



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Biomasa y reproducción clonal de *Pinguicula heterophylla*
(Lentibulariaceae) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca

Tesis para obtener el título de
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
ANA LUZ MENDOZA PÉREZ

DIRECTORA: DRA. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO

Asesor (es) de Tesis: M. en C. Carlos Castañeda Posadas y
Dra. Elizabeth Victoriano Romero



DICIEMBRE 2021

Agradecimientos

Mi profundo agradecimiento a mis papás, por su soporte a lo largo de mi vida, por sus opiniones y críticas que me hicieron crecer y ser quien soy ahora. Gracias, papá, por llevarme a la escuela desde que tengo memoria. Gracias, mamá, por tu calidez y acompañamiento en cada una de mis etapas. Gracias por todo en mi vida.

Gracias, Liliana, por acompañarme hasta la madrugada mientras escribía esta tesis, por hacerme reír al respecto y darme palabras de apoyo.

Gracias, Honorio y Abraham. Por sus consejos y estar al pendiente de mí, por apoyarme no solo durante la universidad, sino a lo largo de mi formación académica.

Gracias, Eduardo, por tu apoyo, confianza, reconfortantes palabras y por siempre ser amable conmigo, incluso cuando yo misma no podía serlo.

A mi directora de tesis Dra. Dulce Figueroa; me siento profundamente agradecida por su apoyo durante el tiempo que tengo siendo parte del laboratorio. Le agradezco por su confianza, guía, críticas, charlas, consejos, tiempo, comprensión y por su paciencia. Infinitas gracias por todo. Gracias por ser un pilar invaluable en el desarrollo de este trabajo.

A mi familia, por ser mi columna vertebral hoy y siempre.

Al Laboratorio de Interacciones Ecológicas por hacerme tan amenos los días en la universidad, por su apoyo y consejos. Gracias a la Mtra. Samantha, Sandra, Itzel, Biól. Arelee, Xiumy, Liliana, a Tanya y Erika.

Gracias a la comunidad de Santa Catarina Lachatao por permitirnos realizar este proyecto. A Alicia Elvira-Enríquez, Biol. Arelee E. Muñoz-Hernández y Mtra. Samantha M. de los Santos-Gómez por su ayuda en la colecta de las plantas.

A mis sinodales, al Mtro. en C. Carlos Castañeda Posadas y a la Dra. Elizabeth Victoriano Romero, por las observaciones para enriquecer este proyecto.

Índice

Resumen	1
1. Introducción	2
2. Antecedentes	4
2.1 Reproducción asexual en plantas	4
2.2. Relación entre biomasa vegetal y reproducción vegetativa	9
2.3. Estrategias de reproducción vegetativa en plantas carnívoras	11
2.3.1. Estrategias de reproducción vegetativa en la Familia Lentibulariaceae	12
3. Justificación	15
4. Hipótesis	16
5. Objetivos	17
6. Metodología	17
6.1. Especie de estudio	17
6.2. Sitio de estudio	20
6.3. Biomasa vegetal y reproducción vegetativa	21
7. Resultados	24
7.1. Variación en biomasa en la población de <i>P. heterophylla</i> estudiada	24
7.2. Biomasa aérea en individuos con y sin reproducción vegetativa	24
7.3. Biomasa subterránea en individuos con y sin reproducción vegetativa	28
7.4. Relación entre la biomasa y el número de bulbilos	32
8. Discusión	33
8.1. Variación en biomasa en la población de <i>P. heterophylla</i> estudiada	33
8.2. Biomasa en individuos con y sin reproducción vegetativa	35
8.3 Relación entre la biomasa y el número de bulbilos	39

9. Conclusiones	43
10. Referencias	44

Resumen

La reproducción vegetativa es un proceso común en el reino vegetal, el cual aumenta el éxito de la dispersión y sobrevivencia de las plantas ante condiciones ambientales desfavorables. Se ha documentado que la disponibilidad de recursos, estimada como biomasa aérea y/o subterránea, favorece la reproducción vegetativa de las plantas. Las plantas del género *Pinguicula* se reproducen sexualmente, así como vegetativamente. Siendo a través de bulbilos y estolones en esta última; sin embargo, sólo existe un estudio en el que se ha evaluado la relación entre la biomasa y la reproducción clonal en especies de este género. El objetivo de este estudio es evaluar la relación entre la disponibilidad de recursos (biomasa aérea y subterránea) y la reproducción clonal de individuos de *Pinguicula heterophylla* en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Para ello, se colectaron 40 individuos de *P. heterophylla* de tamaño y reproducción vegetativa variable (con o sin reproducción clonal). En cada individuo se estimaron variables de biomasa subterránea (longitud, ancho, peso seco, área, volumen y profundidad del hibernáculo) y aérea (número de hojas, longitud, ancho y área de las hojas, y área foliar total de las rosetas de verano), así como el número de clones (bulbilos) producidos. Los individuos con reproducción vegetativa presentaron significativamente más hojas (25%), área foliar total de la roseta (42%), así como hibernáculos con más área (33%) y longitud (19%), en comparación con individuos sin reproducción vegetativa. La longitud, ancho y área de las hojas, así como el peso seco, ancho, profundidad y volumen del hibernáculo no difirieron significativamente entre individuos de *P. heterophylla* con y sin reproducción vegetativa. Por otra parte, se encontró una relación significativa y positiva entre el número de bulbilos producidos y el número y longitud de las hojas. De acuerdo con lo anterior, tanto la biomasa aérea como subterránea son importantes para la reproducción vegetativa de *P. heterophylla*, pero solo la biomasa aérea está asociada con el número de clones producidos. Los resultados sugieren un papel diferencial de estructuras aéreas y subterráneas en la reproducción vegetativa de la especie. La función de las estructuras aéreas está estrechamente relacionada con la obtención de nutrientes tanto a través de la captura de presas como de la fotosíntesis, por lo que tienen un papel central en la reproducción vegetativa de *P. heterophylla*. Por su parte, la función de las estructuras subterráneas parece estar más relacionada

con el almacén de recursos y el aseguramiento de la supervivencia de los individuos a lo largo de su ciclo de vida.

1. Introducción

La reproducción vegetativa es un fenómeno común entre los organismos del reino vegetal (Lei, 2010). Este tipo de reproducción se lleva a cabo a través de estructuras de propagación como rizomas, estolones, tubérculos, brotes, cormos y otras modificaciones de las estructuras vegetativas de las plantas (Fernández *et al.*, 2016; Yanes *et al.*, 1997; López-Pérez, 2017). La reproducción vegetativa confiere diversas ventajas a las plantas. Por ejemplo, les permite dispersarse a nuevos hábitats con condiciones que favorezcan su desarrollo (Ellison y Adamec, 2018; Plachno *et al.*, 2020). Así mismo, las plantas pueden persistir en hábitats desfavorables a través de la producción de estructuras de propagación vegetativa (Stuefer *et al.*, 1996; Piquot *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2005; Lei, 2010).

Diversos estudios han analizado la importancia de la disponibilidad de recursos (estimada como biomasa) sobre la reproducción vegetativa de las plantas (Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992). La mayoría, se han enfocado en analizar la relación entre la biomasa total (aérea y subterránea) o la biomasa aérea (*i.e.*, número de hojas, peso seco de las hojas) y el número de estructuras de propagación vegetativa producidas (Douglas, 1981; Grace y Wetzel, 1981; Méndez y Obeso, 1992; Li *et al.*, 2021). En contraste, pocos estudios han evaluado la relación entre la biomasa subterránea (*i. e.*, peso seco de las raíces) de las plantas y la reproducción clonal (Verburg *et al.*, 1996). En general, los estudios previos han encontrado una relación positiva entre el tamaño (o biomasa) de las plantas y el porcentaje de estructuras de propagación (Douglas, 1981; Grace y Wetzel, 1981; Samson y Werk, 1986; Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992; Wijesinghe y Handel, 1994; Verburg *et al.*, 1996; Li *et al.*, 2021).

En plantas con hábito carnívoro, la reproducción vegetativa es frecuente (Schnell, 1976, 2002; Adamec, 1999; Zamudio y Studnicka, 2000; Zamudio y van Marm, 2003; Adlassnig *et al.*, 2005; Darnowski *et al.*, 2005; Adamec y Kovarova, 2006; Rivadavia, 2007; Jurgens *et al.*, 2012; López-Pérez, 2017). En este grupo vegetal, las estructuras de propagación vegetativa más comunes son los estolones y los rizomas (Ellison y Adamec, 2018). Sin embargo, no hay estudios que evalúen la relación entre la disponibilidad de recursos (*i.e.*, número y área de las hojas, área de la roseta, peso y/o longitud de las raíces) y el desarrollo clonal (reproducción vegetativa) en plantas con hábito carnívoro.

En México se distribuye cerca del 10% de las especies de plantas carnívoras reportadas mundialmente (Alcalá, 2011). La Familia Lentibulariaceae (Lamiales), comprende alrededor de 366 especies (Ellison y Adamec, 2018), pertenecientes a los géneros *Genlisea*, *Utricularia* y *Pinguicula* (Zamudio, 2006; Villaseñor, 2016). Este taxón de plantas carnívoras tiene una distribución cosmopolita (Zamudio, 2001), en territorio nacional se han reconocido 64 especies de esta Familia (Góngora-Chin et al., 2017). En particular, se considera que México es el centro de diversidad y origen del género *Pinguicula* (Ellison y Adamec, 2018). En el país se distribuyen aproximadamente 40 especies de *Pinguicula* (38% de las especies reconocidas para el género), 37 de las cuales son endémicas o microendémicas (Ellison y Adamec, 2018).

En plantas del género *Pinguicula* la reproducción vegetativa ocurre, en su mayoría, a través de la formación de bulbilos y estolones (López-Pérez, 2017). En plantas de este género, sólo existe un estudio en el que se evalúa la relación entre la biomasa vegetal y la producción de estructuras de reproducción vegetativa (Worley y Harder, 1996). En dicho estudio, se encontró una relación positiva entre la biomasa de la roseta y la biomasa de las estructuras de propagación de *Pinguicula vulgaris* L. (Worley y Harder, 1996).

Pinguicula heterophylla Benth., Pl. Hartw. es una especie endémica de México que se distribuye en los estados de Oaxaca y Guerrero y que presenta reproducción asexual por bulbilos (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). Poco se sabe sobre la biología y ecología de la especie. Los únicos estudios que se han realizado corresponden a su descripción taxonómica y a la descripción detallada de las etapas de desarrollo de sus bulbilos (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). Sin embargo, no se tiene conocimiento de la relación que existe entre la disponibilidad de recursos y su reproducción vegetativa, así como de otros aspectos de su biología y ecología como sus grupos de presas que captura, sus polinizadores o sobre su reproducción sexual. En este estudio se evalúa la importancia de la disponibilidad de recursos (biomasa aérea y subterránea) sobre el crecimiento clonal de *P. heterophylla*.

2. Antecedentes

2.1 Reproducción asexual en plantas

La reproducción biológica es la producción de descendencia mediante procesos sexuales o asexuales (Barrett, 2015). En angiospermas, la reproducción sexual tiene lugar en órganos específicos de la flor (Barrett, 2015). El polen, gametofito masculino, se libera de las anteras y a través de la polinización se adhiere al estigma del órgano femenino, conocido en conjunto como pistilo (Boavida *et al.*, 2005). Una vez ahí, el polen desarrolla un tubo polínico, proceso durante el cual se producen los gametos masculinos, mismos que fecundarán a los gametos femeninos (Boavida *et al.*, 2005). El resultado de este proceso es la producción de semillas con carga genética de ambos padres (Holsinger, 2000; Lei, 2010).

Por otra parte, la reproducción asexual se puede producir en cualquier momento durante el ciclo de vida de las plantas y se caracteriza por la producción de descendencia sin involucrar procesos de meiosis ni singamia, por lo que la carga genética de la descendencia corresponde únicamente al individuo parental (Holsinger, 2000; Lei, 2010; Muola y Stenberg, 2018).

En las plantas se reconocen dos formas de reproducción asexual, la apomixis y la reproducción vegetativa. La apomixis se describe como la formación de nuevos individuos a través de la producción de esporas o semillas genéticamente idénticas a los esporofitos que las producen, pero sin haberse producido por un evento de fecundación (Holsinger, 2000; Meeus *et al.*, 2007; Barrett, 2015). Un ejemplo de apomixis ha sido descrito en *Cupressus dupreziana* A. CAMUS. (Cupressaceae), en la que tanto el genoma mitocondrial como el cloroplástico se heredan paternalmente a la siguiente generación (Chat *et al.*, 2003). De las dos formas de reproducción asexual que se conocen, la apomixis es la menos común presentándose únicamente en 400 especies de plantas con flor (Klimes *et al.*, 1997; Meeus *et al.*, 2007).

Por su parte, la reproducción vegetativa consiste en que el esporofito produzca individuos (clones) sin pasar por la etapa de semilla (Meeus *et al.*, 2007). Bajo este tipo de reproducción, la planta parental produce numerosos individuos que se mantienen adheridos físicamente a ella (Lei, 2010). A este individuo completo de extenso crecimiento se le conoce como genet y cuando el tejido de conexión entre los clones y la planta parental muere, o es cortado, da

lugar a un nuevo individuo al que se le nombra ramet o rameto (Yanes *et al.*, 1997; Fernández *et al.*, 2016). De esta forma, este fenómeno resulta en la generación de múltiples copias de un solo genotipo capaces de crecer y reproducirse de forma independiente (Meeus *et al.*, 2007; Lei, 2010; Vallejo-Marín *et al.*, 2010; Niklas y Cobb, 2017).

La reproducción vegetativa es muy común dentro del reino vegetal; alrededor del 80% de las angiospermas se reproducen de esta forma (Meeus *et al.*, 2007). Este tipo de reproducción es particularmente frecuente en plantas perennes, como los pastos, las plantas acuáticas *Zostera marina* L. (Zosteraceae) y *Elodea canadensis* MICHX. (Hydrocharitaceae), así como en especies del género *Kalanchoe* (Crassulaceae; Holsinger, 2000; Reusch, 2002; Billingham *et al.*, 2003; Samecka-Cymerman y Kempers, 2003; Garcês y Sinha, 2009; Niklas y Cobb, 2017). Este tipo de reproducción también es común en la Familia Cactaceae (Parker, 1989). Se ha reportado que el 58% de los individuos de la especie *Lophocereus schottii* Engelm., D.R.Hunt (Cactaceae) presentan reproducción asexual (Parker, 1989).

Existen varias formas en las que las plantas pueden reproducirse vegetativamente (Klimes *et al.*, 1997; Holsinger, 2000; Meeus *et al.*, 2007; Lei, 2010; Barrett, 2015) a partir de modificaciones sufridas en distintas estructuras, como tallos, yemas o raíces (Yanes *et al.*, 1997). Dentro de las estructuras de propagación generadas a partir del tallo se encuentran los estolones, los rizomas, los tubérculos, los brotes, los pseudobulbos y las acodaduras (Yanes *et al.*, 1997). Los estolones son tallos horizontales, largos y delgados, a partir de los cuales se generan raíces adventicias (Allaby, 1998). Este tipo de estructuras de propagación son comunes en la especie *Fragaria vesca* L. (Rosaceae; Caruana *et al.*, 2018). De manera similar, los rizomas también son tallos con crecimiento horizontal pero subterráneo, por lo general más robustos que los estolones (Allaby, 1998). Los rizomas presentan hojas escamosas, yemas axilares y raíces adventicias en los nodos (Yanes *et al.*, 1997). Este tipo de propagación vegetativa es común en especies del género *Iris* (Iridaceae; Zheng *et al.*, 2008; Niklas y Cobb, 2017).

Por su parte, los tubérculos son tallos engrosados que contienen material de reserva, que se forman al extremo del tallo subterráneo (Allaby, 1998;

Fernández *et al.*, 2016). Cuando se inicia el crecimiento del vástago principal proveniente de los nodos, las raíces adventicias se desarrollan en la base del tubérculo (Yanes *et al.*, 1997). A partir de los tubérculos que formaron ramas horizontales se forman nuevos individuos (Yanes *et al.*, 1997). En el género *Solanum* (Solanaceae) es común la reproducción asexual a través de tubérculos (Mendiburu y Peloquin, 1977).

Los brotes son ramas o tallos que desarrollan raíces adventicias sin ser independientes de la planta progenitora (Yanes *et al.*, 1997). Se desarrollan en las axilas de las hojas o sobre las raíces que permanecen cubiertas por el suelo (Yanes *et al.*, 1997). La especie *Ananas comosus* L. (Bromeliaceae) presenta este tipo de reproducción vegetativa (Yanes *et al.*, 1997). Por su parte, los pseudobulbos son crecimientos tuberosos del tallo o de las ramas en cuyas axilas se forman vástagos en serie que conectan segmentos del tallo (Yanes *et al.*, 1997). Este mecanismo de propagación es común en plantas de la Familia Orchidaceae (Liu *et al.*, 2006) y en la especie *Plectranthus verticillatus* L. (Lamiaceae; Yanes *et al.*, 1997). Por último, en especies de la Familia Rosaceae como *Rubus idaeus* L. y *R. plicatus* L. se ha observado el desarrollo de raíces adventicias en el extremo libre de tallos largos (Yanes *et al.*, 1997). Una vez que dichas raíces alcanzan el suelo, producen tallos erectos denominados acodaduras (Yanes *et al.*, 1997). En otros casos, la fragmentación de tallos o ramas que permanecen en contacto con el suelo propicia la generación de raíces adventicias, desarrollando así un individuo completo (Yanes *et al.*, 1997). Este tipo de propagación es común en especies de las familias Cactaceae y Salicaceae (Yanes *et al.*, 1997).

En cuanto a los mecanismos de reproducción vegetativa a partir de yemas, figura la propagación por medio de bulbos, bulbilos, cormos y turiones (Worley y Harder, 1996; Fernández *et al.*, 2016). Los bulbos son estructuras subterráneas de propagación vegetativa y de almacenamiento de nutrientes (Allaby, 1998; Fernández *et al.*, 2016) que se producen a partir de yemas axilares que se desprenden de las plantas (Yanes *et al.*, 1997). Diversas especies vegetales se propagan por medio de bulbos, por ejemplo, las de los géneros *Narcissus*, *Allium* (Amaryllidaceae), *Tulipa*, *Lilium* (Liliaceae), *Hyacinthus* y *Muscari* (Asparagaceae; Pooler y Simon, 1994; Fernández *et al.*, 2016; Yanes *et al.*, 1997; Pacheco-Carrascal y Granadillo-Cuello, 2017).

Por su parte, los bulbilos son yemas axilares de consistencia carnosa que almacenan reservas nutricionales y una vez separadas de la planta progenitora desarrollan raíces adventicias (Yanes *et al.*, 1997). Este mecanismo de propagación ha sido reportado en *Agave tequilana* F.A.C. Weber (Asparagaceae; Abraham-Juárez *et al.*, 2009) y en *Epipogium aphyllum* Sw. (Orchidaceae; Krawczyk *et al.*, 2016). En esta última, los bulbilos se forman en el margen de las hojas (Krawczyk *et al.*, 2016). Por otro lado, los cormos se forman a partir de las yemas de tallos robustos y suculentos desarrollándose como tallos engrosados de crecimiento vertical (Fernández *et al.*, 2016). Una vez formado, el cormo se desprende del progenitor y se desarrolla subterráneamente como un tallo corto, erecto y sólido, con nudos y entrenudos (Yanes *et al.*, 1997; Fernández *et al.*, 2016). Los cormos son comunes en especies del género *Freesia* (Iridaceae) y en la especie *Zingiber officinale* ROSC. (Zingiberaceae; Fernández *et al.*, 2016). Por último, los turiones, presentes en especies acuáticas del género *Elodea* (Holsinger, 2000), son estructuras de resistencia que se forman a partir de yemas que se desprenden del tallo o que persisten cuando el resto de la planta muere (Yanes *et al.*, 1997).

Finalmente, un tipo de propagación vegetativa a partir de la raíz consiste en la formación de numerosos individuos a partir de ese órgano vegetal cuando ha sufrido algún daño (Ji *et al.*, 2012). Los individuos se forman a partir del engrosamiento y superposición de las raíces (Yanes *et al.*, 1997). Este tipo de propagación vegetativa se presenta en algunas especies de la Familia Paeoniaceae como *Paeonia delavayi* Franch., *P. lutea* L., *P. potaninii* Bean, *P. spontanea* L. y *P. quii* Y. L. Pei (Ji *et al.*, 2012).

La gran diversidad de mecanismos de reproducción vegetativa que han desarrollado las plantas es una consecuencia de las múltiples ventajas que les provee (Lei, 2010; Barrett, 2015). Por ejemplo, se ha descrito que las poblaciones de plantas con reproducción vegetativa pueden persistir en hábitats en los que la reproducción sexual se ve limitada, ya sea por la ausencia de otros individuos con los cuales reproducirse o cuando las condiciones ecológicas no son favorables para la generación, germinación y/o el establecimiento de las semillas (Barrett, 2015). En la planta acuática *Nymphaea peltata* S.G. Gmel. (Menyanthaceae) se observó que cuando la polinización cruzada disminuía, 30% de la población era producida de forma asexual (Wang *et al.*, 2005). Además, el

crecimiento clonal permite que las plantas amplíen su rango de distribución (Lei, 2010), así como que monopolicen los recursos disponibles (luz, agua y nutrientes; Lei, 2010; Barrett, 2015). Por ejemplo, en las especies clonales *Potentilla simplex* Michx. (Rosaceae) y *Sparganium erectum* L. (Typhaceae) se ha observado una mayor producción de ramets en sitios ricos en nutrientes, aumentando así la obtención de recursos que favorezcan el desarrollo de su descendencia (Wijesinghe y Handel, 1994; Piquot *et al.*, 1998). De esta forma los individuos con alta producción clonal y cuyos descendientes se encontraban conectados con la planta parental presentaban una biomasa significativamente mayor que la de los individuos que crecían independientemente de la planta materna o en sitios pobres en nutrientes (Wijesinghe y Handel, 1994; Piquot *et al.*, 1998).

Otra ventaja de la reproducción asexual radica en que las plantas tienen menor probabilidad de morir, ya que el riesgo de mortalidad se reparte entre los brotes (Holsinger, 2000). Además, al tener la capacidad de dispersarse a nuevos entornos y carecer de latencia, pueden multiplicarse con rapidez y competir eficazmente con otras especies (Stuefer *et al.*, 1996; Klimes *et al.*, 1997). Por último, la reproducción vegetativa permite compensar los daños ocasionados por la herbivoría (Stuefer *et al.*, 1996). Por ejemplo, en *Fragaria vesca* se observó una disminución marcada de la reproducción sexual tras el daño causado por herbívoros; mientras que la reproducción vegetativa se vio favorecida, ya que se encontró un aumento en la producción de estolones después de la herbivoría (Muola y Stenberg, 2018). Por lo tanto, la reproducción clonal permite compensar los daños causados por los herbívoros, aumentando el tamaño de la planta tras haber experimentado herbivoría (Vallejo-Marín *et al.*, 2010; Muola y Stenberg, 2018).

Aunque la reproducción vegetativa representa grandes ventajas para las plantas, también puede tener repercusiones negativas (Lei, 2010). Dado que el crecimiento clonal acentúa la multiplicación de un solo genotipo, los individuos producidos carecen de variación genética, por lo que son vulnerables a cambios ambientales (Hartnet y Bazzaz, 1983; Salzman y Parker, 1985; Lei, 2010; Malyshev y Henry, 2012). Por ejemplo, se ha reportado que, ante cambios ambientales como la perturbación del hábitat, los individuos de la especie

Hieracium pilosella L. (Asteraceae) disminuyen drásticamente su reproducción vegetativa (Winkler y Stocklin, 2002). Además, la colonización de especies invasoras tras el disturbio ocasionó que el tamaño poblacional de *H. pilosella* se redujera en un 72% y que los estolones producidos fueran de menor tamaño (Winkler y Stocklin, 2002). En *Poa pratensis* L. (Poaceae), temperaturas de -11°C redujeron significativamente la biomasa foliar de los individuos (Malyshev y Henry, 2012), disminuyendo la reproducción vegetativa e incrementando la sexual en un 48% (Malyshev y Henry, 2012).

Por último, la alta densidad y uniformidad genética de las poblaciones de plantas clonales aumentan su susceptibilidad a enfermedades ocasionadas por patógenos (Kelly, 1995). Se ha descrito que los patógenos especializados se pueden propagar rápidamente a través de las conexiones existentes entre los clones (Wennstrom, 1999; Kelly, 1995; Stuefer *et al.*, 2004). En el caso de *Lactuca sibirica* Benth. (Asteraceae), Wennstrom y Ericson (1992) reportaron que el 93.8% de los individuos clonales estudiados fueron infectados con el hongo *Puccinia minusensis* Eriksson. & Henning. (Pucciniaceae), mismo que ocasionó una mortalidad del 75%. El alto nivel de infección se atribuye a que el patógeno podía infectar rápidamente a la población a través de los rizomas que conectan a la descendencia con la planta parental, causando así, una infección sistémica (Wennstrom y Ericson, 1992).

2.2. Relación entre biomasa vegetal y reproducción vegetativa

Numerosos autores han descrito la existencia de una relación positiva entre la disponibilidad de recursos y la inversión en reproducción clonal en plantas (Grace y Wetzel, 1981; Samson y Werk, 1986; Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992). Dicha relación se ha evaluado empleando la biomasa vegetativa aérea y/o subterránea como estimador de la disponibilidad de recursos (Douglas, 1981; Hartnett, 1990; Wijesinghe y Handel, 1994; Verburg *et al.*, 1996; Li *et al.*, 2021). En términos generales, se ha encontrado una relación positiva entre la biomasa total de estructuras vegetativas y/o el tamaño de la planta, con el número de estructuras de propagación vegetativa (Douglas, 1981; Grace y Wetzel, 1981; Samson y Werk, 1986; Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992; Wijesinghe y Handel, 1994; Verburg *et al.*, 1996; Li *et al.*, 2021).

Por ejemplo, Li *et al.* (2021) encontraron que un incremento en la disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno repercutió positivamente en la cantidad de clones producidos por individuos de *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev (Poaceae). Así mismo, dichos autores mostraron que existe una relación positiva entre la biomasa total (empleada como estimador de la disponibilidad de recursos) de *L. chinensis* y el porcentaje de rizomas producidos por cada planta (Li *et al.*, 2021). De la misma manera, Douglas (1981) encontró que la reproducción vegetativa (número de estolones y rizomas) en *Mimulus primuloides* Benth. (Phrymaceae) aumentaba en relación con la biomasa total de los individuos, llegando a explicar hasta un 70% de la variación en la reproducción vegetativa de la especie.

Por su parte, Grace y Wetzel (1981) encontraron una relación positiva entre la biomasa total y la tasa de clonación de individuos de *Typha latifolia* L. (Typhaceae), explicando hasta el 79% de la variación en el número de estolones producidos. Asimismo, Samson y Werk (1986) reportaron una relación positiva entre la biomasa total (estimada como el peso de tallos, hojas y raíces) y la biomasa reproductiva (considerada como el número de bulbilos) de plantas anuales del desierto de Mojave en California.

Del mismo modo, en *Potentilla simplex* se encontró una relación entre la cantidad de recursos y la producción de descendencia clonal (Wijesinghe y Handel, 1994). De esta forma, se observó que el número de clones producidos por cada individuo aumentaba de acuerdo con la disponibilidad de nutrientes en el hábitat y la biomasa total de la planta madre (Wijesinghe y Handel, 1994).

Por otro lado, algunos autores han evaluado la relación entre la disponibilidad de recursos y la reproducción vegetativa, considerando exclusivamente la biomasa aérea de los individuos (Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992). Por ejemplo, Méndez y Obeso (1992) encontraron una relación positiva entre el número de clones producidos y la biomasa aérea de los individuos de *Arum italicum* Mill. (Areaceae), explicando hasta un 28% de la variación en la reproducción vegetativa. De igual manera, en *Aster lanceolatus* Willd. y *Solidago canadensis* L. (Asteraceae) se describió una relación positiva entre la biomasa aérea y la biomasa total de los rizomas producidos (Hartnett, 1990). Por su parte, Lenssen *et al.* (2000) encontraron una relación positiva entre el peso seco de los rizomas y el peso seco de la biomasa aérea de los individuos

(Lenssen *et al.*, 2000). Contrario a los resultados descritos en estos estudios, Kirby (1980) reportó una relación negativa entre la cantidad de biomasa aérea y la reproducción vegetativa de *Rubus vestitus* Weihe & Nees. (Rosaceae), explicando hasta un 42% de la variación en esa variable.

Finalmente, los estudios que evalúan la relación entre la biomasa subterránea y la reproducción vegetativa son casi nulos. Verburg *et al.* (1996) estudiaron el efecto del tamaño subterráneo de la planta sobre la reproducción vegetativa de *Helianthus laetiflorus* Torr. & A. Gray (Asteraceae). En dicho estudio se encontró una relación positiva entre el número de rizomas producidos y el peso de las estructuras subterráneas de la planta; de tal manera que las plantas con poca biomasa subterránea producían la mitad de los rizomas producidos por plantas más grandes (Verburg *et al.*, 1996).

2.3. Estrategias de reproducción vegetativa en plantas carnívoras

La reproducción vegetativa es una estrategia de reproducción asexual común en las plantas carnívoras (Jurgens *et al.*, 2012). Entre las estructuras de propagación vegetativa que se han descrito para este grupo de plantas se encuentran los rizomas, estolones, bulbilos, y turiones, así como las raíces modificadas (Schnell, 1976, 2002; Zamudio y van Marm, 2003; Adlassnig *et al.*, 2005; Adamec y Kovarova, 2006). Sin embargo, son los rizomas y los estolones las estructuras de propagación vegetativa más comunes en las plantas carnívoras (Ellison y Adamec, 2018).

Dentro de las especies que se propagan mediante rizomas se encuentran algunas pertenecientes a los géneros *Sarracenia*, *Darlingtonia* (Sarraceniaceae), *Dionaea*, *Drosera* y *Aldrovanda* (Droseraceae; Schnell, 1976, 2002; Adlassnig *et al.*, 2005; Adamec y Kovarova, 2006). Por su parte, *Drosera peltata* Thunb. produce plántulas clonales en tubérculos de almacenamiento que se desarrollan en el extremo de los tallos (Lowrie, 1987; Darnowski *et al.*, 2005). Las droseras pigmeas forman propágulos clonales a partir de las estípulas (Darnowski *et al.*, 2005), mismos que son dispersados posteriormente por la acción de la lluvia (Lowrie, 1989). La reproducción vegetativa de *Darlingtonia californica* Torr. ocurre principalmente por medio de estolones (Schnell, 1976); mientras que en *Aldrovanda vesiculosa* L. este tipo de reproducción se produce por la

ramificación apical de los brotes clonales (Adamec, 1999; Adamec y Kovarova, 2006).

Por otro lado, algunas especies de plantas con hábito carnívoro producen distintas estructuras de reproducción vegetativa. Por ejemplo, aunque en *Dionaea muscipula* SOL. y *Drosera rotundifolia* L. se ha reportado la reproducción vegetativa mediante la formación de rizomas (Schnell, 1976, 2002; Adlassnig *et al.*, 2005), en ambas especies se ha observado el desarrollo de nuevos individuos a partir de bulbilos clonales que se originan del ensanchamiento de los peciolo (Schnell, 1976). Además, en *Drosera rotundifolia* la reproducción vegetativa ocurre también mediante la formación de plántulas a partir de yemas foliares (Chung *et al.*, 2013) así como del engrosamiento de raíces con crecimiento paralelo a la superficie del suelo (Adlassnig *et al.*, 2005).

2.3.1. Estrategias de reproducción vegetativa en la Familia Lentibulariaceae

Dentro de la Familia Lentibulariaceae, se ha reportado la propagación vegetativa por medio de estolones, tubérculos, bulbilos y turiones (Zamudio y Studnicka, 2000; Adamec y Kovarova, 2006; Rivadavia, 2007; Fleischmann, 2012; Lampard *et al.*, 2016; Rocca, 2016; López-Pérez, 2017; Ellison y Adamec, 2018).

La unidad de propagación vegetativa descrita para las especies del género *Utricularia* comprende la formación de turiones móviles que se forman en hábitats acuáticos (Adamec y Kovarova, 2006), mismos que pueden llegar a colonizar otros sitios (Ellison y Adamec, 2018). Sin embargo, las plantas de este género también pueden propagarse vegetativamente a través de estolones (Fig. 1A; Adamec y Kovarova, 2006; Rutishauser, 2016; López-Pérez, 2017).



Figura 1. Estructuras de propagación vegetativa en especies de la Familia Lentibulariaceae. A) Ramificación de los estolones en *Utricularia neottioides* A. St. Hil. & Girard (imagen tomada de Plachno *et al.*, 2020). B) Tubérculos expuestos del tallo de *Genlisea tuberosa* Rivadavia, Gonella & A. Fleischm. (imagen tomada de Plachno *et al.*, 2020). C) Bulbilo en el ápice de la hoja de *Pinguicula heterophylla*.

Por otro lado, en especies del género *Genlisea*, como *G. tuberosa* y *G. pygmaea* A. St.- Hil., la reproducción vegetativa ocurre a partir de la producción de tubérculos adventicios en la roseta principal (Fig. 1B; Fleischmann, 2012; Rivadavia *et al.*, 2013). De acuerdo con Rivadavia (2007) cada planta produce un solo tubérculo. La propagación vegetativa a través de tubérculos en estas especies constituye una estrategia clave para su supervivencia en entornos propensos a los incendios (Plachno *et al.*, 2020).

Finalmente, en especies del género *Pinguicula*, la formación de estolones y bulbilos son las estrategias de reproducción vegetativa más comúnmente observadas (López-Pérez, 2017). Siendo únicamente reportado el desarrollo de las estructuras de propagación vegetativa durante el periodo de la roseta de verano de las especies, misma que es caracterizada por presentar el hábito carnívoro y producir menos hojas en comparación con la roseta de invierno (Zamudio, 2000; López-Pérez, 2017). Durante el invierno, las especies del género *Pinguicula* forman rosetas de invierno (sustituyendo las hojas carnívoras por hojas suculentas) (Zamudio, 2000). Así mismo, en este periodo invernal, las raíces de las especies del género mueren, de modo que el hibernáculo es el único órgano subterráneo que permanece (Adlassnig *et al.*, 2005).

Se ha reportado la formación de plántulas clonales en las puntas de estolones en *Pinguicula vallisneriifolia* WEBB., *P. longifolia* RAMOND., *P. jarmilae* S. BECK, A. Fleischm. & BORSCH., *P. calyptrata* Casper., *P. orchidioides* A. DC., *P. crenatiloba* L., *P. mirandae* Zamudio et Salinas, *P. stolonifera* Casper., y *P. gigantea* ALBA. (Zamudio, 1988; Zamudio y Salinas, 1996; Lampard *et al.*, 2016; Rocchia, 2016; López-Pérez, 2017). De manera particular, las plantas de *P. vulgaris* se propagan vegetativamente mediante el desarrollo de yemas que se forman en las axilas de las hojas de la roseta (Worley y Harder, 1996). Así mismo, en *P. orchidioides* se ha observado que la

propagación vegetativa ocurre no solo a través de la formación de estolones, sino que ocasionalmente también puede presentarse a través del desarrollo de raíces tuberosas (López-Pérez, 2017).

Por otro lado, en *Pinguicula medusina* se ha observado que la reproducción vegetativa ocurre a través de la formación de bulbilos a partir de yemas que se desarrollan en el ápice las hojas de verano (Zamudio y Studnicka, 2000). En esta especie, las hojas de las plantas nuevas crecen erectas al principio, pero se retraen conforme se desarrollan, para finalmente quedar pegadas al suelo, lo que favorece la fijación de las raíces del bulbito al sustrato (Zamudio y Studnicka, 2000).

La propagación vegetativa a través de la formación de bulbilos axilares también ha sido registrada en *Pinguicula alpina* L., *P. grandiflora* LAM. y *P. heterophylla* (Zamudio y Studnicka, 2000; López-Pérez, 2017). Para el caso de *P. heterophylla* (Fig. 2), durante el periodo de la roseta de verano, en el ápice de las hojas maduras se desarrolla un bulbito que da lugar a nuevos individuos (López-Pérez, 2017). Carácter que comparte únicamente con la especie *Pinguicula medusina* (Zamudio, 2001). López-Pérez (2017) hace una descripción detallada del desarrollo de los bulbilos: durante las etapas iniciales, el ápice de la hoja se aplana, adoptando la forma de la punta de una flecha mientras la hoja se mantiene erecta. Cuando el desarrollo de los bulbilos se ha completado, ya presentan pequeñas raíces. Es entonces cuando las hojas de la planta materna se retraen y se posan sobre la superficie del suelo para permitir que la nueva plántula se arraigue y se independice de la planta de la cual se originó (Fig. 1C). Aunque López-Pérez (2017) hace una excelente descripción de las etapas de desarrollo por las que atraviesa la formación de los bulbilos, este es el único reporte que se tiene al respecto. Además, a la fecha no existen estudios que evalúen la importancia de distintos factores sobre la reproducción vegetativa de *P. heterophylla*; como la relación entre la disponibilidad de recursos (medida como biomasa, tanto aérea como subterránea) y el número de bulbilos desarrollados, que se aborda en el presente estudio.

3. Justificación

En México se distribuye, aproximadamente, el 10% de las especies de plantas carnívoras que se han descrito en el mundo (Alcalá, 2011). Con alrededor de 40 especies del género *Pinguicula* (i.e. 38% de las especies reconocidas para el género) que se distribuyen en territorio nacional (Alcalá, 2011; Ellison y Adamec, 2018). De ellas, más del 90% de las especies son endémicas (Zamudio, 1999; González-Morales *et al.*, 2015; Ellison y Adamec, 2018). Debido a su elevada diversidad y alto número de endemismos se piensa que México es el centro moderno de diversificación del género (López-Pérez, 2017).

Si bien se ha evaluado la relación entre la biomasa de las presas capturadas y la reproducción vegetativa en plantas carnívoras, no hay estudios en los que se aborde la relación entre la disponibilidad de recursos (medida como biomasa, tanto aérea como subterránea) y la reproducción vegetativa de este grupo vegetal. La mayoría de los estudios abordan las relaciones y dinámica que las plantas carnívoras mantiene con sus polinizadores (Ellison y Adamec, 2018). Además, en el caso particular de *P. heterophylla*, especie endémica de México, el único conocimiento que se tiene corresponde a su descripción taxonómica (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017) y se desconoce todo acerca de su biología o ecología en general. Dada la escasez de información sobre *P. heterophylla* es menester realizar estudios que permitan conocer más acerca de aspectos biológicos relacionados con la reproducción clonal en una población en el bosque templado en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.

4. Hipótesis

- Diversos estudios han reportado la existencia de una relación positiva entre la biomasa de estructuras aéreas de individuos y la biomasa de las estructuras de propagación vegetativa (Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992; Lenssen *et al.*, 2000). Por lo tanto, se espera que la disponibilidad de recursos, medidos a través de la biomasa aérea de *Pinguicula heterophylla*, sea mayor en individuos que presentan bulbilos en comparación con aquellos que no presentan estructuras de propagación vegetativa.
- Se ha descrito una relación positiva entre el número de estructuras de propagación vegetativa y el peso seco de estructuras subterráneas (*i.e.*, raíz) de plantas clonales (Verburg *et al.*, 1996); por lo que se espera que la disponibilidad de recursos medidos a través de la biomasa subterránea de *P. heterophylla* sea mayor en individuos que presenten bulbilos en comparación con aquellos individuos que no presentan estructuras de propagación vegetativa.
- Se ha reportado que tanto las estructuras vegetativas subterráneas (*i.e.*, raíz; Verburg *et al.*, 1996) como aéreas (*i.e.*, número de hojas, área de la roseta, peso seco de la roseta; Harnett, 1990; Lenssen *et al.*, 2000) se relacionan positivamente con la reproducción vegetativa de distintas especies vegetales (Douglas, 1981; Grace y Wetzel, 1981; Méndez y Obeso, 1992). Por lo tanto, se espera encontrar una relación positiva entre las variables de biomasa aérea y subterránea y el número de bulbilos producidos por individuos de *P. heterophylla*.

5. Objetivos

El objetivo general de este estudio es evaluar la contribución de la disponibilidad de recursos (estimada a partir de la biomasa aérea y subterránea) sobre el crecimiento clonal de individuos de *Pinguicula heterophylla* en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.

Los objetivos particulares son:

1. Determinar si existen diferencias en la cantidad de biomasa aérea de las rosetas de verano (número, área, longitud, ancho de las hojas y área foliar de cada individuo) entre individuos con y sin desarrollo de bulbilos.
2. Establecer si existen diferencias en la cantidad de biomasa subterránea de las rosetas de verano (ancho, longitud, profundidad, área, volumen y peso seco del hibernáculo) entre individuos con presencia y ausencia de bulbilos en desarrollo.
3. Dilucidar las variables de biomasa (tanto aérea como subterránea) relacionadas con la reproducción vegetativa de los individuos de *P. heterophylla*.

6. Metodología

6.1. Especie de estudio

Pinguicula heterophylla es una planta carnívora endémica de México (Zamudio, 2006). Se distribuye principalmente en bosques templados, de encino, de pino, bosque mixto de pino-encino y bosque mesófilo de montaña de la vertiente del Pacífico, en los estados de Guerrero y Oaxaca (López-Pérez, 2017). La especie suele encontrarse en zonas con suelos arcillosos y pobres en nitrógeno, a una altitud de entre 1500 y 2750 msnm (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017).

La planta produce dos tipos de rosetas, la de invierno se desarrolla de noviembre a mayo; mientras que la de verano se produce de mediados de junio a octubre (Zamudio, 2006). Además, se ha observado la producción de hojas de transición entre ambos tipos de roseta entre los meses de abril y mayo (Fig. 3; López-Pérez, 2017). La roseta de invierno es hipogea, semejando un bulbo, con más de 100 hojas lanceoladas, agudas o acuminadas (Zamudio, 2006). Por su

parte, la roseta de verano se caracteriza por presentar las hojas, o trampas, que les confiere el hábito carnívoro (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017) y está conformada por entre 3 y 12 hojas linear lanceoladas con una longitud de 9.0 - 15 cm y con 2.5 - 7.0 mm de ancho, con un margen marcadamente revoluto y cubiertas por tricomas glandulares, los cuales se presentan en mayor densidad en la zona apical de la lámina foliar (Fig. 4; Zamudio, 2006). La roseta de verano presenta el desarrollo de bulbilos en el ápice de las hojas (López-Pérez, 2017).

La especie florece de finales de abril a principios de agosto (Zamudio, 2006). Las flores miden entre 1.6 y 2.8 cm de longitud, incluyendo el espolón (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). El cáliz es bilabiado y está cubierto con glándulas estipitadas en la parte externa. El labio superior tiene tres lóbulos triangular lanceolados de 1.2 - 2.5 mm de longitud y de 1 - 1.5 mm de ancho (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). La corola es de color violáceo-blانquecino con el ápice redondeado. El espolón es subcilíndrico, de color verdoso, con 4 - 6.5 mm de longitud y ligeramente engrosado hacia el ápice (López-Pérez, 2017).

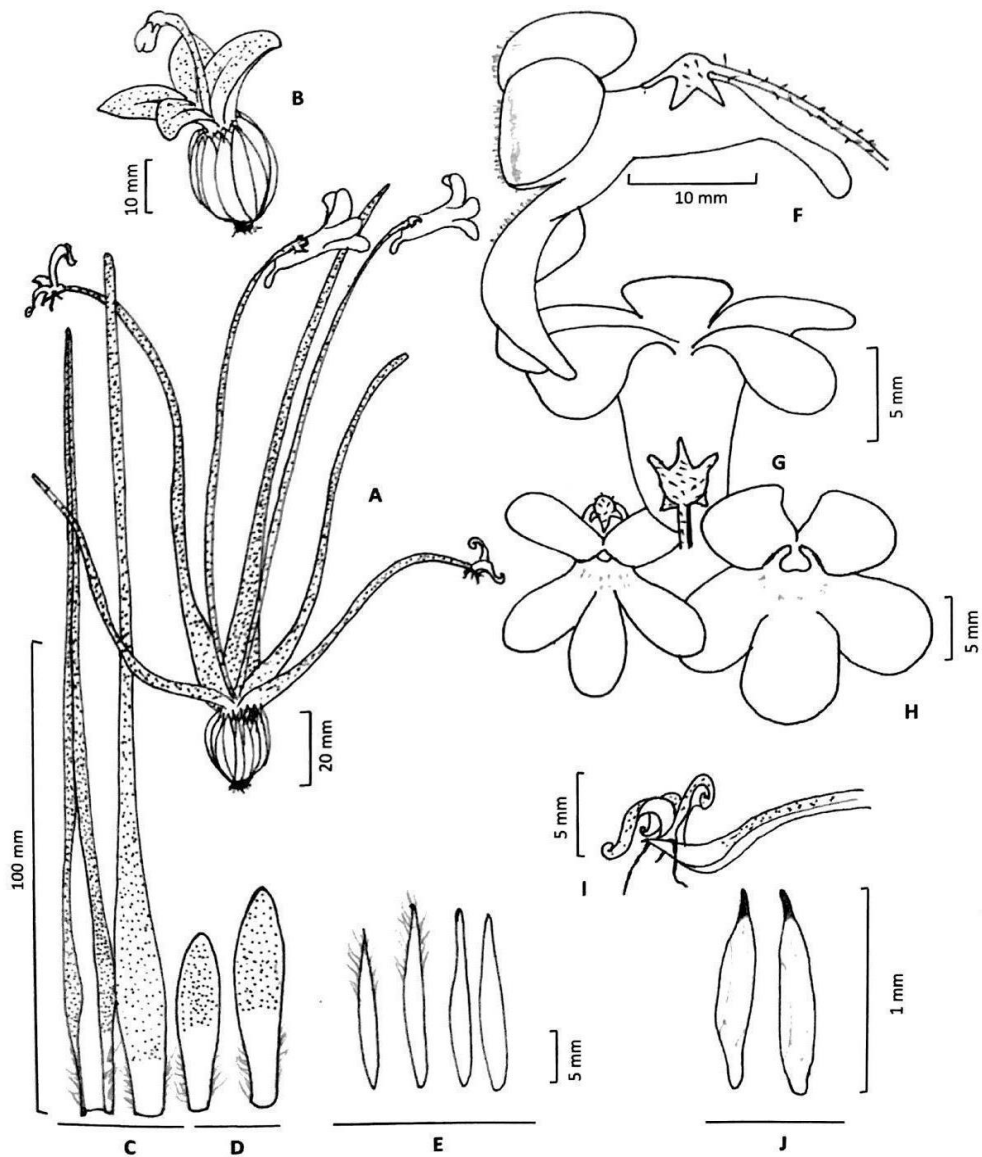


Figura 3. Morfología de *Pinguicula heterophylla* A) Roseta de verano con propágulos en el ápice de las hojas maduras; B) planta en floración con hojas de transición; C) vista dorsal y abaxial de las hojas de verano; D) hojas de transición; E) hojas de la roseta de invierno (externas a la izquierda, internas a la derecha); F) vista lateral de la flor; G) vista dorsal de la flor, con el cáliz sobre el tubo; H) vista frontal de la corola, mostrando la variación en la forma de los lóbulos; I) bulbilos apicales; y J) semillas (tomado de López-Pérez, 2017).



Figura 4. Estructuras vegetativas y reproductivas de *Pinguicula heterophylla*. A) Forma de vida de la roseta de verano. B) Vista de la flor. C) Tricomos pedicelados sobre las hojas.

6.2. Sitio de estudio

El presente estudio se realizó en el municipio de Santa Catarina Lachatao (96°32'25.8" - 96°27'31.68" O, 17°6'9.72" - 17°16'22.8" N) en el estado de Oaxaca, México (Fig. 5; INEGI, 2015). El municipio ocupa alrededor del 0.19% de la superficie total del estado (INAFED, 2016), y se encuentra a una altitud de entre 1800 y 3200 msnm (INEGI, 2005). La temperatura mínima promedio registrada es de 10°C, mientras que la máxima es de 20°C. La precipitación media anual es de 1000 mm (UMAFOR, 2011). El municipio se caracteriza por presentar un clima templado subhúmedo con lluvias en verano (95.84% del territorio municipal), aunque también se distinguen zonas con climas semicálido-húmedo con lluvias en verano (2.31%) y templado húmedo con abundantes lluvias en verano (1.85%; INEGI, 2015). La vegetación dominante en el municipio

es el bosque templado, el cual cubre 61.5% de la superficie del sitio (UMAFOR, 2011). En este tipo de vegetación las especies dominantes pertenecen a los géneros *Pinus* y *Quercus*, mismos que pueden formar bosques mixtos en algunas zonas (Rzedowski, 2006). Entre las especies que conforman estos bosques se encuentran *Pinus douglasiana*, *P. leiophylla*, *P. psuedostrobus*, *Quercus castanea*, *Q. conzattii*, *Q. laurina*, *Q. obtusata*, *Q. rugosa* y *Q. splendens* (A. Campos-Villanueva, *datos no publicados*). La agricultura y la zona urbana representan 37.92% y 0.62% del territorio total, respectivamente (INEGI, 2005).

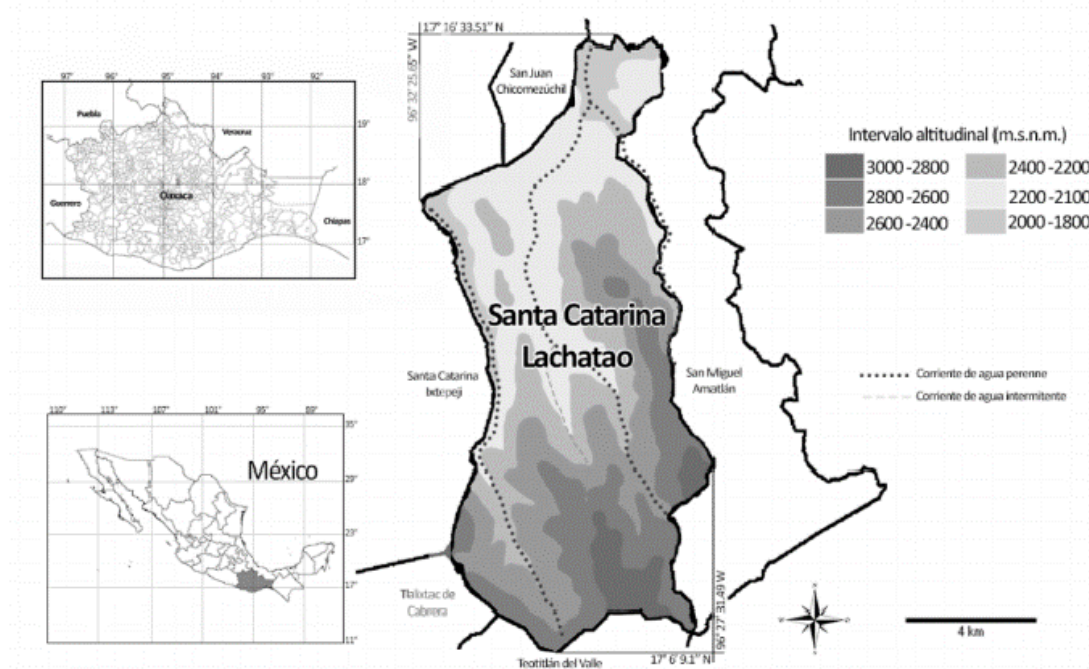


Figura 5. Ubicación de la comunidad de Santa Catarina Lachatao, en el Estado de Oaxaca (elaborado por Héctor José Garrido Rosales).

6.3. Biomasa vegetal y reproducción vegetativa

En agosto de 2019, se colectaron 40 individuos de *P. heterophylla* de tamaño y condición de crecimiento clonal variable. Esto es, se colectaron individuos con y sin crecimiento de bulbilos (modo de reproducción vegetativa), y entre los que sí

los presentaban, el número de bulbilos en desarrollo fue variable. El cuerpo de cada individuo se extrajo completamente, incluyendo el hibernáculo, excavando con ayuda de una pala de jardín. De cada individuo se contó el número de hojas y el número de bulbilos; así mismo, se midió *in situ* la longitud y el ancho de la base de cada hoja, así como la longitud, ancho y profundidad del hibernáculo (Fig. 6). Los hibernáculos se almacenaron individualmente en bolsas de papel y, una vez en el laboratorio, fueron secados a 60°C en una estufa de laboratorio hasta alcanzar un peso seco constante tras días consecutivos de secado en la estufa.



Figura 6. Medición de estructuras vegetativas de *Pinguicula heterophylla* en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. A) Longitud del hibernáculo; B) ancho del hibernáculo; C) ancho de las hojas, D) longitud de las hojas.

Para determinar si individuos con y sin reproducción vegetativa difieren en disponibilidad de recursos (medida como biomasa, tanto aérea como subterránea), se evaluó la existencia de diferencias significativas para cada

variable medida. En el caso de las medidas de biomasa aérea, se consideraron cinco variables: i) longitud de la hoja, ii) ancho de la hoja, iii) área promedio de cada hoja, iv) número de hojas por individuo y v) área foliar total de cada individuo. Se estimó el área de las hojas de cada individuo con los datos de longitud y ancho de la base. Para ello, se empleó la siguiente ecuación, $\text{área del triángulo} = \frac{\text{base} \times \text{altura}}{2}$ que es la forma aproximada de las hojas de verano de *P. heterophylla*. Una vez estimada el área de cada hoja, se calculó el área foliar total como la sumatoria del área foliar de todas las hojas en cada individuo. Además, se consideraron seis variables de biomasa subterránea, determinadas a partir de las siguientes medidas del hibernáculo: i) ancho, ii) longitud, iii) profundidad, iv) peso seco, v) área, y vi) volumen. El área del hibernáculo se estimó multiplicando los valores de longitud y ancho; mientras que el volumen del hibernáculo se estimó a partir de la ecuación del $\text{volumen del prisma} = \text{longitud} \times \text{ancho} \times \text{profundidad}$ ya que esa es la forma aproximada que presenta. Se realizaron pruebas de *t* para muestras independientes con la finalidad de establecer si existen diferencias significativas en las distintas variables de biomasa entre individuos con y sin bulbilos. El número de hojas y el número de bulbilos fueron transformados como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 1999).

Por otro lado, para establecer la relación entre las distintas medidas de disponibilidad de recursos y el número de bulbilos producidos por los individuos de *P. heterophylla*, se realizó una selección de variables a través del método de regresión *Stepwise*. Para ello, se consideraron todas las variables de biomasa aérea y subterránea previamente descritas. Una vez obtenidas las variables de biomasa que explicaban significativamente la variación en la producción de bulbilos, se hizo un análisis de regresión múltiple para determinar el porcentaje de variación explicado por cada variable. El número de bulbilos y el número de hojas fueron transformados como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 1999). Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa estadístico NCSS 12.

7. Resultados

7.1. Variación en biomasa en la población de *P. heterophylla* estudiada

En promedio (\pm e.e), los individuos de *P. heterophylla* producen 7.21 ± 0.41 hojas en las rosetas de verano, con una longitud de 17.2 ± 0.22 cm y un ancho en la base de 1.07 ± 0.01 cm. El área foliar total promedio de las rosetas es de 10.01 ± 1 cm², mientras que el área promedio de cada hoja es de 1.48 ± 0.21 cm².

En cuanto a las características del hibernáculo, se encontró que en promedio tiene una longitud de 1.72 ± 0.07 cm, un ancho de 1.07 ± 0.06 cm, y una profundidad de 0.94 ± 0.05 cm. Por su parte, se encontró que el hibernáculo tiene un peso seco promedio de 2.7 ± 0.07 g, un volumen de 2.21 ± 0.27 cm³, y un área de 1.96 ± 0.16 cm².

7.2. Biomasa aérea en individuos con y sin reproducción vegetativa

Los individuos de *P. heterophylla* con y sin reproducción vegetativa (presencia y ausencia de bulbilos) fueron similares en tres de las cinco variables de biomasa aérea evaluadas. No se encontraron diferencias significativas entre individuos con y sin reproducción vegetativa en la longitud ($t_{38} = 1.33$, $P = 0.19$; Fig. 7), el ancho ($t_{38} = 1.33$, $P = 0.19$; Fig. 8), y el área de las hojas ($t_{37.6} = 1.13$, $P = 0.26$; Fig. 9). En individuos con bulbilos, la longitud, ancho y área de las hojas fue de 4.93 ± 0.71 cm, 0.61 ± 0.05 cm, y 1.44 ± 0.08 cm², respectivamente. Por su parte, en individuos sin reproducción vegetativa, las hojas tuvieron una longitud promedio de 4.54 ± 0.66 cm, un ancho de 0.52 ± 0.07 cm y un área de 1.1 ± 0.08 cm².

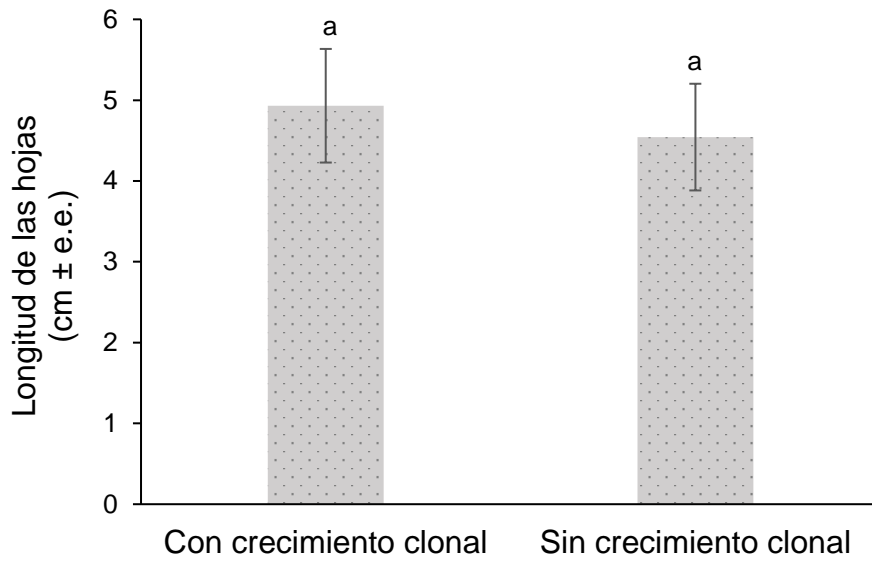


Figura 7. Longitud promedio (\pm e.e.) de las hojas en rosetas de verano de *Pinguicula heterophylla* estimados en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

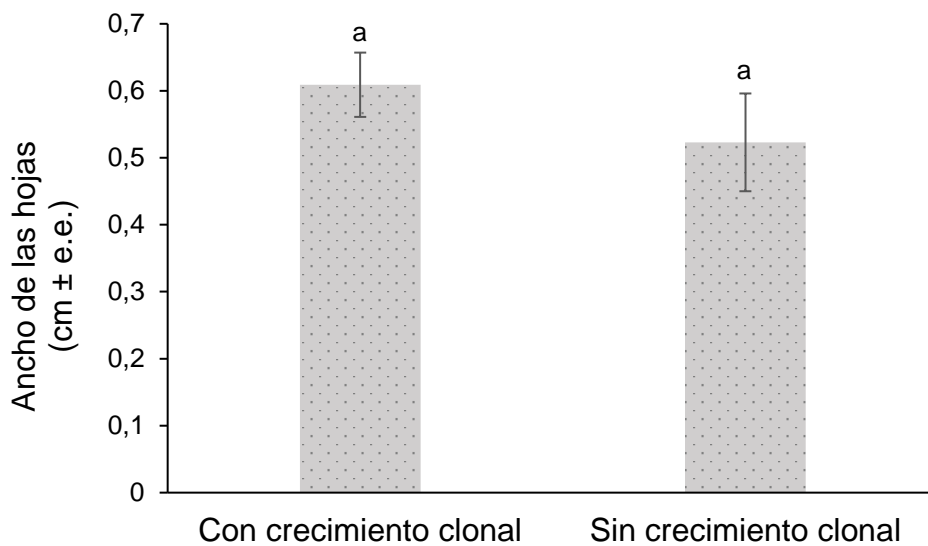


Figura 8. Ancho promedio (\pm e.e.) en la base de las hojas de las rosetas de verano de *Pinguicula heterophylla* estimados en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

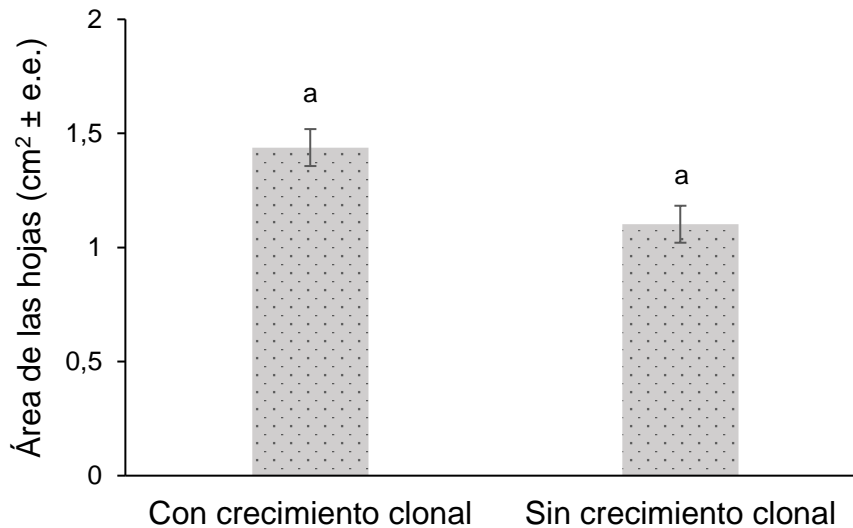


Figura 9. Área promedio (\pm e.e.) de las hojas en las rosetas de verano de *Pinguicula heterophylla* estimados en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

Por otro lado, el número de hojas por individuo ($t_{38} = 2.48$, $P = 0.01$; Fig. 10) y el área foliar total de la roseta ($t_{37.6} = 2.42$, $P = 0.02$; Fig. 11) sí difirieron significativamente entre individuos con y sin reproducción vegetativa. Los individuos de *P. heterophylla* con reproducción vegetativa produjeron un 24.74% más hojas que los no reproductivos vegetativamente. El número de hojas promedio en individuos reproductivos vegetativamente fue de 8.07 ± 0.5 , mientras que en los no reproductivos vegetativamente fue de 6.07 ± 0.5 (Fig. 10). De manera similar, el área foliar total de la roseta de verano fue significativamente mayor en individuos reproductivos vegetativamente (11.61 ± 1.3 cm²) en comparación con los no reproductivos vegetativamente (6.7 ± 0.7 cm²; Fig. 11). Las rosetas de los individuos reproductivos vegetativamente fueron 42.34% más grandes que las de individuos sin reproducción vegetativa.

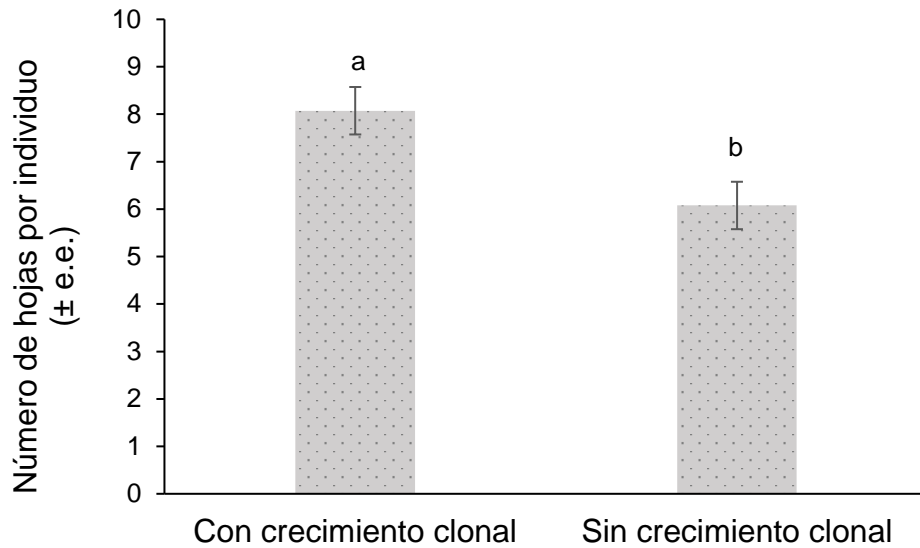


Figura 10. Número de hojas promedio (\pm e.e.) en individuos de *Pinguicula heterophylla* con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

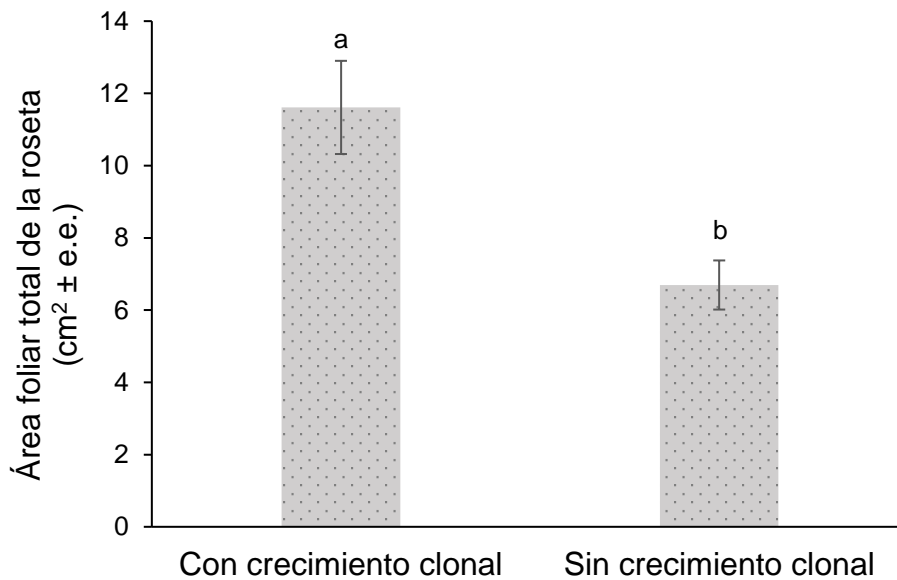


Figura 11. Área foliar total promedio (\pm e.e.) de la roseta de verano en individuos de *Pinguicula heterophylla* con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

7.3. Biomasa subterránea en individuos con y sin reproducción vegetativa

Los individuos de *P. heterophylla* con y sin reproducción vegetativa fueron similares en cuatro de las seis variables de biomasa subterránea evaluadas. No se encontraron diferencias significativas en el peso seco ($t_{38} = 1.54$, $P = 0.13$; Fig. 12), el volumen ($t_{38} = 1.87$, $P = 0.07$; Fig. 13), el ancho ($t_{38} = 1.71$, $P = 0.10$; Fig. 14) y la profundidad del hibernáculo ($t_{38} = 1.61$, $P = 0.12$; Fig. 15) entre individuos con y sin reproducción vegetativa. Los individuos con reproducción vegetativa tuvieron hibernáculos con un peso seco de 2.76 ± 0.07 g, un volumen de 2.56 ± 0.33 cm³, un ancho de 1.13 ± 0.07 cm y una profundidad promedio de 1.04 ± 0.06 cm. Por su parte, el hibernáculo de los individuos sin reproducción vegetativa tuvo un peso seco promedio de 2.53 ± 0.16 g, un volumen de 1.5 ± 0.43 cm³, un ancho de 0.93 ± 0.09 cm y una profundidad de 0.86 ± 0.01 cm.

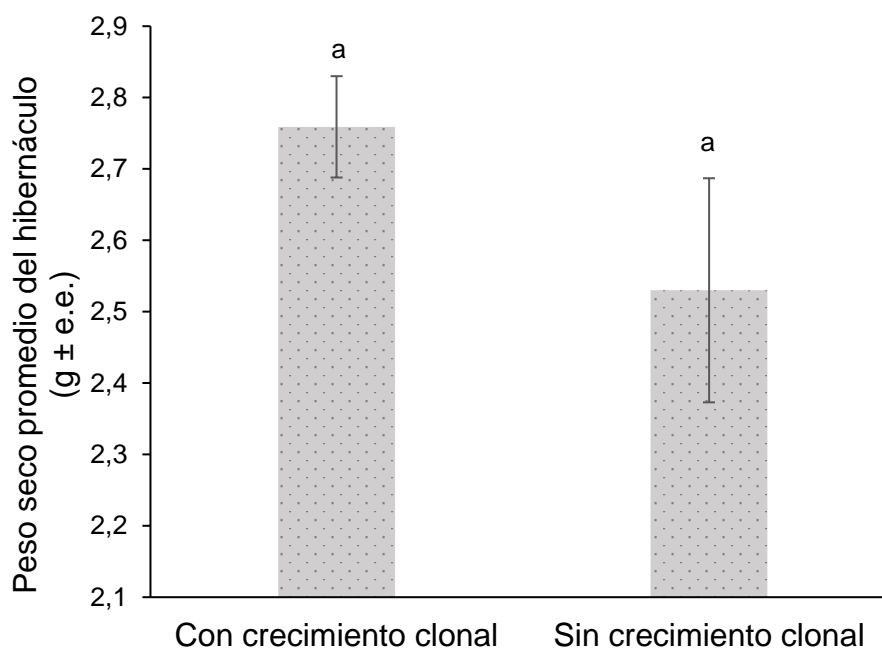


Figura 12. Peso seco promedio (\pm e.e.) del hibernáculo de *Pinguicula heterophylla* estimado en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

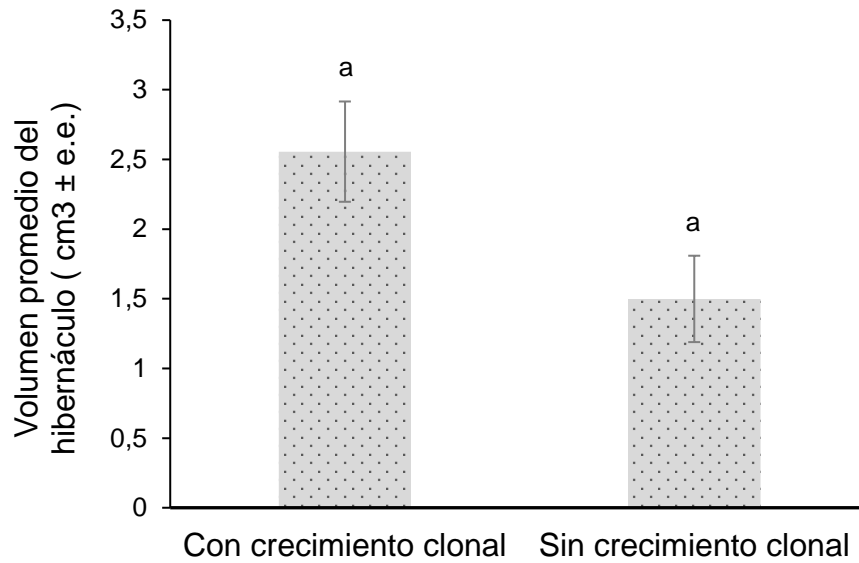


Figura 13. Volumen promedio (\pm e.e.) del hibernáculo de *Pinguicula heterophylla* estimado en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

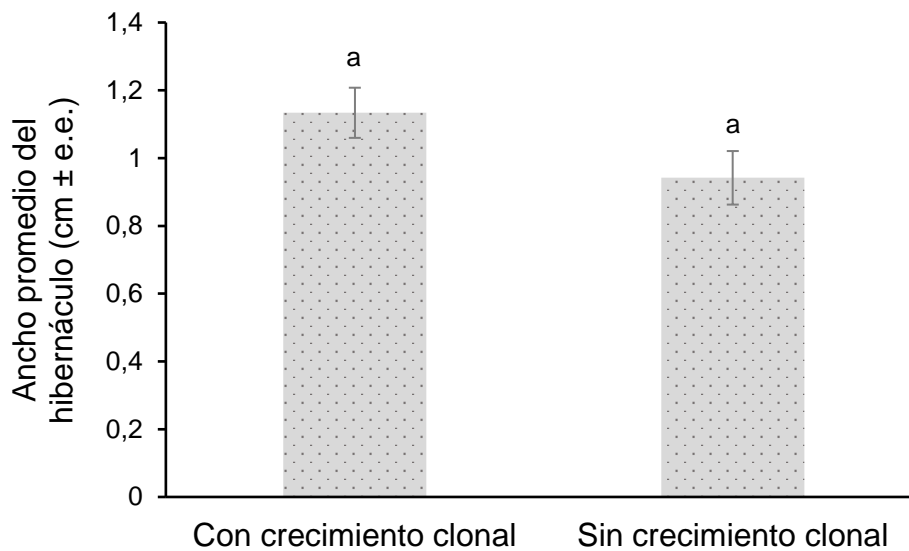


Figura 14. Ancho promedio (\pm e.e.) del hibernáculo de *Pinguicula heterophylla* estimado en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

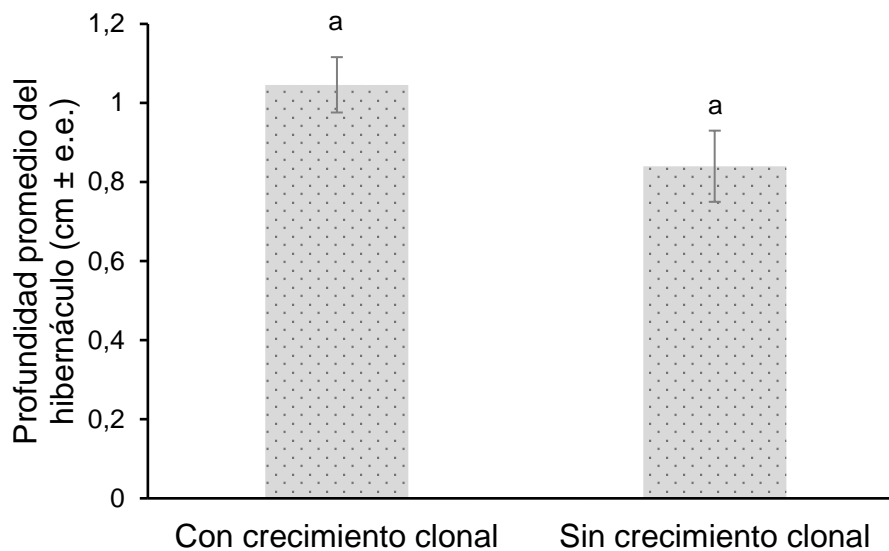


Figura 15. Profundidad promedio (\pm e.e.) del hibernáculo de *Pinguicula heterophylla* estimado en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

Por otro lado, la longitud ($t_{38} = 2.44$, $P = 0.02$; Fig. 16) y el área del hibernáculo ($t_{38} = 2.18$, $P = 0.04$; Fig. 17) sí difirieron significativamente entre individuos con y sin reproducción vegetativa. Los individuos de *P. heterophylla* con reproducción vegetativa tuvieron hibernáculos 19.18 % más largos que los que no presentaron reproducción vegetativa. La longitud promedio del hibernáculo en individuos reproductivos vegetativamente fue de 1.83 ± 0.08 cm, mientras que en los no reproductivos vegetativamente fue de 1.48 ± 0.01 cm (Fig. 16). De igual forma, en individuos con reproducción vegetativa el área del hibernáculo fue 33.1 % mayor que en aquellos individuos sin reproducción vegetativa (Fig. 17). Los individuos reproductivos vegetativamente presentaron un área del hibernáculo de 2.1 ± 0.02 cm², mientras que en los que no presentaron reproducción vegetativa fue de 1.47 ± 0.02 cm².

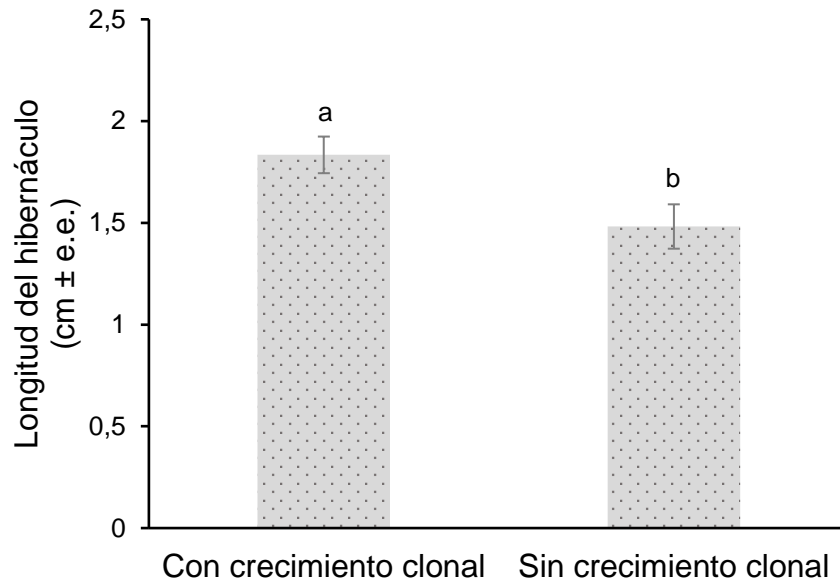


Figura 16. Longitud promedio (\pm e.e.) del hibernáculo de *Pinguicula heterophylla* estimada en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

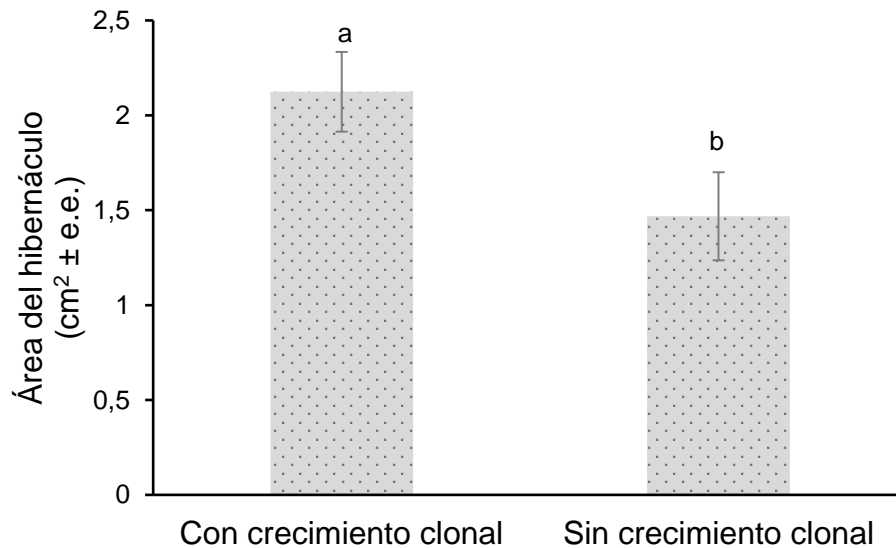


Figura 17. Área promedio (\pm e.e.) del hibernáculo de *Pinguicula heterophylla* estimada en individuos con y sin reproducción vegetativa (con y sin crecimiento clonal, respectivamente) en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos.

7.4. Relación entre la biomasa y el número de bulbilos

El análisis de regresión *Stepwise* mostró que el número y la longitud de las hojas fueron las únicas variables que explicaron significativamente la variación en el número de bulbilos producidos por los individuos de *P. heterophylla*. En conjunto, ambas variables explicaron 43% de la variación en el número de bulbilos producidos por cada planta (Tabla 1; Fig. 18). El número de hojas explicó el 29.1% de la variación, mientras que la longitud de las hojas explicó el 10.4%. La ecuación lineal que mejor explica la relación entre el número de bulbilos y las variables de biomasa es: $\text{número de bulbilos} = -0.942 + (0.782 \times \text{número de hojas}) + (0.064 \times \text{longitud de las hojas})$.

Tabla 1. Resultados del análisis de regresión múltiple entre las variables asociadas con la disponibilidad de recursos (biomasa aérea y subterránea) y el número de bulbilos producidos por individuos de *Pinguicula heterophylla* en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.

Modelo	Coefficiente estandarizado	Coefficiente de regresión	r²
Variables			
Intercepción	0	-0.9422	
Número de hojas por individuo	0.5411	0.7824	0.43
Longitud de las hojas	0.3241	0.0639	

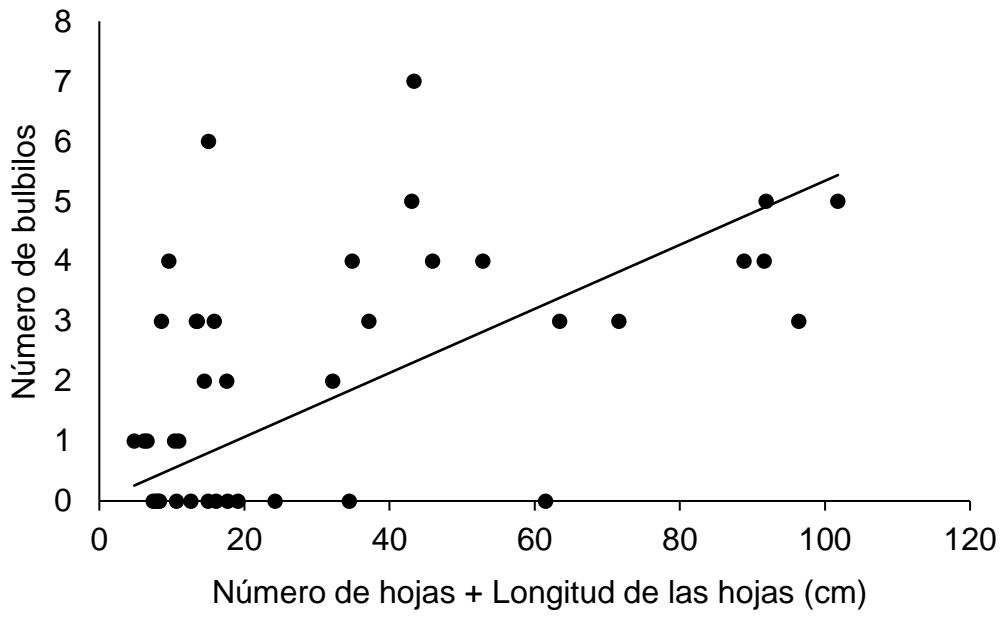


Figura 18. Regresión múltiple entre el número y la longitud de las hojas y el número de bulbilos producidos en individuos de una población de *Pinguicula heterophylla* en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.

8. Discusión

El conocimiento sobre la influencia de la biomasa (aérea y/o subterránea) sobre la reproducción clonal o vegetativa en plantas carnívoras es casi nulo. Pues solo existe un estudio en el cual se describe la diferencia en la asignación de recursos (biomasa) asociada a la reproducción vegetativa de una especie de planta carnívora, *Pinguicula vulgaris* (Worley y Harder, 1996). En el presente estudio se evaluó la contribución de la biomasa aérea y subterránea sobre la reproducción vegetativa (crecimiento de bulbilos) de individuos de *Pinguicula heterophylla* en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Por lo cual, este estudio incrementa el conocimiento sobre la biología en general de una especie del género *Pinguicula* y, en particular, el conocimiento sobre la relación entre la biomasa (total) y la reproducción vegetativa de la especie de estudio.

8.1. Variación en biomasa en la población de *P. heterophylla* estudiada

En el presente estudio se encontró que los individuos de *Pinguicula heterophylla* en el bosque templado de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, producen un promedio de 7.21 ± 0.41 (mínimo 4 a 13 como máximo) hojas de la roseta de verano, con una longitud de 17.2 ± 0.22 cm (1-14.5 cm) y 1.07 ± 0.01 cm (0.31-1.3 cm) de ancho en la base de la hoja. Dicha descripción reportada en este estudio queda comprendida en el rango descrito por los dos únicos estudios que se han llevado a cabo para la especie (longitud: 15-17 cm, ancho en la base: 0.31-1 cm; Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). Por otro lado, el área foliar de las rosetas de verano (10.01 ± 1 cm²), así como el área promedio de cada una de las hojas (1.48 ± 0.21 cm²) no habían sido reportadas previamente para *P. heterophylla*.

Las características de las hojas de *P. heterophylla* son similares a las de otras especies del género. Aunque la mayoría de las descripciones de especies del género *Pinguicula* reportan el diámetro de la roseta (Zamudio y Studnicka, 2000; Zamudio, 2001, 2006). Los estudios sobre biología y ecología de plantas de este género involucran el análisis de la longitud y el número de hojas en relación con la captura de presas, ya que es en las estructuras fotosintéticas donde toma lugar la captura de presas (Aldenius *et al.*, 1983; Karlsson y Pate, 1992; García *et al.*, 1994; Zamora *et al.*, 1997; Adamec, 2000). Por ejemplo, las

hojas de *P. mirandae*, *P. moranensis*, *P. gysicola*, *P. medusina* y *P. elizabethiae* Zamudio tienen una longitud de 2–19 cm (Zamudio, 2001; López-Pérez, 2017). En cuanto al número de hojas en las rosetas de verano, en *P. medusina*, *P. colimensis* McVaugh & Mikel y *P. zecheri* Ernst Zecher & Stefan Schatzl se han registrado entre 6 y 12 (Aldenius *et al.*, 1983; Zamora *et al.*, 1997; Zamudio, 2001). La longitud (17.2 ± 0.22 cm) y número de hojas por roseta (7.21 ± 0.41) de *P. heterophylla* caen dentro de dichos intervalos; siendo particularmente más similar a la longitud y número de hojas reportadas en *P. moranensis* y *P. medusina*, especies con las que comparte gran parte de su distribución (Zamudio, 2001; López-Pérez, 2017).

Por otra parte, la información sobre las características del hibernáculo es escasa tanto para *P. heterophylla* como para otras especies del género *Pinguicula*. El único carácter que se reporta para el hibernáculo es el peso seco, mismo que suele reportarse de manera conjunta con la biomasa aérea de los individuos (Karlsson y Carlsson, 1984; Karlsson *et al.*, 1991; Thorén *et al.*, 1996; Eckstein y Karlsson, 2001). Entre los pocos estudios en que se reporta esta variable, figura el trabajo de Karlsson y Carlsson (1984). Dichos autores reportaron que el hibernáculo de *P. vulgaris* tiene un peso seco promedio de 2.8 ± 0.03 g, el cual es similar al reportado en el presente estudio para *P. heterophylla* (2.68 ± 0.07 g). Considerando que el peso seco del hibernáculo es la única variable que se describe para otras especies del género *Pinguicula*, la información generada en el presente estudio constituye un reporte más completo sobre las características del hibernáculo (longitud, ancho, profundidad, peso seco, volumen y área) en una especie de dicho género.

8.2. Biomasa en individuos con y sin reproducción vegetativa

En el presente estudio se evaluaron variables de biomasa aérea y subterránea y se compararon entre individuos con y sin reproducción vegetativa en una población de *P. heterophylla*. Los estudios realizados con distintas especies vegetales sobre la relación entre la reproducción vegetativa y la biomasa (aérea y subterránea) han empleado diversos estimadores de ésta última, entre los que se incluye el peso seco y la longitud de estructuras vegetativas subterráneas (*i.e.*, raíces, rizomas), el peso seco total (biomasa aérea y subterránea), así como el peso seco y la longitud de las hojas (Douglas, 1981; Grace y Wetzel, 1981; Samson y Werk, 1986; Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992). Los estudios de esta índole realizados con especies de plantas con hábito carnívoro son casi nulos. El único estudio corresponde al realizado por Worley y Harder (1996) quienes evaluaron la relación entre la reproducción vegetativa (peso total de los propágulos clonales) y el tamaño de la planta (peso fresco de la roseta) en plantas de *Pinguicula vulgaris*. En general, la única variable de biomasa que ha sido reportada para el género *Pinguicula* es el peso fresco de la roseta (Worley y Harder, 1996). En el presente estudio, se incluyeron tres de esas variables [peso seco y longitud de estructuras subterráneas (hibernáculo), y longitud de las hojas] como indicadores de la disponibilidad de recursos (biomasa) en los individuos de *P. heterophylla*.

Cabe destacar que, en la mayoría de los estudios en los que se aborda la relación entre biomasa y reproducción vegetativa, el número de hojas y el área foliar total no se incluyen como estimadores de biomasa. La variable empleada más frecuentemente es el peso seco total de las hojas (Samson y Werk, 1986; Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992; Wijesinghe y Handel, 1994). A pesar de que en esta investigación no se evaluó el peso seco de las estructuras aéreas, sí se consideró el área foliar; parámetro que mantiene una relación positiva con el peso (seco o fresco) de las estructuras vegetativas (Fiallos y Forcelini, 2011).

Por otro lado, en el presente estudio se encontró que el número de hojas, el área foliar de la roseta, así como la longitud y el área del hibernáculo fueron significativamente mayores en individuos de *P. heterophylla* con reproducción vegetativa en comparación con aquellos que no presentaban producción de

bulbilos. Diversos estudios han destacado la importancia del tamaño de la planta (*i.e.* biomasa) como un factor central que favorece su supervivencia y reproducción (Grace y Wetzel, 1981). En estudios con *Typha latifolia*, *Solidago canadensis*, *Arum italicum* y *Potentilla simplex* se ha documentado que individuos con reproducción vegetativa cuentan con más biomasa en comparación con aquellos que no presentan dicho tipo de reproducción (Grace y Wetzel, 1981; Hartnett y Bazzaz, 1983, 1985; Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992; Wijesinghe y Handel, 1994). Por su parte, Sato (2002) y Nicholls (2011) encontraron una relación positiva entre el peso seco de los órganos vegetativos aéreos y el peso seco de los propágulos clonales de *Laportea bulbifera* Siebold & Zucc. (Urticaceae) y *Penthorum sedoides* L. (Penthoraceae), respectivamente. De igual forma, Dominiak *et al.* (2018) reportaron una relación positiva entre el peso seco de las hojas de *Trifolium repens* L. (Fabaceae) y el peso seco de los propágulos clonales. Del mismo modo, se ha encontrado una relación positiva entre la biomasa vegetal y la inversión reproductiva, tanto por vía sexual, como asexual (Grace y Wetzel, 1981; Hartnett y Bazzaz 1983, 1985). Por lo tanto, los resultados obtenidos en el presente estudio con *P. heterophylla* corroboran lo reportado en otras especies vegetales, en cuanto a que una mayor disponibilidad de recursos favorece la reproducción vegetativa de los individuos.

En cuanto a las variables de biomasa aérea evaluadas, en el presente estudio se encontró que los individuos con reproducción vegetativa tenían 24% más hojas y un área foliar de la roseta 42.34% más grande que los individuos sin reproducción vegetativa. Estos resultados concuerdan con lo reportado por otros autores. Por ejemplo, Wijesinghe y Handel (1994) encontraron que las plantas de *Potentilla simplex* con reproducción asexual presentaron 35% mayor peso seco de la biomasa aérea en comparación con aquellas plantas que no presentaban reproducción asexual. Un patrón similar fue reportado por Sato (2002), Nicholls (2011) y Dominiak *et al.* (2018), quienes encontraron mayor peso seco de la biomasa vegetativa aérea en plantas con reproducción vegetativa en *Laportea bulbifera*, *Penthorum sedoides* y *Trifolium repens*, respectivamente. Las diferencias significativas observadas en el área foliar de la roseta entre individuos de *P. heterophylla* con y sin reproducción vegetativa coinciden con el patrón reportado por diversos autores en donde el incremento en la biomasa

aérea (*i.e.*, peso seco de estructuras aéreas) de los individuos favorece la reproducción vegetativa (Samson y Werk, 1986; Hartnett, 1990; Méndez y Obeso, 1992; Wijesinghe y Handel, 1994; Worley y Harder, 1996).

Por otro lado, si bien no existen estudios con plantas carnívoras en los que se evalúe la contribución del número de hojas a la reproducción vegetativa, sí se ha documentado la importancia de esa variable en la captura de presas y los nutrientes obtenidos a partir de ellas (Aldenius *et al.*, 1983; Karlsson y Carlsson, 1984; Zamora *et al.*, 1997; Schulze *et al.*, 2001). En este sentido, Zamora *et al.* (1998) sostienen que la obtención de nutrientes provenientes de las presas podría favorecer distintas funciones de los individuos de *Pinguicula vallisneriifolia*, tales como la reproducción tanto de tipo sexual como asexual. Por lo anterior, no es sorprendente que los individuos de *P. heterophylla* con reproducción asexual presenten un mayor número de hojas en comparación con aquellos que no se reproducen asexualmente; ya que esta variable de biomasa significa un aumento en la obtención de nutrientes para las plantas, tanto a través del proceso fotosintético como a través de la captura de presas (Zamora *et al.*, 1997; Schulze *et al.*, 2001); que, posteriormente pueden ser usados en diversas funciones, incluyendo la reproducción vegetativa (Zamora *et al.*, 1998).

Por otra parte, el ancho, área y longitud de la hoja no difirieron significativamente entre individuos de *P. heterophylla* con y sin reproducción vegetativa. De estas variables, solo la longitud de la hoja había sido considerada previamente en un estudio sobre reproducción vegetativa en plantas del género *Typha* (Grace y Wetzel, 1981). En dicho estudio se encontró que plantas con reproducción asexual presentaban hojas de mayor longitud en comparación con individuos sin reproducción asexual (Grace y Wetzel, 1981). En plantas carnívoras, como las del género *Pinguicula*, la longitud, el ancho y el área de las hojas han sido usados para estimar la eficiencia de captura de presas, así como el número de trampas producidas, pero no para evaluar su importancia en la reproducción vegetativa de los individuos (Aldenius *et al.*, 1983; Karlsson *et al.*, 1990; Friday, 1992; García *et al.*, 1994; Porembski *et al.*, 2006). La ausencia de una relación significativa entre estas tres variables de biomasa (longitud, ancho y área de las hojas) y la reproducción vegetativa podría deberse a que sus funciones están mayormente asociadas a la fotosíntesis y la captura de presas

(García *et al.*, 1994). En el caso particular del género *Pinguicula*, al área de las hojas se encuentra directamente asociada con la densidad de tricomas glandulares involucrados en la sujeción y digestión de las presas (Karlsson *et al.*, 1987; García *et al.*, 1994; Zamora, 1995; Alcalá y Domínguez, 2003; Alcalá *et al.*, 2010). Es posible que las dimensiones de las hojas de *P. heterophylla* estén más bien asociadas a funciones de fotosíntesis y captura de presas, lo que explicaría que no hayan diferido entre individuos con y sin reproducción vegetativa.

Por su parte, los individuos de *P. heterophylla* que presentaron reproducción vegetativa, tuvieron hibernáculos 19.18 % más largos y con un área 33.1% mayor que aquellos sin producción de bulbilos. Aunque hay pocos estudios en los que se evalúa la relación entre estructuras subterráneas y la reproducción asexual, los resultados encontrados en este estudio coinciden con resultados obtenidos con distintas especies vegetales. Por ejemplo, en especies de los géneros *Typha* y *Solidago* se encontró que los individuos con reproducción clonal presentaban estructuras subterráneas de mayor longitud en comparación con individuos sin reproducción asexual (Grace y Wetzell, 1981; Hartnett y Bazzaz, 1983, 1985). De manera similar, se encontró que individuos de *Helianthus laetiflorus* con estructuras de propagación asexual presentaban mayor peso seco en las estructuras subterráneas en comparación con aquellas que aún no se reproducían asexualmente (Verburg *et al.*, 1996). En especies perennes del género *Lupinus* (Fabaceae) se ha reportado que las plantas destinan sus recursos a los rizomas, en donde se almacenan para el desarrollo futuro de los individuos a través de la reproducción vegetativa de clones (Pitelka, 1977). De manera general, estos resultados concuerdan con lo obtenido en el presente estudio en cuanto a que individuos de *P. heterophylla* con estructuras subterráneas más grandes disponen de más recursos y, por tanto, sí presentan reproducción vegetativa.

Sin embargo, el volumen, ancho, profundidad y peso seco del hibernáculo no difirieron significativamente entre individuos de *P. heterophylla* con y sin reproducción vegetativa. El peso seco de las estructuras subterráneas es la medida más común considerada en los estudios de biomasa (Douglas, 1981; Kudo, 1993; Wijesinghe y Handel, 1994; Verburg *et al.*, 1996), misma que suele

presentar una relación positiva con la reproducción vegetativa de las plantas (Verburg *et al.*, 1996). Por su parte, el ancho y profundidad son variables del hibernáculo que no han sido previamente evaluadas en relación con la reproducción vegetativa, pero sí han sido consideradas, de manera indirecta (por ser componentes del volumen), en estudios relacionados con el almacenamiento de nutrientes (Ryser, 1996; Craine *et al.*, 2001; Castelan-Estrada *et al.*, 2002; Stypczyńska *et al.*, 2017). En general, se ha documentado que una de las funciones centrales de las estructuras subterráneas de plantas perennes es la adquisición y conservación de nutrientes, especialmente en el caso de plantas que se distribuyen en sitios pobres en nutrientes (Ryser, 1996; Craine *et al.*, 2001; Castelan-Estrada *et al.*, 2002). De manera similar, *P. heterophylla* es una planta perenne que se distribuye en sitios pobres en ciertos nutrientes minerales (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). Por lo tanto, es posible que entre las funciones del hibernáculo se encuentre la adquisición y almacenamiento de los nutrientes más escasos en el ambiente, tal y como ha sido descrito para otras especies (Kudo, 1993; Ryser, 1996; Craine *et al.*, 2001; Lavorel *et al.*, 2007). Esto explicaría la ausencia de diferencias significativas en distintas variables asociadas con las dimensiones del hibernáculo entre individuos de *P. heterophylla* con y sin reproducción vegetativa.

8.3. Relación entre la biomasa y el número de bulbilos

La reproducción vegetativa, a través de la producción de estructuras de propagación, es un fenómeno común en plantas (Doust y Doust, 1988; Lei, 2010). Dentro del grupo de plantas con hábito carnívoro, este tipo de reproducción ocurre a través de la formación de estructuras de propagación como rizomas, estolones, bulbilos y turiones, principalmente (Schnell, 1976; Adlassnig *et al.*, 2005; Jurgens *et al.*, 2012; Chung *et al.*, 2013; Horner *et al.*, 2014).

En el caso particular de las plantas carnívoras del género *Pinguicula*, se ha documentado que la reproducción vegetativa ocurre predominantemente por medio de estolones y bulbilos (Zamudio, 2001; Grevenstuk, 2010; López-Pérez, 2017; Ellison y Adamec, 2018). Sin embargo, no existen estudios para plantas

de este género, ni para plantas carnívoras de otros géneros, en los que se describa la relación que existe entre la disponibilidad de recursos y la reproducción clonal. Los estudios que abordan la reproducción vegetativa en plantas carnívoras se limitan a la descripción del tipo de estructuras de reproducción asexual (Addlasnig *et al.*, 2005; Rivadavia, 2007; Rivadavia *et al.*, 2013). El único estudio en el que se ha evaluado la reproducción vegetativa en función de la disponibilidad de recursos en especies del género *Pinguicula*, es el realizado por Worley y Harder (1996), quienes reportaron una relación positiva entre la biomasa aérea de la roseta de individuos de *P. vulgaris* y el peso total de los clones producidos.

En el presente estudio se encontró una relación positiva entre las variables de biomasa aérea (número y longitud de las hojas) de las rosetas de verano de *P. heterophylla* y el número de clones producidos; mientras que ninguna de las variables de biomasa subterránea se relacionó significativamente con la producción de clones. La relación positiva encontrada entre la longitud y el número de hojas de *P. heterophylla* con la cantidad de bulbilos producidos puede deberse a que dichas variables de biomasa están estrechamente relacionadas con la función fotosintética y, por lo tanto, se relacionan positivamente con la capacidad de los individuos para obtener recursos (nutrientes) a través de la fotosíntesis (Pitelka *et al.*, 1980; Winn y Pitelka, 1981; Méndez y Obeso, 1992). En *Pinguicula vallisneriifolia*, Zamora *et al.* (1998) reportaron que las plantas que crecieron sin exposición directa a la luz solar, tuvieron valores significativamente más bajos en el número (43%) y longitud de las hojas (20%). En general, dichos autores encontraron una relación positiva entre el número y la longitud de las hojas de *P. vallisneriifolia* y la radiación solar que recibían (Zamora *et al.*, 1998). De acuerdo con esto, es posible que una mayor adquisición de recursos por medio del proceso fotosintético, que tiene lugar en las hojas de la planta, favorezca el desarrollo de un mayor número de bulbilos en *P. heterophylla*. Una relación positiva entre el área fotosintética y la reproducción clonal (más estructuras de propagación vegetativa y clones de mayor tamaño) ha sido descrita previamente en otras especies vegetales (Thompson y Beatie, 1981; Winn y Pitelka, 1981; Méndez y Obeso, 1992; Wijesinghe y Handel, 1994; Coelho *et al.*, 2000; Freitas-Coelho *et al.*, 2005).

De manera adicional, se debe considerar el papel de las hojas en la captura de presas y sus efectos sobre la reproducción vegetativa de *P. heterophylla*. En este sentido, la relación positiva entre estructuras vegetativas aéreas de la roseta de verano de *P. heterophylla* y el número de bulbilos producidos se puede atribuir a que, hojas más grandes y rosetas con más hojas significan también mayor captura de presas, como ha sido descrito en otras especies del género *Pinguicula* (García *et al.*, 1994; Zamora *et al.*, 1998). En dichas investigaciones, se ha reportado que la longitud y ancho de las hojas se relaciona positivamente con el número de presas capturadas (Aldenius *et al.*, 1983; Karlsson y Carlsson, 1984; García *et al.*, 1994; Zamora *et al.*, 1997, 1998). Por ejemplo, en *P. vallisneriifolia*, Zamora *et al.* (1998) reportaron una relación positiva entre el número de presas capturadas y la producción de estructuras vegetativas aéreas (*i.e.*, número y longitud de las hojas).

Por lo tanto, la relación positiva entre las variables de biomasa aérea de *P. heterophylla* y la producción de bulbilos puede estar relacionada con la doble funcionalidad que tienen sus hojas: fotosintética y de captura de presas. Ambas funciones tienen un efecto positivo en la obtención de nutrientes (Pate y Dixon, 1978; Aldenius *et al.*, 1983; Winn y Pitelka, 1981; Karlsson y Carlsson, 1984; Givnish, 1989; Méndez y Obeso, 1992, García *et al.*, 1994; Zamora *et al.*, 1997, 1998; Ellison y Gotelli, 2001; Schulze *et al.*, 2001; Addlasnig *et al.*, 2005; Hirose *et al.*, 2005; Cook *et al.*, 1979; Grevenstuk, 2010; Alcalá, 2011; Ellison y Adamec, 2018); mismos que estarán disponibles para que la planta pueda llevar a cabo diversas funciones, incluyendo la propagación vegetativa.

Por otro lado, en el presente estudio no se encontró una relación significativa entre alguna de las variables de biomasa subterránea y el número de bulbilos producidos por los individuos de *P. heterophylla*. La ausencia de una relación entre dichas variables puede explicarse en función del papel que tiene el hibernáculo para la sobrevivencia de los individuos de *P. heterophylla* a lo largo de su ciclo de vida. *Pinguicula heterophylla* es una planta perenne que, al igual que otras plantas con hábito carnívoro, crece en suelos pobres en nutrientes minerales como nitrógeno, fósforo y azufre (Karlsson y Carlsson, 1984; Adamec, 2005; Grevenstuk, 2010; López-Pérez, 2017; Ellison y Adamec, 2018). Los minerales escasamente disponibles en su hábitat son obtenidos a

través de la captura de presas (Karlsson y Carlsson, 1984). Sin embargo, el hábito carnívoro no está presente a lo largo de todo su ciclo de vida (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). Esto significa que hay dos periodos de transición de un tipo de roseta a otra a lo largo del año (Zamudio, 2006; López-Pérez, 2017). En ambos periodos de transición, la sobrevivencia de los individuos y la producción de nuevas hojas depende completamente de los nutrientes almacenados en el hibernáculo (Hirose *et al.*, 2005). De esta forma, es posible que las estructuras subterráneas de *P. heterophylla* funjan principalmente como estructuras de almacenamiento y distribución de nutrientes, tal y como se ha descrito para *P. gypsicola* (Adlassnig *et al.*, 2005).

Por lo tanto, es probable que la estructura subterránea de *P. heterophylla* se encuentre relacionada principalmente con el almacenamiento de nutrientes, de manera que tenga un papel central en el aseguramiento de la permanencia de los individuos, como ha sido expuesto para otras especies vegetales (Roberts y Oosting, 1958; Aldenius *et al.*, 1983; Juniper *et al.*, 1989; Adamec, 2000). De manera adicional, las estructuras subterráneas de las plantas carnívoras pueden especializarse en la obtención de nutrientes específicos para el desarrollo de las plantas (Juniper *et al.*, 1989). Por ejemplo, algunas especies del género *Drosera* adquieren el potasio exclusivamente del suelo a través de sus raíces; mientras que el resto de los nutrientes es obtenido a partir de la captura de insectos (Dixon y Pate, 1978). Diversos estudios han destacado el papel de las estructuras subterráneas en maximizar la conservación de los recursos disponibles (nutrientes) en especies perennes que, a lo largo de su ciclo de vida, enfrentan condiciones ambientales adversas. Durante esos periodos (*i.e.* invierno), en que los individuos pierden las hojas y, por lo tanto, ya no pueden continuar realizando la fotosíntesis; las plantas sobreviven y generan las nuevas hojas en la siguiente estación de crecimiento, a partir de las reservas de nutrientes disponibles en las estructuras subterráneas (Aerts, 1995; Aerts y Chapin III, 1999; Craine *et al.*, 2001; Lavorel *et al.*, 2007; Stypczyńska *et al.*, 2017).

De manera similar, *P. heterophylla*, al ser una especie perenne, se encuentra expuesta a periodos adversos en los que depende por completo de los nutrientes almacenados en los tejidos de hibernación (hibernáculos; Hirose *et al.*, 2005). Por lo tanto, es posible que el hibernáculo de *P. heterophylla* se

especialice en la adquisición y almacenaje de nutrientes, lo que explicaría que ninguna de las variables medidas en él se relacionara con el número de bulbilos producidos. De esta forma, es posible que el hibernáculo tenga un papel fundamental en la supervivencia de los individuos durante los periodos desfavorables y en el desarrollo de nuevas hojas, tal y como ha sido descrito para distintas especies vegetales, incluyendo algunas de los géneros *Drosera* y *Pinguicula* (Pitelka, 1977; Adlassnig *et al.*, 2005; Lavorel *et al.*, 2007; Grevenstuk, 2010; Stypczyńska *et al.*, 2017).

Por último, es importante mencionar la importancia de las estructuras subterráneas (*i.e.*, raíz, hibernáculo) para la supervivencia de las plantas ante condiciones ambientales desfavorables, como las bajas temperaturas, la desecación, o los incendios. Por ejemplo, cuando ocurre un incendio, las plantas pierden todas sus estructuras aéreas, pero prevalecen en su hábitat gracias a que las estructuras subterráneas se encuentran protegidas debajo del suelo y, los nuevos brotes se desarrollan a partir de los nutrientes almacenados en ellas (Pate y Dixon, 1978). Finalmente, en el caso de plantas con dos tipos de roseta como *P. heterophylla*, las estructuras subterráneas tienen un papel central durante el periodo de transición de la roseta de verano con hábito carnívoro, a la roseta de invierno carente de ese hábito (Pate y Dixon, 1978; Juniper *et al.*, 1989; Adlassnig *et al.*, 2005; Grevenstuk, 2010).

9. Conclusiones

- La variación en el número, longitud y ancho de las hojas, así como el peso seco del hibernáculo de las rosetas de verano en la población de *P. heterophylla* estudiada queda comprendida dentro de lo reportado para la especie y otras especies del género. Se reporta por primera vez el área foliar total de la roseta de verano ($10.01 \pm 1 \text{ cm}^2$) y de las hojas ($1.48 \pm 0.21 \text{ cm}^2$), así como el volumen ($2.213 \pm 0.274 \text{ cm}^3$), área ($1.954 \pm 0.164 \text{ cm}^2$), longitud ($1.72 \pm 0.072 \text{ cm}$), ancho ($1.071 \pm 0.06 \text{ cm}$) y profundidad del hibernáculo ($0.9391 \pm 0.05 \text{ cm}$) de *P. heterophylla*.
- Los individuos de *P. heterophylla* guardan un patrón similar al reportado para otras especies vegetales en donde una mayor disponibilidad de

recursos (*i.e.* biomasa aérea y subterránea) favorece la reproducción vegetativa de los individuos.

- El número de bulbilos producidos por los individuos de *P. heterophylla* depende exclusivamente de la biomasa aérea (longitud y número de hojas).
- Los resultados obtenidos pueden ser explicados a partir de las funciones diferenciales que cumplen las estructuras aéreas y subterráneas de *P. heterophylla*. Mientras las estructuras aéreas están asociadas con la adquisición de nutrientes tanto por vía fotosintética como a través de la captura de presas; las subterráneas tienen una función más bien de almacenaje de nutrientes que asegurará la supervivencia de los individuos a lo largo de su ciclo de vida.

10. Referencias

- Abraham-Juárez, M. J., Ramírez-Malagón, R., Gil-Vega, K. D. C., & Simpson, J. (2009). Análisis AFLP de la variabilidad genética en tres formas de reproducción de *Agave tequilana*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 32(3), 171-175.
- Adamec, L. (1999). Seasonal growth dynamics and overwintering of the aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa* at experimental field sites. *Folia Geobotanica*, 34(3), 287-297.
- Adamec, L. (2000). Rootless aquatic plant *Aldrovanda vesiculosa*: physiological polarity, mineral nutrition, and importance of carnivory. *Biologia Plantarum*, 43(1), 113-119.
- Adamec, L. (2005). Ecophysiological characterization of carnivorous plant roots: oxygen fluxes, respiration, and water exudation. *Biologia Plantarum*, 49(2), 247-255.
- Adamec, L., & Kovářová, M. (2006). Field growth characteristics of two aquatic carnivorous plants, *Aldrovanda vesiculosa* and *Utricularia australis*. *Folia Geobotanica*, 41(4), 395-406.
- Adlassnig, W., Peroutka, M., Lambers, H., & Lichtscheidl, I. K. (2005). The roots of carnivorous plants. *Plant and Soil*, 274(1), 127-140.
- Aerts, R. (1995). The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10), 402-407.
- Aerts, R., & Chapin III, F. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67.
- Alcalá, R. E. (2011). Darwin, los pinzones y las plantas carnívoras. *Inventio, la génesis de la cultura universitaria en Morelos*, 13, 73-77.
- Alcalá, R. E., & Domínguez, C. A. (2003). Patterns of prey capture and prey availability among populations of the carnivorous plant *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae) along an environmental gradient. *American Journal of Botany*, 90(9), 1341-1348.

- Alcalá, R. E., Mariano, N. A., Osuna, F., & Abarca, C. A. (2010). An experimental test of the defensive role of sticky traps in the carnivorous plant *Pinguicula moranensis* (Lentibulariaceae). *Oikos*, *119*(5), 891-895.
- Aldenius, J., Carlsson, B., & Karlsson, S. (1983). Effects of insect trapping on growth and nutrient content of *Pinguicula vulgaris* L. in relation to the nutrient content of the substrate. *New Phytologist*, *93*(1), 53-59.
- Allaby, M. (1998). *Dictionary of plant sciences*. Oxford University Press, Oxford.
- Barrett, S. C. (2015). Influences of clonality on plant sexual reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(29), 8859-8866.
- Billingham, M. R., Reusch, T. B., Alberto, F., & Serrão, E. A. (2003). Is asexual reproduction more important at geographical limits? A genetic study of the seagrass *Zostera marina* in the Ria Formosa, Portugal. *Marine Ecology Progress Series*, *265*, 77-83.
- Boavida, L. C., Vieira, A. M., Becker, J. D., & Feijo, J. A. (2005). Gametophyte interaction and sexual reproduction: how plants make a zygote. *International Journal of Developmental Biology*, *49*, 615-632.
- Caruana, J. C., Sittmann, J. W., Wang, W., & Liu, Z. (2018). Suppressor of runnerless encodes a DELLA protein that controls runner formation for asexual reproduction in strawberry. *Molecular Plant*, *11*(1), 230-233.
- Castelan-Estrada, M., Vivin, P., & Gaudillere, J. P. (2002). Allometric relationships to estimate seasonal above-ground vegetative and reproductive biomass of *Vitis vinifera* L. *Annals of Botany*, *89*(4), 401-408.
- Chat, J., Decroocq, S., & Petit, R. J. (2003). A one-step organelle capture: gynogenetic kiwifruits with paternal chloroplasts. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*(1517), 783-789.
- Chung, M. Y., López-Pujol, J., & Chung, M. G. (2013). Population history of the two carnivorous plants *Drosera peltata* var. *nipponica* and *Drosera rotundifolia* (Droseraceae) in Korea. *American Journal of Botany*, *100*(11), 2231-2239.
- Coelho, F. F., Lopes, F. S., & Sperber, C. F. (2000). Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* aublet. *Aquatic Botany*, *66*(4), 273-280.

- Cook, R. E. (1979). Asexual reproduction: a further consideration. *The American Naturalist*, 113(5), 769-772.
- Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A., & Chapin III, F. S. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93(2), 274-285.
- Darnowski, D. W., Celano, M., Moberley, S., & Lalor, C. D. (2005). Vegetative reproduction during development in Australian pygmy and tuberous sundews. *Acta Botanica Gallica*, 152(2), 147-157.
- Dixon, K. W., & Pate, J. S. (1978). Phenology, morphology and reproductive biology of the tuberous sundew, *Drosera erythrorhiza* Lindl. *Australian Journal of Botany*, 26(4), 441-454.
- Dominiak, M., Lewandowski, A., Gąbka, M., & Lembicz, M. (2018). Network size-dependent impact on vegetative growth and sexual reproduction in clonal patches of white clover *Trifolium repens*. *Nordic Journal of Botany*, 36(11), e01928.
- Douglas, D. A. (1981). The balance between vegetative and sexual reproduction of *Mimulus primuloides* (Scrophulariaceae) at different altitudes in California. *The Journal of Ecology*, 69, 295-310.
- Doust, J. L., & Doust, L. L. (1988). *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, Oxford.
- Eckstein, R. L., & Karlsson, P. S. (2001). The effect of reproduction on nitrogen use-efficiency of three species of the carnivorous genus *Pinguicula*. *Journal of Ecology*, 89(5), 798-806.
- Ellison, A. M., & Adamec, L. (2018). *Carnivorous plants: physiology, ecology, and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Ellison, A. M., & Gotelli, N. J. (2001). Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 623-629.
- Fernández, H. R. O., Fernández, A. M. O., & Álvarez, A. F. (2016). *Manual de propagación de plantas superiores*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Fiallos, F. R. G., & Forcelini, C. A. (2011). Peso de hojas como herramienta para estimar el área foliar en soya. *Ciencia y Tecnología*, 4(1), 13-18.
- Fleischmann, A. (2012). *Phylogenetic relationships, systematics, and biology of carnivorous Lamiales, with special focus on the genus Genlisea (Lentibulariaceae)*. Tesis de Doctorado, Universidad de Múnich, Múnich, Alemania.
- Freitas-Coelho, F., Deboni, L., & Santos-Lopes, F. (2005). Density-dependent reproductive and vegetative allocation in the aquatic plant *Pistia stratiotes* (Araceae). *Revista de Biología Tropical*, 53(3-4), 369-376.
- Friday, L. E. (1992). Measuring investment in carnivory: seasonal and individual variation in trap number and biomass in *Utricularia vulgaris* L. *New Phytologist*, 121(3), 439-445.
- Garcês, H., & Sinha, N. (2009). The 'mother of thousands' (*Kalanchoë daigremontiana*): a plant model for asexual reproduction and CAM studies. *Cold Spring Harbor Protocols*, 4(10), 1-9.
- García, M. B., Antor, R. J., & Villar, L. (1994). Phenomorphology and reproductive biology of *Pinguicula longifolia* Ramond ex DC. subsp. *longifolia* (Lentibulariaceae), a carnivorous endemic plant of the Pyrenees. *Acta Botanica Gallica*, 141(3), 343-349.
- Givnish, T. J. (1989). Ecology and evolution of carnivorous plants. *Plant-Animal Interactions*, 16, 243-290.
- Góngora-Chin, R. E., Noriega-Trejo, R., Hinojosa-Garro, D., & García-López, J. E. (2017). *Utricularia purpurea* nuevo registro de la familia Lentibulariaceae en el Estado de Campeche, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 4(10), 183-186.
- González-Morales, A. D., Campos-Ángeles, G. V., Hernández-Santiago, E., Velasco-Velasco, V. A., & Enríquez-Del Valle, J. R. (2015). Lentibulariaceae y los servicios ecoturísticos en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. *Tlamati*, 6(4), 37-43.
- Grace, J. B., & Wetzel, R. G. (1981). Effects of size and growth rate on vegetative reproduction in *Typha*. *Oecologia*, 50(2), 158-161.

- Grevenstuk, T. (2010). *Phytochemical studies and biological activity of carnivorous plants from the Mediterranean region*. Tesis de Doctorado, Universidad de Algarve, Portugal.
- Hartnett, D. C. (1990). Size-dependent allocation to sexual and vegetative reproduction in four clonal composites. *Oecologia*, 84(2), 254-259.
- Hartnett, D. C., & Bazzaz, F. A. (1983). Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology*, 64(4), 779-788.
- Hartnett, D. C., & Bazzaz, F. A. (1985). The regulation of leaf, ramet and genet densities in experimental populations of the rhizomatous perennial *Solidago canadensis*. *The Journal of Ecology*, 73(2), 429-443.
- Hirose, T., Kinugasa, T., & Shitaka, Y. (2005). Time of flowering, costs of reproduction, and reproductive output in annuals. Pp. 159-188. En: Reekie, E. G., & Bazzaz F. A. (eds.). *Reproductive allocation in plants*. Academic Press, San Diego, California.
- Holsinger, K. E. (2000). Reproductive systems and evolution in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(13), 7037-7042.
- Horner, J. D., Hodcroft, E. B., Hale, A. M., & Williams, D. A. (2014). Clonality, genetic variation, and the origin of isolated western populations of the carnivorous plant, *Sarracenia alata*. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 141(4), 326-337.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). (2005). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/20/20365.pdf
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). (2015). Catálogo de claves de entidades federativas, municipios y localidades 2015. Disponible en: <http://geoweb.inegi.org.mx/mgn2k/catalogo.jsp>
- Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED). (2016). Santa Catarina Lachatao. Disponible en:

<http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM20oaxaca/municipios/20365a.html>

- Ji, L., Wang, Q., da Silva, J. A. T., & Yu, X. N. (2012). The genetic diversity of *Paeonia* L. *Scientia Horticulturae*, 143, 62-74.
- Juniper, B. E., Robins, R. J., & Joel, D. M. (1989). *The carnivorous plants*. Academic Press, Londres.
- Jurgens, A., Sciligo, A., Witt, T., El-Sayed, A. M., & Suckling, D. M. (2012). Pollinator-prey conflict in carnivorous plants. *Biological Reviews*, 87(3), 602-615.
- Karlsson, P. S., & Carlsson, B. (1984). Why does *Pinguicula vulgaris* L. trap insects?. *New Phytologist*, 97(1), 25-30.
- Karlsson, P. S., & Pate, J. S. (1992). Resource allocation to asexual gemma production and sexual reproduction in South-Western Australian pygmy and micro stilt-form species of Sundew (*Drosera* spp., Droseraceae). *Australian Journal of Botany*, 40(3), 353-364.
- Karlsson, P. S., Nordell, K. O., Eirefelt, S., & Svensson, A. N. D. A. (1987). Trapping efficiency of three carnivorous *Pinguicula* species. *Oecologia*, 73(4), 518-521.
- Karlsson, P. S., Svensson, B. M., Carlsson, B. Å., & Nordell, K. O. (1990). Resource investment in reproduction and its consequences in three *Pinguicula* species. *Oikos*, 59(3), 393-398.
- Karlsson, P. S., Nordell, K. O., Carlsson, B. Å., & Svensson, B. M. (1991). The effect of soil nutrient status on prey utilization in four carnivorous plants. *Oecologia*, 86(1), 1-7.
- Kelly, C. K. (1995). Thoughts on clonal integration: facing the evolutionary context. *Evolutionary Ecology*, 9(6), 575-585.
- Kirby, K. J. (1980). Experiments on vegetative reproduction in bramble (*Rubus vestitus*). *The Journal of Ecology*, 68(2), 513-520.
- Klimes, L., Klimesova, J., Hendriks, R., & van Groenendael, J. (1997). Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. Pp. 1–29. En: Kroon

H. D., & Groenendaal, J. V. (eds.). *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden.

Krawczyk, E., Rojek, J., Kowalkowska, A. K., Kapusta, M., Znaniecka, J., & Minasiwicz, J. (2016). Evidence for mixed sexual and asexual reproduction in the rare European mycoheterotrophic orchid *Epipogium aphyllum*, Orchidaceae (ghost orchid). *Annals of Botany*, 118(1), 159-172.

Kudo, G. (1993). Size-dependent resource allocation pattern and gender variation of *Anemone debilis* Fisch. *Plant Species Biology*, 8(1), 29-34.

Lampard, S., Gluch, O., Robinson, A., Fleischmann, A., Temple, P., McPherson, S., Rocca, A., Partrat, E., & Legendre, L. (2016). *Pinguicula of Latin America*. Redfern Natural History Productions Poole, Dorset, Reino Unido.

Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., & Urcelay, C. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail?. Pp. 149-164. En: Canadell, J. G., & Pitelka, L. (eds.). *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer, Berlin.

Lei, S. A. (2010). Benefits and costs of vegetative and sexual reproduction in perennial plants: a review of literature. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, (49)1, 9-14.

Lenssen, J. P. M., Menting, F. B. J., Van Der Putten, W. H., & Blom, C. W. P. M. (2000). Vegetative reproduction by species with different adaptations to shallow-flooded habitats. *The New Phytologist*, 145(1), 61-70.

Li, X., Hu, N., Yin, J., Ren, W., & Fry, E. (2021). Historic grazing enhances root-foraging plasticity rather than nitrogen absorbability in clonal offspring of *Leymus chinensis*. *Plant and Soil*, 66, 65-79.

Liu, Z., Liu, K., Chen, L., Lei, S., Li, L., Shi, X., & Huang, L. (2006). Conservation ecology of endangered species *Paphiopedilum armeniacum* (Orchidaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 26(9), 2791-2799.

López-Pérez, J. D. (2017). Revisión taxonómica de la familia Lentibulariaceae Rich. del estado de Oaxaca. Tesis de licenciatura, Universidad de la Sierra Juárez, Oaxaca, México.

- Lowrie, A. (1987). *Carnivorous plants of Australia*. University of Western Australia Publishing, Australia.
- Lowrie, A. (1989). *Carnivorous Plants of Australia: Zahlr. III*. University of Western Australia Press, Australia.
- Malyshev, A. V., & Henry, H. A. (2012). Frost damage and winter nitrogen uptake by the grass *Poa pratensis* L.: consequences for vegetative versus reproductive growth. *Plant Ecology*, 213(11), 1739-1747.
- Meeus, T., Prugnolle, F., & Agnew, P. (2007). Asexual reproduction: genetics and evolutionary aspects. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 64(11), 1355-1372.
- Méndez, M., & Obeso, J. R. (1992). Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany*, 71(2), 309-314.
- Mendiburu, A. O., & Peloquin, S. J. (1977). Bilateral sexual polyploidization in potatoes. *Euphytica*, 26(3), 573-583.
- Muola, A., & Stenberg, J. A. (2018). Folivory has long-term effects on sexual but not on asexual reproduction in woodland strawberry. *Ecology and Evolution*, 8(23), 12250-12259.
- Nicholls, A. M. (2011). Size-dependent analysis of allocation to sexual and clonal reproduction in *Penthorum sedoides* under contrasting nutrient levels. *International Journal of Plant Sciences*, 172(9), 1077-1086.
- Niklas, K. J., & Cobb, E. D. (2017). The evolutionary ecology (evo-eco) of plant asexual reproduction. *Evolutionary Ecology*, 31(3), 317-332.
- Pacheco-Carrascal, E., & Granadillo-Cuello, J. A. (2017). Producción de bulbillos de cebolla Ocañera a partir de semilla sexual. *Revista Ingenio*, 13(1), 179-186.
- Parker, K. C. (1989). Height structure and reproductive characteristics of senita, *Lophocereus schottii* (Cactaceae), in southern Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 34(3), 392-401.

- Pate, J. S., & Dixon, K. W. (1978). Mineral nutrition of *Drosera erythrorhiza* Lindl. with special reference to its tuberous habit. *Australian Journal of Botany*, 26(4), 455-464.
- Piquot, Y., Petit, D., Valero, M., Cuguen, J., de Laguerie, P., & Vernet, P. (1998). Variation in sexual and asexual reproduction among young and old populations of the perennial macrophyte *Sparganium erectum*. *Oikos*, 82(1), 139-148.
- Pitelka, L. F. (1977). Energy allocations in annual and perennial lupines (*Lupinus*: Leguminosae). *Ecology*, 58(5), 1055-1065.
- Pitelka, L. F., Stanton, D. S., & Peckenham, M. O. (1980). Effects of light and density on resource allocation in a forest herb, *Aster acuminatus* (Compositae). *American Journal of Botany*, 67(6), 942-948.
- Plachno, B. J., Silva, S. R., Świątek, P., Dixon, K. W., Lustofin, K., Seber, G. C., & Miranda, V. F. (2020). Structural features of carnivorous plant (*Genlisea, Utricularia*) tubers as abiotic stress resistance organs. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(14), 5143.
- Pooler, M. R., & Simon, P. W. (1994). True seed production in garlic. *Sexual Plant Reproduction*, 7(5), 282-286.
- Porembski, S., Theisen, I., & Barthlott, W. (2006). Biomass allocation patterns in terrestrial, epiphytic and aquatic species of *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora*, 201(6), 477-482.
- Reusch, T. B. (2002). Microsatellites reveal high population connectivity in eelgrass (*Zostera marina*) in two contrasting coastal areas. *Limnology and Oceanography*, 47(1), 78-85.
- Rivadavia, F. (2007). A *Genlisea* myth is confirmed. *Carnivorous Plant Newsletter*, 36, 122-125.
- Rivadavia, F., Gonella, P. M., & Fleischmann, A. (2013). A new and tuberous species of *Genlisea* (Lentibulariaceae) from the Campos Rupestres of Brazil. *Systematic Botany*, 38(2), 464-470.

- Roberts, P. R., & Oosting, H. J. (1958). Responses of Venus fly trap (*Dionaea muscipula*) to factors involved in its endemism. *Ecological Monographs*, 28(2), 193-218.
- Roccia, A. (2016). *Pinguicula of the temperate north*. Redfern Natural History Productions, Dorset.
- Rutishauser, R. (2016). Evolution of unusual morphologies in Lentibulariaceae (bladderworts and allies) and Podostemaceae (river-weeds): a pictorial report at the interface of developmental biology and morphological diversification. *Annals of Botany*, 117(5), 811-832.
- Ryser, P. (1996). The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 10(6), 717-723.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Salzman, A. G., & Parker, M. A. (1985). Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia*, 65(2), 273-277.
- Samecka-Cymerman, A., & Kempers, A. J. (2003). Biomonitoring of water pollution with *Elodea canadensis*. A case study of three small Polish rivers with different levels of pollution. *Water, Air, and Soil Pollution*, 145(1), 139-153.
- Samson, D. A., & Werk, K. S. (1986). Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *The American Naturalist*, 127(5), 667-680.
- Sato, T. (2002). Size-dependent resource allocation among vegetative propagules and male and female functions in the forest herb *Laportea bulbifera*. *Oikos*, 96(3), 453-462.
- Schnell, D. E. (1976). *Carnivorous plants of the United States and Canada*. Timber Press, Oregon, Estados Unidos.
- Schnell, D. E. (2002). *Carnivorous plants of the United States and Canada*. Jhon F. Blair, Winston-Salem. Carolina del Norte, Estados Unidos.

- Schulze, W., Schulze, E. D., Schulze, I., & Oren, R. (2001). Quantification of insect nitrogen utilization by the venus fly trap *Dionaea muscipula* catching prey with highly variable isotope signatures. *Journal of Experimental Botany*, 52(358), 1041-1049.
- Stuefer, J. F., De Kroon, H., & During, H. J. (1996). Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant. *Functional Ecology*, 10(3), 328-334.
- Stuefer, J. F., Gómez, S., & Van Mólken, T. (2004). Clonal integration beyond resource sharing: implications for defence signalling and disease transmission in clonal plant networks. *Evolutionary Ecology*, 18(5), 647-667.
- Stypczyńska, Z., Dziamski, A., Jaworska, H., & Majtkowski, W. (2017). Content of selected macroelements in the aerial and underground biomass of plants from old stands of the genus *Miscanthus*. *Journal of Elementology*, 22(1), 115-125.
- Thompson, D. A., & Beattie, A. J. (1981). Density-mediated seed and stolon production in *Viola* (Violaceae). *American Journal of Botany*, 68(3), 383-388.
- Thorén, L. M., Karlsson, P. S., & Tuomi, J. (1996). Somatic cost of reproduction in three carnivorous *Pinguicula* species. *Oikos*, 76(3), 427-434.
- Unidad de Manejo Forestal (UMAFOR). (2011). Estudio Regional Forestal de la UMAFOR 1903. Consorcio Forestal del Norte de México. Disponible en: <http://www.conafor.gob.mx:8080/documentos/docs/9/3209ERF%20UMAFOR%201903.pdf>
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M. E., & Barrett, S. C. (2010). The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 193-213.
- Verburg, R. W., Kwant, R., & Werger, M. J. (1996). The effect of plant size on vegetative reproduction in a pseudo-annual. *Vegetatio*, 125(2), 185-192.
- Villaseñor, J. L. (2016). Catálogo de las plantas vasculares nativas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902.

- Wang, Y., Wang, Q. F., Guo, Y. H., & Barrett, S. C. (2005). Reproductive consequences of interactions between clonal growth and sexual reproduction in *Nymphoides peltata*: a distylous aquatic plant. *New Phytologist*, 165(1), 329-336.
- Wennstrom, A. (1999). The effect of systemic rusts and smuts on clonal plants in natural systems. *Plant Ecology*, 141(1), 93-97.
- Wennstrom, A., & Ericson, L. (1992). Environmental heterogeneity and disease transmission within clones of *Lactuca sibirica*. *Journal of Ecology*, 80(1), 71-77.
- Wijesinghe, D. K., & Handel, S. N. (1994). Advantages of clonal growth in heterogeneous habitats: an experiment with *Potentilla simplex*. *Journal of Ecology*, 82(3), 495-502.
- Winkler, E., & Stöcklin, J. (2002). Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pilosella* L. under competition and disturbance: a grid-based simulation model. *Annals of Botany*, 89(5), 525-536.
- Winn, A. A., & Pitelka, L. F. (1981). Some effects of density on the reproductive patterns and patch dynamics of *Aster acuminatus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 108(4), 438-445.
- Worley, A. C., & Harder, L. D. (1996). Size-dependent resource allocation and costs of reproduction in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). *Journal of Ecology*, 84(2), 195-206.
- Yanes, C. V., Orozco, A., Rojas, M., Sánchez, M., & Virginia, C. (1997). *La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*. Fondo de Cultura Económica, México.
- 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(3), 309-322.
- 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), 443-451.
- Zamora, R., Gómez, J. M., & Hódar, J. A. (1998). Fitness responses of a carnivorous plant in contrasting ecological scenarios. *Ecology*, 79(5), 1630-1644.

- Zamudio, S. (1988). Dos nuevas especies de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del centro y norte de México. *Acta Botánica Mexicana*, 3, 21-28.
- Zamudio, S. (1999). *Pinguicula elizabethiae* una nueva especie de la sección *Orcheosanthus* (Lentibulariaceae) de los estados de Hidalgo y Querétaro, México. *Acta Botánica Mexicana*, 47, 15-22.
- Zamudio, S. (2001). *Revisión de la sección Orcheosanthus del género Pinguicula (Lentibulariaceae)*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Zamudio, S. (2006). *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán: Lentibulariaceae*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Zamudio, R. Z., & Salinas, A. (1996). Una nueva especie de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del estado de Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 37, 39-44.
- Zamudio, R. Z., & Studnicka, M. (2000). Nueva especie gipsícola de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del estado de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 53(1), 67-74.
- Zamudio, S., & van Marm, J. (2003). *Pinguicula konzattii* (Lentibulariaceae), una especie nueva del estado de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 68(62), 15-20.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Nueva Jersey.
- Zheng, Y., Liu, Y., Ma, M., & Xu, K. (2008). Increasing in vitro microrhizome production of ginger (*Zingiber officinale* Roscoe). *Acta Physiologiae Plantarum*, 30(4), 513-519.