

00345

9
Lej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios de Posgrado

Sistemática de Mormodes Sección
Coryodes (Orchidaceae, Catasetinae)

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

MAESTRIA EN CIENCIAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

p r e s e n t a

GERARDO ADOLFO SALAZAR CHAVEZ

Director de Tesis:

DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS

TESIS CON
FALLA DE CF FN

1999 269965



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A Eric Hágsater, destacado orquideólogo mexicano y promotor del estudio y la conservación de las orquídeas, con gratitud por la amistad, el apoyo y las enseñanzas brindados durante todos estos años.

CONTENIDO

Resumen	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	vii
Lista de tablas	ix
Introducción	1
Antecedentes taxonómicos de <i>Mormodes</i>	4
Trabajos taxonómico previos	5
Clasificación infragenérica	5
Enfoque de este trabajo	9
Objetivos	9
Materiales y métodos	9
Revisión bibliográfica	9
Revisión de herbarios	9
Trabajo de campo	10
Observaciones morfológicas	11
Anatomía foliar	11
Aclaramiento	12
Corte transversal	12
Microscopía electrónica de barrido	12
Cera epicuticular	12
Polinios	13
Semillas	13
Número cromosómico	13
Biología floral	14
Composición de las fragancias florales.....	14
Análisis cladístico	15
Selección de taxa terminales	15
Selección y codificación de caracteres	16
Análisis de datos	16

Resultados y discusión	17
Morfología	17
Arquitectura vegetativa	17
Raíz	19
Tallo	20
Hoja	21
Inflorescencia	36
Flor	40
Perianto	41
Columna	43
Antera	44
Polinario	45
Fruto	50
Semilla	50
Biología floral	56
Expresión sexual	56
Polinizadores	62
Fragancias florales	66
Números cromosómicos	73
Hibridación	76
Distribución geográfica	78
Hábitat	82
Análisis cladístico	84
Caracteres usados	84
Resultados	90
Discusión	94
Tratamiento taxonómico	97
Literatura citada	150

RESUMEN.

En este trabajo se presenta una revisión de la sistemática de *Mormodes* Lindl. sección *Coryodes* (Orchidaceae, Catasetinae). Para evaluar la clasificación seccional del género, y particularmente los límites reconocidos para la sección *Coryodes* por autores recientes, se efectuó un análisis cladístico de 46 caracteres morfológicos y fitoquímicos para 24 especies de *Mormodes*. Se incluyó a todas las especies que históricamente han sido ubicadas en la secciones *Coryodes*, *Coelodes* y *Klotzschia* y representantes de la sección *Mormodes*. En el análisis se identificaron tres clados principales cuyos límites no coinciden completamente con los límites seccionales previos, siendo necesario modificar la circunscripción de las secciones de manera que todas correspondan con los grupos monofiléticos. En consecuencia, se propone reconocer tres secciones en *Mormodes*: 1) Sección *Mormodes* (incluyendo a *Klotzschia* como sinónimo); 2) sección *Aromatica* Salazar (inéd.); y 3) sección *Coryodes* Pfitzer emend. Salazar (incluyendo a *Coelodes* como sinónimo).

Como se le interpreta aquí, la sección *Coryodes* se caracteriza por la floración basal producida al inicio del desarrollo del seudobulbo, con las hojas siempre presentes; la presencia en las hojas de cristaloides de cera epicuticular en forma de escamas prominentes no orientadas, que les confieren un característico aspecto glauco (especialmente en el envés); la presencia de idioblastos con engrosamientos espiralados en el mesófilo; el labelo sin fovea ni sutura en la unión con el pie de columna y el filamento del clinandrio subulado. Incluye a 8 especies: *Mormodes luxata* Lindl. (especie tipo de la sección), *M. maculata* (Klotzsch) L.O. Williams, *M. nagelii* L.O. Williams, *M. pardalinata* Rosillo, *M. sanguineoclaustra* Fowlie, *M. tuxtlenensis* Salazar, *M. uncia* Rehb. f. y *M. williamsii* Hort. ex G. Nicholson. La sección *Coryodes* es endémica de la Región Mesoamericana de Montaña y está básicamente restringida a México, con una especie extendiéndose a Guatemala. Las especies se encuentran generalmente en el bosque mesófilo de montaña, los bosques de encino y pino y encino asociados y en algunos casos (*M. maculata*, *M. nagelii* y *M. tuxtlenensis*) el límite superior del bosque tropical perennifolio.

Se presenta la nomenclatura y tipificación de las secciones reconocidas, descripciones diagnósticas de cada una de ellas y una clave para su identificación. También se incluye una revisión taxonómica de las especies asignadas a la sección *Coryodes* con una clave de identificación, nomenclatura, tipificación y sinonimia, descripción e información sobre la distribución geográfica, preferencias de hábitat, fenología reproductiva, polinizadores, historia taxonómica y estado de conservación de cada una de ellas. Todas las especies son ilustradas con dibujos de línea.

Se incluye además una discusión *in extenso* de la información disponible sobre la morfología, la composición química de las fragancias florales, el número cromosómico, la biología floral y la hibridación de *Mormodes* y una lista de las especies actualmente aceptadas en el género.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido concluido en su forma presente sin la ayuda de las siguientes personas e instituciones:

El Dr. Alfonso Delgado dirigió la tesis. A él, así como al Ing. Eric Hágsater, el M. en C. Ernesto Aguirre León, la M. en C. Nelly Diego, la Dra. Victoria Sosa, el Dr. Fernando Chiang y el Dr. Germán Carnevali, agradezco su paciencia y sus acertadas sugerencias y correcciones.

Miguel Angel Soto participó en numerosos viajes al campo y los herbarios y contribuyó con ideas, información y plantas. El Dr. Mark Whitten proporcionó datos no publicados sobre la composición de las fragancias florales de *Mormodes* y analizó las muestras obtenidas para este estudio. El Biól. Rolando Jiménez y el Ing. Eric Hágsater prepararon varias de las ilustraciones que complementan el tratamiento taxonómico y el Biól. Luis Sánchez me ayudó en el manejo y la consulta de los ejemplares recibidos en préstamo en el Herbario AMO.

Los Drs José Luis Villaseñor, Gerardo Pérez Ponce de León y Virginia León Rêgagnon, y las M. en C. Berenit Mendoza Garfias y Nelly Diego Pérez, aportaron sugerencias y/o facilidades para llevar al cabo el análisis cladístico. La Dra. Lourdes Rico Arce fue de gran ayuda en la obtención de literatura no disponible en México.

La Biól. Sara Fuentes me asistió durante las observaciones al microscopio electrónico de barrido. Las Bióls. Martha Pera y Esthela Sandoval contribuyeron con información y asesoría sobre varios aspectos de la anatomía foliar de *Mormodes* y la Biól. Iliana Ramírez y el M. en C. Pedro Mercado me ayudaron en la determinación de números cromosómicos.

Muchas otras personas contribuyeron con información, ejemplares vivos o herborizados, flores en líquido, fotografías y diapositivas de gran utilidad para mis estudios sobre el género *Mormodes*; entre ellas, Rudolf Jenny, Rodolfo Doderó, Dora Emilia Mora-Retana, Rodrigo Escobar, Ricardo Fernández, Isaías Rolando, João Batista Fernandez da Silva, Vitorino Paiva Castro, Kleber García Lacerda, Francisco Miranda, Robert Leleu, Alfred Lau, Roberto González Tamayo, José L. Linares, Lílíana Cervantes y los Drs. Paul M. Catling, Gustavo A. Romero, Calaway H. Dodson, Robert L. Dressler, Eric A. Christenson y Margaret Dix.

Los curadores y el personal de los herbarios mencionados en el texto me otorgaron su ayuda y hospitalidad durante mis visitas o facilitaron el préstamo de ejemplares. Mi especial agradecimiento al Dr. Leslie A. Garay (previamente en AMES), el Dr. Gustavo A. Romero (AMES), el Dr. Philip Cribb (K), el Dr. John T. Atwood (SEL), la Dra. Margarete Emerich (HB), el Dr. Gerrit Davidse (MO), el Dr. William Burger (F) y el Dr. Dennis E. Breedlove (CAS). El Dr. Garay generosamente puso a mi disposición su archivo personal de *Mormodes* durante una visita al Herbario AMES en 1988 y en 1991 la Dra. Emerich me permitió consultar el archivo de Guido F. J. Pabst (†) en el *Herbarium Bradeanum*.

El M. en C. Mario Sousa Sánchez, Jefe del Herbario Nacional de México (MEXU), me otorgó numerosas facilidades para concluir este estudio y mucho del trabajo de campo y de herbario llevados al cabo fuera de México no habría sido posible sin el apoyo proporcionado por el Ing. Eric Hágsater durante el tiempo que laboré en el Herbario AMO.

La Dirección General de Vida Silvestre del Instituto Nacional de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, otorgó las autorizaciones de colecta científica requeridas durante el trabajo de campo en México.

Finalmente, quiero reiterar mi gratitud a Lidia Cabrera, Reyna Chávez y Adolfo Salazar, cuyo amor constituyó mi mayor estímulo.

LISTA DE FIGURAS.

- Fig. 1. Hipótesis de las relaciones filogenéticas en la subtribu *Catasetinae*.
- Fig. 2. Hipótesis de las relaciones filogenéticas de 16 especies de *Mormodes* basada en 9 caracteres morfológicos.
- Fig. 3. Arquitectura de *Mormodes*.
- Fig. 4. Morfología general de *Mormodes*.
- Fig. 5. Fotomicrografías de idioblastos con engrosamientos espiralados en el mesofilo de *Mormodes pardalinata*, *M. maculata*, *M. uncia* y *Cycnoches egertonianum*.
- Fig. 6. Cera epicuticular de hojas de *Mormodes tezontle*, *M. sotoana*, *M. lineata* y *M. aromatica* en el MEB.
- Fig. 7. Cera epicuticular de hojas de *Mormodes andreettae* y *M. luxata* intactas y lavadas con cloroformo en el MEB.
- Fig. 8. Cera epicuticular de hojas de *Mormodes luxata*, *M. uncia*, *M. pardalinata* y *M. williamsii* en el MEB
- Fig. 9. Cera epicuticular de hojas de *Mormodes maculata* y *M. nagelii* en el MEB.
- Fig. 10. Cera epicuticular de hojas de *Cyrtopodium paniculatum*, *Catasetum integerrimum*, *Clowesia dodsoniana* y *Cycnoches egertonianum* en el MEB.
- Fig. 11. Diferencia entre la humectación de una superficie foliar hidrofóbica lisa y una rugosa como resultado de los distintos ángulos de contacto.
- Fig. 12. Morfología floral de *Mormodes*.
- Fig. 13. Polinarios de *Mormodes andreettae*, *M. amazonica*, *M. badia*, *M. colossa*, *M. dasilvae*, *M. estradae*, *M. luxata*, *M. maculata*, *M. aromatica*, *M. nagelii*, *M. pardalinata* y *M. williamsii*.
- Fig. 14. Tétradas superficiales de los polinios de *Mormodes pardalinata* y *M. oestlundiana* en el MEB.
- Fig. 15. Tétradas superficiales de los polinios de *Mormodes aromatica* y *Cycnoches egertonianum* en el MEB.
- Fig. 16. Morfología superficial de las semillas de *Mormodes oestlundiana* y *M. lineata* en el MEB.
- Fig. 17. Morfología superficial de las semillas de *Mormodes pardalinata* y *M. horichii* en el MEB.
- Fig. 18. Morfología superficial de las semillas de *Mormodes williamsii* y *M. nagelii* en el MEB.

- Fig. 19. Macho de *Euglossa viridissima* (muy esquemático) con polinario de *Mormodes oestlundiana* pegado en el dorso del tórax.
- Fig. 20. Complemento cromosómico diploide de *Mormodes luxata*
- Fig. 21. Complemento cromosómico diploide de *Mormodes tuxtlensis*.
- Fig. 22. Uno de los 2 cladogramas más parsimoniosos obtenidos por la búsqueda heurística en PAUP.
- Fig. 23. Arbol de consenso estricto de los 2 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, indicando las proporciones obtenidas en 500 réplicas de bootstrap y los índices de decaimiento de las ramas.
- Fig. 24. Generalización de la distribución geográfica de las especies de *Mormodes* sección *Coryodes* y sus relaciones filogenéticas hipotetizadas a partir del cladograma de la Fig. 22.
- Fig. 25. *Mormodes luxata* Lindl. Dibujo de R. Jiménez Machorro.
- Fig. 26. Distribución conocida de *Mormodes luxata*.
- Fig. 27. Distribución conocida de *Mormodes maculata* var. *maculata* y var. *unicolor*.
- Fig. 28. *Mormodes maculata* var. *maculata*. Dibujo de G. A. Salazar.
- Fig. 29. *Mormodes maculata* var. *unicolor*. Dibujo de E. Hágsater.
- Fig. 30. *Mormodes nagelii* L.O. Williams con flores estaminadas o protándricas. Dibujo de R. Jiménez Machorro.
- Fig. 31. Flor pistilada de *Mormodes nagelii*. Dibujo de G. A. Salazar.
- Fig. 32. Distribución conocida de *Mormodes nagelii*.
- Fig. 33. *Mormodes pardalinata* Rosillo. Dibujo de R. Jiménez Machorro.
- Fig. 34. Variación en la morfología del labelo en *Mormodes pardalinata*.
- Fig. 35. Distribución conocida de *Mormodes pardalinata*.
- Fig. 36. *Mormodes sanguineoclaustra* Fowlie. Dibujo de E. Hágsater.
- Fig. 37. Distribución conocida de *Mormodes sanguineoclaustra*.
- Fig. 38. Distribución conocida de *Mormodes tuxtlensis* var. *tuxtlensis*, var. *breedlovei* y var. *chimalapensis*.
- Fig. 39. *Mormodes tuxtlensis* Salazar var. *tuxtlensis* Dibujo de G. A. Salazar.
- Fig. 40. Morfología del labelo en *Mormodes tuxtlensis* var. *tuxtlensis*, var. *breedlovei* Salazar (iné.) y var. *chimalapensis* Salazar (iné.).

Fig. 41. *Mormodes uncia* Rchb. f. Dibujo de G. A. Salazar.

Fig. 42. Distribución conocida de *Mormodes uncia*.

Fig. 43. Distribución conocida de *Mormodes williamsii*.

Fig. 44. *Mormodes williamsii* Hort. ex G. Nicholson. Dibujo de R. Jiménez Machorro.

LISTA DE TABLAS.

Tabla 1. Clasificaciones infragenéricas previas de *Mormodes*.

Tabla 2. Herbarios examinados.

Tabla 3. Idioblastos espiralados en el mesofilo en la subtribu *Catasetinae* y *Cyrtopodium*.

Tabla 4. Estructura de la cera epicuticular foliar en *Catasetinae* y *Cyrtopodium* en el MEB.

Tabla 5. Características de la cápsula de algunas especies de *Mormodes*.

Tabla 6. Promedio y desviación estándar del largo y ancho y el cociente largo/ancho de las semillas de 9 especies de *Mormodes*.

Tabla 7. Ornamentación de la superficie externa de la testa de semillas de *Mormodes*.

Tabla 8. Expresión sexual en las especies de *Mormodes* incluidas en el análisis cladístico.

Tabla 9. Abejas euglosinas que visitan o polinizan especies de *Mormodes*.

Tabla 10. Ejemplares de *Mormodes* examinados para la composición de las fragancias florales.

Tabla 11. Composición de la fragancia floral en plantas de *Mormodes*.

Tabla 12. Números cromosómicos de *Mormodes*.

Tabla 13. Distribución geográfica y altitudinal de las especies de *Mormodes*.

Tabla 14. Número de especies y secciones de *Mormodes* en varias regiones del Neotrópico.

Tabla 15. Taxa terminales incluidos en el análisis cladístico de *Mormodes*.

Tabla 16. Matriz de datos para el análisis cladístico de *Mormodes*.

Tabla 17. Distribución de las especies de *Mormodes* sección *Coryodes* en las provincias florísticas de la Región Mesoamericana de Montaña.

Tabla 18. Comparación entre *Mormodes luxata*, *M. williamsii* y *M. pardalinata*.

Tabla 19. Comparación entre *Mormodes maculata* y *M. tuxtlensis*.

“[The genus] *Mormodes* presents some peculiarities of so strange a nature that, if they were not found constant in several distinct species, we should be tempted to regard them as monstrosities. In particular the column, instead of being straight and standing erect in the centre of the flower, is bent over to one side, just as if it had been subjected to violence”

John Lindley, Botanical Register 29: sub t. 33. 1843.

INTRODUCCION.

El género *Mormodes* fue propuesto originalmente por el botánico inglés John Lindley en 1836 a partir de una planta originaria del trópico americano cultivada en Inglaterra (Lindley 1836a, 1836b). Lindley distinguió a *Mormodes* de *Catasetum* Rich. ex Kunth (incluyendo a *Myanthis* Lindl. y *Monachanthus* Lindl.) por la ausencia de “cirros” o antenas en la columna y por el labelo incurvado con los lados deflexos, como los de una silla de montar (Lindley 1836b). El nombre genérico se derivó de los términos griegos *mormo*, fantasma, espectro, duende, objeto espantoso y *odes*, parecido (cf. Schultes y Pease 1963), aparentemente aludiendo al extraño aspecto de las flores cuya simetría está modificada por la torsión de la columna y el labelo.

Actualmente, *Mormodes* incluye aproximadamente 80 especies que se encuentran distribuidas en las regiones tropicales de la América continental, desde Durango y Querétaro en México hasta Bolivia, Perú y el sur de Brasil. Las especies de *Mormodes* prosperan en bosques tropicales húmedos y subhúmedos y en bosques de neblina, en un intervalo altitudinal que va del nivel del mar a alrededor de 2200 m. Las plantas generalmente se encuentran creciendo en madera en descomposición, ya sea en árboles caídos o muertos en pie, tocones o ramas caídas y sus flores son polinizadas por abejas macho del género *Euglossa* (Salazar 1994a).

Mormodes es un miembro de la subtribu Catasetinae, grupo de orquídeas exclusivamente neotropical que forma parte de la tribu Cymbidieae en la subfamilia Epidendroideae (Dressler 1993a). La subtribu incluye también a los géneros *Catasetum*, *Cycnoches* Lindl., *Clowesia* Lindl. y *Dressleria* Dodson (Dodson 1975; Romero 1990; Dressler 1981, 1993a; Pridgeon y Chase 1998) y parece constituir un grupo monofilético, como lo han sugerido análisis cladísticos basados tanto en atributos de la morfología floral (Romero 1990) como en caracteres moleculares del ADN nuclear y del cloroplasto (Chase y Hills 1992; Pridgeon y Chase 1998).

La subtribu Catasetinae se caracteriza por la polinización androeglosófila (esto es, llevada al cabo por abejas macho de la tribu Euglossini recolectoras de fragancias florales) y por presentar

flores dicógamas (protándricas) o unisexuales (Dodson 1962, 1975; Dressler 1968, 1993a; Romero 1987, 1990; Senghas 1992). Esta última característica es rara en el resto de las Orchidaceae, donde predominan las flores hermafroditas (Dressler 1993a; Romero 1990, 1992). *Catasetum* y *Cycnoches* generalmente producen flores unisexuales marcada a moderadamente dimórficas, mientras que *Clowesia* y *Dressleria* presentan flores protándricas monomórficas (Dodson 1962; Romero 1990, 1992; Romero y Nelson 1986; Chase y Hills 1992). En *Mormodes* hay especies que producen solamente flores protándricas monomórficas, otras que producen flores unisexuales y otras que producen ambos tipos de flores. Cuando hay flores unisexuales, las flores pistiladas generalmente son más longevas, de mayor tamaño y con textura más carnosa que las estaminadas (Dressler 1968; Salazar 1994a).

Otra particularidad de las *Catasetinae* es la expulsión violenta y extremadamente rápida del polinario, o al menos su desplazamiento parcial de su posición original en la columna, para pegarlo en un sitio específico del cuerpo del polinizador. Dicha expulsión o desplazamiento se produce tras la estimulación mecánica de una porción sensitiva de la flor, la cual puede ser el filamento del clinandrio (*Mormodes*, *Cycnoches* y *Dressleria*), el estipite (*Clowesia* y *Catasetum* subgénero *Pseudocatasetum*) o las antenas filiformes originadas en los márgenes del estigma (*Catasetum* subgénero *Catasetum*) (Darwin 1877; Dodson 1962, 1975; Ebel 1974; Romero 1990, 1992).

Vegetativamente la subtribu *Catasetinae* es homogénea y semejante a algunos representantes de la subtribu *Cyrtopodiinae*, especialmente los géneros *Cyrtopodium* Lindl. y *Galeandra* Lindl. Romero (1990) consideró la inflorescencia lateral de *Cyrtopodium*, contra la terminal de *Galeandra*, como evidencia de una relación más estrecha entre el primero y las *Catasetinae*. Un análisis cladístico de los sitios de acción de 10 endonucleasas de restricción en el ADN del cloroplasto llevado al cabo por Chase y Hills (1992) también situó a *Cyrtopodium* como el grupo más cercanamente relacionado con las *Catasetinae*. Sin embargo, las filogenias derivadas de las secuencias de nucleótidos de los espaciadores internos transcritos (ITS's) 1 y 2 del ADN ribosomal nuclear y del gen de la subunidad pequeña 4 de una proteína ribosomal del cloroplasto (*rps4*), sugieren una relación más estrecha entre las *Catasetinae* y algunas especies de *Galeandra* (Pridgeon y Chase 1998).

Se han planteado varias hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas de los géneros de *Catasetinae*. Dodson (1962) propuso dos "series filéticas" a partir de especies bisexuales

consideradas entonces como pertenecientes a *Catasetum* subgénero *Clowesia*. La primera serie parte de los representantes del subgénero *Clowesia* con flores poco carnosas (separadas actualmente como el género *Clowesia*) a través de *Catasetum discolor* Lindl., con antenas poco desarrolladas, hasta las especies de *Catasetum* con antenas muy desarrolladas. Entre estas últimas, las que producen flores femeninas y masculinas muy diferentes entre sí fueron consideradas más avanzadas. La segunda serie se desprende del grupo de especies del subgénero *Clowesia* con flores muy carnosas (ahora consideradas como el género *Dressleria*), de donde se propuso que podría haberse derivado *Cynoches* debido a la similitud en el aparato de expulsión del polinario. La posible relación entre *Mormodes* y los otros grupos de la subtribu no fue discutida por Dodson.

Recientemente Chase y Pipen (1990) propusieron una hipótesis filogenética a partir de los patrones de ornamentación de la testa de las semillas, el síndrome de polinización y el tipo de expresión sexual de todos los géneros de Catasetinae y algunos de Cyrtopodiinae (Fig. 1-A). De acuerdo con dicha hipótesis Catasetinae está definida por la posesión de flores unisexuales dimórficas. *Catasetum*, con semillas estriadas longitudinalmente como las de *Cymbidium* y *Cyrtopodium*, se ubica en posición basal como grupo hermano de un clado que incluye a los cuatro géneros restantes y definido por las semillas con engrosamientos irregulares. Dentro de este último, *Cynoches* es hermano del grupo con flores funcionalmente unisexuales pero morfológicamente uniformes, en el cual *Mormodes* a su vez es hermano del clado con flores “perfectas” constituido por *Clowesia* y *Dressleria*.

Romero (1990) llevó al cabo un análisis cladístico de los géneros de Catasetinae a partir principalmente de caracteres de la morfología floral, el cual sugiere la existencia de dos clados principales en la subtribu (Fig. 1-B). El primero de ellos incluye a las dos secciones de *Catasetum* y el segundo al resto de los géneros, con *Clowesia* como grupo hermano del clado que comprende a su vez a *Dressleria* como grupo hermano de *Cynoches* y *Mormodes*.

Un análisis de los sitios de restricción de 10 endonucleasas en el ADN del cloroplasto efectuado por Chase y Hills (1992) produjo una filogenia de idéntica topología a la de Romero (1990) mostrada en la Fig. 1-B. Sin embargo, las hipótesis filogenéticas derivadas de las secuencias de los ITS's 1 y 2 del ADN ribosomal nuclear y del gen de la proteína rps4 del cloroplasto (Pridgeon y Chase 1998) difieren de las propuestas de Romero (1990) y Chase y Hills (1992) al ubicar a *Clowesia* como grupo hermano de *Catasetum* (Fig. 1-C).

A pesar de las diferencias mencionadas, los trabajos de Romero (1990), Chase y Hills (1992) y Pridgeon y Chase (1998) coinciden en sugerir la monofilesia de los cinco géneros reconocidos actualmente en la subtribu *Catasetinae* (*Catasetum*, *Clowesia*, *Dressleria*, *Cycnoches* y *Mormodes*) y la del clado constituido por *Dressleria* y *Cycnoches-Mormodes*. También coinciden en identificar a *Cycnoches* como el grupo hermano de *Mormodes*. El género *Mormodes* se distingue morfológicamente de *Cycnoches* principalmente por las flores asimétricas, el cambio en la posición de la columna tras expulsar el polinario y el estigma amplio y alargado (Romero 1990).

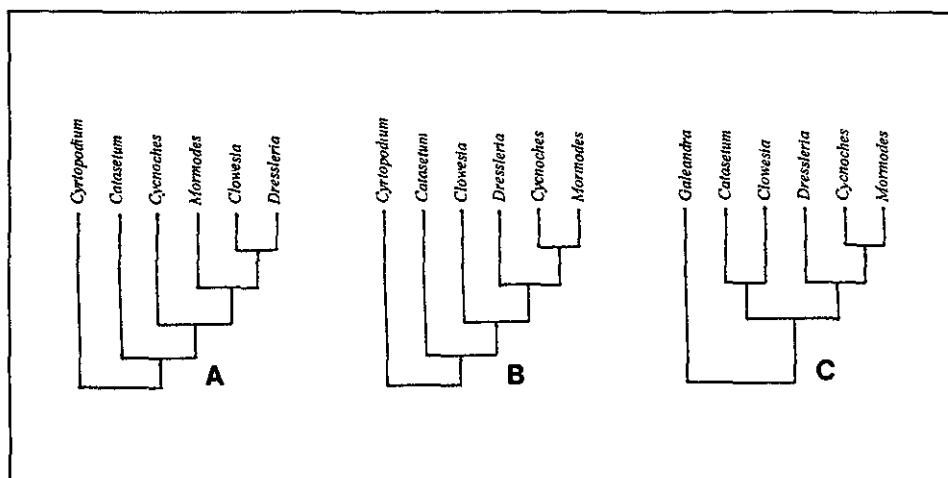


Fig. 1. Hipótesis de las relaciones filogenéticas de los géneros de *Catasetinae*. A, la de Chase y Phippen (1990), basada en la morfología de las semillas y el síndrome de polinización. B, la de Romero (1990) y Chase y Hills (1992), basadas en la morfología floral y los sitios de acción de endonucleasas de restricción del ADN del cloroplasto, respectivamente. C, la de Pridgeon y Chase (1998), basada en las secuencias de nucleótidos del ADN de los ITS's 1 y 2 del gen ribosomal nuclear y el gen de la proteína rps4 del cloroplasto.

Antecedentes taxonómicos de *Mormodes*.

Tradicionalmente, la taxonomía de *Mormodes* ha sido considerada como problemática debido a la aparente falta de definición de las especies y la notable variación de la coloración, el tamaño y la morfología floral que exhiben algunas de ellas (Allen 1949; Dodson 1962; Pabst 1978; Salazar 1994a). En las últimas décadas se ha acumulado evidencia de que al menos una parte de dicha variación es atribuible a la producción de flores sexualmente dimórficas o polimórficas (Correll 1941; Allen 1959; Dressler 1968; Monnier 1992; Salazar 1994a). Por otra parte, muchas

especies descritas en el siglo XIX fueron propuestas a partir de plantas cultivadas en invernaderos europeos y por lo general sin datos precisos sobre el lugar de procedencia. La escasa o nula información sobre la distribución geográfica, las preferencias ecológicas y la variación intraespecífica contribuyeron por mucho tiempo a la aceptación de conceptos específicos vagamente definidos y excesivamente amplios (Salazar 1994a, 1994b).

Un factor limitante en el estudio de este género es la escasez de material. Las poblaciones de *Mormodes* generalmente son dispersas y están formadas por pocos individuos (Dodson 1962; Dressler 1968, Horich 1976; Salazar 1991). Lo anterior resulta en que las plantas son poco colectadas y muchas especies están pobremente representadas en los herbarios. La situación se ha visto complicada aún más por la inexistencia de varios ejemplares tipo, particularmente los holotipos de las especies descritas por H. G. Reichenbach, R. Schlechter, J. Klotzsch y F. Kränzlin durante el siglo pasado y el primer tercio del presente, los cuales casi sin excepción fueron destruidos durante los bombardeos aliados sobre Berlín en 1943 (Butzin 1978; Pabst 1968, 1978).

Trabajos taxonómicos previos.

Pocos taxónomos han dedicado su atención a *Mormodes* más allá de la descripción de especies nuevas y el género nunca ha sido revisado. La publicación de claves ilustradas para la identificación de las especies de *Mormodes* por Pabst (1978, 1982) contribuyó a aclarar parcialmente el aparente caos de nombres, pero desde entonces han sido descritas alrededor de 30 especies nuevas y ha habido cambios en la circunscripción o la nomenclatura de algunas especies (p.ej., Salazar 1994b, 1995).

Un pequeño número de contribuciones recientes han abordado la revisión de grupos de especies a nivel regional. Entre éstas se cuentan una sinopsis del género *Mormodes* en Colombia (Pabst 1968), una clave con descripciones breves de las especies de Costa Rica y Panamá (Dressler 1993b), una sinopsis de las especies mexicanas similares a *M. buccinator* Lindl. (Salazar 1994b) y adiciones y notas taxonómicas sobre *Mormodes* para la Guayana Venezolana (Salazar y Romero 1994) y Colombia (Salazar 1995).

Clasificación infragenérica.

La clasificación infragenérica de *Mormodes* ha recibido poca atención, aunque ha habido varias propuestas de delimitación de taxa a nivel seccional. La Tabla 1 resume las clasificaciones seccionales de este género que han sido propuestas previamente.

Tabla 1. Clasificaciones infragenéricas previas de *Mormodes*.

Proponente	Secciones	Especies incluidas
Pfitzer (1889)	<i>Eumormodes</i>	Todas las especies conocidas excepto las dos incluidas en las otras secciones.
	<i>Coelodes</i>	<i>M. uncia</i> (monoespecífica)
	<i>Coryodes</i>	<i>M. luxata</i> (monoespecífica)
Fowlie (1965)	<i>Eumormodes</i>	Todas las especies conocidas excepto las cuatro incluidas en las otras secciones.
	<i>Coelodes</i>	<i>M. uncia</i> (monoespecífica)
	<i>Coryodes</i>	<i>M. luxata</i> (monoespecífica)
	<i>Klotzschia</i>	<i>M. stenoglossum</i> (= <i>M. flavida</i>) y <i>M. horichii</i>
Pabst (1968, 1978, 1982)	No reconoció secciones formales, pero señaló la existencia de dos grupos	Especies que florecen del pseudobulbo maduro, sin hojas (entre ellas el tipo del género y las especies asignadas por Fowlie [1965] a <i>Klotzschia</i>) Especies que florecen del brote en desarrollo (las mismas especies asignadas por Fowlie [1970] a <i>Coryodes</i>)
Fowlie (1970, 1972)	<i>Eumormodes</i>	Todas las especies conocidas no incluidas en las otras secciones
	<i>Klotzschia</i>	<i>M. flavida</i> y <i>M. horichii</i>
	<i>Coryodes</i> (incluyendo a <i>Coelodes</i>)	<i>M. aromatica</i> , <i>M. calceolatum</i> (= <i>M. nagelii</i>), <i>M. luxata</i> , <i>M. maculata</i> , <i>M. nagelii</i> , <i>M. sanguineoclaustra</i> y <i>M. uncia</i>
Salazar (1998)	<i>Mormodes</i> (incluyendo a <i>Klotzschia</i>)	Todas las especies no incluidas en la sección <i>Coryodes</i>
	<i>Coryodes</i> (incluyendo a <i>Coelodes</i>)	<i>M. aromatica</i> , <i>M. luxata</i> , <i>M. maculata</i> , <i>M. nagelii</i> , <i>M. pardalinata</i> , <i>M. tuxtlenis</i> , <i>M. uncia</i> y, por implicación, <i>M. ramirezii</i> , <i>M. sanguineoclaustra</i> y <i>M. williamsii</i>

Pfitzer (1889) fue el primero en proponer una clasificación infragenérica de *Mormodes*, reconociendo tres secciones, a saber, *Eumormodes*, *Coelodes* y *Coryodes*. La sección monoespecífica *Coryodes*, caracterizada por los sépalos anchos y el labelo amplio, cóncavo (“en forma de tazón”) y someramente trilobado, incluyó *M. luxata* Lindl. La sección *Coelodes*, también monoespecífica, fue distinguida por los sépalos anchos y el labelo angosto, cóncavo-tubular, con márgenes ciliados y el “lóbulo medio” (esto es, el apículo) reflexo, incluyendo a *M. greenii* J.D. Hook. (= *M. uncia* Rchb. f.). La sección *Eumormodes*, que incluyó al resto de las especies del género, fue caracterizada por poseer sépalos angostos y el labelo ensanchado desde una base angosta, entero o trilobado, convexo por la deflexión de los márgenes.

Posteriormente, Fowlie (1965) añadió otra sección a la clasificación de Pfitzer, *Klotzschia*, caracterizándola por los sépalos angostos y el labelo ensanchado desde una base angosta, entero, convexo en la base pero cóncavo en el ápice. Esta sección incluyó a *M. stenoglossum* Schltr. (= *M. flavida* Klotzsch) y *M. horichii* Fowlie

Dicho sistema, sin embargo, no ha tenido mucha aceptación entre los autores subsecuentes. Por ejemplo, Pabst (1968) explícitamente abandonó la división del género en secciones en su sinopsis sobre el género *Mormodes* en Colombia por considerar que éstas no estaban “bien definidas todavía” y no hizo referencia alguna a la delimitación seccional de Pfitzer (1889) y Fowlie (1965) en sus claves ilustradas de las especies de *Mormodes* (Pabst 1978, 1982). Senghas (1992) notó que no han habido intentos de asignar las especies recientemente publicadas a alguna sección. Salazar (1994a, 1998) consideró que las clasificaciones de Pfitzer (1889) y Fowlie (1965) dicen muy poco sobre las relaciones de parentesco entre las especies de *Mormodes* y enfatizan el aislamiento de las especies con caracteres exclusivos (autapomorfias) muy evidentes.

Alternativamente, varios autores han sugerido que, a partir de la posición y el tiempo de producción de la inflorescencia, es posible distinguir dos grupos de especies en *Mormodes* (Fowlie 1970, 1972; Pabst 1978; Salazar 1991, 1994a, 1998). En un grupo la inflorescencia es producida en los lados del seudobulbo que ha completado su desarrollo, generalmente tras la caída de las hojas. En el otro grupo la inflorescencia es producida en la base del nuevo brote, antes de la maduración del seudobulbo y la caída de las hojas. Fowlie se refirió al segundo grupo como la “sección *Coryodes*” (Fowlie 1970) y como la “sección de floración basal” (Fowlie 1972), atribuyendo a este grupo a *M. aromatica* Lindl., *M. calceolata* Fowlie, *M. luxata*, *M. maculata* (Klotzsch) L.O. Williams, *M. nagelii* L. O. Williams, *M. sanguineoclaustra* Fowlie y *M. uncia*. Esta redelimitación de la sección *Coryodes* implicó la inclusión de *Coelodes* como su sinónimo.

Salazar (1998) planteó una hipótesis de las relaciones filogenéticas de 16 especies representativas de *Mormodes* a partir de la distribución de 9 caracteres morfológicos (Fig. 2). Dicha hipótesis sugirió la existencia de dos grupos monofiléticos principales. El primero, definido por la ausencia de idioblastos con engrosamientos espiralados en el mesofilo, abarcó a todas las especies examinadas con floración lateral producida en el seudobulbo maduro, siendo considerados estos últimos atributos como primitivos por comparación con un grupo externo (el género

Cynoches). El segundo grupo principal, definido por la inflorescencia basal, la floración producida en el brote en desarrollo y la presencia de cera epicuticular e las hojas, coincidió con la sección *Coryodes* como la redefinió Fowlie (1970, 1972; Tabla 1). Dentro de este grupo, *M. aromatica* constituyó el grupo hermano de un clado definido por un tipo particular de cristaloides de cera epicuticular que confiere a las hojas un característico aspecto glauco. Salazar (1998) propuso el reconocimiento preliminar de sólo dos secciones en el género, es decir, la sección *Mormodes* (= *Eumormodes*, incluyendo a *Klotzschia*) para el grupo con floración lateral del pseudobulbo maduro y la sección *Coryodes* (incluyendo a *Coelodes*) para el grupo con floración basal en el brote en desarrollo. Sin embargo, también señaló el carácter preliminar de la propuesta, basada en el estudio de un número reducido de taxa y de caracteres, remarcando la necesidad de efectuar un estudio más amplio que permita poner a prueba la solidez de dicha hipótesis o genere hipótesis alternativas mejor fundamentadas que sirvan como base para una clasificación filogenética de las especies de *Mormodes*.

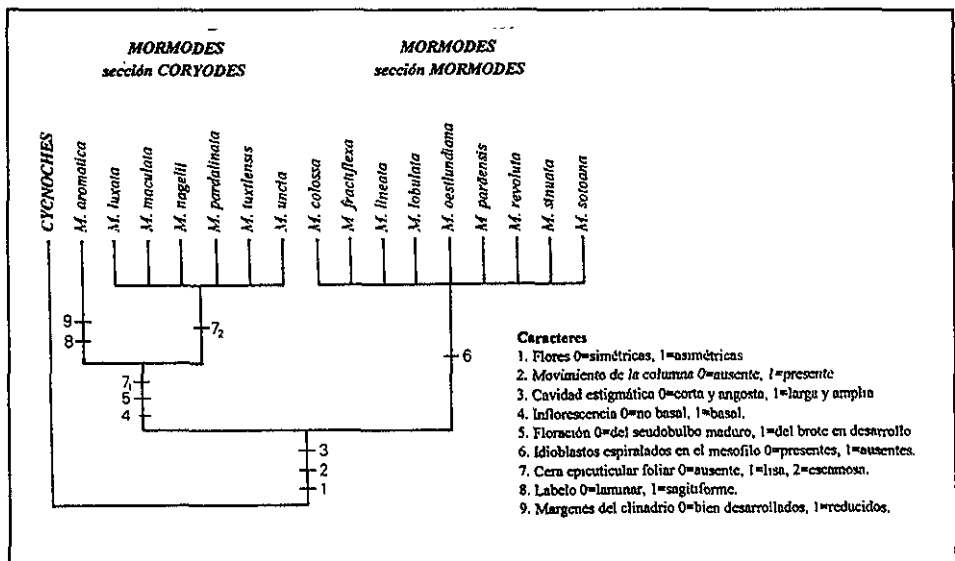


Fig. 2. Hipótesis de las relaciones filogenéticas de 16 especies de *Mormodes* basada en 9 caracteres morfológicos. Modificado de Salazar (1998).

Enfoque de este trabajo.

El presente estudio retoma el problema de la clasificación seccional en *Mormodes*, el cual es abordado mediante un análisis cladístico basado en un mayor número de caracteres y de taxa que los que han sido considerados anteriormente. Debido a la escasez de la información disponible sobre este género, se hizo un esfuerzo substancial para efectuar una exploración amplia de la morfología y otros aspectos de su biología (p.ej., la composición química de las fragancias florales), con el fin de obtener caracteres adicionales para el análisis. Las preguntas que se quieren responder son las siguientes. 1) ¿La sección *Coryodes sensu* Salazar (1998) constituye un grupo monofilético? 2) Si no, ¿que grupos monofiléticos pueden distinguirse en el género que proporcionen una base para su clasificación seccional? 3) ¿Cuáles son las relaciones entre las especies que conforman los grupos monofiléticos identificados?

Objetivos.

En el marco de la situación anteriormente expuesta, el presente estudio pretende:

- 1) Contribuir a una clasificación seccional del género *Mormodes* que sea consistente con las relaciones filogenéticas de las especies, enfatizando la delimitación de grupos monofiléticos.
- 2) Evaluar la monofilesis de la sección *Coryodes sensu* Salazar (1998) a la luz de un mayor número de caracteres y de taxa que los que han sido considerados en estudios previos.
- 3) Revisar la taxonomía de las especies y recopilar información sobre su distribución geográfica, hábitat, fenología y biología reproductiva.

MATERIALES Y METODOS

Revisión bibliográfica.

Se llevó al cabo una revisión de la literatura taxonómica de *Mormodes* y géneros relacionados, incluyendo las descripciones originales, estudios taxonómicos y filogenéticos y tratamientos florísticos, así como trabajos sobre aspectos estructurales, micromorfología, citología, fisiología, química de las fragancias florales, polinización e hibridación del grupo.

Revisión de herbarios.

Se examinó el material de *Mormodes* depositado en 33 herbarios nacionales y extranjeros mediante visitas personales y préstamos interinstitucionales, enfatizando la localización y el estudio directo de los ejemplares tipo existentes (Tabla 2).

Enfoque de este trabajo.

El presente estudio retoma el problema de la clasificación seccional en *Mormodes*, el cual es abordado mediante un análisis cladístico basado en un mayor número de caracteres y de taxa que los que han sido considerados anteriormente. Debido a la escasez de la información disponible sobre este género, se hizo un esfuerzo substancial para efectuar una exploración amplia de la morfología y otros aspectos de su biología (p.ej., la composición química de las fragancias florales), con el fin de obtener caracteres adicionales para el análisis. Las preguntas que se quieren responder son las siguientes: 1) ¿La sección *Coryodes sensu* Salazar (1998) constituye un grupo monofilético? 2) Si no, ¿que grupos monofiléticos pueden distinguirse en el género que proporcionen una base para su clasificación seccional? 3) ¿Cuáles son las relaciones entre las especies que conforman los grupos monofiléticos identificados?

Objetivos.

En el marco de la situación anteriormente expuesta, el presente estudio pretende:

- 1) Contribuir a una clasificación seccional del género *Mormodes* que sea consistente con las relaciones filogenéticas de las especies, enfatizando la delimitación de grupos monofiléticos.
- 2) Evaluar la monofilesis de la sección *Coryodes sensu* Salazar (1998) a la luz de un mayor número de caracteres y de taxa que los que han sido considerados en estudios previos.
- 3) Revisar la taxonomía de las especies y recopilar información sobre su distribución geográfica, hábitat, fenología y biología reproductiva.

MATERIALES Y METODOS

Revisión bibliográfica.

Se llevó al cabo una revisión de la literatura taxonómica de *Mormodes* y géneros relacionados, incluyendo las descripciones originales, estudios taxonómicos y filogenéticos y tratamientos florísticos, así como trabajos sobre aspectos estructurales, micromorfología, citología, fisiología, química de las fragancias florales, polinización e hibridación del grupo.

Revisión de herbarios.

Se examinó el material de *Mormodes* depositado en 33 herbarios nacionales y extranjeros mediante visitas personales y préstamos interinstitucionales, enfatizando la localización y el estudio directo de los ejemplares tipo existentes (Tabla 2).

Tabla 2. Herbarios examinados (acrónimos de acuerdo con Holmgren et al 1990).

Acrónimo	Institución
AMES	Orchid Herbarium of Oakes Ames, Harvard University, Cambridge, E.U.A.
AMO	Herbario AMO, Instituto Chinoín, A.C., México, D.F.
BM	The Natural History Museum, Londres, Inglaterra
BR	Jardin Botanique National de Belgique, Meise, Bélgica
CAS	California Academy of Sciences, San Francisco, E.U.A.
CR	Herbario Nacional, Museo Nacional de Costa Rica, San José, Costa Rica
ENCB	Escuela Nacional de Ciencias de Ciencias Biológicas, I.P.N., México, D.F.
F	Field Museum of Natural History, Chicago, E.U.A.
HB	Herbarium Bradeanum, Río de Janeiro, Brasil
HEPH	Jardim Botânico de Brasília, Brasília, Brasil
IAN	Laboratório de Botânica do CPATU, EMBRAPA, Belém, Brasil
IBUG	Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal.
IEB	Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Mich.
INB	Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica
K	Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, Inglaterra
LA	University of California, Los Angeles, E.U.A.
MEXU	Herbario Nacional de México, Instituto de Biología, U.N.A.M., México, D.F.
MG	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil
MICH	University of Michigan, Ann Arbor, E.U.A.
MO	Missouri Botanical Garden, San Luis, E.U.A.
NY	New York Botanical Garden, New York, E.U.A.
P	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia
R	Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Río de Janeiro, Brasil
RB	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Río de Janeiro, Brasil
SEL	Marie Selby Botanical Garden, Sarasota, E.U.A.
SF	Instituto de Botánica, San Pablo, Brasil
UB	Universidade de Brasília, Brasília, Brasil
UC	University of California, Berkeley, E.U.A.
US	United States National Herbarium, Smithsonian Institution, Washington, E.U.A.
USJ	Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica
UVAL	Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala
W	Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Austria
XAL	Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz

Trabajo de campo.

Se recolectó material de *Mormodes* y se efectuaron observaciones en el hábitat durante varios viajes de campo en México entre 1983 y 1998. También se visitaron hábitats de *Mormodes* y se obtuvo material durante un viaje a Guatemala (1990), uno a Brasil (1991) y otro a Costa Rica (1994). Las plantas vivas recolectadas fueron cultivadas principalmente en el invernadero del Herbario AMO y el Invernadero Faustino Miranda del Jardín Botánico del Instituto de Biología, U.N.A.M. A partir de las plantas cultivadas se prepararon ejemplares de herbario, se preservaron flores en líquido y se obtuvieron muestras para el análisis de la composición de las fragancias

florales, los estudios anatómicos y de microscopía electrónica de barrido y el conteo de números cromosómicos. Los ejemplares de respaldo fueron depositados en el Herbario AMO y el Herbario Nacional de México (MEXU).

Observaciones morfológicas.

Se efectuaron observaciones de la morfología floral y vegetativa de *Mormodes* y géneros relacionados a partir de ejemplares herborizados, plantas y flores vivas y flores preservadas en FAA o en etanol al 70% con 5% de glicerina. Datos adicionales se obtuvieron de fotografías y diapositivas. Los atributos no perceptibles a simple vista fueron observados con ayuda de un estereomicroscopio.

En la preparación de las descripciones de las especies incluidas en el tratamiento taxonómico, las medidas de las partes vegetativas fueron tomadas de ejemplares de herbario y ejemplares vivos colectados en el curso del estudio. Las medidas de las partes florales fueron tomadas de flores frescas, flores preservadas en líquido y flores de ejemplares herborizados reblandecidas en agua caliente.

Las medidas de los polinarios y los polinios en ocasiones se tomaron de polinarios frescos o fijados en líquido, pero la mayoría de las mediciones se efectuaron en polinarios secados al aire u obtenidos de ejemplares herborizados. Debido a que el tamaño del polinario y los polinios se reduce al secar, en las descripciones se indica si las medidas dadas se basaron en material seco, fresco o preservado en líquido.

Las medidas de las semillas se tomaron de semillas obtenidas de frutos maduros en plena dehiscencia, midiéndose 25 semillas por cápsula (una cápsula por especie), con excepción de *M. badia*, de la cual se recuperaron menos de 10 semillas.

Anatomía foliar.

Se hicieron observaciones de porciones aclaradas de hoja y de cortes transversales de hoja en microscopía de luz de 19 especies de *Mormodes*. También se estudiaron hojas aclaradas de una especie de *Cyrtopodium*, una de *Catasetum*, una de *Clowesia* y dos de *Cycnoches*. Se utilizaron porciones del tercio medio de hojas frescas o de ejemplares herborizados (estos últimos sólo para aclaramiento). El material herborizado fue reblandecido en agua caliente durante 5-10 min previamente a la fijación. Las muestras fueron fijadas durante 24 hr en FAA (50% alcohol etílico al 95%, 5% ácido acético glacial, 35% agua destilada y 10 % formol al 37%) y posteriormente

fueron preservadas en alcohol etílico al 70%. Los procedimientos fueron los siguientes.

Aclaramiento. Las muestras fueron sumergidas en solución acuosa de KOH o NaOH al 10% durante 30 min y a continuación en una solución acuosa de hipoclorito de sodio al 10% durante varias horas (hasta que todo el tejido se había decolorado). Posteriormente fueron teñidas con safranina acuosa al 1%, deshidratadas en alcoholes graduales, aclaradas en eugenol durante varias horas y lavadas 2 ó 3 veces en xilol durante 3-15 min. Se hicieron preparaciones permanentes con bálsamo de Canadá o resina sintética. Esta técnica permitió observar la posición de los estomas, los haces vasculares, las fibras, las células de sílice y los idioblastos presentes en el mesofilo.

Corte transversal. Las muestras fueron deshidratadas en alcoholes graduales, incluidas en parafina y seccionadas a mano. Los tejidos fueron desparafinados en alcoholes graduales y teñidos con safranina acuosa al 1% y verde rápido de acuerdo con la técnica descrita por Sass (1961). Las preparaciones fueron montadas permanentemente en bálsamo de Canadá. Este método permitió observar el tipo de parénquima, la disposición de los haces vasculares y las fibras y los idioblastos.

Microscopía electrónica de barrido.

Se observó la estructura de la cera epicuticular de las hojas y las características superficiales de polinios y semillas de varias especies de *Mormodes* y géneros cercanos en un microscopio electrónico de barrido (MEB) Hitachi S-2460N. Las muestras fueron fotografiadas con una cámara Pentax Z-10 en película Ilford Pan plus, iso-50. Los procedimientos fueron los siguientes.

Cera epicuticular. Se examinaron porciones de hojas frescas y de ejemplares de herbario de 11 especies de *Mormodes*, dos de *Cycnoches*, una de *Catasetum*, dos de *Clowesia* y una de *Cyrtopodium*. Se seccionaron fragmentos cuadrangulares de 5-7 mm por lado del tercio medio de hojas maduras. En varios casos se examinó tanto la superficie abaxial como la adaxial, pero en otros se observó solamente la cara abaxial, donde el patrón de cera epicuticular está por lo general más desarrollado o mejor conservado. Los fragmentos, tanto frescos como de ejemplares herborizados, fueron montados en portamuestras de platino sin ningún tratamiento previo, recubiertos con oro y observados en alto vacío a 15 Kv, principalmente a 500 y 3000 aumentos.

En varios casos se experimentó con muestras frescas sin recubrir, observándolas en bajo vacío, resultando en el colapso de las células epidérmicas y la distorsión de la estructura de la cera epicuticular. Estos problemas no se presentaron con muestras fueron recubiertas, excepto por un

colapso parcial de las células epidérmicas o la formación de grietas en la cera de algunas especies.

De tres de las especies (*M. maculata*, *M. sotoana* y *Cycnoches egertonianum*) se estudió una muestra fresca y una de ejemplar herborizado para determinar si había modificación en la cubierta de cera epicuticular debida a la herborización. También fueron comparadas muestras intactas de *M. luxata* y *M. andreettae* con otras lavadas en cloroformo durante 30-60 segundos para demostrar la solubilidad de la cera epicuticular.

Polinios. Se observó la forma, el arreglo y la ornamentación de las tétradas superficiales de polinios de 5 especies de *Mormodes* y una de *Cycnoches*. Los polinios fueron secados al aire, recubiertos con oro y observados en alto vacío a 15 Kv a 500, 2,000 y 18,000 aumentos..

Semillas. Se estudió la superficie de la semilla de 10 especies de *Mormodes*. Las semillas fueron secadas al aire, recubiertas con oro y observadas en alto vacío a 15 Kv en 80-100, 500-600, 1,500 y 2000 aumentos.

Número cromosómico.

Se llevó al cabo el conteo de los cromosomas somáticos de 3 especies de *Mormodes* a partir del meristemo apical de la raíz, aplicando una modificación de la técnica de aplastado con coloración Feulgen descrita por García (1990) de acuerdo con el procedimiento siguiente.

Se utilizaron raíces en crecimiento inmersas en el medio de cultivo; cuando se encontraban expuestas a la luz fueron cubiertas con papel de estaño 12 horas antes de ser recolectadas. La recolección se efectuó entre las 8:00 y las 9:00 hr (horario de verano), seccionándose los 5-7 mm apicales de la raíz con una navaja afilada. Para facilitar la penetración de los reactivos se practicó a cada ápice 4 cortes longitudinales a una profundidad de 1-1.5 mm. Los ápices recién seccionados fueron pretratados en solución acuosa 0.002 M de 8-hidroxiquinoleína a 18°C por periodos de 6 horas en la oscuridad. Al cabo de ese tiempo fueron fijados en Farmer (75% alcohol etílico absoluto, 25% ácido acético glacial) al menos durante 24 horas, manteniéndoseles en refrigeración.

Los ápices pretratados y fijados fueron sometidos a hidrólisis ácida en solución acuosa de HCl 1 N a 60°C durante 10 min. A continuación las muestras fueron teñidas con Feulgen en la oscuridad durante 20 minutos. Cada ápice fue a continuación colocado en un portaobjetos, retirándose la cofia y el tejido en diferenciación. El tejido meristemático fue dividido en dos o más porciones repartidas en sendos portaobjetos para facilitar la separación de las células. Se aplicó una gota de acetorceína y se cubrió el tejido con un cubreobjetos. Se golpeó ligeramente sobre el

cubreobjetos con la punta de unas pinzas de disección y/o con la goma de un lápiz encima del tejido para separar las células. Donde se observaron células en metafase se aplicó una presión mayor con la goma del lápiz hasta separar los cromosomas. Se hicieron preparaciones permanentes con resina sintética mediante el “procedimiento III” de García (1990), congelando la preparación en CO₂ sólido (“hielo seco”). Las preparaciones fueron examinadas en un microscopio de luz Zeiss en campo claro y contraste de fases. Los campos seleccionados para el conteo se fotografiaron con película Technical Pan 25 ASA y se usó revelador HC110. El conteo de los cromosomas se hizo en ampliaciones fotográficas y fue corroborado en las preparaciones permanentes.

Biología floral.

Se realizaron algunas observaciones sobre la longevidad de las flores, los cambios sufridos por la columna tras la remoción del polinario y la capacidad de producir frutos. También se tomaron notas adicionales sobre estos aspectos en varias plantas observadas en condiciones naturales. Sin embargo, el pequeño número de ejemplares disponibles no permitió un número de observaciones que pudiera ser analizado estadísticamente.

En tres ocasiones se observó personalmente la visita a las flores por abejas euglosinas, pero en todas ellas se trataba de plantas cultivadas fuera de su hábitat. Se recopiló información adicional sobre la polinización de *Mormodes* proporcionada por cultivadores aficionados y disponible en la literatura. También se revisaron los ejemplares de abejas euglosinas de la colección entomológica del Instituto de Biología, U. N. A. M. para ver si alguno de ellos portaba el polinario característico de *Mormodes*.

Composición de las fragancias florales.

Se analizó la fragancia floral de 25 plantas de *Mormodes*, representando un total de 17 especies. Once de las muestras (7 especies) fueron obtenidas específicamente para este estudio y el resto corresponden a información no publicada proporcionada por el Dr. Mark Whitten, de la Universidad de Florida en Gainesville. Sólo se incluyó en este trabajo información de plantas cuya identidad pudo verificarse. Las muestras se obtuvieron mediante el método de adsorción del aire de un espacio cerrado cargado con los compuestos volátiles (“headspace method”) de acuerdo con el procedimiento descrito por Whitten y Williams (1992), resumido a continuación.

Se obtuvieron muestras de inflorescencias unidas a la planta en ejemplares cultivados en el invernadero del Herbario AMO, en la Ciudad de México. La muestra de fragancia fue tomada

en el invernadero 3-5 días después de abrir las primeras flores, generalmente la muestra se tomó a temperatura ambiente pero en ocasiones se colocó una lámpara incandescente encendida a unos 40 cm del recipiente que contenía la inflorescencia para incrementar la temperatura ligeramente, lo que resultó en muestras más concentradas (M. Whitten, com. pers.)

La inflorescencia fue colocada dentro de una caja de plexiglás, un frasco de vidrio o una bolsa de polietileno, dependiendo de su forma y tamaño. El aire del interior del recipiente fue extraído con una bomba de vacío a razón de ca. 500 ml/min durante 4-5 hr a partir de las 9:00 o 10:00 hr (aparentemente la producción de compuestos volátiles en estas flores es mayor en el curso de la mañana, coincidiendo con las horas de mayor actividad de las abejas euglosinas, cf. Dressler 1982: 386). El aire extraído se hizo pasar a través de un tubo de vidrio de 60 x 9 mm conteniendo 150 mg del adsorbente Tenax TA (Alltech, Inc.) y 300 mg de carbón activado. Posteriormente se hizo una elución de los adsorbentes con hexano de grado analítico en sentido contrario al del flujo de aire, recogiendo el primer 1 ml de eluato en un vial de vidrio ámbar que fue sellado herméticamente.

Los eluatos fueron analizados por cromatografía de gases/espectrometría de masas en la Universidad de Florida en Gainesville por el Dr. Mark Whitten. Los detalles del instrumental, las condiciones del análisis y los métodos para identificar los compuestos y calcular la composición porcentual fueron descritos por Whitten y Williams (1992).

Análisis cladístico.

La información morfológica y anatómica y la referente a la composición química de las fragancias florales fueron analizadas en busca de caracteres potencialmente informativos para un análisis cladístico. La selección de taxa y caracteres y el análisis de la información se hizo de acuerdo con los procedimientos siguientes.

Selección de taxa terminales. El análisis abarcó un total de 25 taxa terminales, incluyendo a 24 especies de *Mormodes* (ca. 33% de las especies descritas y aceptadas actualmente) y al género *Cycnoches*. Fueron incluidas todas las especies de *Mormodes* que producen la inflorescencia en la base del brote en desarrollo, esto es, todos los representantes de la sección *Coryodes sensu* Salazar (1998; ver la Tabla 1), que constituyeron el grupo de estudio o grupo interno. El género *Cycnoches* y las catorce especies adicionales de *Mormodes*, que representan gran parte de la variación y la distribución geográfica de la sección *Mormodes sensu* Salazar (1998), fueron

incluidos como grupos externos. Tanto la especie tipo del género *Mormodes* como las de todas las secciones reconocidas previamente fueron incluidas en el análisis.

Selección y codificación de caracteres. Fueron seleccionados únicamente caracteres que varían de modo que al menos uno de sus estados está presente en dos o más de los taxa terminales. Este proceder excluyó a las autapomorfias (caracteres exclusivos o diagnósticos), que no aportan información sobre las relaciones entre los taxa terminales (cf. Wiley et al. 1991: 18). Se utilizaron 46 caracteres, 35 de ellos morfológicos (incluyendo macromorfológicos, micromorfológicos y anatómicos) y 11 de la composición química de las fragancias florales. Los caracteres fueron codificados como binarios y multiestado y estos últimos fueron tratados como no ordenados. Se otorgó el mismo peso a todos los caracteres.

De los 1150 datos incluidos en la matriz, 99 (=8.6%) correspondieron a datos faltantes, es decir, su estado en un taxon no pudo ser determinado por falta de material adecuado o información y otros 45 (=3.9%) fueron considerados no aplicables (p.ej., la forma del lóbulo medio cuando el labelo es entero). En ambos casos se asignó el código “?” a la casilla correspondiente en la matriz.

Análisis de los datos. Se efectuó un análisis de parsimonia de la matriz de datos, utilizando el programa PAUP (“Phylogenetic Analysis Using Parsimony”) versión 3.1.1 para computadora personal Macintosh (Swofford 1993). Se llevó al cabo una búsqueda heurística (aproximada) con intercambio de ramas por bisección y reconexión (“tree/bisection-reconnection branch-swapping,” o TBR), guardando todos los árboles más cortos (“MULPARS”) y con 20 réplicas de secuencia de adición aleatoria de los taxa. Se eligió la opción “steepest descent” y no hubo límite para el número de árboles retenidos para el intercambio de ramas.

Los árboles fueron arraigados de acuerdo con el método del grupo externo descrito por Nixon y Carpenter (1993), utilizando al género *Cycnoches* como grupo externo principal o basal (“prime outgroup” *sensu* Barriel y Tassy 1998 y referencias incluidas). La monofilesis de *Cycnoches* y *Mormodes* y su posición como grupos hermanos han sido establecidas en trabajos previos (Romero 1990; Chase y Hills 1992; Pridgeon y Chase 1998), lo que justifica restringir a *Cycnoches* a una posición basal con respecto al resto de los taxa terminales.

El apoyo de los clados se evaluó mediante un análisis “bootstrap” (Felsenstein 1985; Hillis y Bull 1993), el índice de decaimiento (“decay index” “branch support,” “Bremer support,” Bremer 1988, 1994; Morgan 1997) y el número de sinapomorfias.

El análisis bootstrap consiste en un muestreo aleatorio, con reemplazo, de los caracteres de la matriz de datos original para generar una nueva matriz, a partir de la cual se calcula un cladograma. El procedimiento se repite, observándose la frecuencia de aparición de los clados. Se efectuaron 500 réplicas de bootstrap con búsqueda heurística, TBR, MULPARS, secuencia de adición aleatoria y estableciendo en 100 el número máximo de árboles retenidos en la memoria para ser incluidos en el intercambio de ramas.

El índice de decaimiento es el número de pasos extra requeridos para que un clado que aparece en el o los cladogramas más parsimoniosos se colapse. Se obtuvo mediante un análisis restringido por clado ("clade constraint analysis;" Morgan 1998) con la opción "constraints" de PAUP, creándose un árbol restrictivo para cada clado (donde el único clado resuelto es el que se quiere evaluar) y calculándose los árboles más cortos que son incompatibles con el árbol restrictivo (es decir, aquellos en los que el clado evaluado no está presente). Se hicieron búsquedas heurísticas con TBR, MULPARS, 10 secuencias de adición aleatoria y "steepest descent," sin límite en el número de árboles retenidos en cada búsqueda.

RESULTADOS Y DISCUSION.

En esta sección se presentan y discuten los resultados obtenidos mediante los métodos señalados anteriormente. Gran parte de la información morfológica, fitoquímica y de historia natural producida o recopilada en el curso del estudio no está disponible en otra parte, por lo cual se presenta primero una descripción de dicha información de manera extensa. Posteriormente se presentan los caracteres que fueron usados específicamente en el análisis cladístico y los resultados de éste. Para simplificar la presentación, recurrentemente se hace referencia a tres secciones en el género *Mormodes*, a saber, *Mormodes*, *Coryodes* y *Aromatica* (esta última inédita), cuya justificación y definición formales se presentan posteriormente (ver Análisis cladístico y Tratamiento taxonómico, abajo).

MORFOLOGIA.

Arquitectura vegetativa.

Mormodes presenta una estructura vegetativa común a todos los géneros de Catasetinae y algunos miembros de Cyrtopodiinae, especialmente *Cyrtopodium*. Se trata de plantas simpodiales

con los brotes vegetativos divididos en una porción proximal rizomatosa, corta y poco conspicua en la cual son producidas las raíces, y una porción distal caulinar que porta las hojas y produce la(s) inflorescencia(s). La separación entre el rizoma y el tallo está señalada por la yema de renuevo, la cual es una yema dominante que asegura la continuación del simpodio (Fig. 3; cf. H. Rasmussen 1986). Arquitectónicamente esta estructura corresponde al modelo de Tomlinson, común a la mayoría de las orquídeas simpodiales y muchas otras monocotiledóneas (Hallé et al. 1978). En este contexto, el simpodio consiste de una serie de módulos ortotrópicos equivalentes con crecimiento determinado, sucesivamente generados en las yemas de renuevo de la base de los tallos.

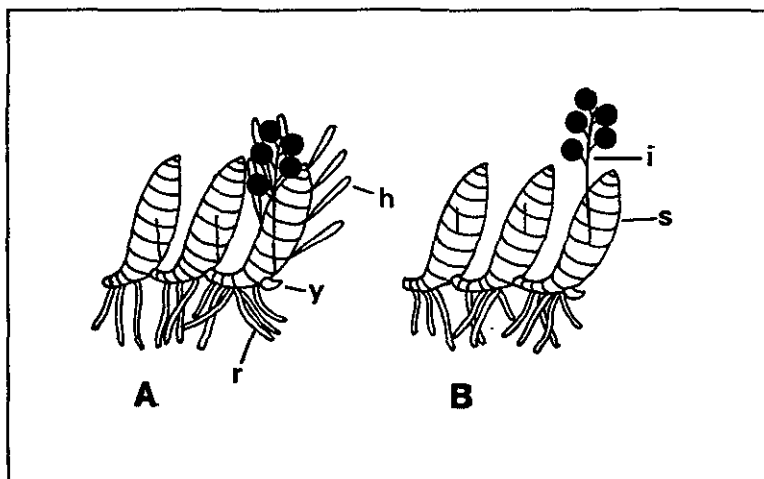


Fig. 3. Arquitectura de *Mormodes*. A, una planta con floración basal y hojas presentes durante la fase de actividad vegetativa. B, una planta con floración lateral sin hojas durante la fase de reposo vegetativo (r = raíz, y = yema de renuevo, s = pseudobulbo, h = hoja, i = inflorescencia).

Normalmente sólo se activa la yema dominante en cada temporada de crecimiento, resultando en una serie alterna de brotes dispuestos en zigzag. En ocasiones, sin embargo, se activan dos yemas situadas en lados opuestos del pseudobulbo y la planta adquiere dos frentes de crecimiento. Si las partes viejas de la planta mueren, las más jóvenes pueden constituir dos individuos separados (clones). También se da el caso de que, en pseudobulbos viejos o jóvenes cuya yema de renuevo se desarrolló previamente o fue dañada, se activen una o más yemas latentes en otros nudos. La activación de estas yemas de reserva posibilita la multiplicación por pseudobulbos

viejos o “traseros,” un método de propagación comúnmente utilizado por los cultivadores

Raíz.

Las raíces están asociadas con los nudos del rizoma, apareciendo en la base del nuevo brote cuando éste tiene pocos centímetros de largo. Las raíces son cilíndricas, relativamente gruesas (3-8 mm de diámetro) y en ocasiones se ramifican. La zona en crecimiento activo abarca ca. 0.5-1 cm en el extremo apical de la raíz, siendo éste agudo o algo atenuado pero redondeado en el ápice extremo y de color amarillo o verde pálido. La porción diferenciada de la raíz está cubierta completamente por velamen y es de color blanco, tornándose grisácea o pardo-amarillenta con el tiempo. Las raíces mueren al final de la fase de actividad vegetativa pero permanecen en su sitio durante varios años, constituyendo un substrato orgánico que retiene agua y solutos.

El velamen es de tipo *Cymbidium*, con 5-8 capas de células. La corteza no presenta pseudovelamen (el cual está presente en *Catasetum*, *Clowesia* y *Cycnoches*), pero hay idioblastos con engrosamientos espiralados en la pared celular (Porembski y Barthlott 1988). No hay raicillas recolectoras de detritos, las cuales frecuentemente son producidas en *Catasetum* y *Clowesia* además de varios otros taxa fuera de las *Catasetinae* (p.ej., Dressler 1981: 90, 92).

Es común encontrar micelio en la madera en descomposición en la que están inmersas las raíces de *Mormodes*, lo cual parece un claro indicio de la presencia de simbiosis micorrízicas (Horich 1976; Salazar, obs. pers.). Sin embargo, no se han efectuado estudios sobre la micorriza de *Mormodes* y su presencia no ha sido explícitamente demostrada en el género.

Una característica sobresaliente, aunque no exclusiva, de las raíces de algunas especies de *Mormodes* es el potencial de producir brotes adventicios o “hijuelos” en el ápice (cf. H. Rasmussen 1986). Esta situación ha sido notada en plantas adultas de *M. tuxtliensis* en el campo (Salazar, obs. pers.) y en plántulas de *M. badia* y *M. oestlundiana* cultivadas asimbióticamente a partir de semillas (M. Ramírez, comunicación personal 1988; J. Nava, comunicación personal 1998). En condiciones naturales este atributo podría contribuir a la permanencia de un genotipo en un micrositio especializado que puede ser difícil de encontrar y colonizar repetidamente. Es razonable suponer que las plántulas originadas de ápices de raíces *in situ* podrían alcanzar la talla reproductiva en un tiempo más corto que aquellas originadas de la germinación de una semilla si obtienen recursos directamente de la planta madre al menos en las etapas iniciales. Las plántulas

adventicias que han sido observadas en el campo presentaban unseudobulbo diminuto y varias hojas y raíces bien desarrolladas, habiéndose originado de una raíz producida pocos meses antes.

La capacidad de producir hijuelos a partir del ápice de las raíces proporciona un método no destructivo para la propagación masiva *in vitro* de las plantas de *Mormodes*. Zimmer (1991) ha descrito un método para inducir la formación de brotes a partir de raíces en *M. lineata*, el cual ha resultado exitoso también para *M. oestlundiana* (J. Nava, com. pers. 1998).

Tallo.

Los tallos de *Mormodes* (y el resto de las *Catasetinae*) están notablemente engrosados, formandoseudobulbos constituidos por varios (ca. 8-16) entrenudos. Losseudobulbos generalmente son ovoides a cilíndrico-fusiformes pero en algunas especies (p.ej., *M. pardalinata*) pueden ser elipsoides o en ocasiones globosos (Fig. 4-A-C). Normalmente son verdes y persisten durante varias temporadas de crecimiento, perdiendo volumen y arrugándose gradualmente hasta secarse al cabo de 4-5 años. Es probable que durante ese período losseudobulbos producidos en previas temporadas de crecimiento transfieran gradualmente recursos a los nuevos brotes, como sucede en *Catasetum* (Benzing et al. 1982; Zimmerman 1990).

Un estudio anatómico efectuado por Arreaza y Divassón (1982) mostró que losseudobulbos de los distintos géneros de *Catasetinae* son anatómicamente muy similares, presentando una epidermis monoestratificada carente de estomas, parénquima homogéneo conteniendo idioblastos con rafidios y haces vasculares colaterales. Losseudobulbos de las especies de *Mormodes* examinadas en ese estudio tienen la cutícula comparativamente delgada y es muy probable que esta característica sea común a todas las especies del género, el cual se distingue con relativa facilidad de los otros por la textura más suave de losseudobulbos.

En plantas cultivadas que accidentalmente permanecieron durante varias semanas en la oscuridad se ha observado un ahilamiento o “etiología” de los tallos, los cuales tienen catáfilas aclorófilas en los nudos (Salazar, obs. pers.). Estos tallos alargados producen raíces a intervalos y generalmente son blancos o amarillentos. Una condición similar ha sido observada en la naturaleza en plantas jóvenes creciendo bajo la corteza de árboles muertos o inmersas en la madera podrida en tocones (p.ej., *M. lineata*, *M. maculata*, *M. tuxtliensis*); algunas de esas plantas consistían exteriormente solamente de unseudobulbo, pero al hurgar en la madera se encontró una

gran cantidad de biomasa en forma de rizomas aclorófilos y raíces. La observación reiterada de este fenómeno en el campo sugiere que las plantas de *Mormodes* que germinan en la madera en descomposición pueden vivir por periodos largos (¿hasta varios años?) sin realizar fotosíntesis y dependiendo nutricionalmente de simbiontes fúngicos saprófitos para eventualmente producir unseudobulbo vigoroso y florecer.

Hoja.

En *Mormodes* cada pseudobulbo porta de 6 a 12 hojas cuyas láminas se despliegan en su parte superior como un abanico (Fig. 4-A, B). Las hojas están constituidas por una vaina tubular y una lámina decidua. La separación de la lámina y la vaina foliar se da en una zona de abscisión bien definida y tras la caída de las hojas las vainas de algunas especies de la sección *Mormodes* pueden presentar diminutas espinas que representan proyecciones de las nervaduras principales, las cuales generalmente están ausentes o son muy poco conspicuas en las secciones *Coryodes* y *Aromatica*. Las vainas persisten durante varios años, tornándose papiráceas, blancas o plateadas, deshaciéndose gradualmente. Los entrenudos inferiores del pseudobulbo también están cubiertos por vainas sin lámina foliar, o con ésta muy reducida. Durante el desarrollo temprano del nuevo brote estas vainas son herbáceas y producen gotas de néctar en el exterior..

A diferencia de las secciones *Coryodes* y *Aromatica*, donde la floración siempre se presenta antes de la caída de las láminas foliares, en las sección *Mormodes* las láminas foliares generalmente están ausentes o se están marchitando cuando se presenta la antesis (Figs. 3, 4).

Las láminas foliares son mesomórficas y probablemente llevan al cabo la fotosíntesis por la vía C₃, como las de *Catasetum integerrimum* (Benzing et al. 1982), manteniéndose funcionales durante varios meses y senesciendo y cayendo en el curso de unas pocas semanas al final del periodo de actividad vegetativa una vez que el pseudobulbo ha alcanzado su talla definitiva. Este atributo es común a todos los miembros de la subtribu con excepción del género *Dressleria*, cuyas hojas aparentemente son más longevas (Romero 1990). Es posible que la presión ejercida en las bases de las hojas al ir engrosando el pseudobulbo, la cual en ocasiones llega a romper las vainas foliares, tenga alguna influencia en la senescencia de las hojas, aunque su marchitamiento y caída parecen estar también reguladas hormonalmente, pues las láminas caen aun si el pseudobulbo alcanzó una talla inferior a la normal, p.ej., debido a un cultivo deficiente (Salazar, obs. pers.).

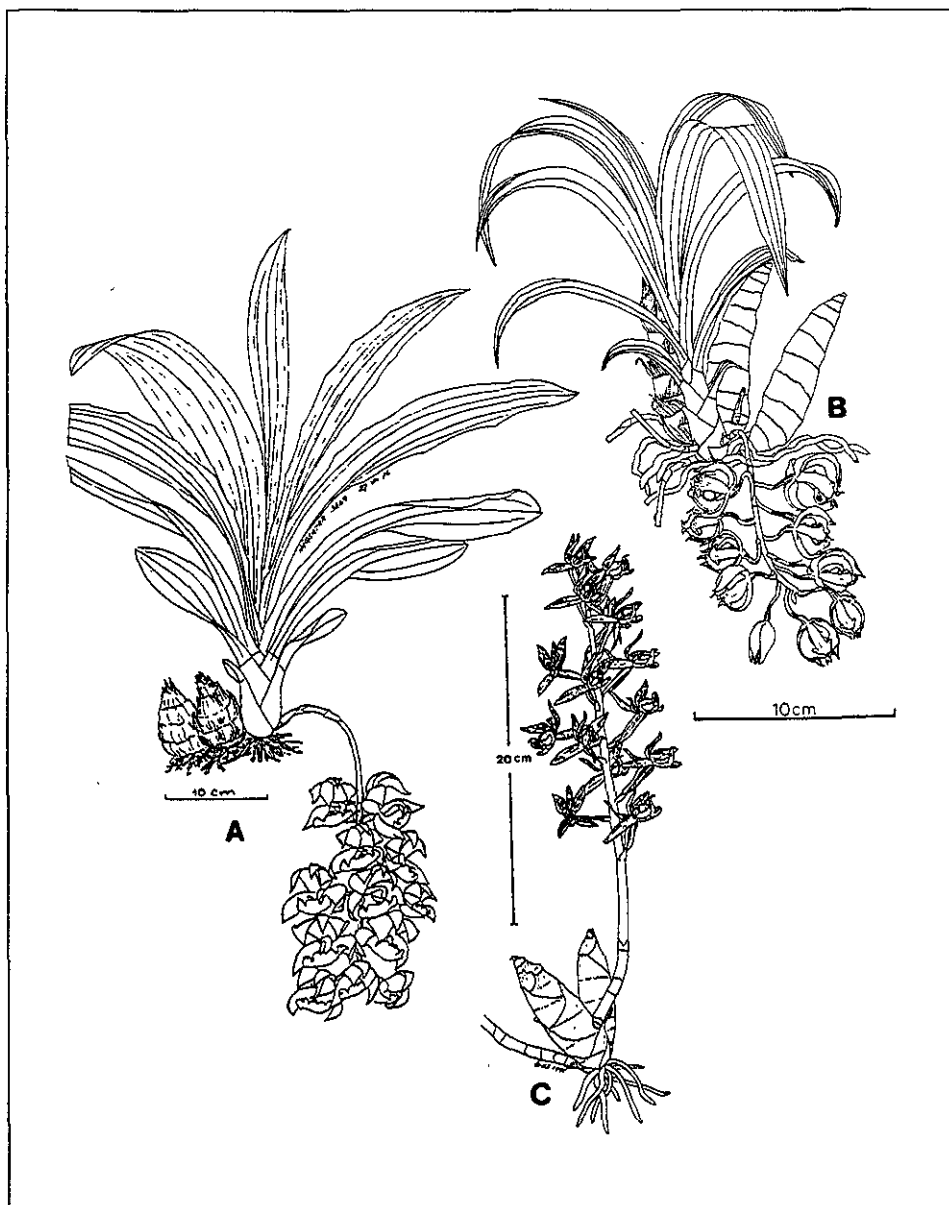


Fig. 4. Morfología general de *Mormodes*. A, *M. pardalinata* (sección *Coryodes*), dibujo de E. Hágsater basado en Hágsater 3869. B, *M. ramirezii* (sección *Aromatica*), dibujo de G. A. Salazar basado en Salazar y Soto 2205. C, *M. castroi* (sección *Mormodes*), dibujo de G. A. Salazar basado en Salazar 4960.

Las láminas foliares son plicadas, tienen vernación convoluta y presentan una nervadura central y dos laterales prominentes en el envés y hundidas en el haz, además de un número mayor de nervaduras secundarias menos evidentes. Todas las especies de *Mormodes* examinadas presentan una gran cantidad de fibras de esclerénquima no asociadas a tejido vascular dispuestas paralelamente a las nervaduras en 3-4 estratos, siendo más numerosas en un estrato adyacente a cada epidermis. Los otros tres géneros de *Catasetinae* que han sido estudiados anatómicamente presentan fibras en grado variable, pero éstas nunca son tan abundantes como en *Mormodes* (Arreaza y Divassón 1982; Salazar, obs. pers.). Asociadas con los haces vasculares, hay numerosas células de sílice con cuerpos de sílice cónicos (cf. Möller y Rasmussen 1984).

Las hojas de *Mormodes* generalmente son hipostomáticas. Arreaza y Divassón (1982) reportaron estomas escasos en la epidermis adaxial de *M. amazonica* y *M. variabilis*, pero en todas las especies examinadas para el presente estudio los estomas estuvieron restringidos a la superficie abaxial. Los estomas son de tipo anomocítico y se encuentran al mismo nivel que el resto de la epidermis, estando protegidos por un reborde cuticular ligeramente prominente (cf. Figs. 7-B, D, 10-C).

El mesofilo es homogéneo, de tipo esponjoso. En algunas especies existen espacios aéreos y puede haber células buliformes cerca de los márgenes. En la mayoría de las especies examinadas se encontró un gran número de idioblastos con haces de acículas (rafidios) de oxalato de calcio. En *M. lineata* se observaron idioblastos sin cristales definidos que podrían representar una fase inmadura del desarrollo de los idioblastos con rafidios.

En las especies de *Mormodes* asignadas aquí a las secciones *Coryodes* y *Aromatica* y en las dos especies de *Cycnoches* examinadas (una de la sección *Cycnoches* y otra de la sección *Heteranithae*), el mesofilo contiene idioblastos cilíndricos muy alargados (ca. 80-460 μm de largo y 30-80 μm de diámetro) con engrosamientos espiralados en la pared celular (Fig. 5). En contraste, todas las especies de la sección *Mormodes* estudiadas carecen por completo de este tipo de idioblastos, los cuales también están ausentes en los representantes de *Catasetum*, *Clowesia* y *Cyrtopodium* examinados (Tabla 3). No ha sido posible estudiar representantes de *Dressleria* para determinar si presentan idioblastos espiralados. Estos idioblastos son similares a los reportados para *Bulbophyllum buntingii* por Olatunji y Nengim (1980: Fig. 1-F). Olatunji y Nengim (1980) se refirieron a este tipo de células como "idioblastos traqueoidales" o "elementos traqueoidales"

en referencia a su parecido con las traqueidas del tejido vascular y reportaron que los engrosamientos de la pared secundaria en la mayoría de los casos que ellos estudiaron (83 especies de orquídeas africanas) están lignificados. Sin embargo, Pridgeon (1982) encontró que, en la subtribu Pleurothallidinae, los engrosamientos son predominantemente celulósicos y sugirió usar “idioblastos espiralmente engrosados” en lugar de “idioblastos traqueoidales.” En *Mormodes* y *Cycnoches* los engrosamientos al parecer no están lignificados (M. Pera, com. pers. 1996).

Idioblastos de varias formas con engrosamientos espiralados se encuentran en numerosas epífitas, principalmente en la corteza de la raíz y el tallo y en el parénquima y la hipodermis de las hojas (Olatunji y Nengim 1980; Porembski y Barthlott 1988; Pridgeon 1982; Benzing 1990). Generalmente se ha atribuido a estas células especializadas la función de almacenar agua y proporcionar apoyo mecánico al tejido, previniendo el colapso celular durante períodos de pérdida de humedad (Olatunji y Nengim 1980; Pridgeon 1982; Kashim y Rao 1986; Benzing 1990). Su presencia en algunas especies de *Mormodes* y *Cycnoches* es interesante, pues las hojas son deciduas y están ausentes durante la temporada más seca del año. Llama la atención que las especies de *Cycnoches* estudiadas, que solamente se encuentran en bosques tropicales muy húmedos, presentan este tipo de células en gran abundancia, mientras que éstas están ausentes en los representantes de *Catasetum*, *Clowesia* y *Cyrtopodium*, que prosperan en hábitats más secos. Las plantas de *Cycnoches* parecen ser muy susceptibles al estrés hídrico y la gran cantidad de células capaces de almacenar agua que están presentes en las hojas podrían constituir un medio para contrarrestarlo.

Las especies de *Mormodes* en cuyas hojas se encontraron idioblastos con engrosamientos espiralados conforman dos grupos ecológicos bien definidos. Por una parte está *M. aromatica*, que habita en el ecotono del bosque tropical caducifolio y los bosques cálidos de encino entre 1200 y 1700 m de altitud, en algunas áreas compartiendo el hábitat con *Clowesia thylacochila* (Salazar, obs. pers.) y sujeta a una temporada de sequía muy pronunciada. Por otra parte, hay idioblastos espiralados en *M. maculata*, *M. tuxtensis*, *M. nagelii*, *M. luxata*, *M. pardalinata* y *M. uncia* (otras dos especies de este grupo, *M. sanguineoclaustra* y *M. williamsii* no fueron examinadas). Todas ellas se desarrollan principalmente en bosques de encino y de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y la ecoclina de éste y el bosque tropical perennifolio entre unos 500 y 2200 m de altitud. Las especies de la sección *Mormodes*, ninguna de las cuales presentó idioblastos espiralados, se

encuentran predominantemente en altitudes bajas y medias, principalmente en bosques tropicales perennifolios y subcaducifolios, incursionando en algunos casos en bosques mesófilos de montaña (p.ej., *M. colossa* Rchb. f.) Sin embargo, algunas de ellas prosperan en las zonas de transición entre el bosque tropical caducifolio y los encinares y pinares cálidos sujetos a períodos de sequía marcados, p.ej., *M. badia* Rolfe ex Watson y *M. oestlundiana* Salazar & Hågsater.

Tabla 3. Idioblastos espiralados en el mesofilo en la subtribu Catasetinae y *Cyrtopodium*.

Taxon	Idioblastos espiralados	Ejemplar
<i>Cyrtopodium paniculatum</i>	ausentes	Salazar 4629
<i>Catasetum integerrimum</i>	ausentes	Cedillo 2473
<i>Clowesia dodsoniana</i>	ausentes	Magallanes 4244
<i>Cycnoches egertonianum</i>	abundantes	Martinez 16830
<i>C. ventricosum</i>	abundantes	Martinez 7893
<i>Mormodes andreettae</i>	ausentes	Williams 940
<i>M. aromatica oleocaurantiaca</i>	escasos	Salazar 4602
<i>M. badia</i>	ausentes	Salazar 2021
<i>M. colossa</i>	ausentes	Salazar 5259
<i>M. fractiflexa</i>	ausentes	Salazar 5309
<i>M. horichii</i>	ausentes	Blackmore & Heath 2119
<i>M. lineata</i>	ausentes	Skutch 2002
<i>M. lobulata</i>	ausentes	Salazar 5312
<i>M. luxata</i>	escasos	Salazar 3602
<i>M. maculata unicolor</i>	escasos	Salazar 2747
<i>M. nagelii</i>	escasos	Salazar 3000
<i>M. oberlanderiana</i>	ausentes	Haught 2561
<i>M. oestlundiana</i>	ausentes	Salazar 4418
<i>M. paraënsis</i>	ausentes	Salazar 4971
<i>M. pardalinata</i>	escasos	Aguirre y Soto 1434
<i>M. sotoana</i>	ausentes	Salazar 4450
<i>M. tuxtliensis</i>	escasos	Salazar 4863
<i>M. uncia</i>	escasos	Soto 7434
<i>M. warszewiczii</i>	ausentes	Whitten 933

La información anterior sugiere que, en el caso de las especies de Catasetinae y *Cyrtopodiinae* examinadas, no hay una relación directa entre la presencia de idioblastos espiralados, considerados como una adaptación a la sequía, y los hábitats más restrictivos en cuanto a la humedad disponible. Por el contrario, las especies que exhiben dichas células especializadas se encuentran generalmente en los ambientes más húmedos. Lo anterior podría significar que estas últimas requieren de protección adicional contra la sequía, al menos en el caso de *Cycnoches*.

Algunas especies de *Mormodes* presentan hojas conspicuamente glaucas (principalmente en el envés), mientras que otras carecen de ese atributo. El aspecto glauco se pierde después de

frotar suavemente la superficie de la hoja con el dedo o con un copo de algodón, lo cual sugirió que dicho aspecto podría consistir de cera epicuticular como la que produce el revestimiento ceroso o pruina ("wax bloom") en las hojas y frutos de muchas plantas (Fahn 1974; Wilkinson 1979; Martin y Juniper 1970). Las ceras epicuticulares son mezclas complejas comúnmente constituidas por hidrocarburos de cadena larga, alcoholes, cetonas, ácidos grasos e hidroxi-grasos, ésteres y en ocasiones di- y triterpenos, flavonas y esteroides (Martín y Juniper 1970; Kolattukudy 1980). La observación al microscopio electrónico de barrido (MEB) de fragmentos de hojas frescas y de ejemplares herborizados de 13 especies de *Mormodes* reveló en todas ellas la presencia de depósitos de cera epicuticular cuya estructura difiere entre las especies de hojas glaucas y no glaucas (Tabla 4, Figs. 6-10). Tanto en el caso de las hojas glaucas como no glaucas la cubierta de cera se disolvió total o parcialmente en un baño de cloroformo siendo cepilladas suavemente con un pincel fino (Fig. 7). La estructura de la cera no difirió al comparar una muestra fresca con otra de la misma especie obtenida de un ejemplar herborizado (Fig. 9-A-C).

Las especies con hojas no glaucas presentan una cubierta continua de cera epicuticular amorfa, esto es, básicamente lisa sobre la cual hay irregularidades o gránulos poco definidos que varían en tamaño y densidad, habiendo una gradación desde gránulos escasos y aislados como en *M. badia* (no mostrada) y *M. tezontle* (Fig. 6-A) hasta irregularidades muy numerosas y frecuentemente anastomosadas que cubren la mayor parte de la superficie, como en *M. sotoana*, *M. lineata*, *M. aromatica* y *M. andreettae* (Figs. 6-C-D, 7-A-B). *Mormodes lineata* (Fig. 6-C) y *M. aromatica* (Fig. 6-D) presentan además escamas incipientes muy dispersas. La estructura de la cera es similar en ambas superficies foliares, pero las irregularidades siempre están más desarrolladas en la abaxial.

Cabe remarcar que el reporte previo de Salazar (1998) en el sentido de que las hojas de algunas especies de *Mormodes* carecen de cera epicuticular es erróneo y se debió a una técnica de observación deficiente, esto es, la observación en el MEB de muestras de hojas frescas sin recubrir, en las cuales la cubierta de cera sufrió una distorsión (probablemente fusión o evaporación a consecuencia de la energía provista por el haz de electrones). Las muestras recubiertas, en cambio, no sufrieron distorsión más allá del colapso parcial de la célula, sin modificación aparente de la estructura de la cera. En muestras frescas recubiertas y no recubiertas con oro el colapso celular siempre se presentó más pronto en las especies con hojas no glaucas que en las de hojas glaucas.

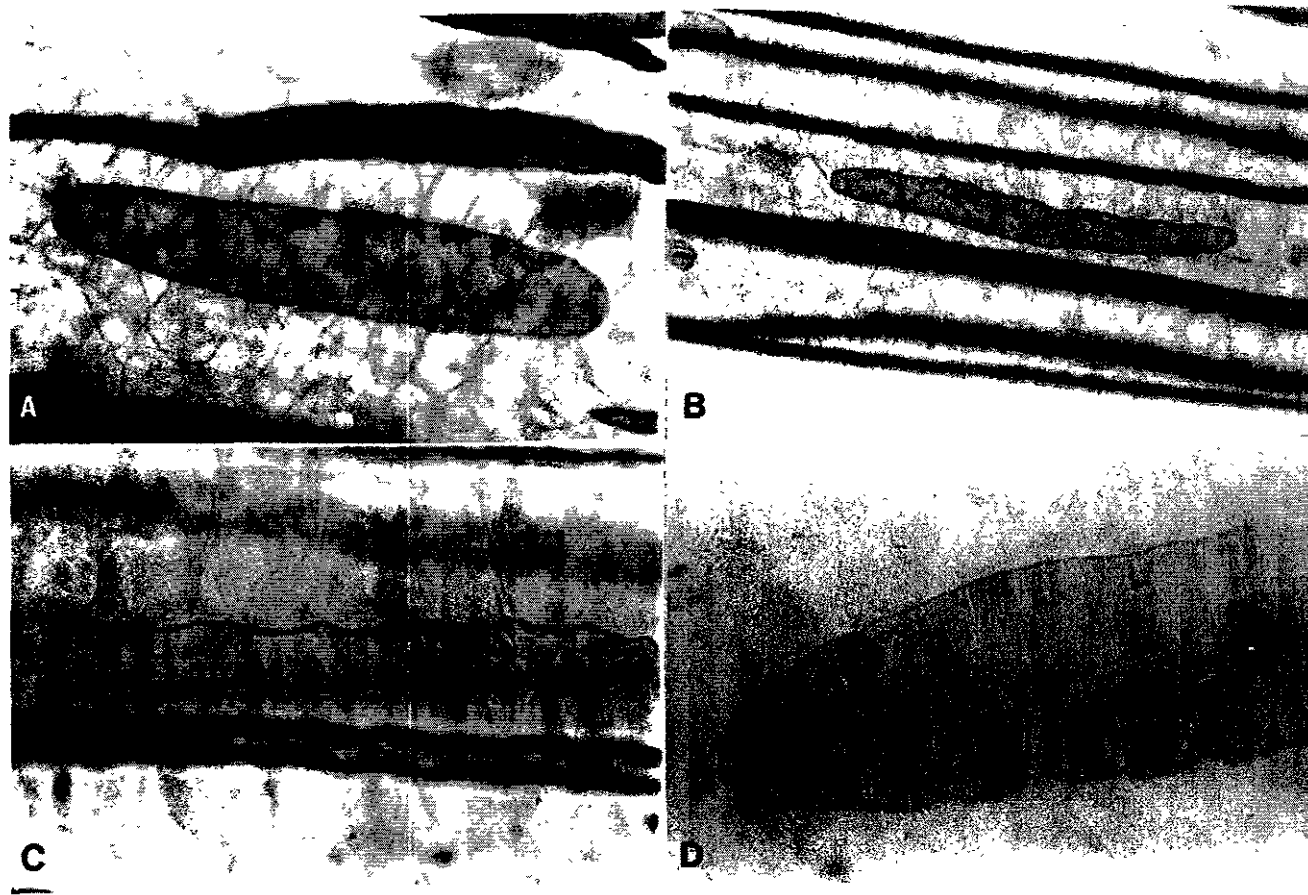


Fig. 5. Fotomicrografías de idioblastos con engrosamientos espiralados en la pared secundaria en el mesófilo de *Mormodes* y *Cycnoches*. Hojas aclaradas, fotografiadas en campo claro con filtros azul y verde. A, *Mormodes pardalinata*, objetivo 40× (Aguirre 1434). B, *M. maculata*, objetivo 20× (Salazar 2747). C, *M. uncinata*, objetivo 40× (Soto 7434). D, *Cycnoches egerionianum*, objetivo 40× (Martínez 16830).

En las especies con hojas glaucas la cera presenta una estructura más compleja, consistiendo en una cubierta densa y continua de escamas prominentes no orientadas (*sensu* Barthlott y Frölich 1983). Generalmente en la superficie adaxial las escamas están al menos parcialmente inclinadas u horizontales y frecuentemente se fusionan en placas que recuerdan el aspecto de un líquen foliáceo (Fig. 9-A). En la superficie abaxial, en cambio, predominan las escamas verticales (Figs. 8, 9-B-D). Las escamas abaxiales tienen por lo general una forma redondeada o poligonal, los bordes irregularmente crenados y frecuentemente algo recurvados y miden aproximadamente entre 3.5 y 6.5 μm de ancho. En los rebordes cuticulares de los estomas, las escamas de cera son más pequeñas o son reemplazadas por gránulos irregulares.

Se examinó también la estructura de la cera epicuticular en otros géneros de *Catasetinae* y en *Cyrtopodium*, todos los cuales presentan hojas no glaucas (Tabla 4). La cera en *Cyrtopodium* (Fig. 10-A) y *Catasetum* (Fig. 10-B) es amorfa, con pequeños gránulos irregulares y algunas escamas incipientes similares a las de *Mormodes lineata* y *M. aromatica* (cf. Fig. 6-C-D). En *Clowesia* la cera es lisa, detectándose escasas escamas incipientes en algunos rebordes cuticulares estomáticos. La muestra de *C. dodsoniana* fue la única en presentar un cúmulo definido de cera en cada vértice del reborde estomático (Fig. 10-C). En los ejemplares herborizados de *Cycnoches* la cera epicuticular luce como una cubierta lisa continua (no mostrada), pero en una muestra fresca de *C. egeronianum* se observaron gránulos y escamas incipientes al menos en ciertas áreas, especialmente en los límites entre las células epidérmicas (Fig. 10-D).

Como parte de la cutícula, que constituye la interfase entre la planta y el ambiente externo, la cera epicuticular puede desempeñar importantes funciones como la reducción de la pérdida de agua por evaporación, la prevención de la pérdida de componentes de la planta por difusión, la protección contra la radiación solar excesiva y contra la congelación, la regulación de la temperatura y la regulación de la humectación de la superficie de la planta y la deposición y absorción de sustancias del exterior (Martin y Juniper 1970; Holloway 1971; Barthlott 1990; Chiu et al. 1992; Osborne y Stevens 1996). Barthlott (1990) ha sugerido que una superficie microscópicamente rugosa reduce la adhesión de partículas contaminantes (incluyendo, por ejemplo, esporas), altera la reflexión de la luz, incrementa la turbulencia del aire sobre la superficie influenciando la regulación de la temperatura y el intercambio gaseoso y, si se trata de una cubierta hidrofóbica, incrementa la repelencia al agua (Fig. 11).

Tabla 4. Estructura de la cera epicuticular foliar de *Catasetinae* y *Cyrtopodium* en el MEB.

Taxon	Estructura de la cera	Aspecto	Material	Origen	Ejemplar
<i>Catasetum integerrimum</i>	granulosa	no glauca	vivo	San Luis Potosí	Salazar s n
<i>Clowesia dodsoniana</i>	lisa	no glauca	herborizado	Jalisco	Magallanes 4244
<i>C. thylaciochila</i>	lisa	no glauca	vivo	Guerrero	Salazar 6003
<i>Cycnoches egertonianum</i>	lisa con pocos gránulos	no glauca	vivo	Chiapas	Martínez 16830
<i>C. ventricosum</i>	lisa	no glauca	herborizado	Chiapas	Martínez 7893
<i>Cyrtopodium paniculatum</i>	granulosa	no glauca	vivo	San Luis Potosí	Salazar s n.
<i>Mormodes andreettae</i>	granulosa	no glauca	herborizado	Ecuador	Williams 940
<i>M. aromatica</i> var. <i>oleoaurantiaca</i>	granulosa	no glauca	vivo	Guerrero	Soto s.n.
<i>M. badia</i>	lisa con pocos gránulos	no glauca	vivo	Jalisco	Linares s.n.
<i>M. horichii</i>	lisa con pocos gránulos?	no glauca	herborizado	Honduras	Blackmore & Heath 2119
<i>M. lineata</i>	granulosa	no glauca	vivo	Oaxaca	Salazar 5838
<i>M. luxata</i>	escamosa	glauca	herborizado	Jalisco	Salazar 3602
<i>M. maculata</i> var. <i>maculata</i>	escamosa	glauca	vivo	Oaxaca	Pérez 388
<i>M. maculata</i> var. <i>unicolor</i>	escamosa	glauca	herborizado	Veracruz	Lyonnet 55050016
<i>M. nagelii</i>	escamosa	glauca	vivo	Chiapas	Salazar 4451
<i>M. pardalinata</i>	escamosa	glauca	vivo	Nayarit	Aguirre 1434
<i>M. sotoana</i>	granulosa	no glauca	herborizado	Guatemala	Salazar 4450
<i>M. sotoana</i>	granulosa	no glauca	vivo	Veracruz	Hernández s.n.
<i>M. tezontle</i>	granulosa	no glauca	vivo	Guerrero	Leleu s.n.
<i>M. uncia</i>	escamosa	glauca	vivo	Oaxaca	Soto 7434
<i>M. williamsii</i>	escamosa	glauca	herborizado	Jalisco	Salazar 3688

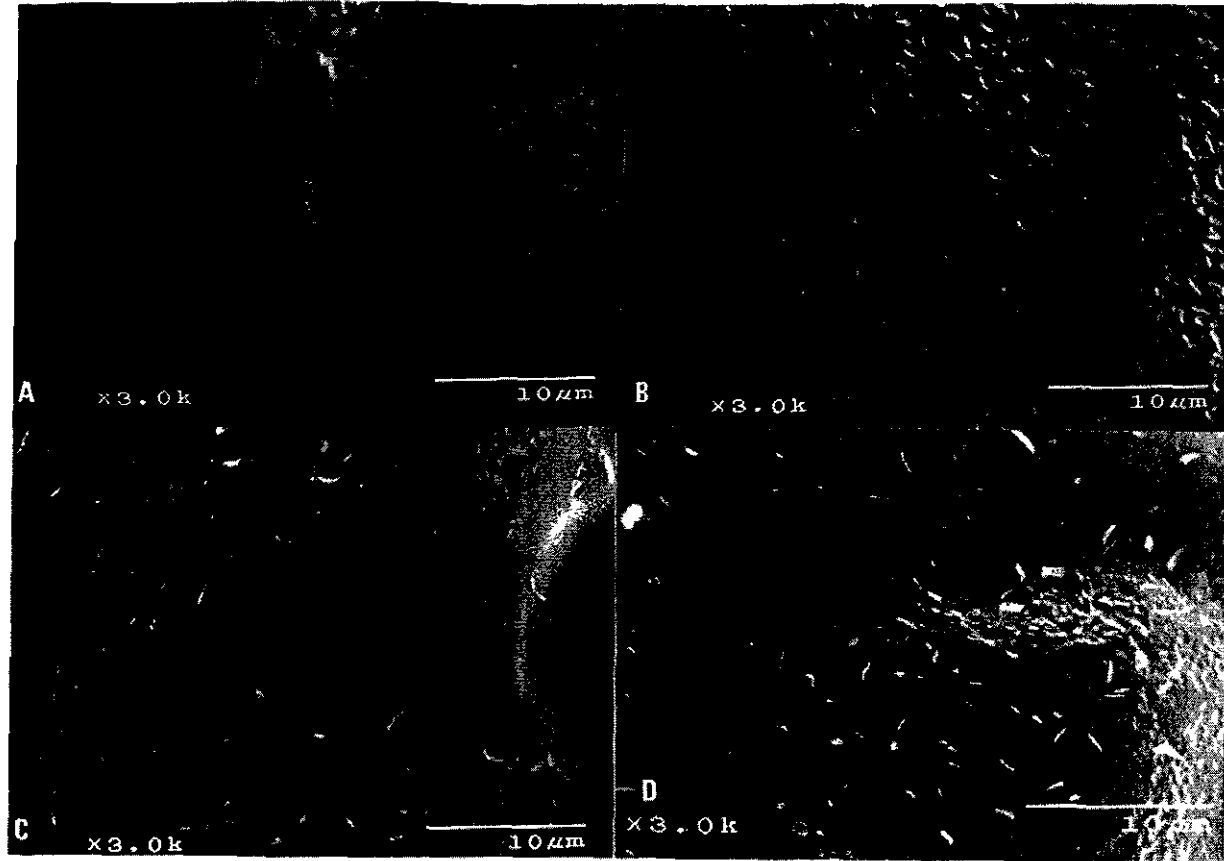


Fig. 6. Cera epicuticular amorfa en hojas de *Mormodes*. MEB, en todos los casos se muestra la superficie abaxial A, *M. tezontle* en fresco (Leleu s.n.), nótese la acumulación de cera en grumos en la zona de unión entre dos células epidérmicas. B, *M. sotoana* en fresco (Hernández s.n.). C, *M. lineata* en fresco (Salazar 5838) mostrando algunas escamas incipientes irregulares. D, *M. aromatica* en fresco (Soto s.n.) con escamas diminutas dispersas.

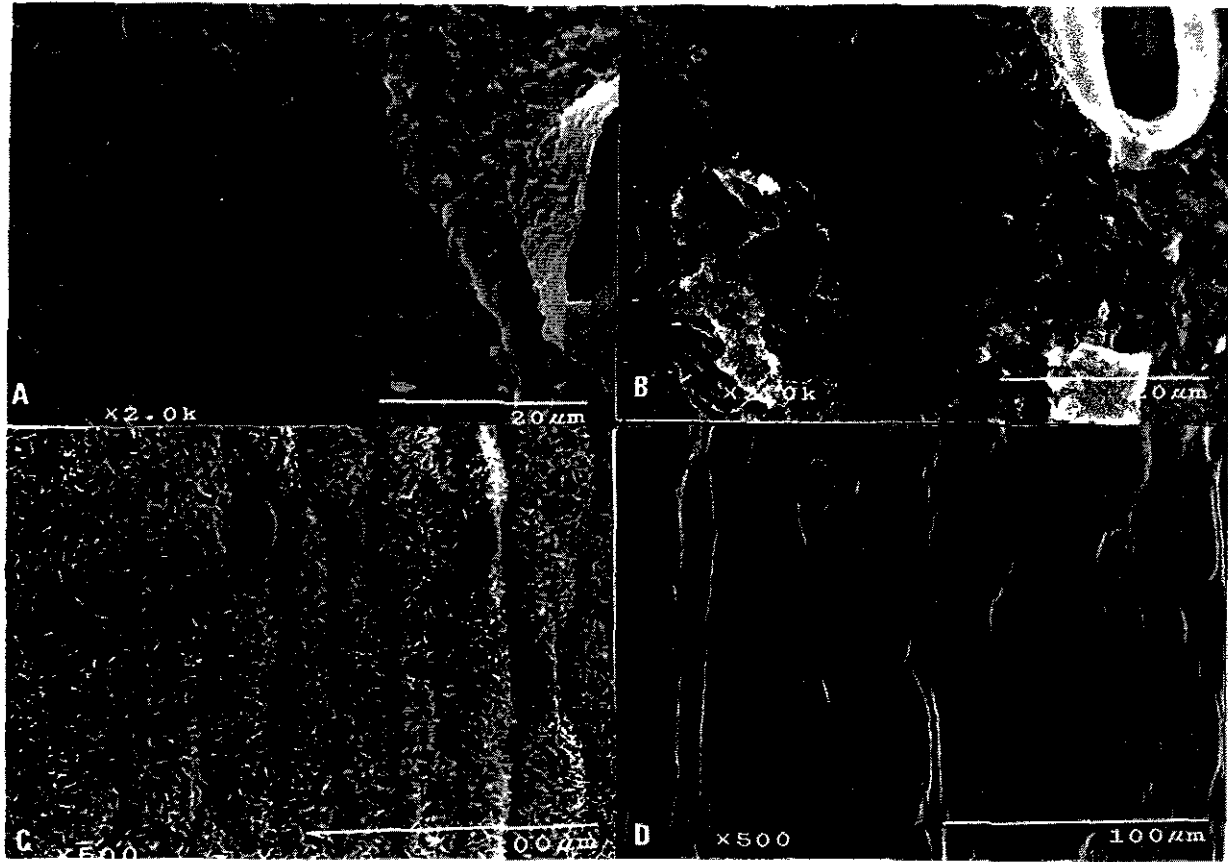


Fig. 7. Cera epicuticular en las hojas de *Mormodes*. MEB. en todos los casos se muestra la superficie abaxial. A. cera amorfa en una muestra intacta de *M. andreettae*, ejemplar herborizado (*Williams 940*). B. fragmento de la misma muestra de *M. andreettae* lavada con cloroformo, mostrando disolución de la cubierta de cera. C. cera formando escamas no ordenadas en una muestra intacta de *M. luxata*, ejemplar herborizado (*Salazar 3602*). D. fragmento de la misma muestra de *M. luxata* lavada con cloroformo mostrando la completa disolución de la cubierta de cera.

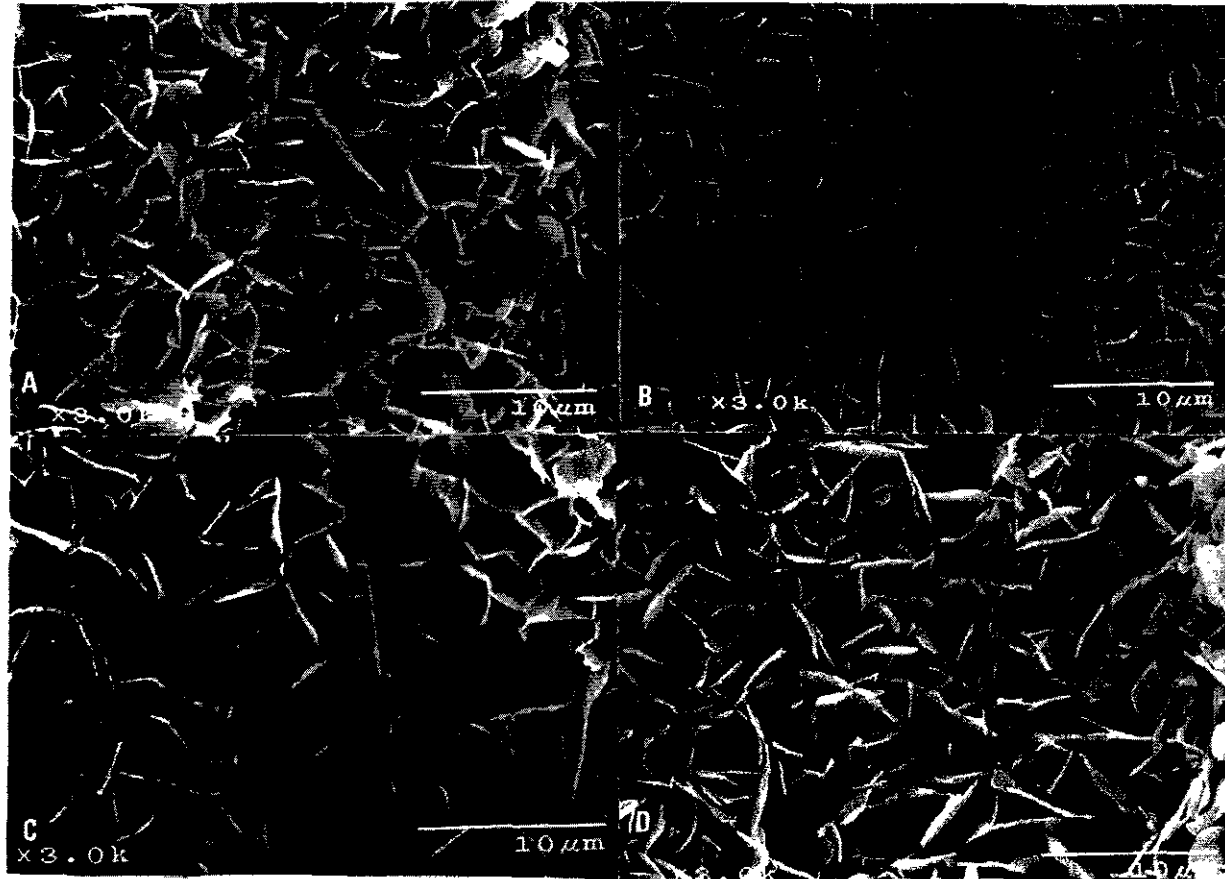


Fig. 8. Cera epicuticular formando escamas no ordenadas en las hojas de *Mormodes*. MEB, en todos los casos se muestra la superficie abaxial. A, *M. luxata*, ejemplar herborizado (Salazar 3602). B, *M. uncia* en fresco (Soto 7434). C, *M. pardalinata* en fresco (Aguirre 1434). D, *M. williamsii*, ejemplar herborizado (Salazar 3688).

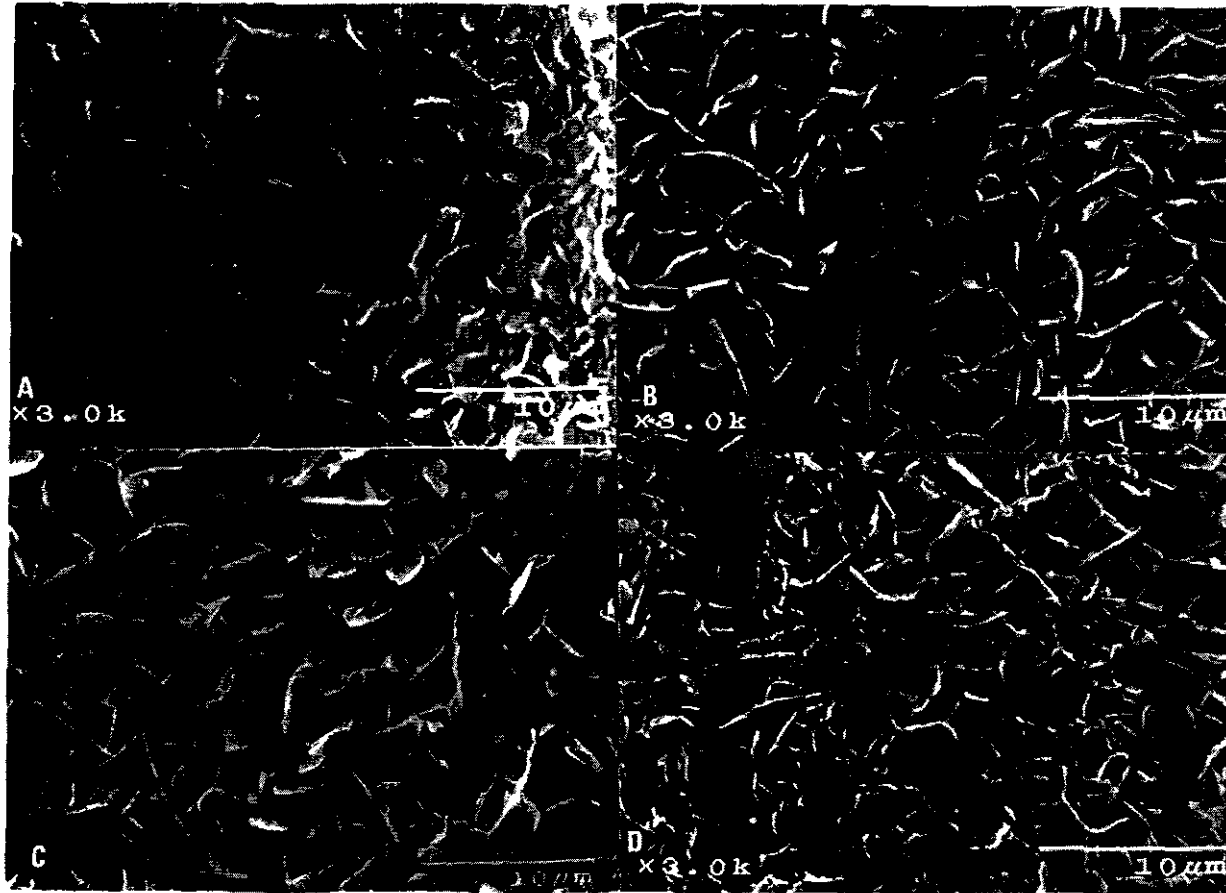


Fig. 9. Cera epicuticular formando escamas no ordenadas en las hojas de *Mormodes*. MEB. A, superficie adaxial en *M. maculata* en fresco (Pérez 388). B, superficie abaxial en *M. maculata* en fresco (Pérez 388). C, superficie abaxial en *M. maculata*, ejemplar herborizado (Lyonnet 55050016). D, superficie abaxial en *M. nagelii* en fresco (Salazar 4451).

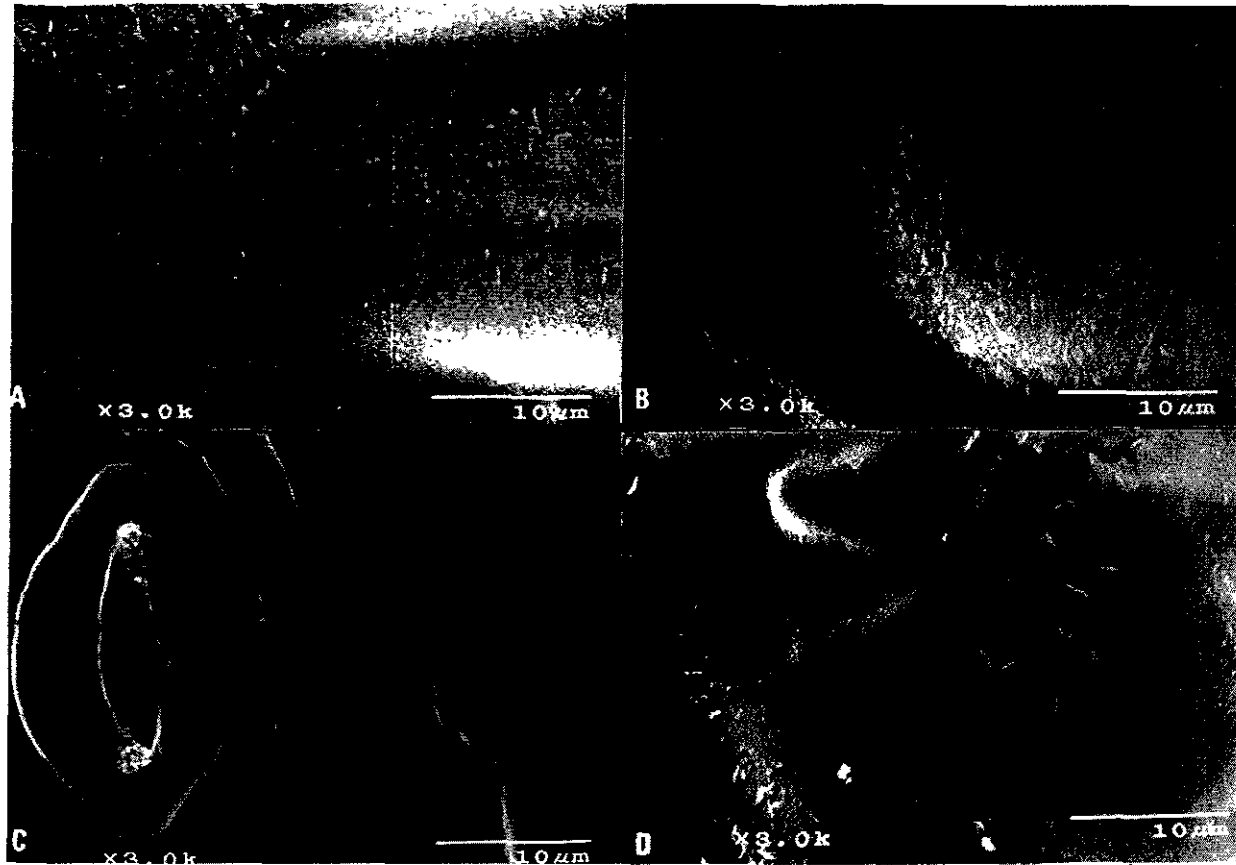


Fig. 10. Cera epicuticular amorfa en las hojas de *Cyrtopodium*, *Catasetum*, *Clowesia* y *Cycnoches* MEB, en todos los casos se muestra la superficie abaxial. A, *Cyrtopodium paniculatum* en fresco (Salazar s.n.). B, *Catasetum integerrimum* en fresco (Salazar s.n.). C, *Clowesia dodsoniana*, ejemplar herborizado (Magallanes 4244) sin irregularidades superficiales pero con grumos de cera en los vértices del reborde cuticular del estoma D, *Cycnoches egertonianum* en fresco (Salazar s.n.)

Las hojas glaucas de las especies de la sección *Coryodes* (como se le interpreta aquí) presentan una mayor rugosidad superficial por la densa cubierta de cristaloides de cera en forma de escamas. Tras rociar agua con un atomizador en el envés de la hoja de una de estas especies casi toda el agua simplemente se desliza hasta caer, quedando solamente algunas gotitas bien separadas que fácilmente se desprenden con un suave movimiento (como el que podría causar una brisa ligera). El efecto es mucho menos marcado en el haz, donde quedan porciones irregulares de la superficie bajo una cubierta continua de agua y esto ocurre también en especies que tienen una cubierta lisa con gránulos irregulares (p.ej., *M. badia*, *M. aromatica*). Las hojas de *Clowesia thylaciochila*, con una cubierta de cera completamente lisa, retienen aún más agua en ambas superficies. Estos efectos están relacionados con los distintos ángulos de contacto entre las diferentes texturas y las gotas de agua (Fig. 11; cf. Holloway 1971; Barthlott 1990).

Las especies de *Mormodes* con hojas glaucas habitan principalmente en bosques nublados y otros bosques húmedos y sus raíces generalmente están inmersas en madera en descomposición o humus, los cuales retienen humedad. En estas condiciones, es posible que la abundante cera epicuticular no desempeñe un papel relevante en la conservación del agua. En cambio, la cubierta hidrofóbica microrrugosa podría evitar que las hojas estén permanentemente mojadas en un ambiente donde el aire frecuentemente está saturada de humedad. Una película continua de agua, especialmente en el envés de la hoja (donde están los estomas), puede interferir con el intercambio gaseoso y favorecer la invasión por patógenos, p.ej., hongos (Blakeman 1971).

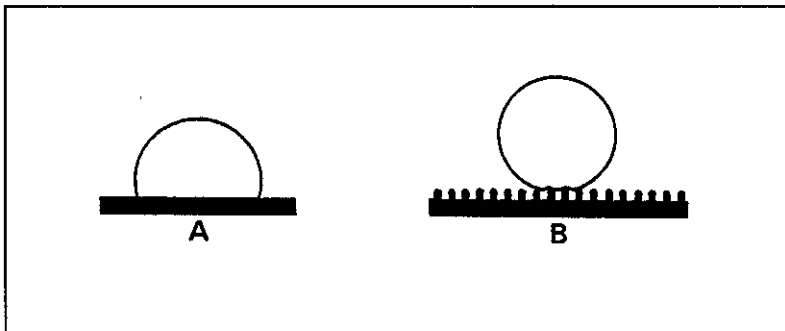


Fig. 11. Diferencia entre la humectación de una superficie foliar hidrofóbica lisa (A) y una rugosa (B) como resultando de los distintos ángulos de contacto. Modificado de Barthlott (1990).

La micromorfología de los depósitos de cera epicuticular de las hojas ha sido empleada como carácter taxonómico a distintos niveles en varios grupos de angiospermas y gimnospermas, p.ej., Hallam y Chambers (1970) en el género *Eucalyptus* y Denton (1994) en *Sedum* sección *Gormanina*. Martin y Juniper (1970), Hallam y Juniper (1971) y Barthlott (1981, 1990; Barthlott y Frölich 1983) han presentado revisiones de varios aspectos estructurales, funcionales, taxonómicos y evolutivos de la micromorfología de la cera epicuticular y otros elementos de la superficie de las plantas y numerosos trabajos más han sido enfocados a aspectos bioquímicos como la síntesis y composición de las ceras (p.ej., Kolattukudy 1980; Anton et al. 1994; Gülz 1994). También han sido publicados estudios quimiotaxonómicos basados en la composición de las ceras, frecuentemente complementarios con estudios morfológicos o moleculares (p.ej., Stevens et al. 1994; Osborne y Stevens 1996). Sin embargo, las Orchidaceae han sido poco investigadas en este sentido, no habiendo trabajos publicados aparte de la prospección de la micromorfología de las ceras de las monocotiledóneas llevada al cabo por Barthlott y Frölich (1983). Dichos autores examinaron ca. 1000 especies de orquídeas y concluyeron que la familia casi puede caracterizarse por la ausencia de cristaloides de cera epicuticular y que en los pocos taxa con hojas glaucas hay cristaloides no orientados en forma de bastones o escamas. Lo anterior coincide con lo encontrado en el presente estudio, pero el descubrimiento de variación tan marcada en la micromorfología de la cera dentro del género *Mormodes* sugiere la conveniencia de efectuar estudios similares en otros géneros.

Algunos estudios realizados en otros grupos de plantas sugieren que puede haber una relación entre la composición química de las ceras epicuticulares y su micromorfología (p.ej., Stevens et al. 1994; Osborn y Stevens 1996). No existe información sobre la composición química de las ceras de *Mormodes* que permita confirmar si las diferencias micromorfológicas observadas coinciden con diferencias en los compuestos constituyentes. Sería deseable efectuar estudios en este sentido, los cuales aportarían nuevos caracteres potencialmente útiles para la sistemática del grupo.

Inflorescencia.

La inflorescencia en Catasetinae es lateral, esto es, nunca es producida en el ápice del

seudobulbo. Esta es la condición generalizada (y probablemente ancestral) en la tribu Cymbidieae (Dressler 1993a; Romero 1990). En *Catasetum*, *Dressleria*, *Clowesia* y *Mormodes* secciones *Coryodes* y *Aromatica* la inflorescencia más basal (frecuentemente se produce más de una por seudobulbo) se origina generalmente del nudo inferior del seudobulbo, esto es, aquel situado inmediatamente arriba del nudo que porta la yema de renuevo y las siguientes en los nudos adyacentes hacia arriba (Figs. 3-A, 4-A-B). En la sección *Mormodes* la inflorescencia puede originarse en los nudos de la mitad inferior o los 2-3 inferiores del seudobulbo, generalmente a partir del segundo entrenudo con respecto al que porta la yema de renuevo aun cuando la inflorescencia parezca basal (Figs. 3-B, 4-C). En *Cycnoches* las inflorescencias se originan en los nudos cercanos al ápice del seudobulbo (cf. Dunsterville y Garay 1979: 142-146; McLeish et al. 1995: Fig. 29) y esta condición fue considerada en el análisis cladístico como un estado de carácter diferente (“inflorescencia subapical”) del que se presenta en *Mormodes* sección *Mormodes* (“inflorescencia lateral”). La inflorescencia subapical de *Cycnoches* probablemente constituye una especialización relacionada con la producción de largos racimos de flores estaminadas que deben colgar libremente para lograr la posición requerida para la remoción del polen por las abejas (cf. Dodson 1962; Dressler 1968).

En *Mormodes* se detectaron tres variantes en cuanto a la fase de desarrollo vegetativo en que es producida la inflorescencia. En la sección *Coryodes* la inflorescencia inicia su desarrollo cuando el brote que la produce se encuentra en una etapa incipiente de desarrollo, antes de que se expandan completamente las hojas y engruese el seudobulbo (Fig. 4-A), de manera similar a lo que ocurre en *Catasetum*, *Dressleria* y *Clowesia*. La antesis se presenta antes de la maduración del seudobulbo siempre con hojas en estado funcional. En la sección *Mormodes* las inflorescencias inician su desarrollo una vez que ha concluido el crecimiento del seudobulbo y las hojas se han perdido o se están marchitando, es decir, al inicio de o durante la fase de reposo vegetativo (Fig. 4-C). En *M. aromatica* y sus aliados la inflorescencia inicia su desarrollo antes de que engruese el seudobulbo, pero cuando se presenta la antesis éste generalmente ya está considerablemente engrosado aunque las hojas suelen estar aún todas funcionales por un tiempo (Fig. 4-B). Esta última condición es similar a la que se presenta en *Cycnoches*, donde la floración se presenta -

cuando el pseudobulbo ya ha alcanzado su talla final pero las hojas aún son completamente funcionales.

En *Mormodes*, la inflorescencia siempre consiste de un racimo pedunculado. Los primordios florales están dispuestos en espiral a lo largo del raquis, aunque durante su desarrollo posterior los botones generalmente se disponen en dos series alternas debido principalmente a la torsión y/o curvatura del ovario pedicelado. En la antesis las flores pueden estar dispuestas distícticamente a lo largo del racimo (Figs. 4-B, 25) o más o menos agrupadas alternadamente hacia un solo lado del racimo (p.ej., Fig. 4-A, C). En *M. maculata* las series de flores están dispuestas muy apretadamente (Figs. 28, 29).

Las inflorescencias en desarrollo inicialmente son ascendentes. En algunas especies permanecen en esa posición (Fig. 4-C), en otras se arquean en grado variable y en otras más son definitivamente péndulas (Figs. 4-A, 33, 36, 41, 44). El descenso o arqueamiento de la inflorescencia no parece deberse al peso de las flores y probablemente es un movimiento epinástico (esto es, un alargamiento más rápido del tejido de la parte superior que la inferior). La posición del racimo (erecto, arqueado o péndulo) es constante para cada especie y podría estar relacionada con el correcto posicionamiento de las flores para la polinización.

El pedúnculo de la inflorescencia presenta varias brácteas, las cuales pueden ser herbáceas o escariosas durante la floración. Generalmente hay varias brácteas cortas e imbricadas en la porción basal del pedúnculo y otras más espaciadas más arriba.

Cada flor está asociada con una bráctea floral, la cual protege los primordios florales y los botones muy jóvenes. Frecuentemente las brácteas florales producen una gota de néctar en la base en su superficie exterior. Estos nectarios extraflorales son análogos a los que presentan las vainas inferiores de los brotes en desarrollo (ver arriba): Nectarios similares se presentan en numerosas orquídeas, incluyendo a todos los géneros de Catasetinae y parecen estar asociados con la atracción de hormigas como un medio de protección (cf. Bentley 1977; Arditti 1992 y referencias incluidas). Jeffrey et al. 1970 (citados por Ernst y Rodríguez 1984) encontraron que el néctar de *Mormodes ignea*, obviamente extrafloral, pues no lo hay en las flores (Darwin 1877; Salazar, obs. pers.), contiene glucosa, fructosa, sacarosa, rafinosa y probablemente estaquirosa.

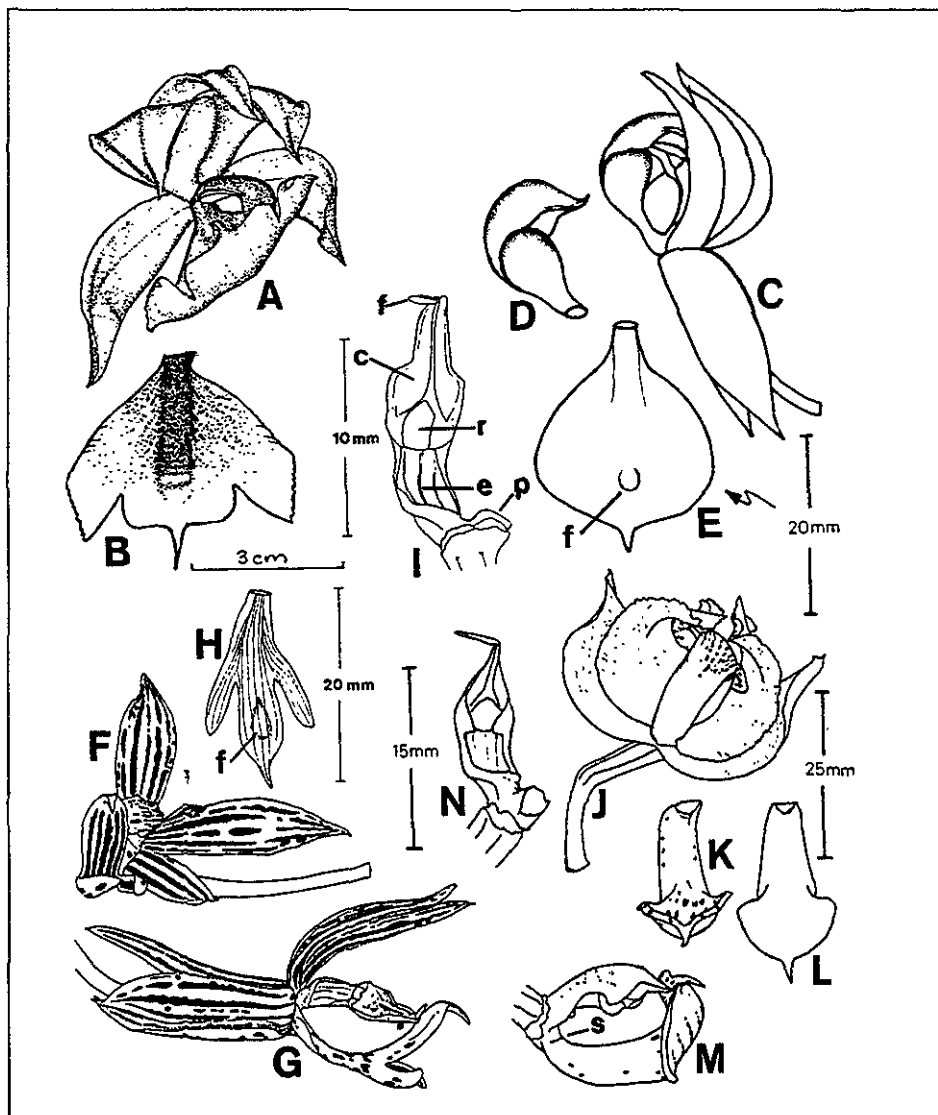


Fig. 12. Morfología floral de *Mormodes*. A-B, *M. pardalinata* (sección *Coryodes*). A, flor de frente. B, labelo extendido. C-E, *M. horichii*, redibujado de Hamer 1983 (sección *Mormodes*). C, flor de lado. D, labelo en posición natural, de lado. E, labelo extendido (f=fóvca). F-I, *M. castroi* (sección *Mormodes*). F, flor de frente. G, flor de lado. H, labelo extendido (f=fóvca). I, columna sin antera y polinario (f=filamento, c=clinandrio, r=rostelo, e=cavidad estigmática, p=pie de columna). J-N, *M. ramirezii* (sección *Aromatica*). J, flor de abajo. K, labelo en posición natural. L, labelo extendido. M, labelo y columna en posición natural de lado (s=sutura entre el pie de columna y el labelo). N, columna sin antera y polinario.

Flor.

La estructura floral de *Mormodes* es característica, presentando varios atributos que permiten distinguir a este género de otras orquídeas sin ambigüedad. Sin embargo, dentro del género la morfología de las flores es notablemente homogénea y éste es un factor que probablemente ha contribuido a la confusión taxonómica ya mencionada. Varios aspectos estructurales y funcionales de las flores de *Mormodes* han sido discutidos por Darwin (1877), Guttenberg (1928), González Tamayo (1977), Romero (1990) y Salazar (1994a)

Una de las particularidades más notorias de las flores de *Mormodes* es la modificación de la simetría bilateral como resultado de la torsión en sentido opuesto de la columna y el labelo (Fig. 12-A, F; cf. Darwin 1877; González Tamayo 1977; Salazar 1994a). La torsión de la columna se observa en los botones poco antes de la antesis, pero la torsión del labelo aparentemente ocurre durante la apertura de la flor. Por otra parte, la disposición de los sépalos y pétalos puede ser simétrica o asimétrica. En algunos casos un sépalo está extendido y el otro fuertemente reflexo y lo mismo puede suceder con los pétalos. En los casos más extremos de modificación de la simetría, representados sin lugar a dudas por *M. luxata* y *M. williamsii*, el sépalo y el pétalo situados del lado hacia el que se tuerce la columna están fuertemente arqueados de modo que envuelven la mitad correspondiente del labelo, mientras que los del lado opuesto están extendidos (Figs. 25, 44).

La torsión de la columna hacia uno u otro lado le confiere quiralidad a las flores, es decir, éstas pueden ser "derechas" o "izquierdas" Senghas (1992) consideró que la columna de *Mormodes* está preferentemente torcida en una dirección y expresó no haber observado nunca ambas direcciones en la misma especie; sin embargo, la torsión en ambas direcciones es evidente en varias de las fotografías incluidas en su trabajo, p.ej., *Mormodes colossa*, *M. aromatica*, *M. nagelii* y *M. pardalinata* (como *M. luxata*). La observación directa de numerosas plantas vivas en floración y el estudio de decenas de ejemplares herborizados, en conjunto representando casi la totalidad de las especies del género, han permitido confirmar en el curso de este estudio que la presencia simultánea de flores derechas e izquierdas en un racimo constituye la regla más que la excepción. El que una flor sea derecha o izquierda aparentemente depende de su posición en el racimo (Darwin 1877; González Tamayo 1977; Salazar 1994a). Generalmente hay

aproximadamente igual número de flores derechas e izquierdas en una inflorescencia y no existe evidencia de que un tipo quirral sea más atractivo para los polinizadores que el otro o de que exista alguna diferencia funcional entre ambos. La presencia de flores derechas e izquierdas permite el acceso de los polinizadores desde ambos lados del racimo.

La torsión de la columna y el labelo y la apertura asimétrica de los sépalos y los pétalos resulta en que el acceso a la flor es lateral, esto es, el polinizador puede acceder al labelo, que constituye la fuente principal de fragancia, principalmente (o solamente) desde el lado opuesto a la torsión de la columna (p.ej., Fig 12-A, C, F-G). En *M. luxata* y *M. williamsii* el pétalo del lado hacia el que se tuerce la columna envuelve parcialmente al labelo, cerrando por completo ese lado de la flor (Figs. 25, 44). En *M. aromatica* y *M. ramirezii* ambos pétalos forman una cubierta sobre el labelo y la columna y el acceso para el polinizador es más bien "inferior" (Fig. 12-J).

En *Isochilus* (Epidendreae, Laeliinae *sensu* Dressler 1993a) las flores son asimétricas y quirales por la flexión basal de la columna hacia uno u otro lado hasta ca. 20° y una ligera torsión del labelo en la misma dirección. El ápice del ovario generalmente es algo asimétrico (E. W. Greenwood, com. pers. 1991; Salazar, obs. pers.). Las flores están alternadas dísticamente a lo largo de la espiga.

Una torsión lateral del labelo análoga a la de *Mormodes* se presenta en *Kefersteinia excentrica* (Maxillarieae, Zygopetalinae), pero en este caso el resto del perianto y la columna son simétricos (Dressler y Mora-Retana 1993). Por otra parte, la columna está torcida lateralmente en otras orquídeas no cercanamente relacionadas con *Mormodes*, como *Ludisia discolor* (Ker.-Gawl.) Linden & Rchb. f. (Cranichidae, Goodyerinae) y el género *Micropera* (Vandae, Sarcanthinae). Sin embargo, en ninguno de estos casos la columna cambia de posición tras la remoción del polinario como sucede en *Mormodes* (van der Pijl y Dodson 1966; Pridgeon 1992).

Perianto.

Todos los segmentos del perianto presentan idioblastos con rafidios de oxalato de calcio dispersos. La nervación es paralela, aunque en los sépalos y pétalos hay un número variable de nervaduras transversales interconectando las nervaduras principales. Frecuentemente las nervaduras se ramifican, especialmente en el labelo.

Los sépalos son libres entre sí, aunque los laterales siempre están basalmente unidos al pie

de columna. Son similares en forma y colorido a los pétalos y los laterales son ligeramente oblicuos. En ocasiones el sépalo dorsal está arqueado, en otros casos es extendido o reflexo en varios grados. Los sépalos laterales son extendidos a ^{1,2,3,4}definidamente reflexos (Fig. 12-G), pero en ocasiones se extienden muy poco y están marcadamente incurvados (Fig. 12-A, J).

Los pétalos son libres y generalmente más amplios que los sépalos. Presentan un engrosamiento característico cerca de la base, el cual ha sido interpretado erróneamente como una fuente de alimento para el polinizador (Darwin 1877; Guttenberg 1928). Frecuentemente los pétalos se arquean formando una cubierta sobre la columna y el ápice del labelo (Fig. 12-C), en ocasiones muy desigualmente (Figs. 25, 44), siendo común que uno de ellos sea al menos ligeramente más extendido que el otro. Esta apertura asimétrica de los pétalos (y los sépalos) contribuye a la apertura lateral de la flor. Al igual que los sépalos laterales, regularmente los pétalos son ligeramente oblicuos y sus márgenes están casi siempre recurvados en algún grado.

El labelo en *Mormodes* es libre, siendo continuo con el pie de columna (González Tamayo 1977). Presenta un engrosamiento basal característico, el cual constituye una quilla abaxial semiterete que se extiende desde la unión con el pie de columna hasta aproximadamente un cuarto a un tercio de la longitud del labelo. En la mayoría de las especies la lámina del labelo se ensancha de manera continua (ya sea gradual o abruptamente) a partir de una base angosta, pero en *M. aromatica* y sus aliados cercanos está conformada por dos porciones claramente reconocibles, esto es, una porción proximal sublinear, ligeramente trígona adaxialmente y un lóbulo apical abruptamente ensanchado (Fig. 12-K-M).

La lámina del labelo puede ser entera o variadamente trilobada, glabra, papilosa o pilosa, convexa o cóncava en varias formas y su contorno puede ir de angostamente oblanceolado a casi orbicular o alargado en sentido transversal. La presencia de indumento, el tipo de flexión, las medidas lineales y en ocasiones la forma de la lámina o los lóbulos pueden variar considerablemente en algunas especies (Pabst 1978; Salazar 1994a), pero en términos generales son atributos útiles para la separación de las especies (p.ej., Pabst 1978, 1982; Salazar 1994b), especialmente cuando se cuenta con información sobre la variación intraespecífica.

En las especies de la sección *Mormodes* el labelo siempre presenta una pequeña concavidad, o fovea, en la cual se sitúa el ápice de la columna en la antesis (Fig. 12-E, H). La fovea está ausente en las secciones *Coryodes* y *Aromatica*.

La estructura tridimensional del labelo generalmente es compleja, como lo atestiguan los dibujos de la Fig. 12 y los correspondientes a las especies incluidas en el tratamiento taxonómico. Dicha estructura involucra tanto la posición como la flexión de la lámina. La flexión, ya sea convexa o cóncava, presenta variación substancial entre las especies, pero en muchos casos es constante en una especie y puede ayudar a su separación de otras especies similares, con la limitante de estos atributos generalmente son distorsionados por la herborización (cf. Dressler 1968: 160). Sin embargo, las flores de ejemplares cuidadosamente herborizados y preservados generalmente se rehidratan satisfactoriamente sumergiéndolas por varios minutos en agua muy caliente, apreciándose aun detalles de la disposición tridimensional (p.ej., Salazar 1990).

El labelo es la fuente de atracción principal para los polinizadores, pues es ahí donde es producida la fragancia floral. Lo anterior puede ser comprobado frotando suavemente la superficie del labelo de una flor fresca con el dedo, el cual, si hay producción de perfume, queda impregnado de éste. No se sabe con precisión si la producción de perfume se concentra en alguna porción del labelo en particular, pero es probable que ésta se presente en o cerca de la porción sobre la que hace contacto el ápice de la columna en cada especie en particular.

Columna.

La columna de *Mormodes* es moderadamente alargada (especialmente cuando se le compara con la de las flores estaminadas de *Cycnoches*), generalmente algo trígona abajo de la mitad y semiterete arriba. Al abrir la flor la columna está torcida hacia un lado y arqueada sobre el labelo, de modo que el ápice de la columna está en contacto con la superficie del labelo. El estigma, evidentemente cóncavo en esta fase, apunta hacia un lado de la flor (p.ej., Fig. 12-G). Tras el disparo del polinario la columna se extiende gradual e imperceptiblemente hasta estar más o menos recta y ampliamente separada del labelo al cabo de unas 24-48 horas (cf. Fig. 28). La columna extendida presenta la superficie estigmática ensanchada, más o menos plana (o al menos no tan cóncava como en la antesis) y dirigida frontalmente hacia el labelo. El estigma ocupa más de la mitad de la longitud de la superficie ventral de la columna y prácticamente toda su anchura. En algunas especies el margen basal del estigma es prominente.

En el ápice de la columna se encuentra el filamento (p.ej., Fig.12-I), una proyección delgada que es una prolongación de la "costilla" o "filamento" del clinandrio (González Tamayo 1977; Romero 1990). Dicho filamento es una novedad evolutiva exclusiva de un grupo

monofilético que incluye a *Clowesia*, *Dressleria*, *Cycnoches* y *Mormodes* (Romero 1990), pero en ningún otro grupo está tan desarrollado como en *Mormodes*. Guttenberg (1928) sugirió que el filamento es un “apéndice” y no constituye el ápice de la columna ni el filamento de la antera, como lo interpretó Darwin (p.ej., 1877: 210). El haz vascular que llega hasta el ápice de la columna atraviesa sólo la base del filamento para doblarse abruptamente y penetrar en la antera (Guttenberg 1928; Salazar, obs. pers.). Como ya se mencionó, el filamento constituye el “gatillo” cuya estimulación mecánica provoca el disparo del polinario (Darwin 1877; Dodson 1962; González Tamayo 1977; Romero 1990; Salazar 1994a). Han habido reportes de que el polinario puede ser disparado moviendo o estimulando otras partes de la flor, como el labelo o los sépalos laterales (p.ej., González Tamayo 1977), pero es probable que la acción mecánica ejercida sobre esas partes resulte al fin y al cabo en el disturbio del filamento. En la sección *Mormodes* el filamento es plano, oblongo y redondeado en el ápice, mientras que en las secciones *Coryodes* y *Aromatica* es subulado.

La columna presenta en la base una prolongación ventral o “pie de columna” (cf. Kurzweil 1987), a cuyos lados están unidos basalmente los sépalos laterales. La base del labelo está soldada al pie de columna. En las flores abiertas de las secciones *Mormodes* y *Coryodes* no hay una sutura o unión evidente entre el pie de columna y el labelo, aunque parece haberla en los botones al menos en el caso de *M. badia* (González Tamayo 1977). Una sutura siempre es evidente entre el pie de columna y el labelo en las especies de la sección *Aromatica* (Fig. 12-M).

Antera.

La antera de *Mormodes* es fuertemente incumbente de modo que su posición es definitivamente ventral, siendo conspicuamente rostrada-atenuada hacia la base, la cual está situada hacia el ápice de la columna. Consiste de dos lóculos incompletamente separados, en cada uno de los cuales se desarrolla un polinio.

En *Mormodes* la antera es removida con los polinios cuando el polinario es disparado, permaneciendo sobre ellos y cayendo al cabo de unos 15 minutos o más (en el laboratorio), aparentemente después de sufrir deshidratación. La antera también es retenida en los polinarios de *Clowesia*, *Catasetum* y *Cycnoches*, hasta tres horas en este último género (Dodson 1962). La permanencia de la antera sobre los polinios durante algún tiempo probablemente reduce las posibilidades de que haya polinización geitonógama (esto es, la polinización de una flor con polen

de otra flor de la misma inflorescencia) en especies con flores bisexuales (o protándricas), como ha sido señalado por Catling y Catling (1991), pues con la antera cubriendo los polinios estos no pueden entrar en contacto con la superficie del estigma aun en una flor cuya columna esté en la fase receptora. Es posible que cuando la antera se haya secado y caído, el polinizador se haya desplazado ya a otra planta, pero no hay observaciones de la polinización que permitan corroborar o descartar dicha posibilidad.

Polinario.

El polinario de *Mormodes*, como el de otras Catasetinae, es complejo, estando constituido por dos polinios unidos mediante diminutas caudículas elásticas a un estípite tegular (cf. F. N. Rasmussen 1986), el cual porta en el extremo opuesto un viscidio masivo que se adhiere instantáneamente al polinizador mediante un adhesivo de secado rápido. La Fig. 13 muestra los polinarios de 12 especies de *Mormodes*, los cuales ilustran la variación encontrada en el género.

Lindley (1836a) consideró que los dos polinios de *Mormodes* representan la fusión de dos pares de polinios (“pollinia per paria connata”), lo cual no es el caso. En realidad se trata de dos polinios huecos que presentan un sulco que da acceso a la cavidad. Tradicionalmente se creyó que la antera de las orquídeas originalmente es 4-locular, pero un estudio del desarrollo ontogenético de la antera y los polinios llevado al cabo por Freudenstein y Rasmussen (1996) mostró que en las etapas más tempranas la antera es bilocular y, en aquellos grupos con 4 o más polinios, derivadamente se divide por medio de varios procesos. En *Mormodes*, la antera tiene solamente dos lóculos y es probable que los polinios se desarrollen de manera similar a la descrita por Freudenstein y Rasmussen para *Acriopsis*, habiendo inicialmente dos tecas con tejido homogéneo que desarrollan una cavidad en el interior.

Los polinios de *Mormodes* son característicamente ovoides o elipsoides y considerablemente más grandes que los de *Cycnoches*, que son casi esféricos. Sin embargo, buena parte del volumen de los polinios de *Mormodes* es aire y es posible que la cavidad haya resultado de un aumento en el tamaño de los polinios sin incrementar la cantidad de tejido esporógeno en la antera. La mayor longitud de los polinios de *Mormodes* probablemente está relacionada con el mecanismo de deposición de éstos en el estigma, el cual involucra a una abeja que camina sobre la superficie del labelo portando en el dorso un polinario cuyos polinios deben hacer contacto con la superficie estigmática (cf. Fig. 19; Dodson 1962).

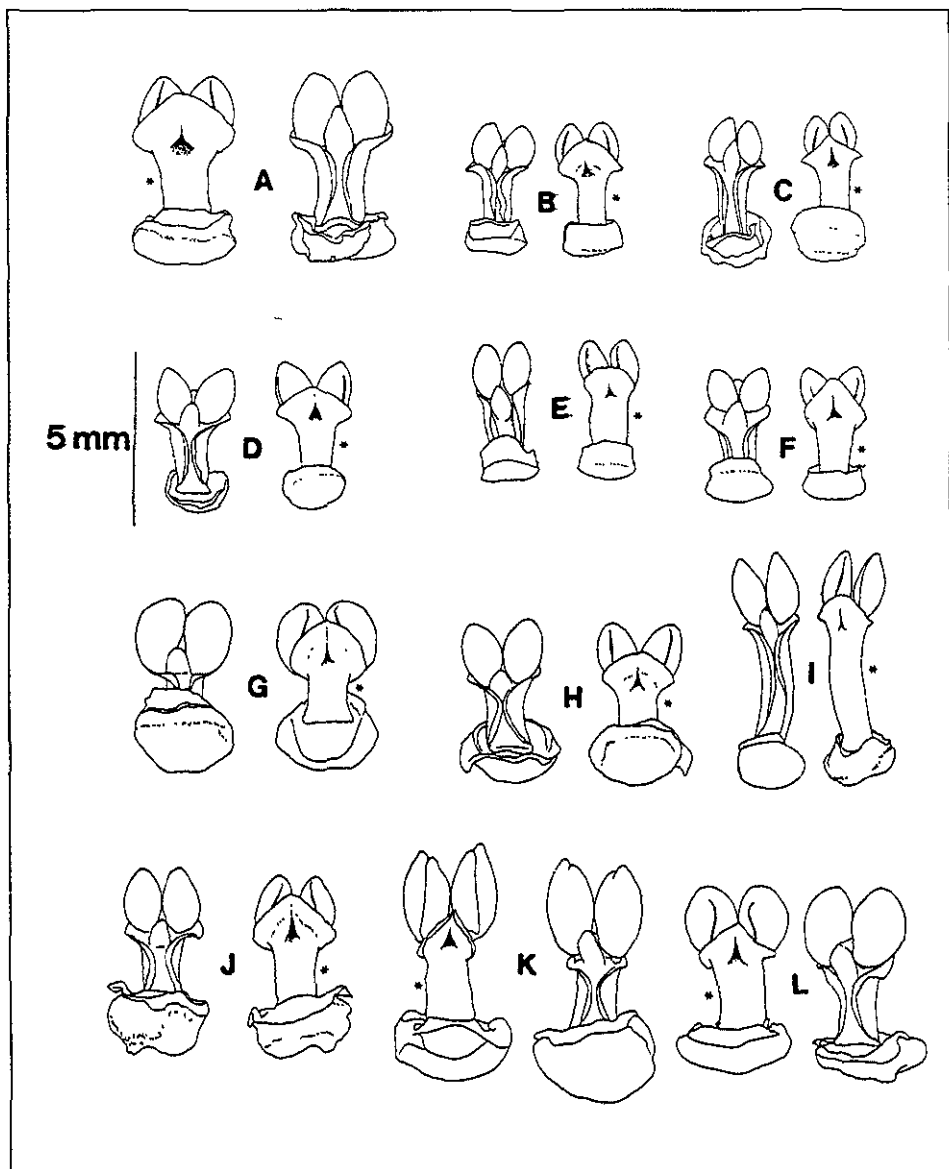


Fig. 13. Polinarios de *Mormodes* (todos a la misma escala). A, *M. andreettae* (Lacerda M39). B, *M. amazonica* (Lacerda M38). C, *M. badia* (Salazar 2021). D, *M. colossa* (Salazar 5320). E, *M. dasilvae* (Salazar 4961). F, *M. estradae* (Whitten 939). G, *M. luxata* (Salazar 3602). H, *M. maculata* (Salazar 3668). I, *M. aromatica* (Salazar 4602). J, *M. nagelii* (Salazar 4451). K, *M. pardalinata* (Aguirre 1435). L, *M. williamsii* (Salazar 3686). El símbolo "*" indica la superficie adaxial (hacia el roseto en posición original).

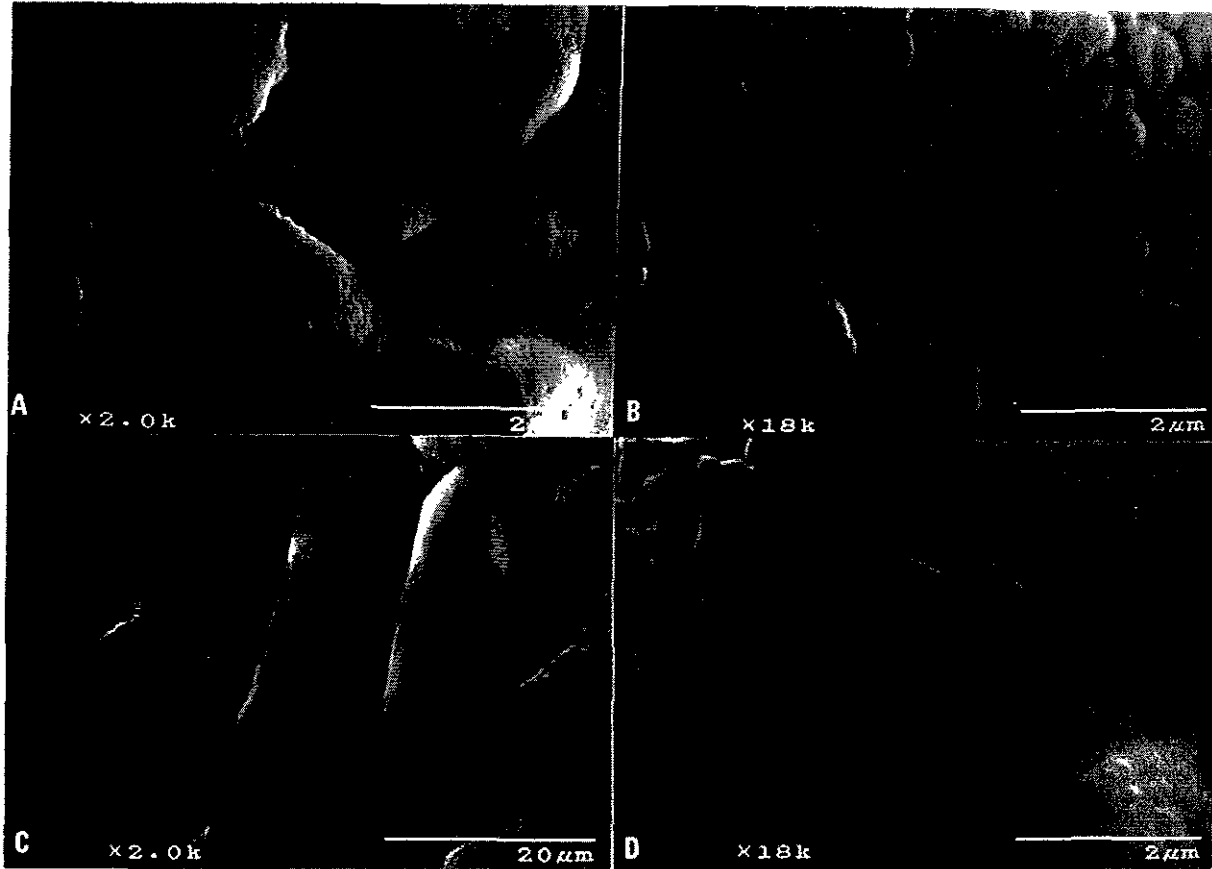


Fig. 14. Tétradas superficiales en polinios de *Mormodes*. MEB. A, superficie rugulada y bordes pronunciados en *M. pardalinata* (Aguirre 1421). B, detalle de la superficie de una tétrada de la muestra anterior. C, superficie inconspicuamente rugulada y bordes pronunciados en *M. oestlundiana* (Salazar 2671). D, detalle de la superficie de una tétrada de la muestra anterior.

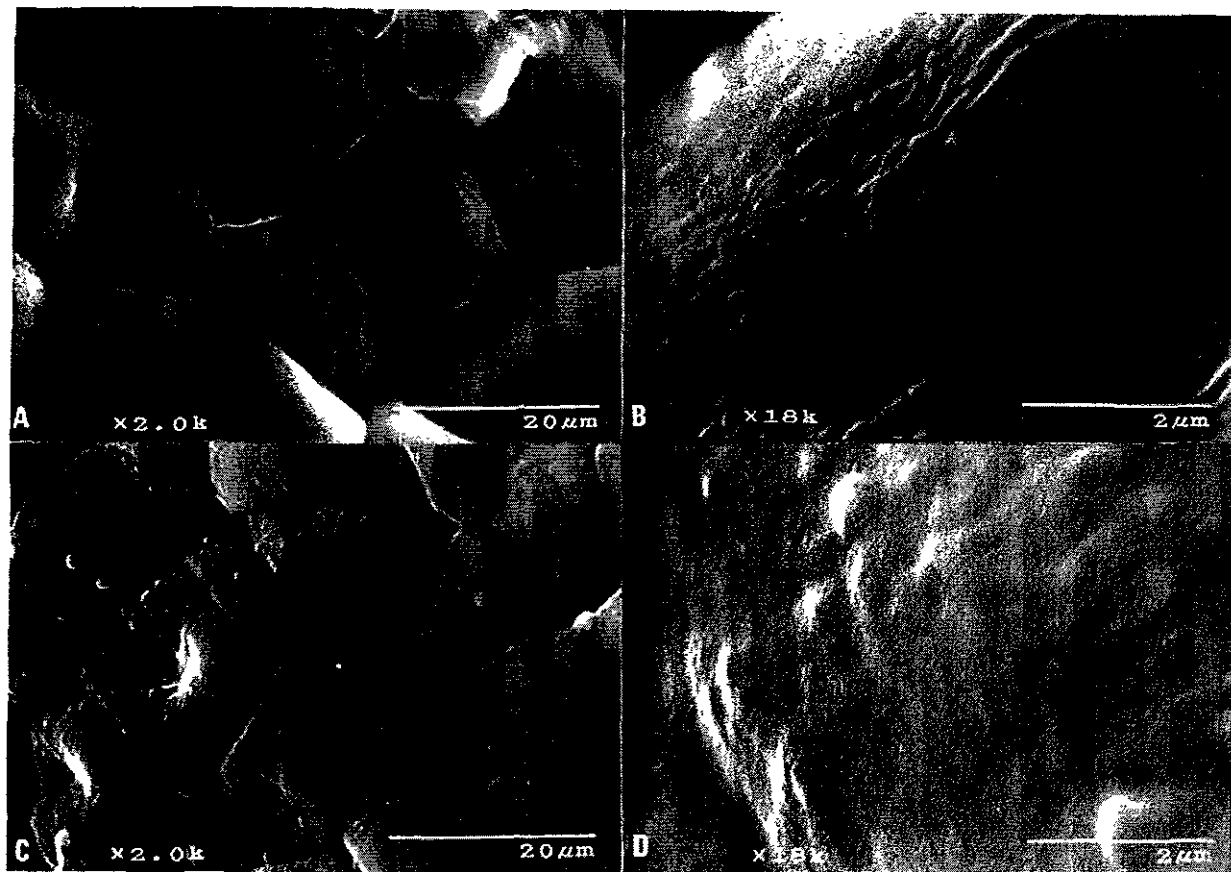


Fig. 15. Tétradas superficiales en polinios de *Mormodes* y *Cycnoches*. A. superficie lisa con bordes poco pronunciados en *Mormodes aromatica* (Salazar 4602) con una fractura en la cubierta superficial. B. detalle de la superficie de una tétrada de la muestra anterior. C. superficie ligeramente irregular y bordes pronunciados en *Cycnoches egertonianum* (Bonilla s.n.). D. detalle de la superficie de una tétrada de la muestra anterior.

El estudio de la superficie de los polinios en el MEB mostró que la forma de las tétradas es la de un polígono irregular con 4-6 lados. En *M. pardalinata* (Fig. 14-A) y *M. oestlundiana* (Fig. 14-B), de las secciones *Coryodes* y *Mormodes*, respectivamente, los contornos de las tétradas están claramente marcados por surcos definidos, los cuales en *M. aromatica* y *M. ramirezii* (sección *Aromatica*) están parcialmente disimulados por lo que parece ser una cubierta cerosa (Fig. 15-A). La superficie de las tétradas es rugulada en las dos primeras (Fig. 14-B, D), considerablemente menos en *M. aromatica* (Fig. 15-B). En *Cycnoches egertomanum* los contornos de las tétradas están bien marcados pero su superficie no es rugulada (Fig. 15-C-D).

El estípote, producido como una lámina arqueada relativamente gruesa en la superficie adaxial del rostelo, al irse desarrollando genera una tensión mecánica que es abruptamente liberada como consecuencia del disturbio del filamento apical de la columna, desgarrándose a lo largo de los márgenes y siendo impulsado con el viscidio por delante hacia el polinizador (Darwin 1877; Guttenberg 1928; González Tamayo 1977; Romero 1990). Inmediatamente tras la expulsión el estípote se curva fuertemente en dirección opuesta al arqueamiento original en el rostelo, formando un arco cerrado que gradualmente se va estirando hasta quedar recto, generalmente al cabo de unos 15-30 minutos. Antes de estar completamente estirado es difícil que los polinios, situados en su extremo superior, hagan contacto con la superficie estigmática aun si el polinizador visita una flor que está en la fase receptiva.

El viscidio originalmente se encuentra oculto en la porción distal de la cavidad estigmática, detrás del rostelo (González Tamayo 1977; Fig. 1-II). Presenta en su extremo adaxial una angosta tira de tejido no adhesivo (la "cortina" de Darwin 1877) que evita que se adhiera a él la antera al arquearse el estípote tras su disparo, lo cual impediría la extensión normal del polinario y consecuentemente la polinización (Darwin 1877; Romero 1990; Salazar, obs. pers.). Al momento del disparo del polinario el viscidio está revestido por una sustancia adhesiva, viscosa, que se seca muy rápidamente pegando firmemente el polinario al polinizador. No se conoce la composición química del viscidio en *Mormodes*, pero Schlee y Ebel (1983) ofrecieron evidencia preliminar de que en el de *Catasetum fimbriatum*, a simple vista muy similar al de *Mormodes*, el adhesivo es de naturaleza glicoproteica.

La morfología de los polinarios de *Mormodes* es homogénea en términos generales, pero algunas especies y grupos de especies presentan atributos distintivos. En la sección *Aromatica* el

estípite es proporcionalmente largo y angosto y es de color amarillo pálido al secar; los polinios son algo fusiformes (Fig. 13-I). En otras especies de *Mormodes* el estípite es comparativamente más corto y ancho y normalmente se vuelve pardo oscuro al secarse (en todas las especies es blanco al ser disparado el polinario) y los polinios son ovoides o elipsoides. Los polinios de *M. pardalinata* (sección *Coryodes*) presentan la particularidad de que el sulco se prolonga hasta el ápice, por lo cual los polinios son hendidos apicalmente (Figs. 13-K, 33-G).

Existe una cierta variación en el tamaño de los polinios, tanto entre distintos individuos de una misma especie como entre especies, aunque la variación interespecífica generalmente excede a la intraespecífica. La longitud de los polinios de *Mormodes* (en seco) va de 1.28 a 2.8 mm y el diámetro de 0.68 a 1.52 mm. Muchas especies de la sección *Mormodes* tienen polinios comparativamente pequeños (Fig. 13-B-F), pero los de *M. andreetae* (Fig. 13-A) se encuentran entre los más grandes y *M. rolfeana* Linden, otro representante de la sección *Mormodes*, probablemente tiene los polinios más grandes del género.

Fruto.

El fruto en *Mormodes* es una cápsula dehiscente, obovoide o raramente elipsoide, con 3 costillas semicilíndricas prominentes alternadas con 3 quillas romas. La dehiscencia se presenta a lo largo de 6 líneas a partir del ápice, con una línea de apertura a cada lado de las costillas. Su tamaño varía ligeramente dependiendo de la especie (Tabla 5). El tiempo de maduración es de aproximadamente 9 a 12 meses, siendo frecuente encontrar cápsulas producidas en la floración de un año en plena dehiscencia cuando ya se inició el desarrollo de la inflorescencia del año siguiente.

Semilla.

Las semillas de *Mormodes* presentan las características atribuidas al tipo *Cymbidium* propuesto por Ziegler (citado por Chase y Phippen 1990 y Dressler 1993a). Son básicamente fusiformes pero frecuentemente están ligeramente curvadas ya sea en uno o ambos extremos, luciendo entonces algo falciformes o sigmoides (Figs. 16-A, 17-D, 18-A, C) y por lo general están atenuadas en mayor o menor grado hacia el polo calazal. Las células de la testa son rectangulares, paralelas al eje mayor de la semilla y unas 3-7 veces más largas que anchas. La testa es translúcida y permite observar en el interior al embrión globular de tonalidad amarillenta. Las paredes anticlinales de las células de la testa están fusionadas y la zona de unión presenta un borde elevado, el cual está mucho más desarrollado en las esquinas donde además generalmente está presente un

capuchón de cera (Fig. 16-D). El intervalo de tamaño de las semillas de las especies de *Mormodes* examinadas para este estudio es de 750-1720 μm de largo y 150-320 μm de ancho (Tabla 6).

Tabla 5. Características de la cápsula de algunas especies de *Mormodes*

Especie	Forma	Longitud	Diámetro	Ejemplar
<i>M. aromatica</i>	obovoide	6 cm	3.5 cm	Salazar 4602
<i>M. badia</i>	obovoide	6 cm	3 cm	Salazar 2425
<i>M. fractiflexa</i>	obovoide	10 cm	3.3 cm	Salazar s.n.
<i>M. horichu</i>	obovoide	—	—	Salazar s.n.
<i>M. lineata</i>	elipsoide	—	—	Pollard s.n.
<i>M. lobulata</i>	obovoide	8 cm	3 cm	Salazar s.n.
<i>M. luxata</i>	obovoide	8.5 cm	4.5-5 cm	Salazar 3602
<i>M. maculata</i>	obovoide	—	—	Salazar 2747
<i>M. nageli</i>	obovoide	10 cm	4.5 cm	Soto 5707
<i>M. pardalinata</i>	obovoide	ca. 8 cm	ca. 4.5 cm	Salazar 3661
<i>M. ramirezu</i>	obovoide	5.3 cm	3 cm	Salazar 2205
<i>M. sanguineoclaustra</i>	obovoide	12 cm	3.5 cm	Hágsater 3922
<i>M. sotoana</i>	obovoide	8.5 cm	3.2 cm	Salazar 4450
<i>M. tuxtlenensis</i>	obovoide	8 cm	4 cm	Salazar s.n.
<i>M. williamsii</i>	obovoide	ca. 8 cm	ca. 4.5 cm	Salazar 3668

Existe variación entre las especies examinadas en cuanto a la forma. En *M. nagelii* y *M. maculata* las semillas son proporcionalmente muy largas y angostas y el polo calazal está considerablemente alargado (Fig. 18-C). Las semillas de *M. ramirezii* son similares en forma a las anteriores pero algo más cortas y anchas. En otras especies los polos de la semilla son más simétricos. En algunas especies las prominencias anticlinales en las esquinas de las células de la testa son muy protuberantes, especialmente en *M. lineata*.

Chase y Pippen (1990) estudiaron en el MEB la superficie de semillas de todos los géneros de Catasetinae y algunos de Cyrtopodiinae, encontrando variación en la ornamentación de las células de la testa. En Catasetinae detectaron tres variantes. La primera de ellas es una superficie longitudinalmente estriada, la cual está presente en dos subgéneros de *Cymbidium*, en *Cyrtopodium* y en *Catasetum*, constituyendo al parecer la condición ancestral en la subtribu Catasetinae. La

segunda condición es una superficie verrucosa, observada en *Clowesia*, *Dressleria*, *Cycnoches egertonianum* y *Mormodes horichii* (Fig. 17-B). De acuerdo con Chase y Pipen (1990) la superficie verrucosa define un clado derivado en Catasetinae que incluye a *Cycnoches* como el grupo hermano de *Mormodes* y *Dressleria-Clowesia* (Fig. 1-A). La tercera condición es una superficie lisa, registrada en ese trabajo solamente en *Cycnoches lehmannii*.

Tabla 6. Promedio y desviación estándar del largo y ancho (en μm) y el cociente largo-ancho de las semillas de 9 especies de *Mormodes*.

Taxon	Largo	Ancho	Largo/ancho	Ejemplar
<i>M. lineata</i>	779.8 \pm 49.82	182.8 \pm 11.18	4.28 \pm 0.38	Salazar 5838
<i>M. luxata</i>	1329 \pm 90.59	248.8 \pm 30.42	5.42 \pm 0.76	Salazar 3602
<i>M. maculata</i>	1485.2 \pm 96.21	239.4 \pm 25.99	6.26 \pm 0.73	Salazar 2747
<i>M. nageli</i>	1533.2 \pm 107.77	211 \pm 21.16	7.33 \pm 0.92	Soto 5707
<i>M. oestlundiana</i>	880.2 \pm 70.59	191.4 \pm 18.40	4.63 \pm 0.53	Leleu s.n.
<i>M. pardalinata</i>	1015.2 \pm 52.46	198.8 \pm 17.03	5.13 \pm 0.41	Salazar 3661
<i>M. ramirezii</i>	1253 \pm 57.00	235.8 \pm 22.85	5.35 \pm 0.46	Salazar 2205
<i>M. sotoana</i>	926.2 \pm 76.39	191.2 \pm 15.89	4.87 \pm 0.53	Salazar 4450
<i>M. williamsii</i>	1073 \pm 77.74)	264.8 \pm 23.11	4.07 \pm 0.37	Salazar 3668

Durante el presente estudio se examinaron en el MEB semillas de 9 especies adicionales de *Mormodes* (Tabla 7), encontrándose que la condición predominante es una superficie lisa (Figs. 16, 17-A, C, 18-B, D). Solamente se encontraron verrugas o irregularidades similares a las de *M. horichii* (17-B) reportadas previamente por Chase y Pipen (1990) en algunas porciones de la testa de *M. oestlundiana* y *M. badia* (no mostradas) y en *M. pardalinata* (Fig. 17-A). Estos datos muestran que la superficie de las semillas en *Mormodes* es variable al igual que en *Cycnoches* y que las superficies lisa y verrucosa concurren en ambos géneros e inclusive dentro de una misma especie en *Mormodes*. Este carácter apoya las hipótesis de las relaciones filogenéticas de los géneros de Catasetinae mostradas en las Figs. 1-A y 1-B si se estipulan sus estados como "superficie estriada" vs. "no estriada" (esto es, lisa o verrucosa), pero es incongruente con la de la Fig. 1-C, la cual requiere del origen independiente ya sea de la superficie verrucosa en *Clowesia* y el clado de *Dressleria* y *Cycnoches-Mormodes*, o de la estriada en *Catasetum* y *Cyrtopodium*.

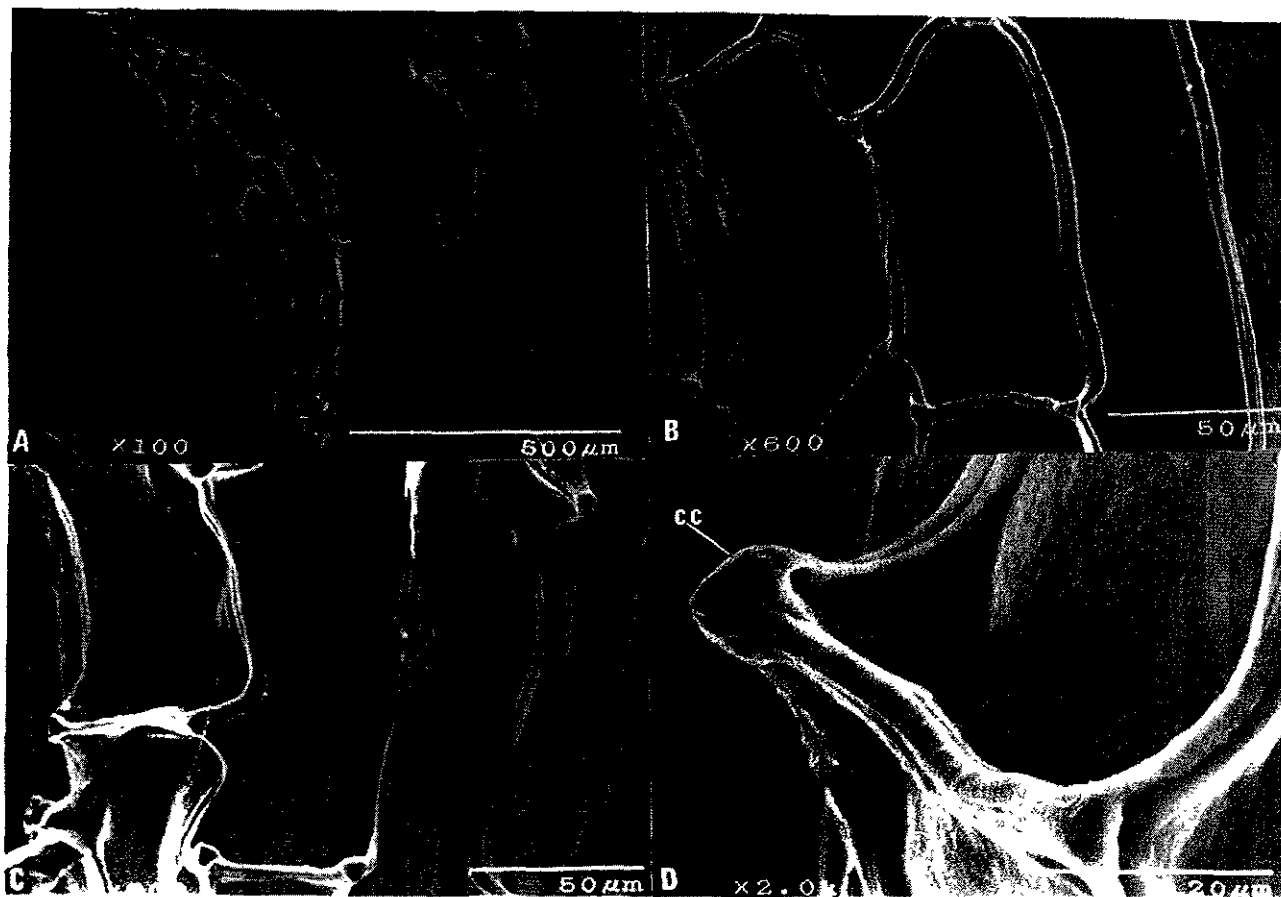


Fig. 16. Semillas de *Mormodes*. A, semilla de *M. oestlundiana* (L. C. S. N.) B, zona media de la semilla anterior mostrando los bordes anticlinales fusionados y elevados de las paredes de las células de la testa y la ausencia de irregularidades en la superficie. C, zona media de una semilla de *M. lineata* (Salazar 5838) mostrando los bordes celulares fusionados y elevados. D, detalle de la semilla anterior mostrando la esquina del borde anticlinal con un capuchón de cera (cc)

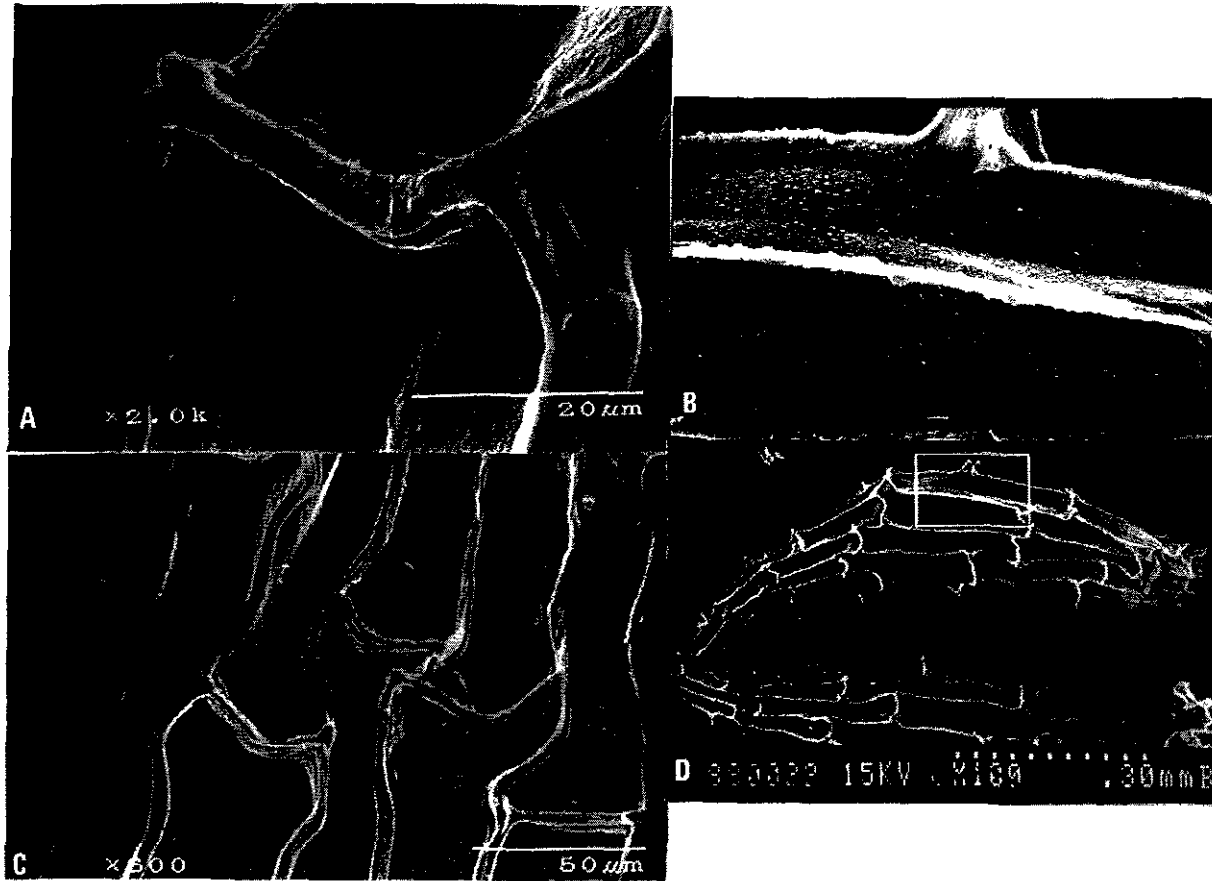


Fig. 17. Semillas de *Mormodes*. A, detalle de la zona media de una semilla de *M. pardalinata* con escasas irregularidades superficiales en la parte inferior (Salazar 3661). B, detalle de la zona media de una semilla de *M. horichii* con numerosas irregularidades (verrugas) superficiales; es la parte encerrada en el recuadro de la Fig. 16-D. C, zona media de una semilla de *M. pardalinata* (Salazar 3661) con ondulaciones en la superficie. D, Semilla de *M. horichii* (Universidad de Florida 1082)

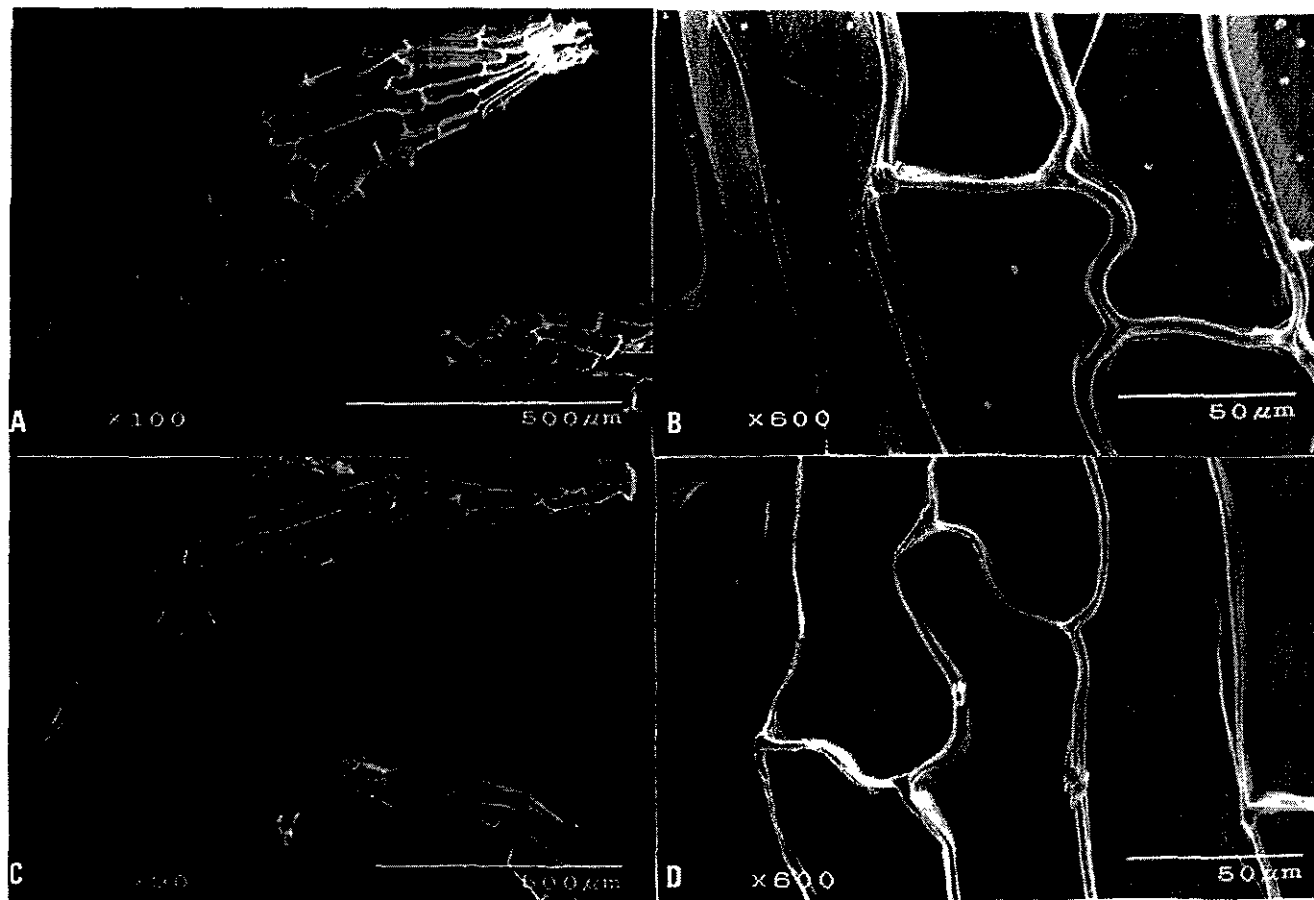


Fig. 18. Semillas de *Mormodes*. A, semilla de *M. williamsii* (Salazar 3668). B, zona media de la semilla anterior mostrando algunas ondulaciones superficiales. C, semilla de *M. nagelii* (Soto 5707). D, zona media de la semilla anterior.

Tabla 7. Ornamentación de la superficie externa de la testa de semillas de *Mormodes*.

Taxon	Superficie	Origen	Ejemplar
<i>M. badia</i>	irregularmente verrucosa	Nayarit	Salazar 2425
<i>M. horrichu</i>	verrucosa	Costa Rica	ver Chase y Pipen (1990)
<i>M. lineata</i>	lisa	Oaxaca	Salazar 5838
<i>M. luxata</i>	lisa	Jalisco	Salazar 3602
<i>M. maculata unicolor</i>	lisa	Veracruz	Salazar 2747
<i>M. nageli</i>	lisa	Chiapas	Soto 5707
<i>M. oestlundiana</i>	lisa-verrucosa	Guerrero	Leleu s n.
<i>M. pardalinata</i>	lisa-verrucosa	Jalisco	Salazar 3661
<i>M. ramirezii</i>	verrucosa	Guerrero	Salazar 2205
<i>M. sotoana</i>	lisa	Guatemala	Salazar 4450
<i>M. williamsii</i>	lisa	Jalisco	Salazar 3688

BIOLOGIA FLORAL.

Expresión sexual.

Las flores de *Mormodes* presentan tanto el polinario como el estigma bien desarrollados, por lo cual técnicamente son consideradas como hermafroditas. Los sexos, sin embargo, siempre están separados ya sea temporalmente (dicogamia) en el caso de las flores protándricas o espacialmente en el caso de las flores funcionalmente unisexuales (Dodson 1962; van der Pijl y Dodson 1966; Dressler 1968; Romero 1990; Salazar 1994a, 1998).

En *Mormodes* la protandria (sensu Bawa y Beach 1981) se logra gracias a la peculiar posición de la columna en la antesis y su capacidad de cambiar dicha posición tras la remoción del polinario. En la antesis la columna está arqueada sobre el labelo de modo que su ápice, o al menos el filamento, están en contacto o en cercana proximidad con su superficie. La torsión lateral de la columna en esta fase provoca que la superficie estigmática sea muy cóncava y esté dirigida hacia el lado abierto de la flor, de forma tal que es altamente improbable que alguno de los polinios de un polinario en el dorso de una abeja que se pose en el labelo haga contacto con ella. Una vez que el polinario ha sido disparado, la columna gradualmente se extiende por una reducción del arqueamiento y la torsión lateral y al cabo de un período de aproximadamente 24 a 48 horas está recta y exhibe una superficie estigmática ensanchada y más o menos plana directamente frente a la superficie del labelo. Este cambio es evidente en la Fig. 28 (*M. maculata* var. *maculata*), donde

Tabla 7. Ornamentación de la superficie externa de la testa de semillas de *Mormodes*.

Taxon	Superficie	Origen	Ejemplar
<i>M. badia</i>	irregularmente verrucosa	Nayarit	Salazar 2425
<i>M. horrichu</i>	verrucosa	Costa Rica	ver Chase y Pipen (1990)
<i>M. lineata</i>	lisa	Oaxaca	Salazar 5838
<i>M. luxata</i>	lisa	Jalisco	Salazar 3602
<i>M. maculata unicolor</i>	lisa	Veracruz	Salazar 2747
<i>M. nageli</i>	lisa	Chiapas	Soto 5707
<i>M. oestlundiana</i>	lisa-verrucosa	Guerrero	Leleu s.n.
<i>M. pardalnata</i>	lisa-verrucosa	Jalisco	Salazar 3661
<i>M. ramirezu</i>	verrucosa	Guerrero	Salazar 2205
<i>M. sotoana</i>	lisa	Guatemala	Salazar 4450
<i>M. williamsu</i>	lisa	Jalisco	Salazar 3688

BIOLOGIA FLORAL.

Expresión sexual.

Las flores de *Mormodes* presentan tanto el polinario como el estigma bien desarrollados, por lo cual técnicamente son consideradas como hermafroditas. Los sexos, sin embargo, siempre están separados ya sea temporalmente (dicogamia) en el caso de las flores protándricas o espacialmente en el caso de las flores funcionalmente unisexuales (Dodson 1962; van der Pijl y Dodson 1966; Dressler 1968; Romero 1990; Salazar 1994a, 1998).

En *Mormodes* la protandria (sensu Bawa y Beach 1981) se logra gracias a la peculiar posición de la columna en la antesis y su capacidad de cambiar dicha posición tras la remoción del polinario. En la antesis la columna está arqueada sobre el labelo de modo que su ápice, o al menos el filamento, están en contacto o en cercana proximidad con su superficie. La torsión lateral de la columna en esta fase provoca que la superficie estigmática sea muy cóncava y esté dirigida hacia el lado abierto de la flor, de forma tal que es altamente improbable que alguno de los polinios de un polinario en el dorso de una abeja que se pose en el labelo haga contacto con ella. Una vez que el polinario ha sido disparado, la columna gradualmente se extiende por una reducción del arqueamiento y la torsión lateral y al cabo de un periodo de aproximadamente 24 a 48 horas está recta y exhibe una superficie estigmática ensanchada y más o menos plana directamente frente a la superficie del labelo. Este cambio es evidente en la Fig. 28 (*M. maculata* var. *maculata*), donde

se muestra relación espacial entre el labelo y la columna en su posición original (D) y después de que la columna se extendió tras la expulsión del polinario (E, en este caso el polinario fue disparado a causa de un movimiento brusco que alteró el filamento y está pegado en la base de uno de los lóbulos laterales del labelo).

En varias ocasiones ha sido notado (Salazar, obs. pers.) que si el polinario no fue removido por un agente externo al cabo de más de una semana después de la antesis, el viscidio y el estípite se desplazan espontáneamente de su posición original pero la antera y el extremo correspondiente del polinario (incluyendo los polinios) quedan en su sitio, lo cual excluye la posibilidad de autopolinización. El desplazamiento del viscidio y el estípite provocan la extensión de la columna, la cual adopta la fase receptiva de polen. Este fenómeno aparentemente abre la posibilidad de que alguna flor sea polinizada aun cuando su polinario no haya sido removido.

A semejanza de lo que sucede en *Catasetum* y *Cycnoches*, en *Mormodes* las plantas de las especies con flores dimórficas o polimórficas pueden considerarse como difásicas, es decir, cada individuo adopta su modo sexual en cada estación dependiendo de las circunstancias (Lloyd y Bawa 1984). En *Mormodes*, los individuos de especies difásicas pueden producir en una estación determinada flores protándricas o flores funcionalmente unisexuales y estas últimas pueden ser exclusivamente flores pistiladas o estaminadas, o ambas. Cuando ambas están presentes, pueden encontrarse ya sea en una misma inflorescencia o en inflorescencias separadas (p.ej., Allen 1959; Monnier 1992; Salazar 1994a). Cuando una inflorescencia de *Mormodes* porta simultáneamente flores pistiladas y estaminadas, las primeras se localizan en la parte inferior del racimo y las últimas hacia el ápice (Allen 1959; Salazar 1994a). En algunos casos es posible observar una transición más o menos gradual de formas intermedias entre ambos tipos extremos, ignorándose si las flores transicionales son funcionales o no (Dressler 1993a; Salazar 1994a).

Aparentemente todas las especies que conforman la sección *Aromatica* y la mayor parte de las de la sección *Coryodes* solamente presentan flores protándricas monomórficas (con excepción de *M. nagelii*; Tabla 8, Figs. 30-31). Sin embargo, una planta cultivada de *M. tuxtliensis* var. *chimalapensis* (sección *Coryodes*; Salazar et al. 5801) produjo flores que se marchitaron al día siguiente a la remoción del polinario sin haber extendido la columna (Salazar, obs. pers.). No se sabe con certeza si el rápido marchitamiento fue debido simplemente a la edad de las flores (tenían alrededor de una semana de estar abiertas cuando en esa especie se ha registrado hasta unas

dos semanas de duración) o si se trataba de flores funcionalmente estaminadas. Anteriormente sólo se habían registrado flores protándricas en esta especie (Salazar 1988). Si la producción de flores funcionalmente estaminadas y protándricas puede ser confirmada, el sistema sexual de esta especie correspondería más bien a la condición andromonoica que a un caso de protandria estricta (cf. Bawa y Beach 1981).

Tabla 8. Expresión sexual en las especies de *Mormodes* incluidas en el análisis cladístico.

Taxon	Flores protándricas monomórficas	Flores unisexuales dimórficas
<i>M. andreetae</i>	?	
<i>M. aromatica</i> var. <i>oleoaurantaca</i>	*	
<i>M. atropurpurea</i>		*
<i>M. badia</i>	*	
<i>M. aff cartonii</i>		*
<i>M. colossa</i>	*	*
<i>M. ephippilabia</i>		*
<i>M. flavida</i>	*	
<i>M. frymirei</i>		*
<i>M. haakeri</i>		*
<i>M. horichii</i>		*
<i>M. lineata</i>	*	*
<i>M. luxata</i>	*	
<i>M. maculata</i>	*	
<i>M. nagelii</i>	*	*
<i>M. pardalinata</i>	*	
<i>M. punctata</i>		*
<i>M. ramirazi</i>	*	
<i>M. romanii</i>		*
<i>M. sotoana</i>	*	*
<i>M. sanguineoclaustra</i>	*	
<i>M. tuxtlensis</i>	*	
<i>M. uncia</i>	*	
<i>M. williamsii</i>	*	

La producción de flores sexualmente dimórficas o polimórficas parece ser más frecuente en la sección *Mormodes*. Dressler (1968) reportó que todas las especies de Costa Rica y Panamá

(todas pertenecientes a la sección *Mormodes*) presentan dimorfismo sexual. La producción de flores sexualmente dimórficas ha sido confirmada posteriormente en el caso de *M. colossa*, *M. horichii*, *M. lobulata* y *M. skinneri* en Costa Rica, las cuales en algunos casos producen flores pequeñas que se marchitan rápidamente tras la remoción del polinario y en otras flores más grandes y carnosas que espontáneamente disparan el polinario rápidamente después de abrir (o al menos el viscidio se desplaza de su lugar y se seca, imposibilitando la adherencia a un polinizador) y que duran un tiempo considerable exhibiendo la columna extendida con una amplia superficie estigmática (Salazar, obs. pers.). Una situación similar ha sido observada en el caso de *M. lineata* en México y Guatemala (Salazar, datos no publicados).

Observaciones realizadas durante varios años sucesivos en plantas cultivadas de *M. nagelii* (Salazar, obs. pers.) sugieren que en esta especie hay de 3 tipos de flores funcionalmente distintos, las cuales fueron producidas en inflorescencias separadas: 1) Flores funcionalmente estaminadas, las cuales se marchitaron al día siguiente de haberse provocado el disparo del polinario sin sufrir modificación en la posición de la columna y su rápido marchitamiento excluye la posibilidad de ser polinizadas artificialmente. 2) Flores protándricas, en las cuales 1-2 días después de disparar el polinario la columna se extendió, exhibiendo la cavidad estigmática; algunas de estas flores que fueron polinizadas manualmente produjeron cápsulas y semillas con embrión. 3) Flores funcionalmente pistiladas, las cuales espontáneamente dispararon el polinario poco tiempo después de abrir, exhibiendo al día siguiente una amplia superficie estigmática en la columna extendida; en este caso se supuso una función femenina, pero las flores fueron preservadas sin haberse intentado polinizarlas.

Las flores funcionalmente estaminadas y protándricas de *M. nagelii* antes mencionadas son indistinguibles morfológicamente (p.ej., Fig. 30), presentando ambas flores comparativamente pequeñas con labelo plano o ligeramente convexo. Las flores que se cree son funcionalmente pistiladas, en cambio, fueron notablemente mayores, más carnosas y tenían el labelo ligeramente cóncavo (Fig. 31). La misma planta que produjo la inflorescencia pistilada (Soto 2884) había producido en años anteriores flores con el mismo aspecto que las protándricas o estaminadas, incluyendo el labelo convexo (Salazar, obs. pers.).

Estudios experimentales en condiciones naturales y en cultivo han mostrado que la expresión sexual en *Catasetum* y *Cycnoches* está fuertemente influenciada por el tamaño de la

planta y por condiciones ambientales, particularmente el nivel de insolación (Gregg 1975, 1978; Zimmerman, 1990). No se han efectuado estudios comparables en *Mormodes*, pero la observación de numerosas plantas en el campo y en el invernadero sugiere que en este género la expresión sexual también podría estar determinada por esos factores. Generalmente las plantas que portan flores pistiladas son más grandes (Dressler 1968; Salazar, obs. pers.) y crecen frecuentemente a pleno sol, ya sea en claros grandes o en el borde del bosque. El número de flores pistiladas generalmente es mucho menor que el de flores estaminadas; sin embargo, bajo ciertas condiciones favorables la frecuencia con que aquellas son producidas puede incrementarse notablemente. Por ejemplo, una proporción desusadamente alta de plantas muy vigorosas de *M. aff. amazonica* portando flores pistiladas fue observada hace pocos años al borde de la recién construida represa de Tucuruí, sobre el Río Tocantins en Pará, Brasil, donde al subir el nivel del agua la muerte masiva de los árboles generó gran cantidad de sitios óptimos para el desarrollo de las plantas (J. B. F. da Silva, com. pers. 1996).

En *Mormodes*, tanto las flores protándricas como las flores funcionalmente unisexuales pueden reducir la posibilidad de autopolinización y promover la polinización cruzada. En el primer caso, dichos efectos se derivarían de la incapacidad de una flor para recibir polen hasta 24-48 horas después de haber disparado el suyo propio (debido a la torsión de la columna) y la imposibilidad de que un polinario deposite uno o ambos polinios en el estigma de una flor hasta 15-30 minutos después de haber sido disparado (tanto por la retención de la antera como por el arqueamiento del estípite, que se extiende lentamente) (cf. Darwin 1877; Nilsson 1981; Catling y Catling 1991; ver también Bawa y Beach 1981). En el segundo caso, las flores estaminadas se marchitan muy pronto tras la remoción del polinario, eliminando la posibilidad de ser polinizadas y producir semillas, mientras que las pistiladas disparan espontáneamente su polinario y adoptan rápidamente la posición receptiva.

Las pocas observaciones y la analogía con los estudios experimentales llevados al cabo en *Cycnoches* y *Catasetum* sugieren que las especies de *Mormodes* que exhiben difasia se comportan conforme a la hipótesis de la "ventaja del tamaño" (Ghiselin 1969, citado por Schlessman 1988; Clay 1993), la que invoca la existencia de un umbral fisiológico para la expresión de la fase femenina (pistilada) impuesto por el costo de la maternidad como el principal factor que determina la dinámica sexual (o de "género"). La reproducción sexual involucra costos inmediatos, esto es,

los recursos necesarios para la maduración del fruto y las semillas en una flor pistilada que ha sido polinizada, y otros a un plazo más largo, que son el efecto de esa inversión de recursos en el crecimiento y reproducción futuros. La hipótesis de la ventaja del tamaño predice que los individuos pequeños deben expresar el género que involucra el menor costo.

En muchas plantas la inversión de energía metabólica y nutrientes minerales requerida para producir óvulos, semillas y frutos excede la necesaria para producir polen, siendo razonable esperar que en las especies difásicas el esfuerzo reproductivo de los machos será menor que el de las hembras (Schlessman 1988 y referencias incluidas). En este sentido, es conveniente remarcar que las cápsulas de *Mormodes* se cuentan entre las más grandes en las Orchidaceae, midiendo en algunos casos hasta 10 cm de largo y 5 cm de diámetro. Estos frutos requieren casi un año para maduración y producen una gran cantidad de semillas. No hay datos precisos sobre el número de semillas producidas, pero podría estar en el mismo orden de magnitud que el número reportado para las cápsulas de *Cycnoches chlorochilon* (4 millones; Arditti 1992). La producción y maduración de uno o más frutos con estas características probablemente representa una carga severa para el presupuesto energético de una planta con recursos limitados por su tamaño. Alternativamente, la producción de flores estaminadas pequeñas y de vida corta que se marchitan tras la remoción del polinario, sin posibilidad de ser polinizadas, debe ser comparativamente poco costosa.

Dodson (1962) propuso que las flores unisexuales constituyen un atributo derivado independientemente de *Catasetum* y *Cycnoches* a partir de las flores bisexuales de *Clowesia* y *Dressleria*, respectivamente. Chase y Pipen (1990) interpretaron las flores unisexuales como el estado ancestral en la subtribu y las flores bisexuales como una reversión, en favor de una interpretación más parsimoniosa de la ornamentación de las semillas (esto es, el origen único de las semillas con ornamentación irregular a partir de la estriada). En el marco de las relaciones filogenéticas de los géneros de *Catasetinae* propuestas por Romero (1990), Chase y Hills (1992) y Pridgeon y Chase (1998) mostradas en la Fig. 1-B y C es igualmente parsimonioso suponer un origen paralelo de la unisexualidad en *Catasetum* y *Cycnoches-Mormodes* a partir de un ancestro de la subtribu protándrico que visualizar a la unisexualidad como ancestral en la subtribu. Ambas interpretaciones sugieren que las flores unisexuales de *Mormodes* son equivalentes a las de *Cycnoches* y que las han heredado de un ancestro común.

Polinizadores.

Las flores de *Mormodes* son polinizadas por machos de abejas del género *Euglossa*, tribu Euglossini, de la familia Apidae (Tabla 9; Fig. 19). Se han observado también visitas por individuos de otros géneros de Euglossini, como *Eulaema* (Dressler 1968) y *Eufriesea* (V. Sosa, com. pers. 1998), los cuales son demasiado grandes para efectuar la polinización (ver abajo).

La polinización por euglósidos machos que recolectan compuestos fragantes en las flores (además de otras fuentes) es conocida como “síndrome de polinización euglosina” o “síndrome androeuglosófilo” (Dressler 1968; Williams 1982; Whitten y Williams 1992). Este síndrome está presente en ca. 55 géneros y 625 especies de orquídeas neotropicales y todas las especies que comprenden las subtribus Stanhopeinae y Catasetinae son exclusivamente polinizadas por euglósidos machos (Dressler 1968, 1982). Las abejas recolectan las fragancias en las flores “cepillando” la superficie del labelo (generalmente la fuente de perfume) con estructuras especiales en los tarsos de las patas anteriores, transfiriéndolas después de emprender el vuelo a los receptáculos situados en las tibias de las patas posteriores (Dressler 1968, 1982; Dodson et al. 1969; Williams 1982). Dressler (1968, 1982), Dodson et al. (1969), Williams (1982), Ackerman (1983), Williams y Whitten (1983) y Romero (1987) presentaron revisiones de varios aspectos de la biología de las Euglossini y sus interacciones con las orquídeas y otras plantas.

En *M. maculata*, una especie protándrica, las flores recién abiertas presentan los sépalos y pétalos arqueados con los ápices más o menos convergentes, de modo que la flor parece haber abierto a medias. Sin embargo, siempre parece haber espacio suficiente para dar acceso a un insecto cuya talla se encuentre en el intervalo de tamaños desplegado por las especies del género *Euglossa* (Salazar, obs. pers.). Al paso de los días las flores abren más, especialmente si el polinario ha sido removido. Se ignora si dicha modificación juega un papel en la biología reproductiva de la orquídea; una posibilidad es que la apertura parcial resulte en que los visitantes que son demasiado grandes para llevar al cabo la polinización, pero que pueden competir con o ahuyentar a los verdaderos polinizadores, sean mantenidos fuera de la flor. Dressler (1968) observó visitas a flores de *Mormodes colossa* por individuos de *Eulaema cingulata* (Fabricius) y *E. meriana* (Olivier), excesivamente grandes como para poder llevar al cabo la polinización, que mientras recolectaban la fragancia del labelo recibieron los viscidios en la cabeza o las patas y rápidamente se los desprendieron, lo que resultó en la pérdida de los polinios respectivos. Este tipo

de visitas oportunistas obviamente van en detrimento de la reproducción de la orquídea.

Hay pocos registros de polinización de *Mormodes*. Dressler (1968) llevó al cabo observaciones sobre la polinización de varias especies del género en Panamá y Costa Rica y recientemente Rodríguez y Sosa (1998) estudiaron la polinización de *M. tuxtensis* en Veracruz. En la Tabla 9 se resume la información disponible y se indica la fuente de donde se obtuvo.

La mayor parte de los reportes sobre especies mexicanas proceden de la observación de visitas a plantas cultivadas fuera de su área de distribución natural y en muchos casos no se sabe a ciencia cierta si la abeja es realmente el polinizador o meramente un visitante oportunista (cf. Dressler 1968). Se ha tratado de actualizar la nomenclatura de las especies de *Mormodes* y a continuación se discuten brevemente los reportes sobre especies mexicanas.

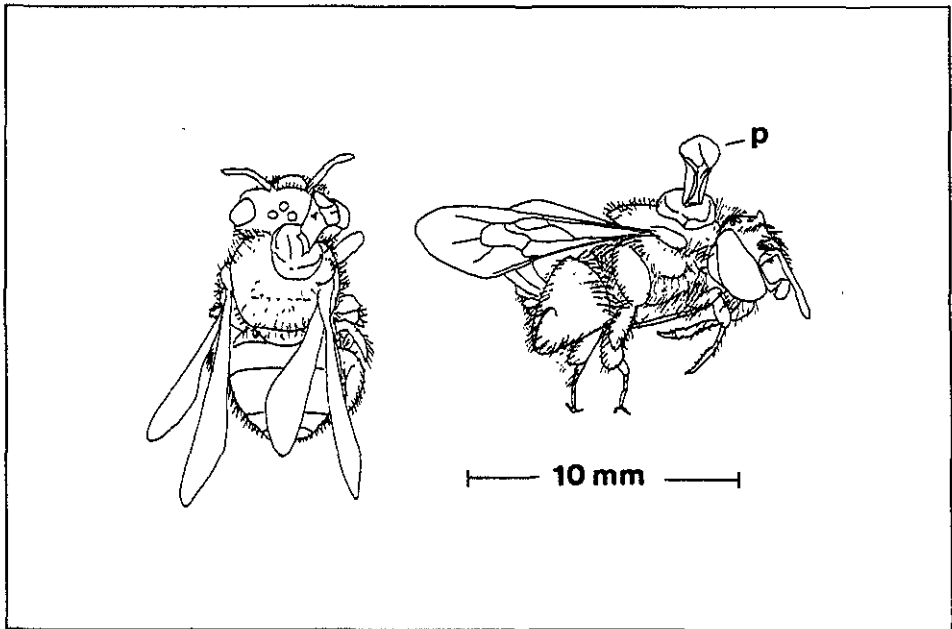


Fig. 19. Macho de *Euglossa viridissima* (muy esquemático) con polinario de *Mormodes oestlundiana* pegado en el dorso del tórax. Nótese la orientación lateral del polinario. Ejemplar proveniente de Acahuizotla, Guerrero depositado en la colección entomológica del Instituto de Biología, U.N.A.M. La posición aproximada de los polinios, ausentes en el ejemplar, está indicada por la letra "p."

Tabla 9. Abejas euglossinas que visitan y/o polinizan especies de *Mormodes*. Las abejas seguidas de "(v)" fueron consideradas como visitantes (no polinizadores) en la fuente original.

Especie	Polinizador/visitante	Lugar	Referencia
<i>M. aff. cartonii</i> *	<i>Euglossa cordata</i> <i>Euglossa mixta</i> <i>Euglossa variabilis</i>	Panamá	Dressler 1968
<i>M. colossa</i>	<i>Euglossa asarophora</i> <i>Euglossa maculilabris</i> <i>Euglossa mixta</i> <i>Eulaema cingulata</i> (v) <i>Eulaema meriana</i> (v) <i>Eulaema nigrita</i> (v)	Costa Rica	Dressler 1968
<i>M. flavida</i>	<i>Euglossa viridissima</i>	Costa Rica	Dressler 1968
<i>M. frymirei</i> **	<i>Euglossa hemichlora</i>	Ecuador	Dodson 1962
<i>M. ignea</i>	<i>Euglossa dissimula</i> <i>Euglossa igniventris</i> <i>Euglossa mixta</i>	Panamá	Ackerman 1983 Dressler 1968 Dressler 1968; Ackerman 1983
<i>M. lancilabris</i>	<i>Euglossa cyanaspis</i> (v)	Panamá	Dressler 1968
<i>M. lineata</i>	<i>Euglossa viridissima</i> <i>Euglossa villosa</i>	Oaxaca	van der Pijl y Dodson 1966 E.W. Greenwood (com. pers.)
<i>M. lobulata</i>	<i>Euglossa championi</i> <i>Euglossa cybelia</i> <i>Euglossa mixta</i>	Costa Rica	Dressler 1968
<i>M. maculata</i>	<i>Euglossa viridissima</i>	Oaxaca	van der Pijl y Dodson 1966
<i>M. oestlundiana</i>	<i>Euglossa viridissima</i>	Guerrero	ejemplar de la abeja en IBUNAM
<i>M. paraënsis</i>	probablemente <i>Eulaema</i> (v)	Brasil	J. B. F. da Silva (com. pers.)
<i>M. powellii</i>	<i>Euglossa tridentata</i> <i>Euglossa mixta</i>	Panamá	Dressler 1968; Ackerman 1983 Ackerman 1983
<i>M. ramirezii</i>	<i>Euglossa viridissima</i>	Jalisco	G.A. Salazar (obs. pers.)
<i>M. skinneri</i> ***	<i>Euglossa</i> sp.	Costa Rica	R. Doderó (com. pers.)
<i>M. sotoana</i>	<i>Euglossa</i>	Morelos	R. Leleu (com. pers.)
<i>M. aff. sotoana</i> ***	<i>Euglossa</i> sp.	Costa Rica	R. Doderó (com. pers.)
<i>M. tezontle</i>	<i>Euglossa</i>	Morelos	R. Leleu (com. pers.)
<i>M. tuxtensis</i>	<i>Euglossa villosa</i> <i>Euglossa crinota</i> <i>Eufriesea</i> sp. (v)	Veracruz	Salazar 1988 Rodríguez y Sosa 1998 V. Sosa (com. pers.)
<i>M. uncia?</i>	<i>Euglossa</i> sp.	Morelos	van der Pijl y Dodson 1966 (ver texto)

*Reportada como *M. ignea* por Allen (1954) y como *M. cartonii* por Dressler (1968) y Ackerman (1983).

**Reportada como *M. cf. buccinator*.

***Visita observada en la ciudad de Turrialba, dentro del área de distribución natural de la especie.

Un ejemplar de *Euglossa viridissima* Friese procedente de Acahuizotla, Guerrero (en la colección entomológica del Instituto de Biología, U N. A. M.) porta un polinario de *Mormodes* (Fig. 19). La única especie de *Mormodes* que ha sido registrada en esa zona es *M. oestlundiana* (Salazar y Hågsater 1990) y aquí se da por hecho que *E. viridissima* es su polinizador.

Varias plantas de *Mormodes oestlundiana*, *M. tezontle* y *M. sotoana* cultivadas en un jardín en Cuernavaca, Morelos al florecer han atraído a muchos individuos de *Euglossa viridissima* pero al cabo de varios años nunca han producido cápsulas (R. Leleu, com. pers. 1997). Numerosos individuos de *E. viridissima* también han sido vistos visitando una planta de *M. lineata* cultivada en un jardín en la ciudad de Oaxaca (E. W. Greenwood, com. pers. 1993) y los reportes de Pollard (citado por van der Pijl y Dodson 1966) de *E. viridissima* como polinizador de *Mormodes lineata* y *M. maculata* probablemente se basaron también en visitas a plantas cultivadas en Oaxaca, donde Pollard residió entre 1959 y 1976 (Greenwood 1978).

van der Pijl y Dodson (1966) señalaron a *Euglossa* sp. como el polinizador de *Mormodes uncia*, citando como fuente a "Östlund (in notes)." Sin embargo, la única alusión a una abeja visitando *Mormodes* en los cuadernos de notas de E. Östlund, depositados en AMO y disponibles como microfichas IDC 8300, se encuentra bajo la planta número 1728, que constituye la colección tipo de *Mormodes oestlundiana* (que fue descrita posteriormente; Salazar y Hågsater 1990). No hay indicios de Östlund haya tenido una planta auténtica de *M. uncia*, aunque un dibujo de *M. aromatica* (sin ninguna mención de una abeja) fue determinado así por R. L. Dressler. Es muy probable que haya habido una confusión respecto a la identidad de la planta 1728 de Östlund y que el reporte de van der Pijl y Dodson en realidad deba atribuirse a *M. oestlundiana*.

En sus notas sobre la planta 1728, Östlund se refirió a una pequeña abeja azul cepillando la superficie del labelo con sus patas anteriores para después volar y frotar los cepillos al final de su lengua, presionada al cuerpo, notando que no había nectario en la flor y que ninguna abeja puso atención a las gotas de néctar producidas en la base de las brácteas florales. Estas observaciones fueron realizadas en su jardín en Cuernavaca.

Salazar (1988) observó una planta de *Mormodes tuxtliensis* cultivada cerca de Xalapa, Veracruz mientras era visitada por varios individuos de *Euglossa villosa* Moure. Las abejas se acercaron cautamente a la inflorescencia y tras posarse en las flores desplegaron la conducta típica de cepillado y transferencia de la fragancia a las tibias posteriores, pero para entonces todas las

flores carecían de polinario y ninguna de las abejas portaba uno, por lo que no pudo confirmarse si esa especie puede efectuar la remoción y la “entrega” de polen. *Mormodes tuxtlensis* no se encuentra de manera natural en el área de Xalapa pero ahí crece espontáneamente su especie hermana, *M. maculata* y cabe la posibilidad que *Euglossa villosa* sea el polinizador natural de esta última. Recientemente Rodríguez y Sosa (1998) estudiaron la polinización de *M. tuxtlensis* en el hábitat en la región de Los Tuxtlas, Veracruz registrando como polinizador a *Euglossa crinota*.

Dos individuos de *Euglossa viridissima* fueron vistos visitando las flores de una planta cultivada de *M. ramirezii* cerca del centro de la ciudad de Guadalajara, Jalisco (Salazar, obs. pers.). Las abejas desplegaron la conducta asociada con la recolección de perfume, pero no provocaron el disparo del polinario, aunque sólo fue posible observarlas durante unos pocos minutos.

Resultó una sorpresa ver a una *Euglossa* azulada visitando una planta en floración de *M. tezontle* en el interior del invernadero del Herbario AMO, dentro del área metropolitana de la Ciudad de México a ca. 2500 m s.n.m (G. A. Salazar, obs. pers.). Esta es la mayor elevación a la que haya sido localizada una especie de Euglossini (R. L. Dressler, comunicación personal 1997). La abeja escapó cuando se intentó su captura, por lo que no fue posible su identificación. El invernadero se ubica en una cañada con amplios jardines en las casas y relictos del bosque de encino original y el entorno no está alterado tan severamente como en otras zonas de la ciudad. En el área son frecuentes las heladas durante el invierno. La presencia de *Euglossa* en esas condiciones es interesante y amerita atención por parte de los especialistas.

FRAGANCIAS FLORALES.

Las flores de *Mormodes*, como las de otras Catasetinae, atraen y son polinizadas por euglósidos machos, para los que la fragancia floral constituye tanto el atrayente como la recompensa (Dodson 1962; Dodson et al. 1969; Dressler 1968, 1982; Williams 1982; ver arriba). Más de 70 compuestos volátiles diferentes han sido identificados en las fragancias de las orquídeas polinizadas por machos euglósidos, principalmente compuestos aromáticos simples y terpenoides (Williams y Whitten 1983; Knudsen et al. 1993).

Los perfumes producidos por las flores presentan un mayor o menor grado de especificidad en cuanto a las especies euglosinas que atraen. Dicha especificidad generalmente no resulta de la

flores carecían de polinario y ninguna de las abejas portaba uno, por lo que no pudo confirmarse si esa especie puede efectuar la remoción y la “entrega” de polen. *Mormodes tuxtensis* no se encuentra de manera natural en el área de Xalapa pero ahí crece espontáneamente su especie hermana, *M. maculata* y cabe la posibilidad que *Euglossa villosa* sea el polinizador natural de esta última. Recientemente Rodríguez y Sosa (1998) estudiaron la polinización de *M. tuxtensis* en el hábitat en la región de Los Tuxtlas, Veracruz registrando como polinizador a *Euglossa crininota*.

Dos individuos de *Euglossa viridissima* fueron vistos visitando las flores de una planta cultivada de *M. ramirezii* cerca del centro de la ciudad de Guadalajara, Jalisco (Salazar, obs. pers.). Las abejas desplegaron la conducta asociada con la recolección de perfume, pero no provocaron el disparo del polinario, aunque sólo fue posible observarlas durante unos pocos minutos.

Resultó una sorpresa ver a una *Euglossa* azulada visitando una planta en floración de *M. tezontle* en el interior del invernadero del Herbario AMO, dentro del área metropolitana de la Ciudad de México a ca. 2500 m s.n.m (G. A. Salazar, obs. pers.). Esta es la mayor elevación a la que haya sido localizada una especie de Euglossini (R. L. Dressler, comunicación personal 1997). La abeja escapó cuando se intentó su captura, por lo que no fue posible su identificación. El invernadero se ubica en una cañada con amplios jardines en las casas y relictos del bosque de encino original y el entorno no está alterado tan severamente como en otras zonas de la ciudad. En el área son frecuentes las heladas durante el invierno. La presencia de *Euglossa* en esas condiciones es interesante y amerita atención por parte de los especialistas.

FRAGANCIAS FLORALES.

Las flores de *Mormodes*, como las de otras Catasetinae, atraen y son polinizadas por euglósidos machos, para los que la fragancia floral constituye tanto el atrayente como la recompensa (Dodson 1962; Dodson et al. 1969; Dressler 1968, 1982; Williams 1982; ver arriba). Más de 70 compuestos volátiles diferentes han sido identificados en las fragancias de las orquídeas polinizadas por machos euglósidos, principalmente compuestos aromáticos simples y terpenoides (Williams y Whitten 1983; Knudsen et al. 1993).

Los perfumes producidos por las flores presentan un mayor o menor grado de especificidad en cuanto a las especies euglosinas que atraen. Dicha especificidad generalmente no resulta de la

presencia de compuestos exclusivos, sino de mezclas de compuestos (Williams y Dodson 1972; Dressler 1982, Williams y Whitten 1983) Varios experimentos de campo en los que se observaron las abejas atraídas a “cebos” de fragancia (cuadros de papel absorbente impregnados con los compuestos puros o mezclas de ellos) han mostrado que algunos compuestos constituyen buenos atrayentes generales, atrayendo a numerosos individuos de varias especies de abeja, mientras que otros ejercen una atracción limitada o actúan como repelentes, modificando la atracción de otros compuestos presentes en la mezcla. Otros compuestos podrían carecer de efecto en los polinizadores y constituir mero “ruido biológico.”

En el presente trabajo se analizó la composición química de la fragancia floral de 17 especies de *Mormodes*, incluyendo a representantes de las 3 secciones reconocidas aquí (Tabla 10). De 5 de las especies, se obtuvieron datos de la fragancia de más de un individuo. Un total de 24 compuestos fueron identificados. La Tabla 11 muestra los compuestos identificados que constituyeron al menos el 1% del total de la fragancia. Se excluyeron 12 compuestos que no han sido identificados, pero se incluyeron 4 (reconocibles por su tiempo de retención) y una mezcla de sesquiterpenos que son cuantitativamente importantes en la fragancia de alguna especie de *Mormodes* o que, en el caso de *M. romanii*, constituyen la totalidad de la fragancia. Doce de los compuestos identificados en las fragancias de *Mormodes* son compuestos bencenoides y nueve son monoterpenos, habiendo también dos sesquiterpenos y una amina (indol).

Todas las especies de las que se analizó la fragancia de más de un individuo exhibieron variación cualitativa (es decir, presencia o ausencia) y cuantitativa (porcentaje de la fragancia) en uno o más de los compuestos (Tabla 11). En *M. andreettae*, uno de los dos individuos examinados presentó pequeñas cantidades de mirceno y óxido de cariofileno, mientras que el otro produjo benzoato de metilo y cinamato de metilo. En *M. colossa*, uno de los tres ejemplares exhibió ipsdienol y dos el compuesto no identificado “*Catasetum luridum* 20.20” Los dos ejemplares de *M. aff. cartonii* difirieron entre sí en cuatro compuestos y los dos de *M. punctata* en tres.

Mormodes maculata, de la cuál se analizaron muestras de cuatro individuos, mostró variación en seis compuestos, incluyendo un ejemplar en el que no se detectó 1,8-cineol aunque en los otros tres este fue cuantitativamente importante (21.6-61.3%). Dos de los ejemplares muestreados representan la var. *maculata* y los otros dos la var. *unicolor*, siendo interesante observar que 5 de los 6 compuestos que variaron estuvieron presentes al menos en una muestra

de cada variedad, tal que no hay diferencias apreciables entre las fragancias de las dos variedades.

Es probable que al menos una parte de la variación intraespecífica observada (principalmente cuantitativa) sea atribuible a variables de muestreo, como la temperatura ambiente y la intensidad luminosa durante el periodo en que se tomó la muestra, las cuales afectan la volatilidad de los compuestos y por ende la concentración de la muestra (cf. Whitten y Williams 1992. 133). Sin embargo, en algunos casos la variación cualitativa es notable (p.ej., la ausencia de cineol en una de las muestras de *M. maculata* var. *maculata*), siendo razonable esperar que exista variación "real" entre los individuos. Determinar el grado de variación existente, así como su posible significado biológico, requerirá del estudio de un número de muestras mucho mayor que el que estuvo disponible para este trabajo, así como la corroboración en el campo de su efecto en las relaciones de polinización de los taxa

Tabla 10. Ejemplares de *Mormodes* examinados para la composición de las fragancias florales.

Taxon	Ejemplar
<i>M. andreettae</i> ¹	Williams 940
<i>M. andreettae</i> ²	U. de Florida 87003
<i>M. aromatica</i> var. <i>oleoaurantiaca</i>	Salazar 4602
<i>M. badia</i>	U. de Florida 1194
<i>M. aff. cartonii</i> ¹	U. de Florida 904
<i>M. aff. cartonii</i> ²	U. de Florida 416
<i>M. colossa</i> ¹	U. de Florida 87310
<i>M. colossa</i> ²	U. de Florida 1076
<i>M. colossa</i> ³	U. de Florida 1077
<i>M. ephippilabia</i>	Mathews s.n.
<i>M. frymirei</i>	U. de Florida 87004
<i>M. hookeri</i>	no disponible
<i>M. horichii</i>	U. de Florida 1066
<i>M. lineata</i>	Salazar 4420
<i>M. maculata</i> var. <i>maculata</i> ¹	Salazar 4215
<i>M. maculata</i> var. <i>maculata</i> ²	Soto 3668
<i>M. maculata</i> var. <i>unicolor</i> ³	Salazar 2734
<i>M. maculata</i> var. <i>unicolor</i> ⁴	Salazar 2747
<i>M. nagelii</i>	Salazar 3001
<i>M. punctata</i> ¹	U. de Florida 416
<i>M. punctata</i> ²	U. de Florida 888
<i>M. ramirezii</i>	Leleu s.n.
<i>M. romanii</i>	SEL 79-1344
<i>M. sotoana</i>	Salazar 4430
<i>M. williamsii</i>	Salazar 3686

La complejidad de la fragancia (número de compuestos presentes) varía entre las especies analizadas. *Mormodes ramirezii*, *M. aromatica* y *M. hookeri* tienen las fragancias más simples, constituidas exclusivamente (o casi) por 1,4-dimetoxibenceno. En *M. frymirei*, *M. horichii*, *M. romanii*, *M. sotoana* y algunos individuos de *M. colossa* fueron detectados solamente dos compuestos. Lo anterior también es aparente en *M. punctata*, pero en este caso hay varios compuestos no identificados que no fueron incluidos en la Tabla 11. Las especies restantes tienen generalmente entre 3 y 6 compuestos, pero *M. williamsii* presentó 9 constituyentes distintos.

La fragancia de *M. andreettae* es cualitativamente similar a la de *M. colossa*, constituida principalmente por alcohol de 4-metoxifeniletilo y 1,8-cineol. El primer compuesto no ha sido detectado en ninguna otra especie de orquídea. *Mormodes andreettae* presenta además α -pineno.

Mormodes maculata, *M. nagelii* y *M. williamsii*, representantes de la sección *Coryodes*, comparten dos compuestos únicos, esto es, acetato de 2-feniletilo y 2-hidroxibenzoato de metilo. También coinciden en la presencia de benzoato de metilo, 1,4-dimetoxibenceno y (E) β -ocimeno. Sin embargo, *M. nagelii* carece por completo de cineol y mirceno, siendo además la única especie de *Catasetinae* en la que se ha detectado α -farneseno (7.5%). El linalool ha sido detectado en este género solamente en *M. williamsii*.

El compuesto más frecuente en las fragancias de *Mormodes* es el 1,4-dimetoxibenceno, presente en 13 (76%) de las especies estudiadas y cuantitativamente dominante o exclusivo en varias de ellas (Tabla 11). Su distribución en otras orquídeas androeuglosófilas es relativamente restringida, habiéndosele detectado solamente en algunas especies de 12 géneros (en *Catasetinae* solamente en *Cynoches* y *Dressleria*; Williams y Whitten 1983; Knudsen et al. 1993).

El 1,8-cineol es el segundo compuesto más común en las fragancias de *Mormodes*, presente en 7 especies (aunque en algunas no en todos los individuos) y es cuantitativamente dominante en varias de ellas (*M. lineata*, *M. andreettae*). Ha sido reportado para una especie adicional, *M. pardalinata* (como *M. oceloteoides*) por Whitten y Williams (1992: 133). Esta sustancia es uno de los mejores atrayentes para una amplia gama de especies de euglosinas (Dressler 1982; Whitten y Williams 1992) y está presente en 25 géneros androeuglosófilos (Knudsen et al. 1993).

Cinamato de metilo, (E) β -ocimeno y α -pineno fueron detectados en 5 especies. Dimetoxibenceno isómero, mirceno y un compuesto no identificado ("*Catasetum luridum* 20.20") en 4. Algo más de la mitad de los compuestos (14) se encontraron exclusivamente en una especie.

Tabla 11. Composición de la fragancia floral en plantas de *Mormodes*. Los valores son el porcentaje de la fragancia total (solamente $\geq 1.0\%$). Superíndices: compuesto aromático (a), monoterpenu (m), sesquiterpeno (s), compuesto nitrogenado (n).

Especie											
Compuesto	<i>andreetiae</i>	<i>aromatica</i>	<i>badia</i>	<i>aff. cartoni</i>	<i>colossa</i>			<i>ephippabia</i>	<i>frumera</i>	<i>hookeri</i>	<i>horchii</i>
acetato de bencilo ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	10
acetato de epoxigeranilo ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
acetato de feniletilo ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
alcohol de bencilo ^a	-	-	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-
alcohol de 4-metoxifeniletilo ^a	32.5	40.5	-	-	83.1	80	81.6	-	-	-	-
benzoato de metilo ^a	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
cinnamato de metilo ^a	-	7.1	-	-	-	-	-	36.5	-	-	-
1,8-cineol ^m	43.9	24.4	-	2.7	6.2	3.2	6.4	-	-	-	-
1,4-dimetoxibenceno ^a	-	88.9	25.3	-	-	-	-	46.4	95	95	90
dimetoxibenceno isómero ^a	-	-	2.1	1.6	-	-	-	5.5	-	-	-
eugenol ^a	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-
α -farneseno ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2-hidroxibenzoato de metilo ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
indol ⁿ	-	-	-	2.2	-	-	-	-	-	-	-
ipsidienol ^m	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-
linalool ^m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
metiliso Eugenol ^a	-	-	-	-	-	-	-	1.3	-	-	-
metil-p-metoxicinnamato ^a	-	-	-	15.5	2.5	-	-	-	-	-	-
mirceno ^m	2.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
(E) β -ocimeno ^m	-	-	23.4	-	-	-	-	1.6	-	-	-
(Z) β -ocimeno ^m	-	-	1.7	-	-	-	-	-	-	-	-
ácido de canofileno ^a	3.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
α -pineno ^m	4.3	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sabineno ^m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. luridum</i> 20 20 (213)	-	-	26.8	9.8	4.1	2.3	-	-	-	-	-
<i>M. aff. cartoni</i> 26 1 (249)	-	-	-	31.6	50.7	-	-	-	-	-	-
<i>M. romanii</i> 22.9 (210)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. romanii</i> 23.3 (216)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
sesquiterpenos no ident.	-	-	-	31.9	18.6	-	-	-	-	-	-

Tabla 11 (continuación). Composición de la fragancia floral en plantas de *Mormodes*. Los valores son el porcentaje de la fragancia total (solamente $\geq 1\%$).
Superíndices: compuesto aromático (a), monoterpeno (m), sesquiterpeno (s), compuesto nitrogenado (n).

Especie	Compuesto	<i>linsata</i>	<i>maquilata</i>			<i>nageli</i>	<i>punctata</i>	<i>ramirezii</i>	<i>romani</i>	<i>sotoana</i>	<i>wilhamii</i>
	acetato de bencilo ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	acetato de epoxigeranilo ^a	-	-	-	-	-	60.5	76.6	-	-	-
	acetato de feniletilo ^a	-	5	7.1	9.2	6.6	3.8	-	-	-	10.9
	alcohol de bencilo ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	alcohol de 4-metoxifeniletilo ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	benzoato de metilo ^a	-	13.9	-	10.1	-	23.3	-	-	-	1.2
	cinamato de metilo ^a	4.1	3	-	5.1	-	-	-	-	53.82	-
	1,8-cineol ^m	78.2	21.6	-	23.3	61.3	-	18.9	4.7	-	38.9
	1,4-dimetoxibenceno ^a	4.3	19.1	43.1	23.3	10.7	13.9	1.6	-	100	44.6
	dimetoxibenceno isómero ^a	-	-	-	-	-	-	7.9	-	-	-
	eugenol ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	α -farneseno ^a	-	-	-	-	7.5	-	-	-	-	-
	2-hidroxibenzoato de metilo ^a	-	6	7.3	11.2	2.7	5.6	-	-	-	4.8
	indol ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ipsdienol ^m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	limonol ^m	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.8
	metilisoceugenol ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	metil-p-metoxicinamato ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	nauceno ^a	3.3	1.3	-	-	2.4	-	-	-	-	1.5
	(E) β -ocimeno ^a	-	2.5	-	-	10.5	30.2	-	-	-	3.5
	(Z) β -ocimeno ^a	-	-	-	-	-	1.4	-	-	-	-
	óxido de carofileno ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	α -pineno ^m	6.4	2.6	-	-	5.6	-	1.4	-	-	4.1
	sabineno ^m	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>C. luridum</i> 20 20 (213)	-	-	-	-	1.9	-	-	-	-	-
	<i>M. aff. cartoni</i> 26 1 (249)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>M. romani</i> 22.9 (210)	-	-	-	-	-	-	-	92.1	-	-
	<i>M. romani</i> 23 3 (216)	-	-	-	-	-	-	-	7.8	-	-
	sesquiterpenos no ident.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

La relevancia de la composición de las fragancias florales para la biología reproductiva de las orquídeas androeglosófilas y sus polinizadores ha sido discutida con relativa amplitud (p.ej., Dressler 1982; Dodson et al 1969; Williams 1982; Ackerman 1983; Williams y Whitten 1983; Whitten y Williams 1992). Sin embargo, su utilidad en la sistemática de las orquídeas ha sido poco explorada. Hills et al (1972) discutieron la importancia de las fragancias florales como uno de los mecanismos de aislamiento reproductivo entre las especies del género *Catasetum* y mostraron que, al menos en algunos casos (p.ej., el complejo de *C. maculatum* Rich. ex Kunth) existe una correlación entre un grupo delimitado morfológicamente y un tipo particular de fragancia floral. Gregg (1983) propuso que las diferencias en la composición de las fragancias florales apoyan la separación, sugerida por diferencias morfológicas a veces sutiles, entre las especies del complejo de *Cynoches egertonianum* Bateman. Por otra parte, en un estudio sobre la composición de las fragancias florales de *Stanhopea*, Whitten y Williams (1992) consideraron que las fragancias florales son de utilidad limitada para reconstruir las relaciones filogenéticas de las orquídeas androeglosófilas y que las similitudes en la composición de la fragancia pueden reflejar más bien relaciones de polinización.

La presencia de compuestos exclusivos o combinaciones de compuestos únicas en algunas especies de *Mormodes* sugiere que la composición de las fragancias florales puede ser útil en la delimitación de especies, especialmente en complejos de especies que son morfológicamente muy homogéneos. Por ejemplo, Monnier (1992) consideró que la variación morfológica de *M. ephippilabia* está englobada dentro de la variación de *M. lineata* y por ende debe ser tratada como su sinónimo. Sin embargo, además de algunas diferencias morfológicas constantes (como la total ausencia de pubescencia en todas las variantes conocidas de *M. ephippilabia*), la información disponible indica diferencias substanciales en la composición de la fragancia floral. En *M. lineata* el compuesto dominante es el cineol (78% de la fragancia), el cual está completamente ausente en *M. ephippilabia*. Esta última, en cambio, presenta una participación mucho mayor de 1,4-dimetoxibenceno (46.4 vs. 4.3%), cinamato de metilo (36.5 vs. 4.1%), así como otros compuestos que están ausentes en *M. lineata* (Tabla 11). La combinación de diferencias morfológicas y químicas en este caso apuntan a la existencia de dos especies distintas.

Sin embargo, algunas especies claramente separables morfológicamente pueden presentar fragancias muy similares o aún idénticas. En algunos casos la notable divergencia en la morfología

vegetativa y floral sugiere que las semejanzas en las fragancias reflejan convergencia entre especies no cercanamente relacionadas, pero en otros la similitud química coincide con la morfológica. Por ejemplo, tanto *M. aromatica* como *M. ramirezii* tienen fragancias compuestas solamente de 1,4-dimetoxibenceno y comparten una serie de atributos morfológicos que sugieren una estrecha relación de parentesco. En cambio *M. hookeri*, *M. horichii* y *M. frymirei*, cuya fragancia también consiste esencialmente de 1,4-dimetoxibenceno, son muy diferentes morfológicamente de *M. aromatica* y *M. ramirezii*, por lo que suponer una relación cercana con éstas a partir de la similitud de las fragancias parecería injustificado. Resulta evidente que la composición de las fragancias florales proporciona varios caracteres cuyo potencial como indicadores de relación filogenética amerita ser explorado. Once caracteres de la química de las fragancias de *Mormodes* fueron incluidos en este trabajo en un análisis cladístico del género. Dichos caracteres consisten en la presencia o ausencia de determinados compuestos individuales y la presencia o ausencia de terpenoides (ver Análisis cladístico).

No se encontró información sobre otros metabolitos secundarios en *Mormodes*. Un ejemplar de herbario de *M. maculata* var. *unicolor* localizado en el herbario AMES (*Matsumoto [sub Östlund] 1537*) porta una etiqueta indicando que un ensayo para detectar la presencia de alcaloides resultó negativo.

NUMEROS CROMOSOMICOS.

Hay conteos cromosómicos publicados solamente para un pequeño número de especies de *Mormodes* (Tabla 12). Sin embargo, la confusión taxonómica que ha imperado en este género sugiere la conveniencia de considerar con cautela la identidad de algunos taxa (p.ej., *M. buccinator*, *M. buccinator* var. *citrinum*) y de ser posible su verificación mediante el examen de los ejemplares de respaldo (cuando éstos existen). Jones y Daker (1968) registraron un número $2n=54$ para *M. buccinator*, *M. buccinator* var. *citrinum* y *M. histrio*. Más recientemente Senghas (1992) reportó $2n=56$ para *M. hookeri*, *M. buccinator* y *M. warszewiczii* sin indicar ejemplares de respaldo o el origen del material.

Todos los taxa que han sido estudiados con anterioridad quedan ubicados en la sección *Mormodes*, no habiendo reportes en la literatura del número cromosómico de especies asignadas en este trabajo a las secciones *Coryodes* o *Aromatica*).

vegetativa y floral sugiere que las semejanzas en las fragancias reflejan convergencia entre especies no cercanamente relacionadas, pero en otros la similitud química coincide con la morfológica. Por ejemplo, tanto *M. aromatica* como *M. ramirezii* tienen fragancias compuestas solamente de 1,4-dimetoxibenceno y comparten una serie de atributos morfológicos que sugieren una estrecha relación de parentesco. En cambio *M. hookeri*, *M. horichii* y *M. frymirei*, cuya fragancia también consiste esencialmente de 1,4-dimetoxibenceno, son muy diferentes morfológicamente de *M. aromatica* y *M. ramirezii*, por lo que suponer una relación cercana con éstas a partir de la similitud de las fragancias parecería injustificado. Resulta evidente que la composición de las fragancias florales proporciona varios caracteres cuyo potencial como indicadores de relación filogenética amerita ser explorado. Once caracteres de la química de las fragancias de *Mormodes* fueron incluidos en este trabajo en un análisis cladístico del género. Dichos caracteres consisten en la presencia o ausencia de determinados compuestos individuales y la presencia o ausencia de terpenoides (ver Análisis cladístico).

No se encontró información sobre otros metabolitos secundarios en *Mormodes*. Un ejemplar de herbario de *M. maculata* var. *unicolor* localizado en el herbario AMES (*Matsumoto [sub Östlund] 1537*) porta una etiqueta indicando que un ensayo para detectar la presencia de alcaloides resultó negativo.

NUMEROS CROMOSOMICOS.

Hay conteos cromosómicos publicados solamente para un pequeño número de especies de *Mormodes* (Tabla 12). Sin embargo, la confusión taxonómica que ha imperado en este género sugiere la conveniencia de considerar con cautela la identidad de algunos taxa (p.ej., *M. buccinator*, *M. buccinator* var. *citrinum*) y de ser posible su verificación mediante el examen de los ejemplares de respaldo (cuando éstos existen). Jones y Daker (1968) registraron un número $2n=54$ para *M. buccinator*, *M. buccinator* var. *citrinum* y *M. histrio*. Más recientemente Senghas (1992) reportó $2n=56$ para *M. hookeri*, *M. buccinator* y *M. warszewiczii* sin indicar ejemplares de respaldo o el origen del material.

Todos los taxa que han sido estudiados con anterioridad quedan ubicados en la sección *Mormodes*, no habiendo reportes en la literatura del número cromosómico de especies asignadas en este trabajo a las secciones *Coryodes* o *Aromatica*).

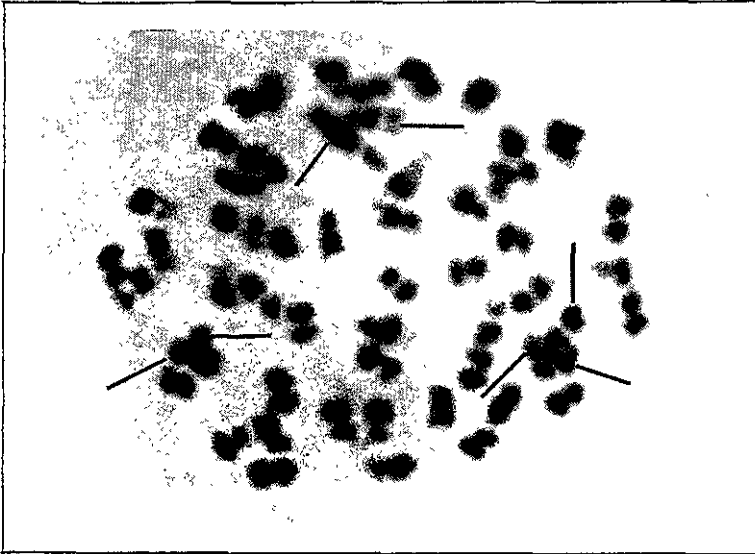


Fig. 20. Complemento cromosómico $2n=54$ de *Mormodes luxata* (Salazar 3602). Las líneas señalan cromosomas parcialmente traslapados que pudieron diferenciarse en la preparación.

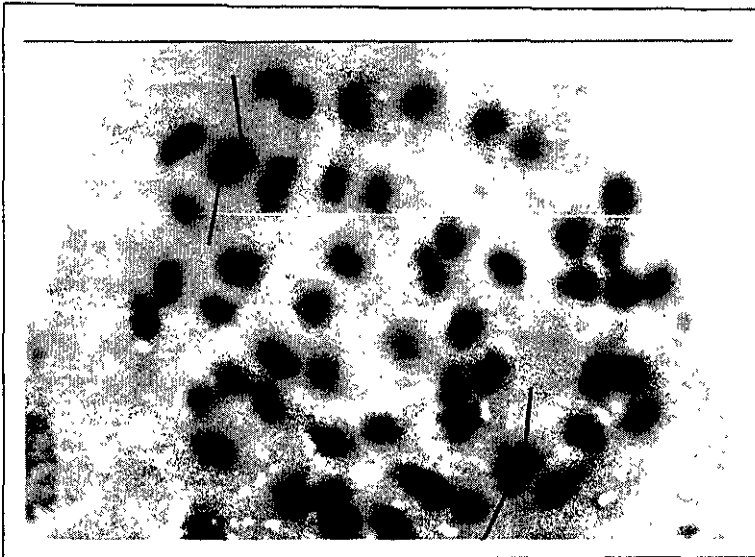


Fig. 21. Complemento cromosómico $2n=54$ de *Mormodes tuxtensis* (Salazar 5595). Las líneas señalan cromosomas parcialmente traslapados que pudieron diferenciarse en la preparación.

En el presente estudio se determinó el número cromosómico somático de tres especies, incluyendo a un representante de la sección *Mormodes* (*M. lineata*) y dos de la sección *Coryodes* (*M. luxata* y *M. tuxtlensis*), encontrándose en los tres casos $2n=54$. Los complementos cromosómicos de las dos últimas especies se muestran en las Figs. 20 y 21.

Tabla 12. Números cromosómicos de *Mormodes*.

Taxon	2n	Origen	Ejemplar/referencia
<i>M. buccinator</i>	54	Costa Rica	Jones (1968)
	56	-	Senghas (1992)
<i>M. buccinator</i> var. <i>cutrinum</i>	54	Hort.	Jones (1968)
<i>M. histrio</i> *	54	Hort.	Jones (1968)
<i>M. hookeri</i>	56	-	Senghas (1992)
<i>M. luxata</i>	54	Jalisco	Salazar 3602
<i>M. lineata</i> *	54	Oaxaca	Salazar 5838
<i>M. tuxtlensis</i>	54	Oaxaca	Salazar 5595
<i>M. warszewiczii</i> *	56	-	Senghas (1992)

*Estos tres nombres se refieren a la misma especie, *M. lineata* (sin. *M. histrio*, *M. warszewiczii* auct.)

Jones y Daker (1968) notaron que en varias plantas de *Catasetum* y *Mormodes* un par de cromosomas tiene un segmento muy pequeño separado del cuerpo principal del cromosoma por una amplia distancia, representando probablemente un "satélite" definido por la presencia de una constricción secundaria que lo separa del resto del cromosoma. Este segmento parece estar completamente separado en prometáfase, dando la impresión de que el número es $2n=56$. Es posible que las cuentas $2n=56$ reportado por Senghas hayan considerado a los pequeños satélites como un par adicional de cromosomas, pues su reporte es el único entre los tres conteos que se han hecho en *M. lineata* (= *M. histrio* Linden & Rehb. f., = *M. warszewiczii* auct. non Klotzsch) que registra ese número. Otra posibilidad es que esta especie (y otras) en realidad presenten variación en cuanto al número cromosómico y los individuos en los que se basó el reporte de Senghas (1992) representen un caso de aneuploidia ascendente (Grant 1981). Evidentemente se requiere de más estudios, incluyendo análisis cariotípicos y meióticos cuidadosos, para dilucidar la causa de la discordancia en los números cromosómicos registrados en *Mormodes* (cf. Jackson 1971).

El número cromosómico $2n=54$ es el más común en la subtribu *Catasetinae*, presentándose en la mayoría de las especies de *Catasetum* (excepto algunos tetraploides evidentes) y varias de *Clowesia*, aunque para tres especies de este último género Senghas (1992) reportó $2n=64$. Jones y Daker (1968) sugirieron que el número básico para *Catasetum*, *Clowesia* y *Mormodes* es $x=27$.

En *Cycnoches*, en cambio, el número predominante es $2n=68$ y una especie presentó $2n=64$, sugiriendo números básicos $x=34$ y $x=32$. Esta marcada diferencia respecto al resto de la subtribu no ha sido satisfactoriamente explicada y Jones y Daker (1968) no encontraron ninguna conexión obvia entre los números básicos putativos de *Cycnoches* y los de *Catasetum* y *Mormodes*, expresando únicamente la posibilidad de algún cambio aneuploide.

De acuerdo con Jones y Daker (1973), la morfología cariotípica de *Mormodes* es similar a la de *Catasetum*. La posición de los centrómeros es central o subcentral y algunos cromosomas presentan el pequeño segmento separado del cuerpo principal ya mencionado. La posición de los centrómeros fue corroborada por las observaciones realizadas en el presente estudio y en algunos campos se observó también lo que podría representar satélites, pero la calidad de las preparaciones obtenidas no permitió una confirmación o refutación de esta posibilidad. Los cromosomas son relativamente pequeños y muestran poca variación en tamaño dentro de un complemento, a diferencia de *Cycnoches* donde existe un intervalo de tamaños comparativamente amplio.

Llama la atención el hecho de que, a pesar de las diferencias en número y tamaño existentes entre los cromosomas de *Mormodes* y *Catasetum* con respecto a los de *Cycnoches*, es posible (y fácil) producir artificialmente híbridos intergenéricos viables y fértiles (ver abajo). No existe información acerca del número, el tamaño o la morfología de los cromosomas de tales híbridos, la cual podría contribuir a la resolución de algunos de los problemas planteados anteriormente.

HIBRIDACION.

La formación de híbridos naturales es un fenómeno poco frecuente en el género *Mormodes*, especialmente en comparación con *Catasetum* (p.ej., Dodson 1978; Romero y Carnevali 1989a, 1989b; Romero y Jenny 1992), habiendo evidencia de menos de media docena de casos. Dressler (1968) registró hibridación entre *M. colossa* y *M. lobulata* (como "*M. atropurpurea*") cerca de San Vito de Java, Costa Rica, no lejos de la frontera con Panamá en la vertiente del Pacífico. Posteriormente han sido encontrados otros ejemplares con características florales morfológicamente intermedias entre esas dos especies en la cercanías de Cañas Gordas, en la misma área general que San Vito (Salazar, obs. pers.). Ambas especies florecen en la misma época y hay evidencia de que comparten a *Euglossa mixta* como polinizador (Dressler 1968).

En la vertiente del Atlántico de Costa Rica han sido colectados ejemplares

morfológicamente intermedios entre *M. horichii* y *M. aff. sotoana* y entre la primera y *M. aff. lobulata*, los cuales sugieren que hay hibridación ocasional. Las tres especies son simpátricas en una amplia zona en las estribaciones de la Cordillera Central y frecuentemente se les encuentra creciendo y floreciendo juntas (R. Doderó, com. pers. 1994; Salazar, obs. pers.).

Hamer y Garay (en Hamer 1974) describieron, como *Mormodes* × *salvadorensis*, a un híbrido natural entre *M. aromatica* (sección *Aromatica*) y *M. lineata* (sección *Mormodes*). Las dos especies son simpátricas en El Salvador y Honduras y el híbrido ha sido registrado recientemente en este último país (Salazar, datos no publicados). A diferencia de los casos anteriores, *M. aromatica* y *M. lineata* florecen en temporadas distintas, la primera principalmente en junio y julio (durante la temporada lluviosa) y la segunda de noviembre a febrero (durante la temporada seca). También hay diferencias notables en la composición de las fragancias florales (Tabla 11), por lo que la existencia de este híbrido resulta un tanto inesperada y parece implicar, por una parte, que la diferencia en la fragancia floral no garantiza (en este caso) el aislamiento reproductivo entre las especies, y por otra que el polinario y los polinios pueden permanecer funcionales en el polinizador por un período de tiempo que podría ser de varios meses.

La formación de híbridos artificiales interespecíficos en *Mormodes* no ofrece ninguna dificultad, habiendo sido realizados recientemente varias cruzas que resultaron en semillas aparentemente fértiles, incluyendo *M. tezontle* × *M. oestlundiana*, *M. oestlundiana* × *M. sotoana* (germinados exitosamente; R. Leleu, com. pers. 1994), *M. nagelii* × *M. maculata*, *M. nagelii* × *M. tuxtliensis* y *M. maculata* × *M. pardalinata* (Salazar, obs. pers.). En cambio, una cápsula resultante de la cruce de *M. pardalinata* y *M. ramirezii* abortó antes de alcanzar la dehiscencia. No se sabe si esto último ocurrió debido a algún factor de incompatibilidad o meramente a condiciones ambientales relacionadas con el cultivo (Salazar, obs. pers.).

Monnier (1989) indicó varios híbridos interespecíficos de *Mormodes* que germinaron exitosamente, como *M. sinuata* × *M. maculata* var. *unicolor*, *M. buccinator* × *M. frymirei* y *M. buccinator* × *M. sinuata*. Sin embargo, la mayor parte de los híbridos producidos artificialmente en los que han participado especies de *Mormodes* son híbridos bigenéricos, incluyendo *Cynodes* (*Cynoches* × *Mormodes*) y *Catamodes* (*Catasetum* o *Clowesia* × *Mormodes*). Revisiones de la hibridación artificial de *Mormodes* y otras *Catasetinae* pueden encontrarse en Monnier (1989) y Capriles (1991).

Recientemente fue producido en México un híbrido artificial entre *Mormodes tuxtliensis* y *Cycnoches egertonianum* (S. Sosa, com. pers. 1998). El perianto en el híbrido es morfológicamente muy similar al de las flores femeninas de *Cycnoches*, pero la columna es de longitud y grosor similares a la de *Mormodes* y está arqueada, aunque no torcida, prevaleciendo la coloración de *M. tuxtliensis* (manchas rojo vino sobre fondo amarillo). En general los híbridos entre estos dos géneros se asemejan, especialmente en la forma del labelo, a las flores femeninas de *Cycnoches*, aunque los pétalos pueden presentar los engrosamientos basales característicos de *Mormodes* (p.ej., las flores de *Cycnodes Wine Delight* y *Cycnodes Ginger Snap* ilustradas por Monnier [1989] y Capriles [1991], respectivamente) y las plantas son mucho más similares a las de *Cycnoches* que a las de *Mormodes*. El clinandrio suele ser bifido como el de *Cycnoches*.

DISTRIBUCION GEOGRAFICA.

Mormodes se distribuye desde México hasta Perú, Bolivia y el sureste de Brasil. La Tabla 13 muestra la distribución de las especies del género (por secciones, como se les reconoce en este trabajo) en seis áreas que corresponden de manera general con las regiones florísticas propuestas por Good (1974) para el Reino Neotropical, modificadas de modo que: 1) se delimitó a Mesoamérica como la región comprendida entre el Istmo de Tehuantepec, en México, a la frontera entre Panamá y Colombia (cf. Davidse et al. 1995); 2) se consideró al territorio mexicano al oeste del Istmo de Tehuantepec como una sola unidad; 3) se incluyó a la porción andina de Venezuela como parte de la Región Andina, aparte de las tierras altas de la Región de la Guayanas (esta última como la definieron Carnevali y Romero 1996); y 4) se considero a la cuenca baja de los ríos Meta y Orinoco (esto es, los Llanos de Colombia y Venezuela) como parte de la Región Amazónica. De acuerdo con lo anterior, las regiones consideradas en la comparación numérica siguiente son: 1) México al oeste del Istmo de Tehuantepec. 2) Mesoamérica. 3) Los Andes y la costa del Pacífico de Sudamérica. 4) Amazonia. 5) La Región de las Guayanas. 6) Sur y Sudeste de Brasil. En la Tabla 13 se indica también la altitud aproximada en que se encuentran las especies, en intervalos de 500 m.

La región comprendida por los Andes y la costa del Pacífico de Sudamérica es donde han sido registradas más especies (23), aunque la taxonomía de algunas de ellas requiere ser revisada y el número puede variar ligeramente.

Recientemente fue producido en México un híbrido artificial entre *Mormodes tuxtensis* y *Cycnoches egertonianum* (S. Sosa, com. pers. 1998). El perianto en el híbrido es morfológicamente muy similar al de las flores femeninas de *Cycnoches*, pero la columna es de longitud y grosor similares a la de *Mormodes* y está arqueada, aunque no torcida, prevaleciendo la coloración de *M. tuxtensis* (manchas rojo vino sobre fondo amarillo). En general los híbridos entre estos dos géneros se asemejan, especialmente en la forma del labelo, a las flores femeninas de *Cycnoches*, aunque los pétalos pueden presentar los engrosamientos basales característicos de *Mormodes* (p.ej., las flores de *Cycnodes Wine Delight* y *Cycnodes Ginger Snap* ilustradas por Monnier [1989] y Capriles [1991], respectivamente) y las plantas son mucho más similares a las de *Cycnoches* que a las de *Mormodes*. El clinandrio suele ser bífido como el de *Cycnoches*.

DISTRIBUCION GEOGRAFICA.

Mormodes se distribuye desde México hasta Perú, Bolivia y el sureste de Brasil. La Tabla 13 muestra la distribución de las especies del género (por secciones, como se les reconoce en este trabajo) en seis áreas que corresponden de manera general con las regiones florísticas propuestas por Good (1974) para el Reino Neotropical, modificadas de modo que: 1) se delimitó a Mesoamérica como la región comprendida entre el Istmo de Tehuantepec, en México, a la frontera entre Panamá y Colombia (cf. Davidse et al. 1995); 2) se consideró al territorio mexicano al oeste del Istmo de Tehuantepec como una sola unidad; 3) se incluyó a la porción andina de Venezuela como parte de la Región Andina, aparte de las tierras altas de la Región de la Guayanas (esta última como la definieron Carnevali y Romero 1996); y 4) se consideró a la cuenca baja de los ríos Meta y Orinoco (esto es, los Llanos de Colombia y Venezuela) como parte de la Región Amazónica. De acuerdo con lo anterior, las regiones consideradas en la comparación numérica siguiente son: 1) México al oeste del Istmo de Tehuantepec. 2) Mesoamérica. 3) Los Andes y la costa del Pacífico de Sudamérica. 4) Amazonia. 5) La Región de las Guayanas. 6) Sur y Sudeste de Brasil. En la Tabla 13 se indica también la altitud aproximada en que se encuentran las especies, en intervalos de 500 m.

La región comprendida por los Andes y la costa del Pacífico de Sudamérica es donde han sido registradas más especies (23), aunque la taxonomía de algunas de ellas requiere ser revisada y el número puede variar ligeramente.

Tabla 13. Distribución geográfica y altitudinal (en m) de las especies de *Mormodes*.

Taxon	MEX	MES	AND	AMA	GUA	BRA	0-500	500-1000	1000-1500	1500-2000>
Sección <i>Mormodes</i>										
<i>M. amazonica</i> Brade	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. andicola</i> Salazar	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. andreettae</i> Dodson	-	-	*	-	-	-	*	*	-	-
<i>M. atropurpurea</i> Lindl.	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. aurantiaca</i> Schltr.	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. auriculata</i> Miranda	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. badia</i> Rolfe ex Wats.	*	-	-	-	-	-	*	*	-	-
<i>M. buccinator</i> Lindl.	-	-	*	-	-	-	-	-	*	-
<i>M. carnevaliana</i> Salazar & G. Romero	-	-	-	-	*	-	-	*	*	-
<i>M. cartonii</i> Hook.	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. aff. cartonii</i> Hook.	-	*	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. castroi</i> Salazar	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. chrysantha</i> Salazar	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. claesiana</i> Pabst	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. colossa</i> Rehb. f.	-	*	-	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. cozticochitl</i> Salazar	*	-	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. cucumerina</i> Pabst	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. dasilvae</i> Salazar	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. dayana</i> Rehb. f.	-	-	*	-	-	-	-	-	*	-
<i>M. densiflora</i> Miranda	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. elegans</i> Miranda	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. ephippilabia</i> Fowlie	-	*	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. escobari</i> Pabst	-	-	*	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. estradae</i> Dodson	-	-	*	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. flavida</i> Klotzsch	-	*	-	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. fractiflexa</i> Rehb. f.	-	*	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. aff. fractiflexa</i> Rehb. f.	-	*	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. frymirei</i> Dodson	-	-	*	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. hirsutissima</i> Miranda	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. hoehnei</i> Miranda & Lacerda	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. hookeri</i> Lem.	-	*	-	-	-	-	-	-	*	-
<i>M. horichii</i> Fowlie	-	*	-	-	-	-	*	*	-	-

Tabla 13 (continuación). Distribución geográfica y altitudinal (en m) de las especies de *Mormodes*.

Taxon	MEX	MES	AND	AMA	GUA	BRA	0-500	500-1000	1000-1500	1500-2000>
Sección <i>Mormodes</i>										
<i>M. aff. horichii</i> Fowlie	-	*	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. ignea</i> Lindl.	-	-	*	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. lancilabris</i> Pabst	-	*	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. lawrenceana</i> Rolfe	-	-	*	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. lentiginosa</i> Hook.	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. lineata</i> Bateman ex Lindl.	*	*	-	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. lobulata</i> Schltr.	-	*	-	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. mejae</i> Pabst	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. oberlanderiana</i> Lehm. & Kraenzl.	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. oestlundiana</i> Salazar & Hågsater	*	-	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. orinocensis</i> Salazar & G. Romero	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. paraensis</i> Salazar & da Silva	-	-	-	*	-	-	-	*	-	-
<i>M. peruviana</i> Salazar	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. porphyrophlebia</i> Salazar	*	-	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. powellii</i> Schltr.	-	*	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. punctata</i> Rolfe	-	*	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. rodriguesiana</i> Salazar	-	-	-	-	-	*	-	*	-	-
<i>M. rolfeana</i> Linden	-	-	*	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. romanii</i> Dodson	-	-	*	-	-	-	-	-	*	-
<i>M. rosea</i> Barb. Rodr.	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. sinuata</i> Rchb. f. & Warm.	-	-	-	-	-	*	-	*	-	-
<i>M. skinneri</i> Rchb. f.	-	*	-	-	-	-	*	*	-	-
<i>M. sotoana</i> Salazar	*	*	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. aff. sotoana</i> Salazar	-	*	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. speciosa</i> Lindl.	-	-	*	-	-	-	-	-	*	-
<i>M. tapoayensis</i> Miranda & Lacerda	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. tezonlte</i> Rosillo	*	-	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>M. theiochlora</i> (Rchb. f.) Salazar	-	-	*	-	-	-	-	-	*	-
<i>M. tibicen</i> Rchb. f.	-	-	*	-	-	-	*	-	-	-
<i>M. tigrina</i> Barb. Rodr.	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. variabilis</i> Rchb. f.	-	-	*	-	-	-	-	*	-	-

Tabla 13 (continuación). Distribución geográfica y altitudinal (en m) de las especies de *Mormodes*.

Taxon	MEX	MES	AND	AMA	GUA	BRA	0-500	500-1000	1000-1500	1500-2000>
Sección <i>Mormodes</i>										
<i>M. aff. variabilis</i> Rehb. f.	-	-	*	-	-	-	-	-	*	-
<i>M. vernixia</i> Rehb. f.	-	-	-	-	*	-	-	*	-	-
<i>M. vernixioidea</i> Pabst	-	-	-	*	-	-	*	-	-	-
<i>M. vinacea</i> Hoehne	-	-	-	-	-	*	-	*	-	-
<i>M. warszewiczii</i> Klotzsch	-	-	*	-	-	-	-	*	*	-
<i>M. aff. warszewiczii</i> Klotzsch	-	-	-	*	-	-	-	*	*	-
Sección <i>Coryodes</i>										
<i>M. luxata</i> Lindl.	*	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>M. maculata</i> (Klotzsch) L.O. Williams	*	-	-	-	-	-	-	*	*	*
<i>M. nagehi</i> L.O. Williams	-	*	-	-	-	-	-	*	*	*
<i>M. pardalinata</i> Rosillo	*	-	-	-	-	-	-	-	*	*
<i>M. sanguineoclaustra</i> Fowle	*	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>M. tuxtensis</i> Salazar	*	*	-	-	-	-	-	*	*	*
<i>M. uncia</i> Rehb. f	*	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>M. williamsti</i> Hort. ex G. Nicholson	*	-	-	-	-	-	-	-	-	*
Sección <i>Aromatica</i>										
<i>M. aromatica</i> Lindl.	*	*	-	-	-	-	-	-	*	*
<i>M. ramirezii</i> Rosillo	*	-	-	-	-	-	-	-	*	*

Clave de las abreviaturas. **MEX**=México al W del Istmo de Tehuantepec; **MES**=Mesoamérica, **AND**=Región Andina y costa del Pacífico de Sudamérica; **AMA**=Amazonia; **GUA**=Región de las Guayanas; **BRA**=S y SE de Brasil.

El número de especies conocidas de Mesoamérica supera ligeramente al de Amazonia y las cifras registradas en cada una de estas dos regiones (20 y 19 especies, respectivamente) se aproximan a la de la Región Andina. En México al oeste del Istmo de Tehuantepec se han registrado 16 especies, pero en total el territorio mexicano alberga 17 especies tomando en cuenta a *M. nagelii*, que no rebasa el Istmo pero se encuentra ampliamente distribuida en Chiapas. En contraste, el género está muy pobremente representado en la Región de las Guayanas y el sur de Brasil (Tabla 14).

En conjunto, México y Mesoamérica albergan alrededor del 40% de las especies conocidas de *Mormodes* y el 60% restante se encuentran en Sudamérica. Sin embargo, mientras que en México y el norte de Mesoamérica están representados los tres grupos principales de especies identificados en el análisis cladístico (propuestos en otra parte de este trabajo como tres secciones distintas), en Sudamérica solamente está representado uno de ellos (sección *Mormodes*).

Tabla 14. Número de especies y secciones de *Mormodes* en varias regiones del Neotrópico (ver la Tabla 13).

Región	# de especies	# de secciones
México al W del Istmo de Tehuantepec	16	3
Mesoamérica	20	3
Los Andes y la costa del Pacífico de Sudamérica	23	1
Amazonia	19	1
Región de las Guayanas	2	1
S y SE de Brasil	3	1

Salazar (1994a) ha señalado que, por lo general, las especies de *Mormodes* tienen áreas de distribución relativamente restringidas cuyos límites coinciden con unidades fisiográficas o ecológicas reconocibles, siendo comunes los casos de endemismo relativamente estrecho. Este patrón está claramente ejemplificado por la distribución de las especies asignadas aquí a la sección *Coryodes*, la cuál se muestra de manera resumida en la Fig. 24 (ver también los mapas de distribución de cada especie en el Tratamiento taxonómico).

HABITAT.

Las especies de *Mormodes* por lo general prosperan en bosques tropicales húmedos y subhúmedos, en el bosque mesófilo de montaña y, en México y el norte de Centroamérica, en

El número de especies conocidas de Mesoamérica supera ligeramente al de Amazonia y las cifras registradas en cada una de estas dos regiones (20 y 19 especies, respectivamente) se aproximan a la de la Región Andina. En México al oeste del Istmo de Tehuantepec se han registrado 16 especies, pero en total el territorio mexicano alberga 17 especies tomando en cuenta a *M. nagelii*, que no rebasa el Istmo pero se encuentra ampliamente distribuida en Chiapas. En contraste, el género está muy pobremente representado en la Región de las Guayanas y el sur de Brasil (Tabla 14).

En conjunto, México y Mesoamérica albergan alrededor del 40% de las especies conocidas de *Mormodes* y el 60% restante se encuentran en Sudamérica. Sin embargo, mientras que en México y el norte de Mesoamérica están representados los tres grupos principales de especies identificados en el análisis cladístico (propuestos en otra parte de este trabajo como tres secciones distintas), en Sudamérica solamente está representado uno de ellos (sección *Mormodes*).

Tabla 14. Número de especies y secciones de *Mormodes* en varias regiones del Neotrópico (ver la Tabla 13).

Región	# de especies	# de secciones
México al W del Istmo de Tehuantepec	16	3
Mesoamérica	20	3
Los Andes y la costa del Pacífico de Sudamérica	23	1
Amazonia	19	1
Región de las Guayanas	2	1
S y SE de Brasil	3	1

Salazar (1994a) ha señalado que, por lo general, las especies de *Mormodes* tienen áreas de distribución relativamente restringidas cuyos límites coinciden con unidades fisiográficas o ecológicas reconocibles, siendo comunes los casos de endemismo relativamente estrecho. Este patrón está claramente ejemplificado por la distribución de las especies asignadas aquí a la sección *Coryodes*, la cuál se muestra de manera resumida en la Fig. 24 (ver también los mapas de distribución de cada especie en el Tratamiento taxonómico).

HABITAT.

Las especies de *Mormodes* por lo general prosperan en bosques tropicales húmedos y subhúmedos, en el bosque mesófilo de montaña y, en México y el norte de Centroamérica, en

algunos bosques mixtos de pino y encino. El intervalo altitudinal en que se les ha registrado va desde el nivel del mar hasta alrededor de los 2200 m.

Aunque cada especie presenta preferencias particulares, existen algunas tendencias compartidas por grupos de especies relacionadas. Por ejemplo, las especies asignadas en este trabajo a la sección *Coryodes* se encuentran principalmente en bosques mesófilos y bosques de encino o pino y encino, mientras que las de la sección *Mormodes* se localizan por lo general en bosques más cálidos a menor altitud (cf. Tabla 13). En la vertiente pacífica de México varias especies de éste último grupo prosperan en bosques estacionalmente secos en la zona de transición del bosque tropical caducifolio o subcaducifolio y el bosque de pino y encino (Salazar 1994b).

Las plantas de *Mormodes*, a semejanza de las de *Catasetum* y *Cycnoches*, normalmente se encuentran creciendo en madera en descomposición, por lo que es común encontrarlas en claros o cerca del borde del bosque, donde además de un sustrato apropiado disponen de abundante luz. El término “saprolignofilia” denota la afinidad por la madera en descomposición, la que puede consistir de troncos o ramas caídas en el suelo, árboles muertos en pie, tocones, postes de cerca o cicatrices en la corteza de árboles vivos. Sin embargo, en ocasiones las plantas se encuentran en acumulaciones de humus y raíces de helechos sobre troncos o ramas intactos, o se encuentran prosperando en el suelo aun cuando la rama o tronco caído sobre el que se encontraban originalmente se han desintegrado.

Algunas especies de *Mormodes* crecen también sobre palmas. En Guerrero, México, *M. aromatica* sólo crece sobre la palma *Brahea dulcis*, situándose a varios metros del suelo en la “trampa de humus” formada por los restos persistentes de las bases de hojas viejas. Sin embargo, en otras partes de su distribución se le ha encontrado tanto en palmas como en troncos caídos. En la Amazonia brasileña varias especies de *Mormodes* (p.ej., *M. amazonica*) han sido registradas creciendo sobre la palma *Leopoldina pulchra* (J. B. F. da Silva, com. pers. 1993).

Benzing (1990) consideró a las epífitas saprolignófilas como una variante de las “epífitas de humus.” La predilección por la madera en descomposición puede estar relacionada tanto con el aprovechamiento de la humedad retenida por dicho sustrato como por la utilización de hongos micorrizicos saprófitos. Es frecuente encontrar que una proporción importante de la biomasa de las plantas está formada por raíces ocultas bajo la corteza o inmersas en la madera podrida y rodeadas de micelio (ver la discusión relativa a la raíz y el tallo en Morfología).

ANÁLISIS CLADÍSTICO.

Caracteres usados.

A continuación se describen brevemente los caracteres utilizados en análisis cladístico de *Mormodes* y sus estados. Información adicional puede encontrarse en las secciones previas sobre Morfología, Biología Floral y Composición de las fragancias florales. Los taxa incluidos en el análisis se indican en la Tabla 15 y la matriz de datos completa se presenta en la Tabla 16.

1. Tamaño del estigma. En *Cynoches* (como en *Catasetum*, *Clowesia* y *Dressleria*) el estigma es una cavidad que ocupa una pequeña parte de la superficie ventral de la columna. En *Mormodes* el estigma es amplio y alargado, ocupando más de la mitad de la superficie ventral de la columna (0=pequeño, 1=grande).

2. Movimiento de la columna. En *Mormodes* la columna modifica su posición, estando arqueada y en contacto con el labelo al abrir las flores y extendida y separada de éste uno o dos días después de haber disparado el polinario. Este movimiento está ausente en el resto de las Orchidaceae (0=ausente, 1=presente).

3. Asimetría floral. Las flores de *Mormodes* presentan una simetría modificada por la torsión lateral de la columna y el labelo. En los otros géneros de Catasetinae y en el resto de la tribu Cymbidieae la flor presenta simetría bilateral (0=ausente, 1=presente).

4. Flexión de la columna En *Cynoches* la columna está arqueada y su superficie adaxial mira directamente hacia el labelo. En *Mormodes* la columna en la antesis está arqueada hacia el labelo y torcida lateralmente. En *M. luxata*, *M. pardalinata*, *M. sanguineoclastra*, *M. uncia*, *M. williamsii*, *M. aromatica* y *M. ramirezii* la torsión lateral de la columna es moderada (ca. 45°) y la antera está dirigida oblicuamente hacia el labelo. En el resto de las especies de *Mormodes* la torsión lateral generalmente es $\geq 90^\circ$ y la antera está dirigida hacia un lado de la flor (0=arqueada 1=arqueada y ligeramente torcida, 2=arqueada y marcadamente torcida).

5. Posición de la inflorescencia. En *Cynoches* las inflorescencias son producidas en los nudos cercanos al ápice del pseudobulbo. En algunas especies de *Mormodes* la inflorescencia se origina en la base del pseudobulbo pero en otras se origina en los nudos laterales en la mitad inferior o los dos tercios inferiores del pseudobulbo. Estas tres condiciones se consideraron como tres estados de carácter distintos, a diferencia de Romero (1990) y Salazar (1998), que consideraron solamente dos estados para este carácter: Inflorescencia basal y no basal (0=subapical, 1=basal, 2=lateral).

6. Fenología de la floración. En algunas especies de *Mormodes* (p.ej., *M. luxata*, *M. maculata*) las inflorescencias son producidas tempranamente, es decir, emergen del nuevo brote cuando éste está iniciando su desarrollo, presentándose la antesis antes de que el pseudobulbo haya engrosado notablemente. En otras especies de *Mormodes* (p.ej., *M. atropurpurea*, *M. badia*) las inflorescencias inician su desarrollo tardíamente, es decir, cuando el pseudobulbo ha alcanzado su talla final y las hojas se han caído o se están marchitando, presentándose la antesis generalmente en la fase de reposo vegetativo. En *M. aromatica* y *M. ramirezii* la inflorescencia aparece poco después que el nuevo brote ha iniciado su desarrollo pero la antesis se presenta cuando el pseudobulbo está al menos parcialmente engrosado, con las hojas aún funcionales. Esta misma condición "intermedia" se presenta en *Cynoches* (cf. Dunsterville y Garay 1979: 142, 144-146). Las tres condiciones anteriores fueron codificadas como tres estados distintos a diferencia de Salazar (1998), quien solamente consideró el primero y el segundo estados (0=intermedia, 1=temprana, 2=tardía).

7. Pedúnculo de la inflorescencia. El pedúnculo de la inflorescencia es conspicuamente alargado en *M. horichu*, *M. flavida* y *M. frymirei* (cf. Fowhe 1965; Dodson 1980, Hamer 1983) En otras especies de *Mormodes* y en *Cycnoches* la longitud del pedúnculo de la inflorescencia es similar o menor que la del racimo (0=similar o más corto que el racimo, 1=mucho más largo que el racimo)

8. Estructura de la cera epicuticular de las hojas. En algunas especies de *Mormodes* las hojas tienen un aspecto glauco característico (principalmente en el envés) relacionado con la presencia de cristaloides de cera epicuticular en forma de escamas prominentes no ordenadas. El resto de las especies de *Mormodes* y *Cycnoches* tienen hojas no glaucas con cera epicuticular amorfa, con gránulos o irregulares en densidad variable (0=amorfa, con gránulos o irregularidades, 1=escamas no ordenadas).

9. Idioblastos espiralados en el mesofilo. En las especies de *Cycnoches* el mesofilo de las hojas contiene grandes células cilíndricas con engrosamientos espiralados en la pared secundaria. Algunas especies de *Mormodes* presentan idioblastos similares pero en menor densidad y otras especies carecen por completo de ellos. Esta característica se codificó como un carácter con tres estados: Idioblastos espiralados abundantes, escasos y ausentes (0=muy abundantes, 1=escasos, 2=ausentes).

10. Posición de la flor. En *Cycnoches* las flores siempre son no resupinadas. En *Mormodes* la mayor parte de las especies presenta flores definitivamente resupinadas pero en varios casos las flores son ascendentes (p.ej., Figs. 28, 29) o péndulas (p.ej., Fig. 36). *Mormodes luxata* y *M. williamsii* presentan una posición "hemirresupinada," de modo que el eje transversal de la flor está en dirección vertical y el labelo y la columna están situados lado a lado. En *M. aromatica* y *M. ramirezii* la posición es análoga pero la parte "inferior" de la flor apunta al frente y los ápices de los segmentos hacia abajo. Estas seis condiciones se consideraron estados distintos, a saber, no resupinada, resupinada, ascendente, péndula, hemirresupinada y hemirresupinada descendente. También hay especies no resupinadas en *Mormodes*, pero ninguna de ellas fue incluida en este análisis (0=no resupinada, 1=resupinada, 2=ascendente, 3=péndula, 4=hemirresupinada descendente, 5=hemirresupinada).

11. Lobulación del labelo. El labelo en *Mormodes* es una estructura laminar que generalmente está dividida de manera más o menos evidente. Se distinguieron labelos enteros, profundamente trilobados, someramente y labelos divididos en una porción basal oblonga y un lóbulo apical ensanchado (p.ej., Fig. 4-E, H, K, O). *Mormodes horichii* y *M. nagelii* en ocasiones presentan el labelo entero pero en otras es posible observar una lobulación somera y se les asignó este último estado. En *Cycnoches* el labelo puede ser entero o, en flores pistiladas, presentar prominencias claviformes pero no hay una lobulación comparable a la de *Mormodes*. Se consideró este carácter como no aplicable a *Cycnoches*, asignándosele el código "?" (0=entero, 1=profundamente trilobado, 2=hipoquilo oblongo y epiquilo ensanchado, 3=someramente trilobado).

12. Forma del lóbulo medio del labelo. Se distinguieron 8 formas para el lóbulo medio del labelo: Ampliamente ovado, oblongo, subcuadrado, transversalmente oblongo, triangular, redondeado, cortamente triangular y cordiforme. Este carácter no es aplicable a las especies de *Mormodes* con labelo entero ni a *Cycnoches* (0=ampliamente ovado, 1=oblongo, 2=rectangular-cuadrado, 3=transversalmente oblongo, 4=angostamente triangular, 5=redondeado, 6=cortamente triangular, 7=cordiforme).

13. Forma de los lóbulos laterales del labelo. Se reconocieron 8 variantes, siendo no aplicable a *Mormodes* con labelo entero ni a *Cycnoches* (0=oblicuamente ovados, 1=angostamente oblongo-ovados a lineares, 2=redondeados, 3=angostamente semiovalados, 4=ampliamente semiovalados, 5=subauriculados, 6=cortamente triangulares).

14. Flexión del labelo. Muchas especies de *Mormodes* presentan el labelo convexo, frecuentemente con los lados

recurvados o deflexos. *Mormodes luxata*, *M. pardalinata* y *M. williamsii* tienen el labelo cóncavo (Figs 12-A, 25, 33, 44), mientras que en *M. horichii* y *M. flavida* la parte proximal del labelo es convexa y el margen distal es incurvado, formando una concavidad apical (Fig. 12-D). *Mormodes uncia* tiene un labelo cóncavo pero con los márgenes laterales involutos, por lo que su forma se asemeja a una pipa (Fig. 41). En *M. aromatica* y *M. ramirezii* el hipoquilo es convexo pero el epiquilo es conduplicado-cóncavo en la primera y suavemente cóncavo en la segunda (cf. Fig. 12-K, M). En *M. nagelii* se presenta frecuentemente un labelo algo convexo con los márgenes laterales deflexos, pero algunos individuos presentan labelo cóncavo. Por otra parte, el labelo en las flores de *Cycnoches* es predominantemente convexo y la somera concavidad en el labelo de las flores estaminadas de la sección *Heteranthae* aparentemente no es comparable a los labelos cóncavos de *Mormodes* (0=convexo, 1=ligeramente convexo pero cóncavo en flores pistiladas, 2=cóncavo, 3=convexo en la base, incurvado-cóncavo en el ápice, 4=cóncavo con márgenes laterales involutos, 5=hipoquilo trigono, epiquilo cóncavo, 6=hipoquilo trigono, epiquilo conduplicado-cóncavo).

15. Fóvea del labelo. En algunas especies de *Mormodes* el labelo presenta una pequeña excavación o fovea en la cual generalmente está situado el ápice de la columna en la antesis. Dicha fovea está ausente en otras especies de *Mormodes* y en *Cycnoches* (0=ausente, 1=presente)

16. Callo del labelo. En *Mormodes aromatica* y *M. ramirezii* el hipoquilo del labelo presenta un engrosamiento longitudinal en la superficie adaxial que culmina en la base del epiquilo. *Mormodes luxata* y *M. pardalinata* presentan una elevación transversal lisa cerca de la base del lóbulo medio, la cual delimita una cavidad donde se ubica el ápice de la antera y/o el filamento en la antesis. *Mormodes uncia* presenta una elevación transversal constituida por 4 tubérculos obtusos que delimitan una cavidad similar a la de las especies anteriores cerca del ápice del labelo, el cual no está lobulado. En *Cycnoches* generalmente está presente un callo o elevación conspicua cerca de la base del labelo, el cual aparentemente se deriva del pie de columna y no parece ser comparable con los engrosamientos del labelo de *Mormodes* (dicho callo puede ser poco o nada evidente en flores estaminadas de la sección *Heteranthae*). Se consideraron 4 estados de carácter (0=ausente, 1=longitudinal, 2=transversal liso, 3= transversal 4-tuberculado).

17. Ápice del labelo. El ápice del labelo en la mayoría de las especies de *Mormodes* está abruptamente contraído formando un angosto apículo acanalado. En *M. maculata* y *M. tuxtensis* el lóbulo medio del labelo se atenúa continuamente, sin que pueda distinguirse un apículo como tal. En *Cycnoches* el ápice del labelo es agudo, obtuso o presenta un lóbulo alargado, nunca un apículo (0= agudo u obtuso, 1=apiculado, 2=atenuado).

18. Banda púrpura longitudinal en el labelo. En *M. luxata*, *M. pardalinata*, *M. sanguineoclaustra* y *M. williamsii* el labelo presenta una franja longitudinal púrpura ausente en otros *Mormodes* y en *Cycnoches* (0=ausente, 1=presente).

19. Margen distal del labelo. En *Cycnoches* y muchas especies de *Mormodes* los márgenes del labelo son enteros. En *M. luxata*, *M. pardalinata* y *M. williamsii* los márgenes distales de los lóbulos laterales son irregularmente cerosos, mientras que en *M. uncia* el margen distal del labelo es eroso-fimbriado (Fig. 41) (0=entero, 1=eroso, 2=eroso-fimbriado)

20. Tipo de indumento del labelo. En *Cycnoches* el labelo es glabro. En *Mormodes* el labelo comúnmente es glabro o a lo más presenta diminutas papilas poco evidentes. *Mormodes andreettae* presenta la superficie adaxial del labelo densa y cortamente pilosa. *Mormodes luxata*, *M. pardalinata* y *M. williamsii* tienen papilas prominentes o tricomas cortos visibles solo con ayuda del microscopio. En los 2/3 proximales de la superficie adaxial del labelo, mientras que presenta tricomas cortos en la porción distal de la superficie adaxial de los lóbulos. En *M. hookeri*, *M. lineata*, *M. sotoana* al menos las flores estaminadas presentan tricomas largos en densidad variable. Se codificaron 3 estados para este carácter (0=glabro o diminutamente

papiloso, 1=macroscópicamente piloso, 2=microscópicamente piloso)

21. **Cubierta superficial del polinio.** En *M. aromatica* y *M. ramirezii* los polinos presentan un revestimiento que oscurece los contornos de las tétradas superficiales cuando se les observa al MEB (Fig. 15-A). Dicho revestimiento está ausente en otros *Mormodes* y en *Cycnoches* (0=ausente, 1=presente)

22. **Forma de las semillas.** En *M. maculata*, *M. nagelii* y *M. ramirezii* las semillas son proporcionalmente largas y angostas y están muy atenuadas hacia el polo calazal. En *M. luxata*, *M. pardalinata* y *M. williamsii* las semillas son relativamente largas pero no se atenúan notablemente hacia el polo calazal. Otras especies de *Mormodes* examinadas poseen semillas proporcionalmente cortas y simétricas (0=largas y conspicuamente atenuadas en un extremo; 1=largas y simétricas, 2=cortas y simétricas).

23. **Apertura del perianto.** En la mayoría de las especies de *Mormodes* los sépalos y pétalos se disponen de manera más o menos simétrica, frecuentemente con los pétalos arqueados en grado variable sobre la columna y los sépalos extendidos o reflexos (a veces desigualmente). En *M. luxata* y *M. williamsii* el pétalo hacia el cual se dirige la torsión de la columna está fuertemente arqueado y envuelve parcialmente al labelo. En *Cycnoches* los sépalos y pétalos son simétricamente extendidos o reflexos (0=segmentos simétricamente extendidos o reflexos, 1=sépalos extendidos o reflexos, pétalos simétricamente arqueados, 2=un pétalo y un pétalo fuertemente arqueados sobre labelo y columna)

24. **Márgenes del clinandrio.** En *Mormodes* el clinandrio ordinariamente es cóncavo y la cavidad está delimitada por la extensión de sus márgenes laterales (cf. Fig. 12-I). En *M. aromatica* y *M. ramirezii* los márgenes laterales del clinandrio están muy reducidos, de modo que la columna parece oblicuamente truncada (Fig. 12-N). En *Cycnoches* el clinandrio es cóncavo con los márgenes proyectados como dos lóbulos triangulares antrorsos (0=no reducidos, 1=reducidos).

25. **Coloración del estipite al secar.** El estipite en *Mormodes* es blanco al separarse del rosetelo, pero normalmente se torna pardo oscuro o negruzco al secarse al cabo de varios minutos. En *Cycnoches* el estipite permanece blanco o amarillento al secar y esta misma condición se encontró en *M. aromatica* y *M. ramirezii* (0=blanco o amarillento, 1=pardo oscuro).

26. **Apice extremo de la columna.** En *Cycnoches* el ápice de la columna está dividido en dos lóbulos antrorsos muy desarrollados (Romero 1990: Fig. 3-B). En algunas especies de *Mormodes* el extremo distal de la columna es emarginado o bifurcado, pero en otras especies es entero (0=emarginado o bifido, 1=entero).

27. **Pie de columna.** En *Cycnoches* el pie de columna es algo decurrente y forma una prominencia o callo en la parte basal del labelo (al menos en las flores pistiladas) y sus bordes están claramente delimitados por un surco o sutura. En *M. aromatica* y *M. ramirezii* la unión entre el pie de columna y la base del labelo está señalada por una sutura evidente (Fig. 12-M). En otras especies de *Mormodes* la sutura es imperceptible en flores maduras, aunque puede observarse en los botones de algunas especies (p.ej., *M. badia*; González Tamayo 1997) (0=con sutura, 1=sin sutura).

28. **Dimorfismo floral.** *Cycnoches* normalmente presenta flores unisexuales con dimorfismo moderado (sección *Cycnoches*) a muy marcado (sección *Heteranthae*) entre los sexos. En *Mormodes* la diferenciación funcional y morfológica no es tan clara, pero algunas especies exhiben un cierto grado de dimorfismo floral mientras que otras son morfológicamente homogéneas (ver Expresión sexual) (0=presente, 1=ausente).

29. **Forma de los pétalos.** En *Mormodes* la mayor parte de las especies presenta pétalos angostamente ovados lanceolados. *Mormodes aromatica* y *M. ramirezii* tienen pétalos relativamente cortos y ampliamente elípticos, mientras que en *M. luxata*, *M. uncia* y *M. williamsii* los pétalos son ampliamente ovados. En *Cycnoches* los pétalos son angostamente ovados (0=angostamente ovados, 1=ampliamente elípticos, 2=ampliamente ovados).

30. **Posición del ápice de la columna sobre el labelo.** En *Mormodes* el ápice de la columna se encuentra en contacto con la superficie del labelo en la antesis. En la mayor parte de las especies este contacto ocurre en el tercio apical, pero en *M. colossa* y *M. punctata* el ápice de la columna se ubica aproximadamente a la mitad del labelo (p.ej., Dodson 1962: Fig. 2a). En *M. nagelii* el contacto se presenta en el tercio basal del labelo. Estas condiciones no tienen contraparte en *Cynoches* (0=en el tercio distal, 1=en el tercio medio, 2=en el tercio basal).

31. **Flexión del apículo del labelo.** El apículo del labelo ordinariamente es marcadamente deflexo o recurvado, pero en *M. colossa* y *M. andreettae* es erecto (0=deflexo o recurvado, 1=erecto).

32. **Porción distal del labelo.** *Mormodes atropurpurea* y *M. lineata* tienen la porción distal del labelo fuertemente inflexa hacia la columna. Esta condición no se encontró entre las otras especies de *Mormodes* incluidas en el análisis y no es aplicable a *Cynoches* (0=no inflexa, 1=inflexa).

Tabla 15. Taxa terminales incluidos en el análisis cladístico de *Mormodes*.

Taxon	Clave	Distribución
<i>Cynoches</i>	Cyc	Neotrópico
<i>Mormodes andreettae</i>	and	Ecuador
<i>M. aromatica</i>	aro	México a Honduras
<i>M. atropurpurea</i>	atr	Venezuela
<i>M. badia</i> Rolfe	bad	México
<i>M. aff. cartoni</i>	car	Panamá
<i>M. colossa</i>	col	Costa Rica
<i>M. ephippilabia</i>	eph	Honduras
<i>M. flavida</i>	fla	Costa Rica
<i>M. frymirei</i>	fry	Ecuador
<i>M. hookeri</i>	hoo	Panamá
<i>M. horichii</i>	hor	Costa Rica
<i>M. lineata</i>	lin	México a Honduras
<i>M. luxata</i>	lux	México
<i>M. maculata</i>	mac	México
<i>M. nagelii</i>	nag	México y Guatemala
<i>M. pardalinnata</i>	par	México
<i>M. punctata</i>	pun	Panamá
<i>M. ramirezii</i>	ram	México
<i>M. romani</i>	rom	Ecuador
<i>M. sanguineoclastra</i>	san	México
<i>M. sotoana</i>	sot	México a Nicaragua
<i>M. tuxtensis</i>	tux	México
<i>M. uncia</i>	unc	México
<i>M. williamsii</i>	wil	México

Tabla 16. Matriz de datos para el análisis cladístico de *Mormodes*.

Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46									
Taxon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Cyc	1	1	1	2	2	2	0	2	1	0	7	2	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	7	1	0	1	1	1	7	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0							
and	1	1	1	1	1	0	0	0	1	4	2	7	5	6	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0						
aro	1	1	1	2	2	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0						
atr	1	1	1	2	2	2	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
bad	1	1	1	2	2	2	0	0	2	1	0	7	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0					
car	1	1	1	2	2	2	0	0	1	0	7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0				
col	1	1	1	2	2	2	0	0	2	1	0	7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0					
eph	1	1	1	2	2	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0					
fla	1	1	1	2	2	2	1	0	2	0	2	0	2	0	2	3	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0				
fry	1	1	1	2	2	2	1	0	2	3	3	5	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0				
hoo	1	1	1	2	2	2	0	0	1	3	5	2	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0				
hor	1	1	1	2	2	2	1	0	2	3	5	2	3	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0			
lin	1	1	1	2	2	2	0	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0			
lux	1	1	1	1	1	0	1	5	1	3	4	2	0	2	1	1	1	0	2	0	1	1	0	1	3	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0			
mac	1	1	1	2	1	1	0	1	2	1	4	3	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	
nag	1	1	1	2	1	1	0	1	1	3	6	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
par	1	1	1	1	1	0	1	1	1	3	3	2	0	2	1	1	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
pun	1	1	1	2	2	0	0	1	1	0	7	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0		
ram	1	1	1	1	0	0	0	0	4	2	7	5	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0		
rom	1	1	1	2	2	0	0	0	1	0	7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
san	1	1	1	1	1	0	1	2	3	1	2	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
sot	1	1	1	2	2	0	0	2	1	3	5	2	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
tux	1	1	1	2	1	1	0	1	1	4	3	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
wnc	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
wil	1	1	1	1	1	0	1	5	1	3	4	2	0	0	1	1	0	2	0	1	1	0	2	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

33. Disposición de la inflorescencia. Muchas especies de *Mormodes* presentan inflorescencias erectas o ascendentes, pero algunas (p.ej., Figs. 28, 30) tienen inflorescencias arqueadas. En *M. pardalinata*, *M. sanguineoclastra*, *M. uncia* y *M. williamsii* la inflorescencia es definitivamente péndula (0=arqueada, 1=ascendente, 2=péndula).

34. Forma del filamento. El filamento apical de la columna es subulado en algunas especies de *Mormodes* y oblongo y redondeado en otras. No se pudo determinar si hay correspondencia entre alguna de estas condiciones y el corto filamento de *Cycnoches*, por lo que se asignó a éste el código "?" (0=subulado, 1=oblongo, redondeado).

35. Posición del indumento en el labelo. En las especies que presentan indumento en el labelo este se distribuye ya sea en toda su superficie (p.ej., *M. hookeri*) o está restringido ya sea a la mitad basal del labelo (p.ej., *M. luxata*) o a la porción distal de los lóbulos (*M. pardalinata*) (0=toda la superficie, 1=porción proximal, 2=porción distal).

36. Terpenoides en la fragancia floral. En las fragancias de varias especies de *Mormodes* y *Cycnoches* se encuentran comúnmente terpenoides (principalmente monoterpénos) además de compuestos aromáticos simples. Algunas especies de *Mormodes*, sin embargo, carecen del primer grupo de compuestos. Se consideró la ausencia o presencia de compuestos terpenoides en la fragancia como un carácter adicional a la presencia o ausencia de cada uno de esos compuestos individualmente (0=presentes, 1=ausentes).

37. Acetato de 2-feniletilo. Este compuesto no ha sido detectado en la fragancia de *Cycnoches* y se encontró en *Mormodes* solamente en 3 de las especies analizadas (0=ausente, 1=presente).

38. Benzoato de metilo. Presente en *Cycnoches* y unas pocas especies de *Mormodes* (0=presente, 1=ausente).

39. 2-hidroxibenzoato de metilo (=salicilato de metilo). Se le ha registrado en *Cycnoches* y en *Mormodes* solamente se le encontró presente en algunas especies (0=presente, 1=ausente).

40. Acetato de bencilo. Registrado en *Cycnoches* y presente solamente en dos de las especies de *Mormodes* estudiadas (0=presente, 1=ausente).

41. Alcohol de 4-metoxifeniletilo. Este compuesto solamente se ha detectado en *M. andreettae* y *M. colossa*, siendo cuantitativamente muy importante en la fragancia de ambas especies (0=ausente, 1=presente).

42. 1,4-dimetoxibenceno. Se conoce en algunas especies de *Cycnoches* y es el compuesto más frecuente detectado en las fragancias de *Mormodes* (0=presente, 1=ausente).

43. Cinamato de metilo. No ha sido registrado en *Cycnoches*, estando presente en 5 de las especies de *Mormodes* incluidas en este estudio (0=ausente, 1=presente).

44. 1,8-cineol. No registrado en *Cycnoches*; común en las especies de *Mormodes* analizadas (0=ausente, 1=presente).

45. α -pineno. Se ha detectado en varias especies de *Cycnoches* y de *Mormodes* (0=presente, 1=ausente).

46. (E) β -ocimeno. Está presente en algunas especies de *Mormodes* pero no en *Cycnoches* (0=ausente, 1=presente).

Resultados.

La búsqueda heurística produjo 2 cladogramas igualmente parsimoniosos, con una longitud (L) de 116 pasos, índice de consistencia (CI) de 0.73 e índice de retención (RI) de 0.83. Uno de estos cladogramas se presenta en la Fig. 22; el otro difiere solamente en que la relación entre *M.*

punctata, *M. aff. cartonii* y el clado [*M. romanii*-[*M. andreettae*-*M. colossa*]] no está resuelta y es idéntico al árbol de consenso estricto (Fig. 23). Las proporciones bootstrap y los índices de decaimiento de cada rama se indican en el este último.

Las especies de *Mormodes* conformaron tres clados principales, identificados en las Figs. 22 y 23 con los números I, II y III. El clado I, constituido por *M. aromatica* y *M. ramirezii*, está fuertemente apoyado por el bootstrap (proporción del 100%) y un índice de decaimiento de 5, el más alto obtenido entre los clados evaluados. Este grupo está definido por 9 sinapomorfias morfológicas y un cambio homoplástico en la fragancia floral. Los clados II y III obtuvieron apoyo moderadamente alto en el bootstrap, con proporciones de 78% y 84%, respectivamente. Sin embargo, el índice de decaimiento para ambos clados fue de 2, considerablemente más bajo que el obtenido por el clado I. El clado II está apoyado por 5 sinapomorfias y dos cambios homoplásticos, mientras que al clado III lo definen 6 sinapomorfias.

Los cladogramas más cortos obtenidos en este análisis sitúan al clado I en una posición basal en *Mormodes*, constituyendo el grupo hermano de un grupo monofilético conformado por los clados II y III (Fig. 22). Sin embargo, el agrupamiento de los clados II y III, dado por 5 sinapomorfias, obtuvo muy poco apoyo en el bootstrap (proporción del 48%) y se colapsó en los cladogramas sólo un paso más largos que los más parsimoniosos.

En el clado II, que incluye a todas las especies con hojas glaucas, *M. nagelii* es hermana del clado [[*M. maculata*-*M. tuxtensis*]-[*M. uncia*-[*M. sanguineoclaustra*-[*M. pardalinata*-[*M. luxata*-*M. williamsii*]]]]]. Este último grupo está moderadamente apoyado por el bootstrap (70%) pero muestra un índice de decaimiento de 1. El clado conformado por *M. maculata* y *M. tuxtensis* tiene un nivel de apoyo muy similar al agrupamiento anterior, mientras que su grupo hermano, que comprende a todas las especies de hojas glaucas del occidente de México (*M. uncia* a *M. luxata* en las Figs. 22 y 23), obtuvo un apoyo considerablemente más elevado, con una proporción bootstrap de 87% e índice de decaimiento igual a 3. Los clados [*M. sanguineoclaustra*- [*M. pardalinata*-[*M. luxata*-*M. williamsii*]]] y [*M. pardalinata*-[*M. luxata*-*M. williamsii*]] obtuvieron apoyo limitado y moderado en el bootstrap (62 y 74%, respectivamente), pero ambos se colapsaron al incrementar la longitud de los árboles solamente en un paso. En cambio, el clado [*M. luxata*-*M. williamsii*] obtuvo una proporción bootstrap de 89% y un índice de decaimiento igual a tres.

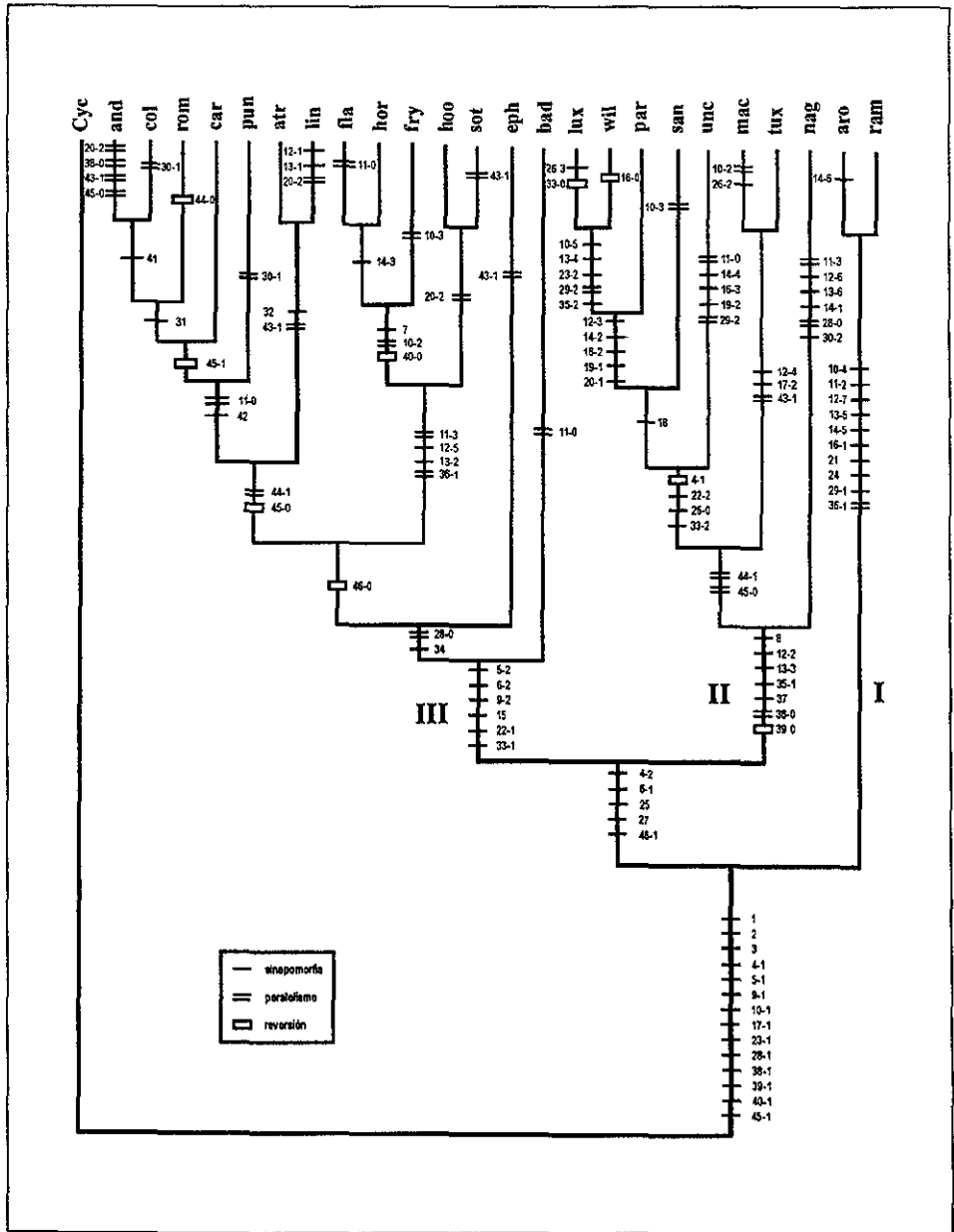


Fig. 22. Uno de los dos cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP. L = 116, CI = 0.73, RI = 0.83.

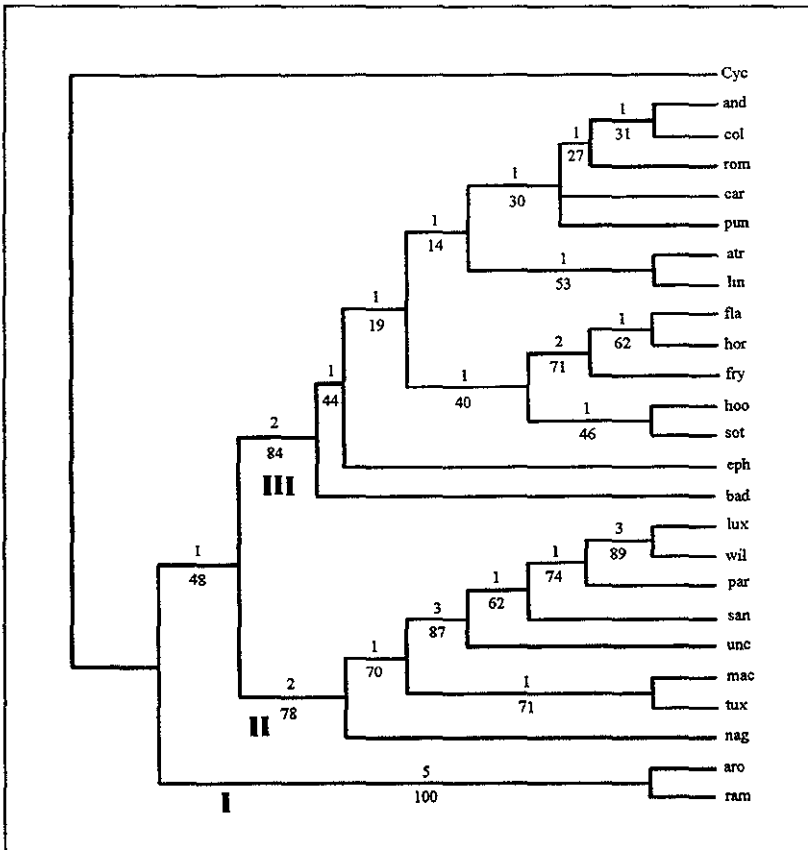


Fig. 23. Arbol de consenso estricto de los 2 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP. Los números sobre las ramas indican los índices de decaimiento y los números bajo las ramas las frecuencias bootstrap para los clados correspondientes.

El clado III abarca exclusivamente a especies con inflorescencia lateral producida en el pseudobulbo maduro. La mayor parte de las ramas de este clado están poco apoyadas por sinapomorfias y por el bootstrap y se colapsaron al incrementar en un paso la longitud de los cladogramas. Sin embargo, el grupo [*M. frymirei*-*M. horichii*-*M. flavida*] fue moderadamente apoyado, obteniendo una proporción bootstrap del 71% e índice de decaimiento de 2, aunque el clado formado por *M. horichii* y *M. flavida* (=sección *Klotzschia* Fowlie; ver la Tabla 1) obtuvo 62% en el bootstrap y desapareció con sólo un paso extra. El único otro grupo que superó una

proporción de 50% en el bootstrap fue [*M. atropurpurea*-*M. lineata*].

Dieciséis de los 46 caracteres utilizados (34% del total) presentaron cambios que fueron interpretados como homoplásticos (Fig. 22). En tres de estos un estado de carácter se originó paralelamente en dos ocasiones y en otros cuatro hubo una reversión. En los nueve restantes ocurrieron cambios más complejos, incluyendo más de una reversión, más de dos cambios paralelos o una combinación de reversiones y cambios paralelos. El carácter que presentó mayor número de cambios homoplásticos (6) fue la lobulación del labelo (carácter 11), donde el estado “labelo entero” se originó independientemente en 4 ocasiones, mientras que el “labelo someramente trilobado” apareció en dos ocasiones. En el carácter 10 (posición de la flor) los estados “flor ascendente” y “flor colgante” se originaron dos veces cada uno, mientras que el labelo “macroscópicamente piloso” (carácter 20), la presencia de cinamato de metilo (carácter 43) y la ausencia de α -pineno (carácter 45) se presentaron independientemente en cuatro ocasiones cada uno. Alrededor del 26% de los caracteres morfológicos y algo más del 60% de los caracteres relativos a la composición de la fragancia floral exhibieron homoplasia.

Discusión.

Como fueron propuestas originalmente por Pfitzer (1889), las secciones *Coryodes* y *Coelodes* incluían solamente a [*M. luxata* -*M. williamsii*] y a *M. uncia*, respectivamente, pero el presente análisis sugiere que estas dos entidades forman parte de un grupo monofilético más inclusivo, correspondiente al clado II en las Figs. 22 y 23. Dado que una clasificación filogenética solamente incluye grupos monofiléticos, si dichas secciones fuesen aceptadas con su circunscripción original sería necesario proponer otras cuatro secciones que albergaran separadamente a *M. nagelii*, [*M. maculata*-*M. tuxtlenensis*], *M. pardalinata* y *M. sanguineoclaustra*.

Fowlie (1970, 1972) y Salazar (1998) ampliaron la circunscripción de sección *Coryodes*, incluyendo en ella a todas las especies con floración basal, que constituyen los cladogramas I y II en la Fig. 22. Sin embargo, los resultados de este análisis no apoyan dicha delimitación de *Coryodes*, pues en los dos cladogramas más parsimoniosos obtenidos el clado II fue situado como grupo hermano del clado III y no del clado I. Aunque el grupo que incluye a los cladogramas II y III obtuvo poco apoyo del bootstrap y el índice de decaimiento, la evidencia provista por el conjunto de caracteres analizados en este estudio sugiere que el “grupo de floración basal” reiteradamente referido en la literatura reciente de *Mormodes* (Fowlie, 1970, 1972; Pabst 1978; Salazar 1991,

1994a, 1998) no constituye un grupo monofilético.

Las dos especies atribuidas por Fowlie (1965) a la sección *Klotzschia* fueron ubicadas en una rama del clado III, ubicándose en una posición derivada en el clado [*M. frymirei*-*M. flavida*-*M. horichii*]. La sección *Klotzschia* fue distinguida por el labelo incurvado-cóncavo arriba de la mitad (Fig. 12-D), pero aparte de esa característica tanto *M. horichii* como *M. flavida* comparten muchos atributos con otras especies del clado III (p.ej., el grado de arqueamiento de la columna, la forma del filamento del clinandrio, la presencia de una fovea en el labelo y la composición de la fragancia floral). Salazar (1998) señaló que en varias especies de *Mormodes* en las que el labelo es convexo cuando abren las flores, éste es distalmente cóncavo en los botones, sugiriendo que el labelo distalmente incurvado-cóncavo de *M. horichii* y *M. flavida* podría representar la retención en las flores abiertas de una fase “inmadura” de distribución más general. A pesar de que la resolución de la mayor parte de las ramas dentro del clado III es muy débil (como lo sugieren los bajos valores obtenidos en el bootstrap y el índice de decaimiento), la información disponible no parece justificar la separación de [*M. horichii*-*M. flavida*] como una sección independiente.

De la todo lo anterior emergen varios puntos relevantes para la toma de decisiones taxonómicas relativas a la delimitación seccional en *Mormodes*, partiendo de la evidencia de monofilesis como principio primario de clasificación (p.ej., Hennig 1966; Bremer y Wanntorp 1981; Wiley 1981; Forey 1992; Welzen 1997; Backlund y Bremer 1998; Freudenstein 1998). Dicho principio primario puede ser complementado por los principios secundarios discutidos por Backlund y Bremer (1998), a saber: 1) Maximizar el apoyo de la monofilesis; 2) maximizar la información filogenética (es decir, reducir la redundancia de taxa); 3) maximizar la estabilidad nomenclatural; y 4) maximizar la facilidad de identificación.

El presente análisis identificó tres grupos de especies en *Mormodes* cuya monofilesis está sugerida por varias sinapomorfias, así como por proporciones bootstrap e índices de decaimiento altos a moderados (clados I, II y III en las Figs 22 y 23), aunque la resolución de las relaciones entre esos tres grupos y la de algunas de sus ramas superiores (especialmente en el clado III) está débilmente apoyada. Esto sugiere tres opciones inmediatas para delimitar taxa supraespecíficos monofiléticos en *Mormodes*. La primera consistiría en no reconocer taxa infragénicos, habiendo amplia evidencia de la monofilesis del género *Mormodes* como tal (Romero 1990; Chase y Hills 1992; Pridgeon y Chase 1998; Fig. 22). La segunda opción sería tratar al clado I como una sección

y al grupo monofilético que incluye a los clados II y III como otra sección. La tercera posibilidad sería asignar a cada uno de los clados I, II y III la categoría seccional.

Aquí es favorecida la tercera opción, que enfatiza la diversidad morfológica y ecológica desplegada por las especies del género y requiere un mínimo de cambios en la circunscripción y la nomenclatura de los taxa. Este proceder es consistente con los principios de clasificación mencionados previamente, pues las tres secciones así reconocidas coinciden con grupos monofiléticos razonablemente apoyados por los datos disponibles (principio primario y primer principio secundario), al menos dos de ellas tienen nombres válidamente publicados (tercer principio secundario) y todas pueden distinguirse por atributos observables a simple vista o con la ayuda de un microscopio (cuarto principio secundario). La designación de una categoría adicional (p.ej., subgénero) para albergar por un lado a la sección correspondiente al clado I y por otro al grupo constituido por los clados II y III en las Figs. 22 y 23, es expresamente evitada a fin de no contribuir a la proliferación de taxa redundantes (segundo criterio secundario). Las implicaciones taxonómicas de esta elección son las siguientes:

El clado III, que incluye a la especie tipo del género *Mormodes*, representa automáticamente a la sección *Mormodes*, la cual por razones ya expuestas debe incluir a la sección *Klotzschia* como sinónimo. Esta sección debe abarcar además a 49 especies descritas (y varias aún no descritas; ver la Tabla 13) que no fueron incluidas en el análisis cladístico debido a la falta de información sobre algunos de los caracteres (principalmente la composición de las fragancias florales), pero que como regla general son morfológicamente similares a una o más de las que sí fueron consideradas. La notable homogeneidad morfológica exhibida por este grupo está evidenciada por la pobre resolución de sus ramas obtenida en este estudio y ha sido fuente de considerable confusión taxonómica (cf. Dodson 1962; Pabst 1978, 1982; Salazar 1994a, 1994b).

Las especies tipo de las secciones *Coryodes* y *Coelodes* quedan incluidas en el clado II. Aquí se propone modificar la circunscripción de la sección *Coryodes* para que sus límites coincidan con los de dicho clado. Así redefinida, la sección *Coryodes* incluye a *Coelodes* como sinónimo.

El clado I, conformado solamente por dos especies (cada una constituida por varias poblaciones parcialmente diferenciadas cuya posición taxonómica no ha sido claramente establecida), no ha sido nominado o reconocido previamente como un taxon, por lo que se requiere de la publicación un nombre formal. Abajo se propone a este grupo como *Mormodes* sección

Aromatica Salazar (inéd.).

Los aspectos formales de nomenclatura y tipificación de las tres secciones de *Mormodes* aceptadas aquí, así como una clave para su identificación, se presentan a continuación en el Tratamiento taxonómico. Este último incluye también una revisión taxonómica de las especies asignadas a la sección *Coryodes* como se le redefine en este trabajo

TRATAMIENTO TAXONOMICO.

Mormodes Lindl., Introd. Nat. Syst. Bot. ed. 2: 446. 1836. Especie tipo: *Mormodes atropurpurea* Lindl.

Catasetum Rich. ex Kunth sección *Mormodes* (Lindl.) Lem., Ill. Hort. 9: sub t. 374. 1863.

Cyclosia Klotzsch, Allg. Gartenz. 6: 305. 1838. Tipo: *Cyclosia maculata* Klotzsch.

Plantas generalmente saprolignófilas, epífitas u ocasionalmente litófitas o terrestres. **Raíces** teretes, blancas, con velamen tipo *Cymbidium* de 5-8 células de grosor. **Seudobulbos** homoblásticos, ovoides a cilíndrico-fusiformes o raramente globosos. **Hojas** varias (5-15), alternadas dísticamente a lo largo delseudobulbo, con bases envainantes imbricadas y láminas plicadas, deciduas, articuladas con las vainas. **Inflorescencia** uno a varios racimos originados basal o lateralmente en elseudobulbo. **Flores** ya sea protándricas y monomórficas o funcionalmente unisexuales y dimórficas o polimórficas, asimétricas por la torsión de la columna y el labelo y en ocasiones también por la disposición desigual de los sépalos y pétalos, vistosas, fragantes. **Ovario** pedicelado, distalmente 6-sulcado. **Sépalos** similares a los pétalos, basalmente unidos al pie de columna. **Pétalos** generalmente más amplios que los sépalos, libres. **Labelo** libre, entero a profundamente trilobado o constituido por una lámina sublinear terminada en un lóbulo apical ensanchado (sagitiforme), convexo (selaeforme), convexo en la porción proximal y cóncavo en la distal o definitivamente cóncavo, excepcionalmente tubular o sacciforme, glabro, papiloso o piloso (en ocasiones más de una condición presente en la misma especie), abruptamente apiculado o raramente atenuado en el ápice, generalmente con una quilla basal semiterete en la superficie abaxial, frecuentemente con una fovea o excavación ligera en el tercio distal de la superficie adaxial. **Columna** alargada, subtrígona abajo de la mitad, generalmente semiterete arriba, áptera, aguda, papilosa en el tercio distal y más prominentemente en los márgenes del clinandrio, con un filamento apical plano o subulado que al ser estimulado mecánicamente provoca el disparo

Aromatica Salazar (inéd.).

Los aspectos formales de nomenclatura y tipificación de las tres secciones de *Mormodes* aceptadas aquí, así como una clave para su identificación, se presentan a continuación en el Tratamiento taxonómico. Este último incluye también una revisión taxonómica de las especies asignadas a la sección *Coryodes* como se le redefine en este trabajo

TRATAMIENTO TAXONÓMICO.

Mormodes Lindl., Introd. Nat. Syst. Bot. ed. 2: 446. 1836. Especie tipo: *Mormodes atropurpurea* Lindl.

Catasetum Rich. ex Kunth sección *Mormodes* (Lindl.) Lem., Ill. Hort. 9: sub t. 374. 1863.

Cyclosia Klotzsch, Allg. Gartenz. 6: 305. 1838. Tipo: *Cyclosia maculata* Klotzsch.

Plantas generalmente saprolognófilas, epífitas u ocasionalmente litófitas o terrestres. **Raíces** teretes, blancas, con velamen tipo *Cymbidium* de 5-8 células de grosor. **Seudobulbos** homoblásticos, ovoides a cilíndrico-fusiformes o raramente globosos. **Hojas** varias (5-15), alternadas dísticamente a lo largo delseudobulbo, con bases envainantes imbricadas y láminas plicadas, deciduas, articuladas con las vainas. **Inflorescencia** uno a varios racimos originados basal o lateralmente en elseudobulbo. **Flores** ya sea protándricas y monomórficas o funcionalmente unisexuales y dimórficas o polimórficas, asimétricas por la torsión de la columna y el labelo y en ocasiones también por la disposición desigual de los sépalos y pétalos, vistosas, fragantes. **Ovario** pedicelado, distalmente 6-sulcado. **Sépalos** similares a los pétalos, basalmente unidos al pie de columna. **Pétalos** generalmente más amplios que los sépalos, libres. **Labelo** libre, entero a profundamente trilobado o constituido por una lámina sublinear terminada en un lóbulo apical ensanchado (sagitiforme), convexo (selaeforme), convexo en la porción proximal y cóncavo en la distal o definitivamente cóncavo, excepcionalmente tubular o sacciforme, glabro, papiloso o piloso (en ocasiones más de una condición presente en la misma especie), abruptamente apiculado o raramente atenuado en el ápice, generalmente con una quilla basal semiterete en la superficie abaxial, frecuentemente con una fovea o excavación ligera en el tercio distal de la superficie adaxial. **Columna** alargada, subtrigona abajo de la mitad, generalmente semiterete arriba, áptera, aguda, papilosa en el tercio distal y más prominentemente en los márgenes del clinandrio, con un filamento apical plano o subulado que al ser estimulado mecánicamente provoca el disparo

extremadamente rápido del polinario; en la anthesis la columna arqueada y torcida hacia un lado ca. 45° a ca. 180°, el ápice (y generalmente el filamento) estando en contacto con el labelo, más o menos recta y extendida 24-48 hr después del disparo del polinario; base de la columna proyectada en un pie de columna; clinandrio ovado, con los márgenes limitando una cavidad definida o raramente muy poco desarrollados y entonces la columna pareciendo oblicuamente truncada. **Antera ventral**, rostrada, imperfectamente bilocular, removida conjuntamente con el polinario, secándose y cayendo de él poco después. **Polinario** complejo, formado por 2 polinios elipsoides, huecos, sulcados, duros, amarillos, unidos por diminutas caudículas elásticas al estípite tegular, éste oblongo, carnoso, arqueándose fuertemente tras el disparo del polinario, extendiéndose al secarse al cabo de 15-30 min, con viscidio masivo que originalmente está oculto detrás del rostelo. **Rostelo** carnoso, ovado-deltado. **Cavidad estigmática** en la anthesis fuertemente oblicua, cóncava y dirigida hacia un lado, tras el disparo del polinario oblonga o elíptica, casi plana y dirigida hacia el labelo. **Cápsula** obovoide, dehiscente por 6 líneas longitudinales desde cerca del ápice. **Semillas** tipo *Cymbidium*, fusiformes y algo sigmoides; células de la testa más o menos rectangulares, con pared periclinal externa verrucosa o más comúnmente lisa. **Número cromosómico** $2n= 54, 56?$.

Aproximadamente 80 especies exclusivas del trópico americano (Tabla 13). El género es notable por la asimetría floral resultante de la torsión de la columna y el labelo y por el cambio en la posición de la columna tras la expulsión del polinario.

Mormodes ha sido tratado variadamente como nombre femenino (p.ej., Lindley 1836a, 1836b; Pabst 1968, 1978, 1982) o neutro (p.ej., Lindley 1842, 1843a, 1843b; Williams 1951; McVaugh 1985). Aquí se trata a *Mormodes* como femenino, en concordancia con lo estipulado por el código internacional de nomenclatura botánica (artículo 62.4) para los nombres genéricos terminados en “-odes” (Greuter et al. 1994).

Clave para la identificación de las secciones de *Mormodes*.

1. Inflorescencia lateral (en ocasiones originada cerca de la base), producida en elseudobulbo maduro generalmente después de la caída de las hojas; mesofilo carente de idioblastos cilíndricos con engrosamientos espiralados; labelo provisto de una pequeña cavidad superficial (fóvea) en la cual se ubica el ápice de la columna en la anthesis; filamento del clinandrio plano, elíptico u oblongo sección *Mormodes*
- 1 Inflorescencia basal, originada en el brote en desarrollo con las hojas siempre presentes; mesofilo con idioblastos con engrosamientos espiralados de la pared secundaria; labelo sin fóvea; filamento del clinandrio subulado.
 2. Hojas no glaucas; labelo formado por una lámina sublinear abruptamente ensanchada en un lóbulo apical; márgenes del clinandrio reducidos, no formando una cavidad conspicua; estípite amarillo pálido al secar sección *Aromaticae*

2. Hojas glaucas, especialmente en el envés, labelo formado por una lámina entera o trilobada ensanchada continuamente desde la base, márgenes del clinandrio no reducidos, formando una cavidad conspicua; estípites pardo obscuro al secar. sección *Coryodes*

1. *Mormodes* Lindl. sect. *Mormodes*. Especie tipo: *Mormodes atropurpurea* Lindl.

Mormodes sect. *Eumormodes* Pfitzer in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2, 6: 159. 1889.

Mormodes sección *Klotzschia* Fowlie, Orchid Digest 29: 26. 1965 Especie tipo: No indicada. Lectotipo (aquí designado): *Mormodes horichii* Fowlie.

La sección típica está caracterizada por la inflorescencia lateral producida en el pseudobulbo maduro, con la antesis presentándose generalmente después de la caída de las hojas, la presencia en las hojas de cera epicuticular amorfa y la ausencia de idioblastos con engrosamientos espiralados en el mesofilo, el labelo siempre provisto de una fovea y el filamento del clinandrio aplanado, oblongo. Incluye aproximadamente 70 especies distribuidas en Sudamérica, Centroamérica y México, generalmente en altitudes inferiores a los 1500 m s.n.m.

2. *Mormodes* Lindl. sect. *Aromatica* Salazar, sect. nov. (inéd.). Especie tipo: *Mormodes aromatica* Lindl.

Esta sección se distingue por la inflorescencia basal producida en una fase intermedia de desarrollo del pseudobulbo, con la antesis presentándose antes de la caída de las hojas, la presencia en las hojas de cera epicuticular amorfa e idioblastos con engrosamientos espiralados en el mesofilo, el labelo constituido por una lámina proximal sublinear y un lóbulo apical triangular-cordado, sin fovea, y el filamento del clinandrio subulado. Abarca solamente a 2 especies distribuidas en la vertiente del Pacífico de México y el norte de Centroamérica (hasta Honduras), entre 1000 y 2000 m de altitud.

3. *Mormodes* Lindl. sect. *Coryodes* Pfitzer emend. Salazar. Basada en *Mormodes* sect. *Coryodes* Pfitzer in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2, 6: 159. 1889. Especie tipo: *Mormodes luxata* Lindl.

Mormodes Lindl. sect. *Coelodes* Pfitzer in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 2, 6: 159. 1889. Especie tipo: *Mormodes greenii* J.D. Hook.

Esta sección se caracteriza por la inflorescencia basal producida al inicio del desarrollo del nuevo brote, con la antesis presentándose antes de la caída de las hojas, la presencia en las hojas de cera epicuticular en forma de escamas prominentes no ordenadas que les confieren un característico aspecto glauco (especialmente en el envés), la presencia de idioblastos con engrosamientos espiralados en el mesofilo, el labelo sin fovea y el filamento del clinandrio subulado. Incluye 8 especies distribuidas principalmente en México, con una de ellas extendiéndose a Guatemala.

Pfizer (1889) propuso concurrentemente las secciones *Coelodes* y *Coryodes*. Aquí se considera a estos dos taxa inseparables a nivel seccional, seleccionándose *Coryodes* como el nombre que debe ser aplicado al taxon como se le circunscribe en este trabajo.

La sección *Coryodes* es endémica de la Región Mesoamericana de Montaña *sensu* Rzedowski (1978), estando representada en las cuatro subdivisiones o provincias que la conforman, a saber, la Sierra Madre Occidental, La Sierra Madre Oriental, las Serranías Meridionales y las Serranías Transísmicas (cf. Fig. 24). Es notable que más de la mitad de las especies de esta sección (5 de 8) se localizan en la Sierra Madre del Sur y su confluencia con el Eje Volcánico Transversal (parte de las Serranías Meridionales; Tabla 17). Esta área ha sido reconocida previamente por albergar una alta proporción de especies endémicas de Orchidaceae, particularmente las que están asociadas con el bosque mesófilo de montaña (p.ej., Salazar 1993; Salazar y Soto 1996). Una especie, *M. pardalinata*, se extiende a la Sierra Madre Occidental y sus localidades de Durango y Sinaloa están situadas ligeramente al norte del Trópico de Cáncer, constituyendo el límite septentrional de la distribución del género en la vertiente del Pacífico.

La Sierra Madre Oriental alberga solamente a una especie, *M. maculata*, distribuida desde Hidalgo y la porción adyacente de Querétaro (el límite norte de la distribución del género en la vertiente del Golfo de México) hasta el norte de Oaxaca y las dos especies restantes se localizan en las Serranías Transísmicas. *Mormodes nagelii* está restringida a esta provincia y es la única especie que ha sido registrada fuera de México (en Alta Verapaz, Guatemala), mientras que *M. tuxtliensis* presenta poblaciones disjuntas en la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz (ver la Fig. 24 y los mapas de distribución bajo cada especie).

Las especies que conforman la sección *Coryodes* habitan en bosques húmedos de montaña, en un intervalo altitudinal que va de ca. 500 a 2200 m s.n.m. Las tres especies de la vertiente del

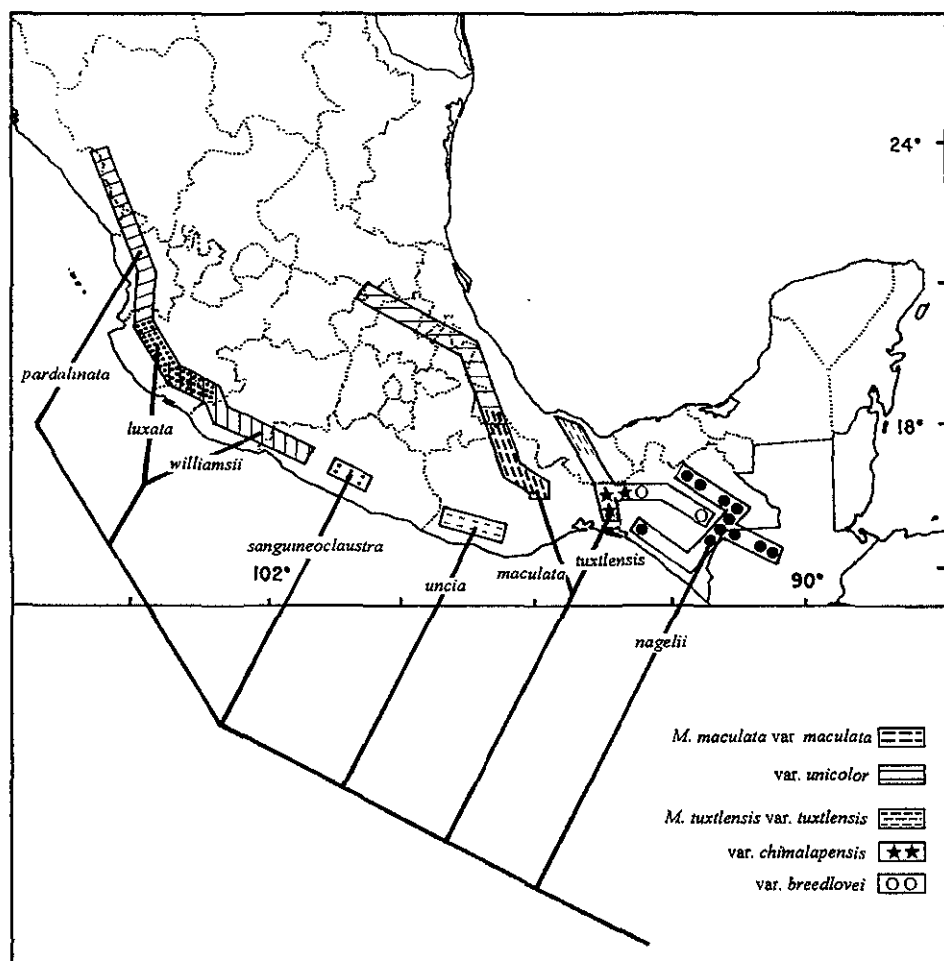


Fig. 24. Representación simplificada de la distribución geográfica y las relaciones filogenéticas de las especies de *Mormodes* sección *Coryodes* (cf. Fig. 22).

Golfo, *M. maculata*, *M. tuxtensis* y *M. nagelii*, prosperan desde el límite superior del bosque tropical perennifolio, a 500 o 600 m, hasta los bosques de encino o pino y encino, la primera alcanzando en algunas zonas los 2200 m de altitud pero las dos últimas aparentemente no rebasando los 1900 m. Sin embargo, todas ellas son más comunes en los bosques mesófilos de montaña que se encuentran entre esos dos extremos. Las especies de la vertiente del Pacífico se

localizan entre los 1400 y los 2100 m de altitud, encontrándose en bosques de encino, pino y encino y bosque mesófilo de montaña. La discrepancia en cuanto al límite altitudinal inferior refleja la diferencia existente entre el piso altitudinal que ocupa el bosque mesófilo de montaña en ambas vertientes de México (Rzedowski 1978).

Tabla 17. Distribución de las especies de *Mormodes* sección *Coryodes* en las provincias florísticas de la Región Mesoamericana de Montaña (*sensu* Rzedowski 1978).

Provincia	SMOC	SMS	SMOR	STRA
Especie				
<i>M. luxata</i>	-	*	-	-
<i>M. maculata</i>	-	-	*	-
<i>M. nagelii</i>	-	-	-	*
<i>M. pardalinata</i>	*	*	-	-
<i>M. sanguineoclaustra</i>	-	*	-	-
<i>M. tuxtlensis</i>	-	-	-	*
<i>M. uncia</i>	-	*	-	-
<i>M. wilamsii</i>	-	*	-	-
Total	1	5	1	2

Clave de las abreviaturas: SMOC=Sierra Madre Occidental; SMS=Sierra Madre del Sur y porciones del Eje Volcánico Transversal (parte de las Serranías Meridionales); SMOR=Sierra Madre Oriental, STRA=Serranías Transistmicas.

Clave para las especies de *Mormodes* sección *Coryodes* Pfitzer emend. Salazar.

1. Labelo en forma de pipa, con los lados involutos y el ápice incurvado, con un engrosamiento transversal 4-tuberculado delimitando una cavidad apical; margen apical del labelo fimbriado *M. uncia*
1. Labelo convexo o cóncavo, nunca con los lados involutos, sin una quilla transversal 4-tuberculada (solamente un engrosamiento transversal liso, no tuberculado en *M. luxata* y *M. pardalinata*); margen apical del labelo entero o a lo más erosos.
 2. Labelo entero u obscuramente trilobulado distalmente; columna menos de 1/3 de la longitud del labelo .. *M. nagelii*
 2. Labelo conspicuamente trilobado; columna de más de la mitad de la longitud del labelo.
 3. Lóbulo medio del labelo triangular, atenuado; labelo carente de una banda longitudinal rojo-púrpura en la mitad basal.
 4. Racimo muy denso; flores semicerradas en la antesis, abriendo más tras la remoción del polinario; cociente largo/ancho del labelo=1.70-2.59; ápice del clinandrio profundamente emarginado, los lóbulos resultantes redondeados *M. maculata*
 4. Racimo laxo, disperso; flores bien abiertas en la antesis; cociente largo/ancho del labelo=1.29-1.87; ápice del clinandrio entero *M. tuxtlensis*
 3. Lóbulo medio del labelo principalmente transversalmente oblongo o cuadrangular (en ocasiones ampliamente ovado o semiobicular), abruptamente apiculado; labelo con una banda longitudinal rojo-púrpura en la mitad basal (ocasionalmente ausente en individuos albinos).
 5. Labelo convexo, aproximadamente dos veces más largo que ancho; lóbulo medio del labelo cuadrangular, ligeramente más largo que ancho *M. sanguineoclaustra*

5. Labelo cóncavo, al menos tan ancho como largo; lóbulo medio del labelo transversalmente oblongo (en ocasiones ampliamente ovado o semiobicular), conspicuamente más ancho que largo.
6. Flores resupinadas, asimétricamente abiertas; labelo ligeramente cóncavo lóbulos cortamente pilosos interiormente; polinios sulcados hasta el ápice *M. pardalinata*
6. Flores hemirresupinadas (esto es, con el labelo situado lateralmente), semicerradas (uno de los pétalos envuelve parcialmente al labelo); labelo definitivamente cóncavo, lóbulos inconspicuamente papilosos interiormente; polinios no hendidos en el ápice
7. Inflorescencia arqueado-péndula, labelo cocleariforme, no comprimido en sentido antero-posterior, sin un engrosamiento transversal cerca de la base del lóbulo medio; ápice del clinandrio bifido *M. williamsii*
7. Inflorescencia horizontal o ligeramente descendente; labelo sacciforme, fuertemente comprimido en sentido antero-posterior, con un engrosamiento transversal cerca de la base del lóbulo medio; ápice del clinandrio obscuramente emarginado *M. luxata*

1. *Mormodes luxata* Lindl., Bot. Reg. 28: Misc. p. 60. 1842 ("*luxatum*"). Tipo: MEXICO. Planta adquirida cerca de Valladolid y enviada a Inglaterra por Mr. Ross (Holotipo: no localizado. Neotipo [aquí designado]: La ilustración publicada por Lindley en Bot. Reg. 29: t. 33, 1843).

Catasetum luxatum (Lindl.) Benth. & J.D. Hook., Gen. Pl. 3: 552. 1883.

Mormodes saccata Rosillo, Orquídea (Mexico City) 9: 34. 1983. Tipo: MEXICO. JALISCO: Municipio de Tecalitlán, en bosque de pino y roble, mayo 1981 ["1980" según el protólogo], 2000 m, flores amarillo-verdosas con mancha al centro, S. Rosillo y J. Cárdenas s.n. (Holotipo: AMO!; los isotipos en ENCB y K indicados en el protólogo no fueron localizados).

Seudobulbos cónico-ovoideos a ovoide-fusiformes, 8-15 cm de largo, 3-4 cm de diámetro. **Láminas foliares** 9-15, verde intenso y glaucescentes en el haz, marcadamente glaucas en el envés, 7-42 cm de largo, 1.2-6.2 cm de ancho. **Inflorescencia** una por pseudobulbo, horizontal o ligeramente descendente, 16-40 cm de largo, con 5-11 flores; pedúnculo verde glaucescente, 8-21 cm de largo, 4-8 mm de diámetro, con 5-7 brácteas obtusas, herbáceas en la antesis, verde glauco, ligeramente quilladas a lo largo de la nervadura central, las superiores espaciadas, ampliamente ovadas, 14-20 mm de largo; racimo dístico, raquis ligeramente flexuoso. **Brácteas florales** ovadas a lanceoladas, herbáceas en la antesis, obtusas a agudas, disminuyendo notablemente en longitud hacia el ápice, 7-18 mm de largo. **Flores** monomórficas, protándricas, muy asimétricas,

semicerradas, hemirresupinadas; coloración algo variable, generalmente amarillo crema con nervaduras verdes en sépalos y pétalos (las nervaduras le dan un aspecto verdoso a la flor), con el centro del interior del labelo amarillo intenso y una banda rectangular de color rojo vino oscuro en la mitad basal o en ocasiones toda la flor blanco marfil con puntos o manchas irregulares rojo vino oscuro y la banda del mismo color en la mitad basal del labelo. **Ovario** ligeramente incurvado arriba de la mitad, 32-52 mm de largo, 5-8.7 mm de diámetro cerca del ápice. **Sépalo dorsal** cóncavo, incurvado, dirigido ligeramente hacia el lado de mayor apertura de la flor, elíptico a ovado-elíptico, obtuso a agudo, cortamente aristado, márgenes ligeramente recurvados, ápice ligeramente conduplicado, con una quilla dorsal en el tercio apical, 38-56 mm de largo, 17.5-26.5 mm de ancho. **Sépalos laterales** en posición muy desigual, el del lado cerrado de la flor incurvado y definitivamente cóncavo, el del lado abierto extendido, plano o ligeramente convexo, ambos oblicuamente ovado-elípticos, acuminados, aristados, márgenes recurvados, ápice ligeramente conduplicado y recurvado, quillado dorsalmente arriba de la mitad, 38-56 mm de largo, 15.5-33 mm de ancho. **Pétalos** en posición muy desigual, el del lado cerrado de la flor fuertemente incurvado, cóncavo, cubierto por el sépalo dorsal y uno de los laterales y envolviendo a su vez la mitad del labelo, el del lado abierto extendido, ligeramente cóncavo, ambos ampliamente ovados a elípticos, obtusos a agudos, cortamente aristados, márgenes recurvados, erósulos a erósulo-denticulados, ápice ligeramente conduplicado, 39-47.5 mm de largo, 23-38.5 mm de ancho. **Labelo** profundamente cóncavo, sacciforme, comprimido en sentido antero-posterior (esto es, como si hubiera sido presionado desde el ápice), imposible de extender completamente sin romperse (solamente pueden extenderse los lóbulos laterales), profundamente trilobado arriba de la mitad, con un engrosamiento transversal delimitando una ligera cavidad hacia la base del lóbulo medio, base muy ampliamente cuneada, en posición natural 17-20 mm de largo, 23.5-33 mm de ancho y 19-24 mm de alto, 40-50 mm de ancho entre los lóbulos laterales extendidos; lóbulos laterales ampliamente semiovados, obtusos, margen recurvado, crenulado a erósulo, fuertemente divaricados al extender, 7-11 mm de largo, 10-13 mm de ancho; lóbulo medio transversalmente oblongo, 3.5-4.5 mm de largo, 16.5-18.5 mm de ancho, con un lobulillo redondeado y ligeramente recurvado a cada lado del apículo, éste recurvado, acanalado, 4.5-6 mm de largo; superficie interna de los lóbulos diminutamente papilosa, la zona correspondiente a la banda rojo vino con papilas más largas y tricomas cilíndricos cortos. **Columna** 17.5-21.5 mm de largo, 5.8-7.5 mm de ancho

a nivel del rostelo; clinandrio entero a obscuramente emarginado, 7-9 mm de largo; filamento lineal-ligulado, glabro, 3.5-5 mm de largo, 0.7-0.8 mm de ancho; en la antesis la columna ligeramente arqueada y torcida ca. 45°, el ápice en contacto con el labelo en la cavidad entre el lóbulo medio y el engrosamiento transversal. **Antera** ca. 8 mm de largo (incluyendo el rostro de ca. 3.5 mm de largo), ca. 4.8 mm de ancho **Polinario** ca. 9 mm de largo en fresco, ca. 5 mm de largo en seco; polinios elipsoides, ca. 2.6 mm de largo en fresco, 2.16 mm de largo y 1.28-1.36 mm de diámetro en seco. **Cavidad estigmática** con margen basal prominente, 8-9 mm de largo, 4-5 mm de ancho. **Cápsula** obovoide, verde glauco, 8.5 cm de largo, 4.5-5 cm de diámetro, con pedicelo de 3.5 cm de largo. **Semillas** fusiformes a ligeramente sigmoides, en promedio 1,329 μm de largo y ca. 250 μm de diámetro. **Número cromosómico** $2n=54$. **Fig. 25.**

Distribución y hábitat. Endémica de la Sierra Madre del Sur y su confluencia con el Eje Volcánico Transversal, en Jalisco, Michoacán y Guerrero (Fig. 26). Principalmente sobre *Quercus* spp., en cicatrices y acumulaciones de humus en árboles vivos o en madera en descomposición en troncos caídos, en bosque húmedo de pino y encino y bosque mesófilo de montaña de 1600 a 2000 m s.n.m.

Fenología reproductiva. Florece de mayo a agosto. Cápsulas en plena dehiscencia fueron observadas en el campo a principios de abril.

Fragancia floral y polinizadores. La fragancia de esta especie es intensa, dulce y recuerda el aroma del chocolate y la vainilla, pero no ha sido analizada químicamente (ver discusión bajo *M. williamsii*). No se cuenta con información sobre los polinizadores.

Discusión e historia taxonómica. *Mormodes luxata* fue descrita a partir de una planta que le fue llevada a Mr. Ross, el colector del coleccionista inglés George Barker, cuando estuvo en la vecindad de lo que actualmente es Morelia, Michoacán (Lindley 1842). Sin embargo, parece improbable que la planta fuera nativa de la región, pues todas las colecciones modernas de esta especie (incluyendo las de Michoacán) provienen de los filos de la Sierra Madre del Sur expuestos directamente a los vientos húmedos del Océano Pacífico (Figs. 24, 26).

No ha sido localizado un ejemplar tipo de esta especie. En el herbario de Lindley (K) hay una copia de la ilustración a color publicada por él el año siguiente a la descripción original (Lindley 1843a), varios recortes de literatura posteriores y una flor seca de *M. williamsii* (como "*Mormodes luxatum eburneum*") con fecha de noviembre de 1886. La ilustración publicada

permite la identificación de la especie y es propuesta aquí como neotipo.

Una comparación del protólogo y el neotipo de *M. luxata* con el holotipo y la descripción e ilustración originales de *Mormodes saccata* Rosillo muestra que ambos conceptos se refieren al mismo taxon. Bentham y Hooker (1883) transfirieron a *M. luxata* al género *Catasetum*, probablemente en virtud de su labelo sacciforme, pero ese tratamiento es injustificado y posteriormente no ha habido desacuerdo respecto a la ubicación genérica de esta especie y sus parientes cercanos.

Una planta de *M. luxata* florecida en un invernadero inglés fue ilustrada por John Day en 1886 (inéd.; ver Otros registros). Posteriormente esta especie parece no haber sido recolectada durante casi un siglo, existiendo nuevos registros hasta la década de 1980, cuando fue redescrita como *M. saccata* (Rosillo 1983a).

Mormodes luxata ha sido frecuentemente confundida en la literatura con *M. pardalinata* y *M. williamsii*. Por ejemplo, el “redescubrimiento” de *M. luxata* relatado por Kennedy (1971) en realidad se refiere a una planta de la especie descrita algún tiempo después como *M. pardalinata* (ver discusión bajo esa especie). Los ejemplares citados en la Flora Novo-Galiciana bajo *M. luxata* (McVaugh 1985) han sido revisados en el curso de este estudio, siendo posible establecer que representan ya sea a *M. williamsii* (*González T. 930*, *González T. s.n.*, *Dickinson s.n.*) o a *M. pardalinata* (*Hágsater 3867*, *3869*). Por otra parte, el labelo ilustrado en las claves de identificación para las especies de *Mormodes* de Pabst (1978, 1982) como *M. luxata* representa en realidad a *M. williamsii* (ver discusión adicional bajo esa especie). Las características que permiten distinguir a *M. luxata*, *M. pardalinata* y *M. williamsii* se muestran en la Tabla 18.

Mormodes luxata es parcialmente simpátrica con *M. williamsii* (Figs. 24, 43). Ambas especies han sido colectadas en la Sierra de Tecalitlán, Jalisco pero nunca se les ha encontrado creciendo juntas y no se sabe si efectivamente son sintópicas. El área de distribución de *M. pardalinata*, en cambio, es enteramente disyunta respecto a la de *M. luxata* (Figs. 24, 35).

En el último cuarto del siglo pasado fueron descritas varias variedades de *M. luxata*. Las variedades *eburnea* y *punctata*, propuestas por H. G. Reichenbach, son consideradas aquí como sinónimos de *M. williamsii* y se discuten bajo esa especie. Otros nombres varietales que no han podido ser identificados con certeza son discutidos bajo Taxa excluidos y no reconocidos.

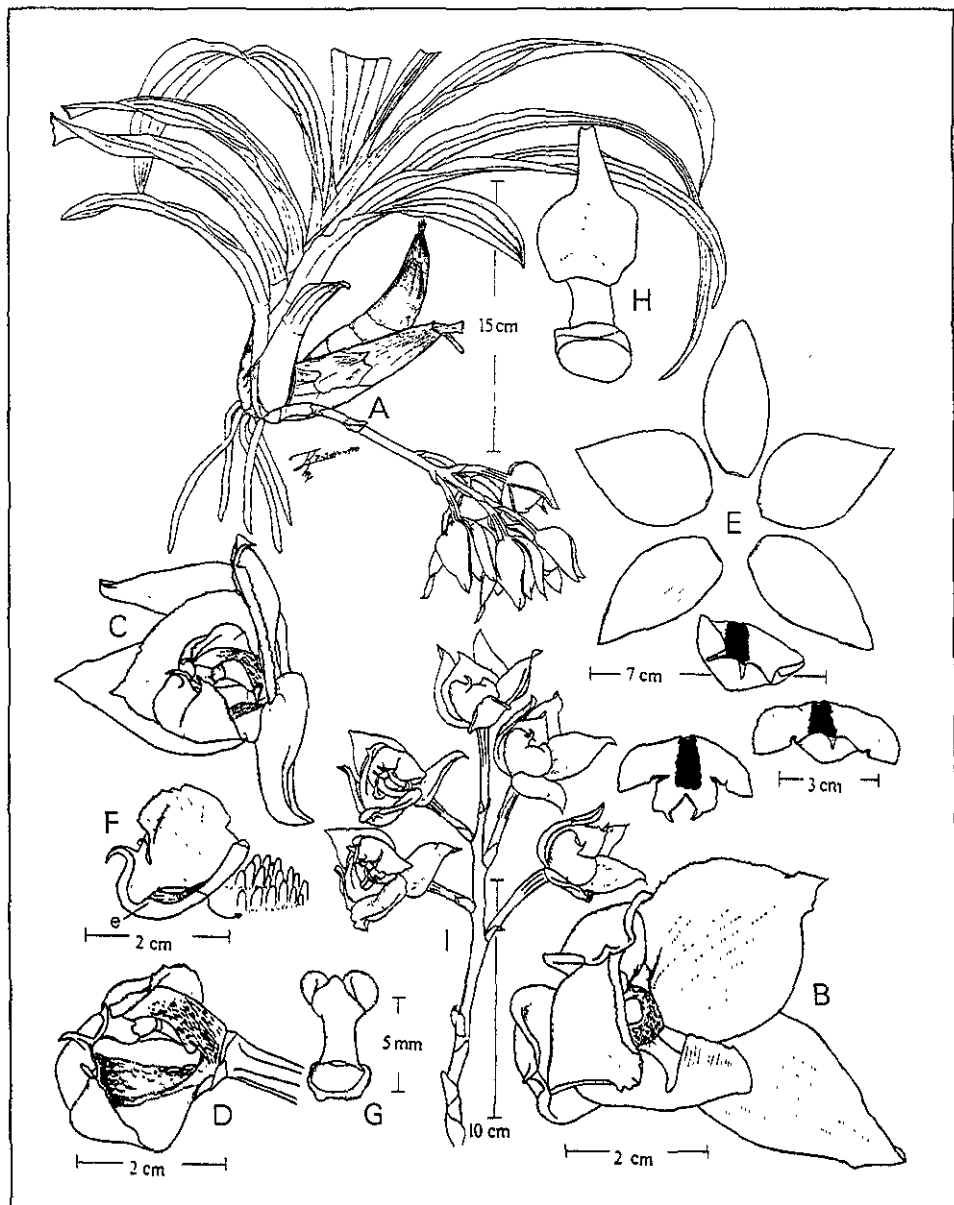


Fig. 25. *Mormodes luxata* Lindl. Basado en una planta de Jalisco (Salazar et al. 3602). A, hábito. B, flor de frente. C, flor de lado. D, labelo y columna de lado. E, segmentos del perianto con el labelo sin extender y extendido parcial y totalmente. F, corte longitudinal del labelo mostrando el indumento y el callo (e). G, polinario sin antera, vista adaxial. H, polinario con antera, vista abaxial. I, inflorescencia desde abajo. Dibujo de R. Jiménez Machorro.

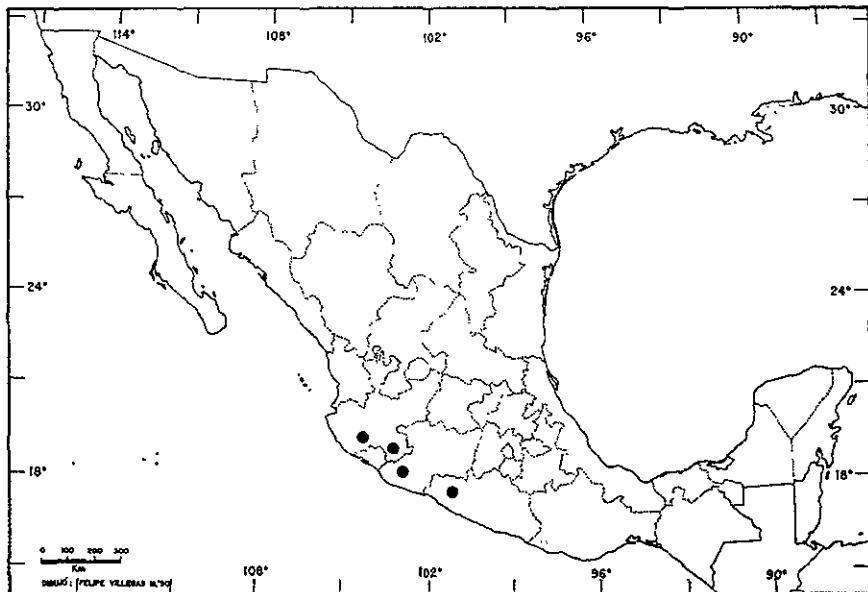


Fig. 26. Distribución conocida de *Mormodes luxata*.

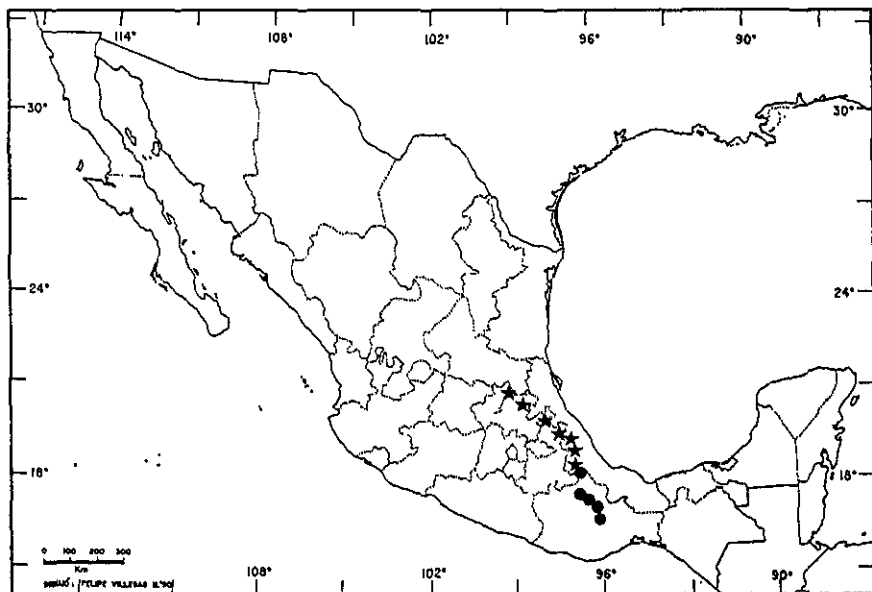


Fig. 27. Distribución conocida de *Mormodes maculata* var. *maculata* (●) y var. *unicolor* (★).

Estado de conservación. Aparentemente no amenazada en tanto se conserve su hábitat. Esta especie ha sido registrada dentro de la Reserva de la Biósfera de la Sierra de Manantlán, Jalisco pero ninguna de las poblaciones de Michoacán y Guerrero se encuentra protegida.

Tabla 18. Comparación entre *Mormodes luxata*, *M. williamsii* y *M. pardalinata*.

Carácter	<i>M. luxata</i>	<i>M. williamsii</i>	<i>M. pardalinata</i>
Inflorescencia	horizontal o ligeramente descendente	arqueado-péndula	arqueado-péndula
Posición de la flor	hemirresupinada	hemirresupinada	resupinada
Apertura de la flor	semicerrada	semicerrada	abierta
Flexión del labelo	sacciforme, comprimido en sentido anteroposterior	cóncavo transversalmente (como una cuchara)	ligeramente cóncavo, incurvado
Engrosamiento transversal en el labelo	presente	ausente	presente
Indumento del labelo	papilas en los lóbulos, tricomas cilíndricos en la zona de la banda rojo-púrpura	papilas en los lóbulos, en ocasiones papilas más grandes o tricomas cilíndricos en la zona de la banda rojo-púrpura	tricomas cortos en los lóbulos, zona de la banda rojo-púrpura glabra
Forma de los lóbulos laterales del labelo	ampliamente semiovalados	ampliamente semiovalados	angostamente semiovalados
Apice del clinandrio	entero u obscuramente emarginado	bífido	bífido
Polinios	redondeados en el ápice	redondeados en el ápice	hendidos en el ápice

Etimología. El epíteto específico *luxata*, *luxatum* se deriva del término latino para “dislocado” y se refiere a la distorsión de la simetría floral dada por el desplazamiento o torsión de la columna y el perianto (cf. Lindley 1843a). El epíteto específico latino *saccata* se refiere al labelo sacciforme.

Ejemplares examinados: MEXICO. GUERRERO: Cresta de la carretera Zihuatanejo-Altamirano, en el lado norte del camino arriba de la tienda, bosque nublado con encinos, epífita en encino, julio 1987, P. M. Catling y F. H. Catling 50 (flor en líquido y diapositiva, AMO); carretera de Ciudad Altamirano a Zihuatanejo, en el cerro arriba del mirador del km 112, inflorescencia atacada por insectos, flores blanco-amarillentas con venas verdes y puntos rojizos, floración anormalmente pequeña en cultivo junio 9 1993, R. Leleu s.n. (AMO). JALISCO: Municipio de Cautitlán, El Chaparral, Sierra de Manantlán, 1700 m, bosque mesófilo de montaña,

epífita, flores verdes con los bordes blancos, labelo con una franja tinta central, muy fragantes, mayo 20, 1985 *L. Román s.n. (IBUG)*; municipio Tecalitlán, 2000 m, bosque de pino-roble, junio 1984, *D. Hernández s.n. (AMO)*; Tecalitlán, flores blancas con puntos morado y una banda morada en el labelo, colectada por R. González Tamayo, floración en junio 1987, *G. A. Salazar 3206* (flor en líquido, diapositivas y copia de dibujo por R. González Tamayo, **AMO**); ca. 20 km por la brecha que parte del km 13 de la carretera Tecalitlán-Pihuamo hacia la izquierda, 1700 m, bosque de encino y pino sobre el filo y la ladera, epífita frecuente localmente, colonia de 5 plantas en acumulación de humus en cicatriz sobre tronco de encino muy inclinado en ladera, 2 cápsulas en plena dehiscencia, tépalos crema-verdoso con venas verdes, labelo crema y amarillo con banda púrpura, fragancia intensa a vainilla achocolatada, colecta abril 2, 1988, prensado en cultivo julio 11, 1988; *G. A. Salazar, E. Hernández & R. González Tamayo 3602 (AMO)*; mismos datos que el anterior, sin cápsulas, *G. A. Salazar, E. Hernández y R. González Tamayo 3603 (AMO)*; 14 km por la brecha a Jilotlán, 1800 m, bosque mesófilo de montaña, epífita sobre encino, flores blancas manchadas de rojo oscuro, escasa, julio 13, 1986, *R. Soltero 504 (IBUG)*. MICHOCAN: Cerro Laurel, Coalcomán, enero 20, 1984, *A. B. Lau s.n.* (diapositiva, **AMO**). **SIN LOCALIDAD**. "...drawn at Mr. Bull's," Julio 1, 1886, ilustración a color, John Day's Scrapbooks of Orchid Drawings 50: 75 (como "*Mormodes luxatum punctatum*") (K, inéd.). **Otros registros.** MEXICO. MICHOCAN: Municipio de Coalcomán, Puerto de la Zaramora, ca. 1700 m, colectada por *J. A. López* (flores en líquido en la colección personal de J. A. López, *fide* E. Aguirre, com. pers. 1990).

2. *Mormodes maculata* (Klotzsch) L.O. Williams, Ceiba 1: 188. 1950.

Cyclosia maculata Klotzsch, Allg. Gartenz. 6: 306. 1838. Tipo: **MEXICO**. Sin más datos, planta cultivada probablemente en Berlín (Holotipo: no localizado y probablemente destruido en Berlín en 1943. Neotipo [aquí designado]: La ilustración publicada por Bateman en Orch. Mex. & Guat. t. 14, 1838 [como *Mormodes pardina* Bateman]).

Mormodes pardina Bateman, Orch. Mex. & Guat. t. 14. 1838. Tipo: **MEXICO**. Planta obtenida en Oaxaca por el barón Karwinski y florecida en la colección de James Bateman en julio de 1838 (Holotipo: no localizado. Lectotipo [aquí designado]: La ilustración que acompaña la descripción original).

Mormodes pardina (α) *maculata* Hook., Bot. Mag. 67: sub t. 3879 1841 (*nom. superfl.*; *non Cyclosia maculata* Klotzsch).

Mormodes pardinum Bateman var. *melanops* Moore ex Stein, Orchideenb. 363. 1892.

Tipo: No indicado en el protólogo y no localizado

Seudobulbos fusiformes a cilíndrico-fusiformes, 10-30 cm de largo, 2-5 cm de diámetro.

Láminas foliares 8-12, angostamente elípticas a elíptico-oblanceoladas, atenuadas, color verde intenso en el haz, glauco en el envés, 5-50 cm de largo, 1.5-6 cm de ancho. **Inflorescencia** 1-2 porseudobulbo, arqueada o arqueado-descendente, 25-52 cm de largo, con (6) 10-30 flores; pedúnculo verde glauco, 13-27 cm de largo, 7-10 mm de diámetro, con varias brácteas escariosas en antesis, ampliamente ovadas, obtusas, 13-23 mm de largo; racimo secundo, con raquis sulcado, glauco. **Brácteas florales** ovadas a lanceoladas, escariosas en antesis, agudas, 6-15 mm de largo. **Flores** monomórficas, protándricas, semicerradas en antesis, más abiertas tras la expulsión del polinario, ascendentes, en ocasiones casi resupinadas por el descenso del racimo; coloración: amarillo limón a amarillo canario homogéneo (en la var. *unicolor*) o ligera a densamente manchado de rojo vino (en la var. *maculata*). **Ovario** verde oliváceo pálido, en ocasiones con puntos purpúreos cerca de la base, ligeramente incurvado en la base, 20-50 mm de largo, 2.5-5 mm de diámetro cerca del ápice. **Sépalo dorsal** incurvado abajo de la mitad, arriba recto, angostamente lanceolado-elíptico, agudo a atenuado, cortamente aristado, márgenes ligeramente recurvados, 29-44 mm de largo, 7.5-15 mm de ancho. **Sépalos laterales** incurvados abajo de la mitad, arriba rectos, oblicuamente lanceolado-elípticos, con una ligera quilla dorsal, agudos a atenuados, aristados, márgenes recurvados, ápice ligeramente conduplicado, 32-44 mm de largo, 7.5-15 mm de ancho. **Pétalos** incurvados, ovados a lanceolados, atenuado-acuminados, márgenes recurvados, undulados, ápice ligeramente conduplicado, 32-40 mm de largo, 8-15 mm de ancho. **Labelo** profundamente trilobado cerca de la mitad, algo convexo por el recurvamiento de los lados abajo de la mitad, ligeramente incurvado, 27-41 mm de largo total, 15.5-22 mm de ancho entre los lobos laterales extendidos; base angostamente cuneada, con una quilla roma externa; lóbulos laterales angostamente semiovados, frecuentemente algo falcados, agudos, ligeramente recurvados en el ápice, con varios sulcos longitudinales someros en la superficie adaxial, 6-9 mm de largo, 3-5 mm de ancho; lóbulo medio angostamente triangular, atenuado, ápice recurvado y ligeramente acanalado, 16-23 mm de largo, 5.5-10 mm de ancho. **Columna** 15-21 mm de largo, 4-5 mm de

ancho a nivel del rostelo, en la antesis torcida ca 90° y el ápice en contacto con el tercio basal del lóbulo medio; clinandrio emarginado, los lóbulos resultantes redondeados; filamento linear-ligulado, hasta 4 mm de largo. **Antera** 6-7 mm de largo, ca. 4 mm de ancho. **Polinario** ca. 4.5 mm de largo en seco; polinios 1.72-2.12 mm de largo y 1.08-1.32 mm de diámetro en seco. **Cavidad estigmática** con una prominencia redondeada conspicua en el margen basal. **Cápsula** obovoide, verde glauco, 5.5 cm de largo, ca. 25 mm de diámetro (inmadura), con pedicelo de ca. 30 mm de largo. **Semillas** relativamente largas y angostas, con el polo calazal conspicuamente atenuado y el extremo micropilar oblicuamente truncado y frecuentemente recurvado, en promedio 1485.2 μm de largo y 239.4 μm de diámetro. **Figs. 28, 29.**

Distribución y hábitat. Endémica de la Sierra Madre Oriental y su confluencia con el Eje Volcánico Transversal. La variedad *maculata* es conocida únicamente del macizo montañoso del norte de Oaxaca y la porción adyacente de Veracruz (Fig. 27), mientras que la variedad *unicolor* (ver abajo) se distribuye en la región de La Huasteca (Querétaro e Hidalgo), Puebla y el centro de Veracruz (ambas variedades concurren en esta última región). En ramas muertas, árboles muertos en pie y tocones y árboles caídos, ocasionalmente terrestre en taludes, en bosque húmedo de pino y encino, bosque mesófilo de montaña y la ecoclina de este con el bosque tropical perennifolio de ca. 600 a 2200 m s.n.m.

Fenología reproductiva. Florece de mayo a octubre. Cápsulas en estado avanzado de desarrollo (pero aún no dehiscentes) fueron observadas en el campo en marzo y junio.

Fragancia floral y polinizadores. Las flores de *M. maculata* emiten una fragancia intensa, dulce y algo “pesada” que muchas personas encuentran agradable. La fragancia está dominada por 1,4-dimetoxibenceno (10.7%-43.18%) y 1,8-cineol (17.4%-29.27%), con proporciones menores de 2-hidroxibenzoato de metilo (=salicilato de metilo) y acetato de feniletilo (0.35%-11.72% y 3.51%-9.2%, respectivamente). El benzoato de metilo y el cinamato de metilo estuvieron ausentes en la mitad de los ejemplares muestreados (una planta de cada variedad), cuando presentes contribuyendo con 10.1%-19.27% y 2.31%-5.1%, respectivamente. Varios compuestos más pudieron ser identificados en algunas de las muestras pero su participación fue reducida o estuvieron ausentes en varias de las muestras. Las fragancias de las dos variedades son indistinguibles (Tabla 11). Existe una notable similitud entre la composición de la fragancia floral de *M. maculata* y las otras dos especies de la sección *Coryodes* muestreadas, que son *M. nagelii*

y *M. williamsii* (ver discusión en la sección general sobre Fragancias florales)

Discusión e historia taxonómica. Esta especie se reconoce por el racimo secundario, las flores semicerradas en la antesis pero que abren más tras la remoción del polinario (ver Polinizadores), el labelo profundamente trilobado, con lóbulos laterales angostamente semiovalados y el lóbulo medio triangular, atenuado (esto es, sin un apículo definido, Figs. 28, 29). Adicionalmente el clinandrio está profundamente emarginado, con los dos lóbulos apicales resultantes redondeados (cf. Guttenberg 1928). La especie más similar es *M. tuxtlensis*, con distribución disyunta y distinguida de *M. maculata* por las características que se indican en la tabla 19.

Tabla 19. Comparación entre *Mormodes maculata* y *M. tuxtlensis*.

Carácter	<i>M. maculata</i>	<i>M. tuxtlensis</i>
Racimo	muy denso	laxo, disperso
Flores	ascendentes, semicerradas en la antesis, abriendo más tras la remoción del polinario	resupinadas, bien abiertas desde la antesis
Labelo*	cociente largo/ancho $\approx 2.07 \pm 0.30$	cociente largo/ancho $\approx 1.53 \pm 0.18$
Apice del clinandrio	profundamente emarginado, con lóbulos redondeados	entero

*La diferencia entre las medias (prueba de χ^2) fue estadísticamente significativa para $\alpha=0.05$, $n=9$ para *M. maculata* y $n=7$ para *M. tuxtlensis*.

González Tamayo (1976; ver también McVaugh 1985) reportó a *M. maculata* de Jalisco a partir de plantas posteriormente asignadas a *M. pardalinata* (R. González Tamayo, com. pers. 1990).

Aquí se ha mantenido la distinción tradicional de dos variedades para esta especie, las cuales difieren únicamente en cuanto a la presencia o ausencia de manchas en las flores. *Mormodes maculata* se distribuye a lo largo de una franja más o menos continua a lo largo de la Sierra Madre Oriental. La variedad *unicolor*, con flores homogéneamente amarillas ocupa la porción norte de la distribución de la especie, en Querétaro, Hidalgo, el norte de Puebla y el centro de Veracruz. En la región de Córdoba es común que las plantas tengan flores homogéneas pero ocasionalmente aparecen plantas con puntos y manchas rojo-púrpura, siendo éstos de menor tamaño y menos densos que en las poblaciones de las montañas del norte de Oaxaca, que son siempre manchadas. En otros aspectos, incluyendo la fragancia floral, la especie como un todo parece ser muy

homogénea. El reconocimiento de dos variedades preserva un nombre ampliamente usado en la literatura hortícola, pues *M. maculata* var. *unicolor* es ampliamente cultivado.

Reichenbach (1879) describió una planta de origen desconocido, cultivada en Inglaterra, como *Mormodes pardina* var. *armeniaca*. Dicho taxon es ampliamente distinto de *M. maculata* (= *M. pardina*) y pertenece a la sección *Mormodes* (ver Taxa excluidos y no reconocidos).

Estado de conservación. No amenazada. La variedad típica es raramente colectada y parece haber considerables extensiones de hábitat propicio en el norte de Oaxaca. La variedad *unicolor* es colectada con mayor frecuencia pero aun así de manera ocasional y no hay evidencia de que los niveles de extracción actuales representen una amenaza. Está ampliamente distribuida y es relativamente común donde crece.

Etimología. El término latino *maculata*, “manchada”, se refiere a la coloración de las flores en la variedad típica al igual que el epíteto específico *pardina*, que alude a la piel manchada del leopardo. El epíteto varietal *melanops*, “pareciendo negro” fue aplicado a una planta con las flores “todas punteadas de rojo-pardo oscuro” (Stein 1892).

Ejemplares examinados. MEXICO. OAXACA: ca 30 km N of Oaxaca on highway 175, 17°34'N, 96°28'W, 2200 m, terrestrial on gravel near road, coll. September 3, 1986, pressed in cult. June 18, 1987, *P. M. Catling y V. R. Brownell M22.4* (AMO); municipio de Choapam, ca. 1 hora de camino por la vereda de Teotalcingo a La Cova, 710 m, selva alta perennifolia de montaña parcialmente aclarada y con cafetales, colecta mayo 14, 1989, prensado en cultivo agosto 10, 1989, *G. A. Salazar y P. M. Catling 4215* (AMO); ca. km 74 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, 1510 m, en talud con pastos junto al almacén de asfalto, colecta noviembre 13, 1987, prensado en cultivo julio 20, 1988, *M. A. Soto et al. 3637* (AMO); km 74 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, 1500 m, selva perennifolia de montaña, colecta noviembre 13, 1987, prensado en cultivo julio 20, 1988, *M. A. Soto et al. 3654* (AMO); km 70 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, 1100-1260 m, cafetal derivado de Selva alta perennifolia-selva mediana perennifolia, colecta noviembre 13, 1987, prensado en cultivo mayo 31 de 1988, *M. A. Soto et al. 3668* (AMO); km 114 road Oaxaca-Tuxtepec, 600-1500 m, collected October 20, 1977, pressed in cultivation in 1978, *W. B. Thurston T-1766* (AMO).

2a. *Mormodes maculata* (Klotzsch) L.O. Williams var. *unicolor* (Hook.) L.O. Williams, Ceiba 1: 189. 1950.

Mormodes pardina Bateman (β) *unicolor* Hook., Bot. Mag. 67: t. 3879. 1841. Tipo: MEXICO. “... received along with the spotted variety at the Woburn gardens from Mexico by favor of Mr Parkinson” (Holotipo: K!).

Catasetum citrinum Hort. ex Lindl., Bot. Reg. 29: sub t. 33. 1843 (*pro syn.*).

Mormodes pardinum Lindl. var. *citrinum* Hort., Gard. Chron. ser. 3, 14: 180. 1893.

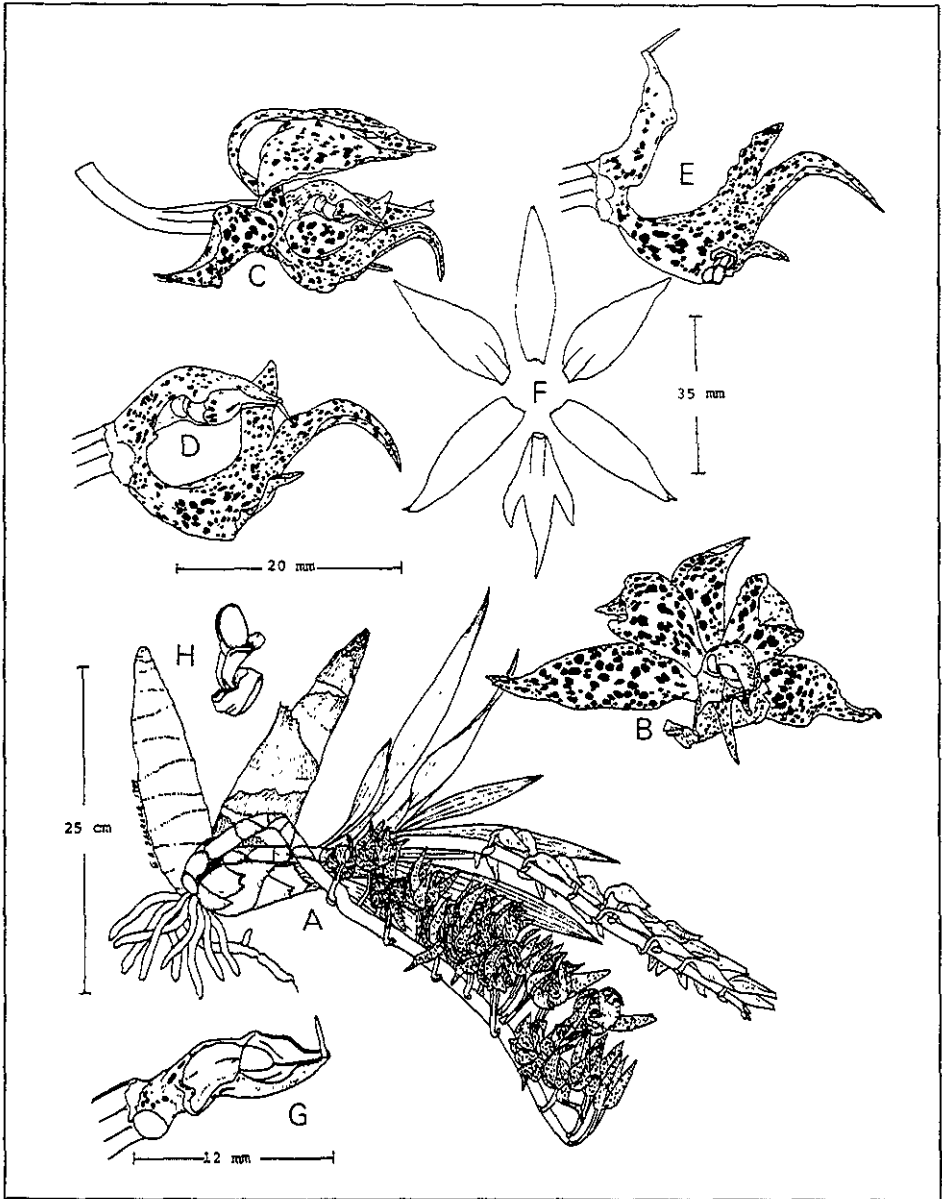


Fig. 28. *Mormodes maculata* (Klotzsch) L.O. Williams var. *maculata*. Basado en una planta de Oaxaca (Salazar y Catling 4215). A, hábito. B, flor de frente. C, flor de lado. D, labelo y columna de lado en posición original. E, labelo y columna de lado tras el cambio de posición de la columna. F, segmentos del perianto. G, columna, vista ventral. H, polinario sin antera, vista lateral. Dibujo de G. A. Salazar.

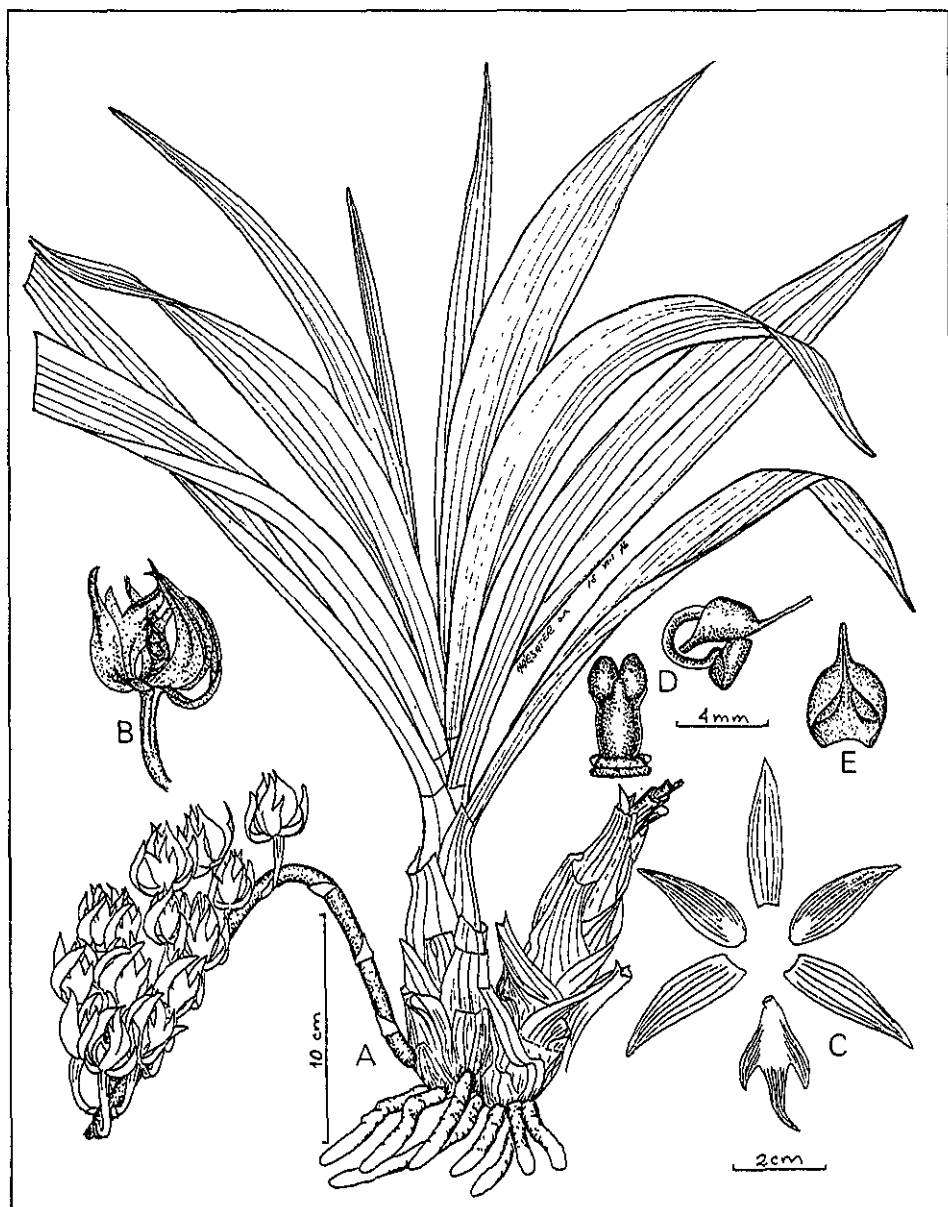


Fig. 29. *Mormodes maculata* (Klotzsch) L.O. Williams var. *unicolor* (Hook.) L.O. Williams. Basado en una planta de Puebla (Hágsater s.n.). A, hábito. B, flor de lado. C, segmentos del perianto. D, polinario sin antera, vista abaxial (izquierda) y con antera, vista lateral (derecha). E, antera, vista adaxial. Dibujo de E. Hágsater

Discusión e historia taxonómica. Este taxon se distingue de la variedad típica solamente por las flores de color amarillo homogéneo (Fig. 29). En la región de Córdoba, Veracruz se encuentran individuos sin manchas y con ellas, aunque en estos últimos las manchas son más pequeñas y mucho menos numerosas que en las poblaciones del norte de Oaxaca. Los ejemplares de este taxon atribuidos a Guerrero y Morelos (ver abajo) muy probablemente representan errores de etiquetado (tanto E. Lyonnet como H. E. Moore colectaron en áreas donde esta especie es conocida con certeza, como la Sierra Norte de Puebla y la Huasteca, respectivamente).

Este es el taxon de *Mormodes* más frecuentemente cultivada en México debido a su abundancia y a que es poco demandante en cultivo. Desde su introducción a Europa en la primera mitad del siglo pasado ha aparecido repetidamente en la literatura hortícola y su identidad ha estado libre de ambigüedad.

Etimología. El epíteto varietal *unicolor* se refiere a las flores de coloración uniforme.

Ejemplares examinados. MEXICO. "GUERRERO." Aug 1948, H. E. Moore, Jr. 4954 (AMES) HIDALGO Lontla, bosque mesófilo de montaña perturbado, colecta noviembre 21, 1986, prensado en cultivo junio 25, 1987, I. Aguirre (AMO). "MORELOS." Barranca del Tecolote, antigua vía de madera, hacia Bella Vista del Monte, mayo de 1955, E. Lyonnet 550500016 (MEXU). PUEBLA: Xicotepec de Juárez, agosto 18, 1976, E. Hágsater s.n. (dibujo, AMO); region of Necaxa, 1000 m, June 16, 1933, Matsumoto sub Östlund 1537 (AMES). QUERETARO: municipio de Jalpan, 4-5 km al E de La Par30 de agosto de 1998ada, punto La Peña, 1400 m, bosque de pino-encino, ladera de cerro, flores amarillas, escasa, 24 de julio de 1990, B. Servin 361 (IEB, MEXU). VERACRUZ: Paraje Nuevo, octubre 3, 1906, F. de la Cueva 248 (MO); environs de Misantla, juin 1866, M. Hahn s.n. (P); municipio de Amatlán de los Reyes, Cerro Cruztitlán, frente al pozo petrolero de Amatlán, 800 m, vegetación secundaria con cafetales, septiembre 18, 1990, C.R. Huerta 57 (AMO); Cerro El Bajío, 15 km al N de Córdoba, 1650 m, selva mediana subperennifolia y arriba bosque mesófilo de montaña [sin fecha], C. R. Huerta 92 (AMO); municipio de Coatepec, Barranca de Ramírez, ca. 1.5 km arriba de Coatepec, 1300 m, naranjal abandonado en bosque mesófilo de montaña, colecta marzo 1, 1987, prensado en cultivo agosto 14, 1987, G. A. Salazar e I. Contreras 2734 (AMO, MEXU); Barranca de Ramírez, ca. 2 km arriba de Coatepec, 1350 m, en árbol caído podrido en restos de bosque mesófilo de montaña, colecta marzo 1, 1987, prensado en cultivo septiembre 2, 1987, G. A. Salazar e I. Contreras 2746 (AMO); Barranca de Ramírez, ca. 2 km arriba de Coatepec, 1370 m, en rama muerta de árbol vivo, colecta marzo 1, 1987, prensado en cultivo septiembre 26, 1987, G. A. Salazar e I. Contreras 2747 (AMO).

3. *Mormodes nagelii* L.O. Williams, Amer. Orchid Soc. Bull. 9: 153. 1940. Tipo: MEXICO. CHIAPAS: On fallen, rotting tree trunk, shore of Lake Xalhueche near San José del Arco, ca. 91°45' W, ca. 16°05' N, 1350 m alt., March 24, 1936, O. Nagel [sub E. Östlund] 5554 (Holotipo: AMES!; isotipo: MO!).

Mormodes calceolatum Fowlie, Orchid Digest 36: 228. 1972. Tipo: MEXICO.

CHIAPAS: Sabanilla, 30 mi SE of Teapa, bloomed Apr. 26, 1972, collected by A. Cook & A. Tonsberg, *J. A. Fowlie C68MI* (Holotipo: LA!).

Seudobulbos ovoide-fusiformes a cilíndrico-fusiformes, 9-25 cm de largo, 2-3.5 cm de diámetro. **Láminas foliares** 8-14, verde intenso en el haz, glaucas en el envés, 12-50 cm de largo, 2-4.5 cm de ancho. **Inflorescencia** 1-2 porseudobulbo, arqueada, en ocasiones algo descendente por el peso de las flores, 40-70 cm de largo, con 4-16 flores; pedúnculo 4-9 mm de diámetro, con 4-5 brácteas subagudas de 7-20 mm de largo; racimo disperso con raquis conspicuamente flexuoso. **Brácteas florales** triangulares o triangular-ovadas, agudas, escariosas, ligeramente engrosadas en la base, 5-15 mm de largo. **Flores** moderadamente dimórficas, ya sea protándricas o unisexuales, las flores femeninas difiriendo de las masculinas principalmente en el mayor tamaño, todas muy abiertas, resupinadas; coloración variable, frecuentemente toda la flor color rojo intenso o rojo vino oscuro, en otros casos amarillo sucio laxa a densamente punteado o difuminado de rojo vino, raramente toda la flor blanco crema con un ligero tinte rojizo en los márgenes de los segmentos; en ocasiones el labelo rojo vino oscuro o negruzco, menos frecuentemente amarillo oro. **Ovario** verde oliváceo pálido, en ocasiones difuminado de rojo, incurvado en el tercio distal, sulcado casi en toda su longitud pero más conspicuamente en la mitad apical, 3.5-9 cm de largo, 4-6 mm de diámetro cerca del ápice. **Sépalos** reflexos desde la base, rectos a ligeramente incurvados, casi planos a muy convexos, con los márgenes recurvados, el **dorsal** lanceolado a lanceolado-elíptico, agudo, cortamente aristado, con una quilla dorsal engrosada cerca del ápice, 32-55 mm de largo, 6-14 mm de ancho, los **laterales** oblicuamente elíptico-lanceolados, agudos, aristados, conspicuamente quillados dorsalmente en la mitad apical, 35-59 mm de largo, 8-17.3 mm de ancho. **Pétalos** extendidos, ligeramente incurvados, con márgenes revolutos y a veces ligeramente ondulados, elíptico-lanceolados, agudo-acuminados, aristados, quillados dorsalmente cerca del ápice, 34-53 mm de largo, 6-15 mm de ancho. **Labelo** convexo en la mitad basal por el recurvamiento ligero a marcado de los márgenes, arriba de la mitad más o menos plano o cóncavo por la inflexión de los márgenes cerca del ápice, ligera a marcadamente torcido hacia un lado tal que en ocasiones la lámina puede estar desde un plano casi horizontal hasta vertical, con numerosos (hasta ca. 25) sulcos longitudinales, entero u obscuramente trilobulado cerca del ápice (los lóbulos generalmente más o menos triangulares), oblanceolado, obtusulado u obovado-elíptico, obtuso a truncado y abruptamente apiculado, 38-55 mm de largo incluyendo el apículo de 5-7 mm

de largo, 14-28 mm de ancho; base angostamente cuneada, con una quilla roma externa. **Columna** 15-18 mm de largo, 4-6 mm de ancho a nivel del rostelo; clinandrio entero, filamento ligulado, 4-5.5 mm largo; en la antesis la columna está torcida entre 90° y algo menos de 180° tal que, al menos en algunos casos, presentará la antera casi hacia el frente más que hacia un lado y el dorso del ápice de la columna está en contacto con el labelo aproximadamente a un tercio de la distancia entre la base y el ápice. **Antera** ca. 6.5 mm de largo, ca. 4 mm de ancho. **Polinario** 5-6 mm de largo en fresco; polinios 1.82-1.94 mm de largo y 1.28-1.36 mm de diámetro en seco. **Cavidad estigmática** con una prominencia redondeada en el margen basal. **Cápsula** obovoide, verde pálido, glaucescente, 10 cm de largo y 4 cm de diámetro, con pedicelo delgado de ca. 4 cm de largo y 4.5 mm de diámetro. **Semillas** relativamente largas y angostas, con el polo calazal conspicuamente atenuado y el extremo micropilar oblicuamente truncado y frecuentemente recurvado, en promedio 1533.2 μm de largo y 211 μm de diámetro. **Figs. 30, 31.**

Distribución y hábitat. Endémica de la porción montañosa de Chiapas, México y en Guatemala (Fig. 32). En tocones y árboles caídos en bosque mesófilo de montaña y bosque de encino de 600 a 1450 m de altitud.

Fenología reproductiva. La floración se presenta de julio a septiembre. No se cuenta con datos de la fructificación en el campo.

Fragancia floral y polinizadores. La fragancia de la única planta de esta especie que ha sido analizada está compuesta principalmente por (E) β -ocimeno (30.5%), 1,4-dimetoxibenceno (13.9%), α -farneseno (7.5%), 2-hidroxibenzoato de metilo (5.6%) y acetato de 2-feniletilo (3.8%). Esta es la única especie de *Mormodes* en cuya fragancia se ha detectado α -farneseno. Coincide con otras especies de la sección *Coryodes* en la presencia de acetato de 2-feniletilo y 2-hidroxibenzoato de metilo, pero difiere de ellas en la total ausencia de cineol. No hay información sobre los polinizadores.

Estado de conservación. No amenazada. Esta especie tiene una distribución geográfica relativamente amplia y algunas poblaciones se encuentran en las Reservas de la Biósfera de Montes Azules y La Sepultura, Chiapas.

Discusión e historia taxonómica. Aunque *M. nagelii* fue importada a Europa a fines del siglo pasado (como lo demuestran ejemplares prensados en Kew en 1890), no fue descrita como una especie distinta sino hasta 1940, cuando Louis O. Williams la propuso a partir de un ejemplar

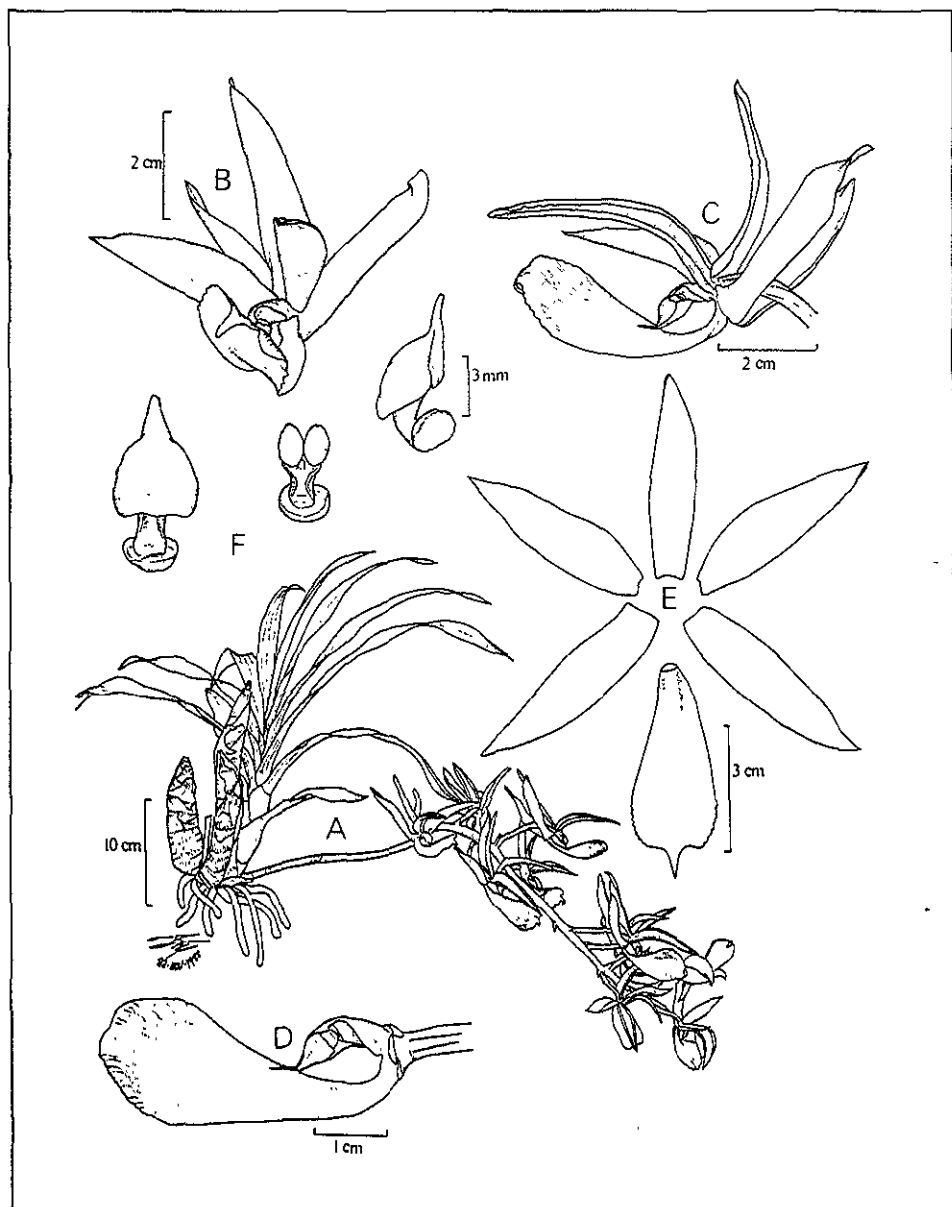


Fig. 30. *Mormodes nagelii* L.O. Williams con flores funcionalmente estaminadas o protándricas. Basado en una planta de Chiapas (Salazar et al. 3000). A, hábito. B, flor de frente. C, flor de lado. D, labelo y columna de lado. E, segmentos del perianto. F, polinario con antera, vista abaxial (izquierda), sin antera, vista abaxial (centro) y con antera, vista lateral (derecha). Dibujo de R. Jiménez Machorro.

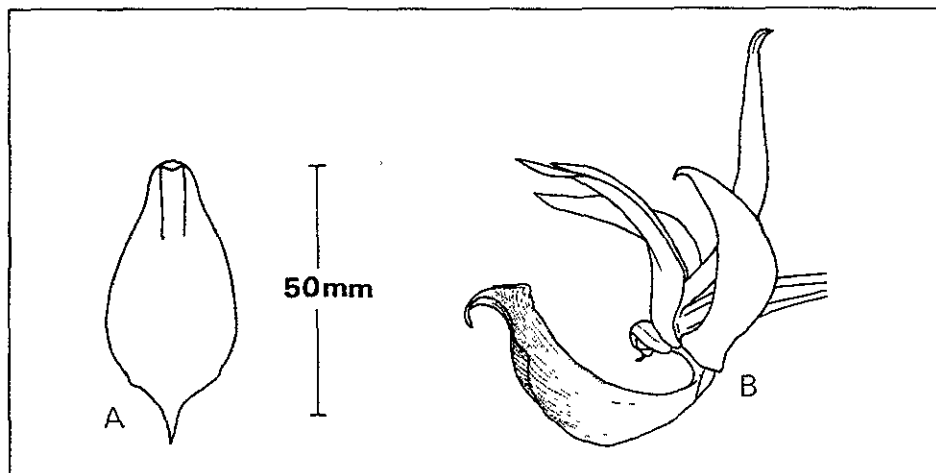


Fig. 31. Flor pistilada de *M. nagelii*. Basado en una planta de Chiapas (Soto 2884). A, labelo extendido. B, flor, vista lateral. Dibujo de G. A. Salazar.

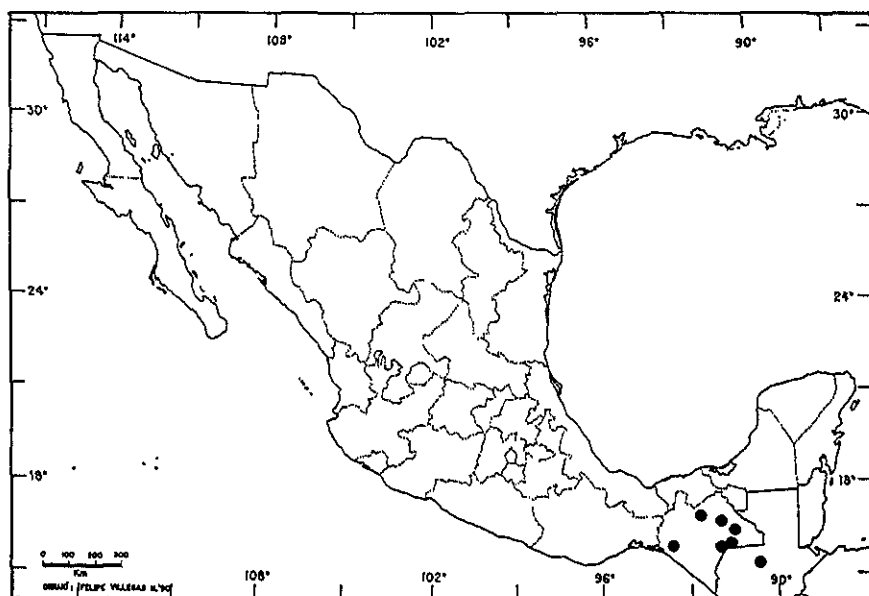


Fig. 32. Distribución conocida de *Mormodes nagelii*.

colectado por Otto Nagel en la zona limítrofe entre Chiapas y Guatemala y cultivado en Cuernavaca por Erik Östlund. En las libretas de notas de Östlund (AMO) hay una ilustración a lápiz de color de la planta en floración de la cual se preparó el tipo, incluyendo detallados dibujos de la flor y sus partes.

Ames y Correll (1953) consideraron a *M. nagelii* como un sinónimo de *M. stenoglossum* Schltr. (= *M. flavida* Klotzsch), especie costarricense de la sección *Mormodes* con segmentos florales de forma similar pero inmediatamente distinguida por florecer del seudobulbo maduro, sin hojas y por el labelo convexo proximalmente e incurvado-cóncavo distalmente. Fowlie (1965) y Horich (1976) publicaron ilustraciones de *M. flavida*.

Fowlie (1972) distinguió a *M. calceolatum* de *M. nagelii* por presentar los márgenes laterales del labelo incurvados en la porción distal, formando una concavidad. Sin embargo, dicho atributo es variable entre distintas plantas procedentes de una misma región (p.ej., en el Parque Nacional Lagunas de Montebello y la Laguna Ocotálito) e incluso puede variar entre dos floraciones sucesivas de un mismo individuo, por lo cual no es confiable como carácter taxonómico.

El holotipo de *M. calceolatum*, como los de otras especies de *Mormodes* descritas por Fowlie, es conservado actualmente en el herbario de la Universidad de California en Los Angeles. El ejemplar es muy pobre, consistiendo solamente de una hoja, un fragmento de la inflorescencia y dos flores pegadas con goma en la hoja de herbario. Sin embargo, este material y la información e ilustraciones provistas en el protólogo proporcionan una base adecuada de comparación que apoya la decisión de considerar este taxon como sinónimo de *M. nagelii*.

Ejemplares examinados. MEXICO. CHIAPAS: Plant from Yajalón, epiphyte, [cultivated] along the streets or in the sitios of San Cristóbal Las Casas, elev. 2200 m, August 18, 1974, D. E. Breedlove 36524 (CAS); Cerro Tres Picos, camino "El Gringo," a 1.5 km del camino Tres Picos-Nueva Independencia, 1440 m, flor blanco verdoso con líneas moradas, 15 de noviembre de 1994, J. Castillo 459 (CHIP); camino fronterizo de Tziscaco km 18, altitud ca. 1400 m, sobre zapote prieto, en medio de una muy tupida vegetación, único ejemplar en toda el área, follaje en abanico de 50 cm de largo, inflorescencia 42 cm con 7 flores, W. Hartmann s.n. (AMO); municipio of Ocosingo, limestone area near Laguna Ocotál Grande, ca. 25-30 km SE of Monte (Cerro) Líbano (which is ca. 45 km E of Ocosingo); 950 m, pine forest with *Pinus*, *Haya* and *Saurauia* (ocotal), agosto 11, 1954, R. L. Dressler 1648a (AMES); [misma localidad que el anterior] dense transition of slender hardwoods (monte), agosto 19, 1954, R. L. Dressler 1648b (AMES); municipio de Ocosingo, Laguna Ocotálito, entre Metzabok y Monte Líbano, 950 m, selva mediana perennifolia de *Terminalia-Talauma* con pinar de *P. oocarpa*, terreno calizo, sobre tocón podrido a la orilla de la laguna, colecta 23 de abril de 1987, pensado en cultivo 28 de noviembre de 1988, G. A. Salazar et al. 3000 (AMO); mismos datos que el anterior, pensado en cultivo 8 de noviembre de 1988, G. A. Salazar et al. 3001 (AMO); Laguna Ocotálito, cerca

de Monte Libano, epífita sobre troncos muertos, abundante, selva mediana perennifolia de montaña; flores amarillo ocre, manchadas de rojo ladrillo, fragantes, colectado en junio de 1986, preparado de material cultivado 24 de octubre de 1986, *M. A. Soto y E. Martínez 2882* (AMO); mismos datos, preparado de material cultivado 9 de septiembre de 1987, *M. A. Soto y E. Martínez 2884* (AMO); Laguna Ocotolito, entre Najá y Monte Libano, 64 km al SE del cruce de Chancalá, 950 m, selva baja perennifolia de *Clusia* sobre calizas al borde de la laguna, colecta 27 de abril de 1989, prensado en cultivo 19 de febrero de 1990, *M. A. Soto y E. Martínez 5612* (AMO); cerros ca. 1.5 km del extremo SE de la Laguna Ocotol Grande, ca. 1100 m, selva baja perennifolia ("elfin forest") con *Clusia* y *Pinus*, más húmeda que otras partes de aquí, colecta 18 de julio de 1989, prensado en cultivo 10 de marzo de 1992, *M. A. Soto et al. 5707* (AMO); Comitán, 1400 m, dried oak forest, coll 1986, *R. Wulfinhoff s.n.* (flor en líquido, AMO). **ESTADO NO INDICADO:** Sin más datos [probablemente Laguna Ocotol Grande, Chiapas], *R. Oberg s.n.* (SEL); "Mexico", from F. Ledien, Jul. 1890, *J. O'Brien* (K), cultivated in Harrow on the Hill, Jul. 1890, *J. O'Brien* (K). **GUATEMALA.** ALTA VERAPAZ: Near Quebradas Secas, terrestrial, August 15, 1920, *H. Johnson 300* (AMES), cañada del Río Sachichaj, cerca del cruce del camino a Cobán, 600-650 m s.n.m., selva mediana perennifolia, colecta 13 de febrero de 1990, prensado en cultivo 21 de septiembre de 1990, *G. A. Salazar y M. A. Soto 4451* (AMO), in walde bei Coban, 4300 ft, *H. von Turckheim 1396* (BR), cultivated specimen from Cobán, August 5, 1974, *M. Dix 7431* (UVAL); Finca El Volcán, encontrado en un árbol muerto como a 2 m de altura, 7 de julio de 1984, *W. Dix 84-8* (UVAL)

OTROS REGISTROS. MEXICO. CHIAPAS: Lagos de Montebello, Orquideario cerca de Montebello, municipio Trinitaria, bosque de pino-encino-liquidámbar, recibida octubre 12, 1988, *T. G. Cabrera Cachón s.n.* (foto, AMO), Bahtzhuiltic [sin fecha], *A. Lou s.n.* (foto, AMO). **GUATEMALA.** Vicinity of Lake Izabal [sin fecha], *FC64G15* (fotografía publicada en Fowle 1972: 228).

4. *Mormodes pardalinata* Rosillo, Orquídea (Mexico City) 7: 169. 1979. Tipo: **MEXICO.** JALISCO: Municipio de Talpa, 1500 m de altitud, ladera de monte en bosque de pino, encino y roble, preparado de inflorescencia en FAA [la introducción del protólogo establece que la planta fue colectada en mayo de 1971 y floreció en cultivo en julio del mismo año], *S. Rosillo s.n.* (Holotipo: AMO!).

Mormodes oceloteoides Rosillo, Orquídea (Mexico City) 9: 49. 1983. Tipo: **MEXICO.**

JALISCO: Entre Talpa y San Sebastián, en bosque de pino-roble, julio 1982, *J. Cárdenas y D. Hernández s.n.* (Holotipo: AMO! Isotipos: AMES! ENCB! SEL!).

Sudobulbos cónico-ovoides, elipsoides o subglobosos, 4.5-20 cm de largo, 3-7 cm de diámetro. **Láminas foliares** 8-10, verde intenso y glaucescentes en el haz, conspicuamente glaucas en el envés, 5.5-37 cm de largo, 1.2-4 cm de ancho. **Inflorescencia** arqueado-péndula, 25-50 cm de largo; pedúnculo terete, hasta 6.5 mm de diámetro, con varias brácteas envolventes, escariosas, blanco-amarillentas, agudo-acuminadas, 15-36 mm de largo; racimo con (6) 9-17 flores. **Brácteas florales** oblongo-elípticas, acuminadas, cóncavas, escariosas, blanco-amarillentas, 7.5-26 mm de

largo. **Flores** monomórficas, protándricas, resupinadas, oblicuamente abiertas, coloración algo variable: color de fondo del perianto amarillo o blanco crema con nervaduras verdes, generalmente con numerosas manchas y puntos irregulares rojo-púrpura, éstos más densos en el interior del labelo y la base de los pétalos, el labelo con una banda longitudinal rojo-púrpura en los 2/3 basales, columna blanquecina, densamente punteada de rojo-púrpura, ocasionalmente las flores completamente amarillas, careciendo aun de la franja del labelo o mostrando solamente una ligera difuminación purpúrea en esta zona. **Ovario** recurvado, verde pálido, glaucescente, 30-62 mm de largo, 3.5-6 mm de diámetro cerca del ápice. **Sépalo dorsal** ligeramente extendido, incurvado, lanceolado, agudo, márgenes ligeramente recurvados, ápice algo conduplicado, 35-47 mm de largo, 7.5-13 mm de ancho. **Sépalos laterales** extendidos, desigualmente incurvados (más notablemente el del lado hacia el que se arquea la columna), oblicuamente lanceolado-elípticos, quillados dorsalmente, márgenes ligeramente recurvados, ápice conduplicado, agudo-atenuado, aristado, 35-43 mm de largo, 10.5-16 mm de ancho. **Pétalos** ligeramente extendidos, incurvados, oblicuamente ovados, acuminados, cortamente aristados, márgenes recurvados, algo ondulados, ápice algo conduplicado, 35-46 mm de largo, 14-23 mm de ancho. **Labelo** ligeramente cóncavo, incurvado, profundamente trilobado arriba de la mitad, corta e irregularmente pubescente en los lóbulos, con un engrosamiento transversal que delimita una ligera concavidad hacia la base del lóbulo medio, 30-40 mm de largo incluyendo el apículo, 30-45 mm de ancho entre los lóbulos laterales extendidos; lóbulos laterales semiovados, agudos, margen exterior recurvado, erósulo cerca del ápice, en ocasiones ligeramente falcados, variables en tamaño en una misma población, 10-13 mm de largo, 7-10 mm de ancho; lóbulo medio transversalmente oblongo o trapezoide, ocasionalmente semiorbicular, con los márgenes ligeramente recurvados, truncado, abruptamente obtuso y prolongado en un apículo evidente, 8-10 mm de largo, 13-19 mm de ancho, con apículo recurvado, acanalado, de 4-5 mm de largo. **Columna** 16-21 mm de largo, 5-6 mm de ancho a nivel del roseto, en la anthesis fuertemente arqueada (ca. 60°) arriba de la mitad y muy poco torcida hacia un lado y apoyando el dorso del ápice en uno de los ángulos del lóbulo medio del labelo; clinandrio bifido; filamento linear-ligulado, 5-6 mm de largo. **Antera** ca. 7 mm de largo, 3.5 mm de ancho. **Polinario** 8-9 mm de largo en fresco; polinios ligeramente hendidos en el ápice por la extensión del sulco, 2.40-2.72 mm de largo y 1.20-1.28 mm de diámetro en seco. **Cavidad estigmática** con margen basal no prominente. **Cápsula** similar en aspecto y tamaño a la de *M.*

luxata. Semillas fusiformes, en promedio 1015.2 µm de largo y 198.8 µm de diámetro. Fig. 33.

Distribución y hábitat. Endémica del occidente de México, en la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y su confluencia con el Eje Volcánico Transversal, en Durango, Sinaloa, Nayarit y Jalisco (Fig. 35). En cicatrices en la corteza de *Quercus* spp. y en tocones y ramas caídas de *Pinus* y *Quercus* en bosque de pino y encino de 1400 a 2100 m de altitud.

Fenología reproductiva. Florece de junio a agosto. Cápsulas casi maduras observadas en abril.

Fragancia floral y polinizadores. Las flores exhalan un intenso perfume que recuerda la nuez moscada (*Myristica fragrans*). No se cuenta con datos precisos sobre la composición química de la fragancia floral de esta especie, aunque Whitten y Williams (1992, como *M. oceloteoides*) señalaron que está dominada por cineol. No hay información sobre los polinizadores.

Discusión e historia taxonómica. Esta especie, una de las más vistosas y probablemente la más común entre los representantes de la sección *Coryodes* en el occidente de México, fue descrita apenas hace dos décadas (Rosillo 1979) y poco tiempo después fue redescrita por el mismo autor como *M. oceloteoides* (Rosillo 1983b). El relato del “redescubrimiento” de *M. luxata* var. *punctata* en los límites de Durango y Sinaloa (Kennedy 1971) en realidad constituye el primer registro documentado de *M. pardalinata*.

Esta especie presenta una considerable variación en la forma y tamaño de los lóbulos del labelo (Fig. 34). La coloración también varía; aunque predominan las flores manchadas de rojo-púrpura con la banda característica del mismo color en el labelo, reiteradamente se han visto ejemplares que carecen por completo de marcas purpúreas.

Al describir varias especies de *Mormodes* del occidente de México, Rosillo (1979, 1983a, b; Cárdenas et al. 1983) consideró las diferencias en las fragancias florales percibidas por el olfato como características distintivas de las especies. Por ejemplo, Rosillo (1979, 1983b) señaló que la fragancia de *M. pardalinata* recuerda el chocolate mientras que la de *M. oceloteoides* es como “perfume ordinario mezclado con mentol.” Sin embargo, él mismo (Rosillo 1983b: 49) notó que la fragancia puede variar en una misma inflorescencia dependiendo de la hora del día, siendo “a veces medicinal y en otras como mentol perfumado” en *M. oceloteoides*. Las flores de las plantas atribuidas aquí a esta especie que fueron observadas en floración tanto en el campo como en el invernadero han producido un perfume que recuerda la nuez moscada cuando las flores están frescas, adquiriendo un olor definitivamente “achocolatado” al empezar a marchitarse (R. González

Tamayo, com. pers. 1990; G. A. Salazar, obs. pers.) Evidentemente se requiere de una base más objetiva, como la determinación de la composición química, para considerar el uso de las fragancias en la separación de las especies.

Mormodes pardalinata se distingue con facilidad de *M. luxata* y *M. williamsii* por las características indicadas en la clave y en la Tabla 18. Las flores de las plantas de Durango y Sinaloa aparentemente abren menos que las de más al sur, pero en otros aspectos son indistinguibles.

Estado de conservación. Aparentemente no amenazada. La población conocida en las inmediaciones de El Cuarenteño, en el Cerro San Juan, Nayarit parece haber sido severamente disminuida por la deforestación y la extracción de plantas, principalmente por campesinos locales que intentan cultivarlas con la esperanza de obtener un ingreso adicional (G. A. Salazar, obs. pers.). Sin embargo, la especie está ampliamente distribuida y suele ser abundante localmente.

Etimología. De acuerdo con Rosillo (1979), el epíteto específico *pardalinata* hace referencia a “la semejanza en su coloración y manchas a *Mormodes maculata* (Kl.) L.O. Wms. que tiene el sinónimo de *Mormodes pardina* Bateman.” El epíteto específico *oceloteoides* se refiere a las flores manchadas, que recuerdan la piel del ocelote (*Leopardus pardalis*).

Ejemplares examinados. MEXICO: JALISCO: Municipio de Talpa, cerca de Los Pericos, al sur de Cuale, alt. ca. 1600, epífita a baja altura, en bosque de pino y encino, flores amarillas, punteadas de púrpura, muy escaso, 8 de julio de 1982, R. González Tamayo 1224 (IBUG); Municipio de Mascota (San Sebastián), entre Mascota y San Sebastián, epífita sobre encino en cañada, en bosque de pino y encino, alt. ca. 1500 m, flores amarillas con manchas agrupadas púrpura en todas las partes, olor a nuez moscada, escasa, 3 de agosto de 1983, R. González Tamayo 1334 (IBUG); Cuale, recibido [de R. González Tamayo] en agosto, 1977, flores amarillo-verdosas, sin manchas, preparado de material cultivado 5 de julio de 1978, E. Høgsater 5293 (AMO); municipio de San Sebastián del Oeste, brecha San Sebastián-Santa Rosa, 2100 m s.n.m., bosque mesófilo de montaña, epífita de hojas caducas, flores crema con manchas color vino, fragantes, escasa, Junio 1986, O. Reyna 228 (IBUG); Entre Mascota y San Sebastián, 1400 m s.n.m., encinar con pinos y elementos de bosque mesófilo de montaña, cañada húmeda y ladera soleada, abundante localmente sobre *Quercus* y tocones de *Quercus* y *Pinus*, vistas cápsulas casi maduras, flores amarillo verdoso con venas verdes, muy fragantes, colecta 1 de abril de 1984, preparado de material cultivado 2 de julio de 1984, G. A. Salazar y M. A. Soto 3586 (AMO, ENCB, IBUG, MEXU); misma localidad y fecha, flores amarillas con venas verdosas, puntos y banda púrpura, perfumadas, preparado de material cultivado 1 de agosto de 1984, G. A. Salazar y M. A. Soto 3699 (AMO); ca. 30 km de Mascota a San Sebastián, cerca de la ermita, en el parteaguas, 1900 m s.n.m., bosque de encino en ladera muy inclinada, flores amarillas con venas verdosas y densamente punteado-maculadas de púrpura, con banda púrpura en el labelo, fragancia intensa a nuez moscada, achocolatada en flores seniles, colecta 5 de abril de 1988, preparado de material cultivado 27 de julio de 1988, G. A. Salazar et al. 3658 (AMO); misma localidad y fecha, preparado de material cultivado 23 de agosto de 1988, G. A. Salazar et al. 3659 (AMO, IBUG); misma localidad y fecha, preparado de material cultivado 22 de julio de 1988, G. A. Salazar et al. 3660 (AMO). NAYARIT: Laderas del Volcán de San Juan, subiendo hacia El Cuarenteño, bosque de pino y encino, abundante localmente, flores amarillas con manchas-puntos rojos, banda rectangular morado-rojiza en el labelo, fragancia

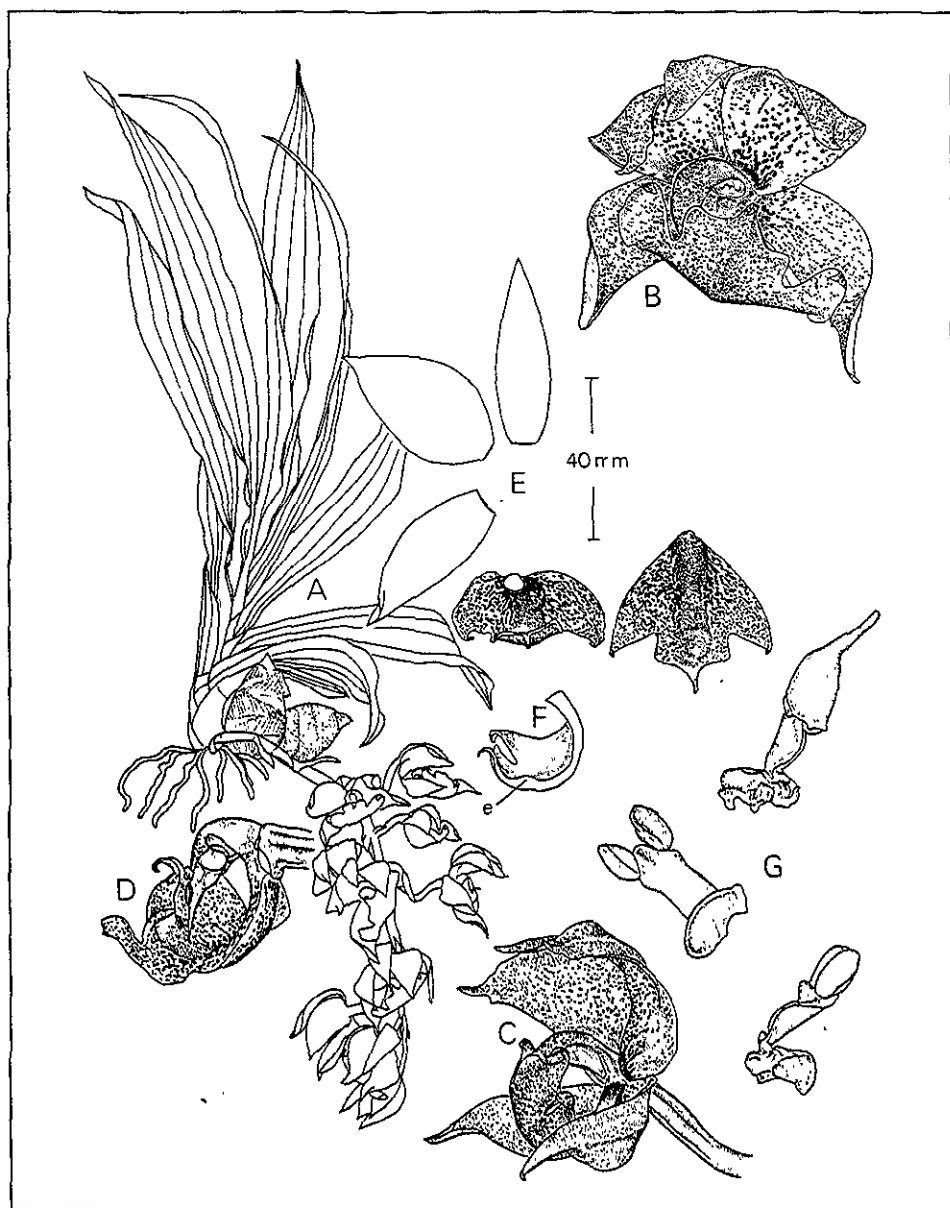


Fig. 33. *Mormodes pardalinata* Rosillo. Basado en una planta de Nayarit (Aguirre y Soto 1435). A, hábito. B, flor de frente. C, flor de lado. D, labelo y columna de lado. E, segmentos del perianto (sólo un sépalo lateral y un pétalo), con el labelo sin extender y extendido. F, corte longitudinal del labelo mostrando el callo (c). G, polinario con antera, vista lateral (arriba) y sin antera, vista adaxial (en medio) y lateral (abajo). Dibujo de R. Jiménez Machorro.

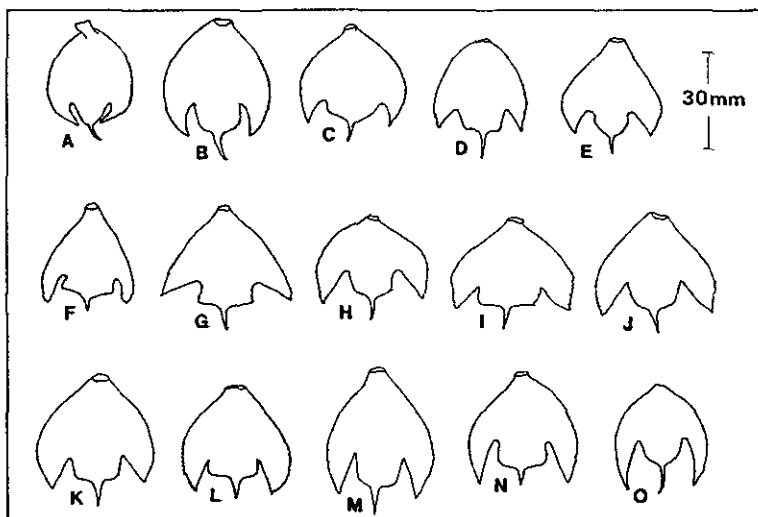


Fig. 34. Variación en la morfología del labelo de ejemplares selectos de *M. pardalinata*. A, Cárdenas y Hernández s.n. (holotipo de *M. oceloteoides*). B, González T. s.n. C, Salazar 3660. D, Salazar 3586. E, Salazar 3658. F, Salazar 3699. G, Aguirre 1435. H, Hågsater 5293. I, Hågsater 3869. J, González T. 1334. K, González T. s.n. L, Ibarra s.n. M, González T. s.n. N, Salazar 3698. O, Rosillo s.n. (holotipo de *M. pardalinata*). D, F y N son distintas plantas de una misma colonia en Jalisco. Todos a la misma escala.

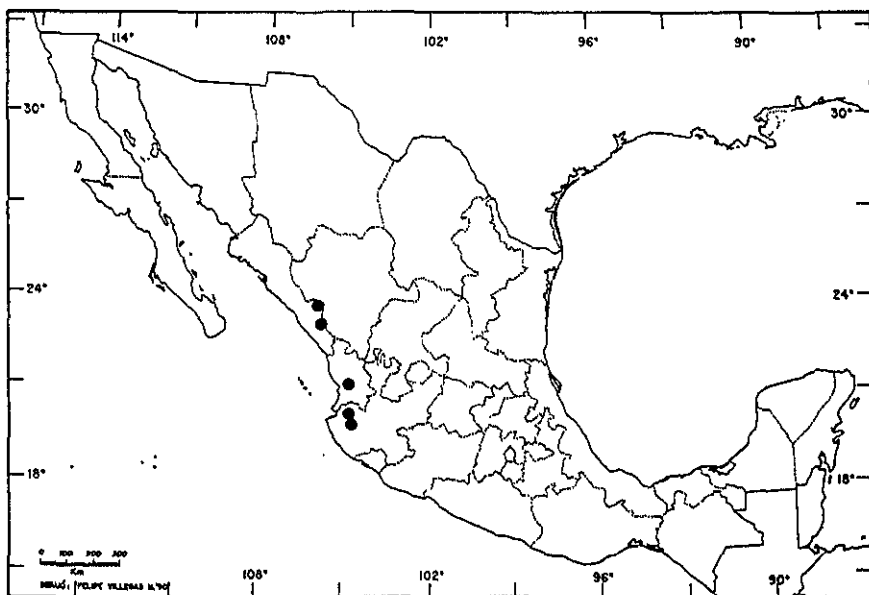


Fig. 35. Distribución conocida de *Mormodes pardalinata*.

agradable, recuerda la nuez moscada, colecta 6 de octubre de 1987, prensado de material cultivado 12 de agosto de 1988, *I Aguirre-Olavarrieta y M. A. Soto 1435 (AMO)*, cerca de El Cuarentefio, flores amarillo claro finamente manchadas de rojo vino, labelo con una banda rojo vino oscuro y lustroso, fragancia fresca y agradable, recuerda el mentol y la nuez moscada, floración en cultivo 23 de julio de 1990, *S. Cusi s.n. (AMO)*, Cuarentefio, ca 1400 m, bosque mixto de pino y encino, de neblina, sobre encino, flores color crema con manchas y puntos rojo vino, fuertemente perfumadas al sol, colecta agosto de 1975, preparado de material cultivado 27 de agosto de 1976, *E. Hagsater et al. 3869 (AMO)*; arriba del Cuarentefio, 1400 m, flores café crema manchadas de rojo intenso sobre el labelo y punteado sobre sépalos y pétalos, fuertemente perfumadas al sol, preparado de material cultivado julio 1976, *E. Hagsater 3877 (AMO, MICH)* SINALOA: Carretera Durango-Mazatlán, *L. de Patrón s.n.* (flor en líquido, AMO).

Otros registros. MEXICO. DURANGO-SINALOA: Montañas al E de San Ignacio (Kennedy 1971, como "*Mormodes luxatum* var. *punctatum*").

5. *Mormodes sanguineoclaustra* Fowlie, Orchid Digest 34: 215. 1970 ("*sanguineoclaustrum*").
Tipo: MEXICO. GUERRERO: mountains above Acapulco, 23 mi W of Buena Vista, 6500 ft, flowered June 29, 1970, *M. Marsalis sub J. A. Fowlie M62M9* (Holotipo: LA!).

Seudobulbos ovoide-fusiformes, 6-20 cm de largo, 2.5-4 cm de diámetro. **Láminas foliares** 5-10, verdes y glaucescentes en el haz, glaucas en el envés, 5-60 cm de largo, 2-5 cm de ancho. **Inflorescencia** arqueado-péndula, 25-55 cm de largo, con 6-11 flores; pedúnculo con 4-5 brácteas, 4-8 mm de diámetro. **Brácteas florales** escariosas, ovadas, 5-14 mm de largo. **Flores** monomórficas, protándricas, muy abiertas, colgantes; coloración algo variable, sépalos y pétalos blanco crema a verde pálido con nervaduras verdosas, el labelo blanco crema con una banda longitudinal rojo-púrpura negruzco, columna rojo-púrpura con el 1/5 apical blanco. **Ovario** incurvado cerca del ápice, 40-75 mm de largo, ca. 4 mm de diámetro cerca del ápice. **Sépalos dorsal** extendido, plano, recurvado en el ápice, angostamente elíptico-lanceolado, agudo, 39-55 mm de largo, 9-12 mm de ancho. **Sépalos laterales** oblicuamente oblongo-elípticos, ligeramente falcados, atenuados, cortamente aristados, ligeramente conduplicados en el ápice, 33-50 mm de largo, 10-14 mm de ancho. **Pétalos** oblicuamente ovado-elípticos, algo falcados, márgenes undulados, ápice agudo-atenuado, cortamente aristado, 32-48 mm de largo, 13-18 mm de ancho. **Labelo** convexo por el recurvamiento de los lados (incluyendo los lóbulos laterales), ligeramente incurvado, al extender aproximadamente elíptico en contorno, profundamente trilobado arriba de la mitad, papiloso en y cerca de los márgenes de los lóbulos, 30-45 mm de largo (incluyendo el apículo), 15.5-24 mm de ancho máximo al extender; lóbulos laterales fuertemente recurvados en posición natural, al extender antrorsos, angostamente semióvados, agudos, 8-9 mm de largo, 4-4.5

mm de ancho en la base, lóbulo medio ligeramente incurvado, cóncavo centralmente, subcuadrado a oblongo-rectangular, los ángulos distales redondeados, prominentemente apiculado en el ápice, 8-15 mm de largo (sin el apículo), 7-12 mm de ancho; apículo acanalado, recurvado, 4.5-6 mm de largo. **Columna** 20-32 mm de largo, 5-7 mm de ancho a nivel del rostelo, en la antesis arqueada en el tercio distal más de 60° y ligeramente torcida a un lado; clinandrio bifido; filamento ligulado, ca. 4 mm de largo. **Antera** 7-8 mm de largo, 3.4 mm de ancho. **Polinario** ca. 6 mm de largo en fresco; polinios ca. 2.5 mm de largo y 1.5 mm de diámetro en fresco. **Estigma** con margen basal prominente. **Cápsula** obovoide, ca. 80 cm de largo y 22 mm de diámetro (inmadura), con pedicelo delgado de ca. 40 mm de largo. **Fig. 36.**

Distribución y hábitat. Endémica de la Sierra Madre del Sur, aparentemente estando restringida al macizo del Cerro Teotepac, Guerrero (Fig. 37). En madera en descomposición en ramas caídas, ocasionalmente observada en ramas de árboles vivos; en bosque mesófilo de montaña entre 1800 y 2000 m de altitud.

Fenología reproductiva. Florece en junio y julio (en cultivo desde mediados de marzo). Cápsulas no observadas en el campo.

Fragancia floral y polinizadores. No hay datos sobre la fragancia floral ni los polinizadores.

Discusión e historia taxonómica. *Mormodes sanguineoclaustra* fue descrita a partir de una planta procedente de las montañas de Guerrero cultivada entre muchas otras orquídeas poco comunes en un jardín en Acapulco (Fowlie 1970). Pocos años más tarde Hágsater (1975) descubrió otra planta y registró por primera vez el hábitat natural. Desde entonces esta especie ha sido vista posteriormente sólo en una ocasión (ver ejemplares examinados).

Esta especie se distingue de sus aliados por las flores colgantes, muy abiertas, con pétalos relativamente angostos y labelo convexo, con lóbulos laterales fuertemente recurvados en posición natural y lóbulo medio subcuadrado, ligeramente más largo que ancho. Las flores blancas son blancas o verdosas con una banda rojo-púrpura intenso en el labelo y la columna está coloreada de rojo-púrpura a excepción del ápice.

Estado de conservación. *Mormodes sanguineoclaustra* está considerada en peligro de extinción (SEDESOL 1994) y su limitada área de distribución, el reducido número de poblaciones conocidas (dos) y el disturbio a que ha estado sujeto su hábitat justifican su ubicación en esa categoría. Al menos una de las localidades (Puerto de la Piedra Acanalada), visitada en 1983,

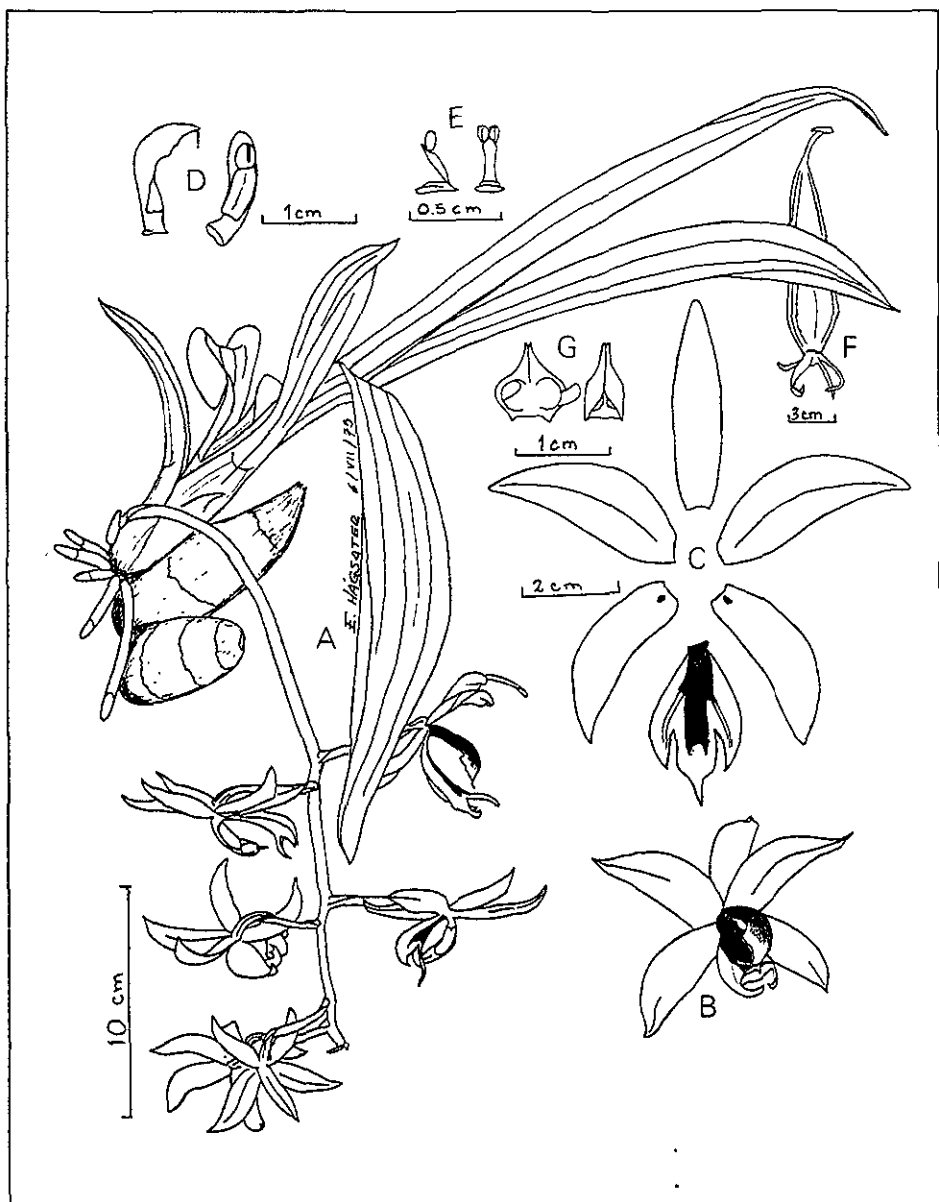


Fig. 36. *Mormodes sanguineoclastra* Fowlie. Basado en una planta de Guerrero (Hágsater 3922). A, hábito. B, flor de frente. C, segmentos del perianto. D, columna, vista lateral (izquierda) y ventral (derecha). E, polinario sin antera, vista lateral (izquierda) y vista adaxial (derecha). F, cápsula inmadura. G, antera, vista adaxial, extendida (izquierda) y sin extender (derecha). Dibujo de E. Hágsater.

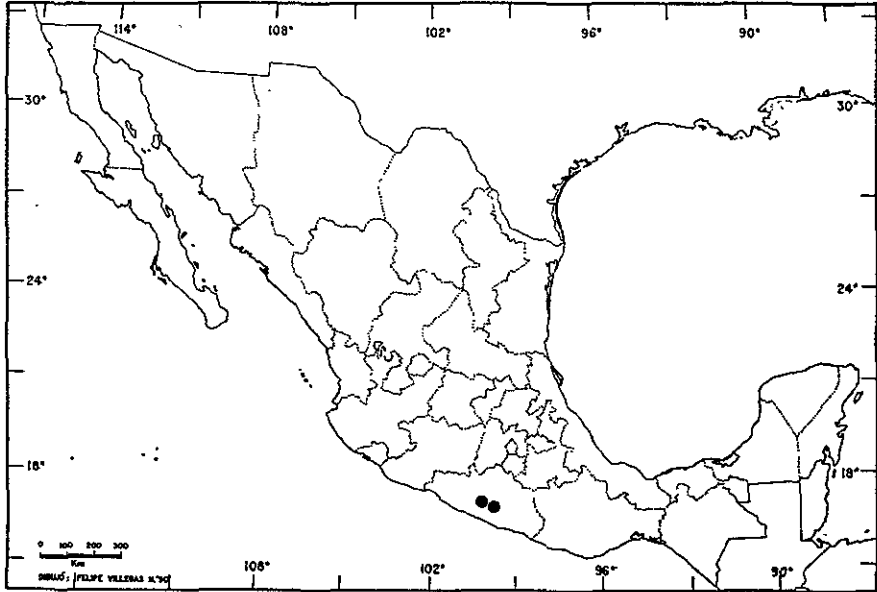


Fig. 37. Distribución conocida de *Mormodes sanguineoclastra*.

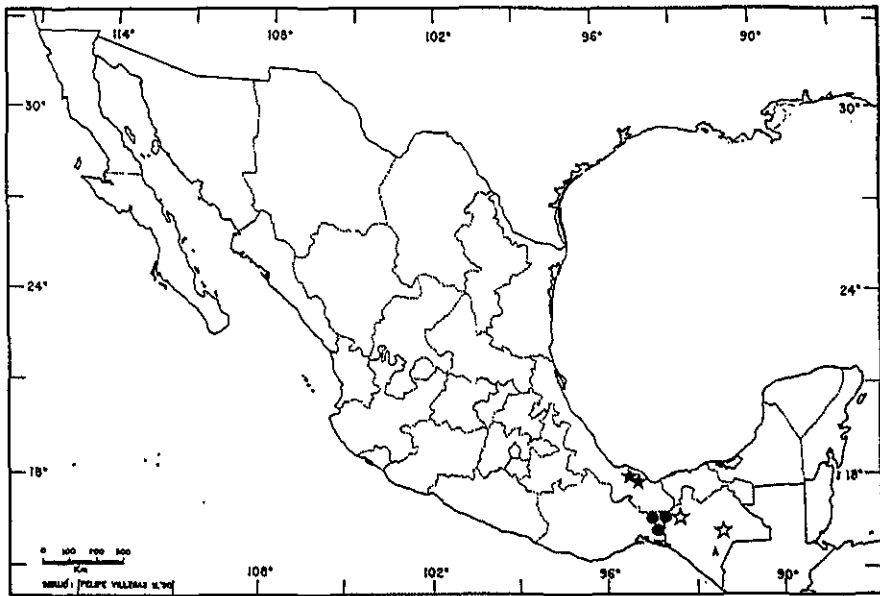


Fig. 38. Distribución conocida de *Mormodes tuxtensis* var. *tuxtensis* (★), var. *breedlovei* (☆) y var. *chimalapensis* (●).

estaba siendo afectada por la tala y quema del bosque para establecer milpas. Hasta donde se sabe no existen plantas de esta especie en cultivo.

Etimología. El epíteto específico hace referencia a la banda roja que se extiende de la base de la columna a la base del lóbulo medio del labelo (Fowlie 1970).

Ejemplares examinados. MEXICO. GUERRERO: Vertiente sur del [Cerro] Teotepec, 1840 m, en roca sobre tronco en pudrición, junio 1, 1975, *E. Hágsater 3922 (SEL)*, municipio de Tlacotepec, Puerto de la Piedra Acanalada, ca. km 91 del camino Atoyac-Xochipala, 1950 m, selva mediana perennifolia de lauráceas, colecta septiembre 3, 1983, prensado en cultivo junio 9, 1984, *M. Soto y G.A. Salazar 1123 (AMO)*.

6. *Mormodes tuxtensis* Salazar, *Orquidea (Mexico City)* 11: 52. 1988. Tipo: MEXICO. VERACRUZ: Municipio de San Andrés Tuxtla, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, cerca del límite superior de la estación, epífita escasa, sobre tronco en descomposición, selva alta perennifolia perturbada, ca. 600 m s.n.m., colecta julio 1, 1987, prensado en cultivo octubre 20, 1987, *A. Ibarra sub G. A. Salazar 3502 (Holotipo: AMO!; isotipos: K! MEXU!)*.

Seudobulbos ovoide-fusiformes a cilíndrico-fusiformes, 7-17 cm de largo, 1.5-5 cm de diámetro. **Láminas foliares** 6-12, verde intenso en el haz, glaucas en el envés, 6-40 cm de largo, 1.5-7.2 cm de ancho. **Inflorescencia** 1-2 por pseudobulbo, arqueada, 30-55 cm de largo; pedúnculo 5-10 mm de diámetro, con varias brácteas tubulares, muy amplias, obtusas a agudas, escariosas, blanquecinas, 7-17 mm de largo; racimo laxo, disperso, con 7-16 flores. **Brácteas florales** escariosas, ovado-lanceoladas, agudas, 7-15 mm de largo. **Flores** monomórficas, protándricas, resupinadas o ligeramente ascendentes, muy abiertas desde la antesis; coloración: perianto amarillo canario o amarillo naranja con manchas rojo-vino, columna y antera blanquecinas con puntos y manchas rojo-púrpura. **Ovario** generalmente algo recurvado, 27-62 mm de largo, 3-5 mm de diámetro cerca del ápice. **Sépalo dorsal** incurvado, lanceolado a lanceolado-elíptico, márgenes revolutos, algo ondulados cerca del ápice, agudo a cortamente atenuado, en ocasiones diminutamente aristado, 29-40 mm de largo, 9-13 mm de ancho. **Sépalos laterales** reflexos, ligeramente incurvados, oblicuamente lanceolados a ovado-elípticos, márgenes ligeramente revolutos, agudos a atenuados, diminutamente aristados, ligeramente conduplicados en el ápice, nervaduras 28-36 mm de largo, 11-15 mm de ancho. **Pétalos** erectos, incurvados, algo cóncavos, con un engrosamiento longitudinal interno cerca de la base, ovados, márgenes revolutos, algo ondulados cerca del ápice, agudos a agudo-acuminados, 29-37 mm de largo, 13-17 mm de ancho.

Labelo más o menos plano, profundamente trilobado arriba de la mitad, diminutamente papiloso en los lóbulos, al extender 27-32 mm de largo total, 20-28 mm de ancho entre los lóbulos laterales extendidos; base angostamente cuneada; lóbulos laterales semiovoides, agudos, ápice ligeramente recurvado, 6-9 mm de largo, 5-6.5 mm de ancho; lóbulo medio triangular, atenuado, ligeramente cóncavo cerca de la base, fuertemente recurvado y algo acanalado en el ápice, 15-20.5 mm de largo, 9-12.5 mm de ancho. **Columna** 15-16 mm de largo, 4-6 mm de ancho a nivel del rostelo, en la antesis arqueada ca. 45° y torcida ca. 90° hacia un lado con el ápice en contacto con el labelo en la concavidad del lóbulo medio; clinandrio entero, agudo; filamento ligado, 3-4 mm de largo. **Antera** 6.5-7 mm de largo, 3.5-4.5 mm. **Polinario** 5-6.5 mm de largo en fresco; polinios 1.80-1.92 mm de largo y 1.04-1.20 mm de diámetro en seco. **Cavidad estigmática** con prominencia redondeada en el margen basal. **Cápsula** obovoide, ca. 80 mm de largo y 40 mm de diámetro. **Número cromosómico** $2n=54$. **Figs. 39, 40.**

Distribución y hábitat. Endémica de las montañas del sureste de México. La variedad típica se localiza en la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, la variedad *chimalapensis* se conoce solamente de la región de Chimalapa, Oaxaca y la variedad *breedlovei* de las regiones de la Selva del Ocote y Las Margaritas, Chiapas (Fig. 38). En tocones y troncos caídos en bosque mesófilo de montaña y su ecoclina con el bosque tropical perennifolio de ca. 500 a 1850 m s.n.m.

Fenología reproductiva. Florece entre junio y septiembre. El ejemplar *Sousa 3581* tiene fecha del 15 de marzo, lo cual es discordante para este grupo que típicamente florece en la estación lluviosa. Es posible que dicho ejemplar haya sido prensado en cultivo. No se observaron cápsulas en el campo.

Fragancia floral y polinizadores. Las flores exhalan un perfume agradable y dulce que recuerda el de *M. maculata*, aunque no es tan intenso. La composición de la fragancia no ha sido determinada. Las flores de una planta de esta especie cultivada en Xalapa, Veracruz (*Salazar 3548*) atrajeron varios machos de *Euglossa villosa* Moure que desplegaron la conducta de recolección de fragancia en el labelo (Salazar 1988).

Discusión e historia taxonómica. Esta especie fue descrita hace una década a partir de ejemplares de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y sus inmediaciones. Inicialmente se creyó que *M. tuxtliensis* era endémica de la Sierra de Los Tuxtlas (Salazar 1988, 1990), pero la exploración en otras áreas previamente inaccesibles ha ampliado notablemente el área de distribución conocida.

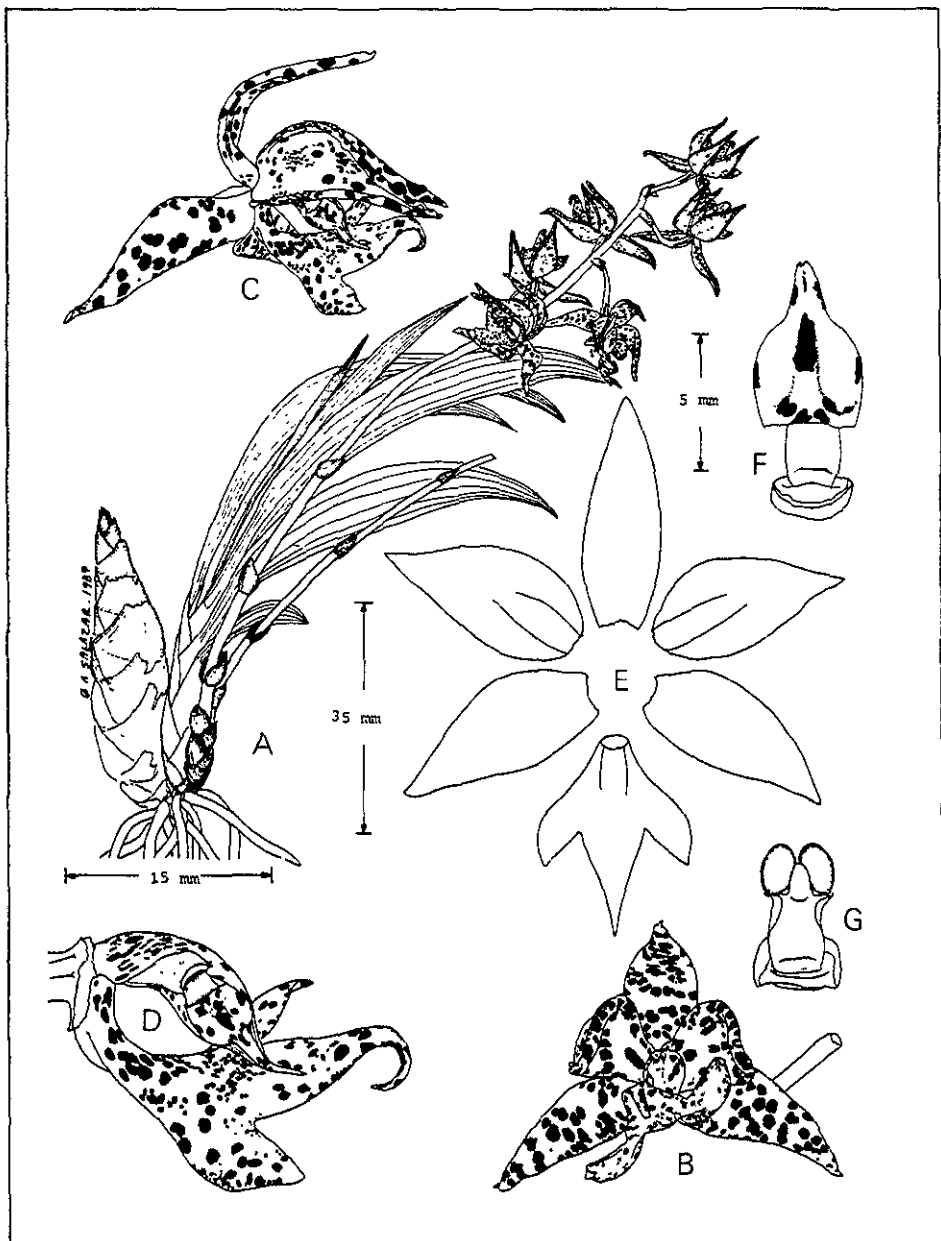


Fig 39. *Mormodes tuxtlensis* Salazar var. *tuxtlensis*. Basado en una planta de Veracruz (Salazar 2262). A, hábito. B, flor de frente. C, flor de lado. D, labelo y columna de lado. E, segmentos del perianto. F, polinario con antera, vista abaxial. G, polinario sin antera, vista abaxial. Dibujo de G. A. Salazar.

Las características que permiten separar consistentemente a *M. tuxtliensis* de *M. maculata* se indican en la Tabla 19. Ambas especies tienen preferencias de hábitat similares pero están separadas geográficamente. *Mormodes maculata* se distribuye ampliamente en la Sierra Madre Oriental, incluyendo el macizo montañoso del norte de Oaxaca, mientras que *M. tuxtliensis* ha sido registrada en la Sierra de los Tuxtlas, las porciones de la Sierra Madre de Chiapas que se extienden en el Istmo de Tehuantepec (Chimalapa), así como la Selva del Ocote y la región de Las Margaritas, Chiapas.

Mormodes tuxtliensis presenta una notable variación en cuanto al tamaño de las flores y, en menor medida, la flexión del labelo y el tamaño relativo de los lóbulos. Las plantas de Chimalapa examinadas presentan flores considerablemente más pequeñas y los lados del labelo más marcadamente deflexos que las de Chiapas y Veracruz. Las de Chiapas, por su parte, presentan lóbulos laterales proporcionalmente pequeños y redondeados. Sin embargo, en otros aspectos las plantas de las tres regiones muestran una gran homogeneidad. En virtud de las diferencias geográficas observadas aquí se reconocen tres variedades, proponiéndose por primera vez las variedades *chimalapana* y *breedlovei* para las plantas de Chimalapa y Chiapas, respectivamente (Fig. 40).

La presencia de *M. tuxtliensis* en áreas con bosque mesófilo de montaña en Los Tuxtlas y Chimalapa, ecológicamente aisladas en la actualidad por las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec, es congruente con la distribución de varios anfibios y reptiles de bosques nublados y podría indicar un intercambio biótico importante entre estas regiones en el pasado geológico reciente (cf. Campbell 1984), las cuales parecen haber estado aisladas durante un período más largo de la Sierra Madre Oriental.

Estado de conservación. Probablemente debe ser considerada vulnerable. De acuerdo con V. Sosa (com. pers. 1996), esta especie está siendo extraída incontroladamente en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. La inaccesibilidad de las poblaciones de Chimalapa las mantiene libres de presión de colecta y destrucción del hábitat por el momento (G. A. Salazar, obs. pers.), pero se desconoce el efecto de los extensos incendios acaecidos durante 1998. No hay información sobre las condiciones que enfrenta esta especie en Chiapas.

Etimología. El epíteto específico *tuxtliensis* se refiere a la Sierra de Los Tuxtlas, donde esta especie fue descubierta originalmente.

Ejemplares examinados. MEXICO VERACRUZ municipio de San Andrés Tuxtla, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, cerca del límite superior (W) de la estación, ca. 500 m, selva alta perennifolia con *Ulmus mexicana*, en árbol caído, colecta septiembre 16, 1986, prensado en cultivo septiembre 23, 1987, *S. Sinaca* sub *G. A. Salazar* 2262 (AMO, XAL), lote 73, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, selva alta perennifolia, 700 m, sobre tronco seco de *Nectandra* sp., septiembre 10, 1986, *S. Sinaca* 934 (MEXU), Volcán de San Martín, cultivada en Laguna Escondida, prensado en cultivo agosto 16, 1985, *S. Sinaca* 193 (AMO, ENCB, MEXU), Laguna Escondida, 3 km al NO de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, sobre tronco seco de *Nectandra* sp., 160 m [cultivada, proveniente de mayor altitud], septiembre 16, 1986, *S. Sinaca* 956 (AMO), Santa Martha, 1200 m, epífita, vegetación primaria, marzo 15, 1968, *M. Sousa* 3581 (MEXU).

6a. *Mormodes tuxtensis* Salazar var. *breedlovei* Salazar, var. nov. (iné.). Tipo: MEXICO. CHIAPAS: Plant from Las Margaritas, flowers purple, epiphyte, [cultivated] along the streets or in sitios of San Cristóbal Las Casas, 2200 m, August 18, 1974, *D. E. Breedlove* 36523 (Holotipo: CAS!).

Discusión e historia taxonómica. El ejemplar tipo fue preparado de una planta que floreció en un jardín en San Cristóbal de Las Casas, habiendo sido recolectado por su poseedor un año antes en Las Margaritas (D. E. Breedlove, com. pers. 1991). Dicho ejemplar sirvió como base para el reporte para Chiapas de *M. maculata* (Mally 1986).

La variedad *breedlovei* presenta el racimo laxo y disperso, las flores bien abiertas desde la antesis y el clinandrio entero de *M. tuxtensis*, pero difiere tanto de la variedad típica como de la var. *chimalapensis* (ver abajo) en los lóbulos laterales del labelo proporcionalmente más pequeños, redondeados en el ápice extremo (vs. agudos) y cóncavo-acanalados (vs. ligeramente convexos y recurvados en el ápice). Adicionalmente, el lóbulo medio es más corto que la parte proximal de la lámina (Fig. 40-E-F) y la porción apical de la columna, incluyendo los márgenes del clinandrio, presenta tricomas cilíndricos cortos además de las papilas cónicas ordinarias. Esta variedad se conoce únicamente de Chiapas, incluyendo la Selva del Ocote y la región de Las Margaritas.

El ejemplar tipo presenta numerosas manchas pequeñas rojo-púrpura en los sépalos y pétalos, mientras que el labelo parece ser homogéneamente rojo-púrpura al menos en la superficie adaxial. El ejemplar de la Selva del Ocote, en cambio, presenta manchas rojo púrpura espaciadas en todos los segmentos, como las plantas de Veracruz y Oaxaca. Considerando ambas plantas el labelo tiene 30 mm de largo total, 16-18.5 mm de ancho al extender; los lóbulos laterales semiovalados, agudo-redondeados, acanalado-cóncavos por los márgenes algo incurvados, 4.2-6 mm de largo, 3-4 mm de ancho; el lóbulo medio mide 12-14 mm de largo, 7.5-9 mm de ancho.

Etimología. Esta variedad es nombrada en honor del Dr. Dennis E. Breedlove, iniciador de la Flora de Chiapas y activo colector botánico en ese estado, quien preparó el ejemplar usado como tipo.

Ejemplares examinados. MEXICO: CHIAPAS Ocozocuautila-ApicPac, brecha a los ranchos, 800 m, encinar, *W. Hartmann s.n.* (flores en líquido, AMO).

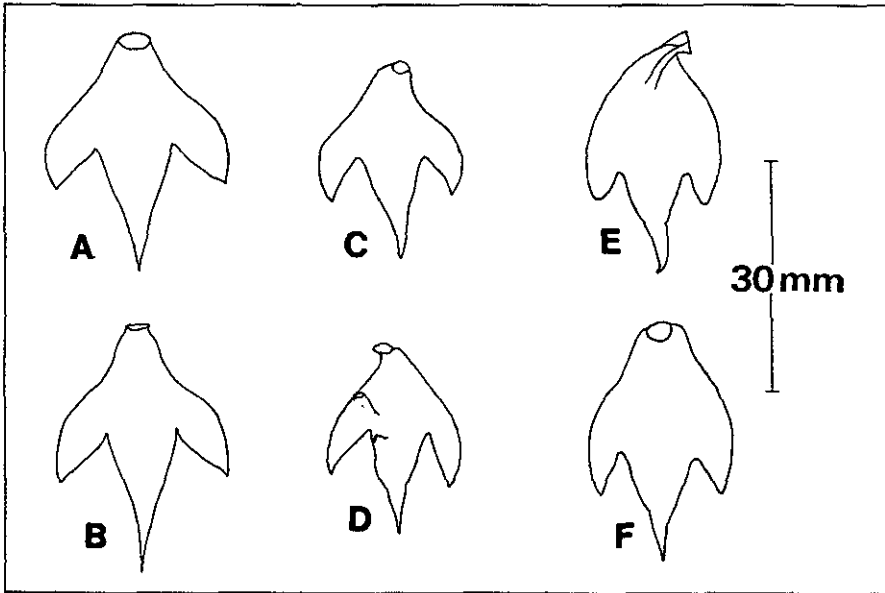


Fig 40. Morfología del labelo en *M. tuxtlensis*. A-B, la variedad típica (Veracruz); C-D, la variedad *chimalapensis* (Oaxaca); E-F, la variedad *breedlovei* (Chiapas). A, *Salazar 3502*; B, *Salazar 2262* (tipo); C, *Salazar 5595*; D, *Salazar 5801* (tipo); E, *Hartmann s.n.*; F, *Breedlove 36523* (tipo). Todos a la misma escala. Dibujo de G. A. Salazar.

6b. *Mormodes tuxtlensis* Salazar var. *chimalapensis* Salazar, var. nov. (inéd.). Tipo: MEXICO. OAXACA: municipio de San Miguel Chimalapa, filo del Cerro Guayabitos, ca. 16°44'14" N, 94°11'07" W, 1850 m, acahual de selva mediana perennifolia con pinos, en tronco caído podrido y humus, colecta 24 de octubre de 1996, prensada en cultivo 12 de junio de 1998, *G. A. Salazar, O. Rocha, L. Cervantes y S. Maya 5801* (Holotipo: MEXU!).

Discusión e historia taxonómica. Esta variedad se distingue de la variedad típica por las flores notablemente más pequeñas (sépalos 25-27 x 10 mm, sépalos laterales 25-26 x 10-10.3 mm, pétalos 25.5-26 x 11-12 mm, labelo 24-27 x 17-18.5 mm; lóbulos laterales 6-7 x 4 mm, lóbulo

medio 12.5-13 x 7-8 mm; columna 13 x 4-5 mm) y los lados de la porción basal del labelo fuertemente deflexos. Solamente ha sido posible examinar dos plantas, una procedente de la Sierra de Tres Picos y la otra del Cerro Guayabitos, en el área del Cerro Baúl (Fig. 40-C-D)

Etimología. El epíteto varietal se refiere a la región de Chimalapa, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, donde este taxon fue localizado.

Ejemplares examinados. MEXICO. OAXACA. municipio de Santa María Chimalapa, filo subsidiario transversal al filo mayor en la vertiente norte de la Sierra de Tres Picos, 17°07'48" N, 94°27'55" W, 1100 m, selva baja perennifolia con *Quercus skinneri*, en madera podrida en tronco de árbol recién caído, colecta abril 4, 1996, prensada en cultivo, junio de 1996, G. A. Salazar y O. Rocha 5595 (AMO);

Otros registros. MEXICO. OAXACA: municipio de Santa María Chimalapa, región de la Gringa, J. Castillo s.n. (diapositiva en la colección personal de J. Castillo).

7. *Mormodes uncia* Rchb. f., Gard. Chron. 1869: 892. 1o. de agosto de 1869. Tipo: "Mexico, introduced by Messrs. Veitch" (Holotipo: destruido en Berlín en 1943, fototipo: AMES!). *Mormodes greenii* J.D. Hook., Bot. Mag. 95: t. 5802. 1o. de noviembre de 1869. Tipo: Sin localidad, planta florecida en la colección de Mr. W. Wilson Saunders (Holotipo: no localizado. Lectotipo [aquí designado]: La ilustración que acompaña a la descripción original).

Mormodes incisa Rchb. f., Gard. Chron. n.s. 12. 582. 1879 (error tipográfico para *M. uncia*).

Seudobulbos ovoides a ovoide-fusiformes, 6-15 cm de largo, 3-6 cm de diámetro.

Láminas foliares verde intenso ligeramente glauco en el haz, conspicuamente glaucas en el envés, hasta 45 cm de largo y 5 cm de ancho. **Inflorescencia** arqueado-péndula, hasta ca. 45 cm de largo; pedúnculo glauco, hasta ca. 30 cm de largo y ca. 8 mm de diámetro, con varias brácteas envolventes cerca de la base; racimo laxamente unilateral, las flores dispuestas básicamente en dos series alternadas. **Brácteas florales** ovadas, subagudas, 13 mm de largo. **Ovario** glauco, ligeramente arqueado, en ocasiones conspicuamente incurvado o inflexo cerca del ápice, 52 mm de largo, ca. 5 mm de diámetro cerca del ápice. **Flores** monomórficas, protándricas, resupinadas, muy abiertas; coloración: sépalos y pétalos blanco verdoso o amarillo pálido con numerosas manchas irregulares rojo-púrpura, más pequeñas y menos abundantes en el exterior, labelo y columna blanquecinos con manchas oblongas y puntos rojo vino (ambas superficies del labelo pero más densamente en el interior). **Sépalo dorsal** extendido basalmente, incurvado arriba, cóncavo,

elíptico a elíptico-lanceolado, márgenes erósulos y diminutamente papilosos cerca del ápice, ápice agudo, ligeramente conduplicado y cortamente aristado, 40 mm de largo, 15.5-18 mm de ancho. **Sépalos laterales** extendidos, ligeramente incurvados, ligeramente cóncavos, con una quilla media dorsal gruesa y redondeada, elípticos, ligeramente oblicuos, agudos, margen erósulo y prominentemente papiloso cerca del ápice, ápice agudo, conduplicado, aristado, 39-41 mm de largo, 17-20 mm de ancho. **Pétalos** desigualmente extendidos, el del lado hacia el cual se arquea la columna definitivamente incurvado, formando con el sépalo dorsal una gálea sobre la columna, ambos ligeramente cóncavos, elíptico-ovados, margen erósulo y prominentemente papiloso cerca del ápice, ápice agudo, ligeramente conduplicado, aristado, 37-40 mm de largo, 21 mm de ancho. **Labelo** en forma de pipa, los márgenes de los 2/3 basales involutos formando un tubo, el tercio apical abierto, algo cóncavo, incurvado, con márgenes irregularmente fimbriado-erosos, ligeramente recurvados, ápice apiculado; la porción apical con una cavidad central bien definida, redondeada, de 4-5 x 6-7 mm, la zona marginal en la superficie interna de la prominentemente papilosa; labelo 25-27 mm de largo total en posición natural, el tubo 5-6 mm de diámetro en la parte media, la porción apical 9-10 mm de largo y 12-14 mm de ancho; al extender los márgenes el labelo oblanceolado, cóncavo, ca. 15 mm de ancho, la base angostamente cuneada, el “piso” del tubo plano en el interior y convexo en el exterior, con un “callo” o prominencia transversal limitando la parte expandida del labelo, la prominencia formada por 4 tubérculos poco definidos de los que los dos exteriores son algo más prominentes, obtusamente angulados a redondeados en el ápice, en total de 4.5-5.5 mm de ancho, los tubérculos se desvanecen hacia la cavidad apical en 4 quillas romas poco conspicuas; apículo recurvado, acanalado, ca. 4 mm de largo. **Columna** 20-22 mm de largo, ca. 6 mm de ancho a nivel del rostelo en anthesis arqueada y torcida a uno u otro lado ca. 45°-60°, el ápice apoyado en el interior de la cavidad apical del labelo; clinandrio con márgenes ligeramente irregulares, el ápice obscuramente emarginado; filamento subulado, 4-4.5 mm de largo. **Antera** ca. 8 mm de largo, ca. 5 mm de ancho. **Polinario** (fijado en líquido) ca. 10 mm de largo; polinios elipsoides, 3 mm de largo y 2.1 mm (fijados en líquido). **Cavidad estigmática** con el margen basal elevado. **Fig. 41.**

Distribución y hábitat. Endémica de la Sierra Madre del Sur, en el estado de Oaxaca (Fig. 42). En tocones y ramas caídas o secundariamente terrestre en acumulaciones de materia orgánica, en bosque mesófilo de montaña (incluyendo asociaciones secundarias) de 1700 a 2100 m de altitud.

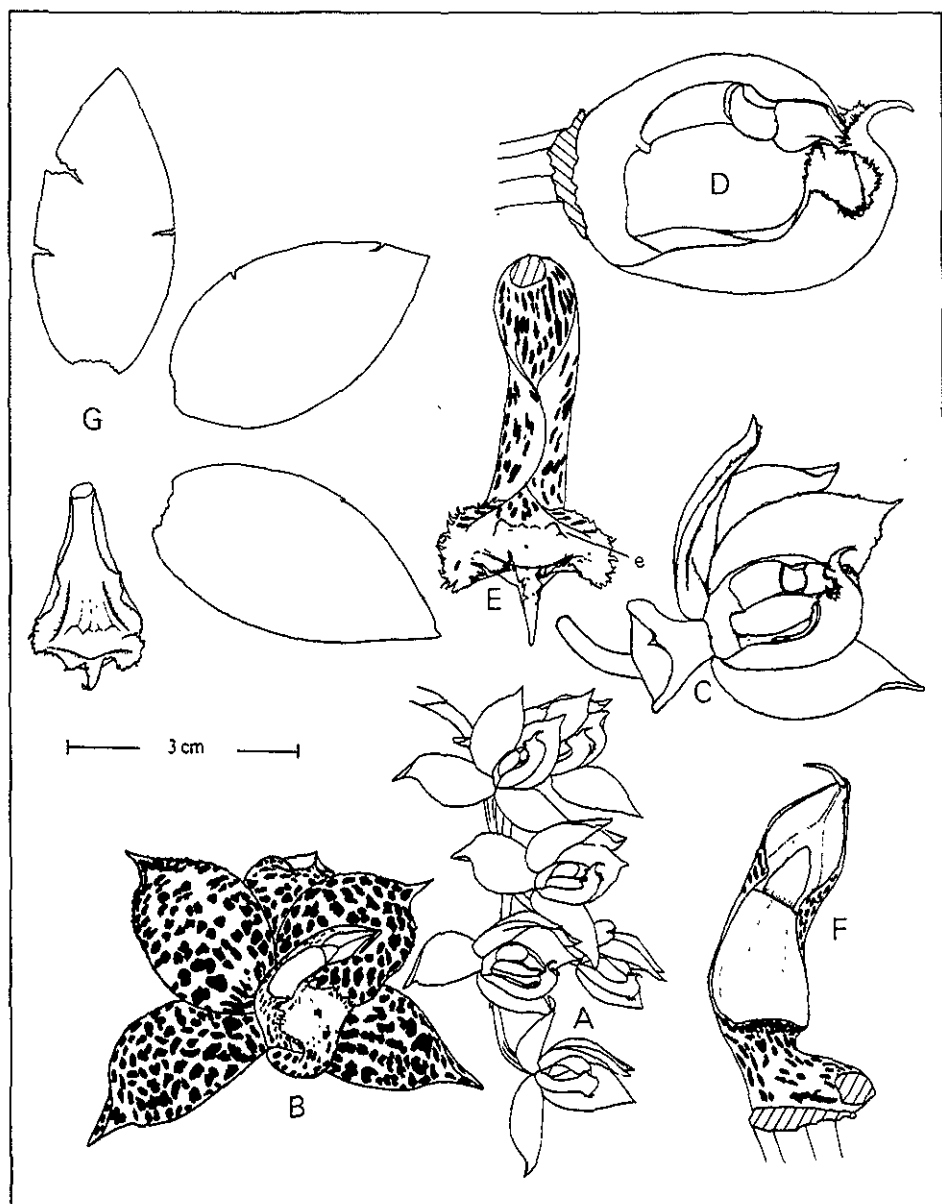


Fig. 41. *Mormodes unca* Rchb. f. Basado en plantas de Oaxaca (inflorescencia y disección floral de *Kennedy s.n.*, el resto de *Greenwood 432*). A, inflorescencia. B, flor de frente con la columna extendida. C, flor de lado con la columna en posición original. D, labelo y columna de lado en posición original. E, labelo sin extender, de arriba, mostrando el callo (c). F, columna, vista ventral. G, segmentos del perianto. Dibujo de G. A. Salazar.

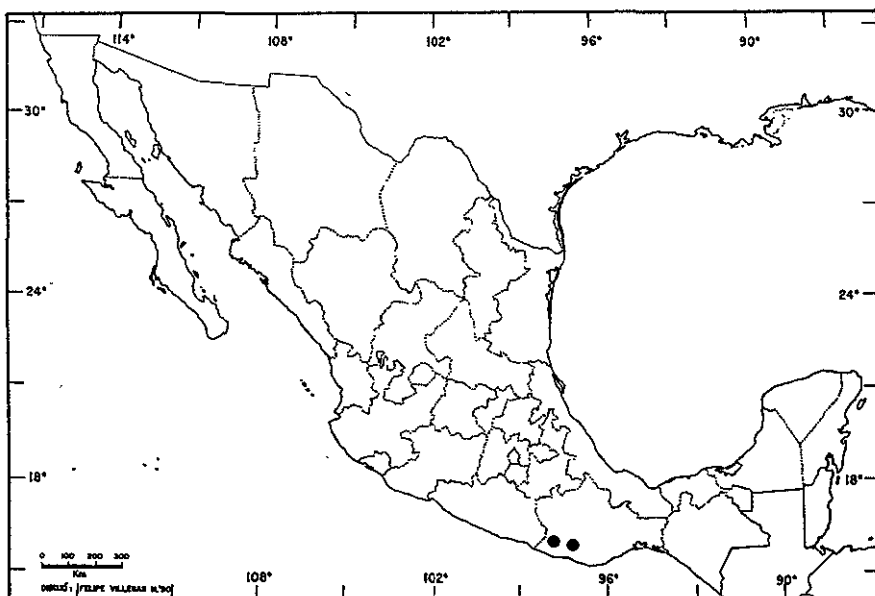


Fig. 42. Distribución conocida de *Mormodes uncia*.

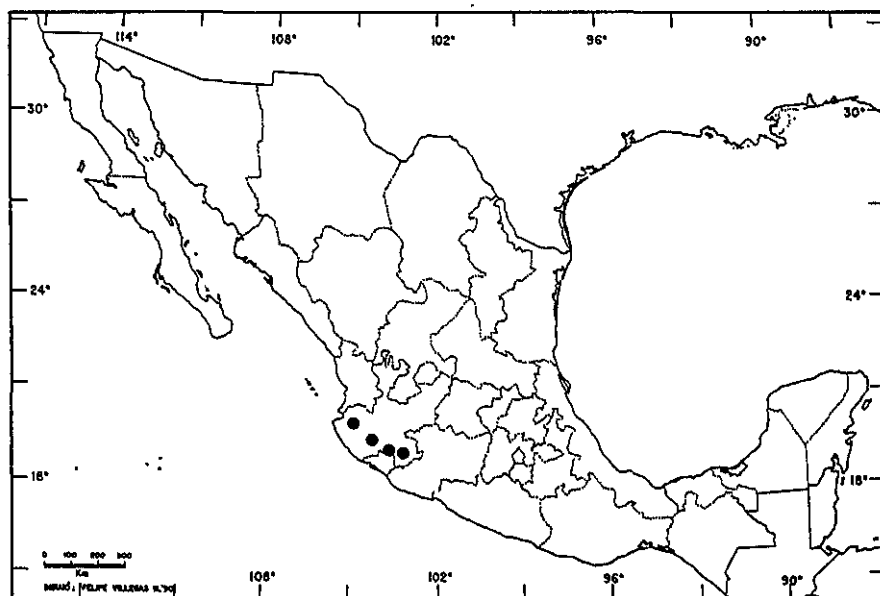


Fig. 43. Distribución conocida de *Mormodes williamsii*.

Fenología reproductiva. Floración principalmente en junio (registrada solamente de ejemplares cultivados). No se observó la fructificación.

Fragancia floral y polinizadores. No se conoce la composición química de la fragancia ni se cuenta con datos sobre los polinizadores.

Estado de conservación. Considerada en peligro de extinción (SEDESOL 1994). Esta especie tiene una distribución geográfica muy limitada, marcada especificidad de hábitat y el número y tamaño de las poblaciones es muy pequeño (Soto 1994).

Discusión e historia taxonómica. Aunque el holotipo de *M. uncia* fue destruido en Berlín en 1943, existe una fotografía del mismo en el Herbario AMES que incluye un dibujo de la flor por H. G. Reichenbach y permite identificar inequívocamente la especie. No ha sido posible localizar ejemplares herborizados en las colecciones examinadas y aparentemente no existe uno solo a nivel mundial.

Mormodes uncia es inconfundible a causa de la peculiar flexión del labelo, el cual es cóncavo-tubular, aproximadamente con la forma de una pipa, como consecuencia de que los márgenes laterales son involutos y el ápice incurvado. También se caracteriza por presentar el margen distal del labelo irregularmente fimbriado. En otros aspectos es muy similar a otras especies de *Coryodes* del occidente de México, particularmente a *M. luxata*.

La relación espacial entre la columna y el labelo en la antesis es similar a la que se presenta en *M. aromatica* y sus aliados (cf. Fig. 12-M). En ambos casos el ápice del labelo forma una pequeña cavidad que alberga el ápice de la columna y el filamento, mientras que el resto del labelo sirve probablemente como asidero para el polinizador. Sin embargo, no hay observaciones de la polinización que permitan sustentar o descartar una posible convergencia.

Etimología. El epíteto específico, *uncia*, era el nombre dado al guepardo, chita u onza (*Acinonyx jubatus*) en la antigua Persia y alude sin duda al perianto manchado que recuerda la piel del felino. El epíteto específico *greenii* fue aplicado en honor de Mr. Charles Green, destacado jardinero y cultivador de orquídeas inglés de mediados del siglo XIX que tuvo bajo su cuidado importantes colecciones privadas (Hooker 1869).

Ejemplares examinados. MEXICO. OAXACA: km 184.7, Pto. Escondido road, 5775 ft, on rocks in tall, mixed pine-oak cloud forest, coll. Dec. 20, 1973, flowered in cult June 25, 1977, G. Pollard Jr. sub E. W. Greenwood 432 (flores en líquido, diapositivas, AMO); on Puerto Escondido road, cult. Houston, D. G. Hunt s.n. (fotografía, AMO); Cerro Gavilán, entre Jamiltepec e Ixtayutla, 2100 m, A.B. Lau s.n. (fotografía, AMO); distrito de Juquila, km 172 de la carretera Oaxaca-Puerto

Escudido (MEX-190), 16°12' N, 97°08' W, 1720-1850 m s.n.m., bosque húmedo secundario de *Pinus chiapensis* y *P. maximinoi*, *Quercus scytophylla* y *Carpinus caroliniana*, muy rara, en el suelo en sombra densa creciendo en materia orgánica y madera podrida, colecta nov. 21, 1992, *M. Soto 7434* (planta en cultivo).

8. *Mormodes williamsii* Hort. ex G. Nicholson, Ill. Dict. Gard. 2: 385. 1885. Tipo: No indicado en el protólogo y no localizado. Lectotipo [aquí designado]: La ilustración a color preparada por John Day el 4 de julio de 1885 a partir de una planta importada por Sander (probablemente la misma importación que el material visto por G. Nicholson), *J. Day's Scrapbooks of Orchid Drawings* 46: 55-56, K! (inéd.)

Mormodes luxatum Lindl. var. *eburneum* Rchb. f., Gard. Chron. n.s. 18: 13. 1o. de julio de 1882. Tipo: Una inflorescencia recibida del *Dr. Patterson* [s.n.] (Holotipo: no localizado). Lectotipo [aquí designado]: La ilustración [probablemente a partir de la inflorescencia original] publicada por H. G. Reichenbach en *Gard. Chron. n.s. 18: 145-145, Fig. 27, 29* de julio de 1882).

Mormodes luxata Lindl. var. *punctata* Rchb. f., Gard. Chron. n.s. 24: 134. 1885. Tipo: una flor enviada por *F. Sander* [s.n.] (Holotipo: W!).

Mormodes pabstiana Cárdenas, Ramírez & Rosillo, *Orquidea* (Mexico City) 9: 71. 1983. Tipo: **MEXICO. JALISCO:** municipio de Tecalitlán, en bosque de pino-roble a 1900 m de altitud, junio 1981, *J. Cárdenas, A. Ramírez y S. Rosillo s.n.* (Holotipo: **AMO!**; los isotipos en **ENCB, HB y K** indicados en el protólogo no fueron localizados).

Seudobulbos ovoides, ovoide-fusiformes o cónico-fusiformes, 7-15 cm de largo, 3-5.5 cm de diámetro. **Láminas foliares** 6-8, verdes y glaucescentes en el haz, conspicuamente glaucas en el envés, 20-45 cm de largo, 1.5-7 cm de ancho. **Inflorescencia** arqueado-péndula, 19-60 cm de largo; pedúnculo glauco, 9-25 cm de largo, 5-10 mm de diámetro, con 4-7 brácteas, las superiores ovadas, subagudas, herbáceas en anthesis, de 13-32 mm de largo; racimo denso, con (2)10-25 flores. **Brácteas florales** ovadas, cóncavas, escariosas, agudas a acuminadas, las inferiores muy grandes, disminuyendo gradualmente en tamaño, 6-30 mm de largo. **Flores** monomórficas, protándricas, hemirresupinadas; coloración: perianto color blanco marfil o blanco crema, el labelo siempre con una banda longitudinal rojo-púrpura en los 2/3 basales, en ocasiones todos los segmentos con numerosos puntos rojo-púrpura principalmente en las superficie adaxial color marfil. **Ovario** verde pálido glauco, recurvado, 30-45 mm de largo, 3.5-4 mm de diámetro cerca

del ápice. **Sépalo dorsal** extendido o algo reflexo, incurvado, lanceolado-elíptico, agudo, cortamente aristado, márgenes ligeramente recurvados, ápice ligeramente conduplicado, 38-42 mm de largo, 12-19 mm de ancho. **Sépalos laterales** en posición muy desigual, el del lado cerrado de la flor incurvado, ligeramente cóncavo, el del lado abierto extendido, casi plano, ambos oblicuamente lanceolado-elípticos, agudos, aristados, márgenes recurvados, ápice ligeramente conduplicado y dorsalmente quillado, 35-45 mm de largo, 12-16 mm de ancho. **Pétalos** en posición muy desigual, el del lado cerrado de la flor incurvado, cóncavo, envolviendo la mitad interior del labelo, el del lado abierto extendido, casi plano, ambos ampliamente ovados, agudo-acuminados, cortamente aristados, márgenes recurvados, algo ondulados, ápice ligeramente conduplicado, 38-44 mm de largo, 22-25 mm de ancho. **Labelo** cocleariforme, más ancho que largo, con un sulco o concavidad longitudinal amplia en la mitad apical que es visible como una zona prominente en el exterior, trilobado arriba de la mitad, base muy ampliamente cuneada, en posición natural 21-22 mm de largo y 34-35 mm de ancho, 35-44 mm de ancho entre los lóbulos laterales al extender; lóbulos laterales ampliamente semiovados (raramente angostos), obtusos o raramente agudos, diminutamente papilosos, con margen recurvado, eroso, 5-8 mm de largo, 10-12 mm de ancho; lóbulo medio transversalmente oblongo-semielíptico, con márgenes laterales ligeramente recurvados, 3-5 mm de largo, 16-18 mm de ancho, con apículo recurvado de ca. 4.5 mm de largo. **Columna** 18-20 mm de largo, ca. 5 mm de ancho, en la anthesis arqueada y torcida ca. 45°, el ápice situado en la cavidad del lóbulo medio; clinandrio bifido; filamento ligulado, ca. 4 mm de largo. **Antera** 7-8 mm de largo, ca. 4 mm de ancho. **Polinios** 2.48-2.80 mm de largo y 1.44-1.52 mm de diámetro en seco. **Cavidad estigmática** con margen basal ligeramente prominente. **Cápsula** similar en aspecto y tamaño a la de *M. luxata*. **Semillas** fusiformes, en promedio 1073 µm de largo y 264.8 µm de diámetro. **Fig. 44.**

Distribución y hábitat. Endémica de la Sierra de la Madre del Sur y su confluencia con el Eje Volcánico Transversal, en Jalisco y probablemente Colima (Fig. 43). Creciendo sobre la corteza de árboles vivos (principalmente *Quercus* spp.) y en tocones de *Pinus* y otros árboles, principalmente en filos, cimas de cerros y otros sitios expuestos, en bosque mesófilo de montaña y bosque húmedo de pino y encino de 1600 a 2100 m s.n.m.

Fenología reproductiva. Florece de julio a septiembre. Cápsulas maduras iniciando la dehiscencia fueron observadas en el campo a principios de abril.

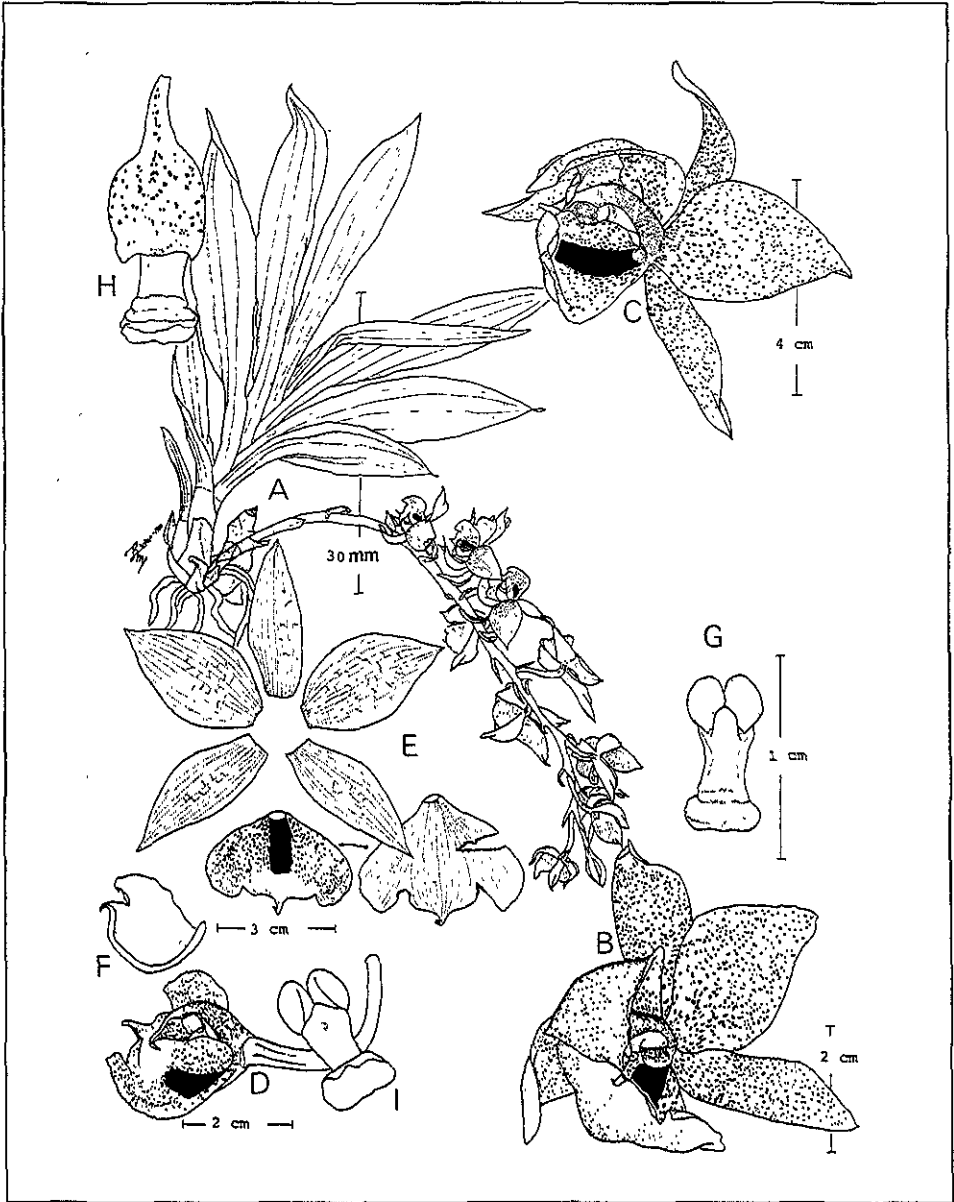


Fig. 44. *Mormodes williamsii* Hort. ex G. Nicholson. Basado en una planta de Jalisco (*Salazar 3685*). A, hábito. B, flor de frente. C, flor de lado. D, labelo y columna de lado. E, segmentos del perianto con el labelo sin extender y extendido totalmente. F, corte longitudinal del labelo. G, polinario sin antera, vista abaxial. H, polinario con antera, vista abaxial. I, polinario sin antera, vista adaxial. Dibujo de R. Jiménez Machorro.

Fragancia floral y polinizadores. La fragancia de las flores de una planta muestreada está dominada por 1,8-cineol (38.96%), 1,4-dimetoxibenceno (12.49%) y acetato de feniletilo (10.97%), con participación minoritaria de 2-hidroxibenzoato de metilo (4.81%), α -pineno (4.14%), (E) β -ocimeno (3.54%), linalool (2.89%), mirceno (1.51%) y benzoato de metilo (1.2%). Cualitativa y cuantitativamente la fragancia de *M. williamsii* es muy similar a la de *M. maculata* y en menor grado a la de *M. nagelii*, esta última careciendo por completo de 1,8-cineol. *Mormodes williamsii* es la única especie del género en cuya fragancia se ha detectado linalool.

No se cuenta con información sobre los polinizadores.

Discusión e historia taxonómica. Cuando fueron introducidas a Europa en la segunda mitad del siglo XIX, las dos variantes de color de esta especie fueron descritas como las variedades *eburnea* y *punctata* de *M. luxata*. Sin embargo, en 1885 George Nicholson retomó un nombre que aparentemente estaba siendo usado entre los horticultores, *M. williamsii*, publicando formalmente una especie. Dicha combinación ha sido atribuida a otros autores (p.ej., "*M. williamsii* Moore" en Stein 1892; "*M. williamsii* Kraenzl." en Schlechter 1915), pero el proponente original fue Nicholson. Sin embargo, durante los últimos tres lustros del siglo pasado esta especie fue referida repetidamente en la literatura hortícola europea ya sea como *M. luxata* o como *M. luxata* var. *eburnea* (p.ej., André 1889; Rolfe 1889, 1897).

Mormodes williamsii se distingue consistentemente de *M. luxata* por la inflorescencia péndula, el racimo denso (no distico), el labelo transversalmente en forma de cuchara (no sacciforme ni comprimido en sentido antero-posterior) y sin un engrosamiento que delimita una concavidad apical, y el ápice del clinandrio bifido (vs. obscuramente emarginado; ver Tabla 18). Ambas especies son simpátricas en el oriente de Jalisco y han sido halladas en localidades cercanas entre sí, pero nunca mezcladas. *Mormodes williamsii* parece encontrarse preferentemente en sitios muy expuestos al viento en cimas de cerros y filos mientras que *M. luxata* ha sido localizada en laderas y cañadas relativamente protegidas. Por otra parte, en el occidente de Jalisco *M. williamsii* es simpátrica con *M. pardalinata* y parece haber una separación de hábitat análoga a la mencionada con respecto a *M. luxata*. *Mormodes pardalinata* se distingue de *M. williamsii* por las flores resupinadas, más abiertas (esto es, el pétalo hacia el cual se tuerce la columna no encierra el labelo), el labelo ligeramente cóncavo y conspicuamente incurvado (no transversalmente cocleariforme), con un engrosamiento transversal arriba de la mitad y los polinios hendidos en el

ápice (Tabla 18).

El labelo ilustrado en las claves de Pabst (1978, 1982) como *M. luxata* en realidad representa a *M. williamsii* y se basó en un ejemplar mexicano sin datos precisos de localidad (*Schwartz sub Östlund 4977*). Varios ejemplares citados por McVaugh (1985) como *M. luxata* pertenecen aquí (ver discusión bajo *M. luxata*).

Cárdenas et al. (1983) propusieron una nueva especie de Jalisco como *M. pabstiana*, distinguiéndola de *M. saccata* (= *M. luxata*) por las flores semiabiertas (vs. casi cerradas), los sépalos y pétalos más bien ovado-lanceolados (en lugar de elípticos), el labelo transversalmente en forma de cuchara (esto es, cocleariforme) y el aroma más perfumado (la antera redondeada vs. angostamente triangular evidentemente fue un error de observación). Un examen del holotipo, incluyendo una flor rehidratada, mostró que esta planta debe ser referida a *M. williamsii*, difiriendo de otros ejemplares solamente en la posesión de lóbulos laterales del labelo más angostos.

Estado de conservación. Aparentemente no amenazada. Aunque esta especie tiene una distribución relativamente restringida, la presión de colecta y la destrucción del hábitat parecen ser moderadas. Lo vistoso de su floración, sin embargo, la hace muy deseable desde el punto de vista hortícola.

Etimología. El epíteto específico *williamsii* aparentemente alude a Benjamin S. Williams, destacado horticultor inglés del siglo XIX y autor de numerosas obras, incluyendo el célebre "Orchid Grower's Manual." El epíteto específico *pabstiana* honra al orquideólogo brasileño Guido F. J. Pabst, dedicado durante varios años al estudio del género *Mormodes*. Los epítetos varietales *eburnea* y *punctata* se derivaron de los términos latinos que significan "color marfil" y "punteado", respectivamente, aludiendo a la coloración de las flores.

Ejemplares examinados. MEXICO. "COLIMA" [probablemente JALISCO]: Faldas del Volcán de Colima, recibido con carta del 25 de junio de 1978, *S. Dickinson s.n.* (AMO). JALISCO: Municipio de Tecalitlán, 38 km al S de Cd. Guzmán, carretera a Pihuamo, a 45 km al SE de Llanitos, brecha a Canutillo y de ahí 2 km por brecha a Las Conchas, 2050 m, bosque de pino y encino, degradado, dominancia de *P. oocarpa*, suelo profundo amarillento, sobre árboles, flor crema y puntos púrpura, labelo con una raya de igual color, infrecuente, 19 de julio de 1988, *M. Fuentes 425 (MEXU)*; municipio de Talpa, entre Cuale y La Mina, ca. 1800 m, bosque de pino y encino, en lugar descubierto, muy escasa, 25 de julio de 1973, *R. González T. s.n.* (AMO); entre La Crucecita y El Desmoronado, ca. 1550 m, epífita, bosque mesófilo de montaña, agosto 22 de 1972, *R. González T. s.n.* (AMO); Chorrillo de las Minas de Oro, 2100 m, bosque pino y encino, epífita, muy escasa, 4 de septiembre de 1973, *R. González T. 930 (AMO, MICH)*; Cuale, colectada 1977, preparado de material cultivado 30 de julio 1978, *R. González T. sub Hágsater 5292 (AMES, AMO, ENCB, MICH)*; ca. km 26 de Talpa hacia Cuale, ca. 1 km antes del filo, entre el rancho La Crucecita y el sitio llamado El Desmoronado, 1800 m, bosque húmedo de pino y encino con *Abies* y elementos mesófilos,

epífita frecuente localmente, sobre *Quercus* sp formando colonia, cápsulas vistas al coleccionar, fragancia [a] fruta-vainilla, colecta 5 de abril de 1988, prensado de material cultivado 9 de agosto 1988, *G. A. Salazar et al. 3685 (AMO)*; ca. km 26 Talpa-Cuale, en el parteaguas, 1820 m s n m., bosque húmedo de pino y encino con *Abies* y elementos mesófilos, ambiente húmedo con viento constante, epífita frecuente sobre encino, formando colonia, fragancia rosáceo-afrutada, colecta 5 abril 1988, prensado de material cultivado 22 agosto de 1988, *G. A. Salazar et al. 3686 (AMO)*; mismos datos que el anterior, prensado de material cultivado 2 de septiembre, 1988, *G. A. Salazar et al. 3688 (AMO)*, Autlán, 1600 m s.n.m., bosque subtropical, julio de 1977, *S. Rosillo s.n. (AMO # 571)*, Autlán, 1600 m, en bosque subtropical, recibido en julio, 1978 de *S. Rosillo s.n. (AMO # 777)*. "VERACRUZ or CHIAPAS?" (probablemente JALISCO): septiembre 15, 1935, *A. Schwartz sub E. Östlund 4977 (AMES)*

Taxa excluidos y no reconocidos.

Mormodes luxatum Lindl. var. *purpuratum* Rchb. f., Gard. Chron. pt. II: 39. 1886. Tipo: un ejemplar cultivado por *T. Lawrence* [s.n.] (Holotipo: destruido en Berlín en 1943).

La descripción solamente se refiere a la coloración (flores malva-púrpura pálido, los sépalos y pétalos con líneas de numerosas manchas pequeñas del mismo color, los lóbulos laterales del labelo mucho más oscuros que el lóbulo medio) y no ha sido localizado material original que permita su identificación. En las formas de color manchadas de púrpura tanto de *M. pardalinata* como de *M. luxata* las flores adquieren un tono purpúreo casi homogéneo al difundirse el pigmento durante el proceso de marchitamiento.

Mormodes luxatum Lindl. var. *purpuratum* "G. Nicholson," Ill. Dict. Gard. 4, suppl. 569. 1988. Tipo: no se indicó un ejemplar o ilustración.

La breve descripción es muy similar a la provista por Reichenbach y aparentemente es una mera cita del nombre propuesto por él en 1886 (ver arriba).

Mormodes luxatum Lindl. var. *purpureum* Hort. ex Stein, Orchideenb. 362. 1892. Tipo: No indicado.

Probablemente un sinónimo de *M. pardalinata*. La descripción sólo indica que las flores son blanco amarillento con pardo-púrpura, la mitad basal del labelo con una marca rojo-púrpura.

Mormodes pardina Bateman var. *armeniaca* Rchb. f., Gard. Chron. pt. II: 390. 1879. Tipo: Planta cultivada por *W. Bull* (Holotipo: destruido en Berlín en 1943. Neotipo [aquí designado]: La ilustración a color en *J. Day's Scrapbooks of Orchid Drawings* 25: 25, K! [inéd.]).

La exigua descripción original no aporta elementos que permitan reconocer este taxon y el tipo fue destruido en Berlín durante la Segunda Guerra Mundial. Sin embargo, la ilustración de John Day indicada arriba aparentemente fue preparada de la misma planta de la cual una flor fue enviada a Reichenbach. Dicha ilustración muestra una especie muy diferente de *M. maculata* (= *M. pardina*) y que indudablemente pertenece a la sección *Mormodes*. Es probable que se trate de *M. carnevaliana* Salazar & G. Romero, conocida únicamente de la Región de las Guayanas (Salazar y Romero 1994).

LITERATURA CITADA.

- Ackerman, J. D. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biol. J. Linn. Soc.* 20: 301-314.
- Allen, P. H. 1949. Flora of Panama. Parte 3 (Orchidaceae), fascículo 4. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 36: 1-132
- Allen, P. H. 1959. *Mormodes lineatum*: a species in transition. *Amer. Orchid Soc. Bull.* 28: 411-414.
- Ames, O. y D. S. Correll. 1953. Orchids of Guatemala. *Fieldiana (Bot.)* 26: 509-514.
- André, E. 1889. *Mormodes luxatum*. *Rev. Hort.* 1889: 132-133, Fig.
- Anton, L. H., F. W. Ewers, R. Hammerschmidt y K. L. Klomparens. 1994. Mechanisms of deposition of epicuticular wax in leaves of broccoli, *Brassica oleracea* L. var *capitata* L. *New Phytol.* 126: 5050-510.
- Arditti, J. 1976. Post-pollination phenomena in orchid flowers. *Proceedings of the 8th World Orchid Conference*. Deutsche Orchideen-Gesellschaft. Frankfurt. Pp. 528-533.
- Arditti, J. 1992. *Fundamentals of Orchid Biology*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Arreaza, R. M. y A. M. Divassón. 1982. *Anatomía de Hoja y Pseudobulbo de Especies Pertenecientes a la Subtribu Catasetinae*. Tesis de Licenciatura. Universidad Católica Andrés Bello. Caracas.
- Backlund, A. y K. Bremer. 1998. To be or not to be - principles of classification and monotypic plant families. *Taxon* 47: 391-400.
- Barriel, V. y P. Tassy. 1998. Rooting with multiple outgroups: consensus versus parsimony. *Cladistics* 14: 193-200.

- Barthlott, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nord. J. Bot.* 1: 345-355.
- Barthlott, W. 1990. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. En: D. Claugher (ed.), *Scanning Electron Microscopy in Taxonomy and Functional Morphology*. The Systematics Association Special Volume No. 41. Clarendon Press. Oxford. Pp 69-74.
- Barthlott, W. y D. Frölich. 1983. Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicuticularer Wachs-Kristalloide: Ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. *Pl. Syst. Evol.* 142: 171-185.
- Bateman, J. 1838. *Mormodes pardina* Batem., sp. nov. *The Orchidaceae of Mexico and Guatemala*: t. 14.
- Bawa, K. S. y J. H. Beach. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 254-274.
- Bentham, G. y J. D. Hooker. 1883. *Genera Plantarum* 3, 2: 552.
- Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8. 407-427.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Benzing, D. H., A. Brent, D. Moscow, G. Peterson y A. Renfrow. 1982. Functional correlates of deciduousness in *Catasetum integerrimum* (Orchidaceae). *Selbyana* 7: 1-9.
- Blakeman, J. P. 1971. The chemical environment of the leaf surface in relation to growth of pathogenic fungi. En: T. F. Preece y C. H. Dickinson (eds.), *Ecology of Leaf Surface Microorganisms*. Academic Press. Londres. Pp. 255-268.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Bremer, K. y H.-E. Wanntorp. 1981. A cladistic classification of green plants. *Nord. J. Bot.* 1: 1-3.
- Campbell, J. A. 1984. A new species of *Abronia* (Sauria: Anguidae) with comments on the herpetogeography of the highlands of southern Mexico. *Herpetologica* 40: 373-381.
- Capriles, A. H. 1991. An evaluation of *Catasetinae* breeding. *Orchid Digest* 55: 84-89.
- Cárdenas, J., A. Ramírez y S. Rosillo. 1983d. *Mormodes pabstiana*, una nueva especie de Jalisco.

- Orquidea (Mexico City)* 9: 71-82.
- Carnevali, G. y G. A. Romero. 1996. The Guayana region. En: E. Hågsater y V. Dumont (eds.), *Orchids: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Orchid Specialist Group. Gland Pp. 73-79.
- Catling, P. M. y V. R. Catling. 1991. Anther-cap retention in *Tipularia discolor*. *Lindleyana* 6: 113-116.
- Chase, M. W. y H. G. Hills. 1992. Orchid phylogeny, flower sexuality, and fragrance-seeking. *BioScience* 42: 43-49.
- Chase M. W. y J. D. Palmer. 1989. Chloroplast DNA systematics of lilioid monocots: resources, feasibility, and an example from the Orchidaceae. *Amer. J. Bot.* 76: 1720-1730.
- Chase, M. W. y J. S. Pippen. 1990. Seed morphology and phylogeny in subtribe Catasetinae (Orchidaceae). *Lindleyana* 5: 126-133.
- Chiu, S., L. H. Anton, F. W. Ewers, R. Hammerschmidt y K. S. Pregitzer. 1992. Effects of fertilization on epicuticular wax morphology of needle leaves of Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae). *Amer. J. Bot.* 79: 149-154.
- Clay, K. 1993. Size dependent gender change in green dragon (*Arisaema dracontium*; Araceae). *Amer. J. Bot.* 80: 769-777.
- Correll, D. S. 1941. Studies in *Isochilus*, *Mormodes* and *Hexalectris*. *Bot. Mus. Leaflet*. 10: 1-20.
- Darwin, C. 1877. *The Various Contrivances by Which Orchids are Fertilized by Insects*. 2a. ed. University of Chicago Press. Chicago (reimpresión 1984).
- Davidse, G., M. Sousa, S. Knapp, R. C. Moran, R. Riba, F. Chiang y F. R. Barrie (eds.). 1995. *Flora Mesoamericana*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden, Natural History Museum (London). México, D.F.
- Denton, M. F. 1994. SEM analysis of leaf epicuticular waxes of *Sedum* section *Gormanina* (Crassulaceae). *Brittonia* 46: 296-308.
- Dodson, C. H. 1962. Pollination and variation in the subtribe Catasetinae (Orchidaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 49: 35-56.
- Dodson, C. H. 1975. *Dressleria* and *Clowesia*: a new genus and an old one revived in the Catasetinae (Orchidaceae). *Selbyana* 1: 130-137.

- Dodson, C. H. 1978. The catasetums (Orchidaceae) of Tapakuma, Guyana. *Selbyana* 2: 159-168.
- Dodson, C. H. 1980. *Mormodes frymirei* Dodson *Icon. Pl. Trop.* 2: lám. 170.
- Dodson, C. H., R. L. Dressler, H. G. Hills, R. M. Adams y N. H. Williams 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances *Science* 164: 1243-1249.
- Dressler, R. L. 1968. Observations on orchids and euglossine bees in Panama and Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 15: 143-183.
- Dressler, R. L. 1981. *The Orchids: Natural History and Classification*. Harvard University Press. Cambridge.
- Dressler, R. L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 373-394.
- Dressler, R. L. 1993a. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Dioscorides Press. Portland.
- Dressler, R. L. 1993b. *Field Guide to the Orchids of Panama and Costa Rica*. Cornell University Press. Ithaca.
- Dressler, R. L. y D. E. Mora-Retana. 1993. *Kefersteinia excentrica*, a distinctive new species from Costa Rica. *Orquidea (Mexico City)* 13: 261-264.
- Duncan, T. 1980. Cladistics for the practicing taxonomist - An eclectic view. *Syst. Bot.* 5: 136-148.
- Dunsterville, G. C. K. y L. A. Garay. 1979. *Venezuelan Orchids Illustrated: a Field Guide*. Vol. 2. Harvard University. Allston.
- Ebel, F. 1974. Beobachtungen über das Bewegungsverhalten des Pollinariums von *Catasetum fimbriatum* Lindl. während Abschluß, Flug und Landung. *Flora* 163: 342-356.
- Ernst, R. y E. Rodriguez. 1984. Carbohydrates of the Orchidaceae. En: J. Arditti (ed.), *Orchid Biology: Reviews and Perspectives*. Vol. 3. Cornell University Press. Ithaca. Pp. 223-260.
- Fahn, A. 1974 *Plant Anatomy*. 2a. ed. Pergamon Press. Nueva York.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Forey, P. L. 1992. Formal classification. En P. L. Forey, C. J. Humphries, I. L. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams, *Cladistics: a Practical Course in Systematics*. The Systematics Association Publication No. 10. Oxford. Pp. 160-169.
- Fowlie, J. A. 1965. Obscure species: two peculiar species of *Mormodes* from Costa Rica, a new

- section for the genus (*Klotzschia*). *Orchid Digest* 29: 23-27.
- Fowlie, J. A. 1970. A showy new species from Mexico: *Mormodes* (Sect *Coryodes*) *sanguineoclastrum* Fowl. *Orchid Digest* 34: 215-217
- Fowlie, J. A. 1972. Another new species of *Mormodes* of the basal flowering section from Mexico: *Mormodes calceolatum* Fowl., sp. nov. *Orchid Digest* 36: 228-230.
- Freudenstein, J. V. 1998. Paraphyly, ancestors, and classification - response to Sossef and Brummitt. *Taxon* 47: 95-104
- Freudenstein, J. V. y F. N. Rasmussen. 1996. Pollinium development and number in the Orchidaceae. *Amer. J. Bot.* 83: 813-824.
- García, A. 1990. *Técnicas y Procedimientos de Citogenética Vegetal*. 3a. ed. Colegio de Postgraduados. Montecillos. 144 pp.
- González Tamayo, R. 1976. Relación preliminar de orquídeas jaliscienses. *Orquidea (Mexico City)* 5: 329-349.
- González Tamayo, R. 1977. *Mormodes*: Algunas consideraciones estructurales de la flor. *Orquidea (Mexico City)* 6: 154-164.
- Good, R. 1974. *The Geography of the Flowering Plants*. 4a. Ed. Longman. Londres.
- Grant, V. 1981. *Plant Speciation*. 2a. ed. Columbia University Press. Nueva York.
- Greenwood, E. W. 1978. Glenn E. Pollard, estudioso de las orquídeas mexicanas. *Orquidea (Mexico City)* 7: 3-10.
- Gregg, K. B. 1975. The effects of light intensity on sex expression in species of *Cycnoches* and *Catasetum* (Orchidaceae). *Selbyana* 1: 101-112.
- Gregg, K. B. 1978. The interaction of light intensity, plant size, and nutrition in sex expression in *Cycnoches* (Orchidaceae). *Selbyana* 2: 212-223.
- Gregg, K. B. 1983. Variation in floral fragrances and morphology: incipient speciation in *Cycnoches*? *Bot. Gaz.* 144: 566-576.
- Greuter, W., F. R. Barrie, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, P. M. Jørgensen, D. H. Nicholson, P. C. Silva, P. Trehane y J. McNeill. 1994. International Code of Botanical Nomenclature (Tokio Code). *Regnum Veg.* 131: 1-389.
- Guttenberg, H. R. 1928. Studien an den Blüten der Orchideen-gattung *Mormodes* Lindl. *Jahrb. Wiss. Bot.* 68: 135-148.

- Gülz, P.-G. 1994. Epicuticular leaf waxes in the evolution of the plant kingdom. *J. Plant Physiol.* 143: 453-464.
- Hágsater, E. 1975. *Mormodes sanguineoclastrum* Fowl. en su hábitat natural. *Orquidea (Mexico City)* 5: 131-142.
- Hallam, N. D. y T. C. Chambers. 1970. The leaf waxes of the genus *Eucalyptus* L'Héritier. *Aust. J. Bot.* 18: 335-386.
- Hallam, N. D. y B. E. Juniper. 1971. The anatomy of the leaf surface. En: T. F. Preece y C. H. Dickinson (eds.), *Ecology of Leaf Surface Microorganisms*. Academic Press. Londres. Pp. 3-37.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical Trees and Forests: an Architectural Analysis*. Springer-Verlag. Nueva York.
- Hamer, F. 1974. *Las Orquídeas de El Salvador*. Vol. 2. Ministerio de Educación. San Salvador.
- Hamer, F. 1983. *Mormodes horichii* Fowlie. *Icon. Pl. Trop.* 9: t. 877.
- Hart, J. W. 1990. *Plant Tropisms and Other Growth Movements*. Unwin Hyman. Londres.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Urbana.
- Hillis, D. M. y J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* 42: 182-192.
- Hills, H. G., N. H. Williams y C. H. Dodson. 1972. Floral fragrances and isolating mechanisms in the genus *Catasetum* (Orchidaceae). *Biotropica* 4: 61-76.
- Holloway, J. P. 1971. The chemical and physical characteristics of leaf surfaces. En: T. F. Preece y C. H. Dickinson (eds.), *Ecology of Leaf Surface Microorganisms*. Academic Press. Londres. Pp. 39-53.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren y L. C. Barnett. 1990. *Index Herbariorum. Part 1: The Herbaria of the World*. 8a. ed. New York Botanical Garden. Nueva York.
- Hooker, J. D. 1869. *Mormodes greenii*. *Bot. Mag.* 95: t. 5802.
- Horich, C. L. 1976. The enigmatic *Mormodes* of Costa Rica. *Orchid Digest* 40: 219-222.
- Jackson, R. C. 1971. The karyotype in systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 327-367.
- Jones, K. y M. G. Daker. 1968. The chromosomes of orchids: III. *Catasetinae* Schltr. *Kew Bull.* 22: 421-427.
- Kashim, S. M. y P. R. M. Rao. 1986. Anatomical studies in relation to habitat tolerance in some

- epiphytic orchids. En: S. P. Vij (ed.), *Biology, Conservation and Culture of Orchids*. Affiliated East-West Press. Pp. 49-57
- Kennedy, D. E. 1971. An account on the rediscovery of *Mormodes luxatum* Lindl. *Orchid Digest* 35: 296-297.
- Knudsen, J. T., L. Tollsten y G. Bergström. 1993. Floral scents - A checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. *Phytochemistry* 33: 253-280.
- Kolattukudy, P. E. 1980. Cutin, suberin and waxes. En P. K. Stumpf (ed.), *The Biochemistry of Plants, vol. 4: Lipids, Structure and Function*. Academic Press. Nueva York. Pp. 571-645.
- Kurzweil, H. 1987. Developmental studies in orchid flowers I: Epidendroid and vandoid species. *Nord. J. Bot.* 7: 427-442.
- Lindley, J. 1836a. *Introd. Nat. Syst. Bot.* 2a. ed. Londres.
- Lindley, J. 1836b. *Mormodes atropurpurea*. *Bot. Reg.* 22: t. 1861.
- Lindley, J. 1842. *Mormodes luxatum*. *Bot. Reg.* 28: Misc. p. 60.
- Lindley, J. 1843a. *Mormodes luxatum*. *Bot. Reg.* 29: t. 33.
- Lindley, J. 1843b. *Mormodes aromaticum*. *Bot. Reg.* 29: t. 56.
- Lloyd, D. G. y K. S. Bawa. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evol. Biol.* 17: 255-238.
- Mally, D. 1986. Orchidaceae. En: D. E. Breedlove, *Listados Florísticos de México, IV. Flora de Chiapas*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. Pp. 218-229.
- Martin, J. T. y B. E. Juniper. 1970. *The Cuticles of Plants*. Edward Arnold Ltd. Edimburgo.
- McLeish, I., N. R. Pearce y B. R. Adams. 1995. *Native Orchids of Belize*. A. A. Balkema Publishers. Rotterdam.
- McVaugh, R. 1985. *Flora Novo-Galiciana*. Vol. 16 (Orchidaceae). The University of Michigan Press. Ann Arbor.
- Möller, J. D. y H. Rasmussen. 1984. Stegmata in Orchidales: character state distribution and polarity. *Bot. J. Linn. Soc.* 89: 53-76.
- Monnier, G. 1989. Breeding members of subtribe Catasetinae (*Mormodes*, *Cycnoches*, *Catasetum*) for flower longevity. *Orchid Digest* 53: 5-8.
- Monnier, G. 1992. Sexual polymorphism in the genus *Mormodes*. *Fl. Orchidist* 34: 180-184.
- Morgan, D. R. 1997. Decay analysis of large sets of phylogenetic data. *Taxon* 46: 509-517.

- Nilsson, L. A. 1981. The pollination ecology of *Listera ovata* (Orchidaceae). *Nord. J. Bot.* 1(4): 461-480.
- Nixon, K. y J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Olatunji, O. A. y R. O. Nengim. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 357-370.
- Osborne, R. y J. F. Stevens. 1996. Epicuticular waxes and glaucousness of *Encephalartos* leaves. *Phytochemistry* 42: 1335-1339.
- Pabst, G. F. J. 1968. El género *Mormodes* Lindl. en Colombia. *Orquideología* 3: 131-146.
- Pabst, G. F. J. 1978. An illustrated key to the species of the genus *Mormodes* Lindl. (Orchidaceae). *Selbyana* 2: 149-155.
- Pabst, G. F. J. 1982. Clave ilustrada de las especies del género *Mormodes* Lindl. *Orquideología* 15: 171-189.
- Pfitzer, E. 1889. Orchidaceae. En: A. Engler y K. Prantl (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* 2, 6. Pp. 52-218.
- van der Pijl, L. y C.H. Dodson. 1966. *Orchid Flowers. Their Pollination and Evolution.* University of Miami Press. Coral Gables.
- Porembski, S. y W. Barthlott. 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nord. J. Bot.* 8: 117-137.
- Pridgeon, A. M. 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 69: 921-938.
- Pridgeon, A. M. 1992 (ed.). *The Illustrated Encyclopedia of Orchids.* Timber Press. Portland.
- Pridgeon, A. M. y M. W. Chase. 1998. Phylogenetics of subtribe Catasetinae (Orchidaceae) from nuclear and chloroplast DNA sequences. *Proceedings of the 15th World Orchid Conference.* Pp. 275-281.
- Rasmussen, F. N. 1986. On the various contrivances by which pollinia are attached to viscidia. *Lindleyana* 1: 21-32.
- Rasmussen, H. 1986. The vegetative architecture of orchids. *Lindleyana* 1: 42-50.
- Reichenbach, H. G. 1879. *Mormodes pardina* var. *armeniaca*. *Gard. Chron.* pt. II: 390.
- Rodríguez, O. y V. Sosa. 1998. Polinización y biología reproductiva de la orquídea *Mormodes tuxtliensis* Salazar (resumen). Libro de Resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de

- Botánica y el XIV Congreso Mexicano de Botánica. México, D.F.
- Rolfé, R. A. 1889. *Mormodes luxatum*, Lindl. *Gard. Chron.* ser. 3, 6: 186.
- Rolfé, R. A. 1897. *Mormodes luxatum eburneum*. *Orch. Rev.* 5: 49-51
- Romero, G. A. 1987. Interacciones entre euglósidos machos (Euglossini, Apidae) y orquídeas con énfasis en el género *Catasetum*. *Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Bogotá, Colombia. Vol. II.* Pp. 77-88.
- Romero, G. A. 1990. Phylogenetic relationships in subtribe Catasetinae (Orchidaceae, Cymbidieae). *Lindleyana* 5: 160-181.
- Romero, G. A. 1992. Non-functional flowers in *Catasetum* orchids (Catasetinae, Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 109: 305-313.
- Romero, G. A. y G. Carnevali. 1989a. Novelty in the orchid flora of southern Venezuela. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 454-461.
- Romero, G. A. y G. Carnevali. 1989b. A new combination for the orchid flora of southern Venezuela: *Catasetum* \times *tapiriceps* Rchb. f. (pro sp.). *Lindleyana* 4: 127-134.
- Romero, G. y R. Jenny. 1992. New natural hybrids and nomenclatural novelties in *Catasetum* (Orchidaceae) from the Guianas, Ecuador and Peru. *Novon* 2: 241-248.
- Romero, G. A. y C. E. Nelson. 1986. Sexual dimorphism in *Catasetum* orchids: forcible pollen emplacement and male flower competition. *Science* 232: 1538-1540.
- Rosillo, S. 1979. *Mormodes pardalinata* Rosillo, nueva especie del estado de Jalisco, México. *Orquidea (Mexico City)* 7:169-174.
- Rosillo, S. 1983a. *Mormodes saccata* Rosillo, una nueva especie grandiflora del estado de Jalisco. *Orquidea (Mexico City)* 9: 31-46.
- Rosillo, S. 1983b. *Mormodes oceloteoides* Rosillo sp. nov. *Orquidea (Mexico City)* 9: 47-58.
- Rosillo, S. 1983c. *Mormodes ramirezii* Rosillo, una nueva especie de Jalisco, México. *Orquidea (Mexico City)* 9: 59-70.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F.
- Salazar, G. A. 1988. *Mormodes tuxtliensis*, una nueva especie de Veracruz. *Orquidea (Mexico City)* 11: 51-62.
- Salazar, G. A. 1990. *Mormodes cozticxochitl*, nueva especie del sur de México. *Orquidea (Mexico City)* 12: 75-80.

- Salazar, G. A. 1991. Quelques observations sur le genre *Mormodes*. *Orchidophile* 98: 167-172.
- Salazar, G. A. 1992a. The identity of *Mormodes atropurpurea* Lindley (Orchidaceae; Catasetinae) and a new species from southern Mexico. *Orquidea (Mexico City)* 12: 179-189.
- Salazar, G. A. 1992b. *Mormodes sotoana*, una nueva especie de México y Guatemala confundida con *M. ignea* (Orchidaceae. Catasetinae). *Orquidea (Mexico City)* 12: 261-267.
- Salazar, G. A. 1993. Orquídeas. En I. Luna y J. Llorente (eds.), *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. U.N.A.M. México. Pp. 251-285.
- Salazar, G. A. 1994a. Recent advances and problems in taxonomy of *Mormodes*. *Proceedings of the 14th World Orchid Conference, Glasgow, 1993*. Her Majesty Stationery Office. Glasgow. Pp. 100-104.
- Salazar, G. A. 1994b. A review of the buccinator-like *Mormodes* (Orchidaceae) of Mexico. *Orchid Digest* 58: 38-44.
- Salazar, G. A. 1995. Cambios nomenclaturales en *Mormodes* de Colombia. *Orquideologia* 19: 20-36.
- Salazar, G. A. 1998. Toward a sectional redefinition in *Mormodes*. *Proceedings of the 15th World Orchid Conference*. Naturalia. Turriers. Pp. 386-392.
- Salazar, G. A. y E. Hágsater. 1990. *Mormodes oestlundiana*, una nueva especie de Guerrero, México. *Orquidea (Mexico City)* 12: 65-74.
- Salazar, G. A. y G. A. Romero. 1994. Novelties in *Mormodes* (Orchidaceae) from the Venezuelan Guyana. *Lindleyana* 9: 255-263.
- Salazar, G. A. y J. B. F. da Silva. 1993. *Mormodes paraënsis*, a new orchid species from Brazil. *Lindleyana* 8: 73-76.
- Salazar, G. A. y M. A. Soto. 1996. El género *Lepanthes* Sw. en México. *Orquidea (Mexico City)* 14: 1-231.
- Sass, J. E. 1961. *Botanical Microtechnique*. 3a. ed. Iowa State University Press. Ames.
- Schlechter, R. 1915. *Die Orchideen*. Paul Parey. Berlin.
- Schlee, D. y F. Ebel. 1983. Note on the chemical nature of the adhesive of viscid discs in *Catasetum fimbriatum* Lindl. (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 70: 872-876.
- Schlessman, M. A. 1988. Gender diphasy ("sex choice"). En: J. Lovett Doust y L. Lovett Doust

- (eds.), *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press. Nueva York Pp. 139-153.
- Schultes, R. E. y A. S. Pease. 1963. *Generic Names of Orchids: their Origin and Meaning*. Academic Press. Nueva York y Londres.
- SEDESOL, 1994. Norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. *Diario Oficial de la Federación* 488: 2-60.
- Senghas, K. 1992. Subtribus Catasetinae. En: F. G. Brieger, R. Maatsch y K. Senghas (eds.), Schlechter, *Die Orchideen*. 3a. ed. Paul Parey. Berlín. Pp. 1574-1616.
- Soto, M. A. 1994. Population studies in Mexican orchids. En: A. Pridgeon (ed), *Proceedings of the 14th World Orchid Conference*. Her Majesty Stationery Office. Glasgow. Pp. 153-160.
- Stein, B. 1892. *Orchideenbuch*. Paul Parey. Berlín.
- Stevens, J. F., H. T. Hart, A. J. A. Pouw, A. Bolck y J. H. Zwaving. 1994. Epicuticular waxes of *Sedum series Rupestris*. *Phytochemistry* 36: 341-348.
- Swofford, D. L. 1993. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP), Version 3.1.1*. Illinois Natural Study Survey. Champaign.
- Welsen, P. C. 1997. Paraphyletic groups or what should a classification entail. *Taxon* 46: 99-103.
- Welsen, P. C. 1998. Phylogenetic versus Linnaean taxonomy, the continuing story. *Taxon* 47: 413-423.
- Whitten, W. M. y N. H. Williams. 1992. Floral fragrances of *Stanhopea* (Orchidaceae). *Lindleyana* 7: 130-153.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk. 1991. *The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures*. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. 19. Lawrence.
- Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). En: C. R. Metcalfe y L. Chalk (eds.), *Anatomy of the Dicotyledons*. 2a. ed. Clarendon Press. Oxford. Pp. 97-165.
- Williams, L. O. 1951. The Orchidaceae of Mexico. *Ceiba* 2: 1-321.

- Williams, N. H. 1974. The value of plant anatomy in orchid taxonomy. *Proceedings of the 7th World Orchid Conference*. Medellin, Colombia. Pp. 281-298.
- Williams, N. H. 1982. The biology of orchids and euglossine bees. En: J. Arditti (ed.), *Orchid Biology: Reviews and Perspectives, II*. Cornell University Press. Ithaca. Pp. 119-171.
- Williams, N. H. y C. H. Dodson. 1972. Selective attraction of male euglossine bees to orchid floral fragrances and its importance in long distance pollen flow. *Evolution* 26: 84-95.
- Williams, N. H. y W. M. Whitten. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biol. Bull.* 164: 355-395.
- Zimmer, K. 1991. Tissue culture of some orchids by root tips. *Orchid Digest* 55: 126-128.
- Zimmerman, J. K. 1990. Role of pseudobulbs in growth and flowering of *Catasetum viridiflavum* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 77: 533-54.