

Orquídeas

Gerardo A. Salazar

Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
g.salazar@ibiologia.unam.mx

Introducción

La familia Orchidaceae constituye uno de los grupos de plantas más diversos, con alrededor de 25 mil especies conocidas a nivel mundial (Chase *et al.*, 2003; Dressler, 2005). Las orquídeas se distribuyen en todos los continentes (excepto la Antártida) pero su mayor diversidad se concentra en las regiones tropicales. México, situado en el límite norte del trópico americano, alberga una notable riqueza de orquídeas y han sido registrados en el país alrededor de 1260 especies y 170 géneros (Hágsater *et al.*, 2005; Soto *et al.*, 2007). Este número de taxa continúa incrementándose por el descubrimiento tanto de especies nuevas para la ciencia como de especies que eran conocidas de otros países pero no habían sido encontradas aquí. Se estima que alrededor del 40% de las orquídeas mexicanas son endémicas (Soto, 1996).

Aunque los bosques de neblina y las selvas tropicales húmedas del sur del país son los ecosistemas más favorables para la existencia de orquídeas, éstas se distribuyen en gran parte del territorio nacional, con excepción de las zonas de aridez extrema (Soto, 1996; Hágsater *et al.*, 2005). Las áreas montañosas con una sequía estacional marcada, como la Cuenca de México, albergan una diversidad moderada de especies y en ellas predominan los taxones terrestres, en contraste con los ambientes más cálidos y húmedos, donde son preponderantes las especies epífitas.

Las orquídeas ocupan el tercer lugar a nivel nacional en lo referente a las familias de plantas con mayor diversidad taxonómica, siendo superadas sólo por Asteraceae

y Fabaceae (Villaseñor, 2003; Hágsater *et al.*, 2005); así mismo, constituyen la quinta familia de fanerógamas con mayor número de especies en la Cuenca de México y las 60 especies registradas hasta el momento representan aproximadamente 3% de la flora de la región (Rzedowski y Calderón, 1989).

Varias publicaciones han incluido listados de orquídeas registradas en el Pedregal de San Ángel, ya sea en trabajos específicamente enfocados a esta área (Rzedowski, 1954; Valencia, 1977; Valiente-Banuet y de Luna, 1990; Téllez *et al.*, 2007) o en estudios florísticos sobre la Cuenca de México (Reiche, 1926; Sánchez, 1969; Peña, 2001). También han sido publicadas algunas contribuciones que documentan la presencia en el Pedregal de ciertos taxones en particular (Soto, 1983; García-Peña, 1986) o aspectos generales de las orquídeas que habitan en él (Téllez-Velasco, 2002). Rojo y Rodríguez (2002) y Castillo *et al.* (2007) incluyeron algunas especies de orquídeas en sus guías fotográficas de las plantas de la Reserva y aproximadamente la mitad de las especies conocidas hoy en día fueron ilustradas con dibujos de línea, ejecutados por Elvia Esparza, en Téllez *et al.*, 2007). Sin embargo, la discusión más amplia de la historia natural de las orquídeas del Pedregal de San Ángel hasta ahora publicada se encuentra en Hágsater *et al.* (2005). En la presente contribución se resume la información disponible sobre la composición taxonómica, la distribución geográfica y algunos aspectos ecológicos de las orquídeas del Pedregal (incluyendo interacciones bióticas como la polinización y la depredación de óvulos por insectos), así como algunas consideraciones sobre el estado de conservación de las especies.

Composición taxonómica de la orquideoflora del Pedregal de San Ángel

La orquideoflora del Pedregal de San Ángel está constituida por representantes de las dos subfamilias más diversas entre las cinco que se reconocen actualmente en la familia Orchidaceae, a saber, Orchidoideae y Epidendroideae (Tabla 1). Con excepción de *Epidendrum anisatum*, que forma parte de un género predominantemente epífita pero que puede vivir también sobre rocas, las orquídeas del Pedregal pertenecen a grupos esencialmente terrestres.

Los géneros con mayor número de representantes en el Pedregal son *Bletia* (seis especies), *Malaxis* (cuatro especies) y *Habenaria* (cuatro especies). Los dos primeros géneros están particularmente diversificados en México (Soto, 1996) y el tercero es un género cosmopolita complejo y poco estudiado, como lo demuestra el hecho de que una de las especies del Pedregal al parecer no ha sido formalmente descrita (M. A. Soto, com. pers. 2007; Fig. 1). *Deiregyne*, *Dichromanthus* y *Schiedeella* cuentan cada uno con dos especies en el área, mientras que el resto de los géneros, incluyendo *Aulosepalum*, *Cyrtopodium*, *Epidendrum*, *Govenia*, *Liparis*, *Mesadenus*, *Microthelys*, *Ponthieva* y *Triphora*, están representados por una sola especie (Tabla 1). El grupo taxonómico mejor representado en el área es la subtribu Spiranthinae, que incluye siete géneros y 10 especies. Las Spiranthinae constituyen uno de los linajes de orquídeas terrestres más diversos del neotrópico y en México se encuentra uno de sus dos principales centros de diversidad; el otro está en Brasil y el norte de Argentina (Salazar, 2003a, b). Aunque en algunas publicaciones prácticamente todas las especies de esta subtribu han sido incluidas en el género *Spiranthes* s.l. (e.g. Williams, 1951; McVaugh, 1985; Peña, 2001; Castillo *et al.*, 2007), los análisis filogenéticos efectuados recientemente han mostrado que *Spiranthes* s.s. es un grupo derivado que sólo representa una fracción de la notable gama de variación estructural, ecológica y de síndromes de polinización desplegada por la subtribu (Salazar 2003a, b; Salazar *et al.*, 2003).

En la lista de especies de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y áreas circundantes (Tabla 1) han sido omitidos algunos taxones cuya presencia no ha podido ser verificada con ejemplares de herbario o ilustraciones preparadas a partir de plantas recolectadas

ahí, especialmente si se sabe que esas especies se encuentran en hábitats que no están presentes en las partes bajas del sur de la Cuenca de México. Ejemplos de lo anterior son *Govenia liliacea*, citada por Reiche (1926) y Téllez-Velasco (2002), *Galeottiella (Spiranthes) sarcoglossa* (Valencia, 1977) y *Tamayorkis (Malaxis) ehrenbergii* (Téllez *et al.*, 2007). Todas ellas requieren más humedad y suelen encontrarse a mayor elevación. Por otra parte, *Bletia coccinea* se conoce de regiones definitivamente más cálidas y sería difícil que sus vistosas flores pasaran desapercibidas para los colectores botánicos. Algunos taxones citados por Valencia (1977), tales como *Habenaria dipleura*, *Sarcoglottis cerina* y *Spiranthes vernalis* muy probablemente representan identificaciones erróneas, pues su



Fig. 1. *Habenaria* aff. *filifera*. Especie aún no descrita formalmente pero común en el Pedregal. Fotografía: Gerardo A. Salazar.

Tabla 1. Orquídeas registradas en el área de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y sus inmediaciones. Los nombres aceptados de las especies se indican en negrita/itálica. Los sinónimos y nombres incorrectamente aplicados en la literatura se incluyen a continuación entre paréntesis.

Taxon	Ejemplar de respaldo (herbario) o referencia bibliográfica
Subfamilia Orchidoideae	
Tribu Orchideae	
Subtribu Habenariinae	
<i>Habenaria clypeata</i> Lindl.	Lyonnet 152 (MEXU)
<i>Habenaria novemfida</i> Lindl.	Flores 69 (FCME)
<i>Habenaria strictissima</i> Rchb.f.	Lyonnet 621 (MEXU)
<i>Habenaria aff. filifera</i> S.Wats. (<i>Habenaria entomantha</i> [La Llave & Lex.] Lindl. <i>sensu auct.</i> ; <i>H. guadalajarana</i> S.Wats. <i>sensu</i> Peña, 2001 y Téllez-Velasco <i>et al.</i> , 2008)	Lyonnet 611bis (MEXU)
Tribu Cranichideae	
Subtribu Cranichidinae	
<i>Ponthieva schaffneri</i> (Rchb.f.) E.W.Greenw. (<i>Cranichis schaffneri</i> Rchb.f.)	Mera y Sandoval 340 (MEXU)
Subtribu Spiranthinae	
<i>Aulosepalum pyamidale</i> (Lindl.) M.A.Dix & M.W.Dix (<i>Spiranthes pyramidalis</i> Lindl.; <i>Schiedeella pyramidalis</i> [Lindl.] Schltr.; <i>Deiregyne pyramidalis</i> [Lindl.] Burns-Bal.)	Castillo 382 (FCME)
<i>Deiregyne albovaginata</i> (C.Schweinf.) Garay (<i>Schiedella albovaginata</i> [C.Schweinf.] Burns-Bal.)	Salazar y Cabrera 6560 (MEXU)
<i>Deiregyne confusa</i> Garay (<i>Spiranthes durangensis</i> Ames & C.Schweinf. <i>sensu</i> Peña, 2001; <i>Galeottiella sarcoglossa</i> [A.Rich.] Schltr. <i>sensu</i> Téllez <i>et al.</i> , 2007; <i>Schiedeella confusa</i> [Garay] Espejo & López-Ferrari)	Reynaud s.n. (ilustración inédita, AMO)
<i>Dichromanthus aurantiacus</i> (La Llave & Lex.) Salazar & Soto Arenas (<i>Spiranthes aurantiaca</i> [La Llave & Lex.] Hemsl.; <i>Stenorrhynchos aurantiacum</i> [La Llave & Lex.] Lindl.)	Diego 125 (MEXU)
<i>Dichromanthus cinnabarinus</i> (La Llave & Lex.) Salazar & Soto Arenas (<i>Spiranthes cinnabarina</i> [La Llave & Lex.] Hemsl.; <i>Stenorrhynchos cinnabarinum</i> [La Llave & Lex.] Lindl.)	Flores 74 (FCME)
<i>Mesadenus polyanthus</i> (Rchb.f.) Schltr. (<i>Spiranthes polyantha</i> Rchb.f.; <i>Brachystele polyantha</i> [Rchb.f.] Buns-Bal.)	Matuda 26153 (MEXU)
<i>Microthelys minutiflora</i> (A.Rich. & Galeotti) Garay (<i>Spiranthes minutiflora</i> A.Rich. & Galeotti)	Jiménez 2340 (AMO)
<i>Sarcoglottis schaffneri</i> (Rchb.f.) Ames (<i>Spiranthes schaffneri</i> Rchb.f.)	Pringle 8867 (MEXU)
<i>Schiedeella crenulata</i> (L.O.Williams) Espejo & López-Ferrari (<i>Schiedeella llaveana</i> [Lindl.] Schltr. <i>sensu</i> Téllez <i>et al.</i> , 2007).	Lyonnet s.n. [4803000005-A] (MEXU)
<i>Schiedeella llaveana</i> (Lindl.) Schltr. (<i>Spiranthes llaveana</i> Lindl.; <i>Schiedeella confusa</i> [Garay] Espejo & López-Ferrari <i>sensu</i> Téllez <i>et al.</i> , 2007)	Panti 9 (MEXU)

Taxon	Ejemplar de respaldo (herbario) o referencia bibliográfica
Subfamilia Epidendroideae	
Tribu Triphoreae	
<i>Triphora trianthophora</i> (Sw.) Rydb. (<i>Triphora mexicana</i> [S.Wats.] Schltr. sensu Valiente-Vanuet y de Luna, 1990)	Téllez y Delgado 4529 (MEXU)
Tribu Calypsoeae	
<i>Govenia lagenophora</i> Lindl. (<i>Govenia superba</i> [La Llave & Lex.] Lindl. sensu Soto, 1983 y autores subsecuentes)	Villaseñor <i>et al.</i> 933 (MEXU)
Tribu Epidendreae	
Subtribu Bletinae	
<i>Bletia campanulata</i> La Llave & Lex.	Zamudio 8193 (MEXU)
<i>Bletia macrithmochila</i> Greenm.	Gómez 3 (FCME)
<i>Bletia neglecta</i> Sosa (<i>Bletia reflexa</i> Lindl. sensu Valencia [1977] y autores subsecuentes)	Valencia, 1977
<i>Bletia punctata</i> La Llave & Lex.	Soto, 1983
<i>Bletia purpurata</i> A.Rich. & Galeotti	Soto, 1983; Peña, 2001
<i>Bletia urbana</i> Dressler	Gorman s.n. (MEXU)
Subtribu Laeliinae	
<i>Epidendrum anisatum</i> La Llave & Lex.	E. Hágsater, citado por Peña, 2001
Tribu Malaxideae	
<i>Liparis greenwoodiana</i> Espejo (<i>Liparis vexillifera</i> [La Llave & Lex.] Cogn. sensu Valencia, [1977] y autores subsecuentes).	Valencia 715 (AMO)
<i>Malaxis carnososa</i> (Kunth) C.Schweinf.	Miranda 706 (MEXU)
<i>Malaxis muyrus</i> (Lindl.) Kuntze	Lyonnet 612A (MEXU)
<i>Malaxis rodriguezana</i> R.González (<i>Malaxis xerophila</i> Salazar & L.I.Cabrera; <i>Malaxis brachyrrhynchos</i> [Rchb. f.] Ames y M. fastigiata [Rchb.f.] sensu Peña, 2001 y Castillo <i>et al.</i> , 2007).	Mera y Sandoval 338 (MEXU)
Tribu Cymbidieae	
Subtribu Catasetinae	
<i>Cyrtopodium macrobulbon</i> (La Llave & Lex.) G.A.Romero-González & Carnevali (<i>Cyrtopodium punctatum</i> [L.] Lindl. sensu Soto, 1983)	Soto, 1983; Hágsater <i>et al.</i> , 2005

distribución conocida no incluye la Cuenca de México. Por otra parte, no ha sido posible examinar un ejemplar de *Bletia reflexa* del área de interés, pero el dibujo de Valencia (1977), basado en una planta presumiblemente recolectada en el Pedregal, muestra las características distintivas de *Bletia neglecta*, especie que hasta recientemente había sido confundida con *B. reflexa* (Sosa, 1994).

Todos los registros del género *Govenia* del Pedregal examinados corresponden a *G. lagenophora* (Fig. 2), mientras que los identificados como *Malaxis brachyrrhynchos* y *M. fastigiata* representan a *Malaxis rodriguezana* (González, 1994; Fig. 3). Esta especie se distribuye ampliamente en áreas montañosas de México estacionalmente secas pero sólo recientemente ha sido reconocida como distinta (González, 1994; Salazar y

Cabrera, 2001, como *M. xerophila*). Recientemente Téllez-Velasco *et al.* (2008) registraron la presencia de *Tamayokis (Malaxis) ehrenbergii*, pero el material en que basaron su registro representa a *Malaxis carnosa*.

Algunas especies incluidas en la Tabla 1 no han sido observadas en el área de la Reserva en las últimas décadas. Sin embargo, varias de ellas, como *Habenaria strictissima* y *Microthelys minutiflora*, aún se encuentran en localidades cercanas como el Bosque de Tlalpan, que forma parte del mismo derrame de lava (R. Jiménez, com. pers. 2008). *Liparis greenwoodiana* fue registrada en “la parte alta del Pedregal” por Valencia (1977, como *L. vexillifera*) pero no ha sido vuelta a ver desde entonces. *Habenaria clypeata* fue recolectada en el Pedregal en 1927 por el profesor lasallista Ernest Lyonnet y una fotografía de la misma especie fue publicada por Rojo y Rodríguez (2002). *Schiedeella crenulata* no había sido incluida en inventarios previos de las orquídeas del Pedregal pero existe un ejemplar recolectado en 1948, también por Lyonnet, en Peña Pobre, muy cerca de los límites actuales de la Reserva y la misma especie fue ilustrada recientemente de la Reserva en Téllez *et al.* (2007: 57) como “*Schiedeella llaveana*”.



Fig. 2. *Govenia lagenophora*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

Aspectos ecológicos

Con la única excepción de *Epidendrum anisatum*, todas las orquídeas registradas en la Reserva son terrestres, es decir, viven arraigadas en el suelo, que puede ser más o menos profundo en el caso de *Govenia lagenophora* o someras acumulaciones de humus en oquedades entre o sobre las rocas, como en *Mesadenus polyanthus* (Fig. 4) y *Schiedeella llaveana* (Fig. 5). Todas las especies terrestres del Pedregal pierden las hojas durante la temporada de sequía y poseen órganos de perennación subterráneos (excepto *Cyrtopodium macrobulbon*, que tiene tallos engrosados aéreos, o seudobulbos). En los representantes de la subfamilia Orchioideae (*Habenaria*, *Ponthieva*, los géneros de *Spiranthinae*) y en *Triphora trianthophora* de la subfamilia Epidendroideae, dichos órganos de perennación consisten en raíces más o menos engrosadas o tuberosas, mientras que los otros grupos epidendroides (*Bletia*, *Govenia*, *Malaxis*) presentan tallos engrosados subterráneos (cormos). *Govenia lagenophora* es única en su género al presentar una suerte de “jarra”, por lo general llena de agua, formada por las vainas dilatadas que envuelven los pecíolos de las hojas y la base de la inflorescencia, mientras que en otras especies de *Govenia* las vainas son estrechas. Es tentador pensar que dicha agua podría constituir una reserva del líquido para esta orquídea, que habita en ambientes más secos que el resto de las especies del género, pero no existe evidencia de ello.



Fig. 3. *Malaxis rodriguezana*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

En algunas especies de *Spiranthinae*, incluyendo *Aulosepalum pyramidale* (Fig. 6), *Dichromanthus cinnabarinus* (Fig. 7), *Mesadenus polyanthus* y *Schiedeella llaveana* las raíces son muy carnosas y presentan espacios intercelulares en la corteza, referidos como “espacios supraendodérmicos” (Figuroa *et al.*, 2008). No se conoce con certeza la función de dichos espacios. Sin embargo, al cortar transversalmente las raíces de estas especies hay una copiosa secreción de mucílago y es posible que los espacios supraendodérmicos representen canales secretores de mucílago como los que han sido reportados para algunas compuestas (Guttenberg, 1968, citado en Esau, 1987). El mucílago consiste en polisacáridos, puede ayudar a almacenar agua y es especialmente abundante en plantas adaptadas a ambientes áridos (Esau, 1987). La presencia de mucílago en las raíces de estas orquídeas podría representar una adaptación para tolerar una sequía estacional marcada (Figuroa *et al.*, 2008). Es interesante que aunque se trata de tallos, no raíces, los cormos de las especies de *Bletia*, *Govenia* y *Malaxis* también tienen abundante mucílago, por lo que varias de ellas son conocidas en algunas partes de México como “chautles” (de *tzauhtli*, una palabra náhuatl para designar engrudo o pegamento; García-Peña y Peña, 1981; Hågsater *et al.*, 2005).



Fig. 5. *Schiedeella llaveana*. Fotografía: Gerardo A. Salazar.



Fig. 4. *Mesadenus polyanthus*. Fotografía: Gerardo A. Salazar.



Fig. 6. *Aulosepalum pyramidale*. Fotografía: Gerardo A. Salazar.

Triphora trianthophora presenta algunas particularidades en su ciclo de vida. Por ejemplo, las plantas no producen brotes aéreos en todas las temporadas de crecimiento, siendo aparente que pueden permanecer en latencia durante uno o más años (García-Peña, 1986; Hágsater *et al.*, 2005; Rothacker, 2005). Adicionalmente, las flores abren una a una sucesivamente, duran poco tiempo abiertas y las flores de todas las plantas de una población abren simultáneamente.

Interacciones bióticas

Las orquídeas brindan algunos ejemplos clásicos de interacciones bióticas complejas, como la íntima relación que establecen con hongos micorrízicos ya sea para la germinación (Rasmussen, 1995; Zettler *et al.*, 2003; Hágsater *et al.*, 2005; Ortega-Larrocea *et al.*, este volumen) o para su manutención a lo largo de su vida (i.e. orquídeas micoheterótrofas). Otro tipo de interacción que ha sido objeto de numerosos estudios en las orquídeas es su polinización, en la que participan varios grupos de animales (e.g. Darwin, 1877; van der Pijl y Dodson, 1966; Hágsater *et al.*, 2005). Las relaciones entre orquídeas y hongos en el Pedregal es discutida en otro capítulo de este volumen (Ortega-Larrocea *et al.*). Aquí sólo se presenta un recuento breve de la información disponible sobre la polinización natural de las orquídeas del Pedregal y de la depredación de óvulos de orquídeas por larvas de himenópteros. Este último fenómeno ha sido muy poco estudiado (Catling y Greenwood, 1988; Catling y Salazar, 1990) y no había sido observado previamente en el Pedregal.

Polinización

La polinización de *Dichromanthus aurantiacus* (Fig. 8) y *D. cinnabarinus* la llevan a cabo los colibríes *Amazilia beryllina* e *Hylocharis leucotis* (Sarmiento y Romero, 2000; Hágsater *et al.*, 2005). En ambas especies una alta proporción de las flores produce frutos, lo que parece indicar una gran eficiencia de los colibríes como polinizadores (Sarmiento y Romero, 2000). Aunque parece existir una cierta separación temporal en la floración de estas especies en el Pedregal, pues *D. aurantiacus* generalmente florece antes que *D. cinnabarinus* (Hágsater *et al.*, 2005), realmente existe un solapamiento parcial en su floración y no es claro cómo se mantiene el aislamiento reproductivo entre



Fig. 7. *Dichromanthus cinnabarinus*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

ellas, puesto que utilizan los mismos polinizadores y el mecanismo de polinización es muy similar. Hágsater *et al.* (2005) señalaron la existencia de hibridación ocasional, pero hasta donde sabemos en el Pedregal no han sido encontrados individuos con características intermedias que sugieran la ocurrencia de hibridación entre éstas dos especies.

Sarmiento y Romero (2000) observaron la polinización de *Aulosepalum pyramidale* por abejas "corta-hojas" del género *Megachile*. La abeja accede al néctar situado en la base del tubo floral empujando hacia atrás la "capucha" formada por los pétalos y el sépalo dorsal sobre la columna y el labelo.

No se ha observado la polinización de las especies de *Deiregyne* y *Schiedeella*, pero todas ellas producen néctar en el fondo del tubo floral y la forma y coloración



Fig. 8. *Dichromanthus aurantiacus*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

de las flores sugieren que podrían ser polinizadas por abejorros (*Bombus* spp.), igual que algunas especies similares en otras áreas, como *Schiedeella durangensis* (Luer, 1975). Por su parte, las diminutas flores de *Mesadenus lucayanus* son tubulares en la base y emiten un perfume nocturno que recuerda los cítricos. Es probable que esta especie sea polinizada por pequeños lepidópteros. Salazar (2003a) sugirió que la polinización en *Mesadenus* podría ser efectuada por pequeños himenópteros o dípteros, pero la fragancia nocturna de esta especie en particular no había sido notada. Como todas las especies de la subtribu Spiranthinae presentes en el Pedregal, *M. polyanthus* ofrece néctar como recompensa a sus polinizadores.



Fig. 9. *Ponthieva schaffneri*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

Ponthieva schaffneri (Fig. 9) produce un poco de fluido en la base del labelo pero no se sabe con certeza si dicho fluido es néctar (como en las Spiranthinae) o si se trata en realidad de aceite, como ha sido reportado para *Ponthieva racemosa* por Dressler (1993), quien hipotetizó que esta última especie podría ser polinizada por abejas *Anthophoridae* que recolectan aceites. No existe información sobre la polinización natural de ninguna especie de la subtribu Cranichidinae (Salazar *et al.*, 2009).

Todas las especies de *Habenaria* que habitan en el Pedregal tienen flores blancas, verdosas o amarillentas, como *H. novemfida* (Fig.10) y un nectario espolonado en cuyo fondo hay néctar. Muy probablemente todas ellas son polinizadas por lepidópteros, como ha sido señalado para otras especies del género (van der Pijl y Dodson, 1966).

Dressler (1968) notó que la autopolinización es frecuente en *Bletia campanulata* (Fig. 11), *B. macristmochila* y *B. urbana* (Fig. 12) y se sabe que muchas poblaciones



Fig. 10. *Habenaria novemfida*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.



Fig. 11. *Bletia campanulata*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

de *Bletia purpurata* son autopolinizadas, aunque no se ha corroborado si esto sucede en el Pedregal. En la Reserva han sido observadas plantas de *Bletia urbana* en las que todas las flores se autopolinizan floreciendo al lado de otras que no se autopolinizan (G. A. Salazar, obs. pers.). Las flores de plantas que no se autopolinizan abren ampliamente al menos durante las horas de sol intenso, presentan un rostelo bien desarrollado (la porción no receptiva del lóbulo medio del estigma que forma una barrera entre el polen y la parte receptiva del estigma), la superficie inferior del rostelo porta un viscario (un área que produce una sustancia pegajosa que adhiere el polinario a los polinizadores) y el polinario puede extraerse fácilmente (Fig. 13A). En contraste, en las plantas que se autopolinizan las flores aparentemente nunca abren completamente y la autopolinización



Fig. 12. *Bletia urbana*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.



Fig. 13. Ápices de columnas de *Bletia urbana* en antesis. A. Columna de la forma no autopolinizada mostrando los polinios contenidos dentro de la antera y separados de la cavidad estigmática por el rostelo. B. Columna de la forma autopolinizada mostrando los polinios ubicados en la cavidad estigmática por la ausencia del rostelo, con los polinios posteriores germinando en el fluido estigmático. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

ocurre debido a la ausencia de rostelo, por lo que en la antesis los cuatro polinios más internos (de los ocho que conforman el polinario de esta especie) están adheridos a la parte receptiva del estigma, hinchados y de un color más pálido que lo normal debido a su hidratación por contacto con el fluido estigmático y la germinación de los granos de polen (Fig. 13B).

Las especies de *Bletia* que no se autopolinizan y *Govenia lagenophora* probablemente son polinizadas por engaño por algún tipo de abeja, pues no se ha detectado néctar u otra recompensa obvia en las flores (G. A. Salazar, obs. pers.).

En un sitio del Pedregal en el que *Bletia macristhmochila* y *B. urbana* coexisten, recientemente fueron observadas algunas plantas con características florales intermedias, lo que sugiere que al menos ocasionalmente estas dos especies son capaces de formar híbridos (M. Ávila Serratos, com. pers. 2008; Fig. 14).



Fig. 14. Probable híbrido natural entre *Bletia macristhmochila* y *B. urbana*. Fotógrafo: Mauricio Ávila Serratos

Como ya se mencionó, *Triphora trianthophora* tiene floración sincrónica. Su polinización no ha sido observada en el Pedregal, pero existen reportes de polinización por halictidos (*Auglochloa pura*) y otras abejas en el noroeste de los Estados Unidos de América (Rothacker, 2005).

Depredación de óvulos por avispas Chalcidoideae

Varios estudios han evaluado el efecto de la herbivoría en la adecuación de algunas plantas del Pedregal (e.g. Núñez-Farfán *et al.*, 1993). Sin embargo, no existe información sobre éste u otros tipos de interacción trófica entre insectos y orquídeas. Una interacción de gran interés biológico es la depredación de óvulos en los ovarios de orquídeas por pequeñas avispas de la superfamilia Chalcidoideae y otros insectos (Catling y Greenwood, 1988; Catling y Salazar, 1990). En el curso de nuestros estudios de campo en el Pedregal, con frecuencia hemos notado en las inflorescencias de varias especies de orquídeas la presencia de ovarios

florales engrosados de manera anormal, frecuentemente algo deformados y en una etapa demasiado temprana para representar frutos en desarrollo (i.e. antes de que se observen flores en antesis; Fig. 15A,B). Al disectar dichos ovarios, en repetidas ocasiones ha sido posible constatar que el engrosamiento no se debe a la formación de semillas sino que representa un crecimiento anormal causado por la presencia de pequeñas orugas de avispas (Fig. 15C), de manera análoga a las “agallas” causadas en los encinos por avispas de la familia Cynipidae. En otras ocasiones, los ovarios engrosados estaban vacíos y presentaban una o más perforaciones que son la vía de salida de los insectos adultos (Fig. 15D,E).

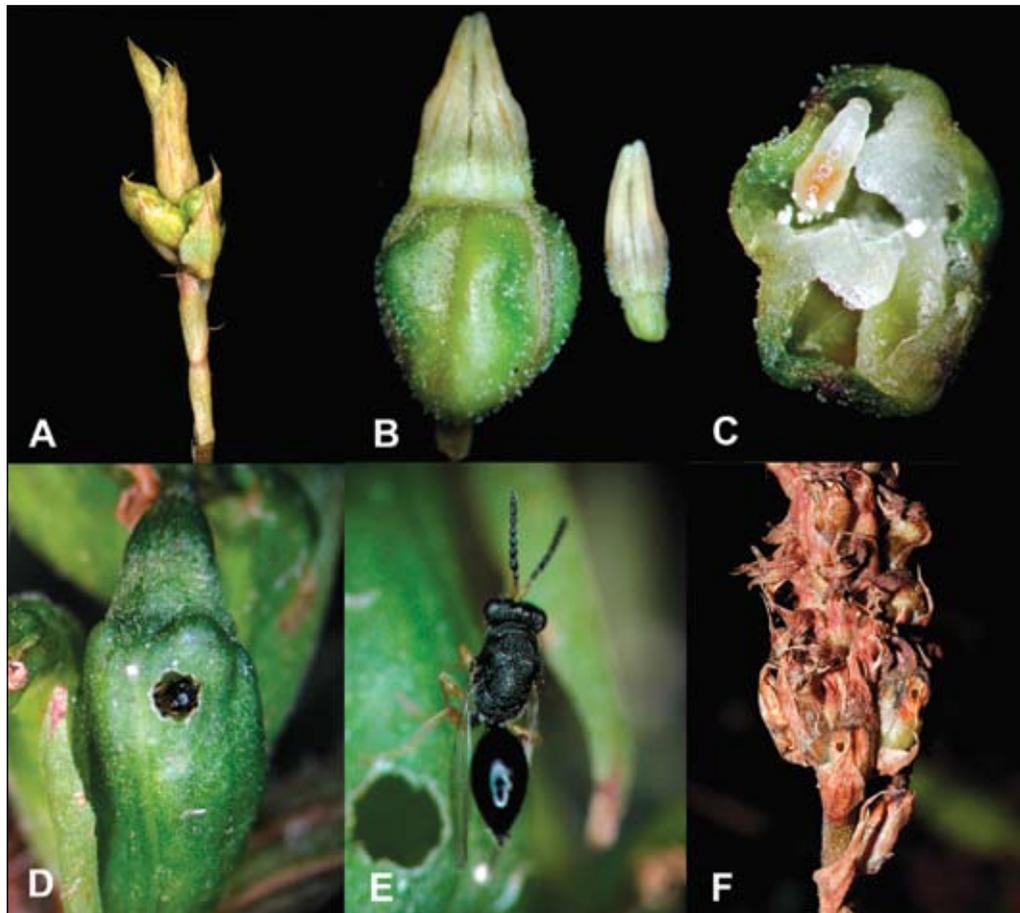


Fig. 15. Depredación de óvulos por avispas Chalcidoideae en *Aulosepalum pyramidale*. A. Inflorescencia en desarrollo con los ovarios de algunos botones inferiores anormalmente engrosados debido a la presencia de orugas de avispas Eurytomidae. B. Comparación de un botón floral normal (derecha) y otro infestado por avispas (izquierda); ambos botones estaban adyacentes en la misma inflorescencia y representan aproximadamente el mismo grado de desarrollo. C. Corte transversal de un ovario infestado, mostrando tres crestas blanquecinas de tejido placentario y una oruga de avispa Eurytomidae (izquierda, arriba). D. Imago de avispa Eurytomidae perforando la pared del ovario para emerger. E. Avispa adulta recién emergida. F. Inflorescencia de *A. pyramidale* severamente infestada, con todos los ovarios destruidos por las avispas. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

En el Pedregal hemos observado larvas de avispas de la subfamilia Eurytominae, aparentemente del género *Tenuipetiolus* (Chalcidoidea, Eurytomidae) en ovarios de *Aulosepalum pyramidale*, *Mesadenus polyanthus* y *Sarcoglottis schaffneri* (Fig. 16). Aunque no se ha hecho un estudio cuantitativo formal de la incidencia de la infestación, en marzo de 2004 se observó que todas las inflorescencias de una colonia de *A. pyramidale* (ca. 20 plantas) y otra de *M. polyanthus* (ca. 12 plantas) localizadas en el camellón frente a los institutos de Biología y Ecología, en Ciudad Universitaria (Zona de Amortiguamiento A8 Biológicas, REPSA), tenían al menos un ovario parasitado. En algunas inflorescencias el 100% de los ovarios tenían avispas (Fig. 15F). Debido a que las orugas al parecer consumen todo el tejido placentario, las plantas cuya inflorescencia estaba completamente infestada no produjeron semillas durante esa temporada (G. A. Salazar, obs. pers.), pero no ha sido evaluado el efecto de este tipo de "herbivoría" en el vigor y desempeño reproductivo subsecuente de las plantas afectadas.

Tanto la frecuencia de inflorescencias infestadas como la proporción de ovarios parasitados parecen ser mucho mayores en ambientes marginales o muy perturbados (camellones y bordes de la vegetación) que en plantas situadas dentro del matorral conservado en la Reserva. También hemos notado una alta incidencia de in-



Fig. 16. *Sarcoglottis schaffneri*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

festación en plantas de *A. pyramidale*, *M. polyanthus* y *S. schaffneri* que han sido rescatadas de partes de la Reserva que iban a ser afectadas por la construcción de circuitos u otras obras universitarias y que fueron replantadas en altas densidades en el Jardín Botánico de la Universidad (G. A. Salazar, obs. pers.).

Llama la atención el hecho de que no todas las especies de orquídeas presentes en el Pedregal parecen ser igualmente susceptibles al ataque de estos insectos. Por ejemplo, las plantas de *Deiregyne albovaginata* (Fig.17) que han sido examinadas no presentaron ni un solo ovario con avispas a pesar de encontrarse a unos cuantos metros de inflorescencias de *A. pyramidale* y *S. schaffneri* severamente infestadas. Un factor que podría estar determinando la diferencia son las brácteas papiráceas



Fig. 17. *Deiregyne albovaginata*. Fotógrafo: Gerardo A. Salazar.

que cubren el escapo y los ovarios de *D. albovaginata*. Dichas brácteas están secas desde que la inflorescencia está desarrollándose y los botones florales se están diferenciando, siendo probable que representen una barrera física para la oviposición de las avispas. En contraste, las brácteas florales de *Aulosepalum*, *Mesadenus* y *Sarcoglottis* no se secan sino hasta la antesis. Catling y Salazar (1990) especularon que características como los ovarios equinados (cubiertos de prominencias similares a espinas) que presentan algunas especies de orquídeas (no en el Pedregal), así como las brácteas que envuelven los ovarios y un rápido desarrollo de la inflorescencia, podrían haber evolucionado en respuesta a la depredación por avispas chalcidoides. De modo similar, la distribución "hiperdispersa" que es característica de muchas poblaciones de orquídeas podría ser una estrategia para escapar a los depredadores. Todas esas suposiciones requieren ser evaluadas mediante estudios detallados de la interacción entre avispas y orquídeas. Dado su fácil acceso, la Reserva Ecológica del Pedregal constituye un laboratorio natural ideal para realizar estudios sobre éste y muchos otros aspectos biológicos de las orquídeas y su biota asociada.

Consideraciones biogeográficas

Las especies que conforman la orquideoflora del Pedregal de San Ángel son en su mayor parte taxones de amplia distribución en las sierras de México y el norte de Centroamérica, pudiendo considerárseles como elementos "típicos" de muchas áreas montañosas estacionalmente secas donde la vegetación natural consiste predominantemente de bosques de encino y de pino-encino o matorrales xerófilos moderadamente áridos (Hágsater *et al.*, 2005; cf. Salazar *et al.*, 2006). Por ejemplo, *Aulosepalum pyamidale*, *Dichromanthus aurantiacus*, *D. cinnabarinus*, *Ponthieva schaffneri* y *Sarcoglottis schaffneri* se cuentan entre las orquídeas más ampliamente distribuidas del país, encontrándose desde el norte de México (*D. cinnabarinus* desde el sur de Texas, EEUU) a través de las principales cordilleras hasta Guatemala o El Salvador. *Malaxis rodriguezana* y *Deiregyne confusa* también presentan distribuciones amplias y similares entre sí, encontrándose desde el Desierto Chihuahuense en el norte (Coahuila y Texas, respectivamente) hasta los estados de Jalisco, Nayarit, Puebla y Oaxaca (además del Distrito Federal; González, 1994; Salazar y Cabrera, 2001; Brown, 2003; Hágsater *et al.*, 2005; Salazar *et al.*, 2006; Peinado y Riojas, 2008).

Cyrtopodium macrobulbon es otra especie de amplia distribución geográfica (de Sonora y Nuevo León a Panamá) y con una considerable tolerancia ecológica, pues aunque es más común en selvas bajas caducifolias en ambas vertientes oceánicas del país, se le ha encontrado creciendo también en pedregales cársticos y basálticos dentro de la selva húmeda tropical, así como en bosque espinoso, matorral xerófilo y bosque de encino (Hágsater *et al.*, 2005; Salazar *et al.*, 2006). Sólo se le ha encontrado una vez en el Pedregal (Soto, 1983).

No se conoce ninguna especie de orquídea que sea endémica del Pedregal de San Ángel, lo cual es de esperarse dada la reciente formación del Pedregal y de las asociaciones vegetales que lo cubren, así como el carácter "ubicuo" de la mayoría de las especies de orquídeas que lo habitan. *Bletia urbana*, que fue descubierta y descrita como especie nueva para la ciencia hace cuatro décadas y cuya localidad tipo es el Pedregal de San Ángel (Dressler, 1968), ha sido considerada por mucho tiempo como una especie endémica del Pedregal (Valencia, 1977; Soto, 1983; Téllez-Velasco, 2002). Sin embargo, las exploraciones recientes han mostrado que esta especie es abundante en varias localidades de la Mixteca oaxaqueña (cf. Soto y Salazar, 2004, G. A. Salazar, obs. pers.) y es muy probable que a medida que se hagan más estudios se descubran poblaciones en áreas intermedias entre las montañas de Oaxaca y la Cuenca de México.

Estado de conservación

Dada la amplia distribución geográfica de las especies y la existencia de considerables extensiones de hábitat apropiado en el país, ninguna de las orquídeas que están presentes en el Pedregal parece encontrarse en riesgo de extinguirse en el futuro inmediato. *Bletia urbana* está listada en la noma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001 (SEMARNAT, 2002) en la categoría de "Amenazada" y algunos autores la han considerado incluso como una especie en peligro de extinción (e.g. Rubluo *et al.*, 1989; Ortega-Larrocea *et al.*, 2005), pero su abundancia local y su distribución relativamente amplia apoyan la evaluación más objetiva de Soto (1996), quién concluyó que no existe fundamento para considerar a *B. urbana* como una especie en riesgo. Sin embargo, la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel alberga las únicas poblaciones conocidas en la Cuenca de México de ésta y otras especies de orquídeas, como

Govenia lagenophora, *Malaxis rodriguezana* y *Triphora trianthophora* y por lo tanto es muy importante para mantener la diversidad de orquídeas de la región.

Varias especies que fueron registradas del Pedregal hace décadas no han sido vueltas a encontrar recientemente. Estas incluyen *Cyrtopodium macrobulbon*, *Epidendrum anisatum*, *Habenaria strictissima*, *Liparis greenwoodiana* y *Microthelys minutiflora*. En el caso de *Cyrtopodium macrobulbon*, una especie que ordinariamente se encuentra en hábitats más cálidos y a menor altitud, la única planta que ha sido vista en el Pedregal tenía una talla reducida para el tamaño adulto normal de esa especie y no mostraba signos de haber florecido (Soto, 1983; G. A. Salazar, obs. pers.), siendo probable, como lo sugirieron Hågsater *et al.* (2005), que representara un intento de colonización que no prosperó.

Sorprendentemente, y pese a la drástica reducción del hábitat por el crecimiento urbano, los cambios mesoclimáticos acompañantes y la extracción de plantas de orquídeas de la Reserva por algunos visitantes, no existe evidencia de que otras especies de orquídeas hayan desaparecido localmente. De hecho, varias especies que no habían sido vistas en el área durante décadas, como *Habenaria clypeata* y *Schiedeella crenulata*, han sido registradas en trabajos recientes. También hay que considerar que, al examinar la lista de las especies (Tabla 1) y compararla con listados previos, un lector poco familiarizado con la taxonomía de las orquídeas podría tener la falsa impresión de que una especie registrada previamente ya no está, siendo que en realidad está presente pero ahora se le conoce por otro nombre debido a cambios en la clasificación o a la corrección de una identificación errónea.

Existen indicios de la llegada de especies de orquídeas que antes no se conocían del Pedregal. Este es el caso de *Deiregyne albovaginata* (Fig. 17). Las inflorescencias de esta especie pueden alcanzar 1.5 m de alto y producen numerosas flores de color verde y amarillo que contrastan con las brácteas blancas. A partir de abril de 2004, cuando fue observada por primera vez en el Pedregal, se han encontrado al menos cuatro grupos de varios individuos de esta especie, tres de ellos en camellones de los circuitos universitarios y la otro en la zona núcleo de la Reserva. Es improbable que una planta tan conspicua haya escapado a la atención

de los colectores botánicos, estudiantes y aficionados a las orquídeas que han visitado el Pedregal durante décadas, siendo más razonable suponer que esta especie, previamente conocida de Jalisco, Morelos y el Estado de México, representa un inmigrante reciente en la Cuenca de México (Hågsater *et al.*, 2005).

Varias especies de orquídeas presentes en la Reserva toleran altos niveles de disturbio. Por ejemplo, *Sarcoglottis schaffneri* y *Schiedeella llaveana* en ocasiones se encuentran creciendo en prados o en bordes de veredas en la Reserva invadidos por especies adventicias de gramíneas. Esas dos especies, así como *Aulosepalum pyramidale*, *Dichromanthus cinnabarinus* y *Mesadenus polyanthus*, son frecuentes en las "islas" de basalto en los camellones de los circuitos universitarios que no han sido rellenados y cubiertos de pasto. *Dichromanthus cinnabarinus* incluso llega a establecerse en azoteas de construcciones. Aunque no todas las especies de orquídeas nativas son tan resilientes, los ejemplos anteriores dan constancia de la gran capacidad de adaptación y tolerancia al disturbio antropogénico de algunas de ellas.

La desaparición de las poblaciones locales de las especies de orquídeas que habitan en la Reserva del Pedregal casi con certeza no representaría la extinción de las especies. Sin embargo, la conservación de la orquideoflora del Pedregal de San Ángel tiene un gran valor simbólico, pues la preservación de la diversidad de un grupo de plantas tan carismático y de gran importancia biológica y cultural (e.g. García-Peña y Peña, 1981; Hågsater *et al.*, 2005) dentro del *campus* de la principal institución educativa y de investigación científica de México debería ser un ejemplo exitoso a ser emulado por los esfuerzos enfocados a la conservación de la biodiversidad en otras partes del país. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel alberga varias comunidades naturales muy diversas y sólo parcialmente estudiadas (e.g. Rojo, 1994; Castillo *et al.*, 2007; Lot *et al.*, 2007) dentro de una de las áreas urbanas más grandes y densamente pobladas del planeta. Aunque esta última circunstancia implica fuertes presiones y problemas para su sobrevivencia a largo plazo, también ofrece oportunidades inmejorables para la investigación, la educación y la divulgación sobre la diversidad biológica en un país que, entre muchos otros problemas, enfrenta una grave crisis ambiental.

Agradecimientos

El autor desea agradecer a Pilar Ortega-Larrocea, Mónica Rangel, Rolando Jiménez, Mauricio Ávila Serratos y Aída Téllez-Velasco por información sobre algunas especies del Pedregal, Mauricio Ávila Serratos por la autorización para reproducir aquí su fotografía del híbrido putativo entre *Bletia macrithmochila* y *B. urbana*, Beatriz Ramírez Velez por la identificación de las avispas encontradas en los ovarios de orquídeas del Pedregal, Coyolxauhqui Figueroa por su ayuda durante algunas de las observaciones de campo y Lidia I. Cabrera, Antonio Lot y Zenón Cano por sus sugerencias al manuscrito.

Literatura citada

- BROWN, P. M. 2003. The wild orchids of North America North of Mexico. University Press of Florida, Gainesville, Florida.
- CASTILLO, S., Y. MARTÍNEZ, M. A. ROMERO, P. GUADARRAMA, O. NÚÑEZ, I. SÁNCHEZ Y J. A. MEAVE. 2007. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: aspectos florísticos y ecológicos. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- CATLING, P. M. Y E. W. GREENWOOD. 1988. Avispas y moscas encontradas en cápsulas de orquídeas. *Orquídea (Mexico City)*, n.s. **11**: 277-279.
- CATLING, P. M. Y G. A. SALAZAR. 1990. Chalcid wasps in ovaries of *Encyclia michuacana*. *Orchid Research Newsletter* **15**: 10-11.
- CHASE, M. W., J. V. FREUDENSTEIN, K. M. CAMERON Y R. L. BARRETT. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. Pp. 69-89 en: Dixon, K. W., S. P. Kell, R. L. Barrett y P. J. Cribb (eds.). *Orchid conservation*. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah.
- DARWIN, C. 1877. The various contrivances by which orchids are fertilized by insects. The University of Chicago Press, Chicago (reimpresión 1984).
- DRESSLER, R. L. 1968. Notes on *Bletia* (Orchidaceae). *Brittonia* **20**: 182-190.
- DRESSLER, R. L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- DRESSLER, R. L. 2005. How many orchid species? *Selbyana* **26**: 155-158.
- ESAU, K. 1987. Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- FIGUEROA, C., G. A. SALAZAR, A. ZAVALETA Y M. ENGLERMAN. 2008. Root character evolution and systematics in Cranichidinae, Prescottiinae and Spiranthinae (Orchidaceae, Cranichideae). *Annals of Botany* **101**: 509-520.
- GARCÍA-PEÑA, M. DEL R. 1986. *Triphora trianthophora* (Sw.) Rydb. en el Pedregal de San Ángel. *Orquídea (Mexico City)*, n.s. **10**: 43-46.
- GARCÍA-PEÑA, M. DEL R. Y M. PEÑA. 1981. Uso de las orquídeas en México desde la época prehispánica hasta nuestros días. *Orquídea (Mexico City)*, n.s. **8**: 59-86.
- GONZÁLEZ, R. 1994. *Malaxis rodriguezana* (Orchidaceae), una nueva especie del occidente de México. *Boletín del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara* **2**: 97-101.
- HÁGSATER, E. M. A. SOTO, G. A. SALAZAR, R. JIMÉNEZ, M. A. LÓPEZ Y R. L. DRESSLER. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín, A.C., México, D.F.
- LOT, A. 2007 (coord.). Guía ilustrada de la Cantera Oriente: caracterización ambiental e inventario biológico. Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- LUER, C. A. 1975. The native orchids of the United States and Canada excluding Florida. The New York Botanical Garden, Ipswich, Massachusetts.
- MCVAUGH, R. 1985. Orchidaceae. Pp. 1-363, en: Anderson, W. R. (ed.). *Flora Novo-Galiciana: a descriptive account of the vascular plants of Western Mexico*, vol. 16. The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan.
- NÚÑEZ-FARFÁN, J., R. A. CABRALES-VARGAS Y J. GONZÁLEZ-ASTORGA. 1993. Estudios de ecología evolutiva en plantas herbáceas del Pedregal de San Ángel. Pp. 159-175, en: Rojo, A. (Comp.). *Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- ORTEGA-LARROCEA, M. DEL P., E. ZANDOVAL-ZAPOTILTA, C. GUZMÁN Y V. M. CHÁVEZ-ÁVILA. 2005. His-

- tological development of symbiotic *Bletia urbana*: an endangered terrestrial orchid from Mexico [resumen]. *Selbyana* **26**: 309.
- PEINADO, M. Y M. RIOJAS. 2008. Primer registro de *Deiregyne confusa* Garay (Spiranthinae: Orchidaceae) para Jalisco, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **82**: 67-68.
- PEÑA, M. 2001. Orchidaceae. Pp. 1266-1297, en: Calderón, G. y J. Rzedowski (eds.). Flora fanerogámica del Valle de México, 2ª. ed. Instituto de Ecología, A.C.-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán.
- RASMUSSEN, H. N. 1995. Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge University Press, Cambridge.
- REICHE, C. 1926. Flora excursoria del valle central de México. Talleres Gráficos de la Nación, México, D.F.
- ROJO, A. (Comp.). Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel: ecología, historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- ROJO, A. Y J. RODRÍGUEZ. 2002. La flora del Pedregal de San Ángel. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D.F.
- ROTHACKER, E. P. 2005. Tribe Triphoreae. Pp. 605-616 en: Pridgeon, A. M., P. J. Cribb, M. W. Chase y F. N. Rasmussen (eds.). Genera Orchidacearum vol. 4: Epidendroideae part 1. Oxford University Press, Oxford.
- RUBLUO, A., V. M. CHÁVEZ Y A. MARTÍNEZ. 1989. In vitro seed germination and re-introduction of *Bletia urbana* (Orchidaceae) in its natural habitat. *Lindleyana* **4**: 68-73.
- RZEDOWSKI, J. 1954. Vegetación del pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* **8**: 59-129.
- RZEDOWSKI, J. Y G. CALDERÓN. 1989. Sinopsis numérica de la flora fanerogámica del Valle de México. *Acta Botánica Mexicana* **8**: 15-30.
- SALAZAR, G. A. 2003a. Subtribu Spiranthinae. Pp 164-278 en: Pridgeon, A. M., P. J. Cribb, M. W. Chase y F. N. Rasmussen (eds.). Genera Orchidacearum vol. 3: Orchidoideae part 2, Vanilloideae. Oxford University Press, Oxford.
- SALAZAR, G. A. 2003b. Phylogeny and classification of subtribu Spiranthinae (Orchidaceae, Orchidoideae). Tesis doctoral. University of London, Londres.
- SALAZAR, G. A. Y L. I. CABRERA. 2001. A new species of *Malaxis* (Orchidaceae) from Mexico. *Lindleyana* **16**: 48-52.
- SALAZAR, G. A., M. W. CHASE, M. A. SOTO Y M. INGROUILLE. 2003. Phylogenetics of Cranichideae with emphasis on Spiranthinae (Orchidaceae, Orchidoideae): evidence from plastid and nuclear DNA sequences. *American Journal of Botany* **90**: 777-795.
- SALAZAR, G. A., J. REYES, C. BRACHET Y J. PÉREZ. 2006. Orquídeas y otras plantas nativas de la Cañada, Cuicatlán, Oaxaca, México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- SALAZAR, G. A., L. I. CABRERA, S. MADRIÑÁN Y M. W. CHASE. 2009. Phylogenetic relationships of Cranichidinae and Prescottiinae (Orchidaceae, Cranichideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences. *Annals of Botany*. doi: 10.1093/aob/mcn257 (publicación electrónica anticipada).
- SÁNCHEZ, O. 1969. La Flora del Valle de México. Editorial Herrero, S.A., México, D.F.
- SARMIENTO, M. Y C. ROMERO. 2000. Orquídeas mexicanas. Banco Nacional de Obras y Servicios Públicos-Miguel Ángel Porrúa, México, D.F.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 582(4): 1-80 (2ª. sección, 6 marzo).
- SOSA, V. 1994. A revision of the *Bletia reflexa* complex. *Lindleyana* **9**: 7-17.
- SOTO, M. A. 1983. El Pedregal de San Ángel: un refugio natural de orquídeas. Nuestro Papel en la Naturaleza. *Ocelote* **1**: 9-11.
- SOTO, M. A. 1996. Mexico [tratamiento regional]. Pp. 53-58 en: IUCN/SSC Orchid Specialist Group. Orchids – status survey and conservation action plan. IUCN, Gland y Cambridge.
- SOTO, M. A. Y G. A. SALAZAR. 2004. Orquídeas. Pp. 271-295. En: García-Mendoza, A., M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, México World Wildlife Fund; México, D.F.
- SOTO, M.A., E. HÁGSATER, R. JIMÉNEZ, G.A. SALAZAR, R. SOLANO, R. FLORES E I. CONTRERAS. 2007. Las orquídeas de México: catálogo digital. Instituto Chinoin, A.C., México, D.F.

- TÉLLEZ-VELASCO, A. 2002. The Pedregal de San Ángel and its orchids. *The Orchid Review* **110**: 25-29.
- TÉLLEZ-VELASCO, A., L. FLORES Y E. ESPARZA. 2007. Orquídeas terrestres del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- VALENCIA, A. 1977. Notas acerca de las orquídeas del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Orquídea (Mexico City)*, n.s. **6**: 211-222.
- VALIENTE-BANUET, A. Y E. DE LUNA. 1990. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. *Acta Botánica Mexicana* **9**: 13-30.
- VAN DER PIJL, L. Y C. H. DODSON. 1966. Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Miami Press, Coral Gables, Florida.
- VILLASEÑOR, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**: 160-167.
- WILLIAMS, L. O. 1951. The Orchidaceae of Mexico. *Ceiba* **2**: 1-321.
- ZETTLER, L. W., J. SHARMA Y F. N. RASMUSSEN. 2003. Mycorrhizal diversity. Pp. 205-226. En: Dixon, K. W., S. P. Kell, R. L. Barrett y P. J. Cribb (eds.). Orchid conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah.