



Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C.
Posgrado en Ciencias Biológicas

**SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DE
BRASSAVOLA R. BR.
(ORCHIDACEAE: LAELIINAE)**

Tesis que presenta

Eliana Josefina Noguera Savelli

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Opción Recursos Naturales

Mérida, Yucatán, México

Febrero 2011



Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DE
BRASSAVOLA R. BR.
(ORCHIDACEAE: LAELIINAE)**

Tesis que presenta

Eliana Josefina Noguera Savelli

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Opción Recursos Naturales

Mérida, Yucatán, México

Febrero 2011

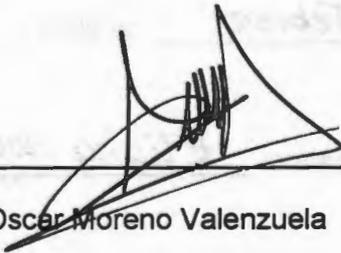




RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado: Sistemática y Filogenia de *Brassavola* R. Br. (Orchidaceae: Laeliinae) fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. Germán Carnevali Fernández-Concha, dentro de la opción Recursos Naturales, perteneciente al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

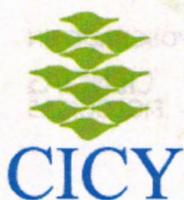
Para los efectos que sean necesarios



Dr. Oscar Moreno Valenzuela

Director Académico

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.



DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de materiales y métodos experimentales, los resultados y discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. y dicha información le pertenece en términos de la Ley de la Propiedad Industrial, por lo que no me reservo ningún derecho sobre ello.

Mérida, 22 de Febrero de 2011

Nombre y firma del Alumno: Etiana Noguera S.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. por las instalaciones y equipos necesarios para el desarrollo de este trabajo.

Al personal del posgrado CICY, en especial a Landy Rodríguez y Alejandra Arceo, por la amable colaboración siempre brindada.

A la coordinadora del posgrado de la Unidad de Recursos Naturales (CICY), Dra. Luz María Calvo por la colaboración siempre brindada.

A la Secretaría de Relaciones Exteriores de México (SRE) por la Beca N° NOGELI73101008 para realizar estudios de doctorado.

A la Lic. Verónica de Jesús de la SRE por toda la atención brindada durante el período de mi beca.

Al Proyecto Orquídeas Neotropicales a cargo de Dr. Germán Carnevali por el financiamiento de las secciones de MEB y secuenciación del material de *Brassavola* y su grupo externo.

Al Proyecto CONACYT N° 49980-Q, Filogenia Molecular y Morfológica, revisión sistemática y una exploración de cuatro regiones no codificantes del genoma del cloroplasto para estudios filogeográficos en el complejo *Trichocentrum* (Orchidaceae: Cymbidieae: Oncidinae), por el financiamiento y secuenciación del material de *Brassavola* y su grupo externo.

Al Dr. Germán Carnevali, tutor de este trabajo por los comentarios realizados.

A los miembros del comité tutorial, Dra. Ivón Ramírez (CICY), Dr. Rodrigo Duno (CICY), Dr. Gustavo Romero (Harvard University), por la revisión y sugerencias para la realización de este trabajo.

A los miembros del comité pre-doctoral, Dra. Ivón Ramírez, Dr. Rodrigo Duno, Dr. Gustavo Romero, Dra. Ivonne Sánchez (CICY), Dr. Roger Orellana (CICY) y Dr. Juan Tun (Universidad Autónoma de Yucatán, UADY), por la revisión y comentarios para la culminación del documento de tesis.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del examen de tesis, Dra. Ivón Ramírez, Dr. Rodrigo Duno, Dr. Roger Orellana, Dr. Juan Tun, Dr. Gustavo Romero y Dr. Juan Javier Ortíz (UADY) por la revisión y sus valiosos comentarios al documento final de tesis.

A los Curadores de los herbarios nacionales e internacionales por el envío de material en préstamo e imágenes de *Brassavola*.

A la Técnico Silvia Hernández, por su colaboración con los trámites de los préstamos y el manejo de las colecciones depositadas en el Herbario CICY.

A los Doctores Günter Gerlach (Botanischer Garten München-Nymphenburg) y Fred Stauffer (Conservatoire et Jardín Botaniques Villes de Genève) por el envío de literatura e imágenes de *Brassavola*.

Al Dr. Roberto Vázquez (FAN Bolivia) y la Sra. Sharon Laurent (Trinidad & Tobago Orchid Society) por el envío de fotografías de *Brassavola*.

A los Doctores Citlali Peláez (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina), Pedro Rodríguez de Moraes (Universidade Estadual de Feira de Santana), a los Biólogos Juan Pablo Pinzón (CICY), Juan Carlos Penagos (Missouri Botanical Garden), las Técnicas Rosana Méndez y María Eugenia Mejías (Universidad Central de Venezuela, UCV) por el envío de literatura botánica especializada.

A la Dra. Damelis Jáuregui (UCV) por su asesoría en el estudio de la anatomía foliar de *Brassavola*

A la Técnico Norbelis Garcés del laboratorio de Anatomía Vegetal "Antonio Fernández", de la Universidad Central de Venezuela, en especial, por la preparación de láminas de anatomía foliar de *Brassavola*.

A la Técnico Lilia Can (CICY) por colaboración con en el trabajo de Microscopía Electrónica de Barrido) y por su amistad.

A la Dra. Ivonne Sánchez (CICY) por su asesoría en el análisis filogenético de *Brassavola*.

AGRADECIMIENTOS

- Al Técnico José Luis Tapia (CICY) por su asesoría con el protocolo de amplificación de la región ITS 1 y 2 y por sus valiosos comentarios al manuscrito.
- Al Técnico Julián Cuello (CICY) por su asesoría con el protocolo de extracción de ADN.
- Al M.C. Ricardo Balan (CICY) por el entrenamiento en técnicas moleculares.
- Al M.C. William Cetzal (ECOSUR) y al Biólogo Lizandro Peraza (CICY), por su colaboración en el trabajo de Laboratorio Molecular.
- Al M.C. William Cetzal por la elaboración de las ilustraciones.
- A Narcedalia Gamboa por su amable y eficaz atención en el servicio de la biblioteca CICY.
- A María Alejandra Guillen por toda la colaboración brindada para los trámites de documentos en Venezuela.
- A la M.C. María Bottini, M.Sc. Judith Petit y Lic. José Antonio Petit por su colaboración en el envío de láminas de anatomía.
- A mis paisanas María Bottini y Judith Petit por compartir un pedacito de Venezuela en México.
- A mis compañeros de cubículo Selene Pichardo, Erika Tetetla, Virginia Rebolledo, René Garruña, Isaac Castillo, Nahleli Chilpa, Karla Almanza, Yazmín Martínez, Gerardo Polanco, Arturo Alvarado y Waldemar Santamaría, por el apoyo brindado, los momentos compartidos y por enseñarme a conocer un pedacito de México a través de ustedes.
- A todas aquellas personas que de una u otra forma me animaron y apoyaron durante estos tres años de mi vida!

DEDICATORIA

A mi esposo y amigo William por todo su apoyo y motivación de cada día...

A mi familia por estos tres años de ausencia...

A mi nueva familia mexicana por su apoyo y hacerme sentir el calor de hogar...

A mis amigas Nancy Eliana Rojas y Damelis Jáuregui por su apoyo incondicional desde la distancia...

A mis amigos Lizandro Peraza "Poly" y Ricardo Balam "Rich" por todos los buenos y no tan buenos momentos compartidos...

A mis amigos Silvia Hernández y José Luis Tapia por su apoyo y consejo de siempre...

...Y por compartir estos tres años de mi vida!

ÍNDICE

	Pág.
Índice de Figuras	ix
Índice de Cuadros	xi
Resumen.	1
Abstract.	2
Capítulo I	3
I. Introducción.	3
II. Justificación.	5
III. Preguntas.	6
IV. Objetivos.	7
Capítulo II. Análisis filogenético de <i>Brassavola</i>	9
Antecedentes.	9
Estudios filogenéticos moleculares en <i>Brassavola</i> .	9
Estudios filogenéticos morfoanatómicos en <i>Brassavola</i> .	12
Materiales y Métodos.	16
Muestreo.	16
Grupo Interno.	16
Grupo Externo.	16
Datos Morfológicos y Anatómicos.	18
Extracción de ADN.	24
Amplificación.	24
Purificación.	24
Secuenciación.	24
Edición de secuencias.	24
Alineamiento.	24
Análisis Filogenético.	25
Análisis de Parsimonia.	26
Índice de Incongruencia.	26
Resultados.	27
Características generales de los datos.	27
Análisis Filogenético.	28
Análisis Filogenético Morfológico-Anatómico.	28
Análisis Filogenético Molecular.	29
Análisis Filogenético Combinado (Molecular-morfológico-anatómico).	32
Discusión.	34
Comparación de los datos utilizados.	34
La nueva evidencia sugiere la Monofilia de <i>Brassavola</i> .	34
Reconstrucción Filogenética con base en datos morfoanatómicos y moleculares en <i>Brassavola</i> .	35
Análisis Filogenético combinado de <i>Brassavola</i> .	36
Bibliografía.	42
Capítulo III. Estudio Anatómico de la hoja de <i>Brassavola</i> .	46
Antecedentes de estudios anatómicos en <i>Brassavola</i> .	46
Materiales y Métodos.	48
Resultados.	50
Estudio Anatómico de la hoja.	50

Discusión.	60
Bibliografía.	72
Capítulo IV. Tratamiento Taxonómico de <i>Brassavola</i>.	74
Historia taxonómica de <i>Brassavola</i> R. Br.	74
Materiales y Métodos.	82
Resultados. Parte I. Caracterización de <i>Brassavola</i> .	83
Caracteres usados en grupos y especies de <i>Brassavola</i> .	83
Reconocimiento del Género.	86
Distribución y Ecología.	87
Monofilia de <i>Brassavola</i> .	89
Resultados. Parte II. Tratamiento Taxonómico de <i>Brassavola</i>	90
<i>Brassavola</i> R. Br.	90
Clave para las especies de <i>Brassavola</i> .	92
1. <i>Brassavola acaulis</i> Lindl. & Paxton.	93
2. <i>Brassavola mazónica</i> Poepp. & Endl.	97
3. <i>Brassavola angustata</i> Lindl.	101
4. <i>Brassavola appendiculata</i> A. Rich. & H. G. Galeotii.	106
5. <i>Brassavola ceboletta</i> Rchb. f.	112
6. <i>Brassavola cucullata</i> (L.) R. Br.	115
7. <i>Brassavola fasciculata</i> Pabst.	121
8. <i>Brassavola fragrans</i> Barb. Rodr.	124
9. <i>Brassavola grandiflora</i> Lindl.	128
10. <i>Brassavola martiana</i> Lindl.	135
11. <i>Brassavola nodosa</i> (L.) Lindl.	140
12. <i>Brassavola ovaliformis</i> C. Schweinf.	149
13. <i>Brassavola retusa</i> Lindl.	151
14. <i>Brassavola subulifolia</i> Lindl.	154
15. <i>Brassavola tuberculata</i> Hook.	158
Especies dudosas.	162
Nombres Excluidos.	162
Lista de Especies y Sinónimos.	163
Bibliografía.	166
V. Capítulo Final	
Discusión General.	169
Bibliografía.	172
Conclusión General.	173
Perspectivas.	174

Índice de Figuras

	Pág.
Capítulo II. Análisis filogenético	
Figura 1. Uno de 10.000 árboles más parsimoniosos de la Subtribu Laeliinae, basado en ITS 1 y 2, valores de % de bootstrap debajo de las ramas. Triángulos negros, indican colapso en consenso estricto. Tomado de van den Berg <i>et al.</i> , (2000).	12
Figura 2. Relaciones filogenéticas en Laeliinae obtenida a través de un análisis Bayesiano de secuencias de ITS, <i>trnL-F</i> y <i>matK</i> , usando el modelo GTR + I + Gamma. Valores sobre las ramas representan la probabilidad posterior de cada clado. Tomado de Pridgeon <i>et al.</i> (2006).	13
Figura 3. Uno de 360 árboles más parsimoniosos, para el análisis combinado de seis regiones de ADN en Laeliinae, que incluyó cuatro especies de <i>Brassavola</i> . L= 5154, IC=0.49, IR= 0.58. Valores arriba de las ramas son longitudes de Fitch, debajo de las ramas porcentaje de bootstrap (ramas sin números recibieron un bootstrap menor de 50%). Tomado de van den Berg <i>et al.</i> (2009). Los triángulos negros indican el colapso en el consenso estricto.	14
Figura 4. Único árbol de caracteres morfológicos y anatómicos, para 13 taxa de <i>Brassavola</i> (L =81, IC= 0.54 y IR= 0.75). Círculos negros indican las sinapomorfias, los blancos las homoplasias. Valores de Jackknife (> 50%) indicados arriba de las ramas. A= Subclado Mesoamericano. B = Subclado Suramericano.	30
Figura 5. Árbol de consenso estricto de dos árboles más parsimoniosos de ITS 1 y 2, <i>trnk-matk</i> , <i>ycf1</i> y <i>rpl32-trnL</i> , para nueve taxa de <i>Brassavola</i> (L = 299, IC= 0.65y IR= 0.69). Valores de Jackknife (> 50%) indicados arriba de las ramas. GE = Grupo Externo; A= Subclado Mesoamericano. B = Subclado Suramericano.	31
Figura 6. Único árbol de combinación de datos morfológicos, anatómicos y moleculares de cuatro regiones (ITS 1 y 2, <i>trnk-matk</i> , <i>ycf1</i> y <i>rpl32-trnL</i>), para nueve taxa de <i>Brassavola</i> (L=390, IC=0.61 y IR=0.66). Círculos negros sinapomorfias morfoanatómicas. Valores indicados arriba de las ramas Jackknife(>50%). Valores debajo de las ramas carácter/estado de carácter. A= Subclado Mesoamericano. B = Subclado Suramericano	33
Figura 7. Único árbol más parsimonioso de combinación de datos y los dos grandes grupos de distribución geográfica de <i>Brassavola</i> .	40
Capítulo III. Estudio Anatómico de la hoja	
Figura 1. Anatomía foliar de <i>Brassavola acaulis</i> y <i>B. subulifolia</i> .	66
Figura 2. Anatomía foliar de <i>Brassavola acaulis</i> , <i>B. ceboletta</i> y <i>B. acaulis</i>	67
Figura 3. Anatomía foliar de <i>Brassavola ceboletta</i> , <i>B. appendiculata</i> . <i>B. nodosa</i>	68
Figura 4. Anatomía foliar de <i>Brassavola nodosa</i> , <i>B. fragrans</i> y <i>Rhynchoaelia digbyana</i> .	69
Figura 5. Anatomía foliar de <i>Rhynchoaelia digbyana</i> , <i>Guarianthe skinneri</i> y <i>Rhynchoaelia glauca</i> .	70
Figura 6. Anatomía foliar de <i>Rhynchoaelia glauca</i> y <i>Laelia anceps</i> .	71
Capítulo III. Tratamiento Taxonómico	
Figura 1. Mapa de distribución geográfica de <i>Brassavola</i> R. Br.	92
Figura 2. <i>Brassavola acaulis</i> Lindley & Paxton.	95

Figura 3. Mapa de distribución geográfica de <i>Brassavola acaulis</i> , <i>B. grandiflora</i> y <i>B. nodosa</i> .	96
Figura 4. <i>Brassavola amazonica</i> Poepp. & Endl.	98
Figura 5. Distribución geográfica de <i>Brassavola amazonica</i> , <i>B. angustata</i> , <i>B. ceboletta</i> , <i>B. fasciculata</i> , <i>B. fragrans</i> , <i>B. martiana</i> , <i>B. ovaliformis</i> , <i>B. tuberculata</i> y <i>B. retusa</i> .	100
Figura 6. <i>Brassavola angustata</i> Lindl.	103
Figura 7. <i>Brassavola appendiculata</i> A. Rich & H.G. Galeotti	108
Figura 8. Distribución geográfica de <i>Brassavola appendiculata</i> y <i>B. cucullata</i> .	111
Figura 9. <i>Brassavola cucullata</i> (L.) R. Br.	119
Figura 10. <i>Brassavola fasciculata</i> Pabst.	122
Figura 11. <i>Brassavola fragrans</i> Barb. Rodr.	126
Figura 12. <i>Brassavola martiana</i> Lindl.	138
Figura 13. <i>Brassavola nodosa</i> (L.) Lindl.	144
Figura 15. <i>Brassavola retusa</i> Lindl.	153
Figura 16. Mapa de distribución geográfica de <i>Brassavola subulifolia</i> .	156

Índice de Cuadros

	Pág.
Capítulo II. Análisis filogenético de <i>Brassavola</i>	
Cuadro 1. Comparación de clasificaciones supraespecíficas para <i>Brassavola</i> .	2
Cuadro 2. Comparación de especies de <i>Brassavola</i> incluidas en diferentes estudios filogenéticos	9
Cuadro 3. Especies de <i>Brassavola</i> y grupo externo consideradas para el análisis filogenético.	10
Cuadro 4. Caracteres y estados de caracteres codificados para el análisis filogenético morfológico-anatómico.	15
Cuadro 5. Iniciadores y Características de la PCR	17
Capítulo III. Estudio anatómico de la hoja de <i>Brassavola</i>	
Cuadro 1. Especies de <i>Brassavola</i> y grupo externo consideradas para el estudio anatómico.	48
Cuadro 2. Caracteres asociados a la superficie de la hoja de <i>Brassavola</i> y su grupo externo.	53
Cuadro 3. Distribución de la hipodermis en <i>Brassavola</i> y su grupo externo.	53
Cuadro 4. Caracteres asociados al mesofilo de las especies de <i>Brassavola</i> y su grupo externo.	54
Cuadro 5. Distribución de los paquetes de fibras extravasculares en <i>Brassavola</i> y su grupo externo.	55
Capítulo IV. Tratamiento taxonómico de <i>Brassavola</i>	
Cuadro 1. Secciones, especies y variedades de <i>Brassavola</i> de acuerdo a Jones (1975).	76
Cuadro 2. Subgéneros, secciones y especies de <i>Brassavola</i> R. Br. de acuerdo a Brieger <i>et al.</i> (1976).	77
Cuadro 3. Especies de <i>Brassavola</i> reconocidas por Withner (1998, 2007).	78
Cuadro 4. Comparación de clasificaciones supraespecíficas para <i>Brassavola</i> .	80
Cuadro 5. Comparación de número de especies consideradas en diferentes sistemas de clasificación propuestos para <i>Brassavola</i> .	81
Cuadro 6. Comparación entre <i>B. appendiculata</i> y <i>B. cucullata</i> .	117
Cuadro 7. Comparación entre <i>B. amazonica</i> , <i>B. angustata</i> y <i>B. martiana</i> .	139
Cuadro 8. Comparación entre <i>B. ceboletta</i> , <i>B. fragrans</i> y <i>B. tuberculata</i> .	161

RESUMEN

El género *Brassavola* R. Br. pertenece a la subtribu Laeliinae (Orchidaceae); crece en tierras bajas, desde México hasta el norte de Argentina. La similitud vegetativa y floral de las plantas ha dificultado la delimitación de las especies de *Brassavola*. Estudios previos evaluaron la monofilia de *Brassavola* basados exclusivamente en evidencia molecular. En esta investigación se analizó la sistemática y filogenia de *Brassavola*, mediante el uso de caracteres morfológicos, anatómicos y moleculares. La metodología que se siguió fue: revisión de material de herbario, caracterización de la anatomía foliar y secuenciación de cuatro regiones de ADN, una nuclear (ITS 1 y 2) y tres cloroplásticas (*trnK-matK*; *ycf1* y *rpl32-trnL*). Los diferentes datos fueron combinados en un análisis filogenético de evidencia total. Producto del tratamiento taxonómico se reconocieron 15 especies de *Brassavola*, que pueden ser fácilmente diferenciadas con base en caracteres morfológicos florales del labelo y la columna; los cuales resultaron de valor filogenético y taxonómico. En general las especies de *Brassavola* estudiadas presentan una amplia variedad de caracteres anatómicos, muchos de ellos asociados a plantas xeromórficas, como lo son: cutícula gruesa, presencia de hipodermis y células con engrosamientos espiralados de la pared secundarias. Los análisis filogenéticos confirmaron la monofilia de *Brassavola* y revelaron la formación de dos subclados, que corresponden a dos centros de diversidad, uno mesoamericano, y otro suramericano. El mayor aporte del análisis filogenético aquí presentado es la comprobación de la monofilia de *Brassavola* mediante tres análisis filogenéticos a) datos moleculares de una región nuclear y tres regiones cloroplásticas, b) con la inclusión por primera vez de datos morfoanatómicos, y c) con un análisis combinado de estos datos; e incluyendo un mayor número de especies.

ABSTRACT

Brassavola R. Br is a member of subtribe Laeliinae (Orchidaceae) that grows in lowlands from Mexico to northern Argentina. The similarity of vegetative and floral plant parts has hampered the delimitation of the species in *Brassavola*. Up to now the phylogenetic analysis that have evaluated the monophyly of the genus and the evolutionary relationships of its members only included molecular data of a few species. This study analyzed the systematic and phylogeny of *Brassavola*, using morphological, anatomical and molecular characters. The methodology included a review of herbarium material, the characterization of leaf anatomy, and the sequencing of four regions of DNA, one molecular (ITS 1 and 2) and three chloroplasts (*trnK-matK*, *rpl32-trnL* and *ycf1*). The different data were combined into a total evidence phylogenetic analysis. The taxonomic treatment recognized 15 species of *Brassavola* easily differentiated based on several floral morphological characters of the lip and column that turned out to have phylogenetic and taxonomic value. In general, species of *Brassavola* present a wide variety of anatomical characters, many of them associated with xeromorphic plants, such as: a thick cuticle and the presence of a hypodermis and cells with spiral secondary wall thickenings. Phylogenetic analysis confirmed the monophyly of *Brassavola* and revealed two subclades, corresponding to two centers of diversity, one in Mesoamerica and one in South America. The major contribution of the phylogenetic analysis presented here is supporting the monophyly of *Brassavola* using three phylogenetic lines of evidence: a) molecular data from nuclear region and three chloroplast regions, b) including, for the first time, morphoanatomic data, and c) the combined analysis of these data. All the analysis performed here included a much greater number of species compared to previous studies that included *Brassavola*.

CAPITULO I

I. INTRODUCCIÓN

Laeliinae es una subtribu de elementos neotropicales que comprende alrededor de 40 géneros y ca. de 1913 especies (van den Berg, 2005), es la tercera subtribu más grande de la familia después de las Pleurothallidinae (3021 ssp.) y de las Oncidiinae (1700 spp.). Géneros tales como: *Brassavola* R. Br., *Cattleya* Lindl., *Guarianthe* y *Rhyncholaelia* Schltr., son de un extraordinario valor ornamental, y otros como: *Encyclia* Hook., *Epidendrum* L. y *Prosthechea* Knowles y Westc., son elementos florísticos comunes en el Neotrópico. La diversidad morfológica es alta, especialmente la floral, probablemente debido a la especialización de polinizadores (abejas, polillas, mariposas y colibríes) junto a la adaptación a un amplio rango de hábitats (van der Pijl y Dodson, 1969). Varias clasificaciones han sido propuestas para dividir las Laeliinae en series genéricas (Schlechter, 1926, Brieger, *et al.* 1976), alianzas genéricas (Dressler, 1981), y hasta en tres subtribus (Szlachetko, 1995), basadas principalmente en caracteres morfológicos como: el número de polinios, presencia de un pie columnar y el hábito.

La delimitación de las Laeliinae comenzó a esclarecerse con varios estudios moleculares (van den Berg *et al.*, 2000; 2005; 2009). En un análisis más reciente de las Laeliinae (van den Berg *et al.*, 2009) se propusieron siete Alianzas: *Isabelia* Barb. Rod., *Domingoa* Schltr., *Encyclia* Lindl., *Scaphyglottis* Poepp. y Endl., *Broughtonia* R. Br., *Laelia* Lindl. y *Epidendrum* L. y *Cattleya* Lindl.; como parte de esta última alianza, se incluyó a *Brassavola*. En general se obtuvo un alto apoyo en los árboles obtenidos, sin embargo, algunos grupos aún presentaron poca resolución, como la Alianza *Cattleya* donde las relaciones aún permanecen confusas, no obstante, *Brassavola* resultó un grupo monofilético.

Brassavola consta de 15 especies y sus individuos pueden ser reconocidos por ser principalmente epífitos, en pocos casos litófitos, con pseudobulbos teretes, de 3-6 entrenudos, unifoliados; apicales, las hojas erectas o péndulas, teretes, semiteretes hasta planas, generalmente carnosas, creciendo individualmente sobre un tallo, con

inflorescencias terminales, originándose en el extremo del tallo, unifloras, fasciculadas o racemosas. Las flores son blancas a blanco-verdosas, los sépalos y pétalos libres, extendidos, generalmente linear, linear-lanceolados a falcados, ocasionalmente con tonalidades blanco-verdosas a blanco-amarillentas. El labelo puede ser sésil o unguiculado y es uno de los caracteres más importantes para la delimitación de las especies, tiene una lámina amplia, muy variable en su forma, es blanco, en ocasiones con puntos morados en la base. Las flores son muy fragantes durante la noche.

Las especies de *Brassavola* se distribuyen desde México (24°, N Tamaulipas en la vertiente hacia el Golfo de México y 21°, Nayarit en la vertiente de la costa Pacífico) hasta el Norte de Argentina (-28°, S Corrientes). Las especies crecen principalmente en tierras bajas del Neotrópico en manglares, matorrales costeros y de cactáceas, selvas deciduas y semideciduas, selvas de galerías, selvas inundadas amazónicas y encinar tropical.

van den Berg *et al.* (2000) en un análisis filogenético para las Laeliinae, incluyó siete especies de *Brassavola*, resultando este género parafilético con respecto a *Cattleya* Lindl. Posteriormente van den Berg *et al.* (2009) en otro análisis para las Laeliinae, consideró cuatro especies para *Brassavola* y obtuvo que el género era monofilético; quedando de esta forma incierta la monofilia de *Brassavola* y sus relaciones filogenéticas internas. De acuerdo con los resultados aquí obtenidos, *Brassavola* es un género monofilético que se puede considerar conformado por dos grandes grupos, con base en los caracteres florales y la distribución geográfica. Un primer grupo en el que los taxa comparten la presencia del labelo unguiculado, consistiendo en una prolongación conspicua del labelo, de 1 cm o más de largo y las alas de la columna extendidas. Los miembros de este grupo se distribuyen desde México hasta el norte de Suramérica. El segundo grupo incluye las especies de labelo sésil, con una base inconspicua, generalmente sub-cuadrada, de menos de 0.5 cm de largo y las alas de la columna no prolongadas; este grupo presenta una distribución geográfica restringida a Suramérica, siendo Brasil el centro de mayor diversidad.

II. JUSTIFICACIÓN

La especies de *Brassavola* R. Br. son ampliamente cultivadas debido a su importancia en horticultura para la generación de híbridos intra e intergenéricos; las especies de *Brassavola* hibridizan fácilmente con especies de otros géneros, tales como: *Cattleya* Lindl., *Laelia* Lindl., *Bletia* Ruiz y Pav., *Rhynchoaelia* Schltr., y *Sophronitis* Lindl.

La taxonomía de *Brassavola* ha sido controversial; diversos autores han propuesto clasificaciones infragenéricas, cada una basada en caracteres morfológicos florales, básicamente ligados a la columna y el labelo. En estos sistemas de clasificación se ha considerado al género conformado por diferentes secciones y especies. De aquí que los límites taxonómicos del género no son claros y en la actualidad no existe un tratamiento taxonómico con bases filogenéticas para *Brassavola*.

Por otra parte no se han realizado análisis de las relaciones filogenéticas internas del género en el que se incluyan todas las especies o al menos gran parte de ellas. Hasta el momento existen análisis filogenéticos (van den Berg *et al.*, 2000; 2009) con los que se exploraron, las relaciones filogenéticas con datos moleculares. En un análisis filogenético (van den Berg *et al.*, 2000) basado en datos de la región nuclear ITS 1 y 2 (Internal transcribed spacer) e incluyendo siete especies, se obtuvo que *Brassavola* era un grupo parafilético. Posteriormente (van den Berg *et al.*, 2009), en un segundo análisis, basado en ITS 1 y 2, y las regiones cloroplásticas trnL-trnF (trnL intron and intergeneric spacer trnL-trnF) y matK-trnK (trnK intron and matK open Reading frame [ORF]), pero con solo cuatro especies, *Brassavola* resultó un grupo monofilético. Por consiguiente, es necesaria una reevaluación de la monofilia del grupo y de sus relaciones internas, sustentada con mayor número de especies y diferente fuentes de datos (molecular, morfológico, anatómico, etc.).

En este trabajo se realizó un tratamiento taxonómico y un análisis filogenético de *Brassavola* basado en datos de fuentes moleculares, morfológicas y anatómicas, para evaluar la monofilia y establecer una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas internas del género, que permitan evaluar las clasificaciones previas propuestas para el género.

III. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

1. ¿Es *Brassavola* un género monofilético? De ser monofilético,
2. ¿Cuáles son las relaciones internas en *Brassavola*?
3. ¿Cuántas especies conforman *Brassavola*?
4. ¿Qué caracteres morfológicos permiten reconocer y diferenciar las especies de *Brassavola*?
5. ¿Las clasificaciones infragenéricas propuestas para *Brassavola* representan entidades monofiléticas?
6. ¿Los caracteres morfológicos y anatómicos en conjunción permitirán dilucidar las relaciones internas en *Brassavola*?
7. ¿Cómo han evolucionado los caracteres florales en *Brassavola*?
8. ¿La región cloroplástica *ycf1*, recomendada en la literatura por su alta variabilidad para análisis filogenéticos en Orchidaceae, será de utilidad en *Brassavola*?
9. ¿Cuál de las tres regiones cloroplásticas (*matK*, *ycf1*, *rpl32-trnL*) incluidas en el análisis molecular, resultará de mayor variabilidad para la resolución de las relaciones del género?
10. ¿Existirá un patrón de distribución geográfica asociado a la morfología?

IV. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL: Evaluar la sistemática y filogenia del género *Brassavola*, mediante el uso de caracteres morfológicos, anatómicos y moleculares.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1. Evaluar la monofilia y relaciones filogenéticas de *Brassavola* con base en caracteres moleculares, morfológicos y anatómicos.
2. Caracterizar anatómicamente las hojas de las especies de *Brassavola*.
3. Realizar un tratamiento taxonómico para el género *Brassavola*.

BIBLIOGRAFIA

- Brieger, F., Maatsch, R. y K. Senghas. 1976. 3rd. ed. of R. Schlechter, *Die Orchideen, Lieferung 8-12* (Schlechter III in text). Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg. 776p
- Dressler, R. 1981. *The Orchids: natural history and classification*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 332 p.
- Schlechter, R. 1926. Das System der Orchidaceen. Notizblatt des Botanischen Garten und Museums zu Berlin-Dahlem 9(88), 563-591.
- Szlachetko, D. 1995. Sistema Orchidaliium. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Supplementum* 3,152.
- van den Berg, C., Higgins, W., Dressler, R., Whitten, M., Soto, M., M. Culham y M. Chase. 2000. A phylogenetic analysis of *Laeliinae* (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana* 15 (2), 96-114.
- van den Berg, C. 2005. *Subtribe Laeliinae*, en: Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.W., Rasmussen, F.N. *Genera Orchidacearum Vol. IV*. Oxford University Press, Oxford. pp. 181-316.
- van den Berg, C., Higgins, W., Dressler, R., Whitten, M., M. Soto-Arenas y M. Chase. 2009. A phylogenetic study of *Laeliinae* (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany* 104(3), 417-430.
- van der Pijl, L. y C. Dodson. 1969. *Orchid Flowers/ their pollination an evolution*. University of Miami Press. 214 p.

CAPÍTULO II

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE *BRASSAVOLA*

ANTECEDENTES

Brassavola es un género de orquídeas de importancia horticultural, que se distribuye desde el norte de México hasta el norte de Argentina. La mayoría de las plantas muestran un aspecto similar en sus características vegetativas y florales, lo cual ha causado conflictos en la delimitación de las especies y en los sistemas de clasificación propuestos; existen diferentes trabajos en los que se aborda la taxonomía del género, no obstante, no existe un consenso entre los autores para la clasificación interna del género y el número de especies que lo conforman (Cuadro 1); así se tiene que Rolfe (1902) consideró 3 secciones y 11 especies; Schlechter (1919) consideró cuatro secciones y 11 especies y una variedad. Años más tarde Jones (1975) propuso basado en Rolfe, cinco secciones y 19 especies y 6 variedades y por su parte Brieger *et al.* (1976) estimaron que el género estaba conformado por 2 subgéneros, 5 secciones y 15 especies.

A la fecha no existe un estudio que incluya la sistemática y filogenia del género considerando caracteres moleculares y/o caracteres morfológicos. Por lo que aun queda por investigar si *Brassavola* es un grupo natural, cuales son las relaciones intraespecíficas y la evolución de caracteres en el grupo.

ESTUDIOS FILOGENÉTICOS MOLECULARES EN *BRASSAVOLA*

El uso combinado de ITS 1 y 2 y las regiones *trnK-matK*, han sido ampliamente utilizadas en estudios filogenéticos en Orchidaceae (van den Berg *et al.*, 2000; Pridgeon *et al.*, 2001). Se ha observado que la combinación de regiones de ADN, provee más información para dar respuesta a muchas preguntas a nivel genérico y específico. Así se tiene que los ITS 1 y 2 han demostrado constituir una fuente valiosa de caracteres moleculares para reconstruir la filogenia de plantas a nivel genérico (Baldwin *et al.*, 1995). Por otra parte, el gen *matK-trnK* es en uno de los genes cloroplásticos más usados como marcadores a niveles inter e intraespecíficos (Shaw *et al.*, 2005). Este gen posee una tasa de sustitución en la primera y segunda posición similares a las de la tercera, lo cual contribuye a su alta tasa evolutiva en contraste con otros genes cloroplásticos (Wanke *et al.*, 2007). El gen

matK es una región muy grande (1550 pb), por ello, para fines de este estudio se amplificó la región *matK-tmK^{uuu}* del gen, mediante fragmentos.

El gen cloroplástico *ycf1* (chloroplast open Reading frame 1), ha sido propuesto como una alternativa para uso de marcadores cloroplásticos, específicamente en orquídeas (Neubig *et al.* 2009). Este marcador tiene dos regiones, la porción 3' de aprox. 6000 pb, y la porción 5' de 2400pb. Para un análisis filogenético en orquídeas se evaluó la utilidad del *ycf1*, usando solo la porción 3' de este marcador, y se obtuvo que presentó mayor variabilidad a nivel de subfamilia y género que el ITS, y más variable que el *matK* a nivel de especie (Neubig *et al.*, 2009), esto último en coincidencia con lo señalado por

Cuadro 1. Comparación de clasificaciones supraespecíficas para *Brassavola*.

Roite (1902)	Schlechter (1919)	Jones (1975)	Brieger <i>et al.</i> (1976)
Secc. <i>Grandiflorae</i> 2 spp.		Secc. <i>Grandiflorae</i> Roite 2 spp., 1 variedad	
			Subgen. <i>Brassavola</i> Lindl. 3 secciones, 5 spp.
	Secc. <i>Eubrassavola</i> Schitr. 1 sp.	Secc. <i>Brassavola</i> 1 sp., 1 variedad	Secc. <i>Brassavola</i> Lindl. 1 sp.
Secc. <i>Cunellabia</i> 3 spp.	Secc. <i>Cunellabium</i> Schitr. 1 sp. y 1 variedad	Secc. <i>Cunellabia</i> Roite 5 spp., 2 variedades	Secc. <i>Cunellabia</i> Rohb. 3 spp.
		Secc. <i>Lateraliflorae</i> Jones 2 spp.	
			Secc. <i>Fasciculatae</i> Pabst 1 sp.
			Subgen. <i>Sessilabia</i> Rohb. 2 secciones, 10 spp.
Secc. <i>Sessilabia</i> 6 spp.		Secc. <i>Sessilabia</i> Roite 9 spp., 2 variedades	
	Secc. <i>Conchoglossum</i> Schitr. 6 spp.		Secc. <i>Conchoglossa</i> Schitr. 5 spp.
	Secc. <i>Prionoglossum</i> Schitr. 3 spp.		Secc. <i>Prionoglossa</i> Schitr. 5 spp.

Legenda: Subg.= Sugénero; Secc.= Sección; spp= especies sp. = especie

Timme *et al.* (2007). El *ycf1* está presente en casi todos los genomas de las plantas hasta ahora secuenciados (Raubeson y Jansen 2005).

La región *rpl32-tmL^(UAG)* propuesta por Shaw *et al.* (2007), es un espacio intergénico de la región corta del genoma cloroplástico, la cual es altamente variable de

acuerdo a Timme *et al.* (2007). Esta es una buena opción para la investigación molecular a nivel de especie, debido a la gran cantidad de caracteres informativos que proveen (Timme *et al.*, 2007). Esta región ha sido poco utilizada en Orchidaceae, por consiguiente, en este estudio se exploró dicha región a fin de hallar variación útil en la resolución de las relaciones filogenéticas interespecificas de *Brassavola*.

Los estudios filogenéticos realizados para el género *Brassavola* han sido pocos, más no así para la subtribu Laeliinae (Epidendroideae) en la que está incluida *Brassavola* junto con 39 géneros (van den Berg, 2006). Las relaciones genéricas de la subtribu Laeliinae han sido revisadas con base en datos de ADN nuclear (ITS 1 y 2), bajo criterio de parsimonia (van den Berg *et al.*, 2000); con análisis de tipo Bayesiano usando datos de ITS 1 y 2, *matK* y *trnL-trnF* (van den Berg, 2005), y posteriormente basados en seis regiones de ADN: plastidios *trnL* intron y *trnL-trnF* espaciador, gen *matK*, *trnK* intron de *matK* (van den Berg *et al.* 2009), adicionales a los datos de ITS obtenidos en un estudio previo (van den Berg *et al.*, 2000) para una revaloración genérica de las Laeliinae. van den Berg *et al.* (2009) propusieron siete alianzas para la subtribu: *Isabelia*, *Domingoa*, *Encyclia*, *Scaphyglottis*, *Broughtonia*, *Laelia* y *Epidendrum* y *Cattleya*; como parte de esta última alianza, se incluyó a *Brassavola*.

La filogenia obtenida con datos de ITS 1 y 2 en el estudio de van den Berg *et al.* (2000) incluyó en el muestreo siete especies de *Brassavola*, de un total de 16 especies aceptadas por Withner (1998). Los resultados indicaron a *Brassavola* como parafilético, debido a la posición de las especies *B. acaulis* Lindl. y Paxton, *B. tuberculata* Hook y *B. cucullata* (L) R. Br. cercanas a *Cattleya* (Figura 1). El resto de las especies incluidas en el análisis formado por *B. nodosa* (L.) Lindl. *B. grandiflora* Lindl. *B. martiana* Lindl. y *B. subulifolia* Lindl., resolvieron en un clado apoyado con un buen soporte estadístico (98%BT). van den Berg *et al.* (2000) señalaron que los resultados sobre la parafilia de *Brassavola* respecto a *Cattleya* Lindl., fueron un posible error de muestreo, por lo que indicaron la necesidad de incluir un mayor número de marcadores moleculares a fin de verificar las relaciones. Por consiguiente, van den Berg (2005) realizó un análisis combinado de secuencias de los genes ITS 1 y 2, *matK* y *trnL-trnF*, para las Leliinae, en este incluyó cuatro especies: *B. nodosa*, *B. martiana*, *B. tuberculata* y *B. cucullata*, como resultado obtuvo que *Brassavola* es un grupo monofilético.

Posteriormente van den Berg *et al.* (2009), realizó un análisis más amplio incluyendo seis regiones de ADN: plastidios *trnL* intron y *trnL-trnF* espaciador, gen *matK*, *trnK* intron de *matK* y los datos de ITS de van den Berg *et al.* (2000) para una revaloración de las Laeliinae. El estudio indicó la monofilia del género *Brassavola* y su relación con los géneros *Guarianthe*, *Rhynchochloa* y *Cattleya* como grupos hermanos. Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre ellos no se establecieron debido a que resuelve en una politomía, por lo que no se sabe cual es el grupo hermano más cercano de *Brassavola* (Figura 3). Para este análisis se incluyeron las mismas cuatro especies consideradas en van den Berg *et al.* (2005) (Figura 2). En el análisis filogenético de van den Berg *et al.* (2009), tan solo se mostró uno de los árboles más parsimoniosos, e indicaron que *Brassavola* se mantiene como un clado que no colapsa en el análisis de consenso estricto (no proporcionado por el autor), (Figura 3). Análisis filogenéticos realizados en la subtribu Laeliinae (van den Berg *et al.*, 2000; 2005; 2009) han resaltado la discrepancia de resultados en relación a la monofilia de *Brassavola*, aparentemente en función del muestreo.

ESTUDIOS FILOGENÉTICOS MORFOANATÓMICOS EN *BRASSAVOLA*

Baker (1972) usó datos de anatomía foliar para inferir relaciones dentro de las Laeliinae y entre las subtribus relacionadas con las Laeliinae. Sin embargo, él no realizó un análisis filogenético. Actualmente, no existe un estudio en el que se haya efectuado un análisis filogenético en *Brassavola*, basado en caracteres morfoanatómicos. Por cuanto, este trabajo es un primer aporte al estudio de la evolución de caracteres dentro del género, y al conocimiento de las relaciones interespecíficas, basado en caracteres morfológicos en conjunción con caracteres anatómicos de la hoja.

Los objetivos de este estudio filogenético son a) realizar un análisis filogenético de *Brassavola* mediante el uso de caracteres moleculares, morfológicos y anatómicos, b) conocer las relaciones intraespecíficas del género y su posible asociación con patrones de distribución geográfica, c) interpretar la evolución de caracteres en el grupo en general, d) evaluar las clasificaciones propuestas para el género.

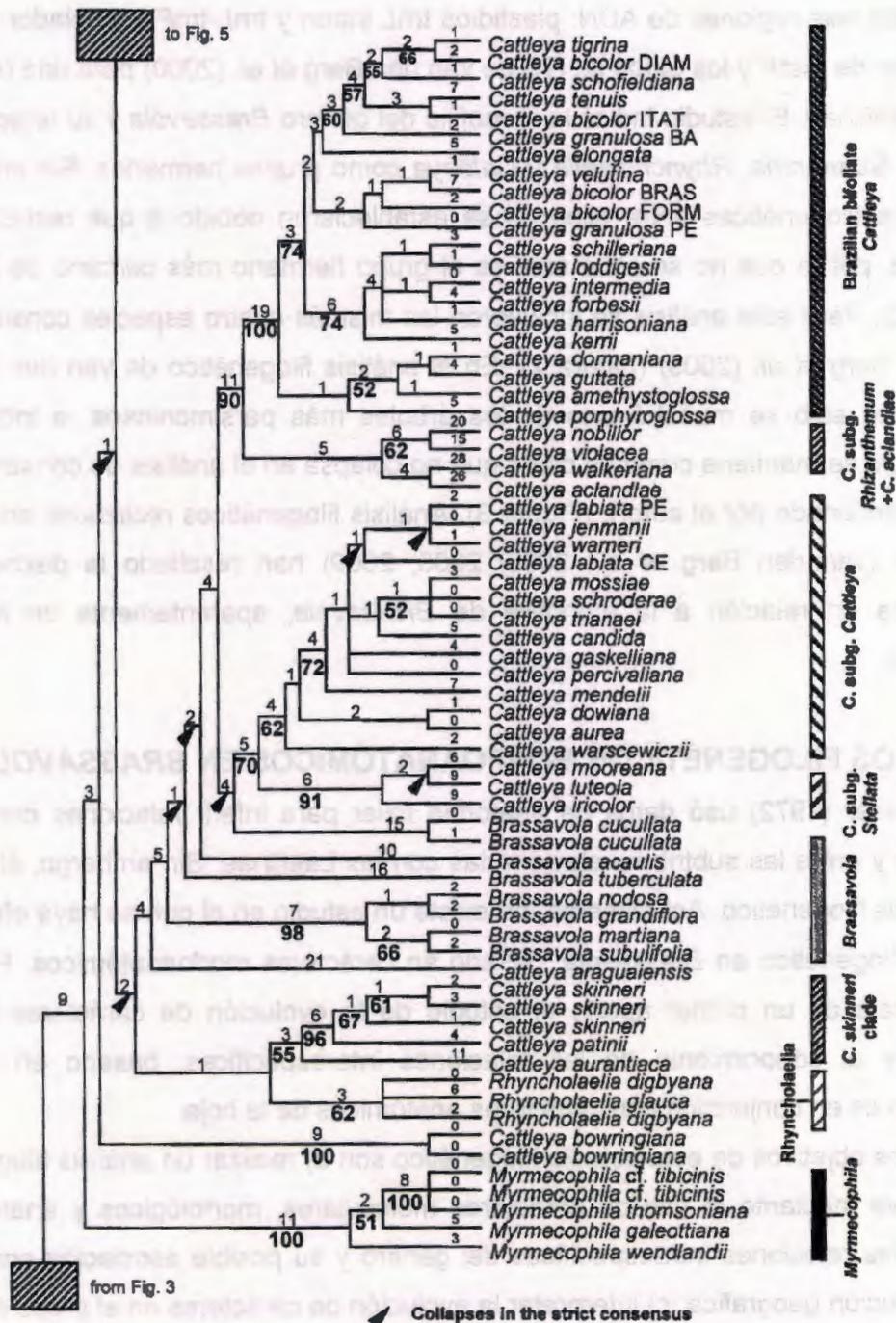
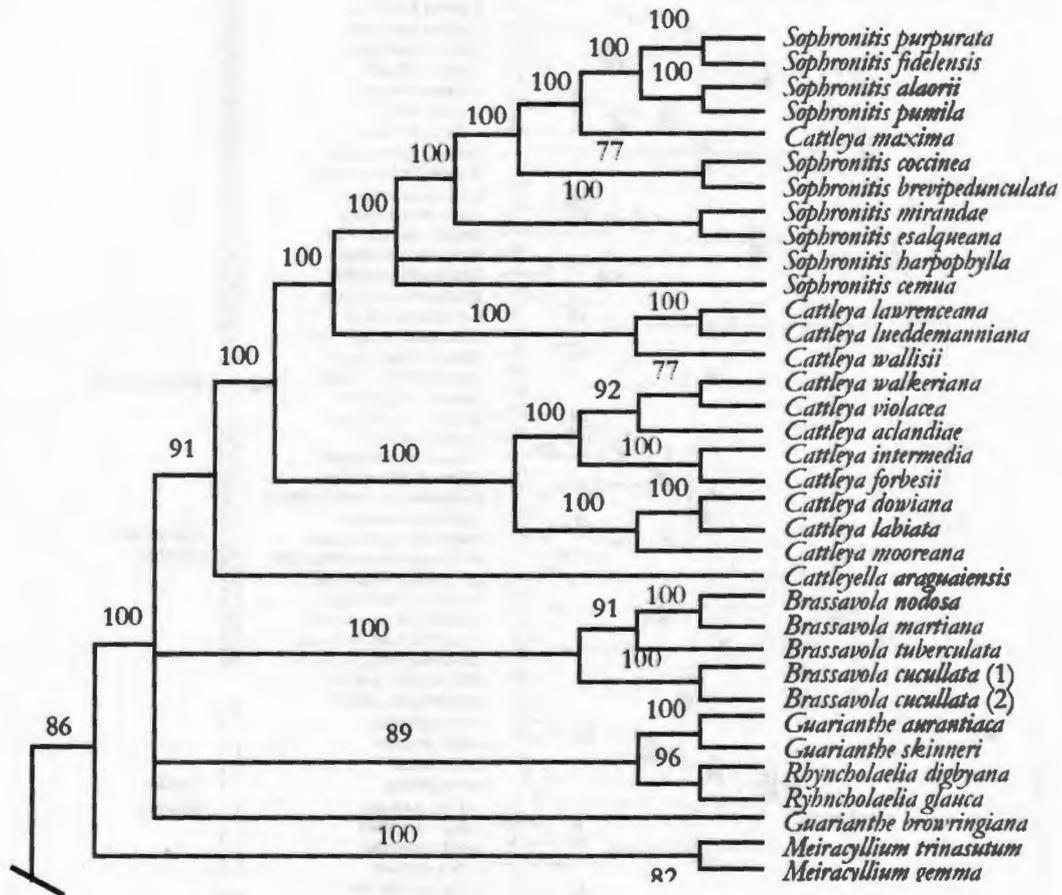


Figura 1. Parte de uno de 10.000 árboles más parsimoniosos de la subtribu Laellinae, basado en ITS 1 y 2, que incluyó siete especies de *Brassavola*. Valores encima de las ramas longitud de Fich, valores debajo de las ramas son el % de bootstrap. Triángulos negros, indican colapso en consenso estricto. Tomado de van den Berg *et al.* (2000).



Cattleya alliance

Figura 2. Parte de un cladograma de un análisis Bayesiano para la subtribu en Laeliinae basado en ITS, tmL-F y matK, usando el modelo GTR + I + Gamma, que incluyó cuatro especies de *Brassavola*. Valores sobre las ramás representan la probabilidad posterior de cada clado. Tomado de Pridgeon *et al.* (2005).

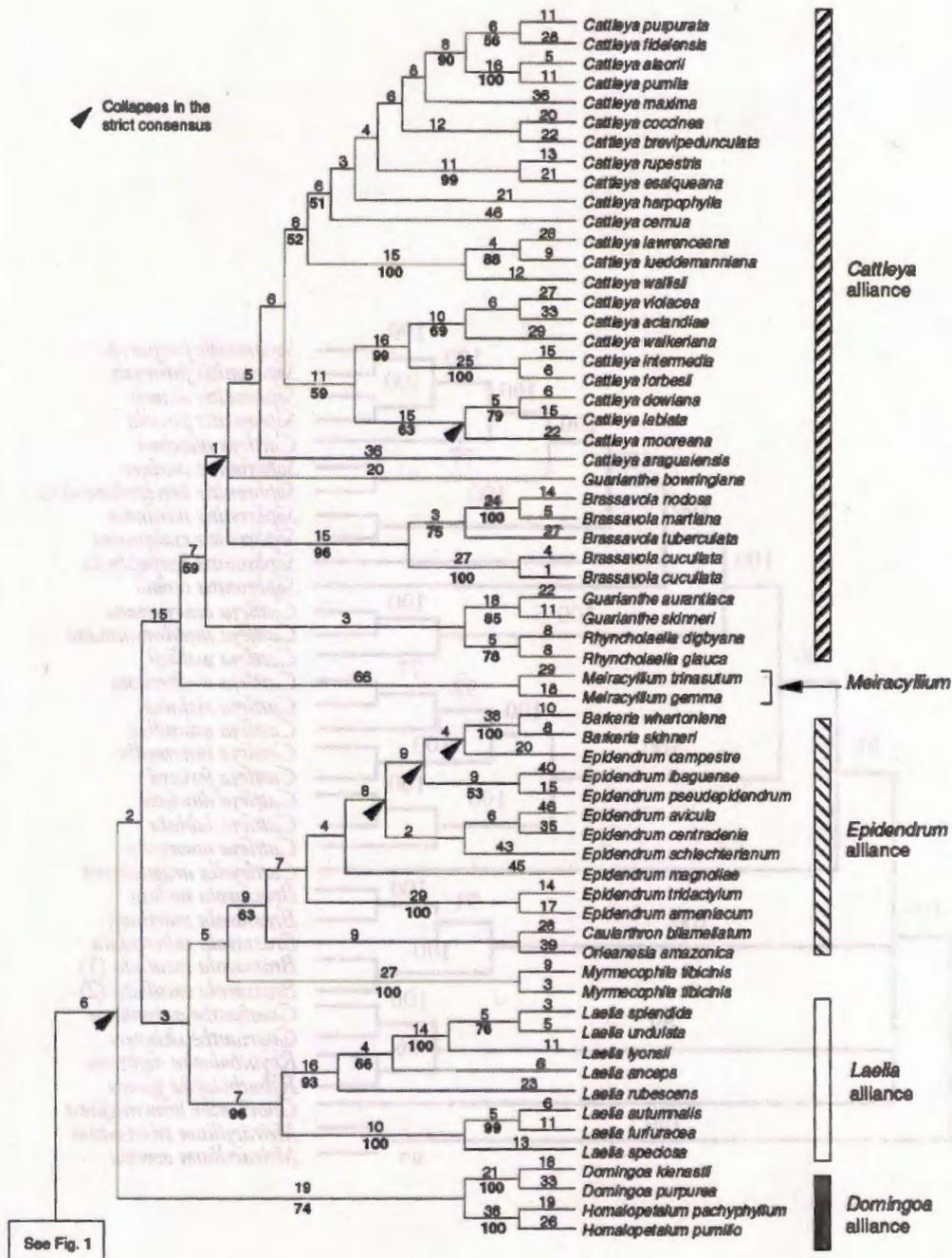


Figura 3. Uno de 360 árboles más parsimoniosos, para el análisis combinado de seis regiones de ADN en Laeliinae, que incluyó cuatro especies de *Brassavola*. L= 5154, IC=0.49, IR= 0.58. Valores arriba de las ramás son longitudes de Fitch, debajo de las ramás porcentaje de bootstrap (ramas sin números recibieron un bootstrap menor de 50%). Tomado de van den Berg *et al.* (2009). Los triángulos negros indican el colapso en el consenso estricto.

MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO

GRUPO INTERNO

ANÁLISIS MORFOANATÓMICO: para este análisis se incluyó como grupo interno a 13 de las 15 especies reconocidas en el género *Brassavola* con base en la revisión taxonómica realizada en este mismo trabajo (Cuadros 2 y 3).

ANÁLISIS MOLECULAR: para el análisis independiente de cada región se consideraron nueve especies.

ANÁLISIS COMBINADO: con base en las especies secuenciadas para cada región se incluyeron nueve taxa.

GRUPO EXTERNO

La selección de grupo externo se basó en las hipótesis filogenéticas de análisis previos con secuencias de ADN, ITS 1 y 2 (van den Berg *et al.* 2000), de la subtribu Laeliinae (Figura 1), enriquecida con información de clasificaciones tradicionales del género; los resultados del análisis filogenético indicaron que las especies seleccionadas en este estudio están cercanamente relacionadas dentro de la filogenia de la subtribu Laeliinae (van den Berg *et al.* 2000). Las especies seleccionadas como grupo externo son: *Bletia purpurea* (Lam.) DC., *Cattleya lueddemanniana* Rchb., *Guarianthe skinneri* (Bateman) Dressler y W.E. Higgins, *Laelia anceps* Lindl., *Rhynchoaelia digbyana* (Lindl.) Schltr. y *Rhynchoaelia glauca* (Lindl.) Schltr. Las especies pertenecientes a *Rhynchoaelia*, fueron descritas bajo el género *Brassavola* (Lindley, 1839) y posteriormente fueron transferidas a *Rhynchoaelia* (Schlechter, 1918). En el caso de *Bletia purpurea*, es un taxón perteneciente a la subtribu Bletinae, esta subtribu está cercanamente relacionada a la subtribu Laeliinae en los análisis filogenéticos de van den Berg *et al.* (2000). (Cuadros 2 y 3).

Cuadro 2. Comparación de especies de *Brassavola* incluidas en diferentes estudios filogenéticos.

Este estudio			van den Berg et al. (2009) *	Pridgeon et al. (2006) *	van den Berg et al. (2000) *
A. F. morfoanatómico	A. F. molecular (regiones nuclear y cloroplásticas)	A.F. combinado (morfoanatómico, regiones nuclear y cloroplásticas)			
1. <i>B. acaulis</i>	<i>B. acaulis</i>	<i>B. acaulis</i>			<i>B. acaulis</i>
2. <i>B. amazonica</i>					
3. <i>B. angustata</i>					
4. <i>B. appendiculata</i>	<i>B. appendiculata</i>	<i>B. appendiculata</i>			
5. <i>B. ceboletta</i>	<i>B. ceboletta</i>	<i>B. ceboletta</i>			
6. <i>B. cucullata</i>			<i>B. cucullata</i> (1) <i>B. cucullata</i> (2)	<i>B. cucullata</i> (1) <i>B. cucullata</i> (2)	<i>B. cucullata</i>
7. <i>B. fragrans</i>	<i>B. fragrans</i>	<i>B. fragrans</i>			
8. <i>B. grandiflora</i>	<i>B. grandiflora</i>	<i>B. grandiflora</i>			<i>B. grandiflora</i>
9. <i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>
10. <i>B. martiana</i>	<i>B. martiana</i>		<i>B. martiana</i>	<i>B. martiana</i>	<i>B. martiana</i>
11. <i>B. ovaliformis</i>	<i>B. ovaliformis</i>	<i>B. ovaliformis</i>			
12. <i>B. subulifolia</i>	<i>B. subulifolia</i>	<i>B. subulifolia</i>			<i>B. subulifolia</i>
13. <i>B. tuberculata</i>			<i>B. tuberculata</i>	<i>B. tuberculata</i>	<i>B. tuberculata</i>

Leyenda: A. F. = análisis filogenético. * = realizado con datos moleculares

Cuadro 3. Especies de *Brassavola* y grupo externo consideradas para el análisis filogenético molecular.

Taxón	Localidad	Colector/ N° colección
<i>B. acaulis</i>	Panamá	G. Carnevali 7236
<i>B. appendiculata</i>	Jardín Botánico Regional CICY	cultivada
<i>B. ceboletta</i>	Bahia, Brasil	G. Carnevali 7529
<i>B. fragrans</i>	Brasil	G. Carnevali 7530
<i>B. martiana</i>	Venezuela	G. Carnevali s.n.
<i>B. nodosa</i>	Barranquilla, Colombia	G. Carnevali 7531
<i>B. grandiflora</i>	Champotón, Campeche, México	G. Carnevali 7532
<i>B. ovaliformis</i>	Perú	G. Carnevali s.n.
<i>B. subulifolia</i>	Jamaica	G. Carnevali 7503
<i>Bletia purpurea</i>	Quintana Roo, México	G. Carnevali 7533
<i>Cattleya lueddemanniana</i>	Cuyagua, Aragua, Venezuela	G. Carnevali 7447
<i>Laelia anceps</i>	Veracruz, México	G. Carnevali s.n.
<i>Gurianthe skinneri</i>	localidad desconocida	G. Carnevali s.n.
<i>Rhynchoaelia digbyana</i>	La Pantera, Quintana Roo, México	G. Carnevali et al. 4966
<i>Rhynchoaelia glauca</i>	alrededores de Tuxtla Gutiérrez Chiapas, México	D. Angulo s.n.

s.n.= sin número de colecta asignado.

DATOS MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS

Un total de 32 caracteres fueron usados para la construcción de la matriz de datos para el análisis cladístico del género *Brassavola* y de especies del grupo externo. De estos 32 caracteres 26 fueron morfológicos (cuatro caracteres vegetativos, 22 caracteres florales y/o del fruto). Por otra parte, se codificaron seis caracteres anatómicos foliares. Los caracteres considerados incluyeron rasgos de los sistemas dérmico, fundamental y vascular, siendo el mesofilo el tejido con mayor cantidad de caracteres codificados. Los caracteres codificados (morfológicos y anatómicos) se consideraron con el mismo peso, se utilizó la parsimonia de Fitch y todos fueron considerados como no ordenados (Cuadro 4).

A continuación se describen cada uno de los caracteres codificados y sus estados de carácter:

1. **Forma de los seudobulbos:** cónicos = 0, cilíndricos = 1. La codificación de este carácter fue basada en la forma general de los seudobulbos apreciada en plantas vivas y con la información de la etiqueta del material herborizado. Cónicos, para aquellas formás

de cono, con la parte amplia en la base, como ocurre en *Bletia purpurea*; y cilíndricos, en forma de cilindro o tubo, como en las especies de *Brassavola*.

2. **Número de hojas por pseudobulbo: dos = 0, una = 1.** Se codificó el número de hojas por pseudobulbos, la mayoría de las especies presentaron una sola hoja por pseudobulbo, pero especies como *Bletia purpurea*, *Guarianthe skinneri* y *Laelia anceps*, presentan dos hojas por pseudobulbo.

3. **Sección transversal de la hoja: plana = 0, terete = 1.** Se codificó la forma general de la hoja, se consideraron las formas, plana, para hojas con la lámina ancha, indistintamente si son elípticas u oblongas. Y la forma terete, para las hojas cilíndricas.

4. **Margen del labelo: entero = 0, fimbriado = 1.** El margen del labelo puede ser entero o puede presentar fimbrias o cilios gruesos en el margen, esta última condición se presenta en: *Brassavola amazonica*, *B. angustata*, *B. appendiculata*, *B. cucullata* y *B. martiana*.

5. **Forma del ápice del labelo: truncado = 0, apiculado = 1, acuminado = 2.** Apice truncado se refiere a que remata en un borde transversal, como si se hubiera cortado. Apiculado: terminando en una punta aguda, corta y flexible, originándose en la lámina. Acuminado: con márgenes rectos o convexos que terminan en ángulo menor de 45 grados.

6. **Puntos púrpura en la base del labelo: ausentes =0, presentes =1.** La base del labelo puede presentar unas pequeñas manchas púrpura en la base del labelo, este carácter es más evidente en plantas vivas, sin embargo, también puede apreciarse en material herborizado.

7. **Forma del labelo: trilobado = 0, entero = 1.** El labelo trilobado está presente en *Bletia purpurea*, *B. appendiculata* y *B. cucullata*. El resto de las especies en el estudio, presentan el labelo entero. Para *Brassavola amazonica*, el labelo se consideró como entero por ser laxamente pandurado.

8. **labelo: sésil = 0, unguiculada =1.** Se consideró sésil los labelos sin prolongación unidas a la columna, y labelo unguiculado, al labelo prolongado en una uña, que generalmente envuelve la columna.

9. **Color del labelo: púrpura =0, verde-amarillento =1, blanco =2.** Se consideró el color general del labelo. Para todos los taxa de *Brassavola* el labelo es blanco.

10. **Posición de la inflorescencia: axilar =0, terminal =1.** En *Bletia purpurea* y *Brassavola acaulis*, la inflorescencia es axilar, y en el resto de las especies estudiadas la inflorescencia es terminal, originándose en el ápice del tallo o pseudobulbos.

11. **Alas de la columna: no aplica =-, extendidas =1, truncas =2.** No aplica para las taxa que carecen de alas laterales de la columna. La columna presenta dos alas laterales

que pueden prolongarse, presentado forma falcada, o no ser prolongadas, terminado en forma trunca.

12. Dientes en el ápice de la columna: ausentes = 0, presentes = 1. La codificación de este carácter se refiere a la parte superior de la columna que puede presentar prolongaciones en forma de dientes, o en su defecto esta parte puede ser entera, sin prolongaciones en forma de dientes y se consideran ausentes.

13. Forma de los dientes en el ápice de la columna: no aplica = -, partidos = 0, enteros = 1. Los dientes en el ápice de la columna pueden ser enteros, ocurriendo como una prolongación central, y en el caso de los partidos, el diente presenta pequeñas divisiones de apariencia fimbriada.

14. Base de la columna: curvada = 0, recta = 1. Se hace mención a la orientación de la base de columna, recta, formando un ángulo de 90° con la base del labelo, y curvada, con la base arqueada con un ángulo de 45°.

15. Largo de la inflorescencia: más larga que las hojas = 0, más corta que las hojas = 1. Este carácter se basó en la media del largo del eje de la inflorescencia con respecto al largo de la hoja.

16. Tamaño del diente central: no aplica = -, igual de largo lados de la columna = 1, más largos que los lados de la columna = 2. El diente central en el ápice de la columna, tiene diferente longitud, en este carácter se consideró si el diente central en vista lateral es más largo que lo prolongación de las alas de la columna, o si tiene igual tamaño. Este carácter básicamente se observó en *Brassavola*.

17. Base de la columna respecto al labelo: libre = 0, unida = 1. La base de la columna puede estar libre o unida, en este último caso, una pequeña porción del labelo está adherida a la base de la columna. En el caso de la columna libre, el labelo nace desde la base de la columna, sin presentar adherencia.

18. Número de polinios: ocho = 0, cuatro = 1, doce = 2. Número de polinias observado durante la disección del material tanto fresco como herborizado. Todas las especies de *Brassavola* presentan ocho polinias, a excepción de *B. appendiculata* que tiene 12.

19. Tubo floral: ausente = 0, presente = 1. La presencia del tubo floral, es carácter observado en *Brassavola* y *Rhynchoaelia* (Dressler, 1983).

20. Callo en la base del labelo: presente = 0, ausente = 1. En la base del labelo se puede presentar una pequeña carnosidad en forma deltoide, que representa un callo, generalmente se observó en taxa de *Brassavola*.

21. **Presencia de canal nectarífero: ausente = 0, presente = 1.** El canal nectarífero es una cavidad longitudinal en el interior del tubo floral, está presente en las especies de *Brassavola* y ausente en los taxa del grupo externo a excepción de *Rhynchoaelia*.

22. **Superficie de la cutícula foliar: lisa = 0, papilosa = 1.** En la epidermis en vista paradermal y en sección transversal de la hoja se observó la presencia o ausencia de papilas en la epidermis.

23. **Células de pared secundaria con engrosamientos: ausentes = 0, presentes = 1.** La células con pared secundaria con engrosamientos están presentes en el mesofilo y son asociadas a mecanismos de acumulación de agua, en plantas que crecen en ambientes con déficit hídrico. Estas células presentan los engrosamientos en forma espiralada o reticulada. Se observaron en secciones transversales de la hoja.

24. **Disposición de los paquetes de fibras: ausentes = 0, abaxial = 1, adaxial/abaxial = 2.** Los paquetes de fibras, son agrupaciones de células con pared celular engrosada, que tienen función de sostén en la planta. Estos paquetes de fibras se observaron en secciones transversales de las hojas estudiadas. En *Brassavola* se ubican en la cara abaxial o en ambas caras de la hoja (adaxial/abaxial).

25. **Presencia de rafidios: ausentes = 0, presentes = 1.** Los rafidios son cristales de oxalato de calcio, en forma de aguja, que se hallan presentes en el parénquima. Se observaron en la sección transversal de la hoja.

26. **Hipodermis: ausente = 0, presente = 1.** Está constituida por una o varias capas de células ubicadas inmediatamente de la epidermis, y es considerada un estructura común para el almacenamiento de agua. Se observó en la sección transversal de la hoja.

27. **Nº de hileras de haces vasculares: 1 = 0, 2 =1, 3 =2.** La distribución de los haces vasculares fue variable. Una hilera de haces vasculares, con un haz central de mayor tamaño y haces laterales de menor tamaño; dos hileras de haces vasculares dispuestos en zigzag, en el que se intercalan haces vasculares grandes y medianos; tres hileras de haces vasculares dispuestos en zigzag, con dos hileras principales de haces, pero la hilera más externa de haces muy pequeños. El número de hileras de haces vasculares se observó en secciones transversales de las hojas estudiadas.

28. **Forma del ápice del fruto: trunco = 0, apiculado = 1.** El ápice del fruto con una prolongación en forma de apículo; este apículo es remanente del tubo floral, que se hace muy evidente en el fruto maduro, en *Brassavola appendiculata*, *B. cucullata*, *B. martiana* y en *B. angustata*.

29. **Consistencia de la hoja: coriácea = 0, suculenta = 1, cartilaginosa = 2.** Hojas coriáceas: con la consistencia de cuero; suculenta: carnosos y gruesos; cartilaginosa: endurecido pero flexible, como el cartílago.

30. **Color de la columna:** rosada = 0, verde =1, blanca = 2. Se consideró el color general de la columna, en *Brassavola* la columna es blanca. El color se codificó con uso de plantas vivas, y con la información de la etiqueta del material herborizado.

31. **Venación de los pétalos:** paralela = 0, reticulada =1. Venación de los pétalos paralela, formada por una vena media principal y venas secundarias paralelas. Venación reticulada, formando una red en el labelo.

32. **Tipo de inflorescencia:** racimo = 0, simple = 1, fasciculada = 2. Racimo: inflorescencia con un eje central y flores pediceladas; simple, una inflorescencia en la cual el eje principal produce ramás unifloras; fasciculada, inflorescencia desprovista de pedúnculo con las flores muy agrupadas, los pedicelos insertos aproximadamente en el mismo punto.

Cuadro 4. Carácteres y estados de carácteres codificados para el análisis filogenético morfológico-anatómico.

Taxones\ Carácteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
<i>Bletia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cattleya lueddemanniana</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	-	1	1	-	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	2	0	1	0	
<i>Laelia anceps</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	-	0	-	1	0	-	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	2	2	0	0	
<i>Rhynchoaelia digbyana</i>	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	-	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	
<i>Rhynchoaelia glauca</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	-	1	1	-	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	2	0	1	
<i>Guarianthe skinneri</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	-	0	-	1	0	-	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	2	2	0	0	
<i>Brassavola appendiculata</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	2	0	2
<i>Brassavola cucullata</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	1	1	2	0	2	
<i>Brassavola acaulis</i>	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	1	2	0	1	
<i>Brassavola nodosa</i>	1	1	0	0	2	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	
<i>Brassavola grandiflora</i>	1	1	0	0	2	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	
<i>Brassavola subulifolia</i>	1	1	1	0	2	0	1	1	2	1	0	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	2	0	1	2	0	0	
<i>Brassavola amazonica</i>	1	1	1	1	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	1	1	2	0	0	
<i>Brassavola angustata</i>	1	1	1	1	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	1	1	2	0	0	
<i>Brassavola ceboletta</i>	1	1	1	0	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	2	1	1	2	0	0	
<i>Brassavola fragrans</i>	1	1	1	0	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	1	2	1	1	2	1	1	2	0	0	
<i>Brassavola martiana</i>	1	1	1	1	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	0	0	2	0	0	2	1	1	2	0	0	
<i>Brassavola ovaliformis</i>	1	1	1	0	2	0	1	0	2	1	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	2	1	0	2	0	1	2	1	0	
<i>Brassavola tuberculata</i>	1	1	1	0	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	0	

EXTRACCIÓN DE ADN

El material que se utilizó consistió principalmente de hojas fijadas en gel de sílice y en algunos casos se emplearon flores, específicamente los pétalos. El ADN fue extraído usando el método del CTAB de Doyle y Doyle (1987).

AMPLIFICACIÓN

Las regiones secuenciadas fueron la región codificante del genoma nuclear ribosomal ITS 1 y 2 y las regiones no codificantes del genoma del cloroplasto, ubicado en la región corta *ycf1*, *matK-trnK* y *rp132-trnL*. El ADN total y sus productos se amplificaron mediante la reacción en cadena de la polimerasa, por sus siglas en inglés (PCR), (Cuadro 5).

PURIFICACIÓN

Las amplificaciones se purificaron con QIAquick (Quiagen, Inc.) de acuerdo al protocolo de manufactura. Para el gen *ycf1* se secuenciaron cerca de 1500 pb de la porción 3' del gen *ycf1*, y 1200 pb de la porción 5' para todas las especies estudiadas.

SECUENCIACIÓN

Para realizar la secuenciación se envió el producto PCR purificado a la compañía MACROGEN INC. en Seoul, Corea.

EDICIÓN DE SECUENCIAS

Las secuencias se agruparon usando el software Sequencher versión 4.1.4. Las posiciones variables en los datos de la matriz fueron doblemente revisadas, comparándolas con datos de los electroferogramas originales, para asegurarse que todas las bases están realmente en una posición variable.

ALINEAMIENTO

Las secuencias se alinearon inicialmente con el programa Clustal W 2.0.7, (Thompson *et al.*, 2001) posteriormente fueron alineadas manualmente.

Cuadro 5. Iniciadores y características de la PCR

Región	Iniciadores		Referencia			
ITS 1 y 2	ITS 1F (TCC GTA GGT GAA CCT GCG G), ITS 2R (GCT GCG TTC TTC ATC GAT AC)		Soltis y Kuzoff (1995)			
matK-trnK	matK1F (CGT TCT GAC CAT ATT GCA CTA TG) matK2R (CGG ATA ATG TCC AAA TAC CAA ATA) trnK(uuu) (R (AAC TAG TCG GAT GGA GTA G)		Goldman <i>et al.</i> (2001)			
ycf1	3', 3720F (TAC GTA TGT AAT GAA CGA ATG G) y 5500R (GCT GTT ATT GGC ATC AAA CCA ATA GCG), 5', 1F (ATG ATT TTT AAA TCT TTT CTA CTA G) 1200R (TTG TGA CAT TTC ATT GCG TAA AGC CTT)		Neubig <i>et al.</i> (2009).			
rpl32-trnL	rpl32-F (CAG TTC CAA AA A AAC GTA CTT C) trnL(UAG) (CTG CTT CCT AAG AGC AGC GT)		Shaw <i>et al.</i> (2007)			
Características de la PCR						
Región	Desnaturalización inicial temp./tiempo	Desnaturalización temp./tiempo	Alineamiento temp./tiempo	Extensión temp./tiempo	Extensión final temp./tiempo	N° de ciclos
ITS 1 y 2	94°C/2 min	80°C/5 min	55°C/2min	72° C/3 min	72° C/15 min	30
matK	94°C/30 seg	48°C/2min	55°C/2min	72° C/1 min	72° C/7min	28
ycf1	94°C/3.30 min	60-51°C reduciendo 1C°por ciclo/ 1min (8 ciclos) 72°C/ 3.20 min (1ciclo)	94°C/30s	50°C/1 min	72°C/ 3 min	28
rpl32-trnL	80°C/5 min	95°C/1 min	50°C/1 min	0.3°C/s hasta 65°C 65°C/4 min	65°C/5 min	30

Leyenda: temp. = temperatura; s= segundos; min = minutos

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Con todos los datos obtenidos, morfológicos, anatómicos y moleculares se elaboraron las matrices. Se realizó un análisis de los datos morfológicos-anatómicos, un análisis combinado de las regiones moleculares, y por último un análisis combinado de todos los datos obtenidos. Para este último análisis se usó la función "merge matrices" implementado en Winclada ver. 1.00.08 (Nixon, 2001). La función merge matrices permite combinar matrices con datos de diferentes fuentes, siempre y cuando los taxa incluidos coincidan con el nombre y la posición dentro de la matriz combinada. Incorporar datos de diferentes fuentes en una misma matriz puede aportar más evidencia sobre las relaciones de las especies (Hillis, 1987). En este estudio se utilizó la combinación de datos de diferentes fuentes en búsqueda de mayor evidencia y apoyo de las relaciones del género, por consiguiente, se presentan solo los cladogramas de los análisis combinados.

ANÁLISIS DE PARSIMONIA:

Se realizaron las reconstrucciones filogenéticas con el uso de NONA (Goloboff, 1993) a través de Winclada (Nixon, 2002). El análisis combinado (molecular + morfología + anatomía) incluyó nueve taxa del grupo interno (Cuadro 3) y se aplicó el algoritmo Ratchet (Nixon, 1999), con 500 iteraciones, 10 árboles muestreados y tres caracteres muestreados en cada iteración, con este algoritmo se pueden realizar búsquedas heurísticas rápidas y eficientes, y usualmente identifica los árboles más parsimoniosos. La discriminación entre los árboles resultantes se hizo sobre las bases de longitud de los árboles (L), el índice de consistencia (IC) Kluge y Farris (1969); y el índice de retención (IR) los cuales son valores que evalúan la homoplasia del juego de datos (Farris, 1989).

Cuando se obtuvo más de un árbol igualmente parsimonioso, se calcularon árboles de consenso estricto para identificar los clados comunes a todos estos árboles. Para evaluar el apoyo de los clados, se utilizó un análisis de Jackknife (Farris *et al.* 1996). Este análisis se realizó con 500 réplicas (*h* 1000), efectuando 10 réplicas de la búsqueda (*mult** 10) y reteniendo 10 árboles en la memoria (*h*/10). Basado y modificado en Kress *et al.* (2002) se consideraron los valores de porcentaje de Jackknife (Jk), de la siguiente forma: Jk 50-70= bajo apoyo, Jk 71-85= moderado apoyo y Jk > 85= alto apoyo.

INDICE DE INCONGRUENCIA:

La prueba de Farris o ILD como es conocida por sus siglas en inglés (Incongruence Length Difference), fue propuesta para cuantificar la incongruencia existente entre un conjunto de caracteres provenientes de diferentes fuentes de datos (Farris *et al.*, 1995a). Existen otras pruebas estadísticas para medir la congruencia entre particiones de datos utilizando parsimonia (Templeton, 1983; Rodrigo *et al.* 1993; Huelsenbeck y Bull, 1996), sin embargo, el ILD ha sido la prueba más utilizada. A pesar de las críticas que ha recibido la ILD, Cunningham (1997) señaló que la prueba ILD predice mejor cuando deben ser combinados los datos comparada con las pruebas de Templeton (1983) y Rodrigo *et al.* (1993). La congruencia de los juegos de datos morfoanatómicos, moleculares y combinados provenientes de los diversos análisis realizados en este estudio fue evaluado usando la prueba de ILD (Farris *et al.* 1995a, b). La evolución de caracteres se analizó con los algoritmos implementados por Winclada.

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS DATOS

Las características generales de los datos del análisis molecular se presentan en la Cuadro 5. Del conjunto de datos moleculares, el gen *matk-trnK* en general fue el más variable, aportando mayor número de caracteres informativos (5.92%), seguido de ITS 1 y 2 (5.54%) y con valores menores *ycf1* (3.61%), y con valores similares menores el gen *rpl32F-trnL* (3%). (Cuadro 6). De todos los genes considerados en el estudio el gen *ycf1* presentó conjuntamente los mayores valores de IC (0.87), y de IR (0.92), presentando menor homoplasia. De los marcadores cloroplásticos usados, el *rpl32F-trnL*, presentó el menor porcentaje de variabilidad y el menor IC (0.66).

Cuadro 6. Características de los datos de ADN usados en este análisis.

Tipo de datos	N° Taxa	CA	CInf. / %	AMP	L	IC	IR
ADNn (ITS 1 y 2)	15	2022	112/ (5.54%)	3	175	0.88	0.65
ADNcp (<i>matK-trnK</i>)	15	1958	116/ (5.92%)	3	80	0.65	0.65
ADNcp (<i>ycf1</i>)	15	2771	100/ (3.61%)	1	108	0.87	0.92
ADNcp (<i>rpl32F-trnL</i>)	15	1000	30/ (3%)	10	51	0.66	0.75
Combinado Molecular	15	6397	358 / (5.60%)	2	299	0.65	0.69

Leyenda: CA= Caracteres alineados; CInf. = Caracteres informativos; AMP= Árboles más parsimoniosos; L= Longitud de los árboles; IC= Índice de consistencia; IR= Índice de retención.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

ANÁLISIS FILOGENÉTICO MORFOLÓGICO-ANATÓMICO

La matriz alineada de los caracteres morfológicos y anatómicos comprendió 32 caracteres, de estos 30 fueron filogenéticamente informativos y sólo dos caracteres no fueron filogenéticamente informativos, el carácter 13: forma de los dientes en el ápice de la columna y carácter 16: tamaño del diente central. En la búsqueda heurística, se encontró un único árbol parsimonioso con una longitud de 70 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.54 y un índice de retención (RI) de 0.73 (Figura 4).

El presente análisis apoyó la hipótesis que considera a *Brassavola* como un grupo monofilético con soporte Jackknife (Jk) de 78% (Figura 4), y sustentado por seis sinapomorfias: pseudobulbos teretes (carácter 1[1]), sección transversal de la hoja: (carácter 3 [1]), labelo de ápice acuminado (carácter 5[2]), dientes presentes en el ápice de la columna (carácter 12[1]), tres hileras de haces vasculares foliares (carácter 27[2]) y consistencia suculenta de la hoja (carácter 29[1]). Se forman dos subgrupos o subclados, que para fines prácticos se han denominado subclado A y B, tal como se indican en la (Figura 4). El subclado A está conformado por cinco taxa, está apoyado por una sinapomorfía: la presencia de alas de la columna extendidas (carácter 11[1]), este subclado no recibió apoyo del análisis Jackknife. *Brassavola ovaliformis* es la especie hermana más cercana del subclado A, esta relación no tuvo soporte de Jackknife. Las especies *B. subulifolia*, *B. acaulis*, *B. nodosa* y *B. grandiflora* están apoyadas por dos sinapomorfias: la base del labelo unguiculada (carácter 8[1]), y la presencia de alas de la columna extendidas (carácter 11[1], con un apoyo Jk de 78%. *Brassavola acaulis* es la especie hermana del clado formado por *B. nodosa* y *B. grandiflora*, con un apoyo Jk de 78% y con dos sinapomorfias: puntos púrpura en la base del labelo presentes (carácter 6[1]) y superficie de la cutícula papilosa (carácter 22[1]). La relación entre *B. nodosa* y *B. grandiflora*, tuvo un alto apoyo Jk de 95%, esta relación fue apoyada por cuatro homoplasias: sección transversal de la hoja plana (carácter 3 [0]), presencia de hipodermis 26[1], dos hileras de haces vasculares en el mesofilo 27[1] y color verde de la columna 30[1]. (Figura 4).

El subclado B formado fue apoyado por una sola sinapomorfia: fruto con el ápice apiculado (carácter 28[1]). Este subclado incluyó las especies *B. appendiculata* y *B. cucullata* soportado por la sinapomorfia inflorescencia fasciculada y un apoyo Jk de 86%; el resto de las especies incluidas en el subclado B están apoyadas por homoplasias.

Rhynchoaelia es el grupo hermano más cercano del clado *Brassavola*, esta relación está soportada por tres sinapomorfias: el color blanco del labelo (carácter 9[2]), la presencia del tubo floral (carácter 19[1]), presencia del canal nectarífero (carácter 21[1]) y presentó un bajo apoyo de Jk 59%.

Prueba de incongruencia: La comparación para evaluar la incongruencia entre las matrices de las regiones ITS 1 y 2, *trnk-matK*, *ycf1* y *rpl32-trnL* resultó no significativamente incongruente, $P= 0.1667$, por consiguiente se unieron las matrices.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO MOLECULAR

La matriz alineada de las regiones ITS 1 y 2, *trnk-matK*, *ycf1* y *rpl32-trnL* comprendió 6397 posiciones de pares de base (bp) de estas, 6039 fueron no informativos, y 358 fueron filogenéticamente informativas. En la búsqueda heurística se encontraron dos árboles igualmente parsimoniosos, con $L= 299$ pasos, un $IC= 0.65$ y $IR= 0.69$.

El análisis molecular combinado afirmó la hipótesis que considera a *Brassavola* como un grupo monofilético con apoyo Jackknife (JK) de 65% de (Figura 5). En el árbol de consenso estricto el clado *Brassavola* está conformado por dos subclados, que han sido aquí designados como subclado A y subclado B. El subclado A con un bajo apoyo Jk de 69%; *Brassavola nodosa* y *B. grandiflora* forman un grupo con apoyo Jk de 99%, siendo *B. acaulis* la especie hermana de este grupo, con apoyo Jk de 79%. El subclado B con un bajo apoyo Jk de 50% y sin apoyo interno de sus relaciones; este subclado está conformado por *B. ovaliformis*, *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. subulifolia* y *B. martiana*. (Figura 5).

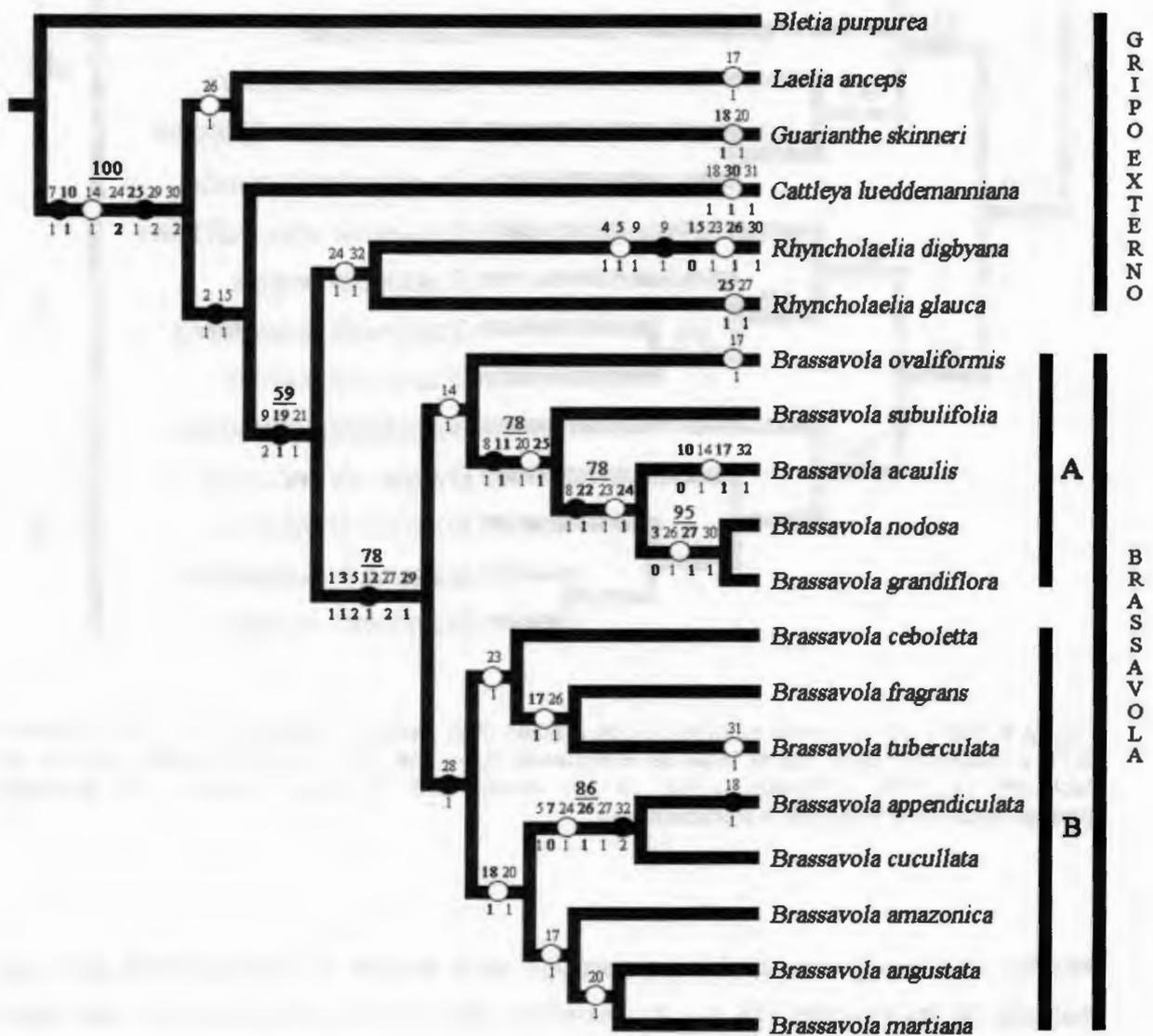


Figura 4. Único árbol de caracteres morfológicos y anatómicos, para 13 taxa de *Brassavola* (L=81, IC= 0.54 y IR= 0.75). Círculos negros indican las sinapomorfias, los blancos las homoplasias. Valores de Jackknife (> 50%) indicados arriba de las ramas. A= Subclado Mesoamericano. B = Subclado Suramericano.

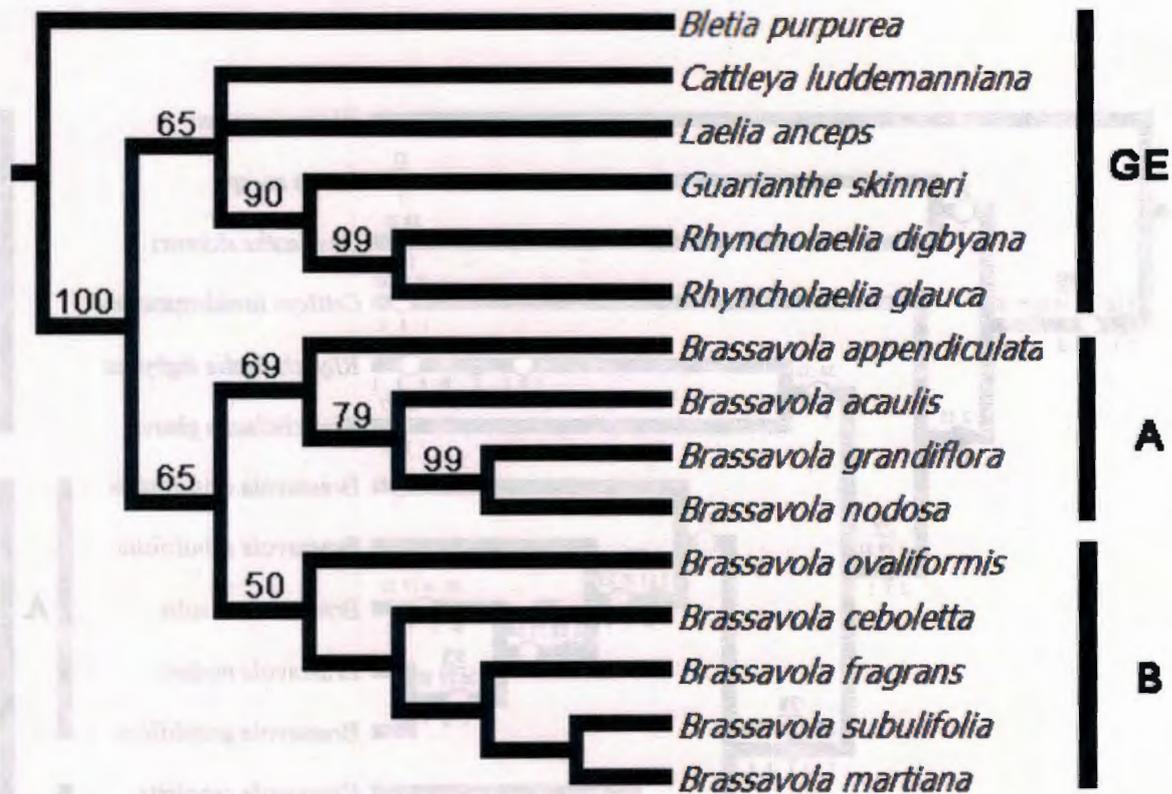


Figura 5. Árbol de consenso estricto de dos árboles más parsimoniosos de ITS 1 y 2, *tmk-matK*, *ycf1* y *rpl32-trnL*, para nueve taxa de *Brassavola* ($L = 299$, $IC = 0.65$ y $IR = 0.69$). Valores de Jackknife ($> 50\%$) indicados arriba de las ramás. GE = Grupo Externo; A = Subclado Mesoamericano. B = Subclado Suramericano.

Prueba de incongruencia: La comparación para evaluar la incongruencia entre las matrices de las regiones ITS 1 y 2, *tmk-matK*, *ycf1* y *rpl32-trnL*, y la matriz de datos morfológicos-anatómicos resultó no significativamente incongruente, $P = 0.1767$.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO COMBINADO (MOLECULAR-MORFOLÓGICO-ANATÓMICO)

La matriz alineada de datos morfológicos, anatómicos y moleculares de cuatro regiones (ITS 1 y 2, *trnk-matK*, *ycf1* y *rpl32-trnL*) comprendió 6429 caracteres, de estos 6048 fueron no informativos y 381 fueron filogenéticamente informativos. En la búsqueda heurística se encontró un único árbol de 390 pasos con un CI= 0.61 y un RI= 0.66.

El análisis combinado soporta la hipótesis que considera a *Brassavola* como un grupo monofilético con un alto apoyo Jackknife (Jk) de 91% y soportada por siete sinapomorfias morfoanatómicas: forma de los pseudobulbos cilíndricos (carácter 1[1]), ápice del labelo acuminado (carácter 5[2]), dientes en el ápice de la columna presentes (carácter 12[1]), dientes enteros en el ápice de la columna (carácter 13[1]), diente central más largo que los lados de la columna (carácter 16[2]), tres hileras de haces vasculares en la hoja (carácter 27[2]), hojas de consistencia cartilaginosa (carácter 29[1]), además de las sinapomorfias moleculares (Figura 6).

La monofilia de *Brassavola* tuvo mayor apoyo en este análisis combinado que en el análisis molecular y morfoanatómico por si solos. Se formaron dos subclados que se denominaron por fines prácticos A y B como se indican en la (Figura 6). El subclado A, con un bajo apoyo Jk de 61%, conformado por *B. appendiculata*, *B. acaulis*, *B. grandiflora* y *B. nodosa*. *Brassavola acaulis* con un alto apoyo Jk de 81% y dos sinapomorfias morfoanatómicas: presencia de puntos púrpura en el labelo (carácter 6[1]) y presencia de canal nectarífero (carácter 21[1]), es la especie hermana del subclado formado por *Brassavola grandiflora* y *B. nodosa*. El subclado B tiene un moderado apoyo Jk de 79%; *B. ovaliformis* es la especie hermana de este subclado con un apoyo moderado Jk de 79%. *B. ceboletta*, es parte de este suclado pero no obtuvo apoyo de Jk, y su relación fue soportada por sinapomorfias moleculares. Con un apoyo moderado Jk de 70%, *B. fragrans* es la especie más cercana al clado, formado por *B. subulifolia* y *B. martiana*, las cuales tuvieron un apoyo moderado con un Jk de 77%. (Figura 6). *Rhynchoaelia* es el grupo hermano más cercano del clado *Brassavola*, con un bajo apoyo Jk de 56% y soportado por dos sinapomorfias.

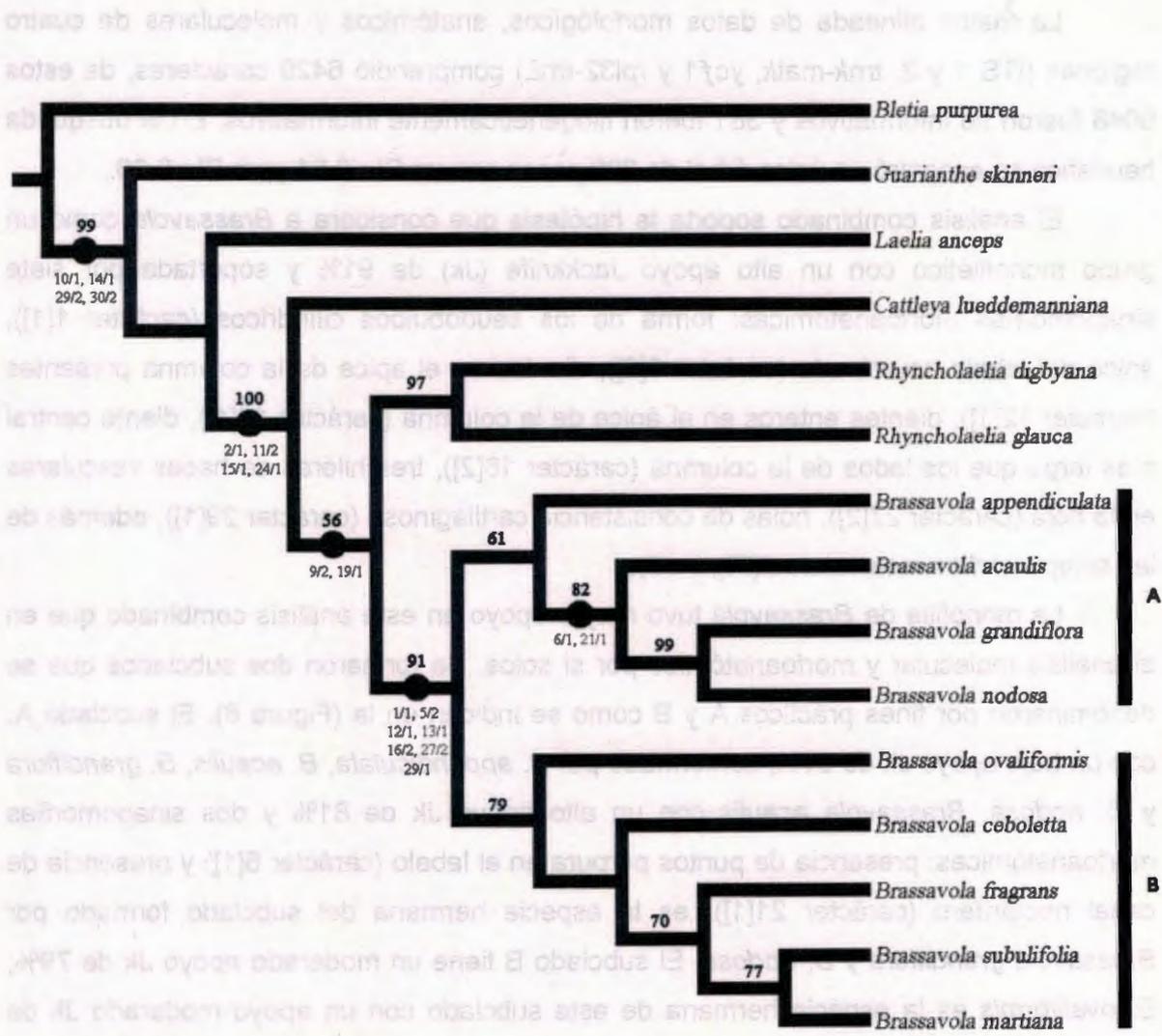


Figura 6. Único árbol de combinación de datos morfológicos, anatómicos y moleculares de cuatro regiones (ITS 1 y 2, trnk-matk, ycf1 y rpl32-trnL), para nueve taxa de *Brassavola* (L=390, IC=0.61 y IR=0.66). Círculos negros sinapomorfias morfoanatómicas. Valores indicados arriba de las ramás Jackknife(>50%). Valores debajo de las ramás carácter/estado de carácter. A= Subclado Mesoamericano. B = Subclado Suramericano.

DISCUSIÓN

COMPARACIÓN DE LOS DATOS UTILIZADOS

De los 32 caracteres morfoanatómicos, empleados en el análisis filogenético realizado sólo dos caracteres resultaron ser no informativos: la forma de los dientes en el ápice de la columna (carácter 13) y el tamaño del diente central (carácter 16). En este estudio se emplearon por primera vez caracteres morfoanatómicos para un análisis filogenético del género, los cuales apoyaron y proveyeron información para el sustento de la monofilia del género y la resolución de sus relaciones. En cuanto a los datos moleculares basados en el gen *ycf1* empleados para el análisis filogenético de *Brassavola* coincidieron con lo señalado por Timme *et al.* (2007) para dicho gen, ya que suministró mayor resolución comparado con el gen *matK*. Los resultados aquí presentados para el gen *ycf1*, aportan nueva evidencia al incluir tanto la porción 3' como la 5', y corroboran la utilidad de este gen señalada previamente por Neubig *et al.* (2009) para evaluación filogenética a nivel de género y de especies en Orchidaceae. El gen *rpl32F-tmL* resultó poco variable, contrario a lo señalado por Timme *et al.* (2007), quienes mencionaron su utilidad a niveles específicos por su alta variabilidad. Por otra parte, Shaw *et al.* (2007) indicaron que la región *rpl32F-tmL* no había sido usada en ninguna investigación basada en secuencias, de acuerdo a los resultados aquí obtenidos, fue poco informativa para *Brassavola*; siendo estos resultados coincidentes por los presentados por Angulo *et al.* (2008) para *Barkeria* Knowles y Westc., grupo para el que este marcador fue poco variable. Y por último, el análisis combinado basado en los datos morfoanatómicos y moleculares, apoyaron las hipótesis de monofilia y relaciones internas del género.

LA NUEVA EVIDENCIA SUGIERE LA MONOFILIA DE *BRASSAVOLA*

Muchos estudios recientes han indicado que el uso de datos moleculares combinados con diferentes niveles de variación, y datos morfológicos proveen resolución a diferentes niveles de un cladograma. (Chase y Cox, 1998). Por consiguiente, los resultados aquí obtenidos con base en datos morfoanatómicos y moleculares apoyaron la hipótesis de monofilia de *Brassavola*, lo cual corrobora los presentados por van den Berg

et al. (2005; 2009), basados exclusivamente en datos moleculares y con un menor número de especies a las consideradas en esta investigación.

RECONSTRUCCIÓN FILOGENETICA CON BASE EN DATOS MORFOANATÓMICOS Y MOLECULARES EN *BRASSAVOLA*

ANÁLISIS MORFOANATÓMICO.- El análisis filogenético morfoanatómico produjo una hipótesis para *Brassavola* con un moderado apoyo de su monofilia y la presencia de dos subclados principales. Estos dos subclados son incongruentes con las clasificaciones previas para *Brassavola* a nivel de subgéneros y secciones. De todas la clasificaciones propuestas anteriormente para el género, la única que lo subdivide en dos subgéneros fue la de Brieger *et al.* (1976) quienes consideraron los subgéneros *Brassavola* y *Sessililabia*, con base en caracteres de la columna y del labelo. Sin embargo, las especies consideradas para cada subgénero propuesto por Brieger *et al.* (1976) son incoherentes con las especies que conforman los dos clados obtenidos en el estudio aquí realizado. Esta discrepancia se centró principalmente en la posición de las especies *B. appendiculata* y *B. cucullata* como miembros del subclado B, en el que se relacionan a *B. amazonica*, *B. angustata* y *B. martiana*. (Figura 4).

ANÁLISIS MOLECULAR.- Al igual que el análisis filogenético morfoanatómico se obtuvo apoyo a la hipótesis de monofilia de *Brassavola*, pero con un bajo valor. En este análisis también se formaron dos subclados principales para el clado *Brassavola*. Los resultados de estos dos subclados son parcialmente incongruentes con los obtenidos en el análisis filogenético morfoanatómico, por la posición de *B. appendiculata* y *B. ovaliformis* (Figuras 4 y 5). Y por otra parte, también son incongruentes con las clasificaciones previas propuestas para *Brassavola*.

Tanto el análisis morfoanatómico y el molecular apoyaron la existencia de dos grupos o subclados para *Brassavola*, sin embargo, ambos datos por separado no presentaron alto apoyo a sus clados y relaciones internas. La discrepancia en la posición de especies como *B. appendiculata* y *B. ovaliformis* en los análisis, podría deberse a evolución convergente de algunos caracteres; pero, en ambos análisis la mayoría de las relaciones carecieron de apoyo estadístico.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO COMBINADO DE *BRASSAVOLA*

Con base en el análisis filogenético combinado aquí realizado se corroboró con un alto apoyo de la monofilia de *Brassavola* y la existencia de dos subclados principales. Los resultados de este análisis además sugieren que los caracteres que tradicionalmente se habían utilizados para distinguir a *Brassavola* (basados principalmente en la morfología de la columna y el labelo), son coincidentes con las sinapomorfias que apoyan al grupo; y conjuntamente con los caracteres florales; también se indican otras sinapomorfias de los caracteres vegetativos y anatómicos: la forma terete de los pseudobulbos, la consistencia cartilaginosa de la hoja y la presencia de tres hileras de haces vasculares en la hoja.

De los seis caracteres anatómicos incluidos en el análisis, sólo la presencia de tres hileras de haces vasculares resultó de valor informativo. En el caso de las Laeliinae y específicamente en *Brassavola*, la variabilidad anatómica observada en sus representantes está posiblemente asociada al amplio rango de hábitats donde crecen, lo que se demuestra con la ausencia de patrones de alguna estructura anatómica asociada a los subclados formados. Stern y Carlswald (2009) realizaron un análisis filogenético basado en caracteres anatómicos vegetativos a nivel genérico en las Laeliinae, y no obtuvieron resolución en las relaciones, concluyendo que dichos caracteres no fueron filogenéticamente informativos. Los resultados presentados por Stern y Carlswald (2009) y los aquí indicados conllevan a la siguiente interrogante ¿En el resto de los géneros de las Laeliinae los caracteres anatómicos permiten resolver las relaciones filogenéticas intragenéricas? Es importante realizar estudios a nivel de alianzas y/o géneros con los que se explore la utilidad de los caracteres anatómicos, con el fin de facilitar la interpretación de la evolución de estos caracteres y el entendimiento de las relaciones evolutivas entre taxa.

Los caracteres florales en *Brassavola* son de alto valor filogenético y taxonómico; particularmente la morfología de la columna. De acuerdo a los resultados obtenidos la morfología del clinandrio puede posiblemente asociarse a la polinización, de esta forma las flores con labelo sésil, en las que la columna está expuesta y el clinandrio está formado por varios dientes generalmente fimbriados y las alas prolongadas (taxa del subclado B), facilitaría la adhesión de las polinias al polinizador, una vez que este se retira del interior de la flor. En este subclado B, asociado a los caracteres mencionados de la columna y labelo, se encuentra la presencia de un disco o callo, de color verde amarillento

que según van der Pijl y Dodson (1969), sirve principalmente de atracción a los polinizadores.

En el caso de las especies con labelo unguiculado, con la columna envuelta por el labelo y el clinandrio conformado por un solo diente (subclado A), la liberación de las polinias posiblemente es más sencilla y esté asociada a polinizadores con estructuras como una probóscide, como es el caso de las polillas. Cingel (2001) mencionó una posible polinización por esfíngidos en *Brassavola*, de acuerdo a su morfología floral tubular, que conduce al polinizador a insertar su probóscide dentro del cunículo.

Ambos tipos de morfología mencionados podrían conllevar a inferir que existan diferencias entre los polinizadores de los subclados. Con relación a esto, Braga (1977) comentó que aunque las especies del género son usualmente polinizadas por polillas, la búsqueda de néctar ha sido observada por colibríes en *B. martiana* y *B. tuberculata*. A esto se puede agregar que Stpiczyńska *et al.* (2010) en un estudio anatómico del nectario floral de *Brassavola flagellaris* Barb. Rodr. (aquí considerada *B. fragrans* Barb. Rodr) observaron que aunque las flores de *B. flagellaris* son claramente polinizadas por esfíngidos, anatómicamente el cunículo de esta especie se asemeja al nectario de ciertas orquídeas polinizadas por aves.

Rech *et al.* (2010) es un estudio de biología reproductiva de *Brassavola ceboletta* Rchb., observaron que la polinización ocurre en la noche, siendo el potencial vector del polen una lepidóptera del género *Hemiceras* (familia Notodontidae). Por otra parte, Schiestl y Schlüter (2009) mencionaron que aunque la tasa de polinizadores compartidos en las orquídeas es muy baja, las especies que presentan recompensa (néctar), como es el caso de las especies de *Brassavola*, tienen una gran oportunidad de ser visitadas por más de un potencial polinizador. En correspondencia con este señalamiento en un estudio realizado por Damon y Salas-Roblero (2007), se demostró que varias especies de lepidópteros fueron observadas visitando flores de *Brassavola nodosa* durante el día, sin embargo, el visitante con características de ser un potencial polinizador fue un esfíngide, sólo visto en la noche y no fue capturado, lo que dificulta la veracidad de la identificación.

La subtribu Laeliinae exhibe una considerable radiación adaptativa, y sus miembros despliegan un rango de síndromes de polinización que incluye abejas, avispas, mariposas, polillas, colibríes y moscas (Cingel, 2001). Consecuentemente tal como lo señalaron Stpiczyńska *et al.* (2010), la especies del género *Brassavola* requiere de más investigación y comparación con otros taxa polinizados por polillas incluidos en la subtribu

Laeliinae, lo que permitiría ampliar el conocimiento de la diversidad de nectarios y síndromes de polinización de las Laeliinae. En cuanto a esto, un punto muy relacionado a los síndromes de polinización y a los polinizadores, lo representa el grado de fragmentación del hábitat donde crecen las plantas, debido a que repercute directamente en la reducción de la fauna de polinizadores.

Además de los caracteres anteriormente mencionados los taxa del subclado A comparten la presencia de inflorescencias paucifloras (1-3 flores) con casos excepcionales de seis flores por inflorescencia observados en *B. appendiculata*. Schemske (1980) en un estudio realizado para lo que él determinó como *B. nodosa* L., señaló que las plantas con inflorescencias multifloras, presentan un mayor éxito reproductivo asociado a una mayor remoción de polinarios y producción de frutos. Por el contrario, las plantas con inflorescencias paucifloras, como es el caso de *Brassavola nodosa*, presentan menor éxito reproductivo, pero, probablemente tienen un menor nivel de autopolinización, debido a geitonogamia. De acuerdo al cladograma, podría interpretarse que la condición de inflorescencias paucifloras es un carácter plesiomórfico, y que la evolución dentro del grupo va en dirección a una mayor producción de flores por inflorescencia, esto debido a que en el subclado B la mayoría de las especies tienen inflorescencias multifloras (4-15 flores), con la excepción de *B. ceboletta* y *B. ovaliformis*, que presentan inflorescencias paucifloras (Figura 6).

Por otra parte, los dos subclados que forman el clado *Brassavola*, corresponden ampliamente con dos patrones principales de distribución geográfica en *Brassavola* (Figura 7), estos patrones coinciden con los señalados previamente por Carnevali y Ramírez (2006) como posibles centros de diversidad para el género. El subclado A coincide con un patrón de distribución, en el cual las especies se distribuyen desde México hasta el norte de Suramérica, en Colombia y Venezuela creciendo en las costas del Pacífico y el Atlántico, principalmente en tierras bajas, a excepción de *Brassavola acaulis*, que habita en selvas húmedas a mayores altitudes. Dentro de este grupo las especies *B. grandiflora* y *B. nodosa*, presentan la distribución geográfica más amplia, desde México (Nayarit en la Costa Pacífica y Tamaulipas en la Costa Atlántica hasta Norte de Suramérica. En el caso de *B. appendiculata*, su distribución se extiende desde México hasta Nicaragua).

El subclado B presenta una distribución geográfica restringida a suramérica, siendo Brasil el centro de mayor diversidad para el subclado. La excepción en este grupo, es

Brassavola subulifolia, una especie endémica de Jamaica en las Antillas Mayores. Los resultados observados para *B. subulifolia* en cuanto a su ubicación como miembro del subclado B y su distribución Antillana, podría ser explicada mediante la propuesta de Trejo-Torres (2003), quien basado en la distribución de especies de orquídeas, evaluó las afinidades florísticas de las Antillas, y en su análisis obtuvo que Jamaica (una isla de origen volcánico) tiene afinidad florística con las Guayanas, lo que permite inferir un posible origen suramericano para esta especie. Un ejemplo de estas afinidades entre las Antillas y el continente, fue la evidenciada por Regalado y Sánchez (2003), en un análisis de parsimonia de endemismos para el género *Asplenium* L. (Aspleniaceae:Pteridophyta) en el que confirmaron una estrecha relación entre Cuba, Jamaica y La Española, con México, Puerto Rico, Centro América y el Norte de Suramérica. Así mismo Regalado y Sánchez (2003) indicaron que Cuba, Jamaica y La Española presentan regiones con grandes elevaciones, con gran cantidad de sustratos y hábitats, dispuestos a manera de un mosaico ecológico, que ofrece una mayor posibilidad a este grupo de plantas. Este mosaico ecológico anteriormente señalado probablemente también sea favorable para el establecimiento de otro grupo de plantas vasculares. En relación a esto Trejo-Torres y Ackerman (2001) postularon que cualquier grupo de plantas con diásporas tan pequeñas que puedan ser transportadas por el viento, tendrán un patrón biogeográfico en el que las afinidades florísticas estén determinadas por las características ecológicas de las islas más que por las barreras de dispersión existentes entre éstas. Por consiguiente, basado en estos argumentos, resulta aún más interesante el endemismo de *B. subulifolia*, debido a que esta especie tiene semillas diminutas y sólo está presente en Jamaica, esto conlleva a la interrogante ¿Porqué la ausencia de esta especie en Cuba y La Española?, si estas entidades tienen una alta afinidad florística con Jamaica, con lo que una posible explicación de esta distribución de *B. subulifolia* posiblemente sea un evento de vicarianza.

Ahora bien en cuanto a sus caracteres morfológicos *B. subulifolia*, comparte la presencia del labelo unguiculado y las alas de la columna prolongadas, siendo estos caracteres distintivos de los miembros del subclado A, más específicamente del grupo conformado por *B. nodosa* y *B. grandiflora*. Una posible explicación a esto puede ser debido a procesos de selección que implica favorecer esos rasgos morfológicos anteriormente citados para desarrollar posiblemente un modelo floral exitoso, lo que podría tratarse de un caso de convergencia evolutiva. De igual forma ocurre en *B.*

ovaliformis donde la morfología de la columna es similar a la de *B. subulifolia*, presentando alas prolongadas, pero diferenciándose de esta última en la morfología del labelo con una uña diminuta de 0.2 cm de largo, lo que podría representar también un caso de convergencia floral.

De las 15 especies reconocidas en el tratamiento taxonómico aquí presentado, se incluyeron nueve para el análisis filogenético combinado, con lo que se puede considerar que se realizó un muestreo de los diferentes miembros del género, al incluir especies distribuidas tanto en Mesoamérica como en Suramérica, sin embargo, en concordancia con los criterios propuestos por Backlund y Bremer (1998) para proponer una clasificación filogenética, en este estudio no se plantea una clasificación para *Brassavola*, debido al apoyo bajo a moderado que presentaron ambos subclados, y al bajo apoyo obtenido en las relaciones del subclado B. Por consiguiente, la inclusión del resto de las especies aquí aceptadas para *Brassavola* es necesaria para argumentar una propuesta de clasificación dentro del género. Por ejemplo, la inclusión de *B. cucullata* como miembro antillano y continental, podría ser influyente en la resolución de los clados, al igual que el resto de las especies suramericanas que no se incluyeron en el análisis aquí presentado.

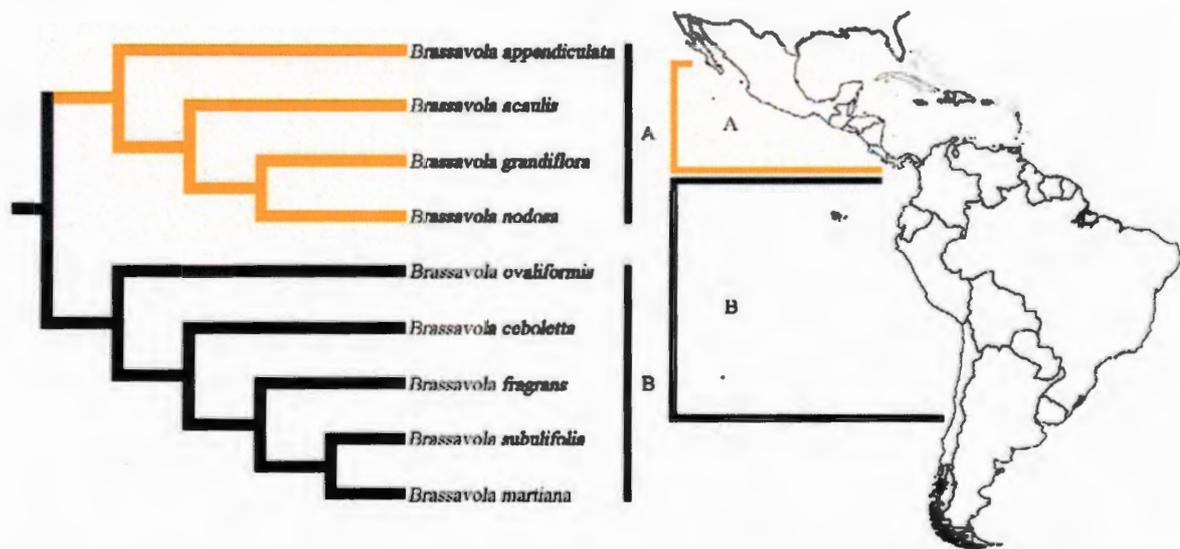
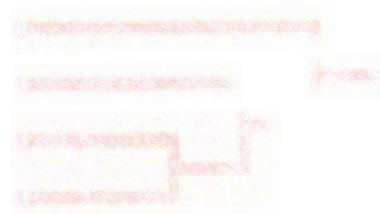


Figura 7. Único árbol de combinación de datos y dos grandes grupos de distribución geográfica de *Brassavola*.

El mayor aporte del análisis filogenético aquí presentado es la comprobación de la monofilia de *Brassavola* mediante tres análisis filogenéticos a) datos moleculares de una región nuclear y tres regiones cloroplásticas, b) con la inclusión por primera vez de datos morfoanatómicos, y c) con un análisis combinado de estos datos; considerado en todos los casos un mayor número de especies que en los estudios previos donde se incluyó al género (van den Berg *et al.*, 2000, 2005, 2009) y la hipótesis de monofilia no fue consistente.



BIBLIOGRAFÍA

- Angulo, D. 2008. Una visión dentro la Alianza *Epidendrum*: Filogenia de *Barkeria*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Veracruz. México. 30 p.
- Backlund, A. y K. Bremer. 1998. To be or not to be, the principles of classification and monotypic plant families. *Taxon* 47, 391-400.
- Baldwin, B., M. Sanderson, J. Portes, M. Wojciechowski, D. Campbell y M. Donoghue. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperms phylogeny. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 82, 247-277.
- Braga, P. 1977. Aspectos biológicos das Orchidaceae da Amazônia Central. *Acta Amazonica Manaus*, 7, 1-89.
- Brieger, F., R. Maatsch y K. Senghas. 1976. 3rd. ed. of R. Schlechter, *Die Orchideen, Lieferung 8-12* (Schlechter III in text). Verlag Paul Parey. Berlin and Hamburg. 776 p.
- Carnevali, G. y I. Ramirez. 2006. *Brassavola*, en: *Genera Orchidacearum*, Vol. 4. (Part I) (Eds.) Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M., y F. Rasmussen. Oxford University Press. pp 205-210.
- Chase, M. y A. Cox. 1998. Gene sequences, collaboration, and analysis of large data sets. *Australian Systematic Botany*, 11, 215-229.
- Cingel, N. 2001. An atlas of orchid pollination, America, Africa, Asia and Australia. Bloomington: CRC Press. 296 p.
- Cunningham, C. 1997. Can three incongruence tests predict when data should be combined? *Molecular Biology and Evolution*, 14, 773-740.
- Damon, A. y A. Salas-Roblero. 2007. A survey of pollination in remnant orchid populations in Soconusco, Chiapas, México. *Tropical Ecology*, 48(1), 1-14.
- Doyle, J. y J. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11-15.
- Farris J., Kallersjö, M., A. Kluge, y C. Bult. 1995a. Constructing a significance test for incongruence. *Systematic Biology*, 44, 570-572.
- Farris J., Kallersjö, M., A. Kluge y C. Bult. 1995b. Testing significance of incongruence. *Cladistics*, 10, 315-319.

- Farris J., Albert, M., Källersjö, D., D. Lipscomb y A. Kluge. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, 12, 99-124.
- Farris, J. 1989. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 417-419.
- Goloboff, P. 1993. Nona Ver 1.6. Program and documentation. Distributed by the author. Buenos Aires. Argentina.
- Huelsenbeck, J. y J. Bull. 1996. A likelihood ratio test to detect conflicting phylogenetic signal. *Systematic Biology*, 45, 92-98.
- Kluge, A. y J. Farris. 1969. Quantitative phyletics and evolution of *Anurans*. *Systematic Zoology*, 18, 1-32.
- Kress, W., L. Prince y K. Williams. 2002. The phylogeny and a new classification of the gingers (Zingiberaceae): evidence from molecular data. *American Journal of Botany*, 89, 1682-1696.
- Madisson, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2, 1-13.
- Neubig, M., Whitthen, M., Carlsward, B., Blanco, M., Endara, L., N. Williams y M. Moore. 2009. Phylogenetic utility of *ycf1* in orchids: a plastid gene more variable than *matk*. *Plant Systematic Evolution*, 277, 75-84.
- Nixon, K. 1999. The parsimony Ratchet: A new method for rapid parsimony analysis *Cladistics*, 15, 207-414.
- Nixon, K. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, New York, USA. 20 p.
- Pridgeon, A., R. Solano y M. Chase. 2001. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. *American Journal of Botany*, 88, 2286-2308.
- Pridgeon, A., Cribb, P., C. Mark y F. Rammunssen. 2006. (Ed). *Genera Orchidacearum*, Vol. IV. Epidendroideae (Part. One). Oxford. 696 p.
- Raubenson, L. y R. Jansen. 2005. Chloroplast genomes of plants. In: Henry R.J. (ed.) *Plant diversity and evolution: genotypic and phenotypic variation in higher plants*. CABI Publishing, Cambridge, pp 45-68.
- Rech, A., Y. Rosa y E. Rosa-Junior. 2008. Primeira ocorrência de fitofagia de frutos e sementes de Orchidaceae por *Hyphilaria thasus* Stoll. (Lepidoptera: Riodinidae) no Brasil. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental*, 29(3), 320-325.

- Regalado, L. y C. Sánchez. 2003. Relaciones de afinidades florísticas entre Cuba y otras regiones tropicales sobre la base de la distribución de las especies. *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 60(2), 395-403.
- Rodrigo, A., M. Kelly-Borges, P.R. Bergquist y P.L Bergquist. 1993. A randomization test of the null hypothesis that two cladograms are sample estimates of a parametric phylogenetic tree. *New Zealand Journal of Botany*, 31, 257-268.
- Schemske, D. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34(3), 489-493.
- Schiestl, F. y P. Schlüter. 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. *Annual Review of Entomology*, 54 (1), 425-446.
- Shaw, J., Lickey, E., Beck, J., Farmer, S., Liu, W., Miller, J., Siripun, K., Winder, Ch., Schilling y E. Small. 2005. The tortoise and the rare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany*, 92 (1), 142-166.
- Shaw, J., Lickey, E., E. Schilling y R. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: The tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94 (3), 275-288.
- Soltis, D. y R. Kuzoff. 1995. Discordance between nuclear and chloroplast phylogenies in the *Huchera* group (Saxifragaceae). *Evolution*, 49, 727-742.
- Stpiczyńska, M., K. Davies y M. Kamińska. 2010. Structure of the cuniculus nectar in *Brassavola flagellaris* Barb. Rodr. (Laeliinae Benth., Orchidaceae) *Acta Agrobotanica*, 63(1), 3-10.
- Taberlet, P.; Gielly, L.; G. Patutou y J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, 17, 1105-1109.
- Templeton, A. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the humans and apes. *Evolution*, 37, 221-244.
- Thompson, J., D. Higgins y T. Gibson. 2001. Clustal IX. Computer program available at <ftp://ftp-igbmc.u-strasbg.fr/pu/clustalx/>. [Acceso Enero 2011].
- Timme, R., Kuehl, J., J. Boore y R. Jansen. 2007. A comparative analysis of the *Lactuca* and *Helianthus* (Asteraceae) plastid genomes: identification of divergent regions and categorization of shared repeats. *American Journal of Botany*, 94, 302-313.

- Trejo-Torres, J. y J. Ackerman. 2001. Biogeography of the Antilles base on parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography*, 28, 775-794.
- Trejo-Torres, J. 2003. Biogeografía Ecológica en las Antillas: Ejemplos de las orquídeas y las selvas cársticas, en: Morrone, J. y J. Llorente (Eds.). Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp.199-208.
- van den Berg, C., Higgins, W., Dressler, R., Whitten, M., Soto, M., M. Culham y M. Chase. 2000. A phylogenetic analysis of *Laeliinae* (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana*, 15 (2), 96-114.
- van den Berg, C. 2005. *Subtribe Laeliinae*, en: Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.W., Rasmussen, F.N. *Genera Orchidacearum Vol. IV*. Oxford University Press, Oxford. pp. 181-316.
- van den Berg, C., Higgins, W., Dressler, R., Whitten, M., M. Soto-Arenas y M. Chase. 2009. A phylogenetic study of *Laeliinae* (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany*, 104 (3), 417-430.
- van der Pijl, L. y C. Dodson. 1969. *Orchid Flowers/ their pollination an evolution*. University of Miami Press. 214 p.
- Wanke, S.; M. A. Jaramillo; T. Borsch; M.S. Samain; D. Quandt, y C. Neinhuis. 2007. Evolution of Piperales - *matK* gene and *tmK* intron sequence data reveal lineage specific resolution contrast. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42, 477-497.

CAPÍTULO III

ESTUDIO ANATÓMICO DE LA HOJA DE *BRASSAVOLA*

ANTECEDENTES DE ESTUDIOS ANATÓMICOS DE *BRASSAVOLA*

Las primeras revisiones de anatomía foliar en Orchidaceae fueron de valor descriptivo, actualmente los caracteres anatómicos de la familia son analizados desde un punto de vista ecológico y evolutivo (Withner *et al.* 1974; Dressler 1981; Arditti, 1992; Oliveira y Sajo, 1999; Stern y Carlswald, 2001; 2004; 2006).

Tal como señalaron Stern y Carlswald (2009) los estudios anatómicos exhaustivos en torno a la caracterización anatómica de la subtribu Laeliinae han sido escasos. Sin embargo, Baker (1972) realizó un estudio detallado sobre la morfología y anatomía foliar de 36 géneros y 79 taxa de las Laeliinae. Recientes estudios anatómicos (e.g. Oliveira *et al.*, 2003) han sido enfocados al estudio de la anatomía foliar de géneros como: *Prosthechea* y *Encyclia* (Oliveira y Sajo, 1999), y de las especies: *Encyclia calamaria* (Lindl.) Pabst, *Epidendrum campestre* Lindl., y *E. secundum* Jacq., pertenecientes a las Laeliinae.

Por otra parte, el uso de caracteres anatómicos en orquídeas, ha permitido dar apoyo a clasificaciones, un ejemplo de esto lo constituye la tribu Triphoreae (*Monophylorchis*, *Psilochilus* y *Thriphora*), considerada por Dressler (1993) dentro las Epidendroideae "primitivas"; Carlswald y Stern, (2009), notaron que la "simplicidad" anatómica representada por ausencia de hipodermis, esclerénquima, paquetes de fibras y células de sílice, y el mesofilo homogéneo de estos tres géneros apoyaban la hipótesis de Dressler (1993).

Los estudios anatómicos en *Brassavola* se han centrado principalmente en dos especies *B. nodosa* y *B. cucullata* para las cuales se ha estudiado la anatomía de hoja, tallo (Abreu y Peña 1982; Stern y Carlswald, 2009) y raíz (Pridgeon *et al.*, 1983; Porembski y Barthlott, 1988).

Nota: Noguera-Savelli, E. & D. Jáuregui. Anatomía comparada de 11 especies de Laeliinae con énfasis en *Brassavola* R. Br. (Orchidaceae). Revista de Biología Tropical. Aceptado.

Abreu y Peña (1982) describieron la anatomía de la hoja y del tallo de varias especies de bosque secos, en Venezuela, *Oncidium carthagenense* (= *Lophianis carthagenense* (Jacq.) Braem), *O. nudum* (= *Cohniella nuda* (Bateman ex Lindl.) Christenson), *O. cebolleta* (= *Cohniella cebolleta* (Jacq.) Christenson), *Brassavola nodosa* y *B. cucullata*, relacionando las diferencias encontradas en la anatomía foliar con el ambiente.

Stern y Carlsward (2009) realizaron un análisis cladístico basado en caracteres morfo-anatómicos vegetativos para 40 especies de la subtribu Laeliinae, con el objetivo de examinar si la anatomía podría proporcionar evidencia sobre la monofilia del grupo. Una de las especies incluidas fue *Brassavola cucullata* (L.) R. Br; en el estudio se evaluaron seis caracteres anatómicos foliares: distribución de los estomas foliares, forma de las células oclusivas, distribución de los paquetes de fibras foliares, distribución de la hipodermis foliar, organización del mesofilo, distribución de estegmatas foliares, y cinco caracteres anatómicos del tallo: distribución de los estegmatas caulinares, presencia de pseudobulbos, presencia de tilosomas, bandas en la pared celular cortical, engrosamientos en la pared celular exodermal. Los resultados obtenidos indicaron que los caracteres vegetativos por si solos son insuficientes para resolver las relaciones filogenéticas entre los taxa estudiados; pero pueden ser útiles para evaluar los patrones de evolución dentro de la subtribu.

El uso de los caracteres anatómicos de las plantas a través del tiempo han sido una fuente de datos de valor taxonómico que ha permitido apoyar hipótesis de relaciones taxonómicas entre grupos, y hoy en día su uso en conjunción con otros caracteres, ya sean morfológicos y/o moleculares, están permitiendo dilucidar con mayor soporte las relaciones filogenéticas en las angiospermas. En *Brassavola*, existe una alta similitud a nivel floral y vegetativo, por consiguiente, con el propósito de explorar caracteres filogenéticamente informativos, se propuso la realización de un estudio anatómico foliar para cada una de las especies de *Brassavola* disponibles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron las especies disponibles del género (Cuadro 1) y adicionalmente se analizaron cuatro especies: *Guarianthe skinneri* (Bateman) Dressler y W.E. Higgins, *Laelia anceps* Lindl., *Rhyncholaelia glauca* (Lindl.) Schltr., y *R. digbyana* (Lindl.) Schltr., pertenecientes a la subtribu Laeliinae, como parte del grupo externo para el análisis filogenético de *Brassavola* (Cuadro 1). Los especímenes representativos del material estudiado están depositados en el Herbario CICY, del Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.

Cuadro 1. Especies de *Brassavola* y grupo externo consideradas para el estudio anatómico foliar.

Taxon	Localidad	Colector/ N° colección
<i>B. acaulis</i>	Panamá.	G. Carnevali 7236
<i>B. appendiculata</i>	Laguna Kaná, Quintana Roo, México.	W. Cetzal s.n.
<i>B. ceboletta</i>	Bahia, Brasil.	G. Carnevali 7529
<i>B. fragrans</i>	Brasil	G. Carnevali 7530
<i>B. nodosa</i>	Colombia, Barranquilla.	G. Carnevali 7531
<i>B. grandiflora</i>	Chamotón, Campeche, México.	G. Carnevali 7532
<i>B. tuberculata</i>	Brasil	A. Pardo s.n.
<i>B. subulifolia</i>	Jamaica	G. Carnevali 7503
<i>Laelia anceps</i>	Veracruz, México	G. Carnevali s.n.
<i>Guarianthe skinneri</i>	localidad desconocida	G. Carnevali s.n.
<i>Rhyncholaelia digbyana</i>	La Pantera, Quintana Roo, México.	G. Carnevali et al. 4966
<i>Rhyncholaelia glauca</i>	alrededores de Tuxtla Gutiérrez Chiapas, México.	D. Angulo s.n.

Leyenda: s.n.= sin número de colecta asignado.

El estudio se llevó a cabo con hojas maduras de plantas vivas; se tomaron fragmentos de la porción media de la hoja, y se fijaron en FAA (Formaldehído 5%, Ácido acético 5%, Agua 40% y Etanol 50%) (Sass 1958). Dichos fragmentos fueron seccionados transversalmente, a mano alzada. Las secciones fueron teñidas con azul de toluidina

acuosa (0.5 %) se montaron en agua-glicerina (V:V) y se sellaron con esmalte transparente para uñas. Para el estudio epidérmico, se colocaron porciones de hoja de aproximadamente 0.5 cm en hipoclorito de sodio comercial (3.75%) durante tres horas, se lavaron exhaustivamente con agua destilada eliminando los restos del mesofilo con ayuda de un pincel y bajo un microscopio estereoscópico. Las porciones de epidermis se tiñeron y se montaron de forma semejante a lo antes expuesto.

Todas las láminas preparadas fueron fotografiadas con un microscopio óptico Nikon Eclipse E 200 equipado con cámara fotográfica digital Evolution LC en el Laboratorio de Anatomía Vegetal "Antonio Fernández", de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (UCV), en Maracay, Venezuela. Por otra parte, se observaron con un microscopio óptico binocular Leica-DME para la descripción de los caracteres de los tejidos dérmico, fundamental y vascular en el Laboratorio de Anatomía Vegetal de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), Mérida, Yucatán, México.

Plantas	Partes	Colorantes	Montados
1	Epidermis	Carfúrico	1
2	Epidermis	Carfúrico	1
3	Epidermis	Carfúrico	1
4	Epidermis	Carfúrico	1
5	Epidermis	Carfúrico	1
6	Epidermis	Carfúrico	1
7	Epidermis	Carfúrico	1
8	Epidermis	Carfúrico	1
9	Epidermis	Carfúrico	1
10	Epidermis	Carfúrico	1
11	Epidermis	Carfúrico	1
12	Epidermis	Carfúrico	1
13	Epidermis	Carfúrico	1
14	Epidermis	Carfúrico	1
15	Epidermis	Carfúrico	1
16	Epidermis	Carfúrico	1
17	Epidermis	Carfúrico	1
18	Epidermis	Carfúrico	1
19	Epidermis	Carfúrico	1
20	Epidermis	Carfúrico	1

RESULTADOS

ESTUDIO ANATÓMICO DE LA HOJA DE *BRASSAVOLA*

A continuación se describen las observaciones realizadas en secciones transversales de hojas de ocho especies de *Brassavola*, y del grupo externo formado por *Guarianthe skinneri*, *Laelia anceps*, *Rhyncholaelia digbyana* y *R. glauca*.

SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: Variando de lisas a papilosas. *Brassavola acaulis*, *Brassavola appendiculata*, *Brassavola fragrans*, *Brassavola tuberculata* *Brassavola subulifolia*, *Laelia anceps*, *Guarianthe skinneri*, *Rhyncholaelia digbyana*, *Rhyncholaelia glauca* presentaron la cutícula lisa y gruesa. La cutícula gruesa y papilosa se observó en el resto de las especies muestreadas de *Brassavola*, principalmente en las que presentan hoja conduplicadas, tales como: *Brassavola ceboletta*, *Brassavola nodosa* y *Brassavola grandiflora*. (Figuras 1A,F,H,L; 2A,G; 3B,G,L; 4F; 5A,F,J,K,L y 6G,H). El número de papilas varía cuando presentes en las especies muestreadas de *Brassavola*. En *B. grandiflora* se observaron dos papilas por célula, mientras que en el resto de las especies se presentó una papila. Las especies del grupo externo carecen de papilas epidérmicas (Cuadro 2). Las células epidérmicas son isodiamétricas en vista paradermal, pueden presentar paredes periclinales, rectas y gruesas en *Brassavola appendiculata*, *Laelia anceps*, *Guarianthe skinneri*, *Rhyncholaelia digbyana*, *Rhyncholaelia glauca*, o convexas y gruesas en *Brassavola acaulis*, *B. ceboletta* y *B. nodosa*. **TRICOMÁS:** Ausentes en *Brassavola*, sólo presentes en *Rhyncholaelia glauca*. Los tricomas son unicelulares, lisos, cónicos dispuestos en ambas epidermis. **ESTOMÁS:** Hay variabilidad en cuanto al tipo de estomas en *Brassavola*, estando presentes estomas del tipo anomocítico, paracítico y tetracítico o combinaciones de estos, los estomas están hundidos o al nivel de la epidermis. En *Brassavola acaulis*, *B. appendiculata*, *B. ceboletta*, *B. grandiflora*, *B. fragrans* *B. tuberculata* y *B. subulifolia*, se presentan estomas tipos paracíticos, con células anexas alargadas, dispuestas paralelamente al eje de las células oclusivas. En *Brassavola nodosa* y *Rhyncholaelia digbyana* los estomas son de tipo tetracíticos, sin embargo, en *B. nodosa* también se pueden observar estomas tipo paracíticos (Cuadro 2). **HIPODERMIS:** En algunas epifitas es común la presencia de una hipodermis

multiestratificada, sin embargo, en las especies aquí estudiadas que presentaron hipodermis, esta fue uniestratificada (Cuadro 3), a excepción de *Guarianthe skinneri* donde se observó biestratificada en la cara abaxial. En las hojas teretes de *Brassavola appendiculata* y *Brassavola fragrans* la hipodermis circunda la hoja. En *B. nodosa*, *Rhyncholaelia digbyana* y *Rhyncholaelia glauca*, la hipodermis es uniestratificada dispuesta en ambas caras. En *Laelia anceps*, la hipodermis uniestratificada se dispone solo en la cara adaxial. En general las células son isodiamétricas y con paredes engrosadas, en algunas células se presentan cristales de oxalato de calcio en forma de rafidios (Cuadro 3) (Figuras 3C, I; 4F, L y 5A,F).

SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: A pesar que algunas hojas de *Brassavola* son teretes o semiteretes, se puede diferenciar un lado adaxial correspondiente al área sulcada de la hoja, y un lado abaxial correspondiente al área convexa o redondeada de la hoja. Se observaron tres tipos de hojas de acuerdo a la disposición del parénquima: bifaciales, isofaciales y unificiales (Cuadro 4). En *Guarianthe skinneri*, *Rhyncholaelia digbyana* y *R. glauca*, el mesofilo es de tipo bifacial, con una clara diferenciación de parénquima en empalizada en la cara adaxial y parénquima esponjoso en la cara abaxial. El parénquima en empalizada de 3 - 6 capas de células alargadas. El parénquima esponjoso conformado por 9 – 13 capas de células, de lumen amplio y paredes delgadas (Cuadro 4) (1B,C,D,H; 2H,J; 3E,H; 4B,G,H,K,L; 5C,D,E; 6A,C,D,E y F). En el grupo de las especies con hojas isofaciales o isobilaterales: *Brassavola ceboletta*, *Brassavola grandiflora*, *Brassavola nodosa* y *Laelia anceps*, tienen parénquima en empalizada en ambas caras (adaxial y abaxial), presentándose generalmente 5 - 6 capas en la zona adaxial y con menor número de capas en la zona abaxial de 4 - 5 y el parénquima esponjoso con 7 - 10 capas de células, situado sólo en el centro del mesofilo, con células por lo general con lumen amplio y paredes delgadas. En *Brassavola appendiculata* en la zona por debajo del surco central de la hoja, en el área adaxial, se puede apreciar en algunas plantas unas capas de parénquima en empalizada, con células alargadas, muy compactas y seguidamente la presencia de parénquima esponjoso, con células de lumen amplio y paredes delgadas, siendo así hojas de tipo bilateral por la composición del mesofilo, a pesar que la hoja tiene forma terete. También se observó en individuos de la misma especie la presencia de hojas con el mesofilo homogéneo, considerando estas hojas de tipo unifacial. En esta especie las hojas tienden a ser de arqueadas a péndulas y

la zona surcada queda expuesta al sol (Cuadro 4) (Figuras 1B,C,D,H; 2H,J; 3E,H; 4B,G,H,K,L; 5C,D,E; y 6A,C,D,E,F). Y el tercer tipo de hojas observado, correspondió a plantas con el mesofilo homogéneo, donde no hay diferenciación del parénquima, tratándose de hojas tipo unifacial (Cuadro 4). Está presente en las especies *B. acaulis*, *B. fragrans*, *B. tuberculata* y *B. subulifolia*, que presentan hojas de semiteretes a teretes. Este tipo de mesofilo está compuesto por aproximadamente 20 - 22 capas de células. CÉLULAS CON ENGROSAMIENTOS, espiralados en la pared secundaria, son muy abundantes en el mesofilo de: *Brassavola acaulis*, *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. nodosa* y *B. grandiflora*. En *Rhynchoaelia digbyana*, los engrosamientos son reticulados, muy engrosados. En el resto de las especies estudiadas no se observaron engrosamientos en la pared secundaria (Cuadro 4) (Figuras 2B, D, E; 4A; 5I y 6A). INCLUSIONES CELULARES idioblastos conteniendo cristales de oxalato de calcio en forma de rafidios en el mesofilo de: *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. grandiflora*, *Laelia anceps*, *Guarianthe skinneri* y *Rhynchoaelia digbyana*. Se observaron idioblastos con drusas en la hipodermis y el mesofilo de: *Guarianthe skinneri*, *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca* (Cuadro 4) (Figuras 2C y 5BH). FIBRAS EXTRAVASCULARES, son comunes en todas las especies estudiadas, los paquetes de fibras son variables en posición y número, dispuestos en la cara abaxial: *B. acaulis*, *B. appendiculata*, *B. nodosa*, *Guarianthe skinneri*, *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca* y dispuestas en ambas caras en: *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. grandiflora*, *B. tuberculata*, *B. subulifolia* y *Laelia anceps* (Cuadro 5) (Figuras 2I, K; I; 4C; 6I, J, 7). En las hojas teretes a semiteretes, se observó una mayor cantidad de paquetes de fibras extravasculares (Figura 7):

SISTEMA VASCULAR: TEJIDO CONDUCTOR: de tipo colateral cerrado en *Brassavola*, generalmente están dispuestos en un arco central de haces principales y dos arcos de haces vasculares secundarios subyacentes al arco central y dispuestos en zig-zag. En *Laelia anceps*, *Guarianthe skinneri*, *Rhynchoaelia digbyana*, y *R. glauca*, los haces vasculares principales están dispuestos en una hilera central, intercalados con haces vasculares secundarios. En todas las taxa, el xilema orientado hacia el interior del mesofilo y el floema hacia la periferia. En la mayoría de las especies la vaina vascular de esclerénquima más desarrollada hacia el lado del floema (Cuadro 4) (Figuras 1K; 2F,L; 3A,E,F,J,K; 4D,E,I,J; 5G y 6B,I,K).

Cuadro 2. Carácteres asociados a la superficie de la hoja de *Brassavola* y su grupo externo.

Taxon	Superficie de la cutícula	Tipo de estomás	Disposición de los estomás
GRUPO INTERNO			
<i>B. acaulis</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. appendiculata</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. ceboletta</i>	papilosa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. fragrans</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. nodosa</i>	papilosa	tetracíticos/paracíticos	ad-abaxial
<i>B. grandiflora</i>	papilosa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. tuberculata</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
<i>B. subulifolia</i>	lisa	paracíticos	ad-abaxial
GRUPO EXTERNO			
<i>Laelia anceps</i>	lisa	tetracíticos	abaxial
<i>Gurianthe skinneri</i>	lisa	anomocíticos/paracíticos	abaxial
<i>Rhynchoaelia digbyana</i>	lisa	tetracíticos	abaxial
<i>Rhynchoaelia glauca</i>	lisa	paracíticos	abaxial

Cuadro 3. Distribución de la hipodermis de la hoja en *Brassavola* y su grupo externo.

Taxon	adaxial	abaxial	ad-abaxial
GRUPO INTERNO			
<i>B. acaulis</i>			A
<i>B. appendiculata</i>			P (1)
<i>B. ceboletta</i>			A
<i>B. fragrans</i>			P (1)
<i>B. nodosa</i>			P (1)
<i>B. grandiflora</i>			A
<i>B. tuberculata</i>			A
<i>B. subulifolia</i>			A
GRUPO EXTERNO			
<i>Laelia anceps</i>	P (1)		
<i>Gurianthe skinneri</i>	P (2)		
<i>Rhynchoaelia digbyana</i>			P (1)
<i>Rhynchoaelia glauca</i>			P (1)

Leyenda: A= ausente; P= presente. Entre paréntesis número de capas.

Cuadro 4. Caracteres asociados al mesofilo de la hoja de las especies de *Brassavola* y su grupo externo.

Taxón	Tipo de hoja de acuerdo al mesofilo	Organización del mesofilo	Células con engrosamientos espiralados	Cristales		N° filas de haces vasculares
				rafidios	drusas	
GRUPO INTERNO						
<i>B. acaulis</i>	unifacial	homogéneo	P	A	A	3
<i>B. appendiculata</i>	unifacial/ bifacial	homogéneo/ heterogéneo	A	A	A	2
<i>B. ceboletta</i>	isobilateral	heterogéneo	P	P	A	3
<i>B. fragrans</i>	unifacial	homogéneo	P	P	A	3
<i>B. nodosa</i>	isobilateral	heterogéneo	P	A	A	3
<i>B. grandiflora</i>	isobilateral	heterogéneo	P	P	A	3
<i>B. tuberculata</i>	unifacial	homogéneo	A	A	A	3
<i>B. subulifolia</i>	unifacial	homogéneo	A	A	A	3
GRUPO EXTERNO						
<i>Laelia anceps</i>	isobilateral	heterogéneo	A	P	A	1
<i>Gurianthe skinneri</i>	bifacial	heterogéneo	A	P	P	2
<i>Rhyncholaelia digbyana</i>	bifacial	heterogéneo	A	P	P	2
<i>Rhyncholaelia glauca</i>	bifacial	heterogéneo	A	A	P	2

Leyenda: A= Ausente. P =Presente.

Cuadro 5. Distribución de los paquetes de fibras extravasculares en la hoja de *Brassavola* y su grupo externo.

Taxón	adaxial	abaxial	ad-abaxial
GRUPO INTERNO			
<i>B. acaulis</i>		P	
<i>B. appendiculata</i>		P	
<i>B. ceboletta</i>			P
<i>B. fragrans</i>			P
<i>B. nodosa</i>		P	
<i>B. grandiflora</i>			P
<i>B. tuberculata</i>			P
<i>B. subulifolia</i>			P
GRUPO EXTERNO			
<i>Laelia anceps</i>			P
<i>Gurianthe skinneri</i>		P	
<i>Rhyncholaelia digbyana</i>		P	
<i>Rhyncholaelia glauca</i>		P	

Leyenda: ad-abaxial= adaxial-abaxial; P = presente

A continuación se detallan los caracteres anatómicos foliares en sección transversal y vista paradérmicas para las especies estudiadas.

***Brassavola acaulis*.** SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales rectas y gruesas, paredes periclinales externas convexas y gruesas. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en ambas caras de la hoja. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: unifacial, parénquima homogéneo, de aproximadamente 15 capas de células de tamaño y morfología variables; dispersas por el parénquima células alargadas, con engrosamientos espiralados en la pared; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la zona abaxial. HIPODERMIS: ausente. INCLUSIONES CELULARES: ausentes. SISTEMA VASCULAR: está constituido por haces vasculares colaterales cerrados, organizados en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales con haces menores, en la hilera inferior, los haces dispuestos en zig-zag.

***Brassavola appendiculata*.** SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales erectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en ambas caras de la hoja. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: puede ser unifacial/bifacial, y respectivamente

homogéneo/heterogéneo; en el caso del mesofilo bifacial el parénquima en empalizada, de aproximadamente 4 capas de células rectangulares, alargadas, ocupando sólo una parte de la región adaxial, parénquima esponjoso dispuesto en el centro y hacia los lados de la hoja, con células de tamaños y formas variables; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en la región abaxial. HIPODERMIS: uniestratificada, presente en ambas caras adaxial y abaxial, circundando la hoja. INCLUSIONES CELULARES: ausentes. SISTEMA VASCULAR: constituido por haces vasculares colaterales cerrados, dispuestos en dos hileras, una central con haces de mayor tamaño, y otra hilera en la región adaxial dispuesta en zig-zag

Brassavola ceboletta. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: papilosa y gruesa, se observó una papila por célula. EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales erectas y paredes periclinales externas ligeramente convexas y gruesas. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en ambas caras de la hoja. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, parénquima en empalizada de aproximadamente 5-6 capas de células rectangulares a poliédricas; parénquima esponjoso de 7 capas de células de tamaño y forma variables; células con engrosamientos espiralados abundantes en el parénquima esponjoso; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en ambas superficies. HIPODERMIS: ausente. INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio en forma de paquetes de rafidios presentes, cercanos a la epidermis. SISTEMA VASCULAR: constituido por haces vasculares colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales de haces menores dispuestos en zig-zag.

Bassavola fragrans. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales rectas y pared periclinal externa ligeramente convexa. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en ambas caras. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: unifacial, homogéneo, parénquima, de aproximadamente 12-16 capas de células de tamaños y formas diferentes; células con engrosamientos espiralados presentes; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en la cara adaxial y abaxial. HIPODERMIS: uniestratificada, dispuesta en ambas caras. INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes en forma de paquetes de rafidios en células cercanas a la epidermis. SISTEMA VASCULAR: constituido por haces vasculares colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño intercalados

con haces de menor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño, dispuestos en forma de arco.

Brassavola grandiflora. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: papilosa, una papila por célula. EPIDERMIS: uniestratificada, con células de paredes anticlinales erectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en ambas caras de la hoja. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, el parénquima en empalizada bordeando el margen de la hoja, de aproximadamente 3-4 capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso de 12-13 capas de células isodiamétricas a poliédricas, dispersas en el mesofilo células con engrosamientos espiralados en la pared secundaria; se observó abundante contenido de almidón en las células; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en ambas caras. HIPODERMIS: ausente. INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio en forma de paquetes de rafidios, cercanos a la epidermis. SISTEMA VASCULAR: constituida por haces de tipo colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño intercalados con haces de menor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño, dispuestos en zig-zag.

Brassavola nodosa. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: papilosa, una o dos papilas por célula. EPIDERMIS: uniestratificada con paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas convexas y gruesas. ESTOMÁS: tetracíticos y paracíticos dispuestos en ambas caras de la hoja. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, parénquima en empalizada bordeando el margen de la hoja, de aproximadamente 4-7 capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso de 8 capas de células poliédricas, células con engrosamientos espiralados dispersas en el mesofilo; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en la cara abaxial. HIPODERMIS: uniestratificada, en ambas caras. INCLUSIONES CELULARES: ausentes. SISTEMA VASCULAR: constituido por haces colaterales cerrados, dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño, dispuestos en zig-zag.

Brassavola subulifolia. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada, con células rectangulares de paredes anticlinales rectas y gruesas, paredes periclinales externas ligeramente convexas y gruesas. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en ambas caras de la hoja. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: unifacial, homogéneo, con células

alargadas de paredes delgadas; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la superficie adaxial y abaxial. HIPODERMIS: ausente. INCLUSIONES CELULARES: ausentes. SISTEMA VASCULAR: constituido por haces vasculares colaterales cerrados; dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño.

Brassavola tuberculata. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada, con células rectangulares de paredes anticlinales rectas y delgadas, paredes periclinales externas ligeramente convexas y delgadas. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en ambas caras de la hoja. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: unifacial, homogéneo, con células isodiamétricas a poliédricas; células con engrosamientos espiralados ausentes; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la superficie adaxial y abaxial. HIPODERMIS: ausente. INCLUSIONES CELULARES: ausentes. SISTEMA VASCULAR: constituido por haces vasculares colaterales cerrados; dispuestos en tres hileras, una central con haces de mayor tamaño, y dos hileras laterales, con haces de menor tamaño.

Laelia anceps. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada con células de paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas. ESTOMÁS: tetracíticos dispuestos en la cara abaxial. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: isobilateral, heterogéneo, parénquima en empalizada adaxial y abaxial de aproximadamente 3-4 capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso de aproximadamente 10 capas; paquetes de fibras extravasculares dispuesto en hilera en la cara abaxial por debajo de la hipodermis, en la cara adaxial dispuestas en el mesofilo en empalizada. HIPODERMIS: uniestratificada presente en la cara adaxial. INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio en forma de paquetes de rafidios presentes. SISTEMA VASCULAR: constituido por aproximadamente 10 haces colaterales cerrados, dispuestos en una hilera central en el mesofilo.

Guarianthe skinneri. SISTEMA DÉRMICO: SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA lisa. EPIDERMIS uniestratificada con células con paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas. ESTOMÁS: anomocíticos y paracíticos dispuestos en la cara abaxial. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO bifacial, heterogéneo, parénquima en empalizada de aproximadamente 3-4 capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso, de aproximadamente 8 capas de células de tamaño y forma variables; paquetes de fibras

extravasculares dispuestos en hilera en la cara abaxial. HIPODERMIS biestratificada presente en la cara adaxial. INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio en forma de paquetes de rafidios y drusas presentes. SISTEMA VASCULAR: con haces colaterales cerrados dispuestos en dos hileras en el centro del mesofilo.

Rhynchoaelia digbyana. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada con células con paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas. ESTOMÁS: tetracíticos dispuestos en la cara abaxial. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: bifacial, parénquima en empalizada de aproximadamente 5-8 capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso, de aproximadamente 10 capas de células de tamaño y forma variables. En esta especie se observaron células con engrosamientos reticulados. HIPODERMIS uniestratificada presente en la cara adaxial y abaxial. INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes en forma de rafidios y drusas; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en hilera en la cara abaxial. SISTEMA VASCULAR: constituido por aproximadamente 15 haces colaterales cerrados dispuestos en dos hileras en el centro del mesofilo.

Rhynchoaelia glauca. SISTEMA DÉRMICO: CUTÍCULA: lisa. EPIDERMIS: uniestratificada con células con paredes anticlinales rectas y paredes periclinales externas rectas y gruesas. ESTOMÁS: paracíticos dispuestos en la cara abaxial. SISTEMA FUNDAMENTAL: MESOFILO: bifacial, heterogéneo parénquima en empalizada de aproximadamente 3-4 capas de células rectangulares, alargadas, parénquima esponjoso, de aproximadamente 8 capas de células de tamaño y forma variables; paquetes de fibras extravasculares dispuestos en la cara abaxial. HIPODERMIS: uniestratificada presente en la adaxial y la abaxial. INCLUSIONES CELULARES: cristales de oxalato de calcio presentes en forma de drusas. SISTEMA VASCULAR: con haces colaterales cerrados dispuestos en dos hileras en el centro del mesofilo.

DISCUSIÓN

En general las especies de *Brassavola* estudiadas presentan una amplia variedad de caracteres anatómicos, muchos de ellos asociados a plantas xeromórficas; cutícula gruesa, presencia de hipodermis y células con engrosamientos espiralados de la pared secundarias. Por otra parte, el mesofilo varía de homogéneo a heterogéneo, frecuentemente con paquetes de fibras extravasculares cercanas a la epidermis, tanto en las hojas teretes como en las planas. Haces vasculares de tipo colateral, con más de una hilera de haces en el mesofilo. Los caracteres presentes en la cutícula de las especies de *Brassavola* aquí estudiadas, coinciden con las características señaladas para las *Laeliinae* señaladas por Baker (1972), en lo que se refiere a la presencia de una cutícula de lisa a granular. En este estudio se han denominado cutícula lisa y cutícula papilosa, este último término generalmente usado para excrecencias epidérmicas pequeñas y unicelulares.

Sandoval *et al.* (2003) mencionaron que la presencia de micropapilas como ornamentaciones epidérmicas permite una mejor captación de luz por diferentes ángulos oblicuos. Para *Mexipedium xerophyticum*, Sandoval *et al.* (2003) evidenciaron que las micropapilas, conjuntamente con una orientación vertical de las hojas, pueden ser consideradas como adaptaciones para la eficiencia en la captación de luz. En *Brassavola*, la presencia de micropapilas estuvo asociada solo a las especies con hojas planas y erectas de: *B. ceboletta*, *B. nodosa*, *B. grandiflora* y *B. venosa*, en concordancia con lo anteriormente expuesto por Sandoval *et al.* (2003), estas características podrían ser también una adaptación para la captación de luz en *Brassavola*.

De acuerdo a Esau (1965) y Withner *et al.* (1974) el patrón de grosor de la cutícula es determinado por la exposición al sol, siendo que las hojas más expuestas tienden a exhibir una cutícula más gruesa en ambas caras. Esta condición se constató en *Brassavola*, debido a que en la mayoría de las especies estudiadas crecen en hábitats secos y presentaron cutículas gruesas, con las paredes anticlinales de la epidermis engrosadas.

Pridgeon *et al.* (1982) señalaron que a pesar de lo bien documentado que está el efecto del ambiente en el grosor de la cutícula, al parecer en las *Pleurothallidinae*, este

carácter mostró cierta tendencia de valor taxonómico en dicho grupo; notando que los géneros que tienen de 8 - 4 polinias presentaron cutículas moderadas (6 - 14 μm) ha conspicuamente gruesas hasta 22.4 μm , y en taxa con 2 polinias las cutículas delgadas (menores de 3 μm). En el caso de *Brassavola*, este tipo de relación no se evidenció ya que todas las especies tienen 8 polinias a excepción de *B. appendiculata* que tiene 12 polinias y cutículas gruesas.

Los resultados encontrados para la cutícula de *Brassavola cucullata* (*B. appendiculata* en este estudio) coinciden con los señalados por Abreu y Peña (1982), sobre la presencia de una cutícula lisa, y para *B. nodosa*, la cutícula papilosa. Esto hace pensar en la posibilidad que el carácter superficie de la cutícula, no sea meramente influenciado por el ambiente, debido a que estas especies crecen en hábitats y altitudes diferentes.

No se observaron tricomas en *Brassavola*, esto en correspondencia con los resultados de Stern y Carlswald (2009), quienes mencionaron la ausencia de tricomas en las Laeliinae, sin embargo, contrario a esto en *Rhyncholaelia glauca* se encontraron tricomas unicelulares, lisos, lo que concuerda con Baker (1972) quien indicó que es frecuente la presencia de tricomas en las Laeliinae. Stern y Carlswald (2009) argumentaron que la ausencia de tricomas en las 37 especies estudiadas, posiblemente es debido a que la célula terminal de los tricomas en las Laeliinae tienen la pared delgada y son fácilmente desprendidos y estos tricomas son efímeros en hojas adultas. Y es probable que sean tan escasos en las hojas, que aun desprendiéndose no fueron evidentes en las secciones estudiadas.

Los estomas tipo paracítico y tetracítico fueron los más frecuentemente observados en este estudio; estos resultados coinciden con los de Stern y Carlswald (2009) quienes señalaron el tipo tetracítico como el más común en las Laeliinae, y en algunos taxa se presentó la combinación de tipos anomocítico/tetracítico. No obstante, en el trabajo de Stern y Carlswald (2009) no se describieron los tipos de estomas de cada una de las especies consideradas, de igual forma ocurre con el estudio de Abreu y Peña (1982). Por consiguiente, en esta investigación se presentan una primera descripción del tipo de estomas para las 8 especies de *Brassavola*.

En algunas especies de orquídeas que carecen de pseudobulbos, el mesofilo posee células con engrosamientos espiralados, que tienen por función almacenar agua y evitar

el colapso de los tejidos durante los períodos de sequía, tal como se presenta en la subtribu Pleurothallidinae (Pridgeon, 1986; Scatena y Nunes 1996). Esta adaptación se observó también en varias especies de *Brassavola*, (donde sí están presentes los pseudobulbos, pero estos posiblemente no cumplen función de almacenamiento de agua), encontrándose células con engrosamientos espiralados en las especies: *B. acaulis*, *B. ceboletta* y *B. grandiflora*; por otra parte, es interesante destacar, que también se notó una relación entre la presencia de células con engrosamientos espiralados en el mesofilo y la ausencia de hipodermis en las especies anteriormente citadas. En *B. appendiculata* se notó la relación contraria, presencia de hipodermis y ausencia de engrosamientos espiralados, mientras que en todas las especies del grupo externo se evidenció la existencia de hipodermis y la ausencia de células con engrosamientos espiralados a excepción de *R. digbyana*, donde ambas están presentes.

Madisson (1977) consideró que la hipodermis es la estructura más común para el almacenamiento foliar de agua, estando presente en varias familias de epífitas. Según Haberlandt (1914) y Madisson (1977), además de almacenar agua, la hipodermis ejerce un papel importante en la economía de calor especialmente en epífitas con metabolismo CAM.

La constitución del mesofilo está asociada a la forma de la hoja, por lo general las hojas teretes, presentan mesofilo homogéneo no presentando diferenciación entre parénquima en empalizada y esponjoso (Oliveira y Sajo, 1999; Stern y Carlswald, 2009) y las hojas conduplicadas, pueden presentar mesofilo heterogéneo, donde se diferencia entre parénquima en empalizada y esponjoso. Sin embargo, en el caso de *Brassavola*, la mayoría de las especies presentan un parénquima heterogéneo, aun presentando hojas de tipos teretes o semiteretes. Abreu y Peña (1982) señalaron para *Brassavola cucullata* (*B. appendiculata* en este estudio) la presencia de un mesofilo homogéneo, de rafidios, y de paquetes de fibras dispuestos en 3 estratos, en contraparte con esos resultados, en este trabajo, se observó que el mesofilo de esta especie podía ser homogéneo u heterogéneo, en este último caso presentando una pequeña porción de parénquima en empalizada en la zona superior de la hoja.

Sandoval *et al.* (2003) indicaron que la posición erecta de las hojas se debe a estructuras que permiten un soporte mecánico adicional, al mismo tiempo esto permite resistir fuertes vientos a los que está expuesta la planta, y que esto es posible mediante el

desarrollo de paredes anticlinales gruesas en las células epidérmicas, un número relativamente alto de haces vasculares por milímetro, y cada haz con una vaina de esclerénquima en ambos polos.

La presencia de inclusiones celulares ha sido frecuentemente observada en Orchidaceae (Sandoval *et al.* 2003; Stern *et al.* 2004; Stern y Carlsward, 2009). Sin embargo, poco se conoce sobre la función(es) de los cristales. Dos posibles explicaciones para su presencia es que los cristales sirven como un mecanismo de protección contra animales, o alternativamente, como un medio de remoción de los excesos de ácido oxálico del sistema de la plantas. Los oxalatos han sido generalmente considerados como producto final del metabolismo y no son usables por las plantas (Franceschi y Horner, 1980). Por otra parte, Sandoval *et al.* (2003) refieren que la presencia de abundantes cristales de oxalato de calcio en el mesofilo de la hoja y en la médula del estolón en *Mexipedium xerophyticum* se debe a que crece en suelos rocosos con alto contenido de carbonatos y calizas. Algunas de las especies que además de epifitas son litófitas: *Brassavola ceboletta*, *B. fragrans*, *Laelia anceps* presentaron rafidios, también se observaron en *Guarianthe skinneri* (raramente litófito) y *Rhyncholelia digbyana*. Probablemente, como citó Franceschi y Horner (1980), los cristales de oxalato de calcio tengan más de una función, y no estén presentes en la plantas solo por las condiciones ambientales donde crecen, sino también como parte de su sistema, debido a que especies que son principalmente epifitas también presentan cristales y al hecho de que posiblemente sea un carácter plesiomórfico en las orquídeas.

Stern y Carlsward (2009) notaron la ocurrencia de paquetes de fibras en muchos taxa de Laeliinae. En correspondencia con esos resultados, en *Brassavola* los paquetes de fibras extravasculares son variables en cantidad y posición, estando presente tanto en las hojas teretes como en las planas. En todas las hojas teretes (*Brassavola ceboletta*, *B. fragrans*, *B. tuberculata* y *B. subulifolia*) y en especies de hojas planas (*B. grandiflora* y *Laelia anceps*) las fibras tuvieron una disposición adaxial-abaxial, esta disposición de las fibras probablemente pueda servir de soporte mecánico a las hojas. En los taxa *G. skinneri*, *R. digbyana* y *R. glauca*, las disposición de las fibras fue abaxial. La distribución de las fibras observadas en este estudio, corresponde con la señalada por Stern y

Carlswald (2009) para *Laelia anceps*, *Rhynchoaelia*, *Guarianthe skinneri* y *B. cucullata* (*B. appendiculata* en este estudio).

Oliveira y Sajo (1999) indicaron que las células esclerificadas confieren resistencia mecánica en caso de deshidratación, y que la presencia del tipo de hojas coriáceas en Orchidaceae, de acuerdo a Withner *et al.* (1974), son características de formás vegetativas más evolucionadas, que poseen pseudobulbos y son capaces de sobrevivir en habitas xéricos.

De acuerdo a Rudall (1992) las hojas xeromórficas suelen ser muy gruesas, con una superficie reducida, aunque algunas plantas xeromorfas tienen hojas grandes, coriáceas. En algunos casos, los estomás a menudo se limitan a la superficie abaxial, hundidos o en surcos o depresiones y rodeados por pelos, con el efecto de crear un hueco de vapor de agua y reduciendo así la pérdida de agua por transpiración. Otras plantas xeromórficas incluyen la presencia de una hipodermis o epidermis gruesa o cutícula, que disminuyen la intensidad de luz que llega a los tejidos fotosintéticos, y las grandes cantidades de esclerénquima proveen soporte mecánico y minimizan el colapso del tejido. Tejidos en empalizada bien desarrollados a menudo están correlacionados con alta intensidad de luz. En concordancia con los caracteres señalados por Rudall (1992), los resultados observados en *Brassavola*, *Laelia anceps*, *Guarianthe skinneri*, *Rhynchoaelia digbyana* y *R. glauca*, indican que estas plantas son de tipo xeromórficas en su anatomía, ya que la mayoría de la especies tienen cutícula gruesa, presencia de una hipodermis, células con engrosamientos espiralados en el mesofilo, y en los casos donde está presente, tienen parénquima en empalizada bien desarrollado.

En el caso de las Laeliinae y específicamente en *Brassavola* la variabilidad anatómica observada en sus representantes está posiblemente asociada al amplio rango de hábitats donde crecen.

A excepción de los aportes de Baker (1972), Oliveira y Sajo (1999), Stern y Carlswald (2009) que conjuntamente han incluido en sus investigaciones ca. de 121 especies (y en algunos casos con inclusión de las mismás especies), es mucho lo que se desconoce aun de la anatomía en general de la subtribu Laeliinae, sobre todo considerando que consta de aprox. 1913 spp. de acuerdo a van den Berg *et al.* (2005). En

este sentido son necesarios estudios anatómicos a nivel de géneros y/o alianzas, que permitan el entendimiento de los caracteres y su evolución.

Por otra parte, Stern y Carlsward (2009) realizaron un análisis filogenético con caracteres anatómicos vegetativos a nivel genérico en las Laeliinae, y no obtuvieron resolución en las relaciones, concluyendo que dichos caracteres no fueron filogenéticamente informativos. Además, análisis filogenéticos en diferentes grupos de las Orchidaceae, como Oncidiinae (Stern y Carlsward 2006) y Maxillarieae (Stern *et al.* 2004); ambos basados en ocho a diez caracteres anatómicos de la hoja, tallo y/o raíz, generaron poca resolución en las topologías. Estas investigaciones coinciden en señalar que los caracteres anatómicos generalmente son pocos y que por sí solos presentan limitada información filogenética. Sin embargo, es importante destacar que en la mayoría de los estudios arriba citados el número de taxa excede ampliamente el número de caracteres por lo tanto, esto dificulta la obtención de la resolución y soporte en las topologías. No obstante, en conjunción con caracteres morfológicos y/o caracteres moleculares, pueden permitir dilucidar con mayor soporte las relaciones filogenéticas en las Orchidaceae y de otros grupos de plantas.

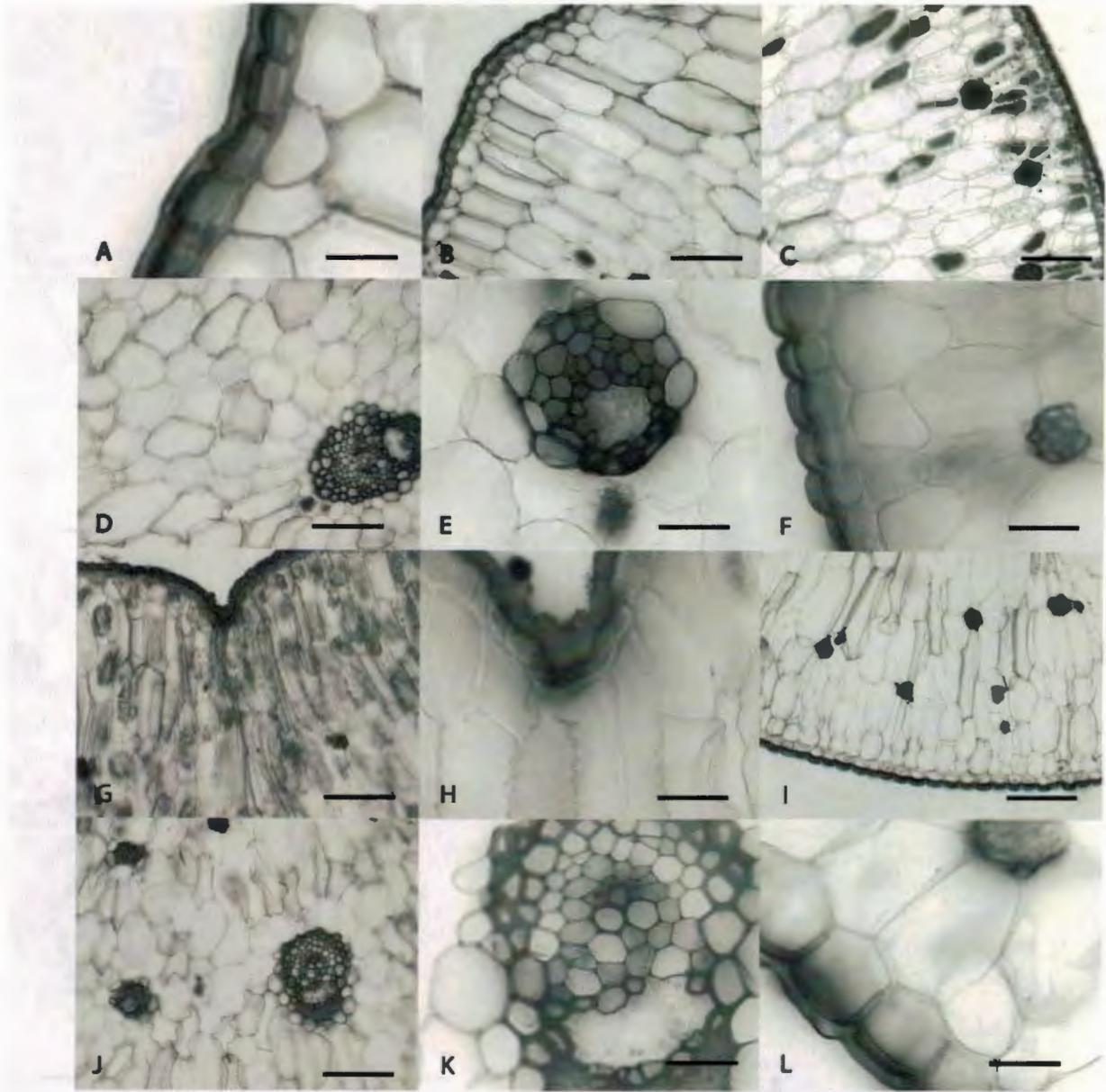


Figura 1. *Brassavola acaulis*. A. detalle de la epidermis 40x. B. Parénquima en empalizada 10x. C.D. mesofilo esponjoso y haz vascular 10x. E. detalle haz vascular colateral cerrado 10x. ***Brassavola subulifolia*.** F. detalle de la epidermis, obsérvese un paquete de fibras 40x. G. parénquima en empalizada, con abundante contenido de almidón 10x. H. detalle de la epidermis y parénquima en empalizada 40x. I. Distribución de paquetes de fibras, cara abaxial 10x. J. haz vascular cerrado 10x. K. Detalle del haz vascular cerrado 40x. ***Brassavola acaulis*.** L. Detalle de la epidermis cara abaxial 40x. Escalas 40x = 30µm; 10x = 100µm; 4x = 300µm.

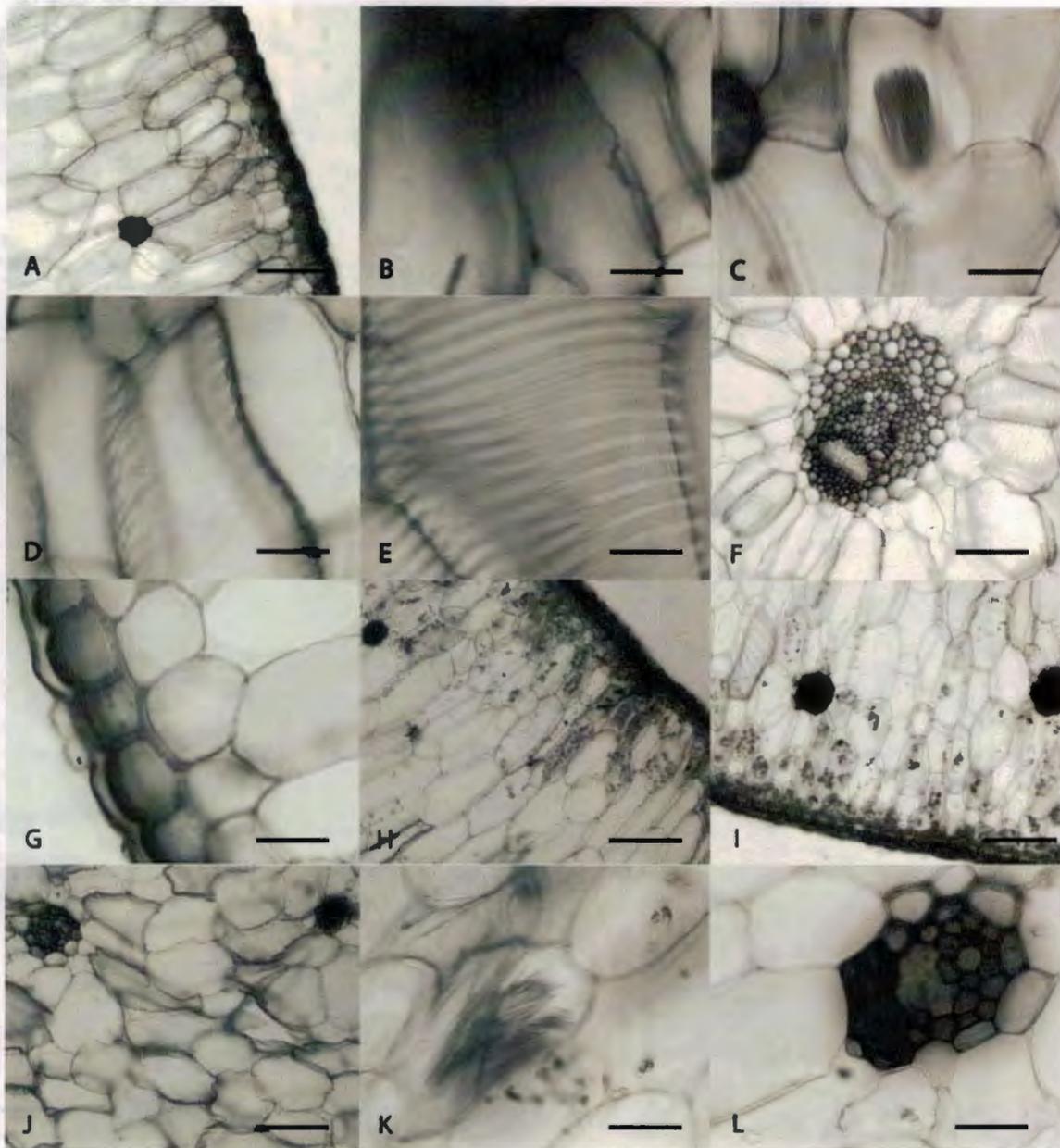


Figura 2. *Brassavola acaulis*. A. Vista de la epidermis y paquete de fibras 10x. B. Detalle de células con engrosamientos espiralados en la pared secundaria 40x. ***B. ceboletta*.** C. Detalle paquete de rafidios 40x. ***B. acaulis*** D. Células con engrosamientos espiralados 40x. E. Detalles de la pared con engrosamientos 40x. F. Detalle de haz vascular 10x. ***B. ceboletta*.** G. Detalle de la epidermis 40x. H. Vista de parénquima en empalizada 10x. I. Vista cara abaxial, fibras presentes 10x. J. Vista del parénquima esponjoso 10x. K. Detalle de paquete de rafidios 40x. L. Detalle del haz vascular 40x. Escalas 40x = 30µm; 10x = 100µm; 4x = 300µm.

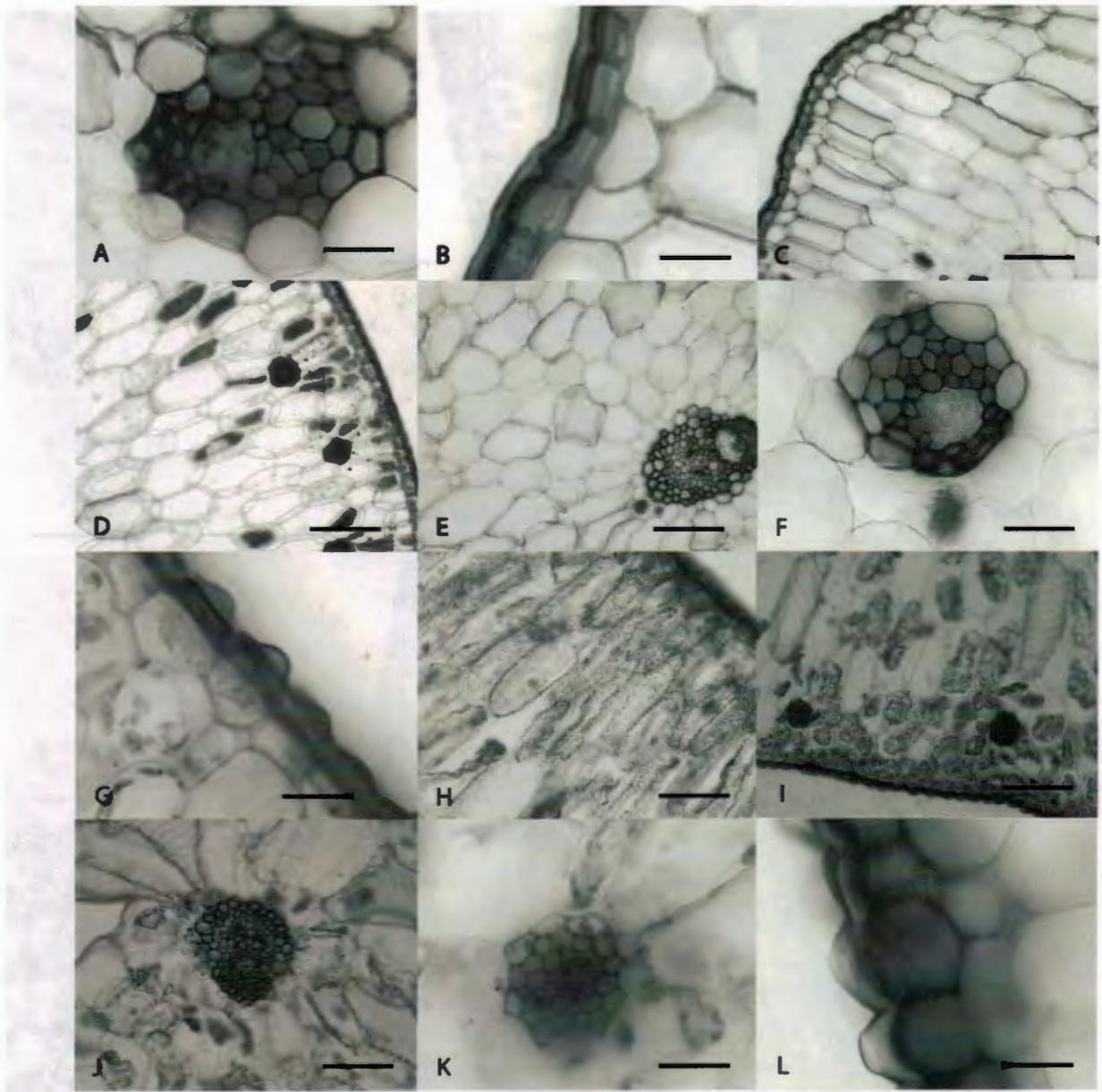


Figura 3. *Brassavola ceboletta*. A. Detalle de haz vascular 40x. ***B. appendiculata*. B.** Vista de la epidermis 40x. **C.** Vista de hipodermis y parenquima en empalizada 10x. **D.** Paquetes de fibras cercanas a la epidermis 10x. **E.** Vista del mesofilo esponjoso y haz vascular cerrado 10x. **F** Detalle del haz vascular cerrado 40x. ***B. nodosa*. G.** Vista de a epidermis 40x. **H.** Vista parenquima en empalizada 10x. **I.** Vista de la cara abaxial, se aprecian paquetes de fibras, hipodermis y células con engrosamientos espiralados 10x. **J.** Vista del haz vascular 10x. **K.** Vista del haz vascular 10x. **L.** Detalle de la epidermis 40x. Escalas 40x = 30µm; 10x = 100µm; 4x = 300µm.

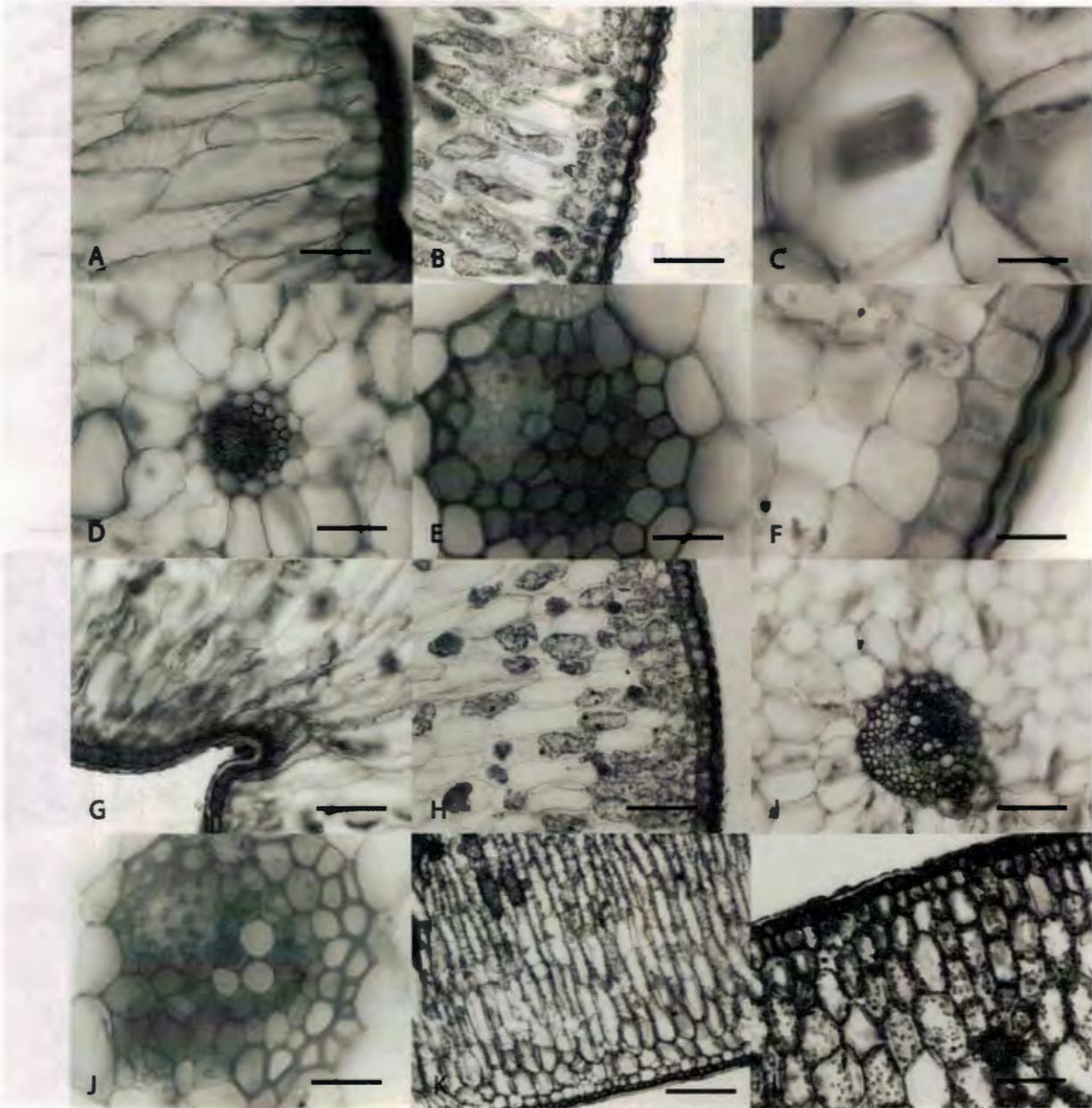


Figura 4. *Brassavola nodosa* A. Vista células con engrosamientos espiralados 10x. B. Vista de la epidermis papilosa y abundante contenido de almidón en el parenquima 10x. C. Paquetes de rafidios en el parenquima 40x. D. Vista del haz vascular 10x. E. Detalle del haz vascular colateral cerrado 40x. *B. fragrans*. F. Vista de la epidermis e hipodermis 40x. G. Vista de la epidermis y parenquima en empalizada 10x. H. Vista general del parenquima 10x. I. Haz vascular 10x. J. Detalle del haz vascular colateral cerrado 40x. *Rhynchoaelia digbyana*. K. Vista abaxial del mesofilo 4x. L. Vista adaxial del mesofilo, nótese la hipodermis 10x. Escalas 40x = 30µm; 10x = 100µm; 4x = 300µm.

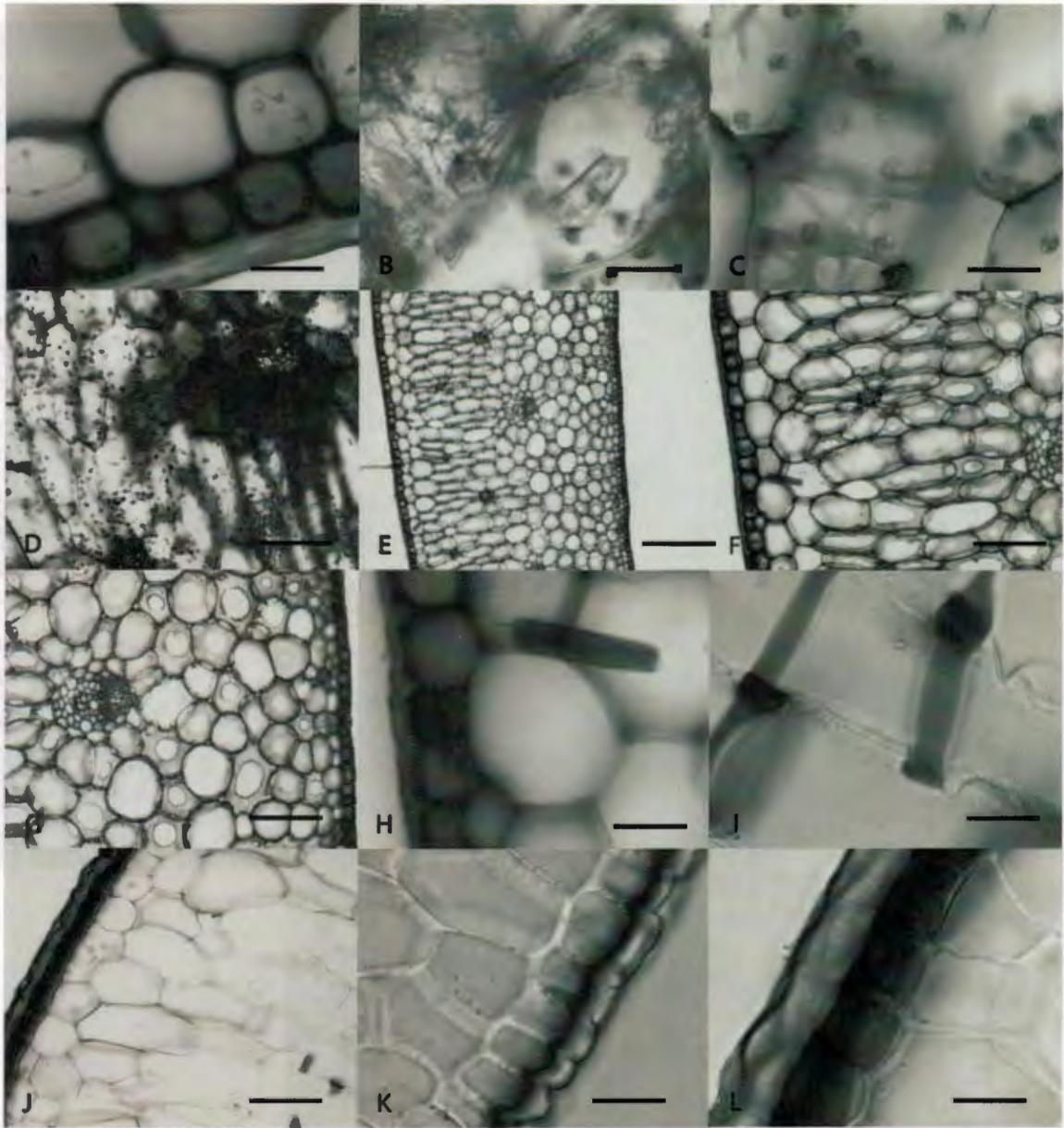


Figura 5. *Rhyncholelia digbyana*. A. Detalle de la epidermis adaxial e hipodermis 40x. **B.** Rafidios 40x. **C.** Detalle del parenquima, con granos de almidón 40x. **D.** Vista del parenquima esponjoso. ***Guarianthe skinneri*. E.** Vista general del mesofilo 4x. **F.** Detalle de la epidermis e hipodermis y paenquima en enpalizada 10x. **G.** Haz vascular colateral y mesofilo esponjoso 10x. **H.** Rafidios 40x. ***Rhyncholelia glauca*. I.** Bandas transversales en las células 40x. **J.** Vista de la epidermis adaxial 10x. **K.** Vista de la epidermis abaxial 40x. **L.** Detalle de la epidermis adaxial, obsérvese la cuticula gruesa 40x. Escalas 40x = 30µm; 10x = 100µm; 4x = 300µm.

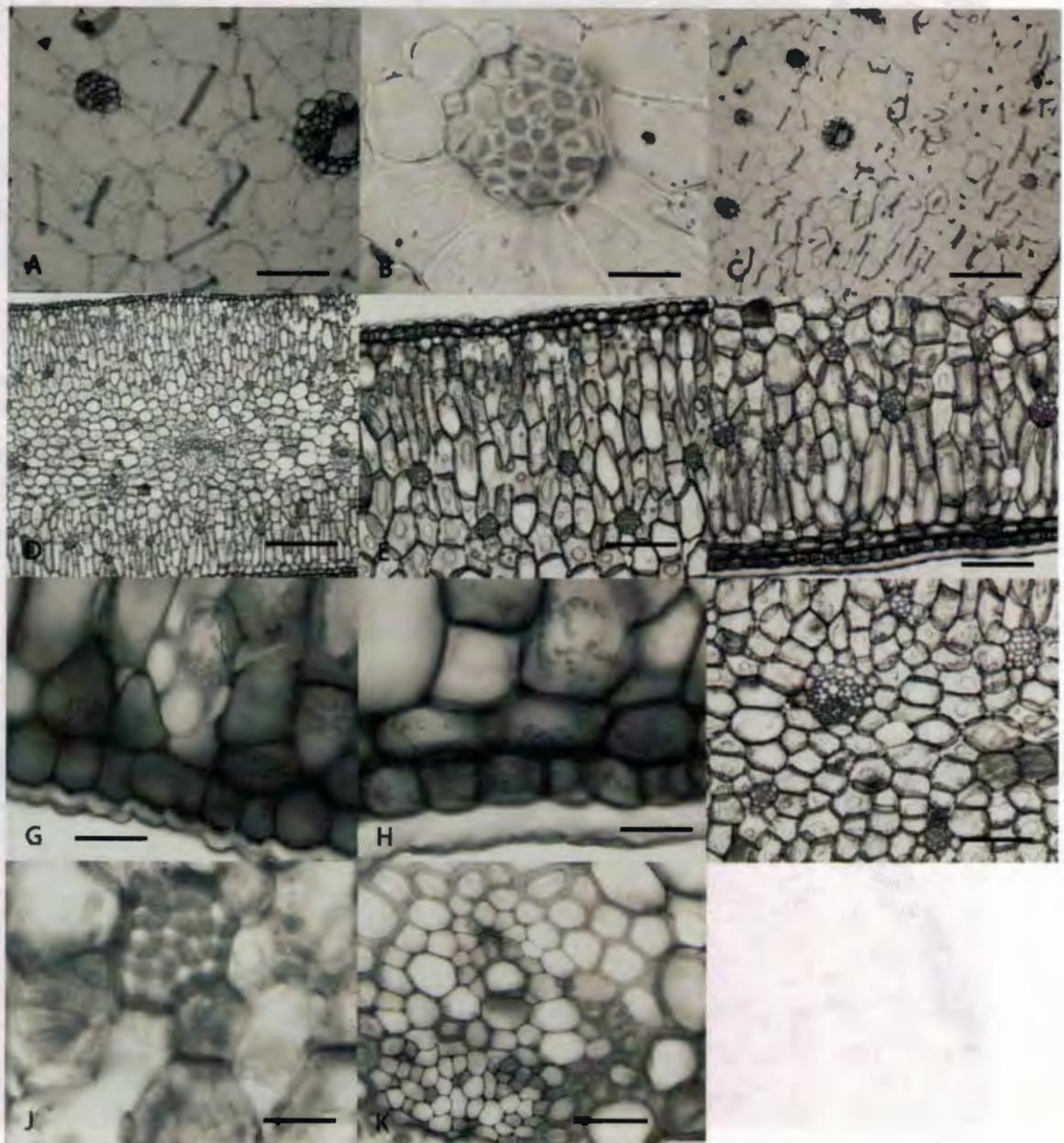


Figura 6. *Rhyncholaelia glauca* A. Vista del mesofilo esponjoso, obsérvese bandas transversales en las células 10x. B. Detalle del haz vascular colateral 40x. C. Vista general del mesofilo 4x. ***Laelia anceps***. D. Vista general del mesofilo 4x. E. Detalle de la cara abaxial 10x. F. Detalle cara adaxial 10x. G. Detalle epidermis abaxial 40x. H. Detalle epidermis adaxial 40x. I. Haces vasculares y paquetes de fibras 10x. J. Detalle haz vascular colateral, y cristales 40x. K. Haz vascular colateral cerrado 40x. Escalas 40x = 30 μ m; 10x = 100 μ m; 4x = 300 μ m.

BIBLIOGRAFIA

- Arditti, J. 1992. *Fundamentals of Orchid Biology*. John Wiley y Sons. USA. 691p.
- Abreu, C. y C. Peña. 1982. Estudio anatómico de hoja y tallo de orquídeas que habitan en ambiente de bosque seco. Trabajo especial de grado. Universidad Católica Andrés Bello. Caracas, Venezuela.
- Baker, R. 1972. Foliar anatomy of the Laeliinae (Orchidaceae). D. Phil. Thesis, Washington University. 329 p.
- Dressler, R. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family*. Dioscorides Press, Portland. 314p.
- Esau, K. 1965. *Anatomy of Seed of Plants*. Second edition. Jhon Wiley and Sons, New York. 550 p.
- Franceschi, V. R. y H. T. Homer. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review*, 46, 361-427.
- Haberlandt, G. 1914. *Physiological plant anatomy*. MacMillan y Co., London.
- Madisson, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2, 1-13.
- Oliveira, M., Semir, J., G. Melo, y L. Felix. 2003. Taxonomic separation of the genera *Prosthechea* and *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) using leaf and root anatomical features. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 143(3), 293-303.
- Oliveira, V. y M. Sajo, 1999. Anatomía foliar de especies epífitas de Orchidaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 22, 363-374.
- Porembski, S. y W., Barthlott. 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nordic Journal of Botany*, 8, 117-137.
- Pridgeon, A. 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Amerian Journal of Botany*, 69, 921-938.
- Pridgeon, A. 1986. Anatomical adaptations in Orchidaceae. *Lyndleyana*, 1, 90-101.

- Pridgeon, A., W. Stern y D. Benzing. 1983. Tilosomes in roots of Orchidaceae: Morphology and systematic occurrence. *American Journal of Botany*, 70, 1365-1377.
- Rudall, P. 1992. *Anatomy of Flowering Plants*. An introduction to structure and development. Second edition. Cambridge University Press. 110p.
- Sandoval, E., Terrazas, T., Salazar, G., A. Vallejo y B. Estrada. 2003. Anatomía vegetativa de *Mexipedium xerophyticum* (Soto, Salazar y Hágsater) V. A. Albert y M. W. Chase y géneros relacionados (Orchidaceae, Cyripedioideae). *Lankesteriana*, 7, 54-56.
- Sass, J. 1958. *Botanical microtechnique*. Ames: Iowa State College Press. 228 p.
- Scatena, V. y A. Nunes. 1996. Anatomía de *Pleurothallis ruprestris* Lindl. (Orchidaceae) dos campos rupestres. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 15, 35-43.
- Stern, W., W. Judd y B. Carlsward. 2001. Comparative anatomy and systematic of Catsetinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136, 153-178.
- Stern, W., W. Judd y B. Carlsward. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 144, 251-274.
- Stern, W. y B. Carlsward, 2006. Comparative vegetative anatomy and systematics of Oncidiinae (Maxillarieae, Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152, 91-107.
- Stern, W. y B. Carlsward, 2009. Comparative vegetative anatomy and systematic of Laeliinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160, 21-41.
- van den Berg, C. 2005. Laeliinae Subtribu, en: Pridgeon, A. Cribb, P. Chase, M. and Rasmussen (Eds.). *Orchidacearum IV*. Oxford University Press. pp. 181-316.
- Withner, C. L., P.K. Nelson y P.J. Wejksnora, 1974. The Anatomy of Orchids, en the *Orchids: scientific studies* (C.L. Withner, ed.). John Wiley, New York, p. 267-334.

CAPÍTULO IV

HISTORIA TAXONÓMICA DE *BRASSAVOLA* R. BR.

El género *Brassavola* fue establecido por Robert Brown en 1813, basado en la especie *Epidendrum cucullatum* descrita por Linneo (1753) en *Species Plantarum*. Al ser transferida *E. cucullatum* al género *Brassavola* se designó a *B. cucullata* (L.) R. Br. como la especie tipo. El género fue nombrado en honor al científico italiano Antonio Musa Brassavola, un especialista en plantas medicinales. *B. cucullata*, fue la especie de más temprano cultivo en Europa; existen datos de esto en jardines botánicos desde 1794; lo que demuestra su alta adaptabilidad a diversas condiciones ambientales.

Diversos autores han propuesto clasificaciones infragenéricas para *Brassavola* (Reichenbach, 1861; Cogniaux 1898; Rolfe 1902; Schlechter 1919; Jones 1967, 1971, 1975). Reichenbach f. (1861) transfirió las especies de *Brassavola* R. Br. (*B. pumilio* Rchb., *B. digbyana* Lindl., *B. glauca* Lindl., *B. revoluta* Rchb., *B. tuberculata* Rchb., *B. ceboletta* Rchb., *B. martiana* Lindl., *B. lineata* Rchb., *B. acaulis* Rchb., *B. perrinii* Rchb., *B. cordata* Lindl., *B. rhopalorrhachis* Rchb., *B. venosa* Lindl. *B. cucullata* Rchb. y *B. cucullata* var. *cuspidata* Hook) al género *Bletia* Ruiz y Pav., e hizo la combinación *Bletia nodosa* (L.) Rchb. estos cambios cimentados en caracteres vegetativos como la forma de la hoja y caracteres florales como la forma del labelo, de la columna y principalmente del polinario, sin embargo, esta proposición no tuvo aceptación por la gran diferencia morfológica entre ambos géneros (Cuadro 4 y 5).

Cogniaux (1898) basado en las especies brasileñas, dividió el género en dos secciones: *Sessililabia* y *Cuneilabia*. En la primera sección incluyó: *Brassavola martiana* Lindl., *B. angustata* Lindl., *B. gardneri* Cogn. *B. fragrans* Barb. Rodr., *B. flagellaris* Barb. Rodr., *B. tuberculata* Hook, *B. ceboletta* Rchb. f., *B. perrinii* Lindl. y *Brassavola revoluta* Barb. Rodr., por compartir el labelo amplio, unido directamente a la columna y en la segunda sección *Cuneilabia* incluyó únicamente a *Brassavola cordata* Lindl., por tener el labelo originándose como una uña unida a la columna, y la lámina del labelo expandida apicalmente. La propuesta para la sección *Sessililabia* fue incluida por otros autores como Rolfe (1902) y Jones (1975).

Posteriormente, Rolfe (1902) dividió el género en tres secciones: *Cuneilabia*, *Sessililabia* y *Grandiflorae*; para esto se fundamentó en caracteres como: el hábito péndulo o erecto, forma del labelo y la morfología de las hojas. En *Cuneilabia* incluyó las especies caracterizadas por la base del labelo tubular: *Brassavola nodosa* Lindl., *B. acaulis* Lindl., *B. subulifolia* Lindl., y *Brassavola stricta* Mást., de esta última menciona que su identificación es dudosa y que tal vez no sea parte del género. En *Sessililabia* colocó a la especie tipo *B. cucullata* (L.) R. Br. junto con las otras especies con el labelo sésil *B. tuberculata* Hook., *B. perrinii* Lindl., *B. ceboletta* Rchb., *B. revoluta* Lindl. y *B. martiana* Lindl. En la sección *Grandiflorae* incluyó las especies de flores grandes de Centro América (*Brassavola glauca* y *B. digbyana*), además indicó que estas dos especies debían estar incluidas bajo *Brassavola* y no en *Laelia* tal como lo propuso Benthán (1881), por presentar caracteres florales como: prolongación del ovario, la antera lacerada y el color de las flores, caracteres que están ausentes en las flores del género *Laelia*.

Luego de diversos cambios nomenclaturales para las especies *Brassavola digbyana* Lindl. y *B. glauca* Lindl., Schlechter (1918) las transfiere al género *Rhyncholaelia* Schltr., basado en la forma de los pseudobulbos, forma de las hojas y la morfología floral, siendo esta propuesta aceptada hasta la actualidad.

Seguidamente, Schlechter (1919) basándose en el número y tamaño de las flores, forma del labelo y de la columna, propuso dividir *Brassavola* en cuatro secciones, para esto sugirió dos nuevas secciones además de las ya existentes *Cuneilabia* y *Sessililabia*. La sección *Cuneilabia* propuesta por Rolfe la nombró *Cuneilabium* y a su vez sustituyó el nombre de la sección *Sessililabia* de Rolfe por el nombre *Eubrassavola*; finalmente propuso dos secciones completamente nuevas: *Prionoglossum* y *Conchoglossum*.

Jones (1967, 1971) publicó diversos trabajos donde formuló nuevas combinaciones a nivel de variedades, como fueron: *Brassavola ceboletta* var. *fasciculata* (Pabst.) H. G. Jones, *B. digbyana* var. *fimbripetala* (Ames) H.G. Jones, *B. martiana* var. *multiflora* (Schltr.) H. G. Jones, *B. nodosa* var. *grandiflora* (Lindl.) H. G. Jones, *B. nodosa* var. *venosa* (Lindl.) H. G. Jones, *B. ovaliformis* var. *fasciculata* (Pabst.) H. G. Jones y describe dos especies *B. harrisii* H. G. Jones y *B. gillettei* H. G. Jones. En una revisión nomenclatural para *Brassavola*, Jones (1975) consideró al género conformado por 19 especies y seis variedades (Cuadro 1) y cuestionó la segregación realizada por Schlechter (1918) y sugiere considerar al género *Rhyncholaelia* como sinónimo de *Brassavola*, además señaló que las cuatro secciones del género *Brassavola* propuestas

por Schlechter (1919) son una clasificación superficial, pero sin agregar más detalles a su comentario. Por su parte, Jones se basa en la clasificación de Rolfe (1902) para *Brassavola*, e incluye una nueva sección la cual nombró *Lateriflorae*, en la que circunscribió las especies *B. acaulis* Lindl. y *B. lineata* Hook, por la posición de la inflorescencia.

Cuadro 1. Secciones, especies y variedades de *Brassavola* de acuerdo a Jones (1975).

Sección	Especie	variedad
<i>Grandiflorae</i> Rolfe	<i>Brassavola glauca</i> Lindl.	
	<i>B. digbyana</i>	<i>fimbripetala</i> H.G. Jones
<i>Brassavola</i>	<i>B. cucullata</i> (L.) R. Br.	
	<i>B. cucullata</i>	<i>elegans</i> Schltr.
<i>Sessililabia</i> Rolfe	<i>B. tuberculata</i> Hook	
	<i>B. fragrans</i> Lem.	
	<i>B. perrinii</i> Lindl.	
	<i>B. ceboletta</i> Rchb. f.	
	<i>B. ceboletta</i>	<i>fasciculata</i> (Pabst.) H.G. Jones
	<i>B. revoluta</i> Lindl.	
	<i>B. gardneri</i> Cogn.	
	<i>B. amazonica</i> Poepp. y End.	
<i>Cuneilabia</i> Rolfe	<i>B. angustata</i> Lindl.	
	<i>B. martiana</i> Lindl.	
	<i>B. martiana</i>	<i>multiflora</i> (Schltr.) H.G. Jones
	<i>B. subulifolia</i> Lindl.	
	<i>B. harrisii</i> H. G. Jones	
	<i>B. gillettei</i> H. G. Jones	
	<i>B. rhopalorrhachis</i> Rchb. f.	
<i>Lateriflorae</i> H. G. Jones	<i>B. nodosa</i>	<i>grandiflora</i> (Lindl.) H.G. Jones
	<i>B. nodosa</i>	<i>venosa</i> (Lindl.) H.G. Jones
	<i>B. acaulis</i> Lindl.	
	<i>B. lineata</i> Hook.	

El sistema infragenérico propuesto por Schlechter (1919) fue seguido por Brieger *et al.* (1976) (Cuadro 2), con algunas modificaciones (Cuadros 4 y 5), como la inclusión de una nueva sección *Fasciculatae* Pabst., en vista de la necesidad de circunscribir las nuevas especies descritas posteriormente a Schlechter.

Este sistema sugerido por Brieger *et al.*, (1976) considera al género dividido en dos subgéneros, *Brassavola* y *Sessililabia*, para esto considera caracteres morfológicos de la columna. Para la clasificación de las secciones se basaron únicamente en la morfología del labelo.

Cuadro 2. Subgéneros, secciones y especies de *Brassavola* R. Br. de acuerdo a Brieger *et al.* (1976).

I. Subgénero <i>Brassavola</i> Lindl.
Sección 1. <i>Brassavola</i> Lindl. <i>Brassavola cucullata</i> (L.) R. Br.
Sección 2. <i>Cuneilabia</i> Rchb.f. <i>Brassavola nodosa</i> Lindl. <i>Brassavola subulifolia</i> Lindl. <i>Brassavola acaulis</i> Lindl.
Sección 3. <i>Fasciculatae</i> Pabst <i>Brassavola ovaliformis</i> C. Schweinf.
II. Subgénero <i>Sessililabia</i> Rchb. f.
Sección 4. <i>Conchoglossa</i> Schltr. <i>Brassavola perrinii</i> Lindl. <i>Brassavola flagellaris</i> Barb. Rodr. <i>Brassavola tuberculata</i> Hook. <i>Brassavola ceboletta</i> Rchb. f. <i>Brassavola chacoensis</i> Kraenzl.
Sección 5. <i>Prionoglossa</i> Schltr. <i>Brassavola gardneri</i> Cogn. <i>Brassavola martiana</i> Lindl. <i>Brassavola angustata</i> Lindl. <i>Brassavola duckeana</i> Horta <i>Brassavola revoluta</i> Lindl.

Withner (1998) discutió algunos caracteres con relación a la taxonomía de *Brassavola*, reconoció 16 especies y señaló que la separación de las especies requiere mucha atención en los detalles morfológicos como: forma del labelo, fragancias, tiempos de floración y localización geográfica de las plantas, además indicó que los detalles de la estructura del labelo y de la columna, parecen ser caracteres de ayuda en la diferenciación a nivel específico (Cuadro 3). Posteriormente Withner (2007), presentó una sinopsis taxonómica para *Brassavola* señalando que se encuentra conformado por 19 especies (Cuadro 3), incluyendo a *Brassavola ovaliformis* C. Schweinf., *B. revoluta* Barb. Rodr. y *B. rhopalorrhachis* Rchb. f. las cuales anteriormente había considerado cómo

sinónimos (Cuadros 4 y 5). Withner (2007) presentó comentarios generales de la sistemática del grupo, fotos e ilustraciones de especies y una lista de especies dudosas, sin embargo, no establece los tipos, ni cita especímenes representativos para cada especie.

Cuadro 3. Especies de *Brassavola* reconocidas por Withner (1998, 2007).

Withner (1998)	Withner (2007)
1. <i>Brassavola acaulis</i> Lindl. y Paxton	1. <i>Brassavola acaulis</i> Lindl. y Paxton
2. <i>B. angustata</i> Lindl.	2. <i>B. angustata</i> Lindl.
3. <i>B. ceboletta</i> Rchb. f. sin. <i>B. revoluta</i> Barb. Rodr.	3. <i>B. ceboletta</i> Rchb. f.
4. <i>B. chacoensis</i> Kraenzl. sin. <i>B. ovaliformis</i> C. Schweinf.	4. <i>B. chacoensis</i> Kraenzl.
5. <i>B. cucullata</i> (L.) Brown	5. <i>B. cucullata</i> (L.) Brown
6. <i>B. flagellaris</i> Barb. Rodr.	6. <i>B. flagellaris</i> Barb. Rodr.
7. <i>B. fragrans</i> Barb. Rodr.	7. <i>B. fragrans</i> Barb. Rodr.
8. <i>B. gardneri</i> Cogn.	8. <i>B. gardneri</i> Cogn.
9. <i>B. grandiflora</i> Lindl.	9. <i>B. grandiflora</i> Lindl.
10. <i>B. martiana</i> Lindl.	10. <i>B. martiana</i> Lindl.
11. <i>B. nodosa</i> (L) Lindl. sin. <i>B. rhopalorrhachis</i> Rchb. f.	11. <i>B. nodosa</i> (L) Lindl.
12. <i>B. perrinii</i> Lindl.	12. <i>B. ovaliformis</i> C. Schweinf.
13. <i>B. retusa</i> Lindl.	13. <i>B. perrinii</i> Lindl.
	14. <i>B. retusa</i> Lindl.
	15. <i>B. revoluta</i> Barb. Rodr.
	16. <i>B. rhopalorrhachis</i> Rchb. f.
14. <i>B. subulifolia</i> Lindl.	17. <i>B. subulifolia</i> Lindl.
15. <i>B. tuberculata</i> Hook.	18. <i>B. tuberculata</i> Hook.
16. <i>B. venosa</i> Lindl.	19. <i>B. venosa</i> Lindl.

Carnevali y Ramírez (2006) consideraron a *Brassavola* conformado por 17 especies, no obstante, no señalaron cuales especies conforman el género, por otra parte presentaron una síntesis bibliográfica de diversos aspectos previamente estudiados para el grupo, como: anatomía, palinología, citogenética, fitoquímica, filogenia, ecología, polinización, usos y cultivo. Estos autores mencionaron que se requiere un análisis exhaustivo del género, preferiblemente con el uso de varias regiones de ADN, combinado con datos morfológicos para establecer si las secciones propuestas y subgéneros representan entidades monofiléticas y cuáles son sus relaciones.

Existen diferentes trabajos donde se aborda la taxonomía del género, no obstante, no existe un consenso entre los autores para el número de especies que lo conforman, cuales son las especies válidamente aceptadas, los sinónimos y por otra parte, se desconoce cuáles son las relaciones evolutivas entre las mismas. He aquí la propuesta de esta investigación, realizar un estudio sistemático y filogenético para *Brassavola*, con revisión de material de todo el neotrópico a fin de esclarecer sus identidades taxonómicas y las relaciones filogenéticas entre sus especies, o que a su vez permitirá evaluar las clasificaciones propuestas para el género.

1. <i>Brassavola</i> L.	1. <i>Brassavola</i> L.
2. <i>Brassavola</i> L.	2. <i>Brassavola</i> L.
3. <i>Brassavola</i> L.	3. <i>Brassavola</i> L.
4. <i>Brassavola</i> L.	4. <i>Brassavola</i> L.
5. <i>Brassavola</i> L.	5. <i>Brassavola</i> L.
6. <i>Brassavola</i> L.	6. <i>Brassavola</i> L.
7. <i>Brassavola</i> L.	7. <i>Brassavola</i> L.
8. <i>Brassavola</i> L.	8. <i>Brassavola</i> L.
9. <i>Brassavola</i> L.	9. <i>Brassavola</i> L.
10. <i>Brassavola</i> L.	10. <i>Brassavola</i> L.
11. <i>Brassavola</i> L.	11. <i>Brassavola</i> L.
12. <i>Brassavola</i> L.	12. <i>Brassavola</i> L.
13. <i>Brassavola</i> L.	13. <i>Brassavola</i> L.
14. <i>Brassavola</i> L.	14. <i>Brassavola</i> L.
15. <i>Brassavola</i> L.	15. <i>Brassavola</i> L.
16. <i>Brassavola</i> L.	16. <i>Brassavola</i> L.
17. <i>Brassavola</i> L.	17. <i>Brassavola</i> L.
18. <i>Brassavola</i> L.	18. <i>Brassavola</i> L.
19. <i>Brassavola</i> L.	19. <i>Brassavola</i> L.
20. <i>Brassavola</i> L.	20. <i>Brassavola</i> L.

El presente trabajo tiene como objetivo principal determinar el número de especies válidamente aceptadas en el género *Brassavola* L. (Orchidaceae) a partir de un estudio sistemático y filogenético de todo el material disponible en los herbarios de la Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia. Se realizó un análisis de la literatura científica sobre el género, se recolectó material de campo y se realizó un estudio de campo en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca. Se realizó un análisis de la literatura científica sobre el género y se realizó un estudio de campo en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca. Se realizó un análisis de la literatura científica sobre el género y se realizó un estudio de campo en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca.

Cuadro 4. Comparación de clasificaciones supraespecíficas para *Brassavola*.

Carácteres considerados en las clasificaciones	Rolfe 1902	Schlechter (1919)	Jones (1975)	Brieger et al. (1976)
Flores grandes, labelo muy amplio, hojas planas amplias, habito erecto.	Secc. <i>Grandiflorae</i> 2 spp.		Secc. <i>Grandiflorae</i> 2 spp., 1 variedad	
Lados del clinandrio extendidos, curvados, no dentados, columna en el ápice a veces dentada.				Subgen. <i>Brassavola</i> 3 secciones, 5 spp.
Labelo sésil, casi circular, ápice dentado y largamente extendido		Secc. <i>Eubrassavola</i> 1 sp.	Secc. <i>Brassavola</i> 1 sp., 1 variedad	Secc. <i>Brassavola</i> 1 sp.
Labelo atenuado en la base con una uña, lámina amplia.	Secc. <i>Cuneilabia</i> 3 spp.	Secc. <i>Cuneilabium</i> 1 sp. y 1 variedad	Secc. <i>Cuneilabia</i> 5 spp., 2 variedades	Secc. <i>Cuneilabia</i> 3 spp.
			Secc. <i>Lateraliflorae</i> 2 spp.	
Labelo sésil, de forma oval				Secc. <i>Fasciculatae</i> 1 sp.
Proyecciones del clinandrio distintamente dentados, también parte dorsal del ápice de la columna, pero con dientes cortos, labelo sésil y ± oval.				Subgen. <i>Sessililabia</i> 2 secciones, 10 spp.
Labelo sésil y amplio desde la base.	Secc. <i>Sessililabia</i> 6 spp.		Secc. <i>Sessililabia</i> 9 spp., 2 variedades	
Flores largas, uña corta, labelo amplio, con el margen entero.		Secc. <i>Conchoglossum</i> 6 spp.		Secc. <i>Conchoglossa</i> 5 spp.
Flores pequeñas, uña corta unida a la columna, labelo con margen dentado o fimbriados.		Secc. <i>Prionoglossum</i> 3 spp.		Secc. <i>Prionoglossa</i> 5 spp.

Cuadro 5. Comparación de número de especies consideradas en diferentes sistemas de clasificación propuestos para *Brassavola*.

Jones (1975) 18 spp.	Brieger et al. (1976) 15 spp.	Withner (1998) 16 spp.	Withner (2007) 19 spp.
<i>B. acaulis</i>	<i>B. acaulis</i>	<i>B. acaulis</i>	<i>B. acaulis</i>
<i>B. amazonica</i>			
<i>B. angustata</i>	<i>B. angustata</i>	<i>B. angustata</i>	<i>B. angustata</i>
<i>B. ceboletta</i>	<i>B. ceboletta</i>	<i>B. ceboletta</i>	<i>B. ceboletta</i>
<i>B. ceboletta</i> var. <i>fasciculata</i>			
	<i>B. chacoensis</i>	<i>B. chacoensis</i>	<i>B. chacoensis</i>
<i>B. cucullata</i>	<i>B. cucullata</i>	<i>B. cucullata</i>	<i>B. cucullata</i>
<i>B. cucullata</i> var. <i>elegans</i>			
<i>B. digbyana</i> var. <i>fimbripetala</i>			
	<i>B. duckeana</i>		
	<i>B. flagellaris</i>	<i>B. flagellaris</i>	<i>B. flagellaris</i>
<i>B. fragrans</i>		<i>B. fragrans</i>	<i>B. fragrans</i>
<i>B. glauca</i>			
<i>B. gardneri</i>	<i>B. gardneri</i>	<i>B. gardneri</i>	<i>B. gardneri</i>
		<i>B. grandiflora</i>	<i>B. grandiflora</i>
<i>B. gillettei</i>			
<i>B. harrisii</i>			
<i>B. lineata</i>			
<i>B. martiana</i>	<i>B. martiana</i>	<i>B. martiana</i>	<i>B. martiana</i>
<i>B. martiana</i> var. <i>multiflora</i>			
<i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>	<i>B. nodosa</i>
<i>B. nodosa</i> var. <i>grandiflora</i>			
<i>B. nodosa</i> var. <i>venosa</i>			
	<i>B. ovaliformis</i>		<i>B. ovaliformis</i>
<i>B. perrinii</i>	<i>B. perrinii</i>	<i>B. perrinii</i>	<i>B. perrinii</i>
<i>B. revoluta</i>	<i>B. revoluta</i>	<i>B. revoluta</i>	<i>B. revoluta</i>
			<i>B. retusa</i>
<i>B. rhopalorrhachis</i>			<i>B. rhopalorrhachis</i>
<i>B. subulifolia</i>	<i>B. subulifolia</i>	<i>B. subulifolia</i>	<i>B. subulifolia</i>
<i>B. tuberculata</i>	<i>B. tuberculata</i>	<i>B. tuberculata</i>	<i>B. tuberculata</i>
		<i>B. venosa</i>	<i>B. venosa</i>

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio taxonómico se realizó mediante la revisión de material herborizado e imágenes proveniente de los herbarios: AAU, AMES, BHCN, BIGU, BM, C, CAVA, CHIP, CICY, F, FCQ, FURB, G, GH, HUA, HUEFS, IAN, IEB, INBIO, INPA, K, M, MEXU, MICH, MO, NY, P, PH, RB, S, SEL, UC, UCAM, UPRRP, UPS, US, USJ, VEN, VT, WIS, XAL y Z; los acrónimos fueron citados de acuerdo a Holmgren y Holmgren (1998), además se estudió material fresco y/o conservado en líquido (alcohol con glicerina), se complementó con la revisión de ejemplares e iconografía del material tipo y descripciones publicadas en floras. Se siguió la metodología clásica botánica de revisión del material, las flores de los especímenes fueron rehidratados con hidróxido de amonio por 1 minuto y consecutivamente observados bajo un microscópico estereoscópico en el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Producto de las observaciones y mediciones del material disponible se elaboraron las descripciones para cada especie, la clave y la selección de caracteres de posible valor taxonómico y filogenético para el grupo.

El mapa de distribución de las especies se elaboró con base en los datos de las coordenadas geográficas de las localidades citadas en las etiquetas de los especímenes de herbario. Estas fueron proyectadas en un mapa base de altitud del programa DIVA-GIS (Hijmans *et al.* 2004) mediante el programa ArcView 3.2 (ESRI 1999). Los tipos de vegetación mencionados en donde crecen las especies son los registrados en las etiquetas de los especímenes de herbario. Las características de la vegetación para las especies que crecen en Mesoamérica y el Caribe fueron descritos de acuerdo a Almeida *et al.* (2003).

RESULTADOS

PARTE I

CARÁCTERIZACIÓN DE *BRASSAVOLA*

CARÁCTERES USADOS EN GRUPOS Y ESPECIES DE *BRASSAVOLA*

HÁBITO Y TAMAÑO: son en su mayoría epifitas y menos frecuente litófitas; con respecto al tamaño es variable, oscilando entre 10 a 70 cm de alto. El tamaño de las plantas es en gran parte afectado por las características ambientales; la variación en el tamaño de las plantas dentro de las poblaciones hace que este carácter no sea de valor diagnóstico para delimitar especies.

SEUDOBULBOS: son todos teretes, pero variables en tamaño y en el número de entrenudos presentes, de 2 a 6. A lo largo del pseudobulbo todos presentan vainas papiráceas, una por entrenudo. La morfología de los pseudobulbos, a pesar de presentar diferencias en el número de entrenudos, no resultó ser un carácter que permita la delimitación de especies, debido a la variabilidad dentro y entre sus poblaciones.

HOJAS: Dentro del género puede distinguirse una gradación de morfos foliares desde teretes, semiteretes hasta aplanadas, de consistencias variables y tamaños. La hoja es la estructura más influenciada por las condiciones ambientales. En plantas vivas se observó una rápida respuesta en cuanto a la apertura y cierre de la hoja, dependiendo a la disponibilidad de agua; esto asociado a la consistencia de la hoja. En condiciones de déficit hídrico las hojas muy suculentas se pueden enrollar a tal punto de parecer teretes. De acuerdo a Roth (1992) y Fahn y Cutler (1992) la succulencia mejora notablemente la capacidad de conservación de agua, confiriendo ventajas en lo que respecta a la economía hídrica, por lo que se considera favorable para plantas que crecen en ambientes secos y cálidos, ya que representa un mecanismo de protección directa contra la fuerte irradiación y las altas temperaturas, al tiempo que previene el marchitamiento de la hoja. Esta succulencia es un rasgo estructural que evidencio la mayoría de las especies por la presencia del parénquima esponjoso conformado de 9 – 13 capas de células voluminosas y paredes delgadas, de mayor espesor que el parénquima en empalizada. Otras adaptaciones para el almacenamiento foliar de agua como la presencia hipodermis y las células con engrosamientos espiralados en el mesófilo. A pesar de esta gran

plasticidad fenotípica de la hoja, su morfología general permite la diferenciación de dos grandes grupos dentro del género, uno de hojas más o menos aplanadas, y otro de hojas teretes a semiteretes. En cuanto al tamaño, las especies *B. acaulis* Lindl. y Paxton y *B. martiana* Lindl. presentan las hojas de mayor longitud en el género. Dentro de una misma planta puede haber variación en el tamaño y consistencia de la hoja.

INFLORESCENCIAS: en la mayoría de las especies son racimos terminales pauci - o multifloros, también están presentes inflorescencias fasciculadas, como en *B. appendiculata*, *B. cucullata* y *B. fasciculata*; y sólo en *B. acaulis*, la flor tiene disposición lateral, originándose en la base del pseudobulbo. Basado en observaciones de material herborizado generalmente los ejes de las inflorescencias más engrosadas tienden a estar asociados a hojas más desarrolladas. En rasgos generales dentro del género se presentan dos grupos de acuerdo al número de flores por planta, paucifloras (menos de 4 flores) y multifloras (más de 7 flores), sin embargo, no se presenta un patrón en estos dos grupos que pueda asociarse a morfología foliar (hojas teretes, aplanadas), tipo de inflorescencia, morfología floral (flores sésiles y unguiculadas), distribución geográfica (Mesoamérica, Suramérica), etc.

OVARIO: La morfología del ovario es muy similar para todas las especies del género, presentando forma tubular, obcónico a fusiforme, pero es variable en tamaño, siendo este carácter útil para la diferenciación de especies. La amplia extensión del ovario es muy distintivo en *B. appendiculata* y *B. cucullata*.

NECTARIO FLORAL: en muchos miembros de las Laeliinae esta estructura no es tan obvia, debido a que se encuentra en el interior del tubo floral, sólo es evidente si se realiza un corte longitudinal a lo largo de la flor (Dressler, 1990). En todas las especies está presente un nectario floral denominado cunículo, el cual se ubica entre la base del perianto y el ovario, este cunículo es muy evidente en las especies *B. appendiculata* y *B. cucullata*. Dentro de las Laeliinae, también *Rhyncholaelia* presenta este tipo de nectario floral, que se hace muy evidente en el fruto, formando un apículo. El cunículo es un carácter distintivo para el género, más no permite la diferenciación a niveles específico.

SÉPALOS Y PÉTALOS: generalmente los sépalos y pétalos son similares, variando ligeramente en forma, tamaño y color. Los sépalos son libres, extendidos, linear a linear-lanceolado, falcados, con el ápice agudo a acuminado, blancos, verde pálido a verde-amarillento, en ocasiones con manchas púrpura en el haz. Los pétalos son similares a los sépalos, frecuentemente más angostos y agudos y sin manchas púrpura. La venación

reticulada en estos segmentos florales ha sido un carácter que ha permitido la delimitación de dos especies, *B. ovaliformis*, con venación reticulada en los pétalos y labelo y *B. tuberculata* en los sépalos y pétalos.

LABELO: la forma del labelo es uno de los caracteres más útiles para la delimitación de especies. De acuerdo a la forma de la base del labelo pueden reconocerse dos grupos dentro del género: uno con una uña muy corta de menos de 0.5 mm de largo que le confiere al labelo apariencia sésil en la base, y el otro grupo, con una uña bien desarrollada de más de 10 mm de largo, de margen generalmente aserrado; en ambos casos se presenta una lámina expandida, de forma ovada, ovado-elíptica, obovada, cordiforme, pandurada (*B. amazonica*), trilobada (*B. appendiculata* y *B. cucullata*); con el ápice agudo hasta largamente apiculado (*B. appendiculata* y *B. cucullata*) u obtuso (*B. retusa*); los márgenes de la lámina del labelo pueden ser entero en la mayoría de las especies o fimbriados en *B. appendiculata*, *B. amazonica*, *B. angustata*, *B. cucullata* y *B. martiana*. En cuanto al color, siempre es blanco, y en ocasiones puede presentar puntos purpura en la base del labelo.

DISCO: a veces presente, particularmente en las especies con el labelo sésil, (*B. angustata*, *B. ceboletta*, *B. fragrans*, *B. ovaliformis* y *B. tuberculata*) en general es de forma deltoide y puede ser verde a verde-amarillento. No es un carácter utilizado para la delimitación de especies.

COLUMNA: Es una de las estructura que conjuntamente con el labelo contribuyen a la diferenciación de especies. Al igual que el labelo, permite distinguir dos grupos en el género. Especies con la columna con alas laterales falcadas, y especies sin alas laterales. El clinandrio, dentado de forma y número variable, entero o fimbriado, siendo este carácter también de utilidad en la delimitación de las especies. En general, el clinandrio con diente entero está presente en las especies con labelo unguiculado y el clinandrio con dientes fimbriados frecuentemente está presente en especies con el labelo sésil.

ANTERA: es muy similar en todas las especies, es incumbente, bilocular, cada lóculo con cuatro divisiones longitudinales. No es utilizado para delimitar grupos o especies.

POLINARIO: en su mayoría exhiben ocho polinias, a excepción de *B. appendiculata*, donde se presentan 12. Cuando se trata de ocho polinias estas son de forma variable, dos pares grandes y dos pequeños, y en *B. acaulis* y *B. ovaliformis* los cuatro pares de igual tamaño. En las especies con ocho polinias es frecuente observar la presencia de 3 o 4

polinias atrofiadas, muy pequeñas, en la porción media de las caudículas. Particularmente en *B. appendiculata*, la existencia de 12 polinias ha sido uno de los caracteres que permiten su diferenciación de *B. cucullata*.

RECONOCIMIENTO DEL GÉNERO

Las plantas de *Brassavola* pueden ser reconocidas por ser principalmente epifitas, en pocos casos litófitas, con pseudobulbos teretes, de 3-6 entrenudos, las hojas erectas o péndulas, teretes, semiteretes hasta planas, generalmente carnosas, ya que cumplen la función de almacenamiento de agua, (en ausencia de pseudobulbos globosos) los que les confiere en ocasiones mayor grado de plasticidad, condicionada a la disponibilidad de agua. Crecen individualmente sobre un tallo, combinado con inflorescencias terminales unifloras, fasciculadas o racemosas; con excepción de *B. acaulis* que presenta la inflorescencia lateral.

En la mayoría de las especies las inflorescencias son racemosas, sólo son fasciculadas en *B. appendiculata*, *B. cucullata* y *B. fasciculata*. Las flores son muy similares morfológicamente, son blancas a blanco-verdosas, los sépalos y pétalos ocasionalmente con tonalidades blanco-verdosas a blanco-amarillentas. Por otra parte las flores son muy fragantes durante la noche, por lo cual son conocidas comúnmente como "dama de noche" en diversos lugares del Neotrópico. El alargamiento del tubo floral o comúnmente llamado cuello, es un carácter típico del género que también comparte con las especies de *Rhyncholelia*. En general las hojas de *Brassavola* pueden ser confundidas con hojas de las especies del género Neotropical *Cohniella* Pfitzer, sin embargo, son fácilmente diferenciables por la presencia de un pseudobulbo pequeño, subsférico, y la presencia de flores amarillas de aspecto malpigiáceo en *Cohniella*.

También podrían confundirse algunas especies de *Brassavola* con la especie *Scaphyglottis reflexa* Lindl., de amplia distribución en el Neotrópico, que presenta hojas teretes, angostas, carnosas, y pseudobulbos delgados, con flores terminales, no obstante pueden diferenciarse, por el crecimiento continuo de los tallos, originándose los tallos nuevos sobre los viejos y las flores dispuestas en fascículo. Otro género, con el que podría ser confundida *Brassavola*, pero, que tiene distribución restringida en el sur de América, es *Scuticaria* Lindl., que al igual que los casos anteriores presenta hojas cilíndricas, carnosas, muy largas, colgantes como es el caso de *Scuticaria steelei* Lindl., o

hojas cortas, erectas como *Scuticaria irwiniana* Pabst, pero, estos géneros pueden diferenciarse por sus inflorescencias unifloras y su morfología floral.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

Brassavola es un género neotropical, que se distribuyen desde México (24°, N Tamaulipas en el Golfo de México y 21°, Nayarit en la Costa Pacífico) hasta el Norte de Argentina (-28°, S Corrientes), y en las Antillas Menores.

Crece principalmente en tierras bajas en una amplia diversidad de hábitats. En vegetación costera rocosa, entre las fisuras de las piedras, en barrancas frente al mar, vegetación de “playa” frecuentemente creciendo sobre *Cocos nucifera* L. Sabanas de pinos de la costa; en la Costa Atlántica, en Belice y Nicaragua. Bosques pantanosos de manglar a lo largo de las costas de Atlántico y del Pacífico, y en planicies aluviales deltaicas de los ríos. Matorrales secundarios, con árboles dispersos, arbustos en mayor cantidad, presencia de herbáceas, abundancia de trepadoras y en general especies heliófilas. Selvas bajas perennifolias, con árboles de 3-15 m de altura, con inundación permanente, en clima cálido húmedo y subhúmedo; en selvas baja subperennifolia, árboles de 4-12 m de alto, con el 25 al 50% de sus componente perdiendo las hojas en la época seca; se desarrolla en zonas con clima cálido húmedo a subhúmedo, se inundan en la época de lluvias, pero se secan totalmente en la época seca. Selvas de galería, localizadas a lo largo de los márgenes de los ríos. Bosques de pino encino, con comunidades diversas especies de *Pinus spp.* (pino) y *Quercus pp.* (encino). Valles secos interandinos, con presencia de matorrales espinosos y cactáceas. Bosques lluviosos, en la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. En selva tropical húmeda amazónica. En vegetación de igapó o bosques permanentemente inundados por ríos de aguas negras en el Amazonas.

Las especies de *Brassavola* crecen en una amplia variedad de formaciones de vegetación a amplios rangos altitudinales, desde los 0 msnm hasta 50 – 1300 (-1820) msnm (Figura 1). De todas las especies del género, *B. nodosa* presenta el mayor rango altitudinal de crecimiento.

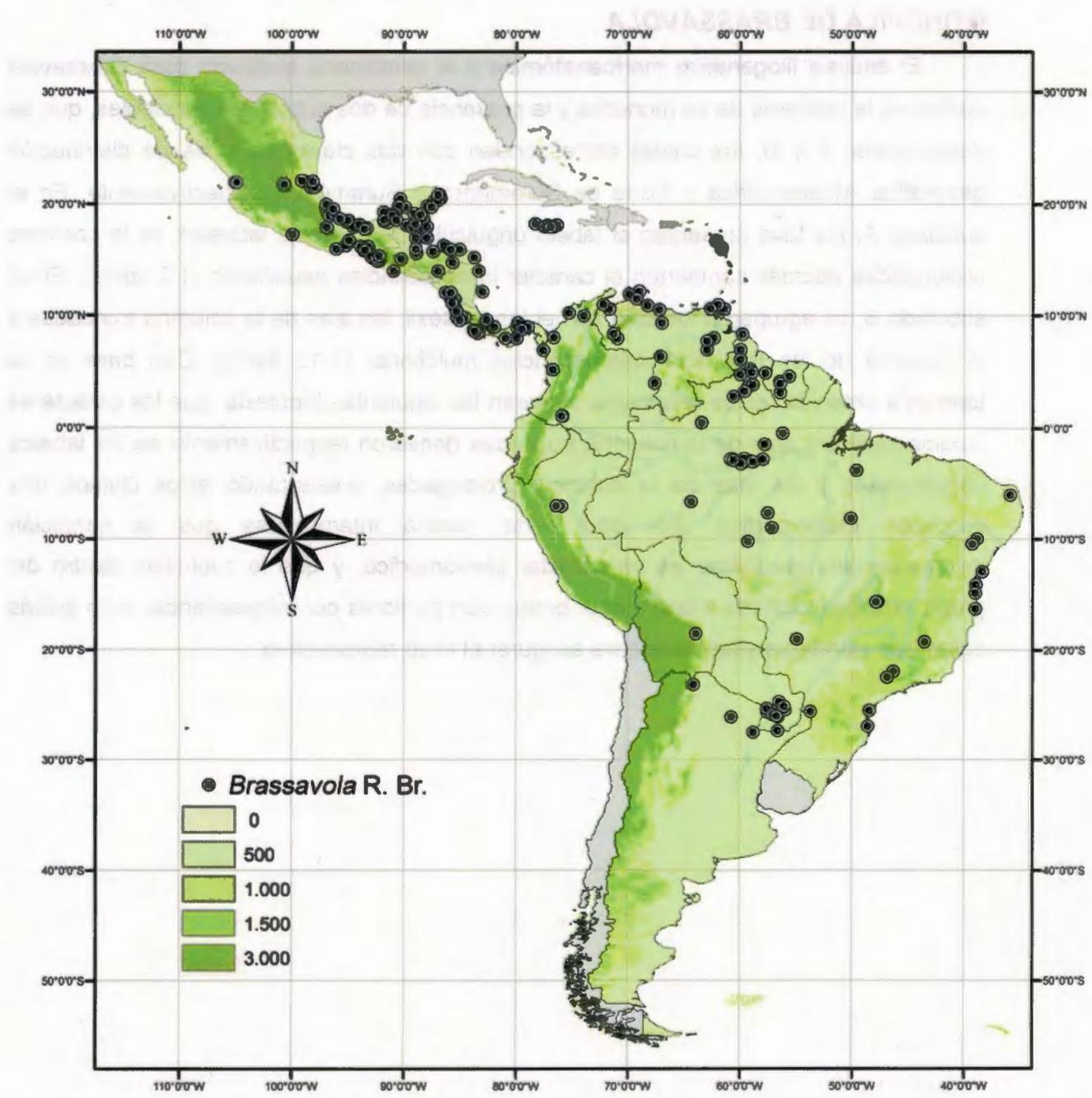


Figura 1. Mapa de distribución geográfica de *Brassavola R. Br.*

MONOFILA DE *BRASSAVOLA*

El análisis filogenético morfoanatómico y el combinado realizado para *Brassavola* corroboró la hipótesis de su monofilia y la presencia de dos subclados principales, que se denominaron A y B, los cuales corresponden con dos claros patrones de distribución geográfica, Mesoamérica y Norte de Suramérica y Suramérica respectivamente. En el subclado A, los taxa presentan el labelo unguiculado y las alas laterales de la columna prolongadas además comparten el carácter inflorescencias paucifloras (1-3 flores). En el subclado B, se agruparon los taxa con el labelo sésil, las alas de la columna truncadas y la mayoría de los taxa con inflorescencias multifloras (3-15 flores). Con base en la topología obtenida, estos resultados sugieren las siguientes hipótesis: que los caracteres labelos sésiles y alas de la columna truncadas derivaron respectivamente de los labelos unguiculados y las alas de la columna prolongadas, presentando estos últimos una condición plesiomórfica. Por otra parte, podría interpretarse que la condición inflorescencias paucifloras es un carácter plesiomórfico, y que la evolución dentro del grupo está direccionada a una mayor producción de flores por inflorescencia; esto quizás como una estrategia adaptativa para asegurar el éxito reproductivo.



PARTE II

TRATAMIENTO TAXONÓMICO DE *BRASSAVOLA* R. BR.

Brassavola R. Br., Hort. Kew. 5:216. (1813). TIPO: *Brassavola cucullata* (L.) R. Br. *nomen conservandum*.

Brassavolaea Spreng., *Genera Plantarum* 676. 1831. TIPO: *Brassavola tuberculata* Hook, Botanical Magazine 56, t. 2878, 1829.

Lysimnia Raf., Fl. Tellur. 4: 43. 1836 [1838]. TIPO: *Brassavola tuberculata* Hook, Botanical Magazine 56, t. 2878, 1829.

Tulexis Raf., Fl. Tellur. 4: 42. 1836 [1838]. TIPO: *Brassavola cordata* Lindl., Edwards's Botanical Register 22, t. 1913. 1836.

Hierbas epífitas o litófitas, 10 – 70 cm de largo, generalmente erectas, a veces péndulas. **Seudobulbos** con 2 - 6 entrenudos, teretes en sección transversal, cubiertos con vainas papiráceas, cada tallo desarrolla solo una hoja. Hojas articuladas, carnosas, coriáceas, teretes, semiteretes a aplanadas, erectas a péndulas. **Inflorescencia** terminal, racemosa, muy variable en cuanto a número de flores, desde uniflora hasta 15 flores, pedunculadas en su mayoría o subsésil (*B. acaulis* Lindl.). Flores de 4 - 22 cm de diámetro, blancas, resupinadas. **Sépalos** libres, extendidos, linear a linear-lanceolado, falcados, ápice agudo a acuminado, blancos, verde pálido a verde-amarillento, en ocasiones con manchas purpura en el haz. **Pétalos** similares a los sépalos, frecuentemente más angostos y agudos y sin manchas purpura. **Labelo** sésil en la base de la columna o con una uña bien desarrollada de margen generalmente aserrado, la uña terminando abruptamente en una lámina expandida, de forma ovada, ovado-elíptica, obovada, cordiforme, pandurada (*B. amazonica*), trilobado (*B. appendiculata* y *B. cucullata*) ápice agudo hasta apiculado, los márgenes enteros o fimbriados, disco a veces presente, deltoide, verde a verde-amarillento. **Columna** erecta, sésil, recta o curvada, usualmente con dos alas falcadas en el margen inferior de cada lado, clinandrio fimbriado o tri-dentado, los dientes lineares, por lo general el diente central más largo y de ápice irregular; antera operculada, incumbente, bilocular, cada lóculo con divisiones inconspicuas longitudinales, polinios en la mayoría de las especies con ocho sólo 12 en (*B. appendiculata*), todos de igual tamaño, o dos pares largos y dos pares cortos,

comprimidos lateralmente, duros, cerosos, estigma ventral, róstelo transverso. **Ovario** tubular, obcónico a fusiforme, internamente un nectario floral, alargado, denominado cunículo. **Cápsula** erecta o péndula, elipsoidal a largamente fusiforme, a veces apiculada.

Basado en la revisión táxonómica aquí realizada se reconocen 15 especies para el género *Brassavola*.

CLAVE PARA LAS ESPECIES DE *BRASSAVOLA*

- | | | |
|------|---|--------------------------------|
| 1a. | Labelo prolongado en la base, formando una uña de más de 1 cm de largo, que envuelve a la columna. | 2 |
| 1b. | Labelo sésil ó con una uña muy corta que no excede los 0.3 cm largo. .. | 7 |
| 2a. | Inflorescencia lateral, originándose de la base del rizoma, hojas teretes... | <i>B. acaulis</i> |
| 2b. | Inflorescencia terminal, recemosa, originándose entre el extremo distal del tallo y la base de la hoja. | 3 |
| 3a. | Plantas con hojas teretes a semiteretes; inflorescencia fasciculada; labelo trilobado, margen fimbriado. | 4 |
| 3b. | Plantas con hojas planas; inflorescencia recemosa; labelo ovado a cordiforme, margen entero. | 5 |
| 4a. | Inflorescencia uniflora; inicio del lóbulo medio del labelo con márgenes eroso-dentado; polinias 8. | <i>B. cucullata</i> |
| 4b. | Inflorescencia paucifloras (1- 3), excepcionalmente 5 - 6; inicio del lóbulo medio del labelo con el margen entero; polinias 12. | <i>B. appendiculata</i> |
| 5a. | Inflorescencia multifloras (7 - 15); labelo cordiforme. | <i>B. subulifolia</i> |
| 5b. | Inflorescencia pauciflora (1 - 3); labelo obovado a ovado acuminado. | 6 |
| 6a. | Plantas compactas, con pseudobulbos de 1-3 entrenudos. Hojas semiteretes con el envés convexo y el haz acanalado, a veces ligeramente aplanadas. Inflorescencias de 8.5-15.5 cm largo. | <i>B. nodosa</i> |
| 6b. | Plantas disgregadas, con pseudobulbos de 2-3 (-4) entrenudos. Hojas más o menos planas, longitudinalmente acanalada en el haz, laxamente convexa en el envés. Inflorescencias de 8.7-24 cm largo. | <i>B. grandiflora</i> |
| 7a. | Labelo con el margen fimbriado. | 8 |
| 7b. | Labelo con el margen entero. | 10 |
| 8a. | Labelo pandurado, columna de 0.8 – 0.9 cm largo; con 3 dientes apicales, uno central prominente, rectangular, de ápice irregular y dos dientes laterales fimbriados. | <i>B. amazónica</i> |
| 8b. | Labelo ovado-acuminado a angosto elíptico; columna 0.9-1.5 cm de largo; con 3 dientes centrales de ápice irregularmente fimbriado. | 9 |
| 9a. | Inflorescencia con 7 – 12 (-18) flores, de 4-5 cm de diámetro; labelo de 1.5 – 2.2 cm largo x 0.8 – 1.1 cm ancho. | <i>B. martiana</i> |
| 9b. | Inflorescencia con 3 - 6 flores, de 8 – 9 cm de diámetro, labelo de 3 - 4 cm largo x 1 – 2 cm ancho. | <i>B. angustata</i> |
| 10a. | Inflorescencia fasciculada. | <i>B. fasciculata</i> |
| 10b. | Inflorescencia racemosa. | 11 |
| 11a. | Hojas planas; flores de 6 - 7 cm de diámetro; labelo obovado. | <i>B. ceboletta</i> |
| 11b. | Hojas teretes, flores de 8 – 11 cm de diámetro; labelo ovado a elíptico-ovado. | 12 |
| 12a. | Labelo subsésil o con una uña corta de 2 mm largo; columna con un diente central de ápice irregular, alas laterales prolongadas, falcadas. .. | <i>B. ovaliformis</i> |
| 12b. | Labelo sésil; columna con 3 dientes centrales de ápice irregular, alas laterales no prolongadas. | 13 |
| 13a. | Flores con el ápice del labelo truncado. | <i>B. retusa</i> |
| 13b. | Flores con el ápice del labelo agudo a cortamente apiculado. | 14 |
| 14a. | Inflorescencia multifloras (4 -) – 8 – (-15); sépalos y pétalos con venación reticulada; columna 0.5 - 1.1 cm largo; con 3 dientes centrales de ápice irregular, fimbriado. | <i>B. tuberculata</i> |
| 14b. | Inflorescencia pauciflora (1 - 3); sépalos y pétalos con venación paralela; columna 1.4 - 2 cm largo; con un diente central prolongado, de ápice irregular y 2 dientes laterales de ápice fimbriado. | <i>B. fragrans</i> |

1. ***Brassavola acaulis*** Lindl. y Paxton., Paxt. Fl. Gard. 2: 152, f. 216. 1851. *Bletia acaulis* (Lindl. y Paxton) Rchb. f., Ann. Bot. Syst. 6: 435. 1862. TIPO: Central America, G. U. Skinner s.n. (Holotipo: K! - L). (Figura 2).

Brassavola lineata Hook. f., Bot. Mag. 79: t. 4734. 1853. *Bletia lineata* (Hook.) Rchb. Walp. Ann. Bot. 6: 435. 1861. TIPO: Central America, *sine coll* (Holotipo: K!) con identificación en el ejemplar (KEW-9161).

Brassavola mathieuana Klotzsch., Allg. Gartenz, xxi., p. 290. 1853. TIPO: Central America, L. Mathieu s.n. (W).

Plantas epífitas o litófitas, de 50 – 70 cm largo, rizoma alargado, 0.4 – 0.5 cm largo. **Seudobulbos** fusiformes, teretes, delgados, 2.5 – 7.5 cm largo x 0.5 – 2 cm ancho, erectos, 3 – 4 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, a veces deciduas, de 1.5 – 9.8 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. **Hojas** semiteretes, acanaladas ventralmente, péndulas, carnosas, 40 – 60 cm largo x 0.5 – 0.7 cm ancho, ápice agudo, base terete. **Inflorescencia** uniflora a veces biflora, colgante, de 2 – 5 cm largo, originándose de la base del rizoma; ovario obcónico, tubular, cortamente pedicelado, 5 – 6.5 cm largo x 0.4 cm ancho, brácteas florales papiráceas, cupuliformes, 0.4 – 0.9 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de 16 cm de diámetro, blancas. **Sépalos** laterales linear-lanceolados, 7.5 – 7.9 cm largo x 0.3 – 0.5 cm ancho, de ápice agudo, sépalo dorsal linear-lanceolado, de 6.5 – 7.7 cm largo x 0.5 cm ancho, generalmente sépalos púrpura en el envés, **Pétalos** linear-lanceolados, de 7 - 7.5 cm largo x 0.4 cm ancho; **Labelo** oval, 5 – 7 cm largo x 3 – 4 cm ancho, ápice cortamente acuminado, base unguiculada de 2 cm largo, margen entero, lámina del labelo parcialmente unido a la columna; **Columna** claviforme, 0.8 cm largo, recta, clinandrio con un diente central prominente de 0.4 cm largo, rectangular y de ápice irregular, y 2 alas laterales, falcadas de ápice agudo; antera sub-rectangular, 0.5 cm largo x 0.3 cm ancho, 8 polinias, de igual tamaño. **Cápsula** no disponible.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *B. acaulis*, es una especie muy distintiva dentro del género por sus hojas semiteretes, péndulas y su flor solitaria originándose de un pseudobulbo abortivo, lo cual le da su aspecto de inflorescencia lateral; este carácter lo comparte con otros miembros de la subtribu Laeliinae (*Cattleya walkeriana* Gardner, *Epidendrum purpurascens* H. Focke y *E. stamfordianum* Bateman). En el resto de las especies de

Brassavola, la inflorescencia es terminal, naciendo en el ápice del pseudobulbo junto a la base de la hoja.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: De acuerdo a Withner (2007), aparentemente *B. acaulis* fue enviada desde Guatemala por Skinner al Royal Horticultural Society en Londres. En el protólogo y en el ejemplar tipo no se indica con precisión la localidad, sólo se hace referencia a Centro América, por otra parte, es dudosa la posible localidad tipo sugerida por Withner, debido a que no hay registros de herbario de *B. acaulis* para Guatemala. Jones (1975) estableció la sección Lateriflorae, donde incluyó a *B. acaulis* y *B. lineata*. En este trabajo *B. lineata* es considerada un sinónimo de *B. acaulis*.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en el análisis morfoanatómico *B. acaulis* es parte del clado mesoamericano; comparte con los miembros de este grupo la presencia de alas de la columna extendidas, es la especie hermana de *B. nodosa*, con la que comparte la presencia de puntos morados en la base del labelo y la presencia de papilas en la cutícula foliar.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: *B. acaulis* se distribuye en bosque lluvioso, en la vertiente del Pacífico de la Cordillera de Talamanca, Fila las Cruces en Costa Rica entre 1000 - 1300 m.s.n.m y en Panamá en bosque húmedo tropical y selvas de galería entre 108 - 140 msnm Algunos autores señalan una distribución más amplia, desde Panamá hasta México, sin embargo no se han observado registros de herbario, que avalen esta amplia distribución. Así se tiene que Withner (1998), con base en fotografías de Alfred B. Lau citó la presencia de *B. acaulis* en las montañas de Chiapas. Por otra parte, Hágsater *et al.* (2005) señalaron que ha sido citada para Belice y Guatemala, sin embargo, no hay evidencias de colectas de esta especie en México. Además, para la Flora de Nicaragua, no se cita su presencia, pero, consideran que posiblemente pueda estar presente. (Figura 3).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: COSTA RICA: SAN JOSÉ: Vertiente, Pacífico, Cordillera de Talamanca, S. Fila Costeña (Fila Cruces), R.L. Rodríguez 1170 (USJ). Parque Internacional La Amistad, Septiembre 1987, R. Campos 51 (USJ). PANAMÁ: CHIRIQUÍ, Balboa Canal Zone, 4000 ft., January 1919, C. W. Powell 102 (AMES, 3-dupl.) Chiriquí,

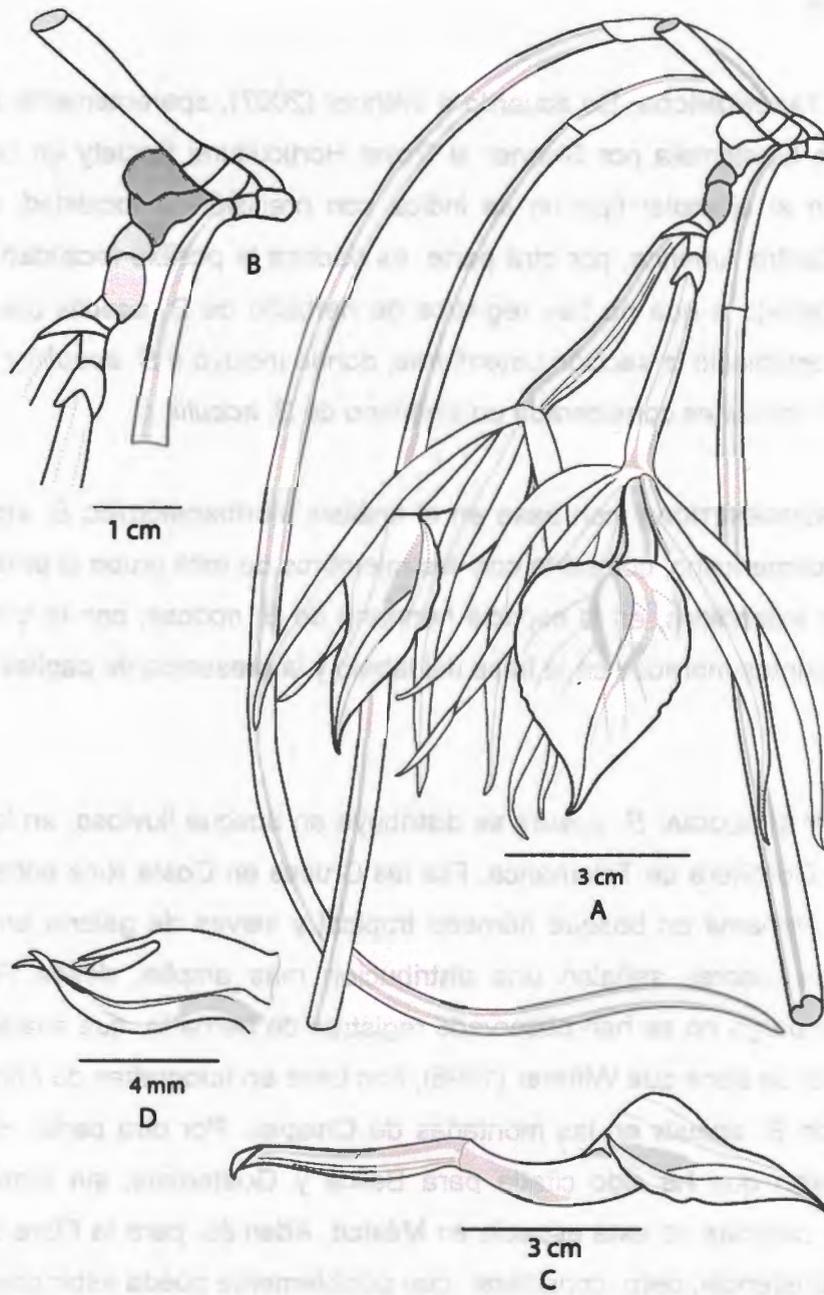


Figura 2. *Brassavola acaulis* Lindley y Paxton. Redibujado y modificado a partir de la fig. 216 en Paxt. Fl. Gard. 2: 152. 1851. A. Hábito. B. Detalle del nudo donde se origina la flor. C. Flor vista lateral. D. Detalle de la columna. Ilustración por William Cetzal-ix.

1941, *Ruth Dowell s.n.*, (AMES-61481); Chiriquí, 4000 ft. 20 May 1938, *M. E. Davidson 683* (AMES, 2-dupl.); *O. Ames s.n.* (AMES-4265); *H. Reichenbach s.n.* (W-24801); *H. Reichenbach s.n.* (W-29371).

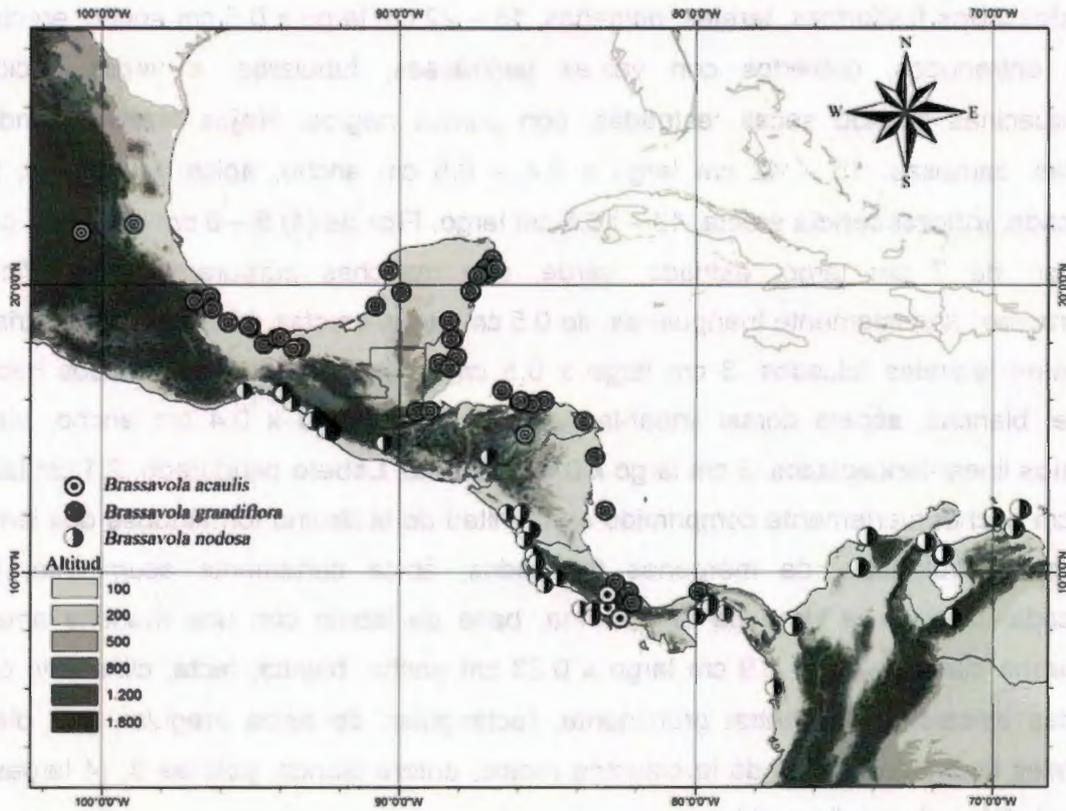


Figura 3. Mapa de distribución geográfica de *Brassavola acaulis*, *B. grandiflora*, y *B. nodosa*.

2. ***Brassavola amazonica*** Poepp. y Endl., Nov. Gen. Sp. Pl. 2: 3. 1836. *Bletia amazonica* (Poepp. y Endl.) Rchb. f., Ann. Bot. Sys. 6: 434. 1862. TIPO: BRASILIA. *Crescit in arboribus validioribus ad littora lacus Egensis flumini amazonum contermini. Poeppig y Endlich s.n.* (Holotipo: WI). (Figura 4).

Plantas epífitas, 30 – 64 cm largo, erectas o péndulas; rizoma globoso, rastrero. Seudobulbos fusiformes, teretes, delgados, 15 – 22 cm largo x 0.5 cm ancho, erectos, 3 – 4 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, a veces deciduas, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. Hojas teretes, péndulas, rígidas, carnosas, 15 – 42 cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho, ápice acuminado, base truncada. Inflorescencia erecta, 10 – 16.5 cm largo. Flor de (4) 6 – 9 cm diámetro; ovario tubular, de 7 cm largo, estriado, verde, con manchas púrpura; brácteas florales papiráceas, angostamente triangulares, de 0.5 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. Sépalos laterales falcados, 3 cm largo x 0.5 cm ancho, ligeramente torcidos hacia el ápice, blancos, sépalo dorsal linear-lanceolado, 3 cm largo x 0.4 cm ancho, blanco. Pétalos linear-lanceolados, 3 cm largo x 0.4 cm ancho. Labelo pandurado, 2.1 cm largo x 0.9 cm ancho, fuertemente comprimido en la mitad de la lámina formándose dos láminas elípticas-subrotundas, de márgenes fimbriados, ápice cortamente acuminado, base truncada, unida a la base de la columna, base de labelo con una mancha amarilla. Columna clavada, 0.8 – 0.9 cm largo x 0.23 cm ancho, blanca; recta, clinandrio con 3 dientes apicales, uno central prominente, rectangular, de ápice irregular, y 2 dientes laterales fimbriados; lados de la columna rectos; antera blanca, polinias 8, (4 largas y 4 cortas). Cápsula no disponible.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *B. amazonica* se distingue de *B. martiana* Lindl., y *B. angustata* por presentar el labelo pandurado. Esta especie ha sido poco colectada, y no es común en cultivo, por lo que se conoce muy poco. (Cuadro 7).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Generalmente esta especie ha sido considerada como sinónimo de *B. martiana* Lindl, por la similitud morfológica del labelo fimbriado y la forma de las hojas. En la lista de especies de Orquídeas del Parque Nacional Noel Kempff, se cita la presencia de *B. martiana*, sin embargo, realmente corresponde a *B. amazonica*.

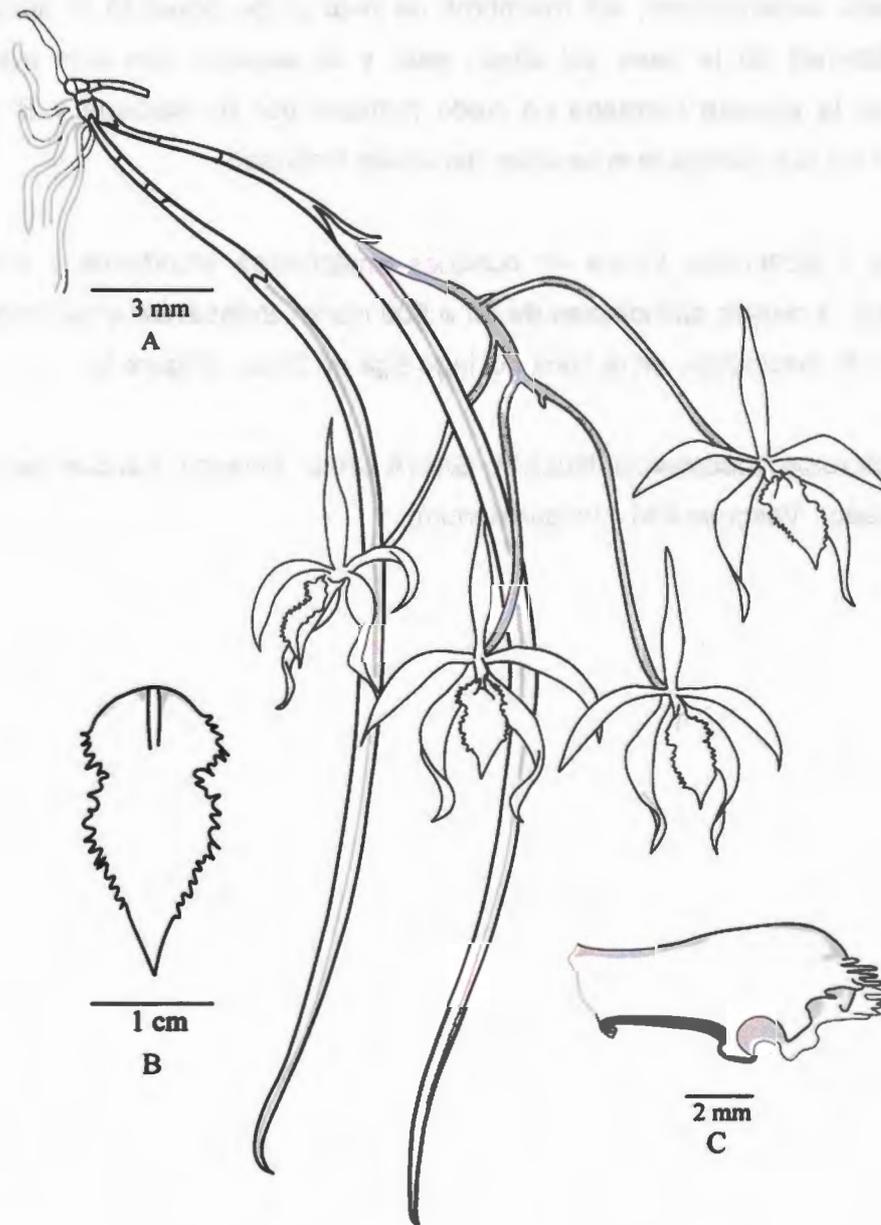


Figura 4. *Brassavola amazonica* Poepp. & Endl. **A.** Hábito. **B.** Detalle del labelo. **C.** Vista lateral de la columna. Redibujado y modificado a partir de Vásquez 940 (Herbarium Vasquezianum). Ilustración por William Cetzal-Ix.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en el análisis morfoanatómico *B. amazonica*, es parte del clado suramericano, los miembros de este grupo presenta el ápice del fruto apiculado, además de la base del labelo sésil y la columna con alas truncadas. *B. amazónica* es la especie hermana de clado formado por *B. martiana* y *B. angustata*, especies con las que comparte el carácter del labelo fimbriado.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: Crece en bosques amazónicos inundados y ribereños en Bolivia y Brasil, a rangos altitudinales de 60 a 500 msnm *Brassavola amazonica* crece en simpatria con *B. fasciculata*, en la zona del lago Ega en Brasil. (Figura 5).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BOLIVIA: SANTA CRUZ: Velasco: Parque Nacional "Noel Kempff Mercado", *Vásquez 940* (*Vasquezianum*).

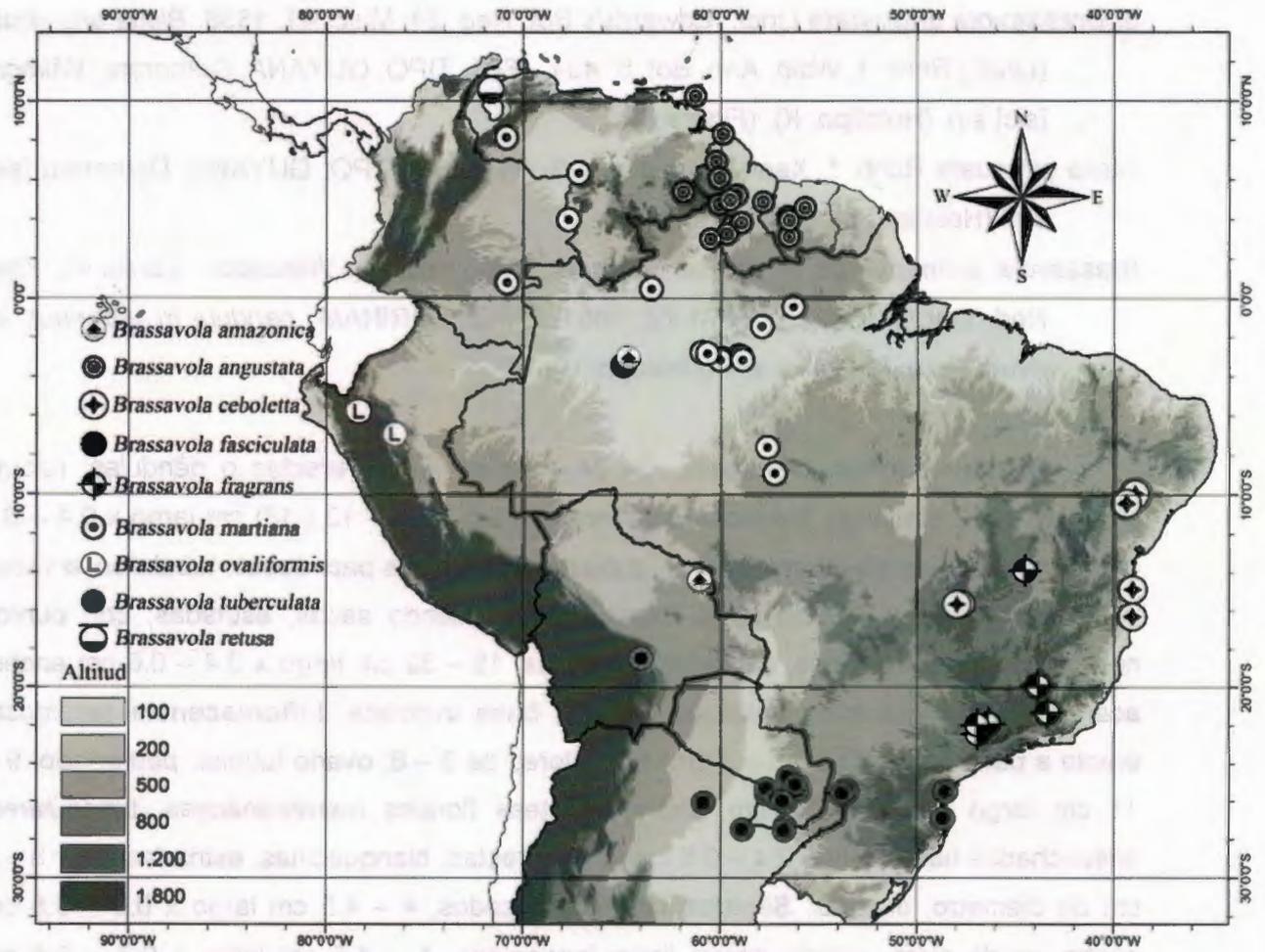


Figura 5. Distribución geográfica de *Brassavola amazonica*, *B. angustata*, *B. ceboletta*, *B. fasciculata*, *B. fragrans*, *B. martiana*, *B. ovaliformis*, *B. tuberculata* y *B. retusa*.

3. ***Brassavola angustata*** Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: Misc. 41. 1838. *Bletia angustata* (Lindl.) Rchb. f. Walp. Ann. Bot. 6: 434. 1861. TIPO: GUYANA, Demerara, *Wilmore* [sic] s.n. (Holotipo: K). (Figura 6).

Bletia attenuata Rchb. f. Xenia Orchidacea 2: 64. 1863. TIPO: GUYANA, Demerara [sic] s.n. (Holotipo: K). [fide Lindl.].

Brassavola surinamensis H. Focke., Tijdschr. Wis- Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 4: 71-72. 1851. TIPO: SURINAM. *pendula in arboribus ad rivum Para*. H. Focke s.n. (Holotipo: U).

Plantas epífitas, cespitosas, de 24 -- 58 cm largo, erectas o péndulas; rizoma globoso, 1 – 2 cm largo. **Seudobulbos** teretes, (5.5-) 7.5 – 13 (-18) cm largo x 0.4 – 0.7 cm ancho, erectos, (3-) 4 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, a veces deciduas, de 1.5 – 12 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. **Hojas** semiteretes, carnosas, péndulas, 15 – 32 cm largo x 0.4 – 0.6 cm ancho, acanaladas ventralmente, ápice acuminado, base truncada. **Inflorescencia** racemosa, erecta a péndula, de (3.5-) 5 – 7 cm largo, flores de 3 – 6; ovario tubular, pedicelado, 9 – 11 cm largo x 0.2 – 0.3 cm ancho, brácteas florales membranáceas, triangulares, ensanchadas basalmente, 0.4 – 0.5 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** 8 – 9 cm de diámetro, blancas. **Sépalos** laterales falcados, 4 – 4.5 cm largo x 0.2 – 0.5 cm ancho, verde claro, sépalo dorsal linear-lanceolado, 4 – 4.5 cm largo x 0.3 – 0.4 cm ancho, verde pálido. **Pétalos** linear-lanceolados, de 3.5 – 4.5 (6-) cm largo x 0.3 – 0.5 cm ancho. **Labelo** de 3 – 4 cm largo x 1 – 2 cm ancho, angosto-elíptico, ápice cortamente acuminado, base subcuadrada de 0.3 cm largo, en la base del labelo un callo deltoide proyectado hacia la vena media, base del labelo blanco con una mancha amarilla, unida a la base de la columna, márgenes fimbriados. **Columna** clavada, 1.2 – 1.5 cm largo, blanca; recta, clinandrio con tres dientes centrales, fimbriados, 0.1 cm largo, lados de la columna trancos; antera sub-cuadrada 0.4 cm largo x 0.2 cm ancho, 8 polinias (4 largas, 4 cortas). **Cápsula** elíptica de 3 – 4 cm largo x 1 – 2.1 cm ancho, péndula, apiculada (5-) 7 – 8 cm, pedúnculo de 1 cm.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *B. angustata* se distingue de *B. amazonica* por la forma del labelo angosto-elíptico (vs. pandurado) y de *B. martiana* se diferencia por presentar menor

número de flores 3 – 6 (vs. 7 – 12 (-18)) y más grandes 8 – 9 cm diámetro (vs. 4 – 5 cm).
Cuadro 7.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: frecuentemente se ha considerado a *B. angustata* como sinónimo de *B. martiana*, sin embargo, los caracteres diagnósticos de *B. angustata* se mantienen en poblaciones restringidas al noroeste de Suramérica, específicamente en Venezuela, Guyana, Surinam y fuera del continente en Trinidad y Tobago. En Boggan *et al.*, (1997), se incluye a *B. martiana* en el "Checklist of the Plants of the Guianas", pero es una identificación errada, debido a que realmente se trata de *B. angustata*. Reichenbach (1874) hizo mención en *Xenia Orchidaceae*, a la especie *B. attenuata* Lindl., publicada en B. Reg. XXIV.1838. Misc. 6. sin embargo, en dicha referencia Lindley describió la especie *B. angustata*, por consiguiente, el nombre mencionado por Reichenbach se trata de un error.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: *B. angustata* es parte del clado suramericano, es la especie hermana de *B. martiana*, comparten la presencia del labelo fimbriado, la base del labelo sésil y la columna con alas laterales extendidas.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: esta especie se distribuye en Trinidad y Tobago, Venezuela, Guyana, Surinam y norte de Brasil en el estado Roraima. Crece en selvas ribereñas y selvas lluviosas desde 0 – 250 msnm En Venezuela se restringe al suroeste del estado Bolívar al sur del país. En la Guyana se distribuye al norte y centro en tierras bajas en los márgenes de ríos y al sureste de Guyana, se restringe su distribución a los márgenes de Gran Savana Rupununi. En Brasil, se conoce de una colección del estado Roraima, en márgenes de río Caomé. (Figura 5).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BRASIL: BOA VISTA: Entrada BR 174, Boa Vista-Venezuela. Na beira do rio Caomé lado direito, 5 August 1986, *J. A. Silva et al. 638*, (NY).
GUYANA: CUYUNI-MAZARUNI: ESEQUIBO RIVER, W bank, Wolga 1 km S, to lower 0.5 Km of Kamwatta Creek. 06° 27' N, 58° 36'W, 0-5 m.s.n.m, 1 April 1993, *Henkel et al. 1845* (NY);

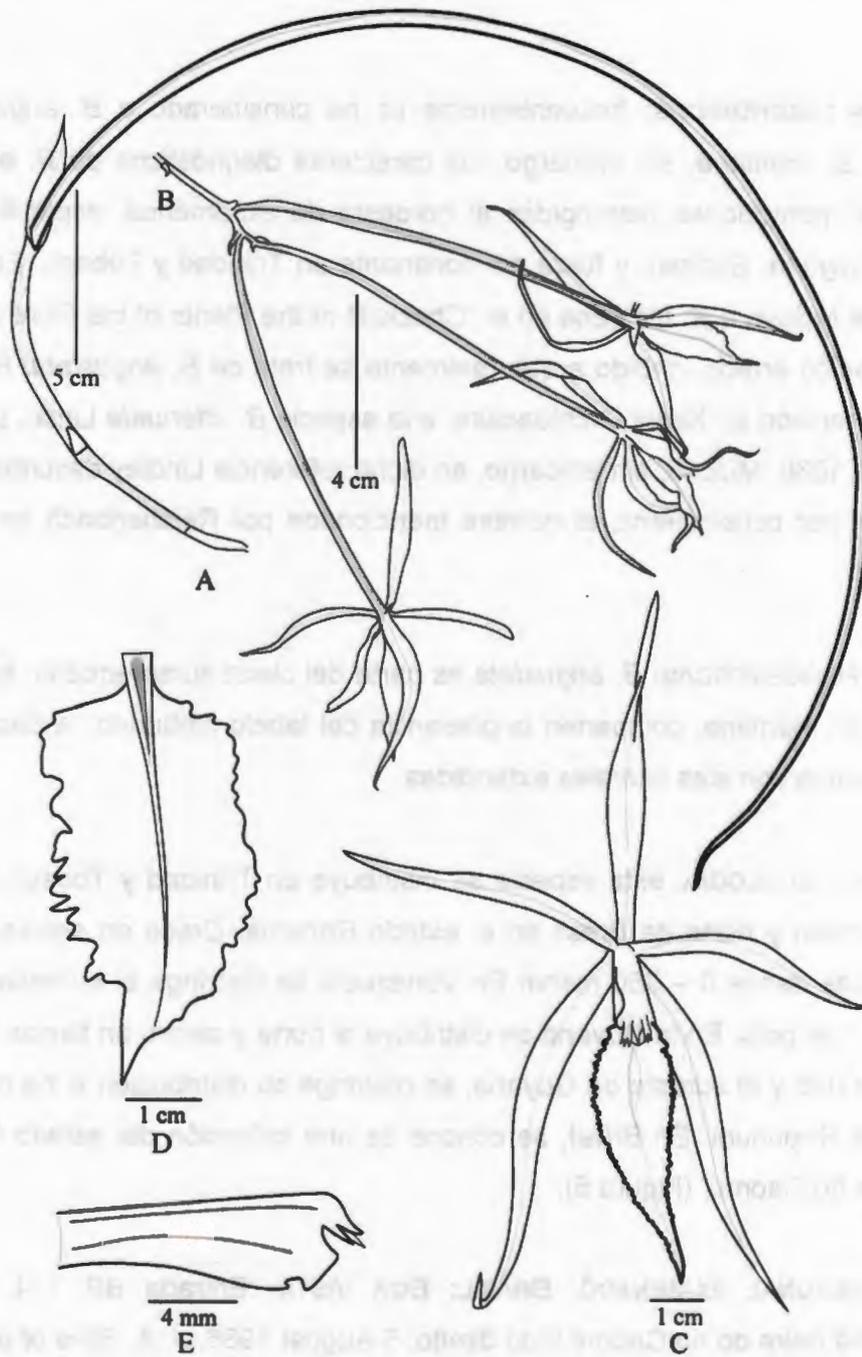


Figura 6. *Brassavola angustata* Lindl. **A.** Hábito. **B.** Detalle de la inflorescencia. **C.** Vista frontal de la flor. **D.** Detalle del labelo. **E.** Vista lateral de la columna. **A, B y C** Basado en el material tipo. **D y E** basado en *Henkel 1845* (NY). Ilustración por William Cetzal-ix

Esequibo River, W bank, Wolga 1 km S, to lower 0.5 Km of Kamwatta Creek. 06° 27' N, 58°, 36'W, 0 to 5 msnm, 1 April 1993, *Henkel et al. 1845* (US); Tumaturi, June 18-July 81921, *H.A. Gleason 03* (NY); Zuid River, 3° 20' N, 56° 49' W – 3° 10' N, 56° 29' W, Lucie Rivier, 220 msnm, 18 September 1963, *H.S. Irwin, G.T. Prance, T.R. Soderstrom, N. Holmgren 55859* (NY); Basin of Rupununi River: Karenambo, Lat. about 3° 45' N. 9-13 October 1937, *A.C. Smith 2249* (AMES, K, NY); Rupununi River; Monkey Pond landing SW of Mt. Makarapan 3° 53' N, 58° 55' W, Enero 1989, *Maas, P. J.M.; J. Koek-N., h. Lall, B.J.H. ter Welle, L.Y.Th. Westra 7374*, (NY); Rupununi River; Monkey Pond landing, SW of Mt. Makarapan 3° 53' N, 58° 55' W, Enero 1989, *Maas, P. J.M.; J. Koek-N., H. Lall, B.J.H. ter Welle, L.Y.Th. Westra 7374*, (US); EAST BERBICE-CORENTYNE: Corentyne River; Marabunta Creek, 04° 56' N, 57° 49' W, 25 msnm 25 March 1995, *Mutchnick, P. 1038* (NY); Corentyne River; Marabunta Creek, 04° 56' N, 57° 49' W, 25 msnm 25 March 1995, *Mutchnick, P. 1038* (US); Around rapids and adjacent forest, vicinity Falls Camp, 2 km above confluence with Lucie Rivier, 220 msnm 1 July 1963, *Bassett Maguire, K.P. Schulz, T.R. Soderstrom, Noel Holmgren 53903* (NY); Kanaku Mts., Moco Moco R. 03° 18' N, 059° 39'W, 150 msnm 19 July 1955, *M.J. Jansen-Jacobs, B.J.H. ter Welle, C. Simmons, A. Jacobs-Brouwer, V. James, R. Andrew 4572* (NY); Kanaku Mts., Moco Moco R. 03° 18' N, 059° 39'W, 150 msnm 19 July 1955, *M.J. Jansen-Jacobs, B.J.H. ter Welle, C. Simmons, A. Jacobs-Brouwer, V. James, R. Andrew 4572* (US). POTARO-SIPARUNI: Iwokrama rainforest reserve, Essequibo River, between Pisham Falls y Tiger Creek, 04° 27' N, 58° 28' W, 60-65 msnm 7 October 1995, *Clarke, D. 386* (NY); Essequibo River, 0-5 Km N of Tiger Creek, 04° 32' N, 58° 35' W, 60 msnm 3 October 1996, *Clark, D. 2760* (US-2dupl.); Northwest district: Waini River, 2 February 1922, *J.S. de la Cruz 1253*; Bank of the Potaro river, Tumatumari, 4-6 July 1921, *H.A. Gleason 316* (NY); Bank of the Potaro river, Tumatumari, 4-6 July 1921, *H.A. Gleason 316* (US); Ilustración, *Reichenbach s.n.* (W-29374); Pakaraima Mtns; Upper Ireng River, 04° 48'N, 60° 02'W, 750 m, 24 July 1994, *Henkel, T.W. 5855* (US). UPPER DEMERARA-BERBICE: Berbice River; Cuyae Lake, 05° 01'N, 58° 14'W, 50 msnm 4 May 1995, *Mutchnick, P. 1313* (US). SURINAME: Inter flum, Coppename dextrum et montes Emma dictos 4° 10' N, 56° 20' W, 13 May 1963, *J. G. Wessels Boer 1364* (NY); *Wullschlaegel s.n., Reichenbach s.n.* (W-25630). TRINIDAD Y TOBAGO: 24 June 1918, *W. E. Broadway s.n.* (NY). VENEZUELA: BOLÍVAR: Distr. Piar 450 msnm 24 November 1958, *O. Renz 9631* (RENZ); *Reichenbach s.n.* (W-17701);

Reichenbach s.n. (W-25631); Canaima, ilustración de Dusnterville y Garay (1959) pag 57;
Alto Río Paragua, Raudal del Perro, July 1943, *Cardona F.* 789 (US).

4. *Brassavola appendiculata* A. Rich. y H. G. Galeotti, Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 3. 3: 23. 1845. TIPO: MÉXICO. Cordillera Oaxaca, H.G. Galeotti 5089. (Holotipo: P!). (Figura 7).

Brassavola odoratissima Regel, Gartenflora 325, t. 33. 1852. (Holotipo: LE).

Brassavola cucullata var. *elegans* Schltr., Orchis 13. 46. 1919. (Holotipo: Probablemente B).

Planta epífita o litófito, 34 – 70 cm alto, colgante; rizoma rastrero, corto, de 0.6 – 1.3 cm largo. **Seudobulbos** fusiformes, teretes, delgados, (10) 15 – 23 cm largo, x 0.3 – 0.6 cm ancho, erectos, (3) 4 – 5 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, amplexicaules, a veces deciduas, 1.3 – 11 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. **Hojas** angostamente teretes, acanaladas ventralmente, rígidas, carnosas, (22) 24 – 30 cm largo x 0.2 – 0.4 cm ancho, ápice acuminado, base terete. **Inflorescencia** uniflora a veces bi-triflora rara veces 5 a 6 flores, colgante, 20 – 30 cm largo, sésil; ovario obcónico, tubular, 18.5 – 26 cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho, mucho más largo que los segmentos del perianto, brácteas florales papiráceas triangulares, amplexicaules, 1.5 – 3.5 (-5.5) cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de 14 – 22 cm diámetro, blanca, en ocasiones con las venas ligeramente verdes en los sépalos y pétalos y/o los márgenes amarillos. **Sépalos** extendidos, linear-lanceolados, sépalos laterales de 7 – 9 cm largo x 0.3 – 0.5 (-0.8) cm ancho, largamente acuminados; sépalo dorsal linear-lanceolado, (5.5-) 7 – 12 cm largo x (0.3-) 0.5 cm ancho. **Pétalos** falcados, 7.5 – 9 cm largo x 0.5 – 0.8 cm ancho. **Labelo** trilobado, 6 – 7.5 cm largo x 1 – 2 cm ancho, base unguiculada, la uña subcuadrada, corta, lóbulos laterales transversales elípticos, 1.3 – 1.5 largo, 0.7 – 2.6 cm ancho, eroso-dentados, lóbulo medio linear, largamente acuminado (4 cm largo), margen entero. **Columna** claviforme, de (1.4-) 1.7 – 2 cm largo, recta, clinandrio tridentado, 2 alas laterales, rectas con el ápice cortamente falcado; antera 0.4 cm largo x 0.3 cm ancho, 12 polinias. **Cápsula** elipsoidal, de 19 – 25 cm largo x 1.7 – 1.9 cm ancho, péndula, apiculada, pedúnculo de 1 – 2.5 cm largo, 6 costulada.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *B. appendiculata* es fácilmente reconocible por su inflorescencia de 2 a 3 flores, excepcionalmente con 5 - 6 flores, blancas, en ocasiones con márgenes amarillos en los sépalos y pétalos. El labelo es tripartido con los lóbulos

laterales eroso-dentados y el lóbulo central largamente acuminado. El canal nectarífero prolongado, muy visible en el fruto. Presenta 12 polinias, a diferencia del resto de las especies del género donde hay 8 polinias. Florece: entre los meses de mayo a octubre, con un máximo de floración de mayo a agosto, esto en contraposición de período de floración de *B. cucullata* de septiembre a mayo. (Cuadro 6).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Esta especie ha sido tradicionalmente considerada bajo el nombre *Brassavola cucullata* (L.) R. Br., sin embargo, luego de la revisión taxonómica aquí presentada, se esclarece que el nombre *Brassavola cucullata*, corresponde a las poblaciones provenientes de las Antillas Menores, descrito originalmente por Plumier (1703) (más adelante se discute la información al respecto). Por consiguiente, el nombre *Brassavola appendiculata* A. Rich. y Galeotti, corresponde a las plantas de labelo trilobado, lóbulos laterales erosos y lóbulo central largamente acuminado; con la presencia de 12 polinias, presente desde el Norte México hasta el Norte de Suramérica.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en el análisis morfoanatómico, *B. appendiculata*, forma parte del clado suramericano y es la especie hermana de *B. cucullata*, ambas comparten el tipo de inflorescencia fasciculada. Sin embargo, en el análisis combinado, *B. appendiculata*, es miembro del clado mesoamericano, siendo la especie más basal en el clado *Brassavola*.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: esta especie se distribuye desde el Norte México en el estado de San Luis Potosí hasta Nicaragua. Crece entre rangos altitudinales que oscilan entre los (0-) 50 – 700 (-1700) msnm abarcando selvas secas tropical, selvas mediana subperennifolia, selvas de galería, y encinar tropical. (Figura 8).

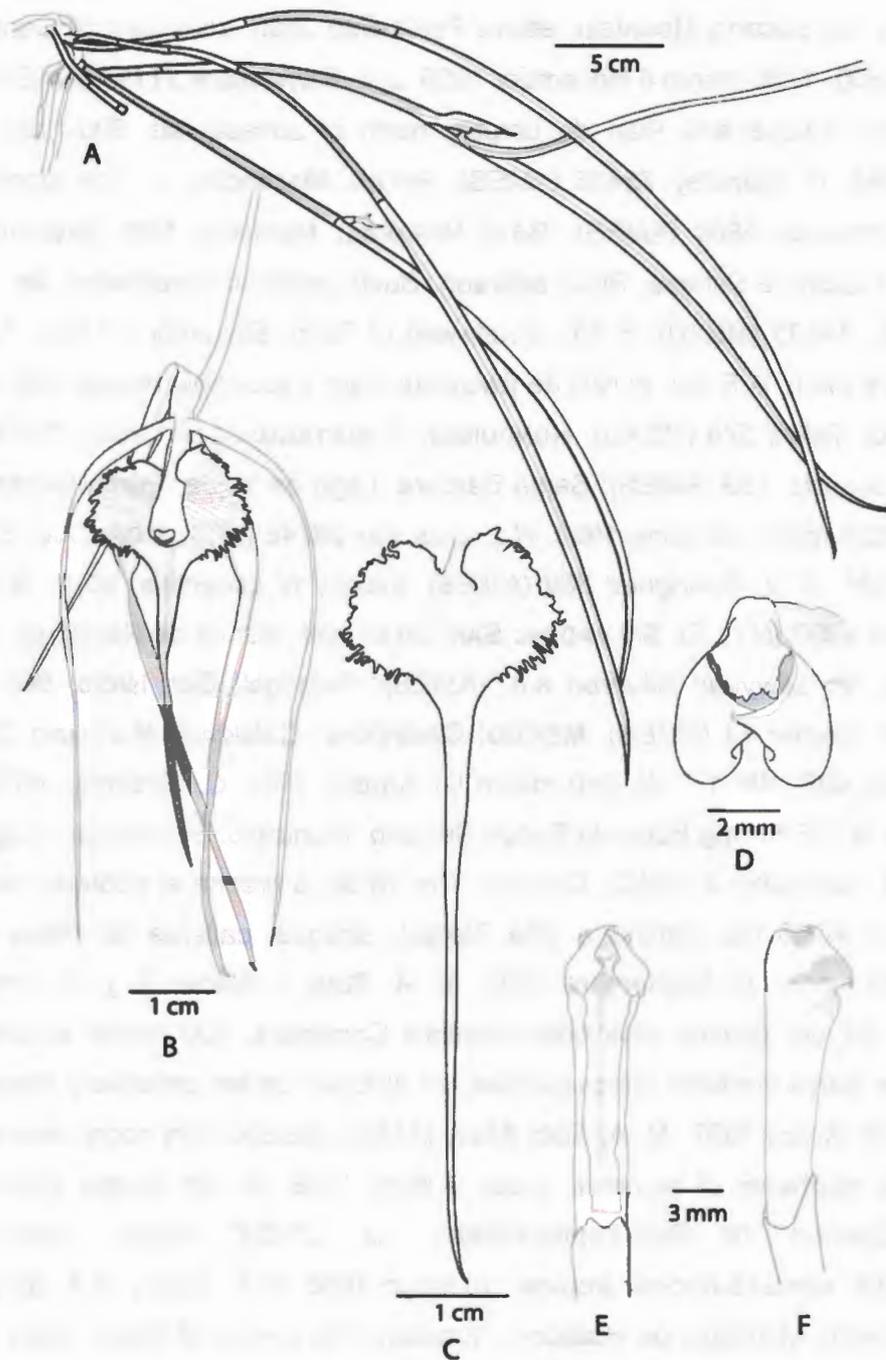


Figura 7. *Brassavola appendiculata*. A. Hábito. B. Flor. C. Labelo. D. Vista frontal-superior de la Columna. E. Vista ventral de la columna. F. Vista lateral de la columna. Ilustración basada en *Cetzel 32* (CICY), elaborada por William Cetzel-Ix.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: **GUATEMALA:** CHIQUIMULA: Río Grande (Río Concepción), on Socorro Mountain, above Finca San José, southeast of Concepción de las Minas, 1200- 1700 msnm 4 November 1939, *J.A. Steyermark 31114* (AMES). **JUTIAPA:** Hills between Jutiapa and Plan de Urrutia, north of Jutiapa, alt. 900-1200 msnm 28 October, 1940, *P. Standley 75488* (AMES); **PETEN:** Macanche, on the island, 27 May, 1966, *E. Contreras 5868* (AMES); **BAJA VERAPAZ:** Municipio San Jerónimo Km 137 Carretera La Cumbre-Salamá, Pinar alterado, Suelo arcilloso amarillento, 24 Julio 1988, *P. Tenorio L. 14833* (MEXU). 5 Km, Southwest of Palin, Escuintla, 27 May 1970, *W. E. Harmon 2416* (MO). A 5 Km, al NW de Escuintla, carr. Escuintla-Antigua, 450 msnm 7 de Abril 1978, *O. Téllez 579* (MEXU). **HONDURAS: COMAYAGUA:** Las Limás, 3000 ft., 1 Julio 1932 *J.B. Edwards. 189* (AMES); Santa Bárbara, Lago de Yojoa, Punta Gorda 14° 53'N, 88 ° 00'W, 630 msnm 02 June 1993, *R.L. Lies.n.er 26746* (MO); **MORAZÁN:** El Pedregal, 800, May 1945, *J. V. Rodríguez 889* (AMES). Vicinity of Lacentilla, 90 ft., 8 May 1934, *T.G. Yuncker 4930* (NY). **EL SALVADOR: SAN SALVADOR:** planes de Renderos, 950 msnm Enero 1941, *M. Lewyvan Séveren s.n.* (AMES); Pedregal, San Isidro, 600 msnm 23 Julio 1969, *F. Hamer 71* (AMES). **MÉXICO: CAMPECHE:** Calakmul, Municipio Champotón, 18° 08' 31"N, 089° 48' 17" W, 240 msnm 01 Agosto 1995, *C. Gutierrez 4510* (UCAM); Terrenos de la C.E.F. "Ing Eduardo Sangri Serrano "Municipio. Escarcega, 3 agosto 1996, 60 msnm *M. Sarmiento 2* (AMO); CHIAPAS, Km 16 de la brecha al poblado de tres Picos (sale del km 47-48 del camino a Villa Flores). Bosque, caliente de *Pinus oocarpa* y encinos, 700 msnm 15 Septiembre 1987, *M. A. Soto; I. Alocer S. y R. Jimenez 3217* (AMO); Km 32 del camino Motozintla-Frontora Comapala, 700 msnm encinar tropical, ventoso, con Selva mediana subcaducifolia, en el fondo de las cañadas y *Pinus oocarpa*, 700 msnm 26 Marzo 1997, *M. A. Soto 8323*, (AMO); **JALISCO:** Dry rocky ravine 6-7 miles from Autlán, northeast of summits; local, 9 April 1949, *R. Mc Vaugh 10213* (MEXU); **NAYARIT:** Camino de Ruiz-Zopilote-Mesa, ca. 20-300 msnm, selva mediana subcaducifolia, alterada-encinar tropical, 10 Mayo 1986, *M.A. Soto y G.A. Salazar. 2587*, (AMO); **NAYARIT:** Municipio de Huajicori, Huajicori, 700 msnm 19 Enero 1988, *C. L. Díaz 19698* (AMO). **OAXACA:** Paraje La Cruz, Brecha de Quiotepec a Coyula. San Juan Coyula. Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán, 96° 55' 53,1" N, 17° 55' 22,5" W, 1244 msnm 30 Marzo 2006, *R. L. García García 343* (MEXU); Distrito Pochutla, Municipio, San Miguel del Puerto, Cascadas del Llano de Horno. 15°59' 28,8" N, 96° 5' 72,6"W, 720 msnm 29 Mayo 2006, *A. Sánchez M.; S. Salas, E. Lott, T. Hatkinson, A. Nava, A. Ruiz y E. Vásquez 1496*,

(MEXU); QUINTANA ROO: Municipio Othón P. Blanco, 10-15 km al oeste de Graciano Sánchez (La Pantera). selva alta perennifolia 19° 05' 58" N, 88° 32' 50 W. 4 Julio 1997, G. Carnevali, F. May y D. y L. Benzing 4524 (AMO); 17 Km N of Felipe Carillo Puerto along Hwy 295, 19° 45'N, 88° 06'W; 27 August 1986, P.M. Catling y V. R. Brownell M8.2 (AMO). SAN LUIS POTOSÍ. Rascon, 19-22 June 1905, E. Palmer 683, (AMES-2 dupl.); Rascon, 1000 ft. 21 July 1892, C.G. Pringle 303 (VT); VERACRUZ: Municipio Pánuco, Cerro Topila, muy cerca de la ranchería del mismo nombre, cerca a la laguna, selva mediana subcaducifolia, 100-120 msnm 25 February 1987, G. Salazar, C. Gutiérrez, y L.M. Ortega. 2723, (AMO); La Palmilla, municipio de Tlapacoyan, 200 msnm 18 Marzo 1970, F. Ventura A. 716, (MICH); Liebman 330 (C); Papantla, 5 1841, Liebman 331 (C); Papantla, 5 1841, Liebman 332 (C); Along hwy. Mex. 105, 1.5 Km. NE of Tempoal, Munincipio 21° 32'N, 98° 22' W, 50 msnm 22 June 1980, M. Nee y B.F. Hansen 18399 (MEXU); Municipio de Tlapacoyan, La Palmilla, 18, Marzo 1970, R. L. Dressler 716 (MICH). Región de San Andrés Tuxtla, along river draining Laguna de Catemaco, 12 August 1953, R. L. Dressler y Q. Jones 61 (NY); Cuitlahuac, 17 Mayo 1937, E. Matuda, 1455 (MEXU).

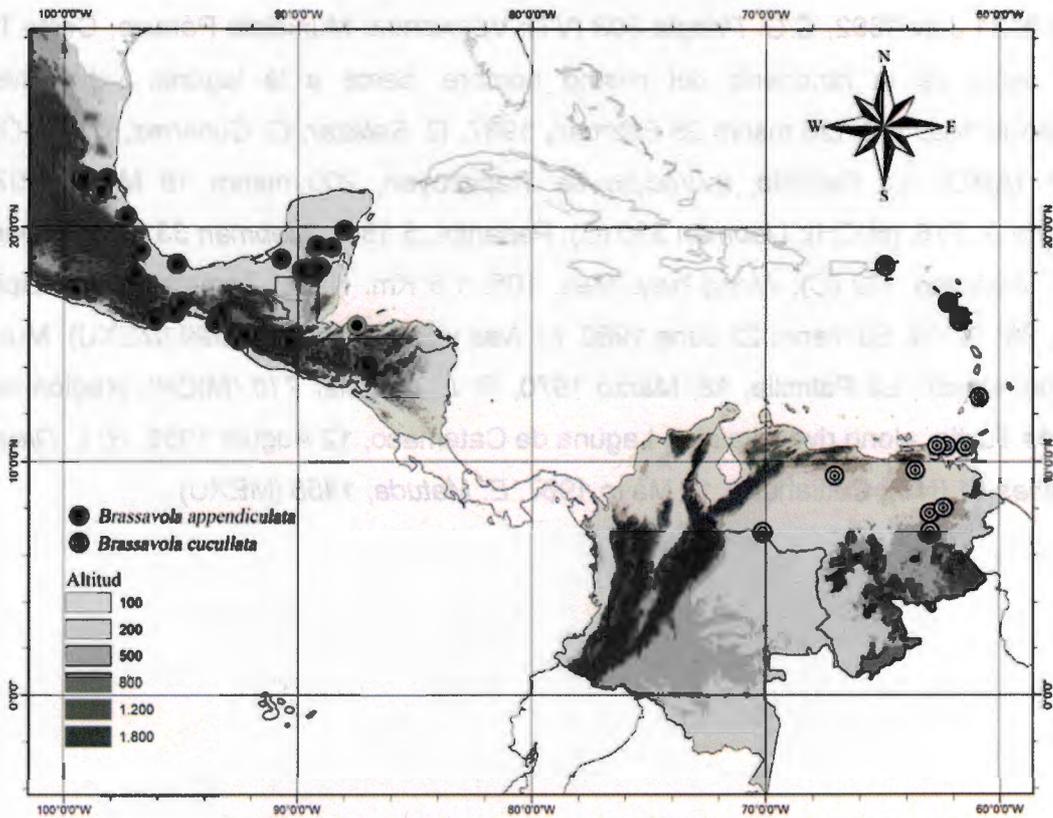


Figura 8. Distribución geográfica de *Brassavola appendiculata* y *B. cucullata*.

5. *Brassavola ceboletta* Rchb. f., Bonplandia 3: 221. 1855. *Bletia ceboletta* Rchb.f Ann. Bot. Syst. 6: 435. 1862. TIPO: material e ilustración, *sine loc.*, *sine coll.* (Holotipo: W-24793!).

Brassavola reginae Pabst, Bradea 2: 288. 1978. TIPO: BRASIL, Bahia, M. Una, *inter fluminis Salgado et Doce*, pr. *urbem Comandatuba*, R. Windisch 607. (Holotipo: HB, K!).

Plantas epífitas o litófitas, 16 - 53 cm largo, erectas o péndulas; rizoma globoso, 0.5 - 2 cm largo. **Seudobulbos** teretes, delgados, 4 - 9 (-20) cm largo x 0.3 - 0.4 a cm ancho, erectos, 2 - 6 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, 1.5 - 8.7 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros, bráctea terminal, 4.4 cm largo, con ápice triangular, prolongándose hasta la base de la inflorescencia. **Hojas** conduplicadas, carnosas, acanaladas ventralmente, (5-) 11 - 33 cm largo x (0.3-) 0.5 cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** erecta, pedúnculo 3 - 9 cm largo, flores 2 - 3; ovario tubular, cortamente pedicelado, (5-) 6 - 6.5 cm largo x 0.2 - 0.3 cm ancho, acanalado; brácteas florales papiráceas, angostamente triangulares, 0.2 - 0.3 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de 6 - 7 cm diámetro, blancas, blanco amarillentas a blanco verdosas; fragantes. **Sépalos** laterales falcados, ligeramente carnosos, 3 - 3.5 cm largo, x 0.4 - 0.6 cm ancho, verde pálido, sépalo dorsal linear-lanceolado, ligeramente carnosos, de 3.7 cm largo x 0.5 cm ancho, verde pálido. **Pétalos** linear-lanceolados, 3 - 3.5 cm largo x 0.2 - 0.4 cm ancho, verde pálido. **Labelo** obovado, 2.5 - 3.4 cm largo x 1.7 - 2.4 cm ancho, blanco, ápice cortamente apiculado, margen entero, base del labelo, subcuadrada de 0.2 cm largo, de donde se origina el disco deltoide, verde-amarillento; **Columna** de 1 cm largo, blanca; recta, clinandrio con 2 dientes apicales, laciniados; alas laterales rectas; antera subcuadrada, 0.2 cm largo x 0.2 cm ancho; 8 polinias (4 largas, 4 cortas). **Cápsula** elipsoidal, de 3 cm largo, de 1 cm ancho, pedúnculo 0.9 cm largo, apículo 4 cm largo.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *B. ceboletta* se distingue de *B. tuberculata*, por sus hojas conduplicadas (vs. semiterete) flores pequeñas de 6 - 7 cm de diámetro (vs. de 8 - 9 cm de diámetro), labelo obovado (vs. ovado), columna con dos dientes apicales laciniados (vs. tres dientes centrales laciniados) (Cuadro 8).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: *B. ceboletta* fue descrita de una colección del consul Schiller, de Hamburgo en 1855, pero el país de origen no fue indicado. Sin embargo, Rolfe (1902) señaló que Cogniaux, la identificó con una planta del herbario de De Candolle, colectada en la provincia de Bahía, Brasil, por Blanchet.

Por otra parte Jones (1975) señaló que el holotipo de *B. ceboletta* fue destruido, no obstante, esta información es errada, debido a que se encuentra depositado en el Herbario W. Esta especie fue descrita por Reichenbach. f. bajo el nombre de *Brassavola ceboletta*, pero, es muy frecuente observar errores en la escritura del nombre, cambiándolo a *Brassavola cebolleta*.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: *B. ceboletta* está incluida en el clado suramericano, y es la especie hermana del clado conformado por *B. fragrans* y *B. tuberculata*. El análisis combinado, confirmó la posición de *B. ceboletta* como parte del clado suramericano, y como especie hermana de *B. fragrans*.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: *B. ceboletta* se restringe al centro y noreste de Brasil. Creciendo en bosques secos, en los márgenes de las selvas de galería y en vegetación de restinga, característica de la costa marítima del noreste de Brasil. Las plantas presentan un amplio rango altitudinal que oscilan desde los 0 – 1075 msnm En el material examinado se observó que las plantas que crecen en la restinga (0 ms.n.m) lucen en general de menor tamaño (19 cm alto) y con hojas más pequeñas (4 - 5 cm largo) versus las plantas que crecen a mayores alturas (650 - 1000 ms.n.m), presentando las plantas mayor tamaño (29 cm alto) y las hojas más grandes (22 cm largo). (Figura 5).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BRASIL: BAHIA: Monte Santo, 39° 20'W, 10° 27'S. 610 msnm 20 February 1974, R. M. Harley, S. A. Renvoize, C. M. Erkin, C. A. Brighton y R. Pinheiro 16438 (AAU-2 dup); Municipio de Sta. Cruz de Cabralia, BR 367, a 18, 7 Km ao N de Porto Seguro. Próx. ao nivel do mar. Restinga, 27 Julho 1978, S. Mori, T.S. dos Santos y I. White 10335 (NY); Municipio de Ilheus-BA. 5-6 Km Sw de Olivença, na estrada que liga Olivença aopovoado de Maruim, 29 Julho 1993, J. G. Jardim, A.M. de Carvalho, S.C. Sant' Ana, E.B. dos Santos, A.C. Neto 242 (NY). BRASILIA D.F.: Calcareous outcrop, 25 km. N. of Brasilia, D.F. 950 msnm H. S. Irwin R. Souza y R. Reis dos Santos 11288 (NY); Gallery forest and adjacent burned-over cerrado, ca. 10 km. E. of

Brasilia, near Sobradinho, 1075 msnm 1 October 1965, *H.S. Irwin, R. Souza y R. Reis dos Santos 8849* (NY); Seminário Católico, 9 October 1965, *E. P. Heringer 10620* (NY).
GOIÁS: In limestone soil in cerrado between Fercal and Brasilia, D. F., 11 October 1963, *Bassett, J. Murca Pires, Celia K. Maguire y Nilo T. Silva 57043* (NY).

6. ***Brassavola cucullata*** (L.) R. Br., In W. T. Aiton, Hort. K. 5: 216-217. 1813. *Epidendrum cucullatum* L., Sp. Pl. ed. 2, p. 1350. 1763. Helleborine floribus albis, cucullatis, Plum. Nov. Pl. Amer. 9. Icon 179. 1703. *Cymbidium cucullatum* (L.) Sw., Nova Acta Reginae Soc. Sci. Upsal. 6: 73.1799. *Bletia cucullata* (L.) Rchb. f., Ann. Bot. Syst. 6: 433. 1861. TIPO: *sine loc.*, C. Plumier s.n., (Holotipo: P). (Figura 9).

Brassavola cuspidata Hook, Bot. Mag. 66: t. 3722. 1839. *Bletia cucullata* var. *cuspidata* (Hook.) Rchb. f., Xenia Orchid. 2: 66. 1862. TIPO: TRINIDAD Y TOBAGO, *Roberts s.n.* (Holotipo K!).

Planta herbácea, epífita o litófito, 23 – 40 cm alto, colgante; rizoma rastrero, corto, (0.3-) 0.4 – 0.8 (-1) cm largo. **Seudobulbos** fusiformes, teretes, delgados, 7.5 – 16 cm largo x 0.2 – 0.4 cm ancho, erectos, de 3 – 4 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, amplexicaules, a veces deciduas, 1 – 9 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. **Hojas** angostamente teretes, acanaladas ventralmente, rígidas, carnosas, 9 – 26 cm largo x 0.1 – 0.4 cm ancho, ápice acuminado, base terete. **Inflorescencia** uniflora, flor colgante, sésil; ovario obcónico, 15 – 18 cm largo x 0.2 – 0.43 cm ancho, mucho más largo que los segmentos del perianto, brácteas florales papiráceas triangulares, amplexicaules, 0.5 – 1.7 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de (13-) 14 – 16 (-18) cm diámetro, blancas. **Sépalos** extendidos, linear-lanceolados, con venas prominentes. Sépalos laterales 5.7 – 7 (-9) cm largo x (0.2-) 0.4 – 0.5 cm ancho, acuminados; sépalo dorsal linear-lanceolado, 6.5 – 7.5 (-9) cm largo, x (0.2-) 0.4 – 0.5 cm ancho. **Pétalos** falcados, 6.5 – 7 (-8) cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho. **Labelo** trilobado, 4.5 – 5.5 (-6.5) cm largo x 1.5 – 2 cm ancho, base unguiculada, la uña subcuadrada, corta, lóbulos laterales transversales elípticos, de 0.6 – 0.8 largo x 0.6 – 0.8 cm ancho, eroso-dentados, lóbulo medio de 3 – 4.5 cm largo, linear, acuminado, ensanchado en la base, eroso-dentado al inicio, el resto del margen entero. **Columna** claviforme, de 1.2 – 1.3 (-1.4) cm largo, recta, clinandrio dentado, alas laterales, rectas; antera sub-rectangular 0.4 cm largo, de 0.2 cm ancho; polinias 8. **Cápsula** elipsoidal, de 14 – 17 (-18.5) cm largo x 1.2 – 1.9 cm ancho, 6 costulada, apiculada, pedúnculo de 1.2 – 2.5 cm de largo.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *B. cucullata* se diferencia de *B. appendiculata* por presentar el labelo acuminado, pero de menor longitud 4.5 – 5.5 (-6.5) cm (vs 6 – 7.5 cm de largo), eroso dentado hasta el inicio del lóbulo medio y la presencia de 8 polinias (vs 12). Por otra parte su distribución geográfica se restringe a las Antillas Menores. Florece: entre los meses de septiembre a mayo. (Cuadro 6).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Plumier efectuó tres viajes al Caribe, durante los cuales llevó a cabo exploraciones en el noreste de la Isla Española (actualmente Haití) en las Antillas Mayores, y en Martinica en las Antillas Menores, también se incluyen visitas a St. Thomás en las Islas Vírgenes de Estados Unidos, Guadalupe, St. Christopher, St. Croix y en St. Vincent (Howard, 1975). Durante los años (1755-60) Johanens Burman, realizó copias de las ilustraciones y descripciones de Plumier y las publicó en 10 fascículos como "*Plantarum americanum fasciculus*" este trabajo fue revisado por Linneo y le sirvió de base para la publicación de diversos nombres bajo el sistema binomial, uno de los nombres utilizados fue "*Helleborine floribus albis, cucullatis*", asignado por Plumier a la ilustración 179 y a la cual Linneo le asignó el nombre *Epidendrum cucullatum* en Sp. Pl. 1763. Jarvis y Cribb (2009) señalaron como localidad tipo de *Epidendrum cucullatum*, a Haití, no obstante, descartamos esa posibilidad, debido a que no existe precisión en los lugares de colectas realizadas por Plumier y por otra parte, no hay registros botánicos de esa especie para Haití y otras islas de las Antillas Mayores. Para el caso *Epidendrum cucullatum* L. se desconoce la localidad tipo, pero basándose en los posibles lugares de colecta en las Antillas Menores, junto a la Ilustración de Plumier, se propone en este trabajo que *Brassavola cucullata* (L.) R. Br., se restringe a las Antillas Menores y la especie que se encuentra en el continente, a la cual se ha denominado históricamente *B. cucullata* corresponde con la entidad taxonómica *Brassavola appendiculata* A. Rich. y Galeotti. La obra de Plumier no cuenta con material herborizado, sin embargo, sus ilustraciones se consideran como material tipo. Jarvis y Cribb (2009), señalaron como lugar de origen para *B. cucullata*, la Isla de Haití en las Antillas Mayores, pero, esta localidad es posiblemente un error, debido a que no existen registros de dicha especie para las Antillas Mayores y aunado a esto, Plumier no solo colectó en Haití, sino también en varias islas de las Antillas Menores, donde si está presente *B. cucullata*; y además, en la ilustración tipo realizada por Plumier no se indicó la localidad de colecta.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en el análisis morfoantómico, *B. cucullata* en parte del clado suramericano, y es la especie hermana de *B. appendiculata*. Sin embargo, en el análisis combinado esta especie no se incluyó, por falta de material, con lo que sería muy interesante, explorar su relación en el grupo con mayor evidencia.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: Su distribución se restringe a las islas de las Antillas Menores, Guadalupe, Marie Galante, Granada, Montserrat, San Vicente y Las Granadinas, Islas Vírgenes de los Estados Unidos, norte de Suramérica en Colombia y Venezuela. Esta especie crece desde los 0 – 100 msnm en vegetación costera, manglares y sobre rocas a orillas del mar. (Figura 8).

Cuadro 6. Comparación entre *B. appendiculata* y *B. cucullata*.

Carácteres	<i>B. appendiculata</i>	<i>B. cucullata</i>
Tamaño de la planta	34 – 70 cm de alto	23 – 40 cm de alto
Largo de la columna	(1.4-) 1.7 – 2 cm	1.2 – 1.3 (-1.4) cm
Largo del labelo	6 – 7.5 cm	4.5 – 5.5 (-6.5) cm
Inicio del del lóbulo medio del labelo con el margen	liso	eroso-dentado
Largo del ovario	18.5 - 26 cm	15 - 18 cm
Nº de flores	1 – 3 excepcional 5 - 6	uniflora
Nº polinias	12	8
Floración	Mayo a Octubre	Septiembre a Mayo
Distribución geográfica	Norte México en el estado de San Luis Potosí hasta Nicaragua.	Antillas menores y el Norte de Suramérica en Colombia y Venezuela.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: ANTIGUA Y BARBUDA: S. E. Cordington Village, 17 May 1937, *H.E. Box 681*, (US). DUTCH ISLAND: 1908, *I. Bolldingh 941* (NY). GRENADA: Belmont, St. Georges, 1 December 1905, *W. E. Broadway s.n.* (AMES); 20 May 1897, *W. E. Broadway 1430* (Z); *P. Beard 1269* (AMES); *P. Beard 1269* (C). GUADALUPE, Abril 1894, *Peré Duss 3398* (NY-2 dupl.); 1842, *M. Perrottet s.n.* (P); *M. L'Herminier s.n.* (P); 5 Mai 1936, *Stehlé 654* (P); *Dussachaing s.n.* (P); 1940, *A. Questel 2315* (US). LA DÉSIKRADE: Ravine la riviére, 50-175 msnm 11 June 1960, *G.R. Proctor 21281* (AMES). MARIE

GALANTE: Vicinity of Pointe de Folle Anse, 2 km southwest of St. Louis; sandy coastal Woodland, December 5, 1959, *G.R. Proctor 20296* (AMES); Pterocarpus swamp 1km. South of St. Louis, 26 May 1960, *G.R. Proctor 21040* (AMES). **MONSETTSERRAT:** *Monts s.n.* (C); Rendio, 1907, *Shafer 441*, (NY-2 dupl.). **SAN VINCENT Y LAS GRANADINAS:** Mustique, March 26-31, Abril, 8-20, 1950, *R.A. Howard 11227* (AMES); Isla Ronde, March 7-25, 1950, *R.A. Howard, 10771*, (AMES); Isla Cannuoan, March 26-31, Apr. 8-20, 1950, *R.A. Howard 11085*, (AMES); The Grenadines, Bequia, Paget area, 31 January 1962, *G.R. Cooley 8283*, (AMES-2 dupl.); 2 September 1820, *D.H. s.n.* (AMES); Saint Vincet, sin datos de colector (NY-00468645); Petit St. Vincent, March 7-25, 1950, *R.A. Howard 10901* (AMES). **SAINT THOMÁS:** sin localidad exacta, sin datos de colector y fecha (P); Botany Bay, 11-22 February 1913, *E.G. Britton y D. W. Marble 1386* (NY); John Bruce Bay, 400 feet, September 1876, *H.F.A. Eggers 20* (C). **U.S. VIRGIN ISLANDS:** St. Thomás, Dorothea, Dorothea Bay, *J.D. Ackerman y R. Thomás 2274* (UPRRP). **VENEZUELA:** October 1912, *Hartman 540* (K). **BOLÍVAR:** San Pedro de las Dos Bocas, forest along river, open area and wet Savannah, 6° 59' N, 62° 59' W, 200 msnm, 25 Julio 1978, *R. Liesner y Á. González 5643* (VEN); Municipio Piar, Serranía Necuima, NE de la represa de Guri, 7° 48' N, 62° 55' W, 250-350 msnm Mayo 1986, *A. Fernández 3052* (NY-2 dupl.); Occasional in rolling llanos east up Upata between Cerro Paja and Upata, 300 msnm 28 April 1955, *J. Wurdack y F. W. Wright. 396* (NY); Represa Guri, ca 0.5 Km SSW of dam, on a steep forested slope with open rocks at top, 7° 46' N, 63° 00' W, 250-350 msnm 31 March 1981, *R. Liesner y A. González 11038* (NY, VEN); Plantes des bords de l'Orénoque, 27 September 1886, *M. Chaffanjon s.n.*, (P). **COJEDES:** Distrito San Carlos, 150 msnm 25 October 1956, *O. Renz 8787* (RENTZ); Distrito Girardot, savanna 200 msnm 16 July 1951, *O. Renz 9134* (RENTZ). **GUÁRICO:** Mesa del Sombrero, 10 Octubre 1926, *H. Pittier 12233* (NY). **MIRANDA:** Bosque deciduo costero, bordeando Laguna Grande, área terminal planeado según proyecto S.A.A:M. (LAGOVEN) Otto Brión, 10° 33' N, 66° 04' W, 0-30 msnm 6 Mayo 1981, *P.E. Berry 3721* (VEN). **MONAGAS:** forest slopes along top of sandstone escarpment above Río

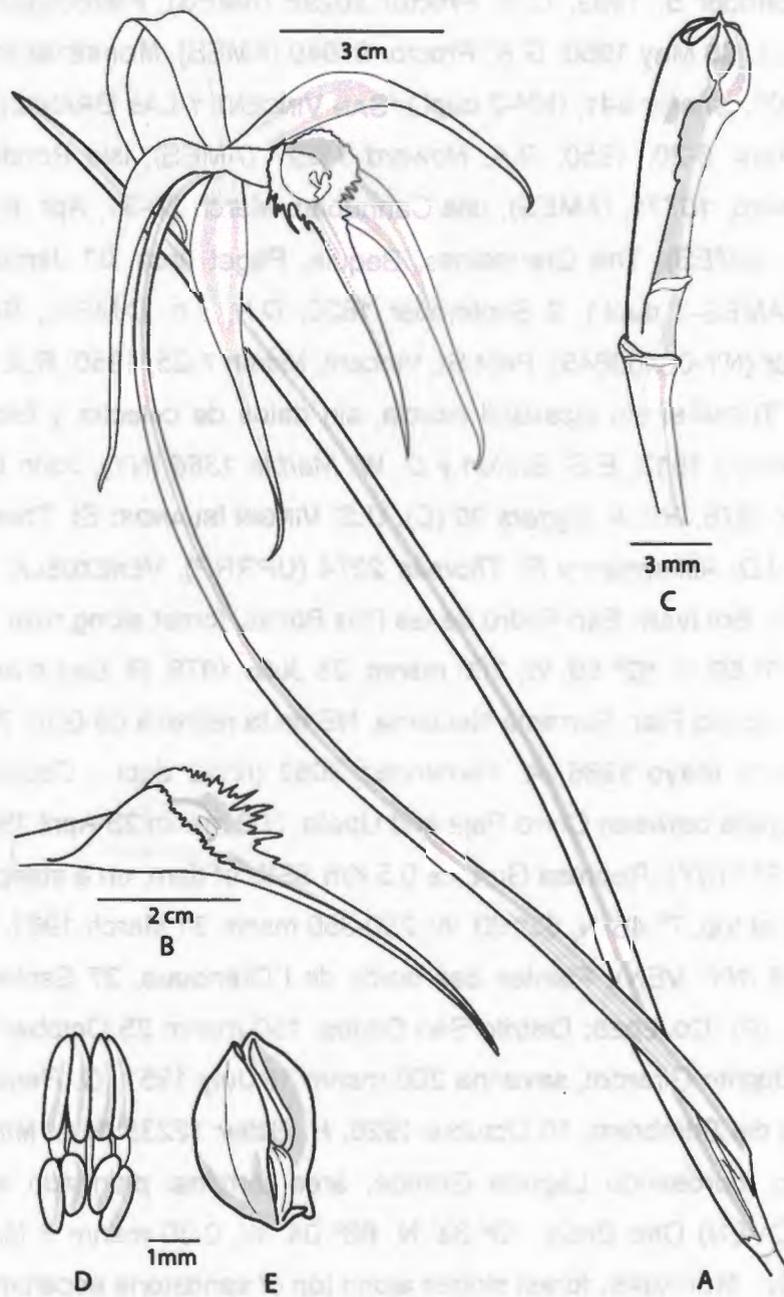


Figura 9. *Brassavola cucullata* (L.) R. Br. A. Hábito. B. detalle del labelo. C. Detalle de la columna. D. Polinias. E. Antera. Redibujado y modificado del holotipo. Dibujado por William Cetzalix.

Amana, at La Travesía Mene Grande Oil Company Camp, 7 Km west of Santa Barbara, 244 msnm 01 April 1945, *J. A. Steyermark* 61758 (AMES). **SUCRE:** Península de Paría, Cerro Patao Norte de Puente de Hierro, Noroeste de Güiria, Quebrada pedregosa (esquisto de Mica), 23 Julio 1962, *J. A. Steyermark, G. Agostini, G.C.K. and N. Dunsterville* 91276 (AMES); Puerto de hierro hacia el valle y serranía de Patao, 20 Agosto 1961, *L. Aristeguieta y G. Agostini* 4739 (VEN); Península de Paría, west coast of end Patao, 10° 38 1/2 ' N, 62° 4 1/2' W, 0 msnm 6 September 1984, *Millken, Bevan, Samrt* 155 (K). **COLOMBIA-VENEZUELA:** Río Arauca, August 1894, *Liebman* 8865 (K).

7. ***Brassavola fasciculata*** Pabst, Arq. Bot. Estado São Paulo 3: 126. 1955. *Brassavola ovaliformis* C. Schweinf., var. *fasciculata* (Pabst) H. G. Jones, Bol. Soc. Brot. II, 41:8. 1967. TIPO: BRASILIA. Amazonas: Lago Tefé in "igapó", R. Lemos Fróes 26582, (Holotipo: IAN!). (Figura 10).

Planta epífita, de 50 cm largo, erectas; rizoma globoso, de 0.5 largo. **Seudobulbos** teretes, delgados, 17 - 20 cm largo x 0.3 cm ancho, erectos, de 5 - 6 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, 1.5 - 8.7 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros, bráctea terminal de 7 cm largo, con ápice triangular, prolongándose hasta la base de la inflorescencia. **Hojas** semiteretes, carnosas, acanaladas ventralmente, 30 cm largo x 0.3 cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** fasciculada, erecta a flexuosa, 2 - 3 flores; floración sucesiva; ovario fusiforme, pedicelado 4 cm largo, brácteas florales papiráceas, angostamente triangular-lanceolada, 0.6 cm largo. **Flor** de 9.6 - 10 cm de diámetro. **Sépalos** laterales falcados, 4.8 cm largo x 4.5 cm ancho; sépalo dorsal linear-lanceolado, 4.8 cm largo x 4.5 cm ancho. **Pétalos** linear-lanceolados, 4.6 cm largo x 4.5 cm ancho. **Labelo** angosto-obovado, 4 cm largo x 1.7 - 2.2 cm de ancho, blanco, ápice cortamente apiculado, margen entero, ligeramente ondulado, disco triangular. **Columna**; recta, clinandrio con dos dientes, alas laterales prolongadas, falcado lanceoladas; antera subcordada. **Cápsula** largamente fusiforme, trigona, de 3.2 cm largo x 1 cm ancho, sésil.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *Brassavola fasciculata* es similar a *B. ovaliformis* en la morfología de la columna con dos alas laterales prolongadas, no obstante, se diferencia de esta, en la forma del labelo obovado (vs. elíptico-lanceolado), la venación paralela del labelo (vs. reticulada) y el tamaño de los sépalos 4.8 cm largo, de 4.5 cm ancho (vs. 6 cm largo, de 0.4 - 0.5 cm ancho) y pétalos de 4.6 cm de largo, de 4.5 cm ancho (vs. 5 - 5.6 cm largo, de 0.4 - 0.5 cm). La inflorescencia fasciculada es poco frecuente en el género, pero es un carácter compartido por *B. appendiculata*, *B. cucullata* y *B. fasciculata*.

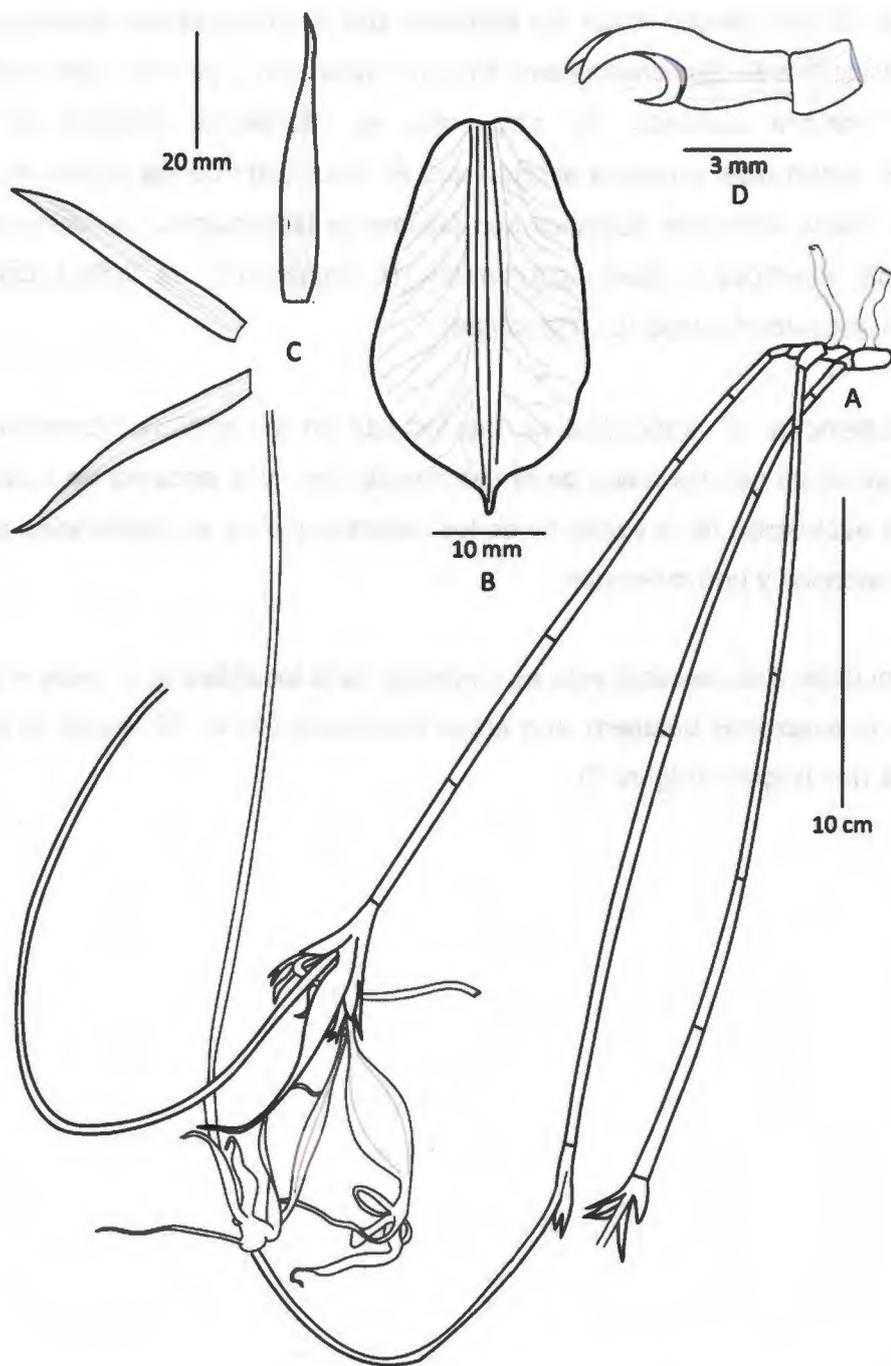


Figura 10. *Brassavola fasciculata* Pabst. A. Hábito. B. Detalle del labelo. C. Detalle de sépalos y pétalos. D. Vista lateral de la columna. A. basado en ejemplar tipo. B, C y D redibujado de la ilustración tipo. Ilustración por William Cetzal-Ix.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: con la descripción de esta especie Pabst., propuso la sección *Aggregatae*, donde planteó incluir las especies con la inflorescencia fasciculada. Withner (2007) consideró a *B. fasciculata* como taxa no reconocido, pero en este trabajo se presenta como nombre aceptado. Por otra parte, es interesante destacar que la colección tipo de *B. amazonica*, proviene al igual que *B. fasciculata* de las cercanías del lago Ega, en Brasil, pero, estas dos especies son fácilmente distinguibles por caracteres como: inflorescencia racemosa y labelo pandurado (*B. amazonica*) vs. inflorescencia fasciculada y labelo angosto-obovado (*B. fasciculata*).

RELACIONES FILOGENÉTICAS: *B. fasciculata* no fue incluida en los análisis filogenéticos, debido a que solo se contó con los datos de la descripción tipo, y la escasez de material adicional dificultó la evaluación de la variación de los caracteres para su codificación para un análisis morfoanatómico y uno molecular.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: Esta especie solo es conocida de la localidad tipo; crece en las selvas de igapó en el Amazonas brasileiro; son áreas inundadas (de 4 - 10 meses al año) por aguas de ríos negros. (Figura 5).

8. *Brassavola fragrans* Barb. Rodr., Gen. et Sp. Orch. I: 65. 1877. TIPO: BRESIL: Minas Geraes: Sur les roches et sur les arbres des champs de la serra de Caldas. *Barbosa Rodrigues s.n.* (Holotipo: extraviado; Lectotipo: aquí designado, Caldas, *Regell 1173*; UPSI). (Figura 11).

Brassavola flagellaris Barb. Rodr., Gen. et Sp. Orch. Nov. II. 161. 1882. TIPO: BRESIL. Minas Geraes: sur les arbores et les rochers des bords de la riviere Parahybuna. *Barbosa Rodrigues s.n.* (Holotipo: extraviado; Lectotipo: aqui designado: Icones Orchidacearum Brasilienses - Joao Barbosa Rodrigues - Vol. 4: t.52).

Planta epífita o litófito, 40 a 56 cm largo, erectas; rizoma globoso, 1.5 – 2 cm largo. **Seudobulbos** teretes, delgados, (12.5-) 20 - 22 cm largo x 0.4 – 0.6 a cm ancho, erectos a flexuosos, de 3 – 5 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, 4.6 - 14. 5 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros, bráctea terminal con ápice triangular, prolongándose hasta la base de la inflorescencia y cubriéndola. **Hojas** teretes, flexuosas, carnosas, acanaladas ventralmente, 20 – 50 cm largo x 0.4 – 1 cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** erecta, pedúnculo 3 – 9 cm largo, flores de (4-) – 8 – (-15); ovario tubular, cortamente pedicelado, 5 – 8 cm largo x 0.2 cm ancho, acanalado, verde pálido con manchas purpura; brácteas florales papiráceas, angostamente triangulares, 0.2 – 0.4 (-0.6) cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de 8 – 10 cm diámetro, blancas, fragantes. **Sépalos** laterales falcados, ligeramente carnosos, (3.5-) 4 – 4.5 cm largo x (0.4-) 0.5 – 0.6 cm ancho, verde pálido, con manchas purpuras tenues, sépalo dorsal linear-lanceolado, 4 – 5 cm largo x 0.5 – 0.6 cm ancho, verde pálido, con manchas purpuras tenues. **Pétalos** linear-lanceolados, de (3-) 4 – 4.5 cm largo x 0.2 – 0.4 (-0.5) cm ancho. **Labelo** ovado a suborbicular, (3-) 3.5 – 4 cm largo x 2 – 3 cm de ancho, blanco, ápice cortamente apiculado, margen entero, ligeramente ondulado, base sésil, unida a la base de la columna, disco en la base del labelo, deltoide, verde, zona circundante al disco amarilla. **Columna** 1.4 - 2 cm largo, blanca; recta, clinandrio con tres dientes, uno central, prolongado de ápice irregular y dos dientes laterales, de ápice irregularmente fimbriados, 0.2 cm largo, alas laterales de la columna rectas, no prolongadas; antera sub-cuadrada 0.3 cm largo x 0.2 cm ancho, 8 polinias. **Cápsula** elíptica de 3 cm largo x 1.6 cm ancho, pedúnculo 1 cm largo, apículo 5 cm largo.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: esta especie se distingue por sus hojas teretes rectas a ligeramente flexuosas, el labelo ovado a suborbicular, y la columna con el clinandrio con un diente central prolongado y dos dientes laterales fimbriados irregularmente. (Cuadro 8).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Cogniaux (1898) en *Flora Brasiliensis* separó a *B. flagellaris* de *B. fragrans* por el número de entrenudos, el ancho de la hoja, la forma del labelo, la morfología del disco y la columna. Sin embargo, el material revisado y citado por él en *Flora Brasiliensis*, identificado como *B. fragrans* de la localidad tipo Caldas, Regel 1173, presentó caracteres de *B. flagellaris*, por otra parte, tanto *B. flagellaris* con *B. fragrans* florecen entre octubre y noviembre, por consiguiente, las diferencias presentadas por Cogniaux para ambas especies son consideradas en este trabajo como variabilidad morfológica de la especie *B. fragrans* y se considera a *B. flagellaris* como sinónimo. La escogencia del lectotipo de *Brassavola fragrans* aquí designado se basó en el hecho que la colección de *Regel 1173* citada por Cogniaux en *Flora Brasiliensis* proviene de la misma localidad que el tipo, Serra de Caldas. En cuanto al lectotipo aquí designado para *Brassavola flagellaris*, debido al extravío del material tipo se designó la ilustración tipo.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en el análisis morfoanatómico *B. fragrans* está incluida en el clado suramericano, y es la especie hermana de *B. tuberculata*. El análisis combinado confirmó la posición de *B. fragrans* como parte del clado suramericano, comparte con los miembros de este grupo, la base del labelo sésil, y las alas de la columna truncadas.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: de acuerdo al material de herbario revisado esta especie se restringe al sureste de Brasil en Minas Gerais y Sao Paulo. Crece en selvas de galería como epífita o litófito, en un gradiente altitudinal que oscila desde 480 - 1340 msnm. (Figura 5).

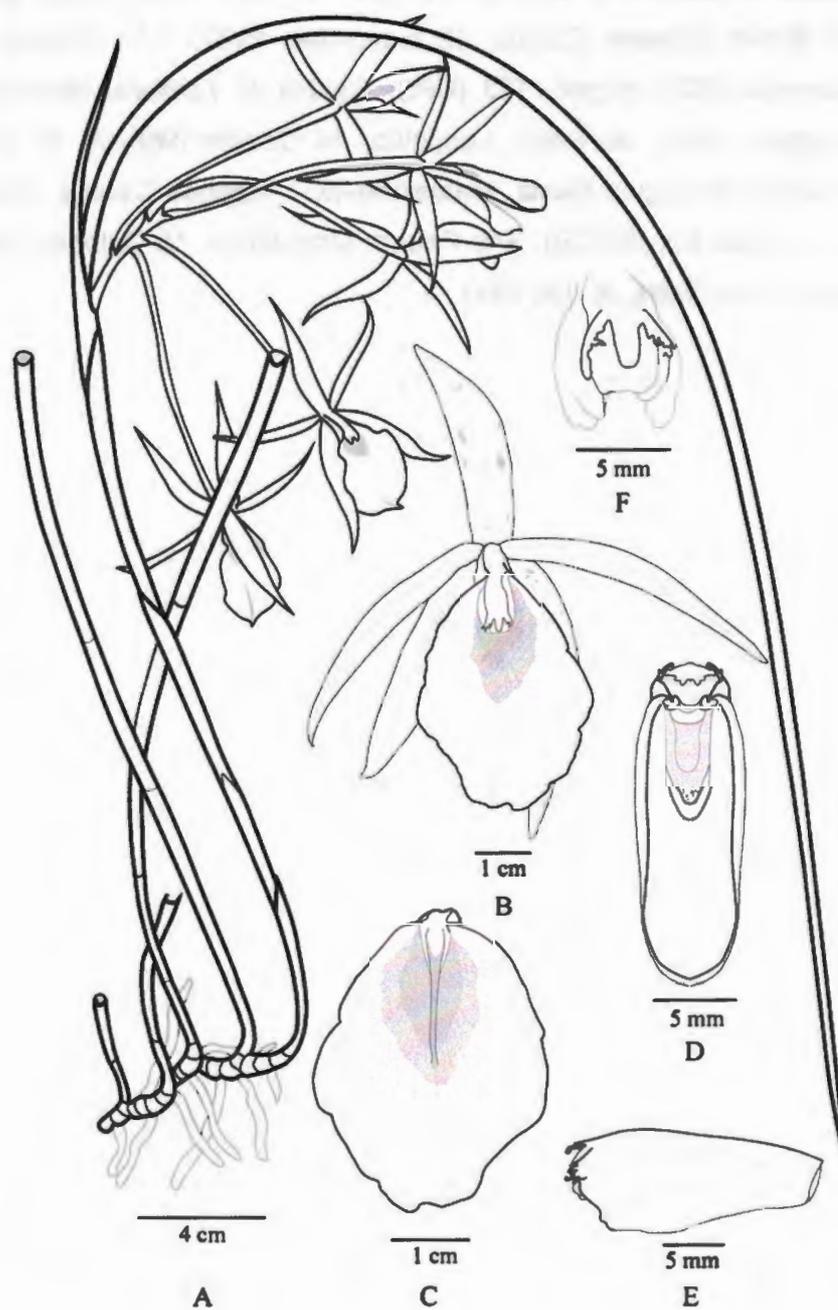


Figura 11. *Brassavola fragrans* Barb. Rodr. A. Hábito. Redibujado de *Barbosa Rodrigues s.n.* (1882). B. Vista de la flor. C. Detalle del labelo. D. Vista ventral e la columna. E. Vista lateral de la columna. F. vista frontal-superior de la columna. B-E. Dibujos basados en el ejemplar *Camevali 7530* (CICY). Ilustración por William Cetzal-Ix.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BRASIL: ad Barro do Yucá, 1816, *Princ. Max. Neuwied* 36 (M-4 dupl.) **MINAS GERAIS:** Caldas, 12 November 1920, *F.C. Hoehne* 4495 (NY); Caldas, 10 November 1829, *Regell* 1173, (UPS); Caldas, *E. Tameirao Naoi* 3357 (BHCB); Fazenda da Jaguará, Mun. do Pedro Leopoldo, 10 October 1968, *A. P. Duarte* 11285 (BHCB); APA Carste de Lagoa Santa, Matozinho-MG, Fazenda Cauaia, Pedreira, 1985, *A.E. Brina* y *L.V. Costa* s.n. (BHCB). **SAO PAULO:** Mogi-Mirim, 15 October 1931, *A. Gehrt* 28380 (NY); *Bella Vista Reiss*, *R. 180* (NY).

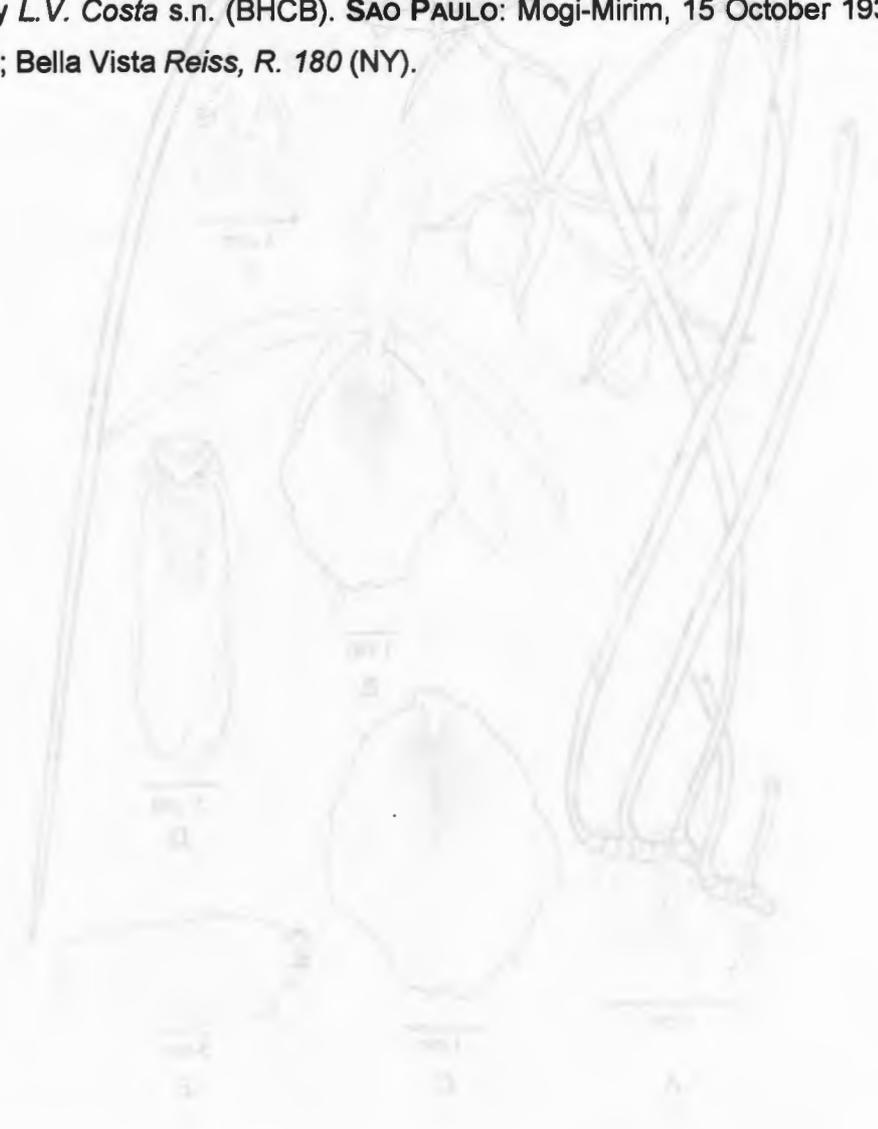


FIG. 1. — *Scaphium* sp. nov. A, whole fruit; B, detail of the fruit; C, detail of the fruit; D, detail of the fruit; E, detail of the fruit; F, detail of the fruit.

9. *Brassavola grandiflora* Lindl., Edwards's Bot. Reg, 25: Misc. 16.1839. *Brassavola nodosa* var. *grandiflora* (Lindl.) H.G. Jones, Amer. Orchid Soc. Bull. 41(6): 485. 1972. TIPO: HONDURAS, W.F. *Strangways* s.n. (Holotipo: K!).

Brassavola venosa Lindl. Edwards's Bot. Reg, 27: t. 39. 1841. et Bot. Reg. Misc. 24. 1840. *Bletia venosa* (Lindl.) Rchb. f. Ann. Bot. Syst. 6:438. 1862. *Brassavola nodosa* var. *venosa* (Lindl.) H.G. Jones, Folia Geobot. Phytotax. 4:328. 1969. TIPO: HONDURAS, [et Mexique] Loddiges s.n. (Holotipo: K!, P!).

Brassavola gillettei H. G. Jones, Bol. Soc. Brot., ser.2, 41:17.1967. TIPO: TRINIDAD, sin localidad exacta (Holotipo: Herb. Jones. B.38 extraviado) (Leptotipo: aquí designado, ilustración IV. Bol. Soc. Brot., ser.2, 41.1967).

Plantas, epífitas o litófitas, 11 – 32 (45) cm largo, erectas; rizoma globoso, rastrero de 0.5 - 2 cm largo. **Seudobulbos** fusiformes, teretes, delgados, unifoliados, (1.5-) 3.7 - 15 cm largo x 0.3 - 1 cm ancho, erectos o ascendentes, 2 – 3 (-4) entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, a veces deciduas, (1-) 2 – 5.5 (-6.5) cm largo, blanquecinas cuando secas. **Hojas** más o menos plana, rígida, carnosa, longitudinalmente acanalada de 4 - 20 (-32) cm largo 0.6 – 1.2 (-2) cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** racimo, erecta, (3-) 8.7 - 24 cm largo. **Flor** de 1 - 4 (-7) por inflorescencia, de (8-) 10 - 16 cm de diámetro, blancas; brácteas florales papiráceas, triangulares, 0.5 – 0.7 (-1) cm largo, erectas, estriadas; ovario obcónico, (3.5-) 4 - 7 cm largo x 0.2 – 0.3 cm ancho. Sépalos y pétalos muy similares linear-lanceolados. **Sépalos** de (4 -) 6.5 - 8 (-10) cm largo x 0.3 – 0.4 (-0.7) cm ancho, verde pálido, verde-amarillentos. **Pétalos** linear, de (4-) 6.3 – 8 (-10) cm largo x 0.2 – 0.3 cm ancho, verde pálido, verde-amarillentos. **Labelo** obovado-acuminado a suborbicular, 3.5 – 8 cm largo x 2.4 – 4.8 cm ancho, blanco, ápice acuminado, en ocasiones laxamente tripartido, base unguiculada, 2 - 3 cm largo, de margen aserrado, con una mancha verde en la base y a veces con manchas púrpura, base unida a la columna y envolviéndola. **Columna** clavada, 0.7 – 0.9 cm largo, inclinada, clinandrio con un diente central prolongado de ápice irregular, con dos alas laterales falcadas y la base angosta, ligeramente curvada; antera 0.25 cm largo x 0.25 cm ancho, 8 polinias (4 largas, 4 cortas). **Cápsula** elíptica, 3 - 4 (-7) cm largo, péndula; pedúnculo de 1.5 cm.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: esta especie se diferencia de *B. nodosa*, por sus plantas disgregadas, de pseudobulbos más largos de 2-4 entrenudos, con hojas generalmente más o menos planas, de verde intenso a verde claro, generalmente muy suculentas, la inflorescencia en largo variable, pero generalmente del mismo tamaño de las hojas, en pocas ocasiones excediendo el tamaño de las hojas. Las flores suelen ser tener diferente tamaño aun en una misma inflorescencia En ocasiones una las flores en la inflorescencia puede presentar el labelo ligeramente partido, dando la apariencia de ser tripartido, siendo muy variable este carácter en una misma población.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Debido al extravió del material tipo de *Brassavola gillettei* aquí se designó como su lectotipo a la ilustración tipo.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: esta especie se distribuye desde México (Tabasco) en el Golfo de México, hasta Panamá. A lo largo del Golfo de México, crece en selva alta perennifolia, selva baja caducifolia, selva baja espinosa y manglar. En Belice y norte de Guatemala en bosque de encinos y de coníferas (donde predomina *Pinus caribaea* Morelet) sabanas, palmares y manglares. En la Península de Yucatán, en selvas bajas caducifolias, también en sabanas inundables sobre *Crescentia* sp., en el petén y manglares. Desde Guatemala hasta Panamá en bosques subperennifolios, bosques subperennifolios ocasionalmente inundados y manglares. (Figura 5).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: COLOMBIA: ANTIOQUIA: Swampy area on peninsula aprox. 1 km of Turbio, 8° 5' N, 76° 43' W, 0 msnm 30 March 1962, *Charles Feddema* 2071 (NY). ATLÁNTICO: Region of Barranquilla, *Bro. Elías* 1431 (F); Palmar de Varela, 1933, *Bro. Elias* 1091 (F); MAGDALENA: Santa Marta, 1898-99, *H. Smith* 2368 (K, S, UC, F); Near Hondo cliff above Río Magdalena, 25 May 1978, *A. Pridgeon* s.n. (SEL); Roadside about 6 Km south of San Diego, 150 msnm *O. Haught* 3722 (US). SAN ANDRÉS: Island, in coconut forest near small fresh water lake; interior of island, 3 August 1967, *A. Gentry* s.n. (WIS). COSTA RICA: LIMÓN: Along shore of Caribbean sea between Punta Cocles and Quebrada Ernesto, E of Puerto Viejo de Talamanca, 9° 38' N, 82° 42' W, 1 msnm 2 August 1984, *M. Grayum* y *P. Sleeper* 3667 (MEXU-US); Manzanillo, about 1 Km east along the beach toward Gandoca, 9° 36' N, 83° 37' W, 0 msnm 3 February 2001, *F. Pupulin*, *A.*

Wagner, N. Warger y E. Salas 3513 (USJ); Limón, 8-9 July 1889, *H. Pittier 1191 (US)*.
 CURACAO: Near Hofje Araw, 24 February 1917, *H. Curran y M. Haman 101 (US-2 dupl.)*.
 BELICE: All Pines, 7 May 1930, *W. Schipp 623 (Z-2 dupl.)*; Jack' s Cay, occurrence
 common, epiphytic on mangrove trunks and larher branches in mangrove swamp, 28 June
 1972, *F. Fosberg y D. Spellman 54428 (S)*; Stann Creek District, Stan Crek-Sittee Road, 3
 August 1953, *P. Gentle 7987 (US)*. GUATEMALA: ALTA VERAPAZ: Sierra de Las Minas, trail
 between Río Hondo and waterfall, 250-400 msnm 10 October 1939, *J. Steyermark 29402*
 (F). IZABAL: Bay of Santo Tomás, between Escobas and Santo Tomás, 0-2 msnm 13 April
 1946, *J. Steyermark 39359 (AMES)*. HONDURAS: HONDURAS: Olancho, Potreros de
 Catacamás cerca de la Escuela Granja Demostrativa de Catacamás, 26 Abril 1957, *A.*
Molina 8312 (F); Paul C. Standley garden, campus of EAP El Zamorano, 800 msnm 7 Abril
 1999, *A. Molina y A. Molina 34743 (MEXU-2 dupl.)*. COLON: 1.8 m strip on the north bank
 of rio Guimareto between old bridge and opening of Laguna Guaimareto 4.5 m to NE of
 Trujillo on old road to Castilla, 15° 57' 30" N, 85° 54' 30" W, 16 October 1980, *J. Saunders*
628 (F); ISLAS DE LA BAHIA: Islas de Los Pinos, Guanaja Island, 0-150 msm, 23 April 1967,
A. Molina 20756 (F). MÉXICO: CAMPECHE: Sin localidad precisa, 24 de Octubre de 1988, *H.*
G. Hills 88043 (I.P.N.); Peten N°3, Calkini, 20° 30' N, 90° 22' w, 25 March 1981, *C. Chan*
00278 (CICY, MEXU); Sabana de palizada, Municipio Palizada, 20 January 1985, *J.S.*
Flores 10420 (CICY); Carretera a punta arena, Petén (*Rhizophora mangle*), primaria,
 suelo mangle rojo (húmedo), asociación mangle rojo (Petén), cálido húmedo, 0 msnm 21
 Enero 1981, *C. Chan y R. Rangel 169 (CICY)*; Camino entre el remate y Tancuché,
 Calkini, 0 msnm 24 Septiembre 1981, *V. Rico-Gray y M. Burgos 466 (CICY)*; 17 km al W
 de Tankuché, Mangal, suelo inundable, margoso, 20°32'30" N, 90°24' W, *J. Trejo, y*
Durán, F. Tun 243 (CICY); Camino a palizada km 20 desde el entronque, 6 msnm 18
 Agosto 1983, *C. Chan 2732 (CICY)*; Municipio Agua Dulce, Loc. Ejido Gavilán Norte, 18°
 9' N, 94° 7' W, 10 Junio 1997, *P. Tenorio 19573 (CICY)*; Hopelchén a 8,5 km del
 Entronque de Chan chen, vegetación secundaria de selva mediana subcaducifolia, 102
 msnm 12 Junio 2004, *D. Álvarez 8907*; Municipio Campeche, Palmás Cd. de Campeche,
 19° 53' 0" N, 09 ° 29' 50 " W, 0 msnm 25 September 1998, *C. Gutiérrez 5961 (MEXU-2*
dupl.); sin localidad precisa, 24 Octubre 1988, *H.G. Hills 88043 (MEXU)*; Municipio
 Palizada, Laguna San Francisco, tipo de vegetación manglar, creciendo a la orilla de la
 laguna, 19° 19' N, 91° 52' W, 15 msmn, 29 Octubre 1998, Daniel 296 (MEXU); Municipio

Ciudad del Carmen, sobre el camino al Rancho San Pablito Nohan, por el Km 90 de la carretera Champotón, Ciudad del Carmen, manglar con abundante *Manilkara*, *Annona*, 29 Julio 1987, *E. Cabrera y H. de Cabrera 14118* (MEXU); Municipio Ciudad del Carmen, en finca Bella Vista, al fondo de la Laguna del Este cerca de la entrada del río Las Cruces, en el sistema pluvio-Lagunar del río Palizada, Sabana inundable con *Crescentia*, 25 Noviembre 1987, *E. Cabrera y H. de Cabrera 14947* (MEXU); Vapor, Palizada, 25 July 1939, *E. Matuda 3879* (MEXU); Municipio Champotón, 10 km al norte de Sabancuy por la vía hacia Champotón, 23 Septiembre 1999, *G. Carnevali, F. May-Pat y J.L. Tapia 5873* (AMO); Municipio Champotón, km 13, carretera Sabancuy-Champotón, manglar a la orilla de la carretera (árboles tirados), 0 msnm 10 Noviembre 1996, *M. Sarmiento s.n.* (AMO); Municipio Cd. del Carmen, selva baja subcaducifolia, 0 msnm 5 Agosto 1996, *M. Sarmiento 10* (AMO-2 dupl.); Municipio Carmen, a 14 Km al sur de Sabacuy, sobre la carretera Sabancuy-scarcega, 0 msnm selva mediana inundable, 0 msnm 21 Abril 1990, *E. Pérez, y P. Pérez 52* (AMO); San Abdrés Tuxtla. Playa Balzapote Grande, cerca del poblado de Balzapote, 2-5 msnm 4 Septiembre 1986, *G. Salazar, S. Sinaca, y L. Cervantes 2251* (AMO). QUINTANA ROO: Laguna Azul de Xel-ha. Municipio Cozumel, 20° 22' N, 87° 18'W, 13 Diciembre 1980, *E. Ucan; R. Rangel y E. del Busto 679* (UACAM, MEXU); Municipio Carrillo Puerto, km 12 de vigía chico a Carrillo Puerto. Selva baja inundable, 16 Octubre 1984, *R. Durán y I. Olsmted 1077* (NY); 5 Km noroeste de Akumai, 3 Junio 1981, *J. Andrews 24* (CICY); Laguna azul de Xelha, 0 msnm 13 Diciembre 1980, *E. Ucán Ek, R. Rangel, y E. del Busto 679* (CICY); Puerto Morelos. Benito Juárez, 20°51'35" N, 86°53'30"W, *S. Escalante 159* (CICY); A 7 km, al sur de Akumal, por la carretera Cancún-Tulum, selva mediana con *Manilkara*, *Vitex* y *Sideroxylon*, 17 Diciembre 1982, *E. Cabrera 3976* (MEXU); En los alrededores de Laguna Colombia, Isla Cozumel, Manglar, 14 Marzo 1986, *E. Cabrera y O. Téllez 11107* (MEXU); Municipio Carrillo Puerto, 2 km al N de Crucero de Vigía, 15 Noviembre 1983, *R. Duran y I. Olmtd, 641* (MEXU); San Felipe Bacalar, area of forestry experiment station, 57 km N of Chetumal along road to Cancún, W of Laguna Bacalar, 8 May 1982, *G. Davidse, M. Sousa, A. Cather y E. Cabrera 20204* (MEXU); A 4 km al Norte del entronque a Puerto Morelos, 8 de Enero 1980, *O. Téllez 1146* (MEXU); En el rancho Palancar, a 17 km. Al S de la Terminal del Ferry, en la Isla de Cozumel, manglar, con *Acrostichum* y *Typha*, 22 Noviembre 1985, *E. Cabrera, O. Tellez y E. Linares 9788* (MEXU); A 6 kms al SW de Puerto Morelos, sobre la

carretera (en construcción) a Leona Vicario, (Llamada brecha de Cobil), 10 de Febrero 1980, *O. Téllez y E. Cabrera 11049* (MEXU); Mpio. Carrillo Puerto, km 12 de Vigía Chico a Carrillo Puerto, selva baja inundable, 16 Octubre 1984, *R. Durán y I. Olmsted 1077* (MEXU). TABASCO: Municipio Huimanguillo, Laguna El Yucateco, Manglar, 10 msnm 13 Junio 1996, *P. Tenorio 19403* (MEXU); Municipio Huimanguillo, Laguna El Yucateco, Manglar, 10 msnm 13 Junio 1996, *P. Tenorio 19404* (MEXU-2dupl.); El Arrastrero de la ranchería Las Flores, 26 febrero 1997, *M. Magaña 2439* (MEXU). YUCATÁN: Mérida Jardín Botánico Regional CICY epiftario, 17 November 1988, *S. Escalante 468* (CICY). VERACRUZ: Díaz Ordaz, Minatitlán, 4 January 1972, *T. McDougall, H172* (NY); Coatepec, planta comprada a Pepe Gomez, *E. Hágsater 1964* (NY); Santa María del Río, 19-22 June 1905, *E. Palmer 680* (NY); VERACRUZ: coastal región, 14° 55' N, 92° 16' W, 14 January 1932, *K. Erik M. Ostlund 2808* (UPS); Antigua Veracruz, *C. Purpus 7055* (UC); Parte Alta del Monte de Oro, rupícola en encinar, 320 msnm 20 Junio 1972, *V. Yanes 320* (MEXU); Punto Ostion en la bahia de Sortecomapan, 3 msnm 17 Agosto 1972, *J.H. Braman 6480* (MEXU); Estación Biológica El Morro de la Mancha, Mpio. Actopan, 10 msnm Junio 1980, *M. Chazaro B. y A. Dominguez, 2149* (MEXU); Rancheria neveria, carretera antigua nacional Xalapa-Veracruz, Municipio Veracruz, 19° 11' N, 96° 18' W, 50 msnm 10 Octubre 1981, *C. Gutierrez 1000* (MEXU); On the road leading to Villahermosa, 4 km north-east of route 185, 2 August 1958, *W. Williams 132* (MEXU); Laguna de la Mancha, borde surestes del manglar, Actopan, 19° 35' N, 96° 22' W, 0 msnm 10 June 1977, *A. Novelo 357* (MEXU); Laguna de Sontecomapan, frente al Río La Palma, Catemaco, 18° 33' N, 95° 00' W, 0 msnm 25 Marzo 1973, *F. Menendez 110* (MEXU); Cerro al Sur del Cerro de los metales, 23 Junio 1972, *J. Dorantes 961* (MEXU); Cerro Norte de Oro, 20 Junio 1972, *J. Dorantes 685* (MEXU); Barra platanar, 7 Julio 1972, *J. Dorantes 129* (MEXU); Rio Huezatlan Viejo, Laguna el Ostion, manglar, 19 Diciembre 1971, *A. Lot 1661* (MEXU); Estación de Biología Tropical Los Tuxtles. Balzapote 3 km N, 18° 34' -18° 36' N, 95° 04'-95° 09' W, 0 msnm 26 Julio 1985, *S. Colín 150* (MEXU); Municipio Alvarado, sobre el río Acula, cerca del poblado Suchita, sistema Lagunar de Alvarado, 18° 42' 27" N, 95° 46' 03" W, 0 msnm 31 Julio 1999, *M. Rodriguez-Zuñiga 105* (MEXU); Tecolutla, Boca del río Tecolutla, 3 msnm 15 Julio 1983, *L. Perez Cruz s.n./G. Salazar 2160* (MEXU). NICARAGUA: ZELAYA: En la Isla del Maiz Grande, Departamento Zelaya, 20 de Agosto 1982, *E. Martínez S. y R. Riviere 1679* (MEXU); Moravian Hospital, Puerto Cabezas, 15

July 1972, *S. Robbins* 5929 (UC, F). PANAMÁ: BOCAS DEL TORO: S.n.apper Point, 9 September 1941, *H. von Wedel* 2644 (US). CANAL ZONE: Vicinity of Fort Sherman, Canal Zone, 0 msnm 21 november 1941, *P. Allen* 2844 Canal zone, Blenkinsop, 3 December 1912, *G. Nash* 35158 (A); Frances field, Atlantic side, 0 msnm June 1923 *C. Powell* 3384 (K); 1 mile NE of Piña, 1 June 1967, *W. Lewis, B. MacBryde y R. Oliver* 1839 (US). COLON: Vicinity of San Miguel de la Borda, 21 April 1970, *T. Croat* 9860 (NY, UC); Along ocean trail between Rio Indio and Miquel de la Borda, 0 msnm 7 July 1976, *T. Croat* 36897 (US); Mouth of Río Piedras, beach and adjacent area, 11 December 1967, *W. Lewis, J. Hawker, R. Oliver, A. Robyns y S. Verhoek* 3196 (UC); Near Palmás Bellas, sea level, 17 September 1974, *P. Maas y S. Mori* 1752, (US); Coclé del Norte, forest on hills along river, elev. Less than 100 msnm 23 August 1999, *B. Hammel* 4466 (US); 18.1 Km S of Fort Sherman, edges of mangrove swamps, lowland rainforest, 0 msnm 9° 20' N, 80° 05' W, 28 September 1981, *S. Knapp* 1314 (US). HERRERA: Ocu, open grassland and shrub, 28 August, *J. Ebinger* 1069 (F, US). SAN BLAS: Isla Urbili al norte de Playón Chico, 0 msnm 9° 20' N, 78° 13' O, 22 Noviembre 1989, *H. Herrera y G. Mojica* 569 (US). VENEZUELA: DISTRITO FEDERAL: Departamento Libertador, playa y lomás secas por el mar Caribe con árboles enanos y vegetación xerófila, inmediatamente al oeste de Chichiriviche y al oeste del río Chichiriviche, Lat. 10° 33' 15" Norte, Long. 67° 15' Oeste, 10-100 msnm 10 Octubre 1976, *Steyermark y V. Carreño* 112757 (NY); 23 January 1960, *O. Renz* 9777 (RENZ). FALCON: 20 May 1948, *O Renz* 4658 (RENZ); Península de Paraguaná, Sistema de Colinas disectadas, Fila de Monte Cano, bosques de ladera semidecuidos, matorrales y rastrojos, 11°, 56' Lat. N, 70, 01' Long. O. 100-210 msnm 31 Enero 1988, *M. Bevilacqua* 434 (MY, VEN); Ciénaga Santa Ana, Tocopero, 3 Marzo 1982, *Vilealdo* 7 (VEN). LARA: 600 msnm October 1948, *O. Renz* 4864 (RENZ); Islote heliófilo, granja Roraima, Km 10, 03 de Enero 1985, *M. Ponce y B. Trujillo* 1384 (MY); Cardonal-Espinar, Granja Roraima, 03 Enero 1985, *M. Ponce y B. Trujillo*, 1353 (MY); Espinar-Cardonal (Comunidad Cardonal) de la Granja Roraima, Km ± 10 a partir del obelisco, de la carretera Barquisimeto-Quibor, 01 de Septiembre 1985, *M. Ponce y B. Trujillo* 1546 (MY). MÉRIDA: Municipio Sucre, Las González-San José road, near the villaje of Las González (ca. 20 Km SW of Mérida), (Ca. 8° 25'N, 71° 20'W) ca. 800-1600 msnm 9-10 November 1990, dry vegetation, *L.J. Dorr, L.C. Barnett* 7695 (AMES); Vicinity Los Quemados 1 May 1917, *H.M. Curran y M. Haman* 747A (AMES); Between La Boca y Alta Gracia, 1 May 1917, *H.M. Curran y M. Haman* 747 (AMES- 2 dupl.); Dry slopes of canyon bordering Río Chama,

above Los Gonzalez, altitude 1220-1820 msnm. 2 May 1944, *Steyermark 56227* (F, NY);
Lagunillas, 3 April 1922, *Alfredo Jhan 1077* (AMES). TRUJILLO: 11 April 1948, *O. Renz*
4650 (RENZ). ZULIA: Carretera Maracaibo-Machiques, entre los Cortijos y Campo Boscán,
aprox. 50 msnm 9 Octubre 1971, *C. E. Rojas de Benítez de Rojas 1096* (MY); road from
Maracibo to Machiques, 17 Octubre 1922, *H. Pittier 10543* (NY); Maracaibo, Jardín
Botánico, Bosque seco tropical, 22 de Junio de 1982, *Gilberto Morillo 9283* (VEN); Entre el
Palmar y Taparo Hediondo, 70 msnm Distrito Mara, 31 Agosto 1957, *E. Medina 951*
(VEN); Distrito Mara, *O. Renz 4149* (RENZ).

10. *Brassavola martiana* Lindl., Bot. Reg. 22, sub t. 1914. 1836. *Bletia martiana* (Lindl.) Rchb. f. Walp. Ann. Bot. 6:434. 1861. TIPO: BRASIL. Bancos del Río Negro, *Von Martius s.n.* (Holotipo: K!). (Figura 12).

Brassavola duckeana Horta., Rodriguésia 2 (8):25. 1937. TIPO: BRASIL. Amazonas, *Ducke s.n.* (Holotipo: RB!).

Brassavola multiflora Schltr. Orchis 13: 48. 1919. *Brassavola martiana* Lindl. var. *multiflora* (Schltr.) H. J. Jones. Dawiniana 15: 22. 1969. TIPO: Norte de Brasil, *sine coll.* (Holotipo probablemente destruido B).

Planta epífita, de 21 - 63 cm largo, erectas; rizoma globoso, 0.5 – 1 cm largo. **Seudobulbos** fusiformes, teretes, delgados, (11-) 14 – 17 (-22) cm de largo x 0.3 - 0.4 a cm ancho, erectos, de (4-) – 5 – (-6) entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, a veces deciduas, de 2 - 8 (-14) cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. **Hojas** teretes, rígidas, carnosas, 15 – 42 cm largo X 0.4 – 0.5 cm ancho, ápice acuminado, base truncada. **Inflorescencia** erecta a péndula, 8 – 9 (-20) cm largo, flores 7 – 12 (-18); ovario tubular, cortamente pedicelado, 4.5 – 6 cm largo x, 0.1 cm de ancho, brácteas florales papiráceas, angostamente triangulares, 0.3 – 0.6 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de 4 – 5 cm de diámetro, blancas. **Sépalos** laterales falcados, 2.5 – 3.8 cm largo x 0.4 – 0.6 cm de ancho, verde pálido, sépalo dorsal elíptico a falcado, 2.5 – 3.8 cm de largo x 0.4 – 0.5 cm ancho, verde pálido. **Pétalos** linear-lanceolados, de 2 – 3 cm de largo x 0.2 – 0.4 cm de ancho. **Labelo** ovado-acuminado, 1.5 – 2.2 cm largo x 0.8 – 1.1 cm de ancho, blanco con una mancha amarilla en la base, ápice cortamente acuminado, margen fimbriado, base unguiculada, subcuadrada, 0.2 cm largo, unida a la base de la columna. **Columna** de 0.9 cm largo, blanca; recta, clinandrio con tres dientes centrales, 0.2 cm largo, rectangulares y de ápice irregularmente fimbriados; alas laterales de la columna rectas; antera subcuadrada 0.3 cm largo x 0.2 cm ancho, 8 polinias (4 largas y 4 cortas). **Cápsula** elíptica, 6 – 7 cm largo x 1.4 cm de ancho, péndula, apiculada 3.5 – 4 cm largo, pedúnculo de 1 – 1.5 cm largo.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *Brassavola martiana* se distingue de *B. amazonica* Poepp. y Endl., por la forma del labelo ovado-acuminado (vs. pandurado) y de *B. angustata* se

diferencia por presentar flores más pequeñas 4 – 5 cm diámetro (vs. 8 – 9 cm) y en mayor número 7 – 12 (18) (vs. 3 – 6). (Cuadro 7).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: en la clasificación para *Brassavola* de Brieger *et al.* (1976) *B. martiana* es considerada la especie tipo de la sección *Prionoglossa* Schltr., caracterizada por el labelo fimbriado o dentado. Esta sección fue propuesta por Schlechter (1919), quien la caracterizó por: la presencia de varias a muchas flores pequeñas, labelo con una uña corta unida a la columna, lámina del labelo dentada o fimbriada en el margen, columna atenuada en la base y con dos prolongaciones laterales, dentadas en la parte superior; para esta sección Schlechter consideró además de *Brassavola martiana* a *B. multiflora* Schltr., y *B. gardneri* Cogn. Es frecuente observar identificaciones de material vegetativo de *B. martiana* reconocido como *B. cucullata*, sin embargo, es fácilmente diferenciable, por la morfología de la inflorescencia, observándose un pedúnculo largo, con las cicatrices de las flores en *B. martiana*, vs un pedúnculo muy corto y compacto en *B. cucullata*.

Schlechter (1919), en el protólogo de *B. multiflora*, indicó que la ilustración de *B. martiana* incluida en la *Flora Brasiliensis*, es probablemente *B. multiflora* y no *B. martiana*. Por otra parte, H. G. Jones (1969) propuso la combinación *B. martiana* var. *multiflora*, diferenciándola de *B. martiana* por las flores más pequeñas y usualmente (pero no siempre) más numerosas. No obstante, *B. martiana* var. *multiflora* corresponde con variación morfológica de la especie *B. martiana*.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en datos morfoantómicos *B. martiana* esta incluida en el clado suramericano, es la especie hermana de *B. angustata*. El análisis combinado confirmó su presencia en este clado. Sin embargo, se ubicó como especie hermana de *B. subulifolia*, pero hay que destacar que las especies *B. angustata* y *B. amazonica* no fueron incluidas en el análisis cambiando por escasez de material.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: se distribuye en Colombia, Venezuela, Guyana y Brasil. En Venezuela se encuentra en la región sur en Amazonas y Bolívar, crece en márgenes de ríos de aguas negras. En el norte de Brasil se distribuye principalmente en los estados Amazonas y Pará, en vegetación de igapó, en bosques inundables, a alturas que oscilan entre los 100 – 300 msnm Florece de septiembre a junio. (Figura 5).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BRASIL: AMAZONAS: River side and small islets of Rio Negro, within 100 Km upper stream from Manaus, collet by boat, 13 August 1987, *S. Tsugaru y Y. Sano B-984* (NY); Margin of río Negro opposite of Manaus, 3-6 km upstream. Igarapé, vicinity of Manaus, 8 April 1971 *G.T. Prance, L. F. Coelho, K. Kubitzki, W.C. Steward 11776* (NY); Paran da Eva, ro preto da eva, mata da varsea, algabal, 13 April 1957, *M. Silva 856* (NY); Ro Negro near ponto do Pagodao in the Paran de Anavilhanas, inundate forest along rive, 2 45' S, 60 55' W, 9 June 1990, *S. Mori, C. Gracie, H. Betros, S. Hecht, J. Hecht, M. Van Etten y F. Wrigth 21223* (NY); km 202, near Rio Urubu. Campina on sandy soli, 19 December 1966, *G T. Prance, B.S. Pena, J.F. Ramos, y O. P. Monteiro 3745* (FOX); Riverside, Rio Urubu. North of road, *G T. Prance, B.S. Pena, E. Forero, J.F. Ramos, y O. P. Monteiro 4771* (NY). **PAR:** Altos Tapajs, Ro Curur, 1-10 km upriver (SE) from village of Pratat, 8 S, 57 5' W. 200-300 msnm 12 February. 1974, *William R. Anderson 10835* (NY); Tucuru, margen esquerda do ro Tocantina entre Muru o Posto da FUNAI. Igarap, Igarap, 7 November 1989, *P. Lisboa, U. N. Maciel, M. G. Silva e R. P. Bahia 1458* (NY); Municipio de Oriximina, ro Trombetas, lago tras do lugar llamado tapagem, mapa de Igarap, solo argiloso, 1-2 S, 59 60' W, 9 July 1980, *C.A. Cid, J. Ramos y C. D. Mota 1410* (NY). **COLOMBIA: AMAZONAS:** Puerto Santander, ro Caquet, margen der., frente a Villazul, 01 Enero 1991, *van Andel, T. 497* (COAH); margen izq. Ro Caquet, frente a la isla Mariame, boque mal drenado, terraza baja, 01 Marzo 1990, *Urrego, L. 1508* (COAH). **VAUPS:** Ro Kuduyar: Cerro Yapobod, 450m, 5 Octubre 1951, *Schultes, R. y Cabrera, I. 14247* (US). **GUYANA: REGION: U. TAKUTU-U. Essequibo.** Acari Mts.; Sipu River 8-10 Km from juncture with Essequibo River, 01 25' N, 58 51' W, 250 m, 12 March 1994, *Henkel, T. W. 5095* (US). **VENEZUELA: AMAZONAS:** Depto. Atures, riberas del ro Cataniapo a la altura de la comunidad "Las Pavas", a unos 20 Km al SE de Puerto Ayacucho, 5 38' Lat. N. y 67 11 Long. O. 70-80 msnm 05 de Agosto 1980, *F. Guanchez 117* (MY); Dpto. Atures, Laja El Loro, Puerto Ayacucho, 31 Agosto 1989, *Fabin Milln y Xiomara Bastardo 3128* (MY); La Esmeralda, July 16 1951, *Croizat 163*; (NY- 2 dup); Margen de ro Atacavi, 7 September 1960, *Foldats 3754* (NY-2 dupl.). **BOLVAR:** river bank 3-5 km, below El Carmen (about 50 rivers km, from mouth) 110 msnm 24 December 1955, *J.J. Wurdack y J.V. Monachino 40928* (NY); Frequent along river just below Banderita, June 26 1959, *J.J. Wurdack y L.S. Adderley 43191* (NY, US); Distr. Piar 450 msnm 24 November 1958, *O. Renz 9631* (RENTZ), Distrito Piar, 24 November 1958, *O Renz 9631.1 - 9631.2* (RENTZ-2 dupl.).

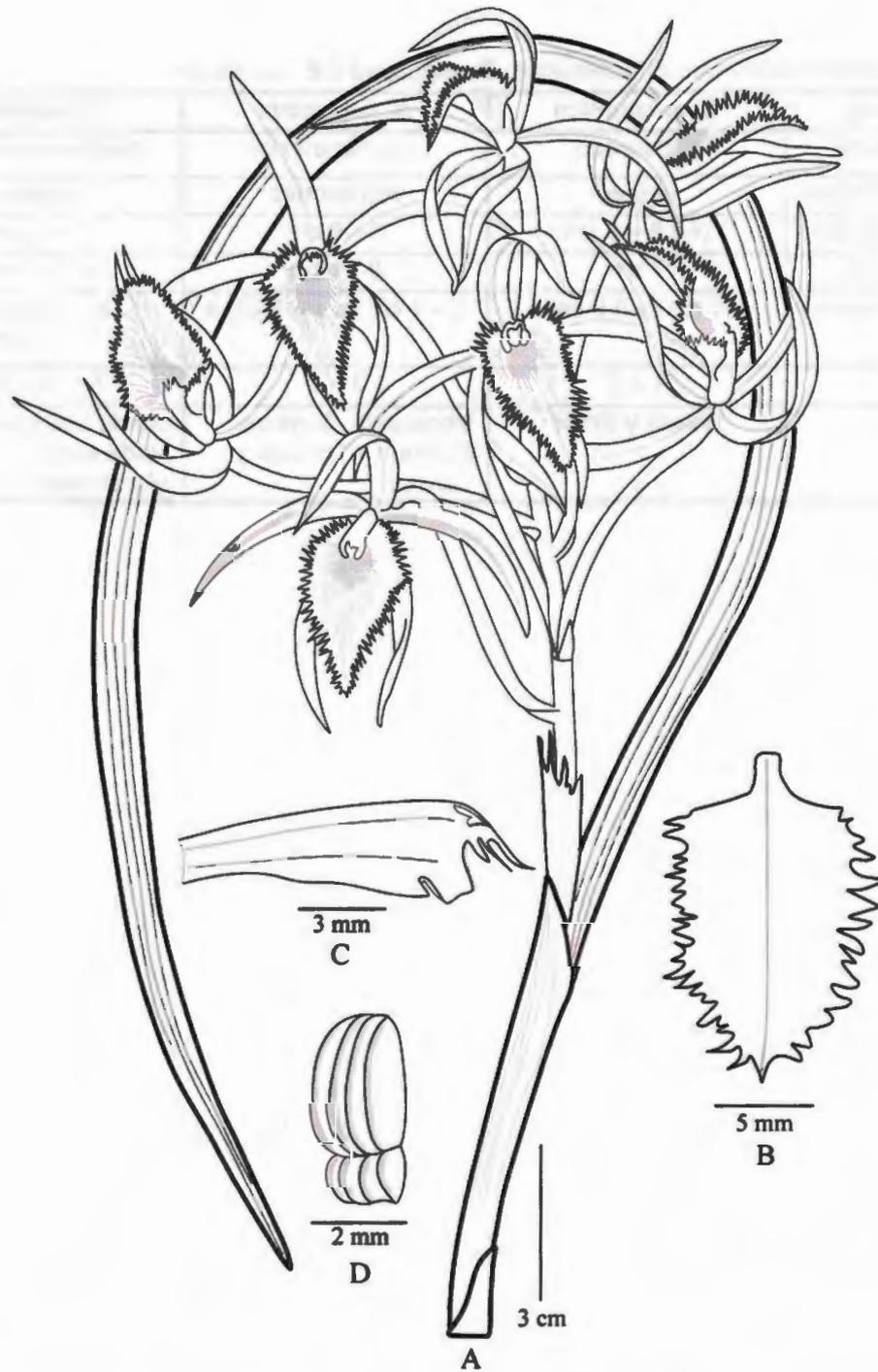


Figura 12. *Brassavola martiana* Lindl. A. Hábito. B. Detalle del labelo. C. Vista lateral de la columna. D. Polinias. A. Redibujado de la ilustración tipo. B, C, D y C. Basado en *Prance et al. 11776* (NY). Ilustración por William Cetzal-ix

Cuadro 7. Comparación entre *B. amazonica*, *B. angustata* y *B. martiana*.

Carácteres	<i>B. amazonica</i>	<i>B. angustata</i>	<i>B. martiana</i>
Forma del labelo	pandurado	angosto-elíptico	ovado-acuminado
Forma de las hojas	teretes	semiteretes	teretes
Diámetro de la flor	(4-) 6 – 9 cm	8 – 9 cm	4 – 5 cm
Largo del ovario	7 cm	9-11 cm	4.5 - 6 cm
Tamaño del labelo	2,1 cm l x 0,9 cm a	3 – 4 cm l x 1 – 2 cm a	1.5 – 2.2 cm l x 0.8 – 1.1 cm a
Nº flores	4 – 7	3 – 7	7 – 12 (-18)
Distribución geográfica	Bolivia y Brasil	Venezuela, Guyana, Surinam y Trinidad y Tobago.	sur de Venezuela, Norte Brasil (Amazonas, Pará)

11. *Brassavola nodosa* (L.) Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl. 114-115. 1831. *Epidendrum nodosum* L., Sp. Pl. 2: 953. 1753. *Cymbidium nodosum* (L.) Sw., Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. 6: 73. 1799. *Bletia nodosa* (L.) Rchb., Ann. Bot. Syst. 6: 437. 1862. TIPO: CURACAO, (Lectotipo: designado por Jones 1967, Pauli Hermani, Paradisus, 1705, plate 187). (Figura 13).

Brassavola rhopalorrhachis Rchb. f., Bot. Zeitung. Berlin 10: 855. 1852. *Bletia rhopalorrhachis* (Rchb. f.) Rchb. f. Ann. Bot. Syst. 6: 437. 1862. *Brassavola nodosa* var. *rhopalorrhachis* (Rchb. f.) Schltr., Orchis. 13: 77. 1919. TIPO: NICARAGUA, Minogalpa [sic], *Friedrichsthal 1046* (Holotipo: W!).

Planta herbácea, epífita, 6.5 – 19 (-29) cm largo, erectas; rizoma globoso, rastrero de 0.5 – 2 cm largo. **Seudobulbos** fusiformes, teretes, delgados, (1.5-) 3.7 – 8 cm largo x 0.3 – 0.5 cm ancho, erectos, 1 – 3 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, a veces deciduas, 2 – 4 cm largo, blanquecinas cuando secas. **Hoja** terete hasta más o menos plana, rígida, envés convexo, haz acanalado, carnosas, de 5 – 19 (-24) cm largo x 0.5 – 1 (-1.7) cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** racimo, erecta, (2.5-) 8.7 – 15.5 cm largo. **Flor** de 1 – 4 (-6), de 9 – 18 cm de diámetro, blancas; ovario obcónico, 3.5 – 5.5 cm largo x 0.2 – 0.3 cm ancho, brácteas florales papiráceas, triangulares, 0.5 – 0.7 cm largo, erectas, estriadas. **Sépalos** laterales linear-lanceolados de (4.5-) 6.5 – 9 cm largo x 0.3 – 0.4 cm ancho, verde pálido, sépalo dorsal linear-lanceolado, (4.5-) 6.5 – 9 cm largo x 0.3 – 0.4 cm ancho, verde pálido. **Pétalos** linear, de (4.5-) 6.3 – 9 cm largo x 0.2 – 0.3 cm ancho, verde pálido. **Labelo** ovado-acuminado, 6.5 – 8 cm largo x 2.4 – 4.5 cm ancho, blanco, ápice cortamente acuminado, base unguiculada, 2 – 2.5 cm largo, de margen aserrado, con una mancha verde en la base y manchas purpura, base unida a la columna. **Columna** clavada, 0.7 – 0.9 cm largo, inclinada, con un diente central prolongado de ápice irregular, a sus lados cortamente denticulado, columna con dos alas laterales falcadas y la base angosta, ligeramente curvada; antera 0.25 cm largo x 0.25 cm ancho, 8 polinias (4 largas, 4 cortas). **Cápsula** elíptica, 3 - 4 cm largo x 1.5 cm ancho, péndula, pedúnculo de 1.5 cm, apículo 0.7 cm.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: La morfología floral de *B. nodosa* es similar a la de *B. acaulis*, sin embargo, se diferencia de ésta por que presenta hojas semiteretes, péndulas y la inflorescencia uniflora axilar vs. hojas desde semiterete hasta más o menos planas, erectas y la inflorescencia terminal, con 1-3 flores. Con respecto a *B. subulifolia*, ésta presenta mayor número de flores (7-14) por inflorescencia y el labelo es fuertemente cordiforme, además de su distribución restringida a la Isla de Jamaica, lo cual la diferencia fácilmente de *B. nodosa*. Las hojas de *B. nodosa*, tienden a ser muy variables en tamaño, y forma, esto posiblemente como respuestas de una alta adaptación ambiental. Las inflorescencias con mayor número de flores tienden a presentar el raquis más engrosado que las que presentan una sola flor; la floración es sucesiva y a veces el eje floral tiende a ramificarse durante un segundo período de floración.

Esta especie se diferencia de *B. grandiflora*, por sus plantas compactas, de pseudobulbos cortos de 1-3 entrenudos, con hojas generalmente semiteretes con el envés convexo y el haz acanalado, a veces ligeramente aplanadas, generalmente verde intenso, muy suculentas, la inflorescencia de 8.5-15.5 cm largo, generalmente de igual o menor tamaño que las hojas, en pocas ocasiones excediendo el largo de las hojas. Ante el déficit hídrico las hojas tienden a enrollarse, luciendo prácticamente teretes, mostrando una alta plasticidad ante la disponibilidad de agua.

Tanto en *B. nodosa* como en *B. grandiflora* se observó una tendencia a un bajo número de flores por inflorescencia (1-4), excepcionalmente (6-7); en concordancia con esto, Schemske (1980), señaló que *Brassavola nodosa*, es auto-compatible, y por consiguiente, el número de flores puede representar un equilibrio complejo entre fuerzas selectivas opuestas, incluyendo restricción de energía o nutrientes, beneficios genéticos y éxito reproductivo. En *Brassavola nodosa*, inflorescencias con muchas flores presentaron una mayor remoción de polinarios y producción de frutos, contrario a las que tienen pocas flores, pero, probablemente las plantas con mayor número de flores tienen un menor nivel de polinización cruzada, debido a la polinización por geitonogamia (Schemske, 1980). A pesar de la información de este estudio y el de Murren y Ellison (1996), es poco el conocimiento acerca de la polinización en este grupo.

Williams (1981) señaló que existen diferencias en los compuestos florales de lo que él identificó como *Brassavola nodosa* y *B. grandiflora*. No obstante, estos resultados

son poco confiables, debido a que no se citaron ejemplares de comprobante, ni localidades de procedencia de los mismos; algunos de los compuestos fueron identificados tentativamente de acuerdo a la técnica utilizada; en algunos casos es incierta la presencia del compuesto y se indicó con un signo de interrogación, y además de esto presentó comparaciones de los diferentes compuestos conocidos o tentativos a diferentes temperaturas, sin hacer mención que valores son decisivos para concluir acerca del valor de las fragancias florales en el grupo. Pero, por otra parte, señaló "una de las características más llamativas de ese estudio fue la demostración de que la producción de compuestos de fragancias florales no sigue las líneas taxonómicas del grupo" y prueba de esto fue la gran similitud de compuestos florales encontrados entre lo que él consideró *B. glauca* y *B. cordata*, que en este estudio corresponderían a *Rhynchoaelia glauca* y *Brassavola subulifolia*.

El estudio anatómico foliar de *B. nodosa* y *B. grandiflora* arrojó, alta similitud en la estructuración de las mismas, encontrándose diferencias solo en la disposición de las fibras vasculares, están presente en la zona adaxial y abaxial en la *B. grandiflora* y sólo en la zona abaxial en *B. nodosa*, probablemente esta ausencia de fibras en la zona adaxial, le permite a la hoja enrollarse ante el déficit de agua.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: El tipo de *Brassavola nodosa* es un espécimen proveniente de Curacao, colectado en 1705, el cual es incluido como parte del material citado por Linneo para la descripción de *Epidendrum nodosum* posteriormente Lindley en 1831 describió *Brassavola nodosa*. De acuerdo a Rolfe (1902) Lindley no tenía un espécimen cuando describió a *B. nodosa*, y una nota en su descripción indica que los caracteres fueron dibujados de la planta colectada por Jacquin en la isla Barú (Colombia). No obstante, Lindley (1831) señaló explícitamente en el protólogo de *B. nodosa*, "...the plant from which this figure was taken were received from Mexico by Sir John Lubbock"...y además hizo mención a que esa planta ya había sido descubierta por Jacquin (en Isla Barú, Colombia) y Sloane (en Jamaica), concerniendo realmente este material proveniente de Jamaica con *B. subulifolia*. Basado en esta información se pudo indicar que el material con el que Lindley describió *B. nodosa* era proveniente de México, sin localidad específica.

RELACIONES FIOLOGENÉTICAS: con base en datos morfoanatómicos *B. nodosa* es parte del clado mesoamericano; es la especie hermana de *B. acaulis* con la que comparte la presencia de puntos morados en la base del labelo, además de otras características propias de este clado como, labelo sésil y alas de la columna extendidas. El análisis filogenético combinado, confirmó la relación de *B. nodosa* como miembro del clado mesoamericano.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: esta especie crece en la vertiente del Pacífico desde México (Nayarit), hasta Colombia (Chocó) y el Norte de suramérica en Colombia, Venezuela y Curacao. En la costa pacífica desde México hasta Guatemala está presente en bosques húmedos y secos, sabanas y palmares. En costa rica a lo largo de savanas inundables y en selvas caducifolias En Nicaragua en bosques pantanosos de manglar. En Panamá en bosque perennifolio y manglar, en el Chocó, crece en la zona de transición entre el manglar y la selva y en el manglar. En el norte de Colombia y Venezuela, está presente en bosques secos, con árboles bajos, arbustos y cactos columnares; también en bosques húmedos alrededor del límite de la depresión de Maracaibo y pantanos causados por las inundaciones periódicas. En Aruba, Curacao y Bonaire, crece en matorrales de cactos, matorrales xéricos y bosques secos, en las dunas costeras o restingas y en bosques montanos aislados cercanos a la costa. En la zona del Magdalena, en Colombia está presente en bosques secos y húmedos del magdalena, bosques montanos de la cordillera oriental. Presenta un amplio rango de distribución altitudinal 0 - 400 (-1220-1820) msnm; alcanzando mayores rangos altitudinales que *B. nodosa grandiflora*. El canal de Panamá, podría considerarse una zona donde ambas especies están creciendo en simpatría, esto debido a que es el punto límite de distribución de *B. grandiflora*, y donde probablemente *B. nodosa* pasa de la vertiente Atlántica a la vertiente Pacífica. (Figura 5).



Figura 13. *Brassavola nodosa* (L.) Lindl. A. Hábito. Redibujado de la ilustración Tipo Pauli Hermani, Paradisus, 1705, plate 187. Ilustración por William Cetzal-Ix.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: COLOMBIA: CHOCÓ: Dry rocky island just outside sand bar at mouth of Río El Valle, 0 msnm 6 August 1976, *A. Gentry y M. Fallen 17240* (NY); On Península formed by Bahía Utría; on rocky point, 0-100 msnm 8 May 1973, *R.H. Warner y J.W.White 163* (GH); Port Utria, 14 February 1934, *W. M. Taylor 1505* (MICH); Vic. of Camp Curiche, S. of Boca Curiche, 26 May 1967, *J. Duke 11673* (NY). **COSTA RICA: ALAJUELA:** Barranca, 3 September 1944, *J. Echeverría 642* (F). **GUANACASTE:** La Cruz, Tempisque, 14 Enero 1930, *D.O. Jimenez 6266* (AMES); Savanna about 5 km, south of La Cruz, 200 msnm 12 February 1963, *L.O. Williams y T.P. Williams 24535* (F); Large swampy area in savanna about 10 km east of Bahía de Sta Elena and 20 km, south of La Cruz, 5 February 1964, *L. O. Williams, A. Molina y T.P. Williams, 26669* (F); 14 km. Southwest of Liberia via Highway 21, 15 August 1965 *S. Arnold 86*, (UC); 10 km wets the Liberia, 100 msnm 15 August 1967, *J. Taylor 4418* (NY); Área no protegida, Nandayure, Pacífico Norte; Bejuco, Playa de Pilas de bejuco, finca el palmar propiedad de la familia Ruíz, 09° 50' 33", 85° 21' 48", 1 msnm 14 July 1994, *A. Rodríguez 119* (INBIO); Camino Colmenar, Parque Nacional Palo Verde, 10°21'40", 85°22'30", 40-60 msnm 28 July 1992, *U. Chavarria 646* (INBIO) , Cantón de Bagaces, P.N. Palo Verde, Valle del Tempisque, Estación Palo Verde, 10°21'00", 85°21'00", 10 msnm 9 Agust 1995, *U. Chavarria 1271* (INBIO); Cantón de Bagaces, P.N. Palo Verde, Valle del tempisque. Puerto Chamorro, margen norte del Río Tempisque, frente a Puerto Humo, 10°20'45", 85°22'20", 7 msnm 23 June 1993, *U. Chavarria 824* (INBIO); Pacific plains, Liberia, Guanacaste, 4 January 1962, *C.K. Horich s.n.* (UC); Playa Hermosa, Just north of Playas del Coco, along Pacific ocean, 26 August 1984, *Garrett E. Crow 5944* (F); Vicinity of Cañas, 16 July 1969, *R. Daubenmire 45* (F). **PUNTARENAS:** Río terrones, forest on flood-plain, Península de Osa, 1-100 msnm 23 May 1937, *C. W. Dodge y V.F. Goerger, 10433* (AMES); Manglares de Puerto Jiménez de Osa, 19 Marzo 1930, *M. Bremer 12178* (F); Salinas cite en Pacificque Mar, 1922, *Bremes 268* (AMES); Garabito, área no protegida, Valle de Tárcoles, Guacalillo, 9° 49' 30" N, 84° 39' 35" W, 1 msnm 8 March 1994, *V. Ramírez y Q. Jimenez 278* (NY); Cantón de Golfito, P.N. Corcovado, Península de Osa. Estación La Leona; 08° 27' 00" N, 83° 29' 30" W, 10-100 msnm 9 March 1994, *R. Aguilar y R. Espinoza 3150* (INBIO); Cantón de Osa, P.N. Corcovado, Península de Osa. Estación San Pedrillo, frente a la estación, rocas sendero a la playa; 08° 37' N, 83° 44' 00" W, 100 msnm 15 September 1993, *R. Aguilar 2310* (INBIO); Cabo blanco Nature Reserve Southern tip of the Nicoya Peninsula, 9° 35' N,

85° 6'W, 1-7 December 1969, *W. C. Burger y R. L. Lies.n.er 6647* (F); En la propia desembocadura del Rio Barranca, 24 July 1964, *A. Jimenez 2176* (F); Playa blanca, Golfo Dulce, 25 February 1933, *M. Valerio 370* (F); In mangrover swamp at N en of Golfito bay, *M. Nee y S. Mori 3548* (F); Outside town of Palmar on inter-american Hwy. Pacific lowland, 5 June 1980, *A. Meerow, L., Besse, y K Tan 1194* (SEL). EL SALVADOR: AHUACHAPÁN: between Las Chinamás and border to Guatemala, 600 msnm 16 August 1969, *H. Hein 317* (SEL); 8 kms antes de llegar a Las Chinamás, 300 msnm 23 June 1974, *Osakr Pank 318* (SEL); 2 km before Las Chilamás-Ahuachapan, 600 msnm 16 august 1969, *Herbert Hein 66* (SEL). SANTA ANA: Behind Metapán, 300 - 400 msnm 9 June 1977, *F. Hamer 630*; San Antonio von Santa Ana, 19 September 1962, *S. Winkler s.n.* Pacific coast of El Salvador, 2 November 1979, *F. Hamer 970* (SEL). GUATEMALA: ESCUINTLA: Port to San José de Guatemala, 23 August 1860, *S. Haves s.n.* (AMES); 2 km north of San José, 13 August 1938, *W. J. Eyerdam 8638* (SEL). HUEHUETENANGO: Monte Grande, 300 msnm Agosto 1922, *G. Salas 92* (AMES). MEXICO: CHIAPAS: Islamapa, Huehuetan, *E. Matuda 18008* (AMES); Ocosocuatlua-Villa Flores, Km 30, Finca las flores, 3 Junio 1985, *E. Hágsater 1234* (NY); Escuintla, July 1956, (MICH); *E. Matuda 2185*; Escuitla, 12 june 1947, *E. Matuda 16388* (MEXU); Escuintla, *E. Matuda 1793* (MEXU); A 29 km. Al E de Escuintla, a 2 Km. Al W de Huixtla; 30 msnm 2 de Abril 1978, *O. Téllez y H. Cruz 539* (MEXU); Cruz Piedra, Escuintla, July 1936, *E. Matuda 2185* (MEXU); Mt. Madre Vieja, 1000 msnm June 1938, *E. Matuda 2524* (MEXU); Mojarra, Tonala, 27 November 1947, *E. Matuda 17242* (MEXU); Poza galana. Municipio Arriaga. Selva mediana subperenniolia, 6 Octubre 1994, *J. Castillo 270* (AMO); Reserva de la Encrucijada El epazotal-El Castaño, Mpio. Mapastepec, 11 Agosto 1999, *F. H. Najarro 351* (MEXU); Tapachula, on *Ficus* sp. y *Cedrela odorata*, 150-200 msnm 28 January 1935, *O. Nagel 4427* (S). NAYARIT: Barranca, N.W. of Tepic, East of Tepic-Navarrete road, 28 August 1948, *R. Dressler 352* (AMES). OAXACA: Tehuantepec, 19 November 1910, *G. Nash 32150* (NY). NICARAGUA: BOACO: Road toward Camoapa, Boaco, 4 April 1971, *F. C. Seymour 5420* (AMES). CHONTALES: along road from Juigalpa NE toward La Libertad, ca. 11.1 km NE of Río Mayales: ca. dry plain, 12° 10 'N, 95° 19 W, 300 msnm 25 September 1977, *W.D. Stevens y B.A. Krukoff 4218*, (MEXU); 2 km south of Acopaya, 4 January, 1969, *J. Atwood 1657* (VT); Hills south of Managua near casa Colorada, 1000 ft. 18 May 1947, *P. Allen 4527* (F). ESTELÍ: Cutover hills, often with low or scrub forest, 3-7 km, northwest of Pueblo Nuevo, 600-700 msnm 24

November 1973, *L. O. Williams, A. Molina R. 42381* (F). GRANADA: Environes de grenade, 10 msnm October 1869, *P. Lévy, 1144* (P); Sabana near Granada, 18 December 1940 - 9 February 1941, *Verne Grant, 875* (AMES); En la Isla El Carraco, Isletas de Granada, 35 msnm 11 Agosto 1982, *E. Martínez y R. Riviere 1542* (MEXU); Arrozales de Osagay, 12° 05' N, 85° 54' W, 35 - 40 msnm 7 Abril 1982, *J. Sandino y R. Rodríguez 2522*. MANAGUA: Lava fields near Managua, 15 September 1976, *F. Matthews s.n.* (SEL); Steep northeast slope among rocky outcrops, 43 miles towards Managua from Nicaragua-Honduras border by Inter-American Highway through Choluteca, Honduras and Somoto, Nicaragua, 1 August 1946 *T. Morley 755* (UC); ca. 1.6 km NME of Hwy 12 long road on ridge of Sierra de Mateare; slope E of road, 12° 05' N, 86° 23' W, 465 msnm 8 July 1978, *W. D. Stevens; B.A. Krukoff, 9234* (AMES); *Hno. A. Garnier 5014* (AMES). RIVAS: Puente Las Cabezas, Route 2, NW of Belen, 7 Enero 1969, *J.T. Atwood 1924* (NY); About 15 kms north of Estelí, Xerophytic forest on plain, 10 January 1967, *L.O. Williams y A. Molina 20206* (F); Vicinity of Rivas, *William E. Maxon, Alfred Harvey. A.T. Valentine 7832* (AMES); Near El Capulín, along road between La Virgen and San Juan del Sur; pasture with occasional samll trees, 11° 20' N, 85° 48' W, 55 msnm 28 September 1979, *W. D. Stevens 14372* (SEL); Isla Ometepe, Volcán Concepción, Cerro "El Mogote de las Pilas". Vegetación creciendo en la lava del volcán, 27 Octubre 1984, *W. Roletto 1403* (MEXU); Along road SE from San Juan del Sur, 3-4 km NW of Río La Flor, Playa El Coco, Quebrada El Coco, and small peak S of quebrada, beach, dense low forest behind beacc, open mangrove along quebrada, pasture at base of peak and deciduos forest on slopes, 11° 09' N, 85° 47' W, 0 - 95 msnm 11 September 1977, *W. D. Stevens 3741* (MEXU). Sin localidad precisa 1845-48, *A.S. Ørsted 6739* (C); Sin localidad precisa, 1845-48, *A. S. Ørsted 6738* (C). PANAMÁ: DARIEN: Vicinity of La Palma, 0-50 msnm June 1914, *H. Pittier 6689* (AMES). CHIRIQUI: Balboa Canal Zone, Grows in shady, damp locations, 3 feet, *C.W. Powell 102* (AMES-2 dupl.); Vicinity of Chiriqui Lagoon, 23 January 1941, *H. Von Wedel 1874* (MO). COCLÉ: Pastures surrounding Rio Chico de Nata, 4 May 1977, *J.P. Folsom 2928* (MEXU); E of Río Vendo, Playa Venado: Along beach and cliffs, dry lowland forest, 8° 54'N, 79° 35' W, 30 October 1981, *S. Knapp 1924* (MEXU); PANAMÁ: Taboga Island; behind rocky beach, near hotel; sea nivel, 15 august 1972, *Al Gentry 5741* (MEXU); Isla Taboga, 23-24 July 1938, *R. Woodson, Jr. P. Allen, R. Stribert 1487* (SEL); Along the stream, and bordering slopes and pastures of the rio Teta east of San Carlos where it passes under Highway 1, 27 July

1970, J.L. Luteyn 1563 (F); San Jose Island, Pearl Archipelago. Rocky bluffs at south beach, 15 July 1945, C. Elarson 468 (NY); Morro Island (of Tobago), 15 August 1972, W.G. y J.D'Arcy 6782 (C).

12. *Brassavola ovaliformis* C. Schweinf., Bot. Mus. Leaflet. 14:60. 1949. TIPO: PERÚ, La Peca, north-east of Jaen, F. Woytkowski 37016 (Holotipo: UC!; Isotipo: AMES!).

Plantas epífitas, 40 cm largo, erectas; rizoma globoso, 1 – 1.5 cm largo. **Seudobulbos** teretes, delgados, 8 - 12.5 (o más.) cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho, erectos a flexuosos, de 3 - 4 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, 3 - 7 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. **Hojas** semiteretes, carnosa, acanalada ventralmente, 21.5 - 38 cm largo x 0.3 cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** erecta, pedúnculo 4 cm largo, flores 4; ovario tubular, cortamente pedicelado, 4.3 cm largo x 0.2cm ancho, acanalado; brácteas florales papiráceas, angostamente triangulares, de 1 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de 10 – 11.5 cm diámetro, de color blanco, fragantes; sépalos laterales linear-lanceolados, venas prominentes, 6 cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho, blanco. **Sépalo** dorsal linear-lanceolado, 5.3 - 6 cm largo x 0.5 cm ancho, blanco. **Pétalos** linear-lanceolados, de 5 - 5.6 cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho. **Labelo** elíptico-ovado, 5.3 cm largo x 2.5 cm de ancho, venación reticulada, blanco, ápice agudo, margen entero, ligeramente ondulado, base unguiculada, subcuadrada de 0.2 cm largo, margen entero, unida a la base de la columna, tres venas centrales prominentes amarillo-verdoso, venación reticulada. **Columna** de 0.6 - 0.7 cm largo, blanca; recta, con un diente central, prolongado, de ápice irregular, alas laterales de la columna prolongadas; antera cordiforme, 0.4 cm largo x 0.3 cm ancho; 8 polinias de igual tamaño. **Cápsula** no disponible.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *Brassavola ovaliformis* se distingue por la venación reticulada en pétalos y labelo, el labelo con uña subcuadrada corta de (0.2 mm largo) de margen entero y su distribución geográfica restringida al departamento Amazonas en Perú. En los comentarios para la especie, Schweinfurth (1949) señaló que parece no tener “especies cercanas”, sin embargo indicó que en lo blanco de las flores y en el ápice de la columna se parece a *Brassavola nodosa* (L.) Lindl., pero carece de la porción basal (la uña) presente en *B. nodosa*; también la comparó con *B. perrinii* Lindl., de la que difiere en tener flores pequeñas, verdes y a veces labelo carinado y las alas de la columna distintas. No obstante, *Brassavola ovaliformis*, es similar a *Brassavola subulifolia* en la morfología de la columna, al presentar un diente central prolongado y dos alas laterales prolongadas.

Esta especie ha sido poco colectada, y es poco lo que se conoce de su hábitat y variabilidad morfológica.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Brieger *et al.* (1976) modificaron la clasificación de *Brassavola* propuesta por Schlechter, con reconocimiento de la Sección *Fasciculatae* Pabts, para incluir todas las especies descritas después de la clasificación de Schlechter, y como único miembro de esta sección consideran a *Brassavola ovaliformis*.

Esta especie es poco conocida debido a la escasez de colectas. Wihner (1998) consideró a *B. ovaliformis* como sinónimo de *B. chacoensis*, sin embargo, posteriormente (Wihner, 2007) consideró a *B. ovaliformis* como nombre aceptado, tal como se considera en este trabajo.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: basado en datos de análisis morfoanatómicos, *B. ovaliformis* es parte del clado mesaamericano y es la especie hermana del clado conformado por *B. subulifolia*, *B. acaulis* y *B. nodosa*, esta relación está apoyada por el carácter las alas de la columna extendidas. No obstante, en el análisis combinado se encontró a *B. ovaliformis* dentro del clado suramericano, con el que comparte un mayor número de sinapomorfías moleculares.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: Esta especie crece en bosques secos, con abundantes cactáceas, en los declives de la Cordillera Central en el Departamento Amazonas en Perú, entre 820- 1000 msnm La distribución geográfica se conoce de la localidad tipo, "La Peca" y el cañón del Río Utcubamba, estas localidades se encuentran entre los márgenes de la Región Andina y el Amazonas en Perú. (Figura 5).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: PERÚ: AMAZONAS: La Peca, north-east of Jaen, 18 November 1947, *F. Woytkowski* 37016 (UC); Perhaps Jaén, 26 May 1997, *Marco Romero s.n.* (NY-2 dupl.); Bagua, Canyon of Río Utcubamba, km 288 from Olmos, 26 January 1964, *P.C. Hutchinson* y *J.K. Wright* 3796 (MO).

13. *Brassavola retusa* Lindl., Edwards Bot. Reg. 33: sub.20. 1847. *Bletia retusa* (Lindl.) Rchb. TIPO: Venezuela, Maracaybo [sic], *sine coll.* (Holotipo: K!). Figura 15.

Planta de 15 cm largo, erecta. **Seudobulbos** teretes, delgados, 5 cm largo, erectos a flexuosos, de 3 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, 2,5-4 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas, con puntos negros. **Hojas** planas, carnosa, 12 cm largo x 0,5 cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** erecta, uniflora, flor de 4,5-6 cm diámetro; ovario tubular, cortamente pedicelado, 6-8 cm largo x 0,3 cm ancho. **Sépalos** laterales falcados, 2-4 cm largo x 0,4-0,5 cm ancho, sépalo dorsal linear-lanceolado, 3-4 cm largo x 0,3 cm ancho. **Pétalos** falcados, de 1,5-2,5 cm largo x 0,3 cm ancho. **Labelo** obovado, 2,2 – 3.4 cm largo x 1.5 - 3 cm de ancho, blanco, ápice trunco, margen entero, ligeramente ondulado, base sésil; disco deltoide, amarillento en la base del labelo. **Columna** recta, 1 cm largo x 4mm ancho, lados de la columna truncados, dientes fimbriados. **Cápsula** no disponible.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: Lindley propuso el nombre *B. retusa* basado en un material proveniente de Maracaybo [sic], y diferencia esta especie del resto de las *Brassavola* basándose exclusivamente en la morfología del labelo "*Labello undulato cuneato truncato margine laevi*". Esta característica tan particular del labelo truncado, es única dentro del género, lo cual facilita ampliamente su reconocimiento, sin embargo, además del material tipo, esta especie no se ha vuelto a coleccionar. La inexistencia de nuevas colectas, ha conllevado a autores como Withner, (1998) a plantear la posibilidad de un error en los datos de la localidad tipo. No obstante, la revisión de material herborizado de *Brassavola* para el Neotrópico, no ha evidenciado la existencia de esta especie en otra zona. En torno a la localidad de esta especie se pueden plantear diversas hipótesis. Una de ellas es que posiblemente el dato Maracaibo, haga mención al lugar desde donde se importó la planta y no a la localidad tipo, esto debido a que Lindley solía indicar en sus descripciones el lugar desde donde se importó el material, y en correspondencia a esto para el año 1847, Maracaibo era un puerto importante, reconocido por la diversidad de productos que desde allí se embarcaban (Cardozo, 2005), lo cual conduce a pensar que probablemente el nombre de Maracaibo era ampliamente conocido para la época. Otra hipótesis, es que si Maracaibo fuese ciertamente la localidad tipo, esta especie pudiese estar restringida a las planicies del Lago de Maracaibo, ya que geográficamente la Cordillera de los Andes

representaría una barrera para esta especie y su distribución hacia el sur del país y el continente. Y por último, si esta especie tenía una distribución restringida a las planicies del lago, quizá pudiese estar extinta, debido al creciente desarrollo urbano que ha experimentado Maracaibo a lo largo de los años.

Pero éstas son hipótesis en busca de una posible explicación a la ausencia de colectas de *B. retusa*, solo resta esperar que sea colectado de nuevo para dar más respuesta sobre su existencia y distribución; mientras se propone en este trabajo en concordancia con Foldats (1970) seguir considerando a *B. retusa* presente en Venezuela.

Aquí se presenta por primera vez una descripción ampliada e ilustración de la especie, basada en el material tipo.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: en el material tipo se puede apreciar que *B. retusa* presenta el labelo sésil, carácter compartido con el grupo de los taxa suramericanos del género; pero, es la única especie con el labelo trunco, carácter que la distingue de las demás miembros del género.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: *B. retusa* no fue incluida en los análisis filogenéticos, debido a que solo se contó con los datos de la descripción tipo, y la escasez de material adicional dificultó la evaluación de la variación de los caracteres para su codificación para el análisis morfoanatómico y molecular.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: Por su parte, Foldats (1970), indicó la distribución de *B. retusa* para Brasil además de Venezuela, pero no hizo mención a un ejemplar de respaldo para localidades en Brasil y para Venezuela se basó en la descripción tipo. Sólo se conoce para Maracaibo, Venezuela. (Figura 5).

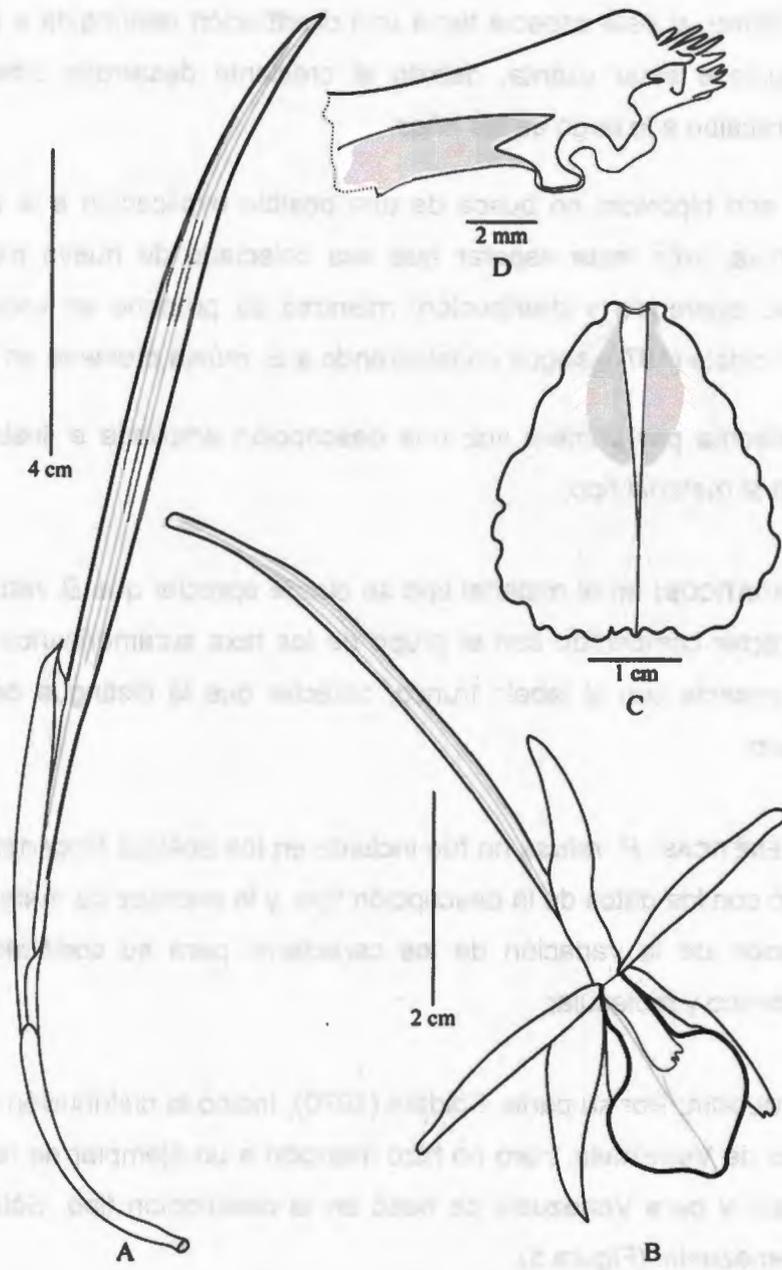


Figura 15. *Brassavola retusa* Lindl. A. Detalle de la planta. B. Vista de la flor. C. Detalle del labelo. D. Vista lateral de la columna. Basado en el material tipo. Ilustración por William Cetzal-Ix

14. *Brassavola subulifolia* Lindl., Gen. Sp. Orch. Plants. 115. 1831. *Cymbidium subulatum* Sw., Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. 6: 73. 1799. TIPO: in insula Nevis; *Tobin s.n.* (Holotipo: extraviado; Neotipo: aquí designado, *sine loc.*, *sine coll.* (Holotipo: K-9165!).

Brassavola cordata Lindl., Bot. Reg. 22, t. 1914. 1836. *Bletia cordata* (Lindl.) Rchb. f. Walp. Ann. Bot. 6: 436. 1861. *Bletia nodosa* var. *cordata* (Lindl.) Rchb. f. Xenia Orchidaceae 2:65. 1863. TIPO: [BRASIL] *sine loc.*, *sine coll.* (Holotipo: K-9165!).

Brassavola sloanei Griseb., Fl. Brit. W. I. 620. 1859. TIPO: Jamaica, *Sloane s.n.* (GOET).

Plantas epífitas o litófitas, 27 – 54 cm alto, colgante; rizoma corto, 0.7 – 2.4 cm largo. **Seudobulbos** fusiformes, semi-teretes a conduplicados, delgados, 11 – 19 cm largo x 0.3 – 0.9 cm ancho, erectos, 2 – 3 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, a veces deciduas, 2 – 14 cm largo, blanquecinas, ápice brevemente acuminado. **Hojas** semiterete, linear-lanceolada, acanalada ventralmente, de 20 – 32 (– 33.5) cm largo x 0.5 – 0.6 (–1) cm ancho, aguda a cortamente acuminada. **Inflorescencia** racimo de 7 – 14 flores, colgante, 18 – 23 cm largo; ovario pedicelado, de (3.2–) 4 – 4.5 (5) cm largo x 1 – 2 mm ancho, obcónico, ligeramente encorvado hacia el ápice, brácteas florales triangulares, 7 – 10 mm largo, erectas, membranáceas. **Flor** resupinada, de (–7) 8 – 8.5 cm diámetro, blancas. **Sépalos** dorsal falcado 3.5 – 4.5 (–5) cm largo x (3–) 4 – 5 mm ancho, sépalos laterales falcados, 3.5 – 4 (–5) cm largo x 3 – 4 (–5) mm ancho, sépalos dorsal y laterales con la vena principal y secundarias muy prominentes, ligeramente carnosos, cortamente acuminados. **Pétalos** lineares 3 – 4.5 (–5) cm de largo x 1 – 2 (–3) mm ancho. **Labelo** cordiforme, 2.9 – 3.5 cm largo x 1.5 – 1.7 cm ancho, unguiculado, la uña subcuadrada, de 8 – 9 mm largo, margen eroso-dentado, base del labelo cubriendo la columna, 1.5 – 2 (–2.8) cm ancho, ápice cortamente acuminado, entero. **Columna** clavada, 0.4 – 0.5 cm largo, clinandrio tridentado, diente central lineal, prolongado con ápice bífido y margen irregular, dos alas laterales; antera cordiforme, 0.3 cm largo x 0.25 cm ancho, 8 polinias (4 largas, 4 cortas). **Cápsula** elíptica, de 3 – 4 cm largo, de 1.5 – 1.9 cm ancho, erecta, péndula.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: Se distingue, por sus hojas semi-teretes a conduplicadas y sus Inflorescencias con muchas flores (7 -15), pequeñas de 4 – 4,5 cm de largo, con el labelo cordiforme; además de los caracteres morfológicos su distribución geográfica restringida a Jamaica también permite distinguirla del resto de las especies de *Brassavola*.

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: De acuerdo a la información del protólogo esta especie proviene de la Isla Nevis, en las Antillas Menores, sin embargo, no existe registro del material Tipo, ni de ningún otro material proveniente de esa localidad. Rolfe (1902) señaló "*The species is common in Jamaica, and I have seen no specimens from elsewhere, though the St. Nevis habitat is presumably correct*". En vista de la inexistencia de material tipo, se propone en este trabajo la lectotipificación del ejemplar y la ilustración presentada en el protólogo de *Brassavola cordata* Lindl. Bot. Reg. 22, T. 1914. 1836. La ilustración junto con un trozo de la inflorescencia está depositada en el herbario K.

En cuanto al registro de *Brassavola cordata* proveniente de Brasil, Rolfe (1902) señaló ..."*In 1836, Lindley figured a plant in his Botanical Register, said to have been imported from Brazil by Messrs. Loddiges, under the name of Brassavola cordata (t. 1913), and in 1840 it was also figured in the Botanical Magazine (t. 3782), with the remark that "our plants were received by Mr. Muray from Mr. Thomás Cowan, Overseer on the White Estate, Jamaica-so that the species would appear to have a widely extend range."* The Brazilian habitat, however, has never been confirmed, and there can be little doubt that it is erroneous. There is, indeed, a specimen in Lindley's Herbarium, with a coloured drawing of the lip, labeled "636 Jamaica, Loddiges," which itself suggests a doubt as to the record, for although unlabelled, and not the type specimen of *B. cordata*, it represents the same species"...

Por consiguiente los datos señalados por Rolfe (1902) sugieren que *Brassavola cordata*, no se distribuye en Brasil, y que muy posiblemente se haya tratado de un error.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en datos del análisis morfoanatómico *B. subulifolia* es miembro del clado mesoamericano, y está relacionado cercanamente con el clado de *B. nodosa* y *B. acaulis*, con las que comparte la sinapomorfía base del labelo sésil. Esta especie presenta la morfología floral de los miembros del clado mesoamericano, sin embargo, el análisis combinado, arrojó resultados contrastantes al ubicar a *B. subulifolia*,

como parte del clado suramericano, esta posición, nos indica un posible origen híbrido, o un posible caso de convergencia evolutiva.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: esta especie es endémica de la Isla de Jamaica, donde presenta amplia distribución y rangos altitudinales de 8 - 400 msnm creciendo en vegetación seca costera y sobre piedras. (Figura 16).

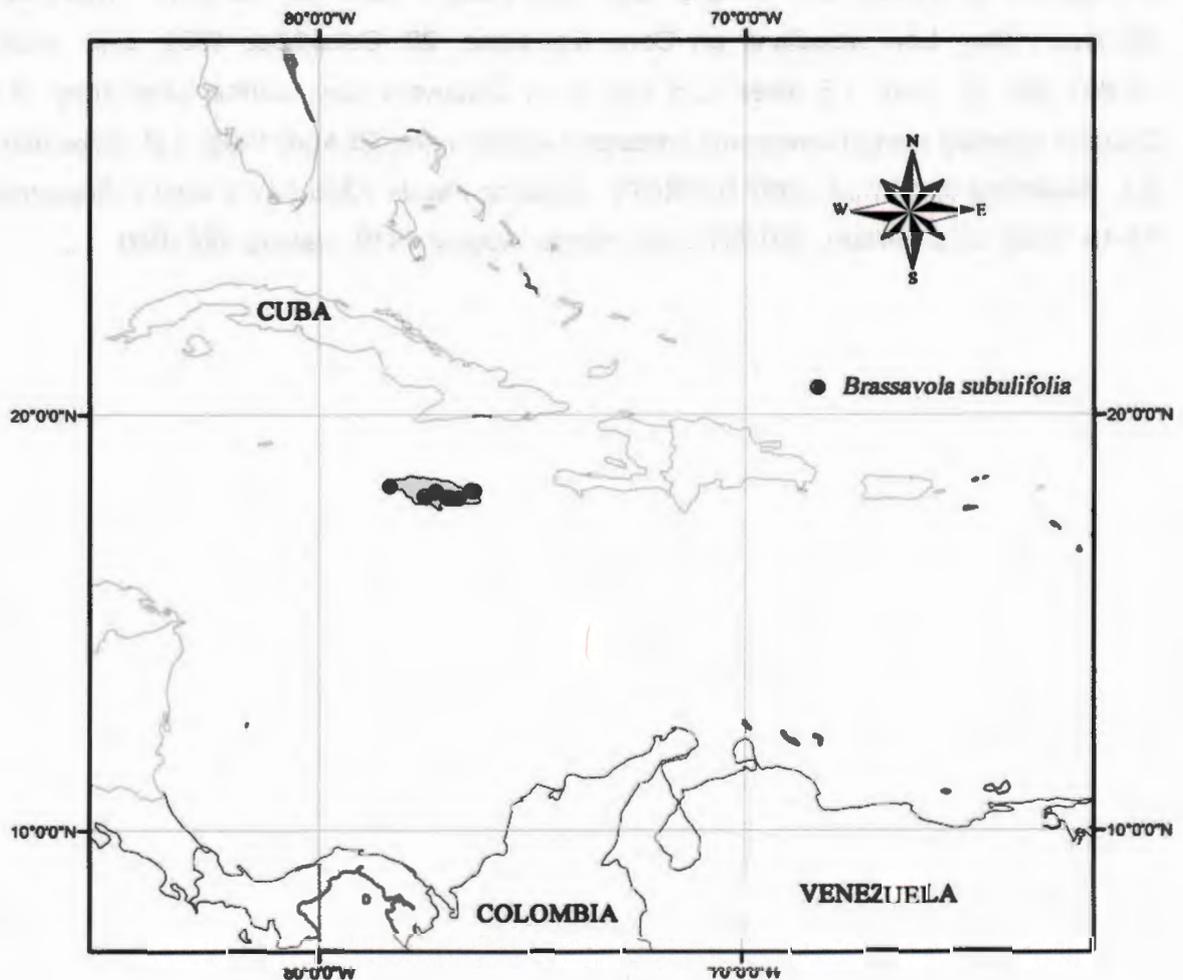


Figura 16. Mapa de distribución geográfica de *Brassavola subulifolia*.

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: JAMAICA: 13 Feb 1912, *G. Nash* 29201 (NY); 12 November 1907, *G V. Nash* 28028 (NY); 1904. *R. K. Tomlinson* 21662 (NY); Negril and vicinity, 9-12 March 1908, *N. L. Britton y Arthur Hollick* 2111 (NY); Chapelton to Bull Head, 18 September 1906, *L. M. Underwood* 3417 (NY); Vicinity of Spanish Town, 30 August - 3 September 1908, *N.L. Britton* 3087 (NY); Near Mandeville, 23 September 1908; *W.M. Harris y N.L. Britton* 10626 (NY); September 21-23, 1908, *N.L. Britton* 3779 (NY-2 dup); Port Antonio, 12 March 1906; *A. E. Wright* 103 (NY); Vicinity of Mandeville, 15-26 February 1910, *Stewardson Brown* 182 (NY, PH); 1849, *Wullachlagel* 1065(M); St. Ann. lml. Most of Discovery Bay, 17 April 1960, *C.D. Adams*, 6850 (M); St. Ann. 1 miles W of Discovery Bay, Low woodland on Coral limestone, 28. December 1961; *C.D. Adams* 10.207 (M); St. Ann. 1.5 miles (2.5 km) W of Discovery Bay Marine Laboratory, S of Queens highway along honeycomb limestone escarpment, 26 April 1995; *J.D. Ackerman y E.L. Meléndez-Ackerman* 2867 (UPRRP); *Jamaica Plants* 2398 (NY-2 dupl.); September 13-18, 1906, *N. L. Britton*, 480 (NY); Meneague, August 1910, *Halaug* 392 (PH).



15. *Brassavola tuberculata* Hook., Bot. Mag. 56: t. 2878. 1829. *Bletia tuberculata* (Hook.) Rchb. f. Ann. Bot. Syst. 6: 434. 1862. TIPO: BRASIL, Rio Janeiro, *Henry Harrison s.n.* (Holotipo: K!).
- Brassavola perrinii* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 18: t. 1561. 1833. *Bletia perrinii* (Lindl.) Rchb. f., Ann. Bot. Syst. 6: 421. 1862. TIPO: BRASIL, Rio Janeiro, *Arnold Harrison s.n.* (Holotipo: K!).
- Tulexis bicolor* Raf., Fl. Tellur. 4: 42. 1836 [1838]. TIPO: BRASIL, Rio Janeiro, *Henry Harrison s.n.* (Holotipo: K!).
- Brassavola revoluta* Barb. Rod. Gen. et. Sp. Orch. Nov. 2:160. 1882. TIPO: BRASIL, Province de Santa Catharina, *Barbosa Rodrigues s.n.* (Holotipo: extraviado; Lectotipo: aqui designado: Icones Orchidacearum Brasilienses - Joao Barbosa Rodrigues - Vol. 4: t.53).
- Brassavola fragrans* Lem. Jard. Fleur. 3: Misc. 78.1853. TIPO: BRASIL, Santa Catarina, M. A. Verschaffelt *s.n.* (Holotipo: extraviado; Lectotipo aquí designado: Misc. p.78. Icone).
- Brassavola chacoensis* Kraenzl. Bot. Jahrb. Syst. 36:80.1905. TIPO: ARGENTINA, Colonia Resistencia, Chaco, *Spegazzini 69472* (Holotipo: HBG!).

Plantas epífitas o litófitas, 20 – 55 cm largo, erectas; rizoma globoso, de 1 cm largo. **Seudobulbos** teretes, delgados, erectos a flexuosos, 8 – 26 cm largo x 0.3 – 0.5 cm ancho, erectos, de 3 – 5 entrenudos, cubiertos con vainas papiráceas, tubulares, de 3 – 5 cm largo, blanquecinas cuando secas, estriadas. **Hojas** semiteretes, carnosas, acanalada ventralmente, 15 – 25 cm largo x 0.5 – 0.7 cm ancho, ápice agudo, base truncada. **Inflorescencia** erecta, pedúnculo 3 – 6 cm largo, flores 1 – 3; ovario tubular, cortamente pedicelado, 4 – 8 cm largo x 0.1 – 0.2 cm ancho, acanalado; brácteas florales papiráceas, triangulares, 0.3 – 0.4 cm largo, erectas, blanquecinas, estriadas. **Flor** de 5.8 – 9 cm diámetro, blancas a blanco-verdosas. **Sépalo** dorsal linear-lanceolado, membranáceo, de 3.5 – 4.5 cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho, sépalos laterales falcados, membranáceos, de 2.8 – 4.5 cm largo x 0.4 – 0.5 cm ancho, venación reticulada, verde pálido, verde pálido. **Pétalos** linear-lanceolados, 2.9 – 4.5 cm largo x 0.3 – 0.4 cm ancho, venación reticulada, verde pálido. **Labelo** ovado, 2.6 – 4 cm largo x 1.8 – 2.5 cm ancho,

blanco, ápice agudo, margen entero, ligeramente ondulado, base del labelo subcuadrada, sésil, disco deltoide, en la base del labelo y engrosado hasta la mitad del labelo, verde-amarillento. **Columna** de 0.5 – 1.1 cm largo, blanco-verdosa; recta, con tres dientes centrales ápice irregular, de aspecto laciniados; alas laterales no prolongadas, redondeadas; antera cordiforme, 0.2 – 0.3 cm largo x 0.25 cm ancho; 8 polinias (4 largas, 4 cortas). **Cápsula** oblonga, tri-costulada, de 3,5 cm largo x 1,2 – 1,5 cm ancho, pedúnculo 4.2 cm largo, apículo 5 – 5.5 cm largo.

CARÁCTERES DIAGNÓSTICOS: *B. tuberculata* se diferencia del resto de las especies suramericanas de *Brassavola*, por presentar el labelo ovado, sépalos y pétalos con venación reticulada y con la columna tridentada, laciniada. Dentro del género es la especie con la distribución geográfica más sureña, llegando hasta el noroeste de Argentina. (Cuadro 8).

COMENTARIOS TAXONÓMICOS: *B. tuberculata* fue colectada por Henry Harrison en Rio de Janeiro quien la envió a Hooker, cuando la planta floreció en 1828 fue dibujada por Arnold Harrison y posteriormente publicada por Hooker en 1829; caracterizada por presentar labelo oval, entero, columna trírida, con dientes fimbriados y protuberancias en el pedúnculo. Por otra parte, *Brassavola perrini* fue descrita por Lindley, en 1833, basado en una planta que le envió Arnold Harrison, proveniente de Rio de Janeiro. Lindley para esta especie realizó una descripción muy breve "*Labello ovato acuminato integerrimo: ungue convoluto columnae longitudine, petalis sepalisque linearibus acuminatis glabris, dentibus lateralibus clinandris integris postico serrato*". Sin embargo, en la ilustración se aprecia que la columna tiene el ápice dentado y fimbriado, tal como el de *B. tuberculata* Hook., y el labelo también luce ovado como el de *B. tuberculata*. Además, casualmente Arnold Harrison dibujó *B. tuberculata* para Hooker, y posteriormente envía la planta a Lindley, a quien le solicita la nombre en honor a su jardinero de apellido Perrin. Por consiguiente, en concordancia con los datos morfológicos similares del labelo y la columna y la misma localidad tipo, *B. perrinii*, es considerada en este trabajo como un sinónimo de *B. tuberculata*.

Cogniaux (1898) en *Flora Brasiliensis*, indicó que él nunca vio la especie *B. revoluta* y que la descripción que incluyó en dicha obra fue basado en la descripción y el icono presentado por Barbosa Rodrigues.

Por otra parte, Barbosa Rodrigues en su descripción señaló la afinidad de *B. revoluta* con *B. perrinii* y comentó que se diferenciaban en el menor tamaño de *B. revoluta*, la forma del labelo y el ápice de la columna, sin embargo, los caracteres observados por Barbosa, no son más que valores extremos de la variación morfológica de la especie *B. tuberculata*. Debido al extravío del material tipo de *Brassavola revoluta*, en este trabajo se designó como Lectotipo la ilustración tipo. De forma semejante se procedió con la designación del lectotipo de *Brassavola fragrans*.

RELACIONES FILOGENÉTICAS: con base en datos del análisis morfoanatómico, *B. tuberculata* es miembro del clado suramericano, y es la especie hermana de *B. fragrans*.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA: Centro norte de Bolivia, sur de Brasil, sur de Paraguay y Noroeste de Argentina. Crece como epífita o litófito en vegetación de manglar, cerca de ríos en bosques de galería, en rangos altitudinales de 10 – 2300 msnm. (Figura 5).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BOLIVIA: SANTA CRUZ: Prov. Vallegrande, El Palmar y Martín Pampa, farellones del Río Cazadero y Alto Palmar, 10 km al E de la ciudad de Vallegrande, 18° 31' S, 63° 59' W, 2300 ms.n.m 05-07 Noviembre 1993, *I.G. Vargas C. 3955* (NY). BRASIL: SANTA CATARINA: Brilhante, Itajaí, 10 msnm 3 Enero 1954, *R. Klein 951*, (NY); Paraná, Usina Hidroeléctrica de Salto Caxias (Mun. Capita Leonidas Marques), 2 September 1999, *J.M. Silva, A. Soares y W. Máschio 3038* (FOX). PARAGUAY: *P. Jorgensen 3952* (NY); *E. Hassler 2608a* (NY); Misiones, Río Atinguy (Between Ayolas and San Cosme y Damián) 27° 20' S, 56° 41'W, 22 January 1997, *E. Zardini y L. Guerrero 46388* (NY); Paraguari, National Ybycu'í, Arroyo Corrientes, 26° 05' S, 56° 40'W, 5 Septiembre 1984, *W. Hahn 2772* (NY); San Pedro, Isla (Campo Guana), 27 January 1956, *A.L. Woolston 640* (NY); Acahay Mássif , eastern most peak. Scrub on rocky summit at eastern area, 25° 52' S, 57° 08' W, 26 February 1992, *E. Zardini y P. Aquino, 30645* (NY); Acahay Mássif , eastern most peak. Scrub on rocky summit at eastern area, 25° 52' S, 57° 08' W, 26 February 1992, *E. Zardini y P. Aquino, 30646* (NY); Paraguari, Acachai Mássif, eastern most peak, 25° 52' S, 57° 08" W, 26 February 1992, *E. Zardini y P. Aquino, 30647* (NY); Estero del Ypoá, 8 Km S of puerto Guyrati , around Arroyo Surubiy. Inundated savanna anf forest patches, 25° 39' S, 57° 38' W, 24 February 1994, *E. Zardini y T. Tilleria 35168* (NY); Cordillera Cerro Tobatí, Diciembre 16 1987, *E.*

Zardini y R. Degen 4023 (NY). ARGENTINA: CORRIENTES: Empredado, Estancia "La Yala", Enero 19 1983, T.M.P. 13488 (NY).

Cuadro 8. Comparación entre *Brassavola ceboletta*, *B. fragrans* y *B. tuberculata*.

Carácteres	<i>B. ceboletta</i>	<i>B. fragrans</i>	<i>B. tuberculata</i>
Forma del labelo	obovado	ovado a suborbicular	ovado
Forma de las hojas	conduplicadas	teretes	semiterete
Diámetro de las flores	6 – 7 cm	8 – 10 cm	5.8 – 9 cm
Ápice de la columna	2 dientes apicales laciniados	3 dientes, 1 central prolongado de ápice irregular, y 2 laterales de apice fimbriado	3 dientes apicales laciniados
Venación de sépalos y pétalos	paralela	paralela	reticulada
Distribución geográfica	Centro y noreste de Brasil	Sureste de Brasil en Minas Gerais y Sao Paulo	Centro norte de Bolivia, sur de Brasil, sur de Paraguay y Noroeste de Argentina

ESPECIES DUDOSAS:

Brassavola gardneri Cogn. Fl. Bras. 3(5):263.1898 TIPO: BRASIL, GOIAS, G. *Gardneri* s.n. (HOLOTIPO: G!)

Desde su publicación esta especie no ha vuelto a ser colectada, ni se ha observado material herborizado que corresponda con sus características, por consiguiente, en coincidencia con otros autores, es probable que por su morfología y distribución geográfica, esta especie sea un ejemplar de forma excepcional de *B. martiana* Lindl.

NOMBRES EXCLUIDOS:

Brassavola gillettei H. G. Jones = Nombre no válidamente publicado.

Brassavola harrisii H. G. Jones = Nombre no válidamente publicado.

Brassavola nodosa subsp. *cordata* (Lindl.) N. H. Williams = Nombre no válidamente publicado

Brassavola nodosa Hook = Nombre ilegítimo

Brassavola filifolia Lindl. = Nombre no válidamente publicado

Brassavola funkiana = Nomen nudum

Brassavola pescatorei Hort. Ex Stein = nombre no válido, *Epidendrum falcatum* Lindl.

LISTA DE ESPECIES Y SINÓNIMOS (Nombre aceptado en negritas):

- Bletia acaulis* (Lindl. y Paxton) Rchb. f. = *Brassavola acaulis* Lindl. y Paxton
Bletia angustata (Lindl.) Rchb. = *Brassavola angustata* Lindl.
Bletia amazonica (Poepp. y Endl.) Rchb. f. = *Brassavola amazónica* Poepp. y Endl.
Bletia attenuata Rchb. f. = *Brassavola angustata* Lindl.
Bletia ceboletta Rchb. f. = *Brassavola ceboletta* Rchb. f.
Bletia cordata (Lindl.) Rchb. f. = *Brassavola subulifolia* Lindl.
Bletia cucullata (L.) Rchb. f. = *Brassavola cucullata* (L.) R. Br.
Bletia cucullata var. *cuspidata* (Hook.) Rchb. f. = *Brassavola cucullata* (L.) R. Br.
Bletia lineata (Hook.) Rchb. Walp. = *Brassavola acaulis* Lindl. y Paxton
Bletia martiana (Lindl.) Rchb. f. = *Brassavola martiana* Lindl.
Bletia nodosa (L.) Rchb. = *Brassavola nodosa* Lindl.
Bletia nodosa var. *cordata* (Lindl.) Rchb. f. = *Brassavola subulifolia* Lindl.
Bletia perrinii (Lindl.) Rchb. = *Brassavola tuberculata* Hook
Bletia rhopalorrhachis (Rchb. f.) Rchb. f. = *Brassavola nodosa* Lindl.
Bletia tuberculata (Hook.) Rchb. = *Brassavola tuberculata* Hook
Bletia venosa (Lindl.) Rchb. f. = *Brassavola grandiflora* Lindl.
Brassavola acaulis Lindl. y Paxton.
Brassavola angustata Lindl.
Brassavola amazonica Poepp. y Endl.
Brassavola appendiculata A. Rich. y H. G. Galeotti
Brassavola ceboletta Rchb. f.
Brassavola chacoensis Kraenzl. = *Brassavola tuberculata* Hook.
Brassavola cordata Lindl. = *Brassavola subulifolia* Lindl.
Brassavola cucullata (L.) R. Br.
Brassavola cucullata var. *elegans* Schltr. = *Brassavola appendiculata* A. Rich. y H. G. Galeotti
Brassavola cuspidata Hook = *Brassavola cucullata* (L.) R. Br.
Brassavola digbyana Lindl. = *Rhyncholaelia digbyana* (Lindl.) Schltr.
Brassavola duckeana Horta. = *Brassavola martiana* Lindl.
Brassavola elegans (Hamilton) Hooker = *Tetramicra elegans* (Hamilton) Cogniaux

Brassavola flagellaris Barb. Rodr. = *Brassavola fragrans* Barb. Rodr.

Brassavola fragrans Barb. Rodr.

Brassavola fragrans Lem. = *Brassavola tuberculata* Hook

Brassavola gibbsiana hort. ex W. E. Nicholson = probablemente *Brassavola tuberculata* Hook.

Brassavola gillettei H. G. Jones = *Brassavola grandiflora* Lindl.)

Brassavola glauca Lindl. = *Rhynchochloa glauca* (Lindl.) Schltr.

Brassavola grandiflora Lindl.

Brassavola lineata Hook. f. = *Brassavola acaulis* Lindl. y Paxton.

Brassavola mathieuana Klotzsch. = *Brassavola acaulis* Lindl. y Paxton

Brassavola martiana Lindl.

Brassavola martiana Lindl. var. *multiflora* (Schltr.) H. J. Jones. = *Brassavola martiana* Lindl.

Brassavola multiflora Schltr. = *Brassavola martiana* Lindl.

Brassavola nodosa (L.) Lindl.

Brassavola nodosa var. *rhopalorrhachis* (Rchb. f.) Schltr. = *Brassavola nodosa* (L.) Lindl.

Brassavola nodosa var. *grandiflora* (Lindl.) H. G. Jones = *Brassavola grandiflora* Lindl.

Brassavola nodosa var. *venosa* (Lindl.) H. G. Jones = *Brassavola grandiflora* Lindl.

Brassavola odoratissima Regel = *Brassavola appendiculata* A. Rich. y H. G. Galeotti,

Brassavola ovaliformis C. Schweinf.

Brassavola ovaliformis C. Schweinf. var. *fasciculata* (Pabst) H. G. Jones = *Brassavola fasciculata* Pabst

Brassavola perrinii Lindl. = *Brassavola tuberculata* Hook

Brassavola pescatorei Rchb. f. = *Epidendrum parkisonianum* Hook.

Brassavola pumilio Rchb. f. = *Homalopetalum pumilio* (Rchb. f.) Schltr.

Brassavola retusa Lindl.

Brassavola revoluta Barb. Rodr. = *Brassavola tuberculata* Hook

Brassavola rhopalorrhachis Rchb. f. = *Brassavola nodosa* (L.) Lindl.

Brassavola subulifolia Lindl.

Brassavola sloanei Griseb = *Brassavola subulifolia* Lindl.

Brassavola suaveolens Galeotti ex Hemsl. = *Epidendrum falcatum* Lindl.

Brassavola surinamensis H. Focke. = *Brassavola angustata* Lindl.

Brassavola tuberculata Hook

Brassavola venosa Lindl. = *Brassavola grandiflora* Lindl.

Brassavola vomeriformis Sw. = *Homalopetalum vomeriformis* (Sw.) Rchb.

Cymbidium cucullatum (L.) Sw. = *Brassavola cucullata* (L.) R. Br.

Cymbidium nodosum (L.) Sw. = *Brassavola nodosa* Lindl.

Cymbidium subulatum Sw. = *Brassavola subulifolia* Lindl.

Epidendrum cucullatum L. = *Brassavola cucullata* (L.) R. Br.

Epidendrum nodosum L. = *Brassavola nodosa* Lindl.

Tulexis bicolor Raf. = *Brassavola tuberculata* Hook

BIBLIOGRAFIA

- Almeida, L., Giménez, J., Gómez, L., Huber, O., Kappelle, M., Martínez, E., Ordóñez, M., Ramos, H., Riina R., Rodríguez, P., L. Silva y C. Ulloa. 2003. en: Huber, O., y Riina, R. (eds), *Glosario Fitoecológico de las Américas*. Vol. 2. México, América Central e Islas del Caribe: países hispano parlantes. Ediciones UNESCO; Ediciones Coro Lab Humboldt. 474 p.
- Bentham, G. 1881. Notes on Orchideae. *The Journal of the Linnean Society*, 18, 281-360.
- Boggan, J., Funk, V., Kelloff, C., Hoff, M., G. Cremers y C. Feuillet. 1997. *Checklist of the Plants of the Guianas (Guayana, Surinam, French Guiana)*. Smithsonian Institution, Washington. 245 p.
- Brieger, F., R. Maatsch y K. Senghas. 1976. 3rd. ed. of R. Schlechter, *Die Orchideen, Lieferung 8-12* (Schlechter III in text). Verlag Paul Parey. Berlin and Hamburg. 776 p.
- Brown, R. 1813. *Hortus Kewensis* or, a Catalogue of the Plants Cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew. London (2nd ed.) vol.5. 215 p.
- Cardozo, G. 2005. Maracaibo y su circuito agroexportador en el siglo XIX. *Memorias. Revista Digital de Historia y Arqueología desde el Caribe*, 2(4): 1-56. Universidad del Norte, Barranquilla, Colombia.
- Carnevali, G., y I., Ramírez. 2006. *Brassavola*, en: *Genera Orchidacearum*, Vol. 4. (Part I) (Eds.) Pridgeon, A., Cribb, P., Chase, M., and Rasmussen, F. Oxford University Press.
- Cogniaux, A. 1898. Orchidaceae II, Tribus VII, *Laeliinae*, en: *Martius Flora Brasiliensis*, Vol. 3, part 5, pp. 259-270.
- Fahn, D. y D., Cutler. 1992. *Xerophytes. Encyclopedia of plant anatomy XIII*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Foldats, E. 1970. *Orchidaceae*. Flora de Venezuela. Instituto Botánico Caracas, Venezuela, 15(3), 9-522.

- Hagsater, E., M. A. Soto-Arenas, G. A. Salazar-Chávez, R. Jiménez-Machorro, M. A. López-rosas, y R. L. Dressler. 2005. *Las Orquídeas de México*. Instituto Chinoín, México, 304 pp.
- Holgreem, P. y N., Holgreem. 1998. Index Herbariorum. New York Botanical Garden. [Http://sciweb.NY.org/science2/IndexHerbariorum.asph](http://sciweb.NY.org/science2/IndexHerbariorum.asph).
- Hooker, W. 1829. *Botanical Magazine*, 56. 244 p.
- Howard, R. 1975. Modern problems of the Years 1492-1800 in the Lesser Antilles. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 62 (2), 368 – 379.
- Jarvis, C. y P., Cribb. 2009. Linnaean sources and concepts of orchids. *Annals of Botany*, 104, 365-376.
- Jones, H. G. 1967. Preliminary contribution toward a revision of the genus *Brassavola* R. Br. of the Orchidaceae. *Boletim da Sociedade Broteriana*, 41, 5-21.
- Jones, H. G. 1971. El género *Brassavola* en Sudamérica. *Orquideología*, 6(3), 149-153, 209-216.
- Jones, H. G. 1975. Nomenclatural revision of the genus *Brassavola* R, Br. of the Orchidaceae. *Annalen Naturhistorischen Museums Wien*, 79:9-22.
- Lindley, J. 1833. *The Genera and Species of Orchidaceous Plants*. London.
- Linneo, C. 1753. *Species Plantarum*. Volume I. A facsimile of the first edition. 1957. Printed for the Ray Society. London. 560 p.
- Murren, C. y A., Ellison. 1996. Effects of habitat, plant size, and floral display on male and female reproductive success of the Neotropical orchid *Brassavola nodosa*. *Biotropica*, 28 (1), 30-41.
- Plumier, C. 1703. *Nova Plantarum Americanarum Genera*. Paris.
- Reichenbach, f., G. 1861. The genus *Bletia*. *Walpapers Annuals Botany*, 6, 418-445.
- Rolfe, R. 1902. The genus *Brassavola*. *Orchid Review*, 10, 65-70.
- Roth, I. 1992. *Leaf structure: coastal vegetation and mangroves of Venezuela*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

- Schemske, D. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution*, 34 (3), 489-493.
- Schlechter, R. 1918. Versuch einer natürlichen Neuordnung der afrikanischen angraekoiden Orchidaceen. Beihefte zum Botanischen Centralblatt, 36(2), 477.
- Schlechter, R. 1919. Die Gattung *Brassavola* R. Br. *Orchis* 13(4), 40- 58- 77.
- Schweinfurth, C. 1949. *Botanical Museum Leaflets* vol 14. 424p.
- Williams, N. 1981. Floral fragrance components of *Brassavola* (Orchidaceae: Laeliinae). *Selbyana*, 5 (3-4), 279-285.
- Withner, C. 1998. *The Cattleyas and their relatives*, Vol. V. *Brassavola*, *Encyclia* and other genera of Mexico and Central America. Timber Press, Portland, Oregon. 198 p.
- Withner, C. 2007. The genus *Brassavola* revisited. Another look at a confusing taxon. *Orchid Digest*, 71(4), 246-255.

V. CAPITULO FINAL

DISCUSIÓN GENERAL

Basado en el análisis filogenético combinado aquí realizado se corroboró con un alto apoyo la monofilia de *Brassavola* y la existencia de dos subclados principales. Los resultados de este análisis además sugieren que los caracteres que tradicionalmente se habían utilizados para distinguir a *Brassavola* (basados principalmente en la morfología de la columna y el labelo), son coincidentes con las sinapomorfías que apoyan al grupo; y conjuntamente con los caracteres florales; también se indican otras sinapomorfías de los caracteres vegetativos y anatómicos: la forma terete de los pseudobulbos, la consistencia cartilaginosa de la hoja y la presencia de tres hileras de haces vasculares en la hoja.

Los caracteres florales en *Brassavola* son de alto valor filogenético y taxonómico; particularmente la morfología de la columna. De acuerdo a los resultados obtenidos la morfología del clinandrio puede posiblemente asociarse a la polinización, de esta forma las flores con labelo sésil, donde la columna está expuesta y el clinandrio está formado por varios dientes generalmente fimbriados y las alas prolongadas (taxa del subclado B), facilitaría la adhesión de las polinias al polinizador, una vez que este se retira del interior de la flor. En el caso de las especies con labelo unguiculado, con la columna envuelta por el labelo y el clinandrio conformado por un solo diente (subclado A), la liberación de las polinias posiblemente es más sencilla y esté asociada a polinizadores con estructuras como una probóscide, como es el caso de las polillas. Cingel (2001) mencionó una posible polinización por esfingidos en *Brassavola*, de acuerdo a su morfología floral tubular, que conduce al polinizador a insertar su probóscide dentro del cunículo.

En general las especies de *Brassavola* estudiadas presentan una amplia variedad de caracteres anatómicos, muchos de ellos asociados a plantas xeromórficas; cutícula gruesa, presencia de hipodermis y células con engrosamientos espiralados de la pared secundarias. Por otra parte, el mesofilo varía de homogéneo a heterogéneo, frecuentemente con paquetes de fibras extravasculares cercanas a la epidermis, tanto en las hojas teretes como en las planas. Haces vasculares de tipo colateral, con más de una hilera de haces en el mesofilo.

En el caso de las Laeliinae y específicamente en *Brassavola* la variabilidad anatómica observada en sus representantes está posiblemente asociada al amplio rango de hábitats donde crecen.

A excepción de los aportes de Baker (1972), Oliveira y Sajo (1999), Stern y Carlsward (2009) que conjuntamente han incluido en sus investigaciones ca. de 121 especies (y en algunos casos con inclusión de las mismas especies), es mucho lo que se desconoce aún de la anatomía en general de la subtribu Laeliinae, sobre todo considerando que consta de aprox. 1913 spp. de acuerdo a van den Berg *et al.* (2005). En este sentido son necesarios estudios anatómicos a nivel de géneros y/o alianzas, que permitan el entendimiento de los caracteres y su evolución.

Por otra parte, Stern y Carlsward (2009) realizaron un análisis filogenético con caracteres anatómicos vegetativos a nivel genérico en las Laeliinae, y no obtuvieron resolución en las relaciones, concluyendo que dichos caracteres no fueron filogenéticamente informativos. Además, análisis filogenéticos en diferentes grupos de las Orchidaceae, como Oncidiinae (Stern y Carlsward 2006) y Maxillarieae (Stern *et al.* 2004); ambos basados en ocho a diez caracteres anatómicos de la hoja, tallo y/o raíz, generaron poca resolución en las topologías. Estas investigaciones coinciden en señalar que los caracteres anatómicos generalmente son pocos y que por sí solos presentan limitada información filogenética. Sin embargo, es importante destacar que en la mayoría de los estudios arriba citados el número de taxa excede ampliamente el número de caracteres por lo tanto, esto dificulta la obtención de la resolución y soporte en las topologías. No obstante, en conjunción con caracteres morfológicos y/o caracteres moleculares, pueden permitir dilucidar con mayor soporte las relaciones filogenéticas en las Orchidaceae y de otros grupos de plantas.

De las 15 especies reconocidas en el tratamiento taxonómico aquí presentado, se incluyeron nueve para el análisis filogenético combinado, con lo que se puede considerar que se realizó un muestreo de los diferentes miembros del género, al incluir especies distribuidas tanto en Mesoamérica como en Suramérica, sin embargo, en concordancia con los criterios propuestos por Backlund y Bremer (1998) para proponer una clasificación filogenética, en este estudio no se plantea una clasificación para *Brassavola*, debido al apoyo bajo a moderado que presentaron ambos subclados, y al bajo apoyo obtenido en las relaciones del subclado B. Por consiguiente, la inclusión del resto de las especies aquí

aceptadas para *Brassavola* es necesaria para argumentar una propuesta de clasificación dentro del género. Por ejemplo, la inclusión de *B. cucullata* como miembro antillano y continental, podría ser influyente en la resolución de los clados, al igual que el resto de las especies suramericanas que no se incluyeron en el análisis aquí presentado.

El mayor aporte del análisis filogenético aquí presentado es la comprobación de la monofilia de *Brassavola* mediante tres análisis filogenéticos a) datos moleculares de una región nuclear y tres regiones cloroplásticas, b) con la inclusión por primera vez de datos morfoanatómicos, y c) con un análisis combinado de estos datos; considerado en todos los casos un mayor número de especies que en los estudios previos donde se incluyó al género (van den Berg *et al.*, 2000, 2005, 2009) y la hipótesis de monofilia no fue consistente.

BIBLIOGRAFIA

- Backlund, A. y Bremer, K. 1998. To be or not to be, the principles of classification and monotypic plant families. *Taxon*, 47, 391-400.
- Baker, R. 1972. Foliar anatomy of the Laeliinae (Orchidaceae). D. Phil. Thesis, Washington University. 329 p.
- Cingel, N. 2001. An atlas of orchid pollination, America, Africa, Asia and Australia. Bloomington: CRC Press. 296 p.
- Oliveira, V. y M. Sajo, 1999. Anatomía foliar de especies epífitas de Orchidaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 22, 363-374
- Stern, W., W. Judd y B. Carlsward. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 144, 251-274.
- Stern, W. y B. Carlsward, 2006. Comparative vegetative anatomy and systematics of Oncidiinae (Maxillarieae, Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152, 91-107.
- Stern, W. y B. Carlsward, 2009. Comparative vegetative anatomy and systematic of Laeliinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160, 21-41.
- van den Berg, C., Higgins, W., Dressler, R., Whitten, M., Soto, M., M. Culham y M. Chase. 2000. A phylogenetic analysis of *Laeliinae* (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana*, 15 (2), 96-114.
- van den Berg, C. 2005. *Laeliinae Subtribu*, en; Pridgeon, A. Cribb, P. Chase, M. and Rasmussen (Eds.). *Orchidacearum IV*. Oxford University Press. pp. 181-316
- van den Berg, C., Higgins, W., Dressler, R., Whitten, M., M. Soto-Arenas y M. Chase. 2009. A phylogenetic study of *Laeliinae* (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany*, 104 (3), 417-430.

CONCLUSIÓN GENERAL

La hipótesis de monofilia de *Brassavola* aquí propuesta con base en diferentes fuentes de datos morfoanatómicos, moleculares y la combinación de estos, con la inclusión de un mayor número de especies por cada análisis, se considera un aporte importante al entendimiento de las relaciones filogenéticas del género. En esta investigación se emplearon por primera vez datos morfoanatómicos para el análisis filogenético de *Brassavola*, los cuales apoyaron y proveyeron información para el sustento de la monofilia del género y la resolución de sus relaciones. De los diez caracteres anatómicos incluidos en el análisis, sólo la presencia de tres hileras de haces vasculares foliares resultó de valor informativo. En el caso de las Laeliinae y específicamente en *Brassavola* la variabilidad anatómica observada en sus representantes está posiblemente asociada al amplio rango de hábitats donde crecen, lo que se demuestra en la ausencia de patrones de estructura anatómica asociada a los subclados formados. En cuanto a los datos moleculares, el gen *ycf1* utilizado para el análisis filogenéticos molecular de *Brassavola*, suministró mayor resolución comparado con el gen *trnk-matK*, aunque este último gen fue el más variable de todos los incluidos en el análisis filogenético.

En las especies de *Brassavola* la morfología de los caracteres florales como: la estructura floral (tubular) que conduce al polinizador a insertar su proboscide dentro del cuniculo (nectario floral), a la presencia de un néctar como recompensa al polinizador; el color blanco del labelo y la producción de fragancia liberada al anochecer; son considerados como indicadores de una posible polinización por esfíngidos.

Brassavola requiere de más investigación y comparación con otros taxa polinizados por polillas incluidos en la subtribu Laeliinae; lo que permitiría ampliar el conocimiento de la diversidad de nectarios y síndromes de polinización de las Laeliinae que redundaran en la interpretación de su historia evolutiva.

En lo referente a la taxonomía de *Brassavola*, se reconocieron 15 especies, que pueden fácilmente diferenciadas con basado en caracteres morfológicos florales del labelo y la columna. El grupo hermano más cercano del género es *Rhyncholaelia*, con el que comparte la presencia de un tubo floral y el labelo blanco.

PERSPECTIVAS

El análisis filogenético aquí realizado es un aporte importante al reconocimiento de la monofilia de *Brassavola*, con evidencia de diferentes tipos de datos, sin embargo, es necesaria la inclusión del resto de las especies aquí aceptadas para *Brassavola* para obtener mayor resolución interna y para poder argumentar una propuesta de clasificación estable dentro del género.

Es mucho lo que se desconoce aún de la anatomía en general de la subtribu Laeliinae. En este sentido son necesarios estudios anatómicos donde se exploren diversas estructuras (hoja, tallo, raíz, etc) para la caracterización anatómica de las mismas a nivel de géneros y/o alianzas, que permitan el entendimiento de los caracteres y su evolución.

