



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN DE *ENCYCLIA* HOOK.
(ORCHIDACEAE: LAELIINAE), CON ÉNFASIS EN
MEGAMÉXICO III**

Tesis que presenta

CARLOS LUIS LEOPARDI VERDE

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

Abril 2014



CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A.C.

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado “**Sistemática y evolución de *Encyclia* Hook. (Orchidaceae, Laeliinae), con énfasis en Megaméxico III**” fue realizado en los laboratorios de la **Unidad de Recursos Naturales** del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de los Drs. **Germán Carnevali** y **Gustavo A. Romero**, dentro de la opción **Recursos Naturales**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

Dr. Felipe Augusto Vázquez Flota
Coordinador de Docencia
Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Mérida, Yucatán, México; a 26 de marzo de 2014

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento, proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: 
Nombre: **CARLOS LUIS LEOPARDI VERDE**

AGRADECIMIENTOS

A Dios por darme la oportunidad de aprender cosas nuevas cada día.

A Gpe. Jeanett Escobedo Sarti, mi esposa, por su amor, paciencia y apoyo.

A mis padres y hermanos, por todo su apoyo. A toda mi familia, gracias por siempre estar ahí.

A Irio Vargas y familia por su apoyo y saludables consejos. Irio, gracias por tu amistad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca # 229634 gracias a la cual pude hacer mis estudios de doctorado y por el apoyo económico para la realización de una estancia en la Universidad de Harvard a través del programa de becas mixtas. También agradezco al CONACyT el financiamiento parcial a este trabajo a través del proyecto 000000000168640 (Sistemática y filogenia de *Encyclia* Hook. con énfasis en Megaméxico) adjudicado al Dr. Germán Carnevali.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) por permitirme utilizar las instalaciones y el acceso a recursos bibliográficos. Así mismo agradezco los apoyos otorgados a través de las becas de movilidad CICY-2010, CICY-2011-III, CICY-2012-II, CICY-2013-II, que me permitieron asistir al XVIII y XIX Congreso Mexicano de Botánica y financiaron parcialmente una estancia en la Universidad Autónoma de México y en la Universidad de Harvard.

A la American Orchid Society por el financiamiento parcial a este trabajo a través del proyecto "Systematics and evolution of *Encyclia* Hook. s.s. (Orchidaceae: Laeliinae) with emphasis in Megamexico", adjudicado al Dr. Germán Carnevali.

Al Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, en especial a los Drs. Susana Magallón, David Gernandt y Gerardo Salazar por abrirme las puertas de esta institución. La información recabada durante esta estancia fue fundamental para el desarrollo de este trabajo.

A la Universidad de Harvard y en especial al Dr. Gustavo A. Romero-González, por abrirme las puertas de esa institución y acceder a tan amplia fuente de recursos bibliográficos, como son el herbario AMES y su biblioteca. La información recabada durante esta estancia fue fundamental para el desarrollo de este trabajo.

Al Missouri Botanical Garden y en especial al Dr. Jim Solomon, por abrirme las puertas de esta institución. La información recabada durante esta estancia fue fundamental para el desarrollo de este trabajo.

Al Herbario AMO, especialmente al Ing. Eric Hágsater y al Biól. Luis Sánchez, por permitirme el acceso a sus colecciones y archivo. Sin esa información este trabajo no hubiese sido posible.

A los curadores de todos los herbarios que permitieron en acceso a sus colecciones: AMES, AMO, CAY, CICY, CIQR, ENCB, F, FCME, IBUG, INB, JBL, MEXU, MO, NY, OAX, QMEX, SERO, UAMIZ, UCAM, USF, TEFH, VEN, XAL.

A los miembros de mi comité tutorial, predoctoral y/o doctoral, Drs. Germán Carnevali (CICY), Gustavo A. Romero-González (HUH), Ivón Ramírez (CICY), Rodrigo Duno (CICY), Oscar Moreno (CICY), Jorge Humberto Ramírez (CICY), Robert Dressler (UCR), Juan Javier Ortíz (UADY), Gerardo A. Salazar (IB-UNAM) y Miriam Ferrer (UADY), por sus sugerencias y comentarios al manuscrito.

A todas aquellas personas que han colaborado de diferentes maneras en el desarrollo de este proyecto. Muy especialmente a los Drs. Rodrigo Duno (CICY) y Gustavo Romero quienes han sido lectores entusiastas. Al Dr. Germán Carnevali (CICY) por el acceso a su magnífica colección viva de *Encyclia*, a su biblioteca y otros recurso bibliográficos que resultaron críticos para el desarrollo de esta investigación. Al Dr. Eduardo Pérez (UNAM), Ing. Eric Hágsater (AMO), Dr. Gerardo Salazar (IB-UNAM), Manfred Speckmaier (Jardín Botánico de Viena), Rodolfo Solano (CIDIIR-Oaxaca), Franco Pupulin (JBL-UCR), Silvia Salas (SERBO), Alejandro Topete, Ramón López, Carlos García Esquivel, entre otros, que proporcionaron material vivo, fotografías y/o material en gel de sílice.

A los técnicos del CICY: Amílcar Castillo, José Luis Tapia, Silvia Hernández, Lilia Can. Gracias por su apoyo.

A todos aquellos que han colaborado y que pudiese no haber mencionado....

A las chicas de la oficina de Posgrado, especialmente a Ale y a Landy. Gracias por estar siempre prestas a ayudar con los trámites.

Deseo expresar un especial agradecimiento a los Drs. Miriam Ferrer y Gerardo A. Salazar por la lectura crítica y minuciosa que realizaron a los escritos que conforman este documento. Gracias por presentarme un enfoque distinto y objetivo.

DEDICATORIA

A Dios, autor y consumidor de la vida, de cuya obra cualquier estudioso de la biología comparada debería maravillarse.

A Gpe. Jeanett, mi esposa...

ÍNDICE GENERAL
PÁGINA

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE CUADROS	xiii
LISTA DE ABREVIATURAS	xv
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	1
Hipótesis	5
Preguntas de investigación	6
Objetivos	6
Objetivo general	6
Objetivos específicos	6
Estructura de este trabajo	7
CAPÍTULO II. RE-DEFINIENDO <i>ENCYCLIA</i> HOOK. (ORCHIDACEAE, LAELIINAE): LA SEGREGACIÓN DE <i>ENCYCLIA KIENASTII</i> A UN NUEVO GÉNE- RO, <i>AMOANA</i>	13
Abstract	13
Resumen	13
Introduction	14
Material and Methods	14
Morphological comparison	14
Conservations assessments	15
Results	15
Discussion	16
Taxonomic treatment	19
<i>Amoana</i> Leopardi & Carnevali	19
<i>Amoana kienastii</i> (Rchb.f.) Leopardi & Carnevali	21
<i>Amoana latipetala</i> Leopardi & Hágsater	23
Key to the <i>Amoana</i> species	25
Acknowledgements	25

CAPÍTULO III. UNA FILOGENIA DEL GÉNERO <i>ENCYCLIA</i> (ORCHIDACEAE: LAELIINAE), CON ÉNFASIS EN LAS ESPECIES DE MEGAMÉXICO III . . .	29
Resumen	29
Introducción	29
Metodología	32
Filogenia del grupo	32
Estimación de tiempos de divergencia	37
Resultados	38
Características generales de los datos	38
Análisis de saturación de bases	39
Mapeo de verosimilitud	39
Prueba de incongruencia	40
Análisis filogenéticos	40
Tiempos de divergencia	45
Discusión	45
Estructura filogenética	45
Tiempos de divergencia en <i>Encyclia</i>	49
Posibles fuentes de incongruencias	51
Conclusiones	52
CAPÍTULO IV. LA UTILIDAD DE LA FORMA EN LA RECONSTRUCCIÓN DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS EN GRUPOS DE RECIENTE DIVERGENCIA. EL COMPLEJO <i>ENCYCLIA MELIOSMA</i> COMO CASO DE ESTUDIO	61
Resumen	61
Introducción	61
Metodología	63
Obtención y análisis de información molecular	63
Obtención y análisis de datos morfométricos	64
Análisis conjunto de datos morfométricos y moleculares	69
Resultados	69
Análisis molecular	69
Análisis morfométrico	71
Análisis combinado	71
Discusión	73
La poca variabilidad de las regiones	73
El uso de la forma como evidencia adicional	75
Una filogenia del complejo <i>E. meliosma</i>	77

Conclusiones	78
CAPÍTULO V. FORMA, CLIMA Y ESPACIO: EVOLUCIÓN DEL LABELO EN EL COMPLEJO <i>ENCYCLIA MELIOSMA</i> (ORCHIDACEAE, LAELIINAE) . 85	
Resumen	85
Introducción	85
Metodología	86
Análisis filogenéticos y de tasas de diversificación	86
Filomorfoespacio	88
Análisis de nicho climático	88
Relaciones entre la evolución de forma y el nicho climático	89
Resultados	89
Diversificación y morfoespacio	89
Reconstrucción de nicho climático	91
Relaciones entre evolución de forma y nicho climático	91
Discusión	93
La evolución de la forma	93
Reconstrucción del nicho climático	95
Relaciones entre la evolución de forma y el nicho climático	96
Conclusiones	97
CAPÍTULO VI. ONE, TWO, OR THREE, HOW MANY SPECIES ARE IN <i>ENCYCLIA</i> <i>DIOTA</i>?, A MORPHOMETRIC COMPARISON 103	
Abstract	103
Introduction	103
Material and Methods	106
Samples	106
Traditional morphometry	106
Geometric morphometry	108
Distribution Map	109
Results	109
Traditional morphometry	109
Geometric morphometry	110
Discussion	114
The two morphological groups of <i>Encyclia diota</i> (MEX y CA)	114
Morphometry as a tool in plant systematics	116
Taxonomic treatment	117
Key to the species	117

<i>Encyclia diota</i> (Lindl.) Schltr.	118
<i>Encyclia inopinata</i> Leopardi & Carnevali, sp. nov.	118
<i>Encyclia insidiosa</i> (Lindl.) Schltr.	120
Conclusions	120
Acknowledgements	121
CAPÍTULO VII. TRATAMIENTO TAXONÓMICO	127
<i>Encyclia</i> Hook.	127
Metodología	131
Estudio morfológico	131
Evaluación del estado de conservación	132
Clave para las especies	136
Descripciones	139
<i>Encyclia aenicta</i> Dressler & G.E. Pollard	139
<i>Encyclia atrorubens</i> (Rolfe) Schltr.	145
<i>Encyclia calderoniae</i> Soto Arenas	148
<i>Encyclia candollei</i> (Lindl.) Schltr.	153
<i>Encyclia chiapasensis</i> Withner & Hunt	159
<i>Encyclia contrerasii</i> R. González	163
<i>Encyclia diota</i> (Lindl.) Schltr.	166
<i>Encyclia halbingeriana</i> Hágsater & Soto Arenas	171
<i>Encyclia hanburyi</i> (Lindl.) Schltr.	174
<i>Encyclia huertae</i> Soto Arenas & R. Jiménez	181
<i>Encyclia incumbens</i> (Lindl.) Mabb.	186
<i>Encyclia inopinata</i> Leopardi & Carnevali	192
<i>Encyclia insidiosa</i> (Rchb. f.) Schltr.	196
<i>Encyclia meliosma</i> (Rchb. f.) Schltr.	201
<i>Encyclia oestlundii</i> (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Ster- mitz	206
<i>Encyclia pollardiana</i> (Withner) Dressler & G.E. Pollard	210
<i>Encyclia rzedowskiana</i> Soto Arenas	214
<i>Encyclia selligera</i> (Lindl.) Schltr.	217
<i>Encyclia spatella</i> (Rchb. f.) Schltr.	221
<i>Encyclia suaveolens</i> Dressler	225
CAPÍTULO VIII. DISCUSIÓN GENERAL	235
Patrones generales en la evolución del género	235
La morfometría como herramienta en el estudio de la sistemática y evolución	238

Conclusiones generales	240
ANEXO 1. Selección de los especímenes examinados para el capítulo II . . .	245
ANEXO 2. Ejemplares de respaldo y número de registro en GenBank de las muestras utilizadas para la filogenia de <i>Encyclia</i> en el capítulo III .	248
ANEXO 3. Números de registro en GenBank de las muestras utilizadas para elaborar el cronograma de Asparagales y el de <i>Encyclia</i>	260
ANEXO 4. Valores de la prueba de saturación de bases para cada una de las regiones utilizadas en el capítulo III	271
ANEXO 5. Mapeo de verosimilitud para cada una de las matrices utilizadas en el capítulo III	273
ANEXO 6. Cronograma del orden Asparagales basado en las regiones <i>rbcL</i> y <i>matK</i>	274
ANEXO 7. Detalle del cronograma del orden Asparagales en el que se muestra la sección correspondiente a la familia Orchidaceae	275
ANEXO 8. Cronograma de Laeliinae con énfasis en <i>Encyclia</i> basado en secuencias de ITS	276
ANEXO 9. Especímenes utilizados en la evaluación morfométrica	277
ANEXO 10. Factor Bayes de las comparaciones entre los distintos modelos disponibles en Beast para analizar datos continuos	283
ANEXO 11. Análisis de componentes principales para el complejo <i>Encyclia meliosma</i>	284
ANEXO 12. Comparación del espacio ocupado por una muestra del universo de árboles del análisis de inferencia bayesiana de la matriz del capítulo IV sin calibrar (sin restricciones) y calibrado (con restricciones)	285
ANEXO 13. Asociación entre las variables de BIOCLIM incluidas en el análisis del capítulo V	286

ANEXO 14.	Disparidad de la forma del labelo del complejo <i>Encyclia meliosma</i> y grupos externos en función del tiempo	287
ANEXO 15.	Valores de la evaluación del modelo de maxent para cada una de las especies	288
ANEXO 16.	Mapas de distribución potencial para las especies del complejo <i>Encyclia meliosma</i> y grupos externos	289
ANEXO 17.	Especímenes revisados para el capítulo VI	291

ÍNDICE DE FIGURAS

PÁGINA

Figura I.1.	Distribución potencial de <i>Encyclia</i> modelada mediante maxent a partir de especímenes depositados en los herbarios AMES, AMO, CAY, CICY, CIQR, ENCB, F, FCME, IBUG, INB, JBL, MEXU, MO, NY, OAX, QMEX, SERO, UAMIZ, UCAM, USF, TEFH, VEN, XAL.	1
Figura I.2.	Aproximación cronológica a la historia nomenclatural de <i>Encyclia</i> y otros acontecimientos importantes para el género	2
Figure II.1.	Comparison between <i>Alamania punicea</i> (A–D), <i>Amoana kienastii</i> (E–H), <i>Encyclia adenocaula</i> (I–M), and <i>Oestlundia luteorosea</i> (N–Q). . .	20
Figure II.2.	Distribution of <i>Alamania punicea</i> , <i>Amoana kienastii</i> , <i>Oestlundia cyanocolumna</i> , <i>O. luteorosea</i> (in part), and <i>O. tenuisiima</i>	21
Figure II.3.	<i>Amoana</i> . A–B. <i>Amoana latipetala</i> . B. Drawing of sepals, petals, and lip. C–D. <i>Amoana kienastii</i> . C. Flower. D. Lateral view of the labellum and column	24
Figura III.1.	Esquema de la metodología seguida para la crear una hipótesis filogenética de <i>Encyclia</i> y estimar sus tiempos de divergencia.	33
Figura III.2.	Visualización del espacio (utilizando MDS) ocupado por los últimos 1500 árboles generados por el análisis bayesiano de ITS, <i>rpl32-trnL</i> , <i>ycf1</i> , <i>rpl32-trnL+ycf1</i> e ITS+ <i>rpl32-trnL+ycf1</i>	41
Figura III.3.	Filogenia de <i>Encyclia</i> basada en ITS (núcleo), construida utilizando un análisis bayesiano	42
Figura III.4.	Filogenia de <i>Encyclia</i> basada en <i>rpl32-trnL+ycf1</i> (cloroplasto), construida utilizando un análisis bayesiano	43
Figura III.5.	Comparación de las filogenias de núcleo (ITS) y cloroplasto (<i>rpl32-trnL+ycf1</i>) de <i>Encyclia</i>	44
Figura III.6.	Extracto de un cronograma de la tribu Laeliinae con énfasis en <i>Encyclia</i> basado en ITS	47

Figura III.7.	Representantes de algunos complejos de especies de <i>Encyclia</i> en Megaméxico III. Complejo <i>Encyclia adenocarpon</i> (A–B). A, <i>E. nizan-densis</i> . B, <i>E. trachycarpa</i> . Complejo <i>Encyclia candollei</i> (C–D). C, <i>E. candollei</i> . D, <i>E. incumbens</i> . Complejo <i>Encyclia hanburyi</i> (E–F). E, <i>E. hanburyi</i> . F, <i>E. chiapasensis</i> . Complejo <i>Encyclia diota</i> (G–H). G, <i>E. diota</i> . H, <i>E. insidiosa</i> . Complejo <i>Encyclia meliosma</i> (I–J). I, <i>E. meliosma</i> . J, <i>E. halbingeriana</i> . Complejo <i>E. microbulbon</i> (K–M). K, <i>E. microbulbon</i> . M, <i>E. tuerckheimii</i>	50
Figura IV.1.	Diagrama de la metodología utilizada en este estudio	65
Figura IV.2.	Labelo de una especie de <i>Encyclia</i> (<i>E. aenicta</i>). En la figura se indi-can las 24 marcas y las 22 semi-marcas utilizadas en este estudio.	67
Figura IV.3.	Visualización del espacio ocupado por un universo de árboles (utili-zando MDS) del análisis bayesiano de: A, la matriz morfométrica utili-zando diferente número de componentes principales. B, las matrices de ITS, <i>PhyC</i> , <i>trnL-F</i> , <i>ycf1</i> , <i>rpl32-trnL+ycf1</i> y ITS, <i>rpl32-trnL</i> , datos morfométricos (13 PC), análisis combinado de ADN (ITS+ <i>PhyC</i> + <i>trnL-F+rpl32-trnL+ycf1</i>) y todos los datos disponibles (ITS+ <i>PhyC</i> + <i>trnL-F+rpl32-trnL+ycf1</i> +datos morfométricos)	70
Figura IV.4.	Resultado del análisis individual de cada región de ADN y su matriz concatenada para especies del complejo <i>Encyclia meliosma</i> . A, filo-genia de ITS; B, <i>PhyC</i> ; C, <i>rpl32-trnL</i> ; D, <i>trnL-F</i> ; E, <i>ycf1</i> ; F, análisis combinado de las cinco regiones de ADN	72
Figura IV.5.	Análisis filogenético del complejo <i>Encyclia meliosma</i> construido uti-lizando Inferencia Bayesiana, con base en datos morfométricos	73
Figura IV.6.	Análisis filogenético del complejo <i>Encyclia meliosma</i> construido uti-lizando toda la nformación disponible (ITS+ <i>PhyC</i> + <i>trnL-F+rpl32-trnL+ycf1</i> +morfometría)	74
Figura V.1.	Cronograma (A) y filomorfoespacio (B) del complejo <i>Encyclia melios-ma</i>	90

- Figura V.2.** Reconstrucción, por variable bioclimática, del clima ancestral del complejo *Encyclia meliosma*. A, temperatura del cuartil más caliente del año (BIO10). B, precipitación en el mes más húmedo del año (BIO13). C, estacionalidad de la precipitación (BIO15). D, precipitación en el cuartil más seco (BIO17). E, precipitación en el cuartil más caliente (BIO18). F, precipitación en el cuartil más frío (BIO19). Los colores indican ancestría común (ver Figura V.1 A) y las líneas punteadas verticales muestran el rango de condiciones que cada especie tolera de acuerdo a su PNO. 93
- Figura V.3.** Análisis de componentes principales filogenético para especies del complejo *Encyclia meliosma* 94
- Figure VI.1.** Floral segments used in this study (dorsal sepal, right petal, and labellum). A–C, shows some of the measures used in the traditional morphometric analysis; D–F, shows the outline and the 39 equally spaced semi-landmarks used in geometric morphometry in the dorsal sepal (D), petal (E), and the 69 used in the labellum (F) 107
- Figure VI.2.** Linear discriminant analysis (LDA) based on the 22 measures taken of MEX and CA groups. Note the separation of the sample 31 (triangle), *Encyclia sp.* 111
- Figure VI.3.** Morphological groups. A–H, MEX (*Encyclia diota*). I–K, CA (*E. insidiosa*). L–T, sample 31 (*E. inopinata*). A, I, L, flower. B, J, M, perianth (J includes labellum). C, N, labellum and column in side view. O, labellum and column in dorsal view. P, labellum and column in ventral view. D, Q, labellum flattened. E, R, column in ventral view. F, S, column in side view. G, T, anther. H, K, habit 112
- Figure VI.4.** Thin-plate spline (TPS) for dorsal sepal (A–C), petal (D–F), and labellum (H–J) of the groups MEX and CA. A, D, and G are the average of all samples used and reference shapes. B, E, and H are the MEX group average shapes compared with references. C, F, and I are the CA group average shapes compared with the reference. . . . 113
- Figure VI.5.** Eigenshape analysis of the dorsal sepal (A), petal (B) and labellum (C) of the groups MEX and CA. 114
- Figure VI.6.** Geographical distribution of morphological groups MEX (*Encyclia diota*), and CA (*E. insidiosa*) 115

Figura VII.1. Medidas vegetativas y florales utilizadas en este estudio. A–C, planta (A), diagrama del perianto aplanado (B) y pseudobulbos (C) de <i>Encyclia candollei</i> . D, labelo de <i>Encyclia hanburyi</i>	136
Figura VII.2. <i>Encyclia aenicta</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado . . .	141
Figura VII.3. Distribución geográfica de <i>Encyclia aenicta</i> y <i>E. halbingeriana</i>	142
Figura VII.4. <i>Encyclia atrorubens</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. K, planta	146
Figura VII.5. Distribución geográfica de <i>Encyclia atrorubens</i>	147
Figura VII.6. <i>Encyclia calderoniae</i> . A, parte de la inflorescencia. B, acercamiento a la flor. C–D, diagramas de las flores en los que se muestra parte de la variación de esta especie.	150
Figura VII.7. Distribución geográfica de las especies del complejo <i>Encyclia candollei</i>	151
Figura VII.8. <i>Encyclia candollei</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista frontal y lateral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista ventral y lateral. H, polinios. I, antera. J, ovario pedicelado. K, planta	155
Figura VII.9. Extremos de variación de <i>Encyclia candollei</i> . A, I, flor. B, J, sépalos y pétalos. C–D, K–N, columna y labelo en diferentes vistas (frontal, lateral, dorsal). E, O, labelo aplanado. F–G, P–Q, columna en vista ventral y lateral. H, antera y polinios	156
Figura VII.10. <i>Encyclia chiapasensis</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista ventral, dorsal y lateral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado	161
Figura VII.11. Distribución geográfica de las especies del complejo <i>Encyclia hanburyi</i>	162
Figura VII.12. Perianto <i>Encyclia contrerasii</i>	164
Figura VII.13. Distribución geográfica de <i>Encyclia contrerasii</i> y <i>E. pollardiana</i>	165
Figura VII.14. <i>Encyclia diota</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista frontal y lateral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista ventral y lateral. H, antera. I, planta. J–K, diagramas de la flor en los que se muestra parte de la variación de esta especie	169
Figura VII.15. Distribución geográfica de las especies del complejo <i>Encyclia diota</i> . .	170

- Figura VII.16.** *Encyclia halbingeriana*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado 173
- Figura VII.17.** *Encyclia hanburyi*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas lateral, dorsal y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinario. J, ovario pedicelado 177
- Figura VII.18.** Parte de la variación floral de *Encyclia hanburyi*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vistas lateral y ventral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista ventral y lateral. H, antera y polinario. I, ovario pedicelado 178
- Figura VII.19.** Parte de la variación floral de *Encyclia hanburyi*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinario. J, ovario pedicelado. K, planta 179
- Figura VII.20.** *Encyclia huertae*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista dorsal y ventral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista lateral y ventral. H, polinios y antera. I, ovario pedicelado. J, planta . . 183
- Figura VII.21.** Comparación morfométrica (rejilla de deformación) entre el labelo de *Encyclia huertae* y *E. spatella* 184
- Figura VII.22.** Distribución geográfica de *Encyclia huertae* y *E. spatella* 184
- Figura VII.23.** *Encyclia incumbens*. A, flor. B, flor en vista lateral. C, sépalos y pétalos. D–F, columna y labelo en vistas frontal, ventral y lateral. G, labelo aplanado. H–I, columna en vista ventral y lateral. J, antera y polinario. K, ovario pedicelado 189
- Figura VII.24.** Extremo de la variación de *Encyclia incumbens*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas frontal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinios. J, ovario pedicelado. K, planta 190
- Figura VII.25.** *Encyclia inopinata*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas lateral, dorsal y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinios. J, ovario pedicelado 195
- Figura VII.26.** Parte de la variación floral de *Encyclia insidiosa*. A–C, flores. D–E, diagramas de la flor en los que se muestra parte de la variación de esta especie 197

Figura VII.27. Tipo de <i>Encyclia insidiosa</i> . La muestra ha sido dividida en dos partes, una delimitada por líneas negras que corresponde a <i>Epidendrum (Encyclia) atrorubens</i> y otra delimitada en rojo que corresponde a <i>Epidendrum (Encyclia) insidiosum</i>	199
Figura VII.28. <i>Encyclia meliosma</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C, columna y labelo en vista dorsal. D, labelo aplanado. E–F, columna en vista lateral y ventral. G, polinios y antera. H, planta	202
Figura VII.29. Comparación morfométrica (rejilla de deformación) entre el labelo de <i>Encyclia meliosma</i> y <i>E. rzedowskiana</i>	204
Figura VII.30. Distribución geográfica de <i>Encyclia meliosma</i> y <i>E. rzedowskiana</i>	204
Figura VII.31. <i>Encyclia oestlundii</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista dorsal y lateral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista lateral y ventral. H, polinios y antera	208
Figura VII.32. Distribución geográfica de <i>Encyclia oestlundii</i>	209
Figura VII.33. <i>Encyclia pollardiana</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado	212
Figura VII.34. <i>Encyclia rzedowskiana</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. K, planta	216
Figura VII.35. <i>Encyclia selligera</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas lateral, dorsal y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinarios. J, ovario pedicelado. K, planta	220
Figura VII.36. <i>Encyclia spatella</i> . A, flor. B, perianto.	223
Figura VII.37. <i>Encyclia suaveolens</i> . A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. K, planta	227
Figura VII.38. Distribución geográfica de <i>Encyclia suaveolens</i>	228

ÍNDICE DE CUADROS

PÁGINA

Cuadro I.1.	Información de secuencias de nucleótidos disponibles para <i>Encyclia</i> en GenBank.	4
Table II.1.	Comparison of <i>Alamania</i> , <i>Amoana kienastii</i> , <i>Encyclia</i> , and <i>Oestlundia</i>	17
Cuadro III.1.	Cebadores utilizados en este estudio	34
Cuadro III.2.	Número de secuencias de ADN y características de los alineamientos utilizados en este estudio.	39
Cuadro III.3.	Resultados de la prueba ILD para matrices de diferentes regiones de ADN de <i>Encyclia</i>	40
Cuadro III.4.	Estadísticos asociados al análisis de Máxima Parsimonia para matrices de secuencias de ADN de varias regiones del genoma de <i>Encyclia</i>	45
Cuadro III.5.	Tiempos de divergencia para <i>Encyclia</i> y otros miembros de las Orchidaceae.	46
Cuadro IV.1.	Eigenvalores para los componentes principales del análisis de eigenshape del labelo de las especies del complejo <i>E. meliosma</i> y dos grupos externos.	68
Cuadro IV.2.	Número de secuencias de ADN y características de los alineamientos utilizados en este estudio.	71
Cuadro V.1.	Traslape de nicho climático entre especies del complejo <i>Encyclia meliosma</i>	92
Cuadro V.2.	Equivalencia de nicho entre especies del complejo <i>E. meliosma</i>	92
Table VI.1.	Mean and standard deviation of a series of measures of vegetative and floral characters of the morphological groups MEX and CA	110
Cuadro VII.1.	Clados de <i>Encyclia</i> endémicos de Megaméxico III, complejos de especies y algunos caracteres distintivos	129
Cuadro VII.2.	Medidas y fórmulas utilizadas en este estudio	133

LISTA DE ABREVIATURAS

AIC	Criterio de Información de Akaike
AUC	Área bajo la curva
BIC	Criterio de Información Bayesiana
BIO10	Temperatura del cuartil más caliente del año
BIO13	Precipitación en el mes más húmedo del año
BIO15	Estacionalidad de la precipitación
BIO17	Precipitación en el cuartil más seco
BIO18	Precipitación en el cuartil más caliente
BIO19	Precipitación en el cuartil más frío
CA	Grupo Centroamericano
CF	Información de componentes normalizado
CI	Índice de consistencia
DT	Teoría de Decisión
EB	Modelo Early-burst
ePCA	Análisis de eigenshape
FB	Factor Bayes
IB	Inferencia Bayesiana
ILD	Índice de Diferencia de Longitud
Iss	Índice de saturación
Iss.cAsym	Índice de saturación asumiendo topologías asimétricas
Iss.cSym	Índice de saturación asumiendo topologías simétricas
ITS	Espaciadores internos transcritos
LDA	Análisis Linear Discriminante
m	Metros
Ma	Millones de años
MANOVA	Análisis Multivariado de Varianza
MDS	Escalado Multidimensional
MEX	Grupo Mexicano
min	Minutos
ML	Máxima Verosimilitud
mM	Milimolar
MP	Análisis de Máxima parsimonia
MRCA	Ancestro común más reciente
OU	Modelo Ornstein-Uhlenbeck
PCA	Análisis de Componentes Principales
<i>PhyC</i>	Fitocromo C
PIC	Caracteres filogenéticamente informativos

PNO	Perfiles de ocupación de nichos predichos
PP	Probabilidad posterior
pPCA	Análisis de componentes principales filogenético
<i>r</i>	Tasa de diversificación neta
RI	Índice de retención
ROC	Gráfico receptor de características de funcionamiento
<i>rpl32-trnL</i>	Espaciador intergénico <i>rpl32-trnL</i>
TPS	Thin-plate spline
<i>trnL-F</i>	Espaciador intergénico <i>trnL-F</i>
<i>ycf1</i>	Proteína hipotética Ycf1
°C	Grados Celsius
ϵ	Tasa de extinción relativa
μg	Microgramos
μL	Microlitros

RESUMEN

Encyclia es un género de Laeliinae (Orchidaceae) con más de 150 especies, distribuidas en ecosistemas estacionalmente secos desde el norte de Argentina hasta Florida en Estados Unidos. A lo largo de su historia, *Encyclia* ha sido objeto de numerosos cambios taxonómicos, de los que se derivan géneros como *Oestlundia*, *Prosthechea*, *Amoana*, entre otros; el último de ellos propuesto durante el desarrollo de este trabajo. Evolutivamente *Encyclia* es interesante por razones que incluyen la poca variación vegetativa interespecífica, mientras que hay una importante divergencia floral. Sin embargo, el número de especies del género y su amplia distribución, hacen que sea poco factible estudiarlo, en un tiempo razonable, en su totalidad. Por ello se propone una estrategia de tres pasos: (i) La creación de una hipótesis filogenética para *Encyclia*. (ii) Utilizar la información generada para hacer una selección de grupos monofiléticos que puedan ser estudiados a detalle. (iii) Elucidar con la mayor precisión posible las relaciones filogenéticas y patrones evolutivos del grupo seleccionado. Con base en un análisis que incluye más de 50 especies y tres regiones del genoma (*rpl32-trnL*, *ycf1* e ITS), se encontró que con la exclusión de *Oestlundia*, *Prosthechea* y *Amoana*, *Encyclia* es un género monofilético. Es posible que este género surgiera en Mesoamérica hace ca. 11.6 millones de años. También se encontró que la diversidad del género, en Megaméxico, no está aleatoriamente distribuida. A partir de esta filogenia se seleccionó como modelo al complejo *E. meliosma*. Para este complejo se elucidó su filogenia utilizando cinco regiones del genoma (*rpl32-trnL*, *trnL-F*, *ycf1*, ITS y *PhyC*). Sin embargo, esta información no generó una filogenia robusta. Por ello se probó la utilidad de la forma (morfometría geométrica), pues hay pocos caracteres morfológicos discretos útiles. Se encontró que la información morfométrica puede ayudar a establecer una hipótesis filogenética robusta. Además se observó que las especies con lóbulos laterales del labelo parcialmente fusionados con el lóbulo central, podrían ser los linajes más derivados. Posteriormente se analizó si existe alguna relación entre la evolución de la forma del labelo (FL) y del nicho climático (NC) en este complejo. Se encontró que la evolución de la FL sigue un modelo browniano y no está acoplada a la evolución del NC. Aunque no hay una relación directa entre la evolución de la FL y el NC, los resultados sugieren que la diversificación del complejo podría haber sido promovida por ambos, aunque en momentos distintos de la historia evolutiva. Por otro lado, se aborda el problema de la delimitación de taxa muy similares morfológicamente utilizando herramientas morfométricas y como caso de estudio a *Encyclia diota*. Se encontró que la forma es una importante fuente de información que puede apoyar o no la separación de taxa. Como consecuencia se propone modificar la circunscripción de *Encyclia diota*, restituir a *E. insidiosa* y se describe a *E. inopinata*. Finalmente se presenta un tratamiento taxonómico para las especies del clado Costa Pacífica de Megaméxico. Se proporciona una clave, descripciones e ilustraciones para las 20 especies incluidas.

ABSTRACT

Encyclia is a genus of Laeliinae (Orchidaceae) with more than 150 species, distributed in seasonally dry ecosystems from northern Argentina to Florida in the United States. Throughout its history *Encyclia* has undergone numerous taxonomic changes, from which genera such as *Oestlundia*, *Prosthechea*, *Amoana*, among others, have been segregated; the last of them was proposed during the development of this work. Evolutionarily, *Encyclia* is interesting for reasons that include the little vegetative interspecific variation, while there is an important floral divergence. However, the number of species of the genus and its broad distribution make it unfeasible to study it in its entirety within a reasonable time. Therefore, a three-step strategy is proposed: (i) The creation of a phylogenetic hypothesis for *Encyclia*. (ii) Using the information generated to make a selection of monophyletic groups that can be studied in detail. (iii) Elucidate with greater precision possible the phylogenetic relationships and evolutionary patterns of the selected group. Based on an analysis that includes more than 50 species and three regions of the genome (*rpl32-trnL*, *ycf1* and ITS), it was found that, with the exclusion of *Oestlundia*, *Prosthechea*, and *Amoana*, *Encyclia* is a monophyletic genus. It is possible that this genus originated in Central America ca. 11.6 million of years before the present. Also, it was found that the diversity of the genus, in Megamexico, is not randomly distributed. From this phylogeny, the complex *E. meliosma* was selected as a model. For this complex the phylogeny was elucidated using five genomic regions (*rpl32-trnL*, *trnL-F*, *ycf1*, ITS and *PhyC*). However, this information did not generate a robust phylogeny. For this reason the utility of the shape (geometric morphometry) was tested, as there are few discrete morphological useful characters. It was found that morphometric information can help establish a robust phylogenetic hypothesis. In addition, it was observed that species with lateral lobes of the labellum partially fused with the central lobe could be the most derived lineages. Subsequently, any relationship between the evolution of the shape of the lip (FL) and climate niche (NC) in this complex was evaluated. It was found that the evolution of FL follows a brownian model and is not coupled to the evolution of NC. Although there is no direct relationship between the evolution of the FL and the NC, the results suggest that diversification of the complex could have been promoted by both, although at different points along the evolutionary history. On the other hand, the problem of delimitation of taxa that are very similar morphologically was addressed using morphometric tools and *Encyclia diota* as a case study. It was found that the shape is an important source of information that may or may not support the separation of taxa. As result, the modification of the circumscription of *Encyclia diota*, the restoration of *E. insidiosa*, and the description of *E. inopinata* were proposed. Finally, a taxonomic treatment for species of the clade Costa Pacifica de Megamexico is presented. A key, descriptions and illustrations for the 20 species are provided.

INTRODUCCIÓN

Encyclia fue descrito por William Jackson Hooker (1828) con base en una planta cultivada por Arnold Harrison, que fue colectada en los alrededores de Río de Janeiro (Brasil) y llevada a Inglaterra por su hermano William Harrison. La planta recibió el nombre de *Encyclia viridiflora* Hook. Desde entonces, se han descrito más de 150 especies. Las especies de este género crecen preferentemente en ecosistemas estacionalmente secos, desde el norte de Argentina hasta Florida en Estados Unidos de América (Figura I.1; van den Berg y Carnevali, 2005). Usualmente se les encuentra en altitudes inferiores a los 1200 m; aunque algunas especies, tales como *Encyclia tuerckheimii* Schltr., llegan hasta alrededor de los 2500 m (van den Berg y Carnevali, 2005).

A lo largo de su historia, *Encyclia* ha sido objeto de numerosos cambios taxonómicos que hacen el manejo de su nomenclatura una tarea difícil. Algunos de los cambios más importantes durante el siglo XIX y principios del siglo XX son la inclusión por Lindley (1841) de *Encyclia* dentro de *Epidendrum* L. como la sección *Encyclium*. Otros momentos relevantes son los intentos de restablecer esta sección como un género por Rudolf Schlechter (1920, 1918a,b, 1914). En la Figura I.2 se aprecian los cambios de circunscripción de *Encyclia* y algunos de los estudios más representativos tanto para el género como para la subtribu Laeliinae.

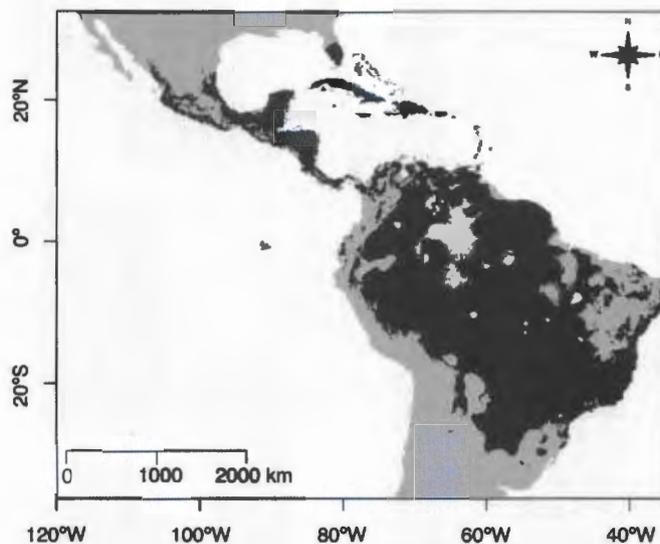


Figura I.1. Distribución potencial de *Encyclia* modelada mediante maxent a partir de especímenes depositados en los herbarios AMES, AMO, CAY, CICY, CIQR, ENCB, F, FCME, IBUG, INB, JBL, MEXU, MO, NY, OAX, QMEX, SERO, UAMIZ, UCAM, USF, TEFH, VEN, XAL. Las áreas en gris oscuro corresponden a la distribución potencial del género.

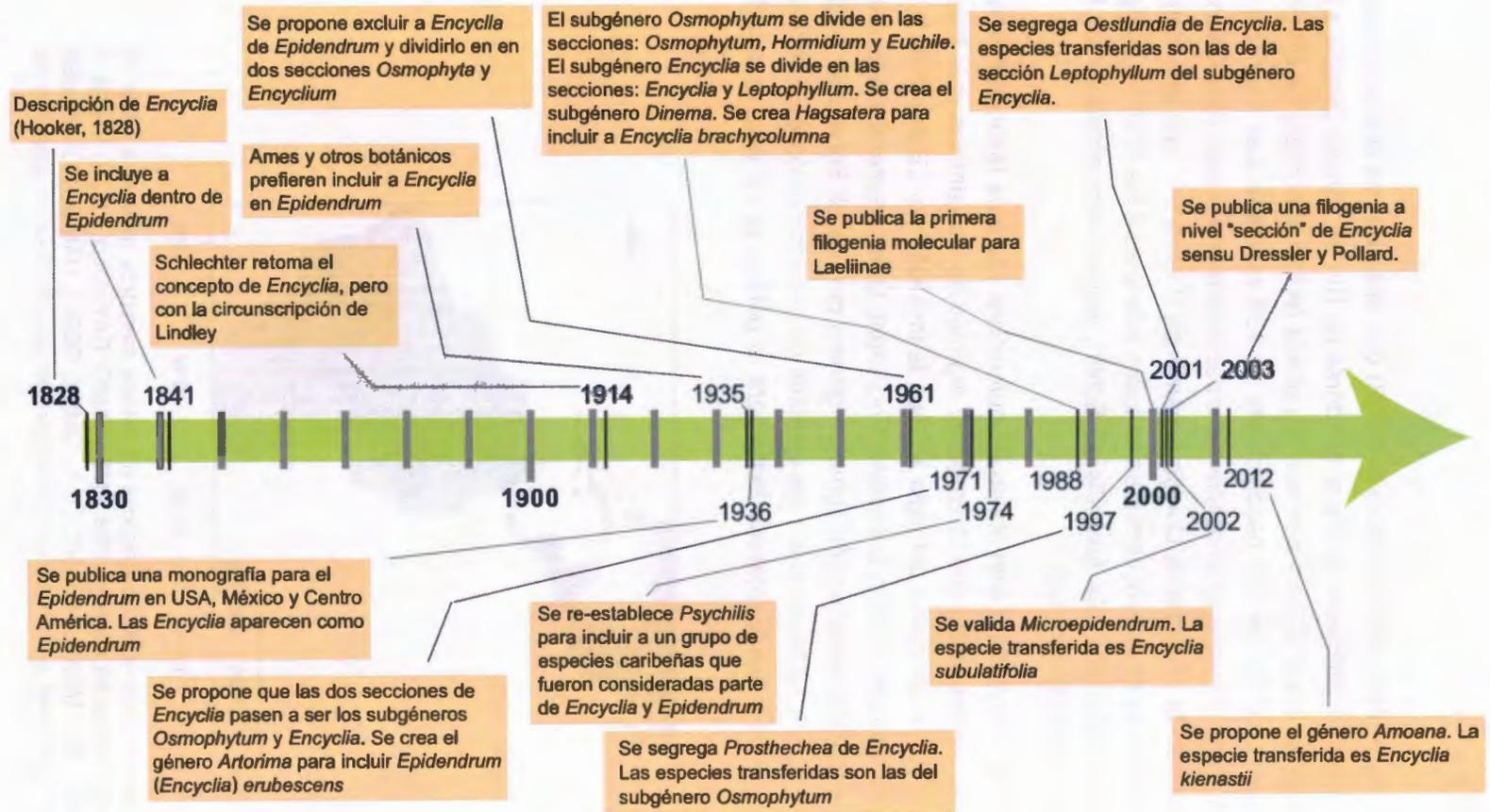


Figura I.2. Aproximación cronológica a la historia nomenclatural de *Encyclia* y otros acontecimientos importantes para el género. Para más información sobre cada evento puede consultar las siguientes referencias: Hooker (1828); Lindley (1841); Schlechter (1920, 1919, 1918b,a, 1914); Ames *et al.* (1936, 1935); Dressler y Pollard (1974, 1971); Dressler (1961); Saulea (1988); Withner (1998); Higgins (1997); van den Berg *et al.* (2000); Higgins *et al.* (2003); Higgins (2002, 2001); van den Berg y Chase (2004); van den Berg y Carnevali (2005); Leopardi *et al.* (2012).

La información disponible para *Encyclia* en la literatura es dispersa. Al hacer una revisión preliminar de la nomenclatura del género se encuentra que está integrado por más de 150 especies aceptadas. Sin embargo, aunque se ha avanzado mucho en los últimos años, aún es posible encontrar ambigüedades nomenclaturales. Por mencionar un caso, los límites entre *Encyclia meliosma* (Rchb. f.) Schltr. y especies afines como *Encyclia rzedowskiana* Soto Arenas y *E. huertae* Soto Arenas & Jiménez no son muy claros (Soto, 2002). Por lo que una de las metas de este trabajo es definir con claridad los límites de las especies incluidas en el tratamiento taxonómico, así como aclarar su sinonimia.

Desde el punto de vista de la historia natural y evolución, diversas fuentes de información han sido exploradas en las últimas décadas para *Encyclia*, tales como la anatómica y la citológica. Hay datos sobre la anatomía foliar de ca. 23 especies de *Encyclia* (Pires *et al.*, 2003; Carnevali y Ramírez, 1987; Abreu y Peña, 1982; Baker, 1972); también, en algunos trabajos se ha explorado la anatomía de la raíz (Porembski y Barthlott, 1988; Pridgeon *et al.*, 1983). En varias referencias también se hace alusión a características anatómicas generales de unas pocas especies del género (Stern y Carlswald, 2009; Pires *et al.*, 2003; Freudenstein, 2001); sin embargo, la información presentada en éstos últimos es mínima. Sobre la información citológica, a partir de los conteos de dos especies (*Encyclia cordigera* (Kunth) Dressler y *E. tampensis* (Lindl.) Small) se ha propuesto que el número cromosómico probable para el género es $2n=40$ (Medeiros, 2009; van den Berg y Carnevali, 2005); si bien este carácter podría ser filogenéticamente informativo, ha sido muy poco explorado.

Se ha avanzado mucho en el conocimiento de la filogenia de la familia Orchidaceae (Cameron, 2007), de la subfamilia Epidendroideae (van den Berg *et al.*, 2005), tribu Epidendreae (van den Berg *et al.*, 2005), lo mismo que para la subtribu Laeliinae (van den Berg *et al.*, 2009, 2000), pero el grado de avance no es igual a nivel genérico. En *Encyclia*, las secuencias disponibles de distintas regiones del genoma en GenBank (Benson *et al.*, 2013), son para alrededor de 21 especies (14 % del género). La mayoría de estas secuencias han sido publicadas para *matK* e ITS (Cuadro I.1). Aunque esta información no es suficiente para establecer un marco filogenético de trabajo para un género de más de 150 especies, si es un buen punto de partida para poder generar la información necesaria con estos fines, debido a que sugiere regiones que podrían tener señal filogenética a nivel género. Algunas de estas regiones son exploradas en el capítulo III, donde se propone una filogenia para *Encyclia*, para cumplir uno de los objetivos de este estudio.

Considerando la información disponible para *Encyclia*, así como su tamaño y área de distribución, la estrategia utilizada en este trabajo está dividida en tres pasos: (i) La creación de una hipótesis filogenética robusta para *Encyclia*. (ii) Utilizar la información generada para hacer una selección de grupos monofiléticos que puedan ser estudiados a detalle. (iii)

Cuadro I.1. Información de secuencias de nucleótidos disponibles para *Encyclia* en GenBank.

Región	# aprox. de secuencias	Referencia
<i>matK</i>	26	Neubig <i>et al.</i> (2009); Lahaye <i>et al.</i> (2008); Higgins <i>et al.</i> (2003)
ITS	19	van den Berg <i>et al.</i> (2009, 2000); Higgins <i>et al.</i> (2003)
<i>trnL-F</i>	13	van den Berg <i>et al.</i> (2009); Higgins <i>et al.</i> (2003)
<i>trnK-matK</i>	02	van den Berg <i>et al.</i> (2009), Górnjak y Szlachetko (no publicado)
<i>accD</i>	02	Lahaye <i>et al.</i> (2008)
<i>psbA-trnH</i>	02	Lahaye <i>et al.</i> (2008)
<i>ndhJ</i>	02	Lahaye <i>et al.</i> (2008)
<i>rpoB</i>	02	Lahaye <i>et al.</i> (2008)
<i>rpoC1</i>	02	Lahaye <i>et al.</i> (2008)
<i>ycf1</i>	01	Neubig <i>et al.</i> (2009)
<i>rbcl</i>	01	van den Berg <i>et al.</i> (2005)
<i>ndhF</i>	01	Neyland y Urbatsch (1996)
<i>Xdh</i>	01	Górnjak <i>et al.</i> (2010)

Elucidar con la mayor precisión posible las relaciones filogenéticas y patrones evolutivos del grupo seleccionado.

En el primer paso se prefiere iniciar con la información contenida en secuencias de ADN debido a que la revisión morfológica preliminar indica que *Encyclia* es muy poco variable vegetativamente. Además, aunque a nivel floral hay mucha variación, las observaciones preliminares también sugieren mucha homoplasia. Una forma de crear una hipótesis filogenética robusta a nivel genérico es utilizar el mayor número de especies que sea posible. En este trabajo se considera que incluir más del 30 % de las especies descritas, involucrando en la medida de lo posible la variación morfológica y el rango geográfico y ecológico del género, puede resultar en un muestreo representativo. En esta primera fase se usan pocas regiones del genoma, tanto nuclear (ITS) como del cloroplasto (*rpl32-trnL*, *ycf1*); además aquellas especies que sean muy variables o de muy amplia distribución deberían estar representadas por más de una muestra.

El segundo paso consiste en utilizar la hipótesis filogenética para identificar y seleccionar los grupos monofiléticos que podrían ser estudiados a detalle. Debido a razones de tiempo, logísticas, entre otras, no es posible abordar a *Encyclia* en toda su distribución geográfica. Por ello, este estudio se restringirá a una selección de grupos monofiléticos en los que la mayoría de las especies este en el área definida por Rzedowski (1991) como Megaméxico III. Esta región biogeográfica comprende a todo el territorio de los Estados Unidos Mexicanos

e incluye hacia el norte las porciones de los desiertos de Chihuahua, Sonora y Tamaulipas que están en los Estados Unidos de América; mientras que, hacia el sur incluye al territorio de Belice, Honduras, Guatemala, El Salvador y el norte de Nicaragua.

En el tercer paso, se analiza a detalle el grupo monofilético seleccionado. En este paso se aumenta el número de fuentes de evidencia utilizadas (se incluyen más regiones del ADN, caracteres morfológicos, entre otros), para así crear una sinergia que logre la resolución de las relaciones del grupo monofilético seleccionado y la elucidación de sus patrones macroevolutivos.

HIPÓTESIS

Una ecorregión es una unidad grande (agua o tierra) conformada por un conjunto distintivo de especies, comunidades y condiciones ambientales (Olson *et al.*, 2001). La revisión de las áreas de distribución geográfica de las especies, sugiere que la mayoría de éstas son de distribución restringida (sólo una ecorregión, como el Bosque Seco del Pacífico Meridional) y muy pocas tienen una distribución amplia (tres o más ecorregiones). Por otro lado, accidentes geográficos, tales como la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico Transversal, el Istmo de Tehuantepec, la región de los lagos en Nicaragua, el Istmo de Panamá, la Cordillera de los Andes, entre otras, parecen ser barreras efectivas a la distribución de las especies de *Encyclia*. En función de lo anterior se pueden postular las siguientes hipótesis:

1. La mayoría de las especies de *Encyclia* se caracteriza por una distribución geográfica restringida a una ecorregión. A partir de esto se propone que las relaciones filogenéticas dentro del género deben estar marcadas por un fuerte componente biogeográfico. Así, las especies que crecen en una ecorregión, deben constituir grupos monofiléticos con las otras especies de *Encyclia* que están en la misma ecorregión o en ecorregiones vecinas.
2. Si las relaciones filogenéticas de *Encyclia* están marcadas por un fuerte componente biogeográfico, entonces las especies que conformen grupos monofiléticos deben poseer caracteres distintivos ya sea a nivel vegetativo o floral y esta variación debe estar organizada geográficamente.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Las preguntas que se desean responder en este trabajo son:

- ¿Están las relaciones filogenéticas de las especies de *Encyclia* (en general) y las de Megaméxico III (en particular) correlacionadas geográficamente? En otras palabras, ¿estarán restringidos biogeográficamente los clados que se recuperen del análisis filogenético?
- ¿Es la morfología vegetativa mejor predictor de las relaciones filogenéticas en *Encyclia* que la morfología floral, tradicionalmente usada en la taxonomía de la familia? Esto parece ser la regla que ha emergido en las filogenias en las Orchidaceae (v.g. Scopece *et al.*, 2010).
- Algunos grupos de especies (complejos) restringidos a Megaméxico III (v.g. complejo *Encyclia meliosma*, complejo *E. candollei* y complejo *E. adenocarpon*) poseen mucha similitud en caracteres florales y vegetativos. ¿Serán éstos complejos de especies grupos monofiléticos?

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar la sistemática y filogenia del género *Encyclia*, con énfasis en las especies circunscritas a Megaméxico III, utilizando evidencias morfológicas y moleculares.

Objetivos específicos

1. Corroborar la monofilia de *Encyclia* utilizando evidencias morfológicas y moleculares.
2. Elaborar una filogenia para el género *Encyclia* utilizando una región nuclear (ITS) y dos regiones de cloroplasto (*rpl32-trnL* e *ycf1*).
3. Analizar la filogenia de una selección de grupos monofiléticos de *Encyclia*, utilizando caracteres morfológicos y cinco regiones del genoma; dos nucleares (ITS y *PhyC*) y tres de cloroplasto (*rpl32-trnL*, *trnL-trnF* e *ycf1*).
4. Analizar la evolución de caracteres morfológicos selectos en el género *Encyclia*, con énfasis en Megaméxico III.
5. Elaborar el tratamiento taxonómico para las especies que componen el grupo monofilético seleccionado.

ESTRUCTURA DE ESTE TRABAJO

Los resultados de este trabajo se presentan en ocho capítulos, en los que se abordan distintos tópicos que van desde la monofilia de *Encyclia* hasta la utilidad de herramientas morfométricas en la delimitación de especies. En este sentido, en el capítulo II se restringe el concepto *Encyclia* al proponer la exclusión de *Encyclia kienastii* a un género propio (*Amoana*). Además en este capítulo se exponen las características que distinguen a *Encyclia* de otros géneros relacionados.

En el capítulo III se presenta un análisis filogenético que incluye más de 50 especies del género basado en tres regiones de ADN (dos de cloroplasto y una de núcleo). Los resultados sugieren que *Encyclia* es un género de origen mesoamericano. Se identifican algunos grupos monofiléticos, como por ejemplo el "Costa Pacífica de Megaméxico" compuesto por los complejos *E. meliosma*, *E. candollei* y *E. hanburyi*. Otros resultados interesantes de este capítulo son la marcada inconsistencia entre la información de las regiones de cloroplasto y la de núcleo, especialmente en la posición del complejo *Encyclia adenocarpon*. Además, con base en una calibración indirecta se estimó que el género tiene alrededor de 11.6 Ma, por lo que su diversificación podría coincidir con los cambios climáticos que iniciaron a mediados del Mioceno y se hicieron más pronunciados durante el Pleistoceno.

En el capítulo IV se elucida la filogenia del complejo *Encyclia meliosma* utilizando cinco regiones de ADN (tres de cloroplasto y dos de núcleo) e información morfométrica (forma del labelo). Se encontró que si bien la información morfométrica por si sola no es suficiente para establecer de manera confiable las relaciones filogenéticas, si puede ayudar establecer una hipótesis robusta. Además se encontró, que existe una tendencia a que las especies que tienen el labelo con lóbulos parcialmente fusionados con el lóbulo central podrían ser los linajes más derivados.

En el capítulo V se estudia la relación entre la evolución de la forma del labelo y el nicho climático en el complejo *Encyclia meliosma*. Se encontró que la evolución del labelo sigue un modelo browniano y no está acoplada con el nicho climático, no obstante los tiempos de diversificación de las especies (ca. 5.6 Ma para el complejo y 2.5 Ma para las especies más derivadas) coinciden con los tiempos estimados para los cambios climáticos del Pleistoceno. Aunque no hay una relación directa entre la evolución de la forma del labelo y el nicho climático, los resultados sugieren que la diversificación del complejo podría haber sido promovida por ambos, aunque en momentos distintos de la historia evolutiva.

En el capítulo VI se aborda el problema de la delimitación de taxa muy similares morfológicamente utilizando herramientas morfométricas y el caso de estudio fue *Encyclia diota*. Se

encontró que la forma es una fuente importante de información taxonómica que puede apoyar o no la separación de taxa. Para el caso particular de *Encyclia diota*, se encontró que la circunscripción de esta especie involucra a tres entidades, esto es a (i) *E. diota* s.s., que es una especie que se distribuye desde el Istmo de Tehuantepec (en Oaxaca, México) hasta el norte de Guatemala. (ii) *Encyclia insidiosa* una especie que está desde el sur de Guatemala hasta el norte de Nicaragua. (iii) *Encyclia inopinata* una especie no descrita endémica de la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur (México).

En el capítulo VII se presenta el tratamiento taxonómico para las 20 especies que conforman el clado “Costa Pacífica de Megaméxico” excluyendo al complejo *E. adenocarpon* debido a su posición filogenética inconstante. En este capítulo se presentan claves, descripciones amplias e ilustraciones que permite distinguir a las especies incluidas. Finalmente en el VIII se ponen en el contexto del género los resultados presentados en los capítulos II–VII y se discuten los patrones macroevolutivos que fueron identificados.

BIBLIOGRAFÍA

- Abreu, C. y C. Peña (1982). *Estudio Anatómico de la Hoja y Tallo de Especies de Orquídeas que Habitan en Ambiente de Bosque Seco*. Universidad Católica Andrés Bello, Caracas, Venezuela.
- Ames, O., F. T. Hubbard y C. Schweinfurth (1935). *Estudies in Epidendrum*. Botanical Museum Leaflets Harvard University, 3: 61–76.
- Ames, O., F. T. Hubbard y C. Schweinfurth (1936). *The Genus Epidendrum in the United States and Middle America*. Botanical Museum, Cambridge, U.S.A.
- Baker, R. (1972). *Foliar Anatomy of the Laeliinae (Orchidaceae)*. Tesis de Doctorado, Washington University, St. Louis, U.S.A.
- Benson, D. A., M. Cavanaugh, K. Clark, I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell y E. W. Sayers (2013). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 41: D36–D42.
- Cameron, K. M. (2007). Molecular phylogenetics of Orchidaceae: The first decade of DNA sequencing. En: *Orchid Biology. Reviews and Perspectives IX*, Cameron, K. M., J. Arditto y T. Kull (eds.). New York Botanical Garden Press, New York, U.S.A., pp. 163–200.
- Carnevali, G. y I. M. Ramírez (1987). *Revisión del Género Encyclia Hooker (Orchidaceae) para Venezuela*. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

- Dressler, R. L. (1961). A reconsideration of *Encyclia* (Orchidaceae). *Brittonia*, 13: 253–266.
- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1971). Nomenclatural notes on the Orchidaceae - IV. *Phytologia*, 21: 433–439.
- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1974). *The Genus Encyclia in Mexico*. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., México D.F., México.
- Freudenstein, J. (2001). A systematic study of endothelial thickenings in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*, 78: 766–781.
- Górniak, M., O. Paun y M. Chase (2010). Phylogenetic relationships within Orchidaceae based on a low-copy nuclear coding gene, *Xdh*: Congruence with organellar and nuclear ribosomal DNA results. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56: 784–795.
- Hágsater, E. (1982). *Encyclia kienastii*, una especie en peligro. *Orquidea (Méx.)*, 8: 355–362.
- Higgins, W. (1997). A reconsideration of the genus *Prosthechea* (Orchidaceae). *Phytologia*, 82: 370–383.
- Higgins, W. (2001). *Oestlundia*: A new genus of Orchidaceae in Laeliinae. *Selbyana*, 22: 1–4.
- Higgins, W. (2002). Validation of *Microepidendrum* (Orchidaceae: Laeliinae). *Acta Botánica Mexicana*, 60: 19–24.
- Higgins, W., C. van den Berg y M. Whitten (2003). A combined molecular phylogeny of *Encyclia* (Orchidaceae) and relationships within Laeliinae. *Selbyana*, 24: 165–179.
- Hooker, W. J. (1828). *Encyclia viridiflora*. *Botanical Magazine*, 55: pl. 2831.
- Lahaye, R., M. van der Bank, D. Bogarin, J. Warner, F. Pupulin, G. Gigot, O. Maurin, S. Duttoit, T. Barraclough y V. Savoleinen (2008). DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 2923–2928.
- Leopardi, C. L., G. Carnevali y G. A. Romero-González (2012). *Amoana* (Orchidaceae, Laeliinae), a new genus and species from Mexico. *Phytotaxa*, 65: 23–45.
- Lindley, J. (1841). Notes upon the genus *Epidendrum*. *The Journal of Botany*, 3: 81–90.
- Medeiros, F. (2009). *Varição Numérica e Evolução Cariotípica em Epidendrum L. (Orchidaceae: Epidendroide)*. Tesis de Maestría, Universidade Federal da Paraíba, Paraíba, Brasil.

- Neubig, K., M. Whitten, Carlsward, M. Blanco, L. Endara, N. Williams y M. Moore (2009). Phylogenetic utility of *ycf1* in orchids: a plastid gene more variable than *matK*. *Plant Systematics and Evolution*, 277: 75–84.
- Neyland, R. y L. Urbatsch (1996). Phylogeny of subfamily Epidendroideae (Orchidaceae) inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences. *American Journal of Botany*, 83: 1195–1206.
- Olson, D., E. Dinerstein, E. Wikramanayake, N. Burgess, G. Powell, E. Underwood, J. D'amico, I. Itoua, H. Strand, J. Morrison, C. Loucks, T. Allnutt, T. Ricketts, Y. Kura, J. Lamoreux, W. Wettengel, P. Hedao y K. Kassem (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience*, 51: 933–938.
- Pires, M., J. Semir, G. Pinna y L. Felix (2003). Taxonomic separation of genera *Prosthechea* and *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) using leaf and root anatomical features. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 143: 293–303.
- Porembski, S. y W. Barthlott (1988). Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nordic Journal of Botany*, 8: 117–137.
- Pridgeon, A., W. Stern y D. Benzing (1983). Tilosomes in roots of Orchidaceae: Morphology and systematic occurrence. *American Journal of Botany*, 70: 1365–1377.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47–64.
- Sauleda, R. P. (1988). A revision of the genus *Psychilis* Rafinisque (Orchidaceae). *Phytologia*, 65: 1–33.
- Schlechter, R. (1914). 201. *Encyclia* Hook. In *Die Orchideen: ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung. Handbuch für Orchideenliebhaber, Züchter und Botaniker*. P. Parey, Berlin, Alemania, pp. 207–212.
- Schlechter, R. (1918a). III. Orchidaceae novae, in caldariis Horti Dahlemensis cultae. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem*, 7: 268–280.
- Schlechter, R. (1918b). Kritische Aufzählung der bisher aus Zentral-Amerika bekanntgewordenen Orchidaceen. Beihefte zum Botanischem Centralblatt. Original Arbeiten, Kassel, 36: 321–520.
- Schlechter, R. (1919). Die Orchideen der südamerikanischen Kordillerenstaaten I. Venezuela. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*. Beihefte, VI: 1–100.

- Schlechter, R. (1920). Die Orchideen der südamerikanischen Kordillerenstaaten II. Colombia. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte., VII: 1–301.
- Scopece, G., S. Cozzolino y R. M. Bateman (2010). Just what is a genus? Comparing levels of potzygotic isolation to test alternative taxonomic hypothesis in Orchidaceae subtribe Orchidinae. *Taxon*, 69: 1754–1764.
- Soto, M. (2002). *Encyclia meliosma* (Rchb. f.) Schltr. *Icones Orchidacearum*, 5-6: Plate 563.
- Stern, W. y B. S. Carlsward (2009). Comparative vegetative anatomy and systematics of Laeliinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160: 21–41.
- van den Berg, C. y G. Carnevali (2005). *Encyclia* Hook. En: *Genera Orchidacearum*, Pridgeon, A., P. Cribb, M. Chase y F. Rasmussen (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 232–236.
- van den Berg, C. y M. Chase (2004). A chronological view of Laeliinae taxonomic history. *Orchid Digest*, 68: 226–230.
- van den Berg, C., D. H. Goldman, J. V. Freudenstein, A. M. Pridgeon, K. M. Cameron y M. W. Chase (2005). An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and recircumscriptions of Epidendreae and Arethusae (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 92: 613–624.
- van den Berg, C., W. Higgins, R. L. Dressler, M. Whitten, M. A. Soto-Arenas y M. Chase (2009). A phylogenetic study of Laeliinae (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany*, 104: 417–430.
- van den Berg, C., W. Higgins, R. L. Dressler, M. Whitten, M. A. Soto-Arenas, A. Culham y M. Chase (2000). A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana*, 15: 96–114.
- Withner, C. (1998). *The Cattleyas and Their Relatives, vol. V: Brassavola, Encyclia, and Other Genera of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, U.S.A.

RE-DEFINIENDO *ENCYCLIA* HOOK. (ORCHIDACEAE, LAELIINAE): LA SEGREGACIÓN DE *ENCYCLIA KIENASTII* A UN NUEVO GÉ- NERO, *AMOANA*¹

ABSTRACT

Encyclia is monophyletic after removal of a number of species to *Euchile*, *Microepidendrum*, *Oestlundia*, and *Prosthechea*. However, phylogenetic analysis using DNA sequences indicated that *Encyclia kienastii* belongs to a separate, strongly supported sister group of *Alamania*, from which it differs markedly in vegetative and floral morphology. Here we transfer *Encyclia kienastii* to a new genus, *Amoana*. It is easily distinguished from other genera of Laeliinae by the following combination of characters: pseudobulbs narrowly cylindrical, leaves lanceolate, callus with two conspicuous, divergent, digitiform processes at the base of the midlobe of the labellum, and column reflexed in the middle. We also propose a second species in the genus, *Amoana latipetala*, which is easy to distinguish from *A. kienastii* because of its much wider sepals and petals. *Amoana* is endemic to intermediate elevations in south-central Mexico. A key to the species of the genus is presented. The conservation status of the two species is assessed using the IUCN and MER criteria.

KEY WORDS: *Alamania*, *Amoana latipetala*, *Encyclia*, *Encyclia kienastii*, Mexican orchids, Oaxaca, IUCN, MER.

RESUMEN

Encyclia es monofilética luego de la exclusión de un grupo de especies que ahora son referidas a los géneros *Euchile*, *Microepidendrum*, *Oestlundia* y *Prosthechea*. Sin embargo, análisis filogenéticos previos, utilizando secuencias de ADN, sugieren que *Encyclia kienastii* pertenece a un clado distinto con un fuerte soporte estadístico, este clado es hermano de *Alamania*, de quien difiere en su morfología tanto floral como vegetativa. En este artículo se propone que *Encyclia kienastii* sea asignada a un nuevo género, *Amoana*. Este género se distingue fácilmente de otros géneros de Laeliinae por la siguiente combinación de caracteres: pseudobulbos angostamente cilíndricos, hojas lanceoladas, callo con dos procesos digitiformes conspicuos, divergentes en la base del lóbulo central del labelo y columna

¹Leopardi, C., Carnevali, G. y G. Romero (2012). *Amoana* (Orchidaceae, Laeliinae), a new genus and species from México. *Phytotaxa*, 65: 23-45.

reflexa en su porción media. Se propone también una segunda especie para este género: *Amoana latipetala*, que se distingue fácilmente de *A. kienastii* debido a sus sépalos y pétalos muchos más anchos. *Amoana* es endémico de alturas intermedias en la región sur-central de México. Se propone una clave para las especies del género. Se presenta una evaluación del estado de conservación para las dos especies utilizando los criterios MER y IUCN.

INTRODUCTION

Encyclia kienastii (Rchb.f.) Dressler and Pollard (1971: 437) was originally described as *Epidendrum kienastii* Reichenbach (1887), based on a plant sent to Consul Kienast Zölly from Mexico. The plant flowered in the Consul's collection in 1887. Initially, *E. kienastii* was placed in section *Encyclium* Lindley (1841: 81) of *Epidendrum* Linnaeus (1763: 1347) because of its thickened pseudobulbs. Since its discovery, it has been considered a peculiar entity, and Ames (1923) commented: "It is a very distinct species, quite unlike any other Mexican *Epidendrum* that I have seen."

This species has previously been placed in *Encyclia* Hooker (1828), as circumscribed by Dressler and Pollard (1971), because its flowers resemble those of *Encyclia adenocaula* (La Llave and Lexarza, 1825: 22) Schlechter (1918: 470) (as *Epidendrum nemorale* Lindley, 1841: 82), a similarity that was also pointed out by Dressler and Pollard (1974). A labellum that is free from the column and four pollinia also suggested a relationship with that genus. However, the combination of narrowly cylindrical pseudobulbs bearing soft textured, lanceolate leaves, racemose inflorescences with laxly arranged pink flowers subtended by relatively conspicuous floral bracts, the trilobed lip free from the column for 3/4 of its length with two conspicuous, divergent, finger-like processes at the base of the midlobe, and the reflexed column is unique not only in *Encyclia* (Hágsater, 1982; Withner, 1998), but also among other genera of the subtribe.

The inclusion of *Encyclia kienastii* in recent phylogenetic analyses using DNA sequences (Higgins *et al.*, 2003) resulted in the retrieval of this species in a position discordant with that suggested by Dressler and Pollard (1974). We decided to closely examine the species and related taxa to consider whether *Encyclia kienastii* is really best included in *Encyclia*.

MATERIAL AND METHODS

Morphological comparison

We examined collections from the following herbaria: AMES, AMO, CAY, CICY, F, GH, IBUG, INB, K, MEXU, MO, NY, P, SERO, US, VEN, and W. Studied material of *Alamania* Lexarza

(1824: 452), *Encyclia*, *Oestlundia* Higgins (2001: 1), and *Prosthechea* Knowles and Wescott (1838: 111–112) is listed in Appendix 1. The taxonomic sampling included genera that have been associated with *Encyclia kienastii* in the past and those that share recent common ancestors according to a recent phylogenetic analysis (Higgins *et al.*, 2003). We included *Encyclia* species from the complete geographical range of the genus, but sampling was more intense among Mexican species because *Encyclia kienastii* is endemic to southern Mexico Hágsater (1982). Taxon selection was intended to cover the morphological variation of *Encyclia*. It is relevant to mention that after recent revisions of *Encyclia* (Higgins, 1997, 2001, 2002; Higgins *et al.*, 2003; van den Berg and Carnevali, 2005), there is no infra-generic classification available for *Encyclia* s. str. A map using some of the samples of *Encyclia kienastii*, *Alamania punicea* Lexarza (1824: 452), *Oestlundia cyanocolumna* (Ames *et al.*, 1934: 2) Higgins (2001: 4), *O. luteorosea* (Richard and Galeotti, 1845: 19) Higgins (2001: 4), and *O. tenuisiima* (Ames *et al.*, 1934: 15) Higgins (2001: 4) was made with IMap 3.0.

A discussion of recent classifications of Laeliinae falls outside the scope of this contribution (but see van den Berg and Chase, 2004; van den Berg, 2005). Dressler (1961) and more recently Higgins *et al.* (2003) and van den Berg and Carnevali (2005) provided historical synopses of *Encyclia*.

Conservations assessments

The conservation status of two species of the new genus was assessed using IUCN Red List Criteria (IUCN, 2012). Because population data of these species are not available, we relied mostly on B criteria, geographical distribution assessed both as B1 (extent of occurrence) or B2 (area of occupancy), both as implemented in GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011). We complemented these assessments with our own field experience, information and opinions furnished by experts, published data, and official evaluations, whenever possible. Furthermore, because these two species are endemic to Mexico, we also determined the risk status of these taxa employing the Method for the Evaluation of Risk of Extinction for Mexican Wild Species (MER; SEMARNAT, 2010); Mexican law requires this since 2002 for listing organisms for protection. The MER method provides a reasonably reliable way to identify species of conservation concern and meets the goals of facilitating timely conservation decisions and generating testable hypotheses for future studies (Tambutti *et al.*, 2001).

RESULTS

A comparison of morphological characters of *Alamania*, *Encyclia* s. str., *Encyclia kienastii* and *Oestlundia* is presented in Figure II.1 and Table II.1. It is evident from this comparison

that *E. kienastii* has a series of morphological differences from these genera. In addition, it is noteworthy that *Alamania* is widespread in cool and seasonally dry *Quercus-Pinus* forests on the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Sierra Madre Oriental above 1900 meters (where oaks are dominant; Soto-Arenas, 2005; Figure II.2), whereas *Encyclia kienastii* occurs in transitional cloud forest between evergreen tropical forest and wet *Quercus-Pinus* forests on the Pacific slopes of the Sierra Madre del Sur in Oaxaca at 1500–1900 m (G. Salazar, pers. comm.; Figure II.2). *Encyclia* species, in contrast, occur throughout the Neotropics, mostly in dry to moist forests from sea level up to 1200 m from northern Argentina to southern Florida; a few species can be found at relatively high elevations (<2500 m).

Although the relationship obtained by Higgins *et al.* (2003), in which *Alamania* + *Encyclia kienastii* Belénar as sister to *Oestlundia*, was demonstrated, they did not comment upon this result. Nonetheless, we find that this relationship is consistent with biogeographic and anatomic data. In fact, a putative synapomorphy for this clade is the lack of extravascular fiber bundles, which are found in the mesophyll of leaves of other members of the *Encyclia* alliance, especially in *Encyclia* species (Baker, 1972; Stern and Carlswald, 2009). Furthermore, the *Oestlundia* clade is centered in the Mexican highlands, usually above 1600 m (Figure II.2). A single species of the clade, *Oestlundia luteorosea*, does occur as far south as northern South America (Colombia and Venezuela), and it is the only species that sometimes occurs below 1000 m (Higgins, 2005).

Crucial to this comparison is our interpretation of the labellum in both *Encyclia* s. str. and *Encyclia kienastii*, especially regarding the callus. The labellum in *Encyclia* has a callus composed of two basal, parallel, well-developed lamellae, in between which there is a conspicuous elliptical fovea located between the lateral lobes of the labellum; the lamellae converge distally, giving rise to 1–5 keels (most often 3) that occupy the central portion of the apical lobe of the labellum. In *Encyclia kienastii* the callus is composed of one keel, with a small sulcus on each side. Near of the base of the central lobe, the keel produces two, sub-erect teeth (or digitiform processes) that diverge at a 30° angle in both the vertical and horizontal planes (see Figure II.1F, G).

DISCUSSION

Plant genera often need to be diagnosed by unique combinations of characters because conspicuous morphological synapomorphies are the exception rather than the rule, particularly in Orchidaceae where most characters traditionally used in generic circumscriptions (usually associated with floral morphology) are highly homoplastic (Scopece *et al.*, 2010).

Table II.1. Comparison of *Alamania*, *Amoana kienastii*, *Encyclia*, and *Oestlundia*

Character	<i>Alamania punicea</i>	<i>Encyclia kienastii</i>	<i>Encyclia</i> spp.	<i>Oestlundia</i>
Habitats	Dry oak and cloud forests above 1900 m	Oak and cloud forests > 1500–1900 m	Usually seasonally dry forests below 1200 m, more rarely at higher elevations or in moist forests	Dry oak, pine-oak or <i>Liquidambar</i> forests, between 600–2000 m
Growth habit	Plants small, forming mats; rhizome creeping	Plants medium-sized with aggregated pseudobulbs	Usually caespitose	Small to medium size plants, usually caespitose
Vegetative architecture	Stems dimorphic (reproductive: abortive, pseudobulbs aphyllous; vegetative: pseudobulbs 2-leaved)	Stems monomorphic	Stems monomorphic	Stems monomorphic
Pseudobulb shape	Conical	Cylindric-fusiform	Ovoid-pyriform	Cylindric-fusiform to ovoid-fusiform
Pseudobulb internodes	Heteroblastic	Homoblastic	Heteroblastic	Heteroblastic
Floral bracts	Relatively conspicuous, papyraceous	Relatively conspicuous, papyraceous	Inconspicuous, fleshy	Relatively conspicuous, papyraceous
Perianth color (petals and sepals)	Scarlet to carmine, sometimes yellow	Pale rose	White to dark purple but mostly greenish to brownish; rarely pale rose, never scarlet or carmine	Pale yellow, yellow, orange-yellow, olive-green or green-yellow
Flower form	Perianth not completely spreading, to sub-campanulate	Perianth widely spreading	Perianth segments mostly widely spreading, more rarely sub-campanulate or reflexed	Perianth segments mostly spreading, more rarely sub-campanulate or reflexed

....continued on next page

Table 1 (Continued)

Character	<i>Alamania punicea</i>	<i>Encyclia kienastii</i>	<i>Encyclia</i> spp.	<i>Oestlundia</i>
Sepal fusion	Slightly connate at the base	Free to the base	Free to the base	Free to the base
Sepal adnation	Lateral sepals adnate to the column basally	Lateral sepal totally free from the column	Lateral sepal totally free from the column	Lateral sepal totally free from the column
Vesicles at the base of the lateral sepals	Present	Absent	Absent	Absent
Lateral lobes of the labellum	Triangular, inconspicuous, never embracing the column	Oblong or oblanceolate, well developed, embracing the column at anthesis	Usually oblong or oblanceolate, well developed, embracing the column at anthesis	Absent
Column fusion to the labellum	Fused for half its length	Fused for less than 1/3 its length	Fused for less than 1/3 its length	Fused for half its length
Callus processes	Callus bilobed without conspicuous tooth- or finger-like processes on the distal extreme	Two conspicuous tooth- or finger-like processes on the distal extreme	Callus lacking finger-like processes on the distal extreme of callus	Callus bilobed without conspicuous tooth- or finger-like processes on the distal extreme
Anther color	Dark purple	Yellow	Mostly white or yellow, rarely dark purple to almost black	Dark purple, reddish, yellow, pale yellow
Pollinia	Ivory-white	Yellow	Yellow	Yellow or pale yellow
Leaf fiber bundles [†]	Absent	Absent	Present	Absent or in a single abaxial sub-hypodermal row

[†]Anatomical data from Baker (1972) and Stern & Carlswald (2009).

Backlund and Bremer (1998) proposed a series of guidelines for deriving classifications from phylogenetic results; for genera, those guidelines were recently reviewed and amplified by Humphreys and Linder (2009). They suggested that nomenclatural changes should only be made on stable clades and ideally should generate the fewest possible number of nomenclatural novelties, always in keeping with the monophyly criterion. Likewise, groups selected for recognition in phylogenetic classifications (at any taxonomic rank) should have biological cohesion so as to be predictive of characteristics of the taxa that constitute them (Scopece *et al.*, 2010); genera should be expected to be diagnosable by a combination of macro-morphological characters. The available structural, ecological, and phylogenetic evidence suggests that *Encyclia kienastii* and a new species (see below) should be referred to a new genus, which we propose below. It is sister to *Alamania*, but the two genera are easily distinguished (Figure II.1, Table II.1). We prefer to recognize two genera instead of three widely diverging species in a single polymorphic genus because most Laeliinae genera tend to be composed of species that vary little vegetatively and share a similar floral architecture, usually differing in floral details. In the case of the two species we propose to segregate to the new genus and the single species of *Alamania*, the situation is different because nearly all floral and vegetative morphology are strikingly different. Most importantly, as a clade these species lack even a set of characters (either vegetative or floral) that would suggest that *Encyclia kienastii* and *Alamania punicea* are closely related. Therefore, including *E. kienastii* in *Alamania* would render the genus effectively undiagnosable on morphological grounds.

TAXONOMIC TREATMENT

Amoana* Leopardi & Carnevali, *gen. nov.

Generi Alamaniae La Llave & Lex. affinis sed differt planta caespitosa majore, pseudobulbis fusiformibus ad apicem 2–3-foliatis, inflorescentia longipedunculata, floribus majoribus roseis, callo in unguine atque basi lobi mediani appendiculis duobus acutis digitiformibus ascendentibus et divergentibus praedito, columna arcuata sine auricula.

Type: *Epidendrum kienastii* Reichenbach (1887).

Etymology: *Amoana* honors the AMO Herbarium (AMO), formerly associated with the Asociación Mexicana de Orquideología, A. C., an unparalleled resource for studies of the orchid flora of Mexico.

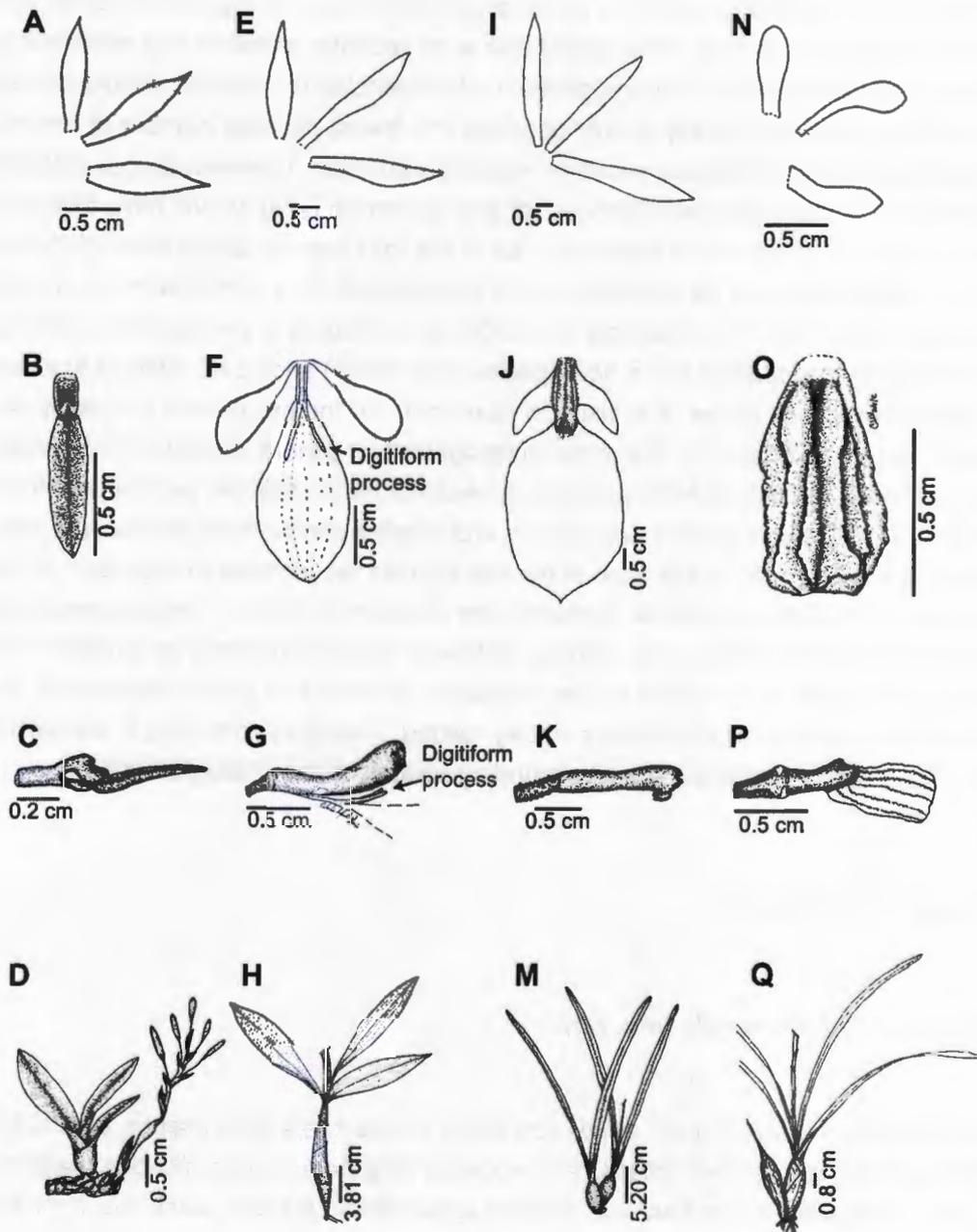


Figure II.1. Comparison between *Alamania punicea* (A–D), *Amoana kienastii* (E–H), *Encyclia adenocaula* (I–M), and *Oestlundia luteorosea* (N–Q). The first row (A, E, I, N) shows sepals and petals, the second (B, F, J, O) the lip; note the digitiform process in *E. kienastii*. The third row (C, G, K, P) shows side views of the columns and lips (partially); the fourth row (D, H, M, Q) depicts the habits, showing vegetative and reproductive shoots in *A. punicea*. A–D, based on Domínguez 87; E–H, based on Vasquez et al. 91; I–M, based on Soto-Núñez & Solórzano 12 773A; N–Q, based on Steyermark 37 609.

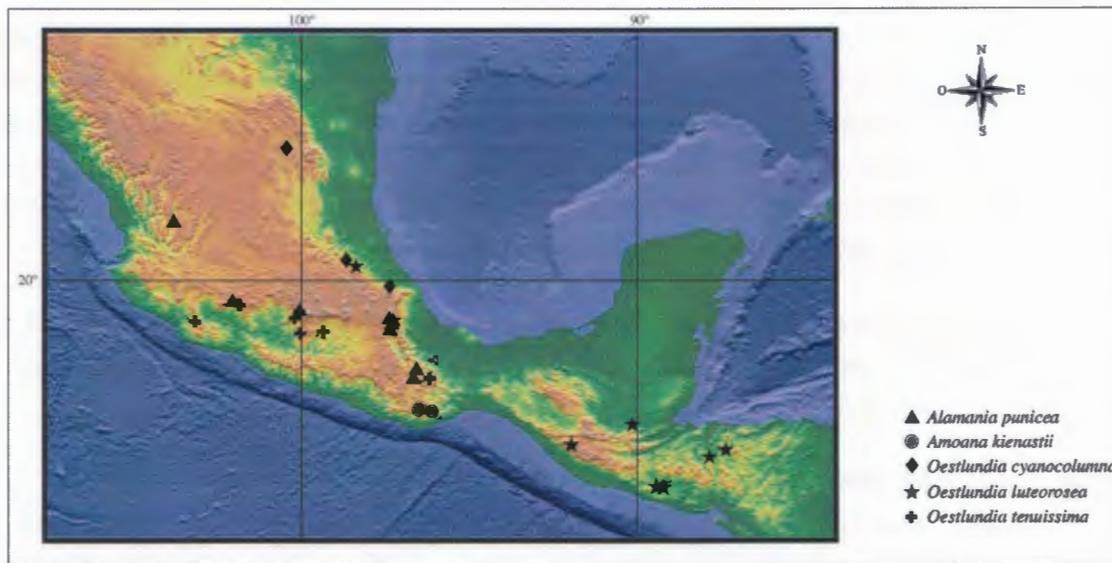


Figure II.2. Distribution of *Alamania punicea*, *Amoana kienastii*, *Oestlundia cyanocolumna*, *O. luteorosea* (in part), and *O. tenuissima*. We only take into account some Mexican and Central American specimens.

Amoana kienastii (Rchb.f.) Leopardi & Carnevali, *comb. nov.* (Figures II.1E–H, II.3C–D).

Basionym: *Epidendrum kienastii* Reichenbach (1887). Type:— MEXICO. Without locality, *Kienast-Zölly s.n.* (holotype: Reichenbach Herbarium 648, W!).

Homotypic synonym: *Encyclia kienastii* (Rchb. f.) Dressler and Pollard (1971).

Pseudobulbs loosely clustered, narrowly fusiform, stalked, 5.0–15.0 × 0.8–1.2 cm. Leaves usually 3(2) per pseudobulb, elliptic-oblong to lanceolate, acute, 6.0–16.0 × 1.3–4.0 cm. Inflorescence 10–37 cm long, simple and bearing 4–5 flowers or, in more robust specimens, paniculate with (1–)2–3 branches, these bearing 3–5 flowers, individual branches 4–12 cm long, the terminal section only somewhat longer than the branches; peduncle with 3–5 internodes, clothed by tubular, eventually scarious sheaths 4–7 cm long, narrowly triangular-lanceolate, acute; branches subtended by sheaths similar to those of the peduncle but smaller. Floral bracts 0.50–1.00 × 0.10–0.25 cm, linear-lanceolate, relatively conspicuous (1/3–1/2 the length of the pedicellate ovary), spreading, papyraceous upon drying. Flowers pale rose-pink, the lip with three dark veins; sepals lanceolate, acute, 2.0–2.5 × 0.3–0.4 cm; petals linear-oblong, acute, slightly falcate, 2.0–2.3 × 0.3–0.4 cm wide; lip basally adnate to the column (about 1/3 of its length), trilobed, total length 1.9–2.5 cm; lateral lobes

spatulate-oblongate, somewhat falcate, apex truncate and obliquely sub-acute, 1.10–1.30 × 0.06–0.10 cm wide in its base, 0.3–0.4 cm wide near its apex; midlobe clawed, oblong-obovate, acute, 1.3–1.5 × 0.6–0.8 cm, margins somewhat undulate apically; callus on the claw and base of midlobe, oblong, distantly forming 2 acute, ascending, finger-like processes, midlobe with 5 keeled veins; column slender, clavate, sharply bowed in the middle, ca. 1 cm long, middle tooth obtuse, denticulate, shorter than the lateral teeth, which are surpassed by the anther. Capsule ellipsoid, about 18 mm long, 7 mm wide.

The holotype of *Epidendrum kienastii* bears an annotation label incorrectly identifying it as the holotype of *Ponera kienastii* Reichenbach (1877), a species described ten years earlier and currently referred to an unrelated genus, *Homalopetalum* Rolfe (1896).

Additional specimens examined: MEXICO. Without locality, May 1890, *Kienast-Zölly s.n.* (K!); Oaxaca: San Juan Lanchao, south of Puerto Portillo, 1836 m, 10 April 1972, *Pollard A-186a-45* (MEXU!); Pochutla, San Miguel del Puerto, 1875 m, 27 March 2006, *Vásquez et al. 91* (MEXU!); Pochutla, San Miguel del Puerto, 1762 m, 22 March 2006, *Pascual 1815* (MEXU!); Pochutla, San Miguel del Puerto, 1780 m, 16 April 2004, *Velasco et al. 501* (MEXU!); km 182 Puerto Escondido Highway, 1836 m, 25 April 1973, *Pollard B-186a-45* (MEXU!); Camino Oaxaca-Puerto Escondido, 21 May 1978, *Stewart 123* (AMO!); without locality, 14 May 2009, *Pascual 2229* (SERO!).

Distribution and Ecology: Endemic to Oaxaca, Mexico, in transitional cloud forests between evergreen tropical forests and wet *Quercus-Pinus* forests on the Pacific slopes of the Sierra Madre del Sur at 1500–1900 m (Figure II.2).

Conservation status: This species seems to be rare, and it is known from only a handful of collections. Mexican conservation law considers this species protected and “in danger of extinction” (sub *Encyclia kienastii*; SEMARNAT, 2010: 51). Below follow the IUCN and MER conservation assessments.

IUCN Conservation assessment: **EN.** *Amoana kienastii* meets criteria B1a and B2a of the IUCN. It is known from four localities, its extent of occurrence is of less than 310 km², and its area of occupancy is less than 20 km². The habitat of the species is fragmented due to anthropogenic activities (mainly milpa agriculture), and it is also fragmented due to the elevational preferences of the species, which makes available for occupancy only limited portions of an apparently continuous habitats in a rugged terrain within a narrow belt (1500–1900 m). None of the known populations occurs in a protected area.

MER Conservation assessment: **P** (in danger of extinction). *Amoana kienastii* is known from four localities restricted to the Sierra Madre del Sur (near San Miguel del Puerto), thus

occurring in less than 5% of the Mexican territory. According to collectors and based upon the few collections available (all consisting of a single set), this species grows at low population densities. Upon assessing the conservation status of this taxon against MER criteria, it scores 12 points (a taxon with a score of 12–14 is considered endangered).

Amoana latipetala Leopardi & Hágsater, *sp. nov.* (Figure II.3A–B).

Species haec Amoanae kienastii valde affinis, ab hac flore robustiore, petalis sepalisque brevioribus (1.6 cm vs. 2–2.3 cm) et latioribus (0.7 cm vs. 0.3–0.4 cm), labello orbiculari-elliptico (in A. kienastii oblongo-obovato) imprimis differt.

Type: MEXICO. Without locality, *Bussey s.n. sub Hágsater 9923* (holotype: AMO!).

Inflorescence 12–13 cm long, apparently simple (only known from a fragment); peduncle bracts 2.0–2.5 cm long, narrowly elliptic. Floral bracts 0.4–0.5 × 0.2–0.3 cm, elliptic-lanceolate, relatively conspicuous (1/3–1/2 the length of the pedicellate ovary), spreading, papyraceous upon drying. Flowers pale pink or lilac, darker at apices of the perianth segments and callus, lip with five veins, central one darker; sepals lanceolate, acutely obtuse, ca. 1.6 × 0.7 cm; petals elliptic-oblancheolate, acute, ca. 1.6 × 0.7 cm; lip basally adnate to the column (for about 1/3 of its length), trilobed, total length ca. 1.6 cm; lateral lobes spatulate-obovate, rounded, irregularly notched at apex, ca. 1.1 × 0.1 cm at its base, ca. 0.6 cm wide near its apex; midlobe clawed, sub-orbicular to broadly elliptic, rounded, ca. 1.3 × 1.1 cm, the margins somewhat undulate; callus on the claw and base of mid lobe, oblong, distantly forming 2 acute, ascending, finger-like processes, the midlobe with 5 keeled veins; column greenish white, slender, clavate, sharply bowed in the middle, ca. 1 cm long, the middle tooth obtuse, denticulate, shorter than the lateral teeth which are surpassed by the anther, and with red spots at sides of the column wings; anther pale yellow. Capsule not seen.

Etymology: The specific epithet refers to the wider petals in comparison with those of *Amoana kienastii*.

Distribution and ecology: The species is known from a single collection of uncertain origin; it is suspected to have come from Oaxaca or Guerrero.

Discussion: This species is easily distinguished from *Amoana kienastii* by its more robust flowers and lanceolate tepals, which are wider (ca. 0.7 cm) and shorter (ca. 1.6 cm) than

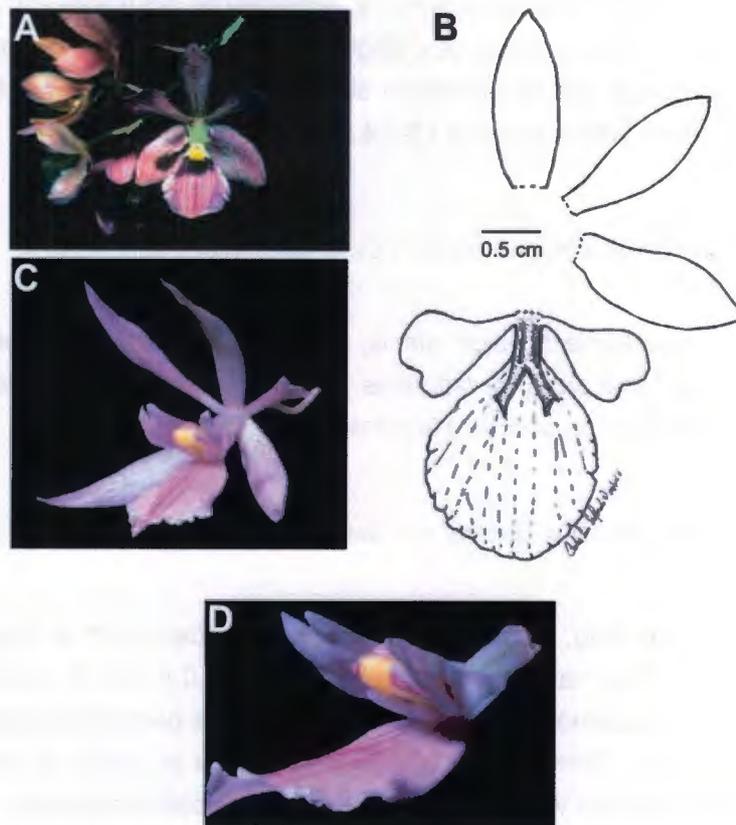


Figure II.3. *Amoana*. A–B. *Amoana latipetala*. B. Drawing of sepals, petals, and lip. C–D. *Amoana kienastii*. C. Flower. D. Lateral view of the labellum and column; note two digitiform processes just behind the column. A–B, based on the holotype; C–D, from E. Greenwood Archive at AMES.

those of *A. kienastii* (0.3–0.4 × 2.0–2.5 cm). The lip of *A. latipetala* is also different from that of *A. kienastii*; it is orbicular-elliptic, not oblong-obovate as in *A. kienastii*.

IUCN Conservation assessment: **CR** *Amoana latipetala* meets criteria B1a and B2a of the IUCN. The species is known from a single collection of uncertain provenance (Oaxaca or Guerrero).

MER Conservation assessment: **P** (in danger of extinction). *Amoana latipetala* is known from only one specimen of uncertain provenance (possibly from Oaxaca or Guerrero), thus most likely occurring in less than 5% of the Mexican territory. Judging from the biology of its sister species and the fact that it is known from a single collection, it seems safe to assume that it is rare and grows at low population densities. Upon assessing the conservation status of this taxon against MER criteria, it scores 14 points.

KEY TO THE AMOANA SPECIES

1. Tepals more than 2.0 cm long and 0.4 cm or less wide. Labellum more than 1.8 cm long; midlobe of the lip much longer than wide, acute (1.3–1.5 × 0.6–0.8 cm)
 *A. kienastii*
- Tepals 1.6 cm long and 0.7 cm wide. Labellum rounded at apex, less than 1.7 cm long; midlobe sub-orbicular to broadly elliptic, slightly longer than wide (1.3 × 1.1 cm)
 *A. latipetala*

ACKNOWLEDGEMENTS

We are indebted to Ivón M. Ramirez (CICY), Rodrigo Duno de Stefano (CICY), Gerardo Salazar Chávez (MEXU), Lisa M. Campbell (NY), Lizandro Peraza (CICY), Cássio van den Berg (HUEFS), Mark W. Chase (K), Robert L. Dressler (JBL), Rodolfo Solano (CIIDIR), Kanchi Gandhi (GH), and the anonymous reviewers for their comments on previous drafts of this manuscript. Silvia Hernández (CICY) helped with the handling of herbarium specimens. Silvia Salas (SERO) allowed access to important herbarium material. We also thank the curators of AMO, CAY, F, GH, IBUG, INB, K, MEXU, MO, NY, SERO, US, VEN, and W for access to their collections. Finally, CL thanks CONACyT for scholarship 229634 and the Harvard University Herbaria for sponsoring a visit to the Orchid Herbarium of Oakes Ames in May–June 2012. This manuscript is part of the doctorate thesis of CL.

BIBLIOGRAPHY

- Ames, O. (1923). New or noteworthy orchids from Central America and the Philippine Islands. *Schedulae orchidiana*, 5: 1–40.
- Ames, O., F. T. Hubbard and C. Schweinfurth (1934). Notes on mexican epidendrum based largely on the Erik M. Östlund collection. *Botanical Museum Leaflets Harvard University*, 3: 1–16.
- Bachman, S., J. Moat, A. Hill, J. de la Torre and B. Scott (2011). Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys*, 150: 117–126.
- Backlund, A. and K. Bremer (1998). Principles of classification and monotypic plant families. *Taxon*, 47: 391–400.

- Baker, R. (1972). *Foliar Anatomy of the Laeliinae (Orchidaceae)*. Ph.D. thesis, Washington University, St. Louis, U.S.A. 329 p.
- Dressler, R. L. (1961). A reconsideration of *Encyclia* (Orchidaceae). *Brittonia*, 13: 253–266.
- Dressler, R. L. and G. E. Pollard (1971). Nomenclatural notes on the Orchidaceae - IV. *Phytologia*, 21: 433–439.
- Dressler, R. L. and G. E. Pollard (1974). *The Genus Encyclia in Mexico*. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., México D.F., México. 151 p.
- Hágsater, E. (1982). *Encyclia kienastii*, una especie en peligro. *Orquidea (Méx.)*, 8: 355–362.
- Higgins, W. (1997). A reconsideration of the genus *Prosthechea* (Orchidaceae). *Phytologia*, 82: 370–383.
- Higgins, W. (2001). *Oestlundia*: A new genus of Orchidaceae in Laeliinae. *Selbyana*, 22: 1–4.
- Higgins, W. (2002). Validation of *Microepidendrum* (Orchidaceae: Laeliinae). *Acta Botánica Mexicana*, 60: 19–24.
- Higgins, W. (2005). *Oestlundia*. In: *Genera Orchidacearum*, Pridgeon, A., P. Cribb, M. Chase, and F. Rasmussen (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 289–290.
- Higgins, W., C. van den Berg and M. Whitten (2003). A combined molecular phylogeny of *Encyclia* (Orchidaceae) and relationships within Laeliinae. *Selbyana*, 24: 165–179.
- Hooker, W. J. (1828). *Encyclia viridiflora*. *Botanical Magazine*, 55: pl. 2831.
- Humphreys, A. and P. Linder (2009). Concept versus data in delimitation of plant genera. *Taxon*, 58: 1054–1074.
- IUCN (2012). 2001 IUCN Red List Categories and Criteria: version 3.1. [Online] (Actualized 11 junio 2012). Available in <http://www.iucnredlist.org/> [Accessed 10 octubre 2012].
- Knowles, G. and F. Wescott (1838). Botanical notices of new plants. *Floral Cabinet*, 2: 110–112.
- La Llave, P. and J. Lexarza (1825). *Orchidianum opusculum. Novorum vegetabilum descriptiones, Fasciculus II*: 1–43.

- Lexarza, J. (1824). Note sur un nouveau genre d'Orchidées du Mexique, extraite d'une lettre adressé à M. De Candolle. *Annales des sciences naturelles: comprenant La physiologie animale et végétale, l'anatomie comparée des deux règnes, la zoologie, la botanique, la minéralogie et la géologie*, 3: 452–453.
- Lindley, J. (1841). Notes upon the genus *Epidendrum*. *The Journal of Botany*, 3: 81–90.
- Linnaeus, C. (1763). *Species Plantarum*. Laurentii Salvii, Stockholm, 2 edition.
- Reichenbach, H. (1877). New garden plants. *The Gardeners' Chronicle n.s.*, 7: 810.
- Reichenbach, H. (1887). *Epidendrum kienastii* n. sp. *Gardeners' Chronicle ser. 3*, 2: 126.
- Richard, M. and H. Galeotti (1845). *Orchidographie mexicaine*. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique sér 3*, 3: 15–27.
- Rolfe, R. A. (1896). *Homalopetalum jamaicense*. *Hooker's icones plantarum*, 25: pl. 2461.
- Schlechter, R. (1918). Kritische Aufzählung der bisher aus Zentral-Amerika bekanntgewordenen Orchidaceen. *Beihefte zum Botanischem Centralblatt. Original Arbeiten, Kassel*, 36: 321–520.
- Scopece, G., S. Cozzolino and R. M. Bateman (2010). Just what is a genus? Comparing levels of potzygotic isolation to test alternative taxonomic hypothesis in Orchidaceae subtribe Orchidinae. *Taxon*, 69: 1754–1764.
- SEMARNAT (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059- SEMARNAT-2010. 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*. SEMARNAT, México D.F. 78 p.
- Soto-Arenas, M. A. (2005). *Alamania*. In: *Genera Orchidacearum*, Pridgeon, A., P. Cribb, M. Chase and F. Rasmussen (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 190–193.
- Stern, W. and B. S. Carlsward (2009). Comparative vegetative anatomy and systematics of Laeliinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160: 21–41.
- Tambutti, M., A. Aldama, O. Sánchez, R. Medellín and J. Soberón (2001). La determinación del riesgo de extinción de especies silvestres en México. *Gaceta Ecológica*, 61: 11–21.
- van den Berg, C. (2005). Subtribe Laeliinae. In: *Genera orchidacearum*, Pridgeon, A., P. Cribb, M. Chase and F. Rasmussen (eds.). Oxford University Press Press, Oxford, U.K., pp. 181–186.

van den Berg, C. and G. Carnevali (2005). *Encyclia* Hook. In: *Genera Orchidacearum*, Pridgeon, A., P. Cribb, M. Chase and F. Rasmussen (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 232–236.

van den Berg, C. and M. Chase (2004). A chronological view of Laeliinae taxonomic history. *Orchid Digest*, 68: 226–230.

Withner, C. (1998). *The Cattleyas and Their Relatives, vol. V: Brassavola, Encyclia, and Other Genera of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, U.S.A. 198 p.

UNA FILOGENIA DEL GÉNERO *ENCYCLIA* (ORCHIDACEAE: LAELIINAE), CON ÉNFASIS EN LAS ESPECIES DE MEGAMÉXICO III

RESUMEN

Encyclia es un género compuesto por más de 150 especies que ocupan, fundamentalmente, hábitats estacionalmente secos en América tropical y subtropical. Las especies de este género suelen estar restringidas a una o unas pocas ecorregiones, por lo que es probable que las especies de la misma ecorregión o de ecorregiones vecinas estén muy cercanamente relacionadas. Para comprobar esta hipótesis, se muestreó más de 50 de las especies del género, con énfasis aquellas que se distribuyen en Megaméxico III. Para estas especies se secuenciaron la región de los espaciadores internos transcritos (ITS) del ADN ribosomal nuclear y el gen nuclear de copia única que codifica para el Fitocromo C (*PhyC*); así como, los espaciadores intergénicos del genoma cloroplástico *trnL-F*, *rpl32-trnL* y la región *ycf1*. Las matrices de cada región fueron sometidas a pruebas de saturación de bases y de mapeo de verosimilitud, con el fin de determinar si tienen o no señal filogenética. Sólo ITS, *rpl32-trnL* e *ycf1* pasaron las pruebas, pero debido a fuertes incongruencias detectadas por el Índice de Diferencia de Longitud y el Escalado Multidimensional, sólo las dos últimas fueron concatenadas. El análisis filogenético se hizo utilizando Máxima Parsimonia, Máxima verosimilitud e Inferencia Bayesiana. Se encontró que (i) La región con el mayor contenido de información filogenética es ITS, seguida de *rpl32-trnL*. (ii) Se detectó que existe afinidad entre las relaciones filogenéticas y la distribución geográfica de las especies; por ejemplo, hay un clado Caribeño, otro centroamericano y uno de la costa del Pacífico de Megaméxico, entre otros. (iii) Además, se encontraron incongruencias topológicas fuertes entre la filogenia generada con ITS y las de las regiones cloroplásticas; estas variaciones podrían interpretarse en función del origen reciente del género y podrían asociarse a procesos de separación incompleta de linajes, acumulación diferencial de las diferencias (mosaico genómico), e hibridación, entre otras. (iv) Finalmente, se determinó que *Encyclia* es un género que se originó hace ca. 11.6 Ma, que probablemente ha tenido procesos de radiación evolutiva recientes (v.g., complejos *E. meliosma* y *E. adenocarpon*).

INTRODUCCIÓN

Encyclia Hooker (1828) es un género diverso (más de 150 especies) que ocupa hábitats estacionalmente secos en América tropical y subtropical. Este género sufrió cambios en su

circunscripción (v.g., Higgins, 1997; Dressler, 1961; Schlechter, 1914; Lindley, 1841) que no sólo añadieron especies, sino que también aumentaron su diversidad morfológica; al punto que se llegó a considerar que habían más diferencias entre los subgéneros de *Encyclia* de las que hay entre ciertos de los géneros de Laeliinae (Higgins *et al.*, 2003: 165). Recientemente algunos autores (v.g., Leopardi *et al.*, 2012; van den Berg y Carnevali, 2005; Higgins, 2002, 2001, 1997; Withner, 1998) han restringido y aclarado la circunscripción de *Encyclia*, por lo que se ha postulado que es monofilético (Leopardi *et al.*, 2012).

Existen propuestas robustas de relaciones a varios niveles taxonómicos; en la familia (v.g. Górnaiak *et al.*, 2010; Cameron, 2007), subfamilia (Neyland y Urbatsch, 1996), tribu (v.g. van den Berg *et al.*, 2005) y subtribu (v.g. van den Berg *et al.*, 2009; Whitten *et al.*, 2007). Sin embargo, a nivel genérico el conocimiento de las relaciones es escaso. En *Encyclia* la propuesta más robusta, hasta ahora, es la de Higgins *et al.* (2003). No obstante, el muestreo de ese trabajo estuvo diseñado para someter a prueba el sistema de clasificación subgenérico propuesto por Dressler y Pollard (1974). Higgins *et al.* (2003), encontraron que la circunscripción propuesta por Dressler y Pollard (1974) es polifilética. La consecuencia más importante de esos resultados fue la re-circunscripción de *Encyclia*.

Una ecorregión es una unidad grande (agua o tierra) conformada por un conjunto distintivo de especies, comunidades y condiciones ambientales (Olson *et al.*, 2001). A pesar de la amplia distribución de *Encyclia*, muchas especies están restringidas a una o pocas ecorregiones. Por ejemplo, *Encyclia garciae-esquivelii* Carnevali & I. Ramírez sólo habita en los bosques secos en la región central del litoral caribeño de Venezuela (Carnevali y Ramírez, 2004). Otro ejemplo es *Encyclia rzedowskiana* Soto Arenas, que únicamente es conocida del bosque seco meridional del Pacífico (Soto, 2002). Pocas especies del género tienen una distribución amplia. Para los efectos de este trabajo se considera que aquellas especies que ocupan tres o más ecorregiones son de distribución amplia. Uno de los casos más interesantes es *Encyclia chloroleuca* (Hook.) Neumann que pareciera habitar en numerosas ecorregiones, desde el norte de la Amazonia hasta los bosques húmedos Petén-Veracruz en México.

A partir de lo anterior se propone que las relaciones filogenéticas dentro de *Encyclia* deben estar marcadas por un fuerte componente biogeográfico. Así, se espera que las especies que habitan en una ecorregión conformen grupos monofiléticos con las otras especies que están en la misma ecorregión o en ecorregiones vecinas. Hipótesis similares ya han sido planteadas para otros grupos, como la familia Bromeliaceae (Monocotylodoneae, Poales), en la que se encontró que las relaciones dentro y entre los diferentes linajes que constituyen a esta familia podrían tener un fuerte componente biogeográfico (Givnish *et al.*, 2011).

Hipótesis como la anterior, pueden someterse a prueba con herramientas cladísticas. En un género diverso como *Encyclia*, una aproximación eficiente es el uso de datos moleculares; pues se ha comprobado son útiles para proponer hipótesis filogenéticas robustas (APG III, 2009). A nivel genérico, con frecuencia se utiliza la región de los espaciadores internos transcritos (ITS) como fuente de evidencia (Alvarez y Wendel, 2003). Los ITS, son dos regiones no codificantes (ITS1 e ITS2) separadas por el exón 5.8S. Éstos se caracterizan por altas tasas de mutación, por lo que usualmente tienen suficiente información para proponer relaciones a nivel genérico e intergenérico (Alvarez y Wendel, 2003); aunque suelen tener muy poca resolución a niveles profundos de la filogenia (Soltis y Soltis, 1999). Regiones que codifican para proteínas esenciales, como *rbcL*, tienen tasas de mutación bajas (son conservadas) y por ello son útiles para definir las relaciones entre grupos filogenéticamente distantes. Sin embargo este tipo de regiones generalmente no tiene suficientes caracteres filogenéticamente informativos para sustentar hipótesis filogenéticas a niveles cercanos a especie (Mort y Crawford, 2004; Alvarez y Wendel, 2003; Soltis y Soltis, 1999).

Otras fuentes de evidencia utilizadas con frecuencia son las regiones de cloroplasto, debido a que muchas de ellas suelen tener una alta proporción de caracteres filogenéticamente informativos (Shaw *et al.*, 2005; Alvarez y Wendel, 2003). Algunas regiones que han resultado útiles para resolver grupos a nivel género/subgénero son los espaciadores intergénicos *trnL-F* y *rpl32-trnL* (van den Berg *et al.*, 2009; Shaw *et al.*, 2005; Higgins *et al.*, 2003), así como la región *ycf1* (Neubig *et al.*, 2009). El primero de éstos (*trnL-F*), es parte de la región grande de copia única del genoma del cloroplasto e incluye una porción de los genes *trnL* y *trnF* y los espaciadores entre éstos (Taberlet *et al.*, 1991). El segundo (*rpl32-trnL*), está ubicado en la región pequeña de copia única del genoma del cloroplasto y es el espaciador entre los genes *rpl32* y *trnL*, éste sólo incluye una pequeña parte de los genes adyacentes para poder ser amplificado con facilidad (Shaw *et al.*, 2007). *ycf1* es una región codificante, aunque no se conoce la función de sus productos; la parte amplificada corresponde a una sección de su marco de lectura abierto (Neubig *et al.*, 2009). También se ha propuesto que las regiones de copia única del genoma nuclear, como el Fitocromo C (*PhyC*), pueden ayudar a la resolución de las relaciones a nivel género (Jabaily y Sytsma, 2010; Russell *et al.*, 2010)

Finalmente, el interés de este trabajo es establecer un marco filogenético del género con base en un muestreo amplio (ca. 50/150 especies y cinco regiones del ADN: ITS, *PhyC*, *trnL-F*, *rpl32-trnL* e *ycf1*). Por otro lado, para poder explicar algunos patrones macroevolutivos es necesario tener un marco temporal. Por ello, utilizando como base los trabajos de Chen *et al.* (2013), Gustafsson *et al.* (2010) y Ramírez *et al.* (2007), se propone un estimado del tiempo de origen para el género y los principales grupos que hay en el área que Rzedowski (1991) define como Megaméxico III.

METODOLOGÍA

Dados los objetivos de este trabajo, se dividió la metodología en dos grandes secciones, una dedicada a la filogenia del grupo y otra a los tiempos de divergencia. Los distintos componentes de estas secciones están esquematizados en la Figura III.1

Filogenia del grupo

Grupo externo. El grupo externo está compuesto por *Bletia purpurea* (Lam.) DC., que parte del mismo linaje de Epidendreae que la subtribu Laeliinae, aunque no está cercanamente relacionado (van den Berg *et al.*, 2005). El muestreo de grupos externos incluye también elementos de diversos clados de la subtribu Laeliinae, seleccionados en función de las relaciones sugeridas en el trabajo de van den Berg *et al.* (2009), tales como *Broughtonia sanguinea* (Sw.) R. Br., *Nidema boothii* (Lindl.) Schltr., *Dinema polybulbon* (Sw.) Lindl. El muestreo de grupos externos varía entre las distintas regiones debido a dificultades técnicas y logísticas de diversa índole (Anexo 2).

Grupo interno. Está compuesto por todas aquellas especies de *Encyclia* de las que se obtuvo material, sea plantas colectadas en campo, en cultivo en la colección de Germán Carnevali, Herbario AMO, entre otros, o fragmentos en gel de sílice donados por investigadores de diferentes instituciones (Jardín Botánico de Viena, Jardín Botánico de Lankester, etc.). En total se consiguió material de ca. de 50 especies. El número de especies incluidas en cada región varió, debido a que no todas las muestras amplificaron para todas las regiones (Anexo 2). Así mismo, en casos de especies muy variables o de amplia distribución se incluyeron dos o más especímenes para tratar de representar esa diversidad.

Extracción del ADN. El ADN fue extraído de hojas o flores frescas o preservadas en gel de sílice (Chase y Hills, 1991) utilizando el protocolo de Vásquez-Lobo (1996). Para verificar la presencia de ADN se colocaron 3 μ L del volumen final de la extracción en un gel de agarosa preparado con TBE 0.5X y agarosa al 1 % y se corrió a 120 voltios por 15 min. El ADN en el gel fue teñido por inmersión en una solución de Bromuro de Etidio 0.1 μ g/mL por 30 min. y revelado en un transiluminador. La aparición de bandas nítidas fue considerada como prueba de la presencia de ADN en concentración suficiente para las siguientes fases.

Amplificación, purificación y secuenciación. Para ITS se utilizó una mezcla de 25 μ L que contenía 2.5 μ L de Buffer 10X (con MgCl₂ incluido), 200 mM de dNTP, 10 % v/v de DMSO, 20 pmoles de cada cebador (Cuadro III.1), 0.2 U de TAQ polimerasa y 3 μ L de ADN; con el programa, desnaturalización inicial 94°C/4 min., 35 ciclos \times (94°C/30 seg, 50°C/30 seg, 72°C/1 min); 72°C/7 min.

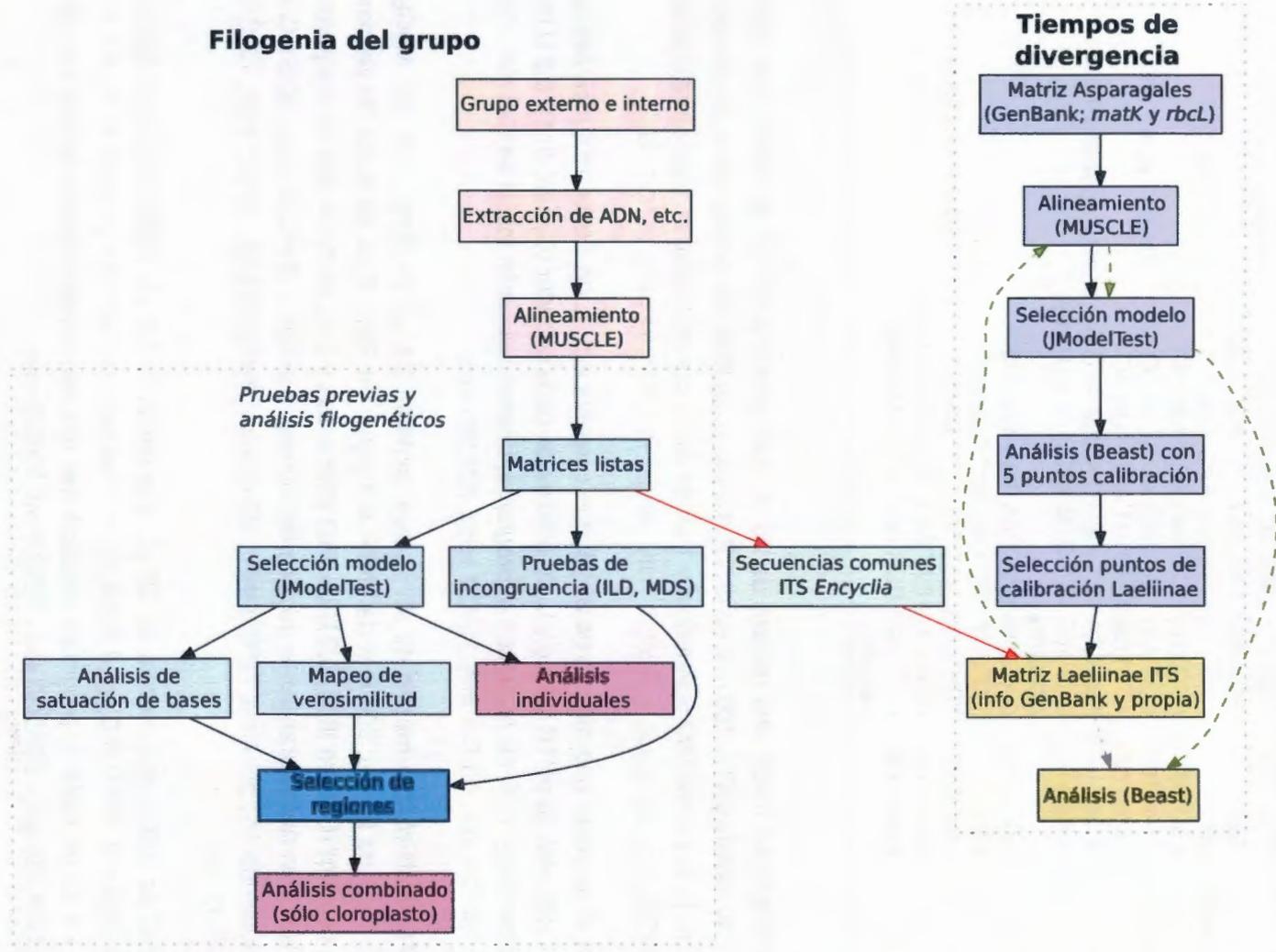


Figura III.1. Esquema de la metodología seguida para la crear una hipótesis filogenética de *Encyclia* y estimar sus tiempos de divergencia.

Cuadro III.1. Cebadores utilizados en este estudio.

Región	Cebador	Secuencia	Referencia
ITS	ITS4	TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC	White <i>et al.</i> (1990)
	ITS5	GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G	
<i>rpl32-trnL</i>	rpl32-F	CAG TTC CAA AAA AAC GTA CTT C	Shaw <i>et al.</i> (2007)
	trnL ^(<i>uag</i>)	CTG CTT CCT AAG AGC AGC GT	
<i>trnL-F</i>	c B49317	CGA AAT CGG TAG ACG CTA CG C	Taberlet <i>et al.</i> (1991)
	f A50272	ATT TGA ACT GGT GAC ACG AG	
<i>ycf1</i>	3720F	TAC GTA TGT AAT GAA CGA ATG G	Neubig <i>et al.</i> (2009)
	5500R	GCT GTT ATT GGC ATC AAA CCA ATA ATA GCG	
<i>PhyC</i>	intF	GAT CTG GAC CAA TGC ACA TAT T	Russell <i>et al.</i> (2010)
	intR	TTT GAT TGG GAT GAT CCA AGG	
	phyc503f	TCV GGG AAG CCS TTY TAY GC	
	phyc1705r	GRA TWG CAT CCA TYT CAA CAT C	
	phyc1145r	CCT GMA RCA RGA ACT CAC AAG CAT ATC	

Para *rpl32-trnL* se utilizó una mezcla de 25 μL que contenía 2.5 μL de Buffer 10X (con MgCl_2), 200 mM de dNTP, 200 mM de dNTP, 0.2 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ de BSA, 20 pmoles de cada cebador (Cuadro III.1), 0.2 U de TAQ polimerasa y 1 μL de ADN; con el programa, desnaturalización inicial 80°C/5 min., 30 ciclos \times (95°C/1 min, 50°C/1 min, 65°C/4 min); 65°C/5 min.

Para *trnL-F* se utilizó una mezcla de 25 μL que contenía 2.5 μL de Buffer 10X (con MgCl_2 incluido), 200 mM de dNTP, 0.2 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$, 20 pmoles de cada cebador (Cuadro III.1), 0.2 U de TAQ polimerasa y 1 μL de ADN; con el programa, desnaturalización inicial 94°C/2 min., 30 ciclos \times (94°C/1 min, 50°C/1 min, 72°C/1 min); 72°C/30 min.

Para *ycf1* se utilizó una mezcla de 25 μL que contenía 2.5 μL de Buffer 10X (sin MgCl_2 incluido), 3 μL de MgCl_2 , 200 mM de dNTP, 0.2 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ de BSA, 5 μL de SolQ, 30 pmoles de cada cebador (Cuadro III.1), 0.2 U de TAQ polimerasa y 3 μL de ADN; con un programa "touchdown" con desnaturalización inicial a 94°C/30 seg, 8 ciclos \times (94°C/30 seg., 60-51°C/1 min., reduciendo 1°C por ciclo, 72°C/3 min.), 30 ciclos \times (94°C/30 seg., 50°C/1 min., 72°C/3 min.); 72°C/3 min.

Para *PhyC* se utilizó una mezcla de 25 μL que contenía 2.5 μL Buffer 10X (con MgCl_2 incluido), 200 mM dNTP, 0.2 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ BSA, 30 pmoles de cada cebador (Cuadro III.1), 0.2 μL de TAQ y 1 μL de ADN. El programa utilizado fue: desnaturalización inicial 94°C/4 min, 35 ciclos \times (94°C/30 seg., 55°C/30 seg., 72°C/2 m); 72°C/5 min.

Los productos fueron purificados con el kit QIAQuick PCR Purification kit de Quiagen o enviados directamente a Macrogen Corea para su purificación y secuenciación.

Ensamblado, limpieza y alineamiento de las secuencias. Las secuencias fueron ensambladas en Sequencher v. 4.1.4 (Genecodes Inc., Ann. Arbor, Miami, USA), para luego ser colocadas en una matriz utilizando SeaView (Gouy *et al.*, 2010) y alineadas automáticamente con MUSCLE (Edgar, 2004). Los alineamientos fueron refinados “a mano” en SeaView; para definir de forma objetiva la mejor hipótesis de alineamiento se utilizó el criterio GLOCSA implementado en el programa GLOCSEER (Arenas-Díaz, 2010).

Selección del modelo evolutivo. La selección del modelo de evolución para cada alineamiento fue hecha en JModelTest (Posada, 2008). Para todos los alineamientos se utilizaron tres esquemas de sustitución y las opciones de Frecuencia de Bases+F, tasa de variación+1+número de categorías (nCat=4); el árbol base utilizando para los cálculos de ML fue el elaborado por el programa a través de la opción ML optimized. El modelo seleccionado fue el sugerido por el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) y por el Criterio de Información Bayesiana (BIC, por sus siglas en inglés). Los modelos seleccionados fueron utilizados en la prueba de saturación de bases, prueba de mapeo de verosimilitud y en los análisis de Máxima Verosimilitud (ML, por sus siglas en inglés) e Inferencia Bayesiana (IB).

Análisis de saturación de bases. Se hizo en DAMBEE (Xia y Lemey, 2009; Xia *et al.*, 2003); con el método de Xia *et al.* (2003) con 500 réplicas, la probabilidad de sitios invariables utilizada es la del modelo sugerido por JmodelTest (Posada, 2008) para cada matriz. En cada caso la prueba se ejecutó utilizando tanto toda la matriz, como con sólo las posiciones filogenéticamente informativas.

Mapeo de verosimilitud. Se realizó en Tree Puzzle 5.2 (Schmidt *et al.*, 2002). En cada caso se utilizaron como parámetros globales 100 mil réplicas, con el cálculo de parámetros exactos y utilizando quartet sampling + NJ y el modelo sugerido por Jmodeltest.

Prueba de Incongruencia. Para los análisis combinados se comprobó la compatibilidad entre las matrices utilizando el Índice de Diferencia de Longitud (ILD, por sus siglas en inglés; Farris *et al.*, 1995) incorporado en Winclada (Nixon, 2002) con 500 réplicas por análisis. Para corroborar la compatibilidad de las matrices, se seleccionaron los últimos 1500 árboles del análisis bayesiano de cada matriz y se observó el espacio que ocupan utilizando el escalado multidimensional (MDS, por sus siglas en inglés) implementado en Tree Set Viz (Hillis *et al.*, 2005), un módulo de Mesquite (Maddison y Maddison, 2011). El MDS se hace a partir de una matriz de distancia entre los árboles, que en este caso fue la de Robinson-Foulds en árboles no enraizados. Se espera que mientras mayor sea la similitud topológica de los árboles, mayor será el solapamiento de éstos en el espacio.

Análisis filogenéticos. Para Máxima Parsimonia (MP) se utilizó PAUP* (Swofford, 2002) con Ratchet (Nixon, 1999). En todos los casos se utilizó parsimonia de Fitch (Fitch, 1971) y 20 ciclos independientes, cada uno con 500 iteraciones. Para generar las instrucciones para el uso de Ratchet en PAUP se utilizó PRAP2 (Müller, 2004). En todos los casos los gaps fueron tratados como caracteres faltantes.

Para Máxima Verosimilitud se utilizó RAXML 7.3.0 en raxmlGUI 1.2 (Silvestro y Michalak, 2012; Stamatakis, 2006; Stamatakis *et al.*, 2005) con 500 réplicas y utilizando el modelo básico incluido GTRGAMMA (GTR+G) para todas las matrices. Previo al uso de raxmlGUI los archivos "nexus" fueron transformados a formato phyllip utilizando el script PYRAXML2 (Lutzoni, 2013). Para el caso de la matrices concatenadas, cada región es considerada como una partición independiente.

Para el Análisis de Inferencia Bayesiana (IB) se utilizó el paquete Beast 1.7.5 (Drummond *et al.*, 2012b) y la biblioteca BEAGLE (Ayres *et al.*, 2012) con la opción CPU y "double precision". El interés de este análisis es conocer la topología, más que los posibles tiempos de divergencia, por lo que se mantuvieron los parámetros por defecto de Beast, se usó la opción de reloj estricto y cada partición tuvo su propio modelo. Así, para ITS=GTR+I, *PhyC*=GTR+I, *rpl32-trnL*=HKY+G, *trnL-F*=HKY+G, *ycf1*=GTR+I. Se utilizaron 40 millones de generaciones con un muestreo cada dos mil. El análisis fue ejecutado en cuatro ocasiones para corroborar la estabilidad del mismo. El diagnóstico de convergencia se hizo utilizando Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond, 2009). El burn-in fue del 10% para cada ejecución del análisis (cuatro millones). El árbol presentado es el que tiene la mayor probabilidad por clados. Los árboles obtenidos en éste y otros análisis fueron editados en Mesquite 2.75 (Maddison y Maddison, 2011) o con FigTree 1.4 (Drummond *et al.*, 2012a)

Aunque en este trabajo se utilizaron MP, ML e IB, sólo se presentan los árboles de IB porque al comparar los resultados, las topologías resultantes de los tres análisis son similares. Para incluir los resultados de los otros análisis sobre la misma topología se indican los valores de soporte sugeridos por los tres métodos (Máxima Parsimonia [Bootstrap]/Inferencia Bayesiana [Probabilidad Posterior]/Máxima Verosimilitud [Bootstrap]). En este trabajo se considera que son robustos aquellos clados cuentan con un soporte de bootstrap superior al 50% (idealmente >70%) y/o una probabilidad posterior superior a 0.95. Por otro lado, sólo se reconocen como complejos aquellos clados que aparte de robustos, son un grupo morfológico claro.

Estimación de tiempos de divergencia

Debido a la carencia de fósiles de *Encyclia*, la estimación de tiempos de divergencia se hizo de manera indirecta, siguiendo el protocolo utilizado por Gustafsson *et al.* (2010). Este es un proceso de dos pasos: (i) Se ensambla una matriz que incluya, además de los taxa de interés, otros linajes que no forman parte del grupo pero para los cuales se cuenta con fósiles u otra fuente de calibración. (ii) Se utilizan los tiempos de divergencia obtenidos en el primer paso para calibrar un segundo análisis en el que se aumenta el muestreo del grupo de interés.

Para el primer paso se utilizó parte de la matriz (sólo regiones *rbcL* y *matK*) de Asparagales de Chen *et al.* (2013) y se enriqueció con las matrices de Gustafsson *et al.* (2010) y Ramírez *et al.* (2007), que son de Orchidaceae (números de registro en GenBank: Anexo 3). Se emplearon sólo estas dos regiones por ser las que tienen el mayor número de secuencias comunes para Orchidaceae en GenBank. Una vez ensambladas, las matrices fueron alineadas en MUSCLE (Edgar, 2004) y refinadas “a mano” en SeaView. En total, se incluyeron 361 taxa. Posteriormente estas fueron analizadas en JmodelTest (Posada, 2008) para hacer la selección del modelo evolutivo.

El análisis fue preparado en BEAUti 1.7.5 y ejecutado en Beast 1.7.5 (Drummond *et al.*, 2012b). Debido a que el interés de este análisis es conocer el tiempo estimado de divergencia de algunos nodos (Epidendroideae, Blettiinae, *Encyclia*), se utilizó la opción “lognormal relaxed clock” y a cada partición se asignó el modelo sugerido por JmodelTest. Tanto para *rbcL* como para *matK* se sugirió GTR+I+G. Se utilizó el modelo de especiación de Yule (Gernhard, 2008; Yule, 1925).

La calibración se basó en cinco puntos, tres propuestos por Chen *et al.* (2013) y dos de los utilizados por Gustafsson *et al.* (2010). Así, se (i) calibró la raíz del árbol (I) con el fósil más antiguo conocido para las monocotiledóneas que es de ca. 120 millones de años (Ma, Friis *et al.*, 2004) utilizando una distribución normal y una desviación típica de 3.0. (ii) El nodo que equivale al ancestro común más reciente (MRCA, por sus siglas en inglés) de todos los Asparagales fue calibrado utilizando una distribución exponencial con una media de 2.0 y un offset de 93 Ma, que es equivalente a la edad mínima del fósil más antiguo conocido para el grupo (Ramírez *et al.*, 2007; Walker y Walker, 1984). (iii) El MRCA de Zingiberales se calibró utilizando una distribución exponencial con una media de 2.0 y un offset de 83.5 Ma (Bell *et al.*, 2010; Friis *et al.*, 2011). (iv) El MRCA de *Dendrobium* Sw. fue calibrado con una distribución exponencial con una media de 2.0 y un offset de 20 Ma (Conran *et al.*, 2009). (v) El MRCA de *Earina* Lindl. fue calibrado con una distribución exponencial y un offset de

20 Ma. (Conran *et al.*, 2009). El análisis se dejó correr por 120 millones de generaciones, muestreando cada dos mil. El diagnóstico de convergencia se hizo utilizando Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond, 2009). El burn-in fue del 10 %. El árbol presentado es el que tiene la mayor probabilidad por clados. Se prefiere el uso de la distribución exponencial para las calibraciones, pues supone que a medida que el estimado se aleja del propuesto por el fósil es menos probable.

En el segundo paso se combinaron parte de las secuencias de ITS para *Encyclia*, producidas en este trabajo, con las de otros grupos de Laeliinae y Epidendroideae; la mayoría de las secuencias de estos grupos fueron tomadas del GenBank (Anexo 3; Benson *et al.*, 2013). En este caso el grupo más externo fue *Polystachya* Hook. En total se utilizaron 118 terminales, de los que 52 corresponden a *Encyclia*. Se utilizó ITS por ser la región más variable y con el mayor número de especies con secuencias para Laeliinae disponibles en GenBank.

Una vez compilada la matriz, fue alineada en MUSCLE (Edgar, 2004) y refinada “a mano” en SeaView. Posteriormente esta fue analizada en JModelTest (Posada, 2008) para hacer la selección del modelo evolutivo. El análisis fue preparado en BEAUti 1.7.5 y ejecutado en Beast 1.7.5 (Drummond *et al.*, 2012b). Las opciones del análisis son “lognormal relaxed clock”, con el modelo GTR+I+G para los datos, tal como sugiere JModelTest. Se utilizó el modelo de especiación de Yule (Gernhard, 2008; Yule, 1925).

La calibración se basó en tres puntos: (i) La divergencia de Bletinae, con una distribución normal con media de 26.84 Ma y una desviación estándar de 2.5. (ii) La divergencia de *Encyclia*, también con una distribución normal con media de 11.5 Ma y una desviación estándar de 1.0. (iii) La raíz del árbol (separación Epidendroideae/Orchidoideae), con una distribución normal con media de 61 Ma y un error estándar de 5.0. En este caso se prefiere el uso de una distribución normal para centrar la edad del nodo en la sugerida por el primer análisis, pero con la posibilidad de explorar otros valores dentro del rango indicado por la desviación estándar. Las desviaciones estándar abarcan las fechas incluidas en el rango del 95 % de confianza del primer análisis.

El análisis se dejó correr por 40 millones de generaciones, muestreando cada dos mil. El diagnóstico de convergencia se hizo utilizando Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond, 2009). El burn-in fue del 10 %. El árbol presentado es el que tiene la mayor credibilidad por clados.

RESULTADOS

Características generales de los datos

En este estudio se generaron ca. 540 secuencias. En el Cuadro III.2 se muestran las características generales de los alineamientos. La región con el mayor número de caracteres

filogenéticamente informativos (PIC) es ITS (24.86 %); mientras que, *PhyC* es la que tiene el menor número de PIC (5.42 %).

Cuadro III.2. Número de secuencias de ADN y características de los alineamientos utilizados en este estudio.

Región	#T (GB) [‡]	Longitud	Con (%) [¶]	PIC (%) [§]	%G [*]
ITS	157(35)	732	399 (54.28)	182 (24.86)	12.98
<i>rpl32-trnL</i>	149(01)	1058	796 (75.26)	139 (13.14)	28.33
<i>trnL-F</i>	105(17)	1502	1224 (81.49)	85 (05.65)	33.39
<i>ycf1</i>	109(02)	1851	1457 (78.71)	162 (08.75)	16.24
<i>PhyC</i>	76 (01)	1217	991 (81.42)	66 (05.42)	8.36

[‡] #T, número de terminales por matriz, señalando cuantas proceden del GenBank (GB).

[¶] Con, número y porcentaje de caracteres constantes (%).

[§] PIC, número y porcentaje de caracteres filogenéticamente informativos (%).

^{*} %G, porcentaje promedio de gaps.

Análisis de saturación de bases

En el Anexo 4 se muestran los valores de la prueba de saturación para cada una de las regiones utilizadas en este estudio. En los análisis basados sólo en los sitios filogenéticamente informativos, todos los valores de probabilidad (P) son significativos. Al hacer las comparaciones del índice de saturación (Iss) con el índice de saturación de topologías simétricas (Iss.cSym) y el índice de saturación de topologías asimétricas (Iss.cAsym); se encuentra que, las secuencias han experimentado una saturación leve. Sin embargo, al observar los mismos estadísticos calculados en base a todos los caracteres (matriz completa), se observa un patrón que se puede asociar con el porcentaje de caracteres filogenéticamente informativos (PIC, Cuadro III.2). Esto es, a medida que disminuyen los PIC, la saturación en la matriz tiende a aumentar. Por lo anterior, en función de la cantidad de información y posible utilidad filogenética, se puede ordenar a las regiones en forma decreciente: ITS > *rpl32-trnL* > *ycf1* > *trnL-F* > *PhyC*.

Mapeo de verosimilitud

En el Anexo 5 se observa que las matrices con mayor tendencia a producir árboles dicotómicos son *rpl32-trnL* e *ycf1*, seguidos de ITS. Las matrices con la mayor tendencia a producir

topologías no resueltas son *trnL-F* y *PhyC*. La tendencia a generar filogenias reticuladas en estas matrices, es ligera pero importante tanto en ITS como en *rpl32-trnL*. En *ycf1* la tendencia a generar topologías reticuladas es prácticamente nula.

Considerando los resultados de la prueba de saturación de bases y el mapeo de verosimilitud, se decidió excluir de los análisis filogenéticos que siguen a las matrices de *trnL-F* y *PhyC*. Si se ve la inclusión de estas regiones como una relación costo/beneficio, el aporte de éstas en caracteres y taxa es menor y costoso debido a que se reduce el muestreo del género y aumenta drásticamente la homoplasia. Por lo tanto, la exclusión es más beneficiosa.

Prueba de incongruencia

Los resultados del ILD sugieren que todas las matrices probadas son incongruentes entre si. El mayor grado de incongruencia está entre la información de núcleo y la de cloroplasto (Cuadro III.3). A pesar de esto se realizaron análisis bayesianos de las matrices, por separado y combinadas, a fin de corroborar en la práctica qué tan fuerte es la incongruencia. Al comparar los resultados utilizado el MDS, se encontró que las topologías sugeridas por las matrices de *rpl32-trnL*, *ycf1* e ITS son diferentes (Figura III.2). Al incluir en el análisis los árboles de generados en los análisis combinados, se encontró que los de cloroplasto efectivamente convergen hacia un óptimo, por lo que pueden combinarse; aunque hay una disminución en los soportes. Sin embargo, no sucede lo mismo al combinar la información del cloroplasto con la de ITS (Figura III.2). Por estas razones, en las secciones siguientes se presentarán análisis separados para ITS y cloroplasto (*rpl32-trnL+ycf1*).

Cuadro III.3. Resultados de la prueba ILD para matrices de diferentes regiones de ADN de *Encyclia*.

Región	ITS	<i>rpl32-trnL</i>	<i>ycf1</i>
ITS	—		
<i>rpl32-trnL</i>	0.0020 [‡]	—	
<i>ycf1</i>	0.0020	0.0099	—

[‡] Nivel observado de significancia de la prueba.

Análisis filogenéticos

Núcleo (ITS). *Encyclia* aparece como monofilético con un soporte elevado (96 % de bootstrap MP, 1.0 de probabilidad posterior, 95 % de bootstrap ML). Hacia la base de la filogenia



Figura III.2. Visualización del espacio (utilizando MDS) ocupado por los últimos 1500 árboles generados por el análisis bayesiano de ITS, *rpl32-trnL*, *ycf1*, *rpl32-trnL+ycf1* e ITS+*rpl32-trnL+ycf1*. Observe que las regiones no se solapan, ni individualmente, ni en los análisis combinados.

se aprecia el complejo *Encyclia microbulbon* y las muestras de *Encyclia bractescens* (Lindl.) Hoehne, luego de ello se encuentran las muestras de *Encyclia* Suramericanas (clados S1 y S2) y Centroamérica (clado C). En el clado S2 llama la atención la presencia de las muestras de *Encyclia tuerckheimii*, que se esperaba que correspondan al clado C. Posteriormente están las muestras de las *Encyclia* del Caribe y afines, en este clado se forman dos grupos, uno de especies de las islas del Caribe y otro con especies de la costa del Golfo de México y Centroamérica (Figura III.3). En el clado caribeño destaca la presencia de la muestra “tipo” de *Encyclia nizandensis* Pérez-García & Hágsater. Esta especie es morfológica y biogeográficamente más afín al complejo *Encyclia adenocarpon* que a las *Encyclia* del Caribe. De hecho se esperaba que todas las muestras de *E. nizandensis* quedaran anidadas dentro del complejo *E. adenocarpon* y para todas las muestras incluidas, excepto para el tipo de la especie, fue así. Posteriormente se encuentran las especies restringidas a México y Centroamérica, que conforman un clado nítido que a su vez se divide en dos subgrupos, uno el clado mesoamericano, que se divide en los complejos *Encyclia candollei* y *E. hanburyi*. El segundo clado, denominado Costa Pacífica de Megaméxico, está conformado por dos complejos de especies, el complejo *Encyclia adenocarpon* y *E. meliosma* (Figura III.3).

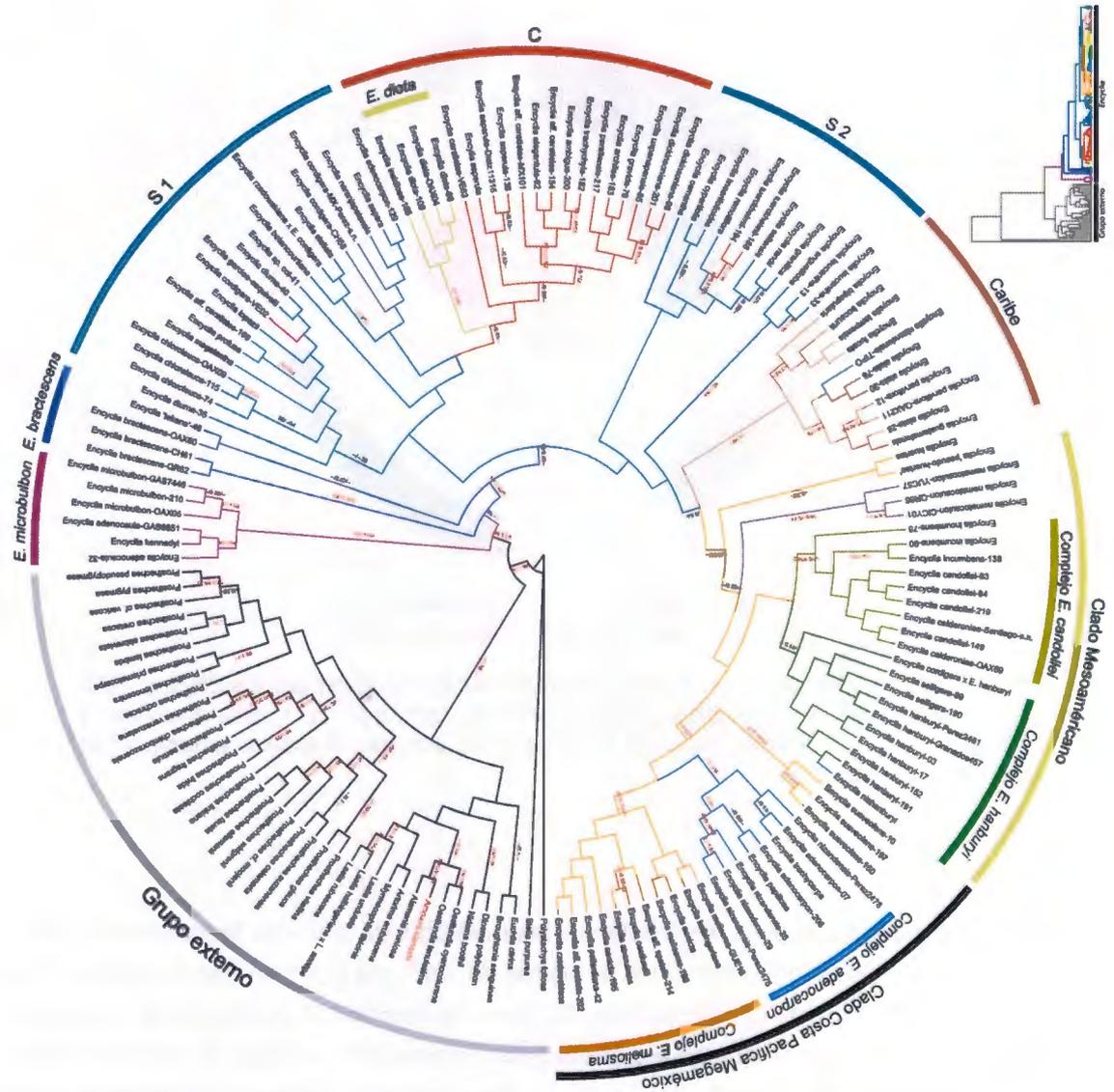


Figura III.3. Filogenia de *Encyclia* basada en ITS (núcleo), construida utilizando un análisis bayesiano. Los valores sobre las ramas indican el soporte (Máxima Parsimonia [Boostrap]/Inferencia Bayesiana [Probabilidad Posterior]/Máxima Verosimilitud [Boostrap*]). En las ramas de esta filogenia no se indica longitud, como referencia sobre esta variable observe la filogenia reducida en la esquina superior derecha de la figura.

Cloroplasto (rpl32-trnL+ycf1). *Encyclia* aparece como un grupo monofilético con un soporte elevado (89% de bootstrap MP, 1.0 de probabilidad posterior, 76% de bootstrap ML). Hacia la base de la filogenia se observan las muestras de *Encyclia bractescens*, luego está el complejo *Encyclia microbulbon*, aunque llaman la atención dos cosas: Primero, que el complejo *E. adenocarpon* sea el clado hermano del complejo *E. microbulbon* (Figura III.4). Segundo

(Figura III.4).

Análisis de evidencia total. Combinar las dos fuentes de evidencia utilizadas en este trabajo (secuencias de núcleo y cloroplasto) no es recomendable, según revelan tanto los resultados del ILD como los del MDS (Cuadro III.3, Figura III.2). Al colocar las filogenias en espejo (Figura III.5), se aprecian mejor los puntos de incongruencia entre las filogenias de ITS y *rpl32-trnL+ycf1*. Es particularmente interesante que aunque los clados son coherentes entre las dos filogenias, su posición varía de manera consistente según la fuente de evidencia.

En el Cuadro III.4, se pueden encontrar los estadísticos asociados al análisis de Máxima Parsimonia para cada una de las matrices utilizadas en este estudio. En general los valores mostrados en el Cuadro III.4 son bastante altos (los índices CI, RI y CF pueden variar entre 0–1). Sin embargo, contrario a lo que se manifiesta aparentemente en los números, el árbol basado en ITS fue el que tuvo la mejor resolución, el más consistente con la evidencia morfológica y la biogeográfica. Luego están los árboles basados en *rpl32-trnL*, *ycf1* y *rpl32-trnL+ycf1*. El árbol basado *trnL-F* casi no tiene resolución. Aunque en el árbol basado

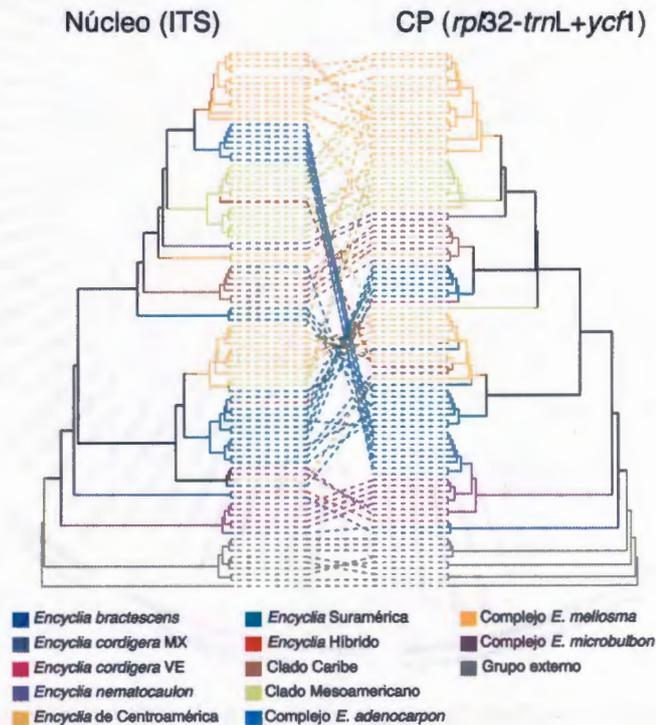


Figura III.5. Comparación de las filogenias de núcleo (ITS) y cloroplasto (*rpl32-trnL+ycf1*) de *Encyclia*. Observe la posición cambiante de los clados en las filogenias, así como las interacciones que se forman entre clados distintos de cada una de las filogenias.

en *PhyC*, sugieren los clados principales de las *Encyclia* de México y Centro América, algunas especies aparecen en posiciones completamente contradictorias, con respecto a otras fuentes de evidencia.

Cuadro III.4. Estadísticos asociados al análisis de Máxima Parsimonia para matrices de secuencias de ADN de varias regiones del genoma de *Encyclia*.

Región	L [‡]	CI	RI	N	CF
ITS	809	0.560	0.799	7506	0.561
<i>rpl32-trnL</i>	403	0.744	0.885	4313	0.401
<i>ycf1</i>	565	0.784	0.851	1036	0.579
<i>trnL-F</i>	368	0.834	0.817	6274	0.340
<i>PhyC</i>	332	0.753	0.752	7001	0.608
<i>rpl32-trnL+ycf1</i>	809	0.761	0.840	2363	0.687

[‡] **L**, longitud; **CI**, índice de consistencia; **RI**, índice de retención; **N**, número de árboles igualmente parsimoniosos; **CF**, índice de información de componentes normalizado para el árbol de consenso de la mayoría.

Tiempos de divergencia

En el Cuadro III.5 y en particular en la Figura III.6 se presentan los tiempos estimados de divergencia para diversos grupos de Orchidaceae, en particular de *Encyclia*. Para detalles sobre las edades estimadas para Asparagales y otros grupos de orquídeas consultar los Anexos 6–7. Según estos estimados, *Encyclia* se originó hace aproximadamente 11.6 Ma y algunos de los grupos más importantes (en cuanto a especies) en Megaméxico son de reciente aparición, tales como el complejo *E. microbulbon*, con ca. de 4 Ma, o el clado mesoamericano con ca. 2.6 Ma. Si observa la Figura III.6 también apreciará que a medida que se acerca a las puntas de las ramas, los tiempos son mucho más cercanos al presente, lo que podría sugerir un proceso de radiación evolutiva reciente, al menos para los complejos *E. adenocarpon* y *E. meliosma*.

DISCUSIÓN

Estructura filogenética

A pesar de las limitaciones de este estudio, los resultados sugieren que *Encyclia* es monofilético. Así mismo, en las filogenias presentadas (en especial en la de núcleo; Figura III.3) hay cierta estructura biogeográfica y coherencia morfológica, como por ejemplo el clado de

Encyclia restringido a la cuenca Caribe o las *Encyclia* restringidas a Megaméxico III. Dado que una parte importante del muestreo utilizado en este estudio es de especies de México y Centroamérica, especialmente del área definida por Rzedowski (1991) como Megaméxico III, a continuación se expondrán detalles sobre la estructura filogenética del género en esta área. Los clados se definen a partir de la filogenia de ITS, que es la que tiene mayor sustento morfológico y biogeográfico. Es necesario hacer notar que los mismos clados aparecen de forma consistente en la filogenia de cloroplasto, aunque no en el mismo orden y a veces con una composición ligeramente distinta (compare Figuras III.3–III.4).

Cuadro III.5. Tiempos de divergencia para *Encyclia* y otros miembros de las Orchidaceae.

Grupo	Edad del grupo (Ma.) [‡]
Orchidaceae	81.20 (67.64–94.23)
Separación Epidendroideae/Orchidoideae	62.72 (50.72–74.55)
Epidendroideae	48.17 (37.61–59.73)
Bletiinae	26.9 (20.06–33.89)
<i>Encyclia</i>	11.67 (9.37–13.03)
Complejo <i>E. microbulbon</i>	4.11 (1.13–7.09)
Separación Clado Caribe-Clado Costa Pacífica Megaméxico	6.10 (3.57–7.96)
Clado Costa Pacífica Megaméxico	5.26 (2.96–6.9)
Clado Mesoamericano	2.60 (0.75–3.78)

[‡] Estos valores sólo se refieren al grupo corona.

Debido a que la mayor parte de Megaméxico III está precisamente en México, es útil reconocer que en México existen dos grandes vertientes: la del Pacífico y la del Atlántico. La mayor parte de los grupos nítidos que emergen de este análisis están en la vertiente del Pacífico. La vertiente del Atlántico, también conocida como vertiente del Caribe, es mucho más heterogénea en cuanto a los linajes y algunos se extienden a Suramérica o a las islas del Caribe, lo que no ocurre con los linajes de la vertiente del Pacífico. Los grupos (complejos) más nítidos de *Encyclia* en este análisis son:

Complejo *Encyclia adenocarpon*: Se caracteriza por hojas rígido-carnosas, linear-oblongas, pseudobulbos muy cónicos; ovario pedicelado conspicuamente verrugoso. El labelo tiene la tendencia a la reducción de los lóbulos laterales, que no envuelven la columna; callo liso, bajo, ancho, trunco en la base; columna recta, clavada y ancha, márgenes columnares ensanchados. Las especies asignadas a este complejo son: *Encyclia adenocarpon* (La Llave & Lex.) Schltr., *E. papillosa* (Bateman) Ag.-Olav., *E. nizandensis* Pérez-García & Hágsater y *E. trachycarpa* (Lindl.) Schltr. Estas especies tienden a encontrarse en áreas de vegetación xeromorfa de la costa tropical y subtropical de la vertiente del Pacífico de Megaméxico, desde Sinaloa (México) hasta el norte

de Nicaragua, normalmente a elevaciones bajas (máximo de 1200 m en la depresión Central de Chiapas; Figura III.7 A–B).

Complejo Encyclia candollei: Se caracteriza por hojas linear-oblongas, relativamente cortas

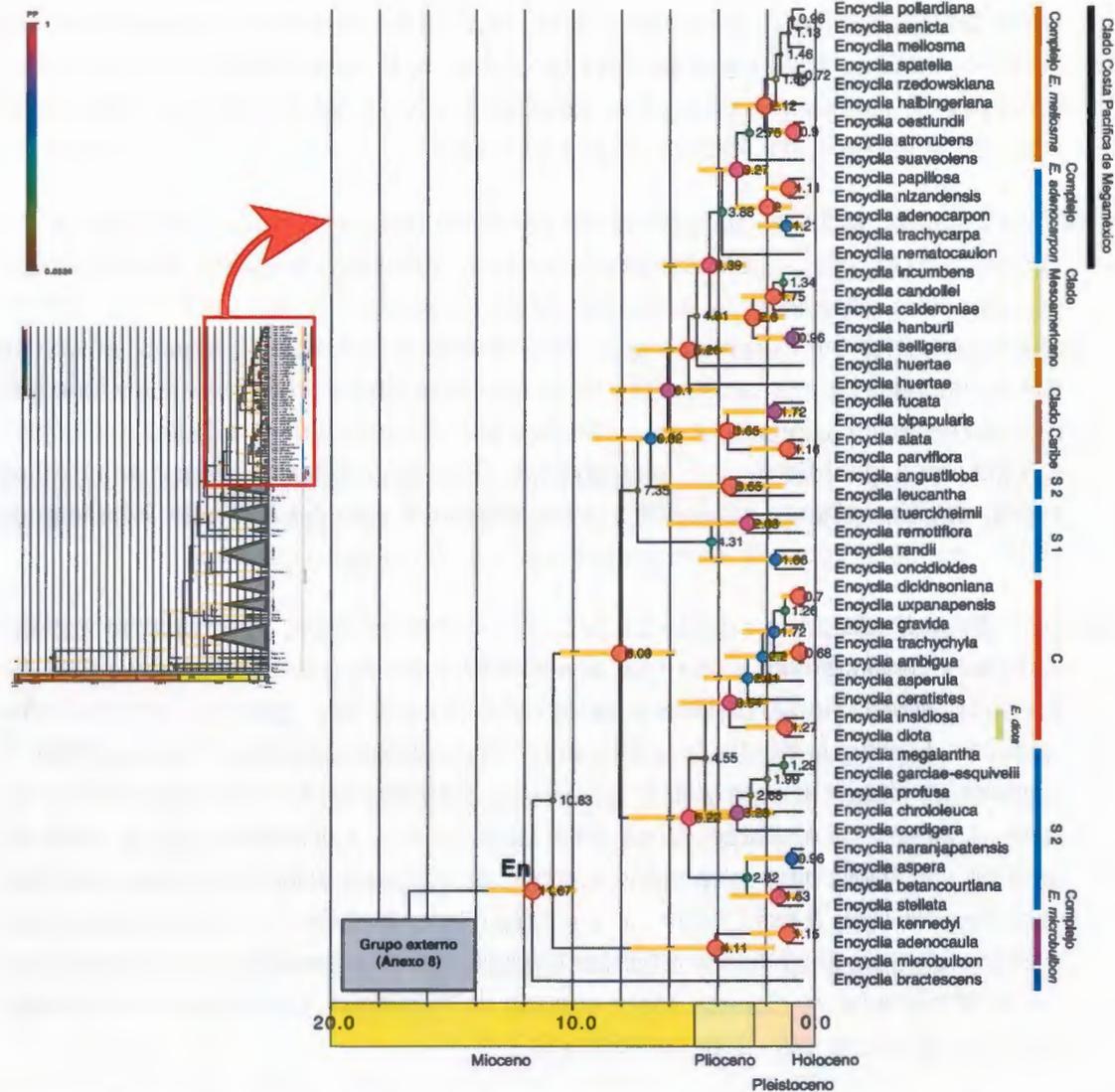


Figura III.6. Extracto de un cronograma de la tribu Laeliinae con énfasis en *Encyclia* basado en ITS. Los números en los nodos indican los tiempos estimados; las barras el error indican el rango posible de las fechas y los círculos en los nodos indican la probabilidad posterior de éstos. La barra del lado superior izquierdo indica la escala de probabilidades posteriores en función del color. El cronograma completo puede ser consultado en el Anexo 8.

y anchas, coriáceas; pseudobulbos piriformes; ovario pedicelado liso, labelo con una fuerte tendencia a la fusión de los lóbulos laterales con el central. Lo más distintivo de este grupo es la tendencia del labelo a doblarse adquiriendo una forma campanulado-flabelada, en posición natural. También son distintivos de este complejo el callo hirsuto (carácter compartido con el complejo *E. meliosma*) y la columna arqueado-incurvada. Las especies asignadas a este complejo son: *Encyclia candollei* (Lindl.) Schltr., *E. calderoniae* Soto Arenas, *E. incumbens* (Lindl.) Mabb. Estas especies habitan en bosques nublados tanto de la vertiente del Pacífico, como de la vertiente del Atlántico de Mesoamérica III; aunque dos de las tres especies (*Encyclia calderoniae* y *E. incumbens*) están en la Vertiente del Pacífico (Figura III.7 C–D).

Complejo Encyclia hanburyi: Se caracteriza por hojas linear-oblongas, relativamente anchas, coriáceas; pseudobulbos piriformes; ovario pedicelado liso, flores laxamente dispuestas en la inflorescencia, coriáceas hasta carnosas-coriáceas, grandes o relativamente pequeñas (en *Encyclia chiapasensis* Withner & D.G. Hunt), vistosas, labelo con lóbulos laterales bien desarrollados y libres del lóbulo central; columna recta y callo glabro. Las especies asignadas a este complejo son: *Encyclia selligera* (Bateman) Schltr., *E. hanburyi* (Lindl.) Schltr. y *E. chiapasensis*. Este linaje tiende a habitar en bosques secos, estacionalmente caducifolios, básicamente al este del Istmo de Tehuantepec en México (600-1200 m) y llega hasta el norte de Nicaragua (Figura III.7 E–F).

Complejo Encyclia diota: Se caracteriza por hojas linear-oblongas, relativamente anchas, coriáceas; pseudobulbos piriformes; ovario pedicelado liso, flores laxamente dispuestas en la inflorescencia, coriáceas hasta carnosas-coriáceas, grandes, vistosas, inflorescencia fractiflexa, lóbulos laterales bien desarrollados y libres del lóbulo central, la columna es recta y el callo glabro; los sépalos y pétalos de este complejo son de colores variables; sin embargo, un carácter común y muy marcado es que el labelo es amarillo con líneas carmesí a marrón rojizo. Las especies asignadas a este complejo son: *Encyclia diota* (Lindl.) Schltr., *E. insidiosa* (Rchb. f.) Schltr. y *E. inopinata* Leopardi & Carnevali. Este linaje tiende a habitar bosques secos, estacionalmente caducifolios, desde el suroeste de Oaxaca hasta el norte de Nicaragua, generalmente a altitudes medias a elevadas (600–2000 m; Figura III.7 G–H).

Complejo Encyclia meliosma: Las hojas son relativamente largas y anchas, coriáceas; pseudobulbos de contorno discoidal, ligeramente aplanados lateralmente y ovario pedicelado liso. Hay dos tendencias claras en el labelo de este grupo. Una es a la fusión parcial de los lóbulos laterales del labelo con el lóbulo central. La segunda tendencia es a una reducción considerable en los lóbulos laterales. En todos los casos el callo es hirsuto, la columna es recta, a veces algo arqueada y sin alas. Las especies asignadas

a este complejo son: *Encyclia aenicta* Dressler & G.E. Pollard, *E. atrorubens* (Rolfe) Schltr., *E. contrerasii* R. González, *E. halbingeriana* Hágsater & Soto Arenas, *E. huer-tae* Soto Arenas & R. Jiménez, *E. meliosma* (Rchb. f.) Schltr., *E. oestlundii* (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz, *E. pollardiana* (Withner) Dressler & G.E. Pollard, *E. rzedowskiana* Soto Arenas, *E. spatella* (Rchb. f.) Schltr. y *E. suaveolens* Dressler. En general, estas especies están restringidas a bosques húmedos o estacionalmente secos de la Vertiente del Pacífico de Megaméxico (desde Oaxaca hasta Jalisco) a elevaciones de (0–)500–1500 (–2400) m (Figura III.7 I–J).

Complejo Encyclia microbulbon: Se caracteriza por plantas de talla vegetativa pequeña con hojas linear-oblongas y coriáceas. Las flores normalmente presentan segmentos membranáceos, el labelo tiende a tener el lóbulo central alargado, agudo hasta redondeado, con márgenes fuertemente ondulados y lóbulos laterales poco desarrollados. La antera normalmente está coloreada de rojo. El ovario es conspicuamente verrugoso al igual que el pedúnculo. Las especies asignadas de forma tentativa a este grupo son: *Encyclia microbulbon* (Hook.) Schltr., *E. lorata* Dressler & G.E. Pollard, *E. adeno-caula* (La Llave & Lex.) Schltr. y *E. ovulum* (Lindl.) Schltr. *Encyclia tuerckheimii* Schltr. podría ser parte de este complejo. Este grupo de especies tiende a habitar a altitudes superiores a los 1500 m, normalmente en lugares fríos y húmedos de la vertiente del Pacífico de Megaméxico. Aún no es claro cuales son las relaciones de este complejo con otros, especialmente por su posición basal en el género (Figura III.7 K–M).

Encyclia nematocaulon (A. Rich.) Acuña no es asignada a ningún complejo debido a su comportamiento inestable; esto se refiere a que algunas regiones del genoma sugieren que forma parte del grupo “Costa Pacífica de Megaméxico”, mientras que otras la asocian al clado “Caribe” (compare Figuras III.3–III.4). Si fuese necesario hacer una asignación tentativa, tal vez lo más conveniente sería al “clado Caribe”, pues su distribución sugiere afinidades con ese grupo; aunque morfológicamente mantenga afinidades con el grupo “Costa Pacífica de Megaméxico”, tales como la ausencia de alas en la columna y la pubescencia del callo del labelo.

Tiempos de divergencia en *Encyclia*

El origen de *Encyclia* (ca. 11.67 Ma. [9.37–13.03]), coincide con el Mioceno medio. Este período de tiempo estuvo marcado por temperaturas y precipitaciones más elevadas que las que actuales (Lunt *et al.*, 2008). Sin embargo, el intervalo también coincide con el período

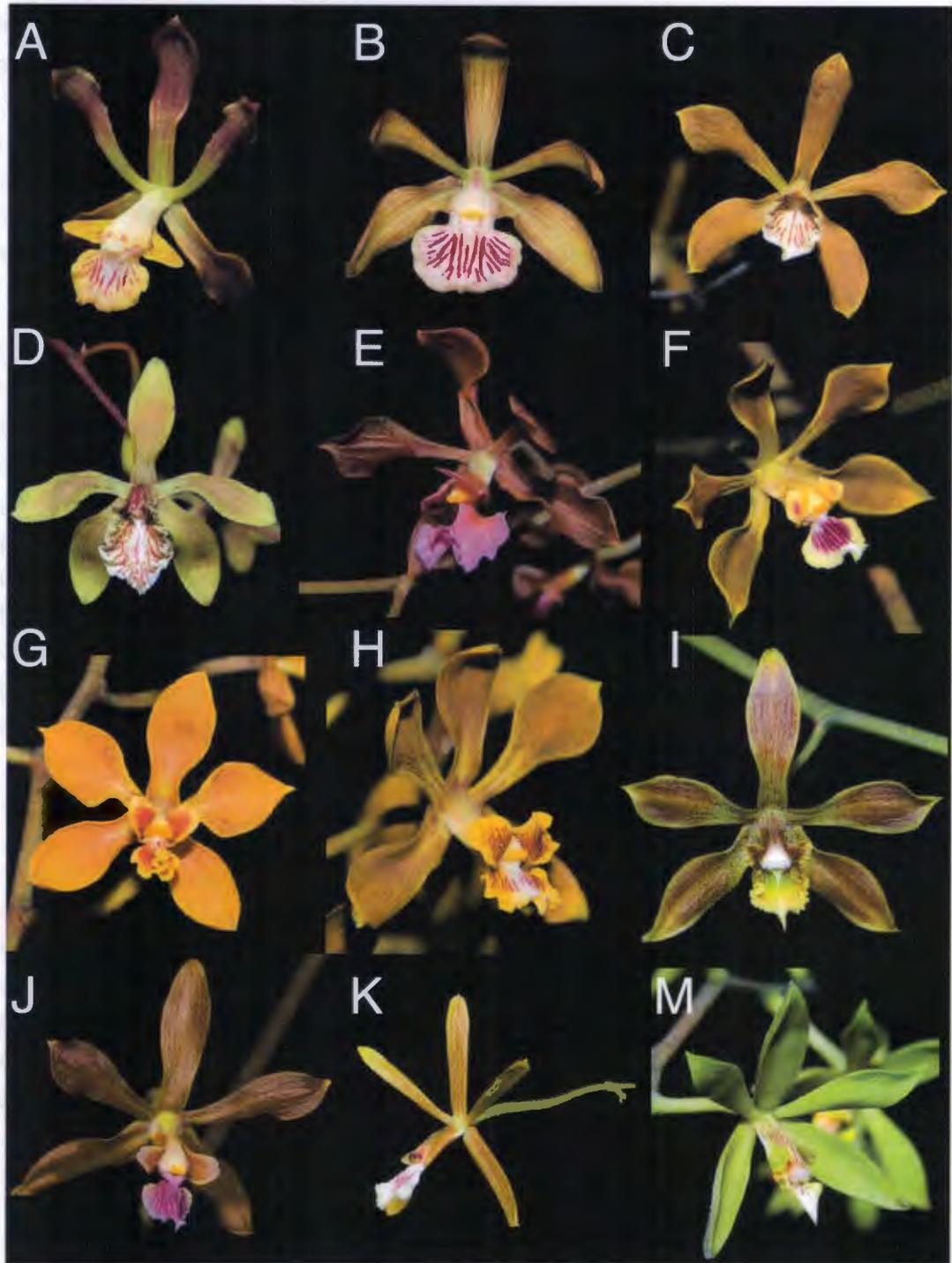


Figura III.7. Representantes de algunos complejos de especies de *Encyclia* en Mesoamérica III. Complejo *Encyclia adenocarpon* (A–B). A, *E. nizandensis*. B, *E. trachycarpa*. Complejo *Encyclia candollei* (C–D). C, *E. candollei*. D, *E. incumbens*. Complejo *Encyclia hanburyi* (E–F). E, *E. hanburyi*. F, *E. chiapasensis*. Complejo *Encyclia diota* (G–H). G, *E. diota*. H, *E. insidiosa*. Complejo *Encyclia meliosma* (I–J). I, *E. meliosma*. J, *E. halbingiana*. Complejo *E. microbulbon* (K–M). K, *E. microbulbon*. M, *E. tuerckheimii*.

en el que inicio un rápido descenso de las temperaturas y expansión de las masas polares, con la consecuente aridificación de muchas zonas en el continente (Graham, 1999).

En este sentido, y aunque el género se inicio antes de los cambios climáticos del Pleistoceno, es posible que éstos tuviesen un influencia importante en la diversificación del grupo, al menos en Megaméxico, tal como sugieren los tiempos de divergencia de los complejos más diversos (2–5 Ma; Cuadro III.5, Figura III.6). Por otro lado, procesos similares a los ocurridos en *Encyclia* se han reportado para una amplia variedad de organismos, como por ejemplo reptiles (Bryson *et al.*, 2012) o peces (Hulsey *et al.*, 2004). En general estos procesos parecen estar asociados a la aparición de nuevas barreras (como el Eje Neovolcánico Transversal) o a cambios climáticos que ocasionaron la contracción y aislamiento de ciertas floras, como la decidua, y posterior su expansión (Bryson *et al.*, 2012). Estas ideas serán desarrolladas con más detalle (capítulo V), utilizando como modelo el complejo *Encyclia meliosma*.

Posibles fuentes de incongruencias

La Figura III.5 muestra de forma elocuente las incongruencias entre la filogenia de núcleo (ITS) y la de cloroplasto (*rpl32-trnL+ycf1*). Inicialmente se pensó que estos patrones podrían deberse a copias parálogas en los ITS, pero dado que todas las especies del clado se comportan de forma similar, es poco probable que esta sea la explicación.

Las incongruencias en la filogenia de *Encyclia* pueden tener varias causas. Primero, el género es de reciente aparición (Cuadro III.5, Figura III.6). Esto podría conducir a que la falta de resolución y/o consistencia entre las fuentes de evidencia se deba a fenómenos como la separación incompleta de linajes, a distintas tasas de evolución (Cutter, 2013) o incluso a que los cambios se hayan acumulado en regiones que no fueron exploradas en este estudio (mosaicos genómicos; Via y West, 2008).

En otros organismos, como el insecto *Ostrina nubilalis* Hübner (orden Lepidoptera, familia Crambidae), Dopman *et al.* (2005) encontraron que sólo era posible reconstruir una filogenia que refleje las relaciones filogenéticas reales entre las poblaciones americanas y europeas utilizando una región (triosa-fosfato isomerasa [Tpi]) asociada a la síntesis de una feromona, que es el carácter que apoya el aislamiento reproductivo. Probablemente en *Encyclia* se podría construir una filogenia más resuelta y con relaciones mejor sustentadas si se encontrase una región equivalente a la que hallaron Dopman *et al.* (2005); quizá las enzimas que generan los distintos tipos de carotenos, que son los que dan los colores a las flores, puedan ser un buen punto de inicio para la búsqueda.

Otro ejemplo, de un caso de este tipo es el del ratón doméstico *Mus musculus* L. (Rodentia, Muridae), que tiene tres subespecies que divergieron recientemente (White *et al.*, 2009). En este estudio, los autores utilizaron todo el genoma para intentar reconstruir las relaciones entre las especies y encontraron que esto sólo fue posible con una fracción del genoma, de ca. de 17 genes (White *et al.*, 2009).

Resultados como los de White *et al.* (2009) y Dopman *et al.* (2005) apoyan la teoría de que las especies tienden desarrollar una serie de diferencias que les permiten ocupar un nicho propio (Levin, 2004). Esas diferencias no necesariamente deben involucrar al genoma completo, con que algunas partes (las esenciales para el desarrollo y mantenimiento de esas características novedosas) sean diferentes es suficiente. Esto supone que enormes regiones del genoma son compartidas entre linajes de reciente divergencia; mientras que otras son diferentes, lo que convierte al genoma en un mosaico (Via y West, 2008).

En *Encyclia*, además de los elementos anteriores, también es adecuado añadir el intercambio de genes entre especies. Este fenómeno es algo que se ha observado desde hace tiempo (v.g., Dressler y Pollard, 1974) y es posible que este jugando un papel importante en la evolución y diversificación del género. Algunas evidencias que sustentan esta idea son la inconsistencia en la posición filogenética de especies que han sido postuladas y son reconocidas como híbridos naturales (v.g., *Encyclia nizanburyi* Pérez-García & Hágsater; Pérez-García y Hágsater, 2012) u otras especies que han sido propuestas como tales (v.g., *Encyclia nizandensis*).

Otro caso que apoya el argumento anterior, es la sugerencia que existe de que *Encyclia parviflora* interactúa con alguna especie del complejo *E. adenocarpon* en el área del Istmo de Tehuantepec, como reflejan los análisis de este estudio (Figuras III.3–III.4). Estos resultados indican que el nombre *E. nizandensis* debe asignarse a una entidad de origen híbrido y que hay una tercera especie que ha sido recientemente postulada como *E. rodolfoi* Archila, Chirón & Véliz (Archila *et al.*, 2013). Esta especie tiene flores muy similares a las de *E. nizandensis* y se extiende desde México (Oaxaca) probablemente hasta El Salvador, que es la distribución que nos sugieren muestras de esta especie encontradas cerca de Tuxtla Gutiérrez (Chiapas; Carnevali *et al.* s.n. [CICY]) y fotografías publicadas en un libro de orquídeas de El Salvador (Clason *et al.*, 1996: 66, como *Encyclia trachycarpa*).

CONCLUSIONES

- *Encyclia* es un género de reciente divergencia (ca. 11.6 Ma), muchos de los grupos más importantes de Megaméxico III son recientes (2–5 Ma) y su aparición tal vez esté asociada a cambios climáticos como los del Pleistoceno.

- Existe una fuerte incongruencia entre la información aportada por núcleo y la de cloroplasto. Tal vez esto se deba a la reciente divergencia del género, aunque no se descartan otras razones como la hibridación entre especies simpátricas.
- La diversidad del género, en Megaméxico, no está aleatoriamente distribuida, sino que cada región tiene un conjunto particular de especies. En el resto de América podría existir un patrón similar, aunque el muestreo de este trabajo no permite elucidarlo con claridad.

BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez, I. y J. Wendel (2003). Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 417–434.
- APG III (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105–121.
- Archila, F., G. Chiron y M. Veliz (2013). *Encyclia rodolfoi*, & *Encyclia shaeferi*, nuevas especies para la subtribu Laeliinae. *Revista Guatemalensis*, 16: 1–11.
- Arenas-Díaz, E. D. (2010). Glocser, [Online] (Actualizado 19 octubre 2010). Disponible en <http://goten.ibiologia.unam.mx/glocsa/?p=7> [Acceso 15 de abril 2013].
- Ayres, D. L., A. Darling, D. J. Zwickl, P. Beerli, M. T. Holder, P. O. Lewis, J. P. Huelsenbeck, F. Ronquist, D. L. Swofford, M. P. Cummings, A. Rambaut y M. A. Suchard (2012). BEAGLE: An application programming interface and high-performance computing library for statistical phylogenetics. *Systematic Biology*, 61: 170–173.
- Bell, C. D., D. E. Soltis y P. S. Soltis (2010). The age and diversification of the Angiosperms re-visited. *American Journal of Botany*, 97: 1296–1303.
- Benson, D. A., M. Cavanaugh, K. Clark, I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell y E. W. Sayers (2013). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 41: D36–D42.
- Bryson, R. W., U. O. García-Vázquez y B. R. Riddle (2012). Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 87–96.
- Cameron, K. M. (2007). Molecular phylogenetics of Orchidaceae: The first decade of DNA sequencing. En: *Orchid Biology. Reviews and Perspectives IX*, Cameron, K. M., J. Arditti y T. Kull (eds.). New York Botanical Garden Press, New York, U.S.A., pp. 163–200.

- Carnevali, G. y I. M. Ramírez (2004). Two new species of *Encyclia* (Orchidaceae: Laeliinae) from Venezuela. *Novon*, 14: 413–419.
- Chase, M. W. y H. Hills (1991). Silica gel: an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon*, 40: 215–220.
- Chen, S., D.-K. Kim, M. W. Chase y J.-H. Kim (2013). Networks in a large-scale phylogenetic analysis: Reconstructing evolutionary history of Asparagales (Lilianae) based on four plastid genes. *PloS ONE*, 8: e59472.
- Clason, H., N. Cansino, P. de García y Asociación Salvadoreña de Orquideología (1996). *Orquídeas de El Salvador*, tomo I. Banco Agrícola Comercial de El Salvador, San Salvador.
- Conran, J. G., J. M. Bannister y D. E. Lee (2009). Earliest orchid macrofossils: Early Miocene *Dendrobium* and *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) from New Zealand. *American Journal of Botany*, 96: 466–474.
- Cutter, A. D. (2013). Integrating phylogenetics, phylogeography and population genetics through genomes and evolutionary theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69: 1172–1185.
- Dopman, E. B., L. Pérez, S. M. Bogdanowicz y R. G. Harrison (2005). Consequences of reproductive barriers for genealogical discordance in the European corn borer. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 14706–14711.
- Dressler, R. L. (1961). A reconsideration of *Encyclia* (Orchidaceae). *Brittonia*, 13: 253–266.
- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1974). *The Genus Encyclia in Mexico*. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., México D.F., México.
- Drummond, A., J. Heled, P. Lemey, T. de Oliveira, B. Shapiro y M. Suchard (2012a). Tree Figure Drawing Tool Version 1.3.1. <http://tree.bio.ed.ac.uk/>, [Online] (Actualizado 05 diciembre 2012). Disponible en <http://tree.bio.ed.ac.uk/> [Acceso 21 abril de 2013].
- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie y A. Rambaut (2012b). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1969–1973.
- Edgar, R. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32: 1792–1797.
- Farris, J., M. Källersjö, A. Kluge y C. Bult (1995). Testing significance of incongruence. *Cladistics*, 10: 315–319.

- Fitch, W. (1971). Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406–416.
- Friis, E. M., P. R. Crane y K. R. Pedersen (2011). *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Friis, E. M., K. R. Pedersen y P. R. Crane (2004). Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 16565–16570.
- Gernhard, T. (2008). The conditioned reconstructed process. *Journal of Theoretical Biology*, 253: 769–778.
- Givnish, T. J., M. H. J. Barfuss, B. V. Ee, R. Riina, K. Schulte, R. Horres, P. A. Gonsiska, R. S. Jabaily, D. M. Crayn, A. C. Smith, K. Winter, G. K. Brown, T. M. Evans, B. K. Holst, H. Luther, W. Till, G. Zizka, P. E. Berry y K. J. Sytsma (2011). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98: 872–895.
- Górniak, M., O. Paun y M. W. Chase (2010). Phylogenetic relationships within Orchidaceae based on a low-copy nuclear coding gene, *Xdh*: Congruence with organellar and nuclear ribosomal DNA results. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56: 784–795.
- Gouy, M., S. Guignon y O. Gascuel. (2010). SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 221–224.
- Graham, A. (1999). *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation - North of Mexico*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Gustafsson, A. L., C. Verola y A. Antonelli (2010). Reassessing the temporal evolution of orchids with new fossils and a Bayesian relaxed clock, with implications for the diversification of the rare South American genus *Hoffmannseggella* (Orchidaceae: Epidendroideae). *BMC Evolutionary Biology*, 10: 177,). Disponible en <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/177>.
- Higgins, W. (1997). A reconsideration of the genus *Prosthechea* (Orchidaceae). *Phytologia*, 82: 370–383.
- Higgins, W. (2001). *Oestlundia*: A new genus of Orchidaceae in Laeliinae. *Selbyana*, 22: 1–4.
- Higgins, W. (2002). Validation of *Microepidendrum* (Orchidaceae: Laeliinae). *Acta Botánica Mexicana*, 60: 19–24.

- Higgins, W., C. van den Berg y M. Whitten (2003). A combined molecular phylogeny of *Encyclia* (Orchidaceae) and relationships within Laeliinae. *Selbyana*, 24: 165–179.
- Hillis, D., T. Heath y K. John (2005). Analysis and visualization of tree space. *Systematic Biology*, 54: 471–482.
- Hooker, W. J. (1828). *Encyclia viridiflora*. *Botanical Magazine*, 55: pl. 2831.
- Hulseay, C. D., F. J. García de León, Y. S. Johnson, D. A. Hendrickson y T. J. Neara (2004). Temporal diversification of Mesoamerican cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 754–764.
- Jabaily, R. S. y K. J. Sytsma (2010). Phylogenetics of *Puya* (Bromeliaceae): Placement, major lineages, and evolution of Chilean species. *American Journal of Botany*, 97: 337–356.
- Leopardi, C. L., G. Carnevali y G. A. Romero-González (2012). *Amoana* (Orchidaceae, Laeliinae), a new genus and species from Mexico. *Phytotaxa*, 65: 23–45.
- Levin, D. (2004). Ecological speciation: Crossing the divide. *Systematic Botany*, 29: 807–816.
- Lindley, J. (1841). Notes upon the genus *Epidendrum*. *The Journal of Botany*, 3: 81–90.
- Lunt, D. J., R. Flecker, P. J. Valdes, U. Salzmann, R. Gladstone y A. M. Haywood (2008). A methodology for targeting palaeo proxy data acquisition: A case study for the terrestrial late Miocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 271: 53–62.
- Lutzoni, F. (2013). PYRAXML2 - a python wrapper for RAxML-VI-HPC, [Online] (Actualizado 16 abril de 2013). Disponible en <http://www.lutzonilab.net/downloads/> [Acceso 16 de abril de 2013].
- Maddison, W. y D. Maddison (2011). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, version 2.74., [Online] (Actualizado 30 septiembre 2011). Disponible en <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html> [Acceso 21 abril de 2013].
- Mort, M. y D. Crawford (2004). The continuing search: low-copy nuclear sequences for lower level plant molecular phylogenetic studies. *Taxon*, 53: 257–261.
- Müller, K. (2004). PRAP – calculation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 780–782.
- Neubig, K. M., W. M. Whitten, B. S. Carlswald, M. A. Blanco, L. Endara, N. H. Williams y M. Moore (2009). Phylogenetic utility of *ycf1* in orchids: a plastid gene more variable than *matK*. *Plant Systematics and Evolution*, 277: 75–84.

- Neyland, R. y L. Urbatsch (1996). Phylogeny of subfamily Epidendroideae (Orchidaceae) inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences. *American Journal of Botany*, 83: 1195–1206.
- Nixon, K. C. (1999). The Parsimony Ratchet, a new method for rapid Parsimony analysis. *Cladistics*, 15: 407–414.
- Nixon, K. C. (2002). WinClada ver 1,). Disponible en <http://www.cladistics.com/Software.html>.
- Olson, D., E. Dinerstein, E. Wikramanayake, N. Burgess, G. Powell, E. Underwood, J. D'Amico, I. Itoua, H. Strand, J. Morrison, C. Loucks, T. Allnutt, T. Ricketts, Y. Kura, J. Lamoreux, W. Wettengel, P. Hedao y K. Kassem (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience*, 51: 933–938.
- Pérez-García, E. y E. Hágsater (2012). *Encyclia x nizhanburyi* (Orchidaceae) un nuevo híbrido natural del Istmo de Tehuantepec, México. *Lankesteriana*, 12: 1–8.
- Posada, D. (2008). JModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1253–1256.
- Rambaut, A. y A. J. Drummond (2009). Tracer v1.4, [Online] (Actualizado 30 noviembre 2009). Disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> [Acceso 21 abril de 2013].
- Ramírez, S. R., B. Gravendeel, R. B. Singer, C. R. Marshall y N. E. Pierce (2007). Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature*, 448: 1042–1045.
- Russell, A., R. Samuel, V. Klejna, M. H. J. Barfuss, B. Rupp y M. W. Chase (2010). Reticulate evolution in diploid and tetraploid species of *Polystachya* (Orchidaceae) as shown by plastid DNA sequences and low-copy nuclear genes. *Annals of Botany*, 106: 37–56.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47–64.
- Schlechter, R. (1914). 201. *Encyclia* Hook. In *Die Orchideen: ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung. Handbuch für Orchideenliebhaber, Züchter und Botaniker*. P. Parey, Berlin, Alemania, pp. 207–212.
- Schmidt, H., K. Strimmer, M. Vingron y A. von Haeseler (2002). TREE-PUZZLE: maximum likelihood phylogenetic analysis using quartets and parallel computing. *Bioinformatics*, 18: 502–504.

- Shaw, J., E. B. Lickey, J. T. Beck, S. B. Farmer, W. Liu, J. Miller, K. C. Siripun, C. T. Winder, E. E. Schilling y R. L. Small (2005). The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany*, 92: 142–166.
- Shaw, J., E. B. Lickey, E. E. Schilling y R. L. Small (2007). Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94: 275–288.
- Silvestro, D. y I. Michalak (2012). raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution*, 12: 335–337.
- Soltis, D. E. y P. S. Soltis (1999). Choosing and approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. En: *Molecular Systematics of Plants II – DNA Sequencing*, Soltis, D. E., P. S. Soltis y J. J. Doyle (eds.). Springer, New York, U.S.A., pp. 1–42.
- Soto, M. (2002). *Encyclia rzedowskiana* Soto Arenas. *Icones Orchidacearum*, 2-3: Plate 565.
- Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22: 2688–2690.
- Stamatakis, A., T. Ludwig y H. Meier (2005). RAxML: a fast program for maximum likelihood-based inference of large phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 21: 456–463.
- Swofford, D. (2002). *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou y J. Bouvet (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, 17: 1105–1109.
- van den Berg, C. y G. Carnevali (2005). *Encyclia* Hook. En: *Genera Orchidacearum*, Pridgeon, A., P. Cribb, M. Chase y F. Rasmussen (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 232–236.
- van den Berg, C., D. H. Goldman, J. V. Freudenstein, A. M. Pridgeon, K. M. Cameron y M. W. Chase (2005). An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and recircumscriptions of Epidendroideae and Arethuseae (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 92: 613–624.
- van den Berg, C., W. Higgins, R. L. Dressler, M. Whitten, M. A. Soto-Arenas y M. Chase (2009). A phylogenetic study of Laeliinae (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany*, 104: 417–430.

-
- Vásquez-Lobo, A. (1996). *Evolución de Hongos Endófitos del Género Pinus L.: Implementación de Técnicas Moleculares y Resultados Preliminares*. Facultad de Ciencias UNAM, México D.F., México.
- Via, S. y J. West (2008). The genetic mosaic suggests a new role for hitchhiking in ecological speciation. *Molecular Ecology*, 17: 4334–4345.
- Walker, J. W. y A. G. Walker (1984). Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71: 464–521.
- White, M. A., C. Ané, C. N. Dewey, B. R. Larget y B. A. Payseur (2009). Fine-Scale phylogenetic discordance across the house mouse genome. *PLoS Genetics*, 5: e1000729.
- White, T., T. Bruns, S. Lee y J. Taylor (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. En: *PCR protocols: a guide to methods and applications*, Innis, M., D. Gelfand, J. Sninsky y T. J. White (eds.). Academic Press, San Diego, U.S.A., pp. 315–322.
- Whitten, W. M., M. A. Blanco, N. H. Williams, S. Koehler, G. Carnevali, R. B. Singer, L. Endara y K. M. Neubig (2007). Molecular phylogenetics of *Maxillaria* and related genera (Orchidaceae: Cymbidieae) based on combined molecular data sets. *American Journal of Botany*, 94: 1860–1889.
- Withner, C. (1998). *The Cattleyas and Their Relatives, vol. V: Brassavola, Encyclia, and Other Genera of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, U.S.A.
- Xia, X. y P. Lemey (2009). Assessing substitution saturation with DAMBE. En: *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing*, Lemey, P., M. Salemi y A. Vandamme (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 615–630.
- Xia, X., Z. Xie, M. Salemi, L. Chen y Y. Wang (2003). An index of substitution saturation and its application. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 1–7.
- Yule, U. (1925). A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis, F.R.S. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 213: 21–87.

LA UTILIDAD DE LA FORMA EN LA RECONSTRUCCIÓN DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS EN GRUPOS DE RECIENTE DIVERGENCIA. EL COMPLEJO *ENCYCLIA MELIOSMA* COMO CASO DE ESTUDIO

RESUMEN

Los análisis filogenéticos permiten estimar las relaciones ancestro-descendientes de grupos de organismos. Estos métodos utilizan caracteres moleculares y/o morfológicos. Hasta hace poco se hizo posible el uso de caracteres morfológicos continuos (v.g., morfométricos) en los análisis filogenéticos. Un caso ideal para explorar el uso de la morfometría geométrica como fuente de caracteres es el del complejo *Encyclia meliosma* debido a que es un grupo monofilético, la información molecular tiene una señal filogenética débil y los caracteres morfológicos discretos disponibles no son suficientes como para elucidar las relaciones entre las especies. Para reconstruir las relaciones filogenéticas del complejo *E. meliosma* se utilizó información molecular (cinco regiones de ADN, dos de núcleo y tres de cloroplasto) y morfológica (morfometría geométrica). Esta información se analizó utilizando Inferencia Bayesiana. La información morfológica se obtuvo del análisis morfométrico del labelo basado en 46 puntos tomados de 153 especímenes de las especies del complejo. A partir de éstos se calcularon las formas promedio por especie y el análisis filogenético. Se encontró que (i) la información molecular sugiere historias compatibles entre las regiones seleccionadas, aunque con muy poco soporte. (ii) La morfometría como fuente de datos es prometedora y puede ser congruente con la información molecular, llegando a robustecer las inferencias. (iii) Aunque la información morfométrica no es suficiente por sí sola para estimar de manera contundente la posición filogenética de alguna especie, sí puede sugerir relaciones probables.

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales objetivos de la biología evolutiva es entender las relaciones históricas (filogenéticas) entre los organismos vivos (Rokas *et al.*, 2003). Para ello se han desarrollado los métodos de análisis filogenéticos. Éstos utilizan distintos tipos de evidencia para la reconstrucción de las relaciones, entre las que se destacan la información contenida en el genoma (Donoghue y Sanderson, 1992) y la información morfológica (Hillis y Wiens, 2000).

En grupos muy cercanamente relacionados la información aportada por la evidencia molecular puede ser insuficiente para resolver las relaciones entre las especies (Knowles y Carstens, 2007). Esto es especialmente crítico cuando hay posibilidad de transferencia de genes entre las especies (v.g., Pinheiro y Cozzolino, 2013; Schulte *et al.*, 2010), separación incompleta de linajes, entre otros (Knowles y Carstens, 2007). Por ello, el uso de múltiples fuentes de evidencia, tales como los caracteres morfológicos (discretos y/o continuos), citológicos, biogeográficos, entre otros, puede ser una forma eficiente de coadyuvar a la reconstrucción de las relaciones filogenéticas.

Los caracteres morfológicos pueden ser utilizados de varias maneras. (i) Codificando de forma discreta aquellos rasgos que podrían resultar informativos (Wagner, 2001; Poe y Wiens, 2000). (ii) Utilizando caracteres continuos discretizados a través de alguno de los métodos propuestos a lo largo de los últimos 30 años (para una revisión consultar García-Cruz y Sosa, 2006). (iii) Utilizando caracteres continuos de manera directa; a diferencia de los enfoques anteriores estos pueden ser analizados a través de la parsimonia cuadrática propuesta por Goloboff *et al.* (2006) o con Inferencia Bayesiana modelados bajo "Brownian Diffusion" o una de las variantes de los "Random Walks" (Lemey *et al.*, 2010). Los caracteres como las dimensiones (v.g., largo, ancho, etc.) pueden ser analizados con los enfoques ii ó iii; la forma sólo puede ser analizada con el enfoque iii.

El complejo *Encyclia meliosma* está conformado por 11 especies y se caracteriza por hojas relativamente anchas y coriáceas; pseudobulbos de contorno discoidal, ligeramente aplanados lateralmente y ovario pedicelado liso. También es notable el callo usualmente hirsuto y la columna sin estelidios (alas). Habitan en la Vertiente del Pacífico de Megaméxico (desde Oaxaca hasta Jalisco), en elevaciones entre los (0–)500–1500(–2400) m. Este complejo, según los análisis presentados en el capítulo III, es de reciente divergencia: ca. 5.6 millones de años.

En este sentido, los objetivos de este trabajo son, (i) comprobar la utilidad de la información morfométrica en la elucidación de las relaciones filogenéticas en grupos de reciente divergencia, utilizando como caso de estudio el complejo *Encyclia meliosma*. (ii) Inferir las relaciones filogenéticas entre las especies del complejo *Encyclia meliosma* utilizando información de dos regiones de núcleo (ITS, *PhyC*) y tres regiones de cloroplasto (*trnL-F*, *ycf1* y *rpl32-trnL*), así como información morfométrica. (iii) Estimar la posición filogenética de una especie conocida sólo de material de herbario, *Encyclia contrerasii* R. González. Se espera que la información morfométrica pueda ayudar a reconstruir las relaciones filogenéticas entre especies cercanamente relacionadas.

METODOLOGÍA

Obtención y análisis de información molecular

Grupo externo e interno. Como grupo externo se seleccionó a *Encyclia alata* (Bateman) Schltr. y a *E. parviflora* (Regel) Withner debido a que análisis previos (ver capítulo III) indican que forman parte del clado hermano (Clado Caribe) del grupo Costa Pacífica de Megaméxico.

Se considera como grupo interno a todas las especies que conforman el complejo *Encyclia meliosma*: *Encyclia aenicta* Dressler & G.E. Pollard, *E. atrorubens* (Rolfe) Schltr., *E. contrerasii* R. González, *E. halbingeriana* Hágsater & Soto Arenas, *E. huertae* Soto Arenas & R. Jiménez, *E. meliosma* (Rchb. f.) Schltr., *E. oestlundii* (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz, *E. pollardiana* (Withner) Dressler & G.E. Pollard, *E. rzedowskiana* Soto Arenas, *E. spatella* (Rchb. f.) Schltr. y *E. suaveolens* Dressler. Este grupo se considera monofilético, según los análisis del capítulo III.

Ensamblado y alineación de las matrices. Las secuencias de ADN utilizadas en este estudio son una adaptación de las matrices elaboradas para el capítulo III, por lo que allí encontrará toda la información sobre los parámetros utilizados para la amplificación y secuenciación de los marcadores. Sin embargo, al ser matrices más pequeñas que la originales, es necesario re-alinearlas; esto se hizo de manera automática con MUSCLE (Edgar, 2004). Los alineamientos fueron refinados “a mano” en SeaView; para definir de forma objetiva la mejor hipótesis de alineamiento se utilizó el criterio GLOCSA implementado en el programa GLOCSER (Figura VI.1; Arenas-Díaz, 2010).

Selección del modelo evolutivo. La selección del modelo de evolución para cada alineamiento fue hecha en JModelTest v. 2.1.4 (Posada, 2008). Para todos los alineamientos se utilizaron tres esquemas de sustitución y las opciones de Frecuencia de Bases+F, tasa de variación+I+número de categorías (nCat=4); el árbol base utilizando para los cálculos de máxima verosimilitud (ML) fue el elaborado por el programa a través de la opción “ML optimized”. El modelo seleccionado fue el sugerido los tres criterios disponibles en el programa, Criterio de Información de Akaike (AIC), Criterio de Información Bayesiana (BIC) y Teoría de Decisión (DT; Figura VI.1). Cuando una matriz tenía dos modelos candidatos, se analizó con ambos y los resultados fueron comparados con el Factor Bayes (FB) en Tracer v.1.5 (Rambaut y Drummond, 2009). El modelo con un FB >10 se considera más probable y por ello es el seleccionado.

Análisis. Se utilizó Inferencia Bayesiana (IB) en el software Beast 1.7.5 (Drummond *et al.*, 2012). En general se dejaron los parámetros por defecto de Beast, excepto por el uso de reloj estricto. Cada partición fue analizada por separado y luego en conjunto, asignando a cada una su propio modelo. Así, para ITS=HKY, *PhyC*=HKY+G, *rp132-trnL*=HKY, *trnL-F*=HKY, *ycf1*=GTR. Se utilizaron 20 millones de generaciones, con muestreo cada 2000 y con un burn-in del 10 % (2 millones). Cada análisis se efectuó en cuatro ocasiones para corroborar la convergencia y estabilidad del mismo. El diagnóstico de convergencia se hizo utilizando Tracer v.1.5 (Rambaut y Drummond, 2009). El árbol presentado es el que tiene la mayor credibilidad por clados. Para corroborar la compatibilidad de las matrices, se seleccionaron aleatoriamente 1000 árboles del análisis bayesiano de cada matriz, y se observó el espacio que ocupan utilizando el escalado multidimensional (MDS) implementado en Tree Set Viz (Hillis *et al.*, 2005), un módulo de Mesquite (Maddison y Maddison, 2011). El MDS se hizo a partir de una matriz de distancia entre los árboles, que en este caso se generó utilizando distancias de Robinson-Foulds entre árboles no enraizados. Se espera que si las topologías son muy similares se deben solapar en el espacio (Figura VI.1).

En este trabajo se utiliza IB para los análisis debido a que es el único método que permite manejar directamente caracteres continuos (v.g., la forma) y combinarlos con datos moleculares en una reconstrucción filogenética. Por otro lado, no se utilizan caracteres morfológicos discretos porque son muy pocos los que se pueden codificar de manera clara (no ambigua) y sin involucrar caracteres continuos discretizados.

Obtención y análisis de datos morfométricos

Obtención de datos. Se utilizó sólo una configuración, el labelo. Se seleccionó este segmento floral por ser el único indispensable para la correcta discriminación entre las especies. Además considerando su función como plataforma de aterrizaje y como principal elemento de atracción de la flor, es posible que sea particularmente valioso como fuente de caracteres morfométricos. Cada segmento fue digitalizado de material rehidratado o material fresco. Se asume que los datos obtenidos de muestras de herbario se pueden comparar con los obtenidos de muestras frescas, debido a que no se está utilizando como fuente de datos las proporciones sino la forma del segmento. En el caso del material rehidratado, esto se hizo en un proceso de dos pasos: (i) la flor fue colocada en un detergente comercial con amonio por 30–45 min y luego (ii) fue lavada y dejada en agua por alrededor de una hora. Posteriormente se disecó la flor, se separaron las partes y fueron digitalizadas a 600 dpi en un escáner EPSON XL1600. En el caso de las muestras frescas, fueron disecadas y digitalizadas directamente, antes de que empezaran a marchitarse (Figura VI.1).

Se digitalizaron 158 especímenes: 32 de *Encyclia aenicta*, tres de *E. atrorubens*, cuatro de *E. halbingeriana*, 28 de *E. huertae*, 29 de *E. meliosma*, 11 de *E. oestlundii*, nueve de *E.*

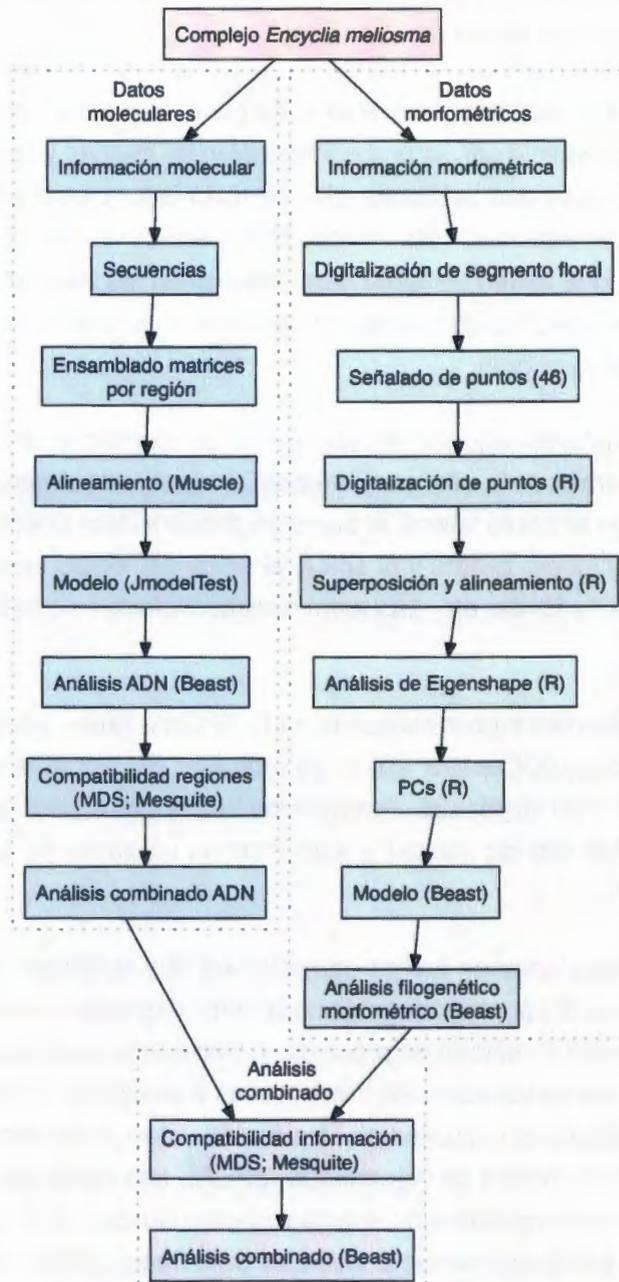


Figura IV.1. Diagrama de la metodología utilizada en este estudio. Los nombres en paréntesis corresponden a software, excepto por "46" que indica el número total de puntos utilizados en el análisis morfométrico. Para detalles consulte el texto.

pollardiana, 18 de *E. rzedowskiana*, ocho de *E. spatella*, una de *E. contrerasii*, nueve de *E. suaveolens*, dos de *E. alata*, cuatro de *E. parviflora* (ejemplares de respaldo en Anexo 9). Considerando que las especies con el menor número de muestras disponibles, son también las más distintivas en cuanto a la forma de su labelo, se asume que la disparidad en las muestras tiene una influencia menor en el análisis.

Análisis morfométrico. En cada imagen fueron señalados 46 puntos: 24 marcas y 22 semi-marcas (Figura IV.2). Se decidió utilizar una combinación de marcas y semi-marcas para poder involucrar no sólo el contorno del labelo, sino también la forma del callo y así maximizar la información disponible. Además, esta metodología permitió comparar puntos equivalentes aún entre especies que tienen un istmo claro separando los lóbulos laterales del lóbulo central del labelo (v.g., *Encyclia suaveolens*) con aquellas en la que la separación no es muy clara (v.g., *E. huertae*; Figura IV.2).

En las 24 marcas se incluyen algunos puntos fáciles de identificar en cualquier labelo de *Encyclia*, como los extremos de la uña que conectan al labelo con el resto de la flor, el punto en el que inicia y termina el lóbulo lateral, el punto en donde inician el lóbulo central, el punto medio entre la base del lóbulo central y el ápice, el ápice del lóbulo central (Figura IV.2), la base del callo, el ápice, la fóvea, etc. Las semi-marcas incluidas se utilizaron para reflejar detalles del contorno.

Posteriormente, las imágenes fueron cargadas en R (R Core Team, 2013) y con el paquete Geomorph (Adams y Otárola-Castillo, 2013) se indicó al programa la posición de los 46 puntos utilizando la función `digitize2d`. Posteriormente se creó, para la primera muestra, la guía que indica cuáles son las marcas y semi-marcas utilizando la función `curves2d` de Geomorph (Figura VI.1).

Luego que todos los especímenes fueron cargados en R y definidas las marcas y semi-marcas, se armó una matriz y posteriormente con la función `gpagen` se alinearon y escalaron los especímenes utilizando el método de procrustes. Con estos resultados se separan luego las muestras de cada una de las especies involucradas y se calcula la forma promedio para cada una. Las formas promedio se unen en una matriz y con la función `plotTangentSpace` de Geomorph se hace un análisis de eigenshape (ePCA). Los datos para cada especie, en cada componente principal representan los eigenvalores (Cuadro IV.1). Se ha sugerido que se deben utilizar todos los componentes principales para hacer análisis filogenéticos (Smith y Hendricks, 2013). Sin embargo, dado que la cantidad de información contenida en cada componente principal es progresivamente menor, se decidió probar que tan eficiente es el uso de los tres primeros componentes principales (PC), seis primeros PC y todos los PC para definir las tendencias topológicas en el análisis.

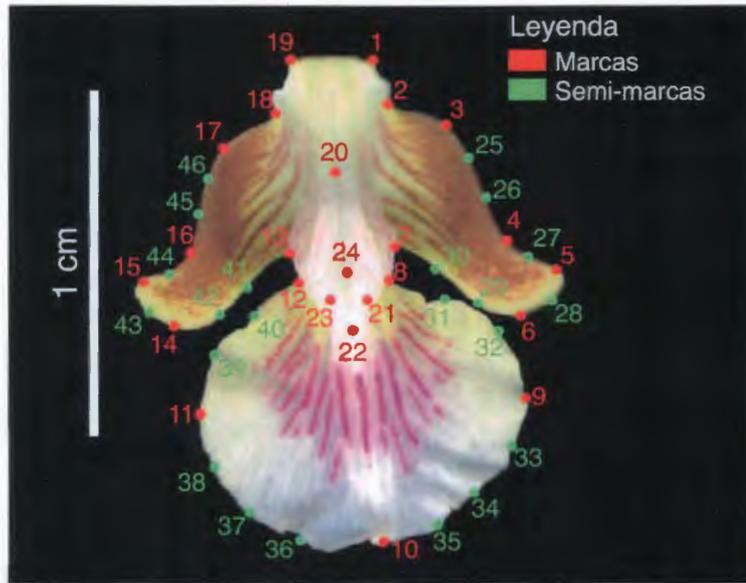


Figura IV.2. Labelo de una especie de *Encyclia* (*E. aenicta*). En la figura se indican las 24 marcas y las 22 semi-marcas utilizadas en este estudio.

Análisis filogenético con datos morfométricos. Los eigenvalores fueron colocados en un archivo con las características sugeridas en el manual de Beast (Drummond *et al.*, 2012). Posteriormente utilizando BEAUti (Drummond *et al.*, 2012), los datos morfométricos fueron combinados en una partición. En Beast existen tres modelos para el análisis de caracteres continuos, dos de Random Walks, que son variantes del modelo de Orstein-Ulsein, y el modelo Brownian Diffusion (para detalles puede consultar a Lemey *et al.*, 2010). Se probaron los tres modelos y el que tuvo el mejor rendimiento, basado en los resultados del Factor Bayes, es el de Brownian Diffusion (Figura VI.1). Además se probó un modelo de especiación Birth-Dead contra el modelo de Yule. El Factor Bayes sugiere que el modelo de Yule es el más adecuado (Anexo 10).

Se utilizaron de 20 a 80 millones de generaciones, con muestreo cada mil o cinco mil generaciones y un burn-in del 10%. La variación se debe a que dependiendo de la matriz fue necesario incrementar la longitud de la cadena o la intensidad de muestreo para corregir los estadísticos de muestreo y asegurar la convergencia. Cada análisis se efectuó en cuatro ocasiones a fin de corroborar la convergencia. El diagnóstico de convergencia se hizo utilizando Tracer v.1.5 (Rambaut y Drummond, 2009). Dado que este análisis se hizo con tres, seis y todos los PC, las tendencias topológicas sugeridas por estos pueden ser observadas en la Figura IV.3. El árbol presentado es el que tiene la mayor credibilidad por clados y deriva de la matriz que incluye todos los PC. Para efectos interpretativos, se considera que un clado robusto es aquel que tiene una probabilidad posterior superior a 0.95.

Cuadro IV.1. Eigenvalores para los componentes principales del análisis de eigenshape del labelo de las especies del complejo *E. meliosma* y dos grupos externos.

Especie	PC1 [‡]	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
<i>E. aenicta</i>	-0.025484602	-0.02026877	0.03484491	-0.0207138152	0.0112680092	0.007267179
<i>E. alata</i>	0.028613511	0.10588481	-0.08029165	0.0026881831	-0.0094080632	-0.003763322
<i>E. atrorubens</i>	0.194201907	0.05534200	0.07908245	0.0550587791	-0.0059970507	-0.007844182
<i>E. contrerasii</i>	-0.169641608	0.03757608	0.03280874	0.0579386685	0.0220251395	0.024044543
<i>E. halbingeriana</i>	0.031357014	-0.03470049	0.10368244	-0.0365123156	-0.0008531455	-0.019859951
<i>E. huertae</i>	-0.011109473	-0.06428410	-0.04969503	-0.0008395088	-0.0120579055	-0.002936686
<i>E. meliosma</i>	0.059292795	-0.06700166	-0.03258096	0.0170995465	0.0171792001	-0.016694332
<i>E. oestlundii</i>	0.037578033	0.02064354	0.03234617	-0.0478996671	-0.0205766459	0.040002760
<i>E. parviflora</i>	0.072289000	0.07609730	-0.05217870	-0.0174285018	-0.0094654018	-0.008805759
<i>E. pollardiana</i>	-0.251386813	0.02242365	0.02469597	-0.0029572470	-0.0260395090	-0.024592083
<i>E. rzedowskiana</i>	0.053460926	-0.09167469	-0.01151077	0.0171248081	-0.0097386030	0.009377744
<i>E. spatella</i>	-0.012743053	-0.06828660	-0.06014977	0.0154046704	-0.0070217901	0.007998212
<i>E. suaveolens</i>	-0.006427636	0.02824892	-0.02105379	-0.0389636003	0.0506857660	-0.004194122
% varianza [¶]	56.58	18.10	14.72	5.10	1.98	1.49

Continuación Cuadro IV.1

PC7	PC8	PC9	PC10	PC11	PC12	PC13
0.015023569	-0.0102717451	0.0083915981	-0.0023028361	9.373757×10^{-03}	7.170054×10^{-03}	4.195862×10^{-17}
-0.009142921	-0.0100735812	-0.0123932740	-0.0026509927	5.852199×10^{-03}	$-2.385869 \times 10^{-05}$	3.946496×10^{-17}
-0.012274091	-0.0002650676	0.0086910356	-0.0014218631	$-1.144506 \times 10^{-05}$	$-5.459222 \times 10^{-04}$	3.274291×10^{-17}
0.012355648	-0.0008463335	-0.0050245195	0.0040653269	$-2.190601 \times 10^{-03}$	$-2.139524 \times 10^{-03}$	4.382887×10^{-17}
0.008311566	-0.0094553036	-0.0117108872	-0.0003583431	$-3.952322 \times 10^{-03}$	$-2.817471 \times 10^{-03}$	4.466913×10^{-17}
0.000218828	-0.0082933208	0.0082813383	0.0103997715	3.097204×10^{-03}	$-9.217501 \times 10^{-03}$	3.637498×10^{-17}
-0.007171811	0.0085463870	-0.0063546466	0.0124109170	3.414041×10^{-04}	6.954426×10^{-03}	4.022390×10^{-17}
-0.014064152	0.0062982713	-0.0009504807	0.0059627926	$-1.679476 \times 10^{-03}$	1.396077×10^{-03}	4.025778×10^{-17}
0.032338825	0.0084253605	0.0046629028	0.0013263900	$-5.298703 \times 10^{-03}$	7.231016×10^{-04}	3.290554×10^{-17}
-0.011519854	0.0084530958	0.0042054183	-0.0021646289	4.698980×10^{-04}	1.600587×10^{-03}	3.881444×10^{-17}
0.007514267	0.0147001488	-0.0057845513	-0.0117471055	5.077497×10^{-03}	$-3.282640 \times 10^{-03}$	3.323080×10^{-17}
-0.007210542	-0.0125044072	0.0030561420	-0.0080500866	$-9.777966 \times 10^{-03}$	4.057768×10^{-03}	4.288020×10^{-17}
-0.014379332	0.0052864955	0.0049299240	-0.0054693420	$-1.301445 \times 10^{-03}$	$-3.875097 \times 10^{-03}$	4.477755×10^{-17}
0.94	0.40	0.26	0.22	0.12	0.09	0.00

[‡] PC, componente principal.

[¶] Los valores corresponden al porcentaje (%) de variación acumulada.

Análisis conjunto de datos morfométricos y moleculares

Previo a la combinación de los datos, se corroboró la compatibilidad de los datos morfométricos con los datos moleculares. Para ello se redujo la matriz de 13 a 12 taxa (se excluyó a *E. contrerasii* por falta de datos moleculares) y se re-analizó utilizando 80 millones de generaciones y muestreando cada cinco mil. Posteriormente, se seleccionaron aleatoriamente mil árboles del universo que se produjo en el análisis de cada matriz. Luego se observó el espacio que ocupan utilizando el escalado multidimensional (MDS, por sus siglas en inglés) implementado en el modulo Tree Set Viz (Hillis *et al.*, 2005) de Mesquite (Figura IV.3; Maddison y Maddison, 2011).

Posteriormente se combinaron los datos y se analizaron con 30 millones de generaciones, con muestreo cada mil y con un burn-in del 10%. El análisis se ejecutó en cuatro ocasiones para corroborar convergencia. El diagnóstico de convergencia se hizo utilizando Tracer v.1.5 (Figura VI.1; Rambaut y Drummond, 2009).

RESULTADOS

Análisis molecular

En el cuadro IV.2 se muestran las características de los alineamientos utilizados en este estudio. Observe que el porcentaje de caracteres filogenéticamente informativos (%PIC) es en todos los casos inferior al uno por ciento. Estos valores reflejan la poca variabilidad de las regiones seleccionadas en el grupo de interés. Al analizar cada una de estas regiones, se encontró que en general reconstruyen una historia similar en la espina del árbol, aunque hacia las ramas hay claros contrastes (Figura IV.4). En este sentido, al comparar las regiones a través del MDS, se corroboró que a grandes rasgos son compatibles (Figura IV.3), por lo que se procedió a un análisis combinado. El análisis combinado arroja resultados compatibles con los análisis individuales, aunque con relaciones mejor soportadas (Figura IV.4F). De manera general se observa un grupo que podrían considerarse el corazón del complejo conformado por *E. aenicta*, *E. pollardiana*, *E. rzedowskiana*, *E. meliosma*, *E. spatella* y *E. halbingeriana*, aunque es notable la ausencia de *E. huertae* una especie morfológica y ecológicamente muy similar, que según este análisis podría ser una de las especies basales.

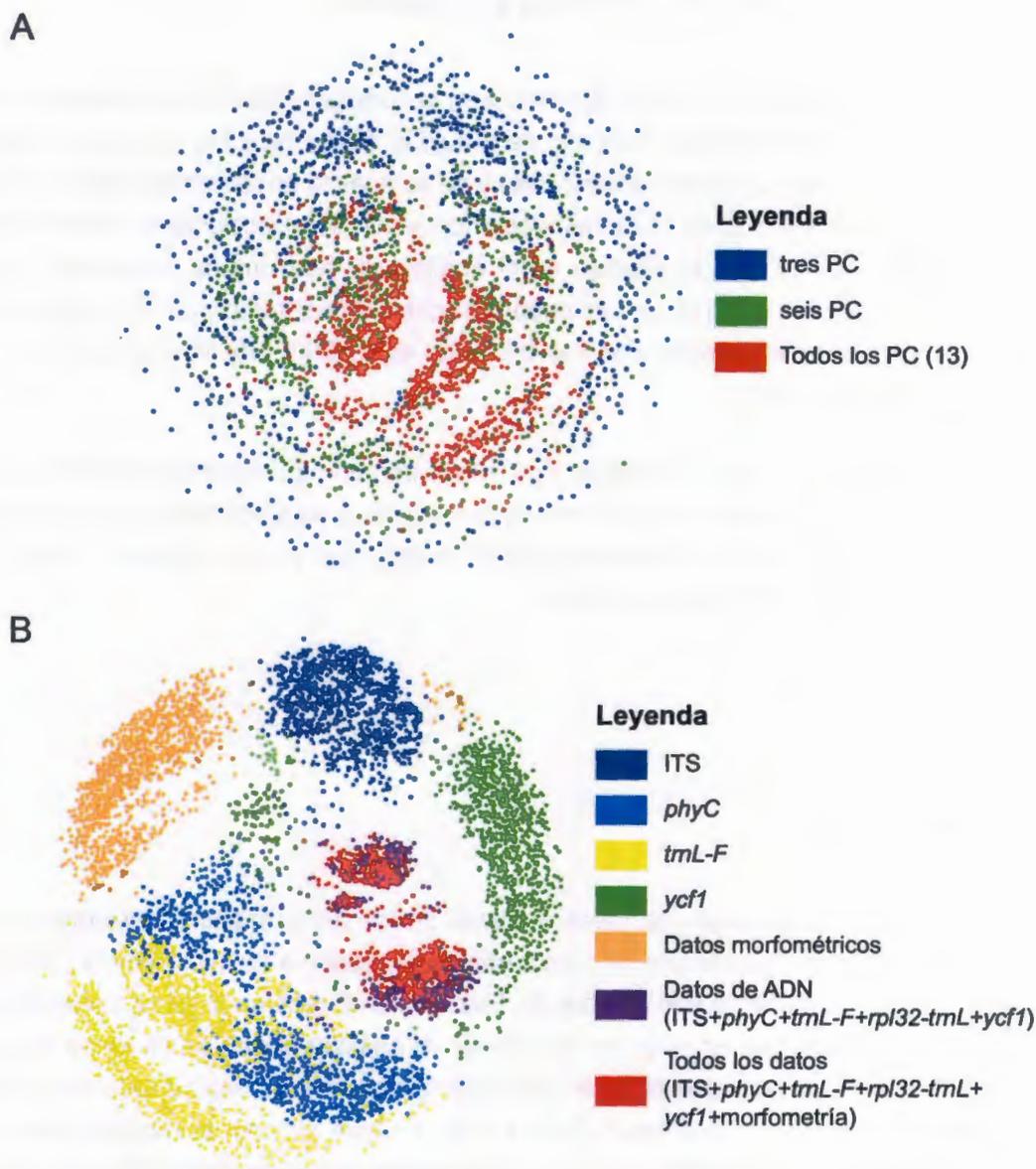


Figura IV.3. Visualización del espacio ocupado por un universo de árboles (utilizando MDS) del análisis bayesiano de: A, la matriz morfométrica utilizando diferente número de componentes principales. B, las matrices de ITS, *PhyC*, *trnL-F*, *ycf1*, *rpl32-trnL+ycf1* y ITS, *rpl32-trnL*, datos morfométricos (13 PC), análisis combinado de ADN (ITS+*PhyC*+*trnL-F*+*rpl32-trnL*+*ycf1*) y todos los datos disponibles (ITS+*PhyC*+*trnL-F*+*rpl32-trnL*+*ycf1*+datos morfométricos). Observe en A como al aumentar el número de componentes principales se fortalece la señal filogenética de la matriz (hay menos topologías dispersas). Observe en B que a pesar que cada conjunto de datos tiene tendencias propias, estas tendencias no son incompatibles, como demuestra el solapamiento parcial entre los universos de árboles utilizados. El muestreo de árboles es de mil, seleccionados aleatoriamente por cada análisis incluido en la comparación, tanto en A como en B.

Cuadro IV.2. Número de secuencias de ADN y características de los alineamientos utilizados en este estudio.

Región	Lon [‡]	%Gaps	NConst (%Const)	Nvar (%var)	PIC (%PIC)
ITS	732	12.20	712 (97.26)	14 (1.91)	6 (0.81)
<i>PhyC</i>	1217	7.66	1197 (98.35)	12 (0.98)	8 (0.65)
<i>rpl32-trnL</i>	1058	22.26	1050 (99.24)	5 (0.47)	3 (0.28)
<i>trnL-F</i>	1502	33.75	1496 (99.60)	4 (0.26)	2 (0.13)
<i>ycf1</i>	1851	15.98	1813 (97.94)	29 (1.56)	9 (0.48)

[‡] Lon, longitud del alineamiento. %Gaps, porcentaje promedio de gaps en el alineamiento. NConst, número de caracteres constantes. %Const, porcentaje de caracteres constantes. Nvar, número de caracteres variables, pero no informativos. %var, porcentaje de caracteres variables pero no informativos. PIC, número de caracteres informativos. %PIC, porcentaje de caracteres informativos.

Análisis morfométrico

El análisis morfométrico sugiere que la variación entre las especies del complejo es mínima. Al comparar los labels de estas especies utilizando el análisis de eigenshape (ePCA), se observa que en los tres primeros componentes principales (PC) se acumula el 89.39% de la variación (56.58% en el PC1, 18.09% en el PC2, 14.72% en el PC3). Sin embargo al ser muy similares, muchas de ellas comparten o están muy cerca en el espacio morfológico.

Al analizar estos datos (Cuadro IV.1), se observa que, a pesar de que la mayor cantidad de información se acumula en los primeros PC, el uso del mayor número posible de éstos contribuye significativamente a definir las tendencias topológicas (Figura IV.3 A). Al observar la filogenia resultante del análisis que incluye los 13 PC, ésta refleja estas similitudes morfológicas del labelo (Figura IV.5), aunque sólo aquellos nodos que contienen a las especies con las mayor distintividad morfológica tienen un soporte estadístico elevado (probabilidad posterior >0.95).

Análisis combinado

Al combinar la información molecular y la morfométrica, los resultados no se modificaron mucho, con respecto a lo que se observa en las filogenias basadas sólo en información molecular (Figura IV.4), aunque es interesante el aumento en el soporte de algunos nodos (Figura IV.6, ver nodos en rojo). Por otro lado, al incluir especies con base sólo en datos morfométricos se encontró que *E. contrerasii* podría ser la especie hermana de *E. pollardiana*. Sin embargo, contrasta la caída en el soporte general del árbol.

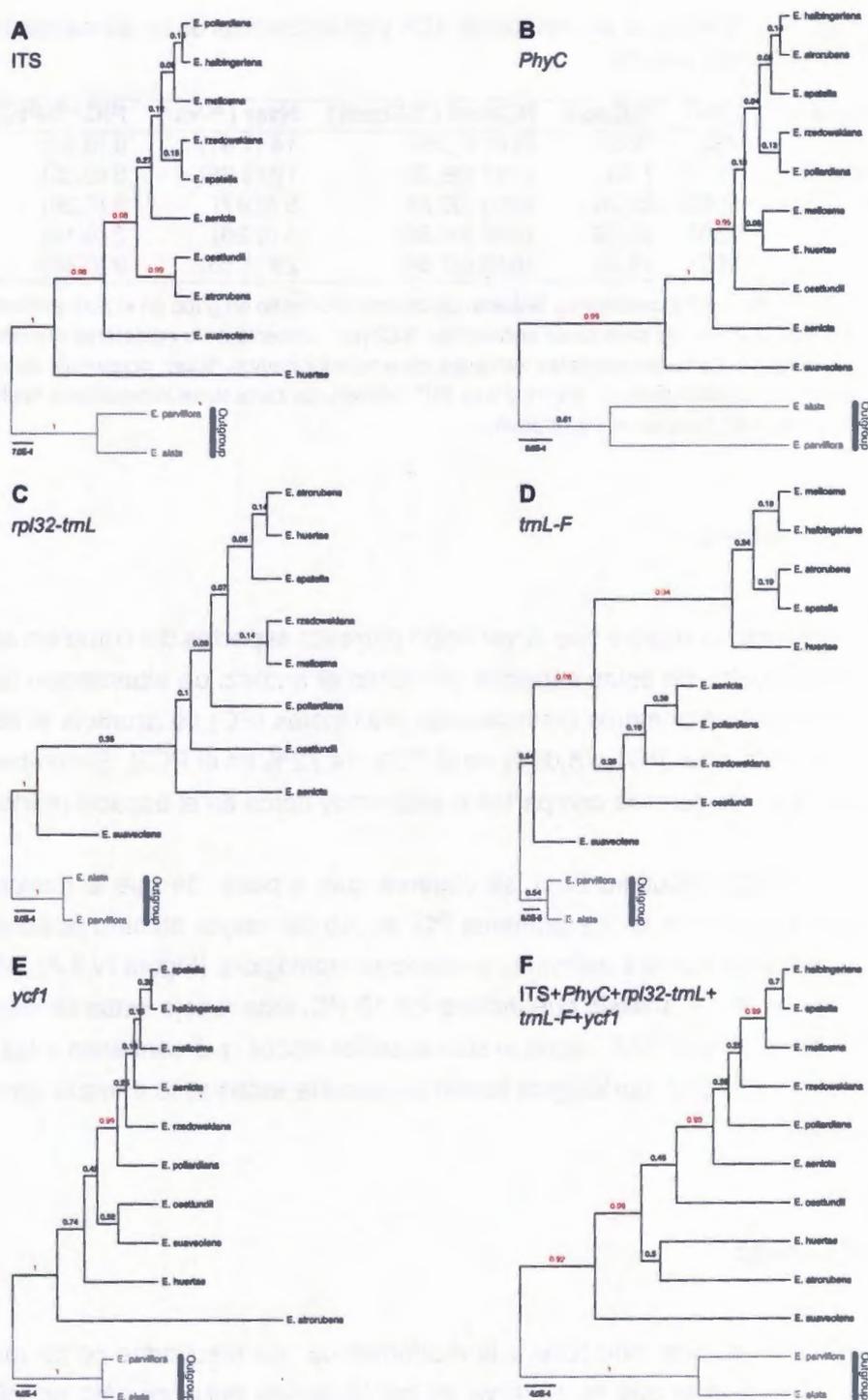


Figura IV.4. Resultado del análisis individual de cada región de ADN y su matriz concatenada para especies del complejo *Encyclia meliosma*. A, filogenia de ITS; B, *PhyC*; C, *rpl32-trnL*; D, *trnL-F*; E, *ycf1*; F, análisis combinado de las cinco regiones de ADN. Los números sobre las ramas son los valores de probabilidad posterior (PP). Sólo se consideran robustos aquellos nodos que tienen una PP>0.95 (señalados en rojo).

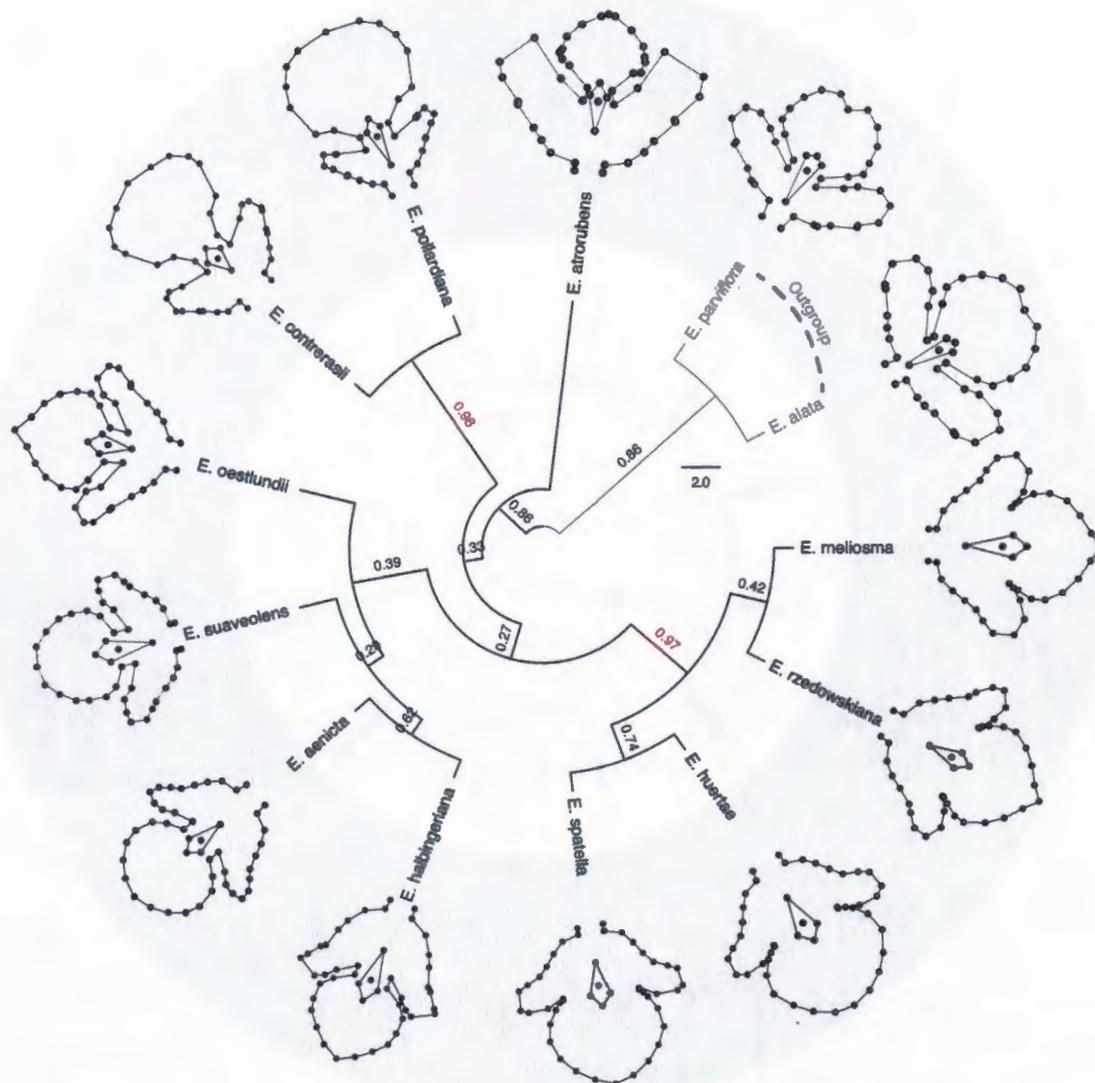


Figura IV.5. Análisis filogenético del complejo *Encyclia meliosma* construido utilizando Inferencia Bayesiana, con base en datos morfométricos. Los números sobre las ramas son las probabilidades posteriores (PP). Sólo se consideran robustos aquellos nodos que tienen una $PP > 0.95$ (señalados en rojo). Las figuras que están en frente de cada nombre corresponde a la forma promedio del labelo para esa especie. La barra indica la longitud (proporcional) de las ramas.

DISCUSIÓN

La poca variabilidad de las regiones

La información molecular es una de las fuentes de evidencia preferidas para resolver las relaciones filogenéticas entre los organismos, tal y como demuestra la importante cantidad



Figura IV.6. Análisis filogenético del complejo *Encyclia meliosma* construido utilizando toda la información disponible (ITS+PhyC+trnL-F+rpβ2-trnL+ycf1+morfometría). Los números sobre las ramas son las probabilidades posteriores (PP). Sólo se consideran robustos aquellos nodos que tienen una PP>0.95 (señalados en rojo). Para cada especie se incluye la fotografía de un espécimen representativo; *Encyclia oestlundii* por G. Carnevali; *E. spatella* es por N. Bashor (Archivo AMO).

de trabajos publicados a la fecha (v.g., Soltis *et al.*, 2013; Givnish *et al.*, 2011; Soltis *et al.*, 2011; Cameron, 2007; Soltis y Soltis, 1999; Donoghue y Sanderson, 1992). Sin embargo, en grupos compuestos por especies muy cercanamente relacionadas (v.g., complejo *E. meliosma*), sólo puede ser efectivo para resolver las relaciones (i) si se utiliza todo el genoma,

o (ii) se explora éste de forma exhaustiva para encontrar los puntos en donde se acumula la variación (v.g., compare resultados de distintas regiones en la Figura IV.4; Cutter, 2013).

Así mismo, es posible que las especies de este complejo intercambien genes a través de fenómenos como la hibridación (v.g., Pérez-García y Hágsater, 2012; Dressler y Pollard, 1974), lo que podría complicar la elucidación de sus relaciones filogenéticas y acentuaría el carácter de mosaico del genoma de estas especies (Vía y West, 2008; Martin *et al.*, 2005). Quizás en un futuro, estos problemas de resolución puedan ser abordados con el uso de las nuevas herramientas de la genómica comparada; sin embargo, mientras ese momento llega el uso de la morfología y en particular de la forma parece ser prometedor.

El uso de la forma como evidencia adicional

Hasta finales del siglo pasado, con el desarrollo de las computadoras y de software especializado, se hizo posible la incorporación de datos morfométricos a los estudios de biología comparada (Mitteroecker y Gunz, 2009). Inicialmente los estudios involucraban sólo comparaciones entre dimensiones, pero actualmente se ha desarrollado una disciplina conocida como morfometría geométrica en la cual es posible comparar las formas directamente (para revisiones al respecto puede consultar: Adams *et al.*, 2013; Mitteroecker y Gunz, 2009; Slice, 2007; Zelditch *et al.*, 2004; Jensen, 2003). Con el desarrollo de algoritmos para el uso de datos continuos en las reconstrucciones filogenéticas, es posible incorporar las formas al análisis filogenético. En un inicio este tipo de herramientas se han propuesto para estudios de evolución de caracteres (Adams y Otarola-Castillo, 2013; Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013; Claude, 2008). Sin embargo, ya se ha empezado a explorar la posibilidad de utilizar este tipo de datos para la elaboración de filogenias (v.g., Smith y Hendricks, 2013). Por el momento, la manera más sencilla de incorporar la forma a los análisis filogenéticos es a través del análisis de eigenshape, que “transforma” los puntos de referencia en eigenvalores (MacLeod, 1999; Lohmann, 1983). Éstos pueden ser luego introducidos a los análisis filogenéticos de la misma manera que otros datos continuos (v.g., medidas, ángulos, etc.; Smith y Hendricks, 2013).

Actualmente hay dos vertientes que permiten el uso de caracteres continuos en las reconstrucciones filogenéticas, una es el uso de parsimonia cuadrática y otra el uso de Inferencia Bayesiana, basando el análisis en alguno de los modelos disponibles (Smith y Hendricks, 2013; Lemey *et al.*, 2010; Goloboff *et al.*, 2006). La parsimonia cuadrática requiere que los valores de los caracteres sean positivos. En contraste, en la Inferencia Bayesiana (IB) se pueden utilizar los eigenvalores tal como son. Además, en la IB existen tres modelos disponibles. Estos modelos pueden ser comparados a través de pruebas como el factor bayes, lo

que permite una selección más objetiva y a la vez mayor flexibilidad en el análisis (Lemey *et al.*, 2010). Por otro lado, la IB es menos sensible a la carencia de información de lo que es la máxima parsimonia (Wiens y Moen, 2008; Holder y Lewis, 2003). Por ello en este trabajo se prefirió la IB a la máxima parsimonia. No se utilizó la máxima verosimilitud porque al momento no se han desarrollado métodos que permitan elaborar análisis filogenéticos basados en caracteres continuos con este método.

Aún así, y aunque se dio mayor énfasis a la IB, se encontró que el análisis de enumeración implícita con parsimonia cuadrática en TNT genera exactamente el mismo resultado que el de IB. Esto podría sugerir una tendencia en los datos. Esta idea se robustece al observar como con el aumento del número de componentes principales incluidos en el análisis se afina la tendencia (Figura IV.3 A) y con ello incrementa el soporte de algunos clados.

Por otro lado, dado que la morfología de un órgano no necesariamente es fiel reflejo de las relaciones filogenéticas, no es tan difícil entender las discrepancias entre éste tipo de datos y la información molecular. Sin embargo, estas diferencias no son duras, pues al ser analizados con el MDS hay cierto traslape con la información molecular (Figura IV.3 B). De hecho, al elaborar el análisis combinado, la estructura de la filogenia sugerida por la información molecular no cambia mucho y el soporte de algunos nodos aumenta (comparar Figura IV.4 F con IV.6; nodos en rojo).

Es probable que si a los datos de forma se añaden otros caracteres morfológicos, tal vez pueda mejorarse el soporte e incluso eliminarse las discrepancias con otras fuentes de información. Si bien sería bueno incluir datos como las dimensiones, esto debe considerarse como específico de cada caso. Por ejemplo, en el complejo *E. meliosma* las dimensiones se solapan al punto que sólo aquellas especies que son significativamente distintas (*E. suaveolens*, *E. atrorubens* y *E. spatella*) pueden ser distinguidas; de ahí que utilizar esta información (Anexo 11) no mejoraría los resultados en este complejo, pero puede que en otros grupos sea útil.

Por otro lado, al añadir al análisis combinado la especie de la que sólo existe información morfológica, éste sugiere relaciones concordantes con lo esperado: *Encyclia contrerasii* podría ser la especie hermana de *E. pollardiana*. Este comportamiento es coincidente con lo esperado, pues a través de simulaciones y con datos reales se ha probado que la IB, al igual que la máxima verosimilitud pueden colocar especies en posiciones presumiblemente correctas aún cuando las matrices estén incompletas (Roure *et al.*, 2012). Con esto no se quiere decir que sea la posición correcta de ésta especie, pues la información disponible es insuficiente como para hacer esa aseveración; sino que es una posibilidad válida para explorar sus relaciones filogenéticas. De la misma manera, la caída en las probabilidades posteriores al incorporar la especie de las que sólo existe información morfométrica es compatible con lo mencionado en la literatura (Roure *et al.*, 2012).

Una filogenia del complejo *E. meliosma*

Se ha propuesto que organismos morfológicamente similares deberían estar filogenéticamente relacionados (Harvey y Pagel, 1991). Sin embargo, las evidencias presentadas en este trabajo apuntan a que eso es parcialmente cierto. Por ejemplo, las especies que conforman el complejo *Encyclia meliosma* son vegetativamente homogéneas (ver introducción), aunque con diferencias florales marcadas. Por ello, es lógico suponer que a nivel complejos, las flores, y especialmente el labelo, podrían ser buenos indicadores de las relaciones filogenéticas en las especies de este grupo.

La filogenia construida sólo con información morfométrica refleja lo que se esperaría para este grupo (Figura IV.5), aunque ésta contrasta en algunos puntos con la información molecular y el análisis combinado (Figuras IV.4 F, IV.6). Esto podría deberse a una señal filogenética deficiente en la matriz molecular o a homoplasia en los datos morfométricos.

En la Figura IV.4 se presentan los cladogramas de cada una de las regiones utilizadas, así como el análisis combinado. Observe que en estos cladogramas las historias reconstruidas no son idénticas, reflejando dinámicas evolutivas independientes por parte de cada región, además las longitudes de rama son cortas. Esto es concordante con lo esperado para un grupo de reciente divergencia (Cutter, 2013). Además, los soportes de las ramas son variables entre los clados comunes, lo cual está relacionado con la cantidad de información filogenética de cada región (Cuadro IV.2). Estos resultados, a pesar de sus discrepancias, son combinables tal como sugiere la Figura IV.3 B y dan una idea de las posibles relaciones.

Con respecto a la información morfométrica, es posible que la forma floral, especialmente el labelo, esté sometida a fuertes presiones selectivas; de ahí que existe la posibilidad de que este carácter no refleje las relaciones filogenéticas, sino que sea un carácter homoplásico (Endress, 1996), o que las especies han sufrido un proceso de desplazamiento en este carácter (Losos, 2000).

Con respecto a la historia que sugiere la filogenia que combina la evidencia disponible (Figura IV.6). Observe la clara tendencia a dejar a *Encyclia suaveolens* hacia la base. Esto refleja las importantes diferencias morfológicas que esta especie tiene con el resto del complejo, tanto en vegetativa como floralmente; indicando que posiblemente se trate de un linaje independiente, aunque no este claro su origen. Posteriormente se encuentra *E. huertae*. Esta especie, es perfectamente compatible con el resto de los miembros del complejo, sin embargo su posición hacia la base contrasta con lo que sugiere su labelo con lóbulos laterales parcialmente fusionados con el lóbulo central. Quizás esta especie se trate de un híbrido antiguo entre *Encyclia spatella* y *Encyclia aenicta*, como sugiere de la distribución simpátrica

de estas especies en parte de sus rangos de distribución, patrones de coloración y morfología floral y vegetativa. Otra posibilidad es que se trate de un poliploide, sin embargo para corroborar alguna de estas hipótesis los datos aún son insuficientes.

Posteriormente está el clado formado por *E. oestlundii* y *E. atrorubens*. A primera vista no se pensaría que son especies relacionadas y de hecho la probabilidad posterior que soporta a esta rama es baja (0.56). Si se observa la posición de *E. atrorubens* en cada una de las regiones examinadas, se encontrará que la mayor tendencia es hacia una posición basal en la filogenia del complejo, lo mismo que *E. oestlundii*. Un par de elementos comunes que podrían ayudar a explicar esta posición filogenética es la disparidad de la morfología floral de ambas especies y su posible simpatria, pues ambas están en Guerrero, aunque tienen a crecer a altitudes y tipos de vegetación distintos.

Luego se encuentra *Encyclia pollardiana*, una de las especies más distintivas de este complejo. Esta especie es difícil de relacionar, floralmente, excepto con lo que podría ser su especie hermana, *E. contrerasii*. Si observa la Figura IV.6, verá que un carácter común en las especies basales (*E. atrorubens*, *E. oestlundii* y *E. pollardiana*) es el labelo intensamente coloreado de magenta a púrpura con tendencia a ser reduplicado. Posteriormente están *Encyclia aenicta* y el resto de las especies del complejo.

Se esperaba que *E. meliosma* y *E. rzedowskiana* fuesen especies hermanas, tal como sugiere el análisis morfométrico. Sin embargo, la evidencia disponible no apoya esa hipótesis. Una de las diferencias más notables entre estas dos especies es la ausencia del aroma a miel en *E. rzedowskiana*. Otras diferencias están en el tipo de vegetación preferido, pues *E. meliosma* tiende a habitar en bosque de pino-encino o en selva baja caducifolia en la cuenca del río Balsas sobre los 900 m de altitud, mientras que *E. rzedowskiana* tiende a habitar en bosques secos o en sabanas con pinos por debajo de los 800 m de altura y en la Sierra Madre del Sur, en la cara que da al Océano Pacífico. Si esta filogenia fuese correcta, tal vez estas especies son equivalentes ecológicos y de ahí es su similitud en la morfología floral. Finalmente, se esperaba que *Encyclia spatella* fuese la hermana de *E. huertae*, pues las diferencias entre éstas son en dimensiones (una es más pequeña que la otra) y en el tipo de sustrato preferido (rupícola vs. epífita). Sin embargo, por el momento esa hipótesis no tiene apoyo.

CONCLUSIONES

- El uso de la morfometría como fuente de datos para el análisis filogenético sin duda es prometedor, especialmente si es posible integrarla con información molecular, como se hizo en este trabajo.

- Aunque se esperaba más similitud entre la filogenia morfométrica y la molecular, no resultan incompatibles, como demuestra la mejora en algunos de los nodos internos del cladograma al combinar toda la información.
- Aunque la información morfométrica por si sola no fue suficiente para estimar de forma contundente la posición filogenética de *E. contrerasii*, si fue capaz de sugerir relaciones plausibles.
- De forma general la filogenia disponible en este momento para el complejo *E. meliosma* sugiere que existen dos grupos, uno conformado por especies con los lóbulos laterales del labelo parcialmente fusionados con el lóbulo central (*E. meliosma*, *E. spatella*, *E. rzedowskiana*) y otro conformado por especies con los lóbulos laterales completamente libres (*E. atrorubens*, *E. oestlundii* y *E. pollardiana*; este grupo es un grado). Aunque no ha sido analizado, el color del labelo parece reflejar estas relaciones. La excepción en este patrón es *E. huertae*.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, D. y E. Otárola-Castillo (2013). geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 393–399.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf y D. E. Slice (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24: 7–14.
- Arenas-Díaz, E. D. (2010). Glocser, [Online] (Actualizado 19 octubre 2010). Disponible en <http://goten.ibiologia.unam.mx/glocsa/?p=7> [Acceso 15 de abril 2013].
- Cameron, K. M. (2007). Molecular phylogenetics of Orchidaceae: The first decade of DNA sequencing. En: *Orchid Biology. Reviews and Perspectives IX*, Cameron, K. M., J. Arditti y T. Kull (eds.). New York Botanical Garden Press, New York, U.S.A., pp. 163–200.
- Claude, J. (2008). *Morphometrics with R*. Use R, Springer, Baltimore, USA.
- Cutter, A. D. (2013). Integrating phylogenetics, phylogeography and population genetics through genomes and evolutionary theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69: 1172–1185.
- Donoghue, M. J. y M. J. Sanderson (1992). The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. En: *Molecular Systematics of Plants*, Soltis, P. S., D. E. Soltis y J. J. Doyle (eds.). Springer, New York, U.S.A., pp. 340–368.

- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1974). *The Genus Encyclopaedia in Mexico*. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., México D.F., México.
- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie y A. Rambaut (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1969–1973.
- Edgar, R. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32: 1792–1797.
- Endress, P. K. (1996). Homoplasy in Angiosperm flowers. En: *Homoplasy: The Recurrence of Similarity in Evolution*, Sanderson, M. J. y L. Hufford (eds.). Academic Press, San Diego, U.S.A., pp. 303–325.
- García-Cruz, J. y V. Sosa (2006). Coding quantitative character data for phylogenetic analysis: A comparison of five methods. *Systematic Botany*, 31: 302–309.
- Givnish, T. J., M. H. J. Barfuss, B. V. Ee, R. Riina, K. Schulte, R. Horres, P. A. Gonsiska, R. S. Jabaily, D. M. Crayn, A. C. Smith, K. Winter, G. K. Brown, T. M. Evans, B. K. Holst, H. Luther, W. Till, G. Zizka, P. E. Berry y K. J. Sytsma (2011). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98: 872–895.
- Goloboff, P. A., C. I. Mattoni y A. S. Quinteros (2006). Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22: 589–601.
- Harvey, P. H. y M. D. Pagel (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University, Oxford, U.K.
- Hillis, D., T. Heath y K. John (2005). Analysis and visualization of tree space. *Systematic Biology*, 54: 471–482.
- Hillis, D. M. y J. J. Wiens (2000). Molecules versus morphology in systematics - Conflicts, artifacts, and misconceptions. En: *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*, Wiens, J. J. (ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, USA, pp. 01–19.
- Holder, M. y P. O. Lewis (2003). Phylogeny estimation: traditional and bayesian approaches. *Nature Reviews Genetics*, 4: 275–284.
- Jensen, R. (2003). The conundrum of morphometrics. *Taxon*, 52: 663–671.
- Klingenberg, C. y J. Marugán-Lobón (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: Analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology*, 62: 591–610.

-
- Knowles, L. L. y B. C. Carstens (2007). Delimiting species without monophyletic gene trees. *Systematic Biology*, 56: 887–895.
- Lemey, P., A. Rambaut, J. J. Welch y M. A. Suchard (2010). Phylogeography takes a relaxed random walk in continuous space and time. *Molecular Biology and Evolution*, 27: 1877–1885.
- Lohmann, G. P. (1983). Eigenshape analysis of microfossils: A general morphometric procedure for describing changes in shape. *Mathematical Geology*, 15: 659–672.
- Losos, J. B. (2000). Ecological character displacement and the study of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97: 5693–5695.
- MacLeod, N. (1999). Generalizing and extending the eigenshape method of shape visualization and analysis. *Paleobiology*, 25: 107–138.
- Maddison, W. y D. Maddison (2011). Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, version 2.74., [Online] (Actualizado 30 septiembre 2011). Disponible en <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html> [Acceso 21 abril de 2013].
- Martin, W., O. Deusch, N. Stawski, N. Grünheit y V. Goremykin (2005). Chloroplast genome phylogenetics: why we need independent approaches to plant molecular evolution. *Trends in plant science*, 10: 203–209.
- Mitteroecker, P. y P. Gunz (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36: 235–247.
- Pérez-García, E. y E. Hágsater (2012). *Encyclia x nizhanburyi* (Orchidaceae) un nuevo híbrido natural del Istmo de Tehuantepec, México. *Lankesteriana*, 12: 1–8.
- Pinheiro, F. y S. Cozzolino (2013). *Epidendrum* (Orchidaceae) as a model system for ecological and evolutionary studies in the Neotropics. *Taxon*, 61: 77–88.
- Poe, S. y J. J. Wiens (2000). Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. En: *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*, Wiens, J. J. (ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, U.S.A., pp. 20–36.
- Posada, D. (2008). JModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1253–1256.
- R Core Team (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing, [Online] (Actualizado 21 abril de 2013). Disponible en <http://www.R-project.org/> [Acceso 21 abril de 2013].
-

- Rambaut, A. y A. J. Drummond (2009). Tracer v1.4, [Online] (Actualizado 30 noviembre 2009). Disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> [Acceso 21 abril de 2013].
- Rokas, A., B. L. Williams, N. King y S. B. Carroll (2003). Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature*, 425: 798–804.
- Roure, B., D. Baurain y H. Philippe (2012). Impact of missing data on phylogenies inferred from empirical phylogenomic data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 197–214.
- Schulte, K., D. Silvestro, E. Kiehlmann, S. Vesely, P. Novoa y G. Zizka (2010). Detection of recent hybridization between sympatric Chilean *Puya* species (Bromeliaceae) using AFLP markers and reconstruction of complex relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57: 1105–1119.
- Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology*, 36: 261–281.
- Smith, U. y J. Hendricks (2013). Geometric morphometric character suites as phylogenetic data: Extracting phylogenetic signal from gastropod shells. *Systematic Biology*, 62: 366–385.
- Soltis, D. E., M. E. Mort, M. Latvis, E. V. Mavrodiev, B. C. O'Meara, P. S. Soltis, J. G. Burleigh y R. Rubio de Casas (2013). Phylogenetic relationships and character evolution analysis of Saxifragales using a supermatrix approach. *American Journal of Botany*, 100: 916–929.
- Soltis, D. E., S. A. Smith, N. Cellinese, K. J. Wurdack, D. C. Tank, S. F. Brockington, N. F. Refulio-Rodriguez, J. B. Walker, M. J. Moore, B. S. Carlswald, C. D. Bell, M. Latvis, S. Crawley, C. Black, D. Diouf, Z. Xi, C. A. Rushworth, M. A. Gitzendanner, K. J. Sytsma, Y.-L. Qiu, K. W. Hilu, C. C. Davis, M. J. Sanderson, R. S. Beaman, R. G. Olmstead, W. S. Judd, M. J. Donoghue y P. S. Soltis (2011). Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany*, 98: 704–730.
- Soltis, D. E. y P. S. Soltis (1999). Choosing and approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. En: *Molecular Systematics of Plants II – DNA Sequencing*, Soltis, D. E., P. S. Soltis y J. J. Doyle (eds.). Springer, New York, U.S.A., pp. 1–42.
- Via, S. y J. West (2008). The genetic mosaic suggests a new role for hitchhiking in ecological speciation. *Molecular Ecology*, 17: 4334–4345.
- Wagner, G. P. (2001). *The Character Concept in Evolutionary Biology*. Academic Press, San Diego, U.S.A.
- Wiens, J. J. y D. S. Moen (2008). Missing data and the accuracy of bayesian phylogenetics. *Journal of Systematics and Evolution*, 46: 307–314.

Zelditch, M., D. Swiderski, D. Sheets y W. Fink (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. Academic Press, New York, U.S.A.

FORMA, CLIMA Y ESPACIO: EVOLUCIÓN DEL LABELO EN EL COMPLEJO *ENCYCLIA MELIOSMA* (ORCHIDACEAE, LAELIINAE)

RESUMEN

En las orquídeas entender la evolución de la forma de estructuras como el labelo puede ayudar a comprender fenómenos asociados a su diversificación. El labelo es una estructura candidata a esta clase de estudios porque está asociado a la biología de la polinización del grupo. Sin embargo, actualmente no se dispone información sobre sus polinizadores. Por ello, una aproximación a este tipo de información podría estar dada por el nicho climático, debido a que es probable que al modificarse éste, también cambien los polinizadores disponibles. Un modelo para estudiar esto es el complejo *Encyclia meliosma*, por ser un grupo monofilético y presentar una amplia variedad de formas en su labelo. Por ello, entender como han sido estos cambios a lo largo del tiempo y determinar si existen relaciones entre la evolución de la forma y el nicho climático es parte de los objetivos de este trabajo. Para ello se utilizan los datos de ADN (cinco regiones) y morfometría geométrica del labelo recopilados de investigaciones anteriores. A partir de estos datos se generó una filogenia calibrada. Posteriormente, con mapas de distribución potencial y la filogenia se analizó el morfoespacio, se hicieron reconstrucciones climáticas y se elaboró un análisis de componentes principales filogenético con el que se exploraron las relaciones de las variables climáticas entre sí y con la morfología. Se encontró que: (i) La evolución de la forma del labelo parece seguir un modelo browniano. (ii) La tasa de diversificación no es constante a lo largo del tiempo, sino que hacia los linajes más derivados hay un incremento comparativamente sustancial. (iii) Aunque no hay una relación directa entre la evolución de la forma del labelo y el nicho climático, la diversificación del complejo podría haber sido promovida por ambos, aunque en momentos distintos de la historia evolutiva.

INTRODUCCIÓN

Organismos cercanamente relacionados pueden ser muy similares, pero también muy distintos (Sanderson y Hufford, 1996). Esto es especialmente cierto en orquídeas en donde entender la evolución de estructuras complejas como el labelo puede ayudar a comprender cómo ha sido la diversificación de estos grupos. Una manera de abordar este tópico es a través de la forma. La forma se define como la información geométrica que permanece luego que se remueven los efectos de la escala, el tamaño y la rotación (Zelditch *et al.*, 2004).

Este concepto, aunque abstracto, representa matemáticamente las formas que observamos en cualquier órgano de un ser vivo.

Según Fægri y van der Pijil (1979) las flores de muchas de las orquídeas son del tipo garganta (“gullet”). En éstas uno de los elementos más importantes es el labelo, pues funciona como uno de los atractores principales y a la vez como plataforma de aterrizaje para el insecto. Por ello es posible que variaciones en su forma puedan generar cambios en las preferencias de los posibles polinizadores, de ahí que se seleccione a esta estructura para el estudio. Un modelo ideal para investigar la evolución de esta estructura es el complejo *Encyclia meliosma* por ser un grupo monofilético y diverso en su morfología floral.

El nicho, se define como el espacio multidimensional que ocupa una especie, en donde esas dimensiones representan tanto a las variables bióticas, como abióticas que afectan su abundancia (para más detalles sobre nicho consultar Morin, 1999; Bock y von Wahlert, 1965). Dado que no se conocen los posibles polinizadores de las especies del complejo *E. meliosma*, para evaluar si existe alguna probable relación entre éstos y la evolución de la forma del labelo, se utiliza como indicador el nicho climático. Se ha demostrado que el nicho climático afecta a los polinizadores, especialmente a los insectos (v.g., Martínez *et al.*, 2009; Krömer *et al.*, 2006; Kessler y Krömer, 2000). En este sentido, se espera que si hay cambios importantes en el nicho climático, también éstos se vean reflejados en modificaciones en la forma del labelo.

Con base en las ideas antes expuestas, en este trabajo se explora (i) como ha sido la evolución de la forma del labelo en el complejo *Encyclia meliosma*, utilizando para ello proyecciones en el morfoespacio. Esto consiste en llevar al espacio morfológico la filogenia para observar simultáneamente cómo se distribuyen las especies y cuáles son sus relaciones filogenéticas (Klingenberg, 2010). (ii) Se explora la evolución del nicho climático. El estudio de la evolución del nicho climático es importante debido a que es uno de los elementos más sensibles para el establecimiento y reproducción de especies de orquídeas y sus polinizadores. (iii) Se estudia la posibilidad de que existan relaciones entre la evolución del nicho climático y la forma del labelo.

METODOLOGÍA

Análisis filogenéticos y de tasas de diversificación

Se utilizaron los datos del capítulo IV para generar la filogenia presentada: cinco regiones de ADN (ITS+PhyC+trnL-F+rpl32-trnL+ycf1) y la matriz morfométrica. Además ésta fue calibrada utilizando los tiempos sugeridos en el capítulo III. Esta filogenia incluye a casi todos

los miembros del complejo *Encyclia meliosma*: *Encyclia aenicta* Dressler & G.E. Pollard, *E. atrorubens* (Rolfe) Schltr., *E. halbingeriana* Hágsater & Soto Arenas, *E. huertae* Soto Arenas & R. Jiménez, *E. meliosma* (Rchb. f.) Schltr., *E. oestlundii* (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz, *E. pollardiana* (Withner) Dressler & G.E. Pollard, *E. rzedowskiana* Soto Arenas, *E. spatella* (Rchb. f.) Schltr. y *E. suaveolens* Dressler. Se excluye de los análisis a *E. contrerasii* R. González porque hay muy pocos especímenes de herbario y no hay información molecular. Como grupos externos se seleccionaron a *Encyclia alata* (Bateman) Schltr. y *E. parviflora* (Regel) Withner por considerar que la forma de su labelo se acerca más a la forma ancestral y porque un análisis filogenético más inclusivo (capítulo III) sugiere que forman parte del grupo hermano del clado Costa Pacífica de Megaméxico.

Para el análisis filogenético se utilizó inferencia bayesiana en el software Beast 1.7.5 (Drummond *et al.*, 2012). En general se dejaron los parámetros por defecto de Beast, excepto por el uso de reloj log-normal relajado. Las particiones fueron analizadas de manera concatenada, asignando a cada una su propio modelo (ver capítulo IV para detalles sobre los modelos). Se utilizaron 30 millones de generaciones, con muestreo cada 1000 y con un burn-in del 10 %. Cada análisis se efectuó en cuatro ocasiones para corroborar la convergencia y estabilidad del mismo. El diagnóstico de convergencia se hizo utilizando Tracer v.1.5 (Rambaut y Drummond, 2009). El árbol presentado es el que tiene la mayor credibilidad por clados.

La calibración se hizo utilizando tres puntos: (i) La raíz, que representa la divergencia entre el grupo Costa Pacífica de Megaméxico (al cual pertenece el complejo de interés) y el clado Caribe, hace aproximadamente 6.2 millones de años antes del presente (Ma). (ii) El complejo *Encyclia meliosma*, con aprox. 5.6 Ma y (iii) una porción de éste con 2.1 Ma (Figura V.1). En todos los casos se utilizó la edad aproximada como offset y para evitar un desplazamiento en las fechas se utilizó una distribución exponencial y una media de 0.01. Topológicamente la mayor diferencia entre la filogenia utilizada en este trabajo y la del capítulo IV es la posición de *Encyclia huertae* como hermana de *E. spatella* en el primero y como hermana de *E. atrorubens* en el segundo. Aunque el universo de árboles es muy parecido entre ambos análisis (Anexo 12), la diferencia se debe a que éste fue restringido con tiempos.

Adicionalmente, con la prueba de Anderson-Darling (Paradis, 1998) se verificó si la tasa de diversificación es constante en el grupo. Esta prueba asume que la tasa de diversificación es constante y que los tiempos de divergencia siguen una distribución exponencial. Con base en estos supuestos, calcula la distribución esperada y la compara con la distribución real (Paradis, 1998). Esta prueba está implementada en el paquete APE (Paradis *et al.*, 2004) de R. De manera paralela, se utilizó MEDUSA para identificar cambios en la tasa de diversificación. Este método primero prueba una tasa de diversificación homogénea a lo largo del árbol y luego, en un proceso iterativo, va explorando cambios en la tasa de diversificación

en diferentes puntos de éste y comparándolos a través del criterio de información de Akaike (AIC) con el modelo inicial (Alfaro *et al.*, 2009; Harmon *et al.*, 2008).

Filomorfoespacio

En el paquete geomorph (Adams y Otárola-Castillo, 2013) de R (R Core Team, 2013) se cargaron las formas promedio para cada especie, calculadas en el capítulo IV, estas formas fueron alineadas con la función `gpagen` y posteriormente se estimó si la forma tiene señal filogenética con la función `physignal` y 500 iteraciones. Luego de esto se graficó la filogenia en el espacio morfológico con la función `plotGMPhyloMorphoSpace`. Aunque el cálculo de señal filogenética asume un modelo browniano, utilizando el primer componente principal del análisis de eigenshape (ePCA) se probó, de manera explícita, si la evolución de este se ajustaba mejor a un modelo browniano, al de Ornstein-Uhlenbeck (OU) o al de Early-burst (EB), utilizando herramientas del paquete `geiger` (Harmon *et al.*, 2008). Lo anterior se realizó bajo el supuesto de que el PC1, al ser el que acumula la mayor proporción de la variación, representa la forma de las especies incluidas. Adicionalmente se elaboró un gráfico de disparidad morfológica en función del tiempo utilizando los PC1 y PC2.

Análisis de nicho climático

Primero se georeferenciaron los especímenes disponibles (Anexo 9) de todas las especies del complejo *E. meliosma* (excluyendo a *E. contrerasii*) y grupos externos con ayuda del mapa digital de México v. 5.0 (INEGI, 2013). Posteriormente se seleccionaron las variables de BIOCLIM (Hijmans *et al.*, 2005) que no estuviesen correlacionadas utilizando el método `select07` acorde a los lineamientos y códigos sugeridos por Dormann *et al.* (2013). A partir de esta selección quedaron seis de las 19 variables de BIOCLIM: la temperatura del cuartil más caliente del año (BIO10), precipitación en el mes más húmedo (BIO13), estacionalidad de la precipitación (BIO15), precipitación en el cuartil más seco (BIO17), precipitación en el cuartil más caliente (BIO18) y precipitación en el cuartil más frío (BIO19; Anexo 13). Para la construcción de los mapas de distribución potencial se añadió la capa de ecorregiones (Olson *et al.*, 2001).

Para la construcción de los mapas de distribución potencial se utilizó el 50 % de los registros para entrenamiento y el resto para prueba. La división de los registros entre estos grupos fue aleatoria y se hizo con la función `kfold` de `dismo` (Hijmans *et al.*, 2013); se utilizaron 1000 puntos aleatorios como background (pseudoausencias) tanto para la fase de entrenamiento

como para la fase de prueba. Posteriormente la distribución de las especies fue modelada en Maxent v. 3.3.3k (Phillips *et al.*, 2006). La robustez de los modelos se evaluó utilizando los valores del área bajo la curva (AUC) de un gráfico receptor de características de funcionamiento (ROC; Anexo 15). Se considera que una predicción de distribución es aleatoria cuando los valores de AUC son inferiores a 0.5, que es pobre cuando el valor de AUC está entre 0.5–0.7, que es útil cuando el valor de AUC oscila entre 0.7–0.9, buena si el valor de AUC es superior a 0.9 y aquellas predicciones con 1.0 de AUC son perfectas (Broennimann *et al.*, 2007). A partir de los modelos de distribución (Anexo 16), en el paquete dismo se calculó tanto el traslape como la equivalencia de nicho (Warren *et al.*, 2008); la equivalencia de nicho se hizo con base en 500 réplicas. En ambos casos se prefirió el uso del estadístico D propuesto por Schoener (1968).

Relaciones entre la evolución de forma y el nicho climático

A partir de los modelos de distribución se generaron 1000 puntos aleatorios, de éstos se extrajeron los valores probabilidad de ocurrencia para cada especie. Estos puntos fueron extraídos también de las capas de BIOCLIM utilizadas y con esta información se creó lo que Evans *et al.* (2009) denominan perfiles de ocupación de nichos predichos (PNO). Con los PNO y la filogenia calibrada, utilizando los paquetes APE (Paradis *et al.*, 2004) y Phyloclim (Heibl y Calenge, 2013) de R se calculó el clima ancestral y se elaboró el gráfico en el que se muestran los resultados de éste. El cálculo de estados ancestrales se hizo con máxima verosimilitud, con 1000 repeticiones y asumiendo un modelo browniano. Este mismo cálculo se hizo añadiendo la distribución posterior de 1000 árboles del análisis bayesiano, pero la reconstrucción fue igual a la estimada sin este parámetro.

Finalmente de los PNO se extrajeron las medias pesadas de cada una de las variables de BIOCLIM utilizadas, este valor se añadió a una matriz en donde están los dos primeros componentes principales del análisis de eigenshape (ePCA), se asume que estas dos variables representan la forma del labelo. Con esta matriz se elaboró un análisis de componentes principales filogenético (pPCA). La idea de este análisis es explorar si existe alguna relación entre el ambiente y la forma. Para ello en el paquete adephylo (Jombart y Dray, 2010) se utilizó la función ppca, asignando ocho componentes globales y cero componentes locales.

RESULTADOS

Diversificación y morfoespacio

Se encontró que las tasas de diversificación de este grupo no son constantes (prueba de Anderson-Darling, $A^2=4.275$, $P<0.01$). De manera concordante, MEDUSA identifica un cam-

bio significativo en la tasa de diversificación. En este sentido el análisis sugiere que el grupo conformado por *E. aenicta*, *E. alata*, *E. atrorubens*, *E. oestlundii*, *E. parviflora*, *E. pollardiana* y *E. suaveolens* podría tener una tasa de diversificación neta (r) baja combinada con una tasa de extinción relativa (ϵ) alta ($r=0.00015$, $\epsilon=0.99$) al ser comparada con el clado conformado por *Encyclia halbingeriana*, *E. huertae*, *E. meliosma*, *E. rzedowskiana* y *E. spatella*. En éste la tasa de diversificación neta es comparativamente alta, combinada con una tasa de extinción relativa comparativamente baja ($r=9.30$, $\epsilon=3.97 \times 10^{-06}$; Figura V.1). Por su parte, el gráfico de disparidad morfológica en función del tiempo muestra un aumento repentino en la diversidad de formas hacia el segmento más reciente de la filogenia (Anexo 14).

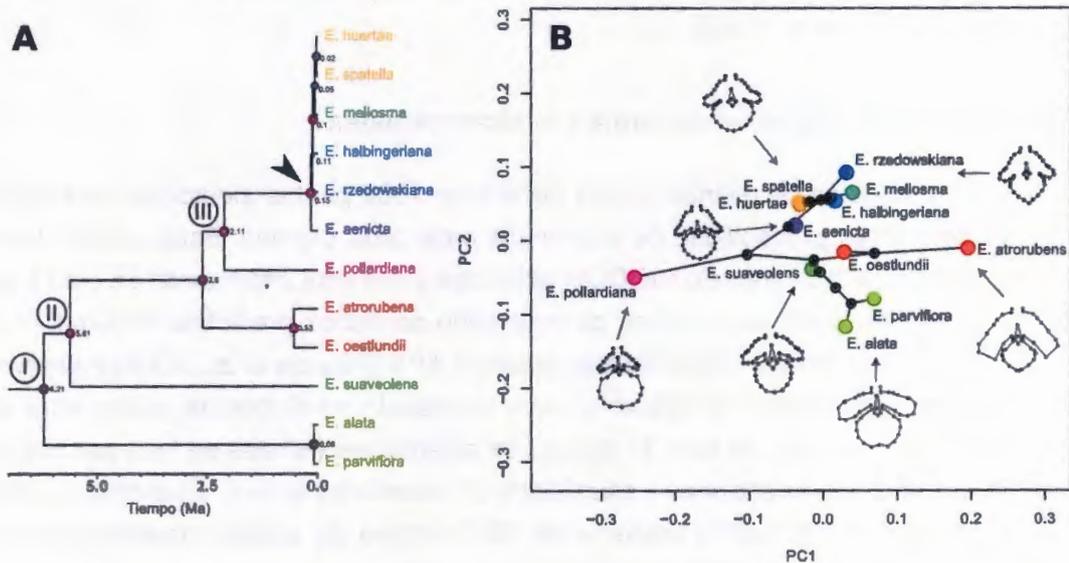


Figura V.1. Cronograma (A) y filomorfoespacio (B) del complejo *Encyclia meliosma*. En A se indican los puntos de calibración (I, II, III; ver metodología). En B se indican además formas representativas del labelo de cada grupo de especies. La cabeza de flecha en A indica el nodo en el que MEDUSA sugiere un cambio importante en la tasa de diversificación (ver detalles en texto). Los colores se añaden para hacer más fácil la identificación de grupos equivalentes entre A y B.

Así mismo, se detectó que la forma del labelo es un carácter con señal filogenética ($P<0.003$) y se ajusta a un modelo browniano ($P>0.05$ al comparar con modelos EB y OU). La Figura V.1 B muestra la distribución de las especies en el espacio morfológico y sus relaciones. Observe que el primer componente (PC1) describe la variación en el tamaño relativo de los lóbulos laterales con respecto al lóbulo central y el PC2 refleja el grado de fusión entre los lóbulos laterales y el lóbulo central. En la figura se observa una clara tendencia a que las especies ancestrales tienden a tener lóbulos laterales desarrollados y bien separados del

lóbulo central; así mismo se aprecia la exploración de distintos puntos del espacio morfológico.

Reconstrucción de nicho climático

En general los valores de AUC de los modelos de distribución potencial son buenos (>0.8), excepto en el caso de *Encyclia alata* (Anexos 15–16), lo cual habla de la robustez de la mayoría de las predicciones de distribución. Con respecto al nicho climático, en el Cuadro V.1 se muestran los valores de traslape de éste para las especies del complejo *Encyclia meliosma*. Observe que la mayoría de éstas tienen un traslape menor a 0.6 y que sólo *E. rzedowskiana* y *E. spatella* tienen un traslape superior a 0.8, así como *E. spatella* con *E. huertae*. En el primer caso, esto refleja la posibilidad de que estas especies puedan efectivamente crecer simpátricas, aunque en la realidad no es así. En el segundo caso, las especies tienden a ocupar nichos climáticos similares y se solapan en parte de su área de distribución.

En el Cuadro V.2 se muestra cuales especies son equivalente ecológicos, al menos desde el punto de vista climático. Es interesante que aunque muchas especies aparentemente no se traslapan en el nicho climático, no necesariamente tienen preferencias tan distintas. Un caso de equivalencia marcado es el de *Encyclia huertae* y *E. spatella* y en éste se ahondará en la discusión.

En la Figura V.2 se muestra la reconstrucción climática para cada una de las variables de BIOCLIM utilizadas. Note en las barras verticales como cambian los rangos entre especies y lo extremo del grupo externo (*Encyclia alta* y *E. parviflora*) con respecto a algunas variables. Algunas especies hermanas tienen tendencias históricas similares como *E. huertae* y *E. spatella*; pero otras como *E. oestlundii* y *E. atrorubens* parecen ser radicalmente distintas. Muchas de las especies del corazón del complejo parecen tener tendencias similares en su tolerancia climática. Sin embargo, al observar con detenimiento las reconstrucciones se observa que las afinidades climáticas no son constantes en el tiempo, pues hacia los nodos ancestrales el traslape climático entre las especies tiende a ser menor.

Relaciones entre evolución de forma y nicho climático

La Figura V.3 muestra el análisis de componentes principales filogenético. En los círculos, el color negro sugiere asociación a la filogenia y el blanco lo contrario. El tamaño del círculo

Cuadro V.1. Traslape de nicho climático entre especies del complejo *Encyclia meliosma*.

	<i>E. aeni.</i> ‡	<i>E. atro.</i>	<i>E. halb.</i>	<i>E. huer.</i>	<i>E. mel.</i>	<i>E. oest.</i>	<i>E. pollard.</i>	<i>E. rzedo.</i>	<i>E. spat.</i>	<i>E. suav.</i>
<i>E. aenicta</i>	—									
<i>E. atrorubens</i>	0.423	—								
<i>E. halbingeriana</i>	0.416	0.676	—							
<i>E. huertae</i>	0.508	0.784	0.603	—						
<i>E. meliosma</i>	0.367	0.724	0.786	0.631	—					
<i>E. oestlundii</i>	0.265	0.425	0.487	0.394	0.535	—				
<i>E. pollardiana</i>	0.483	0.684	0.656	0.691	0.530	0.403	—			
<i>E. rzedowskiana</i>	0.409	0.666	0.609	0.648	0.648	0.641	0.633	—		
<i>E. spatella</i>	0.457	0.740	0.589	0.801	0.634	0.509	0.667	0.803	—	
<i>E. suaveolens</i>	0.618	0.587	0.544	0.478	0.401	0.253	0.586	0.640	0.612	—

‡ Los nombres de las especies están abreviados y en el mismo orden que en la primera columna de la tabla.

Cuadro V.2. Equivalencia de nicho entre especies del complejo *E. meliosma*.

	<i>E. aeni.</i> ‡	<i>E. atro.</i>	<i>E. halb.</i>	<i>E. huer.</i>	<i>E. mel.</i>	<i>E. oest.</i>	<i>E. pollard.</i>	<i>E. rzedo.</i>	<i>E. spat.</i>	<i>E. suav.</i>
<i>E. aenicta</i>	—									
<i>E. atrorubens</i>	0.399 ^{ns§}	—								
<i>E. halbingeriana</i>	0.351**	0.648*	—							
<i>E. huertae</i>	0.711 ^{ns}	0.493 ^{ns}	0.412**	—						
<i>E. meliosma</i>	0.316***	0.486 ^{ns}	0.577 ^{ns}	0.454***	—					
<i>E. oestlundii</i>	0.290***	0.449*	0.542**	0.359***	0.485 ^{ns}	—				
<i>E. pollardiana</i>	0.416 ^{ns}	0.777 ^{ns}	0.584**	0.517 ^{ns}	0.361***	0.440***	—			
<i>E. rzedowskiana</i>	0.488***	0.618 ^{ns}	0.584*	0.583 ^{ns}	0.506**	0.633 ^{ns}	0.636 ^{ns}	—		
<i>E. spatella</i>	0.512 ^{ns}	0.749 ^{ns}	0.539***	0.579 ^{ns}	0.381***	0.439***	0.825 ^{ns}	0.714 ^{ns}	—	
<i>E. suaveolens</i>	0.547 ^{ns}	0.587**	0.551***	0.541 ^{ns}	0.348***	0.489***	0.668***	0.617*	0.731 ^{ns}	—

‡ Los nombres de las especies están abreviados y en el mismo orden que en la primera columna de la tabla.

§ Un valor significativo implica que las especies comparadas son ecológicamente distintas (*, $P \leq 0.05$; **, $P \leq 0.01$; ***, $P \leq 0.001$; ns, $P > 0.05$. En esta prueba la hipótesis nula sugiere que los nichos no son equivalentes y la alternativa que son idénticos.

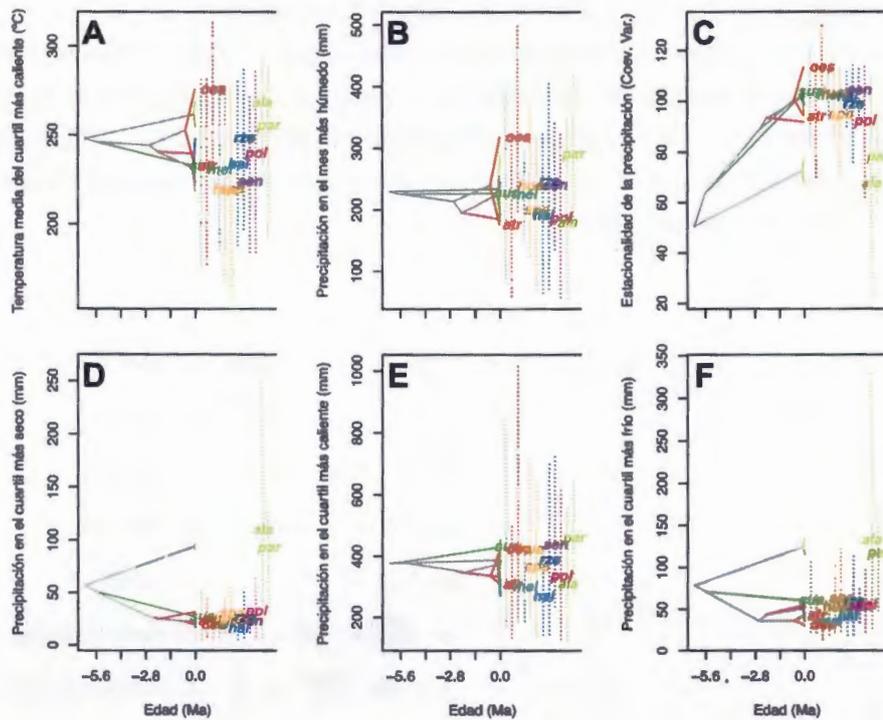


Figura V.2. Reconstrucción, por variable bioclimática, del clima ancestral del complejo *Encyclia meliosma*. A, temperatura del cuartil más caliente del año (BIO10). B, precipitación en el mes más húmedo del año (BIO13). C, estacionalidad de la precipitación (BIO15). D, precipitación en el cuartil más seco (BIO17). E, precipitación en el cuartil más caliente (BIO18). F, precipitación en el cuartil más frío (BIO19). Los colores indican ancestría común (ver Figura V.1 A) y las líneas punteadas verticales muestran el rango de condiciones que cada especie tolera de acuerdo a su PNO.

habla sobre la intensidad de la asociación. Observe como en los grupos externos el clima no es una variable que este relacionada con la filogenia. En los miembros del complejo *Encyclia meliosma* los cambios de clima parecen estar asociados a la filogenia, aunque desacoplados de los cambios morfológicos. Si los cambios estuviesen acoplados se esperaría que ante grandes transiciones climáticas existiesen también grandes cambios morfológicos.

DISCUSIÓN

La evolución de la forma

La evolución de la forma es sin duda un tópico fascinante. El labelo del complejo *Encyclia meliosma* tiene una gran diversidad de formas y la evolución de éstas parece tener señal

filogenética. Según los modelos probados, la evolución de la forma del labelo pareciera seguir un modelo browniano. Esto puede interpretarse como que las diferencias en la forma son proporcionales al tiempo de divergencia de las especies (Blomberg *et al.*, 2003). Sin embargo, se encontró que las especies del corazón del grupo ocupan lugares distintos del morfoespacio (ver Figura V.1). Estas diferencias coinciden con un aumento sustancial en la tasa de diversificación (Anexo 14).

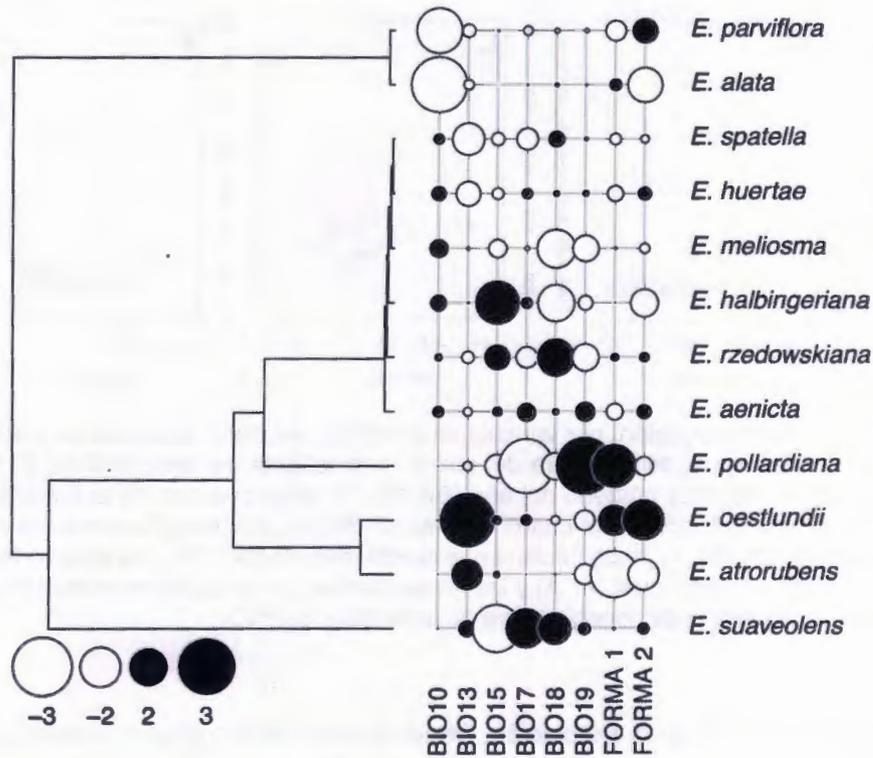


Figura V.3. Análisis de componentes principales filogenético para especies del complejo *Encyclia meliosma*. Los círculos negros representan evolución asociada a la filogenia y los blancos lo contrario, el tamaño de los círculos habla de la intensidad de la asociación.

Tal vez esto esté directamente relacionado con la edad del grupo (ca. 5.6 Ma). No obstante, la alta tasa de extinción relativa sugerida por MEDUSA para los linajes más antiguos indican que la disparidad de formas podría ser consecuencia una exploración amplia del morfoespacio, de la que actualmente sólo persisten algunos representantes. Aunque la variación en la forma del labelo podría o no haber promovido la especiación en un inicio, es posible que para los linajes más recientes, ésta sea un factor clave para entender su diversificación.

Reconstrucción del nicho climático

Clima y espacio (temporal y físico) podrían ser elementos clave en la evolución de las especies del complejo *E. meliosma*. Este complejo parece ser de reciente origen (ca. 5.6 Ma) y su diversificación coincide en un inicio con la última etapa del levantamiento del Eje Neovolcánico Transversal (ca. 7.5–3 Ma; Gómez-Tuena *et al.*, 2007) y el cierre del Istmo de Panamá (Coates y Obando, 1996). Durante ese período de tiempo también ocurrieron fuertes cambios climáticos, en parte debidos fin de la comunicación entre el Océano Atlántico y el Pacífico. Esto generó variaciones en los patrones de circulación de las corrientes oceánicas y ocasionó, entre otras cosas, que aumentara la masa polar del norte e iniciara una glaciación (Fortunato, 2008; Molnar, 2008; Graham, 1999; Webb y Bartlein, 1992).

En general las especies del complejo *Encyclia meliosma* tienen una tendencia histórica a habitar en climas secos con estacionalidad marcada (Figura V.2 C). Por ello, un proceso de glaciación favorecería tanto su dispersión, como la colonización de nuevos nichos, no tanto por el descenso de las temperaturas, sino por la tendencia de estos fenómenos a favorecer procesos de aridificación (Graham, 1999). En este contexto, es probable que muchas de las especies se hayan originado de poblaciones de la o las especies ancestrales que quedaron aisladas con los cambios climáticos (Wiens y Graham, 2005).

Lo anterior coincide con la hipótesis de la bomba de especies propuesta por Valentine en 1967 (citado por Stebbins, 1974). Esta hipótesis sugiere que una especie alcanza un rango máximo de distribución bajo condiciones climáticas óptimas. Sin embargo al ocurrir cambios climáticos, éstos restringen el área que puede ser ocupada por las especies y algunas poblaciones periféricas podrían quedar aisladas. Estas poblaciones con el tiempo, podrían extinguirse o acumular diferencias suficientes como para convertirse en especies diferentes. Posteriormente las condiciones climáticas podrían mejorar y los rangos de estas especies expandirse e incluso entrar en contacto entre sí y con la especie ancestral. Si este proceso de contracción/aislamiento se repite varias veces, en un escenario como el de los cambios climáticos del Pleistoceno, es posible que diera origen a un gran número de especies. Este patrón quizás fue el que siguió el complejo *Encyclia meliosma* y otros grupos de organismos que tienen una distribución similar, tales como subespecies de *Aphelocoma ultramarina* (Aves; McCormack *et al.*, 2008), poblaciones de *Phrynosoma orbiculare* (Reptiles; Bryson *et al.*, 2012), el complejo *Crotalus triseriatus* (Reptiles; Bryson *et al.*, 2011), peces cíclidos de varios géneros (Hulsey *et al.*, 2004). Muchos de estos grupos habitan en bosques de encinos o pino-encino, que se contrajeron y expandieron durante estos períodos de cambios climáticos (Graham, 1999).

Relaciones entre la evolución de forma y el nicho climático

Aunque no hay una relación clara entre la evolución de la forma y el nicho climático (Figura V.3), es posible que la diversificación inicial del género haya sido promovida por cambios climáticos, como se ha postulado tanto para las plantas terrestres en lo general (Fiz-Palacios *et al.*, 2011), como para otros grupos de monocotiledóneas (v.g., Cyperaceae; Escudero y Hipp, 2013). Sin embargo, con el posterior aislamiento, también quedó abierta no sólo la exploración de un nuevo nicho climático, sino también la de nuevas porciones del morfoespacio.

Lo anterior ayudaría a explicar la disparidad morfológica de algunas especies (v.g., *E. suaveolens*, *E. pollardiana*, *E. atrorubens*, *E. oestlundii*) en contraste con la similitud que existe entre otras especies (v.g., *E. meliosma*, *E. rzedowskiana*, *E. huertae*, *E. spatella*). Es interesante, que los cambios en la morfología del labelo parecen estar más ligados al incremento reciente en las tasas de diversificación que al clima. Aunque, al revisar el Cuadro V.2 se encuentra que estas especies no son equivalentes ecológicos, por lo que es posible que los polinizadores disponibles en sus hábitats sean distintos y en consecuencia, esto podría haber promovido la evolución de formas distintas en cada caso. En este sentido, hay otros otros caracteres no analizados, como el color, que podrían tener un papel importante. Según Strauss y Whittall (2006) la evolución del color puede ser el resultado de un compromiso entre la protección, la atracción y las características climáticas. Lo anterior podría ayudar a explicar el origen de algunas de las formas más dispares (v.g., *E. pollardiana* y *E. atrorubens*).

En este sentido, los resultados de este capítulo indican que es posible que la especie ancestral de este grupo tuviese una amplia tolerancia climática, aunque con fuerte tenencia a habitar sitios estacionalmente secos. Esta especie posiblemente tuvo un labelo con lóbulos laterales desarrollados y completamente separados del lóbulo central, es posible que las flores tuviesen sépalos y pétalos color bronce y el labelo parcialmente teñido de rosa o magenta. De esta especie ancestral podrían haber derivado progresivamente los linajes de labelo magenta que se encuentran en distintos lugares de la tierra caliente de la costa del Pacífico (v.g., *E. oestlundii*, *E. pollardiana*).

Posteriormente están las especies con fusión parcial de los lóbulos laterales con el lóbulo central, de tierra caliente y bosques caclucifolios mixtos, como es el caso de *E. meliosma* y *E. rzedowskiana*. Estas especies son muy similares en forma y podrían haber sido separadas tanto por el levantamiento del Eje Neovolcánico Transversal, como por cambios climáticos. Una de las diferencias más importantes entre ellas es el aroma. Sin embargo, no forman un

clado hermano. Es posible que *E. meliosma* haya intercambiado genes con otras especies, como *E. huertae* (v.g., Soto, 2002) y esto podría explicar la tendencia a estar separadas en la filogenia. Entre *Encyclia huertae* y *E. spatella*, no hay diferencias climáticas (Cuadro V.1), ni tampoco se distinguen mucho en su forma (Figura V.1 B). Sin embargo, *E. spatella* de estas especies tiende a ser rupícola, con flores pequeñas, mientras que *E. huertae* suele ser epífita y con flores grandes. Esta diferencia es quizá lo que ayude a mantenerlas como especies separadas en la naturaleza. Por su posición filogenética y forma del labelo, *Encyclia halbingeriana* parece ser una reversión a la forma ancestral.

Encyclia suaveolens, es un caso interesante, pues es posible que se trate de una especie relictiva, por dos razones: (i) sus flores son completamente distintas a las de este complejo, más bien son parecidas a las de *Encyclia cordigera* (Kunth) Dressler o a las de *E. selligera* (Lindl.) Schltr., ambas especies no están relacionadas entre sí, ni con *E. suaveolens*. Por ello es probable que las similitudes en forma se deban a una convergencia en el polinizador utilizado. En otros grupos se ha probado que puede ocurrir la evolución de caracteres morfológicos similares, en grupos no relacionados, ante presiones selectivas equivalentes (v.g., Rüber y Adams, 2001). (ii) Las plantas suelen florecer en pseudobulbos inmaduros, algo raro al ser comparado con el resto de los miembros del complejo y del género.

Finalmente, aunque no hay una relación clara entre la evolución de la forma y el nicho climático, los resultados sugieren que la diversificación del complejo podría haber sido promovida por ambos, aunque en momentos distintos de la historia evolutiva. En un primer momento, los cambios climáticos podrían haber favorecido el origen y expansión de la especie ancestral. Posteriormente, durante los períodos de aislamiento, la exploración del morfoespacio permitió que los linajes derivados se adaptaran a las nuevas condiciones y así ocupasen nuevos nichos.

CONCLUSIONES

- La evolución de la forma en el labelo parece seguir un modelo browniano, esto es, los cambios tienden a ser constantes a lo largo del tiempo.
- En el complejo *Encyclia meliosma* se detectó que la tasa de diversificación no es constante a lo largo del tiempo ($A^2=4.275$, $P<0.01$), sino que hacia el grupo más derivado (*Encyclia halbingeriana*, *E. huertae*, *E. meliosma*, *E. rzedowskiana* y *E. spatella*) hay un incremento sustancial, ligado a una disminución importante en la tasa de extinción ($r=0.00015$, $\epsilon=0.99$ comparado con $r=9.30$, $\epsilon=3.97 \times 10^{-06}$).

- Aunque no hay una relación directa entre la evolución de la forma del labelo y el nicho climático, los resultados sugieren que la diversificación del complejo podría haber sido promovida por ambos, aunque en momentos distintos de la historia evolutiva.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, D. y E. Otárola-Castillo (2013). *geomorph*: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 393–399.
- Alfaro, M., F. Santini, C. Brock, H. Alamillo, A. Dornburg, D. Rabosky, G. Carnevale y L. Harmon (2009). Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 13410–13414.
- Blomberg, S. P., T. Garland, Jr y A. R. Ives (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717–45.
- Bock, W. J. y G. von Wahlert (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19: 269–299.
- Broennimann, O., U. Treier, H. Müller-Schärer, W. Thuiller, A. T. Peterson y A. Guisan (2007). Evidence of climatic shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10: 701–709.
- Bryson, R. W., U. O. García-Vázquez y B. R. Riddle (2012). Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 87–96.
- Bryson, R. W., R. W. Murphy, A. Lathrop y D. Lazcano-Villareal (2011). Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography*, 38: 697–710.
- Coates, A. G. y J. A. Obando (1996). The evolution of the Central American isthmus. En: *Evolution and Environment in Tropical America*, Jackson, J. B., A. F. Budd y A. G. Coates (eds.). University of Chicago Press, Chicago, U.S.A., pp. 21–56.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. García-Marqu岸ez, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell y S. Lautenbach (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36: 27–46.

- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie y A. Rambaut (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1969–1973.
- Escudero, M. y A. Hipp (2013). Shifts in diversification rates and clade ages explain species richness in higher-level sedge taxa (Cyperaceae). *American journal of botany*, 100: 2403–2411.
- Evans, M. E., S. A. Smith, R. S. Flynn y M. J. Donoghue (2009). Climate, niche evolution, and diversification of the “Bird-Cage” Evening Primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Klenia*). *The American Naturalist*, 173: 225–240.
- Fægri, K. y L. van der Pijil (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon, Londres, U.K.
- Fiz-Palacios, O., H. Schneider, J. Heinrichs y V. Savolainen (2011). Diversification of land plants: insights from a family-level phylogenetic analysis. *BMC evolutionary biology*, 11: 341.
- Fortunato, H. (2008). The Central American land bridge: evolution at work. *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein.*, 70: 56–72.
- Gómez-Tuena, A., M. T. Orozco-Esquivel y L. Ferrari (2007). Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Geological Society of America, Special Paper*, 422: 129–181.
- Graham, A. (1999). *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation - North of Mexico*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Harmon, L. J., J. T. Weir, C. D. Brock, R. E. Glor y W. Challenger (2008). GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 24: 129–131.
- Heibl, C. y C. Calenge (2013). phyloclim: Integrating Phylogenetics and Climatic Niche Modeling, [Online] (Actualizado 13 julio 2013). Disponible en <http://CRAN.R-project.org/package=phyloclim> [Acceso 12 diciembre 2013].
- Hijmans, R. J., S. Cameron, J. Parra, P. Jones y A. Jarvis (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.
- Hijmans, R. J., S. Phillips, J. Leathwick y J. Elith (2013). dismo: Species distribution modeling, [Online] (Actualizado 12 diciembre 2013). Disponible en <http://CRAN.R-project.org/package=dismo> [Acceso 12 diciembre 2013].

- Hulseay, C. D., F. J. García de León, Y. S. Johnson, D. A. Hendrickson y T. J. Neara (2004). Temporal diversification of Mesoamerican cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 754–764.
- INEGI (2013). Mapa digital de México v. 5.0, [Online] (Actualizado 15 agosto 2013). Disponible en <http://gaia.inegi.org.mx/mdm5/viewer.html> [Acceso 10 octubre 2013].
- Jombart, T. y S. Dray (2010). adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. *Bioinformatics*, 26: 1907–1909.
- Kessler, M. y T. Krömer (2000). Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, 2: 659–669.
- Klingenberg, C. (2010). Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature Reviews Genetics*, 11: 623–635.
- Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog (2006). Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica*, 38: 183–195.
- Martínez, A. M., B. Dalsgaard, J. Ollerton, A. Timmermann, J. M. Olesen, L. Andersen y A. G. Tossas (2009). Effects of climate on pollination networks in the West Indies. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 493–506.
- McCormack, J. E., A. T. Peterson, E. Bonaccorso y T. B. Smith (2008). Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology*, 17: 2505–2521.
- Molnar, P. (2008). Closing of the Central American Seaway and the Ice Age: A critical review. *Paleoceanography*, 23: PA2201.
- Morin, P. J. (1999). *Community ecology*. Blackwell Science, Oxford, U.K.
- Olson, D., E. Dinerstein, E. Wikramanayake, N. Burgess, G. Powell, E. Underwood, J. D'amico, I. Itoua, H. Strand, J. Morrison, C. Loucks, T. Allnutt, T. Ricketts, Y. Kura, J. Lamoreux, W. Wettengel, P. Hedao y K. Kassem (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience*, 51: 933–938.
- Paradis, E. (1998). Testing for constant diversification rates using molecular phylogenies: A general approach based on statistical test for goodness of fit. *Molecular Biology and Evolution*, 15: 476–479.
- Paradis, E., J. Claude y K. Strimmer (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20: 289–290.

- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231–259.
- R Core Team (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing, [Online] (Actualizado 21 abril de 2013). Disponible en <http://www.R-project.org/> [Acceso 21 abril de 2013].
- Rambaut, A. y A. J. Drummond (2009). Tracer v1.4, [Online] (Actualizado 30 noviembre 2009). Disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> [Acceso 21 abril de 2013].
- Rüber, L. y D. C. Adams (2001). Evolutionary convergence of body shape in trophic morphology in ciclids from Lake Tanganyika. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 325–332.
- Sanderson, M. J. y L. Hufford (1996). Homoplasy and the evolutionary process: an afterword. En: *Homoplasy: The Recurrence of Similarity in Evolution*, Sanderson, M. J. y L. Hufford (eds.). Academic Press, San Diego, U.S.A., pp. 327–330.
- Schoener, T. W. (1968). The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704–726.
- Soto, M. (2002). *Encyclia meliosma* (Rchb. f.) Schltr. *Icones Orchidacearum*, 5-6: Plate 563.
- Stebbins, G. L. (1974). *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. The Belknap Press, Cambridge, U.S.A.
- Strauss, S. Y. y J. B. Whittall (2006). Non-pollinator agents of selection on floral traits. En: *Ecology and Evolution of Flowers*, Harder, L. D. y S. C. Barrett (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 120–138.
- Warren, D. L., R. E. Glor y M. Turelli (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62: 2868–2883.
- Webb, T. y P. Bartlein (1992). Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 141–173.
- Wiens, J. J. y C. H. Graham (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 36: 519–539.
- Zelditch, M., D. Swiderski, D. Sheets y W. Fink (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. Academic Press, New York, U.S.A.

ONE, TWO, OR THREE, HOW MANY SPECIES ARE IN *ENCYCLIA DIOTA*?, A MORPHOMETRIC COMPARISON²

ABSTRACT

Morphometry is the quantitative analysis of shape. In this study we used the traditional and geometrical morphometrics approaches to determine whether populations usually treated as *Encyclia diota* of Mexico and Central America constitute one or more species. Based on place of origin, floral and vegetative characters, specimens were assigned to one of the two proposed groups, the Mexican (MEX) and the Central American (CA). For traditional morphometry we use 22 measures. Groups were explored using a linear discriminant analysis (LDA) and compared through Hotelling's T^2 . For geometric morphometry the outline of three floral segments (dorsal sepal, petal and labellum) was used. Thereafter, an eigenshape analysis, and Goodall's F were done. The LDA suggests: (i) a sample does not correspond to any of the groups; (ii) support the two groups. Hotelling's T^2 showed no difference between groups ($P > 0.05$), indicating that the dimensions are similar. Nevertheless, geometric morphometry analysis suggests that the labellum and petal are different between groups ($P < 0.01$). Despite the similarity in dimensions, the morphometric evidence (shape), support the idea that MEX and CA, should be recognized as species (*Encyclia diota* and *E. insidiosa*, respectively); likewise, suggest the existence of a third different species, herein described as *E. inopinata*.

Additional Keywords: comparative biology – *Encyclia insidiosa* – *Encyclia inopinata* – geometric morphometry – traditional morphometry – systematics.

INTRODUCTION

In plant systematics, species recognition is sometimes an easy task due to the large morphological discontinuity between taxa, but at other times it is not, as species may overlap in their distribution ranges, morphological patterns, sizes, etc. This similarity is generally stronger in closely related species and often generates nomenclatural noise (v.g., Carnevali *et al.*, 2009; Cetzal-Ix and Carnevali, 2010). Nonetheless, a species, from the operational point of view, may be regarded as such only if it is a unit morphologically, ecologically, phylogenetically, and geographically coherent.

²Sometido al *Botanical Journal of the Linnean Society* el 17 de febrero de 2014

Although modern plant systematics is still based primarily on morphological characters, the use of the quantitative study of shape as a tool to assist in the delimitation of species is uncommon (Jensen, 2003). Morphometry is the quantitative analysis of shape (Mitteroecker and Gunz, 2009); traditionally this analysis focuses on studying size (traditional morphometry; Slice, 2007), and more recently on the geometrical information of shape (geometric morphometry; Zelditch *et al.*, 2004).

Traditional morphometry is based on the use of measurements and angles (Slice, 2007). This set of techniques was the first approach to the quantitative description of shape and/or its components. However, although in plant systematics these tools can be very useful in solving taxonomic problems, they are currently seldom used (for a more complete review see Henderson, 2006). Geometric morphometry is a set of quantitative tools that allow direct comparisons between shapes (Zelditch *et al.*, 2004). These tools have been developed at an accelerated pace over the past 20 years, especially associated with increases in computing power (Mitteroecker and Gunz, 2009). Zelditch *et al.* (2004) provide a detailed and accessible introduction to the theory of this field of statistics.

The development of morphometric analysis tools, especially the geometric ones, has been widely used in anthropology and zoology (Jensen, 2003), to the point that differences in shape are not the only research topic. Currently, researchers in these disciplines are trying to answer more complex questions related to parallel evolution and character displacement (v.g., Adams, 2010), morphological convergence (v.g., Serb *et al.*, 2011; Smith and Hendricks, 2013), and quantifying phylogenetic signal and shape homoplasy (v.g., Klingenberg and Gidaszewski, 2010), among others. In plants, most of the research dates back to the last decade and the topics are few, ranging from changes in proportions of plant material during the herborization process (v.g., Volkova *et al.*, 2010), morphological plasticity and evolution (v.g., Jacques and Zhou, 2010; van der Niet *et al.*, 2010; Klingenberg *et al.*, 2012; Savriama *et al.*, 2012) and a few are devoted to taxonomy (v.g., Kores *et al.*, 1993; Shipunov and Bateman, 2005; Volkova and Shipunov, 2007; Chemisquy *et al.*, 2009; Conesa *et al.*, 2012).

It is likely that botanists have had little interest in these tools because it is difficult to define points of comparison among samples, the position of which should be equivalent and unequivocally homologous between species (Jensen, 2003). A solution to these difficulties could be the combined use of traditional and geometric morphometrics: this is the approach we employ here.

For traditional morphometry, data collection can concentrate on capturing the size of the structure using measurements such as maximum length and width of the structure of interest; these measurements are unambiguous, easy to collect, and not redundant. Outline can be

used to capture the shape of structures: they can be obtained in two ways, through Fourier analysis (Jensen, 2003) or by semi-landmarks (Monteiro *et al.*, 2004). Although powerful, Fourier analysis is problematic because it is not combinable with landmarks, hence the trend is the use of semi-landmarks to describe the complex structures of shape (Monteiro *et al.*, 2004), as the curvature of a petal or a fish otolith. In geometric morphometrics, it is most common the use of landmarks than semi-landmarks because the latter, rather than speaking of biological properties, make a comparison between geometrically equivalent points (Kores *et al.*, 1993). However, semi-landmarks are a powerful tool for the comparison of shapes that, when combined with landmarks, can be used to answer complex questions about the evolution of morphospace (Chemisquy *et al.*, 2009; Jacques and Zhou, 2010).

Encyclia diota (Lindl.) Schltr. is a species characterized by linear-oblong, relatively wide, and coriaceous leaves, pyriform pseudobulbs, a smooth pedicellate ovary, a fractiflex inflorescence with loosely arranged, leathery to fleshy-leathery, large, showy flowers, with the lateral lobes of labellum well developed and free from the central lobe and the distal extreme patent; the callus is glabrous and the column is straight; the sepals and petals are of variable colors. One of the most distinctive characters of this species is that the labellum is yellow with crimson to reddish brown lines. *Encyclia diota* tends to inhabit dry, seasonally deciduous forests, from Mexico (northwestern Oaxaca) to northern Nicaragua, generally at medium to high altitudes (600–2000 m).

Encyclia diota historically has generated disagreement on whether it represents one or more species; some taxonomists propose the existence of two species (*E. diota* and *E. insidiosa* (Rchb. f.) Schltr.); while others suggest it is only one (for a historical review can consult Dressler, 1976). These discrepancies are reasonable, because depending on the origin of the samples, two morphological groups can be recognized: (i) the Mexican group with ocher flowers, sepals and petals very broad and fleshy-leathery, one-leaved pseudobulbs and inflorescences tended to be slightly branched, and (ii) The Central American group, with flowers dark chocolate brown, sepals and petals with a tendency to be comparatively narrow and leathery, 2–3-leaved pseudobulbs, and usually highly branched inflorescences.

We use the tools of geometric and traditional morphometrics to test whether these a priori morphological groups represent objective discontinuities of shape, which could be interpreted as evidence of the existence of two distinct species. We use these methods with the understanding that they are complementary approaches and its use together can enrich and strengthen the conclusions that may be derived from the comparison.

MATERIAL AND METHODS

Samples

A total of 44 herbarium specimens housed at AMES, AMO, CICY, F, MEXU, MO, TEFH, and W were examined (Appendix 17). To facilitate the analysis and to test the hypothesis of the existence of at least two species listed under the same name, and for comparative purposes, we established two morphological groups, Mexican (MEX) and Central American (CA). Subsequently, specimens were assigned to one of two groups using the following criteria: (i) Origin of the sample (Mexico and northern Guatemala vs. Southern Guatemala to northern Nicaragua). (ii) Vegetative characters, such as 1-foliated vs. 2–3-foliated pseudobulbs, highly branched inflorescences vs. inflorescences with few branches. (iii) Floral characters, such as the consistency of the flowers (fleshy-leathery vs. leathery), segments proportions (very wide and short to long, narrow segments), color (ocher to dark brown), among others. In the herbarium collections we examined there was only a single one of *Encyclia diota* from Guatemala.

Of the 44 specimens, 23 were assigned to group MEX, and 21 to group CA. Each specimen was measured and a flower was re-hydrated on a two-step process: (i) placed on a commercial detergent with ammonia for about 30–45 min., and then (ii) left in water for about one hour; afterwards it was dissected. The dissection separated flower parts to make drawings with the help of a camera lucida, and to take measurements of the different floral segments (Table VI.1, Figure VI.1 A–C). The measures below 10 cm were made with an analogical caliper, the rest with a ruler. All measurements were in centimeters. Because not all specimens were complete or in good condition (some had no leaves, the flowers were damaged, etc.), or were only photographs, the number of specimens available for each group in each analysis was variable.

Traditional morphometry

We used 18 and 13 specimens of MEX and CA, respectively; 22 measurements were taken: two of the vegetative part, three of the inflorescence and 17 of the flowers (Table VI.1, Figure VI.1 A–C). One of the goals of this work was to verify whether size is useful to separate MEX and CA groups. We used a principal component analysis (PCA, data not show) and then a Linear Discriminant Analysis (LDA) to explore whether the set of measurements suggests a pattern of differential size between groups. Both, PCA and LDA, are exploratory analyzes

of ordination. The PCA deals with the data without paying attention to the underlying class structure (there is no a priori groups; Martínez, 2001). The LDA it is designed to discriminate between classes (there is a priori groups; Martínez, 2001; Venables and Ripley, 2002).

Prior to the PCA and LDA, the missing values in the array were completed using the average per variable for each proposed group. This correction was made because in both analyses, PCA and LDA, variables that have missing values are ignored. However, given the fragmentary character of some herbarium specimens this was difficult to avoid. Thereafter, the analysis was performed using the MASS package (Venables and Ripley, 2002) of R (R Core Team, 2013). Since one of the specimens departs markedly from the point clouds of the suggested groups, it was excluded from further analysis. The biological significance of this specimen is discussed below.

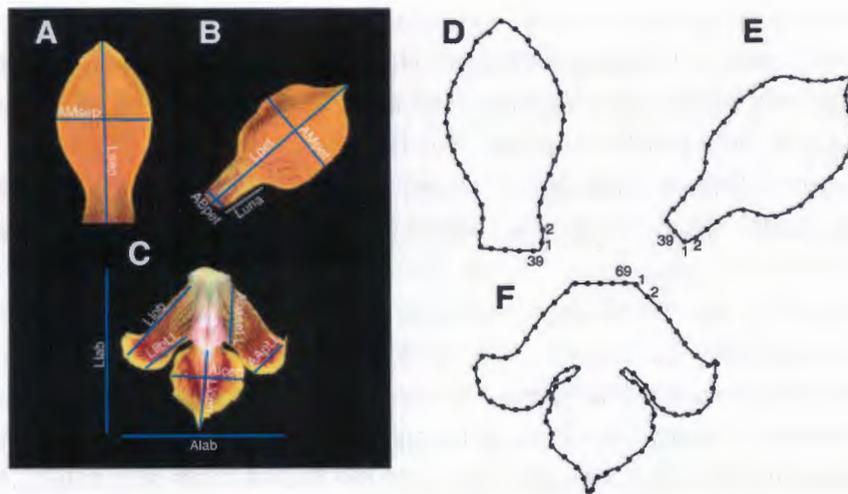


Figure VI.1. Floral segments used in this study (dorsal sepal, right petal, and labellum). A–C, shows some of the measures used in the traditional morphometric analysis; D–F, shows the outline and the 39 equally spaced semi-landmarks used in geometric morphometry on the dorsal sepal (D), petal (E), and the 69 used in the labellum (F). For meaning of abbreviations in A–C see Table VI.1. Based on *Leopardi 337* (CICY)

Then we selected variables that supported groups of LDA, in order to confirm whether these differences were statistically significant. For this a mean difference test was used. The comparison was done in two steps: (i) the normality of the data was reviewed using the Shapiro-Wilk test implemented in R, in some cases the data were transformed using logarithm, and (ii) for those cases where the data were normally distributed, we applied a Student's t test; the Wilcox test was used for those cases in which the data was not normally distributed. Both tests are implemented in R and require the packages agricolae (de Mendiburu, 2012) and lawstat (Noguchi *et al.*, 2009). However, the above value is not sufficient to determine

statistically detectable differences between CA and MEX, because only individual characteristics are compared and not the whole. If we assume that the 22 measures (as a whole) describe the dimensions of the groups, we are able to test whether dimensions are capable to separate the morphological groups. This comparison was made with the Hotelling's T^2 test implemented in the R package of the same name (Curran, 2012). This analysis is a generalization of the t-student test and allows comparison of groups based on numerous variables. In all statistical comparison tests used in this work, we considered statistically significant those events that fell below a probability value of 0.05.

Geometric morphometry

We used three segments of the flower: dorsal sepal, right petal and labellum. The lateral sepals were excluded because they are redundant with respect to the dorsal sepal. The use of the left and right petal is indistinct, they are mirror images, however to preserve uniformity only right petal was used. Each segment was digitized from fresh material or drawings at 300 dpi using a XL1600 EPSON scanner. The drawings were made on camera lucida from rehydrated flowers. Size or scale are not impediments because shape comparisons, in this case, exclude scale. Each image was loaded in R and outlines were extracted using an adaptation of the code designed by Claude (2008). This code requires the packages *pixmap* (Bivand *et al.*, 2011) and *ReadImages* (Loecher *et al.*, 2012). Later, over the outline were set equally spaced semi-landmarks using an adaptation of the code proposed by Claude (2008). To select the appropriate number of semi-landmarks, an iterative process was performed: it consisted of gradually reducing the number of semi-landmarks (starting at 100) to find the smallest number that, visually, represent the outline more accurately. For the dorsal sepal and petal 39 semi-landmarks were used, whereas 69 were used for the labellum (Figure VI.1 D–F). Since the primary interest of this study was taxonomic in nature, we used semi-landmarks rather than landmarks because the former are more useful in describing the outline of the segments, which is where we think statistically detectable differences between morphological groups are accumulated. Moreover, considering that the entire segment originates from the same bud, we estimate that there are no problems in the homologies of the semi-marks used in the comparison.

Then, for each segment, the overlap and alignment of specimens was made using Generalized Procrustes Distances, after which the Thin-plate spline (TPS) was generated, and finally an Eigenshape Analysis (ePCA) was performed. The ePCA simplifies the visualization of the variation among the included samples, without the a priori establishment of groups. Due to the large amount of information involved in a geometric morphometry analysis, the use of ePCA to visualize and interpret data structure is highly recommended (Zelditch

et al., 2004). All these functions are implemented in the R package Geomorph (Adams and Otarola-Castillo, 2013).

However, no statistical differences are established regardless of how similar or different the groups may appear in a ePCA, for which the use of tests like Goodall's F is required, a variant of Multivariate Analysis of Variance (MANOVA). This test is based on the comparison of means using the Procrustes distances (Zelditch *et al.*, 2004). Based on MEX and CA groups, a Goodall's F test for each segment was performed using the R package Shapes Dryden (2013) using 1000 bootstrap replicates with replacement for testing.

Distribution Map

To made the map, the distribution of the collections of the groups MEX and CA was plotted on a political map enriched with ground terrain, river, and topography data using R. The shape files and raster data used was taken from online free sources (v.g., Hijmans *et al.*, 2013; Patterson and Vaughn-Kelso, 2013).

RESULTS

Traditional morphometry

The Figure VI.2 shows the LDA. The first discriminant axis accumulated 58.65% of the variation, while the second axis, the 41.35% remained. In reviewing the discriminant coefficients (data not shown), we find that those variables with the biggest differences are the maximum width of the sepals, petals length, labellum width, apical width lateral lobe at 3/4 of the length, and central lobe length and width. In the statistical comparison of these measurements, was found that not all measurements were significantly different (Table VI.1). A sample initially included in the group MEX was totally isolated from the point cloud of MEX (sample 31, triangle in Figure VI.2); this sample was excluded from further analysis. However, a detailed morphological review and comparison with other specimens (Figure VI.3), suggests that it represents a new species that will be formally described in the taxonomy section as *Encyclia inopinata*. The Hotelling's T^2 test suggests that the groups were similar in terms of dimensions ($P > 0.05$).

Geometric morphometry

Although in the thin-plate spline (TPS; Figure VI.4), the three floral segments analyzed (dorsal sepal, petal and labellum), appear to have differences in shape, the statistical analysis shows

Table VI.1. Mean and standard deviation of a series of measures of vegetative and floral characters of the morphological groups MEX and CA. The asterisks (*) indicates the degree of statistical significance of the variables that have the greatest weight in the LDA, based on a mean difference test. NS indicates no statistical differences.

Variable	Groups	
	MEX	CA
	Average (SD)	Average (SD)
Leaf length (LH)	21.43(±8.15)	20.65(±7.53)
Leaf width (AH)	1.78(±0.53)	1.96(±0.44)
Inflorescence total length (Linf)	51.05(±22.45)	61.88(±18.97)
Long of the area with flowers (Aflo)	23.27(±13.91)	30.66(±17.56)
Percent of the area covered with flowers (PorFlo)	42.43(±11.48)	46.94(±16.02)
Number of flowers per inflorescence (NumFlo)	19.68(±16.40)	30(±26.52)
Pedicellate ovary length (Lovario)	2.67(±0.56)	2.41(±0.54)
Maximum width sepals (AMsep)*	0.65(±0.06)	0.57(±0.08)
Sepals length (Lsep)**	1.48(±0.14)	1.61(±0.07)
Petals width at base (Abpet)	0.20(±0.04)	0.16(±0.04)
Petals maximum width (Ampet)	0.81(±0.13)	0.71(±0.12)
Petals length (Lpet)***	1.36(±0.19)	1.52(±0.09)
Claw length (Luna)	0.39(±0.06)	0.53(±0.10)
Labellum total length (Llab)	1.22(±0.11)	1.30(±0.08)
Labellum total width (Alab) ^{NS}	1.41(±0.10)	1.46(±0.15)
Labellum lateral lobe length (Llob)	0.91(±0.12)	0.82(±0.06)
Labellum lateral lobe free portion length (LlibLL)	0.54(±0.08)	0.59(±0.08)
Labellum lateral lobe width at base (AbaseLL)	0.42(±0.03)	0.45(±0.05)
Labellum lateral lobe width at 3/4 apex (AApLL)*	0.41(±0.10)	0.34(±0.05)
Labellum central lobe length (Llcn)*	0.60(±0.08)	0.67(±0.07)
Labellum central lobe width (Alcn) ^{NS}	0.68(±0.11)	0.74(±0.08)
Isthmus	0.10(±0.01)	0.11(±0.03)

that, between MEX and CA groups, only the petals and labellum have detectable differences (Goodall's F $P < 0.01$). The TPS of dorsal sepal (Figure VI.4 A–C) in the MEX suggests a tendency to be broadly oblanceolate; contrary to CA, in which the tendency is to be narrowly

oblanceolate. The TPS of petal (Figure VI.4 D–F) shows that MEX tend to be spatulate, while CA appears to be oblanceolate. In the case of the labellum (Figure VI.4 G–I), MEX and CA have similar central lobes, but the lateral lobes and the base of the labellum in MEX are much more developed than that it is in CA; this coupled with that MEX central lobe tends to be ovate, and thus that it seems that the TPS in MEX central lobe tends to shrink. In CA the lateral lobes are narrower and the central lobe is broadly ovate to orbicular or broadly elliptic, which causes that in the TPS of the central lobe tends to look as widen. The points of higher compression or expansion, generally correspond with those who have the greatest weight in the LDA (compare with Table VI.1).

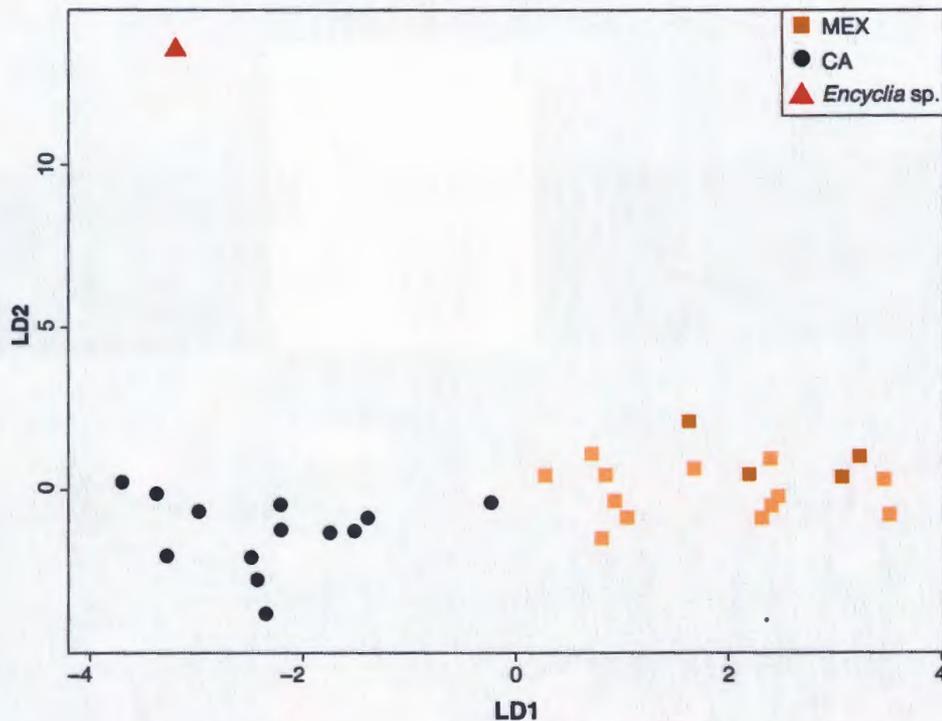


Figure VI.2. Linear discriminant analysis (LDA) based on the 22 measures taken of MEX and CA groups. Note the separation of the sample 31 (triangle), *Encyclia* sp.

The specimens distribution in the morphological space was explored using ePCA (Figure VI.5). The dorsal sepal, in the first, second, and third principal components, accumulate 94.70% of the variance (65.59%, 25.53%, and 3.58% respectively; Figure VI.55 A). However, for this segment groups were not observed and the extreme values correspond to samples of MEX group. For the petal (Figure VI.5 B), the first, second, and third principal components

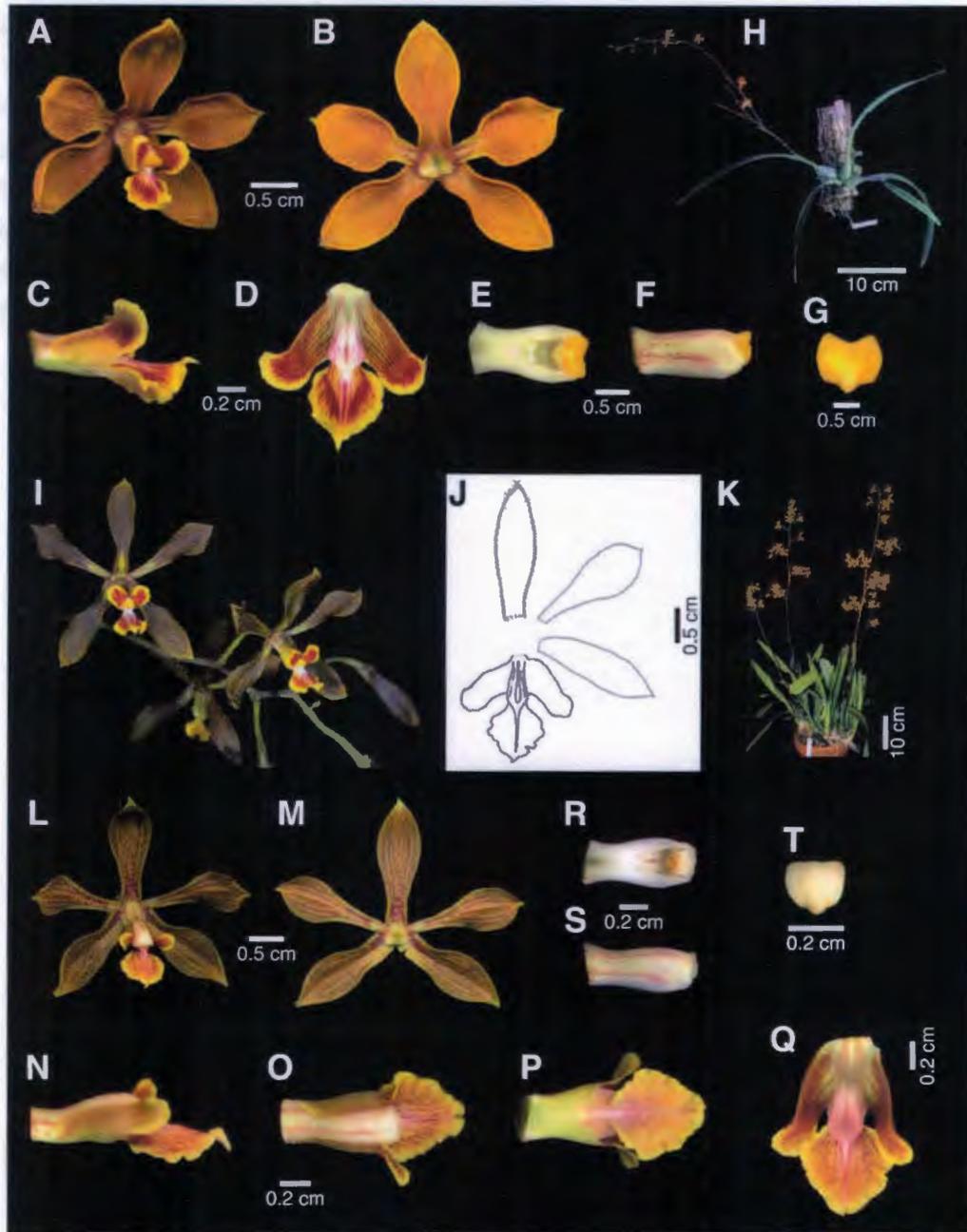


Figure VI.3. Morphological groups. A–H, MEX (*Encyclia diota*). I–K, CA (*E. insidiososa*). L–T, sample 31 (*E. inopinata*). A, I, L, flower. B, J, M, perianth (J includes labellum). C, N, labellum and column in side view. O, labellum and column in dorsal view. P, labellum and column in ventral view. D, Q, labellum flattened. E, R, column in ventral view. F, S, column in side view. G, T, anther. H, K, habit. A–G, based on *Leopardi 337* (CICY); I, based on *Holst E0296* (MO); J, based on *Edwards 401* (AMES); K, A, based on *MO 801551-1* (live collection, Missouri Botanical Garden); L–T, based on *Carnevali 7139* (CICY).

accumulate 85.37% of the variance (60.06%, 18.51%, and 6.79%, respectively), with this segment the proposed morphological groups are supported. In the ePCA of the labellum (Figure VI.5 C), the first, second, and third principal components accumulate 74.93% of the variation (37.75%, 29.20%, and 7.97%, respectively). On ePCA of labellum, the groups are formed not as sharply as in the petal, but shows the same pattern. After performing Goodall's F test, only the labellum and petal showed statistically significant differences in shape (both $P < 0.01$). Sepal differences, in terms of shape, were not ($P > 0.05$).

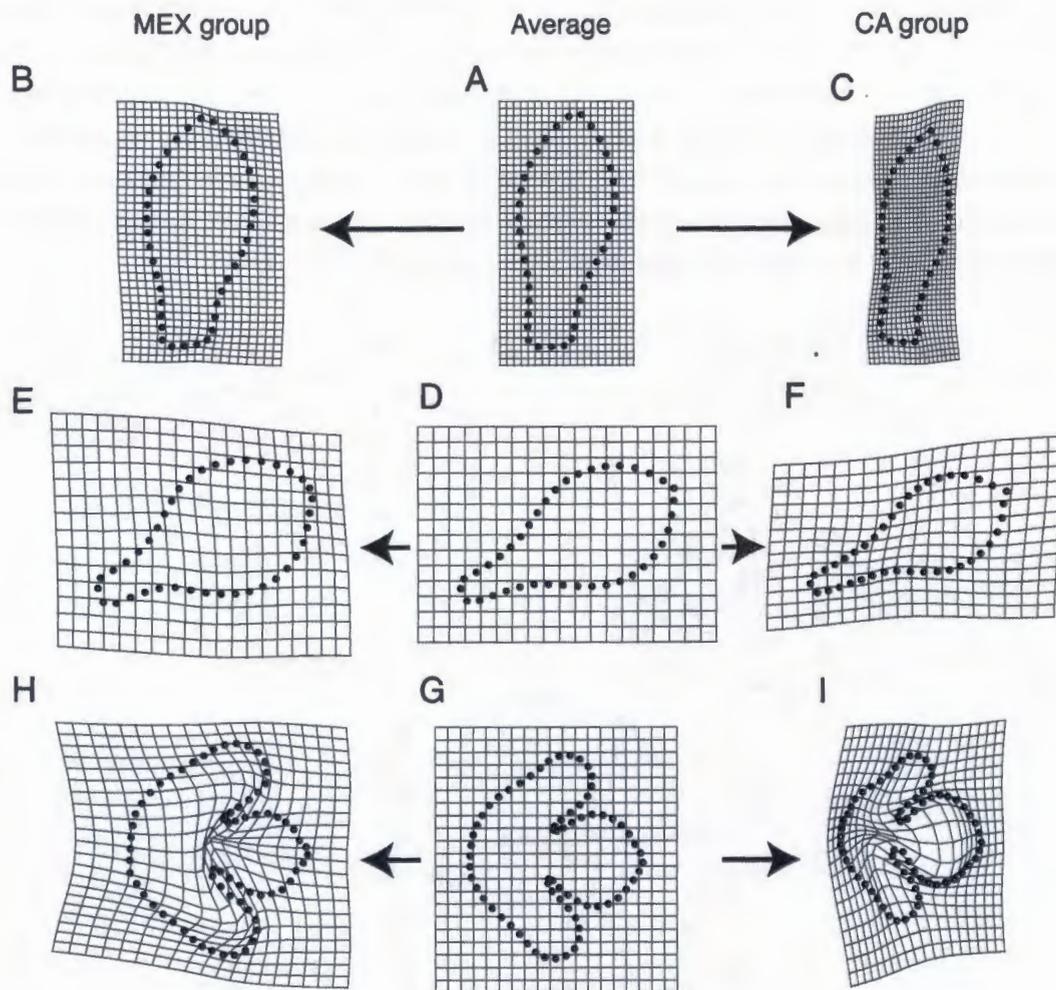


Figure VI.4. Thin-plate spline (TPS) for dorsal sepal (A–C), petal (D–F), and labellum (H–J) of the groups MEX and CA. A, D, and G are the average of all samples used and reference shapes. B, E, and H are the MEX group average shapes compared with references. C, F, and I are the CA group average shapes compared with the reference.

DISCUSSION

The two morphological groups of *Encyclia diota* (MEX y CA)

Encyclia diota was originally described as *Epidendrum diotum* by Lindley (1843) based on a Mexican plant. The drawing accompanying the type specimen of this species shows a great similarity to what we considered the MEX group in this work. Later, this species was transferred to *Encyclia* by Schlechter (1918). Subsequently, Reichenbach (1877: 80), based on plants grown by Bull and Day, proposed *Epidendrum insidiosum*, later transferred to *Encyclia* by Schlechter (1920). No illustration was included in the protologue of *Epidendrum insidiosum*, but some of the characters mentioned in the description suggest that this species fits in the CA group: "sepalis cuneato oblongis acutis, tepalis angustioribus, non spatulatis [...] Sepala et tepala olivacea brunneo picta. Labellum flavidum, atropurpureo venosum", that is: sepals oblong-cuneate, narrow and acute tepals (petals), not spatulate, sepals and petals (tepals) olive green and dyed with coffee, labellum yellow with red veins.

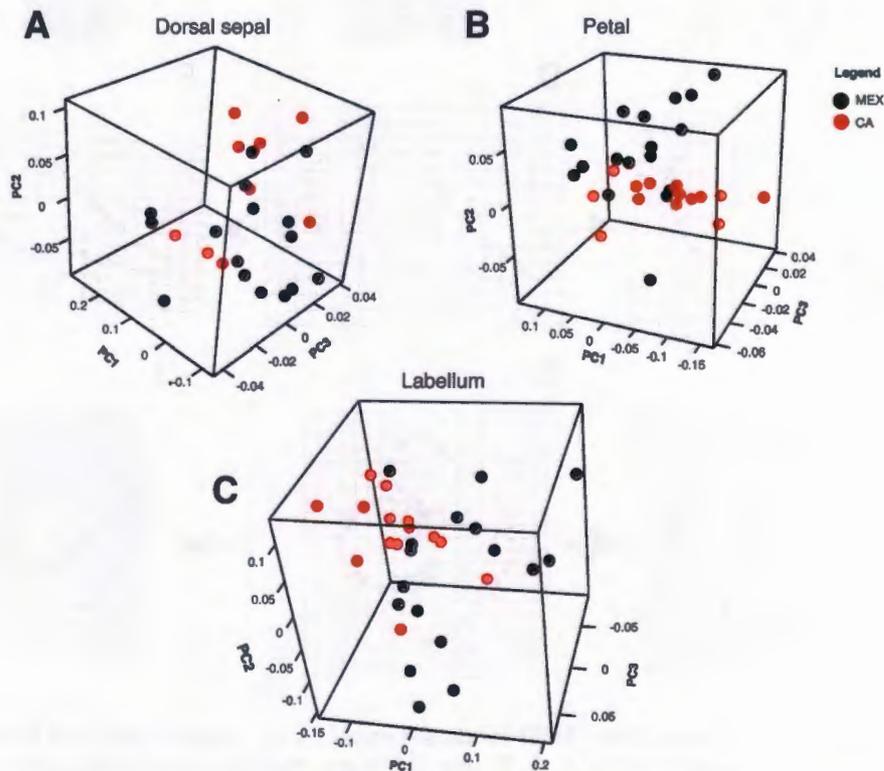


Figure VI.5. Eigenshape analysis of the dorsal sepal (A), petal (B) and labellum (C) of the groups MEX and CA.

The morphological groups MEX and CA are different in terms of shape (in labellum and petals: Goodall's F $P < 0.01$), but they are similar in terms of their dimensions (Hotelling T^2 $P > 0.05$). Since the flower function and its possibility of being recognized, is more associated to the shape than to the dimensions (as occur in other closely related species), it is possible that these groups can really correspond to different species. Furthermore, a detailed examination of the available material supports the hypothesis that it could include two different species (*Encyclia diota* and *E. insidiosa*). Some characters that by their nature (meristic or qualitative) were not statistically evaluated, also suggest that CA and MEX are different: the number of leaves per pseudobulb (one MEX vs. two or three in CA; Figure VI.3 H, K), the number of branches in the inflorescence (usually racemes in MEX vs. panicles in CA; Figure VI.3 H, K), and different patterns of coloration in sepals and petals (ocher in MEX vs. olive green usually very dyed with coffee in CA; Figure VI.3 A, I). The biogeographic pattern is also different (MEX to the north, and CA to the south; Figure VI.6).

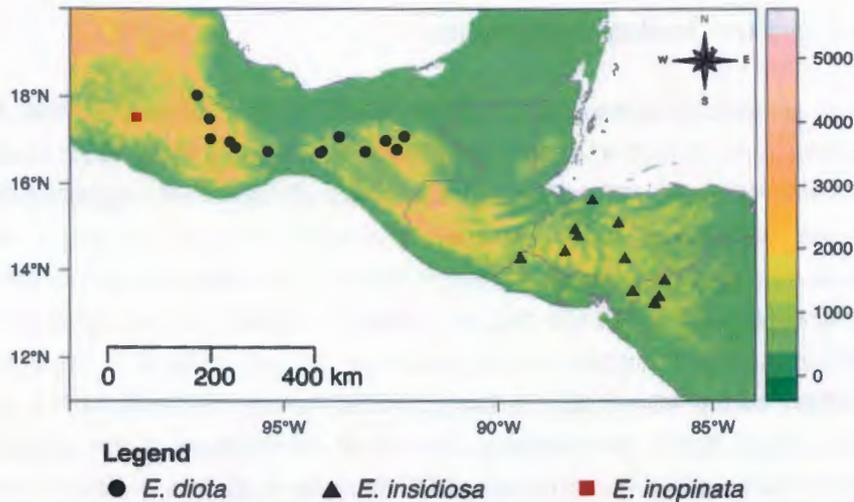


Figure VI.6. Geographical distribution of morphological groups MEX (*Encyclia diota*), and CA (*E. insidiosa*). The location of sample 31 (*E. inopinata*) is also indicated.

We also detected statistical differences in some floral dimensions, such as the maximum width of the dorsal sepal, petal length, and the length of the central lobe of the labellum (Table VI.1). These characters give a different look to the flowers and suggest that the pollinator visiting these morphological groups may not be necessarily the same. These localized differences match the areas of the outline in which the greatest change in the shape is concentrated.

Figure VI.4 shows the average shape of all that is currently included in *Encyclia diota* and each side of the TPS shows the average shape corresponding to the two morphological

groups for each segment: dorsal sepal, petal and labellum. Although the sepals seems to be different, the statistical test suggest that, in terms of shape, the difference is not statistically significant ($P > 0.05$), and therefore the observed differences are changes in the size of the segment, particularly the width. In the petal, the differences are in size (Table VI.1), and shape (petals broadly spatulate in MEX vs. oblanceolate in CA; Hotelling T^2 $P < 0.01$). These differences generate a notable visual effect, which suggests the existence of two distinct groups (Figure VI.3 A–K). Although the labellum of the two groups is superficially similar, it differs in its proportions (Table VI.1) and shape (Figure VI.3 D, I–J). Something noteworthy, the MEX lateral lobes and the base of the labellum are much more developed than it was observed in CA; this coupled with that MEX central lobe tends to be ovate, gives the impression in the TPS that the MEX the central lobe is contracted (Figure VI.4). Considering the aforementioned differences, we think that the two morphological groups should be recognized as distinct species, as proposed later in the taxonomy section.

Morphometry as a tool in plant systematics

For a long time, systematic botany has been considered a descriptive discipline. Because of this, and other reasons described in several articles (Gaston and May, 1992; Godfray, 2002; Knapp *et al.*, 2002; Wheeler, 2004; Wägele *et al.*, 2011), it has been suggested that this discipline has come into sharp decline. The use of molecular tools has created a new dynamic in systematic botany, but not without collateral effects. Perhaps the best known impact, is that few people want to work with morphology (Wheeler, 2004). Taxonomic work is essential to the advance of science because what is not known can not be used or protected (Nature, 2002). In addition, all the advances in ecology, biotechnology, biomedicine, etc., have been achieved on the basis of the unambiguous taxonomic identification of the organism studied (Nature, 2002; Wilson, 2004; Khuroo *et al.*, 2007; Wägele *et al.*, 2011). Thus, minimizing the importance of this branch of biology is not necessarily a good long-term strategy.

Taxonomic work can be enriched and strengthening with the available tools in comparative biology, as was demonstrated with the morphological groups outlined above. After rigorous comparisons was found that *Encyclia diota* as is currently circumscribed was not just one but three species: two were already recognized (*Encyclia diota* and *E. insidiosa*), and one is new (*E. inopinata*). Other publications also discuss this point (v.g., Kores *et al.*, 1993; Shipunov and Bateman, 2005; Volkova and Shipunov, 2007; Chemisquy *et al.*, 2009; Conesa *et al.*, 2012).

It is time for taxonomists to recognize the wealth of information they have in their files and enrich their comparisons with the use of the new tools available in the field of comparative biology, the base of the systematic botany. For example, morphometry can clearly distinguish

characters that make the difference between one species and another (v.g., Volkova and Shipunov, 2007), beyond the qualitative assessments, that are useful and frequent in plant systematics. In fact, with the use of new tools, rather than do simple comparisons of the morphology, it is possible use the information to answer complex questions in macro-evolution based on morpho-space data (Zelditch *et al.*, 2004; Claude, 2008), which is precisely the area in which most of taxonomic work is developed. An important point is that many of these tools can be used using free software as R (v.g., Claude, 2008; Paradis, 2012; R Core Team, 2013; Adams and Otarola-Castillo, 2013), making it possible to incorporate them in an economical and efficient way to research programs. It is time for botanists explore the available methods for comparative biology and use them extensively, as they do in other fields of biology.

TAXONOMIC TREATMENT

This section suggests the taxonomic corrections for recognizing groups MEX and CA species as *Encyclia diota* and *E. insidiosa*, respectively, and to propose *E. inopinata* as a new species. Here is not a comprehensive taxonomic treatment for this complex of species, but has the minimal tools necessary for identification.

Key to the species

- 1A** Plants with 1-leaves per pseudobulb, inflorescence racemose, sepals and petals fleshy-leathery, ocher, broadly spatulate (maximum width 0.81 ± 0.13 cm), usually rounded or sub-squared towards the apex. Lateral lobes ca. 0.91 ± 0.12 cm long and 0.41 ± 0.10 cm width in the apical portion. Central lobe of the labellum 0.60 ± 0.08 cm long, when flattened protruding from the lateral lobes more than 1/2 of its length (usually 2/3 or more).....*E. diota*
- 1B** Plants with 2–3-leaves per pseudobulb, inflorescence paniculate, sepals and petals brown or bronze, leathery, narrow-lanceolate (maximum width 0.71 ± 0.12 cm). Lateral lobes of the labelum with less than 0.82 ± 0.06 cm long and 0.34 ± 0.05 cm width in the apical portion. Central lobe of the labellum 0.66 ± 0.07 cm, when flattened, protruding from the lateral lobes, less than 1/2 times of its length (usually 1/3).....2
- 2A** Sepals and petals bronze. Petals ca. 1.7 cm long. Labellum ca. 1.1 cm width; lateral lobes of labellum ca. 0.2 cm width in the apical portion; callus pale pink; anther white.....*E. inopinata*

2B Sepals and petals usually brown or chocolate. Petals 1.52 ± 0.09 cm long. Labellum 1.46 ± 0.15 cm width; lateral lobes of labellum ca. 0.34 ± 0.05 cm width in the apical portion; callus white, anther yellow.....*E. insidiosa*

***Encyclia diota* (Lindl.) Schltr.**, Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(2): 472. 1918. *Epidendrum diotum* Lindl., *Edwards's Bot. Reg.* 29: Misc. 65. 1843. *Type*: GUATEMALA. S. loc., K. T. Hartweg (Holotype: K-Lindl.). Figure VI.3 A–H.

Recognition: *Encyclia diota* usually has 1(2)-leaves per pseudobulb, flowers with sepals and petals ocher-yellow to ocher-orange, fleshy-leathery, labellum yellow with crimson lines, with well-defined lateral lobes and the central lobe separated by clear sinuses, inflorescence racemose with a fractiflex rachis (Figure VI.3 A–H).

Distribution and ecology: *Encyclia diota* is located in the Mexican states of Chiapas and Oaxaca and in northern Guatemala. This species grows in scrub oak forests, tropical deciduous forest, pine-oak forests, and although it is generally associated with dry forest, it has also been reported in cloud forest between 800–1700 m. Usually grows as an epiphyte, although it has also been reported as litophyte. It blooms between March and July (Figure VI.6).

***Encyclia inopinata* Leopardi & Carnevali**, sp. nov. *Type*: MEXICO. **Oaxaca**: Mpio. Santiago de Yosondúa, ca. 4 km después de Santiago de Yosondúa por la vía a Yerba Santa, 17/XI/2009, G. Carnevali y C. Leopardi 7464 (Holotype, CICY; isotype AMES). Figure VI.3 L–T.

Diagnosis: *Encyclia inopinata* is similar to *Encyclia diota* and *Encyclia insidiosa*. From *Encyclia diota* is easily distinguished by its robust plants with 2–3 leaves by pseudobulb and by its flowers with more narrower and larger segments; as well as, by its labellum with very narrow lateral lobes. From *Encyclia insidiosa* is easily distinguished by the form and the green-bronze color of the floral segments, the pale pink callus and the cream white anther.

Description: Epiphytic **herb**, 30–42 cm tall, up to 80–90 cm including the inflorescence. Rhizome short, and fibrous. **Pseudobulbds** 5.0–8.0 × 3.9–4.5 cm, clustered, ovoid to pyriform, apically 2–3-leaved, green and smooth when young, some times stained of maroon or purple, and covered with papery sheaths that then defibred to disappear. **Leaves** 34–38 × 2.8–3.5 cm, linear-oblong to oblong-ligulate, subacute, coriaceous, conduplicate at the base, dark green to purple tinged with central nerve marked mainly on abaxial face. **Inflorescence** 60–90 cm long, terminal, erect, racemose or paniculated, when panicles with 3–5

branches of 2.6–11 cm long, each branch with 3–8 flowers, the overall inflorescence has 10–50 flowers, between 60–80% of the inflorescence is covered with flowers; peduncle slender but strong, smooth, usually green, covered with appressed sheaths of 0.9–1.4 cm long, that become smaller toward the apex; bracts inconspicuous, triangular of 0.2–0.5 cm long. **Flowers** resupinate, showy, 3.0–3.4 cm of diameter (between the tips of the petals); perianth segments leathery, bronze-green sepals and petals with purple markings, veins marked with dark purple lines; labellum green towards the base and yellow to the apex, with reddish-brown lines, the central lobe with well developed keels that reach the apex, of these the most conspicuous is the central one, lateral lobes with reddish brown lines that extend almost to the apex, lateral lobes free of the central lobe, pale pink callus; column creamy white with reddish-brown spots and lines; sepals similar, oblanceolate, usually acute to acuminate, the laterals oblique, dorsal sepal 1.7–1.9 × 0.60–0.65 cm, lateral sepals 1.7–1.9 × 0.60–0.65 cm; petals 1.65–1.73 × 0.57–0.60 cm, obovate-spatulate, with a conspicuous claw towards the base of 0.64–0.68 × 0.10–0.16 cm, acute to acuminate. **Labellum** 1.25–1.35 × 0.9–1.1 cm, 3-lobulate, free of the column except at the base, central lobe 0.5–0.7 × 0.6–0.8 cm, ovate, shortly acuminate; lateral lobes 0.80–0.90 cm long, 0.17–0.20 cm of width in the middle portion and 0.4–0.5 cm of width in the portion that lies between the base of the labellum and which separates within the central lobe, oblong, rounded towards the apex, separated of the central lobe by a sinus of ca. 0.1 cm width; in natural position lateral lobes are reflexed at the apex, and embrace the column; callus 0.45–0.49 × 0.24–0.28 cm, sub-rhombic, hirsute, consisting of two keels separated by a conspicuous sulcus, which widens slightly and forms a fovea, these keels converge towards the apex of the callus extending into the blade of the central lobe of the labellum as a keel that reaches the apex. **Column** 0.6–0.7 × 0.2–0.3 cm, semi-cylindrical, straight, ventral outline slightly clavate, wingless; anther 0.18–0.22 × 0.18–0.22 cm, white; pollinia 4, yellow, separated into groups of two, yellow caudicles; stigmatic surface 0.23–0.29 × 0.19–0.24 cm, subquadrate; rostellum 0.060–0.064 × 0.149–0.153 cm, perpendicular semicircular; pedicellate ovary 1.3–1.7 cm long, smooth. **Capsule** not seen (Figure VI.3 L–T).

Discussion: *Encyclia inopinata* is related to *E. diota* and *E. insidiosa*. From *Encyclia diota* is distinguished by its more robust plants with 2–3 leaves and its flowers with long and narrow segments, and the labellum with narrow lateral lobes. *Encyclia inopinata* is distinguished of *E. insidiosa* by the shape of the segments of the tan green flowers, the pale pink callus and the white anther.

Recognition: *Encyclia inopinata* has pseudobulbs usually 2–3-foliolate, flowers with green tanned sepals and petals, leathery, labellum green toward the base and yellow to apex, with reddish brown lines, the lateral lobes well defined and very narrow, the central lobe separated from the lateral lobes by clear sinuses, white anther. (Figure VI.3 L–T).

Distribution and ecology. *Encyclia inopinata* has been reported only for northwestern Oaxaca near the border with Guerrero in deciduous forest, ca. 1200 m (Figure VI.6). It usually grows as lithophyte. This species is rare. It blooms between March and July.

Eponymy. “Inopinata” from the Latin *inopinatus*, means unexpected, and refers to the surprise that we feel when we see it in bloom and discover that it was an undescribed species.

***Encyclia insidiosa* (Lindl.) Schltr.**, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 254. 1920. *Epidendrum insidiosum* Rchb. f., *Linnaea* 41: 80. 1877. *Type:* S. loc., 1876, *William Bull & Sons ex hort. J. Day* (WI, holotipo). Figure VI.3 I–K.

Recognition: *Encyclia insidiosa* has pseudobulbs usually 2–3-foliate, flowers with sepals and petals coffee to chocolate, leathery, labellum yellow with crimson lines; the lateral lobes are well-defined; the lateral lobes and central lobes are separated by clear sinuses, the rachis is fractiflexe.

Distribution and ecology: *Encyclia insidiosa* is found from southern Guatemala and El Salvador to northern Nicaragua, in pine, pine-oak and deciduous forest, between 700–1300 m. Usually grows as an epiphyte, although it has also been reported as lithophyte. It blooms between March and August (Figure VI.6).

CONCLUSIONS

After analyzing the current circumscription of *Encyclia diota*, our results suggest that it encompasses three species: *Encyclia diota*, *E. insidiosa*, and *E. inopinata*. The three species can be recognized using morphological and biogeographical characters. It was interesting to explore the synergy that exists between traditional and geometric morphometrics that revealed different and complementary aspects of the analyzed samples.

The description of shapes is an important part of systematic botany and geometric morphometry can be useful to identify and characterize those patterns that are sometimes hard to describe using qualitative variables. We think that quantitative tools of comparative biology can help taxonomic work and should be part of more traditional research.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Rodrigo Duno de Stefano (CICY) and Gerardo A. Salazar Chávez (MEXU) for their comments on previous versions of the manuscript. Silvia Hernández (CICY) assisted with the management of herbarium specimens. We also thank to Paul House (TEFH) by sending photographs of specimens of Honduras; Sune Holst and Indiana Coronado (MO) collaborated with photographs of specimens from Nicaragua. A Manfred Speckmaier (Vienna Botanic Gardens) for sending specimens and photographs. We thank the curators of the herbaria AMO, F, MEXU, MO, TEFH, and W for allowing us access their collections. CL thanks CONACyT for the scholarship 229634, Harvard University Herbaria and the Missouri Botanical Garden for supporting visits to AMES and MO herbaria during May–June 2012. CONACyT partially funded this project via grant 000000000168640 “Sistemática y filogenia del género *Encyclia* Hook. con énfasis en Megaméxico”, awarded to GC. The American Orchid Society partially found this project via the research grant adjudicated to the project “Systematics and evolution of *Encyclia* Hook. s.s. (Orchidaceae: Laeliinae) with emphasis in Megamexico” awarded to GC. This manuscript is part of the PhD thesis of CL.

BIBLIOGRAPHY

- Adams, D. (2010). Parallel evolution of character displacement driven by competitive selection in terrestrial salamanders. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 72.
- Adams, D. and E. Otarola-Castillo (2013). geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 393–399.
- Bivand, R., F. Leisch and M. Maechler (2011). pixmap: Bitmap Images (“Pixel Maps”). R package version 0.4-11, [Online] (Actualized 19 November 2011). Available in <http://CRAN.R-project.org/package=pixmap> [Accessed 21 April de 2013].
- Carnevali, G., R. Duno de Stefano, G. A. Romero-González, R. Balam, W. Cetzal-Ix, J. Tapia-Muñoz and I. M. Ramírez (2009). A reappraisal of the turtle-orchids, genus *Chelyorchis* (Oncidiinae: Orchidaceae): Molecular, phylogenetic, and morphometric approaches. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 136: 164–185.
- Cetzal-Ix, W. and G. Carnevali (2010). A revision of *Cohniella* Pfitzer (Orchidaceae) in Mexico. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 137: 180–213.

- Chemisquy, M. A., F. J. Prevosti and O. Morrone (2009). Seed morphology in the tribe Chlo-
raeae (Orchidaceae): combining traditional and geometric morphometrics. *Botanical
Journal of the Linnean Society*, 160: 171–183.
- Claude, J. (2008). *Morphometrics with R*. Use R, Springer, Baltimore, USA. 316 p.
- Conesa, M. Á., M. Mus and J. A. Rosselló (2012). Leaf shape variation and taxonomic bound-
aries in two sympatric rupicolous species of *Helichrysum* (Asteraceae: Gnaphalieae),
assessed by linear measurements and geometric morphometry. *Biological Journal of
the Linnean Society*, 106: 498–513.
- Curran, J. (2012). Hotelling: Hotelling's T-squared test and variants. R package version
1.0-0, [Online] (Actualized 29 October 2012). Available in [http://CRAN.R-project.org/
package=Hotelling](http://CRAN.R-project.org/package=Hotelling) [Accessed 17 May 2013].
- de Mendiburu, F. (2012). agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. R
package version 1.1-3, [Online] (Actualized 09 April 2013). Available in [http://CRAN.
R-project.org/package=agricolae](http://CRAN.R-project.org/package=agricolae) [Accessed 21 April de 2013].
- Dressler, R. L. (1976). Tipificación de *Epidendrum insidiosum*. *Orquidea (Méx.)*, 6: 8–13.
- Dryden, I. L. (2013). shapes: Statistical shape analysis. R package version 1.1-7, [On-
line] (Actualized 28 March 2013). Available in [http://CRAN.R-project.org/package=
shapes](http://CRAN.R-project.org/package=shapes) [Accessed 21 April de 2013].
- Gaston, K. J. and R. M. May (1992). Taxonomy of taxonomists. *Nature*, 356: 281–282.
- Godfray (2002). Challenges for taxonomy. *Nature*, 417: 17–19.
- Henderson, A. (2006). Traditional morphometrics in plant systematics and its role in palm
systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 103–111.
- Hijmans, R., L. Guarino, P. Bussink, P. Mathur, M. Cruz, I. Barrentes and E. Rojas (2013).
DIVA-GIS. V. 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribu-
tion data.). Available in <http://www.diva-gis.org/>.
- Jacques, F. M. and Z. Zhou (2010). Geometric morphometrics: A powerful tool for the study
of shape evolution in Menispermaceae endocarps. *Taxon*, 59: 881–895.
- Jensen, R. (2003). The conundrum of morphometrics. *Taxon*, 52: 663–671.
- Khuroo, A. A., G. Dar, Z. Khan and A. H. Malik (2007). Exploring an inherent interface
between taxonomy and biodiversity: Current problems and future challenges. *Journal
for Nature Conservation*, 15: 256–261.

- Klingenberg, C., S. Duttke, S. Whelan and M. Kim (2012). Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 115–129.
- Klingenberg, C. and N. Gidaszewski (2010). Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, 59: 245–261.
- Knapp, S., R. M. Bateman, N. R. Chalmers, C. J. Humphries, P. S. Rainbow, A. B. Smith, P. D. Taylor, R. I. Vane-Wright and M. Wilkinson (2002). Taxonomy needs evolution, not revolution. *Nature*, 419: 559.
- Kores, P., M. Molvray and S. Darwin (1993). Morphometric variation in three species of *Cyrtostylis* (Orchidaceae). *Systematic Botany*, 18: 274–282.
- Lindley, J. (1843). *Epidendrum diotum*. *Edward's Botanical Register*, 29: Misc. 65.
- Loecher, M., N. S. Inc, N. D. T. Co. and Ltd. (2012). ReadImages: Image Reading Module for R. R package version 0.1.3.3, [Online] (Actualized 23 diciembre 2012). Available in <http://CRAN.R-project.org/package=ReadImages> [Accessed 21 abril de 2013].
- Martínez, A. M. (2001). PCA versus LDA. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 23: 228–233.
- Mitteroecker, P. and P. Gunz (2009). Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36: 235–247.
- Monteiro, L., L. H. Guillermo, L. A. Rivera and A. P. M. D. Beneditto (2004). Geometric methods combining contour and landmark information in the statical analysis of biological shape. In: *Proceeding of the Third Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology*, Mondaini, R. (ed.), pp. 336–355.
- Nature (2002). Genomics and taxonomy for all. *Nature*, 417: 573.
- Noguchi, K., W. L. W. Hui, Y. R. Gel, J. L. Gastwirth and W. Miao (2009). lawstat: An R package for biostatistics, public policy, and law. R package version 2.3, [Online] (Actualized 04 marzo 2013). Available in <http://CRAN.R-project.org/package=lawstat> [Accessed 21 abril de 2013].
- Paradis, E. (2012). *Analysis of Phylogenetics and Evolution with R*. Springer, New York, USA, 2 edition. 386 p.
- Patterson, T. and N. Vaughn-Kelso (2013). Natural Earth. Free Vector and Raster Map Data. [Online] (Actualized 2013). Available in <http://www.naturalearthdata.com/> [Accessed 02].

- R Core Team (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. [Online] (Actualized 21 abril de 2013). Available in <http://www.R-project.org/> [Accessed 21 abril de 2013].
- Reichenbach, H. G. (1877). Orchideae Roezlianae novae seu criticae. *Linnaea*, 41: 1–134.
- Savriama, Y., J. M. Gómez, F. Perfectti and C. P. Klingenberg (2012). Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *New Phytologist*, 196: 945–954.
- Schlechter, R. (1918). Kritische Aufzählung der bisher aus Zentral-Amerika bekanntgewordenen Orchidaceen. Beihefte zum Botanischem Centralblatt. Original Arbeiten, Kassel, 36: 321–520.
- Schlechter, R. (1920). Die Orchideen der südamerikanischen Kordillerenstaaten II. Colombia. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte., VII: 1–301.
- Serb, J., A. Alejandrino, E. Otárola-Castillo and D. Adams (2011). Morphological convergence of shell shape in distantly related scallop species (Mollusca: Pectinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 571–584.
- Shipunov, A. and R. Bateman (2005). Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (Orchidaceae) diversity in European Russia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 1–12.
- Slice, D. E. (2007). Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology*, 36: 261–281.
- Smith, U. and J. Hendricks (2013). Geometric morphometric character suites as phylogenetic data: Extracting phylogenetic signal from gastropod shells. *Systematic Biology*, 62: 366–385.
- van der Niet, T., C. Zollikofer, M. León, S. Johnson and P. Linder (2010). Three-dimensional geometric morphometrics for studying floral shape variation. *Trends in Plant Science*, 15: 423–426.
- Venables, W. N. and B. D. Ripley (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York, USA. 495 p.
- Volkova, P. A., S. A. Kasatskaya, A. A. Boiko and A. B. Shipunov (2010). Stability of leaf form and size during specimen preparation of herbarium specimens. *Feddes Repertorium*, 121: 219–225.
- Volkova, P. A. and A. B. Shipunov (2007). Morphological variation of *Nymphaea* (Nymphaeaceae) in European Russia. *Nordic Journal of Botany*, 25: 329–338.

- Wagele, H., A. Klussmann-Kolb, M. Kuhlmann, G. Haszprunar, D. Lindberg, A. Koch and J. W. Wagele (2011). The taxonomist - an endangered race. A practical proposal for its survival. *Frontiers in Zoology*, 8: 25.
- Wheeler, Q. D. (2004). Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359: 571–583.
- Wilson, E. O. (2004). Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359: 739.
- Zelditch, M., D. Swiderski, D. Sheets and W. Fink (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. Academic Press, New York, U.S.A. 443 p.

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

***Encyclia* Hook.**, Bot. Mag. 55: pl. 2831. 1828. TIPO: *Encyclia viridiflora* Hook., Bot. Mag. 55: pl. 2831. 1828.

Hierbas epífitas o litófitas, raro subterrestres. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** generalmente agregados, aunque también pueden estar espaciados, ovoides hasta piriformes, usualmente en el ápice con 2 hojas, aunque pueden tener 1–3 ó más, cuando jóvenes lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer. Algunas veces estas vainas pueden tener una lámina incipiente, cuando esto ocurre la lámina está articulada con la vaina. **Hojas** desde lineares hasta elípticas, aunque con más frecuencia linear-oblongas a oblongo-liguladas, sub-agudas, coriáceas, conduplicadas en la base con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial; usualmente articuladas con una vaina incipiente. **Inflorescencia** terminal, erecta o arqueada, paniculada o racemosa, pauci- hasta multiflora, de crecimiento generalmente determinado o continuo en al menos una especie, pedúnculos lisos o verrugosos, raquis recto o fractiflexo. **Flores** hermafroditas, usualmente resupinadas, generalmente vistosas; segmentos del perianto carnosos-coriáceos hasta membranáceos; patentes hasta campanulados. El perianto varía en color desde verde o blanco hasta rosa o naranja opaco. **Labelo** generalmente 3-lobulado, lóbulo central bien desarrollado, los lóbulos laterales pueden o no estar fusionados al lóbulo central y usualmente envuelven a la columna. Callo glabro, hirsuto o tomentoso, conspicuo, ubicado en la zona que separa los lóbulos laterales del lóbulo central; una de las formas más comunes es subróbico, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fovea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo, como una o tres quillas que llegan hasta el ápice; el callo puede ser blanco, rosa, verde, etc. **Columna** recta o arqueada de diferentes formas, sin pie, paralela al labelo, con o sin un par de estelidios (alas) a los lados del estigma, paralela al labelo; en algunas especies los estelidios son encorvados y sus ápices “calzan” debajo del istmo del labelo, necesitándose cierta presión para separar el labelo de la columna. Antera operculada, incumbente, 2-ocular, variando en color desde blanca hasta negra, aunque el color más frecuente es amarillo, clinandro 3-dentado, polinios 4, en grupos de 2, amarillos, subreniformes con caudículas amarillas, rostelo transversal perpendicular a la columna, estigma ventral obcordado hasta subcuadrangular.

Encyclia es un género de distribución neotropical, que se encuentra desde Florida en Estados Unidos de América hasta el norte de Argentina; preferentemente en ecosistemas estacionalmente secos, en altitudes inferiores a los 1200 m, aunque algunas especies llegan hasta alrededor de los 2500 m (van den Berg y Carnevali, 2005).

Debido a razones de tiempo, logísticas, entre otras, no es posible abordar a *Encyclia* en toda su área de distribución. Por ello, este estudio se restringe a una selección de grupos monofiléticos en los que la mayoría de las especies está en el área definida por Rzedowski (1991) como Megaméxico III. Esta región biogeográfica comprende a todo el territorio de los Estados Unidos Mexicanos e incluye hacia el norte las porciones de los desiertos de Chihuahua, Sonora y Tamaulipas que están en los Estados Unidos de América; mientras que, hacia el sur incluye al territorio de Belice, Honduras, Guatemala, El Salvador y el norte de Nicaragua. No obstante, aunque por las razones expuestas aquí no se examina la taxonomía de todo el género, se puede agregar el siguiente comentario.

El presente esfuerzo es parte de un proyecto de colaboración con el Dr. Cassio van den Berg (Universidade Estadual de Feira de Santana, Brasil). En este sentido, su equipo está trabajando para elucidar las relaciones de las *Encyclia* de Brasil y nosotros las de México y Centroamérica. La unión eventual de los datos de ambos grupos va a permitir estimar una aproximación a la filogenia de *Encyclia* en toda su distribución geográfica, y tal vez establecer una clasificación interna la que, como se menciona en el capítulo II, dejó de existir luego de la segregación de los géneros *Amoana* Leopardi & Carnevali, *Euchile* (Dressler & G.E. Pollard) Withner, *Oestlundia* W.E. Higgins y *Prosthechea* Knowles & Westc., sin que ninguna otra haya sido propuesta hasta el día de hoy.

En el capítulo III se detectó que en Megaméxico confluyen varios linajes de *Encyclia*, algunos de ellos endémicos, otros se extienden hacia Suramérica y/o el Caribe; este mosaico es especialmente claro en la vertiente del Atlántico. Los linajes endémicos de México se dividen en tres grandes clados (Cuadro VII.1): (i) el "Basal", conformado por el complejo *Encyclia microbulbon*. Debido a que este primer clado es filogenéticamente muy distante y morfológicamente muy diferente del resto de las *Encyclia* de Megaméxico, se decidió excluirlo de este tratamiento. (ii) El clado "mesoamericano", conformado por los complejos *E. candollei*, *E. hanburyi* y probablemente el complejo *E. diota*. A pesar de la posición filogenética contrastante sugerida por las regiones de ADN nuclear y de cloroplasto exploradas para el complejo *E. diota*; las secuencias de cloroplasto apoyan la inclusión de éste del clado mesoamericano. Así mismo, la inserción de este complejo dentro del clado mesoamericano es también apoyada por evidencia morfológica (ovario liso y ausencia de estelidios en la columna) y biogeográfica. (iii) El grupo "Costa Pacífica de Megaméxico".

El grupo "Costa Pacífica de Megaméxico", se divide en dos complejos de especies: *E. meliosma* y *E. adenocarpon*. El primer complejo es incluido en el tratamiento taxonómico debido a que existe coherencia filogenética, morfológica y biogeográfica que permite analizarlo en conjunto con el clado "mesoamericano". El complejo *Encyclia adenocarpon* se excluye por ser filogenéticamente inconsistente. Esto es, con evidencia nuclear podría ser considerado

Cuadro VII.1. Clados de *Encyclia* endémicos de Megaméxico III, complejos de especies y algunos caracteres distintivos.

Clado	Complejo	Especies	Algunos caracteres morfológicos distintivos
Basal*	<i>E. microbulbon</i>	<i>E. adenocaula</i> , <i>E. kennedyi</i> , <i>E. lorata</i> , <i>E. tuerckheimii</i> , <i>E. microbulbon</i> .	Ovario pedicelado verrugoso. Lóbulo central del labelo alargado. Columna con o sin estelidios. Antera coloreada de rojo.
Mesoamericano†	<i>E. candollei</i>	<i>E. calderoniae</i> , <i>E. candollei</i> , <i>E. incumbens</i> .	Ovario pedicelado liso. Labelo con lóbulos laterales fusionados con el lóbulo central. Callo hirsuto. Columna arqueado-incurvada, sin estelidios.
	<i>E. hanburyi</i>	<i>E. chiapasensis</i> , <i>E. hanburyi</i> , <i>E. selligera</i> .	Ovario pedicelado liso. Lóbulos laterales del labelo desarrollados, libres del lóbulo central. Callo glabro. Columna sin estelidios. Antera amarilla.
	<i>E. diota</i> ‡	<i>E. diota</i> , <i>E. inopinata</i> , <i>E. insidiosa</i> .	Raquis fractiflexo. Ovario pedicelado liso. Labelo amarillo con líneas carmesí, lóbulos laterales libres del lóbulo central. Callo glabro. Columna sin estelidios.
Costa Pacífica de Megaméxico	<i>E. meliosma</i> †	<i>E. aenicta</i> , <i>E. atorubens</i> , <i>E. contrerasii</i> , <i>E. halbingeriana</i> , <i>E. huertae</i> , <i>E. meliosma</i> , <i>E. oestlundii</i> , <i>E. pollardiana</i> , <i>E. rzedowskiana</i> , <i>E. spatella</i> , <i>E. suaveolens</i> .	Pseudobulbos de contorno discoidal. Ovario pedicelado liso. Callo hirsuto. Columna sin estelidios.
	<i>E. adenocarpon</i> §	<i>E. adenocarpon</i> , <i>E. nizandensis</i> , <i>E. papillosa</i> , <i>E. trachycarpa</i> .	Hojas linear oblongas. Pseudobulbos cónicos. Ovario pedicelado verrugoso. Labelo con tendencia a la reducción de los lóbulos laterales. Callo liso, bajo, ancho, trunco en la base. Columna clavada con márgenes ensanchados, sin estelidios obvios.

*Se excluye del tratamiento por estar muy lejanamente relacionado con las otras especies de Megaméxico.

†Incluidos en el tratamiento taxonómico.

‡Incluido en el tratamiento taxonómico porque que la morfología y la biogeografía apoyan su anidamiento en el clado mesoamericano.

§Excluido del tratamiento taxonómico porque la morfología no sustenta su inclusión en el clado Costa Pacífica de Megaméxico.

parte de “Costa Pacífica de Megaméxico”, pero con la evidencia de cloroplasto fácilmente podría ser incluido en el clado “Basal”. Aunado a esto, el análisis morfológico sugiere que es completamente distinto al resto de las especies consideradas, tanto en el clado “mesoamericano” como en el “Costa Pacífica de Megaméxico”. De hecho hay caracteres como el ovario pedicelado verrugoso y las hojas linear-oblongas, rígido-coriáceas, la tendencia a preferir hábitats xéricos, entre otros, que sugieren que es más afín al clado “Basal” (Cuadro VII.1).

Encyclia nematocaulon, no se incluye en ninguno de los complejos de especies porque no es filogenética, morfológica o biogeográficamente consistente con ninguno de los grupos propuestos. De hecho, la información de núcleo sugiere que es afín a las *Encyclia* de la Costa Pacífica de Megaméxico, la evidencia de cloroplasto apunta a que podría estar relacionada con las *Encyclia* del Caribe. Biogeográficamente, esta especie se encuentra en la vertiente del Atlántico de Megaméxico e incluso llega hasta algunas islas del Caribe, como Cuba. Sin embargo, esta distribución no necesariamente debe interpretarse como evidencia de que este linaje este relacionado con las *Encyclia* del Caribe. Por otro lado, morfológicamente guarda ciertas afinidades con los complejos *Encyclia microbulbon* y *E. adenocarpon*, como el ovario verrugoso y la ausencia de estelidios en la columna. A la vez caracteres como la forma de los lóbulos laterales, la pubescencia en el callo, entre otros, hacen que no sea posible relacionarla de manera clara con alguno de estos complejos. *Encyclia nematocaulon* es evolutivamente una especie interesante, pero debido a lo ambiguo de sus relaciones, a la luz de todas las evidencias utilizadas aquí, se prefirió excluirla del tratamiento.

Las especies del clado mesoamericano y las de Costa Pacífica de Megaméxico (complejo *Encyclia meliosma*), comparten una serie de caracteres, algunos ya mencionados para el complejo *Encyclia diota* y en el Cuadro VII.1, a los que habría que agregar el callo hirsuto (complejos *E. candollei* y *E. meliosma*) y la preferencia por hábitats similares. A continuación se describen los complejos que se abordarán en este tratamiento taxonómico:

Complejo Encyclia candollei: Se caracteriza por hojas linear-oblongas, relativamente cortas y anchas, coriáceas. Pseudobulbos piriformes. Ovario pedicelado liso. Labelo con una fuerte tendencia a la fusión de los lóbulos laterales con el central. Lo más distintivo de este grupo la tendencia del labelo a doblarse adquiriendo una forma campanulado-flabelada, en posición natural. También son distintivos de este complejo el callo hirsuto (carácter compartido con el complejo *E. meliosma*) y la columna arqueado-incurvada hacia el ápice. Las especies de este linaje habitan bosques nublados, generalmente a altitudes medias a elevadas (800–2300 m), tanto de la vertiente del Pacífico como de la vertiente del Atlántico de Megaméxico, aunque son más frecuentes en la primera (Figura VII.7). Para especies incluidas consulte Cuadro VII.1.

Complejo Encyclia diota: Se caracteriza por hojas linear-oblongas, relativamente anchas, coriáceas. Pseudobulbos piriformes. Ovario pedicelado liso. Inflorescencia fractiflexa. Flores laxamente dispuestas en la inflorescencia, coriáceas hasta carnosas-coriáceas, grandes, vistosas; lóbulos laterales del labelo bien desarrollados y libres del lóbulo central, con el extremo apical patente. Callo con tendencia a ser glabro. Columna recta. Los sépalos y pétalos de este complejo son de colores variables; sin embargo, un carácter común y muy marcado es que el labelo es amarillo con líneas carmesí a marrón rojizo. Este linaje tiende a habitar bosques caducifolios desde el noroeste de Oaxaca hasta el norte de Nicaragua (Figura VII.15), generalmente a altitudes medias a elevadas (600–2000 m). Para especies incluidas consulte Cuadro VII.1.

Complejo Encyclia hanburyi: Se caracteriza por hojas linear-oblongas, relativamente anchas, coriáceas. Pseudobulbos piriformes. Ovario pedicelado liso. Flores laxamente dispuestas en la inflorescencia, coriáceas hasta carnosas-coriáceas, grandes o relativamente pequeñas (*E. chiapasensis*), vistosas; los lóbulos laterales del labelo están bien desarrollados y son libres del lóbulo central. Callo glabro. Columna recta. Este linaje tiende a habitar bosques caducifolios, fundamentalmente al sureste del Istmo de Tehuantepec (600-1200 m) y llega hasta el norte de Nicaragua (Figura VII.11). Para especies incluidas consulte Cuadro VII.1.

Complejo Encyclia meliosma: Las hojas son relativamente largas y anchas, coriáceas. Pseudobulbos de contorno discoidal, lateralmente algo aplanados. Ovario pedicelado liso. Hay dos tendencias claras en el labelo de este grupo. Una es a la fusión parcial de los lóbulos laterales del labelo con el lóbulo central. La segunda tendencia es a una reducción considerable en los lóbulos laterales. Callo hirsuto. Columna recta, a veces algo arqueada y sin estelidios. En general, estas especies están restringidas a bosques húmedos o estacionalmente secos de la vertiente del Pacífico de Megaméxico (desde el norte de Oaxaca hasta Jalisco) a elevaciones de (0–) 500–1500 (–2400) m. Para especies incluidas consulte Cuadro VII.1.

METODOLOGÍA

Estudio morfológico

Para cada especie se elaboró una ficha basada en información de literatura, herbario y material vivo, cuando este estaba disponible. Las medidas presentadas se basan en material de herbario, excepto en aquellos casos en los que se indica lo contrario. Los herbarios de

los que se revisó material de forma directa para este estudio son: AMES, AMO, CAY, CICY, CIQR, ENCB, F, FCME, IBUG, INB, JBL, MEXU, MO, NY, OAX, QMEX, SERO, UAMIZ, UCAM, USF, TEFH, VEN, XAL. El material revisado a través de fotos corresponde a los herbarios en línea: K, G, P, RENZ, W.

Las medidas recopiladas para cada espécimen en cada uno de los órganos se presentan en el Cuadro VII.2 y gráficamente en la Figura VII.1. Las fórmulas utilizadas para el cálculo de proporciones o porcentajes están incluidas en el Cuadro VII.2. Los caracteres ecológicos se obtuvieron de la información en las etiquetas y de las colectas de campo realizadas por este grupo de investigación entre 2009 y 2013 en diferentes lugares de México. El área de distribución propuesta se basa exclusivamente en el material de herbario revisado que fue posible ubicar geográficamente. Los especímenes fueron georeferenciados con ayuda del mapa digital de México v. 5.0 (INEGI, 2013). Los mapas fueron elaborados en R (R Core Team, 2013). En el caso de los pares de especies *Encyclia huertae*-*E. spatella* y *E. meliosma*-*E. rzedowskiana* se hizo una comparación morfométrica utilizando los datos y metodología del capítulo IV.

Evaluación del estado de conservación

Se evaluó utilizando los lineamientos propuestos para Listas Rojas de la IUCN (2012). Debido a que la mayor cantidad de datos proviene de material herborizado, en la evaluación se emplearon los criterios sugeridos por Willis *et al.* (2003): “Área de Distribución” (EOO) y “Área Ocupada” (AOO). Ambos criterios están incorporados en el software GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011). Para minimizar el contraste entre las categorías propuestas por los criterios EOO y AOO, no se utilizó el tamaño de celda sugerido por la IUCN (2 km); sino uno definido acorde al criterio propuesto por Willis *et al.* (2003). Este consiste en calcular la máxima distancia entre dos de los puntos del polígono de EOO y dividir este valor entre diez. Este criterio es el equivalente a la opción auto-value de GeoCAT. El tamaño de celda es un valor requerido por el AOO. En aquellos casos en que las categorías sugeridas por el EOO y el AOO no son iguales, se asignó aquella que indique el mayor riesgo de extinción. Dado el carácter de los datos, las evaluaciones de conservación presentadas deben ser consideradas como preliminares.

Cuadro VII.2. Medidas y fórmulas utilizadas en este estudio.

Órgano	Medida	Abreviación en Figura VII.1	Definición/fórmula
Pseudobulbos	Largo	lb	De la base al punto de articulación con la hoja.
Pseudobulbos	Ancho	ab	En su dimensión más ancha.
Hoja	Ancho	ah	En su punto más ancho.
Hoja	Largo	lh	Desde el punto de articulación al ápice.
Hoja	Número	—	Número de hojas en el mismo pseudobulbo.
Inflorescencia	Largo área sin flores	lasf	Figura VII.1.
Inflorescencia	Largo área con flores	lacf	Figura VII.1.
Inflorescencia	Largo total	—	$LT = lasf + lacf.$
Inflorescencia	% cubierto por flores	—	$\%CInf = \frac{(lacf \times 100)}{LT}.$
Inflorescencia	Longitud vainas	—	Longitud total vainas del raquis.
Inflorescencia	Longitud brácteas	—	Longitud total brácteas.
Flor	Diámetro	—	Entre los ápices de los pétalos.
Flor (sépalos)	Largo sépalo dorsal	lsd	Figura VII.1.
Flor (sépalos)	Ancho sépalo dorsal	asd	Figura VII.1.
Flor (sépalos)	Largo sépalo lateral	lsl	Figura VII.1.
Flor (sépalos)	Ancho sépalo lateral	asl	Figura VII.1.
Flor (pétalos)	Largo pétalo	lp	Figura VII.1.
Flor (pétalos)	Ancho pétalo	ap	Figura VII.1.

....continua en la próxima página

Cuadro VII.2: (Continuación)

Órgano	Medida	Abreviación en Figura VII.1	Definición/fórmula
Flor (pétalos)	Largo uña del pétalo	lup	Desde la base hasta punto de expansión del limbo del pétalo.
Flor (pétalos)	Ancho uña del pétalo	aup	En la base del pétalo.
Flor (pétalos)	% del pétalo ocupado por la uña	—	$\%UP = \frac{(lup \times 100)}{lp}$.
Flor (etiqueta)	Largo total	ll	Desde el punto de inserción con la columna hasta el ápice.
Flor (etiqueta)	Ancho total	al	En la porción más ancha del etiqueta, algunas veces esta es entre los extremos de los lóbulos laterales del etiqueta aplanado, otras veces es equivalente al alc.
Flor (etiqueta)	Largo lóbulo central	llc	Desde el inicio de la lámina o desde el ápice del callo, dependiendo de qué tan definido están los lóbulos laterales.
Flor (etiqueta)	Ancho lóbulo central	alc	Figura VII.1.
Flor (etiqueta)	Largo lóbulo lateral	lll	En el eje más largo del lóbulo (Figura VII.1).
Flor (etiqueta)	Ancho lóbulo lateral base	all1	Entre la base y el seno que separa los lóbulos laterales del lóbulo central (Figura VII.1).
Flor (etiqueta)	Ancho lóbulo lateral 3/4	all2	Aproximadamente a las 3/4 partes de la longitud del lóbulo, generalmente es la parte más ancha de éste.
Flor (etiqueta)	Seno o istmo labelar	i	Espacio que separa los lóbulos laterales del central, se mide en el área adyacente al cayó (Figura VII.1).
Flor (callo)	Longitud total	lc	Desde la base al ápice (donde las quillas confluyen).
Flor (callo)	Ancho total	ac	Ancho máximo del callo.
Flor (columna)	Largo total	—	Desde la base al ápice.
Flor (columna)	Ancho total	—	Ventralmente, en el área del estigma.

...continua en la próxima página

Cuadro VII.2: (Continuación)

Órgano	Medida	Abreviación en Figura VII.1	Definición/fórmula
Flor (antera)	Largo total	—	Medida paralela a los lóculos.
Flor (antera)	Ancho total	—	Medida perpendicular a los lóculos.
Flor (polinios)	Largo total	—	De las caudículas al ápice.
Flor (polinios)	Ancho total	—	En su punto más ancho.
Flor (estigma)	Largo total superficie estigmática	—	Longitud cavidad estigmática, medida paralelo al eje más largo de la columna.
Flor (estigma)	Ancho total superficie estigmática	—	Ancho cavidad estigmática, medida en el punto más ensanchado de ésta.
Flor (rostelo)	Longitud total	—	Entre la base y el ápice de éste, esto es medido en función del eje longitudinal de la columna.
Flor (rostelo)	Ancho total	—	Entre los extremos, esto perpendicular al eje principal (longitudinal) de la columna.
Flor (ovario)	Ovario pedicelado	—	Largo total considerando tanto el pedicelo como el ovario en sí.

fin de la tabla.

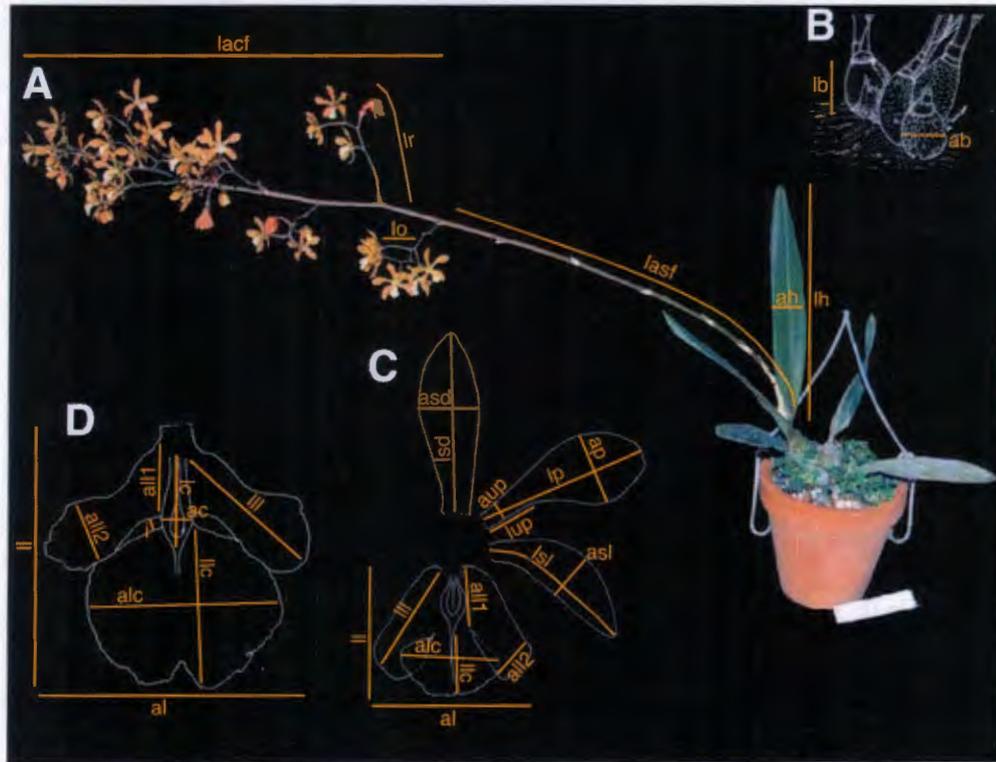


Figura VII.1. Medidas vegetativas y florales utilizadas en este estudio. A–C, planta (A), diagrama del perianto aplanado (B) y pseudobulbos (C) de *Encyclia candollei*. D, labelo de *Encyclia hanburyi*. Para significado de los símbolos vea el Cuadro VII.2.

CLAVE PARA LAS ESPECIES

- 1a.** Inflorescencia brotando de pseudobulbos inmaduros. Plantas de Jalisco o Nayarit (México). Flores carnosos-coriáceas. Lóbulos laterales libres del lóbulo central. Callo glabro. Flores con labelo blanco o rosado sin líneas carmesí en el lóbulo central del labelo...
..... *E. suaveolens*
- 1b.** Inflorescencia brotando de pseudobulbos maduros. Plantas de lugares diferentes a Jalisco o Nayarit (México). Cuando son de estos estados, flores coriáceas, lóbulos laterales parcialmente unidos al lóbulo central, a veces libres pero dentiformes. Flores con labelo amarillo, magenta, verde, blanco; cuando blanco con líneas carmesí en el lóbulo central del labelo..... 2
- 2a.** Columna arqueado-incurvada hacia el ápice, lóbulos laterales del labelo parcialmente fusionados con el lóbulo central, labelo en posición natural con tendencia ser flabelado-campanulado 3

- 2b.** Columna recta, o si arqueada hacia la mitad, no en el ápice, lóbulos laterales del labelo unidos o no al lóbulo central, labelo en posición natural distinto de flabelado-campanulado, de hecho lóbulo central puede estar aplanado, ensiforme, reduplicado, entre otras formas 5
- 3a.** Sépalos y pétalos verde-amarillento a blanquecinos, labelo verrugoso. Raquis con cicatrices prominentes al caer las flores *E. incumbens*
- 3b.** Sépalos y pétalos ocre hasta café, labelo con quillas, liso, pero no verrugoso. Raquis sin cicatrices prominentes al caer las flores 4
- 4a.** Pseudobulbos 1-foliados, con sépalos y pétalos café a chocolate, labelo más largo que ancho, amarillento sin nervios teñidos de café o magenta, con lóbulos laterales angostos (0.1–0.3 cm), separados del lóbulo central por senos claros. . . *E. calderoniae*
- 4b.** Pseudobulbos 2-foliados, con sépalos y pétalos ocre a café, pero nunca color chocolate, labelo tan largo como ancho, blanco hasta blanco amarillento, con nervios teñidos de magenta, con lóbulos laterales anchos (0.2–0.4 cm), parcialmente a totalmente unidos al lóbulo central *E. candollei*
- 5a.** Lóbulos laterales del labelo parcialmente unidos al lóbulo central 6
- 5b.** Lóbulos laterales del labelo completamente libres del lóbulo central 9
- 6a.** Lóbulo central redondeado hacia el ápice, usualmente blanco; antera amarilla 7
- 6b.** Lóbulo central agudo a acuminado hacia el ápice, usualmente verde a verde verde pálido; antera blanca a blanco cremoso 8
- 7a.** Lóbulo central de labelo obovado, de <1.4 cm de largo. Epífita *E. spatella*
- 7b.** Lóbulo central transversalmente elíptico, de >1.5 cm de largo. Usualmente rupícola *E. huertae*
- 8a.** En el labelo aplanado lóbulos laterales traslapados con el lóbulo central. Epífita selvas estacionales o en sabanas con pinos por debajo de 800 m. Flores sin aroma *E. rzedowskiana*
- 8b.** En el labelo aplanado lóbulos laterales no traslapados con el lóbulo central. Epífita en bosques de encinos por encima de los 900 m. Flores con aroma dulce.... *E. meliosma*

- 9a.** Labelo con lóbulos laterales dentiformes (<0.4 cm largo) 10
- 9b.** Labelo con lóbulos laterales oblongos, pandurados, entre otras formas, pero nunca dentiformes..... 11
- 10a.** Lóbulo central del labelo suborbicular, redondeado, teñido de amarillo crema, de <0.7 cm largo. Hojas con margen hialino *E. contrerasii*
- 10b.** Lóbulo central del labelo subcuadrado, emarginado, fuertemente teñido de magenta, >0.8 cm largo. Hojas sin margen hialino *E. pollardiana*
- 11a.** Lóbulo central del labelo elíptico a subcuadrado *E. selligera*
- 11b.** Lóbulo central del labelo ovado, suborbicular a transversalmente elíptico 12
- 12a.** Lóbulo central del labelo suborbicular a transversalmente elíptico..... 13
- 12b.** Lóbulo central del labelo ovado..... 14
- 13a.** Labelo >1.7 cm largo. Lóbulo central >0.9 cm largo. Lóbulos laterales del labelo pandurados, no falcados. Labelo color rosa pálido a magenta, sin nervios marcados.....
..... *E. hanburyi*
- 13b.** Labelo <1.6 cm largo. Lóbulo central <0.8 cm largo. Lóbulos laterales del labelo oblongos, falcados. Labelo color blanco con nervios marcados de magenta *E. aenicta*
- 14a.** Inflorescencias >150 cm largo. Raquis áspero. Flores sucesivas..... *E. chiapasensis*
- 14b.** Inflorescencias <130 cm largo. Raquis liso. Flores abriendo casi simultáneamente. . 15
- 15a.** Lóbulo central, al ser aplanado, sobresaliendo de los laterales en menos de 1/3 de su longitud. Perianto púrpura oscuro (seco se ve negro), labelo magenta sin nervios marcados..... *E. atrorubens*
- 15b.** Lóbulo central, al ser aplanado, sobresaliendo de los lóbulos laterales en al menos 1/2 de su longitud. Perianto ocre a bronce. Labelo amarillo con nervios marcados de carmesí o morado pálido..... 16
- 16a.** Sépalos y pétalos carnosos-coriáceos, pétalos espatulados, la porción más ancha puede llegar a ser subcuadrada, color ocre a café. Callo glabro. Pseudobulbos usualmente 1-foliados..... *E. diota*

- 16b.** Sépalos y pétalos coriáceos, pétalos oblanceolados, color café a bronce. Callo hirsuto. Pseudobulbos 2–3-foliados 17
- 17a.** Sépalos y pétalos bronce. Labelo blanco verdoso fuertemente teñido de rosado o magenta. Plantas de México (Michoacán o Guerrero) 18
- 17b.** Sépalos y pétalos chocolate a bronce. Labelo amarillo a blanco amarillento, con nervios teñidos de magenta. Plantas de México (Oaxaca), Guatemala, Honduras, Nicaragua o El Salvador 19
- 18a.** Inflorescencias multifloras; cuando ramificadas, ramas de >9 cm de largo, con >6 flores. Lóbulos laterales del labelo <0.5 cm largo y <0.3 cm de ancho en la porción basal. Lóbulo central del labelo en posición natural fuertemente reduplicados, al punto que los márgenes derecho e izquierdo del lóbulo se tocan. Plantas de Guerrero (México). *E. oestlundii*
- 18b.** Inflorescencias paucifloras; cuando ramificadas, ramas <7 cm de largo, con <5 flores. Lóbulos laterales del labelo >0.6 cm largo y >0.4 cm de ancho en la porción basal. Lóbulo central de labelo en posición natural ligeramente reduplicado, los márgenes derecho e izquierdo del lóbulo no se tocan. Plantas de Michoacán (México). *E. halbingeriana*
- 19a.** Sépalos y pétalos bronce. Pétalos ca. 1.7 cm de largo. Labelo ca. 1.1 cm de ancho; lóbulos laterales del labelo ca. 0.2 cm de ancho en el extremo apical; callo rosa pálido. Antera blanca. Plantas de México (Oaxaca) *E. inopinata*
- 19b.** Sépalos y pétalos usualmente café o chocolate. Pétalos 1.52 ± 0.09 cm de largo. Labelo 1.46 ± 0.15 cm de ancho; lóbulos laterales del labelo ca. 0.34 ± 0.05 cm de ancho en la porción apical; callo blanco. Antera amarilla. Plantas de Guatemala, Honduras Nicaragua o El Salvador *E. insidiosa*

DESCRIPCIONES

***Encyclia aenicta* Dressler & G.E. Pollard**, Phytologia 21: 438. 1971. TIPO: MÉXICO. **Nayarit**: near Jalcocotan, VI 1952, *E. Yale Dawson s.n.* (US[00093852]!, holotipo; MO[1785927]!, isotipo). Figura VII.2.

Hierba epífita, 35 cm alto sin la inflorescencia; hasta 110 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, (2.80–)3.8–7.3 × 1.3–3.5 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 1–3 hojas, usualmente con 2, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al

envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 15–30 × 1.6–3.2 cm, linear-oblongas hasta subelípticas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 38–112 cm largo, terminal, erecta, paniculada o racemosa, con 0–6 ramas de 4–12(–28) cm largo, cada rama con 3–6(–10) flores; globalmente con aproximadamente 5–45(–70) flores; entre 27–60 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, aunque puede ser verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.5–1.5 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.1–0.4 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.8–3.5 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos teñidos de café, verdes hacia la base, márgenes angostamente delineados de color verde claro; labelo blanco hasta verde pálido en la base, con rayas púrpura a carmesí, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales libres del lóbulo central, con nervios teñidos de café, esto se hace progresivamente más intenso a medida que se aleja del callo; callo blanco, hirsuto; columna verde hacia la base y gradualmente se hace blanca hacia el ápice, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados; sépalos similares, oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.4–2.0 × 0.4–0.6(–0.8) cm, sépalos laterales 1.4–1.6(–2.0) × 0.3–0.6 cm; pétalos 1.4–1.9 × 0.4–0.7(–0.9) cm, linear-oblanceolados a oblanceolados, con una uña conspicua hacia la base de (0.3–)0.6–1.0 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.1–1.5(–1.7) × 1.1–1.4 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.6–0.8 × 0.7–1.1 cm, ovado, transversalmente subelíptico, redondeado; lóbulos laterales 0.6–0.8 cm de largo, 0.1–0.3 cm ancho en la porción media y 0.4–0.5 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, ligeramente falcados hacia el ápice, usualmente separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1 cm de ancho; en posición natural los lóbulos laterales son patentes hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.48–0.54 × 0.24–0.28 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.7–0.9 × 0.33–0.35 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.14–0.16 × 0.10–0.12 cm, amarilla, subcuadrada; polinios 4, 0.08–0.10 × 0.04–0.05 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.20–0.24 × 0.16–0.18 cm, cordada hasta triangular; rostelo 0.05–0.07 × 0.13–0.14 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado (1.7–)2.0–2.7 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.2).

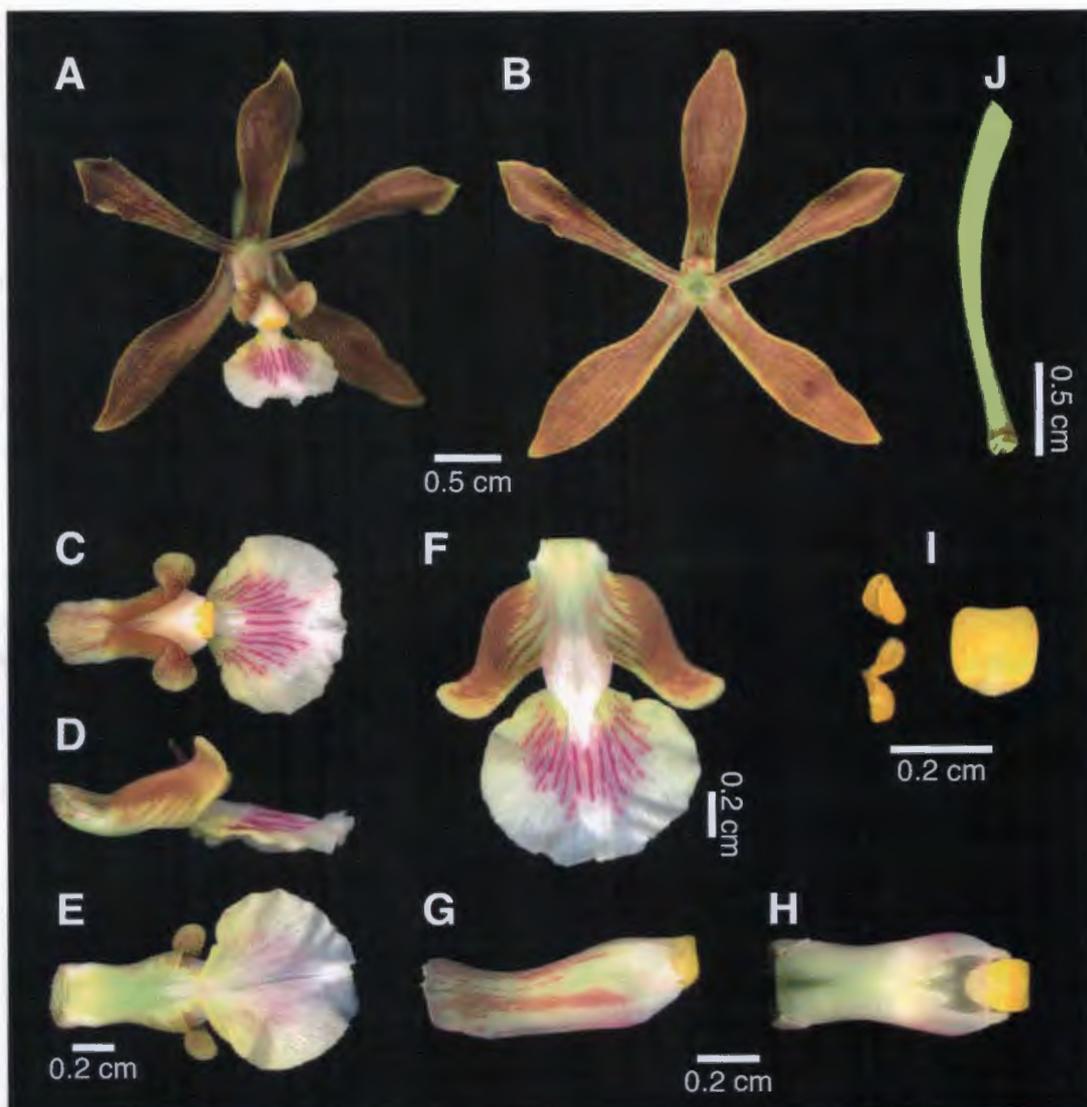
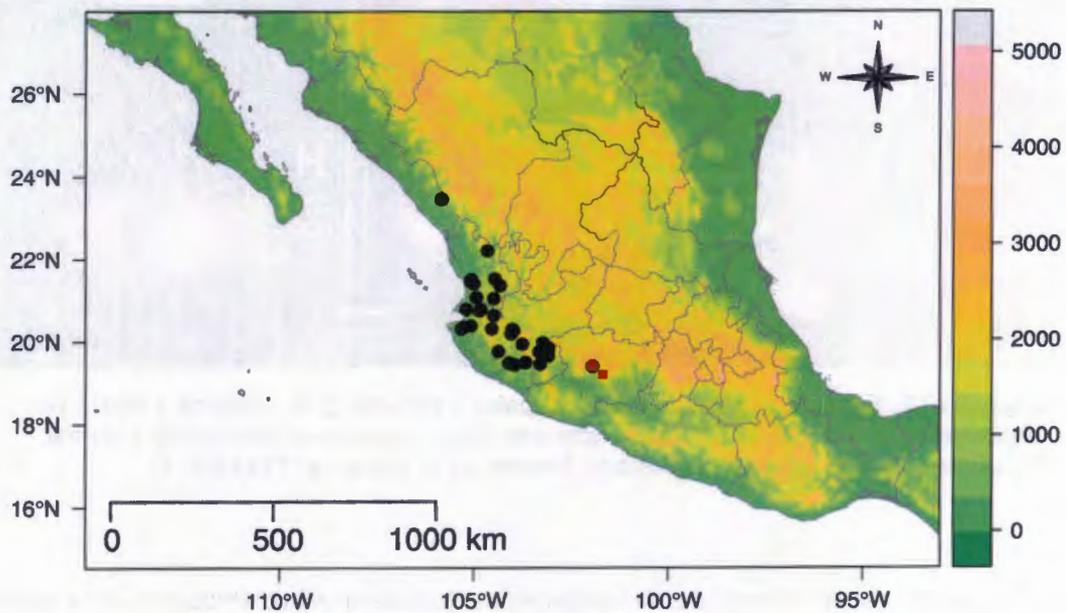


Figura VII.2. *Encyclia aenicta*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. Basado en G. Carnevali 7342 (CICY).

Discusión: *Encyclia aenicta* es una de las especies de más amplia distribución en la vertiente del Océano Pacífico de México y es una de las más distintivas del complejo. Aunque esta especie fue descrita por Dressler y Pollard (1971), las primeras imágenes fueron publicadas por Withner (1970b) bajo el nombre *Epidendrum pollardianum*. Dressler y Pollard (1974a) sugieren que esta especie es afín a *Encyclia spatella* (Figura VII.36) y a *E. meliosma* (Figura VII.28). *Encyclia aenicta* es simpátrica con ambas especies y puede distinguirse de éstas por el labelo con senos bien desarrollados.

Encyclia aenicta también es afín a *Encyclia halbingeriana*, una especie recientemente descrita (Hágsater y Soto-Arenas, 2008) y de la que puede distinguirse fácilmente por las proporciones y la combinación de colores. *Encyclia aenicta* tiene flores más grandes que las de *E. halbingeriana* (ca. 3 vs. 2.8 cm) y las proporciones labelares son distintas (lóbulo central ca. 0.7 × 0.9 cm vs. 0.5 × 0.7). Además, *Encyclia aenicta* tiene el labelo blanco con líneas púrpura; mientras que *E. halbingeriana* tiene el labelo morado pálido y profusamente rayado de morado o magenta (compare Figuras VII.2 y VII.16). Algunas plantas de Oaxaca que Dressler y Pollard (1974a) consideraron atípicas por su labelo amarillo con líneas púrpura o café y proporciones algo distintas, probablemente serían referibles a la especie aquí reconocida como *Encyclia inopinata* (compare Figuras VII.2 y VII.25). Estas especies se distinguen por el color amarillo intenso a pálido, callo rosa y antera blanca, característicos de *E. inopinata*.

Distribución y ecología: *Encyclia aenicta* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Michoacán, Jalisco, Colima, Nayarit y Sinaloa (Figura VII.3). Es epífita y generalmente se le encuentra en bosques de pino-encino entre los 400 y 1800 m. Florece entre abril y junio.



Leyenda

- *E. aenicta* ■ *E. halbingeriana*

Figura VII.3. Distribución geográfica de *Encyclia aenicta* y *E. halbingeriana*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

Relaciones filogenéticas: Acorde a los análisis filogenéticos del capítulo III (Figuras III.3–III.4), *Encyclia aenicta* está relacionada con *E. halbingeriana*, *E. huertae*, *E. meliosma*, *E. rzedowskiana* y *E. spatella*, un clado que posiblemente es de reciente origen (ca. 2 Ma). De acuerdo a los análisis de los capítulos IV y V esta especie es la más basal de este clado, aunque no es el linaje más antiguo del complejo (ver Figuras III.3 y V.1 A). Es interesante que la tasa de diversificación no es constante en este complejo (ver capítulo V). De hecho, los análisis indican que es a partir del ancestro común de *Encyclia aenicta* y el resto del linaje (*E. halbingeriana*, *E. huertae*, *E. meliosma*, *E. rzedowskiana* y *E. spatella*) que hay un aumento considerable en la tasa de diversificación, combinado con una disminución importante de la tasa de extinción relativa (capítulo V y Figura V.1). En este sentido, es posible que a partir de este punto la diversificación del complejo este asociada con la exploración del morfoespacio (Figura V.1, Anexo 14). En contraste, es probable que los cambios climáticos hayan promovido la diversificación en linajes más antiguos como el de *E. suaveolens*, *E. pollardiana*, entre otros. Para más detalles consultar los capítulos III–V y las fichas de *E. atrorubens* (p. 148), *E. meliosma* (p. 205) y *E. suaveolens* (p. 228).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia aenicta*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=69,998.23 km²) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=47,500.00 km², basado en una celda de 50 km). Si bien esta especie actualmente no se encuentra en peligro, sería conveniente tenerla bajo observación debido a que los bosques que habita están disminuyendo por influencia antrópica.

Ilustraciones publicadas: Withner (1970b: como *Epidendrum pollardianum*), Dressler y Pollard (1974a: p. 129, foto 66), Withner (1998: plate 43), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0254).

Etimología: El epíteto hace referencia al color café tendiendo a bronce del perianto (sépalos y pétalos).

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Dressler y Pollard (1974a), Withner (1998) y Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. *S. loc.*, 28/XI/2004, *E. Hágsater 13979* (AMO); *ex hort.*, 05/VII/1974, *N.E. Lee 276* (F), *s. loc.*, 04/VI/1986, *M. Soto 2010* (AMO). **Colima:** Volcán de Fuego, V/2008, *G. Carnevali 7342* (CICY); Mpio. Minatitlán, El Terrero, 21/IV/2000, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Mpio. Zapotitlán de Vadillo, foothills of Volcán de Fuego, on trees in dense forest (San Antonio), 18/V/1937, *O. Nagel 3991* (AMO). **Jalisco:** *S. loc.*, 06/VI/1967, *G. Pollard E-210a* (AMO); zona costera, 10/V/1985, *A. Durán & R. Durán s.n.* (AMO); Mpio. Atenguillo, Los Volcanes, 01/II/1995, *M. Soto & G. Salazar 4228* (AMO); Mpio. Autlán de Navarro, Autlán

de Navarro, 01/XI/1973, *E. Hágsater 3638* (AMO); *G. Salazar 3638a, 3638b* (AMO); Mpio. Cabo Corrientes, camino El Tuito - Cuale, 27/VI/1998, *M. Soto, E. Huerta 8629e* (AMO); *E. Hágsater 4030* (AMO); 17/VI/1988, *E. Hágsater 4028* (AMO); El Tuito, 07/VI/1985, *E. Hágsater 4048* (AMO); Mpio. Cihuatlán, rumbo a La Cumbre, 15/VI/1988, *A. López-Ferrari, A. Espejo, A. Flores & A. Martínez 721* (UAMIZ); Mpio. Concepción de Buenos Aires, Arroyo Agua de la Virgen, Sierra del Tigre, 02/IV/2002, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Mpio. Del Nayar, aproximadamente 10 km al NE de Santa Cruz de Guaybel, 28/V/1988, *M. Cházaro, J. A. Pérez de la Rosa & L. M. González 5483* (IBUG); Mpio. Mazamitla, Puerto del Zapatero, 02/IV/2002, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Mpio. Puerto Vallarta, cercanías de los Llanitos, 02/V/1974, *R. González Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. San Sebastian del Oeste, San Sebastian, IV/1973, *S. Rosillo 154* (AMO); mina La Quiteria, 17/V/1986, *H. Arreola, L. Guzmán & V. Sánchez 319* (IBUG); Mpio. Talpa de Allende, entre los Pericos y La Mina, 30/IV/1975, *R. González Tamayo s.n.* (AMO); Mine Rd to Cuale, III/1983, *Warford s.n.* (AMO); entre Cuale y Los Pericos, 27/V/1977, *J. Ibarra s.n.* (AMO); Mpio. Tapalpa, Tapalpa, V/1978, *S. Rosillo s.n.* (AMO); Mpio. Tamazula, Rancho de la Mota, 26/IV/2001, *I. Contreras s.n.* (IBUG); San Juan de la Montaña, 01/V/2003, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Cerro Grande, 22/V/2001, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Mpio. Tecalitlán, Tecalitlán, s. f., *S. Rosillo s.n.* (AMO); Mpio. Tecolotlán, entre Tecolotlán y Chiquilistlán, 21/IV/2000, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Tecolotlán, 02/V/1995, *I. Contreras s.n.* (IBUG). **Michoacán:** Uruapan-Patzcuaro Hwy, 8.5 km from Uruapan to Michoacán, 24/VI/1972, *G. Pollard D-186a-60a* (AMO). **Nayarit:** Mpio. Ahuacatlán, Malpaís del Ceboruco, 02/V/2000, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Volcán El Ceboruco, Malpaís al NW de Ahuacatlán, 9/VI/1990, *R. González & M. Harker s.n.* (IBUG); Mpio. Compostela, NW Compostela, 01/V/1933, *M. Espinosa 1796* (AMES); 16 mi. SO of Compostela, 28/XII/1949, *R. Dressler 1058* (US); Mpio. La Yesca, La Carbonera, 16/VI/1992, *F. Ramos s.n.* (MEXU); Mpio. San Blas, Km 4 Jalcocotán, Cuatreño. Mount Coffee, V/1979, *Thurston T-2007* (AMO); Mpio. Santa María del Oro, about 40 km east of Tepic, 20/VI/1961, *R. Dressler & M. Wirth 2637* (MO, US); Mpio. Tepic, ca. 18 miles west Tepic, along highway, 14/VI/1961, *P. C. Hutchinson 54.1481-1* (MO, US); *P. C. Hutchinson 54.1481* (AMES, F, MO, US); Mpio. Xalisco, Volcán San Juan, 15/VI/1999, *G. Carnevali & G. Salazar 5899* (CICY); Volcán San Juan, por el camino a El Cuarenteño, 04/V/1986, *M. Soto & G. Salazar 2444* (AMO); cercanías de La Noria, en seguida de un campo abierto (camino a El Cuarenteño), IV/1996, *S. Alvarado & S. Ibarra 357* (MEXU); km 15 turn to Cuatreño from Tepic road (5 km below Cristal Ridge), V/1979, *Thurston T-2001* (AMO). **Sinaloa:** Mpio. Concordia, cerca de antena radiodifusora, km 216 de la carretera Durango-Mazatlán, 30/IV/1986, *M. Soto & G. Salazar 2007* (AMO).

***Encyclia atrorubens* (Rolfe) Schltr.**, Beih. Bot. Centralbl. 36: 471. 1918. *Encyclia diota* subsp. *atrorubens* (Rolfe) Dressler & G.E. Pollard Phytologia 21: 436. 1971. *Epidendrum atrorubens* Rolfe, Bull. Misc. Inform. Kew 1896: 46. 1896. TIPO: MÉXICO. *ex hort. Linden* (K, holotipo). Figura VII.4.

Hierba epífita, 35 cm alto sin la inflorescencia; hasta 130 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 5–7 × 3–4 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2 hojas, cuando jóvenes, verdes y a veces ligeramente teñidos de morado, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 15–35 × 2.0–3.4 cm, linear-oblongas hasta subelípticas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial, algunas veces las hojas están ligeramente teñidas de morado en el envés. **Inflorescencia** 60–130 cm largo, terminal, erecta, paniculada o racemosa, con 0–9 ramas de 10–25(–41) cm largo, cada rama con 4–10 flores; globalmente con aproximadamente 19–36 flores; entre 35–50% de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, aunque puede ser verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.8–1.3 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.3–0.5 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 1.8–3.0 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos teñidos de color vino oscuro; labelo morado a color vino, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales libres del lóbulo central, con nervios teñidos de color morado oscuro; callo morado, hirsuto; columna blanca, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados y la base; sépalos similares, oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.7–2.0 × 0.5–0.8 cm, sépalos laterales 1.7–2.0 × 0.3–0.4 cm; pétalos 1.6–1.9 × 0.7–0.9 cm, linear-oblanceolados a oblanceolados, con una uña conspicua hacia la base de 0.6–1.0 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.1–1.5 × 1.7–1.9 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.7 × 0.5–0.8 cm, ovado a transversalmente elíptico, acuminado; lóbulos laterales 1.0–1.3 cm de largo, 0.5–0.7 cm ancho en la porción media y 0.4–0.5 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, usualmente separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1–0.2 cm de ancho; en posición natural los lóbulos laterales son porrectos hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.45–0.60 × 0.18–0.22 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.60–0.75 × 0.33–0.35 cm,

semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.17–0.20 × 0.15–0.17 cm, blanca, subcuadrada, con un par de protuberancias hacia el ápice; polinios 4, 0.10–0.11 × 0.06–0.07 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.22–0.26 × 0.16–0.20 cm, triangular; rostelo 0.05–0.06 × 0.10–0.11 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 2.5–3.2 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.4).

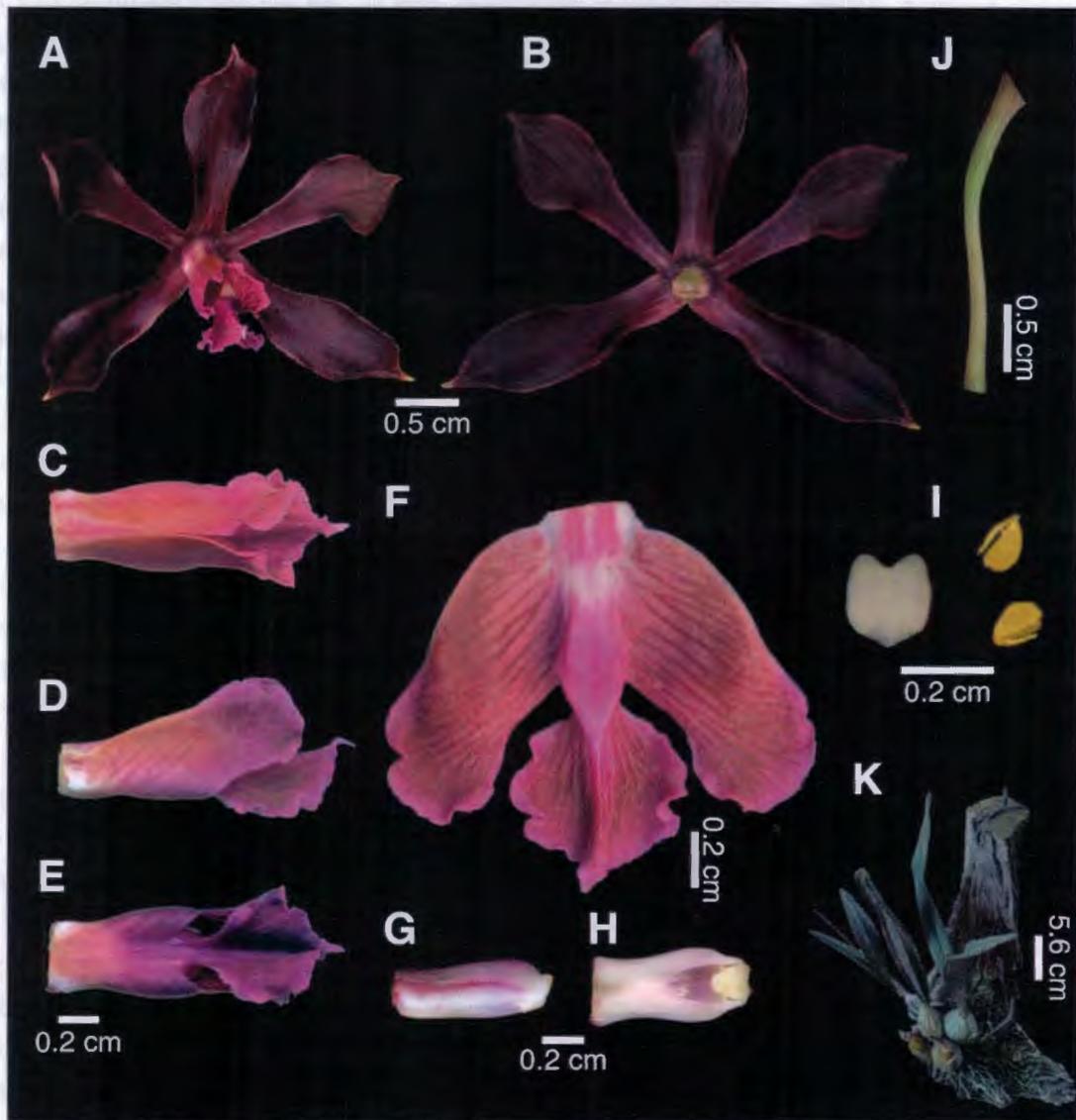


Figura VII.4. *Encyclia atrorubens*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. K, planta. Basado en C. Leopardi & G. Carnevali 468 (CICY).

Discusión: *Encyclia atrorubens* es una especie poco colectada. Debido a la afinidad en la forma labelar que *E. atrorubens* tiene con *Encyclia diota*, se ha sugerido que es una subespecie de esta última (*Encyclia diota* subsp. *atorrubens* (Rolfe) Dressler & G.E. Pollard). También se ha planteado que *E. atrorubens* probablemente sea *E. insidiosa* (Dressler, 1976). Sin embargo, a pesar de lo poco conocido de esta especie, su área de distribución (Figuras VII.5 vs. VII.15) y colores descartan que se trate de la misma especie y por el contrario sugiere que son entidades distintas (compare Figuras VII.26 y VII.4). Con respecto a *Encyclia diota*, el color, hábitat, periodo de floración apoyan la hipótesis de que son dos especies diferentes (vea la ficha de *E. diota* más adelante y Soto-Arenas, 2002a).

Distribución y ecología: *Encyclia atrorubens* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Guerrero y Oaxaca. Es epífita y generalmente se le ha encontrado en bosques de pino-encino húmedos entre los 1000 y 2000 m. Florece entre agosto y diciembre.

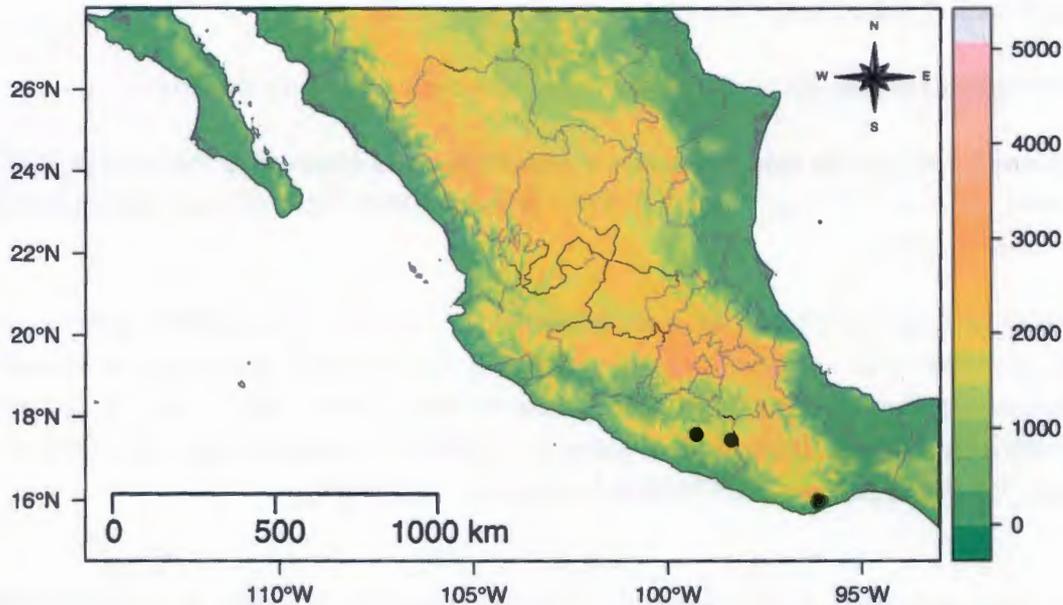


Figura VII.5. Distribución geográfica de *Encyclia atrorubens*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

Relaciones filogenéticas: *Encyclia atrorubens*, a primera vista pareciera estar relacionada con *Encyclia diota* o *Encyclia hanburyi*. Sin embargo, los análisis filogenéticos de los capítulos III y IV (Figuras III.3–III.4 y IV.6) muestran que está más cercanamente relacionada con las especies del complejo *E. meliosma*. Aunque morfológicamente esta relación podría parecer extraña, existen una serie de sinapomorfías que la sustentan (v.g., la pubescencia del callo). Por otro lado, su posición filogenética combinada con la baja tasa de diversifica-

ción y la alta tasa de extinción relativa, sugieren que esta especie es parte de una serie de linajes relictos que forman parte del complejo *E. meliosma*. Es interesante que los datos del capítulo V sugieren que la diversificación de los linajes más antiguos de este complejo posiblemente fue promovida por los cambios climáticos del Pleistoceno. Para más detalles consultar los capítulos III–V y las fichas de *E. aenicta* (p. 143), *E. meliosma* (p. 205) y *E. suaveolens* (p. 228).

Evaluación del estado conservación: Vulnerable (VU). *Encyclia atrorubens*, tiene un área de distribución inferior a 20 mil km² (EOO=5,952.76 km²) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=4,360.41 km², basado en una celda de 38.124 km). Esta especie es está bajo protección especial (Pr) según la NOM-059 (SEMARNAT, 2010).

Ilustraciones publicadas: Dressler y Pollard (1974b: foto 67b, como *Encyclia diota* subsp. *atrorubens*), Dressler (1976: *Encyclia diota* subsp. *atrorubens*), Withner (1998: plate 48), Soto-Arenas (2002a), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0260).

Etimología: El epíteto hace referencia al color rojo oscuro (vino) del perianto.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Ames *et al.* (1936), Dressler y Pollard (1974a), Dressler (1976), Withner (1998), Soto-Arenas (2002a) y Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. *ex hort.*, 21/II/1993, *E. Hágsater* 9376 (AMO). Guerrero: *ex hort.*, 01/III/2013, *C. Leopardi & G. Carnevali* 468 (CICY); Mpio. Alcozauca de Guerrero, Alcozauca de Guerrero, 20/XI/1999, *G. Carnevali* 5915 (CICY); Mpio. Tixtla de Guerrero, La Estacada, El Sotol, 20/IX/1997, *E. Barrera* 183 (MEXU); Oaxaca: Mpio. San Miguel del Puerto, Camino a pa Payla, 03/VIII/2006, *J. Pascual* 1939 (MEXU).

***Encyclia calderoniae* Soto Arenas**, Icon. Orchid. (Mexico) 5–6. t. 558. 2002[2003]. TIPO: MÉXICO. Oaxaca: Microondas de San Cristóbal, km 144 de la carretera Oaxaca-Tehuantepec, 26/VIII/1992, *M. Soto y E. Pérez* 6260 (AMOI, holotipo). Figura VII.6.

Hierba epífita o litófita, 30 cm alto sin la inflorescencia; hasta 80 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.3–5.5 × 1.4–2.4 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 1(–2) hoja, cuando jóvenes verdes, teñidos de café púrpura, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer. **Hojas** 5–22 × 1.0–2.4 cm, linear-oblongas hasta oblongo-liguladas, subagudas, coriáceas, conducidas en la base, verde oscuro hasta ligeramente teñidas de morado, con el nervio central

marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 37–70 cm largo, terminal, erecta, paniculada, raro racemosa, usualmente con 2–6 ramas de 4–14(–19) cm largo, cada rama con 4–9(–14) flores; globalmente con aproximadamente 9–60(–70) flores; entre 45–70% de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, aunque puede ser verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas, de 0.6–1.4 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, papiráceas, triangulares, agudas hacia el ápice, de 0.1–0.2 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.2–2.8 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto membranáceos; sépalos y pétalos café hasta chocolate, ápices verdes; labelo amarillo, el lóbulo central con 3 quillas bien desarrolladas que llegan hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua, lóbulos laterales con rayas púrpura que se extienden casi hasta el ápice, lóbulos laterales libres del lóbulo central, callo color crema; columna blanca con manchas verdes y púrpura; sépalos similares, oblanceolados, generalmente agudos, aunque los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.30–1.50(–1.75) × 0.35–0.50 cm, sépalos laterales 1.3–1.5(–1.7) × 0.35–0.50 cm; pétalos 1.13–1.40(–1.60) × 0.35–0.60(–0.80) cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.35–0.50 × 0.10–0.15 cm, generalmente agudos. **Labelo** 0.9–1.1 × 0.8–1.2 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.8 × 0.5–0.7 cm, ovado hasta ligeramente elíptico, diminutamente acuminado; lóbulos laterales 0.5–0.8 largo, 0.1–0.3 cm de ancho en la porción media y 0.3–0.4 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, truncados hacia el ápice, usualmente separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1 de ancho; en posición natural los lóbulos laterales son correctos, envuelven a la columna y en conjunto con el lóbulo medio dan apariencia flabelada al labelo; callo 0.28–0.32 × 0.16–0.20 cm, subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fovea inconspicua, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.5–0.6 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, ligeramente arqueado-incurvada hacia el ápice, contorno ventral oblongo, sin estelidios; antera 0.14–0.15 × 0.11–0.12 cm, amarilla, con un par de protuberancias hacia su porción apical; polinios 4, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.15–0.16 × 0.12–0.13 cm, obovada-subcuadrada; rostelo 0.02–0.03 × 0.08–0.09 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.4–2.2 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.6).

Discusión: *Encyclia calderoniae* es una especie afín a *E. candollei*, de hecho fue considerada una forma rara de ésta hasta hace poco (Soto, 2002a; Dressler y Pollard, 1974a). Las plantas de *Encyclia calderoniae* tienden a ser más pequeñas que las de *E. candollei* y las flores suelen ser más pequeñas en *E. calderoniae* que en *E. candollei*, con patrones de

coloración (chocolate vs. bronce), estructura y proporciones del labelo distintos entre estas especies. En *Encyclia calderoniae* el labelo tiende a ser más largo que ancho, con lóbulos laterales que no superan al lóbulo central, angostos (0.1–0.3 cm), no se solapan y con senos muy claros, que suelen llegar hasta el callo. En contraste, *E. candollei* tiende a un labelo casi tan largo como ancho, con lóbulos laterales anchos (0.2–0.4 cm), que suelen ser tan largos como el lóbulo central, de hecho se solapan con éste, los senos que delimitan a los lóbulos laterales del lóbulo central son de longitud variable o a veces inexistentes. Además, *Encyclia calderoniae* está restringida a la vertiente del Pacífico de México; mientras que, *E. candollei* crece en la vertiente del Atlántico.

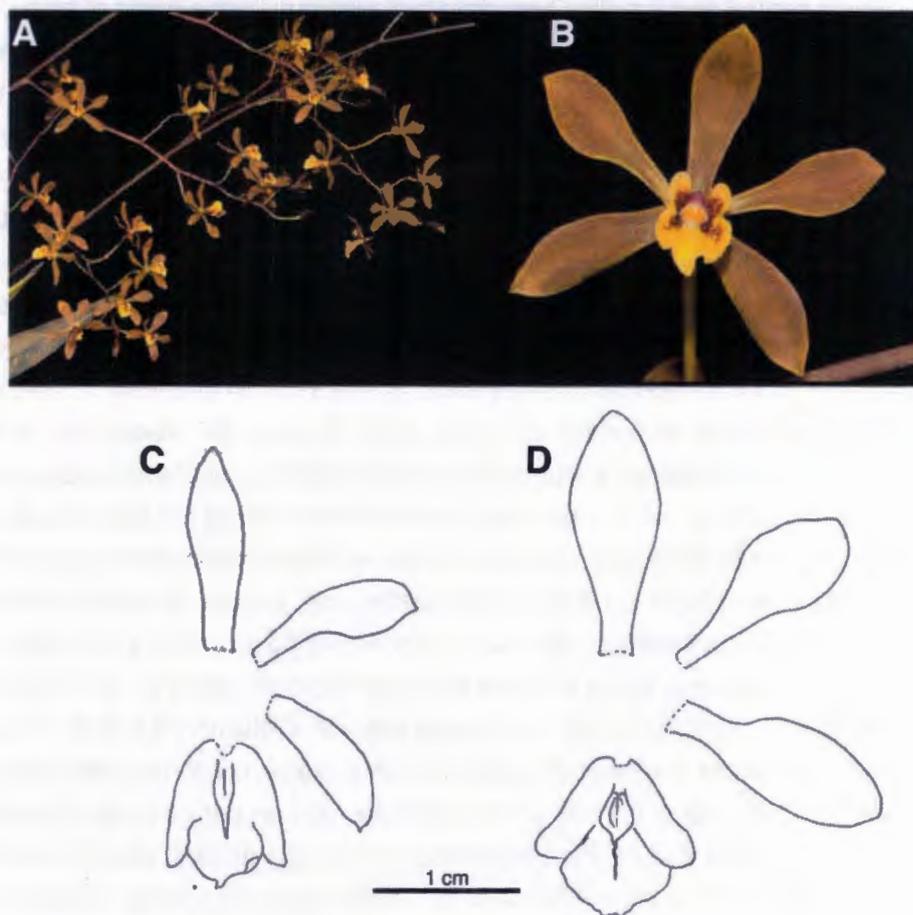


Figura VII.6. *Encyclia calderoniae*. A, parte de la inflorescencia. B, acercamiento a la flor. C–D, diagramas de las flores en los que se muestra parte de la variación de esta especie. A–B, fotografías de Eduardo Pérez (UNAM); C–D por Carlos Leopardi; C, basado en AMES 5796; D, basado en Pérez et al. 399 (AMO).

Distribución y ecología: *Encyclia calderoniae* es endémica de México. Se encuentra en

los estados de Guerrero (Salazar, *com. pers.*) y Oaxaca (vertiente del Pacífico; Figura VII.7). Se le encuentra como epífita o litófito, usualmente en encinares secos o en bosques de pino-encino húmedos entre los 1300 y los 2200 m. Esta especie suele ser poco abundante. Florece entre marzo y junio.

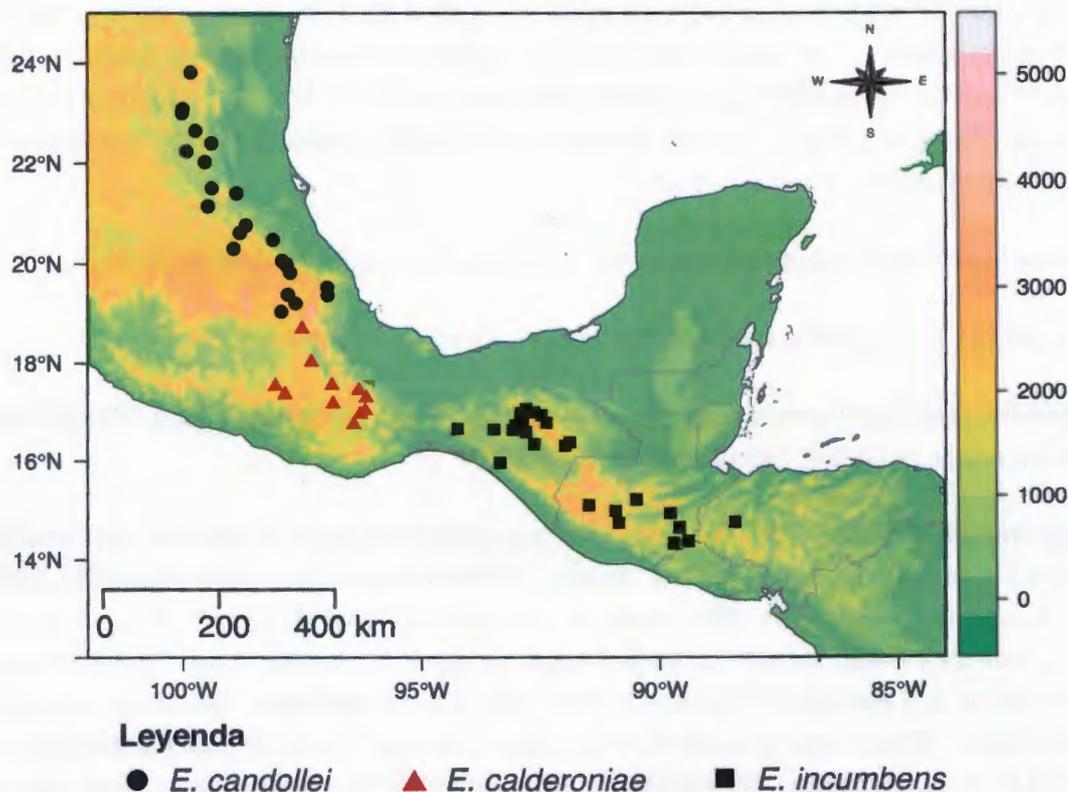


Figura VII.7. Distribución geográfica de las especies del complejo *Encyclia candollei*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

Relaciones filogenéticas: Los análisis filogenéticos del capítulo III (Figuras III.3–III.4) indican que *Encyclia calderoniae* forma parte de un linaje conformado por otras dos especies: *Encyclia candollei* y *E. incumbens*. A este grupo se le denomina complejo *E. candollei*. Este complejo tiene como sinapomorfías la columna arqueada y las flores con labelo campanulado-flabelado en posición natural. Entre estas especies, *E. calderoniae* parece ser la más antigua, aunque esta posición topológica, con respecto a las otras dos especies del complejo, no tiene un soporte fuerte (Figura III.6). Otros complejos relacionados son el *Encyclia hanburyi* (para detalles consultar p. 176) y el *E. diota* (para detalles consultar p. 168). Se ha propuesto que *Encyclia calderoniae* podría ser un híbrido entre *E. candollei* y *E. diota* (Soto, 2002a); sin embargo, los análisis filogenéticos disponibles (Figuras III.3–III.4)

no apoyan esa hipótesis. Para más detalles puede consultar ficha de *E. candollei* (p. 157) y el capítulo III.

Evaluación del estado conservación: Vulnerable (VU). *Encyclia calderoniae* tiene un área de distribución (EOO) estimada menor a 20 mil km² (EOO=14,647.67 km²). Con base en el material de herbario, sólo se se conocen 10 poblaciones de *Encyclia calderoniae* y la calidad del hábitat se ha deteriorado. El área ocupada por esta especie es superior a los 2 mil km² (AOO= 4,355.80 km², basado en una celda de 20.87 km), lo que indica el riesgo esta especie no es tan alto y que un análisis con elementos poblaciones podría proponer un cambio en el estado de conservación.

Ilustraciones publicadas: Soto (2002a), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0263).

Etimología: Esta especie fue dedicada a la Dra. Graciela Calderón Rzedowski.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Soto (2002a); Soto-Arenas y Salazar (2004); Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. **Oaxaca:** 1 km a la desviación de la antena de San Cristóbal, rumbo a Tehuantepec, 12/V/1997, *S. Salas 1313* (MEXU, paratipo); Mpio. Cuicatlán, Sierra de Cuyamecalco, Cuicatlán, 04/V/1938, *C. Conzatti 7070* (AMO); ca. km 39.5 del camino de la carretera Panamericana a Santa María Ecatepec-Santo Domingo Chontecomatlán, 13/XII/1991, *E. Pérez et al. 399* (AMO); Mpio. San Carlos Yautepec, San Lucas Ixcotepec, 24/VI/2010, *F. Maldonado et al. 09* (MEXU); Mpio. San Juan Mixtepec, Río Mixteco a 10 km NO de San Juan Mixtepec, 05/VI/1988, *J. Reyes 108* (MEXU); Mpio. Juquila Mixes, camino de terracería Ayutla-Juquila Mixes, aprox. 15 km después de Ayutla antes de "Cerro Costoche", 03/IV/1996, *R. Jiménez y Octavio Suárez 1694* (AMO); 50 milles east Mitla, on road to Juquila Mixes, 29/III/1973, *G. Pollard JJ-186a-58* (MEXU, paratipo); San Pablo Villa de Mitla, near road Sta. María Albarradas to Ayutla, 06/IV/1934, *O. Nagel 3793* (AMES, USF); Mpio. San Pedro y San Pablo Ayutla, near Ayutla, 15/III/1939, *B. Bevan 398* (AMES); Mpio. Santos Reyes Tepejillo, a 3 km N de Santos Reyes Tepejillo, senda para Corral de Piedra, 15/VI/1998, *J. Calzada 22582* (MEXU); Mpio. Villa Alta, 3 km al SW de San Andrés Yaa, brecha a Mixistlán, 20/V/1982, *Cedillo et al. 1332* (MEXU); Mpio. Villa de Talea de Castro, km 51 del camino Ixtlán de Juárez-Talea de Castro, a 8 km de Talea, 15/XI/1987, *M. Soto et al. 3809* (AMO).

***Encyclia candollei* (Lindl.) Schltr.**, Die Orchideen 208. 1914. *Epidendrum candollei* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 55: Misc 55. 1839. TIPO: MÉXICO. *S. loc.*, *ex hort.* Messrs. Loddiges, 1839, herbario *J. Lindley s.n.* (K, holotipo). Figuras VII.8–VII.9

Epidendrum cepiforme Hook., Bot. Mag. 66: t. 3765. 1840. Tipo: MÉXICO. *S. loc.*, *J. Parkinson s.n.* (K).

Encyclia flabellata (Lindl.) B.F. Thurston & W.R. Thurston, Orquídea (Mexico City), n.s. 6(10): 312. 1977. *Epidendrum flabellatum* Lindl., Fol. Orchid. Epidendrum 6. 1853. TIPO: MÉXICO. *S. loc.*, *Harris s.n.* (K). *Syn. nov.*

Encyclia laxa Schltr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7: 277. 1918. TIPO: *S. loc.*, *ex hort.* Jardín Botánico Dahlem, Berlín.

Hierba epífita, 30 cm alto sin la inflorescencia; hasta 120 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, (1.75–)2.1–5.5 × (1–)1.8–3.0 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2 hojas, raro 1 ó 3, cuando jóvenes, verdes o algo rojizos, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 13–29 × (0.8–)1.0–2.5(–3.1) cm, linear-oblongas hasta subelípticas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro hasta ligeramente teñidas de morado, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 34–80(–110) cm largo, terminal, erecta, paniculada, raro racemosa, usualmente con 3–10 ramas de 4–19 cm largo, cada rama con 4–10(–15) flores; flores; globalmente con aproximadamente 18–70(–165) flores; entre 40–70 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, aunque puede ser verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.5–1.4 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.1–0.3 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.1–3.2 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto membranáceos; sépalos y pétalos café-amarillento hasta café rojizos, verdes hacia la base, márgenes angostamente delineados de color verde claro; labelo blanco hasta amarillo pálido, con rayas púrpura, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales libres o completamente unidos al lóbulo central, usualmente con numerosas rayas púrpura que se extienden casi hasta el ápice, callo blanco o algo teñido de morado, hirsuto; columna verde hacia la base y gradualmente se hace blanca hacia el ápice, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados; sépalos similares, subelípticos hasta oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, aunque los

laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.0–1.8 × 0.4–0.6 cm, sépalos laterales 1.0–1.7 × 0.3–0.6 cm; pétalos 1.0–1.6 × 0.4–0.7 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.3–0.6 × 0.1–0.2 cm, obtusos hasta anchamente agudos. **Labelo** 0.9–1.3 × 1.0–1.5 cm, 3-lobulado hasta 1-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central (0.45)0.6–0.8 × 0.5–0.9 cm, subovado, suborbicular, redondeado hasta agudo, a veces ligeramente acuminado; lóbulos laterales 0.7–1.0 cm de largo, 0.2–0.4 cm ancho en la porción media y 0.4–0.6 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, truncados hacia el ápice, usualmente separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1 cm de ancho, en la mayoría de los especímenes el seno no llega hasta el callo y en unos pocos está completamente ausente; en posición natural los lóbulos laterales son porrectos, envuelven a la columna y en conjunto con el lóbulo medio dan apariencia flabelada al labelo; callo 0.39–0.40 × 0.21–0.22 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.4–0.6 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, ligeramente arqueado-incurvada hacia el ápice, contorno ventral oblongo, sin estelidios; antera 0.14–0.16 × 0.10–0.12 cm amarilla, con un par de protuberancias hacia su porción apical; polinios 4, 0.05–0.06 × 0.04–0.05 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.13–0.14 × 0.13–0.16 cm, cordada hasta triangular; rostelo 0.02–0.03 × 0.08–0.09 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.7–2.5 cm largo, cilíndrico, liso (Figuras VII.8 y VII.9).

Discusión: *Encyclia candollei* es tal vez la especie más conocida y mejor colectada del complejo que lleva su nombre. Esta especie se distingue de *Encyclia calderoniae* por sus flores más grandes, con más segmentos de color más claro, labelo casi tan ancho o más ancho que largo, senos pocos desarrollados, entre otros caracteres mencionados en la discusión de *E. calderoniae*. Esta especie está restringida a la vertiente del Atlántico de México, desde Veracruz hasta de Tamaulipas.

En este tratamiento, luego de estudiar fotografías del tipo, descripciones y material de herbario claramente atribuible a *Encyclia flabellata*, depositado en AMO, MEXU y XAL, se propone que este nombre sea considerado parte de *E. candollei* por dos razones:

1. El único carácter conocido que separa a *Encyclia candollei* de *E. flabellata* es que en la segunda especie los lóbulos laterales del labelo están completamente unidos al lóbulo central; sin embargo, en el material de herbario, se observa que la longitud del seno que define esa separación es un carácter variable en *E. candollei* (compare Figuras VII.8 y VII.9).

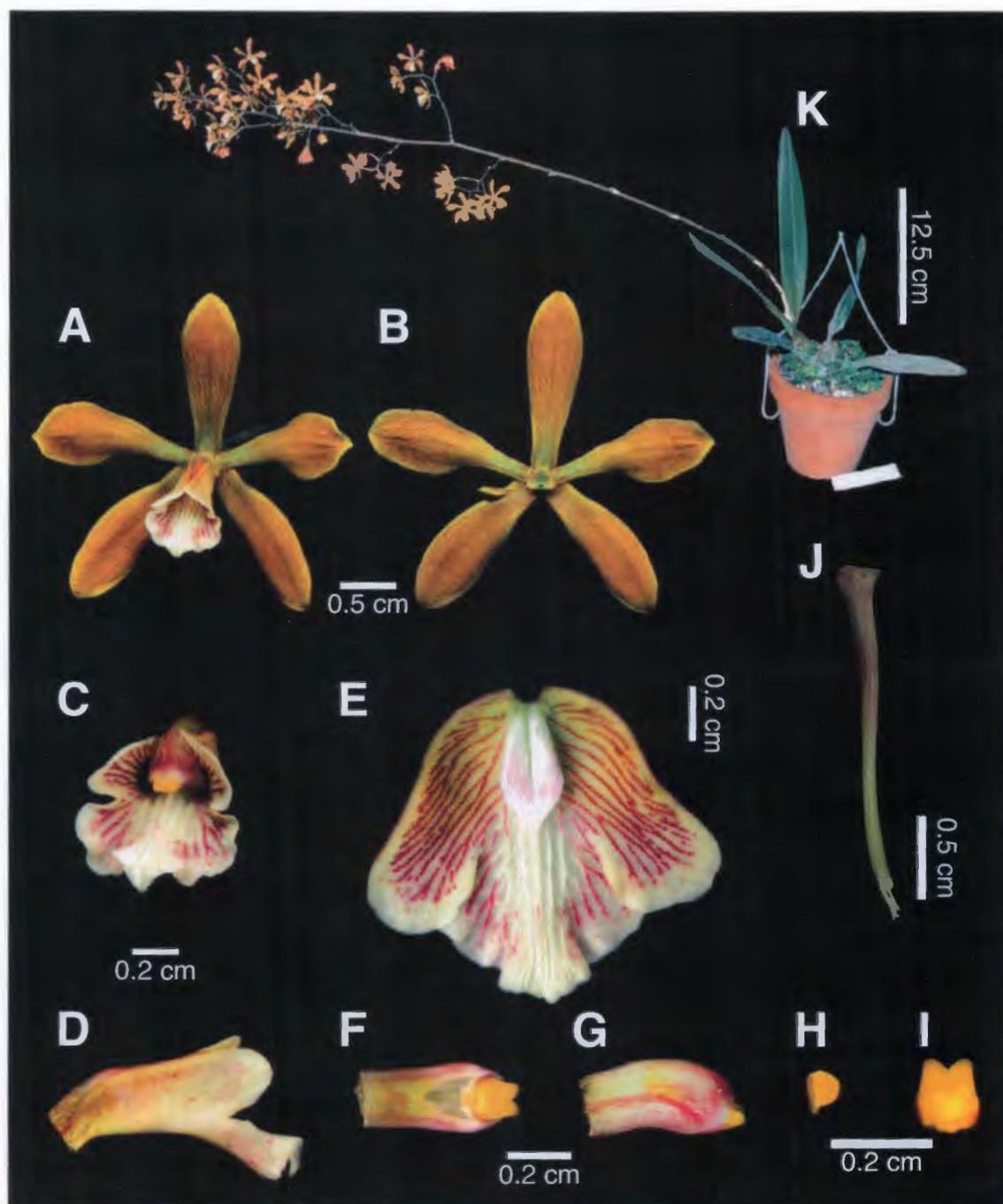


Figura VII.8. *Encyclia candollei*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista frontal y lateral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista ventral y lateral. H, polinios. I, antera. J, ovario pedicelado. K, planta. Basado en *Leopardi 349* (CICY).

2. Las muestras de *Encyclia flabellata* son escasas y su área de distribución está embebida en la de *E. candollei*. De hecho, hasta donde se tiene conocimiento no existen poblaciones compuestas exclusivamente de individuos que puedan ser asignados a

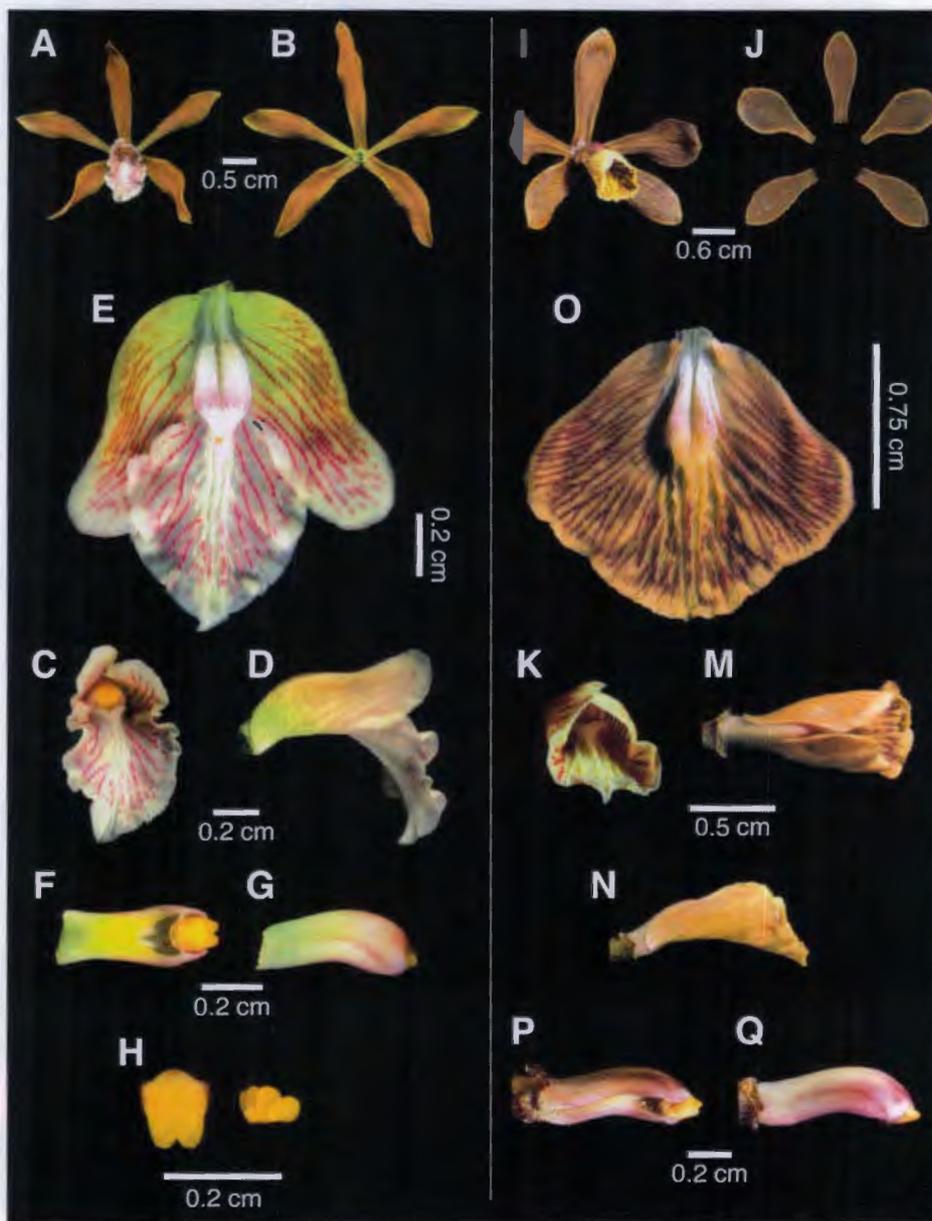


Figura VII.9. Extremos de variación de *Encyclia candollei*. A, I, flor. B, J, sépalos y pétalos. C–D, K–N, columna y labelo en diferentes vistas (frontal, lateral, dorsal). E, O, labelo aplanado. F–G, P–Q, columna en vista ventral y lateral. H, antera y polinios. A–H, basado en *Leopardi 348* (CICY); I–Q, basados en *Thurston 823* (archivo AMO).

E. flabellata. Para otros comentarios similares sobre el tópic puede consultar Ames *et al.* (1936) y Thurston y Thurston (1977).

Por otro lado, en este tratamiento también se mantiene a *Epidendrum cepiforme* como sinónimo de *E. candollei*, debido a que luego de una revisión cuidadosa del protólogo y de la lámina que lo acompaña no se encontraron diferencias entre ese concepto y el de *E. candollei*.

Encyclia laxa es un nombre publicado sin hacer referencia a alguna localidad de origen. Se podría pensar que es una especie suramericana, pero al revisar el protólogo (Schlechter, 1918a) y la lámina publicada por Schlechter (1930) no se encuentran similitudes con ninguna de las especies suramericanas que tienen lóbulos laterales parcialmente fusionados con el lóbulo central. Por ejemplo, *Encyclia viridiflora* Hook., tiene flores no resupinadas, posee un labelo mucho más largo que ancho y los ápices de los lóbulos laterales son agudos, todos estos caracteres la distinguen de *Encyclia laxa*; también se diferencia fácilmente de *Encyclia marxiana* Campacci debido a que ésta tiene el ovario verrugoso.

Por otro lado, existe sólo un reporte de *Encyclia candollei* en la vertiente del Pacífico de México (Östlund 2765 [AMES!, MEXU!, US!, USF!]). Sin embargo, debido a que este espécimen fue elaborado de una planta que floreció en un vivero ubicado en la Ciudad de México (México), es posible que se trate de una muestra mal etiquetada.

Distribución y ecología: *Encyclia candollei* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Hidalgo, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz (Figura VII.7). Es epífita o raro litófito, generalmente se le encuentra en encinares o la transición entre encinares y bosque mesófilo entre los 800 y los 2000 m. En Tamaulipas, en algunas muestras de herbario (v.g. *M. Soto 8081* [AMO]) se ha reportado que esta especie resiste heladas. Florece entre marzo y julio.

Relaciones filogenéticas: Según los análisis filogenéticos del capítulo III, *Encyclia candollei* forma parte del complejo del mismo nombre (Figuras III.3–III.4). Las relaciones dentro de este complejo aún no son claras, pues hay evidencia que sugiere que esta especie es hermana de *E. incumbens* (Figura III.6) y otra que sugiere que es hermana de *E. candollei* (Figura III.3). En todo caso las relaciones no tienen un soporte fuerte. Este complejo tiene como grupos hermanos a los complejos *E. hanburyi* y *E. diota*. Para más detalles consultar fichas de *E. calderoniae* (p. 152), *E. diota* (p. 168) y *E. hanburyi* (p. 176), así como el capítulo III.

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia candollei*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=41,688.72 km²) y el área ocupada es

superior a los 2 mil km² (AOO=42,500.00 km², basado en una celda de 50 km). Si bien esta especie actualmente no se encuentra en peligro, sería conveniente tenerla bajo observación debido a que los bosques que habita están disminuyendo por influencia antrópica. Además, las poblaciones de esta especie podrían estar disminuyendo debido a la extracción para la venta como planta de ornato en mercados.

Ilustraciones publicadas: Hooker (1839: como *Epidendrum cepiforme*), Candolle (1841: 89, t. 3), Hooker (1849: pl. 15, como *Epidendrum cepiforme*), Costantin (1911: dibujo 38, como *Epidendrum candollei*), Withner (1970: 120), Dressler y Pollard (1974: 121 y foto 62), Thurston y Thurston (1977: 315–316), Aguirre (1990), Withner (1998: plate 50), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0264).

Etimología: Esta especie fue dedicada a Alphonse de Candolle.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Lindley (1839), Hooker (1840), Lindley (1853), Schlechter (1914), Schlechter (1918a), Dressler y Pollard (1974a), Thurston y Thurston (1977), Aguirre (1990), Withner (1998), García-Cruz *et al.* (2003) y Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. *S. loc.*, 1953, *F. Müller ex H. Schlimberger s.n.* (NY). *S. loc.*, de material en cultivo por la familia de Candolle en Génova, 25/V/1839, *Sin Colector s.n.* (G[G00168734], sintipo); *ex hort.* A. Topete y G. Carnevali, 01/VIII/2012, *C. Leopardi 451* (CICY). **Hidalgo:** Mpio. Molango, oaks woods above Agua Zarca between Ahuacatlán and Calnali, 28/V/1947, *H. Moore 3003* (AMES); Laguna Azteca, 08/V/1983, *I. Aguirre 43-654* (AMO); Mpio. Tenango de Doria, El Tramo, 8 km al N de Tenango de Doria, 24/V/1970, *G. Leyva s.n.* (ENCB); Mpio. Tianguistengo, ca. 6.5 km después de El Ocotal, rumbo a Xochicoatlán, 20/IV/2007, *J. Ceja et al. 1861* (UAMIZ). **Puebla:** Mpio. Ahuacatlán, Agua Dulce, 4 km al SE de Ahuacatlán, 12/VI/1985, *P. Tenorio y C. Romero 8989* (MEXU); Mpio. Cuetzalan del Progreso, cerca de Cuetzalan, s.f., *M. Soto y P. Moreno 1060* (AMO); Mpio. Huauchinango, Tenango, 13/V/1985, *E. Hágsater 1724* (AMO), 03/VI/1985, *E. Hágsater 1725* (AMO); Mpio. Juan Galindo, between Huauchinango and Necaxa, V/1941, *H. Sawyer 319* (F); Necaxa, 12/V/1979, *E. Hágsater 390b* (AMO). **Querétaro:** Mpio. Jalpan, cañada del Arroyo de Los Chilares, 07/III/1996, *S. Zamudio et al. 9747* (QMEX); 6 km al NW de Rancho Nuevo, hacia el río Santa María, 13/III/1989, *E. Carranza 1545* (AMO, MEXU, QMEX). **San Luis Potosí:** Mpio. Ciudad del Maíz, about km. 240-243 between El Naranjo and Ciudad del Maíz, 27/III/1961, *R. Dressler 2628* (US); Ciudad Valles, región de Micos, 22/III/1933, *O. Nagel y Juan G. 4819* (USF); Mpio. Tamasopo, 1 km al O del caserío El Serranito, aprox. 5 km del cruce Tamasopo, hacia Cd. Valles., 21/III/2000, *L. Cervantes et al. 268* (AMO). **Tamaulipas:** km 42.5 de la carretera entre Ocampo y Tula, 27/XII/1996, *M. Soto 8081* (AMO); Mpio.

Gómez Farías, Rancho del Cielo, above Gómez Farías, 05/III/1962, *Dressler R. 2584* (US). **Veracruz:** S. loc., 04/IV/1950, *H. Moore Mex 40* (AMES); s. loc., 27/II/1977, *W.R. Thurston 823* (AMO); s. loc., 04/II/1997, *E. Hágsater 11850* (AMO); ex hort., *G. Carnevali* sub. *C. Leopardi 348, 349* (CICY); Xalapa-Totutla km 23–24, 11/IV/1986, *Thurston sub E. Hágsater 6099* (AMO); Mpio. Ciudad Valles, region of Micos, 22/III/1937, *O. Nagel y Juan G. 4819* (AMES); Mpio. Jilotepec, Esquilón, 08/V/1971, *F. Ventura 3577* (AMO, ENCB, MEXU, NY); Cerro del Esquilón, VII/1983, *M. Chazaro MCH-2872* (AMO); Mpio. Maltrata, Cumbres de Maltrata, 12/V/1937, *E. Matuda 1372* (AMES, MO); Mpio. Orizaba, Orizaba, VI/1905, *C. Purpus 1356* (USF); Orizaba, s. f., *Botteri 155* (AMES); Xalapa-Veracruz Highway, about 4 km N of Dos Ríos, 10/VII/1974, *S. Sohmer 9343* (MEXU); Mpio. San Andrés Tlalnahuayocan, alrededores de la represa de Xocollola, 21/VI/1992, *A. Flores-Palacios y J.G. García-Franco 448* (XAL); Mpio. Xalapa, mercado ambulante. Av. Encanto, entre la Avenida Américas y la calle Z. Mercado, VI/2003, *A. Flores-Palacios y S. Valencia-Díaz s.n.* (XAL); IV/2002, *A. Flores-Palacios y S. Valencia-Díaz s.n.* (XAL); Xalapa, VI/1884, *P. Maury 2558* (AMES); Xalapa, 25/VII/1908, *C. Pringle 153-87* (AMES); Teocelo, XII/1954, *E. Lyonnet 541200061* (MEXU); Mpio. Zacualpan, región de Zacualpan, 13/V/1936, *C. Purpus 3575* (USF), cerca de Zacualpan, 01/VI/1935, *C. Purpus 4855* (US).

***Encyclia chiapasensis* Withner & Hunt**, *Orchid Digest* 58(1): 14. 1994. TIPO: MÉXICO. **Chiapas:** S. loc., ex hort. David G. Hunt., *C. Withner 04* (AMES!, holotipo)³. Figura VII.10.

Hierba epífita, 30 cm alto sin la inflorescencia; más de 150 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 3.2–4.2 × 3.7–5.7 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 1–2 hojas, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego desaparecen, al envejecer algo arrugados. **Hojas** 15–27 × 3.2–5.3 cm, linear-oblongas hasta oblongo-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, márgenes ligeramente revolutos, verde claro u oscuro, ligeramente teñidas de morado en el envés y los márgenes. **Inflorescencias** más de 150 cm largo, terminal, arqueada, paniculada, con 2–7 ramas de más de 30–60 cm o más de largo, cada rama con 1–5 flores abiertas; globalmente con ca. 1–15 flores abiertas al mismo tiempo, ca. 50 % de la inflorescencia corresponde al área fértil, sin embargo sólo entre el 3.2–4.8 % tiene flores abiertas en un momento dado; pedúnculo grueso, fuerte, áspero al tacto, verde raro teñido de púrpura, cubierto con vainas tubulares de 1.1–2.5 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.4–0.6 cm largo. Esta especie puede florecer sobre la misma rama en varios períodos consecutivos. **Flores** sucesivas, resupinadas, vistosas, 2.2–2.4 cm de diámetro (entre las

³Las medidas presentadas aquí se basan exclusivamente en material vivo.

puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos verdes, ligera a fuertemente teñidos de café, margen delineado de verde amarillento; labelo amarillo, lóbulo central blanco, progresivamente amarillo a medida que va desde el centro al margen, nervios fuertemente teñidos de púrpura, el lóbulo central con varias quillas desarrolladas, de éstas la central es la más conspicua, lóbulos laterales teñidos de amarillo y esfumados y/o con líneas cafés en la base, con una mancha morada hacia el ápice, libres del lóbulo central, callo color crema esfumado de café y morado; columna verde a verde amarillento, con manchas moradas; sépalos similares, oblanceolados, agudos hasta ligeramente acuminados, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.3–1.4 × 0.4–0.5 cm, sépalos laterales 1.3–1.4 × 0.4–0.5 cm; pétalos 1.2–1.3 × 0.4–0.5 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.6–0.7 × 0.06–0.08 cm, agudos. **Labelo** 1.1–1.2 × 1.1–1.2 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.52–0.54 × 0.58–0.62 cm, ovado, agudo; lóbulos laterales 0.58–0.62 largo, 0.24–0.26 cm de ancho en la porción media y 0.35–0.39 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos hasta sub-panduriformes, truncados, separados del lóbulo central por un seno de 0.15–0.16 cm de ancho que llega hasta el callo; en posición natural los lóbulos laterales son reflexos y flanquean a la columna; callo 0.40–0.43 × 0.20–0.22 cm, subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fóvea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.5–0.6 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral clavado, sin estelidios (alas); antera 0.152–0.156 × 0.154–0.158 cm, amarilla; polinios 4, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.26–0.28 × 0.15–0.17 cm, subcuadrada; rostelo 0.050–0.058 × 0.079–0.083 cm perpendicular, ligulado; ovario pedicelado 1.5–1.7 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.10).

Discusión: *Encyclia chiapasensis* es una especie recientemente descrita, muy rara en campo. Una de las características más distintivas de esta especie es que desarrolla una larga inflorescencia paniculada, que florece por varios años consecutivos; las flores en esta especie abren de manera sucesiva. No hay especies en áreas cercanas que sean similares, aunque vegetativamente (pseudobulbos y hojas) tiene cierto parecido con *Encyclia selligera* y con *E. hanburyi*. Los únicos ejemplares disponibles de esta especie están en AMES, MO y CICY, el primero es el holotipo. Según el protólogo (Withner y Hunt, 1994), debería existir un isotipo en AMO; sin embargo, cuando se visitó ese herbario en octubre de 2011 no fue posible localizarlo.

Distribución y ecología: *Encyclia chiapasensis* es endémica de México (Chiapas). Se la ha encontrado sólo en encinares húmedos entre Comitán y Altamirano (Figura VII.11),

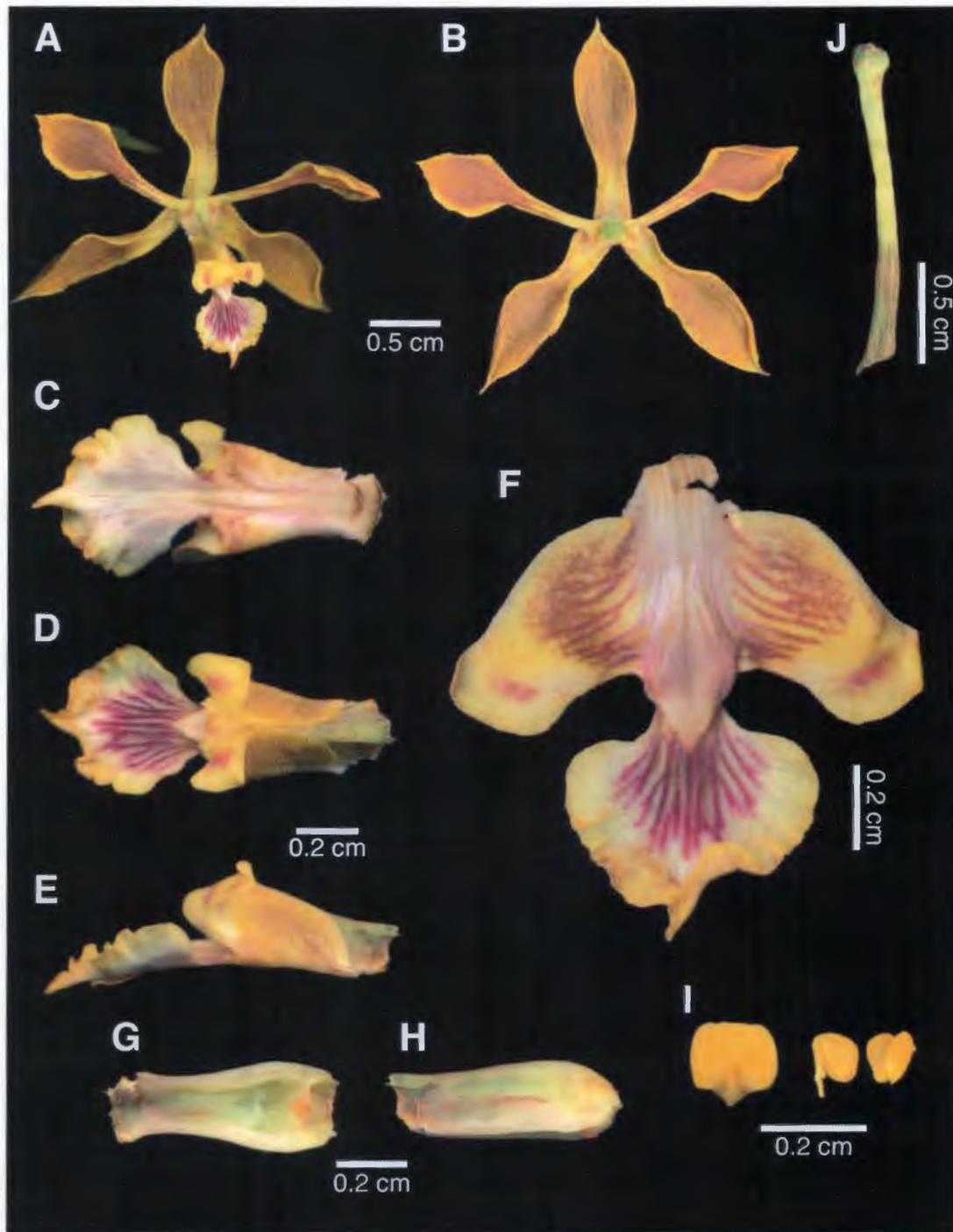


Figura VII.10. *Encyclia chiapasensis*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista ventral, dorsal y lateral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. Basado en Carnevali & C. Leopardi 7688 (CICY).

entre los 1000–1400 m, creciendo como epífita. Florece primordialmente entre abril y junio, aunque puede llegar a estar en flor todo el año.

Relaciones filogenéticas: Los análisis filogenéticos disponibles (capítulo III) indican que *Encyclia chiapasensis* forma parte del complejo *E. hanburyi*, conformado además por *E. selligera* y *E. hanburyi* (Figura III.4). El complejo *E. hanburyi* es bastante dispar en la morfología floral de sus integrantes, aunque es homogéneo vegetativamente. Esta especie tiene caracteres evolutivamente interesantes, como las flores sucesivas en una inflorescencia que, bajo ciertas condiciones, puede llegar a ser de crecimiento indeterminado. Por otro lado, los grupos hermanos de este complejo son los complejos *E. diota* y *E. candollei*. Estos tres grupos conforman el clado mesoamericano de las *Encyclia* de Megaméxico (capítulo III, Figuras III.3–III.4). Filogenéticamente *Encyclia chiapasensis* está cercanamente relacionada con *E. selligera*, aunque las flores de estas especies son muy distintas, las plantas lucen similares (Figura III.4). Para más detalles puede consultar el capítulo III y las fichas de *Encyclia candollei* (p. 157), *E. diota* (p. 168), *E. hanburyi* (p. 176) y *Encyclia selligera* (p. 219).

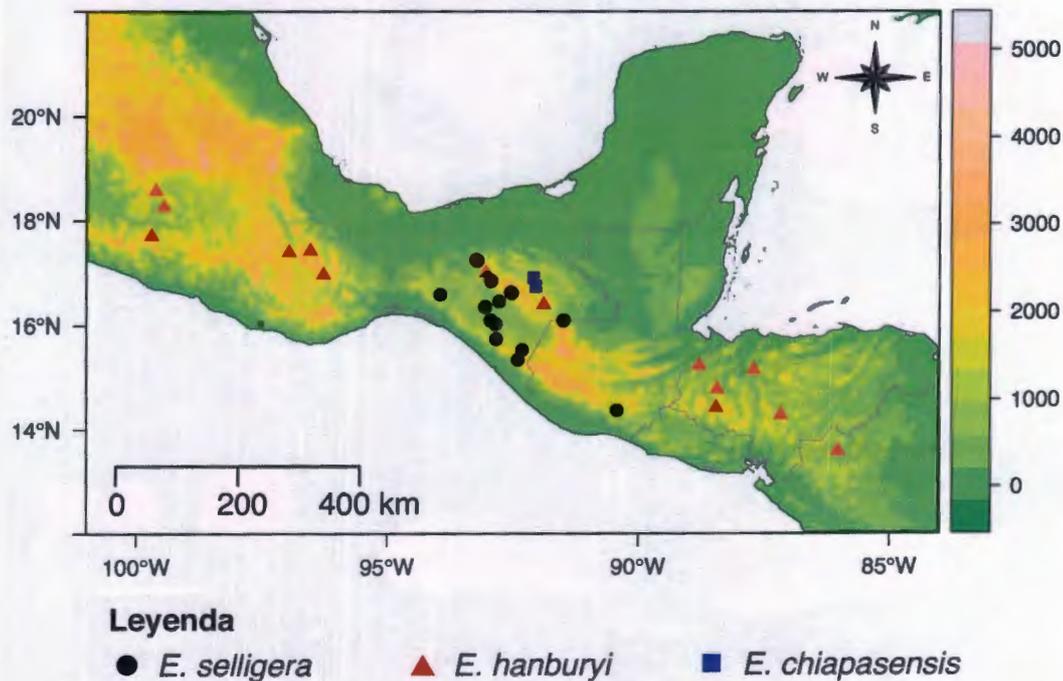


Figura VII.11. Distribución geográfica de las especies del complejo *Encyclia hanburyi*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

Evaluación del estado conservación: Datos insuficientes (DD).

Ilustraciones publicadas: Withner (1998: fig. 8-2, plate 53), Hunt (2002), Dressler (2004: 90).

Etimología: El nombre hace referencia al estado Chiapas (México), en donde fue descubierta.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Withner (1998: 102), Hunt (2002), Dressler (2004).

Material revisado: MÉXICO. **Chiapas:** Mpio. Altamirano, ca. Altamirano, XII/2012, *G. Carnevali & C. Leopardi 7688* (CICY); Mpio. Ocosingo, 5-12 km east of Ocosingo, on road towards Lake Ocotol, s. f., *R. Dressler s.n* (MO).

***Encyclia contrerasii* R. González**, *Orchidophile* 127: 93. 1997. TIPO: MÉXICO. **Colima:** Minatitlán, camino que va El Terrero, 10/VI/1995, *I. Contreras s. n.* (IBUG, holotipo). Figura VII.12.

Hierba epífita, 30 cm alto sin la inflorescencia; hasta 60 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 3–6 × 2.4–2.8 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2 hojas, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 18–31 × 1.5–2.5 cm, linear-oblongas hasta linear-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verdes, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial y los márgenes hialinos. **Inflorescencia** 20–70 cm largo, terminal, erecta o algo arqueada, racemosa o paniculada, con 0–10 ramas de 6–10 cm largo, cada rama con 10–15 flores; globalmente con aproximadamente 10–70(–150) flores; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.7–1.8 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.2–0.3 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.5–3.5 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos verde amarillentos, fuertemente teñidos de ocre a café, especialmente sobre las nervaduras; labelo verde amarillento con el lóbulo central amarillo cremoso, ligeramente teñido de rosado pálido a magenta hacia la porción distal, en la base y lóbulos laterales usualmente verde amarillento a crema amarillento, ligeramente teñidos de ocre o café; lóbulos laterales libres del lóbulo central (hay senos bien desarrollados); callo color crema, hirsuto; columna verde hasta blanco amarillento hacia el ápice, en toda su longitud con manchas púrpura o café que son más notables hacia los lados; sépalos similares, oblanceolados hasta subespatulados, obtusos hasta anchamente agudos hasta mucronados, los

laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.2–1.6 × 0.5–0.6 cm, sépalos laterales 1.2–1.6 × 0.4–0.6 cm; pétalos 1.2–1.6 × 0.5–0.7 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.6–0.8 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.1–1.4 × 0.8–1.0 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.7 × 0.5–0.7 cm, suborbicular, redondeado, con el margen denticulado, en posición natural los márgenes de la parte proximal al callo reflexos y los de la parte distal plegados de tal manera que forman una “V”; lóbulos laterales dentiformes, 0.2–0.4 cm de largo, 0.1–0.2 cm ancho en la porción media y 0.2–0.4 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos y redondeados hacia el ápice, libres del lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son porrectos y envuelven a la columna; callo 0.45–0.55 × 0.20–0.25 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas no confluyen hacia el ápice del callo. **Columna** 0.6–0.7 × 0.26–0.30 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.14–0.17 × 0.17–0.19 cm, amarillo pálido a amarillo, subcuadrada; polinios 4, 0.08–0.09 × 0.06–0.07 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.16–0.18 × 0.16–0.18 cm, obtriangular; rostelo 0.06–0.07 × 0.09–0.12 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.5–2.0 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.12).

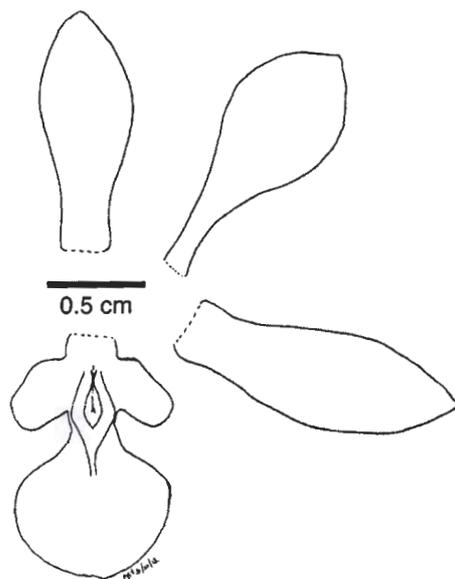


Figura VII.12. Perianto de *Encyclia contrerasii*. Basado en *Hágsater 5290* (AMO).

Discusión: *Encyclia contrerasii* es una especie recientemente descrita por González-Tamayo (1997). Esta entidad es muy similar a *Encyclia pollardiana* e incluso podría considerarse como una subespecie ésta. Sin embargo, dado el poco material disponible, se prefiere dejar

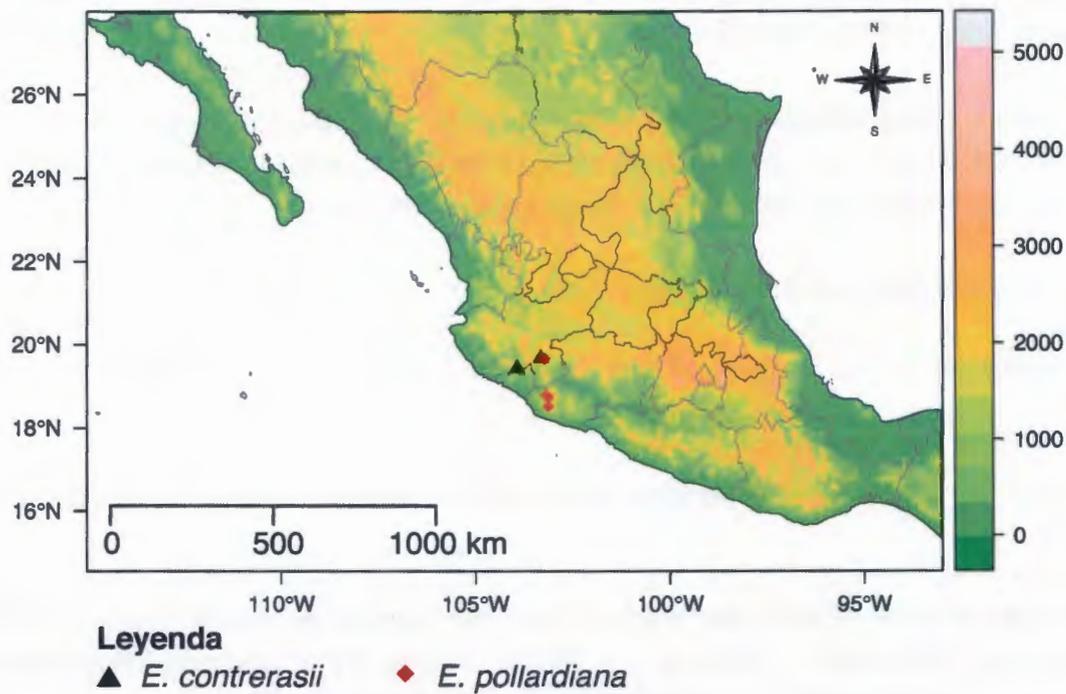


Figura VII.13. Distribución geográfica de *Encyclia contrerasii* y *E. pollardiana*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

por el momento este nombre como válido y esperar a que en el futuro nuevas exploraciones y más material confirmen o no su validez.

Por el momento algunos caracteres que permiten distinguir a *E. contrerasii* de *E. pollardiana* son el con labelo con el lóbulo central suborbicular de color amarillo crema ligeramente teñido de magenta (versus subcuadrado y magenta en *E. pollardiana*), este carácter se aprecia incluso en el material de herbario. El lóbulo central en *E. contrerasii* tiene <0.7 cm de largo, mientras que el de *E. pollardiana* tiene >0.8 cm. El lóbulo central tiende a ser emarginado en *E. pollardiana* y redondeado en *E. contrerasii*. Además las hojas de *E. contrerasii* tienen el margen hialino.

Distribución y ecología: *Encyclia contrerasii* es endémica de México. Se encuentra en Colima y Jalisco (Figura VII.13), en bosques de encinos. Es epífita y generalmente se le encuentra en selvas tropicales caducifolias con palmas los 1000 y 1500 m. Florece entre abril y julio.

Relaciones filogenéticas: La información filogenética disponible para esta especie es escasa y sugiere que *Encyclia contrerasii* es la especie hermana de *E. pollardiana* y miembro

del complejo *Encyclia meliosma* (capítulo IV, Figura IV.5). Para más detalles consultar la ficha de *Encyclia pollardiana* (p. 213).

Evaluación del estado conservación: Datos insuficientes (D.D.). Según González-Tamayo (1997) la población tipo crece en un lugar poco perturbado, no apto para la agricultura o la explotación forestal y no está siendo colectada para venta o cultivo.

Ilustraciones publicadas: González-Tamayo (1997).

Etimología: El epíteto "contrerasii" honra a Ignacio Contreras V., quien colectó los especímenes.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: González-Tamayo (1997).

Material revisado: MÉXICO. **Colima:** Mpio. Minititlán, camino que va a El Terrero por la ruta de campo 4, 31/V/2000, *I. Contreras s. n.* (IBUG). **Jalisco:** Mpio. Tamazula, Vistahermosa, Hacienda Santa Cruz del Cortijo, 25/V/1980, *E. Hágsater 5290* (AMO).

***Encyclia diota* (Lindl.) Schltr.**, Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(2): 472. 1918. *Epidendrum diotum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 29: Misc. 65. 1843. TIPO: GUATEMALA. *S. loc.*, *K. T. Hartweg* (K-L, holotipo). Figura VII.14.

Hierba epífita o litófito, 30 cm alto sin la inflorescencia; hasta 100 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 3.2–6.0 × 1.5–2.6 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 1(–2) hojas, cuando jóvenes verdes, teñidos de café púrpura, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer. **Hojas** 10–28 × 1.0–2.5 cm, linear-oblongas hasta oblongo-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro hasta teñidas de morado, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencias** 37–90 cm de largo, terminal, erecta, racemosa o paniculada, cuando paniculada con 1–4 ramas de 2–10 cm largo, cada rama con 2–10 flores; globalmente con ca. 6–50 flores; ca. 25–50 % de la inflorescencia corresponde al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, cubierto con vainas tubulares, adpresas, de 0.5–2.1 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.2–0.5 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.5–3.0 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto carnosos-coriáceos; sépalos y pétalos café hasta ocre, a

veces con puntos color púrpura o carmesí; labelo amarillo con líneas carmesí, el lóbulo central con 3 quillas bien desarrolladas que llegan hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua; lóbulos laterales con rayas púrpura que se extienden casi hasta el ápice, lóbulos laterales libres del lóbulo central; callo color crema con manchas rojizas; columna blanca con manchas verdes y púrpura; sépalos similares, oblanceolados, generalmente agudos y con pequeñas verrugas hacia el ápice en la cara abaxial, los laterales ligeramente oblicuos; sépalo dorsal 1.1–1.70 × 0.6–0.8 cm; sépalos laterales 1.1–1.7 × 0.6–0.8 cm; pétalos 1.0–1.50 × (0.6–)0.8–1.0 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.3–0.4 × 0.2–0.3 cm, generalmente subagudos o algo cuadrangulares. **Labelo** 1.0–1.4 × 1.3–1.5 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.7 × 0.6–0.9 cm, ovado a subcordado o incluso transversalmente elíptico, cortamente acuminado; lóbulos laterales 0.8–1.1 cm largo, 0.3–0.5 cm de ancho en la porción media y 0.4–0.5 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, redondeados hacia el ápice, separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1 cm de ancho que llega hasta el callo; en posición natural los lóbulos laterales son reflexos hacia el ápice, flanquean a la columna; callo 0.50–0.55 × 0.22–0.28 cm subróbico, glabro en la base, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fovea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo, como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.6–0.8 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.20–0.25 × 0.20–0.25 cm, amarilla; polinios 4, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.21–0.25 × 0.17–0.21 cm, subcuadrada; rostelo 0.057–0.062 × 0.163–0.168 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.8–3.1 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.14).

Discusión: La circunscripción de *Encyclia diota* ha cambiado a lo largo del tiempo, pues en una época incluyó no sólo al concepto “típico” de *Encyclia diota*, sino también a otras especies, como lo que hoy se conoce como *E. atrorubens*, *E. insidiosa* y a *E. inopinata*. *Encyclia diota* y *E. insidiosa* pueden distinguirse, primero porque las plantas de *E. diota* tienen pseudobulbos generalmente 1-foliados, raro 2-foliados, contra 2 ó 3-foliados en las plantas de *E. insidiosa*. Las inflorescencias de *E. diota* tienden a ser racemosas, salvo en plantas muy robustas, en las que pueden ser paniculadas; contrario a lo que ocurre en *E. insidiosa*, donde las plantas suelen tener inflorescencias paniculadas, muy floríferas. Las flores entre estas especies son también muy diferentes, en *Encyclia diota* los segmentos florales son carnosos-coriáceos, muy anchos, con una uña proporcionalmente corta (entre el 26–30% de la longitud total del pétalo) y con verrugas en la cara externa de los sépalos, usualmente teñidos de ocre, raro de café; mientras que, las flores de *E. insidiosa* tienen a tener segmentos coriáceos, angostos, con una uña proporcionalmente más larga (entre el

32–36 % de la longitud total del pétalo), sin verrugas en la cara externa, usualmente son café oscuro o a veces café claro. El lóbulo central del labelo en *E. diota* tiende a ser ovado hasta transversalmente elíptico y generalmente, cuando se aplana el labelo, el lóbulo central no sobresale de los lóbulos laterales o lo hace en alrededor de 1/3 de su longitud; mientras que, en *E. insidiosa*, el lóbulo central tiende a ser desde ovado hasta orbicular o elíptico, muy raro transversalmente elíptico y el lóbulo central del labelo sobresale de los lóbulos lateral, generalmente, en al menos 1/2 de su longitud.

Entre las especies de *Encyclia*, es una de las más distintivas debido a sus flores color ocre, con segmentos muy carnosos y de raquis fractiflexo. El labelo es de color amarillo intenso rayado de carmesí, un carácter compartido con *Encyclia insidiosa* y *E. inopinata*. *Encyclia diota* es una especie del norte de Mesoamérica, fundamentalmente de Guatemala y México (Chiapas y Oaxaca), su especie hermana, *Encyclia insidiosa*, se encuentra en El Salvador, Honduras y el norte de Nicaragua. Para más detalles sobre las diferencias entre las especies del complejo *E. diota* puede consultar el capítulo VI.

Distribución y ecología: *Encyclia diota* se encuentra en los estados mexicanos de Chiapas y Oaxaca y en el norte de Guatemala (Figura VII.15), en bosques de encino achaparrados, selva baja caducifolia, bosques de pino-encino. Generalmente se le asocia con bosques secos. También se ha reportado en bosque mesófilo, entre los 800–1700 m. Usualmente crece como epífita, aunque se le ha reportado como litófito. Florece entre marzo y julio.

Relaciones filogenéticas: Los análisis disponibles indican que *Encyclia diota*, *Encyclia insidiosa* y *E. inopinata* están cercanamente relacionadas (capítulo III, Figuras III.3–III.4). A estas especies se les denomina el complejo *E. diota*. Este grupo, en conjunto con los complejos *E. candollei* y *E. hanburyi*, conforman el clado mesoamericano de las *Encyclia*. La relaciones del complejo *E. diota* son oscuras debido a que con marcadores nucleares se anidan en grupos centroamericanos, muy dispares morfológicamente (Figura III.3); mientras que, con marcadores de cloroplasto se anidan en el clado mesoamericano (Figura III.4). Es notable que este complejo comparte caracteres con los otros complejos del clado mesoamericano, como son el ovario pedicelado liso, ausencia de estelidios en la columna, entre otros. Debido a su posición inestable en los análisis filogenéticos existe la posibilidad de que este linaje tenga un origen híbrido (ver capítulo III); sin embargo, con las evidencias disponibles en este momento no es posible corroborarlo. Para más detalles sobre este complejo y complejos relacionados consultar los capítulos III y VI, así como las fichas de *Encyclia hanburyi* (p. 176) y *E. candollei* (p. 157).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia diota*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=42,251.01 km², basado en ejemplares de

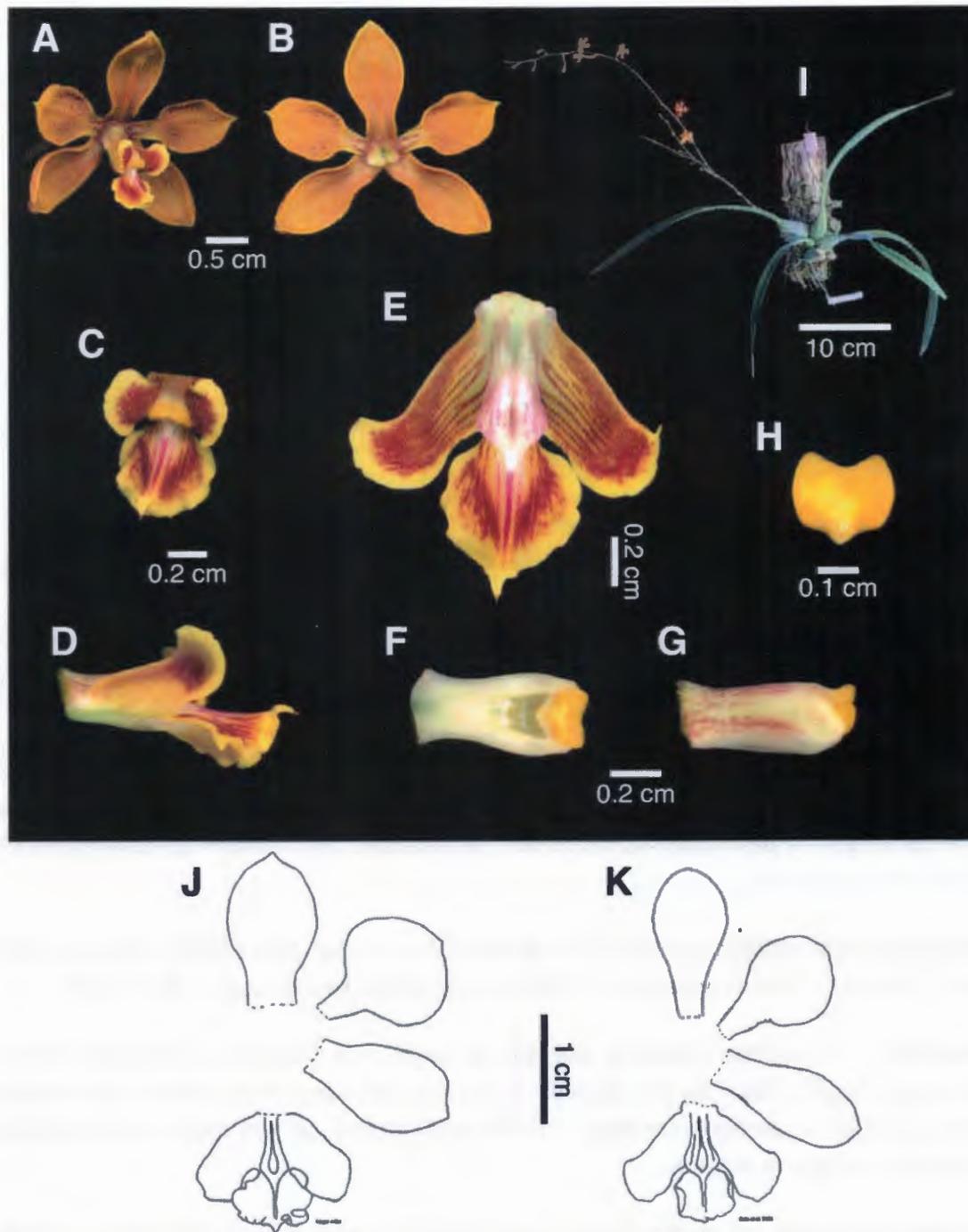


Figura VII.14. *Encyclia diota*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista frontal y lateral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista ventral y lateral. H, antera. I, planta. J–K, diagramas de la flor en los que se muestra parte de la variación de esta especie. A–I, basado en *Leopardi 337* (CICY); J, basado en *Nagel 4636* (AMO, MEXU); K, basado en *Soto et al. 3168* (AMO).

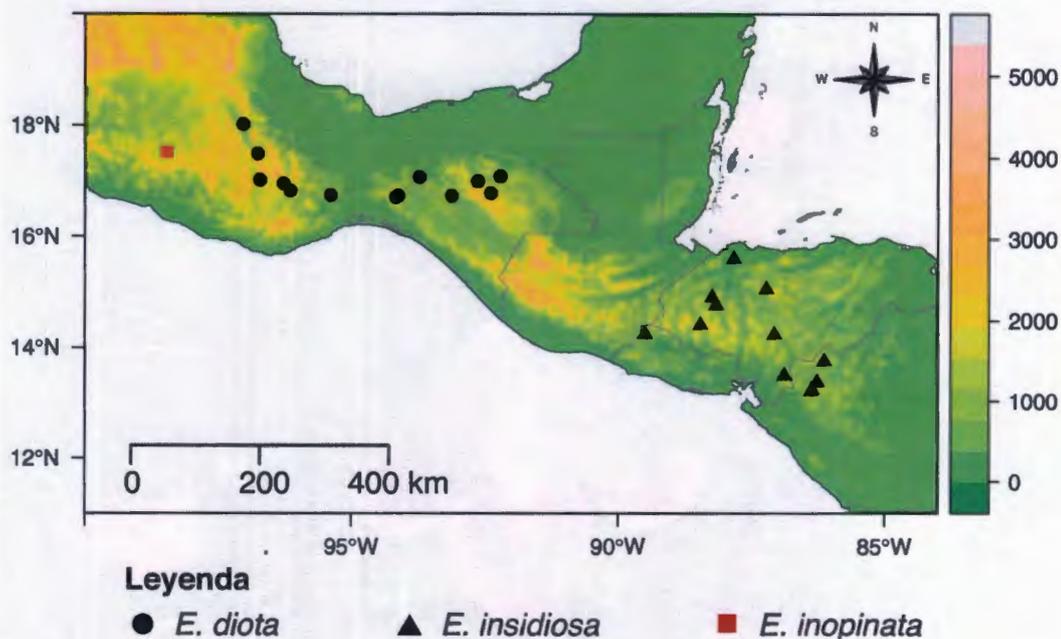


Figura VII.15. Distribución geográfica de las especies del complejo *Encyclia diota*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

México) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=30,000.00 km², basado en una celda de 50 km). Si bien esta especie actualmente no se encuentra en peligro, sería conveniente tenerla bajo observación porque los bosques que habita están disminuyendo por influencia antrópica.

Ilustraciones publicadas: Dressler y Pollard (1974: foto 67a), Soto (1990), Withner (1998: fig. 8-2, plate 57), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0269), Beutelspacher (2011: 52).

Etimología: Una posible traducción del latín al español de “diotum” es “con dos orejas”. Tal vez, para quien describió esta especie, los ápices patentes de los lóbulos laterales del labelo, quizá se le asemejaron a algo como las asas (orejas) de una vasija y de ahí podría haber seleccionado el nombre.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Lindley (1843); Schlechter (1918b); Dressler y Pollard (1974a); Soto (1990); Withner (1998); Soto-Arenas y Salazar (2004).

Material revisado: *S. loc.*, ex hort., 03/VI/1987, M. LeDoux y R. Stern 106 (MO). MÉXICO. *S. loc.*, ex hort., 20/VI/1934, E. Östlund 2305 (AMES, F). Chiapas: *S. loc.*, s. f., R. Oberg

90 (AMES); mts. south Tuxtla Gutiérrez, VI/1937, *O. Nagel* 4436 (AMO, MEXU); afueras del Rancho Tierra Blanca (a 3.2 km del km 34.5 de la carretera La Trinitaria-Montebello), cerca de la entrada al Parque, 25/IV/2000, *M. Soto* 9677 (AMO); Mpio. Comitán, Comitán, 13/IV/1949, *M. Carlson* 1986 (F); San Francisco Uninajab, *ex hort.*, 28/III/2010, *C. Leopardi et al.* 331B, 337 (CICY); mercado de Comitán, 01/V/2013, *ex hort.* *G. Carnevali* sub *C. Leopardi* 456; Mpio. Ocozocoautla, #190, 30 km., west of Tuxtla Gutiérrez, 09/II/1970, *G. Pollard* B-186a-61 (MEXU); Ocozocoautla-Villa Flores, km 30, Finca "Las Flores", 30/XII/1970, *E. Hágsater* 1266 (AMO); Mpio. Tzimol, 5 km al SW de Tzimol, 04/V/1988, *A. Reyes-García* 467 (MEXU); **Oaxaca:** Between San Carlos and San Bartolo, 21/IV/1895, *E. Nelson* 2565 (AMES, US); microondas, San Cristóbal, carretera Oaxaca-Tehuantepec, 12/VII/1987, *M. Soto et al.* 3168 (AMO); Mpio. Nejapa de Madero, microonda El Laurel, 03/II/1972, *G. Pollard* I-186a-67 (MEXU); carretera Oaxaca-Chiapas, km. 141 después de Camarones, 01/XII/1970, *E. Hágsater* 1214 (AMO); km. 141 Oaxaca-Tehuantepec, después de Camarones, 30/XII/1970, *E. Hágsater* 1731 (AMO); El Manguito, ca. de El Camarón, 13/III/2010, *G. Carnevali* sub *C. Leopardi* 336 (CICY); Mpio. San Miguel Chimalapa, lado S de Cerro Guayabitos, al NO de Benito Juárez, ca. 39 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 04/V/1985, *S. Maya* 1610 (MEXU); camino a Benito Juárez, zona OTE. 500 m antes del Portamonedas, 22/III/1997, *J. Rivera et al.* 328 (MEXU); arroyo Piedras Anchas, afluente del Río Portamonedas que desemboca ca. 6 km en línea recta al NE de Benito Juárez, aguas abajo del arrollo Chirimoyal, ca. 45 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 08/IV/1985, *S. Maya* 1484 (AMO); Mpio. San Pablo Villa de Mitla, km 25 del camino Mitla-Santa María Albarradas, 08/II/1987, *M. Soto y E. Greenwood* 3116 (AMO).

***Encyclia halbingeriana* Hágsater & Soto Arenas**, *Icon. Orchid.* 10: t. 1020. 2008. TIPO: MÉXICO. Michoacán: Mpio. Ario, Carretera MEX 120, 4.5 km de Dr. Miguel Silva-La Huacana, Río Guarimeo, 06/V/2007, *Miguel A. Soto* 11125 (AMOI, holotipo). Figura VII.16.

Hierba epífita, 35 cm alto sin la inflorescencia; hasta 110 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 3.8–9.0 × 1.2–2.8 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2 hojas, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 20–35 × 2.5–3.0 cm, linear-oblongas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial, a veces con una ligera infusión de morado hacia los márgenes del envés. **Inflorescencia** 50–110 cm largo, terminal, erecta, paniculada o racemosa, con 0–4 ramas de 4–6 cm largo, cada rama con 3–5 flores; globalmente con aproximadamente 5–16 flores; entre 27–40 %

de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.7–1.1 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.2–0.3 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.5–3.5 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos teñidos de café, verdes hacia la base; labelo morado pálido hasta verde pálido o verde amarillento en la base, con numerosas rayas púrpura a café, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales libres del lóbulo central, con nervios teñidos de café, esto se hace progresivamente más intenso a medida que se aleja del callo; callo morado, hirsuto; columna blanca, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados y la base; sépalos similares, oblanceolados, agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.4–1.7 × 0.4–0.6 cm, sépalos laterales 1.4–1.6 × 0.5–0.6 cm; pétalos 1.4–1.6 × 0.5–0.6 cm, linear-oblanceolados a oblanceolados, con una uña conspicua hacia la base de 0.6–0.9 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.2–1.3 × 0.9–1.2 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.7 × 0.7–0.8 cm, ovado, transversalmente subelíptico, agudo, en posición natural tiende a ser reduplicado; lóbulos laterales 0.7–0.8 cm de largo, 0.1–0.3 cm ancho en la porción media y 0.4–0.5 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, ligeramente falcados y truncados hacia el ápice, usualmente separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1 cm de ancho; en posición natural los lóbulos laterales tienden a ser patentes hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.5–0.6 × 0.32–0.38 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.7–0.8 × 0.33–0.35 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.19–0.20 × 0.14–0.15 cm, amarilla, subcuadrada; polinios 4, 0.09–0.11 × 0.05–0.06 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.19–0.22 × 0.18–0.19 cm, triangular; rostelo 0.05–0.06 × 0.10–0.11 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.6–2.5 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.16).

Discusión: *Encyclia halbingeriana* es afín a *Encyclia aenicta*. Las mayores diferencias entre estas especies son la coloración base del labelo (blanco en *E. aenicta* contra morado pálido en *E. halbingeriana*), el profuso rayado en color magenta o morado oscuro del labelo de *E. halbingeriana*, la forma del lóbulo central (redondeado contra ovado) y el tamaño relativo de las flores (ca. 3 vs. 2.8 cm) y las proporciones labelares son distintas (lóbulo central ca. 0.7 × 0.9 cm vs. 0.5 × 0.7; (compare Figuras VII.2 y VII.16). *Encyclia halbingeriana* es simpátrica con *E. huertae*, que se caracteriza por ser rupícola y por el lóbulo central parcialmente

fusionado con los lóbulos laterales.

Distribución y ecología: *Encyclia halbingeriana* es endémica de México. Se encuentra en Michoacán (Figura VII.3). Es epífita y generalmente se le encuentra en bosques de pinos (*Taxodium* Rich.) entre los 1000–1500 m. Florece entre marzo y junio.

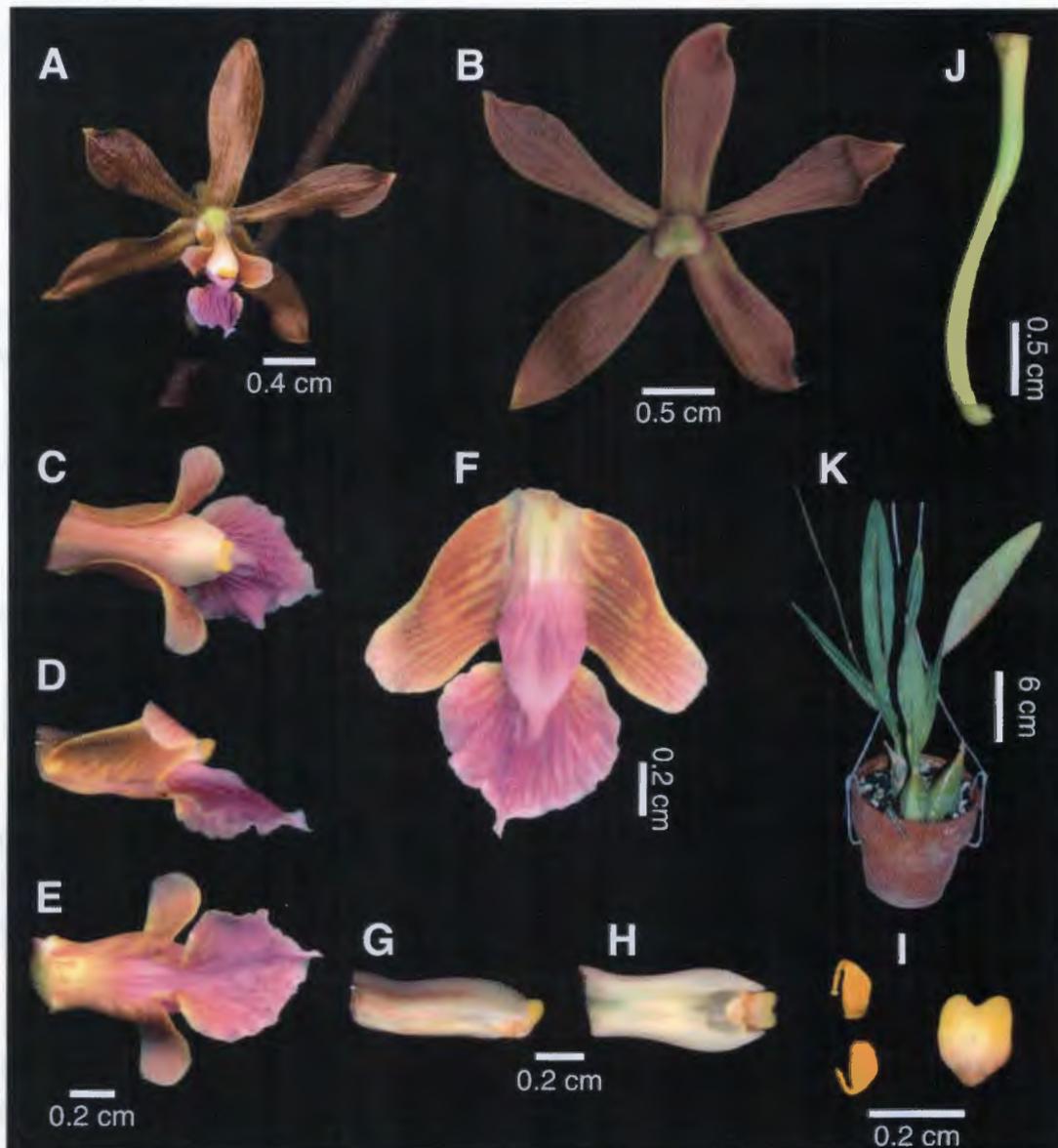


Figura VII.16. *Encyclia halbingeriana*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. Basado en M.A. Soto 11125 (AMO).

Relaciones filogenéticas: De acuerdo con los análisis filogenéticos del capítulo III, *Encyclia halbingeriana* está relacionada con *E. aenicta*, *E. huertae*, *E. meliosma*, *E. rzedowskiana* y *E. spatella*, especies que forman parte del complejo *Encyclia meliosma* (Figuras III.3–III.4, IV.6, V.1 A). La morfología floral de esta especie sugiere que tiene una relación cercana con *E. aenicta*. Sin embargo, los análisis filogenéticos apuntan a que forma parte de un grado en el también que están *E. rzedowskiana* y *E. meliosma* (Figura V.1 A). La posición filogenética de *E. halbingeriana* especie sugiere que la forma de su labelo es una reversión a la probable forma ancestral (lóbulos laterales del labelo desarrollados y separados del lóbulo central; ver capítulo V). Para más detalles puede consultar los capítulos III–V, así como las fichas de *E. aenicta* (p. 143) y *E. meliosma* (p. 205).

Evaluación del estado conservación: Peligro crítico (CR). *Encyclia halbingeriana*, tiene un área de distribución inferior a 100 km² (EOO=0.88 km²) y el área ocupada es inferior a los 500 km² (AOO=23.75 km², basado en una celda de 3.446 km). Hágsater y Soto-Arenas (2008) consideran que esta especie no está en peligro, sin embargo dado lo escaso de la información disponible (sólo 3 colecciones) en un área reducida, tal vez sería conveniente que estuviese bajo observación.

Ilustraciones publicadas: Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0255), Hágsater y Soto-Arenas (2008).

Etimología: El epíteto honra a Federico Halbinger Mosig, un orquideólogo mexicano autodidacta que hizo importantes aportaciones a la taxonomía de los géneros *Barkeria* Knowles & Westc., *Laelia* Lindl. y *Rhynchostele* Rchb. f., entre otros.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Hágsater y Soto-Arenas (2008).

Material revisado: MÉXICO. **Michoacán:** Mpio. Ario, near Ario de Rosales, s.f., *N. Bashor* 1924-A (AMO); Region of Ario de Rosales, 26/III/1936, *O. Nagel & J. Gonzáles* 4910 (AMO); Mpio. Ziracuarétiro, Uruapan-Patzcuaro Hwy, 8.5 km from Uruapan, 28/IV/1971, *G. Pollard* C-186a-60 (AMO, tajeta).

***Encyclia hanburyi* (Lindl.) Schltr.**, Orchideen 209. 1914. *Epidendrum hanburyi* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 30: Misc. 46. 1844. TIPO: MÉXICO. *S. loc.*, *R. Hanbury* (K-L, holotipo). Figuras VII.17–VII.19.

Hierba litófito, raro epífita, 25 cm alto sin la inflorescencia; hasta 100 cm ó más incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso, fibroso y quebradizo. **Pseudobulbos** agregados, 1.9–8.0 ×

1.0–4.6 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con (1–)2 hojas, cuando jóvenes verdes, teñidos de café púrpura, lisos y cubiertos con vainas papiráceas, que luego se desfibran hasta desaparecer. **Hojas** 5.1–24.3 × 1.0–2.3 cm, linear-oblongas hasta oblongo-liguladas, subagudas, coriáceas, rígidas o suaves, conduplicadas en la base, verde oscuro hasta teñidas de morado, con el nervio central marcado, principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 35–129 cm ó más de largo, terminal, erecta hasta arqueada, racemosa o paniculada, cuando paniculada con 1–6 ramas de 4–6 cm largo, cada rama con 4–6 flores; globalmente con ca. 7–25 flores; ca. 18–30(–40) % de la inflorescencia corresponde al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, verde o teñido de púrpura, cubierto con vainas tubulares, adpresas, de 0.3–1.7 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, papiráceas, triangulares, agudas hacia el ápice, de 0.1–0.4 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 3.3–3.9 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos chocolate; labelo fucsia, variando de rosado a morado, a veces fucsia pálido con o sin con líneas púrpura; lóbulo central con 1–3 quillas bien desarrolladas que llegan hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua, lóbulos laterales esfumados de café en la base, libres del lóbulo central; callo color morado; columna blanca esfumada de morado; sépalos similares, oblanceolados, generalmente agudos, aunque también pueden ser redondeados, los laterales ligeramente oblicuos; sépalo dorsal 1.7–2.1 × 0.5–0.9 cm; sépalos laterales 1.7–2.1 × 0.6–0.8 cm; pétalos 1.7–2.0 × 0.7–1.0 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de (0.3–)0.5–0.7 × 0.1–0.2 cm, agudos hasta subagudos. **Labelo** 1.7–2.0 × 2.0–2.5 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.96–1.20 × 1.2–1.8 cm, ovado a subcordado, a veces transversalmente elíptico hasta suborbicular, emarginado o acuminado; lóbulos laterales 1.1–1.3 largo, 0.45–0.65 cm de ancho en la porción media y 0.5–0.6 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, redondeados hacia el ápice, separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1–0.2 cm de ancho que llega hasta el callo; en posición natural los lóbulos laterales son porrectos y flanquean a la columna; callo 0.65–0.79 × 0.25–0.33 cm, subróbico, hirsuto en la base, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fovea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.9–1.0 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, recta o frecuentemente con un doblez antes de su parte media, contorno ventral oblongo, sin estelidios; antera 0.20–0.27 × 0.18–0.24 cm, amarilla; polinios 4, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.23–0.40 × 0.22–0.26 cm, subcuadrada; rostelo 0.05–0.06 × 0.14–0.20 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.8–3.0 cm largo, cilíndrico, liso (Figuras VII.17–VII.19).

Discusión: *Encyclia hanburyi* no ha sufrido cambios desde su descripción bajo *Epidendrum*

por Lindley (1844). En todo su rango de distribución es variable. En áreas secas del Istmo de Tehuantepec esta especie suele tener plantas pequeñas y compactas, con hojas rígidas e inflorescencias cortas y siempre racemosas, con pocas flores agrupadas en la parte apical. En bosques de Chiapas, Guerrero (México) y Guatemala, es frecuente que las plantas sean robustas, con hojas largas y suaves, inflorescencias largas y ramificadas y con flores laxamente distribuidas en ésta. Es posible que estas diferencias reflejen un proceso de especiación incipiente. Un carácter interesante de *Encyclia hanburyi*, visto sólo en poblaciones del Istmo de Tehuantepec, es que las plantas pueden a empezar a florecer cuando tienen tallas que corresponderían con una plántula y suelen crecer en lugares expuestos, algunos de los cuales sufren incendios anuales. Esta especie se extiende desde el México (Chiapas, Guerrero, Oaxaca) hasta Nicaragua.

Encyclia hanburyi ha sido confundida con *Encyclia atrorubens*, que crece en Guerrero (México); sin embargo, a parte de que son filogenéticamente distantes y además son fáciles de distinguir porque *E. atrorubens* tiene hojas erguidas, abaxialmente teñidas de morado en la cara abaxial, los pseudobulbos también están teñidos de morado. Por otro lado, el labelo de *E. atrorubens* tiene el lóbulo central muy pequeño, de hecho no sobrepasa en longitud a los lóbulos laterales; a diferencia de *E. hanburyi*, que tiene el lóbulo central de labelo de tamaño considerable. En el sur de Guatemala, Honduras, El Salvador y el norte de Nicaragua hay indicios de una entidad similar a *Encyclia hanburyi*, sin embargo el material disponible al momento de realizar este trabajo no es suficiente para llegar a conclusiones robustas.

Distribución y ecología: *Encyclia hanburyi* se encuentra desde México (Chiapas, Oaxaca y sur de Guerrero; VII.11) hasta Nicaragua, en matorrales xerófilos, bosques de encino, selva baja caducifolia, bosques de pino y pino-roble, entre los 700–1700 m, aunque en el Istmo de Tehuantepec se le encuentra entre los 20–500 m. Generalmente crece como litófita, aunque también se le ha reportado como epífita. Florece entre marzo y julio.

Relaciones filogenéticas: Según los análisis filogenéticos del capítulo III (Figuras III.3–III.4), *Encyclia hanburyi* está cercanamente relacionada con *E. chiapasensis* y *E. selligera*, por lo que se ha sugerido que en conjunto forman el complejo *E. hanburyi* (capítulo III). Este complejo, tiene como grupos hermanos a los complejos *E. diota* y *E. candollei*. A este linaje se le denomina clado mesoamericano de *Encyclia* (ver capítulo III; Figura III.3). Se ha propuesto que *E. hanburyi* es una especie que tiene facilidad para formar híbridos con otras especies con las que comparte porciones de su área de distribución, tales como *Encyclia ceratistes*, *E. selligera*, *E. nizanburiensis*, entre otras (v.g., *Encyclia x nizanburyi*; Pérez-García y Hágsater, 2012); por lo que quizá allí este parte de la explicación de la amplia variación floral y vegetativa de esta especie. Para más detalles puede consultar el capítulo III y las fichas de *E. chiapasensis* (p. 162) y *Encyclia selligera* (p. 219).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia hanburyi*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=69,198.00 km², basado en ejemplares de México) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=25,000.00 km², basado en una celda de 50 km). Si bien esta especie actualmente no se encuentra en peligro, sería

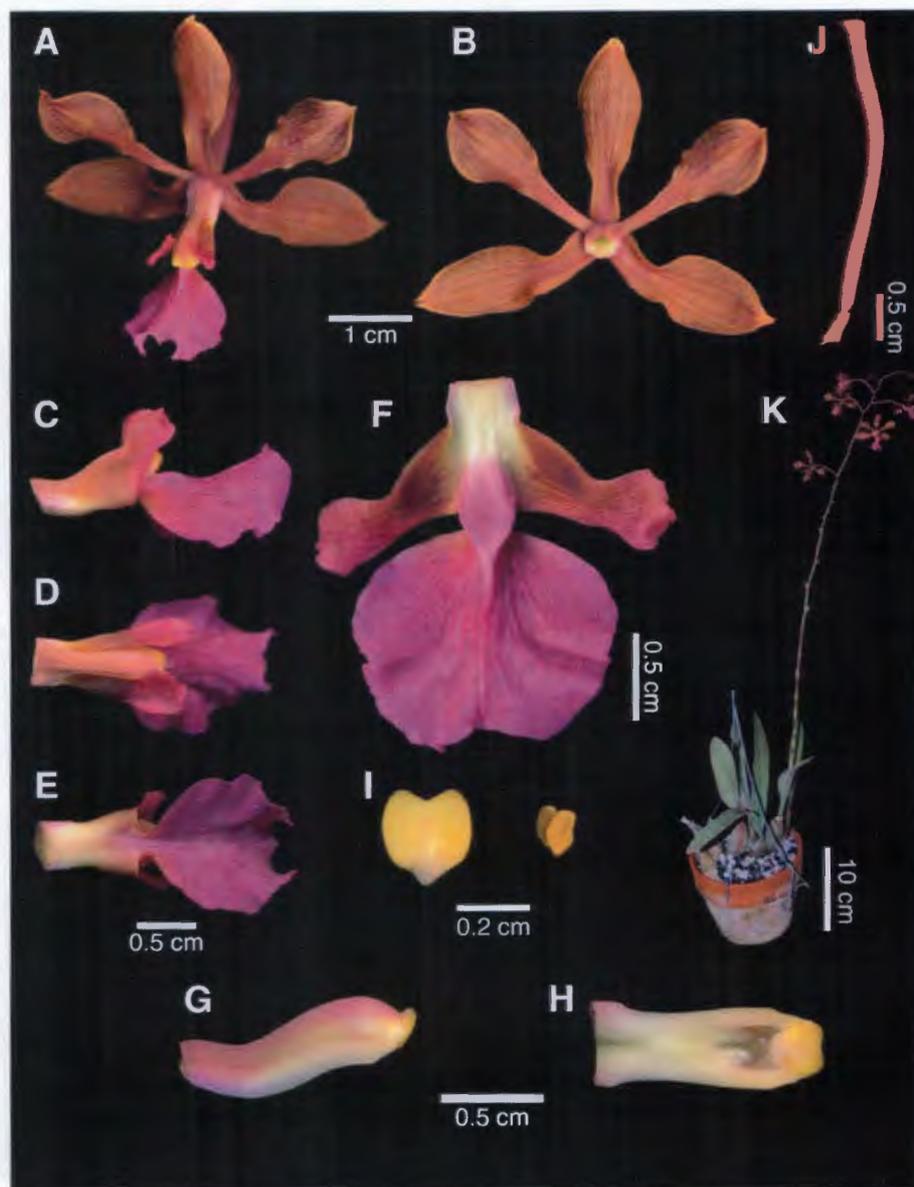


Figura VII.17. *Encyclia hanburyi*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas lateral, dorsal y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinario. J, ovario pedicelado. K, planta. A–K, basado en G. Carnevali 6820 (CICY).

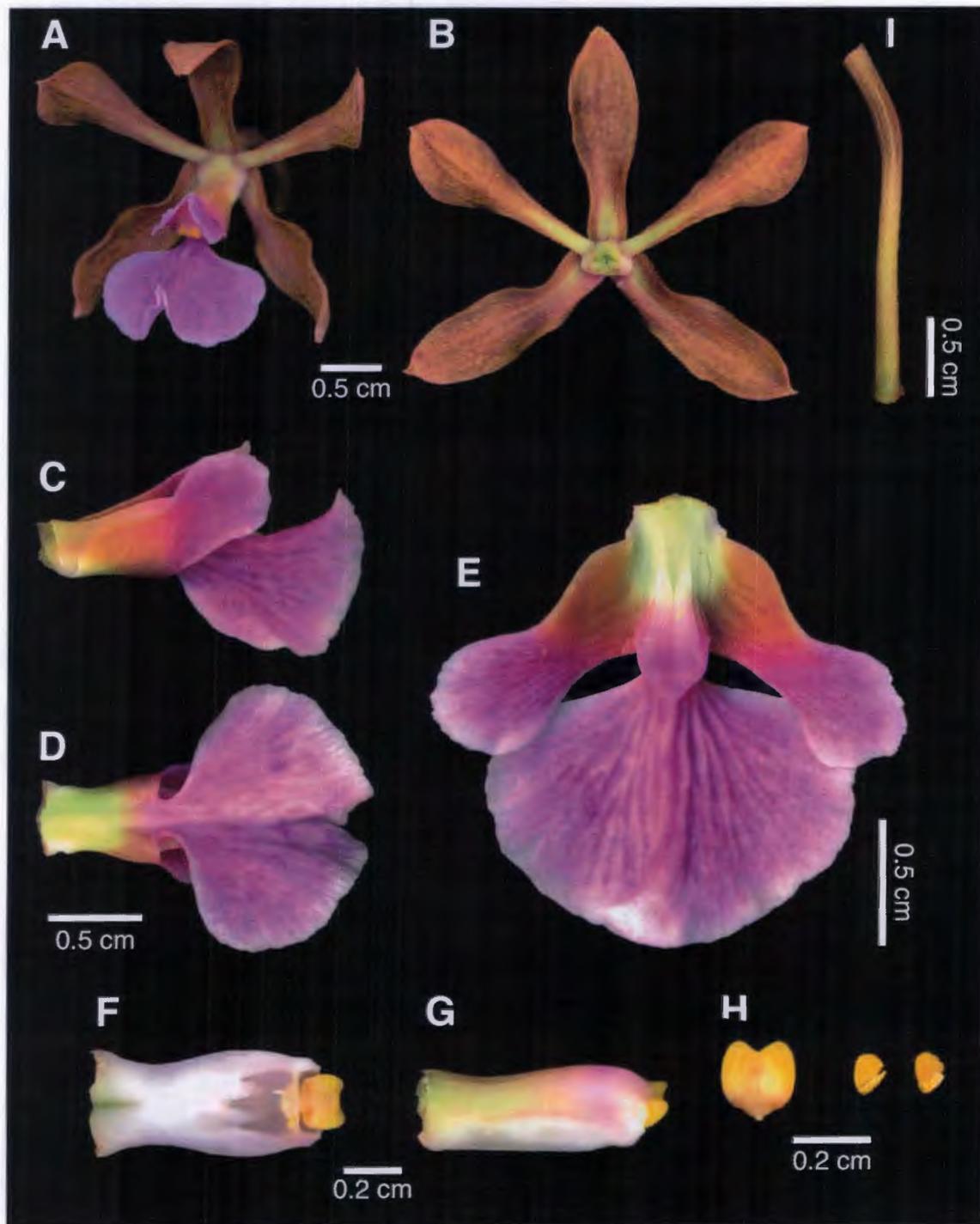


Figura VII.18. Parte de la variación floral de *Encyclia hanburyi*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vistas lateral y ventral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista ventral y lateral. H, antera y polinario. I, ovario pedicelado. A–I, basado en *C. Leopardi* 412 (CICY).

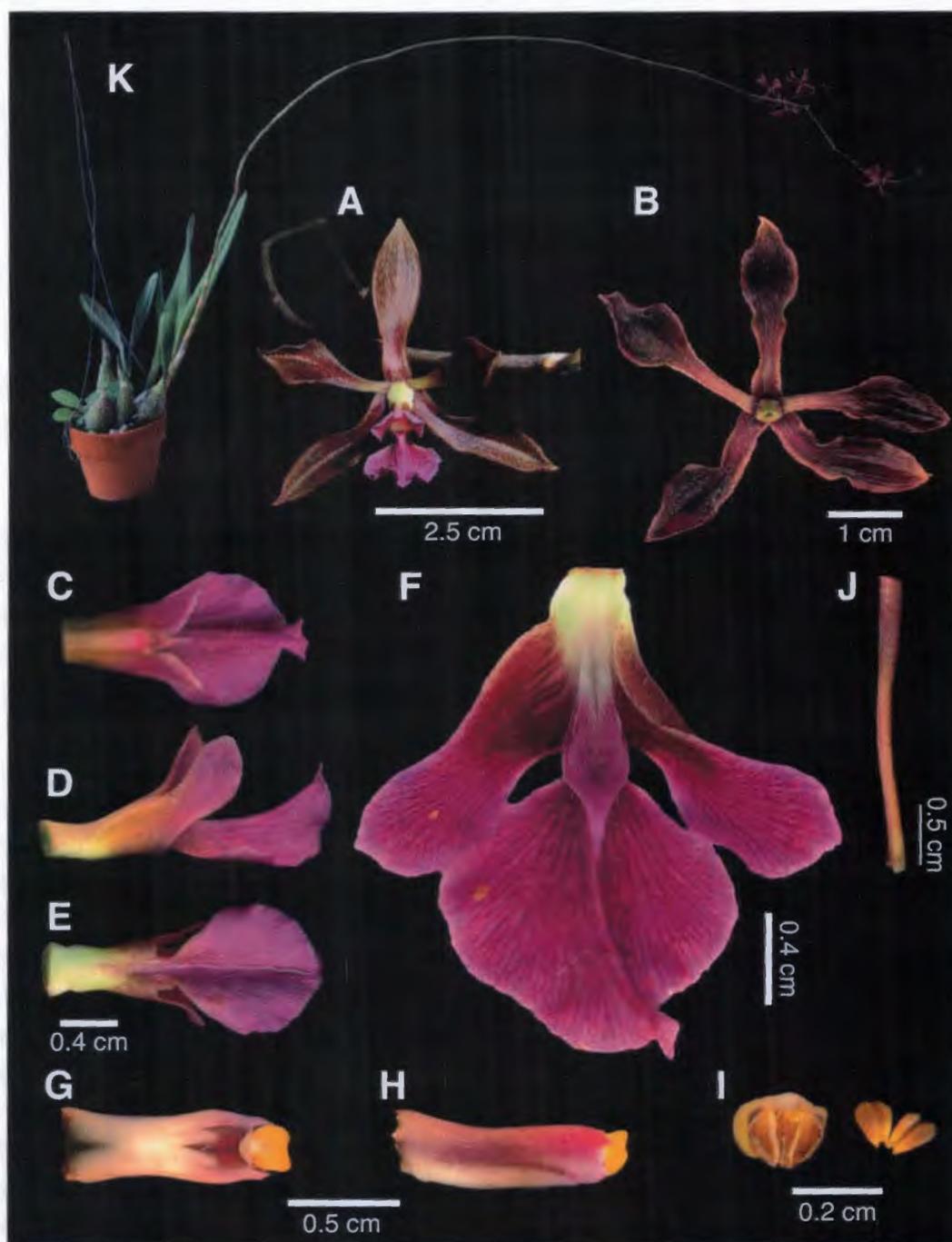


Figura VII.19. Parte de la variación floral de *Encyclia hanburyi*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinario. J, ovario pedicelado. K, planta. A–K, basado en G. Carnevali & C. Leopardi 7464 (CICY).

conveniente tenerla bajo observación porque los bosques que habita están disminuyendo por influencia antrópica.

Ilustraciones publicadas: Regel (1863), Dressler y Pollard (1974a: foto 60), Dix y Dix (1979: 65), Withner (1998: fig. 8-2), Soto (2002b), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0273), Beutelspacher (2011: 53), Pérez-García y Hágater (2012: fig. 3A, 4A).

Etimología: Este nombre honra a Robert Hanbury, Esq. de Stamford Hill, U.K, quien presentó la planta a John Lindley para su identificación.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Lindley (1844); Schlechter (1914); Dressler y Pollard (1974a); Dix y Dix (1979); Withner (1998); Soto (2002b); Dressler (2004); Pérez-García y Hágater (2012).

Material revisado: HONDURAS. **Comayagua:** Quebrada a lo largo de la carretera Villa San Antonio de Flores, 18/IV/1957, *A. Molina 8280* (NY); cerro de La Cruz, 3 km N y 7 km W de Zambrano, 30/IV/1992, *C. Nelson & R. Andino 13560* (AMES). **Intibucá:** Quebrada Lejarsia between km 9-11, on road La Esperanza-Marcala, 21/III/1969, *A. Molina & A. Molina 24285* (F, MO); 8 km west of La Esperanza, 09/VI/1981, *W. Plowden 68* (AMES). **El Paraíso:** Mpio. Guinopé, just N of Mansaragua, along road between El Zamorano and Morolica, 16/VI/1994, *G. Davidse et al. 35026* (MO). MÉXICO. **Chiapas:** *S. loc.*, 18/V/1931, *E. Östlund 2283* (AMES, AMO, US); *s. loc.*, 23/IV/1935, *E. Östlund 4670* (AMO); km 12.4 del camino Las Margaritas-Cruz del Rosario, terrenos del Ejido Chiapas, 23/IV/2000, *M. Soto et al. 9558* (AMO); Mpio. Comitán, finca San Pedro, 16/VI/1936, *O. Nagel y E. Monzón 5897, 5898* (AMO, US); mercado de Comitán, 28/III/2012, *ex hort. G. Carnevali sub C. Leopardi 445, 455*; Mpio. Las Margaritas, km 12.4 del camino Las Margaritas-Cruz del Rosario, terrenos del Ejido Chiapas, 23/IV/2000, *M. Soto 9781* (AMO); km 13.2 de camino Las Margaritas-Cruz del Rosario, terrenos del Ejido Chiapas, 29/III/1997, *M. Soto 8154* (AMO). **Guerrero:** mountains near Taxco, 14/VI/1934, *O. Nagel 7300* (AMES); "Ojo de Agua" near Mochitán, east of Chilpancingo, 21/V/1934, *J. Gonzáles & O. Nagel 2284* (AMES, MO, F, US); Mpio. Alcozauca de Guerrero, Alcozauca de Guerrero, 02/VII/2003, *M. Soto sub. G. Carnevali 6820* (CICY). **Oaxaca:** *S. loc.*, IV/1971, *E. Hágater 1695* (AMO). Oaxaca, 18/05/1937, *O. Nagel 6503* (AMO, US) Southern Oaxaca, s. f., *R. Oberg g-86* (USF); Mpio. Asunción de Ixtaltepec, cerro de la "Piedra Azul", a 1.0 km en línea recta al NE de Nizanda, 31/IV/1996, *E. Pérez-García 1130* (MO); 07/IV/1998, *E. Pérez-García & B. Reyes 1443* (MEXU); A 3.65 km en línea recta al NO de Nizanda, 04/II/1996, *E. Pérez-García & B. Reyes 980* (MEXU); Mpio. Cd. Ixtepec, A 3.250 km en línea recta al NO de Nizanda, 02/VI/1996, *E. Pérez-García 1168* (MEXU); Mpio. Nejapa de Madero, carretera Oaxaca-Tehuantepec, ca. km 144 por el camino

que sube a la microonda San Cristóbal, 12/VII/1987, *R. Jiménez et al.* 695 (AMO); microonda San Cristóbal, carretera Oaxaca-Tehuantepec, km 144, cerca de Portillo de Nejapa, 1999, *M. Sofo & E. Pérez* 8909 (AMO); microondas San Cristóbal, km 144 de la carretera Oaxaca-Tehuantepec, 16/VII/1991, *M. Soto & E. Pérez* 6251 (AMO); ca. de El Camarón, 10/III/2011, *J. Parra ex hort.* sub *C. Leopardi* 412 (CICY); Mpio. San Juan Atepec, 8 km de San Juan Atepec-Abejones, por la terracería, en el puente Río Grande, 18/IV/2002, *R. Medina* 1047 (MEXU); Mpio. Santiago de Yosondúa, ca. 4 km después de Santiago de Yosondúa por la vía a Yerba Santa, unos 100-150 m al SW de las cascadas de Yosondúa, 17/XI/2009, *G. Carnevali & C. Leopardi* 7464 (CICY); Mpio. Santo Domingo Tomaltepec, km 154.5 Tehuacán-Oaxaca, abajo de Tomaltepec, 01/VI/1981, *E. Hágsater* 6857 (AMO). **Guerro:** *Ex hort.* G. Carnevali, 23/VI/2011, *C. Leopardi* 435 (CICY). **NICARAGUA. Jinotega:** Vicinity of Jinotega, 19/VI/1947, *P. Standley* 9596 (F).

***Encyclia huertae* Soto Arenas & R. Jiménez**, *Icon. Orchid.* 5-6: t. 560. 2003. TIPO: MÉXICO. **Michoacán:** Km 45 de la carretera Pátzcuaro-Uruapan, 01/VIII/1987, *M. Soto & M. Hernández* 1434 (AMOI, holotipo). Figura VII.20.

Hierba rupícola, 35 cm alto sin la inflorescencia; hasta 135 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.7–7.0 × 1.1–3.6 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2 hojas, cuando jóvenes, verdes a veces ligeramente teñidos de morado, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 10–32 × 1.0–3.9 cm, linear-oblongas hasta subelípticas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 18–130 cm largo, terminal, erecta, paniculada o racemosa, con 0–7 ramas de 8–24 cm largo, cada rama con 4–9 flores; globalmente con ca. 3–35(–53) flores; entre 30–59 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, aunque puede ser verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.4–1.1 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.2–0.3 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 3.0–4.0 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos teñidos de ocre a café, verdes hacia la base, nervios delineados de café, márgenes angostamente delineados de color verde claro; labelo blanco hasta verde pálido en la base y lóbulos laterales, con o sin nervios ligeramente teñidos o con puntos magenta, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales parcialmente fusionados con el lóbulo central, con nervios teñidos de café, esto

se hace progresivamente más intenso a medida que se alejan del callo; callo blanco, ligeramente teñido de morado, hirsuto; columna verde hacia la base y gradualmente se hace blanca hacia el ápice, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados; sépalos similares, oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.5–2.0 × 0.4–0.7 cm, sépalos laterales 1.5–2.0 × 0.3–0.4 cm; pétalos 1.5–2.0 × 0.4–0.9 cm, oblanceolados a espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.4–1.0 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.1–1.8 × 1.1–2.1 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.6–1.1 × 0.8–1.2 cm, ovado, transversalmente subelíptico, redondeado; lóbulos laterales 0.2–0.7 cm de largo, 0.1–0.4 cm ancho en la porción media y 0.3–0.8 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, truncados y ligeramente emarginados hacia el ápice, parcialmente fusionados con el lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son patentes hasta recurvados hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.9–1.0 × 0.60–0.64 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.7–0.9 × 0.33–0.35 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.20–0.21 × 0.20–0.21 cm, amarillo pálida, subcuadrada; polinios 4, 0.08–0.09 × 0.06–0.07 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.22–0.25 × 0.21–0.23 cm, cordada; rostelo 0.05–0.07 × 0.11–0.13 cm perpendicular, sem.circular; ovario pedicelado 1.5–2.8 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.20).

Discusión: *Encyclia huertae* es una de las especies de más amplia distribución en la vertiente del Océano Pacífico de México. Esta especie, aunque morfológicamente muy clara, puede confundirse con facilidad con *Encyclia spatella*, con quien es simpátrica en algunas partes del área de distribución. Las diferencias entre estas especies son pocas, las más importantes son que *E. huertae* es usualmente rupícola, mientras que *E. spatella* es epífita. Otras tienen que ver con la forma del labelo, tendencias que son descritas en la Figura VII.21.

Se ha reportado que *Encyclia huertae* puede formar híbridos naturales con otras especies, como *Encyclia meliosma* y *E. spatella* (vg. Soto y Jiménez, 2002). Algunos de los especímenes revisados (*H. Gentry & C. Gilly 10631 l. Aguirre-Olavarrieta & M. Soto 1487*) podrían ser híbridos de *E. huertae* con *E. aenicta*.

Distribución y ecología: *Encyclia huertae* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Jalisco, Michoacán, Morelos y Sinaloa (Figura VII.22). Es rupícola y generalmente

se le encuentra en bosques de pino-encino entre los 800 y 1800 m. Florece entre abril y junio.

Relaciones filogenéticas: De acuerdo con los análisis filogenéticos de los capítulos III–V, *Encyclia huertae* está relacionada con *E. halbingeriana*, *E. aenicta*, *E. meliosma*, *E. zedowskiana* y *E. spatella*. Estas especies forman parte del complejo *E. meliosma*. La evidencia morfológica y biogeográfica sugiere que ésta es la especie hermana de *Encyclia spatella*, sin embargo los análisis filogenéticos ni sustentan, ni rechazan la hipótesis, como muestran

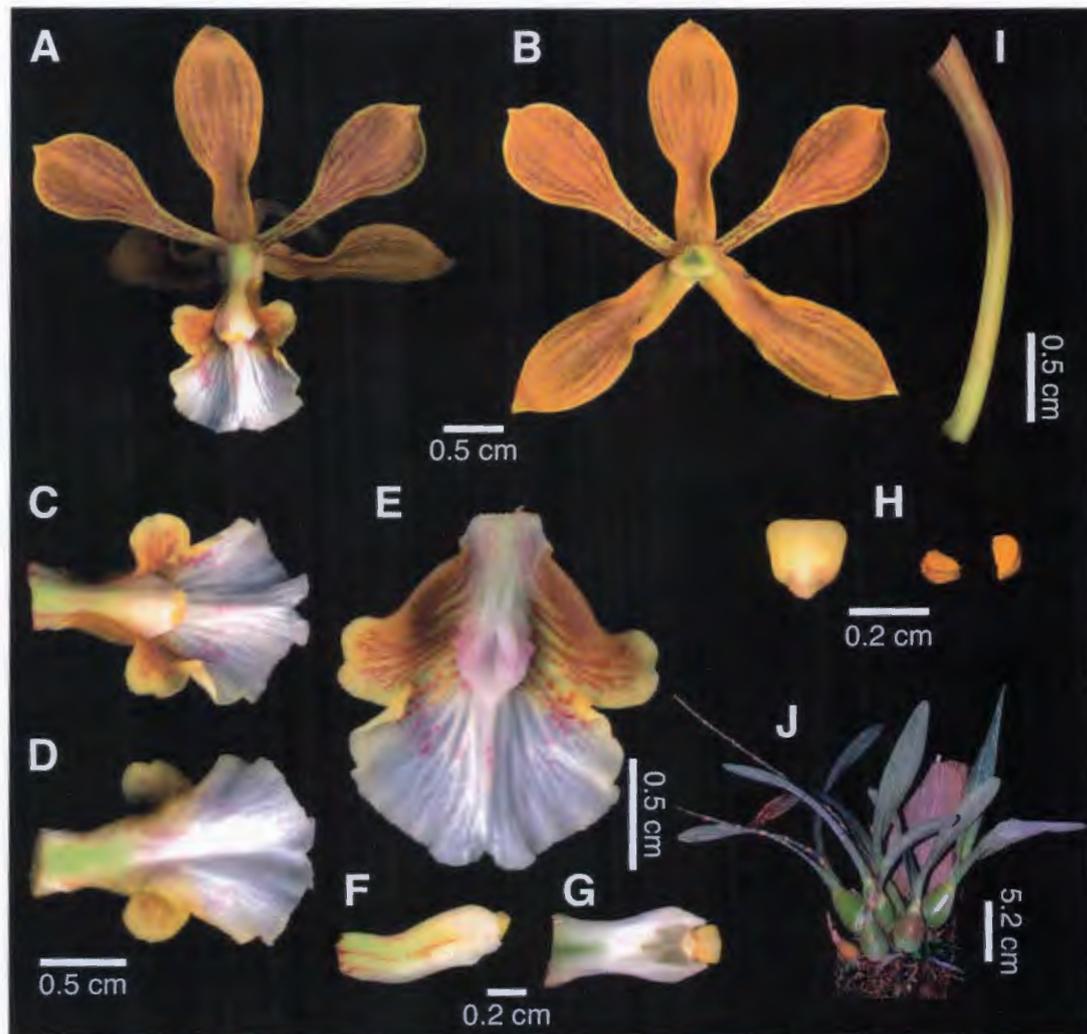


Figura VII.20. *Encyclia huertae*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista dorsal y ventral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista lateral y ventral. H, polinios y antera. I, ovario pedicelado. J, planta. Basado en C. Leopardi & Carnevali 430 (CICY).

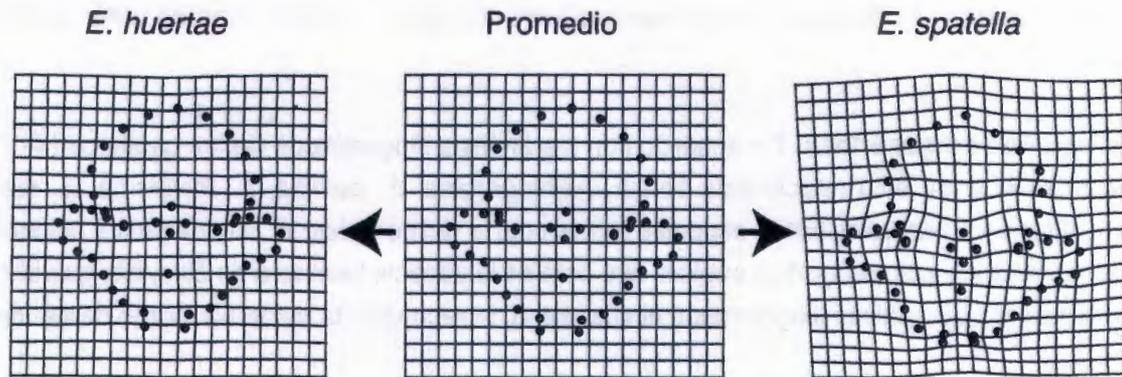


Figura VII.21. Comparación morfométrica (rejilla de deformación) entre el labelo de *Encyclia huertae* y *E. spatella*. En el centro se muestra la forma promedio de todos los especímenes este par de especies; mientras, que a cada lado se muestra la forma promedio de cada especie. Observe los cambios en la forma del lóbulo central del labelo entre *E. huertae* y *E. spatella*.

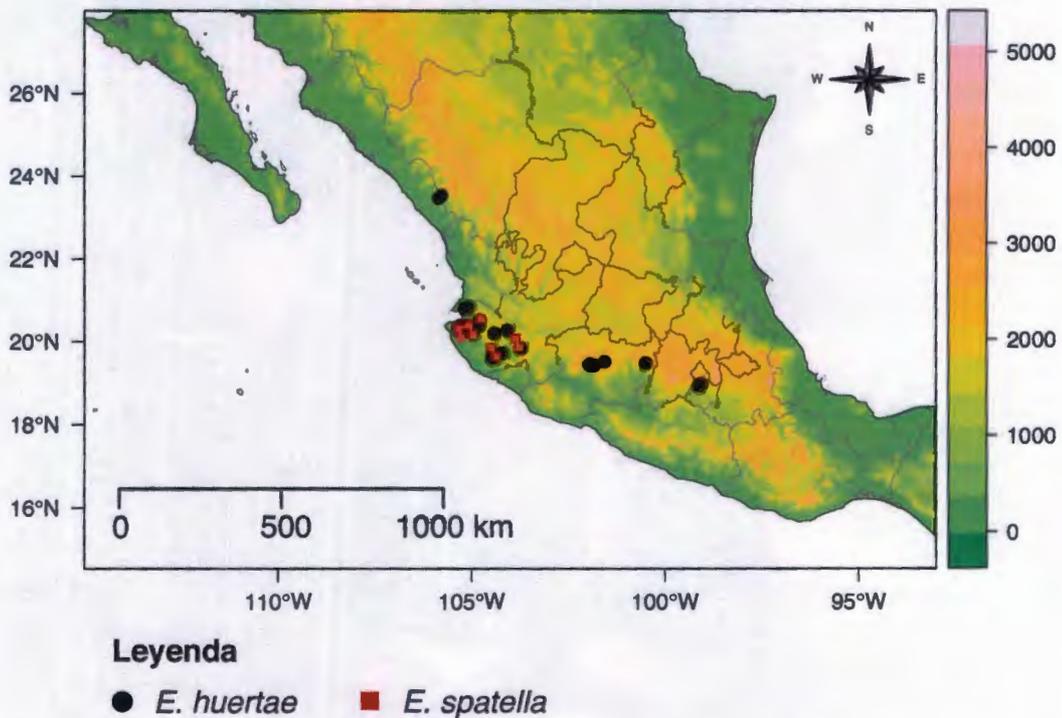


Figura VII.22. Distribución geográfica de *Encyclia huertae* y *E. spatella*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

las Figuras III.3–III.4, IV.6, V.1. Es posible que la facilidad que tiene esta especie para formar híbridos naturales oscurezca sus relaciones filogenéticas. Considerando los resultados del capítulo V, esta especie forma parte de un linaje que está en un proceso de diversificación intenso, como sugieren la alta tasa de diversificación y su baja tasa de extinción relativa (ver capítulo V). Es posible que esta alta tasa de diversificación esté asociada con la exploración de lugares novedosos del morfoespacio, tal y como sugieren las figuras V.1 y Anexo 14. Para más detalles puede consultar los capítulos III–V, así como las fichas de *Encyclia aenicta* (p. 143) y *E. meliosma* (p. 205).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia huertae*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=137,669.47 km²) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=35,000.00 km², basado en una celda de 50 km).

Ilustraciones publicadas: Withner (1998: plate 74, como *E. spatella*), Soto y Jiménez (2002), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0254).

Etimología: El epíteto está dedicado a Elelli Huerta Ocampo, una ecóloga y aficionada a las orquídeas.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Soto y Jiménez (2002), Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. *S. loc.*, 03/VI/1984, *E. LeDoux & R. Stern 107* (MO). Jalisco: Mpio. Autlán de Navarro, lower S-facing slope of “cerro Alto Las Yegua” 0.5-1 km NW of Rincon de Manantlán, 13 km of El Chante, 11/II/1980, *H. Iltis, et al. 2563* (MEXU, XAL); camino que va de la carretera de Barra de Navidad - Puerto Vallarta a Cuale, 06/V/1986, *M. Soto & G. Salazar 2312* (AMO); Mpio. Cabo Corrientes, El Tuito-Cuale, 10/VI/1979, *E. Hágsater 4027* (AMO); ca. de “El Tuito”, km 35 de la carretera Puerto Vallarta - Barra de Navidad, 06/V/1986, *M. Soto & G. Salazar 2304* (AMO); km 170 carretera Puerto Vallarta-El Tuito, 02/IV/1988, *A. Flores-Castorena et al. 633* (UAMIZ); km 2.6 de la brecha hacia la izquierda que sale del km 9.8 del camino El Tuito - Cuale, 27/VI/1998, *M. Soto & E. Huerta 8628, 8630, 8636* (AMO); cerca de Cuautla, entre Autlán y Talpa, 13/VII/1988, *G. Salazar 3571* (AMO); Mpio. Casimiro Castillo, wooded slopes south of the road above pass 10 miles south Autlán toward La Resolana, 30/VI/1949, *R. Wilbur & C. Wilbur 1444* (F); Mpio. Mascota, Mascota, 03/VI/1987, *G. Salazar & M. Soto 3215* (AMO); cerro de la Barranca, 13/V/1972, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. Puerto Vallarta, La Palma, 06/IX/1892, *M. Jones 464* (US); cercanías de los Llanitos, 02/V/1976, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. Talpa de Allende, entre Cuale y El Palmillar, 02/V/1974, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); camino a La Mina del Cuale, 20 km al S de la desviación de la carretera Puerto Vallarta-Barra de Navidad,

30/V/1985, *E. Lott 2529* (MEXU, XAL); mine road to Cuale, 14/IX/1987, *N. Warford & Amezcua s.n.* (AMO); cercanías de Talpa, por el camino hacia Cuale, 16/V/1988, *M. Soto 2510* (AMO); Rancho Guayabitos, frente al cerro Noda, 22/IV/2002, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Mpio. Tapalpa, 19 km al SO de la desviación a Lagunillas de la carr. Tapala-Guadalajara. Rancho abandonado ca. de El Salto, Río Jiquilapan, 28/VI/1981, *E. Lott & J. Magallanes 379* (MEXU, FLAS); Mpio. Tecolotlán, de Tecolotlán a la Ciénaga a mano derecha de la cascada de la Cruz de Betania, 26/IV/2001, *I. Contreras s.n.* (IBUG). **Michoacán:** Mpio. Jungapeo, 600 m. al sur del balneario Agua Blanca, 17/VI/1984, *A. Espejo 989* (UAMIZ); Mpio. Uruapan, Pedregal de Corú, 14/V/2005, *G. Salazar et al. 6852* (MEXU); cerca de 9 km al W de Uruapan, rumbo a Pátzcuaro, 14/IV/1995, *A. Espejo et al. 5220* (UAMIZ); ca. Uruapan, cultivada en Mérida (Yucatán) por *G. Carnevali*, 06/IV/2011, *C. Leopardi & Carnevali 430* (CICY); Mpio. Ziracuaretiro, Km 51.5, desviación terracería a Aristeo, 14/X/1985, *I. Aguirre-Olavarrieta & R. Triay 908* (AMO); 5 km al NE de San Andrés Coru, 16/V/1987, *H. Díaz-Barriga 3607* (AMO, MEXU, XAL); near Aristeo, km 53-55 Patzcuaro-Uruapan Hwy, 28/IV/1971, *E. Hágsater 952* (AMO). **Morelos:** Mpio. Tepoztlán, camino de San Andrés de la Cal a Acolapan, al NE de Cuernavaca, 23/VIII/1997, *R. Jiménez et al. 2173* (AMO); El Texcal, 03/V/1988, *A. Flores 641* (UAMIZ); Camino de herradura a Acolapan a partir de San Andrés de la Cal, ca. 1 km al S de San Andrés de la Cal, 23/VIII/1997, *A. Espejo & A. López-Ferrari 5921* (UAMIZ). **Sinaloa:** Limites Sinaloa-Durango, 07/X/1987, *I. Aguirre-Olavarrieta y M. Soto 1487* (AMO) Mpio. Concordia, 3-4 miles east of El Batel, along highway from Mazatlán to Durango, 16/VI/1951, *H. Gentry & C. Gilly 10631* (MEXU).

***Encyclia incumbens* (Lindl.) Mabb.**, Taxon 33(3): 442. 1984. *Epidendrum incumbens* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 26: Misc. 45. 1840. TIPO: GUATEMALA. *S. loc.*, 1839, *G. Skinner s.n.* (K-L, holotipo). Figuras VII.23 y VII.24.

Encyclia aromatica (Bateman) Schltr., Orchideen 208. 1914. *Epidendrum aromaticum* Bateman, Orchid. Mexico & Guatemala t. 10. 1838; non *Epidendrum aromaticum* (Sw.) J. Parm., Cat. Arbr. Parm. 29. 1818, *nom. illeg.* TIPO: GUATEMALA. *S. loc.*, 1843, *G. Skinner s.n.* (K-L, holotipo).

Epidendrum primuloides Angl. ex Stein, Orchideenb. 223. 1892, *in syn.*

Hierba epífita, 32 cm alto sin la inflorescencia; hasta 80 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.6–7.2 × 1.3–3.3 cm, cónicos hasta casi esféricos, apicalmente con (1–)2(–3) hojas, cuando jóvenes verdes y manchados de

púrpura, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer, al madurar pueden tener surcos longitudinales. **Hojas** 11.6–31.4 × 1.0–3.9 cm, linear-oblongas hasta subelípticas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro, a veces teñidas de púrpura, especialmente en el envés, nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 35–80 cm largo, terminal, erecta, paniculada, raro racemosa, usualmente con 0–8 ramas de 3.5–12.5 cm largo, cada rama con 4–16 flores; globalmente con ca. 20–140 flores o más, las flores están agregadas, lo que suele dar a la inflorescencia un aspecto compacto; ca. 35–60% de la inflorescencia corresponde al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, aunque puede ser verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, de 0.52–1.90 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.15–0.32 cm largo. **Flores** resupinadas, aromáticas en la mañana, vistosas, 2.8–3.2 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto membranáceos; sépalos y pétalos verde amarillento, a veces teñidos de café con los márgenes delineados con un color verde claro; labelo blanco hasta amarillo pálido, con rayas y puntos púrpura, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas, ligeramente verrugoso/papilosas, que llegan hasta cerca del ápice, de éstas la central es la más conspicua; lóbulos laterales con numerosos rayas púrpura que se extienden casi hasta el ápice, callo blanco un poco teñido de morado; columna verde manchada de púrpura en toda su longitud y especialmente en los flancos, las manchas van desde puntos hasta rayas; sépalos similares, subelípticos hasta oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos; sépalo dorsal 1.6–2.2 × 0.4–0.7 cm; sépalos laterales 1.5–2.1 × 0.4–0.7 cm; pétalos 1.4–1.9 × 0.5–0.8 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.3–0.7 × 0.1–0.2 cm. **Labelo** 1.1–1.6 × 0.9–1.4 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.8–1.0 × 0.9–1.1 cm, suborbicular hasta ovado, redondeado en el ápice; lóbulos laterales 0.65–1.00 cm largo, 0.1–0.3 cm de ancho en la porción media y 0.3–0.4 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblicuamente triangular-oblongos, redondeados el ápice, separados del lóbulo central por un seno bien desarrollado de ca. 0.1 cm, en posición natural los lóbulos laterales son porrectos o algo reflexos y envuelven a la columna; el lóbulo central labelo, *in vivo*, es reflexo; callo 0.43–0.46 × 0.19–0.24 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fóvea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.5–0.7 × 0.20–0.25 cm, semicilíndrica, ligeramente arqueada-incurvada hacia el ápice, contorno ventral oblongo, sin estelidios; antera 0.16–0.17 × 0.11–0.12 cm, blanco cremoso manchada de púrpura, hasta roja. Las poblaciones con segmentos café tienen la antera amarilla; polinios 4, 0.07–0.08 × 0.05–0.06 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.20–

0.21 × 0.13–0.14 cm, subcuadrada; rostelo ca. 0.04 cm, perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.4–3.0 cm largo, cilíndrico, liso (Figuras VII.23 y VII.24).

Discusión: *E. incumbens* es una de las especies más fáciles de reconocer entre las *Encyclia* megamexicanas y las del complejo *E. candollei*. Algunos caracteres que la distinguen son su labelo de apariencia verrugosa, con flores de color verde-amarillento o blanquecino, densamente agrupadas en panículas vistosas, de ramas largas con muchas flores en cada una; esto último es distintivo aún en especímenes de herbario. En esta especie se incluyen dos formas de color, una de segmentos café y otra de segmentos verde-amarillento, que es mucho más frecuente. Ambas formas pueden distinguirse por detalles florales y vegetativos (Figuras VII.23 y VII.24). Sin embargo, algunos autores (Soto, 2002c) reportan formas intermedias. Filogenéticamente, la evidencia disponible no es suficiente como para soportar una hipótesis a favor o en contra de que estas formas, sean o no la misma especie. Biogeográficamente tampoco se ha detectado un patrón claro. Por estas razones, es conveniente mantener a estas formas bajo el mismo nombre.

Una detalle interesante sobre el nombre *Encyclia incumbens* es que, aparentemente, tanto el basiónimo como uno de sus sinónimos (*Epidendrum aromaticum*) se basan en especímenes enviados por G. Skinner desde Guatemala a John Lindley y a James Bateman, respectivamente. Sin embargo, debido a que los ejemplares que no están numerados y están depositados en herbarios distintos (K y P), no es posible saber con certeza si los dos autores describieron la especie a partir de material de las mismas poblaciones, aunque tal vez que así fue.

A pesar de que *Epidendrum aromaticum* es anterior a *Epidendrum incumbens*, es homónimo de una combinación, más antigua, propuesta para *Vanilla aromatica* Swartz (1799) por Joseph Parmentier (*Epidendrum aromaticum* [Sw.] Parmentier [1818]), por ello debe considerarse como un nombre inválido e incluirse dentro de la sinonimia de *Encyclia incumbens*. *Epidendrum primuloides* es un nombre para el cual no se cita, ni se conoce tipo, no se menciona ninguna localidad y la única referencia que existe de este nombre es, precisamente, como un sinónimo de *Epidendrum aromaticum* (Stein, 1892: 223). Por ello, en este trabajo se mantiene en la sinonimia de *Encyclia incumbens*.

Distribución y ecología: *Encyclia incumbens* es una especie ampliamente distribuida en Centroamérica: México (Chiapas; Figura VII.7), Guatemala, Honduras y El Salvador, entre los 700 y los 2100 m. Es muy frecuente en encinares. Florece entre marzo y junio.

Relaciones filogenéticas: Los análisis filogenéticos del capítulo III indican que *Encyclia incumbens* forma parte del complejo *E. candollei*. Aunque con poco soporte, la posición

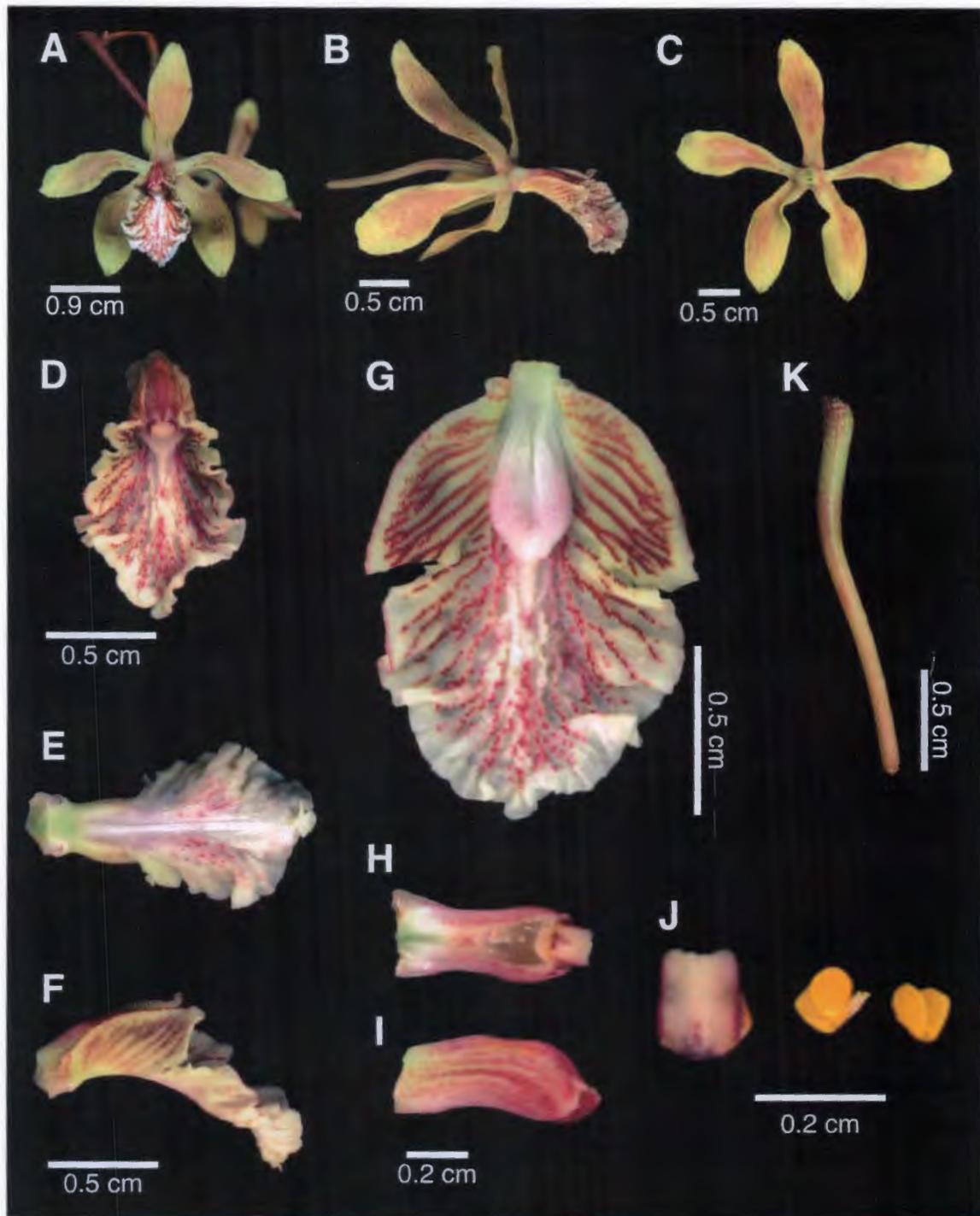


Figura VII.23. *Encyclia incumbens*. A, flor. B, flor en vista lateral. C, sépalos y pétalos. D–F, columna y labelo en vistas frontal, ventral y lateral. G, labelo aplanado. H–I, columna en vista ventral y lateral. J, antera y polinario. K, ovario pedicelado. A–K, basado en *Leopardi 416* (CICY).

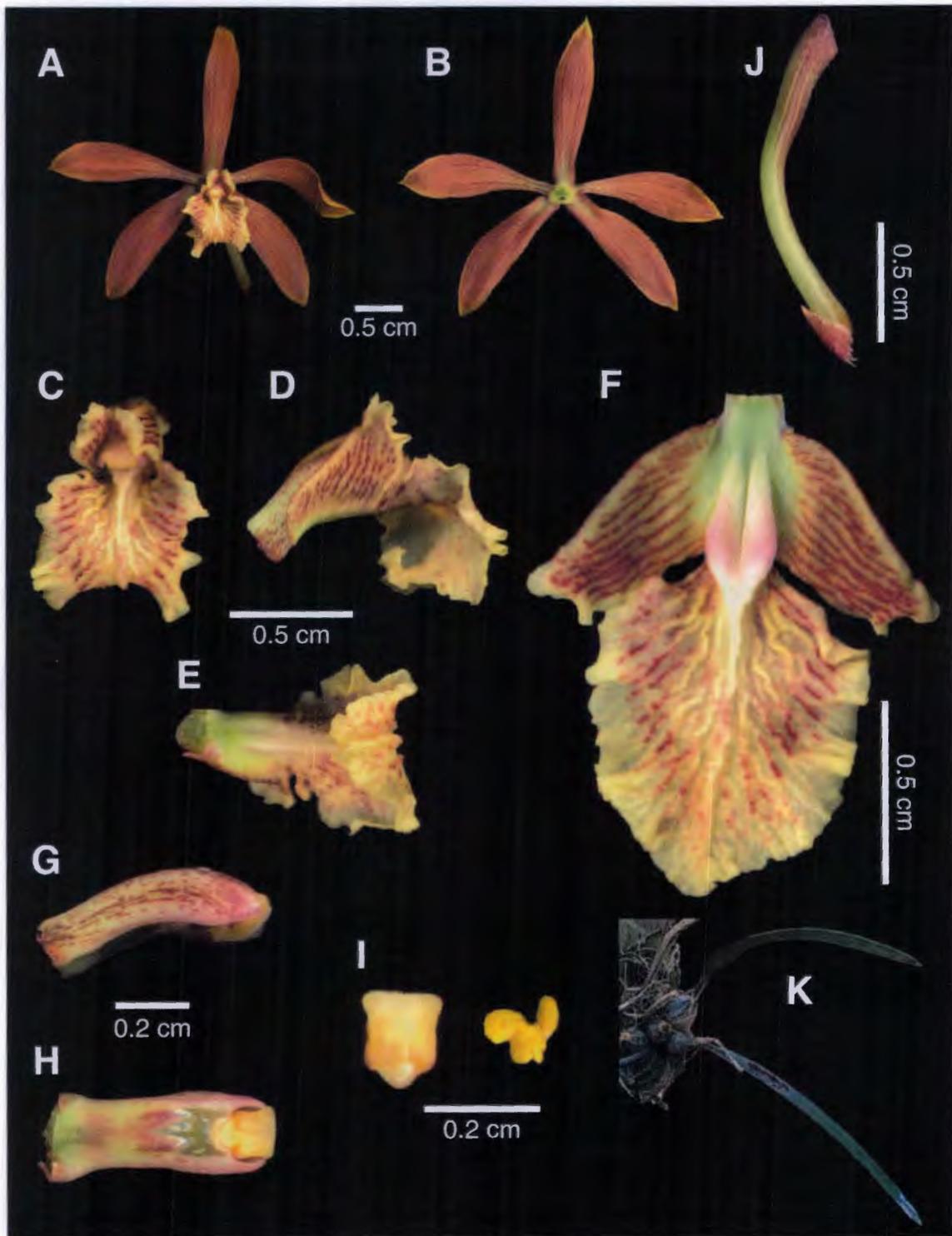


Figura VII.24. Extremo de la variación de *Encyclia incumbens*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas frontal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinios. J, ovario pedicelado. K, planta. A–K, basado en *Leopardi 433* (CICY).

filogenética sugiere que esta especie podría ser la primera en divergir del ancestro común en el complejo (Figura III.3). Además, esta hipótesis también apunta a que este linaje surgió en Mesoamérica y ha estado invadiendo nuevos hábitats hacia el norte, tanto en la vertiente del Pacífico, como en la del Atlántico. Para más detalles puede consultar el capítulo III y las fichas de *Encyclia calderoniae* (p. 152) y *Encyclia candollei* (p. 157).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia incumbens*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=83,038.51 km²) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=42,500.00 km², basado en una celda de 50 km). Si bien esta especie actualmente no se encuentra en peligro, sería conveniente tenerla bajo observación porque los bosques que habita están disminuyendo por influencia antrópica.

Ilustraciones publicadas: Bateman (1838: t. 10 como *Epidendrum aromaticum*), Cogniaux y Goossens (1896: Epidend. Pl. 26 como *Epidendrum aromaticum*), Costantin (1911: dibujo 46. como *Epidendrum aromaticum*), Withner (1970b: 118, como *Epidendrum aromaticum*), Dressler y Pollard (1974a: foto 63, como *Encyclia aromatica*), Hamer (1974: 172, como *Epidendrum aromaticum*), Withner (1998: fig. 8.2, plate 61), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagenes 0276–2077), Beutelspacher (2011: 53).

Etimología: El nombre “incumbens” refiere a algo que tiene propensión a ser inclinado o arqueado. La columna de esta especie tiende a ser arqueada o tal vez un poco incumbente, por lo que es probable que el nombre haga referencia a ese carácter.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Bateman (1838); Cogniaux y Goossens (1896); Dressler y Pollard (1974a); Costantin (1911); Withner (1970b); Hamer (1974); Withner (1998); Soto (2002c); Dressler (2004); Soto-Arenas *et al.* (2005); Beutelspacher (2011).

Material revisado: EL SALVADOR. *S. loc.*, 1956, *M. Carlson s.n.* (AMES); unterer Cerro Montecristo, 26/VI/1965, *F. Hamer 153* (AMES). **Chalatenango:** La Laguna -Hochplateau im NO, nördlich von Chalatenango, 06/XI/1971, *H. Hein 296* (AMES); Mpio. Dulce Nombre de María, north of Dulce Nombre de María, 18/II/1969, *O. Pank & H. Hein 153* (MO). **Santa Ana:** unterer Cerro Montecristo, 26/VI/1965, *F. Hamer 153* (AMES); Parque Nacional Monte Cristo; zona de torre contra incendios, 25/03/2003, *R. Caraballo & E. Ramos 683* (MO). GUATEMALA. *S. loc.*, 31/V/1909, *C. Deam 6073* (AMES). **Guatemala:** near Guatemala City, s.f., *M. Louis 84* (AMES); Jardín de Don Mariano Pacheco, 14/VI/1942, *J. Steyermark 46383a* (F). **Santa Rosa:** Cuilapa, IV/1893, *E. Heyde & E. Lux 4624* (AMES); Santa Rosa, V/1982, *E. Heyde & E. Lux 3493* (US). **Zacapa:** Mpio. Zacapa, along upper reaches of Río Sitio

Nuevo, between Santa Rosalía and first waterfall, 09/II/1942, *J. Steyermark* 42224 (F). HONDURAS. **Intibucá**: Quebrada Lejarsia between km. 9-11, on road La Esperanza-Marcala, 21/III/1969, *A. Molina & A. Molina* 24286 (F, MO). MÉXICO. *S. loc.*, *ex hort.* *J. Pérez Meza*, 16/V/2011, *Germán Carnevali* 7638 sub *C. Leopardi* 433 (CICY). **Chiapas**: Mpio. Bochil, km 39-40 de la carretera El Escopetazo-Villahermosa, cerca de Bochil, 18/VII/1987, *M. Soto et al.* 3568, 3569, 3570 (AMO); Mpio. Chiapa de Corzo, La Providencia, 30/IV/1973, *G. Pollard T-186a-58b* (MEXU); Mpio. Cintalapa, ca. km 33-34 de la carretera Tapanatepec-Cintalapa, desviación Microondas Las Minas, cerca de Rizo de Oro, 12/VII/1987, *M. Soto et al.* 3178, 3174 (AMO); Mpio. Comitán, cerca de Comitán, 24/III/1936, *O. Nagel* 5695 (AMES, US); entre Teopisca y Comitán, 23/III/2011, *C. Leopardi et al.* 416 (CICY); Comitán, 21/IV/1933, *E. Östlund* 2182 (MEXU, MO); oak forest NW Comitán, III/1940, *H. Sawyer* 142 (F); dry oak forest NW Comitán, III/1942, *H. Sawyer* 457 (F); 3.7 km al nororiente del desvío hacia Agotzil, 06/IV/1995, *H. Mejía & E. Luna* 240 (MEXU); camino a Zaragoza de la Montaña, carretera Comitán - San Cristóbal, cerca de San Francisco, 24/III/1997, *M. Soto et al.* 8220 (AMO); ca. de Comitán, 01/V/2013, *C. Leopardi & G. Carnevali* (CICY); mercado de Comitán, 01/V/2013, *ex hort.* *G. Carnevali* sub *C. Leopardi & G. Carnevali* 461; Mpio. Jaltenango, finca Prusia, camino a Jaltenango, 19/V/1982, *J. Calzada et al.* 9172 (XAL); San Francisco Uninajab, *ex hort.*, 28/III/2010, *C. Leopardi et al.* 327 (CICY); Mpio. Las Margaritas, 10 km northeast of Las Margaritas along road to La Soledad and Campo Alegre, 05/V/1973, *D. Breedlove* 34705 (AMES); km 12.4 de camino Las Margaritas-Cruz del Rosario, terrenos del Ejido Chiapas, 23/IV/2000, *M. Soto et al.* 9792, 9790, 9771, 9791, 9797 (AMO); km 13.2 del camino Las Margaritas-Cruz del Rosario, terrenos del Ejido Chiapas, 29/III/1997, *M. Soto* 8164 (AMO); carretera 190, San Cristóbal-Comitán, 15 km antes de Comitán, 09/VII/1985, *M. Soto et al.* 1363, 1364 (AMO); Mpio. San Cristóbal de Las Casas, 17.5 km southeast of San Cristóbal, along Mexican Highway 190, 23/III/1973, *D. Breedlove* 34357 (AMES); Mpio. Trinitaria, Lagos de Montebello, 20/IV/1987, *T. Cabrera* 0038 (AMO); Mpio. Venustiano Carranza, 5 km South Aguacatenango along road to Pinola Las Rosas, 11/IV/1981, *D. Breedlove* 50800 (AMES, MEXU, MO, NY); gradual slope along the edge of the lake of Aguacatenango, 07/III/1965, *D. Breedlove* 9250 (F, MEXU, US); Aguacatenango, 02/V/1961, *R. Alva* sub *P. Hutchinson* 57.643-1 (MO).

Encyclia inopinata Leopardi & Carnevali, sp. nov. (inéd.)⁴ TIPO: MÉXICO. **Oaxaca**: Mpio. Santiago de Yosondúa, ca. 4 km después de Santiago de Yosondúa por la vía a Yerba Santa, 17/XI/2009, *G. Carnevali* y *C. Leopardi* 7464 (holotipo, CICY; isotipo AMES). Figura VII.25.

Encyclia inopinata is similar to *E. diota* and *E. insidiosa*. From *Encyclia diota* it is easily distinguished by its robust plants with 2–3 leaves and by its flowers with segments with

⁴Las medidas presentadas aquí se basan exclusivamente en material vivo.

narrower, larger segments as well as by its labellum with lateral lobes very narrow lateral lobes. From Encyclia insidiosa it is easily distinguished by the form and the green-bronze color of the floral segments, the pale pink callus and the white-cream anther.

Hierba litófito, 30–42 cm alto sin la inflorescencia; hasta 80–90 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 5–8 × 3.9–4.5 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2–3 hojas, cuando jóvenes verdes, teñidos de café púrpura, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer. **Hojas** 34–38 × 2.8–3.5 cm, linear-oblongas hasta oblongo-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro hasta teñidas de morado, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 60–90 cm largo, terminal, erecta, racemosa o paniculada, cuando paniculada con 3–5 ramas de 2.6–11 cm largo, cada rama con 3–8 flores; globalmente con ca. 10–50 flores; entre 60–80 % de la inflorescencia corresponde al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas adpresas de 0.9–1.4 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares de 0.2–0.5 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 3.0–3.4 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos verde bronceado con marcas púrpura, venas marcadas con líneas púrpura oscuro; labelo verde hacia la base y amarillo hacia el ápice, con líneas marrón rojizo, el lóbulo central con quillas bien desarrolladas que llegan hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua; lóbulos laterales con líneas marrón rojizo que se extienden casi hasta el ápice, lóbulos laterales libres del lóbulo central, callo color rosa; columna blanco cremoso, con manchas y líneas color marrón rojizo; sépalos similares, oblanceolados, generalmente agudos hasta acuminados, los laterales oblicuos, sépalo dorsal 1.7–1.9 × 0.60–0.65 cm, sépalos laterales 1.7–1.9 × 0.60–0.65 cm; pétalos 1.65–1.73 × 0.57–0.60 cm, obovado-espátulados, con una uña conspicua hacia la base, de 0.64–0.68 × 0.10–0.16 cm, agudos hasta acuminados. **Labelo** 1.25–1.35 × 0.9–1.1 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.7 × 0.6–0.8 cm, ovado, cortamente acuminado; lóbulos laterales 0.80–0.90 cm largo, 0.17–0.20 cm de ancho en la porción media y 0.4–0.5 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, redondeados hacia el ápice, separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1 cm de ancho que llega hasta el callo; en posición natural los lóbulos laterales son reflexos hacia el ápice, flanquean a la columna; callo 0.45–0.49 × 0.24–0.28 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fovea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.6–0.7 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin alas; antera 0.18–0.22 × 0.18–0.22 cm, blanca; polinios 4, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amari-

llas; superficie estigmática 0.23–0.29 × 0.19–0.24 cm, subcuadrada; rostelo 0.060–0.064 × 0.149–0.153 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.3–1.7 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.25).

Discusión: *Encyclia inopinata* es afín a *Encyclia diota* y a *Encyclia insidiosa*. De *Encyclia diota* esta especie se distingue por sus plantas mucho más robustas, con 2–3 hojas y por sus flores con segmentos más angostos y largos y labelo con lóbulos laterales angostos. *Encyclia inopinata* se distingue de *E. insidiosa* por la forma de los segmentos de sus flores, el de color verde bronceado, callo rosa y antera blanca. Para más detalles puede consultar el capítulo VI.

Distribución y ecología: *Encyclia inopinata* se encuentra reportada sólo para el noroeste de Oaxaca, cerca de los límites con Guerrero (Figura VII.15), en selva baja caducifolia, ca. 1200 m. Usualmente crece como litófita. Esta especie es poco frecuente. Florece entre marzo y julio.

Relaciones filogenéticas: Aunque no hay información filogenética para *Encyclia inopinata*, los caracteres morfológicos y biogeográficos sugieren que forma parte del complejo *E. diota*. Los grupos hermanos de este complejo son los complejos *E. hanburyi*, *E. selligera* y *E. chiapasensis*. Estos tres complejos conforman el clado mesoamericano de las *Encyclia* de Megaméxico. Para más detalles puede consultar los capítulos III, VI y las fichas de *Encyclia diota* (p. 168), *Encyclia insidiosa* (p. 198), *E. candollei* (p. 157) y *E. hanburyi* (p. 176).

Evaluación del estado conservación: Datos insuficientes (DD).

Ilustraciones publicadas: No existe iconografía publicada para esta especie.

Etimología: “Inopinata” del latín inopinatus, quiere decir inesperado y refiere a la sorpresa que sentimos al verla florecer y descubrir que era algo nuevo.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: No se conocen referencias adicionales para esta especie.

Material revisado: Sólo el holotipo.

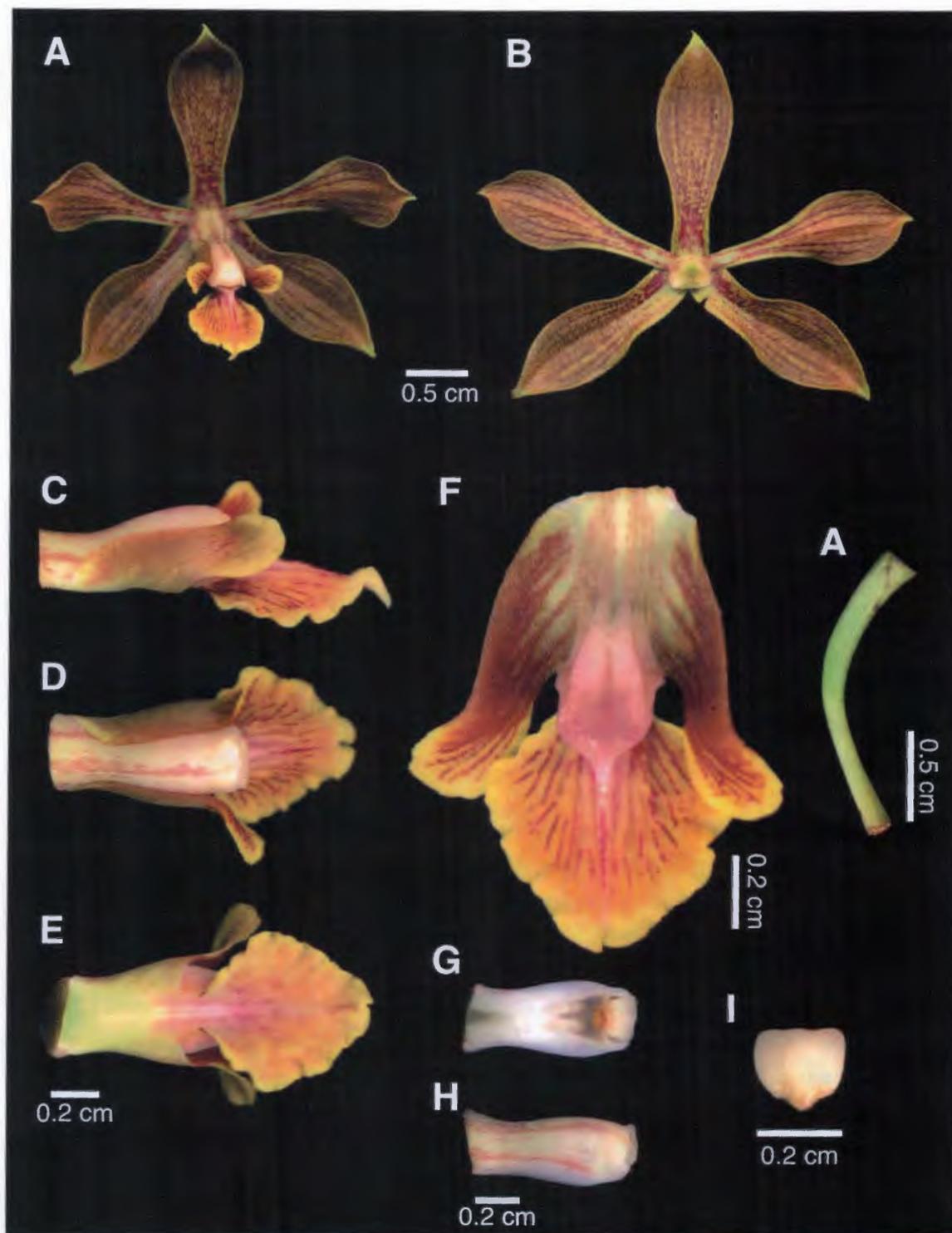


Figura VII.25. *Encyclia inopinata*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas lateral, dorsal y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinios. J, ovario pedicelado. A–J, basado en *Carnevali 7139* (CICY).

***Encyclia insidiosa* (Rchb. f.) Schltr.**, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 254. 1920. *Epidendrum insidiosum* Rchb. f., Linnaea 41: 80. 1877. TIPO: *S. loc.*, 1876, *William Bull & Sons ex hort. J. Day* (W!, holotipo). Figuras VII.26–VII.27.

Hierba epífita o litófito, 35 cm alto sin la inflorescencia; hasta 120 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.0–6.1 × 1.4–2.3 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con (1–)2–3 hojas, cuando jóvenes verdes, teñidos de café púrpura, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer. **Hojas** 14.3–33.0 × 1.2–3.0 cm, linear-oblongas hasta oblongo-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro hasta teñidas de morado, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencias** 43–97 cm largo, terminal, erecta, racemosa o paniculada, cuando paniculada con 1–9 ramas de 3–20 cm largo, cada rama con 3–12 flores; globalmente con ca. 8–96 flores; ca. 25–76% de la inflorescencia corresponde al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de púrpura, cubierto con vainas tubulares, adpresas, de 0.5–1.5 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, papiráceas, triangulares, agudas hacia el ápice, de 0.2–0.3 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.0–3.0 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos café pálido a chocolate; labelo amarillo, a veces amarillo pálido, con líneas carmesí, el lóbulo central con 3 quillas bien desarrolladas que llegan hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua; lóbulos laterales libres del lóbulo central, con rayas púrpura que se extienden casi hasta el ápice; callo color crema con manchas púrpura; columna blanca con manchas púrpura; sépalos similares, oblanceolados, generalmente agudos y sin pequeñas verrugas hacia el ápice en la cara abaxial, los laterales ligeramente oblicuos; sépalo dorsal 1.5–1.8 × 0.5–0.7 cm; sépalos laterales 1.5–1.8 × 0.5–0.7 cm; pétalos 1.5–1.7 × (0.6–)0.5–0.9 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.5–0.8 × 0.1–0.2 cm, generalmente subagudos hasta agudos. **Labelo** 1.2–1.5 × 1.1–1.7 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.6–0.8 × 0.7–0.9 cm, ovado a subcordado a veces transversalmente elíptico, generalmente redondeado, raro acuminado; lóbulos laterales 0.7–0.9 largo, 0.3–0.4 cm de ancho en la porción media y 0.4–0.6 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, redondeados hacia el ápice, separados del lóbulo central por un seno de ca. 0.1 cm de ancho que llega hasta el callo; en posición natural los lóbulos laterales son reflexos hacia el ápice y flanquean a la columna; callo 0.43–0.49 × 0.25–0.30 cm, subrómico, hirsuto en la base, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fóvea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.6–0.8 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.16–0.18 ×

0.18–0.20 cm, amarilla; polinios 4, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.25–0.35 × 0.15–0.20 cm, subcuadrada; roseto 0.03–0.04 × 0.15–0.16 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.9–3.0 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.26).

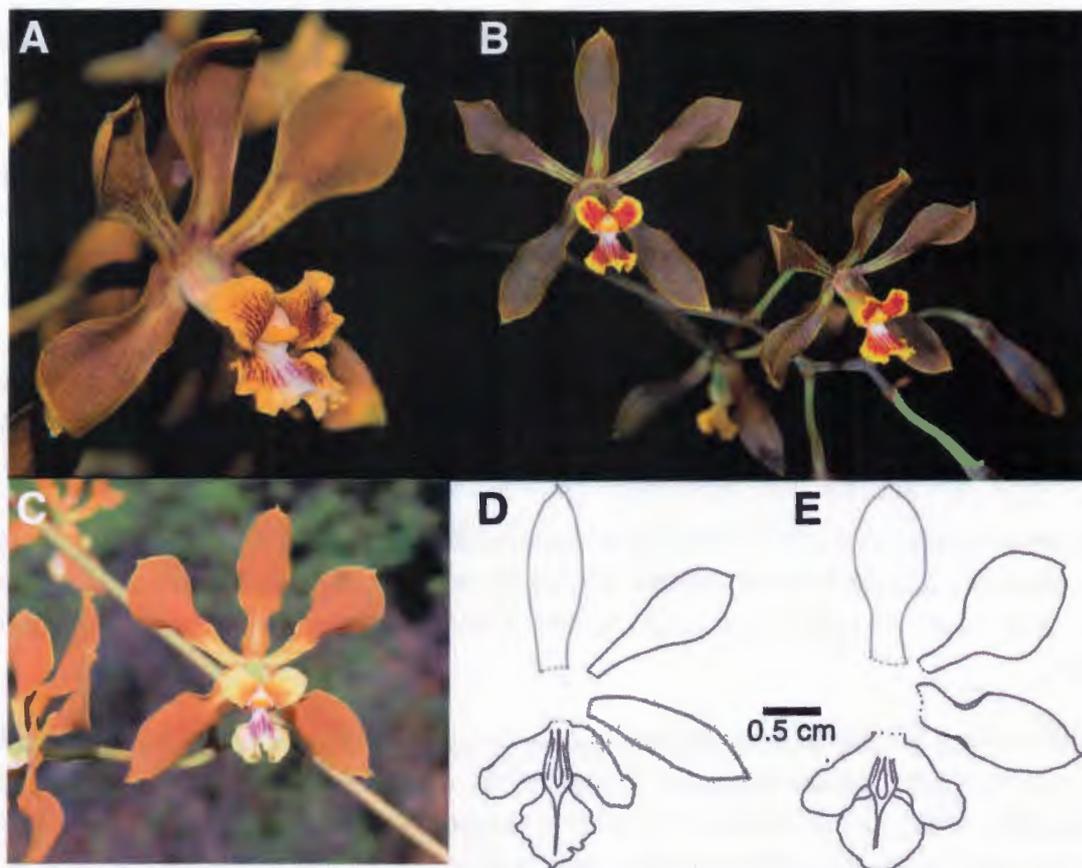


Figura VII.26. Parte de la variación floral de *Encyclia insidiosa*. A–C, flores. D–E, diagramas de la flor en los que se muestra parte de la variación de esta especie. D–E, por Carlos Leopardi. A, basado en MO 801551-1 [colección viva] (MO); B, basado en Holst E0296 (MO); C, basado en House s.n. (TEFH); D, basado en Edwards 401 (AMES); E, basado en Edwards 410 (AMES).

Discusión: La circunscripción de *Encyclia insidiosa* ha cambiado a lo largo del tiempo, pues en una época se incluyó dentro de *Encyclia diota*, debido tal vez a sus similitudes florales (Dressler y Pollard, 1974a; Dressler, 1976). Otra posible causa es una mala interpretación del tipo, que es una muestra de herbario con dos colecciones diferentes, una de *Encyclia atrorubens* y la otra es efectivamente esta especie (Figura VII.27; Dressler, 1976).

Encyclia insidiosa es una especie centroamericana, se le encuentra desde el sur de Guate-

mala y El Salvador hasta el norte de Nicaragua. Sus especie hermanas son *E. diota* y probablemente *E. inopinata*. *Encyclia diota* y *E. insidiosa* pueden distinguirse, primero porque las plantas de *Encyclia diota* tienen pseudobulbos generalmente 1-foliados, raro 2-foliados, contra 2 ó 3-foliados en las plantas de *E. insidiosa*, las inflorescencias de *E. diota* tienden a ser racemosas, salvo en plantas muy robustas, en las que pueden ser paniculadas; contrario a lo que ocurre en *E. insidiosa*, donde las plantas suelen tener inflorescencias paniculadas, muy floríferas. Las flores de estas especies son también diferentes, en *Encyclia diota* son carnosos-coriáceas, con segmentos muy anchos, especialmente los pétalos, que tienen una uña proporcionalmente corta (entre el 26–30 % de la longitud total del pétalo) y con verrugas en la cara externa de los sépalos, usualmente teñidos de ocre, raro de café; mientras que, las flores de *E. insidiosa* tienen segmentos coriáceos, un poco más angostos, los pétalos con una uña proporcionalmente más larga (entre el 32–36 % de la longitud total del pétalo), sin verrugas en la cara externa, usualmente son café oscuro o a veces café claro hasta chocolate. El labelo color amarillo intenso rayado de carmesí es un carácter compartido con *E. diota*. Para más detalles sobre las diferencias ente las especies del complejo *Encyclia diota*, consulte el capítulo VI.

Reconocimiento: *Encyclia insidiosa* tiene pseudobulbos generalmente 2–3-foliados, flores con sépalos y pétalos café a chocolate, coriáceos, labelo amarillo con líneas carmesí, con lóbulos laterales bien definidos y separados del lóbulo central por senos claros, raquis fraxiflexo.

Distribución y ecología: *Encyclia insidiosa* se encuentra desde el sur de Guatemala y El Salvador hasta el norte de Nicaragua (Figura VII.15), en bosques de pino, pino-roble y selva caducifolia, entre los 700–1300 m. Generalmente crece como epífita, aunque también se le ha reportado como litófita. Florece entre marzo y agosto.

Relaciones filogenéticas: Según los análisis filogenéticos del capítulo III, *Encyclia insidiosa* está cercanamente relacionada con *E. diota* y forma parte del complejo del mismo nombre. Este complejo tiene como grupos hermanos a los complejos *E. hanburyi* y *E. candollei*. En conjunto estos tres complejos conforman el clado mesoamericano de *Encyclia*. Para más detalles puede consultar los capítulos III,VI y las fichas de *E. candollei* (p. 157), *E. diota* (p. 168) y *E. hanburyi* (p. 176).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia insidiosa*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=45,271.01 km²) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=13,516.55 km², basado en una celda de 36.765 km). Si bien esta especie actualmente no se encuentra en peligro, sería conveniente tenerla bajo observación porque los bosques que habita están disminuyendo por influencia antrópica.

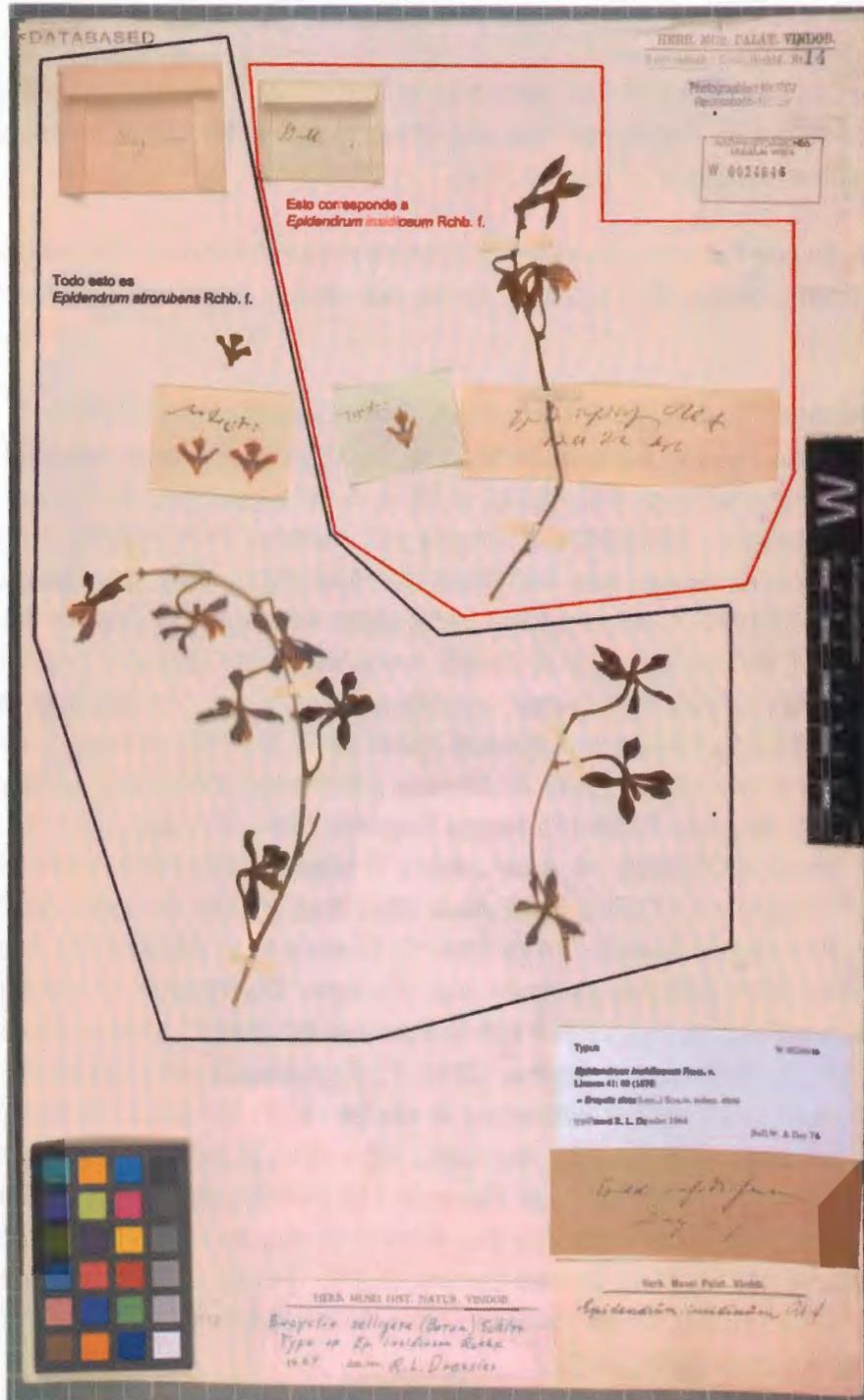


Figura VII.27. Tipo de *Encyclia insidiosa*. La muestra ha sido dividida en dos partes, una delimitada por líneas negras que corresponde a *Epidendrum (Encyclia) atropurpureum* y otra delimitada en rojo que corresponde a *Epidendrum (Encyclia) insidiosum*. Fotografía archivo herbario W, con modificaciones.

Ilustraciones publicadas: Hamer (1982: Plate 689).

Etimología: La palabra "insidiosum" (latín original) se traduce como insidiosa/insidioso. Esta palabra hace referencia a algo malicioso, engañoso, lo cual aplica bien a un nombre que ha causado controversia a lo largo de los años.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Reichenbach (1877); Schlechter (1920); Hamer (1974, 2001); en las dos últimas obras aparece como *Encyclia diota*.

Material revisado: EL SALVADOR. **Morazán:** Cerro Cacahuatique, IV/1973, *G. Trigueros 261* (AMES); Mpio. Perquín, Perquín-Zompopera, 16/XII/1967, *F. Hamer 261* (AMES); GUA-TEMALA. **Chiquimula:** Mpio. Esquipulas, 4 km al S de Esquipulas, por la carretera a la frontera con El Salvador, 02/VI/2004, *J. Linares y C. Martínez 7470* (MEXU). NICARAGUA. **Estelí:** Pueblo Nuevo, Guasuyuca, 03/VI/2008, *S. Holst* (MO); Mpio. Condega, Cuesta de Cucamonga, 17/IV/1981, *P. Moreno 8348* (MO); along road from Condega to Yalí, ca. 18.9 km NE of Hwy 1 and ca 1 km SE of Darailí, rocky slope with pine-oak forest, 29/I/1980, *M. Araquistain 1071* (MO); Mpio. Estelí, km 163 on Hwy. 1, ca. 11.2 km N of entrance to Estelí, 25/XII/1978, *W. Stevens y B. Krukoff 11201* (MO), km 163 on Hwy. 1, ca. 11.2 km N of entrance to Estelí, 05/VIII/1977, *W. Stevens y B. Krukoff 2988* (MO); vicinity of Estelí, 01-03/VI/1949, *P. Standley 20344* (F). **Nueva Segovia:** Mpio. El Jícaro, Cerro El Achote, 7 km N de El Jícaro, 18/IV/1980, *M. Araquistain y P. Moreno 2294* (MO). HONDURAS. Río Canoa, s.f., *P. House s.n.* (TEFH); **Choluteca:** Mpio. San Marcos de Colón, 4 mi N of San Marcos de Colón, Ocotal Rosado, 17/VI/1994, *G. Davidse et al. 35090* (MO). **Comayagua:** *S. loc., ex hort.*, 01/V/1978, *A. Pridgeon s.n.* (F); Mpio. Comayagua, el Río Cacaguapa, Comayagua, and Esquilas trail, 22/IV/1933, *J. Edwards 401* (AMES, TEFH); Comayagua valley, 08/IV/1947, *L. Williams y A. Molina 12346* (F); Comayagua valley, along Río Humaya, near Agua Salada, 01/V/1947, *L. Williams y A. Molina 12571* (F); Mpio. San Luis, San Luis, 04/V/1933, *J. Edwards 410* (AMES); San Luis, 10/VI/1932, *J. Edwards 150* (AMES); Rancho Grande, San Luis, 15/V/1932, *J.B. Edwards 148* (AMES); Mpio. Villa de San Antonio, quebrada a lo largo de la carretera Villa San Antonio de Flores, 18/IV/1957, *A. Molina 8280* (F). **Francisco Morazán:** Mpio. Distrito Central, Distrito Central, 20/IV/1984, *C. Nelson e I. de Martínez 8916* (TEFH). **Santa Barbara:** Mpio. Nuevo Celilac, San Jerónimo del Pinal, III/2011, *P. House et al. 5458* (TEFH).

***Encyclia meliosma* (Rchb. f.) Schltr.**, Beih. Bot. Centralbl. 36(3): 472. 1918. *Epidendrum meliosmum* Rchb. f., Gard. Chron., 989. 1869. TIPO: MÉXICO. *ex hort. Saunders 1439*, (W, holotipo). Figura VII.28.

Hierba epífita, 50 cm alto sin la inflorescencia; hasta 140 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.5–10.0 × 1.2–5.5 cm, ovoides hasta piriformes, ligeramente comprimidos lateralmente, apicalmente con 2 hojas, raro 1, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 12–48 × 1.6–4.0 cm, linear-oblongas hasta linear-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro a verde amarillento, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 26–140 cm largo, terminal, erecta o algo arqueada, racemosa o más frecuentemente paniculada, con 1–9 ramas de 3.5–15.0(–21) cm largo, cada rama con (2–) 4–6(–10) flores; globalmente con aproximadamente (7–)20–55(–108) flores; entre 40–70 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.3–1.6 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.1–0.2 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.5–3.5 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos verde amarillentos, teñidos de ocre a café, especialmente sobre las nervaduras, márgenes angostamente delineados de color verde claro; labelo verde amarillento hasta blanco verdoso o amarillento, en la base y lóbulos laterales usualmente verde amarillento, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales parcialmente fusionados con el lóbulo central, con nervios teñidos de café, esto se hace progresivamente más intenso a medida que se alejan del callo; callo verde, con puntos café, hirsuto; columna verde hacia la base y gradualmente se hace blanca hacia el ápice, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados; sépalos similares, oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.4–1.9 × 0.3–0.6 cm, sépalos laterales 1.4–1.9 × 0.3–0.6 cm; pétalos 1.2–1.9 × 0.4–0.8 cm, oblanceolados, con una uña conspicua hacia la base de 0.4–0.9 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.0–1.4 × 0.9–1.5 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.7 × 0.6–1.0 cm, anchamente ovado hasta transversalmente subelíptico, acuminado hasta redondeado; lóbulos laterales 0.2–0.4 cm de largo, 0.2–0.5 cm ancho en la porción media y 0.4–0.6 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, algo falcados y redondeados hacia el ápice, parcialmente fusionados con el lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son patentes hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.4–0.5 × 0.15–0.25 cm su-

brómbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.6–0.8 × 0.28–0.38 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.15–0.20 × 0.15–0.20 cm, blanco cremoso, subcuadrada; polinios 4, 0.08–0.10 × 0.06–0.07 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.20–0.22 × 0.15–0.17 cm, cordada; rostelo 0.04–0.06 × 0.08–0.10 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.6–2.6 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.28).

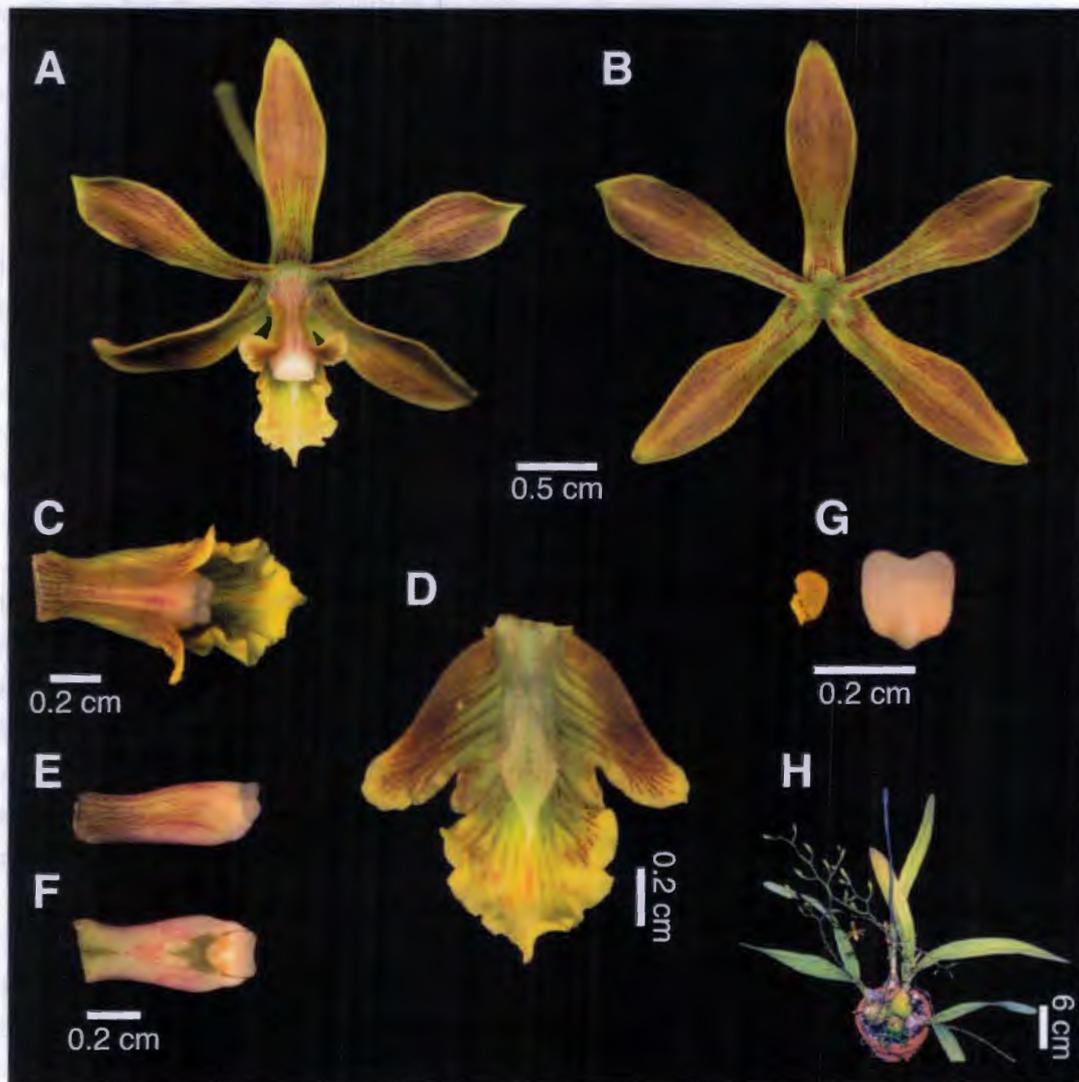


Figura VII.28. *Encyclia meliosma*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C, columna y labelo en vista dorsal. D, labelo aplanado. E–F, columna en vista lateral y ventral. G, polinios y antera. H, planta. Basado en G. Carnevali 7338 (CICY).

Discusión: *Encyclia meliosma* es una de las especies más complicadas del complejo que lleva su nombre. En parte las dificultades para definir la identidad de la especie a la que corresponde el nombre *Encyclia meliosma* están asociadas a lo parco del protólogo (ver Reichenbach, 1869) y a que hasta hace poco fue encontrado un espécimen que podría ser el tipo. Según anotaciones hechas por D. Szlachetko (UGDA) en el 2003 y L. Pignotti (W) en el 2010 el espécimen *Saunders 1439* depositado en W corresponde al holotipo de esta especie. Los elementos que apoyan esta tipificación son el colector y que el labelo disecado corresponde morfológicamente con uno de los grupos morfológicos de esta especie (v.g., Figura VII.28).

Soto (2002d) comentan que esta es una *Encyclia* sin caracteres especiales, excepto por la fragancia de sus flores. Probablemente esta aseveración sea cierta, pues de hecho ha sido confundida con otras del complejo (v.g. *Encyclia huertae*, *E. spatella*, *E. rzedowskiana*, etc.). Esta confusión llegó al punto que hasta hace poco (unos 15–20 años) cualquier espécimen del oeste de México con labelo parcialmente fusionado con los lóbulos laterales era llamado *E. meliosma*. Sin embargo, aún hoy esta es una especie difícil de definir, como sugieren Soto (2002d), en parte gracias a su alto grado de variación: desde formas de flores verdes y labelo con lóbulo central acuminado hasta flores blanco-verdoso a verde pálido y labelo con lóbulo central acuminado. El carácter común en todo este rango de variación es el fuerte aroma a dulce de sus flores. Parte de lo difícil de definir esta especie está en que es simpátrica con *Encyclia huertae*, especie con la que forma híbridos naturales según Soto (2002d). Sin embargo, *Encyclia meliosma* tiende a tener flores más pequeñas e inflorescencias más densas que las de *E. huertae*, que además tiene flores más blancas, sin aroma y es rupícola. Una especie muy similar es *Encyclia rzedowskiana*. Las mayores diferencias entre estas especies son la carencia de aroma en las flores de *E. rzedowskiana* y que los lóbulos laterales de *E. rzedowskiana* tienden a traslaparse con el lóbulo central (compare Figuras VII.28, VII.34 y Figura VII.29). Hay otros detalles que hacen diferentes a estas especies, pero dado que son difíciles de describir se muestran en la Figura VII.29. Por otro lado, estas especies parecen ser alopátricas.

Distribución y ecología: *Encyclia meliosma* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Guerrero, México, Michoacán y Morelos (Figura VII.30). Es epífita y generalmente se le encuentra en bosques de pino-encino y selva baja caducifolia entre los 800 y 2000 m. Florece entre marzo y julio.

Relaciones filogenéticas: Los análisis filogenéticos de los capítulos III–V indican que *Encyclia meliosma* está relacionada con *E. halbingeriana*, *E. aenicta*, *E. huertae*, *E. rzedowskiana* y *E. spatella*. Estas especies son parte del complejo *E. meliosma*. Los análisis de fechaje de los capítulos III y V (Figura III.6, V.1 A) indican que este complejo es de reciente origen (ca.

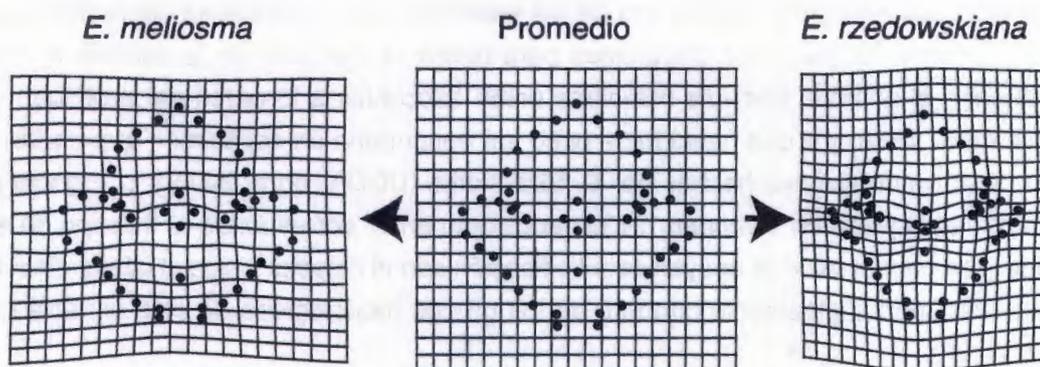
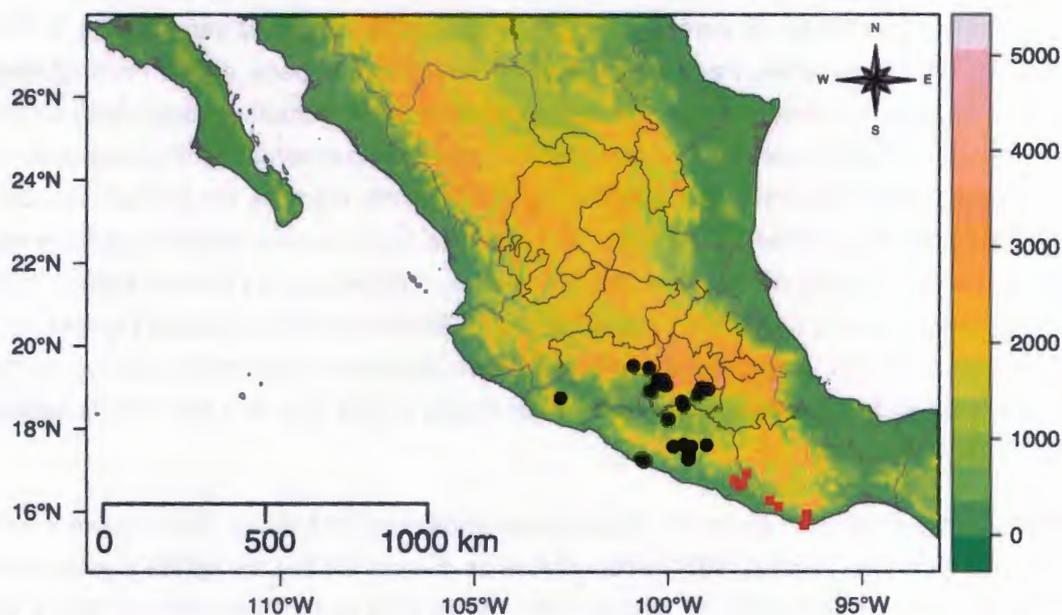


Figura VII.29. Comparación morfométrica (rejilla de deformación) entre el labelo de *Encyclia meliosma* y *E. rzedowskiana*. En el centro se muestra la forma promedio de todos los especímenes este par de especies; mientras, que a cada lado se muestra la forma promedio de cada especie. Observe los cambios en la forma del lóbulo central del labelo.



Leyenda

- *E. meliosma*
- *E. rzedowskiana*

Figura VII.30. Distribución geográfica de *Encyclia meliosma* y *E. rzedowskiana*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

2 Ma). Así mismo, es notable que estas especies corresponden a un segmento del complejo que, según los análisis del capítulo V, tiene una tasa de diversificación alta combinada con una tasa de extinción relativa baja. Además, este complejo es uno de los más dispares morfológicamente, por lo que es posible que la exploración de lugares novedosos del morfoespacio este contribuyendo a su diversificación (ver capítulo V, Figuras V.1 B y Anexo 14). Las topologías conocidas para este complejo (capítulos III–V), aunque con poco soporte, indican que esta especie forma un grado en el que también están incluidas *E. rzedowskiana* y *E. halbingeriana* (Figura V.1 A). Para más detalles puede consultar los capítulos III–V, así como las fichas de *E. aenicta* (p. 143), *E. halbingeriana* (p. 174) y *E. rzedowskiana* (p. 216).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia meliosma*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=68,215.15 km²) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=26,299.04 km², basado en una celda de 50 km).

Ilustraciones publicadas: Withner (1970a: p. 119, Dressler y Pollard (1974a: foto 64), Soto (2002d), Espejo *et al.* (2002: p. 81, foto 35), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0280), Szeszko (2011: p. 156).

Etimología: El epíteto “meliosma” hace referencia a la fragancia dulce que caracteriza a las flores de *Encyclia meliosma* y la distingue del resto de las especies del complejo.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Reichenbach (1869), Reichenbach (1877), Ames *et al.* (1936), Dressler y Pollard (1974a), Withner (1970a,b, 1998), Soto (2002d), Soto-Arenas *et al.* (2005), Szeszko (2011).

Material revisado: MÉXICO. *S. loc.*, 14/V/1990, *E. Hágsater 9925* (AMO); Sierra Madre, 15/IV/1899, *E. Langlassé 997* (AMES, F, US). **Guerrero:** Mpio. Acapulco, Barranca de Joveritos, km 346 road Mexico Acapulco, 10/V/1932, *E. Östlund 2760* (AMES, MEXU, MO, US); Mpio. Atlixac, río Santa Isabel, 30/V/2002, *A. González & A. Álvarez 50* (FCME); Casa verde-Atoyac, km 20, después de Xochipala, 08/V/1977, *E. Hágsater 3743* (AMO); Mpio. Chilpancingo de los Bravo, Agua de Obispo, siguiendo la cañada rumbo al río Apetlanca, 02/V/1988, *H. Flores 354* (MEXU); Rincón Viejo, 06/IV/1966, *H. Kruse 1045* (MEXU); Acahuizotla, III/1944, *H. Sawyer 943* (F); Mazatlán, VI/1971, *E. Hágsater 1835, 1836* (AMO); El Rincón de la Vía, km 45 desde Chilpancingo, s. f., *E. Hágsater 1618* (AMO); Rinconada, La Via along hwy 95, about 20 km by road of Tierra Colorada, 13/VII/1987, *P. Catling & F. Catling M41* (AMO); Mpio. Eduardo Neri, El Palmar, 18/IV/1995, *M. Luna 867* (FCME, MEXU); Mpio. Leonardo Bravo, Tres Caminos, 13 km al S. rumbo a Jaleaca de Catalán, 05/V/1998, *J. Calónico 8818* (FCME); Mpio. Taxco de Alarcón, near Taxco, km 179 of Mex. Acapulco Road, IV/1940, *H. D. Sawyer 91* (F); near of Taxco, 12/V/1933, *O. Nagel 2304*

(AMES); Taxco de Alarcón, X/1944, *N. Syner s. n.* (AMES); Mpio. Tecpan de Galeana, Sierra - El Limón, 12/IV/1939, *G. Hinton 14138* (US); *G. Hinton 14136* (F, MEXU); Barranca de Joveritos, 04/V/1936, *O. Nagel & J. González 3278* (AMO); Mpio. Tetipac, Tetipac, 9.87 km al NO, 27/V/1998, *R. Cruz 2248* (FCME, MEXU); Mpio. Tixtla de Guerrero, vía Tixtla, s. f., *G. Hinton 6822* (MEXU). **México:** Mpio. Axapusco, puente del Diablo, 28/V/1988, *R. Triay s. n.* (AMO); Mpio. Lluvianos, Nanchititla, 15/IV/1933, *G. Hinton 3783* (AMES, NY, US); Mpio. Santo Tomás, Santo Tomás de los Plátanos, 28/V/1983, *I. García 437* (ENCB); Mpio. Temascaltepec, Volcán, 21/VI/1932, *G. Hinton 741* (AMES); Mpio. Valle de Bravo, Valle de Bravo, VII/1952, *O. Converse 26* (AMES); Mpio. Zacazonapan, cascada cercana a Zacazonapan, 26/II/1985, *G. Salazar & M. García-Rondón 674* (AMO). **Michoacán:** Mpio. Aguilillas, Aguilillas, s. f., *E. Hágsater 5799* (AMO); Mpio. Jungapeo, río cerca Jungapeo, VI/1970, *E. Hágsater 896*; Mpio. Tzitzio, km 27.4 de la carretera que parte de MEX 15 (Morelia-Mil Cumbres) a Tzitzio-Huetamo, a 11 km de Tzitzio, 04/VII/2001, *G. Carnevali 1080* (CICY); km. 27.4 de la carretera que parte de MEX 15 (Morelia - Mil Cumbres) a Tzitzio - Huetamo, a 11 km de Tzitzio, 29/VI/1998, *M. Soto & E. Huerta 8755A, 8780A* (AMO). **Morelos:** Mpio. Tepozotlán, near Santa Catarina, W. of Tepozotlán, 14/IV/1936, *O. Nagel & J. González 2762* (AMES, US); Mpio. Temixco, Barranca de la Bugambilia, 26/III/1971, *J. Vásquez 3080* (MEXU); Mpio. Tlayacapan, pedregal El Tzcal in depression in lava rocks, V/1949, *H.D. Sawyer 1619* (F).

***Encyclia oestlundii* (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz**, Orquídea (Mex). 9(1): 106. 1983. *Epidendrum oestlundii* Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., Bot. Mus. Leafl., 3: 11. 1934. TIPO: MÉXICO. **Guerrero:** near Plan del Molino, 22/V/1933, *E. Östlund 2029* (AMES!, holotipo). Figura VII.31.

Hierba epífita, 40 cm alto sin la inflorescencia; hasta 120 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 3.2–6.0 × 1.8–3.4 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2 hojas, cuando jóvenes, verdes o a veces teñidos de morado, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 15–36 × 1.6–3.0 cm, linear-oblongas hasta linear-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro a veces ligeramente teñidas de morado en el envés, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 29–100 cm largo, terminal, erecta o algo arqueada, racemosa o más frecuentemente paniculada, con 1–7 ramas de 9.0–12.0(–20) cm largo, cada rama con 6–9(–13) flores; globalmente con aproximadamente 15–56 flores; entre 35–80 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.3–1.0 cm largo,

que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.1–0.2 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.5–3.5 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos verde amarillentos, teñidos de ocre a café, especialmente sobre las nervaduras; labelo verde amarillento con el lóbulo central fuertemente teñido de magenta, en la base y lóbulos laterales usualmente verde amarillento, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales libres del lóbulo central (hay senos bien desarrollados), con nervios teñidos de café, esto se hace progresivamente más intenso a medida que se alejan del callo; callo verde esfumado de café, hirsuto; columna verde, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados; sépalos similares, oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.2–1.7 × 0.4–0.7 cm, sépalos laterales 1.2–1.7 × 0.4–0.7 cm; pétalos 1.1–1.5 × 0.5–0.7 cm, oblanceolados hasta espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.4–0.6 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 0.7–1.2 × 0.6–1.1 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.8 × 0.5–0.8 cm, ovado, agudo, reduplicado en posición natural; lóbulos laterales 0.3–0.5 cm de largo, 0.1–0.3 cm ancho en la porción media y 0.2–0.3 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, algo falcados y redondeados hacia el ápice, libres del lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son patentes hasta algo reflexos hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.35–0.45 × 0.15–0.25 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.5–0.7 × 0.26–0.30 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.13–0.17 × 0.17–0.17 cm, amarillo pálido a amarillo, subcuadrada; polinios 4, 0.07–0.08 × 0.06–0.07 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.16–0.18 × 0.15–0.17 cm, cordada; rostelo 0.03–0.05 × 0.06–0.08 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.5–2.2 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.31).

Discusión: *Encyclia oestlundii* fue descrita a principios del siglo pasado por Ames *et al.* (1935: 12–13) con base en unos pocos especímenes colectados por el equipo de Eric Östlund. Algunos años después Dressler y Pollard (1974a) consideraron que esos ejemplares no eran suficientes como para definir con claridad la distintividad y los límites de esta especie y propusieron que era un sinónimo de *E. meliosma*. Sin embargo, unos pocos años después Hágsater y Stermitz (1983) reportan nuevas poblaciones en Guerrero y sugieren que esta entidad en efecto corresponde a una especie válida y generan la combinación *Encyclia oestlundii*. Esta es una especie de distribución restringida y a la vez una de las más

fáciles de identificar en el complejo *E. meliosma*.

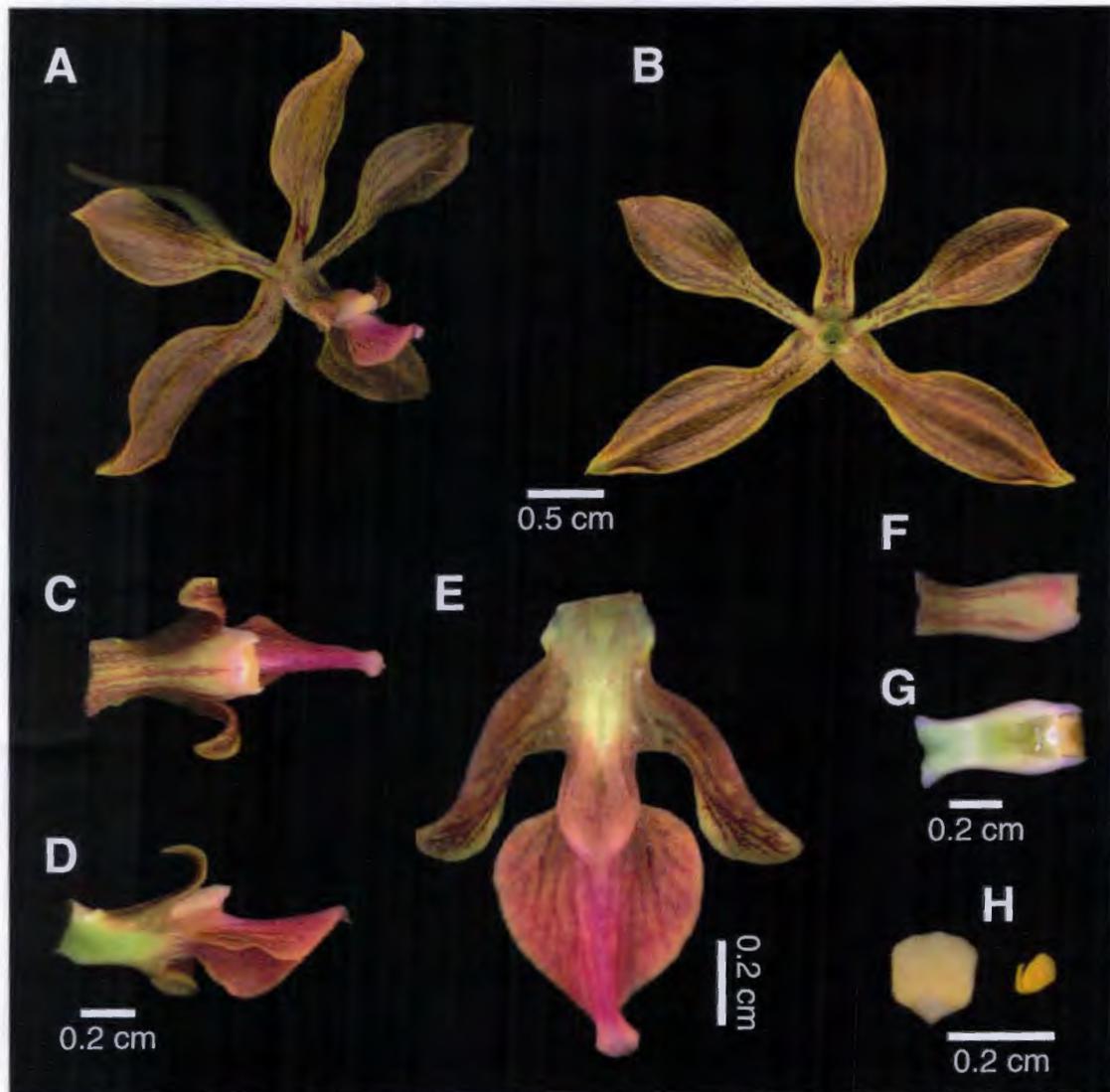


Figura VII.31. *Encyclia oestlundii*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–D, columna y labelo en vista dorsal y lateral. E, labelo aplanado. F–G, columna en vista lateral y ventral. H, polinios y antera. Basado en C. Leopardi 347 (CICY).

Distribución y ecología: *Encyclia oestlundii* es endémica de México. Se encuentra sólo en Guerrero (Figura VII.32), como epífita en las llanuras costeras y selva baja caducifolia entre los 200 y 900 m. Florece entre marzo y junio.

Relaciones filogenéticas: Según los análisis filogenéticos del capítulo III, *Encyclia oestlundii* está relacionada con *E. halbingeriana*, *E. aenicta*, *E. huertae*, *E. rzedowskiana*, *E. spatella*, *E. atrorubens*, *E. pollardiana* y *E. contrerasii* (Figuras III.3–III.4). Estas especies forman

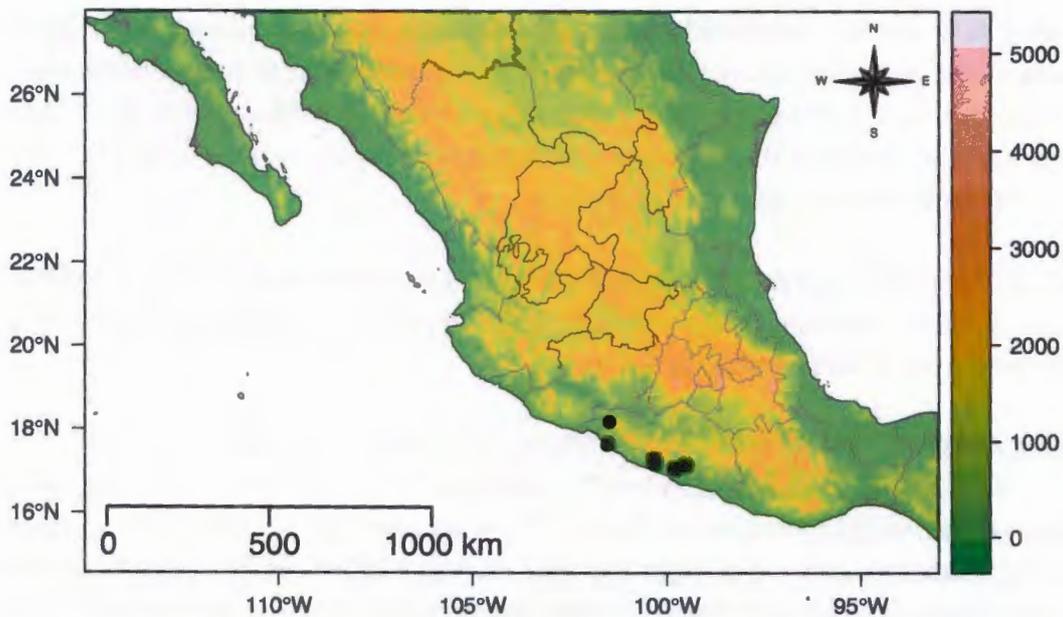


Figura VII.32. Distribución geográfica de *Encyclia oestlundii*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

parte del complejo *E. meliosma*. Dentro del complejo, la posición filogenética de esta especie tiene poco apoyo. En este sentido, dependiendo de las restricciones del análisis, *E. oestlundii* está hacia la base del complejo o es la especie hermana de *E. atrorubens* (Figuras III.3–III.4, IV.6, V.1 A). Los análisis del capítulo V indican que esta especie es un linaje antiguo y que posiblemente ha sufrido un proceso de extinción importante, lo que podría explicar su distintividad morfológica conjugada con la retención de características ancestrales en el complejo, como los lóbulos laterales del labelo bien desarrollados y completamente libres del lóbulo central, así como la coloración magenta del labelo. Para más detalles puede consultar los capítulos III–V, así como las fichas de *E. aenicta* (p. 143) y *E. atrorubens* (p. 148).

Evaluación del estado conservación: Vulnerable (VU). *Encyclia oestlundii*, tiene un área de distribución inferior a 20 mil km² (EOO=9,157.90 km²), pero el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=2,834.26 km², basado en una celda de 23.81 km). Es posible que lo raro de esta especie en la naturaleza, en conjunto con la disminución de los hábitat pueda poner en serios riesgos la existencia de este taxón a largo plazo.

Ilustraciones publicadas: Withner (1970a: p. 119), Hágsater y Stermitz (1983), Withner (1998: figura 8-2), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0284).

Etimología: El epíteto “oestlundii” honra a Eric Östlund. Según Rzedowski *et al.* (2009) Östlund fue un ingeniero químico oriundo de Suecia y aficionado al conocimiento de las orquídeas que residió en México desde 1909 y que a partir de 1928 organizó desde Cuernavaca exploraciones botánicas que le permitieron ensamblar un herbario importante tanto por su magnitud, calidad y cobertura geográfica.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Ames *et al.* (1935), Ames *et al.* (1936), Dressler y Pollard (1974a), Hágsater y Stermitz (1983), Withner (1970a,b, 1998), Soto (2002d), Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. *ex hort.*, 15/X/2010, G. Carnevali & C. Leopardi 7544 (CICY); *s. loc.*, 18/V/1991, E. Hágsater 9924 (AMO). **Guerrero:** Mpio. Acapulco de Juárez, sierrita arriba del 42, cerca de La Providencia, 28/VI/1978, A. Valencia 780, 792 (AMO); Mpio. Atoyac de Álvarez, near San Juan, N. of Atoyac, III/1929, O. Nagel 2029A (AMES); Totepec system, region of Atoyac, 01/V/1933, O. Nagel 2775 (AMO); Teotepec-system, near of Atoyac, near of Plan del Molino, 20/VI/1936, O. Nagel 1942 (AMO); Mpio. Coahuayutla de José María Izazag, La Vainilla, 2.77 km al N, 19/VI/1999, J. Calónico 15164 (FCME, MEXU); Mpio. José Azueta, Zihuatanejo, s. f., J. Pastrana 833 (AMO); Mpio. Juan R. Escudero, near Tierra Colorada, 10/V/1932, Ch. Plummer 2757 (AMO).

***Encyclia pollardiana* (Withner) Dressler & G.E. Pollard**, Phytologia 21(7): 437. 1971. *Epidendrum pollardianum* Withner, Orchid Digest 34(4): 117, f. 1970. TIPO: MÉXICO. **Michoacán:** Coalcomán, 08/V/1939, G. Hinton 13851 (NY, holotipo; AMES!, F, MO!, US!, isotipos). Figura VII.33.

Hierba epífita, 40 cm alto sin la inflorescencia; hasta 90 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 4–10 × 1.8–5.2 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2–3 hojas, raro 1, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 19–40 × 1.2–4.2 cm, linear-oblongas hasta linear-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verdes, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 34–90 cm largo, terminal, erecta o algo arqueada, racemosa o paniculada, con 0–5(–7) ramas de 2.5–13.0(–26) cm largo, cada rama con 3–8(–11) flores; globalmente con aproximadamente 14–50(–80) flores; entre 55–70 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.4–1.8 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia

el ápice, de 0.1–0.3 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2.5–3.5 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos verde amarillentos, fuertemente teñidos de ocre a café, especialmente sobre las nervaduras; labelo verde amarillento con el lóbulo central fuertemente teñido de magenta, en la base y lóbulos laterales usualmente verde amarillento ligeramente teñidos de ocre o café, el lóbulo central con 3 quillas poco desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua aunque ninguna nace como una extensión del callo; lóbulos laterales libres del lóbulo central (hay senos bien desarrollados), diminutos; callo verde, hirsuto; columna verde hasta blanco amarillento hacia el ápice, en toda su longitud con manchas púrpura o café que son más notables hacia los lados; sépalos similares, oblanceolados hasta subespatulados, obtusos hasta anchamente agudos hasta mucronados, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.5–1.6 × 0.4–0.6 cm, sépalos laterales 1.5–1.6 × 0.4–0.6 cm; pétalos 1.3–1.6 × 0.4–0.8 cm, espatulados hasta anchamente oblanceolados, con una uña conspicua hacia la base de 0.6–0.8 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.4–1.5 × 0.9–1.2 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.8–1.0 × 1.0–1.2 cm, subcuadrado a suborbicular, emarginado, reduplicado, convexo en posición natural; lóbulos laterales diminutos, 0.2–0.4 cm de largo, 0.1–0.2 cm ancho en la porción media y 0.2–0.4 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos y redondeados hacia el ápice, libres del lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son porrectos y envuelven a la columna; callo 0.45–0.55 × 0.20–0.25 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas no confluyen hacia el ápice del callo. **Columna** 0.5–0.7 × 0.26–0.30 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.13–0.17 × 0.16–0.18 cm, amarillo pálido a amarillo, subcuadrada; polinios 4, 0.07–0.08 × 0.06–0.07 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.16–0.18 × 0.16–0.18 cm, cordada; rostelo 0.06–0.07 × 0.09–0.10 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.5–2.5 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.33).

Discusión: *Encyclia pollardiana* fue descrita a mediados del siglo XX por Withner (1970b). Sin embargo, aunque el nombre corresponde a una especie válida y los ejemplares citados como tipo efectivamente corresponden con la descripción, las imágenes utilizadas para ilustrarla son de *Encyclia aenicta*. *Encyclia pollardiana* es una de las especies mexicanas más sencillas de identificar debido a su lóbulo central magenta acompañado de lóbulos laterales que lucen proporcionalmente pequeños. Esta especie es similar a *Encyclia contrerasii* descrita por González-Tamayo (1997), una especie conocida sólo del material tipo y un par de colectas adicionales. Las mayores diferencias entre estas especies son las inflorescencias densamente cubiertas de flores en *E. contrerasii*, las flores más pequeñas en *E. contrerasii* (lóbulo central 0.7–0.8 cm × 0.7–0.9 cm vs. 0.8–1.0 × 1.0–1.2) y el lóbulo central que tiende

a ser anchamente reduplicado en *E. pollardiana* contra plano en *E. contrerasii*.

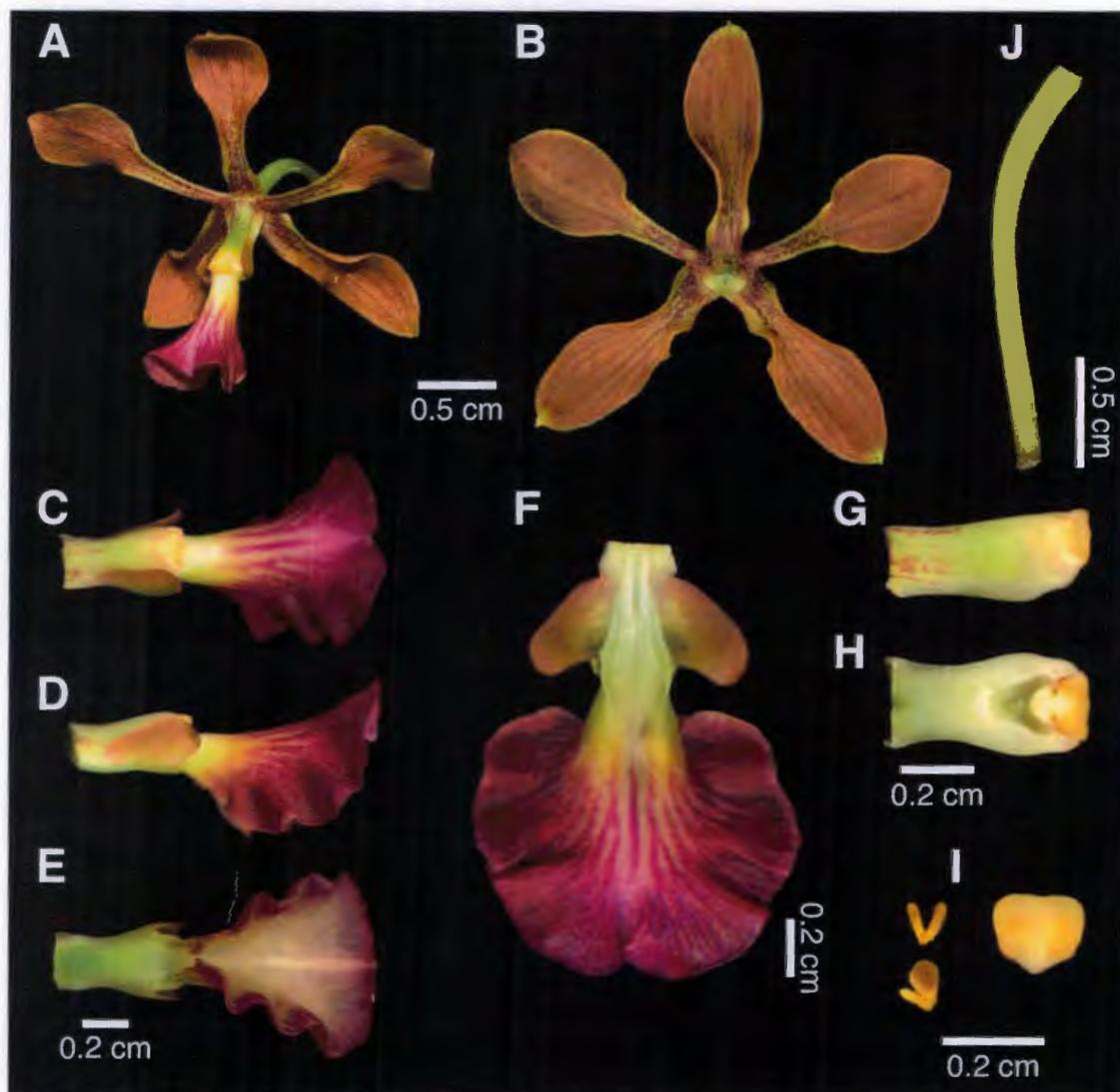


Figura VII.33. *Encyclia pollardiana*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. Basado en C. Leopardi 352 (CICY).

Distribución y ecología: *Encyclia pollardiana* es endémica de México. Se encuentra en Michoacán y Jalisco (Figura VII.13). Es epífita y generalmente se le encuentra en bosques de pino-encino entre los 1000 y 1400 m. Florece entre abril y julio.

Relaciones filogenéticas: Los análisis filogenéticos de los capítulos III–V, sugieren que *Encyclia pollardiana* es miembro del complejo *Encyclia meliosma* (Figuras III.3–III.4). Los

análisis de los capítulos IV y V indican que *E. pollardiana*, ubicada en un grado, es la especie hermana del corazón del complejo, un grupo en donde están *E. aenicta*, *E. meliosma*, *E. huertae*, *E. spatella*, *E. halbingeriana* y *E. meliosma*. Los análisis del capítulo V indican que esta especie retiene caracteres considerados ancestrales en el complejo, como los lóbulos laterales del labelo separados del lóbulo central y la coloración magenta de éste. Esta especie es una de las más distintivas morfológicamente y posiblemente su especie hermana es *E. contrerasii* (Figura IV.5). Los análisis del capítulo V sugieren es parte de los linajes más antiguos del complejo *E. meliosma* y que tiene una baja tasa de diversificación combinada con una alta tasa de extinción relativa, lo que puede interpretarse como que este linaje ha sufrido un proceso importante de extinción. Para más detalles puede consultar los capítulos III–V, así como las fichas de *E. aenicta* (p. 143) y *E. contrerasii* (p. 166).

Evaluación del estado conservación: En Peligro (EN). *Encyclia pollardiana*, tiene un área de distribución inferior a 5 mil km² (EOO=356.71 km²), y el área ocupada es inferior a los 500 km² (AOO=496.38 km², basado en una celda de 12.83 km). Es posible que lo raro de esta especie en la naturaleza, en conjunto con la disminución de los hábitat pueda poner en serios riesgos la existencia de este taxón a largo plazo. Esta especie está bajo protección especial (Pr) según la NOM-059 (SEMARNAT, 2010).

Ilustraciones publicadas: Dressler y Pollard (1974a: foto 61), Rosillo-Velasco (1977), González-Tamayo (1997: Figura 1), Withner (1998: plate 72), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0288).

Etimología: El epíteto “pollardiana” honra a Glenn Pollard, quien residió en Oaxaca por varios años y estudió de manera intensiva las orquídeas de México, especialmente las especies de *Encyclia*.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Withner (1970b, 1998), Dressler y Pollard (1971), Rosillo-Velasco (1977), Dressler y Pollard (1974a), González-Tamayo (1997), Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. **Michoacán:** Mpio. Coalcomán de Vázquez Pallares, Sierra Naranjillo, 06/V/1939, *G. Hinton 13742* (NY, US); 08/V/1939, *G. Hinton 13757* (AMES, MO, NY, US); 14/VII/1939, *G. Hinton 13928* (AMES, NY, US [paratipos]); Cercanías de Coalcomán, 04/VI/2003, *I. Contreras s.n.* (IBUG); km. 25, Coalcomán, 17/VI/1986, *E. Hágsater 5870* (AMO); cerro de las Tablas, cerca de Coalcomán, 30/V/1936, *O. Nagel & J. Navarro 5842* (AMO, F.). **Jalisco:** Mpio. Tamazula, Tamazula, s. f., *F. Suro s. n.* (AMO).

***Encyclia rzedowskiana* Soto Arenas**, Icon. Orchid. 5-6: t. 565. 2003. TIPO: MÉXICO. **Oaxaca**: Mpio. San Pedro Pochutla, km 18.4 de la carr. Pochutla-Oaxaca, 13/IV/1994, *M. Soto et al.* 6574 (AMO!, holotipo). Figura VII.34.

Hierba epífita, 40 cm alto sin la inflorescencia; hasta 90 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.5–6.0 × 1.8–3.4 cm, ovoides hasta piriformes, ligeramente comprimidos lateralmente, apicalmente con 2 hojas, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 15–38 × 1.2–3.4 cm, linear-oblongas hasta linear-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro a verde amarillento, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 26–90 cm largo, terminal, arqueada hasta erecta, racemosa o más frecuentemente paniculada, con 1–7 ramas de 8–16(–24) cm largo, cada rama con 5–11 flores; globalmente con aproximadamente 15–66 flores; entre 50–80% de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.3–1.3 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.2–0.3 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 3.0–4.0 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos verde amarillentos, teñidos de ocre a café, especialmente sobre las nervaduras, márgenes angostamente delineados de color verde claro; labelo verde amarillento hasta blanco verdoso o amarillento, con los nervios teñidos de magenta, en la base y lóbulos laterales usualmente verde amarillento, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales parcialmente fusionados con el lóbulo central, con nervios teñidos de café, esto se hace progresivamente más intenso a medida que se alejan del callo; callo verde, manchado de café, hirsuto; columna verde hacia la base y gradualmente se hace blanca hacia el ápice, en toda su longitud con manchas púrpura que son más notables hacia los lados; sépalos similares, oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.5–2.0 × 0.5–0.6 cm, sépalos laterales 1.5–2.0 × 0.5–0.6 cm; pétalos 1.5–1.9 × 0.6–0.7 cm, oblanceolados, con una uña conspicua hacia la base de 0.5–0.8 × 0.1–0.2 cm, agudos. **Labelo** 1.0–1.6 × 0.9–1.8 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.8 × 0.6–1.2 cm, anchamente subovado hasta transversalmente subelíptico, acuminado, en posición natural desde patente hasta reduplicado; lóbulos laterales 0.2–0.4 cm de largo, 0.2–0.5 cm ancho en la porción media y 0.4–0.6 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, algo falcados y redondeados hacia el ápice, parcialmente fusionados con el lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son patentes hacia el ápice y envuelven

a la columna; callo 0.3–0.4 × 0.15–0.22 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.6–0.7 × 0.28–0.33 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.15–0.19 × 0.15–0.19 cm, blanco cremoso, subcuadrada; polinios 4, 0.08–0.09 × 0.05–0.06 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.18–0.22 × 0.14–0.18 cm, cordada; rostelo 0.04–0.06 × 0.08–0.11 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.7–3.0 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.34).

Discusión: *Encyclia rzedowskiana* es una de las especies más complicadas del complejo *E. meliosma*. En parte, las dificultades para definir la identidad de están en que es difícil establecer los límites con respecto a *Encyclia meliosma* (Soto, 2002e). Algunos de los caracteres que apoyan la hipótesis de que que estas especies no son la misma entidad son (i) la ausencia de aroma en las flores de *E. rzedowskiana*, contrario al característico aroma dulce de las flores de *E. meliosma*. (ii) Estas especies crecen en pisos altitudinales distintos, *E. rzedowskiana* está por debajo de los 800 m (–1200 m?), mientras que *E. meliosma* está por encima de los 900 m. (iii) *E. rzedowskiana* está en sabanas con pinos y en selvas secas, mientras que *E. meliosma* tiende a crece en bosques de pino-encino o en selva baja caducifolia con encinos. (iv) *Encyclia meliosma* está restringida a la cuenca del Balsas, mientras que *E. rzedowskiana* está en la vertiente que mira al Océano Pacífico de la Sierra Madre del Sur (Figura VII.30). (v) En *Encyclia rzedowskiana* los lóbulos laterales están traslapados con el lóbulo central, mientras que en *E. meliosma* no (compare Figuras VII.28, VII.34 y VII.29).

Distribución y ecología: *Encyclia rzedowskiana* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Guerrero y Oaxaca (Figura VII.30). Es epífita y generalmente se le encuentra en selvas secas y sabanas con pinos por debajo de los 1000 m. Florece entre marzo y julio.

Relaciones filogenéticas: Los análisis filogenéticos de los capítulos III–V indican que *Encyclia rzedowskiana* está relacionada con *E. halbingeriana*, *E. aenicta*, *E. huertae*, *E. meliosma* y *E. spatella*. Estas especies son parte del complejo *E. meliosma*. Los análisis de fechaje de los capítulo III y V (Figura III.6, V.1 A) indican que este complejo es de reciente origen (ca. 2 Ma). Así mismo, es notable que estas especies corresponden a un segmento del complejo que, según los análisis del capítulo V, tiene una tasa de diversificación alta combinada con una tasa de extinción relativa baja. Así mismo, este complejo es uno de los más dispares morfológicamente, por lo que es posible que la exploración de lugares novedosos del morfoespacio este contribuyendo a su diversificación (ver capítulo V, Figuras V.1 B y Anexo 14). Las topologías conocidas para este complejo (capítulos III–V), aunque con poco soporte, indican que esta especie forma un grado en el que también están incluidas *E. meliosma* y

E. halbingeriana (Figura V.1 A). Para más detalles puede consultar los capítulos III–V, así como las fichas de *E. aenicta* (p. 143), *E. halbingeriana* (p. 174) y *E. meliosma* (p. 205).

Evaluación del estado conservación: Vulnerable (VU). *Encyclia rzedowskiana*, tiene un área de distribución inferior a 20 mil km² (EOO=7,206.19 km²), pero el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=2,620.15 km², basado en una celda de 22.66 km). Esta especie

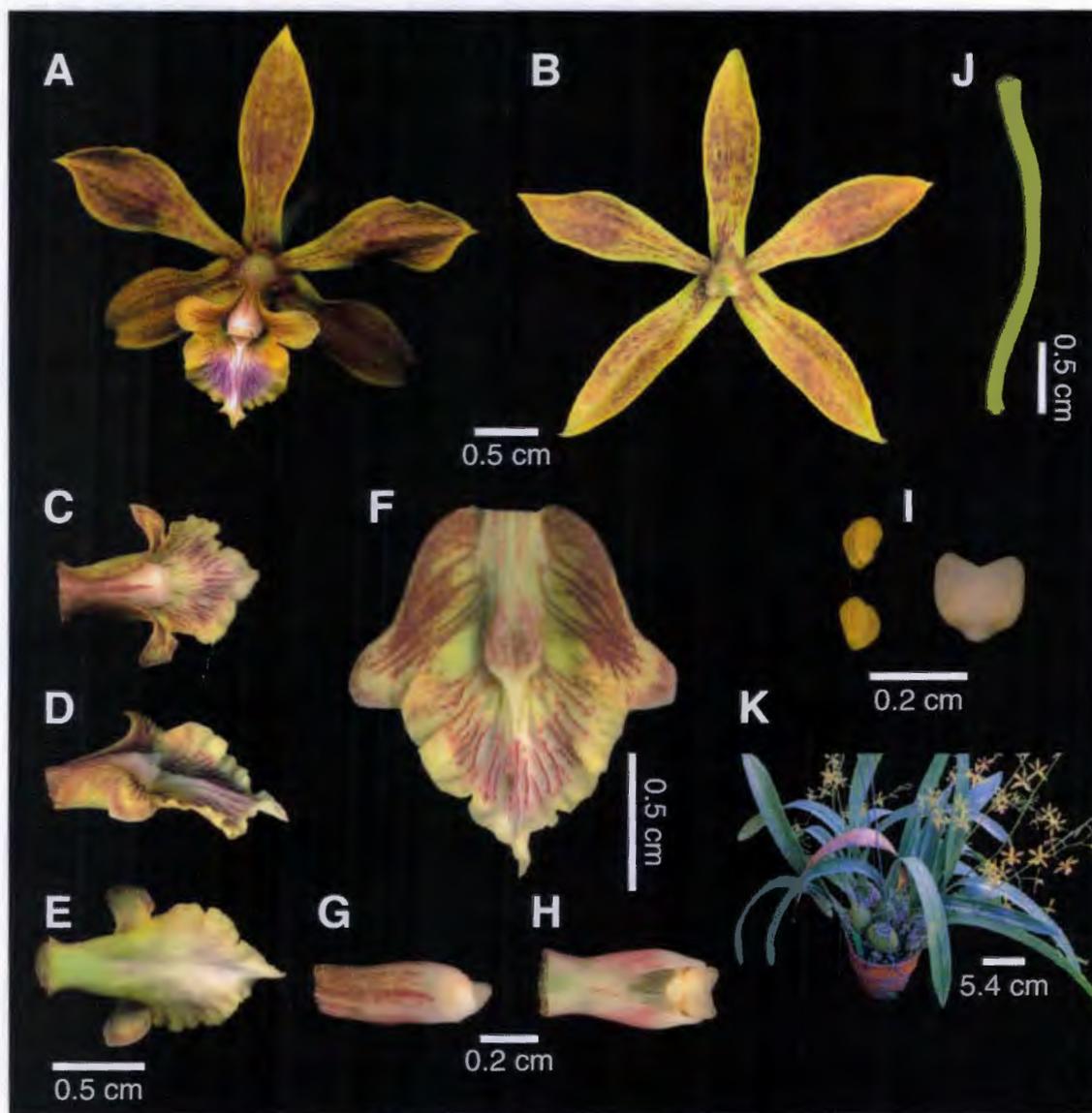


Figura VII.34. *Encyclia rzedowskiana*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. K, planta. Basado en C. Leopardi et al. 423 (CICY).

ha sido poco colectada y se encuentra en un hábitat frágil sometido a fuertes presiones antrópicas.

Ilustraciones publicadas: Soto (2002e) y Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0289).

Etimología: El epíteto "rzedowskiana" honra al Dr. Jerzy Rzedowsky, uno de los botánicos contemporáneos más importantes de México.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Soto (2002e), Soto-Arenas *et al.* (2005), Soto-Arenas y Salazar (2004).

Material revisado: MÉXICO. **Guerrero:** Mpio. Ometepec, a 8 km de Zacoalpan, dirección Xochistlahuaca, 24/IV/1982, *G. Gaxiola 305* (MEXU). **Oaxaca:** Mt. San Felipe, 15/VI/1936, *J. Richards 2950* (AMO); Mpio. Mesones Hidalgo, km 220 Putla -> Pinotepa Nacional Hwy, 14/IV/1972, *G. Pollard A-186a-60* (AMO); Mpio. Pluma de Hidalgo, Pacific slope, near Pluma de Hidalgo, 11/II/1936, *O. Nagel 5378* (AMO); Mpio. Putla Villa de Guerrero, ca. de Putla, 23/III/2011, *C. Leopardi et al. 423* (CICY); Mpio. San Juan Cacahuatpec, km 33 Pinotepa -> Putla, V/1979, *Thurston T-692* (AMO); Mpio. San Miguel Panixtlahuaca, San Miguel Panixtlahuaca, 29/IV/2006, *A. Velásco 92* (MEXU); Mpio. San Pedro Amuzgos, 10.5 km N of Cacahuatpec, 14/III/1967, *G. Pollard G-186a-60a* (AMO); Mpio. San Pedro Pochutla, cerro Los Machos, II/1941, *B. Reko 6065* (AMES); environs de Puerto Angel, III/1905, *M. Diguét s. n.* (AMES); 100' east of Pto. Angel road, s. f., *N. Bashor 1965* (AMO); km 214 Puerto Ángel Hwy, 18/II/1974, *G. Pollard s. n.* (AMO); km 200 Oaxaca Pto. Ángel, VI/1979, *Thurston T-1199* (AMO); Mpio. Santos Reyes Nopala, Santos Reyes Nopala, 14/IV/1972, *G. Pollard B-186a-60* (AMO); km 232 Puerto Escondido Hwy, 14/IV/1972, *G. Pollard E-186a-60a, J-186a-60a* (AMO).

***Encyclia selligera* (Lindl.) Schltr.**, Orchideen 211. 1914. *Epidendrum selligerum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: Misc. 41-41. 1838. TIPO: GUATEMALA. *S. loc.*, 1836, *G. Skinner s.n.* (K-L, holotipo). Figura VII.35.

Hierba epífita, raro terrestre, 38 cm alto sin la inflorescencia; hasta 90 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 3.0–10.0 × 2.0–4.0 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con (1–)2 hojas, cuando jóvenes verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego desaparecen. **Hojas** 14.0–37.5 × 1.5–2.5 cm, linear-oblongas hasta oblongo-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde claro u oscuro, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 30–78 cm largo, terminal, erecta, usualmente paniculada, raro racemosa, cuando

paniculada con 2–5 ramas de 3.1–15.0 cm largo, cada rama con 3–5(8) flores; globalmente con ca. 15–49 flores; ca. 40–66 % de la inflorescencia corresponde al área fértil; pedúnculo grueso, fuerte, liso, verde raro teñido de púrpura, cubierto con vainas tubulares, adpresas, de 0.6–1.9 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, papiráceas, triangulares, agudas hacia el ápice, de 0.3–0.6 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 3.2–3.4 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto carnosos-coriáceos; sépalos y pétalos verdes hasta café o incluso chocolate; labelo blanco hasta rosa a veces con manchas púrpura, en México generalmente se encuentra la forma de labelo blanco, el lóbulo central con 1–3 quillas desarrolladas que llegan hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua; lóbulos laterales teñidos de verde y esfumados de café en la base, blancos hacia el ápice, libres del lóbulo central; callo color blanco; columna verde con manchas moradas; sépalos similares, oblanceolados, agudos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos; sépalo dorsal 2.0–2.3 × 0.6–0.8 cm, sépalos laterales 2.0–2.3 × 0.65–0.80 cm; pétalos 1.9–2.0 × 0.60–1.08 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de (0.3–)0.5–0.7 × 0.1–0.2 cm, agudos hasta anchamente agudos. **Labelo** 1.9–2.0 × 1.9–2.2 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, cortamente unguiculado, lóbulo central 0.85–0.95 × 0.70–0.85 cm, elíptico hasta ovado suborbicular; lóbulos laterales 1.0–1.3 cm largo, 0.40–0.50 cm de ancho en la porción media y 0.6–0.7 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos hasta subpanduriformes, hacia el ápice desde redondeados hasta truncados, separados del lóbulo central por un seno de 0.1–0.3 cm de ancho que llega hasta el callo; en posición natural los lóbulos laterales son recurvados hasta reflexos y flanquean a la columna; callo 0.80–0.85 × 0.35–0.40 cm, subróbico, hirsuto en la base, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, que se ensancha un poco y forma una fovea, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 1.0–1.1 × 0.4–0.5 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral oblongo a ligeramente ensanchado en la porción media, sin estelidios; antera 0.28–0.32 × 0.24–0.28 cm, amarilla; polinios 4, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.25–0.26 × 0.21–0.22 cm, subcuadrada; rostelo 0.070–0.075 × 0.135–0.140 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado (2.1–)2.5–3.3 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.35).

Discusión: *Encyclia selligera* no ha sufrido muchos cambios desde su descripción bajo *Epidendrum* por Lindley (1838); se extiende desde México (Chiapas) hasta Honduras y probablemente Nicaragua. Se ha reportado que hay poblaciones en Nicaragua con el raquis verrugoso (Hamer, 2001), esto es contrario a lo que se conoce para el resto del área de distribución y el resto del clado (raquis liso). Lo anterior sugiere que podría tratarse de una especie distinta o que hay un activo intercambio de genes entre esta especie y otras. Si

bien en todo su rango de distribución se ha reportado cierta variación, ésta se concentra en el tamaño, color y forma de la flor. En México se encuentra una forma de labelo blanco; mientras que, en el resto de Centroamérica predomina la forma de color rosa.

Sauleda y Adams (1983) reportan la existencia de esta especie en la isla Andros del Archipiélago de las Bahamas. Al revisar uno de los dos ejemplares en los que se basa el reporte (*Sauleda 2547*[USF!]), ciertamente existe similitud floral, aunque hay algunas diferencias importantes, tales como la inflorescencia racemosa en este espécimen, cuando generalmente son paniculadas en *E. selligera*; también llama la atención forma del pseudobulbo, que es esférico y muy liso; mientras que en *Encyclia selligera*, en todos los reportes revisados para este trabajo, el pseudobulbo siempre es piriforme (más largo que ancho). Considerando los caracteres anteriores y el hecho que de sólo se hayan colectado dos ejemplares a finales de la década de los 70, y nunca más se ha vuelto a colectar en las Antillas, hacen pensar que probablemente se trate de alguna otra especie distinta a lo que aquí es considerado *Encyclia selligera*. Por otro lado, Dunsterville y Garay (1961: p. 151) utilizaron este nombre para referirse a *Encyclia granitica*, una especie que crece sólo en el Escudo Guayanés.

Distribución y ecología: *Encyclia selligera* se encuentra desde México (Chiapas) hasta Honduras y probablemente el norte de Nicaragua (Figura VII.11), usualmente se le encuentra en ambientes secos de bosques de pino, encino, pino-encino y cipresales, entre los 1400–2100 m. Generalmente crece como epífita. Florece entre marzo y mayo.

Relaciones filogenéticas: De acuerdo a los análisis filogenéticos del capítulo III, *Encyclia selligera* está cercanamente relacionada con *E. hanburyi* y *E. chiapasensis* y se les denomina complejo *E. hanburyi* (Figuras III.3-III.4). Los grupos hermanos de este complejo son los complejos *E. diota* y *E. candollei*. En conjunto estos tres linajes conforman el clado mesoamericano de las *Encyclia*. Aunque los miembros del complejo *E. hanburyi* tienen flores bastante disímiles, las plantas poseen ciertas similitudes en la forma de las hojas, tamaño y forma del pseudobulbo. Se ha propuesto que *Encyclia selligera* es una especie con cierta facilidad para formar híbridos con especies con las que se solapa en su área de distribución, tales como, *Encyclia ceratistes*, *E. hanburyi*, entre otras (Pérez-García y Hágsater, 2012). Para más detalles puede consultar el capítulo III, así como las fichas de *E. chiapasensis* (p. 162) y *E. hanburyi* (p. 176).

Evaluación del estado conservación: Preocupación menor (LC). *Encyclia selligera*, tiene un área de distribución superior a 20 mil km² (EOO=44,414.18 km²) y el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=22,423.59 km², basado en una celda de 45.150 km). Si bien esta especie actualmente no se encuentra en peligro, sería conveniente tenerla bajo observación porque los bosques que habita están disminuyendo por influencia antrópica.

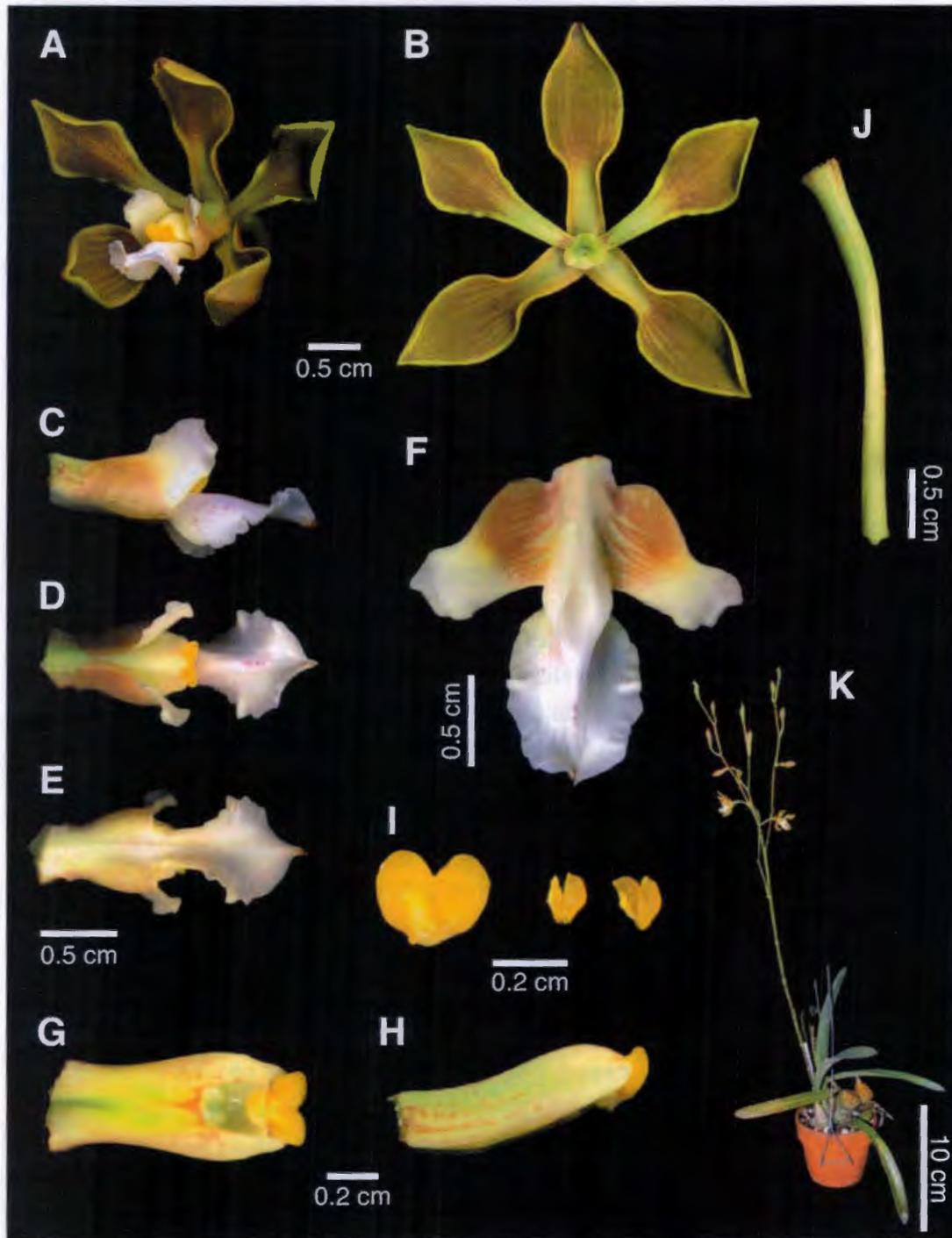


Figura VII.35. *Encyclia selligera*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vistas lateral, dorsal y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista ventral y lateral. I, antera y polinarios. J, ovario pedicelado. K, planta. A–K, basado en *Leopardi 319* (CICY).

Ilustraciones publicadas: Reichenbach (1900: Plate 223, como *Epidendrum selligerum*), Costantin (1911: dibujo 39, como *Epidendrum selligerum*), Dressler y Pollard (1974a: foto 59), Withner (1998: fig. 8.3, plate 73), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0290).

Etimología: La palabra “selligerum” deriva de “sella”, una palabra latina utilizada para referirse a una silla de montar. Es posible que el nombre haga referencia a la forma en silla de montar que suele tener el lóbulo central del labelo de esta especie.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Lindley (1838), Schlechter (1914), Dunsterville y Garay (1961), Dressler y Pollard (1974a), Hamer (1974), Withner (1998), Hamer (2001), Soto (2002f).

Material revisado: EL SALVADOR. Cerro Verde, 15/VIII/1964, *F. Hamer 16* (AMES, MO). **Quiche:** Mpio. Uspantán, road from Cobán to Uspantán just behind Uspantán, 10/II/1977, *F. Hamer A260* (MO). GUATEMALA. S. loc, s.f., *M. Lewis 229* (AMES); s. loc., s.f., *J. Johnston s.n.* (AMES); s. loc., VI/1957, *J. M. Pacheco s.n.* (AMES, F); Cerrito de Oro, 22/II/1907, *W. Kellerman s.n.* (F). MÉXICO. **Chiapas:** s.loc., *ex hort.*, 13/03/2010, *G. Carnevali sub C. Leopardi 334* (CICY); Tejapan, entre San Cristóbal y Comitán, 30/IV/1992, *E. Pérez y M. Soto 344* (AMO); Reserva de la Biosfera “El Triunfo”, 09/IV/1998, *J. Castillo y F. Bolom 1769* (AMO); Mpio. La Grandeza, La Grandeza, 19/V/1945, *E. Matuda 5606* (AMES); Mpio. Motozintla, 1 km SE de Ojo de Agua camino a Berriozábal, 03/IV/1997, *L. García-Mendoza y A. Castañeda 6457* (MEXU); km 42 de la carretera Huixtla - Motozintla, 28/III/1997, *M. Soto 8168* (AMO); camino Motozintla-Niquivil, 12/VIII/1992, *M. Soto 6654* (AMO); km 51 de la carretera Huixtla-Motozintla, 16/IX/1985, *M. Soto et al. 1768* (AMO); Mpio. Teopisca, Escobillar, después de Belén, 28/III/2010, *C. Leopardi et al. 319* (CICY); Carretera San Cristóbal-Teopisca MEX 190, km 110 (marca de la carretera) nuevos asentamientos entre Betania y Teopisca, 30/VI/1996, *M. Soto 7964, 7964A, 7964C* (AMO); entre Amatenango y San Cristóbal, 13/V/1985, *E. Hágsater 5557* (AMO, ENCB); 15 km east of San Cristóbal de Las Casas, 29/XII/1965, *G. Pollard B-186a-63* (MEXU); entre Amatenango y San Cristóbal de Las Casas, detrás de la estación SOP, 01/V/1978, *E. Hágsater, 1348* (AMO); entre San Cristóbal y Comitán, después de Belén, s.f., *Hartmann s.n.* (AMO).

***Encyclia spatella* (Rchb. f.) Schltr.**, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 27: 137. 1924. *Epidendrum spatella* Rchb. f., Bonplandia 4: 214. 1856. TIPO: MÉXICO. S. loc. s. f., *Pavón 1808* (G, holotipo). Figura VII.36.

Hierba rupícola, 30 cm alto sin la inflorescencia; hasta 70 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.0–6.0 × 1.1–3.0 cm, ovoides hasta

piriformes, apicalmente con 1–2 hojas, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 15–28 × 1.5–2.2 cm, linear-oblongas hasta subelípticas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 30–70 cm largo, terminal, erecta, paniculada o racemosa, con 0–6 ramas de 4–13 cm largo, cada rama con 2–12 flores; globalmente con aproximadamente 8–35(–70) flores; entre 40–55 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente teñido de verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.4–1.4 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.1–0.2 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 2–3 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto coriáceos; sépalos y pétalos teñidos de ocre a café, verdes hacia la base, nervios delineados de café, márgenes angostamente delineados de color verde claro; labelo blanco hasta verde pálido en la base y lóbulos laterales, con nervios teñidos de magenta, el lóbulo central con 3 quillas desarrolladas que llegan casi hasta el ápice, de éstas la central es la más conspicua y la única que parte como una prolongación del callo; lóbulos laterales parcialmente fusionados con el lóbulo central, con nervios teñidos de café, esto se hace progresivamente más intenso a medida que se alejan del callo; callo, hirsuto; sépalos similares, oblanceolados, obtusos hasta anchamente agudos, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.3–1.5 × 0.3–0.4 cm, sépalos laterales 1.3–1.5 × 0.3–0.5 cm; pétalos 1.3–1.5 × 0.4–0.6 cm, espatulados, con una uña conspicua hacia la base de 0.5–0.6 × 0.1–0.2 cm, agudos a redondeados. **Labelo** 1.0–1.2 × 1.0–1.2 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.5–0.8 × 0.6–0.9 cm, ovado, subelíptico a suborbicular, redondeado; lóbulos laterales 0.3–0.4 cm de largo, 0.2–0.3 cm ancho en la porción media y 0.3–0.4 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos y redondeados hacia el ápice, parcialmente fusionados con el lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son patentes hasta recurvados hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.4–0.5 × 0.2–0.3 cm subróbico, hirsuto, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo extendiéndose en el limbo del lóbulo central del labelo como una quilla que llega hasta el ápice. **Columna** 0.6–0.8 × 0.2–0.3 cm, semicilíndrica, recta, contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.15–0.21 × 0.15–0.21 cm, amarilla, subcuadrada; polinios 4, 0.08–0.09 × 0.06–0.07 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.18–0.23 × 0.15–0.18 cm, obtriangular; rostelo 0.05–0.07 × 0.11–0.13 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 1.5–2.8 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.36).

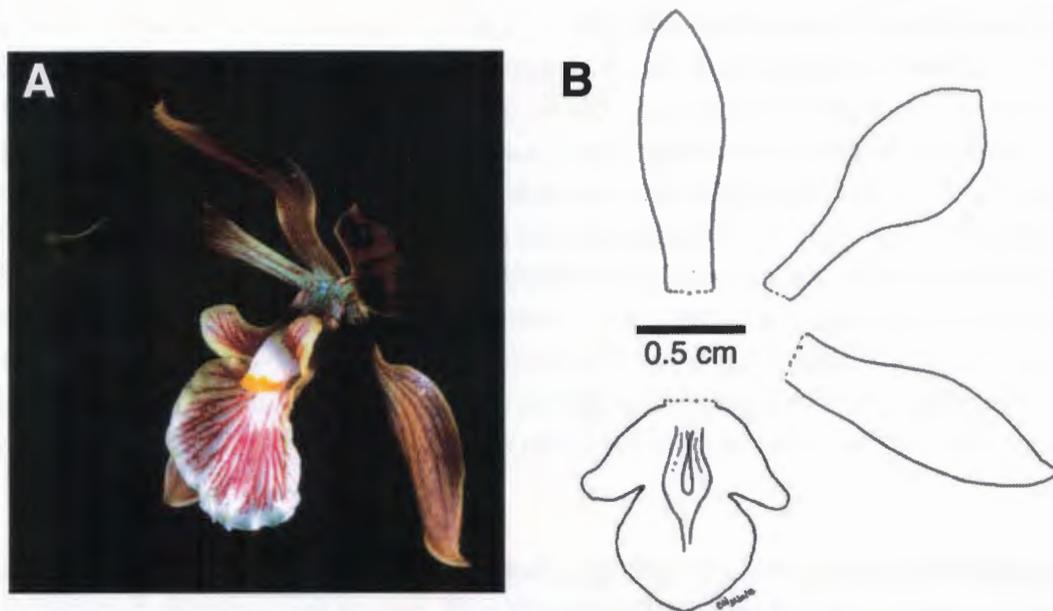


Figura VII.36. *Encyclia spatella*. A, flor. B, perianto. A, archivo AMO (*E. Hágsater 5864*). B, basado en *S. Rosillo s.n.* (AMO).

Discusión: El material tipo de *Encyclia spatella* es confuso debido a su pobre estado de conservación y a lo fragmentario de la preparación (un par de flores en un sobre). El análisis de una imagen de alta resolución de la imagen del tipo enviada por el Dr. Laurent Gautier, curador de G, coincide con el diagnóstico propuesto por Soto-Arenas (2002b). Existe un ejemplar en el portal web del herbario W identificado como tipo de *Encyclia spatella*; sin embargo, el número de colecta y colector no corresponden con los del protólogo (*Pavón 1808*).

Encyclia spatella puede confundirse con facilidad con *Encyclia huertae*, con quien es simpátrica en algunas partes del área de distribución. Las diferencias entre estas especies son pocas, las más importantes son que *E. huertae* tiende a ser rupícola, mientras que *E. spatella* es epífita. Otras tienen que ver con la forma del labelo, tendencias que son descritas en la Figura VII.21, en donde resalta la tendencia del lóbulo central del labelo a ser obovado y a tener un callo proporcionalmente más pequeño, lo cual se observa en la contracción de las rejillas de deformación.

Distribución y ecología: *Encyclia spatella* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Colima y Jalisco (Figura VII.22). Es epífita y generalmente se le encuentra en bosques de pino-encino entre los 500 y 1800 m. Florece entre abril y junio.

Relaciones filogenéticas: De acuerdo con los análisis filogenéticos de los capítulos III–V, *Encyclia spatella* está relacionada con *E. halbingeriana*, *E. aenicta*, *E. meliosma*, *E. rzedowskiana* y *E. huertae*. Estas especies forman parte del complejo *E. meliosma*. La evidencia morfológica y biogeográfica sugiere que ésta es la especie hermana de *Encyclia huertae*, sin embargo los análisis filogenéticos ni sustentan, ni rechazan la hipótesis, como muestran las Figuras III.3–III.4, IV.6, V.1. Considerando los resultados del capítulo V, esta especie forma parte de un linaje que está en un proceso de diversificación intenso, como sugieren la alta tasa de diversificación y su baja tasa de extinción relativa (ver capítulo V). Es posible que esta alta tasa de diversificación esté asociada con la exploración de lugares novedosos del morfoespacio, tal y como sugieren las figuras V.1 y el Anexo 14. Para más detalles puede consultar los capítulos III–V, así como las fichas de *Encyclia aenicta* (p. 143) y *E. meliosma* (p. 205).

Evaluación del estado conservación: Vulnerable (VU). *Encyclia spatella*, tiene un área de distribución inferior a 20 mil km² (EOO=9,044.39 km²), pero el área ocupada es superior a los 2 mil km² (AOO=2,627.26 km², basado en una celda de 17.08 km).

Ilustraciones publicadas: Dressler y Pollard (1974a: foto 65), Soto-Arenas (2002b), Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0291).

Etimología: El epíteto “spatella” podría hacer referencia a la forma de espátula a la que tiene el lóbulo central del labelo.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Dressler y Pollard (1974a), Soto-Arenas (2002b), Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. **Colima:** Mpio. Manzanillo, Manzanillo, VI/1973, *O’Flaberty s. n.* (AMO). **Jalisco:** *S. loc.*, 16/VI/1988, *E. Hágsater s. n.* (AMO); Mpio. Autlán de Navarro, Sierra de la Cacoma, 17/V/2002, *I. Contreras s. n.* (IBUG); Mpio. Cabo Corrientes, el Tuito, 6.8 km por el camino El Tuito–Ixtrahuahuey, 18/IV/1986, *G. Ayala 763* (MEXU); Mpio. Cihuatlán, Los Ranchos de Afuera, rumbo a Manantlán, 15/VI/1988, *A. López-Ferrari et al. 706* (UAMIZ); Mpio. Chiquilistlán, Chiquilistlán, s. f., *S. Rosillo s. n.* (AMO); Mpio. Mascota, entre Mascota y Milpillas de San Sebastián, 06/V/1982, *R. González-Tamayo 1202* (IBUG); Mpio. Talpa de Allende, Talpa-Tomatlán, km 35, III/1975, *E. Hágsater 5865* (AMO); margen oriente arroyo El Salto, en el cruce con El Camino de La herradura, cerca de Cuale, 30/V/1982, *R. González-Tamayo 1212* (IBUG); Talpa-Tomatlán, km 35, III/1979, *E. Hágsater 5864* (AMO); Mpio. Tapalpa, cascada del Nogal, 23/IV/2000, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Mpio. Tomatlán, entre El Tuito y Tomatlán, 02/VI/1975, *S. Rosillo s. n.* (AMO).

***Encyclia suaveolens* Dressler**, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 39: 117–118. 1968 [pub. 1971]. TIPO: MÉXICO. **Nayarit**: 16 mi. south of Compostela, 28/XII/1949, R. Dressler & M. Wirth 2730 (US, holotipo). Figura VII.37.

Hierba epífita, 30 cm alto sin la inflorescencia; hasta 50 cm incluyendo la inflorescencia. **Rizoma** grueso y fibroso. **Pseudobulbos** agregados, 2.5–6.0 × 1.8–3.4 cm, ovoides hasta piriformes, apicalmente con 2 hojas, cuando jóvenes, verdes, lisos y cubiertos con vainas papiráceas que luego se desfibran hasta desaparecer; al envejecer son ligeramente arrugados. **Hojas** 11–25 × 1.2–3.2 cm, linear-oblongas hasta linear-liguladas, subagudas, coriáceas, conduplicadas en la base, verde oscuro, con el nervio central marcado principalmente en la cara abaxial. **Inflorescencia** 15–40 cm largo, terminal, erecta, racemosa, raro paniculada; globalmente con aproximadamente 3–10 flores; entre 30–40 % de la inflorescencia corresponden al área fértil; pedúnculo delgado pero fuerte, liso, usualmente verde, cubierto con vainas tubulares, adpresas, inconspicuas de 0.7–1.6 cm largo, que se hacen más pequeñas hacia el ápice; brácteas inconspicuas, triangulares, papiráceas, agudas hacia el ápice, de 0.3–0.7 cm largo. **Flores** resupinadas, vistosas, 5–6 cm de diámetro (entre las puntas de los pétalos); segmentos del perianto carnosos-coriáceos; sépalos y pétalos verde amarillentos, fuertemente teñidos de ocre a café, a veces tienen un color similar al bronce, a veces márgenes angostamente delineados de color verde claro; labelo blanco hasta rosado, el lóbulo central sin quillas desarrolladas; lóbulos laterales parcialmente libres del lóbulo central (senos bien desarrollados), blancos a veces con una ligera infusión de rosa hasta completamente rosados; callo rosado pálido a intenso; columna verde hacia la base y gradualmente se hace blanca hacia el ápice; sépalos similares, oblanceolados, cortamente acuminados, los laterales ligeramente oblicuos, sépalo dorsal 1.7–2.4 × 0.7–0.9 cm, en la mitad proximal con márgenes ligeramente revolutos, mientras que en la mitad distal es ligeramente porrecto, sépalos laterales 1.9–2.4 × 0.7–1.0 cm, porrectos hacia la mitad distal; pétalos 1.7–2.2 × 0.8–1.1 cm, oblanceolados, con márgenes revolutos en parte de la uña, lo que les hace parecer espatulados, la uña tiene 0.6–0.9 × 0.1–0.3 cm, agudos. **Labelo** 1.5–1.9 × 1.8–2.0 cm, 3-lobulado, libre de la columna excepto en la base, lóbulo central 0.9–1.1 × 1.0–1.3 cm, anchamente subovado hasta transversalmente subcuadrado, emarginado, en posición natural desde ligeramente reduplicado hasta con forma de silla de montar; lóbulos laterales 0.9–1.1 cm de largo, 0.3–0.5 cm ancho en la porción media y 0.4–0.6 cm de ancho en la porción que está entre la base del labelo y el seno que lo separa del lóbulo central, oblongos, algo falcados y redondeados hacia el ápice, libres del lóbulo central; en posición natural los lóbulos laterales son patentes hacia el ápice y envuelven a la columna; callo 0.3–0.4 × 0.15–0.24 cm subróbico, glabro, formado por dos quillas separadas por un surco conspicuo, estas quillas confluyen hacia el ápice del callo, pero no se extienden visiblemente en el limbo del lóbulo central del labelo. **Columna** 0.9–1.1 × 0.5–0.6 cm, semicilíndrica, recta,

contorno ventral ligeramente clavado, sin estelidios; antera 0.3–0.4 × 0.3–0.4 cm, amarilla, subcuadrada; polinios 4, 0.10–0.17 × 0.06–0.08 cm, amarillos, separados en grupos de dos, caudículas amarillas; superficie estigmática 0.28–0.30 × 0.28–0.35 cm, cordada; rostelo 0.05–0.06 × 0.16–0.22 cm perpendicular, semicircular; ovario pedicelado 2.2–4.2 cm largo, cilíndrico, liso (Figura VII.37).

Discusión: Aunque la evidencia molecular apunta a que *Encyclia suaveolens* pertenece al complejo *E. meliosma*, los caracteres morfológicos de esta especie sugieren que existe afinidad con *Encyclia selligera* y *E. cordigera*. Por ello la discusión se centra en distinguirla de estas especies. Es necesario aclarar que estas tres especies no están cercanamente relacionadas según los análisis del capítulo III, lo que sugiere que estas similitudes representan un caso interesante de convergencia evolutiva en caracteres florales.

Encyclia suaveolens al compararse con *Encyclia selligera* y *E. cordigera* puede reconocerse por florecer en pseudobulbos inmaduros. Además, *E. suaveolens* puede diferenciarse *E. cordigera* por tener el labelo proporcionalmente más pequeño (<2.5 vs. >3 cm. de largo). *Encyclia suaveolens* se distingue de *E. selligera* porque (i) el callo de *E. selligera* tiene una fovea más marcada y se extiende en una quilla sobre el limbo del lóbulo central del labelo, mientras que el de lóbulo central de *E. suaveolens* es liso. (ii) La forma del lóbulo central de *E. selligera* tiende a ser elíptica a rectangular, mientras que en *E. suaveolens* este tiende a ser de ovado a cuadrangular. (iii) Las inflorescencias de *E. selligera* suelen ser panículas y aún cuando sean racemosas son floríferas, mientras que las de *E. suaveolens* tienden a ser racemosas y paucifloras. (iv) Las flores de *E. selligera* son más pequeñas que las de *E. suaveolens* (<3.5 vs. >5 cm de diámetro).

Distribución y ecología: *Encyclia suaveolens* es endémica de México. Se encuentra en los estados de Jalisco y Nayarit (Figura VII.38). Es epífita y generalmente se le encuentra en bosques de encino, encino-pino y bosques mixtos entre los 700–1500 m. Florece entre marzo y julio.

Relaciones filogenéticas: Los análisis filogenéticos de los capítulos III–V (Figuras III.3–III.4) indican que *Encyclia suaveolens* está relacionada con el complejo *E. meliosma*. Análisis detallados como los de los capítulos IV y V (Figuras IV.6, V.1 A) indican que *E. suaveolens* es el grupo hermano de todas las demás especies del complejo. Considerando la baja tasa de diversificación y la alta tasa de extinción relativa que caracteriza a este linaje (ver capítulo V), es posible que *Encyclia suaveolens* se trate de una especie relictiva, por dos razones: (i) sus flores son completamente distintas a las de este complejo, más bien son parecidas a las de *Encyclia cordigera* y a las de *E. selligera* (especies no relacionadas), lo

que probablemente se deba a una convergencia en el polinizador utilizado. (ii) *Encyclia suaveolens* suele florecer en pseudobulbos inmaduros, algo raro al ser comparado con el resto de los miembros del complejo y del género. Para más detalles puede consultar los capítulos

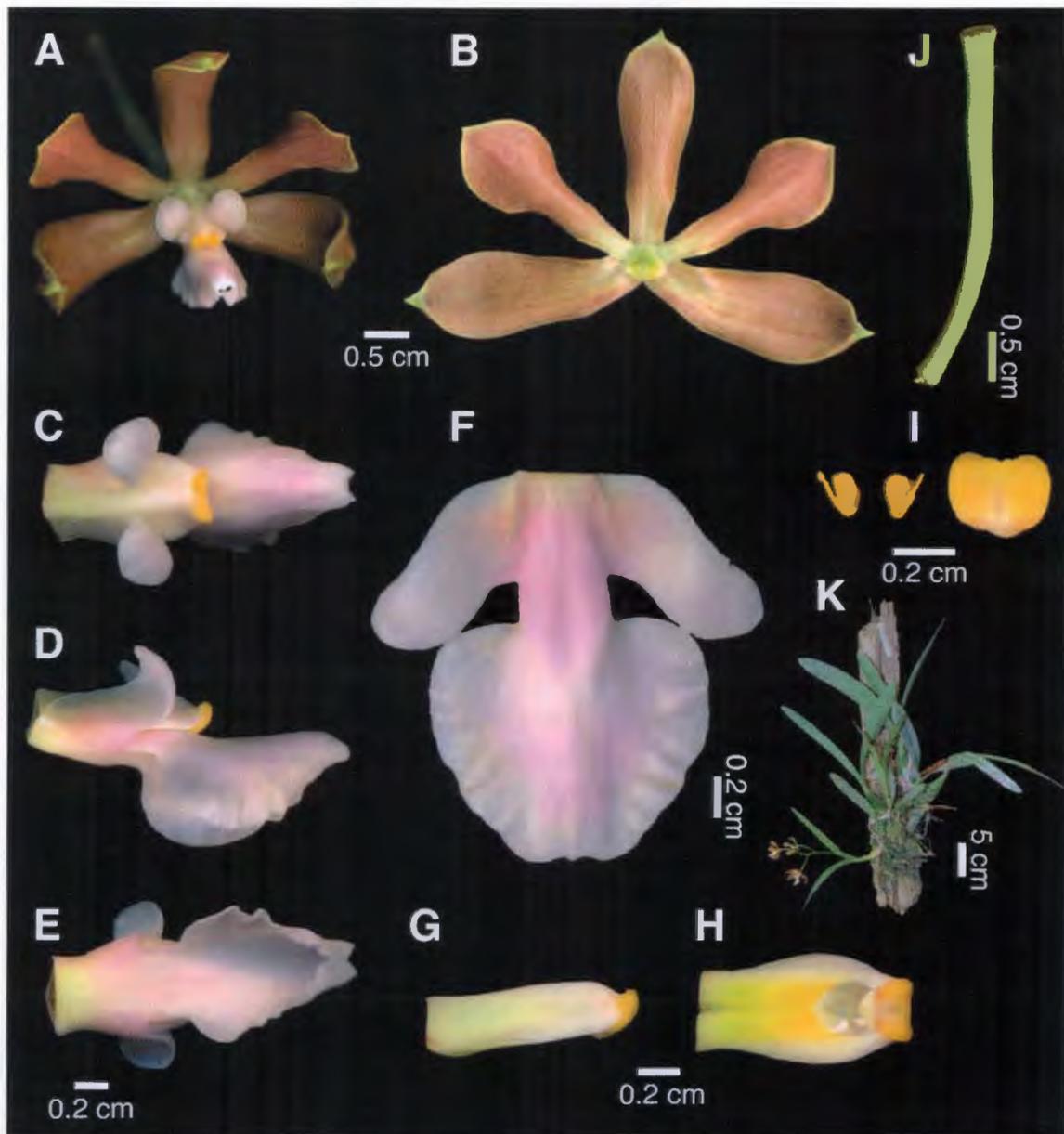


Figura VII.37. *Encyclia suaveolens*. A, flor. B, sépalos y pétalos. C–E, columna y labelo en vista dorsal, lateral y ventral. F, labelo aplanado. G–H, columna en vista lateral y ventral. I, polinios y antera. J, ovario pedicelado. K, planta. Basado en C. Leopardi 449 (CICY).

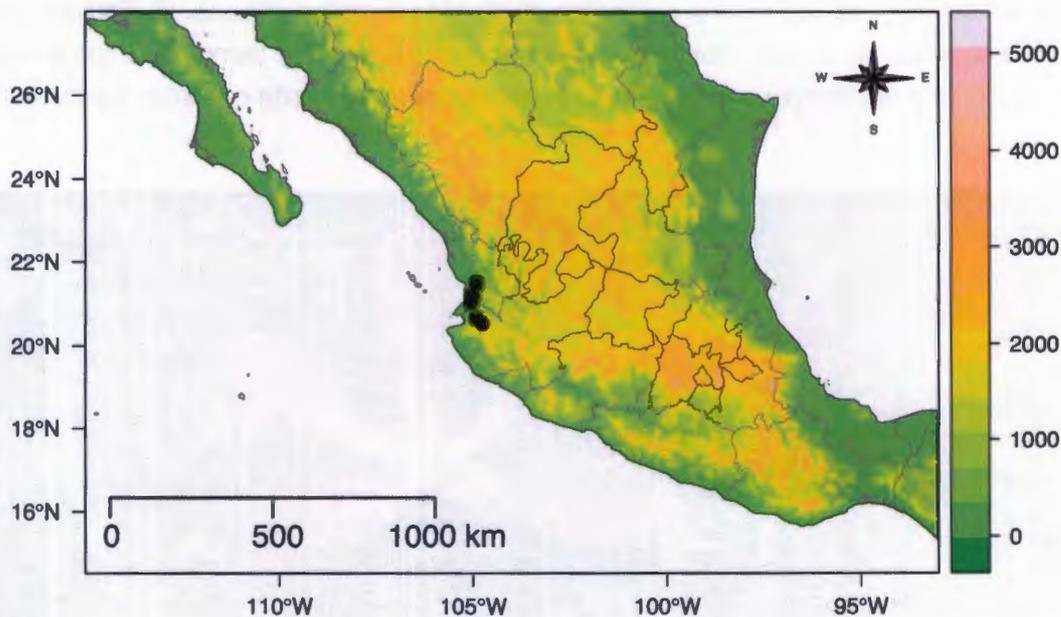


Figura VII.38. Distribución geográfica de *Encyclia suaveolens*. La barra de colores del lado derecho representa la altitud.

III–V, así como las fichas de *E. aenicta* (p. 143), *E. atrorubens* (p. 148) y *E. meliosma* (p. 205).

Evaluación del estado conservación: Vulnerable (EN). *Encyclia suaveolens*, tiene un área de distribución inferior a cinco mil km² (EOO=1,557.20 km²), pero el área ocupada es superior a los 500 mil km² (AOO=662.19 km², basado en una celda de 10.60 km). Sin embargo, de acuerdo a Salazar (1990) es posible que esta especie no este amenazada debido a que no se colecta para el comercio, no se está destruyendo su hábitat de manera intensiva y las poblaciones visitadas por ese autor son grandes y densas.

Ilustraciones publicadas: Dressler (1968: Lám. 1), Dressler y Pollard (1974a: Figura 15, foto 58), Salazar (1990), Withner (1998: plate 76) y Soto-Arenas *et al.* (2005: imagen 0292).

Etimología: El epíteto “suaveolens” hace referencia al perfume suave y agradable que caracteriza a las flores de esta especie.

Referencias en que ha sido utilizado este nombre o sus sinónimos: Dressler (1968), Dressler y Pollard (1974a), Salazar (1990), Withner (1998), Soto-Arenas *et al.* (2005).

Material revisado: MÉXICO. Jalisco: *Ex hort.*, 16/IV/1993, J. Piza & N. Warford s. n. (MO); Mpio. Mascota, Rancho El Cuamil, Mascota, 22/IV/2002, I. Contreras s. n. (IBUG); Los Tanques, 12/V/2006, I. Contreras s. n. (IBUG); *ex hort* A. Topete y G. Carnevali, 01/VIII/2012, C. Leopardi 449 (CICY). Nayarit: *ex hort.*, 27/VI/1984, E. Hágsater 2749 (AMO); Hwy 200, 16/VI/1971, G. Pollard C-186a-57 (AMO); Mpio. Compostela, 16 mi. So. of Compostela, VI/1952, R. Dressler 1060 (US, MEXU [paratipo]); km 63 de la carretera Compostela-Las Varas, a 4 km al N del poblado de Las Piedras, 04/IV/1994, G. Flores-Franco et al. 3387 (MO, MEXU); Compostela, a 10 km de Compostela hacia Puerto Vallarta, 05/V/1986, G. Salazar & M. A. Soto Arenas 2043 (AMO); 11/V/1988, G. Salazar 2042 (AMO); Mpio. Tepic, Roadside between Colano-Arroyo Juan Sánchez, 06/IV/1897, E. Nelson (US).

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, I. (1990). *Encyclia flabellata* (Lindl.) Thurston y Thurston. *Icones Orchidacearum*, 1: Plate 20.
- Ames, O., F. T. Hubbard y C. Schweinfurth (1935). *Estudies in Epidendrum*. Botanical Museum Leaflets Harvard University, 3: 61–76.
- Ames, O., F. T. Hubbard y C. Schweinfurth (1936). *The Genus Epidendrum in the United States and Middle America*. Botanical Museum, Cambridge, U.S.A.
- Bachman, S., J. Moat, A. Hill, J. de la Torre y B. Scott (2011). Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys*, 150: 117–126.
- Bateman, J. (1838). *The Orchidaceae of Mexico and Guatemala*. J. Ridgway & Sons, Londres, Inglaterra.
- Beutelspacher, C. R. (2011). *Guía de Orquídeas de Chiapas*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas - Consejo de Ciencia y Tecnología del estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, México.
- Candolle, A. P. (1841). Huitième notice sur les plantes rares cultivées dans le jardin de Genève. *Memoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève*, 9: 77–105.
- Cogniaux, A. y A. Goossens (1896). *Dictionnaire Iconographique des Orchidees*. F. Havermans, Paris, Francia.

- Costantin, J. (1911). *Atlas en Couleurs des Orchidées Cultivées*. Librairie Générale de L'Enseignement, Paris, Francia.
- Dix, M. A. y M. W. Dix (1979). Adiciones a la flora orquideológica de Guatemala 1: *Encyclia hanburii*. *Orquidea (Méx.)*, 7: 163–166.
- Dressler, R. L. (1968). Dos orquídeas nuevas de México occidental. *Anales del Instituto de Biología, México, Serie Botánica*, 39: 117–120.
- Dressler, R. L. (1976). Tipificación de *Epidendrum insidiosum*. *Orquidea (Méx.)*, 6: 8–13.
- Dressler, R. L. (2004). A key to the Central American species of *Encyclia*. *Orchid Digest*, 68: 88–92.
- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1971). Nomenclatural notes on the Orchidaceae - IV. *Phytologia*, 21: 433–439.
- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1974a). *The Genus Encyclia in Mexico*. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., México D.F., México.
- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1974b). Notas sobre el género *Encyclia* en México. *Orquidea (Méx.)*, 3: 306–310.
- Dunsterville, G. C. y L. A. Garay (1961). *Venezuelan Orchids Illustrated*, tomo II. Andre Deutsch, London, U.K.
- Espejo, A., J. García-Cruz, A. R. López-Ferrari, R. Jiménez y L. M. Sánchez (2002). Las orquídeas del estado de Morelos. *Orquidea (Méx.)*, 16: 1–332.
- García-Cruz, J., L. M. Sánchez y R. Jiménez (2003). Orchidaceae, Tribu Epidendreae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*, 119: 1–173.
- González-Tamayo, R. (1997). *Encyclia contrerasii*, une nouvelle espèce du Mexique occidental. *L'Orchidophile*, 127: 93–98.
- Hágsater, E. y M. A. Soto-Arenas (2008). *Encyclia halbingeriana* Hágsater & Soto Arenas. *Icones Orchidacearum*, 10: Plate 1020.
- Hágsater, E. y F. R. Stermitz (1983). *Encyclia oestlundii*, otra especie confundida de México. *Orquidea (Méx.)*, 9: 105–109.
- Hamer, F. (1974). *Las Orquídeas de El Salvador*, tomo 1. Ministerio de Educación, Dirección de Publicaciones, San Salvador, El Salvador.

- Hamer, F. (1982). *Icones Plantarum Tropicarum, Vol. 7, Orchids of Nicaragua, Part 1*. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota, U.S.A.
- Hamer, F. (2001). *Encyclia* Hook. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden, 85: 1667–1673.
- Hooker, W. J. (1840). *Epidendrum cepiforme*. Curtis's botanical magazine, 66 [new ser. v. 13]: t. 3765.
- Hooker, W. J. (1849). *A Century of Orchidaceous Plants*. Reeve, Benham, and Reeve, King William Street, Strand, Londres, U.K.
- Hunt, D. G. (2002). *Encyclia chiapasensis*. An unusual blooming habit. *Orchids*, 71: 544–545.
- INEGI (2013). Mapa digital de México v. 5.0, [Online] (Actualizado 15 agosto 2013). Disponible en <http://gaia.inegi.org.mx/mdm5/viewer.html> [Acceso 10 octubre 2013].
- IUCN (2012). 2001 IUCN Red List Categories and Criteria: version 3.1, [Online] (Actualizado 11 junio 2012). Disponible en <http://www.iucnredlist.org/> [Acceso 10 octubre 2012].
- Lindley, J. (1838). *Epidendrum selligerum*. Edward's Botanical Register, 24: Misc. 40–41.
- Lindley, J. (1839). *Epidendrum candollei*. Edward's Botanical Register, 25: Misc. 55.
- Lindley, J. (1843). *Epidendrum diotum*. Edward's Botanical Register, 29: Misc. 65.
- Lindley, J. (1844). *Epidendrum hanburyi*. Edward's Botanical Register, 30: Misc. 46.
- Lindley, J. (1853). *Epidendrum*. In *Folia Orchidacea: An Enumeration of the Known Species of Orchids*. Published for the author by J. Mathews, Londres, U.K., pp. 1–93.
- Parmentier, J. (1818). *Catalogue des Arbres et Plantes: Cultivés dans les Jardins de Mr. Joseph Parmentier ... à l'époque du 1er mai 1818*. E. Demanet & G. Choppinet, Enghien, Francia.
- Pérez-García, E. y E. Hágsater (2012). *Encyclia x nizhanburyi* (Orchidaceae) un nuevo híbrido natural del Istmo de Tehuantepec, México. *Lankesteriana*, 12: 1–8.
- R Core Team (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing, [Online] (Actualizado 21 abril de 2013). Disponible en <http://www.R-project.org/> [Acceso 21 abril de 2013].
- Regel, E. (1863). *Epidendrum hanburyi*. *Gartenflora*, 12: 146, tafel 398.

- Reichenbach, H. G. (1869). *Epidendrum meliosmum*. The Gardener's Chronicle & Agricultural Gazette, p. 989.
- Reichenbach, H. G. (1877). Orchideae Roezlianae novae seu criticae. *Linnaea*, 41: 1–134.
- Reichenbach, H. G. (1900). *Xenia Orchidacea: Beiträge zur Kenntniss der Orchideen*, tomo III. F. A. Brockhaus, Leipzig, Alemania.
- Rosillo-Velasco, S. (1977). *Encyclia pollardiana*. Boletín de la Asociación de Orquídeas de Guadalajara, 2: 1.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47–64.
- Rzedowski, J., G. Calderón y A. Butanda (2009). *Los Principales Colectores de Plantas Activos en México entre 1700 y 1930*. Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán.
- Salazar, G. A. (1990). *Encyclia suaveolens* Dressler. *Icones Orchidacearum*, 1: Plate 23.
- Sauleda, R. P. y R. M. Adams (1983). The genus *Encyclia* Hook. (Orchidaceae) in the Bahamas Archipelago. *Rhodora*, 85: 127–174.
- Schlechter, R. (1914). 201. *Encyclia* Hook. In *Die Orchideen: ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung. Handbuch für Orchideenliebhaber, Züchter und Botaniker*. P. Parey, Berlin, Alemania, pp. 207–212.
- Schlechter, R. (1918a). III. Orchidaceae novae, in caldariis Horti Dahlemensis cultae. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem*, 7: 268–280.
- Schlechter, R. (1918b). Kritische Aufzählung der bisher aus Zentral-Amerika bekanntgewordenen Orchidaceen. *Beihefte zum Botanischem Centralblatt. Original Arbeiten*, Kassel, 36: 321–520.
- Schlechter, R. (1920). Die Orchideen der südamerikanischen Kordillerenstaaten II. Colombia. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte.*, VII: 1–301.
- Schlechter, R. (1930). Blütenanalysen neuer Orchideen. *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beihefte*, 58: tafel 46.
- SEMARNAT (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059- SEMARNAT-2010. 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*. SEMARNAT, México D.F.

- Soto, M. (1990). *Encyclia diota* (Lindl.) Schltr. Icones Orchidacearum, 1: Plate 18.
- Soto, M. (2002a). *Encyclia calderoniae* Soto Arenas. Icones Orchidacearum, 5-6: Plate 558.
- Soto, M. (2002b). *Encyclia hanburyi* (Lindl.) Schltr. Icones Orchidacearum, 5-6: Plate 559.
- Soto, M. (2002c). *Encyclia incumbens* (Lindl.) Mabb. Icones Orchidacearum, 5-6: Plate 561.
- Soto, M. (2002d). *Encyclia meliosma* (Rchb. f.) Schltr. Icones Orchidacearum, 5-6: Plate 563.
- Soto, M. (2002e). *Encyclia rzedowskiana* Soto Arenas. Icones Orchidacearum, 2-3: Plate 565.
- Soto, M. (2002f). *Encyclia selligera* (Bateman ex Lindl.) Schltr. Icones Orchidacearum, 2-3: Plate 566.
- Soto, M. y R. Jiménez (2002). *Encyclia huertae* Soto Arenas & R. Jiménez. Icones Orchidacearum, 5-6: Plate 560.
- Soto-Arenas, M. A. (2002a). *Encyclia atrorubens* (Rolfe) Schltr. Icones Orchidacearum, 5-6: Plate 557.
- Soto-Arenas, M. A. (2002b). *Encyclia spatella* (Rchb. f.) Schltr. Icones Orchidacearum, 5-6: Plate 567.
- Soto-Arenas, M. A., E. Hágsater, R. Jiménez, G. A. Salazar, R. Solano, R. Flores y I. Ruiz (2005). *Las Orquídeas de México – Catálogo digital*. Herbario AMO/Instituto Chinoín, A.C., México D.F., México.
- Soto-Arenas, M. A. y G. A. Salazar (2004). Orquídeas. En: *Biodiversidad de Oaxaca*, García-Mendoza, A. J., M. J. Ordoñez y M. Biones-Salas (eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México D.F., México, pp. 271–295.
- Stein, B. (1892). *Orchideenbuch: Beschreibung, Abbildung und Kulturanweisung der empfehlenswertesten Arten*. P. Parey, Berlin, Alemania.
- Swartz, O. (1799). *Dianome Epidendri Generis*. Linn. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, 6: 61–88.
- Szeszko, D. R. (2011). *La Orquideoflora Mexiquense*. Gobierno del Estado de México, Toluca, México.

- Thurston, B. F. y W. R. Thurston (1977). *Encyclia flabellata*: 130 años de ambigüedad. *Orquidea (Méx.)*, 6: 310–316.
- van den Berg, C. y G. Carnevali (2005). *Encyclia* Hook. En: *Genera Orchidacearum*, Pridgeon, A., P. Cribb, M. Chase y F. Rasmussen (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 232–236.
- Willis, F., J. Moat y A. Paton (2003). Defining a role for herbarium data in Red List assessments: a case study of *Plectranthus* from eastern and southern tropical Africa. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1537–1552.
- Withner, C. (1970a). The bulb Epidendrums of Mexico and Central America. Part III. The candollei complex. *The Orchid Digest*, 34: 81–84.
- Withner, C. (1970b). The bulb Epidendrums of Mexico and Central America. Part III. The candollei complex – Continued. *The Orchid Digest*, 34: 117–120.
- Withner, C. (1998). *The Cattleyas and Their Relatives, vol. V: Brassavola, Encyclia, and Other Genera of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, U.S.A.
- Withner, C. L. y D. Hunt (1994). A new species of Mexican orchid, *Encyclia chiapasensis*, with some miscellaneous comments. *Orchid Digest*, 58: 13–14.

DISCUSIÓN GENERAL

PATRONES GENERALES EN LA EVOLUCIÓN DEL GÉNERO

La historia nomenclatural de *Encyclia* Hook. (Figura 1.2) refleja no sólo los cambios en los paradigmas utilizados para delimitar grupos taxonómicos, sino también la complejidad taxonómica y morfológica del género. En un sentido amplio (v.g., Dressler y Pollard, 1974; Dressler, 1961) *Encyclia* incluía a una enorme variedad de linajes, con caracteres únicos que hacen que sea muy difícil de diagnosticar como género. Sin embargo, al excluir grupos claramente diferentes como *Prosthechea* Knowles & Westc. (Higgins *et al.*, 2003; Higgins, 1997), *Artorima* Dressler & G.E. Pollard (Dressler y Pollard, 1971), *Amoana* Leopardi & Carnevali (Leopardi *et al.*, 2012), entre otros, se logra una delimitación más clara del linaje, se establece una hipótesis robusta sobre su monofilia (capítulo III) y en consecuencia es posible definirlo con caracteres morfológicos prácticos, como se hace en el capítulo VII.

Con base en límites claros, es posible intentar abordar preguntas sobre el origen y posibles causas de diversificación del género. Los resultados del capítulo III sugieren que el género tiene alrededor de 11.6 millones de años (Ma; Cuadro III.5, Figura III.6). Además la posición basal de grupos mexicanos/centroamericanos podría interpretarse como que el género tuvo su origen posiblemente en alguna parte de Centroamérica o el norte de Suramérica (Figuras III.3–III.4). Posteriormente se expandió tanto hacia México, como hacia el sur de Suramérica, lugares en donde experimentó procesos importantes de diversificación. Según van den Berg *et al.* (2000) este parece ser el patrón que siguen muchos de los géneros de la subtribu Laeliinae, tales como *Epidendrum* L., *Laelia* Lindl., entre otros.

Sin embargo, los mecanismos que promueven la diversificación en estos grupos aún no se han elucidado con claridad. Se ha postulado que grandes cambios orográficos como el levantamiento de Los Andes (últimos 15 Ma; Hutter *et al.*, 2013; Hoorn *et al.*, 1995), la formación del Istmo de Panamá (6.0–3.5 Ma; Barash, 2011; Coates y Obando, 1996) y parte del levantamiento del Eje Neovolcánico Transversal (al menos dos períodos, 19–10 Ma, 7.5–3 Ma; Gómez-Tuena *et al.*, 2007) podrían haber contribuido en este proceso. No sólo por su influencia en los cambios de circulación de corrientes oceánicas y de aire, que han sido considerados como parte de las causas de los cambios climáticos del Pleistoceno (Barash, 2011; Graham, 1999); sino también porque favorecieron la creación de hábitats nuevos.

Se ha propuesto que para grupos andinos el mecanismo de diversificación es por pulsos, un proceso que ha sido denominado hipótesis de la bomba de especies (Hutter *et al.*, 2013;

Stebbins, 1974). En este sentido, se espera que las especies expandirán su rango durante los óptimos climáticos y luego, con cambios bruscos del clima se aíslan algunas poblaciones que pueden extinguirse o generar nuevas especies. Si estos ciclos se producen con cierta periodicidad podrían explicar, parcialmente, la diversidad de especies de varios grupos tanto en Suramérica como en Norteamérica (Hutter *et al.*, 2013; Bryson *et al.*, 2012, 2011; McCormack *et al.*, 2008; Hulseley *et al.*, 2004). En el caso del complejo *Encyclia meliosma* (capítulo V) y otros grupos mexicanos este mecanismo parece el más adecuado para explicar el número de especies en función de los tiempos de divergencia.

Se ha postulado que el nicho climático afecta a los polinizadores, especialmente a los insectos (v.g., Martínez *et al.*, 2009; Krömer *et al.*, 2006; Kessler y Krömer, 2000). En este sentido, es posible que si hay cambios importantes en el nicho climático (clima), también éstos se vean reflejados en modificaciones en la forma de las estructuras encargadas de la atracción, como el labelo. En el capítulo V se encontró que en el complejo *Encyclia meliosma* no hay una relación directa entre la evolución de la forma del labelo y el nicho climático (Figura V.3). No obstante, los resultados de ese capítulo sugieren que la diversificación del complejo podría haber sido promovida por ambos, aunque en momentos distintos de su historia evolutiva.

En este sentido, en el complejo *Encyclia meliosma* se identificó un incremento importante en la tasa de diversificación neta (r) combinado con una disminución en la tasa de extinción relativa (ϵ) hacia el segmento más derivado del linaje ($r=0.00015$, $\epsilon=0.99$ vs. $r=9.30$, $\epsilon=3.97 \times 10^{-06}$; ver capítulo V). Este cambio en la tasa de diversificación es señalado en la Figura V.1. Observe como algunos de los grupos más conspicuos morfológicamente corresponden a los linajes más antiguos, aunque no necesariamente éstos son los más dispares morfológicamente, como indica el Anexo 14. Lo anterior sugiere que en un principio las características climáticas fueron las que promovieron la diversificación en este complejo y recientemente es la exploración del morfoespacio lo que parece impulsar el proceso de diversificación.

Es posible que al modificar la escala, también el patrón sea aún más vívido. Por ejemplo, el complejo *Encyclia adenocarpon* tiene caracteres que le permiten vivir en climas muy secos y calientes (v.g., hojas carnosas, lineares, etc.). Estos caracteres parecieran reaparecer en especies distantemente relacionadas como *Encyclia saltensis* Hoehne que viven en condiciones equivalentes. Un caso similar es la forma es campanulado-flabelada del labelo en *E. candollei* (México) y *E. marxiana* Campacci (Brasil), entre otros. Así es posible que exista una asociación entre el nicho climático y la tasa de diversificación y/o entre caracteres estructurales (como la forma de algún órgano) y la tasa de diversificación. Estas ideas se basan en la hipótesis de que clados que ocupan nichos similares deben tener adaptaciones equivalentes, aunque no estén cercanamente relacionados. Sin embargo, aún no hay

datos suficientes publicados de *Encyclia* suramericanas que permitan poner a prueba estas hipótesis.

Otro elemento que apunta a la reciente divergencia del género son las contradicciones entre las filogenias de núcleo y cloroplasto (Figura III.5). Algunos autores sugieren que este tipo de fenómenos podría deberse a copias parálogas (v.g., Alvarez y Wendel, 2003); sin embargo, el comportamiento consistente de los clados no apoya esa hipótesis. Por el contrario parece sugerir que existió y posiblemente existe un intercambio activo de genes vía hibridación entre los grupos que crecen simpátricos. En este sentido autores como Pérez-García y Hágsater (2012; 2002) y Dressler y Pollard (1974) han aportado evidencias sobre casos específicos, algunos de ellos (v.g. *Encyclia x nizanburyi* Pérez-García & Hágsater, *Encyclia nizandensis* Pérez-García & Hágsater) son corroborados en los análisis del capítulo III.

En esta misma línea, un resultado que sorprendió es que *Encyclia cordigera* (Kunth) Dressler fuese polifilética. Estos resultados podrían deberse a copias parálogas en los marcadores utilizados. Sin embargo, dado que los resultados son coherentes entre todos los marcadores (Figuras III.3–III.4), no necesariamente es ésta la mejor explicación. Es importante hacer notar que el estatus de especie nunca se ha puesto en duda para este linaje, gracias a la tendencia hacia la homogeneidad floral y vegetativa en toda su área de distribución. Sin embargo, al observar la posición filogenética de las muestras de México y de Suramérica, éstas consistentemente se anidan en clados diferentes (Figuras III.3–III.4). La muestra de México con especies de Centroamérica y la de Venezuela con especies de Suramérica. Por ello puede postularse que *E. cordigera* podría haber incorporado a su genoma información genética de especies simpátricas en diferentes puntos de su área de distribución, conservando aquellos caracteres que están sometidos a fuertes presiones selectivas, como el modelo floral, al que puede denominarse “cordigeriforme”.

Se ha propuesto que el modelo “cordigeriforme” imita al de las flores de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth (Fabaceae), debido a la alta similitud floral y a que los polinizadores de *G. sepium*, en Costa Rica, han sido observados con polinios de *Encyclia cordigera* (Janzen *et al.*, 1980). Esto también podría extenderse a otras especies de Fabaceae de la subfamilia Papilionoideae que habiten en simpatria con cualquiera de las entidades con flores “cordigeriformes”. Debido a lo exitoso de este modelo floral, es factible pensar que su amplia distribución puede ser el producto de la selección natural. Aunque por la forma como las muestras quedan dispersas de forma no aleatoria, también es posible que el ancestro común de estas entidades formara híbridos con alguna otra especie en el área de distribución. Sin embargo, debido a presiones selectivas, al no encontrar el híbrido un nicho propio, quizá muchas de las formas intermedias se extinguieron, mientras que otras tienen distribución restringida (v.g., *Encyclia lopezii* Leopardi & Carnevali) y otras introgresaron con uno de los

padres (Mallet, 2005). En este escenario, aunque morfológicamente las plantas se parecen mucho a *E. cordigera*, genotípicamente tienen una identidad propia y ello podría explicar su distribución en las filogenias.

De forma general, la idea de los híbridos está ligada a la introgresión o a otros fenómenos de separación o confluencia de linajes; sin embargo, estas mezclas de linajes podrían llevar a la generación de mosaicos genómicos. Las especies usualmente desarrollan una serie de diferencias que les permiten ocupar un nicho propio (Levin, 2004). Esas diferencias no necesariamente deben involucrar al genoma completo, con que algunas partes (las esenciales para el desarrollo y mantenimiento de esas características novedosas) sean diferentes es suficiente. Esto supone que enormes regiones del genoma son compartidas entre linajes de reciente diversificación; mientras que otras son diferentes, lo que convierte al genoma en un mosaico (Via y West, 2008). La idea del mosaico genómico podría ayudar a explicar el bajo número de caracteres filogenéticamente informativos (Cuadro III.2) y las topologías contrastantes generadas por la información del núcleo y la del cloroplasto (Figura III.5).

Finalmente, desde el punto de vista evolutivo parecen emerger tres patrones: (i) La diversificación del género podría haber sido promovida por cambios climáticos, en un mecanismo similar al sugerido por la hipótesis de la bomba de especies. (ii) Es posible que la exploración del morfoespacio, en grupos jóvenes, pueda influir sobre la tasa de diversificación. (iii) Es probable que las especies simpátricas formen híbridos y que éstos hayan tenido éxito contribuyendo a la diversificación del género y oscureciendo las relaciones de parentesco; sin embargo este fenómeno podría ser mucho menos importante que el primero.

LA MORFOMETRÍA COMO HERRAMIENTA EN EL ESTUDIO DE LA SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN

La forma es uno de los elementos fundamentales a la hora de distinguir entre objetos, entre seres vivos. En sistemática, tradicionalmente la forma se ha expresado de manera cualitativa (v.g. hojas linear-oblongas, pétalos espatulados, etc.). Sin embargo, este sistema omite una importante cantidad de información que puede ser útil al momento de tratar de distinguir entre organismos muy parecidos o al intentar comprender el desarrollo de algún órgano.

En los últimos años se han desarrollado algoritmos que permiten codificar la forma y utilizarla de manera directa en comparaciones (Adams *et al.*, 2013; Zelditch *et al.*, 2004). Estas comparaciones pueden ser de índole taxonómica, como en el capítulo VI, con el interés de reconstruir las relaciones ancestro-descendiente entre grupos de especies (capítulo IV)

y/o para conocer patrones evolutivos (capítulo V). En estos casos y los reportes que existen en la literatura (v.g., Smith y Hendricks, 2013; Conesa *et al.*, 2012; Klingenberg *et al.*, 2012; Savriama *et al.*, 2012; Webster *et al.*, 2012; Serb *et al.*, 2011; Klingenberg y Gidaszewski, 2010; van der Niet *et al.*, 2010; Jacques y Zhou, 2010; Adams, 2010; Chemisquy *et al.*, 2009; Volkova y Shipunov, 2007; Shipunov y Bateman, 2005), los resultados parecen prometedores.

En las comparaciones de interés taxonómico se pueden utilizar sistemas basados en contornos. Este sistema tiene la ventaja de que las imágenes requieren poca edición y se pueden extraer gran cantidad de contornos con poco trabajo. Es útil si se desea hacer comparaciones entre organismos muy parecidos o en estructuras con pocos puntos candidatos a ser marcas. La desventaja es que si el investigador quiere incluir detalles adicionales en el estudio, que no están en el contorno, el diseño del código se vuelve complejo. Por otro lado, si los organismos son muy disimiles es posible que la comparación de los contornos no arroje resultados coherentes con la biología de los organismos en comparación. Este método no es adecuado si se considera que el objetivo del estudio es comprender la evolución de la forma, precisamente porque no es posible determinar con claridad la equivalencia de todos los puntos comparados entre organismos muy diferentes.

En las comparaciones con interés evolutivo resulta interesante utilizar marcas cuidadosamente seleccionadas y semi-marcas (capítulos IV–V). Estos dos elementos permiten no sólo utilizar parte de la información del contorno; sino también añadir información de otras partes del órgano en comparación. Aunque la selección y digitalización de las marcas es un proceso laborioso, los resultados suelen ser satisfactorios. Sin embargo, este es un campo poco estudiado, aunque se está trabando activamente en el desarrollo de métodos comparados (v.g., Adams y Otarola-Castillo, 2013; Klingenberg, 2011; Claude, 2008).

Desde el punto de vista matemático la forma es un carácter multivariado y no puede ser incluida en los análisis filogenéticos de manera directa. Sin embargo, al analizar esa información en un análisis de eigenshape es posible transformar las marcas en una serie de componentes principales que se pueden utilizar en análisis macroevolutivos (como caracteres continuos). Es posible que las matrices derivadas tengan una señal filogenética de moderada a fuerte (Klingenberg y Gidaszewski, 2010).

En la biología comparada están las mayores posibilidades del uso de la forma. Con las herramientas actuales es posible conocer como se distribuyen las formas de un grupo de organismos en el morfoespacio (Figura V.1). En el caso del complejo *E. meliosma* también fue posible conocer que éstas evolucionan acorde a un modelo browniano, que de alguna manera sugiere que ha sido un cambio gradual a través del tiempo, aunque puede tener

su extremos. Sin embargo estos no son los únicos usos. En la literatura reciente se han documentado procesos de desplazamiento de caracteres (Adams, 2010), se ha estudiado la simetría (Savriama *et al.*, 2012), la modularidad (Klingenberg, 2009), entre otras cosas.

Finalmente, la morfometría es una herramienta que abre nuevas posibilidades a la biología comparada porque (i) puede ayudar a elucidar y describir las relaciones entre organismos. (ii) Permite el estudio de la evolución de la forma, que en sí misma es un carácter elemental para el funcionamiento de un órgano y del individuo. (iii) Permite explorar la dinámica evolutiva de un grupo y estudiar el acoplamiento entre el organismo (forma) y su entorno.

CONCLUSIONES GENERALES

- La historia nomenclatural de *Encyclia* refleja no sólo los cambios en los paradigmas utilizados para delimitar grupos taxonómicos, sino también la complejidad taxonómica y morfológica del género. En un sentido amplio *Encyclia* incluía a una enorme variedad de linajes con caracteres únicos que hacen que sea muy difícil de diagnosticar el género. Sin embargo, al excluir grupos claramente diferentes como *Prosthechea*, *Artorima*, *Amoana*, entre otros, se logra una delimitación más clara del linaje y se establece una hipótesis robusta sobre su monofilia.
- *Encyclia* es un género relativamente reciente (ca. 11.6 Ma), posiblemente de origen mesoamericano. La expansión y diversificación de este género probablemente estuvieron relacionados con los cambios climáticos de finales del Mioceno y el Pleistoceno; aunque también es necesario considerar que las especies simpátricas pueden formar híbridos y que éstos podrían haber contribuido a la diversificación del género y oscureciendo las relaciones de parentesco. Ambos fenómenos podrían explicar las incongruencias entre las fuentes de evidencia (núcleo y cloroplasto).
- La morfometría geométrica, por si sola no fue suficiente para sugerir relaciones de parentesco con soporte estadístico; aunque al combinarla con evidencia molecular resulta una fuente de información prometedora.
- A nivel clado (v.g., complejo *Encyclia melios:ma*), aunque no hay una relación directa entre la evolución de la forma del labelo y el nicho climático, los resultados sugieren que la diversificación del complejo podría haber sido promovida por ambos, aunque en momentos distintos de la historia evolutiva.
- El uso de herramientas morfométricas con fines taxonómicos permite delimitar de manera clara taxa complejos y al mismo tiempo es útil para identificar y describir patrones que son difíciles de expresar con variables cualitativas.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, D. (2010). Parallel evolution of character displacement driven by competitive selection in terrestrial salamanders. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 72.
- Adams, D. y E. Otarola-Castillo (2013). geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 393–399.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf y D. E. Slice (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, 24: 7–14.
- Alvarez, I. y J. Wendel (2003). Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 417–434.
- Barash, M. (2011). Environmental changes in the Neogene and the biotic response. *Marine Geology*, 51: 306–314.
- Bryson, R. W., U. O. García-Vázquez y B. R. Riddle (2012). Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 87–96.
- Bryson, R. W., R. W. Murphy, A. Lathrop y D. Lazcano-Villareal (2011). Evolutionary drivers of phylogeographical diversity in the highlands of Mexico: a case study of *Crotalus triseriatus* species group of montane rattlesnakes. *Journal of Biogeography*, 38: 697–710.
- Chemisquy, M. A., F. J. Prevosti y O. Morrone (2009). Seed morphology in the tribe Chloraeae (Orchidaceae): combining traditional and geometric morphometrics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 160: 171–183.
- Claude, J. (2008). *Morphometrics with R*. Use R, Springer, Baltimore, USA.
- Coates, A. G. y J. A. Obando (1996). The evolution of the Central American isthmus. En: *Evolution and Environment in Tropical America*, Jackson, J. B., A. F. Budd y A. G. Coates (eds.). University of Chicago Press, Chicago, U.S.A., pp. 21–56.
- Conesa, M. Á., M. Mus y J. A. Rosselló (2012). Leaf shape variation and taxonomic boundaries in two sympatric rupicolous species of *Helichrysum* (Asteraceae: Gnaphalieae), assessed by linear measurements and geometric morphometry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106: 498–513.
- Dressler, R. L. (1961). A reconsideration of *Encyclia* (Orchidaceae). *Brittonia*, 13: 253–266.

- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1971). Nomenclatural notes on the Orchidaceae - IV. *Phytologia*, 21: 433–439.
- Dressler, R. L. y G. E. Pollard (1974). *The Genus Encyclia in Mexico*. Asociación Mexicana de Orquideología, A.C., México D.F., México.
- Gómez-Tuena, A., M. T. Orozco-Esquivel y L. Ferrari (2007). Igneous petrogenesis of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Geological Society of America, Special Paper*, 422: 129–181.
- Graham, A. (1999). *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation - North of Mexico*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Higgins, W. (1997). A reconsideration of the genus *Prosthechea* (Orchidaceae). *Phytologia*, 82: 370–383.
- Higgins, W., C. van den Berg y M. Whitten (2003). A combined molecular phylogeny of *Encyclia* (Orchidaceae) and relationships within Laeliinae. *Selbyana*, 24: 165–179.
- Hoorn, C., J. Guerrero, G. A. Sarmiento y M. A. Lorente (1995). Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23: 237–240.
- Hulsey, C. D., F. J. García de León, Y. S. Johnson, D. A. Hendrickson y T. J. Neara (2004). Temporal diversification of Mesoamerican cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 754–764.
- Hutter, C. R., J. M. Guayamin y J. J. Wiens (2013). Explaining Andean megadiversity: the evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecology Letters*, 16: 1135–1144.
- Jacques, F. M. y Z. Zhou (2010). Geometric morphometrics: A powerful tool for the study of shape evolution in Menispermaceae endocarps. *Taxon*, 59: 881–895.
- Janzen, D., P. DeVries, D. Gladstone, M. Higgins y T. Lewinsohn. (1980). Self- and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica*, 12: 72–74.
- Kessler, M. y T. Krömer (2000). Patterns and ecological correlates of pollination modes among bromeliad communities of andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, 2: 659–669.
- Klingenberg, C., S. Duttke, S. Whelan y M. Kim (2012). Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 115–129.

- Klingenberg, C. y N. Gidaszewski (2010). Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology*, 59: 245–261.
- Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development*, 11: 405–421.
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11: 353–357.
- Krömer, T., M. Kessler y S. K. Herzog (2006). Distribution and flowering ecology of bromeliads along two climatically contrasting elevational transects in the Bolivian Andes. *Biotropica*, 38: 183–195.
- Leopardi, C. L., G. Carnevali y G. A. Romero-González (2012). *Amoana* (Orchidaceae, Laeliinae), a new genus and species from Mexico. *Phytotaxa*, 65: 23–45.
- Levin, D. (2004). Ecological speciation: Crossing the divide. *Systematic Botany*, 29: 807–816.
- Mallet, J. (2005). Hybridization as an invasion of the genome. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20: 229–237.
- Martínez, A. M., B. Dalsgaard, J. Ollerton, A. Timmermann, J. M. Olesen, L. Andersen y A. G. Tossas (2009). Effects of climate on pollination networks in the West Indies. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 493–506.
- McCormack, J. E., A. T. Peterson, E. Bonaccorso y T. B. Smith (2008). Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology*, 17: 2505–2521.
- Perez-García, E. y E. Hágsater (2002). *Encyclia nizandensis*. *Icones Orchidacearum*, 5-6: Plate 564.
- Pérez-García, E. y E. Hágsater (2012). *Encyclia x nizhanburyi* (Orchidaceae) un nuevo híbrido natural del Istmo de Tehuantepec, México. *Lankesteriana*, 12: 1–8.
- Savriama, Y., J. M. Gómez, F. Perfectti y C. P. Klingenberg (2012). Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (Brassicaceae). *New Phytologist*, 196: 945–954.
- Serb, J., A. Alejandrino, E. Otárola-Castillo y D. Adams (2011). Morphological convergence of shell shape in distantly related scallop species (Mollusca: Pectinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 571–584.

- Shipunov, A. y R. Bateman (2005). Geometric morphometrics as a tool for understanding *Dactylorhiza* (Orchidaceae) diversity in European Russia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 1–12.
- Smith, U. y J. Hendricks (2013). Geometric morphometric character suites as phylogenetic data: Extracting phylogenetic signal from gastropod shells. *Systematic Biology*, 62: 366–385.
- Stebbins, G. L. (1974). *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. The Belknap Press, Cambridge, U.S.A.
- van den Berg, C., W. Higgins, R. L. Dressler, M. Whitten, M. A. Soto-Arenas, A. Culham y M. Chase (2000). A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana*, 15: 96–114.
- van der Niet, T., C. Zollikofer, M. León, S. Johnson y P. Linder (2010). Three-dimensional geometric morphometrics for studying floral shape variation. *Trends in Plant Science*, 15: 423–426.
- Via, S. y J. West (2008). The genetic mosaic suggests a new role for hitchhiking in ecological speciation. *Molecular Ecology*, 17: 4334–4345.
- Volkova, P. A. y A. B. Shipunov (2007). Morphological variation of *Nymphaea* (Nymphaeaceae) in European Russia. *Nordic Journal of Botany*, 25: 329–338.
- Webster, N. B., T. J. van Dooren y M. Schilthuizen (2012). Phylogenetic reconstruction and shell evolution of the Diplommatinidae (Gastropoda: Caenogastropoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63: 625–638.
- Zelditch, M., D. Swiderski, D. Sheets y W. Fink (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. Academic Press, New York, U.S.A.

Selección de los especímenes examinados para el capítulo II

Alamania punicea Lex. MEXICO. Estado de México: Temascaltepec, from El Barrall in the mountain north of Comunidad, 2580 m, 10 Jun 1932, *Hinton 859* (AMES!). Jalisco: Bolaños, faldas del Cerro del Gallo, predio "Las Berenjenas", 04 May 2003, *Domínguez 87* (MEXU!). Michoacán: from Mal País to Corú, NE Uruapan, 1800 m, 09 Jun 1936, *Ostlund 5884* (AMES!); Without locality, *Orr s.n.* (AMES!). Oaxaca: Sierra de San Felipe, 2743 m, 22 May 1906, *Pringle 13860* (AMES!); Mun. Zapoquila, Distrito Huajuapán, Cerro 20 Idolos, 2200 m, 27 Apr 1993, *Tenorio 18718* (GH!); Mun. Zapoquila, Distrito Huajuapán, al SW de Guadalupe Membrillos, Cerro Yolotepec, 2600 m, 04 May 1991, *Tenorio 18280* (GH!); Without locality, Apr 1840, *Galeotti 5095* (P!). Puebla: NE of Tehuacán, road to Orizaba, 1900 m, 02 Jun 1936, *Ostlund 5863* (AMES!); Esperanza, Aug 1908, *Purpus 3617* (AMES!). Veracruz: Acultzingo, May 1937, *Matuda 1187* (AMES!); road of Veracruz to Puebla, Mts near Maltrata, 1700 m, 01 Jun 1932, *Nagel & Martiano 2101* (AMES!). ***Encyclia adenocarpon*** (La Llave & Lex.) Schltr. MEXICO. Jalisco: Mun. La Huerta, 40 km de la Huerta hacia Barra de Navidad, 15 Jun 1998, *Carnevali & Salazar 5133* (CICY!). ***Encyclia adenocaula*** (La Llave & Lex.) Schltr. MEXICO. Guerrero: Chilpancingo, 9 km al N de Jaleaca de Catalán, 24 May 1986, *Soto-Núñez & Solórzano 12773A* (MEXU!). Michoacán: ca. Uruapan, 10 Jun 1937, *Nagel 2244* (US!). ***Encyclia aenicta*** Dressler & G.E. Pollard. MEXICO. Nayarit: Cerro San Juan, 1500 m., 15 Jun 1999, *Carnevali & Salazar 5899* (CICY!). ***Encyclia alata*** (Bateman) Schltr. MEXICO. Tabasco: Mun. Cárdenas, Km 2 de la carretera Cárdenas hacia Comalcalco, 20 May 1982, *Magaña & Curiel 974* (CICY!). ***Encyclia atrorubens*** (Rolfe) Schltr. MEXICO. Guerrero: ca. Alcozauca, 20 Nov. 1999, *Carnevali 5915* (CICY!). ***Encyclia auyantepuiensis*** Carnevali & I. Ramírez. VENEZUELA. Bolívar: Altiplanicie y sabanas rocosas del Auyantepui, 1000–1100 m, 18 May 1964, *Steyermark 94206* (AMES!, NY!). ***Encyclia betancourtiana*** Carnevali & I. Ramírez VENEZUELA. Mérida: Mun. Libertador, Parque Nacional Sierra Nevada, valle intramontano en los alrededores de El Morro, a lo largo de los taludes del río Nuestra Señora, ca. 8°27'N, 71°10'W, 1800–2000 m, 20 Feb 2002, *Carnevali 6056* (CICY!). ***Encyclia bipapularis*** (Rchb. f.) Acuña. CUBA. Sancti Spiritus: above San Blas, 20 Apr 1955, *Dressler 1317* (US!). ***Encyclia bractescens*** (Lindl.) Hoehne. MEXICO. Quintana Roo: Mun. Othón P. Blanco, a 9 km antes de La Unión, 09 May 1981, *Ucan & Flores 941* (CICY!). ***Encyclia candollei*** (Lindl.) Schltr. MEXICO. San Luis Potosí: About Km 240–243 between El Naranjo and Ciudad del Maíz, 27 Mar 1962, *Dressler 2628* (US!). ***Encyclia ceratistes*** (Lindl.) Schltr. COLOMBIA. Magdalena: Río Santa Marta, Jun 1846, *Linden 1658* (K!). ***Encyclia chloroleuca*** (Hook.) Neumann. FRENCH GUYANA. Rivière Kursibo–Bassin du Sinnamary, 60 m, 4°50'N, 53°7'W, 9 Feb 1995, *Cremers & Pawilowski 13747* (CAY!). MEXICO. Quintana Roo:

Mun. Othón P. Blanco, La Socorrito a 50 m de la carretera a Dos Aguadas, 18 Feb 1999, *Ibarra et al. 12180* (CICY!). ***Encyclia conchaechila*** (Barb. Rodr.) Porto & Brade. VENEZUELA. Amazonas: Río Sipapo, arriba Boca Guayapo, 150 m, 15 Sep 1985, *Carnevali 1987* (VENI!). ***Encyclia cordigera*** (Kunth) Dressler. VENEZUELA. Distrito Federal: cerca de Caracas, C. Powell 98 (AMES!). ***Encyclia dickinsoniana*** (Withner) Hamer. MEXICO. Chiapas: Mun. Palenque, 3 km del entronque Ocosingo–Palenque, 20 May 1997, *Carnevali & Gómez 4395* (CICY!). ***Encyclia diota*** (Lindl.) Schltr. MEXICO. Oaxaca: Between San Carlos & San Bartolo, 21 Apr 1893, *Nelson 2565* (US!). ***Encyclia diurna*** (Jacq.) Schltr. VENEZUELA. Aragua: ca. Tiara, 24 Apr 2010, *Leopardi & Carnevali 338* (CICY!). ***Encyclia elegantula*** Dressler. VENEZUELA. Táchira: 10 (airline) km E of La Fundación, 13–23 km by road, around Represa Dorada, 7°47–48'N, 71°46–47'W, 600–900 m, 30 Apr 1981, *Liesner & Guariglia 11592* (MOI!). ***Encyclia garciae-esquivellii*** Carnevali & I. Ramírez. VENEZUELA. Aragua: Parque Nacional Henri Pittier, Carretera Ocumare de la Costa–Cata, coastal thorn forest, 200–400 m, 19 Jun 1994, *Carnevali 3668* (CICY!, VENI!). ***Encyclia granitica*** (Lindl.) Schltr. SURINAME. Whilgemina Gebergte, Lucie River, 225 m, 8 Jul 1963, *Maguire et al. 54000* (NYI!). ***Encyclia guatemalensis*** (Klotzsch) Dressler & G.E. Pollard. MEXICO. Quintana Roo: Carretera Chetumal–Xpujil, 02 Jun 1988, *Ramírez & Castorena 126* (MEXUI!). ***Encyclia guianensis*** Carnevali & G.A. Romero. GUYANA. Pomeroon District: Pomeroon River, 14–20 Jan 1923, *De la Cruz 2962* (NYI!). ***Encyclia hanburyi*** (Lindl.) Schltr. MEXICO. Guerrero: East of Chilpancingo, 21 May 1934, *González 2284* (US!). ***Encyclia incumbens*** (Lindl.) Mabb. MEXICO. Chiapas: Near of Comitán, 24 Mar 1936, *Nagel 5695* (AMES!). ***Encyclia isochila*** (Rchb. f.) Dod. VENEZUELA. Sucre: Península de Paria, Las Melenas, 730 m, 1 Dec 1979, *Steyermark & Liesner 120828* (MOI!). ***Encyclia ivonae*** Carnevali & G.A. Romero. VENEZUELA. Bolívar: lower southeastern slopes of Carrao-tepui, 1675–1980 m, 5–6 Dec 1944, *Steyermark 60870* (AMES!). ***Encyclia leucantha*** Schltr. COLOMBIA: Boyacá: Primavera from about 24 km south of San Nicolas, growing on trees along stream, 200 m, 18 Mar 1939, *Haught 2684* (AMES!). VENEZUELA: Amazonas: Caño Parucito, 5°25'N, 65°53'W, 150 m, 15 Apr 1974, *Jangoux 10121* (VENI!). ***Encyclia microbulbon*** (Hook.) Schltr. MEXICO. Jalisco: Mun. Tolimán, El Terreno, 25 Apr 1984, *González & Pérez S.N.* (IBUG!). ***Encyclia nematocaulon*** (A. Rich.) Acuña. MEXICO. Campeche: 3 km al S de Bolonchen, 21 May 1985, *Cabrera et al. 8547* (MEXUI!). ***Encyclia oestlundii*** (Ames, Hubbard & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz. MEXICO. Guerrero: without locality, 15 Jun 2010, *Carnevali & Leopardi 7544* (CICY!). ***Encyclia pachyantha*** (Schltr.) Hoehne FRENCH GUYANA. Montagne de Kew, Km 38–44, 280–300 m, 12 May 1986, *Luer & Luer 12231* (MOI!). ***Encyclia peraltensis*** (Ames) Dressler. COSTA RICA. San José: Peralta, *Lankester & Sancho 378* (AMES!). ***Encyclia pollardiana*** (Withner) Dressler & G.E. Pollard. MEXICO. Michoacán: Mun. Coalcomán, Sierra Naranjillo, 08 May 1939, *Hinton 13757* (NYI!). ***Encyclia randii*** (Barb. Rodr.) Porto & Brade. BRAZIL. Pará: On varzea land near Cassipa, Tapajós River region, Sep 1931,

Krukoff 1267 (AMESI). *Encyclia remotiflora* (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez. VENEZUELA. Amazonas: Mun. Alto Orinoco, La Esmeralda, G. Carnevali 7212 (CICYI). *Encyclia rzedowskiana* Soto Arenas. MEXICO. Oaxaca: Pochutla, 13 Mar 2010, Leopardi & Carnevali 335 (CICYI). *Encyclia selligera* (Bateman) Schltr. MEXICO. Chiapas: La Grandeza, 19 May 1945, Matuda 5606 (AMESI). *Encyclia stellata* (Lindl.) Schltr. COLOMBIA. Forest of Río Arauca, near Abejónal, 500–800 m, Lehmann 6855 (AMESI). PANAMÁ. Chiriqui: vicinity David, 29 Apr 1947, Allen 4501 (INBI). VENEZUELA. Zulia: Dto. Mara, cuenca del río Socuy 10–20 Km del campamento Socuy del MARN, por la vía hacia el campamento Sierra Azul y La Cabaña, 1°56'38"N, 72°12'57"W, 76 m, Mar 1983, Carnevali 942 (VENI). *Encyclia suaveolens* Dressler. MEXICO. Nayarit: 16 mi SW of Compostela, Jun 1952, Dressler 1060 (USI). *Encyclia thienii* Dodson. ECUADOR: Pastaza: Puyo, Km 56 road Tena–Puyo, 950 m, 30 Mar 1994, Carnevali & Dodson 3492 (CICYI). *Encyclia trachychila* Schltr. HONDURAS. Francisco Morazán: ca. Piedra Herrada, 31 May 1953, Williams 18846 (USI). *Oestlundia cyanocolumna* (Ames, Hubbard & C. Schweinf.) W.E. Higgins. MEXICO. Puebla: North of Teziutlán, 1520 m, 10 Jun 1933, González ex Oeslund 2413 (AMESI). Tamaulipas: near of Jaumave, 13 Jun 1932, Roszinsky 668 (AMESI). *Oestlundia luteorosea* (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins. MEXICO. Oaxaca: without locality, 1840, Galeotti 5233 (AMESI). *Oestlundia tenuissima* (Ames, Hubbard & C. Schweinf.) W.E. Higgins. MEXICO. Guerrero: Mina, Chilacayote, 1600 m, 16 Mar 1939, Hinton et al. 14171 (AMESI). Michoacán: Summit of Barranca de Las Minas, ca. 25 km southeast of Uruapan, 1600 m, 02 May 1933, Nagel 2246 (AMESI). Oaxaca: Zempoaltepec system, near Santa María Albarradas, 1200 m, 4 Apr 1934, Nagel 3779 (FI). *Prosthechea aemula* (Lindl.) W.E. Higgins. GUYANA. Haut Tampoc: Saut Pier Kourou en sous bois près de la rive, 07 Apr 1977, Cremers 4658 (CAYI). *Prosthechea boothiana* (Lindl.) W.E. Higgins. MEXICO. Quintana Roo: Mun. Carrillo Puerto, 4 km al W de Vigía Chico, 16 Nov 1984, Durán & Olmsted 1150 (MEXU!). *Prosthechea brassavola* (Rchb. f.) W.E. Higgins. COSTA RICA. Puntarenas: Cantón de Coto Brus P. I. Amistad, Cordillera de Talamanca, 09°01'30"N, 82°57'40"W, 2250 m, 3 Jul 1995, Alfaro 283 (INBI). *Prosthechea maculosa* (Ames, Hubbard & C. Schweinf.) W.E. Higgins. MEXICO. Chiapas: Entre Comitán y La Trinitaria, ca. 16° 05'38", 92°02'54"W, 1556 m, 23 Mar 2011, Leopardi et al. 420 (CICYI). *Prosthechea panthera* (Rchb. f.) W.E. Higgins. MEXICO. Chiapas: Mun. Teopisco, Escobillar, 16°34'26"N, 92°30'48"W, 1800 m, 28 Mar 2010, Leopardi et al. 322 (CICYI). *Prosthechea radiata* (Lindl.) W.E. Higgins. COSTA RICA. Alajuela: P. Nac. Rincón de la Vieja, Colonia Blanca, finca Los Moras, 10° 46'45"N, 85°15'38"W, 770 m, 13 Jun 1991, Rivera 1397 (INBI).

Ejemplares de respaldo y número de registro en GenBank de las muestras utilizadas para la filogenia de *Encyclia* en el capítulo III

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>Alamania punicea</i> Lex.	AF260177	HQ704880	HQ222205	AY422452	—
<i>Amoana kienastii</i> Leopardi & Carnevali	AY429406	—	—	AY422425	—
<i>Artorima erubescens</i> (Lindl.) Dressler & G.E.Pollard	AF260178	—	Leopardi et al. 437 (135)	Leopardi et al. 437 (135)	Leopardi et al. 437 (135)
<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) DC.	DQ445828	—	Carnevali 7525 (225)	Carnevali 7525 (225)	EU490722, Carne- vali 7525 (225)
<i>Broughthonia</i> <i>sanguinea</i> (Sw.) R.Br.	Carnevali S.N. (67)	Carnevali S.N. (67)	Carnevali S.N. (67)	Carnevali S.N. (67)	Carnevali S.N. (67)
<i>Dinema polybulbon</i> Lindl.	AY429399	—	Carnevali S.N. (54)	AY422413	—
<i>Encyclia</i> <i>adenocarpon</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	Carnevali 6967 (07), Padilla 1531 (129), Pérez S.N (208)	Carnevali 6967 (07), Pérez S.N (208)	Carnevali 6967 (07), Padilla 1531 (129), Pérez S.N. (208)	Carnevali 6967 (07), Pérez S.N.(208)	Carnevali 6967 (07)
<i>E. adenocaula</i> (La Llave & Lex.) Schltr.	Carnevali 7482 (32), Salazar 6851 (G01)	Carnevali 7482 (32), Salazar 6851 (G01)	Carnevali 7482 (32), Salazar 6851 (G01)	Salazar 6851 (G01)	Carnevali 7482 (32), Salazar 6851 (G01)
<i>E. aenicta</i> Dressler & G.E.Pollard	Carnevali 7342 (14), Soto 2006 (195)	Carnevali 7342 (14)	Carnevali 7342 (14), Soto 2006 (195)	Carnevali 7342 (14)	Carnevali 7342 (14), Soto 2006 (195)

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especlle	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. alata</i> (Bateman) Schltr.	Leopardi S.N. (20), Carnevali 5058 (76)	Leopardi S.N. (20)	Leopardi S.N. (20), Carnevali 5058 (76)	Leopardi S.N. (20), Carnevali 5058 (76)	Leopardi S.N. (20), Carnevali 5058 (76)
<i>E. ambigua</i> (Lindl.) Schltr.	Pérez S.N. (200)	Pérez S.N. (200)	Pérez S.N. (200), Leopardi 442(226)	Pérez S.N. (200), Leopardi 442(226)	Pérez S.N. (200)
<i>E. angustiloba</i> Schltr.	G. Carnevali S.N.(38)	G. Carnevali S.N.(38)	G. Carnevali S.N.(38)	G. Carnevali S.N.(38)	G. Carnevali S.N.(38)
<i>E. archilae</i> W.E. Hig- gins	Archila EG-04(183)	Archila EG-04(183)	Archila EG-04(183)	—	—
<i>E. aspera</i> (Lindl.) Schltr.	Leopardi 448 (31)	Leopardi 448 (31)	Leopardi 448 (31)	—	Leopardi 448 (31)
<i>E. asperula</i> Dressler & G.E. Pollard	AY429403, Archila EG-05(136), Dietz 11315(G11)	Dietz 11315(G11)	Archila EG-05(136), Dietz 11315(G11)	—	Archila EG-05(136)
<i>E. atrorubens</i> (Rolfe) Schltr.	Carnevali 7233 (24)	Carnevali 7233 (24)	Carnevali 7233 (24), Leopardi 468 (227)	Carnevali 7233 (24)	Carnevali 7233 (24), Jiménez 2570 (199)
<i>E. betancourtiana</i> Carnevali & I. Ramí- rez	Carnevali 6056(006)	—	Carnevali 6056(006)	—	Carnevali 6056(006)
<i>E. bipapularis</i> (Rchb. f.) Acuña	Leopardi y Carne- vali 356(22)	Leopardi y Carne- vali 356(22)	Leopardi y Carnevali 356(22)	Leopardi y Carne- vali 356(22)	Leopardi y Carne- vali 356(22)
<i>E. bocourtii</i> Múj. Benítez & Pupulin	Carnevali S.N. (65)	—	Carnevali S.N. (65)	Carnevali S.N. (65)	—
<i>E. bractescens</i> (Lindl.) Hoehne	Carnevali S.N.(60), S.N. (62), Leopardi 459 (61)	Carnevali S.N. (60), 5006 (62)	Carnevali S.N. (60), 5006 (62), Leopardi 459 (61), 467(140)	Carnevali S.N. (60), 5006 (62), Leopardi 459 (61), 467(140)	Carnevali S.N. (60), 5006 (62), Leopardi 459 (61), 467(140)

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. calderoniae</i> Soto Arenas	MX/JB-058- OAX/05.388(3) [69], Santiago S.N. (G06)	—	MX/JB-058- OAX/05.388(3)[69], Santiago S.N. (G06)	MX/JB-058- OAX/05.388(3) [69], Santiago S.N. (G06)	MX/JB-058- OAX/05.388(3)[69], Santiago S.N. (G06)
<i>E. candollei</i> (Lindl.) Schltr.	Leopardi 349 (094), 348 (93), 451 (149), S.N. (219)	Leopardi 349 (094), 348 (93)	Leopardi 349 (094), 348 (93), 451 (149), S.N. (219)	Leopardi 348 (93), 451 (149), S.N. (219)	Leopardi 349 (094), 348 (93), 451 (149)
<i>E. ceratistes</i> (Lindl.) Schltr.	Leopardi 405 (063), S.N. (101), Speck- maier OR08 265 (169), OR11 591 (154)	Leopardi 405 (063)	Leopardi 405 (063), S.N. (101), Bogarin 2450 (144), Speck- maier OR08 265 (169), OR11 591 (154)	Leopardi 405 (063), Carnevali S.N. (101), OR11 591 (154)	Carnevali S.N. (101), Leopardi 405 (063), Speckmaier OR08 265 (169), OR11 591 (154)
<i>E. chloroleuca</i> (Hook.) Neumann	Carnevali 6315 (009), Leopardi 431 (74), SBY 2001- 0153 (115)	Carnevali 6315 (009), Leopardi 431 (74), SBY 2001- 0153 (115)	Carnevali 6315 (009), Carnevali y M. Soto 6315 (077), Leopardi 431 (74), SBY 2001-0153 (115)	—	Carnevali y M. Soto 6315 (077), Leo- pardi 431 (74), SBY 2001-0153 (115)
<i>E. chiapasensis</i> Withner & D.G. Hunt	—	—	Carnevali et al. 7688 (218)	—	—
<i>E. cordigera</i> (Kunth) Dressler	Leopardi 463(002), Carnevali 7282 (058), Pérez S.N. (G08)	Pérez S.N. (G08)	Carnevali 7282 (058), Leopardi 463(002), Pérez S.N. (G08)	Carnevali 7282 (058)	Carnevali 7282 (058), Leopardi 463(002)
<i>E. cordigera</i> x <i>hanburyi</i>	Pérez S.N. (G13)	Pérez S.N. (G13)	Pérez S.N. (G13)	—	Pérez S.N. (G13)

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. cordigera</i> x <i>selligera</i>	—	—	Carnevali S.N. (224)	—	—
<i>E. cyperifolia</i> (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez	AY008534	—	—	—	—
<i>E. dickinsoniana</i> (Withner) Hamer	Leopardi et al. 351 (098), M. So- to 10934 (201)	Leopardi et al. 351 (098), M. So- to 10934 (201)	Leopardi et al. 351 (098), M. Soto 10934 (201)	M. Soto 10934 (201)	Leopardi et al. 351 (098), M. So- to 10934 (201)
<i>E. diota</i> (Lindl.) Schltr.	Carnevali 7203 (04), Leopardi 337 (096)	Carnevali 7203 (04)	Carnevali 7203 (04), Leopardi 337 (096)	Carnevali 7203 (04)	Carnevali 7203 (04)
<i>E. diurna</i> (Jacq.) Schltr.	Leopardi y Carne- vali 413 (35), 411 (40)	Leopardi y Carne- vali 413 (35)	Leopardi y Carnevali 413 (35), 411 (40)	—	—
<i>E. elegantula</i> Dress- ler	Carnevali S.N. (092)	—	Carnevali S.N. (092)	—	—
<i>E. fucata</i> (Lindl.) Schltr.	Carnevali S.N. (044)	Carnevali S.N. (044)	Carnevali S.N. (044)	Carnevali S.N. (044)	Carnevali S.N. (044)
<i>E. garciae-esquivelii</i> Carnevali & I. Ramí- rez	Carnevali 6811 (26)	Carnevali 6811 (26)	Carnevali 6811 (26)	—	Carnevali 6811 (26)
<i>E. granitica</i> (Lindl.) Schltr.	Carnevali S.N. (64)	Carnevali S.N. (64)	Carnevali S.N. (64)	—	—
<i>E. gravida</i> (Lindl.) Schltr.	Carnevali 7182 (78)	—	Carnevali 7182 (78)	Carnevali 7182 (78)	Carnevali 7182 (78)
<i>E. guatemalensis</i> (Klotzsch) Dressler & G.E. Pollard	Leopardi S.N. (70)	Leopardi S.N. (70)	Leopardi S.N. (70)	Leopardi S.N. (70)	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. halbingeriana</i> Hágsater & Soto Arenas	Soto 11125 (215)	Soto 11125 (215)	Soto 11125 (215)	Soto 11125 (215)	Soto 11125 (215)
<i>E. hanburyi</i> (Lindl.) Schltr.	Carnevali 6820 (03), 7464 (17), Leopardi 455 (152), F. Archila EG-17 (191), Granados 457 (G04), Pérez 2461 (G12)	Carnevali 7464 (17), F. Archila EG- 17 (191), Granados 457(G04), Pérez 2452(G12)	Carnevali 6820(03), 7464(17), Leopardi 455 (152), F. Archila -17(191), Granados 457(G04), Pérez 2461(G12)	Carnevali 7464(17), F. Archila EG-17 (191), Granados 457 (G04)	Carnevali 7464 (17), F. Archila EG- 17 (191), Granados 457 (G04), Pérez 2452 (G12)
<i>E. huertae</i> Soto Are- nas & R. Jiménez [morfo1]	Carnevali 7481 (43)	Carnevali 7481 (43)	Carnevali 7481 (43), M. Speckmaier OR07 150 (159)	Carnevali 7481 (43)	Carnevali 7481 (43)
<i>E. huertae</i> [morfo2]	Leopardi y Carne- vali 354 (83)	Leopardi y Carne- vali 354 (83)	Leopardi y Carnevali 354 (83)	Leopardi y Carne- vali 354 (83)	Leopardi y Carne- vali 354 (83)
<i>E. incumbens</i> (Lindl.) Mabb.	Leopardi 326 (090), Leopardi y Car- nevali 416 (138), Carnevali 7636 (75)	—	Leopardi 326 (090), Leopardi y Carnevali 416 (138), Carnevali 7636 (75)	Leopardi y Car- nevali 416 (138), Carnevali 7636 (75)	Leopardi 326 (090), Leopardi y Car- nevali 416 (138), Carnevali 7636 (75)
<i>E. insidiosa</i> (Rchb. f.) Schltr.	M. Speckmaier OR08 170 (165)	—	M. Speckmaier OR08 170 (165)	—	M. Speckmaier OR08 170 (165)
<i>E. kennedyi</i> (Fowlie & Withner) Hágsater	Soto 10125 (207)	Soto 10125 (207)	Soto 10125 (207)	Soto 10125 (207)	Soto 10125 (207)
<i>E. leucantha</i> Schltr.	Leopardi et al. 424 (013), 425 (033)	Leopardi et al. 424 (013)	Leopardi et al. 424 (13), 425 (33)	Leopardi et al. 424 (013)	Leopardi et al. 424 (013), 425 (033)
<i>E. linearifolioides</i> (Kraenzl.) Hoehne	Carnevali 7537 (27)	Carnevali 7537 (27)	Carnevali 7537 (27)	Carnevali 7537 (27)	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. lopezii</i> Leopardi & Carnevali	Carnevali et al. 7527 (46)	Carnevali et al. 7527 (46)	Carnevali et al. 7527(46)	—	—
<i>E. megalantha</i> (Barb. Rodr.) Porto & Brade	Carnevali S.N. (39)	—	Carnevali S.N. (39)	—	Carnevali S.N. (39)
<i>E. meliosma</i> (Rchb. f.) Schltr.	Carnevali 7338 (18), R. Jiménez 2572(196)	Carnevali 7338 (18), R. Jiménez 2572 (196)	Carnevali 7338 (18), R. Jiménez 2572 (196)	R. Jiménez 2572(196)	Carnevali 7338 (18), R. Jiménez 2572 (196)
<i>E. microbulbon</i> (Hook.) Schltr.	Leopardi 439 (05), Salazar 7446 (G07), Pérez S.N. (210)	—	Leopardi 439 (05), Salazar 7446 (G07), Pérez S.N. (210)	Salazar 7446 (G07), Pérez S.N.(210)	Leopardi 439 (05), Salazar 7446 (G07)
<i>E. mooreana</i> (Rolfe) Schltr.	—	—	D. Bogarín 4485 (143)	—	—
<i>E. naranjapatensis</i> Dodson	SBY 1996-0385 (121)	SBY 1996-0385 (121)	SBY 1996-0385 (121)	SBY 1996-0385 (121)	SBY 1996-0385 (121)
<i>E. nematocaulon</i> (A. Rich.) Acuña	Leopardi S.N. (01), Carnevali 6037 (57), S.N. (66)	Carnevali 7474 (56), S.N. (66)	Leopardi S.N. (01), Carnevali 7474 (56), 6037 (57), S.N. (66)	—	Leopardi S.N. (01), Carnevali 7474 (56), 6037 (57)
<i>E. nematocaulon</i> x <i>bractescens</i>	Carnevali S.N. (048)	Carnevali S.N. (048)	Carnevali S.N. (048)	Carnevali S.N. (048)	Carnevali S.N. (048)
<i>E. nizandensis</i> Pérez-García & Hág-sater	Carnevali 7228 (28), Leopardi 465 (099), Pérez 2475 (G03), 2085 (228), 2478 (G10)	Carnevali 7228 (28), Leopardi 465 (099), Pérez 2476 (G02), 2475 (G03), 2085 (228), 2478 (G10)	Carnevali 7228 (28), Leopardi 465 (099), Pérez 2476 (G02), 2476 (G03), 2085 (228), 2478 (G10), 2460 (G09)	Carnevali 7228 (28), Leopardi 465 (099), Pérez 2476 (G02), 2475 (G03), 2085 (228), 2478 (G10)	Carnevali 7228 (28), Leopardi 465 (099), Pérez 2476 (G02), 2475 (G03), 2085 (228), 2478 (G10)

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. x nizanburii</i> Pérez-García & Hågsater	Pérez 2460 (G09)	—	Pérez 2460 (G09)	—	—
<i>E. oestlundii</i> (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hågsater & Stermitz	Leopardi et al. 347 (34)	Leopardi et al. 347 (34)	Leopardi et al. 347 (34)	Leopardi et al. 347 (34)	Leopardi et al. 347 (34)
<i>E. osmantha</i> (Barb. Rodr.) Schltr.	Carnevali S.N. (30)	—	Carnevali S.N. (30)	Carnevali S.N. (30)	—
<i>E. ossebachiana</i> Pupulin	—	—	Karremans 1584 (141)	—	—
<i>E. ovulum</i> (Lindl.) Schltr.	AMO(213)	—	AMO(213)	—	AMO(213)
<i>E. papillosa</i> (Bateman) Ag.-Olav.	Carnevali 7339 (16)	—	Carnevali 7339 (16)	Carnevali 7339 (16)	Carnevali 7339 (16)
<i>E. parviflora</i> (Regel) Withner	Leopardi 343 (012), Pérez S.N. (211)	Leopardi 343 (012), Pérez S.N. (211)	Leopardi 343 (012), Pérez S.N. (211), M. Speckmaier OR08 305 (172)	Leopardi 343 (012), Pérez S.N. (211), M. Speckmaier OR08 305 (172)	Leopardi 343 (012), M. Speckmaier OR08 305 (172)
<i>E. peraltensis</i> (Ames) Dressler	Karremans 3832 (217)	—	—	Karremans 3832 (217)	Karremans 3832(217)
<i>E. pollardiana</i> (Withner) Dressler & G.E. Pollard	Carnevali et al. 7542 (42)	Carnevali et al. 7542 (42)	Carnevali et al. 7542 (42)	Carnevali et al. 7542 (42)	Carnevali et al. 7542 (42)
<i>E. profusa</i> (Rolfe) Dressler & G.E. Pollard	Leopardi 429 (100)	Leopardi 429 (100)	Leopardi 429 (100)	Leopardi 429 (100)	Leopardi 429 (100)

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. randii</i> (Barb. Rodr.) Porto & Brade	AY429405	—	Carnevali S.N. (49)	Carnevali S.N. (49)	Carnevali S.N. (49)
<i>E. remotiflora</i> (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez	Carnevali 7373 (29)	—	Carnevali 7373 (29)	Carnevali 7373 (29)	Carnevali 7373 (29)
<i>E. rzedowskiana</i> Soto Arenas	Carnevali 7417 (11)	Carnevali 7417 (11)	Carnevali 7417 (11)	Carnevali 7417 (11)	Carnevali 7417 (11)
<i>E. rzedowskiana</i> x <i>cordigera</i>	Carnevali S.N. (216)	—	Carnevali S.N. (216)	Carnevali S.N. (216)	—
<i>E. saltensis</i> Hoehne	Leopardi 434 (037)	—	Leopardi 434 (037)	Leopardi 434 (037)	—
<i>E. selligera</i> (Batesman) Schltr.	Leopardi 319 (089), F. Archila EG-16 (190)	F. Archila EG-25 (137)	Leopardi 319 (089), F. Archila EG-16 (190), EG-25 (137)	Leopardi 319 (089), Archila EG-16 (190)	Leopardi 319 (089), F. Archila EG-25 (137), EG-16 (190)
<i>Encyclia</i> sp. [Col]	Carnevali S.N. (41)	—	Carnevali S.N. (41)	Carnevali S.N. (41)	—
<i>E. spatella</i> [cf.] (Rchb. f.) Schltr.	Pérez S.N. (202), Salazar S.N. (214)	Pérez S.N. (202), Salazar S.N. (214)	Pérez S.N. (202), Salazar S.N. (214)	Pérez S.N. (202), Salazar S.N. (214)	Pérez S.N. (202), Salazar S.N. (214)
<i>E. stellata</i> (Lindl.) Schltr.	Carnevali 7316 (19)	Carnevali 7316 (19)	Carnevali 7316 (19)	Carnevali 7316 (19)	Carnevali 7316 (19)
<i>E. suaveolens</i> Dressler	Carnevali 6809 (10), Leopardi 449 (150), Pérez S.N. (197)	Carnevali 6809 (10), Leopardi 449 (150), Pérez S.N. (197)	Leopardi 449 (150), Pérez S.N. (197)	Carnevali 6809 (10), Pérez S.N. (197)	Carnevali 6809 (10)
<i>E. tampensis</i> (Lindl.) Small	AY429401	—	—	—	—
<i>E. trachycarpa</i> (Lindl.) Schltr.	Carnevali 7340 (08)	Carnevali 7340 (08)	Carnevali 7340 (08)	Carnevali 7340 (08)	Carnevali 7340 (08)
<i>E. trachychila</i> (Lindl.) Schltr.	Archila EG-02 (182)	Archila EG-02 (182)	Archila EG-02 (182)	—	Archila EG-02 (182)

...continúa en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>E. tuerckheimii</i> Schltr.	Archila EG-14 (188), Dietz 12510 (194)	—	Archila EG-14 (188), Dietz 12510 (194), Leopardi et al. 446 (223)	Archila EG-14 (188)	Archila EG-14 (188), Dietz 12510 (194)
<i>E. uxpanapensis</i> Salazar	Leopardi y Carne- vali 353 (085)	Carnevali 7446 (023), Leopardi y Carnevali 353 (085)	Carnevali 7446 (023), Leopardi y Carnevali 353 (085)	Carnevali 7446 (023)	Carnevali 7446 (023), Leopardi y Carnevali 353 (085)
<i>Euchile citrina</i> (La Llave & Lex.) With- ner	AY008501	Carnevali S.N. (71)	Carnevali S.N. (71)	Carnevali S.N. (71)	Carnevali S.N. (71)
<i>Laelia anceps</i> Lindl.	AF260191	—	—	—	—
<i>L. halbingeriana</i> x <i>anceps</i>	Carnevali S.N. (021)	—	Carnevali S.N. (021)	Carnevali S.N. (021)	—
<i>L. rubescens</i> Lindl.	Carnevali S.N. (73)	—	Carnevali S.N. (73)	Carnevali S.N. (73)	Carnevali S.N. (73)
<i>L. undulada</i> (Lindl.) L.O. Williams	AF260223	—	Carnevali S.N. (GC)	—	—
<i>Myrmecophila</i> <i>tibicinis</i> (Bateman) Rolfe	AY42939	—	Carnevali S.N. (GC)	—	—
<i>Nidema boothii</i> (Lindl.) Schltr.	AY008522	Carnevali 5396 (51)	Carnevali 5396 (51)	Carnevali 5396 (51)	Carnevali 5396 (51)
<i>Oestlundia cyano-</i> <i>columna</i> (Ames, F.T. Hubb. & C. Sch- weinf.) W.E. Higgins	AY429418	—	—	AY422442	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-tmL	tmL-F	ycf1
<i>O. tenuissima</i> (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) W.E. Higgins	AY429419	—	—	—	—
<i>Polystachya foliosa</i> (Hook.) Rchb. f.	HM041018	—	—	—	—
<i>Prosthechea abbreviata</i> (Schltr.) W.E. Higgins	AF260181	—	—	AY422455	—
<i>P. aemula</i> (Lindl.) W.E. Higgins	AY008544	—	—	AY422428	—
<i>P. allemanii</i> (Barb. Rodr.) W.E. Higgins	AY008535	—	—	—	—
<i>P. calamaria</i> (Lindl.) W.E. Higgins	AY008539	—	—	—	—
<i>P. chimborazoensis</i> (Schltr.) W.E. Hig- gins	AY429407	—	—	AY422426	—
<i>P. cochleata</i> (L.) W.E. Higgins	AY008545	—	Carnevali S.N. (053)	Carnevali S.N. (053)	Carnevali S.N. (053)
<i>P. cretacea</i> (Dressler & G.E. Pollard) W.E. Higgins	AY429413	—	—	AY422437	—
<i>P. fausta</i> (Rchb. f.) W.E. Higgins	AY008536	—	—	—	—
<i>P. fragrans</i> (Sw.) W.E. Higgins	AY429408	—	—	AY422427	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-trnL	trnL-F	ycf1
<i>P. glauca</i> Knowles & Nestc.	AY429410	—	—	AY422433	—
<i>P. ionocentra</i> (Rchb. f.) W.E. Higgins	AY429411	—	—	AY422434	—
<i>P. lambcla</i> (Linden) W.E. Higgins	AY008542	—	—	—	—
<i>P. linkiana</i> (Klotzsch) W.E. Higgins	AY008537	—	—	—	—
<i>P. livida</i> (Lindl.) W.E. Higgins	Carnevali S.N. (52)	Carnevali S.N. (52)	Carnevali S.N. (52)	Carnevali S.N. (52)	Carnevali S.N. (52)
<i>P. moojenii</i> (Pabst) W.E. Higgins	AY008541	—	—	—	—
<i>P. ochracea</i> (Lindl.) W.E. Higgins	AY429412	—	—	AY422436	—
<i>P. prismatocarpa</i> (Rchb. f.) W.E. Higgins	AY008548	—	—	AY422435	—
<i>P. pygmaea</i> (Hook.) W.E. Higgins	AY008546	—	ITVO MX/JB-058-OAX/05.2(2) (68)	AY422430	—
<i>P. pseudopygmaea</i> (Finet) W.E. Higgins	AY429409	—	—	AY422431	—
<i>P. suzanensis</i> (Hoehne) W.E. Higgins	AY008538	—	—	—	—
<i>P. varicosa</i> [cf.] (Batemán) W.E. Higgins	Carnevali S.N.(072)	Carnevali S.N.(072)	Carnevali S.N.(072)	Carnevali S.N.(072)	Carnevali S.N.(072)

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	ITS	PhyC	rpl32-tmL	tmL-F	ycf1
<i>P. venezolana</i> (Schltr.) W.E. Higgins	AY008540	—	—	—	—
<i>P. vitellina</i> (Lindl.) W.E. Higgins	AY008547	—	—	AY422432	—
<i>P. widgrenii</i> (Lindl.) W.E. Higgins	AY008543	—	—	—	—

fin.

Números de registro en GenBank de las muestras utilizadas para elaborar el cronograma de Asparagales y el de *Encyclia*

Especie	matK	rbcL	ITS
<i>Aa palacea</i> (Kunth) Rchb. f.	AJ309989.1	AF074105.1	—
<i>Acanthocarpus preissii</i> Lehm.	JX903591.1	JX903182.1	—
<i>Acis rosea</i> (F.Martin bis) Sweet	JX903568.1	JX903158.1	—
<i>Agapanthus africanus</i> (L.) Hoffmanns.	HM640599.1	HM640485.1	—
<i>Agave americana</i> L.	JX903544.1	JX903133.1	—
<i>Agave ghiesbreghtii</i> Lem.	HM640592.1	HM640478.1	—
<i>Agrostophyllum majus</i> Hook. f.	AY368391.1	AF518054.1	—
<i>Albuca shawii</i> Baker	HM640630.1	HM640512.1	—
<i>Allium microdictyon</i> Prokh.	JF972927.1	JF972893.1	—
<i>Allium sacculiferum</i> Maxim.	JF972928.1	JF972894.1	—
<i>Allium thunbergii</i> G. Don	JX903547.1	JX903136.1	—
<i>Aloe vera</i> (L.) Burm. f.	AJ511390.1	AJ512309.1	—
<i>Amaryllis belladonna</i> L.	JX903555.1	JX903144.1	—
<i>Amblostoma armeniacum</i> (Lindl.) Brieger	AF263748.1	AF518058.1	—
<i>Amerorchis rotundifolia</i> (Banks ex Pursh) Hultén	JN966073.1	AY149368.1	—
<i>Anemarrhena asphodeloides</i> Bunge	JQ276384.1	HM640489.1	—
<i>Anigozanthos flavidus</i> Redoute	AB088796.1	AJ404843.1	—
<i>Anthericum liliago</i> L.	JQ669532.1	HM640490.1	—
<i>Anthericum ramosum</i> L.	JX903578.1	JX903168.1	—
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L.	HM640614.1	JQ273903.1	—
<i>Apodolirion cedarbergense</i> D. Müll.-Doblies	JX903556.1	JX903145.1	—
<i>Apostasia nuda</i> R. Br.	AY557214.1	Z73705.1	—
<i>Apostasia wallichii</i> R. Br.	JX903642.1	HM640552.1	—
<i>Areca triandra</i> Roxb.	AM114664.1	JX903249.1	—
<i>Arenga hastata</i> (Becc.) Whitmore	JX903666.1	JX903250.1	—
<i>Aristea monticola</i> Goldblatt	JX903622.1	JX903212.1	—
<i>Arpophyllum giganteum</i> Hartw.	AF263625.1	AF074110.1	AF266742
<i>Arpophyllum spicatum</i> La Llave & Lex.	—	—	AY008487
<i>Arthropodium cirrhatum</i> (G. Forst.) R. Br.	HM640634.1	HM640516.1	—
<i>Asparagus cochinchinensis</i> (Lour.) Merr.	HM640615.1	HM640497.1	—
<i>Asparagus densiflorus</i> (Kunth) Jessop	JX903580.1	JX903171.1	—
<i>Asparagus oligoclonos</i> Maxim.	JF972921.1	JF972887.1	—
<i>Asparagus schoberioides</i> Kunth	HM640616.1	HM640498.1	—
<i>Asphodeline lutea</i> Rchb.	JX903600.1	JX903192.1	—
<i>Asphodelus aestivus</i> Brot.	HM640645.1	HM640527.1	—
<i>Aspidistra elatior</i> Blume	HM640561.1	HM640447.1	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Espece	matK	rbcL	ITS
<i>Aspidistra yingjiangensis</i> L.J. Peng	JX903532.1	JX903123.1	—
<i>Astelia alpina</i> Banks & Sol.	AY368372.1	HM640530.1	—
<i>Astroloba foliolosa</i> (Haw.) Uitew.	JX903601.1	JX903193.1	—
<i>Astroloba rubriflora</i> G.F. Sm. & J.C. Manning	JX903606.1	JX903197.1	—
<i>Beaucarnea recurvata</i> Lem.	HM640586.1	HM640473.1	—
<i>Behnia reticulata</i> (Thunb.) Didr.	HM640618.1	HM640500.1	—
<i>Belamcanda chinensis</i> (L.) Redouté	JF972931.1	JF972897.1	—
<i>Bellevalia pycnantha</i> (K. Koch) Losinsk.	JX903582.1	JX903173.1	—
<i>Bellevalia romana</i> (L.) Sweet	JX903583.1	JX903174.1	—
<i>Bessera elegans</i> Schult. f.	HM640637.1	HM640519.1	—
<i>Bifrenaria harrisoniae</i> (Hook.) Rchb. f.	AY368394.1	AF074112.1	—
<i>Blandfordia cunlninghamii</i> Lindl.	JX903608.1	JX903199.1	—
<i>Blandfordia grandiflora</i> R. Br.	JX903609.1	JX903200.1	—
<i>Blandfordia punicea</i> (Labill.) Sweet	AY557206.2	HM640532.1	—
<i>Bletia rosea</i> (Linden) Rchb. f.	AF263629.1	AF264157.1	—
<i>Bloomeria crocea</i> (Torr.) Coville	HM640638.1	HM640520.1	—
<i>Borya septentrionalis</i> F. Muell.	HM640651.1	HM640533.1	—
<i>Bowiea volubilis</i> Harv.	HM640621.1	HM640503.1	—
<i>Broughtonia sanguinea</i> (Sw.) R. Br.	AF263790.1	AF518069.1	—
<i>Bulbine semibarbata</i> Haw.	HM640646.1	HM640528.1	—
<i>Bulbinella cauda-felis</i> (L. f.) T. Durand & Schinz	JX903602.1	JX903194.1	—
<i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc.	JX903668.1	JX903252.1	—
<i>Caesia contorta</i> (L. f.) T. Durand & Schinz	JX903610.1	JX903201.1	—
<i>Calamus castaneus</i> Griff.	JX903669.1	M81810.1	—
<i>Calanthe calanthoides</i> (A. Rich. & Galeotti) Hamer & Garay	AF263632.1	AF264159.1	—
<i>Calanthe discolor</i> Mart.	HM640665.1	HM640548.1	—
<i>Calibanus hookeri</i> (Lem.) Trel.	HM640585.1	HM640472.1	—
<i>Calostemma luteum</i> Sims	JX903557.1	JX903146.1	—
<i>Camassia cusickii</i> S. Watson	HM640593.1	HM640479.1	—
<i>Campylandra aurantiaca</i> Baker	HM640564.1	HM640450.1	—
<i>Canna indica</i> L.	JX903674.1	JX903257.1	—
<i>Cattleya aurea</i> Linden	—	—	AY008593
<i>Cattleya dowiana</i> Bateman	AF263638.1	AF074122.1	—
<i>Cattleya elongata</i> Barb. Rodr.	—	—	AY008619
<i>Cattleya forbesii</i> Lindl.	—	—	AY429394
<i>Cattleya jenmanii</i> Rolfe	—	—	AY008604
<i>Cattleya leopoldii</i> Verschaff.	—	—	AY008611
<i>Cattleya lueddemanniana</i> Rchb. f.	—	—	AY008629
<i>Cattleya maxima</i> Lindl.	—	—	AY008631

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	matK	rbcL	ITS
<i>Cattleya mossiae</i> Hook.	—	—	AY008596
<i>Cattleya percivaliana</i> O'Brien	—	—	AY008599
<i>Cattleya violacea</i> (Kunth) Rolfe	AF263809.1	AF518071.1	—
<i>Caularthron bilamellatum</i> (Rchb. f.) R.E. Schultes	AF263780.1	AF518059.1	AF260173
<i>Cephalanthera erecta</i> (Thunb.) Blume	JF972942.1	JF972908.1	—
<i>Cephalanthera falcata</i> (Thunb.) Blume	JF972943.1	JF972909.1	—
<i>Cephalanthera longibracteata</i> Blume	HM640666.1	HM640549.1	—
<i>Chamaescilla</i> sp	JX903592.1	JX903183.1	—
<i>Chamaexeros serra</i> Benth.	JX903593.1	JX903184.1	—
<i>Chiloglottis trapeziformis</i> Fitzg.	AJ310003.1	AF074124.1	—
<i>Chionographis japonica</i> (Willd.) Maxim.	JX903658.1	JX903242.1	—
<i>Chloraea</i> sp	AJ310005.1	AF074125.1	—
<i>Chlorogalum pomeridianum</i> (DC.) Kunth	JX903545.1	JX903134.1	—
<i>Chlorophytum orchidastrum</i> Lindl.	HM640607.1	HM640492.1	—
<i>Chlorophytum suffruticosum</i> Baker	HM640608.1	HM640493.1	—
<i>Chlorophytum tetraphyllum</i> (L. f.) Baker	HM640609.1	JX903169.1	—
<i>Cleistis rosea</i> Lindl.	AJ310006.1	AF074128.1	—
<i>Clivia nobilis</i> Lindl.	HM640603.1	JX903147.1	—
<i>Codonorchis</i> sp.	AJ310007.1	AY368338.1	—
<i>Coelogyne</i> sp.	JX903643.1	AF074133.1	—
<i>Commelina communis</i> L.	JX903665.1	JX903248.1	—
<i>Comospermum yedoense</i> Rauschert	HM640610.1	HM640494.1	—
<i>Conanthera bifolia</i> Ruiz & Pav.	JX903646.1	JX903230.1	—
<i>Convallaria majalis</i> L.	HM640557.1	HM640443.1	—
<i>Cordyline cannifolia</i> R. Br.	JX903594.1	JX903185.1	—
<i>Cordyline pumilio</i> Hook. f.	JX903595.1	JX903186.1	—
<i>Corynotheca micrantha</i> (Lindl.) Druce	JX903611.1	JX903202.1	—
<i>Costus woodsonii</i> Maas	JX903675.1	AF243510.1	—
<i>Cranichis fertilis</i> (F. Lehm. & Kraenzl.) Schltr.	AJ310013.1	AF074137.1	—
<i>Crinum asiaticum</i> L.	HM640602.1	HM640488.1	—
<i>Crocus banaticus</i> Heuff.	JX903623.1	JX903213.1	—
<i>Crocus cartwrightianus</i> Herb.	JX903624.1	JX903214.1	—
<i>Cyanella orchidiformis</i> Jacq.	HM640662.1	HM640545.1	—
<i>Cybistetes longifolia</i> Milne-Redh. & Schweick.	JX903558.1	JX903148.1	—
<i>Cymbidium ensifolium</i> (L.) Sw.	AF263648.1	AF074141.1	—
<i>Cymbidium goeringii</i> (Rchb. f.) Rchb. f.	JF972944.1	JF972910.1	—
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	HM640667.1	HM640550.1	—
<i>Cypripedium passerinum</i> Richardson	AF263649.1	AF074142.1	—
<i>Cyrtanthus elatus</i> (Jacq.) Traub	JX903559.1	JX903149.1	—
<i>Danae racemosa</i> (L.) Moench	HM640553.1	HM640439.1	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Espece	matK	rbcl	ITS
<i>Dandya thadhowardii</i> (L.) Moench	HM640639.1	HM640521.1	—
<i>Dasyllirion wheeleri</i> S. Watson	HM640588.1	HM640474.1	—
<i>Dendrobium acinaciforme</i> Roxb.	JX903644.1	FJ216578.1	—
<i>Dendrobium crystallinum</i> Rchb. f.	AF445447.1	D58407.1	—
<i>Dendrobium kingianum</i> Bidwill	AF263651.1	AF074146.1	—
<i>Dendrobium officinale</i> Kimura & Migo	FJ794044.1	FJ216567.1	—
<i>Dianella ensifolia</i> (L.) DC.	HM640654.1	HM640536.1	—
<i>Dichelostemma multiflorum</i> (Benth.) A. Heller	HM640640.1	HM640522.1	—
<i>Dietes grandiflora</i> N.E. Br.	JX903625.1	JX903215.1	—
<i>Dinema polybulbon</i> (Sw.) Lindl.	AF263769.1	AF518061.1	AY429399
<i>Dipcadi filifolium</i> Baker	HM640622.1	HM640504.1	—
<i>Disa bracteata</i> Lindl.	AJ310047.1	AY368344.1	—
<i>Disa glandulosa</i> Burch.	AF263654.1	AF274006.1	—
<i>Disperis lindleyana</i> Rchb. f.	AY370652.1	AY370651.1	—
<i>Disporopsis pernyi</i> (Hua) Diels	HM640566.1	HM640452.1	—
<i>Disporopsis</i> sp.	HM640565.1	HM640451.1	—
<i>Disporum sessile</i> D. Don	JX903651.1	JX903235.1	—
<i>Disporum smilacinum</i> A. Gray	JX903652.1	JX903236.1	—
<i>Disporum uniflorum</i> Baker	JX903653.1	JX903237.1	—
<i>Diuris sulphurea</i> R. Br.	AF263655.1	AF074152.1	—
<i>Doryanthes excelsa</i> Corrêa	HM640652.1	HM640534.1	—
<i>Doryanthes palmeri</i> W. Hill	HM640653.1	HM640535.1	—
<i>Dossinia marmorata</i> Lindl.	AJ543947.1	AJ542405.1	—
<i>Dracaena aubryana</i> Brongn.	HM640583.1	HM640470.1	—
<i>Dracaena draco</i> (L.) L.	AB029803.1	AB029848.1	—
<i>Dracaena schizantha</i> Baker	HM640582.1	HM640469.1	—
<i>Drimia altissima</i> Ker Gawl.	HM640633.1	HM640515.1	—
<i>Drimia convallarioides</i> (L. f.) J.C. Manning & Goldblatt	HM640631.1	HM640513.1	—
<i>Drimiopsis maxima</i> Baker	JX903584.1	JX903175.1	—
<i>Drymophila moorei</i> Baker	JX903657.1	JX903241.1	—
<i>Earina autumnalis</i> Hook. f.	AF263656.1	AF074155.1	—
<i>Earina valida</i> Rchb. f.	AY121741.1	AF518051.1	—
<i>Echeandia</i> sp.	HM640612.1	HM640495.1	—
<i>Elaeis oleifera</i> (Kunth) Cortés	EU016887.1	AY012509.1	—
<i>Empodium veratrifolium</i> (Willd.) M.F. Thomps.	AY368374.1	Y14987.1	—
<i>Encyclia oncidioides</i> (Lindl.) Schltr.	AY425802.1	AF518062.1	AF260184
<i>Epidendrum armeniacum</i> Lindl.	—	—	AF260165
<i>Epidendrum campestre</i> Lindl.	AF263781.1	AF518060.1	AF260174
<i>Epidendrum cernuum</i> Kunth	—	—	AF260164

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	matK	rbcl	ITS
<i>Epidendrum cinnabarinum</i> Salzm.	—	—	AY008507
<i>Epidendrum conopseum</i> R. Br.	—	—	AY008506
<i>Epidendrum mathewsii</i> Rchb. f.	—	—	AY008516
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	—	—	AY008514
<i>Epidendrum radioferens</i> (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater	—	—	AY008512
<i>Epidendrum secundum</i> Jacq.	—	—	AY008513
<i>Epidendrum stamfordianum</i> Bateman	—	—	AY008504
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	AF263659.1	Z73707.1	—
<i>Epipactis thunbergii</i> A. Gray	JX903645.1	JF972911.1	—
<i>Eremurus chinensis</i> O. Fedtsch.	HM640644.1	HM640526.1	—
<i>Eria ferruginea</i> Lindl.	AF263660.1	AF074164.1	—
<i>Eriochilus cucullatus</i> Rchb. f.	AJ310028.1	AF074166.1	—
<i>Eriospermum cooperi</i> Baker	HM640590.1	HM640476.1	—
<i>Eriospermum flagelliforme</i> (Baker) J.C. Manning	HM640589.1	HM640475.1	—
<i>Eriospermum parvifolium</i> Jacq.	HM640591.1	HM640477.1	—
<i>Eucomis humilis</i> Baker	HM640624.1	HM640506.1	—
<i>Eucomis punctata</i> L'Hér.	JX903585.1	JX903176.1	—
<i>Eustephia darwinii</i> Vargas	JX903560.1	JX903150.1	—
<i>Galeandra devoniana</i> R.H. Schomb.	AY368408.1	AF074171.1	—
<i>Gasteria rawlinsonii</i> Oberm.	JX903603.1	JX903195.1	—
<i>Geissorhiza heterostyla</i> L. Bolus	JX903626.1	JX903216.1	—
<i>Gethyllis britteniana</i> Baker	JX903561.1	JX903151.1	—
<i>Gladiolus illyricus</i> W.D.J. Koch	JX903627.1	HM640542.1	—
<i>Gongora amparoana</i> Schltr.	AY368409.1	AY368358.1	—
<i>Goodyera pubescens</i> (Willd.) R. Br.	AF263663.1	AF074174.1	—
<i>Habenaria repens</i> Nutt.	AJ310036.1	AF074177.1	—
<i>Habranthus martinezii</i> Ravenna	JX903562.1	JX903152.1	—
<i>Haemanthus albiflos</i> Jacq.	JX903563.1	JX903153.1	—
<i>Hagenbachia panamensis</i> (Standl.) Cruden	JX903579.1	JX903170.1	—
<i>Hastingsia serpentinicola</i> Becking	JX903586.1	JX903177.1	—
<i>Haworthia coarctata</i> Haw.	JX903604.1	JX903196.1	—
<i>Heloniopsis orientalis</i> (Thunb.) C. Tanaka	JX903659.1	JX903243.1	—
<i>Hemerocallis dumortieri</i> C. Morren	JF972938.1	JF972904.1	—
<i>Hemerocallis fulva</i> (L.) L.	JF972939.1	JF972905.1	—
<i>Hemerocallis littorea</i> Makino	JQ435539.1	AY149364.1	—
<i>Hemerocallis minor</i> Mill.	HM640655.1	HM640537.1	—
<i>Hemiphylacus latifolius</i> S. Watson	HM640617.1	HM640499.1	—
<i>Herreria saisaparilha</i> Mart.	HM640619.1	HM640501.1	—
<i>Herreriaopsis elegans</i> H. Perrier	JX903581.1	JX903172.1	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	matK	rbcL	ITS
<i>Hesperocallis undulata</i> A. Gray	HM640620.1	HM640502.1	—
<i>Hexopetion mexicanum</i> (Liebm.) Burret	JX903667.1	JX903251.1	—
<i>Hieronymiella argentina</i> (Pax) Hunz. & Arroyo-Leuenb.	JX903564.1	JX903154.1	—
<i>Hippeastrum psittacinum</i> (Ker Gawl.) Herb.	JX903565.1	JX903155.1	—
<i>Hosta capitata</i> Nakai	JF972924.1	JF972890.1	—
<i>Hosta minor</i> Nakai	JF972925.1	JF972891.1	—
<i>Hosta plantaginea</i> (Lam.) Asch.	HM640594.1	HM640480.1	—
<i>Hosta yingeri</i> S.B. Jones	JF972926.1	JF972892.1	—
<i>Hyacinthella nervosa</i> (Boiss.) Chouard	JX903587.1	JX903178.1	—
<i>Hyacinthoides hispanica</i> (Mill.) Rothm.	JX903588.1	JX903179.1	—
<i>Hymenocallis littoralis</i> (Jacq.) Salisb.	JX903566.1	JX903156.1	—
<i>Hypoxis hemerocallidea</i> Fisch., C.A.Mey. & Avé-Lall.	HM640657.1	HM640539.1	—
<i>Hypoxis leptocarpa</i> (Engelm. & A. Gray) Small	AY368375.1	Z73702.1	—
<i>Hypoxis villosa</i> L.f.	JX903619.1	JX903208.1	—
<i>Ipheion uniflorum</i> (Lindl.) Raf.	AB017309.1	JX903142.1	—
<i>Iris confusa</i> Sealy	JX903629.1	JX903218.1	—
<i>Iris minutoaurea</i> Makino	JF972932.1	JF972898.1	—
<i>Iris odaesanensis</i> Y.N. Lee	FJ197293.1	JF972899.1	—
<i>Iris pseudacorus</i> L.	JF972934.1	JF972900.1	—
<i>Iris rossii</i> Baker	HM640659.1	HM640541.1	—
<i>Iris sanguinea</i> Donn	JF972936.1	JF972902.1	—
<i>Iris tuberosa</i> L.	JX903628.1	JX903217.1	—
<i>Ismene</i> sp.	JX903567.1	JX903157.1	—
<i>Isophysis tasmanica</i> (Hook.) T. Moore	JX903630.1	JX903219.1	—
<i>Ixiolirion tataricum</i> (Pall.) Herb.	HM640660.1	HM640543.1	—
<i>Johnsonia pubescens</i> Lindl.	JX903613.1	JX903203.1	—
<i>Juncus effusus</i> L.	AB088803.1	L12681.1	—
<i>Kniphofia</i> sp.	JX903605.1	Z73689.1	—
<i>Lachenalia carnosae</i> Baker	HM640625.1	HM640507.1	—
<i>Laelia anceps</i> Lindl.	—	—	AY008576
<i>Laelia cardinii</i> Pabst & Mello	—	—	AY008675
<i>Laelia gouldiana</i> Rchb. f.	—	—	AY008577
<i>Laelia mantiqueirae</i> Pabst	—	—	AY008663
<i>Laelia rubescens</i> Lindl.	—	—	AY429391
<i>Laelia speciosa</i> (Kunth) Schltr.	AF263792.1	AF518070.1	AY008578
<i>Lanaria lanata</i> (L.) T. Durand & Schinz	AY368376.1	JF972916.1	—
<i>Laxmannia squarrosa</i> Lindl.	HM640636.1	HM640518.1	—
<i>Ledebouria cooperi</i> Jessop	HM640626.1	HM640508.1	—

...continua en la próxima página

(Continuación)				
Especie	matK	rbcl	ITS	
<i>Leucocoryne pauciflora</i> Phil.	JX903548.1	JX903137.1	—	
<i>Leucocrinum montanum</i> Nutt.	HM640595.1	HM640481.1	—	
<i>Lilium distichum</i> Nakai	JX903654.1	JX903238.1	—	
<i>Lilium hansonii</i> Leichtlin	JX903655.1	JX903239.1	—	
<i>Lilium tsingtauense</i> Gilg	JX903656.1	JX903240.1	—	
<i>Liriope platyphylla</i> F.T. Wang & T. Tang	HM640577.1	HM640463.1	—	
<i>Liriope spicata</i> (Thunb.) Lour.	HM640578.1	HM640464.1	—	
<i>Listera smallii</i> Wiegand	AF263668.1	AF074184.1	—	
<i>Lomandra hastilis</i> Ewart	HM640635.1	HM640517.1	—	
<i>Lomandra longifolia</i> Labill.	JQ435555.1	JX903187.1	—	
<i>Lomandra ordii</i> Ewart	JX903596.1	JX903188.1	—	
<i>Ludisia discolor</i> (Ker Gawl.) A. Rich.	AJ543911.1	AJ542395.1	—	
<i>Lycaste cruenta</i> (Ker Gawl.) A. Rich.	AF239438.1	AF074185.1	—	
<i>Lycoris sanguinea</i> Maxim.	JF972929.1	JF972895.1	—	
<i>Lycoris uyoensis</i> M. Kim	HM640600.1	HM640486.1	—	
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	HM640567.1	HM640453.1	—	
<i>Maianthemum dahuricum</i> (Turcz. & C.A. Mey.) La-Frankie	HM640575.1	HM640461.1	—	
<i>Maianthemum dilatatum</i> (Alph. Wood) A. Nelson & J.F. Macbr.	HM640568.1	HM640454.1	—	
<i>Maianthemum japonicum</i> (A. Gray) LaFrankie	HM640576.1	HM640462.1	—	
<i>Maianthemum stellatum</i> (L.) Link	JX903536.1	JX903127.1	—	
<i>Masdevallia floribunda</i> Lindl.	AY368416.1	AF074189.1	—	
<i>Massonia angustifolia</i> L. f.	HM640627.1	HM640509.1	—	
<i>Maxillaria cucullata</i> Lindl.	DQ209871.1	AF074190.1	—	
<i>Megastylis glandulosa</i> (Schltr.) Schltr.	AJ543950.1	AF074191.1	—	
<i>Meiracyllium trinasutum</i> Rchb. f.	AF263670.1	AF074192.1	AY008500	
<i>Merwillia</i> sp.	JX903589.1	JX903180.1	—	
<i>Microtis parviflora</i> R. Br.	AJ310045.1	AF074194.1	—	
<i>Milla biflora</i> Cav.	HM640641.1	HM640523.1	—	
<i>Milligania stylosa</i> (F. Muell.) F. Muell.	HM640649.1	HM640531.1	—	
<i>Molineria capitulata</i> (Lour.) Herb.	AB088783.1	JX903209.1	—	
<i>Moraea riparia</i> (Goldblatt) Goldblatt	JX903631.1	JX903220.1	—	
<i>Mormodes aromatica</i> Lindl.	AY368417.1	AF074196.1	—	
<i>Mulla maritima</i> (Torr.) S. Watson	HM640642.1	HM640524.1	—	
<i>Muscari aucheri</i> (Boiss.) Baker	HM640628.1	HM640510.1	—	
<i>Musella lasiocarpa</i> (Franch.) C.Y. Wu	AF478909.1	AF243844.1	—	
<i>Narcissus tazetta</i> L.	HM640601.1	HM640487.1	—	
<i>Neocogniauxia hexaptera</i> (Cogn.) Schltr.	AF263766.1	AF518037.1	AF260148	
<i>Neocogniauxia monophylla</i> Schltr.	—	—	AY008474	

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	matK	rbcL	ITS
<i>Neomarica northiana</i> (Schneev.) Sprague	JX903632.1	JX903221.1	—
<i>Nerine alta</i> W.F. Barker	JX903569.1	JX903159.1	—
<i>Nervilia shirensis</i> (Rolfe) Schltr.	AY368420.1	AF074199.1	—
<i>Neuwiedia veratrifolia</i> Blume	AY557211.1	AF074200.1	—
<i>Nivenia stokoei</i> (Guthrie) N.E. Br.	JX903633.1	JX903222.1	—
<i>Nolina bigelovii</i> (Torr.) S. Watson	JX903543.1	JX903132.1	—
<i>Nothoscordum bivalve</i> (L.) Britton	JX903549.1	JX903138.1	—
<i>Nothoscordum borbonicum</i> Kunth	JX903550.1	JX903140.1	—
<i>Nothoscordum texanum</i> M.E. Jones	JX903551.1	JX903139.1	—
<i>Nypa fruticans</i> Wurmb	AF543743.1	M81813.1	—
<i>Odontostomum hartwegii</i> Torr.	JX903647.1	JX903231.1	—
<i>Oncidium excavatum</i> Lindl.	AY368423.1	AF074201.1	—
<i>Ophiopogon jaburan</i> (Siebold) Lodd.	HM640579.1	HM640465.1	—
<i>Ophiopogon japonicus</i> (L. f.) Ker Gawl.	HM640580.1	HM640466.1	—
<i>Ophiopogon stenophyllus</i> (Merr.) L. Rodr.	JX903533.1	JX903124.1	—
<i>Orchis quadripunctata</i> Cirillo	AY368385.1	AF074203.1	—
<i>Ornithogalum armeniacum</i> Baker	HM640629.1	HM640511.1	—
<i>Ornithogalum longibracteatum</i> Jacq.	JX903590.1	JX903181.1	—
<i>Pachyplectron arifolium</i> Schltr.	AJ310051.1	AF074205.1	—
<i>Palmorchis trilobulata</i> L.O. Williams	AJ310052.1	AF074206.1	—
<i>Pancratium canariense</i> Ker Gawl.	JX903570.1	JX903160.1	—
<i>Pandanus tectorius</i> Parkinson	JX903664.1	AY952439.1	—
<i>Pandanus vandermeeschii</i> Balf. f.	JX903663.1	JX903247.1	—
<i>Paphiopedilum delenatii</i> Guillaumin	AY368379.1	AF074208.1	—
<i>Paradisea liliastrum</i> (L.) Bertol.	HM640613.1	HM640496.1	—
<i>Paramongaia weberbaueri</i> Velarde	JX903571.1	JX903161.1	—
<i>Paspitheia coerulea</i> (Ruiz & Pav.) D. Don	JX903614.1	JX903204.1	—
<i>Pauridia longituba</i> M.F. Thomps.	JX903620.1	JX903210.1	—
<i>Peliosanthes</i> sp.	JX903535.1	JX903126.1	—
<i>Peliosanthes teta</i> Andrews	JX903534.1	JX903125.1	—
<i>Phalaenopsis equestris</i> (Schauer) Rchb. f.	AF263677.1	AF074211.1	—
<i>Phoenix dactylifera</i> L.	JX903671.1	JX903254.1	—
<i>Phormium tenax</i> J.R. Forst. & G. Forst	JX903615.1	JX903205.1	—
<i>Phragmipedium schlimii</i> (Linden) Rolfe	AY368380.1	AF074213.1	—
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.	AF144575.1	U29900.1	—
<i>Pillansia templemannii</i> L. Bolus	JX903634.1	JX903223.1	—
<i>Platanthera ciliaris</i> (L.) Lindl.	AF263678.1	AF074215.1	—
<i>Platythelys querceticola</i> (Lindl.) Garay	AY368386.1	AF074216.1	—
<i>Pleione formosana</i> Hayata	AF263679.1	AF264173.1	—
<i>Pleomele</i> sp.	JX903541.1	JX903130.1	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Espece	matK	rbcl	ITS
<i>Pogonia ophioglossoides</i> (L.) Ker Gawl.	AJ310055.1	AF074221.1	—
<i>Polygonatum desoulavyi</i> Kom.	JX903537.1	JF972886.1	—
<i>Polygonatum falcatum</i> A. Gray	JX903538.1	JX903128.1	—
<i>Polygonatum humile</i> Fisch.	HM640569.1	JX903129.1	—
<i>Polygonatum inflatum</i> Kom.	HM640570.1	HM640455.1	—
<i>Polygonatum involucreatum</i> (Franch. & Sav.) Maxim.	HM640571.1	HM640456.1	—
<i>Polygonatum lasianthum</i> Maxim.	HM640572.1	HM640457.1	—
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	HM640573.1	HM640458.1	—
<i>Polygonatum stenophyllum</i> Maxim.	JF972920.1	HM640459.1	—
<i>Polystachya foliosa</i> (Hook.) Rchb. f.	—	—	GU556690
<i>Ponthieva racemosa</i> (Walter) C. Mohr	AJ310056.1	AF074223.1	—
<i>Prosthechea abbreviata</i> (Schltr.) W.E. Higgins	AY425804.1	AF518063.1	—
<i>Prosthechea cretacea</i> (Dressler & G.E. Pollard) W.E. Higgins	—	—	AY429413
<i>Prosthechea glauca</i> Knowles & Westc.	—	—	AY429410
<i>Prosthechea ochracea</i> (Lindl.) W.E. Higgins	—	—	AY429412
<i>Prosthechea venezuelana</i> (Schltr.) W.E. Higgins	—	—	AY008540
<i>Prosthechea vitellina</i> (Lindl.) W.E. Higgins	—	—	AY008547
<i>Pseudolaelia dutrae</i> Ruschi	—	—	AY008494
<i>Pseudolaelia geraensis</i> Pabst	—	—	AY008495
<i>Pseudolaelia vellozicola</i> (Hoehne) Porto & Brade	AF263776.1	AF518057.1	AF260166
<i>Pterostylis nutans</i> R. Br.	GQ405616.1	AF074224.1	—
<i>Ravenea sambiranensis</i> Jum. & H. Perrier	JX903672.1	JX903255.1	—
<i>Reineckea carnea</i> (Andrews) Kunth	HM640558.1	HM640444.1	—
<i>Rhodohypoxis baurii</i> (Baker) Nel	HM640658.1	HM640540.1	—
<i>Rhodohypoxis milloides</i> Hilliard & B.L. Burt	AY368377.1	Z77280.1	—
<i>Rhyncholaelia digbyana</i> (Lindl.) Schltr.	—	—	AY008583
<i>Rhyncholaelia glauca</i> (Lindl.) Schltr.	—	—	AY429393
<i>Rohdea japonica</i> (Thunb.) Roth	HM640563.1	HM640449.1	—
<i>Romulea bulbocodium</i> Sebast. & Mauri	JX903635.1	JX903224.1	—
<i>Roscoea cautleyoides</i> Gagnep.	JX903676.1	JX903258.1	—
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	HM640554.1	HM850325.1	—
<i>Ruscus streptophyllus</i> P. F. Yeo	HM640555.1	HM640441.1	—
<i>Sansevieria trifasciata</i> Prain	HM640584.1	HM640471.1	—
<i>Sarcoglottis acaulis</i> (Sm.) Schltr.	AJ310068.1	AY368347.1	—
<i>Scadoxus cinnabarinus</i> (Decne.) Friis & Nordal	JX903572.1	JX903162.1	—
<i>Scadoxus puniceus</i> (L.) Friis & Nordal	JX903573.1	JX903163.1	—
<i>Scaphyglottis amparoana</i> (Schltr.) Dressler	—	—	AY174754
<i>Scaphyglottis coriacea</i> (L.O. Williams) Dressler	—	—	AY174759
<i>Scaphyglottis fusiformis</i> (Griseb.) R.E. Schultes	—	—	AY174758

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	matK	rbcL	ITS
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb. f.) Schltr.	EU214467.1	AF518067.1	AY174756
<i>Scaphyglottis prolifera</i> (Sw.) Cogn.	—	—	AY174719
<i>Scaphyglottis punctulata</i> (Rchb. f.) C. Schweinf.	AF263786.1	AF518064.1	AY174720
<i>Scilla scilloides</i> (Lindl.) Druce	HM640632.1	HM640514.1	—
<i>Selenipedium chica</i> Rchb. f.	AY368381.1	AF074227.1	—
<i>Semele androgyna</i> (L.) Kunth	HM640556.1	HM640442.1	—
<i>Sisyrinchium palmifolium</i> L.	JX903636.1	JX903225.1	—
<i>Smilacina bicolor</i> Nakai	HM640574.1	HM640460.1	—
<i>Smilax china</i> L.	JX903661.1	JX903245.1	—
<i>Smilax riparia</i> A. DC.	JX903662.1	JX903246.1	—
<i>Sobralia macrantha</i> Lindl.	AF263681.1	AF074228.1	—
<i>Solenomelus segethi</i> Kuntze	JX903637.1	JX903226.1	—
<i>Sophronitis bradei</i> (Pabst) C. Berg & M.W. Chase	—	—	AY008673
<i>Sophronitis cernua</i> Lindl.	—	—	AY429395
<i>Sophronitis coccinea</i> Rchb. f.	AF263804.1	AF518072.1	AY008646
<i>Sophronitis gloedeniana</i> (Hoehne) C. Berg & M.W. Chase	—	—	AY008666
<i>Sophronitis harpophylla</i> (Rchb. f.) C. Berg & M.W. Chase	AF263802.1	AF518073.1	AF260199
<i>Sophronitis milleri</i> (Blumensch.) C. Berg & M.W. Chase	—	—	AY008661
<i>Sophronitis mirandai</i> C. Berg & M.W. Chase	—	—	AF260197
<i>Sowerbaea juncea</i> Andrews	JX903597.1	JX903189.1	—
<i>Speirantha gardenii</i> (Hook.) Baill.	HM640559.1	HM640445.1	—
<i>Spiloxene serrata</i> (Thunb.) Garside	JX903621.1	JX903211.1	—
<i>Spiranthes cernua</i> (L.) Rich.	AF263682.1	AF074229.1	—
<i>Stanhopea ecornuta</i> Lem.	AF239445.1	AF074230.1	—
<i>Stawellia dimorphantha</i> F. Muell.	JX903616.1	Z77306.1	—
<i>Stenomesson miniatum</i> (Herb.) Ravenna	JX903574.1	JX903164.1	—
<i>Stypandra glauca</i> R. Br.	JX903617.1	JX903206.1	—
<i>Tecophilaea cyanocrocus</i> Leyb.	HM640661.1	HM640544.1	—
<i>Thereianthus racemosus</i> (Klatt) G.J. Lewis	JX903638.1	AJ309663.1	—
<i>Theropogon pallidus</i> Maxim.	HM640560.1	HM640446.1	—
<i>Thysanotus sp</i>	JX903598.1	JX903190.1	—
<i>Tigridia immaculata</i> (Herb.) Ravenna	JX903639.1	JX903227.1	—
<i>Trachyandra esterhuysenae</i> Oberm.	JX903607.1	JX903198.1	—
<i>Trachycarpus martianus</i> (Wall.) H. Wendl.	JX903673.1	JX903256.1	—
<i>Trichopetalum plumosum</i> J.F. Macbr.	JX903599.1	JX903191.1	—
<i>Tricoryne elatior</i> R. Br.	JX903618.1	JX903207.1	—
<i>Trimezia martinicensis</i> (Jacq.) Herb.	JX903640.1	JX903228.1	—

...continua en la próxima página

(Continuación)

Especie	matK	rbcL	ITS
<i>Tristagma nivale</i> Poepp. & Endl.	JX903552.1	JX903141.1	—
<i>Triteleia peduncularis</i> Lindl.	HM640643.1	HM640525.1	—
<i>Tulbaghia simmleri</i> Beauverd	JX903554.1	JX903143.1	—
<i>Typha orientalis</i> C. Presl	JX903678.1	JX903259.1	—
<i>Ungernia flava</i> Boiss. & Hausskn.	JX903575.1	JX903165.1	—
<i>Vagaría parviflora</i> (Desf.) Herb.	JX903576.1	JX903166.1	—
<i>Vanilla planifolia</i> Andrews	AF263687.1	AF074242.1	—
<i>Veratrum japonicum</i> (Baker) Loes.	JX903660.1	JX903244.1	—
<i>Walleria gracilis</i> (Salisb.) Carter	JX903648.1	JX903232.1	—
<i>Watsonia angusta</i> Ker Gawl.	JX903641.1	JX903229.1	—
<i>Wulfschlaegelia aphylla</i> (Sw.) Rchb. f.	AY368434.1	AY368436.1	—
<i>Xanthorrhoea media</i> R. Br.	JX903650.1	JX903234.1	—
<i>Xanthorrhoea resinosa</i> Pers.	HM640663.1	HM640546.1	—
<i>Xeronema callistemon</i> W.R.B. Oliv.	HM640664.1	HM640547.1	—
<i>Yucca filamentosa</i> L.	HM640596.1	HM640482.1	—
<i>Yucca queretaroensis</i> Pina	JX903546.1	JX903135.1	—
<i>Zephyra elegans</i> D. Don	JX903649.1	JX903233.1	—
<i>Zephyranthes simpsonii</i> Chapm.	JX903577.1	JX903167.1	—
<i>Zingiber gramineum</i> Noronha	AB088799.1	AF243850.1	—
<i>Zygopetalum intermedium</i> Lodd.	AF263689.1	AF074246.1	—

fin.

Valores de la prueba de saturación de bases para cada una de las regiones utilizadas en el capítulo III

NT [†]	Iss	Iss.c Sym	T	DF	P	Iss.c Asym	T	DF	P	NT	Iss	Iss.c Sym	T	DF	P	Iss.c Asym	T	DF	P
ITS SÓLO LOS SITIOS FILOGENÉTICAMENTE INFORMATIVOS										ITS TODA LA MATRIZ									
4	0.091	0.798	42.033	287	0.0000	0.765	40.080	287	0.0000	4	0.466	0.809	8.173	391	0.0000	0.778	7.432	391	0.0000
8	0.090	0.755	38.565	287	0.0000	0.644	32.116	287	0.0000	8	0.535	0.771	3.849	391	0.0001	0.662	2.074	391	0.0387
16	0.096	0.727	37.436	287	0.0000	0.517	24.974	287	0.0000	16	0.631	0.752	1.492	391	0.1364	0.544	1.067	391	0.2864
32	0.099	0.706	37.187	287	0.0000	0.379	17.142	287	0.0000	32	0.742	0.726	0.158	391	0.8745	0.403	3.338	391	0.0009
<i>rpl32-trnL</i> SÓLO LOS SITIOS FILOGENÉTICAMENTE INFORMATIVOS										<i>rpl32-trnL</i> TODA LA MATRIZ									
4	0.022	0.801	131.384581	0.0000	0.769	126.022581	0.0000	4	0.479	0.822	12.725	1057	0.0000	0.790	11.537	1057	0.0000		
8	0.023	0.759	122.113581	0.0000	0.649	103.764581	0.0000	8	0.568	0.791	05.581	1057	0.0000	0.686	02.958	1057	0.0032		
16	0.025	0.734	120.091581	0.0000	0.524	084.424581	0.0000	16	0.677	0.774	01.829	1057	0.0677	0.578	01.854	1057	0.0640		
32	0.026	0.711	122.214581	0.0000	0.383	063.632581	0.0000	32	0.803	0.752	00.775	1057	0.4384	0.450	05.328	1057	0.0000		
<i>ycf1</i> SÓLO LOS SITIOS FILOGENÉTICAMENTE INFORMATIVOS										<i>ycf1</i> TODA LA MATRIZ									
4	0.041	0.832	99.095	553	0.0000	0.802	95.253	553	0.0000	4	0.740	0.839	2.730	713	0.0065	0.811	1.973	713	0.0489
8	0.044	0.807	93.247	553	0.0000	0.706	80.937	553	0.0000	8	0.874	0.819	1.036	713	0.3005	0.723	2.827	713	0.0048
16	0.048	0.790	95.487	553	0.0000	0.605	71.676	553	0.0000	16	1.041	0.801	3.350	713	0.0009	0.626	5.798	713	0.0000
32	0.051	0.772	99.627	553	0.0000	0.486	60.151	553	0.0000	32	1.238	0.786	5.055	713	0.0000	0.513	8.106	713	0.0000
<i>trnL-F</i> SÓLO LOS SITIOS FILOGENÉTICAMENTE INFORMATIVOS										<i>trnL-F</i> TODA LA MATRIZ									
4	0.016	0.818	199.113926	0.0000	0.786	191.208926	0.0000	4	0.553	0.834	11.602	1501	0.0000	0.803	10.353	1501	0.0000		
8	0.017	0.784	188.151926	0.0000	0.678	162.026926	0.0000	8	0.652	0.809	04.338	1501	0.0000	0.709	01.572	1501	0.1162		
16	0.018	0.767	191.520926	0.0000	0.566	140.218926	0.0000	16	0.783	0.793	00.210	1501	0.8340	0.609	03.610	1501	0.0003		
32	0.019	0.742	194.262926	0.0000	0.432	110.963926	0.0000	32	0.934	0.775	02.648	1501	0.0082	0.491	07.366	1501	0.0000		
<i>phyC</i> SÓLO LOS SITIOS FILOGENÉTICAMENTE INFORMATIVOS										<i>phyC</i> TODA LA MATRIZ									
4	0.045	0.820	61.291	258	0.0000	0.788	58.763	258	0.0000	4	0.583	0.827	4.864	315	0.0000	0.795	4.230	315	0.0000
8	0.049	0.788	56.860	258	0.0000	0.682	48.723	258	0.0000	8	0.670	0.798	1.781	315	0.0758	0.695	0.350	315	0.7266

...continua en la próxima página

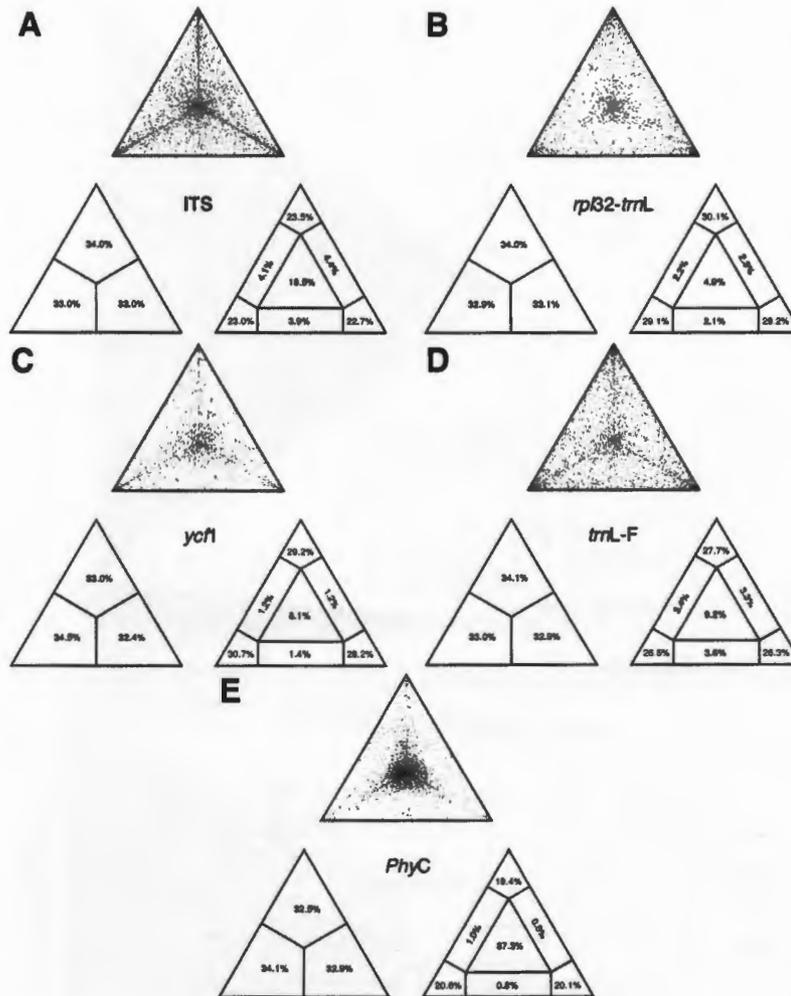
(Continuación)

NT	Iss	Iss.c Sym	T	DF	P	Iss.c Asym	T	DF	P	NT	Iss	Iss.c Sym	T	DF	P	Iss.c Asym	T	DF	P
16	0.052	0.771	58.514	258	0.0000	0.573	42.399	258	0.0000	16	0.780	0.782	0.020	315	0.9840	0.591	1.985	315	0.0481
32	0.055	0.748	60.404	258	0.0000	0.442	33.743	258	0.0000	32	0.912	0.761	1.271	315	0.2046	0.467	3.747	315	0.0002

¹NT, número de unidades consideradas. Iss, índice de saturación. Iss.cSym, índice de saturación asumiendo topologías simétricas.

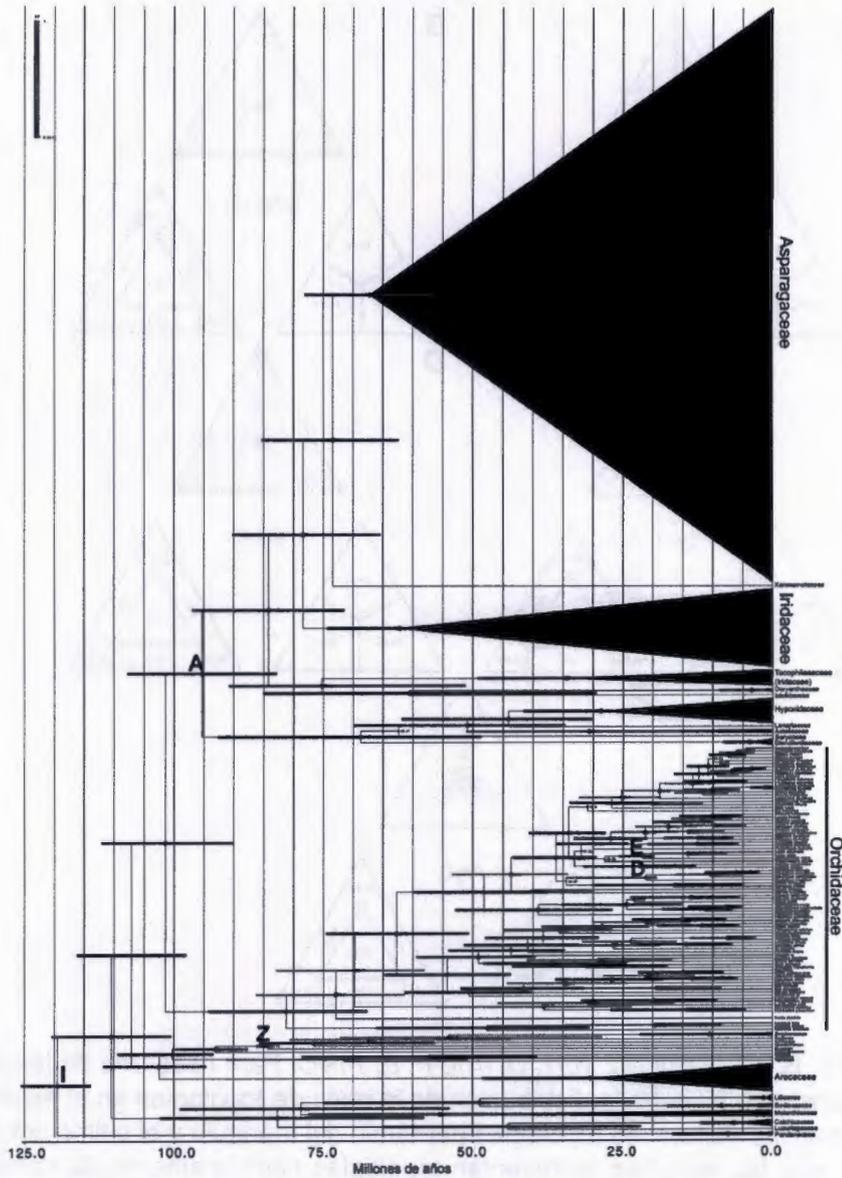
Iss.cAsym, índice de saturación asumiendo topologías asimétricas. T, longitud estimada del árbol. DF, grados de libertad. P, valores observados de significancia.

Mapeo de verosimilitud para cada una de las matrices utilizadas en el capítulo III



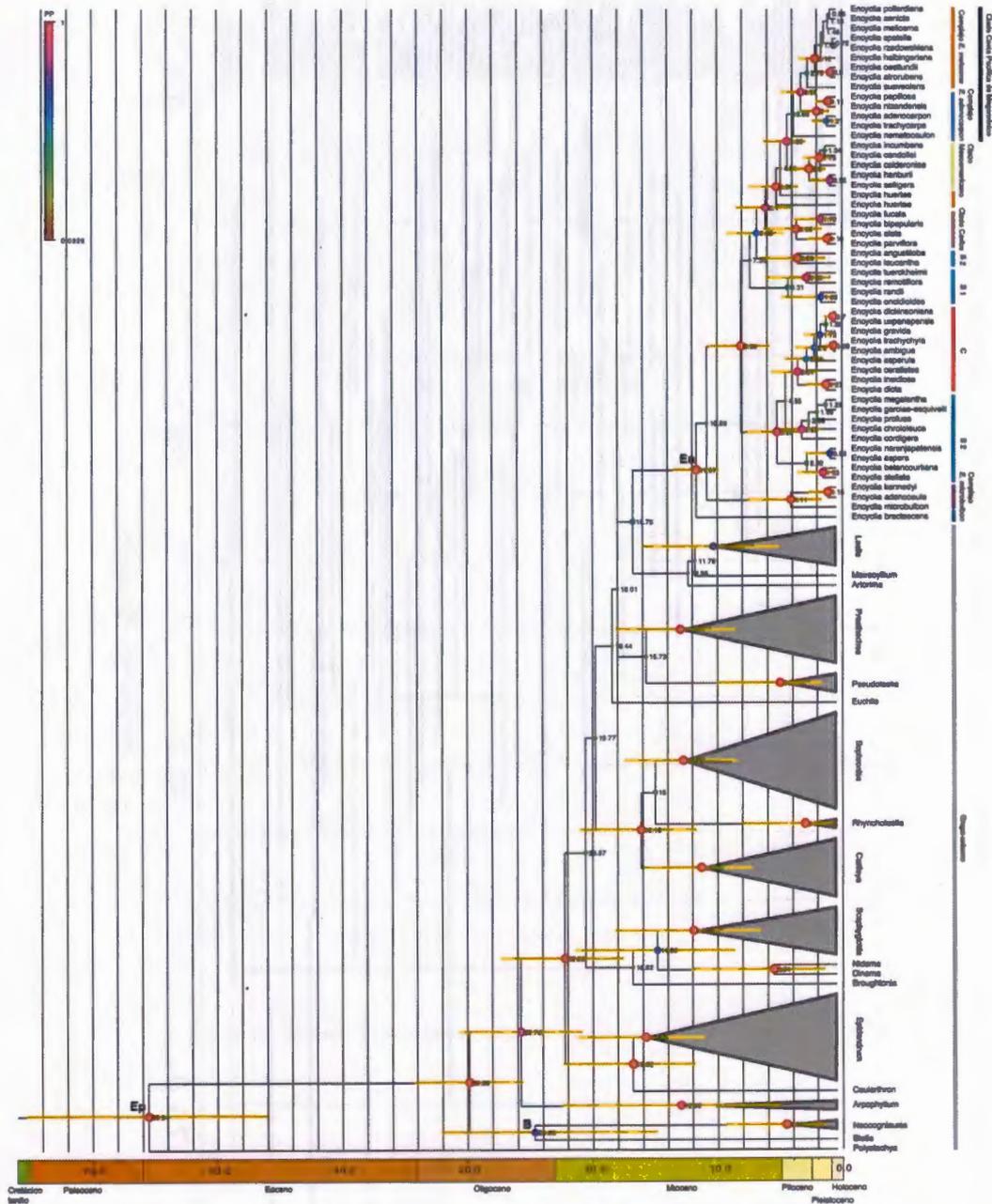
Leyenda: A, ITS. B, *rpl32-trnL*. C, *ycf1*. D, *trnL-F*. E, *PhyC*. Para cada una de las regiones hay tres triángulos, uno muestra la distribución de la nube de topologías en el espacio, otro presenta el porcentaje general de topologías por tercio del triángulo y el último por área del triángulo, en la que las esquinas representan topologías completamente dicotómicas, los flancos topologías reticuladas y el centro topologías tipo estrella (no resueltas)

Cronograma del orden Asparagales basado en las regiones *rbcl* y *matK*



Leyenda: Con letras se indican los nodos calibrados: I, punto de origen monocotiledóneas (ca. 120 Ma); A, MRCA Asparagales (ca. 93 Ma); Z, MRCA Zingiberales (ca. 83.5 Ma); D, MRCA *Dendrobium* (ca. 20 Ma); E, MRCA *Earina* (ca. 20 Ma). En el anexo 7 se muestra un detalle de la sección de Orchidaceae.

Cronograma de Laeliinae con énfasis en *Encyclia* basado en secuencias de ITS



Las letras indican los puntos de calibración; así Ep es el MRCA de los Epidendroideae; B, MRCA de Bletiinae; En, MRCA de *Encyclia*

Especímenes utilizados en la evaluación morfométrica

Encyclia aenicta: MEXICO. s. loc., 28/XI/2004, *E. Hágsater* 13979 (AMO); ex hort., 05/VII/1974, *N.E. Lee* 276 (F), s. loc., 04/VI/1986, *M. Soto* 2010 (AMO). **Colima**: Nevado de Colima, S. F. *G. Carnevali* 7342 (CICY); Mpio. Zapotitlán de Vadillo, Foothills of Volcán de Fuego, on trees in dense forest (San Antonio), 18/V/1937, *O. Nagel* 3991 (AMO). **Jalisco**: s. loc., 06/VI/1967, *G. Pollard E-210a* (AMO); Zona costera, 10/VI/1985, *A. Durán & R. Durán s.n.* (AMO); Mpio. Autlán de Navarro, Autlán de Navarro, 01/XI/1973, *E. Hágsater* 3638; *G. Salazar* 3638a, 3638b (AMO); Mpio. Cabo Corrientes, camino El Tuito - Cuale, 27/VI/1998, *M. Soto, E. Huerta* 8629e (AMO); *E. Hágsater* 4030 (AMO); 17/VI/1988, *E. Hágsater* 4028 (AMO); El Tuito, 07/VI/1985, *E. Hágsater* 4048 (AMO) Mpio. Puerto Vallarta, Cercanías de los Llanitos, 02/V/1974, *R. González Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. Talpa de Allende, Mine Rd to Cuale, III/1983, *Warford s.n.* (AMO); entre Cuale y Los Pericos, 27/V/1977, *J. Ibarra s.n.* (AMO); Mpio. Tapalpa, Tapalpa, V/1978, *S. Rosillo s.n.* (AMO); Mpio. Tecalitlán, Tecalitlán, s. f., *S. Rosillo s.n.* (AMO); **Michoacán**: Uruapan-Patzcuaro Hwy, 8.5 km from Uruapan to Michoacán, 24/VI/1972, *G. Pollard D-186a-60a* (AMO). **Nayarit**: Mpio. Ahuacatlán, Malpaís del Ceboruco, 02/V/2000, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Volcán El Ceboruco, Malpaís al NW de Ahuacatlán, 9/VI/1990, *R. González & M. Harker s.n.* (IBUG); Mpio. Compostela, NW Compostela, 01/V/1933, *M. Espinosa* 1796 (AMES); 16 mi. SO of Compostela, 28/XII/1949, *R. Dressler* 1058 (US); Mpio. Santa María del Oro, about 40 km east of Tepic, 20/VI/1961, *R. Dressler & M. Wirth* 2637 (MO, US); Mpio. Tepic, ca. 18 miles west Tepic, along highway, 14/VI/1961, *P. C. Hutchinson* 54.1481 (AMES, F, MO, US); Mpio. Xalisco, Volcán San Juan, por el camino a El Cuarenteño, 04/V/1986, *M. Soto & G. Salazar* 2444 (AMO); Cercanías de La Noria, en seguida de un campo abierto (camino a El Cuarenteño), IV/1996, *S. Alvarado & S. Ibarra* 357 (MEXU); Mpio. Concordia, Cerca de antena radiodifusora, km 216 de la carretera Durango-Mazatlán, 30/IV/1986, *M. Soto & G. Salazar* 2007 (AMO). ***E. alata***: MEXICO. **Yucatán**: Mpio. Celestún, 35 km al O de kinchil, unos 6–8 km al E de la Ría de Celestún, 26/X/1999, *G. Carnevali & F. May* 5904 (CICY); Mpio. Valladolid, ca. Valladolid, VII/2010, *J. Pinzón s.n.* (CICY); ***E. atrorubens***: MEXICO. ex hort., 21/II/1993, *E. Hágsater* 9376 (AMO). **Guerrero**: Mpio. Alcozauca de Guerrero, Alcozauca de Guerrero, 20/XI/1999, *G. Carnevali* 5915 (CICY); **Oaxaca**: Mpio. San Miguel del Puerto, Camino a pa Payla, 03/VIII/2006, *J. Pascual* 1939 (MEXU). ***E. contrerasli***: MEXICO. **Jalisco**: Mpio. Tamazula, Vistahermosa, Hacienda Santa Cruz del Cortijo, 25/V/1980, *E. Hágsater* 5290 (AMO). ***E. halblingerlana***: MEXICO. **Michoacán**: Mpio. Ario, near Ario de Rosales, s.f., *N. Bashor* 1924-A (AMO); Carretera MEX 120, 4.5 km de Dr. Miguel Silva-La Huacana, Río Guarimeo, 06/V/2007, *Miguel A. Soto* 11125 (AMO); Region of Ario de Rosales, 26/III/1936, *O. Nagel & J. González* 4910 (AMO); Mpio. Ziracuaretiro, Uruapan-Patzcuaro Hwy, 8.5 km from Uruapan, 28/IV/1971, *G. Pollard C-186a-60* (AMO).

E. huertae: MEXICO. s. loc., 03/VI/1984, *E. LeDoux & R. Stern 107* (MO). **Jalisco**: Mpio. Autlán de Navarro, Lower S-facing slope of cerro Alto Las Yegua"0.5-1 km NW of Rincon de Manantlán, 13 km of El Chante, 11/II/1980, *H. Iltis, et al. 2563* (MEXU, XAL); camino que va de la carretera de Barra de Navidad - Puerto Vallarta a Cuale, 06/V/1986, *M. Soto & G. Salazar 2312* (AMO); Mpio. Cabo Corrientes, El Tuito-Cuale, 10/VI/1979, *E. Hágsater 4027* (AMO); ca. de "El Tuito", km 35 de la carretera Puerto Vallarta - Barra de Navidad, 06/V/1986, *M. Soto & G. Salazar 2304* (AMO); km 170 carretera Puerto Vallarta-El Tuito, 02/IV/1988, *A. Flores-Castorena et al. 633* (UAMIZ); km 2.6 de la brecha hacia la izquierda que sale del km 9.8 del camino El Tuito - Cuale, 27/VI/1998, *M. Soto & E. Huerta 8628, 8630, 8636* (AMO); cerca de Cuautla, entre Autlán y Talpa, 13/VII/1988, *G. Salazar 3571* (AMO); Mpio. Casimiro Castillo, Wooled slopes south of the road above pass 10 miles south Autlán toward La Resolana, 30/VI/1949, *R. Wilbur & C. Wilbur 1444* (F); Mpio. Mascota, Mascota, 03/VI/1987, *G. Salazar & M. Soto 3215* (AMO); Cerro de la Barranca, 13/V/1972, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. Puerto Vallarta, La Palma, 06/IX/1892, *M. Jones 464* (US); cercanías de los Llanitos, 02/V/1976, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. Talpa de Allende, Entre Cuale y El Palmillar, 02/V/1974, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); Camino a La Mina del Cuale, 20 km al S de la desviación de la carretera Puerto Vallarta-Barra de Navidad, 30/V/1985, *E. Lott 2529* (MEXU, XAL); Mine road to Cuale, 14/IX/1987, *N. Warford & Amezcua s.n.* (AMO); Cercanías de Talpa, por el camino hacia Cuale, 16/V/1988, *M. Soto 2510* (AMO); Rancho Guayabitos, frente al cerro Noda, 22/IV/2002, *I. Contreras s.n.* (IBUG); Mpio. Tapalpa, 19 km al SO de la desviación a Lagunillas de la carr. Tapala-Guadalajara. Rancho abandonado ca. de El Salto, Río Jiquilapan, 28/VI/1981, *E. Lott & J. Magallanes 379* (MEXU, FLAS); Mpio. Tecolotlán, de Tecolotlán a la Ciénaga a mano derecha de la cascada de la Cruz de Betania, 26/IV/2001, *I. Contreras s.n.* (IBUG). **Michoacán**: Mpio. Jungapeo, 600 m. al sur del balneario Agua Blanca, 17/VI/1984, *A. Espejo 989* (UAMIZ); Mpio. Uruapan, Pedregal de Corú, 14/V/2005, *G. Salazar et al. 6852* (MEXU); Cerca de 9 km al W de Uruapan, rumbo a Pátzcuaro, 14/IV/1995, *A. Espejo et al. 5220* (UAMIZ); Mpio. Ziracuaretiro, Km 51.5, desviación terracería a Aristeo, 14/X/1985, *I. Aguirre-Olavarrieta & R. Triay 908* (AMO); 5 km al NE de San Andrés Coru, 16/V/1987, *H. Díaz-Barriga 3607* (AMO, MEXU, XAL); Near Aristeo, km 53-55 Patzcuaro-Uruapan Hwy, 28/IV/1971, *E. Hágsater 952* (AMO). **Morelos**: Mpio. Tepoztlán, Camino de San Andrés de la Cal a Acolapan, al NE de Cuernavaca, 23/VIII/1997, *R. Jiménez et al. 2173* (AMO); El Texcal, 03/V/1988, *A. Flores 641* (UAMIZ); Camino de herradura a Acolapan a partir de San Andrés de la Cal, ca. 1 km al S de San Andrés de la Cal, 23/VIII/1997, *A. Espejo & A. López-Ferrari 5921* (UAMIZ). **Sinaloa**: Limites Sinaloa-Durango, 07/X/1987, *I. Aguirre-Olavarrieta y M. Soto 1487* (AMO) Mpio. Concordia, 3-4 miles east of El Batel, along highway from Mazatlán to Durango, 16/VI/1951, *H. Gentry & C. Gilly 10631* (MEXU). **E. huertae**: MEXICO. s. loc., 9/VI/1935, *Oestlund 3654* (AMO); s. loc., 17/V/1990, *E. Hágsater 9926* (AMO); **Jalisco**: Mpio. Autlán de Navarro, camino que va de la carretera de

Barra de Navidad - Puerto Vallarta a Cuale, 06/V/1986, *M. Soto & G. Salazar 2312* (AMO); Mpio. Cabo Corrientes, El Tuito-Cuale, 10/VI/1979, *E. Hágsater 4027* (AMO); ca. de "El Tuito", km 35 de la carretera Puerto Vallarta - Barra de Navidad, 06/V/1986, *M. Soto & G. Salazar 2304* (AMO); km 2.6 de la brecha hacia la izquierda que sale del km 9.8 del camino El Tuito - Cuale, 27/VI/1998, *M. Soto & E. Huerta 8628, 8630, 8636* (AMO); cerca de Cuautla, entre Autlán y Talpa, 13/VII/1988, *G. Salazar 3571* (AMO); Mpio. Casimiro Castillo, Wooled slopes south of the road above pass 10 miles south Autlán toward La Resolana, 30/VI/1949, *R. Wilbur & C. Wilbur 1444* (F); Mpio. Mascota, Mascota, 03/VI/1987, *G. Salazar & M. Soto 3215* (AMO); Cerro de la Barranca, 13/VI/1972, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. Puerto Vallarta, La Palma, 06/IX/1892, *M. Jones 464* (US); cercanías de los Llanitos, 02/V/1976, *R. González-Tamayo s.n.* (AMO); Mpio. Talpa de Allende, Camino a La Mina del Cuale, 20 km al S de la desviación de la carretera Puerto Vallarta-Barra de Navidad, 30/V/1985, *E. Lott 2529* (MEXU, XAL); Mine road to Cuale, 14/IX/1987, *N. Warford & Amezcua s.n.* (AMO); Cercanías de Talpa, por el camino hacia Cuale, 16/V/1988, *M. Soto 2510* (AMO); Mpio. Tapalpa, 19 km al SO de la desviación a Lagunillas de la carr. Tapala-Guadalajara. Rancho abandonado ca. de El Salto, Río Jiquilapan, 28/VI/1981, *E. Lott & J. Magallanes 379* (MEXU, FLAS). **Michoacán:** Mpio. Uruapan, Pedregal de Corú, 14/V/2005, *G. Salazar et al. 6852* (MEXU); cerca de 9 km al W de Uruapan, rumbo a Pátzcuaro, 14/IV/1995, *A. Espejo et al. 5220* (UAMIZ); Mpio. Ziracuaretiro, near Aristeo, km 53-55 Patzcuaro-Uruapan Hwy, 28/IV/1971, *E. Hágsater 952* (AMO). **Morelos:** Mpio. Tepoztlán, Camino de San Andrés de la Cal a Acolapan, al NE de Cuernavaca, 23/VIII/1997, *R. Jiménez et al. 2173* (AMO); El Texcal, 03/V/1988, *A. Flores 641* (UAMIZ); camino de herradura a Acolapan a partir de San Andrés de la Cal, ca. 1 km al S de San Andrés de la Cal, 23/VIII/1997, *A. Espejo & A. López-Ferrari 5921* (UAMIZ). **Sinaloa:** limites Sinaloa-Durango, 07/X/1987, *I. Aguirre-Olavarrieta y M. Soto 1487* (AMO); Mpio. Concordia, 3-4 miles east of El Batel, along highway from Mazatlán to Durango, 16/VI/1951, *H. Gentry & C. Gilly 10631* (MEXU). **E. mellosma:** MEXICO. s. loc., 14/V/1990, *E. Hágsater 9925* (AMO); Sierra Madre, 15/IV/1899, *E. Langlassé 997* (AMES, F, US). **Guerrero:** Mpio. Acapulco, Barranca de Joveritos, km 346 road Mexico Acapulco, 10/V/1932, *E. Östlund 2760* (AMES, MEXU, MO, US); Mpio. Atlixac, Río Santa Isabel, 30/V/2002, *A. González & A. Álvarez 50* (FCME); Casa verde-Atoyac, km 20, después de Xochipala, 08/V/1977, *E. Hágsater 3743* (AMO); Mpio. Chilpancingo de los Bravo, Agua de Obispo, siguiendo la cañada rumbo al río Apetlanca, 02/V/1988, *H. Flores 354* (MEXU); Rincón Viejo, 06/IV/1966, *H. Kruse 1045* (MEXU); Acahuizotla, III/1944, *H. Sawyer 943* (F); Mazatlán, VII/1971, *E. Hágsater 1835, 1836* (AMO); El Rincón de la Vía, km 45 desde Chilpancingo, s. f., *E. Hágsater 1618* (AMO); Rinconada, La Via along hwy 95, about 20 km by road of Tierra Colorada, 13/VII/1987, *P. Catling & F. Catling M41* (AMO); Mpio. Eduardo Neri, El Palmar, 18/IV/1995, *M. Luna 867* (FCME, MEXU); Mpio. Leonardo Bravo, Tres Caminos, 13 km al S. rumbo a Jaleaca de Catalán, 05/V/1998, *J. Calónico 8818* (FCME);

Mpio. Taxco de Alarcón, near Taxco, km 179 of Mex. Acapulco Road, IV/1940, *H. D. Sawyer 91* (F); near of Taxco, 12/V/1933, *O. Nagel 2304* (AMES); Taxco de Alarcón, X/1944, *N. Syner s. n.* (AMES); Mpio. Tecpan de Galeana, Sierrita - El Limón, 12/IV/1939, *G. Hinton 14138* (US); *G. Hinton 14136* (F, MEXU); Barranca de Joveritos, 04/V/1936, *O. Nagel & J. González 3278* (AMO); Mpio. Tetipac, Tetipac, 9.87 km al NO, 27/V/1998, *R. Cruz 2248* (FCME, MEXU); Mpio. Tixtla de Guerrero, Via Tixtla, s. f., *G. Hinton 6822* (MEXU). **México:** Mpio. Axapusco, Puente del Diablo, 28/V/1988, *R. Triay s. n.* (AMO); Mpio. Lluvianos, Nanchititla, 15/IV/1933, *G. Hinton 3783* (AMES, NY, US); Mpio. Santo Tomás, Santo Tomás de los Plátanos, 28/V/1983, *I. García 437* (ENCB); Mpio. Temascaltepec, Volcán, 21/VI/1932, *G. Hinton 741* (AMES); Mpio. Valle de Bravo, Valle de Bravo, VII/1952, *O. Converse* (AMES); Mpio. Zacazonapan, cascada cercana a Zacazonapan, 26/II/1985, *G. Salazar & M. García-Rondón 674* (AMO). **Michoacán:** Mpio. Aguilillas, Aguilillas, s. f., *E. Hágsater 5799* (AMO); Mpio. Jungapeo, río cerca Jungapeo, VI/1970, *E. Hágsater 896*; Mpio. Tzitzio, km 27.4 de la carretera que parte de MEX 15 (Morelia-Mil Cumbres) a Tzitzio-Huetamo, a 11 km de Tzitzio, 04/VII/2001, *G. Carnevali 1080* (CICY); km. 27.4 de la carretera que parte de MEX 15 (Morelia - Mil Cumbres) a Tzitzio - Huetamo, a 11 km de Tzitzio, 29/VI/1998, *M. Soto & E. Huerta 8755A, 8780A* (AMO). **Morelos:** Mpio. Tepozotlán, near Santa Catarina, W. of Tepozotlán, 14/IV/1936, *O. Nagel & J. González* (AMES, US); Mpio. Temixco, Barranca de la Bugambilia, 26/III/1971, *J. Vásquez 3080* (MEXU); Mpio. Tlayacapan, pedregal El Tzcal in depression in lava rocks, V/1949, *H.D. Sawyer 1619* (F). ***E. meliosma:*** MEXICO. s. loc., 14/V/1990, *E. Hágsater 9925* (AMO); Sierra Madre, 15/IV/1899, *E. Langlassé 997* (AMES, F, US). **Guerrero:** Mpio. Acapulco, Barranca de Joveritos, km 346 road Mexico Acapulco, 10/V/1932, *E. Östlund 2760* (AMES, MEXU, MO, US); Mpio. Atlixac, Casa verde-Atoyac, km 20, después de Xochipala, 08/V/1977, *E. Hágsater 3743* (AMO); Mpio. Chilpancingo de los Bravo, Agua de Obispo, siguiendo la cañada rumbo al río Apetlanca, 02/V/1988, *H. Flores 354* (MEXU); Acahuizotla, III/1944, *H. Sawyer 943* (F); Mazatlán, VI/1971, *E. Hágsater 1835, 1836* (AMO); El Rincón de la Vía, km 45 desde Chilpancingo, s. f., *E. Hágsater 1618* (AMO); Mpio. Eduardo Neri, El Palmar, 18/IV/1995, *M. Luna 867* (FCME, MEXU); Mpio. Leonardo Bravo, Tres Caminos, 13 km al S. rumbo a Jaleaca de Catalán, 05/V/1998, *J. Calónico 8818* (FCME); Mpio. Taxco de Alarcón, near Taxco, km 179 of Mex. Acapulco Road, IV/1940, *H. D. Sawyer 91* (F); near of Taxco, 12/V/1933, *O. Nagel 2304* (AMES); Taxco de Alarcón, X/1944, *N. Syner s. n.* (AMES); Mpio. Tecpan de Galeana, Sierrita - El Limón, 12/IV/1939, *G. Hinton 14138* (US); *G. Hinton 14136* (F, MEXU); Mpio. Tetipac, Tetipac, 9.87 km al NO, 27/V/1998, *R. Cruz 2248* (FCME, MEXU); **México:** Mpio. Axapusco, Puente del Diablo, 28/V/1988, *R. Triay s. n.* (AMO); Mpio. Lluvianos, Nanchititla, 15/IV/1933, *G. Hinton 3783* (AMES, NY, US); Mpio. Santo Tomás, Santo Tomás de los Plátanos, 28/V/1983, *I. García 437* (ENCB); Mpio. Valle de Bravo, Valle de Bravo, VII/1952, *O. Converse 26* (AMES); **Michoacán:** Mpio. Jungapeo, río cerca Jungapeo, VI/1970, *E. Hágsater 896*; Mpio. Tzitzio, km. 27.4 de la carretera

que parte de MEX 15 (Morelia - Mil Cumbres) a Tzitzio - Huetamo, a 11 km de Tzitzio, 29/VI/1998, *M. Soto & E. Huerta 8755A, 8780A* (AMO). **Morelos:** Mpio. Temixco, Barranca de la Bugambilia, 26/III/1971, *J. Vásquez 3080* (MEXU); *E. oestlundii*: MEXICO. *ex hort.*, 15/X/2010, *G. Carnevali & C. Leopardi 7544* (CICY); s. loc., 18/V/1991, *E. Hágsater 9924* (AMO). **Guerrero:** Mpio. Acapulco de Juárez, sierrita arriba del 42, cerca de La Providencia, 28/VI/1978, *A. Valencia 780, 792* (AMO); Mpio. Atoyac de Álvarez, near San Juan, N. of Atoyac, III/1929, *O. Nagel 2029A* (AMES); Totepec system, region of Atoyac, 01/V/1933, *O. Nagel 2775* (AMO); Mpio. Coahuayutla de José María Izazag, La Vainilla, 2.77 km al N, 19/VI/1999, *J. Calónico 15164* (FCME, MEXU); Mpio. José Azueta, Zihuatanejo, s. f., *J. Pastrana 833* (AMO); Mpio. Juan R. Escudero, near Tierra Colorada, 10/V/1932, *Ch. Plumier 2757* (AMO). *E. parviflora*: MEXICO. **Oaxaca:** *ex hort.*, 16/V/2013, *C. Leopardi & G. Carnevali s. n.* (CICY); Mpio. Tuxtepec, ca. Tuxtepec, V/2010, *G. Carnevali & C. Leopardi s. n.* (CICY). **Veracruz:** Mpio. Totula, El Mirador, 25/V/2000, *G. Carnevali & I. Ramírez 6057* (CICY). **Querétaro:** s. loc., 23/V/2011, *C. Leopardi, G. Carnevali & A. Topete, s. n.* (CICY). *E. pollardiana*: MEXICO. **Michoacán:** Mpio. Coalcomán de Vázquez Pallares, Sierra Naranjillo, 06/V/1939, *G. Hinton 13742* (NY, US); 08/V/1939, *G. Hinton 13757* (AMES, MO, NY, US); 4/VII/1939, *G. Hinton 13851* (AMES, NY, US [paratipos]); km. 25, Coalcomán, 17/VI/1986, *E. Hágsater 5870* (AMO); cerro de las Tablas, cerca de Coalcomán, 30/V/1936, *O. Nagel & José Navarro 5842* (AMO, F.). **Jalisco:** Mpio. Tamazula, Tamazula, s. f., *F. Suro s. n.* (AMO). *E. rzedowskiana*: MEXICO. **Guerrero:** Mpio. Ometepec, a 8 km de Zacoalpan, dirección Xochistlahuaca, 24/IV/1982, *G. Gaxiola 305* (MEXU). **Oaxaca:** Mt. San Felipe, 15/VI/1936, *J. Richards 2950* (AMO); Mpio. Mesones Hidalgo, km 220 Putla -> Pinotepa Nacional Hwy, 14/IV/1972, *G. Pollard A-186a-60* (AMO); Mpio. San Juan Cacahuatepec, km 33 Pinotepa -> Putla, V/1979, *Thurston T-692* (AMO); Mpio. San Miguel Panixtlahuaca, San Miguel Panixtlahuaca, 29/IV/2006, *A. Velásco 92* (MEXU); Mpio. San Pedro Amuzgos, 10.5 km N of Cacahuatepec, 14/III/1967, *G. Pollard G-186a-60a* (AMO); Mpio. San Pedro Pochutla, cerro Los Machos, II/1941, *B. Reko 6065* (AMES); ca. San Pedro Pochutla, IV/2011, *C. Leopardi & G. Carnevali 423* (CICY); environs de Puerto Angel, III/1905, *M. Diguét s. n.* (AMES); km 200 Oaxaca Pto. Ángel, V/1979, *Thurston T-1199* (AMO); Mpio. Santos Reyes Nopala, Santos Reyes Nopala, 14/IV/1972, *G. Pollard B-186a-60* (AMO); km 232 Puerto Escondido Hwy, 14/IV/1972, *G. Pollard E-186a-60a, J-186a-60a* (AMO). *E. spatella*: MEXICO. **Colima:** Mpio. Manzanillo, Manzanillo, VI/1973, *O'Flaberty s. n.* (AMO). **Jalisco:** Mpio. Cihuatlán, Los Ranchos de Afuera, rumbo a Manantlán, 15/VI/1988, *A. López-Ferrari et al. 706* (UAMIZ); Mpio. Chiquilistlán, Chiquilistlán, s. f., *S. Rosillo s. n.* (AMO); Mpio. Mascota, entre Mascota y Milpillas de San Sebastián, 06/V/1982, *R. González-Tamayo 1202* (IBUG); Mpio. Talpa de Allende, Talpa-Tomatlán, km 35, III/1979, *E. Hágsater 5864* (AMO); Mpio. Tomatlán, entre El Tuito y Tomatlán, 02/VI/1975, *S. Rosillo s. n.* (AMO). *E. suaveolens*: MEXICO. **Nayarit:** *ex hort.*, 27/VI/1984, *E. Hágsater 2749* (AMO); Hwy 200, 16/VI/1971, *G. Pollard C-186a-57*

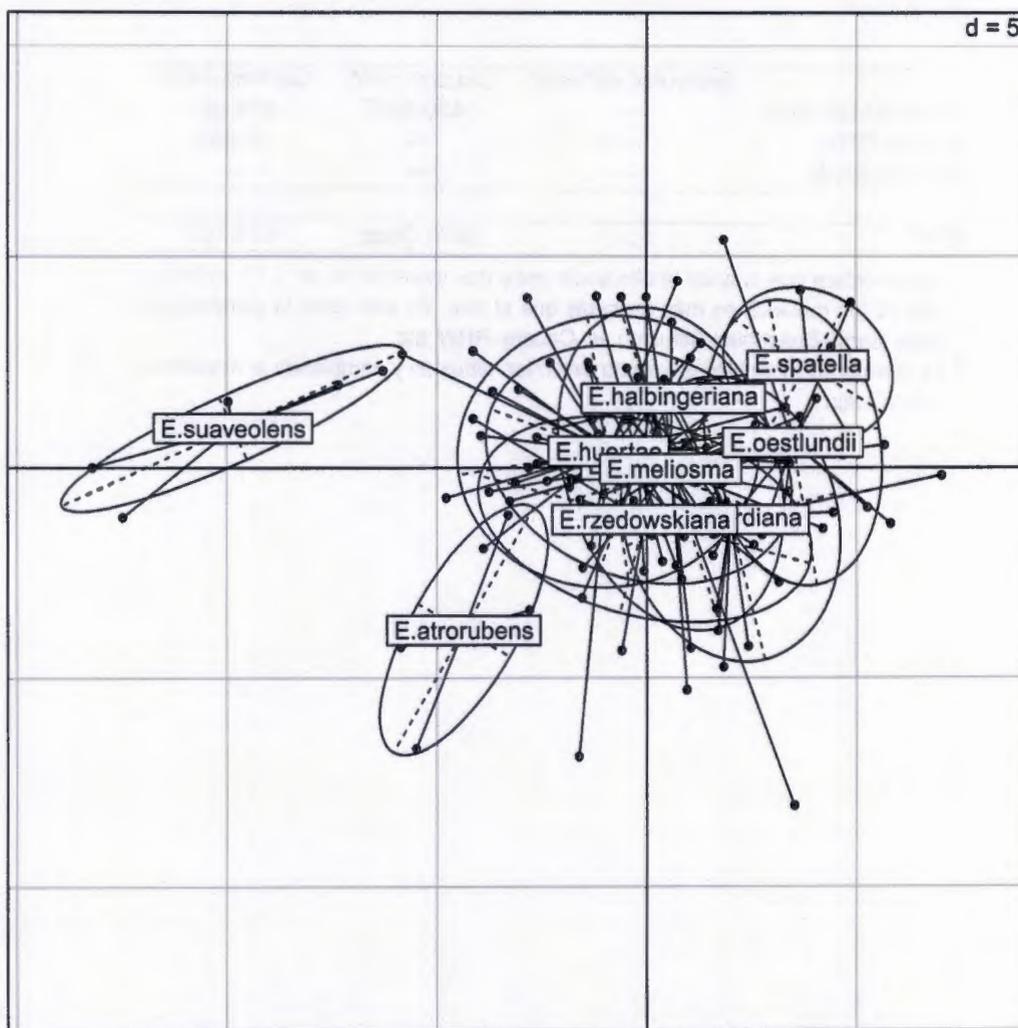
(AMO); Mpio. Compostela, 16 mi. So. of Compostela, VI/1952, *R. Dressler 1060* (US, MEXU [paratipo]); km 63 de la carretera Compostela-Las Varas, a 4 km al N del poblado de Las Piedras, 04/IV/1994, *G. Flores-Franco et al. 3387* (MO, MEXU); Compostela, a 10 km de Compostela hacia Puerto Vallarta, 05/V/1986, *G. Salazar & M. A. Soto Arenas 2043* (AMO); 11/V/1988, *G. Salazar 2042* (AMO);

Factor Bayes de las comparaciones entre los distintos modelos disponibles en Beast para analizar datos continuos

	Brownian diffusion	Cauchy-RRW	Gamma-RRW
Brownian diffusion	—	430.382 [‡]	424.097
Cauchy-RRW	—	—	-6.285
Gamma-RRW	—	—	—
Yule [¶]	>>>	Birth-Dead	604.107

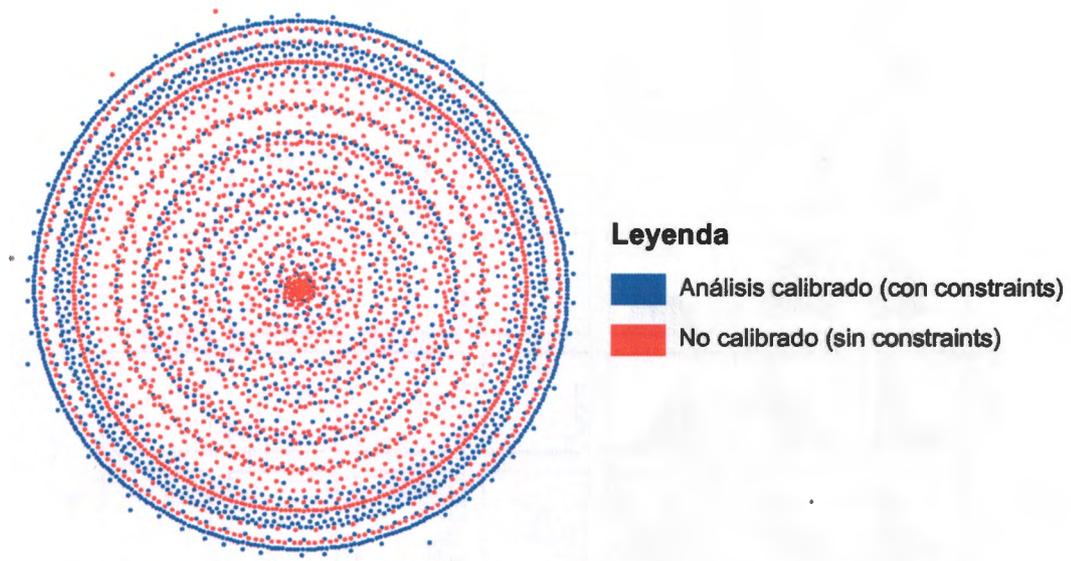
[‡] Se considera que cuando la diferencia entre dos modelos es de > 10 , entonces uno de los modelos es más probable que el otro. En este caso la comparación debe leerse Brownian Diffusion vs. Cauchy-RRW, etc.

[¶] La comparación se hizo utilizando Brownian diffusion y cambiando el modelo de especiación

Análisis de componentes principales para el complejo *Encyclia meliosma*

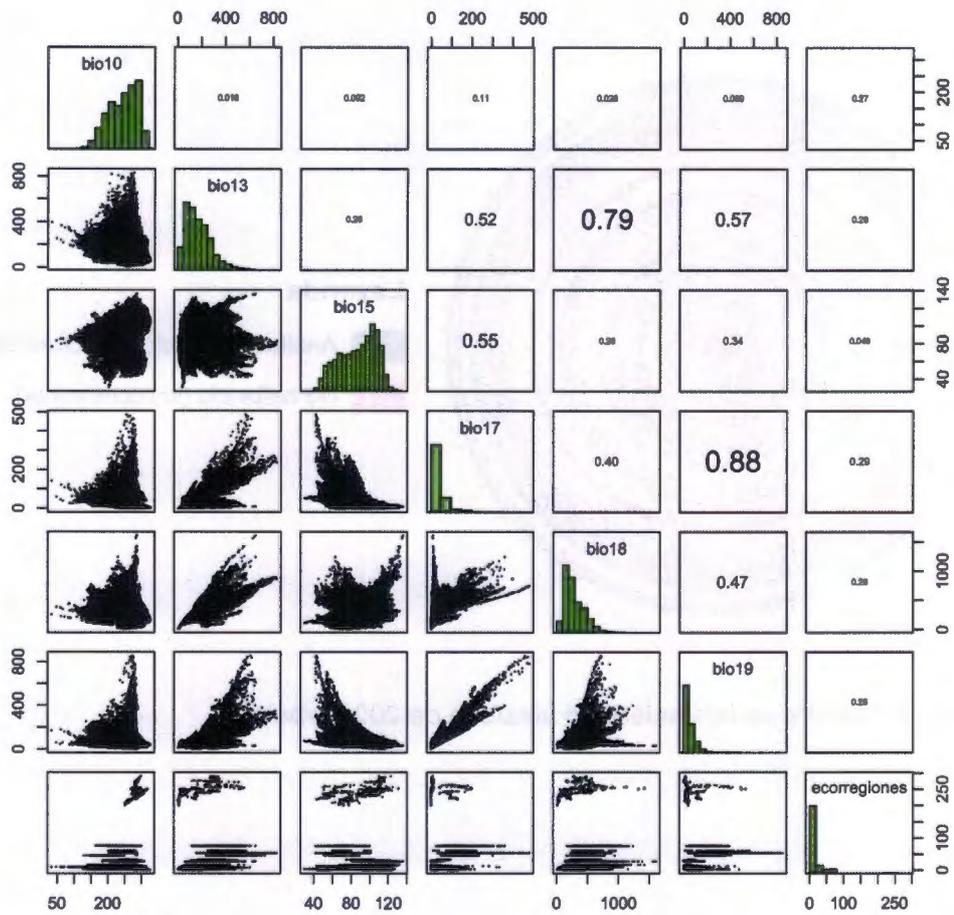
Leyenda: Este análisis se basa en 34 medidas, 5 vegetativas y 29 florales. Las medidas se tomaron en 128 especímenes y se catalogaron por especie. En la figura se muestran los límites de confianza (elipses) por especie y la similitud relativa (en dimensiones) entre los grupos.

Comparación del espacio ocupado por una muestra del universo de árboles del análisis de inferencia bayesiana de la matriz del capítulo IV sin calibrar (sin restricciones) y calibrado (con restricciones)

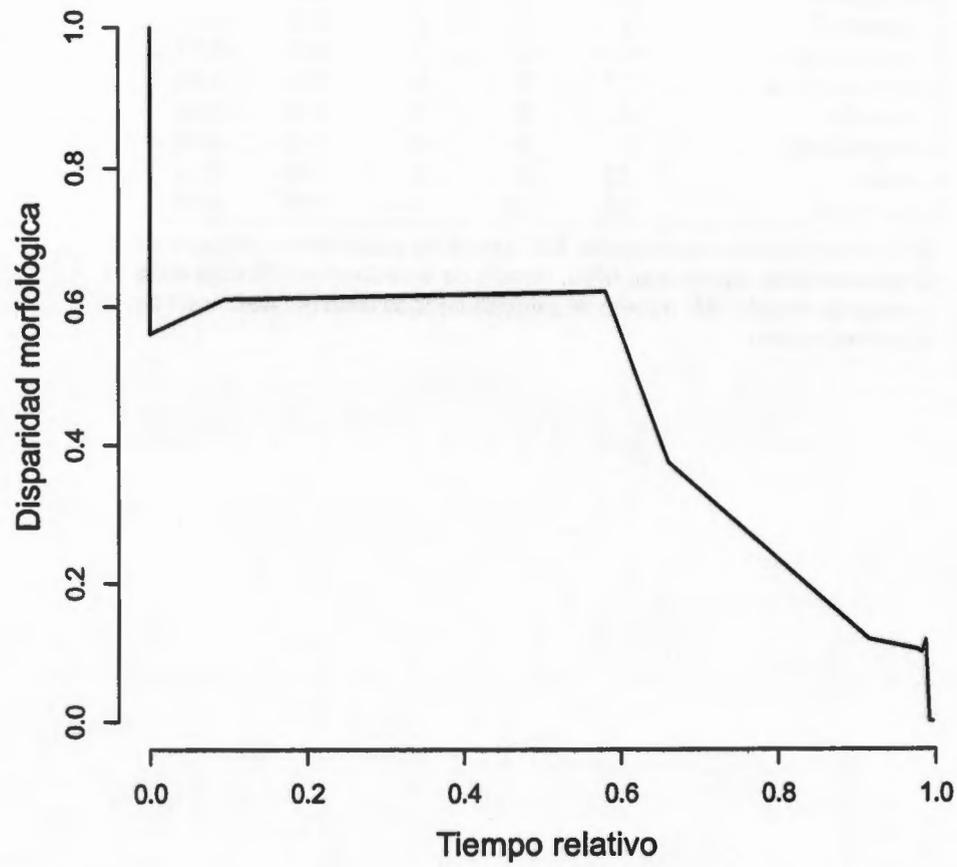


Leyenda: La muestra es una selección aleatoria de 2000 árboles.

Asociación entre las variables de BIOCLIM incluidas en el análisis del capítulo V



Disparidad de la forma del labelo del complejo *Encyclia meliosma* y grupos externos en función del tiempo

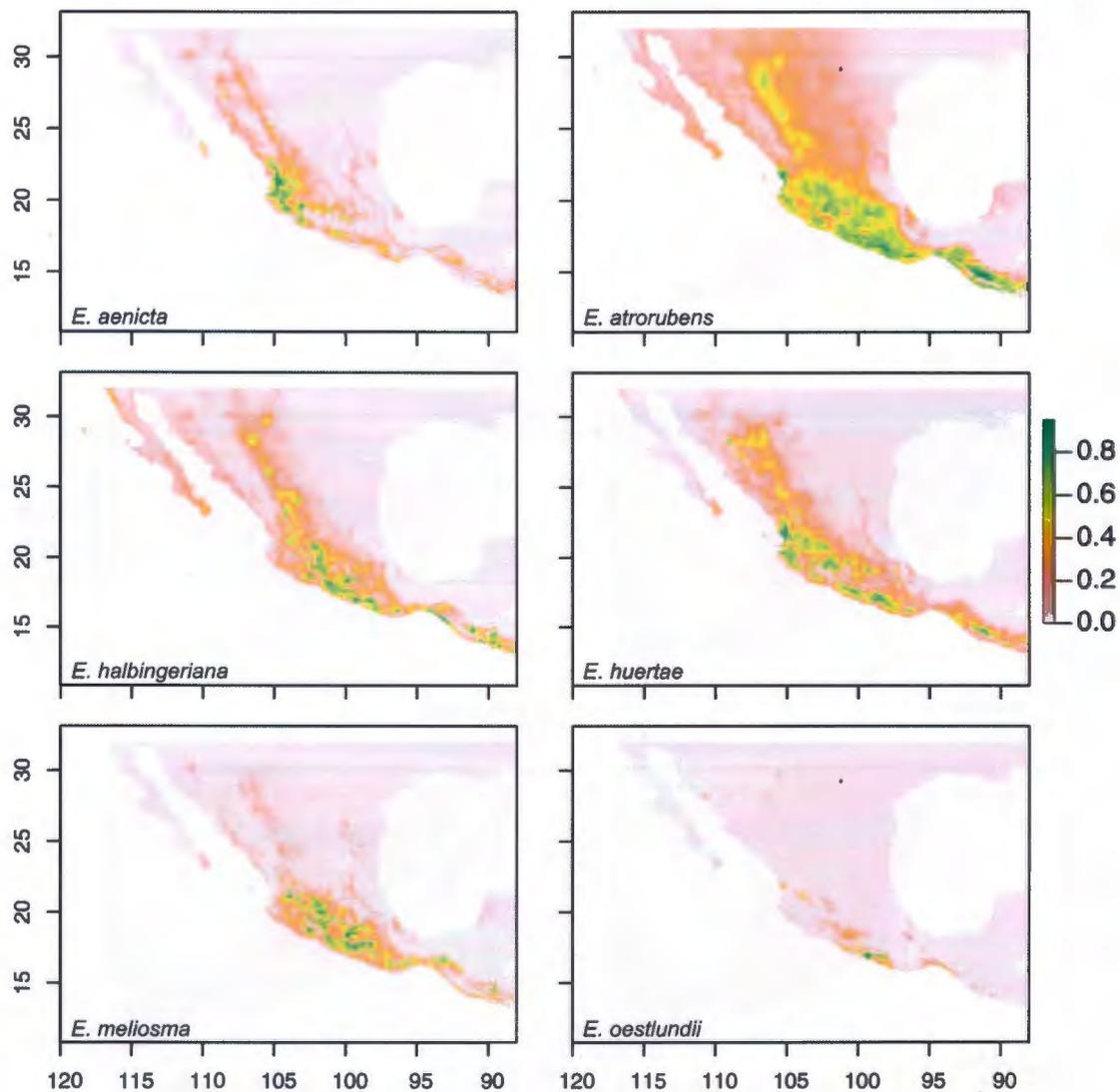


Valores de la evaluación del modelo de maxent para cada una de las especies

Especie	NT [‡]	NE	NPru	NA	AUC
<i>E. aenicta</i>	47	23	24	500	0.97
<i>E. atrorubens</i>	3	3	3	500	0.95
<i>E. halbingeriana</i>	4	4	4	500	0.98
<i>E. huertae</i>	33	17	16	500	0.90
<i>E. meliosma</i>	34	17	17	500	0.96
<i>E. oestlundii</i>	9	5	4	500	0.97
<i>E. pollardiana</i>	11	5	6	500	0.97
<i>E. rzedowskiana</i>	15	7	8	500	0.90
<i>E. spatella</i>	11	5	6	500	0.96
<i>E. suaveolens</i>	8	4	4	500	0.98
<i>E. alata</i>	15	7	8	500	0.69
<i>E. parviflora</i>	38	19	19	500	0.92

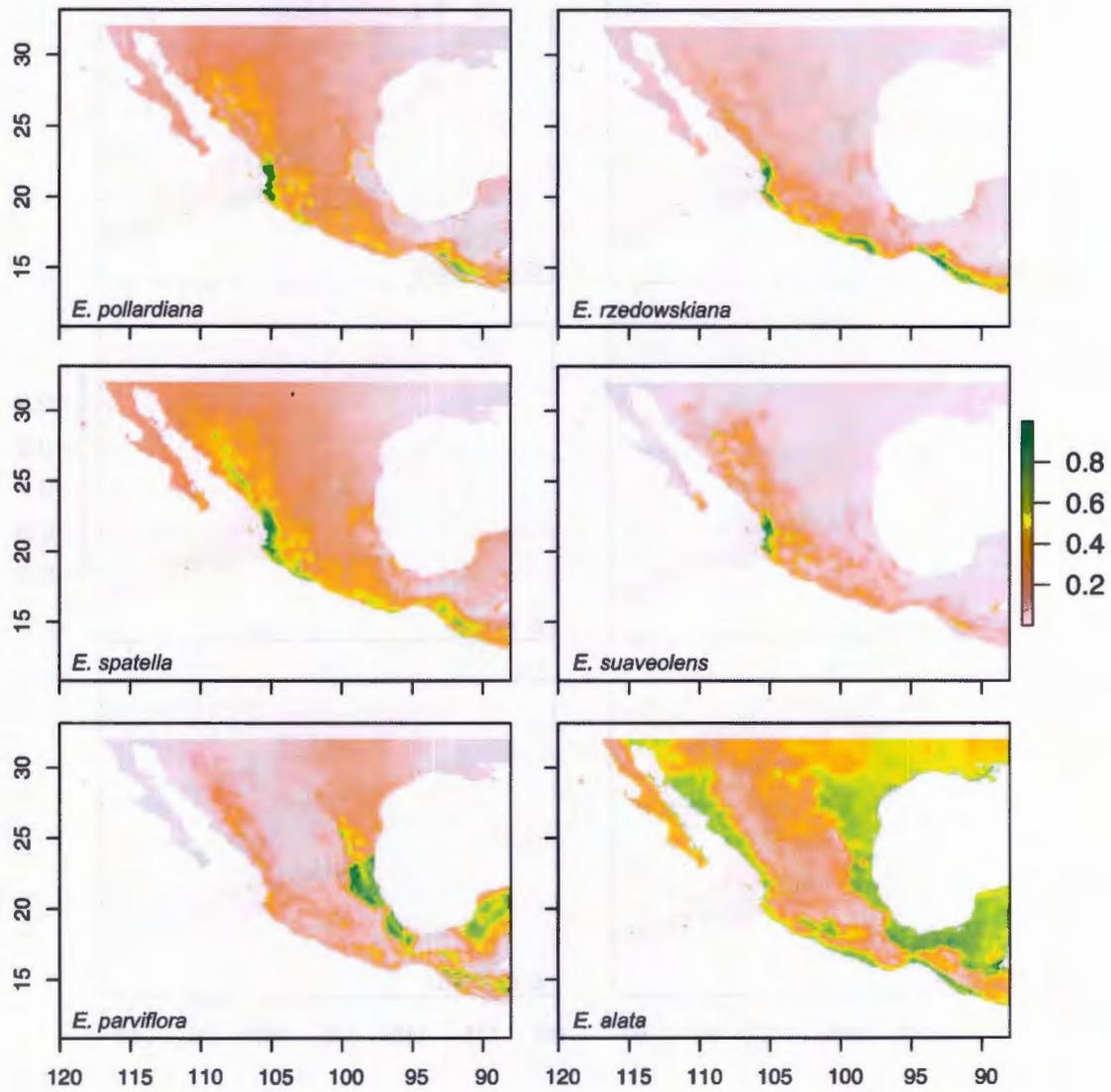
[‡] **NT**, número total de especímenes. **NE** Número de especímenes utilizados en el entrenamiento del modelo. **NPru**, número de especímenes utilizados en la prueba del modelo. **NA**, número de pseudoausencias utilizado. **AUC**, valor de ajuste del modelo.

Mapas de distribución potencial para las especies del complejo *Encyclia meliosma* y grupos externos



Continúa en la próxima página

Continuación anexo 16



Especímenes revisados para el capítulo VI

Encyclia dlota: S. loc., *Ex. Hort.*, 03/VI/1987, *M. LeDoux y R. Stern 106* (MO); MEXICO. S. loc., *Ex. Hort.*, 20/VI/1934, *E. Östlund 2305* (AMES, F). **Chiapas**: S. loc., s.f., *R. Oberg 90* (AMES); Mts. south Tuxtla Gutiérrez, VI/1937, *O. Nagel 4436* (AMO, MEXU); Afueras del Rancho Tierra Blanca (a 3.2 km del km 34.5 de la carretera La Trinitaria-Montebello), cerca de la entrada al Parque, 25/IV/2000, *M. Soto 9677* (AMO); Mpio. Comitán, Comitán, 13/IV/1949, *M. Carlson 1986* (F); San Francisco Uninajab, *ex hort.*, 28/III/2010, *C. Leopardi et al. 331B, 337* (CICY); Mpio. Ocozocoautla, #190, 30 km., west of Tuxtla Gutierrez, Carretera., 09/II/1970, *G. Pollard B-186a-61* (MEXU); Ocozocoautla-Villa Flores, km 30, Finca "Las Flores", 30/XII/1970, *E. Hágsater 1266* (AMO); Mpio. Tzimol, 5 km al SW de Tzimol, 04/V/1988, *A. Reyes-García 467* (MEXU); **Oaxaca**: Between San Carlos and San Bartolo, 21/IV/1895, *E. Nelson 2565* (AMES, US); Microondas, San Cristóbal, carretera Oaxaca-Tehuantepec, 12/VII/1987, *M. Soto et al. 3168* (AMO); Mpio. Nejapa de Madero, Microonda El Laurel, 03/II/1972, *G. Pollard I-186a-67* (MEXU); Carretera Oaxaca-Chiapas, km. 141 después de Camarones, 01/XII/1970, *E. Hágsater 1214* (AMO); Km. 141 Oaxaca-Tehuantepec, después de Camarones, 30/XII/1970, *E. Hágsater 1731* (AMO); El Manguito, ca. de El Camarón, 13/III/2010, *G. Carnevali sub C. Leopardi 336* (CICY); Mpio. San Miguel Chimalapa, Lado S de Cerro Guayabitos, al NO de Benito Juárez, ca. 39 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 04/V/1985, *S. Maya 1610* (MEXU); camino a Benito Juárez, zona OTE. 500 m antes del Portamonedas, 22/III/1997, *J. Rivera et al. 328* (MEXU); Arroyo Piedras Anchas, afluente del Río Portamonedas que desemboca ca. 6 km en línea recta al NE de Benito Juárez, aguas abajo del arrollo Chirimoyal, ca. 45 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, 08/IV/1985, *S. Maya 1484* (AMO); Mpio. San Pablo Villa de Mitla, km 25 del camino Mitla-Santa María Albarradas, 08/II/1987, *M. Soto y E. Greenwood 3116* (AMO).

Encyclia insidiosa: EL SALVADOR. **Morazán**: Cerro Cacahuatique, IV/1973, *G. Trigueros 261* (AMES); Mpio. Perquín, Perquín-Zompopera, 16/XII/1967, *F. Hamer 261* (AMES); GUATEMALA. **Chiquimula**: Mpio. Esquipulas, 4 km al S de Esquipulas, por la carretera a la frontera con El Salvador, 02/VI/2004, *J. Linares y C. Martínez 7470* (MEXU). NICARAGUA. **Estelí**: Pueblo Nuevo, Guasuyuca, 03/V/2008, *S. Holst* (MO); Mpio. Condega, Cuesta de Cucamonga, 17/IV/1981, *P. Moreno 8348* (MO); Along road from Condega to Yalí, ca. 18.9 km NE of Hwy 1 and ca 1 km SE of Darailí, rocky slope with pine-oak forest, 29/II/1980, *M. Araquistain 1071* (MO); Mpio. Estelí, km 163 on Hwy. 1, ca. 11.2 km N of entrance to Estelí, 25/XII/1978, *W. Stevens y B. Krukoff 11201* (MO), km 163 on Hwy. 1, ca. 11.2 km N of entrance to Estelí, 05/VIII/1977, *W. Stevens y B. Krukoff 2988* (MO); Km 163 on Hwy 1, ca 11.2 km N of entrance to Estelí, 29/IV/1979, *W. Stevens y B. Krukoff 13131* (MO); Vicinity of Estelí, 01-03/VI/1949, *P. Standley 20344* (F). **Nueva Segovia**: Mpio. El Jícara, Cerro El Achote, 7 km N de El Jícara, 18/IV/1980, *M. Araquistain y P. Moreno 2294* (MO). HONDURAS. Río Canoa, s.f., *P. House s.n.* (TEFH); **Choluteca**: Mpio. San Marcos de Colón, 4 mi N of San Marcos de Colón, Ocotal Rosado, 17/VI/1994, *G. Davidse et al. 35090* (MO). **Comayagua**: S. loc., *Ex Hort.*, 01/V/1978, *A. Pridgeon s.n.* (F); Mpio. Comayagua, el Río Cacaguapa, Comayagua, and Esquilas trail, 22/IV/1933, *J. Edwards 401* (AMES, TEFH); Comayagua valley, 08/IV/1947, *L. Williams y A. Molina 12346* (F); Comayagua valley, along Río Humaya, near Agua Salada, 01/V/1947, *L. Williams y A. Molina 12571*

(F); Mpio. San Luis, San Luis, 04/V/1933, *J. Edwards 410* (AMES); San Luis, 10/VI/1932, *J. Edwards 150* (AMES); Rancho Grande, San Luis, 15/V/1932, *J.B. Edwards 148* (AMES); Mpio. Villa de San Antonio, Quebrada a lo largo de la carretera Villa San Antonio de Flores, 18/IV/1957, *A. Molina 8280* (F). **Francisco Morazán**: Mpio. Distrito Central, Distrito Central, 20/IV/1984, *C. Nelson e I. de Martínez 8916* (TEFH). **Santa Barbara**: Mpio. Nuevo Celilac, San Jerónimo del Pinal, III/2011, *P. House et al. 5458* (TEFH).