

RESUMEN:

En general, las orquídeas han sido identificadas principalmente por sus flores, y—en el caso de *Stanhopea*—las especies son identificadas solo por diferencias en las estructuras florales. Por primera vez el análisis de una porción significativa de un género revela que el promedio de las áreas celulares epidérmicas del haz y el envés se correlaciona estadísticamente con especies reconocidas específicamente permitiendo la confirmación positiva o casi positiva de la identidad de una especie en la ausencia de flores. Adicionalmente, las especies enlistadas en un orden decreciente de acuerdo a las áreas celulares epidérmicas del haz y del envés presentan una jerarquía de formas florales de primitiva-a-avanzada la cual se correlaciona mas allá con tres grupos geográficos generales reflejando la radiación evolutiva del género: haz (ca. $5623\mu^2$ to $2673\mu^2$) y envés (ca. $3766\mu^2$ - $2020\mu^2$) las áreas de células epidérmicas presentan una jerarquía de formas florales de primitivas a avanzadas que aun mas se correlacionan con tres grupos geográficos generales de Sur América (H: $5623\mu^2$ - $4215\mu^2$; E: $3766\mu^2$ - $2790\mu^2$), América Central (H: $4173\mu^2$ - $3605\mu^2$; E: $2747\mu^2$ - $2648\mu^2$), y México (H: $3585\mu^2$ - $2673\mu^2$; E: $2608\mu^2$ - $2020\mu^2$), reflejando la radiación evolutiva del género. Un método de impronta foliar no-invasivo, ecológico es combinado con este uso novedoso del análisis estadístico para la identificación de orquídeas. Esta tesis también establece que en *Stanhopea*, las células epidérmicas grandes de la hoja representan la condición evolutiva primitiva en Sudamérica ecuatorial, las cuales varían en una manera ordenada hasta llegar a un menor tamaño en miembros mas evolutivamente avanzados en México. Un novedoso uso de análisis estadístico para la confirmación de identificación de plantas de orquídeas cuando las flores no están presentes se asocia con un método ecológico y no destructivo de impresión de la hoja. Adicionalmente, los resultados preliminares en otras especies indican la aplicabilidad de estos hallazgos a otros géneros y familias de plantas.

1. INTRODUCCION

Para investigar y conocer la flora de una región el método botánico clásico que se sigue teóricamente consiste en recolectar y prensar muestras de herbario de todas las plantas de la región, describirlas, y valorar la abundancia y diversidad de cada especie. Para que una nueva especie sea descrita válidamente la taxonomía clásica insiste en la necesidad de seleccionar y describir un ejemplar "Tipo" tomado de una población de la especie, archivándola en forma seca y prensada en un herbario reconocido y publicando la información en alguna revista de prestigio. De acuerdo con el significado histórico establecido por Linneo sobre las estructuras florales, muchas orquídeas han sido descritas solamente a partir de estas estructuras, descartando totalmente al resto de la planta sin darle algún significado taxonómico y, de hecho, la mayoría de los profesionales generalmente identifican sus ejemplares después de que éstos han sido prensados y secados (Jones y Luchsinger, 1979).

Así, la mayoría de las nuevas especies de orquídeas han sido descritas por botánicos extranjeros que residen en localidades remotas del área nativa de la planta a partir de ejemplares florales prensados o preservados en alcohol o algún otro material fijador. Hace siglo y medio que la taxonomía moderna de la familia de las

orquídeas, ha visto literalmente miles de plantas que han sido recolectadas de los países tropicales del Nuevo Mundo y embarcadas a invernaderos y taxónomos de Bélgica, Inglaterra, Alemania, Francia y los Estados Unidos (Fig. 1). Muy poco se conocía de las necesidades de cultivo y hábitat y aunque muchas plantas sobrevivieron, seguramente miles mas fueron arrancadas de sus hábitats y murieron en tránsito o en establecimientos debido a un transporte impropio y a la ignorancia de sus requerimientos de cultivo.

En la década de los sesentas los conservacionistas de los Estados Unidos y de los países tropicales despertaron la sensibilidad ecológica a nivel internacional, lo cual resultó en el Decreto de Especies Amenazadas de los Estados Unidos en 1973, la cual fue seguida por un tratado internacional diseñado para

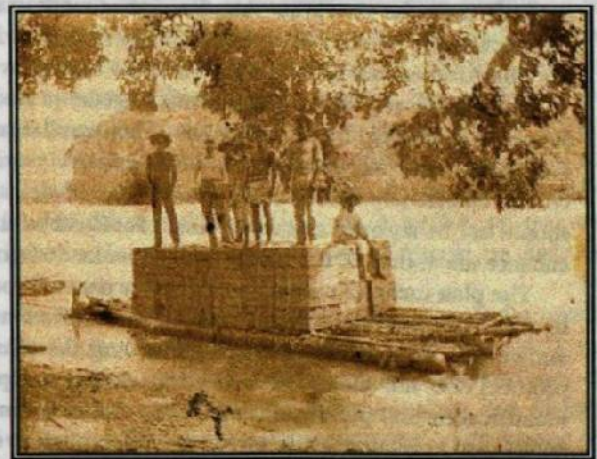


Fig. 1. Una balsa con las cajas de orquídeas de un colector.

Río Magdalena, Colombia. ca. 1880-90 foto: John Lager del Nuevo Mundo y embarcadas a invernaderos y taxónomos de Bélgica, Inglaterra, Alemania, Francia y los Estados Unidos (Fig. 1). Muy poco se conocía de las necesidades de cultivo y hábitat y aunque muchas plantas sobrevivieron, seguramente miles mas fueron arrancadas de sus hábitats y murieron en tránsito o en establecimientos debido a un transporte impropio y a la ignorancia de sus requerimientos de cultivo.

En la década de los sesentas los conservacionistas de los Estados Unidos y de los países tropicales despertaron la sensibilidad ecológica a nivel internacional, lo cual resultó en el Decreto de Especies Amenazadas de los Estados Unidos en 1973, la cual fue seguida por un tratado internacional diseñado para

conserve endangered species. However, despite entreaties from knowledgeable archivists, the act and subsequent international treaty put the entire orchid family on an "endangered" list prohibiting the movement or export of any orchid from its native habitat. The result of this "simple solution" was that as wholesale logging operations or land clearing due to human population pressures continued, plants could not be moved, and thousands more died. In recent years, although the international laws and regulations have been modified slightly, local laws and regulations against the collection and removal of orchids have proliferated and problems remain for the collection and movement of orchid plants.

The present situation is multifaceted. Orchid conservation requires species identification, the techniques of which must not conflict with existing laws and regulations. Also, identifications based only on floral characteristics require finding these relatively scarce plants when in flower, with taxonomic decisions based only on the flower inadequate in that the flower is only an organ of the plant, when a population of plants, actually constitutes a species. Finally, merely describing a species remains little more than the subjective opinion of what the particular observer brings in the way of knowledge to the taxonomic arena with their validity depending on the eye of the observer, the individual's ability in expressing concepts, and even the individual's personal botanical prestige.

2. JUSTIFICATION

This investigation radically departs from subjective, descriptive, flower-oriented taxonomy by focusing on measuring and statistically analyzing vegetative material. Data from species confirmed by flowering are subjected to an analysis of variance to establish the ranges species differ from one another. Known specimens are statistically compared with unknowns. Given statistically-based vegetative differences between species and a corresponding data base of a sufficient number of the confirmed species of a genus, an unknown sample may be compared with samples from specimens already described and the species identity of the unknown predicted without the taxonomist having to observe the plant when it is in flower.

As this investigation departs from the traditionally descriptive approach to plant identifications in favor of statistically derived conclusions, the historical botanical literature is overwhelmingly silent. To Linnaeus, a botanist was simply a person "qui nominibus noscit nominare," who can give the right names. The more species he knew, the greater he was as a botanist (Linnaeus, 1735, 1737). This protocol takes the viewpoint that descriptive work in science should be validated with the impersonality and impartiality of statistical methodology insofar as is possible, while realizing that neither descriptive nor objective science alone will provide the best answer in all cases.

The statistically derived data of this vegetative study has been gauged against species which have been defined descriptively by their flowers. That parallels exist between these independent, statistically-derived conclusions and the observations of descriptively oriented taxonomists is a tribute to the evolutionary criteria laboriously arrived at by generations of descriptively oriented workers. Therefore, this protocol should not be regarded as a replacement for floral analyses, but as an additional, statistically-based tool to enhance the ability of the taxonomist to make decisions concerning species and species relationships.

The plan includes obtaining vegetative data without damaging the plant or requiring any part of it to be removed from the habitat. This avoids conflict with national and international laws and treaties and allows data to be obtained while permitting the plant to proliferate in its natural habitat. While this protocol does not address the collecting, drying, and pressing of plant material required for formal species identification and publication according to the botanical code, it does present data which may provide significant vegetative evidence for the differentiation of new species from already-established ones.

conservar a las especies amenazadas o en peligro de extinción. Sin embargo, a pesar de las advertencias de los orquídeólogos conocedores, el decreto y los tratados internacionales subsecuentes pusieron a toda la familia de las orquídeas en una lista de especies amenazadas, prohibiendo así el movimiento y la exportación de cualquier orquídea de su hábitat natural. El resultado de esta "solución simple" fue que a medida que las operaciones de tala de la tierra continuaron debido a las presiones de la población humana, muchas plantas no pudieron ser rescatadas y miles otras murieron. En años recientes, aunque las leyes y regulaciones internacionales han sido ligeramente modificadas, las leyes y reglamentos locales en contra de la recolecta y saqueo de orquídeas han proliferado y los problemas continúan para la recolección y transporte de plantas de orquídeas.

La situación presente es multifacética. La conservación de las orquídeas requiere de la definición e identificación de especies cuyas técnicas no deben estar en conflicto con las leyes y regulaciones actuales. Además, la identificación basada en las características florales requiere tener que encontrar a estas plantas cuando estén en floración, lo cual es poco frecuente, con decisiones taxonómicas basadas solamente en la flor, siendo que ésta no es más que un órgano de la planta, cuando una *población de plantas* es lo que realmente constituye una especie. Finalmente, describir meramente una especie sigue siendo poco más que una opinión subjetiva de lo que el observador en particular trae consigo en el camino al conocimiento a la arena taxonómica con su validez dependiente en el ojo del observador, la potencia del individual para expresar conceptos, y, claro, el prestigio botánico personal del individual.

2. JUSTIFICACION

Con la finalidad de dirigir constructivamente los problemas de identificación de especies, esta investigación se basa *enfáticamente* en la medición y el análisis estadístico de material vegetativo. Los datos obtenidos de especies confirmadas por floración fueron sometidas a un análisis de varianza para establecer rangos en que las especies difieren unas de otras. Especies conocidas son comparadas con especies desconocidas. Dadas las diferencias estadísticamente significativas entre especies, y una base de datos con un número suficiente de especies confirmadas de un género dado, se pueden hacer predicciones de identificación de ejemplares desconocidos en lugar de que el taxónomo tenga que observar a la planta durante su extremadamente breve período de floración.

Debido a que esta investigación se aparta de los métodos tradicionales y descriptivos de identificación de plantas a favor de conclusiones derivadas estadísticamente, la literatura es sorprendentemente ausente. Las clásicas descripciones botánicas son opiniones subjetivas las cuales dependen del ojo del observador, de las habilidades individuales para expresar conceptos, y aún en el prestigio personal para su validez. Linneo pensaba que un botánico era simplemente una persona "qui nominibus noscit nominare" que puede proveer los nombres apropiados. A medida que conocía más especies mejor era como botánico (Linneo 1735, 1737). Este protocolo toma el punto de vista de que el trabajo de la Ciencia no debe ser puramente un asunto de opinión descriptiva. Este protocolo toma el punto de vista de que el trabajo descriptivo en ciencia debe ser validado con la impersonalidad e imparcialidad del método científico en la medida en que sea posible, teniendo en cuenta que ni la ciencia descriptiva ni la objetiva por sí solas proveerán las mejores respuestas en todos los casos.

Los datos derivados estadísticamente de este estudio vegetativo han sido comparados y probados contra especies que han sido tradicionalmente definidas descriptivamente por sus flores. El que exista un paralelismo entre estas conclusiones independientes y estadísticamente derivadas con las observaciones de taxónomos formados descriptivamente es un tributo al criterio evolutivo al que laboriosamente han llegado generaciones de investigadores orientados descriptivamente. Este protocolo no debe ser visto como un reemplazo de los análisis florales sino como una herramienta adicional basada en la estadística para que el taxónomo pueda tomar decisiones considerando aspectos tanto florales como vegetativos.

El plan incluye obtener datos de las partes vegetativas sin tener que dañar a la planta ni requerir que alguna parte de ella sea sacada de su hábitat. Esto evita conflictos con las leyes y tratados nacionales e internacionales, y permite la obtención de datos y que la planta prolifere en su hábitat natural. Mientras que éste protocolo no requiere de la recolección, disecado y prensado del material botánico requerido para una identificación de especie de tipo formal y su publicación, esta investigación presenta datos que pueden proveer evidencia vegetativa importante en la identificación de nuevas especies a partir de aquellas ya establecidas.

In sum, while addressing specific taxonomic problems associated with species identification and conservation, simplicity and economy are also stressed.

3. ANTECEDENTS

3.1. IDENTIFICATION AND DEFINITION OF SPECIES

In a study where a major concern is the identification of plants at the species level, a brief review of the concept of "species" is useful to an understanding of the work of the study, problems encountered, and their effect on eventual conclusions. Three major species concepts have received much attention in recent years: the biological, the ecological, and the evolutionary.

Dobzhansky (1935) defines the biological species concept as a group of individuals fully fertile *inter se*, but barred from interbreeding with other similar groups by its physiological properties, and Mayr (1942) sees it as a group of actually or potentially interbreeding populations reproductively isolated from other such groups. No allopatric species (occupying areas separated by time and place; speciation in geographical isolation) can be involved because they normally do not have the opportunity to meet similar species. The ecological concept is that a species is a lineage (or a closely related set of lineages) that occupies an adaptive zone minimally different from any other lineage in its range and which evolves separately from all other lineages outside its range (Van Valen, 1976). Smith (1977) observes that the Dobzhansky and Mayr biological concepts limit the definition to only bisexual organisms, and also limit the biological species concept to sympatric species (that occupy the same area at same time). The evolutionary concept of Wiley (1978) limits the species concept to "a single ancestral-descendent lineage that maintains its identity from other lineages and has its own evolutionary tendencies and historical fate," which, in the opinion of Dressler (1993), "seems unassailable as a concept, but contributes little in the way of concrete criteria for delimiting species." In principle, however, the evolutionary concept gives rise to the branching patterns of cladistics as species mutate and veer away from the ancestral-descendent line.

Of the three concepts, a modification of the classic biological species concept which includes asexual reproduction is common in botany, although many historic orchid species descriptions appear to rely heavily on simple morphology. A morphological species may look different from its congeners, but, as Futuyma (1998) notes, "some taxonomists use the biological concept to define their taxonomic species, but rely on morphological differences to define species, without explicitly considering whether or not the morphological differences provide evidence for reproductive isolation."

Fowle (1970) sums up the biological species concept simply as "a naturally occurring population of interbreeding organisms isolated in nature by one or more mechanisms." This definition fits the basic members of this study (*Govenia*, *Spiranthes*, and *Stanhopea*) as well as a casual sampling from the genus *Anthurium*. Ferry (1985, unpublished) noted the possibility of cleistogamous reproduction in an investigation of *Spiranthes parksi* Correll, but identification aspects of this study are not diminished by this variance in reproductive strategy. Indeed, Darwin (1859) in the first chapter of his now-classic work states clearly:

"Some naturalists have maintained that all variations are connected with the act of sexual reproduction; but this is certainly an error, for I have given in another work a long list of 'sporting plants' as they are called by gardeners; —that is, of plants which have suddenly produced a single bud with a new and sometimes widely different character from that of other buds on the same plant."

Identification problems with study members have not resulted from the species definitions as outlined, but rather from departures from these definitions by historical and contemporary botanists and others who have contributed to the literature. Most have contributed in highly constructive ways. Others, sadly, have been purveyors of misinformation, much of it based on a lack of scholarship, but some of it with roots in the desire for purely personal commercial reasons. Arditti (1992) succinctly summed up much of the background for identification problems encountered in the course of this study:

Finalmente, además de dirigirse a problemas taxonómicos asociados con la preservación de la especie se insiste en la simplicidad y la economía del método.

3. ANTECEDENTES

3.1. IDENTIFICACION Y DEFINICION DE ESPECIES

En un estudio donde el mayor interés es la identificación de plantas a nivel de especie, una breve descripción del concepto de "especie" es útil para un entendimiento del trabajo (problemas enfrentados y su efecto sobre las conclusiones). En los años recientes, tres conceptos principales de ordenar una especie han recibido mayor atención; biológico, ecológico, y evolutivo.

Dobzhansky (1935) define el concepto biológico de especie como un grupo de individuos plenamente fértiles *inter se*, pero impedidos de cruzarse con grupos similares debido a sus propiedades fisiológicas, y Mayr (1942) lo define como un grupo de poblaciones potencialmente capaces de hibridizarse y desde el punto de vista de reproducción, aislados de otros grupos similares. Ninguna de las especies alopátricas (ocupan áreas separadas por tiempo y lugar; especificación en aislamiento geográfico) pueden ser involucradas porque ellas normalmente no tienen la oportunidad de encontrarse con especies similares. El concepto ecológico considera que una especie es una descendencia (o un grupo de descendientes cercanamente relacionados) que ocupa una zona adaptable mínimamente diferente de cualquier otro linaje en su rango y el cual evoluciona separadamente de todos los otros linajes fuera de su rango (Van Valen, 1976). Smith (1977) observó que los conceptos biológicos de Dobzhansky y Mayr limitan la definición a organismos bisexuales, y también limitan el concepto de especie biológica a especies simpátricas (qué ocupan la misma área al mismo tiempo). El concepto evolutivo de Wiley (1978) limita el término de especie a "un linaje único de descendencia ancestral que mantiene su identidad diferente de otros linajes y tiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico," el cual, en la opinión de Dressler (1993), "como concepto parece inexpugnable, pero contribuye poco en la forma de criterio concreto para delimitar especies." Sin embargo, el concepto evolutivo en principio da lugar a los modelos de ramificación cladística conforme las especies mutan y se alejan de la línea de descendencia ancestral.

De los tres conceptos, una modificación del concepto clásico de especie biológica que incluye reproducción asexual es común en botánica, aunque muchas descripciones históricas de especies de orquídeas parecen confiar básicamente en simple morfología. Una especie morfológica puede parecer diferente de sus congéneres, pero, según las notas de Futuyama (1998), "algunos taxónomos usan el concepto biológico para definir sus especies taxonómicas, pero se basan en diferencias morfológicas para definir especies, sin considerar explícitamente si las diferencias morfológicas proporcionan evidencias para un aislamiento reproductivo o no."

Fowlie (1970) resumió el concepto de especie biológica simplemente como "una población encontrada naturalmente, con organismos capaces de entrecruzarse, aislada en la naturaleza por uno o mas mecanismos." Esta definición se ajusta a los miembros básicos de este estudio. (*Govenia*, *Spiranthes*, y *Stanhopea*) así como a un muestreo casual del género *Anthurium*. Ferry (1985, inédito) observó la posibilidad de reproducción cleistogámica en una investigación de *Spiranthes parkii* Correll, pero los aspectos de identificación de este estudio no se disminuyen por ésta variación en estrategia reproductiva. De hecho, Darwin (1859) en el primer capítulo de su ahora clásico trabajo establece claramente:

"Algunos naturalistas han sostenido que todas las variaciones están conectadas con el acto de la reproducción sexual; pero esto es ciertamente un error, porque yo he dado en otro trabajo una larga lista de 'plantas con variación espontánea' tal como son llamadas por los jardineros; —eso es, plantas de las cuales repentinamente han producido un solo brote con un carácter nuevo y algunas veces completamente diferente de aquellos otros brotes en la misma planta."

Los problemas de identificación con miembros de este estudio no han resultado de las definiciones de especie como se ha descrito, sino mas bien de desviaciones de esas definiciones por parte de botánicos históricos y contemporáneos y otros quienes han contribuido a la literatura. La mayoría ha contribuido en formas altamente constructivas. Otros, tristemente, han sido proveedores de información errónea basada en la falta de conocimiento, pero una parte originada en razones comerciales puramente personales. Arditti (1992) resumió brevemente la mayoría de los antecedentes de los problemas de identificación encontrados en el curso de este estudio:

"Only the most astute systematists can hope to bring order into the Orchidaceae, and, indeed, several excellent taxonomists have done just that over the past 150 years. Unfortunately, however, persons with limited or no qualifications have also dabbled in orchid classification. This and legitimate differences of opinion among qualified taxonomists have made orchid systematics a baffling subject for amateurs, commercial growers, and even some scientists."

Finally, the coevolution of flowers and insects is recognized by taxonomic authorities and biology text writers alike (Margulis and Swartz, 1988; BSCS, 1987; Campbell, 1990). Thus, in any discussion of angiosperm taxonomy, reference to pollinating vectors is in order. However, despite the great taxonomic significance of the flower in species identification, the flower is but a reproductive organ of the plant. A population of *plants* constitutes a species, not merely the flower of a plant. Therefore, this study investigates characteristics of a plant part: the leaf—the evolutionary ancestor of the flower—for ways to economically and reasonably differentiate one plant species from another means that are by objective; statistically validated, not merely arrived at by a description of part or another of the plant.

3.2. SELECTION OF THE GENUS STANHOPEA

Precise knowledge of the characteristics of the species permits the option of applying those faculties of recognition to the design of rapid and efficacious methods of significant characteristics. The identification of a new plant species, like that of most life forms, depends greatly on an individual delineating those characteristics which differentiate it from already-known forms. In addition, coupling an unidentified species with an already-established one entails correlating certain specific characteristics with ones typical of the already-established form. For many of the flowering plants, particularly members of the orchid family, species-identification rests on describing differing floral characteristics. It has been observed that the taxonomy of *Stanhopea* has been based only on floral characters, with only a note about vegetative structures (Arnold 1928; Dodson and Frymire 1961; Dodson 1962, 1963, 1975a, 1975b). In the case of *Stanhopea*, Curry et al. (1988) aver that the taxonomy rests *exclusively* on the morphology of the flower changes which have apparently been influenced by the pollinators. This system of classification of the genus certainly has merit, but problems arise when the boundary lines of floral characters between close-species are relatively indistinct or when no flowers are present. Therefore, a system capable of reasonably and objectively correlating an unidentified sample with an already-described species by the use of other-than floral characteristics without resorting to floral taxonomy would provide an identification tool useful at any time and any place without regard to flowering period restrictions.

The genus *Stanhopea* was selected for this study due to certain attributes which make it a more rigorous test vehicle than might be encountered via other orchid genera. First, flowers of this genus are fugacious, usually not lasting longer than two or three days, and vegetatively, species of this genus display so few gross morphological differences that much of the literature only describes this aspect as "typical for the genus." Thus, if identifications are to be made using present methods, they must thus be done when the plant is flowering in its habitat or the plant must be removed to a location more convenient to the botanist (usually a greenhouse) for observation when it does flower. Second, because the genus *Stanhopea* is longitudinally widespread throughout the neotropical and tropical latitudes of the Western hemisphere, it was hypothesized that an other-than-flower identification system might provide clues concerning intra-species relationships and the evolutionary radiation pattern of the genus. In addition, an *identification protocol* that does no damage to plants in the field, requires no material to be taken from the habitat, is inherently economical and simple to do, and is statistically based rather than subjectively, would be acceptable at any government level.

It may superficially appear that it should be relatively simple task to collect a plant division, care for it in a greenhouse, and then identify it when it flowers. However, aside from the legal and regulatory problems attendant with the collection of plant material, the new habitat may not be conducive to its natural flowering habit due to light, humidity, temperature, and other combinations of variables. Richard Felger (pers. comm. 1997), who found *S. maculosa* in 1953 at

"Solo el más astuto de los taxónomos puede tener la esperanza de poner orden en la familia Orchidaceae, y en verdad, algunos excelentes taxónomos han hecho solo eso en los pasados 150 años. Sin embargo, desafortunadamente, personas con limitada capacidad o sin ella se han entrometido también en la clasificación de las orquídeas. Esto y legítimas diferencias de opinión han hecho de la sistemática de las orquídeas un tema de confusión para los aficionados, productores comerciales y aún a algunos científicos."

Finalmente, la coevolución de flores e insectos es reconocida por autoridades taxonómicas y escritores de textos de biología (Margulis y Swartz, 1988; BSCS, 1987; Campbell, 1990). Sin embargo, a pesar de la gran importancia taxonómica de la flor en identificación de especies, la flor es solo un órgano reproductivo de la planta. La planta constituye la especie; no solamente la flor. Por consiguiente, en este estudio se investigan características de una parte de la planta: la hoja—el ancestro evolutivo de la flor—mediante formas de diferenciar a bajo costo y razonablemente una especie de planta por otros medios objetivos, válidos estadísticamente, no solo por la descripción subjetiva de una parte u otra de la planta.

3.2. SELECCION DEL GENERO STANHOPEA

El conocimiento preciso de las características de las especies permite la opción de aplicar aquellas facultades de reconocimiento para el diseño de métodos de identificación rápidos y eficaces, disponibles la mayor parte del tiempo. La identificación de una nueva especie de planta, así como de la mayoría de las formas de vida depende grandemente de la delineación individual de ciertas características, las cuales las diferencian de las formas ya conocidas. Para muchas de las plantas fanerógamas, particularmente miembros de la familia de las orquídeas, la identificación se basa en describir las diferencias florales. Se ha observado que la taxonomía de *Stanhopea* ha sido fundada solamente en características florales, con sólo una nota sobre las estructuras vegetales (Arnold 1928; Dodson and Frymire 1961; Dodson 1962, 1963, 1975a, 1975b). En el caso de *Stanhopea*, Curry et al (1988) afirman que la taxonomía se basa exclusivamente en los cambios de la morfología de la flor, los cuales aparentemente han sido influenciados por los polinizadores. Este sistema de clasificación del género ciertamente tiene su mérito, pero los problemas permanecen cuando las líneas fronterizas de las características florales de especies íntimamente relacionadas son relativamente indistintas. Además, la identificación floral de estas especies en el campo se hace todavía más difícil debido a que la mayor parte del año no están en floración. Por lo tanto, un sistema capaz de equiparar razonable y objetivamente una muestra no identificada con una especie ya descrita mediante el uso de otras características diferentes a las florales una herramienta de identificación útil a cualquier tiempo y lugar sin estar superditados a las restricciones de los períodos de floración.

El género *Stanhopea* fue seleccionado para esta investigación debido a ciertos atributos que la hacen un vehículo de prueba riguroso que difícilmente pueda encontrarse en otros géneros de orquídeas. Primero, las flores de este género son fugaces, no duran más de 2 a 3 días y la taxonomía de este género ha estado basada principalmente en algunas pocas características florales. Segundo, debido a que el género *Stanhopea* está ampliamente distribuido longitudinalmente a través de las áreas tropicales y neotropicales del Hemisferio Occidental, se ha hipotetizado que un sistema de identificación diferente al de identificación por la flor debe proveer pistas concernientes a las relaciones intraespecíficas y a los patrones de radiación evolutiva de las mismas. Tercero, un protocolo de identificación que no dañe a la planta en el campo, que no requiera que el material sea sacado de su hábitat, que sea inherentemente económico y fácil de hacer y que esté apoyado en inferencias estadísticas y no subjetivamente debería ser aceptado por cualquier nivel de gobierno.

Si se va a hacer una identificación, entonces ésta debe realizarse cuando la planta esté floreciendo en el hábitat o la planta debe ser removida y transportada a un lugar más conveniente para el botánico (usualmente un invernadero) para realizar las observaciones cuando la planta florezca. Una dificultad con la identificación de ejemplares en invernaderos es que éste nuevo hábitat puede que no induzca la floración natural en la planta debido a la humedad, temperatura y alguna otra combinación de variables. Richard Felger (comunicación personal, 1997) quien encontró a *S. maculosa* en 1953 en

its northernmost known site in Mexico, has noted a continued inability to flower it in southern Arizona. Kennedy (1974) says he had grown the same clonal material for 21 years prior to its presenting him with a flower in 1974. However, what Kennedy does *not* say is that an equipment failure had resulted in his greenhouse temperatures dipping dangerously close to freezing levels a few weeks before flowering. Fortunately this author was an excellent photographer, and the color photograph of *S. maculosa* he took in 1974 remains the only good color representation of this species in 1998; 45 years after the clonal material was found by Felger in northern Mexico (Fig. 2). The *S. maculosa* data of this study are from leafprints of that original clonal material, mailed to Ferry by Mark Dimmit of Phoenix, Arizona.

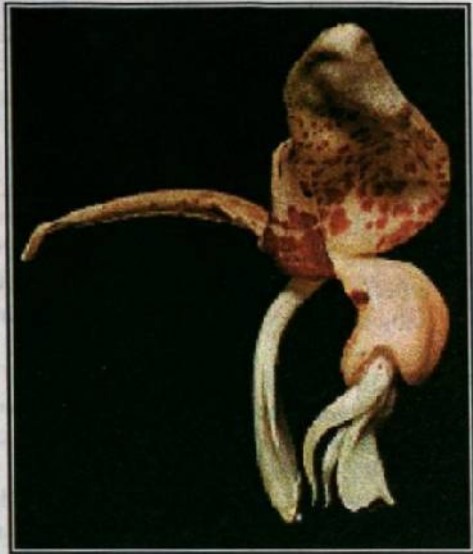


Fig. 2. *S. maculosa* photo: G. Kennedy
Orchid Digest 38 (3): 89, 95 (1974)

3.3. HISTORIC PERSPECTIVES OF STANHOPEA

The genus *Stanhopea* was named in honor of Sir Philip Henry, the 4th Earl of Stanhope (1791-1855), president of the London Medico-Botanical Society from 1829-1837. According to Hawkes (1961, 1965) *Stanhopea* is a genus of "approximately 8 to 25 or more species." In a later publication, Hamer (1974) estimates this as a genus of "about 20 species, but these estimates were obviously very conservative, and since that date, several additional species have been described. In a more recent publication, Arditti (1992) estimates "approximately 50 species", and Dressler (1993) gives 55 as the number of species for this genus while Bechtel, et al. (1992) restate the estimate of "about 25 species." This study tentatively coincides with Dresler and recognizes 55 species, four natural hybrids, and several man-made hybrids.

Orchid fanciers have attempted relatively few hybrids with members of this genus. In a family primarily known for its flowers with horticultural marketability (the genus *Vanilla*, the orchid of commerce, being an exception) *Stanhopea* has been largely unused due to the relatively short life of its flowers. Thus the genus has been neglected by the commercial floral trade and relatively ignored by the amateur hybridists who tend to follow the demands of that enterprise. Curtis (1910) cites *Stanhopea* flowers as large and very attractive, mentioning that "they are short-lived and cannot be used in floral decorations, hence cannot be considered first-class." This last author mentions *S. eburnea*, ivory white; *S. insignis*, yellow and purple; *S. Lowii* (sic), yellow and white; *S. tigrina* (the best), red, yellow and white, very brilliant; and *S. wardii* golden yellow and purple as the best plants to cultivate. Thus, although the range of this genus encompasses the major portion of new World occupied by orchids, plants of this genus have thus been relegated to the domain of serious orchid aficionados and the occasional study by professional botanists who are orchid family specialists.

Trying to clarify taxonomic relationships, Cooper (1931) noted, "it is seldom that really accurate data can be obtained as to the precise habitat of orchids, and Stanhopeas, particularly the section which includes *guttulata*, *oculata*, *peruviana*, *wardii*, *insignis*, etc., are very confusing." He observes that color is hardly a determinate character and that sizes may often be affected by differences in locality. He concludes that "the flimsy nature of the sepals and petals and the fleshy wax-like consistency of the labellums make comparison by dried flowers difficult, and that, unfortunately, the different species are seldom seen in cultivation." More than half a century later, the situation has not materially changed.

su zona extrema nortea de México, notó una incapacidad continua de la planta a florecer en el sur de Arizona. Kennedy (1974) reportó que él había cultivado el mismo material clonal por 21 años antes de que se presentara la primera floración en 1974. Sin embargo, lo que éste autor no reportó es que hubo una falla en su equipo en el invernadero resultando que la temperatura haya disminuido peligrosamente hasta cerca de los niveles de congelación unas semanas antes a la floración. Afortunadamente, éste autor era un excelente fotógrafo, y la fotografía a color de *S. maculosa* que tomó en el año 1974 permanece aún como el único registro de esta especie en 1998, 45 años después de que el material clonal fue encontrado en el extremo norte de México (Fig. 2). Los datos de *S. maculosa* de éste estudio están hechos de impresiones de hoja tomadas del material clonal original enviados a Ferry por Mark Dimmit de Phoenix, Arizona.

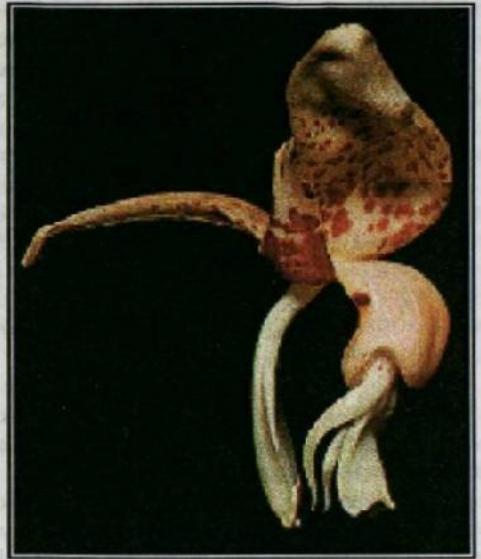


Fig. 2. *S. maculosa* foto: G. Kennedy
Orchid Digest 38 (3): 89, 95 (1974)

3.3. PERSPECTIVAS HISTORICAS DE STANHOPEA

El género *Stanhopea* fue nombrado en honor de Sir Philip Henry, el cuarto conde de Stanhope (1791-1855), presidente de la Sociedad Médico-Botánica de Londres de 1829 a 1837. De acuerdo a Hawkes (1965)

Stanhopea es un género de "aproximadamente 8 a 25 o más especies." En una publicación posterior, Hamer (1974) estima que este es un género de "cerca de 20 especies," pero estas estimaciones fueron obviamente muy conservadoras, y desde esa fecha, se han sido descritas algunas especies adicionales. En una publicación mas reciente, Arditti (1992) estimó "aproximadamente 50 especies," y Dressler (1993) comentó 55 como el número de especies para éste género, mientras que Bechtel, et al. (1992) mantuvieron la estimación de "cerca de 25 especies." Este estudio tentativamente coincide con Dressler y reconoce 55 especies, 4 híbridos naturales y algunos híbridos inducidos por el hombre.

Los admiradores de las orquídeas han intentado relativamente pocos híbridos con miembros de este género. En una familia primordialmente conocida por sus flores con mercado hortícola (con excepción del género *Vanilla*, la orquídea del comercio) el género *Stanhopea* ha sido relegado por mucho tiempo debido a la vida relativamente corta de sus flores. De este modo el género ha sido despreciado por la industria floral comercial y relativamente ignorado por los genetistas aficionados, quienes tienden a seguir las demandas de ese mercado. Curtis (1910) describe las flores de *Stanhopea* como grandes y muy atractivas, pero menciona "las flores son de corta vida y no pueden ser usadas en decoraciones florales, por esto no pueden ser consideradas como primera clase." Como las mejores plantas del género para cultivar él menciona *S. eburnea*, blanco marfil; *S. insignis*, amarillo y púrpura; *S. lowii* (sic), amarillo y blanco; *S. tigrina* (la mejor), rojo, amarillo y blanco, muy brillante; y *S. wardii* amarillo dorado y púrpura. De este modo, aunque la distribución de este género abarca la mayor parte del Nuevo Mundo ocupado por orquídeas, las plantas de este género han sido así relegadas al dominio de los aficionados serios de orquídeas y al estudio ocasional por parte de botánicos profesionales especializados en la familia.

Tratando de clarificar las relaciones taxonomicas, Cooper (1931) notó, "raramente se pueden obtener datos muy exactos acerca del hábitat preciso de las orquídeas, y del género *Stanhopea*, particularmente la secciones (sic) que incluye *guttulata*, *oculata*, *peruviana*, *wardii*, *insignis*, etc., es muy confusa." El observa que el color es escasamente un carácter determinante y que el tamaño puede ser afectado frecuentemente por diferencias de localidad. Cooper concluye que "la naturaleza débil de los sépalos y pétalos y la consistencia suculenta de apariencia cerosa de los labelos hace difícil la comparación por medio de flores secas, y que, desgraciadamente, las diferentes especies raramente se ven en cultivo." Mas de medio siglo después, la situación no ha cambiado materialmente.

3.4. BOTANICAL CHARACTERISTICS

3.4.1. GENERAL

Writing on the evolution of the Orchidaceae, Rolfe (1910b) observes subtribe Stanhopeae is similar to Cyrtopodieae. He sees the subtribe as forming a very natural group, and describes it as follows:

"The plants are epiphytes, with ovoid, often large pseudobulbs, terminating in one or few, usually large, plicate or prominently ribbed leaves. The scapes are leafless, pendulous, or sometimes erect, often with rather large flowers, and the lip fleshy, sometimes very complex in structure, but without a spur. The pollinarium generally has a well-developed slender stipe. The group is exclusively American, ranging from Mexico to Peru, and South Brazil, and as here defined contains about 17 genera and over 130 known species. The line of demarcation between Stanhopeae and Cyrtopodieae is not easy to define, but is best drawn so as to include *Laelia*, *Lycanorium*, and *Gongora* in the former. *Cirrhaea*, placed by Bentham in Norytieae, is also more nearly allied to *Gongora*, while *Stenia* and *Schlimmia* are out of place among the Maxillarieae."

Rolfe then writes of *Stanhopea* as follows:

"*Stanhopea* is a remarkable genus, containing upwards of 40 species, and ranging from Mexico to Brazil. They are common in gardens—indeed most of them have been described from garden materials—and they would be more popular but that the flowers are rather fugacious. The flowers are produced in short pendulous racemes, and have large membranous sepals and petals, white or yellow in colour, often spotted with reddish purple, and a very complex fleshy lip, the base being variously saccate, the front lobe often articulate, and the side lobes represented by a pair of curved fleshy horns, while the column is very long and gracefully curved."

In the early 20th century, *Stanhopea guttulata* and *oculata* were recognized as distinct species. *S. guttulata* has been reduced to being a synonym of *oculata*, but the dilemma of the botanist in recognizing which is a valid species, and which species name is correct, remains not greatly different from earlier years, and is aptly illustrated in comparisons of *S. guttulata* and *oculata* by Cooper (1931), who attempts to write critically concerning both *S. guttulata* and *oculata*. He cites the then-currently-accepted reasons for these to be two different species due to "considerable differences in the shape of the hypochiles and the characters of the spots." However, he concedes they belong to the same group, are similarly colored, that *S. guttulata* has the same habit as *oculata*, and the flowers are of approximate size. He states that *S. guttulata* is said to come from Peru and *oculata* from Brazil. Actually, *S. oculata* is known mainly from Panama and the countries northward and is only sparsely represented in the northern coast of South America and into Ecuador, but for botanists working with dried flowers, insufficient geographical data (at times deliberately given incorrectly), and many strange new species, taxonomic mistakes were certain to happen.

3.4.2. STRUCTURES

Root

In many terrestrial orchids, the roots form storage organs or tubercles (note: a tuber, by definition must be a stem). In some the whole root is fleshy (e.g. *Spiranthes*) while in others (*Cleistes* and some species of *Tropidia*) some root segments are thick and others thinner. In epiphytic orchids, the roots are covered with velamen (older literature: *velamen radicum*). The velamen is morphologically homologous with the epidermis but may consist of as many as 24 cell layers. The velamen cells are dead at maturity and bordered within by the exodermis, a layer with long cells also dead at maturity, generally with thickened walls and shorter, living, passage cells that permit water and nutrients from the velamen to enter the root cortex.

3.4. CARACTERÍSTICAS BOTANICAS

3.4.1. GENERAL

Escibiendo sobre la evolución del Orchidaceae, Rolfe (1910b) observó que la subtribu Stanhopieae es similar a Cyrtopodieae y él observo que esta subtribu forma un grupo muy natural, y lo describió como:

"Las plantas son epífitas, con pseudobulbos ovoides, frecuentemente grandes, terminando en una o pocas hojas, normalmente grandes, plicadas o prominentemente con nervaduras. Las inflorescencias están sin hojas, colgantes, o algunas veces erectas, a menudo con flores bastante grandes, y el labelo carnoso, a veces muy complejo en estructura, pero sin una espuela. El polinarium generalmente tiene un estipe delgado bien-desarrollado. El grupo es exclusivamente americano, encontrándose desde México hasta Perú y el sur de Brasil, y como se ha definido aquí, contiene cerca del 7 géneros y más de 130 especies conocidas. La línea de demarcación entre Stanhopieae y Cyrtopodieae no es fácil de definir, pero queda mejor delimitada al incluir *Lacaena*, *Lyconorium*, y *Gongora* en el anterior. *Cirrhaea*, puesta por Benthham en *Notylieae*, está también mas estrechamente unido a *Gongora*, mientras *Stenia* y *Schlimmia* están fuera de lugar entre Maxillarieae."

Entonces Rolfe describió *Stanhopea* como sigue:

"*Stanhopea* es un género notable, que contiene más de 40 especies, y se encuentra desde México hasta Brasil. Es común en jardines—de hecho la mayoría de ellas se ha descrito de materiales de jardín—y serían mas populares si sus flores no fueran bastante fugaces. Las flores se producen en racimos colgantes cortos, y tienen sépalos y pétalos membranosos y grandes, de color blanco o amarillo, a menudo manchado con púrpura rojizo, y un labelo carnoso muy complejo, siendo la base diversamente en forma de saco, el lóbulo frontal a menudo articulado, y los lóbulos laterales representados por un par de cuernos carnosos encorvados, mientras la columna es muy larga y elegantemente encorvada."

A principios del Siglo XX, *Stanhopea guttulata* y *oculata* fueron reconocidas como especies distintas. *S. guttulata* ha sido reducida a un sinónimo de *oculata*, pero el dilema del botánico de reconocer cual es válida, y cual nombre de la especie es el correcto, no ha cambiado mucho desde entonces, y se ilustra acertadamente en las comparaciones de *S. guttulata* y *oculata* de Cooper (1931), quién intenta escribir objetivamente involucrando ambas en el mismo artículo.

Cooper (1931) cita que las razones aceptadas en aquellos tiempos para diferenciar estas dos, como especies diferentes fueron "las considerables diferencias en la forma de los hipoquilos y las características de las manchas." Sin embargo, él admite que ambas pertenecen al mismo grupo, están coloreadas similarmente, que *S. guttulata* tiene el mismo hábito de crecimiento de *S. oculata*, y que las flores son aproximadamente del mismo tamaño. Él declara que *S. guttulata* se considera originaria de Perú y *S. oculata* de Brasil. Realmente, *S. oculata* es conocida principalmente en Panamá y los países del noroeste de América del Sur y sólo está representada escasamente a lo largo de la costa del norte y Ecuador, pero para los botánicos que trabajan con flores secas, datos geográficos insuficientes (proporcionadas a veces deliberatamente incorrectos), y muchas especies nuevas, los errores taxonómicos se hicieron probables.

3.4.2. ESTRUCTURAS

Raíz

En muchas de las orquídeas terrestres, las raíces forman órganos o tubérculos (un tubérculo, por definición debe de ser un tallo). En algunas, la raíz entera es carnosa (e.g. *Spiranthisae*) mientras que en especies del género *Cleistes* y algunas especies de *Tropida* algunos segmentos de raíz son gruesos y en otros mas delgados. En orquídeas epífitas, las raíces están cubiertas con velamen (literatura antigua: *velamen radicum*). El velamen es morfológicamente homólogo a la epidermis, pero en cambio puede consistir hasta de 24 capas celulares. Las células del velamen mueren al estar maduras, y están embebidas por la exodermis, una capa con células largas que también mueren al madurar, generalmente con paredes gruesas, y células cortas vivas que permiten un paso mas rápido de agua y nutrientes provenientes del velamen que entran a la corteza de la raíz.

Thus the velamen is a spongy, whitish sheath around the root, and the cell walls usually have fibrous thickenings. Normally seen as white structures, it is sometimes surprising to the neophyte orchidist to observe this white root structure turn a vibrant green when watered. In an actively growing epiphyte root, the tip is green while the chloroplasts are masked by the velamen. When wet, the green coloring comes through showing the ability of the epiphytic root to perform photosynthesis.

In some orchids, spongy, fibrous bodies (tilosomes) are adjacent to the passage cells. Pridgen et al. (1983) recognizes seven types of tilosomes. Various functions have been proposed for tilosomes; plugs to prevent drying, barriers to pathogens, or having some possible function in the condensation of water vapor, but no firm decisions have been reached. Tilosomes occur especially in New World orchids and appear to have evolved independently in different groups. Arditti (1992) presented data about the velamen layers of seven species of *Stanhopea* (Table 1.).

Table 1. Data of root structure of 7 species of *Stanhopea* (Arditti 1992).

Species	Velamen Layers
<i>S. anfracta</i>	3 or 4
<i>S. ecornuta</i>	11 or 12
<i>S. embreei</i>	6
<i>S. insignis</i>	16
<i>S. martiana</i>	9 or 10
<i>S. tigrina</i>	12
<i>S. wardii</i>	8, 6, or 7

Stem and leaf

The rhizome, and pseudobulb are included within stem terminology. The stem structures may include raphide bundles, crystals, cuticle, cortex, endodermis, epidermis, fiber, fiber bundles, hypodermis, pith or medulla, mucilage, parenchyma, phloem, sieve tubes, starch, tannin, spiral trachids, "woody parenchyma" (collenchyma), vascular bundles, and xylem. Chlorenchyma, just below the epidermis, contains vascular bundles arranged in a circle. Other vascular bundles are found in the ground tissue in the center of the stalk. Schlerenchymatous cells with heavily lignified walls form a "cap" which overlays the phloem.

The petiole and blade are included within leaf terminology. Arditti (1992) divides orchid leaves into two general categories:

Thin leaves: *Cymbidium*, *Cypripedium*, *Gongora*, some *Oncidium* and *Dendrobium* species, *Lycaste*, *Calanthe*, *Sobralia*, *Stanhopea*, and *Paphiopedilum*, but *Paphiopedilum* leaves are not as thin as the plicate foliage of *Stanhopea* or *Lycaste*.

Thick and fleshy leaves. Examples: *Cattleya*, *Encyclia*, *Maxillaria*, *Rhynchosrytis*, terete *Vanda*, several *Oncidium* and *Dendrobium* species, and *Laelia*.

All thin-leaf orchids fix carbon via the C-3 (Calvin-Benson) pathway Wong and Hew (1973) and Arditti (1979). However, no work has been encountered specifically with *Stanhopea* leaves. In the C-3 sequence, ribulose-biphosphate (RUBP) is the carbon acceptor and the first stable product is 3-phosphoglycerate. Structurally, thicker leaves tend to have larger cells with thicker walls and more palisade cell layers in their mesophylls. Knowing that *Stanhopea* plants, fix CO₂ at night when jungle humidity and CO₂ levels are normally high, it might be thought productive to supply additional CO₂ to greenhouse *Stanhopeas* at night. *Cymbidium* seedlings have been known to respond to night CO₂ enrichment (Borg, 1965; Wright, 1967), although the results of others (Tsuchiya, 1935; Miwa, 1937; Anonymous, 1941, y 1965; Davidson, 1967; Arditti, 1979; and Quis, 1980) have been found by Avadhani et al. (1982) as "for the most part variable (p. 191)," and it appears that little to be gained to attempt to accelerate vegetative growth in thin leaved plants considering

Así, el velamen es una vaina blanquecina y esponjosa alrededor de la raíz, y las paredes de las células generalmente tienen engrosamientos fibrosos. Aunque normalmente se ven como estructuras blancas, algunas veces el orquidólogo neófito queda sorprendido al observar esta estructura de raíz cambiar de color blanco a un verde brillante cuando se riega. En una raíz epifítica en crecimiento activo, la punta es verde mientras que los cloroplastos son enmascarados por el velamen. El color verde es visible cuando la raíz epifítica se humedece, lo cual demuestra su habilidad para ejecutar fotosíntesis.

En algunas orquídeas, los cuerpos esponjosos y fibrosos (tilosomas) están adyacentes a las células de pasaje. Pridgen et al. (1983) reconocieron siete tipos de tilosomas. Se han propuesto varias funciones para los tilosomas: tapones que previenen deshidratación, barreras contra patógenos, o alguna función en la condensación de vapor de agua, pero no se han establecido decisiones firmes. Los tilosomas se presentan especialmente en orquídeas del Nuevo Mundo, las cuales se piensa que han evolucionado independientemente en diferentes grupos. Arditti (1992) presentó datos sobre las capas de velamen de siete especies de *Stanhopea* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Datos de estructura de la raíz en 7 especies de *Stanhopea* (Arditti 1992).

Especies	Capas de Velamen
<i>S. anfracta</i>	3 o 4
<i>S. ecornuta</i>	11 o 12
<i>S. embreei</i>	6
<i>S. insignis</i>	16
<i>S. martiana</i>	9 o 10
<i>S. tigrina</i>	12
<i>S. wardii</i>	8, 6, o 7

Tallos y hojas

Se incluye en esta terminología al rizoma y al pseudobulbo para los tallos. Las estructuras generales del tallo pueden incluir bultos de ráfidas, cristales, cutícula, corteza, endodermis, epidermis, fibras, hipodermis, médula, mucílago, parénquima, floema, tubos cribados, almidón, tanino, traqueidas espirales, "parénquima leñoso" (colénquima), haces vasculares, y xylema. El clorénquima, justo bajo la epidermis, contiene haces vasculares colocados en círculo. Otros haces vasculares se encuentran en el tejido basal al centro del tallo. Las células esclerenquimatosas con paredes fuertemente lignificadas forman una capucha que cubre el floema.

Para las hojas se incluye en este término el pecíolo y la hoja. Arditti (1992) dividió las hojas de las orquídeas en dos categorías generales:

Hojas delgadas: *Cymbidium*, *Cypripedium*, *Gongora*, algunas especies de *Oncidium* y *Dendrobium*, *Lycaste*, *Calanthe*, *Sobralia*, *Stanhopea*, y *Paphiopedium*, pero en esta última las hojas no son tan delgadas como el follaje plicado de *Stanhopea* o *Lycaste*.

Hojas gruesas y carnosas: *Cattleya*, *Encyclia*, *Maxillaria*, *Rhyncostylis*, *Vanda* delgada, varias especies de *Oncidium* y *Dendrobium*, y *Laelia*.

Todas las orquídeas de hojas delgadas fijan carbón via la ruta C-3 (Calvin-Benson) de acuerdo con Wong y Hew (1973) y Arditti (1979). En esta secuencia el aceptor de carbón es ribulosa-bisfosfato (RUBP) y el primer producto estable es el 3-fosfoglicerato. Estructuralmente, las hojas gruesas tienden a tener células mas grandes con paredes mas gruesas y mas capas de células en palisada en sus mesófilas. Sabiendo que las plantas de *Stanhopea* fijan CO₂ de noche, cuando la humedad de la selva y los niveles de CO₂ son altos, podría ser productivo suplir CO₂ adicional en la noche. Se ha sabido que plantas de semillero de *Cymbidium* responden a este enriquecimiento de CO₂ nocturno (Borg, 1965; Wright, 1967), aunque los resultados de otros (Tsuchiya, 1935; Miwa, 1937; Anonymous, 1941, y 1965; Davidson, 1967; Arditti, 1979; y Quis, 1980) han sido confirmados por Avadhani et al. (1982) como "en su mayor parte variables (p. 191)," y se aprecie que poco se puede ganar intentando acelerar el crecimiento vegetal en plantas de hojas delgadas considerando

the economic cost that this requires.

Leaf structures may include cuticles, epidermal cells, stomata (with or without subsidiary cells), a multilayered palisade parenchyma elongated anticlinally, containing numerous chloroplasts, spongy mesophyll below and not as thick as palisade layer. Cells tend to be round; both palisade and spongy mesophyll tending to be photosynthetic. Trichomes may be present on either or both adaxial and abaxial leaf surfaces (probable function to secrete mucilage). Also present are air spaces, some with a hypodermis below the epidermis (the number of layers can vary within a genus), and plastids. These may contain large amounts of a fibrous possibly proteinaceous substance, spherical vesicles that stain lightly, and an electron dense material located in reticulate and nonreticulate areas, as well as latticed crystalline inclusions, oil drops, starch, and plastoglobuli. Mitochondria are abundant in the cells at maturity.

Good quality leafprints may be made of the leaf cells of *Stanhopea* plants due to their relatively large size, but other plant leaves (e.g. *Anthurium spp.* and some orchid species) are vested with a waxy cuticle which, combined with pollutants, can cause cell borders to be difficult to differentiate under the microscope. Most of the waxy cuticle is a heterogeneous mixture of components collectively called cutin and the remainder consists of overlaying waxes and pectin polysaccharides attached to the cell walls. Cutin is a heterogeneous polymer that consists largely of various combinations of members in two groups of fatty acids, a group with 16 carbons and one with 18 (Kolattukudy, 1980a, 1980b; Holloway, 1980), with the cuticle (cutin layer) often thicker on the upper surface of the leaf (Sinclair, 1990). Most of these fatty acids have two or more hydroxyl groups, similar to ricinoleic acid, and the polymeric nature of cutin arises from ester bonds uniting hydroxyl and carboxyl groups in various fatty acids. Compounds are also present in cutin are small amounts of phenolic compounds, that bind the fatty acids to pectins of the epidermal cell walls by ester linkages (Salisbury and Ross, 1992).

Stanhopea leaves are relatively thin, plicate and have distinct petioles. From the abscission point, where the petiole joins the pseudobulb, to the tip of the blade may measure in excess of 80 cm (2 feet 8 inches), with the blade width over 18 cm (7 inches) in a well-developed specimen. Horich (1974) reports *S. warscewicziana* with the largest sized leaves of the genus, reaching lengths of 75 cm and widths of 20 cm. He notes *S. ecomuta* is "usually distinguished by extraordinarily broad, tough, 5-7 veined leaves."

Flower

Current taxonomy places *Stanhopea* as a genus of Tribe Maxillarieae, Subtribe Stanhopeinae (Dressler, 1993). Members are epiphytal pseudobulbus herbs, with broad membranous leaves, radical sheathing, usually with pendulous scapes bearing large spotted fragrant flowers. The genus is specifically characterized by the three-part division of the labellum into hypo-, meso-, and epichile. The hypochile is the medial cavity, the mesochile the middle portion from which the horns proceed, and the epichile is the distal or front moveable lobe. The pendulous flowers have spreading or reflexed perianths. The flowers are generally fugacious. Arditti (1992) offers only 3 days for them, and they are often fragrant, sometimes heavily so. They are generally thought to function as trap flowers offering little or nothing of value to the insect pollinator, although workers have established that bees gnaw at portions of the labellum, and gather fragrance-bearing material (Rolfe, 1891-1894, in Linden et al. in *Lindenia* vol. III; Williams, N. and Whitten, 1982b, 1983).

el costo económico que se requiere.

Las estructuras generales de la hoja pueden incluir cutículas, células epidérmicas, estomas (con o sin células subsidiarias), un parénquima en palisada multicapas (alargadas anticlinalmente y con numerosos cloroplastos), mesófilo esponjoso debajo de y no tan grueso como la capa palisada. Las células tienden a ser redondas; tanto la palisada como el mesófilo esponjoso tienden a ser fotosintéticos. Pueden presentarse tricomas en una o ambas superficies del haz y envés de la hoja (su probable función es secretar mucílago). Presenta también espacios aéreos, algunas con una hipodermis bajo la epidermis (el número de capas puede variar dentro del género), y plástidas. Estas pueden contener grandes cantidades de una sustancia fibrosa, posiblemente proteínica, vesículas esféricas que se tñen ligeramente, y un material denso a los electrones colocado en áreas reticulares y no reticulares, así como inclusiones cristalinas en tojo, gotas de grasa, almidón, y plastóglóbulos. Mitochondrias son abundantes en las células maduras.

Se pueden obtener improntas foliares de buena calidad de las células de las hojas de plantas de *Stanhopea* debido a su tamaño relativamente grande, pero las hojas de otras plantas (e.g. *Anthurium spp.* y algunas especies de orquídeas) están cubiertas con una cutícula cerosa la cual, combinada con contaminantes, puede causar que los bordes celulares sean difíciles de diferenciar bajo el microscopio. En mayoría, la cutícula cerosa es una mezcla heterogénea de compuestos llamados colectivamente cutina y el resto consiste de capas de ceras y polisacáridos de pectina adheridos a las paredes celulares. La cutina es un polímero heterogéneo que consiste principalmente de varias combinaciones de miembros de dos grupos de ácidos grasos, un grupo con 16 carbonos y uno con 18 (Kolattukudy, 1980a, 1980b; Holloway, 1980), con la cutícula (capa de cutina) frecuentemente mas gruesa en la superficie superior de la hoja (Sinclair, 1990). La mayoría de estos ácidos grasos tienen dos o más grupos hidroxilos, similares al ácido ricinoléico y la naturaleza polimérica de la cutina la cual proviene de uniones éster que ligan grupos hidroxilos y carboxilos en varios ácidos grasos. También están presentes en la cutina pequeñas cantidades de compuestos fenólicos, que ligan los ácidos grasos a pectinas de las paredes de las células epidérmicas por medio de uniones éster (Salisbury y Ross, 1992).

Las hojas de *Stanhopea* son relativamente delgadas, plizadas, y tienen pecíolos distintivos. Desde el punto de abscisión, donde el pecíolo se une al pseudobulbo, hasta la punta de la hoja se pueden medir más de 80 cm (2' 8"), con anchura de la hoja hasta más de 18 cm (7") en un ejemplar bien desarrollado. Horich (1974) reportó que *S. warszewicziana* tiene las hojas mas grandes del género, con longitudes hasta de 75 cm y anchuras de 20cm. También notó en sus exploraciones en Costa Rica que *S. eorumii* generalmente se distingue por hojas extraordinariamente anchas y macizas, con 5-7 venas.

Flor

La taxonomía corriente coloca *Stanhopea* como un género de la Tribu Maxillarieae, Subtribu Stanhopeinae (Dressler, 1993). Sus miembros son hierbas con pseudobulbos epífitos y hojas membranosas anchas, forro de cubierta radical, generalmente con escapas pendulosas que portan flores largas fragantes y manchadas. El género se caracteriza específicamente por la división del labelo en tres partes hipo-, meso-, y epiquilo. El hipoquilo es la cavidad basal, el mesoquilo el medio desde donde proceden los cuernos, y el epiquilo es el distal o lóbulo móvil del frente. Las flores pendulosas tienen periantios caparecidos o reflejos. Las flores generalmente son fugaces. Arditti (1992) indica que solo duran 3 días, y que frecuentemente tienen fragancia, a veces muy fuerte. Generalmente se piensa que ellas funcionan como flores de trampa ofreciendo poco o nada de valor al insecto polinizador, aunque los autores han establecido que las abejas roen porciones del labelo, y cogen material con fragancia (Rolfe, 1891-1894, en Linden et al. en *Lindenius III*; Williams, N. and Whitten, 1982b, 1983).

In greenhouse cultured plants, the inflorescence usually burrows through the bottom or side of the container and hangs pendulously, usually bearing two or more flowers which, although they subtend laterally, hold the column and labellum in a downward position with the sepals and petals reflexed backward. A few species (*S. ecornuta* and *S. martiana*) tend to flower at the surface of the plant instead of perforating the root cluster and displaying pendulously.

Van der Pilj and Dodson (1966) refer to *S. annulata*, *ecornuta*, and *pulla*, as three primitive members, characterized by small, partly closed flowers. In the majority of *Stanhopea* flowers, the bee-pollinator enters the flower, scratches at the base of the lip, and then backs out. Dodson reports the bees enter and leave the flower from the side in primitive members. In many cases the bee backs out, with the projections on each side of the apex of the lip keeping it in the center of the lip and positioning the insect

correctly for touching the column which places the pollinarium on his back. They also observed that in all species of *Stanhopea*, the pollinarium must be removed for the stigma to become receptive.

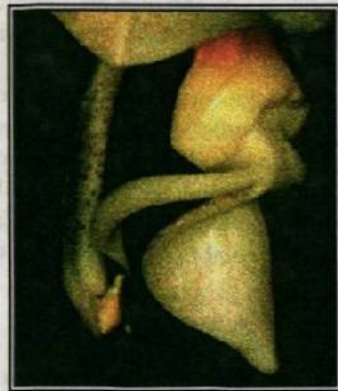


Fig. 4. Column and labellum (quartering posterior aspect)

after attachment of the pollinia the anther cap falls away, leaving the pollen exposed, held aloft by the stipes.

The pollen within the anther cap must have been detached from the flower before pollination can take place. With the anther cap removed, the antheridium spur is absent, leaving the column's stigmatic cavity open. The pollen masses attached dorsally on the bee (from another flower), elevated by the stipes, are now in position to make contact with the stigmatic surface of the column which is located a little above the location of the anther cap and pollen packet, and remains inaccessible unless they have been removed (Fig. 4).

As well as being referred to as "trap flowers," the advanced species have been called a "drop flower" or "fall-through" flower (Dressler, 1968). Dodson and Frymire (1961) described the *Stanhopea* trap-flower strategy of pollination of *S. jenishiana* (reported originally as *S. bucephalus*) by the male bee, *Eulaema bomboides*.

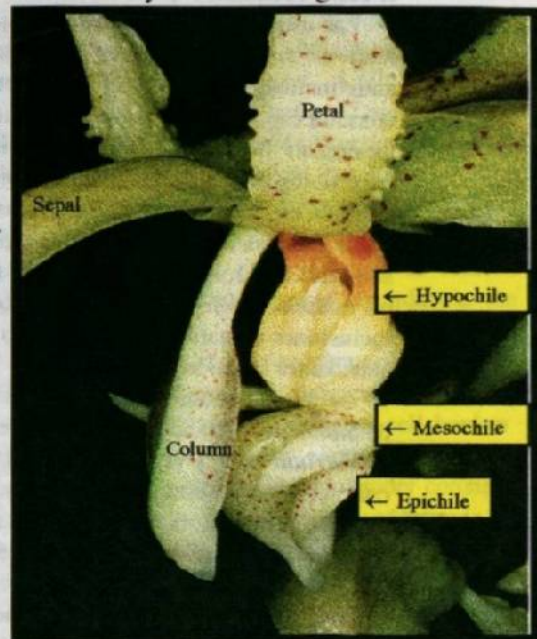


Fig. 3. Interior of labellum showing dorsal exterior of column and cap with pollen.

The insect pollinator usually enters the flower through the side (Fig. 3), at the right or left, in the region of the mesochile-hypochile, below the ovary. The ovary is not shown in Figure 3, but is above the hypochile, petals, and sepals. After scratching at the inside base of the hypochile, the bee loses its footing, slides downward, and the mesochile horns guide it into contact with and past the spur of the anther cap on the inside bottom end of the column. A spur on the anther cap catches on the aft rim of the insect's thorax, breaking the antheridium free and bringing the sticky surface of the pollinia foot in contact with the dorsal surface of the insect's thorax, attaching the pollinia to the insect. The insect is then guided by horns of the channel of the epichile and exits the flower. Shortly

En plantas cultivadas en invernadero, la inflorescencia generalmente brota por el fondo o por un lado del recipiente y cuelga pendularmente, en general portando dos o más flores, las que, aunque cuelguen lateralmente de la inflorescencia, mantendrán la columna y el labelo en una posición hacia abajo y con los sépalos y pétalos reflejados hacia atrás, estrechamente en algunos casos. Sin embargo, se conocen algunos casos en *Stanhopea* (*S. ecornuta* y *S. martiana*) en los cuales tienden a aparecer en la superficie de la planta, en lugar de perforar el haz de raíces hacia abajo.

Van der Pilj y Dodson (1966) refieren *S. annulata*, *ecornuta*, y *pulla*, como tres miembros primitivos, caracterizados por flores pequeñas y cerradas en parte. En la mayor parte de las flores de *Stanhopea*, la abeja entra a la flor, rasca la base del labio, y se regresa. Dodson reporta que las abejas entran y salen por un lado en flores primitivas. En muchos casos la abeja sale, con las proyecciones laterales del ápice del labio manteniéndola en el centro del labio, posicionando el insecto correctamente para tocar la columna, lo cual coloca el polen en su espalda. Ellos también observaron que en todas las especies de *Stanhopea*, el polinario debe removerse del estigma para pasar a ser receptivo.

El insecto polinizador generalmente entra en la flor por un lado (Fig. 3), sea a la derecha o izquierda, en la región del mesoquilo-hipoquilo, abajo del ovario, el que no se muestra en la Figura 3, pero esta arriba del hipoquilo, los pétalos, y los sépalos. Después de rascar en la base interna del hipoquilo, la abeja pierde pisada y resbala hacia abajo, y los cuernos del mesoquilo lo guían hacia el contacto con y mas allá del espolón de la caperuzca de la antera. El espolón toca sobre el extremo final del tórax del insecto, libera el anteridio y lleva la superficie pegajosa del pié de la polinia al contacto con la superficie dorsal del tórax del insecto, fijando la polinia al mismo. El insecto es luego guiado por los cuernos del mesoquilo através del epiquilo, y sale de la flor. Poco después de la fijación de la polinia, la caperuzca de la antera se desprende, dejando las masas de polen expuestas, sostenidas por los estipes.

El polen dentro de la caperuzca de la antera, debe desprenderse de la flor de *Stanhopea* antes de que la polinización suceda. Con la caperuzca de la antera removida, el espolón del anteridio está ausente y deja la cavidad estigmática abierta. Las masas de polen de otra flor pegadas dorsalmente sobre la abeja, elevadas por las estipes, se encuentran ahora en posición de hacer contacto con la superficie estigmática de la columna colocada a la derecha y poco mas abajo que el espolón (Fig. 4).

Además de referirse a ellas como "flores-trampa," las especies avanzadas han sido llamadas "flores de caída" ("drop flower, fall-through") (Dressler, 1968). Dodson y Frymire (1961) describieron la estrategia de polinización de la flor-trampa de *Stanhopea jenishiana* (reportada originalmente como *S. bucephalus*) por la abeja macho *Eulaema bomboides*.

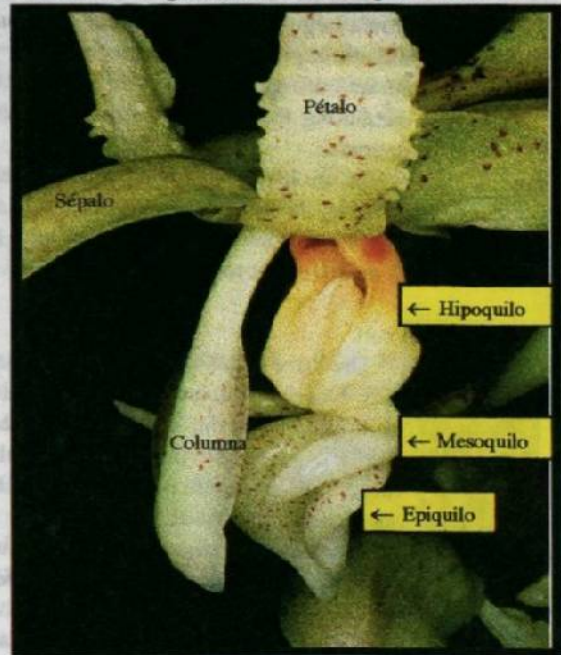


Fig. 3. Interior del labelo enseñando el dorso exterior de la columna con la capa con el polen.

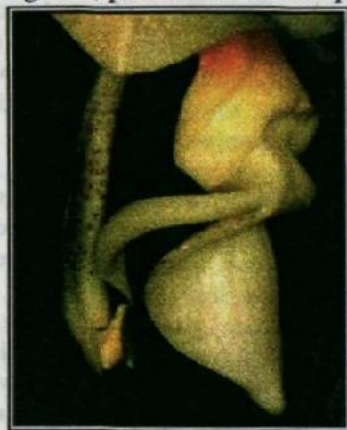


Fig. 4. Columna y labelo (aspecto cuarto posterior)

Dodson (1968) also declares that different species of advanced members of this genus attract large bees of the genus *Eulaema* as well as smaller Euglossas, with pollinator size and ethological isolating mechanisms playing important roles. Typically, the flower may attract both small and large bees, but the smaller bee may fall through the flower without contacting the viscidium. In all cases, the pollinator appears to be a male bee gathering fragrance.

Heinrich (1979) identified male euglossine bees (*Eulaema*, *Euglossa*, and *Euplusia*) scraping orchid flowers with their tarsal brushes and then depositing the floral scent material into their inflated hind tibia. Although unsubstantiated, this tibial floral fragrance may act as an attractant to females.

Fruit

The three carpels of the orchid ovary are surrounded by fleshy receptacular tissues. The fruit does not split between the carpels, but usually does so down their midlines (Fig. 5). In most orchids the midvein of the carpel separates from each half-carpel so that the fruit splits into three wide valves and three narrow ones, with the edges of the wide ones connected by transverse fibers through which the micro-seeds sift. Ferry (1995, unpublished) has observed specimens of *Spiranthes* and *Govenia* species with thin-walled papery dry seed capsules held approximately upright, while the *Stanhopea* plants hold their heavier, more corpulent ones pendantsly. This is in agreement with the observations of Beer (1863) and Malgruth (1901) who record that terrestrial orchids usually have seed capsules composed of thin-walled papery fruits that are somewhat dry and held erect or nearly so, while those of epiphytic orchids hold their seed capsules pendantsly and have capsule walls that are much thicker and more fleshy.



Fig. 5. Orchid fruit.

Halle (1977) illustrates the fruit structure for many orchid species. Dressler (1993) continues that "there are several features in the fruit that may be of value in classification (p. 48)," but does not elaborate beyond noting that the structure of orchid fruits has been neglected by most botanists. Arditti (1992) cites tricarpetate ovaries with axial placentation in the Apostasioideae, *Selenepedium*, and *Phragmipedium*, all of which are relatively primitive, while in advanced orchid taxa the ovary is monocarpellate and trilocular with parietal placentation.

Epiphytes bearing seed capsules are generally found well above ground level. This facilitates wider spreading of the dust-like seed as it is shed. In southwestern (Ataco) Colombia, during the summer of 1977, members of *Catasetum* were observed growing in the low light levels of the jungle. These plants bore only male flowers and attracted male euglossine bees early in the morning. Male flowers lose their fragrance later in the morning, but the females—high in the jungle overstory—were now fragrant. Male bees, still with pollen attached to head or thorax, would fly upward and scratch within the flowers. Studying these bees flying downward, it could now be observed with the binoculars that the pollen fixed to them by the male flowers in the lower elevation, low-light levels had been taken by the later-fragrant female flowers produced only in the high level, high light areas of the jungle. Plants in lower, low-light areas bore no seed capsule remains, but a few old seed pod remains could be seen on plants high in the trees.

Dodson (1968) declaró también que diferentes especies avanzadas del género atraen abejas grandes del género *Eulaema* tanto como a las pequeñas euglossas, reconociendo que el tamaño del polinizador juega es importante entre los mecanismos de talla de polinizador y de aislamiento etológico. Típicamente la flor puede atraer ambas abejas, pequeñas y grandes, pero aquellas pueden caer a través de la flor sin contactar el viscidio. En todos los casos, el polinizador parece ser una abeja macho que recoge fragancia.

Heinrich (1979) identificó machos de abejas euglossinas (*Eulaema*, *Euglossa*, y *Euplusia*) raspando flores de orquídeas con sus peines tarsales y luego depositando el material floral oloroso en sus infladas tibias posteriores. Aunque no comprobado, esta fragancia floral en la tibia puede funcionar como un atrayente a las hembras.

Fruta

El ovario de las orquídeas está integrado por tres carpelos, rodeados de tejidos receptaculares carnosos. La fruta no se divide entre los carpelos sino que generalmente lo hace bajo sus líneas medias (Fig. 5). En la mayoría de las orquídeas la vena central del carpelo se separa de cada mitad del carpelo de modo que la fruta presenta tres valvas anchas y tres angostas, con sus bordes anchos conectados por fibras transversales a través de las cuales las micro-semillas salen esparcidas. Ferry (1995, no publicado) ha observado plantas de especies de *Spiranthes* y *Govenia* con cápsulas de semillas secas envueltas por una fina pared de material parecido a papel dispuestas aproximadamente hacia arriba, mientras que las ejemplares de *Stanhopea* más corpulentas las contienen más pesadas y colgantes. Esto coincide con las observaciones de Beer (1863) y Malgruth (1901) quienes reportaron que las orquídeas terrestres generalmente contienen cápsulas de semillas compuestas de frutas envueltas en fino material parecido a papel que de alguna manera se secan y se mantienen erectas o casi erectas, mientras que las de las orquídeas epífitas mantienen sus cápsulas de semillas colgantes y tienen paredes que son mucho más gruesas y carnosas.



Fig. 5. Frutas de una orquídea.

Halle (1977) ilustró la estructura de las frutas de muchas especies de orquídeas. Dressler (1993) estableció que "hay algunas características del fruto que pueden ser de valor para su clasificación", señalando que la estructura de los frutos de las orquídeas ha sido ignorada por la mayoría de los botánicos. Arditti (1992) citó ovarios tricarpelados con placentación axial en la subfamilia Apostasioideae, y en los géneros *Selenepedium* y *Phragmipedium*, las cuales son relativamente primitivas, mientras que en los grupos taxonómicos avanzados el ovario es monocarpelado y trilobular con placentación parietal.

Las epífitas que producen cápsulas de semillas se encuentran generalmente muy por encima del nivel del suelo. Esto facilita una mayor dispersión de las semillas pulverulentas a medida que son liberadas. En el Suroeste de Colombia (Ataco), durante el verano de 1977, se observaron miembros de *Catasetum* creciendo en niveles de la selva con baja iluminación. Estas plantas sólo originaron flores macho y atrajeron abejas macho temprano por la mañana. Estas plantas perdieron su fragancia más tarde a medio día, pero las flores hembra, en el dosel o partes más altas de la selva, eran ahora fragantes. Las abejas macho, aún con el polen adosado a su tórax o cabeza, se volarían hacia arriba y se introdujeron en las flores. Estudiando estas abejas machos en vuelo hacia abajo, se pudo ahora observar con los binoculares que el polen fijado sobre ellos por las flores macho en las elevaciones más bajas, con niveles bajos de luz, había sido tomado por las flores hembras que son fragantes más tarde producidas sólo en los niveles altos, de áreas más iluminadas de la selva.

Seed

Beer (1863) surveyed and described several types of orchid seeds, giving some idea of their diversity, but Dressler (1993) states that seed structure, like fruit structure, has been much neglected. Rauh et al. (1975) appears to be the first to use the scanning electron microscope to work with orchid seeds, followed by Barthlott (1976) who surveyed a larger selection. Barthlott is of the opinion that seed structure will be particularly useful at the subtribal and tribal levels. This early work has been expanded upon by Barthlott and Ziegler (1981), and twelve SEM photographs may be seen in Dressler's 1993 work. Ziegler supplied Dressler with a list of seed types which are listed as well.

From the Ziegler list in Dressler (1993), "type 12a" *Epidendrum secundum* is easily among the largest of orchid seeds. It is composed of a balloon-like thread to 6.0mm long and is medially inflated. It is about 300-400 μ wide with the cells of the medial section isodiametric.

Seeds of C83 *Stanhopea* cf. *amoena* are figured in this section (Figs. 6 & 7). Seeds of other genera, kindly supplied by Hicks of Socorro, New Mexico of the Orchid Seedbank Project, have also been photographed. Orchid seeds are dust-like; most are microscopic in size. The embryo is loosely enclosed by a transparent seed coat which is reinforced by its cell walls. Microscopically, seeds of *Stanhopea* species typically look like a small transparent bag holding the spherical or egg-shaped embryo; the bag elongating and narrowing to a small opening. *Stanhopea* seed type is described by Ziegler (in Dressler, 1993) as follows:

"White or brownish balloon seeds more than 500 μ in diameter, both the basal and apical sectors may project as tiny stalklets; the testa cells in the balloon-like medial sector are all of the same size and isodiametric-polygonal, but the terminal cells are more or less strongly elongate; the testa cells are not or are incompletely collapsed, so that the outer periclinal wall stretches over the cell lumen; the anticlinal walls are reticulate; a smooth marginal ridge is present, as are cell border ridges."

Species survival strategies, labeled "r" and "k" are outlined in ecology texts (Smith, 1977; Miller, 1979). The r strategists are classically short-lived, have high reproductive rates, and produce a lot of eggs or young, of which only a fraction ever survive. The r strategists are known as opportunists. R strategists exploit relatively uncompetitive situations, are tough and adaptable, have the means for wide dispersal, and are good colonizers. With respect to seed production and seed distribution patterns, orchids certainly qualify as r strategists. Established epiphytic orchid plants, however, tend to exhibit at least a few aspects of the k strategists in that they have no defined life span and may become a large mass of growths of the same clone that inhabit a particular tree or other niche for many years. Kennedy (1975), writing of *S. maculosa*, cites a giant clump, fully 3 feet in diameter that has grown for many years on an old magnolia tree in the courtyard of the Hotel Progresso in Uruapan, Michoacán, Mexico.

Several Arctic species of orchids appear to aptly fit the r strategy. Luer (1975) has



Fig. 6. Orchid seed. x80
C83 *Stanhopea* cf. *amoena*



Fig. 7. Seed of C83 *Stanhopea* cf. *amoena* x32

Semilla

Beer (1863) inspeccionó y describió algunos tipos de semillas de orquídea, dando a conocer ciertos aspectos relacionados con su diversidad. Posteriormente, Dressler (1993) estableció que la estructura de la semilla, al igual que la del fruto, han sido ignoradas. Rauh et al. (1975) parece haber sido el primer taxónomo en usar el microscopio electrónico de barrido para trabajar con semillas de orquídea, seguido por Barthlott (1976) quien examinó una gran selección, y es de la opinión que la estructura de la semilla es particularmente útil a nivel de tribu y subtribu. Este trabajo fue ampliada por Barthlott y Ziegler (1981); además, pueden verse doce fotomicrografías de SEM en Dressler (1993), el que ha proporcionando una lista de semillas. De la lista de Ziegler en Dressler (1993), el "tipo 12a" *Epidendrum secundum* se la clasifica entre las semillas mas grandes de orquídeas. Está compuesta de una trama parecida a globos de hasta 6mm de largo. Tiene cerca de 300 a 400 μ de ancho, con las células de la sección medial isodiamétricas.

Las semillas C83 *Stanhopea* cf. *amoena* se muestran en esta sección (Figs. 6 y 7). Las semillas de otros géneros, suministradas por Hicks de Socorro, Nuevo México a través del proyecto Banco de Semillas de Orquídeas, han sido fotografiadas. Las semillas de orquídea son semejantes al polvo, la mayoría de tamaño microscópico. El embrión está sueltamente envuelto por una cubierta transparente de la semilla reforzada por sus paredes celulares. Microscópicamente, las semillas de *Stanhopea* típicas parecen sacos transparentes que contienen embriones esféricos o de forma de ovoide. Este saco se alarga y se estrecha hasta un pequeño orificio. El tipo de semilla de *Stanhopea* está descrito por Ziegler, citado por Dressler (1993) de la siguiente manera:

"Semillas globosas blancas o pardas de más de 500 μ de diámetro, las zonas basales y apicales se pueden proyectar como finos pedúnculos, las células de la testa en la zona media son de un mismo tamaño y poligonales isodiamétricas, pero las células terminales son mas o menos alargadas; las células de la testa no son o están incompletamente colapsadas, de modo que la pared periclinal mas externa presiona sobre el lumen de la célula; las paredes anticlinales son reticulares; una pequeña protuberancia marginal está presente así como crestas en el borde de las células."

Las estrategias de sobrevivencia de las especies llamadas "r" y "k" se describen en los textos de ecología (Smith, 1977; Miller, 1979). Los estrategias r son clásicamente de corta duración, tienen altas tasas reproductivas y producen gran cantidad de huevos o juveniles, de los cuales sólo una fracción sobrevive. Los estrategias r se conocen como oportunistas, explotan situaciones de baja competencia, son adaptables, tienen los medios que les permiten para una gran dispersión y son buenos colonizadores. Con respecto a la producción de semillas y su patrón de distribución, las orquídeas ciertamente califican como estrategias tipo r. Sin embargo, las plantas de orquídeas epífitas establecidas tienden a exhibir al menos algunos aspectos de los estrategias k en los que ellas no tienen un tiempo de vida definido, y pueden llegar a formar grandes masas de crecimiento del mismo clon que habita un árbol particular u otro nicho por muchos años. Kennedy (1975), estudia sobre *S. maculosa*, y citó una agrupación gigante de 3 pies (1m) de diámetro que ha crecido por muchos años sobre un viejo árbol de *Magnolia* en el Hotel Progreso de Uruapan, Michoacán, México.

Algunas especies árticas de orquídeas parecen adaptarse a la estrategia r. Lucer (1975) ha



Fig. 6. Semilla de orquídea x80
C83 *Stanhopea* cf. *amoena*



Fig. 7. Semillas de C83 *Stanhopea* cf. *amoena* x32

recorded several terrestrial orchids from Arctic regions and other habitats similarly harsh. A

perusal of their ranges indicates their seeds are carried by the prevailing winds and endure sub-freezing temperatures for long periods of time. The plants are known to survive temperatures well below freezing. The discovery of some samples of *Amerorchis rotundifolia* in early September, 1960 in northern Alaska typifies their adaptability. Two small flowers remained. The rest had set seed and there were previously-dehised seed capsules. The barren tundra around the military radar site at Tin City, Alaska, overlooked Cape Prince of Wales, Little Diomed (US), and Big Diomed and Siberia (USSR). The Arctic Circle is a few degrees farther north; Nome 135 miles southeast (Figs. 8 & 9). That orchids survive, flower, and set seed where spring comes late and winter arrives early; so far north no trees grow; where temperatures fall to -50°F . (-46°C .) during the long night of winter speaks eloquently about the survivability of orchids and orchid seeds.

Other orchids have been observed by Ferry in northern Georgia where winter snow depths of four inches (10cm) are not unusual. These include *Cypripedium acaule* var. *pubescens* (the state flower of the northern state of Minnesota), *Galearis spectabilis*, *Goodyera pubescens*, *Platanthera clavellata*, *Tipularia discolor*, *Spiranthes vernalis*, *S. lacera* var. *gracilis*, and others. Beyond a doubt, the "dust-like" microscopic seeds of both terrestrial and epiphytic orchids are durable and easily spread by the wind and perhaps on the feet and feet, fur and feathers of animals.

3.5. ECOLOGICAL DISTRIBUTION

The genus *Stanhopea* is known from only the Western Hemisphere, with representatives from northern Mexico (Kennedy 1974) throughout Central America and in South America in Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, The Guianas, Peru, and Venezuela; from latitude North 29° to not quite South 29° in southern Brazil (Lindley, 1830-40, 1876; Cogniaux and Goossens, 1899, 1900, 1902, 1902a, 1903, 1904, 1906a, 1906b; Sander and Sander, 1927; Missouri Botanical Garden, 1946, 1980; Williams, L. O., 1951; Ames and Correll, 1952, 1953; Schweinfurth, 1958, 1959, 1960, 1961, 1970; de Oca, 1963; Dodson and Gillespie, 1967; Hamer, 1974, 1982, 1983a, 1983b; Withner, 1974; Dodson, 1975b; Dodson and Dodson, 1980a, 1980b, 1980c, 1980d, 1980e, 1982; Vasquez and Dodson, 1982; McVaugh, 1985; Arosema et al., 1988; Chávez and García, 1988; Atwood, 1989; Mora and Atwood, 1992).

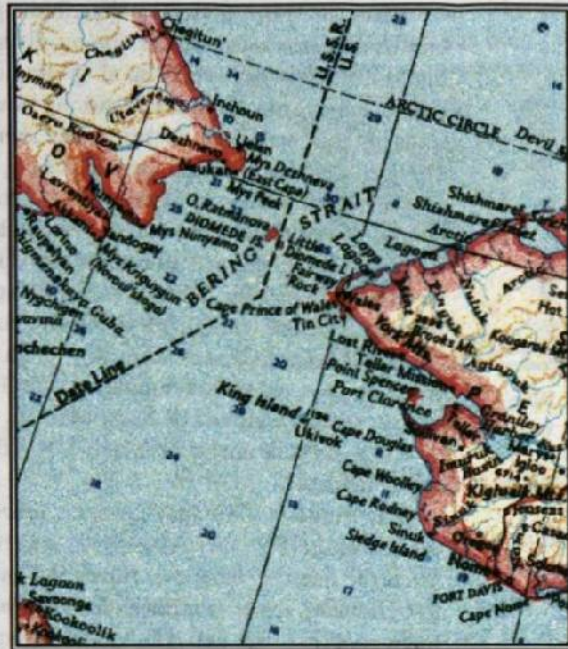


Fig. 8. Siberia (USSR), Tin City, and Nome, Alaska Habitat of *A. rotundifolia* (Banks) Hultén.



Fig. 9. Geographic distribution of *A. rotundifolia*.

registrado algunas especies terrestres de orquídea en las regiones árticas y otras regiones similarmente hostiles. Las observaciones indican que sus semillas son llevadas por los vientos prevaicentes y toleran temperaturas cercanos a la congelación durante largos períodos de tiempo. Las plantas son capaces de tolerar y sobrevivir temperaturas muy por debajo del punto de congelación. El descubrimiento de algunos ejemplares de *Amerorchis rotundifolia* en septiembre de 1960 al norte de Alaska tipifica su adaptabilidad. Dos pequeñas flores se mantuvieron abiertas. El resto había formado semillas y se observaron cápsulas anteriores abiertas. La tundra estéril alrededor del radar militar en Tin City, Alaska se extiende sobre el Cabo Príncipe de Wales, Little Diomedé (USA) y Big Diomedé y Siberia (USSR). El Círculo Ártico está sólo a unos grados al norte. Nome está 135 millas al sureste (Figs. 8 & 9). Esas orquídeas sobreviven, florecen y depositan semillas en lugares donde el invierno llega temprano y la primavera llega tarde; al norte, con temperaturas de -46°C . (-50°F .) durante las largas noches invernales, ningún árbol crece, lo cual pone en evidencia de la gran capacidad de sobrevivencia de las orquídeas y sus semillas.

Otras especies de orquídeas han sido observadas por Ferry al norte del estado de Georgia donde profundidades de nieve invernal de 10cm son comunes. Estas incluyen a *Cypripedium acaule* var. *pubescens* (la flor del estado del norte de Minnesota, EUA), *Galearis spectabilis*, *Goodyera pubescens*, *Platanthera clavellata*, *Tipularia discolor*, *Spiranthes vernalis*, *S. lacera* var. *gracilis*, entre otras. Sin duda alguna, las semillas microscópicas pulverulentas de orquídeas terrestres y epífitas son duraderas y se esparcen fácilmente por el viento y tal vez en las patas, plumas, y pelos de animales.

3.5. DISTRIBUCION ECOLOGICA

El género *Stanhopea* es conocido solamente en el hemisferio occidental, con representantes encontrados desde el norte de México (Kennedy 1974) a través de América Central y en América del Sur, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Las Guayanas, Perú y Venezuela, de la latitud 29° norte hasta poco antes de la latitud 29° sur, de Brasil (Lindley, 1830-40, 1876; Cogniaux and Goossens, 1899, 1900, 1902, 1902a, 1903, 1904, 1906a, 1906b; Sander and Sander, 1927; Missouri Botanical Garden, 1946, 1980; Williams, L. O., 1951; Ames and Correll, 1952, 1953; Schweinfurth, 1958, 1959, 1960, 1961, 1970; de Oca, 1963; Dodson and Gillespie, 1967; Hamer, 1974, 1982, 1983a, 1983b; Withner, 1974; Dodson, 1975b; Dodson and Dodson, 1980a, 1980b, 1980c, 1980d, 1980e, 1982; Vasquez and Dodson, 1982; McVaugh, 1985; Arosema et al., 1988; Chávez and García, 1988; Atwood, 1989; Mora and Atwood, 1992).



Fig. 8. Siberia (USSR), Tin City y Nome, Alaska
Habitat de *A. rotundifolia* (Banks) Hultén.



Fig. 9. Distribución geográfica de *A. rotundifolia*

An article by Harvey (1903) details a typical orchid collecting journey beginning in the Cordoba area of Veracruz, traveling from there by train to Orizaba, and after meeting with friends, to the town of Paso del Macho. The collecting trip was made in February, and an abundance of orchid plants were collected. The genus *Stanhopea* was represented among orchids collected (*S. oculata* and *S. tigrina*) as were members of the genera *Chysis*, *Dendrobium*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Odontoglossum*, *Oncidium*, *Laelia*, *Lycaste*, *Schomburgkia*, *Sobralia*, *Trichopila*, and others. The article is significant not only for its historical value regarding orchid collecting of that day, but gives a good survey of orchid species that may be encountered in the Monterrey, Mexico area.

Hermessen (1916), wrote on the ecology of orchids, but more particularly his observations leaned toward orchids in Mexico as follows: "*Stanhopea* species are nowhere encountered but on big rough barked trees in dense shady humid forest..." However, one is left to wonder which species of trees are hosts to members of this genus. He says he has collected *Stanhopea* species on the Isthmus of Tehuantepec at 300 feet (100m) above sea level; in the state of Veracruz between Cordoba and Orizaba at from 2,000 to 5,000 feet (ca. 700-1700m); and in the Sierra Madre, on the Pacific Coast, in the state of Chiapas, at 2,000 feet. He notes that in these widely separated localities, the surrounding conditions were identical, and in the last case named, the station was most plainly defined and limited by a *visible* (italics his) line of demarcation forming the crest of a ridge, on the other side of which was a totally different class of vegetation. After describing the two ecological zones in some detail, he observes that "in the mossy humid forest exposed to frequent rains, aqueous mists, and prevalent winds from the north-east, was a multitude of *Stanhopeas* amidst a becoming setting of bromelias, ferns, and large-leaved climbing plants — the whole forming a botanical paradise."

Lankester (1918) writing on the orchids of Costa Rica observes that the "*Stanhopeas* are all budding." His undated letter was printed in June, but as a result, one may only guess at the actual month this was taking place at Las Concavas, Cartago, Costa Rica.

Observations in situ by Fowlie (1967) coupled with the more recent work of Ossian (1993) offer evidence that primitive *Stanhopea* species existed in northern South America during the Cretaceous Period. The Asteroid impact at Chicxulub ended the Cretaceous at 65.07 MYBP (Swisher, et al. 1992) and a contiguous land mass did not close the Tethys Seaway to join South and present-day Central America until ± 59.2 MYBP or later. Also, all species identified by their flowers as "primitive" come from South or lower Central America. Therefore a synthesis of the conclusions of the botanists, the work of Fowlie, the geophysical work of Swisher et al., and the orchid-oriented tectonic plate research of Ossian (1993) infers a South-to-North species radiation pattern during the Eocene for the genus *Stanhopea*.

3.6. SOCIOECONOMIC AND CULTURAL ASPECTS

The socioeconomic aspect of *Stanhopea* orchids is effectively nonexistent. Although Lawler (1984) reports the pseudobulbs of *S. tigrina* have been used for making tortillas by Indians in southern Mexico, cultivation of the species as a food plant is unknown, and the fugacious nature and pendulous flowering habit of *Stanhopea* eliminates it as a plant of any economical or floral value. Although the genus is widespread, archivists in all countries regard its species as botanical curiosities of little commercial value.

3.7. CULTIVATION AND MANAGEMENT ASPECTS OF THE GENUS STANHOPEA

Burbery (1895) suggested March (in England) as a good time for "rebasketing" specimens of *Stanhopea*. In a later writing (1898), he notes that *Stanhopeas* should be grown in baskets without crockery shards of any kind at the bottom in order that the flower spikes may have a clear road, and recommends a potting media of two parts peat and one part sphagnum moss. Morgan (1909) suggested that as they pass out of flower the plants should be examined and (re)potted or top-dressed with more of the same material originally used. He cited a "stove" temperature (a

Harvey (1903) detalla una típica jornada de colecta de orquídeas empezando en el área de Córdoba, en Veracruz, viajando de allí por tren a Orizaba, y después de encontrarse con amigos, al pueblo de Paso del Macho. El viaje de colecta se realizó en febrero, y se colectó de manera abundante plantas de orquídea. El género *Stanhopea* estuvo presente entre orquídeas colectadas (*S. oculata* y *S. tigrina*) tales como miembros de los géneros *Chysis*, *Dendrobium*, *Encyclia*, *Epidendrum*, *Odontoglossum*, *Oncidium*, *Laelia*, *Lycaste*, *Schomburgkia*, *Sobralia*, *Trichopila*, y otros. El artículo es significativo no sólo por su valor histórico con respecto a la colecta de orquídeas de ese día, sino representa una buena perspectiva de las especies de orquídeas que pueden encontrarse todavía en la área de Monterrey, México.

Hermessen (1916), escribió sobre la ecología de las orquídeas, pero particularmente sus observaciones se inclinan hacia las orquídeas en México como sigue: "Las especies de *Stanhopea* no se encuentran en ninguna parte excepto en árboles grandes de corteza áspera en bosques húmedos de sombra densa...." Sin embargo, uno permanece con la interrogante de cuales especies de árboles son los hospederos de los miembros de este género. El dice que ha colectado especies de *Stanhopea* en el Istmo de Tehuantepec a 100m (300 pies) sobre el nivel del mar; en el estado de Veracruz entre Córdoba y Orizaba desde 700-1700m (ca. 2,000 - 5,000 pies) de altura; y en la Sierra Madre, en la Costa del Pacífico, en el estado de Chiapas, a 700m (ca. 2,000 pies) de altura. El señala que en esas localidades ampliamente separadas, las condiciones circundantes eran idénticas, y en el último caso nombrado, la estación estaba definida mas claramente y limitada por una línea *visible* (cursivas de él) de demarcación que forma la cresta de una montaña, en el otro lado de la cual, había una clase de vegetación totalmente diferente. Después de describir las dos zonas ecológicas con un poco de detalle, él observa que "en el bosque húmedo, musgoso, expuesto a lluvias frecuentes, lloviznas, y los vientos prevalecientes del noreste, había una multitud de *Stanhopeas* entre un adecuado ambiente de bromelias, helechos, y plantas trepadoras de hojas grandes—el conjunto formando un paraíso botánico."

Lankester (1918) al escribir sobre las orquídeas de Costa Rica observó que las "*Stanhopeas* están todas en floración." Su carta sin fecha fue publicada en junio, pero con el resultado que uno sólo puede adivinar el mes real en que esto tuvo lugar en Las Cóncevas, Cartago, Costa Rica.

Observaciones in situ por Fowlie (1967) junto con el trabajo mas reciente de Ossian (1994) ofrecen evidencia de lo especies primitivo que resultaba las de *Stanhopea* existían en el norte de América del Sur durante el Periodio Cretácico. El impacto del asteroide de Chixchulub terminó el Cretácico a 65.07 millones de años antes del presente (maadp) y una masa contigua de tierra no cerró el Mar de Tethys con una masa continua de tierra que conectó las tierras de América Central y del Sur hasta ± 59.2 maadp o mas tardes (Swisher, et al., 1992). También, todas las especies identificadas por sus flores como "primitivas" vienen del Sur o de la parte baja de América Central. Así, una síntesis de las conclusiones de los botánicos, el trabajo de Fowlie (1967), el trabajo geofísico de Swisher et. al. (1992), y el trabajo de Ossian (1993) sobre las orquídeas basado en las placas tectónicas inferen un patrón de radiación de sur-a-norte durante el Eoceno para el género *Stanhopea*.

3.6. ASPECTO SOCIOECONOMICO Y CULTURAL

El aspecto socioeconómico sobre orquídeas de *Stanhopea* efectivamente no existe. Aunque Lawler (1984) reportó que los indios han usado los pseudobulbos de *S. tigrina* en el sur de México para hacer tortillas, el cultivo de la especie como una planta comestible no se conoce, y el hábito fugaz y flor pendulosa de *Stanhopea* la elimina de ser una planta con valor económico o florístico. Aunque el género es de amplia distribución, orquidófilos en todos los países consideran sus especies como curiosidades botánicas de poco valor comercial.

3.7. CULTIVO Y ASPECTOS DE MANEJO DEL GENERO STANHOPEA

Burberry (1895) sugirió el mes de marzo (en Inglaterra) como un buen tiempo para "replantar" los ejemplares de *Stanhopea*. En un escrito posterior (1898), el mismo autor anota que en sus cestos, las *Stanhopeas* deben crecer al fondo, sin trozos de barro de cualquier tipo para que las espigas puedan tener su camino libre, y recomienda un medio de cultivo de dos partes; una parte de turba y una parte de musgo. Morgan (1909) sugirió que una vez terminada la floración las plantas deben examinarse y (re)plantarse o cubrirse con un nuevo medio de cultivo. Él citó una "temperatura de

warm greenhouse) during the growing season, with a cooler one once the growths are made up. He noted that they should be given an abundance of water during the growing season, keeping the leaves sprinkled (rinsed) well as members are particularly subject to red spider. Morgan suggested growing these plants in a compost of osmunda fiber, leaves, and a little moss; giving enough room in the baskets to allow for at least two growing seasons, and at rest, just enough water to keep the pseudobulbs plump. Although not mentioned by these authorities, clinical work has shown that successful propagation of *Stanhopea* backbulbs is similar to that for *Cymbidiums*. The method consists of placing the backbulb in (or merely laying it on top of) a bed of sphagnum moss and keeping the moss moist, but not alternately wet and dry. The new shoot sprouts first, followed by root growth.

Rolfe (1911) visited Florence, Italy where the summer climate is hot, dry, and rainless. He observed several *Stanhopea* plants "suspended on wires against a south wall, under a camphor tree (*Cinnamon camphora*), which provides the necessary shade." He states that "under these conditions they thrive and flower profusely, watering as often as necessary being practically the only treatment they receive." He observed about thirty plants, including *Stanhopea wardii*, *S. oculata*, *S. graveolens*, *S. tigrina*, *S. eburnea*, *S. maritima*, *S. ruckeri*, and others. Rolfe's comments, while relative to southern Italy, provide a useful cultural insight for cultivation of members of this genus in the hot, dry regions of southern Texas and northern Mexico.

Wilson (1928), reviewing *Stanhopea* culture from suggestions in Lindley's 1838-40 *Sertum Orchidaceum*, goes into detail concerning the use (in 1838) of extensive crockery in the potting of *Stanhopea* species, a procedure currently suggested as not only not useful, but—more than likely—harmful to the bud scapes of these penduliform flowering species. Perhaps the best information in the article is the culture given a small damaged plant. The plant was dried off, then potted and given bottom heat. No elaboration was offered regarding its watering schedule, but obviously it was, as is now fairly standard for backbulb propagation, probably a schedule of humidity-only until roots emerged, then sparingly until good root (and later, leaf) development was underway. The article notes that the damaged plant was recovered in a house kept "very hot." By present-day standards this is in the 21-38°C. (70-90°F.) range, but for normal back bulb propagation, a regimen of high humidity and about 27°C. (80°F.) usually suffices.

Myron Kimmach (1957, reprinted 1978) of the Botanical Garden of the University of California (Berkeley), in an extensive article about culturing *Stanhopea* members and allies, goes into great detail about problems encountered (such as pollinators and pests) with *Stanhopea* inflorescences as a result of the use of slatted baskets, pots (modified and otherwise), and osmunda fiber as a potting media. Throughout the article, it never seems to occur to Kimmach to discard all three as counterproductive to good *Stanhopea* culture. Kimmach notes that the serious pests of *Stanhopea* plants in the Berkeley greenhouse appear to be red spider, mealy bugs, and the two-spotted mite, although he does mention that the habit of growing in pots placed on benches provides a good hiding place for slugs which tend to feast on roots and bud tips. Kimmach's solution to the slug problem is to use applications of metaldehyde. For the red spider and mites he advocates malathion with an alternate spray of aramite. He advocates countering the mealy bug problem by removing the papery sheathing around pseudobulbs, which takes away a hiding place for the mealy bugs and provides a neat appearance for the plant as well. The other problem noted by Kimmach is that fungi tend to form on the osmunda fibers in the dark reaches of the pot.

horno" (un invernadero cálido) durante la estación de crecimiento, con una mas fresca, una vez que el crecimiento ha terminado. El hace notar que las plantas deben tener abundante agua durante la etapa de crecimiento; y las hojas deberán de rociarse bien, ya que los miembros de este grupo son particularmente susceptibles al ataque de la araña roja. El sugiere su producción en un abono de fibra de osmunda, hojas, y un poco de musgo, dando suficiente espacio en los cestos para permitir por lo menos dos estaciones de crecimiento, y en la etapa de reposo, sólo aplicar suficiente agua para mantener los pseudobulbos turgentes. Aunque no se menciona por estas autoridades, el trabajo clínico ha mostrado que la propagación exitosa de pseudobulbos viejos de *Stanhopea* es similar a la de *Cymbidiums*; poniendo el pseudobulbo viejo en (o meramente poniéndolo encima de) una cama de musgo (*sphagnum moss*) y manteniendo el musgo húmedo, pero no alternadamente húmedo y seco. El nuevo retoño crece primero, seguido por crecimiento de la raíz.

4 Rolfé (1911) visitó Florencia, Italia donde el clima de verano es caliente, seco, y sin lluvias. El observó varias plantas de *Stanhopea* "suspendidas en alambres contra la pared sur, bajo un árbol de alcanfor (*Cinnamomum camphora*) que proporciona la sombra necesaria." El declara que "bajo éstas condiciones ellas crecen y florecen profusamente, regando tan frecuentemente como sea necesario, es prácticamente el único tratamiento que ellas reciben." El observó cerca de treinta plantas, incluyendo *Stanhopea wardii*, *S. oculata*, *S. graveolens*, *S. tigrina*, *S. eburnea*, *S. maritima*, *S. rückeri*, y otras. Los comentarios de Rolfé, aun cuando están hechos sobre el sur de Italia, proporcionan una visión útil para el cultivo de los miembros de este género en regiones similares (calientes y secas) del sur de Texas y norte de México.

Wilson (1928), al revisar las sugerencias de Lindley de *Sertum Orchidacearum* de 1838-40 sobre el cultivo de *Stanhopea*, entró en detalle acerca del uso (en 1838) de trozos de barro en el medio de cultivo de las especies de *Stanhopea*, un procedimiento actualmente sugerido no sólo como inútil, sino—mas que todo—dañino para a los brotes de estas especies de floración penduliforme. Quizás la mejor información en el artículo es el cultivo dado a una pequeña planta dañada. La planta estaba prácticamente seca, entonces se replantó y se le aplicó calor a la base. El calendario de riegos no se modificó, pero obviamente fue, como es ahora bastante normal para la propagación de bulbo viejo (sin hojas), probablemente un calendario de aplicación de humedad solamente hasta que las raíces emergieran, entonces riegos moderados hasta que permitieran un buen desarrollo radicular (y después foliar). El artículo menciona que la planta dañada se recuperó manteniéndola en un ambiente de alta temperatura. En las normas actuales esto está en el rango de los 21-38°C. (70-90°F.) pero para la propagación normal de bulbo viejo, normalmente es suficiente un régimen de alta humedad y aproximadamente 27°C. (80°F).

Myron Kimmnach (1957, reimpresso en 1978) del Jardín Botánico de la Universidad de California (Berkeley), en un artículo extenso sobre el cultivo de los miembros de *Stanhopea* y sus afines, se refiere en gran detalle a los problemas encontrados (tales como polinizadores y plagas) con las inflorescencias de *Stanhopea* como resultado del uso de cestos con trozos de barro o cerámica (modificadas y de otras maneras), y fibra de osmunda como medio de cultivo. A lo largo del artículo, parece que Kimmnach nunca contempla la posibilidad de desechar todos los tres métodos como contraproducentes al cultivo correcto de *Stanhopea*. Kimmnach señala que las plagas importantes de plantas de *Stanhopea* en el invernadero de Berkeley parecen ser la araña roja, el piojo harinoso, y el ácaro de dos manchas, aunque menciona que la practica de cultivar en macetas puestas sobre bancos proporciona un buen lugar donde ocultarse para los caracoles los cuales se dan un festín en las raíces y brotes nuevos. La solución de Kimmnach al problema de los caracoles es usar aplicaciones de metaldehído. Para la araña roja y los ácaros es partidario del uso de Malathion® con una aplicación alterna de Aramite®. Él es partidario de combatir el problema del piojo harinoso quitando la membrana exterior alrededor de los pseudobulbos, lo cual elimina un lugar donde se puedan ocultar y también mantiene una apariencia limpia para la planta. El otro problema mencionado por Kimmnach es que en los rincones oscuros de la maceta tienden a formarse hongos en las fibras de osmunda.

It would appear that problems encountered in the Kimmnach method of culture could be countered by the use of an entirely different method. In this work, better success has been had by lining a wire basket with sphagnum moss and bedding the *Stanhopea* plant in a mix of one part each of *Sphagnum* moss and Douglas Fir bark, two parts chopped tree fern fibers, and dressing off the top with a thin layer of sphagnum moss (Fig. 10). The sparse use of a well-diluted fungicide (Physan-20 or Consan) appears to stop any fungus growth, and the use of a hanging basket eliminates slugs as a problem. Red spider, mealy bugs, and the two-spotted mite have not been a problem. The main consideration when plants are "basketed" in this manner is to guard against excessive drying of the media because it drains promptly when watered. As plant growth progresses, the combination of bark, tree-fern, and sphagnum moss continues to provide nutrition to the plant roots. Fertilizing should be done using very dilute concentrations. It is safer to err on the weak side of fertilizing than to burn roots and foliage with a concentration that is too strong. For vegetative growth, a weak 30-10-10 solution has worked well, easing over to 20-20-20 as the season for bud initiation and inflorescence formation approaches. Obviously, the use of hanging baskets for *Stanhopea* plants is quite different than the classic habit of pots-on-benches, but it has proven to be more pest-free, more attractive, and certainly a more "natural" way to grow these orchids.



Fig. 10. C06 *S. oculata* PI#290496-5
"basket culture" 29 August, 1996

Rhodehamel (1994) suggests 185 days as the optimum time for green-capsule-culture harvesting for *S. wardii*; a good beginning point for the harvesting of any *Stanhopea* species or intrageneric hybrids providing the propagator wishes to pursue green-capsule culture instead of propagating with mature dry seed.

In this work, the abbreviations for growing conditions are listed as C-Cool, I-Intermediate, and W or H-Warm. Hawkes (1965) used these abbreviations to refer to average night temperatures during the cool months, as used in this work, these symbols refer to average night temperatures for growing conditions. The genus *Stanhopea* is generally assumed to be "tropical," and therefore desirous of warm (and even hot) growing conditions, but given the elevations from which some members hail, intermediate conditions are preferable, and some may even require rather drastic chilling in order to initiate flowering. As used in this work, "cool" (C) indicates 7-10°C. (45-50°F.), "intermediate" (I) indicates 13-18°C. (55-65°F.), and warm or hot (W or H) indicates 18-21°C. (65-70°F.).

3.8. PRESENT SITUATION

Arditti (1977) cites Poddubnaya-Arnoldi (1964) as noting that membranes of suspensor cells of *Stanhopea* (and other orchid genera) give an intense histochemical reaction for the production of vitamin C, but that the content in ovules varies with the species and time following pollination. Beyond these efforts the phytochemical research literature is sparse regarding this genus.

Parecería que los problemas encontrados en el método de cultivo de Kimmnach podrían resolverse con el uso de un método completamente diferente. En éste trabajo, se ha tenido un mejor éxito cubriendo un cesto de alambre con musgo de *Sphagnum* y colocando una planta de *Stanhopea* en una mezcla de una parte de cada uno de musgo sphagnum y corteza de Abeto Douglas, dos partes de trozos de fibras de helecho arborescente, y cubriendo la superficie con una capa delgada de musgo sphagnum (Fig. 10). El uso esparcido de un fungicida bien diluido (Physan-20 o Consan) parece detener cualquier crecimiento del hongo, y el uso de un cesto colgante elimina el problema de los caracoles. La araña roja, el piojo harinoso, y el ácaro de dos manchas no han sido un problema. La principal consideración cuando las plantas se ponen en cestos de esta manera es cuidar sobre todo el secado excesivo de los medios de cultivo porque cuando se riega, el agua y drena rápidamente. Cuando el crecimiento de la planta progresa, la combinación de corteza, helecho de árbol, y el musgo de sphagnum continúa proporcionando nutrición a las raíces de la planta. La fertilización deberá hacerse usando concentraciones muy diluidas. Es mas seguro equivocarse con una fertilización débil que quemar raíces y follaje con una concentración demasiado alta. Para crecimiento vegetativo, una solución diluida de fertilizante 30-10-10 ha funcionado bien, cambiando gradualmente a 20-20-20 tan pronto como se aproxima la estación para la iniciación de brotes y formación de inflorescencias. Obviamente, el uso de cestos colgantes para las plantas de *Stanhopea* es bastante diferente del clásico hábito de macetas sobre bancos, pero ha demostrado ser mas libre de plagas, mas atractivo, y ciertamente una manera mas "natural" de cultivar estas orquídeas.

Rhodehamel (1994) sugiere que el tiempo óptimo para la cosecha del "cultivo de cápsula verde" es de 185 días para *S. wardii*, y éste probablemente es un buen punto de partida para la cosecha de cualquier especie de *Stanhopea* o híbridos intragenéricos que proporciona al propagador deseos de proseguir tal tipo de cultivo en vez de propagación con semillas maduras y secas.

En este trabajo, las abreviaciones para las condiciones de cultivo se mencionan como C-Fresco, I-Intermedio, y (H) Cálido. Hawkes (1965) usó estas abreviaturas para referirse al promedio de las temperaturas nocturnas durante los meses frescos. Generalmente se asume que el género *Stanhopea* es "tropical," y por consiguiente necesita condiciones de crecimiento cálidas (e incluso calientes), pero dadas las elevaciones de las que algunos miembros vienen, son preferibles las condiciones intermedias, y algunos miembros pueden requerir heladas bastante drásticas para comenzar la floración. Prácticamente, varios orquidófilos indican: "fresco" (C) indica 7-10°C. (45-50°F.), "intermedio" (I) indica 13-18°C. (55-65°F.), y "cálido o caliente" (W o H) indica 18-21°C. (65-70°F).

3.8. SITUACION PRESENTE

Arditti (1977) cita a Poddubnaya-Arnoldi (1964) señalando que las membranas de las células suspensoras de *Stanhopea* (y otros géneros de orquídeas) dan una intensa reacción histoquímica para la producción de la vitamina C, pero que el contenido en los óvulos varía con la especie y el tiempo después de la polinización. Mas allá de estos esfuerzos la literatura de investigación fitoquímica referente a este género es escasa.



Fig. 10. C06 *S. oculata* PI#290496-5
"cultivo en canasta" 29 agosto, 1996

The genus is currently receiving little attention from taxonomists. In recent years, the photographic file of the American Orchid Society has increasingly followed the fashion of publicizing new orchid hybrids, but has no botanically useful photographs of members of this genus. Several very good floral photographs were supplied in past years by Kennedy with his various works in the *Orchid Digest*, but the better part of many of the works have no botanically useful illustrations of most members of this genus or are so scattered as to result in no definitive single-place collection available for use of the floral taxonomist. While specific members have been treated in various works, information concerning detailed and complete geographical and elevation range data are non-existent for most of the genus. One may suspect *Stanhopea* species to comprise part of the flora of Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay, and Peru, but the botanical literature is sparse with respect to this genus in these countries.

Most orchid species are seldom abundant in any locality. A few plants may be encountered relatively close together, but finding one plant is no guarantee another will be seen within another one or two or even ten kilometers of jungle growth. In addition, in many cases historical data concerning elevations, host plants, and even countries of origin is highly questionable. Orchid species cited in the literature were a very competitive, highly profitable commercial product for foreign commercial firms which obtained plants by employing on-site collectors. It was a common practice among collectors to mislead competitors by, for example, collecting a plant in Peru and stating its location as Mexico. In addition, many species were described from little more than a dried flower collected from an unknown or questionable location. Given the competitive nature of commercial firms, pressures on botanists to describe and publish regarding these new rare species, and communications lags, taxonomic mistakes were a certainty. Many examples could be provided from the orchid literature, but a few serve to illustrate the situation.

Arnold (1928) reports *S. quadricornis* from Central America but no specific country is specified. Williams (1951) locates it as "Mexico (state unknown) and Guatemala." Ames and Correll (1952) note that *S. quadricornis* is distinguished from other Guatemalan specimens by a short pair of crimson horns projecting from the base of the lip just under the column and state they saw no specimens and derived their notes from the description and plate in *Bot. Reg.* 24: t. 5. 1838. Dodson (1963) observes all sources list its location, in English, only as "the Spanish Main" (the high seas route of Spain to the New World) which can be anywhere in Central or northern South America. Additionally, Dodson observed a type specimen from the British Museum and was inclined to believe it was a natural hybrid between *S. wardii* and *S. grandiflora*. Ignoring Dodson's work, Hawkes (1965), reported it from Mexico and Colombia and was accepted blindly by many orchidists. Jenny (1993a) wrote an extensive article on the Stanhopeas of Colombia but does not mention *S. quadricornis*. However, months later Jenny (1993b) published a list of "valid Stanhopeas" listing it without citing a country of origin.

Arnold (1928) recorded *S. bucephalus* from Peru and Ecuador and although the long-known name of *S. bucephalus* would be the name for the Colombia and Ecuador species, unfortunately Lindley had chosen as the type a specimen of *Stanhopea oculata* collected by Galeotti near Orizaba in Mexico, erroneously attributed to Ruiz and Pavón, Peruvian collectors, as having been collected in Peru. It was part of the Lambert Herbarium, now housed at the British Museum, is clearly labeled "Maxillaria de Mexico," and has been traced to Galeotti who collected in Mexico at about the same time Ruiz and Pavón worked in Peru. Lindley had attempted to correct the error in the *Botanical Register* (sub t. 44) in 1843, and placed a Hartweg specimen, along with the illustration from the *Botanical Register* (t. 24) in 1845, in his herbarium as the type of *Stanhopea bucephalus*, but according to the rules of the ICBN, the nomen *S. bucephalus* is invalid. Thus Dodson (1975) assigned the next available name taking priority and the plant now bears the name *S. jenishiana*.

Writing of *S. hernandezii* (known at that time as *S. devoniensis*), Arnold (1928) states that "where it was first discovered and by whom is not clearly known, but it has been recorded from Mexico."

El género recibe actualmente poca atención por parte de los taxónomos. En años recientes el archivo fotográfico de la Sociedad Americana de Orquídeas ha seguido cada vez más la moda de publicar nuevos híbridos de orquídeas. Algunas fotografías florales muy buenas fueron proporcionadas en años pasados por Kennedy con sus diversos trabajos en el *Orchid Digest*, pero la mayor parte de los trabajos no poseen ilustraciones botánicamente útiles de la mayoría de los miembros de éste género o están tan dispersas que dan por resultado en la carencia de una colección establecida en un lugar definido disponible para el uso de los taxónomos florales. Mientras que algunas especies han sido tratadas en varios trabajos, no existen datos concernientes a información geográfica detallada y completa o rangos de elevación para la mayoría del género. Uno puede sospechar que *Stanhopea* comprende parte de la flora de Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay y Perú, pero la literatura botánica es escasa con respecto a este género en estos países.

La mayoría de especies de orquídeas raramente son abundantes en cualquier localidad. Un buen número de plantas pueden encontrarse relativamente cerca una a la otra, pero el encontrar una planta no establece ninguna garantía de que otra se encontrará entre el siguiente kilómetro o dos o diez kilómetros de selva. En muchos casos la información histórica sobre elevaciones, plantas en las cuales crecen, y hasta países de origen son altamente cuestionados. Las especies de orquídeas citadas en la literatura fueron un producto comercial, redituable, y muy competitivo para firmas comerciales las cuales obtuvieron plantas contratando colectores locales. Una práctica común entre colectores era desviar a sus competidores, por ejemplo al coleccionar una planta en Perú y reportar su localidad en México. Adicionalmente, muchas especies fueron descritas por un poco más que una flor seca colectada por un desconocido de localidades cuestionables. Dada la naturaleza competitiva de las empresas comerciales, y las presiones sobre los botánicos para describir y publicar en estas nuevas extrañas especies, y fallas en la comunicación, llevaron a errores taxonómicos. Muchos ejemplos pueden ser provistos de la literatura de orquídeas, pero unos pocos sirven para ilustrar la situación presente.

Arnold (1928) reportó *S. quadricornis* de Centro América, pero no especifica ningún país. Williams (1951) la localizó en "México (estado desconocido) y Guatemala." Ames y Correll (1952) notaron que *S. quadricornis* se distingue de otras especies Guatemaltecas solo por un corto par de cuernos colorados que se proyectan desde la base del labio justo debajo de la columna, y declaran que no vieron ejemplares y derivaron sus notas de la descripción y lámina en *Bot. Reg.* 24: t. 5. 1838. Dodson (1963) observó que todas las fuentes de información listan su localidad, en inglés, sólo como "the Spanish Main" (la ruta de la alta mar de España al Nuevo Mundo), la cual puede estar en cualquier lugar de Centro América y del norte de Sur América. Adicionalmente, Dodson observó un tipo de ejemplar proveniente del Museo Británico y se inclinó a creer que era un híbrido natural entre *S. wardii* y *S. grandiflora*. Ignorando el trabajo de Dodson, Hawkes (1965), la reportó de ambos México y Colombia, y fue ciegamente aceptado por muchos orquidistas. Jenny escribió un extenso artículo en las *Stanhopeas* de Colombia pero no menciona *S. quadricornis*. Sin embargo, meses después, Jenny publicó una lista de "Stanhopeas válidas," sin mencionar país de origen.

Arnold documentó *S. bucephalus* de Perú y Ecuador, y aunque el nombre largamente conocido sería el nombre dado a las especies de Colombia y Ecuador, desafortunadamente Lindley había escogido como tipo un ejemplar de *S. oculata* colectado por Galeotti cerca de Orizaba en México, erróneamente atribuida a Ruiz y Pavón, colectores Peruanos, como si hubiera sido colectada en Perú. Esta fue parte del Herbario de Lambert, ahora alojado en el Museo Británico, está claramente marcada como "Maxillaria de México," y ha sido trazada a Galeotti, quien colectó en México casi al mismo tiempo que Ruiz y Pavón trabajaron en Perú. Lindley atento a corregir el error en el *Botanical Register* (sub t. 44) en 1843, y puso un ejemplar de Hartweg, junto con la ilustración del *Botanical Register* (t. 24) en 1845, en su herbario como el modelo de *Stanhopea bucephalus*, pero de acuerdo a las reglas de el ICBN, el nombre *S. bucephalus* es inválido. De esta manera, Dodson (1975) asignó el siguiente nombre que toma prioridad y ahora el nombre de la planta es *S. jenishiana*.

Escribiendo sobre *S. hernandezii* (conocida en ese tiempo como *S. devoniensis*), Arnold (1928) estableció que "donde primero fue descubierta y por quien no es claramente conocido, pero ha estado registrada de México."

S. oculata spp. *ornatissima* (Lem.) Dodson 1972 was established at subspecies rank by Dodson because of a different scent and therefore presumably a different pollinator. Although the pollinator remains unknown Jenny (1993a) publishes as follows: "This variety seems to be endemic to Colombia. The specimen which Dodson used for this reclassification came from the Cordillera Occidental, the altitude and the exact location are not known." As Jenny's work was written in German and translated by another individual for publication in the *Orchid Digest*, it is not clear whether he regards this at subspecies or varietal rank.

S. wardii (Fig. 11) is one of the oldest in the literature and one of the most popular species of this genus. However, misinformation concerning its habitat and confusing it with *S. graveolens* (Fig. 12), a species of Guatemala and Mexico, has caused historical and present-day perplexity. Writers unquestioningly accepting what was written and—worse—repeating it, have added to the problem by cloaking the historical misinformation with their voices of "authority." In addition, the problem has been compounded by hobbyists, commercial vendors and even persons in positions at botanical gardens who have proliferated plants misidentified as to both habitat in nature and incorrect species names! Stated simply, *S. wardii* occurs in nature from



Fig. 11. *S. wardii* photo: G. Kennedy



Fig. 12. *S. graveolens* photo: G. Kennedy

Colombia, Venezuela, Panama and Costa Rica. In nature, it does not occur in Mexico, Guatemala, Belize, Honduras, or El Salvador! It may have invaded southern Nicaragua, but on-site explorations by Hamer, long a resident of Nicaragua and a dependable individual concerning orchid species locations, coupled with critical taxonomy leave such claims highly questionable.

In nature, *S. graveolens* is found in Mexico as far as south as Honduras, but its range does not overlap that of *S. wardii*. It has been confused with *S. wardii* by being hastily "identified" by floral color and a similar fragrance, neither of which taken separately or merely together qualify as secure taxonomic criteria on which to base a species confirmation.

Many orchid species are extremely closely associated with the substrate, humidity, and other ecological considerations of their locality in nature, but the reputation of orchids as rare and valuable plants persists to the present day. One result is that individuals who would normally ignore a *Cypripedium*, *Govenia*, or *Malaxis* as "just another wildflower" attempt to collect, transplant, and grow it just because it is an orchid. Failing to provide the proper ecological conditions, the plant dies and the myth is enhanced that part of the reason orchids are valuable is that they are hard to grow. Succinctly, historical habitat information regarding orchids is highly questionable and in order to preserve locations from being destroyed by hobbyists or commercially minded individuals, what detailed habitat information that becomes available is closely guarded by specialists and government agencies charged with preservation of not only orchids, but cacti, pitcher plants, and various other medicinal or hallucinogenic properties.

S. oculata ssp. *ornatissima* (Lem.) Dodson 1972 fue establecida como subespecie por Dodson debido a una fragancia diferente y por lo tanto supuestamente un diferente polinizador. Aunque el polinizador todavia es desconocido Jenny (1993a) publico lo siguiente: "Esta variedad parece ser endemica de Colombia. El ejemplar que Dodson usó para su reclasificación proviene de la Cordillera Occidental, la altitud y la exacta localización se desconocen." Como el trabajo de Jenny fue en alemán y traducido por otro individuo para publicación en el *Orchid Digest*, no está claro si la considera subespecie o variedad.

S. wardii (Fig. 11) es una de las mas antiguas en la literatura y una de las especies mas populares de este género. Sin embargo, información errónea sobre su hábitat y confundiéndola con *S. graveolens* (Fig. 12), especie de Guatemala y México, ha causado una histórica y reciente perplejidad. Los escritores que aceptan sin cuestionar lo que fue escrito y—peor—repetiéndolo, han añadido al problema cubriendo la información histórica errónea con sus voces de "autoridad." Además, el problema ha sido complicado por aficionados, comerciantes y hasta personas en posiciones en jardines botánicos quienes reproducirón plantas identificadas erróneamente de acuerdo a ambos hábitat natural y nombres incorrectos de especies! Declarado simplemente, *S. wardii* naturalmente ocurre desde Colombia, Venezuela, Panamá y Costa Rica. Naturalmente, no ocurre en México, Guatemala, Belize, Honduras, o El Salvador! Pudo haber invadido el sur de Nicaragua, pero exploraciones por Hamer, un residente de Nicaragua por muchos años y un individuo confiable en lo que concierne a localidades de especies de orquídeas, acoplado con taxonomía crítica deja tal declaración altamente cuestionable.

Naturalmente, *S. graveolens* se encuentra en México hasta el sur de Honduras, pero su alcance no coincide en parte con *S. wardii*. Ha sido confundida con *S. wardii* siendo rápidamente "identificada" por color floral y fragancia similar, ninguna de las cuales tomadas separadamente o juntas califican como criterios taxonómicos seguros en los cuales basar la confirmación de una especie.



Fig. 12. *S. graveolens* foto: G. Kennedy

Muchas especies de orquídeas se encuentran extremadamente juntas asociadas con el sustrato, humedad, y otras consideraciones ecologicas de la localidad natural, pero la reputación de que las orquídeas son raras y valiosas persiste hasta hoy en día. Un resultado es que individuos quienes normalmente ignorarian *Cypripedium*, *Govenia*, o *Malaxis* como "solo otra flor silvestre" intentan coleccionar, trasplantar, y criarlas sólo porque son orquídeas. Fracasando al proveer las debidas condiciones ecológicas, la planta muere y el mito es realizado que parte de la razón porque las orquídeas son valiosas es que son difíciles de cultivar. Sucintamente, la información histórica del hábitat es altamente cuestionable y para preservar localidades de ser destruidas por aficionados o personas interesadas en su comercio, la información detallada del hábitat que ha sido disponible es cuidadosamente protegida por especialistas y agencias gubernamentales encargadas en la preservación no sólo de orquídeas, si no de cactus, plantas de cántaro, y otras con propiedades medicinales o alucinógenas.



Fig. 11. *S. wardii* foto: G. Kennedy