



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Patrones macroevolutivos en *Encyclia* Hook.
(Orchidaceae: Laeliinae).**

Tesis que presenta

Iván Tamayo Cen

En opción al título de

DOCTOR EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

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 de **Iván Tamayo Cen** titulado: **“Patrones Macroevolutivos en *Encyclia* Hook. (Orchidaceae: *Laeliinae*)”**, fue realizado en el laboratorio de marcadores moleculares de la Unidad de Recursos Naturales del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección del **Dr. Germán Carnevali Fernández-Concha** y co-dirección del **Dr. Gustavo A. Romero González**, dentro de la opción de **Recursos Naturales**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente.



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 19 de agosto de 2022

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.



M.C. Iván Tamayo Cen

AGRADECIMIENTOS

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis, los Dres. Germán Carnevali y Gustavo A. Romero, por todo lo que he aprendido de ellos en estos años y el tiempo dedicado a la dirección de este trabajo.

A los miembros del comité tutorial y revisor de tesis. De igual forma se agradece a los Dres. Ivón Mercedes Ramírez Morillo, Mariana Chávez Pesqueira, Rodrigo Duno, William Cetzal y Jaime Martínez por sus comentarios puntuales y acertados para la culminación de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia Y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada al CVU: 568712, la cual me ha permitido realizar mis estudios de posgrado.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. (CICY) por abrirme las puertas y permitirme el uso de los laboratorios de marcadores moleculares, el herbario, la biblioteca, entre otros.

A los técnicos de laboratorio de marcadores moleculares de la unidad de recursos naturales, especialmente a los técnicos: Biól. Néstor Raigoza, Biól. Lilia Can, Biól. Jaime Muñoz y la Q.F.B. Matilde Ortiz porque siempre estuvieron la dispuestos a asesorarme con cualquier duda. Al M.C. Bartolomé Humberto Chi Manzanero (Q.E.P.D.) y a la Dra. Gisel Carreón Anguiano del laboratorio de Biotecnología por asesorarme en la construcción de cebadores para la amplificación de la región ETS, la cual fue fundamental para obtener reconstrucciones filogenéticas sólidas de *Encyclia*.

Al Dr. Eduardo Pérez por la ayuda brindada en el Orquideario Miguel Ángel Soto de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Al Ingeniero Eric Hágsater por facilitar el ingreso a las instalaciones del herbario AMO y permitirme trabajar con los ejemplares tipo de *Encyclia*, así como el acceso a la colección de plantas vivas. De igual forma se le agradece al técnico del herbario AMO, Julián Duarte, por el apoyo brindado en el herbario.

A los Dres. Antonio Toscano de Brito, Bruce Holst y Sally Chambers del Marie Selby Botanical Gardens por facilitar el estudio de ejemplares vivos y herborizados de *Encyclia*, así como obtención de tejido para ADN.

AGRADECIMIENTOS

A los técnicos, Biól. José Luis Tapia Muñoz y la Biól. Silvia Hernández Aguilar por la ayuda en el campo y herbario.

A los herbarios nacionales e internacionales, AMES, AMO, CICY, K, SEL, MEXU, MO, NY, entre otros, porque amablemente nos facilitaron ejemplares herborizados de *Encyclia* para este estudio.

A mi familia, por toda la paciencia que han tenido conmigo, especialmente mi madre María Eugenia Cen Alonzo, a mi hermana Alejandra Vargas Cen, a Blondy Sierra, a mi abuela Teresa y a mi tía Patricia Tamayo por apoyarme en todo.

A mis compañeros del CICY, particularmente de la línea de sistemática y florística, quienes me brindaron su amistad y apoyo, en especial a Claudia Ramírez, Katya Romero.

Un especial agradecimiento mis amigos cultivadores de orquídeas y colaboradores de distintas partes de América que amablemente me acompañaron al campo, proporcionaron muestras para obtención de ADN, así como fotografías de especies *in situ*, su apoyo fue fundamental para este trabajo. De México: Adrián Fernández, Cekouat León, Edgar Salmerón, Guillermo López, Julián Parra, Julio Valdez, Yuliett Echeverría; de Cuba: Manuel Soto; de Guatemala: Edgar Mo; de Ecuador: David Arévalo; de Colombia: Juan David Medina, Karen Gil; de Brasil: Anderson Cassano; de Perú: Luis Ocupa Horna; de Venezuela: Ramón López; de Estados Unidos: Teague Embrey.

PRODUCTOS GENERADOS

LISTA DE PRODUCTOS GENERADOS.

Artículos científicos.

Tamayo-Cen, I., Carnevali, G., Horna, L. O., Tapia, J. L., & Romero-González, G. (2020). *Encyclia sclerocladia* (Orchidaceae: Laeliinae) revisited: A new name, its phylogenetic position, and an annotated checklist of Peruvian *Encyclia*. *Systematic Botany*, 45(1), 11-25.
<https://doi.org/10.1600/036364420X15801369352261>.

Tamayo-Cen, I., Carnevali, G., & Romero, G. A. (2020). On *Encyclia rhizomatosa* (Laeliinae: Orchidaceae). *Harvard Papers in Botany*, 25(2), 253-253.
<https://doi.org/10.3100/hpib.v25iss2.2020.n15>.

Aceptado el 13-07-22.

Carnevali, G., Tamayo-Cen, I., Méndez Luna, C. E., Ramírez-Morillo, I. M., Tapia-Muñoz, J. L., Cetzal-Ix, W. & Romero-González, G. A. Phylogenetics and historical biogeography of *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) with an emphasis on the *E. adenocarpos* complex, a new species, and a preliminary species list for the genus. *Organisms Diversity & Evolution*, in press.

De divulgación:

Tamayo-cen, I. & Carnevali, G. (2019). Flores similares pero especies distantemente emparentadas ¿Convergencia evolutiva en *Encyclia* Hook.(Orchidaceae)? *Desde el Herbario CICY*, 11: 143-147.

Tamayo-Cen, I. (2020). Comentarios sobre la polinización de *Encyclia nematocaulon* (Orchidaceae). *Desde el Herbario CICY*, 12: 169-174.

Conferencias.

Ponencia en el 50 aniversario de la Asociación Mexicana de Orquideología: "Biogeografía histórica de *Encyclia*. 14-17 de octubre de 2021.

DEDICATORIA

DEDICATORIA

A MI MADRE.

MARÍA EGUGENIA CEN ALONZO.

A MI GRAN AMIGO RAÚL JIMÉNEZ (Q.E.P.D.).

TE RECORDAMOS CONSTANTEMENTE

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	x
ABSTRACT	xxi
Capítulo I. Introducción.....	1
2. Antecedentes.....	3
2.1. Generalidades de <i>Encyclia</i>	3
2.2. Estudios evolutivos de <i>Encyclia</i> y los patrones obtenidos hasta ahora.....	8
3. Preguntas de investigación.....	12
4. Hipótesis.....	13
4.1. Premisas	13
4.2. Hipótesis.....	14
5. Objetivos.....	14
5.1. Objetivo general.....	14
5.2. Objetivos específicos.....	15
Capítulo II. <i>Encyclia sclerocladia</i> (Orchidaceae: Laeliinae) Revisited: A New Name, its Phylogenetic Position, and an Annotated Checklist of Peruvian <i>Encyclia</i>	16
1. Introduction.	17
2. Materials and Methods.	19
2.1. Herbarium Studies.....	19
2.2. Conservation Assessment.....	20
2.3. Phylogenetic Relationships.....	20
2.4. DNA Extraction, Amplification, and Sequencing.....	21
2.5. Sequence Assembly, Evolutionary Models, and Phylogenetic Analyses.....	21
3. Results.....	22

ÍNDICE GENERAL

3.1. Taxonomy.	22
3.2. Conservation Assessment.	28
3.3. Morphological Discussion.	29
3.4. Phylogenetic Affinities.	29
4 Discussion.	30
5. An Annotated Checklist of Peruvian <i>Encyclia</i>	32
Capítulo III. Phylogenetics and historical biogeography of <i>Encyclia</i> (Laeliinae: Orchidaceae) with an emphasis on the <i>E. adenocarpos</i> complex, a new species, and a preliminary species list for the genus	46
1. Introduction.	47
2. Materials and methods	51
2.1. Plant specimens.....	51
2.1. Phylogenetic analyses	52
2.1.1. DNA Extraction, PCR amplification, and sequencing	52
2.1.2. Taxonomic sampling and phylogenetic relationships	52
2.1.3. Sequence assembly, evolutionary models, incongruence among matrices and phylogenetic analyses.....	53
2.2. Reconstruction of ancestral areas for <i>Encyclia</i>	54
2.3. Systematic studies.	57
2.4. Conservation assessment.	58
2.5. <i>Encyclia</i> preliminary species list.....	58
3. Results.	59
3.1. Phylogenetic analyses.	59
3.2. Reconstruction of ancestral areas.	61
4. Discussion.....	63
4.1. Phylogeny of <i>Encyclia</i>	63

ÍNDICE GENERAL

4.2. Phylogeny and Biogeography of the <i>Encyclia adenocarpos</i> complex	70
4.3. <i>Encyclia</i> diversity, biogeography, and broad evolutionary patterns	71
5. Taxonomic description	76
Capítulo IV. Relaciones filogenéticas entre los principales clados de <i>Encyclia</i>	100
1. Introducción.	100
2. Materiales y métodos.	104
2.1. Muestreo taxonómico.	104
2.2. Datos moleculares.	104
2.2.1. Extracción, secuenciación, alineamiento y matrices.	105
2.3. Datos morfológicos y ecológicos.	105
2.4. Análisis filogenéticos.	106
2.4.1 Análisis filogenético de máxima parsimonia.	106
2.4.2 Análisis filogenético de inferencia bayesiana.	106
2.5. Incongruencia entre datos.	107
3. Resultados	108
3.1 Datos moleculares de ETS	108
3.2. Matriz concatenada	109
3.2.1. Análisis de máxima parsimonia.	109
3.2.2. Análisis de inferencia bayesiana	110
3.2.3. Inclusión de caracteres morfológicos.	112
3.2.4. Árbol de consenso para macroevolución.	114
4. Discusión y conclusión.	117
Capítulo V. Biogeografía histórica de <i>Encyclia</i> Hook. (Orchidaceae:Laeliinae).	121
1. Introducción.	121
2. Materiales y métodos.	123

ÍNDICE GENERAL

2.1. Muestreo taxonómico.....	123
2.1.1. Muestreo de Orchidaceae.	123
2.1.2. Muestreo de Laeliinae, Ponerinae y Pleurothallidinae.	124
2.1.3. Muestreo Alianza <i>Encyclia</i>	124
2.2. Tiempos de divergencia.	125
2.2.1. Análisis de Orchidaceae.	125
2.2.1. Calibración secundaria: MRCA de Laeliinae, Pleurothallidinae y Ponerinae.....	125
2.2.2. Calibración secundaria: MRCA de la Alianza <i>Encyclia</i>	126
2.3. Estimación de áreas ancestrales.	126
2.4. Análisis de reconstrucción de área ancestral con RASP.	127
2.4.1 Codificación de Áreas.	127
2.4.2 Selección del modelo y reconstrucción de área ancestral.	136
3. Resultados.....	138
3.1. Tiempos de divergencia.	138
3.2. Reconstrucción de área ancestral.	140
4. Discusión y conclusión.....	145
Capítulo VI. Evolución de caracteres morfológicos y tasas de diversificación en <i>Encyclia</i> Hook.	152
1.- Introducción.	152
2. Materiales y Métodos.....	155
2.1. Tasas de diversificación asociadas a la evolución de caracteres.	155
2.2. Reconstrucción de caracteres ancestrales.	157
2.3. Análisis bayesiano de mezclas macroevolutivas.	159
3. Resultados.....	160
3.1. Tasas de diversificación asociadas a la evolución de caracteres.....	160

ÍNDICE GENERAL

3.2. Reconstrucción de caracteres ancestrales.....	163
3.3. Análisis bayesiano de mezclas macroevolutivas.....	169
4. Discusión y Conclusión	170
Capítulo 7. Listado preliminar sobre los nombres de <i>Encyclia</i> Hook.....	175
1. Introducción.	175
2. Materiales y Métodos.....	176
3. Resultados.....	176
4. Conclusión y discusión.....	224
Capítulo 8: Discusión, conclusiones y perspectivas.	226
1. Discusión: patrones macroevolutivos de <i>Encyclia</i>	226
2. Conclusiones generales.....	231
3. Perspectivas.....	233
Bibliografía.	235
Anexos.	267
Anexo 1.	267
Anexo 2.	276
Anexo 3.....	277
Anexo 4.	278
Anexo 5.....	279
Anexo 6.....	280
Anexo 7.....	281
Anexo 8.....	286
Anexo 9.....	291
Anexo 10.....	292

ÍNDICE DE FIGURAS.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

Figura 1.	5
Figura 2.	6
Figura 3.	7

CAPÍTULO II.

Figure 1.	38
Figure 2.	39
Figure 3.	40
Figure 4.	41
Figure 5.	42
Figure 6.	43
Figure 7.	44

CAPÍTULO III.

Figure 1.	86
Figure 2.	87
Figure 3.	88
Figure 4.	89
Figure 5.	90
Figure 6.	91
Figure 7.	92
Figure 8.	93
Figure 9.	94
Figure 10.	95

ÍNDICE DE FIGURAS

Figure 11.	96
Figure 12.	97
CAPÍTULO IV.	
Figura 1.	109
Figura 2.	115
Figura 3.	116
CAPÍTULO V.	
Figura 1.	144
CAPÍTULO VI.	
Figura 1.	162
Figura 2.	162
Figura 3.	165
Figura 4.	166
Figura 5.	167
Figura 6.	168
Figura 7.	169
Figura 8.	170

ÍNDICE DE TABLAS.

CAPÍTULO III.

Table 1..... 84

Table 2..... 85

Table 3..... 85

CAPÍTULO IV.

Tabla 1..... 100

Tabla 2..... 110

CAPÍTULO V.

Tabla 1.....129

Tabla 2..... 137

Tabla 3..... 139

Tabla 4..... 141

CAPÍTULO VI.

Tabla 1..... 160

Tabla 2..... 161

RESUMEN

Por su amplia distribución en el Neotrópico, que incluye varios tipos de vegetación, así como importantes barreras biogeográficas como la cordillera de los Andes y cuerpos de agua como el Amazonas, *Encyclia* Hook. puede servir de modelo para obtener pistas sobre la evolución y biogeografía de la biota en esta área. Sin embargo, sus relaciones filogenéticas han sido debatibles. Los esfuerzos para resolverlas se han enfocado en áreas particulares (ej. Megaméxico y Brasil), dejando un vacío en el muestreo taxonómico que represente toda su distribución geográfica. Este aspecto limita abordar tópicos biogeográficos, macroevolutivos e incluso de clasificación.

De acuerdo a lo anterior, se evaluaron las relaciones filogenéticas de *Encyclia* cubriendo la mayor parte de su distribución, así como gran parte de la variación morfológica, utilizando fragmentos de ADN ribosomal y de cloroplasto (ITS, ETS, *rpl32-trnL*, *trnD-T*, *trnL-F* e *ycf1*), así como morfología. Posterior a la reconstrucción filogenética, se abordaron la biogeografía histórica, la evolución de algunos caracteres morfológicos y ecológicos, así como la dinámica de especiación del género. Además, se compilaron todos los nombres formalmente descritos e involucrados en *Encyclia* como esfuerzo para conocer los límites entre especies y aclarar la actual clasificación.

Los resultados obtenidos utilizando inferencia bayesiana, parsimonia y verosimilitud, rescatan que los clados principales de *Encyclia* tienen una fuerte estructura geográfica y presentan una importante variación morfológica, particularmente en las flores, asociados probablemente a los cambios de polinizador. Además, las dataciones moleculares sugieren que origen del género probablemente fue en Megaméxico, durante el Mioceno, donde el posterior cierre del Istmo de Panamá permitió a los ancestros ingresar a Suramérica durante las expansiones y contracciones de vegetación. También, se encontró que la dinámica de especiación incrementó al evolucionar distintas formas de estelidia para la especialización de sus polinizadores. Además, el cambio en las preferencias altitudinales parece asociarse a las radiaciones del género.

ABSTRACT

Due to its wide distribution in the Neotropics, which includes various types of vegetation, as well as important biogeographic barriers such as the Andes mountain range and bodies of water such as the Amazon, *Encyclia* Hook. It can serve as a model to obtain clues about the evolution and biogeography of the biota in this area. However, their phylogenetic relationships have been debatable. Efforts to resolve them have focused on particular areas (e.g., Megamexico and Brazil), leaving a gap in taxonomic sampling that represents their entire geographic distribution. This aspect limits addressing biogeographical, macroevolutionary, and even classification topics.

According to the above, the phylogenetic relationships of *Encyclia*, covering most of its distribution, as well as much of the morphological variation, were evaluated using ribosomal and chloroplast DNA fragments (ITS, ETS, *rpl32-trnL*, *trnD-T*, *trnL-F* and *ycf1*), as well as morphology. After the phylogenetic reconstruction, the historical biogeography, the evolution of some morphological and ecological characters, as well as the speciation dynamics were addressed. In addition, all names formally described and involved in *Encyclia* were compiled in an effort to understand the boundaries between species and clarify the current classification.

The results obtained using Bayesian inference, parsimony and likelihood, show that the main clades of *Encyclia* have a strong geographic structure and present an important morphological variation, particularly in flowers, probably associated with changes in pollinators. In addition, molecular dating suggests that the origin of the genus was probably in Megamexico, during the Miocene, where the subsequent closure of the Isthmus of Panama allowed the ancestors to enter South America during the expansions and contractions of vegetation. Also, it was found that the dynamics of speciation increased when different forms of estelidia evolved for the specialization of their pollinators. In addition, the change in altitudinal preferences seems to be associated with the radiation of the genus.

Capítulo I. Introducción.

Sin duda el Neotrópico es una de las regiones del planeta que ha cautivado el interés de muchos investigadores, particularmente por su gran biodiversidad. Un buen ejemplo es que esta región alberga aprox. el 37 % de espermatofitas a nivel mundial, superando a Asia tropical y Oceanía en conjunto (Antonelli y Sanmartín, 2011; Govaerts, 2001; Thomas, 1999; Gentry, 1982).

La compleja historia evolutiva de la biota neotropical ha sido moldeada a través de procesos geológicos como el movimiento de las placas tectónicas y fluctuaciones climáticas del área. Utilizando patrones filogenéticos, biogeográficos y evolutivos, se puede inferir como dichos procesos han impactado la evolución de la biota a través del tiempo y el espacio. Por ejemplo, se pueden detectar similitudes en los patrones de relaciones filogenéticas, tiempos de divergencia y modificaciones en las tasas de especiación en relación con cambios geológicos-climáticos del lugar: por ejemplo, la elevación de grandes cordilleras (ej. cordillera norte de los Andes) y la formación del Istmo de Panamá (Pérez Escobar *et al.* 2022; Tamayo-Cen *et al.* 2022; Gutiérrez *et al.* 2020; Antonelli *et al.*, 2018a; 2018b; Givnish *et al.* 2016; Givnish *et al.* 2014; Antonelli *et al.*, 2011).

Por presentar una amplia distribución en el Neotrópico, que incluye varios tipos de vegetación, gradientes altitudinales, barreras biogeográficas importantes como el Río Amazonas, la cordillera de los Andes, los mares que separan América de las Antillas, entre otros, el género *Encyclia* Hook. ha sido postulado como uno de estos modelos, ya que la comprensión de su historia evolutiva en espacio-tiempo puede proporcionar pistas sobre la evolución de la biota americana, con énfasis en orquídeas epífitas neotropicales (Leopardi *et al.*, 2016).

Referente a los estudios filogenéticos de *Encyclia*, se ha obtenido que la geografía puede ser una buena predictora de relaciones filogenéticas y que conjuntos de especies que comparten similitudes morfológicas en las flores no siempre se rescatan o representan grupos monofiléticos, revelando eventos de paralelismo (Leopardi *et al.*, 2016; Bastos, 2014). Por ejemplo, se ha encontrado que características morfológicas del callo labelar (ej. callo flabelado) evolucionaron independiente varias veces, en linajes distantemente relacionados y

geográficamente disyuntos (Bastos, 2014). En dicha reconstrucción, se incluye mayormente especies brasileñas, y en menor proporción especies de otras áreas geográficas. La importancia de estudiar el callo labelar radica en que funciona como guía para los polinizadores, permitiendo una adecuada colocación del polen en la cavidad estigmática, asegurando así el éxito reproductivo (Toscano de Brito y Cribb, 2005).

Considerando lo anterior, se puede hipotetizar que algunas características florales evolucionaron independientemente y que la gran diversidad morfológica floral, es producto de radiación adaptativa para ocupar todos los polinizadores disponibles en el área. La radiación adaptativa se debe principalmente a la selección divergente causada por la competencia entre organismos estrechamente relacionados y, por lo tanto, ecológicamente similares (Givnish, 2015; Schluter, 2000; Givnish, 1997; Simpson, 1953). La radiación adaptativa consiste en el incremento de distintos roles ecológico-adaptativos concomitantes en diferentes especies de un mismo linaje (Givnish, 1997). Además, se considera como fundamental en el origen de las adaptaciones, la generación de diversidad biológica y la coexistencia de especies estrechamente relacionadas (Givnish, 2015).

Sobre los estudios filogenéticos en *Encyclia*, los más incluyentes en número de especies se enfocan en resolver las relaciones del género con énfasis en áreas particulares como Brasil y Megaméxico, manteniendo aún la incertidumbre sobre la estructuración filogenética de *Encyclia* con un muestreo taxonómico que represente toda la distribución del género (Leopardi *et al.* 2016; Bastos, 2014; Leopardi, 2014). De igual forma, la falta de muestreo taxonómico de *Encyclia* ha impedido realizar estudios de biogeografía para inferir el origen del género (Bastos, 2014); así como estudios sobre patrones macroevolutivos (tasas de diversificación, evolución de características morfológicas, entre otros). Este último tópico ha sido poco abordado y enfocado a linajes particulares o a ciertas áreas geográficas, por ejemplo, el complejo *Encyclia meliosma* (Rchb. f.) Schltr. (Leopardi, 2014) y especies brasileñas (Bastos, 2014).

En este trabajo se contribuyó al conocimiento de la estructura filogenética (la relación entre los principales linajes-clados) de *Encyclia* en todo su rango de distribución, incluyendo toda o la mayoría de la variación morfológica. Además, la construcción de árboles filogenéticos, sirvió de eje para estudiar patrones de macroevolución: biogeografía (tiempos de divergencia y

reconstrucción de áreas ancestrales), tasas de diversificación y origen de características morfológicas y ecológicas. Por último y de aspecto fundamental para comprender la diversidad total de *Encyclia*, se abordaron algunos problemas nomenclaturales y sistemáticos (ej. aclarar los estatus nomenclaturales de entidades, clados y/o descripción de nuevas entidades).

2. Antecedentes.

2.1. Generalidades de *Encyclia*.

Encyclia Hook. (Laeliinae: Orchidaceae) es un género Neotropical con aprox. más de 200 especies (Carnevali *et al.* en prensa), distribuidas desde el sur de Florida, hasta el norte de Argentina, incluyendo las Antillas. Para este género, se han detectado dos principales centros de diversidad, el primero es Megaméxico II (área biogeográfica que incluye los territorios de México, así como parte de los desiertos de Chihuahua, Sonora y Tamaulipas que ingresan a los Estados Unidos de América; al sur los territorios de Belice, Honduras, Guatemala, El Salvador y el norte de Nicaragua [Rzedowski, 1991]) El segundo centro de diversidad ha sido considerado el SE de Suramérica, con ca. 45 especies respectivamente (van den Berg y Carnevali, 2005). Como centros secundarios de diversidad son consideradas las Antillas Mayores (principalmente Cuba), con ca. de 25 especies (Ackerman, 2014), y la periferia de la cuenca amazónica, particularmente las estribaciones orientales andinas y las Guayanas (Carnevali *et al.*, 1994). En su mayoría, las especies de *Encyclia* ocupan elevaciones debajo de 1,500 m, en bosques con una marcada estacionalidad, aunque algunas especies habitan en bosques siempreverdes.

Las especies de *Encyclia* se caracterizan por ser: epifitas o rupícolas, raramente subterrestres. Los pseudobulbos pueden ser esféricos, subovoides o fusiformes, heteroblásticos, erectos, cubiertos por vainas papiráceas y caducas al menos cuando son jóvenes, de verde a púrpura. Normalmente tienen dos hojas y raramente tres o cuatro apicales en el pseudobulbo, verdes a moradas, conduplicadas, más raramente subteretes, lineales o lanceoladas, coriáceas a carnosas. La inflorescencia con mayor frecuencia es una panícula, pero a veces un racimo, erecta o suberecta, lisa a verruculosa. Las flores mayormente son resupinadas, fragantes, discretas a vistosas. Los sépalos pueden ser parduzcos, amarillentos o verdes, rosados u oscuros en algunas especies, a veces con venas lineales o reticuladas,

membranosas a carnosas, lineal-lanceoladas, estrechamente elípticas o espatuladas, generalmente con un ápice agudo y los pétalos del mismo color y textura que los sépalos, generalmente de forma y tamaño similares, el ápice a menudo flexionado. El labelo varía entre libre a parcialmente adnado a la columna en la base o $\frac{1}{4}$ de su longitud, visiblemente trilobulado; los lóbulos laterales ovados a triangulares o linealmente oblongos y generalmente abrazando la columna, a veces los lóbulos laterales reducidos; el lóbulo medio sésil o separados por un istmo, con nerviaciones variables que comienzan en la base; el callo a menudo se produce en varias quillas conspicuas que ingresan al lóbulo medio. La columna es generalmente más ancha hacia el ápice, con alas o sin alas, la mayoría con alas unciformes que abrazan el istmo del labelo; la antera cordiforme en la vista ventral; Los polinios son siempre cuatro, de igual tamaño, paralelos, amarillos. El ovario es cilíndrico, liso, a veces cubierto con verrugas o muricado. La cápsula es cilíndrica, generalmente más o menos fusiforme a obovoide, y variando desde lisa, con verrugas hasta muricada (tomado y modificado de van den Berg y Carnevali, 2005; **Figura 1, 2 y 3**).

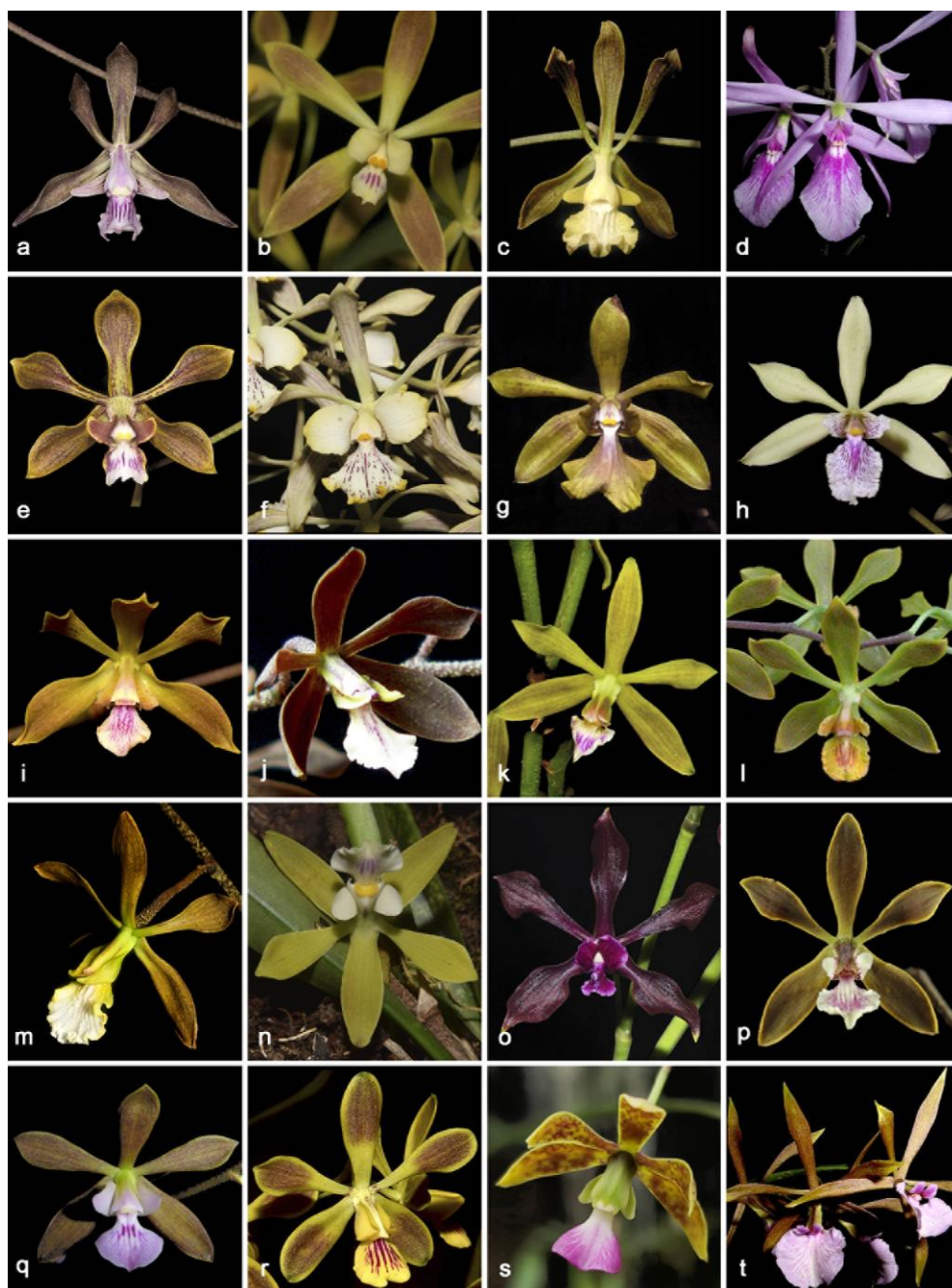


Figura 1. Variación morfológica floral en especies de *Encyclia*. a. *E. acapulcensis*. b. *E. acutifolia*. c. *E. adenocarpos*. d. *E. adenocaula*. e. *E. aenicta*. f. *E. alata*. g. *E. altissima*. h. *E. ambigua*. i. *E. andrichii*. j. *E. angustiloba*. k. *E. archilae*. l. *E. argentinensis*. m. *E. aspera*. n. *E. asperula*. o. *E. atrorubens*. p. *E. betancourtiana*. q. *E. bipapularis*. r. *E. bocourtii*. s. *E. bracteata*. t. *E. bractescens*. Figura tomada de Carnevali et al., en prensa.

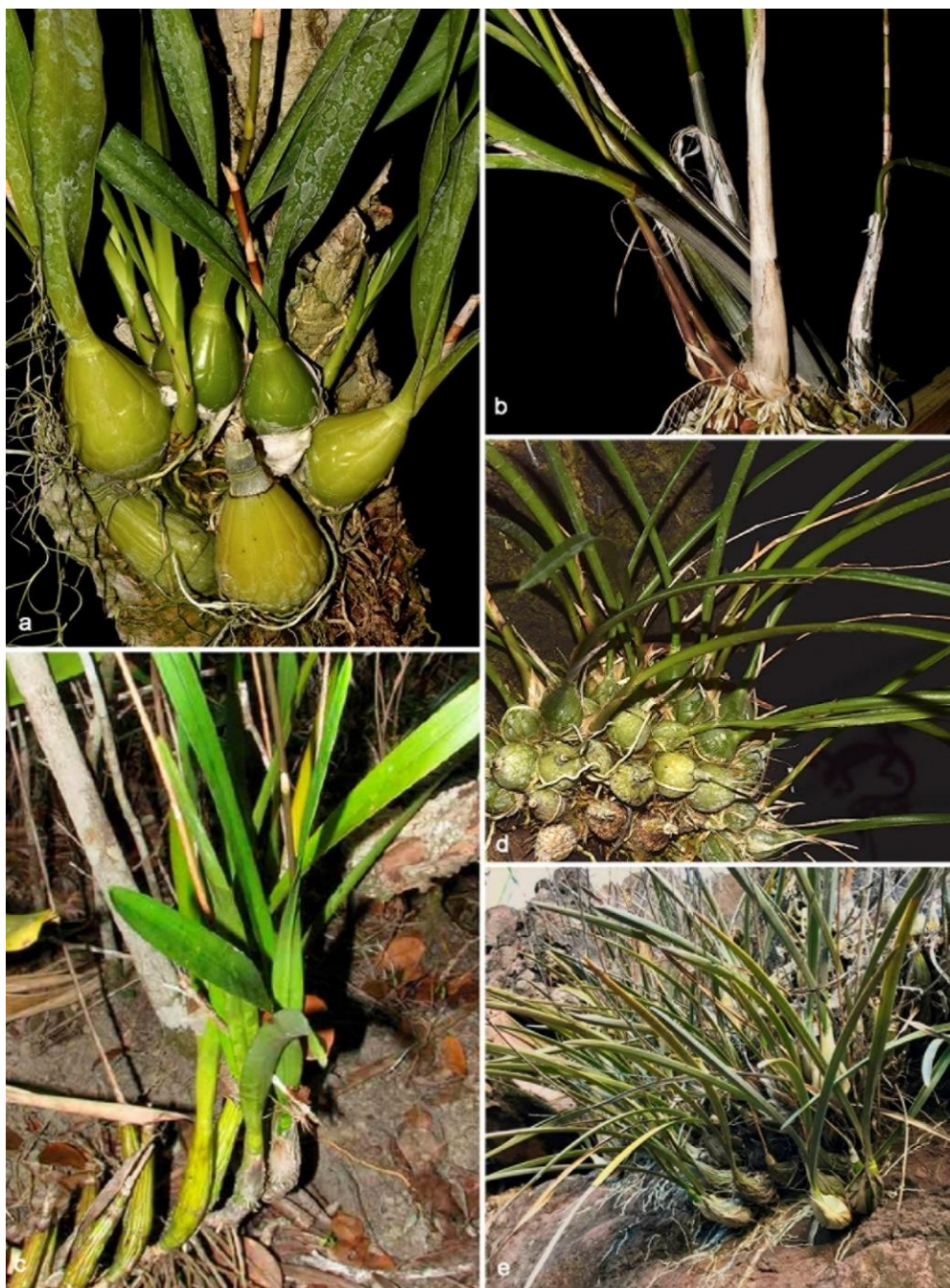


Figura 2. Variación vegetativa en *Encyclia*. a. *E. garcia-esquivellii* con rizomas rastreros cortos formando plantas subcespitosas. b. *E. inaguensis* con pseudobulbos alargados y estrechamente piriformes. c. *E. oncidoides* con rizomas alargados y rastreros. d. *E. nematocaulon* vegetativamente la más pequeñas del género, con pseudobulbos suborbiculares abarrotados que forman plantas densamente cespitosas. e. Planta *E. adenocarpos*. Figura tomada de Carnevali et al., en prensa

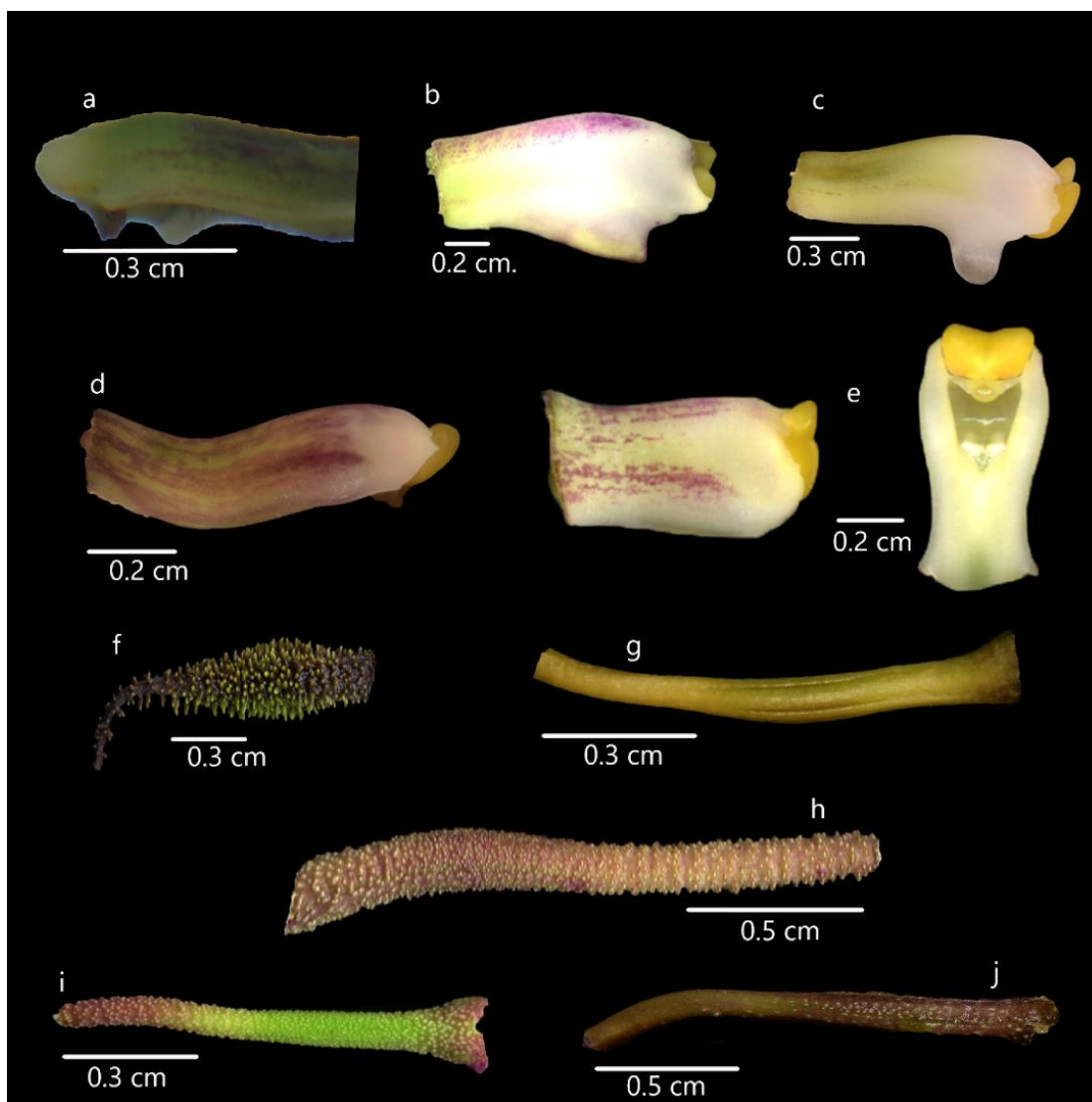


Figura 3. Variación morfológica en *Encyclia*. -a-e. Tipos de estelidia o alas de la columna. a. Estelidia tipo *E. stellata*. b. Estelidia típica del clado *Encyclia adenocarpos*. c. Estelidia unciforme en *E. pyriformis*. d. Columna sin estelidia en *E. aenicta*. e. Vista lateral y ventral de una columna sin estelidia de *E. diota*. f-j. Variación en ovarios pedicelados. f. Ovario muricado de *E. nematocaulon*. g. Ovario liso de *E. huertae*. h. Ovario verruculoso de *E. adenocarpos*. i. Ovario verruculoso en *E. adenocaula*. j. Ovario verruculoso de *E. garcia-esquivelii*. Figura tomada y editada de Carnevali *et al.*, en prensa

2.2. Estudios evolutivos de *Encyclia* y los patrones obtenidos hasta ahora.

Para entender la historia evolutiva de *Encyclia*, se han realizado varios esfuerzos, entre los más importantes se encuentra el trabajo de Higgins *et al.* (2003) y Leopardi *et al.* (2012), los cuales se enfocan en comprender los límites genéricos (ej. la segregación del género *Amoana* Leopardi & Carnevali; Leopardi *et al.* 2012). Paralelamente, se han completado dos investigaciones con un robusto muestreo taxonómico en referencia a las relaciones filogenéticas entre las especies de *Encyclia*; en el primero se incluye a las especies de Megaméxico y algunas suramericanas (Leopardi *et al.*, 2016), mientras que el segundo se enfoca en las especies suramericanas e incluye muy pocas mexicanas (Bastos, 2014). Combinando ambos trabajos, se llega a aproximadamente 120 especies de las más de 150 reconocidas hasta el momento. Lo interesante es que en ambos trabajos, los cladogramas revelan que algunas características morfológicas similares (particularmente en las flores, pero también en caracteres vegetativos), evolucionaron independiente varias veces. En estos casos particulares, es la distribución geográfica el principal indicador de relaciones filogenéticas. Lo anterior sugiere múltiples casos de convergencia o paralelismo (dependiendo del grado de distancia genética) para determinados patrones florales. Por ejemplo, como se mencionó en la introducción, características del callo labelar (ej. callo trifido) parecen haber evolucionado independiente varias veces en especies brasileñas de *Encyclia* (Bastos, 2014).

En los trabajos filogenéticos mencionados anteriormente, se utilizaron distintas estrategias (para reconstruir árboles filogenéticos) y tipos de evidencia de ADN (ver **Tabla 1** del capítulo IV), no obstante, los principales clados rescatados en *Encyclia*, incluyen una gran variación morfológica, particularmente en el labelo (Leopardi, 2014; Bastos, 2014). Se sabe que los colores y morfología del labelo son el principal atrayente de polinizadores en orquídeas, además de funcionar como plataforma para que estos se coloquen en el proceso de polinización (Hagsater *et al.*, 2005; Singer, 2004; Faegri y van der Pijl 1979; van der Pijl y Dodson, 1966). De hecho, es tanta la importancia del labelo como atrayente visual, que para orquídeas basadas en síndromes de polinización por engaño (como es el caso de *Encyclia* [Janzen *et al.* 1980, Ackerman, 1986]), posiblemente pueda tener una mayor influencia que otras señales de atracción como los compuestos químicos volátiles, detectables por el olfato humano o no (Damon y Cruz, 2006).

La evidencia ecológica, así como el registro fósil y análisis de tiempos de divergencia, sugieren que las plantas son las que se adaptan a los polinizadores, es por esto que las características morfológicas de las flores que observamos en la actualidad, así como las estrategias de polinización (ej. síndromes de polinización), se ven fuertemente influenciados por el comportamiento forrajero de los polinizadores (van Eldijk *et al.* 2018; Ramírez *et al.*, 2011; Gill, 1989); de hecho, en grupos de plantas con ciclos de vida corto, se ha registrado cambios morfológicos en el tiempo (varías generaciones) probablemente impulsadas por la interacción de los polinizadores con las flores, así como efecto de la herbivoría (Ramos y Schiestl, 2019).

En este sentido, la gran variación morfológica encontrada en linajes geográficamente delimitados de *Encyclia*, pudiera estar dirigida por una radiación adaptativa para la atracción de los polinizadores disponibles en el área. La radiación adaptativa es uno de los principales causantes de diversidad en el planeta, ya que permite con la invasión de nuevas áreas geográficas: conquistar zonas adaptativas alternas para los organismos (evolución de características innovadoras) permitiendo que especies estrechamente relacionadas coexistan (Simpson, 1953; Givnish, 2015). De manera que, en este caso, la radiación adaptativa está constituida por las morfologías divergentes dirigidas direccionalmente por polinizadores novedosos. En ocasiones, cambios morfológicos en las flores generan barreras reproductivas entre especies estrechamente relacionadas y potencialmente simpátricas, dichos cambios permiten utilizar al mismo polinizador, pero evitan la hibridación al adherir el polinario en secciones distintas del cuerpo de su cuerpo (ej. cabeza y tórax de la misma abeja; consultar Tamayo-Cen *et al.* 2022; Ramírez *et al.*, 2011).

A pesar de que algunos clados de *Encyclia* muestran impresionantes variaciones morfológicas en las flores, hay pocos casos en el que algunos grupos de especies son morfológica y muy similares, además, esta similitud se respalda filogenética en las topologías; como ejemplo podemos mencionar el caso del complejo *Encyclia adenocapos* (La Llave & Lex.) Schltr. que de acuerdo a la hipótesis filogenética de Leopardi *et al.* (2016) y Carnevali *et al.* (2018), es monofilético.

Algunos linajes de *Encyclia* rescatados como monofiléticos, muestran poca resolución entre especies, encontrándose politomías e incongruencias débiles (con soportes estadísticos

bajos, $e.g. < 0.50$ probabilidad posterior) en datos de secuencias del cloroplasto y nucleares (Leopardi *et al.*, 2016; Bastos, 2014), invocando varios posibles escenarios como hibridación ancestral entre las entidades que integran a los linajes, poca divergencia en los loci analizados o probablemente separación incompleta de linajes (Naciri y Linder, 2015). Es común encontrar incongruencia entre distintos tipos de datos-evidencia, incluso, se ha observado que cada locus de cualquiera de los tres genomas (cloroplasto, núcleo y mitocondria), puede revelar distintas historias evolutivas (topologías), debido a que cada uno tiene distintos tiempos de coalescencia y/o herencia, e incluso distintas tasas de mutación. No obstante, a pesar de dicha incongruencia, la combinación de datos en una matriz (concatenada), puede aportar resultados satisfactorios (*e.g.* Bogarín *et al.*, 2018). Otros autores también han encontrado que la información combinada (molecular y morfológica) y un profundo muestreo taxonómico (número de terminales) mejoran la resolución filogenética (Carnevali *et al.* en prensa; Tamayo-Cen *et al.* 2022; Naciri y Linder, 2015; Higgins y Van den Berg, 2011; Higgins, 2005).

Referente al origen de *Encyclia*, Leopardi *et al.* (2016) usando secuencias de los espaciadores internos transcritos (ITS, por su abreviación de inglés “internal transcribed spacers”) estimó que el tiempo de divergencia de las especies actuales a partir del ancestro en común más reciente (MRCA, por su abreviación de inglés “most recent common ancestor”), fue hace aproximadamente 12.43 millones de años (Ma.). No obstante, debido a la falta de muestreo de especies suramericanas, se desconoce la edad en la que diversificaron varios linajes en esa porción del continente. Por otro lado, y por falta de muestreo taxonómico, formalmente nunca se ha evaluado cuál es el tiempo de divergencia entre *Encyclia* y su grupo hermano, que aparentemente es *Prosthechea* Knowles & Westc. y afines (Higgins y Van den Berg, 2011; Higgins *et al.* 2003).

Además, recientes análisis en tiempos de divergencia para Orchidaceae han sido calibrados en las filogenias con importante muestreo de fósiles, incluyendo varios grupos taxonómicos de angiospermas y por supuesto tres fósiles disponibles para Orchidaceae. (*e.g.* Givnish *et al.* 2015). Estos análisis ponen a disposición de los usuarios fechas para posibles calibraciones secundarias (*e.g.* Chomicki *et al.*, 2015; Givnish *et al.*, 2016; Pérez-Escobar *et al.*, 2017b). Dichas aportaciones permitieron realizar un nuevo cronograma para *Encyclia*, el cual puede ser abordado con un enfoque de matriz combinada de datos, es decir, calcular los tiempos de divergencia con más evidencia de ADN y taxonómica.

La información de distintos trabajos con importante muestreo de *Encyclia* (Leopardi *et al.*, 2016; Bastos, 2014), nunca habían sido combinados y analizados, además, conforme se conoce con precisión a las entidades del género, nuevas especies han sido publicadas (ej. *Encyclia acapulcensis* Viccon-Esquivel, Cetzal & Carnevali y *Encyclia enriquearcilae* Carnevali & Cetzal) y por lo tanto, tampoco habían sido incluidas en un análisis filogenético.

El género *Encyclia*, al ser de amplia distribución en el Neotrópico, ha sido postulado como un buen modelo de estudios evolutivos, ya que su distribución cubre un amplio territorio del Neotrópico, permitiendo que los resultados puedan ser extrapolados a otros grupos de orquídeas epífitas neotropicales (Leopardi *et al.*, 2016). La construcción de una filogenia completa de *Encyclia* que represente a todos sus linajes, así como las áreas de su distribución actual, puede ser utilizada para realizar inferencias en aspectos evolutivos y biogeográficos de este género y así entender cómo ha sido su evolución en el Neotrópico en el espacio y tiempo.

Respecto a la evolución de estructuras morfológicas y aspectos ecológicos en *Encyclia* solo se ha estudiado para áreas particulares o para linajes exclusivos, como, por ejemplo, la evolución en la forma del labelo y color de la antera (con énfasis a las especies brasileñas Bastos, 2014) y la evolución de labelo del complejo *Encyclia meliosma* (Leopardi, 2014). A diferencia de los trabajos anteriores, en esta tesis se evaluó la evolución de una estructura asociadas al éxito reproductivo (estelidias), así como la evolución de la preferencia altitudinal de *Encyclia* (que tiene un efecto importante en la distribución de las especies, ver capítulo VI), con un muestreo filogenético que cubre todas las áreas geográficas reconocidas para el género, así como todas las posibles variantes de dichas características.

Otro aspecto macroevolutivo que había sido pobremente evaluado en *Encyclia*, son las tasas de especiación, los trabajos anteriores, únicamente abordaron a nivel complejo de especies (complejo *E. meliosma*, Leopardi, 2014). Tampoco se habían realizado estudios que asociaran la evolución de característica morfológicas o ecológicas con el incremento o decrecimiento de las tasas de especiación. Por lo anterior, en este trabajo se evaluó con un muestreo amplio las tasas de especiación en el tiempo, así como tasa de especiación asociada a la evolución de distintos tipos de estelidia y preferencias altitudinales para las encyclias.

3. Preguntas de investigación

1. ¿Manifiestan coherencia geográfica (ej. exclusivos de un área particular o áreas colindantes) los complejos y clados de especies obtenidos de los análisis filogenéticos de *Encyclia* o se componen de elementos asociados a áreas geográficas disyuntas?

2. ¿Son los caracteres morfológicos comúnmente usados en la delimitación de especies y relaciones entre taxones (ej. ausencia de estelidia y ovarios lisos vs. verrugosos, pseudobulbos piriformes) buenos predictores de relaciones filogenéticas en *Encyclia*?

3. ¿Cuál fue la fecha probable en la que diversificó el MRCA de *Encyclia* y qué eventos paleotectónicos (ej. cierre total del Istmo de Panamá, entre otros) o paleoclimáticos (ej. expansiones y contracciones de selvas asociadas al cambio climático global a partir del Mioceno medio) estaban sucediendo en ese momento?

4. ¿Cómo fue moldeada la actual distribución de *Encyclia*? Es decir, ¿cuál es el área más probable en el que se distribuía el MRCA de todo *Encyclia* y a partir de esa distribución como fueron migrando los MRCAs de los principales linajes?

5. ¿Qué características geográficas del Neotrópico pudieron funcionar como barreras biogeográficas efectivas en la historia evolutiva de *Encyclia*?

6. ¿Cómo fue la evolución y transición de caracteres de importancia ecológica (preferencia altitudinal) y taxonómica (alas de la columna) en *Encyclia* a través de sus relaciones filogenéticas?

7. ¿Hubo cambios en las tasas de diversificación de *Encyclia* o se ha mantenido una tasa constante en el tiempo? De existir dichos cambios, ¿Con que fenómenos paleotectónicos, paleoclimáticos o evolutivos (transición entre caracteres ecológicos y morfológicos novedosos) podrían estar relacionados?

4. Hipótesis

A continuación, se plantean algunas hipótesis sobre este trabajo, aclarando que no se incluyen hipótesis sobre todos los tópicos abordados en este documento, solo se redactaron las que, se consideran más robustas y/o interesantes.

4.1. Premisas

- Los trabajos más recientes y con un importante muestreo taxonómico de *Encyclia* (Leopardi *et al.*, 2016 y Bastos, 2014), muestran que la geografía es un efectivo predictor de relaciones en comparación con los caracteres morfológicos florales, sugiriendo eventos de evolución independiente de las morfologías florales recurrentes a través de todo su rango de distribución. Además, los principales clados rescatados muestran una gran variación morfológica, particularmente en el labelo, estructura que se encuentra presumiblemente relacionada al éxito reproductivo (Leopardi, 2014, Leopardi *et al.*, 2016).
- De acuerdo a estudios sobre los tiempos de divergencia y reconstrucción de áreas ancestrales, algunos linajes de orquídeas (ej. subtribu Catasetinae), parecen haber diversificado en asociación con eventos paleotectónicos como el cierre total del Istmo de Panamá (aprox. 3.5 millones de años), lo que también les habría permitido invadir y radiar en áreas novedosas (ej. Tamayo-Cen *et al.* 2022; Pérez-Escobar *et al.*, 2017a).
- Existe un claro desequilibrio en el número de especies que incluyen los clados que se han rescatado en los análisis filogenéticos de *Encyclia*. Se sugiere que este fenómeno puede ser considerado como pista de que las tasas de diversificación en la filogenia no han sido constantes a través del tiempo (Barracough *et al.* 1998). En *Encyclia* es claro que existen diferencias ecológicas y morfológicas entre los clados, además, varían en riqueza de especies, por ejemplo, algunos clados que han sido rescatados en grados basales tienen preferencia a las tierras altas y son pobres en especies como el caso del clado *E. microbulbon* (Hook.) Schltr. con apenas cinco especies, por otra parte, clados anidados en el núcleo *Encyclia* (*sensu* Carnevali en prensa y resultados obtenidos aquí) tienen preferencias por las tierras bajas y son ricas en especies, como el clado antillano con más de 40 especies, no obstante, también hay clados anidados en el núcleo

Encyclia de tierras altas que nuevamente presentan una disminución en el número de especies (ej. clado *E. ceratistes* (Lindl.) Schltr., con menos de 10 especies, Carnevali *et al.* en prensa). Lo anterior sugiere que el cambio o transición de caracteres, en este caso, ecológicos, podrían estar relacionados al incremento en las tasas de diversificación.

4.2. Hipótesis

En función a las premisas anteriores, se plantean las siguientes hipótesis.

- Los árboles filogenéticos obtenidos de *Encyclia* mostrarán clados con coherencia geográfica y gran variación morfológica-floral dentro de cada uno de estos, dichas variantes florales estarán asociadas a una posible radiación adaptativa dirigida por los polinizadores.
- Las fechas de divergencia de *Encyclia* y de sus clados internos, se verán relacionadas a aspectos paleotectónicos (ej. el cierre del Istmo de Panamá) y paleoclimáticos (que influyeron en las expansiones y contracciones de vegetación), lo que les permitió invadir y radiar en áreas novedosas para *Encyclia* (ej. Suramérica).
- Los análisis de las tasas de diversificación de *Encyclia* no serán constantes a través del tiempo, estos cambios han sido promovidos por eventos paleoclimáticos y paleotectónicos, así como la transición-evolución de características novedosas.

5. Objetivos.

5.1. Objetivo general.

- Elaborar una filogenia de *Encyclia* con un muestro taxonómico exhaustivo posible que sirva para realizar estudios biogeográficos: tiempos de divergencia y estimación de área ancestrales, macroevolutivos: evolución de caracteres y tasas de diversificación y taxonómicos. Para:
 - Obtener una hipótesis robusta sobre las relaciones filogenéticas de *Encyclia*.

- Inferir el lugar y fecha aproximada en la que se originó *Encyclia*, así como posibles eventos de dispersión y vicarianza que han moldeado su actual distribución.
- Evaluar la evolución de caracteres morfológicos de importancia ecológica y si dichos caracteres tienen una correspondencia taxonómica (ej. son filogenéticamente informativos)
- Estimar las tasas de diversificación de *Encyclia* e inferir si dichos cambios están asociados a la evolución de algún carácter, así como a eventos paleotectónicos y/o paleoclimáticos.
- Elaborar un listado sobre los nombres involucrados con *Encyclia*.

5.2. Objetivos específicos.

- Someter a prueba la monofilia de *Encyclia* y establecer las relaciones filogenéticas con otros géneros de la subtribu Laeliinae e internas con la inclusión de la mayoría de especies reconocidas hasta la fecha.
- Inferir el área y tiempo probable en donde se distribuía el MRCA de *Encyclia* y reconocer posibles eventos históricos (ej. dispersiones y paleotectónicos, entre otros) que han moldeado la distribución del género en el Neotrópico.
- Evaluar la evolución de caracteres de importancia ecológica (preferencia altitudinal) y/o taxonómica (alas de la columna) en *Encyclia*, para conocer como ha sido los cambios de estos caracteres y en que partes de su distribución geográfica han evolucionado.
- Evaluar las tasas de especiación de *Encyclia* asociadas al tiempo e identificar los sitios del árbol filogenético donde se dieron los principales cambios. Además, evaluar si la evolución de caracteres (estelidia y preferencia altitudinal), está relacionada a cambios en mencionadas tasas de especiación.
- Realizar un listado de *Encyclia*, que incluya el status adecuado a cada uno de ellos: nombre aceptado, sinónimo, nombre invalido, etc. Lo anterior basándose de toda la literatura disponible; descripciones originales, ejemplares tipo, estudios taxonómicos y filogenéticos.

Capítulo II. *Encyclia sclerocladia* (Orchidaceae: Laeliinae) Revisited: A New Name, its Phylogenetic Position, and an Annotated Checklist of Peruvian *Encyclia*.

Publicado como:

Tamayo-Cen, I., Carnevali, G., Horna, L. O., Tapia, J. L., & Romero-González, G. (2020). *Encyclia sclerocladia* (Orchidaceae: Laeliinae) revisited: A new name, its phylogenetic position, and an annotated checklist of Peruvian *Encyclia*. *Systematic Botany*, 45(1), 11-25. <https://doi.org/10.1600/036364420X15801369352261>.

Abstract—The identity of *Epidendrum sclerocladium*, currently referable to *Encyclia*, is clarified with the recent collection of material unambiguously referable to this entity. In addition, we provide a new name in *Encyclia* for this taxon, *E. rhizomatosa* Tamayo-Cen, Carnevali & G.A. Romero, because the current combination, *E. sclerocladia* (Lindl. ex Rchb.f.) Hoehne, is based upon the later homonym *Epidendrum sclerocladium* Lindl. ex Rchb.f. This name is predated by *Epidendrum sclerocladium* Lindley as we argue that Lindley validly published the name in a horticultural catalogue, a nomenclatural issue herein discussed. Furthermore, because the vegetative portions of the plants were unknown until recently, we provide an epitype to supplement the holotype for the unequivocal identification of the species. A preliminary assessment of its conservation status and phylogenetic relationships are presented. *Encyclia thrombodes* is discussed and it is concluded that no known plants are referable to this entity at this time. A lectotype is proposed for *Epidendrum cyperifolium* because the holotype was destroyed. Finally, we provide an annotated checklist of the *Encyclia* species known to occur in Peru.

Keywords—Epitype, ITS, IUCN, molecular phylogeny of *Encyclia*, Peruvian orchids, *rpl32-trnL*, systematics, *ycf1*.

Resumen—Se aclara la identidad de *Epidendrum sclerocladium* con colecciones recientes de material referible inambiguamente a esta entidad. Además, proveemos un nuevo nombre para este taxón en *Encyclia*, *E. rhizomatosa* Tamayo-Cen, Carnevali & G.A.Romero, ya que la combinación existente en el género, *E. sclerocladia* (Lindl. ex Rchb.f.) Hoehne, está basada en el homónimo posterior *Epidendrum sclerocladium* Lindl. ex Rchb.f. Este nombre está precedido por *Epidendrum sclerocladium* Lindley ya que nosotros argumentamos que Lindley publicó válidamente el nombre en un catálogo horticultural, un problema nomenclatural que aquí discutimos. Además, debido a que las porciones vegetativas de la especie eran desconocidas hasta ahora, proporcionamos un epitipo para complementar el holotipo, lo que garantiza la identificación inequívoca de la especie. Se presenta una evaluación preliminar de su estado de conservación y relaciones filogenéticas. *Encyclia thrombodes* se discute y se concluye que no hay plantas conocidas que se puedan remitir a esta entidad en este momento. Se propone un lectotipo para *Epidendrum cyperifolium* porque el holotipo fue destruido. También, se provee un listado anotado de las *Encyclia* de Perú.

Palabras claves—Epitipo, ITS, IUCN, filogenia molecular de *Encyclia*, orquídeas peruanas, *rpl32-trnL*, sistemática, *ycf1*.

1. Introduction.

Encyclia Hook. is a Neotropical genus of 150–160 species (van den Berg and Carnevali 2005; Govaerts et al., 2013) widely ranging from Megamexico and southern Florida southward to northern Argentina and southern Brazil, with diversity centers in western Megamexico, the northern Caribbean, the Andean foothills, and SE Brazil (Leopardi et al., 2016; Bastos et al., 2018; Carnevali et al., 2018). *Encyclia* species grow at low to moderately high elevations, 0–1500(–2500), with most species occurring below 1500 m. They prefer seasonally dry forests, with species numbers dwindling down in perhumid environments such as the tropical rain or cloud forests, or extremely dry ecosystems, although occasional species occur in both habitats. There are probably several more species of the genus awaiting formal recognition because many areas with suitable habitats remain botanically totally or partially unexplored, including regions in southern Megamexico and the Andean foothills, and the taxonomic status of several

populations is as yet to be assessed. We have argued that the total number of *Encyclia* species may eventually approximate 180 taxa (Carnevali *et al.*, 2018).

The generic circumscription of *Encyclia* has been clarified after several phylogenetic studies based on both morphological and molecular evidence (e.g. Higgins *et al.*, 2003; Leopardi *et al.*, 2012; Leopardi *et al.*, 2016). However, although generic limits are not controversial at this time, the number of species and the limits of many taxa are still a matter of debate and several groups or species have been subject to a contentious, complex taxonomic history (e.g., Dressler and Pollard 1974; van den Berg and Carnevali 2005). Particularly problematic are some species that have been regarded as widely ranging, such as *Encyclia adenocarpos* (La Llave & Lex.) Schltr., *E. ceratistes* (Rchb.f.) Schltr., *E. chloroleuca* (Hook.) Neumann, *E. oncioides* (Lindl.) Schltr., and a few others. In particular, the case of *E. adenocarpos*, a species treated historically as highly variable yet, upon closer analysis, was found to be composed of several distinct yet closely related taxa (Carnevali *et al.*, 2018).

Some of the most interesting pending issues at the species level taxonomy of *Encyclia* are several taxa that are only known with any degree of certainty from the type material, which is often fragmentary and makes it difficult to match it against many of the wild populations to which no name can be applied at this time. In this contribution we will deal with two such names.

Peru is one of the countries with the largest numbers of orchid species, widely estimated from 1587 species by Dodson (1993) to 3500 species (2873 listed) by Zelenko and Bermúdez (2009). Nonetheless, the country largely lacks the kind of habitats favored by species of *Encyclia*, most areas being either too humid or too dry or cold. Thus, only a few species of *Encyclia* are reported for the country, and none of them appears to be common or widespread within Peru, albeit this could be a sampling artifact. Among them, two are especially noteworthy, namely, *E. sclerocladia* (Lindl. ex Rchb.f.) Hoehne and *E. thrombodes* (Rchb.f.) Schltr., currently known only from the type collections. In both cases, the type specimens bear only inflorescences and do not have other plant parts. Thus, the application of either of the two names to wild *Encyclia* populations has been problematic. Furthermore, as we show later, the name of the former is untenable, for which we propose a new name, *Encyclia rhizomatosa* Tamayo-Cen, Carnevali & G.A.Romero, which we will use for this taxon hereafter.

The main objectives of this study are to address the nomenclatural problems associated with the name *Epidendrum sclerocladum*, under two different authorships, to investigate the phylogenetic position of the species, and to provide an assessment of the conservation status of the species under the guidelines of the IUCN. We also provide herein the first comprehensive and truly diagnostic description as well as citations of specimens referable to this taxon. At the end, we provide an annotated checklist of Peruvian species.

2. Materials and Methods.

General—The study was conducted at the Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), Yucatán, Mexico, the Marie Selby Botanical Gardens, and at the Oakes Ames Orchid Herbarium during 2017–2019. Plants and materials were obtained under scientific permits issued by the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) to researchers at CICY. Field work in Peru was conducted under permit for the project “Estudios taxonómicos selectos de la flora del norte del Perú”, under “Resolución: 2472016-Serfor / Dggspffs” and “ampliación Resol. 430-2017,” both granted to LOH.

2.1. Herbarium Studies.

We examined the following herbaria relevant for *Encyclia*, either physically or through digital access. These include AMES,

AMO, CHIP, CICY, F, HEM, HUT, K, MEXU, M, MO, NY, SEL, RENZ, VEN, and W (acronyms according to Thiers 2019). The amended description of *Encyclia rhizomatosa* was prepared from live, herbarium, and/ or pickled material, complemented with available iconography. Live plants were also cultivated in Mérida, Yucatán, at the Jardín Botánico Regional “Roger Orellana” of the Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. or at private orchid collections; plants were flowered, photographed, and preserved as DNA samples, and herbarium vouchers were prepared from flowering material. Flowers from herbarium material were rehydrated by boiling and then soaking them in a soapy solution or, else, by soaking them in concentrated ammonium hydroxide for about one minute, then rinsing in water; all material was examined under a dissecting microscope. Flowers thus pretreated were

temporarily preserved by pickling (see below) for further study and eventually returned to the corresponding herbarium specimens unless otherwise indicated; in most instances, flowers were preserved, temporarily or permanently, in a 70:25:5 ethanol: water:glycerine solution. All specimens consulted were cited and annotated. Specimens were ordered alphabetically by major (states, provinces, departments) and subordinate (departments, municipalities) administrative subdivisions within Peru. Citations are as in the labels but in some cases geographical coordinates and elevations were corrected or added (indicated by the abbreviation “approx.”) wherever this information was not provided. Ecological data from the labels were omitted for brevity but were relevant to assess and inform our discussions. The current International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (the “Shenzhen Code”, Turland et al. 2018) was consulted for nomenclatural matters.

2.2. Conservation Assessment.

The conservation status of *Encyclia rhizomatosa* was assessed using the IUCN red list criteria (IUCN 2012). Because population data were not available, we relied on the B criteria, geographical distribution assessed both as B1 (extent of occurrence) or B2 (area of occupancy) as implemented in GeoCAT (Bachman et al. 2011). We complemented these assessments with our own field experience, information and opinions provided by experts, published data, and iconography, whenever available.

2.3. Phylogenetic Relationships.

To assess the phylogenetic relationships of *Encyclia rhizomatosa*, we generated plastid and nuclear DNA sequences of this taxon from the loci employed in Leopardi et al. (2016). These sequences were included in the database of the aforementioned article (taxa included and accession data are featured in Appendix 1).

We analyzed the matrices of plastid and nuclear DNA combined (total evidence), because, for *Encyclia*, low phylogenetic resolution and statistical support have been reported when the information is analyzed separately (i.e., Bastos 2014; Leopardi et al., 2016). In fact, for

Laeliinae and several groups of orchids and other plants, total evidence analyses have been widely used, despite incongruence between the different sources of information being common. This has allowed better phylogenetic resolution and statistical support to be obtained (i.e. Higgins *et al.*, 2003; Higgins, 2005; van den Berg *et al.*, 2009; Carnevali *et al.*, 2013; Bastos, 2014; Batista *et al.*, 2014; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018; Calonje *et al.*, 2019).

2.4. DNA Extraction, Amplification, and Sequencing.

Total genomic DNA was obtained from fresh leaf tissue with the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, California). We amplified nuclear ITS and plastid *rpl32*, *trnL* and *ycf1*, in all cases following the protocols of Leopardi-Verde *et al.* (2016). These authors also explored plastid *trnL-F* but due to low informativity, these molecular markers were not included in the final analyses, thus we followed the same approach. PCR products were sent for purification and sequencing at Macrogen Korea.

2.5. Sequence Assembly, Evolutionary Models, and Phylogenetic Analyses.

Sequences were assembled with Sequencher v. 4.1.4 (Genecodes Inc., Ann Arbor, Miami, USA) and each locus was aligned separately with MAFFT v. 7 (Kato and Standley 2013) using default parameters. Resulting alignments were manually refined with PhyDe V0.9971 (Muñer *et al.* 2010) in an attempt to maximize homology. Phylogenetic analyses were conducted under two paradigms, maximum parsimony (MP) and Bayesian inference (BI). The first was conducted with the use of the Parsimony Ratchet (Nixon 1999) algorithm, as implemented in the Winclada (Nixon 2002) shell. The protocol of the analysis is as follows: 500 iterations and with a single tree sampled per iteration; support for clades was estimated with 1000 iterations of the bootstrap (Felsenstein 1985). Nucleotide substitution models were calculated for each locus in JModelTest (Posada 2008), based on the Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC). The Bayesian inference analyses were implemented in BEAST 1.8.2 (Ayres *et al.* 2012; Drummond *et al.* 2012), through the CIPRES Science Gateway platform (Miller *et al.* 2015). The protocol of the analyses follows Leopardi-Verde *et al.* (2016), that is: 40 million generations, sampling each 2000. Four independent threads were run searching for

convergence. Resulting trees were visualized and edited in FigTree 1.4 (Rambaut 2009). Convergence of the independent runs was assessed in Tracer 1.6 (Rambaut and Drummond 2009).

3. Results.

3.1. Taxonomy.

The original plants of *Epidendrum sclerocladium* were collected by J. R. Warszewicz at the “sources of the Marañon” and were sold along with many other orchids at an auction of the famous house of J. C. Stevens, at “38, King Street, Covent Garden, London.” John Lindley at Kew studied many of the plants collected by Warszewicz, kept voucher fragments of the plants in his herbarium, and provided names and descriptions for several of them in an auction catalogue produced by Stevens in 1853. However, a complete copy of the catalogue has not been located and the names, including *E. sclerocladium*, had been treated as not validly published (Romero-González and Trujillo 2019). Most new species in the catalogue were subsequently re-published by Reichenbach f. (1854, 1856, 1857) and were cited, in the particular case of *Epidendrum sclerocladium*, as “Lindley ex Reichenbach. f.” However, Lindley had cut out the individual, printed descriptions of the new species in the auction Catalogue and pasted them on sheets in his orchid herbarium, together with fragments (mostly inflorescences and/or flowers) of each species. Most of the descriptions accompanying each name, although brief, do constitute valid descriptions (Romero-González and Trujillo 2019).

Lindley described *Epidendrum sclerocladium* as “. . . a great branching new species, allied to *E. ceratistes*; flowers very fragrant, like pine-apples”.

A “branching new species” obviously referring to the broadly paniced inflorescences, constitutes in this case a valid diagnostic character. When studying all the protologues of the species that Lindley (1853) had included in his subgenus *Encyclium* a few months before, descriptions of the inflorescence appear as diagnostic characters in most species. Examples are *Epidendrum ionosmum* Lindley (“scapo apice simplici racemoso brevioribus”), *E. pyriforme* Lindley (“foliis . . . scapo subbifloro longioribus”), *E. dichromum* Lindley (“foliis . . . racemo laxo paucifloro brevioribus”), *E. bractescens* Lindley (“scapo debili 3-4-floro”), and many others. In most of these cases, Lindley stresses characters of the absolute length of the inflorescence, the degree of ramification, and its dimensions relative to the leaves.

Of particular interest here is the description of *Epidendrum* (*Encyclium*) *ceratistes* Lindley (“foliis . . . scapo duplo brevioribus, panícula longa cernua racemiformi ramulis laevibus divaricatus”) because Lindley refers to *Epidendrum sclerocladium* as “allied to *E. ceratistes*.” It is obvious from Lindley’s statements that *E. sclerocladium* shares with *Epidendrum ceratistes* the great, divaricately branching inflorescences; also, being allied to this species, it indicates that it too has the verruculose ovaries and column with stelidia, the green tepals, and a white labellum streaked with purple nerves, thus also providing additional diagnostic characters found in *Epidendrum sclerocladium*.

The next character, “flowers very fragrant, like pine-apples” places *Epidendrum sclerocladium* in a relatively small group of species in Lindley’s subgenus *Encyclium* (Lindley 1853) that included, according to the author, only 14 out of the 87 species listed: *Epidendrum diotum* Lindl. (“The flowers have a slight odour of Elder leaves”), *E. selligerum* Bateman (“Flowers perfumed like the Tuberose”), *E. graniticum* Lindl. (“Flowers extremely fragrant”), *E. selligerum* Bateman (“the flowers are extremely sweet”), *E. odoratissimum* Lindl. (“The flowers . . . very sweet-scented”), *E. pastoris* Lex. (*Prosthechea pastoris* (Lex.) Espejo & López-Ferr. (“Flowers fragrant”), *E. rufum* Lindl. (“Flowers . . . very sweet, like primroses”), *E. altissimum* Bateman (“Flowers . . . smelling strongly of beeswax”), *E. alatum* Bateman (“Very sweet scented”), *E. aromaticum* Bateman (“flowers very sweet”), *E. ambiguum* Lindl. (“Flowers . . . very sweet-scented”), *E. wagneri* Klotzsch (“Flowers sweet scented”), *E. ionosmum* Lindl. (“The odour that of the sweetest violet”), and *E. phoenicium* Lindl. var. *vanillosum* Lindl. (“said to be deliciously perfumed with vanilla”).

Likewise, Lindley (1853) distinguished *Epidendrum chloroleucum* Hook., *E. bractescens* Lindl., and *E. michuacanum* Lex. by their “scentless” flowers.

In our experience, the flowers of *Epidendrum sclerocladium* are subtly and sweetly fragrant in cultivated plants. Lindley, an astute botanist and horticulturalist, described many of his species based on live material, and clearly, in this case, emphasized their fragrances or lack thereof.

There are many examples of orchid flower fragrances as taxonomic markers, particularly in genera pollinated by euglossine bees. Noteworthy examples are genera such as *Gongora* Ruiz & Pavón, *Stanhopea* Frost, and *Coryanthes* Lindl. (e.g., Williams and Whitten 1983;

Gerlach and Schill 1991), members of the Catasetinae (e.g., Gregg 1983), and even in *Encyclia* and *Prosthechea* Knowles & Westcott (Del Mazo Cancino and Damon 2006), which are not pollinated by fragrance-gathering male euglossine bees but that attract other insect vectors likely drawn to the flowers by their fragrances. With all this information at hand, we therefore propose that Lindley's depiction of *Epidendrum sclerocladium* in the 1853 auction catalogue constitutes a valid description. The specimen in his herbarium appeared in IDC (1987: fiche 162, frame 21).

The protologue of *Epidendrum sclerocladium* Lindl. ex Rchb.f. (Reichenbach f. 1854) provides barely enough information to relate the name to *Encyclia* populations in nature. At best, it allows the unequivocal placement of the species in *Encyclia*, at worst it is so generalized that it could be applied to any of the 100 species of the genus with an auricled column and verruculose ovary.

The type specimen in the Lindley herbarium (Fig. 1) provides more clues as to what species he had at hand when describing the species. There is a complete inflorescence with a relatively short peduncle and along rachis bearing seven branches, which spread almost perpendicularly from the peduncle. The lowermost two branches are branched again. The branches feature 4–8 flowers of 2–2.3 cm diameter. On the left central portion of the specimen there is a drawing of a dissected flower made probably by Reichenbach, that presents two views of the labellum at each side of a sketch of the ventral side of the column, which allows one to see a pair of auricles and the three-toothed clinandrium. The drawing at the left shows the lateral lobes embracing the apex of the column whereas the drawing at the right depicts a flattened labellum with oblong, acute, falcate lateral lobes. It depicts, as well, a protuberant callus with a large medial keel almost reaching the apex of the central lobe, which features 4–6 radiating, elevated nerves at each side of the mid nerve. The central lobe is rhomboid, obtuse. There are no vegetative portions.

The lower left portion of the herbarium sheet has a printed section that constitutes a cutout portion of the Stevens' catalogue that reads: "60 *Epidendrum sclerocladium* (Lindley), a great branching new species, allied to *E. ceratistes*; flowers very fragrant, like pine-apples (No. 30)." Below this, there's a script that reads, in Lindley's handwriting, ". . . Sources of the Marañon . . . Warszewicz . . . (No 30) . . . May 1853 . . . R 48."

The species was cited in Schweinfurth's (1959: 513) Orchids of Peru; the treatment was prepared from drawings of the type and the original diagnosis.

The fairly accurate dissection of the nondescript labellum of *Encyclia sclerocladia* has been a source of confusion and the names *Epidendrum sclerocladium* or *Encyclia sclerocladia* have been applied at least twice to an unrelated species. This is the case in Dunsterville and Garay (1959–1976: plate 401) where the name *E. sclerocladium* was applied to a Venezuelan taxon best referred to *Encyclia isochila* (Rchb.f.) Dodor *E. bradfordii* (Griseb.) Carnevali & I. Ramírez. Foldats (1970), following the previous authors, used the same name. The same Dunsterville drawing is reproduced, also identified as *E. sclerocladia*, at the Renz Herbarium Database entry for the species. (<https://www.orchid.unibas.ch/index.php/en/database-search/advanced-search>). The Venezuelan species was eventually identified correctly in Romero and Carnevali (2000) as *Encyclia isochila*, which belongs to an unrelated group of Caribbean species with broad lateral lobes of the labellum that are partially fused to the midlobe and plants that feature much broader leaves. Withner (2000) applied the name *E. sclerocladia* to a different, as yet unidentified species, which has a similar, but acute, labellum and much broader petals. Vegetative portions of the plant featured by Withner are unknown and it may represent another undescribed species of uncertain affinities

Recent exploration of the northern portion of the Peruvian Amazon (LOH, 27 October 2018) in the same general area where the type gathering was made, resulted in the collection of a vegetatively very distinct *Encyclia* (Fig. 2). This taxon features an elongate yet stout rhizome, somewhat in the manner of *E. granitica* (Lindl.) Schltr. However, in *E. granitica* the rhizome is slenderer, more elongated with the pseudobulbs widely set apart, and the flowers are different with broad petals and a transversely elliptic to subquadrate central lobe to the labellum. The pseudobulbs of the Peruvian *Encyclia* present 2–3 narrow, elongate, acute leaves. This species has flowered in cultivation and the flowers are a good match to those of the type of *Epidendrum sclerocladium*. There have also been several specimens of this taxon (from uncertain provenance other than Peru) in cultivation in orchid collections in Peru and elsewhere, and there is some variation in floral characters, but they are all referable to one and the same species. Now for the first time we are able to put together the flowers of the species with its vegetative portions. Thus, we herein provide the first comprehensive and truly diagnostic description of *Encyclia sclerocladia*, citations of specimens referable to this taxon, an assessment of the

conservation status of the species under the guidelines of the IUCN, and a discussion of its phylogenetic position.

Encyclia rhizomatosa Tamayo-Cen, Carnevali & G.A.Romero, **nom. nov.** Basionym: *Epidendrum sclerocladium* Lindl., Catalogue. 1853 [162/21]. *Epidendrum sclerocladium* Lindl. ex Rchb.f., Bonplandia 4: 326. 1856, **nom. illeg.**, **nom. superfl.** Blocking name: *Encyclia sclerocladia* (Lindl. ex Reichb.f.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 155. 1952, **nom. illeg.**, **nom. superfl.** TYPE: PERU. Sources of the Marañon, J. R. Warszewicz 30 (holotype: K-Lindl). EPITYPE, here selected: PERU: Amazonas: Distrito de Cumba, 0.3 km al W de la reserva de Las Tinajas, carretera Corral Quemado-Cumba-Utcubamba, 492 m, 5°55'029.22"S, 78°39'035.180W, 25 noviembre 2018, L. Ocupa Horna 264 (HUT).

Epiphytic or lithophytic **herbs**, 59.5–70.0 cm without inflorescences. **Rhizome** elongate, to 40 cm long with the pseudobulbs 2.0–6.0 cm apart, clothed by scarious sheaths, on occasion the rhizome grows perpendicular to the substrate with the roots under the scarious sheaths, growing toward the plant's base and eventually connecting to the substrate; sheaths 8.0–12.0 cm long, 2–3 per pseudobulb, elliptic, acute, exceeding the pseudobulb when young, eventually becoming scarious and defibrating but remaining on the plant for several years. **Pseudobulbs** 7.5–9.5 3 4.0–4.5 cm, ovoid to subglobose, (1–) 2–3-leaved at apex, pale green. **Leaves** 52.0–62.0 3 2.0–2.5 cm, coriaceous, proximally with two articulations, thus sheathed, sheaths 1.5–2.0 cm apart, broadly and transversely elliptic, blades linear-oblong, acute, slightly falcate, pale green. **Inflorescences** 36.0–57.0 cm long, terminal, from the mature pseudobulb, suberect to somewhat arching, paniculate, with 24–37 flowers; peduncle 35.0–45.0 cm long, slightly verruculose, with 6–7 internodes 4.5–7.0 cm long, clasped by tubular, oblongoblanceolate, acute bracts 9.0–20.0 mm long, the lowermost larger, those subtending the branches similar but smaller, 3.5–4.5 mm long; rachis similar to peduncle but thinner, branches 7.0–15.0 cm long, the proximal ones with secondary branches, bearing 4–10 flowers, the terminal branch 13.0–17.0 cm long, with up to 11 flowers, floral bracts 1.2 x 0.8 mm, small and inconspicuous, triangular, acute. **Flowers** 20.0–23.0 mm across the spread tips of the petals, 18.0–20.0 mm across the tips of the dorsal sepal and the labellum, resupinate, with widely spreading perianth segments, fragrant; sepals and petals base color yellowish green to yellowish brown to reddish brown, always paler distally, with darker colored nerves in some clones, this nerving 1/2 reticulate; labellum base color white or very pale rose, with 13–17 deep wine-red colored nerves

radiating from the base of the midlobe of which the central 7–9 are more conspicuous, the coloring of the nerves not reaching the margin of the labellum, the apicule pale green to rose; lateral lobes with 4 conspicuous wine-red colored nerves; callus white; column base color as in the labellum, wine-red tinged dorsally dull red-wine or green, ventral face white or pale rose, anther white or rose, the margins often tinged red. **Ovary** with pedicel 15.0–17.0 mm, cylindric, verruculose, green with dull red tinges in some clones. **Sepals** oblanceolate, acute, flat to somewhat concave, dorsal 12.0–15.0 3 3.0–5.0 mm, laterals 12.5–15.0 3 3.9–5.0 mm. **Petals** 13.0–15.0 3 4.0–5.0 mm, spatulate to narrowly oblanceolate, proximally attenuate to 1.0–1.2 mm wide, acute, flat to somewhat concave. **Labellum** free from the column except at the very base, 3-lobed, 10.0–13.0 mm, 13.5–15.0 mm from tip to tip of the spread lateral lobes, central lobe 5.2–7.0 3 6.3–8.0 mm, suborbicular to ovate suborbicular, rounded to obtuse at base, provided with a flat to reflexed apicule, adaxially convex, with several raised, rugulose nerves (2–3 at each side of the midnerve), the three central most prominent; callus elevated, prominent, formed by two massive, broad parallel keels with a small, shallow depression in the center; the keels are produced into the nerves that enter the midlobe; labellar claw 1.4–1.5 3 1.0 mm, relatively narrow; lateral lobes 7.2–8.0 3 3.0–4.3 mm, triangular-lanceolate, acute, somewhat falcate, erect, and clasping the distal portion of the column in natural position. Column 15.0–17.0 3 3.0–3.2 mm, hemioblongoid, dorsoventrally compressed, broadened toward the apex and base and thus having concave margins in dorsal view; clinandrium shallowly tridentate with the lateral teeth larger, with a pair of 0.9 mm long, subquadrate steldia or auricles just below the clinandrium that clasp the isthmus of the labellum just above the point of insertion of the lateral lobes; anther 1.0–1.2 3 1.5–1.9 mm, subcordate; pollinia 4, in two pairs, each pollinia ca. 0.3 mm long, obovoid, strongly compressed laterally, bright yellow, with granulose caudicles about the same length of the pollinia; stigmatic surface 3.0–3.1 x 2.4–2.6 mm long, elliptic to obcordate. Fruit verruculose. **Figures 2, 3.**

Etymology—The specific epithet refers to the elongated, yet stout, rhizome that is distinctive for this species.

Additional Specimens Studied—Peru. —No precise locality, probably from the Amazonian slopes of the Andes, flowering under cultivation in Mérida, Yucatán, Mexico, 15 June 2015, G. Carnevali 7791 (AMES, CICY).—AMAZONAS: Provincia de Bagua, canyon of the Rio Marañon, ca. km 249 E of Olmos on the Mesones-Muro highway, and 2 km E of Santa

Rosa, flowered under cultivation 24 September 1959 from a plant collected during the University of California Botanical Garden, Berkeley, sixth Expedition to the Andes, 1957–1958, P.C. Hutchinson 1523 (AMES, UC).—CAJAMARCA: Las Pirias, ca. de 2.3 km en línea recta al W de Las Pirias, aprox. 5°37'05.78"S, 78°52'025.740"W, L. Ocupa Horna s.n. (HUT).

3.2. Conservation Assessment.

EN (Endangered). *Encyclia rhizomatosa* meets criteria B1a and B2a of the IUCN (2012). It is currently known from only three localities (Fig. 4) and its extent of occurrence (EOO) is 858.08 km², whereas its area of occupancy (AOO) is 12.00 km² (with a cell size of 2 km). The species is only known from the Northern Marañón seasonally dry tropical forests (bosques tropicales estacionalmente secos, BTES Marañón Norte) characterized by precipitation below 1600 mm and an extended dry season (Pennington et al. 2000) (see distribution map, Fig. 4). Furthermore, the localities for the species reside within one of the six different kinds of dry forests recorded from Peru (Lugo et al. 1999), the “bosque muy seco tropical” (extremely dry tropical forests) or BMS-T (Linares-Palomino 2003). In these ecosystems, *E. rhizomatosa* grows as an epiphyte on canopy trees such as *Celtis loxensis* C.C.Berg (Cannabiaceae) and *Aspidosperma polyneuron* Muñ. Arg. (Apocynaceae).

Encyclia rhizomatosa is most likely endemic to this area and thus restricted to northern Peru. Due to the paucity of collections, the species has been treated as DD (Data Deficient) by scientists that recently assessed the conservation status of Peruvian endemic plant species (Roque and León 2006); these authors were unable to locate specimens that could be reliably assigned to this species. We are confident that additional herbarium specimens referable to this taxon, other than those here reported, are probably awaiting to be properly identified in Peruvian herbaria and elsewhere.

The habitat of *Encyclia rhizomatosa* in the northern Marañón River area is severely threatened by forest fragmentation for agricultural and cattle ranching developments, extraction of valuable timber species, and unregulated housing and touristic developments. Two of the known populations are near the “Las Tinajas” touristic zone in the Cumba District, Utcubamba, Amazonas Province, where a recreational park most likely affords some protection to these

populations. Furthermore, there are now a few plants of the species under cultivation and it should be reproduced to guarantee ex-situ survival of the species.

3.3. Morphological Discussion.

The new material of *Encyclia rhizomatosa* is an excellent match with the type collection. The shape, branching pattern, and density of the inflorescence are almost identical between the new material and the type specimen. The plant depicted in Fig. 2 features a smaller, less branched inflorescence than the type, but at least one of our cultivated plants (G. Carnevali 7791, AMES, CICY) has produced inflorescences that match the type in dimensions. As in most *Encyclia* species, the length of the inflorescence depends on the age and vegetative strength of the pseudobulb subtending it. An apparent morphological incongruence results from the comparison of Reichenbach's crude sketch and the extremely accurate drawing by Bobby Angel (Fig. 3) as well as the photographic composite (Fig. 2) provided by us. Reichenbach's drawing features a proportionally shorter claw or isthmus to the labellum than displayed in our iconography. However, a close examination of the flowers of the herbarium material in the type (and other herbarium specimens) shows conclusively that the claw is much longer than in Reichenbach's drawing and much closer in length to our images, where the claw is 1.4–1.5 $\pm$ 1.0 mm. Another point of disagreement between Reichenbach's sketch and our iconography is the apex of the labellar midlobe, acute in Reichenbach's, while suborbicular to ovate-suborbicular, apiculate in our images. Close examination of the material (both the type and the new material) shows the labellar apex to have a small yet conspicuous apicule that may be flat or reflexed. The flower that Reichenbach sketched had a flat apicule whereas material upon which our iconography was based (G. Carnevali 7791) featured a reflexed apicule, thus making the labellar apex to appear rounded to slightly emarginate. Thus, Reichenbach's depiction of the flattened labellum is inaccurate in the length of the claw, probably the result of having been prepared from dry herbarium material whereas our iconography was based upon pickled or live material.

3.4. Phylogenetic Affinities.

We present only the tree resulting from the Bayesian inference analyses (Fig. 5), because the consensus parsimony tree presents virtually the same topology. We identified the model GTR + G as the best for all loci. *Encyclia rhizomatosa* is retrieved with low statistical support (posterior

probability PP 5 0.78; parsimony bootstrap support PBS 5 60%) as nested within what here we call the *Encyclia aspera* (Lindl.) Schltr. clade, a South American aggregation composed mainly of species that grow in the northern Andes, around the periphery of the Amazon Basin, in the dry Andean valleys, in the Mata Atlántica and the Planalto; this clade includes such taxa as *E. leucantha* Schltr. and *E. advena* (Rchb.f.) Porto & Brade (in our cladogram as *E. megalantha* (Rchb.f.) Porto & Brade) and *E. betancourtiana* Carnevali & I.Ramírez. Within this larger clade, *E. rhizomatosa* is strongly retrieved (PP 5 0.99; PBS 5 70%) as sister of *E. leucantha* and these two species are related to *E. argentinensis* (Spegazzini) Hoehne. and *E. aspera*. All of these species share with *E. rhizomatosa* the warty ovaries and column with stelidia. However, *E. leucantha* has different stelidia, because they are small and inconspicuous, and in fact, in publications like Dunsterville and Garay (1959–1976), *E. leucantha* was drawn without stelidia, but the revision of live specimens (e.g., Carnevali & Ramírez 8513, CICY), confirms this observation. Inconspicuous stelidia are observed in other species of *Encyclia*, such as *Encyclia stellata* (Lindl.) Schltr.

4 Discussion.

The type of *Epidendrum sclerocladium* (Fig. 1) has been available at the Lindley Herbarium since the mid nineteenth century and both Lindley himself and later Withner (2000) drew sketches of the flattened floral parts, which actually appear rather nondescript. They are, however, distinctive in the narrow, oblique, acute lateral lobes, the narrow central lobe with three prominent, rugulose nerves, and narrow column with relatively small but conspicuous stelidia. However, a match between these flowers with those of any natural *Encyclia* population has not been reported in the past. A plant that has been under cultivation for many years by one of us (GC), originally from Peru, eventually produced flowers that are an almost a perfect match to the type material. Almost simultaneously, another of us (LOH) collected plants from Amazonian Peru that also match both the cultivated plants and the type material. Both of these plants are vegetatively distinctive because of the elongate rhizome clothed by sheaths, and long, narrowly lorate leaves, conferring the species an unmistakable aspect. There is also a specimen at AMES and UC (Hutchinson 1523), from the canyon of the Rio Marañon, that evidently belongs here because the flowers are identical to our material; the specimen shows a

pseudobulb bearing flowers and a young shoot attached to a relatively short but conspicuous rhizome. All of these plants come from the Marañon Canyon and are one and the same as *E. sclerocladia*, described as coming from the “Sources of the Marañon.” Because the most distinctive characters of *E. rhizomatosa* are associated with the vegetative portions, we propose to epitypify the species with a specimen with fully-developed vegetative portions along with the flowers.

Our phylogenetic results are in sharp disagreement with those of Bastos (2014), where *Encyclia rhizomatosa* is strongly supported as sister to *Encyclia adenocarpos* (La Llave & Lex.) Schltr. (PP 5 1; PBS 5 100%), a species that belongs in the *E. adenocarpos* clade (Leopardi et al., 2016; Carnevali et al. 2018), a very distinctive aggregation of species that only grow on the Pacific slope of Mesoamerica. This species complex features broad columns lacking stelidia, aggregated pseudobulbs, the labella fused to the column in the basal third, and warty ovaries. In previous analyses (Bastos 2014; Leopardi et al., 2016; Carnevali et al., 2018), this complex of taxa is always retrieved, strongly supported as a member of a much larger clade of Mesoamerican taxa. However, in our analysis, this complex results sister of *E. tuerckheimii* and this clade (*E. adenocarpos* complex plus *E. tuerckheimii*) is retrieved as sister of all *Encyclia*, except for the *Encyclia microbulbon* complex and *E. bractescens*.

This topology is also recovered when more loci are included in the analyses (Tamayo-Cen, Carnevali, and G. A. Romero in process). Considering the uncertainty associated in the past with the identity of *E. rhizomatosa*, we suspect that the plant used in Bastos’ analyses was mislabeled. This notion is also supported by the fact that *E. leucantha* and *E. rhizomatosa*, which are closely associated in our analyses, are only distantly related in Bastos’ cladograms. It is worth mentioning that we analyzed separately the data from different datasets (chloroplast and ITS, results not shown) and *E. leucantha* and *E. rhizomatosa* always remain associated in the best trees obtained.

The relationships of *Encyclia leucantha* with *E. rhizomatosa* are unexpected because the two species are morphologically different and geographically disjunct. *Encyclia leucantha* has inconspicuous stelidia at the column apex and has a prominent black anther cap. These two characters suggest a relationship of *E. leucantha* with *E. linearifolioides* (Kraenzl.) Hoehne, *E. pilosa* (C.Schwein.) Carnevali & I.Ramírez, and *E. conchaechila* (Barb.Rodr.) Porto & Brade.

This presumed relationship is, however, not supported by our analyses because in them *E. linearifolioides* is nested in another clade of South America taxa. *Encyclia rhizomathosa* presents elongated rhizomes, a feature that is unusual in *Encyclia* and that would suggest a relationship with *E. granitica* (Lindley) Schltr, a species that according to our best cladogram is only distantly related, suggesting an independent evolution of this vegetative architecture.

5. An Annotated Checklist of Peruvian *Encyclia*.

Encyclia chloroleuca (Hook.) Neumann, Revue Horticole 4: 138. 1845. *Epidendrum chloroleucum* Hook. Bot. Mag. 64: t. 3557. 1837. TYPE: GUYANA. Imported from Demerara, J. Allcard s.n. (K/BC:K000079542).

Commentary—This is a variable, widely ranging species that has been proposed several times as separate taxa. Most of the variation is associated with the size of the plants, which are unusually precocious (within the genus) and start flowering when small (inflorescences with as few as 3–5 flowers), eventually attaining much larger sizes and inflorescences of up to 50 flowers. The flowers have green tepals often flushed with maroon and sometimes the flower is entirely pale maroon (Fig. 6A–B); the labellum is white with a few purple nerves, more rarely yellowish. The midlobe of the labellum ranges from almost suborbicular, apically rounded to rhomboid, apically acute, as shown in Pupulin & Bogarín (2011). *Encyclia amanda* (Ames) Dressler was based upon a vegetatively small specimen of *E. chloroleuca*; otherwise, flowers are typical for the species. *Encyclia thienii* Dodson is here treated as a synonym of this taxon and it was based on a form of the species with a rhomboid, acute midlobe. All intermediate forms are found along the distributional range of the species. *Encyclia viridiflava* Menezes is very closely related or conspecific, differing only in the yellow coloration of the midlobe. *Encyclia bohnkiana* V.P. Castro & Campacci is apparently only a variant of *E. chloroleuca* from Alagoas, Brazil, with somewhat broader leaves and identical flowers.

Distribution—Widespread in the northern part of the Neotropics, south to Amazonian Peru.

Representative specimens—Peru. —SAN MARTÍN: Tarapoto, 7 July 1953, sent by H.F. Loomis s.n., (AMES 66723); San Martín, 800 m, “80°–85° temp., medium shadow, flowers lime green with white lip”, L. Moore 1400 (AMES 66723). —LORETO: On the banks of the Nanay River,

District of San Juan, Province of Maynas, 23 October 2015, 164 m, Ruiz-Lopez s.n. (HUT-photo!).

Encyclia cyperifolia (C.Schweinf.) Carnevali & I.Ramírez, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 45: 1257. 1993. Basionym: *Epidendrum cyperifolium* C.Schweinf., Botanical Museum Leaflets 16: 10. 1953. *Epidendrum microtos* var. *grandiflorum* C.Schweinf., Botanical Museum Leaflets 11: 98. 1943. *Encyclia microtos* var. *grandiflora* (C.Schweinf.) Hoehne, Arquivos de Botanica do Estado de São Paulo n.s., f.m., 2: 152. 1952. TYPE: PERU. Loreto, Alto Rio Marañon, Foz do Rio Santiago, 160 m, 15 October 1924, Tessmann 4301

(holotype: B, destroyed). LECTOTYPE, here selected: PERU. Junín, Chanchamayo Valley, 1600 m, September 1926, C. Schunke 1114 (AMES).

Encyclia ensiformis (Ruiz & Pav.) Mansfeld, in sched., non *Encyclia ensiformis* (Vell.) Hoehne, 1831. Basionym: *Bletia ensiformis* Ruiz & Pavón, Systema Vegetabilium

Florae Peruviana et Chilensis 1: 230. 1798. TYPE. PERU. Pasco, Pozuzo, no date, Pavón s.n. (holotype MA, photograph).

Commentary—A very distinctive species with its narrow, proportionally long leaves resembling those of a sedge (*Cyperus* spp., Cyperaceae, hence the specific epithet), relatively short inflorescences with pale green, pale yellow-orange, pink, or whitish red-striped flowers. The lateral lobes of the labellum are relatively short and do not clasp the column. The flowers are often non-resupinate, an unusual character in the genus. The complex nomenclature associated with this taxon has been discussed in detail in Carnevali *et al.*, (1993) and Bastos (2014), but a lectotype is here proposed because the holotype (*Tessmann 4301, B*) was destroyed during the 1943 bombardment of the Berlin herbarium (Merrill 1943; Ames 1944). It is known to occur in Amazonian Colombia, Ecuador, Peru, Bolivia, and eastern Brazil (Goias).

Representative specimens—Peru. —CHANCHAMAYO: 8–10 km below Huacapistana, 1100 m, 28 August 1965, Bennet 2082 (AMES). —MADRE de DIOS: Manu Park, Cocha Cashu uplands, 400 m, 1 August 1986, 11°45'S, 071°10'W, "Epiphyte; fruits green," P. Núñez 5591 (MO).—SAN

MARTÍN: Tarapoto, at the mouth of the Mayo River, 31 October 1964, Schunke ex Bennet 1124 (UC).

Encyclia microtos (Rchb.f.) Hoehne, Arq. Bot. Est. São Paulo 2(6): 152. Basionym: *Epidendrum microtos* Rchb.f., Bonplandia 4: 326. 1856. TYPE: PERU. Near sources of the Marañón River, Warszewicz s.n. (W).

Commentary—This species belongs in a complex of taxa associated with *Encyclia aspera* (Lind.) Schltr. to which it is most closely related but differing in narrower, more acute lateral lobes of the labellum. The species has been relatively frequent in orchid collections but there are surprisingly few herbarium specimens of this taxon (Fig. 6C).

Representative Specimens—Peru. —PIURA: Morropon, along road to Canchaque, 600 m, 20 February 1988, Bennett & Bennett 4253 (USM).

Ayabaca, no precise locality nor elevation, *Fernández ex Bennett 4567* (USM).—TUMBES: 2 km South of Papayal District, Zarumilla Province, approx. 3°35'027.35"S, 80°13'037.920"W, 19 December 2018, *Ocupa Horna 252* (HUT).

Encyclia pilosa (C.Schweinf.) Carnevali & I.Ramírez, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 45: 1257. 1993. Basionym: *Epidendrum pilosum* C. Schweinf., Amer. Orch. Soc. Bull. 11: 360, t. 10 1943. TYPE: PERU. Loreto, *H. C. Kluge 779* (AMES).

Commentary—*Encyclia pilosa* is closely related to *E. conchaechila*, which has smaller flowers in larger inflorescences (Carnevali *et al.*, 1994; Carnevali and Ramírez 2003). Both species have brown or maroon petals and sepals and a bright to dull yellow labellum with a conspicuously pubescent callus, hence the name of this species. Along with *E. auyantepuiensis* Carnevali & I. Ramírez, *E. leucantha*, and *E. linearifolioides* they seem to form a morphological complex of species with pubescent calli, verruculose ovaries, wingless columns or with poorly developed wings, and dark maroon to almost blackcolored anther caps (Carnevali *et al.* 1994). The monophyly of this morphological complex remains to be tested.

Encyclia randii (Barb.Rodr.) Porto & Brade, Rodriguésia 1: 29. 1935. *Epidendrum randii* Barb.Rodr. Vellozia 1: 123. 1891. TYPE: BRAZIL. Río Solimoës, October, no collector

(lectotype designated by Fowlie and Duveen (1992): unpublished illustration by Barbosa Rodrigues in *Iconographie des orchidées du Brésil*: t. 5!).

Commentary—*Encyclia randii* is a showy, widely cultivated species that is apparently uncommon in Peru, where it seems to have only been collected near Iquitos. The species bears a similarity with the widespread *E. cordigera* (H.B.K.) Dressler that does not occur in Peru and with which it shares a large midlobe of the labellum. Plants and habitats of the two species are different, however, as *E. cordigera* has broader leaves and grows in seasonally dry environments whereas *E. randii* is a species of the Amazonian tropical rainforests. In our phylogenetic analyses, *E. randii* is nested in a clade of South American species along with *E. granitica*, *E. elegantula* Dressler & G.E. Pollard, and *E. naranjapataensis* Dodson. This topology is in sharp disagreement with the results of Bastos (2014), who using combined evidence (plastid *rpl32-trnL*, *trnD-T* and *trnL-F*, nuclear (ITS) and indels) retrieved *E. randii* as sister to *E. cordigera* and nested in a clade along with the Brazilian species *E. caximboensis* Menezes (= *E. xerophytica* Pabst) (*E. xerophytica*, and *E. argentinensis* (Spegazzini) Hoehne (as *E. saltensis*). However, a relationship of *E. cordigera* with *E. randii* is highly unlikely because of distributional divergence and the fact that *E. randii* has a column with stelidia whereas these structures are absent in *E. cordigera*.

Representative specimens—Peru. —LORETO: Vicinity of Iquitos, sent Nov. 25, 1960, “Scarce. Pseudobulbs 3.5 cm, high, round-flattened, bifoliate. Leaves 38 cm long and 2.25–2.50 cm wide. Inflorescence 50 cm long with 8 very fragrant flowers which are 4.5 cm. wide with lip 2.50 cm long.” *Lee Moore s.n.* (AMES 86257). Vicinity of Iquitos, “Callus with very unusual fleshy lateral veins at base, central sulcus very shallow.” C.L. Withner 145 (AMES).

Encyclia rhizomatosa Tamayo-Cen, & Carnevali (Fig. 6D–E). Commentary—See above.

Encyclia thrombodes (Reich.f.) Schltr., *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, Beihefte 9: 154. 1921. *Epidendrum thrombodes* Reich. f., *Linnaea* 41: 79. 1877 [1876]. (Dec 1876). TYPE: PERU. Ex Peruvia vivum introducere domini Veitch *Londinens*, *J. Veitch & Sons* 20 (Holotype, WI!).

Commentary—The type of *Encyclia thrombodes* (Fig. 7) shows a section of an inflorescence with 3 flowers and a few additional flowers in a pocket. The label on the specimen clearly states

“20 thrombodes . . . *Epidendrum* species-from Peru . . . bulbs in the way of *E. aromaticum* but much larger . . . From James Veitch & Sons, Royal Exotic Nurseries, King’s Road, Chelsea.” Below this label there is another one that indicates, in Reichenbach’s handwriting, “*E. thrombodes* Reichb. f.” On the upper left corner of the herbarium sheet, there is a drawing made by Reichenbach of a side view of a flower, a flattened labellum, and a ventral view of the column. The labellum features broad, obliquely rhomboid, acute lateral lobes (“*laciniis lateralibus rhombeis acutis*”), a broadly rhombic central lobe (“*lacinia antica late rhombea*”), with the veins (keels) of the lobe uniformly papulose or glandulose (“*venis disci omnibus papulosis*”), a low callus with two parallel plates (“*callis inter lacinias laterales humilibus utrinque abruptis geminis*”), and the column has a pair of small, triangular auricles or stelidia (“*columna utrinque minute triangulo auriculata*”). The description the labellum, particularly the overall shape, the small size of the midlobe, the callus, and the papulose midlobe, suggests a taxon in the *E. linearifolioides* (Krae`nzl.) Schltr. species complex. However, no currently identifiable species in this complex has an auriculate column.

Withner (2000) discussed *Encyclia thrombodes* in this treatment of the South American species of the genus. However, he confused this species with *E. pflanzii* Schltr., a Bolivian taxon that is fairly well known and unlikely to be conspecific with *E. thrombodes*. The Bolivian taxon, although featuring several raised nerves in the central lobe, has a proportionally much larger labellum with narrower, lanceolate-oblong lateral lobes. In the same book, Withner (2000) presented a photograph (plate 67) of a Peruvian *Encyclia* of otherwise unknown origin identified as *E. thrombodes*. In this case, the central lobe of the labellum is larger and does not have the conspicuously raised nerves. This plant may be an unusual color form of *E. yauaperyensis* (Barb.Rodr.) Porto & Brade. *Encyclia thrombodes* will remain a mystery until more evidence becomes available.

Representative Specimens—Known only from the type collection.

Encyclia yauaperyensis (Barb.Rodr.) Porto & Brade, Rodrigue´sia 1: 29. 1935. *Epidendrum yauaperyense* Barb.Rodr., Vellozia 1: 122. 1891. TYPE: BRAZIL. Rio Yauapery, March, no collector (lectotype designated by Meneguzzo *et al.*, (2010): illustration by Barbosa Rodrigues (AMES) published in Iconographie des orchide´es du Br´esil 4: t. 855, reproduced in Sprunger *et al.* 1996: 268, t. 5B!)

Commentary— *Encyclia yauaperyensis* can be easily recognized among other Peruvian *Encyclia* by the large, rhombic midlobe that can be white, greenish, or pale yellow with or without winered nerving. Furthermore, the lateral lobes are long, somewhat erect and fairly open so the internal surface, which is strongly and finely nerved in purple or wine-red, shows up (Fig. 6F). The occurrence of this species in Peru was reported by Dodson in his unpublished Checklist of the Orchids of the Western Hemisphere. Here we provide two collections that document the presence of the species in the country.

Representative specimens—Peru. —LORETO: no precise locality, probably near Iquitos, Moore 9090 (AMES-089678). —MADRE de DIOS: Tambopata, -12.44, -68.7, 2009–04–11, J. E. Householder, Angel Balarezo Mozambite, Javier Huinga Maceda 481 (BRIT).

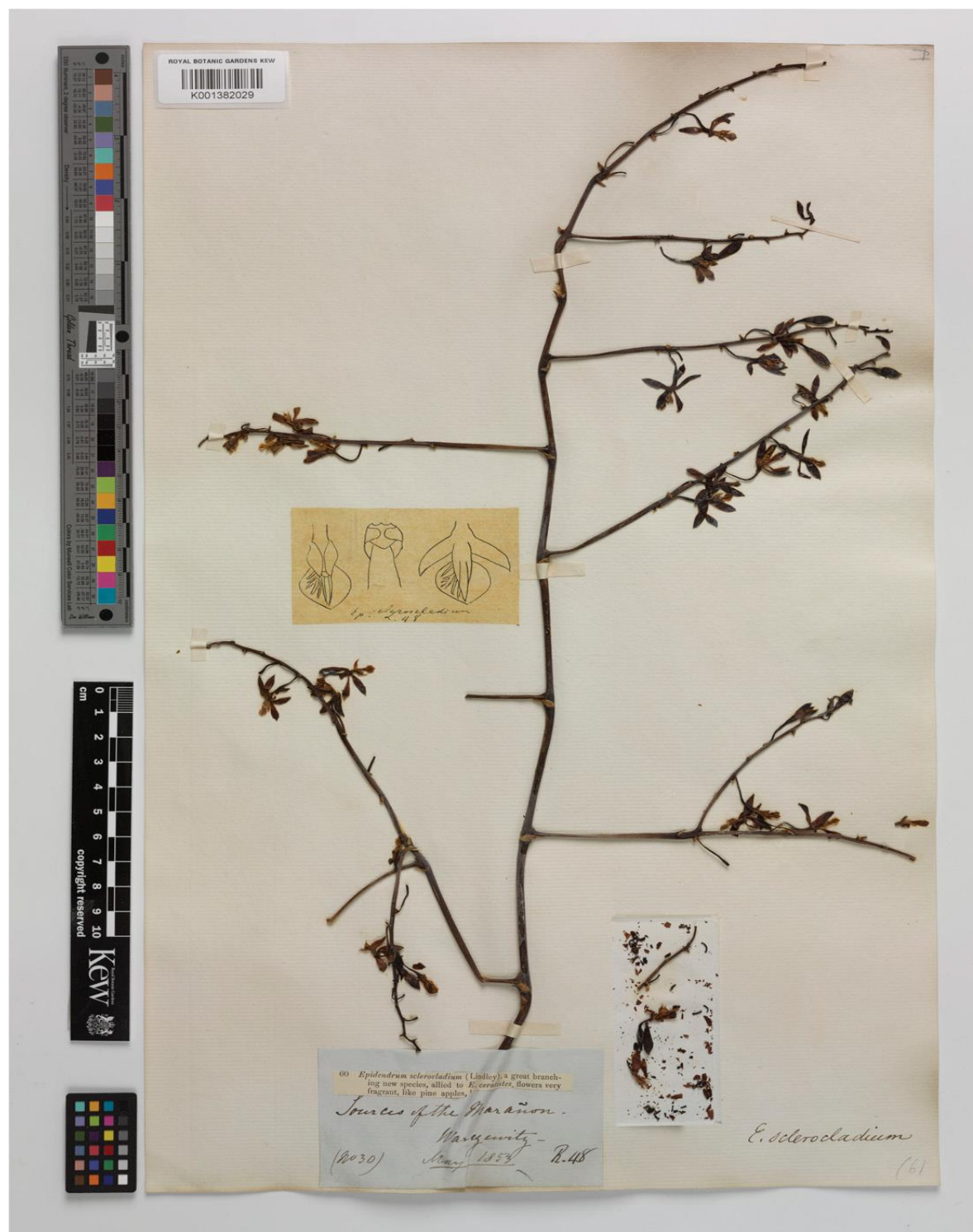


Figure 1. Holotype of *Epidendrum sclerocladum* Lindl. at the Lindley Herbarium. Reproduced with the consent of the Royal Botanic Gardens, Kew. © The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew.

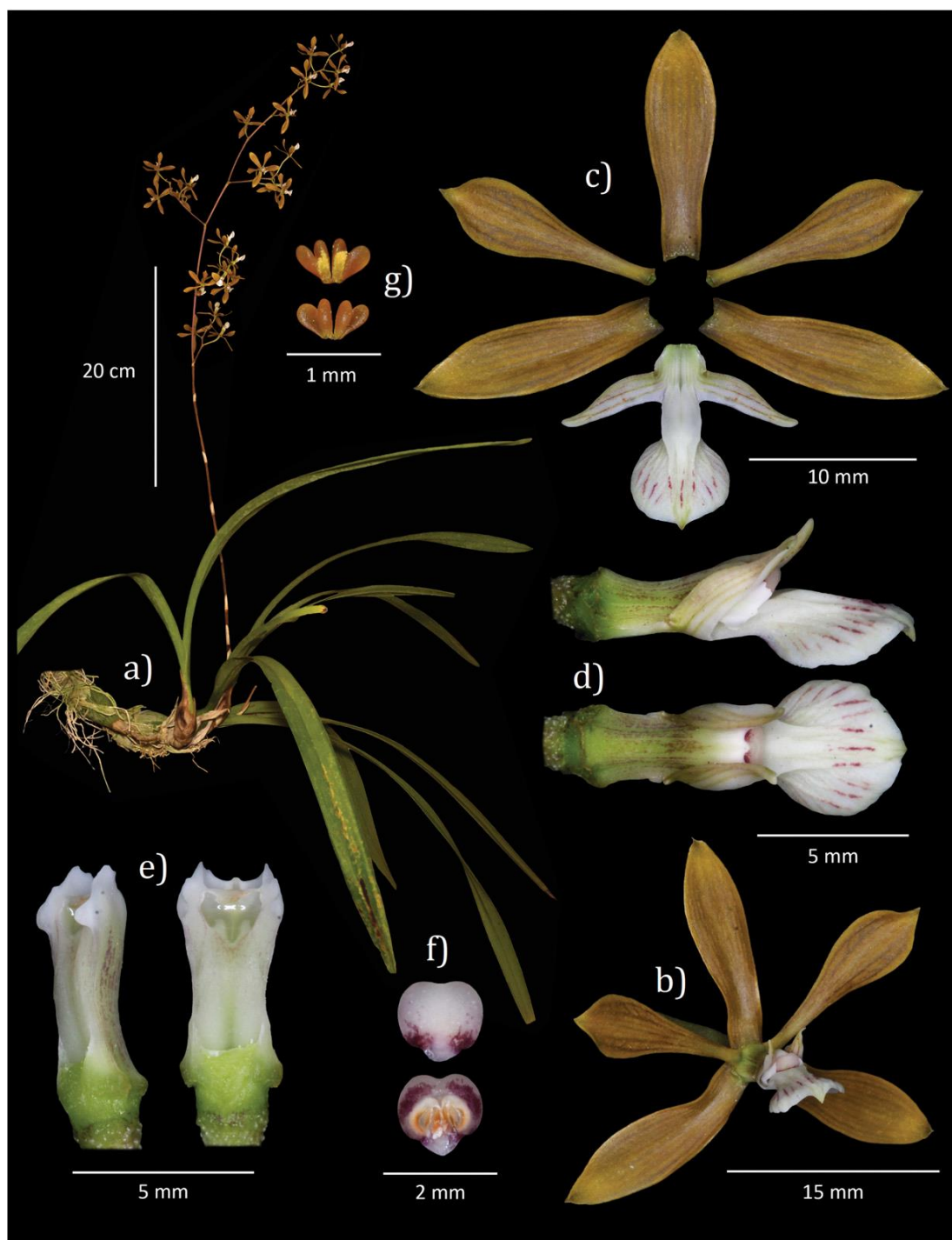


Figure 2. *Encyclia rhizomatosa*. A. Plant with inflorescence. B. Lateral view of the flower. C. Flower segments dissected. D. Lateral and dorsal view of the column with labellum. E. Lateral and ventral view of the column without labellum. F. Anther cap. G. Pollinia. Based on Ocupa 264, HUT.

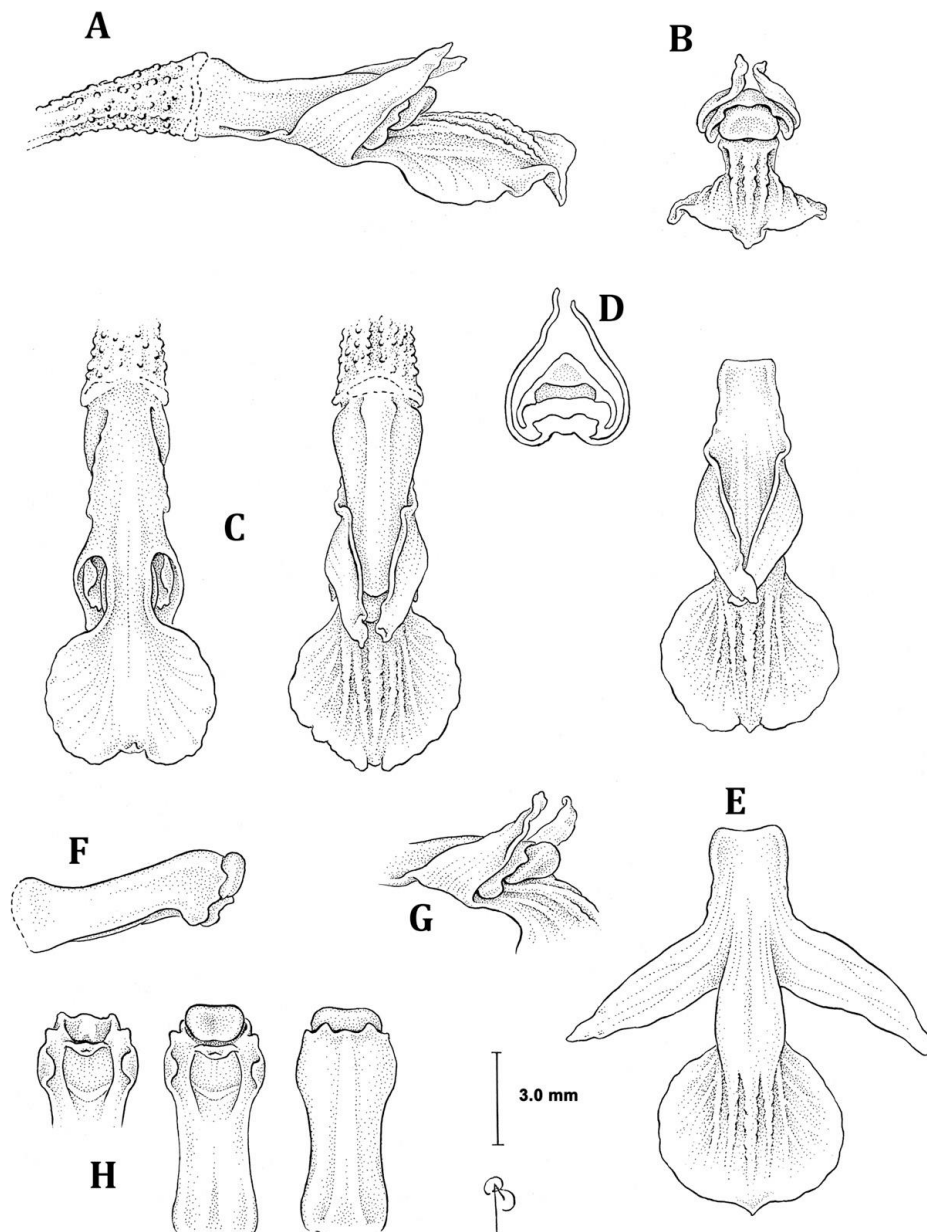


Figure 3. *Encyclia rhizomatosa*. A. Lateral view of the flower without sepals and petals. B. Front view of labellum and distal section of the column. C. Abaxial (left) and adaxial (right) view of the column with labellum and part of the ovary. D. Distal section view of the column without anther cap and central lobe. E. Adaxial view of labellum with the lateral lobes covering the callus (above), and adaxial view of labellum with extended lateral lobes (below). F. Lateral view of column. G. Lateral view of the central part of column with labellum. H. Ventral-apical (left), ventral (center), and dorsal (right) views of the column. Drawing by Bobby Angel (based on Carnevali et al. 7791, CICY; AMES [fragment]).

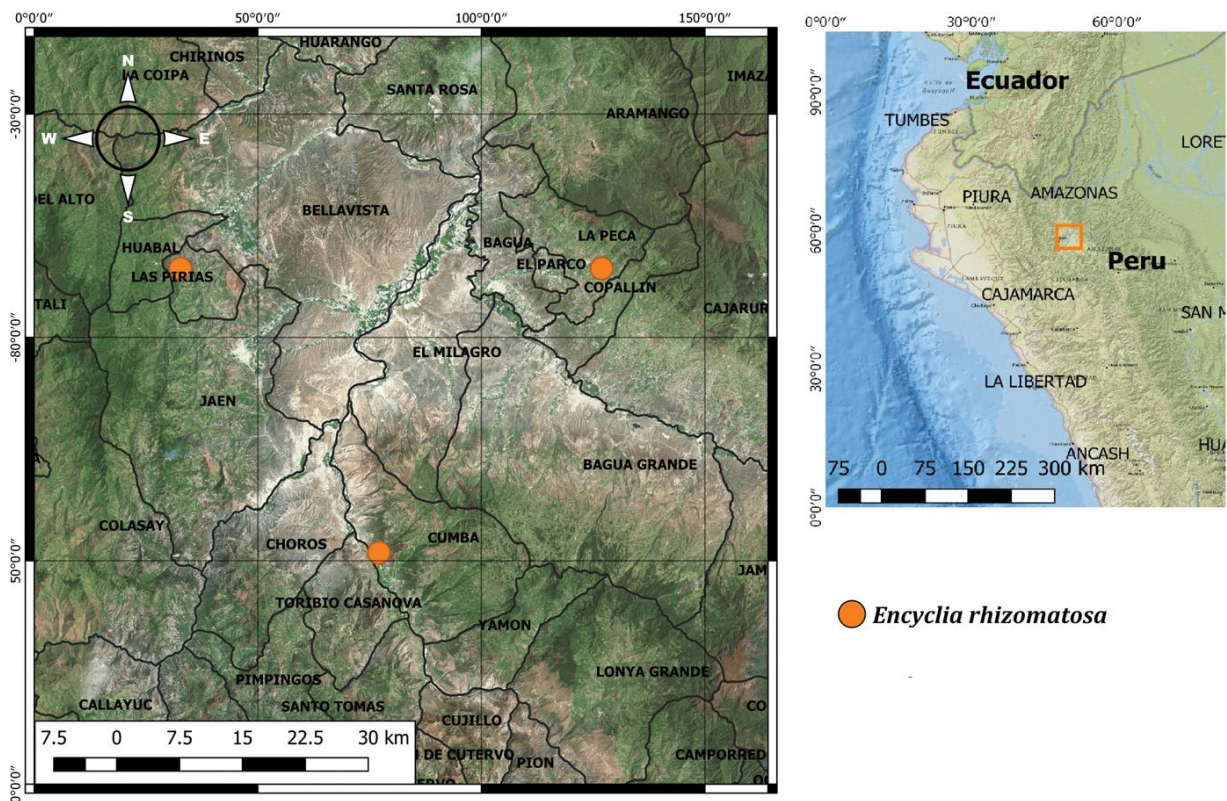


Figure 4. Distribution map of *Encyclia rhizomatosa*.

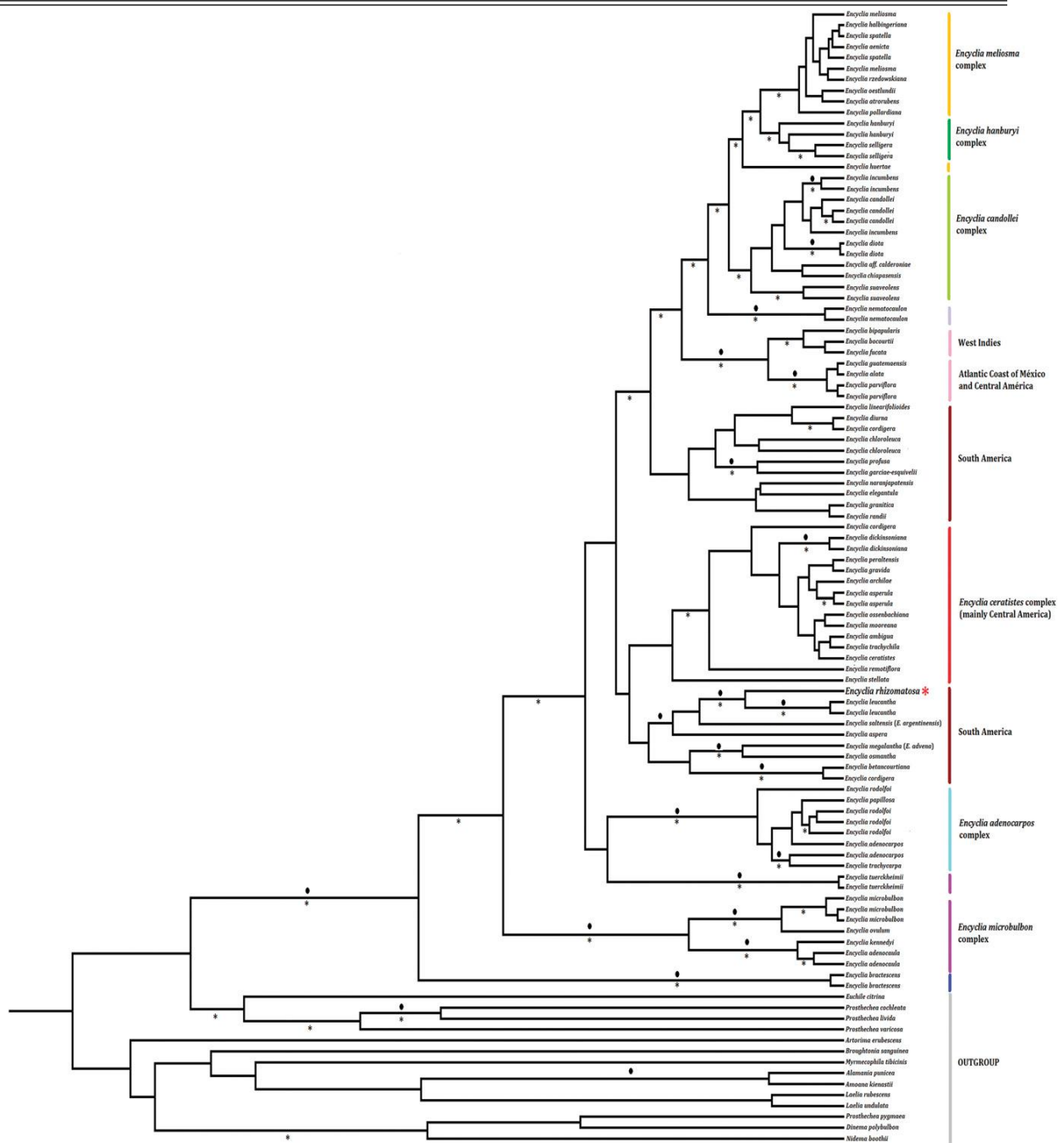


Figure 5. Bayesian tree resulting from the combined evidence matrix (ITS, *rpl32-trnL* and *ycf1*). Parsimony bootstrap support (PBS) higher than 70% are indicated on the phylogeny with black circles and Bayesian posterior probability (PP) higher than 0.90 are indicated with asterisks. The position of *Encyclia rhizomatosa* in the phylogeny is indicated with a red asterisk. The colored bars indicate the main clades.

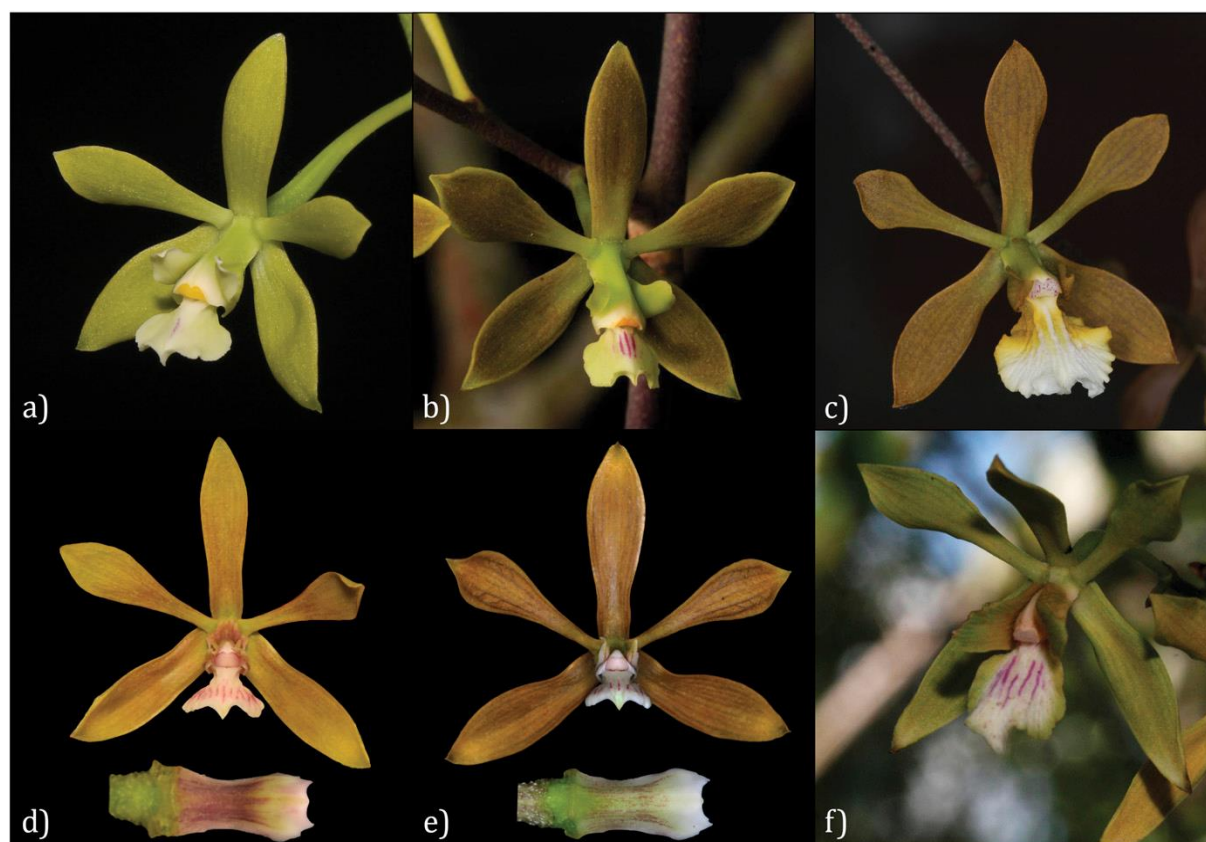


Figure 6. Peruvian *Encyclia*. A–B. *E. chloroleuca* variation. A. Green form (L. Ocupa Horna 270, HUT!). B. Dull maroon form (A. Goicochea s.n., ex hort). C. *Encyclia microtos* (L.Ocupa Horna 252, HUT). D–E. *Encyclia rhizomatosa* variation. D. Carnevali et al. 7791, CICY. E. L. Ocupa Horna 264 (HUT). F. *Encyclia yauaperyensis* (Householder et al. 481, BRIT).

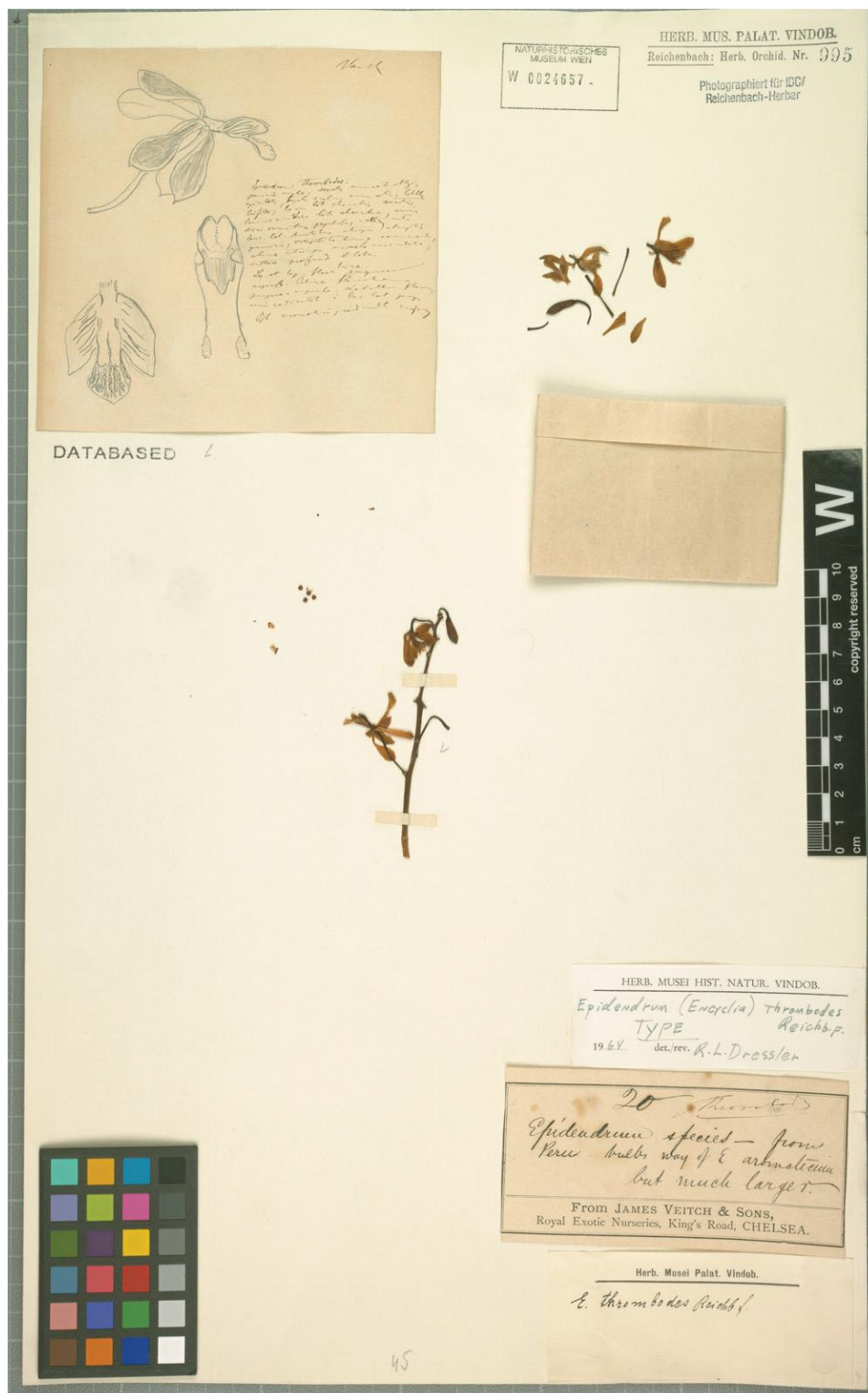


Figure 7. Holotype of *Epidendrum thombodes* Rchb.f. (Image courtesy of the Naturhistorisches Museum Wien, Austria).

Acknowledgments

We thank Ivón M. Ramírez-Morillo (CICY) for her comments on a previous version of this manuscript and subsequent discussion. We thank the curators of AMO, F, HUT, K, MEXU, M, MO, NY, SEL, RENZ, TEFH,

US, and W for allowing us access their collections. Silvia Hernández (CICY) assisted with the management of herbarium specimens. Néstor E. Raigoza (CICY) helped in the laboratory. Grecia Montalvo Fernández, at the graduate program at CICY, helped in the laboratory work and ensuing molecular analysis. CONACyT partially funded this project via grant 000000000168640 “Sistemática y filogenia del género *Encyclia* Hook. con énfasis en Megaméxico, ‘ ’ ” awarded to GC and a graduate scholarship to ITC (CVU 568712). The American Orchid Society also partially funded this project via the research grant awarded to the project “Systematics and evolution of *Encyclia* Hook. s. s. (Orchidaceae: Laeliinae) with emphasis in Megamexico” awarded to GC. GC likewise thanks The Marie Selby Botanical Gardens for a research scholarship in May 2017 that was instrumental to the research, results of which are presented herein. LOH thanks Irwing S. Saldaña and Renzo Ojeda Juárez for help during field work. Ernst Vitek and Bruno Wällnofer were of great help to GC during his 2012 visit at W (Natur historisches Museum Wien, Austria). Gabriela Herrera Martínez and Norma Marmolejo, at CICY helped with the iconography of the article. Heimo Rainer and Christina Bräuchler at W provided us with a high resolution image of *Epidendrum thrombodes*, for which we are immensely grateful. Peter W. Fritsch at BRIT provided us with images of Peruvian *Encyclia yauaperyensis*. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew provided us with an excellent image of the type sheet of *Epidendrum sclerocladium* Lindley, deposited at K-Lindley. Kanchi Gandhi (HUH) assisted us in nomenclatural matters. We particularly want to acknowledge two anonymous reviewers as well as the editorial staff of Systematic Botany for considerably improving the manuscript through their suggestions

Capítulo III. Phylogenetics and historical biogeography of *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) with an emphasis on the *E. adenocarpos* complex, a new species, and a preliminary species list for the genus

Germán Carnevali, Iván Tamayo-Cen, Carlos E. Méndez Luna, Ivón M. Ramírez-Morillo, José L. Tapia-Muñoz, William Cetzal-Ix & Gustavo A. Romero-González

Aceptado el 13-07-22 como: Germán Carnevali, Iván Tamayo-Cen, Carlos E. Méndez Luna, Ivón M. Ramírez-Morillo, José L. Tapia-Muñoz, William Cetzal-Ix & Gustavo A. Romero-González. Phylogenetics and historical biogeography of *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) with an emphasis on the *E. adenocarpos* complex, a new species, and a preliminary species list for the genus. *Organisms Diversity & Evolution*, in press.

Abstract

We explore the phylogenetic position of the *Encyclia adenocarpos* complex through a supermatrix analysis of *Encyclia* with the following DNA regions: ITS and plastid *rpl32-trnL*, *trnL-F*, and *ycf1*, analyzed under the Bayesian inference and Maximum Parsimony paradigms. We also performed an analysis of reconstruction of ancestral areas, with particular interest in the first diverging lineages of *Encyclia*. We used an *ad hoc* regionalization system designed to fit our distributional *Encyclia* data to reconstruct the ancestral distribution of the genus and the most relevant nodes. The analyses yielded a moderately well-supported topology with the broadest taxonomic *Encyclia* sampling yet. Our results indicate the *Encyclia adenocarpos* complex is monophyletic, highly supported, and sister to a large clade with ca. 95% of the species of *Encyclia* included in the analyses and suggest the clade is composed of several related, fundamentally allopatric species distributed along the Pacific slopes of Mesoamerica, including a novelty here proposed, *Encyclia mariaeugeniae*, which is closely related to *E. enriquearcalae* yet differing in several diagnostic characters, such as a narrower central lobe to the labellum. The novelty was assessed as EN under IUCN criteria. We provide a key to the *E. adenocarpos* clade. Our *Encyclia* phylogeny identifies several clades displaying strong geographic signal; some of these are discussed in terms of morphology, ecological preferences, and pollination syndromes. The reconstruction of ancestral areas indicates with high probability

that the earliest diverging nodes of *Encyclia* occurred in Megamexico. Floral variation within clades suggests the genus colonized geographical areas and underwent diversifications to occupy novel pollination syndromes in a pattern of allopatric, similar assemblages of syndromes composed of unrelated taxa. We present a preliminary species list of *Encyclia* and their distributions along the major biogeographic areas to provide a hypothesis of diversity patterns and the biogeographical areas where the species occur. As we understand the genus, *Encyclia* consists of 213 taxa, including 179 formally proposed species, 10 undescribed ones, and 25 nothotaxa. . We provide five plates depicting 100 species to document the morphological and geographical diversity of *Encyclia*.

Keywords Biogeography, IUCN Red List Criteria, Megamexico, molecular phylogeny, preliminary species list, Reconstruction of Ancestral Areas.

1. Introduction.

Encyclia Hook. is a Neotropical orchid genus in the Laeliinae, ranging from southern Florida in the US and the Antilles, and from Mexico to northern Argentina and SE Brazil (e.g., Dressler and Pollard 1974; van den Berg and Carnevali 2005; Leopardi *et al.*, 2016). The total number taxa at the rank of species has been variously estimated in around 150 (van den Berg and Carnevali 2005) to about 180 species (e.g., Carnevali *et al.*, 2018a; Tamayo-Cen *et al.*, 2020). Most of the abundant literature of *Encyclia* consists of regional floristic treatments and checklists such as (from north to south) Saulea and Esperón (2016) for the Bahamas, Vale *et al.*, (2014) for Cuba, Nir (2000) for the Antilles, Ackerman (2014) for the Greater Antilles; Hágsater *et al.* (2005) and the *Icones Orchidacearum* (e.g. Soto Arenas 2002a, b) for Mexico; McLeish *et al.* (1995) for Belize; Archila *et al* (2018) for Guatemala; Hamer (1974) for El Salvador; Hamer (1982, 2001) and van den Berghe and van den Berghe (2008) for Nicaragua; Pupulin (2005), Pupulin and Bogarin (2011) for Costa Rica; Bogarín *et al.* (2014) for Panamá; Ortiz and Uribe (2017) and Leopardi *et al.* (2017) for Colombia; Carnevali *et al.* (1994), Carnevali *et al.* (2007), Carnevali and Ramírez (2003a), Romero and Carnevali (2000) for Venezuela, the Venezuelan Guayana, and the Guianas; Werkhoven (1986) for Suriname; Szlachetko *et al.* (2016) for the Guianas, Dodson and Luer (2010) for Ecuador, Schweinfurth (1959) and Tamayo-Cen *et al.* (2020) for Peru; Bastos *et al.* (2018) for Brazil; Vázquez (2014) for Bolivia; Zuloaga *et al.* (2008)

for the Cono Sur region of South America, among others. Withner (1996, 1998, 2000) provided a comprehensive overview of the genus and treated many of the species known at the time. However, many of his species interpretations are debatable. There is a dire need for a comprehensive taxonomic treatment of the genus drawing from all the new evidence and knowledge available during the last 25 years through a coordinated collaboration of the several research teams working on the genus.

Beyond species circumscriptions and distributions, several studies have been published recently that address the taxonomic and phylogenetic limits (structure of species groups or clades in the genus e.g., Pupulin and Bogarín, 2012 for greenish encyclias; Leopardi *et al.*, 2012; Bastos, 2014; Leopardi *et al.*, 2016; Carnevali *et al.*, 2018a for the *E. adenocarpus* complex, and Carnevali *et al.* 2018b for the *E. ambigua* complex).

Encyclia species have been treated phylogenetically in several publications, mostly in the context of grand-scale phylogenetic studies and usually with a few species included in the analyses. Examples are van den Berg *et al.* (2009) for the Laeliinae or Chase *et al.* (2015) for the Orchidaceae. There are, however, a few phylogenetic treatments focused on *Encyclia* to address both its circumscription (Higgins *et al.*, 2003; Leopardi *et al.*, 2012, *Amoana* study) or its internal structure (Bastos, 2014; Leopardi 2014; Leopardi *et al.*, 2016). Higgins *et al.* (1997, 2000) addressed the internal structure and limits of Dressler's (1961) circumscription of the genus. Some of the main results of this research were the reinstatement of the genus *Prosthechea* Knowles & Westt. for *Encyclia* subgenus *Osmophytum* (Lindley) Dressler & Pollard and the proposal of the genus *Oestlundia* W.E. Higgins for *Encyclia* subgenus *Leptophyllum* Dressler & G.A. Pollard. More recently, the genus *Amoana* Leopardi & Carnevali was erected to accommodate an unusual species, *Encyclia kienastii* (Rchb.f.) Dressler & G.A. Pollard, that neither fit comfortably within *Encyclia* nor was phylogenetically related (Leopardi *et al.*, 2016). The sampling of species of *Encyclia sensu stricto* in these phylogenies was limited and no meaningful patterns were clearly evident. Both Bastos (2014) and Leopardi *et al.*, (2016) produced phylogenies of *Encyclia* with significative samplings of the genus and both found statistically incongruent plastid and nuclear topologies. Bastos analysis had Brazilian *Encyclia* particularly well-represented (they were the focus of her dissertation) and used plastid regions (*rpl32-trnL*, *trnD-t*, *trnL-f*), nuclear ITS, and coded *indels*. Leopardi *et al.*, (2016) presented a more balanced sampling of the genus, though northern Hemisphere taxa were better represented. In both studies, the topologies retrieved revealed a strong biogeographical

structure in the genus, though support for some of the middle and upper level clades was low. Larger clades, close to the spine of the trees, were better supported but some of them were often retrieved at conflicting positions in plastid versus nuclear analyses.

As defined here, *Encyclia* is a relatively homogeneous aggregate of species, with relatively little architectural variation in vegetative and floral structures. These are thoroughly described in several articles (seen, among many others, Withner, 1970, 1996, 1998, 2000; van den Berg and Carnevali, 2005; Pessoa and Alves, 2014 Pupulin and Bogarín 2011; Sauleda and Esperón 2016; Leopardi *et al.*, 2016; Higgins *et al.*, 2003; Dressler and Pollard, 1974; Carnevali *et al.*, 2018a; Bastos *et al.*, 2018)

The genus consists of several species groups of few to many closely related, morphologically similar species. These species are often only distinguishable through the careful analysis of a combination of often quantitative morphological, ecological, and distributional attributes. The term “species complex” is hereinafter applied to refer to clusters of closely related species, which are hypothesized to constitute monophyletic assemblages (de Queiroz, 2007). A species complex is often named after the oldest described species included therein. The *Encyclia adenocarpos* clade and the *E. ambigua* clade constitute two species complexes that have already been treated monographically (Carnevali *et al.*, 2018 a, b) and illustrate the problems associated with such aggregates of taxa.

The *Encyclia adenocarpos* complex, which is one of the main emphases of this study, is a monophyletic assemblage of mainly Megamexican species according to the phylogenetic hypothesis of Leopardi *et al.* (2016; also see Carnevali *et al.*, 2018a), based upon plastid and nuclear DNA sequences. Reconstructions based upon the nuclear ITS region recovered the *E. adenocarpos* complex as sister to the *Encyclia meliosma* complex; however, this relationship was only weakly supported. On the other hand, the reconstructions based upon plastid DNA sequences (*rpl32-trnL* + *ycf1*), retrieved the complex as sister to the *E. microbulbon* clade, again with low support (Leopardi *et al.*, 2016). Bastos (2014), using a combined approach with plastid regions (*rpl32-trnL*, *trnD-T*, *trnL-F*), nuclear ITS, and coded *indels*, found *E. adenocarpos* (as “*E. adenocarpa*”), the only species of the complex in her studies, as sister to *E. sclerocladia* (Lindl. ex Rchb. f.) Hoehne (probably the taxon now called *E. rhizomatosa* Tamayo-Cen, Carnevali & G.A. Romero-González), both within her “Sul da America Central Clade”. Thus, the phylogenetic position of the complex is yet to be ascertained.

The members of the *E. adenocarpos* complex are characterized by epiphytic or lithophytic plants with aggregated, conical to spherical pseudobulbs, paniculate inflorescences with a relatively thin, verrucose peduncle and rachis. The pedicellate ovary is verruculose and the perianth segments are relatively narrow. The lateral lobes of the labellum are relatively reduced and usually horizontally spreading, thus not embracing the column as in most *Encyclia* taxa. Most distinctive is the rather flattened, broad column, which is fused to the labellum at the basal 1/4–1/3, then free. Stelidia are broad and flat, parallel to the column (Leopardi *et al.*, 2016; Carnevali *et al.*, 2018a). The broadly expanded, thin edges of the distal portion of the column are likely homologous with the stelidia found in other species of the genus (Carnevali *et al.*, 2018a). Most distinctive of the complex is the free portion of the labellum, which fits tightly over the contour of the thick callus in what has been referred to as the “Tupperware®” labellum-column morphology (Carnevali *et al.*, 2018a: 635, fig. 3). The *Encyclia adenocarpos* complex was recently revised and hypothesized to be monophyletic and composed of six species and one natural hybrid (Carnevali *et al.*, 2018a). The species of the complex occur in tropical, seasonally dry forests, and range from northern Nicaragua northward up to the southern portion of Sonora state in Mexico, all along the Pacific drainage of Megamexico, and mostly at low elevations, rarely above 1000 m. There are a disjunct populations of *E. papillosa* (Bateman) Ag.-Olav in NW Yucatan (contrary to Carnevali *et al.* 2018) and in central Cuba (Vale *et al.*, 2014; pers. comm.) most likely recent events of long-range dispersal from western Megamexico. Furthermore, the phylogenetic position of *E. withneri* (Saulea) Saulea & R.M. Adams is intriguing as it may belong here judging from overall morphology, but no DNA material has been available for analyses.

The species known with certainty to belong in the complex are largely allopatric or parapatric, following a pattern described in Carnevali *et al.* (2018a). The area around the Tehuantepec isthmus, in Oaxaca, Mexico, is particularly interesting because it is the NW limit of the two southernmost species within the complex, namely, *E. rodolfoi* Archila, Chiron & Véliz and *E. papillosa*. Then, there is a large gap of ca. 250 km along the coast with appropriate habitats for these encyclias before another set of populations of the complex are found, in extreme western Oaxaca, near Pinotepa Nacional and neighboring Guerrero state. In this case, they are referable to the recently described *E. enriquearcilae*. Apparently, there is another distributional gap between the range of *E. enriquearcilae* and the next species to the NW, in this case *E. acapulcensis* Viccon, Cetzal & Carnevali, approximately 150 km to the NNW, in the

environs of the tourist resort of Acapulco. There is another distributional gap between the Tehuantepec isthmus and the first localities for *E. enriquearclae* along the Oaxacan coast where there were no known localities for members of this complex. Recently, clearings for a new road starting at the fishing and beach resort of Puerto Escondido and leading northward to the village of Loma Bonita, led to the discovery of a previously unknown, distinctive new member of the *E. adenocarpos* complex, which we propose as a new species herein.

The purpose of this article is threefold:

1. We conduct a phylogenetic analysis of *Encyclia* with the broadest taxonomic sample yet using a supermatrix approach. The analysis includes three plastid and a nuclear region. We are particularly interested in testing the hypothesis of the monophyly of the *Encyclia adenocarpos* clade as well as Leopardi et al.'s (2016) findings of a sister relationship with clades from western Megamexico.
2. In a preliminary biogeographic analysis, we perform a reconstruction of ancestral areas for *Encyclia* and related genera to explore the areas of origin of the genus and its constituent clades. We are particularly interested in the origin of the *Encyclia adenocarpos* clade and the earliest diverging lineages of *Encyclia*. This section includes a preliminary listing of the *Encyclia* taxa we hypothesize to be real entities in the wild and the areas where they occur.
3. Finally, in a taxonomy section, we propose, discuss, and document iconographically a new species in the *E. adenocarpos* clade. Furthermore, we provide a key to the species of the clade.

2. Materials and methods

2.1. Plant specimens

The study was conducted at the Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), Yucatán, Mexico and at the Oakes Ames Orchid Herbarium during 2018–2020. Many herbaria in tropical America, the USA, and Europe were visited during 2012–2020. Plants and materials in the field in Mexico were obtained under scientific permits (SGPA/DGVS/008421/18 and SGPA/DGGFS/712/2913/17) issued by the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) to researchers at CICY.

2.1. Phylogenetic analyses

2.1.1. DNA Extraction, PCR amplification, and sequencing

Total genomic DNA was obtained from fresh leaf tissue with the DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN). The loci were amplified following the protocols of Leopardi *et al.* (2016) and Tamayo-Cen *et al.* (2020). PCR products were sent for purification and sequencing at Macrogen, Korea.

2.1.2. Taxonomic sampling and phylogenetic relationships

To explore the phylogenetic position and historical biogeography of the *E. adenocarpus* complex and of the new species proposed here, we downloaded most available sequences of *Encyclia* and many other taxa of Laeliinae in GenBank, derived mainly from the studies of Bastos (2014), Leopardi *et al.* (2016), and Tamayo-Cen *et al.* (2020). The matrix analyzed included 116 terminals of which 15 constituted an outgroup representative of several clades of Laeliinae and of the *Encyclia* clade. *Bletia purpurea* (Lam.) DC, of Bletinae, was the functional outgroup. Additional members of the outgroup, all in Laeliinae, were *Artorima erubescens* (Lindl.) Dressler & G.E. Pollard, *Alamania punicea* Lex., *Amoana kienasti* (Rchb. f.) Leopardi & Carnevali, *Dinema polybulbon* (Sw.) Lindl., *Nidema boothii* (Lindl.) Schltr., *Laelia rubescens* Lindl., *Laelia undulata* (Lindl.) L.O. Williams, *Prosthechea livida* (Lindl.) W.E. Higgins, *P. cochleata* (L.) W.E. Higgins, *P. varicosa* (Bateman ex Lindl.) W.E. Higgins, *P. pygmaea* (Hook.) W.E. Higgins, *P. citrina* (Lex.) W.E. Higgins, *Broughtonia sanguinea* (Sw.) R. Br., and *Myarmecophila tibicinis* (Bateman) Rolfe. A total of 106 *Encyclia* species were included, vs. approximately 70–80 species in previous broad samplings of the genus (e.g., Bastos 2014; Leopardi *et al.*, 2016; Tamayo-Cen *et al.*, 2020). New sequences are provided for *E. acapulcensis*, *E. enriquearcilae*, *E. mariaeeugeniae*, *E. hircina* (A. Rich.) Acuña, and *Encyclia oxypetala* (Lindl.) Schltr.

We generated DNA sequences of the *rpl32-trnL* and *ycf1* plastid loci as well as of the nuclear ITS region following the protocols of Leopardi (2016) and Tamayo *et al.* (2020) for the several additional species; these loci have been reported as the most variable of those

previously sampled in *Encyclia* (Leopardi *et al.*, 2016; Leopardi, 2014 Tamayo-Cen *et al.*, 2020). In particular, ITS is one the fastest evolving sequence regions in the genome (Hughes *et al.*, 2006) and is powerful in resolving relationships at the genus level and below. These sequences were inserted and aligned in a matrix containing the sequences previously mentioned, aiming at increasing the representation of the different morphological and geographical aggregates within the genus.

Furthermore, to broaden the sampling of *Encyclia* species, we decided to incorporate the available *trnL-F* plastid sequences of additional species of the *E. adenocarpos* complex and other species of *Encyclia*. We assembled a combined evidence matrix (combined plastid loci [*rpl32-trnL*, *trnL-F* and *ycf1*] + ITS region; taxa included and GenBank accession numbers are featured in Supplement1) with some missing data. It has been reported that topologies can be minimally affected even with certain degree of missing data from matrices (Wiens and Morrill 2011; Wiens and Tiu 2012; Givnish *et al.* 2015). Data missing for the matrix were coded as “?”.

We analyzed the combined matrix because, for *Encyclia*, low phylogenetic resolution and statistical support have been reported when the information is analyzed separately (e.g., Bastos, 2014; Leopardi *et al.*, 2016; Tamayo-Cen *et al.*, 2020). In fact, for Laeliinae and other groups of orchids and plants, both combined (van den Berg *et al.*, 2009; Carnevali *et al.*, 2013; Bastos, 2014; Batista *et al.*, 2014; Cardoso-Gustavson *et al.*, 2018; Calonje *et al.*, 2019; Pelsner *et al.*, 2019) and combined evidence analyses (i.e., Carnevali *et al.*, 2003b; Higgins *et al.*, 2003; Higgins, 2005; Carnevali *et al.*, 2007; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018) have been widely used, regardless of incongruence between the different sources of information; this has consistently resulted in increased phylogenetic resolution and statistical support.

2.1.3. Sequence assembly, evolutionary models, incongruence among matrices and phylogenetic analyses.

Sequences were assembled with Sequencher v. 4.1.4 (Genecodes Inc., Ann. Arbor, Michigan, USA) and each locus was aligned separately with MAFFT v. 7 (Katoh and Standley, 2013) using default parameters. Resulting alignments were manually refined with PhyDe V0.9971 (Müller *et al.*, 2010) in an attempt to maximize homology. We verified incongruence among the ITS matrix and the chloroplast matrix, using the Incongruence Length Difference test (ILD, Farris *et al.*, 1995) incorporated in Winclada (Nixon 2002), with 500 replicates per analysis. These tests were

conducted in analyses with 500 TBR iterations, each with 10 random taxon additions and 10 trees saved at each iteration; tests with probabilities of $p < 0.01$ were considered significantly incongruent (Cunningham, 1997) and eventually decided to concatenate the matrices. Phylogenetic analyses were conducted under two paradigms, Maximum Parsimony (MP) and Bayesian Inference (BI). The first was performed through the Parsimony Ratchet (Nixon, 1999) algorithm, as implemented in the Winclada (Nixon, 2002) shell. The protocol of the analysis is as follows: 500 iterations, with a single tree sampled per iteration; support for clades was estimated with 1000 iterations of the Bootstrap (Felsenstein, 1985). Nucleotide substitution models for the Bayesian inference were assessed for each locus in JModelTest v. 2.1.7 (Posada, 2008), based on the Akaike Information Criterion (AIC) and the Bayesian Information Criterion (BIC). TrN + G for ITS, GTR + G for *rpl32-trnL* and TPM1uf + G for *trnL-F* and *ycf1* were the best nucleotide substitution models with the parameter of 5 substitution schemes (40 possible models). However, TrN and TPM1uf models are not implemented by Mr. Bayes, so we had to replace them with the most similar model (GTR) and keeping the gamma distribution rates (G) suggested by jModelTest (e.g. Lecocq *et al.* 2013); so GTR + G was the best substitution model for the combined matrix. General characteristics of the alignments of each matrix are shown in Table 1. Bayesian inference analyses were implemented in Mr. Bayes 2.2 (Huelsenbeck *et al.*, 2001) through the CIPRES Science Gateway platform (Miller *et al.* 2015). For the protocol of the analyses we followed Leopardi *et al.* (2016), that is, 40 million generations, sampling each 2000 generations, burning the first 20 % samples and two independent analyses were run to corroborate the results. We verified that Effective Sample Size (ESS) were all >200 , with the use of Tracer (Rambaut *et al.*, 2014). Resulting trees were visualized and edited in FigTree 1.4 (Rambaut, 2009).

2.2. Reconstruction of ancestral areas for *Encyclia*.

The phylogenetic results of this and other publications strongly support the notion that Megamexico is the ancestral area for *Encyclia* and the *Encyclia* clade (Bastos *et al.*, 2014; Leopardi *et al.*, 2016; Carnevali *et al.*, 2018a). However, this hypothesis has never been formally tested. Thus, to investigate the ancestral areas of *Encyclia* and clades of interest within it, we performed an analysis reconstruction of ancestral areas. As a first step, we obtained an ultrametric phylogenetic tree through a Bayesian inference analysis using BEAST (Drummond

and Rambaut 2007) under the same parameters of the Mr. Bayes analysis and a burn-in of 10%; and selected the tree with the maximum clade credibility. This analysis retrieved a most probable, fully resolved topology, albeit with low supports for several of the clades. Then, current distributional areas were coded (Supplement 2 and 3). The areas employed here are custom designed to fit distributional patterns of *Encyclia* yet congruent with other implemented in recent analyses (Calonje 2019; Martins *et al.*, 2018; Pérez-Escobar *et al.*, 2017a; Givnish *et al.*, 2014) for orchids and other Neotropical groups of plants.

The areas explored here are as follows (Fig 1):

- Megamexico II (as defined by Rzedowski, 1991a, b, hereinafter simply Megamexico).
- The Central American Isthmus (here defined as the southern portion of Nicaragua southward into the Panama-Colombia border).
- The Antilles (both Greater and Lesser, including the Bahamas Archipelago but not the island of Margarita (Venezuela) nor Trinidad and Tobago).
- The Andes (including species occurring in the Andean general area at elevations above 700 m on either slopes of the mountain chain or at lower elevations in intramountain valleys).
- Northern South America (including northern Venezuela, Margarita Island, Trinidad and Tobago, northern and coastal Colombia, and the coast of Ecuador, the Guianas, and the Guayana Highlands).
- The Amazonian Basin (defined as the alluvial plain covering northern Brazil, and portions of southern Venezuela, SE Colombia, and eastern Ecuador, eastern Peru, and portions of northern and northeastern Bolivia)
- Eastern South America (including the Atlantic Forest, the cerrado, the Chaco, and the caatingas).

Most of these areas have distinctive *Encyclia* floras suggesting different evolutionary histories of lineages in isolation, although some of these regions show mixtures of floristic elements of the genus beyond their own endemic elements. This biogeographic regionalization was relatively uncomplicated because few *Encyclia* species feature extensive distributions and even fewer occur in more than one of these broadly defined areas. Examples of these rare cases are *E. cordigera*, *E. chloroleuca* (Hook.) Neuman, and *E. stellata* (Lindl.) Schltr.

The ultrametric phylogenetic tree and the areas coded for each terminal were the input submitted to RASP (Yu *et al.*, 2015) where they were analyzed under the BioGeoBEARS (Matzke, 2013) algorithm to assess the best fitting model to our data among six biogeographical models (DEC, DEC+J, DIVALIKE, DIVALIKE+J, BAYAREALIKE and BAYAREALIKE+J; Table 2). DEC + J was the model that best explained our data. This analysis was conducted this way because a few preliminary trial analyses using the nuclear ribosomal ETS region strongly suggest a dramatic improvement in clade support which will be presented elsewhere. This increased support is particularly strong at the backbone of the phylogenetic tree, which is of fundamental relevance in comparative biology studies. We are currently working in securing further ETS sequences of *Encyclia* and related taxa for a forthcoming, more comprehensive biogeographic analysis in the near future.

For ease of representation and discussion, our reconstruction of ancestral areas is shown on the nodes of the phylogenetic tree of Figure 3. This can be done because the ultrametric consensus tree obtained in BEAST based upon Bayesian inference, resolves some clades that collapse in the Mr. Bayes tree; however, the necessary clades to address our objectives are solidly supported in all phylogenetic analyzes. We present mainly the ancestral areas relevant to our discussion and to test our hypotheses. The full reconstruction of all ancestral areas is featured in Supplement 2 and it is the output tree of RASP. In Figure 3 the ancestral areas with the highest probability are featured as colored boxes, each color representing a potential ancestral area. The relevant ancestral areas are featured as colored boxes, each color representing a potential ancestral area. These potential ancestral area can be actual, current areas or they can be a combined area involving two or more of our areas and that may have existed in the past. The probability of that being the true ancestral distribution of a particular node is displayed inside the box as a figure which represents the highest reconstructed probability. For further discussion, combined ancestral areas will be featured with acronyms. Thus, (Megaméxico + Central American Itshmus) will be M+CAI whereas (Megaméxico + West Indies) will be M+WI. In Supplement 2 and 3 (the RASP output), probabilities at the nodes are depicted as a piechart at each node, each slice representing the the probability of a particular, single or combined, area of being the ancestral distribution of that node.

2.3. Systematic studies.

Herbaria relevant for *Encyclia* in general and in the *E. adenocarpos* clade in particular were examined, either physically or through digital access. These mainly include AMES, AMO, BIGU, CHIP, CICY, COL, EAP, ENC, F, FCME, GH, HEM, HUT, IBUG, K, M, MEXU, MO, NY, OAX, RENZ, SEL, SERO, TEFH, UAMIZ, US, VEN, and W (acronyms according to Thiers, 2019). Emphasis was placed on herbaria with important collections of Northern Hemisphere *Encyclia* because early diverging taxa in the genus are almost restricted there and we were more interested in the deep relationships within the topology, in particular those of the early diverging clades.

The description of the new *Encyclia* was prepared from live and pickled material, complemented with available iconography. Measurements were taken with a ruler or with a Metromex Vernier caliper. Plants were also cultivated in Mérida, Yucatán, at the Jardín Botánico Regional “Roger Orellana” of the Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. and at private orchid collections; they were flowered, photographed and samples for DNA extraction were preserved. Herbarium vouchers were prepared from flowering material. Flowers from herbarium material, in spirits, pickled, or fresh were reviewed to compare *E. mariaeugeniae* with the other species of the *E. adenocarpos* complex or from assessing relationships and structure of many *Encyclia* species. Photographs by the authors were taken with a Nikon 330 camera with an AF-S DX NIKKOR 18-55 mm lens (most photography by GC) or with Nikon D800 and D850 cameras with a Nikon Micro 105 f/2.8G IF-ED AF-S VR lens (most photographs by GAR). Herbarium material was rehydrated by boiling and then soaking it in a soapy solution or, else, by soaking them in concentrated ammonium hydroxide for about one minute, then rinsing in water. Flowers thus pretreated, if necessary, were temporarily preserved by pickling (see below) for further study and returned to the corresponding herbarium specimens. Material in spirits was preserved, temporarily or permanently, in a 70:25:5 ethanol:water:glycerine solution. The current International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (the “Shenzhen Code”, Turland *et al.*, 2018) was consulted for nomenclatural matters. Species were defined according to the unified species concept (de Queiroz, 2007).

2.4. Conservation assessment.

The conservation status of *Encyclia mariaeugeniae* was assessed according with the IUCN Red List Criteria (IUCN 2012) and the IUCN Red List Categories and Criteria Version 14 (IUCN 2019). Because population data were not available, we relied on the B criteria, geographical distribution assessed both as B1 (extent of occurrence) or B2 (area of occupancy) as implemented in GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011). We complemented these assessments with our own field experience, information and opinions provided by experts, published data and iconography, whenever available. Distribution was documented through herbarium vouchers and live plants under cultivation in botanical gardens that will be vouchered during the next flowering seasons.

2.5. *Encyclia* preliminary species list.

For this preliminary species list, we included all the described species and natural hybrids of *Encyclia* that we hypothesize to be biologically viable entities (Table S1). We revised most of the pertinent literature relevant to *Encyclia* systematics and floristics and have firsthand knowledge of many species of the genus, from herbarium studies, field work, and cultivation of many species. For areas whose encyclias have been treated recently, we closely followed the species circumscriptions of the authors (e.g., Pupulin and Bogarín, 2011; 2012 for Costa Rica; Bastos, 2014 and Bastos *et al.*, 2018 for Brazil, and Ackerman, 2014 for the Greater Antilles; Tamayo-Cen *et al.*, 2020 for Peru, etc.) with a few exceptions resulting from our insights on species delimitations, new knowledge recently gained, or novel interpretation of the evidence. We have consulted many orchid and *Encyclia* specialists and enthusiasts over distributions and circumscriptions (see acknowledgements below).

The preliminary species list includes only species names and authorships as well as their referral to broadly defined biogeographical areas (see below). Assessment of accurate species circumscriptions, synonymy and typification issues are beyond the scope of this article and are the subject of ongoing projects. We also included taxa that have remained undescribed but that will be formally proposed soon, under the philosophy that the fact that they have remained

unnamed does not deter them from being actual evolutionary entities in nature and thus relevant for diversity and biogeographical considerations.

The composite photographic plates were elaborated with our own photographs or from several others reliable sources. The abbreviations of the authors of the photographs in the captions of figures 3 through 8 are as follows: AB = Armando Betancourt, AC = Andersson Casano, AP = Alex Popovkin, CB = Carlos Bermúdez, CGE = Carlos García Esquivel; CvdB = Cassio van den Berg, DH = David Hunt, FA = Fredy Archila, GAR = Gustavo A. Romero-González, GC = Germán Carnevali, GCas = Gerardo Castiglione, ITC = Iván Tamayo-Cen, JZ = Javier Zambrano, JH = J. Ethan Householder, JM = José Monzón, LOH = Luis Ocupa Horna, MS = Manfred Speckmaier, PH = Patricia Harding, RL = Ramón López, WC = William Cetzal Ix, YE = Yulieth Echeverría

3. Results.

3.1. Phylogenetic analyses.

We show both the most probable tree resulting from the Bayesian inference analysis and the strict consensus tree resulting from parsimony analyses, although topologies retrieved in both cases are fundamentally the same (Figs. 2 and 3). The presenting of the results and the ensuing discussion are based upon the Bayesian tree. The ILD analysis indicates that the plastid and nuclear matrices are incongruent among them; however, phylogenetic incongruence among the different sources of information is not strongly supported (i.e. ≥ 95 PP). General characteristics of the alignments of each matrix are shown in Table 1. As in the case of Bastos (2014) we decided to concatenate the matrices and perform a supermatrix analysis. She stated (our translation) “while ITS, *rpl32* and *trnD-T* presented better resolution in the individual analyses, it was the combination of the datasets that yielded the topology that best clarifies the evolutionary history of the groups studied. This clearly demonstrates that the individual data partitions exert influence over each other in conforming the combined analysis and not in the same proportions as in the individual analyses. In our perspective we defend the idea that became obvious to us from the beginning: “the combination of certain partitions that may have better resolution in different parts of the resulting trees, eventually yields a reciprocal illumination in the combined data reconstruction that reveals additional information as compared to the individual analyses.” We find this to be the case here.

Encyclia is retrieved as robustly monophyletic and composed of several geographically well-defined clades, particularly those of the Northern Hemisphere that is better represented in our study. As in previous studies (Bastos 2014; Leopardi *et al.*, 2016), *E. bractescens* is recovered as sister to the rest of the genus (PP = 1; BS = 100%). The high elevation, Pacific Megamexican *E. microbulbon* clade and the *E. adenocarpos* clade are recovered as successive sisters to the remaining of the genus (PP = 1; BS = 100% for both relationships).

After the inclusion in the analyses of *Encyclia acapulcensis*, *E. enriquearcilae*, and *E. mariaeugeniae*, none of which had been previously incorporated in any phylogenetic analysis, the *E. adenocarpos* clade was again retrieved as a highly supported monophyletic group (PP = 1; BS = 100%) and sister to a large clade that includes ca. 95% of the species of the genus (Core *Encyclia*). Within the *E. adenocarpos* clade, there is some apparent structure, but it lacks support. *Encyclia trachycarpa*, *E. adenocarpos*, and *E. acapulcensis* form a grade at the base of the clade. The remaining taxa are arranged in two groups that lack support (PP = 0.43). One of these groups is highly supported (PP = 0.99; BS = 80%) and includes *E. enriquearcilae* and *E. papillosa*. The other is not supported (PP = 0.82) and is composed of *E. rodolfoi* and *E. mariaeugeniae* (Fig. 3).

The core of the genus (hereinafter, Core *Encyclia*) is strongly supported as a monophyletic entity (PP = 0.98; BS = 79%) and is composed of three alliances, whose relationships are not resolved dichotomously. All three alliances are composed of several internal species aggregates, with varying (but mostly low) degrees of support, which will be henceforth referred to with names reflecting their support (clades vs. species groups/alliances), their distribution, or the name of the oldest binomial applicable to species included. Two of them are mostly restricted to the Northern Hemisphere whereas the other is fundamentally restricted to the Southern Hemisphere. They will be presented below as featured in the cladogram (Fig. 3).

1. The large, complex, strongly supported (PP = 0.99) Northern Hemisphere clade (NHC), which is composed of three moderately to highly supported aggregates. The *Encyclia diurna* species group is the earliest diverging (PP = 0.51; BS = 62%). This is sister to a clade composed of a group of species restricted to the Greater Antilles (with three species in the Atlantic slopes of Central America), the Caribbean clade (PP = 1; BS = 76%) and a clade restricted to the Pacific slope of Megamexico, hereinafter referred to as the Apteris clade (PP = 1; BS = 74%), because all the

- columns lack stelidia or “column wings” (thus “aptera”). The sister relationship of the Caribbean clade and the Apterata clade is highly supported (PP = 0.98; BS = 72%).
2. A South American aggregation of taxa that lacks support (PP = 0.67; BS = 59%) but is geographically and morphologically coherent and for ease of communication will henceforth be referred to as the Southern Hemisphere Alliance (SHA). The SHA features some internal structure but little support for most of the relationships recovered and will only be discussed here superficially. There are a few moderately to highly supported internal smaller clades that will be briefly discussed below.
 3. Of the two northern alliances, the one with the fewest species in our analyzes is the unsupported but ecologically and morphologically coherent *Encyclia ceratistes* Alliance (PP = 0.22; BS = 60). This alliance ranges from northern South America with species such as true *E. ceratistes* (Rchb.f.) Schltr. and *E. stellata* up to Megaméxico, where many species occur. Most of the species occur in humid, premontane forests.

3.2. Reconstruction of ancestral areas.

For ease of representation and discussion, our reconstruction of ancestral áreas is shown on the nodes of the phylogenetic tree of Figure 3. This can be done because the ultrametric consensus tree obtained in BEAST based upon Bayesian inference, resolves some clades that collapse in the Mr. Bayes tree; however, the necessary clades to address our objectives are solidly supported in all phylogenetic analyzes. We present mainly the ancestral areas relevant to our discussion and to test our hypotheses. The full reconstruction of all ancestral areas is featured in Supplement 1 and it is the output tree of RASP. In Figure 3 the ancestral areas with the highest probability are featured as colored boxes, each color representing a potential ancestral area. The relevant ancestral areas are featured as colored boxes, each color representing a potential ancestral area. These potential ancestral area can be actual, current areas or they can be a combined area involving two or more of our areas and that may have existed in the past. The probability of that being the true ancestral distribution of a particular node is displayed inside the box as a figure which represents the highest reconstructed probability. For further discussion, combined ancestral areas will be featured with acronyms. Thus, (Megaméxico + Central American Itshmus) will be M+CAI whereas (Megaméxico + West Indies) will be M+WI. In Supplement 2 and 3 (the RASP output), probabilities at the nodes are

depicted as a piechart at each node, each slice representing the the probability of a particular, single or combined, area of being the ancestral distribution of that node.

Figure 3 shows that the distribution of the most recent common ancestor (MRCA) of *Encyclia* is reconstructed as Megamexico with a 99% probability. The MRCA of the *E. adenocarpos* clade + Core *Encyclia* (clade A, Fig.3) is also reconstructed as having occurred in Megamexico with a 79% probability. As presented before, Core *Encyclia* (Fig.3) resolves as a trichotomy with its MRCA having occurred in Megaméxico with a 80% probability from where it dispersed to South America.

The MRCA of the *E. ceratistes* Alliance is reconstructed as having occurred in the combined M+CAI area with a 40% probability. The ancestral area for the MRCA of the SHA is reconstructed as South America with a 82% probability, whereas the ancestral area of the MRCA of the Northern Hemisphere Clade is reconstructed as Megamexico with 77% probability. Within the Northern Hemisphere Clade, the ancestral area of the *E. diurna* species group is reconstructed as Northern South America.

The ancestral area of the MRCA of Aptera + Caribbean clade is reconstructed as Megamexico with a 77% probability. The ancestral area of the MRCA of Aptera clade is reconstructed as Megamexico with a 100% probability, whereas the ancestral area of the MRCA Caribbean clade is hypothesized as being the M+CAI combined area with a relatively low probability of 56%. Within the strongly supported yet largely unresolved Caribbean clade, there is a small clade of three species that occur on the Gulf Coast of Megamexico (*E. alata* ranging as far south as Costa Rica and Panama) whose stem group is reconstructed in our analysis as having occurred in Megamexico (56% probability) following a vicariant event.

3.3. *Encyclia* preliminary species list.

The resulting preliminary species list represents our assessment of *Encyclia* diversity and distribution, as well as of the taxa tentatively accepted by us (Table S1). Our listing accounts for 213 *Encyclia* taxa of which 178 are formally proposed species and another 10 will be formally proposed soon as new. Furthermore, there are 25 nothotaxa (some formally described and

others of known parentage yet to be formally proposed). There are additional wild or cultivated *Encyclia* morphotypes known to the authors of which we have no material or reliable data to properly assess their status and have thus not been included in the species list. Figures 4–8 feature a sample of the floral diversity of *Encyclia*. There are species from all major areas and clades. Species are in alphabetical order for ease of finding and many of the photographs are cited in the text. Typification and taxonomic issues are beyond the scope of this contribution and will be the subject of a formal checklist that is currently being prepared (Tamayo-Cen *et al.*, in prep)

Table 3 features the number of taxa in each of the major biogeographical areas previously defined here. The total number of taxa reported in the Table S1 is larger than the figure for known species because a few species (e.g., *Encyclia chloroleuca*, *E. cordigera*, *E. stellata*, etc.) are shared between two or more of these broad biogeographical regions. The northern hemisphere concentrates more than half of the species of the genus with 167 taxa, whereas there are 54 in the southern hemisphere. The most species-rich biogeographical areas are Megamexico (61 taxa), the Antilles (57 taxa), and Eastern South America (35 taxa). There are fewer known species in Northern South America (27 taxa), Amazon Basin (18 taxa), Andes (14 taxa), and the Central America Isthmus (13 taxa).

4. Discussion

4.1. Phylogeny of *Encyclia*

We present the most comprehensive *Encyclia* phylogeny to date, including 106 species accounting for approximately 60% of the taxa and featuring the broadest and more geographically representative sampling of the genus when compared to previous studies (e.g., 70–80 species in Bastos, 2014 with emphasis in Brazil; ca. 60 species in Leopardi *et al.*, 2016 who focused on the Northern Hemisphere; Tamayo-Cen *et al.*, 2020 with a broad sampling). This study includes all the currently known species of the *Encyclia adenocarpos* clade upon addition of three recently described species, including the one here proposed as new. In the analyses presented herein, the combination of all the molecular information allowed us to recover topologies with both morphological and geographical congruence, although not always with high support, a fact that is most likely due to paucity of data and plastid and nuclear

topological incongruence. Similar results have been recently obtained in studies of *Encyclia* (e.g., Higgins *et al.*, 2003; Higgins, 2005; Bastos, 2014; Leopardi *et al.*, 2016; Tamayo-Cen *et al.*, 2020), other Laeliinae (e.g., van den Berg *et al.*, 2009; Cardoso-Gustavson *et al.*, 2018), orchids in other subtribes (e.g., Carnevali *et al.*, 2013; Batista *et al.*, 2014), and totally unrelated plant groups (e.g., Ramírez-Morillo *et al.*, 2018; Calonje *et al.*, 2019; Pelsner *et al.*, 2019). For the purposes of the ensuing discussion, we have adopted the chronology derived from the analysis (with secondary calibrations) of Leopardi *et al.*, (2016).

Several larger clades, particularly toward the spine of the tree, have poor support or lack it altogether. Thus, we must be cautious at this time regarding their true internal structure and relative position and we have thus refrained from effecting any nomenclatural proposals. For the purpose of this study, we have selected several clades or species aggregates for discussion, regardless of their support because they show morphological and biogeographical coherence and most likely constitute true lineages. Figure 9 features images of species representative of the several species groups or clades discussed below. Below, we will use a few informal names to refer to such aggregations or clades. Most of them have been also identified in previous phylogenies of the genus with approximately similar internal structure and similar or different relative positions (and the same or equivalent names) (Bastos, 2014; Leopardi *et al.*, 2016; Tamayo-Cen *et al.*, 2020).

As in previous analyses, there is strong support for the hypothesis that *Encyclia bractescens* was the first member of the genus to diverge and is thus retrieved as sister to all other *Encyclia* clades. It is particularly noteworthy that this species is vegetatively like *Oestlundia* (the former *Encyclia* subgenus *Leptophyllum*) in its small vegetative size, narrow leaves and perianth segments. Although *O. luteorosea* (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins goes as far south as Peru, the genus is otherwise restricted to Mesoamerica, like most of the smaller genera of the *Encyclia* clade other than *Encyclia* itself and *Prosthechea* (Leopardi *et al.*, 2012). The two largest genera of the clade, *Encyclia* and *Prosthechea*, also had major diversifications in Mexico, including the earliest divergent lineages, pointing to a Mesoamerican origin of the clade and posterior colonizations of other areas, particularly the Antilles and South America. *Encyclia bractescens* occurs only in Mesoamerica. The reconstruction of ancestral areas strongly suggests that the stem group and the earliest diverging lineages of *Encyclia* originated in Mesoamerica and these most likely originated in the middle Miocene, circa 12.43 mya (Leopardi *et al.*, 2016), at a time when high temperatures and more humid conditions than in the

present (Lunt *et al.*, 2008) must have favored the diversification of mesic clades such as *Prosthechea* and other members of the *Encyclia* lineage.

The next lineage to diverge is the *Encyclia microbulbon* clade, whose stem group must have arisen in Megamexico according to our reconstruction of ancestral areas during the mid Miocene, 9–10 mya ago. Its crown group apparently diverged about 3.9 mya, during the Pliocene when Earth's temperatures were beginning to cool down, favoring the expansion of dry forests. This clade was described by Leopardi *et al.* (2016) and is represented in our study by *E. microbulbon* (Hook.) Schltr., *E. ovulum* (Lindl.) Schltr., *E. adenocaula* (Lex.) Schltr., and *E. kennedyi* (Fowlie & Withner) Hágsater. We have been unable to obtain sequences of *E. guadalupae* R. González & Alvarado. All of these species occur in the mountains of western Mexico, from Sinaloa south into Oaxaca, always in wet, cool montane forests. The extremely rare and poorly known *E. lorata* Dressler & G.E. Pollard probably belongs in this group judging from overall morphology, geography, and ecological preferences, but no material has been available for DNA extraction and analysis. We had problems in obtaining clean sequences of *E. tuerckheimii* Schltr. and decided against including it in the analyses. However, as in the case of *E. lorata*, we hypothesize it belongs in the *E. microbulbon* clade based upon overall morphology, geography, and ecological preferences. In one of our previous studies (Leopardi *et al.*, 2016), this species was retrieved as a member of a South American clade in the ITS analysis reconstruction and as sister to a (*E. adenocarpos* “complex” + *E. microbulbon* “complex”) clade in the plastid analysis. Clearly, more work is required to understand the relationships of this unusual species. Members of the *Encyclia microbulbon* clade share with the *E. adenocarpos* clade the narrow leaves and the verruculose ovary but occur at a lower elevation zone. Based upon ITS sequences, Leopardi *et al.*, (2016) proposed that the *E. adenocarpos* clade was sister to the Apteris clade (as the *E. meliosma* complex), a result that is geographically broadly congruent but lacks statistical, morphological, or ecological support. In the plastid analysis of that study, the *Encyclia adenocarpos* clade was retrieved as sister to a (*E. microbulbon* Clade + *E. tuerckheimii*), a result much more congruent with our analysis.

The *Encyclia ceratistes* Alliance is composed mostly of species from humid to montane environments, ranging from Chiapas in Mexico through the mountains of the Central American Isthmus into the three cordilleras of the Andes in Colombia and Venezuela and the Cordillera de la Costa in northern Venezuela. The stem of this Alliance diverged approximately 5.15 mya ago, during the late Miocene whereas its crown group diverged ca, 3.32 mya ago, during the

Pliocene (Leopardi *et al.*, 2016). According to our reconstruction of ancestral areas, its MRCA occurred in the composite M+CAI area, where most of the species currently occur, although quite a few others inhabit northern South America. In this species group, the ovaries are verruculose, the columns are provided with short to well-developed stelidia (rarely apparently lacking or small and inconspicuous as in *E. stellata*), and in several species the main body of the column is arching upwards, in a 20–40° angle to the ovary (Fig. 9). This Alliance is particularly well-represented from Panama to Chiapas and Veracruz in Mexico and includes such species as *E. ceratistes*, *E. stellata*, and *E. dickinsoniana* (Withner) Hamer. There are a few, distinctive species complexes included here. One is composed of 2-3 closely related taxa that are fundamentally centered in the Central Valley of Costa Rica, related to *E. mooreana* Pupulin (see Pupulin, 2005, 2006). Another is made up of three species from the Chiapas Highlands and the Sierra de los Chuchumatanes in Guatemala characterized by large flowers with verruculose labella, centered around *E. ambigua* (Lindl.) Schltr. (Carnevali *et al.*, 2018b).

The NHC is distributed in Megamexico, the Antilles (basically Cuba and the Bahamas) and then south into northern South America, particularly along the Caribbean coast and the western slopes of the Andes. It is thus almost restricted to the Antillean Subregion, the Mesoamerican Dominion, and the Pacific Dominion of Morrone (2014). There are a few taxa scattered elsewhere, particularly in the Boreal Brazilian Dominion such as *E. granitica*. There are no obvious morphological features holding together the three constituent species groups, but they are internally coherent morphologically and geographically.

The *Encyclia diurna* species group is composed in our analysis of 11 species that are mostly restricted to northern South America. Except for the morphologically aberrant *Encyclia cordigera* all have columns with well-developed stelidia (Fig. 9). Its ancestral area is reconstructed in our analysis as South America with a probability of 74% whereas in the Leopardi *et al.* (2016) chronogram the stem node of this aggregate (not named there) is dated approximately 4.17 mya ago during the early Pliocene whereas its crown node existed also in South America 2.54 mya ago.

A well-supported clade inside it (PP = 0.96; BS = 75%), is composed of the species pair (PP = 1; BS = 90%) *E. chloroleuca*–*E. bohnkiana* V.P. Castro & Campacci, the first ranging from Megamexico into the Amazon Basin, the second restricted to NE Brazil, both featuring green flowers and a smooth ovary (Fig. 9); the remaining species pair is composed of the morphologically dissimilar *E. diurna* (Jacq.) Schltr. and *E. cordigera*, the first with verruculose

ovary and stelidia-bearing column, the second with a smooth ovary and stelidia-less column and strikingly different flowers. Another highly supported (PP= 0.99; BS = 70%) species pair is that conformed by the Guianese and northern Amazonian species *E. ivonae* Carnevali & G.A. Romero and *E. granitica*. This group roughly corresponds with the Northern South America (“Norte da America do Sul”) Clade of Bastos (2014) and to the South America 2 clade of Leopardi *et al.* (2016).

The Caribbean clade consists of many species and several natural hybrids (57 taxa according to our estimates), mostly restricted to Cuba and the Bahamas. Its ancestral area is reconstructed as the M+CAI combined area with a relatively low probability of 56%. This clade is sister to the western Megamexican Apteris clade. The reconstruction of ancestral areas suggests that the ancestor of both clades occurred in Megamexico from whence it split in two lineages approximately 6.1 mya, one of which dispersed to the West Indies approximately 3.43 mya during the mid Pliocene. It does not feature much internal resolution, but several clades or species groups are identified. One of them, henceforth the Mainland Subclade (PP = 1; BS = 80%, recovered in the parsimony analysis as sister to the rest of the clade) includes three species from the Atlantic watershed of Megamexico, one ranging into Costa Rica and Panama. The distribution of the ancestor of the crown group is reconstructed as the M+WI composite area and most likely occurred approximately 3.43 mya ago where it arrived through a vicariant event at a time when the ancestral composite area was fragmented as sea levels rose during an interglacial warming. The species of this clade are *Encyclia alata*, *E. guatemalensis* (Klotzsch) Schltr., and *E. parviflora* (Regel) Schltr. The island taxa comprise more than 50 species (at least 23 in Cuba only, Vale *et al.* 2014) with several natural hybrids recorded. Representative species are *E. plicata* (Lindl.) Britton & Millsp., *E. phoenicea* (Lindl.) Neum., and *E. altissima*. The three mainland species and most of the island species feature rugulose ovaries and well-developed column stelidia (Fig. 9). Furthermore, most of the species are low-elevation taxa, mainly from xeric or coastal habitats. Several are lithophytic or subterrestrial, often on coastal dune associations and several have relatively large, showy flowers. A group of species related to *Encyclia altissima* and represented in the study only by *E. inaguensis* are mostly subterrestrials in coastal dunes and feature elongated, narrowly conical or fusiform pseudobulbs, unlike other encyclias, as well as smooth ovaries and are likely to conform a clade when further data are incorporated in the analyzes.

The Apteris clade had also been recovered in previous studies (Leopardi *et al.*, 2016; Tamayo-Cen *et al.*, 2020) and it is the only natural aggregation in the genus entirely composed of species characterized by a column lacking stelidia and a smooth ovary (Fig. 9). Leaves in the Apteris clade are coriaceous and relatively broad and oblong or oblong elliptic. In our analysis, its ancestral area is reconstructed as Megamexico and, as discussed by Leopardi *et al.*, (2016), it must have diversified during the cool, dry periods of the late Pliocene-late Pleistocene when the dry forests expanded in Megamexico and associated with the complex orography, opened opportunities for allopatric speciation. As retrieved in our analysis, it comprises about 20–22 species endemic to the Pacific watershed of Megamexico, ranging from Nicaragua northwards into Nayarit in Mexico, with solely *E. candollei* (Lindl.) Schltr. distributed on the Atlantic watershed in Veracruz, Hidalgo, Puebla, Chiapas, and Oaxaca. Most of the species occur as epiphytes or lithophytes in humid forests at (50–)300–1700(–2400 m). This species-rich clade includes the *E. meliosma* (Rchb.f.) Schltr., *E. candollei*, *E. diota* (Lindl.) Schltr., and *E. hanburyi* alliances of Leopardi *et al.* (2016), although several of these species-complexes are not recovered here as monophyletic. The Apteris clade is sister to the highly supported (PP= 0.99; BS = 76%) Caribbean clade from the Antilles and the Atlantic watershed of Megamexico. *Encyclia nematocaulon* is recovered in our analyses as sister to the Apteris clade but is extremely different in vegetative and floral characters, as well as in its geography; thus, we have chosen to leave it out of our circumscription of the clade.

In our analysis, the SHA has little internal resolution, but several species groups are consistently recovered in our analyzes. Despite the low supports, we have chosen to discuss several of these species aggregations, because they show high degree of morphological and geographical coherence and are likely to be supported in further analyzes. These species aggregations are henceforth called Brazil I (which is highly supported and thus constitutes a true clade), Brazil II, Brazil III, and the Andean Clade. The SHA includes species from several biogeographical areas from the western slopes of the Andes (the highly supported *Encyclia aspera* (Lindl.) Schltr. + *E. microtos* (Rchb. f.) Hoehne clade), the eastern slopes of the same mountain range (e.g., *E. rhizomatosa* and *E. pflanzii* Schltr.), and many areas of the Brazilian Shield into SE Brazil. The ancestral area of the SHA is not reconstructed in our analysis with any certainty, but the ancestral areas of the internal aggregates, those of the stem and crown groups of the Brazil I clade, the Brazil II, and Brazil III species groups are reconstructed as

Eastern South America with high support in all cases, whereas the ancestral area of the Andes clade is reconstructed as the Andes with 100% probability.

The Brazil III species group roughly corresponds to the “*Encyclia osmantha* aliança” of Bastos (2014) and is composed of 18 species in our study. These are taxa that occur mostly on the Brazilian Shield, mainly in Cerrado or in the Mata Atlantica as epiphytes and as lithophytes in campos rupestres, more rarely in Amazonian rainforests. Plants are extremely variable (Fig. 10), but many have relatively broad leaves (>15 mm), column with stelidia, and verruculose ovaries. Two species that occur mainly in the periphery of the Brazilian Shield, *E. linearifolioides* (Kraenzl.) Hoehne (Bolivia, Paraguay, and several areas of southern Brazil) and *E. conchaechila* (Barb. Rodr.) Porto & Brade (northern Amazonian Basin) are anomalous in having columns devoid of stelidia (or these poorly developed) and narrow leaves, as well as a black, deeply bilobed anther. Surprisingly, *E. leucantha* Schltr. from the Llanos region of Venezuela and Colombia is apparently not related albeit featuring morphologically similar flowers, probably the result of convergence. It is retrieved in our study in the Brazil I clade. The Brazil II species group is also composed mostly of Brazilian taxa, with some species extending their distributions beyond the Brazilian borders into the Andean foothills, mostly in Bolivia and Peru. It includes the “*Encyclia andrichii* aliança” of Bastos (2014), characterized by a thick, 3-partite callus. Plants are variable, but the members of the “*Encyclia andrichii* aliança” have smaller plants with narrow leaves. Ovaries are warty (excepting *E. seidelii* Pabst) and columns have well-developed stelidia (excepting *E. cyperifolia*). The Brazil I clade is represented in our study by eight species distributed along the southern section of the Mata Atlantica and the Andean foothills from Peru to Venezuela. Plants are epiphytic, have mostly narrow leaves and verruculose ovaries (excepting *E. bracteata*), and the columns display conspicuous stelidia.

The highly supported (PP = 1; BS = 100%) Andean clade is represented in our study by two species (*E. aspera* (Lindl.) Schltr. and *E. microtos*). We hypothesize that *E. angustiloba* Schltr. and *E. parkeri* Reina-Rodr. & Leopardi, all from the Western slopes of the Andes in Colombia, Ecuador, and Peru and whose morphology is concordant, will prove to belong in this clade [Tamayo-Cen and Carnevali, no published] but there was not material available to us for DNA studies. *Encyclia betancourtiana* Carnevali & Ramírez, retrieved in our analyses (but poorly supported) as sister to the Brazil I + Brazil II species groups, was expected to fall into this clade of Andean taxa.

4.2. Phylogeny and Biogeography of the *Encyclia adenocarpos* complex

Recently, we published a comprehensive revision of the *Encyclia adenocarpos* complex (Carnevali *et al.*, 2018a), accounting for six species, two of which (*E. enriquearcilae* and *E. acapulcensis*) were new at the time. This new phylogenetic study includes all currently known species of the *Encyclia adenocarpos* clade, among them the new species proposed herein. In this multilocus phylogenetic study, the *Encyclia adenocarpos* clade is recovered as monophyletic and strongly supported (PP = 1; BS = 100%) as sister to a large clade containing ca. 90% of the species of the genus. The biogeographic analysis herein performed reconstructs the ancestral area of this clade as Megamexico with a 0.99 probability and its historical biogeography includes an event of dispersion of *E. papillosa* from Megaméxico to the Antilles, an event that is most likely very recent. The divergence of this group is very recent, having occurred during the early Pleistocene, 1.5–2 mya ago, during the climatic changes associated with the glaciations, when the planet was much drier and the dry forests expanded, opening new habitats and opportunities for speciation for the members of the clade (Leopardi *et al.*, 2016; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018).

The new entity herein proposed, *Encyclia mariaeugeniae*, fills a distributional gap in the *E. adenocarpos* clade. The evidence at hand suggests again that the clade is made up of a series of closely related, fundamentally allopatric species aligned along the Pacific coast of Megamexico. The clade reaches its highest diversity in areas of coastal Oaxaca and Guerrero, where five of the seven species occur (*E. rodolfoi*, *E. enriquearcilae*, *E. mariaeugeniae*, *E. acapulcensis*, and *E. adenocarpos*).

In our analysis, the *Encyclia adenocarpos* clade breaks up into several species clusters that mostly lack support. Two apparent relationships are noteworthy. The three northernmost species are retrieved as a basal grade, suggesting a northern origin. These are *E. trachycarpa*, *E. adenocarpos*, and *E. acapulcensis* (Carnevali *et al.* 2018a). The southern species of the complex fall into two highly to moderately supported species pairs. Two species that feature a bright yellow column and a white labellum, *Encyclia papillosa* and *E. enriquearcilae* are highly supported (PP = 99; BS = 80%) as sister taxa. Then, *E. rodolfoi* and *E. mariaeugeniae*, both with yellow, purple streaked labella, are in a poorly supported relationship (PP = 0.82). Both occur in the general area of the Tehuantepec Isthmus in dry forests.

Because *Encyclia* is a genus of relatively recent divergence (Bastos, 2014; Leopardi *et al.*, 2016), there is not much sequence divergence in the loci conventionally used for phylogenetic inferences (Naciri and Linder 2015). More powerful methods of massive sequencing such as Genotyping-by-sequencing data (GBS), have recently been used to resolve phylogenetic relationships in species complexes of recent cladogenesis, which typically lack molecular and/or morphological characters to reconstruct their history and are thus difficult to resolve phylogenetically (Pérez-Escobar *et al.*, 2020). These methods should help resolve the relationships within the *E. adenocarpos* complex and other species complexes (e.g., the *Aptera* clade). Also, structural characters, which remain to be thoroughly explored such as leaf, stem, and flower anatomy, as well as pollinia structure, could help clarify the internal relationships of the genus.

4.3. *Encyclia* diversity, biogeography, and broad evolutionary patterns

Our analyses are largely congruent with those of Bastos (2014), Leopardi *et al.* (2016), and Tamayo-Cen *et al.* (2020) in the number and composition of the clades and species groups identified, reflecting the fact that most of the sequences employed in our analyses were drawn from those earlier studies, although the relative positions of some of the clades and species groups may vary somewhat. However, it also indicates that lineages of the genus are mostly geographically restricted, a pattern that is starting to emerge repeatedly in several plant clades and that is evident in several recent phylogenetic studies in *Encyclia* and other plants (Leopardi *et al.* 2016; Pérez-Escobar *et al.* 2017b, Pessoa *et al.* 2018, in orchids; Ramírez-Morillo *et al.* 2018 in bromeliads; Calonje *et al.* 2019 in *Zamia* L.; Pelser *et al.* 2019 in *Rafflesia* R.Br.). The high variability in habits, floral, and vegetative structures found within these geographically restricted clades of *Encyclia* strongly support the notion that the genus colonized novel areas, and upon establishment, underwent adaptive radiations that allowed them to occupy a variety of altitudinal, substrate and, putatively, pollination niches. Most of the larger clades identified in our analyses are geographically restricted. For example, the Caribbean clade is restricted to our Antilles region and to the Antillean Subregion of Morrone (2014).

Although very little is known about the pollination biology of *Encyclia*, there are a few studies that strongly suggests that differences in color, shape, and size may reflect the use of different pollen vectors (Braga, 1977; Janzen *et al.* 1980; Diaz, 2001; Sauleda, 2016; Krahel *et al.*, 2017;

Tamayo-Cen, 2020; see also <https://www.facebook.com/groups/293608830793530/permalink/1853524064801991/>.

Differences in fragrance composition may also play a role in species isolation (Del Mazo and Damon 2006 *versus* Kaiser, 1993; see also Soto Calvo *et al.*, 2017). In all documented cases, the pollinarium was placed on the frons or top of the head of the insect vector.

Krahl *et al.* (2017), working at the Reserva Biológica de Campina, north of Manaus, studied the pollination of *E. mapuerae* (Huber) Brade & Pabst. The species was assumed to deceive its pollinators but was found to produce as reward small but detectable amounts of nectar in the cuniculus. It attracted several species of hymenopterans, but pollination was only successfully performed by a species of Centridini, *Centris varia* Erichson, which appeared to follow the nectar guides provided by the longitudinal, purple-colored nerves of the central lobe of the labellum. The same species had been studied by Braga (1977), who identified the vespid wasp *Stelopolybia cf. pallipes* as a pollinator, suggesting the pollination of *E. mapuerae* is not species-specific. Sauleda (2016) observed the megachilid bee *Megachile mendica* Cresson successfully pollinating *E. tampensis* in Florida, a species of medium-sized flowers, with a variable but always conspicuous purple blotch in the midlobe of the labellum. More recently one of us, Tamayo-Cen (2020), documented the pollination of *E. nematocaulon* near Mérida, Yucatán, Mexico. *Encyclia nematocaulon* has one of the smallest flowers in the genus and it is visited by several small bee species but successfully pollinated by the halictid bee *Augochlora sp.* and the apid bee *Exomalopsis sp.* both of which are of reduced dimensions. We have observed an unidentified species of *Centris* successfully working and effecting pollination on flowers of *E. guatemalensis* under cultivation near its natural habitats in Yucatán, Mexico. The flowers of this species closely resemble in overall size, coloration, and shape those of the unrelated *E. mapuerae*, which is also pollinated by a species of *Centris*. In all documented cases, the pollinarium was placed in the frons or top of the head of the insect vector.

Differences in fragrance composition may also play a role in species isolation. The human olfact can recognize several distinctive fragrances of species in the genus, but we know little of their composition and role, if any, in pollination. Del Mazo and Damon (2006) reported the fragrance of what probably is *E. papillosa* (as *E. adenocarpos*) as hexadecene, E-nerilidol, and phenylformide whereas Kaiser (1993) reported that of an unidentifiable species of *Encyclia* as composed of butyl and benzyl caproate, hydroquinone dimethyl ether and *beta*-ionone, strongly

suggesting that different species produce different fragrances. Soto Calvo *et al.* (2017) documented the pollination of both *E. hircina* and *E. fucata* (Lindl.) Britton & Millsp., which are sympatric in areas of Cuba. The two species are similar and differ little in the morphology of the small flowers, but feature different fragrances, the first emitting an odor of mammals, probably of deer, and attracting the tabanid *Chrysops variegatus* (De Geer). The second species has a sweet fragrance and attracted a bee that could not be captured for determination. The locally sympatric and closely related *E. guatemalensis* and *E. alata* have flowers of approximately the same size (*E. alata* usually somewhat larger) and whereas *E. alata* has a deliciously and powerfully sweet fragrance, *E. guatemalensis* emits no odor detectable by the human nose. Although a few cases of plants intermediate between the two species are known, both largely retain their identities across their extensive area of sympatry.

It has long been thought that *Encyclia* species deceive their pollinators (e.g., van den Berg and Carnevali, 2005). However, there is some recent evidence that some species do offer rewards: *E. mapuerae* contains small amounts of nectar in its cuniculus (Krahl *et al.*, 2017), and most *Encyclia* species we have examined possess a variously developed cuniculum, so it would be reasonable to assume that at least some of them may offer nectar to reward their pollinators.

Most of the clades and species groups identified in these studies include species that are florally distinctive in shapes and colors, suggestive of the use of different pollinators. Furthermore, they are equally variable in their use of substrates (epiphytes, lithophytes, or subterrestrials) and altitudinal ranges (Fig. 10). As an example, the Apteris clade includes species such as *E. rzedowskiana* Soto Arenas that grows almost at sea level in tropical rainforests in southern Oaxaca (Mexico) whereas its close relative, *E. huertae* Soto Arenas grows as high as 2400 m as a lithophyte in drier associations in Michoacán (Mexico). These two species feature a labellum where the lateral lobes are partially fused with the central lobe, web-like; other species of the clade, instead, have lateral lobes that are totally free from the central lobe. Within the same clade, *E. atrorubens* (Rolfe) Schltr. has extremely dark purple, almost black flowers, whereas its relative *E. chiapasensis* Withner & D.G. Hunt has pale green flowers. In the Brazil III clade, the lithophytic or subterrestrial *E. dichroma* (Lindl.) Schltr. and *E. jenischiana* (Rchb.f.) Porto & Brade display entirely purple flowers whereas most of its relatives, mostly epiphytic taxa, have green or yellow perianth segments.

Furthermore, some of these clades and species complexes are composed of vegetatively and florally similar species, differing in minor details of perianth (mostly labellum) structure or coloration, occurring in close parapatry or allopatry, and using different elevational belts; often they are frustratingly difficult to unambiguously refer to a particular species. This pattern strongly suggests of a group of species of recent evolution, still in a state of fluid evolutionary diversification, with some species apparently grading into each other and possibly still exchanging genes occasionally. In Megamexico II, this is evident in the Apteris clade where the limits of members of the *Encyclia meliosma* species complex (*E. meliosma*, *E. spatella* (Rchb.f.) Schltr., *E. huertae*, *E. halbingiana* Hágsater & Soto Arenas, *E. rzedowskiana*, etc.) are tenuous at best along their distribution from Oaxaca to Nayarit along the Pacific slope of Mexico (e.g., Leopardi et al. 2016). The same phenomenon is found in the *E. adenocarpos* and Caribbean clades (e.g., Vale et al. 2014).

According to recent estimates (Leopardi et al., 2016; Tamayo-Cen and Carnevali in process), *Encyclia* diverged from its most recent common ancestor approximately 12 to 7 million years, during the late Tertiary climatic fluctuations (Miocene). During this time, the planet suffered a gradual cooling and consequent drying that enabled the expansion of dry and seasonally dry ecosystems such as those preferred by *Encyclia* and other plant groups, such as *Hoffmannseggella* Schltr. (Gustafsson et al., 2010), *Hechtia* Klotzsch (Ramírez-Morillo et al., 2018), and others. Judging from the distribution of the closest relatives of the genus (the *Prosthechea* clade, formed by *Alamania* Lex., *Amoana* Leopardi & Carnevali, *Euchile* (Dressler & G.E. Pollard) Withner, *Oestlundia* W.E. Higgins, and *Prosthechea* Knowles & Westc.) (Higgins et al., 2003; Tamayo-Cen and Carnevali in process) and of the earliest diverging clades of the genus (*E. bractescens*, the *E. microbulbon* and *E. adenocarpos* clades) we can suggest a Megamexican origin for the genus. This hypothesis is supported by the results of our reconstruction of ancestral areas, which clearly places the distributions of these early nodes of the *Encyclia* + *Prosthechea* clade as all having resided in Megamexico.

Furthermore, a preliminary analysis of molecular clock with the inclusion of more species, as well as additional molecular information (e.g., External Transcribed Spacer, ETS) (Tamayo-Cen and Carnevali in process), suggests that the invasion of South America by the SAC (or the South American species group) must have occurred about 3.3 mya when the Panama isthmus was almost completely closed (Bacon et al., 2015), thus allowing for the expansion of *Encyclia* southward. Later, in Pliocene times, at least a second wave of *Encyclia* taxa of the Northern

Hemisphere Clade invaded northern South America, where some members of the *E. ceratistes* Alliance such as *E. ceratistes* and *E. stellata* are found. This is in accordance with our findings where the ancestral area of the *E. ceratistes* Alliance is reconstructed as a combined Megamexico-CAI area.

From the composition and distribution of the clades and species groups identified in this analysis and from the results of our reconstruction of ancestral areas, it becomes likely that most biogeographical areas where encyclias grow were colonized by the genus just once or only a few times. For example, the Antilles (our West Indies Biogeographical area) has 57 *Encyclia* taxa of which apparently all but five belong to the Caribbean clade. Of these, *E. papillosa* is a member of the western Megamexican *E. adenocarpos* clade. Another, *E. nematocaulon*, is in its own Megamexican clade. Others, such as *E. monticola* (Fawc. & Rendle) Acuña appears to be a member of the *E. gravigda* (Lindl.) Schltr. group of species in the *E. ceratistes* Alliance, whereas *E. isochila* (Rchb. f.) Dod is the oldest name in a group of taxa of uncertain affinities and taxonomic composition (none has been available for molecular analyses) but that could belong to the Caribbean clade (or even have South American relationships). *Encyclia monticola* and *E. isochila* need to be included in our phylogenetic analyses to ascertain whether the Antilles were colonized more than twice. It is noteworthy that the Lesser Antilles are extremely species-poor and east and south of Puerto Rico, the genus appears to be completely absent, only to reappear in Trinidad, where only *Encyclia* of South American affinities occur (e.g. *E. cordigera*, *E. chloroleuca*, *E. guianensis* Carnevali & G.A. Romero).

Encyclia nematocaulon is consistently retrieved as sister to the Aptera clade and appears to be yet another event of long-range dispersal, most likely from the Yucatan peninsula to Cuba, from where it was first described and where it has recently been rediscovered (Soto Calvo *et al.*, 2020). In fact, Cuban plants of *E. nematocaulon* are morphologically similar to populations of the species from the dry northern area of the Yucatan peninsula, with larger flowers, and large, pure white labellum with conspicuously raised nerves. The Bahamian *E. withneri* has never been available for DNA sequencing and judging from floral and vegetative morphology, appears to belong to the *E. adenocarpos* clade or to the Mainland Subclade of the Caribbean clade, next to *E. guatemalensis*, with whom it may even be conspecific. Considering how close Cuba is from mainland Mexico (approximately 200 km from extreme NE Yucatan peninsula to the tip of western Cuba), it is surprising how few species in common there are between these areas, with only two extant *Encyclia* species shared (*E. papillosa* and *E. nematocaulon*) and evidence for

probably 1–2 additional events of long range distance, which are rare but are documented to occur with frequency enough to act as a driving force in the diversification of the Orchidaceae (Givnish *et al.*, 2015). Our biogeographical analysis identifies a dispersal event for *E. papillosa* as the explanation for its arrival to both the Yucatán Península and western Cuba. Along with the inclusion of some of these missing taxa in the phylogenetic and biogeographic analyses, a more rigorous reconstruction of ancestral areas with much more finely split areas, at least in the northern hemisphere, is required to discern how many vicariant/dispersal events are necessary to explain the current distribution of the West Indian *Encyclia* taxa. However, available chronograms indicate that most of these events and the explosive diversification of the genus in the northern West Indies must have happened starting in the late Pliocene through the late Pleistocene. The large number of nothotaxa within the Caribbean clade also suggest recent divergence.

Encyclia bractescens, sister to all remaining encyclias is restricted to the Atlantic drainage of Megamexico. The same holds true of western Megamexico (provinces 1, 3, 4, 13 of Morrone) where all the members of the *E. microbulbon* complex, and all species of the *E. adenocarpus* clade (excepting the single Yucatecan and Cuban populations of *E. papillosa*) are restricted.

Biogeographically, the most complex areas for *Encyclia* are the Central American Isthmus, the Northern South American region, and the northern section of the Andes Region, where several *Encyclia* biotas and clades meet. It is noteworthy that the few encyclias of the Pacific coast of Colombia and Ecuador (e.g. *E. aspera* and *E. angustiloba*), belong to South American and not Megamexican or Central America clades. The complex paleotectonic history of northern South America, the Central American Isthmus, and the Chocoan area are the most likely explanation for these mixed *Encyclia* biotas (e.g., Pérez-Escobar *et al.* 2019). This has been equally documented for plant groups such as the aroid *Philodendron* Schott (Canal *et al.* 2019), the orchid genus *Cycnoches* Lindl. (Pérez-Escobar *et al.*, 2017b), and others.

5. Taxonomic description

Encyclia mariaeugeniae Tamayo-Cen & Carnevali, **sp. nov.** TYPE: Mexico. Oaxaca: Municipio Santa María Colotepec, 1.6–1.7 km al NNE of Puerto Escondido along the road to Loma Bonita, approx. 15°52'50.10"N, 97°2'50.40"W, 100–110 m (*l. Tamayo-Cen & M.E. Cen Alonzo 132* (holotype: CICY+ spirits; isotypes: AMES + spirits; AMO+ spirits). (Figs. 11 and 12).

Diagnosis. An *Encyclia* species closely related to *E. enriquearcae* but with inflorescences proportionally shorter and denser with the branches of the inflorescences in *E. mariaeugeniae* 3.5–5 cm apart (vs. more than 8 cm apart in *E. enriquearcae*) and flowers 1.5–2 cm apart (vs. 4–10 cm), the flowers smaller with the central lobe elliptic (vs. subquadrate to suborbicular), narrower (4–8 mm vs. 8.1–11 mm), the lateral lobes proportionally longer, narrower, tepals copper colored (vs. pale green to yellow-green). Also, the column has distinct warts on the adaxial face at its proximal section and is colored dull yellow to white (vs. smooth on the abaxial side and bright yellow in *E. enriquearcae*) and the anther has a dark purple spot at the apex (vs. concolorous in *E. enriquearcae*).

External morphology. Epiphytic herbs, 50–91 cm with inflorescences. Rhizome short, tough, woody. Roots 1–2 mm thick, white. Pseudobulbs 5.5–7.4(–8.2) × 2.4–3.5 cm, densely aggregate, ovoid to subglobose, provided with (1-)2-3 apical leaves, dark green usually with a dull purple tinge, when young wrapped by membranous, papyraceous, non-persistent sheaths, which are eventually deciduous. Leaves (17-)24–45 × 0.8–1.1–1.8(–2.1) cm, coriaceous, oblong-linear, acute, straight or slightly falcate, dark green, often with a dull, faint purple tinge. Inflorescences 37–72 cm, terminal, from the mature pseudobulb, suberect to somewhat arching, paniculate, with 3–5(–8) lateral branches of 7.3–16.5 cm and separated from each other by 3.2–5 cm, each bearing (3-)4–6(–8) flowers for a total of 15–40 flowers per inflorescence; flowers 1.5–2 cm apart on the rachis; peduncle and rachis verrucose; peduncle bracts 2.5–5 mm long, conspicuous, triangular, acute, decreasing in size progressively towards the apex; floral bracts 1.1–1.3 mm long, similar to the bracts of the peduncle but inconspicuous. Flowers (2.0-)2.3–2.7 cm across the spread tips of the petals, (2.2-)2.5–2.9 cm across the dorsal sepal tip and the labellar apex, resupinate, not widely spreading, fragrance probably not detectable by the human nose, very faint in any case. Sepals and petals greenish yellow at the very base, medially and distally yellow-brown, orange-brown, red brown, to dark brown, or totally dull pale to dark brown, darker at the tips, with approx. five reddish nerves that converge at the apex. Labellum on the periphery yellow-greenish or dull yellow-orange background color; the central section (callus and central lobe) paler, often with 1 or 3 longitudinal purple nerves not reaching the apex; lateral lobes with red wine or orange-purplish nerves (variable in number and form) that are truncated at approx. half its length, the central lobe with 4–8 nerves that arise from the callus and end at 1/4 of its length; callus with multiple red wine nerves on almost all of its surface except at its the base. Column at the dorsum greenish proximally and the rest white with red wine nerves or

blotches; the ventral face greenish proximally, the rest mostly pale yellow to white; the edges of stelidia red wine and the rest dull yellow; the periphery of the stigmatic cavity bordered with a red-wine band of lines and stains; anther white with a red blotch distally; pollinia bright yellow. Ovary with pedicel (10–)14–17(–19) mm long, the ovary cylindrical and verruculose. Dorsal sepal (13–)15–16 (–17) × (3–)4–5(–7) mm, oblanceolate to elliptical-oblanceolate, obtuse or subacute, slightly concave. Lateral sepals (9–)12–16(–18) × (3.5–)4–5(–6) mm, open, oblanceolate to elliptical-oblanceolate, slightly oblique and concave, obtuse to subacute. Petals (9–)12–15(–18) × (2–)3–4(–5) mm, oblanceolate to linear-spatulate, rounded to subacute, partially porrect, often somewhat falcate. Lip (9–)12–1.4(–15) mm × (4–)5–8(–9) mm wide (across the tips of the extended lateral lobes), the basal 1/5–1/4 fused to the column, 3-lobed: laterals 4–5.6 × 1–1.4 mm, free, linear-oblong, oblique and slightly erect, central lobe 9–10.5 × (4–)5–6(–8) mm, elliptic to sub-rectangular, subacute to rounded, sub-truncate, or emarginate; the margins coarsely wavy (3-4 “waves” per side), with several nerves or low keels (approx. 10) emerging from the callus and becoming gradually higher toward the apex; callus rhomboid to obovate in general outline, consisting of two main, obliquely elliptical plates that arise near the base of the lip (at the point of fusion with the ventral face of the column) and converge into a trifid apex at 1/3 of the length of the central lobe, fovea (shallowly depressed space between the two plates) subtriangular or elliptic. Column (5–)6–8(–9) × (2–)3–3.5(–4.5) mm, becoming thicker toward the apex, neatly and tautly fitting over the margins of the callus, requiring for certain pressure to be applied to dislodge the labellum (the Tupperware® labellum-column morphology) compressed dorsoventrally, proximally with scattered warts on the dorsal face; stelidia (column wings) flat, triangular, straight; stigmatic cavity 2–2.8 × 1.9–2.1 mm, obcordate; anther approx. 1.5–3 × 1–1.5(–2) mm, sub-cordate, with a dark purple spot at the apex; 4 yellow pollinia in two pairs, pollinia obovoid, laterally compressed with granular caudicles of almost the same length of the pollinia. Fruit 5–6 cm long, ellipsoid, verruculose.

Etymology. The species is named after Maria Eugenia Cen, mother of one of the coauthors (ITC), who cultivated and flowered plants of the new species that contributed to the preparation of the description and iconography for this article.

Material additional examined. MEXICO. Oaxaca. Santa María Colotepec: 3.43 km al NE del centro de Puerto Escondido, 2.37 km al SW de Loma Bonita Colotepec, 1.73 km al S de La

Unión Mixtepec, 200 m al NE de Rancho Los Pinos, cercano a Camino a Loma Bonita, aprox. 15°52'50.00"N, 97° 2'50.40"W, aprox. 100–110 m, collected 15 June 2018, flowering in cultivation 30 April 2020, *I. Tamayo-Cen*, *M. E. Cen-Alonzo* 132 (CICY); 3.26 km al NE del centro de Puerto Escondido, 2 km al NE de la Colonia Libertad, 2.38 km al SW de la localidad de Loma Bonita Colotepec, sobre el camino que conduce a la localidad antes mencionada y 260 m al NE del Rancho Los Pinos, aprox. 15°52'52.96"N, 97° 2'53.01"W, aprox. 103 m., collected July 2019, flowering under cultivation June 2020, *I. Tamayo-Cen*, *K. Jiménez*, *T. Embrey C. E. Méndez Luna* 150 (CICY); 3.72 km al NE del centro de Puerto Escondido, 2.24 km al NE de la Colonia Libertad, 2 km al W de Loma Bonita Colotepec, 1.10 km al S de La Unión Mixtepec, sobre el callejón que une el camino a Loma Bonita y La Unión Mixtepec, aprox. 15°53'10.96"N, 97°2'45.00"W, approx. 109 m, collected July 2019, pressed June 2020, *I. Tamayo-Cen*, *K. Jiménez*, *T. Embrey C. E. Méndez Luna* 151 (CICY); 5.2 km al NE del centro de Puerto Escondido, 3.26 km al SE de El Regadío Mixtepec, 455 m al NE del Rancho El Saguaro, 200 m al N del camino a Loma Bonita approx. 15°53'26.0"N, 97°02'05.2"W, approx. 90 m, *I. Tamayo-Cen*, *K. Jiménez*, *T. Embrey C. E. Méndez Luna* 152 (CICY); 5 km al NE del centro de Puerto Escondido, 1.5 km al SE de La Unión Mixtepec, 975 m al NW de Loma Bonita, 328 m al NE del Rancho El Saguaro, 100 m al NE del arroyo El Regadío, aprox. 15°53'19.9"N 97°02'05.0"W, approx. 81m, collected July 2019, flowering under cultivation June 2020, *C. E. Méndez Luna* 6 (CICY). Same locality as the holotype, flowering under cultivation at Mérida, Yucatán, Mexico on 26 April 2020, *G. Carnevali* 8546 (AMES, AMO, CICY).

Remarks. “*Encyclia mariaeugeniae* is one of the most distinctive, readily diagnosable species in the *E. adenocarpos* clade (see protologue above and key below), a group of taxa that is otherwise characterized by exceedingly variable, frustratingly similar, and seemingly intergrading species. *Encyclia mariaeugeniae* is most similar to *E. enriquearcilae*, which shares a relatively similar labellum but if the flower is observed laterally, the lateral lobes can be seen to exceed the column; in *E. enriquearcilae*, the lateral lobes in natural position do not exceed the column in length. Besides, the margins of the central lobe in the new species are coarsely wavy (3–4 “waves” per side), whereas the margins in *E. enriquearcilae* are either flat or more finely wavy (“undulate”). Furthermore, the two species are not retrieved as sister entities in our

best phylogenetic reconstructions. Instead, *E. mariaeugeniae* is consistently identified as sister to *E. rodolfoi*, its southeastward closest relative.

Geographically, the closest species to *E. mariaeugeniae* is, again, *E. enriquearcilae*, although they are totally allopatric. In fact, no other species of the *E. adenocarpos* clade grows nearby. This, and the fact that the only other *Encyclia* species occurring in the Puerto Escondido area (Oaxaca) is the unrelated and morphologically different *E. rzedowskiana*, a member of the *E. meliosma* complex within the *Aptera* clade, rules out the possibility of a hybrid origin for *E. mariaeugeniae*. The existence of several populations of the species, all fairly similar in overall morphology and with relatively low internal populational variation lends more credibility to the hypothesis of this taxon being a true species instead of a nothotaxon. The map herein presented (Fig. 12) shows the distributional gaps between the species of the *E. adenocarpos* complex known to occur at Oaxaca and whose distributions have been validated with reliable records.

Conservation Assessment. EN (Endangered). *Encyclia mariaeugeniae* meets criteria B1a and B2a of the IUCN (2012, 2019). We currently know the species from only five localities, one of them yielding 3 collections (Fig. 12). Its Extent of Occurrence (EOO) is of 31.5 km², whereas its Area of Occupancy (AOC) is of 20.0 km² (with a cell size of 2 km), which renders it an Endangered (EN) species. The species is only known from the vicinities of the beach resort and fishing village of Puerto Escondido, in extreme southern Oaxaca. The habitats are tropical deciduous forests with precipitations of ca. 950 mm, which are mainly concentrated from June through October with a protracted, strong dry season from November to May (<https://es.climate-data.org/americas-del-norte/mexico/oaxaca/puerto-escondido-45495/>). The habitats where the species occurs, distributed only along a narrow, hilly coastal belt, are severely fragmented and disturbed by touristic developments, milpa (“slash and burn”) agriculture, and cattle ranching, particularly along the winding road from Puerto Escondido to San Gabriel Mixtepec (eventually leading to Miahuatlán and from there to Oaxaca City). Here, the coastal plain rises gradually up northwards into the seaward slopes of the Sierra Madre del Sur along a straight line of 8–10 km, where elevations already exceed 600 m. At these elevations, the habitats are mostly more humid (precipitations exceeding 1500 mm at San Gabriel Mixtepec, same source as above) and are most likely unsuitable for the occurrence of the species. *Encyclia mariaeugeniae* has been

collected at elevations of 80–120 m, with an outlier collection near San Pedro Mixtepec at ca. 250 m. All our observations of this species in the field have been in isolated remnants of tropical deciduous forest or in pasturelands where large trees have been left to provide shade for cattle. Also, upon cutting of the forests, local villagers have collected plants of the species and grown them at their houses or donated them to the Jardín Botánico de Puerto Escondido, which preserves 16.7 hectares of fairly undisturbed tropical deciduous forests where *E. mariaeugeniae* is safe at the moment.

The authors have examined a photograph, provided by Dennis Szeszko, of a plant presumably referable to *E. mariaeugeniae*, collected somewhere along the Huatulco-Pluma Hidalgo Road, Oaxaca, about 70 km east of the type populations of the species. Unfortunately, the picture lacks resolution enough to ascertain whether it belongs to this species or to any other member of the complex. However, it is perfectly possible that it may belong to the new species because, between the type locality and the locality of the photograph, lies a long expanse of coastal plain covered by suitable habitats without any obvious ecological or geographical features that might act as barriers to prevent a species from attaining a wider distribution. If this distribution was eventually confirmed, the range of *E. mariaeugeniae* would expand to at least 55–60 km² and would still be assessed as an EN (Endangered taxon).

After the inclusion of *E. mariaeugeniae*, the *E. adenocarpos* complex now consists of seven species. We offer the following key to facilitate their identification (modified from Carnevali *et al.*, 2018a).

- 1a. Petals and sepals narrowly elliptic, sharply acute, concave *in vivo*, dark brown, with narrow, pale green margins; anther white; labellum with triangular oblong, acute lateral lobes; central and lateral lobes dirty white or pale rose with numerous purple, raised veins (giving the overall impression of a purple labellum); plants from coastal Guerrero state, Mexico *E. acapulcensis*
- 1b. Petals and sepals usually narrowly spatulate, obtuse, rounded to subacute, flat or with recurved margins *in vivo*, color variable, usually pale brown, greenish or yellowish, variously tinged in purple or darker brown but never dark brown with pale green margins; anther in several hues of yellow, rarely whitish; labellum with variable lateral lobes, only rarely with triangular oblong, acute lateral lobes; central lobe white to yellow with few dark purple veins

but lateral lobes never white or pale pink with many purple veins; plants from throughout the range of the species complex but never from the central portion of coastal Guerrero, Mexico 2

2a. Widest point of the labellum across the midlobe; lateral lobes very reduced (less than half the width of the midlobe); flowers large, nutant, with pedicellate ovary 22–25 mm long, dorsal sepal 20–25 mm long and labellar midlobe 14–16 mm wide; perianth segments usually not widely spreading; anther bright yellow, sharply contrasting against the apex of the clear white column *E. trachycarpa*

2b. Widest point of the labellum across the spread lateral lobes; lateral lobes usually more conspicuous (usually longer than the width of the midlobe, always longer than half the width of the midlobe); flowers smaller, patent, with pedicellate ovary 14–16 mm long, dorsal sepal 15–20 mm and labellar midlobe 7–11 mm wide; perianth segments usually widely spreading; anther pale yellow to bright yellow, not contrasting sharply against the apex of the dull yellow, purplish-striped, or dirty-white column 3

3a. Lateral lobes of the labellum proportionally large and conspicuous, at least three times longer than wide, obovate, oblong obovate, linear to linear oblong or narrowly triangular; column with scattered warts or not, basally white, very pale yellow or pale green, with apically bright yellow or white with scattered reddish spots; lateral lobes white to pale yellow, with wine red nerves or not; central lobe white to pale yellow, margin concolor or bright yellow; callus obovate, 1.5 times longer than wide, white in the central part and the apex pale yellow, along its entire length scattered nerves of wine red color or not, the yellow color often extending to the margins; turgid pseudobulbs suborbicular at flowering time 4

3b. Lateral lobes proportionally smaller and less conspicuous, at most two times longer than wide, often as long as wide, triangular, acute to obtuse; column dirty white to pale yellow or yellow, concolor, never the apex sharply contrasting in color with column base; anther white to very pale yellow; lateral lobes pale yellow, with or without purple nerving; central lobe color variable, usually same colored as column apex, with or without purple nerving, never with a

contrasting yellow margin; callus elliptic, at least twice as long as broad, entirely white or white with purple veins; turgid pseudobulbs pyriform at flowering time
..... 6

4a. Lateral lobes of the labellum oblong to obovate-oblong, apically rounded to broadly obtuse, relatively broad, 3–4 mm wide at midlength; central lobe concolorous white (pale yellow upon aging), rarely with a yellow margin; plants from the Central Depression of Chiapas southeastern ward to northern Nicaragua, along the Pacific drainage with small, isolated populations in the northern Yucatan peninsula and central Cuba
..... *E. papillosa*

4b. Lateral lobes of the labellum narrowly triangular to narrowly oblong, apically acute, narrow, 1–1.5 mm wide at midlength; central lobe white at the center and yellow to pale yellow at the margins, or sometimes totally yellow; plants from the coastal plain of southwestern Oaxaca and Guerrero, Mexico
..... 5

5a. Lateral lobes of lip without nerves, central lobe of labellum subquadrate to suborbicular, with approx. 5 short but conspicuous wine red color nerves at the base; column with the base without warts; apically yellow color; anther bright yellow, plants from the coastal plain of southwestern Oaxaca and Guerrero, México
..... *E. enriquearcilae*

5b. Lateral lobes of lip with red wine colored nerves, central lobe elliptic to sub-rectangular, with approx. 10 nerves wine red color at the base; column with scattered warts at the base, apically white background color with scattered wine red color spots, anther with a white background and a red wine spot at the distal portion; plants endemic from the coastal plain of southwestern Oaxaca, México
..... *E. mariaeugeniae*

6a. Lateral lobes of the labellum variable but always reduced as compared to other taxa of the complex, 2.0–3.5 mm long, always much shorter than the central lobe, shorter than the callus, less than 1/5 the length of the central lobe, ranging from broadly triangular, acute to oblong, apically rounded, colored as central lobe or pale yellow; central lobe concolorous

white or pale yellow, with or without a few short purple veins, lateral veins pale yellow, lacking colored veins; sepals usually flat in natural position; plants from Guerrero northward up to southern Sonora, particularly common in the Balsas River Basin and in Michoacán, Jalisco, Colima, and Nayarit states, Mexico
.....*E. adenocarpos*

6b. Lateral lobes of the labellum longer, at least 5 mm long and about as long as the central lobe or slightly shorter, at least as long as 3/4 of the length of the callus, as long or slightly shorter than central lobe, triangular or oblong triangular, apically obtuse to acute, intense to medium yellow with fine but conspicuous purple nerving; central lobe yellow with conspicuous purple nerving, often with pale pink suffusion; sepals often somewhat recurved in natural position; plants from the Tehuantepec Isthmus area, where common, into the Central Depression of Chiapas, Mexico, where rare, southward to Nicaragua along the Pacific drainage *E. rodolfoi*

Data availability: The datasets generated and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Table 1 General characteristics of the alignments of each matrix

Matrix	Number of characters	Informative characters	Number of taxa	Incongruence among ITS and chloroplast matrices
ITS	714	117	113	Significantly incongruent
<i>rpl32-trnI</i>	1010	92	116	
<i>trnL-F</i>	1451	41	92	
<i>ycf1</i>	1701	96	70	
<i>rpl32-trnL, trnL-F, ycf1.</i>	4162	229	278	
ITS + <i>rpl32-trnL, trnL-F, ycf1</i>	4876	346	391	

Table 2 Models put to the test for fitting the data. The best model is in bold

Models	LnL	AICc
DEC	-198.1	400.3
DEC+J	-192	390.2
DIVALIKE	-213.1	430.3
DIVALIKE+J	-196.7	399.5
BAYAREALIKE	-247.3	498.6
BAYAREALIKE+J	-195.3	396.8

Table 3 Biogeographical areas included in the checklist and taxa therein. Total at the base of the columns do not necessarily add up to the actual numbers of taxa in each category because several occur in more than one area. Summary: Total taxa 213; 178 species, 25 nothospecies, 10 undescribed taxa. 167 taxa in Northern Hemisphere, 54 species in Southern Hemisphere

Biogeographical regions	Species	Nothospecies	Undescribed taxa	Total taxa
Amazonia	16	0	2	18
Andes	12	2	0	14
Central American Isthmus	11	0	1	13
Megamexico	54	3	4	61
Northern South America	23	1	3	27
Eastern South America	31	5	0	35
Antilles	44	14	0	57
Total	191	25	11	213



Figure 1. Major biogeographical areas for the distribution of *Encyclia*. See section of Materials and Methods for details.

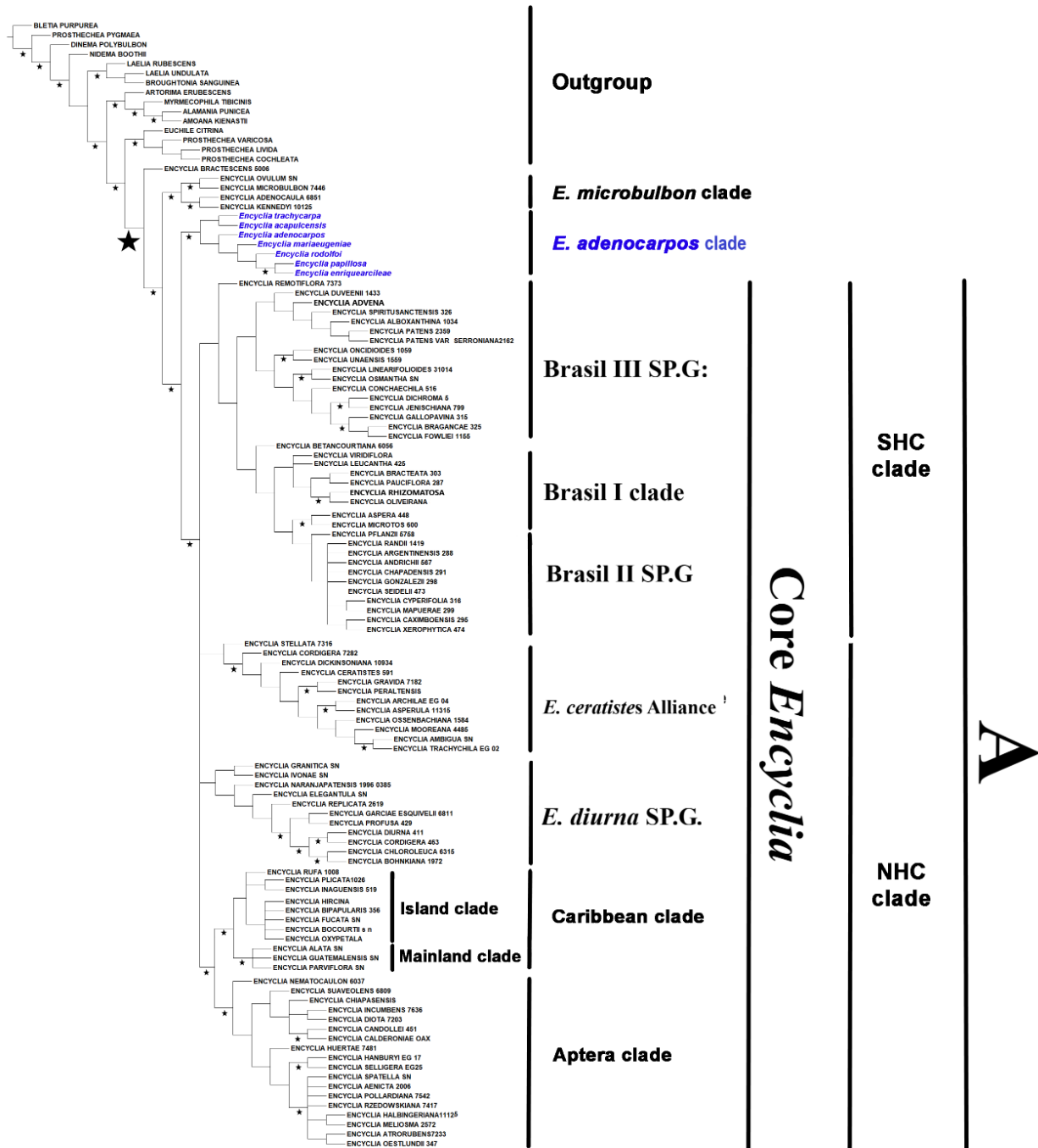
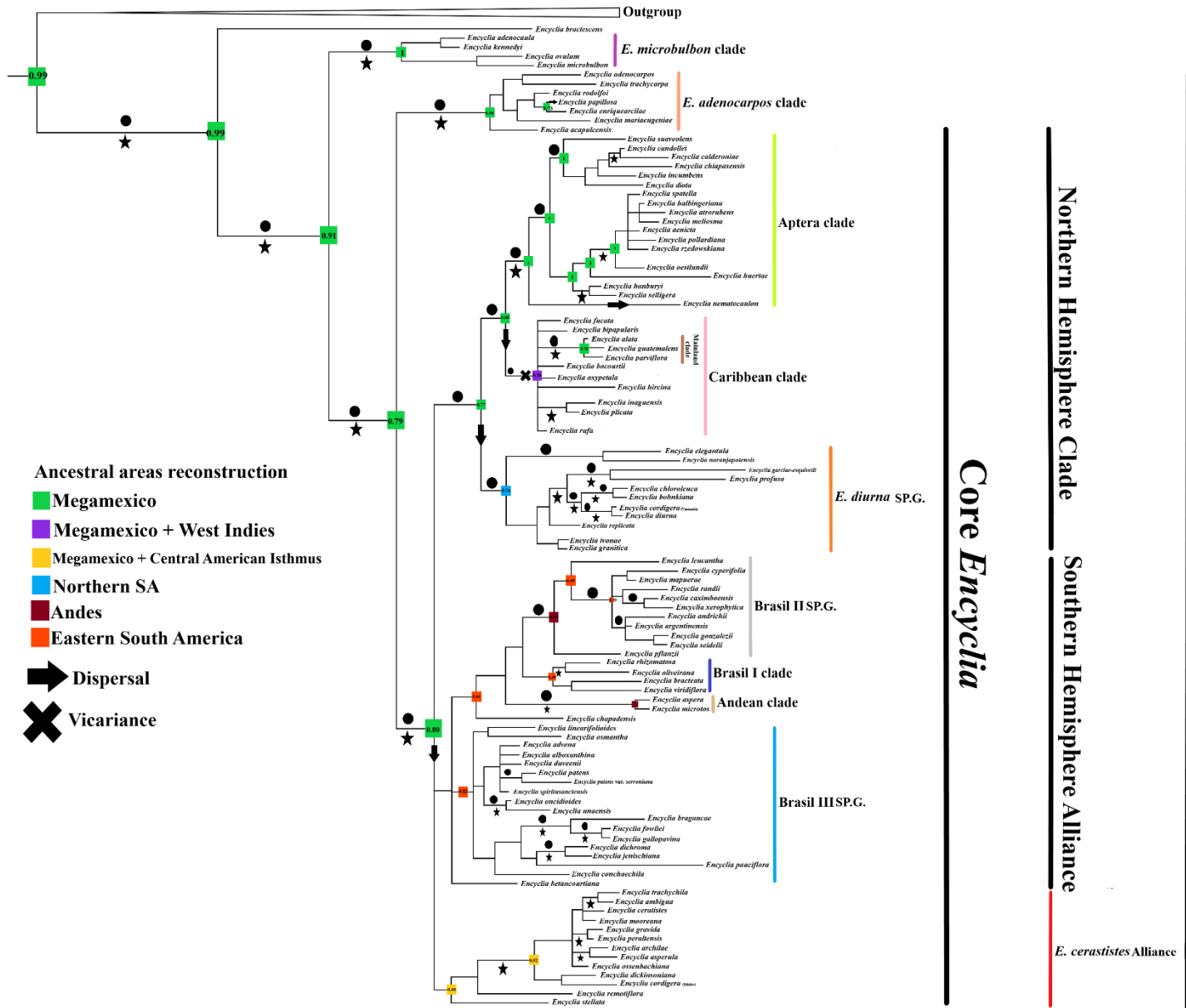


Figure 2. Strict consensus resulting from a Maximum Parsimony Analysis of *Encyclia* using a supermatrix of the regions ITS + *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *ycf1*. Stars above the nodes are bootstrap support > 70%. The large star indicates the basal node of *Encyclia*



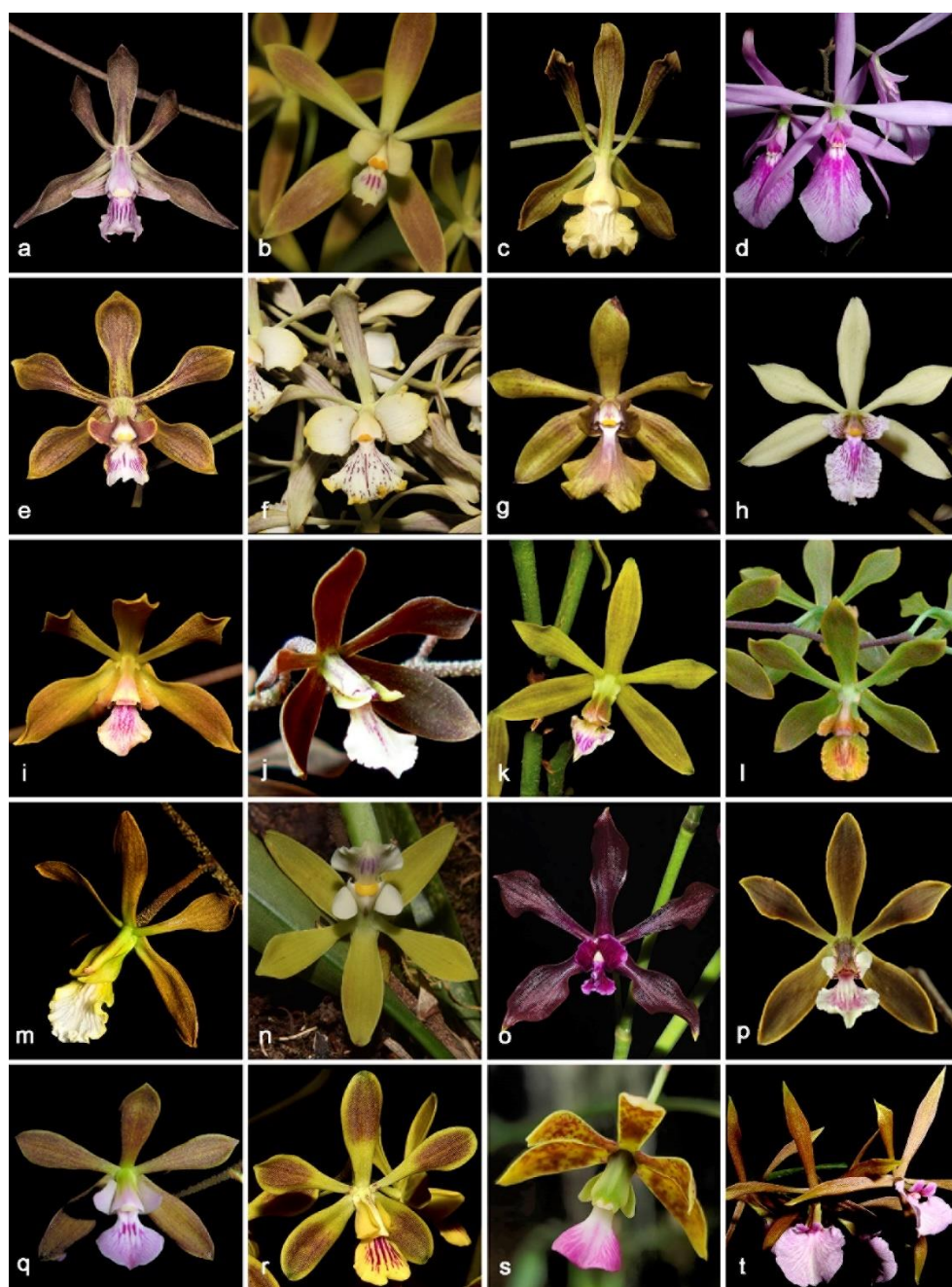


Figure 4. *Encyclia* species. a. *E. acapulcensis* (GAR). b. *E. acutifolia* (MS). c. *E. adenocarpos* (GC). d. *E. adenocaula* (GC). e. *E. aenicta* (GC). f. *E. alata* (WCI). g. *E. altissima* (ITC). h. *E. ambigua* (GC). i. *E. andrichii* (GC). j. *E. angustiloba* (RL). k. *E. archilae* (GC). l. *E. argentinensis* (DH). m. *E. aspera* (JZ). n. *E. asperula* (GC). o. *E. atrorubens* (GC). p. *E. betancourtiana* (FL). q. *E. bipapularis* (GC). r. *E. bocourtii* (GC). s. *E. bracteata* (AC). t. *E. bractescens* (GC)

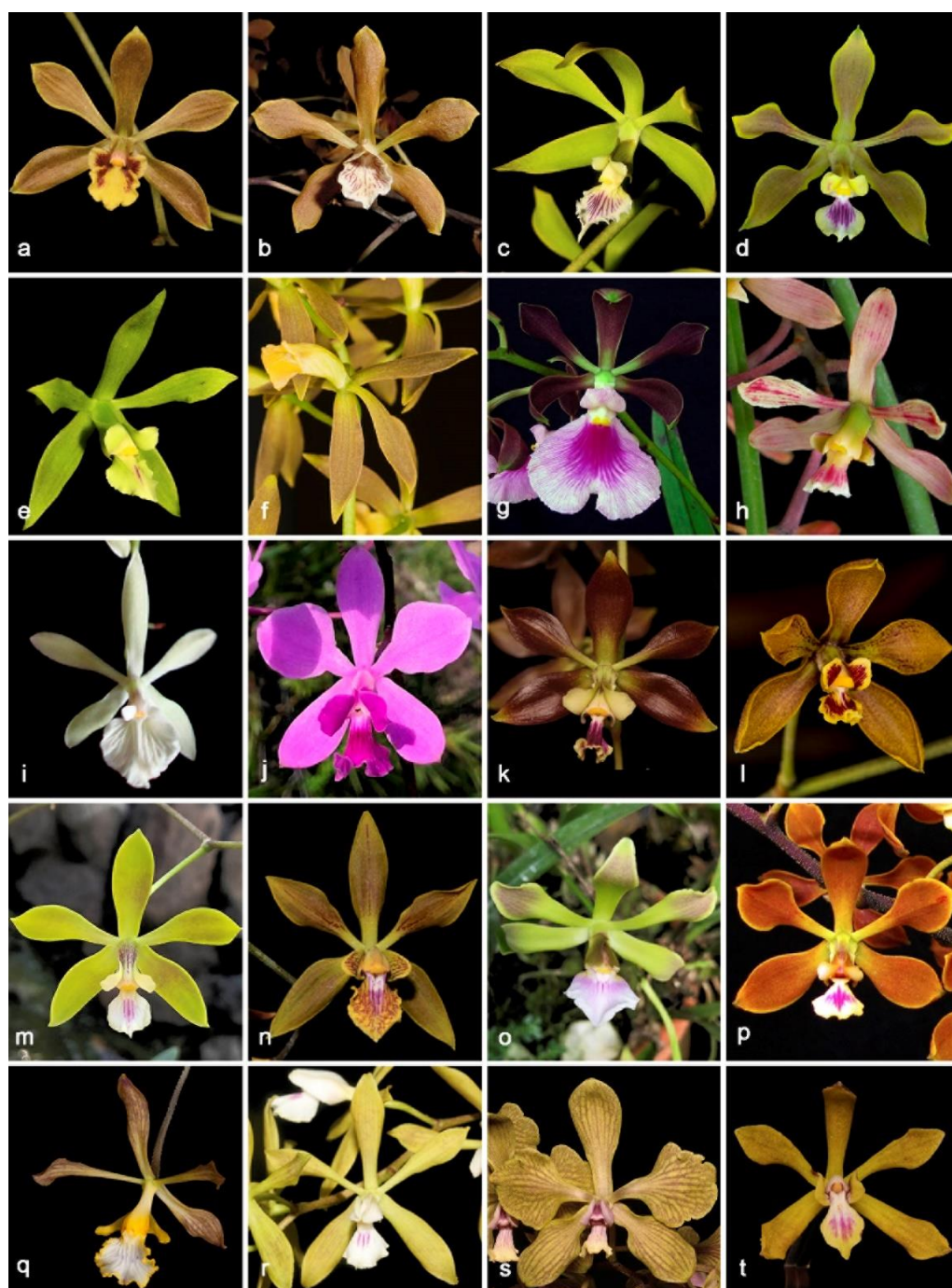


Figure 5. *Encyclia* species. a. *E. calderoniae* (GC). b. *E. candollei* (GC). c. *E. ceratistes* (JZ). d. *E. chiapasensis* (GC). e. *E. chloroleuca* (JZ). f. *E. conchaechila* (GAR). g. *E. cordigera* (GCas). h. *E. cyperifolia* (PH). i. *E. delacruzii* (FA). j. *E. dichroma* (CvdB). k. *E. dickinsoniana* (GC). l. *E. diota* (GAR). m. *E. diurna* (CB). n. *E. dressleri* (GC). o. *E. dutrae* (CvdB). p. *E. elegantula* (GCas). q. *E. enriquearcilae* (GAR). r. *E. fehlingii* (MS). s. *E. fowlei* (GC). t. *E. fucata* (ITC).

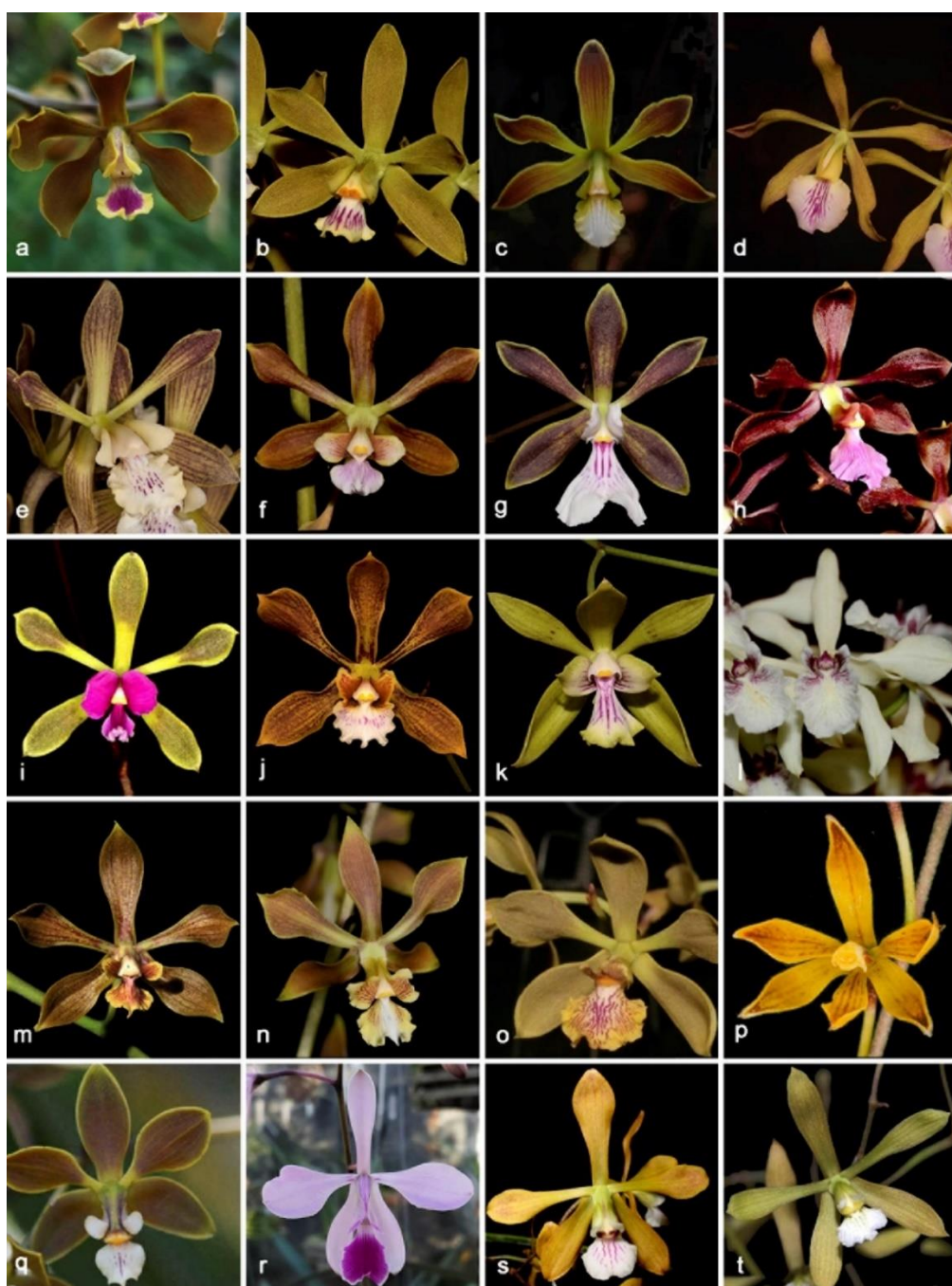


Figure 6. *Encyclia* species. a. *E. gallopavina* (AC). b. *E. garcia-esquivelii* (GC). c. *E. gonzalezii* (AC). d. *E. grahamii* (ITC). e. *E. guatemalensis* (GAR). f. *E. halbingeriana* (GC). g. *E. hamiltonii* (GC). h. *E. hanburyi* (GC). i. *E. howardii* (AV). j. *E. huertae* (GC). k. *E. inaguensis* (GC). l. *E. incumbens* (JM). m. *E. inopinata* (GC). n. *E. insidiosa* (WC). o. *E. ionosma* (CvdB). p. *E. isochila* (DH). q. *E. ivonae* (CB). r. *E. jenischiana* (AC). s. *E. leucantha* (GC). t. *E. linearifolioides* (GC).



Figure 7. *Encyclia* species. a. *E. mapuerae* (AC). b. *E. meliosma* (GC). c. *E. microbulbon* (GC). d. *E. microtos* (LOH). e. *E. moebusii* (GC). f. *E. naranjapatensis* (JZ). g. *E. nematocaulon* (WCI). h. *E. oestlundii* (GC). i. *E. oncidoides* (AC). j. *E. osmantha* (AC). k. *E. oxypetala* (GC). l. *E. papillosa* (GC). m. *E. parkeri* (JZ). n. *E. parviflora* (GC). o. *E. patens* (AC). p. *E. peraltensis* (GC). q. *E. phoenicea* (GC). r. *E. pollardiana* (GC). s. *E. powellii* (MS). t. *E. profusa* (JZ).

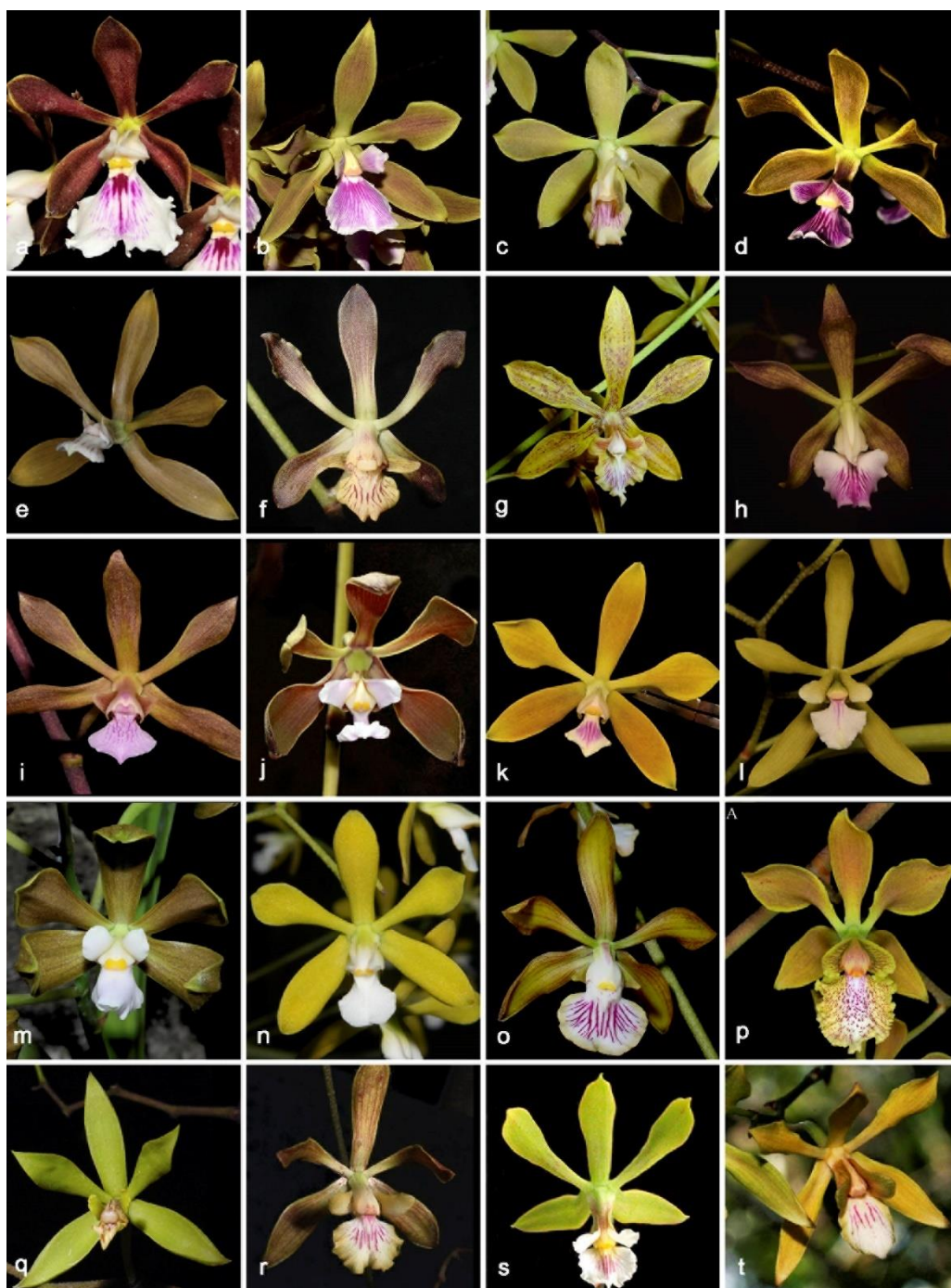


Figure 8. a. *E. pyriformis* (GC). b. *E. randii* (GC). c. *E. remotiflora* (GC). d. *E. replicata* (JZ). e. *E. rhizomatosa* (LOH). f. *E. rodolfoi* (GC). g. *E. rzedowskiana* (GC). h. *E. sabanensis* (GC). i. *E. seidelii* (GC). j. *E. selligera* ((JM). k. *E. silverarum* (GC). l. *E. stellata* (GC). m. *E. suaveolens* (GC). n. *E. tampensis*, albino form (JZ). o. *E. trachycarpa* (GC). p. *E. trachychila* (GE). q. *E. tuerckheimii* (GC). r. *E. withnerii* (DH). s. *E. × padre ortizii* (GC). t. *E. yauaperyensis* (JH).

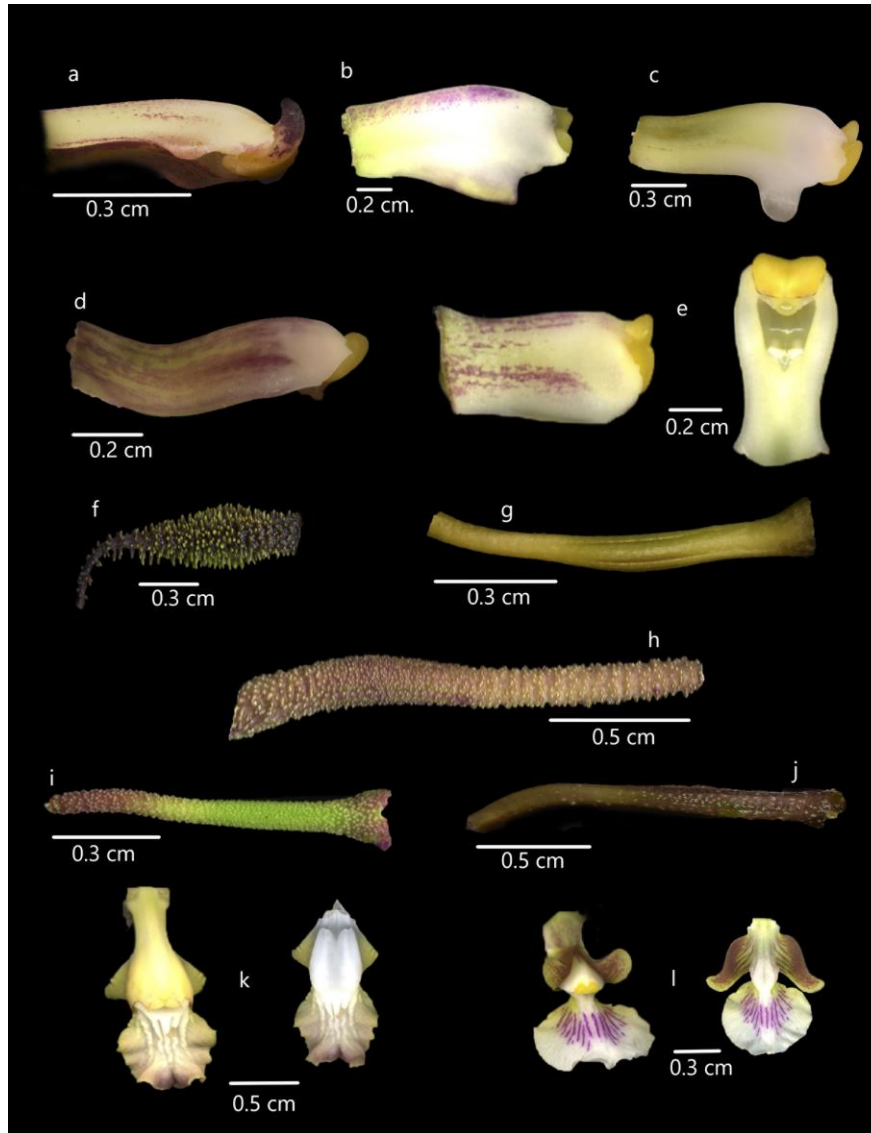


Figure 9. Morphological variation in *Encyclia*. -a-e. Stielid types. a. Vestigial stielid in *Encyclia leucantha* (ITC). b. Stielid typical of the *Encyclia adenocarpus* clade (GC). c. Unciform stielid in *Encyclia pyriformis* (ITC). d. Column lacking stielid in *Encyclia aenicta*, the type found in the Apteris clade (GC). e. Lateral and ventral views of a column lacking stielid in *Encyclia diota* (GC). f-j. Variation in pedicellate ovaries. f. Muricate ovary in *Encyclia nematocaulon* (ITC). g. Smooth ovary in *Encyclia huertae* as found in the Apteris clade (ITC). h. Verruculose ovary in *Encyclia adenocarpus* as found in the *E. adenocarpus* clade (ITC). i. Verruculose ovary in *Encyclia adenocaula* as found in the *E. microbulbon* clade (GC). j. Semi-verruculose ovary in *Encyclia garcia-esquivelii*, as found in many species of the *E. diurna* species complex (ITC). k-i. Variation in relationships between the lateral lobes of the labellum and the column. k. Lateral lobes of the labellum fused in the proximal 1/4 to the column and not embracing it and tautly fitting in the callus (the “Tupperware[®]” labellum-column morphology) in *E. adenocarpus* as found in the *E. adenocarpus* clade (GC). i. Lateral lobes of the labellum embracing the column in *E. aenicta* as found in most species of the genus (GC).



Figure 10 Vegetative variation in *Encyclia*. a. *Encyclia garcia-esquivelii* showing shortly creeping rhizomes making subcaespitose plants (GC). b. *E. inaguensis* showing the elongated, narrowly pyriform pseudobulbs on abbreviated rhizomes found in several coastal dune specialists in the Cuba and the Bahamas (GC). c. *E. oncioides* showing elongated, creeping rhizomes found in several, mostly lithophytic species in several clades (AP). d. *E. nematocaulon*, one of the vegetatively smaller species of the genus, showing crowded, suborbicular pseudobulbs making densely caespitose plants. e. Lithophytic plant of *E. adenocarpos* growing at the northern limits of the genus near Alamos, Sonora, at approximately 27°N; note roots growing directly over the rock (photograph from <http://swbiodiversity.org/seinet/index.php>, probably by Mark Dimmit).

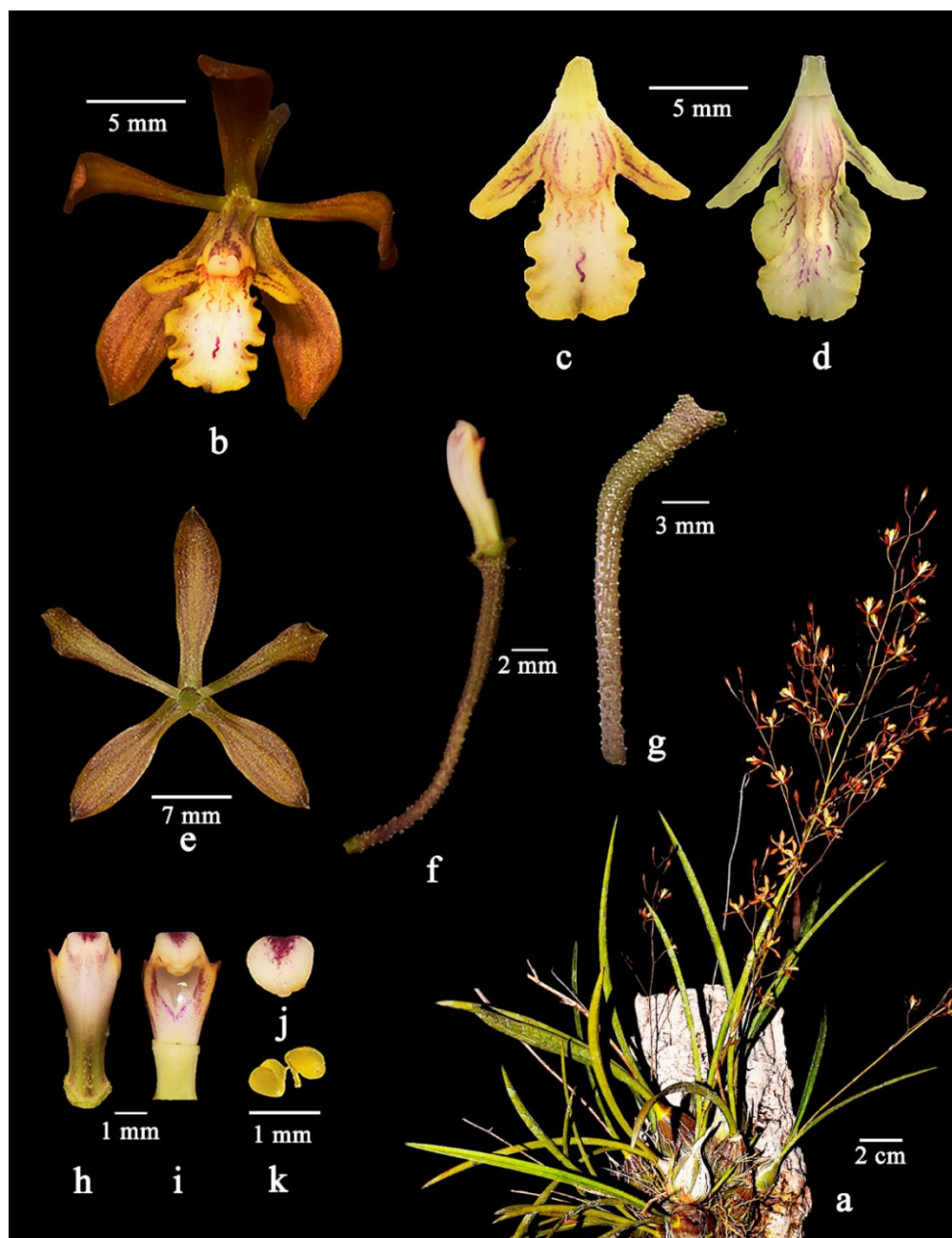


Figure 11. *Encyclia mariaeugeniae* Tamayo-Cen & Carnevali. All images from the type collection, *Tamayo-Cen & Cen Alonzo 132* (AMES, AMO, CICY) excepting a, based on *Carnevali 8546* (AMO, AMES, CICY) and b, based on *YE s.n.* (not vouchered). a. Flowering plant, (GC). b. Mature flower at anthesis, (GC). c. Labellum, flattened, adaxial side, (ITC). d. Labellum, flattened, adaxial side, note the site of attachment to the ventral face of the column leaving a scar on the proximal $\frac{1}{4}$ of the labellum ventral face (ITC). e. Petals and sepals spread (ITC). f. Pedicellate ovary, note tubercles (ITC). g. Detail of pedicel (ITC). h. Column, adaxial face (ITC). i. Column, abaxial face (ITC). j. Anther (above), note red blotch, and pollinia (below) (ITC).

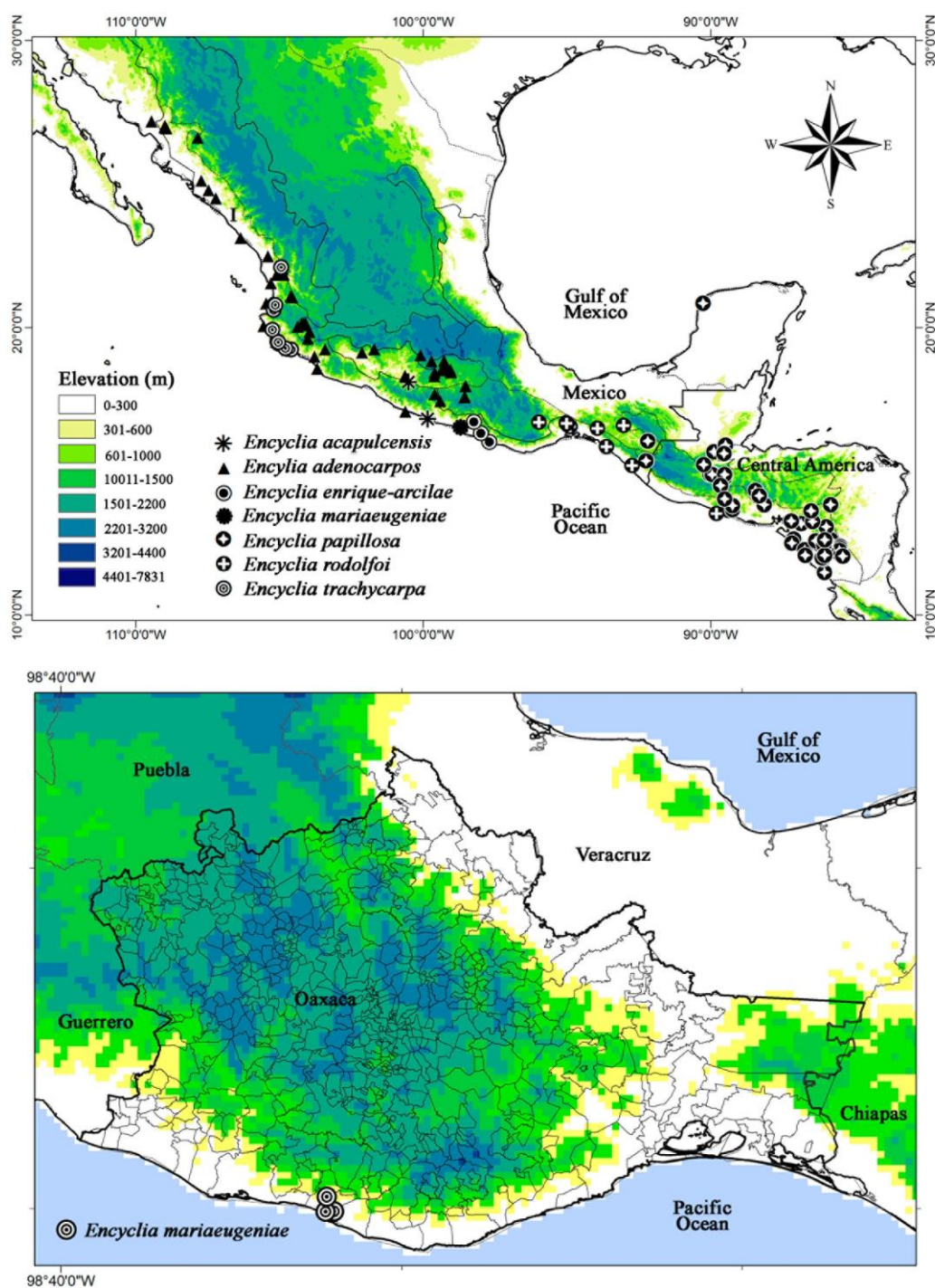


Figure 12. Distribution of species of the *Encyclia adenocarpos* complex. Above: distribution along the western coast of Megamexico. Below: detail of the distributional area of *E. mariaeugeniae* (maps by WCI).

Acknowledgements: The authors would like to acknowledge Rodrigo Duno de Stefano for comments on a previous version of this manuscript and subsequent discussion. Two anonymous reviewers and the editor of the journal contributed commentary and suggestions for which we are deeply indebted and that made this a much better article. Carlos García Esquivel, Ramón López, David Hunt, Eduardo A. Pérez García, Patricia Harding, Dennis Szeszko, and Alejandro Zabalgoitia commented earlier drafts of the manuscript and/or provided crucial input on circumscriptions and distributional issues of the genus, as well as photographs. Bosco Javier Zambrano Romero of Orquiecuador & Gloxinias contributed commentary on Ecuadorean *Encyclia* and allowed us to use some of his good photographs. Manuel Calvo provided discussion and materials on Cuban *Encyclia* for which we are deeply indebted. Gerardo Castiglione (Mérida, Venezuela), Saul Hernández (Morelia, Mexico) contributed photographs and comments on *Encyclia*. Anderson Cassano, from Sao Paulo, Brazil contributed many good photographs of Brazilian species, for which we are deeply indebted. Manfred Speckmaier of the Vienna Botanical Gardens contributed photographs. Luis Ocupa Horna contributed photographs of Peruvian *Encyclia* species. Carlos L. Leopardi Verde (University of Colima) contributed photographs and discussion. Julio Valdez Partida, (Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo) shared his knowledge and photographs of the *Encyclia meliosma/E. spatella* complex for which we are deeply indebted. Enrique Arcila Arcila, from Mérida, Yucatán, Mexico, cultivated and allowed access to many *Encyclia* plants that were crucial for our understanding of the species of the genus. Peter W. Fritsch at BRIT allowed us the use of a photograph of *E. yauaperyensis*. Fredy Archila allowed us to use a photograph of *E. delacruzii* for which we are deeply grateful. Francis Yuliett Echeverría Bobadilla allowed us to use some of her photographs. Teague Embrey was of great help in a field trip of one of us (ITC) in search of *Encyclia mariaeugeniae*. María Eugenia Cen Alonzo helped cultivating species of *Encyclia*. Verónica Ortega Baranda, Deysi Lizeth de la Cruz Salinas, and María de los Ángeles Luis Reyna of Jardín Botánico de Puerto Escondido provided crucial information on *E. mariaeugeniae*. We thank the curators of AMO, BIGU, CHIP, COL, ENC, F, FCME, HEM, HUT, IBUG, K, M, MEXU, MO, NY, OAX, RENZ, SEL, SERO, TEFH, UAMIZ, US, VEN, and W for allowing us access their collections. Silvia Hernández-Aguilar (CICY) assisted with the management of herbarium specimens. Néstor E. Raigoza (CICY) helped in the laboratory. CONACyT partially funded this project via grant 68640 “Sistemática y filogenia del género *Encyclia* Hook. con énfasis en Megaméxico”, awarded to GC and a graduate scholarship to ITC (CVU 568712). The American Orchid Society also 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. GC likewise thanks The Marie Selby Botanical Gardens for a research scholarship in May 2017 and June 2019 that were instrumental to the research, results of which are presented herein. Günter Gerlach hosted GC during a research visit at M in 2012. Ernst Vitek, Manfred Speckmaier, and Bruno Wällnofer were of great help for GC during his 2012 visit to W (Naturhistorisches Museum Wien, Austria). DAAD (the German Academic Exchange Service) provided a research scholarship for GC in 2012 when type and other relevant *Encyclia* materials were studied. GAR-G acknowledges the financial support of the Orchid Society of Arizona. Kanchi Gandhi (HUH) assisted us in nomenclatural matters. IMR would like to acknowledge the logistical support of Pablo Carrillo Reyes, Claudia Ramírez, and Alejandro Zabalgoitia while conducting field work in Jalisco and neighboring states. A photograph of *E. adenocarpos* was borrowed from the SEINet Portal Network. 2020. <http://swbiodiversity.org/seinet/index.php>., Accessed on September 21 whilst another photograph of Alex Popovkin of *E. oncidoides* comes from

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Encyclia_oncidioides_\(Lindl.\)_Schltr._-_Flickr_-_Alex_Popovkin,_Bahia,_Brazil_\(7\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Encyclia_oncidioides_(Lindl.)_Schltr._-_Flickr_-_Alex_Popovkin,_Bahia,_Brazil_(7).jpg)

Capítulo IV. Relaciones filogenéticas entre los principales clados de *Encyclia*.

1. Introducción.

Desde que *Encyclia* fue descrito por William Hooker en 1828, su taxonomía a ha sido objeto de importantes cambios (Leopardi *et al.*, 2012; Higgins, 1997; Withner, 1998; Saulea, 1988; Dressler y Pollard, 1974, 1971; Dressler, 1961; Ames *et al.*, 1936, 1935; Schlechter, 1920, 1919, 1918 b, 1918 a, 1914; Lindley, 1841; Hooker, 1828). Más reciente han sido los intentos por conocer las relaciones filogenéticas entre sus especies y los demás géneros que conforman la subtribu Laeliinae (Carnevali *et al.* en prensa; Tamayo-Cen *et al.* 2020; Leopardi *et al.*, 2016; Higgins *et al.*, 2003, Higgins, 2002, 2001, van den Berg *et al.*, 2000).

Referente a los trabajos filogenéticos de *Encyclia*, Higgins *et al.* (2003) investigaron la posición filogenética de *Encyclia* en la subtribu Laeliinae utilizando evidencia molecular combinada de ADN ribosómico (ADNr) y ADN de cloroplasto (ADNcl). Otro estudio filogenético fue dirigido a resolver las relaciones entre las especies brasileñas (Bastos, 2014), obteniendo las mejores topologías con la combinación de toda la información molecular (ADNr + ADNcl). Por último, Leopardi *et al.* (2016) se enfocaron en resolver las relaciones filogenéticas de las especies Megamexicanas, sin embargo, la información molecular se analizó por separado, es decir se construyeron árboles filogenéticos con secuencias de ADNr y ADNcl, porque se reportó incongruencia en los datos. En la **Tabla 1** se encuentran generalidades de los trabajos mencionados anteriormente.

Tabla 1. Generalidades sobre los estudios filogenéticos de *Encyclia*.

Trabajos filogenéticos de <i>Encyclia</i>	Principal objetivo	Evidencia utilizada	Muestreo de especies	Análisis implementado	¿Cómo se analizaron los datos?
Higgins <i>et al.</i> (2003)	Conocer la posición filogenética de <i>Encyclia</i> en la subtribu Laeliinae.	ADNcl (<i>trnL-F</i> , <i>matK</i>), indels del cloroplasto y ADNr (ITS)	11 especies	Parsimonia	combinada

Higgins (2005)	El uso de datos combinados morfológicos y moleculares	ADNcl (<i>trnL-F</i> , <i>matK</i>), indels del cloroplasto, secuencias de ANDr (ITS) y características morfológicas	11 especies	Parsimonia	combinada
Bastos (2014)	Conocer las relaciones filogenéticas de <i>Encyclia</i> en Brasil	ADNcl (<i>rpl32-trnL</i> , <i>trnL-F</i> y <i>trnD-T</i>), indels del cloroplasto y ADNr (ITS)	Aprox. 67 especies	Parsimonia e inferencia bayesiana	combinada
Leopardi <i>et al.</i> (2016)	Conocer cuáles son los principales linajes del género en Megaméxico	ADNcl (<i>rpl32-trnL</i> y <i>ycf1</i>) y ADNr (ITS)	Aprox. 68 especies	Parsimonia, máxima verosimilitud e inferencia bayesiana	Las evidencias de datos del cloroplasto y núcleo fueron analizadas por separado
Carnevali <i>et al.</i> en prensa.	Posición filogenética del complejo <i>E. adenocarpos</i>	ADNcl (<i>rpl32-trnL</i> , <i>trnL-F</i> y <i>ycf1</i>) y ADNr (ITS)	116 especies	Parsimonia e inferencia bayesiana	combinada

Para estudios filogenéticos de *Encyclia* y otros géneros de Laeliinae, se han incluido caracteres morfológicos en la matriz de datos moleculares; algunos autores han llamado a este enfoque como holomorfía (Higgins 2005; Higgins y van den Berg, 2011), método que ha mejorado la resolución filogenética y el apoyo estadístico en grupos de Laeliinae. Holomorfía (forma total) refiere a la exhaustiva colección de caracteres o a la completa descripción de un organismo (Henning, 1966). La inclusión de morfología para mejorar la resolución filogenética también se ha implementado para otros grupos de orquídeas lejanamente relacionados a Laeliinae como las subtribus Catasetinae y Oncidiinae (ej. Tamayo-Cen, 2018; Salazar *et al.*, 2016; Carnevali *et al.* 2013), mejorando de igual forma la resolución y los apoyos estadísticos en algunas secciones de los árboles filogenéticos.

Las filogenias más exhaustivamente muestreadas en número de especies para *Encyclia* (Leopardi *et al.*, 2016; Bastos, 2014), obtuvieron resultados relativamente similares, donde las especies que presentan morfología floral similar (ej. *Encyclia suaveolens* Dressler con *Encyclia cordigera* [Kunth]) Dressler no necesariamente se encuentran cercanamente relacionadas; además, los clados rescatados albergan gran diversidad morfológica con una importante coherencia geográfica. También existen excepciones, donde la combinación de ciertas características morfológicas que vinculan a un grupo de especies, presenta una clara señal filogenética y definen grupos monofiléticos con buen apoyo estadístico (ej. complejo *Encyclia adenocarpos*, Carnevali *et al.* en prensa; Carnevali *et al.*, 2018a, Leopardi *et al.*, 2016).

A pesar de que se han rescatado consistentemente varios clados de *Encyclia*, las relaciones entre estos (llamado backbone: relaciones entre los clados principales) e incluso dentro de estos, no son precisas, debido a que se encuentra un bajo apoyo estadístico. Otro aspecto que vale la pena resaltar es que, los resultados filogenéticos evaluados con datos por separado (ej. ADN de cloroplasto vs. ADN nuclear) también obtienen bajos apoyos estadísticos como puede verse en las topologías de Leopardi *et al.* (2016) y Bastos (2014).

La inclusión de más especies en los análisis filogenéticos, así como el uso de marcadores moleculares con una mayor divergencia, pueden mejorar la resolución filogenética (Naciri y Linder, 2015). Esta estrategia podría ayudar a resolver el esqueleto filogenético de *Encyclia*. Además, una filogenia mejor resuelta en el esqueleto filogenético permite abordar estudios macroevolutivos (ej. evolución de caracteres) de *Encyclia*, los cuales son escasos. Cabe mencionar que el conocimiento de las relaciones filogenéticas en *Encyclia* podría ser de utilidad para gestionar su conservación, por ejemplo, la selección de áreas naturales que alberguen clados con características morfológicas, ecológicas, geográficas o condiciones de diversidad filogenética particulares (ver por ejemplo: Isaac *et al.*, 2007).

Para mejorar el conocimiento de la evolución y e historia biogeográfica de *Encyclia* en espacio-tiempo, es necesaria la construcción de una filogenia lo más completa posible, que permitiría generar una hipótesis robusta de relaciones (cladogramas robustos). Por ejemplo, para *Encyclia* no se ha usado un método cladístico para evaluar su historia biogeográfica, particularmente por la falta de filogenias que representen toda su distribución actual (Bastos, 2014).

En la base de datos pública de GenBank disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank> se encuentra la información molecular utilizada en los trabajos filogenéticos de Leopardi *et al.* (2016) y de Bastos (2014), información que se combinó para construir un árbol filogenético con mejor muestreo taxonómico (aprox. 100 spp. que representarían poco más del 50 % del género). De igual forma, algunas especies que jamás habían sido secuenciadas (ej. *Encyclia acapulcensis* y *Encyclia enriquearcilae*) se incluyeron. Para *Encyclia* se ha reportado que la combinación de datos (de distinta fuente, ej. ADNr y ADNcl) puede resolver distintas secciones del árbol y mostrar un mayor soporte estadístico en las topologías (Carnevali *et al.* en prensa).

La región del ADN ribosómico conocida como ETS (por su abreviación del inglés “external transcription spacer”) es conocida por la congruencia topológica que muestra con ITS (por su abreviación del inglés “internal transcription spacer”), e incluso probablemente presente más información, es decir, puede ser considerado un complemento filogenético (Baldwin y Markos, 1998). ETS ha sido poco utilizada para filogenias de Orchidaceae, una revisión de la base de datos GenBank indica que solo se ha utilizado para la subtribu Catasetinae (ej. Tamayo-Cen *et al.*, 2022; Pérez-Escobar *et al.*, 2016) y para el género *Dactylorhiza* (Devos *et al.*, 2006), ambos grupos lejanamente relacionados a Laellinae. Bastos (2014) intentó implementar ETS para *Encyclia*, pero mencionó que pocas muestras lograron amplificar. Este mismo autor, tuvo problemas para amplificar el gen de cloroplasto *ycf1*. Sin embargo, actualmente existen protocolos exitosos para su amplificación (Leopardi *et al.*, 2016). Cabe mencionar que *ycf1* ha resultado ser de las regiones de cloroplasto más informativas para varios grupos de Orchidaceae, incluyendo Laellinae (Granados *et al.*, 2020; Pérez-Escobar *et al.*, 2020). Lo anterior justifica el uso de *ycf1* y la posibilidad de obtener una metodología para amplificar la región ETS e implementar estas secuencias en la reconstrucción filogenética de *Encyclia*. Cabe mencionar, que en los estudios de Orchidaceae donde se ha utilizado ETS, la resolución filogenética ha sido robusta (Tamayo-Cen *et al.*, 2022; Martins *et al.*, 2018; Pérez-Escobar *et al.*, 2016; Monteiro *et al.*, 2010, Tamayo-Cen, 2018).

En este capítulo, se pretende construir un árbol que incluya el mayor muestreo de especies de *Encyclia* y que representen el área geográfica que ocupa este género utilizando evidencia molecular combinada de las regiones moleculares mencionadas anteriormente, así como incluir algunos caracteres de importancia ecológica y taxonómica.

2. Materiales y métodos.

El análisis filogenético de *Encyclia* se basó principalmente en las hipótesis filogenéticas de Leopardi *et al.* (2016) y Bastos (2014). Las secuencias se descargaron de GenBank (ITS, *rpl32-trnL*, *trnD-T*, *trnL-F* e *ycf1*). También se amplificó la región ETS y codificaron dos características morfológicas con el objetivo de incrementar la información de los datos. Las secuencias generadas para este trabajo fueron obtenidas de las muestras de ADN de *Encyclia* obtenidas por Leopardi (2014), así como nuevos especímenes que fueron colectados. También se obtuvo ADN de especies jamás consideradas en previos análisis filogenético de *Encyclia*, así como especies recientemente descritas.

Se construyeron matrices de información de ADN y morfológica, las cuales fueron analizadas en conjunto (evidencia total) mediante métodos de parsimonia e inferencia bayesiana.

2.1. Muestreo taxonómico.

Se incluyó en el análisis las secuencias de 112 especies de *Encyclia* presentes en GenBank. Se incluyeron 16 especies nunca antes secuenciadas. Como grupos externos se incluyeron 27 especies de Laellinae que representen particularmente a géneros estrechamente relacionados a *Encyclia* o que previamente fueron considerados parte del género (*Prosthechea*, *Epidendrum* L., entre otros; consultar Anexo 1) Para las especies que presentan amplia variabilidad morfológica o amplia distribución, se incluyeron varios genotipos con el objetivo de evaluar su posición en el árbol filogenético. *Bletia purpurea* (Lam.) DC. que pertenece a la subtribu Bletiinae y está estrechamente relacionado a Laeliinae, sirvió para polarizar los datos (raíz en los análisis).

2.2. Datos moleculares.

Se descargó en la base de datos pública Genbank la información empleada en Leopardi *et al.* (2016) y Bastos (2014). que consiste en secuencias moleculares de *Encyclia* y géneros

relacionados de la región nuclear ITS, así como regiones plástidas (*rpl32-trnL*, *trnD-T*, *trnL-F* e *ycf1*). Algunas de las regiones mencionadas fueron amplificadas en este estudio para taxones nunca antes incluidos en algún estudio. Detalles sobre las secuencias descargadas y generadas en este estudio, pueden ser consultadas en el **Anexo 1**. También se amplificó, secuenció e implementó ETS para la reconstrucción filogenética.

2.2.1. Extracción, secuenciación, alineamiento y matrices.

La obtención de ADN para 54 especies fue de tejido fresco (hojas o flores) utilizando el Kit de extracción Quiagen (2011), posteriormente, se utilizó la técnica de reacción en cadena de la polimerasa, (PCR, por su abreviación del inglés “Polymerase chain reaction”). Para amplificar los genes mencionados, se usaron las condiciones de Leopardi *et al.*, (2016), Bastos, (2014) y Higgins *et al.* (2003). Para el caso de ETS, se implementaron los cebadores utilizados por Pérez-Escobar *et al.* (2016) para géneros de Catasetinae (Orchidaceae), Sin embargo, debido a que estos no fueron del todo eficientes, se procedió al diseño de cebadores específicos de *Encyclia*. Para amplificar ETS se programaron las condiciones de ITS utilizadas en Leopardi *et al.* (2016), pero con una temperatura de alineamiento de 53°.

Los productos de PCR (370 alícuotas) fueron enviados a Korea Macrogen para su secuenciación.

El montaje o ensamblaje de secuencias fue con Sequencher v. 4.1.4 (Genecodes Inc., Ann. Arbor, Miami, USA) y se alinearon en MAFFT v. 7 (Kato and Standley, 2013), posteriormente, se maximizó la homología posicional manualmente desde la plataforma de Phyde (Müller *et al.*, 2008). Por último, se elaboró matrices de datos de ADNcl, ADNr, morfología, así como de toda la evidencia.

2.3. Datos morfológicos y ecológicos.

Los caracteres morfológicos se obtuvieron de material herborizado de herbarios internacionales y nacionales (ej. AMES, AMO, CICY, KEW, MEXU, MO, NY y SEL), además de la observación de plantas vivas y flores en líquido. También se consultó información proveniente de literatura e

iconografía relevante. Por ejemplo, existe una revisión detallada del género para Brasil (Bastos *et al.*, 2018), la cual facilita la obtención de datos morfológicos de especies suramericanas.

Los caracteres encontrados aquí se combinaron con la información molecular para explorar las topologías resultantes.

2.4. Análisis filogenéticos.

Se realizaron análisis filogenéticos bajo los enfoques de máxima parsimonia (MP) e inferencia bayesiana (IB). La matriz de datos moleculares fue analizada de forma combinada, es decir, se concatenaron las matrices de datos de ADNcl y ADNr. En *Encyclia* se ha obtenido árboles mejor resueltos cuando los datos moleculares son combinados (Tamayo-Cen *et al.* 2020; Bastos, 2014).

2.4.1 Análisis filogenético de máxima parsimonia.

Se realizaron reconstrucciones filogenéticas a través de NONA (Goloboff, 1993) con Winclada (Nixon, 2002), utilizando el algoritmo de Ratchet (Nixon, 1999). Este análisis se corrió con 500 iteraciones y un árbol muestreado por cada iteración.

Posterior a los árboles obtenidos, se calculó el árbol de consenso estricto y se analizó las longitudes de los árboles (L), el índice de consistencia (IC) y el índice de retención (IR). También, en Winclada, se evaluaron los soportes de los clados utilizando un análisis un remuestreo de Bootstrap (BT) con 300 iteraciones y por defecto 10 búsquedas por iteración.

2.4.2 Análisis filogenético de inferencia bayesiana.

Para el análisis filogenético con inferencia bayesiana (IB), se analizaron las matrices de evidencia molecular utilizando el paquete Mr. Bayes 3.2.6. en la plataforma CIPRES (Miller *et al.*, 2015) con las siguientes condiciones: 40,000,000 de generaciones, muestreando cada 2000 y dos corridas independientes. Antes de realizar los análisis, se obtuvo el modelo apropiado de sustitución para cada región, al final, el más apropiado para todos los loci fue el GTR+G, esto

se calculó con el software J. Model test versión 2.1.6 (Posada, 2008), utilizando el criterio AIC. La incertidumbre del muestro fue verificada en TRACER 1.6 (Rambaut y Drummond, 2009), el cual nos proporciona todos los estadísticos relacionados al tamaño efectivo de muestra ESS (por su abreviación del inglés “Effective Sample Size”), y nos permite saber si el muestro fue adecuado para poder confiar en el árbol resultante. El árbol resultante fue visualizado y editado en Figtree (Drummond *et al.*, 2012a) y Photoshop cc6. Los soportes en este tipo de análisis se les conoce como probabilidad posterior (PP).

Considerando que el principal objetivo de este capítulo es la construcción de un árbol de consenso sobre las relaciones filogenéticas de *Encyclia* y que una topología totalmente resuelta es un pre-requisito para muchos análisis macroevolutivos, se corrió un nuevo análisis con enfoque de inferencia bayesiana en BEAST 1.8.3 (Drummond *et al.*, 2012b), software que permite obtener topologías totalmente resueltas y por ende las relaciones más probables a pesar de su bajo apoyo estadístico (Kuhn *et al.*, 2011). Este análisis fue programado con las mismas condiciones que con Mr. Bayes y de igual forma, fue ejecutado en la plataforma CIPRES (Miller *et al.*, 2015).

2.5. Incongruencia entre datos.

A pesar de existir potenciales incongruencias, ningún tipo de análisis para detectarlas y/o medirlas, fue ejecutado. Previos análisis con *Encyclia* muestran que la incongruencia topológica tiene bajo apoyo estadístico (ver Leopardi *et al.*, 2016), lo que puede ser considerada como incongruencia débil y donde la concatenación de los datos puede ser una opción adecuada (Tamayo-Cen *et al.* 2020; Pelser *et al.*, 2019; Carnevali *et al.*, 2013). Un análisis preliminar con el paquete de R PACo (Pérez-Escobar *et al.* 2015; Balbuena *et al.* 2013) identificó que más del 50% de las terminales tienen incongruencias, sugiriendo que éstas deberían ser eliminadas del análisis (resultados no mostrados). Sin embargo, si se eliminan las terminales con incongruencia, no se podrían realizar las estimaciones filogenéticas necesarias para los objetivos de esta tesis.

3. Resultados

3.1 Datos moleculares de ETS

La región ETS mostró complicaciones en su amplificación con los cebadores (primers) usados en Pérez-Escobar *et al.* (2016), debido a que sólo se logró obtener secuencias de 15 especies de *Encyclia* de distintas regiones geográficas (que siguieren su lejana relación), no obstante, estas secuencias mostraron a primera instancia (con ayuda del visualizador Phyde) una importante variabilidad, por lo que se procedió a diseñar cebadores específicos para *Encyclia*. Se utilizaron los extremos conservados de las 15 secuencias obtenidas previamente, para generar los siguientes cebadores: ETS_EnF (CCAACAACCATCTA[C o T]ATGGTAGAAGTG) y ETS_EnR (TGTGTGGTCAACT [A o G]TCAATA[G o T][A o T]GGAGTCC).

Los primers diseñados amplificaron exitosamente la mayoría de las muestras (**Figura 1**). 60 secuencias de buena calidad (considerando un contig de al menos 85 % en Sequencher) fueron generadas. También se secuenciaron algunos ejemplares en dos ocasiones para corroborar probables errores en la secuenciación o copias parálogas.

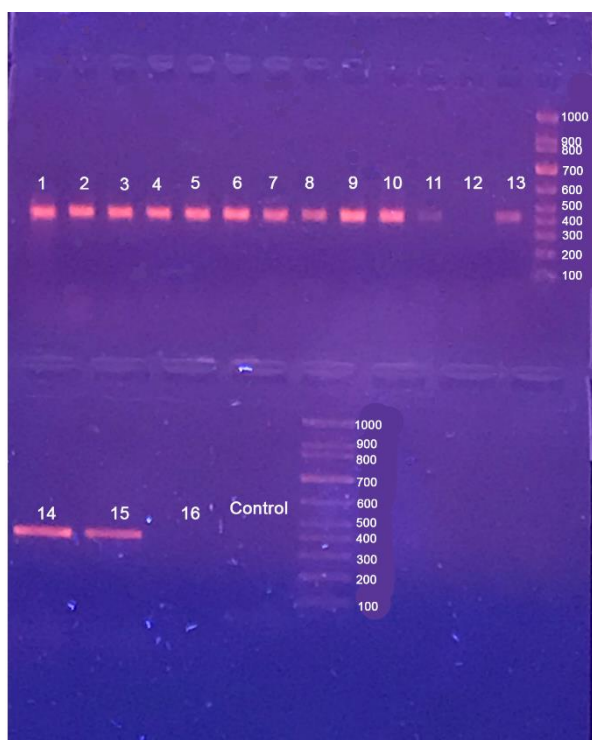


Figura 1. Gel de agarosa al 1% mostrando la amplificación de ETS con los primers diseñados para esta tesis. Nótese que el tamaño de amplificación es de aprox. 500 pb. Las bandas horizontales a la misma distancia representan 16 muestras de distintas especies. Nótese que las muestras 12 y 16 no amplificaron. La banda del control no marcada significa que los reactivos de la PCR no estaban contaminados. Del lado derecho, las bandas en escalera marcan el tamaño del fragmento amplificado.

3.2. Matriz concatenada.

La matriz de evidencia total fue representada con 118 especies de *Encyclia* y una variedad + 28 terminales que funcionaron como grupo externo.

3.2.1. Análisis de máxima parsimonia.

Se decidió mostrar los soportes de BT en el árbol obtenidos de inferencia bayesiana, ya que las topologías se resuelven mejor en este análisis, no obstante, ambas topologías son

similares y congruentes. Generalidades de la matriz se muestran en la **Tabla 2** y el árbol de máxima parsimonia en el **Anexo 2**.

Tabla 2. Generalidades de la matriz concatenada y el análisis de MP.

Matriz (tipo de información)	Número de terminales	Número de caracteres	Caracteres filogenéticamente informativos	# Árboles máximamente parsimoniosos	L	IC	IR
ITS + ETS+ <i>rpl32-trnL</i> , <i>trnL-F</i> , <i>ycf1</i> , <i>trnD-T</i>	146	6897	564	222	1590	45	71
ITS + ETS+ <i>rpl32-trnL</i> + <i>trnL-F</i> , <i>ycf1</i> + <i>trnD-T</i> + morfología	146	6899	566	120	1432	50	76

3.2.2. Análisis de inferencia bayesiana.

El árbol obtenido del análisis de IB con la concatenación de datos se muestra en la **Figura 2**. La topología de este análisis rescata a *Encyclia* como un grupo monofilético (PP= 0.99; BT= 100%) y muestra un importante soporte en algunas partes del árbol. En aspectos generales podemos mencionar que *Encyclia bractescens* (Lindl.) Hoehne resulta especie hermana de todo *Encyclia*, así como el complejo *Encyclia microbulbon* es rescatada en una posición basal (PP= 1; BT= 97).

Por otra parte, se rescata una relación metafilética entre el complejo *Encyclia adenocarpos* (complejo monofilético apoyado por: PP= 1 y BT= 95%), la especie *Encyclia tuerckheimii* y un clado con alto apoyo (PP= 99; BT= 75%) que alberga al resto de *Encyclia*. Algo interesante, es que la topología rescatada en parsimonia, rompe con esta relación metafilética y muestra un escalonamiento entre el complejo *E. adenocarpos* y la especie *E. tuerckheimii* y estas dos a su vez, son hermanas del clado que alberga al resto de *Encyclia*.

Referente al clado que alberga a la mayor diversidad de *Encyclia* (**Figura 2.** clado **A**), encontramos dos clados anidados, el primero aquí nombrado clado **B** tiene un soporte estadístico robusto (PP= 0.99; BT= 80%), incluye especies exclusivas de Megaméxico y las Antillas, por otra parte, un segundo clado (nombrado clado **C**) se rescató con un apoyo estadístico importante (PP: 0.95; BT: 65), incluye exclusivamente especies de Centro y Suramérica. Cabe mencionar que algunos apoyos estadísticos para las relaciones internas de estos clados (**B** y **C**) son desde bajos a moderados y a continuación se describen dichas relaciones:

- El clado **B** alberga dos principales subclados informalmente llamados **d** y **e**.
 - El subclado **d** es apoyado estadísticamente con PP= 0.99 y BT=84%. e incluye a los siguientes complejos de especies: Complejo *Encyclia meliosma*, complejo *E. hanburyi* (Lindl.) Schltr., complejo *E. candollei* (Lindl.) Schltr., así como a las especies *E. nematocaulon* (A. Rich.) Acuña y *E. suaveolens* Dressler. Todas las entidades del subclado **d** carecen de alas en la columna (ver **Figura 1** del capítulo I introductorio), es por eso, que informalmente a partir de esta sección del texto, se le denominará clado aptera. Todos los complejos de especies mencionados anteriormente, tienen un soporte alto con IB: > 0.95, mientras que los soportes son relativamente bajos con BT (**Figura 2, d**).
 - El subclado **e**, con apoyo de PP= 0.99 y BT= 85%, alberga exclusivamente especies que en su mayoría presentan vistosas estelidias en forma unciforme, pero también hay variantes en esta estructura. Se distribuyen en la vertiente Atlántica de Megaméxico y las Antillas (PP: 0.99; sin soporte con BT).
- Por otra parte, el clado **C** incluye varios subclados con especies que en su mayoría presentan alas de la columna (ver **Figura 1** del capítulo introductorio) y se distribuyen de Centro a Suramérica. Cabe mencionar que estadísticamente algunos subclados fueron mejor soportados que otros. Entonces, los principales subclados rescatados son **f, g, h, i, j**:
 - El subclado **f** (PP= 0.91), el cual ya ha sido rescatado en previos estudios (nombrado en Carnevali *et al.* [en prensa] como clado *Encyclia ceratistes* (Lindl.) Schltr.), alberga en su mayoría especies exclusivas de Centroamérica y norte de Suramérica.

- El subclado **g** (PP= 1) incluye especies que se distribuyen en Centroamérica, norte de Suramérica y algunas registradas para Brasil, solo la especie *E. steinbachii* Schltr. es la que tiene una distribución muy disyunta a estas áreas, pues solo ha sido reportada para Bolivia, no obstante, morfológicamente tiene similitudes con *E. diurna* (Jacq.) Schltr. y *E. ivonae* Carnevali & G.A. Romero.
- Otro subclado es el **h** (PP= 0.64 si se incluye la especie *E. betancourtiana* Carnevali & I. Ramírez), el cual incluye principalmente especies del Sureste de Brasil, pero con algunas excepciones.
- También se rescata el subclado **i** (PP= 1), conformado por tres especies que se distribuyen en Ecuador (vertiente pacífica y amazónica) y la vertiente pacífica de Perú como *E. microtos* (Rchb. f.) Hoehne.
- El último subclado es el **j** que es grupo hermano del subclado **i**, es una mezcla de especies que se distribuyen desde la vertiente amazónica de Perú, oeste de Brasil, así como la Mata Atlántica. Considerando la hermandad de los subclados **i** y **j**, estas topologías podrían sugerir que los grupos tallo han migrado desde el noroeste desde la periferia de la Amazonía hasta ingresar al oeste de Brasil e invadir áreas como la Mata atlántica.

3.2.3. Inclusión de caracteres morfológicos.

Se codificaron dos caracteres morfológicos, que son importantes en la ecología y taxonomía. Existen muchos caracteres, pero, presentan demasiada homoplasia (ej. hojas lineares que han evolucionado independientemente en clados distantemente relacionados y varios lugares del Neotrópico). El primer carácter es la presencia o ausencia de la estelidias y el segundo es la presencia o ausencia de verrugas en el ovario pedicelado, estos dos datos se incluyeron en la matriz molecular. Los resultados de este análisis son virtualmente similares, con la excepción de que *E. tuerckheimii* quedó en una posición basal en el árbol, los valores estadísticos cambian ligeramente (**Anexo 3**).

El carácter de las alas de la columna se codifico de la siguiente manera.

- **1.- Estelidia:** En *Encyclia* la presencia de estelidias o alas de la columna es un carácter de importancia taxonómica, permite la aproximación o determinación total de entidades incluso en material de herbario.

Existen especies con estelidias desarrolladas, así como especies que carecen por completo de esta estructura. La mayoría de especies en *Encyclia* tienen lóbulos laterales del labelo que abrazan a la columna y las estelidas abraza al callo del lóbulo central del labelo, estas dos características brindan rigidez al labelo para que este tenga que ser forzado por el polinizador para su apertura, por otra parte, las especies que carecen de estelidias, solo mantienen rígido al labelo con los lóbulos lateral del labelo. Solo las especies del complejo *E. adenocarpos* presentan lóbulos laterales del labelo que no abrazan la columna, así como estelidias que no abrazan al callo del lóbulo central del labelo. La retención del labelo para este último complejo de especies se debe a que el borde del callo se acopla con la columna, a este mecanismo se le conoce como el mecanismo de la tapa del Tupperware® (Carnevali *et al.*, 2018a). Por lo anterior mencionado, es de ser considerado codificar la variación de las alas de la columna, ya que tienen un efecto en la apertura del labelo y por ende en su biología reproductiva. En este carácter se detectaron cuatro estados relacionados a la morfología de la stelidia: 0) ausencia de las estelidias (ej. *Encyclia meliosma* y *E. cordigera*); 1) Presencia de estelidias uncinadas (ej. *E. alata* (Bateman) Schltr. y *E. dickinsoniana* (Withner) Hamer); 2) estelidias dirigidas hacia adelante, anchas, planas y subtriangulares (ej. *E. adenocarpos*.); 3) Estelidias inconspicuas y triangulares (este carácter es menos frecuente, pero se ha detectado en *Encyclia stellata* y *E. hircina* (A. Rich.) Acuña). Ejemplos **Figura 3** del capítulo introductorio.

- **2. Ovario pedicelado:** Otro carácter con utilidad en la delimitación de especies en *Encyclia*, es el tipo de superficie del ovario pedicelado. Cuatro estados de carácter fueron identificados. 0) ovarios lisos (ej. *E. meliosma*); 1) ovarios densamente verruculoso (ej. *Encyclia adenocarpos*); 2) ovario con verrugas dispersas (la mayor parte de las especies del género; 3) ovario muricado (ej. *E. tuerckheimii*). Ejemplos **Figura 3** capítulo introductorio.

3.2.4. Árbol de consenso para macroevolución.

La topología rescatada con BEAST se observa en la **Figura 3**. En referencia a los clados principales de *Encyclia*, el árbol obtenido con BEAST es muy similar al de IB (obtenida en Mr. Bayes), pero, a diferencia de este último, la topología de BEAST rescata la relación escalonada del complejo *E. adenocarpos* con *E. tuerckheimii* en la base del árbol. Cabe recordar que esta relación escalonada igual fue rescatada con parsimonia, con datos moleculares y morfológicos (inferencia bayesiana, Mr. Bayes), así como con un análisis de pruebas topológicas realizado con el método de Máxima verosimilitud (**Anexo 4**, sin calcular soportes). Las demás relaciones entre grandes linajes siguen mostrando el mismo patrón topológico que el Mr. Bayes y se discute en la siguiente sección.

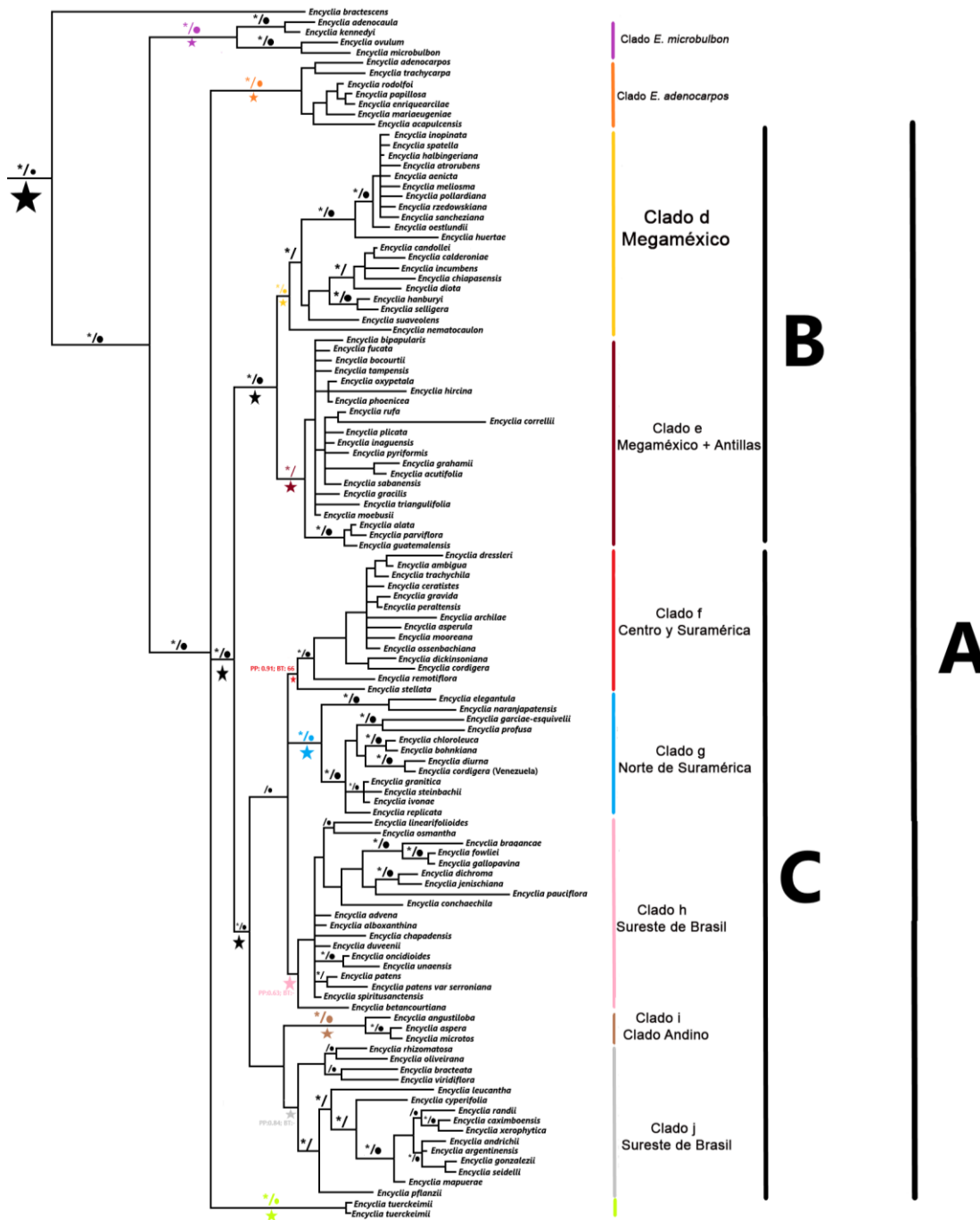


Figura 2. Árbol filogenético de *Encyclia* derivado de evidencia total (ITS + ETS+ *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *ycf1*, *trnD-T*) y obtenido con inferencia bayesiana en Mr. Bayes. Las estrellas de colores marcan la monofilia de los principales clados y subclados. Las barras negras de la derecha indican las especies que incluye cada clado. El asterisco en las ramas indica apoyos de PP ≥ 0.95 y el círculo apoyos de BT ≥ 75%.

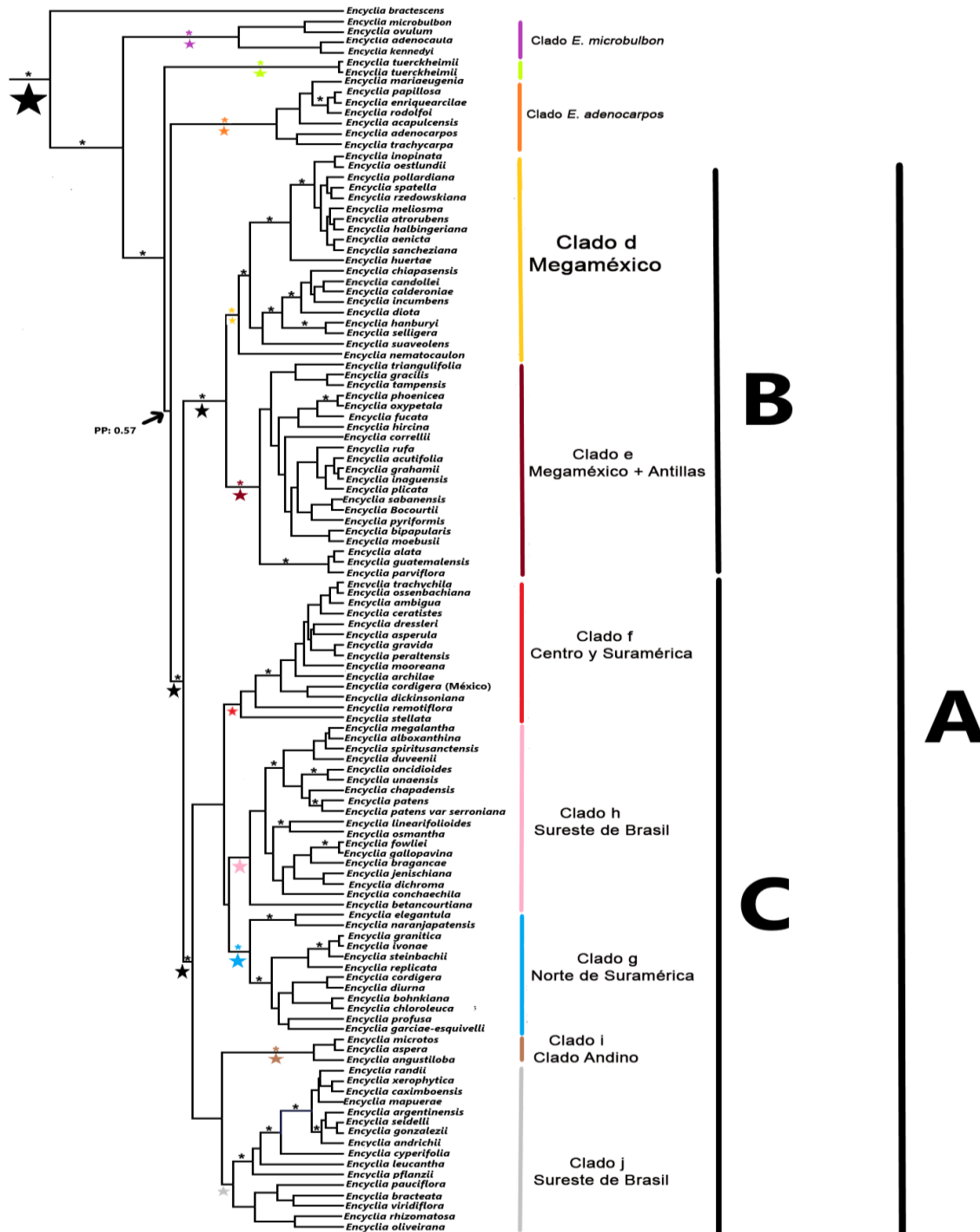


Figura 3. Árbol filogenético de *Encyclia* obtenido por inferencia bayesiana en BEAST de la matriz de evidencia total (ITS + ETS+ *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *ycf1*, *trnD-T*). Las estrellas de colores marcan la monofilia de los principales clados y subclados. Las barras negras de la derecha indican las especies que incluye cada clado. El asterisco en las ramas indica apoyos de PP ≥ 0.95 .

4. Discusión y conclusión.

El enfoque de evidencia combinada con la inclusión de todos los marcadores (ITS + ETS+ *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *ycf1*, *trnD-T*), ayudaron a reconstruir robustamente parte del esqueleto filogenético de *Encyclia* (ej. soportes estadísticos PP: ≥ 0.95 entre las relaciones de algunos clados principales) pero, algunas relaciones tienen apoyos moderados (ej. soportes estadísticos de PP: ≥ 0.90 pero < 0.95). En algunos casos, dichos clados principales ya habían sido reportados en Leopardi *et al.* (2016) y Leopardi (2014), sin embargo, no se había discutido o explorado algún consenso sobre la relación entre estos linajes y las implicaciones que pudiesen tener en la macroevolución del género, quizás por los bajos soportes estadísticos entre estos.

Todo parece indicar que los marcadores comúnmente utilizados en filogenias de Orchidaceae (ej. con pocos pares de bases) tienen el potencial de resolver en cierto grado el esqueleto filogenético de algunos grupos taxonómicos, como es el caso de *Encyclia*, no obstante y como se ha reportado en estudios filogenéticos recientes, la resolución filogenética a menor profundidad (ej. entre las especies de un complejo) puede complicarse (Pérez-Escobar *et al.*, 2016; Lemmon *et al.*, 2012; Leaché & Rannala 2011); parte de esta problemática se ha vinculado a diferentes escenarios evolutivos, pero entre los que más destacan son: escasa divergencia entre las secuencias, hibridación (ancestral o reciente), separación incompleta de linajes (Bogarín *et al.*, 2018; Leaché & Rannala 2011; Liu & Yu 2011).

Para obtener una mejor resolución filogenética dentro de los clados principales de *Encyclia*, deberían implementarse otros métodos, tales como las secuenciaciones de nueva generación (SNG), enfoque que permite el muestreo de masivo de loci ortólogos que incrementan la probabilidad de localizar variabilidad genética (ej. Bogarín *et al.*, 2018). Por ejemplo, un enfoque llamado (enriquecimiento híbrido anclado) (en inglés: Anchored Hybrid Enrichment) permitió localizar 446 loci entre los tres genomas (cloroplasto, mitocondria, núcleo) de las especies del complejo *Lepanthes horrida* Rchb. f., permitiendo resolver las relaciones entre estas y el reconocimiento de dos nuevas especies (Bogarín *et al.*, 2018). De igual forma, utilizando SNG y, con ayuda de enzimas de restricción (Genotyping-by-sequencing), se logró obtener un máximo de 13,960 loci para resolver las relaciones filogenéticas internas del complejo *Cycnoches egertonianum* Bateman, el cual se calcula que sus especies diversificaron

hace apenas un millón de años de un ancestro en común (Pérez-Escobar *et al.*, 2020). Cabe mencionar que con los métodos anteriores se observaron topologías diferentes en cada locus, es decir, existe una gran incongruencia entre los datos; asumiendo que esto se deba a las distintas tasas de mutación y el tipo de herencia de cada locus; a pesar de dicha incongruencia la combinación de todos los loci como evidencia total recuperó potencialmente las mejores topologías (Bogarín *et al.*, 2018; Pérez-Escobar *et al.*, 2020).

Las topologías rescatadas en este trabajo con distintos métodos de parsimonia e inferencia bayesiana presentaron apoyo que va de robusto a moderado respecto a la resolución en el esqueleto de *Encyclia*. Además, los principales clados y subclados rescatados, muestran importante coherencia geográfica y en algunos casos conjunto de características morfológicas nítidas que los vincula.

Para la siguiente discusión, así como los siguientes capítulos, se utilizó el árbol obtenido en BEAST (**Figura 3**). La topología de BEAST permite destacar principalmente el vínculo entre ciertas áreas geográficas (clados y subclados). Por ejemplo, el caso del subclado **f** que consta en su mayoría de especies centroamericanas, resultó grupo hermano de especies suramericanas y no megamexicanas. Se menciona esto por lo siguiente: algunas especies anidadas en el subclado **f** como *Encyclia ambigua* (Lindl.) Schltr. y *E. trachychila* (Lindl.) Schltr., por su afinidad morfológica se creía que estaban estrechamente relacionadas a *E. alata* (Bateman) Schltr. o a *E. guatemalensis* (Klotzsch) Dressler & G.E. Pollard (Carnevali com. pers), las cuales se distribuyen en la vertiente atlántica de Megaméxico (**Figura 2 y 3**. subclado **e**). Dicha hipótesis de relaciones se refuta en estos análisis y permite postular que la afinidad floral entre *E. alata* y *E. trachychila* se trata de un evento de paralelismo floral.

Este patrón (clado centroamericano como grupo hermano un clado suramericano) ya fue observado otros grupos de plantas, como en *Zamia* L. (Calonje *et al.* 2019).

Por otra parte, existen algunas casos raros, por ejemplo: *E. leucantha* que se distribuye en el norte de Venezuela, rompe con el patrón de distribución del subclado **j**, el cual se caracteriza por incluir en su mayoría especies del sureste de Brasil, no obstante, cabe mencionar que algunas especies como *E. randii* presentan una distribución disyunta, con poblaciones al noroeste de Brasil y otra al noreste, mostrándose como posible barrera

biogeográfica la amazonia (Bastos *et al.*, 2018), esto sugiere dispersiones larga distancia de algunos elementos de ese subclado hacia el noreste de Suramérica o una conectividad de las poblaciones en el pasado. Otros aspectos biogeográficos son explorados en el siguiente capítulo.

Con esta topología se revelan que algunas características morfológicas como las estelidias probablemente son una condición ancestral ya que todos los grupos basales las presentan. En este sentido, la mencionada característica se ha perdido en varias ocasiones y en distintas partes geográficas, por ejemplo: el subclado (**d**) que se encuentra constituido exclusivamente de especies que se distribuyen en Megaméxico y que carecen de estelidias, sugieren que el ancestro de todas esas especies perdió esta característica en una sola ocasión y sus descendientes han mantenido esa morfología hasta la fecha. Por otra parte, las especies del subclado **e** que en su mayoría se distribuyen en las Antillas presentan casi todos los estados morfológicos de las estelidias, es decir, unciformes, ausencia de estilidia, estelidia tipo *E. stellata* y la presencia de poblaciones de *E. papillosa* en las Antillas incluiría la estelidia tipo *E. adenocarpos*, no obstante, estas poblaciones probablemente son de reciente ingreso a Cuba (véase cap. 2). En áreas geográficas como las islas, los polinizadores suelen ser escasos (Schueller, 2004), por lo que eventos como las radiaciones adaptativas juegan un papel importante que permite coexistencia de especies estrechamente relacionadas particionando los nichos ecológicos (Givnish, 2015; Givnish, 1997); en este caso probablemente la presencia de importantes cambios morfológicos (ej. flores pequeñas [ej. 1 cm de largo *E. oxypetala*] vs. flores grandes [ej. 4 cm de largo en *E. phoenicea*], presencia o ausencia de alas en la columna, entre otros]) derivadas de un ancestro en común que invadió las Antillas, sea un patrón que indica eventos de radiación adaptativa que han permitido a *Encyclia* ocupar distintos nichos de polinización en áreas relativamente pequeñas y aisladas como las islas. Hasta ahora la información sobre la biología de *Encyclia* es muy escasa. Importantes observaciones revelan que *E. fucata* (Lindl.) Schltr. y *E. hircina* (A. Rich.) Acuña, dos especies con morfologías muy similares, crecen simpátricas en Cuba y a pesar de esto, evitan hibridarse utilizando distintos polinizadores, *E. hircina* es polinizada por un tábano; *Chrysops variegatus* (De Geer) y *E. fucata* es visitada por una abeja que no ha podido ser identificada (Soto Calvo *et al.* 2017).

Por último, los demás linajes de *Encyclia* parecen mostrar un patrón similar, donde a pesar de que las entidades están estrechamente relacionadas, la variación morfológica de floral

puede ser amplia. Si a esta importante variación floral en especies estrechamente relacionadas, le añadimos el hecho de que los clados rescatados mostraron coherencia geográfica, podríamos hipotetizar que esta variación ha permitido a *Encyclia* invadir nuevas áreas geográficas y radiar morfológicamente para utilizar distintos polinizadores permitiendo la coexistencia de especies estrechamente relacionadas.

Capítulo V. Biogeografía histórica de *Encyclia* Hook. (Orchidaceae:Laeliinae).

1. Introducción.

La biogeografía es la disciplina que se encarga de documentar y explicar patrones espaciales de biodiversidad (Brown y Lomolino, 1998). Utilizando filogenias la biogeografía histórica permite responder aspectos evolutivos que han ocurrido hace millones de años como dispersiones o vicarianzas (Morrone y Crisci, 1995; Myers y Giller, 1988).

Sin duda son demasiados los métodos biogeográficos que existen y cada uno responde distintos tipos de pregunta (ej. análisis para áreas de endemismo); la gran mayoría se basa en el uso de cladogramas para inferir eventos del pasado como dispersión y vicarianza. Revisiones importantes sobre estos modelos biogeográficos y la función de cada uno pueden ser consultada principalmente en Matzke (2014), Ronquist y Sanmartín (2011), así como en Morrone y Crisci (1995).

Actualmente los estudios biogeográficos se complementan con información de múltiples fuentes de evidencias como: geología, filogeografía, ecología, sistemática, tiempos de divergencia, algo que algunos autores llaman “trans-disciplinary biogeography” (ver Antonelli *et al.*, 2018a).

En Orchidaceae, enfoques multidisciplinarios han servido, por ejemplo, para estimar la historia biogeográfica de géneros como *Hoffmannseggella* H.G. Jones (Antonelli *et al.*, 2010), el cual pertenece a la misma subtribu de *Encyclia*. Se propuso una hipótesis sobre el origen del género utilizando dataciones moleculares y tiempos de divergencia que permitieron estimar la que diversificaron y también hacer inferencias sobre la distribución ancestral. Todo complementado con información sobre la historia paleotectónica y paleoclimática del área.

Recientemente, la combinación de estimar el tiempo en que han diversificado los clados y la estimación de áreas ancestrales, ha sido ampliamente utilizada en orquídeas y otros grupos de plantas para interpretar la biogeografía en espacio-tiempo (ej. Tamayo-Cen *et al.* 2022; Calonje *et al.* 2019 Ruiz-Sánchez *et al.* 2018; Pérez-Escobar *et al.*, 2017a, b; Givnish *et al.*, 2016).

Encyclia tiene una amplia distribución en el Neotrópico, por lo que es un elemento florístico común, con tres grandes centros de diversidad, Megaméxico, las Antillas y Brasil (van den Berg y Carnevali, 2005; Carnevali *et al.* en prensa), por lo cual resulta interesante inferir los eventos biogeográficos que han moldeado su actual distribución.

Basándose en las filogenias ya publicadas sobre *Encyclia*, se ha propuesto muy poco sobre la biogeografía de *Encyclia*, por ejemplo: se menciona que posiblemente su origen fue Megaméxico, debido a que los clados de grado basal en el género se distribuyen en dicha área (Tamayo-Cen *et al.* 2020; Leopardi *et al.* 2016; Bastos *et al.* 2014, Carnevali *et al.* en prensa). Por otro lado, Bastos (2014), menciona que probablemente algunas encyclias invadieron las Antillas desde Suramérica, sin embargo, ninguna de las hipótesis anteriores ha sido formulada con un muestro robusto del género y con ayuda de métodos biogeográficos, por lo tanto, hace falta la construcción de una hipótesis biogeográfica robusta para dilucidar dónde pudo ser el origen del género y cómo ha sido la invasión hacia las áreas que actualmente son consideradas como las más diversas.

Se ha estimado que *Encyclia* diversificó de su MRCA hace aprox. 12 millones de años (Ma.) (Leopardi *et al.* 2016), sin embargo, otros estudios sugieren que la edad en la que diversificó el MRCA de la subtribu Laeliinae es de 15 Ma. (Chomicki *et al.* 2015; Givnish *et al.* 2015; Pérez-Escobar *et al.* 2017), es decir, apenas tres millones de años de diferencia entre el origen de estos clados. Considerando lo anterior, es posible hipotetizar que el MRCA de *Encyclia* probablemente tuvo un origen más reciente a las fechas ya propuestas en la literatura (12 Ma.) porque de acuerdo a los análisis filogenéticos realizados para Laeliinae, *Encyclia* no ocupa un grado basal en las filogenias, sugiriendo una divergencia más tardía en la subtribu. Las últimas aproximaciones sugieren que Laeliinae cuenta con aprox. 50 géneros y un número de especies que hasta la fecha no es preciso, solo *Epidendrum* L. cuenta con más de 1500 especies distribuidas en gran parte del neotrópico (Hagsater com. pers.; van den Berg *et al.* 2009; Dressler 1993; 1981). *Encyclia* se encuentran relacionado a varios géneros que se distribuyen en Megaméxico e incluso algunos son endémicos: *Alamania* Lex., *Amoana* Leopardi & Carnevali, *Euchile* (Dressler & G.E. Pollard) Withner, *Oestlundia* W.E. Higgins y *Prosthechea* Knowles & Westc., juntos conforman el clado “Alianza *Encyclia*” (Higins *et al.* 2003; van den Berg *et al.* 2009).

Dicho lo anterior, surgen varias interrogantes referentes a la biogeografía histórica de *Encyclia* como: ¿Cuál fue la distribución del MRCA de *Encyclia*?, ¿Hace aproximadamente cuántos millones de años pudo haber diversificado el MRCA que compartió *Encyclia* con la alianza *Prosthechea*?, ¿Hace aproximadamente cuántos millones de años pudo haber diversificado el MRCA de *Encyclia* y cuáles eventos paleotectónicos o paleoclimáticos probablemente moldearon su actual distribución?, ¿Cuáles fueron las posibles barreras biogeográficas que pudieron jugar un papel importante para *Encyclia* en el transcurso de su evolución?

2. Materiales y métodos.

En este capítulo se construyeron tres filogenias datadas, la primera con el objetivo de representar a la familia Orchidaceae y estimar el tiempo probable en el que diversificó la subtribu Laeliinae. Se estimó una segunda filogenia implementando los resultados del primer análisis, incluyendo un muestreo más representativo de Laeliinae y sobre todo de *Encyclia*. Por último, se construyó una tercera filogenia que representó a los géneros estrechamente relacionados a *Encyclia*, es decir a la “Alianza *Encyclia*” *sensu* van den Berg *et al.* (2009). Esta última filogenia datada sirvió para estimar el área ancestral de *Encyclia*. Cabe mencionar que para realizar los siguientes análisis se respetaron las relaciones obtenidas del tercer capítulo (opción de monofilia para los principales clados, por ejemplo, el clado áptera).

2.1. Muestreo taxonómico.

2.1.1. Muestreo de Orchidaceae.

Se construyó una matriz concatenada de 177 terminales de las cuales 20 funcionaron como grupo externo y que representaron al orden Asparagales Link. y 154 terminales pertenecientes a Orchidaceae Jussieu.

Se descargó de la base de datos de GenBank información molecular de las regiones de cloroplasto *matK-trnK*, *rbcl* y *trnL-F*, así como la región de ADNr ITS (**Anexo 1**). Las regiones moleculares seleccionadas representan las más abundantes en GenBank para la familia Orchidaceae. El muestreo taxonómico para construir esta matriz representa a todas las

subfamilias y gran parte de las tribus de Orchidaceae, basado y modificada de dos principales trabajos donde se ha datado el origen de esta familia (Chomicki *et al.* 2015; Givnish *et al.* 2015;).

2.1.2. Muestreo de Laeliinae, Ponerinae y Pleurothallidinae.

Se construyó una segunda matriz concatenada de secuencias de ADNr (ITS y ETS) y ADNcl (*matK-trnK*, *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *trnD-T*, *ycf1*). La dimensión final de la matriz fue de 9376 caracteres y 298 terminales; 279 de representan a Laeliinae (117 representan *Encyclia*) y las 19 terminales restantes representan a Ponerinae y Pleurothallidinae como grupo externo. Se incluyeron 36 de aproximadamente 50 géneros de Laeliinae (Dressler, 1981; 1993), para evaluar la posición filogenética y fechas de divergencia de *Encyclia* con un mayor muestreo de Laeliinae. Para representar a esta subtribu básicamente utilizamos una combinación del trabajo de van den Berg *et al.* (2009) y Higgins *et al.* (2003). Los géneros que han sido rescatados en anteriores trabajos como estrechamente relacionados a *Encyclia* se encuentran representados en el muestreo (ej. *Prosthechea* Knowles & Westc., *Euchile* (Dressler & G.E. Pollard) Withner y *Oestlundia* W.E. Higgins), ver **Anexo 1**). El objetivo de esta segunda matriz fue implementar el resultado de la fecha de divergencia entre Laeliinae y Pleurothallidinae obtenida del primer análisis. Este método es conocido como dataciones secundarias y ha sido ampliamente utilizado en Orchidaceae y otros grupos de plantas (ej. Gustafsson *et al.*, 2010; Ruiz-Sánchez *et al.* 2018; Smidt *et al.*, 2019).

2.1.3. Muestreo Alianza *Encyclia*

Se modificó la segunda matriz retirando la información de *matK-trnK* (escasas secuencias con la información completa de este fragmento para *Encyclia*), al final la dimensión de la matriz fue de 6862 caracteres con 150 terminales de las cuales 117 representan a *Encyclia* y el resto a los géneros *Alamania*, *Amoana*, *Euchile*, *Oestlundia* y *Prosthechea*.

2.2. Tiempos de divergencia.

2.2.1. Análisis de Orchidaceae.

Basado en el modelo de reloj molecular relajado, se calculó el tiempo de divergencia de las subtribus de Orchidaceae con el software BEAST 1.8.3 (Drummond *et al.*, 2012b) en la plataforma CIPRES (Miller *et al.*, 2015). Como puntos de calibración se utilizó la estrategia de Gustafsson *et al.* (2010): el fósil más viejo conocido para Asparagales (105 millones de años [Ma.]; Walker y Walker, 1984) funcionó para enraizar el análisis con una distribución normal (offset = 105.3; stdev = 8) y para Orchidaceae se utilizaron tres puntos de calibración basados en los fósiles *Meliorchis caribea* que representan al grupo corona de Goodyerinae (Ramírez *et al.*, 2007; 15–20 Ma.; con offset = 15; stdev= 5) y los macrofósiles de *Earina fouldenensis* Conran, Bannister & Lee y *Dendrobium winikaphyllum* Conran, Bannister & Lee (Conran *et al.*, 2009; 20–23 Ma.; con offset = 20; stdev= 4.5); los tres datos anteriores con distribución gamma. El software J. Model test versión 2.1.6 (Posada, 2008) sugirió GTR+G como el mejor modelo de sustitución nucleotídica para toda la matriz. Se realizaron dos corridas independientes de 100 millones de generaciones con muestreos cada 5000 generaciones. Se confirmó la convergencia del análisis (ESS) con TRACER 1.6 (Rambaut y Drummond, 2009). A diferencia de anteriores calibraciones para Orchidaceae, se incluyeron secuencias de *Petrosavia* Becc (que conforma a la familia Petrosaviaceae Hutch) para forzar a este género como grupo hermano de Orchidaceae, de acuerdo a la reciente y robusta hipótesis de 80 genes presentada por Li *et al.* (2019).

2.2.1. Calibración secundaria: MRCA de Laeliinae, Pleurothallidinae y Ponerinae.

Dos puntos secundarios de calibración fueron implementados con una distribución normal (Ho y Phillips, 2009). La fecha fue tomada del primer análisis Orchidaceae para identificar el MRCA que compartieron Pleurothallidinae, Ponerinae y Laeliinae, con una media de 25.2 Ma. y desviación estándar (SD)= 3 Ma., la cual funcionó para enraizar el árbol, la segunda fecha fue para el grupo corona de Laeliinae de 15 Ma. y SD= 2.5 Ma. Se calculó el tiempo de divergencia de *Encyclia* con BEAST 1.8.3 (Drummond *et al.*, 2012b) en la plataforma CIPRES (Miller *et al.*, 2015). El software J. Model test versión 2.1.6 (Posada, 2008) sugirió GTR+G como el mejor modelo de sustitución nucleotídica. Dos corridas independientes de 100 millones de

generaciones fueron corridas, con muestreos cada 5000 generaciones. Se confirmó el ESS con TRACER 1.6 (Rambaut y Drummond, 2009).

2.2.2. Calibración secundaria: MRCA de la Alianza *Encyclia*.

La fecha secundaria obtenida en el análisis anterior para la divergencia de la Alianza *Encyclia* fue utilizada para enraizar este análisis (8.1 Ma. y SD= 2 Ma.). Se implementaron los mismos softwares y condiciones del análisis anterior con excepción de la MCMC (80 millones de generaciones con muestreos cada 8000).

2.3. Estimación de áreas ancestrales.

Para construir una hipótesis biogeográfica que explique la actual distribución de *Encyclia* en el espacio y tiempo, se implementó un análisis de reconstrucción de áreas ancestrales que permite conocer la posible distribución ancestral de cada nodo (MRCA) de la filogenia.

Se han propuesto muchos modelos que pueden explicar los patrones biogeográficos en una filogenia (dispersión, vicarianza, especiación por evento fundador). Entre estos tenemos métodos que explican la biogeografía de una filogenia por dispersión y vicarianza como DIVA (por su abreviación del inglés “The parsimony-based Dispersal-Vicariance Analysis”; Ronquist, 1997), hasta modelos que explican la biogeografía por eventos de dispersión, extinciones locales y eventos de cladogénesis como el modelo Dispersión-Extinción-Cladogénesis (DEC, por su abreviación del inglés “The likelihood-based Dispersal-Extinction Cladogenesis”; Ree y Smith, 2008).

Todos los modelos mencionados anteriormente comparten al menos dos parámetros: d tasa de dispersión (rango de expansión) y e tasa de extinción (rango de contracción) a lo largo de la filogenia. Para la cladogénesis en DEC, se asume que los linajes hijos heredan el rango ancestral si el ancestro vive en una sola área (ej. A $\rightarrow$ A, A), o si el ancestro tiene una amplia distribución, un linaje hijo vivirá en un subconjunto de esta área (ABCD $\rightarrow$ A, ABCD) o un área se dividirá por vicarianza (ABCD $\rightarrow$ A, BCD). DEC asume que un linaje hijo siempre tendrá como rango un área; por lo tanto, ABCD $\rightarrow$ AB, CD no está permitido. Pero por otra parte el

modelo DIVA si permite el anterior tipo de vicarianza. Modelos como BayArea, por razones de simplicidad computacional, asume que no ocurre evolución de rango en la cladogénesis; el rango ancestral se copia a ambas hijas (ej. A-> A, A; ABCD-> ABCD, ABCD) (Matzke, 2013, Ronquist y Sanmartin, 2011).

Cada método se basa en algún modelo de evolución del rango geográfico, explícita o implícitamente y por lo tanto hace alguna suposición sobre los procesos que han producido los rangos geográficos de los taxones observados. Estos supuestos sobre el proceso, generalmente tienen un impacto mucho mayor en las conclusiones sobre la historia biogeográfica que las diferencias en el procedimiento estadístico (Matzke, 2013). Debido a que existen varios modelos descritos y con distintas suposiciones, recientemente se crearon métodos para determinar el modelo que mejor se ajusta a los datos geográficos de una filogenia particular. Por ejemplo, paquetes en R como BioGeoBEARS (Matzke, 2013) implementa en un contexto de probabilidad (likelihood) a los modelos más populares en biogeografía histórica y para la reconstrucción de áreas ancestrales como: DEC, DIVA, DIVALIKE y BayArea; permitiendo elegir el modelo que mejor se ajuste a nuestros datos. Además, BioGeoBEARS incorpora la especiación por efecto fundador (+ j) a los modelos anteriores, donde en la cladogénesis un linaje hijo invade una nueva área fuera del rango de área ancestral (ej., ABCD-> ABCD, E) (Matzke, 2013).

La plataforma RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies; <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP/>; Yu *et al.* 2020) incluye todos los modelos anteriores y BioGeoBEARS, permitiendo estimar el modelo que mejor se ajustan a la filogenia y posteriormente utilizar el modelo sugerido con la posibilidad de incluir el efecto fundador (+ j), este fue utilizado para realizar la reconstrucción de áreas ancestrales de *Encyclia*.

2.4. Análisis de reconstrucción de área ancestral con RASP.

2.4.1 Codificación de Áreas.

Se utilizaron las áreas geográficas propuestas en *Encyclia* por Carnevali *et al.* (en prensa; capítulo III) y que se basan en la literatura más sobresaliente de Orchidaceae que incluye *Encyclia* o revisiones del género en algunas áreas particulares como en: Saulea *et al.* (2016)

para las Bahamas, Vale *et al.* (2014) para Cuba, Nir (2000) para las Antillas, Ackerman (2014) para las Antillas; los Icones Orchidacearum (e.g. Soto Arenas 2002a, b) para México; McLeish *et al.* (1995) para Belice; Archila *et al.* (2018) para Guatemala; Hamer (1974) para El Salvador; Hamer (1982, 2005) y van den Berghe y van den Berghe (2008) para Nicaragua; Pupulin (2005), Pupulin y Bogarin (2012) para Costa Rica; Bogarín *et al.* (2014) para Panamá; Ortiz y Uribe (2017) y Leopardi *et al.* (2017) para Colombia; Carnevali *et al.* (1994), Carnevali *et al.* (2007), Carnevali y Ramírez (2003), Romero y Carnevali (2000) para Venezuela, las Guayana Venezolana, y las Guayanas; Werkhoven (1986) para Surinam; Szlachetko *et al.* (2016) para las Guayanas, Dodson y Luer (2010) para Ecuador, Schweinfurth (1959) y Tamayo-Cen *et al.* (2020) para Perú; Bastos *et al.* (2018) para Brasil; Vázquez (2014) para Bolivia; Zuloaga *et al.* (2008) para la región del cono sur de Suramérica, entre otros como Withner (1996, 1998, 2000). Las áreas codificadas de norte a sur fueron: Megaméxico (**E**) (Rzedowski 1991, Megaméxico), el Istmo Centroamericano (**C**) considerando el sur de Nicaragua hasta Panamá, las Antillas mayores y menores incluido el Archipiélago de las Bahamas (**G**), los Andes que incluyen a las especies que se encuentran en el área general andina a elevaciones superiores a 700 m en las laderas de la cadena montañosa o en elevaciones más bajas en los valles intramontanos (**A**), el norte de Suramérica incluyendo norte de Venezuela, NE de Colombia, las Guayanas y las tierras altas de la Guayana (**F**), la cuenca del Amazonas definida como la llanura aluvial que cubre el norte de Brasil y partes del sur de Venezuela, el sureste de Colombia y el este de Ecuador, el este de Perú y partes del norte de Bolivia (**B**) y Sureste de Suramérica, incluyendo el Chaco, el Cerrado las Caatingas y la Mata Atlántica (**D**). Para este tipo de análisis es recomendable utilizar la menor cantidad de áreas biogeográficas ya que la inclusión de muchas áreas puede resultar en una menor resolución en los nodos, además de que el análisis puede ser extremadamente lento en aspectos computacionales (Matzke, 2013); es por eso que no se codificaron áreas más finamente particionadas (ej. Morrone, 2014). De hecho, la codificación de estas áreas se asemeja a la de trabajos previos en grupos neotropicales (Tamayo-Cen *et al.* 2022; Martins *et al.* 2018; Pérez-Escobar *et al.* 2017a, b; Givnish *et al.* 2014). Las áreas codificadas para las terminales se muestran en la **Tabla 1**.

Tabla 1. Codificación de las áreas de distribución de *Encyclia*. A = Los Andes, B = Amazonía, C = Istmo Centroamericano, D = SE de Suramérica, E = Megaméxico, F = N de Suramérica, G = Las Antillas.

Taxa	Área
<i>E. acapulcensis</i> Viccon-Esquivel, Cetzal & Carnevali	E
<i>E. acutifolia</i> Schltr.	G
<i>E. adenocarpos</i> (Llave & Lex.) Schltr.	E
<i>E. adenocaula</i> (Lex.) Schltr.	E
<i>E. advena</i> (Rchb. f.) Porto & Brade	D
<i>E. aenicta</i> Dressler & G.E. Pollard	E
<i>E. alata</i> (Bateman) Schltr.	EC
<i>E. alboxanthina</i> Fowlie	D
<i>E. altissima</i> Schltr.	G
<i>E. ambigua</i> (Lindl.) Schltr.	E
<i>E. andrichii</i> L.C. Menezes	D
<i>E. angustiloba</i> Schltr.	A
<i>E. archilae</i> W.E. Higgins	E
<i>E. argentinensis</i> (R. Speg.) Hoehne	D
<i>E. aspera</i> (Lindl.) Schltr.	A
<i>E. asperula</i> Dressler & G.E. Pollard	E
<i>E. atrorubens</i> (Rolfe) Schltr.	E
<i>E. betancourtiana</i> Carnevali & I. Ramírez	A

<i>E. bipapularis</i> (Rchb. f.) Acuña	G
<i>E. bocourtii</i> Mújica & Pupulin	G
<i>E. bohnkiana</i> V.P. Castro & Campacci	D
<i>E. bracteata</i> Schltr. ex Hoehne	D
<i>E. bractescens</i> (Lindl.) Hoehne	E
<i>E. bragancae</i> Ruschi	D
<i>E. calderoniae</i> Soto Arenas	E
<i>E. candollei</i> (Lindl.) Schltr.	E
<i>E. caximboensis</i> L.C. Menezes	D
<i>E. ceratistes</i> (Lindl.) Schltr.	CAF
<i>E. chapadensis</i> L.C. Menezes	D
<i>E. chiapasensis</i> Withner & D.G. Hunt	E
<i>E. chloroleuca</i> (Hook.) Neumann	ECFB
<i>E. conchaechila</i> (Barb. Rodr.) Porto & Brade	B
<i>E. cordigera</i> (Kunth) Dressler	EC
<i>E. correllii</i> Sauleda	G
<i>E. cyperifolia</i> (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez	BD
<i>E. dichroma</i> (Lindl.) Schltr.	D
<i>E. dickinsoniana</i> (Withner) Hamer	E
<i>E. diota</i> (Lindl.) Schltr.	E

<i>E. diurna</i> (Jacq.) Schltr.	F
<i>E. dressleri</i> Beutelsp. & Mor.-Mol.	E
<i>E. duveenii</i> Pabst	D
<i>E. elegantula</i> Dressler	C
<i>E. enriquearcae</i> Carnevali & Cetzal	E
<i>E. fowliei</i> Duveen	D
<i>E. fucata</i> (Lindl.) Schltr.	G
<i>E. gallopavina</i> (Rchb. f.) Porto & Brade	D
<i>E. garcia-esquivelii</i> Carnevali & I. Ramírez	F
<i>E. gonzalezii</i> L.C. Menezes	D
<i>E. gracilis</i> (Lindl.) Schltr.	G
<i>E. granitica</i> (Lindl.) Schltr.	FB
<i>E. gravida</i> (Lindl.) Schltr.	E
<i>E. guatemalensis</i> (Klotzsch) Dressler & G.E. Pollard	E
<i>E. halbingeriana</i> Hágsater & Soto Arenas	E
<i>E. hanburyi</i> (Lindl.) Schltr.	E
<i>E. huertae</i> Soto Arenas & R. Jiménez	E
<i>E. inaguensis</i> Nash ex Britton & Millsp.	G
<i>E. incumbens</i> (Lindl.) Mabb.	E
<i>E. inopinata</i> Leopardi, Carnevali & G.A. Romero	E

<i>E. ivonae</i> Carnevali & G.A. Romero	F
<i>E. jensischiana</i> (Rchb. f.) Porto & Brade	D
<i>E. leucantha</i> Schltr.	F
<i>E. linearifolioides</i> (Kraenzl.) Hoehne	D
<i>E. mapueræ</i> (Huber) Brade ex Brade & Pabst	B
<i>E. mariaeeugeniae</i> Tamayo-Cen & Carnevali	E
<i>E. meliosma</i> (Rchb. f.) Schltr.	E
<i>E. microbulbon</i> (Hook.) Schltr.	E
<i>E. microtos</i> (Rchb. f.) Hoehne	A
<i>E. moebusii</i> H.Dietr.	G
<i>E. mooreana</i> (Rolfe) Schltr.	C
<i>E. naranjapatisensis</i> Dodson	F
<i>E. nematocaulon</i> (A. Rich.) Acuña	G
<i>E. oestlundii</i> (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz	E
<i>E. oliveirana</i> Campacci	D
<i>E. oncidoides</i>	D
<i>E. osmantha</i> (Barb. Rodr.) Schltr.	D
<i>E. ossenbachiana</i> Pupulin	C
<i>E. ovulum</i> (Lindl.) Schltr.	E
<i>E. oxypetala</i> (Lindl.) Schltr.	G

<i>E. papillosa</i> (Bateman) Aguirre-Olav.	E
<i>E. parviflora</i> (Regel) Withner	E
<i>E. patens</i> Hook.	D
<i>E. pauciflora</i> (Barb. Rodr.) Porto & Brade	D
<i>E. peraltensis</i> (Ames) Dressler	C
<i>E. pflanzii</i> Schltr.	A
<i>E. phoenicea</i> (Lindl.) Neumann	G
<i>E. plicata</i> (Lindl.) Schltr.	G
<i>E. pollardiana</i> (Withner) Dressler & G.E. Pollard	E
<i>E. profusa</i> (Rolfe) Dressler & G.E. Pollard	F
<i>E. pyriformis</i> (Lindl.) Schltr.	G
<i>E. randii</i> (L. Linden & Rodigas) Porto & Brade	B
<i>E. remotiflora</i> (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez	B
<i>E. replicata</i> Schltr.	F
<i>E. rhizomatosa</i> Tamayo-Cen, Carnevali & G.A. Romero	A
<i>E. rodolfoi</i> Archila, Chiron & Véliz	E
<i>E. rufa</i> (Lindl.) Britton & Millsp.	G
<i>E. rzedowskiana</i> Soto Arenas	E
<i>E. sabanesis</i> Vale, Pérez-Obr. & Faife	G
<i>E. seidelii</i> Pabst	D

<i>E. selligera</i> Schltr.	E
<i>E. serroniana</i> (Barb. Rodr.) Hoehne	D
<i>E. spathella</i> Schltr.	E
<i>E. spiritusanctensis</i> L.C. Menezes	D
<i>E. steinbachii</i> Schltr.	A
<i>E. stellata</i> Schltr.	C
<i>E. suaveolens</i> Dressler	E
<i>E. tampensis</i> Small	G
<i>E. trachycarpa</i> Schltr.	E
<i>E. trachychila</i> Schltr.	E
<i>E. triangulifera</i> (Rchb. f.) Acuña	G
<i>E. tuerckheimii</i> Schltr.	EC
<i>E. unaensis</i> Fowlie	D
<i>E. viridiflora</i> Hook.	D
<i>E. xerophytica</i> Pabst	D
<i>Alamania_punicea</i>	E
<i>Amoana_kienastii</i>	E
<i>Euchile_citrina</i>	E
<i>Euchile_mariae</i>	E
<i>Oestlundia_cyanocolumna</i>	E

<i>Oestlundia_distantiflora</i>	E
<i>Oestlundia_tenuissima</i>	E
<i>Prostechea_aemula</i>	B
<i>Prostechea_alemanii</i>	D
<i>Prostechea_abbreviata</i>	CF
<i>Prostechea_aemula</i>	B
<i>Prostechea_alemanii</i>	D
<i>Prostechea_calamaria</i>	B
<i>Prostechea_cf_moojenii</i>	D
<i>Prostechea_chimborazoensis</i>	C
<i>Prostechea_cochleata</i>	E
<i>Prostechea_cretacea</i>	E
<i>Prostechea_fausta</i>	D
<i>Prostechea_fragrans</i>	E
<i>Prostechea_glauca</i>	E
<i>Prostechea_ionocentra</i>	C
<i>Prostechea_lambda</i>	F
<i>Prostechea_linkiana</i>	E
<i>Prostechea_livida</i>	E
<i>Prostechea_ochracea</i>	E

<i>Prosthechea_prismatocarpa</i>	C
<i>Prosthechea_pseudopygmaea</i>	EC
<i>Prosthechea_suzanensis</i>	D
<i>Prosthechea_varicosa</i>	E
<i>Prosthechea_venezuelana</i>	F
<i>Prosthechea_vitellina</i>	E
<i>Prosthechea_widgrenii</i>	D
<i>Prosthechea_chacaoensis</i>	ECF
<i>Prosthechea_pygmaea</i>	ECF
<i>Prosthechea_radiata</i>	E

2.4.2 Selección del modelo y reconstrucción de área ancestral.

Para realizar la reconstrucción del área ancestral, se utilizó el árbol de consenso obtenido del análisis de divergencia para la Alianza *Encyclia*. También se utilizaron los árboles muestreados en las iteraciones (MCMC) del análisis anterior (se utilizaron 100 árboles). El uso de estos árboles incorpora a los modelos incertidumbre filogenética (variación en las topologías). A pesar de que en estos análisis respetamos las relaciones filogenéticas del capítulo IV, los grupos forzados a la monofilia pueden presentar variación en sus topologías internas, por ejemplo: el clado Apterá, que fue forzado a la monofilia, podría presentar variación en sus relaciones internas dentro de los 100 árboles implementados; esto justificó la idea de incluir variación topológica a los modelos.

La topología de consenso, los árboles de muestreo (100) y la matriz de áreas codificadas se ingresaron a la plataforma de RASP para posteriormente calcular el modelo que mejor se ajuste a los datos geográficos en la filogenia. En la misma plataforma se seleccionó la

opción “Compare Models Using BioGeoBEARS”, se seleccionó la opción de cuatro áreas máximas para resolución de los nodos ancestrales. De igual forma, se incluyó una matriz de probabilidad de dispersión en el tiempo, la cual refiere a la conectividad entre áreas a través del tiempo y la probabilidad de dispersión de un área a otra. Para este análisis el tiempo máximo fue la raíz de 9.1 millones de años, por lo que se decidió utilizar dos matrices de dispersión la primera cubre de 3.5 millones hasta el presente, esta fecha representa el cierre de Istmo de Panamá, mientras que la segunda matriz de probabilidad de dispersión cubre las fechas de 9.1 a 3.5, cabe mencionar que a partir de los 10 millones de años ya existía una conectividad e intercambio de biotas de norte a Suramérica y *vice versa*, no obstante, se ha sugerido que hubo un incremento de estas a partir del cierre del Istmo de Panamá (Bacon *et al.* 2015). Además, para la fecha de divergencia de *Encyclia* (calculada aquí), la cordillera norte de los Andes ya tenía aproximadamente la altura que actualmente registramos (Hoorn *et al.* 2010; Garzione *et al.* 2006, 2008). Se codificó la probabilidad de dispersión como en Labiak *et al.* (2014): 0.01 = dispersión muy baja; 0.25 = baja dispersión; 0.5 = dispersión media y 1.0 = posibilidades de dispersión muy altas o áreas conectadas (**Tabla 2**).

Tabla 2. Probabilidad de dispersión entre áreas. 1A–G (de 3.5 millones de años hasta la actualidad); 2A–G (de 9.1 a 3.5 millones de años). 0,01 = muy baja; 0,25 = baja; 0,5 = media y 1.0 = muy altas o áreas conectadas.

Área	A	B	C	D	E	F	G
1-A	–	1	1	0.5	0.25	1	0.01
1-B	1	–	0.25	1	0.25	1	0.01
1-C	1	0.25	–	0.01	1	0.5	0.01
1-D	0.5	1	0.01	–	0.01	1	0.01
1-E	0.25	0.25	1	0.01	–	0.25	1
1-F	1	1	0.5	1	0.25	–	0.5

1-G	0.25	0.01	0.01	0.01	1	0.5	–
2-A	-	1	0.5	0.5	0.25	1	0.01
2-B	1	-	0.25	1	0.25	15	0.01
2-C	1	0.25	–	0.01	1	0.5	0.01
2-D	0.5	1	0.01	–	0.01	1	0.01
2-E	0.25	0.25	0.5	0.01	–	0.25	1
2-F	1	1	0.25	1	0.25	-	0.5
2-G	0.5	0.01	0.01	0.01	1	0.5	-

3. Resultados.

3.1. Tiempos de divergencia.

Un resumen de los resultados obtenidos para los tiempos de divergencia en este trabajo, son comparados con otros estudios en la **Tabla 3**. Los tiempos de divergencia para todos los análisis, presentaron un coeficiente de variación (CV) entre 0.55 a 0.68, lo que significa que existe importante heterogeneidad en la substitución nucleotídica de las ramas, justificando el uso del reloj molecular relajado (Drummond *et al.*, 2012; datos verificados en Tracer). El cronograma de Orchidaceae derivado de BEAST puede ser consultado en el **Anexo 4**.

Tabla 3. Edad media de la divergencia presentado en Millones de años (Ma.) de los principales linajes reconocidos. Se incluye los intervalos con un 95% de HPD (highest posterior density)

Clados	En este estudio			Pérez-Escobar <i>et al.</i> 2017	Givnish <i>et al.</i> 2015;2016	Leopardi <i>et al.</i> 2016
	Datación Orchidaceae	Datación Laeliinae	Datación Alianza <i>Encyclia</i>			
Laeliinae	15.0 (10.0-20.2, 95% HPD)	14.0 (10.6- 17.8 95% HPD)	No aplica	15.99	15.3	19.12
<i>Encyclia</i> + Alianza <i>Prosthechea</i>	No aplica	8.1 (5.6-10.7, 95% HPD)	9.1 (7.4- 10.8, 95% HPD)	8.3 (divergencia <i>Encyclia</i> y <i>Prosthechea</i>)	No aplica	No aplica
<i>Encyclia</i>	No aplica	6.0 (4.0-8.2, 95% HPD)	7.0 (5.4-8.5, 95% HPD)	No aplica	No aplica	12.4 (10.5-14.2, 95% HPD)
Divergencia entre el clado B (Megaméxico + Costa atlántica de Megaméxico y Antillas) y C (Centroamérica y Suramérica.	No aplica	3.6 (2.4-4.9, 95% HPD)	3.3 (2.4-4.3, 95% HPD)	No aplica	No aplica	No aplica

En este estudio se obtuvo que el tiempo de divergencia del MRCA que compartieron la subtribu Pleurothallidinae, Ponerinae y Laeliinae es de aproximadamente 21.1 Ma. (95% HPD), mientras que la fecha de divergencia del MRCA de Laeliinae es de 15.07 Ma. (95% HPD); resultados que coincide con estudios previos (Pérez-Escobar, *et al.*, 2017; Givnish *et al.*, 2016; 2015). Con las calibraciones secundarias implementadas en los análisis de divergencia y un muestreo amplio de Laeliinae, se rescató el clado conocido como alianza *Encyclia sensu* van den Berg *et al.* (2009) con una edad media de 8.4 Ma. basados en la matriz de Laeliinae y 9.1 Ma. con la matriz de la alianza *Encyclia*. Por otra parte, la divergencia del MRCA de *Encyclia* fue de 6.2 Ma. basados en la matriz de Laeliinae y 7.0 Ma. la matriz de la Alianza *Encyclia* (VS. 12.4 Ma; Leopardi *et al.* 2016). Los tiempos de divergencia para los nodos de los principales clados internos de *Encyclia*, presentaron una ligera variación en la edad media (no mayor a 1 Ma.) entre las matrices de Laeliinae (ITS, ETS, *matK-trnK*, *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *trnD-T*, *ycf1*) y la matriz modificada para la alianza *Encyclia* (ITS, ETS, *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *trnD-T*, *ycf1*, **Figura 1**).

Dicha variación es mínima (comparar **Anexo 5** y **Figura 1**) y evidentemente derivada de la exclusión de taxones e información molecular (*matK-trnK*), no obstante, dicha variación en tiempos geológicos no debería ser considerada como una interferencia para las interpretaciones del escenario biogeográfico de *Encyclia*. Por lo anterior, los resultados del cronograma de la alianza *Encyclia* (**Figura. 1**) fueron implementados para la reconstrucción de áreas ancestrales y para la discusión de este capítulo.

La divergencia entre los clados **B** y **C** (**B**: Megaméxico + las Antillas; **C**: Centro + Suramérica. Consultar **Figura 3**, capítulo IV. para más detalle), resultó en 3.3 Ma. (3.8 Ma. con la matriz *Laeliinae*), coincidiendo con las fechas en las que se sugiere que el Istmo de Panamá se encontraba completamente cerrado (Bacon *et al.*, 2015), sugiriendo que esta área geográfica pudo servir de puente para que el grupo tallo del clado **C** ingresaran a Suramérica. El MRCA del clado **C** diversificó hace aproximadamente 3.09 Ma. (3.5 Ma. con la matriz para *Laeliinae*) mientras que MRCA del clado **B** diversificó hace 2.4 Ma. (3.5 Ma. con la matriz para *Laeliinae*). La fecha de divergencia del resto de clados diversificó en los últimos tres millones de años.

3.2. Reconstrucción de área ancestral.

El modelo que mejor se ajustó a los datos biogeográficos fue BAYAREALIKE + evento fundador (parámetro *j*; mejor modelo LnL = -209.8; segundo mejor modelo LnL = -196.4; mejor modelo AICcwt = 0.51; segundo mejor modelo AICcwt= 0.28; tabla 4). En la **Tabla 4** pueden observarse los resultados, nótese que todos modelos mejoran el ajuste al incorporar el evento fundador.

Tabla 4. Modelos de Log Likelihood (LnL), Akaike information criterion corrected (AIC) y AIC weight (AICcwt).

Modelo	LnL	AICc	AICcwt
DEC	-228.1	460.2	2.50E-08
DEC+J	-211.4	429	0.15
DIVALIKE	-224.2	452.4	1.30E-06
DIVALIKE+J	-210.5	427.2	0.38
BAYAREALIKE	-293.1	590.3	1.40E-36
BAYAREALIKE+J	-210.3	426.8	0.46

La figura del **Anexo 6** muestra el cladograma original obtenido por RASP para ser consultado. La **Figura 1** se editó para mostrar los nodos y eventos más sobresalientes (clados principales). Otros parámetros generales como la dispersión entre áreas también pueden consultarse en el **Anexo 6**.

Antes, se presenta la principal simbología utilizada en RASP que definen eventos, $\wedge$: especiación, también incluye especiación local, lo que significa que dos o más nodos / especies hijos surgen en la misma área, en otras palabras, es una "dispersión a pequeña escala"; $\rightarrow\wedge$: extinción; |: vicarianza y $\rightarrow$: desde el nodo padre a los nodos descendientes. Entre los eventos más importantes de acuerdo al modelo BAYAREALIKE+J, el MRCA de *Encyclia* tuvo una

distribución ancestral en Megaméxico (nodo 298; probabilidad: 0.99), también dos clados de grado basal son de origen en Megaméxico (probabilidad: 1 para el clado *E. microbulbon* y el complejo *E. adenocarpos*) y una especie de grado basal con actual distribución en Megaméxico y Centroamérica. Por otra parte, el modelo sugiere que en el nodo 287 (que conecta a los elementos de Megaméxico con los de las Antillas) tenía un área de distribución ancestral en Megaméxico (0.99). El nodo donde se encuentra anidado el clado de las Antillas (nodo 286) tenía una distribución megamexicana y posteriormente se detectó un evento de dispersión hacia las Antillas expandiendo su rango de distribución (ruta de RASP: E->EG->E|G), evento apoyado con alta probabilidad (0.99). También, de los linajes megamexicanos, dos dispersiones fueron detectadas: para *Encyclia nematocaulon* y *Encyclia papillosa*. Los anteriores eventos de dispersión, sugieren que *Encyclia* colonizó las Antillas en varias ocasiones, pero, los eventos más antiguos (nodo 286, poco menos de 2 Ma.) han resultado la invasión y radiación del género, ya que probablemente surgieron más de 50 especies a partir de este evento. Dispersiones más recientes a las Antillas se dieron por especies contemporáneas (*E. nematocaulon* y *E. papillosa*) permitiéndoles expandir su área de distribución. Las dispersiones de México hacia las Antillas probablemente han sido frecuentes, por ejemplo, Cuba y la península de Yucatán comparten varios grupos vegetales que probablemente son producto de dichas dispersiones (Chiappy-Jhone *et al.*, 2001).

Otro evento de dispersión se detectó en el nodo 288, dicho nodo vincula la diversificación entre los principales clados B (especies de Megaméxico y Antillas) y C (especies principalmente distribuidas en Centro y Suramérica); se sugiere que su distribución ancestral fue Megaméxico (0.97), por otra parte, el MRCA del clado C (nodo 247), tuvo con mayor probabilidad de distribución ancestral Megaméxico (0.64), en este mismo nodo se detectaron eventos de dispersión y extinción (E->->^A->A^A->A|A) hacia los Andes, sin embargo, la probabilidad de estos eventos es baja (0.29). Dentro del clado C, en el nodo 246 con distribución ancestral en los Andes (0.52), se detectaron eventos de extinción, dispersión y vicarianza hacia el norte de Suramérica (A->->^F->F^F->F|F), no obstante, nuevamente la probabilidad sobre estos eventos es baja (0.20). Otro nodo del clado C, el nodo 203, presentó una distribución ancestral en los Andes (0.85). Dentro del nodo 203 se encuentran el subclado *i* (ver cap. 3) con distribución ancestral en los Andes (nodo 187; probabilidad: 1) y el subclado *j* (ver cap. 3.) de igual forma con distribución ancestral en los Andes (nodo 202; probabilidad:

0.85), sin embargo, en este último se detectó en los nodos internos múltiples eventos: extinciones (ej. nodo 201), dispersiones (ej. nodo 196) y vicarianzas (ej. nodo 189), estos eventos ilustran una invasión al SE de Suramérica (**Figura 1**).

Anidado en el nodo 246 se encuentra el nodo hijo 232 que tuvo una distribución ancestral en el Norte de Suramérica (0.72) pero con un evento de dispersión hacia los Andes (F->AF->F|A). Dentro del nodo 232 tenemos a los clados (nodos) hijos **h** y **g** (ver cap. 3). El nodo **h** (220) tuvo una distribución ancestral en los Andes (0.64) y una dispersión hacia el SE de Suramérica (A->AD->A|D; 0.60), mientras que el subclado **g** (nodo 231) tuvo una distribución ancestral en el Norte de Suramérica (0.97). El subclado **f** (nodo 245) tuvo una mayor probabilidad de que su área ancestral sea el Norte de Suramérica (0.55), en este mismo nodo se detectó una expansión de área geográfica (F->CEF->CF|E), mostrando un patrón que sugiere un regreso hacia Centroamérica y Megaméxico, este mismo nodo indica un evento de dispersión hacia el Amazonas, producto de la presencia de *E. remotiflora* en ese clado (**Figura 1**).

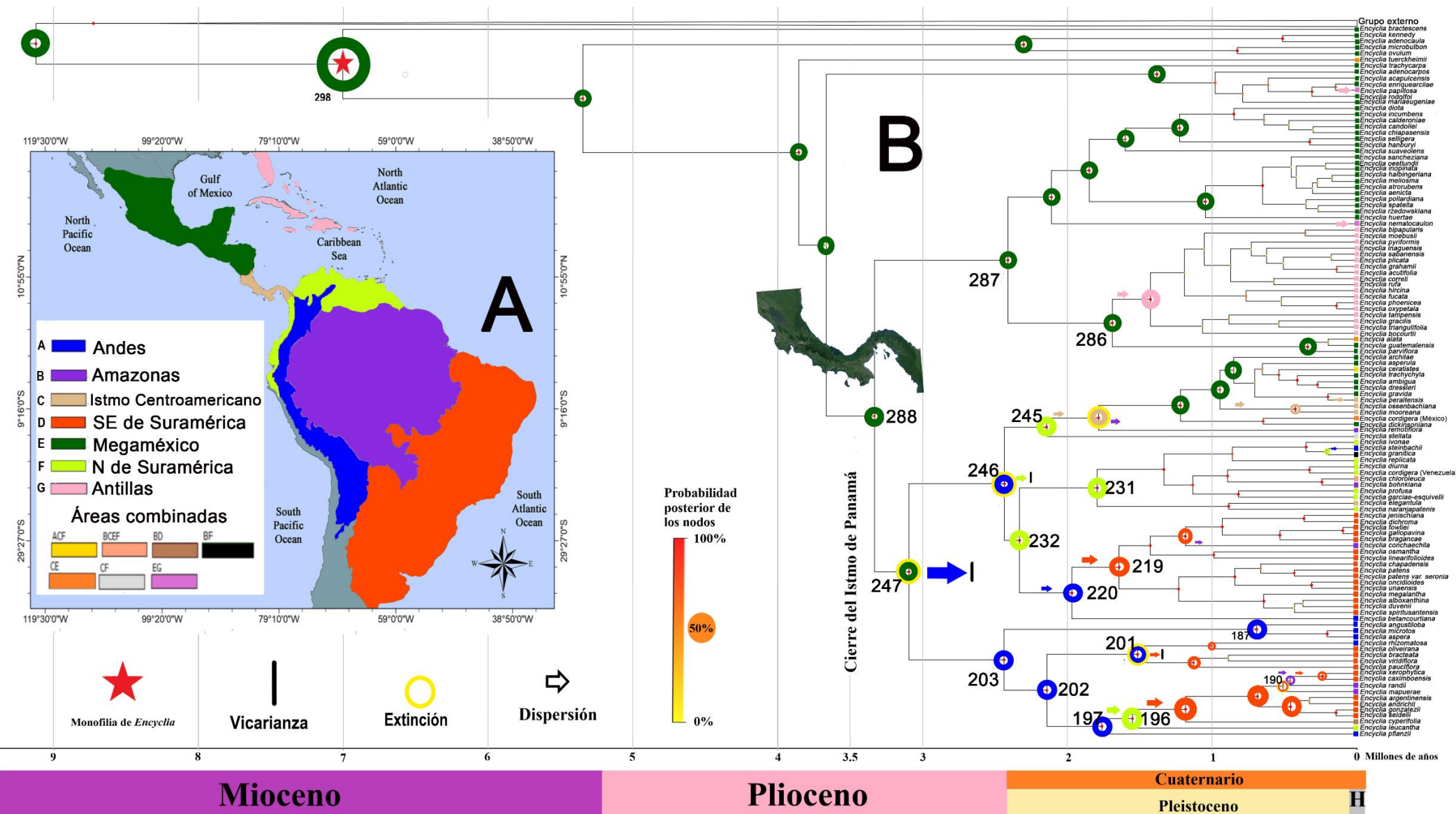


Figura 1. A. Mapa con los colores que codifican áreas. B. Cronograma con Resultados del análisis de divergencia + la reconstrucción de áreas ancestrales. Símbolos, estrella roja: monofilia de *Encyclia*; barra negra: vicarianza; círculo amarillo: extinción; flechas indican dispersión y presentan el color del área hacia donde se dispersó el MRCA. El gradiente de color amarillo a rojo en los nodos representa los soportes (PP) de cada nodo. Se indica el número de los nodos mencionados en el texto.

4. Discusión y conclusión

De acuerdo a las estimaciones de este trabajo, *Encyclia* diversificó en el Mioceno, hace aprox. 7.1 Ma. (4.7-9.5, 95% HPD), discrepando ligeramente con Leopardi *et al.* (2016; media 12 [10.5-14.2, 95% HPD]). No obstante, una edad de divergencia más temprana para *Encyclia* tiene sentido con las recientes estimaciones sobre la divergencia de la subtribu Laeliinae (hace aproximadamente 15 millones de años, ej. Chomicki *et al.* 2015; Givnish *et al.*, 2015; Pérez-Escobar *et al.*, 2017a). Considerando la basta diversidad de Laeliinae (aprox. 50 géneros; Dressler, 1981; 1993), es prudente hipotetizar que a partir de la diversificación del MRCA de toda la subtribu Laeliinae, fue necesario más tiempo para diversificar en los géneros contemporáneos, es decir, la evolución y acumulación de características morfológicas y ecológicas que ahora nos permiten discernir y delimitar a estos grupos taxonómicos (**Figura 1; Anexo 6**).

Las reconstrucciones de áreas ancestrales sugieren que el MRCA de *Encyclia* se distribuía en Megaméxico a finales del Mioceno. Para ese tiempo, dicha área ya tenía una configuración similar a la actual (Cevallos-Ferriz, 2012), además, se ha sugerido que, en ese tiempo, gran parte del Neotrópico sufrió eventos de expansión y contracción de distintos tipos de vegetación (Pérez-Escobar *et al.*, 2017a; Antonelli *et al.*, 2010; Graham, 1999). Para finales del Mioceno, los bosques secos tropicales, hábitat preferente de muchas encyclias (van den Berg y Carnevali, 2005, Leopardi *et al.*, 2016; Carnevali *et al.*, 2018 a), se encontraban ampliamente distribuidos en México (Becerra, 2010).

Dos principales hipótesis sobre la biogeografía de *Encyclia* planteadas en la literatura fueron abordadas aquí, por ejemplo, se ha hipotetizado que *Encyclia* tuvo un origen en Megaméxico (ej. Bastos 2014, Leopardi *et al.* 2016). Los métodos biogeográficos aquí aplicados se ajustan a la hipótesis sobre el origen megamexicano, resultados coherentes, pues los clados basales del género, así como gran parte de los géneros que constituyen el grupo hermano, son de distribución megamexicana.

Otra hipótesis fue postulada por Bastos (2014), argumentando posibles dispersiones de las encyclias suramericanas hacia las islas del Caribe. Este autor menciona que “las encyclias suramericanas al ser elementos de tierras bajas, fácilmente pudieron dispersarse hacia el arco

caribeño sin utilizar los Andes”. Sin embargo, las mejores topologías de este trabajo sugieren que la única vía de acceso a las Antillas ha sido desde Megaméxico. Por su cercanía, lo más coherente es que la invasión comenzó con una dispersión a larga distancia desde la península de Yucatán hacia Cuba, este último país del arco caribeño, es el que cuenta con mayor diversidad de especies. Posteriormente debieron moverse hacia las islas del Este, debido a que actualmente observamos un declive en la diversidad de especies hacia las Antillas menores, de hecho, no existen registros de *Encyclia* a partir de Puerto Rico y el resto de las Antillas menores.

Las dispersiones en *Encyclia* fueron eventos que han promovido las radiaciones en áreas geográficas nuevas, pues la mayoría de las posibles barreras biogeográficas ya se encontraban configuradas durante la diversificación de los principales linajes; la dispersión hacia nuevos territorios eventualmente promovió el corte de flujo genético entre poblaciones, dando origen a nuevos clados que eventualmente diversificaron en muchas entidades. En *Encyclia*, el evento de dispersión detectado desde Megaméxico hacia las Antillas (hace 1.68 Ma.), promovió el aislamiento geográfico de una entidad que se estableció exitosamente en un área novedosa para posteriormente diversificar, ahora, todas las especies de esa área son rescatadas en un clado monofilético y probablemente representa el segundo clado-área más rico en especies (Carnevali *et al.* en prensa). Dicho clado es muy diverso morfológicamente, incluyendo especies de flores grandes (ej. *E. phoenicea* (Lindl.) Neumann) y chicas (ej. *E. fucata* (Lindl.) Schltr.), así como flores con o sin estelidia (ej. *E. pyriformis* (Lindl.) Schltr. vs. *E. oxypetala* (Lindl.) Schltr.), dicha diversidad probablemente se ha originado en apenas aprox. 1.42 Ma. Dos dispersiones hacia la Antillas desde Megaméxico también han sucedido recientemente, detectadas para especies *E. nematocaulon* (A. Rich.) Acuña y *E. papillosa* (Bateman) Ag.-Olav., permitiendo expandir su área de distribución, lo que podría estar promoviendo una divergencia entre poblaciones disyuntas, que a futuro podrían dar origen a novedades evolutivas. Para estas dos últimas especies, un estudio con las poblaciones de Megaméxico y de Cuba sería interesante, ya que permitiría inferir el tiempo en el que se separaron las poblaciones.

En la península de Yucatán (Megaméxico), es la que se encuentra más cerca de Cuba y probablemente fue el área desde donde se dispersó *Encyclia* hacia ese país. La península de Yucatán probablemente ya se encontraba importantemente configurada desde hace aprox. 5

Ma. (Cevallos-Ferriz *et al.* 2012; Fig. 1I.), varios millones de años antes de la fecha estimada a la primera dispersión (1.68 Ma) hacia las Antillas. Esta hipótesis se refuerza debido a que en la península se distribuyen especies inmediatamente relacionadas al clado exclusivo de las Antillas. Otra evidencia contundente es que la especie *E. nematocaulon* se distribuye al norte de Yucatán y los ejemplares de esta área, son idénticos a los recientemente redescubiertos en Cuba (Soto *et al.* 2020). *E. papillosa*, otra especie megamexicana que, invadió las Antillas, también ha sido reportada para el norte de Yucatán (https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/ficha_virtual.php?especie=373J.; Andrews 25, CICY, XAL.).

Por otro lado, en nodos más profundos de la filogenia, el nodo 288 que representa al MRCA que compartieron los elementos del hemisferio norte (Megaméxico-Antillas) y los de Centro-Suramérica, presentó una distribución megamexicana, donde tuvo eventos de vicarianza. Entonces, el MRCA ubicado en el nodo hijo 247 que incluye a las especies de Centro y Suramérica, se originó en Megaméxico. En este nodo se detectaron eventos de dispersión y extinción, la dispersión fue hacia los Andes hace aprox. 3.0 Ma, para esta fecha, teóricamente el Istmo de Panamá ya se encontraba configurado (Bacon *et al.*, 2015; Coates *et al.*, 1992). Al no incluirse Centroamérica como parte del rango de área ancestral para el nodo 247, lo más parsimonioso es hipotetizar que esta última área únicamente funcionó como puente para la invasión de los Andes y posteriormente hubo eventos de extinción. Principalmente las inundaciones pudieron jugar un papel importante en las extinciones de ancestros de *Encyclia* en Centroamérica, por ejemplo, la depresión central de Nicaragua se encontraba inundada a principios del Pleistoceno (Harmon, 2005) y hasta más recientemente (aprox. 1.8 Ma.) dicha área se fue secando, eso es sugerido por un análisis de divergencia en roedores (*O. phyllotis*; Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, 2013; Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, 2012). Por otra parte, los niveles del mar eran cambiantes, promoviendo inundaciones, sin embargo, se ha sugerido la formación de archipiélagos como corredores biológicos en gran parte de Centroamérica, como sucedió con Panamá (Montes *et al.* 2012); de hecho, hasta después del cierre total del Istmo (3.5 Ma.; Cody *et al.* 2010; Webb, 2006; Webb, 1991), parte de Panamá continuó inundada, promoviendo la limitación de flujo génico que eventualmente moldeó la estructura poblacional de organismos acuáticos y terrestres (Hauswaldt *et al.*, 2011 [ranas]; Berming, 1998 [peces]; Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez, 2013). Entonces, es probable que el grupo tallo del nodo 247 utilizó como corredor a Centroamérica para dispersarse y

colonizar los Andes; para ese tiempo Centroamérica se vio fuertemente influenciada por un sistema complejo ambiental que incluye sequías, huracanes, ciclones, monzones y tormentas tropicales, que fueron causados principalmente por factores como la temperatura de la superficie del mar, las corrientes oceánicas y los cambios en el nivel del mar (Hughen *et al.*, 1996), ocasionando que, probablemente las poblaciones ancestrales de encyclias se extinguieran. El cierre del Istmo de Panamá fue uno de los eventos más importantes en el Neotrópico, y desencadenó el incremento en las dispersiones entre la biota de Norte y Suramérica (conocido como GABI, por su abreviación del inglés Great American Biotic Interchange) en un lapso de 3.1 a 2.5 Ma. (Cody *et al.* 2010; Webb, 2006; Webb, 1991).

El nodo 247, que incluye a los elementos de Centro y Suramérica, diversificó en dos clados hijos, los nodos 203 y 246. El nodo 203 contiene únicamente elementos de Suramérica, los nodos hijos 187 y 202, ambos con distribución en los Andes. El nodo 187 radió en los Andes y actualmente incluye a las especies *E. angustiloba* Schltr., *E. aspera* (Lindl.) Schltr., *E. microtos* (Rchb. f.) Hoehne y probablemente en ese clado se incluya una nueva entidad (*Encyclia lymanii* Ocupa, Tamayo-Cen & Carnevali sp. nov.). Por otra parte, del nodo 202 diversificaron los nodos hijos 201 y 197. El 201 probablemente tuvo una distribución en los Andes, posteriormente se dispersó hacia los SE de Suramérica y posteriormente este ancestro se extinguió (A->->^D->D^D->D|D), lo que podría estar explicando la distribución disyunta actual entre los Andes y el SE de Suramérica. En esta última área se distribuye la mayoría de las especies que incluye este nodo, con excepción es *E. rhizomatosa*. Su inclusión en este clado (nodo 201), sugiere un retorno hacia los Andes (nodo 200, D->DA->D|A) o que en el pasado, los ancestros tenían una distribución más amplia. Por otra parte, el nodo 197 con distribución en los Andes tuvo un evento de dispersión hacia el Norte de Suramérica (A->AF->A|F), dando origen al nodo 196, del cual se puede notar un patrón progresivo de colonización hacia el SE de Suramérica, debido a que las especies basales de ese clado se distribuyen desde el SE de Suramérica hasta los Andes (*E. cyperifolia*) y Norte de Suramérica (*E. leucantha*), mostrando nuevamente conectividad entre los Andes y el SE de Suramérica. Tal vez la colonización del SE de Suramérica fue sin ingresar al Amazonas, sugiriendo que las especies contemporáneas con distribución amazónica probablemente son producto de recientes invasiones (menos de 1 millón de años), además, se detectó un evento de extinción (nodo 190) que podría estar revelando una conectividad reciente entre el Amazonas y el SE de

Suramérica. Cabe mencionar que el Amazonas es un área muy pobre en encyclias en comparación con el SE Suramérica (Bastos *et al.* 2018)

Por otra parte, el MRCA del nodo 246 que incluye elementos de Centro y Suramérica, tenía una distribución en los Andes y posteriormente se dispersó al Norte de Suramérica, donde diversificó localmente en los nodos 245 y 232. A partir del nodo 245 se detecta el retorno hacia Centroamérica que incluye la extinción en esta área (nodo 244) y posteriormente el ingreso a Megaméxico (nodo 243). Con el muestreo taxonómico de este análisis, el origen de especies y clados exclusivos de Centroamérica (ej. complejo *E. mooreana*) es reciente (menos a 1 Ma.), cuando el Istmo de Panamá teóricamente ya estaba completamente configurado (Bacon *et al.* 2015; Montes *et al.* 2012). Las topologías con la reconstrucción de áreas, sugieren que Centroamérica ha funcionado de puente para el intercambio de biota en ambas direcciones, ya que allí se encuentran especies de linajes distantes que ingresan a Centroamérica desde Megaméxico como *E. tuerckheimii* Schltr. y *E. alata* (Bateman) Schltr., así como, especies que ingresan desde el norte de Suramérica como *E. stellata* Dressler. Esto sugiere que algunas especies en Megaméxico (ej. complejo *E. ambigua*), derivaron de ancestros con distribución al Norte de Suramérica.

Por otra parte, el nodo 232 que solo incluye especies de Suramérica, aparentemente tenía un MRCA con distribución en el Norte de Suramérica, donde un evento de vicarianza impulsó su diversificación en un clado fundamentalmente compuesto de especies del Norte de Suramérica (nodo 231) y otro que se dispersó hacia los Andes (nodo 220). La dispersión hacia los Andes es sugerida por que *E. betancourtiana* Carnevali & I. Ramírez resultó hermana de un clado cuasi exclusivo del SE de Suramérica (nodo 219), este último clado que radió en el SE de Suramérica incluye solo a *E. conchaechila* (Barb. Rodr.) Porto & Brade como especie amazónica y probablemente es una reciente invasión (aprox. 1 Ma.) como se ha sugerido en los otros linajes suramericanos. Otras especies que incluye este clado, son: *Encyclia advena* (Rchb. f.) Porto & Brade, *E. fowliei* Duveen, *E. gallopavina* (Rchb. f.) Porto & Brade, y *E. patens* Hook. Como podemos ver en la reconstrucción de áreas (**Figura 1; Anexo 6**), la Amazonia fue recientemente (< 1.7 millones de años) colonizada en varias ocasiones por linajes lejanamente relacionados, mostrando una posible conectividad ancestral entre los Andes, Amazonas y el SE de Suramérica; en ese momento el área Amazónica en general era más accesible, pues ya

habían desaparecido los mega-humedales como los sistemas de Pebas y Acre (Hoorn *et al.* 2010).

El patrón topológico y el modelo biogeográfico, sugieren eventos de dispersión de los Andes hacia el SE de Suramérica, apoyando una posible conectividad ancestral entre estas áreas. Algunos patrones biogeográficos de organismos con capacidad de dispersarse por el viento a largas distancias como las bromelias (Kessous *et al.* 2020) y orquídeas (Gutiérrez *et al.* 2020), también han mostrado conectividad entre los Andes y el SE de Suramérica. Incluso otros organismos con distintos mecanismos de dispersión como las aves (Cabanne *et al.* 2019), serpientes (Dal-Vechio *et al.* 2018) y lagartijas (Prates *et al.* 2018), han mostrado también una clara relación entre clados de los Andes y clados de Biomas del Cerrado y Mata Atlántica (SE de Suramérica). Las expansiones y contracciones de vegetación pueden ser hipótesis más parsimoniosas para explicar esta conectividad, así como los cambios climáticos que se dieron en el Amazonas de manera cíclica en el Cuaternario (a partir de los 2.5 a los 0.010 Ma. [10 mil años]) (Baker *et al.* 2020). De hecho, se ha sugerido que posiblemente corredores de vegetación seca fueron pieza clave para el establecimiento de árboles adaptados a selvas secas en el Amazonas (Bush, 1994); dichos corredores pudieron ser utilizados por los linajes ancestrales de *Encyclia* para cruzar la amazonia y dispersarse de los Andes hacia el SE de Suramérica, área que es actualmente considerada como el tercer centro de diversidad del género (Carnevali *et al.* en prensa). De igual forma, recientes investigaciones geológicas han sugerido una conectividad de tierras bajas entre los Andes y la Amazonia desde al menos el Mioceno hasta el Plioceno (Montes *et al.*, 2021), lo que probablemente pudo jugar un papel clave para la invasión del Amazonas y la posterior dispersión hacia el SE de Suramérica. La invasión al SE de Suramérica fue un evento reciente (a partir de los 2 Ma) y probablemente gracias a una conectividad Andes-Amazonas-SE de Suramérica, que actualmente no es muy clara, debido a que el Amazonas es un de las áreas más pobres en especies de *Encyclia*. Las fechas en que los MRCA de *Encyclia* colonizaron el SE de Suramérica coinciden con complejos cambios de vegetación y climáticos que sucedieron en el cuaternario (Baker *et al.* 2020) y que probablemente promovieron la extinción de entidades amazónicas, dejando la mencionada pobreza de encyclias entre los Andes y el SE de Suramérica.

Podemos concluir que es bastante claro que *Encyclia* es de origen Megamexicano y que probablemente eventos geológicos importantes como el cierre del Istmo de Panamá

permitieron su avance hacia Suramérica. Para la reconstrucción de la historia biogeográfica de *Encyclia* fue necesario un modelo complejo que incluyó diversos eventos como dispersiones a larga distancia, vicarianzas y extinciones. En este trabajo se incluyó toda la actual distribución de *Encyclia*, sin embargo, hace falta incluir muchas especies más, por ejemplo, la gran diversidad de las Antillas, la cual permitiría corroborar la hipótesis sobre una sola vía de invasión hacia esa área. También hace falta la inclusión de algunas especies de Suramérica (ej. *E. pachyantha* (Lindl.) Hoehne y *E. amazonica* Brongn. ex Neuman) que podrían mostrar distinto patrón topológico en el que sea más clara la invasión al SE de Suramérica.

Capítulo VI. Evolución de caracteres morfológicos y tasas de diversificación en *Encyclia* Hook.

1.- Introducción.

La diferencia entre características o rasgos (ejemplo: estructuras, órganos, etología) e incluso la invasión de nuevas áreas geográficas o biomas novedosos, juegan un papel importante en la supervivencia y éxito reproductivo de los organismos, esta variación puede verse reflejada en las tasas de extinción o especiación de los organismos (Givnish *et al.* 2015; Goldberg *et al.* 2011; Fitzjohn *et al.* 2009; Ricklefs, 2007). La comparación entre la diversidad que existen entre los clados-linajes de organismos ha sido utilizada ampliamente para la detección de caracteres que puedan estar modificando la dinámica de especiación a través del tiempo y el espacio (Pérez-Escobar *et al.* 2017 a, b; Barraclough *et al.* 1998)

En la familia Orchidaceae es una de las más diversas del mundo (con aproximadamente 25 o 35 mil especies; Dressler, 1990), es común encontrar una importante variación de caracteres (ej. ecológicos, hábitos, morfológicos, químicos y anatómicos) entre los principales clados (subfamilias, subtribus e incluso géneros). También, es claro un patrón de desbalance entre el número de especies por clado. Por ejemplo, la mayoría de los clados basales son exclusivamente terrestres como la subfamilia Cyripedioideae y Orchidoideae, pero en la subfamilia más derivada, Epidendroideae, se incluye más del 80% de las especies y la mayoría son epífitas. En esta última subfamilia, se ha estimado que la evolución del epifitismo incrementó las tasas de diversificación, que se ve traducido en un mayor número de especies en comparación con el resto de todas las subfamilias-clados (Givnish *et al.*, 2016). Se asume que esto se debe a que dentro del hábito epífito pueden existir distintos nichos, como especies que ocupan las partes altas, bajas e incluso especies que logran completar todo su ciclo de vida en las hojas caducas de algunas plantas (ej. Givnish *et al.*, 2015; Atwood, 1986).

La morfológica floral es la característica más variable entre los distintos clados de orquídeas, variación que está asociada a las diferentes estrategias reproductivas. Se ha encontrado evidencia de que la transición-evolución de características innovadoras reproductivas, como, por ejemplo, las asociadas a un síndrome de polinización, pueden estar

fuertemente correlacionadas con cambios en las tasas de diversificación y parecen ser la razón del por qué algunos clados son más ricos en especies que otros (ej. Pérez-Escobar *et al.* 2017a, Givnish *et al.* 2015).

A nivel genérico, también son notables las variaciones en características morfológicas o ecológicas. Dichas variaciones pueden o no vincular grupos de especies, e incluso pueden darnos pistas sobre sus relaciones filogenéticas, aspecto que debe ser sometido a prueba con un análisis filogenético, para posteriormente estudiar cómo ha sido la transición evolutiva de ciertas condiciones morfológicas a través de la filogenia. Por ejemplo, en *Galeandra* Lindl. se estudió la evolución del hábito, carácter que mostró señal filogenética, ya que este género se conforma de dos principales clados, uno de especies terrestres y otro de especies epífitas (Martins *et al.* 2018). Por otra parte, en *Clowesia* Lindl., se han encontrado grupos monofiléticos que comparten similitudes en los labelos y estrategias reproductivas, evidenciando que los cambios o ganancia de cierto carácter, marcaron la divergencia entre sus principales linajes (ej. evolución del bee's knees polination en el complejo *Clowesia warczewitzii* (Lindl. & Paxton) Dodson, Tamayo-Cen *et al.* 2022). En géneros de Laeliinae, también se ha estudiado la evolución de ciertas características morfológicas y ecológicas. Por ejemplo, en *Epidendrum* se estudió la evolución de la ausencia o presencia de recompensas para polinizadores, encontrándose que la presencia de recompensas evolucionó independientemente en varios clados y que está asociada a aspectos morfológicos del cunículo (Cardoso-Gustavson *et al.* 2018). No obstante, al ser un género hiperdiverso (aprox. 2000 especies, Hagsater sin publicar), no se pudo incluir un muestreo de especies en todo su rango de distribución y mucho menos que incluya todos los estados de carácter. Por lo anterior, puede considerarse que realizar afirmaciones sobre la condición ancestral, es decir, si el MRCA de *Epidendrum* carecía o presentaba recompensas para sus polinizadores, puede ser apresurado. Algo similar sucede con *Encyclia*, las reconstrucciones de caracteres han estado limitadas por el muestreo taxonómico. Bastos (2014) incluyó el mayor muestreo taxonómico para la reconstrucción de caracteres morfológicos (forma del callo y color de la antera) en *Encyclia*, no obstante, su muestreo está enfocado en las especies brasileñas y la metodología tal vez no fue la más adecuada, debido a que se incluyeron varias réplicas de algunas especies, lo que puede maximizar el apoyo de ciertos estados de carácter. Por otra parte, Leopardi (2014) incluyó un enfoque sobre la evolución del labelo exclusivamente del complejo *E. meliosma*, un pequeño grupo de menos de nueve especies restringidas para Mesoamérica. En este último trabajo se

encuentra que la modificación-evolución del labelo tiene señal filogenética, no obstante, este muestreo sigue limitado geográfica y taxonómicamente.

De acuerdo a las últimas estimaciones sobre el número de especies (Carnevali *et al.* en prensa; capítulo III) y los datos obtenidos para este trabajo, aproximadamente el 60% de las encyclias tienen preferencia a las tierras bajas (< 1000 metros; ver resultados), independientemente de si son epífitas, litófitas o ambas. En los ecosistemas montañosos, la altitud juega un papel importante en la distribución de los organismos, los tipos de taxa difieren entre gradientes altitudinales, esto, por supuesto, modifica los tipos de vegetación (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Salas-Morales, *et al.* 2019), debido a que la altitud está fuertemente correlacionada a las condiciones abióticas que requieren distintos tipos de adaptaciones (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Hernández *et al.* 2012; Cirimwami *et al.* 2019 Salas-Morales, *et al.* 2019). Por otra parte, también existen especies de *Encyclia* con distribución en tierras más altas, $\geq$ a 1000 m, como *E. mooreana* (Rolfe) Schltr. y *E. tuerckheimii* Schltr. (**Figura 8**; Capítulo VI) También, otras presentan mayor amplitud altitudinal, encontrándose en tierras altas y bajas (ver resultados), como ejemplo: *E. diota* (Lindl.) Schltr. y *Encyclia diurna* (Jacq.) Schltr (**Figura 5**; capítulo VI).

Las características particulares (ej. tamaño del cuerpo, tipo de fotosíntesis, morfología craneal, hábitos, hábitats, entre otros.) de los organismos incluidos en estudios sistemáticos y macroevolutivos, son cuantificadas o codificadas para extrapolar en el tiempo las posibles condiciones ancestrales que presentaba el MRCA de algún clado en particular, además, permite comprender como los organismos interactúan con su entorno e incluso con otras especies (Gallagher *et al.* 2020; Joy *et al.* 2016).

Hasta la fecha no se han realizado inferencias sólidas sobre las características que presentaba el MRCA de *Encyclia*, tampoco se ha mapeado la evolución de alguna característica a través de un muestreo robusto que incluya especies que representen todo el rango de distribución. Otro aspecto interesante, es que, en los capítulos anteriores, se pudo constatar que existe una clara diferencia en el número de especies que alberga cada clado, sugiriendo variación en las tasas de diversificación a través de la filogenia. Por lo anterior y aprovechando los resultados filogenéticos de los capítulos anteriores, se evaluó la dinámica de diversificación del género, la evolución de caracteres selectos de *Encyclia*, y si la evolución de

las características estudiadas (preferencias altitudinales y tipos de estelidia) tuvo alguna influencia en las mencionadas tasas de diversificación.

2. Materiales y Métodos

2.1. Tasas de diversificación asociadas a la evolución de caracteres.

Encyclia presenta una amplia variedad de estelidia o alas de la columna (**Figura 3**, capítulo de introducción) carácter que ha sido asociado a potenciales barreras reproductivas (Carnevali *et al.* 2018; Romero y Carnevali com. pers.; observaciones personales). Por lo anterior, la evolución de las alas de la columna asociadas a los cambios en las tasas de diversificación, fueron evaluados con el modelo MuSSE (por su abreviación del inglés, Multiple State Speciation and Extinction), debido a que la revisión minuciosa de las estelidias en *Encyclia* permite identificar una amplia variación de esta estructura (cuatro estados de carácter). Los modelos anteriores tienen como premisa que la especiación (λ) y la extinción (μ) dependen de un estado de carácter (q) en particular (FitzJohn, 2012). Por otra parte, la tasa de diversificación neta es la diferencia entre la especiación y extinción ($ri = \lambda - \mu$; Nee *et al.* 1994). También, utilizando el modelo anterior, se evaluó si la altitud tiene una influencia sobre las tasas mencionadas previamente. Cabe mencionar que los datos sobre la altitud se basan en ejemplares de herbario, revisiones para ciertas áreas (ej. Bastos, 2018) y descripciones que cuentan con dicha información (ej. Icones Orchidacearum incluye muchas especies de Megaméxico); en algunos casos, las especies se conocen exclusivamente de ejemplares cultivados (ver Bastos *et al.* 2018).

El modelo MuSSE se implementó con el paquete diversitree (FitzJohn, 2012) disponible para R. Diversitree utiliza los modelos que permiten evaluar si existe una correlación entre la evolución de algún carácter y las tasas de extinción y especiación independientemente e incluso permite estimar la tasa neta de diversificación.

Diversitree requiere el porcentaje de los estados de carácter muestreados en la filogenia, es decir, si existen 100 especies con el carácter A y de estas se incluyen 50 en la filogenia, significa que el 50% se ha muestreado, por lo tanto, se ingresa este dato como `samplingf: 0.5`. El árbol fue podado con el paquete APE (Paradis, 2012; Paradis *et al.* 2004) de

R para representar solo *Encyclia*, debido a que se cuenta con mayor conocimiento sobre la morfología de la estelidia, mientras que en los demás géneros de la Alianza *Encyclia sensu* van den Berg *et al.* (2009), parecen tener igual variantes en las estelidias que deben ser revisadas con más detalle en ejemplares vivos para no ingresar posibles errores en la codificación.

Para realizar los análisis de tasas de especiación con diversitree se utilizó un árbol calibrado y los estados de carácter codificados. Para MuSSE se utilizó el porcentaje de muestreo: q1) 89% de las especies sin estelidia; q2) El 87% de las especies con estelidia tipo *E. adenocarpos*. q3) El 37 % de las especies con estelidia tipo *E. stellata*. q4) Por último el 58% de las especies con estelidia unciforme. Se evaluaron ocho modelos: El primero es el modelo fue el nulo, en el que no hay efecto en las tasas de λ y μ asociados a los caracteres (M1). En el segundo modelo todo varía, la tasa de especiación λ y extinción μ y todas las transiciones entre caracteres son posibles (M2). En el tercer modelo solo la tasa de especiación λ varia con la transición de caracteres ordenados (M3). En el modelo cuatro solo la tasa de especiación λ varia con los caracteres completamente libres (M4). En el quinto modelo solo la tasa de extinción μ varia con la transición de caracteres ordenados (M5). El sexto modelo en el que la tasa de extinción μ varía asociadas a la transición de caracteres libres (M6). El séptimo modelo en el que la tasa de especiación λ y extinción μ varia con los caracteres ordenados (M7). El octavo modelo en el que la tasa de especiación λ y extinción μ son constantes pero la transición de caracteres es libre (M8). Para este caso, los caracteres fueron ordenados de la siguiente manera: q24 ~ q42, q21 ~ 0, q12 ~ 0, q23 ~ 0, q32 ~ 0, q14 ~ q41, q13 ~ q31, q43 ~ q34; basados en las topologías que sugieren que la estelidia tipo *E. adenocarpos* solo surge a partir de la estelidia unciforme, además de que no hay reversión (a las alas unciformes) o transición a otro estado de carácter. En el **Anexo 7** se encuentra el listado de cómo fueron codificados los estados de carácter para cada especie.

Para el caso de la altitud, se consideraron tres estados: q1) especies que se distribuyen en altitudes debajo de los 1000 m y representan aproximadamente el 65% de las especies. q2) especies que se distribuyen a partir de los 1000 m en adelante y representan aprox. el 17.5% de las especies. Por último, q3) especies con mayor amplitud altitudinal, es decir, se encuentran en tierras bajas y altas (desde 0 hasta más de los 1000 m.), estos representan aprox. el 17.5% de las especies (**Anexo 8**). Se evaluaron cinco modelos. Modelo nulo en el que la especiación λ y extinción μ no presenta variación asociada a la transición de caracteres libres (M1). Modelo

completo, variación en las tasas de especiación λ y extinción μ asociado a la transición libre de los estados de carácter (M2). Modelo solo con variación en la especiación λ asociada a las transiciones libres entre los estados de carácter (M3). Modelo solo con variación en las tasas de extinción μ asociada a las transiciones libres entre los estados de carácter (M4). Modelo donde si hay variación de la especiación λ y extinción μ pero es independiente de la transición entre los estados de carácter (M5). Para el caso de la altitud, los cladogramas (**Figuras 2 y 3**, Capítulo IV) sugieren que la evolución de los estados carácter no son exclusivos de linajes, si no que parece que todos los caracteres se encuentran dispersos a través de la filogenia, por este motivo, se consideró en los modelos que la transición entre estados de carácter es libre.

Se realizó un muestreo preliminar (100 MCMC como se sugiere en: <http://www.phytools.org/Cordoba2017/ex/14/SSE-models.html>) de la distribución posterior para establecer el parámetro de actualizaciones en la cadena MCMC. Las MCMC se corrieron en el árbol de consenso, utilizando distribución exponencial con parámetros obtenidos del modelo de mejor ajuste, con 10,000 iteraciones y muestreando cada 1000. El mejor modelo fue seleccionado con el criterio AICc.

2.2. Reconstrucción de caracteres ancestrales.

Se realizaron reconstrucciones de características ancestrales para inferir la ruta evolutiva probable de algunas condiciones en *Encyclia*. Como en la sección anterior, se evaluó la posible condición ancestral de la estelidia, así como la altitud que probablemente ocupaba MRCA de *Encyclia* y se evaluó la transición entre los distintos estados carácter (mencionados en la sección anterior) a través de la filogenia. Los cuatro estados de carácter de la estelidia fueron codificados como: A= ausencia de estelidia, B= estelidia tipo *E. denocarpos*; C= estelidia tipo *E. stellata*; D= estelidia tipo unciforme (ver **Figuras 2 y 3**, Capítulo IV). De igual forma, se estimó la evolución de la altitud, la cual fue codificada de la siguiente manera: 1) especies que se distribuyen en altitudes debajo de los 1000 m. 2) especies que se distribuyen a partir de los 1000 m en adelante. Por último, 3) especies con mayor amplitud altitudinal, es decir, se encuentran en tierras bajas y altas (desde 0 hasta más de los 1000 m.). Para estimar las tasas de diversificación asociada a caracteres y los caracteres codificados en cada terminal, se usó el paquete phytools v.0.7-70 (Revell, 2012) de R (R Core Team, 2021). Con phytools se pueden

inferir la evolución de caracteres a través de una filogenia utilizando dos modelos de transición entre dichos caracteres. El primer modelo es el modelo simple ER, que permite la misma probabilidad de transición entre los caracteres. El segundo modelo fue el ARD, el cual permite variación en la transición entre los estados de carácter. En ambos modelos se utilizó un mapeo de carácter estocástico (Huelsenbeck *et al.* 2003) con 20 millones de Cadenas de Markov Montecarlo (MCMC) y un muestreo cada 1000 simulaciones. El ESS fue verificado con el paquete CODA v. 0.16-1 (Plummer *et al.* 2006).

Para el caso de la preferencia altitudinal, se utilizó un método complementario para evaluar su evolución a través de la filogenia, utilizando datos constantes obtenidos de la base de datos de GBIF (Descarga: DOI 10.15468/dl.wb9xw6). La base de datos descargada tuvo 10,075 registros de *Encyclia*, los cuales fueron depurados para obtener el dato de altitud. Con los datos obtenidos para cada especie se obtuvo el promedio, valor que fue utilizado como dato. Para depurar la base de datos se utilizó la información de trabajos que incluyen información sobre la altitud de cada especie de *Encyclia*, por ejemplo, los trabajos citados anteriormente para el capítulo V de biogeografía (ej. Bastos *et al.* 2018). Con el paquete phytools v.0.7-70 (Revell, 2012) de R (R Core Team, 2021) se utilizó la función fastAnc para calcular las varianzas y los intervalos de confianza del 95 % para cada nodo. Mencionada función permite hacer estimaciones rápidas de los nodos ancestrales utilizando Máxima Verosimilitud para rasgos continuos con el algoritmo de contraste de Felsenstein (1985) que se basa en el modelo de movimiento Browniano; en lugar de usar solo valores de terminales hermanas, se toman contrastes para cada bifurcación (o nodo) en un árbol filogenético, suponiendo que los rasgos evolucionan independientemente en cada linaje después de la especiación, entonces las divergencias de rasgos que ocurren en un nodo son independientes de las divergencias en otros nodos. La información de todas las especies en la filogenia se usa como parte del análisis, en lugar de solo las comparaciones de especies hermanas. También, utilizando los mismos datos continuos y con la función phenogram (de phytools) se construyó un traitgram (Evans *et al.* 2009) para visualizar la evolución a la preferencia altitudinal en el tiempo de los nodos, resaltando los principales clados para facilitar su discusión.

2.3. Análisis bayesiano de mezclas macroevolutivas.

Como se mencionó anteriormente, el desequilibrio en el número de especies entre los principales clados de *Encyclia* son una pista de que las tasas de especiación y extinción no han sido constantes a través de la historia evolutiva de este género. Para interpretar cómo ha sido la dinámica de diversificación a lo largo de la filogenia (en el tiempo), se implementó un análisis de diversificación en BAMM 2.5.0 (Rabosky *et al.* 2013), siguiendo el protocolo de Givnish *et al.* (2015), el cual es muy similar a los parámetros sugeridos en la página del software (<http://bamm-project.org/index.html>) por los autores; BAMM es sensible al tiempo y dependiente de la diversidad, lo que permite encontrar cambios en las tasas neta de diversificación en cualquier parte de las ramas basados en la densidad posterior; además puede implementarse el muestreo incompleto ingresando al algoritmo el porcentaje de especies utilizadas para un clado en particular, por ejemplo, si un clado incluye 100 especies pero solo se utilizan 73, debería ser incluido este dato en la opción `globalSamplingFraction` como 0.73 (Rabosky, 2014; Rabosky *et al.* 2013). Para el muestreo de *Encyclia* se incluyó aproximadamente el 62 % de las especies (`globalSamplingFraction: 0.62`) de acuerdo a la última estimación del número de especies que incluye el género (Canevali *et al.* en prensa).

Para realizar el análisis de BAMM se requiere el ejecutable (el programa), un árbol calibrado en el tiempo, un archivo con los parámetros (control file) para la búsqueda de modelos de cambio a través de la filogenia que incluye aspectos como las búsquedas MCMC, las veces que se realizan muestreos entre iteraciones, el porcentaje de especies utilizados por clado y el modelo (model type= speciation-extinction). Algunos aspectos necesarios del árbol (como ser binarios y ultramétricos) fueron confirmados con el paquete de R APE (Paradis 2012; Paradis *et al.* 2004). Los datos de entrada de BAMM (control file) se corrieron con los comandos de Windows (CMD). Dos MCMC independientes de 20, 000, 000 fueron implementadas con un muestreo cada 2000 iteraciones. El ESS fue verificado con el paquete CODA v. 0.16-1 (Plummer *et al.* 2006). Se removi6 el 10% de los archivos de salida para posteriormente analizarlos utilizando el paquete BAMMtools v. 2.0.5 (Rabosky 2014) que básicamente sirve para visualizar los mejores modelos (cambios) en las tasas de especiación. Para identificar los mejores cambios en las tasas con la máxima probabilidad a posteriori se calculó el factor Bayes específico para todas las ramas (Shi y Rabosky, 2015). Se utilizó un valor conservativo de 1.0 para el Poisson prior rate como se sugiere en (Shi y Rabosky, 2015).

3. Resultados

3.1. Tasas de diversificación asociadas a la evolución de caracteres.

Referente a la evolución de la estelidia, el mejor modelo fue el M3 (**Tabla 1**) en el que solo se ve afectada la tasa de especiación en relación a la transición entre estados de carácter. En la **Figura 1** se observan las tasas de especiación de los diferentes estados de carácter. El estado de carácter de estelidias unciformes (q4) tuvo la mayor tasa de especiación con una media λ : 1.493, mientras que las estelidias tipo *E. stellata* (q3) tuvieron la menor λ : 0.347. Por otra parte, la ausencia de estelidia (q1; λ : 1.249) tuvo un mayor efecto en las tasas de especiación en comparación con la estelidia tipo *E. adenocarpos* (q2; λ : 1.120).

Tabla 1. Valores de Likelihood y AICc de los diferentes modelos de la evolución de la estelidia, así como las tasas de transición de caracteres(q) del modelo con mejor ajuste.

Modelo	log Likelihood	AICc	q1 2	q13	q14	q21	q23	q24	q31	q32	q34	q41	q42	q43
M1	-170.99	353.9703	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M2	-164.02	368.0445	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M3	164.36	346.7275	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.10564668	NA	0.13951650	0.05117316	0.01892876	NA
M4	162.81	353.1391	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M5	167.57	357.46	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M6	164.49	362.9824	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M7	164.36	352.7275	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
M8	169.58	367.1565	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

En el caso de la altitud, el mejor modelo fue el M2 (**Tabla 2**), es decir, en el que las tasas de λ y μ se vieron afectadas por la transición de caracteres libres. En este caso, las especies de tierras bajas (carácter q1), tuvo la tasa de especiación más alta con $\lambda=1.498$, mientras que la tasa de extinción fue extremadamente baja $\mu= 7.135559e-08$. Sin embargo, el carácter q2, es decir, especies de tierras altas, presentó la tasa de especiación un poco más

baja con $\lambda = 1.470$, mientras que la tasa de extinción también fue extremadamente baja $\mu = 1.321212e-08$. Por último, el carácter q3, es decir, especies con mayor amplitud altitudinal (tierras bajas y altas), presentó muy baja tasa de especiación asociada a este carácter $\lambda = 8.091668e-08$, mientras que la tasa de extinción fue alta $\mu = 2.808$ (**Figura 2**).

Tabla 2. Valores de Likelihood y AICc de los diferentes modelos de la evolución de la altitud, así como las tasas de transición de caracteres(q) del modelo con mejor ajuste.

Modelo	log Likelihood	AICc	q12	q13	q21	q23	q31	q32
M1	-219.00	448.00	-	-	-	-	-	-
M2	-207.42	438.84	0.0474	0.536	0.117	1.091	0.000	0.000
M3	-209.74	439.47					0.	
M4	-210.95	441.91	-	-	-	-	-	-
M5	-210.95	441.91	-	-	-	-	-	-

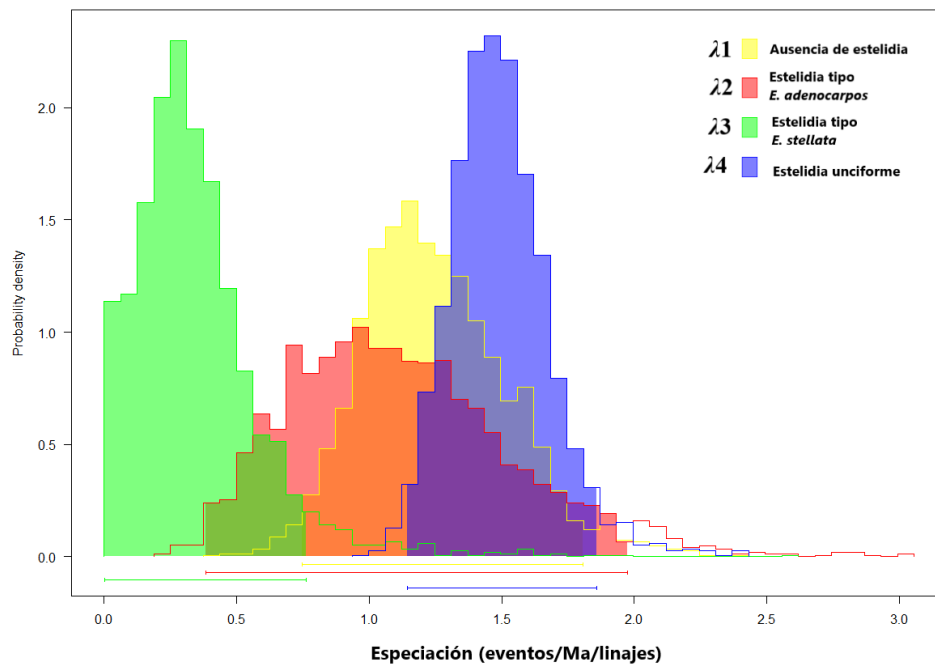


Figura 1. Tasa de especiación calculada con MuSSE. Gráfica de densidad de probabilidad con los distintos tipos de estelidia. Las leyendas indican el color al que corresponde cada estado de carácter.

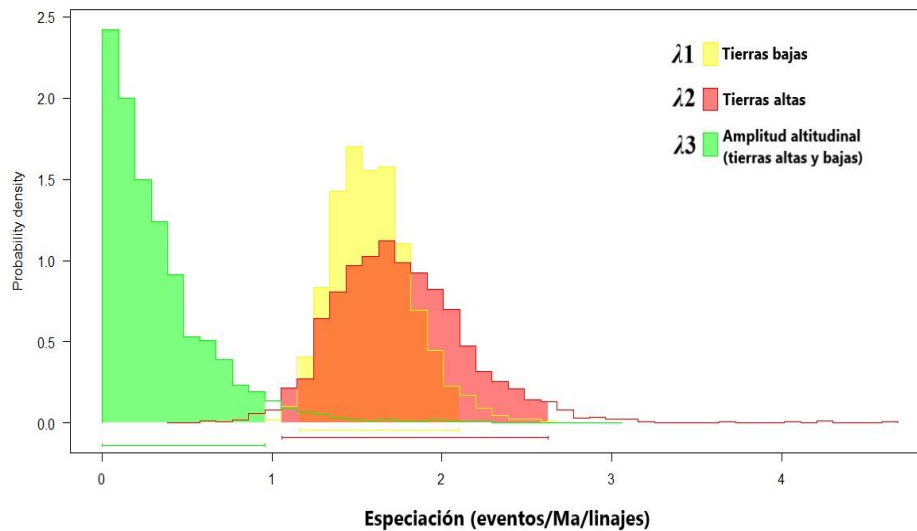


Figura 2. Tasa de especiación calculada con MuSSE: Gráfica de densidad de probabilidad de los distintos tipos de preferencia altitudinal. Las leyendas indican el color al que corresponde cada estado de carácter.

3.2. Reconstrucción de caracteres ancestrales.

Para el caso de la estelidia, el modelo ARD es el que presentó un mejor ajuste para los datos (Log-likelihood= -43.0804; el modelo ER: Log-likelihood= -48.06351, **Anexo 9**). Ambos modelos sugieren que el MRCA de *Encyclia* tuvo alas unciformes (ARD, PP: 0.39; ER, PP: 0.93). Las alas unciformes como condición ancestral se perdieron en varias ocasiones y pueden visualizarse en el mejor modelo en la **Figura 3**. El carácter de estelidia tipo *E. stellata* es el que ha evolucionado más veces independientemente y en distintas partes del Neotrópico, mientras que el estado de carácter de la estelidia tipo *E. adenocarpos* parece ser un carácter restringido al complejo *E. adenocarpos* como se mencionó anteriormente.

En el caso de la altitud, el modelo ARD tuvo un mejor ajuste para los datos (Log-likelihood= 88.55034; el modelo ER: Log-likelihood= -100.1534, **Anexo 10**). Los resultados obtenidos con ambos modelos discrepan en algunos resultados, por ejemplo, el modelo ARD sugiere que el MRCA de *Encyclia* probablemente se distribuía en tierras altas (PP= 0.45). Por otra parte, el modelo ER sugiere que el MRCA de *Encyclia* se distribuía en tierras bajas (PP= 0.40). Con los modelos ARD y ER, los resultados comienzan a coincidir en apoyos sobre la condición ancestral más probable a partir del MRCA que compartió *Encyclia tuerckheimii* y el resto de *Encyclia* (nodo 123, condición ancestral q1, tierras bajas. ARD, PP= 0.60; ER, PP= 0.79). En el **Anexo 10** puede consultarse los resultados que derivan utilizando el modelo ER. La **Figura 4** representa el mejor modelo (ARD) y se observa que en el nodo donde diversifica *E. tuerckheimii* y el resto de *Encyclia*, evolucionó la condición de tierras bajas y se mantuvo en los ancestros de clados como en el complejo *E. adenocarpos* (carácter q1; PP= 0.97) y el MRCA (carácter q1; PP= 0.55) que compartió el clado B (que incluye especies principalmente distribuidas en Megaméxico-Antillas) con el clado C (que incluye especies principalmente distribuidas en Centro-Suramérica). También, este modelo sugiere que en el MRCA del clado Apterá evolucionó la distribución en tierras altas (carácter q2= 0.41). Dentro del clado C (Centro-Suramérica) se mantuvo la condición de tierras bajas en los clados más profundos, más recientemente, dicha condición se perdió, como en el MRCA del clado *E. ceratistes* (carácter q2; PP= 0.89) y en clados suramericanos (ej: nodo 157, carácter q3, PP= 0.50). En el **Anexo 11**, pueden consultarse la filogenia con los nodos enumerados.

Los resultados con el uso de datos continuos para el caso de la preferencia altitudinal, pueden verse en la **Figuras 5 y 6**. Estos resultados complementan los anteriores y sugieren que las encyclias contemporáneas probablemente tenían una preferencia por altitudes debajo de los 1000 m y posteriormente ancestros de varios clados se fueron especializando a tierras bajas (ej. clado de Antillas), altas (ej. MRCA del complejo *E. mooreana*) o una amplia preferencia de altitudes (ej. varias especies del clado aptera).

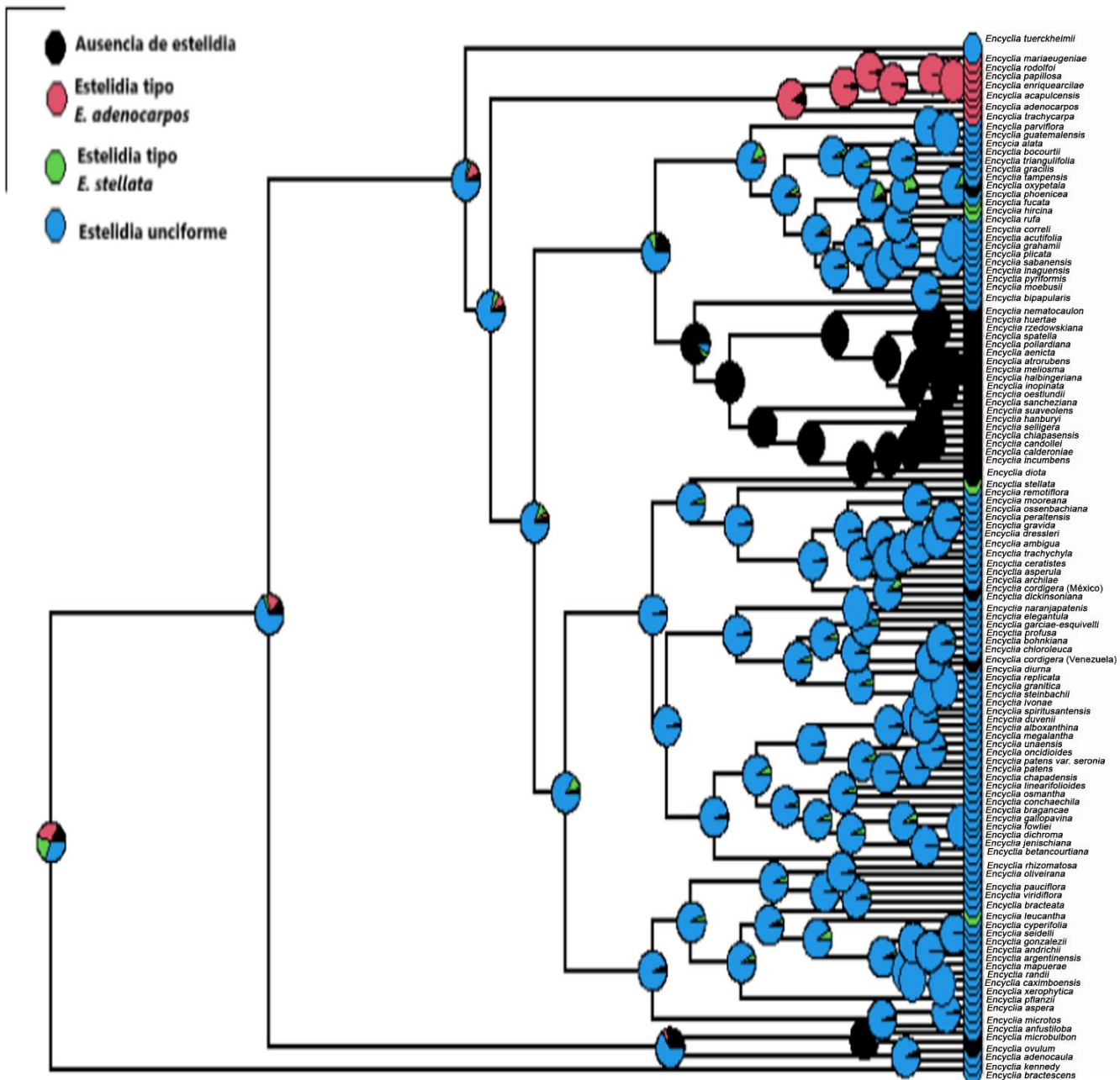


Figura 3. Mapeo de carácter estocástico del tipo de estelidia utilizando el modelo ARD de phytools. Los nodos indican la probabilidad de cada estado de carácter. Las leyendas muestran el color al que corresponde cada estado de carácter.

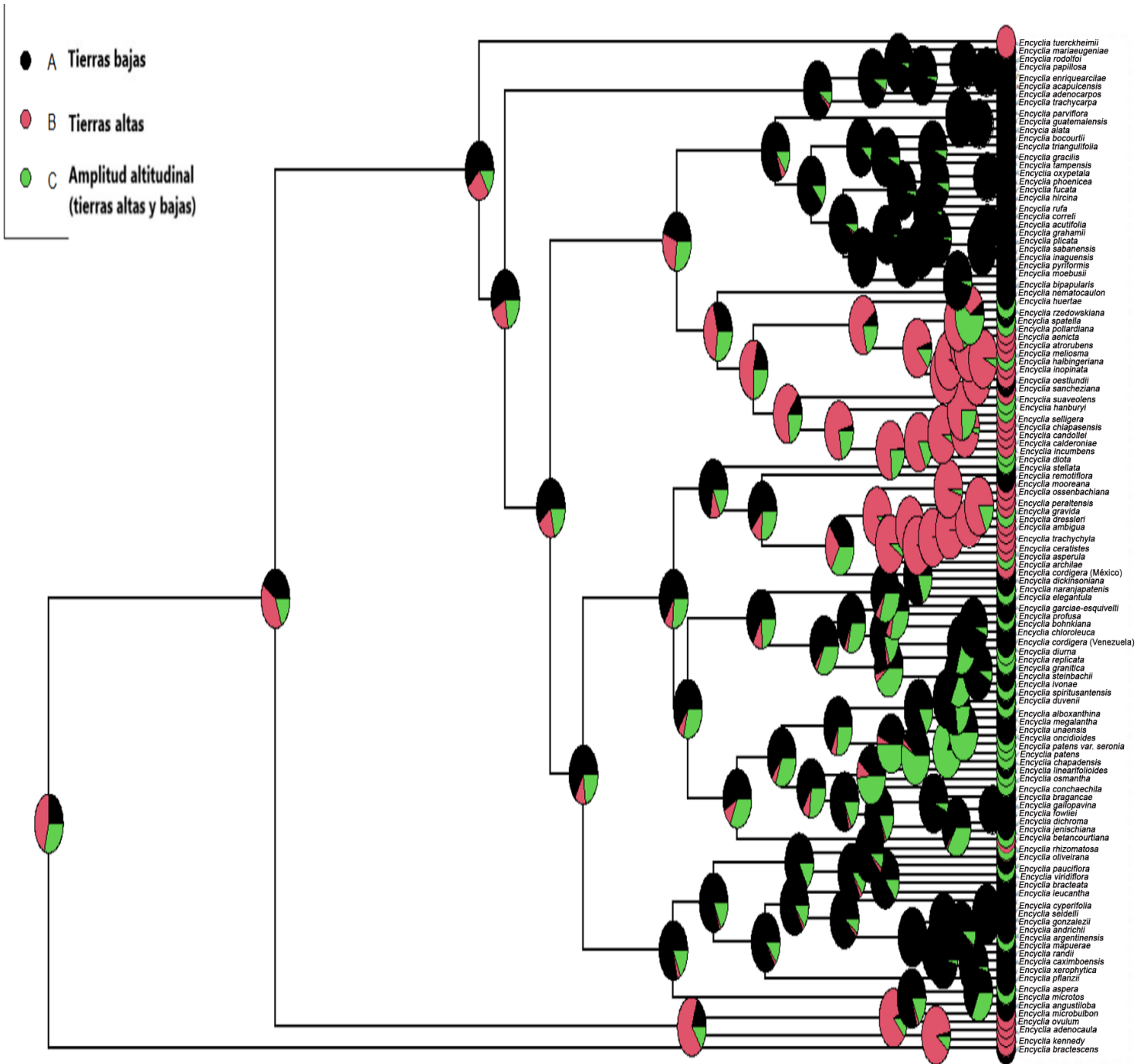


Figura 4. Mapeo de carácter estocástico de la preferencia altitudinal utilizando el modelo ARD de phytools. Los nodos indican la probabilidad de cada estado de carácter. Las leyendas muestran el color al que corresponde cada estado de carácter.

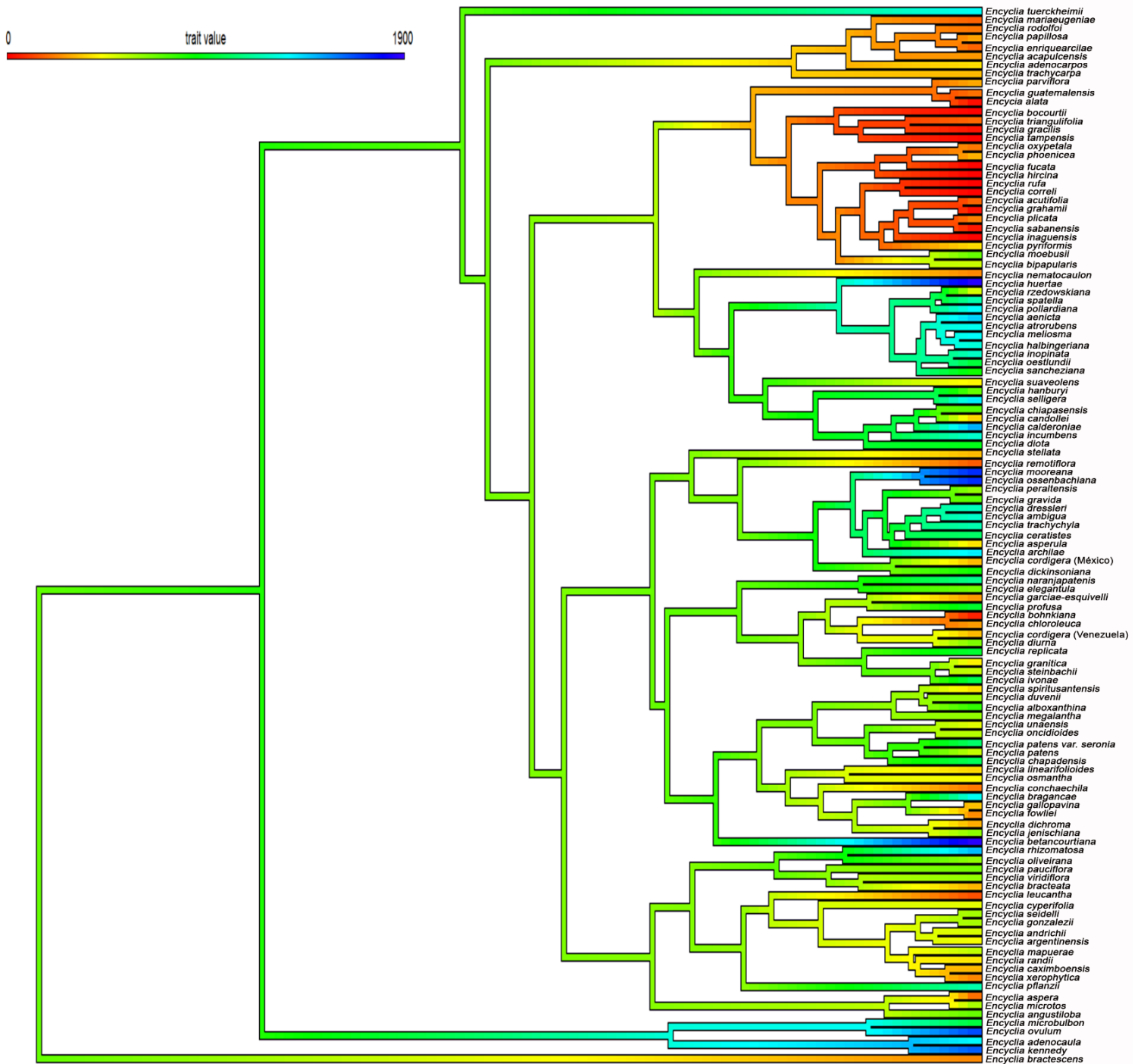
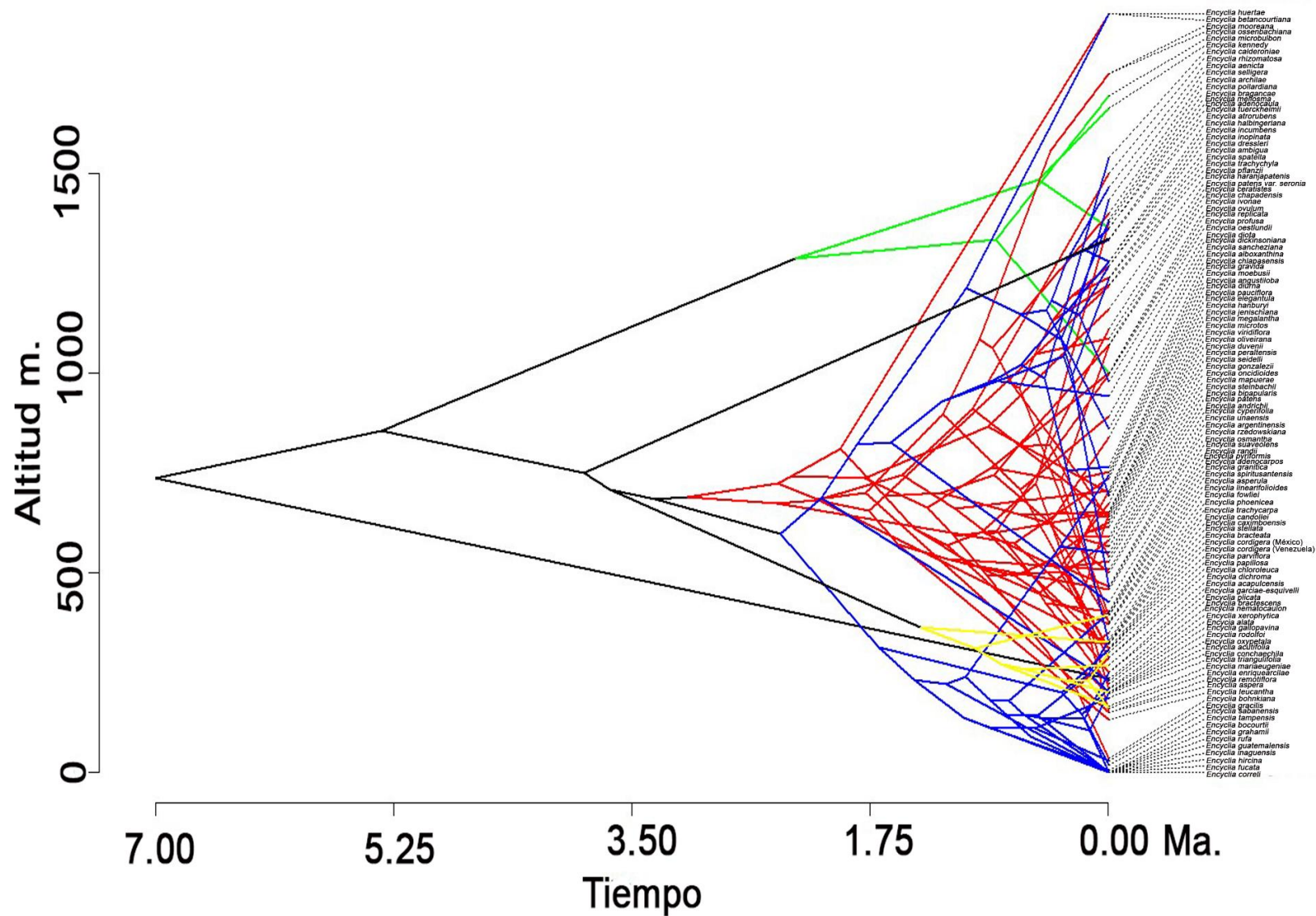


Figura 5. Reconstrucción de la preferencia altitudinal de *Encyclia* con datos continuos utilizando Máxima Verosimilitud y la función fastAnc de phytools. La variación de la preferencia altitudinal se muestra a través de a filogenia con gradientes de colores (rojo: bajo; azul: alto).



ítulo VI

Figura 6. Fenograma o traitgram de la preferencia altitudinal a través del tiempo utilizando la función phenogram de phytools. El color de las ramas representa clados de importancia: Azul para clado B, rojo para el clado C, amarillo para el complejo *E. adenocarpus* y verde para el clado *E. microbulbon* (ver capítulo IV)

3.3. Análisis bayesiano de mezclas macroevolutivas.

En el contexto de la Alianza *Encyclia*, con un 95% de credibilidad, BAMM detectó al menos dos configuraciones-cambios en el cronograma. El factor Bayes sugiere que dos cambios en las tasas de diversificación es el modelo que más se ajusta a los datos. Al menos el 33% de las muestras en la posterior (frecuencia: f) pueden ser asignados a dos cambios en la tasa neta de diversificación. La mejor hipótesis puede ser consultada en la **Figura 7**. Las tasas de especiación y extinción de *Encyclia* a través del tiempo pueden ser visualizadas en la **Figura 8**. Por clados, la mayor tasa de diversificación fue detectada para *Encyclia* ($\lambda = 1.37$ y $\mu = 0.23$) y *Prosthechea* ($\lambda = 1.09$ y $\mu = 0.39$). Por otra parte, el resto de clados son poco diversos y mostraron las tasas más bajas (ej. *Euchile* $\lambda = 0.37$ y $\mu = 0.11$; *Oestlundia* con $\lambda = 0.33$ y $\mu = 0.10$).

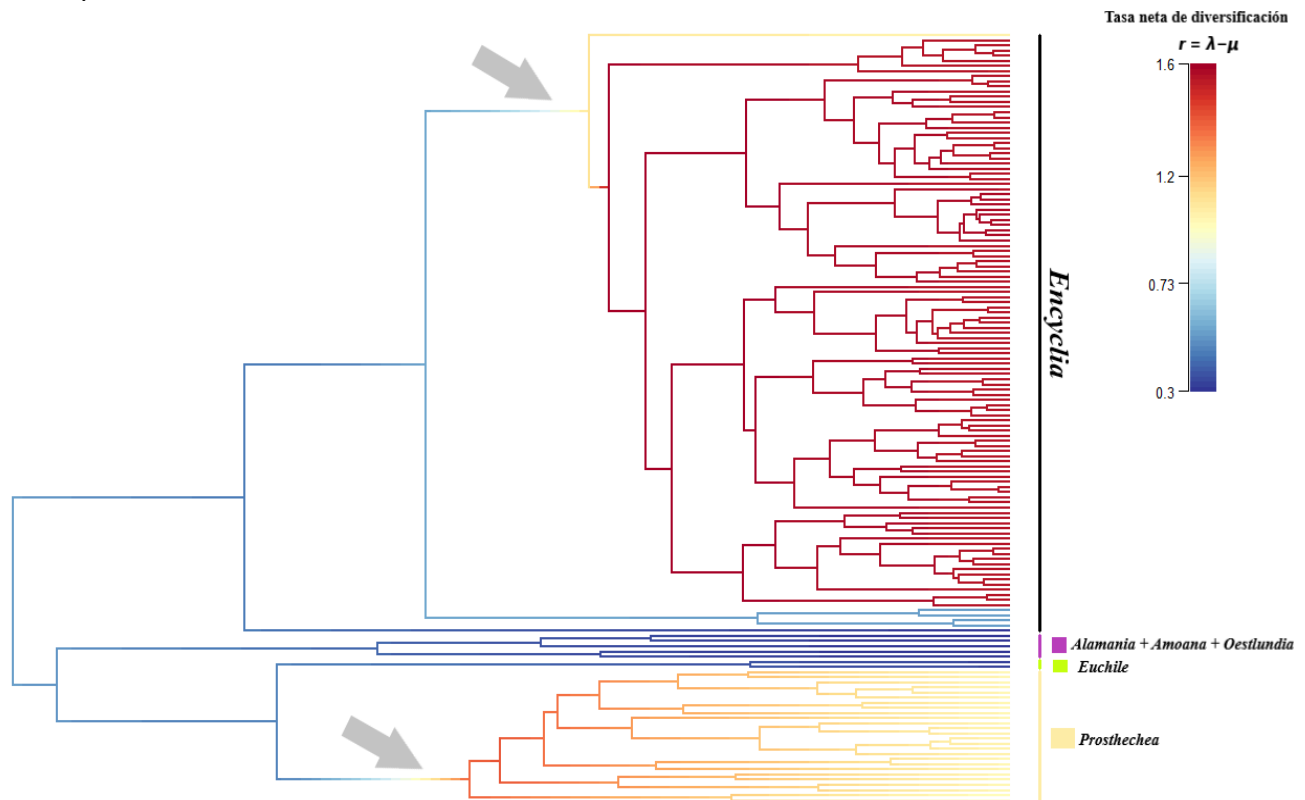


Figura 7. El mejor modelo de configuración de cambios en las tasas de diversificación inferida en BAMM. La intensidad del color entre las ramas es proporcional a las tasas de diversificación. Las flechas grises indican incrementos importantes en las tasas.

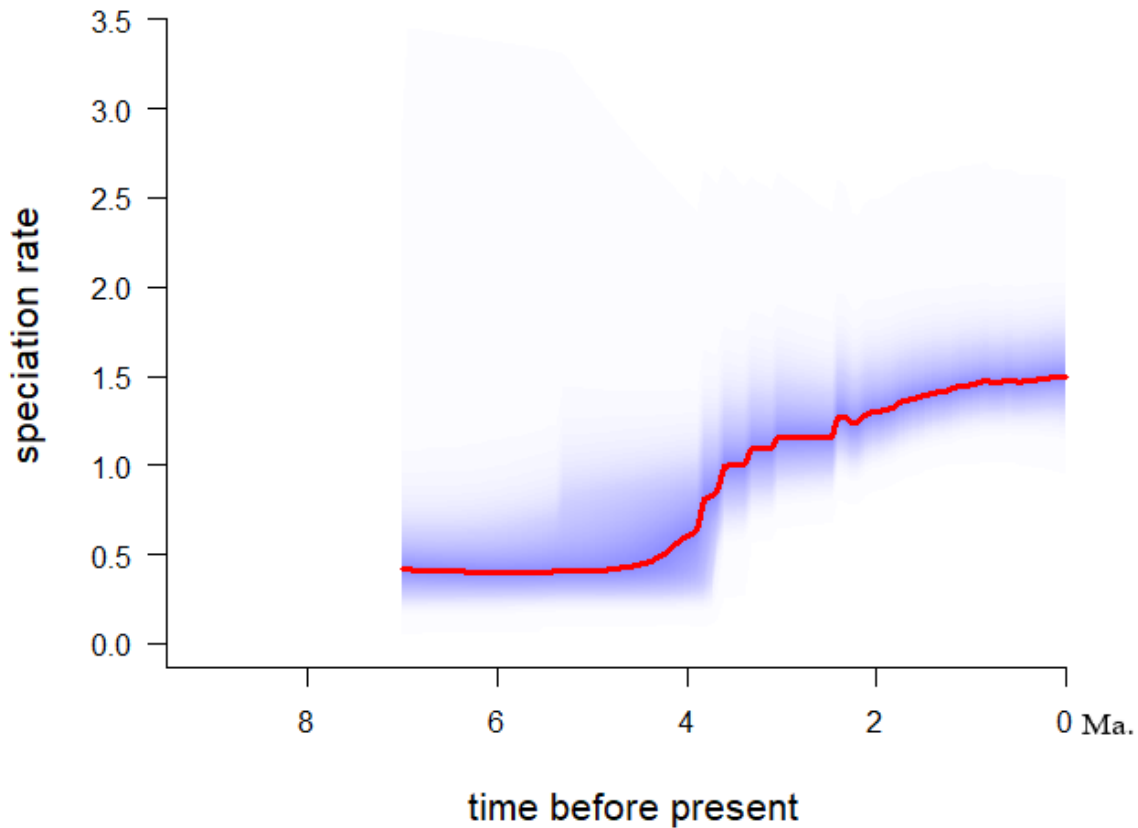


Figura 8. Curva de especiación a través del tiempo inferida en BAMM, el sombreado azul representa a la incertidumbre de la curva.

4. Discusión y Conclusión

De acuerdo a la dinámica de especiación encontrada en la Alianza *Encyclia*, se detectaron dos principales incrementos en las tasas de especiación, el primero en *Prosthechea*, género considerablemente diverso en especies y morfología, el número de especies aún es motivo de discusión, no obstante, se ha sugerido que son más de 100 especies (Higgins, 2003). El segundo incremento se registró poco antes de la divergencia de *Encyclia tuerckheimii* con el resto de *Encyclia*. Además, en la base de la filogenia, el clado *Encyclia microbulbon*, muestra bajas tasas de especiación (**Figura. 7**). En la **Figura 8**, se observa que hace aproximadamente 4 Ma. comenzó a incrementar la tasa de especiación de manera importante en *Encyclia*, muy

probablemente, en Megaméxico, lugar donde se originó el género y los grupos basales (Carnevali *et al.* en prensa; capítulo III).

Los cambios en las tasas de especiación parecen coincidir con modificaciones profundas en la geografía y biomas de Megaméxico, por ejemplo, la configuración de la Sierra Madre Occidental, así como la faja volcánica mexicana durante el Oligoceno-Mioceno, promovieron la elevación de los paisajes, permitiendo expansiones y/o contracciones de distintos tipos de vegetación (Cevalloz-Ferriz, 2012, cita). Algunos macrofósiles de géneros como *Platanus*, *Quercus*, *Populus* fueron reportados hasta el Plioceno, sugiriendo que la vegetación de altura, con el tiempo pudo establecerse gracias a las elevaciones generadas por los cambios geográficos del pasado (Velasco-de León y Ortiz-Martínez, 2010; Cevalloz-Ferriz, 2012). Para el caso de *Encyclia*, más recientemente, en el Pleistoceno, la reconstrucción de caracteres sugiere que el MRCA del clado Apterá el cual contiene exclusivamente elementos megamexicanos, tuvo una regresión al estado ancestral (q2), permitiéndole diversificar en tierras altas (Figuras 4, 5 y 6); actualmente este clado incluye en su mayoría especies de altura, no obstante, también hay excepciones, como el caso de un clado anidado conocido como el complejo *E. meliosma*, donde la mayoría de especies se distribuyen a más de 1000 m., pero, también incluye especies de tierras considerablemente bajas (entre 500 hasta menos de 100 m.) como *Encyclia rzedowskiana*. Lo anterior deja en evidencia una clara diversificación asociada a la altitud, la cual conlleva a cambios en los tipos de vegetación y/o adaptaciones a climas particulares (**Figuras 4, 5 y 6**). Para el caso del grupo hermano del clado Apterá (clado de especies de la vertiente Atlántica de Megaméxico + Las Antillas), el MRCA muy probablemente presentaba la condición de distribuciones en tierras bajas, característica que actualmente exhiben todas las especies de este clado (**Figuras 4, 5 y 6**) y se ha hipotetizado que esta condición pudo ser útil durante la expansión de sus áreas de distribución a las islas del arco caribeño (Bastos, 2014). En el mismo contexto, posterior a la formación del Istmo de Panamá (aprox. 3.5 Ma) y la elevación de sus cordilleras, hubo otro evento de regresión al estado ancestral para la adaptación a tierras altas en el MRCA del clado *Encyclia ceratistes* (**Figuras 4 y 5**), permitiéndole establecerse y radiar. Actualmente, las especies que conforman al clado *E. ceratistes* se distribuyen en tierras altas, un buen ejemplo son las especies estrechamente relacionadas *E. mooreana*, *E. ossenbachiana* y *Encyclia* sp. (sin describir), aparentemente este complejo de especies diversificó recientemente (menos de 1 Ma, ver capítulo IV). El análisis referente a la especiación asociada a los estados de carácter, sugiere

que el carácter de distribución en tierras altas probablemente incrementó de manera importante la tasa de especiación (Figura 2, color rojo), además, de acuerdo a la reconstrucción de caracteres (Figura 4 y 5), esta parece ser una condición ancestral que se perdió, pero tuvo reversiones en varios clados o grupos de especies dispersos en el Neotrópico, cuando probablemente las condiciones geográficas, como importantes cadenas montañosas, ya se habían configurado. Los cambios en las tasas de diversificación asociados a eventos geográficos, también ha sido registrado para grandes grupos como Cymbidieae, por ejemplo, se ha encontrado una correlación entre el levantamiento del norte de la cordillera andina, la cual desencadenó el incremento de las tasas de especiación para esta tribu (Pérez-Escobar *et al.* 2017).

La condición de amplitud altitudinal (tierras altas y bajas; carácter q3) parece no haber afectado mucho a la especiación (Figura 2, color verde) en comparación con los otros dos estados de carácter, no obstante, en varios clados evolucionó esta condición, en la **Figura 4** se puede notar que este carácter evolucionó muy recientemente en clados pequeños con poca diversidad. Quizás esta amplitud en las altitudes no limita completamente el flujo genético entre poblaciones, reduciendo las posibilidades de especiación por aislamiento geográfico-altitudinal, no obstante, los clados que diversifican por la transición entre los estados de carácter tierras bajas (carácter altitud q1) y tierras altas (carácter altitud q2), probablemente permitieron el aislamiento reproductivo y geográfico más rápido. Si se observan las transiciones entre el estado de carácter q1 y q2, estas son relativamente bajas (**Tabla 2**), el cladograma de la **Figura 4**, muestra un patrón en el que la evolución de cualquiera de estos dos estados de carácter, se mantiene de forma importante en el tiempo, por ejemplo, el clado Apterá, mantuvo en la mayoría de sus subclados la característica del MRCA (q2), sugiriendo algún grado de conservadurismo de nicho posterior a la transiciones entre tierras bajas y tierras altas o *vice versa*, fenómeno que podría explicar en la naturaleza la conservación de características a través de linajes y que suele ser común en las diversificaciones alopátricas (ver Wiens, 2004a; Wiens 2004b; Wiens y Graham, 2005). En otros grupos de orquídeas se ha evaluado que las preadaptaciones para las transiciones entre estados de carácter juegan un papel importante, por ejemplo, en Pleurothallidinae la mayoría de sus elementos se caracterizan por la preferencia a tierras altas y se ha estimado que probablemente han mantenido dicha preferencia desde ancestros preadaptados a las condiciones de altura (Pérez-Escobar *et al.*

2017b). En el caso de la amplitud de altitud (carácter q3) de *Encyclia*, la tasa de transición entre este carácter resultó alta con el carácter q2 y casi nula con el carácter q1 (**Tabla 2**), sugiriendo que la amplitud altitudinal probablemente es una preadaptación para especializarse completamente a las tierras altas.

Por otra parte, la transición-evolución de caracteres reproductivos en Orchidaceae, juegan papeles importantes en la dinámica de especiación, por ejemplo, en algunos casos, la evolución de novedosas estrategias de polinización se han visto fuertemente relacionadas al incremento en las tasas de diversificación (Givnish *et al.* 2015). En *Encyclia*, la transición evolutiva de la estelidia parece haber jugado un papel importante en su diversificación. Los distintos tipos de estelidia se encuentran fuertemente relacionadas a la morfología del polinizador y a su comportamiento, por ejemplo, la estelidia unciforme parece tener la función de dirigir al polinizador a la cavidad estigmática (Krahl *et al.* 2017), mientras que la estelidia tipo *E. adenocarpos* funcionan como una tapa al ensamblar perfectamente con el labelo, sugiriendo en este último caso la existencia de un polinizador particular para separar el ensamblaje entre labelo-estelidia (Carnevali *et al.* 2018a). Por último, tenemos las estelidias tipo *E. stellata*, las cuales se encuentran en pocas especies y parece que han evolucionado independientemente a través del Neotrópico (**Figura 3**). Las estelidias tipo unciforme también pueden variar en tamaño entre especies, sugiriendo una mayor especialización hacia sus polinizadores, esta característica mostró importante incremento en la tasa de especiación (**Figura 1**, color azul), seguramente al estar ampliamente relacionada al polinizador podría estar permitiendo la especialización a uno o muy pocas variantes de este vector (ej. especies del mismo género de abejas), a largo plazo, quizás, promoviendo barreras reproductivas mecánicas, como se ha visto en algunos grupos de orquídeas, donde el origen de variantes en la columna y el labelo, dirigen la especiación al colocar el polinario en distintas partes de algún polinizador compartido entre especies estrechamente relacionadas, de hecho, la transición entre estos estados de carácter que conlleva a cambios morfológicos, parecen surgir en poco tiempo, menor a 1 Ma. (Tamayo-Cen *et al.* 2022, Nunes *et al.* 2017). La estelidia tipo *E. adenocarpos*, en la filogenia presentada, parece que evolucionó en una sola ocasión en el MRCA del complejo *E. adenocarpos* (**Figura 3**), no obstante, al estudiar la especie *E. lorata* en ejemplares preservados en líquido, se observa que presenta estelidia tipo *E. adenocarpos*, sugiriendo una posible relación entre este complejo. Este carácter parece tener algún grado de conservadurismo, ya que es exclusivo de las “*encyclias adenocarpoides*”, no obstante, a pesar

de esto, mostró un importante incremento en la tasa de especiación (**Figura 1**, color rojo). Como se mencionó anteriormente, las especies con estelidia tipo *E. stellata*, evolucionaron independientemente en varias partes del neotrópico, sin embargo, la tasa de especiación asociada a este carácter no mostró un incremento importante (**Figura 1**, color verde), sugiriendo que tal vez no es un carácter ventajoso que se mantuvo en el tiempo, pero, también existe la posibilidad de que este carácter ha surgido muy recientemente, ya que no se obtuvieron ancestros con este carácter (**Figura 3**), si no que la condición probablemente evolucionó reciente e independientemente en pocas especies.

Por otro lado, la ausencia de estelidia, mostró un importante incremento en la especiación (**Figura 1**, color amarillo), probablemente porque permite una mayor amplitud de polinizadores al no presentar estas barreras mecánicas, como se ha visto en la especie *Encyclia nematocaulon*, la cual es polinizada por al menos cuatro especies de abejas de la familia Halictidae y otra abeja de la familia Apidae (Tamayo-Cen, 2020). Además, esta amplitud de polinizadores les permita a las especies tener una mayor distribución geográfica, como la misma *E. nematocaulon*, que crece ampliamente en Megaméxico y Cuba, recordando que las distribuciones amplias a largo plazo pueden ir perdiendo conectividad hasta el grado de diferenciarse y generar nuevas especies (Wiens, 2004b). La ausencia de estelidia también podría estar dirigiendo importantes eventos de hibridación en linajes del clado Apterá y por supuesto que cabe mencionar que este último caso invoca a una de las grandes fuerzas que generan diversidad en los organismos, la evolución reticulada.

Capítulo 7. Listado preliminar sobre los nombres de *Encyclia* Hook.

1. Introducción.

Encyclia Hook. ha sido gran de interés para los botánicos e incluso para los horticultores, su historia taxonómica se encuentra fuertemente vinculada particularmente con los nombres genéricos *Epidendrum* L. y *Prosthechea* Knowles & Westc., no obstante, como se menciona en anteriores capítulos, los límites genéricos de *Encyclia* son claros a nivel morfológico y molecular, pero, la nomenclatura aún ha sido mal aplica en algunas publicaciones.

Las encyclias tienen una amplia distribución en las selvas del neotrópico, por lo que son consideradas un elemento florístico común e importante (Van den Berg y Carnevali, 2005). Desde el sur de Florida hasta el norte de Argentina han surgido múltiples conflictos taxonómicos relacionado a los nombres aplicados para las encyclias, particularmente las especies que son hipervariables y con amplia distribución como *E. cordigera* (Kunth) Dressler y *E. chloroleuca* (Hook.) Neumann. Existen diversos listados donde se involucra a *Encyclia*, sin embargo, estos esfuerzos son para áreas geográficas particulares (ej. Bastos *et al.* 2018; Dressler y Pollard, 1974).

Recientemente se realizó un esfuerzo por enlistar los nombres de especies aceptadas de *Encyclia*, se obtuvo un total de 213 taxones, de los cuales, 179 están formalmente descritos, 10 entidades apenas están en proceso de descripción y 25 probablemente son de origen híbrido (Carnevali *et al.* en prensa, capítulo III). Estos esfuerzos son de gran importancia, ya que pueden servir de punto de partida para futuras investigaciones sobre diversidad, además, el uso adecuado de nombres podría evitar posibles subestimaciones sobre la diversidad del género.

El objetivo principal de este capítulo es compilar los nombres asociados a *Encyclia* y proporcionar el estatus actual de cada uno (ej. sinónimo, nombres inválidos).

2. Materiales y Métodos.

Utilizando como eje el listado de Carnevali *et al.* (en prensa), así como los trabajos taxonómicos de *Encyclia* para áreas particulares (ej. Tamayo-Cen *et al.* 2020 para Perú; Bastos *et al.* 2018 para Brasil; Ackerman, 2014 para las Antillas, Pupulin y Bogarín, 2011, 2012 para Costa Rica; Dressler y Pollard, 1974 para México), ejemplares de herbario, descripciones (ej. Icones Orchidacearum), así como iconografía, se realizó un listado en orden alfabético de todos los nombres de *Encyclia* (incluso para entidades que actualmente no forman parte de dicho género). La aceptación de especies en este trabajo se basó de la literatura asociada a *Encyclia*, la cual incluye: evidencia taxonómica, filogenética, geográfica, morfológica y ecológica (Tamayo-Cen *et al.* 2020; Bastos *et al.* 2018; Leopardi *et al.* 2016 Ackerman, 2014, Leopardi *et al.* 2012; Pupulin y Bogarín, 2011, 2012; Higgins *et al.* 2003; Dressler y Pollard, 1974).

Para el nombre de los autores y la abreviatura referente a la publicación de cada especie, se utilizó el formato estándar de <https://www.tropicos.org/home>. Los nombres que se consideran aceptados actualmente, fueron resaltados en negrita para facilitar su búsqueda. Solo se tipificaron los nombres aceptados de *Encyclia*, utilizando las descripciones originales y los ejemplares tipo. Los considerados híbridos naturales no se contemplan en esta lista. Las tipificaciones se presentan en el idioma presentado en las publicaciones o los ejemplares de herbario. Los sinónimos heterotípicos se señalan con el símbolo = y los homotípicos ≡. Los casos donde la información era ambigua o no fue localizada, se utilizó el símbolo ?

3. Resultados.

Encyclia abbreviata (Schltr.) Dressler, Brittonia 13(3): 264. 1961. ≡ ***Prosthechea abbreviata*** (Schltr.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia acapulcensis Viccon, Cetzal & Carnevali, Pl. Syst. Evol. 304(5): 639. 2018. —
TYPE: MÉXICO, Guerrero: Municipio Acapulco de Juárez, Parque el Veladero, sobre la cañada entre la Universidad de Loyola del Pacífico y el Fraccionamiento las Brisas, 16°51'27.80"N, 99°50'23.69"W, 270 m., 25 Jun 2013, J Viccon. & U. Muñoz 2013-001 (holotype: CICY-69159!, isotype: AMES!, AMO!).

Encyclia acicularis (Bateman ex Lindl.) Schltr., Orchideen: 201. 1914. *Encyclia acicularis* (Bateman ex Lindl.) Britton & Millsp., Bahama Fl.: 92. 1920. **nom. superfl.** Basionym: *Epidendrum aciculare* Bateman ex Lindl., Sketch Veg. Swan R. 27: misc. 46. 1841. = *Encyclia bractescens* ?.

Encyclia acuta Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 42: 104. 1925. Basionym: *Epidendrum acutum* (Schltr.) A.D. Hawkes, Orquídea (Rio de Janeiro) 18(5): 168, 174. 1956 [1957]. = *Encyclia chloroleuca*?

Encyclia acutifolia Carabia **nom. nud.**

Encyclia acutifolia Schltr., Symb. Antill. 9: 66. 1923. —**TYPE:** CUBA, Prov. Oriente in Sierra de Nipe: in sylvis umbrosis secus ripam, orilla Río Piloto, m. Nov. Flor.: 1923, *E. Ekman* 3374 (Holotype: S, not seen)

Encyclia adenocarpos (La Llave & Lex.) Schltr., Orchideen (Schlechter) 207. 1914. Basionym: *Epidendrum adenocarpon* La Llave & Lex., Novorum Vegetabilium 2: 24. 1825. —**TYPE:** MEXICO, Michoacán: habitat in montibus Irapaei, versus Arumbaro; floretque Augusto, La Llave and Lexarza s.n. [probablemente perdido] —**Neotype in Carnevali et al. (2018):** MÉXICO, Michoacán: habitat in montibus Irapaei, versus Arumbaro; floretque Augusto, México: Michoacán: Irapeo, Rancho del Aguacate, *T. Hartweg* s.n. (holotype: K!). ≡ *Encyclia adenocarpa* (La Llave & Lex.) Schltr., Orchideen 201. 1914.

Epidendrum adenocarpos var. *rosei* Ames, F.T. Hubb. & Schweinf., Bot. Mus. Leaf. 3: 61. 1935. —**TYPE:** MEXICO, Sonora: cultivated at Washington D.C as# 10.1102, from Sierra de Álamos, 17 Mar 1910, *J.N. Rose et al.* 13062 (holotype: AMES!, isotype: K!, US!) ≡ *Encyclia adenocarpos* (La Llave & Lex.) Schltr.

Encyclia adenocaula (Lex.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 470. 1918. Basionym: *Epidendrum adenocaulum* Lex., Nov. Veg. Descr. 2(Orch. Opusc.): 22. 1825. —**TYPE:** MEXICO, Michoacán: “Hábitat supra arbores prope Vallisoletum. Floret Aprili. Lexarza, aparentemente extraviado (AMO?). —**NEOTYPE** in Soto (2002): the holotype of *Epidendrum nemorale* (*M. Karwinski*). —**TYPE:** “Found by Karwinski, in May, 1827.

Parasitical on trees in Mexico, in groves near Sultepec, *Karwinski s. n.* (Holotype: M, not seen; Isotype W [916]!).

Encyclia advena (Rchb. f.) Porto & Brade, *Rodriguésia* 1: 28. 1935. Basionym: *Epidendrum advenum* Rchb. f., *Gard. Chron.*: 1194. 1872. —**TYPE:** BRAZIL, No locality: no date, no collector (holotype: W-R 3313, photo!)

Encyclia aemula (Lindl.) Carnevali & I. Ramírez, *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 45: 1257. 1993. Basionym: *Epidendrum aemulum* Lindl., *Edwards's Bot. Reg.* 22: t. 1898. 1836. ≡ ***Prosthechea aemula*** (Lindl.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia aenicta Dressler & G.E. Pollard, *Phytologia* 21(7): 438. 1971. —**TYPE:** MEXICO, Nayarit: near Jalcoctán, Feb. 1947, flowered in cult. June 1952, *E. Yale Dawsin s.n.* (holotype: US!, Isotype: MO!).

Encyclia affinis Schltr., *Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2* 36(3): 471. 1918. Basionym: *Epidendrum affine* Rchb. f., *Bonplandia* (Hannover) 4(20-21): 327. 1856. **nom. illeg. hom.** —**TYPE:** GUATEMALA: *Skinner (Lindl. sub. 50)* (holotype: AMES ?; Isotype: AMES!) **Blocking Name:** *Epidendrum affine* H. Focke, *Bot. Zeitung* (Berlin) 11: 341. 1853. ≡: ***Epidendrum sp.***

Encyclia alagoensis (Pabst) Pabst, *Orchidea* (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum alagoense* Pabst, *An. XIV Congr. Soc. Bot. Bras.* 18: 18. 1964. = ***Prosthechea alagoensis*** (Pabst) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia alata (Bateman) Schltr., *Orchideen*: 207. 1914. Basionym: *Epidendrum alatum* Bateman, *Proc. Hort. Soc. London* 1838(2): 25. 1838. —**TYPE:** GUATEMALA: “Discovered by Mr. Skinner in the interior of Honduras and kindly sent to me from thence in the summer of 1837”, *Skinner s.n.* (holotype: K, photo!)

Encyclia alanjensis (Ames) Carnevali & G.A. Romero, *Lindleyana* 9(1): 67. 1994. *Encyclia alanjensis* (Ames) Carnevali & G.A. Romero ex Pupulin, *Lankesteriana* 4: 18. 2002. **nom. superfl.** = *Encyclia stellata*

Encyclia alboxanthina Fowlie, Orchid Digest 54: 27. 1990. —**TYPE:** BRAZIL, Bahia: Mucugê, Serra do Sincorá National Park, 15 November 1989, *F.D.R. 89 B10* (holotype: LA, photo!).

Encyclia allemanii (Barb. Rodr.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum allemanii* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. 1: 54. 1877. ≡ ***Prosthechea allemanii*** (Barb. Rodr.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia allemanoides (Hoehne) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum allemanoides* Hoehne, Bol. Agric. (São Paulo) 34: 616. 1933. = ***Prosthechea allemanoides*** (Hoehne) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia almasii (Hoehne) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum almaysi* Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 84. 1947. ≡ *Hormidium almasyi* (Hoehne) Brieger, Publ. Ci. Inst. Genét. Univ. São Paulo 1: 19. 1960. ≡ ***Prosthechea sp.***

Encyclia aloisii (Schltr.) Dodson **nom. nud.** ≡ ***Prosthechea aloisii*** (Schltr.) Dodson & Hágsater, In: Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 75: 956. 1999.

Encyclia altissima Schltr., Orchideen: 207. 1914. —**TYPE:** BAHAMAS: “Found in rocky parts of the Bahamas by the indefatigable Mr. Skinner, from whom I received it in the summer of 1873., *Skinner ex Hort. Bateman s.n.* (holotype: K, photo!).

Encyclia amabilis Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 471. 1918. ?

Encyclia amazonica Brongn. ex Neuman, Rev. Hort. (Paris) 4: 137. 1845. —**TYPE:** BRAZIL, Amazonas: Alto Amazonas, July 1845, *Questel s.n.* (holotype: P407366!, photo!).

Encyclia ambigua (Lindl.) Schltr., Orchideen: 208. 1914. Basionym: *Epidendrum ambiguum* Lindl., Fol. Orchid. Epidendrum: 18. 1852-1855 [1853]. —**TYPE:** GUATEMALA: “Wild in Guatemala”, July 1846; cultivated from material collected in Guatemala, *S. Rucker s.n.* (Holotype: K-L, photo!).

Encyclia amicta (L. Linden & Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 74. 1919. Basionym: *Epidendrum amictum* L. Linden & Rchb. f., Bonplandia (Hannover) 3: 219. 1855. —**TYPE**: No locality: no date, *Linden s.n.*

Encyclia andrichii L.C. Menezes, Orchid Digest 56: 148. 1992. —**TYPE**: BRAZIL, Espírito Santo: São João de Petrópolis, October 1991, *Andrich s.n. sub Menezes UB28* (Holotype: UB!).

Encyclia androsiana Saulea, New World Orchid. Nomencl. Notes 2: s.n.. 2012. —**TYPE**: BAHAMA ISLANDS, ANDROS ISLAND: Driggs Hill, 10 July 1976, *Saulea 1048*, (holotype: USF!).

Encyclia angustifolia (Sw.) Schltr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7: 277. 1918. ≡ *Epidendrum angustifolium* Sw., Prodr.: 123. 1788. —**TYPE**: JAMAICA: *Swartz s.n.* (holotype: S?)

Encyclia angustiloba Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 8: 89. 1921. —**TYPE**: Ecuador. Guayas: "Aus der Umgebung von Guayaquil." *Ann. s.n.* (holotype: HT, destroyed).

Encyclia annabellae Nir, Lindleyana 9(3): 147. 1994. **nom. nud.** ?

Encyclia apuahuensis (Mansf.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29: 164. 1967. Basionym: *Epidendrum apuahuense* Mansf., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 28: 93. 1930. ≡ ***Prosthechea apuahuensis*** (Mansf.) M.E. Berg, Lindleyana 16: 143. 2001.

Encyclia archilae W.E. Higgins, Selbyana 30(1): 76. 2009. —**TYPE**: GUATEMALA, Alta Verapaz: Santa Cruz Verapaz, 1400 m, growing in a liquidambar-oak forest, collected by Fredy and Oscar Archila, May 1990. *F. Archila 215* (holotipo: BIGU, photo!).

Encyclia archilarum W.E. Higgins, Selbyana 30(1): 76. 2009. **nom. illeg.**

Encyclia argentinensis (R. Speg.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 150. 1952. Basionym: *Epidendrum argentinense* R. Speg., Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires 26: 135. 1916. —**TYPE**: ARGENTINA, Misiones: surroundings of San Pedro, no

date, *Spegazzini s.n.* (lectotype: designated by Meneguzzo *et al.* [2010]: illustration published in Spegazzini 1916, p. 136!).

Encyclia arminii (Rchb. f.) Carnevali & I. Ramírez, *Ernstia* 36: 9. 1986. Basionym: *Epidendrum arminii* Rchb. f., *Bonplandia* (Hannover) 3: 67. 1855. ≡ ***Prosthechea arminii*** (Rchb. f.) Withner & Harding, *Cattleyas Rel. Suppl.*: 254. 2004.

Encyclia aspera (Lindl.) Schltr., *Beih. Bot. Centralbl.*, Abt. 2 36(3): 471. 1918. Basionym: *Epidendrum asperum* Lindl., *J. Bot. (Hooker)* 1: 6. 1834. —**TYPE:** PANAMA et Columbia occidentalis: *Cuming 1250* (Holotype: K? not seen).

Encyclia asperula Dressler & G.E. Pollard, *Orquídea* (Mexico City), n.s. 3(9): 273. 1973 [1x974]. —**TYPE:** MEXICO, Chiapas: camino de Palenque a Ocosingo; selva densa, húmeda; altura 380m; 13 III 1972; floreció 25 IV 1973, *G.E. Pollard E-55* (holotype: MEXU!).

Encyclia atropurpurea (Willd.) Schltr., *Orchideen*: 208. 1915. Basionym: *Epidendrum atropurpureum* Willd., *Sp. Pl.* 4: 115. 1805. ≡ ***Psychilis atropurpurea*** (Willd.) Saulea, *Phytologia* 65: 6. 1988.

Encyclia atrorubens (Rolfe) Schltr., *Beih. Bot. Centralbl.*, Abt. 2 36(3): 471. 1918. Basionym: *Epidendrum atrorubens* Rolfe, *Bull. Misc. Inform. Kew* 1896: 46. 1896.—**TYPE:** MEXICO: it flowered first with Messrs, October 1892, *Linden s.n.* (holotype: K, photo!)

Encyclia auyantepuiensis Carnevali & I. Ramírez, *Lindleyana* 9(1): 61. 1994. —**TYPE:** VENEZUELA, Bolívar: Altiplanice y Savanas rochosas de Auyan-tepui, 1000-1100 m, 18 May 1964, Steyermark 94206 (holotype: VEN; isotype: AMES, NY 73806!).

Encyclia baculus (Rchb. f.) Dressler & G.E. Pollard, *Phytologia* 21(7): 436. 1971. Basionym: *Epidendrum baculus* Rchb. f., *Bonplandia* (Hannover) 4(14): 214. 1856. ≡ ***Prosthechea baculus*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia bahamensis (Griseb.) Britton & Millsp., *Bahama Fl.*: 91. 1920. ≡ ***Encyclia rufa* ?**

Encyclia belizensis (Rchb. f.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 471. 1918. =
***Encyclia guatemalensis*. ?**

Encyclia bennettii Christenson, Brittonia 46(1): 29. 1994. ≡ ***Prosthechea bennettii***
(Christenson) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia betancourtiana Carnevali & I. Ramírez, Novon 14(4): 413. 2004. **TYPE:**
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, G. Carnevali 6056 (holotype:
VEN!; isotype: CICY!).

Encyclia bicalhoi V.P. Castro & E. Bohnke, Bol. CAOB 79: 45. 2010. **—TYPE:** BRAZIL,
Bahia: São José da Vitória, October 2009, Bohnke s.n. (holotype: SP, not seen)

Encyclia bicamerata (Rchb. f.) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 436. 1971.
Basionym: *Epidendrum bicameratum* Rchb. f., Gard. Chron.: 1194. 1871. ≡
Prosthechea bicamerata (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia bidentata (Lindl.) Hágsater & Soto Arenas, Orquídea (Mexico City), n.s. 13(1-2):
215. 1993. Basionym: *Epidendrum bidentatum* Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl.: 98. 1830-
1840 [1831]. = ***Prosthechea boothiana*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376.
1997 [1998].

Encyclia bifida (Aubl.) Britton & P. Wilson, Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands 6: 532.
1930. Basionym: *Epidendrum bifidum* Aubl., Hist. Pl. Guiane 2: 824. 1775. ≡ ***Psychilis***
bifida (Aubl.) Saulea, Phytologia 65: 8. 1988.

Encyclia bipapularis (Rchb. f.) Acuña, Bol. Estac. Exper. Agron. Santiago (Cuba) 60: 80.
1939. Basionym: ***Epidendrum bipapulare*** Rchb. f., Flora 48: 277. 1865. **—TYPE:** Cuba:
C. Wright 3328; 1860-1864; (holotype: MO, photo!; isotype: MO, not seen).

Encyclia bocourtii Mújica & Pupulin, Harvard Pap. Bot. 10: 228. 2005. **—TYPE:** CUBA,
Pinar del Río: Sandino, Guanahacabibes Peninsula, Guanahacabibes National Park,
Cabo San Antonio, road between the Faro Federico Roncali and Las Tumbas, near El

Francés beach, 21°28'N 85°00'W, sea level, epiphytic in xerophytic vegetation on dogtooth limestone ("piedra hueco"), 24 July 2002, *F. Pupulin* 4127, *J.L. Bocourt*, *E. Mujica* & *A. Wagner* (Holotype: Herbarium of Orquideario Soroa, not registered; isotype, USJ).

Encyclia bohnkiana V.P. Castro & Campacci, Bol. CAOB 37: 91. 1999. —**TYPE:** BRAZIL, Alagoas: Messias, Serra de Bititinga, February 1999, *Bohnke* s.n. (holotype: SP, not seen)

Encyclia boothiana (Lindl.) Dressler, Brittonia 13(3): 264. 1961. Basionym: *Epidendrum boothianum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: misc. 5-6. 1838. ≡ ***Prosthechea boothiana*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia brachiata (A. Rich. & Galeotti) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 436. 1971. Basionym: *Epidendrum brachiatum* A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 3: 20. 1845. ≡ ***Prosthechea brachiata*** (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia brachychila (Lindl.) Carnevali & I. Ramírez, Ernstia 36: 9. 1986. Basionym: *Epidendrum brachychilum* Lindl., Orchid. Linden.: 9. 1846. ≡ ***Prosthechea brachychila*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia brachycolumna (L.O. Williams) Dressler, Brittonia 13(3): 264. 1961. Basionym: *Epidendrum brachycolumna* L.O. Williams, Amer. Orchid Soc. Bull. 10: 309. 1942. ≡ ***Hagsatera brachycolumna*** (L.O. Williams) R. González, Orquídea (Mexico City), n.s. 3: 345. 1974.

Encyclia bracteata Schltr. ex Hoehne, Album Orchid. Bras.. 1930. Basionym: *Epidendrum bracteatum* Barbosa Rodrigues (1877: 52), **nom. illeg.**, non Vellozo (1831). *Epidendrum pabstii* Hawkes (1956: 177), **nom. superfl.** —**TYPE:** BRAZIL, Espírito Santo: no locality, October, no collector (lectotype designated in Fowlie & Duveen, 1992): unpublished illustration by Barbosa Rodrigues in Iconographie des orchidées du Brésil: t. 9.

Encyclia bractescens (Lindl.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2(6): 150. 1952.
Basionym: *Epidendrum bractescens* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 26: misc. 58. 1840. —
TYPE: Mexico, vicinity of Oaxaca: *Hartweg s.n.* (holotype: K, photo!)

Encyclia bradfordii (Griseb.) Carnevali & I. Ramírez, Ernstia 36: 9. 1986. —**TYPE:**
TRINIDAD Y TOBAGO: Arima, *Bradf. s.n.* (holotype: K000583904! ?)

Encyclia bragancae Ruschi, Bol. Mus. Biol. Prof. Mello Leitao 1: 84. 1976. —**TYPE:**
BRAZIL, Espírito Santo: Pico da Bandeira, Parque Nacional do Caparaão, 2200 m, 15
August 1975, *Albuquerque et al.* 3777 (holotype: MBML, not seen)

Encyclia brassavolae (Rchb. f.) Dressler, Brittonia 13(3): 264. 1961. Basionym: *Epidendrum
brassavolae* Rchb. f., Bot. Zeitung (Berlin) 10(42): 729. 1852. ≡ ***Prosthechea
brassavolae*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 376. 1997 [1998].

Encyclia brenesii Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 19: 221. 1923. = ***Encyclia
mooreana***

Encyclia buchii (Cogn.) Dod, Moscosoa 2: 15. 1983. Basionym: *Epidendrum buchii* Cogn.,
Symb. Antill. 6: 501. 1910. = ***Psychilis buchii*** (Cogn.) Saulea, Phytologia 65: 10. 1988.

Encyclia buchtienii Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 62. 1929. —**TYPE:** Bolivia,
La Paz: Milliguaya in Nord Yungas, *Otto Buchtien* 4211 (holotipo: B!; lectotipo: US,
photo!)

Encyclia bulbosa (Vell.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum
bulbosum* Vell., Fl. Flumin. Icon. 9: t. 11. 1831. ≡ ***Prosthechea bulbosa*** (Vell.) W.E.
Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998]. ≡

Encyclia burllemarxii Pabst, Bradea 2: 313. 1979. = ***Encyclia argentinensis***.

Encyclia caetensis (Bicalho) Pabst. Basionym: *Hormidium caetense* Bicalho, Bol. Soc.
Campineira Orquideas 2(4): 26. 1973. ≡ ***Prosthechea caetensis*** (Bicalho) W.E. Higgins,
Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia caicensis Saulea & R.M. Adams, Selbyana 2: 310. 1978. —**TYPE:** SOUTH CAICOS: S.E. of airport runway large clump growing epiphytically on *Pithecellobium bahamense* Northrop, 200 m; 11 February 1978; Saulea, R. P., Adams, R. M., Adams, P. H., y Correll 2031 (holotype: ?; isotype: K, photo!, USF!?)

Encyclia cajalbanensis Mújica, Bocourt & Pupulin, Lankesteriana 4(3): 209. 2004. —**TYPE:** CUBA, Pinar del Río: Municipio La Palma, ladera sur de la meseta de Cajálbana, a 2.5 km después de El Burén, J.L. Bocourt 117 (Holotype: HOS, Herbario del Orquideario Soroa, Pinar del Río, Cuba; isotype: flowers in alcohol, HOS-035, not seen).

Encyclia calamaria (Lindl.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum calamarium* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: Misc. 88. 1838. ≡ ***Prosthechea calamaria*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia calderoniae Soto Arenas, Icon. Orchid. 5–6: [140]. 2003. —**TYPE:** MÉXICO, Oaxaca: Microondas San Cristóbal, km 144 de la carretera Oaxaca-Tehuantepec, cerca de Portillo de Nejapa, 1200 m., encinar, rupícola; sépalos y pétalos cafés, labelo amarillo rayado de rojizo en la base, colectada el 16 Jul 1991, preparada de material cultivado, 16 Aug 1992, M. Soto & E. Pérez 6260 (holotype: AMO-21255!)

Encyclia campos-portoi Pabst, Orchidea (Niteroi) 29: 62. 1962. ≡ ***Prosthechea campos-portoi*** (Pabst) W.E. Higgins, Phytologia 82: 377. 1997 [1998].

Encyclia campylostalix (Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 17: 45. 1922. ≡ ***Prosthechea campylostalix*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia candollei (Lindl.) Schltr., Orchideen: 208. 1914. Basionym: *Epidendrum candollei* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 25: Misc. 55. 1839. —**TYPE:** MEXICO: 1839, anonymous s.n. (holotype: G, photo!)

Encyclia capartiana Fowlie & Duveen, Orchid Digest 56: 119. 1992. = ***Encyclia advena*** (Rchb. f.) Porto & Brade.

Encyclia capiifolia Carnevali & I. Ramírez **nom. nud.** ?

Encyclia cardenii Pabst & Ferreira, Bradea 2: 313. 1979. ?

Encyclia cardimii Pabst, Bradea 2: 183. 1977. = ***Encyclia osmantha***

Encyclia caximboensis L.C. Menezes, Orchid Digest 56: 10. 1992. —**TYPE:** BRAZIL, Pará: Serra do Cachimbo, Military Reserve, 400 m, September-October, *Prenholado UB15* (holotype: UB, not seen).

Encyclia ceratistes (Lindl.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 74. 1919. Basionym: *Epidendrum ceratistes* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 30: misc. 91. 1844. — **TYPE:** A native of the Spanish Main, whence it was brought by Mr. Hartweg to the Horticultural Society, with whom it flowered in October last. *Hartweg s.n.* (holotype: K!).

Encyclia chacaoensis (Rchb. f.) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 436. 1971. Basionym: *Epidendrum chacaoense* Rchb. f., Bonplandia (Hannover) 2(2): 20. 1854. ≡ ***Prosthechea chacaoensis*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia chapadensis L.C. Menezes, Orchid Digest 56(3): 133. 1992. —**TYPE:** BRASIL, Goiás: Alto Paraíso, Chapada dos Veadeiros, 22 September 1991, Menezes UB16 (holotype: UB, not seen).

Encyclia chiapasensis Withner & D.G. Hunt, Orchid Digest 58(1): 14. 1994. —**TYPE:** MÉXICO, Chiapas: Cultivated in Hunt's Texas orchid collection from material collected in Chiapas, Mexico, *Hunt D.G. & Norris s.n.* (holotipo: AMES!; isotipo: AMO!).

Encyclia chimborazoensis (Schltr.) Dressler, Phytologia 21(7): 440. 1971. Basionym: *Epidendrum chimborazoense* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 14(409/44): 389. 916. ≡ *Prosthechea chimborazoensis* (Schltr.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia chiriquensis (Rchb. f.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 472. 1918. Basionym: *Epidendrum chiriquense* Rchb. f., Bot. Zeitung (Berlin) 10: 730. 1852. = *Prosthechea varicosa* (Bateman) W.E. Higgins.

Encyclia chironiana Archila, Szlach. & Tribouill., Revista Guatemal. 19(2): 48. 2016. —
TYPE: GUATEMALA, Cobán: Valle del Chixoy, 300 m, buscando Chamá grande,
Agosto 1997, Archila F. s.n. (holotype: BIGU, not seen).

Encyclia chironii V.P. Castro & J.B.F. Silva, Richardiana 4: 140. 2004. **nom. nud.**

Encyclia chloroleuca (Hook.) Neumann, Rev. Hort. (Paris) 4: 138. 1845. Basionym:
Epidendrum chloroleucum Hook., Bot. Mag. 64: t. 3557. 1837. —**TYPE:** GUYANA,
Demerara: Imported from Demerara by John Allcard, Esq., whokindly communicated the
flowerind specimen here represented in September, 1836., Allcard J. s.n. (holotype: K!,
BC-K000079542).

Encyclia chondylobulbon (A. Rich. & Galeotti) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7):
436. 1971. Basionym: *Epidendrum chondylobulbon* A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat.,
Bot., sér. 3, 3: 20. 1845. ≡ ***Prosthechea chondylobulbon*** (A. Rich. & Galeotti) W.E.
Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia christii (Rchb. f.) Dodson, Orquideología 19(2): 149. 1994. Basionym: *Epidendrum*
christii Rchb. f., Linnaea 41: 112. 1877 [1876]. ≡ ***Prosthechea christii*** (Rchb. f.) Dodson
& Hágsater, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 75: 956. 1999.

Encyclia clovesiana L.C. Menezes & V.P. Castro, Orquidário 21: 19. 2007. = *Encyclia*
argentinensis

Encyclia ciliaris (L.) Lemée, Fl. Guyane Franç. 1: 417. 1955. Basionym: ***Epidendrum ciliare***
L., Syst. Nat. (ed. 10) 2: 1246. 1759.

Encyclia citrina (Lex.) Dressler, Brittonia 13(3): 264. 1961. Basionym: *Sobralia citrina* Lex.,
Nov. Veg. Descr. 2(Orch. Opusc.): 21. 1825. ≡ ***Euchile citrina*** (Lex.) Withner, Cattleyas
Rel. 5: 138. 1998.

Encyclia cochleata (L.) Lemée, Fl. Guyane Franç. 1: 418. 1955. *Encyclia cochleata* (L.)
Dressler, Brittonia 13(3): 264. 1961. Basionym: *Epidendrum cochleatum* L., Sp. Pl. (ed.
2) 2: 1351. 1763. ≡ ***Prosthechea cochleata*** (L.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377.
1997 [1998].

Encyclia cogniauxii (L.O. Williams) Dod, Moscosoa 2: 15. 1983. Basionym: *Epidendrum cogniauxii* L.O. Williams, Bot. Mus. Leaf. 6(4): 139. 1938. ≡ ***Psychilis cogniauxii*** (L.O. Williams) Saulea, Phytologia 65: 11. 1988.

Encyclia conchaechila (Barb. Rodr.) Porto & Brade, Rodriguésia 1: 28. 1935. Basionym: *Epidendrum conchaechilum* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. 1: 53. 1877.

Encyclia concolor (Lex.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 472. 1918. Basionym: *Epidendrum concolor* Lex., Nov. Veg. Descr. 2(Orch. Opusc.): 25. 1825. ≡ ***Prosthechea concolor*** (Lex.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia contrerasii R. González, Orchidophile (Argenteuil) 127: 93. 1997. —**TYPE:** MÉXICO, Colima: Minatitlán, Camino que va a el Terrero por la carretera de Campo 4, ± 1100 m., 06-10-1995, *Contreras l. s.n.* (holotype: IBUG, not seen; isotype:?)

Encyclia cordigera (Kunth) Dressler, Taxon 13(7): 247. 1964. Basionym: *Cymbidium cordigerum* Kunth, Nov. Gen. Sp. (quarto ed.) 1: 341. 1815 [1816].

Encyclia crassilabia (Poepp. & Endl.) Lemée, Fl. Guyane Franç. 1: 418. 1955. Basionym: *Epidendrum crassilabium* Poepp. & Endl., Nov. Gen. Sp. Pl. 2: 1. 1836. ≡ ***Prosthechea crassilabia*** (Poepp. & Endl.) Carnevali & I. Ramírez, Fl. Venez. Guayana 7: 538. 2003.

Encyclia cretacea Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 438. 1971. Basionym: ***Prosthechea cretacea*** (Dressler & G.E. Pollard) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia cyanocolumna (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Dressler, Brittonia 13(3): 264. 1961. Basionym: *Epidendrum cyanocolumna* Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., Bot. Mus. Leaf. 3: 2. 1934. ≡ ***Oestlundia cyanocolumna*** (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) W.E. Higgins, Selbyana 22(1): 4. 2001.

Encyclia cyperifolia (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 1257. 1993. Basionym: *Epidendrum cyperifolium* C. Schweinf., Bot. Mus. Leaf. 16: 10. 1953. —**TYPE:** PERU, Loreto: Alto Rio Marañon, Foz do Rio Santiago, 160 m, 15 October 1924, *Tessmann 4301* (holotype: B, destroyed; lectotype: Designated

by Tamayo-Cen *et al.* 2020, PERU. Junín, Chanchamayo Valley, 1600 m, September 1926, *C. Schunke 1114* [AMES!]).

Encyclia deamii (Schltr.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2(6): 151. 1952. Basionym: *Epidendrum deamii* Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 402. 1918. **nom. illeg.** = ***Prosthechea livida*** (Lindl.) W.E.Higgins

Encyclia delacruzii W.E. Higgins & Archila, Selbyana 30(1): 78. 2009. —**TYPE:** Guatemala, Alta Verapaz: Municipality of San Cristobal, Aldea Baleu, 900 m, april 1990; *F. Archila*187, (Holotype: BIGU!).

Encyclia dichroma (Lindl.) Schltr., Orchideen 1(2): 29. 1914. Basionym: *Epidendrum dichromum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 29: Misc. 78. 1843. —**TYPE:** BRAZIL. Pernambuco: no locality, 3 October, *Quesnel s.n.* (holotype: K 293885, not seen).

Encyclia dickinsoniana (Withner) Hamer, Icon. Pl. Trop. 13. 1985. Basionym: *Epidendrum dickinsonianum* Withner, Orchid Digest 34(8): 254. 1970. —**TYPE:** HONDURAS: Las Marías, Comayagua Valley 1933, *Edwards 400* (holotype: AMES39407, photo!)

Encyclia diguetii (Ames) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 151. 1952. Basionym: *Epidendrum diguetii* Ames, Sched. Orch. 1: 15. 1922. = ***Prosthechea tripunctata*** (Lindl.) W.E. Higgins.

Encyclia diota (Lindl.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 472. 1918. Basionym: *Epidendrum diotum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 29: Misc. 65. 1843. —**TYPE:** GUATEMALA: *Hartweg s.n.* (holotype: K-L, photo!).

Encyclia distantiflora (A. Rich. & Galeotti) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971. Basionym: *Epidendrum distantiflorum* A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 3: 19. 1845. ≡ ***Oestlundia distantiflora*** (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, Selbyana 22(1): 4. 2001.

Encyclia diurna (Jacq.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 74. 1919. Basionym: *Limodorum diurnum* Jacq., Collectanea 4: 107. 1786. —**TYPE:** ?

Encyclia doeringii Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 24. 1946. = ***Encyclia cordigera***.

Encyclia dominguensis (Cogn.) Dod, Moscosoa 2: 15. 1983. Basionym: *Epidendrum domingense* Cogn., Symb. Antill. 6: 695. 1910. ≡ ***Psychilis domingensis*** (Cogn.) Saulea, Phytologia 65: 14. 1988.

Encyclia dressleri Beutelsp. & Mor.-Mol., Lacandonia 11(2): 19. 2018. —**TYPE:** MEXICO: Chiapas: Municipio San Fernando, Gabriel Esquinca, 1,240 m, 08 May 2014, “en bosque de Quercus”, C.R. Beutelspacher s.n. (holotype: HEM, photo!).

Encyclia duboisiana (Brongn. ex A. Rich.) Neumann, Rev. Hort. (Paris), sér. 2 4: 137. 1845.
= ***Encyclia pyriformis***.

Encyclia dutrae Pabst, Arq. Bot. Estado São Paulo 3: 110. 1955. = ***Encyclia pauciflora***.

Encyclia duveenii Pabst, Bradea 2: 66. 1976. —**TYPE:** BRAZIL, Minas Gerais: Grão Mogol, November 1975, Duveen s.n. (holotype: HB 63372).

Encyclia ecratistes Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 74. 1919. ?

Encyclia edithiana L.C. Menezes, Bol. CAOB 26: 23. 1996. ≡ ***Encyclia replicata***.

Encyclia ekmanii (Mansf. ex Urb.) Dod, Moscosoa 2: 15. 1983. Basionym: *Epidendrum ekmanii* Mansf. ex Urb., Ark. Bot. 20(15): A. 16. 1926. ≡ ***Psychilis bifida*** (Aubl.) Saulea, Phytologia 65: 8. 1988.

Encyclia elegantula Dressler, Orchid Digest 68(4): 244. 2004. —**TYPE:** PANAMÁ, prov. Panamá: Altos de Pacora, 930 m, cloud forest, 18 sept. 2002, A. Maduro y E. Olmos 303 (holotype: MO, not seen!; clonotype: PMA, not seen).

Encyclia enriquearcilae Carnevali & Cetzal, Pl. Syst. Evol. 304(5): 647. 2018. —**TYPE:** MEXICO, Oaxaca: Municipio de Santiago Pinotepa Nacional, Acuautepec, Agua de la Caña, unos 3.8 km en línea recta al E de Santiago Pinotepa Nacional, unos 5.17 km a lo largo de la carretera Salina Cruz-Pinotepa Nacional, 140–150 m., epífitas localmente comunes sobre árboles a lo largo de una cañada dentro del pueblo, colectada el 11 junio 2012, J. P. Pinzón, C. Jiménez Nah and A. Castillo; cultivada y florecida en Mérida,

Yucatán, Mexico, 23 May 2016, *E. Arcila* s.n. sub. *G. Carnevali* 7954 (holotype: CICY-69160!, isotypes: AMES!, AMO!, MEXU!, MO!, NY!, SEL!, WU!).

Encyclia ensiformis (Ruiz & Pav.) Mansfeld, in sched., non. *Encyclia ensiformis* (Vell.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 151. 1952. = ***Encyclia cyperifolia***.

Encyclia erubescens (Lindl.) Schltr., Orchideen: 209. 1914. Basionym: *Epidendrum erubescens* Lindl., J. Bot. (Hooker) 3: 87. 1841 [1840]. ≡ ***Artorima erubescens*** (Lindl.) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 439. 1971.

Encyclia euosma (Rchb. f.) Porto & Brade, Rodriguésia 1: 29. 1935. = ***Encyclia ionosma***.

Encyclia expansa (Rchb. f.) P. Ortiz, Orquideología 18(1): 99. 1991. = ***Encyclia replicata***.

Encyclia faresiana (Bicalho) Pabst **nom nud.** Basionym: *Hormidium faresianum* Bicalho, Bol. Soc. Campineira Orquideas 3(3): 91. 1973. ≡ ***Prosthechea faresiana*** (Bicalho) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia fausta (Rchb. f. ex Cogn.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum faustum* Rchb. f. ex Cogn., Fl. Bras. 3(5): 80. 1900. ≡ ***Prosthechea fausta*** (Rchb. f. ex Cogn.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia favoris (Rchb. f.) Soto Arenas, Orquídea (Mexico City), n.s. 11: 270. 1988. Basionym: *Epidendrum favoris* Rchb. f., Gard. Chron., n.s. 2: 98. 1874. ≡ ***Prosthechea favoris*** (Rchb. f.) Salazar & Soto Arenas, Lindleyana 16(3): 149. 2001.

Encyclia feddeana ined. ≡ ***Prosthechea crassilabia*** (Poepp. & Endl.) Carnevali & I. Ramírez.

Encyclia fehlingii (Saulea) Saulea & R.M. Adams, Brittonia 33: 187. 1981. Basionym: *Epidendrum fehlingii* Saulea, Amer. Orchid Soc. Bull. 46: 32. 1977. —**TYPE:** BAHAMAS: Fresh Creek, 1 mi, N.W. of Love Hill, 6 June 1975, *R. P. Saulea* 1028 (holotype: AMES, photo!).

Encyclia ferreirae Campacci & J.B.F. Silva, Colet. Orquídeas Brasil. 12: 478. 2016. —**TYPE:** BRAZIL, Pará: Oriximiná, Porto Trombetas, Floresta Nacional Seracá-Taquera-

Platô Saracá, 160 m, Aug 2009, *João Batista Fernandes da Silva* 3308 (holotype: MG-198276, not seen).

Encyclia fimbriata C.A. Bastos, Van den Berg & Meneguzzo, *Phytotaxa* 40: 27. 2012. —
TYPE: BRAZIL. Bahia: sul do estado, no specific locality, 19 January 2006, *Thomas, Paixão, Sant'Ana, Lopes & Riina* 14604 (holotype: CEPEC, not seen).

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. Basionym: *Epidendrum flabellatum* Lindl., *Fol. Orchid. Epidendrum*: 6. 1853. = ***Encyclia candollei***.

Encyclia flabellifera Hoehne & Schltr., *Arq. Bot. Estado São Paulo* 1: 246. 1926. = ***Encyclia ionosma***.

Encyclia flava (Lindl.) Porto & Brade, *Rodriguésia* 1: 246. 1935. Basionym: *Epidendrum flavum* Lindl., *J. Bot. (Hooker)* 3: 83. 1841. = ***Encyclia patens***.

Encyclia fortunae Dressler, *Orquídea* (Mexico City), n.s. 7(4): 359. 1980. = ***Prosthechea fortunae*** (Dressler) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia fowliei Duveen, *Orchid Digest* 54: 38. 1990. —**TYPE:** BRAZIL, Bahia: between Una and Ilhéus, no specific locality, no date, FDR 88B1 (holotype: UC, photo!)

Encyclia fragrans (Sw.) Dressler, *Brittonia* 13(3): 264. 1961. Basionym: *Epidendrum fragrans* Sw., *Prodr.*: 123. 1788. *Encyclia fragrans* (Sw.) Lemée, *Fl. Guyane Franç.* 1: 418. 1955. **comb. inval.** = ***Prosthechea fragrans*** (Sw.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 377. 1997 [1998].

Encyclia fucata (Lindl.) Schltr., *Orchideen*: 209. 1914. Basionym: *Epidendrum fucatum* Lindl., *Edwards's Bot. Reg.* 24(Misc.): 15. 1838.

Encyclia fusca (Schltr.) D.E. Benn. & Christenson, *Icon. Orchid. Peruv.* 3: pl. 442. 1998. Basionym: *Epidendrum fuscum* Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 9: 84. 1921. ≡ ***Prosthechea fusca*** (Schltr.) D.E. Benn. & Christenson, *Icon. Orchid. Peruv.* 2001.

Encyclia gallopavina (Rchb. f.) Porto & Brade, *Rodriguésia* 1: 29. 1986. Basionym: *Epidendrum gallopavinum* Rchb. f., *Rodriguésia* 1: 29. 1935. —**TYPE:** BRAZIL, Rio de Janeiro: no locality, 1877, *Schiller* s.n. (holotype: W-R 46705, W-R 46704, not seen)

Encyclia garciae-esquivelii Carnevali & I. Ramírez, *Novon* 14(4): 416. 2004. —**TYPE:** Venezuela. Aragua: unos 1–2 km al oeste de la cumbre de la carretera entre Ocumare de la Costa y Cata, unos 4–5 km al E de la Ocumare de la Costa, Parque Nacional Henry Pittier, en la vertiente norte de la Cordillera de la Costa, 300–400 m; flowering under cultivation by G. Carnevali & I. M. Ramírez in Mérida, Yucatán, México, 10 June 2003, specimens prepared from plants collected by G. Carnevali in 1986, *G. Carnevali & I. Ramírez 6811* (holotype, VEN!; isotypes, AMES!, CICY!, MEXU!, MO!, NY!).

Encyclia garciana (Garay & Dunst.) Carnevali & I. Ramírez, *Ernstia* 36: 9. 1986. Basionym: *Epidendrum garcianum* Garay & Dunst., *Venez. Orchid. Ill.* 2: 122. 1961. ≡ ***Prosthechea garciana*** (Garay & Dunst.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia garzonensis Withner, *Cattleyas Rel.* 6: 75. 2000. = ***Encyclia replicata***.

Encyclia ghiesbreghtiana (A. Rich. & Galeotti) Dressler, *Brittonia* 13(3): 264. 1961. Basionym: *Epidendrum ghiesbreghtianum* A. Rich. & Galeotti, *Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3*, 3: 19. 1845. ≡ ***Prosthechea ghiesbreghtiana*** (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia ghillanyi Pabst, *Bradea* 2: 80. 1976. = ***Encyclia jenischiana***.

Encyclia gilbertoi (Garay) P. Ortiz, *Orquideología* 18(1): 99. 1991. Basionym: *Epidendrum gilbertoi* Garay, *Orquideología* 6: 16. 1971. ≡ ***Prosthechea gilbertoi*** (Garay) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia glandulosa (Kunth) P. Ortiz, *Orquideología* 18(1): 99. 1991. Basionym: *Cymbidium glandulosum* Kunth, *Nov. Gen. Sp. (quarto ed.)* 1: 340. 1815 [1816]. ?

Encyclia glauca (Knowles & Westc.) Dressler & G.E. Pollard, *Phytologia* 21(7): 437. 1971. Basionym: ***Prosthechea glauca*** Knowles & Westc., *Fl. Cab.* 2: 111. 1838.

Encyclia glumacea (Lindl.) Pabst, *Orchidea* (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum glumaceum* Lindl., *Edwards's Bot. Reg.* 25: Misc. 38. 1839. ≡ ***Prosthechea glumacea*** (Lindl.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia gonzalezii L.C. Menezes, *Bol. CAOB* 3(2): 19. 1991. —**TYPE:** BRAZIL, Distrito Federal: border with Goiás State, Rio Descoberto, July 1990, *Cazelato* sub Menezes UB1 (holotype: UB, not seen!)

Encyclia goyazensis L.C. Menezes, *Orchid Digest* 55(2): 94. 1991. *Encyclia goyazensis* L.C. Menezes, *Boletim CAOB* 3: 2. 1991. **nom. superfl.** = ***Encyclia argentinensis***.

Encyclia gracilis (Lindl.) Schltr., *Orchideen*: 209. 1915. Basionym: *Epidendrum gracile* Lindl., *Edwards's Bot. Reg.* 22: t. 1765. 1836. —**TYPE:** BAHAMAS, *Lindl. s.n.* (holotype: ?)

Encyclia grahamii (Hook.) Bosmenier, *Esperon & Saulea*. Basionym: *Epidendrum grahami* Hook., *Bot. Mag.* 67: t. 3885. 1841. —**TYPE:** MEXICO: Dr. Graham, who sent me the specimen here figured in the autumn of 1840. I cannot find any described species with which it corresponds It was received at the Edinburg Botanic Garden from Mexico, and well deserves a place in every collection of Orchideous Epiphytes Graham s.n. (holotype: K, photo!).

Encyclia grammatoglossa (Rchb. f.) Dressler, *Brittonia* 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum grammatoglossum* Rchb. f., *Linnaea* 22: 837. 1849 [1850]. = ***Prosthechea grammatoglossa*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia granitica (Lindl.) Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 6: 74. 1919. Basionym: *Epidendrum graniticum* Lindl., *J. Bot. (Hooker)* 3: 83. 1841. —**TYPE:** GUYANA: No locality, 1840, *Schomburgk* 195 (holotype: K 583899, photo!; isotype: BM 47557, BM 47556!, LE, OXF, U).

Encyclia gravaida (Lindl.) Schltr., *Beih. Bot. Centralbl., Abt.* 2 36(3): 472. 1918. Basionym: *Epidendrum gravidum* Lindl., *J. Hort. Soc. London* 4: 114. 1849. —**TYPE:** Mexico, Xapatam: received in Feb 1837 *Hartweg s.n.* (holotype: K, photo!)

Encyclia greenwoodiana Ag.-Olav., Orquídea (Mexico City), n.s. 12(2): 205. 1992. ≡ ***Prosthechea greenwoodiana*** (Ag.-Olav.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia grisebachiana (Cogn.) Acuña, Bol. Estaç. Exp. Agron. Santiago de las Vegas 60: 73. 1939. Basionym: *Epidendrum grisebachianum* Cogn., Symb. Antill. 6: 495. 1910. —
TYPE: CUBA, in occidentali ad S. Pedro, 1860, *Wright* C. 3326 (holotype: K, photo!)

Encyclia guadalupae R. González & Alvarado, Orchidophile (Asnières) 135: 5. 1999. —
TYPE: MEXICO, État de Nayarit: El Ceboruco, forêt tropicale caducifoliée sur descoulées de lave (malpaís), altitude 1400 m, 12-V-1996, *C. Qintero* s. n. (holotype: IBUG).

Encyclia guanahacabibensis Saulea & Esperon, New World Orchid. Nomencl. Notes 7: 2. 2013. —**TYPE:** CUBA: Guanahacabibes Peninsula of Cuba, ex hort., 22 June 2013, *Osment*, s.n. (Holotype: FTG, not seen).

Encyclia guatemalensis (Klotzsch) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971.
—**TYPE:** ?

Encyclia guentheriana (Kraenzl.) R. Vásquez, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 127: 1272. 2014. Basionym: *Epidendrum guentherianum* Kraenzl., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 25: 20. 1928. —**TYPE:** BOLIBIA? *O. Buchtien* 490 (holotype: Z photo!; isotype: NY, MO!, US).

Encyclia guianensis Carnevali & G.A. Romero, Lindleyana 9(1): 63. 1994. —**TYPE:** Venezuela: *Steyermark* 93048. (holotype: VEN!; isotype: AMES!)

Encyclia guttata Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 472. 1918. ≡ ***Prosthechea guttata*** (Schltr.) Christenson, Richardiana 3(3): 116. 2003.

Encyclia halbingeriana Hágsater & Soto Arenas, Icon. Orchid. 10: [78]. 2008. —**TYPE:** MEXICO: MICHOACAN: Mpio. Ario de Rosales, carretera MEX 12 0, 14.5 km de Dr. Migue I Silva-La Huacana, río Guarimeo, bosque ripario de *Taxodium mucronatum*, *Salix nigra*, *Ficus* sp., *Hedyosmum mexicanum*, *Inga* sp., *Acacia* sp., rodeado de bosque de

Pinus oocarpa, *Quercus cf. magnoliifolia*, *Q. cf. elliptica*, 1280 m s. n. m., 6 mayo 2007, M. Soto 11125 (holotype: AMO!; isotype: AMES!, MEXU!).

Encyclia hamiltonii Saulea & Esperon, New World Orchid. Nomencl. Notes 5: 1. 2013. —
—**TYPE:** from seed capsules collected in Eastern Cuba: ex hort. – 21 May 2013, Saulea,
R. P. & E. Esperon s.n. (holotype: FTG, not seen).

Encyclia hanburyi (Lindl.) Schltr., Orchideen: 209. 1914 as “*E. hanburii*”, ICBN Art. 60C.1.
Basionym: *Epidendrum hanburyi* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 30: misc. 46. 1844. As
ICBN Art. 60C.1. “*E. hanburii*”. —**TYPE:** MEXICO: A Mexican plant, with something the
appearance of *E. porphyreum*, but far less handsome. R. Hanbury s.n. (holotype: K,
photo!).

Encyclia hartwegii (Lindl.) R. Vásquez & Dodson, Icon. Pl. Trop.: 527. 1982. Basionym:
Epidendrum hartwegii Lindl., Pl. Hartw.: 150. 1844. = ***Prosthechea hartwegii*** (Lindl.)
W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia hastata (Lindl.) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971. Basionym:
Epidendrum hastatum Lindl., J. Bot. (Hooker) 3: 82. 1840. ≡ ***Prosthechea hastata***
(Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia havanensis Os. Bello, Esperon & Saulea, New World Orchid. Nomencl. Notes 4:
2. 2013. —**TYPE:** CUBA Havana, July 1845, M. Quesnel s.n., (P – collection Herbier du
MNHN, bar code no. P00410725).

Encyclia hermentiana Brongn. ex Neuman, Rev. Hort. (Paris) 4: 138. 1845. ?

Encyclia hircina (A. Rich.) Acuña, Bol. Estac. Exper. Agron. Santiago (Cuba) 60: 74. 1939.
Basionym: *Epidendrum hircinum* A. Rich., Hist. Fís. Cuba, Bot. 2: 236. 1843. —**TYPE:**
CUBA: no locality, Ramón de la Sagra s.n. (holotype: P, photo!).

Encyclia hodgeana (A.D. Hawkes) Beckner, Phytologia 20: 217. 1970. = ***Encyclia altissima***.

Encyclia hoehnei (A.D. Hawkes) Pabst, Bradea 2(6): 21. 1975. Basionym: *Epidendrum hoehnei* A.D. Hawkes, Orquídea (Rio de Janeiro) 18(5): 171, 176. 1956 [1957]. ≡ ***Prosthechea hoehnei*** (A.D. Hawkes) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia hollandae Fowlie, Orchid Digest 54(4): 157. 1990. = ***Encyclia advena*** (Rchb.f.) Porto & Brade.

Encyclia howardii (Ames & Correll) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo n.s., f.m., 2: 152. 1952. Basionym: *Epidendrum howardii* Ames & Correll, Bot. Mus. Leaf. 11(1): 2. 1943. —**TYPE:** CUBA, Oriente prov.: Sierra de Moa, dense tropical forest, 20 km. West of sawmill at co. De Moa, July 26, 1941, *R. A Howard* 5939 (holotype: Ames, not seen; isotype: GH, not seen).

Encyclia huebneri Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 42: 105. 1925. ?

Encyclia huertae Soto Arenas & R. Jiménez, Icon. Orchid. 5–6: [144]. 2003. —**TYPE:** MEXICO, Michoacán: km. 45 de la carretera Pátzcuaro-Uruapan, Pedregal del Corú, ca. 1900 m.s.n.m., bosque húmedo de pino-encino, litófito sobre basalto. Sépalos y pétalos pardos, labelo blanco con los lóbulos laterales amarillentos con la venación rojiza, colectado el 1 de agosto de 1987, prensado el 3 de junio de 1990, M. A. Soto 1988 (holotype: AMO!; isotype: IEB ex AMO, K, AMO, clonotype: AMO).

Encyclia hunteriana Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 17: 46. 1922. = ***Encyclia stellata*** ?

Encyclia ibanezii Archila & W.E. Higgins, Selbyana 30(1): 78. 2009. —**TYPE:** GUATEMALA, Alta Verapaz: Coban, 1300 m. April 2000. *F. Archila* 422 (Holotype: BIGU spirit collection, photo!)

Encyclia ichthyophylla (Ames) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo n.s., f.m., 2: 152. 1952. Basionym: *Epidendrum ichthyophyllum* Ames, Sched. Orch. 2: 28. 1923. = ***Prosthechea michuacana*** (Lex.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia inaguensis Nash ex Britton & Millsp., Bahama Fl.: 92. 1920. —**TYPE:** Bahamas, Little Inagua Island: Collected between Northwest point and Southwest Point. Little Inagua. Oct, 21, 1904, G. V. Nash & N. Taylor 1251 (F!).

Encyclia incumbens (Lindl.) Mabb., Taxon 33(3): 442. 1984. Basionym: *Epidendrum incumbens* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 26: Misc. 45. 1840. —**TYPE:** GUATEMAL: Same locality as *Oncidium leucochilum*, G. U. Skinner s. n. (holotype: K)

Encyclia inopinata Leopardi, Carnevali & G.A. Romero, PhytoKeys 58: 89. 2016. —**TYPE:** MEXICO, Oaxaca: Distrito de Tlaxiaco, Municipio de Santiago de Yosondúa, 2.8 km. al SSE en línea recta (4-5 mm. por carretera) de Santiago de Yosondúa por la vía a Yerba Santa, 16°49'18.26"N, 97°35'11.63"W, 1267 m, 24/VI/2010, G. Carnevali & C. Leopardi 7139 (holotype: CICY!; isotypes: AMES!, AMO!).

Encyclia insidiosa (Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 254. 1920. Basionym: *Epidendrum insidiosum* Rchb. f., Linnaea 41: 80. 1877 [1876]. —**TYPE:** Without locality, Bull, W. & Day 76 (holotype: W, photo!)

Encyclia inversa (Lindl.) Pabst, Bradea 2(14): 81. 1976 Basionym: *Epidendrum inversum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 25: Misc. 85. 1839. ≡ ***Prosthechea inversa*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia ionocentra (Rchb. f.) Mora-Ret. & García-Castro, Brenesia 33: 124. 1990 [1991]. Basionym: *Epidendrum ionocentrum* Rchb. f., Gard. Chron., n.s. 20(497): 8. 1883. ≡ ***Prosthechea ionocentra*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia ionophlebia (Rchb. f.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum ionophlebium* Rchb. f., Beitr. Orchid-K. C. Amer.: 103. 1866. ≡ ***Prosthechea ionophlebia*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia ionosma (Lindl.) Schltr., Orchideen: 209. 1914. Basionym: *Epidendrum ionosmum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: Misc. 49. 1838. —**TYPE:** no locality, no date, no collector (lectotype: Bastos *et al.* [2015])

Encyclia isochila (Rchb. f.) Dod, Moscosoa 4: 193. 1986. Basionym: *Epidendrum isochilum* Rchb. f., Bonplandia (Hannover) 4: 326. 1856. —**TYPE:** JAMAICA, Browns town, 08-10-1982, Barret, I.M. s.n. (holotype: K000583908, photo!)

Encyclia ivonae Carnevali & G.A. Romero, Lindleyana 9(1): 65. 1994. —**TYPE:** VENEZUELA, Bolívar: Carrao Tepui, 1675-1980 m, 5-6 December 1944, Steyermark 60870 (holotype: AMES!; isotype: VEN!).

Encyclia jauana Carnevali & I. Ramírez, Lindleyana 9(1): 67. 1994. ≡ ***Prosthechea jauana*** (Carnevali & I. Ramírez) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia jenischiana (Rchb. f.) Porto & Brade, Rodriguésia 1: 29. 1935. Basionym: *Epidendrum jenischianum* Rchb. f., Fl. Serres Jard. Eur. 9: 98. 1853-1854 [1854]. —**TYPE:** BRAZIL, Bahia: 1851, *Jenisch* s.n. (lectotype designated by Bastos *et al.* [2015]: specimen at the top left on W-R 24649).

Encyclia joaosaiana Campacci & E. Bohnke, Bol. CAOB 69-70: 28. 2008. —**TYPE:** BRAZIL, Bahia: Seabra, Chapada Diamantina, 600 m, November 2005, Sá *EB* 153 (holotype: SP 473987).

Encyclia kautzkii Pabst, Orquídea (Rio de Janeiro) 29: 63. 1967. ≡ ***Prosthechea kautzkii*** (Pabst) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia kennedyi (Fowlie & Withner) Hágsater, Orquídea (Mexico City), n.s. 3(3): 70. 1973. Basionym: *Epidendrum kennedyi* Fowlie & Withner, Orchid Digest 37(2): 43. 1973. —**TYPE:** Mexico, Durango, upper Río Piaxtla (LA), *Kennedy* 401 (holotype: LA, photo!).

Encyclia kermesina (Lindl.) P. Ortiz, Orq. Colombia (ed. 2): 258. 1995. Basionym: *Epidendrum kermesianum* Lindl., Fol. Orchid. Epidendrum: 31. 1853. ≡ ***Artorima kermesina*** (Lindl.) Brieger, Orchideen (ed. 3) 9: 560. 1977.

Encyclia kienastii (Rchb. f.) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971. Basionym: *Epidendrum kienastii* Rchb. f., Gard. Chron., ser. 3 2: 126. 1887. ≡ ***Amoana kienastii*** (Rchb. f.) Leopardi & Carnevali, Phytotaxa 65: 29. 2012.

Encyclia kingsii (C.D. Adams) Nir, Lindleyana 9(3): 147. 1994. Basionym: *Epidendrum kingsii* C.D. Adams, Orquideología 6(3): 145. 1971. —**TYPE:** CAYMAN ISLANDS, North Side Jackson, 10-15 ft., 07-06-1938, *Kings, W. LC117a* (holotype: BM!; BM!).

Encyclia kraenzlinii (Bello) Ackerman, Lindleyana 2: 123. 1987. Basionym: *Epidendrum kraenzlinii* Bello, Ann. Soc. Esp. Hist. Nat. 12: 116. 1883. ***Psychilis kraenzlinii*** (Bello) Saulea, Phytologia 65: 15. 1988.

Encyclia krugii (Bello) Britton & P. Wilson, Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands 6: 532. 1930. Basionym: *Epidendrum krugii* Bello, Anales Soc. Esp. Nat. 12: 117. 1883. ≡ ***Psychilis krugii*** (Bello) Saulea, Phytologia 65: 17. 1988.

Encyclia kundergraberii V.P. Castro & Campacci, Orquidário 1: 7. 1998. Synonym: ***Encyclia andrichii***.

Encyclia lambda (Linden ex Rchb. f.) Dressler, Phytologia 21(7): 440. 1971. Basionym: *Epidendrum lambda* Linden ex Rchb. f., Bonplandia (Hannover) 2: 281. 1854. ≡ ***Prosthechea lambda*** (Linden ex Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia lancifolia (Pav. ex Lindl.) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971. Basionym: *Epidendrum lancifolium* Pav. ex Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl.: 98. 1830-1840 [1831]. Synonym: ***Prosthechea cochleata*** (L.) W.E. Higgins

Encyclia latipetala (C. Schweinf.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29: 2. 1967. Synonym: ***Encyclia pachyantha***.

Encyclia laxa Schltr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7: 277. 1918. = ***Encyclia candollei*** (Lindl.) Schltr.

Encyclia leopardina (Rchb. f.) Dodson & Hágsater, Orquideología 19(2): 149. 1994. Basionym: *Epidendrum leopardinum* Rchb. f., Linnaea 41: 112. 1877 [1876]. ≡ ***Prosthechea leopardina*** (Rchb. f.) Dodson & Hágsater, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 75: 956. 1999.

Encyclia leucantha Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 40. 1919. —**TYPE:**
VENEZUELA: VI 1904, ?

Encyclia limbata (Lindl.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum limbatum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 29: Misc. 69. 1843. = ***Prosthechea glauca*** Knowles & Westc.

Encyclia lindenii (Lindl.) Carnevali & I. Ramírez, Ernstia 36: 9. 1986. Basionym: *Epidendrum lindenii* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 31: Misc. 48. 1845. ≡ ***Prosthechea lindenii*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia linearifolioides (Kraenzl.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 1: 19. 1938. Basionym: *Epidendrum linearifolioides* Kraenzl., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., n.s. 46: 55. 1911. —**TYPE:** PARAGUAY: 1894, *Lindmann* 3895 (holotype: S, photo!)

Encyclia lineariloba Withner, Orchidee (Hamburg) 52(4): 448. 2001. —**TYPE:** GUATEMALA: planta mercatus ab Pacheco Orchid Nursery, Guatemala City McCullough Nr. 393 ex cult (holotype: Ames, not seen).

Encyclia linearis Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. = ***Oestlundia luteorosea*** (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins.

Encyclia linkiana (Klotzsch) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 472. 1918. Basionym: *Epidendrum linkianum* Klotzsch, Allg. Gartenzeitung 6(38): 299. 1838. ≡ ***Prosthechea linkiana*** (Klotzsch) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia lipinskae Archila, Chiron & Szlach., Revista Guatemal. 19(2): 47. 2016. —**TYPE:** GUATEMALA: *F. Archila* s.n. (holotype: BIGU, not seen).

Encyclia longifolia (Barb. Rodr.) Schltr., Orchideen: 210. 1914. = ***Encyclia oncidioides*** (Lindl.) Schltr.

Encyclia longipes (Rchb. f.) Dodson. **nom. nud.** = ***Prosthechea crassilabia*** (Poepp. & Endl.) Carnevali & I. Ramírez .

Encyclia lorata Dressler & G.E. Pollard, Orquídea (Mexico City), n.s. 3(10): 306. 1974. —

TYPE: Mexico, Guerrero: km 98, cerca de Viento Frío, altura 1875 m, 3 de noviembre 1972; floreció 21 de abril 1973; sépalos y pétalos verdes con venas rojizas, lóbulo medio del labelo blanco, G.E. Pollard - E-56 (MEXU, not seen).

Encyclia luteorosea (A. Rich. & Galeotti) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971. Basionym: *Epidendrum luteoroseum* A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 3: 19. 1845. ≡ ***Oestlundia luteorosea*** (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, Selbyana 22(1): 4. 2001.

Encyclia lutzenbergeri L.C. Menezes, Bol. CAOB 3(1): 7. 1990. = ***Encyclia osmantha***.

Encyclia lymanii Ocupa, Carnevali & Tamayo-Cen, sp. nov.

Type:—PERU. Cajamarca: Prov. Cutervo, Distrito de Pimpingos, en un fragmento de bosque secundario, 1735 m, 15 Nov. 2020, L. Ocupa 262 (Holotype: HUT-Spirit!).

Encyclia macrochila (Hook.) Neumann, Rev. Hort. (Paris), sér. 2 4: 137. 1845. Basionym: *Epidendrum macrochilum* Hook., Bot. Mag. 63: t. 3534. 1836. —**TYPE:** MEXICO: Introduced from Mexico, by Charles Horsfall, in whose fine collection it flowered in June, 1836, C. Horsfall s.n. (holotype:K, not seen). ?

Encyclia macrostachya Poepp. & Endl., Nov. Gen. Sp. Pl. 2: 11. 1838. = ***Epidendrum armeniacum*** Lindl.

Encyclia maculosa (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2(6): 152. 1952. Basionym: *Epidendrum maculosum* Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., Bot. Mus. Leaflet. 3(5): 72. 1935. ≡ ***Prosthechea maculosa*** (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia maderoi Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 155. 1920. = ***Encyclia replicata***.

Encyclia magdalenae Withner, Cattleyas Rel. 6: 91. 2000. Synonym: ***Encyclia replicata***.

Encyclia magnicallosa (C. Schweinf.) Pabst, *Orchidea* (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: ***Epidendrum magnicallosum*** C. Schweinf., *Bot. Mus. Leaf.* 11: 96. 1943.

Encyclia magnispatha (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Dressler, *Brittonia* 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum magnispathum* Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., *Bot. Mus. Leaf.* 3: 10. 1934. $\equiv$ ***Prosthechea magnispatha*** (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia mapuerae (Huber) Brade & Pabst, *Orchidea* (Niteroi) 13: 116. 1951. Basionym: *Epidendrum mapuerae* Huber, *Bol. Mus. Paraense "Emílio Goeldi"*, n.s., Bot. 5: 329. 1909. —**TYPE**: typified in Bastos *et al.* (2018): BRAZIL, Pará: Rio Mapuera, Taboleirinho, 12 December 1907, *Ducke 9115* (holotype: MG, apparently lost); — **NEOTYPE**: BRAZIL, Pará: Belém, 14 October 1957, *Pereira 3302* (holotype: RB 101645; designated by Bastos *et al.* 2015).

Encyclia maravalensis Withner, *Orchid Digest* 59(2): 77. 1995. = ***Encyclia chloroleuca***.

Encyclia mariae (Ames) Hoehne, *Arq. Bot. Estado São Paulo* 2: 152. 1952. Basionym: *Epidendrum mariae* Ames, *Bot. Mus. Leaf.* 5(2): 36. 1937. = ***Euchile mariae*** (Ames) Withner, *Cattleyas Rel.* 5: 139. 1998.

Encyclia marxiana Campacci, *Colet. Orquídeas Brasil*. 1: 12. 2003. = ***Encyclia viridiflora***.

Encyclia megahybos (Schltr.) P. Ortiz, *Orquideología* 18(1): 99. 1991. Basionym: *Epidendrum megahybos* Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 8: 75. 1921. = ***Prosthechea megahybos*** (Schltr.) Dodson & Hágsater, *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 75: 956. 1999.

Encyclia megalantha (Barb. Rodr.) Porto & Brade, *Rodriguésia* 1: 29. 1935. Synonym: ***Encyclia advena***.

Encyclia mariaeugeniae Tamayo-Cen & Carnevali, **sp. nov.** —**TYPE**: Mexico, Oaxaca: Municipio Santa María Colotepec, 1.6–1.7 km al NNE of Puerto Escondido along the road to Loma Bonita, approx. 15°52'50.10"N, 97°2'50.40"W, 100–110 m. *I. Tamayo-Cen*

& M.E. Cen Alonzo 132 (holotype: CICY+ spirits!; isotypes: AMES! + spirits; AMO+ spirits!).

Encyclia meliosma (Rchb. f.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 472. 1918. Basionym: *Epidendrum meliosmum* Rchb. f., Gard. Chron.: 989. 1869. —**TYPE:** Introduced from Mexico by W. Wilson Saunders, Esq. and recently flowered by Mr. Green. (not located), *M. Green s.n.* (holotype: W!).

Encyclia meneziana J.Gonzalez, Orchid Digest 57: 45. 1993. = ***Encyclia argentinensis***.

Encyclia mexicana Hort. Berol. ex Otto & Dietr., Allg. Gartenzeitung 5: 88. 1837. ?

Encyclia michuacana (Lex.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 472. 1918. Basionym: *Epidendrum michuacanum* Lex., Nov. Veg. Descr. 2(Orch. Opusc.): 26. 1825. ≡ ***Prosthechea michuacana*** (Lex.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia microbulbon (Hook.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum michuacanum* Lex., Nov. Veg. Descr. 2(Orch. Opusc.): 26. 1825. —**TYPE:** MEXICO, Oaxaca: Hab. Oaxaca, Mexico. *Robert Smith*, Esq." (holotype: K, plant and drawing at the top left, mounted with cultivated plants, RBG-Glasnevin and Sanders!)

Encyclia microtos (Rchb. f.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 152. 1952. Basionym: *Epidendrum microtos* Rchb. f., Bonplandia (Hannover) 4: 326. 1856. —**TYPE:** PERU: Warscewitz *s.n.* (holotype: W, photo!).

Encyclia microtos var. *grandiflora* (C. Schweinf.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo n.s., f.m., 2: 152. 1952. = ***Encyclia cyperifolia***.

Encyclia microxanthina Fowlie, Orchid Digest 55(2): 90. 1991. = ***Encyclia linearifolioides*** (Kraenzl.) Hoehne.

Encyclia moebusii H.A. Dietr., Feddes Repert. 96: 563. 1985. —**TYPE:** CUBA: Küstenregion zwischen Imias und Maisi, cult. in Hort. Bot. Jena. *Dietrich, H.*, *s.n.* (holotype: JE, photo!).

Encyclia monteverdensis M.A. Díaz & Ackerman, Lankesteriana 4: 50. 2004. CUBA, Prov. Guantánamo: prope villam Monte Verde dictam, Cuba orientali, Jan-Jul 1859, C. Wright 1489 (holotype: AMES 73736, not seen; isotypes: AMES 73735, K-L, not seen).

Encyclia monticola (Fawc. & Rendle) Acuña, Bol. Estac. Exper. Agron. Santiago (Cuba) 60: 72. 1939. Basionym: *Epidendrum monticola* Fawc. & Rendle, J. Bot. 47: 124. 1909. —**TYPE:** CUBA: Holly Mount, Mt Diabolo; fl. In Feb., Harris 10, 467 (holotype: ?).

Encyclia moojenii (Pabst) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum moojenii* Pabst, Orchidea (Niteroi) 17: 204. 1956. ≡ ***Prosthechea moojenii*** (Pabst) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia mooreana (Rolfe) Schltr., Orchideen: 210. 1914. Basionym: *Epidendrum mooreanum* Rolfe, Bull. Misc. Inform. Kew 1891: 199. 1891. —**TYPES:** COSTA RICA: typified in Pupulin & Bogarin (2012): 'It was first sent to Kew by Mr F. W. Moore, Curator of the Royal Botanic Garden, Glasnevin (after whom it is named), in May 1889, *F.W. Moore s.n.* (holotype: K 00079604 selected as the lectotype), and afterwards by Mr W. Bull, of Chelsea, *W. Bull s.n.*, not found), Messrs Hugh Low & Co., of Clapton (*H. Low s.n.*, K 00079605, not seen), and by Sir Trevor Lawrence, Bart, M.P., of Burford Lodge, Dorking', *T. Lawrence s.n.*, (holotype: K 00079603, not seen).

Encyclia nana Poepp. & Endl., Nov. Gen. Sp. Pl. 2(1-2): 10. 1836. = ***Polystachya peruviana***.

Encyclia naranjapatensis Dodson, Selbyana 2(1): 50. 1977. —**TYPE:** ECUADOR, Bolívar Naranjapata: km 107 on railroad from Duran to Riobamba, alt. 700 m, 10 Apr 1961, C.H. Dodson 397 (holotype: SEL!).

Encyclia navarroi Vale & Da. Rojas, Ann. Bot. Fenn. 49(1–2): 83. 2012. —**TYPE:** Cuba, Pinar del Río: Península de Guanahacabibes, María La Gorda, at 12 m.a.s.l. Growing on *Plumeria obtusifolia* Steud. in a dry evergreen forest 46 over karstic rock. Collected in 15.IV.2007. Flowered in cultivation in 20. V .2007, 47 25. V .2008 and 12. VI. 2009. Pressed in 15.VI.2009 AVG2007-01 (holotype in HAC [SV 48 42604]; isotype in SANT [62637], both including spirit material associated, not seen).

Encyclia nematocaulon (A. Rich.) Acuña, Bol. Estac. Exper. Agron. Santiago (Cuba) 60: 77. 1938 [1939]. Basionym: *Epidendrum nematocaulon* A. Rich., Hist. Fís. Cuba, Bot. 11(2): 238. 1850. —**TYPE:** CUBA: Crescit in insula Cuba V. V. cultum florentu in caldariis horti bot. Fac. Med. Paris., mense julio 1844 florentem.

Encyclia nemoralis (Lindl.) Schltr., Orchideen: 210. 1914. = ***Encyclia adenocaula*** (Lex.) Schltr.

Encyclia neurosa (Ames) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971. Basionym: *Epidendrum neurosum* Ames, Sched. Orch. 1: 17. 1922. ≡ ***Prosthechea neurosa*** (Ames) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia oblongata (A. Rich.) Acuña, Bol. Estac. Exper. Agron. Santiago (Cuba) 60: 80. 1939. Basionym: *Epidendrum oblongatum* A. Rich., Hist. Fís. Cuba, Bot. 2: 239. 1843. —**LECTOTYPE:** Designed by Saulea & Esperon (2014).

Encyclia obpiribulbon Hágsater, Orquídea (Mexico City), n.s. 8(2): 386. 1982. ≡ ***Prosthechea obpiribulbon*** (Hágsater) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia obtusa (A. DC.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum obtusum* A. DC., Pl. Rar. Jard. Genève 8: 17. 1840. = ***Encyclia candollei***.

Encyclia ochracea (Lindl.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum ochraceum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: Misc. 14. 1838. ≡ ***Prosthechea ochracea*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia ochrantha (A. Rich.) Withner, Cattleyas Rel. 4: 64. 1996. Basionym: *Epidendrum ochranthum* A. Rich., Hist. Fís. Cuba, Bot. 2(11): 237. 1850. —**TYPE:** CUBA: Crescit in insula Cuba, no locality, no collector (maybe *R. Sagra s. n.*) (holotype: P, not seen; isotype: *Sagra s.n.* BR, not seen) ?

Encyclia odoratissima (Lindl.) Schltr., Orchideen: 210. 1914. = ***Encyclia patens*** Hook.

Encyclia oestlundii (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz, Orquídea (Mexico City), n.s. 9(1): 106. 1983. Basionym: *Epidendrum oestlundii* Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., Bot. Mus. Leaf. 3: 11. 1934. —**TYPE:** MEXICO, Guerrero: State of Guerrero, near Plan del Molino. In mixed forest on trees. At 400 meters or more altitude. Jan 10, 1933 *O. Nagel* s. n. and flowered in Cuernavaca may 22, 1933. *Erik M. Östlund* 2029 (holotype: AMES!).

Encyclia olivacea (Cogn.) Beckner, Phytologia 20: 217. 1970. *Epidendrum olivaceum* Cogn., Symb. Antill. 6: 506. 1910. ≡ ***Psychilis olivacea*** (Cogn.) Saulea, Phytologia 65: 21. 1988.

Encyclia oliveirana Campacci, Bol. CAOB 66-67: 60. 2007. —**TYPE:** BRAZIL, Minas Gerais: Carbonita, 600 m, September 2005, *Oliveira & Leitão* 1849 (holotype: SP 399308, not seen).

Encyclia oncidoides (Lindl.) Schltr., Orchideen: 210. 1914. Basionym: *Epidendrum oncidoides* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 19. 1833. —**TYPE:** South America: no locality, no date, *Harrison* s.n. (holotype: K 79666, photo!; isotype: LE, not seen).

Encyclia organensis (Rolfe) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972 Basionym: *Epidendrum organense* Rolfe, Bull. Misc. Inform. Kew 1898: 194. 1898. = ***Prosthechea calamaria*** (Lindl.) W.E.Higgins.

Encyclia ortgiesii (Regel) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 254. 1920. Basionym: *Epidendrum ortgiesi* Regel, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 11: 473. 1891. ?

Encyclia ortizii Dressler, Novon 5(2): 140. 1995. = ***Prosthechea ortizii*** (Dressler) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia osmantha (Barb. Rodr.) Schltr., Orchideen: 210. 1914. *Epidendrum osmanthum* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. 2: 134. 1882. —**TYPE:** BRAZIL, Minas Gerais: São João del Rey, September, *Barbosa Rodrigues* s.n. (holotype: lost; lectotype: Meneguzzo *et al.* [2010]: illustration by Barbosa Rodrigues [AMES] published in Iconographie des orchidées du Brésil: t. 783, reproduced in Sprunger *et al.* [1996: 277, t. 14B]).

Encyclia ossenbachiana Pupulin, Selbyana 27(1): 4. 2006. —**TYPE:** Costa Rica, Cartago: Tierra Blanca, Rio Reventado, along the river edge, at ca. 1900 m. A plant collected by *Rafael A. Gonzalez Rodriguez*, July 2001, flowered in cultivation at Jardin Botanico Lankester, Dulce Nombre de Cartago, 8 July 2003, *D. Bogarln* 357 (holotype, USJ, not seen).

Encyclia ottonis (Rchb. f.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum ottonis* Rchb. f., Hamburger Garten- Blumenzeitung 14: 213. 1858. ***Nidema ottonis*** (Rchb. f.) Britton & Millsp., Bahama Fl.: 94. 1920.

Encyclia ovulum (Lindl.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum ovulum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 29: Misc. 55. 1843. —**TYPE:** MEXICO, Jalisco?: from Bolanos, for which we are indebted to Messrs. Loddiges The sepals and petals are olive-green; the lip white, with crimson glandular radiating veins, no date, *Bolaños* 42 (holotype: K-L, photo!).

Encyclia oxypetala (Lindl.) Schltr., Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7: 277. 1918. Basionym: *Epidendrum oxypetalum* Lindl., Orchid. Linden.: 8. 1846. —**TYPE:** CUBA, Guantanamo: An epiphyte from the forest of Guantanamo, in Cuba; July. Pseudobulbs oval, rounded, acute. Leaves linear-lanceolate, coriaceous. Scape a foot high Flower dull Yellow, *J. Linden s.n.* (holotype: G, not seen; isotype: P, not seen).

Encyclia oxyphylla Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 42(2): 106. 1925. ?

Encyclia pachyantha (Lindl.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 154. 1952. Basionym: *Epidendrum pachyanthum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24(Misc.): 31. 1838. —**TYPE:** FRENCH GUIANA. No locality, no date, *Schomburgk s.n.* (holotype: K-L, not seen).

Encyclia paleacea (Rchb. f.) Lemée, Fl. Guyane Franç. 1: 419. 1955. **nom. illeg.** Basionym: *Epidendrum palaceum* (Lindl.) Rchb. f., Beitr. Orchid-K. C. Amer.: 80. 1866. ≡ ***Nidema boothii*** (Lindl.) Schltr.

Encyclia pamplonense (Rchb. f.) Carnevali, Phytologia 55(5): 288. 1984. Basionym: *Epidendrum pamplonense* Rchb. f., Linnaea 22: 837. 1849 [1850]. ≡ ***Prosthechea pamplonensis*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia panthera (Rchb. f.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918.
Basionym: *Epidendrum panthera* Rchb. f., Bonplandia (Hannover) 4(20/21): 326. 1856. ≡
Prosthechea panthera (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia papilio (Vell.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 276. 1972. Basionym: *Epidendrum papilio* Vell., Fl. Flumin. 9: t. 28. 1831. ≡ ***Prosthechea papilio*** (Vell.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia papilionacea (Vahl) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 74. 1919.
Basionym: *Epidendrum papilionaceum* Vahl, West Bidr. Ste-Croix: 303. 1793. =
Psychilis bifida (Aubl.) Saulea.

Encyclia papillosa (Bateman) Ag.-Olav., Orquídea (Mexico City), n.s. 10(2): 387. 1987.
Basionym: *Epidendrum papillosum* Bateman, Edwards's Bot. Reg. 24: Misc. 7. 1838. —
TYPE: Guatemala, Habitat in Guatemala, Agua Caliente, on the road to Salama, *Skinner s.n.* (holotype: K!).

Encyclia paraensis V.P. Castro & A. Cardoso, Richardiana 3: 69. 2003. Synonym: ***Encyclia pachyantha***.

Encyclia parallela (Lindl.) P. Ortiz, Orq. Colombia (ed. 2): 258. 1995. Basionym: *Epidendrum parallelum* Lindl., Fol. Orchid. Epidendrum: 34. 1853. —**TYPE:** ?

Encyclia parkeri Reina-Rodr. & Leopardi, Phytotaxa 183(3): 164. 2014. —**TYPE:** COLOMBIA. Valle del Cauca: Restrepo, vereda El Aguacate, cercanía a finca Las Acacias, 16 August 2013, *G. Reina-Rodríguez, C. Lopera, O. Meneses & D. Pedraza 1694* (holotype; CUV, not seen; isotypes: COL!, HUA!).

Encyclia parviflora (Regel) Withner, Cattleyas Rel. 5: 121. 1998. Basionym: *Epidendrum alatum* var. *parviflorum* Regel, Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 4, 6: 374. 1856. —**TYPE:** ?

Encyclia parviloba (Fawc. & Rendle) Nir, Lindleyana 9(3): 147. 1994. Basionym: *Epidendrum parvilobum* Fawc. & Rendle, J. Bot. 47: 123. 1909. —**TYPE:** JAMAICA: Hab. On trees; fl. In may; Dolphin Head, 1600 ft., *W. Harris10439* (holotype: not found; isotype: BM, not seen!).

Encyclia pastoris (Lex.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum pastoris* Lex., Nov. Veg. Descr. 2(Orch. Opusc.): 23. 1825. ≡ ***Prosthechea pastoris*** (Lex.) Espejo & López-Ferr., Acta Bot. Mex. 51: 63. 2000.

Encyclia patens Hook., Bot. Mag. 57: pl. 3013. 1830. BRAZIL. —**TYPE:** Rio de Janeiro: no date, no collector (holotype: K 583895, photo!)

Encyclia patriciana (J.S. Moreno & Campacci) J.M.H. Shaw, Orchid Rev. 125(1319): 57. 2017. Basionym: *Anacheilium patricianum* J.S. Moreno & Campacci, Colet. Orquídeas Brasil. 12: 462. 2016. ***Prosthechea patriciana*** (J.S. Moreno & Campacci) Tamayo-Cen **comb. nov.**

Encyclia pauciflora (Barb. Rodr.) Porto, Rodriguésia 1: 29. 1935. Basionym: *Epidendrum pauciflorum* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. 1: 49. 1877. —**TYPE:** BRAZIL, Minas Gerais: no locality, December, no collector (lectotype: designated by Fowlie & Duveen [1992]: unpublished illustration by Barbosa Rodrigues in Iconographie des orchidées du Brésil: t. 11).

Encyclia pedra-azulensis L.C. Menezes, Orchid Digest 56: 148. 1992. =***Encyclia argentinensis***.

Encyclia pentotis (Rchb. f.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum pentotis* Rchb. f., Linnaea 41: 81. 1877 [1876]. = ***Prosthechea baculus*** (Rchb. f.) W.E. Higgins.

Encyclia peraltensis (Ames) Dressler, Novon 7(2): 124. 1997. Basionym: *Epidendrum peraltense* Ames, Sched. Orch. 4: 46. 1923. —**TYPE:** COSTA RICA, Peralta: 1500 feet altitude. C. H. Lankaster & A. Sancho 378 (holotype: AMES23726!).

Encyclia perazolliana González (1992a: 21). **nom. inval.** = ***Encyclia argentinensis***

Encyclia perplexa (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21: 437. 1971. Basionym: *Epidendrum oncioides* var. *perplexum* Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., Bot. Mus. Leaflet. 3: 108. 1935. —**TYPE:** MEXICO, Veracruz: Zacuapan (Zacuapán?), on a tree, May 1907 C. A. Parpus 7692 (holotype: UC198168!).

Encyclia pflanzii Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 10: 46. 1922. —**TYPE:** BOLIVIA, Tarija: Bei Villa Montes, im Jahre 1913 *C. Pflanz* s. n. (holotype: W?, not found; isotype: here designed, the same locality of the holotype, 1911. *C. Pflanz* s.n. M0226736, photo!).

Encyclia phoenicea (Lindl.) Neumann, Rev. Hort. (Paris), sér. 2 4: 137. 1846. **nom. inval.** (no reference to basionym, and lacks a description). Basionym: *Epidendrum phoeniceum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 27: Misc. 57. 1841. —**TYPE:** CUBA: A noble plant from Cuba, introduced by Messrs. Loddiges, *Loddiges* s.n. (lectotype: by Saulea y Esperon, 2012).

Encyclia phymatoglossa (Rchb. f.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum phymatoglossum* Rchb. f., Bot. Zeitung (Berlin) 10: 731. 1852. = ***Prosthechea varicosa*** (Bateman ex Lindl.) W.E.Higgins.

Encyclia picta (Lindl.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 154. 1952. Basionym: *Epidendrum pictum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: Misc. 32. 1838. —**TYPE:** GUYANA, Demerara: Loddiges s.n. (holotype: ?).

Encyclia pilosa (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 45: 1257. 1993. Basionym: *Epidendrum pilosum* C. Schweinf., Amer. Orchid Soc. Bull. 11: 360. 1943. —**TYPE:** PERU, Loreto: Mishuyacu, near Iquitos, 100 m, in forest. Klug 779 (holotype: AMES; isotypes: BC, NY, US).

Encyclia pipio (Rchb. f.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 277. 1972. Basionym: *Epidendrum pipio* Rchb. f., Allg. Gartenzeitung 24: 98. 1856. ≡ ***Prosthechea pipio*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 379. 1997 [1998].

Encyclia piracanjubensis L.C. Menezes, Boletim CAOB 3(3): 16. 1991. Synonym: ***Encyclia argentinensis***.

Encyclia plicata (Lindl.) Schltr., Orchideen: 211. 1914. Basionym: *Epidendrum plicatum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 1: 35. 1847. —**TYPE:** CUBA: This fine species has been introduced from Cuba, by Messrs. Loddiges, with whom it flowered las January,

Loddiges s.n. (holotype: not found; lectotype: here designed: plate 35 in Edwards's Bot. Reg. 1: 35. 1847).

Encyclia pollardiana (Withner) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 437. 1971. Basionym: *Epidendrum pollardianum* Withner, Orchid Digest 34(4): 117. 1970. —**TYPE:** MEXICO, Michoacan: Coalcoman, 1000 m., *George B. Hinton & James C. Hinton 13851* (holotype: MO123356, not seen).

Encyclia polybulbon (Sw.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum polybulbon* Sw., Prodr.: 124. 1788. ≡ ***Dinema polybulbon*** (Sw.) Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl.: 111. 1830-1840 [1831].

Encyclia polystachya Poepp. & Endl., Nov. Gen. Sp. Pl. 2: 10. 1837. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Encyclia porrecta B.R. Adams & P.J. Cribb, Kew Bull. 40(3): 638. 1985. ?

Encyclia powellii Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 17: 46. 1922. —**TYPE:** PANAMA, Chiriqui-Bezirk, *Powell 83*, (holotype: not found; lectotype: AMES isotype: MO, not seen).

Encyclia pringlei (Rolfe) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum pringlei* Rolfe, Proc. Biol. Soc. Washington 17(18): 120. 1904. ≡ ***Prosthechea pringlei*** (Rolfe) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia prismatocarpa (Rchb. f.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum prismatocarpum* Rchb. f., Bot. Zeitung (Berlin) 10(42): 729. 1852. ≡ ***Prosthechea prismatocarpa*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia ionocentra (Rchb. f.) Mora-Ret. & García-Castro, Brenesia 33: 124. 1990 [1991]. ≡ ***Prosthechea ionocentra*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 378. 1997 [1998].

Encyclia profusa (Rolfe) Dressler & G.E. Pollard, *Phytologia* 21: 437. 1971. Basionym: *Epidendrum profusum* Rolfe, *Bot. Mag.* 140: t. 8551. 1914. —**TYPE:** MEXICO: 1911, Sanders s.n. (holotype: drawing AMES!; isotype: AMES00070752!)

Encyclia pruinosa (A. Rich. & Galeotti) Schltr., *Beih. Bot. Centralbl.*, Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum pruinatum* A. Rich. & Galeotti, *Ann. Sci. Nat., Bot.*, sér. 3, 3: 20. 1845. = ***Prosthechea concolor*** (Lex.) W.E.Higgins.

Encyclia pseudopygmaea (Finet) Dressler & G.E. Pollard, *Orquídea* (Mexico City), n.s. 3(10): 310. 1974. Basionym: *Hormidium pseudopygmaeum* Finet, *Bull. Herb. Boissier* 7(2): 121. 1899. ≡ *Prosthechea pseudopygmaea* (Finet) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia pterocarpa (Lindl.) Dressler, *Brittonia* 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum pterocarpum* Lindl., *J. Bot. (Hooker)* 3: 82. 1841 [1840]. ≡ ***Prosthechea pterocarpa*** (Lindl.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia pulcherrima Dodson & D.E. Benn., *Icon. Pl. Trop.*, ser. 2.. 1989. ≡ ***Prosthechea pulchra*** Dodson & W.E. Higgins, *Selbyana* 22(2): 128. 2001.

Encyclia punctifera (Rchb. f.) Pabst, *Orchidea* (Niteroi) 29(6): 277. 1972. Basionym: *Epidendrum punctiferum* Rchb. f., *Gard. Chron.*, n.s. 16: 38. 1881. ≡ ***Prosthechea punctifera*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia purpurachila (Barb. Rodr.) Porto & Brade, *Rodriguésia* 1: 29. 1935. = ***Encyclia gallopavina***.

Encyclia purpurochilum (Barb. Rodr.) Fowlie, *Orchid Digest* 50(4): 149. 1986. **nom. superfl.** = ***Encyclia gallopavina***.

Encyclia purpusii Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 21(601-605): 337. 1925. = ***Encyclia nematocaulon***,

Encyclia pygmaea (Hook.) Dressler, *Brittonia* 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum pygmaeum* Hook., *Bot. Mag.* 60. 1833. ≡ ***Prosthechea pygmaea*** (Hook.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia pyriformis (Lindl.) Schltr., Orchideen 1: 211. 1914. Basionym: *Epidendrum pyriforme* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 33: sub t. 10. 1847. —**TYPE:** CUBA: *Loddiges s.n.* (holotype: not found; lectotype: designed by Esperón & Saulea (2014).

Encyclia racemifera Dressler, Lindleyana 11(1): 37. 1996. ≡ ***Prosthechea racemifera*** (Dressler) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia radiata (Lindl.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum radiatum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 27: misc. 58. 1841. ≡ ***Prosthechea radiata*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia ramonensis (Rchb. f.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 473. 1918. Basionym: *Epidendrum ramonense* Rchb. f., Beitr. Orchid.-K. C. Amer.: 81. 1866. —**TYPE:** COSTA RICA, San Ramón: 25.6.1857, *Wendland s.n.* (holotype: not found; lectotype: designed by Dowe *et al.* [in press], *H. Wendland* – 1009 W-BC; isoelectotype: GOET-BC).

Encyclia randii (Barb. Rodr.) Porto & Brade, Rodriguésia 1: 29. 1935. Basionym: *Epidendrum randii* Barb. Rodr., Vellozia (ed. 2) 1: 123. 1891. —**TYPE:** BRAZIL, Rio Solimões: October, no collector (lectotype designated by Fowlie & Duveen (1992): unpublished illustration by Barbosa Rodrigues in Iconographie des orchidées du Brésil: t. 5) ≡ *Encyclia randii* var. *rondoniensis* J.Gonzalez, Boletim CAOB III 3(2): 47. 1991. **nom. inval.** —**TYPE:** Typified by Bastos *et al.* [2018] BRAZIL, Rondônia: Ariquemes–Guajará-Mirim, km 105, October 1986, *Stivali s.n.* (personal material).

Encyclia recurvata Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 41. 1919. = ***Encyclia chloroleuca*?**

Encyclia reflexa J.Gonzalez, Intermezzo 1993(Febbraio): 6. 1993. **nom. inval.** —**TYPE:** no type.

Encyclia regnelliana (Hoehne & Schltr.) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 277. 1972. Basionym: *Epidendrum regnellianum* Hoehne & Schltr., Arch. Bot. São Paulo 2: 243. 1926. ≡ ***Prosthechea regnelliana*** (Hoehne & Schltr.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia remotiflora (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez, *Lindleyana* 9(1): 66. 1994.

Basionym: *Epidendrum remotiflorum* C. Schweinf., *Bot. Mus. Leaf.* 20: 18. 1953. —

TYPE: VENEZUELA: Territory of Amazonas, occasional along Caño Tama-Tamá (a black water caño on right bank of Río Orinoco just above Tama-Tamá), at 150 meters altitude, epiphyte, J.J Wurdack & L. S. Adderley 43155 (AMES, not seen).

Encyclia replicata (Lindl. & Paxton) Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 7: 255.

1920. Basionym: *Epidendrum replicatum* Lindl. & Paxton, *Pact. Fl. Gard.* 2: 167. 1851.

—**TYPE:** COLOMBIA, New Grenada: no locality, July 1851, *Rucker s.n.* (holotype: K-L, not seen).

Encyclia rhizomatosa Tamayo-Cen, Carnevali & G.A. Romero, *Syst. Bot.* 45(1): 15. 2020.

Basionym: *Epidendrum sclerocladium* Lindl., *Stevens's Auction Cat.* 1853: 162/21. 1853.

Epidendrum sclerocladium Lindl. ex Rchb. f., *Bonplandia* (Hannover) 4: 326. 1856. **nom.**

illeg., nom. superfl. Blocking name: *Encyclia sclerocladia* Hoehne, *Arq. Bot. Estado*

São Paulo 2: 155. 1952. **nom. illeg., nom. superfl.** —**TYPE:** PERU, Sources of the

Marañon: *J. R. Warszewicz 30* (holotype: K-Lindl; epitype: designed by Tamayo-Cen *et*

al. 2020 PERU: Amazonas: Distrito de Cumba, 0.3 km al W de la reserva de Las

Tinajas, carretera Corral Quemado-Cumba-Utcubamba, 492 m, 25 noviembre 2018, *L.*

Ocupa Horna 264 (HUT!).

Encyclia rhombilabia S. Rosillo ex Ag.-Olav., *Orquídea* (Mexico City), n.s. 10(1): 145. 1986.

≡ ***Prosthechea rhombilabia*** (S. Rosillo ex Ag.-Olav.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia rhynchophora (A. Rich. & Galeotti) Dressler, *Brittonia* 13(3): 265. 1961. Basionym:

Epidendrum rhynchophorum A. Rich. & Galeotti, *Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3*, 3: 20. 1845.

≡ ***Prosthechea rhynchophora*** (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia rodolfoi Archila, Chiron & Véliz, *Revista Guatemal.* 16(1): 6. 2013. —**TYPE:**

Guatemala, Santa Rosa: 2 m a. s. l., sobre árboles de mangle, colectada por Rodolfo Hernández, Apr 2007, *F. Archila s.n.* (holotype: BIGU!).

Encyclia rosariensis Mújica, R. Pérez & Pupulin, Orchids (West Palm Beach) 75: 692. 2006. —**TYPE:** CUBA, Prov. Pinar del Río: Municipality of Candelaria, northern slope of Mount El Salón, in Sierra del Rosario Biosphere Reserve, originally collected 14 July 1997, flowered in cultivation at the Orquideario Soroa in July 2003 R. Pérez 122 (holotype: HOS-Herbario del orquideario Soroa, not seen; isotype, HOS-Spirit, not seen).

Encyclia rufa (Lindl.) Britton & Millsp., Bahama Fl.: 91. 1920. Basionym: *Epidendrum rufum* Lindl., Edwards's Bot. Reg. 30: Misc. 33. 1845. —**TYPE:** Rio 1842, L. Turner s. n. (holotype: K).

Encyclia rzedowskiana Soto Arenas, Icon. Orchid. 5–6: [154]. 2003. —**TYPE:** MEXICO, Oaxaca: Km. 18.4 de la Carretera Pochutla-Oaxaca, selva madieana subcaducifolia riparia y sabana, 290 m.s.n.m. 20 de abril de 1992, prensado el 13 de abril de 1994, M. Soto, N. Pérez & E. Martínez 6574 (holotype: AMO23427!; isotype: AMO19689!).

Encyclia sabanensis Vale, Pérez-Obr. & Faife, Syst. Bot. 39(4): 1077. 2014. —**TYPE:** CUBA, Caibarién: Cayo Santa María, matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena humidificada. 05 July 2013. Pérez-Obregón 10593 (holotype: ULV; isotypes: HAC, HBJN, SANT [in spiri]t).

Encyclia saltensis Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 1(1): 19. 1938. Synonym: ***Encyclia argentinensis***.

Encyclia santanae B.P. Faria, P.R. Peres-Neto & A.D. Santana, Orquidário 21: 130. 2007. ≡ ***Encyclia andrichii*** L.C. Menezes

Encyclia santosdumontii L.C. Menezes, Bol. CAOB 4(1): 12. 1992. ***Encyclia argentinensis***.

Encyclia sceptra (Lindl.) Carnevali & I. Ramírez, Ernstia 36: 9. 1986. Basionym: *Epidendrum sceptra* Lindl., Orchid. Linden.: 8. 1846. ≡ ***Prosthechea sceptra*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia schaeferi Archila, Chiron & Véliz, Revista Guatemal. 16(1): 4. 2013. Synonym: ***Encyclia papillosa***.

Encyclia schmidtii L.C. Menezes, Orchid Digest 55(3): 92. 1991. = ***Encyclia argentinensis*** (R. Speg.) Hoehne.

Encyclia sclerocladia Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 155. 1952. = ***Encyclia rhizomatosa*** Tamayo-Cen, Carnevali & G.A. Romero.

Encyclia seidelii Pabst, Bradea 2(14): 81. 1976. —**TYPE:** BRAZIL, Minas Gerais: Datas, no date, *Seidel 1111* (holotype: HB 6113)

Encyclia selligera (Bateman ex Lindl.) Schltr., Orchideen: 211. 1914. Basionym: *Epidendrum selligerum* Bateman ex Lindl., Edwards's Bot. Reg. 24: misc. 40. 1838. —**TYPE:** GUATEMALA: *G. U. Skinner s. n.* (holotype: K, photo!).

Encyclia semiaperta Hágsater, Orquídea (Mexico City), n.s. 9(2): 234. 1984. ≡ ***Prosthechea semiaperta*** (Hágsater) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia serroniana (Barb. Rodr.) Hoehne, Arq. Bot. Estado São Paulo 2: 124. 1952. Basionym: *Epidendrum serronianum* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. 1: 50. 1877. —**TYPE:** BRAZIL, Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Serra da Gávea, June, no collector (lectotype: Meneguzzo et al. [2010]: illustration by Barbosa Rodrigues (AMES) published in Iconographie des orchidées du Brésil: t. 66, reproduced in Sprunger et. al. [1996: 270, t. 7]).

Encyclia serrulata (Sw.) H.A. Dietr., Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana 5(1): 49. 1984. Basionym: *Epidendrum serrulatum* Sw., Prodr.: 121. 1788. ≡ ***Prosthechea serrulata*** (Sw.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia sessiliflora (Edwall) Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 277. 1972. Basionym: *Epidendrum sessiliflorum* Edwall, Revista Centro Sci. Campinas 2: 194. 1903. ≡ ***Prosthechea sessiliflora*** (Edwall) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 380. 1997 [1998].

Encyclia silvana Campacci, Colet. Orquídeas Brasil. 1: 22. 2003. = ***Encyclia bohnkiana***.

Encyclia silverarum Leopardi & Carnevali, Phytotaxa 183(3): 161. 2014. PANAMA, Panamá: Capiro, Bajo Bonito, 13 April 2012, G. & K. Silvera, s.n. (holotype: PMA!).

Encyclia sima Dressler, Orquideología 4(2): 91. 1969. ≡ ***Prosthechea sima*** (Dressler) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia sintenisii (Rchb. f.) Britton, Sc. Surv. Porto Rico & Virgin Islands 5: 197. 1924. Basionym: *Epidendrum sintenisii* Rchb. f., Ber. Deutsch. Bot. Ges.. 1885. —**TYPE**: ???: Prope Maricao in arboribus ad “Indiera Fria” versus. 3. XII. 1884. Nr. 506. (holotype:?)

Encyclia sisyrinchiifolia (A. Rich. & Galeotti) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 474. 1918. = ***Encyclia microbulbon*** (Hook.) Schltr.

Encyclia spatella (Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 27: 137. 1924. Basionym: *Epidendrum spatella* Rchb. f., Bonplandia (Hannover) 4: 214. 1856. —**TYPE**: MEXICO, no date, *Pavón 1808* (G!).

Encyclia spiritusantensis L.C. Menezes, Bol. CAOB 2(4): 9. 1990. —**TYPE**: BRAZIL, Espírito Santo: no specific locality, February 1990, Kundergraber sub Menezes UB3 (holotype: UB; epitype by Meneguzzo et al. [2010] Menezes 1990, 16, photograph).

Encyclia spondiada (Rchb. f.) Dressler, Phytologia 21(7): 441. 1971. Basionym: *Epidendrum spondiadum* Rchb. f., Bot. Zeitung (Berlin) 10(42): 731. 1852. ≡ ***Prosthechea spondiada*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia squamata Porto & Brade, Rodriguésia 1: 28. 1935. ≡ ***Prosthechea squamata*** (Porto & Brade) Withner, Orchid Digest 65(2): 78. 2001.

Encyclia steinbachii Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 10: 47. 1922. —**TYPE**: BOLIVIA, Santa Cruz: In den Wäldern von Buenavista, c. 450 m, Ü., im Dezember 1916, M. J. Steinbach 14862 in Herb Osten (holotype: W?).

Encyclia stellata (Lindl.) Schltr., Orchideen: 211. 1914. Basionym: *Epidendrum stellatum* Lindl., Fol. Orchid. Epidendrum: 21. 1852-1855 [1853]. —**TYPE**: Venezuela: Wild in the Caraccas, no date, *Purdie s.n.* (holotype: K!).

Encyclia suaveolens Dressler, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 39(1): 117. 1968 [1971]. —**TYPE**: MEXICO, Nayarit: about 6 miles south of Mazatlán, July 16, 1961;

oak forest. Pressed from cult. June 20, 1962, R. L. Dressler & M. Wirth 2730 (holotype: US!)

Encyclia subaquila (Lindl.) Nir, Lindleyana 9(3): 147. 1994. Synonym: ***Encyclia angustifolia*** (Sw.) Schltr.

Encyclia subulatifolia (A. Rich. & Galeotti) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum subulatifolium* A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 3: 21. 1845. ≡ ***Microepidendrum subulatifolium*** (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, Acta Bot. Mex. 60: 22. 2002.

Encyclia suzanensis Pabst, Orchidea (Niteroi) 29(6): 277. 1972. ?

Encyclia tampensis (Lindl.) Small, Fl. Miami: 56. 1913. Basionym: *Encyclia tampensis* (Lindl.) Small, Fl. Miami: 56. 1913. —**TYPE**: UNITED STATES, Florida: Tampa Bay, no collector (holotype: KK000943811, photo!).

Encyclia tarumana Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 42: 106. 1925. = ***Encyclia mapuerae*** (Huber) Brade & Pabst.

Encyclia tenuissima (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum tenuissimum* Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf., Bot. Mus. Leaflet 3: 15. 1934. ≡ ***Oestlundia tenuissima*** (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) W.E. Higgins, Selbyana 22(1): 4. 2001.

Encyclia tessalata Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 474. 1918. nom. illeg. = ***Prosthechea livida*** (Lindl.) W.E. Higgins.

Encyclia thienii Dodson, Icon. Pl. Trop., ser. 2. 5: t. 458. 1989. = ***Encyclia chloroleuca*** (Hook.) Neumann.

Encyclia thrombodes (Rchb. f.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 9: 154. 1921. Basionym: *Epidendrum thrombodes* Rchb. f., Linnaea 41: 79. 1877 [1876]. —**TYPE**: PERU: Ex Peruvia vivum introducere domini Veitch Londinens, J. Veitch & Sons 20 (Holotype: W, photo!).

Encyclia tigrina (Linden ex Lindl.) Carnevali & I. Ramírez, *Ernstia* 36: 9. 1986. Basionym: *Epidendrum tigrinum* Linden ex Lindl., *Orchid. Linden.*: 9. 1846. ≡ ***Prosthechea tigrina*** (Linden ex Lindl.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia tocaninensis V.P. Castro & Campacci, *Orquidário* 10: 74. 1996. = ***Encyclia gonzalezii***.

Encyclia tonduziana Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 19: 132. 1923. = ***Encyclia mooreana***.

Encyclia trachycarpa (Lindl.) Schltr., *Beih. Bot. Centralbl., Abt.* 2 36(3): 474. 1918. Basionym: *Epidendrum trachycarpum* Lindl., *Bot. Voy. Sulphur*: 172. 1844 [1846]. — **TYPE:** Mexico, Manzanilla Bay: 20 May 1837, G.W. Barclay 1138 (holotype: BM!).

Encyclia trachychila (Lindl.) Schltr., *Beih. Bot. Centralbl., Abt.* 2 36(3): 474. 1918. Basionym: *Epidendrum trachychilum* Lindl., *Fol. Orchid. Epidendrum*: 19. 1853. —**TYPE:** MEXICO: on the Cumbre of Chaucus (as “Choacas”), *T. Hartweg s.n.* (K, L, photo!).

Encyclia trachypus Schltr., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 14: 393. 1916. = ***Epidendrum asperum*** Lindl.

Encyclia trautmannii Senghas, *J. Orchidées* 8: 64. 2001. ?

Encyclia triangulifera (Rchb. f.) Acuña, *Bol. Estac. Exper. Agron. Santiago (Cuba)* 60: 80. 1939. Basionym: *Epidendrum trianguliferum* Rchb. f., *Flora* 48: 277. 1865. —**TYPE:** CUBA: no date, C. Wright 3328 (holotype: not located; isotype: K000583901!, MO1786189, photo!, BM000099364, , YU029214).

Encyclia trinitensis Sambin & Chiron, *Richardiana* 15: 214. 2014 [2015]. —**TYPE:** FRENCH GUIANA: proche du camp AYA, dans la réserve naturelle de la Trinité, collectée par Hélène Richard (ONF) en 2012, floraison 2013 AYA 458 Z6017 AS 02 (holotype: CAY, not seen).

Encyclia tripartita (Vell.) Hoehne, *Arq. Bot. Estado São Paulo* 2: 143. 1952. Basionym: *Epidendrum tripartitum* Vell., *Fl. Flumin.* 9: t. 7. 1831. —**TYPE:** BRAZIL, Rio de Janeiro:

no locality, no date, no collector (holotype: RB, destroyed; lectotype designated by Bastos *et al.* [2018]: illustration in Vellozo [1831, t. 7]).

Encyclia triptera (Brongn.) Dressler & G.E. Pollard, *Phytologia* 21(7): 438. 1971. Basionym: *Coelogyne triptera* Brongn., *Voy. Monde*: 201. 1834. Synonym: ***Prosthechea pygmaea*** (Hook.) W.E.Higgins .

Encyclia tripunctata (Lindl.) Dressler, *Brittonia* 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum tripunctatum* Lindl., *Edwards's Bot. Reg.* 27: Misc. 66. 1841. ≡ ***Prosthechea tripunctata*** (Lindl.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia trulla (Rchb. f.) Christenson, *Lindleyana* 11(4): 222. 1996. Basionym: *Epidendrum trulla* Rchb. f., *Bonplandia* (Hannover) 4(14): 214. 1856. ≡ ***Prosthechea trulla*** (Rchb. f.) W.E. Higgins, *Phytologia* 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia truncata (Cogn.) Beckner, *Phytologia* 20: 217. 1970. Basionym: *Epidendrum truncatum* Cogn., *Symb. Antill.* 6: 496. 1910. ≡ ***Psychilis truncata*** (Cogn.) Saulea, *Phytologia* 65: 24. 1988.

Encyclia tuerckheimii Schltr., *Beih. Bot. Centralbl.*, Abt. 2 36(3): 410. 1918. —**TYPE:** GUATEMALA, Cobán: 1350 m. *H. von Tuerckheim 2456* (holotype: B, destroyed; drawing at AMES24071!; isotype: US, photo!).

Encyclia unaensis Fowlie, *Orchid Digest* 55(1): 27. 1991. —**TYPE:** BRAZIL, Bahia: Una, 5 km north of Una, 100 m, 29 November 1990, Fowlie, Cavalcante, Duveen & Ross FDRC 90B5 (holotype: UC, not seen).

Encyclia uxpanapensis Salazar, *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot.* 70(1): 3. 1999. —**TYPE:** MEXICO, Veracruz: municipio de Minatitlán, Cerro Blanco, ca. 7 km al NE de Uxpanapa en el camino al Poblado, 450 m, cima del cerro, muy pedregosa con afloramientos de caliza, selva de ca. 10-15 m de altura con *Pseudobornbax*, *Coccoloba*, *Arnphitecna regalis*, *Plinrneria rubra*, *Guettarda cornbsii*, etc., May 29, 1983, T. Wendt, A. Villalobos & I. Navarrete 4168 (holotype: CHAPA, not seen; isotype: AMO!).

Encyclia vagans (Ames) Dressler & G.E. Pollard, Phytologia 21(7): 438. 1971. Basionym: *Epidendrum vagans* Ames, Sched. Orch. 6: 76. 1923. ≡ ***Prosthechea vagans*** (Ames) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia vazzoleri V.P. Castro & Vazzoler, Icon. Orchid. Brasil. 3. 2012. = ***Encyclia fimbriata***

Encyclia vellozoana Pabst, Bradea 2(6): 22. 1975. **nom. rej.** The types involved are a mixture of genera that do not belong to *Encyclia* (see Bastos *et al.* 2018).

Encyclia venezuelana (Schltr.) Dressler, Phytologia 21(7): 441. 1971. Basionym: *Epidendrum venezuelanum* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 39. 1919. = ***Prosthechea venezuelana*** (Schltr.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia venosa (Lindl.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 474. 1918. Basionym: *Epidendrum venosum* Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl.: 99. 1830-1840 [1831]. ≡ ***Prosthechea venosa*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia vernicosa Dod, Moscosoa 2: 2. 1983. ≡ ***Psychilis vernicosa*** (Dod) Saulea, Phytologia 65: 25. 1988.

Encyclia vespa (Vell.) Dressler, Phytologia 21(7): 441. 1971. Basionym: *Epidendrum vespa* Vell., Fl. Flumin. Icon. 9. 1827 [1831]. ≡ ***Prosthechea vespa*** (Vell.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia virens Schltr., Orchideen: 212. 1914. **nom. rej.** (see Carnevali *et al.* 2018).

Encyclia virgata Schltr., Orchideen: 212. 1914. **nom. illeg.** Basionym: *Epidendrum virgatum* Lindl., J. Bot. (Hooker) 3: 83. 1841 [1840]. **non.** Blocking Name: *Epidendrum virgatum* Vell., Fl. Flumin. Icon. 9. 1827 [1831]. = ***Prosthechea michuacana*** (Lex.) W.E. Higgins.

Encyclia viridiflava L.C. Menezes, Orchid Digest 55(1): 21. 1991. = ***Encyclia chloroleuca*** (Hook.) Neumann.

Encyclia viridiflora Hook., Bot. Mag. 55: pl. 2831. 1828. *Encyclia viridiflora* (Lindl.) Schltr., Orchideen: 212. 1914. **nom. superfl.** —**TYPE:** BRAZIL, Rio de Janeiro: no locality, February 1828, no collector (holotype: K 583894, photo!)

Encyclia vitellina (Lindl.) Dressler, Brittonia 13(3): 265. 1961. Basionym: *Epidendrum vitellinum* Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl.: 97. 1830-1840 [1831]. ≡ ***Prosthechea vitellina*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia wagneri (Klotzsch) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 6: 75. 1919. = ***Encyclia diurna*** (Jacq.) Schltr.

Encyclia wendlandiana (Kraenzl.) Schltr., Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2 36(3): 474. 1918. = ***Prosthechea pastoris*** (Lex.) Espejo & López-Ferr.

Encyclia widgrenii (Lindl.) Pabst, Bradea 2(14): 81. 1976. Basionym: *Epidendrum widgrenii* Lindl., Fol. Orchid. Epidendrum: 39. 1853. ≡ ***Prosthechea widgrenii*** (Lindl.) W.E. Higgins, Phytologia 82(5): 381. 1997 [1998].

Encyclia withneri (Saulea) Saulea & R.M. Adams, Brittonia 33: 187. 1981. Basionym: *Epidendrum withneri* Saulea, Amer. Orchid Soc. Bull. 46: 34. 1977. —**TYPE:** BAHAMAS: 1976/06/21, R. P. Saulea 1024 (holotype: AMES00074005, photo!).

Encyclia xerophytica Pabst, Bradea 2(14): 81. 1976. —**TYPE:** BRAZIL, Bahia: no locality, 21 November 1971, Ferreira 167 (holotype: HB 57726; isotype: K 293649, photo!).

Encyclia xipheres (Rchb. f.) Schltr., Orchideen: 212. 1914. = ***Encyclia nematocaulon***.

Encyclia xipheroides (Kraenzl.) Porto & Brade, Rodriguésia 1(2): 29. 1935. Basionym: *Epidendrum xipheroides* Kraenzl., Gard. Chron. 2: 63. 1896. —**TYPE:** BRAZIL, No locality: June, Kränzlin s.n. (holotype: HBG, not seen).

Encyclia xuxaensis Fowlie & Duveen, Orchid Digest 55(4): 157. 1992. *Encyclia xuxiana* Fowlie & Duveen, Orchid Digest 56(4): 204. 1992 **nom superfl.** = ***Encyclia bragancae***.

Encyclia yauaperyensis (Barb. Rodr.) Porto & Brade, Rodriguésia 1(2): 29. 1935. as “jauaperiensis” Basionym: *Epidendrum yauaperyensis* Barb. Rodr., Vellozia (ed. 2) 1:

122. 1891. as “yauaperyensis”. —**TYPE:** BRAZIL, Rio Yauapery, March, no collector (lectotype: Meneguzzo *et al.* [2010]: illustration by Barbosa Rodrigues [AMES] published in *Iconographie des orchidées du Brésil* 4: t. 855, reproduced in Sprunger *et al.* 1996: 268, t. 5B).

Encyclia zaslawskiana Campacci, Colet. *Orquídeas Brasil*. 6: 198. 2008. = ***Encyclia andrichii***.

4. Conclusión y discusión.

Con la información pertinente recolectada para este listado, se obtuvieron 413 nombres involucrados en *Encyclia*. De estos, 178 pueden considerarse como nombres válidos. Desafortunadamente, la información completa de varios nombres (señalados con ?) de *Encyclia* no pudo ser obtenida para validarlos. Las estimaciones coinciden con las propuestas de los principales centros de diversidad de este género, siendo Megaméxico el que alberga el 30.3 %, las Antillas el 24.7 % y el SE de Suramérica el 17.4 %. En publicaciones pasadas, el SE de Suramérica era considerado el segundo lugar más diverso de *Encyclia* (ej. van den Berg y Carnevali, 2005).

Encyclia es un género diverso en el Neotrópico, por lo que es considerado un elemento florístico y común (van den Berg y Carnevali, 2005). De lo anterior radica la importancia de conocer cuáles son los nombres correctos para implementar en futuros listados sobre Orchidaceae de varias regiones del Neotrópico donde tal vez, el género *Encyclia* esté involucrado. Esto permite no subestimar o inflar la diversidad de *Encyclia* en áreas particulares. Al mismo tiempo, este listado incluye los límites genéricos, ya que permite discernir aquellos nombres que incluyen entidades con morfología (particularmente las flores) muy similar a *Encyclia*.

Por último, la aceptación y validación de nombres también pueden tener un impacto profundo en la conservación de algunas entidades, por ejemplo, las poblaciones asociadas a los nombres *E. patens* Hook. y *E. patens* var. *serroniana* (Barb. Rodr.) Romanini & F. Barros, deberían ser consideradas como especies separadas, ya que son ecológicamente distintas (ver Bastos *et al.* 2018). Considerar a *E. serroniana*, (Barb. Rodr.) Hoehne. como una entidad a

nivel especie, probablemente incremente el interés por su estudio, así como los esfuerzos por su conservación *in situ* o *ex situ*.

Capítulo 8: Discusión, conclusiones y perspectivas.

1. Discusión: patrones macroevolutivos de *Encyclia*.

Para comprender los procesos macroevolutivos de *Encyclia*, fue necesario construir una hipótesis de relaciones con buen apoyo estadístico y con resultados coherentes (morfológicos y geográficos) que permitió inferir aspectos del pasado. En esta tesis, se construyeron varias hipótesis filogenéticas en los capítulos II, III y IV, con información de secuencias de ADN y morfología, sin embargo, si se comparan los resultados de cada capítulo, se observan algunos cambios topológicos entre ellos, pero, es notable que el uso de más regiones moleculares y la inclusión de más especies, puede ser la mejor estrategia para reconstruir hipótesis filogenéticas con mejor soporte estadístico en las ramas o nodos, coherencia morfológica y geográfica, así como similitud entre distintos tipos de métodos para reconstruir relaciones filogenéticas (Carnevali *et al.* en prensa, capítulo III).

Las hipótesis filogenéticas del capítulo IV incluyeron el mayor muestreo filogenético y regiones de ADN hasta la fecha. Como se esperaba, se rescataron topologías con buen soporte estadístico en las ramas (con parsimonia e inferencia bayesiana), así como coherencia morfológica y geográfica. Dentro de los clados rescatados encontramos una amplia variación morfológica, particularmente en segmentos fundamentales para la atracción de los polinizadores, el labelo (Dressler, 1990; Faegri, K. y van der Pijl, 1979; van der Pijl y Dodson, 1966), así como morfología que puede ser asociada a la interacción con el polinizador, la estelidia (Krahl *et al.*, 2017). En algunos casos, la geografía, morfología vegetativa, características florales e incluso preferencias ecológicas, pueden ser útiles en la predicción de relaciones filogenéticas. En algunos casos, la predicción de relaciones filogenéticas solo con el uso de la morfología puede resultar errónea, por ejemplo, el complejo *E. alata* (Bateman) Schltr. y el complejo *E. ambigua* (Lindl.) Schltr., ambos de Megaméxico-Centroamérica, cada uno incluye tres especies y durante mucho tiempo se hipotetizó que estos complejos podrían estar estrechamente relacionadas (Carnevali *et al.* 2018b; Carnevali com. pers.). Los resultados filogenéticos revelan que están lejanamente relacionadas, es decir, sus similitudes son producto de paralelismo en las flores (**Figura 2 y 3**, capítulo IV) y la presencia de estos complejos en Megaméxico-Centroamérica, es de distinto origen, el complejo *E. alata* derivó de

ancestros megamexicanos, mientras que el complejo *E. ambigua* de ancestros suramericanos (**Figura 1** y **Anexo 6**, capítulo V).

Las relaciones filogenéticas más recientes (menos profundas) fueron las más complicadas de resolver; por ejemplo, al nivel de complejos de especies (ej. complejo *E. meliosma* o *E. adenocarpos*), las relaciones internas tienen muy bajos soportes estadísticos. En los grupos de reciente divergencia o complejos de especies, se encontraron pocos caracteres morfológicos que puedan ser útiles para resolver sus relaciones internas; en estos casos, el uso de métodos con mayor muestreo genómico podría ser útil para resolver las relaciones entre especies. Por ejemplo, en el complejo *Lepanthes horrida*, se implementaron 446 loci (Bogarín *et al.*, 2018) y en el complejo *Cycnoches egertonianum*, se implementaron 13,960 loci (Pérez-Escobar *et al.*, 2020), en ambos casos se logró resolver las relaciones internas satisfactoriamente e incluso, reconocer nuevas especies.

Las relaciones más profundas entre los clados principales propuestos en el capítulo IV, tienen un apoyo que va de robusto (PP: > 0.95) a moderado (ej. PP: ≥0.90 pero <0.95) y muestran coherencia geográfica, pero, en algunos casos, morfológicamente puede ser complicado vincularlos. Estas topologías revelan conectividad entre áreas geográficas que sugieren el origen megamexicano del género. En otros estudios, con menor muestreo de especies y de regiones de ADN (ej. Leopardi, 2014), se han rescatado relaciones filogenéticas con bajo apoyo estadístico entre los principales clados y poca coherencia geográfica, con la anterior información, se concluyó que el origen del género es Centroamérica o Suramérica.

Sobre la biogeografía histórica de *Encyclia*, con un muestreo que cubre toda el área que actualmente ocupa el género, los resultados apoyaron la hipótesis sobre el origen megamexicano (**Figura 1**, capítulo V). Esta noción, también ha sido propuesta en varias ocasiones en la literatura, pero, sin realizarse análisis rigurosos para someterlo a prueba (ej. Leopardi *et al.*, 2016) o enfocado a un clado en particular (ej. el clado *E. adenocarpos*; Carnevali *et al.*, en prensa, capítulo III). Los resultados obtenidos sugieren que, por eventos de dispersión, las Antillas fueron colonizadas en varias ocasiones por linajes distantemente relacionadas desde Megaméxico. Estos resultados discrepan con la propuesta de Bastos (2014), que propone eventos de dispersión de Suramérica hacia las Antillas; sin embargo, esta hipótesis no se sustenta en ninguna de las mejores topologías rescatadas. *Encyclia grvida*

(Lindl.) Schltr. y *E. isochila* (Rchb. f.) Dod comparten una amplia similitud con poblaciones documentadas en Cuba recientemente (Manuel Soto, com. pers.; fotografías); si se incluyeran estas muestras en la filogenia, probablemente resultarían parte del linaje que contiene elementos de Centro y Norte de Suramérica (clado **f**, capítulo IV), abriendo la posibilidad de que también desde estas dos últimas áreas sucedieron eventos de dispersión hacia las Antillas.

Para poder explicar la historia biogeográfica de *Encyclia*, se requirieron de modelos complejos que incluyeron dispersiones, vicarianzas y extinciones. La migración hacia Suramérica probablemente sucedió con posteridad al cierre del Istmo de Panamá, el cual coincide con cambios climáticos globales (Graham, 1999; Webb y Bartlein, 1992) que teóricamente se asociaron con la expansión y/ contracción de distintos tipos de selvas, permitiendo el avance de los grupos tallo de *Encyclia* hacia Suramérica.

Tres principales centros de diversidad se han detectado para *Encyclia*, del más al menos diverso son, Megaméxico, Las Antillas y el SE de Suramérica. La invasión al SE de Suramérica, probablemente sucedió durante el cuaternario, coincidiendo con complejos cambios de vegetación y climáticos (Baker *et al.* 2020). Las topologías sugieren que los Andes jugaron un papel importante para el ingreso al SE de Suramérica, mostrando conectividad entre estas áreas. Para explicar esto, se sugirieron eventos de dispersión y extinción. Probablemente, los cambios climáticos que expandían y contraían distintos tipos de vegetaciones, como algunas selvas estacionales que ingresaron al Amazonas (ej. Bush,) y que son las preferentes de *Encyclia* (Carnevali *et al.*, en prensa; van den Berg y Carnevali, 2005), permitieron a sus ancestros dispersarse hacia el SE de Suramérica, mediante corredores de vegetación a través de la Amazonía; posteriormente se perdió la conectividad y extinguieron a las poblaciones ancestrales amazónicas, aislándose y radiando en el SE de Suramérica. La relativa poca diversidad de *Encyclia* que encontramos actualmente en la Amazonía (ver Bastos *et al.* 2018), probablemente se pueda explicar porque los ancestros se aislaron al perderse la conectividad de vegetaciones. Las topologías sugieren que esto sucedió en varios linajes distantemente relacionados de Suramérica (capítulo V).

Varias barreras biogeográficas en el Neotrópico fueron cruzadas por los ancestros de *Encyclia*. En el momento que comenzaron a diversificar los principales clados y se detectaron incrementos importantes en las tasas de diversificación del género, la mayoría de las barreras

biogeográficas ya existían, como la cordillera norte de los Andes (Hoorn *et al.* 2010; Garzione *et al.* 2006, 2008) y el mar que separa a las Antillas de América (Cevallos-Ferriz *et al.* 2012; Fig. 1I). Por lo anterior, podemos concluir que estas tuvieron que ser superadas por eventos de dispersión a larga distancia o, en el caso del norte de los Andes, también es parsimonioso postular que la cordillera fue atravesada en áreas con menor altitud (**Figura 1**, capítulo V).

Los incrementos en las tasas de diversificación (especiación) en *Encyclia* comenzaron a partir de los 4 Ma., coincidiendo con profundas modificaciones en el clima y hábitats en el Neotrópico (capítulo 4, **Figura 1**; capítulo VI, **Figura 7 y 8**). Por ejemplo, en Megaméxico, para el complejo *E. meliosma* (Rchb. f.) Schltr., se ha propuesto que la formación de nuevos hábitats por cambios climáticos y en la orografía del lugar, como el levantamiento de Eje Neovolcánico Transversal (entre 7.5–3 Ma; Gómez-Tuena *et al.*, 2007), jugaron un papel importante en las tasas de especiación (Leopardi, 2014). La datación aquí realizada, sugiere que hace 1.04 Ma. diversificó el MRCA del complejo *E. meliosma*, fecha posterior al levantamiento del Eje Neovolcánico Transversal. El MRCA de este complejo evolucionó la preferencia a tierras altas (**Figura 4, 5 y 6**, capítulo VI), condición con la que pudieron radiar en los hábitats novedosos proporcionados por los cambios de climáticos y levantamientos orográficos mencionados anteriormente. Este complejo de especies son un claro ejemplo de que el cambio en preferencias altitudinales, un cambio en el nicho ecológico, jugó un papel importante en las tasas de diversificación del género (**Figura 2**, capítulo VI), particularmente la transición de tierras bajas a tierras altas. Por ejemplo, *E. rzedowskiana* Soto Arenas, evolucionó la preferencia a tierras bajas a partir de un ancestro con preferencia a tierras altas; estos cambios de estado de carácter les ha permitido el aislamiento geográfico y reproductivo al no encontrarse en la naturaleza con sus congéneres más relacionados. El anterior fenómeno se repite en varios linajes dispersos de *Encyclia* a través del Neotrópico. Los cambios de estado de carácter (en este caso preferencia altitudinal), sucedieron después de que eventos climáticos y geográficos del pasado que moldearon nuevos hábitats, como en el complejo *E. mooreana* (Rolfe) Schltr. (como el cierre del Istmo de Panamá) y varios clados de Suramérica (**Figura 4**, capítulo 5) que diversificaron muy recientemente y que tuvieron transiciones de estado de carácter de tierras bajas a altas o *vice versa*.

Los resultados muestran una probable preservación de nicho, como la preferencia a tierras bajas en el MRCA del clado **e** (con elementos de Megaméxico + Antillas; **Figura 4**,

capítulo VI), y que, probablemente tuvo un papel importante en la biogeografía del género, permitiendo la invasión a tierras bajas antillanas. Otros posibles eventos de preservación de nicho pueden observarse en el complejo *E. adenocarpos*, en el que las estrategias reproductivas asociadas al tipo de ensamblaje entre el labelo y estelidia probablemente son únicos en el género (**Figura 3**, capítulo VI). Únicamente, *E. lorata* Dressler & G.E. Pollard (una especie que probablemente se encuentra extinta en la naturaleza), presenta estelidia tipo *E. adenocarpos* y otros caracteres que podrían sugerir una estrecha relación, incluyendo el ovario verruculoso.

Sobre la biología reproductiva de *Encyclia*, hay mucho que explorar, particularmente documentar cuáles son los polinizadores. No obstante, las observaciones en campo de especies de distintos linajes (Braga, 1977; Janzen *et al.* 1980; Diaz, 2001; Sauleda, 2016; Krahll *et al.*, 2017; Soto Calvo *et al.*, 2017; Tamayo-Cen, 2020), sugieren que la mayoría podrían ser polinizadas por abejas y la morfología floral actúa para que el polinario sea colocado en la cabeza del polinizador (ej. ver Figura 1f en Krahll *et al.*, 2017 y Figura 2 b-d en Tamayo-Cen, 2020). Los distintos tipos de estelidia parecen jugar un papel importante en la especialización hacia polinizadores con morfologías particulares. Las estelidias del tipo unciforme son las más comunes en el género y se las asocia con un incremento en la tasa de especiación (**Figura 1**, capítulo VI). El MRCA de *Encyclia* probablemente presentaba estelidias del tipo unciforme, de las cuales fueron derivando otras morfologías alternativas. Desde la base de la filogenia se nota una transición hacia la ausencia de estelidias en especies afines a *E. microbulbon* (Hook.) Schltr., posteriormente, este carácter volvió a surgir en el MRCA del clado aptera y algunas entidades del clado **e** (**Figura 3**, capítulo VI).

Geográficamente, la ausencia de estelidia se encuentra en Megaméxico, las Antillas y en algunas especies con distribución en Centroamérica. La ausencia de estelidia también se relacionó positivamente a la tasa de especiación (**Figura 1**, capítulo 5), probablemente porque permite ampliar la cantidad de polinizadores al no tener barreras mecánicas. La amplitud de polinizadores, podría estar permitiendo a las especies ingresar a nuevas áreas geográficas donde la ausencia de un polinizador puede ser respaldada por otro u otros, como es sugerido para *E. nematocaulon* (A. Rich.) Acuña (capítulo 5; Tamayo-Cen, 2020; Carnevali com. pers.).

Otras especies presentan estelidias muy pequeñas, pero no unciformes, como *E. stellata* (Lindl.) Schltr. del norte de Suramérica y el Istmo centroamericano (**Figura 3a**, capítulo de introducción). Este carácter, evolucionó disperso en la filogenia en otras especies como en las Antillas en *E. hircina* (A. Rich.) Acuña. Sin embargo, parece que esta morfología no ha sido exitosa, ya que no se rescató ningún linaje monofilético del cual deriven, además de que muestran una relación baja con la tasa de especiación y probablemente evolucionó muy recientemente (**Figura 1 y 3**, capítulo VI).

Por último, el número de especies propuestos en Carnevali *et al.* en prensa (capítulo III), discrepa ligeramente con la búsqueda de todos los nombres disponibles para *Encyclia*, debido a que, en este listado, se incluyen nuevas entidades que están en proceso de descripción, sin embargo, vale la pena incluirlos porque los datos son precisos (ej. *Encyclia lymanii* Ocupa, Tamayo-Cen & Carnevali, **nom. ined.**). Otro aspecto sobresaliente del listado de todos los nombres de *Encyclia*, permite corroborar que las Antillas es el segundo lugar de diversidad y no el SE de Brasil, como se propuso en el pasado (van den Berg y Carnevali, 2005). Además, también es una propuesta para que los horticultores actualicen los límites genéricos, como en el caso de especies muy parecidas floralmente a las encyclias, por ejemplo, *Prosthechea vitellina* (Lindl.) W.E. Higgins, *Prosthechea boothiana* (Lindl.) W.E. Higgins y *Euchile mariae* (Ames) Withner.

2. Conclusiones generales.

Para concluir, se responden las preguntas de investigación planteadas para esta tesis

- Los complejos y clados de especies obtenidos de los análisis filogenéticos manifiestan coherencia geográfica, es decir, son de áreas particulares o áreas colindantes y muy pocos casos de áreas disyuntas (ej. la relación entre *E. steinbachii* Schltr. de Bolivia y *E. granitica* (Lindl.) Schltr. del norte de Suramérica).
- Algunos caracteres morfológicos comúnmente usados en la delimitación de especies y relaciones entre taxones pueden ser relativamente buenos para definir clados o complejos de especies, sin embargo, varios caracteres morfológicos tendrían que ser combinados e incluso, la información geográfica o ecológica debería ser

complementaria. Por ejemplo, la ausencia de estelidia se encuentra en los clados Apterá y *E. microbulbon* (Hook.) Schltr., ambos de Megaméxico, así como en el clado de las Antillas. Para el caso del clado Apterá, los caracteres diagnósticos como la ausencia de estelidia y ovarios lisos, pueden ser útiles para delimitar este clado, sin embargo, la especie basal, *E. nematocaulon*, difiere en su ovario tipo muricado. La ausencia de estelidia en el clado *E. microbulbon* no puede ser un carácter útil para su delimitación porque incluye especies con estelidia tipo unciforme (ej. *Encyclia adenocaula* (Lex.) Schltr.). Para este último caso, la combinación de caracteres morfológicos y ecológicos deberían ser implementados: ovario verruculoso, hojas lineares y la preferencia altitudinal (todas las especies de este clado se distribuyen entre los 1000 y hasta excediendo los 2000 m.).

- *Encyclia* probablemente diversificó de un MRCA en el Mioceno (edad media de 7 Ma.), para ese tiempo, barreras geográficas como la Cordillera Norte de los Andes ya existían y aún no se había configurado por completo el Istmo de Panamá. Sin embargo, la divergencia de *Encyclia* coincide con eventos como levantamiento del Eje Neovolcánico Transversal de Megaméxico (área donde se originaron) que probablemente fueron moldeando hábitats nuevos para las encyclias.
- *Encyclia* probablemente se originó en Megaméxico durante el Mioceno y probablemente posterior al cierre del Istmo de Panamá, los ancestros pudieron cruzar los Andes (aprox. hace 2.5 Ma.), para posteriormente migrar hacia el SE de Suramérica por medio de expansiones y contracciones de vegetación durante el Pleistoceno.
- La preferencia altitudinal del MRCA de *Encyclia*, probablemente fueron las tierras altas, esta condición se mantuvo en el clado basal *E. microbulbon*. A partir de la divergencia de este último clado con el resto de las encyclias, se encontró un patrón de preferencia e invasiones a tierras bajas que se mantuvo en varios linajes hasta la actualidad. Dos importantes transiciones de tierras bajas a altas se dieron en los MRCAs del clado Apterá (aprox. 2.1 Ma.) y dentro del clado f (Centro-Suramérica; aprox. 0.9 Ma.).
- El tipo de estelidia del MRCA de *Encyclia* probablemente fue unciforme, una condición que se mantuvo en la mayoría de los ancestros de los grandes o principales clados de *Encyclia*. Esta condición ancestral se perdió en tres clados, en los MRCAs del clado *E. microbulbon* (aprox. 0.8 Ma), en el complejo *E. adenocarpos* (aprox. 1.39 Ma.), y en el clado Apterá (aprox. 2.1 Ma.).

- Las tasas de diversificación de *Encyclia* no han sido constantes a través del tiempo; los clados basales mostraron una baja tasa neta de diversificación y un incremento importante se encontró a partir de la divergencia entre *Encyclia tuerckheimii* y el resto de *Encyclia*. A partir de ese momento, la tasa neta se mantuvo constantemente alta. La acumulación de especies (curva de especiación) comenzó a incrementar a partir de los 4 Ma.
- La transición de estados de carácter, preferencia altitudinal se vio relacionado al incremento de las tasas de especiación. Se vio un incremento en la tasa de especiación durante las transiciones de tierras bajas a altas, no obstante, la amplia preferencia altitudinal (tierras bajas y altas), parece ser un carácter que no tuvo tanta influencia en la tasa de especiación, pero podría ser una preadaptación para las tierras altas.
- La tasa de especiación mostró cambios relacionados a la morfología de la estelidia. La estelidia tipo unciforme fue que más incrementó esta tasa, seguido por la ausencia de estelidia y por el tipo *E. adenocarpos*. La estelidia tipo *E. stellata*, fue la que tuvo menor influencia en la especiación, probablemente porque evolucionó muy recientemente o porque no ha sido tan exitosa como las anteriores, lo que evita que este carácter se fije en clados particulares. La estelidia más exitosa ha sido la unciforme, probablemente porque se especializa en morfologías particulares para los polinizadores y funciona como barrera reproductiva mecánica, evitando hibridar con otras encyclias que crezcan simpátricas. Sin embargo, la ausencia de estelidia podría estar permitiendo la amplitud de más polinizadores e incluso, probablemente la hibridación sea más sencilla con esta morfología, lo que, al mismo tiempo, permite la generación de nuevas por hibridación.

3. Perspectivas

- Las nuevas especies de *Encyclia* que serán publicadas en el futuro, deberían ser consideradas en las filogenias para corroborar las hipótesis biogeográficas y evolutivas aquí planteadas.
- Filogenéticamente, aún faltan aspectos para abordar en *Encyclia*; por ejemplo, en este documento se ha sugerido que es pertinente utilizar métodos de muestreo genómico masivo para localizar información con el potencial de resolver las relaciones internas de

grupos de reciente divergencia como los complejos de especies, los cuales podrían ser abordados uno por uno (ej. complejos *E. meliosma* y *E. adenocarpos*).

- Aprovechando las topologías aquí rescatadas, otros trabajos pueden ser abordados, como, por ejemplo, la diversidad filogenética, la cual podría ser una herramienta para tomar decisiones en conservación.
- Algunos aspectos morfológicos y reproductivos, pueden estar asociados a eventos de especiación (Smith, 2010), por lo que sería sumamente interesante reconstruirlos. Por ejemplo, la estructura conocida como el cunículo, podría presentar o no recompensas para sus polinizadores (ver Krahll *et al.*, 2017). Reconstrucciones de esta estructura se han intentado con otros géneros, pero, es complicado llegar a un consenso porque son hiperdiversos y de amplia distribución en el neotrópico, como *Epidendrum* L (Cardoso-Gustavson *et al.* 2018). *Encyclia*, al ser menos diverso, las posibilidades de muestrear al género completo, son más viables y sería potencialmente un buen modelo para realizar este tipo de reconstrucciones.
- Otro aspecto interesante para estudiar, es el tamaño genómico, el cual, podría estar ampliamente relacionado en la evolución de distintos hábitos en orquídeas (epífitas, litófitas o terrestres) y por supuesto, al tamaño de las plantas (Trávníček *et al.*, 2019), considerando que, en *Encyclia*, hay entidades epífitas, litófitas e incluso terrestres, así como elementos de porte pequeño (ej., *E. bractescens*, *E. microbulbon* y *E. nematocaulon*) y robusto (ej. *E. cordigera* y *E. altissima*).
- Para la mayoría de las encyclias no hay información sobre su biología reproductiva, particularmente el registro de polinizadores, aspecto que debería ser documentado para poder inferir cómo ha evolucionado la biología reproductiva del género en el espacio y tiempo. Documentar a los polinizadores incluso puede resultar en una o varias publicaciones.
- De este documento derivan dos artículos de investigación y dos de divulgación; sin embargo, se espera al menos publicar formalmente el listado de nombres de *Encyclia*, su biogeografía histórica y la evolución de los caracteres estudiados aquí (estelidia y preferencia altitudinal). De igual forma, sería pertinente el estudio evolutivo de otras características que podrían estar asociados a las tasas de diversificación.

Bibliografía.

- Ackerman, J. D. (1986). Mechanisms and evolution of food deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana*, 1, 108-113.
- Ackerman, J. D y Collaborators (2014) *Orchid Flora of the Greater Antilles*. Memoirs of The New York Botanical Garden 109. The New York Botanical Garden Press, Bronx, New York.
- Ames, O., F. T. Hubbard y C. Schweinfurth (1935). Studies in *Epidendrum*. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*, 3(5), 61-76.
- Archila, F., Szlachetko, D., Chiron, G., Lipińska, M., Mystkowska, K. & Bertolini, V. (2018). *Orchid genera and species in Guatemala*. Koeltz Botanical Books.
- Atwood, J. T. (1986). The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids. *Selbyana*, 9(1), 171-186.
- Ames, O., Hubbard, F. T. y Schweinfurth, C. (1936). The Genus *Epidendrum* in the United States and Middle America. Botanical Museum, Cambridge, U.S.A.
- Antonelli, A., Verola, C. F., Parisod, C. y Gustafsson, A. L. S. (2010). Climate cooling promoted the expansion and radiation of a threatened group of South American orchids (Epidendroideae: Laeliinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(3), 597-607.
- Antonelli, A., Nylander, J. A., Persson, C., & Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), 9749-9754.
- Antonelli, A., & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics?. *Taxon*, 60(2), 403-414.

- Antonelli, A., Ariza, M. Albert, J., Andermann, T. Azevedo, J., Bacon, C., Søren, F., Guedes, T., Hoorn, C., Lohmann, L. G., Matos-Maraví, P., D. Ritter, C., Sanmartín, I., Silvestro, D., Tejedor, M., Steege, H., Tuomisto, H., Werneck, F. P., Zizka, A., Edwards, S. V. (2018a). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ-Life and environment*, 6, e5644.
- Antonelli A, Zizka A, Antunes Carvalho F, Scharn R, Bacon CD, Silvestro D, Condamine FL. (2018b). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(23), 6034-6039.
- Bachman, S., Moat, J., Hill, A., de la Torre, J. & Scott, B. (2011). Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys*, 150, 117–126.
- Baker, P. A., Fritz, S. C., Battisti, D. S., Dick, C. W., Vargas, O. M., Asner, G. P., Martin, R. E., Wheatley, A. & Prates, I. (2020). Beyond Refugia: New insights on Quaternary climate variation and the evolution of biotic diversity in tropical South America, en: *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*, editor (Ed. 51-70). Springer, Cham.
- Balbuena, J. A., Míguez-Lozano, R., & Blasco-Costa, I. (2013). PACo: a novel procrustes application to cophylogenetic analysis. *PloS one*, 8 (4).
- Baldwin, B. G., & Markos, S. (1998). Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S–26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of Calycadenia (Compositae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 10(3), 449-463.
- Bastos, C.A. (2014). Filogenia do gênero *Encyclia* Hook. (Orchidaceae - Laeliinae) e revisão taxonômica das espécies brasileiras. *Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana*.

- Bastos, C. A., Meneguzzo, T. E. y Van Den Berg, C. (2018). A taxonomic revision of the Brazilian species of *Encyclia* (Orchidaceae: Epidendroideae: Epidendreae). *Phytotaxa*, 342(1), 1-84.
- Barracclough T.G., Nee S., Harvey P.H. (1998). Sister-group analysis in identifying correlates of diversification. *Evolutionary Ecology*, 12, 751-754.
- Becerra, J. X. (2005). Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(31), 10919-10923.
- Bermingham, E., & Martin, A. P. (1998). Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular ecology*, 7(4), 499-517.
- Betancur R. y Revell L. (2017). Exercise 14: Fitting state-dependent diversification models in R using diversitree en: Latin American Macroevolution Workshop. National Science Foundation. Córdoba, Argentina. Disponible en: <http://www.phytools.org/Cordoba2017/> .
- Bogarín, D., Serracín, Z., Samudio, Z., Rincón, R. & Pupulin, F. (2014). An updated checklist of the Orchidaceae of Panama. *Lankesteriana*, 14, 135-364.
- Bogarín, D., Pérez-Escobar, O. A., Groenenberg, D., Holland, S. D., Karremans, A. P., Lemmon, E. M., Lemmon, A. R. Pupulin, F., Smets, E., Gravendeel, B (2018). Anchored hybrid enrichment generated nuclear, plastid and mitochondrial markers resolve the *Lepanthes horrida* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) species complex. *Molecular phylogenetics and evolution*, 129, 27-47.
- Bogarín, D., Pérez-Escobar, O. A., Karremans, A. P., Fernández, M., Kruizinga, J., Pupulin, F., Smets, E. & Gravendeel, B. (2019). Phylogenetic comparative methods improve the selection of characters for generic delimitations in a hyperdiverse Neotropical orchid clade. *Scientific reports*, 9(1), 1-17.

- Braga, P. I. S. (1977) Aspectos biológicos das Orchidaceae de uma campina da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 7, 1–89.
- Brown, J. H., & Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography*, Sunderland. MA: Sinauer Associates.
- Bush, M. B. (1994). Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*, 21(1), 5-17.
- Cabanne, G. S., Campagna, L., Trujillo-Arias, N., Naoki, K., Gómez, I., Miyaki, C. Y., Santos, F. R. Dantasi, G. P.M. Aleixo, A., Claramunt, S. Rocha A., Caparroz, R. Lovette, I. J., Tubaroa, P. L. (2019). Phylogeographic variation within the Buff-browed Foliage-gleaner (Aves: Furnariidae: *Syndactyla rufosuperciliata*) supports an Andean-Atlantic forests connection via the Cerrado. *Molecular phylogenetics and evolution*, 133, 198-213.
- Calonje, M., Meerow, A. W., Griffith, M. P., Salas-Leiva, D., Vovides, A. P., Coiro, M. y Francisco-Ortega, J. (2019). A Time-Calibrated Species Tree Phylogeny of the New World Cycad Genus *Zamia* L. (Zamiaceae, Cycadales). *International Journal of Plant Sciences*, 180(4), 286-314.
- Carnevali, G., Ramírez, I.M. and Romero, G. A. (1993). Nomenclatural notes in the Orchidaceae. Appendix 1 in *Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru*, eds. L. Brako and J. Zarucchi. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Carnevali G, Ramírez I, Romero G (1994) Orchidaceae dunstervillorum VIII: new Encyclia species and combinations from Venezuelan Guayana. *Lindleyana*, 9, 59-70.

- Carnevali, G. & Ramírez I. (2003). *Encyclia* Hook. In J. A. Steyermark, P. E. Berry, B. K. Holst, & K. Yatskievych (Eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*, 7, 317-324. Saint Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden Press.
- Carnevali, G., Christenson, E., Foldats, E., Ramírez-Morillo, I. M., Romero-González, G.A., Vargas, C. A. (2007). Orchidaceae. In V. Funk, T. Hollowell, P. Berry, C. Kelloff, & S. N. Alexander (Eds.), *Checklist of the Plants of the Guiana Shield (VENEZUELA: Amazonas, Bolivar, Delta Amacuro; GUYANA, SURINAM, FRENCH GUIANA)* (118-149). Contributions from the United States National Herbarium, 55, 1-584.
- Carnevali, G., Cetzal-Ix, W., Balam, R., Leopardi, C., & Romero-González, G. A. (2013). A combined evidence phylogenetic re-circumscription and a taxonomic revision of *Lophiarella* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Systematic Botany*, 38(1), 46-63.
- Carnevali, G., Cetzal-Ix, W., Tapia-Muñoz, J. L., Leopardi, C., Viccon-Esquivel, J., Sulú, C. A., Ramírez-Morillo, I. M. & Romero-González, G. A. (2018a). A systematic revision of the *Encyclia adenocarpos* complex (Orchidaceae: Laeliinae) from Megamexico, including two new species from Mexico. *Plant Systematics and Evolution*, 304(5), 631-663.
- Carnevali, G., Pérez-García, E. A., Leopardi-Verde, C. L., Tapia-Muñoz, J. L. Cetzal-Ix, W., Ramírez-Morillo, I. M. & Romero-González, G. A. (2018b). The *Encyclia ambigua* complex (Laeliinae, Orchidaceae), a synopsis and notes on *Encyclia virens* and *Epidendrum alatum*. *Phytotaxa*, 372, 1–21.
- Carnevali, G., Tamayo-Cen, I., Ramírez-Morillo, I.M., Cetzal-Ix, W. & Romero-González, G.A. (In press). Phylogenetics and historical biogeography of *Encyclia* (Laeliinae: Orchidaceae) with an emphasis on the *E. adenocarpos* complex, a new species, and a preliminary species list for the genus. *Organisms Diversity Evolution*.

- Cevallos-Ferriz, S. R., González-Torres, E. A., & Calvillo-Canadell, L. (2012). Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. *Acta botánica mexicana*, 100, 317-350.
- Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, P. S. & Stevens, P. F. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1–20.
- Chiappy-Jhones, C., Rico-Gray, V., Gama, L., & Giddings, L. (2001). Floristic affinities between the Yucatan Peninsula and some karstic areas of Cuba. *Journal of Biogeography*, 535-542.
- Chomicki, G., Bidel, L.P.R., Ming, F., Coiro, M., Zhang, X., Wang, Y., Baissac, Y., Jayallemand, C., Renner, S.S. (2015). The velamen protects photosynthetic orchid roots against UV-B damage, and a large dated phylogeny implies multiple gains and losses of this function during the Cenozoic. *New Phytologist*, 205, 1330-1341.
- Cirimwami, L., Doumenge, C., Kahindo, J. M., & Amani, C. (2019). The effect of elevation on species richness in tropical forests depends on the considered lifeform: results from an East African mountain forest. *Tropical Ecology*, 60(4), 473-484.
- Coates, A. G., Jackson, J. B., Collins, L. S., Cronin, T. M., Dowsett, H. J., Bybell, L. M., Jung, P. & Obando, J. A. (1992). Closure of the Isthmus of Panama: the near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin*, 104(7), 814-828.
- Cody, S., Richardson, J.E., Rull, V., Ellis, C., Pennington, R.T., 2010. The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography*, 33, 326-332.

- Conran, J. G., Bannister, J. M., & Lee, D. E. (2009). Earliest orchid macrofossils: early Miocene *Dendrobium* and *Earina* (Orchidaceae: Epidendroideae) from New Zealand. *American Journal of Botany*, 96(2), 466-474.
- Cunningham, C.W. (1997) Is congruence between data partitions a reliable predictor of phylogenetic accuracy? Empirically testing an iterative procedure for choosing among phylogenetic methods. *Systematic Biology*, 46(3), 464-478.
- Damon, A. A. y Cruz-López, L. (2006). Fragrance in relation to pollination of *Oncidium sphacelatum* and *Trichocentrum oerstedii* (Orchidaceae) in the Soconusco region of Chiapas, Mexico. *Selbyana*, 27(2), 186-194.
- Dal Vechio, F., Prates, I., Grazziotin, F. G., Zaher, H., & Rodrigues, M. T. (2018). Phylogeography and historical demography of the arboreal pit viper *Bothrops bilineatus* (Serpentes, Crotalinae) reveal multiple connections between Amazonian and Atlantic rain forests. *Journal of Biogeography*, 45(10), 2415-2426.
- de Candolle, A. P. (1820). *Geographie botanique*. In Dictionnaire des Sciences Naturelles. Strasbourg: FO Levrault, 18, 359-422.
- De Luna, E., Guerrero, J. A., & Chew-Taracena, T. (2005). Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica*, 15(3), 351-370.
- Del Mazo Cancino, A. and A. Damon. (2006). Comparison of floral fragrance components of species of *Encyclia* and *Prosthechea* (Orchidaceae) from Soconusco, southeast Mexico. *Lankesteriana* 6: 83-89.
- Devos, N., Raspe, O., Jacquemart, A. L., & Tyteca, D. (2006). On the monophyly of *Dactylorhiza* Necker ex Nevski (Orchidaceae): is *Coeloglossum viride* (L.)

- Hartman a Dactylorhiza? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152(3), 261-269.
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6), 879–886.
- Díaz, I. (2001). Actividad polinizadora y aspectos conductuales de la abeja *Xylocopa cubaecola* Lucas (Hymenoptera: Apoidea) en condiciones naturales. *Fitosanidad*, 5, 25–30.
- Dodson, C. H., & Luer, C. A. (2011). *Encyclia*. Orchidaceae genera *Cyrtorchiloides–Epibator*. In G. Harling & C. Persson (Eds.), *Flora of Ecuador* 225(3), 417-424. Saint Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden Press.
- 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.
- Dressler R.L. (1981). *The orchids: natural history and classification*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Dressler R.L. (1993). *Phylogeny and classification of the orchid family*. Portland, OR: Dioscorides Press.
- 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/>

- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D y Rambaut A. (2012b). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, (29), 1969–1973.
- Farris, J., M. Källersjö, A. Kluge y C. Bult (1995). Testing significance of incongruence. *Cladistics*, vol. 10, 315–319.
- Faegri, K. & van der Pijl (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- FitzJohn, R. G. (2010). Analysing diversification with diversitree. R Packag. Ver. 9-2. Disponible en: https://www.zoology.ubc.ca/prog/diversitree/archive/diversitree-tutorial-0.5_3.pdf.
- FitzJohn, R. G. (2012). Diversitree: comparative phylogenetic analyses of diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 1084-1092.
- FitzJohn, R. G., Maddison, W. P., & Otto, S. P. (2009). Estimating trait-dependent speciation and extinction rates from incompletely resolved phylogenies. *Systematic biology*, 58(6), 595-611.
- Gallagher, R. V., Falster, D. S., Maitner, B. S., Salguero-Gómez, R., Vandvik, V., Pearse, W. D., Schneider, F. D., Kattge J., Poelen, J. H., Madin, J. S., Ankenbrand, M. J., Penone, C., Feng, X., Adams, V. M., Alroy, J., Andrew, S. C., Balk, M. A., Bland, L. M., Boyle, B. L., Bravo-Avila, C. H., Brennan, I., Carthey, A. J. R., Catullo, R., Cavazos, B. R., Conde, D. A., Chown, S. L., Fadrique, B., Gibb, H., Halbritter, A. H., Hammock, J., Hogan, J. A., Holewa, H., Hope, M., Iversen, C. M., Jochum, M., Kearney, M., Keller, A., Mabee, P., Manning, P., McCormack, L., Michaletz, S. T., Park, D. S., Perez, T. M., Pineda-Munoz, S., Ray, C. A., Rossetto, M., Sauquet, H., Sparrow, B., Spasojevic, M. J., Telford, R. J., Tobias, J. A., Violle, C., Walls, R., Weiss, K. C.

- B., Westoby, M., Wright I. J. & Enquist, B. J. (2020). Open Science principles for accelerating trait-based science across the Tree of Life. *Nature ecology & evolution*, 4(3), 294-303.
- Gallardo-Cruz, J. A., Pérez-García, E. A., & Meave, J. A. (2009). β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24(4), 473-482.
- Garzione, C. N., Molnar, P., Libarkin, J. C., & MacFadden, B. J. (2006). Rapid late Miocene rise of the Bolivian Altiplano: Evidence for removal of mantle lithosphere. *Earth and Planetary Science Letters*, 241(3), 543-556.
- Garzione, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh P. & Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *science*, 320(5881), 1304-1307.
- Granados Mendoza, C., Jost, M., Hágsater, E., Magallón, S., van den Berg, C., Lemmon, E. M., Lemon A. R. Salazar G. A. & Wanke, S. (2020). Target nuclear and off-target plastid hybrid enrichment data inform a range of evolutionary depths in the orchid genus *Epidendrum*. *Frontiers in Plant Science*, 10(1761).
- Gentry, A.H. (1982). Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Gard. 69, 557-593.
- Gerlach, G. & Schill, R.. (1991). Composition of orchid scents attracting euglossine bees. *Botanica Acta* 104: 379–391.
- Gill D.E. (1989). Fruiting failure, pollinator efficiency, and speciation in orchids. In: Otte D, Endler J. eds. *Speciation and its consequences*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 458-481.

- Givnish T.J. (1997). Adaptive radiation and molecular systematics: aims and conceptual issues. In: Givnish TJ, Systma KJ, eds. *Molecular evolution and adaptive radiation*. New York, NY, USA: Cambridge University Press, 1-54.
- Givnish T.J, Millam K.C, Theim T.T, Mast A.R, Patterson T.B, Hipp A.L, Henss J.M, Smith J.F, Wood K.R, Sytsma K.J. (2009). Origin, adaptive radiation, and diversification of the Hawaiian lobeliads (Asterales: Campanulaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 407-416.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., ... & Winter, K. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 71, 55-78.
- Givnish T.J, Montgomery R.A. (2014). Common-garden studies on adaptive radiation of photosynthetic physiology among Hawaiian lobeliads. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 281, 20132944.
- Givnish, T. J. (2015). Adaptive radiation versus radiation and explosive diversification: why conceptual distinctions are fundamental to understanding evolution. *New Phytologist*, 207(2), 297-303.
- Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., ... & Endara, L. (2015). Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1814).
- Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Doucette, A., Caro, G., G., McDaniel, J., Clements, M. A., Arroyo M. T. K., Endara, L., Kriebel, R., Williams, N. H., Cameron, K. M & Arroyo, M. T. (2016). Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. *Journal of biogeography*, 43(10), 1905-1916.

- Goloboff, P. A., C. I. Mattoni y A. S. Quinteros (2006). Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22, 589-601.
- 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.
- González, D. (1997). El uso de secuencias génicas para estudios taxonómicos. *Botanical Sciences*, 60, 137-157.
- Górniak, M., Paun, O., & Chase, M. W. (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(2), 784-795.
- Govaerts, R. (2001). How many species of seed plants are there?. *Taxon*, 50(4), 1085-1090.
- Graham A. 1999. *Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation – North of Mexico*. New York: Oxford University Press.
- Grant PR, Grant BR. (2008). *How and why species multiply the radiation of Darwin's finches*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- Gutiérrez Morales, N., Toscano De Brito, A. L., Silvério Righetto Mauad, A. V., & De Camargo Smidt, E. (2020). Molecular phylogeny and biogeography of *Pabstiella* (Pleurothallidinae: Orchidaceae) highlight the importance of the Atlantic Rainforest for speciation in the genus. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 195(4).
- Gutiérrez-García, T.A., Vázquez-Domínguez, E., (2012). Biogeographically dynamic geneti structure bridging two continents in the monotypic Central American

- rodent *Ototylomys phyllotis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107, 593-610.
- Gutiérrez-García, T. A., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America. *Quaternary Research*, 79(3), 311-324.
- Hagsater, E., A. M. Soto., C. G. Salazar., M. R. Jiménez., R. M. López y R. L. Dressler. (2005). *Las Orquídeas de México*. Primera edición. Instituto Chinoín, México.
- Hamer, F. (1974). *Las Orquídeas de El Salvador*. San Salvador: Ministerio de Educación, Dirección de Publicaciones.
- Hamer, F. (1982) Orchids of Nicaragua. *Icones Plantarum Tropicalium*, Fascicle, 7, 601-700.
- Hamer, F. (2001) *Encyclia* (Orchidaceae). In W. D. Stevens, C. Ulloa Ulloa, A. Pool & O. M. Montiel (Eds.), *Flora de Nicaragua: Angiospermas (Fabaceae-Oxalidaceae)* (1667-1673). Saint Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden Press.
- Harmon, R.S., 2005. Geological development of Panama. In: Harmon, R.S. (Ed.), *The Río Chagres, Panama. A Multidisciplinary Profile of a Tropical Watershed: Water Science and Technology Library*, 52, 45-62.
- Hastings, W.K. (1970). Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika*, 57, 97-109.
- Hauswaldt, J. S., Ludewig, A. K., Vences, M., & Pröhl, H. (2011). Widespread co-occurrence of divergent mitochondrial haplotype lineages in a Central American species of poison frog (*Oophaga pumilio*). *Journal of Biogeography*, 38(4), 711-726.

- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Hernández, L., Dezzio, N., Sanoja, E., Salazar, L., & Castellanos, H. (2012). Changes in structure and composition of evergreen forests on an altitudinal gradient in the Venezuelan Guayana Shield. *Revista de Biología Tropical*, 60(1), 11-33.
- Higgins, W. (1997). A reconsideration of the genus *Prosthechea* (Orchidaceae). *Phytologia*, vol. 82, 370–383.
- Higgins, W.E. (2000). Intergeneric and intrageneric phylogenetic relationships of *Encyclia* (Orchidaceae) based upon holomorphology. *Ph.D. dissertation. University of Florida*. Gainesville, Florida.
- Higgins, W. E. (2003). *Prosthechea*: a chemical discontinuity in Laeliinae. *Lankesteriana*. 7, 39-41.
- Higgins, W.E., van den berg, C. & Whitten, W.M. (2003). A combined molecular phylogeny of *Encyclia* (Orchidaceae) and relationships within Laeliinae. *Selbyana*, 24(2), 165-179.
- Higgins, W.E. (2005). *Holomorphology: the total evidence approach to phylogenetic reconstruction*. 18th World Orchid Conference. Dijon, France.
- Higgins, W. E., & van den Berg, C. (2011). *Holomorphology of the Guarianthe complex*. In Proceedings of the 20th World Orchid Conference. National Parks Board and Orchid Society of Southeast Asia, Singapore, 405-413.
- Hughen, K.A., Overpeck, J.T., Peterson, L.C., Trumbore, S., (1996). Rapid climate changes in the tropical Atlantic region during the last deglaciation. *Nature*, 7, 51-54.

- Hughes, C. E, Eastwood, R. J & Bailey, C. D. (2006). From famine to feast? Selecting nuclear DNA sequence loci for plant species-level phylogeny reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 361, 211–225.
- Ho, S.Y.W. y Phillips, M.J. (2009) Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Systematic Biology*, 58, 367-380.
- Hooker, W. J. (1828). *Encyclia viridiflora*. Botanical Magazine, 55, pl. 2831.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson C. I., Figueiredo J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra H., Lundberg, J., Stadler Särkinen T.& Jaramillo, C. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *science*, 330(6006), 927-931.
- Huelsenbeck, J.P., Crandall, K.A. (1997). Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 437-466.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F. (2001). MR. BAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 7(8), 754-755.
- Huelsenbeck, J. P., Nielsen, R., & Bollback, J. P. (2003). Stochastic mapping of morphological characters. *Systematic biology*, 52(2), 131-158.
- Humphreys, A. M., & Linder, H. P. (2009). Concept versus data in delimitation of plant genera. *Taxon*, 58(4), 1054-1074.
- Isaac, N.J.B., Turvey, S.T., Collen, B., Waterman, C., Baillie, J.E.M. (2007). Mammals on the EDGE: Conservation priorities based threat and phylogeny. *PloS ONE*, 2.

- Janzen, D., P. DeVries, D. Gladstone, M. Higgins y T. Lewinsohn. (1980). Self- and crosspollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica*, 12, 72-74.
- Joy, J. B., Liang, R. H., McCloskey, R. M., Nguyen, T., & Poon, A. F. (2016). Ancestral reconstruction. *PLoS computational biology*, 12(7).
- Kaiser, R. (1993). The scent of orchids: *Olfactory and chemical investigations*. Dübendorf, Switzerland, and Elsevier, Amsterdam, Netherlands. 264 pp
- Katoh, K., Standley, D. M., 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution*, 30, 772-780.
- Kessous, I. M., Neves, B., Couto, D. R., Paixão-Souza, B., Pederneiras, L. C., Moura, R. L., Barfuss, M. H. J., Salgueiro F. & Costa, A. F. (2020). Historical biogeography of a Brazilian lineage of Tillandsioideae (subtribe Vrieseinae, Bromeliaceae): the Paranaean Sea hypothesized as the main vicariant event. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 192(4), 625-641.
- Kluge, A.G., Farris, J. S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Biology*, 18(1), 1-32.
- Krahl A.H., Krahl D.R., Valsko J.J., Webber A.C. y Pansarin E.R. 2017. Evidence of reward production and pollination by *Centris* in *Encyclia* (Orchidaceae: Laeliinae): the reproductive biology of *Encyclia mapuerae*. *Australian Journal of Botany*, 65(3), 225-232.
- Kuhn, T. S., Mooers, A. Ø. y Thomas, G. H. (2011). A simple polytomy resolver for dated phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(5), 427-436.
- Lack D. (1947). *Darwin's finches*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- Labiak, P. H., Sundue, M., Rouhan, G., Hanks, J. G., Mickel, J. T., & Moran, R. C. (2014). Phylogeny and historical biogeography of the lastreopsid ferns (Dryopteridaceae). *American Journal of Botany*, 101(7), 1207-1228.
- Larget, B., Simon, D.L. (1999). Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 16(6), 750-759.
- Leaché, A.D. y Rannala, B. (2011). The accuracy of species tree estimation under simulation: a comparison of methods. *Systematic Biology*, 60, 126-137.
- Lemmon, A. R., Emme, S. A. y Lemmon, E. M. (2012). Anchored hybrid enrichment for massively high-throughput phylogenomics. *Systematic biology*, 61(5), 727-744.
- Lerner HRL, Meyer M, James HF, Hofreiter M, Rleischer RC. (2011). Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian honeycreepers. *Current Biology*, 21, 1838-1844.
- Leopardi-Verde CL, Carnevali G, Romero-González GA. (2012). *Amoana* (Orchidaceae, Laeliinae), a new genus and species from Mexico. *Phytotaxa*, 65, 23-45.
- Leopardi-Verde, C. L. 2014. Sistemática y evolución de *Encyclia* Hook. (Orchidaceae: Laeliinae), con énfasis en Megamexico III. *Ph.D. Dissertation. Mérida: Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.*
- Leopardi-Verde, C. L., Carnevali G, Romero-González GA (2016) A phylogeny of the genus *Encyclia* (Orchidaceae: laeliinae), with emphasis on the species of the Northern Hemisphere. *Journal of Systematics and Evolution*, 55, 110-123.
- Leopardi-Verde, C. L., Carnevali Fernández-Concha, G. & Romero-González, G. A. (2017). *Encyclia*. In R., Bernal, S. R., Gradstein, & M. Celis (Eds.), *Catálogo de plantas y líquenes de Colombia*. Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
<http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co>.

- Lewis, P. O. (2001). A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50, 913-925.
- Li, H. T., Yi, T. S., Gao, L. M., Ma, P. F., Zhang, T., Yang, J. B. & Wang, H. (2019). Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5(5), 461-470.
- Lindley, J. (1841). Notes upon the genus *Epidendrum*. *The Journal of Botany*, 3, 81-90.
- Liu L. y Yu L. (2011). Estimating species trees from unrooted gene trees. *Systematic Biology*, 60, 661-667.
- Losos JB, Ricklefs RE. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457, 830-836.
- Lunt, D. J., Flecker, R., Valdes, P. J., Salzmann, U., Gladstone, R. & Haywood, A.M. (2008). A methodology for targeting palaeo proxy data acquisition: A case study for the terrestrial late Miocene. *Earth and Planetary Earth Science Letters*, 271, 53–62.
- Martins, A. C., Bochorny, T., Perez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Monteiro, S. H., & Smidt, E. (2018). From tree tops to the ground: reversals to terrestrial habit in *Galeandra* orchids (Epidendroideae: Catasetinae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 127, 952-960.
- Matzke, N.J. (2014) Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63, 951-970.
- Maddison, W. P., Midford P.E., Otto S.P. (2007). Estimating a binary character's effect on speciation and extinction. *Systematic Biology*, 56, 701-710.

- McLeish, I., Pearce, N. R., & Adams, B.R. (1995) *Native Orchids of Belize*. Rotterdam: Balkema.
- Metropolis, N., Rosenbluth, A.W., Rosenbluth, M.N., Teller, A.H., Teller, E. (1953). Equation of state calculations by fast computing machines. *Journal of Chemical Physics*, 21(6), 1087-1092.
- Miller, M.A., Schwartz, T., Pickett, B.E., He, S., Klem, E.B., Scheuermann, R.H., Passarotti, M., Kaufman, S., Leary, M.A.O. (2015). A RESTful API for access to phylogenetic tools via the CIPRES Science Gateway. *Evolutionary Bioinformatics*, 11, 43-48.
- Monteiro, S. H. N., Selbach-Schnadelbach, A., de Oliveira, R. P., & van den Berg, C. (2010). Molecular phylogenetics of Galeandra (Orchidaceae: Catasetinae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*, 35(3), 476-486.
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S.E., Silva, C.A., Restrepo-Moreno, S., Ramírez, D.A., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D., Bayona, G.A., Jaramillo, C.A., Valencia, V., Bryan, J., Flores, J.A., 2012. Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: implications for isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin*, 124, 780-799.
- Montes, C., Silva, C. A., Bayona, G. A., Villamil, R., Stiles, E., Beltran-Triviño, A., Lamus, F., Muñoz-Granados, M. D., Pérez-Angel, L. C., Hoyos, N., Gomez, S., Galeano, J. J., Romero, E., Baquero, M., Cardenas-Rozo, A. L. & Von Quadt, A. (2021). A middle to late Miocene trans-Andean portal: geologic record in the Tatacoa Desert. *Frontiers in Earth Science*, 8.
- Morrone, J. J., & Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual review of ecology and systematics*, 26(1), 373-401.

- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical Region. *Zootaxa*, 3782, 1-110.
- Müller K., Müller J., Neinhuis C., Quandt D. (2008). PhyDE Phylogenetic data editor, Version 0.9971. <http://www.phyde.de/>
- Muschick, M., Indermaur, A., Salzburger, W. (2012). Convergent evolution within an adaptive radiation of cichlid fishes. *Current Biology*, 22, 2362–2368.
- Myers, A.A, Giller, P.S. (1988). Process, pattern and scale in biogeography. In *Analytical biogeography* (3-12). Springer, Dordrecht.. 3–12.
- Naciri, Y., Linder, H.P. 2015. Species delimitation and relationships: the dance of the seven veils. *Taxon*, 64(1), 3-16.
- Nagalingum, N. S., Marshall, C. R., Quental, T. B., Rai, H. S., Little, D. P., & Mathews, S. (2011). Recent synchronous radiation of a living fossil. *Science*, 334(6057), 796-799.
- Nascimento, F. F., dos Reis, M., & Yang, Z. (2017). A biologist's guide to Bayesian phylogenetic analysis. *Nature ecology & evolution*, 1(10), 1446-1454.
- Nee S., May R.M., Harvey P.H. (1994). The reconstructed evolutionary process. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 344, 305-311.
- Nir, M. A. (2000). *Orchidaceae Antillanae*. New York: DAG Media Publishing Inc.
- 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. Published by the author. <http://www.cladistics.com/Software.html>.

- Nunes, C.E., Wolowski, M., Pansarin, E.R., Gerlach, G., Aximoff, I., Vereecken, N.J., Salvador, M.S. & Sazima, M. 2017. More than euglossines: the diverse pollinators and floral scents of Zygopetalinae orchids. *The Science of Nature*, vol. 104, 1–17.
- Ortiz, P., & Uribe, C. (2017). *Orquídeas, Tesoro de Colombia*, 2. Bogotá: Da Vinci Publicidad y Medios S.A.S.
- Palacio F. X. Apodaca M. J., Crisci J. V. (2020) *Análisis multivariado para datos biológicos: Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 1a ed. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
- Paradis, E. (2012). *Analysis of phylogenetics and evolution with R*. Springer-Verlag. New York.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289-290.
- Pelser, P. B., Nickrent, D. L., van Ee, B. W. y Barcelona, J. F. (2019). A phylogenetic and biogeographic study of *Rafflesia* (Rafflesiaceae) in the Philippines: Limited dispersal and high island endemism. *Molecular phylogenetics and evolution*, 139.
- Pérez-Escobar, O. A., Balbuena, J. A., & Gottschling, M. (2015). Rumbling orchids: how to assess divergent evolution between chloroplast endosymbionts and the nuclear host. *Systematic biology*, 65(1), 51-65.
- Pérez-Escobar, O. A., Gottschling, M., Whitten, W. M., Salazar, G., & Gerlach, G. (2016). Sex and the Catasetinae (Darwin's favourite orchids). *Molecular phylogenetics and evolution*, vol. 97, 1–10.
- Pérez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Condamine, F. L., de Vos, J. M., Martins, A. C., Smidt, E. C., & Heinrichs, J. (2017a). Multiple Geographical Origins of

- Environmental Sex Determination enhanced the diversification of Darwin's Favourite Orchids. *Scientific Reports*, 7(1).
- Pérez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Condamine, F. L., Karremans, A. P., Bogarín, D., Matzke, N. J., Silvestro, D. & Antonelli, A. (2017b). Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 215(2), 891-905.
- Pérez-Escobar, O. A., Bogarín, D., Schley, R., Bateman, R. M., Gerlach, G., Harpke, D., Brassac J., Fernández-Mazuecos, M., Dodsworth, S., Hagsater, E., Blanco, M. A., Gottschling M. & Blattner, F. R. (2020). Resolving relationships in an exceedingly young Neotropical orchid lineage using Genotyping-by-sequencing data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 144.
- Pérez-Escobar, O. A., Zizka, A., Bermúdez, M. A., Meseguer, A. S., Condamine, F. L., Hoorn, C., Hooghiemstra, H., Pu Y., Bogarín, D., Boschman L. M., Pennington, R. T., Antonelli, A. & Chomicki, G. (2022). The Andes through time: evolution and distribution of Andean floras. *Trends in Plant Science*, vol. 177.
- Pessoa, E. M., Viruel, J., Alves, M., Bogarín, D., Whitten, W. M., Chase, M. W. (2018). Evolutionary history and systematics of *Campylocentrum* (Orchidaceae: Vandaeae: Angraecinae): a phylogenetic and biogeographical approach. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186, 158–178.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K. & Vines, K. (2006). CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News*, 6, 7–11.
- Posada, D. (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular biology and evolution*, 25(7), 1253-1256.

- Prates, I., Penna, A., Rodrigues, M. T., & Carnaval, A. C. (2018). Local adaptation in mainland anole lizards: Integrating population history and genome–environment associations. *Ecology and evolution*, 8(23), 11932-11944.
- Pupulin, F. (2005). *Encyclia* Hook. In F. Pupulin (Ed.), *Vanishing beauty — native Costa Rican orchids 1* (256-267). San José: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Pupulin, F. & Bogarín D. (2011). Of greenish *Encyclia*: natural variation, taxonomy, cleistogamy, and a comment on DNA barcoding. *Lankesteriana*, 11, 325-336.
- Pupulin, F. & Bogarín, D. (2012). A taxonomic revision of *Encyclia* (Orchidaceae: Laeliinae) in Costa Rica. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 168, 395-448.
- Rabosky, D. L. (2014). Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity dependence on phylogenetic trees. *PLoS ONE*, 9(2).
- Rabosky, D. L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S. A., Sidlauskas, B., Chang, J., & Alfaro, M. E. (2013). Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nature communications*, 4(1), 1-8.
- Rambaut, A. & Drummond, A. J. (2009). Tracer v1.4, [Online] (Actualizado 30 noviembre 2009). Disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Ramírez S.R., Gravendeel B., Singer R.B., Marshall C.R., Pierce N.E. (2007). Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature*, 448, 1042-1045.
- Ramírez, S. R., Eltz, T., Fujiwara, M. K., Gerlach, G., Goldman-Huertas, B., Tsutsui, N. D., & Pierce, N. E. (2011). Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. *Science*, 333(6050), 1742-1746.

- Ramos, S. E., & Schiestl, F. P. (2019). Rapid plant evolution driven by the interaction of pollination and herbivory. *Science*, 364(6436), 193-196.
- Rannala B, Yang, Z. (1996). Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution*, 43(3), 304-311.
- R Core Team (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ree, R.H. & Smith, S.A. (2008) Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57, 4-14.
- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in ecology and evolution*, 3(2), 217-223.
- Ricklefs R.E. (2007). Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in ecology & evolution*, 22, 601-610.
- Romero, G. A. & Carnevali, G. (2000). *Orchids of Venezuela, An illustrated Field Guide*, Second Edition. Caracas: Armitano Editores.
- Romero-González, G. A. & D. Trujillo. 2019. John Lindley's ignored orchid names. *Harvard Papers in Botany* 24: 47–53.
- Roque, J. and B. León. (2006). Orchidaceae. Pp. 759-2878 in *El Libro Rojo de las Plantas Endémicas del Perú*. *Revista Peruana de Biología* 13 (núm. 2 especial), eds. León B., N. Pitman, and J. Roque. Lima: Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

- Ronquist, F. (1997) Dispersal-Vicariance Analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195-203.
- Ronquist, F., & Sanmartín, I. (2011). Phylogenetic methods in biogeography. Annual Review of Ecology, *Evolution, and Systematics*, 42, 441-464.
- Ruiz-Sanchez, E., Sosa, V., Ortiz-Rodriguez, A. E. y Davidse, G. (2019). Historical biogeography of the herbaceous bamboo tribe Olyreae (Bambusoideae: Poaceae). *Folia Geobotanica*, 53(3), 1–13.
- Rzedowski, J (1991) El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, vol. 15, 47–64.
- Salas-Morales, S. H., & Williams-Linera, G. (2019). Patterns of vegetation along contrasting elevation gradients in Oaxaca and Veracruz, Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, vol. 90.
- Salazar, G. A., Cabrera, L. I., Gerlach, G., Hágsater, E., & Chase, M. W. (2016). Phylogenetic relationships in *Mormodes* (Orchidaceae, Cymbidieae, Catasetinae) inferred from nuclear and plastid DNA sequences and morphology. *Phytotaxa*, 263(1), 18-30.
- Sauleda, R. P. (1988). A revision of the genus *Psychilis* Rafinisque (Orchidaceae). *Phytologia*, 65, 1-33.
- Sauleda, R. P., & Esperon, P. (2016). The genus *Encyclia* in the Bahama Archipelago- Species, hybrids and introgression hybrids. New World Orchidaceae– Nomenclatural Notes 26. <http://rsauleda.tripod.com/encycliabahamas.pdf> Accessed 20 June 2020.
- Schlechter, R. (1914). 201. *Encyclia* Hook. In *Die Orchideen: ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung. Handbuch für Orchideenliebhaber, Züchter und Botaniker*. P. Parey, Berlin, Alemania, 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., vol. VII, 1–301.
- Schluter D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Schueller, S. K. (2004). Self-pollination in island and mainland populations of the introduced hummingbird-pollinated plant, *Nicotiana glauca* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, 91(5), 672-681.
- Schweinfurth, C. (1959). *Orchids of Peru*. *Fieldiana: Botany*, 30(2). Chicago: Chicago Natural History Museum.
- Seehausen O. (2006). African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1987-1998.
- Seleenan, T., A. Schnabel, and J. F. Wendel. (1997). Congruence and consensus in cotton tribe (Malvaceae). *Systematic Botany*, 22, 259-290.

- Shi, J. J., and D. L. Rabosky. (2015). Speciation dynamics during the global radiation of extant bats. *Evolution*, 69, 1528-1545.
- Simpson G.G. (1953). *The major features of evolution*. NewYork, NY, USA: Columbia University Press.
- Singer, R. B. (2004). *Orquídeas brasileiras e abelhas*. www.webbee.org.br.
- Smidt, E. C., Toscano de Brito, A. L. V., Martins, A. C., Royer, C. A., Whitten, W. M., & Chase, M. W. (2018). Phylogenetics, biogeography and character evolution in the *Ornithocephalus* clade (Orchidaceae, Oncidiinae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 188(4), 339-354.
- Smith, S. D. (2010). Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. *New Phytologist*, 188(2), 354-363.
- Soto Arenas, M. A. (2002a). *Encyclia rzedowskiana*. *Icones Orchidacearum*, 5-6, 565. México: Instituto Chinoín, A.C.
- Soto Arenas, M. A. (2002b). *Encyclia tuerckheimii*. *Icones Orchidacearum*, 5-6, 565. México: Instituto Chinoín, A.C.
- Soto Calvo M. A., Esperon. P y Sauleda R. P. (2017). Rediscovery and Revalidation of *Encyclia hircina* (A. Richard) Acuña. *New World Orchidaceae—Nomenclatural Notes, Nomenclatural Note—Issue*, 30.
- Soto Calvo, M. A., Esperon, P., & Sauleda, R. P. (2020). Rediscovery of *Encyclia nematocaulon* (A. Rich.) Acuña (Orchidaceae) on Isla de la Juventud, Cuba. *New World Orchidaceae – Nomenclatural Notes*, 76, <http://rsauleda.tripod.com/nema.pdf> Accessed 10 June 2020

- Stull, G. W., Schori, M., Soltis, D. E., & Soltis, P. S. (2018). Character evolution and missing (morphological) data across Asteridae. *American journal of botany*, 105(3), 470-479.
- Szlachetko, D. L. (2016). *Encyclia*. In D. L. Szlachetko (Ed.), *Orchids of the Guianas (Guyana, Suriname, French Guiana)*, 1, 1-528). Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Tamayo-Cen I. (2018). Filogenia, sistemática y biogeografía de *Clowesia* Lindl. (Orchidaceae: Catasetinae). *Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas*, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Mérida, Yucatán.
- Tamayo-Cen, I. (2020). Comentarios sobre la polinización de *Encyclia nematocaulon* (Orchidaceae). *Desde el Herbario CICY*, 12, 300–304.
- Tamayo-Cen, I., Carnevali, G., Horna, L. O., Tapia, J. L. & Romero-González, G. (2020). *Encyclia sclerocladia* (Orchidaceae: Laeliinae) revisited: a new name, its phylogenetic position, and an annotated checklist of Peruvian *Encyclia*. *Systematic Botany*, 45, 11-25.
- Tamayo-Cen, I., Carnevali, G., Ramírez-Morillo, I. M., Cetzal-Ix, W. & Romero-González, G. A. (2022). From Megamexico to the Amazon: Phylogeny, systematics and macroevolution of *Clowesia* (Orchidaceae: Catasetinae). *Taxon*, 1-38.
- Thiers, B. (continuously updated) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> Accessed 15 May 2020.
- Thomas, W. W. (1999). Conservation and monographic research on the flora of Tropical America. *Biodivers. & Conservation*, 8, 1007-1015.

- Toscano de Brito, A.L.V, & Cribb, P. (2005). *Orquídeas da Chapada Diamantina*. Editora Nova Fronteira.
- Trávníček, P., Čertner, M., Ponert, J., Chumová, Z., Jersáková, J., & Suda, J. (2019). Diversity in genome size and GC content shows adaptive potential in orchids and is closely linked to partial endoreplication, plant life-history traits and climatic conditions. *New Phytologist*, 224(4), 1642-1656.
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., et al. (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Shenzhen code)*. Regnum Vegetabile. 159. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Vale, A., Pérez Obregón, R. A., Faife-Cabrera, M., Álvarez, J.C. & Rojas, D. (2014). A New Orchid Species from the keys of Central Cuba and a checklist of Cuban *Encyclia* (Orchidaceae, Laeliinae). *Systematic Botany*, 39, 1076-1082.
- van den Berg, C., Higgins, W. E., Dressler, R. L., Whitten, W. M., Soto-Arenas, M. A., & Chase, M. W. (2009). A phylogenetic study of Laeliinae (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany*, 104(3), 417-430.
- van den Berg C, Carnevali G (2005) *Encyclia* Hook. In: Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase MW, Rasmussen FN (eds) *Genera Orchidacearum*. Oxford University Press, Oxford, 5, 232-236.
- 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 den Berghe, E. P. & van den Berghe, I. G. (2008). *Las orquídeas de Nicaragua, una guía de Campo*. Nicaragua: USAID, MAREA, UAS.
- Van der Pijl, L., & Dodson, C. H. (1966). *Orchid Flowers: their pollination and evolution*. Miami.
- van Eldijk, T. J., Wappler, T., Strother, P. K., van der Weijst, C. M., Rajaei, H., Visscher, H. y van de Schootbrugge, B. (2018). A Triassic-Jurassic window into the evolution of Lepidoptera. *Science advances*, 4(1).
- Vázquez, R. (2014). *Encyclia*. In P. M. Jørgensen, M. H. Nee & S. G. Beck. (Eds.), *Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia* (1-8). Saint Louis, Missouri: Missouri Botanical Garden Press.
- Velasco-de León, M. P., & Ortiz-Martínez, E. L. (2010). Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 27(2), 264-277.
- Walker J.W., Walker A.G. (1984). Ultrastructure of lower Cretaceous angiosperm pollen and early evolution of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71, 464-521.
- Webb, S.D., (1991). Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17, 266-280.
- 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.
- Webb, S.D., (2006). The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93, 245-257.

- Werkhoven, M. C. (1986). *Orchideeën van Suriname: Orchids of Suriname*. Paramaribo: VACO.
- Whelan, S. P. Liò, Goldman, N. (2001). Molecular phylogenetics: state-of-the-art methods for looking into the past. *Trends in Genetics*, 17(5), 262-272.
- Wiens, J. J. (2004a). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58(1), 193-197.
- Wiens, J. J. (2004b). What is speciation and how should we study it? *The American Naturalist*, 163(6), 914-923.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519-539.
- Williams, N. H., M. W. Chase, T. Fulcher, and W. M. Whitten. (2001). Molecular systematic of the Oncidiinae based on evidence from four DNA sequence regions: expanded circumscriptions of *Cyrtorchilum*, *Erycina*, *Otoglossum*, *Trichocentrum*, and a new genus (Orchidaceae). *Lindleyana*, 16, 113-139.
- Williams, N. H. & Whitten, W. M. (1983). Orchid floral fragrances and male euglossine bees: Methods and advances in the last sesquidecade. *The Biological Bulletin*, 164: 355–395.
- Withner, C. L. (1996). *The Cattleyas and their relatives*, IV. The Bahamian and Caribbean Species. Portland: Timber Press.
- Withner, C. L. (1998). *The Cattleyas and their relatives*, V: *Brassavola*, *Encyclia*, and *Other Genera of Mexico and Central America*. Portland: Timber Press.
- Withner, C. L. (2000). *The Cattleyas and their relatives*, vol. VI: The South American *Encyclia* species. Portland: Timber Press.

- Wollenberg KC, Wang IJ, Glor RE, Losos JB. (2013). Determinism in the diversification of Hispaniolan trunk-ground anoles (*Anolis cybotes* species complex). *Evolution*, 67, 3175-3190.
- Yang Z, Rannala, B. (1997). Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov Chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution*, 14(7), 717-724.
- Yang, Z., Rannala, B. (2012). Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics*, 13(5).
- Yang, Z. (2014). *Molecular Evolution: A Statistical Approach*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Yu, Y., Blair, C., & He, X. (2020). RASP 4: ancestral state reconstruction tool for multiple genes and characters. *Molecular Biology and Evolution*, 37(5), 604-606.
- Zelenko, H. and P. Bermúdez. 2009. Orchids: Species of Peru. Quito: ZAI Publications.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., Belgrano, M. J., Marticorena, C., & Marchesi, E. (2008). Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 107, 1-3348.

Anexos.

Anexo 1. Nombre de la especie, autor de la especie, datos de colecta y números de accesión de las secuencias descargadas de Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y generadas en este estudio. Los números de acceso de Genbank están en el orden ITS, ETS, *matK-trnK*, *rbcl*, *rpl32-trnL*, *trnL-F*, *ycf1*, *trnD-T* y – significa que falta información.

APOSTASIOIDEAE: *Apostacia nuda* R. Br. ex Wall, AY557230, –, AY557214, –, –, KC172528, –, –, *Neuwiedia veratrifolia* Blume, AY557227, –, AY557211, AF074200, –, KC172538, –, –, **CYPRIPEDIOIDEAE:** *Mexipedium xerophyticum* (Soto Arenas, Salazar & Hágsater) V.A. Albert & M.W. Chase, FR720330, –, JN181455, AF074193, –, FR851215, –, –, *Paphiopedilum delenatii* Guillaumin, JQ660881, –, AY368379, AF074208, –, –, –, *Selenipedium chica* Rchb. f., –, –, AY368381, AF074227, –, –, –, **VANILLOIDEAE:** *Cleistes rosea* Lindl., –, –, AJ310006, AF074128, –, AJ409385, –, –, *Clematepistephium smilacifolium* (Rchb. f.) N. Hallé, FJ425838, –, –, AF074131, –, –, –, *Duckeella adolphii* Porto & Brade, EU498159, –, FR832756, EU498134, –, EU498219, –, –, *Epistephium subrepens* Hoehne, FJ425837, –, –, AF074163, –, –, –, *Eriaxis rigida* Rchb. f., FJ425833, –, –, AF074165, –, –, –, *Isotria verticillata*, (Muhl. ex Willd.) Raf., EU498160, –, –, EU498135, –, EU498226, –, –, *Pogonia ophioglossoides* (L.) Ker Gawl., EU498161, –, AJ310055, AF074221, –, EU498225, –, –, *Pseudovanilla ponapensis* (Kaneh. & K. Yamam.) Garay, –, –, –, AY381131, –, –, –, *Vanilla planifolia* Andrews, AF391786, –, AF263687, AF074242, –, AY557223, –, –, **ORCHIDOIDEAE:** *Acianthus exsertus* R. Br., –, –, AJ309993, –, AF074101, AJ409373, –, –, *Altensteinia fimbriata* Kunth, AM419765, –, AM900801, FJ571315, –, FJ571265, –, –, *Amerorchis rotundifolia* (Banks ex Pursh) Hultén, JN998910, –, JN966073, AY149368, –, GQ244552, –, –, *Aporostylis bifolia* (Hook. f.) Rupp & Hatch, AF347980, –, –, AY381109, –, –, –, *Baskervilla Colombiana* Garay, –, AM900826, AM778157, –, FJ571266, –, –, *Caladenia flava* R. Br., GQ866490, –, GQ866546, –, –, GQ866809, –, –, *Chiloglottis trapeziformis* Fitzg., AY042153, –, AJ310003, AF074124, –, AY042121, –, –, *Chloraea virescens* (Willd.) Lindl., JQ045501, –, GQ917025, –, –, –, –, *Codonorchis lessonii* (Brongn.) Lindl., AF348005, –, DQ414993, AY381113, –, –, –, *Coilochilus neocaledonica*, AF348006, –, AJ310009, AY381114, AJ409388, –, –, –, *Corybas diemenicus* (Lindl.) Rupp, AF391769, –, AF263646, AF074135, –, AJ409389, –, –, *Corycium carnosum* (Lindl.) Rolfe, EU301471, –, EU301524, AY381115, –, EU301577, –, –, *Cranichis ciliilabia* C. Schweinf., AF391781, –, AJ543934, AJ542419, –, –, –, *Cryptostylis subulata* (Labill.) Rchb. f., AF348015, –, AJ310015, AF074140, –, AJ409395, –, –, *Cyanicula gemmata* (Lindl.) Hopper & A.P. Br., –, –, GQ866553, AY381116, –, –, –, *Cyclopogon peruvianus* (C. Presl) Schltr., HE575513, –, HE575496, FJ571323, –, HE575523, –, –, *Dactylorhiza fuchsia* (Druce) Soó, DQ022864, –, JN895597, JQ933294, –, AY284953, –, –, *Disa glandulosa* Burch. ex Lindl., DQ414873, –, AF263654, AF274006, –, DQ415158, –, –, *Disperis lindleyana* Rchb. f., AJ000129, –, AY370652, AY370651, –, EU301601, –, –, *Diuris sulphurea* R. Br., DQ904018, –, AF263655, AF074152, –, AY851053, –, –, *Eriochilus cucullatus* Rchb. f., AF348030, –, AJ310028, AF074166, –, AJ409410, –, –, *Glossodia major* R. Br., GQ866508, –, GQ866508, AF074173, –, GQ866825, –, –, *Gomphichis caucana* Schltr., AM419770, –, AM900805, AM778136, –, AM412736, –, –, *Gonatostylis vieillardii* (Rchb. f.) Schltr., FJ473325, –, GQ917045, FJ571328, –, FJ571278, –, –, *Goodyera pubescens* (Willd.) R. Br., FJ473326, –, AF263663, AF074174, –, FJ571279, –, –, *Habenaria repens* Nutt.,

HM777628, –, AJ310036, AF074177, –, AJ409418, –, –, *Kreodanthus simplex* (C. Schweinf.) Garay, FJ473328, –, –, FJ571331, –, FJ571281, –, –, *Leporella fimbriata* (Lindl.) A.S. George, AF348038, –, AJ310038, AY381124, –, AJ409420, –, –, *Megastylis gigas* (Rchb. f.) Schltr., AF348041, –, AY381126, –, –, AJ409425, –, –, *Megastylis rarus* (Schltr.) Schltr., –, –, AJ310044, AY381126, –, AJ409427, –, –, *Microtis parviflora* R. Br. DQ104553, –, AJ310045, AF074194, –, AJ409428, –, –, *Myrosmodes cochlearis*, FJ473330, –, –, FJ571333, –, FJ571283, –, –, *Ophrys apifera* Huds., AM711790, –, AJ543953, AF074202, –, AJ409432, –, –, *Orchis quadripunctata* Cirillo ex Ten., –, –, AY368385, AF074203, –, –, –, *Orthoceras strictum* R. Br., AF348048, –, AJ310050, AF074204, –, AJ409433, –, –, *Pachyplectron arifolium* Schltr. FJ473334, –, AJ310051, AF074205, –, AJ409434, –, –, *Pelexia maculate* Rolfe, FJ473335, –, –, FJ571337, –, FJ571287, –, –, *Platythelys quercetica* (Lindl.) Garay, FJ473336, –, AY368386, AF074216, –, FJ571288, –, –, *Ponthieva racemosa* (Walter) C. Mohr, –, –, AJ310056, AF074223, –, AJ409439, –, –, *Porphyrostachys pilifera* (Kunth) Rchb. f., FJ473339, –, AJ543942, FJ571341, –, FJ571291, –, –, *Prescottia stachyodes* (Sw.) Lindl., AM419773, –, AM900808, FJ571342, –, FJ571292, –, –, *Pristiglottis montana* (Schltr.) Cretz. & J.J. Sm., JQ045488, –, AJ310061, FJ571345, –, FJ571295, –, –, *Pterichis triloba* (Lindl.) Schltr., AM419795, –, AM900830, FJ571347, –, FJ571297, –, –, *Pterostylis longifolia* R. Br. AY134639, –, AJ310062, –, –, AJ409445, –, –, *Rimacola elliptica*, AF348060, –, AJ310066, AY381133, –, AJ409449, –, –, *Sarcoglottis acaulis* (Sm.) Schltr., FJ473349, –, AJ310068, AY368347, –, FJ571300, –, –, *Satyrium nepalense* D. Don, JN114715, –, EF612575, AJ542397, –, AJ409450, –, –, *Sauroglossum aurantiacum* FJ473352, –, –, FJ571353, –, FJ571303, –, –, *Spiranthes cernua* (L.) Rich., EU384841, –, AF263682, AF074229, –, EU384784, –, –, *Stenoptera acuta* Lindl., FJ473355, –, –, FJ571360, –, FJ571310, –, –, *Stenorrhynchos speciosum* (Jacq.) Rich., FN996947, –, AJ543932, AJ542420, –, FN996959, –, –, *Thelymitra ixioides* Sw., AY029040, –, AJ310077, –, –, AJ409455, –, –, **EPIDENDROIDEAE:** *Acampe papillosa* (Lindl.) Lindl., DQ091708, –, DQ091315, JQ933201, –, DQ091439, –, –, *Acanthephippium mantinianum* Lucien Linden & Cogn., AF521081, –, AF263618, AF074100, –, AF519966, –, –, *Acineta superba* (Kunth) Rchb. f., AF239379, –, AF239475, –, –, AF239571, –, –, *Agrostophyllum majus* Hook. f. AF521080, –, AY368391, AF518054, –, AF519964, –, –, *Amblostoma armeniacum* (Lindl.) Brieger AF260165, –, AF263748, AF518058, –, AF266993, –, –, *Aplectrum hyemale* (Muhl. ex Willd.) Nutt., AY008468, –, EF525693, EU391356, –, EU266434, –, –, *Appendicula cornuta* Blume, AF521073, –, AY121739, AF518050, –, AF519956, –, –, *Arethusa bulbosa* L. AF273338, –, AF263624, AF264154, –, AF519912, –, –, *Arpophyllum giganteum* Hartw. ex Lindl., AF266742, –, AF265485, AF074110, –, AF265527, –, –, *Arundina graminifolia* (D. Don) Hochr., JN114439, –, AF302692, AF074111, –, AF519931, –, –, *Bletia purpurea* (Lam.) DC., AF273337, –, AF302693, AF518022, –, AY008451, –, –, *Bletilla striata* (Thunb.) Rchb. f., AF461466, –, KC704596, AF074114, –, AF519939, –, –, *Bulbophyllum macranthum* Lindl. EF195933, –, JF305768, D58405, –, JF428047, –, –, *Calanthe discolor* Lindl., –, –, HM640665, AF264159, –, –, –, *Calopogon tuberosus* (L.) Britton, Sterns & Poggenb., AF273395, –, AF263635, AF074119, –, –, –, *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, AF521076, –, EF525689, AF074120, –, AF519960, –, –, *Catasetum expansum* Rchb. f., –, –, AF263637, AF074121, –, –, –, *Cattleya dowiana* Bateman, AY008593, –, AF263638, AF074122, –, AF267045, –, –, *Cephalanthera humilis*, –, JN706692, JN706688, –, JN706694, –, –, *Chysis bractescens* Lindl., EF079363, –, EF079351, AF074126, –, AF266971, –, –, *Coelia triptera* (Sm.) G. Don ex Steud., EF079362, –, AF263643, AF074132, –, –, –, *Coelogyne cristata* Lindl., JN114444, –, AF302707, AF074133, –, AF519937, –, –, *Collabium simplex* Rchb. f., EF670387, –, AY557200, –, –, EF670434, –, –, *Corallorhiza odontorhiza* (Willd.) Nutt., EU391360, –, EF525701, EU391360, –, –, –, *Coryanthes macrantha*,

AF239359, –, AF239455, –, –, AF239551, –, –, *Corymborkis* sp., –, –, AF263647, AF074136, –, –, –, *Cottonia peduncularis* (Lindl.) Rchb. f. ex Schiller, JN114477, –, JN004395, JN005409, –, –, –, *Cremastra appendiculata* (D. Don) Makino, EU266414, –, EF525691, EU391354, –, EU266439, –, *Cryptarrhena lunata* R. Br., AF239324, –, AF239420, –, –, AF239516, –, –, *Cryptocentrum peruvianum* (Cogn.) C. Schweinf., DQ210321, –, DQ210786, AF074139, –, –, –, *Cymbidium ensifolium* (L.) Sw., AF284716, –, AF263648, AF074141, –, –, –, *Cyrtopodium andersonii* (Lamb. ex Andrews) R. Br., AF470490, –, AF470460, AF074143, –, –, –, *Dendrochilum glumaceum* André, AF461465, –, AF302696, AF264164, –, AF519933, –, –, *Dendrobium catenatum* Lindl., KF143438, –, KF143649, KF177581, –, KF143546, –, –, *Dendrobium crystallinum* Rchb. f., HQ114243, –, KF143657, KF177590, –, EF397917, –, –, *Dendrobium nobile* Lindl., EF618732, –, KF143702, AB519785, –, KF143600, –, –, *Dichaea panamensis* Lindl., EU123584, –, EU123650, –, –, EU123709, –, –, *Dilomilis montana* (Sw.) Summerh., AF262915, –, AF263765, AF074150, –, AF266967, –, –, *Dressleria dilecta* (Rchb. f.) Dodson, AF239411, –, EF079265, –, –, –, –, *Earina autumnalis* Hook. f., AF260149, –, AF263656, AF074155, –, KF591259, –, –, *Earina valida* Rchb. f., AF521077, –, AY121741, AF518051, –, AY008448, –, –, *Elleanthus purpureus* (Rchb. f.) Rchb. f., HM854581, –, HQ328988, –, –, –, –, *Encyclia cordigera* (Kunth) Dressler, AY008528, –, AY396114, –, –, AY422417, –, –, *Epigeneium amplum* (Lindl.) Summerh., KF143529, –, KF143738, KF177669, –, KF143635, –, –, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, AY154383, –, AF263659, Z73707, –, AB428735, –, –, *Eria ferruginea* Lindl., AF521071, –, AF263660, AF074164, –, AF519954, –, –, *Eriopsis biloba* Lindl., DQ461788, –, DQ461806, AF074167, –, –, –, *Eulophia petersii* (Rchb. f.) Rchb. f., –, –, AF263661, AF264167, –, –, –, *Galeandra devoniana* R.H. Schomb. ex Lindl., EU877142.1, –, AY368408, AF074171, –, –, –, *Glomera pulchra* (Schltr.) J.J. Sm., AF521079, –, –, AF518053, –, –, AF519963, –, –, *Govenia liliacea* (Lex.) Lindl., AF521056, –, AY121723.1, –, –, AF519916, –, –, *Grammatophyllum speciosum* Blume, AF470488, –, AF239510, AF074176, –, AF239606, –, –, *Houlletia sanderi* Rolfe, AF239371, –, AF239467, AF074178, –, AF239563, –, –, *Huntleya wallisii* (Rchb. f.) Rolfe, AY870075, –, EU123674, –, –, AY869887, –, –, *Isochilus amparoanus* Schltr. AF260143, –, AF263762, AY368361, –, AF266962, –, –, *Kegeliella kupperi* Mansf., AF239364, –, AF263666, AF074181, –, AF239556, –, –, *Liparis kumokiri* F. Maek., AY907087, –, KC704650, KC704911, –, AB289499, –, –, *Lycaste cruenta* (Lindl.) Lindl., AF239342, –, AF239438, AF074185, –, AF239534, –, –, *Malaxis spicata* Sw. AY907124, –, AY368415, AF074188, –, AF519948, –, –, *Masdevallia floribunda* Kraenzl., AY008475, –, AY368416, AF074189, –, AF266966, –, –, *Maxillaria porrecta* Lindl., DQ210568.1, –, DQ211043, –, –, –, –, *Meiracyllium trinasutum* Rchb. f., AY429390, –, AF263670, AF074192, –, AY422393, –, –, *Neomoorea wallisii* (Rchb. f.) Schltr., AF239341, –, DQ210743, –, –, AF239533, –, –, *Neottianthe cucullata* (L.) Schltr., JN696456, –, –, JQ933420, –, –, –, *Nephelaphyllum pulchrum* (L.) Schltr., AF521070, –, –, AF518049, –, AF519952, –, –, *Nervilia shirensis* (Rolfe) Schltr., AF521066, –, AY368420, –, –, AF519945, –, –, *Oberonia recurve* Lindl., JN114647, –, JN004544, JN005604, –, –, –, *Oncidium excavatum* Lindl., FJ565604, –, AY368423, AF074201, –, FJ562405, –, –, *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl., JN252495, –, EF525694, EU391355, –, EU266436, –, –, *Ornithocephalus dressleri* (Toscano) Toscano & Dressler, FJ565594, –, FJ565083, FJ534233, –, FJ562400, –, –, *Palmorchis trilobulata* L.O. Williams, –, –, AJ310052, AF074206, –, AJ409435, –, –, *Phaius minor* Blume, AF521051, –, AF263676, AF074210, –, AF519907, –, –, *Phreatia tahitensis* Lindl., AF521065, –, AY368425, –, –, AF519944, –, –, *Pleurothallis ruscifolia* (Jacq.) R. Br., JF934813, –, AF265463, AF518042, –, AF265500, –, –, *Podochilus cultratus* Lindl., AF521072, –, AY121738, AF074218, –, AF519955, –, –, *Polyradicion lindenii* (Lindl.) Garay, AF506318, –, AF506362, –, –, AF506338, –, –, *Polystachya pubescens* Rchb. f., HM018554, –, AY368426,

AF074222, –, –, –, –, *Restrepia muscifera* (Lindl.) Rchb. f. ex Lindl., AF262908, –, AY370654, AY370653, –, –, –, –, *Sobralia macrantha* Lindl., HM854651, –, AF263681, AF074228, –, –, –, –, *Spathoglottis plicata* Blume, –, –, AY368429, AF264175, –, –, –, –, *Stanhopea tigrina* Bateman ex Lindl. FJ565224, –, AY368430, AF074230, –, AF239544, –, –, *Thunia alba* (Lindl.) Rchb. f., JN114725, –, AF263684, AF074233, –, AF503729, –, –, *Tipularia discolor* (Pursh) Nutt., –, –, AF263685, AF074234, –, –, –, –, *Trichotosia ferox* Blume, –, –, AY368432, AF074235, –, –, –, *Triphora trianthophora*, –, –, AY368433, AF074236, –, –, –, –, *Tropidia effuse* Rchb. f., –, –, AJ310078, –, –, AJ409456, –, –, *Vandopsis gigantea* (Lindl.) Pfitzer, EF670376, –, EF655805, JQ933519, –, EF670417, –, –, *Vanda pumila* Hook. f., KC244657, –, EU558941, JQ180387, –, KC244665, –, –, *Xerorchis amazónica* Schltr., –, –, AF263688, AF074244, –, –, –, –, *Xylobium leontoglossum* (Rchb. f.) Rolfe, DQ210254, –, DQ209939, –, –, AF239532, –, –, *Zygopetalum maculatum* (Kunth) Garay, AY870097, –, AF263689, AF074246, –, AY869901, –, –,

LAELIINAE: *Arpophyllum giganteum* Hartw. ex Lindl. AF266742, –, AF263768, AF074110, –, AF266975, –, –, *Arpophyllum spicatum* Lex., AY008487, –, –, –, –, –, –, *Acrorchis roseola* Dressler, AY008521, –, AY396086, –, –, AY422389, –, –, *Alamania punicea* Lex. KT825404, –, AF263783, –, KT825154, AY422452, –, –, *Amoana kienastii* (Rchb. f.) Leopardi & Carnevali, AY429406, –, AY396122, –, –, AY422425, –, –, *Artorima erubescens* (Lindl.) Dressler & G.E. Pollard, EF079374, –, EF065587, –, KT825155, –, –, –, *Barkeria melanocaulon* A. Rich. & Galeotti, FJ238542, –, FJ238556, –, FJ238573, –, –, *Barkeria obovata* (C. Presl) Christenson, FJ238543, –, FJ238557, –, FJ238574, –, –, *Barkeria palmeri* (Rolfe) Schltr., FJ238544, –, FJ238558, –, FJ238575, –, –, –, *Barkeria shoemaker* Halb., FJ238545, –, FJ238560, –, FJ238577, –, –, *Barkeria spectabilis* Bateman ex Lindl., FJ238546, –, FJ238561, –, FJ238579, FJ238596, –, –, *Barkeria uniflora* (Lex.) Dressler & Halb., FJ238547, –, –, FJ238580, FJ238597, –, –, *Barkeria vanneriana* Rchb. f., FJ238548, –, FJ238562, –, FJ238581, FJ238598, –, –, *Brassavola acaulis* Lindl. & Paxton, AY008590, –, –, –, –, –, –, –, *Bletia purpurea* (Lam.) DC., Carnevali s.n. (CICY), KM385612, KM385676, KM385853, –, *Brassavola cucullate* (L.) R. Br., AY008589, –, AF263819, –, JN600743, JN600673, –, –, *Brassavola grandiflora* Lindl., AY008591, –, –, –, –, –, –, –, *Brassavola martiana* Lindl., AF260220, –, AF263821, –, –, AF267060, –, –, *Brassavola nodosa* (L.) Lindl. AF260219, –, AF263820, –, –, AF267059, –, –, *Brassavola subulifolia* Lindl. AY008592, –, –, –, –, –, –, –, *Brassavola tuberculata* Hook., AF260217, –, –, –, JN600744, AF267057, –, –, *Broughtonia domingensis* Rolfe, AY008570, –, AF263791, –, –, AY422448, –, –, *Broughtonia lindenii* (Lindl.) Dressler, AY008570, –, AY396096, –, –, AY422399, –, –, *Broughtonia negrilensis* Fowlie, AY008569, –, AY396093, –, –, –, AY422396, –, –, *Broughtonia sanguinea* (Sw.) R. Br., AF260186, –, AF263790, –, KR908830, AF267015, –, –, *Cattleya acklandiae* Planch., AF260207, –, AF263810, –, –, AF267040, –, –, *Cattleya alaorii* (Brieger & Bicalho) Van den Berg, AF260195, –, AF263799, –, –, AF267026, –, –, *Cattleya brevipedunculata* (Cogn.) Van den Berg, AY008648, –, AF263805, –, KF640896, AF267034, –, –, *Cattleya cernua* Beer, AF260200, –, AY396103, –, KF640877, AF263803, –, –, *Cattleya pumila* Hook. AF260196, –, AF263800, –, –, AF267027, –, –, *Cattleya dowiana* Bateman, AF260210, –, AY396100, –, –, AF267045, –, –, *Cattleya esalqueana* (Blumensch. ex Pabst) Van den Berg, AF260198, –, AF263751, –, –, AF267029, –, –, *Cattleya fidelensis* (Pabst) Van den Berg, AF260194, –, AF263798, –, –, AF267025, –, –, *Cattleya forbesii* Lindl., AY429394, –, AY396102, –, KR908831, AY422405, –, –, *Cattleya harpophylla* (Rchb. f.) Van den Berg, AF260199, –, AF263802, –, –, AF267030, –, –, *Cattleya intermedia* Graham, AF260204, –, AF263807, –, –, AF267036, –, –, *Cattleya labiata* Lindl., AF260214, –, –, –, –, AF267051, –, –, *Cattleya lawrenceana* Rchb. f., AF260208, –, AF263811, –, –, AF267041, –, –, *Cattleya lueddemanniana* Rchb. f., AF266744,

–, AF263816, –, JN600767, AF267053, –, –, *Cattleya mooreana* Withner, Allison & Guénard, AF260216, –, AF263760, –, –, AF267055, –, –, *Cattleya purpurata* Beer, AY008641, –, AF263797, –, JN600781, AF267024, –, –, *Cattleya violacea* (Lindl.) Beer, AF260206, –, AF263809, –, JN600777, AF267039, –, –, *Cattleya walkeriana* Gardner, AF260205, –, AF263808, –, JN600778, AF267037, –, –, *Cattleya wallisii* L. Linden & Rchb. f., –, –, –, –, JN600705, –, –, *Caularthron bicornutum* (Hook.) Raf., AY008518, –, MF669950, –, –, –, –, *Caularthron bilamellatum* (Rchb. f.) R.E. Schult., AF260173, –, AF263780, –, –, AF267001, –, –, *Constantia cipoensis* Porto & Brade, AF260193, –, EF079322, –, –, AF267023, –, –, *Constantia microscopica* F.E.L. Miranda, AY008499, –, –, –, –, –, *Dimerandra emarginata* (G. Mey.) Hoehne, AF260179, –, AY425795, –, –, AY422446, –, –, *Dinema polybulbon* (Sw.) Lindl. KT825406, –, –, –, KT825156, KT825327, –, –, *Domingoa angustifolia* AY008563, *Domingoa kienastii* (Rchb. f.) Dressler, AY008564, –, AY396095, –, –, AY422398, –, –, *Domingoa nodosa* (Cogn.) Schltr., AY008565, –, AY425794, –, –, AY422445, –, –, *Domingoa purpurea* (Lindl.) Van den Berg & Soto Arenas, AF266743, –, AF263771, –, KR908856, AF266980, –, –, *Epidendrum cinnabarinum* Salzm. ex Lindl. MH218760, –, –, –, –, –, *Epidendrum flexuosum* G. Mey., MH218761, –, –, –, MH218798, –, –, –, *Epidendrum orchidiflorum* Salzm. ex Lindl. –, –, –, –, –, *Epidendrum puniceoluteum* F. Pinheiro & F. Barros, MH218752, –, –, –, –, –, *Epidendrum purpureum* Barb. Rodr. MH218757, –, –, –, –, –, *Epidendrum robustum* Cogn. MH218744, –, –, –, –, –, *Epidendrum secundum* Jacq., MH218751, –, –, –, –, –, *Epidendrum xanthinum* Lindl., MH218748, –, –, –, JQ645987, –, –, –, *Euchile citrina* (Lex.) Withner, AY008501, –, AY396106, –, –, AY422409, –, –, *Euchile mariae* (Ames) Withner, AY429397, –, AY396108, –, –, AY422411, –, –, *Guarianthe aurantiaca* (Bateman) Dressler & W.E. Higgins, AF260209, –, AF263812, –, KR149444, KR231621, –, –, *Guarianthe bowringiana* (O'Brien) Dressler & W.E. Higgins, KR149439, –, AF263814, –, KR149442, KR231620, –, –, *Guarianthe patinii* (Cogn.) Dressler & W.E. Higgins, AY008586, –, EU214144, –, KR149443, –, –, *Guarianthe skinneri* (Bateman) Dressler & W.E. Higgins, AY008587, –, AF263813, –, KR149445, AF267047, –, –, *Hagsatera brachycolumna* (L.O. Williams) R. González, AY008515, –, AY396088, –, –, –, *Homalopetalum pachyphyllum* (L.O. Williams) Dressler, AF260155, –, AF263770, –, –, AF266979, –, –, *Homalopetalum pumilio* (Rchb. f.) Schltr. AY429389, –, AY396089, –, –, AY422392, *Isabelia pulchella* (Kraenzl.) Van den Berg & M.W. Chase, AY008497, –, MH748942, –, –, AF266990, –, –, *Isabelia violacea* (Lindl.) Van den Berg & M.W. Chase, AF260168, –, AF263777, AF266997, –, –, *Isabelia virginalis* Barb. Rodr. AY008498, –, EF079320, –, KT825232, AF266987, –, –, *Jacquiiniella globosa* Barb. Rodr., AY008520, –, EF065588, –, –, –, –, *Jacquiiniella equitantifolia* (Ames) Dressler, AF260158, –, AF263773, –, –, AF266982, –, –, *Jacquiiniella teretifolia* (Sw.) Britton & P. Wilson, AY008519, –, AY396087, –, KT825233, AY422390, –, –, *Laelia albida* Bateman ex Lindl., KR816305, –, –, –, KR908836, –, –, *Laelia anceps* Lindl., AY008576, –, AF263794, –, KR908840, AF267021, –, –, *Laelia aurea* A.V. Navarro, KR816307, –, –, –, KR908841, –, –, *Laelia autumnalis* (Lex.) Lindl., AF260189, –, AY008459, –, KR908842.1, AF267019, –, –, *Laelia elata* (Schltr.) J.M.H. Shaw, KU232396, –, –, –, KR908862, –, –, –, *Laelia eyermaniana* Rchb. f., KR816311, –, –, –, KR908846, –, –, –, *Laelia furfuracea* Lindl., KR816312, –, AF263793, –, KR908847, AF267020, –, –, *Laelia lyonsii* (Lindl.) L.O. Williams, –, –, –, –, KR908864, –, –, –, *Laelia rubescens* Lindl., AY429391, –, AY396098, –, KR908852, –, –, –, *Laelia speciosa* (Kunth) Schltr., KR816317, –, AF263792, –, KR908854, AF267018, –, –, *Laelia splendida* (Schltr.) L.O. Williams, AY008573, –, –, –, KR908867, AY422408, –, –, *Laelia superbians* Lindl., AY008572, –, –, –, KR908868, –, –, –, *Laelia undulata* (Lindl.) L.O. Williams, AF260223, –, AF263749, –, AF263749, –, –, AF267064, –, –, *Leptotes bicolor* Lindl., EF079383, –, EF079319, –, –, AF267014, –, –, *Leptotes cassius*, KJ131024, –, –, –, –, –, *Leptotes pirithous*, KF918771, –, –,

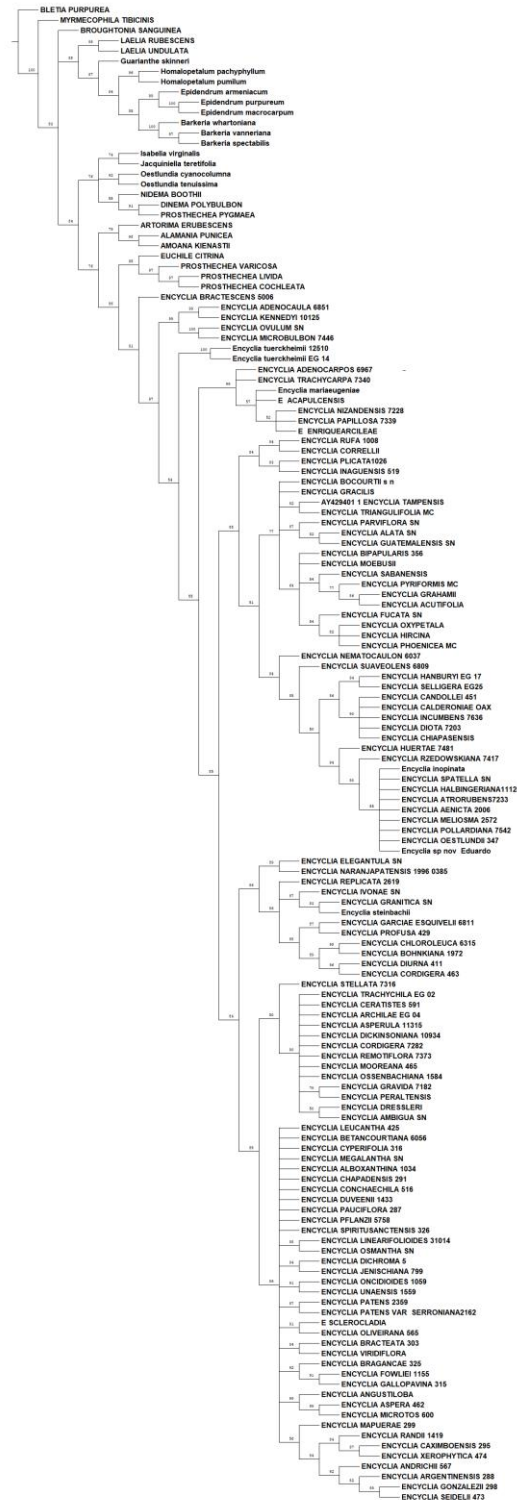
–, –, –, –, *Leptotes trigemmatus*, GQ129070, –, –, –, –, –, –, *Leptotes unicolor* Barb. Rodr., AY008560, –, –, –, –, –, –, *Loefgrenianthus blanche-amesii* (Loefgr.) Hoehne, AF260183, –, AF263787, –, AF267012, –, –, *Meiracyllium gemma* Rchb. f., AF260153, –, AF263767, –, AF266974, –, –, –, *Meiracyllium trinasutum* Rchb. f., AY429390, –, AY396090, –, –, AY422393, –, –, *Microepidendrum subulatifolium* (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, AY429417, –, AY396138, –, –, AY422441, –, –, *Myrmecophila brysiana* (Lem.) G.C. Kenn. EF065700, –, –, –, –, –, –, –, *Myrmecophila christinae* Carnevali & Gómez-Juárez, EF065701, –, –, –, –, –, –, –, *Myrmecophila galeottiana* (A. Rich.) Rolfe, AY008580, –, –, –, –, –, –, –, *Myrmecophila grandiflora* (Lindl.) Carnevali, J.L. Tapia & I. Ramírez, EF065702, –, –, –, –, –, –, –, *Myrmecophila tibicinis* (Bateman) Rolfe, EF065703, –, AY396099, –, –, AY422402, –, –, *Myrmecophila wendlandii* (Rchb. f.) G.C. Kenn., –, –, –, –, –, –, –, *Nidema boothii* (Lindl.) Schltr., –, –, –, KM385669, –, –, –, *Oestlundia cyanocolumna* (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) W.E. Higgins, AY429418, –, AY396139, –, –, AY422442, –, –, *Oestlundia distantiflora* (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, AY429387, –, AY425803, –, –, AY422454, –, –, *Oestlundia luteorosea* (A. Rich. & Galeotti) W.E. Higgins, AY429414, –, AY396135, –, –, AY422438, –, –, *Oestlundia tenuissima* (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) W.E. Higgins, AY429419, –, AY396140, –, –, AY422443, –, –, *Orleanesia amazonica* Barb. Rodr. AF260176, –, AF263755, –, –, AF267004, –, –, *Orleanesia cuneipetala* Pabst, MF669945, –, MF669953, –, –, –, –, –, *Orleanesia mineirosensis* Garay, MF669947, –, MF669957, –, –, –, –, –, *Orleanesia pleurostachys* (Linden & Rchb. f.) Garay & Dunst., AY008525, –, AY425800, –, –, AY422451, –, –, *Pleurothallis ruscifolia* (Jacq.) R. Br., AF262836, –, AF265463, –, –, AF265500, –, –, *Prosthechea aemula* (Lindl.) W.E. Higgins, AY008544, –, AY396125, –, –, AY422428, –, –, *Prosthechea abbreviata* (Schltr.) W.E. Higgins, AF260181, –, EU214434, –, –, AY422455, –, –, *Prosthechea allemanii* (Barb. Rodr.) W.E. Higgins, AY008535, –, –, –, –, –, –, –, *Prosthechea calamaria* (Lindl.) W.E. Higgins, AY008539, –, –, –, KT825234, KT825399, –, –, *Prosthechea chimborazoensis* (Schltr.) W.E. Higgins, AY429407, –, AY396123, –, –, AY422426, –, –, *Prosthechea cochleata* (L.) W.E. Higgins, AY008545, –, AY396126, –, –, AY422429, –, –, *Prosthechea cretacea* (Dressler & G.E. Pollard) W.E. Higgins, AY429413, –, AY396134, –, –, AY422437, –, –, *Prosthechea fausta* (Rchb. f. ex Cogn.) W.E. Higgins, AY008536, –, –, –, –, –, –, –, *Prosthechea fragrans* (Sw.) W.E. Higgins, AY429408, –, EU214190, –, –, AY422427, –, –, *Prosthechea glauca* Knowles & Westc., AY429410, –, AY396130, –, –, AY422433, –, –, *Prosthechea ionocentra* (Rchb. f.) W.E. Higgins, AY429411, –, AY396131, –, –, AY422434, –, –, *Prosthechea lambda* (Linden ex Rchb. f.) W.E. Higgins, AY008542, –, –, –, –, –, –, –, *Prosthechea linkiana* (Klotzsch) W.E. Higgins, AY008537, –, –, –, –, –, –, –, *Prosthechea livida* (Lindl.) W.E. Higgins, KM385613, –, –, –, KM385773, KM385965, –, –, *Prosthechea moojenii* (Pabst) W.E. Higgins, AY008541, –, –, –, –, –, –, –, *Prosthechea ochracea* (Lindl.) W.E. Higgins, AY429412, –, AY396133, –, AY396133, –, –, AY422436, –, –, *Prosthechea prismatocarpa* (Rchb. f.) W.E. Higgins, AY008548, –, AY396132, –, –, AY422435, –, –, *Prosthechea pseudopygmaea* (Finet) W.E. Higgins, AY429409, –, AY396128, –, –, AY422431, –, –, *Prosthechea suzanensis* (Hoehne) W.E. Higgins, AY008538, –, –, –, –, –, –, –, *Prosthechea pygmaea* (Hook.) W.E. Higgins, –, –, AY396127, –, –, AY422430, –, –, *Prosthechea varicosa* (Bateman) W.E. Higgins, KM385614, –, –, –, KM385772, KM385963, –, –, *Prosthechea venezuelana* (Schltr.) W.E. Higgins, AY008540, –, –, –, –, –, –, –, *Prosthechea vitellina* (Lindl.) W.E. Higgins, AY008547, –, AY396129, –, –, AY422432, –, –, *Pseudolaelia canaanensis*, (Ruschi) F. Barros, AY008496, –, –, –, AF266996, –, –, *Pseudolaelia cipoensis* Pabst, AY008492, –, –, –, –, –, –, –, *Pseudolaelia dutraei*, AY008494, –, –, –, –, –, –, –, *Pseudolaelia geraensis* Pabst, AY008495, –, –, –, –, –, –, –, *Pseudolaelia vellozicola* (Hoehne) Porto & Brade, AF260166, –, AF263776, –, –, AF266994, –, –, *Psychilis krugii* (Bello) Saulea, AF260157, –, AF263772, –, –,

AF266981, –, –, *Psychilis macconnelliae* Saulea, AY008568, –, AY396091, –, –, AY422394, –, –, *Restrepia aristulifera* Garay & Dunst., AF262907, –, AF265481, –, –, AF265522, –, –, *Rhyncholelia digbyana* (Lindl.) Schltr., AF263822, –, AY008583, –, JN600745, AF267062, –, –, *Rhyncholelia glauca* (Lindl.) Schltr., AY429393, –, AY396101, –, JN600746, AY422404, –, –, *Scaphyglottis amparoana* (Schltr.) Dressler, AY174754, –, EU490706, –, –, –, –, *Scaphyglottis chlorantha* B.R. Adams, AY174745, –, EU214523, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis confusa* (Schltr.) Ames & Correll, AY174755, –, EU214449, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis coriacea* (L.O. Williams) Dressler, AY174759.1, –, EU214530, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis cruriger* (Lindl.) Ames & Correll, AF260180, –, AY396085, –, –, AF267009, –, –, *Scaphyglottis cuniculata* (Schltr.) Dressler, AY174752, –, AY396084, –, –, AY422387, –, –, *Scaphyglottis densa* (Schltr.) B.R. Adams, AY174751, –, EU214454, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis fusiformis* (Griseb.) R.E. Schult., KJ472419, –, KJ472368, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis gentry* Dodson & Monsalve, AY174748, –, EU214526, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis imbricata* (Lindl.) Dressler, AY429388, –, AY396083, –, –, AY422386, –, –, *Scaphyglottis jimenezii* Schltr., AY174750, –, EU214459, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis livida* (Lindl.) Schltr., AY174746, –, –, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis modesta* (Rchb. f.) Schltr., KJ472421, –, KJ472353, –, –, –, –, –, *Scaphyglottis sigmoidea* (Ames & C. Schweinf.) B.R. Adams, AY174747, –, EU214474, –, –, –, –, –, *Specklinia costaricensis* (Rolfe) Pridgeon & M.W. Chase, AF262863, –, AF265459, –, –, AF265506, –, –, *Stelis pilosa* Pridgeon & M.W. Chase, AF262831, –, AF265467, –, –, AF265517, –, –, *Tetramicra bulbosa* Mansf., JQ963170, –, –, –, JQ963179, –, –, *Tetramicra ekmanii* Mansf., JQ963171, –, –, –, –, JQ963180, –, –, *Tetramicra elegans* Urb., AY008566, –, AY396094, –, –, AY422397, –, –, *Tetramicra eulophiae* Rchb. f. ex Griseb., JQ963173, –, –, –, –, JQ963182, –, –, *Tetramicra parviflora* Lindl. ex Rchb. f., JQ963174, –, –, –, –, JQ963184, –, –,

ENCYCLIA: *Encyclia adenocarpus* (La Llave & Lex.) Schltr., KM385587, –, –, –, KM385686, KM385968, KM385884, KT825245. *Encyclia adenocaula* (Lex.) Schltr., KP057159, *, –, –, KM385726, KM385970, KM385875, KT825246. *Encyclia advena* (Rchb. f.) Porto & Brade, KM385606, –, –, –, KM385693, –, KM385907, –, *Encyclia aenicta* Dressler & G.E. Pollard, KP057160, *, –, –, KM385649, –, KM385947, KT825248. *Encyclia alata* (Bateman) Schltr., KM385571, *, –, –, KM385748, KM385973, KM385916, KT825249. *Encyclia alboxanthina* Fowlie, KT825412, *, –, –, KT825162, KT825333, –, KT825250. *Encyclia acapulcensis* Viccon, Cetzal & Carnevali, MT859155, –, –, –, MT883770, –, MT883765, –, *Encyclia acutifolia* Carabia, –, –, –, –, *, –, –, –, –, *Encyclia ambigua* (Lindl.) Schltr., KP057162, –, –, –, KM385713, KM385975, KM385896, –, *Encyclia andrichii* L.C. Menezes, KT825479, *, –, –, KT825231, KT825396, –, KT825315. *Encyclia archilae* W.E. Higgins, KP057163, *, –, –, KM385711, –, –, –, *Encyclia argentinensis* (R. Speg.) Hoehne, KT825485, –, –, –, KT825237, –, –, KT825320. *Encyclia aspera* (Lindl.) Schltr., KM385600, –, –, –, KM385681, –, KM385872, KT825252. *Encyclia asperula* Dressler & G.E. Pollard, KP057164, *, –, –, KM385710, –, KM385895, KT825253. *Encyclia atrorubens* (Rolfe) Schltr., KM385582, *, –, –, KM385648, KM385978, KM385945, –, *Encyclia betancourtiana* Carnevali & I. Ramírez, KM385602, –, –, –, KM385696, –, KM385901, –, *Encyclia bipapularis* (Rchb. f.) Acuña, KM385575, *, –, –, KM385741, KM385979, KM385911, –, *Encyclia bocourtii* Mújica & Pupulin, KM385574, *, –, –, KM385746, KM385980, –, –, *Encyclia bohnkiana* V.P. Castro & Campacci, KT825417, –, –, –, KT825168, KT825337, –, KT825255. *Encyclia bracteata* Schltr. ex Hoehne, KT825418, –, –, KT825169, KT825338, –, KT825256. *Encyclia bractescens* (Lindl.) Hoehne, KM385556, –, –, –, KM385631, KM385983, KM385865, KT825257. *Encyclia bragancae* Ruschi, –, –, –, –, KT825198, KT825366, –, KT825286. *Encyclia calderoniae* Soto Arenas, KM385588, *, –, –, KM402617, KM385985, KM385932, –, *Encyclia candollei* (Lindl.) Schltr., KP057166, *, –, –, KM385768, KM385987, KM385934, KT825259. *Encyclia caximboensis*

L.C. Menezes, KT825478, —, —, — KT825230, KT825395, —, KT825260. *Encyclia ceratistes* (Lindl.) Schltr., KP057167, *, —, —, KM385709, KM385990, KM385898, KT825261. *Encyclia chapadensis* L.C. Menezes, KT825424, —, —, —, KT825174, —, —, KT825262. *Encyclia chloroleuca* (Hook.) Neumann, KM385605, *, —, —, KM385659, —, KM385860, KT825263. *Encyclia chiapasensis* Withner & D.G. Hunt, —, —, —, —, KM385739, —, —, —. *Encyclia conchaechila* (Barb. Rodr.) Porto & Brade, KT825426, —, —, —, KT825176, KT825345, —, KT825264. *Encyclia cordigera* (Kunth) Dressler, Suramérica: KM385564, —, —, —, KM385701, KM385992, KM385891, —; Megaméxico: KM385607, *, AY396114, —, KM385728, —, KM385953, —. *Encyclia cyperifolia* (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez, KT825427, *, —, —, KT825177, KT825346, *, KT825265. *Encyclia dickinsoniana* (Withner) Hamer, M., KP057170, —, —, KM385655, KM385993, KM385892, —. *Encyclia dichroma* (Lindl.) Schltr., KT825487, —, —, —, KT825239, KT825402, —, KT825322. *Encyclia diota* (Lindl.) Schltr., KM385596, —, —, —, KM385652, KM385994, KM385930, KT825267. *Encyclia diurna* (Jacq.) Schltr., KM385611, *, —, —, KM385729, —, —, —, KT825268. *Encyclia dressleri* Beutelsp. & Mor.-Mol., —, *, —, —, *, —, *, —. *Encyclia duveenii* Pabst, KT825431, *, —, —, KT825181, KT825349, —, KT825269. *Encyclia elegantula* Dressler, KP057172, —, —, —, KM385733, —, —, —. *Encyclia enriquearcae* Carnevali & Cetzal, MT859154, *, —, —, MT883769, —, MT883764, —. *Encyclia fowlei* Duveen, KT825433, —, —, —, KT825183, KT825351, —, KT825271. *Encyclia fucata* (Lindl.) Schltr., KP057173, *, —, —, KM385745, KM385995, KM385912, —. *Encyclia garciae-esquivelii* Carnevali & I. Ramírez, KM385608, *, —, —, KM385744, —, KM385861, —. *Encyclia gallopavina* (Rchb. f.) Porto & Brade, KT825434, —, —, —, KT825184, KT825352, —, KT825272. *Encyclia gonzalezii* L.C. Menezes, KT825436, —, —, —, KT825186, KT825354, —, KT825274. *Encyclia gracilis* (Lindl.) Schltr., —, *, —, —, —, —, —. *Encyclia grahamii*, —, *, —, —, *, —, *, —. *Encyclia granitica* (Lindl.) Schltr., KM385601, *, —, —, KM385732, —, —, —. *Encyclia gravaida* (Lindl.) Schltr., KM385595, —, —, —, KM385715, KM385996, KM385899, —. *Encyclia guatemalensis* (Klotzsch) Dressler & G.E. Pollard, KM385572, *, —, —, KM402615, KM385997, —, KT825254. *Encyclia halbingeria* Hágsater & Soto Arenas, KP057174, —, —, —, KM385737, KM385998, KM385949, —. *Encyclia hanburyi* (Lindl.) Schltr., KP057176, *, —, —, KM385736, KM385999, KM385944, —. *Encyclia hircina* (A. Rich.) Acuña, MT859157, *, —, —, MT883772, —, MT883767, —, —. *Encyclia huertae* Soto Arenas & R. Jiménez, KM385566, *, —, —, KM385650, KM386001, KM385919, —. *Encyclia incumbens* (Lindl.) Mabb., KP057179, *, —, —, KM385763, KM386003, KM385931, —. *Encyclia inaguensis* Nash ex Britton & Millsp., KT825441, —, —, —, KT825191, KT825359, —, KT825279. *Encyclia inopinata* Leopardi, Carnevali & G.A. Romero, —, *, —, —, —, —, —. *Encyclia ivonae* Carnevali & G.A. Romero, KT825442, —, —, —, KT825193, KT825361, —, KT825281. *Encyclia jenischiana* (Rchb. f.) Porto & Brade, KT825435, —, —, —, KT825185, KT825353, —, KT825273. *Encyclia kennedyi* (Fowlie & Withner) Hágsater, KP057180, —, —, —, KM385727, KM386004, KM385882, —. *Encyclia leucantha* Schltr., KM385567, *, —, —, KM385634, —, KM385904, KT825283. *Encyclia linearifolioides* (Kraenzl.) Hoehne, KT825445, —, —, —, KT825196, KT825364, —, KT825284. *Encyclia mapuerae* (Huber) Brade ex Brade & Pabst, KT825474, —, —, —, KT825226, KT825391, —, KT825311. *Encyclia mariaeugeniae* Tamayo-Cen & Carnevali, MT859153, *, —, —, MT883768, —, MT883763, —. *Encyclia meliosma* (Rchb. f.) Schltr., KP057181, *, —, —, KM385735, KM386007, KM385923, —. *Encyclia microbulbon* (Hook.) Schltr., KP057183, *, —, —, KM385721, KM386009, KM385869, —. *Encyclia microtos* (Rchb. f.) Hoehne, KT825448, —, —, —, KT825199, KT825367, —, KT825287. *Encyclia moebusii* H.A. Dietr., —, *, —, —, *, —, —, —. *Encyclia mooreana* (Rolfe) Schltr., —, *, —, —, —, KM385716, —, —, —, KT825288. *Encyclia naranjapattensis* Dodson, KP057184, —, —, —, KM385666, KM386010, KM385952, KT825289. *Encyclia nematocaulon* (A. Rich.) Acuña, KM385570, *, —, —, KM385725, KM385984, KM385921, —. *Encyclia oestlundii* (Ames, F.T. Hubb. & C. Schweinf.) Hágsater & Stermitz, KM385583, *, —, —,

KM385749, KM386018, KM385938, -. *Encyclia oliveirana* Campacci, KT825453, -, -, -, KT825204, KT825372, -, KT825292. *Encyclia oncidoides* (Lindl.) Schltr., KT825454, -, -, -, KT825205, KT825373, -, KT825293. *Encyclia osmantha* (Barb. Rodr.) Schltr., KM385569, *, -, -, KM385569, KM386019, -, -. *Encyclia ossebachiana* Pupulin, -, -, -, KM385718, -, -, -. *Encyclia ovulum* (Lindl.) Schltr., -, -, -, -, KM385637, KM385871, -, -. *Encyclia oxypetala* (Lindl.) Schltr., MT859156, *, -, -, MT883771, -, MT883766, -. *Encyclia papillosa* (Bateman) Ag. Olav., KM385586, *, -, -, KM385660, KM386020, KM385888, -. *Encyclia patens* Hook., KT825457, -, -, -, KT825208, KT825376, -, KT825295. *Encyclia patens* var. *serroniana* (Barb. Rodr.) Romanini & F. Barros, KT825469, -, -, -, KT825221, KT825387, -, KT825308. *Encyclia pauciflora* (Barb. Rodr.) Porto, KT825458, -, -, -, KT825209, -, -, KT825296. *Encyclia parviflora* (Regel) Withner, KP057189, -, -, -, KM385642, KM386021, KM385917, -. *Encyclia peraltensis* (Ames) Dressler, KP057191, *, -, -, -, KM386024, KM385900, -. *Encyclia pflanzii* Schltr., KT825459, -, -, -, -, KT825210, KT825377, -, KT825297. *Encyclia phoenicea* (Hook.) Schltr., *, *, -, -, *, -, *, -. *Encyclia plicata* (Lindl.) Schltr., KT825460, -, -, -, KT825212, -, -, KT825299. *Encyclia pollardiana* (Withner) Dressler & G.E. Pollard, KM385580, -, -, -, KM385643, KM386025, KM385939, KT825300. *Encyclia profusa* (Rolfe) Dressler & G.E. Pollard, KM385598, *, -, -, KM385665, KM386026, KM385866, KT825301. *Encyclia pyriformis* (Lindl.) Schltr., -, *, -, -, *, -, *, -. *Encyclia randii* (Barb. Rodr.) Porto & Brade, KT825488, *, -, -, KT825240, KT825403, -, KT825323. *Encyclia remotiflora* (C. Schweinf.) Carnevali & I. Ramírez, KM385592, *, -, -, KM385717, KM386030, KM385906, -. *Encyclia replicata* (Lindl. & Paxton) Schltr., KT825446, -, -, -, KT825197, KT825365, -, KT825285. *Encyclia rhizomatosa* Tamayo-Cen, Carnevali & G.A. Romero, MK952030, *, -, -, MK952031, -, MK952032, -. *Encyclia rodolfoi* Archila, Chiron & Véliz, KM385584, *, -, -, KM385654, KM386012, KM385887, -. *Encyclia rufa* (Lindl.) Britton & Millsp., KT825463, -, -, -, KT825215, -, -, KT825302. *Encyclia rzedowskiana* Soto Arenas, KM385578, *, -, -, KM385651, KM386032, KM385946, -. *Encyclia sabanensis* Vale, Pérez-Obr. & Faife, -, *, -, -, *, -, -, -. *Encyclia seidelii* Pabst, KT825467, -, -, -, KT825219, KT825385, -, KT825306. *Encyclia selligera* (Bateman) Schltr., KM385629, -, -, -, KM385758, -, KM385937, -. *Encyclia spatella* (Rchb. f.) Schltr., KP057195, -, -, -, KM385757, KM386038, KM385943, -. *Encyclia spiritusantensis* L.C. Menezes, KT825471, -, -, -, KT825223, -, -, -. *Encyclia stellata* (Lindl.) Schltr., KM385599, *, -, -, KM385699, KM386039, KM385876, -. *Encyclia steinbachii* Schltr., *, *, -, -, *, -, -, -, -, -. *Encyclia suaveolens* Dressler, KM385561, *, -, -, -, KM386040, KM385926, -. *Encyclia tampensis* (Lindl.) Small, AY429401, *, -, -, -, -, -, -, -, -, -, -. *Encyclia trachycarpa* (Lindl.) Schltr., KM385585, *, -, -, KM385687, KM385585, KM385877, -. *Encyclia trachychila* (Lindl.) Schltr., KP057199, *, -, -, KM385719, -, KM385883, -. *Encyclia triangulifera* (Rchb. f.) Acuña, *, *, -, -, *, -, -, -. *Encyclia unaensis* Fowlie, KT825477, -, -, -, -, KT825229, KT825394, -, KT825313. *Encyclia xerophytica* Pabst, KT825478, -, -, -, KT825230, KT825395, -, KT825314.

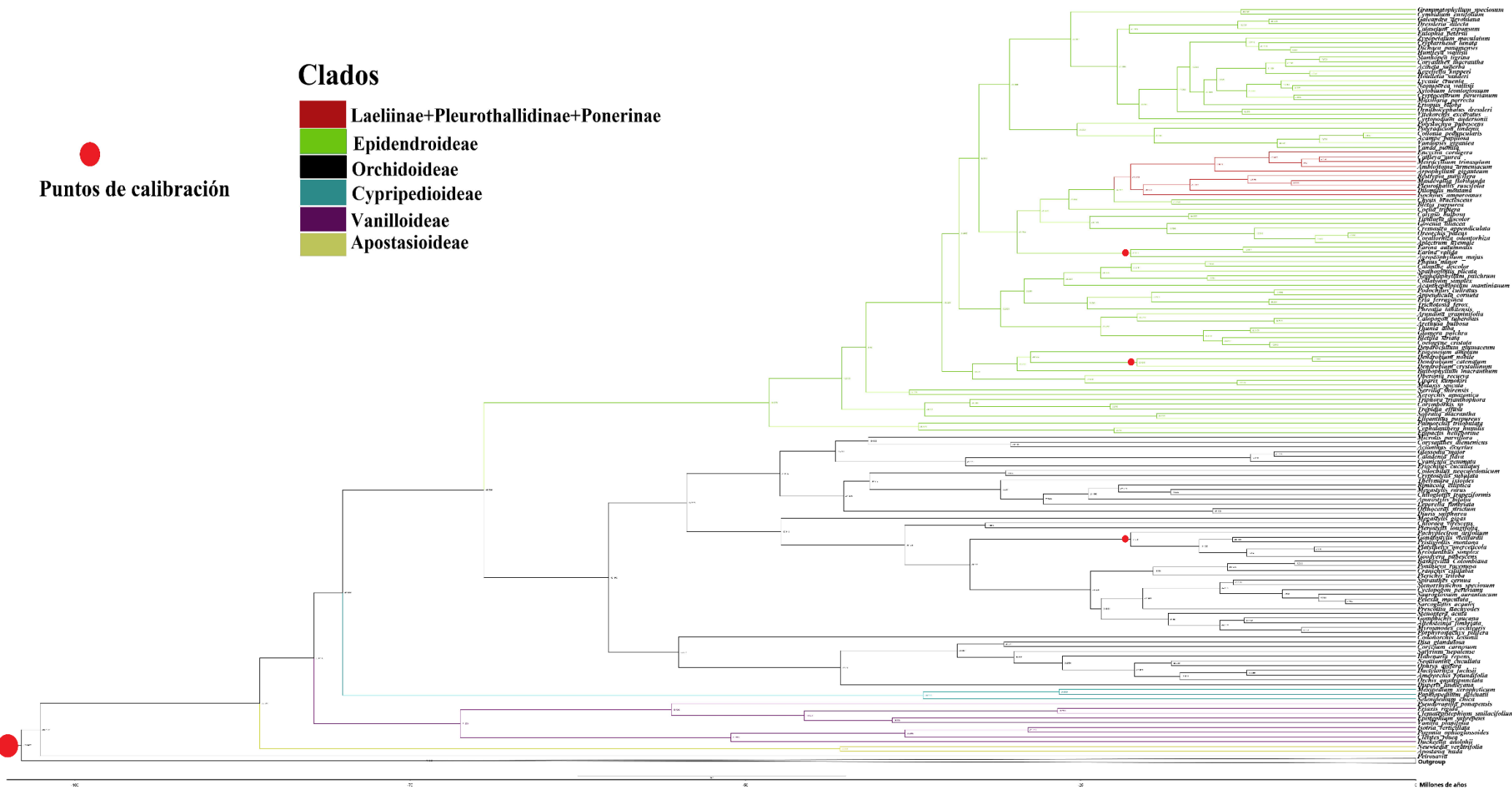


Anexo 2. Análisis de Parsimonia. Los soportes de Bootstrap se observan arriba de las ramas. Las barras negras señalan los principales clados

 Puntos de calibración

Clados

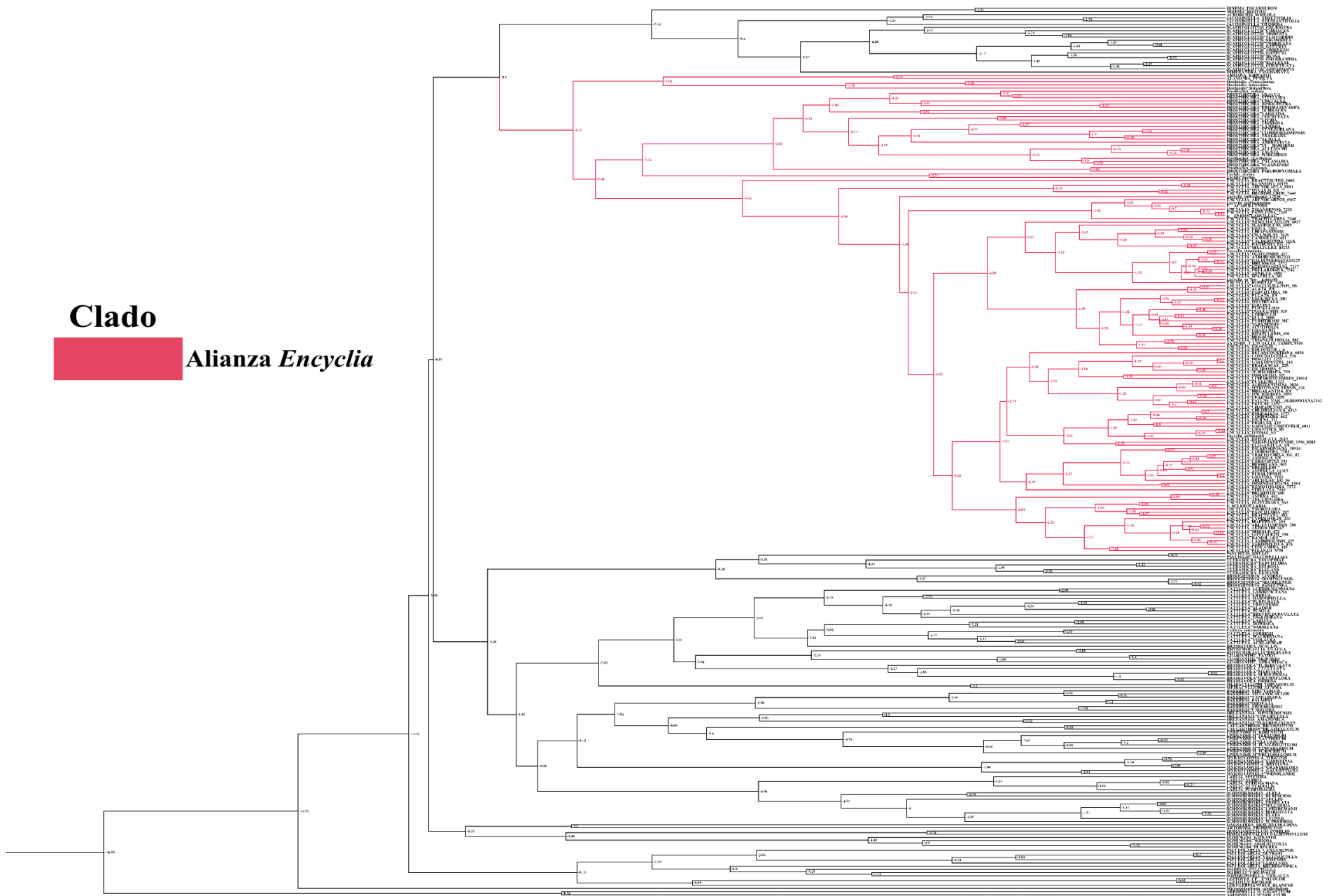
-  Laeliinae+Pleurothallidinae+Ponerinae
-  Epidendroideae
-  Orchidoideae
-  Cypripedioideae
-  Vanilloideae
-  Apostasioideae



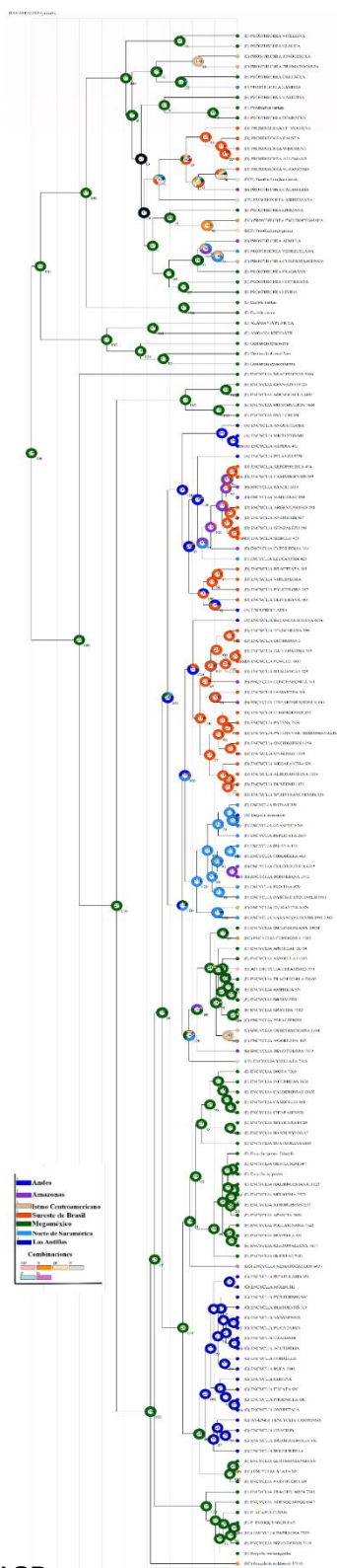
Anexo 4. Cronograma de Orchidaceae inferido con BEAST. Los puntos rojos indican los puntos de calibración con fósiles

Clado

Alianza *Encyclia*



Anexo 5. Cronograma de Laeliinae inferido con BEAST a partir de una calibración secundaria.



Anexo 6. Árbol original de RASP.

Anexo 7. Matriz original con los caracteres codificados para la reconstrucción del tipo de estelidia. A= ausencia de estelidia, B= estelidia tipo *E. denocarpos*; C= estelidia tipo *E. stellata*; D= estelidia tipo unciforme.

Species	Stelidia
AY429401_1_ENCYCLIA_TAMPENSIS	D
E__ACAPULCENSIS	B
E__ENRIQUEARCILEAE	B
E_ RHIZOMATOSA	D
ENCYCLIA_ACUTIFOLIA	D
ENCYCLIA_ADENOCARPOS_6967	B
ENCYCLIA_ADENOCaula_6851	D
ENCYCLIA_AENICTA_2006	A
ENCYCLIA_ALATA_SN	D
ENCYCLIA_ALBOXANTHINA_1034	D
ENCYCLIA_AMBIGUA_SN	D
ENCYCLIA_ANDRICHII_567	D
ENCYCLIA_ANGUSTILOBA	D
ENCYCLIA_ARCHILAE_EG_04	D
ENCYCLIA_ARGENTINENSIS_288	D
ENCYCLIA_ASPERA_462	D
ENCYCLIA_ASPERULA_11315	D
ENCYCLIA_ATRORUBENS7233	A
ENCYCLIA_BETANCOURTIANA_6056	D
ENCYCLIA_BIPAPULARIS_356	D
ENCYCLIA_BOCOURTII_s_n	D
ENCYCLIA_BOHNKIANA_1972	D

ENCYCLIA_BRACTEATA_303	D
ENCYCLIA_BRACTESCENS_5006	D
ENCYCLIA_BRAGANCAE_325	D
ENCYCLIA_CALDERONIAE_OAX	A
ENCYCLIA_CANDOLLEI_451	A
ENCYCLIA_CAXIMBOENSIS_295	D
ENCYCLIA_CERATISTES_591	D
ENCYCLIA_CHAPADENSIS_291	D
ENCYCLIA_CHIAPASENSIS	A
ENCYCLIA_CHLOROLEUCA_6315	D
ENCYCLIA_CONCHAECHILA_516	D
ENCYCLIA_CORDIGERA_463	A
ENCYCLIA_CORDIGERA_7282	A
ENCYCLIA_CORRELLII	D
ENCYCLIA_CYPERIFOLIA_316	D
ENCYCLIA_DICHROMA_5	D
ENCYCLIA_DICKINSONIANA_10934	D
ENCYCLIA_DIOTA_7203	A
ENCYCLIA_DIURNA_411	D
ENCYCLIA_DRESSLERI	D
ENCYCLIA_DUVEENII_1433	D
ENCYCLIA_ELEGANTULA_SN	D
ENCYCLIA_FOWLIEI_1155	D
ENCYCLIA_FUCATA_SN	C
ENCYCLIA_GALLOPAVINA_315	D
ENCYCLIA_GARCIAE_ESQUIVELII_6811	D

ENCYCLIA_GONZALEZII_298	D
ENCYCLIA_GRACILIS	D
ENCYCLIA_GRAHAMII	D
ENCYCLIA_GRANITICA_SN	D
ENCYCLIA_GRAVIDA_7182	D
ENCYCLIA_GUATEMALENSIS_SN	D
ENCYCLIA_HALBINGERIANA11125	A
ENCYCLIA_HANBURYI_EG_17	A
ENCYCLIA_HIRCINA	C
ENCYCLIA_HUERTAE_7481	A
ENCYCLIA_INAGUENSIS_519	D
ENCYCLIA_INCUMBENS_7636	A
Encyclia_inopinata	A
ENCYCLIA_IVONAE_SN	D
ENCYCLIA_JENISCHIANA_799	D
ENCYCLIA_KENNEDYI_10125	D
ENCYCLIA_LEUCANTHA_425	C
ENCYCLIA_LINEARIFOLIOIDES_31014	D
ENCYCLIA_MAPUERA_299	D
Encyclia_mariaeugeniae	B
ENCYCLIA_MEGALANTHA_SN	D
ENCYCLIA_MELIOSMA_2572	A
ENCYCLIA_MICROBULBON_7446	A
ENCYCLIA_MICROTOS_600	D
ENCYCLIA_MOEBUSII	D
ENCYCLIA_MOOREANA_465	D

ENCYCLIA_NARANJAPATENSIS_1996_0385	D
ENCYCLIA_NEMATOCAULON_6037	A
ENCYCLIA_NIZANDENSIS_7228	B
ENCYCLIA_OESTLUNDII_347	A
ENCYCLIA_OLIVEIRANA_565	D
ENCYCLIA_ONCIDIOIDES_1059	D
ENCYCLIA_OSMANTHA_SN	D
ENCYCLIA_OSSENBACHIANA_1584	D
ENCYCLIA_OVULUM_SN	A
ENCYCLIA_OXYPETALA	A
ENCYCLIA_PAPILLOSA_7339	B
ENCYCLIA_PARVIFLORA_SN	D
ENCYCLIA_PATENS_2359	D
ENCYCLIA_PATENS_VAR__SERRONIANA2162	D
ENCYCLIA_PAUCIFLORA_287	D
ENCYCLIA_PERALTENSIS	D
ENCYCLIA_PFLANZII_5758	D
ENCYCLIA_PHOENICEA_MC	D
ENCYCLIA_PLICATA1026	D
ENCYCLIA_POLLARDIANA_7542	A
ENCYCLIA_PROFUSA_429	D
ENCYCLIA_PYRIFORMIS_MC	D
ENCYCLIA_RANDII_1419	D
ENCYCLIA_REMOTIFLORA_7373	D
ENCYCLIA_REPLICATA_2619	D
ENCYCLIA_RUFA_1008	D

ENCYCLIA_RZEDOWSKIANA_7417	A
ENCYCLIA_SABANENSIS	D
ENCYCLIA_SEIDELII_473	D
ENCYCLIA_SELLIGERA_EG25	A
Encyclia_sp_nov__Eduardo	A
ENCYCLIA_SPATELLA_SN	A
ENCYCLIA_SPIRITUSANCTENSIS_326	D
Encyclia_steinbachii	D
ENCYCLIA_STELLATA_7316	C
ENCYCLIA_SUAVEOLENS_6809	A
ENCYCLIA_TRACHYCARPA_7340	B
ENCYCLIA_TRACHYCHILA_EG_02	D
ENCYCLIA_TRIANGULIFOLIA_MC	D
Encyclia_tuerckheimii_12510	D
ENCYCLIA_UNAENSIS_1559	D
ENCYCLIA_VIRIDIFLORA	D
ENCYCLIA_XEROPHYTICA_474	D

Anexo 8. Matriz original con los caracteres codificados para la reconstrucción de la preferencia altitudinal.

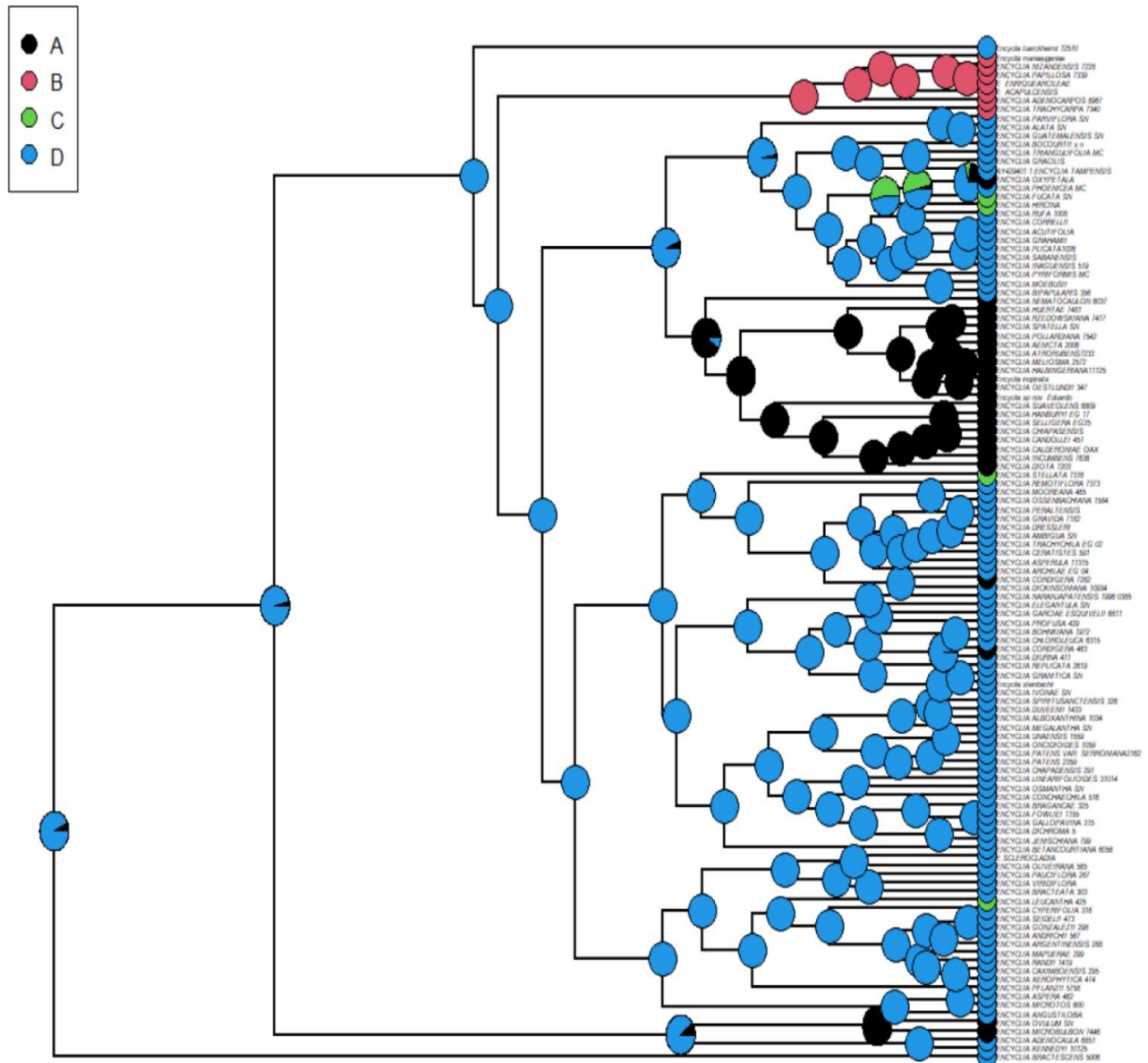
Species	Stelidia
AY429401_1_ENCYCLIA_TAMPENSIS	A
E__ACAPULCENSIS	A
E__ENRIQUEARCILEAE	A
E_RHIZOMATOSA	C
ENCYCLIA_ACUTIFOLIA	A
ENCYCLIA_ADENOCARPOS_6967	A
ENCYCLIA_ADENOCaula_6851	B
ENCYCLIA_AENICTA_2006	B
ENCYCLIA_ALATA_SN	A
ENCYCLIA_ALBOXANTHINA_1034	A
ENCYCLIA_AMBIGUA_SN	B
ENCYCLIA_ANDRICHII_567	A
ENCYCLIA_ANGUSTILOBA	A
ENCYCLIA_ARCHILAE_EG_04	B
ENCYCLIA_ARGENTINENSIS_288	C
ENCYCLIA_ASPERA_462	C
ENCYCLIA_ASPERULA_11315	C
ENCYCLIA_ATRORUBENS7233	B
ENCYCLIA_BETANCOURTIANA_6056	B
ENCYCLIA_BIPAPULARIS_356	A
ENCYCLIA_BOCOURTII_s_n	A
ENCYCLIA_BOHNKIANA_1972	A
ENCYCLIA_BRACTEATA_303	A
ENCYCLIA_BRACDESCENS_5006	A

ENCYCLIA_BRAGANCAE_325	A
ENCYCLIA_CALDERONIAE_OAX	B
ENCYCLIA_CANDOLLEI_451	B
ENCYCLIA_CAXIMBOENSIS_295	A
ENCYCLIA_CERATISTES_591	B
ENCYCLIA_CHAPADENSIS_291	A
ENCYCLIA_CHIAPASENSIS	B
ENCYCLIA_CHLOROLEUCA_6315	A
ENCYCLIA_CONCHAECHILA_516	A
ENCYCLIA_CORDIGERA_463	A
ENCYCLIA_CORDIGERA_7282	A
ENCYCLIA_CORRELLII	A
ENCYCLIA_CYPERIFOLIA_316	A
ENCYCLIA_DICHROMA_5	A
ENCYCLIA_DICKINSONIANA_10934	A
ENCYCLIA_DIOTA_7203	C
ENCYCLIA_DIURNA_411	C
ENCYCLIA_DRESSLERI	B
ENCYCLIA_DUVEENII_1433	C
ENCYCLIA_ELEGANTULA_SN	A
ENCYCLIA_FOWLIEI_1155	A
ENCYCLIA_FUCATA_SN	A
ENCYCLIA_GALLOPAVINA_315	A
ENCYCLIA_GARCIAE_ESQUIVELII_6811	A
ENCYCLIA_GONZALEZII_298	A
ENCYCLIA_GRACILIS	A

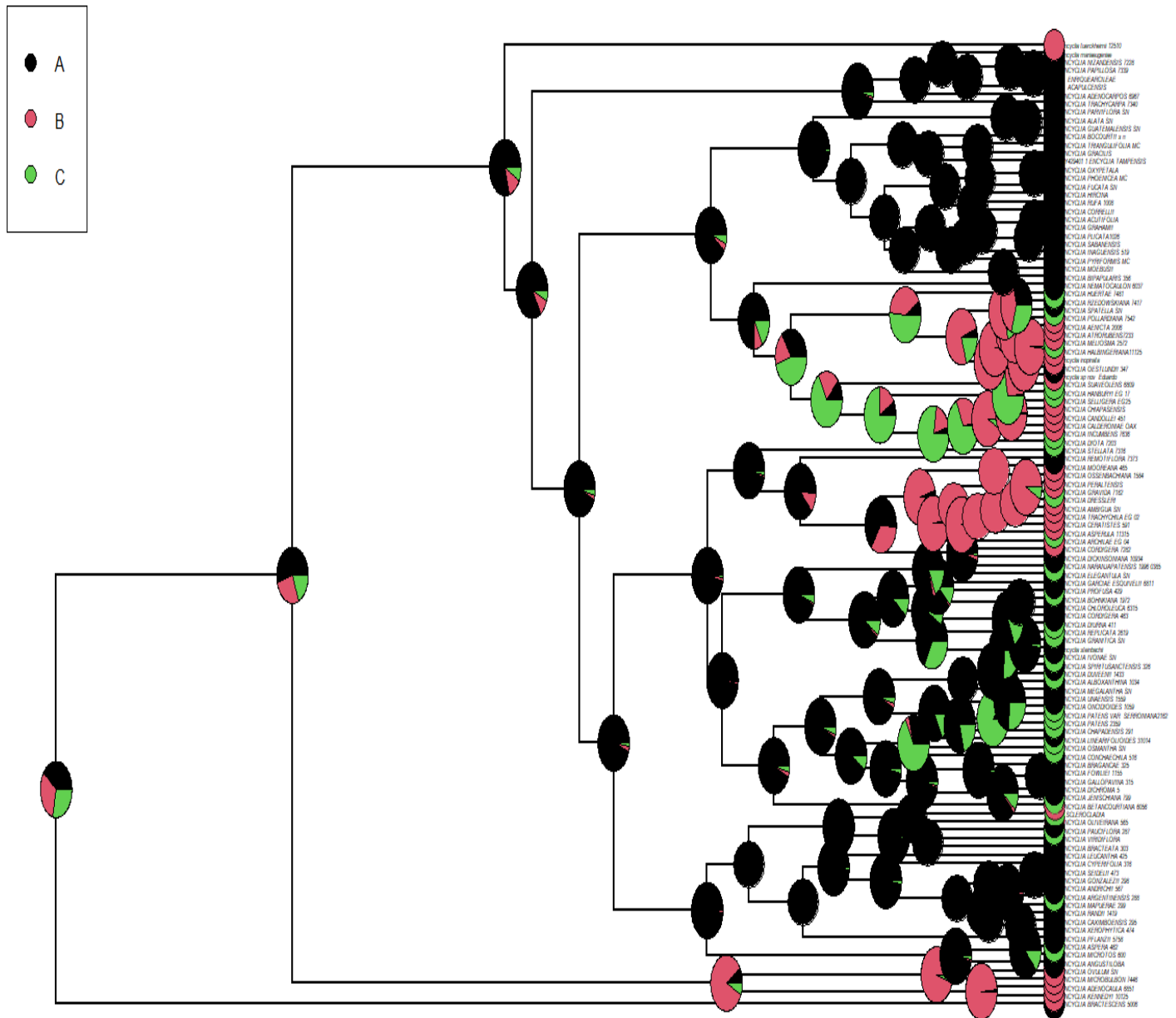
ENCYCLIA_GRAHAMII	A
ENCYCLIA_GRANITICA_SN	A
ENCYCLIA_GRAVIDA_7182	C
ENCYCLIA_GUATEMALENSIS_SN	A
ENCYCLIA_HALBINGERIANA11125	B
ENCYCLIA_HANBURYI_EG_17	C
ENCYCLIA_HIRCINA	A
ENCYCLIA_HUERTAE_7481	C
ENCYCLIA_INAGUENSIS_519	A
ENCYCLIA_INCUMBENS_7636	C
Encyclia_inopinata	B
ENCYCLIA_IVONAE_SN	C
ENCYCLIA_JENISCHIANA_799	C
ENCYCLIA_KENNEDYI_10125	B
ENCYCLIA_LEUCANTHA_425	A
ENCYCLIA_LINEARIFOLIOIDES_31014	C
ENCYCLIA_MAPUERA_299	A
Encyclia_mariaeugeniae	A
ENCYCLIA_MEGALANTHA_SN	A
ENCYCLIA_MELIOSMA_2572	C
ENCYCLIA_MICROBULBON_7446	B
ENCYCLIA_MICROTOS_600	A
ENCYCLIA_MOEBUSII	A
ENCYCLIA_MOOREANA_465	B
ENCYCLIA_NARANJAPATENSIS_1996_0385	C
ENCYCLIA_NEMATOCALON_6037	A

ENCYCLIA_NIZANDENSIS_7228	A
ENCYCLIA_OESTLUNDII_347	A
ENCYCLIA_OLIVEIRANA_565	A
ENCYCLIA_ONCIDIoidES_1059	C
ENCYCLIA_OSMANTHA_SN	C
ENCYCLIA_OSSENBACHIANA_1584	B
ENCYCLIA_OVULUM_SN	B
ENCYCLIA_OXYPETALA	A
ENCYCLIA_PAPILLOSA_7339	A
ENCYCLIA_PARVIFLORA_SN	A
ENCYCLIA_PATENS_2359	C
ENCYCLIA_PATENS_VAR__SERRONIANA2162	C
ENCYCLIA_PAUCIFLORA_287	C
ENCYCLIA_PERALTENSIS	B
ENCYCLIA_PFLANZII_5758	A
ENCYCLIA_PHOENICEA_MC	A
ENCYCLIA_PLICATA1026	A
ENCYCLIA_POLLARDIANA_7542	B
ENCYCLIA_PROFUSA_429	C
ENCYCLIA_PYRIFORMIS_MC	A
ENCYCLIA_RANDII_1419	A
ENCYCLIA_REMOTIFLORA_7373	A
ENCYCLIA_REPLICATA_2619	C
ENCYCLIA_RUFA_1008	A
ENCYCLIA_RZEDOWSKIANA_7417	A
ENCYCLIA_SABANENSIS	A

ENCYCLIA_SEIDELII_473	A
ENCYCLIA_SELLIGERA_EG25	B
Encyclia_sp_nov_Eduardo	B
ENCYCLIA_SPATELLA_SN	C
ENCYCLIA_SPIRITUSANCTENSIS_326	A
Encyclia_steinbachii	A
ENCYCLIA_STELLATA_7316	A
ENCYCLIA_SUAVEOLENS_6809	C
ENCYCLIA_TRACHYCARPA_7340	A
ENCYCLIA_TRACHYCHILA_EG_02	B
ENCYCLIA_TRIANGULIFOLIA_MC	A
Encyclia_tuerckheimii_12510	B
ENCYCLIA_UNAENSIS_1559	A
ENCYCLIA_VIRIDIFLORA	A
ENCYCLIA_XEROPHYTICA_474	A



Anexo 9. Mapeo de carácter estocástico del tipo de estelidia utilizando el modelo ER de phytools: Los nodos indican la probabilidad de cada estado de carácter. Las leyendas muestran el color al que corresponde cada estado de carácter.



Anexo 10. Mapeo de carácter estocástico de la preferencia altitudinal utilizando el modelo ER de phytools: Los nodos indican la probabilidad de cada estado de carácter. Las leyendas muestran el color al que corresponde cada estado de carácter.