



Acta Botanica
Mexicana

Utricularia elephanthoides (Lentibulariaceae), especie nueva del Escudo Guayanés

Utricularia elephanthoides (Lentibulariaceae), a new species from the Guayana Shield

José Ramón Grande Allende^{1,2} 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Utricularia* (Lentibulariaceae) incluye ca. 240 especies carnívoras de distribución cosmopolita. El Escudo Guayanés cuenta con 48, aproximadamente 20% del total mundial. De los 35 grupos en los que se divide el género, *Utricularia* sect. *Orchidioides* es uno de los más conocidos y mejor estudiado, pues suele presentar flores grandes y llamativas. En el presente trabajo se aclara la identidad de una de las especies de esta sección, presente en el Escudo Guayanés.

Métodos: Se revisó la literatura taxonómica, material de herbario y fotos de plantas cultivadas disponibles en internet, procedentes del área en estudio (estados Bolívar y Amazonas de Venezuela, en la porción central del Escudo Guayanés). Adicionalmente, y con fines comparativos, se revisó material de las especies más afines (*Utricularia asplundii*, *U. jamesoniana* y *U. uxoris*).

Resultados clave: Se describe e ilustra *Utricularia elephanthoides* sp. nov., la cual se caracteriza por presentar órganos fotosintéticos de ápice agudo, labio superior de la corola superficialmente tetralobulado, aplicado sobre el labio inferior, y espolón ≤ 1.5 veces el largo del labio inferior de la corola. Esta nueva especie conforma, junto a *Utricularia asplundii*, *U. jamesoniana* y *U. uxoris*, un grupo natural con flores relativamente pequeñas y lóbulo inferior de la corola profundamente trilobulado, el cual es nombrado aquí "complejo *U. jamesoniana*". Se presenta un cuadro de caracteres morfológicos, una clave y dos mapas, por medio de los cuales se pueden comparar y diferenciar estas cuatro especies.

Conclusiones: Las poblaciones guayanesas de *Utricularia* sect. *Orchidioides* con el labio inferior de la corola profundamente trilobulado y espolón con las porciones basal (cónica) y apical (subulada) de longitud similar deben ser asignadas al nuevo concepto (*U. elephanthoides*), hasta ahora solo conocido de Venezuela. Esta especie forma parte del complejo "*Utricularia jamesoniana*", el cual es monofilético y de amplia distribución en el Neotrópico.

Palabras clave: Guayana, Pantepuy, tepuy, *Utricularia* sect. *Orchidioides*, Venezuela.

Abstract:

Background and Aims: *Utricularia* (Lentibulariaceae) includes ca. 240 carnivorous species of cosmopolitan distribution. The Guayana Shield has 48 species, about 20% of the world total. Of the 35 groups into which the genus is divided, *Utricularia* sect. *Orchidioides* is one of the best known and studied, as it usually has large and striking flowers. In this paper, the identity of one of the species in this section, present in the Guayana Shield, is clarified.

Methods: The taxonomic literature, herbarium material, and photographs of cultivated plants from the study area (Bolívar and Amazonas states of Venezuela, in the central portion of the Guayana Shield) available on the internet, were reviewed. Additionally, and for comparative purposes, material from the most closely related species (*Utricularia asplundii*, *U. jamesoniana* and *U. uxoris*) was also reviewed.

Key results: *Utricularia elephanthoides* sp. nov., which is characterized by the photosynthetic organs with an acute apex, upper lip of the corolla shallowly tetralobulate, applied to the lower lip, and spur ≤ 1.5 times the length of the lower lip of the corolla, is described and illustrated. This new species, together with *Utricularia asplundii*, *U. jamesoniana* and *U. uxoris*, forms a natural group with relatively small flowers and deeply trilobulate lower corolla lobe, which is named here "*U. jamesoniana* complex". A table of morphological characters, a key and two maps are presented, by means of which these four species can be compared and differentiated.

Conclusions: The Guayanese populations of *Utricularia* sect. *Orchidioides* with a deeply trilobulate lower corolla lip and a spur with basal (conical) and apical (subulate) portions of similar length should be assigned to the new concept (*U. elephanthoides*), so far only known from Venezuela. This species is part of the "*Utricularia jamesoniana*" complex, which is monophyletic and widely distributed in the Neotropics.

Key words: Guayana, Pantepui, tepui, *Utricularia* sect. *Orchidioides*, Venezuela.

¹ Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Instituto Jardín Botánico de Mérida, Núcleo La Hechicera, Apdo. 52, 5212 Mérida, Mérida, Venezuela.

² Autor para la correspondencia: jose.r.grande@gmail.com

Recibido: 24 de marzo de 2022.

Revisado: 25 de abril de 2022.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 19 de mayo de 2022.

Publicado Primero en línea: 6 de junio de 2022.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 129 (2022).

Citar como: Grande Allende, J. R. 2022. *Utricularia elephanthoides* (Lentibulariaceae), especie nueva del Escudo Guayanés. Acta Botanica Mexicana 129: e2049. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2049>

Introducción

Utricularia L. (Lentibulariaceae) es un género cosmopolita que agrupa unas 240 especies de hierbas carnívoras, fácilmente reconocibles por la presencia de trampas tipo utrículo hacia la base del vástago (Taylor, 1989; Fleischmann, 2012; Jobson et al., 2018; Gonella et al., 2020). De acuerdo con la revisión más reciente (Taylor, 1989), se reconocen 35 secciones, algunas de ellas para o polifiléticas; estudios posteriores han propuesto secciones adicionales y sinonimizado otras (Gomes Rodrigues et al., 2017; Jobson et al., 2018; Silva et al., 2018), manteniéndose, sin embargo, el mismo número (Baleeiro y Jobson, 2018). Su mayor centro de diversidad se ubica en Australia, donde se encuentran las secciones y especies más primitivas, seguida por el Escudo Guayanés (Taylor, 1989). Este, por su parte, cuenta con 48 especies (Taylor, 2007), 46 de ellas (aproximadamente 20% del total mundial) presentes en la Guayana Venezolana (Taylor, 1999).

Utricularia sect. *Orchidioides* A. DC. s.l. (sensu Jobson et al., 2018) agrupa 17 especies de hábito perenne, terrestre o epífita, de porte mediano o grande (pequeño en *U. campbelliana* Oliv. y *U. jamesoniana* Oliv.), estolones alargados, por lo general provistos de tubérculos de reserva, órganos fotosintéticos foliáceos, agrupados hacia la base de los pedúnculos, inflorescencias con escamas, brácteas y bractéolas basifijas, y flores vistosas (por lo general grandes), con paladios conspicuos de crestas amarillas (rara vez anaranjadas) y mácula blanca, crema, amarilla, magenta o violácea, a veces ausente (Taylor, 1989, 1999; Gomes Rodrigues et al., 2017; Henning et al., 2021). Su parecido con las orquídeas, tanto en el hábito como en el hábitat, ha hecho que se popularice su cultivo. Aunque algunas especies pueden crecer como plantas terrestres en áreas desprovistas de dosel, la mayoría son epífitas, sobre los fustes, troncos en descomposición o ramas de los árboles de los bosques húmedos de las montañas de Centroamérica, Las Antillas y el norte de Sudamérica. Unas pocas especies, por lo general desprovistas de tubérculos -y con un tipo distintivo de trampas y semillas-, crecen como casmófitas o dentro de los tanques de las bromeliáceas terrestres, en áreas expuestas de los escudos de Guayana y Brasil (Taylor, 1989, 1999; Gomes Rodrigues et al., 2017; Vega et al., 2017).

Como parte de un estudio en curso sobre la familia Lentibulariaceae en Venezuela, se presenta el siguiente ade-

lanto, donde se describe una nueva especie de *Utricularia* sect. *Orchidioides* previamente confundida con *U. jamesoniana*, *U. asplundii* P. Taylor y *U. alpina* Jacq. Con el fin de facilitar la identificación de las especies con labio profundamente trilobulado (definido aquí como “complejo *U. jamesoniana*”), se ofrece un cuadro comparativo, mapas de distribución y una clave.

Materiales y Métodos

Se revisó e identificó parcialmente el material seco del género *Utricularia* proveniente del Escudo Guayanés disponible en los herbarios COL, F, INPA, MERF, MO, MYF, NY, SPF, US y VEN (acrónimos de acuerdo con Thiers, 2022). Las mediciones (solo considerando estructuras maduras) fueron realizadas directamente en especímenes secos (MERF, MYF, VEN) o en sus imágenes (tomadas in situ o descargadas desde: Herbario Nacional Colombiano (COL, 2022), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA, 2022), Field Museum of Natural History (F, 2022), Missouri Botanical Garden (TROPICOS, 2022), New York Botanical Garden (NY, 2022), Smithsonian Institution (US, 2022), Universidade de São Paulo (SPF, 2022)), empleando un microscopio estereoscópico Leica MZ6 (Gerbershausen, Alemania) para estudiar la pubescencia y las estructuras más pequeñas (placenta, semillas). Para la elaboración de la descripción y la clave se empleó una regla con precisión de 0.1 mm y el mismo microscopio estereoscópico. Las medidas reportadas para las láminas de los órganos fotosintéticos, las escamas, brácteas y bractéolas, sépalos y pétalos, e inflorescencias, corresponden a estructuras extendidas. En el caso de sépalos y pétalos se midieron directamente en las muestras prensadas, o se hidrataron y extendieron si estaban doblados. La clave ofrecida al final de este trabajo toma en cuenta tanto la literatura como la revisión de muestras de herbario, muestras vivas y fotos de plantas cultivadas disponibles en internet (Welge y Teichert, 2003-2004; Spaß y Rebbert, 2021: *Utricularia asplundii*; Welge y Teichert, 2003-2004: *U. elephanthoides*, población del macizo Duida-Marahuaca/Huachamacari, probablemente correspondiente al cultivar *U. asplundii* “Duida” de Teichert (2006), sin imágenes disponibles).

La terminología empleada sigue, en general, a Taylor (1989; 1999), pero bajo la denominación “paladio” se



incluye tanto la garganta como la porción abultada de la base del labio inferior de la corola (como en Płachno et al., 2017), y se llama “mácula” a la mancha coloreada que se ubica sobre aquel. Los órganos fotosintéticos, más propiamente cladodios (McIntyre y Chrysler, 1943), son reportados usualmente como “hojas” (Taylor, 1989); en el presente estudio, se mantiene la denominación más general. Los conceptos de especie fueron confrontados con aquellos disponibles en la literatura y confirmados con el examen de los tipos disponibles en JSTOR-Global Plants (JSTOR, 2022).

La distribución de las especies fue evaluada de acuerdo con las revisiones de Taylor (1989; 1999), Plants of the World Online (POWO, 2022), los catálogos de Hokche et al. (2008), Acevedo-Rodríguez y Strong (2012), Bernal (2015) y Vega et al. (2017). Las coordenadas fueron obtenidas de los rótulos de los especímenes estudiados, de la literatura y de Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2022a, b, c). Los mapas fueron realizados con la aplicación Simple Map, de acceso libre a través de Internet (Shorthouse, 2010), y editados con Paint (Microsoft, 2022).

El estado de conservación de la nueva especie fue determinado de acuerdo con los criterios de la Lista Roja de la UICN (2012), con la ayuda de la literatura (Huber, 1995a, c, d; Oliveira-Miranda et al., 2010), imágenes satelitales (Google Earth, 2021) y el programa en línea GeoCAT (Bachman et al., 2011).

Resultados

Taxonomía

Utricularia elephanthoides J.R. Grande, sp. nov. Figs. 1, 2.

TIPO: VENEZUELA. Bolívar, municipio Raúl Leoni, vertiente sur de cima de arenisca (tepui), 12 km al norte de Aparaman Tepui, 5°59'N, 61°59'W, 950 m, bajo bosque bajo y ralo, IX.1986, A. Fernández 3519 (holotipo: VEN-228416!, isotipos: MO, PORT).

Herba epiphytica rhizomatosa 10-17 cm alta speciebus *Utriculariae asplundii*, *U. jamesoniana* ac *U. uxoris* affinis, sed ab eis combinatione organis photosyntheticis petiolis laminis subaequalibus apice acutis (ut in prima), corolla labio superiore suborbiculare, suaviter tetralobulato,

applicato labio inferiori sub anthesi (vice erecto et integro, apice emarginato), et labio inferiore lobulis lateralibus divergentibus (ut in postrema) distincta.

Hierbas epífitas, 10-17 cm de alto; tubérculos elipsoides hasta subglobosos, rara vez obovoides, 3.3-6.7 × 2-4.7 mm, agrupados (junto a los órganos fotosintéticos) hacia la base de los pedúnculos; órganos fotosintéticos solitarios o formando pares, 3-6.6 × 0.4-0.8 cm, diferenciados en pecíolo y lámina, esta obovado-lanceolada a elíptico-romboidea, algo más ancha por encima de la mitad, ocupando 1/3-1/2 de su longitud, conspicuamente nervada, con la base atenuada y el ápice agudo; utrículos obovoides, de superficie más o menos pustulada, esparcidos a lo largo de los estolones, 0.4-0.8 × 0.3-0.6 mm, sésiles o subtendidos por pedículos de hasta 0.8 cm de largo, con barbas retrorsas de 0.3-0.5 mm de largo; inflorescencias pedunculadas, en forma de racimo, 10-17 cm de largo, 1(-2-3)-floreada (3-9 flores en individuos cultivados), con un rabillo apical, 1.2-7 mm de largo, con 1-2 flores vestigiales en las inflorescencias simples; pedúnculo 7.6-12 mm de largo, con 1-3 escamas linear-oblongas, 1-4 × 0.2-0.3 mm, distribuidas de manera regular; brácteas estrechamente elípticas, con 3 nervios principales, 4-4.5 × 0.9-1 mm; bractéolas lineares, libres, con solo un nervio (medio) conspicuo, 3.5-3.7 × 0.5 mm; pedicelo erecto a ascendente, 7-9 mm de largo, llegando a los 12 mm en fructificación; flores con cáliz de sépalos ovoides, verde limón claro con tintes marrón-violáceos, conspicuamente reticulado-nervados, extendidos durante la antesis y aplicados durante la fructificación, separados desde la base, ligeramente cóncavos, concrescentes, llegando a 1.1 × 0.85 cm en fructificación, persistentes aún después de la dehiscencia, desintegrándose en pie luego de que el fruto se vuelve senescente; sépalo superior con la base redondeada, obtuso a redondeado y ligeramente reflejo hacia el ápice, 7-7.5 × 4.5 mm; sépalo inferior con la base subtruncada y el ápice redondeado, 7 × 4.5 mm; corola bilabiada, los lóbulos unidos en la base, con pelos glandulares de ca. 0.2 mm de largo a lo largo de los márgenes; labio superior blanco, 7.5 × 9.5 mm, suborbicular, superficialmente tetralobulado, aplicado sobre el labio inferior durante la antesis, orlado de pelos glandulares; lóbulos distales, 6.2 × 1.8 mm, ocupando entre 8/10 y 9/10 de la longitud total; lóbulos



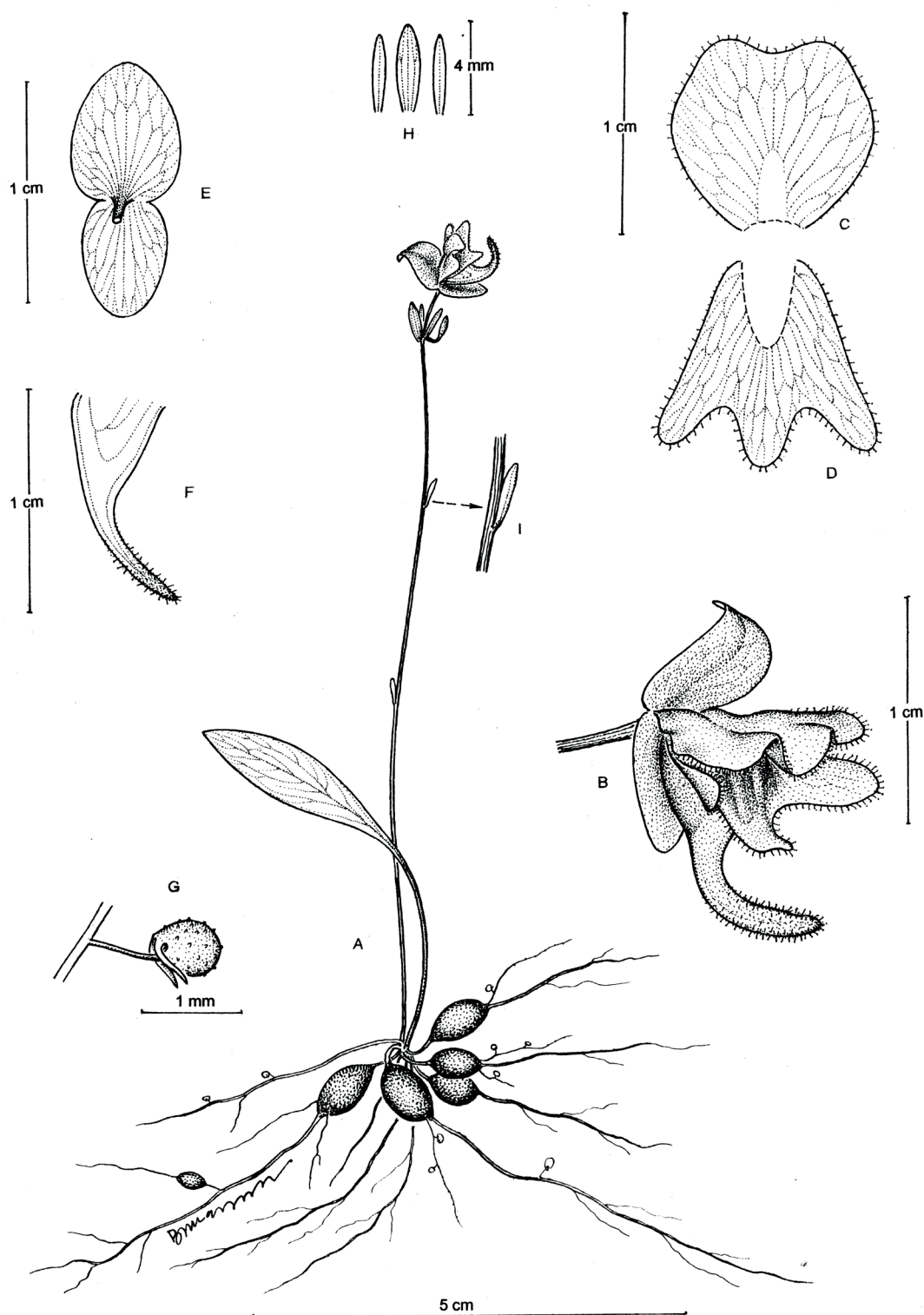


Figura 1: *Utricularia elephanthoides* J.R. Grande. A. hábito; B. flor en antesis; C. labio superior de la corola; D. labio inferior de la corola; E. cáliz; F. espolón; G. trampa o utrículo; H. bráctea (centro) y bractéolas (izquierda y derecha); I. escama del pedúnculo. (A y G-I: basados en el holotipo; A (flor) y B: basados en Welge y Teichert, 2003-2004; C-F: basados en F. Cardona 851 (VEN)).

proximales, 1.3×2.95 mm, abarcando entre 6/10 y 7/10 del total del ancho; labio inferior con lámina cuneada, trilobulada (lóbulos de 3 mm de largo, los dos laterales divergentes), 8.5×10 -10.2 mm, rodeada por pelos glandulares, blanca, con un par de manchas amarillas linear-oblongas, 4×0.6 mm, dispuestas en sentido vertical sobre las crestas del paladio, rodeadas por una mácula violácea, más intensamente coloreada sobre los nervios, sobrepasando la base del lóbulo central; espolón blanco, 1-1.1 cm de largo, con tonalidades violáceas y amarillas, ligeramente recurvado, con una porción basal cónica, glabra, y una porción distal subulada, glandular-pubescente hacia el ápice, 6-6.2 mm de largo, naciendo desde la base del lóbulo inferior y alcanzando la misma longitud en sentido horizontal; frutos ovados, cremosos *in sicco*, dehiscentes longitudinalmente a través de la sutura ventral, $6-7 \times 2.5-3$ mm, incluyendo al rostro, ca. 1 mm de largo, con nervios longitudinales prominentes; placenta central libre, conspicuamente foveada; semillas linear-falcadas, anaranjado claro *in sicco*, $0.8 \times 0.1-0.15$ mm, incluyendo una proyección más angosta de ca. 0.15 mm de largo sobre el ápice y la base, lustrosas, de superficie reticulada, con foveas alargadas en sentido lon-

gitudinal, muy numerosas, densamente empaquetadas en torno a la placenta.

Material adicional examinado (paratipos): VENEZUELA. Amazonas, departamento Atabapo, ladera sur-este del Cerro Huachamacari, 175-805 m, 12-14.X.1984, *F. Delascio* 12442 (VEN); in saddle between Duida and Marahuaca near base of Duida, $3^{\circ}34'N$, $65^{\circ}32'W$, 1000 m, medium height forest, 27.X.1988, *R. Liesner* 25503 (MO, VEN); Cerro Huachamacari, E forested slope, $3^{\circ}49'N$, $65^{\circ}42'W$, 600-700 m, 3.XI.1988, *R. Liesner* 25734 (MO, VEN). Departamento Atures, along stream on plateau north of unnamed 1760 m peak, 9 km NW of settlement of Yutaje, 4 km W of Río Corocoro, W of Serranía de Yutaje, $5^{\circ}41'N$, $66^{\circ}10'W$, 1050-1300 m, forested area, on decaying tree trunk across stream, 07.III.1987, *R. Liesner* y *B. Holst* 21723 (MO, pro parte). Bolívar, cumbre del Cerro Toronó, Alto Paragua, 700 m, 15.VIII.1943, *F. Cardona* 851 (VEN); Cerro Tabanerupá, en sitios rocosos, 500 m, 1.VII.1944, *F. Cardona* 1078 (VEN).

Distribución y hábitat: *Utricularia elephanthoides* crece en los bosques húmedos de las laderas de los tepu-

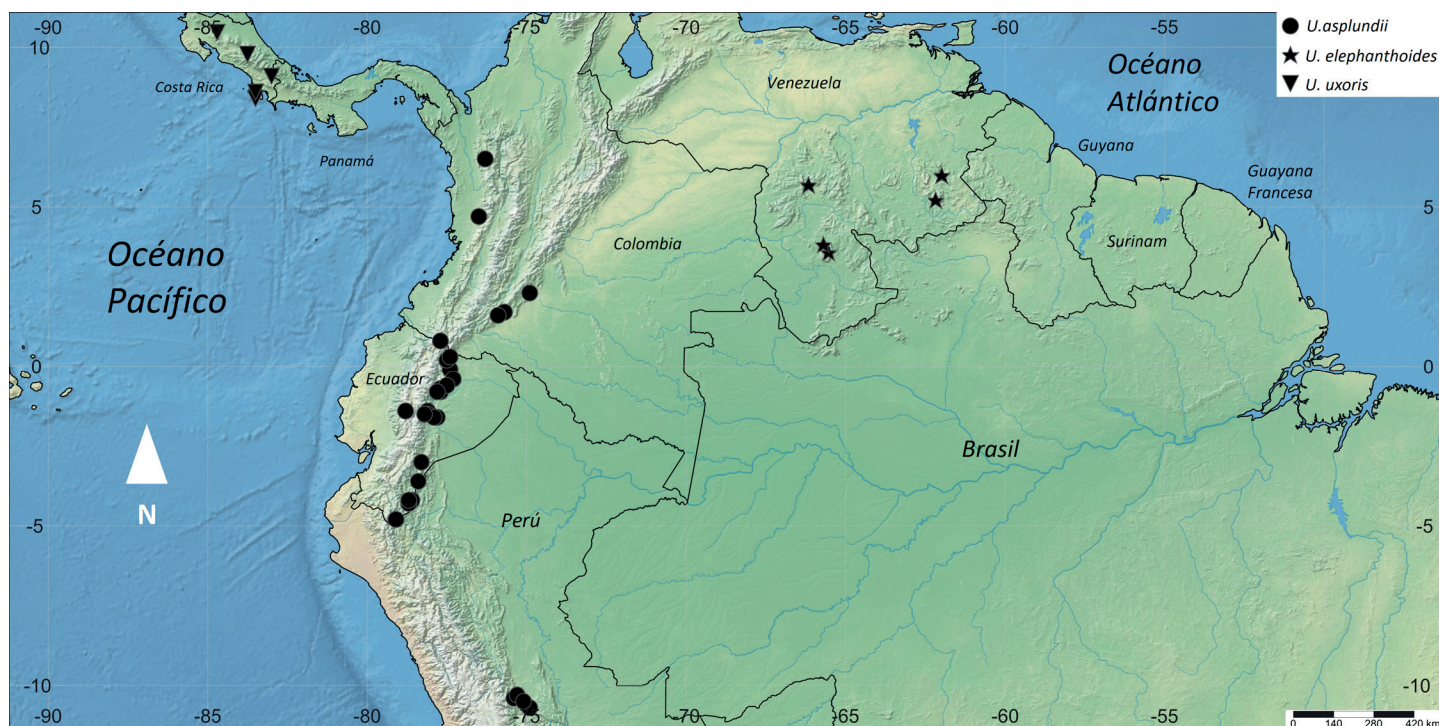


Figura 2: Mapa de distribución de *Utricularia elephanthoides* J.R. Grande, *U. asplundii* P. Taylor y *U. uxoris* Gómez-Laur.



yes, montañas tabulares de arenisca de edad precámbrica pertenecientes a la formación “Roraima”, en el Escudo Guayanés (cf. Huber, 1995a, b, d). De acuerdo con la escasa información disponible, es una especie epífita que habita los macizos centro-orientales (Cerro Toronó, en el macizo del Chimantá, Cerro Tabanerupá, tal vez parte de dicho macizo o alguna montaña entre el Chimantá y Los Testigos, y Aparamán-tepui, en Los Testigos), nor-occidentales (macizo del Yutajé y el Coro-Coro) y centro-occidentales (macizo de Duida-Marahuaca y Huachamacari), entre 500 y 1000 m de elevación. Ha sido colectada en bosques húmedos siempreverdes de tres tipos: montanos, medios a bajos, submontanos altos y montanos medios (unidades de vegetación 21, 44 y 45, respectivamente, en el mapa de Huber, 1995d). Puede encontrarse creciendo junto a *Utricularia alpina* (R. Liesner y B. Holst 21723 (MO!)).

Etimología: el epíteto “*elephanthoides*” (del griego *ἐλέφας*, elefante; *ἄνθος*, flor; *-ειδής*, semejante) hace alusión a la curiosa morfología de las flores, similares a la cabeza de un proboscidio.

Fenología: de acuerdo con la información obtenida de los rótulos de herbario, esta especie florece entre julio y septiembre, y fructifica entre octubre y noviembre.

Estado de conservación: no existe información sobre abundancia en los rótulos de las muestras estudiadas. La extensión de ocurrencia (EOO) es de 69,145 km² y el área de ocupación (AOO), calculado con la opción por defecto de Bachman et al. (2011), 20 km². De acuerdo con la AOO podría considerarse a esta especie como “Amenazada” (EN), tanto la literatura (Huber, 1995a, b, c, d; Oliveira-Miranda et al., 2010) como las imágenes de satélite (Google Earth, 2021) muestran que las localidades donde ha sido colectada la especie se encuentran en estado óptimo de conservación. Las unidades de vegetación dentro de las cuales crece el nuevo taxón han sido escasamente colectadas, pero son extensas y se encuentran, en su mayor parte, legalmente protegidas. Así pues, de acuerdo con los criterios de la Lista Roja de la UICN (2012), *Utricularia elephanthoides* debe considerarse fuera de peligro (LC o “Least Concern”, Preocupación Menor).

Notas taxonómicas: *Utricularia elephanthoides* se caracteriza, dentro de la sección, por presentar órganos fotosintéticos conspicuamente peciolados, con láminas de ápice agudo, corolas blancas con tonalidades violáceas y amarillas, labio inferior profundamente trilobulado, labio superior tetralobulado, aplicado sobre el labio inferior, y espolón ligeramente más largo que el labio inferior. Especímenes pertenecientes a esta especie fueron incluidos por Taylor (1967, 1989, 1999) dentro de *Utricularia jamesoniana*, mientras que Welge y Teichert (2003-2004) y Teichert (2006) la consideraron como una forma distintiva de *U. jamesoniana* o un híbrido de esta con *U. asplundii*. Esta última especie, sin embargo, se encuentra restringida a Los Andes de Colombia, Ecuador y Perú (la localidad conocida más cercana se ubica, en línea recta, ca. 1000 km al oeste). Desde el punto de vista morfológico, *Utricularia elephanthoides* podría parecer un híbrido entre esas dos especies, pues es menor (en todas sus partes) que *U. asplundii*, y mayor que *U. jamesoniana*, pero presenta el labio superior de la corola suborbicular, superficialmente tetralobulado y con el ápice entero (vs. trulado o romboidal, con el ápice emarginado). Los híbridos obtenidos en cultivo, además, presentan corolas con labios subenteros (ICPS, 2022), a diferencia de los progenitores o la nueva especie. Tal vez la especie más afín a *Utricularia elephanthoides* sea *U. uxoris* Gómez-Laur., de Costa Rica, con la cual comparte dimensiones similares; en este último taxón, sin embargo, los lóbulos del labio inferior se encuentran menos diferenciados, el labio superior es similar al de *U. asplundii* y la mácula se parece más a la que presenta *U. jamesoniana*. Hasta hace poco, *Utricularia uxoris* solo se conocía de la localidad de Pejibaye (provincia de Cartago), en el centro del país (Gómez-Laurito, 2005), pero posteriormente ha sido señalada para el suroeste (GBIF, 2022c). En el presente estudio se registra, también, en las laderas del volcán Arenal, en el norte (Funk et al. 10587, 10633, 11020 (US)). En el protólogo (Gómez-Laurito, 2005), las corolas en estado inmaduro son descritas como verdes con el espolón blanco, pero cabe destacar que también en *Utricularia jamesoniana* (iNaaturalist, 2022) los alabastros presentan ese mismo patrón de coloración. La muestra F. Rivadavia-Lopes y G. J. Hoogenstrijd 1516 (SPF!), colectada en la base del cerro Huachamacari (ca. 400 m), ha sido identificada como “*Utricularia asplundii*”. De acuerdo con



el material disponible en la exsiccata (en estado vegetativo) pareciera ser, más bien, *Utricularia jamesoniana*.

Con el fin de contribuir en la identificación de los miembros de *Utricularia* sect. *Orchidioides* s.s. complejo “*jamesoniana*” se presenta la siguiente clave, donde se consideran los órganos fotosintéticos y las corolas. En el Cuadro 1 se incluyen diferencias adicionales.

Clave de las especies de *Utricularia* sect. *Orchidioides* con el labio inferior de la corola profundamente trilobulado (complejo “*U. jamesoniana*”)

- 1a. Órganos fotosintéticos relativamente pequeños, 0.7-2(-4.5) × 0.2-0.5(-0.7) cm, con pecíolo poco desarrollado, más corto que la lámina, láminas obovadas, de ápice redondeado, naciendo desde la base de los pedúnculos y a lo largo del estolón; labio superior de la corola trulado; espolón 2-3 veces más largo que el lóbulo superior de la corola *U. jamesoniana* Oliv.
- 1b. Órganos fotosintéticos relativamente grandes, 3-16 × 0.4-1.2 cm, con el pecíolo conspicuo, láminas estrechamente elípticas, obovado-lanceoladas o elíptico-romboideas naciendo desde la base del estolón; labio superior de la corola ovado, subromboidal o suborbicular; espolón ≤ 1.5 veces el largo del labio superior de la corola 2
- 2a. Lóbulo superior de la corola adpreso al cáliz, ovado o subromboidal, con el ápice emarginado 3
- 2b. Lóbulo superior de la corola suborbicular, superficialmente tetralobulado, aplicado sobre el labio inferior *U. elephanthoides* J.R. Grande
- 3a. Labio superior de la corola ovado; labio inferior de la corola ca. 1.3 × 0.8 cm, los lóbulos ocupando ca. 1/6 de su longitud *U. uxoris* Gómez-Laur.
- 3b. Labio superior de la corola subromboidal; labio inferior de la corola ca. 1.6 × 0.9 cm, los lóbulos ocupando 1/3-1/2 de su longitud *U. asplundii* P. Taylor

Discusión

Además de las especies de *Utricularia* sect. *Orchidioides* s.l. (*Utricularia* subg. *Utricularia*), de distribución neotropical, se conocen al menos dos especies epífitas más: *U. mannii* Oliv. (*U.* subg. *Bivalvaria* Kurz, sect. *Chelidon* P. Taylor), nati-

va del golfo de Guinea (África tropical occidental) y *U. striatula* Sm. (*U.* subg. *Bivalvaria*, sect. *Phyllaria* (Kurz) Kamiénski), de amplia distribución en los trópicos del Viejo Mundo (Taylor, 1989; Gomes Rodrigues et al., 2017; Westermeier et al., 2017; Silva et al., 2018; Plachno et al., 2020). De estas últimas, solo *Utricularia mannii* presenta tubérculos, y tiene trampas y semillas similares a las especies americanas. La clasificación de *Utricularia* sect. *Orchidioides* s.l., sin embargo, está aún lejos de ser comprendida. La sección *Orchidioides*, en sentido estricto (i.e., *sensu* Taylor, 1989 y Gómez-Laurito, 2005), incluye 11 especies de las regiones montañosas de Centroamérica y el norte de Sudamérica, con hábito epífita (a veces terrestre), estolones y trampas tuberculadas, provistas de un par de apéndices dorsales (reflejos y subulados), tubérculos de reserva y semillas diminutas, estrechamente cilíndricas o fusiformes. Estudios recientes sugieren la fusión de esta entidad con *Utricularia* sect. *Iperua* P. Taylor, con la cual forma un grupo monofilético (Gomes Rodrigues et al., 2017; Westermeier et al., 2017; Plachno et al., 2020), y cuyo tipo (*U. humboldtii* R.H. Schomb.) es la especie hermana de *U.* sect. *Orchidioides* s.s. Una especie adicional, recientemente descrita de los Andes de Perú (*Utricularia amotape-huancabambensis* T. Henning, E. Rodr. & J.P. Allen; Henning et al., 2021), ha sido comparada con *Utricularia unifolia* Ruiz & Pav. (con la cual presuntamente hibridiza), pero presenta caracteres similares a *U. humboldtii* (las Figs. 2Eii; 3C-F; 4D-E en la referencia citada corresponden en realidad a la primera de dichas especies). En ambos casos, los órganos fotosintéticos y las flores son de tamaño grande, el labio inferior de la corola es flabelado y entero, el paladio presenta crestas prominentes, sin ornamentación, la mácula es blanca, y el espolón es horizontal, más o menos sinuoso y con el ápice sutilmente involuto. Las especies restringidas al Escudo de Brasil, incluidas por Taylor (1989) dentro de la sección *Iperua*, presentan corolas de otro tipo, con el labio inferior oblato, trilobulado, lóbulo inferior reducido y crestas del paladio notablemente desarrolladas (ornamentadas o no), así como semillas mayores, con espinas o crestas, las cuales según Plachno et al. (2020) forman un grupo monofilético (“Clade II”), hermano de *Utricularia* sect. *Orchidioides* s.l. (“Clade I”). Debería, pues, poder establecerse una nueva sección (“Clade B” en Gomes-Rodrigues et al., 2017), pero



Utricularia cornigera Studnička, con las mismas características y patrón de distribución, se encuentra anidada dentro del clado correspondiente a *U. humboldtii* + *U. sect. Orchidioides* s.s. ("Clade A", *Ibid.*).

Dentro de *Utricularia* sect. *Orchidioides* s.s. se pueden distinguir, al menos, dos complejos morfológicos de especies. Considerando los nombres más antiguos, estos serían: "jamesoniana" y "alpina". *Utricularia elephanthoides*, junto a *U. asplundii*, *U. jamesoniana* y *U. uxoris*, estrechamente relacionadas, forman el complejo "jamesoniana". Sus especies son de hábito pequeño, brácteas y bractéolas fusionadas en la base. Gómez-Laurito (2005) describe a las bractéolas formando verticilos de tres, tal vez confundiendo a la bráctea con una bractéola y el entrenudo final (foliáceo) con una bráctea. El ápice vegetativo de las inflorescencias no presenta bractéolas, tiene aspecto folioide y el labio inferior de la corola profundamente trilobulado, con mácula violácea o magenta. Su distribución aparece representada en las figuras 2 y 3, y las características más relevantes, para cada especie, en el Cuadro 1. Se extiende desde Guatemala y las Indias Occidentales hasta el norte de Brasil y Perú, incluyendo el Escudo Guayanés y, aparentemente,

es monofilético (cf.: Westermeier et al., 2017; Płachno et al., 2020). El complejo "alpina" es un tanto heterogénero, y se distribuye en Mesoamérica, Indias Occidentales, Andes Tropicales y Guayana, presentando flores blancas, malvas o lilas y labios corolinos enteros o apenas lobulados. Incluye, además de *Utricularia alpina* y *U. unifolia*, de amplia distribución y con corolas blancas o malvas y con espolón orientado hacia arriba, dos subgrupos probablemente monofiléticos. Uno de ellos incluye *Utricularia buntingiana* P. Taylor, *U. endresii* Rchb. f. y *U. praetermissa* P. Taylor, con flores de coloración similar y espolones sigmoides, apicalmente reflejos, y se encuentra distribuido en Centroamérica, Andes Tropicales y Cordillera de La Costa (norte de Venezuela). El otro, restringido al Escudo Guayanés, incluye a *U. campbelliana* y *U. quelchii* N.E. Br., y presenta corolas rojizas con los lóbulos marcadamente desiguales, enteros, con mácula indiferenciable o violácea, y espolones delgados, involutos. Según los estudios filogenéticos disponibles (Gomes Rodrigues et al., 2017; Westermeier et al., 2017; Silva et al., 2018; Płachno et al., 2020) el complejo "alpina", en su conjunto, es parafilético.



Figura 3: Mapa de distribución de *Utricularia jamesoniana* Oliv.

Cuadro 1: Caracterización morfológica de las especies del complejo “*jamesoniana*” de *Utricularia* sect. *Orchidioides* A. DC., de acuerdo con la literatura y el material de herbario.

| | <i>U. asplundii</i> P. Taylor | <i>U. elephanthoides</i> J.R. Grande | <i>U. jamesoniana</i> Oliv. | <i>U. uxoris</i> Gómez-Laur. |
|------------------------|---|--|--|---|
| Hábito | Epífita o terrestre | Epífita | Epífita | Epífita o (probablemente) terrestre (sobre flujos recientes de lava, en las laderas del volcán Arenal) |
| Tubérculos | Elipsoides, 6-12 mm de largo | Elipsoides hasta subglobosos, rara vez obovoides, 3.3-6.7 × 2-4.7 mm | Fusiformes, 2-7 mm de largo | Elipsoides, 0.3-0.5 cm de largo |
| Órganos fotosintéticos | 1-2 por nudo, 6.2-16 cm de largo | 1-2 por nudo, 3-6.6 cm de largo | 1-3 por nudo, naciendo desde la base de los pedúnculos y a lo largo del estolón, 0.7-2(-4.5) cm de largo | 1(-2) por nudo, hasta 7 cm de largo |
| Lámina | Estrechamente elíptica, cuneada en la base y aguda o subaguda en el ápice, por lo general 4-16 × 1-1.2 cm, igual o mayor que el pecíolo | Obovado-lanceolada a elíptico-romboidea, algo más ancha por encima de la mitad, cuneada en la base, aguda en el ápice, 1-3.3 × 0.4-0.8 cm, igual o menor que el pecíolo | Obovada, cuneada en la base, redondeada, obtusa o (rara vez) aguda en el ápice, 0.5-1.5(-4) × 0.2-0.5(-0.7) cm de ancho, más larga que el pecíolo | Estrechamente elíptica, cuneada en la base, aguda en el ápice, 3-4 × 0.5-0.8 cm, más larga que el pecíolo |
| Inflorescencia | 15-36 cm de largo, simple o (rara vez) ramificada hacia el ápice, 1-4-floreadas. Escamas hasta 5, estrechamente lineares, apicalmente redondeadas o subagudas, 2-6 mm de largo. Pedicelos 1-2 cm de largo | 10-17 cm de largo, simple, 1(-2-3)-floreadas (3-9 floreadas en individuos cultivados). Escamas 1-3, linear-oblongas, 1-4 × 0.2-0.3 mm de largo. Pedicelos 7-9 mm de largo | 1-10 cm de largo, simple, 1-3(-5)-floreadas. Escamas escasas, en las inflorescencias más cortas solitarias, lineares o muy estrechamente ovadas, con el ápice obtuso o agudo, 1-4 mm de largo. Pedicelos 0.2-1 cm de largo | 3-19 cm de largo, simple, 1-3-floreada. Escamas solitarias, angostamente elípticas, apicalmente subagudas, ca. 2 mm de largo. Pedicelos 1-1.2 cm de largo |
| Brácteas | Estrechamente elíptico-ovadas, 4-7 mm de largo | Estrechamente elípticas, 4-4.5 mm de largo | Ovadas o estrechamente ovadas, 2-5 mm de largo | Estrechamente ovadas, 3-5 mm de largo |
| Bractéolas | Similares a las brácteas, pero usualmente más estrechas | Lineares, 3.5-3.7 mm de largo | Similares a las brácteas o ligeramente menores | Similares a las brácteas |
| Lóbulos del cáliz | Iguales, anchamente ovados, 1-1.5 cm de largo, redondeados en la base y el ápice, verdes, con tintes purpúreos | Desiguales, ovados, 7-7.5 mm de largo, verde claro con tintes marrón-violáceos. Sépalo superior ligeramente reflejo hacia el ápice, con la base redondeada y el ápice obtuso a redondeado. Sépalo inferior con la base subtruncada y el ápice redondeado | Iguales, anchamente ovados, 0.3-1 cm de largo, con la base y el ápice redondeados, verdes | Subiguales, anchamente ovados, ca. 1 cm de largo, con la base y el ápice redondeados |



Cuadro 1: Continuación.

| | <i>U. asplundii</i> P. Taylor | <i>U. elephanthoides</i> J.R. Grande | <i>U. jamesoniana</i> Oliv. | <i>U. uxoris</i> Gómez-Laur. |
|----------------|---|---|---|--|
| Corola | 1.5-2 cm de largo, blancas, con tintes magenta | Ca. 0.85 cm de largo, blancas, con tintes violáceos y amarillos | 1-1.5 cm de largo, blancas, con tintes magenta | Ca. 1.25 cm de largo, blancas, con tintes violáceos o blancuzcas, con tintes violáceos y rosados |
| Labio superior | Ca. 1.6 cm de largo, subromboidal, un tanto más largo que el cáliz, con el ápice emarginado, erecto | Ca. 0.75 cm de largo, suborbicular, un tanto más largo que el cáliz, superficialmente tetralobulado, aplicado sobre el labio inferior | Ca. 0.7 cm de largo, trulado, con el ápice redondeado o retuso, usualmente un poco más largo que el cáliz, aplicado sobre el labio inferior | Ca. 0.85 cm de largo, ovado, con el ápice retuso, aproximadamente tan largo y un poco más estrecho que el cáliz, erecto |
| Labio inferior | Ca. 1.3 × 0.8 cm, anchamente cuneada. Lóbulos estrechamente oblongos, ocupando 1/3-1/2 de su longitud, los laterales paralelos al central | 0.85 × 1-1.2 cm, cuneada. Lóbulos subdeltoides, ocupando ca. 1/3 de su longitud, los laterales divergentes con respecto al central | Ca. 0.75 × 0.4 cm, rectangular. Lóbulos oblongos, ocupando ca. 1/6 de su longitud, los laterales paralelos al central | Ca. 1.3 × 0.8 cm de largo, anchamente cuneada. Lóbulos subdeltoides, ocupando ca. 1/6 de su longitud, los laterales divergentes con respecto al central |
| Paladio | Ocupando 1/3-1/2 de la longitud del labio inferior, con dos manchas linear-oblongas, amarillas, sobre las crestas | Ocupando >4/5 de la longitud del labio inferior, con dos manchas linear-oblongas, amarillas, sobre las crestas | Ocupando > 4/5 de la longitud del labio inferior, con dos manchas linear-oblongas, amarillas, sobre las crestas | Ocupando 2/3 de la longitud del labio inferior, con dos manchas linear-oblongas, amarillas, sobre las crestas |
| Mácula | Violácea, alcanzando o no la base del lóbulo central | Violácea, más intensamente coloreada sobre los nervios, sobrepasando la base del lóbulo central | Violácea o magenta, usualmente ocupando todo el lóbulo central | Violácea, hacia la base del labio, sin alcanzar la base del lóbulo central |
| Espolón | 1.8-2 cm de largo, ≤1.5 veces el largo del labio superior de la corola, subulado y pubescente en su mitad superior, desde una base cónica y glabra. Ápice agudo | 1-1.1 cm de largo, ≤1.5 veces el largo del labio superior de la corola, subulado y pubescente en su mitad superior, desde una base cónica y glabra. Ápice agudo | 1.3-2.1 cm de largo, 2-3 veces más largo que el lóbulo superior de la corola, subulado y pubescente en su mitad superior, desde una base cónica y glabra. Ápice agudo | Ca. 1 cm de largo, ≤1.5 veces el largo del labio superior de la corola, subulado y pubescente en su mitad superior, desde una base cónica y glabra. Ápice obtuso |

Contribución de autores

JRGA concibió el estudio, recopiló los datos, analizó e integró la información, redactó, revisó y aprobó el manuscrito final, y realizó el diseño del cuadro y los mapas.

Financiamiento

Este trabajo ha sido financiado, en su totalidad, por el autor.

Agradecimientos

Deseo agradecer a la Fundación Instituto Botánico de Venezuela “Dr. Tobías Lasser” (FIBV; actualmente Instituto Experimental Jardín Botánico) el haberme permitido consultar el Herbario Nacional de Venezuela (VEN) y la Biblioteca Henri Pittier. Bruno Manara (R.I.P. 1939-2018) colaboró en la redacción de la diagnosis latina y realizó el excelente dibujo que la acompaña. Winfried Meier colaboró en la traducción al castellano de las páginas *web* en idioma alemán que se



reseñan en la bibliografía, y colaboró con la búsqueda de algunas de las referencias citadas. Deivid Andrés Fonseca Cortés (Bogotá) facilitó imágenes de muestras secas depositadas en COL. Tilo Henning (B) y un revisor anónimo contribuyeron sustancialmente en la mejora del manuscrito.

Literatura citada

- Acevedo-Rodríguez, P. y M. T. Strong. 2012. Catalogue of seed plants of the West Indies. Smithsonian Contributions to Botany 98: 1-1192. DOI: <https://doi.org/10.5479/si.0081024X.98.1>
- Bachman, S., J. Moat, A. W. Hill, J. de la Torre y B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. ZooKeys 150: 117-126. DOI: <https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109>. <http://geocat.kew.org/> (consultado mayo de 2022).
- Baleeiro, P. C. y R. W. Jobson. 2018. *Utricularia* L. In: Ellison, A. M. y L. Adamec (eds.). Carnivorous Plants: Physiology, ecology and evolution. Oxford University Press. Oxford, UK. Pp. 426-433. DOI: <https://doi.org/10.1093/oso/9780198779841.001.0001>
- Bernal, R. 2015. Lentibulariaceae. In: Bernal, R., S. R. Gradstein y M. Celis (eds.). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. Pp. 1475-1478. <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co> (consultado marzo de 2022).
- COL. 2022. Herbario Nacional Colombiano, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C., Colombia. <http://www.biovirtual.unal.edu.co/es/colecciones/search/plants/> (consultado marzo 2022).
- F. 2022. Field Museum of Natural History. Chicago, USA. <https://collections-botany.fieldmuseum.org/> (consultado marzo de 2022).
- Fleischmann, A. 2012. The new *Utricularia* species described since Peter Taylor's monograph. Carnivorous Plants Newsletter 41: 67-76. DOI: <https://doi.org/10.55360/cpn412.af309>
- GBIF. 2022a. Global Biodiversity Information Facility Occurrence Download - *Utricularia asplundii*. <https://doi.org/10.15468/dl.n97ret> (consultado mayo de 2022).
- GBIF. 2022b. Global Biodiversity Information Facility Occurrence Download - *Utricularia jamesoniana*. <https://doi.org/10.15468/dl.dfkkw6> (consultado mayo de 2022).
- GBIF. 2022c. Global Biodiversity Information Facility Occurrence Download - *Utricularia uxoris*. <https://doi.org/10.15468/dl.y79qdg> (consultado mayo de 2022).
- Gómez-Laurito, J. 2005. *Utricularia uxoris* (Lentibulariaceae), una nueva especie costarricense de la sect. *Orchidioides*. Lankesteriana 5(2): 137-139. DOI: <https://doi.org/10.15517/lank.v5i2.19805>
- Gomes Rodrigues, F., N. Franco Marulanda, N., S. R. Silva, B. J. Plachno, L. Adamec y V. F. Miranda. 2017. Phylogeny of the 'orchid-like' bladderworts (gen. *Utricularia* sect. *Orchidioides* and *Iperua*: Lentibulariaceae) with remarks on the stolon tuber system. Annals of Botany (Oxford) 120(5): 709-723. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcx056>
- Gonella, P. M., R. G. Barbosa-Silva, A. S. Fleischmann, D. C. Zappi, P. C. Baleeiro y C. O. Andriano. 2020. Hidden biodiversity of Amazonian white-sand ecosystems: two distinctive new species of *Utricularia* (Lentibulariaceae) from Pará, Brazil. PhytoKeys 169: 75-98. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.169.57626>
- Google Earth. 2021. Google Earth Pro, v. 7.3. <https://www.google.com/intl/es-419/earth/> (consultado marzo de 2022).
- Henning, T., J. P. Allen y E. F. Rodríguez Rodríguez. 2021. A new species of *Utricularia* sect. *Orchidioides* (Lentibulariaceae) from the Amotape-Huancabamba zone of north Peru. Darwiniana, nueva serie 9(2): 299-311. DOI: <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2021.92.955>
- Hokche, O., P. E. Berry y O. Huber. 2008. Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas, Venezuela. 859 pp.
- Huber, O. 1995a. Geographical and Physical Features. In: Berry, P. E., B. K. Holst y K. Yatskievych (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. Timber Press Inc., Portland, USA. Pp. 1-61.
- Huber, O. 1995b. Vegetation. In: Berry, P. E., B. K. Holst y K. Yatskievych (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. Timber Press Inc. Portland, USA. Pp. 97-160.
- Huber, O. 1995c. Conservation. In: Berry, P. E., B. K. Holst y K. Yatskievych (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. Timber Press Inc., Portland, USA. Pp. 193-218.
- Huber, O. 1995d. Vegetation map of the Venezuelan Guayana 1:2.000.000. In: Berry, P. E., B. K. Holst y K. Yatskievych (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. Timber Press Inc., Portland, USA.



- INPA. 2022. Herbario virtual Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. <http://www.inpa.gov.br> (consultado marzo de 2022).
- ICPS. 2022. International Carnivorous Plant Society, Carnivorous Plant Photofinder- *Utricularia* × (*asplundii* × *jamesoniana*). <https://cpphotofinder.com/utricularia-x-asplundii-x-jamesoniana-6862.html> (consultado marzo de 2022).
- iNaturalist. 2022. NaturalistaCO - *Utricularia jamesoniana*. <https://colombia.inaturalist.org/observations/31672937> (consultado marzo de 2022).
- Jobson, R. W., P. C. Baleeiro y C. Guisande. 2018. Systematics and evolution of Lentibulariaceae: III. *Utricularia*. In: Ellison, A. M. y L. Adamec (eds.). Carnivorous Plants: Physiology, ecology and evolution. Oxford University Press. Oxford, UK. Pp. 89-104. DOI: <https://doi.org/10.1093/oso/9780198779841.001.0001>
- JSTOR. 2022. JSTOR-Global Plants. <https://plants.jstor.org/> (consultado marzo de 2022).
- McIntyre, W. G. y M. A. Chrysler. 1943. The morphological nature of the photosynthetic organs of *Orchyllium endresii* as indicated by their vascular structure. Bulletin of the Torrey Botanical Club 70(3): 252-260.
- Microsoft. 2022. <https://www.microsoft.com/es-es/windows/get-windows-10> (consultado mayo de 2022).
- TROPICOS. 2022. Tropicos.org, Missouri Botanical Garden. <https://tropicos.org> (consultado marzo de 2022).
- NY. 2022. New York Botanical Garden, Starr Virtual Herbarium <http://sweetgum.nybg.org/science/vh/> (consultado marzo de 2022).
- Oliveira-Miranda, M. A., O. Huber, J. P. Rodríguez, F. Rojas-Suárez, R. De Oliveira-Miranda, M. Hernández-Montilla y D. Giraldo Hernández. 2010. Riesgo de eliminación de los ecosistemas terrestres de Venezuela. In: Rodríguez, J. P., Rojas-Suárez, F. y H. D. Giraldo (eds.). Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas, Venezuela. Pp. 108-235.
- Płachno, B. J., M. Stpicyńska, L. Krajewski, P. Świątek, L. Adamec y V. F. O. Miranda. 2017. Flower palate structure of the aquatic bladderworts *Utricularia bremii* Heer and *U. minor* L. from section *Utricularia* (Lentibulariaceae). Protoplasma 254: 2007-2015. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1097-9>
- Płachno, B. J., S. R. Silva, P. Świątek, K. W. Dixon, K. Lustofin, G. C. Seber y V. F. O. Miranda. 2020. Structural features of carnivorous plant (*Genlisea*, *Utricularia*) tubers as abiotic stress resistance organs. International Journal of Molecular Sciences 21: 5143. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms21145143>
- POWO. 2022. Plants of the World Online, Royal Botanic Gardens, Kew, UK. <https://powo.science.kew.org/> (consultado marzo de 2022).
- Shorthouse, D. P. 2010. SimpleMapPR, an online tool to produce publication-quality point maps. <https://www.simplemappr.net> (consultado marzo de 2022).
- Silva, S. R., R. Gibson, L. Adamec, Y. Domínguez y V. F. O. Miranda. 2018. Molecular phylogeny of bladderworts: A wide approach of *Utricularia* (Lentibulariaceae) species relationships based on six plastidial and nuclear DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 118: 244-264. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.010>
- Spaß, V. y N. Rebbert. 2021. Pictures-*Utricularia*. http://www.utricularien.de/start.php?go=karnivoren_kultur_utricularia-bilder (consultado marzo de 2022).
- SPF. 2022. Universidade de São Paulo, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Herbário. São Paulo, Brasil. <https://www.ib.usp.br/botanica/mais-informacoes/herbario.html> (consultado marzo de 2022).
- Taylor, P. G. 1967. Lentibulariaceae. In: B. Maguire and collaborators, Botany of the Guayana Highlands-Part VII. Memoirs of the New York Botanical Garden 17: 201-228.
- Taylor, P. G. 1989. The genus *Utricularia*-A taxonomic monograph. Kew Bulletin, Additional Series 14:1-724.
- Taylor, P. G. 1999. Lentibulariaceae. In: Berry, P. E., B. K. Holst y K. Yatskievich (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana, volume 5. Missouri Botanical Garden Press. San Louis, USA. Pp. 782-803.
- Taylor, P. G. 2007. Lentibulariaceae. In: Funk, V., T. Hollowell, P. Berry, C. Kelloff y S. N. Alexander (eds.). Checklist of the Plants of the Guiana Shield (VENEZUELA: Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro; GUYANA, SURINAM, FRENCH GUIANA). Contributions from the United States National Herbarium, volume 55. Department of Botany, National Museum of Natural History. Washington, DC, USA. Pp. 376-379.



- Teichert, M. 2006. *Utricularia asplundii/jamesoniana*. <https://forum.carnivoren.org/forums/topic/20953-utricularia-asplundii-jamesoniana/> (consultado marzo de 2022).
- Thiers, B. M. (updated continuously). 2022. Index Herbariorum. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (consultado marzo de 2022).
- UICN. 2012. Categorías y criterios de la Lista Roja de la UICN, versión 3.1. Segunda edición. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Gland, Suiza. <https://www.iucn.org/es/content/categorias-y-criterios-de-la-lista-roja-de-la-uicn-version-31-segunda-edicion>
- US. 2022. Smithsonian Institution, United States National Herbarium. <https://naturalhistory.si.edu/research/botany> (consultado marzo de 2022).
- Vega, H., D. J. Hernández, W. Cetzal-Ix, K. Romero-Soler, M. Solís y E. Mó. 2017. Nuevos registros de Gentianaceae y Lentibulariaceae para Honduras. *Rodriguésia* 68(2): 771-778. DOI: <https://doi.org/10.1590/2175-7860201768227>
- Welge, M. y M. Teichert. 2003-2004. *Utricularia* - Artenbeschreibung. http://www.karnivoren-in-kultur.de/Gattungen&Arten/Utricularia/Utricularia_asplundii.html (consultado marzo de 2022).
- Westermeier, A. S., A. Fleischmann, K. Müller, B. Schäferhoff, C. Rubach, T. Speck y S. Poppinga. 2017. Trap diversity and character evolution in carnivorous bladderworts (*Utricularia*, Lentibulariaceae). *Scientific Reports* 7: 12052. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12324-4>

