

00381:
51



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

REVISIÓN DE LA SECCIÓN *ORCHEOSANTHUS*,
DEL GÉNERO *PINGUICULA*
(LENTIBULARIACEAE)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS, BIOLOGÍA

P R E S E N T A

Sergio Zamudio Ruiz

991435

DIRECTOR DE TESIS: DR. JERZY RZEDOWSKI ROTTER



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 la memoria de mis padres:
Concepción Ruiz Ramírez y
Ricardo Marcos Zamudio Vargas,
de quienes recibí las mejores
lecciones de la vida.**

CONTENIDO

	Pág.
Agradecimientos	15
Resumen	17
Abstract	18
Introducción	21
Antecedentes	25
Objetivos	31
Materiales y Métodos	31
Revisión bibliográfica	31
Trabajo de herbario	31
Trabajo de campo	34
Estudio palinológico	34
Estudio de las semillas	35
Análisis fenético	35
Análisis cladístico	35
Decisiones taxonómicas	35
Tratamiento taxonómico	36
Resultados	37
Caracteres morfológicos de interés taxonómico	37
Hábito y forma de crecimiento	37
Forma de crecimiento y clima	40
Forma y tamaño de las hojas	41
Pedúnculos	44
Flores	44
Morfología de los granos de polen	54

	Pág.
Cápsula	55
Semilla	57
Cromosomas	57
Fenología	61
Ecología	62
Distribución geográfica	64
Origen y evolución de la sección <i>Orcheosanthus</i>	68
Importancia hortícola del género <i>Pinguicula</i>	70
Estado de conservación	72
Delimitación de la sección	75
Análisis fenético de la sección <i>Orcheosanthus</i>	78
Análisis cladístico de la sección <i>Orcheosanthus</i>	86
Tratamiento taxonómico	110
Lentibulariaceae	110
<i>Pinguicula</i>	110
Subgénero <i>Pinguicula</i>	111
Sección <i>Orcheosanthus</i>	112
<i>Pinguicula colimensis</i>	115
<i>Pinguicula cyclosecta</i>	118
<i>Pinguicula elizabethiae</i>	122
<i>Pinguicula esseriana</i>	127
<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	129
<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	136
<i>Pinguicula gypsicola</i>	140
<i>Pinguicula macrophylla</i>	144
<i>Pinguicula mesophytica</i>	149
<i>Pinguicula moctezumae</i>	153

	Pág.
<i>Pinguicula moranensis</i>	157
<i>P. moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	160
<i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>	182
<i>Pinguicula oblongiloba</i>	193
<i>Pinguicula orchidioides</i>	202
<i>Pinguicula zecheri</i>	207
Especies excluidas	213
Discusión	214
Conclusiones	220
Literatura citada	222

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1. Tipos de crecimiento en <i>Pinguicula</i>	38
Fig. 2. Tipos de rosetas de invierno de la sección <i>Orcheosanthus</i>	39
Fig. 3. Representación esquemática de las “hojas de verano” de la sección <i>Orcheosanthus</i>	42
Fig. 4. Representación esquemática de las “hojas de invierno” de la sección <i>Orcheosanthus</i>	43
Fig. 5. Variación de las flores en <i>Pinguicula esseriana</i> var. <i>esseriana</i> en el estado de Querétaro	45
Fig. 6. Variación en la posición de los lóbulos de la corola en <i>Pinguicula</i> <i>moranensis</i>	46
Fig. 7. Variación de las corolas de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	47
Fig. 8. Desarrollo de la flor desde el botón hasta la dehiscencia	48
Fig. 9. Pelos del interior del tubo de la corola y del espolón de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	50
Fig. 10. Variación en el color de las flores del complejo <i>P. moranensis</i>	53
Fig. 11. Granos de polen vistos al microscopio electrónico de barrido	56
Fig. 12. Semillas vistas al microscopio electrónico de barrido	58
Fig. 13. Semillas vistas al microscopio electrónico de barrido	59
Fig. 14. Distribución conocida de la sección <i>Orcheosanthus</i>	65
Fig. 15. Distribución de <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>moranensis</i> , <i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i> y <i>P. zecheri</i>	68
Fig. 16. Distribución de <i>Pinguicula oblongiloba</i> , <i>P. orchidioides</i> y <i>P. macro-</i> <i>phylla</i>	69
Fig. 17. Diferencias entre la sección <i>Orcheosanthus</i> y la sección <i>Longitubus</i>	77

	Pág.
Fig. 18. Dendrograma resultado del análisis fenético	82
Fig. 19. Distribución tridimensional de las especies de <i>Pinguicula</i> sometidas al análisis fenético	84
Fig. 20. Cladograma de consenso estricto de las secciones del subgénero <i>Pinguicula</i>	89
Fig. 21. Cladograma de consenso estricto de la sección <i>Orcheosanthus</i> , obtenido en el primer análisis	94
Fig. 22. Cladograma de consenso estricto de la sección <i>Orcheosanthus</i> obtenido en el segundo análisis	98
Fig. 23. Cladograma representativo de la sección <i>Orcheosanthus</i> obtenido en el segundo análisis	99
Fig. 24. <i>Pinguicula colimensis</i>	116
Fig. 25. Distribución de <i>Pinguicula colimensis</i>	117
Fig. 26. <i>Pinguicula cyclosecta</i>	120
Fig. 27. Distribución de <i>Pinguicula cyclosecta</i>	121
Fig. 28. <i>Pinguicula elizabethiae</i>	124
Fig. 29. Distribución de <i>Pinguicula elizabethiae</i>	125
Fig. 30. Comparación entre <i>Pinguicula elizabethiae</i> , <i>P. cyclosecta</i> y <i>P. coli-</i> <i>mensis</i>	128
Fig. 31. <i>Pinguicula esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	131
Fig. 32. Distribución de <i>Pinguicula esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	132
Fig. 33. Variación de las flores de <i>Pinguicula esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	135
Fig. 34. <i>Pinguicula esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	137
Fig. 35. Distribución de <i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	138
Fig. 36. <i>Pinguicula gypsicola</i>	142
Fig. 37. Distribución de <i>Pinguicula gypsicola</i>	143
Fig. 38. <i>Pinguicula macrophylla</i>	146

	Pág.
Fig. 39. Distribución de <i>Pinguicula macrophylla</i>	147
Fig. 40. <i>Pinguicula mesophytica</i>	151
Fig. 41. Distribución de <i>Pinguicula mesophytica</i>	152
Fig. 42. <i>Pinguicula moctezumae</i>	155
Fig. 43. Distribución de <i>Pinguicula moctezumae</i>	156
Fig. 44. <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	162
Fig. 45. Distribución de <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	165
Fig. 46. Fotografías del tipo de <i>Pinguicula moranensis</i>	176
Fig. 47. Ilustraciones de <i>Pinguicula bakeriana</i> y <i>Pinguicula rosei</i>	179
Fig. 48. Variación de las “rosetas de invierno” de <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	181
Fig. 49. <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>	183
Fig. 50. Distribución de <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>	185
Fig. 51. <i>Pinguicula oblongiloba</i>	195
Fig. 52. Distribución de <i>Pinguicula oblongiloba</i> y <i>Pinguicula orchidioides</i>	196
Fig. 53. Ilustración tipo de <i>Pinguicula oblongiloba</i>	201
Fig. 54. <i>Pinguicula orchidioides</i>	203
Fig. 55. <i>Pinguicula zecheri</i>	209
Fig. 56. Distribución de <i>Pinguicula zecheri</i>	210
Fig. 57. Variación de la corola de <i>Pinguicula zecheri</i>	213

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Variación en el color de la flor de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	52
Cuadro 2. Características de los granos de polen de la sección <i>Orcheosanthus</i>	55
Cuadro 3. Números cromosómicos conocidos de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	60
Cuadro 4. Épocas de floración de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	62
Cuadro 5. Características ecológicas de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	63
Cuadro 6. Preferencias por el sustrato geológico de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	67
Cuadro 7. Distribución y estatus de conservación de las especies de la sección <i>Orcheosanthus</i>	73
Cuadro 8. Lista de especies usadas en el análisis fenético de la sección <i>Orcheosanthus</i>	78
Cuadro 9. Matriz de datos PINC.DAT de la sección <i>Orcheosanthus</i>	80
Cuadro 10. Caracteres usados en el análisis cladístico de las secciones del subgénero <i>Pinguicula</i>	88
Cuadro 11. Matriz de datos de las secciones del subgénero <i>Pinguicula</i>	89
Cuadro 12. Lista de especies usadas en el primer análisis cladístico	90
Cuadro 13. Lista de caracteres y estados de caracter utilizados en el primer análisis cladístico	91
Cuadro 14. Matriz de datos utilizada en el primer análisis cladístico	93
Cuadro 15. Lista de caracteres y estados de caracter utilizados en el segundo análisis cladístico	95

	Pág.
Cuadro 16. Matriz de datos A: PIN.PAU utilizada en el segundo análisis	97
Cuadro 17. Comparación entre <i>Pinguicula elizabethiae</i> , <i>P. cyclosecta</i> y <i>P.</i> <i>colimensis</i>	126
Cuadro 18. Comparación entre <i>Pinguicula esseriana</i> var. <i>esseriana</i> y <i>Pinguicula esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	139
Cuadro 19. Diferencias entre <i>Pinguicula gypsicola</i> y <i>Pinguicula moctezumae</i>	157
Cuadro 20. Diferencias entre <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>moranensis</i> y <i>Pinguicula moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>	192

AGRADECIMIENTOS

Numerosas personas me han ayudado durante los estudios de posgrado y en la realización de la tesis, a todos ellos les expreso mi más sincera gratitud.

Agradezco de manera muy especial a las siguientes personas que intervinieron de manera directa en mi formación académica y en la elaboración de la tesis:

Al Dr. Jerzy Rzedowski Rotter por la dirección de la tesis, por el tiempo dedicado a resolver mis dudas y el invertido en las exhaustivas revisiones de los manuscritos preliminares. Muchas gracias por sus enseñanzas, por su paciencia y por su apoyo incondicional.

A los doctores Fernando Chiang Cabrera y José Luis Villaseñor Ríos, miembros de mi comité tutorial, por su valiosa asesoría y enseñanzas durante los estudios de posgrado y en la realización de la tesis.

A los doctores Fernando Chiang, Alfonso Delgado, Rosaura Grether, Rafael Lira, Francisco Lorea, Jerzy Rzedowski y José Luis Villaseñor por aceptar ser miembros del jurado y por la revisión de la tesis, con sus correcciones y sugerencias ayudaron a mejorarla en todos sus aspectos.

A la Maestra Graciela Calderón Díaz Barriga por su amistad, el apoyo brindado y solidaridad para superar esta etapa.

Al Dr. Rodolfo Palacios (q. en p. d.) del Laboratorio de Palinología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional por su ayuda en la descripción de los granos de polen.

Al Ing. Tiburcio Láez Aponte del Laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Ecología, A.C. quien me ayudó con la toma de fotografías de los granos de polen y semillas de las especies de *Pinguicula*.

A la M. en C. Silvia Espinosa, del Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias, por las fotografías de granos de polen y semillas y por compartir conmigo información inédita de su tesis doctoral.

A los encargados de los herbarios A, B, BH, BM, CAS, CHAPA, CU, DS, ENCB, F, FCME, FR, GH, HAL, IBUG, IEB, K, LL, M, MEXU, MICH, MO, NY, P, PH, POM, RSA, TEX, UAMIZ, UAT, UC, UMO, W, WIS, XAL, por el préstamo de ejemplares del género *Pinguicula* de México y Centroamérica.

Al Dr. Jean Noel Labat del Museo de Historia Natural de París por proporcionarme las fotografías del tipo de *Pinguicula moranensis*.

A la Maestra Nelly Diego de la Facultad de Ciencias, por su hospitalidad al darme un espacio y permitirme trabajar en su laboratorio durante los estudios de posgrado.

A la Dra. Heike Vibrans y a Ursula Dittrich por su ayuda con la traducción del alemán al español de varios capítulos de la obra de Casper 1966b.

A Rogelio Cárdenas por su entusiasmo en la realización de los dibujos que ilustran la tesis.

A Josefina Bautista por su cuidadoso trabajo en la formación del escrito.

A mi esposa Rosa María Murillo por su entusiasta apoyo y constante solidaridad.

Durante las numerosas salidas de campo realizadas en busca de plantas de *Pinguicula* conté con la colaboración y disfruté de la compañía de las siguientes personas: Eleazar Carranza, Miguel Cházaro, Armando Contreras, Rafael Fernández, Claudia Gallardo, Lucio Lozada, Gilberto Ocampo, Ricardo Zirahuén Ortega, Emmanuel Pérez Calix y Ricardo de Santiago.

El Instituto de Ecología, A.C., a través del departamento de Flora del Bajío, me brindó las facilidades necesarias para realizar los estudios de posgrado y la elaboración de la tesis, así como el apoyo para las salidas de campo.

RESUMEN

Se hace una revisión taxonómica de la sección *Orcheosanthus* (*Pinguicula*, Lentibulariaceae), propuesta en 1844 por A. De Candolle, quien la caracterizó con corolas purpúreas, profundamente bilabiadas, con cinco lóbulos subiguales, tubo ampliamente infundibuliforme, muy corto y espolón largo, que supera en longitud al tubo y al limbo.

Esta sección incluye un conjunto de especies estrechamente relacionadas, distribuidas en México y Centroamérica. Presenta gran complejidad taxonómica, por lo que el número de taxa que la forman y su identidad precisa han sido aspectos muy discutidos entre los botánicos que la han estudiado.

Para definir la identidad y el verdadero número de especies que forman este taxon, se revisaron los ejemplares depositados en 35 herbarios de México y otras partes del mundo, incluyendo los especímenes tipo. Se realizaron colectas de muestras para herbario y material vivo en varias regiones del país, sobre todo en las localidades tipo.

Se estudiaron los granos de polen y semillas para ver si estas estructuras nos permitían distinguir a las especies.

Usando los caracteres de la morfología externa de las plantas se realizó un análisis fenético para evaluar el grado de semejanza entre los taxa y otro cladístico para averiguar si la sección se comporta como un grupo natural o monofilético y explorar las relaciones filogenéticas que guardan las especies.

Los resultados obtenidos en el análisis fenético muestran a la sección como un grupo bien definido por sus caracteres morfológicos y el análisis cladístico confirma que la sección *Orcheosanthus* es un grupo monofilético sustentado por dos sinapomorfias: el tubo de la corola muy corto, ampliamente infundibuliforme y el espolón más largo que el tubo y que el limbo de la corola. Sin embargo, la relación filogenética de las especies no se resuelve, ni se respalda la división de la sección en subsecciones y series, como lo propuso Casper en 1966.

Como resultado de la revisión taxonómica, en la sección *Orcheosanthus*, se reconocen 14 taxa, representados por 12 especies y dos variedades, en comparación con las seis especies citadas por Casper en 1966 para la misma categoría.

Se aclaró la situación taxonómica y nomenclatural de *Pinguicula orchidioides* DC., así como la de *P. moranensis* Kunth en Humb., Bonpl. et Kunth y se describieron cuatro nuevos taxa: *P. elizabethiae* Zamudio, *P. mesophytica* Zamudio, *P. moranensis* var. *neovolcanica* Zamudio y *P. moctezumae* Zamudio y R. Z. Ortega. No se acepta la sección

Crassifolia, por lo que *Pinguicula ehlersiae* y *P. esseriana* se incluyen entre los miembros de la sección *Orcheosanthus*, considerando a *P. ehlersiae* como una variedad de *P. esseriana* y se propone la hipótesis del origen híbrido de *P. esseriana*.

En el tratamiento taxonómico se proporciona una clave para la identificación de los taxa tratados y se hacen descripciones de género, subgénero, sección y especies. Las especies son presentadas en orden alfabético, para cada una, además de la descripción se da información sobre: fenología, ecología, distribución y se proporciona la lista de ejemplares revisados, una o varias figuras descriptivas y un mapa de distribución.

Es necesario realizar estudios más detallados en el complejo formado por *Pinguicula moranensis* y las entidades relacionadas. Así mismo, se debe estudiar a *Pinguicula esseriana* var. *esseriana* y a los parentales putativos para comprobar si se trata de un taxon híbrido.

ABSTRACT

A taxonomic revision of *Pinguicula* section *Orcheosanthus* (Lentibulariaceae) is presented. This section was described in 1844 by A. De Candolle to include those species possessing purple, deeply bilabiate corollas with five subequal lobes, a short ample-infundibuliform tube, and a large spur that is longer than the limb and tube.

This section includes a group of closely related species distributed in Mexico and Central America. Because the group is taxonomically complex, the number of species considered in this section, as well as their identity, have been long debated among botanists.

Section *Orcheosanthus* was studied with the goal of defining the actual number and identity of the species that comprise it. Specimens of 25 herbaria from Mexico and the world were examined, including the type specimens. Many field trips were made to collect specimens for herbaria and live plants for cultivation. Live plants were cultivated to study their changes during one or more annual cycles. External morphology of pollen grains and seeds was also studied.

A phenetic study was conducted with the goal of determining the level of similarity among the species. As well, a cladistic analysis was performed to determine if the section is conforming as natural or monophyletic group and to explore the phylogenetic relationships among the species, using external morphological characters of the plants.

In this work 14 taxa for the section *Orcheosanthus* are recognized, represented by 12 species and 2 varieties. This is in contrast to the 6 species recognized by Casper (1966) in his monograph for the same taxonomic group.

Taxonomic and nomenclatural problems involving *Pinguicula orchidioides* and *P. moranensis* var. *moranensis* are clarified, and four new taxa are proposed: *Pinguicula elizabethiae* Zamudio, *P. mesophytica* Zamudio, *P. moranensis* var. *neovolcanica* Zamudio and *P. moctezumae* Zamudio et R.Z. Ortega.

Section *Crassifolia* is rejected, so *P. esseriana* and *P. ehlersiae* are included as part of section *Orcheosanthus*. *Pinguicula ehlersiae* is considered a variety of *P. esseriana*, and the hypothesis of a hybrid origin of *P. esseriana* is proposed.

Results of the phenetic study show the section is a well-defined group based on morphological characters. The cladistic analysis confirms that section *Orcheosanthus* is a monophyletic group, and this conclusion is supported by two synapomorphies: the short, ample-infundibuliform corolla tube and the large spur. However, phylogenetic relationships of the species included in this section are unresolved and this study does not support the division of the section into subsections and series.

Complete descriptions of the family, genus, section, and species are made, and a key to identify the species is provided. The species are presented in alphabetical order, and in each one information about phenology, ecology, distribution and a list of revised specimens is included; one or more drawings and distribution maps for each species are given.

More detailed studies in the *P. moranensis* complex, and in *P. esseriana* var. *esseriana* and *P. esseriana* var. *ehlersiae* are necessary in order to clarify their taxonomic status.

INTRODUCCIÓN

México posee una de las floras más ricas del mundo; algunos cálculos recientes ubican la diversidad de las plantas vasculares del país entre 20,000 y 30,000 especies (Rzedowski, 1991; Toledo, 1988). Sin embargo, el número exacto de taxa que conforman su flora no se precisa, ya que quedan por explorar extensas áreas del territorio mexicano, un buen porcentaje de plantas no se conocen aún y entre las inventariadas existen numerosos problemas taxonómicos por resolver.

La falta de exploraciones botánicas detalladas en amplias regiones del territorio y la escasa representación de especímenes de la flora en los herbarios nacionales han contribuido al retraso en el conocimiento preciso de los recursos vegetales del país.

Por otro lado, la acelerada destrucción y desmedida explotación de que son objeto las comunidades vegetales atenta directamente contra la existencia de muchos organismos de distribución restringida o sensibles a los cambios en el ambiente. En consecuencia, es posible que en pocos años ocurra la desaparición de un número significativo de especies de la flora mexicana, muchas de ellas desconocidas aún para la ciencia.

A diferencia de lo que ocurre con las familias o géneros correspondientes a las plantas cultivadas o de importancia económica, numerosos taxa sin interés utilitario han sido poco estudiados y no han recibido la atención debida de los taxónomos o colectores mexicanos. Entre éstos se puede señalar a las plantas pertenecientes a la familia Lentibulariaceae que, además de ser raras y escasas, están pobremente representadas en los herbarios, a pesar de que en los últimos años ha aumentado el interés de los horticultores por cultivarlas.

En las Lentibulariaceae se incluye a pequeñas plantas insectívoras, herbáceas, anuales o perennes, de hábitats húmedos o acuáticos. Su importancia biológica radica en las sorprendentes estructuras que poseen para atrapar y digerir pequeños invertebrados como insectos, ácaros y crustáceos. La familia se ubica en el orden Scrophulariales (Cronquist, 1968); tiene una distribución cosmopolita y está formada por los siguientes tres géneros:

Genlisea A. St.-Hil., con unas 15 especies distribuidas en Centroamérica, las Antillas, África tropical y Madagascar.

Pinguicula L., con más de 75 especies repartidas preferentemente en las regiones templadas del Hemisferio Norte. En América se encuentra en Alaska, Canadá, norte y sureste de Estados Unidos (excluyendo la parte occidental y el centro del país), México, Centroamérica, las Antillas Mayores, el norte de los Andes, Chile y Tierra del Fuego.

Utricularia L., con más de 200 especies ampliamente distribuidas en el mundo, por lo que se considera cosmopolita.

De los géneros que forman la familia, sólo *Pinguicula* y *Utricularia* están representados en México. *Genlisea* no se ha registrado aún del territorio del país, aunque ha sido citada de Belice (Gibson, 1974).

Aunque existen monografías recientes para *Pinguicula* (Casper, 1966b) y *Utricularia* (Taylor, 1989), hasta hace poco se ha dado atención a su estudio en México.

En la revisión de *Pinguicula* a nivel mundial, Casper (1966b) dividió al género en tres subgéneros, 12 secciones, 14 series y 34 especies. En esta obra el autor registró la presencia de 15 especies en México.

En trabajos posteriores a la monografía de Casper se han descrito numerosas especies nuevas y dos secciones más, mostrando que en México se concentra la mayor diversidad de *Pinguicula* del mundo, por lo que este país se considera el principal centro moderno de diversificación del género. Sin embargo, la taxonomía del grupo no está resuelta, en especial la definición y ubicación correcta de los miembros de la sección *Orcheosanthus*.

Las especies de la sección *Orcheosanthus* se caracterizan por presentar dos tipos de hojas en rosetas subsecuentes durante un ciclo anual y por poseer corolas profundamente bilabiadas, con el tubo infundibuliforme muy corto y un espolón largo, que supera en longitud al tubo y al limbo. La apariencia general de las flores es similar a la de algunas orquídeas, balsaminas o violetas, lo que explica el significado del nombre de la sección que quiere decir “flores de orquídeas”, dado por De Candolle (Sprague, 1928).

La mayoría de las especies que conforman el grupo se distribuyen en las montañas de México y sólo tres se encuentran en Centroamérica.

La sección presenta gran complejidad taxonómica, por lo que el número de taxa que la forman y su identidad precisa han sido aspectos muy discutidos entre los botánicos que la han estudiado. Se trata de un conjunto de especies estrechamente relacionadas entre sí, tan parecidas unas a otras que es difícil distinguirlas, de suerte que frecuentemente han sido confundidas o mal interpretadas, ocasionando la proliferación de sinónimos y nombres superfluos.

En opinión de varios autores, el estudio de estas plantas en el herbario es difícil y frecuentemente frustrante, ya que las hojas y las flores son tan frágiles que rara vez quedan bien preservadas en los especímenes secos. Sólo se produce una flor por pedúnculo y, debido a su extraordinaria fragilidad, pierde su forma y color al ser prensada. Además,

prácticamente ninguna estructura reproductiva o vegetativa puede ser estudiada sin causar un daño severo al ejemplar (Sprague, 1928; McVaugh y Mickel, 1963).

Sprague (1928) hace ver que para llegar a conclusiones satisfactorias, es necesario el estudio comparativo de plantas vivas de las diferentes especies, tanto en su ambiente natural como en cultivo; señala que sólo así se podrán hacer descripciones adecuadas e indicar sus caracteres diagnósticos y concluye que el grado de variación de las especies, la distribución geográfica y sus interrelaciones, no podrán conocerse adecuadamente sin estudios exhaustivos en el campo.

Por la dificultad que entraña su estudio, Casper (1966b: 131) ha calificado a la sección *Orcheosanthus* como el “*enfant terrible*” del género *Pinguicula*.

ANTECEDENTES

Las primeras especies de *Pinguicula* descubiertas en México fueron *P. macrophylla* y *P. moranensis*, las que aparecieron publicadas en 1817 en la obra *Nova Genera et Species Plantarum* de Humboldt, Bonpland y Kunth.

Más tarde, Schlechtendal (1832) describió *P. caudata* a partir de material colectado por Schiede en la Cuesta Grande de Chiconquiaco, en el estado de Veracruz.

En 1844, A. De Candolle propuso la división del género en tres secciones, tomando como criterio para diferenciarlas las características de la flor. Así, en la Sección I. *Orcheosanthus*, agrupó a las especies con corola purpúrea, sub-5-partida, con labios subiguales, tubo cortísimo y espolón más largo que el resto de la corola; la Sección II. *Pionophyllum*, fue conformada por aquellas especies con corola azul, violácea, blanquecina o variegada, sub-5-partida, con labios bien diferenciados, tubo oblongo o infundibuliforme y espolón más corto que el resto de la corola; y la Sección III. *Brandonia*, con plantas de corola amarilla, campanulada, subregular y espolón más corto que el resto de la corola.

De Candolle incluyó en la sección *Orcheosanthus* las siguientes cuatro especies:

Pinguicula oblongiloba, que describió él mismo, basándose en un dibujo de la colección mexicana de Sessé y Mociño (Ic. Fl. Mex. Inéd. t. 1071).

Pinguicula orchidioides, también descrita por De Candolle a partir de una colecta de Andrieux del estado de Oaxaca.

Pinguicula moranensis Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth, colectada por Humboldt y Bonpland en las cercanías de la mina de Morán, en el estado de Hidalgo, y *Pinguicula caudata* Schltdl., descubierta por Schiede en Veracruz.

El referido autor excluyó a *P. macrophylla* Kunth, in Humb., Bonpl. et Kunth, por considerarla "*species dubia*".

En 1846, Hooker presentó en el *Botanical Magazine* (tabl. 4231), el dibujo y la descripción de una planta que se encontraba cultivada en los Reales Jardines Botánicos de Kew, la cual había sido colectada por Mr. Repper en Real del Monte, Hidalgo. Hooker pensó que esta planta pertenecía a *Pinguicula orchidioides* A. DC. y como tal la citó.

En 1872, Morren dio a conocer la *P. flos-mulionis* de Paso del Macho, Veracruz, la cual fue colectada por M. Omer de Malzinné en 1870 y cultivada en Lieja hasta su floración por MM. Jacob-Macoy. En el mismo artículo Morren publicó por primera vez

una copia del dibujo de *P. oblongiloba* que sirviera de base a De Candolle para describir la especie.

Fournier (1873) describió *P. sodalium*, a partir de material colectado por F. Müller en Orizaba, Veracruz. En este trabajo se hizo el primer intento para diferenciar las especies de la sección *Orcheosanthus* por medio de una clave.

Fournier distinguió entre hojas escuamiformes y no escuamiformes; sin embargo, no estableció relación alguna entre la forma de las hojas y las fases de crecimiento. Además usó como criterios distintivos la forma de los lóbulos de la corola y la posición y curvatura del espolón. El trabajo de Fournier refleja el escaso conocimiento que se tenía sobre las especies de la sección *Orcheosanthus* en la segunda mitad del siglo XIX.

El nombre de *P. bakeriana* fue propuesto por Sander en 1881, para una planta exhibida en la Real Sociedad Hortícola y dibujada con flores y “roseta de invierno” en *Gardener’s Chronicle*. Sin embargo, Hooker (1882) al describir la roseta de verano, opinó que la planta descrita por Sander era simplemente una forma juvenil de *P. caudata* y desechó el nombre.

Hemsley (1879-1888), después de observar los ejemplares de herbario y algunas plantas en cultivo, llegó a la conclusión de que todos los taxa anteriormente descritos para la sección representaban a la misma especie. Al manifestar algunas dudas acerca de la identidad de las dos especies descritas por Kunth, Hemsley tomó como válido el siguiente nombre más antiguo, *P. caudata* Schldl., que se aplicó indiscriminadamente a las especies de este grupo durante los años siguientes.

Casi todos los autores del Siglo XIX ignoraban que estas plantas sufren un marcado cambio estacional, formando rosetas de resistencia con hojas pequeñas durante la época desfavorable del año (llamadas “rosetas de invierno”), que alternan con rosetas de hojas grandes durante la temporada de lluvias (llamadas “rosetas de verano”) (Sprague, 1928); en consecuencia, las descripciones que se hicieron durante esa etapa fueron muy incompletas, lo que propició confusión e inestabilidad en la taxonomía del grupo.

En 1911, W. Watson sugirió aplicar el nombre de *P. rosei* a una planta enviada a Kew por el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, que fue colectada por Rose en México. El mismo Watson señala que la planta estaba estrechamente relacionada con *P. caudata*: “...pero hay ligeras diferencias en la forma de ambos tipos de hojas, con una muy notoria en el color de las flores, las cuales son violeta-purpúreas, casi azules... y para los propósitos del Jardín, de algún modo debe tener un nombre distintivo, nosotros la hemos llamado *P. rosei* en reconocimiento a su descubridor”.

Motivado por la nota anterior, Elwes (1911) discutió la identidad de *P. rosei*, *P. bakeriana* y *P. orchidioides*, afirmando que: "...Habiendo visto la gran diferencia entre las hojas de estas plantas cuando están en estado de reposo, como yo las vi en México, y cuando están totalmente desarrolladas, lo cual se señala en la contribución de Hooker sobre *P. caudata*, yo pienso que es completamente posible que las tres plantas sean formas de una especie modificadas por las grandes diferencias en las condiciones bajo las cuales crecen. He dirigido estas notas al Dr. Stapf, de Kew, quien ha respondido como sigue: He visto las *Pinguicula* que usted menciona en su nota. Pienso que usted está en lo correcto al considerar a *P. orchidioides* [sensu Hooker] y *P. caudata* como idénticas. Benjamin, en su revisión de las Lentibulariaceae, ha llegado a la misma conclusión; pero la *P. orchidioides* del Botanical Magazine, tab. 4231, no es la verdadera *P. orchidioides* descrita por De Candolle... Nosotros tenemos ejemplares tipo de ambas *P. orchidioides* [sensu Hooker] y *P. caudata* y me parecen idénticas al menos en estado seco... Existe una *P. moranensis* Kunth, poco conocida, nombrada por Moran, la localidad donde fue encontrada, cerca de Real del Monte. Esta puede ser la *P. orchidioides* del Botanical Magazine, no de De Candolle, pero no tenemos especímenes de ella".

En ese mismo año fue descrita *P. gypsicola* Brandege (1911), una planta de peculiar belleza, nativa de San Luis Potosí, que difiere de todos los demás miembros de la sección por sus largas hojas lanceolado-lineares.

Barnhart (1916), al revisar el arreglo infragenérico de la familia Lentibulariaceae, dividió al género *Pinguicula* en cuatro subgéneros: *Pionophyllum*, *Orcheosanthus*, *Isoloba* y *Temnoceras*. Dentro del subgénero *Orcheosanthus* reconoció seis especies, pero afirmó que "...Los estudios futuros pueden mostrar que el número es menor, o que el material fragmentario ahora preservado en los herbarios representa un número mucho mayor. El intervalo de variación es enorme, pero qué tanto es estacional, qué tanto es individual y qué tanto es de importancia taxonómica, es en el presente mera conjetura".

En el año de 1928, Sprague hizo un intento más por aclarar la situación, hasta entonces completamente confusa, de la sección *Orcheosanthus*. Él consideró que las especies tratadas por Hemsley probablemente eran distintas, pero estrecha y complejamente interrelacionadas, distinguibles principalmente por caracteres que se pierden con frecuencia o siempre en los especímenes secos (por ejemplo, posición del espolón en la flor fresca).

Sprague reconoció ocho especies dentro de la sección: *P. moranensis* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth, *P. caudata* Schltl., *P. orchidioides* A. DC., *P. oblongiloba* A. DC., *P. flos-mulionis* Morren, *P. bakeriana* Sander, *P. rosei* Watson y *P. gypsicola* Brandege. Sin embargo, admitió que "...Para la solución del problema se necesitan plantas

vivas de las localidades tipo de las siguientes especies: *P. moranensis*, de Morán, Hidalgo; *P. orchidioides* (como se ilustra en Bot. Mag. t.4231), de Real del Monte, Hidalgo; *P. caudata* de Chiconquiaco, entre Misantla y Jalapa, Veracruz; *P. flos-mulionis*, de Paso del Macho, entre Veracruz y Córdoba; *P. orchidioides* de San Felipe, Oaxaca; y *P. bakeriana* (la forma colectada por Parry y Palmer) de San Luis Potosí. Sólo entonces sería posible hacer descripciones adecuadas de estas especies e indicar sus caracteres diagnósticos”.

Ernst en 1961, en su “Revisión del género *Pinguicula*”, mantuvo la sección *Orcheosanthus* de De Candolle, básicamente con la misma extensión. Seguramente influido por Hemsley (1879-1888), sólo reconoció dentro de la sección a *P. caudata* Schltld., aunque señaló la existencia de otras especies muy parecidas a ella, mencionando que con base en el material de herbario y en las ilustraciones existentes no era posible diferenciarlas sin duda; afirmó asimismo que la relación entre ellas no puede entenderse sin la revisión de material vivo y de plantas mantenidas en cultivo.

En 1963, Casper describió *P. cyclosecta*, colectada por Meyer y Rogers cerca de El Caracol, 3 millas al noreste de Dulces Nombres, Nuevo León.

McVaugh y Mickel (1963), al discutir las dificultades que existen para la distinción y separación de las especies de la sección *Orcheosanthus*, llegaron a la siguiente conclusión: “... nuestras propias observaciones de campo en México nos conducen a creer que sólo está involucrada una especie, aunque polimórfica. Su distribución en México es exactamente la que se esperaría de una especie que habita en los bancos fríos y rocas de las montañas”. Los mencionados autores reconocieron el nombre de *P. macrophylla* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth, como el correcto para este complejo, relegando a sinonimia a *P. caudata*, *P. moranensis* y *P. oblongiloba*. En esta ocasión describieron dos nuevas taxa para la sección: *P. colimensis*, colectada por McVaugh en 1957 en unas colinas yesosas, ubicadas aproximadamente 15 km al SSW de la ciudad de Colima, y *P. lateciliata*, colectada por Meyer y Rogers en 1948, sobre rocas calizas cerca de El Caracol, 3 millas al NE de Dulces Nombres, en los límites entre Nuevo León y Tamaulipas (esta última resultó ser coespecífica con *P. cyclosecta* publicada unos meses antes por Casper).

Casper (1966a) hizo una nueva revisión de la sección *Orcheosanthus*, en la que intentó resolver el problema de la delimitación de las especies y después de revisar los tipos aclaró la sinonimia existente, estableciendo que *P. caudata* Schltld. es sinónimo de *P. moranensis* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth. Reconoció seis taxa dentro de la sección: *P. colimensis* McVaugh et Mickel, *P. cyclosecta* Casper, *P. gypsicola* Brandegees, *P. macrophylla* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth, *P. moranensis* Kunth in Humb. Bonpl. et

Kunth y *P. oblongiloba* A. DC., como entidades independientes y claramente distinguibles y proporcionó una clave para separarlas.

Ese mismo año, Casper (1966b) reconoció tres subgéneros en la revisión monográfica del género: *Isoloba*, *Temnoceras* y *Pinguicula* y colocó a la sección *Orcheosanthus* dentro del subgénero *Pinguicula*. En esta obra el autor incluyó las mismas seis especies que había tratado en el trabajo anterior, pero añadió sus descripciones, una amplia discusión acerca de su situación taxonómica y citó un mayor número de ejemplares revisados. Casper también proporcionó los criterios para la diferenciación de los taxa con claridad, los que se basan en la combinación de las siguientes características: la presencia de uno o dos tipos de hojas durante el año en rosetas subsecuentes, la forma y el tamaño de las hojas, la forma de la corola, la forma de los lóbulos de la corola, la forma y longitud del tubo, la forma de los pelos del interior de la corola, la forma y tamaño del espolón y su posición relativa con respecto al tubo de la corola.

A pesar del gran esfuerzo realizado por Casper, muchos especímenes de las plantas mexicanas quedaron fuera de su alcance, principalmente los depositados en los herbarios de nuestro país. Esto ocasionó que varios taxa nuevos que ya entonces se encontraban en los herbarios mexicanos no se incluyeran en la monografía.

En trabajos posteriores a la revisión monográfica de Casper se han descrito 27 especies nuevas de *Pinguicula* de México, de las cuales 14 han sido referidas a la sección *Orcheosanthus*, ya sea en forma provisional o definitiva.

En 1981, Kirchner publicó la descripción de *P. esseriana*, colectada en las cercanías de El Huizache, en el estado de San Luis Potosí. Es una planta con flores parecidas a las de *P. moranensis*, pero con hojas más pequeñas y de forma espatulada, que fue ubicada por la autora en la sección *Orcheosanthus*.

Un año después, Speta y Fuchs (1982) describieron dos especies nuevas de este grupo: *P. zecheri* de Puerto del Gallo, Guerrero, y *P. ehlersiae* de Guadalcázar, San Luis Potosí, la última muy parecida a *P. esseriana*. Los mencionados autores, basándose en las diferencias en los números cromosómicos y en la forma y características de las hojas, separaron a *P. esseriana* y *P. ehlersiae* en una nueva sección, a la que denominaron *Crassifolia*.

Zamudio (1988) dio a conocer *P. crassifolia*, colectada en Las Ventanas, municipio de El Chico, Hidalgo, entidad que aunque presenta cierto parecido con las especies de la sección *Orcheosanthus*, no pertenece a ésta.

En 1989, Speta y Fuchs publicaron tres nuevas especies que ubicaron en la sección *Orcheosanthus*: *P. laeana* de la Sierra Mixe en Oaxaca, *P. rectifolia* de Juxtlahuaca, Oaxaca y *P. potosiensis*, de San Luis Potosí, en el camino a Ríoverde.

Posteriormente, Zamudio y Rzedowski (1991) describieron dos especies más del estado de Oaxaca: *P. hemiepiphytica* de la Sierra de Juárez, entre Oaxaca y Valle Nacional, y *P. utricularioides*, de la parte alta del Cerro Azul al norte de Niltepec. Éstas, junto con *P. crassifolia*, fueron colocadas en la nueva sección *Longitubus*, caracterizada por el tubo de la corola largamente infundibuliforme, lo que las diferencia de la sección *Orcheosanthus*.

En ese mismo año, Debbert (1991) describió *P. jaumavensis* a partir de plantas colectadas por él en 1989, en unos peñascos cerca de Jaumave, en el estado de Tamaulipas; en su descripción señaló la afinidad del nuevo taxon con *P. esseriana*.

En 1992 fue publicada *P. debbertiana* por Speta y Fuchs, con base en material colectado en 1989 por Debbert, en las cercanías de El Huizache, San Luis Potosí. Tanto *P. jaumavensis* Debbert como *P. debbertiana* Speta et Fuchs, fueron colocadas por los últimos autores en la sección *Crassifolia*.

Zamudio y Ortega (1994) dieron a conocer *P. moctezumae*, una planta que crece sobre el lecho húmedo de algunos arroyos en el cañón del Río Moctezuma, en los estados de Hidalgo y Querétaro, parecida a *P. gypsicola* por sus hojas lanceolado-lineares.

Luhrs (1995) describió *P. stolonifera* del Distrito de Ixtlán en la Sierra de Juárez, Oaxaca.

Finalmente, Zamudio (1999a) dio a conocer la existencia de *P. elizabethiae* del Arroyo Tolimán y del cañón del Río Moctezuma en los estados de Hidalgo y Querétaro.

De acuerdo con esta revisión histórica, han prevalecido dos posiciones extremas entre los autores que han estudiado la sección *Orcheosanthus*: aquellos que, como Hemsley y Ernst, consideran que sólo una especie polimórfica y muy variable está involucrada y otros, como De Candolle, Fournier, Sprague y Casper, que reconocen claramente la existencia de varias entidades en este grupo. Entre estas dos posiciones extremas se encuentran otras como la de McVaugh y Mickel que, aunque reconocen varias especies dentro de la sección *Orcheosanthus*, plantean que *Pinguicula caudata*, *P. moranensis* y *P. macrophylla* pertenecen a una misma especie, compleja y polimórfica.

Hasta ahora han sido propuestos al menos 27 epítetos específicos para los miembros de esta sección; de éstos, más de la mitad son nombres superfluos y han sido considerados

como sinónimos de las especies reconocidas por diversos autores como válidas; algunos epítetos todavía no han sido evaluados suficientemente.

La proliferación de nombres dentro de este complejo hace resurgir los problemas que se creían resueltos por Casper y complica aún más su esclarecimiento; además, la descripción de dos secciones estrechamente relacionadas con la sección *Orcheosanthus* pone de manifiesto la necesidad de revisar las categorías infragenéricas.

Con la revisión de este grupo se pretende resolver un antiguo problema taxonómico existente en el género y hacer una aportación al conocimiento de la flora de México.

OBJETIVOS

Los objetivos planteados en este trabajo son:

1. Realizar la revisión taxonómica de la sección *Orcheosanthus*.
2. Elaborar una clave artificial para la identificación de las especies.
3. Analizar la distribución geográfica de las especies de la sección y su importancia fitogeográfica.
4. Delinear las relaciones filogenéticas de las especies de este grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisión bibliográfica

Se llevó a cabo una revisión exhaustiva de las publicaciones taxonómicas, florísticas y ecológicas, con el fin de reunir la información existente sobre el género *Pinguicula* y en particular sobre la sección *Orcheosanthus*.

Trabajo de herbario

Se examinaron los especímenes de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus* depositados en 35 herbarios, incluyendo los más importantes de México y de otras partes del mundo. A las instituciones extranjeras se solicitaron en préstamo para su estudio los ejemplares del

como sinónimos de las especies reconocidas por diversos autores como válidas; algunos epítetos todavía no han sido evaluados suficientemente.

La proliferación de nombres dentro de este complejo hace resurgir los problemas que se creían resueltos por Casper y complica aún más su esclarecimiento; además, la descripción de dos secciones estrechamente relacionadas con la sección *Orcheosanthus* pone de manifiesto la necesidad de revisar las categorías infragenéricas.

Con la revisión de este grupo se pretende resolver un antiguo problema taxonómico existente en el género y hacer una aportación al conocimiento de la flora de México.

OBJETIVOS

Los objetivos planteados en este trabajo son:

1. Realizar la revisión taxonómica de la sección *Orcheosanthus*.
2. Elaborar una clave artificial para la identificación de las especies.
3. Analizar la distribución geográfica de las especies de la sección y su importancia fitogeográfica.
4. Delinear las relaciones filogenéticas de las especies de este grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisión bibliográfica

Se llevó a cabo una revisión exhaustiva de las publicaciones taxonómicas, florísticas y ecológicas, con el fin de reunir la información existente sobre el género *Pinguicula* y en particular sobre la sección *Orcheosanthus*.

Trabajo de herbario

Se examinaron los especímenes de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus* depositados en 35 herbarios, incluyendo los más importantes de México y de otras partes del mundo. A las instituciones extranjeras se solicitaron en préstamo para su estudio los ejemplares del

como sinónimos de las especies reconocidas por diversos autores como válidas; algunos epítetos todavía no han sido evaluados suficientemente.

La proliferación de nombres dentro de este complejo hace resurgir los problemas que se creían resueltos por Casper y complica aún más su esclarecimiento; además, la descripción de dos secciones estrechamente relacionadas con la sección *Orcheosanthus* pone de manifiesto la necesidad de revisar las categorías infragenéricas.

Con la revisión de este grupo se pretende resolver un antiguo problema taxonómico existente en el género y hacer una aportación al conocimiento de la flora de México.

OBJETIVOS

Los objetivos planteados en este trabajo son:

1. Realizar la revisión taxonómica de la sección *Orcheosanthus*.
2. Elaborar una clave artificial para la identificación de las especies.
3. Analizar la distribución geográfica de las especies de la sección y su importancia fitogeográfica.
4. Delinear las relaciones filogenéticas de las especies de este grupo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisión bibliográfica

Se llevó a cabo una revisión exhaustiva de las publicaciones taxonómicas, florísticas y ecológicas, con el fin de reunir la información existente sobre el género *Pinguicula* y en particular sobre la sección *Orcheosanthus*.

Trabajo de herbario

Se examinaron los especímenes de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus* depositados en 35 herbarios, incluyendo los más importantes de México y de otras partes del mundo. A las instituciones extranjeras se solicitaron en préstamo para su estudio los ejemplares del

género *Pinguicula* de México y Centroamérica. A continuación se da una lista de los herbarios consultados en orden alfabético por sus siglas de acuerdo con el Index Herbariorum (Holmgren et al., 1990).

- A Herbarium, Arnold Arboretum, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.
- B Herbarium, Botanischer Garten und Botanisches Museum, Berlin, Alemania.
- BH Herbarium, L. H. Bailey Hortorium, Cornell University, Ithaca, New York, E.U.A.
- BM Herbarium, Botany Department, The Natural History Museum, London, Inglaterra.
- CAS Herbarium, Botany Department, California Academy of Sciences, San Francisco, California, E.U.A.
- CHAPA Herbario-Hortorio, Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México, México.
- CU Wiegand Herbarium, Cornell University, Ithaca, New York, E.U.A.
- DS Dudley Herbarium of Stanford University, Botany Department, California Academy of Sciences, San Francisco, California, E.U.A.
- ENCB Herbario, Departamento de Botánica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México D.F., México.
- F Herbarium, Botany Department, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, E.U.A.
- FCME Herbario del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- FR Herbarium, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt, Alemania.
- GH Gray Herbarium of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.
- HAL Herbarium, Sektion Biowissenschaften, Martin-Luther- Universität, Halle, Alemania.
- IBUG Herbario, Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México.

- IEB Herbario, Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, Michoacán, México.
- K Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Inglaterra.
- LL C. L. Lundell Herbarium, Plant Resources Center, Botany Department, University of Texas, Austin, Texas, E.U.A.
- M Herbarium, Botanische Staatssammlung, München, Alemania.
- MEXU Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- MICH Herbarium, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, E.U.A.
- MO Herbarium, Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri, E.U.A.
- NY Herbarium, New York Botanical Garden, New York, E.U.A.
- P Herbier, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia.
- PH Herbarium, Botany Department, Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, E.U.A.
- POM Herbarium, Pomona College, Claremont, California, E.U.A.
- RSA Herbarium, Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, California, E.U.A.
- TEX Herbarium, Plant Resources Center, Botany Department, University of Texas, Austin, Texas, E.U.A.
- UAMIZ Herbario, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F., México.
- UAT Herbario, Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Ciudad Victoria, Tamaulipas, México.
- UC University Herbarium, University of California, Berkeley, California, E.U.A.
- UMO Herbarium, Biological Sciences Division, University of Missouri, Columbia, Missouri, E.U.A.
- W Herbarium, Department of Botany, Naturhistorisches Museum Wien, Wien, Austria.

- WIS Herbarium, Botany Department, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin, E.U.A.
- XAL Herbario, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.

Para cada espécimen revisado se confirmó su identificación, anotando en todos los casos la determinación. Se elaboró una base de datos con la información disponible en las etiquetas de todos los ejemplares consultados.

Trabajo de campo

Se efectuaron numerosos recorridos que cubrieron las principales regiones montañosas del país; se visitaron sobre todo las localidades tipo con el fin de verificar la existencia de las poblaciones y corroborar la identidad de las especies. En cada sitio se realizaron colectas de material para herbario, procurando obtener ejemplares que mostraran la variación de la población. Se colectaron plantas vivas para observarlas en cultivo, cuando menos durante un ciclo anual. Se tomaron fotografías de las flores y en algunos casos se fijaron muestras en solución de F.A.A.

Los ejemplares colectados fueron depositados en el herbario del Centro Regional del Bajío (IEB), ubicado en la ciudad de Pátzcuaro, Michoacán.

Estudio palinológico

El estudio de la morfología de los granos de polen se realizó en el Laboratorio de Palinología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional.

Las muestras de polen fueron tomadas de botones y flores colectados en las poblaciones silvestres y en algunos casos de los especímenes de herbario. Los granos de polen se trataron de acuerdo con la técnica de acetólisis de Erdtman (1960), se montaron en gelatina glicerínada y se analizaron al microscopio óptico. Las preparaciones se encuentran depositadas en la colección del Laboratorio de Palinología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional.

Los granos de polen se fotografiaron con el microscopio electrónico de barrido marca Jeol, modelo JSM-5310LV del Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Estudio de las semillas

Las semillas fueron observadas y fotografiadas tanto al microscopio compuesto como al microscopio electrónico de barrido marca Jeol, modelo JSMT-20, del Instituto de Ecología, A.C., para hacer descripciones de su forma y ornamentación.

Análisis fenético

El análisis fenético se realizó con los miembros de la sección *Orcheosanthus* y algunos elementos seleccionados de otras secciones y subgéneros. El análisis se basó en la morfología externa de las plantas; la información sobre los caracteres y sus estados se obtuvo de la literatura consultada, de la observación y medición de plantas vivas y de la revisión exhaustiva de ejemplares de herbario.

En el análisis fenético se usó el programa NTSYS en su versión 1.8 (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System) Rohlf, 1988.

Análisis cladístico

La lista de caracteres usados en el análisis fenético se revisó y adecuó para el análisis cladístico. Como resultado se obtuvieron 19 caracteres con un total de 52 estados de carácter; de los 19 caracteres empleados, 12 presentan múltiples estados de carácter (caracteres multiestado).

El análisis filogenético se llevó a cabo usando los algoritmos de parsimonia disponibles en el programa PAUP, versión 2.4 para PC (Swofford, 1985).

Decisiones taxonómicas

Con base en la información recabada en la literatura y en los herbarios se elaboró una lista de nombres propuestos para los taxa de la sección. Cada uno de los nombres registrados fue evaluado cuidadosamente; después de este examen se decidió si el nombre en cuestión era correcto, se relegaba a sinonimia o se le excluía.

Como resultado de los estudios de campo y de laboratorio, así como de la revisión de los especímenes tipo se definió el número de taxa que forman la sección y sus nombres correctos.

En la evaluación de las especies se usó el concepto evolutivo, en el que la especie es considerada como un linaje único de poblaciones ancestro-descendientes, que mantienen

su identidad de otros linajes y tienen tendencias evolutivas y destino histórico propios (Wiley, 1981).

En las decisiones taxonómicas adoptadas en este trabajo prevaleció el criterio de que las especies son entidades dinámicas, formadas por poblaciones en las que de manera natural se produce cierto grado de variación entre los individuos que las componen. Por lo tanto, en la definición y delimitación de las especies se ha tratado de incluir las variaciones observadas tanto en las poblaciones estudiadas en el campo, como en los ejemplares revisados en los herbarios.

La mayoría de los taxa nuevos reconocidos como resultado de los trabajos de campo y de laboratorio se han descrito y publicado en revistas especializadas de amplia distribución.

Tratamiento taxonómico

En el tratamiento taxonómico se proporcionan descripciones completas de la familia, género, subgénero, y sección. Se elaboró una clave dicotómica artificial para determinar las especies de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.

Para cada especie se proporciona el nombre científico, autor(es), la cita de publicación del protólogo y su sinonimia. Se hace una descripción amplia, se mencionan el tipo o tipos existentes, se da información sobre fenología, hábitat, distribución, se enumeran los ejemplares revisados y se hace una discusión de su situación taxonómica.

Los ejemplares examinados se agrupan por estados, ordenándolos de norte a sur y de oeste a este; dentro de cada entidad se reúnen por municipio, excepto en el estado de Oaxaca, en donde por razones prácticas se presentan de acuerdo con los distritos en que se encuentran. De cada *exsiccatum* se proporciona la localidad, el o los colectores, el número de colecta y el herbario en que está depositado; cuando no existe un número de referencia del colector, se agrega además la fecha en que se realizó la colecta. La distribución geográfica en México sigue el patrón anterior y se presenta un mapa para cada especie. Se proporciona una o más figuras por taxon, además se reproducen algunas de las ilustraciones incluidas en las descripciones originales.

RESULTADOS

Caracteres Morfológicos de Interés Taxonómico

Hábito y forma de crecimiento

De acuerdo con Casper (1966b) en el género *Pinguicula* se pueden distinguir dos formas de crecimiento:

a) El tipo de crecimiento tropical, en el que la roseta generativa (“roseta de verano”) produce la inflorescencia al término de su desarrollo, siendo relevada después de la floración por la roseta vegetativa (“roseta de invierno”); ésta última no presenta yemas invernales, sino que se mantiene verde y abierta, en forma de cojinete y también puede florecer.

b) El tipo de crecimiento templado, en el que la roseta generativa (“roseta de verano”) produce la inflorescencia al término de su desarrollo y es relevada después de la floración por la roseta vegetativa (“roseta de otoño”), la cual concluye en una yema terminal, rodeada por brácteas carnosas (“yema de invierno” o hibernáculo).

Estas modalidades se dividen a su vez en dos variantes típicas: la forma de crecimiento homófila, en la que las rosetas generativa y vegetativa consisten de hojas parecidas en aspecto y tamaño; y la forma de crecimiento heterófila, en la que las rosetas generativa y vegetativa están formadas por hojas de diferentes formas y tallas. Las ideas anteriores se resumen en la Fig. 1.

El mismo Casper (1966b) señala que todos los miembros de la sección *Orcheosanthus* pertenecen al tipo de crecimiento tropical-heterófilo (subtropical según Heide, 1912). Esta afirmación se basa principalmente en las observaciones de Duchartre (1887), quien, al estudiar el crecimiento de *P. caudata*, indicó que cada individuo presenta dos rosetas durante un año; en invierno la roseta se compone de numerosas hojas pequeñas, densamente agrupadas, mientras que en verano consiste de pocas hojas grandes. La planta estaría activa vegetativamente durante todo el año, pero desarrollaría dos formas diferentes, aparentemente bajo la influencia de los cambios estacionales.

Nuestras observaciones no coinciden exactamente con la afirmación de Casper, ya que el comportamiento de los miembros de la sección es más complejo, como se explica adelante.

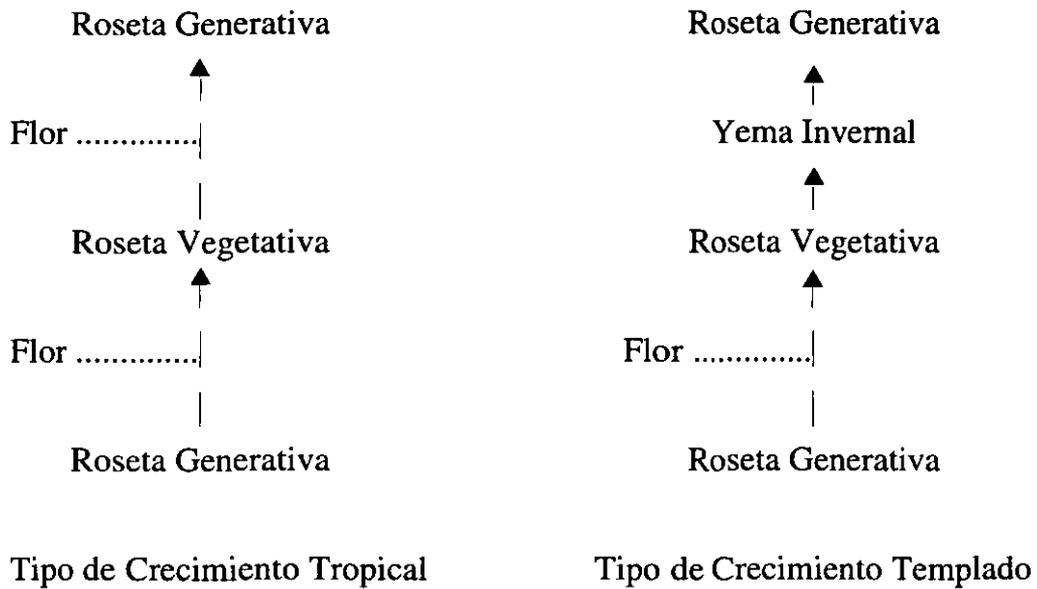


Fig. 1. Diagrama de los tipos de crecimiento. Tomado de Casper (1966b, p. 11).

En *P. macrophylla*, *P. moranensis* var. *neovolcanica*, *P. oblongiloba*, y *P. orchidioides*, la disminución gradual en el tamaño de las hojas de verano termina siempre en una estructura de resistencia hipogea parecida a un “bulbo”, compuesta por numerosas hojas apretadas, que protegen a la yema de crecimiento (Fig. 2 F, C y E). Esta estructura permanece enterrada y aparentemente inactiva durante la temporada seca, hasta que el inicio de la época de lluvias estimula el desarrollo de las “hojas de verano”. En estas especies la floración se presenta un poco antes o después de iniciado el crecimiento de las “hojas de verano”, durante la temporada de lluvias. El comportamiento de las plantas coincide con el tipo de crecimiento templado heterófilo, que era desconocido entre las especies mexicanas y se puede afirmar que su estructura de resistencia corresponde a un verdadero hibernáculo.

En *Pinguicula colimensis*, *P. elizabethiae* y *P. moctezumae*, al terminar el desarrollo de la “roseta de verano”, se forma una roseta compacta subhipogea, que permanece enterrada al ras del suelo o un poco más, durante la temporada seca del año (Fig. 2 D). Sin embargo, cuando las condiciones de humedad permanecen constantes, *Pinguicula moctezumae* puede florecer y presentar un crecimiento continuo de las “hojas de verano” durante todo el año. El desarrollo y floración constantes acercan más a esta planta al tipo de crecimiento tropical, pero con la posibilidad de formar rosetas de resistencia (hibernáculos) si las condiciones ambientales se toman desfavorables.

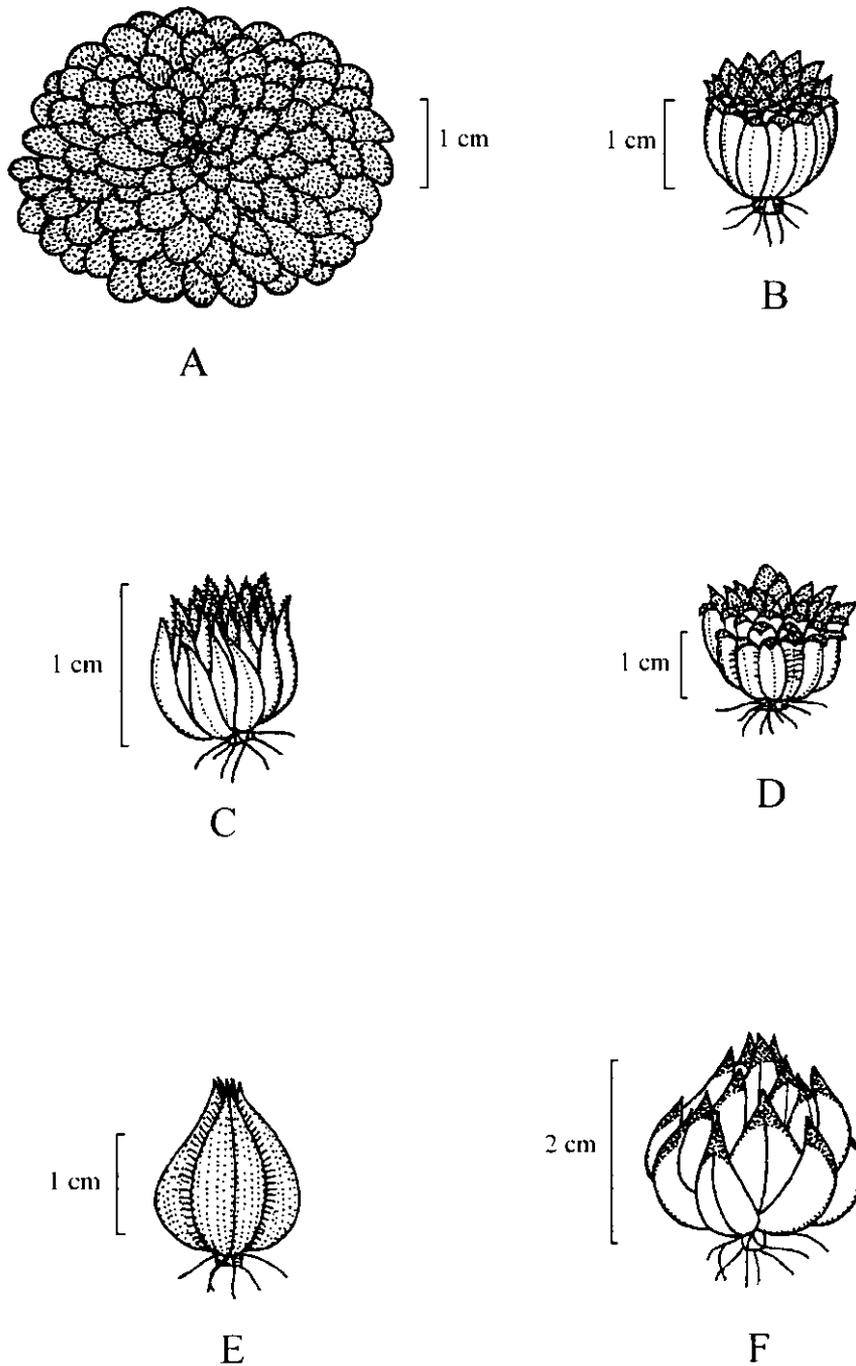


Fig. 2. Tipos de "rosetas de invierno" en la sección *Orcheosanthus*. A. Roseta extendida, epigea de *Pinguicula moranensis* var. *moranensis*; B. Roseta compacta subhipogea de *P. moranensis* var. *moranensis*; C. Roseta compacta hipogea de *P. moranensis* var. *neovolcanica*; D. Roseta subhipogea de *P. moctezumae*; E. Roseta compacta hipogea de *P. oblongiloba*; F. Roseta compacta hipogea de *P. macrophylla*.

En *Pinguicula moranensis* var. *moranensis*, *P. cyclosecta*, *P. esseriana*, *P. gypsicola* y *P. zecheri*, a la “roseta de verano” le sigue la formación de una “roseta de invierno” abierta en forma de cojinete, compuesta por numerosas hojas carnosas de color verde (Fig. 2 A). De estas especies, sólo *P. esseriana* florece en invierno, mientras que la variedad típica de *P. moranensis* se ha observado en floración, tanto con la “roseta de verano” como con la de “invierno”; las demás florecen mientras la “roseta de verano” está en desarrollo.

En *Pinguicula moranensis* var. *moranensis* y en *P. zecheri* se ha observado la formación esporádica de “rosetas de invierno” compactas, en las que las hojas están muy apretadas, pero mantienen el ápice retrorso, lo que da la impresión de un “bulbo” más abierto que en el caso anterior (Fig. 2 B). Esta estructura permanece superficialmente enterrada (subhipogea) y aparentemente inactiva durante el invierno, hasta el inicio de la temporada de lluvias del próximo año, cuando principia el crecimiento de las hojas de verano. Tal estructura, cumple las funciones de un verdadero hibernáculo, el que se forma cuando la sequía es muy aguda. Las especies de este grupo se acercan más al tipo de crecimiento tropical heterófilo, como lo describe Casper, pero la formación esporádica de hibernáculos las excluye.

Lo anterior nos permite concluir que en la sección *Orcheosanthus* se pueden apreciar distintos grados de transición entre el tipo de crecimiento templado heterófilo y el tropical heterófilo. En la mayoría de las especies de este grupo se forman verdaderos hibernáculos, por lo que pueden considerarse del tipo de crecimiento templado heterófilo y sólo en algunos taxa se aprecia un tipo de crecimiento que coincide más o menos con el tropical heterófilo.

Forma de crecimiento y clima

Casper (1966b) afirma que el clima es el factor que influye en la forma de crecimiento de las especies. De esta manera, en las regiones intertropicales se presentan situaciones de isoterminia durante el año, creando las condiciones climático-ecológicas para un crecimiento lento e ininterrumpido, lo que determina la forma de crecimiento tropical.

Este autor, al incluir las especies mexicanas dentro del tipo de crecimiento tropical-heterófilo, supuso que en todo el país predominaba un clima isotérmico, con sequía estacional; en realidad, las regiones montañosas de México forman una matriz compleja de condiciones atmosféricas y sustratos ampliamente variables, más que un vasto y uniforme continuo (Van Marm y Lampard, 1992).

La mayoría de las especies mexicanas de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus* se encuentran en lugares con clima templado y marcado contraste estacional entre la temporada seca del año (que en general coincide con el invierno y la mayor parte de la primavera) y la lluviosa (que concuerda con el fin de la primavera y el verano).

Algunos taxa, como *P. colimensis*, *P. gypsicola*, *P. moctezumae* y *P. esseriana*, han incursionado a otros ambientes como el cálido subhúmedo, propio del bosque tropical caducifolio y el semiárido, característico de los matorrales xerófilos. En estas condiciones las plantas están expuestas a temperaturas más elevadas a lo largo del año, en algunos casos con ausencia de heladas; sin embargo, se exponen a una sequía más cruda y prolongada. La alternancia de “rosetas de verano” a “rosetas de invierno” durante el ciclo de crecimiento anual pudo favorecer su adaptación a tales ambientes.

Debe tomarse en cuenta también que la anatomía de las hojas de *P. esseriana*, *P. gypsicola*, *P. moranensis* y *P. zecheri*, entre otras, revela que estas plantas son verdaderas suculentas, ya que poseen características que indican la ocurrencia de la vía C_4 , en la asimilación del bióxido de carbono en la fotosíntesis (Studnicka, 1991).

Forma y tamaño de las hojas

La forma y el tamaño de las hojas son características de valor diagnóstico para la diferenciación de las especies.

Todos los miembros de la sección *Orcheosanthus* son heterófilos, de manera que las hojas pequeñas de la roseta vegetativa son diferentes de las de la roseta generativa, no sólo por su forma y su reducido tamaño, sino también por su función.

En todas las especies de *Pinguicula* las “hojas de verano” son membranáceas, pecioladas o subpecioladas, cubiertas densamente en el haz con glándulas sésiles y tricomas glandulares, la lámina es de color verde claro brillante, aunque frecuentemente se tiñen de tonalidades café-rojizas al exponerse al sol, el margen es entero y con frecuencia involuto, aunque en algunas especies es fuertemente revoluto (Casper, 1966b).

En las hojas de verano encontramos cinco patrones morfológicos: 1) hojas grandes obovadas, oblongo-elípticas, suborbiculares o espatuladas, en las que la lámina se estrecha gradualmente hacia la base hasta formar un pecíolo corto, como en *P. colimensis*, *P. elizabethiae*, *P. moranensis* y *P. zecheri* (Fig. 3 A-G); 2) hojas grandes elípticas a suborbiculares, con pecíolos claramente diferenciados de la lámina y más o menos largos, como en *P. macrophylla*, *P. oblongiloba* y *P. orchidioides* (Fig. 3 H-J); 3) hojas más pequeñas que las del grupo anterior, de forma obovada-espatulada, en las que la lámina se

estrecha abruptamente para formar una base cuneada pecioliforme, como las observadas en *P. cyclosecta* y *P. mesophytica* (Fig. 3 M y N); 4) hojas muy pequeñas, cuneadas u obovado-cuneadas, en las que la lámina se angosta abruptamente en la base, como las existentes en *P. esseriana* var. *ehlersiae* y *P. esseriana* var. *esseriana* (Fig. 3 O y P); 5) finalmente, hojas largas, lanceolado-lineares, con el margen fuertemente revuelto, como las que se presentan en *P. gypsicola* y *P. moctezumae* (Fig. 3 K y L).

Ninguna de las "hojas de verano" descritas e ilustradas es exclusiva de la sección, ya que todas se presentan en otros grupos del mismo subgénero o en otros subgéneros, lo que refleja un fuerte paralelismo evolutivo en la forma de las hojas dentro del género.

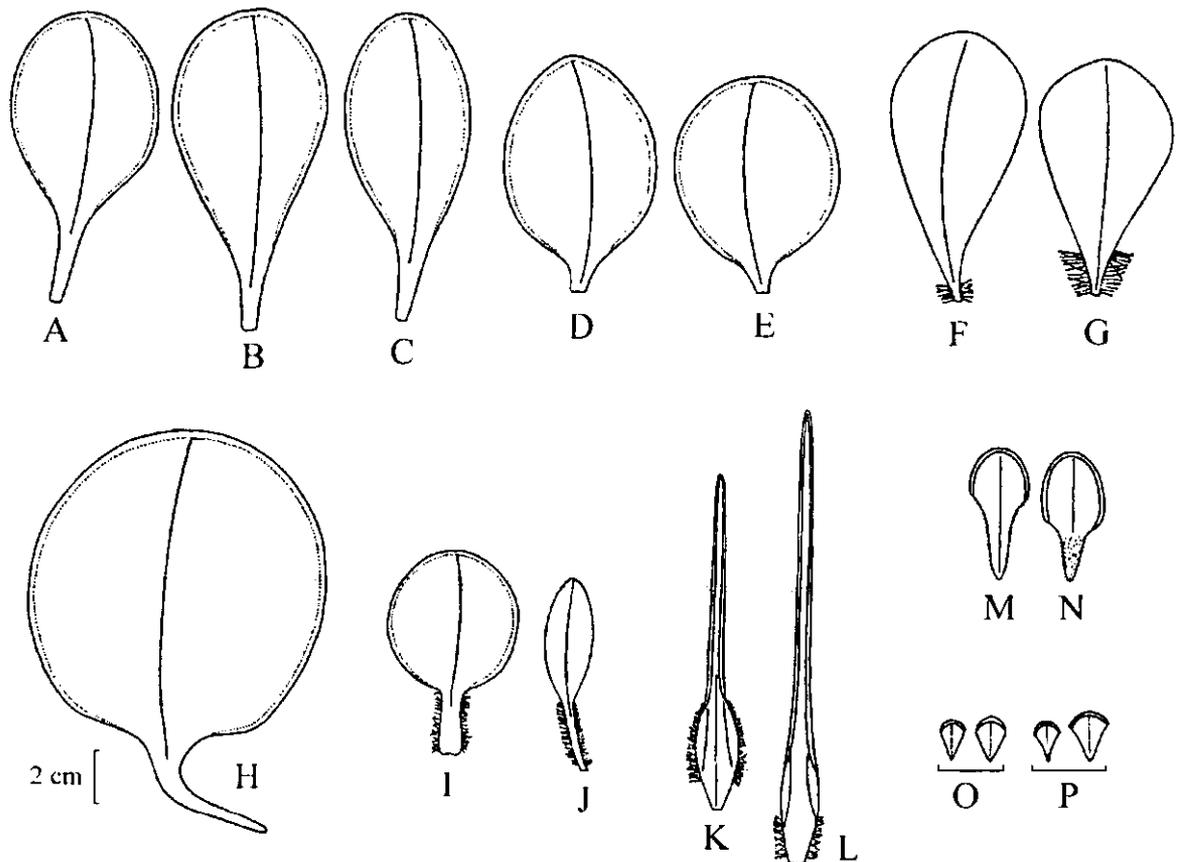


Fig. 3. Representación esquemática de las "hojas de verano" de las especies de la sección *Orcheosanthus*: A-C. *Pinguicula moranensis*; D-E. *P. zecheri*; F. *P. colimensis*; G. *P. elizabethiae*; H. *P. macrophylla*; I. *P. oblongiloba*; J. *P. orchidioides*; K. *P. gypsicola*; L. *P. moctezumae*; M. *P. cyclosecta*; N. *P. mesophytica*; O. *P. esseriana* var. *esseriana*; P. *P. esseriana* var. *ehlersiae*.

Las "hojas de invierno" son carnosas y de talla pequeña, pueden tener tricomas glandulares o ser glabras; algunas presentan cilios marginales. En la mayoría de las especies, las hojas son espatuladas u oblongo-espatuladas, con el ápice redondeado a obtuso y conspicuamente glandulosas en la mitad distal (Fig. 4 B-I); En *P. moranensis* var. *neovolcanica* las hojas son lanceoladas a oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo u obtuso y más o menos glabrescentes (Fig. 4 A y B) y en *P. macrophylla*, *P. oblongiloba* y *P. orchidioides* las hojas son lanceoladas a oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo, acuminado y glabras (Fig. 4 J-K).

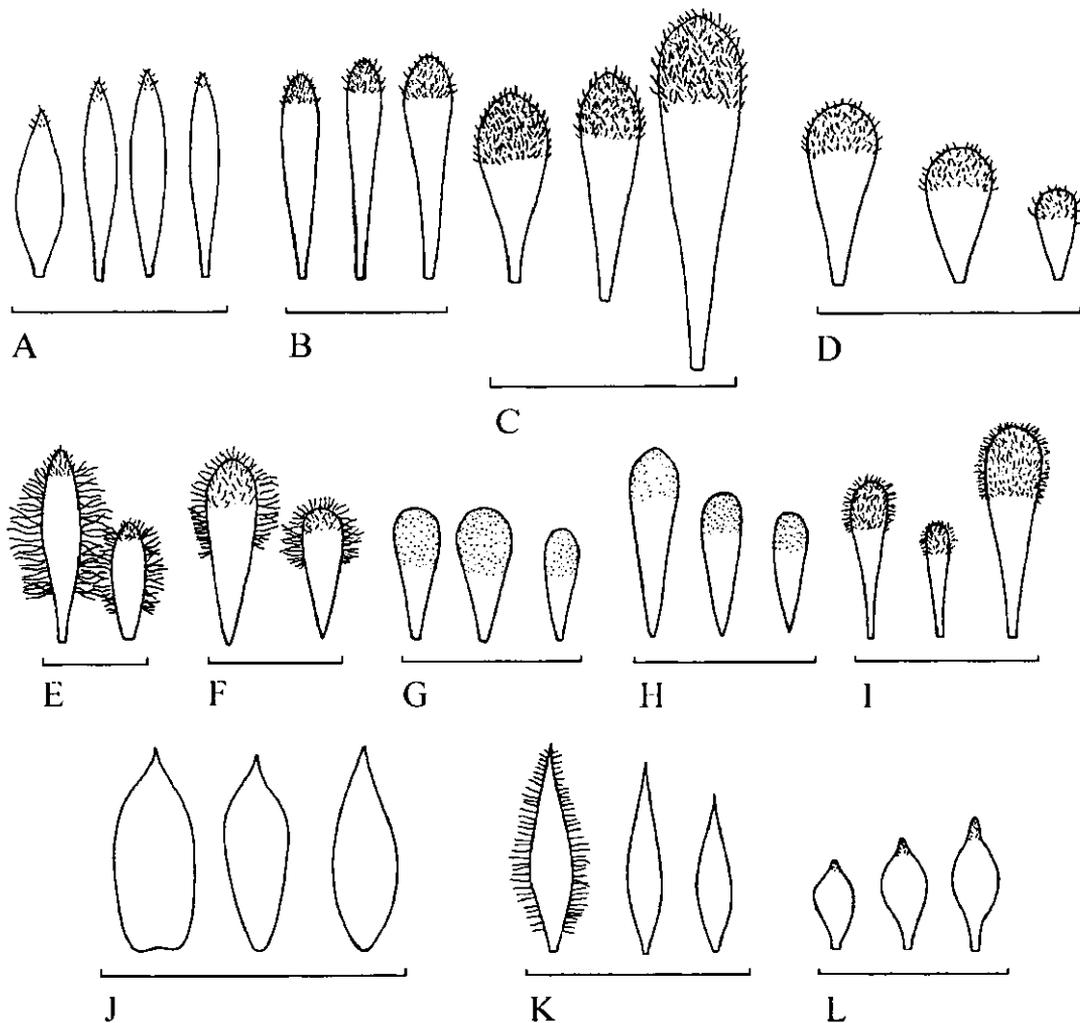


Fig. 4. Representación esquemática de las "hojas de invierno" de las especies de la sección *Orcheosanthus*: A. *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica* con ápice agudo; B. *P. moranensis* var. *neovolcanica* con ápice obtuso; C. *P. moranensis* var. *moranensis* con ápice redondeado a obtuso; D. *P. zecheri*; E. *P. elizabethiae*; F. *P. colimensis*; G. *P. esseriana* var. *esseriana*; H. *P. esseriana* var. *ehlersiae*; I. *P. gypsicola*; J. *P. macrophylla*; K. *P. oblongiloba* y *P. orchidioides*; L. *P. moctezumae*.

Pedúnculos

En el género *Pinguicula* la inflorescencia se ha reducido a su mínima expresión, por lo que cada pedúnculo da lugar a una sola flor terminal. Durante la temporada de floración, cada roseta produce entre 1 y 5(-12) pedúnculos; éstos se originan en las axilas de las hojas jóvenes, se desarrollan lentamente y se suceden uno a otro. Son rollizos, crasos, pueden alcanzar hasta 30 cm de longitud, miden entre 2.0 y 2.5 mm de diámetro en la base y se van adelgazando gradualmente hacia el extremo distal, pueden ser densamente glandulosos o glabrescentes. Su utilidad taxonómica es limitada, ya que son muy variables en longitud, densidad del indumento y color.

Flores

Las flores, fuertemente bilabiadas y con espolón largo de la sección *Orcheosanthus* están consideradas entre las más grandes y vistosas del género. En *P. zecheri*, por ejemplo, llegan a alcanzar hasta 11 cm de longitud, incluyendo el espolón. Algunas de sus características como el tamaño, la forma de los lóbulos y la forma y distribución de los pelos del interior del tubo, son importantes en la diferenciación de las especies.

Cáliz. El cáliz es bilabiado, con el labio superior dividido en tres lóbulos y el labio inferior bilobado, de color verde o teñido ligeramente de morado, densamente glanduloso por fuera y glabro o en ocasiones escasamente glanduloso por dentro. La forma de los lóbulos y el grado de segmentación son criterios poco usados en la taxonomía del grupo.

Corola. Las características de la corola son muy importantes para diferenciar a las especies, pero es necesario aclarar que en algunos taxa pueden presentar cierta variación. Antes de los estudios de Casper (1966 a y b), los autores no entendían que algunas de las diferencias que observaban en la forma de los lóbulos de la corola o en la posición del espolón eran en gran medida parte de la variación natural de las plantas, y que algunas de estas expresiones pueden encontrarse incluso en una población al mismo tiempo. A continuación se describen las variaciones que con más frecuencia se han observado en las corolas de la sección.

Tamaño de la flor. Las flores de los taxa de la sección *Orcheosanthus* miden entre 24 y 100 mm de longitud, incluyendo el espolón. Las más pequeñas se encuentran en *P. cyclosecta*, *P. esseriana*, *P. gypsicola* y *P. mesophytica*, mientras que las de mayor tamaño se presentan en *P. zecheri*, *P. colimensis*, *P. moctezumae* y en algunas poblaciones de *P. moranensis*.

Es común encontrar flores de diferentes tamaños en una misma población, pero debe tenerse en cuenta que, al principio de la antesis, las flores son más pequeñas que en la madurez, cuando alcanzan casi el doble del tamaño inicial (Speta y Fuchs, 1982). También puede suceder que las plantas que están en lugares más secos y expuestos o en suelos someros produzcan flores de menor tamaño.

Una variación extraordinaria en la forma y tamaño de los lóbulos de la corola se ha encontrado en una población de *P. esseriana* var. *esseriana*, localizada en el estado de Querétaro, en la que se distinguen cuando menos tres tipos de flores, que difieren en el tamaño y la forma de los lóbulos de la corola. La longitud de las flores oscila entre 24 y 42 mm (incluyendo el espolón). Las más pequeñas miden de 24 a 30 mm de longitud y los lóbulos de la corola son angostamente obovados u oblongos (Fig. 5 C), las flores intermedias miden de 35 a 40 mm de longitud y los lóbulos son obovados (Fig. 5 B), mientras que las flores de mayor tamaño oscilan entre 35 y 42 mm de longitud, con lóbulos ampliamente obovados a suborbiculares (Fig. 5 A).

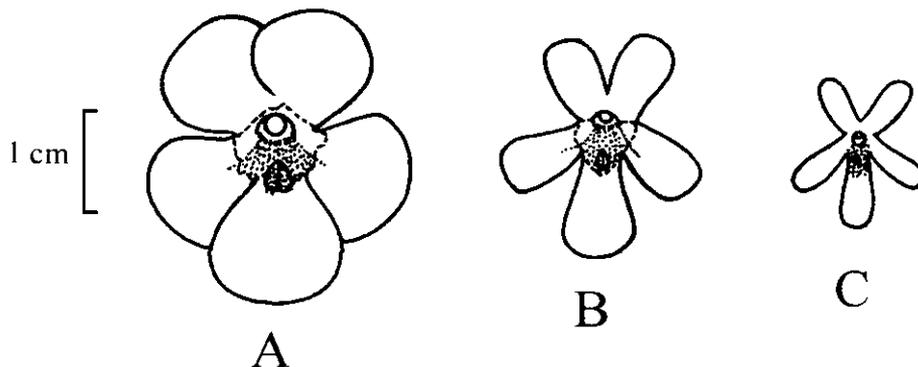


Fig. 5. Variación de las flores de *P. esseriana* var. *esseriana*, registrada en el estado de Querétaro: A. flores grandes con lóbulos suborbiculares; B. flores de tamaño intermedio con lóbulos obovados y C. flores pequeñas con lóbulos oblongos.

La apariencia de las flores en cada uno de los casos es tan diferente que, si se vieran por separado, se pensaría que son distintas especies.

Posición de los lóbulos. La posición de los lóbulos de la corola también difiere en una misma población. En *Pinguicula moranensis* se pueden encontrar en general dos patrones de variación. El primero se aprecia en la posición de los lóbulos del labio superior de la

corola, los que pueden estar tan juntos que sus extremos se sobrepone, o pueden divergir en diferentes grados (Fig. 6 A-D).

Los lóbulos del labio superior y los laterales del labio inferior pueden estar extendidos, presentando una cara plana hacia el frente o pueden estar girados en diferentes grados hacia la parte posterior de la corola (Fig. 6 E-I).

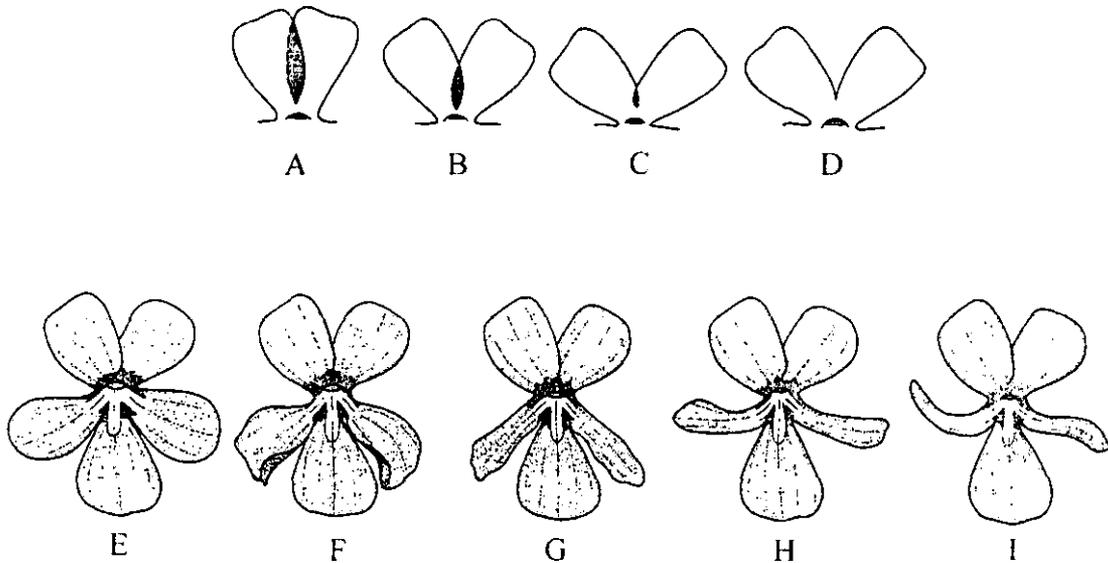


Fig. 6. Variación en la posición de los lóbulos de la corola en *Pinguicula moranensis*: A-D. Separación de los lóbulos del labio superior, desde muy juntos y sobrepuestos hasta divergentes; E-I. Variación en la posición de los lóbulos laterales del labio inferior, desde extendidos hacia el frente (E), hasta torcidos hacia atrás (I).

Forma de los lóbulos. Los lóbulos de la corola en los miembros del complejo *P. moranensis* se han descrito como angostos a ampliamente obovados, obovado-cuneados o cuneados, con el ápice redondeado a truncado, a veces retuso. Son oblongos en *P. orchidioides* y *P. gypsicola*, u obovado-oblongos en *P. oblongiloba*. La serie *Cyclosectae*, que incluye a *P. colimensis* y *P. cyclosecta*, ha sido caracterizada por los lóbulos de la corola suborbiculares, casi tan largos como anchos o más anchos que largos, que se sobrepone en los extremos (Casper, 1966b).

En realidad, la forma de los lóbulos no es tan constante y se puede apreciar cierto grado de variación en cada una de las especies de la sección *Orcheosanthus*.

En *P. moranensis*, *P. gypsicola* y *P. esseriana*, los lóbulos de la corola varían de oblongos a angostamente obovados o ampliamente obovados (Fig. 7 A-D, Q-R y U-W).

En *P. zecheri* los lóbulos son comúnmente circulares u oblatos, más o menos tan largos como anchos, o más anchos que largos, pero también se han observado corolas con los lóbulos obovado u oblongos (Fig. 7 E y F).

En *P. oblongiloba* y *P. macrophylla*, los lóbulos son angostos a ampliamente obovados, mientras que son casi elípticos en *P. orchidioides* (Fig. 7 G-L).

En *P. colimensis*, *P. cyclosecta* y *P. moctezumae*, los lóbulos de la corola varían de circulares a oblatos (Fig. 7 M-P y S-T).

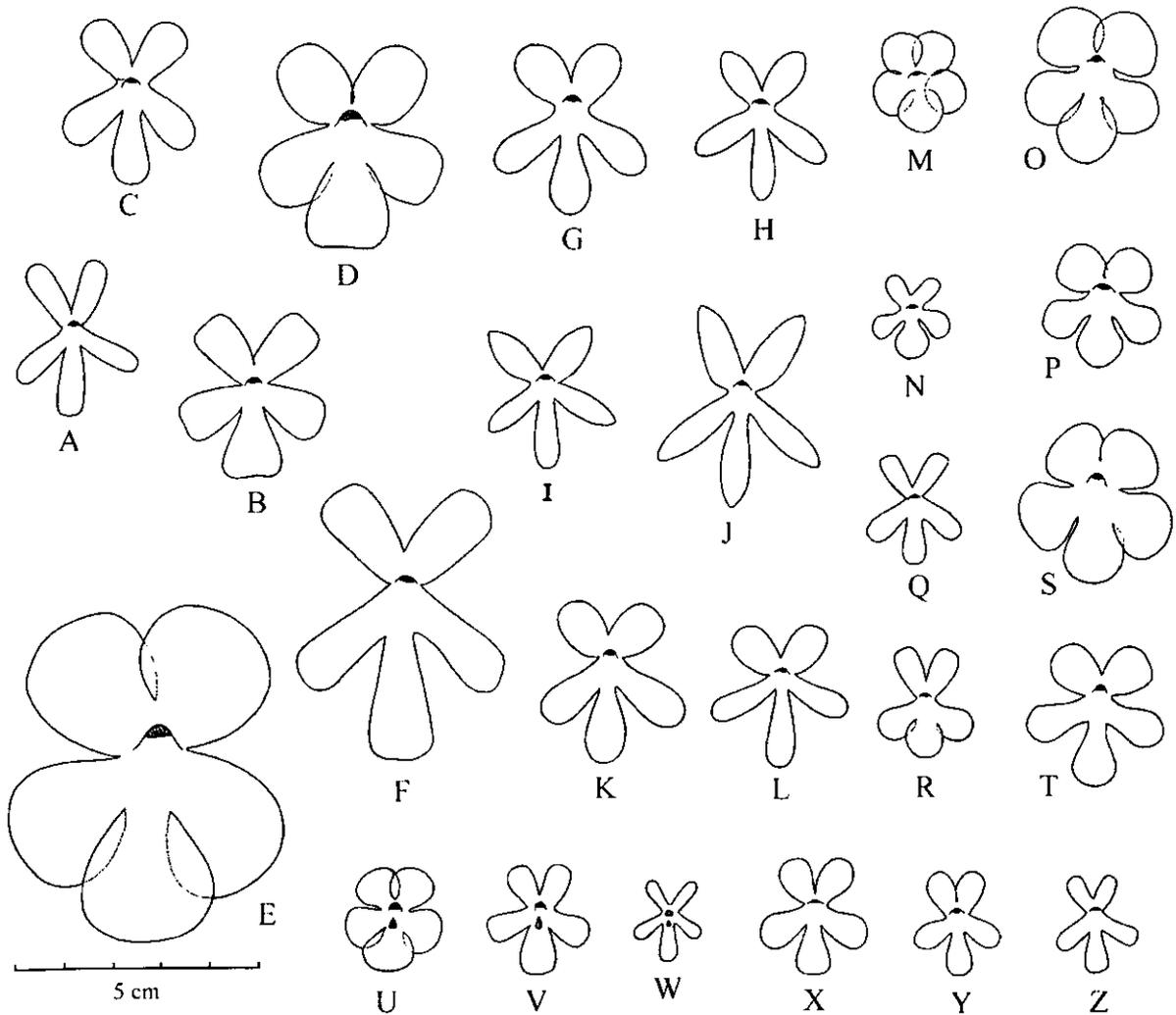


Fig. 7. Representación esquemática de la variación en la corola de las especies de la sección *Orcheosanthus*: A-D. *Pinguicula moranensis*; E-F. *P. zecheri*; G-H. *P. oblongiloba*; I-J. *P. orchidioides*; K-L. *P. macrophylla*; M-N. *P. cyclosecta*; O-P. *P. colimensis*; Q-R. *P. gypsicola*; S-T. *P. moctezumae*; U-W. *P. esseriana* var. *esseriana*; X-Z. *P. esseriana* var. *ehlersiae*.

En gran medida esta variación en la forma de los lóbulos de la corola no había sido observada por otros autores y la mayoría de las especies se describieron parcialmente, tomando en cuenta sólo alguna de las formas.

Posición del espolón. Durante las primeras etapas del desarrollo de la flor, el espolón se encuentra rodeando parcialmente al botón. Conforme la flor crece, el espolón se separa gradualmente del botón, pero mantiene su forma curva hasta la antesis; entonces, el espolón puede permanecer un poco incurvado, se extiende y permanece recto o incluso, en ocasiones, llega a ser ligeramente recurvado (Fig. 8). En varias especies, la posición del espolón es más o menos constante y puede representar un rasgo característico, pero en otras es muy variable. En *P. moranensis* se ha observado con cierta frecuencia el ápice del espolón un poco emarginado.

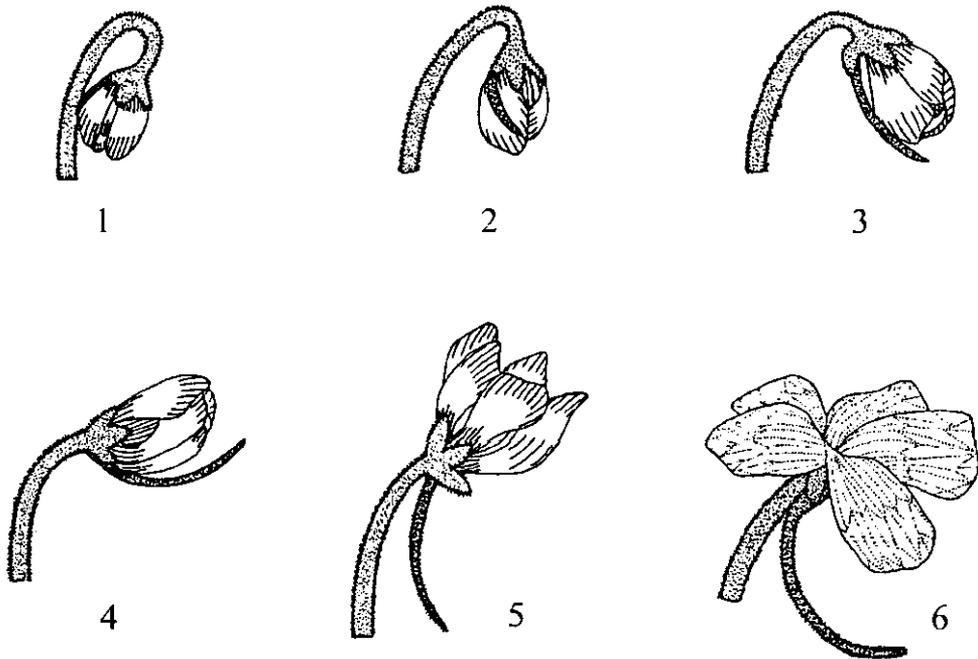


Fig. 8. Desarrollo de la flor desde el botón hasta la antesis en las especies de la sección *Orcheosanthus*, mostrando la posición del espolón.

Indumento. Casi todas las partes de la planta están cubiertas por pelos glandulares multicelulares, los que pueden tener diferentes formas y tamaños. Las glándulas de las hojas y de los pedúnculos han quedado relegadas en la taxonomía, ya que su forma es básicamente la misma en todo el género (Casper, 1966b); sin embargo, los pelos del interior

de la corola han servido mejor para diferenciar a las especies, en función de la variedad de formas y arreglos que presentan.

En algunos taxa, como *Pinguicula elizabethiae*, *P. cyclosecta*, *P. gypsicola* y *P. oblongiloba*, la presencia o ausencia de cilios en el pecíolo de las hojas y su longitud sirven para diferenciarlos de las especies relacionadas.

En la sección *Orcheosanthus*, la forma de los pelos del interior de la corola es muy homogénea; se trata en general de tricomas multicelulares uniseriados, cilíndricos a subulados. No obstante, en algunos casos se observan tricomas engrosados en el ápice, llegando a adquirir formas más o menos clavadas. También esporádicamente se pueden observar algunas células apicales con protuberancias, como lo muestra Casper (1966b) en *P. gypsicola*, aunque el fenómeno no es común (Fig. 9). En todos los taxa se aprecia una disminución en el tamaño de los pelos hacia el interior del tubo, siendo más largos en la garganta y mucho más cortos en el espolón.

Según Casper (1966b), los pelos glandulares se encuentran distribuidos al azar sobre el tubo y los lóbulos de la corola, pero esto no es así. Por fuera el tubo de la corola está cubierto con pelos glandulares cortos, capitados, esparcidos, que se extienden un poco más allá de la base de los lóbulos; sobre el lado ventral, la pubescencia se encuentra principalmente en la garganta, el tubo de la corola y el espolón. Se ha observado cierta variación en su distribución y densidad entre las especies, como se describe a continuación:

En *P. moranensis*, los pelos más largos se encuentran aglomerados en la garganta, su densidad disminuye hacia el interior del tubo hasta desaparecer, dejando una franja casi glabra; la pubescencia vuelve a incrementarse al final del tubo y se continúa más o menos hasta la mitad del espolón. En ocasiones los tricomas multicelulares se pueden extender hacia la base de los lóbulos del labio inferior, pero en poca densidad. Entre la base de los lóbulos de la corola y la garganta se encuentran pelos glandulares capitados que rodean a la garganta, formando una franja variable en densidad y amplitud; éstos sostienen una gotita de secreción y aparentemente atraen la atención de los insectos que se acercan a la flor.

En *P. oblongiloba* se aprecia un patrón parecido, los tricomas del interior de la corola muestran una distribución diferencial. En el limbo se encuentran dispersos algunos pelos glandulares capitados, que se extienden desde la base de los lóbulos de la corola hasta la garganta, son muy cortos y poco conspicuos; en la garganta y la parte inicial del tubo se aprecia un mechón de tricomas multicelulares, cilíndricos o claviformes, a veces teñidos de morado, cuya densidad y tamaño disminuyen hacia el final del tubo. En el espolón los

pelos glandulares son subulados y se extienden hasta la mitad de su longitud, a partir de aquí son substituidos por glándulas capitadas casi sésiles, que se continúan hasta el final del espolón, en donde son más densas. El tubo y el espolón están cubiertos por fuera con glándulas capitadas dispersas.

En *P. macrophylla*, el indumento de la cara interior de la corola es menos denso; en la garganta, los pelos multicelulares cilíndricos se agrupan en dos líneas que penetran un poco al tubo de la corola y después desaparecen, dejando una franja glabra; reaparecen de nuevo al final del tubo de la corola, en donde forman un pequeño mechón y no se encuentran en el espolón.

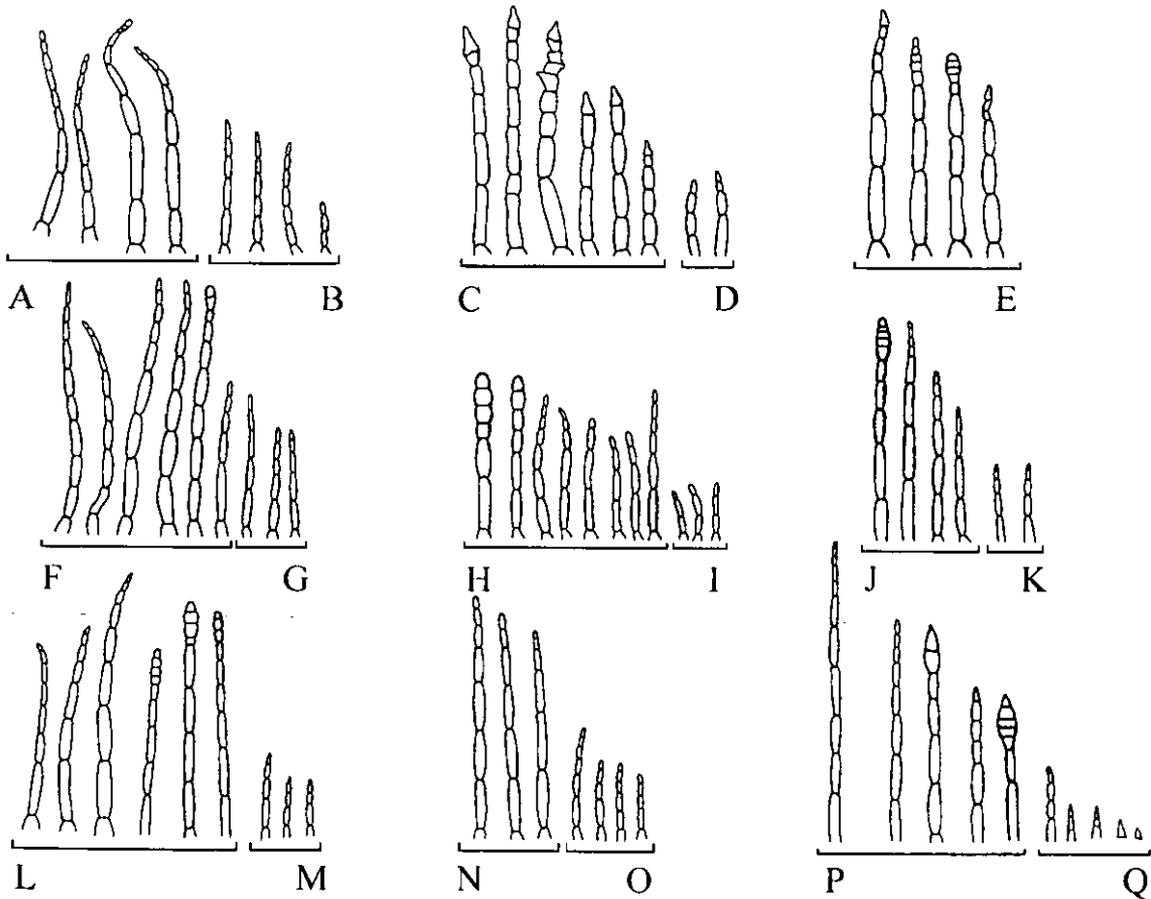


Fig. 9. Pelos del interior del tubo de la corola y del espolón en las especies de la sección *Orcheosanthus*: A-B. *Pinguicula moranensis* y *P. zecheri*; C-D. *P. gypsicola*; E. *P. moctezumae*; F-G. *P. colimensis*; H-I. *P. cyclosecta*; J-K. *P. esseriana* var. *esseriana*; L-M. *P. oblongiloba*; N-O. *P. macrophylla*; P-Q. *P. esseriana* var. *ehlersiae*. En todos los casos los pelos más largos son los del tubo y los más cortos los del espolón.

En *P. cyclosecta*, los pelos del tubo de la corola son cilíndricos, subulados. Son escasos y esparcidos en la entrada del tubo y más abundantes en su interior, disminuyen un poco hacia la base del tubo y se continúan más o menos hasta la mitad del espolón.

En *P. colimensis*, la pubescencia del tubo es escasa y está formada por pelos cilíndricos, subulados, rara vez engrosados en el ápice.

En *P. esseriana* var. *ehlersiae*, los tricomas del tubo son multicelulares, cortos, engrosados en el ápice o más o menos claviformes, arreglados en dos líneas. El espolón no presenta indumento en su interior.

En *P. esseriana* var. *esseriana*, la distribución del indumento es variable. En algunos casos los pelos multicelulares cilíndricos se extienden hasta los lóbulos de la corola; en otros, como en las poblaciones de Querétaro, la pubescencia se concentra en el paladar, la garganta y el tubo de la corola. Los pelos del paladar son notablemente más largos y delgados que los del tubo.

Color de la flor. De Candolle (1844) definió a la sección *Orcheosanthus* por sus flores purpúreas, diferenciándola de la sección *Pionophyllum*, con corolas amarillas, violáceas, blancas o variegadas y de la sección *Brandonia*, de corolas amarillas.

Casper (1966b) trasladó la importancia que De Candolle atribuyó al color de las flores al nivel de subgéneros. Según este autor, en el subgénero *Pinguicula*, al cual pertenece la sección *Orcheosanthus*, se conjugan los colores púrpura, azul, rojo y blanco, estando siempre ausente el amarillo, con la excepción de *P. villosa* L.

Las flores de las especies pertenecientes a la sección *Orcheosanthus* se ubican en general dentro de los colores ciánicos, variando en tonalidades desde el rosa, pasando por el violeta, rojo-purpúreo, púrpura, hasta el azul-purpúreo (Cuadro 1); sin embargo, otros colores participan en la coloración, formando combinaciones o patrones complejos, como se describirá enseguida.

En *Pinguicula moranensis* es común que la flor sea de color púrpura en la cara anterior, con un tono más claro en la posterior, la garganta suele ser blanca o del mismo color que el resto de la corola; alrededor de la garganta puede haber una franja o varias manchas más oscuras. En la mayoría hay una mancha blanca en forma de lengua en el labio inferior, que va desde la garganta hacia la base del lóbulo medio. En algunos casos, otras líneas blancas se extienden radialmente a partir de la garganta hacia los lóbulos laterales o a los del labio superior. El tubo en general es blanco o blanco-verdoso, con tintes

purpúreos. El espolón varía en tono de blanco-verdoso o verde a púrpura; en ocasiones, las venas del espolón y del tubo pueden estar marcadas con un tono más oscuro.

Cuadro 1. Variación en el color de las flores de las especies de la sección *Orcheosanthus*.

Especie							
<i>P. colimensis</i>	[Diagrama]						
<i>P. cyclosecta</i>	[Diagrama]						
<i>P. elizabethiae</i>	[Diagrama]						
<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	[Diagrama]						
<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	[Diagrama]						
<i>P. gypsicola</i>	[Diagrama]						
<i>P. macrophylla</i>	[Diagrama]						
<i>P. mesophytica</i>	[Diagrama]						
<i>P. moctezumae</i>	[Diagrama]						
<i>P. moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	[Diagrama]						
<i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>	[Diagrama]						
<i>P. oblongiloba</i>	[Diagrama]						
<i>P. orchidioides</i>	[Diagrama]						
<i>P. zecheri</i>	[Diagrama]						

Los colores son más intensos cuando la flor acaba de abrir y se tornan pálidos con el paso de los días.

El patrón de coloración de la flor es más o menos constante en cada especie, con ciertas variaciones o, en algunos casos, con gran variación en la distribución de los colores.

En *Pinguicula moranensis* y sus variedades la distribución de las manchas más oscuras puede ocurrir de la siguiente manera (Fig. 10):

- A. No hay manchas más oscuras alrededor de la garganta.
- B. Se presentan algunos puntos o manchas más oscuras aisladas alrededor de la garganta.

C. Las manchas más oscuras casi rodean a la garganta, dejando algunos espacios más claros.

D. Una franja oscura, variable en amplitud, rodea por completo a la garganta.

La distribución de las manchas o líneas blancas que parten radialmente de la garganta hacia los lóbulos también es variable y se presentan las siguientes situaciones:

E. Una banda blanca de forma irregular rodea por completo a la garganta.

F. Una mancha blanca en forma de lengua se extiende en el labio inferior, desde la garganta hacia la base del lóbulo medio.

G. Además de la mancha blanca central, cuatro líneas blancas se extienden radialmente hacia los lóbulos laterales del labio inferior (como se aprecia en la fotografía de *P. potosiensis* presentada por Speta y Fuchs, 1989).

H. Cuatro líneas más se extienden radialmente de la garganta hacia los lóbulos del labio superior (como se aprecia en el dibujo de *P. flos-mulionis* presentado por Morren, 1872).

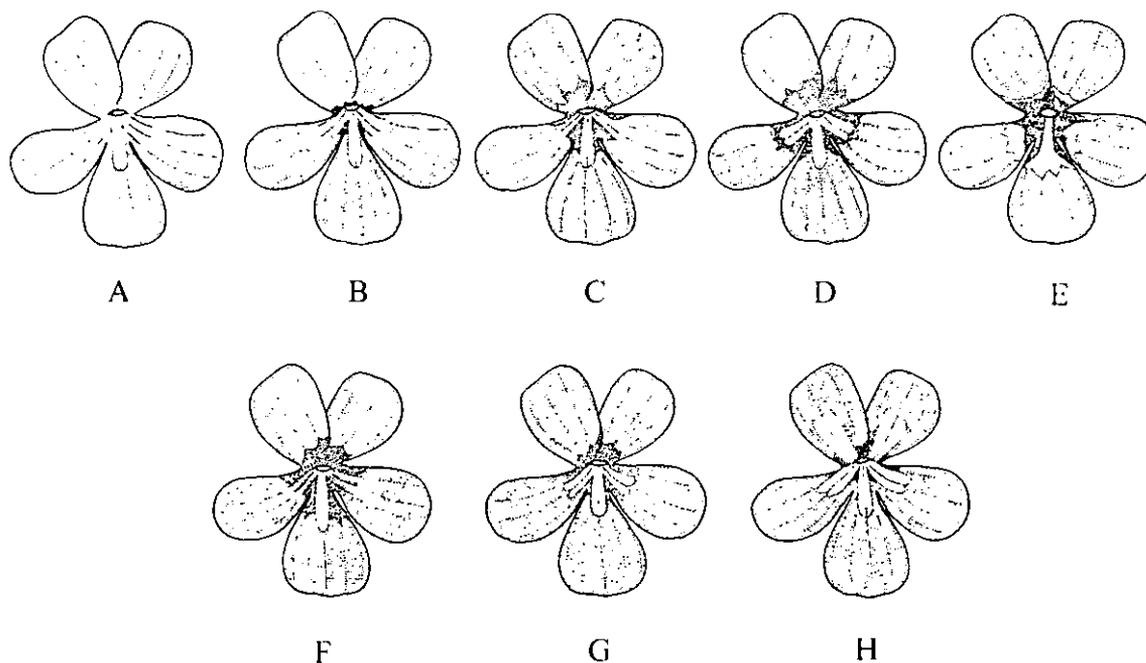


Fig. 10. Variación del color en las flores del complejo *Pinguicula moranensis*: A-E. Distribución de las manchas oscuras en la garganta de la corola; F-H. Variación en el número de manchas blancas en la corola.

En mayor o menor grado, estas variaciones se presentan dentro de una población, siendo más raras las últimas de cada serie descrita.

En pocas ocasiones se han registrado flores totalmente blancas en varias especies; en *P. moranensis* se han citado en una colecta de E. González 454 del estado de Querétaro, en *P. oblongiloba* se han visto en Pátzcuaro, y flores con la corola blanca y la garganta purpúrea de *P. macrophylla* se encontraron en Santa Rosa, Guanajuato. Estas variantes con flores blancas se presentan con muy baja frecuencia en las poblaciones, siendo al parecer la expresión de una combinación de alelos recesivos.

En *Pinguicula esseriana* var. *esseriana* el paladar está resaltado por una mancha amarilla que no se encuentra en ninguna otra especie de la sección *Orcheosanthus* y que la diferencia de *P. esseriana* var. *ehlersiae*. Por otra parte, *P. rectifolia* fue descrita con una mancha verde-amarillenta en la parte central del labio inferior.

Morfología de los granos de polen

En general los granos de polen de la sección *Orcheosanthus* se apegan a la siguiente descripción: Polen 4-7-colporado, generalmente 5-6-colporado, con variación en el número de aberturas. Vista polar circular, hexalobada o pentalobada, a veces tetralobada o heptalobada. La exina es semitectada en la mayoría de los granos estudiados, aunque en algunos se puede apreciar tectum más continuo, principalmente en aquellos en que la ornamentación no está bien definida. La forma del grano varía de suboblato a esferoidal, predominando esta última, con medidas de 24(27)31 x 28(32)36 μ a 40(42)46 x 46(50)57 μ .

La relación del diámetro polar sobre el diámetro ecuatorial (P/E) varía de 0.84 a 0.97; el grosor de la exina es de 2 a 4 μ , con la superficie ligeramente reticulada, simplemente reticulada o rara vez puntitegilada. Colpos bien definidos, generalmente cubiertos con membrana lisa y con terminaciones agudas. Colpos transversales de 8 a 14 μ de largo, por 2 a 4 μ de ancho; a veces las aberturas no están bien definidas.

Los granos de polen de los miembros de la sección *Orcheosanthus* son muy parecidos entre sí, por lo que no es posible diferenciar una especie de otra con base en este criterio (Cuadro 2; Fig. 11).

La mayoría tienen cinco o seis colpos como cifra predominante, con excepción de *P. cyclosecta*, que tiene seis o siete. Es notable que *P. moranensis* es la especie que presenta

Cuadro 2. Características de los granos de polen de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.

Especie	Vista ecuatorial μ	Aberturas	Ornamentación
<i>P. colimensis</i>	33(36)40 X 35(38)40	4-6-colporado	reticulada
<i>P. cyclosecta</i>	29(32)35 X 35(38)41	6-7-colporado	reticulada
<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>		(4)5-6-colporado	
<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	36(39)41 X 40(43)47	6-colporado	reticulada
<i>P. elizabethiae</i>		5-6-colporado	reticulada
<i>P. gypsicola</i>	28(31)36 X 28(32)36	5-6-colporado	ligeramente reticulada
<i>P. moctezumae</i>	34(38)43 X 39(42)46	6-7-colporado	reticulada
<i>P. macrophylla</i>	24(29)34 X 31(34)38	6-colporado	reticulada
<i>P. oblongiloba</i>	40(42)46 X 46(50)57 27(33)39 X 24(29)36	(4)5-6(7)- colporado	puntitegilada o tectado-perforada
<i>P. moranensis</i>	25(36)42 X 28(33)38	(4)5-6(7)- colporado	ligeramente reticulada a puntitegilada
<i>P. zecheri</i>	25(32)38 X 32(37)40	(4)5-6-colporado	reticulada

mayor variación en los caracteres observados (Fig. 11 a-c).

En general los resultados concuerdan con los datos publicados por otros autores, haciendo notar que no se encontró polen tricolporado ni octacolporado, este último citado por Casper (1966b) como escaso en *P. cyclosecta*. El número de colpos encontrados en los miembros de la sección *Orcheosanthus* coincide con los registrados para la mayoría de las especies del subgénero *Pinguicula* y con varios miembros de los subgéneros *Isoloba* y *Temnoceras*.

En algunas especies se ha observado una alta proporción de polen anormal, sin que se haya encontrado explicación satisfactoria para este hecho.

Cápsula

Las especies de la sección *Orcheosanthus* tienen el fruto característico del género, que es una cápsula subesférica, de 3 a 6 mm de diámetro, dehiscente por 2 a 4 valvas, glandulosa, cáliz y estilo persistentes y numerosas semillas (300 a 700 por fruto).

Existen pocas variaciones en las características de la cápsula entre las especies. En *P. oblongiloba*, el cáliz es algo acrescente conforme madura el fruto, pero no llega a cubrirlo y *P. orchidioides* se diferencia por su cápsula oblicua.

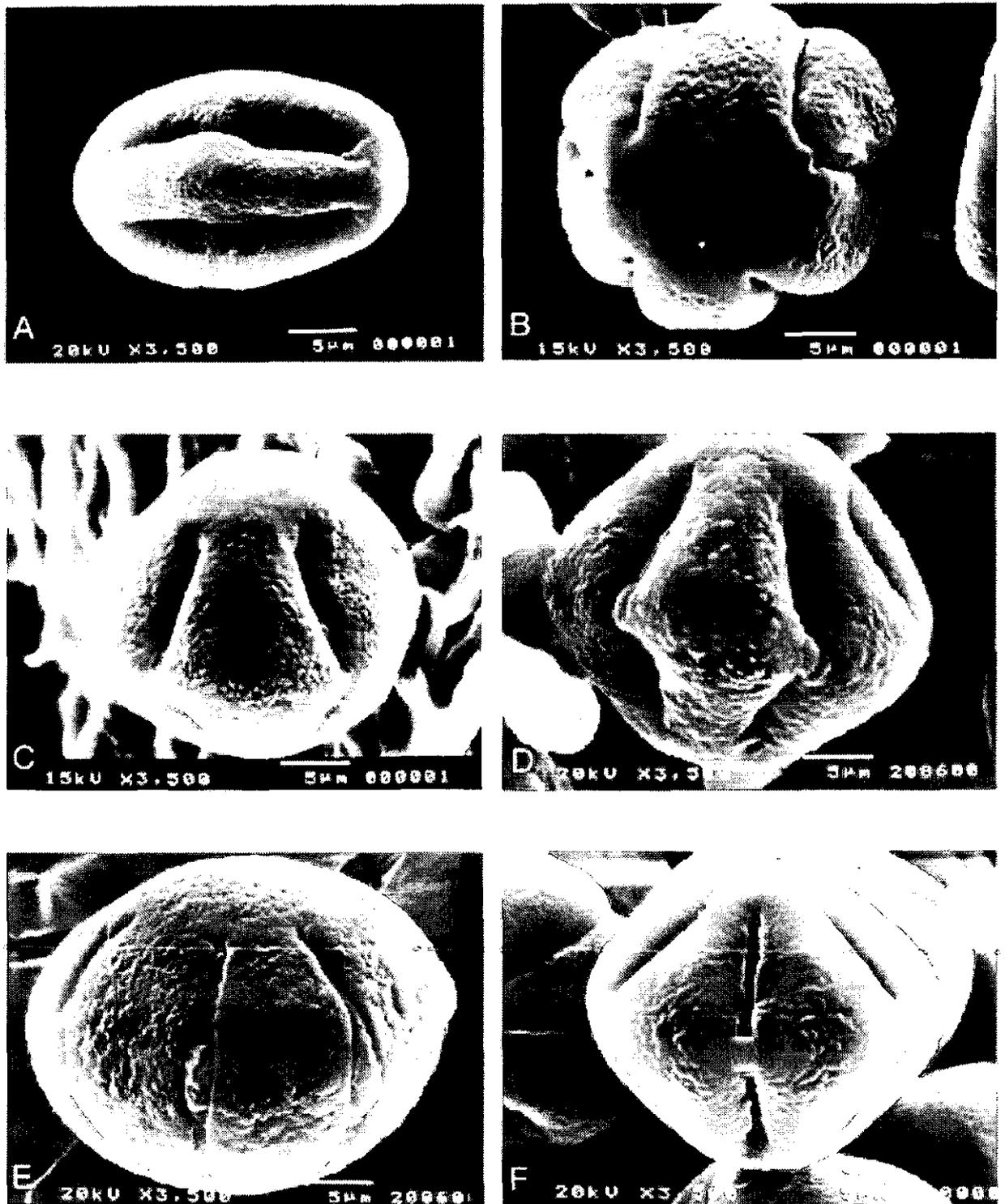


Fig. 11. Granos de polen de algunas especies de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus* vistos al microscopio electrónico de barrido: A-C. *Pinguicula moranensis* var. *moranensis*. A y C. Vista ecuatorial, B. Vista polar; D. *P. elizabethiae*; E. *P. moctezumae*, y F. *P. cyclosecta*. Se aprecia la exima reticulada a puntitegilada o rugulada.

Semilla

No se ha encontrado ningún estudio detallado de la morfología de las semillas del género *Pinguicula*, las que hasta ahora habían sido descritas simplemente como “*scobiformia*”. Las semillas de las especies de la sección *Orcheosanthus* son numerosas y muy pequeñas, el tamaño promedio es de aproximadamente 1 mm de largo, por 0.25 mm de ancho. La forma es elipsoidal o cilíndrica, adelgazándose en los dos extremos. La testa es reticulada, con celdas poligonales alargadas o rectangulares, más o menos isodiamétricas, las paredes de las celdas son tabulares, con verrugas o papilas que varían en densidad y tamaño y los anticlinales están hundidos. La superficie de la celda puede ser lisa o rugosa (Figs. 12 y 13).

La morfología de la semilla muestra gran homogeneidad dentro de la sección, por lo que no permite la diferenciación a nivel específico. No fue posible comparar las semillas de la sección *Orcheosanthus* con las de otras secciones, ya que no se tienen datos disponibles, pero la forma y estructura de las semillas de esta sección difieren de las del género *Utricularia* que son en general más pequeñas y de forma subglobosa u ovoide a cilíndrica, con testa reticulada (Taylor, 1989).

Cromosomas

La información cariológica disponible para la sección *Orcheosanthus* es escasa y fragmentaria; no se conocen los números cromosómicos de más de la mitad de las especies y no existen ideogramas o información más detallada de la estructura de los cromosomas. Los datos registrados en la literatura hasta 1966 mostraban como número básico para las especies de la sección $x = 11$ (Casper, 1966b). Kondo (1969) cita para *P. colimensis* el número diploide de cromosomas como $2n = 22$, pero la identidad del material en que se basó puede estar equivocada, ya que las plantas que Kondo colectó en 1965 como *P. colimensis* entre El Llano de las Flores y Tuxtepec, Oaxaca, puede corresponder más bien a *P. hemiepiphytica*, que es la especie común en esa región y no pertenece a esta sección. (Cuadro 3).

Más recientemente, Speta y Fuchs (1982) encontraron que el número cromosómico somático de *P. esseriana* y *P. ehlersiae* es $2n = 32$, mismo que difiere notoriamente del anterior. Tomando como base las discrepancias en el número de cromosomas, además de algunas diferencias morfológicas, estos autores separaron a las dos últimas especies de la sección *Orcheosanthus* y crearon la sección *Crassifolia* para incluirlas.

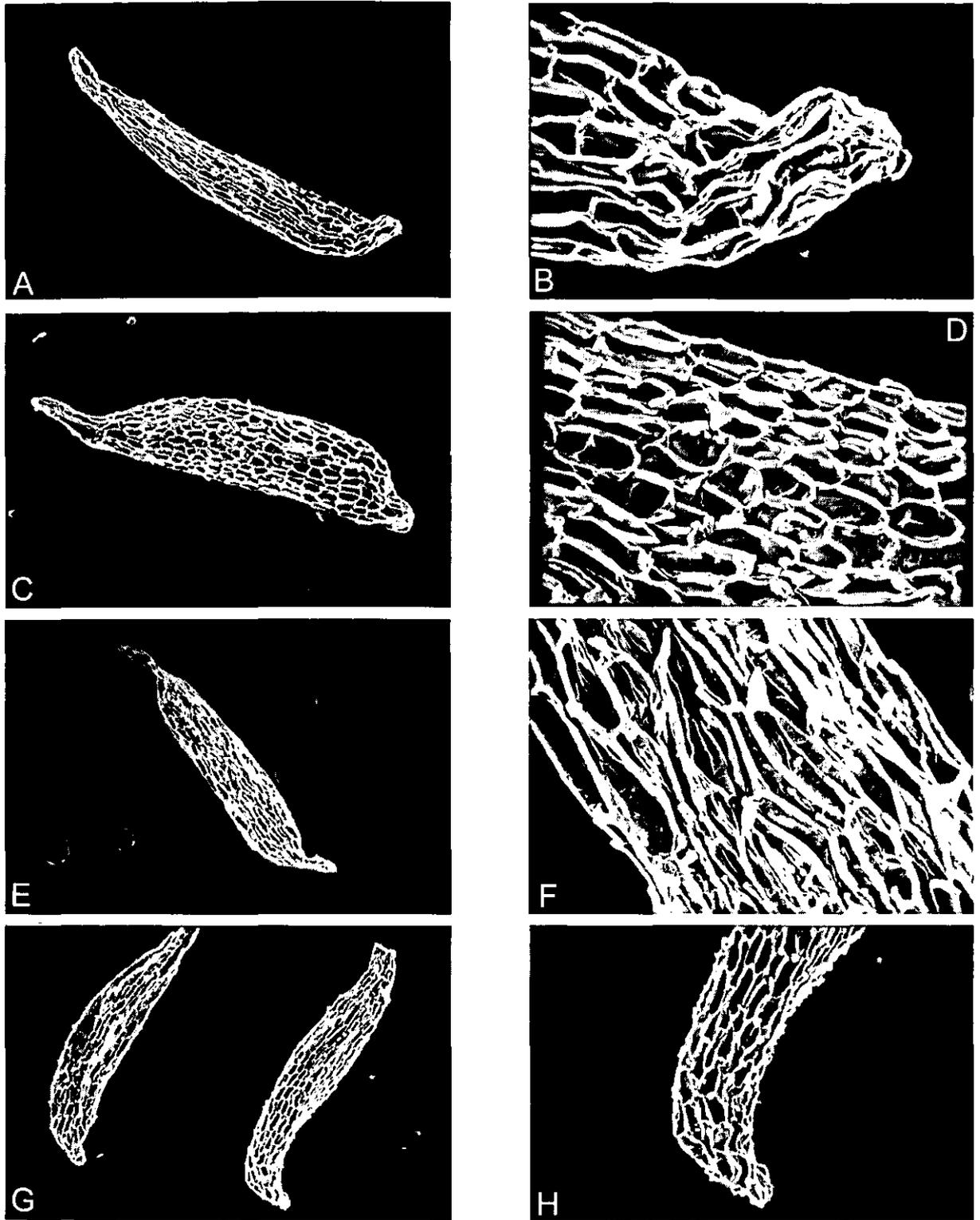


Fig. 12. Semillas vistas al microscopio electrónico de barrido: A-B. *P. moranensis* var. *moranensis* de San Andrés Tenejapa, Veracruz; C-D. *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica* de las Lagunas de Zempoala, Morelos; E-F. *P. zecheri* de Puerto del Gallo, Guerrero y G-H. *P. colimensis* de \pm 16 km al S de Colima.

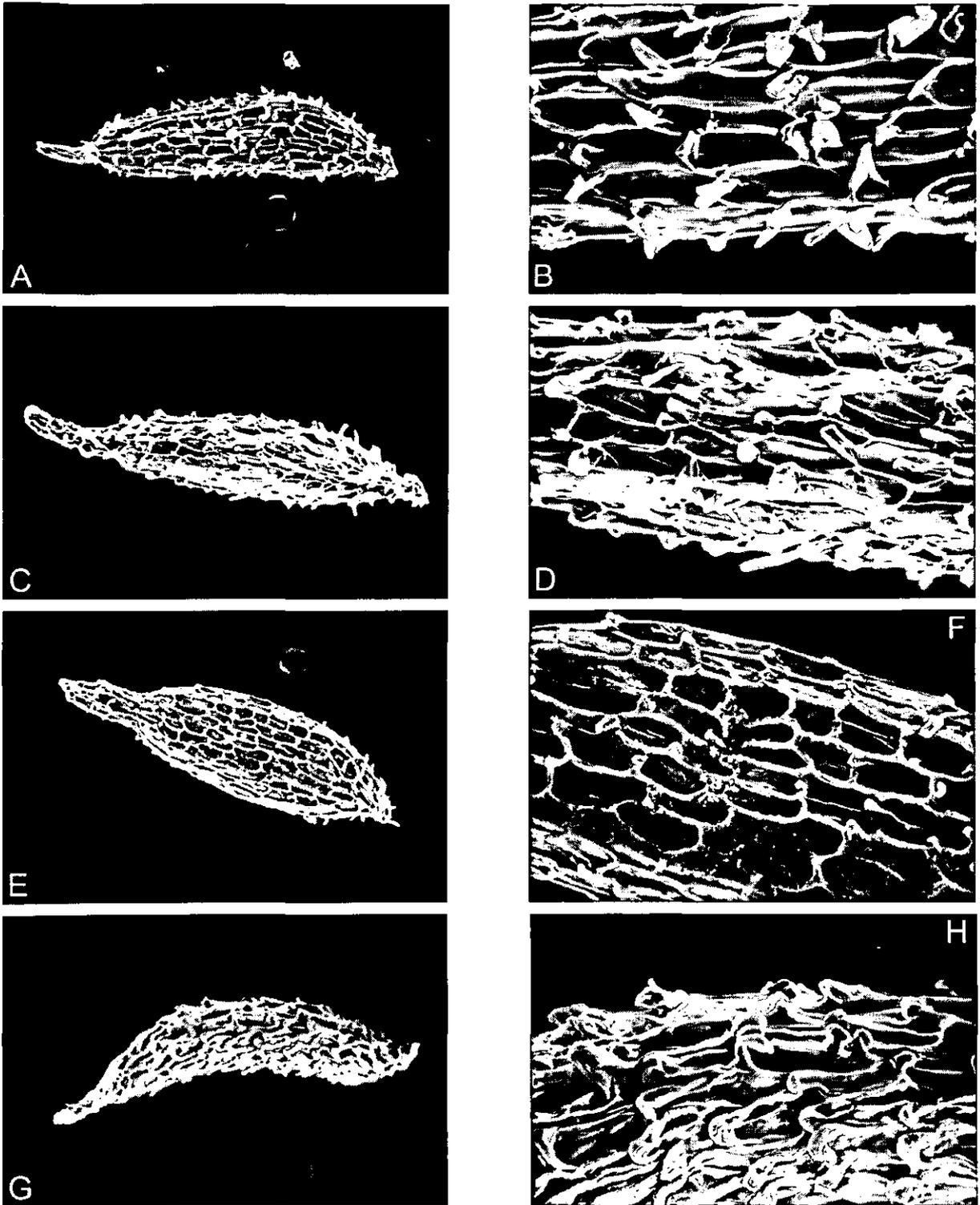


Fig. 13. Semillas vistas al microscopio electrónico de barrido: A-B. *Pinguicula macrophylla* de Santa Rosa, Guanajuato; C-D. *P. orchidioides* de El Estudiante, Oaxaca; E-F. *P. elizabethiae* del Cañón del Río Tolimán, Zimapán, Hidalgo; G-H. *P. esseriana* var. *ehlersiae* de Guadalcázar, San Luis Potosí.

Cuadro 3. Números cromosómicos conocidos de las especies de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.

Especie	<i>n</i>	<i>2n</i>	Autor
<i>P. ehlersiae</i>		32	Speta y Fuchs, 1982.
<i>P. esseriana</i>		32	Speta y Fuchs, 1982.
<i>P. gypsicola</i>		22	Casper, 1963b; Kondo, 1969.
<i>P. moranensis</i>		44	Heitz, 1926; Wood y Godfrey, 1957; Casper, 1963b; Kondo, 1969.
<i>P. oblongiloba</i>		22	Espinosa, 1997 (com. pers.)
<i>P. zecheri</i>		22	Speta y Fuchs, 1982.

De la información anterior se concluye que existen dos números cromosómicos básicos en la sección *Orcheosanthus*: $n = 11$ para la mayoría de las especies estudiadas y $n = 16$ para *P. ehlersiae* y *P. esseriana*. Destaca el hecho de que *P. moranensis* se registra como un tetraploide con $4n = 44$.

Speta y Fuchs (1982) argumentan que la división del género basada en los datos morfológicos está en contradicción con la clasificación basada en los números cromosómicos y añaden que la sección *Orcheosanthus* no encaja en el subgénero *Pinguicula*, en donde prevalecen números como $2n = 16, 32$ y 64 .

Casper (1966b) ya había aclarado que toda una serie de caracteres no se correlacionan con el número cromosómico; entre éstos se encuentran la simetría floral, la formación del paladar, la forma del tubo de la corola, la forma de los lóbulos de la corola, la forma de crecimiento, así como la inserción del espolón. Este autor opinó que una división del género sobre esta base se encontraría en oposición diametral a los datos morfológicos y reuniría tipos morfológicamente distintos, que representan líneas de evolución completamente diferentes.

Así, tendríamos que reunir especies con corola isoloba y espolón corto, como *P. ionantha*, *P. pumila* y *P. kondoi* del subgénero *Isoloba*, con aquellas de corola profundamente bilabiada y espolón más largo que el limbo y los lóbulos, de la sección *Orcheosanthus*, subgénero *Pinguicula*, ya que en todas ellas el número diploide de cromosomas es $2n = 22$. De igual manera, *P. ehlersiae* y *P. esseriana* con corolas fuertemente bilabiadas y espolón largo coinciden en el número de cromosomas ($2n = 32$) con especies como *P. caerulea*, *P. lutea* y *P. primuliflora* de la sección *Isoloba*, subgénero *Isoloba*.

Es claro que falta mucha más información sobre este tema para poder evaluar objetivamente la correlación entre el número de cromosomas y la clasificación infragenérica propuesta por Casper (1966b).

Fenología

En la mayoría de las especies de la sección *Orcheosanthus*, la época de floración está estrechamente relacionada con la temporada de lluvias. En los siguientes nueve taxa: *P. colimensis*, *P. cyclosecta*, *P. elizabethiae*, *P. gypsicola*, *P. macrophylla*, *P. moranensis* var. *neovolcanica*, *P. oblongiloba*, *P. orchidioides* y *P. zecheri*, la producción de flores ocurre entre junio y octubre y en algunos casos se prolonga hasta noviembre.

En *P. mesophytica* las flores se han registrado de abril a julio, mostrando un desfase en la época de floración en relación con el grupo anterior.

Sólo las dos variedades de *Pinguicula esseriana* florecen durante los meses invernales, de enero a abril, mientras ostentan la “roseta de invierno”.

Dos entidades pueden encontrarse con flores durante todo el año: *P. moranensis* var. *moranensis* se ha colectado con flores tanto con la “roseta de invierno” como con la “roseta de verano”; sin embargo, la floración invernal parece ser eventual y se restringe sólo a unos cuantos individuos de la población, ocurriendo la principal época de floración de julio a septiembre. Por su parte, *P. moctezumae* florece durante todo el año, conservando la “roseta de verano”, si la humedad de los sitios donde crece se mantiene constante; de no ser así, su comportamiento es estacional (Cuadro 4).

Las especies que florecen en primavera y verano generalmente lo hacen mientras se desarrolla la “roseta de verano”, la que se conserva hasta los meses de octubre o noviembre, después se forma la “roseta de invierno”. La “roseta invernal” permanecerá enterrada o semienterrada durante toda la etapa seca del año, hasta los meses de mayo o junio, cuando las primeras lluvias de la temporada activan el crecimiento de las “hojas de verano”, las que se mantienen presentes mientras persiste la humedad del suelo, por lo que en los años en que la lluvia es abundante su presencia se puede extender hasta el mes de diciembre.

Cuadro 4. Épocas de floración de las especies de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.

Especie	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>P. colimensis</i>						■	■	■				
<i>P. cyclosecta</i>						■	■	■				
<i>P. elizabethiae</i>							■	■	■	■		
<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	■	■	■	■								
<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	■	■	■	■								
<i>P. gypsicola</i>						■	■	■	■	■	■	
<i>P. macrophylla</i>						■	■	■	■			
<i>P. mesophytica</i>				■	■	■	■					
<i>P. moctezumae</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>P. moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>						■	■	■	■	■	■	
<i>P. oblongiloba</i>						■	■	■				
<i>P. orchidioides</i>							■	■	■			
<i>P. zecheri</i>							■	■	■	■	■	

Ecología

Todas las especies de la sección *Orcheosanthus* son plantas terrestres, criptófitas o hemicriptófitas, aunque en casos excepcionales algunas se comportan como epífitas. En su mayoría habitan en bosques de pino (BP), pino-encino (BPQ), encino (BQ), mesófilo de montaña (BM) o de oyamel (BA); algunas han incursionado a lugares con bosque tropical caducifolio (BTC) o matorrales xerófilos (Mat. submontano y Mat. rosetófilo) (Cuadro 5).

En todos los casos las plantas se establecen en las laderas que se encuentran protegidas de la insolación directa durante la mayor parte del día, comúnmente con orientación N o NE. Crecen en los sitios en que se concentra la mayor humedad, ya sea sobre rocas, taludes, paredes de cañadas, bordes de arroyos o escurrideros. Generalmente están asociadas con musgos, selaginelas, helechos, crasuláceas y otras plantas herbáceas umbrófilas.

Cuadro 5. Características ecológicas de las especies de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.

Especies	Altitud m s.n.m.	Hábitat	Sustrato geológico
<i>P. colimensis</i>	350-500	BTC	Yeso
<i>P. cyclosecta</i>	1000-2000	BPQ, BQ	Caliza
<i>P. elizabethiae</i>	1000-1600	Mat. submontano	Lutita, caliza
<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	1800-2000	BQ	Caliza, metamórfica
<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	1800-2350	BPc, BQ, Mat. submontano	Caliza
<i>P. gypsicola</i>	1300-1400	Mat. rosetófilo	Yeso
<i>P. macrophylla</i>	1300-2600	BQ, BPQ	Ígnea
<i>P. mesophytica</i>	1300-2400	BM	-----
<i>P. moctezumae</i>	900-1100	Mat. submontano, BTC	Caliza
<i>P. moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	800-3300	BTC, BQ, BP, BA, BM	Caliza, ígnea
<i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>	1500-3200	BQ, BP, BA	Ígnea
<i>P. oblongiloba</i>	1100-2800	BQ, BPQ, BP	Ígnea
<i>P. orchidioides</i>	2000-3000	BPQ, BP	Ígnea
<i>P. zecheri</i>	1900-2600	BM, BPQ	Metamórfica

En su conjunto, la sección ocupa una franja altitudinal muy amplia, que va de 350 a 3300 m de altitud, aunque la mayoría de los taxa se encuentran por arriba de los 1000 m s.n.m. A lo largo de este gradiente altitudinal, las especies ocupan diferentes hábitats, como se describe a continuación:

Pinguicula colimensis crece en laderas yesosas dentro del bosque tropical caducifolio, entre 350 y 500 m s.n.m.; *P. elizabethiae* y *P. moctezumae* ocupan el lecho de pequeños arroyos o escurrideros en donde se concentran acumulaciones de carbonato de calcio, en sitios con vegetación de matorral submontano con elementos del bosque tropical caducifolio, entre 900 y 1600 m de altitud; *P. gypsicola* habita en laderas yesosas con matorral desértico rosetófilo entre 1300 y 1400 m de altitud.

Pinguicula cyclosecta y *P. esseriana* crecen en bosques de encino, de pino piñonero o en la transición de éstos con los matorrales xerófilos. Se establecen sobre laderas con sustrato calizo, yesoso y excepcionalmente sobre rocas ígneas intrusivas, en la franja altitudinal entre 1000 y 2350 m.

Por su parte, *P. macrophylla* prospera en bosques de encinos, en laderas de rocas ígneas del tipo de andesitas o riolitas, en las montañas de la parte sur de la Altiplanicie Mexicana, entre 1300 y 2600 m de altitud.

Pinguicula oblongiloba y *P. orchidioides* se encuentran en bosques de pinos y encinos, sobre laderas de rocas ígneas o suelos derivados de éstas, entre 1100 y 3000 m s.n.m. En términos generales, su área coincide con la distribución de los bosques de *Pinus oocarpa* en la parte occidental de México.

Pinguicula zecheri se encuentra en bosque mesófilo de montaña y de pino-encino, sobre laderas con rocas calizas o metamórficas, entre 1900 y 2600 m s.n.m.

El grupo con mayor amplitud ecológica está formado por *P. moranensis* var. *moranensis* y *P. moranensis* var. *neovolcanica*, las que se encuentran entre 800 y 3300 m de altitud. En este gran intervalo altitudinal habitan en bosque de encino, bosque de pino, bosque mesófilo de montaña y bosque de oyamel. Pueden penetrar hacia su límite inferior en el bosque tropical caducifolio, pero siempre a lo largo de cañadas protegidas, con alta humedad ambiental.

Lo anterior coincide con la apreciación de Casper (1966b) de que el género *Pinguicula* contiene en su mayor parte representantes oriundos de los niveles medios y altos de las montañas.

Distribución Geográfica

La distribución de las especies de *Pinguicula* pertenecientes a la sección *Orcheosanthus* refleja el origen del grupo a partir de las floras boreales o de regiones templadas, ya que la mayoría se encuentran en las zonas montañosas de México y Centroamérica, coincidiendo en su mayor parte con la franja altitudinal ocupada por los bosques de coníferas y de encinos.

En el territorio de la República Mexicana, los miembros de esta sección ocupan las siguientes seis unidades fisiográficas: Sierra Madre Occidental (1 sp.), Sierra Madre Oriental (6 spp.), Sierra Madre del Sur (2 spp.), Eje Volcánico Transversal (2 spp.), Sierra Madre de Oaxaca (2 spp.), Sierra Madre de Chiapas (1 sp.); mientras que en Centroamérica

se extienden en las sierras de los Cuchumatanes y de Las Minas en Guatemala (2 spp.) y la región montañosa localizada en los departamentos de Chiquimula, Ocotepec y Santa Ana en el vértice de Guatemala, Honduras y El Salvador (1 sp.).

La mayor riqueza de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus* se concentra en la Sierra Madre Oriental y sus estribaciones. La diversidad de la sección disminuye notablemente hacia el occidente y hacia el sur de México; por ejemplo, sólo una especie incursiona en la Sierra Madre Occidental y tres se han registrado en la parte norte de Centroamérica.

Los miembros de la sección no se encuentran en la Península de Baja California ni en los desiertos Sonorense y Chihuahuense; están ausentes también de las planicies costeras, el Istmo de Tehuantepec y la Península de Yucatán (Fig. 14).

La mayoría de las especies de la sección son endémicas de México, con la excepción de *P. moranensis* y *P. orchidioides*, que se distribuyen en México y Guatemala y de *P. mesophytica* que es nativa de Centroamérica.

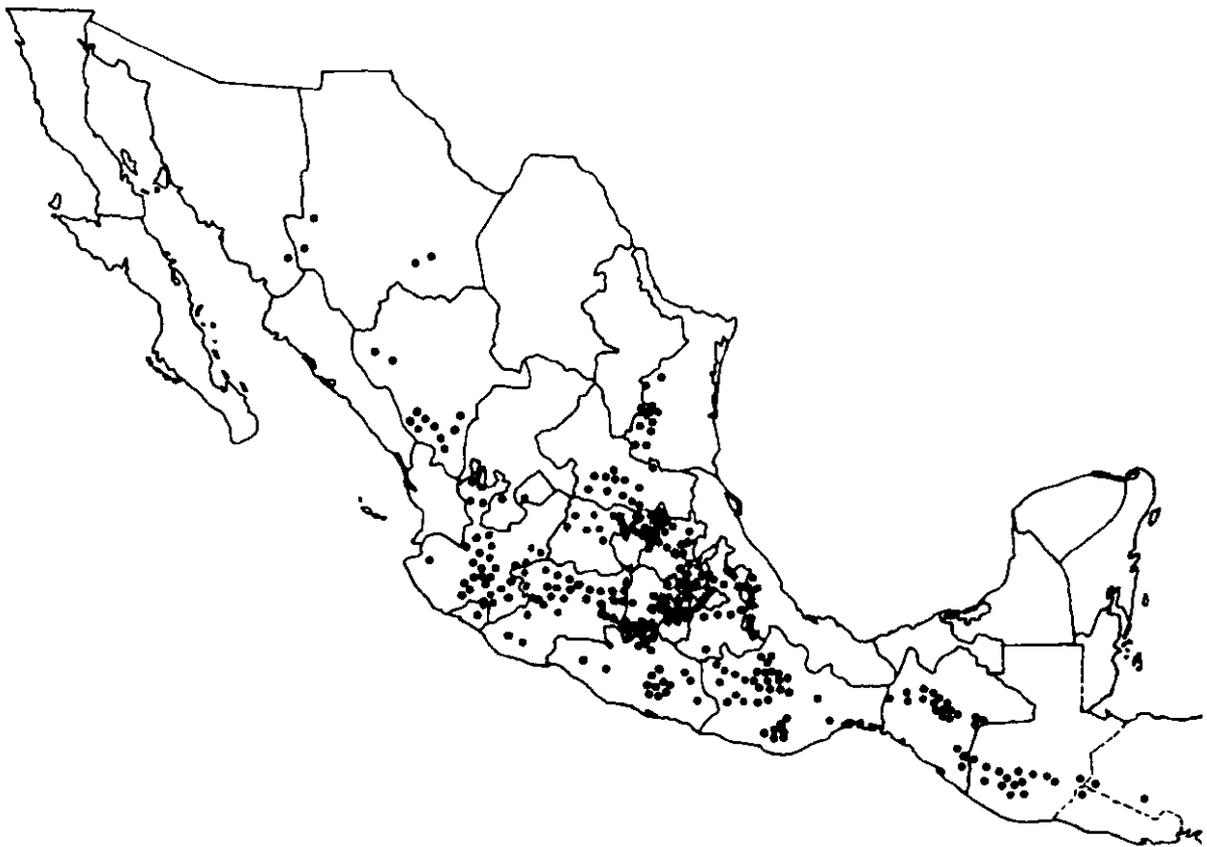


Fig. 14. Distribución conocida de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.

Existen varios grados de endemismo entre los miembros de la sección, por ejemplo: *P. colimensis*, *P. elizabethiae*, *P. gypsicola* y *P. moctezumae* sólo se conocen de la localidad tipo, por lo que se consideran endémicas muy restringidas. Otros taxa, aunque de distribución limitada, tienen áreas más extensas dentro de una región geográfica definida; por ejemplo: *P. cyclosecta* y *P. esseriana* se encuentran en varias localidades de la Sierra Madre Oriental, *P. macrophylla* en las montañas de la parte sur de la Altiplanicie Mexicana, *P. moranensis* var. *neovolcanica* en el Eje Volcánico Transversal y *P. zecheri* en la Sierra Madre del Sur.

Pinguicula oblongiloba es la única especie de la sección que se establece en la Sierra Madre Occidental, aunque hacia el sur de su área de distribución penetra un poco en el Eje Volcánico Transversal, distribuyéndose desde el sur de los estados de Sonora y Chihuahua hasta Michoacán y el Estado de México.

Pinguicula moranensis es el taxon de mayor extensión en el país; ocupa la Sierra Madre Oriental, el Eje Neovolcánico, las montañas de Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas y continúa hasta Guatemala. No se encuentra en la Sierra Madre Occidental, pues la localidad más norteña en el occidente de México se localiza en el estado de Michoacán.

Al analizar la distribución de las especies tomando en cuenta el tipo de roca en el que crecen, encontramos que diez especies se asocian a los afloramientos de rocas sedimentarias del Cretácico, que incluyen calizas, lutitas y yesos (Fig. 15), tres se restringen a las rocas ígneas extrusivas del Terciario (Fig. 16) y tres taxa pueden encontrarse en las rocas ígneas extrusivas del Cuaternario, como se aprecia en el Cuadro 6. No existe relación evidente entre la distribución de estos taxa y las rocas metamórficas, ya que sólo *P. zecheri* se ha registrado de algunos sitios con este sustrato en la Sierra Madre del Sur; sin embargo, esta especie también se ha encontrado sobre rocas calizas.

La presencia de sólo dos especies de *Pinguicula* en el Eje Volcánico Transversal coincide con la juventud de esta provincia fisiográfica y refleja la reciente colonización de esta región por el grupo; desde el este y el sur por poblaciones de *P. moranensis* y desde el occidente por *P. oblongiloba*.

La distribución de los sustratos sedimentarios del Cretácico nos permite relacionar a la Sierra Madre Oriental con afloramientos calizos existentes en los estados de Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Fig. 15). Al parecer, antes del surgimiento del Eje Volcánico Transversal, las rocas sedimentarias de edad cretácica tenían una distribución más amplia y con mayor continuidad que en el presente, lo que permitió una extensa distribución de varios linajes de *Pinguicula* sobre este sustrato.

Cuadro 6. Preferencias por el sustrato geológico en las especies de la sección *Orcheosanthus*.

Sección <i>Orcheosanthus</i>	Ígneas Terciario	Ígneas Cuaternario	Sedimentaria Cretácico
<i>P. colimensis</i>			XXXX
<i>P. cyclosecta</i>			XXXX
<i>P. elizabethiae</i>			XXXX
<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>			XXXX
<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>			XXXX
<i>P. gypsicola</i>			XXXX
<i>P. macrophylla</i>	XXXX		
<i>P. mesophytica</i>			XXXX
<i>P. moctezumae</i>			XXXX
<i>P. moranensis</i> var. <i>moranensis</i>		XXXX	XXXX
<i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>		XXXX	
<i>P. oblongiloba</i>	XXXX	XXXX	
<i>P. orchidioides</i>	XXXX		
<i>P. zecheri</i>			XXXX

El surgimiento del Eje Volcánico Transversal durante el Plioceno y Reciente cubrió grandes extensiones de los antiguos afloramientos de rocas cretácicas y fragmentó la distribución de varios de los taxa pertenecientes a la sección *Orcheosanthus*. Por ejemplo, tal evento pudo ser la causa de la separación de las poblaciones de un linaje común, que dieron origen por un lado a *P. oblongiloba* y por el otro a *P. orchidioides*, dos entidades situadas una al norte del Eje Volcánico Transversal y otra al sur de esta unidad fisiográfica, permitiendo su posterior diferenciación por aislamiento geográfico. Algo semejante podría haber ocurrido con *Pinguicula moranensis*, especie que presenta una distribución muy fragmentada en las montañas mexicanas.

La afinidad de los miembros de la sección *Orcheosanthus* por los sustratos geológicos del Cretácico y del Terciario nos hace pensar en una larga permanencia del grupo en las montañas de México. Asimismo, el alto porcentaje de endemismos y las áreas tan reducidas de la mayoría de las especies parecen indicar que se trata de endemismos antiguos con áreas de distribución relictuales.



Fig. 15. Distribución de *Pinguicula moranensis* var. *moranensis* (●), *P. moranensis* var. *neovolcanica* (★) y *P. zecheri* (⊙), en relación con las rocas sedimentarias del Cretácico.

Origen y Evolución de la Sección *Orcheosanthus*

Casper (1966b) definió la región Caribeña, formada por México, Centroamérica y las Antillas, como uno de los centros primarios de evolución del género *Pinguicula*; el otro se encuentra alrededor del Mediterráneo en Europa. A su vez, el territorio de la República Mexicana posee la mayor riqueza de especies del género, reuniendo tanto formas con caracteres ancestrales como modernos.

La sección *Orcheosanthus* es un representante típico de la región Caribeña, pues ésta ha sido el centro de evolución y probablemente también el centro de origen del grupo en su conjunto. En ninguna otra parte del mundo se encuentra representado el tipo de flores bilabiadas con espolón largo propio de esta sección.

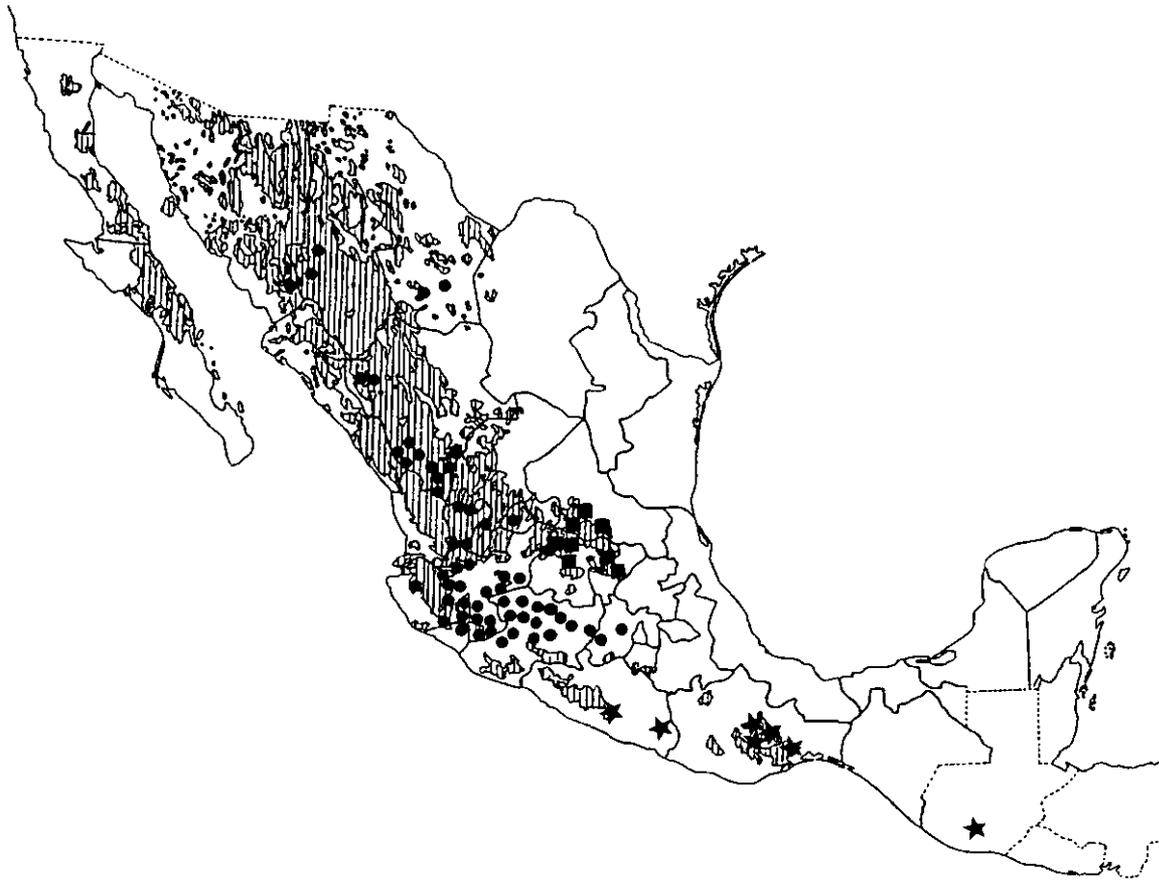


Fig. 16. Distribución de *Pinguicula oblongiloba* (●), *P. orchidioides* (★) y *P. macrophylla* (■), en relación con las rocas ígneas extrusivas del Terciario.

Casper (1966b) supuso que desde el Mioceno Superior el género *Pinguicula* habitaba en los lugares que le eran propicios en la región Caribeña y afirma que: “Entonces ya debieron estar diferenciados todos los tipos que hoy se clasifican como secciones, ya que sólo así se puede explicar la distribución disyunta de algunos grupos en México y las Antillas Mayores”. El mismo autor postuló que aproximadamente en el Mioceno Medio se formó el área de distribución del grupo *Orcheosanthus*, a partir del subgénero *Pinguicula*, cuya área Caribeña se dividió en una parte cubana pequeña y otra más grande en México.

Durante el Mioceno Superior y el Plioceno continuó la diferenciación de los tipos de *Orcheosanthus*. La convulsionada historia geológica de la región, con cambios constantes por la alternancia de períodos de plegamiento y erosión durante el Plioceno Tardío y el Pleistoceno, así como la ocurrencia de grandes cambios climáticos ocasionados por las glaciaciones, llevaron a la fragmentación del área originalmente más o menos continua de *Pinguicula* en áreas parciales aisladas.

Durante las etapas glaciares del Pleistoceno el área de algunas especies como *P. moranensis*, debió extenderse, siguiendo la expansión de los bosques de pino y encino, pasando por el Istmo de Tehuantepec hacia el sur hasta alcanzar algunas regiones de Centroamérica; mientras que otros tipos más “antiguos” de *Orcheosanthus* quedaron aislados en áreas muy reducidas en México.

Al retirarse los hielos, el área ocupada por el género *Pinguicula* se retrajo, dejando algunas poblaciones aisladas en las partes altas de las montañas o en cañadas húmedas, lugares en que se conservaron las condiciones propicias para su crecimiento. El aislamiento las ha llevado con el paso del tiempo a alcanzar cierta diferenciación morfológica, como la que se observa entre *P. cyclosecta* y *P. mesophytica*. En otros casos, la diferenciación no ha sido tan marcada, como en los taxa que forman el complejo de *P. moranensis*, en donde las variaciones encontradas entre una población y otra dan la impresión de que el grupo se encuentra en pleno proceso evolutivo.

La intensa actividad eruptiva que dio origen al Eje Volcánico Tansversal durante el Plioceno y el Pleistoceno, fragmentó el área de distribución de *P. moranensis*, dejando extensas regiones disponibles para ser ocupadas por otros taxa. Lo anterior favoreció la colonización por poblaciones que se diferenciaron posteriormente en *P. moranensis* var. *neovolcanica*, la que se encuentra estrechamente ligada a las rocas ígneas extrusivas de origen relativamente reciente.

De esta manera, la distribución de *P. esseriana* var. *ehlersiae*, *P. esseriana* var. *esseriana*, *P. cyclosecta*, *P. mesophytica*, *P. moranensis* y *P. oblongiloba* refleja los eventos de cambios geológicos y climáticos ocurridos durante el Plioceno y Pleistoceno, mientras que las demás especies muestran áreas relictuales de taxa que pudieron tener una distribución más amplia durante las épocas del Mioceno y principios del Plioceno. No obstante, no existen evidencias fósiles que nos permitan comprobar estas hipótesis.

Importancia Hortícola del Género *Pinguicula*

Las plantas mexicanas del género *Pinguicula* han pasado desapercibidas para los horticultores del país, mientras que en Europa se cultivan desde hace más de un siglo en los principales jardines botánicos.

El pequeño tamaño y su adaptación para crecer en la sombra las hacen muy atractivas como plantas de interior que recuerdan a las más delicadas violetas, por lo que pueden ser

potencialmente importantes como plantas ornamentales. Además, el hecho de pertenecer al grupo de plantas carnívoras añade un interés especial a su cultivo.

Las primeras noticias del cultivo de representantes mexicanos del género *Pinguicula* en Europa datan de la segunda mitad del siglo XIX. En esa época las colectas fueron realizadas por viajeros y exploradores europeos interesados en las plantas de ultramar y su introducción se hizo a través de los principales jardines botánicos o por algunas compañías privadas, que las distribuyeron entre horticultores y coleccionistas de plantas carnívoras.

El cultivo de las *Pinguicula* mexicanas durante el siglo XIX y principios del siglo XX, se concentró en algunos miembros de la sección *Orcheosanthus*, principalmente en *P. moranensis*, que es la especie más común y con mayor área de distribución.

El interés de los horticultores por las *Pinguicula* mexicanas fue en aumento conforme se conocía mejor su diversidad y se esclarecían los problemas taxonómicos, por lo que poco a poco el número de especies cultivadas se ha incrementado. La revisión de varias fuentes bibliográficas nos muestra que, de las 36 especies de *Pinguicula* conocidas para el país, 21 existen en cultivo o se han cultivado en alguna ocasión en Europa, incluyendo la mayoría de los miembros de la sección *Orcheosanthus*.

De todas ellas, *P. moranensis* es la que se siembra con mayor frecuencia y existen numerosas variantes y formas locales de ésta a las que los horticultores han asignado alguna denominación para distinguirlas. Por ejemplo, los siguientes nombres se encuentran en las listas que los coleccionistas y horticultores difunden para solicitar intercambio o anunciar la venta de plantas:

P. caudata Schldl.

P. flos-mulionis E. Morren

P. moranensis var. "*caudata*"

P. moranensis var. "*mexicana*"

P. moranensis "*morelia*"

P. orchidioides sensu Hooker

P. potosiensis Speta et Fuchs

P. rosea Hort.

P. rosei W. Watson

P. superba Hort.

P. rectifolia Speta et Fuchs

Sin embargo, las variedades de *P. moranensis* no han sido descritas taxonómicamente (Luhrs, 1993) y el uso de nombres superfluos o no publicados ocasiona cierta confusión entre los aficionados y horticultores acerca de la identidad del material cultivado.

También en los últimos años se han dado a conocer varios híbridos formados artificialmente entre algunas especies de *Pinguicula* cultivadas en Europa, como: *Pinguicula* “Gina” (*P. agnata* x *P. zecheri*), *P. ehlersiae* x (*P.* x *Sethos*), *Pinguicula* “l’hautli” (*P.* x *Sethos* x *P. moranensis* huajuapán), etc.

De las 21 especies mexicanas que se mantienen en cultivo, ninguna se comercializa a gran escala; varias se siembran con baja intensidad y algunas todavía están en etapa experimental. Con toda seguridad, en el futuro se incrementará el interés por el uso ornamental de este grupo de plantas y más especies podrán estar disponibles en el mercado. La gran diversidad existente en México representa un recurso potencialmente importante para los horticultores del país, quienes cuentan con una fuente amplia de material genético disponible para la selección y mejoramiento de las plantas de este género.

La afición por el cultivo de plantas de *Pinguicula* se ha incrementado notoriamente en los años recientes, a tal grado que, en 1992, se formó en Europa el Grupo Internacional para el Estudio de las *Pinguicula* (The International *Pinguicula* Study Group), con sede en Inglaterra. Este grupo reúne a los taxónomos, colectores y cultivadores de *Pinguicula*, quienes intercambian información, plantas y semillas; asimismo, en esta agrupación se exhorta a los miembros a usar los nombres científicos correctos, asegurarse de que las especies sean preservadas en cultivo y se procure la conservación de sus hábitats.

Estado de Conservación

En la sección *Orcheosanthus* se encuentran algunos de los representantes con mayor extensión en su área de distribución. Tal es el caso de *Pinguicula moranensis* y *P. oblongiloba*, de las que se puede afirmar que no tienen problemas de supervivencia y no se encuentran amenazadas.

En cambio, la mayoría de las especies mexicanas del género *Pinguicula*, no sólo son endémicas del territorio de la República, sino que poseen áreas de distribución extraordinariamente pequeñas, por lo que pueden considerarse microendémicas y sensibles a la perturbación (Cuadro 7).

Cuadro 7. Distribución y estatus de conservación propuesto para las especies de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.*

Taxa	Distribución en México	Distribución en el mundo	Condición
<i>P. colimensis</i>	Colima	México	R/V
<i>P. cyclosecta</i>	Nuevo León y Tamaulipas	México	R
<i>P. elizabethiae</i>	Hidalgo y Querétaro	México	R
<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>	Nuevo León y San Luis Potosí	México	R
<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí y Tamaulipas	México	R
<i>P. gypsicola</i>	San Luis Potosí	México	R/V
<i>P. macrophylla</i>	Guanajuato, Querétaro y San Luis Potosí	México	nt
<i>P. mesophytica</i>		Guatemala, Honduras y El Salvador	R
<i>P. moctezumae</i>	Hidalgo y Querétaro	México	V
<i>P. moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	Chiapas, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, México, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz	México y Guatemala	nt
<i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>	Distrito Federal, Hidalgo, México, Michoacán, Morelos, Puebla, Querétaro, Tlaxcala y Veracruz	México	nt
<i>P. oblongiloba</i>	Aguascalientes, Colima, Chihuahua, Durango, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Sonora y Zacatecas	México	nt
<i>P. orchidioides</i>	Guerrero y Oaxaca	México y Guatemala	nt
<i>P. zecheri</i>	Guerrero, México y Michoacán	México	nt

*En el estatus de conservación se usan las categorías propuestas en el Red Data Book de la IUCN por Walker y Gillett (1998). (EX) = Extinta; (E) = Amenazada; (V) = Vulnerable; (R) = Rara; (I) = Indeterminada; (K) = Insuficientemente conocida; (nt) = No amenazada.

Debido a que la mayoría de las especies de la sección crecen en laderas muy inclinadas, peñascos escabrosos, riscos o taludes de difícil acceso, por lo general no son afectadas directamente por las actividades agrícolas, forestales o pecuarias que se realizan en las inmediaciones. De manera que, si el hábitat específico no es alterado, las plantas pueden sobrevivir, incluso a la destrucción parcial del bosque.

Por supuesto que, en el caso de especies de distribución muy restringida, como *P. colimensis* y *P. gypsicola*, la explotación de los depósitos yesosos o calizos sobre los que crecen, para obtener materiales para construcción, que ocasiona la destrucción de cerros completos, podría afectar seriamente a sus poblaciones y causar a la larga su desaparición definitiva.

El creciente interés hortícola en las especies del género *Pinguicula* puede representar un peligro inminente para la supervivencia de algunas de ellas, sobre todo si se realizan colectas intensivas.

Aunque hasta ahora el tráfico de estas plantas es limitado en el país, se tienen noticias de que cada año algunos extranjeros aficionados al cultivo de las plantas carnívoras viajan a México con la intención de coleccionar especies raras de *Pinguicula* para estudiarlas, reproducirlas y venderlas en su país de origen. En la mayoría de los casos, lo hacen sin tramitar el permiso correspondiente ante las autoridades del país, violando las leyes nacionales e internacionales.

Ninguna de las especies mexicanas del género *Pinguicula* se encuentra protegida por la norma mexicana (NOM-059-ECOL-1994). Además, en México no existen programas o medidas de conservación específicas para este tipo de plantas.

La distribución conocida de algunas especies, como *P. laxifolia* y *P. crassifolia*, queda incluida completamente en áreas naturales conservadas, como reservas de la biosfera y parques nacionales; en otras, como *P. crenatiloba*, *P. oblongiloba* y *P. parvifolia*, sólo parte del área de distribución coincide con alguna reserva de la biosfera; sin embargo, la mayoría de las especies no se encuentran en esta situación.

Es necesario incorporar las especies de *Pinguicula* endémicas de México a las listas de especies amenazadas o en peligro de extinción, proponiéndolas como plantas raras o susceptibles a la extinción.

La promoción del cultivo de plantas de *Pinguicula* debe hacerse después de estudiar detalladamente el tamaño de las poblaciones y su dinámica reproductiva. Es deseable que se evite la colecta prolongada e intensiva de las poblaciones silvestres con fines ornamentales, ya que se les podría dañar seriamente e incluso provocar su extinción en poco tiempo;

por lo anterior, el cultivo deberá hacerse preferentemente a partir de semillas o por medio de cultivo de tejidos.

Se debe obligar a los aficionados al cultivo de las plantas carnívoras, tanto nacionales como extranjeros, a respetar las leyes que regulan la colecta y el tráfico de plantas.

Finalmente, cabe mencionar que, aunque las plantas insectívoras pueden ser un atractivo para el público, ninguno de los jardines botánicos nacionales posee muestras de *Pinguicula* vivas.

Delimitación de la Sección

Desde que De Candolle describió la sección *Orcheosanthus* en 1844, su circunscripción ha permanecido vigente hasta nuestros días con ligeros cambios. La diagnosis propuesta por De Candolle es la siguiente: “*Corolla purpurea sub-5-partita, labiis subaequalibus, tubo brevissimo. Calcar reliqua corolla longius.*”

Barnhart (1916) dio a las secciones de De Candolle la categoría de subgéneros, con excepción de *Brandonia*, la que rechazó por estar basada principalmente en el color de la flor. En cambio, Ernst (1961) prefirió la categoría de sección al subgénero y mantuvo las secciones *Pionophyllum* y *Orcheosanthus* de De Candolle, básicamente con la misma caracterización.

Posteriormente, Casper (1966b) en la revisión monográfica del género *Pinguicula*, reconoció tres subgéneros: *Isoloba*, *Temnoceras* y *Pinguicula*, situando a la sección *Orcheosanthus* dentro del subgénero *Pinguicula*. Su definición de la sección es más extensa, pero no difiere en esencia de la propuesta por De Candolle, como se muestra en seguida:

“*Folia biformia hibernaculis nullis, corolla ringens: profunde bilabiata lobis tubum multoties superantibus; tubus brevissimus late infundibuliformis; calcar longissimum tubum multoties superans.*”

Este último autor introdujo la alternancia de dos rosetas distintas durante el año y destaca la ausencia de hibernáculos como criterios importantes para diferenciar a la sección. El carácter de corola ringente (o personada) puede ser una mala interpretación de la morfología externa de la flor por parte de Casper, ya que las flores de la sección no son personadas.

Durante algún tiempo, esta definición de la sección funcionó bien pero, en 1982, Speta y Fuchs segregaron a *P. esseriana* y *P. ehlersiae*, en la sección *Crassifolia*, tomando como criterio básico la diferencia en el número cromosómico $2n = 32$, con respecto a los números conocidos para otras especies de la sección, con $2n = 22$ ó 44 , y algunas diferencias en la forma y tamaño de las hojas.

La diagnosis que ellos hacen de la sección *Crassifolia* es la siguiente: “*Plantae perennes rhizoma simplex breve radicibus filiformibus adventitiis numerosis. Folia numerosa radicalia rosula formant. Folia hiemis crassiora et tenuiora foliis aestivi sunt et non marginem, sursum arcuatam habent. Hibernacula nulla.*”

El conjunto de caracteres usados por Speta y Fuchs para definir la sección *Crassifolia* no tiene relación con los empleados por otros autores para el mismo nivel taxonómico. De Candolle, en la delimitación de las secciones, usó principalmente los caracteres concentrados en las flores, criterio que se ha mantenido hasta ahora.

La propuesta de Speta y Fuchs no es convincente, ya que, mientras que en la diagnosis de la sección *Crassifolia* usan las características de las hojas para delimitarla, en su discusión aluden a los números cromosómicos.

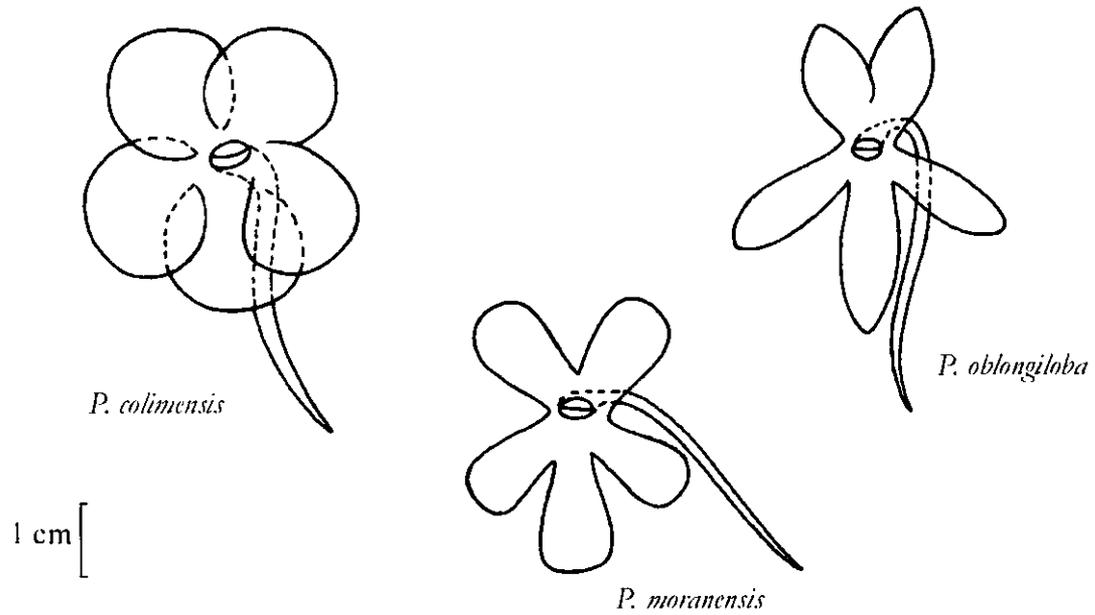
Pinguicula esseriana y *P. ehlersiae* cumplen muy bien con las características distintivas de la sección *Orcheosanthus*; sus flores coinciden con el tipo de flores de *P. moranensis* y las diferencias en la forma de las hojas de las rosetas de verano e invierno no justifican su separación en una sección diferente.

En opinión de Speta y Fuchs (1982), la sección *Orcheosanthus* está bien delimitada morfológica y cariológicamente, pero no encaja en el subgénero *Pinguicula*. Ellos afirman que, si después de profundas investigaciones con material vivo no se pueden encontrar relaciones con *P. pumila* (el tipo del subgénero *Isoloba*), se tendrá que crear un subgénero propio para ella.

Aunque es cierto que, a la luz de los descubrimientos recientes, las categorías propuestas por Casper no son totalmente satisfactorias y en algunos casos tendrán que modificarse, la propuesta de Speta y Fuchs no es consistente. Su decisión de usar los números cromosómicos como el criterio fundamental para ordenar la clasificación infragenérica de *Pinguicula* parece precipitada, sobre todo, cuando aún no se conocen los números cromosómicos de más de la mitad de las especies.

Por otra parte, Zamudio y Rzedowski (1991) describieron la sección *Longitubus* para dar cabida a *P. crassifolia*, *P. hemiepiphytica* y *P. utricularioides*; a ellas se agregó posteriormente *P. laeana* Speta et Fuchs. Estas especies están estrechamente relacionadas

Sección *Orcheosanthus*



Sección *Longitubus*

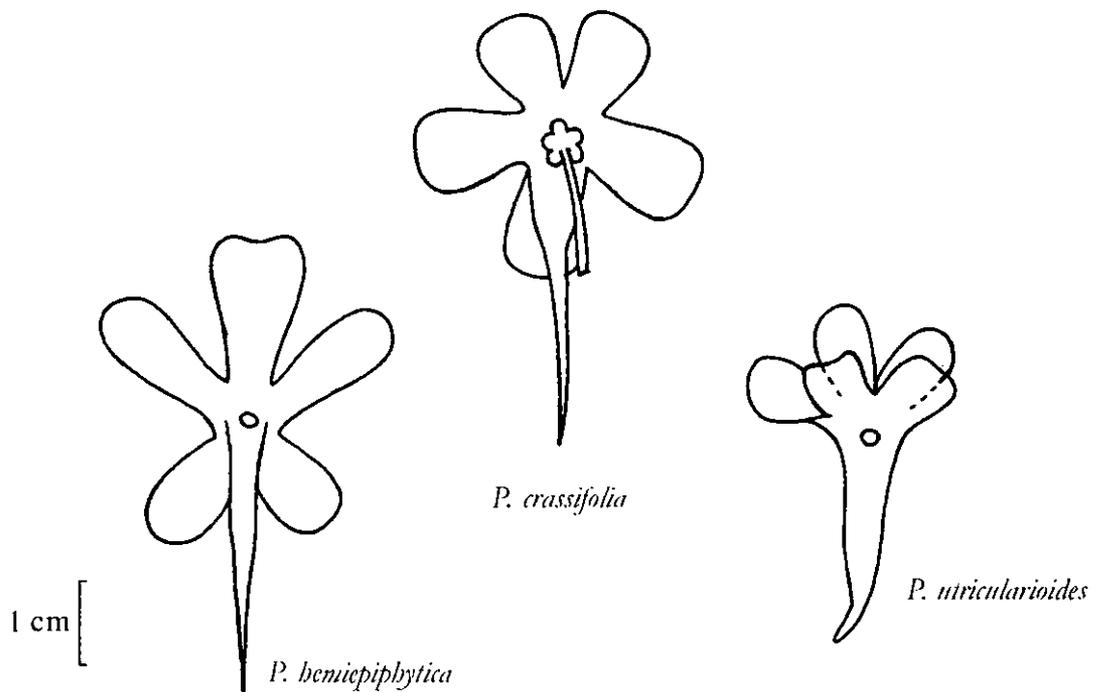


Fig. 17. Diferencias entre las corolas de la sección *Orcheosanthus* y de la sección *Longitubus*; destaca la forma y tamaño del tubo de la corola y del espolón.

con la sección *Orcheosanthus*, pero difieren por las flores de color rojo o rojo-purpúreo, con el tubo de la corola excepcionalmente largo, tan largo como los lóbulos y el espolón igual o más corto que el tubo (Fig. 17). Es un grupo de especies de distribución muy restringida, que crecen en ambientes húmedos con bosque mesófilo de montaña o bosque de *Abies*, confinadas sólo a la parte alta de algunas montañas del centro y sur de México.

Con la finalidad de evaluar la similitud morfológica entre los miembros de la sección *Orcheosanthus* y confirmar si ésta forma un grupo natural dentro del subgénero *Pinguicula*, se realizaron un análisis fenético y otro cladístico, que se presentan a continuación.

Análisis Fenético de la Sección *Orcheosanthus*

Con la intención de constatar el grado de afinidad morfológica existente entre los miembros de la sección *Orcheosanthus* y de contrastar sus diferencias con las especies de otras secciones y subgéneros, se realizó un análisis fenético usando el programa NTSYS, por el método UPGMA (unweighted pair-group method, arithmetic average) de agrupamiento o conglomerados.

El análisis fenético se realizó con los miembros de la sección *Orcheosanthus* y algunos elementos seleccionados de otras secciones y subgéneros; las unidades taxonómicas operacionales (UTO's) consideradas en este estudio son las que se mencionan en el Cuadro 8:

Cuadro 8. Lista de especies usadas en el análisis fenético de la sección *Orcheosanthus*.

SUBGÉNERO *PINGUICULA*

Sección *Orcheosanthus*

- A. *Pinguicula gypsicola* Brandegee
- B. *Pinguicula moctezumae* Zamudio et R. Z. Ortega
- C. *Pinguicula cyclosecta* Casper
- D. *Pinguicula mesophytica* Zamudio
- E. *Pinguicula colimensis* McVaugh et Mickel
- F. *Pinguicula moranensis* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth var. *moranensis*
- G. *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica* Zamudio
- H. *Pinguicula zecheri* Speta et Fuchs

Cuadro 8. Continuación.

-
- I. *Pinguicula oblongiloba* A. DC.
J. *Pinguicula orchidioides* A. DC.
K. *Pinguicula macrophylla* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth
U. *Pinguicula elizabethiae* Zamudio
- Sección *Crassifolia*
L. *Pinguicula esseriana* Kirchner
M. *Pinguicula ehlersiae* Speta et Fuchs
- Sección *Longitubus*
N. *Pinguicula hemiepiphytica* Zamudio et Rzedowski
O. *Pinguicula laeana* Speta et Fuchs
P. *Pinguicula crassifolia* Zamudio
- Sección *Homophyllum*
Q. *Pinguicula jackii* Barnhart
- SUBGÉNERO *ISOLOBA*
- Sección *Heterophyllum*
R. *Pinguicula parvifolia* B. L. Rob.
- Sección *Isoloba*
S. *Pinguicula lilacina* Schldl.
- SUBGÉNERO *TEMNOCERAS*
- Sección *Temnoceras*
T. *Pinguicula crenatiloba* A. DC.
-

El análisis se basó en la morfología externa de las plantas; entre los caracteres más importantes se encuentran el hábito, la forma y posición de las rosetas con respecto a la superficie del suelo, la posición, forma e indumento de las hojas tanto de “verano” como de “invierno” y las características de la flor.

Con esta información se integró la matriz básica de datos (Cuadro 9) con 82 caracteres (renglones) y 21 UTO's (columnas).

Cuadro 9. Matriz de Datos A:\PINC.DAT de la sección *Orcheosanthus*, subgénero *Pinguicula*.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
1. Plantas anuales	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
2. Plantas perennes	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
3. Homófilas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
4. Heterófilas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1
Roseta de Invierno																					
5. Presente = 1, Ausente = 0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1
6. Hipogea	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
7. Subhipogea	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
8. Epigea	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Hojas de Invierno																					
9. Espatuladas	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1
10. Lanceoladas	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
11. Elípticas	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
12. Oblongas	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13. Ápice redondeado	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
14. Ápice obtuso	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
15. Ápice agudo	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
16. Ápice acuminado	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
17. Ápice apiculado	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18. Haz pubescente	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
19. Haz glabrescente	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20. Haz glabro	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
21. Margen ciliado	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
Hojas de Verano																					
22. Crecimiento circinado	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23. Crecimiento conduplicado	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
24. Crecimiento espiralado	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25. Subpeciolas	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1
26. Peciolas	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
27. Pecíolo ciliado	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
28. Lámina espatulada	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
29. Lámina obovada	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
30. Lámina elíptica	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
31. Lámina suborbicular	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
32. Lámina linear-lanccolada	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33. Lámina oblonga	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
34. Margen fuertemente involuto	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
35. Margen ligeramente involuto	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
36. Margen fuertemente revoluto	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
37. Margen ligeramente revoluto	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38. Hojas menores de 3cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0
39. Hojas mayores de 3cm	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
40. Pedúnculo floral glabrescente	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
41. Pedúnculo floral pubescente	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1

Cuadro 9. Continuación.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
42. Con glándulas sésiles y estipitadas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Flores																					
79. Flores rojas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
80. Flores púrpura-rosa	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
81. Flores azul a lila	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
82. Flores blancas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
43. Longitud de la corola de 10-20 mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
44. Longitud de la corola de 21-40 mm	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
45. Longitud de la corola de 41-60 mm	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
46. Longitud de la corola de 61-80 mm	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
47. Longitud de la corola de 81-120 mm	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
48. Corola subisoloba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
49. Corola bilabiada	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
50. Lóbulos oblongos	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
51. Lóbulos elípticos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52. Lóbulos obovados	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
53. Lóbulos cuneados	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
54. Lóbulos suborbiculares	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
55. Lóbulos enteros	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
56. Lóbulos partidos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
57. Ápice redondeado	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1
58. Ápice obtuso	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
59. Ápice truncado	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
60. Tubo subcilíndrico	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
61. Tubo cortamente infundibuliforme	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
62. Tubo largamente infundibuliforme	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
63. Tubo infundibuliforme	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
64. Tubo cónico-oblicuo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
65. Paladar ausente	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1
66. Paladar presente	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
67. Pelos cilíndrico-subulados	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1
68. Pelos claviformes	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1
69. Pelos capitados	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Espolón																					
70. Más largo que el tubo	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
71. Más corto que el tubo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0

Cuadro 9. Continuación.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U
72. Originándose a partir de una constricción	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1
73. Originándose sin constricción	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0
74. Formando un ángulo con respecto al tubo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
75. Recto, sin formar un ángulo con respecto al tubo	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Polen																					
76. (3)4-5-colporado	0	0	0	9	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	9	9	0	1	0	0	0
77. (4)5-6-colporado	1	0	0	9	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	9	9	1	0	1	0	1
78. (5)6-7-colporado	0	1	1	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	0	0	0	1	0

0 = no o ausente; 1 = sí o presente

La matriz de datos se sometió a un análisis fenético usando el programa NTSYS versión 1.8 (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Rohlf, 1988). Por el método de agrupamiento o conglomerados, usando la técnica Q (Qualitative), se obtuvo una matriz de similitud, la que se analizó por la opción Sahn para obtener un fenograma que muestra el arreglo de las especies por similitud total (Fig. 18). Por el método de ordenamiento se calcularon los vectores Eigen y el valor de los componentes principales.

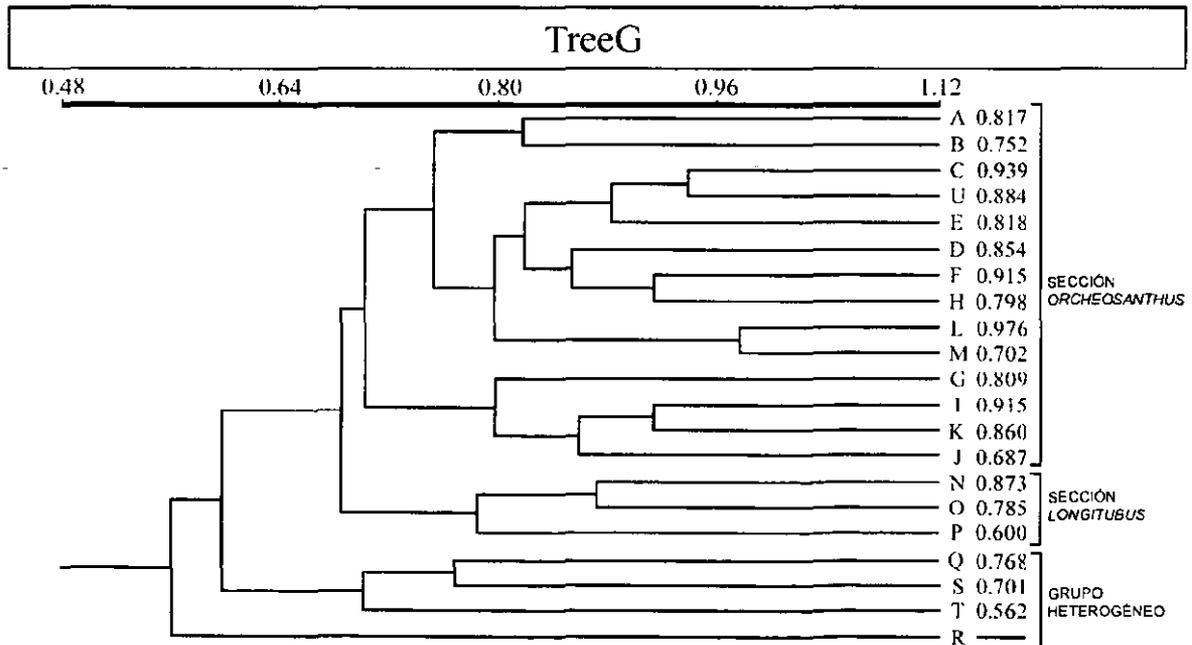


Fig. 18. Fenograma resultado del análisis fenético de los miembros de la sección *Orcheosanthus* y siete especies de otras secciones y subgéneros.

En este fenograma se aprecia la existencia de tres grandes grupos que coinciden con la sección *Orcheosanthus* (A-J), la sección *Longitubus* (N-P) y un grupo heterogéneo que reúne especies de diferentes secciones y subgéneros (Q-R).

Los miembros de la sección *Orcheosanthus* (A-J) se separan claramente de las especies de otras secciones y subgéneros, lo que demuestra que, desde el punto de vista fenético, la sección se distingue como un grupo bien definido, cercanamente relacionado por la similitud de sus caracteres con la sección *Longitubus* (N-P).

Dentro de la sección *Orcheosanthus*, *P. gypsicola* (A) y *P. moctezumae* (B) forman un núcleo que se caracteriza por presentar “hojas de verano” lanceolado-lineares, éste se adhiere a un grupo mayor formado por tres núcleos; el primero está constituido por *P. cyclosecta* (C), *P. elizabethiae* (U) y *P. colimensis* (E), estas especies a su vez se unen a otro grupo en el que se encuentran *P. mesophytica* (D), *P. moranensis* var. *moranensis* (F) y *P. zecheri* (H). A los dos grupos anteriores se une otro formado por *P. esseriana* (L) y *P. ehlersiae* (M).

El siguiente grupo está formado por *P. oblongiloba* (I), *P. macrophylla* (K) y *P. orchidioides* (J), al que se adhiere *P. moranensis* var. *neovolcanica* (G).

Por su parte, *Pinguicula hemiepiphytica* (N), *P. laeana* (O) y *P. crassifolia* (P) forman la sección *Longitubus*; esta sección comparte con la sección *Orcheosanthus* muchos de sus caracteres.

Pinguicula jackii (Q) y *P. lilacina* (S) constituyen un conjunto que reúne a las especies que no forman “roseta de invierno” (homófilas), a él se une *P. crenatiloba* (T) y estos a su vez se agrupan con *P. parvifolia* (R), formando un agregado muy artificial que reúne a especies de diferentes subgéneros.

En el gráfico tridimensional (Fig. 19) se aprecia con claridad la separación de los componentes de la sección *Orcheosanthus* de las otras especies, como se comentó anteriormente en el fenograma.

La ilustración destaca que *Pinguicula lilacina* (S) y *P. crenatiloba* (T), que son especies anuales, se encuentran aisladas de las demás en el extremo derecho de la figura. *P. hemiepiphytica* (N), *P. laeana* (O) y *P. crassifolia* (P), que son los integrantes de la sección *Longitubus*, también están separados de los elementos de la sección *Orcheosanthus*, al igual que *P. jackii* (Q) y *P. parvifolia* (R).

Ya dentro de la sección *Orcheosanthus*, *P. orchidioides* (J), *P. oblongiloba* (I) y *P. macrophylla* (K), que tienen “rosetas de invierno” hipogeas en forma de bulbo compacto, se agrupan en el extremo izquierdo de la gráfica, algo separadas de los demás miembros

de la sección. *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica* (G) aparece en el gráfico tridimensional en posición intermedia entre las especies con “roseta de invierno” en forma de bulbo y los demás miembros de la sección que no presentan este tipo de roseta.

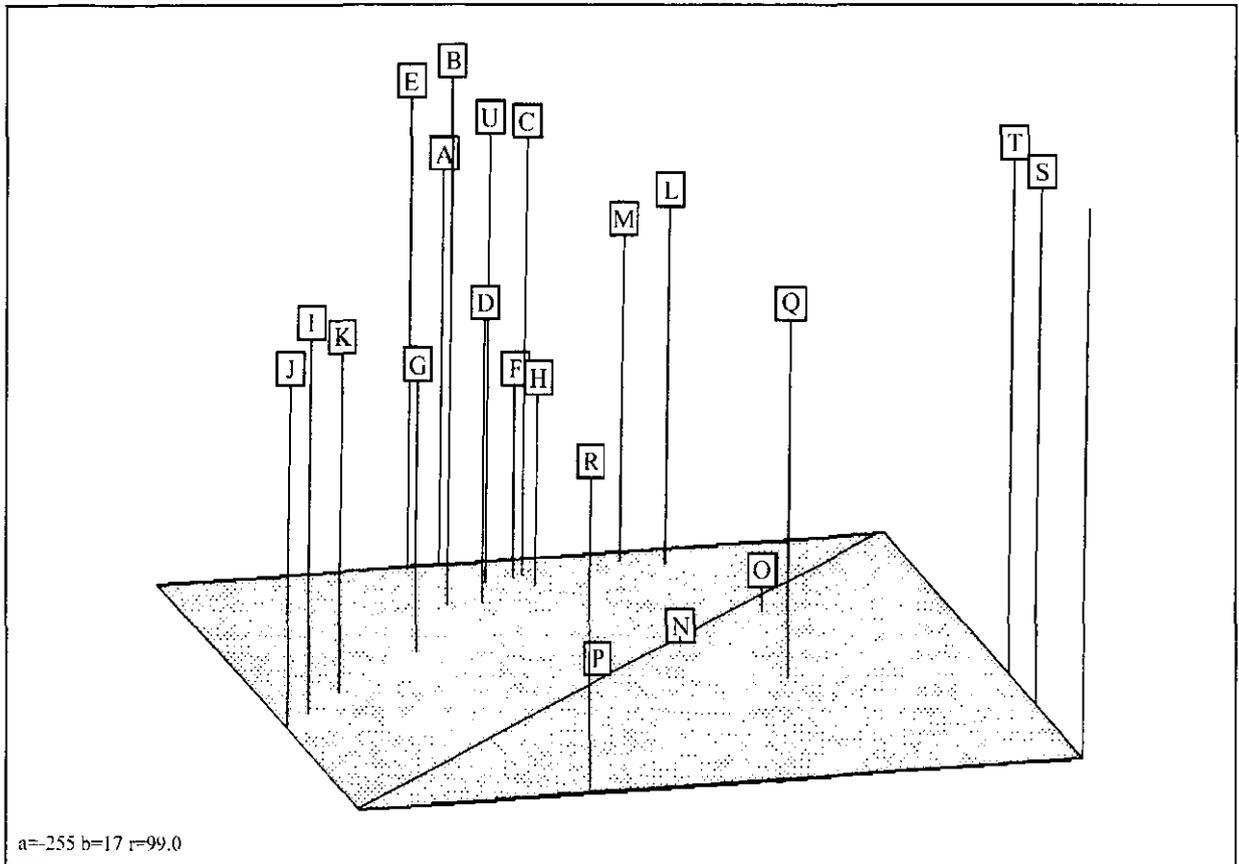


Fig. 19. Distribución tridimensional de las especies de *Pinguicula* sometidas al análisis fenético.

Por su parte, *Pinguicula esseriana* (M) y *P. ehlersiae* (L), que se caracterizan por las “hojas” y “rosetas de verano” muy pequeñas, se encuentran en el extremo derecho un poco separadas del grupo. Las demás especies permanecen juntas formando un conglomerado más o menos compacto.

Por el método de componentes principales se calcularon los valores y vectores Eigen, con lo que se obtuvo el valor para cada carácter. Los tres componentes principales explican 63.52% de la varianza total.

Los diez caracteres más importantes para el primer componente son:

- 02 Plantas perennes -0.781
- 04 Plantas heterófilas -0.727
- 05 “Roseta de invierno” presente -0.727
- 49 Corola bilabiada -0.771
- 55 Lóbulos enteros -0.787
- 57 Ápice de los lóbulos redondeados -0.727
- 65 Paladar ausente -0.710
- 67 Pelos del interior de la corola cilíndrico subulados -0.724
- 70 Espolón más largo que el tubo -0.543
- 75 Espolón recto sin formar un ángulo con el tubo -0.771

Los caracteres más importantes para el segundo componente son:

- 06 “Roseta de invierno” hipogea -0.445
- 09 “Hojas de invierno” espatuladas 0.491
- 10 “Hojas de invierno” lanceoladas -0.506
- 13 Ápice de las “hojas de invierno” redondeado 0.430
- 15 Ápice de las “hojas de invierno” agudo -0.537
- 25 Pecíolo de las “hojas de verano” corto 0.474
- 26 Pecíolo de las “hojas de verano” largo -0.482
- 54 Lóbulos de la corola suborbiculares 0.449

Los caracteres más importantes para el tercer componente son:

- 23 Crecimiento de las “hojas de verano” conduplicado 0.390
- 27 Pecíolo de las “hojas de verano” ciliado -0.428
- 29 Lámina de las “hojas de verano” obovada 0.402
- 35 Margen de las “hojas de verano” ligeramente involuto 0.471
- 52 Lóbulos de la corola obovados 0.403
- 61 Tubo cortamente infundibuliforme -0.435
- 71 Espolón más corto que el tubo -0.485
- 80 Flores de color púrpura a rosa -0.324

Los resultados obtenidos con el análisis fenético muestran que los elementos de la sección *Crassifolia* se mezclan con los de la sección *Orcheosanthus*, formando un grupo bien definido dentro del subgénero *Pinguicula* y reflejan la relación de semejanza existente entre los taxa que la componen. La mayoría de los grupos que se forman al interior de la sección no se pueden relacionar directamente con las categorías inferiores a sección propuestas por Casper (1966b).

Análisis Cladístico de la Sección *Orcheosanthus*

La metodología de análisis cladístico o “cladística”, ha sido usada para estudiar las relaciones filogenéticas o la evolución por descendencia de los seres vivos y ha adquirido gran importancia en los últimos años, teniendo un fuerte impacto sobre la taxonomía biológica y dando origen a una nueva corriente filosófica dentro de ésta, llamada Sistemática Filogenética. Uno de los principales objetivos de la cladística es encontrar hipótesis coherentes y objetivas acerca de las relaciones genealógicas existentes entre los taxa de un grupo dado, a partir del análisis de un conjunto de caracteres previamente seleccionados (Wiley, 1981).

Para Hennig (1966), la correcta selección de los caracteres nos permite distinguir un grupo monofilético de uno parafilético. Un grupo o taxon es monofilético si deriva de un antecesor común e incluye al antecesor y todos sus descendientes y es reconocido por la presencia de al menos una apomorfia. Los grupos parafiléticos no incluyen necesariamente a todos los descendientes de tal antecesor.

Hennig (1966) señaló que los grupos monofiléticos sólo podrían ser identificados por caracteres derivados compartidos o sinapomorfias. Estos son caracteres que han cambiado por evolución a partir del antecesor común y que son heredados por los descendientes, de tal manera que su presencia revela un origen común. En contraste, la agrupación de los taxa usando caracteres ancestrales compartidos o simplesiomorfias, conduce a la formación de grupos parafiléticos o de jerarquía superior.

La clasificación tradicional contiene numerosos grupos parafiléticos, debido a que los taxa han sido delimitados usando semejanza total o caracteres compartidos, sin distinguir entre sinapomorfias y simplesiomorfias (Janvier, 1984).

A pesar de que la metodología cladística se ha usado con éxito en varios grupos de plantas, no existen antecedentes de estudios filogenéticos en la familia Lentibulariaceae, ni en alguno de los géneros que la componen. Sin embargo, el ovario súpero, unilocular, con placenta libre central y su especialización en la insectivoría la ubican como un grupo natural bien delimitado y muy peculiar dentro del orden Scrophulariales (Cronquist, 1981). Los géneros que la componen, *Genlisea*, *Pinguicula* y *Utricularia* han desarrollado diferentes mecanismos para atrapar a sus presas, tan distintos unos de otros, que no hay duda de que cada uno representa una línea evolutiva particular.

El género *Pinguicula* se distingue de los demás por poseer raíces verdaderas y por la flor solitaria, terminal, sobre un pedúnculo ebracteado. La existencia de tricomas glandulares es un carácter común en la familia, pero en *Pinguicula* las glándulas de las hojas se han especializado para atrapar y digerir a sus presas, en un mecanismo llamado de tipo “papel atrapamoscas”. La existencia de este género como un grupo natural no ha sido cuestionada hasta ahora por los autores que lo han estudiado, siendo una entidad muy consistente (Barnhardt, 1916; Casper, 1966b). En cambio, no pasa lo mismo con la clasificación infragenérica, la que ha cambiado significativamente a través de su historia, hasta llegar a la propuesta por Casper (1966b), que incluye tres subgéneros, 12 secciones, 12 subsecciones y 16 series.

La sección *Orcheosanthus* del subgénero *Pinguicula* parece estar bien delimitada desde el punto de vista de la taxonomía tradicional, en este primer intento de análisis filogenético se pretende comprobar la monofilia del grupo y proponer una hipótesis de las relaciones genealógicas de los taxa que lo conforman.

Selección del grupo externo

Para averiguar la relación que guarda la sección *Orcheosanthus* en relación con las demás secciones del subgénero *Pinguicula*, se codificó la información existente en las diagnósticos de las secciones de acuerdo con Casper (1966b) y Zamudio y Rzedowski (1991). En este ejercicio se consideró a la sección *Crassifolia* dentro de la sección *Orcheosanthus*, debido a que comparten todos los caracteres; se utilizó como grupo externo a la sección *Isoloba*. Los caracteres usados en este análisis se presentan en el Cuadro 10.

Cuadro 10. Caracteres y estados de caracter usados para el análisis cladístico de las secciones del subgénero *Pinguicula*.

1. Hojas

- 0= homófilas
- 1= heterófilas
- 2= ambas, homófilas y heterófilas

2. Hibernáculo

- 0= ausente
- 1= presente

3. Corola

- 0= isoloba
- 1= ligeramente bilabiada
- 2= profundamente bilabiada

4. Labio inferior de la corola

- 0= igual que el superior
- 1= ligeramente mayor que el superior
- 2= mucho mayor que el superior

5. Forma del tubo de la corola

- 0= cilíndrico o cilíndrico-infundibuliforme
- 1= infundibuliforme a ampliamente infundibuliforme

6. Paladar

- 0= presente
- 1= ausente

7. Espolón

- 0= corto, dos veces el largo del tubo o más corto que el tubo
- 1= largo, de dos a tres veces el largo del tubo
- 2= muy largo, más de cuatro veces el largo del tubo

8. Color de la flor

- 0= azul, lila o blanco
 - 1= púrpura a rosa
 - 2= rojo
-

Con esta información se elaboró una matriz básica de datos formada por 7 taxa y 8 caracteres (Cuadro 11). El análisis filogenético se llevó a cabo usando los algoritmos de parsimonia disponibles en el programa PAUP, en su versión 2.4 para PC (Swofford, 1985).

Cuadro 11. Matriz de datos correspondiente a las secciones del subgénero *Pinguicula*.

Sección	Caracteres							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Isoloba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pinguicula</i>	2	1	1	1	1	1	0	0
<i>Nana</i>	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Homophyllum</i>	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>Orcheosanthus</i>	1	1	2	2	1	1	2	1
<i>Longitubus</i>	1	1	2	2	1	1	1	2
Unordered	1	3	4	7	8;			

Como resultado de este análisis se obtuvieron tres cladogramas, con una longitud de once cambios y un índice de consistencia de 1.0. En los tres cladogramas las secciones del subgénero *Pinguicula* se diferencian de las secciones del subgénero *Isoloba* por la corola bilabiada (carácter 3: 1), con el labio inferior mayor que el superior (carácter 4: 1), el tubo infundibuliforme (carácter 5: 1) y paladar ausente (carácter 6: 1). En estos cladogramas también se aprecia que la sección *Longitubus* es el grupo hermano de la sección *Orcheosanthus*, con la que forma un clado soportado por cinco apomorfias: plantas heterófilas (carácter 1: 1), corola profundamente bilabiada (carácter 3: 2), labio inferior de la corola más largo que el superior (carácter 4: 2), espolón muy largo, más de cuatro veces el largo del tubo (carácter 7: 2) y corolas rojas (carácter 8: 2). En este clado la sección *Orcheosanthus* se distingue por las flores de color púrpura a rosa (carácter 8: 1), y el tubo de la corola muy corto, ampliamente infundibuliforme, mientras que la sección *Longitubus* tiene la sinapomorfia de espolón, dos a tres veces el largo del tubo (carácter 7: 1), además del tubo de la corola largamente infundibuliforme. La relación con las demás secciones no está resuelta. La figura 20 muestra el cladograma de consenso.

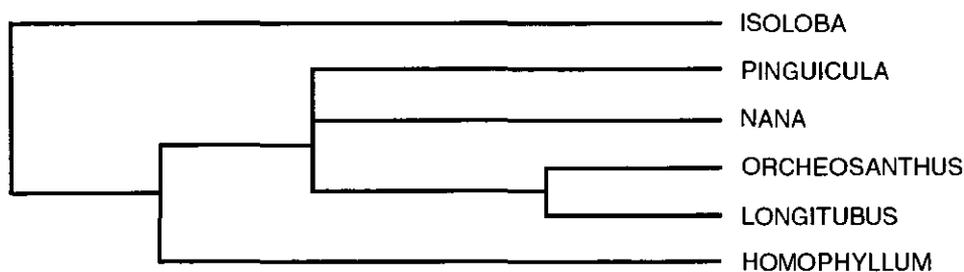


Fig. 20. Cladograma de consenso de las secciones del subgénero *Pinguicula*.

Análisis cladístico de la sección *Orcheosanthus*.

En el análisis cladístico se incluyeron las especies de la sección *Orcheosanthus* y las correspondientes a las secciones *Crassifolia* y *Longitubus* (Cuadro 12).

Cuadro 12. Lista de especies usadas en el primer análisis cladístico de *Pinguicula*, sección *Orcheosanthus*.

Subgénero *Pinguicula*

Sección *Longitubus*

- (CRA) *Pinguicula crassifolia* Zamudio
- (HEM) *Pinguicula hemiepiphytica* Zamudio et Rzedowski
- (LAU) *Pinguicula laeana* Speta et Fuchs
- (UTR) *Pinguicula utricularioides* Zamudio et Rzedowski

Sección *Orcheosanthus*

- (GYP) *Pinguicula gypsicola* Brandegee
- (MOC) *Pinguicula moctezumae* Zamudio et R. Z. Ortega
- (ELI) *Pinguicula elizabethiae* Zamudio
- (CYC) *Pinguicula cyclosecta* Casper
- (MES) *Pinguicula mesophytica* Zamudio
- (COL) *Pinguicula colimensis* McVaugh et Mickel
- (MOR) *Pinguicula moranensis* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth
- (NEO) *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica* Zamudio
- (ZEC) *Pinguicula zecheri* Speta et Fuchs
- (OBL) *Pinguicula oblongiloba* A. DC.
- (ORC) *Pinguicula orchidioides* A. DC.
- (MAC) *Pinguicula macrophylla* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth

Sección *Crassifolia*

- (ESE) *Pinguicula esseriana* Kirchner
 - (EHL) *Pinguicula ehlersiae* Speta et Fuchs
-

La lista de caracteres usados en el análisis fenético se revisó y adecuó para el análisis cladístico. Como resultado se obtuvieron 20 caracteres con un total de 51 estados de carácter; de los 19 caracteres empleados, 9 presentan múltiples estados de carácter (caracteres multiestado) (Cuadro 13).

Cuadro 13. Lista de caracteres y estados de carácter utilizados en el primer análisis filogenético de *Pinguicula*, sección *Orcheosanthus*.

1. Roseta de invierno
 - 0= hipogea
 - 1= subhipogea
 - 2= epigea
2. Forma de las hojas de invierno
 - 0= espatuladas a oblongo-espatuladas
 - 1= elípticas
 - 2= lanceoladas
3. Ápice de las hojas de invierno
 - 0= redondeado a obtuso
 - 1= agudo
 - 2= acuminado
 - 3= apiculado
4. Pubescencia de las hojas de invierno
 - 0= haz glabro
 - 1= haz pubescente a glabrescente
5. Margen de las hojas de invierno
 - 0= no ciliado
 - 1= ciliado
6. Hojas de verano
 - 0= subpeciadas o cortamente peciadas, la lámina es atenuada en la base, sin diferenciarse claramente del pecíolo
 - 1= peciadas, pecíolo largo, bien diferenciado de la lámina
7. Pecíolo de las hojas de verano
 - 0= no ciliado
 - 1= ciliado
8. Forma de la lámina de las hojas de verano
 - 0= obovada, oblonga a espatulada
 - 1= circular
 - 2= elíptica
 - 3= lanceolado-linear
9. Margen de las hojas de verano
 - 0= involuto
 - 1= revoluto
10. Longitud de las hojas de verano
 - 0= menores de 3 cm
 - 1= de 3 a 4 cm
 - 2= mayores de 4 cm
11. Ancho promedio de las hojas de verano
 - 0= menores de 9 mm
 - 1= de 10 a 20 mm
 - 2= mayores de 21 mm

Cuadro 13. Continuación.

-
12. Pedúnculos
 - 0= densamente pubescentes
 - 1= glabrescentes
 13. Color de la flor
 - 0= corola roja
 - 1= corola purpúrea a rosa
 14. Longitud de la corola
 - 0= de 26 a 50 mm
 - 1= mayores de 51 mm
 15. Forma de los lóbulos de la corola
 - 0= circulares a oblatos
 - 1= obovados a oblongo-espatulados
 - 2= elípticos
 16. Ápice de los lóbulos de la corola
 - 0= redondeados a truncados
 - 1= obtusos
 17. Tubo de la corola
 - 0= largamente infundibuliforme (de 10 a 30 mm de largo)
 - 1= cortamente infundibuliforme (de 3 a 9 mm de largo)
 18. Espolón
 - 0= menos del doble de la longitud del tubo de la corola, o más corto que el tubo
 - 1= el doble o más del doble de la longitud del tubo de la corola
 19. Época de floración
 - 0= invierno
 - 1= primavera-verano
 - 2= todo el año
 20. Florece con roseta de
 - 0= invierno
 - 1= verano
 - 2= ambas
-

Con esta información se construyó una matriz básica de datos en la que se compararon 15 taxa, incluyendo las seis especies reconocidas para la sección *Orcheosanthus* por Casper (1966b) y las descritas posteriormente por otros autores y que han sido ubicadas en esta sección; asimismo, se incluyen *P. esseriana* y *P. ehlersiae*, de la sección *Crassifolia* (Speta y Fuchs, 1982). Como grupo externo se usó la sección *Longitubus* (Zamudio y Rzedowski, 1991) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Matriz de datos utilizada en el primer análisis cladístico de *Pinguicula*, sección *Orcheosanthus*, formada por 17 unidades taxonómicas operacionales y 20 caracteres.

```

!Pinguicula data set
PARAM NOTU=17 NCHAR=20 TREEOUT=2 ROOT=OUTGROUP OUTWIDTH=80 ECHO
STATREP BEEP NOCC OTULAB=LEFT RELEASE DESCRIBE MISSING=9;
DATA (a5,a1,1x,20i1)
CRA * 21110100022000101110
HEM * 20010000022011101111
LAU * 20010000022000101110
UTR * 20010101001000101100
GYP 20010013120010100011
MOC 11311013120011000021
CYC 20011010012010000011
MES 20010110012010100011
COL 10011010122011000011
MOR 20010000022010100022
NEO 12110000022110100011
ZEC 20010000022011000011
OBL 02201111022010210011
ORC 02201112021110210011
MAC 02200101022010100011
ESE 20010000000110100000
EHL 20010000000110100000
UNORDERED 1 2 3 8 10 11 15 19 20;
INTERACT;
END;
* Grupo externo designado.

```

Al correr el programa con la matriz anterior se obtuvieron 75 árboles igualmente parsimoniosos, el árbol de consenso estricto resultante (Fig. 21), muestra que las especies del grupo externo se dividieron, distribuyéndose dos a cada lado de la sección *Orcheosanthus*, lo que podría indicar que es un grupo muy heterogéneo; *P. hemiepiphytica* es el taxon más cercano a la sección *Orcheosanthus*. Las especies de esta sección se agrupan en varios clados que se originan en un mismo nodo, formando una topología politómica, sin mayor resolución.

En vista de este resultado se decidió hacer un segundo análisis, usando como grupo externo sólo a *Pinguicula hemiepiphytica* de la sección *Longitubus*, ya que ésta es la especie más cercana a la sección *Orcheosanthus*. También se agregó *Pinguicula elizabethiae* que fue descrita después del primer análisis y se revisó la codificación de los caracteres (Cuadro 15), tratando de lograr una mayor resolución. La matriz resultante contiene 15 UTO's con 19 caracteres (Cuadro 16).

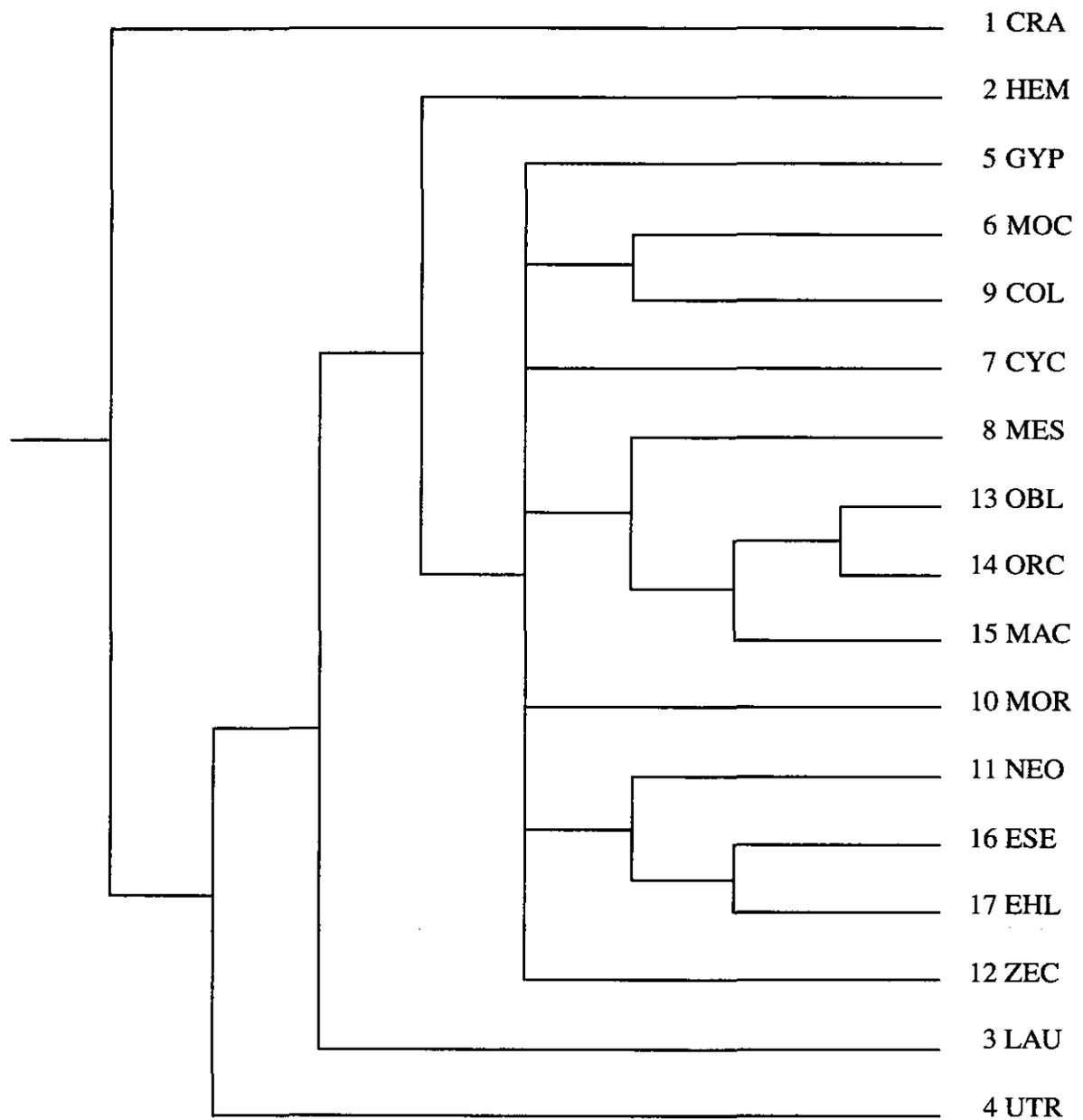


Fig. 21. Cladograma de consenso estricto de la sección *Orcheosanthus* resultado de combinar los 75 árboles igualmente parsimoniosos obtenidos en el primer análisis.

Cuadro 15. Lista de caracteres y estados de carácter utilizados en el segundo análisis filogenético de *Pinguicula*, sección *Orcheosanthus*.

1. Roseta de invierno

- 0= epigea
- 1= subhipogea
- 2= hipogea

2. Roseta de invierno

- 0= no cubierta con capa de hojas escariosas
- 1= cubierta con capa de hojas escariosas

3. Forma de las hojas de invierno

- 0= espatuladas a oblongo-espatuladas
- 1= elípticas
- 2= lanceoladas

4. Ápice de las hojas de invierno

- 0= redondeado a obtuso
- 1= agudo
- 2= acuminado
- 3= apiculado

5. Pubescencia de las hojas de invierno

- 0= haz pubescente
- 1= haz glabrescente
- 2= haz glabro

6. Margen de las hojas de invierno

- 0= no ciliado
- 1= ciliado

7. Hojas de verano

- 0= subpeciadas o cortamente pecioladas, la lámina es atenuada en la base, sin diferenciarse claramente del pecíolo
- 1= La lámina se reduce bruscamente, formando una base pecioliforme gruesa.
- 2= pecioladas, pecíolo largo, bien diferenciado de la lámina

8. Pecíolo de las hojas de verano

- 0= no ciliado
- 1= ciliado

9. Forma de la lámina de las hojas de verano

- 0= obovada, oblonga a suborbicular
- 1= espatulada
- 2= elíptica
- 3= circular
- 4= lanceolado-linear

Cuadro 15. Continuación.

10. Margen de las hojas de verano
0= involuto
1= revoluto
11. Longitud de las hojas de verano
0= mayores de 4 cm
1= de 3 a 4 cm
2= menores de 3 cm
12. Ancho promedio de las hojas de verano
0= mayores de 21 mm
1= de 10 a 20 mm
2= menores de 9 mm
13. Longitud de la corola
0= de 26 a 50 mm
1= mayores de 51 mm
14. Forma de los lóbulos de la corola
0= obovados a oblongo-espatulados
1= elípticos
2= circulares a oblatos
15. Ápice de los lóbulos de la corola
0= redondeados a truncados
1= obtusos
16. Tubo de la corola
0= largamente infundibuliforme (de 10 a 30 mm de largo)
1= cortamente infundibuliforme (de 3 a 9 mm de largo)
17. Espolón
0= menos del doble de la longitud del tubo de la corola, o más corto que el tubo
1= el doble o más del doble de la longitud del tubo de la corola
18. Época de floración
0= primavera-verano
1= invierno
2= todo el año
19. Florece con roseta de
0= verano
1= invierno
2= ambas
-

Cuadro 16. Matriz a:\PIN.PAU, utilizada en el segundo análisis cladístico de *Pinguicula*, sección *Orcheosanthus*.

```
!Pinguicula data set
PARAM NOTU=15 NCHAR=19 TREEOUT=2 ROOT=OUTGROUP OUTWIDTH=80 ECHO
STATREP BEEP NOCC OTULAB=LEFT RELEASE DESCRIBE MISSING=9;
DATA (a5,a1,1x,19i1)
HEM * 0000000000001000000
GYP 0000000141020001100
MOC 1013110141021201120
ELI 1000010110000201100
CYC 0000011100100201100
MES 0000001100100001100
COL 1000010111001201100
MOR 0000000000000001122
NEO 1021100000000001100
ZEC 0000000000001001100
OBL 2122212130000111100
ORC 2122212120010111100
MAC 2022202030000001100
ESE 0000001010210001111
EHL 0000001010210001111
UNORDERED 1 3 4 5 7 9 10 11 12 14 18 19;
INTERACT;
END;
* Grupo externo designado.
```

Al ejecutar el programa PAUP con la matriz de datos PIN.PAU se obtuvieron más de 100 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 47 cambios y un índice de consistencia de 0.702.

La Figura 22 muestra el cladograma de consenso estricto resultado de combinar los 100 árboles igualmente parsimoniosos. De nuevo las especies forman una politomía, en la que se distinguen tres clados bien definidos:

1. El primero está formado por *Pinguicula moctezumae*, *P. elizabethiae* y *P. colimensis*, aunque las relaciones de hermandad entre ellas no están bien resueltas.
2. El segundo se compone por *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica*, *P. oblongiloba*, *P. orchidioides* y *P. macrophylla*.
3. El tercero incluye a *Pinguicula esseriana* y *P. ehlersiae*.

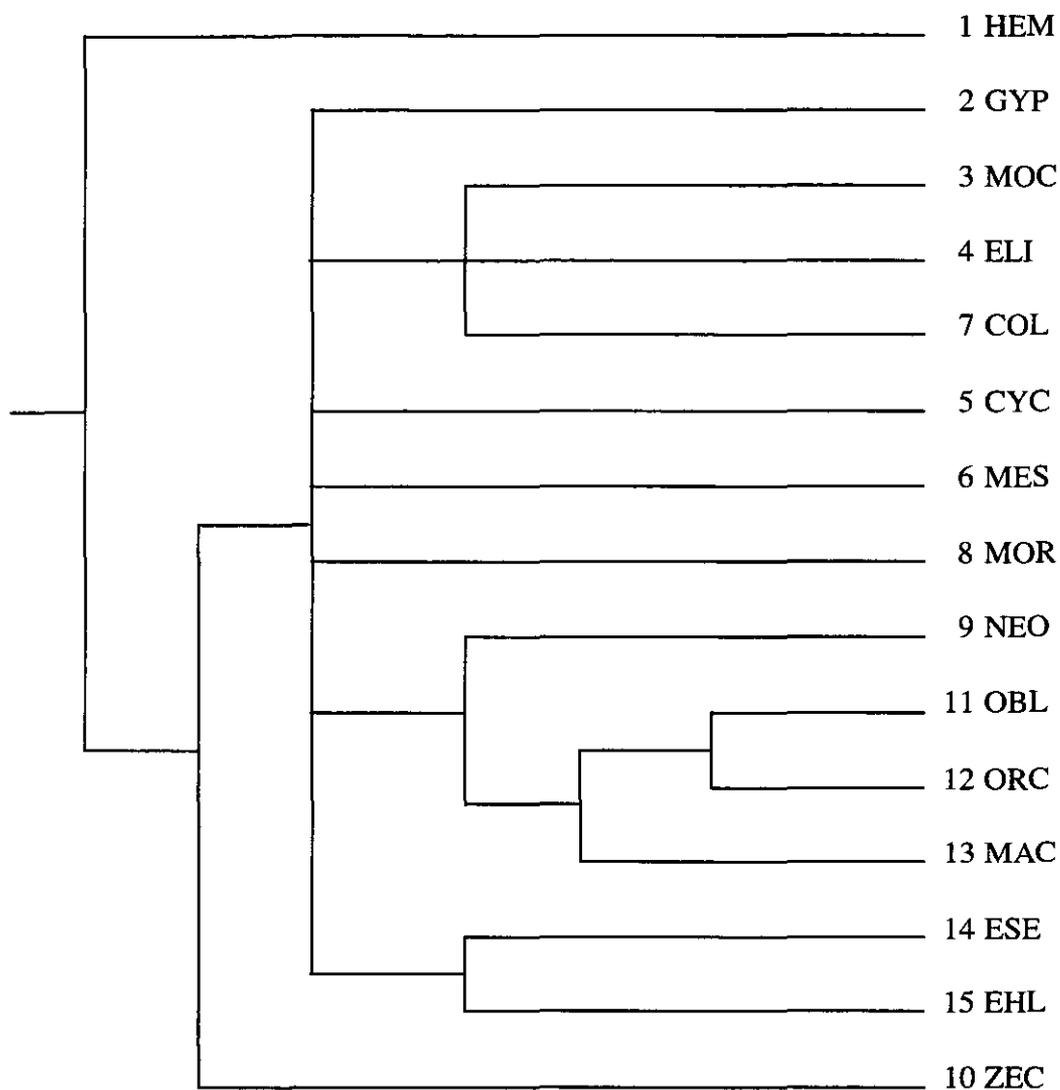


Fig. 22. Cladograma de consenso estricto de la sección *Orcheosanthus*, resultado de combinar 100 árboles igualmente parsimoniosos obtenidos en el segundo análisis.

Los demás taxa: *Pinguicula gypsicola*, *P. cyclosecta*, *P. mesophytica* y *P. moranensis* var. *moranensis* conforman una politomía en la que también se insertan los clados anteriores. *Pinguicula zecheri* constituye la especie basal del grupo.

La Figura 23 muestra un cladograma representativo entre los 100 árboles igualmente parsimoniosos obtenidos en el análisis. Se puede observar que la sección *Orcheosanthus* está definida por dos sinapomorfias que soportan la monofilia del grupo: el tubo de la corola muy corto (3 a 9 mm de largo), ampliamente infundibuliforme (carácter 16= 1) y espolón

más de dos veces más largo que el tubo de la corola (carácter 17= 1); en contraste con el tubo de la corola largamente infundibuliforme (de 10 a 30 mm de largo) (carácter 16= 0) y espolón igual o más corto que el tubo de la corola (carácter 17= 0) en *Pinguicula hemiepiphytica* de la sección *Longitubus*.

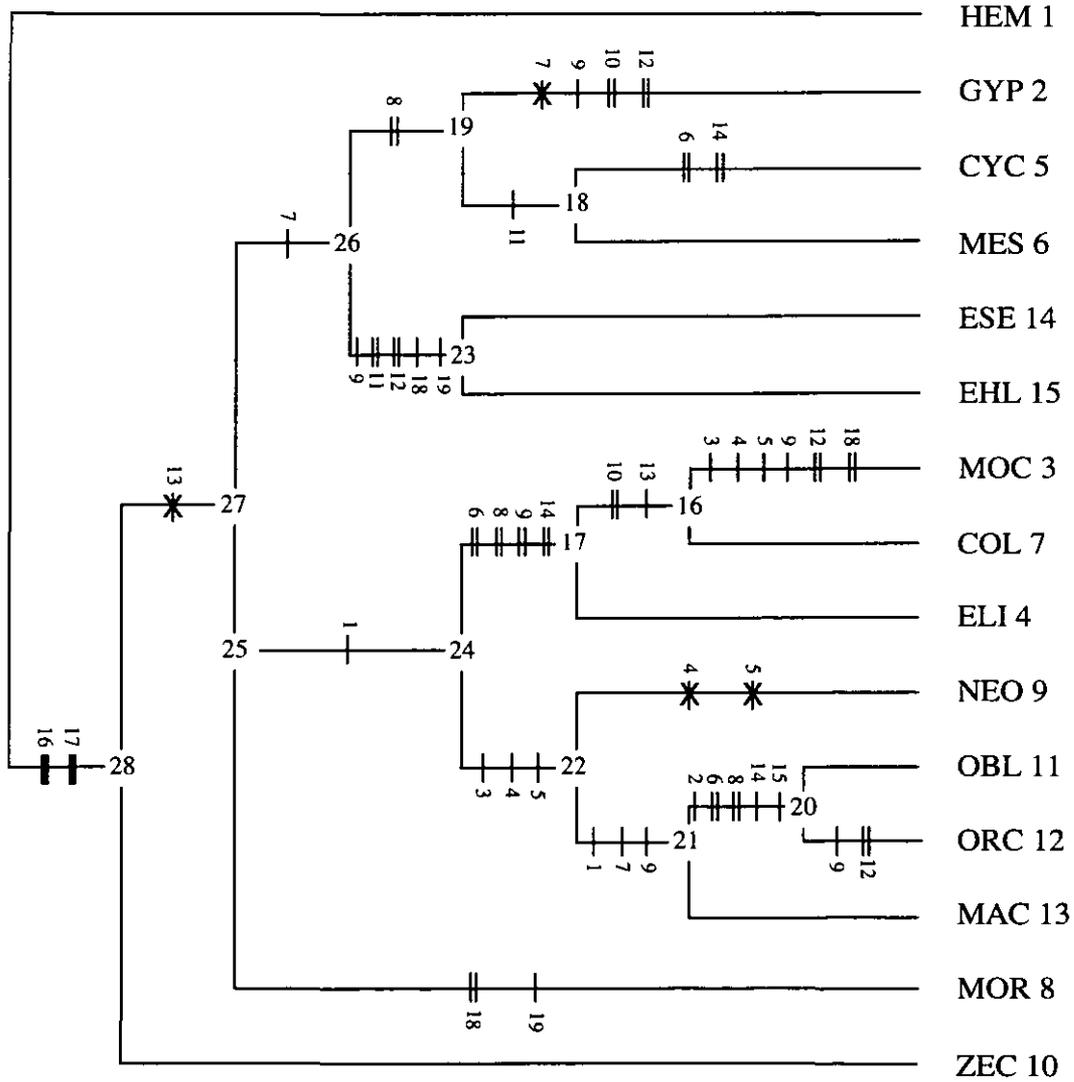


Fig. 23. Cladograma representativo entre los 100 obtenidos en el segundo análisis filogenético.
 — apomorfia, = paralelismo, * reversión.

En el cladograma se distinguen cuatro grupos principales:

Grupo 1. Formado por *P. gypsicola* (GYP), *P. cyclosecta* (CYC) y *P. mesophytica* (MES).

Grupo 2. Formado por *P. esseriana* (ESE) y *P. ehlersiae* (EHL).

Grupo 3. Formado por *P. moctezumae* (MOC), *P. colimensis* (COL) y *P. elizabethiae* (ELI) y,

Grupo 4. Formado por *P. moranensis* var. *neovolcanica* (NEO), *P. oblongiloba* (OBL), *P. orchidioides* (ORC) y *P. macrophylla* (MAC).

Los grupos 2 y 4 coinciden con los clados que aparecen en el cladograma de consenso estricto.

Pinguicula moranensis var. *moranensis* (MOR) queda separada de las demás especies de estos grupos por florecer durante todo el año con ambas rosetas (caracteres 18: 2 y 19: 2); mientras que *Pinguicula zecheri* (ZEC) se separa en una posición muy basal de los otros miembros de la sección, por sus flores de más de 51 mm de largo (caracteres 13: 1).

Los grupos 1 y 2 forman un clado mayor definido por la lámina de las “hojas de verano” reducida bruscamente en la base (carácter 7: 1). También los grupo 3 y 4 se unen formando un clado mayor en función de las “rosetas de invierno” subhipogreas (carácter 1: 1).

A continuación se revisa con más detalle cada uno de los grupos señalados.

Grupo 1.

Este grupo incluye a las especies con el pecíolo de las “hojas de verano” ciliado (carácter 8: 1). Las especies más cercanas son *P. cyclosecta* y *P. mesophytica*, que forman un clado monofilético definido por las “hojas de verano” de 3 a 4 cm de largo (carácter 11: 1), a ellas se une *P. gypsicola* que se caracteriza por tener “hojas de verano” subpecioladas (carácter 7: 0, considerado como una reversión), lanceolado-lineares (carácter 9: 4), de menos de 9 mm de ancho (carácter 12: 2) y el margen revoluto (carácter 10: 1).

Pinguicula cyclosecta y *P. mesophytica* forman un clado monofilético bien definido; sin embargo, esto no coincide con la clasificación de Casper (1966b), quien ubica a *P. cyclosecta* junto con *P. colimensis* en la serie *Cyclosectae*, de la subsección *Orchidiopsis*, basado en los lóbulos de la corola suborbiculares, carácter que aquí se reconoce como plesiomórfico, originado por paralelismo evolutivo en varios clados. En el caso de *Pinguicula gypsicola*, hasta la publicación del trabajo de Casper, era la única especie conocida en la sección con “hojas de verano” lanceolado-lineares, con el margen revoluto, lo que le mereció el reconocimiento de Casper (1966b) como la subsección *Violiformis*.

Grupo 2.

El grupo 2 está formado por *P. esseriana* y *P. ehlersiae*; este clado es muy peculiar y se caracteriza por tener “rosetas de verano” muy pequeñas, con hojas espatuladas (carácter 9: 1), menores de 3 cm de largo (carácter 11: 2) y de 1 cm de ancho (carácter 12: 1). Las plantas de estas especies florecen durante el invierno (carácter 18: 1), mientras ostentan la “roseta de invierno” (carácter 19: 1).

Los taxa anteriores forman un grupo bien diferenciado de los demás miembros de la sección, este clado se mantiene tanto en el análisis fenético, como en el cladograma de consenso. Se distingue por sus pequeñas rosetas, por florecer en invierno y por el número diploide de cromosomas $2n = 32$.

Estas especies fueron descritas después de la aparición de la monografía de Casper en 1966, por lo que no se incluyen en su clasificación infragenérica. Kirchner (1981) ubicó a *P. esseriana* en la sección *Orcheosanthus*, mientras que Speta y Fuchs (1982) la separaron y, junto con *P. ehlersiae*, la incluyeron en la sección *Crassifolia*. Los resultados de este análisis confirman que, aunque difieren en varios aspectos de los demás miembros de la sección, las características de la flor las ubican sin lugar a dudas dentro de la sección *Orcheosanthus*.

El cladograma no muestra diferencias entre las dos entidades, las que comparten la mayoría de sus caracteres; sin embargo, en la corola de *P. esseriana* se aprecia un paladar formado por dos pequeñas protuberancias, cubiertas por pelos glandulares y una mancha amarilla, lo que marca tres autapomorfias que la distinguen de *P. ehlersiae*.

La presencia de una mancha amarilla y el paladar bien desarrollado en *P. esseriana* son características que Casper no incluyó en la diagnosis de la sección *Orcheosanthus*, y sólo excepcionalmente en el subgénero *Pinguicula*, por lo que su ocurrencia en *P. esseriana* hace necesaria la modificación de la diagnosis de la sección.

Por otra parte, existen varios indicios que sugieren que *P. esseriana* puede ser un híbrido natural, estos son: a) el marcado polimorfismo en la forma y tamaño de los lóbulos de la corola; b) la presencia de un paladar en la corola, representado por dos pequeñas protuberancias, cubiertas por una mancha amarilla; c) la existencia de polen anormal no viable, en proporciones que varían de 80 a 90%; d) la ausencia o muy baja reproducción sexual y e) la gran capacidad de propagación vegetativa, que ocurre de manera espontánea a partir de las “hojas de invierno”, lo que ocasiona que se formen clones con diferentes características florales en la misma población.

Se puede sugerir como hipótesis que este híbrido surgió a partir de la cruce entre *P. ehlersiae* y *P. debbertiana*. Esta última especie fue descrita por Speta y Fuchs en 1992, a partir de ejemplares colectados en la región de El Huizache, San Luis Potosí y comparte con *P. esseriana* y *P. ehlersiae* el pequeño tamaño de las “rosetas de verano” e “invierno”; sin embargo, sus flores presentan un paladar bien desarrollado teñido de color amarillo, el limbo con la garganta muy amplia y el espolón corto la diferencian claramente de las especies de la sección *Orcheosanthus* y la ubican mejor en la sección *Pinguicula*.

En los cerros cercanos al poblado de Nuñez, en el municipio de Guadalcázar, San Luis Potosí, se han encontrado juntas *P. ehlersiae* y *P. debbertiana*, cerca (\pm 30 km en línea recta) de la localidad tipo de *P. ehlersiae*, lo que hace posible que éstas puedan hibridizar, aunque en la actualidad las poblaciones conocidas de *Pinguicula esseriana* de los estados de Hidalgo y Querétaro están aisladas de los supuestos parentales.

Se pueden dar dos interpretaciones a estos hechos: a) el aislamiento del híbrido podría justificar su reconocimiento como una especie independiente de los parentales, si se considera que sus poblaciones están aisladas reproductivamente y siguen su propio camino evolutivo y b) dado el parecido tan grande entre ambas entidades, es posible que se trate de una sola especie, en la que se distinguen dos variedades, que están en proceso de diferenciación.

Después de revisar poblaciones en vivo de las dos entidades, compararlas y de observar que en San Luis Potosí pueden estar muy cercanas, nos inclinamos a pensar que se trata de una sola especie en la que se pueden distinguir dos variedades.

La hipótesis del origen híbrido de *P. esseriana* debe ser comprobada satisfactoriamente, pero si ésta se confirma, tendríamos una prueba de que en la sección *Orcheosanthus* ha habido evolución reticulada.

Grupo 3.

El grupo 3 está formado por tres especies que comparten las siguientes características: “rosetas de invierno” subhipogreas (carácter 1: 1), el margen de las “hojas de invierno” ciliado (carácter 6: 1), las “hojas de verano” espatuladas (carácter 9: 1), con el pecíolo ciliado (carácter 8: 1) y los lóbulos de la corola circulares a oblatos (carácter 14: 2). Las especies más cercanas son *Pinguicula moctezumae* y *P. colimensis*, que forman un clado definido por las sinapomorfias: margen de las “hojas de verano” revoluto (carácter 10: 1) y corola grande, de más de 51 mm de largo, que representa una reversión (carácter 13: 1).

Pinguicula moctezumae se separa de su especie hermana por las “hojas de invierno” elípticas (carácter 3: 1), con el ápice apiculado (carácter 4: 3), haz glabrescente (carácter

5: 1), por las “hojas de verano” lanceolado-lineares (carácter 9: 4), menores de 9 mm de ancho (carácter 12: 2) y por su capacidad de florecer durante todo el año (carácter 18: 2).

A estas dos especies se une *P. elizabethiae*, que es muy parecida a *P. colimensis*, pero difiere por el margen de las “hojas de verano” involuto, los cilios del pecíolo extraordinariamente grandes y las flores más pequeñas.

La presencia de hojas lanceolado-lineares, con el margen revoluto en *Pinguicula moctezumae* muestra que este carácter ha surgido dos veces en la sección, como un paralelismo evolutivo, una en *P. gypsicola* y otra en *P. moctezumae*. Aunque las “hojas de verano” de las dos especies son muy parecidas, éstas difieren en la forma de las rosetas y “hojas de invierno”, así como en la forma y tamaño de los lóbulos de la corola.

Como se comentó anteriormente, Casper (1966b) asoció a *P. colimensis* con *P. cyclosecta* en la serie *Cyclosectae*, subsección *Orchidiopsis*. Los resultados de este trabajo no apoyan esta decisión, ya que ambas especies se ubican en diferentes clados.

Grupo 4.

Este grupo reúne a los taxa que presentan “rosetas de invierno” hipogeas (carácter 1: 2), con hojas lanceoladas (carácter 3: 2), acuminadas (carácter 4: 2) y glabras (carácter 5: 2). Las especies más relacionadas son *P. oblongiloba* y *P. orchidioides*, que forman un clado monofilético que comparte los siguientes caracteres: “rosetas de invierno” cubiertas por una capa de hojas escariosas (carácter 2: 1), “hojas de invierno” con el margen ciliado (carácter 6: 1), pecíolo de las “hojas de verano” ciliado (carácter 8: 1) y lóbulos de la corola elípticos, con el ápice obtuso (caracteres 14: 1 y 15: 1). *P. orchidioides* se separa de *P. oblongiloba* por las “hojas de verano” elípticas (carácter 9: 2), de 10 a 20 mm de ancho (carácter 12: 1). Al clado anterior se agrega *P. macrophylla*, en la que la “roseta de invierno” no está cubierta por una capa de hojas escariosas, las “hojas de invierno” no son ciliadas y el pecíolo de las “hojas de verano” tampoco es ciliado.

El clado anterior está definido por las “hojas de verano” largamente pecioladas (carácter 7: 2), con lámina circular (carácter 9: 3); es un grupo muy consistente que se mantiene tanto en el análisis fenético como en el cladístico, que Casper (1966b) reconoció como la subsección *Caudatopsis*; a éste se agrega *P. moranensis* var. *neovolcanica*, que se caracteriza por las siguientes apomorfias: “hojas de invierno” con el ápice agudo (carácter 4: 1), con el haz glabrescente (carácter 5: 2); caracteres que representan dos reversiones.

La inclusión de *P. moranensis* var. *neovolcanica* en este clado no parece ser muy natural, ya que las sinapomorfias que la sustentan reflejan dos reversiones, que requerirían el paso de “hojas de invierno” agudas, acuminadas y glabras a hojas no acuminadas,

glabrescentes (con pubescencia esparcida). Por otro lado, las “hojas de verano” subpeciolas y la forma de los lóbulos de la corola la acercan más a *P. moranensis*, entidad en la que también se ha observado la formación esporádica de “rosetas de invierno” compactas, subhipogeas. Es probable que la “roseta de invierno” compacta de *P. moranensis* var. *neovolcanica* sea el resultado de un paralelismo evolutivo, y que derive de “rosetas de invierno” subhipogeas, parecidas a las que se observan en *P. moranensis*.

La separación de *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica* de la variedad típica en los análisis realizados parece indicar que se trata de una entidad independiente. Sin embargo, la posición basal de *Pinguicula zecheri* y *Pinguicula moranensis* var. *moranensis* indica que las relaciones de las especies del complejo *moranensis* no están resueltas aún y que será necesario realizar nuevas investigaciones que nos permitan dilucidar su situación.

Los resultados de este análisis confirman que la sección *Orcheosanthus* es un grupo monofilético, mientras que la sección *Crassifolia* es reconocida como un grupo artificial y parafilético, debido a que sus miembros se ubican de forma natural dentro de la sección *Orcheosanthus*.

La mayoría de las divisiones inferiores a sección (subsecciones y series) propuestas por Casper (1966b) son también artificiales, ya que el análisis cladístico no respalda su reconocimiento y permanencia en la clasificación de grupo. Este análisis tampoco permite proponer una nueva división de la sección, dada la falta de definición de los grupos que se forman, lo que se refleja en la topología fuertemente politómica del cladograma de consenso, por lo que en el tratamiento taxonómico se presenta a las especies en orden alfabético.

A continuación se proporciona la información básica que aparece cuando se corre la matriz de datos. Sólo se incluye la información general y la correspondiente al árbol seleccionado.

```
*****
*                                     *
*           P A U P                   *
*       Version 2.4.1                 *
*       Illinois Natural               *
*       History Survey                 *
*       09/29/:0 09:39:00             *
*                                     *
*****
```

Pinguicula data set PIN.PAU

 * Analysis No. 2 *

Option settings:

NOTU 15
 NCHAR 19
 User-tree(s) NO
 HYPANC 1
 ADDSEQ CLOSEST
 HOLD 5
 SWAP GLOBAL
 MULPARS YES
 OPT FARRIS
 ROOT OUTGROUP
 Weights applied NO
 OUTWIDTH 80
 Missing data code None
 MAXTREE 50

The following characters are unordered:

1 3 4 5 7 9 10 11 12 14 18 19

Release of tree descriptions suppressed.

100 trees were found.

Branch lengths and linkages for unrooted tree no.100

Node	Connected to node	Branch length
GYP (2)	19	4.000
MOC (3)	16	6.000
ELI (4)	17	0.000
CYC (5)	18	2.000
MES (6)	18	0.000
COL (7)	16	0.000
MOR (8)	25	2.000
NEO (9)	22	2.000
ZEC (10)	28	0.000
OBL (11)	20	0.000
ORC (12)	20	2.000
MAC (13)	21	0.000
ESE (14)	23	0.000
EHL (15)	23	0.000
16	17	2.000
17	24	4.000
18	19	1.000
19	26	1.000
20	21	5.000

21	22	3.000
22	24	3.000
23	26	5.000
24	25	1.000
25	27	0.000
26	27	1.000
27	28	1.000
28	HEM (1)*	2.000

* Designated outgroup taxa

Statistics for tree no.100

Length = 47.000

Consistency index = 0.702

Change lists

Character	Changed		Along branch	Consistency	
	From	To			
1	0	1	25	24	1.000
	1	2	22	21	
2	0	1	21	20	1.000
3	0	2	24	22	1.000
	0	1	16	MOC	
4	0	2	24	22	1.000
	2	1	22	NEO	
	0	3	16	MOC	
5	0	2	24	22	0.667
	2	1	22	NEO	
	0	1	16	MOC	
6	0	1	21	20	0.333
	0	1	24	17	
	0	1	18	CYC	
7	0	1	27	26	
	0	2	22	21	

	1	0	19	GYP	0.667
8	0	1	21	20	
	0	1	26	19	
	0	1	24	17	0.333
9	0	1	26	23	
	0	3	22	21	
	0	1	24	17	
	3	2	20	ORC	
	1	4	16	MOC	
	0	4	19	GYP	0.667
10	0	1	17	16	
	0	1	19	GYP	0.500
11	0	2	26	23	
	0	1	19	18	1.000
12	0	1	26	23	
	0	1	20	ORC	
	0	2	16	MOC	
	0	2	19	GYP	0.500
13	1	0	28	27	
	0	1	17	16	0.500
14	0	1	21	20	
	0	2	24	17	
	0	2	18	CYC	0.667
15	0	1	21	20	1.000
16	1	0	28	HEM	1.000
17	1	0	28	HEM	1.000
18	0	1	26	23	

	0	2	25	MOR	
	0	2	16	MOC	0.667
19	0	1	26	23	
	0	2	25	MOR	1.000

Apomorphy lists

Node	Ancestor	Character	Ancestral state	Derived state	Length added
GYP	19	7	1	0	1.000
		9	0	4	1.000
		10	0	1	1.000
		12	0	2	1.000
MOC	16	3	0	1	1.000
		4	0	3	1.000
		5	0	1	1.000
		9	1	4	1.000
		12	0	2	1.000
		18	0	2	1.000
ELI	17				
CYC	18	6	0	1	1.000
		14	0	2	1.000
MES	18				
COL	16				
MOR	25	18	0	2	1.000
		19	0	2	1.000
NEO	22	4	2	1	1.000
		5	2	1	1.000
ZEC	28				
OBL	20				
ORC	20	9	3	2	1.000
		12	0	1	1.000
MAC	21				
ESE	23				
EHL	23				
16	17	10	0	1	1.000
		13	0	1	1.000
17	24				

		6	0	1	1.000
		8	0	1	1.000
		9	0	1	1.000
		14	0	2	1.000
18	19				
		11	0	1	1.000
19	26				
		8	0	1	1.000
20	21				
		2	0	1	1.000
		6	0	1	1.000
		8	0	1	1.000
		14	0	1	1.000
		15	0	1	1.000
21	22				
		1	1	2	1.000
		7	0	2	1.000
		9	0	3	1.000
22	24				
		3	0	2	1.000
		4	0	2	1.000
		5	0	2	1.000
23	26				
		9	0	1	1.000
		11	0	2	1.000
		12	0	1	1.000
		18	0	1	1.000
		19	0	1	1.000
24	25				
		1	0	1	1.000
25	27				
26	27				
		7	0	1	1.000
27	28				
		13	1	0	1.000

Changes between nodes HEM and 28 cannot be polarized.

These changes follow:

Character	States		Length added
	HEM	28	
16	0	1	1.000
17	0	1	1.000

Tratamiento Taxonómico

Lentibulariaceae

Plantas herbáceas anuales o perennes, acuáticas (estas frecuentemente sin raíces), terrestres o epífitas. Hojas alternas, a menudo dimórficas, en los representantes acuáticos las hojas sumergidas con frecuencia están finamente divididas y pueden desarrollar utrículos de estructura compleja, las hojas aéreas forman una roseta de flotación o están reducidas a escamas o ausentes; en los géneros terrestres como *Pinguicula* y *Genlisea* se agrupan en rosetas basales, en *Genlisea* el dimorfismo está representado por rosetas de hojas foliáceas y hojas insectívoras tubulares o en forma de tirabuzón. Inflorescencia racemosa, sobre pedúnculos bracteados en *Genlisea* y *Utricularia*, o flores solitarias, terminales en escapos ebracteados en *Pinguicula*. Flores perfectas, zigomórficas, cáliz persistente, 4 a 5-lobulado o dividido en dos segmentos o labios, los segmentos abiertos o imbricados, corola gamopétala, bilabiada o más o menos 5-lobulada, lóbulos imbricados, el labio inferior espolonado, frecuentemente personado, con el paladar muy variable en forma o ausente; estambres 2, tetrasporangiados, anteras con una celda (la teca algunas veces parcialmente constreñida en la parte media), dehiscente longitudinalmente, granos de polen, tricolporados a multicolporados; sin disco, pistilo uno, ovario súpero, unilocular, formado por dos carpelos, placentación libre central, estilo ausente o muy corto, estigma papiloso, desigualmente bilobado, el lóbulo superior reducido o suprimido, óvulos 2 a numerosos, anátropos, tenuinucelados, frecuentemente inmersos en la placenta, endospermo celular. Fruto capsular, circuncísil, dehiscente por 2 a 4 valvas o por una hendidura irregular. Semillas pequeñas con un embrión pobremente diferenciado, con poco endospermo.

PINGUICULA L., Spec. pl. ed. I. 17. 1753.

Plantas herbáceas perennes, escapíferas, terrestres o rara vez epífitas. Rizoma simple, corto; raíces adventicias filiformes, numerosas. Hojas uniformes o dimórficas, dispuestas en rosetas basales subsecuentes, enteras, sésiles a largamente pecioladas, las de la temporada estival membranáceas, densamente cubiertas en el haz con glándulas sésiles y tricomas glandulares, márgenes por lo común involutos o rara vez revolutos; “hojas de invierno” más pequeñas que las de verano, crasas, glabras o glandular-pubescentes en el haz, a veces ciliadas. Pedúnculos erectos, más o menos circinado-unifloros, áfilos, ebracteados, axilares. Flores solitarias, terminales, muy variables en tamaño y color; cáliz

persistente, bilabiado, labio superior trífido o trilobado, labio inferior bilobado o ligeramente emarginado; corola hipogínea, bilabiada o rara vez subregular, lóbulos enteros, emarginados o divididos por incisiones más o menos profundas, labio superior bilobado, labio inferior trilobado, garganta abierta, con o sin paladar, tubo cilíndrico o infundibuliforme, piloso por dentro, sacciforme en la parte inferior y contraído en un espolón; estambres dos, insertos en la base de la corola, cortos, filamentos comprimidos, curvos, anteras subglobosas, teca unilocular, dehiscente por una abertura longitudinal situada en la parte superior; polen 3-7-colporado, prolato, esferoidal; ovario unilocular, ovoide-globoso, piloso; estilo cortísimo, craso, estigma sésil, bilabiado, el labio inferior mayor, más o menos redondeado, crestado o lameliforme, frecuentemente fimbriado, revoluto cubriendo las anteras, labio superior reducido; placenta libre central, estipitada, óvulos numerosos. Cápsula erecta, ovoide-globosa, unilocular, con dos valvas laterales o bien irregularmente dehiscente. Semillas numerosas, pequeñísimas, elipsoides o fusiformes, rugosas; embrión dicotiledóneo.

Género con más de 75 especies ampliamente distribuidas en el Hemisferio Boreal y en las regiones subtropicales de México, Centroamérica y el Caribe. Con un área disyunta en Sudamérica siguiendo los Andes hasta las regiones antárticas.

Especie tipo: *Pinguicula vulgaris* L.

SUBGÉNERO *PINGUICULA*. Casper, Feddes Repert. 66: 60. 1962. *Pinguicula* Sect. II. *Pionophyllum* A. DC. Prod. 8: 28. 1844, pro parte.

Pinguicula Subg. *Pionophyllum* Barnhart, Mem. New York Bot. Gard. 6. 1916, pro parte.

Hierbas perennes, hojas en rosetas basales, uniformes o dimórficas, hibernáculos presentes o ausentes, corola fuertemente bilabiada, purpúrea, morada, roja, o blanca, a veces con manchas amarillas (como en *P. villosa*, *P. laeana* y *P. esseriana* var. *esseriana*); lóbulos enteros, tubo infundibuliforme, de longitud variable, sin paladar o con paladar reminiscente (en *P. esseriana* var. *esseriana* y en *P. debbertiana*), piloso, pelos no dispuestos en tres líneas, espolón tan largo como el tubo de la corola o más largo, incurvado o extendido en diversos ángulos con respecto al tubo.

Especie tipo: *Pinguicula vulgaris* L.

El subgénero es rico en especies y está restringido al Hemisferio Norte. Se caracteriza principalmente por la corola claramente bilabiada con los lóbulos siempre enteros, en la

que predominan los tonos azul-violáceos o purpúreos; aunque ocasionalmente se encuentran corolas rojas y blancas, el color amarillo está ausente en la mayoría de las especies. La longitud del tubo de la corola y del espolón es variable, el paladar está ausente excepto en *P. esseriana* var. *esseriana* y *P. debbertiana*.

El tubo suele ser blanco o blanco-verdoso, con ligera tonalidad morada o purpúrea, los pelos del interior del tubo están agrupados en forma irregular y frecuentemente se extienden hasta la superficie inferior de los lóbulos de la corola. El espolón inicia después de una constricción notoria o se continúa directamente del tubo de la corola; puede estar extendido, recto o curvado; de color verde, morado o violáceo, variando a blanquecino o verdoso, con la nerviación en tonos más oscuros (Casper, 1966b).

SECCIÓN *ORCHEOSANTHUS* A.DC. Prodr. 8: 27. 1844.

Hojas dimórficas, hibernáculos presentes o ausentes, corola profundamente bilabiada, lóbulos mucho mayores que el tubo, tubo cortísimo, ampliamente infundibuliforme, espolón largo, mucho más largo que el tubo de la corola.

Especie tipo: *Pinguicula moranensis* H.B.K.

En esta sección se incluyen 12 especies y dos variedades restringidas a las montañas de México y Centroamérica, la mayoría se encuentran distribuidas en el territorio de la República Mexicana y sólo *P. moranensis* var. *moranensis*, *P. orchidioides* y *P. mesophytica* se han registrado de Centroamérica.

Casper (1966b) dividió la sección en tres subsecciones, usando principalmente las características de las hojas; sin embargo, esta división ya no funciona al considerar las nuevas especies descritas en años recientes y durante la realización de este trabajo. Aquí no se reconocen las subsecciones y series propuestas por Casper, y se presenta a las especies en orden alfabético.

Debido a que las plantas de la sección *Orcheosanthus* son siempre heterófilas, sufren cambios considerables en el tamaño y la forma de las rosetas y las hojas, durante un ciclo anual; para lograr una identificación correcta de estas plantas, es necesario tener información o ejemplares de herbario con flor, “roseta de verano”, así como con la “roseta de invierno”.

Clave para la identificación de las especies y variedades de *Pinguicula* sección *Orcheosanthus*.

1. Hojas de la “roseta de verano” lanceolado-lineares, más de cinco veces más largas que anchas 2
1. Hojas de la “roseta de verano” espatuladas, obovadas, oblongas, elípticas a suborbiculares, no más de cuatro veces más largas que anchas 3
2. Flores de color rosa a púrpura, lóbulos de la corola suborbiculares a oblatos; “roseta de invierno” compacta, subhipogea, “hojas de invierno” elípticas u oblongo-elípticas, apiculadas, glabrescente; conocida sólo del cañón del Río Moctezuma en los estados de Hidalgo y Querétaro *P. moctezumae*
2. Flores de color violáceo-purpúreo (moradas), lóbulos de la corola oblongo-espatulados a obovado-espatulados; “roseta de invierno” epigea, extendida sobre el suelo, “hojas de invierno” espatuladas, ápice redondeado, densamente glandular-pubescente; conocida del sur de San Luis Potosí, sobre suelos yesosos *P. gypsicola*
3. Hojas de la “roseta de verano” espatuladas, obovadas, elípticas a suborbiculares, estrechándose gradualmente en la base en un pecíolo corto que no se diferencia claramente de la lámina 8
3. Hojas de la “roseta de verano” oblongas, elípticas a suborbiculares, la lámina se adelgaza abruptamente en la base, diferenciándose claramente del pecíolo, 4
4. “Roseta de invierno” epigea, extendida sobre el suelo o substrato, “hojas de invierno” espatuladas, redondeadas en el ápice, glandular-pubescentes en el haz 5
4. “Roseta de invierno”, hipogea, compacta; “hojas de invierno” lanceoladas a ampliamente ovadas, ápice agudo-acuminado, glabras 6
5. Corola rojo-purpúrea, lóbulos del labio superior suborbiculares a oblatos, lóbulos del labio inferior obovados; planta epífita propia del bosque mesófilo de montaña, endémica de Centroamérica *P. mesophytica*
5. Corola violeta, todos los lóbulos suborbiculares a oblatos, crece sobre rocas en bosques de encino, mixtos de pino-encino o matorral submontano, en Nuevo León y Tamaulipas *P. cyclosecta*
6. Pecíolo de las “hojas de verano” no ciliado, hojas externas de la “roseta de invierno” sin cilios, no escariosas en seco *P. macrophylla*
6. Pecíolo de las “hojas de verano” ciliado, hojas externas de la “roseta de invierno” ciliadas, escariosas cuando secas 7

7. Lámina de las “hojas de verano” oblongas a elípticas, más de dos veces de largo que el ancho; corola purpúreo-violácea, con una mancha blanca alargada entre la garganta y la base del labio inferior, lóbulos de la corola elípticos a largamente elípticos, estrechándose hacia el ápice; estolones presentes *P. orchidioides*
7. Lámina de las “hojas de verano” suborbiculares; casi tan largas como anchas, corola variando de color rosa a púrpura, con una mancha blanca en forma de corazón entre la garganta y la base del labio inferior, lóbulos de la corola obovados, más anchos hacia el ápice; sin estolones *P. oblongiloba*
8. Hojas de la “roseta de verano” espatuladas 9
8. Hojas de la “roseta de verano” elípticas, obovadas a suborbiculares 12
9. “Roseta de verano” de menos de 5 cm de diámetro, formada por 10 a 25 hojas de 1.2 a 2.5 cm de largo 10
9. “Roseta de verano” de 8 a 23 cm de diámetro, formada por 6 a 8(10) hojas de 4.5 a 12 cm de largo 11
10. Corola con paladar y una mancha amarilla en la base del labio inferior
..... *P. esseriana* var. *esseriana*
10. Corola sin paladar ni mancha amarilla en la base del labio inferior
..... *P. esseriana* var. *ehlersiae*
11. Hojas de la “roseta de verano” con el margen ligeramente revoluto, pecíolos ciliados en la base, con tricomas cortos de menos de 5 mm de largo, crece sobre suelos yesosos; endémica del estado de Colima *P. colimensis*
11. Hojas de la “roseta de verano” con el margen ligeramente involuto, pecíolo densamente ciliado, con tricomas largos mayores de 5 mm; crece sobre lutitas; endémica del cañón del río Moctezuma y sus tributarios en los estados de Hidalgo y Querétaro
..... *P. elizabethiae*
12. “Roseta de invierno” compacta, subhipogea, formada por numerosas hojas lanceoladas a oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo, glabrescentes
..... *P. moranensis* var. *neovolcanica*
12. “Roseta de invierno” laxa, extendida sobre el suelo o ± compacta, subhipogea, formada por numerosas hojas espatuladas a oblongo-espatuladas, con el ápice redondeado a obtuso, densamente glandulosas 13

13. Flores grandes, de 6 a 12 cm de largo (incluyendo el espolón), lóbulos de la corola suborbiculares a obovatos, rara vez oblongo- cuneados; conocida de la Sierra Madre del Sur en los estados de Guerrero y Michoacán *P. zecheri*
- 13 Flores medianas, de hasta 6 cm de largo (incluyendo el espolón), lóbulos de la corola variables de oblongos a ampliamente obovado-cuneados; de amplia distribución en México y Centroamérica *P. moranensis* var. *moranensis*

Pinguicula colimensis McVaugh et Mickel, Brittonia 15: 138. 1963. Tipo: México.

Colima: mountain summits near the pass 10-11 miles south-southwest of Colima, sunny slopes, on gypsum, elevation ca. 500 m, 18 Jul. 1957 (in flower and fruit), *R. McVaugh 15534* (holotipo MICH!, fotografías del tipo MICH!).

Planta herbácea perenne. Hojas basales, dimórficas en dos series subsecuentes; “roseta de invierno” compacta, de 10 a 35 mm de diámetro, con (25)70 a 132 hojas espatuladas a oblongo-espatuladas, de (5)10 a 20 mm de largo, por 2 a 5 mm de ancho, ápice redondeado a obtuso, margen ciliado en la mitad apical; “roseta de verano” de 80 a 160 mm de diámetro, con 6 a 10 hojas de color verde claro o amarillento, obovado-espatuladas, subpeciadas, de (45)60 a 120 mm de largo, (20)30 a 65 mm de ancho, densamente cubiertas en el haz con glándulas sésiles y moderadamente con glándulas estipitadas, ápice redondeado, margen ligeramente revoluto, ciliadas en la base con tricomas multicelulares cortos. Pedúnculos 1 a 4 por planta, erectos, de (30)60 a 140(190) mm de alto, cubiertos densamente con glándulas estipitadas. Flores de 35 a 50(70) mm de largo (incluyendo el espolón), cáliz bilabiado, verde, densamente cubierto con glándulas estipitadas; labio superior profundamente trilobado, lóbulos linear-oblongos a lanceolados, de 2.5 a 4(5) mm de largo, por 1 a 2 mm de ancho, agudos u obtusos; labio inferior bilobado casi hasta la mitad, lóbulos oblongos a lanceolados, agudos, de 2 a 4 mm de largo, por 1 a 1.5 mm de ancho, unidos en la base por 0.5 a 1 mm; corola profundamente bilabiada, rosado-purpúrea, lóbulos subiguales, densamente cubierta por fuera con glándulas estipitadas, labio superior bilobado, lóbulos suborbiculares a obovatos, cubriéndose entre sí, de 7 a 13 mm de largo, por 8 a 18 mm de ancho, labio inferior un poco mayor, trilobado, lóbulos suborbiculares, cubriéndose entre sí, subiguales, de (8)10 a 20 mm de largo, por 7 a 20 mm de ancho; tubo muy corto, blanco-verdoso, ampliamente infundibuliforme, de 4 a 5(6) mm de largo, sin paladar, piloso por dentro, con pelos cilíndrico-subulados irregularmente ordenados; espolón subulado, recto o incurvado, de (20)25 a 35(40) mm de largo, mucho mayor que el tubo y el limbo de la corola; polen (4)5 a 6(7)-colporado, ovario subgloboso, cubierto con glándulas estipitadas dispersas. Cápsula de 3 a 4(5) mm de largo, por 2 a 3 mm de ancho.

Semillas numerosas, fusiformes, de ± 1 mm de largo, por ± 0.2 mm de ancho, superficie reticulada, tuberculada. El número cromosómico ha sido señalado como $2n = 22$ por Kondo (1969); sin embargo, las plantas que Kondo colectó en 1965 entre el Llano de las Flores y Tuxtepec, en Oaxaca y que fueron determinadas por él como *P. colimensis*, pertenecen en realidad a *P. hemiepiphytica* y si tal material sirvió de base para el conteo cromosómico hay un error de identidad (Fig. 24).

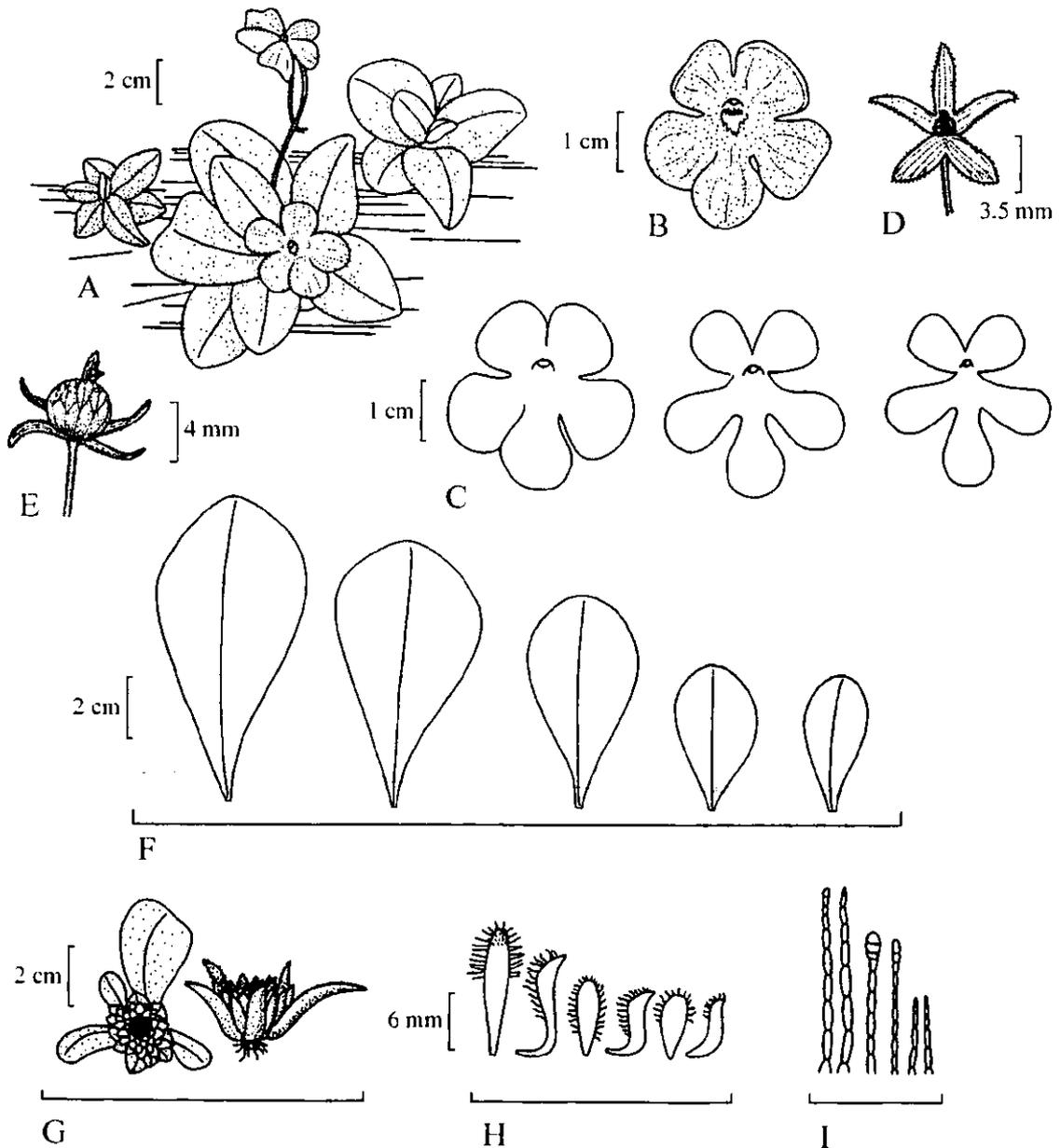


Fig. 24. *Pinguicula colimensis*. A. Hábito, plantas con "rosetas de verano"; B. Flor vista de frente; C. Flores de frente mostrando la variación en los lóbulos de la corola; D. Cáliz y gineceo; E. Cápsula; F. Serie de "hojas de verano"; G. "Rosetas de invierno" de frente y perfil; H. Serie de "hojas de invierno"; I. Pelos del interior del tubo de la corola.

Fenología: Florece en los meses de junio a agosto, mientras mantiene las hojas de verano. El crecimiento de las hojas sigue un ciclo marcadamente estacional; las “hojas de verano” empiezan a desenvolverse en junio o julio, cuando la temporada de lluvias se ha iniciado y su desarrollo máximo se presenta hacia agosto u octubre; la “roseta de invierno” se forma entre noviembre y diciembre y permanece enterrada hasta el inicio de la temporada lluviosa del siguiente año.

Hábitat: Prospera en laderas yesosas sombreadas, de exposición norte, en colinas con vegetación de bosque tropical caducifolio, dominado por varias especies de los géneros *Bursera*, *Senna*, *Cephalocereus*, *Cnidoscolus*, *Cyrtocarpa* y *Juliania*; entre 350 y 500 m s.n.m. Está asociada con *Begonia*, *Bommeria*, *Cheilanthes*, *Hechtia laevis*, *Pitcairnia*, *Polianthes howardii* y *Selaginella lepidophylla*.

Distribución: Hasta ahora sólo se conoce de la localidad tipo en el estado de Colima (Fig. 25).



Fig. 25. Distribución conocida de *Pinguicula colimensis*.

Ejemplares revisados: MÉXICO. COLIMA: Municipio de Colima; mountain summits near pass ca. 11 miles south-southwest of Colima on Manzanillo road, *R. McVaugh* y *W. N. Koelz* 1072 (MICH); *ibid.* *R. McVaugh* 18065 (MICH paratipo); 17 km al S de Colima, sobre la carretera a Tecomán, *J. Rzedowski* 37805 (ENCB, IEB, MO); km 16 carretera Colima-Manzanillo, 21.VI.1982, *J. Pérez de la Rosa*, *J. Rzedowski* y *R. Fernández s.n.* (CHAPA, MEXU); 18 km al S de Colima, *S. Zamudio* 7890 (IEB); 20 km al S de Colima por la carretera a Manzanillo, *S. Zamudio*, *E. Carranza* y *E. Pérez* 9132 (IEB).

Discusión: *P. colimensis* ha sido considerada por Casper (1966a) como una de las especies más bellas y majestuosas de la sección *Orcheosanthus*. Se distingue de *P. moranensis* por los lóbulos de la corola anchamente redondeados, tan anchos o más anchos que largos, que se cubren entre sí, por las grandes hojas de verano obovado-espátuladas, de color verde pálido con el margen ligeramente revoluto, así como por crecer en el bosque tropical caducifolio y por su afinidad por las rocas yesosas.

Tanto McVaugh y Mickel (1963) como Casper (1963a) identificaron las plantas recolectadas por Hinton en Guerrero y Michoacán como *P. colimensis*; sin embargo, éstas fueron incluidas posteriormente en *P. zecheri* por Speta y Fuchs (1982).

Pinguicula cyclosecta Casper, Repert. Spec. Nov. 67: 11. 1963.

P. lateciliata McVaugh et Mickel, Brittonia 15: 138. 1963. Tipo: México. Sierra Madre Oriental, Dulces Nombres, Nuevo León, and just east of border into Tamaulipas, 24°N, 99.5°-100.5°W, in limestone crevices on cliffs near El Caracol, 3 miles NE of Dulces Nombres, June 17, 1948, *F. G. Meyer* y *D. J. Rogers* 2538 (holotipo MO, fotografías del tipo MICH!).

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas en rosetas subsecuentes; “roseta de invierno” laxa, extendida sobre el suelo, más o menos cespitosa, de 15 a 20(40) mm de diámetro, con (35)40 a 60 (80) hojas crasas, espátuladas, de 5 a 10 mm de largo, por 2 a 5 mm de ancho, ápice redondeado, densamente glandular-pubescentes en la mitad apical de la cara superior, margen ciliado, con tricomas multicelulares menores de 1 mm; “roseta de verano” de 40 a 85 mm de diámetro, con (6)8 a 10(12) hojas membranáceas, obovado-espátuladas a suborbicular-espátuladas, la lámina se estrecha abruptamente por arriba de la mitad en una base cuneiforme, de (30)40 a 60 mm de largo, por (15)20 a 25 mm de ancho, densamente cubiertas con glándulas sésiles y glándulas estipitadas en el haz, margen ligeramente involuto en el ápice, espaciadamente ciliado en la base, con tricomas multicelulares cortos, de 1 a 2 mm de largo. Pedúnculos 1 a 5 por planta, erectos, de 40 a

80(120) mm de alto, cubiertos de glándulas estipitadas cortas, menores de 0.5 mm. Flores de 28 a 40(48) mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, cubierto por fuera con glándulas estipitadas, labio superior profundamente trilobado, lóbulos oblongo-lanceolados, de 2 a 2.5 mm de largo, por 1 a 1.5 mm de ancho, labio inferior bilobado hasta 1/2 ó 1/3 de su longitud, lóbulos lanceolados a oblongos, de 2 a 3 mm de largo, por 1 a 1.5 mm de ancho, unidos 0.5 a 1 mm en la base; corola profundamente bilabiada, de color violeta intenso, labio superior bilobado, lóbulos suborbiculares, oblatos a ampliamente-obovados, de 8 a 10 mm de largo, por (5)8 a 11 mm de ancho, labio inferior más grande que el superior, trilobado, lóbulos oblatos, suborbiculares a ampliamente-obovados, de 8 a 11 mm de largo, por (6)8 a 12.5 mm de ancho, el lóbulo medio es un poco mayor que los laterales; tubo muy corto, ampliamente-infundibuliforme, de 3 a 4(5) mm de largo, sin paladar, piloso en su interior con pelos cilíndrico-subulados; espolón cilíndrico-acuminado, subrecto o recurvado, de 15 a 27(30) mm de largo; estambres de 2 mm de longitud, polen (5)6 a 7(8)-colporado; ovario subgloboso, de 3 a 4 mm de diámetro, cubierto con glándulas estipitadas dispersas. Cápsula subglobosa, de 3 a 4 mm de diámetro. Semillas numerosas, fusiformes, de ± 1 mm de largo, por ± 0.2 mm de ancho. Número cromosómico desconocido. (Fig. 26).

Fenología: Florece durante la temporada de lluvias desde finales de mayo hasta septiembre, mientras se desarrolla la “roseta de verano”, aunque hay una colecta de *Hinton* 22749 con flores en febrero. El crecimiento de la “roseta de verano” se inicia en los meses de mayo o junio y en agosto ya está bien desarrollada; permanece hasta septiembre u octubre y en noviembre o diciembre se forma la “roseta de invierno”, la cual se mantendrá hasta los meses de mayo o junio del siguiente año.

El color de la flor es violeta, más oscuro en la cara superior y notoriamente más claro en la cara posterior, una mancha blanca de contorno irregular rodea la garganta. El color ha sido referido por los colectores como lila fuerte, “purple with white on throat”, o “deep violet”.

Hábitat: Crece sobre rocas calizas, en laderas sombreadas y húmedas entre el bosque mixto de pino-encino o bosque de encino, entre (450)1000 y 2050 m de altitud.

Distribución: Es una planta muy rara, conocida sólo de algunas estribaciones de la Sierra Madre Oriental en los estados de Nuevo León y Tamaulipas, (Fig. 27).

Ejemplares revisados: MÉXICO. NUEVO LEÓN: Municipio de Aramberri; 8 miles east of Dulces Nombres, and just east of border into Tamaulipas, 24°N, 99.5-100.5°W, *F. G. Meyer* y *D. J. Rogers* 2658 (BM, MO, paratipos de *P. cyclosecta* Casper y *P. lateciliata* McVaugh et Mickel); La Escondida-San Francisco, *G. B. Hinton et al.* 23080 (IEB).

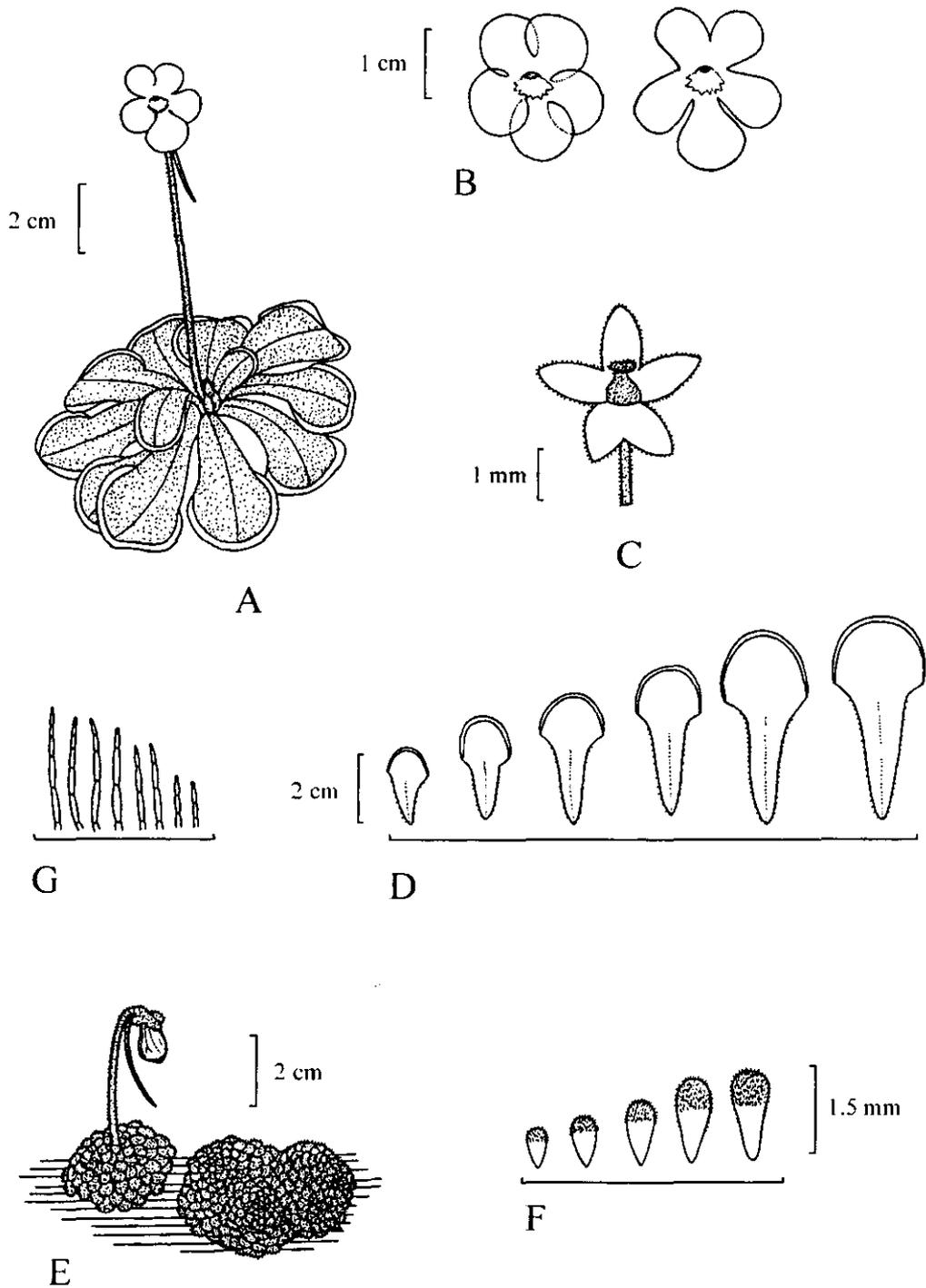


Fig. 26. *Pinguicula cyclosecta*. A. Hábito, plantas en floración con "roseta de verano"; B. Corolas vistas de frente, mostrando variación en la forma de los lóbulos. C. Cáliz; D. Serie de "hojas de verano"; E. "Rosetas de invierno"; F. Serie de "hojas de invierno"; G. Pelos del interior del tubo de la corola.

Municipio de Zaragoza; Cañada La Tinaja, between Rancho La Encantada and Cerro La Peña, *T. F. Patterson* 5794 (LL, TEX); 9 km al N de La Encantada (23°59'N; 99°53'W), *L. Hernández, M. Martínez y J. Jiménez* 2790 (TEX); Cerro El Viejo, *G. B. Hinton et al.* 22749 (IEB); *ibid.*, *G. B. Hinton et al.* 22966 (IEB); *G.B. Hinton et al.* 23240 (IEB); *G. B. Hinton et al.* 23257 (IEB); El Salto, *G. B. Hinton et al.* 23125 (IEB). TAMAULIPAS: Municipio de Güémez; al N de Purificación, camino Hacienda Santa Engracia a Dulces Nombres, *E. Carranza y E. Pérez* 4684 (IEB). Municipio de San Carlos; Sierra de San Carlos, Cerro del Diente, *M. Martínez* 1101 (UAT); Cerro del Diente, V.1998, *M. Martínez s. n.* (IEB); Sierra de San Carlos, ca. 5 mi. S of San Carlos, N side of Bufo El Diente, *G. Nesom et al.* 6108 (TEX). Sin municipio definido: 3-5 km S of Huizachal, *Stanford, Lauber y Taylor* 2093 (DS, RSA).



Fig. 27. Distribución conocida de *Pinguicula cyclosecta*.

Discusión: Tanto Casper (1963a) como McVaugh y Mickel (1963) describieron esta especie basándose en los ejemplares de las colectas de *Meyer y Rogers 2538*. Sus resultados fueron casi idénticos; sin embargo, la descripción de Casper apareció unos meses antes que la de McVaugh y Mickel, por lo que el epíteto de *P. cyclosecta* dado por Casper tiene prioridad sobre *P. lateciliata* McVaugh et Mickel.

Pinguicula cyclosecta tiene “hojas de verano” obovado-espátuladas, que forman una roseta extendida, adpresa al suelo; el margen es ligeramente involuto y la parte basal angosta, claramente ciliada, con pelos multicelulares cortos (de 1 a 2 mm de largo). La corola se caracteriza por los lóbulos circulares a obovados, el labio inferior mayor que el superior, con el lóbulo central más grande que los laterales, aunque las colectas de Hinton et al. del Cerro Viejo, municipio de Zaragoza, Nuevo León muestran la ocurrencia de lóbulos ampliamente obovados; el espolón es extremadamente largo y delgado, subulado, supera en longitud al resto de la corola por casi el doble.

El nombre de *P. cyclosecta* hace referencia a la forma de los lóbulos de la corola.

Pinguicula elizabethiae Zamudio, Acta Bot. Mex. 47: 16. 1999. Tipo: México. Hidalgo: Municipio de Zimapán, Arroyo Tolimán, S. Zamudio y E. Pérez 10029 (holotipo IEB).

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas en rosetas subsecuentes; “roseta de invierno” compacta, de 10 a 20 mm de diámetro, formada por (45)60 a 125 hojas carnosas, espátuladas a oblongo-espátuladas, de 5 a 17 mm de largo por 2 a 4 mm de ancho, ápice obtuso, retrorso, pubescentes en el haz y ciliadas en la mitad apical con tricomas de 5 a 10 mm de largo; “roseta de verano” laxa, de 50 a 120 mm de diámetro, con 5 a 6(12) hojas membranáceas, obovado-espátuladas a suborbicular-espátuladas, de (35)50 a 72 mm de largo por (10)25 a 53 mm de ancho, densamente glandular-pubescentes en el haz con glándulas sésiles y glándulas estipitadas, margen ligeramente involuto, ciliadas en la base, con largos tricomas multicelulares de 5 a 10 mm de longitud, formando una red intrincada que mantiene unidas las hojas en su parte basal. Pedúnculos 1 a 5 por planta, erectos, de 35 a 75 mm de largo, glandular-pubescentes en toda su longitud con glándulas estipitadas menores de 3 mm. Flores de 36 a 46 mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, glandular-pubescente en ambas caras, labio superior profundamente trilobado, lóbulos lanceolados a oblongos, de 1.5 a 2.5(3.5) mm de largo por 1 a 1.7 mm de ancho, labio inferior bilobado hasta 1/2 o 1/3 de su longitud, lóbulos lanceolados a oblongos, de 1.5 a 2.5 mm de largo por 1 a 1.5 mm de ancho, unidos de 0.5 a 1 mm en la base; corola

profundamente bilabiada, de color rojo-purpúreo brillante en ambas caras, labio superior bilobado, lóbulos ampliamente obovados a suborbiculares, de 6.5 a 10 mm de largo por 7 a 10.5 mm de ancho, labio inferior trilobado, lóbulos ampliamente obovados a suborbiculares, de 7 a 13 mm de largo por 7 a 13 mm de ancho, el medio un poco mayor que los laterales, tubo muy corto, ampliamente infundibuliforme, de 4 a 5 mm de largo, sin paladar, piloso en su interior con pelos claviformes a cilíndrico-subulados, más largos en la entrada del tubo y acortándose en el interior; espolón cilíndrico-subulado, de (15)20 a 28 mm de largo, recurvado, de color morado a rojo purpúreo, con pelos subulados en su interior, estambres de ± 2 mm de largo, los filamentos ligeramente curvos, de color blanco con el ápice morado, anteras de color amarillo claro, polen 5 a 6-colporado. Cápsula subglobosa, de (1.7)2.5 a 3 mm de alto y 2 a 3.7 mm de ancho. Semillas numerosas, oblongo-elipsoidales, de 0.8 a 1 mm de largo por ± 2 mm de ancho, superficie espiculada, con escamas más largas en el ápice (Fig. 28).

Fenología: Se ha observado en floración de agosto a septiembre; sin embargo, Johan van Marm (com. pers.) menciona que, en cultivo, el período de floración se extiende de julio a octubre.

Hábitat: Crece sobre laderas muy inclinadas o paredes verticales de lutitas con orientación N o NE, asociada con musgos, *Selaginella lepidophylla*, *Notholaena* sp. y *Cheilanthes* sp., en áreas con vegetación de matorral submontano, entre 1000 y 1600 m s.n.m.

Distribución: Hasta ahora *P. elizabethiae* sólo se conoce de algunas localidades del cañón del Río Moctezuma y del Arroyo Tolimán, por lo que representa un nuevo endemismo conocido para el sistema de cañones del Río Moctezuma y sus tributarios en los estados de Hidalgo y Querétaro (Fig. 29).

Ejemplares revisados: MÉXICO. HIDALGO: Ventana 1, Yethay, municipio de Zimapán, *R. Z. Ortega 302* (IEB); Ventana 1, sobre el cañón del Río Moctezuma, municipio de Zimapán, *S. Zamudio y cols. 9154* (IEB). QUERÉTARO: Arroyo Carneros, 3.6 km al NW de La Mora, por la carretera a San Joaquín, municipio de Cadereyta, *S. Zamudio y E. Pérez 10046* (IEB).

Discusión: *Pinguicula elizabethiae* tiene cierto parecido con *Pinguicula cyclosecta* y *Pinguicula colimensis*, con las que comparte varios rasgos en común, tales como los lóbulos de la corola ampliamente obovados, suborbiculares u oblatos, que se sobreponen entre sí en sus extremos y un espolón muy largo, subrecto o recurvado (Cuadro 17).

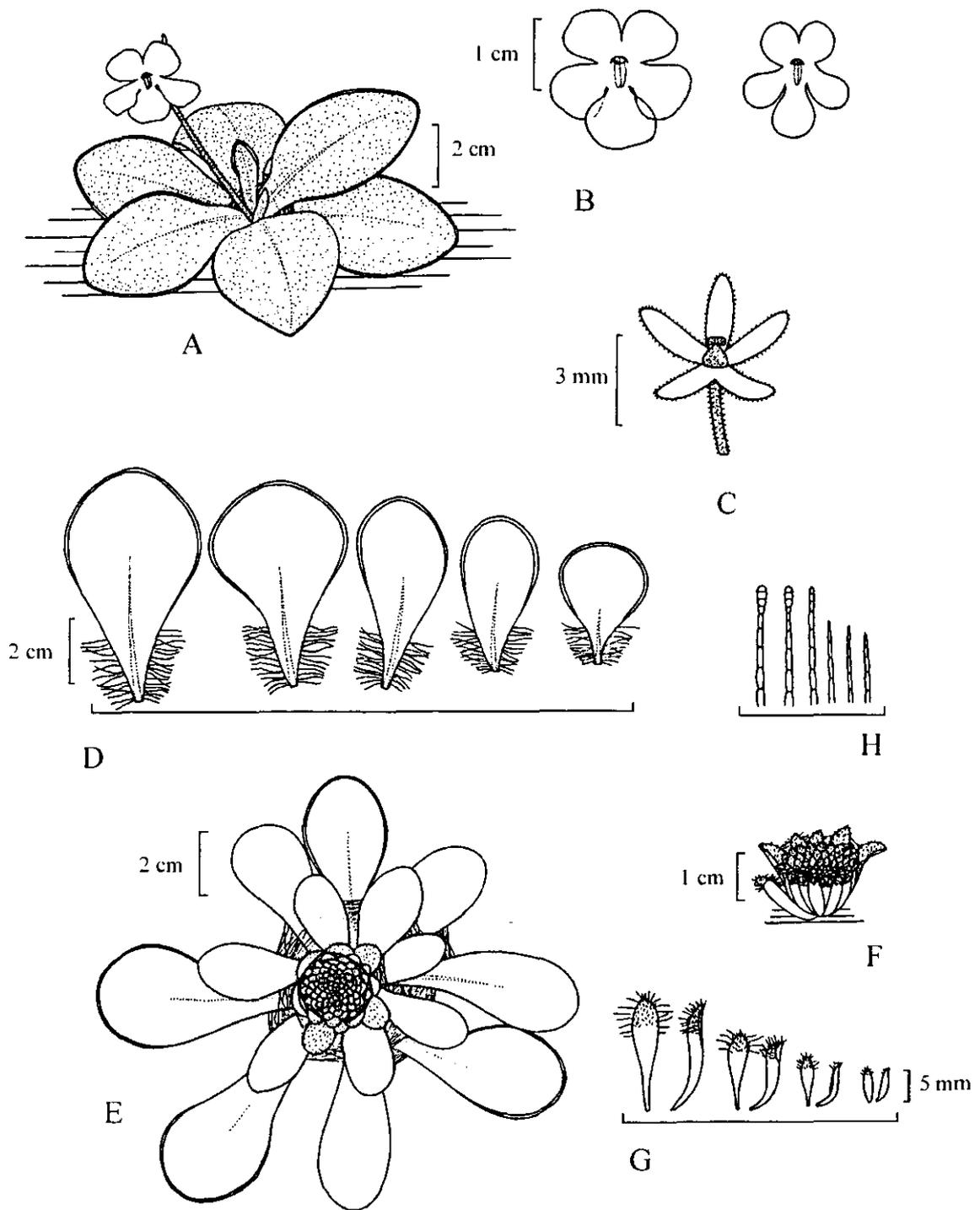


Fig. 28. *Pinguicula elizabethiae* Zamudio. A. Hábito de la planta, B. Corolas vistas de frente mostrando diferencias en forma y tamaño, C. Cáliz, D. Serie de "hojas de verano" mostrando diferencias en forma y tamaño, E. Transición entre la "roseta de verano" y la "roseta de invierno" mostrando los cilios, F. "Roseta de invierno", G. Serie de "hojas de invierno", H. Pelos del interior del tubo de la corola.

Pinguicula elizabethiae se distingue de *P. cyclosecta* por las flores de color rojo-purpúreo en ambas caras; las “rosetas de invierno” compactas, las “hojas de invierno” espatuladas a oblongo-espatuladas, ciliadas en la mitad apical, con largos tricomas multicelulares de más de 5 mm de longitud; las “hojas de verano” obovado-espatuladas a suborbicular-espatuladas, se adelgazan gradualmente en la base y son densamente ciliadas en la base con largos tricomas multicelulares de más de 5 mm de longitud. A su vez, en *P. cyclosecta* la corola es de color violeta, más oscura en la cara anterior y notoriamente más clara en la cara posterior, con una mancha blanca redondeada en la garganta; la “roseta de invierno” es laxa, extendida sobre el suelo, más o menos cespitosa, las “hojas de invierno” llevan cilios cortos de 1 a 2 mm de largo; las “hojas de verano” obovado-espatuladas, en las que la lámina se reduce bruscamente en una base espatulada, con cilios menores de 3 mm de largo.



Fig. 29. Distribución conocida de *Pinguicula elizabethiae*.

Cuadro 17. Comparación entre *Pinguicula elizabethiae*, *P. cyclosecta* y *P. colimensis*.

CARACTERES	<i>P. elizabethiae</i>	<i>P. cyclosecta</i>	<i>P. colimensis</i>
Hojas de invierno forma	espatulada a oblongo- espatulada	espatulada a obovado- espatulada	espatulada a oblongo- lanceolada
tamaño (largo x ancho)	5-17 x 2-4 mm	5-12 x 2-5 mm	5-20 x 2-5 mm
ápice	obtuso	redondeado	obtuso
cilios (longitud)	5-10 mm	1-2 mm	(3)5-8 mm
Hojas de verano forma	obovado-espatulada a suborbicular-espatula- da, estrechándose gra- dualmente en la base	obovado-espatulada, estrechándose brusca- mente en la base	obovado-espatulada es- trechándose gradual- mente en la base
tamaño (largo x ancho)	35-72 x 10-53 mm	30-60 x 15-25 mm	45-120 x 20-65 mm
margen	ligeramente involuto	ligeramente involuto	ligeramente revoluto
cilios (longitud)	5-10 mm	1-2 mm	(3)5-8 mm
Pedúnculo (longitud)	35-75 mm	(22)30-50 mm	30-190 mm
Flores (longitud)	36-46 mm	25-48 mm	35-70 mm
Corola (color)	rojo-purpúreo en am- bas caras	violáceo o violeta in- tenso, más claro en la cara posterior	rosa a púrpura en am- bas caras
Lóbulos del labio supe- rior (forma)	ampliamente obovados a suborbitales	suborbitales a obla- tos	suborbitales a obla- tos
tamaño (largo x ancho)	6.5-10 x 7-10.5 mm	6-10 x (5)8-11 mm	7-13 x 8-18 mm
Lóbulos del labio infe- rior (forma)	ampliamente obovados a suborbitales	suborbitales a obla- tos	suborbitales a obla- tos
tamaño (largo x ancho)	7-13 x 7-13 mm	8-11.5 x 6-12.5 mm	8-20 x 7-20 mm
Espolón (longitud)	15-28 mm	15-30 mm	20-40 mm
Floración	agosto-septiembre (julio-octubre)	mayo-septiembre	julio-agosto
Hábitat	matorral submontano	bosque de encino y bosque de pino	bosque tropical cadu- cifolio
Sustrato geológico	rocas lutitas	rocas calizas	rocas yesosas
Altitud	1000-1600 m	(450)1000-1300 m	350-500 m
Polen	5-6-colporado	(5)6-7-colporado	(4)5-6-colporado

Aunque *P. elizabethiae* comparte con *P. colimensis* una mayor cantidad de caracteres, se distingue de ésta por las “hojas de verano” más pequeñas, con el margen ligeramente involuto, densamente ciliadas en la base con largos tricomas multicelulares de más de 5 mm de longitud. Difieren también por el ambiente en que se desarrollan, ya que *P. colimensis* crece sobre suelos yesosos, en áreas con vegetación de bosque tropical caducifolio, entre 350 y 500 m de altitud y *P. elizabethiae* sobre laderas muy inclinadas de lutitas calcáreas, con vegetación de matorral xerófilo, entre 1000 y 1600 m s.n.m. (ver Fig. 30).

Pinguicula esseriana B. Kirchner, Willdenowia 11: 317. 1981.

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas en dos rosetas subsecuentes; “roseta de invierno” laxa, de (10)15 a 30(35) mm de diámetro, con (15)20 a 40(70) hojas carnosas, erectas o adpresas al suelo, angosta a ampliamente espatuladas, de (5)8 a 20 mm de largo, por 2 a 5.5 mm de ancho, glandular-pubescentes en el haz; “roseta de verano” laxa, extendida sobre el suelo, de (13)20 a 40 mm de diámetro, con 10 a 20(35) hojas membranáceas, espatuladas a ampliamente espatuladas, de (7)10 a 25 mm de largo, por 5 a 13 mm de ancho, glandular-pilosas en el haz, con glándulas sésiles y glándulas estipitadas, ápice redondeado, con el margen involuto. Hibernáculo ausente. Pedúnculos 1 a 4(6) por planta, cilíndricos, erectos, de 50 a 165 mm de largo, espaciadamente glandular-pubescentes, con glándulas estipitadas cortas, o glabrescentes. Flores de (23)25 a 40(45) mm de largo (incluyendo el espolón), cáliz bilabiado, glandular-pubescente en ambas superficies, de color verde, labio superior dividido casi hasta su base en tres lóbulos obovados a elípticos de 2 a 4 mm de largo, por 1 a 3 mm de ancho, labio inferior bilobado 1/2 a 4/5 de su longitud, lóbulos elípticos a lanceolados, de 2 a 3 mm de largo, por 1 a 2 mm de ancho, unidos 0.5 a 1(2) mm en la base; corola profundamente bilabiada, de color rosa a violáceo-purpúrea, la garganta blanca, en algunas ocasiones el lóbulo medio del labio inferior tiene en su base una mancha de color amarillo-verdoso, cubierta con pelos multicelulares cilíndricos, labio superior bilobado, lóbulos angosta a ampliamente obovado-cuneados, obovados a oblatos, divergentes o más o menos sobrepuestos entre sí, de 5 a 14 mm de largo, por 3 a 12 mm de ancho, redondeados a truncados en el ápice, labio inferior trilobado, lóbulos angosta a ampliamente obovado-cuneados, obovados a oblatos, de 6 a 13 mm de largo, por 2.5 a 13 mm de ancho, el lóbulo medio es un poco mayor que los laterales, garganta densamente pilosa, con pelos retrorsos hacia el tubo, agrupados en líneas; tubo cortísimo, ampliamente infundibuliforme, de (2)3 a 4 mm de largo, piloso en su interior, con pelos cilíndrico-subulados, paladar ausente o formado por dos pequeñas protuberancias, amarillo, cubierto densamente con pelos multicelulares cilíndricos o más

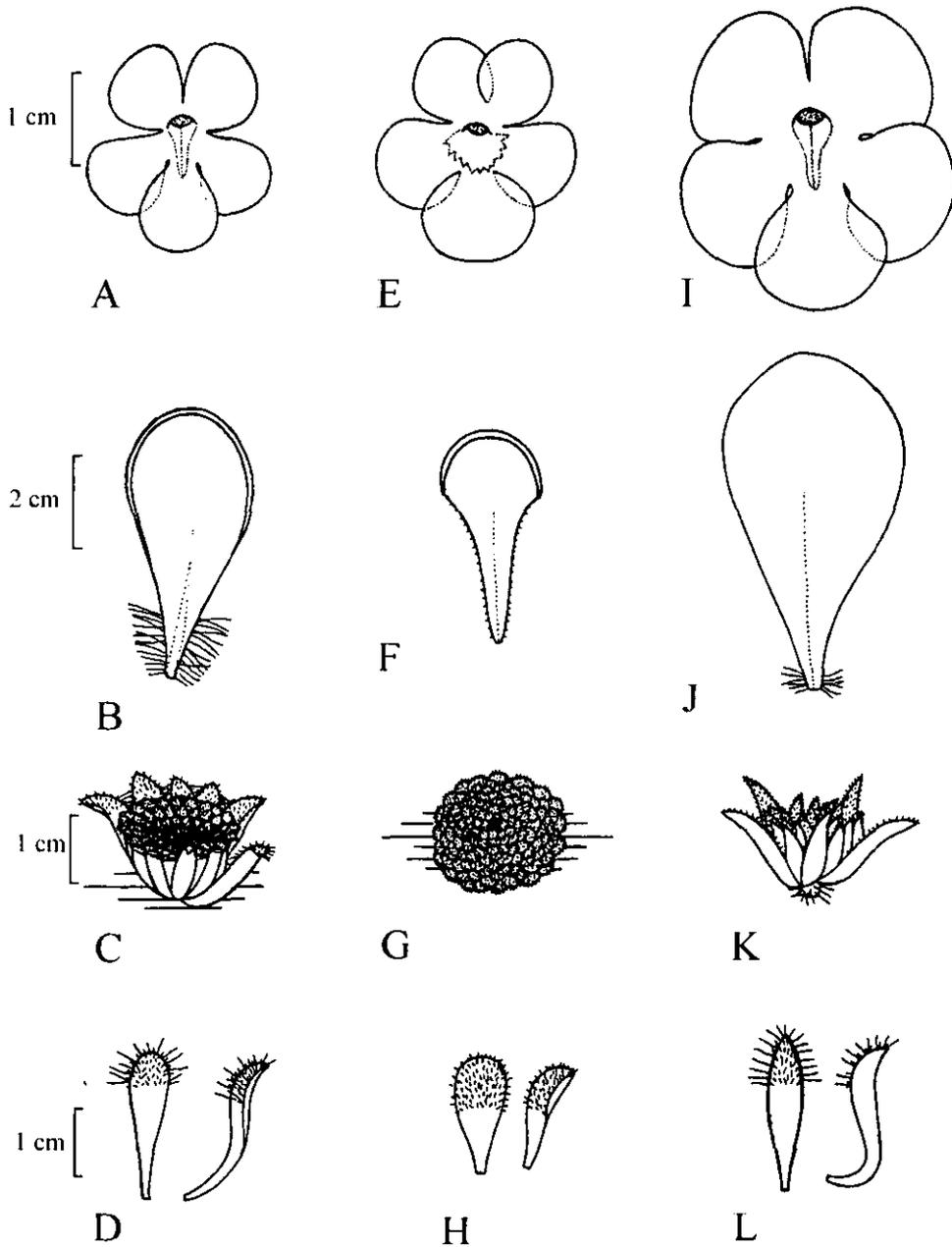


Fig. 30. Esquemas comparativos entre *Pinguicula elizabethiae* (A-D), *Pinguicula cyclosecta* (E-H) y *Pinguicula colimensis* (I-L). A, E e I. Corolas vistas de frente; B, F y J. "Hojas de verano"; C, G y K. "Rosetas de invierno"; D, H y L. "Hojas de invierno".

o menos clavados; espolón cilíndrico-subulado, poco incurvado, blanco-verdoso, teñido ligeramente de morado, con venas morado-violáceas, en ángulo obtuso con respecto al labio inferior, de (10)15 a 20(30) mm de largo. Cápsula subglobosa, de 3 a 4 mm de diámetro, glandular-pubescente. Semillas numerosas, elipsoidales, de 0.5 a 1 mm de largo, por 0.3 mm de ancho, de color café, superficie verrugosa, la región micropilar es más aguda que la chalaza. Número cromosómico $2n = 32$.

Esta especie se distribuye en la Sierra Madre Oriental. Es un taxon polimórfico muy variable, sobre todo en las características de la flor; en el material revisado se pueden diferenciar dos variedades que se separan de acuerdo con los siguientes caracteres:

Corola con una mancha amarilla en la base del labio inferior; paladar presente, en forma de dos pequeñas protuberancias, glandular-pubescente

..... *P. esseriana* var. *esseriana*

Corola sin mancha amarilla en la base del labio inferior; paladar ausente

..... *P. esseriana* var. *ehlersiae*

Pinguicula esseriana B. Kirchner var. **esseriana**. Tipo: México. San Luis Potosí: Im Hochland von San Luis Potosí bei El Huizache, 1977, *G. Köhres s. n.* (holotipo BOCH, isotipos: B!, Palmengarten Frankfurt; Sammlung Weinert, Hameln).

Pinguicula jaumavensis P. Debbert, Mitt. Bot. Staatssamml. München 30: 379. 1991. Tipo: México. Tamaulipas. Jaumave, *P. Debbert 51* (holotipo M, isotipo B!).

Planta herbácea perenne, hojas basales dimórficas en dos rosetas subsecuentes. Pedúnculos 1 a 4(6) por planta. Flores de (23)25 a 40 mm de largo (incluyendo el espolón); corola de color rosa a violáceo-purpúrea, con una mancha amarillo-verdosa en la base del lóbulo medio del labio inferior, labio superior bilobado, lóbulos variables en forma, de angostamente obovado-cuneados a oblatos, divergentes o más o menos sobrepuestos entre sí, de 5 a 14 mm de largo, por (2)3 a 12 mm de ancho, redondeados a truncados en el ápice, labio inferior trilobado, lóbulos variables en forma, de angostamente obovados a oblatos, de 6 a 13 mm de largo, por 2.5 a 13 mm de ancho, el lóbulo medio es un poco mayor que los laterales, garganta densamente pilosa, con pelos retrorsos hacia el tubo, agrupados en líneas, tubo piloso en su interior, con pelos cilíndrico-subulados, paladar amarillo, con dos pequeñas protuberancias, cubierto densamente con pelos multicelulares cilíndricos o más o menos clavados; espolón cilíndrico-subulado, poco incurvado, en ángulo obtuso con respecto al labio inferior, blanco-verdoso, teñido ligeramente de morado, con venas

morado-violáceas, de (10)15 a 20(30) mm de largo, polen 5 a 6(7)-colporado. Número cromosómico $2n = 32$ (Fig. 31).

Fenología: La floración se presenta de enero a abril, mientras las plantas mantienen la “roseta de invierno”. En cultivo la floración se ha observado también en la primavera. Las “rosetas de invierno” se encuentran de noviembre a abril y las “rosetas de verano” de abril a octubre o noviembre. La transición entre las dos rosetas es gradual y en esta etapa es común encontrar los dos tipos de hojas juntos. Speta y Fuchs (1982) mencionan que las plantas cultivadas no producen semillas con facilidad; en cambio, se reproducen fácilmente en forma vegetativa a partir de las hojas de la “roseta invernal”, esta información coincide con lo que se ha observado en el campo.

El color de la flor ha sido citado por los colectores como morado, rosado-morado o morado-purpúreo; la garganta blanca, con una mancha amarilla que se extiende hacia la base del lóbulo medio del labio inferior; por su parte Speta y Fuchs (1982) lo describen siguiendo la nomenclatura de Ridgway (1912) como “rose purple” (XXVI/67d) en la cara superior, la parte distal de los segmentos de la corola son “light lobelia violet” (XXXVII/61d), el tercio inferior blanquecino. El lado exterior de la corola es “pale rose-purple” (XXVI/67f) hasta “pale verbena violet” (XXXI/55f), el tubo y espolón son de color “deep sea-foam green” (XXXI/27d).

Hábitat: Se establece en laderas sombreadas con poca inclinación, crece sobre suelo somero o en las grietas de las rocas, principalmente en sustrato calizo. Habita en bosques de pino piñonero con *Pinus cembroides*, *P. pinceana*, *Juniperus deppeana* y *J. flaccida*, en bosque de encino, y en matorrales xerófilos de afinidad calcífila, con *Dasyllirion*, *Agave*, *Hechtia*, *Cercocarpus* y *Lindleya*; ocupa una franja altitudinal entre 1800 y 2350 m.

Distribución: Descrita originalmente de San Luis Potosí, *Pinguicula esseriana* var. *esseriana* se ha encontrado además en Tamaulipas, Querétaro e Hidalgo, en la Sierra Madre Oriental o sus estribaciones (Fig. 32).

Speta y Fuchs (1982) ponen en duda que la localidad tipo se encuentre en las cercanías de El Huizache, en el altiplano de San Luis Potosí, como lo señala Kirchner (1981). Ellos argumentan que G. Köhres recibió de A. Lau las plantas que sirvieron de base para la descripción de la especie, quien las había colectado con anticipación en la Sierra de Salamanca, cerca de San Vicente, en el estado de Tamaulipas. Según estos autores, las plantas de Lau se reprodujeron con éxito y fueron distribuidas ampliamente entre los jardines botánicos y coleccionistas de Europa, primero sin nombre y después como una nueva especie nombrada en honor a su descubridor, nombre que finalmente no fue publicado.

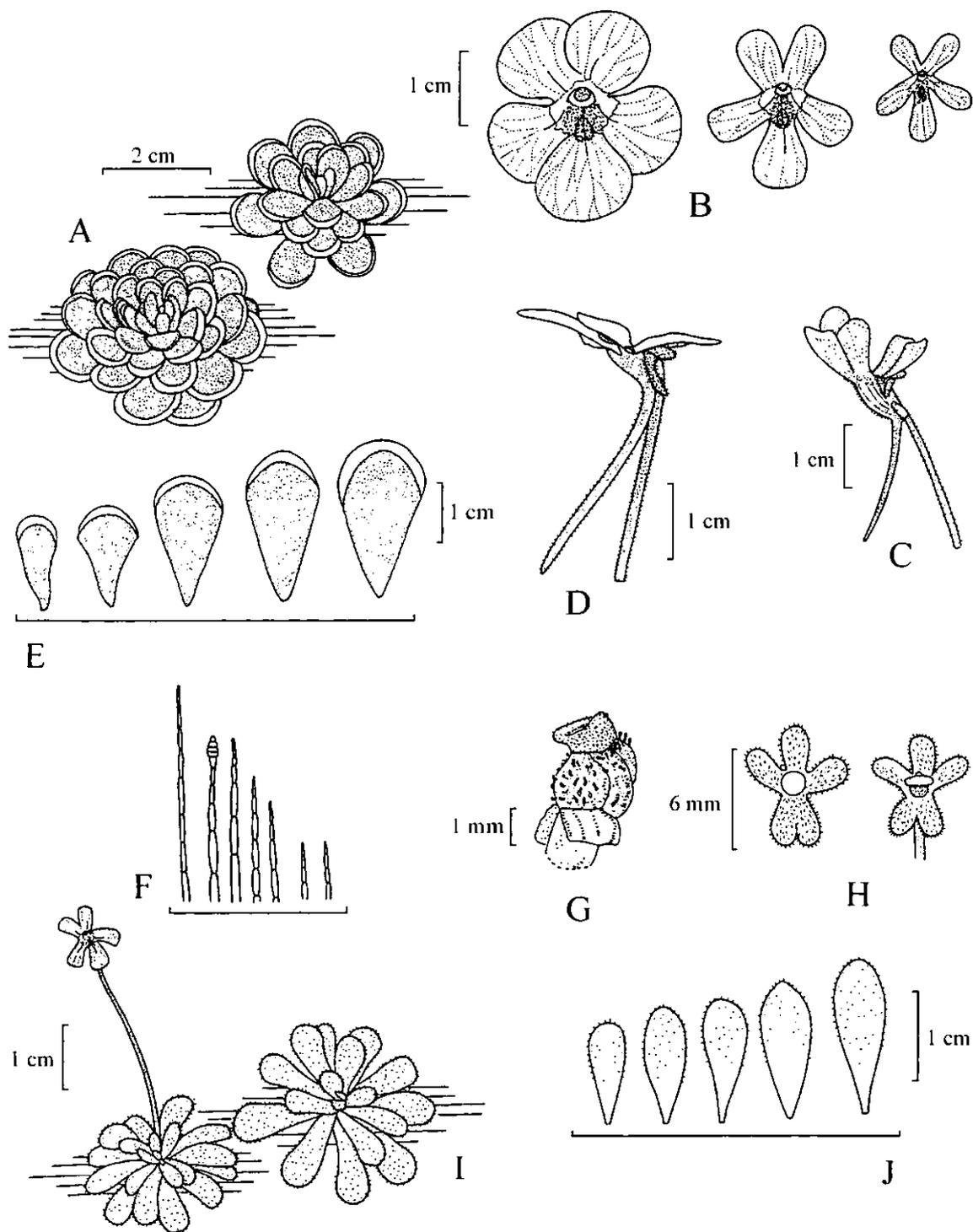


Fig. 31. *Pinguicula esseriana* var. *esseriana*. A. Hábito con la "roseta de verano"; B. Corolas vistas de frente mostrando la variación en forma y tamaño; C. Corola vista de lado de acuerdo con Kirchner (1981); D. Corola vista de lado con los lóbulos extendidos; E. Serie de "hojas de verano" mostrando variación en forma y tamaño; F. Pelos del tubo de la corola; G. Ovario, tomado de Kirchner (1981); H. Cáliz; I. "Rosetas de invierno"; J. Serie de "hojas de invierno".



Fig. 32. Distribución de *Pinguicula esseriana* var. *esseriana*.

No se tienen pruebas contundentes que demuestren tal afirmación; no obstante, al explorar en las cercanías de El Huizache en busca de estas plantas, encontramos algunos individuos de *P. esseriana* var. *esseriana* en los cerros aledaños al Parador Núñez, en un matorral xerófilo con *Agave lechuguilla* y *Hechtia glomerata*; en ese mismo lugar crece también *Pinguicula debbertiana* Speta et Fuchs.

Ejemplares revisados: MÉXICO. TAMAULIPAS: Municipio de Miquihuana; Cañón del Soldado, 12 km al norte de La Perdida, lomeríos de la Sierra de las Mulas, *F. González-Medrano et al.* 8842 (MEXU). Municipio de Tula; Sierra de Salamanca bei San Vicente, *A. Lau s.n.* (M); San Vicente, Sierra de Salamanca, *Cubr* 30768 (B); El Chihue, carretera a Ciudad Victoria, *I. García-Ruiz y Ch. Glass* 5016 (IEB). QUERÉTARO: Municipio de Cadereyta; 9 km al NE de Vizarrón por la carretera a San Joaquín, 11.III.1979, *S. Zamudio s.n.* (IEB); Parador el Tepozán, 17 km al W de San Joaquín, *R. Fernández* 2863 (ENCB, IEB); Parador El Tepozán, municipio de Cadereyta, *J. Rzedowski* 42482a (CHAPA, IEB, XAL); Parador El Tepozán, *R. Fernández* 3716 (ENCB, IEB); Parador El Tepozán, km 14 carretera Vizarrón-San Joaquín, *E. Carranza* 3919 (IEB); *ibid.*

E. Carranza 3923 (IEB); *ibid.* *E. Carranza* y *S. Zamudio* 4589 (IEB); *ibid.* *E. Carranza* y *S. Zamudio* 4590 (IEB), *ibid.* *E. Carranza* y *S. Zamudio* 4591 (IEB); Parador El Tepozán, carretera a San Joaquín, municipio de Cadereyta; *S. Zamudio* y *E. Pérez* 7996 (IEB); Parador El Tepozán, *S. Zamudio* y *L. Hernández* 10649 (IEB); *ibid.* *S. Zamudio* y *L. Hernández* 10650 (IEB); *ibid.* *S. Zamudio* y *L. Hernández* 10651 (IEB). HIDALGO: Municipio de Ixmiquilpan; 10 km al SE de Ixmiquilpan, sobre la carretera a Actopan, *J. Rzedowski* 12270 (ENCB).

Discusión: *Pinguicula esseriana* var. *esseriana* es una planta muy variable, sobre todo en los caracteres florales. La forma de los lóbulos de la corola y el tamaño del espolón pueden cambiar de una localidad a otra o aun dentro de una misma población. Por ejemplo, en el Parador El Tepozán en el estado de Querétaro se encontró una población en la que coexisten plantas que difieren notablemente en la forma y tamaño de la corola, cuyos lóbulos varían de rectangulares, más largos que anchos, hasta suborbiculares u ovlatos, más anchos que largos; aunque predominan los de forma intermedia (Fig. 33).

Las flores más chicas miden de 24 a 29 mm de largo (incluyendo el espolón) y los lóbulos de la corola son casi rectangulares, de 5 a 8 mm de largo, por 3 a 6 mm de ancho, el espolón alcanza hasta 20 mm de largo (Fig. 33E).

Las flores de tamaño intermedio son más frecuentes en la población, van de 35 a 40 mm de largo (incluyendo el espolón), los lóbulos de la corola son obovado-espátulados, de 8 a 13 mm de largo, por 6 a 10 mm de ancho y el espolón tiene entre 20 y 26 mm de largo (Fig. 33D).

Las flores más grandes miden de 35 a 42 mm de largo, los lóbulos de la corola son suborbiculares a ovlatos y se sobreponen claramente entre sí, el espolón tiene entre 23 y 30 mm de largo (Fig. 33A).

Cada una de estas variantes forma pequeños grupos que se mantienen aislados unos de otros y que aparentemente se originan por reproducción vegetativa, por lo que se consideran clones.

En todos los casos los rasgos fundamentales de la corola no se modifican, ya que se mantiene la coloración en general, la garganta es blanca, con una mancha amarilla que se extiende desde la base del lóbulo medio del labio inferior hasta la entrada al tubo de la corola; en este sitio, se observan dos pequeñas protuberancias cubiertas en mayor o menor densidad con pelos multicelulares cilíndricos, más o menos clavados, que se interpretan como un paladar.

Es probable que se puedan encontrar algunas variaciones más de la flor; en este amplio intervalo, quedan incluidas las plantas que se describieron como *Pinguicula jaumavensis* Debbert (Fig. 33b), las que se consideran como una variante de *P. esseriana* var. *esseriana*. En la descripción de *P. jaumavensis* se menciona el espolón muy corto, de 4 a 6 mm de largo, sin embargo, al revisar un isotipo depositado en el herbario de Berlín (B), la longitud del espolón osciló entre 10 y 12 mm.

El indumento de la corola también varía, ya que en los isotipos de *Pinguicula esseriana* y *Pinguicula jaumavensis*, depositados en el herbario de Berlín, los tricomas no sólo se concentran en la mancha amarilla, sino que se extienden hasta la parte media de los lóbulos de la corola, como se aprecia en el dibujo d y g de Speta y Fuchs (1982, p. 116), mientras que en los ejemplares de Querétaro la pubescencia es escasa y se concentra en el paladar, habiendo flores en las que casi no se nota (Fig. 33c y 33f-i).

En la descripción de las dos especies no se hace referencia a la existencia de un paladar claramente definido, aunque sí se menciona la mancha amarilla densamente pubescente en la base del lóbulo medio del labio inferior. Resulta difícil explicar la presencia del paladar en *P. esseriana* var. *esseriana*, ya que esta estructura no se conoce en ningún otro miembro de la sección *Orcheosanthus*.

La gran variación morfológica observada en las flores de una población a otra o aun dentro de la misma población, la poca o nula producción de semillas, la extraordinaria capacidad de multiplicación vegetativa por medio de las “hojas de invierno” y la presencia del paladar, hacen pensar que *P. esseriana* var. *esseriana* es una entidad de origen híbrido, que se ha mantenido con éxito, relativamente aislada de sus progenitores por su alta capacidad de reproducción vegetativa a partir de las “hojas de invierno”.

Al revisar los granos de polen de algunas flores provenientes de la población del estado de Querétaro, tanto con el microscopio compuesto como con el microscopio electrónico de barrido, se encontró un alto porcentaje (entre 60 y 90 %) de polen anormal con formas aberrantes. Al teñir varias muestras de polen fresco de los tres tipos de flores con la tinción de Alexander, se observó que los granos de polen anormales no absorbían el colorante y se veían vacíos, lo que prueba que el polen anormal carece de citoplasma o tiene sólo una mínima cantidad, y aun entre los granos de polen de apariencia normal no en todos se observa el citoplasma.

La gran cantidad de granos de polen anormales no viables, explica la escasa producción de frutos y semillas en las poblaciones silvestres de esta variedad, lo que redundaría en una baja capacidad de reproducción sexual.

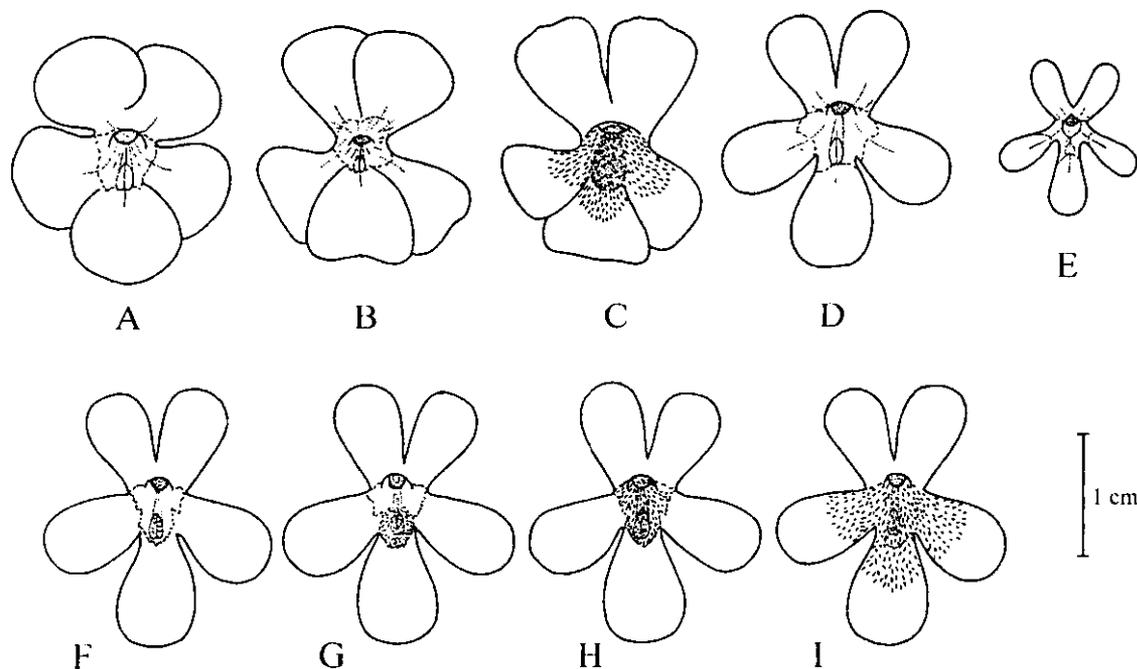


Fig. 33. Variación de las flores de *Pinguicula esseriana* var. *esseriana*: A. Con lóbulos suborbiculares a obovatos, B. Con lóbulos ampliamente obovado-cuneados, correspondiente a *Pinguicula jaumavensis*, C. Con lóbulos obovado-cuneados, según Speta y Fuchs 1982, D. Con lóbulos obovados y E. Corola más chica con lóbulos obovados a oblongos; F-I. Variación en la pubescencia de la corola.

Se puede plantear una hipótesis sobre los posibles progenitores de tal híbrido, que explicaría la presencia del paladar y la mancha amarilla. Los taxa que probablemente dieron origen a esta variedad son *P. esseriana* var. *ehlersiae* y *P. debbertiana*. En ambas especies las “rosetas de verano” e “invierno” son muy parecidas; sin embargo, difieren en las características de la flor. *P. debbertiana* tiene flores más pequeñas, fuertemente bilabiadas, el tubo ampliamente infundibuliforme con la garganta muy amplia, un espolón corto y paladar bien definido de color amarillo, mientras que las flores de *P. esseriana* var. *ehlersiae* son más grandes, la garganta es más estrecha, carecen de paladar y no tienen mancha amarilla. La combinación de los caracteres de estas dos especies permite explicar la presencia del paladar y la mancha amarilla en las flores de *P. esseriana* var. *esseriana*, así como la gran variación en la forma de los lóbulos de la corola y en el tamaño del espolón.

La variación morfológica tan marcada en las flores sugiere que las poblaciones son muy inestables y que sus caracteres no están suficientemente fijados todavía.

Es probable que los híbridos hayan tenido algunas cruzas retrogresivas con poblaciones de *P. esseriana* var. *ehlersiae*, con las que guarda mayor semejanza, antes de separarse por completo de ellas.

Pinguicula esseriana* var. *ehlersiae (Speta et Fuchs) Zamudio, comb. et stat. nov. ined.

P. ehlersiae Speta et Fuchs, Stapfia 10: 113-114. 1982. Tipo: México. San Luis Potosí: planta cultivada en el Jardín Botánico de Linz, herborizada el 12.I.1981, procedente de una colecta realizada por R. Ehlers s. n. en Guadalcázar, San Luis Potosí, en marzo de 1979 (holotipo herbario particular de F. Speta en Linz, Austria).

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas en rosetas subsecuentes. Pedúnculos 1 a 2 por planta, de 53 a 165 mm de largo. Flores de 30 a 45 mm de largo (incluyendo el espolón); corola morada-purpúrea, el centro es blanco, casi glabro, la cara inferior es más clara, con glándulas estipitadas en la parte basal, labio superior bilobado, lóbulos obovado-cuneados, de 6 a 13 mm de largo, por 5 a 9 mm de ancho, redondeados en el ápice, labio inferior trilobado, lóbulos obovado-cuneados, de 7 a 13 mm de largo, por 4 a 11 mm de ancho, el lóbulo medio es un poco mayor que los laterales, tubo piloso en su interior con pelos multicelulares cortos, cilíndricos o claviformes, agrupados en dos líneas en la parte ventral, espolón recto o ligeramente curvo, verdoso con nervios de color púrpura, de 16 a 25 mm de largo, espaciadamente glandular pubescente. Polen (4)5 a 6-colporado. Número cromosómico $2n = 32$ (Fig. 34).

Fenología: La floración se presenta de enero a abril, mientras se mantiene la “roseta de invierno”. Bajo cultivo las hojas invernales se observan desde mediados de noviembre hasta mediados de abril, las estivales desde finales de abril hasta principios de noviembre; son de color verde claro, pero al permanecer en un sitio soleado se tiñen un poco de rojo.

Speta y Fuch refieren el color de la flor como “rose purple” (Ridgway XXV/67d) a “amparo purple” (XI/63b) por dentro, con el centro blanco y casi glabro, la cara posterior “pale hortense violet” (XI/61f).

Hábitat: Se ha colectado en bosque de encinos, entre 1800 y 2000 m de altitud, en laderas de rocas calizas y metamórficas.

Distribución: Se conoce de Nuevo León, Tamaulipas y San Luis Potosí, en la Sierra Madre Oriental (Fig. 35).

Ejemplares revisados: MÉXICO. NUEVO LEÓN: Municipio de Zaragoza; below Puerto Pino, *Hinton et al.* 22661 (IEB). TAMAULIPAS: Municipio de Bustamante; Ejido

Ricardo García o La Presita, km 66 carretera Victoria-Tula, *M. Martínez* 362 (UAT). SAN LUIS POTOSÍ: Municipio de Guadalcázar; Cerro Grande, *S. Zamudio* y *R. Ma. Murillo* 8400 (IEB).

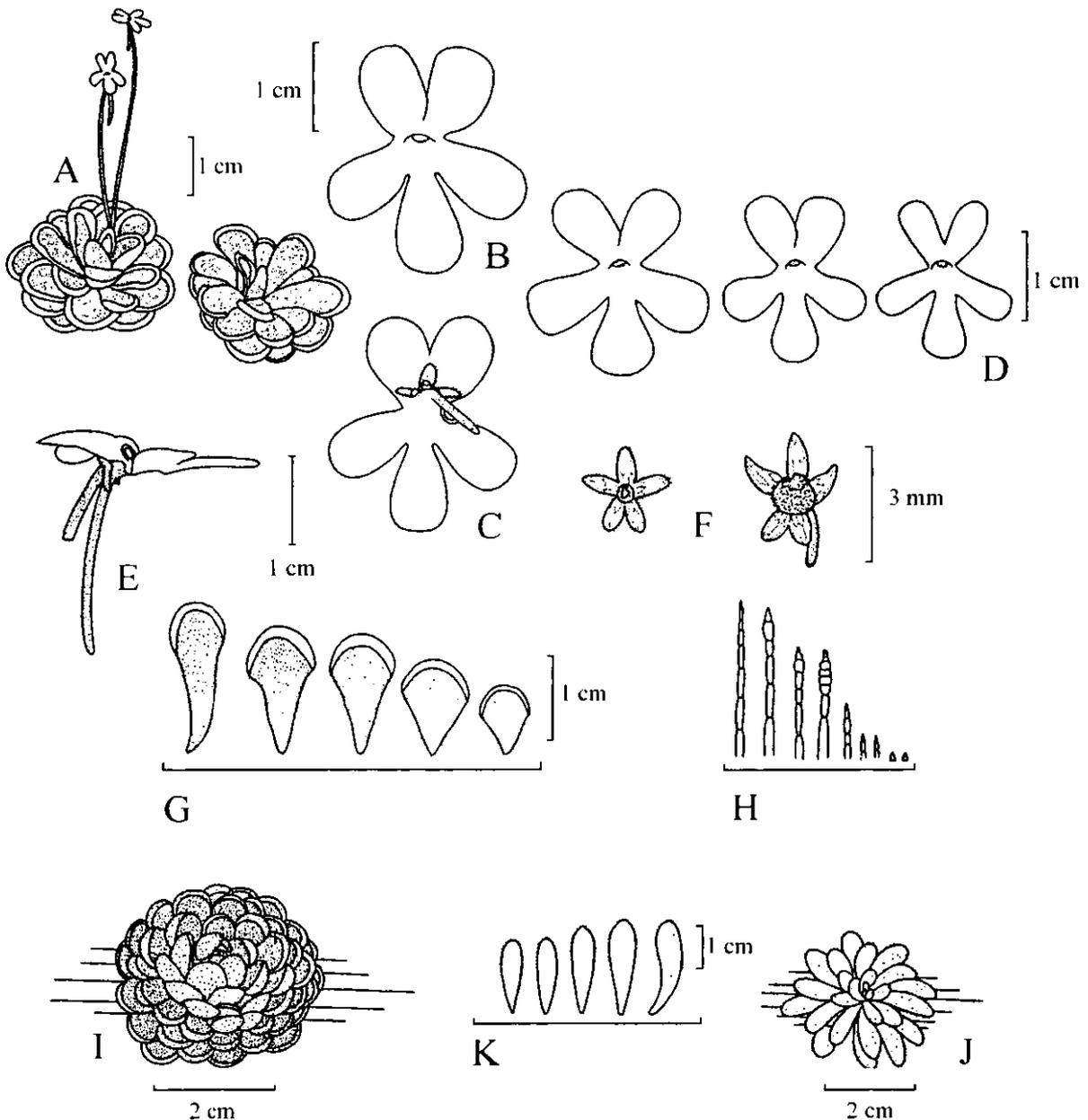


Fig. 34. *Pinguicula esseriana* var. *ehlersiae*. A. Hábito, B. Corola vista de frente; C. Corola vista por detrás (tomado de Speta y Fuchs, 1982); D. Corolas vistas de frente mostrando variación de los lóbulos; E. Corola vista de lado (tomada de Speta y Fuchs, 1982); F. Cáliz y ovario; G. Serie de "hojas de verano"; H. Pelos del tubo de la corola; I. "Roseta de invierno" compacta; J. "Roseta de invierno" laxa; K. Serie de "hojas de invierno".

Discusión: *Pinguicula ehlersiae* fue descrita en 1982 por F. Speta y F. Fuchs a partir de plantas cultivadas en el Jardín Botánico de la ciudad de Linz, Austria, procedentes de una colecta efectuada por Renate Ehlers en Guadalcázar, San Luis Potosí en 1979. En el mismo trabajo estos autores hacen una redescrición de *P. esseriana* a partir de material colectado por A. Lau en San Vicente, Sierra de Salamanca, Tamaulipas y corrigen algunas de las apreciaciones de Kirchner; sin embargo, no discuten las disimilitudes entre las dos especies. De acuerdo con estas descripciones, la diferencia más notoria entre ellas es la posición de los labios de la corola en un ángulo de 70° a 80° en *P. esseriana*, mientras que en *P. ehlersiae* los labios se encuentran al mismo nivel en posición horizontal. Van Marm y Lampard (1992) opinan que, a pesar de que *P. ehlersiae* y *P. esseriana* son entidades superficialmente parecidas en la forma de las “rosetas de invierno” y “verano”, se diferencian en el color de la hoja, en la forma en que el margen se enrolla y en algunos rasgos de la flor.



Fig. 35. Distribución conocida de *Pinguicula esseriana* var. *ehlersiae*.

De acuerdo con nuestras observaciones, estas características son tan variables que no permiten considerar a las plantas como especie distinta; además, los autores solo comparan *P. ehlersiae* con una de las variantes conocidas de *P. esseriana*.

Al hacer una comparación detallada entre las dos entidades, resulta que la mayoría de los caracteres tienen una amplia sobreposición como se aprecia en el Cuadro 18, lo que nos conduce a pensar que pertenecen a la misma especie, en la que se podrían distinguir dos variedades. Las diferencias más notorias entre ellas son la presencia de una mancha amarilla y un paladar densamente piloso en el labio inferior de la corola en *P. esseriana* var. *esseriana*, características que no se encuentran en *P. esseriana* var. *ehlersiae*.

Desde el punto de vista nomenclatural el nombre de *Pinguicula esseriana* Kirchner publicado en 1981 tiene prioridad sobre el de *P. ehlersiae* Speta et Fuchs, 1982.

Cuadro 18. Comparación entre *P. esseriana* var. *esseriana* y *P. esseriana* var. *ehlersiae*.

Caracteres	<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>
Roseta de invierno		
Diámetro	(10)15-30 mm	(12)15-35 mm
Número de hojas	(15)20-40(60)	(20)30-60(70)
Forma de las hojas	espatuladas	espatuladas
Tamaño de las hojas	(5)8-18 mm x 2-5.5 mm	5-20 mm x 2-5 mm
Roseta de verano		
Diámetro	20-40 mm	(13)20-35 mm
Número de hojas	10-25	17-35
Forma de la hoja	ampliamente espatulada	ampliamente espatulada
Tamaño de las hojas	12-25 mm x 6-10 mm	7-24 mm x 5-13 mm
Pedúnculos (por planta)		
Longitud	1-4(6)	1-2
Pubescencia	50-150 mm esparcida a glabrescente	53-165 mm muy esparcida a glabrescente
Flores (longitud total)	23-40 mm	30-45 mm
Cáliz (pubescencia)		
Tamaño de los lóbulos	en ambas caras 2-4 mm x 1-3 mm	en ambas caras 2-4 mm x 1.5-2.5 mm
Forma de los lóbulos	Obovados, elípticos a lanceolados	Obovados, elípticos a lanceolados

Cuadro 18. Continuación.

Caracteres	<i>P. esseriana</i> var. <i>esseriana</i>	<i>P. esseriana</i> var. <i>ehlersiae</i>
Corola (forma de los lóbulos)	angostamente obovados a oblatos	obovados
Tamaño de los lóbulos	5-14 mm x 2-13 mm	6-13 mm x 4-11 mm
Longitud del tubo	(2)3-4 mm	3-4 mm
Paladar	Presente	Ausente
Mancha amarilla	Presente	Ausente
Espolón, longitud	10-30 mm	16-25 mm
Cápsula (diámetro)	3-4 mm	3-4 mm
Semilla (tamaño)	0.74 mm x 0.3 mm	0.9 mm x 0.3 mm
Número cromosómico	$2n = 32$	$2n = 32$

Pinguicula gypsicola Brandegee, Univ. Calif. Publ. Bot. 4: 190. 1911. Tipo: México. San Luis Potosí: Minas de San Rafael. Nov. 1910, C. A. *Purpus* 4886 (holotipo UC, isotipo BM!).

Planta herbácea perenne. Hojas basales, arrosetadas, dimórficas, en dos series; “roseta de invierno” laxa, extendida sobre el suelo, de (15)20 a 35(40) mm de diámetro, con 100 a 170 hojas sésiles, oblongo-cuneadas o espatuladas, de (4)7 a 15(20) mm de largo, por (1)2 a 3.5 mm de ancho, haz plano, dorso obtuso, carinado, ápice obtuso o redondeado, ciliadas y glandular-pilosas en la mitad distal; “roseta de verano” laxa, con 10 a 20(30) hojas subpecioladas, erectas a reclinadas, lanceolado-lineares, de (30)50 a 100(130) mm de largo, por 4 a 10 mm en la parte más ancha, densamente cubiertas con glándulas sésiles y glándulas estipitadas, margen fuertemente revuelto, ciliado en la parte basal, de color verde pálido; en la etapa juvenil el ápice es espiralmente involuto (“circinado”). Hibernáculo ausente. Pedúnculos (1)3 a 5 por planta, erectos, cilíndricos, glandular-pubescentes, de (40)60 a 120(170) mm de largo. Flores de (25)34 a 42(50) mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, densamente glandular-estipitado por fuera, labio superior profundamente tripartido, lóbulos triangulares a ampliamente triangulares, de 2 a 2.5 mm de largo, por 1 a 1.5 mm de ancho, labio inferior bilobado, dividido hasta 2/3 de su longitud, lóbulos oblongo-triangulares, de 1.5 mm de largo, por \pm 1 mm de ancho; corola profundamente bilabiada, violáceo-purpúrea, labio superior bilobado, lóbulos linear-oblongos a

obovado-espátulados, redondeados, de 6 a 11 mm de largo, por 2.5 a 4(7) mm de ancho, labio inferior trilobado, lóbulos linear-oblongos, obovado-espátulados o rara vez suborbiculares, redondeados o truncados, de (5)7 a 11 mm de largo, por 2.5 a 5(9) mm de ancho, en general son más largos que anchos, cuando son suborbiculares se cubren entre sí; tubo cortamente infundibuliforme, de 3 a 4 mm de largo, sin paladar, piloso en su interior, con pelos cilíndricos subulados (clavados, según Casper, 1966b), irregularmente ordenados, espolón delgado, cilíndrico, recto o ligeramente curvado, de (15)20 a 26(31) mm de largo, purpúreo, piloso en el interior con pelos cortos, subulados, polen (5)6 a (7)-colporado; ovario subgloboso, glandular-estipitado, estigma bilabiado, violáceo-purpúreo oscuro. Cápsula subesférica, de 2 a 4 mm de diámetro, glandular-pilosa. Semillas numerosas, elipsoidales, de ± 1 mm de largo y ± 0.2 mm de ancho. Número cromosómico $2n = 22$. (Fig. 36).

Fenología: *P. gypsicola* florece desde junio hasta noviembre, durante la temporada de lluvias, mientras mantiene la “roseta de verano”. Cuando empieza la floración en el mes de junio, en la mayoría de las plantas todavía no se han desarrollado las “hojas de verano”, por lo que Casper (1966b) pensó que la especie florecía con la “roseta de invierno”; sin embargo, sólo se trata del adelanto de la floración al desarrollo de la roseta estival en algunas plantas.

La “roseta invernal” se forma en noviembre y permanece enterrada hasta el mes de junio del próximo año, cuando las “hojas de verano” empiezan a desarrollarse. Durante el período invernal la planta forma una roseta compacta con 100 a 170 hojas, la cual, dependiendo de su edad, tiene un diámetro de (10-)20 a 40 mm. Sus hojas son oblongo-espátuladas o espátuladas, con el ápice redondeado y glanduloso.

Durante su desarrollo las “hojas de verano” jóvenes están enrolladas en el ápice hacia adelante y recuerdan el crecimiento “circinado” de los helechos; al madurar las hojas se tornan lanceolado-lineares, atenuadas hacia el ápice y con el margen fuertemente revoluto. Son de color verde claro, están cubiertas densamente con pelos glandulares y son ciliadas cerca de la base.

En condiciones naturales se reproducen tanto sexualmente como por multiplicación vegetativa, mientras que bajo cultivo se ha observado que prevalece sólo la reproducción vegetativa a partir de las “hojas de invierno”. Se ha registrado la formación de híbridos en Kew entre *P. caudata* y *P. gypsicola* (Stapf, 1915).

Hábitat: *P. gypsicola* habita en laderas yesosas con matorral desértico rosetófilo, dominado por *Agave striata*, *Baccharis sordescens*, *Dasyllirion longissimum*, *Flaveria*

anomala, *Flaveria pubescens*, *Fraxinus potosina*, *Hechtia* sp., *Mimosa leucaenoides*, *Tridax candidissima* y otros elementos xerófilos. Crece en las paredes sombreadas que conservan mayor humedad, protegida por los arbustos y estrechamente asociada con *Cheilanthes candida*, *Cheiloplecton rigidum* var. *lanceolatum*, *Selaginella cuspidata* y *Selaginella pilifera*; entre 1300 y 1400 m de altitud. En esta región la precipitación es baja y los veranos son bastante calurosos; no obstante, durante el invierno la temperatura puede descender por debajo de 0 °C.

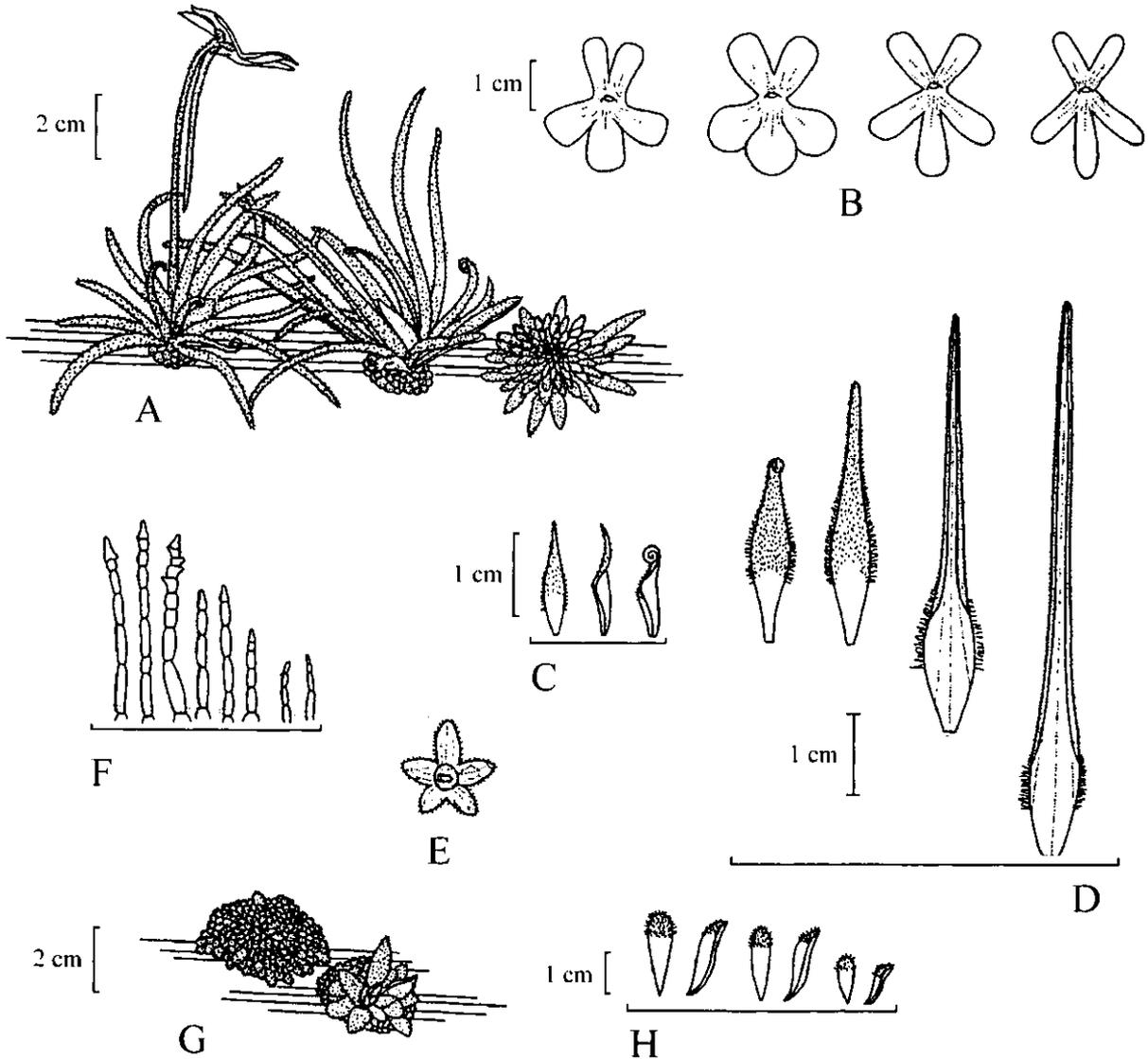


Fig. 36. *Pinguicula gypsicola*. A. Hábito, planta con "hojas de verano" y restos de la "roseta de invierno"; B. Corolas vistas de frente mostrando la variación en la forma de los lóbulos; C-D. Serie de "hojas de verano" mostrando el crecimiento circinado y el margen fuertemente revoluto; E. Cáliz; F. Pelos del interior del tubo de la corola; G. "Rosetas de invierno", una mostrando el inicio del crecimiento de las "hojas de verano"; H. Serie de "hojas de invierno".

Distribución: Hasta ahora sólo se conoce de la localidad tipo en los alrededores de las Minas de San Rafael o de Huascamá, en el municipio de Villa Juárez, San Luis Potosí (Fig. 37).

Ejemplares revisados: MÉXICO. SAN LUIS POTOSÍ: Municipio de Villa Juárez; Minas de San Rafael, *C. A. Purpus 4886a* (BM, MEXU); Cerro de Huascamá, Huascamá-Minas de San Rafael, *F. Takaki 1745* (ENCB, IEB, MEXU); 1.5 km al NE de Buenavista, *S. Zamudio 3819* (CHAPA, ENCB, IEB, MICH, UAMIZ, XAL); ladera N del Cerro del Puente, Buena Vista, *S. Zamudio y E. Pérez 6227* (IEB); 1 km al N de Buenavista, *S. Zamudio y E. Pérez 9278* (IEB); ejemplar cultivado en el Jardín Botánico de Berlín, Hort. Bot. Dahlem, colectada el 4.IX.1924 *R. Schlechter s. n.* (B).



Fig. 37. Distribución conocida de *Pinguicula gypsicola*.

Discusión: No existe duda alguna acerca de la identidad de esta especie, la cual se distingue fácilmente de los otros miembros de la sección por sus largas hojas lanceolado-lineares y su afinidad por los suelos yesosos. Hasta la descripción de *P. moctezumae* (Zamudio y Ortega, 1994), ésta era la única especie conocida de la sección con hojas lanceolado-lineares.

Pinguicula macrophylla Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth, Nov. Gen. Spec. 2: 184. 1817.

Tipo: México. Guanajuato: S. Rosa, A. *Humboldt* y A. *Bonpland s.n.* (holotipo P, fotografía en MO!, microficha en MEXU!; isotipo, habitat in collibus Novae Hispaniae inter Guanajuato et Santa Rosa, A. *Humboldt* y A. *Bonpland s.n.* P!, consta de una hoja suborbicular sin pecíolo y un pedúnculo floral con una flor. Es un ejemplar mixto que incluye además un isotipo de *P. moranensis* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth y un pedúnculo floral con una flor parecida a la de *P. heterophylla* Benth.).

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas, en dos rosetas subsecuentes; “roseta de invierno” compacta, con 30 a 45 hojas fuertemente apretadas, de 10 a 25 mm de largo, por 10 a 25 mm de ancho, “hojas de invierno” ampliamente oblongas, ovadas a lanceoladas en contorno, de 6 a 25 mm de largo, por 3 a 9 mm de ancho, ápice agudo, acuminado, glabras; “roseta de verano” laxa, de 100 a 200 mm de diámetro, con 2 a 6 hojas largamente pecioladas, de 40 a 175 mm de largo, pecíolo de (12)17 a 60 mm de largo, glabro, lámina ovado-elíptica a suborbicular, de 28 a 100(135) mm de largo, por 25 a 100(125) mm de ancho, obtusa o redondeada, margen ligeramente involuto, la cara superior cubierta con glándulas sésiles y glándulas estipitadas, a los lados del nervio medio se aprecian pelos glandulares más largos. Pedúnculos 1 a 4(7) por planta, erectos, glandular-puberulentos, con glándulas sésiles y glándulas estipitadas dispersas, de (75)100 a 200(300) mm de alto. Flores de 35 a 55 mm de largo (incluyendo el espolón), cáliz bilabiado, glandular-pubescente por fuera; labio superior dividido casi hasta la base en tres lóbulos lanceolados, de 3 a 4 mm de largo, por 1.5 a 2.5 mm de ancho, labio inferior bilobado hasta 2/3 de su longitud, lóbulos lanceolados a triangulares, ± divergentes, de 2 a 3 mm de largo, por 1 a 2 mm de ancho, unidos entre 1 y 1.5 mm en la base; corola profundamente bilabiada, violáceo-purpúrea, labio superior bilobado, lóbulos oblongos a obovado-cuneados, de 8 a 12 mm de largo, por 6 a 12 mm de ancho, redondeados en el ápice, labio inferior trilobado, lóbulos obovados a obovado-oblongos, ampliándose gradualmente hacia el ápice redondeado, de 8 a 24 mm de largo, por 6 a 12 mm de ancho; tubo cortísimo, ampliamente infundibuliforme, de 3 a 5 mm de largo, sin paladar, blanco-

piloso en su interior, con pelos cilíndricos, espolón cilíndrico-subulado, incurvado, (17)20 a 30(33) mm de largo, más largo que el tubo y el limbo de la corola, polen (4)5 a 6(7)-colporado. Cápsula subglobosa, de 3 a 5 mm de diámetro. Semillas numerosas, elipsoides, de ± 1 mm de largo, por 0.2 a 0.25 mm de ancho, superficie reticulada, espiculada. Número cromosómico desconocido (Fig. 38).

Fenología: La época de floración se inicia a finales de junio o principios de julio y termina en septiembre. Antes de que este período finalice los frutos de las primeras flores ya han madurado, y en el transcurso de octubre la totalidad de los frutos habrán dispersado las semillas.

Cuando la floración inicia, las “hojas de verano” son muy jóvenes y apenas se aprecian emergiendo en el centro de la “roseta de invierno”, las hojas continúan creciendo hasta alcanzar su mayor tamaño en octubre, mucho después de que la floración ha terminado. Desde finales de septiembre se aprecia la formación de la “roseta de invierno”, misma que en noviembre o diciembre ya está bien desarrollada. La “roseta de invierno” permanece enterrada durante la temporada seca del año y no mostrará evidencias de crecimiento hasta los meses de junio o julio del próximo año, cuando una nueva “roseta de verano” se empieza a formar, estimulada por las primeras lluvias.

Los colectores se refieren al color de la flor como morado, morado-rojizo, rosa, violeta, “dark blue”, “violet”, o “purple-red”. Se puede definir mejor como rojo-purpúreo, con una mancha blanca en el centro, que se extiende desde la garganta hasta la base del lóbulo medio del labio inferior. En Santa Rosa, Guanajuato se ha observado una variante con flores blancas y manchas purpúreas en el centro de la corola, la cual es muy rara.

Hábitat: Se establece en laderas sombreadas con inclinación moderada o en cañadas húmedas, principalmente con orientación norte, crece sobre rocas o taludes. El sustrato está formado principalmente por rocas ígneas, riolitas y andesitas. Habita en bosques de encino o de pino-encino, con *Quercus eduardi*, *Quercus rugulosa*, *Pinus cembroides*, *Pinus oocarpa*, *Juniperus flaccida* y *Arctostaphylos pungens*. Ocupa una franja altitudinal entre (1300)2000 y 2600 m s.n.m.

Distribución: Conocida de las montañas de la parte sur de la Altiplanicie Mexicana, en los estados de San Luis Potosí, Guanajuato y Querétaro. *Pinguicula macrophylla* no se encuentra en Real del Monte, en el estado de Hidalgo, como lo afirma Casper (1966b), ya que el ejemplar que él cita (*M. Martínez 15062* (S!)), pertenece más bien a *P. moranensis* var. *neovolcanica*. La ubicación de *P. macrophylla* en Michoacán y en la parte sur de Querétaro, señalada en un mapa por Zamudio (1988), es un error ocasionado por la mala determinación de un ejemplar con “hojas de verano” de *P. acuminata* (Fig. 39).

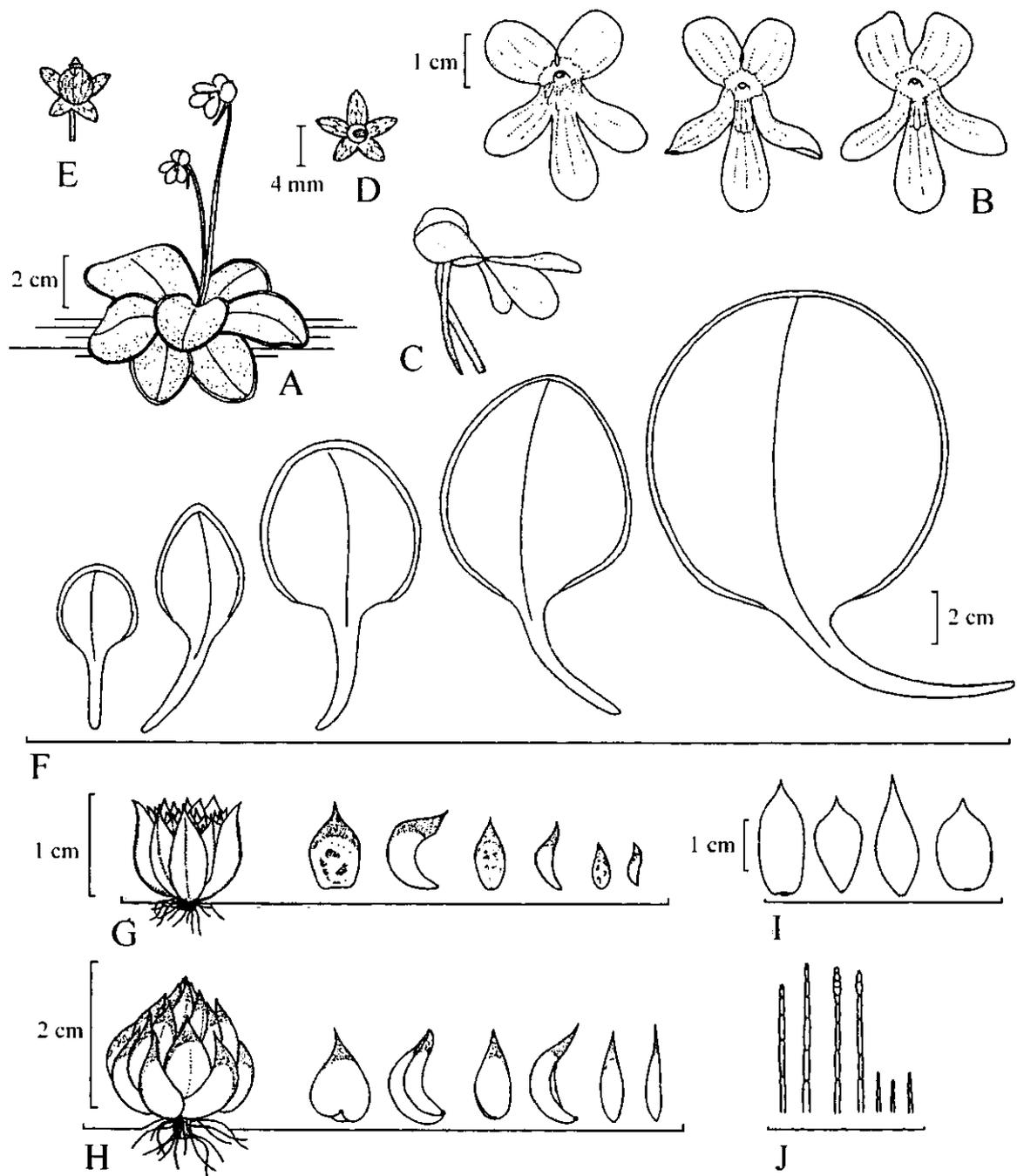


Fig. 38. *Pinguicula macrophylla*. A. Hábito; B. Corolas vistas de frente mostrando variación en los lóbulos; C. Corola vista de lado; D. Cáliz; E. Cápsula; F. Serie de "hojas de verano" mostrando variación en forma y tamaño; G. "Roseta de invierno" abierta con serie de hojas; H. "Roseta de invierno" compacta con serie de hojas; I. Variación en la forma de las "hojas de invierno"; J. Pelos del tubo de la corola.



Fig. 39. Distribución conocida de *Pinguicula macrophylla*.

Ejemplares revisados: MÉXICO. SAN LUIS POTOSÍ: Municipio de Ríoverde; 35 km sobre la brecha a Minas del Refugio, carretera Ríoverde-San Ciro, A. P. *Vovides* 437 (XAL); Ríoverde, M. F. *Passini* 19-18013 (ENCB). Municipio de Villa de Reyes; Bledos, M. F. *Robert* 869 (ENCB). Municipio de Zaragoza; FF.CC. San Luis Potosí-Ríoverde, Sierra de Álvarez, km 42, F. W. *Pennell* 17781 (GH, PH); Sierra de Álvarez, cerca de Puerto de la Huerta, J. *Rzedowski* 4173 (ENCB); *ibid.*, J. *Rzedowski* 11281 (ENCB); alrededores de La Salitrera, J. *Rzedowski* 11324 (ENCB); 1.7 miles east of Zaragoza, M. *Kimnach* 123 (K); Sierra de Álvarez, ca. 40 km ESE of San Luis Potosí, R. *McVaugh* 22165 (MICH); 30 mi. east of San Luis Potosí, along highway to Río Verde, R. L. *McGregor*, L. J. *Harms*, A. J. *Robinson*, R. *del Rosario* y R. *Segal* 556 (NY); six miles NE of Las Cuevas on road through Zaragoza from Highway 86 between San Luis Potosí and Río Verde, E. *Molseed* 29 (MEXU, NY); along Hwy. 70, E of San Luis Potosí, 5.6 miles W of San Francisco, T. F. *Daniel* 340 (MICH). Ejemplares sin municipio definido: ex convalli San Luis Potosí, 1876, J. G. *Schaffner s.n.* (MEXU); San Luis Potosí, J. G. *Schaffner* 10 (NY); *ibid.*, J. G.

Schaffner 321 (BM); in the region of San Luis Potosí, 22° N Lat., *C. C. Parry y E. Palmer 694* (BM, MO, NY, PH); near San Luis Potosí, *E. Palmer 30* (BM, MEXU, MICH, MO). GUANAJUATO: Municipio de Dolores Hidalgo; 14.5 miles from Guanajuato on the road to Dolores Hidalgo, *M. C. Johnston 2630* (MEXU, MICH, TEX); Km 17-18, on road from Guanajuato to Dolores Hidalgo, *H. E. Moore Jr. y C. E. Wood Jr. 4782* (MICH); 13 km al ENE de Guanajuato, *R. Galván y D. Galván 2872* (ENCB, IEB); 5 km al NE de Santa Rosa, *R. Galván y D. Galván 3966* (IEB). Municipio de Guanajuato; 1.25 miles southeast of Guanajuato, *T. Morley 664* (MEXU); 38 km de Dolores Hidalgo, camino a Guanajuato, *J. Kishler 769* (MEXU); Puerto de Santa Rosa, Santa Rosa de Lima, *S. Zamudio y R. Ma. Murillo 6368* (IEB); Presa Peralillo, *S. Zamudio y R. Ma. Murillo 6401* (IEB); 8 km de Santa Rosa, carretera a Dolores Hidalgo, *H. Díaz-Barriga y E. García 7148* (CAS, IEB); Cañada de La Virgen, *E. Pérez y H. Díaz-Barriga 2775* (IEB); roadside between Dolores Hidalgo and Guanajuato City, *N. Coon 137* (GH). Municipio de Ocampo; 10 km al S de Ibarra, sobre la carretera a León, *J. Rzedowski 50760* (IEB); ± 4 km al S de Santa Bárbara, *E. Carranza, S. Zamudio y E. Pérez C. 4329* (IEB); 4 a 5 km al S de Santa Bárbara, *E. Pérez y E. Carranza 3159* (IEB). Municipio de San Diego de La Unión; ± 6 km al SW de San Franco, 21°27.35' N; 101°00.025' W, *E. Carranza y H. Zepeda 5067* (IEB). Municipio de San Felipe; Jaral, *W. Schumann 1121* (BM); Cañada Grande, *S. Zamudio y N. López 4066* (CHAPA, ENCB, IEB, MICH, XAL). Municipio de San Luis de la Paz; El Chupadero, *E. Ventura y E. López 8209* (IEB, MEXU). Municipio de Santa Cruz de Juventino Rosas; 24 km al NNW de Juventino Rosas, *S. Zamudio 5681* (IEB, MO); 21 km al N de Juventino Rosas, por la carretera a Guanajuato, 20°46.94' lat. N; 101°01.37' long. W, *E. Carranza 5355* (IEB). Municipio de Victoria; La Gotera, *E. Ventura y E. López 8497* (CHAPA, F, IEB); Joya Fría, al NW de Derramadero, *E. Carranza, S. Zamudio y E. Pérez 4409* (IEB). Municipio de Xichú; Agua Zarca, 15 km al E de Xichú, *E. Ventura y E. López 7378* (IEB, MEXU, XAL); Puerto del Manzanar, Sierra de Xichú, *E. Ventura y E. López 9555* (CAS, IEB, MICH); 25 km al W de Xichú, sobre la carretera a San Luis de la Paz, *J. Rzedowski 44823* (ENCB, IEB). QUERÉTARO: Municipio de Arroyo Seco; 4-5 km al WNW de La Florida, *E. Carranza 3316* (F, IEB, MEXU). Municipio de Peñamiller; ± 2 km al W (WSW) de Molinitos, *E. Carranza y E. Pérez 4666* (IEB). Municipio de San Joaquín; entre San Joaquín y Corral Blanco, *S. Zamudio 7956* (IEB).

Discusión: Los ejemplares de Humboldt y Bonpland de *Pinguicula macrophylla*, depositados en el herbario del Museo Nacional de Historia Natural de París (P) establecen con claridad la identidad de esta especie. Casper (1966b) comenta la afinidad de las plantas colectadas por Humboldt y Bonpland entre Guanajuato y Santa Rosa, con los especímenes de Parry y Palmer de San Luis Potosí. El mismo autor rechaza la opinión de Sprague (1928),

que relaciona las plantas de *Parry* y *Palmer 694*, con *Pinguicula bakeriana* Sander, afirmando que difieren tanto en la forma de las hojas, como en la constitución de los lóbulos de la corola.

Casper (1966a y b) también rechazó la propuesta de McVaugh y Mickel (1963) de aplicar el nombre de *P. macrophylla* a un taxon más amplio aunque polimórfico que reuniría a *P. moranensis*, *P. caudata* y *P. oblongiloba*. Coincidimos con Casper en que *P. moranensis* (sin: *P. caudata*) y *P. oblongiloba* son entidades totalmente independientes de *P. macrophylla* y de rango equivalente.

Casper (1966b) planteó la duda de si *P. orchidioides* A. DC. es parecida a *P. macrophylla*, sobre todo por las hojas oblongas, largamente pecioladas, reclinadas sobre el suelo; sin embargo, las hojas de *P. orchidioides* A. DC. son más pequeñas, con la lámina oblonga y el pecíolo ciliado, lo que la diferencia claramente de *P. macrophylla*. Las dos especies se encuentran completamente separadas, ya que *P. orchidioides* se distribuye en Guerrero y Oaxaca, mientras que *P. macrophylla* sólo se conoce de los estados de San Luis Potosí, Guanajuato y Querétaro, en la parte sur de la Altiplanicie Mexicana. Nuestros estudios muestran que *P. orchidioides* tiene mayor parecido con *P. oblongiloba* A. DC. (Zamudio, 1998).

Pinguicula macrophylla se caracteriza por sus grandes hojas casi circulares en contorno, con la base redondeada o más o menos cordada, largamente pecioladas. La “roseta de invierno” es muy compacta, con numerosas hojas carnosas, anchamente ovadas a lanceoladas, de ápice acuminado. Los pedúnculos son puberulentos, con glándulas sésiles y glándulas estipitadas, glabrescentes con la edad. Los lóbulos de la corola son obovados, más anchos en el ápice y angostos hacia la base.

Pinguicula mesophytica Zamudio, Acta Bot. Mex. 40: 65. 1997. Tipo: El Salvador. Departamento de Santa Ana: Montecristo, A. *Molina R.* y A. *R. Molina 12601* (holotipo F!, isotipos NY!, TEX!).

Pinguicula moranensis Kunth in Humb. Bonpl. et Kunth. pro parte, Gibson. Fieldiana Bot. 24, Part. 10(3-4): 315-328. 1974.

Planta herbácea perenne, epífita o rupícola. Hojas dimórficas en rosetas subsecuentes; “roseta de invierno” de hasta 20 mm de diámetro, con 14 a 16 hojas espatuladas, de 5 a 9(15) mm de largo, por 2 a 3(4.5) mm de ancho, ápice redondeado a obtuso, espaciadamente glandular-pubescente en el haz; “roseta de verano” laxa, de 40 a 80 mm de diámetro, con 4 a 8(12) hojas membranáceas, de color verde pálido, de 18 a 42 mm de largo, pecíolo

de 6 a 18 mm de largo, pubescente con pelos glandulares largos, ciliado, lámina obovada, oblonga a suborbicular, de 12 a 27 mm de largo, por 10 a 25 mm de ancho (truncada en la base para dar paso a un pecíolo corto), margen ligeramente involuto, densamente glandular-pubescente en el haz con glándulas sésiles y otras estipitadas. Hibernáculo desconocido. Pedúnculos 1 a 4(8) por planta, rollizos, de 40 a 80(100) mm de largo, espaciadamente glandular-pubescentes en el extremo distal, glabrescentes en la base. Flores de 25 a 40 mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, espaciadamente glandular-pubescente, labio superior dividido casi hasta la base en tres lóbulos oblongos, de 2 a 3 mm de largo, por 1 a 1.5 mm de ancho, a veces dentados en el ápice, labio inferior dividido en dos lóbulos hasta 1/2 o 2/3 de su longitud, unidos 1 a 1.5 mm en la base, lóbulos oblongos a lanceolados, de 2 a 2.5 mm de largo, por 1 a 2 mm de ancho, a veces dentados en el ápice; corola bilabiada, de color rojo a rojo-purpúreo; el labio superior dividido en dos lóbulos suborbitales a oblatos, de 6 a 8 mm de largo, por 6 a 9 mm de ancho, labio inferior trilobado, lóbulos obovados, redondeados en el ápice, de 7 a 13 mm de largo, por 4 a 8 mm de ancho, generalmente el lóbulo medio es más grande que los laterales; tubo ampliamente infundibuliforme, de 4 a 5 mm de largo, sin paladar, densamente glandular-pubescente en su interior con pelos multicelulares cilíndrico-subulados, espaciadamente glandular en el exterior con pelos capitados; espolón subulado, acuminado, de 14 a 20 mm de largo, recurvado; ovario globoso, glandular-pubescente en la mitad apical, estigma bilabiado, el labio inferior semicircular, de 2 mm de largo, por 2 mm de ancho, margen fimbriado, escasamente pubescente en la cara dorsal; estambres dos, de 2 mm de largo, filamento curvo, blanco, ± 1.5 mm de largo, antera más o menos reniforme, de 0.5 mm de alto, por 1 mm de ancho. Cápsula elipsoide, de 3 a 4 mm de largo, por 2.5 a 3 mm de diámetro, glandular-pubescente. Semillas numerosas, fusiformes, de ± 1 mm de largo, por ± 0.25 mm de ancho, superficie reticulada. Número cromosómico desconocido (Fig. 40).

Fenología: Se ha observado en floración de abril a julio, cuando presenta la “roseta de verano”; los frutos se encuentran desde finales de junio hasta noviembre. A pesar de que no se conoce con detalle la “roseta de invierno”, se han observado restos de ella en ejemplares colectados entre noviembre y febrero.

Los colectores refieren el color de la flor como rojo o rojo-purpúreo, sin señalar más detalles.

Hábitat: Prospera en bosque mesófilo de montaña, compuesto por *Hedyosmum*, *Liquidambar*, *Persea* y *Pinus*; crece como epífita, entre la capa de musgos, sobre el tronco de los árboles de *Hedyosmum mexicanum* o de *Persea*, en el lado expuesto al viento, o en las paredes húmedas de algunas cascadas. Ocupa una franja altitudinal de 1300 a 2400 m s.n.m.

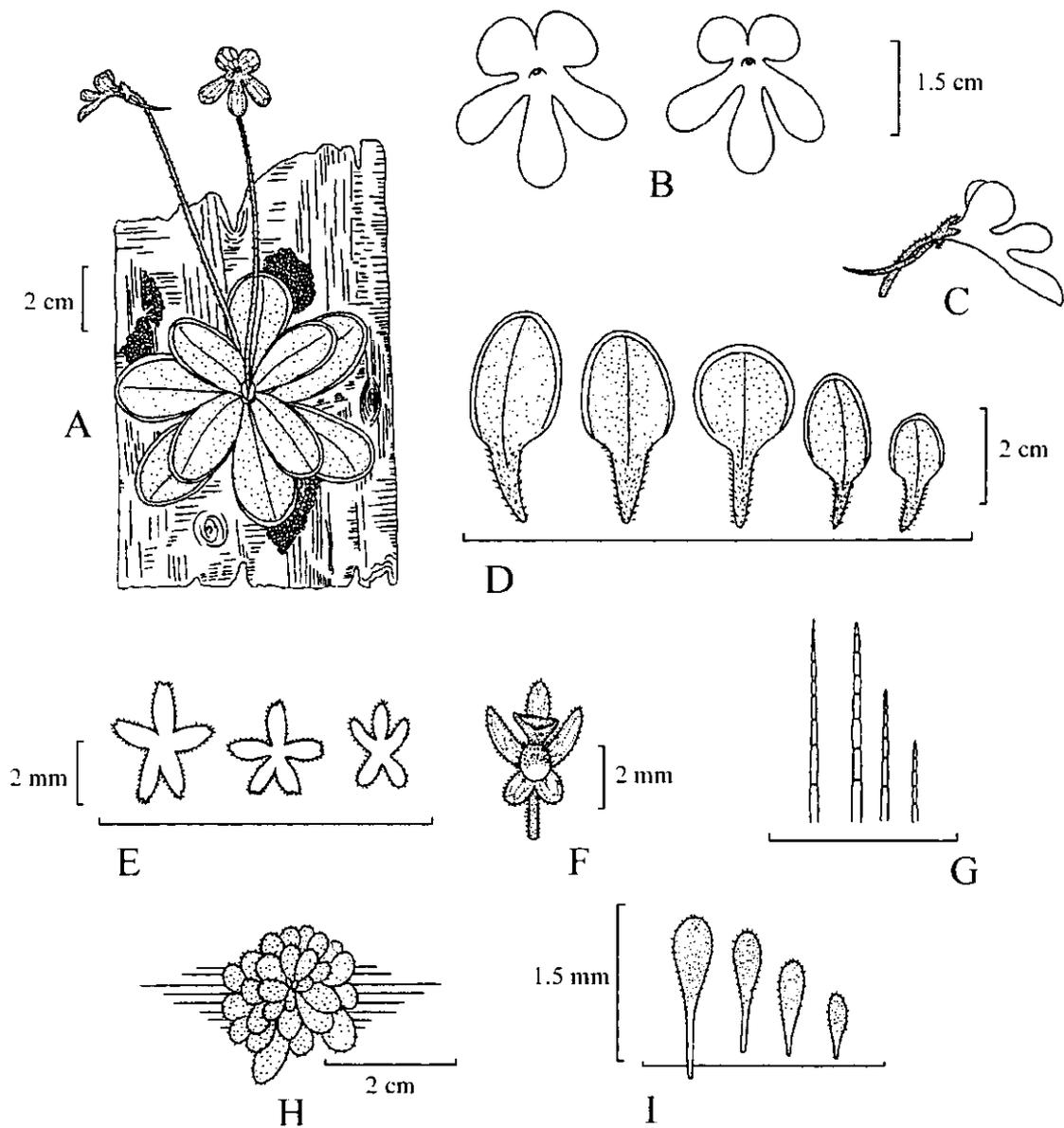


Fig. 40. *Pinguicula mesophytica*. A. Hábito; B. Corolas vistas de frente mostrando la variación en los lóbulos; C. Corola vista de lado; D. Serie de "hojas de verano" mostrando la diferencia en formas y tamaños; E. Cáliz mostrando la variación de los lóbulos; F. Ovario y estigma; G. Pelos del interior del tubo de la corola; H. "Roseta de invierno"; I. Serie de "hojas de invierno".

Distribución: Hasta ahora se conoce sólo de la región montañosa del norte de Centroamérica entre Guatemala, El Salvador y Honduras (Fig. 41).

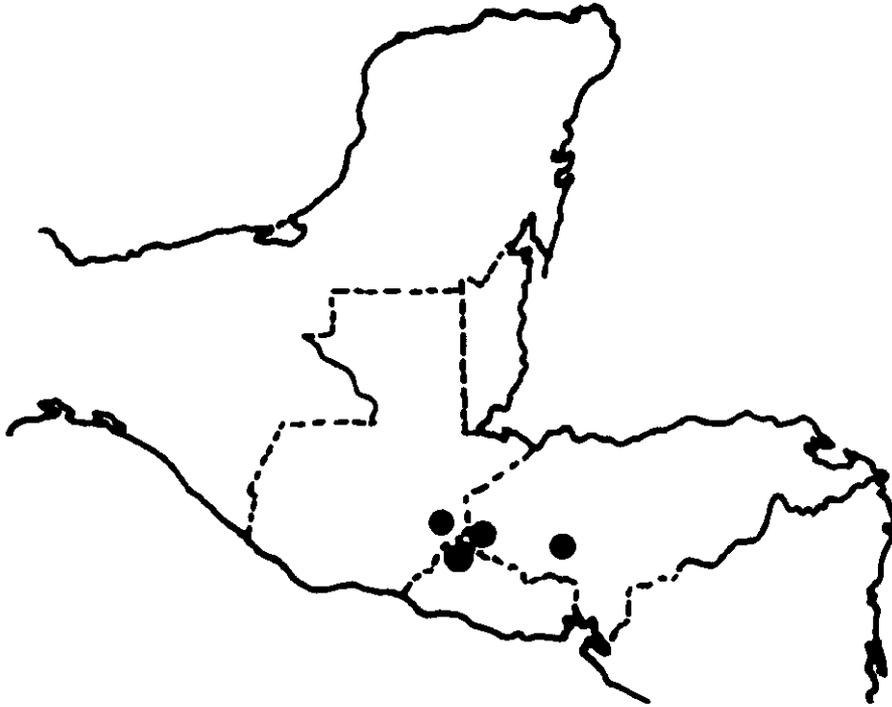


Fig. 41. Distribución conocida de *Pinguicula mesophytica*.

Ejemplares revisados: GUATEMALA. CHIQUIMULA: middle slopes of Montaña Norte to El Jutal, on Cerro Brujo, southeast of Concepción de las Minas, *J. A. Steyermark 31021* (F). EL SALVADOR. SANTA ANA: Cerro Miramundo, above Hacienda Los Planos, northeast of Metapán, *M. C. Carlson 885* (F); Rocas Doradas, Montecristo, *A. Molina R. y A. R. Molina 12503* (F, NY); Parque Nacional Montecristo, municipio de Metapán, en el Miramundito, *Berendsohn, Villacorta y Sipman 1544* (MO). HONDURAS. INTIBUCA; en los paredones húmedos de la Cascada de Yamaranguila, *A. Molina R. 6337* (F, GH). OCOTEPEQUE; Catarata de Belén Gualcho, 15 km NE de la aldea, *C. Nelson, J. Espinoza, E. Vargas, G. Cruz, C. Alduvín, A. Rubio y M. Pereira 3770* (BM).

Discusión: Los especímenes de *P. mesophytica* permanecieron confundidos con *P. moranensis* por mucho tiempo; por ejemplo, Casper (1966b) incluyó dentro de *P. moranensis* los ejemplares de *J. A. Steyermark 31021* (F), del Cerro Brujo en el departamento de Chiquimula, Guatemala; de *M. C. Carlson 885* (F) y de *Weberling y Schuanitz*

606 (J), del Cerro Miramundo, en el departamento de Santa Ana, El Salvador, y Gibson (1974) mencionó la presencia de esta especie para El Salvador y Honduras. No obstante, nuestras investigaciones muestran que *P. moranensis* no se extiende hacia el sur más allá de Guatemala.

A primera vista *P. mesophytica* se asemeja a *P. moranensis*, pero es una planta más pequeña y delicada. La especie con la que más se relaciona es *P. cyclosecta* Casper, con la que tiene gran parecido en la forma y tamaño de las hojas y en la flor, pero se diferencia por su hábito epifítico, por crecer en bosque mesófilo de montaña, por las flores rojas con los lóbulos del labio inferior de la corola obovados, más largos que anchos, el tubo más grande y el espolón recurvado. Las flores recuerdan en cierta medida a las de *P. macrophylla* y *P. oblongiloba*, pero las “rosetas de invierno” epigeas, con hojas espatuladas de ápice redondeado y pubescente la separan de este grupo.

El parecido con *P. cyclosecta* es tan grande que da la impresión que ambas entidades se originaron de un linaje común. Posiblemente su antecesor tuvo una distribución continua desde Nuevo León y Tamaulipas hasta Centroamérica en el pasado y al cambiar las condiciones climáticas su área se redujo, quedando dos poblaciones relictuales, una en el extremo norte y otra en el sur, las que han seguido su propia evolución, en un caso habitando los bosques de encino y pino-encino de la Sierra Madre Oriental y en el otro el bosque mesófilo de montaña de la parte norte de Centroamérica. Con el tiempo las dos poblaciones se han diferenciado un poco, aunque conservan muchos rasgos en común.

Pinguicula moctezumae Zamudio et R.Z. Ortega, Acta Bot. Mex. 28: 58. 1994. TIPO: México. Querétaro: municipio de Cadereyta, Cañón del Río Moctezuma, ± 6 km al S de Las Moras (Casa de Máquinas), alt. 1050 m, 3.III.1994. *E. Pérez-Calix 2904* (holotipo IEB!).

Planta herbácea perenne. Hojas basales arrosetadas, dimórficas, en dos series; “roseta de invierno” de 10 a 30 mm de diámetro, con (20)40 a 70 hojas crasas densamente apretadas en forma de bulbo, espatuladas a oblongo-elípticas, con el ápice redondeado, cóncavas en el haz, obtuso-carinadas en el envés, de 5 a 20 mm de largo por 3 a 7 mm de ancho, ciliadas; las hojas transicionales entre la “roseta de verano” y la de “invierno” son elípticas, con el ápice apiculado, puberulento, base atenuada; “roseta de verano” laxa, con 8 a 15(20) hojas erectas, de color verde claro, lineares a lanceolado-lineares, de (50)60 a 100(130) mm de largo, por (3)5 a 8 mm de ancho en la base, densamente cubiertas en el haz con glándulas sésiles y glándulas estipitadas menores de 0.5 mm, margen fuertemente revoluto, escasa-

mente ciliado en la base, cuando jóvenes el ápice es incurvado o espiralado y el margen involuto, ciliado en la base. Pedúnculos 1 a 5 por planta, erectos, filiformes, de (60)70 a 140 mm de alto, glandular-puberulentos, glabrescentes hacia la base. Flores de (35)45 a 55(65) mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, glandular-puberulento por fuera, labio superior profundamente tripartido, lóbulos triangular-lanceolados, de 3 a 4.5 mm de largo, por 1.5 a 2.5 mm de ancho, labio inferior bilobado hasta 3/4 de su longitud, lóbulos oblongo-lanceolados, de 2 a 3.5 mm de largo, por 1 a 2 mm de ancho; corola bilabiada, rosada o violáceo-purpúrea con la garganta blanca, labio superior bilobado, lóbulos suborbiculares, oblatos a ampliamente cuneados, redondeados en el ápice, de (8)10 a 13 mm de largo, por (9)10 a 16 mm de ancho, cubriéndose entre sí, labio inferior un poco mayor, trilobado, los lóbulos suborbiculares, de (9)10 a 15 mm de largo por (8)10 a 15 mm de ancho, con frecuencia cubriéndose entre sí; tubo cortamente infundibuliforme, blanco-verdoso, de 5 a 8 mm de largo, paladar ausente, glandular-puberulento por fuera, piloso en su interior, con pelos cilíndrico-subulados irregularmente agrupados, espolón cilíndrico-subulado, violáceo-purpúreo, verde en el ápice, de (25)28 a 35(38) mm de largo, con pelos subulados en su interior; polen 6 a 7-colporado; ovario subgloboso, glandular-pubescente, estigma bilabiado, violáceo. Cápsula subglobosa, de 4 a 6 mm de largo, por 4 a 4.5 mm de ancho, glandular-pubescente. Semillas numerosas, fusiformes, de ± 1 mm de largo, por 0.2 a 0.25 mm de ancho. Número cromosómico desconocido. (Fig. 42).

Fenología: Se ha observado en floración durante todo el año y permanece con las hojas estivales mientras existe suficiente humedad en el medio; cuando el agua falta y los sitios en que crece se secan, forma una roseta de resistencia compacta que le permite sobrevivir durante la temporada seca. En cuanto la humedad se restablece reaparecen las hojas estivales.

Hábitat: Prospera sobre concreciones de carbonato de calcio, en el lecho de arroyos o en paredes con escurrimientos de agua, en laderas de rocas calizas; entre 900 y 1100 m de altitud.

Distribución: Hasta ahora sólo se conoce del cañón del Río Moctezuma, en el tramo entre la cortina de la Presa Hidroeléctrica Zimapán y el poblado La Mora (Fig. 43).

Ejemplares revisados: MÉXICO. HIDALGO: Municipio de Zimapán; Río Moctezuma, entre Ventana 4 y Casa de Máquinas, *R. Z. Ortega 600* (IEB); margen derecho del Río Moctezuma, 2 km al W del Cerro Los Lirios, *R. Z. Ortega 602* (IEB). QUERÉTARO: Municipio de Cadereyta; Cañón del Río Moctezuma, ± 4 km al S de Casa de Máquinas, *S. Zamudio et al. 11378* (IEB); ± 2.5 km al S de Casa de Máquinas, *S. Zamudio et al. 11390* (IEB).

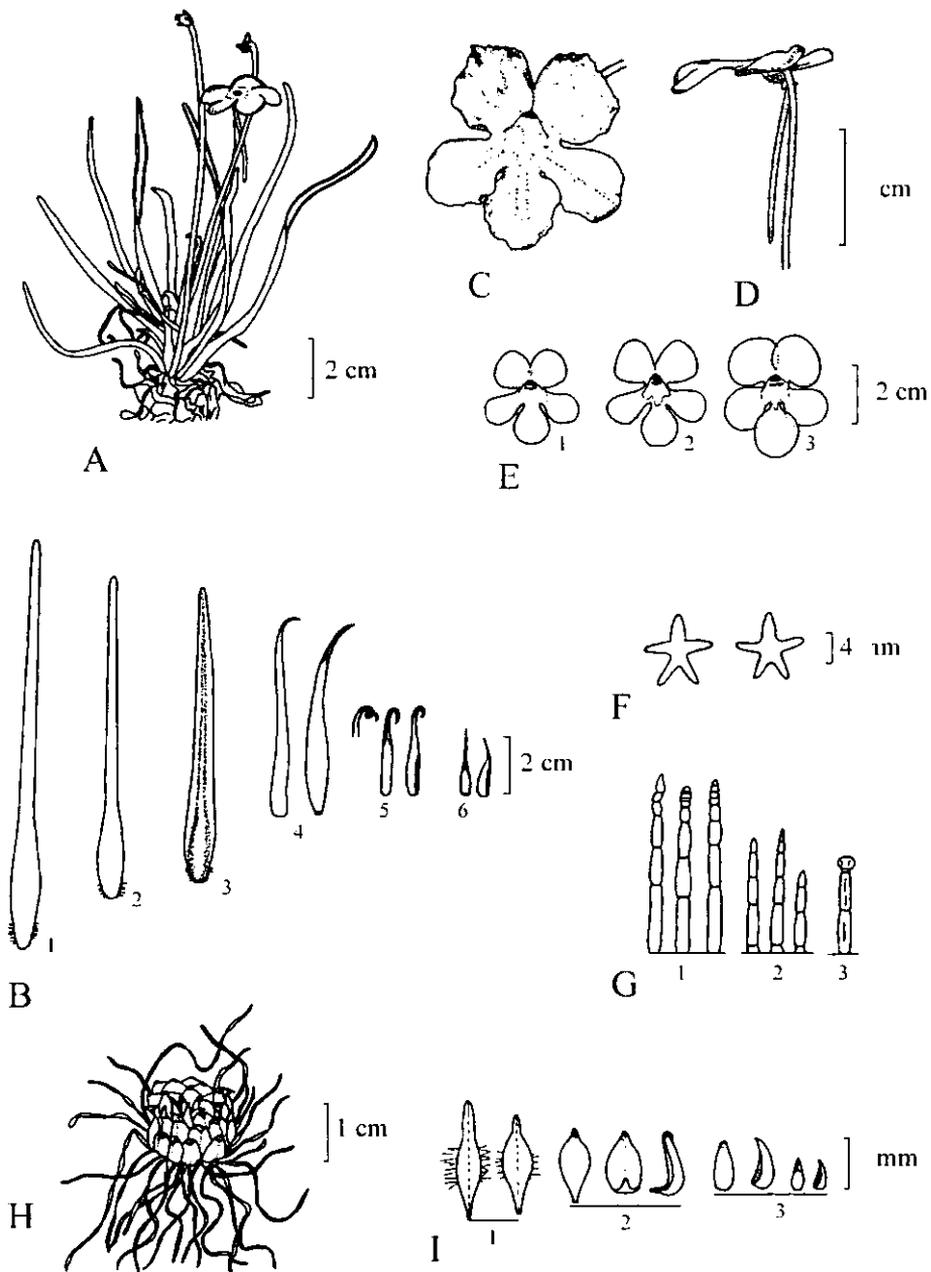


Fig. 42. *Pinguicula moctezumae*. A. Hábito; B. "Hojas de verano": 1-3. hojas adultas, 4-6. hojas jóvenes en vista ventral y lateral; C. Vista frontal de la flor; D. Vista lateral de la flor; E. Variación de los lóbulos de la corola; F. Cáliz; G. Pelos glandulares de la corola: del interior del tubo (1), del interior del espólon (2), del exterior de la corola (3); H. "Roseta de invierno"; I. Hojas de la "roseta de invierno": 1. hojas de transición entre las rosetas de "verano" e "invierno" (1), 2. "hojas de invierno" maduras; 3. hojas jóvenes.



Fig. 43. Distribución conocida de *P. moctezumae*.

Discusión: *P. moctezumae* muestra un extraordinario parecido en el hábito con *P. gypsicola* Brandege, de la cual se distingue por sus flores de mayor tamaño, con los lóbulos de la corola circulares, oblatos a anchamente-cuneados, tan anchos como largos o más anchos que largos, que con frecuencia se sobreponen entre sí, por el ápice curvado no “circinado” en las “hojas de verano” jóvenes y por la “roseta de invierno” compacta, subhipogea. El hábitat subacuático, sobre concreciones de carbonato de calcio en el fondo de un pequeño arroyo o en las paredes con escurrimiento de agua, también las separa con facilidad (Cuadro 19).

Los lóbulos de la corola circulares u oblatos sólo se conocían en *P. cyclosecta* Casper y *P. colimensis* McVaugh et Mickel.

Cuadro 19. Diferencias entre *Pinguicula gypsicola* y *P. moctezumae*.

Característica	<i>P. gypsicola</i>	<i>P. moctezumae</i>
Roseta de invierno	laxa, epigea	compacta, subhipogea
Hojas de invierno	oblongo-cuneadas a espatuladas	elípticas a oblongo-elípticas, apiculadas
largo	(4-)7-10(-12) mm	5-10 mm
ancho	2-3.5 mm	3-5 mm
margen	ciliado	no ciliado
ápice	glandular-piloso	glandular-puberulento
Hojas de verano estado juvenil	10-30 ápice espiralmente involuto "circinado"	8-15(-20) ápice incurvado o espiralado
pubescencia	glandular-viloso	glandular-puberulento
pelos	de 0.5 a 1.5 mm	de menos de 0.5 mm
margen	ciliado en medio	glabrescente o escasamente ciliado en la base
Pedúnculo	glandular-viloso	glandular-puberulento, glabrescente hacia la base
Flores	(30-)34-42(-50) mm	(35-)45-55(-62) mm
Corola		
lóbulos	oblongos, subredondeados a truncados, más largos que anchos, no se sobreponen entre sí	circulares, oblatos, anchamente cuneados, tan largos como anchos o más anchos que largos, se sobreponen entre sí
largo	6-10 mm	(8-)10-15 mm
ancho	3-5 mm	(8-)10-16 mm
tubo	3-4 mm	5-8 mm
espolón	(18-)20-26(-31) mm	(25-)28-35(-38) mm
Floración	VI-XI	I-XII
Habitat	xerófilo	subacuático
Altitud	1300 m	900-1100 m

Pinguicula moranensis Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth, Nov. Gen. Spec. 2: 184. 1817.

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas, en dos rosetas subsecuentes; "roseta de invierno" laxa, más o menos abierta, con las hojas reclinadas sobre el suelo, a veces compacta con las hojas fuertemente apretadas formando una estructura de resistencia parecida a un bulbo o hibernáculo, de 10 a 30(50) mm de diámetro, con 30 a 60(100) o más

hojas carnosas, verdes o teñidas con tonos rojizos, espatuladas, oblongo-espatuladas, lanceoladas u oblongo-lanceoladas, de (5)10 a 30(40) mm de largo, por 2 a 6(10) mm de ancho, ápice redondeado, obtuso a agudo, densamente glandular-pubescentes a glabrescentes en el haz en la mitad apical; "roseta de verano" laxa, de (40)60 a 150(230) mm de diámetro, con (4)6 a 8(14) hojas, membranáceas, extendidas y reclinadas sobre el suelo, subsésiles o cortamente pecioladas, de color verde claro, a veces con tonos rojizos o de color marrón, de 55 a 130 mm de largo, pecíolo de (6)10 a 35 mm de largo, glabro, lámina obovada, elíptica, a suborbicular, atenuándose gradualmente en la base en un pecíolo corto, de 30 a 100 mm de largo, por 23 a 75 mm de ancho, margen ligeramente involuto, cubierta densamente en el haz con glándulas sésiles y glándulas estipitadas, los pelos pueden ser más largos a los lados de la vena media y en la base de la lámina. Hibernáculo ausente o presente, en forma de bulbo subhipogeo. Pedúnculos 1 a 7(11) por planta en cada temporada de floración, cilíndricos, erectos, de color verde o café-rojizo, de (60)100 a 250(320) mm de largo, 2 a 3 mm de diámetro en la base, adelgazándose hasta 1 mm en el ápice, densamente glandular-pubescentes, puberulentos o glabrescentes. Flores de (25)30 a 50(60) mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, densa a espaciadamente glandular-pubescente o puberulento por fuera, espaciadamente pubescente o glabro en la cara interna, labio superior dividido casi hasta la base en tres lóbulos, lanceolados a lanceolado-oblongos, de (2)3 a 5 mm de largo, por (1)1.5 a 3 mm de ancho, el labio inferior dividido en dos lóbulos hasta 1/2 o 3/4 de su longitud, unidos 1.5 mm en la base, lóbulos lanceolados a lanceolado-oblongos, de 1.5 a 3(4) mm de largo, por (1)1.5 a 2.5 mm de ancho; corola profundamente bilabiada, morada a violáceo-purpúrea en la cara interna, más pálida en la cara externa, en ocasiones con manchas purpúreas oscuras alrededor de la garganta, garganta blanca, una mancha blanca en forma de lengua se extiende desde la garganta hasta la base del lóbulo medio del labio inferior, a veces otras líneas blancas se extienden desde la garganta en forma radial hacia los lóbulos laterales, la garganta está rodeada por una franja de pelos glandulares estipitados, variables en densidad, en el lado exterior es glandular-pubescente desde el tubo hasta la base de los lóbulos; el labio superior está dividido en dos lóbulos más o menos divergentes, que rara vez se superponen entre sí, angostos a ampliamente oblongos, obovados a cuneados, de 7 a 16(20) mm de largo, por 4 a 9 mm de ancho, redondeados a truncados en el ápice, el labio inferior es trilobado, con lóbulos angostos a ampliamente oblongos, obovados o cuneados, de 7 a 20 mm de largo, por 4 a 18 mm de ancho, con el ápice redondeado, truncado o ligeramente retuso, generalmente el lóbulo medio es más grande que los laterales; tubo muy corto, ampliamente infundibuliforme, de color blanco a lila, de 4 a 6 mm de largo, sin paladar, pubescente en su interior con pelos glandulares multicelulares, cilíndrico-subulados, más densos en la garganta y en el inicio

del espolón, espolón cilíndrico-subulado, recto o ligeramente incurvado, de color verde a púrpura, de (15)20 a 30(38) mm de largo, densa a espaciadamente glandular por fuera, con pelos cilíndrico-subulados, cortos y retrorsos en su interior, con frecuencia se ha observado emarginado o retuso en el ápice, ovario globoso, verde, glandular-pubescente, con pelos cortos, estigma carnosos, bilabiado, el labio inferior es más grande, semicircular, de color morado-purpúreo, con el margen fimbriado o ciliado; estambres dos, de 2 a 2.5 mm de largo, filamentos blancos, curvados, 2 mm de largo, espaciadamente glandular-pubescentes, anteras reniformes, amarillas a amarillo-blanquecinas, de 1 a 1.5 mm de largo, por 0.5 a 1 mm de ancho. Cápsula subglobosa, de 4 a 6 mm de diámetro, glandular-pubescente. Semillas numerosas, elipsoidales, \pm 1 mm de largo, por \pm 0.2 mm de ancho, superficie reticulada, espiculada.

Pinguicula moranensis es la especie con distribución más amplia en México, se encuentra a lo largo de las principales cordilleras de la República, con excepción de la Sierra Madre Occidental y de las montañas de la Península de Baja California; crece desde el bosque tropical caducifolio y el matorral submontano a 800 m de altitud hasta el bosque de oyamel a 3200 m s.n.m.; en este intervalo altitudinal habita principalmente en bosques de encino, pino-encino y mesófilo de montaña.

Es una especie polimórfica, sumamente variable en toda su área de distribución. Existen poblaciones aisladas que presentan rasgos característicos que las diferencian un poco de las demás, sin que lleguen a merecer reconocimiento taxonómico.

La identidad de *Pinguicula moranensis* y su delimitación precisa es quizás el problema más difícil de resolver dentro del género. Desde su descripción en 1817 por Kunth, han existido serias dificultades en fijar sus características y diferenciarla, por lo que su tratamiento taxonómico es complejo. Casper (1966a y 1966b) discutió con detalle las diferencias entre *P. oblongiloba*, *P. macrophylla* y *P. moranensis*, concluyendo que estos tres taxa están bien definidos y son independientes entre sí. Al considerar la sinonimia de la especie, reconoció a *Pinguicula caudata* Schlecht., *Pinguicula flos-mulionis* Morren, *Pinguicula sodalium* Fournier, *Pinguicula bakeriana* Sander, *Pinguicula rosei* Watson y parcialmente a *Pinguicula macrophylla sensu* McVaugh et Mickel como sinónimos. Además desechó como *nomen dubium vel ambiguum* a *Pinguicula orchidioides sensu* Hooker (1846).

El concepto amplio de *Pinguicula moranensis* usado por Casper es el más apropiado para una especie con alto grado de variación a lo largo de su área de distribución.

Después de estudiar detalladamente el material existente en los herbarios y de observar varias poblaciones en diferentes lugares del país, encontramos que las formas

consideradas dentro del “complejo *P. moranensis*” se pueden dividir cuando menos en dos variedades bien definidas morfológica y geográficamente. Éstas coinciden en las características de las “rosetas de verano” y en los rasgos de las flores, y difieren principalmente en la forma de las rosetas y “hojas de invierno”. Las variedades se pueden distinguir con la siguiente clave:

“Hojas de invierno” espatuladas a oblongo-espatuladas, ápice redondeado a obtuso, muy pubescente, por lo general agrupadas en una roseta abierta

..... *P. moranensis* var. *moranensis*

“Hojas de invierno” lanceoladas a oblongo-lanceoladas, ápice agudo, glabrescente, agrupadas en una roseta compacta en forma de bulbo

..... *P. moranensis* var. *neovolcanica*

Pinguicula moranensis Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth. var. ***moranensis***. Tipo: México. Prope Moran Mexicanorum, alt. ± 2412 m, A. Humboldt y A. Bonpland 4117 (holotipo P, fotografías del tipo IEB!; isotipo P! Arn. Equat. 4117, bajo el nombre de *P. mexicana*, consiste de una “roseta de invierno”, un pedúnculo desarrollado y otro pedúnculo muy corto. Es un ejemplar mixto que incluye además, una hoja y un pedúnculo con fruto de *P. macrophylla* Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth (isotipo) y un pedúnculo con una flor parecida a la de *P. heterophylla* Benth.).

Pinguicula caudata Schldl., Linnaea 6: 393. 1832. Tipo: México. Veracruz: Cuesta Grande de Chiconquiaco, C. J. W. Schiede s. n., IX. 1829 (holotipo HAL!, isotipos K!, P!).

Pinguicula flos-mulionis Morren, Belgique Hort. 22: 371. 1872. Tipo: Pl. XXVII. Belgique Hort. 1872.

Pinguicula bakeriana Sander, Gard. Chron. n.s. 15: 541. 1881. (nomen nudum).

Pinguicula rosei Watson, Gard. Chron. ser. III, 49: 82. 1911. (nomen nudum).

Pinguicula macrophylla sensu McVaugh et Mickel, Brittonia 15: 135. 1963, pro parte, non *P. macrophylla* Kunth in Humb. Bonpl. et Kunth.

Pinguicula potosiensis Speta et Fuchs, Phytion (Austria) 29(1): 100. 1989. Tipo: Mexico. San Luis Potosí: 48 km ostlich von San Luis Potosi in Richtung Río Verde, 1940 m, R. Ehlers s. n., herborizado el 9.4.1987 a partir de plantas cultivadas en el Jardín Botánico de la ciudad de Linz, Austria (holotipo herbario particular de Speta, isotipo LI).

Pinguicula rectifolia Speta et Fuchs, *Phyton* (Austria) 29(1): 97. 1989. Tipo: Mexico. Oaxaca: Distr. Juxtlahuaca, Sierra Madre del Sur, Presa Morelos/Río Balsas (ca. 98°10', 17°20', NW Putla de Guerrero), 1340 m, *St. Schatzl s. n.*, herborizado el 9.4.1987 y 2.7.1987 a partir de plantas cultivadas en el Jardín Botánico de la ciudad de Linz, Austria (holotipo herbario particular de Speta, isotipo LI).

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas, la “roseta de invierno” es abierta y extendida sobre el suelo o a veces compacta, de (10)20 a 30(50) mm de diámetro, con (30)60 a 100 o más hojas, espatuladas, anchamente espatuladas a oblongo-espatuladas, de (5)10 a 30(40) mm de largo, por (1)3 a 8(10) mm de ancho, ápice redondeado a obtuso, retrorso, densamente glandular-piloso, margen ciliolado. Hibernáculo ausente o a veces presente. Pedúnculos 1 a 7(11) por planta, densamente glandular-pilosos o glabrescentes. Flores de 27 a 50 mm de largo (incluyendo el espolón); corola bilabiada, de color violeta-purpúreo a rojo-púrpura, con manchas más oscuras en el centro. Número cromosómico $2n = 44$ (Fig. 44).

Fenología: Se ha observado floreciendo durante todo el año, tanto con la “roseta invernal” como con la “roseta de verano”; sin embargo, el pico máximo de floración se encuentra en los meses de julio a septiembre.

Las “rosetas invernales” existen de diciembre a abril o mayo; durante este período se pueden encontrar algunas plantas en floración, que muestran la capacidad de esta variedad de florecer precozmente. En los meses de mayo o junio se inicia el crecimiento de las “hojas de verano”, las cuales alcanzarán su desarrollo completo de agosto a noviembre; al final de este último mes se aprecia una reducción gradual en el tamaño de las hojas, que anticipa la formación de una nueva “roseta de invierno”. Durante la transición entre la “roseta de verano” y la de “invierno” se pueden contar más de 20 hojas por planta, lo que no es común más que en esta etapa, ya que normalmente las ‘rosetas de verano’ solo presentan entre 6 y 12 hojas. En diciembre o enero se encuentran nuevamente bien formadas las “rosetas de invierno”.

La duración de cada una de las diferentes etapas fenológicas puede variar un poco de una población a otra o dependiendo de las condiciones ambientales en que se encuentren las plantas. Durante los años muy húmedos el período de floración se extiende y la “roseta de verano” puede permanecer hasta diciembre, después de lo cual se forma una “roseta de invierno” abierta, extendida sobre el suelo. A su vez en los años secos el período de floración es más corto y la “roseta de invierno” se forma desde octubre o noviembre adquiriendo una forma más o menos compacta. Estos cambios se consideran de tipo adaptativo y responden a la variación en las condiciones ambientales de cada región.

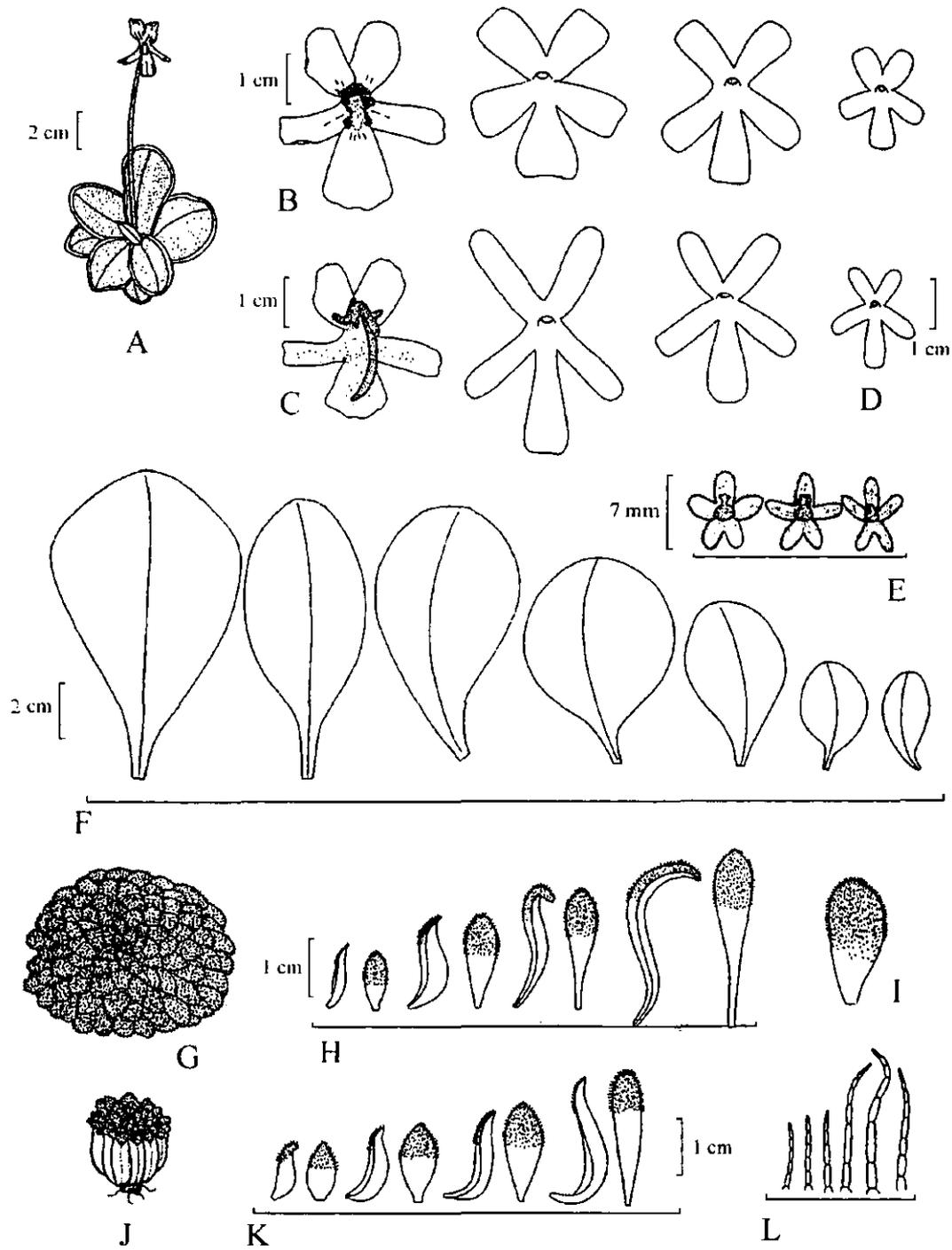


Fig. 44. *Pinguicula moranensis* var. *moranensis*. A. Hábito de la planta; B. Flor vista de frente, dibujo tomado de Speta y Fuchs (1989); C. Flor vista por detrás, dibujo tomado de Speta y Fuchs (1989); D. Flores vistas de frente mostrando la variación en forma y tamaño; E. Variación en el cáliz; F. Serie de "hojas de verano" mostrando diferencias en forma y tamaño; G. "Roseta de invierno" extendida y epigea; H. Serie de "hojas de invierno" de la roseta extendida, resalta el ápice redondeado a obtuso, retrorso; I. "Hoja de invierno" de *P. potosienensis*, según Speta y Fuchs (1989). J. "Roseta de invierno" compacta e hipogea o hibernáculo; K. Serie de hojas de la "roseta de invierno" compacta, el ápice es menos retrorso; L. Pelos del interior del tubo de la corola.

En otros casos las plantas de una población determinada muestran ya modificaciones más profundas y permanentes en su desarrollo, por ejemplo: las plantas procedentes del municipio de San Andrés Tenejapa, en el estado de Veracruz, continúan floreciendo y mantienen las “hojas de verano” casi hasta el mes de febrero, las “rosetas de invierno” son más grandes y vigorosas que en otras poblaciones y su duración es menor; lo que se interpreta como la adaptación a un clima más homogéneo a lo largo del año.

Por otra parte, las plantas de la Barranca de Poxtla, en el municipio de Tlaltetela, Veracruz, pasan la temporada seca de año sin formar verdaderas “rosetas de invierno”. Al finalizar la temporada de lluvias las hojas de verano permanecen hasta el mes de diciembre, posteriormente el tamaño de las hojas se reduce gradualmente hasta alcanzar una cuarta o quinta parte de su talla original, en esta etapa permanecen por dos o tres meses hasta que se inicia la temporada de lluvias y se reanuda el crecimiento. Este fenómeno se registra también en la población del Cañón de Tonalá, municipio de Santo Domingo Tonalá, Oaxaca, descrita como *Pinguicula rectifolia* por Speta y Fuchs (1989), y nos muestra que las plantas que crecen en el límite inferior de la distribución de la especie, entre 700 y 1500 m s.n.m., en sitios protegidos, con vegetación de bosque tropical caducifolio o subcaducifolio, se han adaptado ya a las condiciones de un clima más estable e isotérmico, en el que las plantas no necesitan formar “rosetas de invierno” para resistir la temporada seca más corta y posiblemente sin influencia de heladas.

El color de la flor también es variable. Ha sido registrado por los colectores como morado, azul, azul-morado, o en inglés blue, deep lavender, purple, deep purple y dark purple; sin embargo, la combinación de colores que se aprecia en las flores es más compleja. McVaugh la refiere como ...“corola púrpura, variando a lavanda-pálido, garganta con el borde rojo en ambos labios, labio inferior con una mancha blanca en la base.”

De acuerdo con Speta y Fuchs (1989), la corola en su cara superior es “hortense violet” (Ridgway XI/61b), con manchas más oscuras en el centro de color “violet purple” (XI/63-). La garganta está rodeada por pelos glandulares blancos, una mancha blanca en forma de lengua se extiende hacia el lóbulo central del labio inferior. La cara posterior es de color “pale hortense violet” (XI/61f).

Esporádicamente se pueden encontrar en las poblaciones con coloración normal individuos con flores totalmente blancas, como el ejemplar de *E. González 454* (IEB), del estado de Querétaro, lo que se interpreta como la expresión fortuita de una combinación de alelos recesivos, situación que rara vez se observa en las poblaciones naturales. Una

descripción detallada de la variación en el color de la flor del “complejo *moranensis*” se ha hecho en la parte introductoria.

Hábitat: Crece en laderas húmedas y sombreadas, muy empinadas, en las paredes de cañadas y barrancas o en la orilla de arroyos; se establece en suelo somero, arenoso y rico en materia orgánica, forma grupos densos sobre bordos, peñascos, rocas, taludes y excepcionalmente se puede encontrar como epífita sobre el tronco de los árboles. Prefiere los sitios húmedos y protegidos de la insolación directa y con frecuencia está acompañada por musgos, selaginelas, helechos y otras plantas herbáceas umbrófilas.

Ocupa un intervalo altitudinal que va de (770-)1000 a 2800(-3200) m. Puede penetrar hacia su límite inferior en el bosque tropical caducifolio o subcaducifolio o en matorrales xerófilos, en cañones profundos o a lo largo de cañadas protegidas con alta humedad ambiental; entre 1000 y 2600 m de altitud coincide frecuentemente en su distribución con los bosques de encinos, o el bosque mesófilo de montaña, compuesto por *Acer*, *Carpinus*, *Clethra*, *Cupressus*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Podocarpus*, *Pinus*, *Quercus* y *Taxus*; entre 1500 y 1800 m s.n.m. se encuentra en la asociación de *Pinus greggii*, *Quercus polymorpha* y *Juniperus flaccida*; entre 2200 y 2500 m se ha colectado en bosque de *Pinus cembroides* con *Juniperus flaccida* y *Juniperus deppeana*; de 2400 a 2700 m en bosques de *Pinus teocote* y *P. pseudostrobus*; también llega a incursionar en bosques de *Pinus patula* y *Pinus montezumae*, mientras que en su límite superior ocasionalmente alcanza el bosque de *Abies religiosa*.

Las poblaciones de esta especie siguen con cierta fidelidad los afloramientos de rocas sedimentarias del Cretácico, aunque se pueden encontrar también sobre sustrato de origen ígneo, principalmente en los estados de Michoacán, Guerrero, México y Oaxaca (Fig. 45).

Distribución: Se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Oriental y sus estribaciones en los estados de Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro e Hidalgo, en donde se interrumpe para continuar en Michoacán, México, Guerrero, Veracruz, Oaxaca, Chiapas y Guatemala en Centroamérica. Las citas de esta especie del Cerro Brujo en el departamento de Chiquimula en Guatemala y del Cerro Miramundo en el departamento de Santa Ana en El Salvador, señaladas por Casper (1966b) y de El Salvador y Honduras mencionadas por Gibson (1974), se deben a la determinación errónea de ejemplares de *Pinguicula mesophytica*.

Ejemplares revisados: MÉXICO. NUEVO LEÓN: Municipio de Zaragoza; Cuauhtémoc, *G. B. Hinton et al.* 24322 (IEB); Dulces Nombres, and just east of border into Tamaulipas (25°N, 99.5°-100.5°W), *F. G. Meyery D. Rogers* 2762 (BM, GH, MO); Dulces



Fig. 45. Distribución conocida en México y Guatemala de *P. moranensis* var. *moranensis*.

Nombres, *G. B. Hinton et al.* 24303 (IEB). TAMAULIPAS: Municipio de Gómez Farías; Canyon del Diablo, ca. 7 km NW Montecristo, 5 km SE of Carabanchel, *P. S. Martin* H30 (MICH); Pocitos, near Rancho del Cielo, above Gómez Farías, *R. L. Dressler* 1847 (MEXU, MO, TEX); near 26°6' N, 99°15' W. Indian Springs, 5 km of Rancho del Cielo and 8 km WNW of Gómez Farías, *L. E. Gilbert* 62 (TEX); Indian Springs, Rancho del Cielo, *A. Richardson* 351 (TEX); Rancho del Cielo and environs, *M. B. Webster* 181 (TEX); Agua Zarca, *H. Puig* 7266 (ENCB); vicinity of "La Perra", 9.5 km NW of Gómez Farías, *G. Diggs* y *M. Nee* 2393 (F, XAL); vicinity of Rancho del Cielo Biological Station, ca. 7 km WNW of Gómez Farías, along forest trail to Ojo de Agua de los Indios, *A. Reznicek* y *R. F. C. Naczi* 8437 (MICH); la I griega, entre Agua Linda y La Fábrica, Rancho del Cielo, *A. Contreras* 484 (IEB); Desviación al Escobar, Rancho del Cielo, *A. Contreras* 486 (IEB), La Perra, Rancho del Cielo, *A. Contreras* 485 (IEB); desviación del camino de Julilo a La Perra, *A. Contreras* 479 (IEB). Municipio de Güémez; 3 km al SW de Los San Pedro, *F. González-Medrano* 17287 (MEXU). Municipio de Hidalgo; 59 km al W de El Barretal, *F. González-Medrano* 2376 (MEXU). Municipio de Tula; Ejido Allende (Aniceto Medrano) 30 km al

NW de Ocampo, *L. Hernández 1442* (MEXU, UAT); 10 km NW El Progreso, which is 18 km NW of Ocampo, *L. R. Stanford, K. L. Rotherford y R. D. Northcraft 1101* (DS, GH, MO, NY). SAN LUIS POTOSÍ: Municipio de Ciudad del Maíz; mountains about 10 miles NE of Ciudad del Maíz (17 miles by road), *R. McVaugh 10455* (MICH). Municipio de Ríoverde; Cerro El Agujón, 30 km al SW de Ríoverde y 10 km al E de El Zapotal, camino a las minas de fluorita, *A. García M. y L. Vargas 1382* (IEB, MEXU, XAL); Las Canoas, *C. G. Pringle 4021* (MEXU). Municipio de Zaragoza; km. 42 F.C. Potosí-Ríoverde, Sierra de Alvarez, alt. 2300-2400 m, *F. W. Pennell 17781* (MEXU); Sierra de Álvarez, 22-25 road-miles ESE of San Luis Potosí, *R. McVaugh 12268* (MICH); 1.7 miles east of Zaragoza, *M. Kimnach 123* (MEXU). GUANAJUATO: Municipio de Atarjea; Los Pinitos, cerca de Carricillo, *E. Ventura y E. López 7885* (IEB). Municipio de Iturbide; Mountains ESE of San José Iturbide and about 5 miles W of Cerro Zamorano, near summits called Mesa del Gato, *R. McVaugh 10390* (MICH). Municipio de San Luis de la Paz; La Ventana, Mesas de Jesús, *E. Ventura y E. López 7842* (IEB). Municipio de San Miguel Allende; Cerro Los Picachos, *Rocío Hernández 639* (MEXU). Municipio de Xichú; Xichú, arriba del pueblo en el camino a San Luis de la Paz, *J. Kishler 611* (MEXU); Rincón Las Calabazas, 10 km al S de Xichú, *E. Ventura y E. López 6557* (ENCB, IEB, XAL); Santa Rosa, 12 km al SW de Xichú, *E. Ventura y E. López 6574* (IEB, MEXU); El Puerto Chiquito, *E. Ventura y E. López 8513* (IEB, MEXU, XAL). QUERÉTARO: Municipio de Cadereyta; Parador El Tepozán, km 14 carretera Vizarrón-San Joaquín, *E. Carranza 3921* (IEB); Parador El Tepozán, *S. Zamudio 9109* (IEB); *ibid.*, *S. Zamudio y E. Pérez C. 9321* (IEB). Municipio de Colón; about 2 mi. below summit of Cerro Zamorano, *M. F. Denton 1977* (ENCB, MICH); vertiente S del Cerro Zamorano, cerca de Los Trigos, *J. Rzedowski 43244* (ENCB, IEB, MEXU); vertiente S del Cerro Zamorano, *E. Carranza y S. Zamudio 4007* (IEB). Municipio de Jalpan; 7 km al SW de Jalpan, camino a La Yerbabuena, *R. Fernández 2523* (ENCB, NY); 2-3 km al E de La Parada, *B. Servín 16* (IEB); 4-5 km al E de La Parada, *B. Servín 47* (IEB); 3-4 km al W de La Parada, *B. Servín 770* (IEB); *ibid.*, *B. Servín 816* (IEB); 4 km al NE de San Pedro El Viejo, sobre el camino a la Yerbabuena, *J. Rzedowski 43028* (ENCB, IEB). Municipio de Landa; cerca de Santa Inés, próxima a Tilaco, *J. Rzedowski 42989* (ENCB, IEB); 10 km al NW de El Madroño, sobre el camino a Tres Lagunas, *J. Rzedowski 44124* (ENCB, IEB); 2 km al S del Puerto del Malpaís, *E. Carranza 594* (IEB); aprox. 2 km al SE del Parador Santa Martha, *E. Carranza 899* (IEB); 1 km al S del Parador Santa Martha, *S. Zamudio y E. Pérez C. 9428* (IEB); El Calvario, 1 km al W de El Aguacate, *H. Rubio 374* (IEB); Cañada de Las Avispas, *S. Zamudio y E. Carranza 7349* (IEB); Joya del Hielo, *S. Zamudio 6613* (IEB); *ibid.*, *S. Zamudio y E. Carranza 7186* (IEB); Puerto del Zoyatal, ± 6 km al N de Acatitlán de Zaragoza, *E.*

González-Ponce 383 (ENCB, IEB, MEXU); 4 km al SE de Agua Zarca, *H. Rubio* 408 (ENCB, IEB, MEXU, XAL); Tierras Coloradas, ± 3 km al W de El Madroño, *E. González-Ponce* 409 (ENCB, IEB); 1.5 km al SE de La Yesca, *H. Rubio* 566 (IEB); La Alberquilla, ± 2 km al NW de La Yesca, *E. González-Ponce* 456 (IEB); Cerro Las Avispas, camino a Xilitla, *C. Guzmán* 189 (IEB); 1.5 km al SW de El Naranjo, *H. Rubio* 1511 (IEB, MICH, MO); ± 5 km al N de Otates, *E. González-Ponce* 1395 (IEB); 1 km al NW de El Sabinito, *H. Rubio* 1530 (IEB, UAMIZ); Cerro Grande 6-7 km al NW de La Lagunita de San Diego, *B. Servín* 630 (IEB). Municipio de Pinal de Amoles; El Bernalito, *R. Fernández* 1547 (ENCB, IEB, MEXU); 3 km al SW de Santa Águeda por el camino a Los Pinos, *S. Zamudio* y *E. Carranza* 6562 (IEB); Joya de los Granadillos, 3 km al S de Los Pinos, *S. Zamudio* y *E. Carranza* 6564 (IEB); 1.5 km al NE de Pinal de Amoles, *S. Zamudio* y *E. Carranza* 6504 (IEB); 4 km al N de Pinal de Amoles, *S. Zamudio* y *E. Carranza* 7265 (IEB); 2 km al NE de Pinal de Amoles sobre la carretera a Jalpan, *J. Rzedowski* 43111 (ENCB, IEB); entre El Madroño y Pinal de Amoles, *M. Cházaro et al.* 4919 (IEB); 4 km al NNE de Pinal de Amoles, *E. Carranza* 1493 (IEB); cerca de Huazmazontla, 13 km al NE de Pinal de Amoles, *J. Rzedowski* 48401 (IEB). Municipio de San Joaquín; 13 km al NW de San Joaquín, por el camino a Bucareli, *S. Zamudio* 7300 (IEB); Ruinas Las Ranas, 2 km al N de San Joaquín, *R. Fernández* 3308 (ENCB). Municipio de Tolimán; alrededores de El Derramadero, *J. Rzedowski* 50068 (IEB). HIDALGO: Municipio de Cardonal; 7 km al N de Cardonal, *L. González-Quintero* 2878 (ENCB, MICH). Municipio de Huasca; Hda. San Miguel Regla, *F. Miranda* 4482 (MEXU); 1 km al S de San Miguel Regla, *R. Hernández* y *Vásquez* 3448 (MEXU). Municipio de Jacala; barranca de Los Mármoles, *L. González-Quintero* 1263 (CAS); Highway N of Jacala, *H. E. Moore, Jr.* 7 (BH, GH, MEXU); about 10-15 miles S of Jacala, *A. R. Hodgdon*, *M. S. Hodgdon*, *R. Nevill* y *F. Healey* 5639 (GH); Jacala, *A. E. Perkins* y *J. M. Hall* 3246 (CU). Municipio de Metztlán; trailsides, slopes and ravines by Río Panotlán, between Zacualtipán and Olotla on road to Metztlán, *H. E. Moore, Jr.* 2388 (BH); *ibid.*, *H. E. Moore, Jr.* 3278 (BH, GH, MICH). Municipio de Tenango de Doria; 3 km al W de Tenango de Doria, *R. Hernández M.* 3384 (MEXU, MO); 5 km al W de Tenango de Doria hacia Metepec, *R. Hernández M.*, *A. García* y *R. Hernández V.* 4241 (MEXU, WIS); camino de Tenango de Doria a Metepec, 2 km al S de Tenango, *D. H. Lorence* y *R. Hernández* 4925 (IEB, MEXU). Municipio de Venado; 9 km al NE de Metzquitlán a lo largo de una cañada, *F. González-Medrano et al.* 7943 (MEXU). Municipio de Tlanchinol; 2.6 miles S on Mex. 105 from its jct. with Mex 105 to Ontonga [Otonogo], 6.2 miles N of Ixtlahuaco, *S. y G. Jones* y *E. Manrique* 5559 (MICH). Municipio de Zimapán; 4.5 mi N of Posada del Rey, on Méx. 85, *J. A. Mears* 250 (TEX); San Vicente, *G. L. Fischer s. n.* (MO); *ibid.*, *M. Taylor-Edwards* 836

(DS, MO, TEX); km 257, N of Zimapán, *I. Schnooberger 8002A* (MICH); 13.2 miles N of northern turnoff to Zimapán along Hwy. 85, 4.9 miles S of Durango, *T. F. Daniel 390* (MICH); alrededores de Verdosas, *V. M. Huerta B. 1470* (IEB); 16 miles N of Zimapán cutoff junction on Mexican Hwy. 85, *R. M. Straw y M. Forman 2069* (MO, RSA); near Puerto Ignacio Isidro Díaz, along Mex. 85, N of Zimapán, *D. Spellman, J. Dwyer, J. Vaughan y R. Wunderlin 994* (MO); 35 miles N of Zimapán, *F. A. Barkley 17M257* (F); Höben westh. Jacala, *H. Heine 34* (M); Jacala, *V. H. Chase 7399* (F); Jacala, near km 278 on highway N of Jacala, *H. E. Moore Jr. 1768* (GH); Hwy. 85, ca. 1 mi N of El Cobrecito, *G. Nesom 4378* (MEXU, TEX); Barranca de San Vicente near km 238 on highway between Zimapán and Jacala, *H. E. Moore, Jr. 2621* (BH, GH); on road from km 240 on highway to Encarnación, *E. Atchison 491* (BH); near Puerto Ing. Isidro Díaz, km 230-35 on highway between Zimapán and Jacala, *H. E. Moore Jr. y C. E. Wood, Jr. 3769* (BH). MICHOACAN: Municipio de Ciudad Hidalgo; 4 km al NW de San Pedro Jácuaro por el camino a Los Azufres, *S. Zamudio 4172* (CHAPA, F, IEB). Municipio de Maravatío; Cerro Gordo, 12 km carretera Maravatío-Contepec, *J. S. Martínez 1599* (ENCB, IEB, UAMIZ, XAL). Municipio de Morelia; Cerro Azul, vicinity of Morelia, *G. Arsène 6033* (MO, P); Agua Zarca, camino a Pico Azul, *E. García L. y E. Pérez C. 4034* (IEB). Municipio de Nuevo Parangaricutiro; Cerro Tancítaro, 2-3 km al NW de El Tejamanil, *I. García y J. A. Machuca 4609* (CIMI). Municipio de Ocampo; top of Bosques de San Francisco, ca. 10 km E of Ocampo (ca. 20 km NE of Zitácuaro) (19°35' N, 100°14' W), *H. H. Iltis, R. Koeppen y F. Iltis 296* (ENCB, MICH, WIS). Municipio de Queréndaro; Puerto Garnica, *H. Díaz-Barriga y S. Zamudio 2785* (ENCB, IEB, MICH, XAL); Cerro Garnica, *E. Carranza y S. Zamudio 4225* (IEB); Real de Oztumatlán, 11 km al SSE de Queréndaro, *J. Rzedowski 40017* (ENCB, IEB). Municipio de Quiroga; Cerro Tzirate, *C. López Campos 1070* (ENCB, IEB, MEXU, MICH); Cerro El Tocús, *J. M. Escobedo 1531* (IEB, XAL). Municipio de Senguio; 7 km SE de Senguio, *J. L. Brunguber, A. Espejo, J. Ibarra y G. Segura 123* (UAMIZ). Municipio de Zitácuaro; Zitácuaro-Cerro de los Carpinteros, *G. B. Hinton et al. 11989* (MICH, NY, RSA); along Hwy. 15, 3.2 mi W of México-Michoacán state line, *Wieder, Dunn, Bennett y Torke 131* (ENCB, UMO); ladera W del Cerro del Cacique, *G. Ibarra C. 188* (MEXU); 1 km de Macho de Agua, carretera Zitácuaro-Toluca, *R. Torres 13287* (IEB); road north from San Felipe Los Alzati to San Cristobal, ca. 12 km N of Zitácuaro (ca. 19°33' N, 100°23' W), *H. H. Iltis, R. Koeppen y F. Iltis 329* (ENCB, MICH, WIS). ESTADO DE MEXICO: Municipio de Almoloya de Alquisiras; Plan Viejo, cerca de Almoloya de Alquisiras, *C. H. Ramos 196* (F); Municipio de Ixtapan, 6 miles N of Ixtapan, *E. D. Barkley y F. A. Barkley 37471* (GH); Ixtapan, *G. B. Hinton 2924* (GH). Municipio de Sultepec; cercanía de Sultepec, *E. Matuda y cols. 29204* (MEXU); Sultepec, *E. Matuda et al. 38083* (MEXU); *ibid.*, *E. Matuda 38221*

(CAS); 3 km al N de Sultepec, *D. García-Saucedo 191* (ENCB, MICH). Municipio de Temascaltepec; Comunidad, Temascaltepec, *G. B. Hinton et al. 843* (BM, NY); along México 130 just SW of La Comunidad, *R. E. Weaver 2198* (MEXU); Cajones, Distrito de Temascaltepec, *G. B. Hinton et al. 7975* (F, GH, LL, MO, NY, PH, RSA, TEX); 3 km al NE de Oxtotilpan, sobre la carretera a Toluca, *J. Rzedowski 20862* (MICH); 47 km S of Toluca on road to Temascaltepec, *D. Bates, O. Blanchard y P. Fryxell 1664* (BH, NY); 54 km de la carretera Toluca-Temascaltepec, 15 km al W de Temascaltepec, *A. Espejo, T. Chehaibar, R. Grether y H. Quero 1808* (UAMIZ); 14.5 km NE of Temascaltepec, *S. A. Reisfield 1256* (WIS). Municipio de Texcaltitlán; Slopes of Nevado de Toluca, 51 km S of jct. of roads to Sultepec and Temascaltepec on highway 130 to Temascaltepec, *K. Roe, E. Roe, S. Mori y J. Rzedowski 1799* (F, MICH, NY, WIS). Municipio de Tonatico; Tonatico, *E. Matuda y cols. 27757* (MEXU). Municipio de Valle de Bravo; Zitácuaro-Capulín, Valle de Bravo, *G. B. Hinton 11866* (MICH, NY, RSA); Valle de Bravo, 8.VII.1971, *E. Salas G. s.n.* (ENCB); Refugio del Salto, Valle de Bravo, *J. Peñaloza 753* (CAS). Municipio de Villa Guerrero; 5 km N of Villa Guerrero at km 119 on highway 55 (18°55' N, 99°30' W), *K. Roe y E. Roe 1829* (ENCB, MICH, WIS). Municipio de Zacualpan; Cerro La Corona, Zacualpan, *E. Matuda 30342* (ENCB, MEXU); camino a 3 Coronas, Zacualpan, *E. Matuda 38578* (ENCB); Entre Corona y Zacualpan, *E. Matuda 38690* (CAS, LL, MEXU, WIS). GUERRERO: Municipio de Ahuacuotzingo; 9 km al E de Ajuatetla, *J. L. Contreras 2013* (FCME). Municipio de Chichihualco; 12 km al E de Chichihualco camino a Chilpancingo, *E. Martínez y F. Barrie 5726* (MEXU); 8 km al SE de Chichihualco, sobre el camino a Chilpancingo, 7.VII.1966, *V. Velázquez s.n.* (ENCB, MEXU); entre Laguna y Lagunita en el camino a Filo de Caballo, 30.VIII.1969, *E. Halbinger s.n.* (MEXU); rd. from Milpillas to Atoyac de Alvarez, 9 mi. WSW of Xochipala, *W. Thomas, J. Raulins y O. Shales 2823* (NY). Municipio de Copalillo; 6 km al NW de Zicapan, *R. Gutiérrez y L. Marín 107* (FCME). Municipio de Chilpancingo de los Bravo; microondas road up Cerro Alquitrán, marked "El Tejocote" on hwy. 95 W of Mazatlán, ca. 6.5 km from hwy. 95, *W. R. Anderson 12862* (IEB, MICH); Omiltemi, *M. Sousa 3141* (MEXU). Municipio de Iguala; Cañón de La Mano, 1902-1908, *H. Gadow s.n.* (BM). Municipio de Taxco; Taxco, 23.VII.1936, *R. Q. Abbott s.n.* (ENCB); Cruz del Rosario, 7 km al NW de Taxco, sobre el camino a Tetipac, *J. Rzedowski 26016* (ENCB); 2 km al SW de la entrada al Parque Cerro del Huizteco, *R. Rendón 130* (FCME); 2 km al SW de la entrada al Parque Cerro del Huizteco, *S. Ramírez y R. Rendón 82* (FCME); 1 km al SE de la entrada al Parque Cerro del Huizteco, *L. González, G. Toríz y O. Vega 155* (FCME); 10 mi. NE of Taxco, *C. L. Hitchcock y L. R. Stanford 7084* (CAS, CU, F, GH, NY, POM); Xitinga road above La Presa and near Taxco, *A. Yates y J. E. Wilcox 169* (RSA). Municipio de Tixtla; Cerro del Pacho,

1 km al S de Tixtla, *S. Zona, O. Dorado, R. Torres y E. Sandoval* 184 (RSA); wet banks 6.6 miles from Chilpancingo on road to Chilapa, *H. E. Moore, Jr. y G. S. Bunting* 8839 (BH, MEXU); 4 km al E de Tixtla, o sea 25 km al E de Chilpancingo, *L. Rico, E. Martínez y O. Téllez* 475 (MEXU). Municipio de Tlacotepec; Teotepec, District of Galeana, *G. B. Hinton* 14442 (LL). PUEBLA: between Acatlán and Huajuapán de León on Route 190 (km 340), *J. T. Mickel* 752 (MICH). VERACRUZ: Municipio de Chiconquiaco; Cuesta Grande de Chiconquiaco, entre Acatlán y Chiconquiaco, *M. Cházaro* 1282 (XAL). Municipio de Naolinco; La Cascada, *F. Ventura* 14212 (ENCB, MEXU, TEX, XAL). Municipio de San Andrés Tenejapa; entre San Andrés Tenejapa y El Naranjo, *V. Vázquez T.* 449 (F, K, MEXU, WIS, XAL); Barrio Quiñatla, por el camino de Orizaba a Zongolica, *S. Zamudio* 9148 (IEB). OAXACA: Distrito del Centro; Cerro San Felipe, *C. Conzatti* 4007 (MEXU); Sierra San Felipe, *Ch. L. Smith* 856 (NY); San Felipe del Agua *Y. Saiki M-186* (F); SE slopes of Cerro San Felipe, along Mex. Hwy. 175 to Ixtlán de Juárez, 2.8 km below (S of) summit at La Cumbre, 12 km (by air) NE of Oaxaca, *C. M. Corcoran et al.* 1655 (WIS); upper slopes of Cerro San Felipe above San Felipe, ca. 12-14 km NNW of Oaxaca (17°9' N; 96°18' W), *H. H. Iltis, R. Koeppe y F. Iltis* 1252 (WIS); Municipio de Río Verde [sic. no hay municipio de Río Verde en Oaxaca]; vertiente S del Cerro de San Felipe, *M. Sousa, O. Téllez y A. S. Magallanes* 5657 (MEXU). Distrito de Coixtlahuaca; 6 km al NW de San Pedro Nopala, Cerro Pericón, 18°51' lat. N, 97°34' long. W. *A. Salinas, D. Frame, P. Tenorio y A. García F-3320* (F, MEXU); Cerro Pericón, 5 km al N de San Pedro Nopala, *A. García, D. Frame, P. Tenorio, y A. Salinas* 2331 (F, MEXU); *ibid.*, *A. Salinas, P. Dávila, R. Medina, P. Tenorio y A. Ramírez* 5441 (MEXU); Cerro Verde, 5 km al S de Coixtlahuaca, *A. García, D. Frame, P. Tenorio, A. Salinas y C. Rincón* 2356 (MEXU); Cerro Pericón, al NW de San Pedro Nopala, municipio de Tamazulapan, *P. Tenorio* 8956 (F, MEXU, RSA); *ibid.*, *P. Tenorio, A. Salinas, A. García M. y D. Frame* 11615 (MEXU, RSA); Cerro Pericón, 24 km al N de Tamazulapan, camino a San Pedro Nopala, *R. Torres, A. García y L. Cortés* 9566 (MEXU); camino de ruta 190 a Coixtlahuaca, *D. H. Lorence y A. García M.* 4763 (IEB, MEXU); Cerro Cusarhu, 2 km al NW de Tlacotepec, *R. Cruz-Cisneros* 2292 (ENCB); Cerro Ñate 3.5 km al SW de Magdalena Jicotlán, municipio de Tlapiltepec, *R. Cruz-Cisneros* 2036 (ENCB). Distrito de Cuicatlán; 5.5 km adelante de San Pedro Jocotipac, por la carretera a Nduayaco, *A. Salinas, G. Flores y E. Martínez* 4367 (IEB, MEXU, MO); 49 km al NE de Telixtlahuaca, camino a Domingullo, *C. Delgadillo* 215 (MEXU); 32 km al N de Telixtlahuaca, o 56 km al S De Cuicatlán, *A. Salinas, A. Colwell y S. O'Okein* 5118 (MEXU); Telixtlahuaca-Tomellín, 2 km N Cieneguillas, bei el Moral, *B. Leuenberg y Schiers* 2756 (B, MEXU); 13 km N of Telixtlahuaca along road to Cuicatlán, *D. E. Breedlove* 26738 (CAS); 7 km al NW de Nacaltepec, *S. Zamudio* 5617 (IEB, XAL);

Cerro El Veinte, ca. 7 km al S de Tonaltepec, municipio de Nacaltepec, 17°33' N, 96°58' W, *A. Salinas y V. Juárez 7033* (MEXU). Distrito de Etla; 4 km al N de Telixtlahuaca, en El Veinte, *O. Téllez y J. Simmons 4122* (MEXU). Distrito de Huajuapán de León; 23 km al NW de Huajuapán de León, camino Ciénega-Zahuatlán, *O. Téllez, M. Sousa y B. Schubert 5924* (IEB, MEXU, XAL); 6 km al E de Sto. Domingo Yolotepec, o 19 km al W de Silacayoapilla, *O. Téllez, M. Sousa y B. Schubert 5938* (MEXU); Puente Morelos, Presa El Boquerón, 3 km al NE de Tonalá, carr. a Huajuapán de León, municipio de Santo Domingo Tonalá, 17°15' N, 97°58' W, *A. Campos V., R. Torres e I. Calzada 4917* (MEXU); Cañón de Tonalá, cerca de Tonalá, *J. Rzedowski 34913* (ENCB, IEB); Cañón de Tonalá cerca del Puente Morelos, *S. Zamudio y G. Ocampo 11044* (IEB). Distrito de Ixtlán; El Cebollar, municipio de Ixtepeji, *F. Ventura 16386* (ENCB, MEXU, XAL); ruta 175 Tuxtepec-Oaxaca, ca. 15 km al N de la desviación de Comaltepec, *D. H. Lorence y R. Cedillo T. 3159* (MEXU); 1.8 mi. E of ruta nacional 175 at La Cumbre on dirt road to Yurila, *R. E. Gereau y G. J. Martin 1942* (MO, OAX); 2.5 miles NE of Guelatao on Hwy. 175 to Tuxtepec, *G. y J. Davidse 9751* (MO); 14 km al N de Ixtlán, sobre el camino a Tuxtepec, municipio de Ixtlán, *R. Fernández 2416* (BM, CHAPA, ENCB, IEB, MO, RSA, XAL); “Llano Verde”, (ca. 12 km ESE of Ixtlán de Juárez, Lat. ca. 17°18' N; long. 96°22' W), *W. L. Graham y M. W. Frohlich 1008* (MICH); Sierra de Juárez, Llano Verde, ca. 15 km al NE de Calpulalpan, *D. H. Lorence, G. Martin y R. Cedillo T. 3263* (CAS, ENCB, MEXU, MO, NY, XAL); along trail from San Pedro Nolasco (lat. ca. 17°18' N, long. 96°25' W) to Llano Verde, *G. McPherson 811* (ENCB, MICH); 5 km al W de Yolox along camino nacional, municipio de Yolox, *G. J. Martin 458* (CAS, MEXU, MO); Cerro del Pájaro, Macuiltianguis, *R. Lucero 13* (ENCB, XAL); N of Oaxaca in the mountains along the road leading E from Ixtlán de Juárez, about 2-4 miles from the town, between Hallberg’s Rancho Teja and the small town of Navidad de Ixtlán, *C. M. Taylor 2331* (ENCB). Distrito de Juxtlahuaca; Río Mixteco rumbo a Pueblo Viejo, 12 km NW de San Juan Mixtepec, municipio de San Juan Mixtepec, 17°22' N, 97°51' W, *J. Reyes S. 253* (MEXU). Distrito de Miahuatlán; San Francisco Ozolotepec, above Miahuatlán, *G. B. Hinton et al. 26609* (IEB); 4 km al N del Campamento Río Molino, entre San José del Pacífico y Suchixtepec, *A. García M. y R. Torres 1612* (IEB, MEXU); Campamento San Mateo, 14 km al W de San Jerónimo, municipio de San Jerónimo, *R. Hernández, M. Franco y H. Susan 5184* (FCME, MO); Espuelas de San Antonio, 13.5 km al SW de San Jerónimo Coatlán, brecha a Piedra Larga, municipio de San Jerónimo Coatlán, lat. 16°12' N, long. 96°57' W, *A. Campos V. 1829* (MEXU); 11.5 km al SW de San Jerónimo Coatlán, brecha a Piedra Larga, municipio de San Jerónimo Coatlán, *A. Campos V. 2213* (MEXU); Espuelas de San Antonio, 13.5 km al SW de San Jerónimo Coatlán, brecha a Piedra Larga, municipio de San Jerónimo

Coatlán, *G. Toriz y A. Campos* V. 937 (MEXU); 1 mile south of pass on Hwy. 175 between Oaxaca and Pochutla, 51 miles north of Pochutla, 8 miles north of San Luis Pacífico, *O. F. Clarke 18512-13* (TEX); Hwy. 75 ca. 24 miles N of Pochutla, *D. H. Norris y D. J. Taranto 16108* (CAS, MICH); 15 km (by road) SE of Miahuatlán on road to Puerto Angel in high mountains of Sierra Madre del Sur, *B. Marcks y C. Marcks 1041* (LL, WIS); Neverías, 3 km S of Miahuatlán, *G. B. Hinton et al. 26694* (IEB); La Sirena, Miahuatlán, *G. B. Hinton et al. 26377* (IEB); S of Oaxaca along hwy. 175, 19.3 mi S of Miahuatlán, *G. J. Breckon y M. E. Breckon 735* (WIS); km 110 carretera 175, Oaxaca-Puerto Angel, *L. M. González, R. Ramírez, R. González y E. Salcedo 4307* (WIS); along hwy. 175 between Pochutla and Oaxaca, 0.5 km by road N of San José del Pacífico, 34 km by road S of Miahuatlán, *G. Diggs et al. 3951* (WIS). Distrito Mixe; Zempoaltepetl, near Ayutla, *W. H. Camp 2736* (CU, GH, MICH, NY). Distrito de Nochixtlán; terracería a Ojo de Agua, 5 km al S de La Herradura (56 km al NO de Oaxaca) carretera Oaxaca-Izúcar de Matamoros, municipio de Santo Domingo Nuxoa, *S. D. Koch y E. E. Terrell 8734* (CHAPA); El Boquerón, ca. de 4 km al S de San Miguel Huautla y W de Sta. Ma. Ocotlán, *A. Salinas T. y R. Martínez 5989* (CAS, MEXU, RSA). Distrito de Pochutla; 10 km al SSW de San Miguel Suchixtepec, sobre el camino a Pochutla, *J. Rzedowski 21101a* (ENCB, MICH); San José del Pacífico, camino a Pochutla, *M. Ulloa y R. Hernández 241* (MEXU); Hwy. 75, ca. 24 miles N of Pochutla, *D. H. Norris y D. J. Taranto 16108* (CAS, MICH); 3 mi S of Suchixtepec, *G. L. Webster, G. Breckon y S. Lynch 17381* (GH, MEXU, MO); 2 miles south of San Miguel Suchixtepec, Pacific slopes of Sierra Madre del Sur, along road to Puerto Angel, *W. R. Anderson y Ch. Anderson 4789* (ENCB); along Hwy 175 about 1.9 mi SW of San Miguel Suchixtepec, *W. D. Stevens, M. J. Donoghue y M. L. Scott 2488* (ENCB). Distrito de Putla; 4 km al NE de la desviación a Tlaxiaco, carr. Putla-Tlaxiaco, *R. Torres, M. L. Torres y C. Martínez 7246* (IEB, MEXU). Distrito de Sola de Vega; along Hwy 131, about 12.5 mi. SW of Sola de Vega, *W. D. Stevens 1350* (ENCB, MO); 8 miles SW of Sola de Vega along the road to Puerto Escondido, *G. y J. Davidse 9671* (MO). Distrito de Tehuantepec; Municipio de Tenango, 4 km al N de San Miguel Tenango, 16°19' N, 95°35' W, *C. Martínez R. 1400* (MEXU). Distrito de Teposcolula; Mixteca Alta, 3 km al SW de Tamazulapan, camino a Chilapa, *A. García M. y D. H. Lorence 713* (CAS, FCME, IEB, MEXU); Barranca de Arroyo Seco, 2 km al S de Las Pilas, *A. García M. 1128* (IEB, MEXU); 3 km al W de Tamazulapan, camino a Chilapa, *A. García M., D. Frame y F. Mérida 2297* (F, MEXU); 6 km al E de Tejuapan por la carretera a Suchistlahuaca, 17°40' lat. N, 97°25' long. W, *A. Salinas, P. Tenorio y J. Sánchez-Ken 5621* (MEXU). Distrito de Teotitlán; between Teotitlán del Camino and Huautla de Jiménez, *G. L. Webster, G. Breckon y S. Lynch 17288* (GH, MEXU); 21.2 km W of Teotitlán del Camino, *B. Bartholomew et al. 3152* (CAS); 27.1 mi. E of Teotitlán del Camino along gravel road to

Huautla de Jiménez, *J. y K. Utley* 6622 (MEXU); 8 km al SW de Plan de Guadalupe, 37 km al SW de Huautla de Jiménez, *R. Torres y J. L. Villaseñor* 5048 (MEXU); km 61 carretera Teotitlán del Camino-Huautla de Jiménez, Sierra Mazateca, *L. M. González, R. Ramírez, R. González y E. Salcedo* 4174 (WIS); 8 km by road NNW of Huautla (3 km by air) at the “Puente de Fierro”, municipio de Huautla, *S. Solheim y S. Reisfield* 1302 (WIS, XAL); 24 km al NE de Teotitlán del Camino, carr. a Huautla, *R. Cedillo T., R. Torres y L. Cortés* 1631 (MEXU, XAL); 16.8 to 25.6 km by road from Teotitlán del Camino, on road to Huautla de Jiménez, *W. R. Anderson y Ch. Anderson* 4677 (ENCB, MICH); 3 km al E del Puerto de La Soledad, carretera a Huautla, municipio de San Jerónimo Tecóatl, 18°10' N, 97°00' W, *P. Tenorio L., R. Romero de T. y P. Lozano* 5857 (MEXU); Sayatitla, municipio de Mazatlán, *M. Sousa, O. Téllez y T. Germán* 8169 (MEXU, MO); La Cruz, 3 km al E de Vigastepec, camino Teotitlán del Camino a Huautla, municipio de Vigastepec, 18°11' N, 97°00' W. *A. Ramírez R. 31* (MEXU); km 20.2 de la carretera Teotitlán-Huautla, La Cruz, municipio de Vigastepec, *A. Salinas* 7428 (MEXU). Distrito de Tlacolula; km 14 del camino Teotitlán del Valle-Benito Juárez, *S. C. Solano y M. A. Vara* 212 (CHAPA, ENCB, MEXU). Distrito de Tlaxiaco; Sierra Madre del Sur, 35 km N of Putla on road to Tlaxiaco at km 113, *K. Roe, E. Roe y S. Mori* 423 (WIS); 6 km al SW de Cugula carr. Tlaxiaco-Putla, *R. Torres C. 6702* (MEXU); 3.7 km al NE de Ojite, cerca de Tlaxiaco, *R. Torres, M. L. Torres y C. Martínez* 7158 (MEXU); 4 km al NE de la desviación a Tlaxiaco, carretera Putla-Tlaxiaco, *R. Torres y C. Martínez* 7246 (MEXU); Sierra Madre del Sur, 12 km (by road) S of Tlaxiaco along road to Putla, *K. Roe, E. Roe y S. Mori* 394 (ENCB, F, MICH, WIS). Distrito de Zaachila; 12 km al W de Zaachila, carretera Zaachila-San Antonio, *L. Rico, R. Torres y R. Cedillo* 348 (MEXU); 7 km al SW de Santiago Clavellina, hacia San Antonio Huitepec, *R. Torres y R. Cedillo T. 1296* (MEXU). Sin distrito definido: Croissant sur les rocher humide à Arumbaro, *M. Ghiesbreght* 228 (P). CHIAPAS: Municipio de Amatenango del Valle; Amatenango del Valle, *Alush Shilom Ton* 2163 (DS). Municipio de Cintalapa; SE of Cerro Baul on the border with the state of Oaxaca, 16 km NW of Rizo de Oro, along a logging road to Colonia Figueroa, *D. E. Breedlove y A. R. Smith* 31387 (DS). Municipio de Huistan; desv. Aoquen y Las Flores, carretera San Cristóbal-Ocosingo, *J. G. García, K. Ostler y V. Isaman* 249 (XAL). Municipio de Jitotol; Río Hondo, 6.5 km N of Jitotol along road to Pichucalco, *D. E. Breedlove y R. F. Thorne* 21418 (DS, MEXU, MICH, MO). Municipio de Las Rosas; 3 miles S of Aguacatenango, along road to Pinola Las Rosas, *D. E. Breedlove* 14551 (DS, MEXU, TEX, WIS). Municipio de Porvenir; Mt. Male near Porvenir, *E. Matuda* 4708 (F, GH, LL, MEXU, MO, NY). Municipio de Pueblo Nuevo Solistahuacán; Pueblo Nuevo Solistahuacán, *E. W. Lathrop* 6566 (DS). Municipio de San

Andrés Larrainzar; near the summit of Chuchil Ton, NE of Bochil, *D. E. Breedlove 26763* (DS). Municipio de San Cristóbal de las Casas; about 4 miles S of Las Casas, *A. J. Sharp 45431* (MEXU); near Rancho Nuevo, about 9 miles southeast of San Cristobal de Las Casas, *D. E. Breedlove 9209* (DS, F, MICH); along road to Chanal, 16-20 km east of Chilil, *D. E. Breedlove 41435* (DS); Rancho Nuevo, km 7 carretera San Cristóbal-Comitán, *J. G. García F. 327* (XAL); sobre el camino a Tenejapa, *H. Díaz-Barriga 6481* (IEB). Municipio de Siltepec; Frailesca, *E. Matuda 5238* (F, MEXU). Municipio de Soconusco; R. Montes de Oca, 1883, *M. Urbina s.n.* (MEXU). Municipio de Tenejapa; steep wooded slope at the Sumidero in Tenejapa Center, *D. E. Breedlove 9285* (DS, ENCB, F, MICH, NY, TEX); Sumidero de Yochib, paraje Kotolté, *Alush Shilom Ton 747* (CAS, LL, MEXU, NY); Ojo del Río Yashanal, *Alush (Shilom) Méndez Ton 4421* (ENCB, MO, RSA). Municipio de La Trinitaria; Lagos de Montebello, *M. C. Carlson 7367* (MEXU); Montebello National Park, *M. Denton 1648* (MICH); Lagunas de Montebello, 7.X.1978, *W. Schwabe s.n.* (B); Lagos de Montebello, 42 km NE of La Trinitaria, *D. E. Breedlove y A. R. Smith 22298* (DS); along the Comitán River at its sumidero, Lagos de Montebello, 42 km NE of La Trinitaria, *D. E. Breedlove y R. F. Thorne 21229* (DS); Los Lagos, 3 miles NW of Rancho San José, which is 34 miles SE of Comitán, *C. Carlson 2259* (MICH); Lagunas de Montebello National Park, near Sumidero of Río Comitán, *D. E. Breedlove 36933* (DS); Lago Tsikaw in the Lagos de Montebello, *Alush Shilom Ton 2637* (MICH); Laguna Pojoj near Lago Tsikaw, Lagunas de Montebello National Park, *D. E. Breedlove 37052* (DS, MO); 4 km E of Laguna Tsikaw near Dos Lagos, *D. E. Breedlove 38918* (DS); near Cinco Lagos, Lagunas de Montebello National Park, *D. E. Breedlove 53319* (CAS); Paso del Soldado, Parque Nacional Lagunas de Montebello, 16°17' N, 91°49' W, *A. Espejo, L. Pacheco, S. Hernández y M. Martínez 1152* (CHAPA, ENCB, UAMIZ). Municipio de Tuxtla Gutiérrez; El Sumidero, 22 km N of Tuxtla Gutiérrez, *D. E. Breedlove y A. R. Smith 21586* (DS). Municipio de Unión; Volcán del Tacaná, *E. Matuda 2779* (MEXU, MICH, NY). Municipio de Venustiano Carranza; 5 km of Aguacatenango along road to Pinola Las Rosas, *D. E. Breedlove y J. Strother 46389* (CAS). Municipio de Zinacantán; Zinacantán center valley floor, *R. M. Laughlin 398* (DS); on trail from Zinacantán center to Ixtapa, near paraje Vo'bits, *R. M. Laughlin 942* (MEXU, WIS); 1 mile west of Nabenchauk along Mexican Highway 190, *D. E. Breedlove 9499* (DS, MICH); near Navenchouc, *T. McDougall H401* (NY); Near Nachih, Zinacantán, *D. E. Breedlove 24828* (DS); Paraje Pij, *D. E. Breedlove 50033* (CAS); below Paraje Navenchouc, *D. E. Breedlove 51843* (CAS). GUATEMALA. HUEHUETENANGO: Tocquin, Sierra Cuchumatanes, *L. R. Holdridge 2350* (F); about 10 km southwest of Huehuetenango, *L. O. Williams, A. Molina y P. W. Terua 22511* (F); along

Río Selegua, opposite San Sebastián H., *J. A. Steyermark* 50488 (F, NY); Sierra de los Cuchumatanes, above Chiantla, *P. C. Standley* 65658 (F); about Laguna de Acubil, east of Huehuetenango, *P. C. Standley* 82728 (F); dry rocky hills N of Chiantla, *P. C. Standley* 82584 (F); Chiantla, *A. F. Skutch* 1943 (F); between Tojqui and Caxin bluff, summit of Sierra de los Cuchumatanes, *J. A. Steyermark* 50154 (F). QUICHE: 2 km S Cunen in Richtung Sacapulas, *H. Förther* 2687 (M); 2 km S of Chichicastenango, *W. E. Harmon* 2239 (MICH, UMO); near junction of Nebaj road with road between Sacapulas and Cunen, *G. R. Proctor* 25137 (F, MO); Chichicastenango, *M. Lewis* 922 (F); forested barranco south of Chichicastenango, *P. C. Standley* 62414 (F); San Signon, *Heyde y Lux* 3823 (NY); road to Chichicastenango, *L. M. Andrews* 537 (NY); Santa Cruz del Quiché und Provinz Totonicapan, 23.VIII.1961, *W. Schwabe s.n.* (B). SAN MARCOS: barrancos S and W of Tajumulco, northwest slopes of Volcán Tajumulco, *J. A. Steyermark* 36560 (F); vicinity of town of Tajumulco, northwestern of Volcán Tajumulco, *J. A. Steyermark* 36920 (F). QUETZALTENANGO: Volcán Zunil, *J. A. Steyermark* 34770 (F). TOTONICAPAN: km 171 highway to Quetzaltenango, *A. Molina, A. R. Molina y J. A. Molina* 31331 (ENCB, F); Pala Chiquita, *J. D. Boeke y S. Utzschneider* 2909 (NY). SOLOLA: 10 miles from Lake Atitlán on old road, *I. Knobloch* 2316 (MICH). CHIMALTENANGO: 7.6 km E of Patzum, *W. E. Harmon y J. D. Dwyer* 2586 (ENCB, K, MO, UMO); plains near Tecpan, *A. F. Skutch* 399 (DS, MICH); barranco de La Sierra, southeast of Patzum, *P. C. Standley* 61677 (F); Chocoyos, *L. O. Williams* 13140 (F); road to Panajachel between Los Idolos and Chocoyos, *A. Molina, W. C. Burger y B. Wallenta* 16202 (F). BAJA VERAPAZ: Santa Rosa, *H. von Tuerckheim* 1228 (NY); *ibid.*, *W. E. Harmon y J. A. Fuentes* 2153 (MO); bei S. Rosa, *F. C. Lehmann* 1459 (BM). GUATEMALA: Guatemala City, cultivada, *F. R. Fosberg* 27229 (POM, RSA). EL PROGRESO: between Calera and middle slopes of quebradas of Volcán Siglo, *J. A. Steyermark* 43014 (F). Ejemplares sin departamento definido: Au O Teupeu Pirraya & R. Negro, *F. C. Lehmann* 1517 (BM); km 74 ruta nac. 1, *K. Lind* 122 (WIS).

Discusión: *Pinguicula moranensis* fue descrita por Kunth en *Nova Genera et Species Plantarum* en 1817, a partir de colectas realizadas por Humboldt y Bonpland, supuestamente en los alrededores de la mina de Morán, en la Sierra de Pachuca, Hidalgo. El tipo y un isotipo están depositados en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de París (P) (Fig. 46). Casper (1966b) los describe y afirma que no se puede dudar de su identidad.

Si bien no hay duda de que los ejemplares de Humboldt y Bonpland depositados en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de París son el material tipo de la especie, no resulta clara su procedencia. De acuerdo con lo asentado en el protólogo y con

los datos que aparecen en las etiquetas de los ejemplares, éstos se colectaron en los alrededores de la mina de Morán en el estado de Hidalgo (“habitat in Novae Hispaniae collibus justa Moran”, “crescit locis temperatis prope Moran Mexicanorum”).

Después de varios viajes a la región en busca de la Mina de Morán, se comprobó que sus ruinas se encuentran cerca de la población de Real del Monte, en donde se exploró en busca de las plantas de *Pinguicula moranensis*.

El resultado de estas exploraciones fue sorprendente, ya que las plantas de *Pinguicula* que crecen en los alrededores de la antigua Mina de Morán no coinciden con las descritas por Kunth ni con el tipo de *Pinguicula moranensis* depositado en París, de las que difieren por las “hojas de invierno” ovadas o lanceoladas, con el ápice agudo, que se agrupan apretadamente formando una roseta muy compacta.



Fig. 46. Fotografías del ejemplar tipo de *Pinguicula moranensis* Kunth in Humb. Bonpl. et Kunth, depositado en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de París (P). A. Ejemplar tipo de Humboldt y Bonpland 4117; B. “Roseta de invierno” con hojas espatuladas, redondeadas en el ápice, típicas de la especie.

Estos ejemplares coinciden más bien con los descritos por Hooker en 1846 bajo el nombre de *Pinguicula orchidioides*, y que en este trabajo se reconocen como *P. moranensis* var. *neovolcanica*.

Si las plantas que crecen en los alrededores de la Mina de Morán en el municipio de Real del Monte no corresponden con las descritas bajo el nombre de *P. moranensis* ni coinciden con el tipo, entonces queda pendiente averiguar de dónde provienen los especímenes preservados en el Museo Nacional de Historia Natural de París.

Al revisar los ejemplares de *Pinguicula moranensis* depositados en los herbarios consultados se encontró que las plantas que tienen mayor parecido con el tipo presentan “rosetas de invierno” extendidas con hojas espatuladas de ápice redondeado a obtuso y se distribuyen principalmente sobre sustrato de rocas calizas en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Veracruz, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas.

Humboldt y Bonpland estuvieron en el estado de Hidalgo del 15 al 27 de mayo de 1803. Durante su estancia en la Sierra de Pachuca establecieron su base en las instalaciones de la Mina de Morán, en las cercanías de Real del Monte, desde donde visitaron varias localidades de la región; entre las que se pueden mencionar El Cerro del Jacal, el Cerro de las Navajas, los basaltos columnares y la cascada de Santa María Regla, los manantiales termales de Atotonilco El Grande, el Puente de la Madre de Dios y las formaciones antropomórficas de los Órganos de Actopan (Stevens-Middleton, 1956).

Basándose en la información anterior, es posible suponer que los especímenes tipo de *P. moranensis* debieron provenir de algún sitio cercano a Real del Monte, en donde predomina el sustrato de rocas calizas y que fue visitado por Humboldt y Bonpland durante su estancia en la Sierra de Pachuca.

Para tratar de confirmar la hipótesis anterior, se realizó un viaje al estado de Hidalgo en mayo de 1999, con el fin de explorar algunos de los sitios visitados por los mencionados naturalistas. Se recorrió el camino entre Actopan, Atotonilco El Grande y Real del Monte, visitando las localidades llamadas Los Órganos de Actopan, El Puente de Dios (o Puente de la Madre de Dios) y la Mina de Morán. A lo largo de este trayecto se comprobó que tanto en los cerros cercanos a Actopan como en la Sierra de Pachuca predomina el sustrato de rocas ígneas andesíticas y sólo en el Puente de Dios afloran rocas calizas; al parecer ésta es la única localidad de las visitadas en la región por Humboldt y Bonpland con tales características.

En las paredes del cañón del río que pasa por el Puente de Dios se encontraron algunas plantas de *P. moranensis* creciendo sobre suelos calichosos en laderas inclinadas, sombrea-

das y húmedas, con orientación norte; tales plantas coinciden completamente con la descripción de la especie y con los especímenes tipo, por lo que es muy probable que ésta sea la verdadera localidad de procedencia de los ejemplares tipo (Zamudio, 1999b).

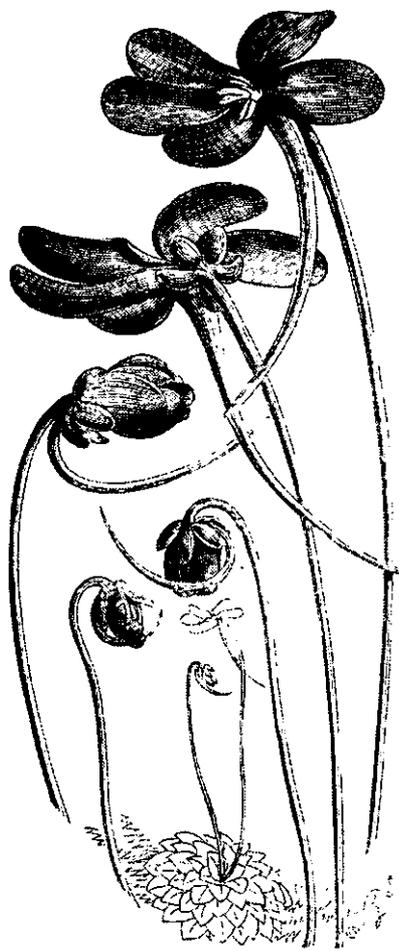
En el presente trabajo se consideran como sinónimos de *Pinguicula moranensis* var. *moranensis* los siguientes nombres: *Pinguicula caudata* Schldtl., *P. flos-mulionis* Morren, *P. bakeriana* Sander, *P. rosei* Watson, *P. potosiensis* Speta et Fuchs, *P. rectifolia* Speta et Fuchs y, parcialmente, *P. macrophylla sensu* McVaugh et Mickel.

Pinguicula caudata fue descrita por Schlechtendal en 1832 a partir de colectas realizadas por Schiede en septiembre de 1829 en la Cuesta Grande de Chiconquiaco, Veracruz. Durante muchos años todas las plantas del complejo *P. moranensis* fueron referidas a esta especie hasta que Casper (1966a y 1966b) la relegó a la sinonimia de *P. moranensis*. La observación del material tipo más la colecta de plantas en las cercanías de Chiconquiaco han confirmado la relación de estas plantas con la variedad típica de *P. moranensis*.

Pinguicula flos-mulionis Morren fue descrita a partir de plantas cultivadas por Jacob-Makoy en Lieja, provenientes de semillas colectadas por O. de Malzinné en Paso del Macho, Veracruz. Al parecer no existe un ejemplar tipo que respalde este nombre, por lo que la ilustración de la lámina XXVII, aparecida en la publicación original, que muestra una planta con “roseta de verano” y tres flores grandes, puede considerarse como el tipo.

A pesar de que se ha explorado en los alrededores de Paso del Macho en busca de estas plantas, hasta ahora no se ha encontrado ninguna población de *Pinguicula* en ese lugar. Las plantas localizadas más cerca proceden del Barrio Quiñatla (Platanal), en el municipio de San Andrés Tenejapa, Veracruz, las que coinciden en cierto grado con la descripción de *P. flos-mulionis*, pero no tenemos la seguridad de que sean iguales a las colectadas por O. de Malzinné en Paso del Macho o sus cercanías. Aquí se considera a esta población como una variante de *P. moranensis* situada en el extremo oriental de su área de distribución.

Pinguicula bakeriana y *P. rosei* fueron presentadas como novedades en dos notas cortas en la revista *The Gardeners' Chronicle* (Sander, 1881 y Watson, 1911), y al parecer no se hizo una descripción formal ni existen tipos; sin embargo, las ilustraciones permiten establecer una liga directa con *P. moranensis* var. *moranensis*, sobre todo porque en ambos casos las plantas se muestran en floración con la “roseta de invierno”, la que es extendida sobre el suelo y está formada por numerosas hojas crasas con el ápice retrorso. Las características de la flor, con espolón largo y los lóbulos de la corola obovado-cuneados, reafirman esta decisión (Fig. 47).



A



B

Fig. 47. Ilustraciones de: A. *Pinguicula bakeriana*, tomada de Sander (1881); y B: *P. rosei*, reproducida de Watson (1911).

Pinguicula potosiensis fue descrita a partir de plantas colectadas 48 km al este de San Luis Potosí, en el camino a Río Verde, por Renate Ehlers; no se ha podido observar el holotipo depositado en el herbario de Speta, ni el isotipo depositado en LI. Sin embargo, la planta representada en la ilustración coincide en todos sus rasgos con *Pinguicula moranensis* var. *moranensis*; además, otros especímenes observados de la Sierra de Álvarez corresponden también con esta variedad, por lo que *P. potosiensis* se considera sólo un sinónimo más.

En el caso de *P. rectifolia* existen varias dudas acerca de la validez de la especie. Según Speta y Fuchs, ésta se reconoce fácilmente por las flores delicadas con una garganta verde que no se presenta en otras especies de la sección *Orcheosanthus* y por la “roseta invernal” con 30 a 45 hojas rectas, lanceoladas. No se ha podido revisar el tipo depositado en el herbario particular de Speta, pero se han observado varios ejemplares colectados en el Cañón de Tonalá, municipio de Santo Domingo Tonalá, Oaxaca, considerado como la localidad tipo y al parecer sólo se trata de una variante de *P. moranensis*. Como se describen las “hojas de invierno”, parece tratarse de hojas de la etapa transicional entre la “roseta de verano” y la de “invierno” y recuerda el comportamiento de la población de La Barranca de Poxtla, Tlaltetela, Veracruz, en la que ya no se forma una verdadera “roseta de invierno”, sino que las hojas simplemente reducen su tamaño sin cambiar de forma para resistir la temporada seca.

Pinguicula moranensis var. *moranensis* es un taxon muy complejo y polimórfico; las poblaciones estudiadas muestran algunas diferencias de una localidad a otra. Además de la variación ya descrita en la forma y disposición de los lóbulos de la corola, también se han detectado algunas desigualdades en la forma y disposición de las “hojas de invierno”, como se describe a continuación.

La variante típica se caracteriza por la “roseta de invierno” abierta o extendida sobre el suelo, con numerosas hojas espatuladas a anchamente espatuladas, dispuestas laxamente, el ápice es redondeado a obtuso, retrorso, densamente pubescente con pelos glandulares de color blanco. Las mismas plantas pueden producir en ocasiones “rosetas de invierno” más compactas que permanecen semienterradas durante la temporada adversa del año, en la que se mantienen los ápices de las hojas retrorsos y pubescentes (Fig. 48A).

En el estado de Oaxaca, en los alrededores de Tlaxiaco, la “roseta de invierno” es más o menos abierta, de 1(1.5) a 2 cm de diámetro, con 30 a 60(80) hojas carnosas, verdes o teñidas con tonos rojizos en la base, más o menos erectas, oblongas a espatuladas, de ápice obtuso a redondeado, retrorso, glandular-pubescentes en el tercio superior. Cuando la roseta se observa desde arriba, sólo se notan los ápices de las hojas de forma triangular (Fig. 48B).

Esta variante se distribuye en el estado de Oaxaca y es posiblemente la misma que crece en los estados de Guerrero y Michoacán; su peculiar “roseta de invierno”, con las hojas crasas y el ápice obtuso, retrorso, la distingue de la forma anteriormente descrita. Las flores suelen ser también de color púrpura más intenso u oscuro. El dibujo de *Pinguicula bakeriana* Sander podría representar a esta forma.

En la región de Tenango de Doria, en el estado de Hidalgo, se encuentra una población que muestra una condición extrema en la forma y disposición de las “hojas de invierno”. La “roseta de invierno” es compacta, de 15 a 25 mm de diámetro, con (30)40 a 60(70) hojas carnosas, erectas, subpecioladas, elípticas a oblanceoladas, con el ápice obtuso a redondeado, retrorso, glandular pubescente (Fig. 48C).

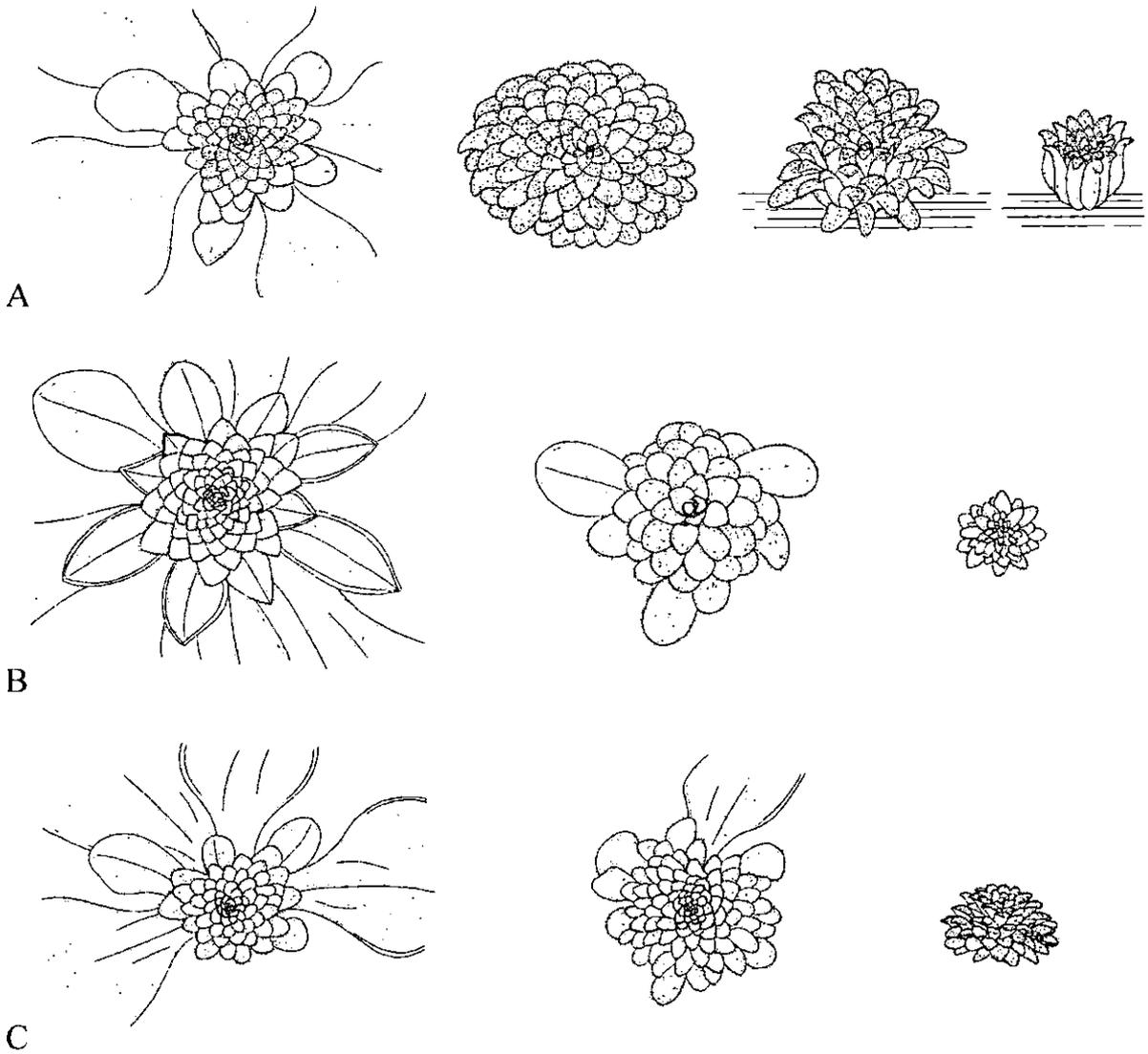


Fig. 48. Variación de las “rosetas de invierno” en *Pinguicula moranensis* var. *moranensis*. A. De Querétaro; B. De Oaxaca; C. De Tenango de Doria, Hidalgo.

Las hojas crasas y el ápice retrorso le dan la apariencia de un pequeño maguey, en el que se aprecian con mucha facilidad los ápices triangulares. Esta forma puede considerarse como una condición extrema que hasta ahora sólo se conoce de la mencionada localidad.

Al parecer en una misma población pueden encontrarse varias formas de la “roseta de invierno”, dependiendo de las condiciones microambientales en que se encuentre la planta.

Pinguicula moranensis Kunth in Humb., Bonpl. et Kunth var. **neovolcanica** Zamudio, Acta Bot. Mex. 49: 27. 1999. Tipo: México. Hidalgo: Barrio Escobar, cerca de la antigua mina de Morán, municipio de Real del Monte, bosque de encinos con *Quercus mexicana*, alt. 2500 m, 17.VIII.1993, S. Zamudio 9144 (holotipo IEB).

P. sodalium Fourn., Bull. Soc. Bot. Fr. 20: 67. 1873. Tipo: México. Veracruz: Orizaba, F. Müller 114 (isotipos NY!, P!).

P. orchidioides sensu Hooker, Bot. Mag. 72: tab. 4231. 1846, non *P. orchidioides* DC.

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas; “roseta de invierno” compacta, en forma de bulbo, de 10 a 20(30) mm de diámetro, con 30 a 70(80) o más hojas carnosas, pecioluladas, lanceoladas, a oblongo-lanceoladas, de 10 a 30 mm de largo, por 2 a 6 mm de ancho, ápice agudo u obtuso, glabras excepto en el ápice en donde son escasamente pubescentes y cilioladas en el haz. Pedúnculos 1 a 5(7) por planta, erectos, de 100 a 200(320) mm de largo, de 2.5 mm de diámetro en la base, adelgazándose paulatinamente hasta 1 mm en el ápice, glandular-puberulentos en el ápice, glabros hacia la base. Flores de 25(30) a 40(60) mm de largo (incluyendo el espolón); corola violáceo-purpúrea; polen (4)5 a 6-colporado. Número cromosómico desconocido (Fig. 49).

Fenología: La floración se inicia en el mes de junio, alcanza su máximo entre agosto y septiembre, pudiendo extenderse hasta noviembre. Ocurre después de que el crecimiento de las “hojas de verano” ha empezado o cuando éstas están plenamente desarrolladas y no se presenta o es muy rara con la “roseta de invierno”.

El crecimiento de las “hojas de verano” se inicia durante el mes de abril, las hojas alcanzan su talla máxima de agosto a octubre. En los meses de noviembre y diciembre se forma la “roseta de invierno” y conforme ésta se desarrolla las “hojas de verano” se van secando y son cada vez más chicas. La “roseta de invierno” existe durante los meses secos del año, de diciembre a mayo, y permanece enterrada o semienterrada hasta la siguiente primavera.

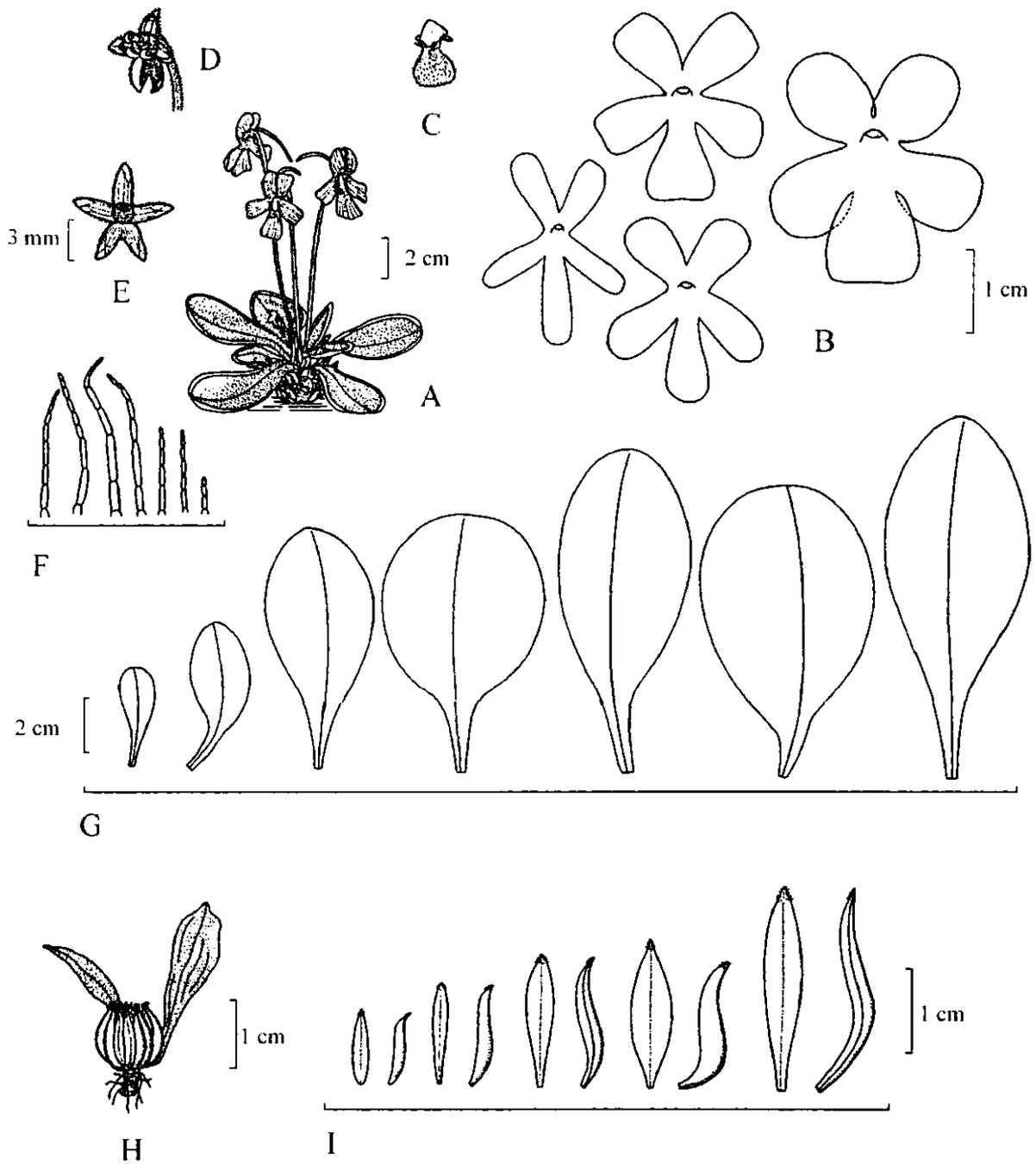


Fig. 49. *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica*. A. Hábito, dibujo tomado de Hooker (1846); B. Corolas vistas de frente mostrando la variación de los lóbulos de la corola; C. Ovario, tomado de Hooker (1846); D-E. Cáliz, D. tomado de Hooker (1846); F. Pelos del interior del tubo; G. Serie de "hojas de verano" mostrando diferentes tamaños y formas; H. "Roseta de invierno"; I. Serie de "hojas de invierno".

El color de la flor ha sido registrado por los colectores como azul, morado, violeta, rosa, solferino, guinda, rosa oscuro, lila y en inglés como: purple, scarlet, rosy-lavender to bluish-purple, dark pink to lavender, pinkish-purple, deep violet-purple, dark purple, bright mauve-pink, bright purple-pink, magenta with eye white, reddish pale with white eye.

Hábitat: Crece sobre rocas o suelo somero de origen ígneo, en taludes muy inclinados de cañadas o laderas sombreadas, con orientación norte o noreste; en áreas con vegetación de bosques de encino, pino-encino u oyamel, aunque en algunas ocasiones se puede encontrar en pastizales o matorrales de origen secundario. Se ha registrado entre (1300)1500-2900(3300) m de altitud.

Distribución: Se distribuye ampliamente sobre las montañas del sector centro-oriental del Eje Volcánico Transversal, en los estados de Distrito Federal, Guerrero, Hidalgo, México, Michoacán, Morelos, Tlaxcala, Puebla y Veracruz (Fig. 50).

Ejemplares revisados: MEXICO. HIDALGO: Municipio de Apan; near Rancho Los Voladores, 5 km SW of Apan, *R. C. West C-30* (WIS). Municipio de El Chico; Sabanilla, *Hno. E. Lyonnet 111* (MEXU); El Chico *I. Berlin 71* (ENCB); *ibid.*, *F. Medellín 82* (ENCB); Cerro de Las Ventanas, *F. Medellín 346* (ENCB); alrededores del Cerro de Las Ventanas, *J. Rzedowski 33279* (ENCB); Cerro de Las Ventanas, 6 km al N de Pachuca, *C. Jiménez 95* (ENCB); Cortinas de La Bruja, *R. Hernández 384* (IEB); *ibid.*, *R. Hernández 388* (IEB, MEXU); La Peña, Parque Nacional El Chico, *S. Zamudio 9344* (IEB). Municipio de Real del Monte; Real del Monte, *M. Martínez 15062* (S); Sierra de Pachuca, ridge ca. 2 km S of Real del Monte, *J. H. Beaman 2754* (ENCB, GH, NY, TEX); 2 km al WSW de Real del Monte, *M. Medina 378* (IEB, MEXU); Peñas Largas, *G. García R. 635* (ENCB, MEXU); 5 km al SE de Mineral del Monte, *P. Barquín y L. Zamora 749* (IEB); Barrio Escobar, cerca de la antigua mina de Morán, *S. Zamudio 9343* (IEB); Peñas de los Gachupines, above Pueblo Nuevo on road from Real del Monte to El Chico, *H. E. Moore, Jr. y C. E. Wood, Jr. 4089* (BH, MICH). Municipio de Tenango de Doria; 10 km al E de Metepec, hacia Tenango de Doria, *R. Hernández M. y R. Hernández V. 4710* (MEXU); 7 km al NE de Metepec, *R. Hernández M. 7257* (MEXU); camino entre Metepec y Tenango de Doria, ± 22 km NNE de Tulancingo, *S. D. Koch 75185* (CHAPA, ENCB, MEXU); 30 km al NW de Tulancingo, camino entre Metepec y Tenango de Doria, 19 km al N de Metepec, *E. Cárdenas S. 170* (CHAPA); camino entre Metepec y Tenango de Doria, 17 km al NNE de Metepec, *G. Ricaño Z. 49* (CHAPA). MICHOACAN: Municipio de Tlalpujahuá; S Tlalpujahuá, 30.IV.1908, *M. L. Diguét s.n.* (P); 1 km al SE de Tlalpujahuá por la brecha



Fig. 50. Distribución conocida de *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica*.

a Tlalpujahuilla, S. Zamudio y H. Díaz-Barriga 4515 (IEB); \pm 2 km al SE de Tlalpujahua, E. Carranza 2690 (IEB); Cerro Peña Blanca, Ejido San Francisco de los Reyes, S. Zamudio e I. García 3942 (IEB). Municipio de Zinapécuaro; Las Adjuntas, carretera Queréndaro-Maravatío, H. Díaz-Barriga y cols. 6755 (IEB, HAL); Las Adjuntas, S. Zamudio y E. Pérez C. 9166 (IEB); *ibid.*, S. Zamudio y E. Pérez C. 9238 (IEB). MEXICO: Municipio de Amecameca; Ixtaccíhuatl, C. A. Purpus 221 (MO); 3 km al NE de Santa Isabel Chalma, A. Pineda R. 759 (ENCB); Salto del Agua cerca de Amecameca, J. Rzedowski 34637 (ENCB); Tocinco, Agua Viva, L. Scheinvar y C. León 2242 (MEXU); 1 km al E de San Antonio, C. Escalera G. 154 (ENCB); *ibid.*, E. Díaz y A. Orozco 209 (MEXU). Municipio de Huixquilucan; Río Hondo, E. Matuda 26265 (MEXU). Municipio de Iztapaluca; Col. Agrícola Manuel Ávila Camacho, 11.IX.1966, C. Bolaños s.n. (DS, ENCB, MICH). Municipio de Lerma; Santa María Tlalmimiloapan, cerca de Lerma, J. Franco R. 33 (ENCB). Municipio de Nicolás Romero; 1 km al NW de Cahuacán, G. Guzmán G. 67 (ENCB, MEXU, UAMIZ); 5 km al SW de Cahuacán, L. González-Quintero 865 (ENCB,

MICH); 1 km al W de Cahuacán, *M. L. Osorio 2145* (IEB); 7 km antes de Tlazala de Fabela, por la carretera a la Presa Iturbide, *J. García, M. González e I. Hernández 1866* (CAS, CHAPA). Municipio de Ozumba; 1 km al S de Ozumba, *D. Gold 173* (MEXU). Municipio de Tepetzotlán; 6 km al N de Santiago Cuautlalpan, *J. Rzedowski 36134* (ENCB, MEXU). Municipio de Texcoco; 8 km al E de Coatlinchán, *J. Rzedowski 24056* (CAS, ENCB, MICH); 18 km al E de Texcoco, sobre la carretera a Calpulalpan, 22.V.1977, *J. García P. s.n.* (ENCB); *ibid.*, *J. Espinosa 56* (CHAPA, ENCB); Cerro Tezcutzingo, 7 km al E de Texcoco, *M. T. Pulido 47* (CHAPA, ENCB, FCME); Cerro Tezcutzingo, 6 km al E de Texcoco, San Miguel Tlaixpan, *J. García 1619* (CHAPA, MEXU); Santa María Tecuanulco, *E. Ventura 876* (IEB); *ibid.*, *E. Ventura 999* (IEB); San Pablo Ixayoc, *E. Ventura 1320* (IEB). Municipio de Tlalmanalco; Cerro de Santa Cruz, *F. Altamirano 5096* (MEXU); El Púlpero, San Rafael, *St. Pierre 2105* (P); San Rafael, *St. Pierre 2438* (P); *ibid.*, *St. Pierre 2439* (P); San Rafael, cerca de Amecameca, *J. Rzedowski 179* (ENCB); 3 km al E de San Rafael, vertiente W del Ixtaccíhuatl, *J. Rzedowski 19866* (DS, ENCB, MICH, TEX); San Rafael, *A. Mendoza 58* (ENCB, MICH, UMO, WIS); 4 km al E de San Rafael, 1.VII.1974, *M. A. Huerta s. n.* (FCME); 3 km al S de San Rafael, *M. Sousa 4593* (ENCB, MEXU); 1 km al NE de Santo Tomás Atzingo, *B. Osorio 281* (MEXU). DISTRITO FEDERAL: Pedregal de San Angel, *E. Lyonnet 111* (MEXU) (existe otro ejemplar con el mismo número de Sabanilla, El Chico, Hidalgo, del 18.IX.1934); Pedregal de San Ángel, en la parte occidental, *J. Rzedowski 1432* (ENCB); Cerro Xochitepec, cerca de Xochitepec, delegación de Xochimilco, *J. Rzedowski 24262* (ENCB). MORELOS: Municipio de Cuernavaca; Sierra de Morelos, *G. B. Hinton 17164* (ENCB, IEB, MEXU, MICH, XAL). Municipio de Huitzilac; Lakes of Zempoala, *I. K. Langman 2643* (PH); Lagunas de Zempoala, National Park, *C. M. Rowell 2044* (MICH, PH); Parque Nacional Lagunas de Zempoala, 12.7 km al SW de Huitzilac, *D. Ugent y R. Flores 1466* (WIS); Lagunas de Zempoala, *S. Walker 70,041* (K), Zempoala, carretera a Toluca, *J. Vázquez 2043* (MEXU); Parque Nacional Lagunas de Zempoala, *F. A. Barkley, G. L. Webster y Ch. M. Rowell 74* (TEX); *ibid.*, *J. G. Teer 60* (MEXU); *ibid.*, *J. A. Mitchell 55* (MEXU); *ibid.*, *L. B. Cole 47* (MEXU, MICH); *ibid.*, *H. G. Quiram 26* (MEXU); *ibid.*, *R. F. McAdams 34* (MEXU, MICH); *ibid.*, *F. W. Wyatt 85* (MEXU); *ibid.*, *J. D. Taylor 53* (MEXU); Lagunas de Zempoala, 15.VI.1958, *G. Guzmán s.n.* (ENCB); *ibid.*, 14.VI.1964, *M. Mendoza N. s.n.* (TEX); *ibid.*, 14.VI.1964, *A. Villamar C. s.n.* (ENCB); Laguna de Ojotongo, Lagunas de Zempoala, *E. R. García 15* (ENCB); Parque Nacional Lagunas de Zempoala, 3 km antes de llegar a la Laguna Zempoala por la carretera a Huitzilac, *A. Espejo y A. R. López F. 2443* (UAMIZ); Laguna Prieta, Zempoala, *J. Vázquez 2220* (ENCB); Ladera N del Ojo de Agua

de Atexcapa, Parque Nacional Lagunas de Zempoala, *J. Bonilla* 747 (MEXU, RSA); Lagunas de Zempoala, *S. Zamudio* y *E. Pérez C.* 9234 (IEB). Municipio de Puente de Ixtla; Tilzapotla, 3.5 km al SW camino al Cerro Frío, *A. Bonfil* 337 (UAMIZ); camino (veredas) de El Zapote a Cerro Frío, *A. Espejo*, *A. R. López-Ferrari* y *A. Flores* 3863 (IEB). Municipio de Tepoztlán; cerca del Parque (Sierra de Tepoztlán), *F. Miranda* 186 (MEXU). Municipio de Tetela del Volcán; camino de San Andrés Hueyapan hacia Tlacotepec, *B. M. Reyes* 1148 (UAMIZ); aproximadamente 3 km al E de Tetela del Volcán, parte alta de la Barranca de Amatzinac, *A. Espejo* 3302 (IEB, UAMIZ). Municipio de Tlayacapan; 1.5 km de la Capilla de Tránsito, Col. El Plan Cerro El Sombrerito, lat. 18°56'06" N, long. 98°59'10" W, *R. Cerros* T. 62 (UAMIZ). Ejemplares sin municipio definido: barranca Mexicapa, *J. Vázquez* 2578 (MEXU). PUEBLA: Municipio de Chapulco; 5 km al SE de Azumbilla, carretera rumbo a Vicente Guerrero, *J. Sánchez-Ken* 284 (MEXU, RSA). Municipio de Cholula; Cerro Teotón, lado oriente de San Pedro Yancuictlalpan, 19°04'30"-19°04'50" lat., 98°29'-98°27'30" long., *M. Tlapa* y *G. Ubierna* 871 (MEXU); Tlalmilolpa, lado poniente de San Pedro Yancuictlalpan, 19°4'30" N, 98°29'-98°30'40" W, *M. Tlapa* y *G. Ubierna* 1095 (MEXU). Municipio de Coxcatlán; above Coxcatlán between Apalan and the top of Cerro Chichiltepec, *C. E. Smith Jr.*, *F. A. Peterson* y *N. Tejeda* 3834 (F, MEXU). Municipio de Cuautinchán; Cerro Partido al N de Cuautinchán, *Lazcano-Olivos* 134 (FCME, IEB). Municipio de Chignahuapan; barranca de Ocoxicuaya, Chignahuapan, *R. Hernández* 2166 (MEXU). Municipio de Honey; alrededor de la estación hidroeléctrica "La Trinidad", camino Honey-Pahuatlán, km 10 desv. de la carr. Tulancingo-Tampico, *M. Ishiki* 1807 (IEB). Municipio de Pahuatlán; Straßenrad von Pahuatlán del Valle, *W. Schwabe* 1987 (B). Municipio de Puebla; barranca de Manzanilla (alrededores de Puebla), 15.IV.1909, *Hno. Antonio (G. Nicolás)* s.n (MEXU, P). Municipio de Quimixtlán; 4 km antes de llegar a Patlanalan, *M. Cházaro* 2420 (ENCB, MEXU, XAL). Municipio de San Martín; 5 km al NE de San Nicolás Tepoztitlán, *F. González-Medrano*, *V. Jaramillo*, y *J. L. Villaseñor* 1423 (MEXU). Municipio de San Nicolás de Los Ranchos; camino lado S de Santiago Xalitzintla, *M. Tlapa* y *G. Ubierna* 135 (MEXU, IEB); camino al Cerro Campanario, por el lado NW de Santiago Xalitzintla, *M. Tlapa* y *G. Ubierna* 301 (MEXU); Santiago Xalitzintla 19°05' N, 98°28' W, *P. Tenorio* 15124 (MEXU); Cañada Grande lado NW de San Pedro Yancuictlalpan, *M. Tlapa* y *G. Ubierna* 2135 (IEB). Municipio de Tecamachalco; El Ocotál, *F. Ventura* 5717 (CAS, ENCB, MICH); cerro al E de Tecamachalco, *P. Tenorio* y *C. Romero de T.* 14170 (MEXU); 4 km al NE de Tecamachalco rumbo a Tehuacán, *F. González-Medrano*, *V. Jaramillo*, *P. Ruiz*, *J. L. Villaseñor* y *S. Singer* 911 (MEXU). Municipio de Tepetzintla; Cerro Chiquinahuimazatl, al W de Tepetzintla, *A. Campos V.*, *G. Toriz* y *P.*

Tenorio 485 (MEXU). Municipio de Tetela de Ocampo; 3.3 mi E of Tetela de Ocampo on dirt road to Huahuaxtla (Zacapoaxtla), *C. P. Cowan, M. Luckow y N. Jacobson 5514* (CAS, NY). Municipio de Teziutlán; Las Texaxacas, cerca de La Capilla, *F. Ventura 1256* (ENCB, MEXU, MO, XAL); Las Coles, *F. Ventura 18486* (ENCB, IEB). Municipio de Tlahuapan; km 72 near Tlahuapan, *E. M. Norman 635* (BH). Municipio de Zapotitlán; km 55 El Mirador, a 13 km al W de Zapotitlán de Méndez, rumbo a Tepango, *A. Delgado S. 1408* (MEXU). Municipio de Zautla; Santa Cruz, *F. Ventura 22276* (IEB, XAL). Ejemplares sin municipio definido: Sierra de Chalchi, *F. Miranda 3544* (MEXU); San Fernando, *L. W. Boege 185* (CAS, FR, MEXU); Tepoxuchil, *G. Arsène 1393* (MEXU, P); moist bench near river Puente del Emperador near La Venta, *A. J. Sharp 44345* (MEXU); on Río Otlati, 72 km SE México City, *J. N. Weaver 855* (GH); Osthang des Iztaccihuatl oberhalb der Orte San Juan Tlale und San Juan Tetla, *H. Ern 355* (FR); Chinantla, Dp. Puebla, *F. J. Liebmann 2681* (GH, MO). TLAXCALA: Municipio de Calpulalpan; La Soledad, 28.V.1975, *J. Cibrián-Tovar s.n.* (FCME). Municipio de Santa Ana Chiautempan; Barranca de Santa Ana Chiautempan, 22.V.1963, *Tichy s.n.* (FR). Municipio de Tlaxco; Peñón del Rosario (19°41' N; 98°13' W), 24 km E of Apan, on Tlaxcala-Puebla border, *R. C. West Q-27* (MICH, WIS). Municipio de Totolac; Cerro Coahuzi, *R. Acosta P. 2171* (XAL). Ejemplares sin municipio definido: barranca crossing on 41 mi Hwy. from Apizaco to Tlaxcala, W-NW slopes of La Malinche, *Mayfield, A. L. Hemple y A. Jack 933* (MEXU); Barranca de Herrerotla, San Francisco, Mt. Malinche, *E. K. Balls 4844* (BM, GH, K). VERACRUZ: Municipio de Acajete; La Joya, *F. Ventura 15989* (ENCB, MEXU, MO, XAL); La Joya, *F. Ventura 17481* (CHAPA, F, MEXU, MO, XAL); 10 km al S de Las Vigas, carretera Xalapa-Perote, *A. García M. y cols. 3233* (IEB, MEXU). Municipio de Acatlán; Acatlán, orilla de arroyo, *F. Ventura A. 5022* (CAS, ENCB, MICH, TEX, UMO); Acatlán, *F. Ventura 13991* (ENCB, MEXU, XAL). Municipio de Acultzingo; 5 km del límite de los estados de Puebla y Veracruz, autopista Veracruz, *L. I. Nevling Jr. y A. Gómez-Pompa 1330* (F, MEXU, XAL); 4 km SW de Acultzingo on Hwy 150 at km 283, *K. Roe, E. Roe y S. Mori 1281* (MEXU, MICH, WIS). Municipio de Atzalan; La Florida, km 5 carr. Atzalan-Tlapacoya, *F. Ventura 80* (ENCB); “Puente de Rieles”, 4 km al NE de Altotonga (6.5 km by road) on road to Tlapacoyan, *M. Nee y B. F. Hansen 18731* (F, MEXU, XAL). Municipio de Calcahualco; camino a Itzapa, Barranca de Jamapa, *J. L. Martínez y F. Vázquez 370* (MEXU, XAL); 10 Km al W de Escola, Rincón de Atotonilco, Barranca del Río Jamapa, *J. L. Martínez y F. Vazquez 334* (XAL); 3 km después de Maquixtla, rumbo al Jacal, *F. Ramón, M. de Ita y O. Sánchez 286* (IEB); camino Lomaplan-Buena Vista, *P. Padilla 26* (ENCB). Municipio de Huatusco; barranca al W de

Capulapa, *S. Avendaño* 587 (XAL); cerro cercano a Tenejapa, *S. Avendaño* 740 (XAL). Municipio de Huayacocotla; Puente Agapito Barranco, divisorio de los estados de Hidalgo y Veracruz, *A. Gómez-Pompa* 4358 (F); Viborillas, *R. Hernández y R. Cedillo* T. 1187 (F, XAL); Palo Bendito, *R. Hernández* 1937 (CAS, ENCB, MEXU); 1 km al E de Viborillas, 4 km al S de Huayacocotla, *G. Diggs y M. Nee* 2895 (F, XAL); límite estatal entre Veracruz e Hidalgo, La Carbonera a Huayacocotla, *M. Cházaro y S. Solheim* 3223 (WIS); Ejido Donagu, *R. Ortega, S. Avendaño y H. Narave* 2654 (XAL). Municipio de Jalapa; ± 4 miles west of Jalapa, *D. H. Norris y D. J. Taranto* 16874 (CAS, MICH). Municipio de Maltrata; carretera de Puebla a Orizaba, 2 km del límite con Puebla, *J. J. Fay y C. Hernández* 6755 (F, K, NY, XAL). Municipio de Las Minas; vereda de Cruz Blanca a Rinconada, *C. Durán* 506 (XAL); al SE de Rinconada por el Cerro de La Tolva, *C. Durán y P. Burgos* 555 (XAL); carretera Cruz Blanca a Las Minas pasando el primer puente, *C. Durán* 577 (XAL). Municipio de Nogales; Nogales, *E. Matuda et al.* 1163 (F, MEXU, MICH, NY); *ibid.*, *E. Matuda S-128* (MICH). Municipio de Orizaba; Río Blanco près Orizaba, *E. Bourgeois* 2835 (P); Mangueyas [Magueyes], near Orizaba, *N. y E. K. Balls y W. B. Gonerlay* 4343 (BM, GH, K); límite N de la Ciudad de Orizaba, cerro calizo junto a “Tugra Block S.A.”, *D. H. Lorence* 5002 (MEXU); carretera Puebla-Orizaba, 2 km del bordo con Puebla, en una barranca, *J. Fay y C. Hernández* 755 (K). Municipio de Perote; damp banks of dry stream valley, left of road to Cofre de Perote, from Perote, km. 7, *R. J. Pankhurst* 140 (BM, F, XAL); NW slopes of Cofre de Perote, 6.5 km (by road) SE of town of Perote along road to television towers, on summit of Cofre de Perote, *B. F. Hansen y M. Nee* 7677 (F, NY, XAL); Cofre de Perote, north slopes of northern peak, south of Las Vigas on microwave tower road, ca. 6 mi (10 km) by road above Las Vigas, *R. Sanders* 74076 (MICH, TEX); alrededores de Tonalaco en las faldas del Cofre de Perote, *G. Castillo, H. Iltis y M. Cházaro* 1985 (XAL); vicinity Las Vigas, on road 140, *R. H. Maxwell* 137 (K); below Las Vigas, Perote, *N. y E. K. Balls y W. B. Gonerlay* 4793 (BM, K). Municipio de Rafael Ramírez; Llano Grande, *F. Ventura* 3869 (UMO); “Volcancillo”, 2 km al SW de Rafael Ramírez (Las Vigas), *J. Dorantes et al.* 1657 (MEXU); “El Volcancillo”, 26.5 km by road NW of Jalapa, 17 km al W de La Joya, *T. S. Cochrane et al.* 8581 (ENCB, F, MEXU, WIS, XAL); La Joya, 20 km W of Jalapa on road to México, *S. S. White* 5097 (MICH); cascada El Salto, 2 km al E de la Presa Alto Pixquiac, *H. Narave y R. Ortega* 575 (XAL). Municipio de Tatatila; camino de Tatatila-Las Minas, *M. Cházaro y P. Padilla* 2018 (XAL). Municipio de Tlacolulan; 3 km antes de Tlacolulan, *R. Ortega* 478 (BM, F, MEXU, MO, XAL). Municipio de Tonayan; Cerros de la Magdalenita, *M. Cházaro y J. Márquez* 2613 (CHAPA, ENCB, XAL). Municipio de Totutla; Barranca de Zacuapan, *S. Avendaño* 3214

(XAL). Municipio Las Vigas; Llano Grande, *F. Ventura* 3869 (CAS, DS, ENCB, MICH, NY, TEX, UMO); Toxtlacuaya, *M. Cházaro* y *J. Camarillo* 3799 (XAL). Municipio de Xoxocotla; 4 km antes de llegar a Xoxocotla, *G. Cortés* y *R. Pastrana* 740 (XAL). Municipio de Yecuatla; Espinazo del Diablo, dirección Plan de la Escalera, *C. Gutiérrez* B. 2974 (MEXU, XAL); Espinazo del Diablo, *C. Gutiérrez* B. 3025 (XAL); Cerro Villa Rica, arriba de Cedral, *C. Gutiérrez* B. 3418 (MEXU, XAL). Ejemplar sin municipio definido: Peak of Orizaba, *J. J. Linden* 162 (MICH).

Discusión: Las plantas pertenecientes a esta variedad fueron descritas e ilustradas por Hooker en 1846, quien erróneamente las consideró como *P. orchidioides* A. DC. A pesar de esta temprana descripción, la mayoría de los autores las ignoraron, considerando que se trataba de una variación de *P. caudata* debida a un crecimiento vigoroso.

Sprague (1928) fue quien reconoció claramente las diferencias entre las plantas de Real del Monte descritas e ilustradas por Hooker (1846) como *P. orchidioides* y la verdadera *P. orchidioides* A. DC. de San Felipe, Oaxaca, enfatizando sus diferencias de la siguiente manera: “The plant figured in Bot. Mag. tabl. 4231 (1846) as *Pinguicula orchidioides* seems to differ in several respects. The summer leaves are spatulate and proceed from the centre of a dense winter rosette of small ovate acute leaves... The corolla lobes appear to be considerably broader... The spur is shown as spreading, and the two upper corolla lobes as overlapping. The lower corolla lobes are obovate-cuneate...”.

Aunque la percepción de Sprague de las diferencias entre las plantas fue adecuada, su explicación no era la correcta, ya que él consideró que las diferencias en los lóbulos de las corolas podrían deberse a la mala preservación del tipo de *P. orchidioides* A. DC. y trató de explicar la existencia de hojas ovado-agudas, suponiendo que éstas podrían ser simplemente las partes superiores expuestas de hojas más o menos espatuladas.

Casper (1966b) argumentó que si la suposición de Sprague con respecto a las hojas fuera correcta: ...“entonces *P. orchidioides* [sensu] Hooker sería sinónimo de *P. moranensis*. Sin embargo, existe la posibilidad de que las hojas invernales sí sean ‘*ovatis acutis*’, como lo subraya Hooker en su descripción; entonces *P. orchidioides* [sensu] Hooker sería una especie muy diferente de *P. moranensis* H.B.K., tampoco idéntica a *P. orchidioides* A. DC. y que no puede ser clasificada con seguridad”. Por lo que propuso desechar *P. orchidioides* [sensu] Hooker como *nomen dubium vel ambiguum*.

La equivocación de Hooker causó gran confusión entre los autores, quienes no pudieron aclarar la existencia de esta variedad y su delimitación; por ejemplo, Casper (1966b) asignó el ejemplar *Martínez 15062-S* de Real del Monte, que muestra claramente

las hojas de invierno lanceoladas con el ápice agudo a *P. macrophylla*, especie que no existe en la Sierra de Pachuca ni en el Valle de México (Zamudio, 1988).

En el curso de esta investigación se ha comprobado ampliamente la existencia de las hojas lanceoladas a oblongo-lanceoladas con el ápice agudo, tanto en ejemplares de herbario como en plantas vivas, por lo que la descripción de *P. moranensis* var. *neovolcanica* resuelve esta confusa situación.

Pinguicula sodalium fue descrita por Fournier en 1873, a partir de la colecta de *F. Müller 114* de Orizaba, Veracruz. Se han revisado los isotipos depositados en los herbarios del Museo Nacional de Historia Natural de París (P) y del Jardín Botánico de Nueva York (NY); sin embargo, los dos contienen “rosetas de verano” sólo con algunas hojas residuales de las “rosetas de invierno”. Las observaciones son contradictorias, ya que mientras que en los ejemplares del Museo de París se observan algunas hojas de invierno, con el ápice más o menos agudo, en los ejemplares del Jardín Botánico de Nueva York, éstas se aprecian francamente obtusas. Es necesario corroborar si las plantas de *Pinguicula* de los alrededores de Orizaba, Veracruz, tienen hojas de invierno lanceoladas a oblongo-lanceoladas con el ápice agudo.

La variedad *neovolcanica* se caracteriza por las “hojas de invierno” lanceoladas a oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo y glabrescente, las que se agrupan densamente formando una roseta compacta que semeja un bulbo (Fig. 49 I).

La mayoría de las plantas colectadas en los alrededores de Las Vigas y La Joya, localidades ubicadas en los municipios de Rafael Ramírez y Acajete, Veracruz, muestran hojas de invierno oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo, que encajan en esta variedad.

Las rosetas estivales de *P. moranensis* var. *moranensis* y *P. moranensis* var. *neovolcanica* son similares en tamaño y aspecto. Las hojas de verano y las flores son tan parecidas que en los ejemplares de herbario no se pueden diferenciar una de la otra, si no están presentes las “rosetas invernales” o al menos restos de ellas. Las “hojas de invierno” de *P. moranensis* var. *moranensis* son espatuladas a ampliamente-espatuladas con el ápice redondeado a obtuso y notoriamente blanco-pilosas. Por su parte, en *P. moranensis* var. *neovolcanica* las “hojas de invierno” son lanceoladas a oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo, casi glabro.

En los ejemplares de herbario pertenecientes a esta última variedad, con “rosetas de invierno” o con “rosetas de verano” y restos de la “roseta de invierno”, se pueden apreciar hojas lanceoladas u oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo, que son claramente más anchas en la parte media y se estrechan hacia el ápice, en contraposición con las hojas

espatuladas con el ápice redondeado u obtuso y densamente glandular-pubescentes en la mitad superior, de la variedad típica.

Otra diferencia muy marcada es la forma de la “roseta de invierno”, la cual es compacta con hojas muy apretadas semejando un bulbo en la variedad *neovolcanica*, mientras que en la variedad típica es predominantemente laxa y extendida sobre el suelo.

También existen algunas discrepancias en la coloración de las flores; en *P. moranensis* var. *neovolcanica* son morado-purpúreas, mientras que en la variedad típica son rojo-purpúreas (Cuadro 20).

Ambas variedades se encuentran geográficamente separadas. *P. moranensis* var. *moranensis* tiene distribución disyunta, crece principalmente sobre laderas de rocas calizas en la Sierra Madre Oriental, desde Nuevo León y Tamaulipas hasta el estado de Hidalgo, en donde su distribución se interrumpe para continuar en Michoacán, Guerrero, México, Veracruz, Oaxaca, Chiapas y Guatemala, mientras que *P. moranensis* var. *neovolcanica* se encuentra sobre rocas ígneas en el Eje Volcánico Transversal, en los estados de Hidalgo, Distrito Federal, México, Michoacán, Morelos, Puebla, Tlaxcala y Veracruz.

Cuadro 20. Diferencias entre *Pinguicula moranensis* var. *moranensis* y *Pinguicula moranensis* var. *neovolcanica*.

Caracteres	<i>P. moranensis</i> var. <i>moranensis</i>	<i>P. moranensis</i> var. <i>neovolcanica</i>
Roseta de invierno		
Forma	laxa y extendida o compacta, ± bulbosa	compacta en forma de bulbo
Posición	epigea o subhipogea	subhipogea
Diámetro	20-30(-50) mm	10-20(-30) mm
Hojas de invierno		
Tamaño	espatuladas a oblongo-espatuladas 9-40 X 3-8(-10) mm	lanceoladas a linear-lanceoladas 10-30 X 2-6 mm
Ápice	redondeado a obtuso	agudo a obtuso
Pubescencia	densa	escasa o nula
Hojas de verano		
Pecíolo	10-25 mm	20-35 mm
Pedúnculo	densamente pubescente a glabrescente	puberulento en el ápice, glabro en la base
Cáliz	densamente glandular- pubescente por fuera	espaciadamente glandular-puberulento por fuera
Floración	durante todo el año con rosetas de invierno y verano	junio a noviembre, con rosetas de verano
Sustrato geológico	principalmente en rocas calizas	principalmente en rocas ígneas

En los extremos de su área de distribución, por una parte en la vertiente del Pacífico, en los estados de México, Michoacán y Morelos, y por la otra en la vertiente del Golfo, en el estado de Veracruz, se encuentran plantas en las que el ápice de las hojas es predominantemente obtuso, sugiriendo esto cierta influencia de la variedad típica o de *Pinguicula zecheri* en las poblaciones limítrofes de la especie.

Lo anterior indica que hacia los límites de su área de distribución se encuentran poblaciones con características intermedias entre ambas variedades y el esquema se complica si se toman en cuenta las numerosas variantes locales, que pueden ser de interés hortícola, pero no tienen valor taxonómico.

Pinguicula oblongiloba A. DC., Prod. 8: 27. 1844. Tipo: A. De Candolle, Ic. Pl. Mex. Ined. t. 1071, Fig. 2.

Planta herbácea perenne. Hojas basales dimórficas en rosetas subsecuentes; “roseta de invierno” compacta, de 12 a 23 mm de largo, por 10 a 20 mm de ancho, con 60 a 86 hojas carnosas, fuertemente apretadas, hojas lanceoladas de (5)10 a 20(30) mm de largo, por (1)2 a 5(10) mm de ancho, ápice agudo a acuminado, glabras, las hojas externas de la “roseta de invierno” son ciliadas con largos tricomas multicelulares; “roseta de verano” de 60 a 150 mm de diámetro, con (2)3 a 4(8) hojas membranáceas, de 30 a 115 mm de largo, pecíolo erecto, de 12 a 45 mm de largo, ciliado con largos tricomas multicelulares, lámina suborbicular a ampliamente oblonga, de 16 a 75 mm de largo, por 12 a 55 mm de ancho, margen involuto. Pedúnculos 1 a 4(6) por planta, erectos, de (50)100 a 150(230) mm de largo, glandular-pubescentes a todo lo largo. Flores de (28)30 a 40(55) mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, densamente glandular por fuera, labio superior trilobado, lóbulos lanceolados, de 4 a 6 mm de largo, por 1.5 a 3 mm de ancho, labio inferior bilobado, lóbulos lanceolados, de 2.5 a 4 mm de largo, por 1 a 2 mm de ancho, unidos 1.5 a 2 mm en la base, acrescentes al madurar; corola profundamente bilabiada, variando de color rosa a púrpura, con una mancha blanca en el centro en forma de corazón o un poco alargada, labio superior bilobado, lóbulos oblongo-ovados, adelgazándose ligeramente hacia el ápice, de 5 a 13 mm de largo, 3.5 a 10 mm de ancho, labio inferior trilobado, lóbulos obovados a oblongo-ovados, angostándose ligeramente hacia el ápice, de 6 a 20 mm de largo, por 4 a 11 mm de ancho; tubo de 3 a 4(5) mm de largo, escasamente piloso por dentro con pelos multicelulares claviformes; espolón cilíndrico-subulado, curvo, generalmente retrorso, de (13)16 a 23(30) mm de largo; polen 5 a 6(7)-colporado. Cápsula subglobosa o cilíndrica, de 3 a 6 mm de largo, por 2.5 a 5 mm de ancho, glandular-puberulenta. Semillas

numerosas, elipsoidales, de 1 mm de largo, por 0.2 mm de ancho, superficie reticulada, espiculada. Número cromosómico desconocido (Fig. 51).

Fenología: La floración se inicia a finales de mayo o principios de junio, cuando las “hojas de verano” son muy jóvenes o apenas se asoman en el centro de la “roseta de invierno”; alcanza su máxima expresión entre la segunda quincena de junio y la primera de julio y termina hacia principios de agosto. Durante este período de dos a dos meses y medio, cada planta produce entre uno y cuatro pedúnculos florales. Al terminar la floración la mayoría de los frutos ya han madurado y dispersado las semillas. Las hojas de verano alcanzan su talla máxima entre agosto y septiembre; al terminar la temporada de lluvias se secan de manera que a principios de noviembre la nueva “roseta de invierno” ya está prácticamente formada. Esta estructura de resistencia parecida a un bulbo permanece enterrada durante toda la temporada seca del año, hasta que al iniciarse la próxima etapa de lluvias se activa el crecimiento de las nuevas hojas de verano.

Las “hojas de invierno” de la temporada anterior, ya secas, forman una cubierta que aísla y da protección a la roseta durante el invierno, tienen una textura escariosa y son de color café claro; la presencia de estas hojas lanceoladas, acuminadas, de textura escariosa en los ejemplares de herbario, permite distinguir a la especie con facilidad dentro de la sección *Orcheosanthus*, aun sin tener flores disponibles.

El color de la flor varía de rosa a púrpura. Al inicio de la dehiscencia la corola es de color púrpura brillante y se va volviendo pálida con el tiempo. La garganta es blanca con una mancha en forma de corazón o más o menos alargada que se extiende hacia el lóbulo medio del labio inferior.

Hábitat: Prospera en bosques de pino, pino-encino o encino, en los que predominan *Pinus oocarpa*, *P. leiophylla*, *P. michoacana*, *Quercus magnoliifolia*, *Q. obtusata* y *Arbutus glandulosa*. Ocupa un intervalo altitudinal de (1100)1500 a 2500 m. Crece sobre suelo somero o profundo en laderas sombreadas y húmedas, con orientación N o NE, en cañadas, taludes o bordos a la orilla de arroyos. Es común encontrarla a la sombra de los árboles o en lugares soleados, soporta con éxito condiciones extremas de perturbación, y muchas veces sobrevive a la destrucción de los bosques en que habita, por lo que se le puede encontrar en comunidades secundarias o en terrenos fuertemente erosionados.

Distribución: *P. oblongiloba* se conoce hasta el momento sólo del occidente y centro de México, de los estados de Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Durango, Zacatecas, Aguascalientes, Jalisco, Colima, Guanajuato, Michoacán y México. Es posible que las plantas colectadas por Lau en la Sierra Oscura, Chihuahua, pertenezcan a esta especie (Fig. 52).

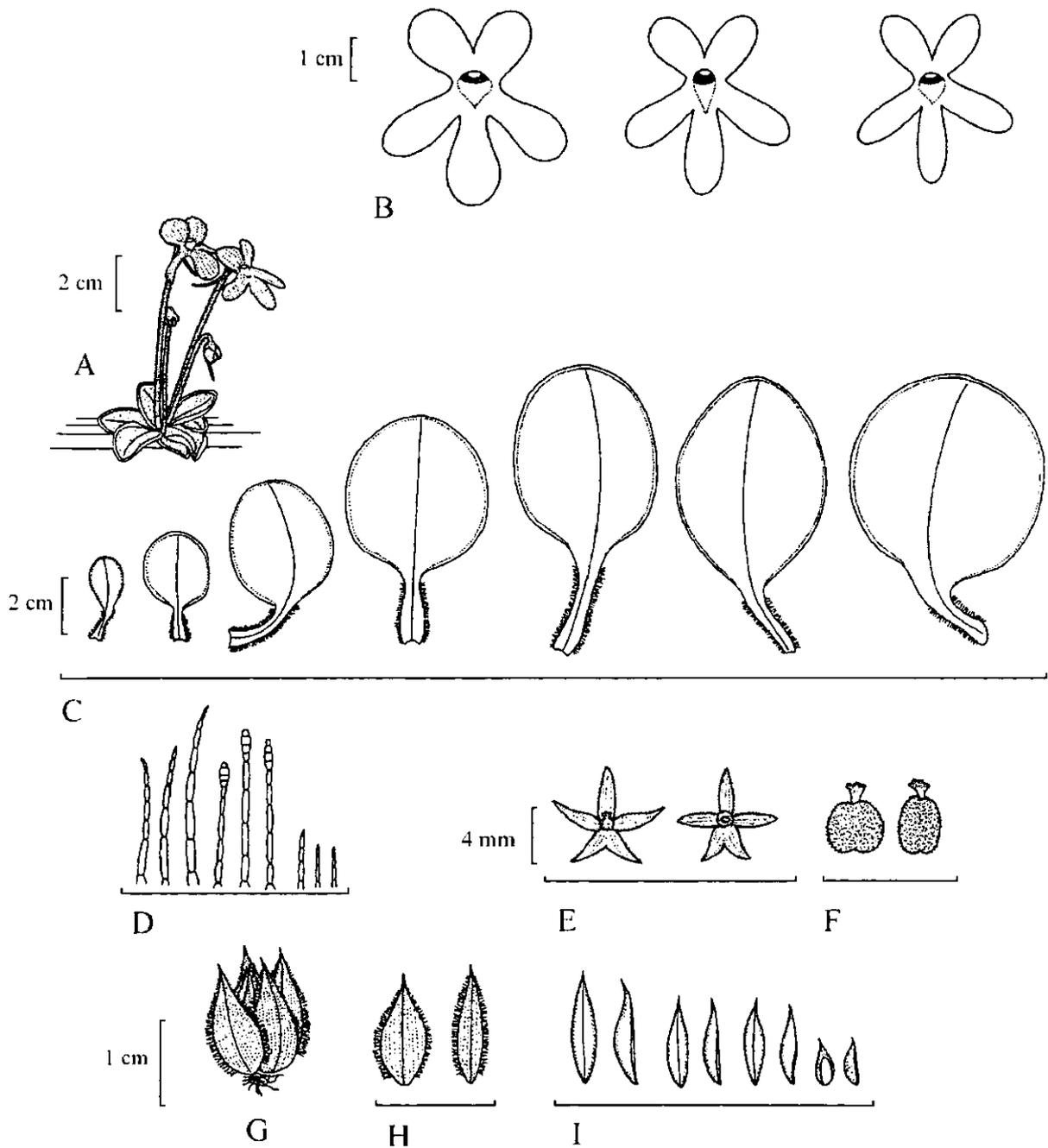


Fig. 51. *Pinguicula oblongiloba*. A. Hábito; B. Flores vistas de frente mostrando variación en la forma de los lóbulos; C. Serie de "hojas de verano" mostrando la variación en formas y tamaños; D. Pelos del interior del tubo; E. Cáliz; F. Cápsulas; G. "Roseta de invierno"; H. hojas exteriores de la "roseta de invierno" ciliadas; I. Serie de "hojas de invierno" del exterior al interior de la roseta.



Fig. 52. Distribución conocida de *Pinguicula oblongiloba* y de *Pinguicula orchidioides*.

Ejemplares revisados: MÉXICO. SONORA: Municipio de Alamos; Cerro Saguarivo, east of San Bernardo, *F. W. Pennell 19585* (PH). CHIHUAHUA: Municipio de Ocampo; Parque Nacional Cascadas Basaseachic, *R. Spellenberg, R. Corral, J. Brunt y L. Huenneke 9558* (ESAHE, IEB, MEXU, NMC). Municipio de Urique; Cerocahui, S of Creel, *I. W. Knobloch 876* (MICH); 1/2 km SW of Santo Niño, *W. P. Hewitt 139* (GH); just north of Virginia arroyo, between Arbolito y Puerto Navidad, Concheno district, *W. P. Hewitt 140* (GH). Ejemplar sin municipio definido: La Gotera, *C. W. Pennington 91* (LL). SINALOA: near El Alazan, *S. Walker 76H08* (MO). DURANGO: Municipio de Durango; 32 miles W of Durango, on hill overlooking town of Llano Grande, *D. LeDoux 1955* (ENCB, UMO). Municipio de Canelas; 3 km antes de Canelas, *A. Benítez 1748* (MEXU). Municipio de Mezquital; 5 km de Charcos por el camino a La Guajolota, *M. González et al. 1798* (IEB); cerca de La Ventana, antiguo camino entre Súchil y El Mezquital, *A. Torres S. 18* (CIIDIR, IEB). Municipio de El Salto; 31 miles W of Durango, route No. 40, *D. S. Correll e I. M. Johnston 20102* (TEX); about 5 miles north of railroad at Coyotes (45 airline miles west of C. Durango), *J. H. Maysilles 7153* (MICH, NY, TEX); misma localidad, *J. H. Maysilles 7188*

(NY); Coyotes Hacienda, 65 road miles WSW of C. Durango, *J. H. Maysilles 7489* (MICH); about 5 miles of railroad at Coyotes (45 airline miles west of C. Durango), gentle west-facing slopes of broad arroyo, tributary to Río del Presidio, *J. H. Maysilles 7513* (MEXU, MICH); Coyotes Hacienda, 63 road miles west-southwest of C. Durango, *J. H. Maysilles 7858* (MICH); Laguna del Progreso, 34 road miles north of railroad at Coyotes, *J. H. Maysilles 8321* (MICH); 16 km SW of El Salto, along highway 40, *G. Micky K. Roe 95* (MICH, WIS); El Salto (8 km E), *L. E. Detling 8446* (WIS); 6 miles E of La Ciudad at turn off to San Juan, *M. L. Roberts y D. Keil 10290* (NY); 40.7 miles SW of La Ciudad, *D. Flyr 1518* (LL); 2 miles W of El Salto, *R. L. Dressler 2153* (MO); El Salto (Aserraderos), *F. W. Pennell 18326* (PH); 2 miles E of El Palmito, on Mexican Highway 45, *D. E. Breedlove 39517* (DS); 2 miles west of El Salto, *R. L. Dressler 2153* (MO); “Cabañas 1010”, 2 km al N de El Salto, municipio de El Salto, *P. Tenorio, C. Romero de T. y R. Hernández 644* (ENCB, MEXU); 2.5 km de la desviación hacia Chavarría con la carretera Durango-Mazatlán, *P. Tenorio, C. Romero de T. y T. P. Ramamoorthy 6078* (MEXU); 17 km al S de El Salto, cerca de la parada La Remuda, *S. González y M. González 1772* (CHAPA, ENCB); 11 km de la desviación hacia San Miguel de Las Cruces, *R. Hernández M. y P. Tenorio 7688* (MEXU, RSA); 6 km después de Coyotes sobre la desviación a San Miguel de Cruces, *M. Flores-Cruz, A. Espejo y A. R. López-Ferrari 526* (IEB, UAMIZ); aprox. 3 km adelante de El Salto, Pueblo Nuevo, *C. González 58* (CHAPA, ENCB); 7 km SW of La Ciudad, above Devil’s Backbone of Sierra Madre Occidental, *B. Marcks y C. Marcks 1226* (ENCB, MICH, WIS). Municipio de Santiago Papasquiario; Garamé, 26 km al W de Santiago Papasquiario, *R. Hernández et al. 7924* (MEXU); Sierra Madre Occidental, approx. 21 air km WNW Santiago Papasquiario, 1.6 mi. by Topia Rd. W of E edge crest of sierra and jct. road to antenna, *R. Corral-Díaz y R. D. Worthington 227* (MO, TEX). Municipio de Súchil; 500 m de Papalote, cerro El Almagre, Reserva de la Biosfera La Michilía, *A. García, S. González y S. Acevedo 128* (CIIDIR, IEB, MEXU); San Juan de Michis, rumbo al cerro “Chihuahuilla”, *F. Chávez 51* (ENCB); ca. 47 air km SSW of Vicente Guerrero on road to Las Margaritas, on the Reserva de la Biosfera “La Michilía”, on general S slope of Cerro Blanco, *R. Spellenberg y S. González 10280* (MEXU); Reserva de La Biosfera “La Michilia”, 70 km al SE de la Cd. de Durango, *M. A. Morales-García 15* (CHAPA, ENCB, MEXU). ZACATECAS: Municipio de Tlaltenango; Brecha Jalpa-Tlaltenango, *C. L. Díaz-Luna 2369* (ENCB, MEXU). AGUASCALIENTES: Municipio de Calvillo; Sierra del Laurel, near the Jalisco-Aguascalientes border, ca. 10 miles SE of Calvillo, *R. McVaugh 18387* (MICH); 23 miles SW of Calvillo on Sierra del Laurel, *S. Correa 170* (MICH); Cerro El Picacho, Los Alisos, *C. Medina s. n.* (IEB). GUANAJUATO: Municipio de San Felipe; 25 km al NNE de León, *R. Galván y A. Galván 2817* (IEB,

MEXU). JALISCO: Municipio de Ahualulco del Mercado; km 13 Ahualulco del Mercado-Ameca (por Sta. Cruz), *L. M. González-Villarreal 2007* (IBUG); Cerro de las Piedras Bolas, 5 km al W de Ahualulco, *M. Cházaro, M. Negrete, L. Vázquez y P. Corona 7172* (IEB); Municipio de Autlán, 10 miles S of Autlán to La Resolana, *R. L. Wilbur y C. R. Wilbur 1403* (MICH); 10 miles S of Autlán toward La Resolana, *R. L. Wilbur y C. R. Wilbur 1744* (MICH); 10 km SW of Autlán, *A. Leinberger 74* (WIS); 20 km al SSE de Autlán, de las Aleras a la Cascada Grande, *R. Cuevas 1454* (WIS); 15-16 km al NE de Casimiro Castillo, 1-3 km al NE de Corralitos, *R. Cuevas 3020* (WIS); 15-16 km al NE de Cuautitlán, 1-2 km al SW de La Cumbre, Sierra de Manantlán, *R. Cuevas y N. Núñez 3184* (WIS). Municipio de Bolaños; La Toma, unos 20 km al NW de Bolaños, *A. Flores M., G. Martínez P. y N. P. Ramos 1895* (IEB); La Toma, unos 30 km al SW de Bolaños, carretera al puente de Comotlán, *A. Flores M. y J. Ma. Flores M. 2726* (IEB); 24 km sobre el camino a Los Amoles, a partir de Bolaños, *M. Flores-Cruz, A. Espejo, A. R. López F. y V. Sosa 475* (IEB, UAMIZ). Municipio de Ciudad Guzmán; La Presa al N de Ciudad Guzmán, km 12, *O. J. Alfaro Azuara 48* (IBUG). Municipio de Cojumatlán; La Palma, *M. E. Jones 87* (POM). Municipio de Huejuquilla el Alto; km 91 camino Bolaños-Tezompa, *J. J. Reynoso et al. 939* (IEB). Municipio de Jesús María; km 25, carretera Arandas-Manuel Doblado, 20.VI.1983, *J. A. Pérez de la Rosa s.n.* (IBUG). Municipio de Jilotlán de Dolores; 41 km al SE de Ciudad Guzmán, carretera a Tecalitlán, y 20 km de Tecalitlán brecha a Jilotlán de Dolores, *J. Gaona P. 398* (MICH). Municipio de Jocotepec; vicinity of San Juan Cosala, mountainsides above (north of) Lake Chapala, 28.VI.1964, *L. M. Villarreal de Puga s.n.* (MICH); Cerro de García, por la vereda al E de El Sauz, *J. A. Machuca y M. Cházaro 6669* (IEB). Municipio de Mazamitla; Sierra del Tigre, 3 miles S of Mazamitla, *R. McVaugh 13094* (MICH); along road from Jiquilpan to Ciudad Guzmán, in mountains S of Michoacán border, ca. 3 km NE and above Puente El Zapatero (above rancho El Terrero), *H. H. Iltis, R. Koeppe y F. Iltis 573* (MICH, WIS); 12 km al E de la Puerta del Zapatero, brecha a El Montoso, *J. Villa C. e I. Tejeda P. 764* (IEB). Municipio de Talpa; cerca de la Cumbre Blanca, Cuale, *R. González T. 914* (CHAPA, ENCB, MEXU, MICH). Municipio de Tapalpa; Tapalpa, *M. E. Jones 1892* (POM); *ibid.*, *L. M. Villarreal de Puga 7670* (IBUG); 1-2 miles E of Tapalpa, *R. McVaugh 20587* (MICH); 21 km al S de Tapalpa, camino a V. Carranza, *E. J. Lott, A. Solís-Magallanes y A. Delgado S. 414A* (ENCB, MEXU); Sierra de Tapalpa, ca. 3 km NNE of Tapalpa, on west side of road to Laguna Sayula at ca. km 29, top ridges and crevices of large NE facing (50 m) steep basalt cliffs (cerro Tlalcozagua), *H. H. Iltis et al. 29167* (IEB, MICH, WIS); 15.5 km al S de Tapalpa, camino a Venustiano Carranza, *E. J. Lott, A. Solís Magallanes y A. Delgado S. 409* (ENCB, MEXU, MO); Cerro de Talcozagua (on Sierra de Tapalpa) 3 km E of Tapalpa (ca. 19°57' N, 103°45'

W), *H. H. Iltis, R. Koeppen y F. Iltis 781* (ENCB, MICH, WIS). Municipio de Tecalitlán; 0.5 km S of Puente San Pedro, on road from Colima to Ciudad Guzmán, *H. H. Iltis, R. Koeppen y F. Iltis 595* (WIS); El Terrero, on route 110 at km 59-60, about 20 mi. WSW of Jiquilpan, *D. P. Gregory y G. Eiten 73-3* (MEXU, MICH, MO). Municipio de Tequila; Cerro Tequila, 13 km sobre la desviación a la Estación de Microondas, a partir de Tequila, *A. R. López-Ferrari y A. Espejo 953* (CHAPA, IEB, MEXU, UAMIZ); km 7 de la brecha a la Estación de Microondas Cerro de Tequila, municipio de Tequila, *A. Rodríguez y J. J. Suárez 866* (ENCB, MEXU). Municipio de Tlajomulco; Cerro Viejo, ladera de exposición N enfrente de San Lucas Evangelista, *J. A. Machuca 2683* (IEB). Municipio de Tuxpan; Sierra del Halo, near lumber road leaving to Colima highway, 7 miles SSW of Tecalitlán and extending southeasterly toward San Isidro, *R. McVaugh 15011* (MICH); *ibid. R. McVaugh 16210* (MICH). Municipio de Zapopan; wet ledges near Guadalajara, *C. G. Pringle 2554* (BM, MEXU, MO, NY, PH, RSA); shaded banks near Guadalajara, 10.VII.1902, *C. G. Pringle s.n.* (MEXU); Volcán Colli, *L. M. Villarreal de Puga 2113* (IBUG); La Venta, 20 km al W de Guadalajara, *L. M. Villarreal de Puga 4087* (IBUG); rumbo a San Isidro Mazatepec, al SW de La Primavera, *J. A. Vázquez G. 255* (IBUG); Cerro del Diente, ladera de exposición S, Río Blanco, *A. Rodríguez y L. Guzmán 323* (WIS). Municipio de Zapotlán; northern slopes of Nevado de Colima, west summit of the northern ridge, near junction of the old road to Zapotlán with Atenquique-Jazmín road, *R. McVaugh 13568* (MICH); north slopes of Nevado de Colima, west of summit of the northern ridge, near junction of the old pack road to Zapotlán with Atenquique Jazmín road, *R. McVaugh 14935* (MICH). Ejemplar sin municipio definido: San Juan Cosalá, Serranía del Tecuán, *L. M. Villarreal de Puga 328* (ENCB).

COLIMA: Municipio de Comala; camino a Campo 4, *R. Ramírez-Delgado et al. 2901* (IEB); km 11 de la brecha a Campo 4, *S. Zamudio, E. Carranza y E. Pérez C. 9139* (IEB).

MICHOACAN: Municipio de Charapan; Yácatas de Ocumicho, *J. N. Labat 857* (MEXU). Municipio de Cherán; Ladera del Cerro San Marcos, NW de Cherán, *M. Pérez 54* (IEB); ladera del Cerro del Borrego al NE de Cherán, *M. Pérez 64* (IEB). Municipio de Coalcomán; Ocorla, *G. B. Hinton et al. 13841* (GH, NY, RSA); La Fábrica, ± 16-18 km de Dos Aguas, camino a Varaloso, *E. Carranza y A. Blanco 5746* (IEB). Municipio de Coeneo; parte alta del Cerro Timben, cerca de Matugeo, *J. Rzedowski 43538* (ENCB, IEB, MICH); 2 km al S de Santiago Azajo, *P. X Ramos 91* (IEB). Municipio de Erongarícuaro; Pedregal de Tócuaro, *J. M. Escobedo 2411* (CAS, IEB). Municipio de Jiménez; Cerro La Alberca, *E. Pérez C. 2150* (IEB). Municipio de Marcos Castellanos; La China, aproximadamente 3 km al NE de San José de Gracia, *I. García y M. Carrión 2815* (IEB). Municipio de Morelia; vicinity of Morelia, Cuincho, *G. Arsène 2618* (MO, P); 2 km al S de San Miguel del Monte, *J. Rzedowski 39757*

(IEB); 1 km al NW del Cerro de Las Tetillas, *V. M. Huerta 549* (IEB); Cerro Prieto del Quinceo, *V. M. Huerta 567* (IEB); Santa María, sur de Morelia, *C. Medina G. 1203* (IEB); ladera N del Cerro del Águila, *S. Zamudio 6698* (IEB); cerca de San Miguel del Monte, *H. Díaz-Barriga 6708* (IEB); aproximadamente 1 km después de San Miguel del Monte rumbo a Tumbisca, *M. Flores-Cruz et al. 432 bis* (IEB, UAMIZ). Municipio de Quiroga; along highway from Morelia to Guadalajara, about 10 km E of Quiroga (near km 375), *H. H. Iltis, F. Iltis y R. Koeppe 359* (MICH, WIS). Municipio de Nuevo San Juan Parangaricutiro; Cerro Tancítaro, 27 km al W de Uruapan en línea recta, aproximadamente 3 km al N de San Nicolás, cerca del llano El Teruto (19°27.05' N; 102°14.30' W) *I. García Ruiz 4723* (CIMI). Municipio de Paracho; 14 miles S of Carapan, *F. A. Barkley 36062* (GH). Municipio de Pátzcuaro; entre los cerros La Cantera y Los Lobos, *H. Díaz-Barriga 2319* (ENCB, IEB, MEXU, XAL); Cerro Blanco, *S. Zamudio y H. Díaz-Barriga 3990* (ENCB, IEB, MICH, XAL); 1 km carretera Pátzcuaro-Uruapan, *J. M. Escobedo 1050* (ENCB, IEB); ladera NW del Cerro Blanco, *S. Zamudio y E. Pérez C. 9274* (IEB); *ibid. S. Zamudio 9520* (IEB); *ibid. S. Zamudio 9540* (IEB); *ibid. S. Zamudio 9563* (IEB). Municipio de Tancítaro; road from Tancítaro to Apatzingan, *W. M. C. Leavenworth 396* (F). Municipio de Tuxpan; 10 km N of Santa Catarina, near Tuxpan, 31.V.1945, *E. L. Little, Jr. s.n.* (MICH). Municipio de Tzintzuntzan; 3 km al N de Cucuchucho, sobre el camino a Tzintzuntzan, *J. Rzedowski 43518* (ENCB, IEB); ladera E del Cerro Tariaqueri, *J. Espinosa 2121* (ENCB, IEB). Municipio de Uruapan; Pedregal de Capacuaro, *H. Díaz-Barriga 6733* (IEB). Ejemplares sin municipio definido: Cerca de Las Cabras, *A. J. Sharp 45504* (MEXU). MÉXICO: Municipio de Villa Nicolás Romero; 1 km al W de Magú, *J. Rzedowski 16849* (ENCB); carretera a Cahuacán, parada "La Presita", Loma del Río, *R. Bracho L. 225* (ENCB, IEB); Progreso Industrial, *M. de S. J. León 630* (ENCB). Municipio de Temascaltepec; 30 miles west of Toluca, *C. L. Hitchcock y L. R. Standford 7224* (GH).

Discusión: *Pinguicula oblongiloba* fue descrita en 1844 por A. De Candolle, quien se basó en una copia del dibujo de la lámina 1071, fig. 2, de los Icones de la Flora Mexicana de Sessé y Mociño (inéditos entonces). Esta lámina se considera como el tipo de la especie y Casper (1966b) afirma que no existe en las colectas de Sessé y Mociño, depositadas en el Herbario del Real Jardín Botánico, de Madrid (MA), ningún ejemplar al que se pueda asociar con certeza la ilustración usada por De Candolle (Fig. 53).

Morren (1872), al describir *P. flos-mulionis* publicó por primera vez una copia del dibujo de *P. oblongiloba* con la que la compara. Esta ilustración fue reproducida de nuevo en la monografía del género por Casper (1966b), quien comenta el parecido que tiene el dibujo con algunos ejemplares que él observó en los herbarios (p. ej. *Hinton et al. 14504*).

Ambos autores llaman la atención sobre el hecho de que en el dibujo la flor está girada 180°, por lo que el labio inferior y el superior están invertidos. Se puede añadir que el número de hojas de la “roseta de verano” suele ser menor que el representado y que el espolón debe ser menos pubescente que el pedúnculo floral; no obstante lo anterior, la ilustración da una idea suficientemente clara de la especie.

El dibujo concuerda completamente con la diagnosis del *Prodromus*. Las características más sobresalientes son los lóbulos de la corola oblongos, que se ensanchan hacia la parte media a partir de una base angosta y se reducen de nuevo hacia el ápice redondeado y las hojas orbiculares, largamente pecioladas.

P. oblongiloba se caracteriza por las “rosetas invernales” en forma de bulbo, formadas por numerosas hojas lanceoladas, de 10 a 15 mm de largo y de ± 3 mm de ancho, por la roseta estival compuesta por pocas hojas suborbiculares a ampliamente oblongas, con pecíolos ciliados y por la corola profundamente bilabiada, con los lóbulos típicamente oblongos u obovados, estrechándose ligeramente hacia el ápice y el espolón largo, recurvado.

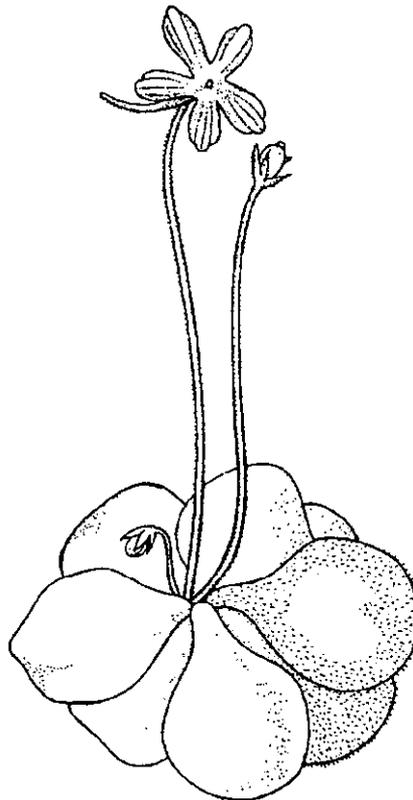


Fig. 53. Copia de la ilustración tipo de *Pinguicula oblongiloba*.

Pinguicula orchidioides A. DC., Prod. 8: 27. 1844. Tipo: México. Oaxaca: In humidis montibus San Felipe, *G. Andrieux 130* (holotipo: G, microficha en IEB!).

Pinguicula stolonifera Luhrs, Phytologia 79(2): 114. 1995. Tipo: México. Oaxaca: ca. 3 km SE of Ixtlán de Juárez, *R. W. Cruden 1177* (holotipo TEX!, isotipos GH!, MEXU!, MICH!).

Planta herbácea perenne, estolonífera, estolones flageliformes de hasta 8 cm de largo. Hojas basales dimórficas; “roseta de invierno” compacta, de 5 a 11 mm de largo, por 6 a 13 mm de diámetro, con 25 a 36 hojas carnosas fuertemente apretadas, ovadas a lanceoladas, de 5 a 11 mm de largo, por 1 a 3 mm de ancho, agudas, acuminadas, las externas ciliadas; “roseta de verano” laxa, de 50 a 100 mm de diámetro, con (2)4 a 5(8) hojas adpresas al suelo, claramente pecioladas, pecíolo de 10 a 30(40) mm de largo, ciliado, lámina elíptica, angostamente ovado-oblonga a lanceolada, de 20 a 46 mm de largo, por 6 a 18 mm de ancho, margen involuto. Pedúnculos 1 a 3(4) por planta, de 70 a 220 mm de largo, glabros excepto cerca del cáliz. Flores de 30 a 48(51) mm de largo (incluyendo el espolón), cáliz bilabiado, espaciadamente glandular-pubescente, labio superior trilobado, lóbulos lanceolados (angostamente ovados), de 2 a 3 mm de largo, por 1.5 a 2 mm de ancho, labio inferior bilobado, lóbulos lanceolados, de 1.5 a 2.5 mm de largo, por 1 a 1.5 mm de ancho, unidos 1 a 2 mm en la base; corola bilabiada, purpúreo-violácea, con una mancha blanca alargada en la garganta, que se extiende hacia la base del labio inferior, labio superior bilobado, lóbulos elípticos a largamente elípticos (oblongo-ovados), de 8 a 17 mm de largo, por 4 a 9 mm de ancho, labio inferior trilobado, lóbulos elípticos a oblongo-lanceolados, angostándose hacia el ápice, de 8 a 21 mm de largo, por 3 a 7 mm de ancho, el lóbulo intermedio es ligeramente mayor; tubo de 3 a 4 mm de largo, piloso en su interior con pelos multicelulares cilíndrico-subulados; espolón cilíndrico-acuminado, sinuado, de 16 a 30 mm de largo, piloso en su interior, glabrescente por fuera; polen 4 a 5(6)-colporado. Cápsula de 4 a 5 mm de alto, por 3 a 5 mm de diámetro, irregular en el ápice, glandular-puberulenta. Semillas numerosas, elipsoidales, de ± 1 mm de largo, por ± 0.2 mm de ancho, superficie reticulada, fuertemente espiculada. Número cromosómico desconocido (Fig. 54).

Fenología: Florece durante los meses de julio a septiembre, cuando las hojas de verano inician su crecimiento o son aún muy jóvenes; la floración termina en octubre y en ese mismo mes se encuentran los frutos maduros. Entre noviembre y diciembre se forman las nuevas “rosetas de invierno”, las cuales permanecen enterradas hasta el inicio de la temporada de lluvias en los meses de mayo o junio del siguiente año.

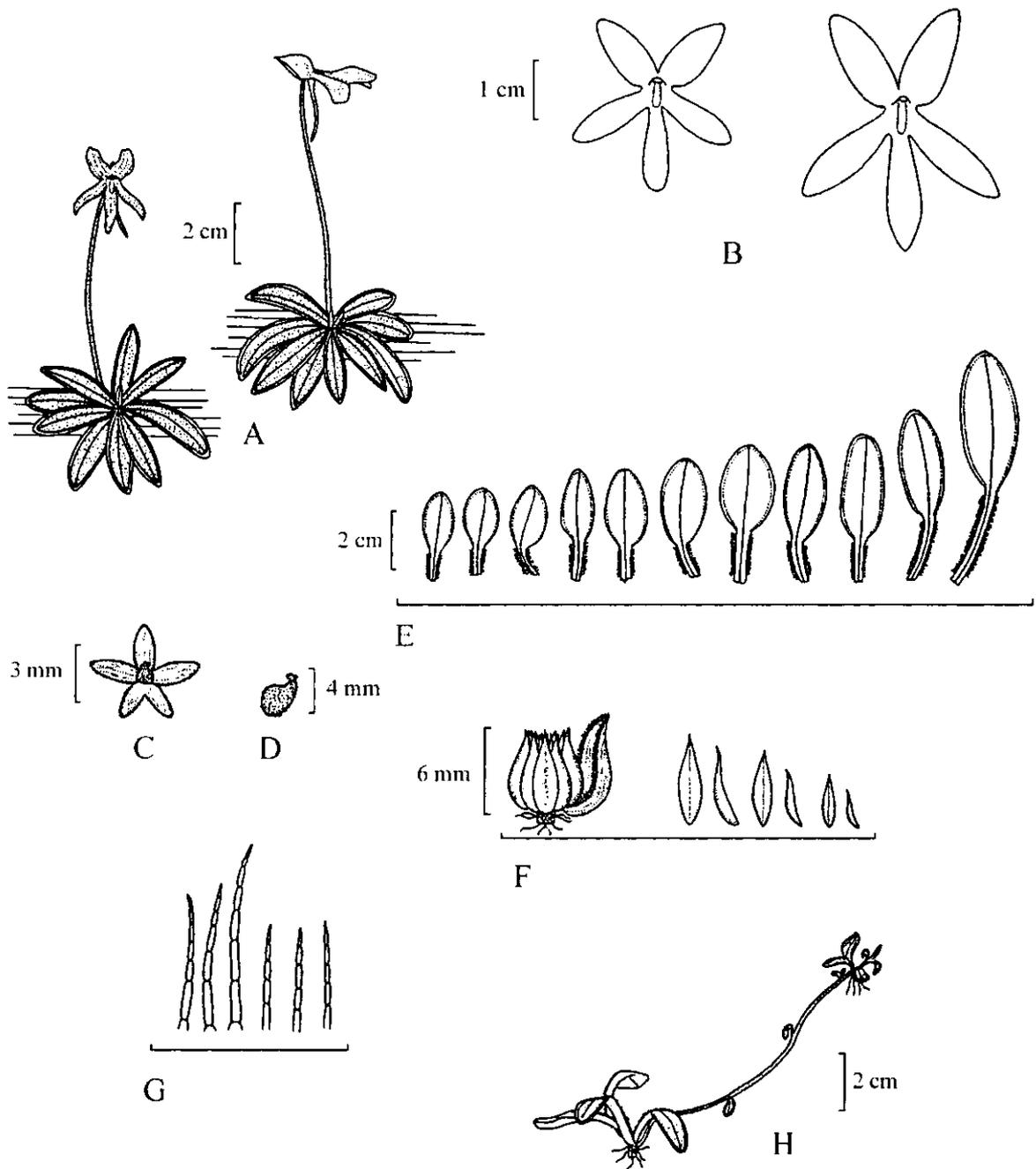


Fig. 54. *Pinguicula orchidioides*. A. Hábito; B. Flores vistas de frente mostrando variación en forma y tamaño; C. Cáliz; D. Cápsula; E. Serie de "hojas de verano" mostrando diferencias en forma y tamaño; F. "Roseta de invierno" y serie de "hojas de invierno" del exterior al interior de la roseta; G. Pelos del interior del tubo; H. Estolones con nuevas plántulas.

Además de la reproducción por semillas, en esta especie se ha observado un tipo de propagación asexual, que consiste en la formación de estolones, los cuales, al desprenderse de la planta madre, dan origen a nuevos individuos; éste es un fenómeno poco conocido en las especies mexicanas.

Hábitat: Crece en laderas húmedas, sobre taludes o bordos, sobre suelo arcilloso o areno-arcilloso, de color café a café-rojizo, en bosques de pino-encino, con *Arbutus* sp., *Arctostaphylos* sp. y *Clethra* sp. Se encuentra en una franja altitudinal entre 2000 y 2500 (-3000?) m.

Distribución: Hasta ahora se conoce en México de pocas localidades en los estados de Guerrero y Oaxaca; no se ha registrado en Chiapas y reaparece en Guatemala, en el Departamento de Sololá. La mayoría de las colectas revisadas se concentran al N y NE de la Ciudad de Oaxaca, en el Cerro San Felipe, la Sierra de Juárez y la Sierra Mixe. La discontinuidad observada en su distribución puede ser el reflejo de la falta de colectas en los lugares intermedios (Fig. 52).

Ejemplares revisados: MÉXICO. GUERRERO: Municipio de Atoyac; Toro Muerto, Distr. Mina, *G. B. Hinton 14504* (ENCB, LL, MICH, NY, RSA). Municipio de Xalpatlahuac; 32 km al S de Tlapa, camino a Malinaltepec, *E. Martínez 1103* (MEXU, MO). OAXACA: Distrito del Centro; mossy banks near summit of Sierra de San Felipe, *R. T. Clausen* y *R. Cervantes G. 6089* (CU, ENCB, INIF, MEXU, PH); 1 km al N de El Estudiante, carretera Oaxaca-Guelatao, o sea 8 km al NE de Oaxaca, *M. Sousa, L. Rico, C. Ramos* y *O. Téllez 6090* (MEXU); 13 km al NE de Oaxaca, o 3 km al NE del Estudiante por la carretera a Valle Nacional, *S. Zamudio* y *E. Pérez C. 9200* (IEB); La Cumbre, carretera 175 Oaxaca-Tuxtepec, aproximadamente 20 km al NE de Oaxaca, *L. M. González V. et al. 4209* (IEB, WIS); 19 km NE of Hwy 190 on road to Guelatao (hwy 175), just below "La Cumbre", *W. R. Anderson 13080* (IEB, MICH); base of Cerro San Felipe, ca. 9-11 km NNE of Oaxaca, just above San Felipe (17°7' N, 96°18' W), *H. H. Iltis, R. Koeppe*n y *F. Iltis 1222* (ENCB, MICH, RSA, WIS); 5 km al S of El Puerto on Hwy. 175, ca. 30 air km NE of Oaxaca, *J. Conrad* y *R. Conrad 3124* (F, K, MEXU, MO, NY). Distrito de Ixtlán; 3 km east of Ixtlán de Juárez, along trail to the water source for the city, *D. E. Breedlove 12243* (DS, ENCB, MICH); 4 km al E de Ixtlán de Juárez on the Highway to Capulalpan, *G. J. Martin 106* (CAS, MEXU, MO); stream valley and pine-oak forest, along trail from San Pedro Nolasco to Llano Verde, lat. 17°18' N, 96°25' W, *G. D. McPherson 813* (ENCB, MICH); Sierra de Juárez, camino a Llano Verde, ca. 6 km al NE de Capulalpan, *D. H. Lorence, A. García* y *R. Cedillo T. 3591* (CAS, MEXU, MO); Sierra de Juárez, camino de Xiacui a Talea, cerca de Trinidad, *D. H. Lorence, A. García M. y R. Cedillo T. 3633*

(MEXU, MO); Sierra de Juárez, Rancho Vivero Teja, a 3 km al N de Ixtlán, *D. H. Lorence* 4608 (IEB, MEXU); mountains along route 175, 12 km N of Ixtlán de Juárez on the road to Valle Nacional, *R. M. King* 2085 (MICH); vicinity of La Cumbre, ca. 30 km NNE of Oaxaca on highway 175, between Oaxaca and Ixtlán de Juárez, *S. S. Tillet* 637-84 (GH, RSA). Distrito Mixe; vicinity of Cerro Zempoaltepetl, southwest slopes of mountain near Tlahuitoltepec, about 8 km southwest of summit, *B. Hallberg* 935 (ENCB, MICH). Distrito de Sola de Vega; along Hwy. 131, about 12.5 mi. SW of Sola de Vega, *W. D. Stevens* 1350 (TEX). GUATEMALA. Sololá: On hwy. CA-1, 2.5 m E of intersection of hwy. 1 and CA-1, or 8.8 m of intersection of hwy. 9s and 1, *M. F. Denton* 1796 (ENCB, MICH).

Discusión: La situación taxonómica y la identidad de *Pinguicula orchidioides* A. DC. permanecieron confusas hasta hace poco y sólo recientemente fueron aclaradas (Zamudio, 1998). Esta especie fue descrita en 1844 por De Candolle, con base en la colecta de *Andrieux* 130, procedente del Cerro San Felipe en el estado de Oaxaca.

Dos años más tarde, Hooker (1846) presentó erróneamente como *Pinguicula orchidioides* una planta cultivada en los Reales Jardines Botánicos de Kew, procedente de Real del Monte, Hidalgo, misma que en realidad corresponde a *P. moranensis* var. *neovolcanica* (Zamudio, 1999b). La equivocación de Hooker ocasionó gran confusión entre los taxónomos acerca de la identidad de *P. orchidioides* A. DC., por lo que el nombre fue incorporado a la sinonimia de *P. caudata* Schltdl. (Hemsley, 1879-1888 y Ernst, 1961) y posteriormente olvidado.

Sólo Sprague (1928) reconoció a *Pinguicula orchidioides* A. DC. como una especie independiente a la que consideró cercanamente relacionada con *P. caudata*. Este autor mostró además, que la planta ilustrada por Hooker en 1846 como *P. orchidioides* no corresponde a ese taxon, pues difiere de la descrita por De Candolle en los siguientes aspectos: a) las hojas de verano son espatuladas y se originan del centro de una “roseta de invierno” densa de pequeñas hojas ovadas, con el ápice agudo; b) los lóbulos de la corola son considerablemente más amplios, los del labio superior sobrepuestos, los del labio inferior obovado-cuneados y c) el espolón se muestra extendido.

Por su parte, McVaugh y Mickel (1963) refirieron el nombre de *P. orchidioides* A. DC. como sinónimo de *P. macrophylla* Kunth in Humb. Bonpl. et Kunth., mientras que Casper (1966a) no lo consideró para los taxa de la sección *Orcheosanthus* y en la monografía del género (Casper, 1966b) sólo discutió la improcedencia de aplicar tal epíteto a la planta de Real del Monte descrita por Hooker en 1846 y retomando los argumentos expresados por Sprague en 1928, propuso desechar el nombre de *Pinguicula orchidioides*

sensu Hooker como “*nomen dubium vel ambiguum*”, sin aclarar la situación de la especie descrita por De Candolle.

Recientemente, Luhrs (1995) publicó una nueva descripción de la especie bajo el nombre de *Pinguicula stolonifera*, binomio que hace referencia a la formación de estolones por estas plantas.

Al revisar el material de herbario procedente de los estados de Guerrero y Oaxaca y compararlo con la descripción original de la especie que dice: *foliis oblongis angustatis utrinque punctato-scabris, scapis glabriusculis, flore glabro, corolla sub-5-partita, lobis patentibus oblongis subaequalibus, calcare reliqua corolla sublongiore cylindrico acuminato* (De Candolle, 1844), se encontró que las plantas que responden a esta descripción fueron incluidas por Casper (1966b) dentro de *Pinguicula oblongiloba* A. DC., y aunque en Oaxaca se encuentran otros representantes de la sección *Orcheosanthus*, ninguno presenta la combinación de caracteres mencionada.

Tomando en cuenta las diferencias existentes entre las plantas de Guerrero y Oaxaca incluidas en *P. oblongiloba* y las poblaciones de esta última que se distribuyen del estado de México hacia el norte, se pensó en separarlas como una variedad llamada *Pinguicula oblongiloba* var. *orchidioides* y con este nombre se etiquetaron los ejemplares de herbario revisados; sin embargo, tal combinación no fue publicada. Al hacer una revaloración de sus características, se llegó a la conclusión de que las diferencias constantes en la forma de las hojas, en las flores y en la presencia de estolones, que detentan las poblaciones de Guerrero y Oaxaca justifican el reconocimiento de *P. orchidioides* como una especie distinta, aislada geográficamente de *P. oblongiloba*.

A pesar de que los dos taxa están estrechamente relacionados, *P. orchidioides* se distingue de *P. oblongiloba* por las hojas de verano oblongo-elípticas y de menor tamaño, los pedúnculos florales glabros, los lóbulos de la corola elípticos a oblongo-elípticos, la cápsula de forma irregular y por la producción de estolones. La mancha blanca de la garganta es alargada, más o menos oblonga, mientras que en *P. oblongiloba* tiene forma de corazón o es un poco alargada.

Considerando las semejanzas existentes entre estas dos especies, se puede pensar que ambas se originaron a partir de un antecesor común y que, debido al aislamiento geográfico prolongado sus poblaciones se han diferenciado gradualmente, siguiendo cada una su propio camino evolutivo.

Se debe hacer notar que De Candolle describió *P. oblongiloba* y *P. orchidioides* en la misma obra, por lo que se entiende que tuvo a la vista los ejemplares de la colecta de

Andrieux 130, en los que se basó para describir *P. orchidioides*, así como la lámina t. 170, de los Icones de la Flora Mexicana de Sessé y Mociño, en donde se encuentra el dibujo de *P. oblongiloba*, lo que le permitió comparar los dos taxa y destacar con claridad las diferencias fundamentales entre ellos.

Pinguicula zecheri Speta et Fuchs, *Stapfia* 10: 111. 1982. Tipo: México. Guerrero: Puerto del Gallo (100.1°-17.5°), 2400 m, en rocas cubiertas con musgo. *S. Schatzl s.n.*, cult. Jardín Botánico de la ciudad de Linz, Austria. 28.8.1981, roseta invernal colectada el 7.12.1981. (holotipo herbario particular de F. Speta, en la ciudad de Linz, Austria).

Planta herbácea perenne. Hojas basales, dimórficas, en dos rosetas subsecuentes; “roseta de invierno” de 1 a 2.5 cm de diámetro, extendida o compacta, epigea o subhipogea, con (20)40 a 70(90) hojas crasas, espatuladas a ampliamente espatuladas, de (5)10 a 15(25) mm de largo, por 4 a 7 mm de ancho, ápice redondeado, densamente glandular-pubescente; “roseta de verano” de 120 a 220 mm de diámetro, con 6 a 8(12) hojas membranáceas, cortamente pecioladas, de (45)60 a 80(130) mm de largo, lámina oblongo-elíptica a suborbicular, de (40)60 a 80(100) mm de largo, por 30 a 70 mm de ancho, margen involuto, densamente cubierta en el haz con glándulas sésiles y espaciadamente con glándulas estipitadas. Hibernáculo ausente o en ocasiones presente. Pedúnculos 1 a 6 por planta, cilíndricos, (80)100 a 200(300) mm de largo, densa o espaciadamente glandular-pilosos. Flores de (40)50 a 70(120) mm de largo (incluyendo el espolón); cáliz bilabiado, densamente glandular-piloso en el exterior, espaciadamente glandular en el interior, lóbulos lanceolados, de (2)3 a 5 mm de largo, por 1 a 2 mm de ancho, los inferiores unidos hasta 1/2 o menos de su longitud, de 2 a 4 mm de largo, por 1 a 1.5 mm de ancho; corola bilabiada, morado-purpúrea, el centro más oscuro, con una mancha blanca alargada de la garganta hacia la base del lóbulo medio del labio inferior, labio superior bilobado, lóbulos suborbitales a oblongo-espatulados, ondulados, de 12 a 25 mm de largo, por 8 a 27 mm de ancho, divergentes o cubriéndose entre sí, labio inferior trilobado, los lóbulos suborbitales a obovado-espatulados, ondulados, de 12 a 20(27) mm de largo, por 8 a 23 mm de ancho, divergentes o cubriéndose entre sí, el lóbulo medio es un poco mayor que los laterales, con el ápice truncado o retuso, tubo de la corola muy corto, ampliamente infundibuliforme, de 5 a 7(10) mm de largo, de color malváceo o blanquecino, pubescente en su interior con pelos multicelulares subulados; espolón de 20 a 40(-75) mm de largo, ligeramente curvo, piloso en su interior, con pelos multicelulares subulados más cortos; ovario globoso, densamente glandular-piloso, estigma de color púrpura oscuro, ciliado; filamentos blancos, ápice violáceo y piloso, teca amarillenta, polen (4)5 a 6-colporado.

Cápsula subglobosa, de 4 a 5 mm de diámetro, glandular-pilosa. Semillas numerosas, fusiformes, cafés, superficie reticulada, tuberculada, de ± 1 mm de largo, por ± 0.2 mm de ancho. Número cromosómico $2n = 22$ (Fig. 55).

Fenología: Se ha observado en floración de julio a noviembre, mientras mantiene la “roseta de verano”. La “roseta de invierno” se empieza a formar desde mediados de octubre y ya en diciembre está bien constituida. En esta etapa se puede apreciar un número mayor de hojas que van disminuyendo gradualmente de tamaño hacia el centro de la roseta, lo que muestra una transición entre las “hojas de verano” y las de “invierno”; a mediados de diciembre se pueden observar algunas “rosetas de invierno” compactas, con hojas verdes pubescentes; la “roseta de invierno” se mantiene hasta los meses de marzo o abril; con el inicio de la primavera empieza el crecimiento de las hojas de verano, las cuales alcanzarán su talla máxima durante la temporada de lluvias en los meses de agosto y septiembre. El tamaño de las rosetas y el número de hojas que las forman es variable y depende de las condiciones locales en que se encuentra la planta.

El color de las flores ha sido registrado por los colectores como azul, violáceo, violeta muy fuerte y morado y en inglés se le ha referido como blue, violet y purple. Speta y Fuchs (1982) lo describen como: corola malvácea por dentro (“phlox purple”, Ridgway XI/65b), centro purpúreo (XI/63), con una mancha blanca en la base del lóbulo medio del labio inferior, malvácea por fuera (“phlox pink” XI/65f o “pale amparo purple” XI/63f).

Hábitat: Crece en laderas húmedas muy inclinadas, sobre taludes, paredes rocosas o en los troncos de los árboles, asociada con musgos, selaginelas y varias especies de helechos. La vegetación corresponde a bosque mesófilo de montaña o bosque húmedo de pino-encino, compuestos por *Pinus ayacahuite*, *Pinus chiapensis*, *Quercus spp.*, *Alnus sp.* y *Ostrya sp.*

Distribución: Esta especie se encuentra en los estados de Guerrero y Michoacán, en el sector occidental de la Sierra Madre del Sur, en una franja altitudinal que va de 1900 a 2600 m sobre el nivel del mar (Fig. 56).

Ejemplares revisados: MÉXICO. MICHOACAN: Municipio de Coalcomán; Barroloso [Varaloso], District Coalcomán, *G. B. Hinton 15107* (ENCB, F, GH, MO, NY, PH, RSA, TEX); “Cerritos de Agua”, ca. 3 miles below the lumber camp at Dos Aguas, nearly west of Aguililla, lat. approx. $18^{\circ}45' N$, long. $102^{\circ}56' W$, *R. McVaugh 17864* (MICH); 12 km SE of Aserradero Dos Aguas and nearly west of Aguililla, *R. McVaugh 24764* (MICH). GUERRERO: Municipio de Atoyac; Sierra Madre del Sur, along the Milpillas-Atoyac road vía Puerto del Gallo, about 55 miles NE of Atoyac and 3 miles SW of Puerto del Gallo,

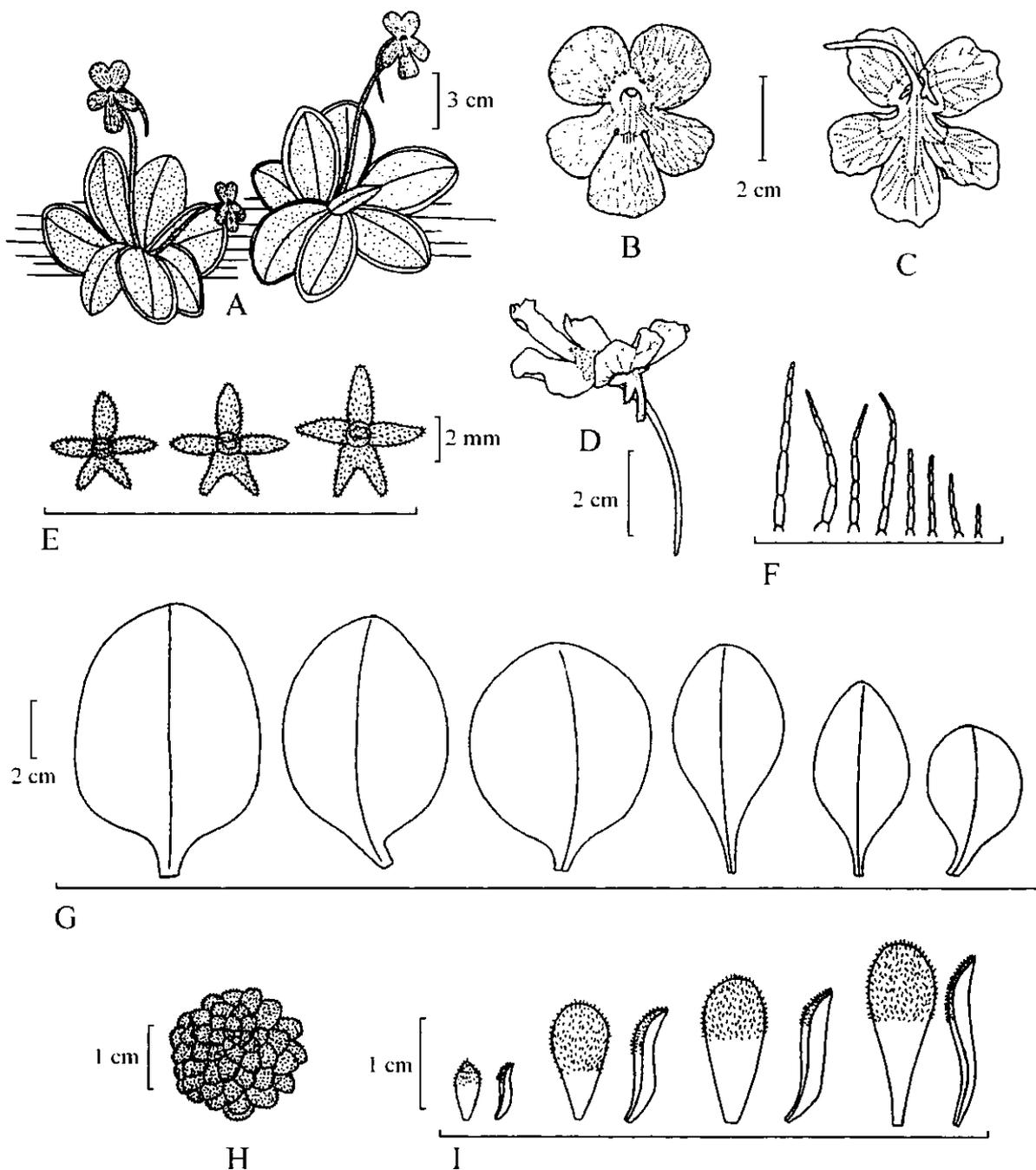


Fig. 55. *Pinguicula zecheri*. A. Hábito; B. Corola vista de frente; C. Corola vista por detrás; D. Corola vista de lado; E. Variación en la forma y tamaño del cáliz; F. Pelos de la corola; G. Serie de "hojas de verano" mostrando la variación en tamaños y formas; H. "Roseta de invierno", I. Serie de "hojas de invierno" del interior al exterior de la roseta.

J. L. Reveal, K. M. Peterson, R. M. Harley y C. R. Broome 4334 (K, MEXU, MICH, NY, TEX); Sierra Madre del Sur, 12 km al S de Puerto del Gallo, *A. McDonald y S. Reisfield 1901* (XAL); 35.7 km al NE de El Paraíso, camino a Filo de Caballos, *E. Martínez y J. L. Villaseñor 4247* (ENCB, MEXU, MO); Nueva Delhi, *N. Diego y R. de Santiago 6189* (IEB); aproximadamente 2 km antes de la desviación a El Iris, carretera Atoyac-Puerto del Gallo, *R. de Santiago 169* (IEB); desviación al Iris, brecha Paraíso a Puerto del Gallo, *S. Zamudio, L. Lozada, R. de Santiago y C. Gallardo 9163* (IEB). Municipio de Tlacotepec; Teotepec, District Galeana, *G. B. Hinton 14442* (ENCB, M, MICH, NY, RSA, UC.); ca. 5 km W of Puerto del Gallo on Chilpancingo-Atoyac road, on western face of Cerro Teotepec in the Sierra Madre del Sur, *S. Reisfield y A. McDonald 1298* (WIS); 23.5 mi by rd. N of El Paraíso on rd. from Atoyac de Alvarez to Milpillas, *W. Thomas, J. Rawlins y O. Sholes 2899* (F, NY). Municipio de La Unión; Pilas, District Mina, *G. B. Hinton 10682* (B, C, DS, F, K, LL, MICH, MO, NY, RSA, UC).



Fig. 56. Distribución conocida de *Pinguicula zecheri*.

Discusión: Las plantas incluidas en esta especie se conocían de los estados de Guerrero y Michoacán por las colectas de Hinton et al. desde 1937 y 1939; sin embargo, los ejemplares fueron identificados como *Pinguicula colimensis* por McVaugh y Mickel (1963), a pesar de que crecen en distintos ambientes y de que aun en el material de herbario se aprecian diferencias en las características vegetativas que las separan con facilidad.

Aunque McVaugh y Mickel notaron ciertas diferencias entre los ejemplares de *P. colimensis* de Colima y los colectados por Hinton en Guerrero y Michoacán, no las consideraron de suficiente peso para separarlos de la especie, como lo muestra el comentario adjunto: ...“El siguiente espécimen (*Hinton 10682*) sugiere esta especie [*P. colimensis*] por sus rosetas amplias de hojas basales y sus flores muy grandes, con los lóbulos de la corola ampliamente redondeados (lóbulos de 2.5 cm de ancho y largo, espolón de 3.5-5.5 cm de largo), pero las hojas parecen ser involutas más que revolutas y los escapos son de 7-12 cm de longitud o más y más bien espaciadamente glandulares.” (McVaugh y Mickel, 1963).

Por su parte, Casper (1966b), en la discusión de *P. colimensis* afirma que: ...“Según mis propios estudios de las colecciones de G. B. Hinton para mí accesibles, llegué ya antes a la conclusión de que sus muestras números 10682, 15107 y 14442 representan una especie particular, que yo llamé *P. pulcherrima* y anoté con este nombre los ejemplares de UC, MO, F, NA, WTU y C, además añadí una diagnosis a los de F y UC. Estoy convencido de que las plantas de estos números de colecta son idénticas a *P. colimensis*. Si se justifica separar esta especie, se debe entonces principalmente a los lóbulos de la corola, tan característicamente marcados, casi circulares, los cuales -con excepción de *P. cyclosecta*- no se encuentran en ninguna otra especie. Son absolutamente uniformes en las muestras de *McVaugh 15534* y de Hinton. La longitud de los pedúnculos florales seguramente no es una característica suficiente para su distinción -los pedúnculos florales de los ejemplares de Hinton también pueden ser notoriamente cortos- el vello glandular de las plantas de Hinton no es “rather sparingly glandular”, como opinan McVaugh y Mickel (1963: 138), sino en general densamente glandular. Quedan las hojas. Los bordes de ejemplares secos parecen estar ligeramente “involutos”, cuando están verdes son ligeramente “revolutos”. Este fenómeno también lo encontramos en *P. moranensis*. Yo lo considero sin importancia para la diagnosis.”

Sin embargo, Speta y Fuchs (1982) hacen una clara descripción de la especie y al discutir sus relaciones la comparan sólo con *P. moranensis*, con la que consideran que está más relacionada.

Las principales diferencias entre *P. zecheri* y *P. colimensis* se encuentran en el hábitat que ocupan, pues mientras que *P. colimensis* crece en un bosque tropical caducifolio sobre sustrato yesoso, entre 350 y 500 m s.n.m., *P. zecheri* prospera en laderas húmedas muy inclinadas en bosque mesófilo de montaña, en la vertiente occidental del Cerro Teotepec, en la Sierra Madre del Sur, entre 1900 y 2600 m s.n.m. Adicionalmente habría que señalar que las hojas de *P. colimensis* son espatuladas, de color verde-amarillento, con el margen ligeramente revoluto, el pedúnculo espaciadamente glandular-piloso y las flores de color rosa, mientras que en *P. zecheri* las hojas son de color verde más oscuro, con el margen ligeramente involuto, el pedúnculo densamente glandular y las flores purpúreas.

Es más difícil diferenciar entre *P. zecheri* y *P. moranensis*, ya que algunos de los especímenes revisados de *P. zecheri* muestran flores chicas y lóbulos oblongo-espatulados a rectangulares, que se pueden confundir fácilmente con *P. moranensis* var. *moranensis*. Por otro lado, en *P. moranensis* var. *moranensis* se encuentran algunos ejemplares con flores grandes y lóbulos de la corola casi circulares, como el ejemplar de *D. E. Breedlove 21418* (MO), de Río Hondo, 6.5 km N of Jitotol en el camino a Pichucalco, Chiapas. Otro ejemplo que parece representar una población con características intermedias entre estas dos especies lo representan los especímenes de Puerto Garnica en el estado de Michoacán.

En 1993 se visitó la localidad tipo de *P. zecheri* para confirmar la identidad de la especie. Se realizó una colecta amplia de ejemplares botánicos y de plantas vivas para observarlas en cultivo, y se encontró que el tamaño de las flores y la forma de los lóbulos de la corola son muy variables en esta especie; los lóbulos pueden ser oblongo-espatulados, casi rectangulares, más largos que anchos y divergentes entre sí, hasta ampliamente-oblongos, o suborbiculares, tan largos como anchos o más anchos que largos, cubriéndose entre sí. Esta última forma se acerca más a la descripción original de la planta y es muy parecida en este aspecto a *Pinguicula colimensis*. Las colectas recientes han mostrado una fuerte variación en la forma y tamaño de las flores, siguiendo el patrón más o menos común detectado en la sección *Orcheosanthus* (Fig. 57). Los ejemplares citados en el texto cumplen con las características de la especie, los dudosos o con características intermedias se encuentran bajo el nombre de *P. moranensis* var. *moranensis*.

En el conjunto de ejemplares revisados resaltan los de *Hinton et al. 10682*, de Pilas, en el Distrito de Mina, Guerrero, por el gran tamaño de las flores, las que llegan a medir entre 60 y 120 mm de largo (incluyendo el espolón). Los lóbulos de la corola tienen de 15 a 22 mm de largo, por 15 a 28 mm de ancho, y el espolón 40 a 75 mm de largo. La población de Pilas representa sin lugar a dudas el extremo máximo en el tamaño de la flor dentro de la sección.

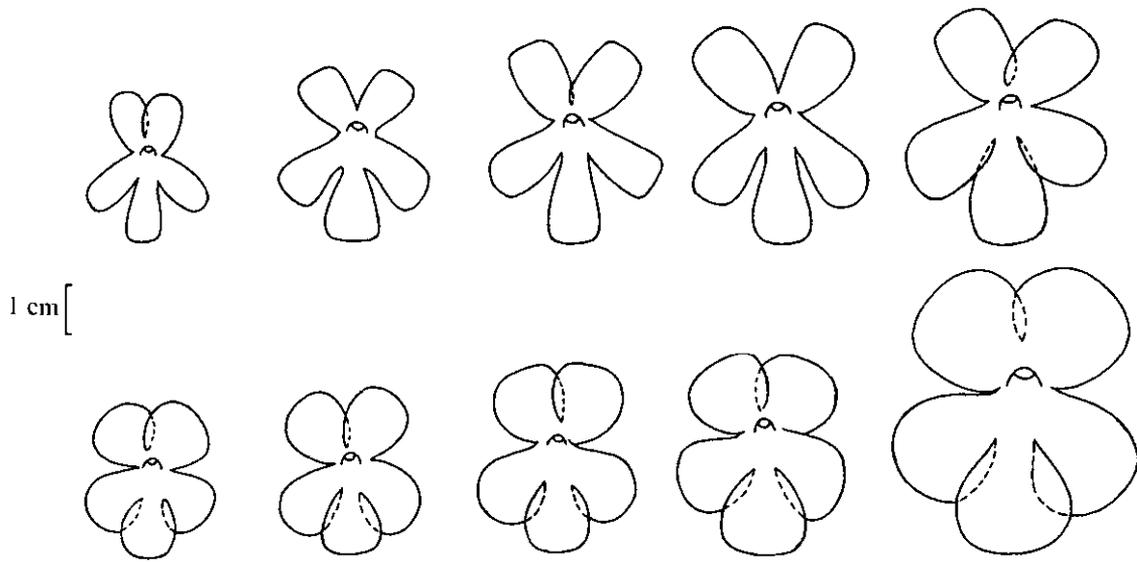


Fig. 57. Variación de las corolas de *Pinguicula zecheri* de Puerto del Gallo, Guerrero, tanto en el tamaño como en la forma de los lóbulos; basada en S. Zamudio, L. Lozada, R. de Santiago y C. Gallardo 9163 (IEB).

Especies excluidas

Pinguicula debbertiana Speta et Fuchs, Linzer Biol. Beitr. 24(1): 375. 1992.

Esta especie fue ubicada por sus autores dentro de la sección *Crassifolia* junto con *P. esseriana* y *P. ehlersiae*, en función de la semejanza en las hojas. No obstante, las características de la flor la acercan más a la sección *Pinguicula*, pues la corola es profundamente bilabiada, con el limbo oblicuo, el tubo infundibuliforme, y el espolón corto, recto, tan largo como el tubo o un poco más largo que él.

Pinguicula laeana Speta et Fuchs, Phytion (Horn.) 29(1): 94. 1989.

Esta especie fue propuesta por Speta y Fuchs como una adición a la sección *Orcheosanthus*, junto con *P. potosienis* y *P. rectifolia* (tratadas como sinónimos de *P. moranensis*), pero pertenece más bien a la sección *Longitubus* por la corola roja con el tubo largamente infundibuliforme.

DISCUSIÓN

Durante el desarrollo de este trabajo se han encontrado varios hechos que no coinciden exactamente o bien, que complementan lo que otros autores habían descrito sobre la morfología, ecología y taxonomía de las especies de la sección *Orcheosanthus*; a continuación se discuten los aportes más sobresalientes.

Forma de Crecimiento

A pesar de que Casper (1966b) afirma que todas las especies de la sección *Orcheosanthus* presentan el tipo de crecimiento tropical heterófilo, nuestras observaciones demuestran que un conjunto de especies, entre las que se encuentran *Pinguicula colimensis*, *P. elizabethiae*, *P. macrophylla*, *P. moranensis* var. *neovolcanica*, *P. oblongiloba* y *P. orchidioides* forman verdaderos hibernáculos.

En estas taxa al terminar el desarrollo de las “rosetas de verano” se forman “rosetas de invierno” muy compactas, parecidas a un bulbo, que permanecen enterradas o semienterradas y aparentemente inactivas durante el invierno; en la primavera, el crecimiento de las “hojas de verano” y la floración se reactivan con el inicio de la temporada de lluvias. Estas especies florecen sólo con las “rosetas de verano” por lo que coinciden con el tipo de crecimiento templado heterófilo, que hasta ahora era desconocido entre las especies del género *Pinguicula* de México.

Aun en las especies que presentan una “roseta de invierno” abierta, extendida sobre el suelo en forma de cojinete (epigea), como en *P. moranensis* var. *moranensis* o en *P. zecheri*, se ha observado la formación esporádica de rosetas compactas, más abiertas que en el tipo anterior y con el ápice de las hojas retrorso; éstas permanecen enterradas superficialmente en el humus o cubiertas por la hojarasca (subhipogeas), sin presentar indicios de crecimiento hasta la primavera, por lo que se consideran también verdaderos hibernáculos.

De las especies anteriores, sólo *P. moranensis* var. *moranensis* florece tanto con la “roseta de invierno”, como con la “roseta de verano”, aunque el período máximo de floración se concentra en los meses de julio a septiembre. Esta variedad se acerca en cierto modo al tipo de crecimiento tropical heterófilo; sin embargo, no coincide totalmente con este tipo de crecimiento, por la formación esporádica de rosetas compactas o hibernáculos.

En *P. cyclosecta*, *P. esseriana* (las dos variedades), *P. gypsicola* y *P. mesophytica* la “roseta de invierno” siempre es abierta y extendida sobre el suelo. *Pinguicula esseriana*

var. *esseriana* y *P. esseriana* var. *ehlersiae* florecen de enero a marzo, con las “rosetas de invierno”, por lo que se diferencian de todas las demás especies en este aspecto.

Por su parte, *P. moctezumae* muestra crecimiento continuo de las “hojas de verano” y produce flores durante todo el año, si la humedad se mantiene constante. Cuando los sitios en que crece se secan, forma una roseta de resistencia muy compacta, subhipogea, que le permite soportar la temporada seca con éxito. Esta es la especie mexicana que se acerca más al tipo de crecimiento tropical heterófilo, ya que el crecimiento y floración continuos reflejan su adaptación a ambientes más estables e isotérmicos, sin la influencia de heladas, pero con la posibilidad de enfrentar sequías estacionales.

La capacidad de formar hibernáculos se puede considerar como un carácter primitivo en el género *Pinguicula*, que refleja la adaptación de la mayoría de sus integrantes a vivir en regiones con clima templado frío. En las especies de *Pinguicula* europeas y circumpolares, este comportamiento les permite soportar condiciones extremas de clima durante el invierno, con frecuentes heladas o prolongadas nevadas.

En las especies mexicanas, esta característica se conserva en los taxa que habitan en las partes altas de las montañas, en donde predominan los climas templados con heladas frecuentes. Sin embargo, se debe destacar que en la mayor parte del territorio mexicano los cambios estacionales no son tan marcados como en latitudes más norteñas y resulta de mayor importancia el contraste entre una temporada seca asociada con el período invernal y una temporada de lluvias que normalmente se presenta durante el verano y el otoño.

La mayoría de las especies de la sección *Orcheosanthus* habitan en lugares con clima templado, con heladas frecuentes y un marcado contraste estacional entre la temporada seca y la temporada lluviosa del año, en donde predomina la vegetación de bosque de encino, bosque de pino, bosque mesófilo de montaña y en menor grado bosque de oyamel.

Sin embargo, en *Pinguicula colimensis*, *P. esseriana* var. *esseriana*, *P. esseriana* var. *ehlersiae*, *P. elizabethiae*, *P. gypsicola* y *P. moctezumae*, se aprecia una clara tendencia a ocupar ambientes xerofíticos, con clima cálido seco y vegetación de matorrales xerófilos o bosque tropical caducifolio. La capacidad de formar una roseta de resistencia durante la temporada seca del año, más la adaptación para utilizar la vía C_4 en la asimilación del bióxido de carbono durante la fotosíntesis, han permitido a estas especies incursionar exitosamente en los ambientes secos.

Si se toma en cuenta que las regiones montañosas de México forman una matriz compleja de condiciones climáticas y sustratos ampliamente variables, es comprensible que encontremos en las *Pinguicula* de la sección *Orcheosanthus* diversos grados de

adaptación a estas condiciones, con variantes de los tipos de crecimiento propuestos por Casper (1966b).

Caracteres morfológicos de interés taxonómico.

Para diferenciar a las especies de la sección se deben tomar en cuenta un conjunto de caracteres morfológicos, entre ellos son importantes la posición, forma y tamaño de las rosetas, la posición, forma y tamaño de las hojas, el indumento, la presencia de cilios en el pecíolo, el tamaño de la flor, la forma de los lóbulos de la corola, la forma y disposición de los pelos del tubo de la corola y el patrón de coloración. Diferentes combinaciones de estos caracteres nos definen con seguridad a las especies, las que por regla general no se diferencian una de otra por la presencia de un solo carácter.

La forma y posición de las “rosetas de invierno” no habían sido estudiadas con detalle, ni tomadas en cuenta en el arreglo taxonómico por otros autores. Al parecer, sus diferentes expresiones indican la existencia de varias líneas evolutivas dentro de la sección, por lo que se deberá valorar con cuidado su influencia en la taxonomía.

Algunas características de la flor como la forma de los lóbulos, la posición del espolón con respecto al resto de la corola o la posición de los labios de la corola, han sido empleadas por varios autores para diferenciar a las especies de la sección; sin embargo, se ha encontrado que estos rasgos pueden variar aun dentro de una misma población, por lo que no en todos los casos representan caracteres consistentes para la separación de las especies.

La morfología de los granos de polen y de la semilla es bastante homogénea entre los miembros de la sección y no permite la distinción entre especies.

Asimismo, queda en duda la utilidad del número cromosómico como criterio para ubicar a los miembros de la sección, debido a que se carece de esta información para más de la mitad de las especies. Por consiguiente, es necesario profundizar la investigación en este campo a fin de poder valorar adecuadamente la importancia del número cromosómico en la clasificación de los taxa.

Consideraciones taxonómicas

El arreglo propuesto por Casper (1966b) al dividir la sección en subsecciones y series, muestra ciertas inconsistencias al considerar las características de las especies recientemente descritas y conforme se estudia con mayor detalle el grado de variación de los taxa ya conocidos.

Los resultados de los análisis fenético y cladístico no respaldan la división de la sección propuesta por Casper (1966b), y no permiten proponer un arreglo alternativo, ya que falta definición en varias de las líneas evolutivas de la sección. Por lo anterior se ha decidido prescindir de estas categorías, hasta que no se tenga un mejor conocimiento del grupo.

Se han hecho algunas modificaciones a la diagnosis de la sección para adecuarla al grado de conocimiento actual del grupo.

En este trabajo no se acepta la sección *Crassifolia* propuesta por Speta y Fuchs (1982), por lo que se incluye dentro de la sección *Orcheosanthus* a *Pinguicula esseriana* y *P. ehlersiae* (considerada como una variedad de la primera). Esta decisión ha sido corroborada por los análisis realizados y se basa en que las flores presentan el mismo patrón morfológico que *P. moranensis*.

Como resultado de la revisión taxonómica, en la sección *Orcheosanthus* se reconocen 12 especies y dos variedades, incluyendo el descubrimiento y publicación de cuatro nuevas taxa, lo que muestra que el número de especies se ha duplicado desde la publicación de la monografía (Casper, 1966a).

El complejo de *Pinguicula moranensis*.

Hasta ahora se han identificado tres entidades que están involucradas en este complejo, estas son: *P. moranensis* var. *moranensis*, *P. moranensis* var. *neovolcanica* y *P. zecheri*, las que parecen ser líneas extremas de variación de un linaje común.

Pinguicula moranensis da la impresión de encontrarse en pleno proceso de diferenciación, por lo que con frecuencia se observan poblaciones aisladas o periféricas que varían en ciertos aspectos de las poblaciones típicas de la especie, separándose en mayor o menor grado de ellas, sin que por esto se pueda afirmar que forman ya entidades independientes. Por esta razón *P. moranensis* se considera una especie polimórfica.

Existen varias poblaciones que difieren en cierto grado de las formas típicas de *Pinguicula moranensis*, entre éstas destaca la del Cañón del Tonalá en Oaxaca, descrita como *P. rectifolia* por Speta y Fuchs (1989) y la de la Barranca de Poxtla, en el municipio de Tlaltetela, Veracruz, en las que no se forma la típica “roseta de invierno”. Existe otra población en el Barrio Platanal, San Andrés Tenejapa, Veracruz, que conserva la “roseta de verano” hasta diciembre o enero y que coincide con *P. flos-mulionis*, descrita de Paso del Macho, Veracruz.

De *Pinguicula moranensis* se han separado en mayor grado las plantas que crecen sobre el Eje Volcánico Transversal, que fueron determinadas erróneamente por Hooker en 1846 como *P. orchidioides* y reconocidas en este trabajo como *P. moranensis* var. *neovolcanica*. Las plantas que ocupan las montañas del Eje Neovolcánico no se pueden diferenciar de otras de *P. moranensis*, ni por la forma y tamaño de las hojas de verano, ni por las características de las flores; en cambio, la “roseta de invierno” compacta, en forma de bulbo, con hojas lanceoladas, de ápice agudo u obtuso la distinguen con facilidad.

Aunque los análisis fenético y cladístico separan las poblaciones del Eje Neovolcánico de *P. moranensis*, y las agrupan con *P. oblongiloba*, *P. orchidioides* y *P. macrophylla*, se piensa que la afinidad con estas especies es aparente, producto de un paralelismo evolutivo. Es probable que la “roseta de invierno” compacta en forma de bulbo de las poblaciones del Eje Neovolcánico haya evolucionado a partir de rosetas compactas, como las que esporádicamente se presentan en *P. moranensis* var. *moranensis*. Esta afirmación se fundamenta en que ambas entidades están aún muy relacionadas por formas intermedias.

El otro problema con este complejo involucra la separación entre *P. zecheri* y *P. moranensis*, ya que la variación observada en ambas entidades muestra una fuerte sobreposición de los caracteres, sugiriendo la existencia de una intergradación entre ellas. Se pueden separar con certeza sólo los extremos de la cline, representados por un lado por *P. zecheri* con flores muy grandes (de 5 a 11 cm de largo incluyendo el espolón), con los lóbulos de la corola predominantemente circulares a oblatos y, por el otro, por *P. moranensis* con flores de tamaño intermedio (3 a 5 cm de largo, incluyendo el espolón), los lóbulos de la corola oblongo-espatulados, con el ápice truncado. La delimitación precisa de *P. zecheri* y su relación con *P. moranensis* debe ser estudiada con más detalle.

Por lo anterior se piensa que es necesario realizar investigaciones adicionales en el complejo *P. moranensis*, utilizando técnicas moleculares para poder resolver adecuadamente algunos de los problemas taxonómicos que aún persisten.

Consideraciones sobre la distribución geográfica.

La distribución general de la sección *Orcheosanthus* en México y Centroamérica refleja su origen a partir de las floras boreales.

La mayoría de los miembros de la sección *Orcheosanthus* son endémicos de México, con la excepción de *P. moranensis* var. *moranensis* y *P. orchidioides*, que extienden su área de distribución hasta Guatemala y de *P. mesophytica* que es exclusiva de Centroamérica. Dentro de las especies de distribución restringida, *P. colimensis*, *P. elizabethiae*, *P. gypsicola* y *P. moctezumae* sólo se conocen de la localidad tipo o sus alrededores.

La sorprendente diversidad de la sección, el alto grado de endemismo, la existencia de varias líneas evolutivas y su amplia distribución en las montañas de México y Centroamérica sugieren que la sección *Orcheosanthus* existe en México desde hace mucho tiempo, y recuerda un fenómeno de diversificación semejante que se presenta en los géneros *Pinus* y *Quercus* en las montañas mexicanas.

De acuerdo con Casper (1966b) los antecesores de la sección *Orcheosanthus* se encontraban en México desde antes del Mioceno Medio, por lo que la región se considera el centro de evolución del grupo en su conjunto y posiblemente también sea su centro de origen.

Análisis fenético.

Los resultados obtenidos con el análisis fenético muestran a la sección *Orcheosanthus* como un grupo bien definido dentro del subgénero *Pinguicula*, el cual está cercanamente relacionado por la similitud de sus caracteres con la sección *Longitubus*.

Los grupos que se forman al interior de la sección no se pueden relacionar en todos los casos con la clasificación de Casper (1966b).

Análisis cladístico.

Los cladogramas obtenidos no reflejan con claridad las relaciones filogenéticas de las especies de la sección *Orcheosanthus*, si bien existen varios grupos o clados que se mantienen consistentemente, como el formado por *Pinguicula oblongiloba*, *P. orchidioides* y *P. macrophylla*, o el constituido por *P. esseriana* var. *esseriana* y *P. esseriana* var. *ehlersiae*. Las relaciones entre los otros taxa no están claras aún, como lo expresa la posición de las especies que forman el “complejo *P. moranensis*”.

El cladograma de consenso estricto obtenido de combinar los 100 árboles igualmente parsimoniosos, muestra la existencia de varios grupos a partir de un origen politómico y refleja la falta de definición en las relaciones filogenéticas de las especies de la sección.

El cladograma elegido entre los 100 árboles igualmente parsimoniosos muestra cuatro grupos bien definidos: 1. formado por *Pinguicula gypsicola*, *P. cyclosecta* y *P. mesophytica*; 2. compuesto por *P. esseriana* y *P. ehlersiae*; 3. que incluye a *P. moctezumae*, *P. colimensis* y *P. elizabethiae* y 4. con *P. oblongiloba*, *P. orchidioides*, *P. oblongiloba* y *P. moranensis* var. *neovolcanica*. Si se excluye a *P. moranensis* var. *neovolcanica* los grupos parecen estar bien fundamentados y podrían representar entidades naturales.

Los taxa relacionados con el complejo *P. moranensis* aparecen separados y sin relación alguna.

Es posible que la revisión de los caracteres usados y su recodificación pueda lograr una mejor definición de los grupos, pero también es importante hacer notar que faltan estudios más detallados del complejo *P. moranensis* y los taxa relacionados. También el análisis cladístico sugiere la necesidad de revisar la clasificación infragenérica propuesta por Casper (1966b) en su totalidad, lo que rebasa los alcances de este estudio.

CONCLUSIONES

De los análisis fenético y cladístico hechos, así como de los estudios de campo y laboratorio realizados hasta ahora, es posible plantear las siguientes conclusiones:

1.- Se ha comprobado la existencia de “hibernáculos” en algunas especies de la sección *Orcheosanthus*, en la que se aprecian varios grados de evolución en la forma de la “roseta de invierno”, desde las estructuras de resistencia hipogreas en forma de bulbo, pasando por estructuras subhipogreas, hasta las rosetas epigeas extendidas sobre el suelo. Lo anterior refleja diversos grados de transición entre el tipo de crecimiento templado heterófilo y el tropical heterófilo.

2. La sección *Longitubus* es el grupo hermano de la sección *Orcheosanthus*, sin embargo es muy heterogénea. Dentro de esta sección *P. hemiepiphytica* es la especie más cercana a la sección *Orcheosanthus*.

3. La sección *Orcheosanthus* es un grupo monofilético, sustentado al menos por dos sinapomorfias: el tubo de la corola muy corto, ampliamente infundibuliforme y el espolón más largo que el tubo y que el limbo de la corola.

4. Los grupos o clados formados por las especies de la sección en el árbol analizado, no reflejan objetivamente las relaciones existentes entre las especies de la sección *Orcheosanthus* ni apoyan en todos los casos la clasificación propuesta por Casper (1966b) para las categorías inferiores a sección.

5. Los factores que dificultan el análisis filogenético son: el alto grado de variación encontrado en los caracteres utilizados tradicionalmente para distinguir a las especies, la abundancia de caracteres homoplásicos que reflejan evolución paralela o reversiones, así

Los taxa relacionados con el complejo *P. moranensis* aparecen separados y sin relación alguna.

Es posible que la revisión de los caracteres usados y su recodificación pueda lograr una mejor definición de los grupos, pero también es importante hacer notar que faltan estudios más detallados del complejo *P. moranensis* y los taxa relacionados. También el análisis cladístico sugiere la necesidad de revisar la clasificación infragenérica propuesta por Casper (1966b) en su totalidad, lo que rebasa los alcances de este estudio.

CONCLUSIONES

De los análisis fenético y cladístico hechos, así como de los estudios de campo y laboratorio realizados hasta ahora, es posible plantear las siguientes conclusiones:

1.- Se ha comprobado la existencia de “hibernáculos” en algunas especies de la sección *Orcheosanthus*, en la que se aprecian varios grados de evolución en la forma de la “roseta de invierno”, desde las estructuras de resistencia hipogeas en forma de bulbo, pasando por estructuras subhipogeas, hasta las rosetas epigeas extendidas sobre el suelo. Lo anterior refleja diversos grados de transición entre el tipo de crecimiento templado heterófilo y el tropical heterófilo.

2. La sección *Longitubus* es el grupo hermano de la sección *Orcheosanthus*, sin embargo es muy heterogénea. Dentro de esta sección *P. hemiepiphytica* es la especie más cercana a la sección *Orcheosanthus*.

3. La sección *Orcheosanthus* es un grupo monofilético, sustentado al menos por dos sinapomorfias: el tubo de la corola muy corto, ampliamente infundibuliforme y el espolón más largo que el tubo y que el limbo de la corola.

4. Los grupos o clados formados por las especies de la sección en el árbol analizado, no reflejan objetivamente las relaciones existentes entre las especies de la sección *Orcheosanthus* ni apoyan en todos los casos la clasificación propuesta por Casper (1966b) para las categorías inferiores a sección.

5. Los factores que dificultan el análisis filogenético son: el alto grado de variación encontrado en los caracteres utilizados tradicionalmente para distinguir a las especies, la abundancia de caracteres homoplásicos que reflejan evolución paralela o reversiones, así

como las evidencias que muestran que en este grupo han ocurrido eventos de evolución reticulada como la hibridación y la poliploidia.

6.- Existen varios indicios que sugieren el origen híbrido de *Pinguicula esseriana* var. *esseriana*.

7.- Para entender correctamente el “complejo *P. moranensis*”, es necesario realizar nuevas investigaciones, empleando técnicas modernas que permitan esclarecer su situación.

8.- Es pertinente estudiar mejor la variación de *P. zecheri*, sobre todo revisar la población representada por la colecta de *Hinton 10682*, de Pilas, Guerrero y su relación con *P. moranensis*.

9.- Tomando en cuenta la variación morfológica de los caracteres de las plantas en todas las etapas de crecimiento se pueden distinguir varias líneas evolutivas entre los miembros de la sección *Orcheosanthus*; éstas se expresan sobre todo en la forma y posición de las “rosetas de invierno” con respecto a la superficie del suelo y en la forma de las hojas tanto de “invierno” como de “verano”.

LITERATURA CITADA

- BARNHART, J. H. 1916. Segregation of genera in Lentibulariaceae. Mem. New York Bot. Gard. 6: 39-64.
- BRANDEGEE, T. S. 1911. Plantae Mexicanae Purpusianae, III. Univ. Calif. Publ. Bot. 4(11): 190.
- CANDOLLE, A. P. DE. 1844. Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis. Tomo VIII. Paris. pp. 26-32.
- CASPER, S. J. 1962. Revision der Gattung *Pinguicula* in Eurasien. Feddes Repert. 66(1-2): 1-148.
- CASPER, S. J. 1963a. Neue *Pinguicula*-Arten aus Mexiko. Feddes Repert. 67 (1-3): 11-16.
- CASPER, S. J. 1963b. Gedanken zur Gliederung der Gattung *Pinguicula* L. Bot. Jahrb. Syst. 82(3): 321-335.
- CASPER, S. J. 1966a. Once more: The orchid-flowered butterworts. Brittonia 18 (1): 19-28.
- CASPER, S. J. 1966b. Monographie der Gattung *Pinguicula* L. Biblioth. Bot. 31(127-128): 1-209.
- CRONQUIST, A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Houghton Mifflin Company. Boston. 396 pp.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 1262 pp.
- DEBBERT, P. 1991. Einige neue Arten der Gattungen *Drosera* (Droseraceae) und *Pinguicula* (Lentibulariaceae). Mitt. Bot. Staatssamml. München 30: 372-380.
- DUCHARTRE, M. P. 1887. Observations sur le *Pinguicula caudata* Schlecht. Bull. Soc. Bot. France 34: 207-216.
- ELWES, H. J. 1911. Mexican pinguiculas. Gard. Chron. 1911: 292.
- ERDTMAN, G. 1960. The acetolysis method. A revised description. Svensk Bot. Tidskr. 54: 561-564.
- ERNST, A. 1961. Revision der Gattung *Pinguicula*. Bot. Jahrb. Syst. 80(2): 145-194.
- FOURNIER, E. 1873. Sur un nouveau *Pinguicula* du Mexique. Bull. Soc. Bot. France 20: 67.

- GIBSON, D. N., 1974. Lentibulariaceae. In: Standley, P.C., L.O. Williams y D. N. Gibson. Flora of Guatemala. Fieldiana Bot. 24, Part X(3-4): 315-328.
- HEIDE, F. 1912. The structure and biology of arctic flowering plants I. Lentibulariaceae (*Pinguicula*). Meddel. Groenland 36: 441-481.
- HEITZ, E. 1926. Der Nachweis der Chromosomen. Z. Bot. 18: 652.
- HEMSLEY, W. B. 1879-1888. Botany. In: Godwin, F. D. y O. Salvin, Biologia Centrali-Americana. R. H. Porter, London. 5 vols.
- HENNIG, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. 263 pp.
- HOLMGREN, P., N. H. HOLMGREN y L. C. BARNETT. 1990. Index Herbariorum Part. I: The herbaria of the world. Eighth Edition. International Association for Plant Taxonomy. Regnum Vegetabile 120. New York. 693 pp.
- HOOKER, J. D. 1846. *P. orchidioides*. Bot. Mag. 72: tab. 4231.
- HOOKER, J. D. f. 1882. *Pinguicula caudata*. Bot. Mag. 38: tab. 6624.
- HUMBOLDT, A., A. BONPLAND y C. S. KUNTH. 1817. Nova genera et species plantarum. II: pp. 225-226.
- JANVIER, P. 1984. Chapter 2. Cladistics: Theory, purpose and evolutionary implications. In: J. W. Pollard [ed.]. Evolutionary theory: Paths into the future. John Wiley & Sons Ltd. New York. pp. 39-75.
- KIRCHNER, B. 1981. *Pinguicula esseriana* (Lentibulariaceae) eine neue Art aus Mexiko. Willdenowia 11: 317-319.
- KONDO, K. 1969. Chromosome numbers of carnivorous plants. Bull. Torrey Bot. Club 96: 322-328.
- LINNAEUS, C. 1753. Species plantarum. Holmiae. 2 vols.
- LUHRS, H. 1993. Nomenclatural synopsis of the genus *Pinguicula*. The International Pinguicula Study Group Newsletter 3: 12-14.
- LUHRS, H. 1995. New additions to the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) of México. Phytologia 79(2): 114-122.
- McVAUGH, R. y J. T. MICKEL. 1963. Notes on *Pinguicula*, sect. *Orcheosanthus*. Brittonia 15 (2): 134-140.
- MORREN, E. 1872. Notice sur le *Pinguicula flos-Mulionis* Ed. Mn. ou Grassette Fleur de Muletier, Fig. Pl. XXVII. Belgique Hort. 22: 371-374.

- RIDGWAY, R. 1912. Color standards and color nomenclature. Washington.
- ROBINSON, B. L. 1894. Description of new and hitherto imperfectly known plants contained collected in México by C. G. Pringle in 1892 and 1893. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 29: 314-325.
- ROHLF, F. J. 1988. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 1.80. Exeter Software Publishing. Ltd. New York. 178 pp.
- RZEDOWSKI, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Bot. Mex. 14: 3-22.
- SANDER, 1881. *Pinguicula bakeriana*. Gard. Chron. n.s. 15 (382): 541.
- SCHLECHTENDAL, D. 1832. De plantis mexicanis a G. Schiede M. Dre. collectis nuntium adfert. Linnaea 7: 136-173, 380-400.
- SESSÉ, M. y J. M. MOCIÑO. 1893. Plantae Novae Hispaniae. 2a. Ed. México. Oficina Tipográfica de la Secretaría de Fomento, México, D. F. 175 pp.
- SPETA, F. y F. FUCHS. 1982. Neue *Pinguicula*-Arten (Lentibulariaceae) aus Mexiko. Stapfia 10: 111-119.
- SPETA, F. y F. FUCHS. 1989. Drei neue *Pinguicula*-Arten der Sektion *Orcheosanthus* DC. aus Mexiko. Phytion (Horn) 29 (1): 93-103.
- SPETA, F. y F. FUCHS. 1992. *Pinguicula debbertiana* (Lentibulariaceae), eine weitere neue Art aus Mexiko. Linzer Biol. Beitr. 24(1): 375-380.
- SPRAGUE, T. A. 1928. The orchid-flowered butterworts. Kew Bull. 6: 230-234.
- STAPF, O. 1915. *P. gypsicola*. Bot. Mag. 141: tab. 8602.
- STEVENS-MIDDLETON, R. L. 1956. La obra de Alexander Von Humboldt en México. Bol. Soc. Méx. Geogr. Est. 81(2): 1-269.
- STUDNICKA, M. 1991. Interesting succulent features in the *Pinguicula* species from the Mexican evolutionary centre. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 26: 459-462.
- SWOFFORD, D. L. 1985. PAUP (Phylogenetic analysis using parsimony). Versión 2.4. Illinois Natural History Survey. Champaign, Illinois.
- TAYLOR, P. 1989. The genus *Utricularia*, a taxonomic monograph. Kew Bull. Add. Ser. XIV. 724 pp.
- TOLEDO, V. M. 1988. La diversidad biológica en México. Ciencia y Desarrollo 14(81): 17-30.

- VAN MARM, J. y S. E. LAMPARD. 1992. Some notes on Mexican Pinguiculas. The International Pinguicula Study Group Newsletter 2: 12-16.
- WALKER, K. S. y H. J. GILLET. [eds.]. 1998. 1997 IUCN Red list of threatened plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre. IUCN-The World Conservation Union, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. lxiv + 862 pp.
- WATSON, W. 1911. *Pinguicula rosei*. Gard. Chron. ser. 3, 49: 82.
- WILEY, E. O. 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York. 439 pp.
- ZAMUDIO, S. 1988. Dos nuevas especies de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del centro y norte de México. Acta Bot. Mex. 3: 21-28.
- ZAMUDIO, S. 1997. Una especie nueva de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de Centroamérica. Acta Bot. Mex. 40: 65-69.
- ZAMUDIO, S. 1998. Situación taxonómica de *Pinguicula orchidioides* DC. (Lentibulariaceae). Acta Bot. Mex. 42: 7-13.
- ZAMUDIO, S. 1999a. *Pinguicula elizabethiae* una nueva especie de la sección *Orcheosanthus* (Lentibulariaceae) de los estados de Hidalgo y Querétaro. Acta Bot. Mex. 47: 15-22.
- ZAMUDIO, S. 1999b. Notas sobre la identidad de *Pinguicula moranensis* H.B.K., con la descripción de una variedad nueva. Acta Bot. Mex. 49: 23-34.
- ZAMUDIO, S. y R. Z. ORTEGA, 1994. Una nueva especie de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) de los estados de Querétaro e Hidalgo, México. Acta Bot. Mex. 28: 57-62.
- ZAMUDIO, S. y J. RZEDOWSKI. 1991. Dos especies nuevas de *Pinguicula* (Lentibulariaceae) del estado de Oaxaca, México. Acta Bot. Mex. 14: 23-32.