por tanto, el valor de la captura de presas debería disminuir en función del incremento en la cantidad de nutrimentos disponibles, particularmente nitrógeno (Givnish *et al.*, 1984). La evidencia reciente sugiere que la validez de esta hipótesis no es tan general, ya que el valor de la captura de presas depende de la característica usada para evaluar el desempeño de las plantas y de la especie de planta carnívora estudiada (Karlsson *et al.*, 1991; Chapin y Pastor, 1994).

Además de los costos fotosintéticos, existen otros factores que no han sido considerados y que pueden modificar la relación costo/beneficio de la carnivoría. Las interacciones con otras especies pueden incrementar el costo de la captura, ya que, por ejemplo, cerca del 50% de las capturas realizadas por algunas especies de *Pinguicula* pueden ser robadas por hormigas (Zamora, 1990b).

Por otra parte, la maquinaria enzimática asociada a la carnivoría podría tener otras funciones y proporcionar ventajas adicionales a las plantas. Entre estas ventajas se podría mencionar la reducción en los niveles de herbivorismo (Givnish, 1989), como en el caso de *Pinguicula moranensis*, una especie que produce mucílago para capturar presas, en la cual el daño por herbívoros o patógenos tiende a ser muy bajo (R. Alcalá, obs. personal). Otra ventaja asociada con la producción de enzimas digestivas es la capacidad para asimilar sustancias vegetales como el polen, o los restos de otras plantas, que accidentalmente caen en las trampas (Harder y Zemlin, 1968). Tales ventajas podrían reducir los costos de fabricación y mantenimiento de la maquinaria enzimática y producir un balance más favorable para las plantas.

Biología reproductiva de las plantas carnívoras

Se ha sugerido que las primeras presas de las plantas carnívoras pudieron ser sus propios polinizadores (Juniper *et al.*, 1989; Glossner, 1992). A pesar de la importancia evolutiva de esta hipótesis existe un vacío de conocimiento con respecto a la biología de la reproducción de este tipo de especies. Como mencionamos anteriormente, muchos de los mecanismos

que utilizan las plantas carnívoras para atraer a sus presas evolucionaron originalmente como resultado de la interacción entre las plantas y sus polinizadores. Probablemente la evolución del hábito carnívoro supuso la adquisición de la maquinaria necesaria para la captura y asimilación de las presas, y tomó ventaja de los atributos encargados de la atracción de los polinizadores. Este hecho debió haber generado un conflicto entre el beneficio obtenido por la captura, y el costo asociado con la pérdida en la recepción y donación de polen. De esta manera, la evolución de la carnivoría podría haber tenido una influencia directa en la evolución de los atributos relacionados con el sistema reproductivo de estas plantas. Es interesante notar que algunas de las características de los sistemas reproductivos de las plantas carnívoras son consistentes con esta hipótesis. Se ha demostrado que en muchas plantas carnívoras la composición del gremio de polinizadores es diferente del de las presas (Givnish, 1989). En la mayoría de los casos, la diferencia es una cuestión del tamaño relativo de los polinizadores y las presas. Por ejemplo, el tamaño promedio de las presas de *Pinguicula nevadense* es tan sólo de algunos milímetros. Debido a que las trampas no pueden retener animales que excedan cierto tamaño, los polinizadores tienen una probabilidad muy baja de ser atrapados (Zamora, 1990a). Otras especies han resuelto el problema separando los órganos reproductores de los atributos de captura. Es común, por ejemplo, que la producción de flores se realice sobre escapos alejados de las trampas (Juniper *et al.*, 1989), o que la época reproductiva esté desfasada de la temporada de captura (Shetler, 1974).

Sería interesante realizar estudios comparativos en los que se contrastaran los atributos reproductivos de las plantas carnívoras con los de otras especies emparentadas con ellas. Asimismo, estudios detallados en el campo ayudarían a entender la dinámica selectiva que opera sobre los atributos relacionados con la reproducción y la captura de presas.

Comentarios finales

Las fascinantes características que distinguen a las plantas carnívoras, como su extremada rareza expresada en términos de su bajo número de especies, y las elaboradas adaptaciones que les permiten consumir pequeñas presas, han despertado un enorme interés entre los estudiosos de la botánica. Este interés se refleja en la gran cantidad de estudios que han abordado diferentes aspectos de la biología de estas especies. No obstante, la mayoría de los trabajos se han enfocado a los aspectos descriptivos de los mecanismos de captura y asimilación de las presas. En

particular, la pregunta de cómo se originó el hábito carnívoro ha generado una gran cantidad de hipótesis, que en su mayoría no han sido evaluadas. Los géneros *Brocchinia* y *Catopsis* podrían ser de gran utilidad para entender el origen evolutivo del hábito carnívoro, ya que aunque la mayoría de las especies que los componen no son carnívoras, algunas han desarrollado esta habilidad. También existe un grupo de hipótesis acerca de cuáles son las presiones selectivas que mantienen el hábito carnívoro, sin embargo estas hipótesis necesitan ser validadas a la luz de estudios de campo y de estudios comparativos. Los estudios de campo deberían enfocarse a explorar el valor adaptativo del hábito carnívoro en condiciones naturales, así como a indagar cómo opera la selección natural sobre los atributos relacionados con este hábito. Por otra parte, el enfoque comparativo permitiría tomar en cuenta los aspectos históricos que han operado en la evolución de estas especies y sería, por lo tanto, un complemento para los estudios ecológicos.

Agradecimientos

Agradecemos los comentarios realizados por Rodolfo Dirzo, Ken Oyama, y un revisor anónimo, a una versión previa de este manuscrito. Este trabajo fue financiado parcialmente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de una beca de posgrado otorgada a R. E. Alcalá.

Literatura citada

- Albert V.A., Williams S.E., Chase M.W. 1992. Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution. *Science* **257**:1491-1495.
- Aldenius J., Carlsson B., Karlsson B. 1983. Effects of insect trapping on growth and nutrient content of *Pinguicula vulgaris* L. in relation of the substrate. *New Phytologist* **93**:53-59.
- Antor R.J., Grace M.B. 1994. Prey capture by a carnivorous plant with hanging adhesive traps: *Pinguicula longifolia*. *The American Midland Naturalist*. **131**:128-135.
- Benzing D.H. 1987. The origin and rarity of botanical carnivory. *Tree* **2**:364-369.
- Chandler G.E., Anderson J.W. 1976a. Uptake and metabolism of insect metabolites by leaves and tentacles of *Drosera* species. *New Phytologist* **77**:625-634.
- Chandler G.E., Anderson J.W. 1976b. Studies on the nutrition and growth of *Drosera* species with reference to the carnivorous habit. *New Phytologist* **76**:129-141.
- Chapin C.T., Pastor J. 1994. Nutrient limitations in the northern pitcher plant *Sarracenia purpurea*. *Canadian Journal of Botany* **73**:728-734.
- Clancy F.G.A., Coffey M.D. 1977. Acid phosphatase and protease release by the insectivorous plant *Drosera rotundifolia*. *Canadian Journal of Botany* **56**:480-488.
- Darwin C. 1875. *Insectivorous Plants*. John Murray, London.
- Daubenmire R.F. 1974. *Plants Environment*. A Text Book of Autoecology. John Wiley, New York.
- Dixon K.W., Pate J.S., Bailey W.J. 1980. Nitrogen nutrition of the tuberous sundew *Drosera erythrorhiza* Lindl. with special reference to the catch of arthropoda fauna by its glandular leaves. *Australian Journal of Botany* **28**:283-297.
- Dobson H.E.M. 1987. Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. *Oecologia* **72**:618-623.
- Dodonaeus R. 1554. *Cruydt-Boeck* (Ed. van Ravelingen, J.), Leyden.
- Edwards P.J., Wratten S.D. 1980. *Ecology of Insect-Plant Interactions*. Edward Arnold. London.
- Endler J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press.
- Faegri K., van der Pijl L. 1971. *The Principles of Pollination Biology*. Pergamon press, Oxford, 2nd. Ed.
- Fish D., Hall D.W. 1978. Succession and stratification of aquatic insects inhabiting the leaves of the insectivorous pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *The American Midland Naturalist* **99**:172-183.
- Galen C. 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution* **43**:882-890.
- Gibson T.C. 1983. Competition, disturbance and the carnivorous plant community in south eastern. U.S. Ph.D. Thesis. Dept. of Biology, University of Utah. Citado en Juniper B.E., Robins R.J., Joel D.M. *The Carnivorous Plants*. Academic Press. Great Britain.
- Gilbert L.E. 1971. Butterfly-plant coevolution: Has *Passiflora* won the selectional race with Heliconiine butterflies? *Science* **172**:585-586.
- 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 to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *The American Naturalist* **124**:479-497.
- Givnish T.J. 1989. Ecology and evolution of carnivorous plants. En Abrahamson, W.G (Ed.). *Plant Animal Interactions*. McGraw-Hill Book Company, USA.
- Glossner F. 1992. Ultraviolet patterns in the traps and flowers of some carnivorous plants. *Bot. Jahrb. Syst.* **113**:577-587.
- Gould S.J. y Vrba E.S. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology* **8**:4-15.
- Harder R., Zemlin I. 1968. Flowering of *Pinguicula lusitanica* in vitro cultures after feeding with pollen. *Planta* **78**:72-78.
- Harvey P.H., Pagel M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press.
- Haslett J.R. 1989. Interpreting patterns of resource utili-

- zation: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia* **78**:433-442.
- Heslop-Harrison Y. 1978. Carnivorous Plants. *Scientific American*, February, 104-115.
- Jaffe K., Michelangeli F., González J.M., Miras B., Ruiz M.C. 1992. Carnivory in pitcher plants of the genus *Heliamphora* (Sarraceniaceae). *New Phytologist* **122**:733-744.
- Juniper B.E., Robins R.J., Joel D.M. 1989. *The Carnivorous Plants*. Academic Press. Great Britain.
- Karlsson P.S., Nordell K.O., Eirefelt S., Svensson A. 1987. Trapping efficiency of three carnivorous *Pinguicula* species. *Oecologia* **73**:518-521.
- Karlsson P.S., Nordell K.O., Carlsson B.A., Svensson B.M. 1991. The effect of soil nutrient status on prey utilization in four carnivorous plants. *Oecologia* **86**:1-7.
- Karlsson P.S., Pate J.S. 1992. Contrasting effects of supplementary feeding on insects or mineral nutrients on the growth and nitrogen and phosphorous economy of pygmy species of *Drosera*. *Oecologia* **92**:8-13.
- Levin D.A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review of Biology* **48**:3-15.
- Lloyd F.E. 1942. *Carnivorous Plants*. Waltham, Mass. Chronica Botanica.
- Lovett Doust J., Lovett Doust L. 1988. *Plant Reproductive Ecology. Patterns and Strategies*. Oxford University Press.
- Lüttge U. 1983. Ecophysiology of carnivorous plants. En: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Zeigler H. (Eds.), *Encyclopaedia of Plant Physiology*, Vol. 12 C. (Physiological Plant Ecology III). Springer-Verlag, Berlin.
- Lüttge U. 1985. Les plants carnivores (The carnivorous plants). *La Recherche* **16**:1302-1313.
- Miles D.H., Kokpol U., Mody N.V. 1975. Volatiles in *Sarracenia flava*. *Phytochemistry* **14**:845-846.
- Olvera M. 1996. El género *Utricularia* (Lentibulariaceae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* **67**(2):347-384.
- Peyronel B. 1932. The absence of mycorrhiza amongst carnivorous and hemiparasitic plants and its probable significance. *Bolletino Sezione Haliana Societa Internazionale di Microbiologia* **4**:483-486.
- Proctor J., Woodell S.R.J. 1975. The ecology of serpentine soils. *Advances in Ecological Research* **9**:256-385.
- Real L. 1983. *Pollination Biology*. Academic Press. London.
- Real L., Ratchke B.J. 1991. Individual variation in nectar production and its effect on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* **72**:149-155.
- Robins R.J. 1976. The nature of the stimuli causing digestive juice in *Dionaea muscipula* Ellis (Venus's flytrap). *Planta* **128**:263-265.
- Scala J., Lott D.W., Semersky F.E. 1969. Digestive secretion of *Dionaea muscipula* (Venus's Flytrap). *Plant Physiology* **44**:367-371.
- Schnell D.E. 1976. *Carnivorous Plants of the United States and Canada*. John F. Blair Publisher. Winston, Salem, N. Carolina.
- Shetler S.G. 1974. Sarraceniaceae. *Encyclopaedia Britannica* 15th Ed.
- Simons P. 1981. How exclusive are carnivorous plants? *Carnivorous Plants Newsletter* **10**:65-68.
- Slack A. 1979. *Carnivorous Plants*. MIT Press. Cambridge Mass.
- Small J.G.C., Onraet A., Grierson D.S., Reynolds G. 1977. Studies on insect-free growth, development and nitrate-assimilating enzymes of *Drosera aliciae* Hamet. *New Phytologist* **79**:127-134.
- Sorenson D.R., Jackson W.T. 1968. The utilization of *Paramecia* by the carnivorous plant *Utricularia gibba*. *Planta* **83**:166-170.
- Speirs D.C. 1981. The evolution of carnivorous plants. *Carnivorous Plants Newsletter* **10**:62-65.
- Stanton M.L. 1987. Reproductive biology of petal color variants in wild population of *Raphanus sativus*: I. Pollinator response to color morphs. *American Journal of Botany* **74**:178-187.
- Stebbins G.L. 1970. Adaptive radiation in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Ann. Rev. of Ecol. Syst.* **1**:307-376.
- Sydenham P.H., Findlay G.P. 1973. The rapid movement of the bladder of *Utricularia* sp. *Australian Journal of Biological Sciences* **26**:1115-1126.
- Thompson J.N. 1981. Reversed animal-plant interactions: the evolution of insectivorous and ant-fed plants. *Biological Journal of the Linnean Society* **16**:147-155.
- Vogel S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. En Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Zeigler H. (Eds.), *Encyclopaedia of Plant Physiology*, Vol. 12 C. (Responses to the chemical and biological environment). Springer-Verlag, Berlin.
- Waser N.M., Price M.V. 1985. The effect of nectar guides on pollinator preference: Experimental studies with a montane herb. *Oecologia* **67**:121-126.
- Williams S.E. 1980. How Venus' flytraps catch spiders and ants. *Carnivorous Plant Newsletter* **9**:65-79.
- Wolfe L.M. 1981. Feeding behavior of a plant: Differential prey capture in old and new leaves of the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*). *The American Midland Naturalist* **106**:352-359.
- Zamora R. 1990a. The feeding ecology of a carnivorous plant (*Pinguicula nevadense*). Prey analysis and capture constraint. *Oecologia* **84**:376-379.
- Zamora R. 1990b. Observational and experimental study of a carnivorous plant-ant kleptobiotic interaction. *Oikos* **59**:368-372.
- Zamora R. 1995. The trapping success of a carnivorous plant, *Pinguicula vallisneriifolia*: the cumulative effects of availability, attraction, retention and robbery of prey. *Oikos* **73**:309-322.
- Zamudio S. 1993. *Conferencia Primera Reunión Académica Anual*, Instituto de Ecología A.C. (manuscrito).