



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas



**Filogenia, sistemática y biogeografía de *Clowesia* Lindl.  
(Orchidaceae: Catasetinae).**

Tesis que presenta

Iván Tamayo Cen

En opción al título de

**MAESTRO EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México  
Marzo de 2018

*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 **Filogenia, sistemática y Biogeografía de *Clowesia* Lindl (Catasetinae: Orchidaceae)**. 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 de los **Drs. Germán Carnevali Fernández-Concha y Gustavo A. Romero González**, dentro de la opción de **Recursos Naturales**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente.

---

Dr. Manuel Martínez Estévez  
Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, marzo de 2018

**MÉRIDA, YUCATÁN, MÉXICO; MARZO DE 2018**

### **DECLARACIÓN DE PROPIEDAD**

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

Firma: \_\_\_\_\_

Iván Tamayo Cen

## AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis, los Dres. Germán Carnevali y Gustavo A. Romero, por el tiempo dedicado a la dirección de este trabajo.

A los miembros del comité tutorial y revisor, especialmente a la Dra. Ivón Ramírez por el tiempo dedicado a la revisión de este documento. De igual forma se le agradece al Dres. William Cetzal, Jaime Martínez y Rodrigo Duno por sus comentarios puntuales y acertados.

Al Consejo Nacional de Ciencia Y Tecnología (CONACYT) por la beca num. 599185, 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 Néstor Raigoza por el entrenamiento en el laboratorio. También agradezco a los técnicos, Biól. Lilia Can, Biól. Jaime Muñoz y la Q.F.B. Matilde Ortiz porque siempre fueron muy amables conmigo y me compartieron parte de su conocimiento.

A los técnicos del Herbario CICY, Biól. José Luis Tapia Muñoz y la Biól. Silvia Hernández Aguilar.

A los herbarios nacionales e internacionales, **AMES, CICY, IEB, KEW, SEL, MEXU, MO, NY** que amablemente nos prestaron ejemplares herborizados de *Clowesia* para este estudio.

Al Marie Selby Botanical Gardens (MSBG) por abrirme las puertas y permitirme el uso del laboratorio molecular, herbario y su impresionante colección de orquídeas vivas.

A los Dres. Bruce Holst y Antonio Toscano de Brito por todo el apoyo logístico durante la estancia en los Estados Unidos. También se le agradece a la Dra. Sally Chambers por su apoyo en el laboratorio molecular.

A mi familia, por toda la paciencia que han tenido conmigo, especialmente mi madre María Eugenia Cen Alonzo por enseñarme a afrontar la vida en todos sus aspectos.

A mis amigos y compañeros del CICY, quienes me brindaron su amistad y apoyo, en especial a Christian Tun, Dinosca Rondon, Grecia Montalvo, Hernán Morffi, Pedro Ruiz, Julio Salas, Aldo Echeverría, Elia Ku, Gabriela Sánchez, Gabriela Palomeque, María Cabañas, Amílcar Can, Kaeri Jiménez, Claudia Ramírez, Katya Romero, Zamaria De la Torre, Astrid Huechacona, Stephanie George y los demás compañeros de recursos naturales.

Un especial agradecimiento mis amigos cultivadores de orquídeas en México y de otros países que amablemente me proporcionaron información valiosa para este documento, desde muestras para extracción de ADN hasta fotografías de las plantas *in situ.*, a Adrián Fernández, Ramón López, G. Silvera, Rodrigo Robles Dávila, Mark Margolis, Leobardo Vidal García, Hugo Alberto Estrella y Gabriel Yasmani.

## **DEDICATORIA**

*A LA PERSONA QUE MÁS ADMIRO EN ESTA VIDA, MI MADRE.*

*MARIA EGUGENIA CEN ALONZO.*

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

*ESTOY SEGURO DE QUE ESTARIAS MUY CONTENTO AL LEER ESTE DOCUMENTO, PARTICULARMENTE POR QUE SE TRATA DE UN PEQUEÑO E INTERESANTE GRUPO DE ORQUÍDEAS CONSIDERADAS LAS FAVORITAS DE CHARLES DARWIN.*

*SE TE SIGUE EXTRAÑANDO*

***“I have reserved for separate description one sub-family of the Vandeeae, namely the Catasetidae, which may, I think, be considered as the most remarkable of all Orchids”***

***(DARWIN, 1877, P. 211)***

ÍNDICE	PÁGINA
ÍNDICE DE CUADROS.....	vi
INDICE DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	x
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 ¿Qué es un análisis filogenético?.....	3
2. Justificación.....	5
3. Preguntas de investigación.....	8
4. Hipótesis.....	8
4.1.Premisas.....	8
4.2. Predicciones.....	9
5. Objetivos.....	10
5.1 Objetivo general.....	10
5.2 Objetivo específico.....	10
CAPÍTULO I ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE <i>CLOWESIA</i> LINDL.....	11
1. Introducción.....	11
1.1. Estudios filogenéticos de <i>Clowesia</i> utilizando evidencia molecular y morfológica.....	12
2. Materiales y métodos.....	14
2. 1. Muestreo taxonómico para el análisis filogenético.....	14
2.1.1 Grupo interno.....	14
2.1.2. Grupo externo.....	15
2. 2. DATOS MOLECULARES.....	15
2. 2.1. GenBank.....	15
2. 4. Extracción.....	18
2. 5. Amplificación.....	18
2. 6. Secuenciación.....	19
2. 7. Ensamblaje, limpieza y alineamiento de secuencias.....	19
2. 8. Datos morfológicos y ecológicos.....	19
2. 9. Análisis filogenético.....	19
2. 9.1 Análisis de Máxima Parsimonia.....	20

2. 9.2 Análisis de Inferencia bayesiana.....	20
3.RESULTADOS.....	21
3.1 Datos morfológicos y ecológicos.....	21
3.1.1. Codificación de caracteres.....	21
3.1.2. Codificación de caracteres únicamente en <i>Clowesia</i> .....	27
3.2. Análisis de datos morfo-ecológicos.....	29
3.3. Máxima parsimonia.....	30
3.3.1. Análisis combinado de evidencia molecular.....	31
3.3.2. Análisis combinado de evidencia molecular y morfo-ecológica.....	32
4. Inferencia bayesiana.....	36
4.1. Análisis de regiones nucleares y regiones del cloroplasto.....	36
4.2. Análisis combinado de evidencia molecular.....	37
4.3. Análisis combinado de evidencia molecular y morfología-ecología.....	37
5. Discusión y Conclusión.....	42
5.1. Relaciones en Catasetinae.....	42
5.2. Monofilia de <i>Clowesia</i> .....	43
5.3. Grupo hermano de <i>Clowesia</i> .....	43
5.4. Relaciones dentro de <i>Clowesia</i> .....	44
CAPÍTULO II BIOGEOGRAFIA DE <i>CLOWESIA</i> LINDL.....	47
1. Introducción.....	47
2. Materiales y métodos.....	49
2. 1. Estimación de áreas ancestrales.....	49
2.1.2. Datos de distribución.....	49
2.1.3. Análisis de S-DIVA.....	57
2.2. Tiempos de divergencia.....	57
3. Resultados.....	58
3. 1 Áreas ancestrales.....	58
3.1.1 Nodo ancestral de todo Catasetinae. (clado 135).....	59
3. 1.2 Nodo ancestral del núcleo de Catasetinae. (clado 134).....	59
3. 1.3 Nodo ancestral del clado <i>Catasetum-Clowesia</i> (clado 133).....	59
3. 1.4. Clado <i>Clowesia</i> (clado 117).....	60
3.1.5. Clado <i>Clowesia rosea</i> (clado 113).....	60

3.1. 6. Clado <i>Clowesia russeliana</i> (clado 86).....	61
4. Tiempos de divergencia.....	63
5. Discusión y conclusión.....	65
5. 1. Áreas ancestrales y tiempos de divergencia.....	65

### CAPÍTULO III RECONSTRUCCIÓN DE ESTADOS ANCESTRALES EN *CLOWESIA*

LINDL.....	69
1. Introducción.....	69
2. Materiales y métodos.....	69
2.1. Obtención de cladogramas completamente resueltos.....	70
2.2. Codificación de caracteres para reconstruir.....	70
2.2.1. Colocación del polinario.....	70
2.2.2. Floración prematura vs. Floración tardía.....	71
2.2.3. Posición de la inflorescencia en el pseudobulbo.....	71
3. Resultados.....	72
3.1. Colocación del polinario.....	72
3.2. Floración referente al desarrollo del pseudobulbo.....	72
3.3. Posición de la inflorescencia en el pseudobulbo.....	72
4 Discusión y conclusiones.....	73

### CAPÍTULO IV TRATAMIENTO TAXONÓMICO DE *CLOWESIA* LINDL. (ORCHIDACEAE: CATASETINAE).....

1. Introducción.....	80
2. Materiales y métodos.....	80
2.1. Material herborizado.....	80
2.2. Iconografía.....	80
2.3. Material en líquido.....	80
4. Resultados.....	81
3.1. <i>Clowesia</i> Lindl.....	81
3.2. Claves para los grupos y especies de <i>Clowesia</i> Lindl.....	82
3.3. <i>Clowesia dodsoniana</i> .....	83
3.3.1. Etimología.....	85
3.3.2. Caracteres diagnósticos.....	85

3.3.3. Comentarios taxonómicos.....	86
3.3.4. Relaciones filogenéticas.....	86
3.3.5. Distribución y Ecología.....	87
3.3.6. Estado de conservación.....	87
3.3.7. Material revisado.....	88
3.4. <i>Clowesia glaucoglossa</i> .....	93
3.4.1. Etimología.....	93
3.4.2. Caracteres diagnósticos.....	93
3.4.3. Comentarios taxonómicos.....	93
3.4.4. Relaciones filogenéticas.....	93
3.4.5. Distribución y Ecología.....	94
3.4.6. Estado de conservación.....	94
3.4.7. Material revisado.....	95
3.4.8. Iconografía.....	95
3.5. <i>Clowesia russelliana</i> .....	97
3.5.1. Etimología.....	99
3.5.2. Caracteres diagnósticos.....	99
3.5.3. Comentarios taxonómicos.....	99
3.5.4. Relaciones filogenéticas.....	99
3.5.5. Distribución y Ecología.....	99
3.5.6. Estado de conservación.....	101
3.5.7. Material revisado.....	101
3.5.8. Iconografía.....	102
3.6. <i>Clowesia rosea</i> .....	104
3.6.1. Etimología.....	106
3.6.2. Caracteres diagnósticos.....	106
3.6.3. Comentarios taxonómicos.....	106
3.6.4. Relaciones filogenéticas.....	107
3.6.5. Distribución y Ecología.....	107
3.6.6. Estado de conservación.....	107
3.6.7. Material revisado.....	108
3.7. <i>Clowesia scurra</i> .....	110
3.7.1. Etimología.....	111

3. 7.2. Caracteres diagnósticos.....	112
3.7.3. Comentarios taxonómicos.....	112
3.7.4. Relaciones filogenéticas.....	112
3.7.5. Distribución y ecología.....	113
3.7.6. Estado de conservación.....	114
3.7.7. Material revisado.....	115
3.7.8. Material no revisado.....	115
3.7.9. Iconografía.....	114
3.8. <i>Clowesia thylaciochila</i> .....	117
3.8.1. Etimología.....	118
3.8.2. Caracteres diagnósticos.....	118
3.8.3. Comentarios taxonómicos.....	119
3.8.4. Relaciones filogenéticas.....	119
3.8.5. Distribución y Ecología.....	119
3.8.6. Estado de conservación.....	120
3.8.7. Material revisado.....	120
3.9. <i>Clowesia warczewitzii</i> .....	122
3.9.1. Etimología.....	124
3.9.2. Caracteres diagnósticos.....	124
3.9.3. Comentarios taxonómicos.....	124
3.9.4. Relaciones filogenéticas.....	125
3.9.5. Distribución y ecología.....	125
3.9.5. Estado de conservación.....	126
3.9.6. Material revisado.....	127
3.9.7. Iconografía.....	128
<b>CAPÍTULO V CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	<b>131</b>
1. Conclusiones generales.....	131
2. Perspectivas.....	134
3. Propuestas de investigación.....	134
4. Limitaciones.....	135
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>137</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

### INTRODUCCIÓN

Cuadro 1. Regiones, cebadores, secuencias y referencias que se han utilizado para análisis filogenéticos de Cymbidieae donde incluyen a <i>Clowesia</i> .....	6
---	---

### CAPÍTULO I

Cuadro 1. Estudios filogenéticos realizados hasta la fecha de Cymbidieae, Catasetinae y especies de <i>Clowesia</i> involucrados en estos.....	13
Cuadro 2. Características más sobresalientes de los grupos morfológicos detectados en <i>Clowesia</i> por Romero (1990).....	14
Cuadro 3. Regiones y accesiones de los taxones implementados para este trabajo.....	15
Cuadro 4. Características del PCR.....	18
Cuadro 5. Codificación general de los caracteres morfológicos y ecológicos.....	32
Cuadro 6. Características generales de los datos moleculares sometidos a análisis filogenéticos con máxima Parsimonia.....	33

### CAPÍTULO II

Cuadro 1. Forma de codificación de las áreas de distribución para el análisis S-DIVA.....	51
Cuadro 2. Distribución de los taxones para el análisis S-DIVA.....	51
Cuadro 3. Resultados obtenidos de la estimación de tiempos de divergencia.....	63

## ÍNDICE DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

Figura 1. Árbol bayesiano de morfología.....	30
Figura 2. Árbol de MP obtenido de la combinación de datos moleculares (CP y N).....	34
Figura 3. Árbol de MP obtenido de la combinación de datos moleculares (CP y N) más 33 caracteres morfológicos.....	35
Figura 4. Árbol bayesiano obtenido de datos moleculares del núcleo.....	38
Figura 5. Árbol bayesiano obtenido de datos moleculares del cloroplasto.....	39
Figura 6. Árbol bayesiano obtenido de la combinación de datos moleculares (CP y N).....	40

Figura 7. Árbol bayesiano obtenido de la combinación de datos moleculares (CP y N) más 33 caracteres morfológicos.....	41
--	----

## CAPÍTULO II

Figura 1. Fragmento del árbol de consenso obtenido con S-DIVA en la plataforma RASP .....	60
Figura 2. Árbol de consenso obtenido en RASP de 1000 árboles con la mejor PP.....	62
Figura 3. Cronograma de Catasetinae.....	64

## CAPÍTULO III

Figura 1. Reconstrucción de la colocación del polinario.....	76
Figura 2. Reconstrucción del desarrollo de la inflorescencia respecto a su fenología.....	77
Figura 3. Reconstrucción de la posición de la inflorescencia en el pseudobulbo.....	78

## CAPÍTULO IV

Figura 1 Flor de <i>Clowesia dodsoniana</i> .....	86
Figura 2. Características de <i>Clowesia dodsoniana</i> .....	90
Figura 3. Características de <i>Clowesia glaucoglossa</i> .....	96
Figura 4. Mapa de distribución de <i>Clowesia russelliana</i> .....	100
Figura 5. Características de <i>Clowesia russelliana</i> .....	103
Figura 6. Características de <i>Clowesia rosea</i> .....	109
Figura 7. Mapa de distribución de <i>Clowesia scurra</i> .....	114
Figura 8. Características de <i>Clowesia scurra</i> .....	116
Figura 9. Características de <i>Clowesia thylacochila</i> .....	121
Figura 10. Mapa de distribución de las especies de <i>Clowesia</i> endémicas de México.....	122
Figura 11. Mapa de distribución de <i>Clowesia warczewitzii</i> .....	126
Figura 12. Características de <i>Clowesia warczewitzii</i> .....	129

## RESUMEN

La subtribu *Catasetinae* es exclusiva del continente americano y actualmente está comprendida por ocho géneros, *Catasetum* Rich. Ex Kunth, *Clowesia* Lindl., *Cyanaeorchis* Barb. Rodr., *Cycnoches* Lindl, *Dressleria* Dodson, *Galeandra* Lindl., *Grobya* Lindl. y *Mormodes* Lindl. Se han realizado una cantidad importante de investigaciones para comprender las relaciones filogenéticas entre los integrantes de esta subtribu, así como su biogeografía y evolución de caracteres. En algunos de estos trabajos se ha incluido a *Clowesia*, que es objeto de este estudio, sin embargo hasta la fecha los muestreos taxonómicos no han incluido a las siete especies que conforman al género, por lo que la monofilia en su totalidad no ha sido sometida a prueba. Además, para *Clowesia* existe una hipótesis de relaciones filogenéticas internas basadas en evidencia morfológica (Romero, 1990) que tampoco ha sido explorada. La falta de una buena resolución filogenética no permite estudiar a profundidad aspectos como la biogeografía histórica y la evolución de algunas características morfo-ecológicas de este género.

Por lo anterior, en este trabajo se utilizó evidencia de cinco genes (ITS, ETS, *matK-trnK*, *trnS-G* y *ycf1*) e información morfo-ecológica para someter a prueba la monofilia de *Clowesia* incluyendo a todas las especies del género; esto permitió al mismo tiempo explorar la hipótesis de relaciones propuesta por Romero (1990). Posteriormente y después de la obtención de una topología resuelta y robusta de *Clowesia*, se estudió su biogeografía histórica y la evolución de caracteres morfo-ecológicos que se consideran de importancia taxonómica y evolutiva. Por último, como objetivo documental, también se realizó un tratamiento taxonómico del género.

Los principales resultados obtenidos son: *Clowesia* es un género monofilético y la propuesta de Romero (1990) se sostiene con el uso de diferentes evidencias (moleculares y morfo-ecológica). Referente a la biogeografía de *Clowesia*, se obtuvo que el último ancestro en común (UAC) del género pudo haber diversificado hace aprox. siete millones de años y su distribución ancestral probablemente se extendió o estuvo en algún sitio desde la Amazonía hasta Megaméxico.

Para la reconstrucción de caracteres, se obtuvo que el UAC de *Clowesia* probablemente presentara flores que colocaban el polinario en la parte dorsal del tórax de su polinizador y la inflorescencia surgía en la parte basal del pseudobulbo cuando este último se encontraba completamente desarrollado pero con hojas. La evolución de estas características probablemente han jugado un papel importante en la diversificación del grupo permitiéndole su

radiación en la vertiente pacífica de México, de donde son endémicas la mayoría de las especies.

## ABSTRACT

The Catasetinae subtribe is exclusive to the American continent and is currently comprised of eight genera, *Catasetum* Rich. Ex Kunth, *Clowesia* Lindl., *Cyanaeorchis* Barb. Rodr., *Cycnoches* Lindl, *Dressleria* Dodson, *Galeandra* Lindl., *Grobysa* Lindl. and *Mormodes* Lindl. A significant amount of research has been carried out to understand the phylogenetic relationships among the members of this subtribe, as well as its biogeography and evolution of characters. Some of these works have included *Clowesia*, which is the subject of this study, however to date taxonomic sampling has not included the seven species that make up the genus, so that monophyly in its entirety has not been subjected to testing. In addition, for *Clowesia* there is a hypothesis of internal phylogenetic relationships based on morphological evidence (Romero, 1990) that has not been explored either. The lack of a good phylogenetic resolution does not allow to study in depth aspects such as historical biogeography and the evolution of some morpho-ecological characteristics of this genus.

Therefore, in this work we used evidence of five genes (ITS, ETS, *matK-trnK*, *trnS-G* and *ycf1*) and morpho-ecological information to submit the monophyly of *Clowesia* approving including all species of the genus; this allowed at the same time to explore the hypothesis of relations proposed by Romero (1990). Later, after obtaining a resolute and robust topology of *Clowesia*, its historical biogeography and the evolution of morpho-ecological characters that are considered of taxonomic and evolutionary importance were studied. Finally, as a documentary objective, a taxonomic treatment of the genus was also carried out.

The main results obtained are: *Clowesia* is a monophyletic genus and Romero's proposal (1990) is supported by the use of different evidences (molecular and morpho-ecological). Concerning the biogeography of *Clowesia*, it was obtained that the last common ancestor (LCA) of the genus could have diversified approx. seven million years and its ancestral distribution probably extended or was somewhere from the Amazon to Megamexico.

For the reconstruction of characters, it was obtained that the *Clowesia* LCA probably had flowers that placed the pollinarium in the dorsal part of the chest of its pollinator and the inflorescence arose in the basal part of the pseudobulb when the latter was fully developed but with leaves. The evolution of these characteristics have probably played an important role in the diversification of the group allowing its radiation in the Pacific slope of Mexico, where most species are endemic.

## 1. INTRODUCCIÓN.

Orchidaceae es uno de los grupos de angiospermas más diversos en el planeta, con un estimado de 25,000 a 35,000 especies (Pridgeon *et al.*, 2009). La gran diversidad de este grupo, se correlaciona con su larga historia en la Tierra (aproximadamente 100 o 110 millones de años) y una serie de características ecológicas y morfológicas que han dirigido su diversificación (Givnish *et al.*, 2015; Hagsater *et al.*, 2005). Las orquídeas es una familia de plantas que se caracterizan por encontrarse en casi todo el planeta, sin embargo, la mayor diversidad se localiza en las zonas tropicales (Givnish *et al.* 2015; ; Pridgeon *et al.*, 1999; Dressler, 1993).

En esta familia se reconocen cinco subfamilias, Apostasioideae, Vanilloideae, Cyripedioideae, Orchidoideae y Epidendroideae (Chase *et al.*, 2003). Epidendroideae es la más diversa ya que incluye el 80% de la familia con ca. 525 géneros y aproximadamente 19,785 especies. En esta subfamilia podemos localizar a la tribu Cymbidieae, en la cual se albergan unas 3,000 especies distribuidas en 11 subtribus (Chase, *et al.*, 2003). Las especies de esta tribu tienen una gran diversidad de hábitos ecológicos que van de: Epífitas, terrestres, rupícolas e incluso saprófitas. Los miembros de esta tribu se encuentran ampliamente distribuidos en todo el planeta en zonas tropicales, sin embargo, es notable que la gran mayoría de las subtribus que incluye Cymbidieae tengan distribuciones restringidas a uno u otro lado del Atlántico, aunque la mayoría de ellas son neotropicales. Un buen ejemplo es la subtribu Catasetinae, la cual está limitada al continente americano (Pridgeon *et al.*, 2009; Judd, 2002; Dodson, 1962).

Catasetinae ha sido de mucho interés para los botánicos e investigadores evolucionistas, particularmente por sus increíbles mecanismos de reproducción, los cuales incluyen la unisexualidad con un marcado dimorfismo sexual y la protandria; características extremadamente raras en Orchidaceae (Romero, 1990).

En Catasetinae se han realizado estudios filogenéticos utilizando evidencia morfológica y anatómica, como la forma y tamaño de las semillas (Chase & Pippen, 1990), características florales (Romero, 1990), anatomía (hojas, raíz y pseudobulbo) (Stern & Judd, 2002, 2001); así como también se ha usado evidencia molecular (Pridgeon & Chase, 1998; Chase & Hills, 1992). Todos los análisis anteriores, apoyaban la monofilia de Catasetinae con cinco géneros, *Catasetum* Rich. Ex Kunth, *Clowesia*

Lindl., *Cycnoches* Lindl, *Dressleria* Dodson y *Mormodes* Lindl. Sin embargo, los análisis moleculares de Freudenstein *et al.* (2004), conducen a la inclusión de *Galeandra* Lindl. y *Grobya* Lindl. en Catasetinae, resultados que cuentan con fuertes apoyos en el análisis (100% Jackknife), a pesar de que el pseudobulbo homoblástico y las hojas plegadas son los únicos caracteres morfológicos que vinculan a estos dos géneros con Catasetinae. Actualmente no se sabe cómo delimitar morfológicamente a la subtribu, sin embargo, los caracteres anteriores (pseudobulbo homoblástico y hojas plegadas) probablemente son plesiomórficos en la tribu Cymbidieae (Pridgeon *et al.*, 2009). Recientemente, con evidencia de genes nucleares y de cloroplasto, se incluyó otro género en las Catasetinae: *Cyanaeorchis* Barb. Rodr. (Batista *et al.*, 2014).

A pesar de los numerosos estudios que se han realizado hasta la fecha para dilucidar las relaciones filogenéticas entre los géneros de Catasetinae, en publicaciones como *Genera Orchidacearum* se menciona que las relaciones internas (entre especies) de los géneros siguen siendo poco precisas (Romero en Pridgeon *et al.*, 2009).

Para el caso de *Clowesia*, que es el objetivo de este estudio, se han propuesto siete especies. Todo comenzó con una planta de presunta procedencia brasileña con la que John Lindley (1843) describió el género, basándose en la especie *Clowesia rosea*. La propuesta de *Clowesia* no fue aceptada universalmente y veintinueve años después, Reichenbach f. (1872) decidió relegar *Clowesia* a la categoría de subgénero de *Catasetum*.

En 1975, Dodson restauró *Clowesia*, enfatizando que estas flores siempre son hermafroditas, mientras que en *Catasetum*, las flores son unisexuales con un claro dimorfismo sexual, además de esto, la expresión de la sexualidad (pistiladas vs. estaminadas) está influenciada por las condiciones ambientales, particularmente la intensidad de radiación solar que reciben (Gregg, 1982). Entonces, Cuatro entidades que habían sido descritas bajo el nombre genérico de *Catasetum*, fueron transferidas a *Clowesia*, a saber, *C. glaucoglossa* (Rchb. f.) Dodson, *C. russelliana* (Hook) Dodson, *C. thylaciochila* (Lem.) Dodson y *C. warczewitzii* (Lindl. & Paxton) Dodson. Posteriormente, se propusieron dos nuevos taxones, *C. dodsoniana* E. Aguirre, del oeste de México (y antes confundida con *C. thylaciochila*) y *C. amazonica* K. Lacerda & V.P. Castro (a partir de aquí, haremos referencia de esta entidad como *Clowesia scurra*, más detalle en el capítulo IV) de la Amazonía de Brasil.

Sobre las relaciones filogenéticas dentro de *Clowesia*, poco se sabe fuera de la propuesta de Romero (1990), donde con evidencia morfológica se sugiere que el género consiste de dos clados (el grupo *Clowesia rosea* y el grupo *Clowesia russelliana*, más detalle abajo). Por otra parte, los análisis filogenéticos realizados en Catasetinae y Cymbidinae, han incluido especies de *Clowesia*, sin embargo los resultados han discrepado entre ellos. Chase & Phippen (1990) colocan al género cerca de *Dressleria*; Romero (1990) y Chase & Hills (1992) lo colocan como hermano del clado *Dressleria/Cycnoches/Mormodes*, y Pridgeon & Chase (1998), Stern & Judd (2001; 2002), Whitten *et al.* (2014), Baptista *et al.* (2014) y particularmente Pérez-Escobar *et al.* (2017; 2015) (considerado entre los trabajos que incluyen el mayor número de taxones para Catasetinae), encontraron apoyo a la hipótesis de que *Clowesia* es género hermano de *Catasetum*.

Aunque en los análisis filogenéticos el muestreo de *Clowesia* ha sido pobre, todos los estudios anteriores apoyan la hipótesis de su monofilia, por ello, hasta esta contribución, aún no había una total certeza sobre la monofilia del género tal como se lo circunscribe al momento. En cualquier caso, de confirmarse la monofilia, también se ignoraban las relaciones filogenéticas internas, por lo que era muy poco lo que podíamos afirmar sobre su evolución y biogeografía histórica.

Basándose en caracteres morfológicos, Dodson (1975) y Romero (1990), sugirieron la posibilidad de que en el género existan dos grupos de especies estrechamente relacionados. El primero está conformado por las especies *Clowesia rosea* y *C. warczewitzii* y evidentemente *C. scurra* (desconocida para esa fecha); este grupo es aquí llamado informalmente grupo *C. rosea*. El segundo grupo está conformado por *C. dodsoniana*, *C. glaucoglossa*, *C. russelliana* y *C. thylaciochila* y es aquí nombrado informalmente grupo *C. russelliana*. No obstante, esta hipótesis de relaciones, aún no había sido sometida a prueba explícitamente.

## 1.1 ¿QUÉ ES UN ANÁLISIS FILOGENÉTICO?

Antes de comenzar con los siguientes capítulos, definiremos de manera general lo que es un análisis filogenético, herramienta indispensable para estudiar las relaciones filogenéticas internas y externas del género, además, la resolución de una filogenia que

es expresada en un árbol filogenético, marca la pauta a posteriores análisis, como evolución de caracteres, estudio de biogeografía histórica, entre otros.

El objetivo de los estudios filogenéticos, es reconstruir la historia evolutiva de un grupo de organismos (Hillis, 1987), con la utilización de datos que generan cladogramas que proveen información para la realización de clasificaciones, de igual forma, permite comprender la evolución y biogeografía de las especies (Stevens, 1991). La base fundamental de los análisis filogenéticos es la idea de que los caracteres derivados compartidos pueden darnos información acerca de las relaciones genealógicas de los organismos. A esta visión se le conoce como cladismo y considera que los grupos de organismos pueden tener un origen parafilético (cuando un grupo de organismos no se originaron de un ancestro en común; Hennig, 1966). Las relaciones entre los taxones en los análisis filogenéticos se muestran en forma dicotómica y jerárquica en un cladograma o árbol filogenético (Lipscomb, 1998).

Para realizar un análisis filogenético, lo primero que se necesita es escoger un grupo de interés (grupo interno), un grupo externo (raíz) para la polarización de los datos (características) a usar (siempre y cuando estos sean homólogos). Existe muchos tipos de evidencia utilizadas para obtener información de las relaciones filogenéticas, por ejemplo: características morfológicas, anatómicas, ecológicas y secuencias de ADN, siendo estas últimas las más usadas actualmente (Humphreys & Linder, 2009).

Los modelos de parsimonia y probabilísticos, son los más usados principalmente para la obtención de cladogramas y la postulación de valores entre los cambios de estados de carácter de la evidencia a usarse. Los modelos de parsimonia evalúan el número de cambios entre estados de carácter en “pasos” o eventos evolutivos y éstos dependen de la hipótesis evolutiva que se tenga (Mabee, 1989). Un carácter con tres estados (0, 1, 2) implica dos eventos entre 0 y 2 según los valores especificados en el modelo de Wagner, pero sólo vale un “paso” en el modelo de Fitch. La “dispersión” del modelo se mide en términos del número de pasos o eventos de cambio extra que implica un árbol particular. En este contexto, el árbol más corto es el que mejor se ajusta a los datos (Sober, 1988; Farris, 1983). Los modelos probabilísticos se basan en la probabilidad de observar la colección de datos, si un árbol específico fuera el verdadero (Lewis, 1998; Felsenstein, 1981). La dispersión se mide en función del acuerdo o ajuste entre los datos observados y las predicciones calculadas por un árbol particular y un

modelo. Bajo este enfoque, el árbol óptimo es el de la probabilidad posterior Bayesiana más alta (Rannala & Yang, 1996).

Los métodos para la selección del mejor modelo de cambio entre estados difieren bajo los enfoques de parsimonia o probabilísticos. Bajo el primero, no hay necesidad *a priori* de evaluar los cambios entre estados de carácter, por ejemplo si Fitch es mejor que Wagner al interpretar el orden de estados (De Luna *et al.*, 2005). En contraste, en los enfoques probabilísticos los modelos de cambio son un prerrequisito para iniciar la reconstrucción filogenética. La selección de la mejor hipótesis de cambio de estados es *a priori*, aunque además de los datos, esta estimación también depende de un árbol de referencia. Comúnmente se calcula una medida de similitud total derivada de los datos y un algoritmo de “agrupamiento de vecino más cercano” (neighbour joining) produce el árbol requerido (De Luna *et al.*, 2005).

## 2. JUSTIFICACIÓN.

La historia taxonómica de *Clowesia*, ha sido objeto de varios cambios, ligándolo con *Catasetum* por el hecho de ser extremadamente similares en sus estructuras vegetativas. Sin embargo, después de la revisión hecha por Dodson (1975) y varios estudios filogenéticos que sugieren la monofilia del género, *Clowesia* ha sido ampliamente aceptado (Pérez-Escobar *et al.* 2015; Batista *et al.* 2014; Romero en Pridgeon *et al.*, 2009; Romero, 1990).

Cabe mencionar que son varios los genes que se han empleado para dilucidar las relaciones filogenéticas en Cymbidiae y Catasetinae. Por ejemplo, el trabajo realizado por Batista *et al.* (2014), cuyo objetivo era clarificar la posición filogenética de *Cyanaeorchis*, resolvió moderadamente las relaciones filogenéticas entre los géneros de Catasetinae, utilizando evidencia molecular del núcleo (ITS) y de plástidos (*matK-trnK*), regiones que podrían ser una buena opción para el estudio de las relaciones filogenéticas de *Clowesia*. También, se han utilizado varios marcadores moleculares para determinar las relaciones filogenéticas dentro de la subtribu Cymbidinae (**Cuadro 1**), por ejemplo, el gen plástido *ycf1*, el cual es considerado entre los más variables en orquídeas (Whitten *et al.*, 2014; Neubig *et al.*, 2009). Este gen se ha empleado exitosamente en filogenias de Oncidiinae y Catasetinae (Pérez-Escobar *et al.*, 2015; Neubig *et al.*, 2012). Otros genes plástidos de gran utilidad son *matk-trnK* y *trns-G*,

ambos empleados en Cymbidinae y Catasetinae (Pérez-Escobar *et al.*, 2015; Batista *et al.*, 2014). Por último, también se ha empleado el gen nuclear ETS para Catasetinae (Pérez-Escobar *et al.*, 2015). Como se mencionó anteriormente, referente a los estudios filogenéticos donde se incluye a *Clowesia*, no se han podido determinar las relaciones internas, debido a que ningún trabajo se ha enfocado solamente en este género y tampoco se han incluido todos los taxones del género, por consiguiente, la monofilia tampoco ha sido explorada concluyentemente.

La reciente publicación de Pérez-Escobar *et al.* (2017), en donde se utiliza únicamente información molecular, incluye solo cuatro especies de siete conocidas para *Clowesia*. En dicho estudio, obtuvieron como resultado que la especie *C. rosea* se encuentra filogenéticamente más relacionada a las especies del grupo *C. russelliana* (*C. dodsoniana* y *C. thylaciochila*), también, se encontró que el área ancestral del género pudo ser la región del Amazonia, hace aprox. 5 millones de años. Sin embargo, dicha investigación puede estar sesgada a la falta de taxones de *Clowesia*, lo que no les permitió representar toda la variación del género en aspectos de ocupación geográfica y de relaciones ancestro descendiente. En relación a los análisis filogenéticos de mencionado estudio, por falta de información tuvieron que realizar análisis con matrices de datos faltantes, es decir, no incluyen la información de todos los genes utilizados en su investigación (ej. de seis genes, solo se utilizó uno para la especie *C. scurra* [como *C. amazonica*]). Cabe mencionar que en este trabajo, no se incluye a la especie *C. glaucoglossa*, la cual es considerada parte del grupo *C. russelliana* pero, morfológicamente tiene características que la incluirían con el grupo *C. rosea* (eg. alas de la columna largas).

**Cuadro 1.** Regiones, cebadores, secuencias y referencias que se han utilizado para análisis filogenéticos de Cymbidieae donde incluyen a *Clowesia*.

Región	Cebador	Secuencia	Referencia
<b>Nucleares</b>			
<b>ETS</b>	EST-Orchid  18-IGS	CAT-ATG-AGT-TGTTGCGGA-CC (AT)-T AGA-CAA-GCATATGACTAC-TGG- CAG-G	Pérez-Escobar <i>et al.</i> , (2015). Utilizado en Catasetinae.

<b>ITS</b>	ITS 1F	(TCC GTA GGT GAA CCT GCG G),	White <i>et al.</i> (1990) en Monteiro <i>et al.</i> (2010) utilizado en <i>Galeandra</i>
	ITS 2R	GCT GCG TTC TTC ATC GAT AC	
<b>Plástidos</b>			
<b>matK-trnK</b>	390F	CGATCTATTCATTCAATATTC	Batista <i>et al.</i> , (2014). Utilizado en Cymbidinae
	2R	CCCGGAACTAGTCGGATG	
<b>trnS-G</b>	rn-S(GCU)	GCC-GCT-TTA-GTC-CACTCA-GC	Pérez-Escobar <i>et al.</i> , (2015). Utilizado en Catasetinae.
	trn-G(UCC)	GAA-CGA-ATC-ACA-CTTTTA-CCA-C	
<b>Ycf1</b>	3720F	TAC GTA TGT AAT GAA CGA ATG G	Neubig <i>et al.</i> (2009a) en Neubig <i>et al.</i> , (2012); Pérez-Escobar <i>et al.</i> , 2016 Utilizado para Oncidiinae y Catasetinae
	5500R	GCT GTT ATT GGC ATC AAA CCA ATA GCG	

Utilizando los marcadores moleculares anteriores (ITS, ETS, *matK-trnK*, *trnS-G* y *ycf1*) y con el apoyo de información morfológica y ecológica, tal vez se podría construir una filogenia robusta del género y comprobar si el género se mantiene monofilético con las siete especies muestreadas, así como los dos grupos propuestos por Romero (1990).

Por último, existen importantes aportaciones referentes a *Clowesia* como el tratamiento taxonómico de Dodson (1975) y las aportaciones de biología reproductiva de Aguirre (1986), sin embargo, éstas necesitan ser actualizadas. Por lo anterior, en este documento se elaboró una nueva monografía de *Clowesia* con sus respectivos tratamientos taxonómicos, análisis sobre sus relaciones filogenéticas, biogeografía histórica y comentarios sobre la evolución de caracteres selectos. Las monografías de géneros son una herramienta indispensable para el conocimiento e identificación de las especies que lo integran, así como aportación de información básica que puede ser utilizada para aspectos de conservación entre otros.

### 3. Preguntas de investigación.

1. ¿Es *Clowesia* monofilético?
2. ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas internas de *Clowesia*?
3. ¿Cuál es el grupo hermano de *Clowesia*?
4. ¿Cuál pudo ser la distribución ancestral de *Clowesia*: Megaméxico o Suramérica?
5. ¿Hace aproximadamente cuántos millones de años pudo haber diversificado el último ancestro en común de *Clowesia*?
6. ¿Cómo ha sido la evolución de ciertos caracteres (floración respecto al desarrollo del pseudobulbo, colocación del polinario y la posición de la inflorescencia) en *Clowesia*?

### 4. Hipótesis.

#### 4.1. Premisas.

Las entidades consideradas parte de *Clowesia*, presentan características morfológicas y ecológicas que las vinculan, por ejemplo, flores hermafroditas con protandria, pétalos y sépalos con nerviaciones reticuladas, inflorescencias basales y raíces filiformes con geotropismo negativo.

Dodson (1975) y particularmente Romero (1990) detectaron dos grupos morfológicos en *Clowesia*, el grupo *Clowesia rosea* y el grupo *Clowesia russelliana*, además hipotetizaron que estos grupos morfológicos probablemente sean grupos filogenéticamente relacionados (monofiléticos).

*Catasetum* y *Clowesia* son muy parecidos vegetativamente, incluso, la especie *Catasetum discolor* Lindl. ha sido sugerida como una especie relacionada a *Clowesia warczewitzii* (Dodson, 1962; Lindley & Paxton, 1850), seguramente por el parecido superficial que tienen sus labelos fimbriados y la columna corta y gruesa. Cabe

mencionar que los últimos trabajos filogenéticos utilizando evidencia molecular (e.g. Pérez-Escobar *et al.*, 2015), sugieren que *Catasetum* es grupo hermano de *Clowesia*.

La mayor cantidad de clados de Catasetinae y especies de *Catasetum* (género que alberga la mayor diversidad de especies de la subtribu, aprox. 120), se encuentran restringidos a Suramérica (Romero en Pridgeon *et al.*, 2009). Por otra parte, se estima que *Catasetum* es un género que se originó aprox. hace ~4 a 11 millones de años (Ramírez *et al.*, 2011).

En función a las premisas anteriores, surgen las siguientes hipótesis que pueden ser sometidas a prueba con análisis filogenéticos, análisis de reloj molecular y análisis de estadísticos de dispersión y vicarianza (S-DIVA).

#### **4.2. Predicciones.**

1. Las siete entidades hoy reconocidas bajo el nombre genérico de *Clowesia* conformarán un grupo monofilético por que comparten un ancestro inmediato en común.

2. Los grupos morfológicos de *Clowesia* sugeridos en Romero (1990), también resultarán monofiléticos.

3. *Clowesia* resultará grupo el hermano de *Catasetum*.

4. *Clowesia* resultará ser un género de reciente divergencia como *Catasetum* (4-10 Ma).

5. El área de distribución del último ancestro en común de *Clowesia* fue Suramérica.

## 5. OBJETIVOS.

### 5.1 Objetivo general:

Realizar un tratamiento taxonómico y evaluar la sistemática, filogenia y biogeografía histórica de *Clowesia*, utilizando evidencia ecológica, molecular y morfológica.

### 5.2 Objetivos específicos:

- Generar un tratamiento taxonómico para *Clowesia*.
- Evaluar la monofilia y relaciones filogenéticas internas y externas de *Clowesia* con evidencia molecular, morfológica y ecológica mediante análisis filogenéticos.
- Analizar la biogeografía histórica de *Clowesia* mediante el análisis de S-DIVA y el uso de Reloj Molecular.
- Analizar la evolución de caracteres selectos y que definen grupos en *Clowesia*, deduciéndolo de la filogenia mediante un análisis de reconstrucción de estados de carácter.
-

---

## CAPÍTULO I

### ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE *CLOWESIA* LINDL.

#### 1. Introducción.

Catasetinae es una subtribu de orquídeas americanas sumamente interesante en muchos aspectos, desde el hortícola, hasta sus intrincados sistemas reproductivos como la unisexualidad determinada por los factores ambientales. Particularmente por los interesantes sistemas reproductivos de la subtribu, fue que el mismo Charles Darwin mencionó que Catasetinae es uno de los grupos más interesantes de orquídeas, principalmente *Catasetum* Rich. ex Kunth y *Cycnoches* Lindl. (Darwin 1877:211 en Pérez-Escobar *et al.*, 2015).

La subtribu Catasetinae está conformada por ocho géneros y sobre los cuales se han llevado a cabo una cantidad considerable de trabajos con el objetivo de dilucidar las relaciones entre ellos (Pérez-Escobar *et al.*, 2015; Batista *et al.*, 2014; Whitten *et al.*, 2014; Stern & Judd. 2002, 2001; Pridgeon & Chase, 1998). No obstante, en libros como *Genera Orchidacearum*, se menciona que las relaciones entre las especies de cada género no han sido resueltas en su totalidad (Romero en Pridgeon *et al.* 2009). Este es el caso de *Clowesia*, género que ha sido tomado en cuenta en dichos estudios, pero a pesar de eso, los muestreos utilizados no incluyen a todas las especies.

Uno de los principales trabajos filogenéticos de Catasetinae que compiló información de la mayoría de especies de *Clowesia* (seis de siete) es el de Romero (1990), sin embargo, este trabajo solo se apoyó de información morfológica para resolver las relaciones entre los géneros de la subtribu. Cabe mencionar que en este trabajo se logró detectar dos grupos de especies de *Clowesia* con afinidades morfológicas, el grupo *Clowesia rosea* y el grupo *Clowesia russelliana*; además, se hipotetizó que estos grupos son monofiléticos.

### 1.1. Estudios filogenéticos de *Clowesia* utilizando evidencia molecular y morfológica.

Los estudios filogenéticos realizados hasta la fecha apoyan la monofilia de *Clowesia* con altos valores estadísticos (Pérez-Escobar *et al.*, 2017; Pérez-Escobar *et al.*, 2015; Batista *et al.*, 2014; Whitten *et al.*, 2014; Stern & Judd 2002, 2001; Pridgeon & Chase, 1998; Chase & Hills 1992; Romero, 1990; Chase & Pippen, 1990). Sin embargo, las relaciones internas del género, siguen siendo inciertas debido a la exclusión de taxones o la falta de información (molecular y morfológica) en los análisis. La mayoría de los trabajos que han utilizado evidencia molecular, apenas incluyen dos o tres especies del género (**Cuadro 1**). El reciente trabajo de Pérez-Escobar *et al.* (2017), en donde se emplea evidencia molecular de seis genes (ITS, ETS, XDH, *matK-trnK*, *trnS-G* y *ycf1*), incluye una importante cantidad de especies de *Clowesia* (cuatro de siete); sin embargo, la topología obtenida en este estudio surge de un análisis ejecutado con datos faltantes, es decir, no se incluye la información molecular de cada gen para cada especie de *Clowesia*. Por ejemplo, solo se usó la información de un gen (*trnS-G*) para la especie *Clowesia scurra* (como *Clowesia amazonica*). A pesar de la falta de información molecular en el mencionado estudio, *Clowesia* resulta ser monofilético, pero las relaciones internas del género no son coherentes con la propuesta de Romero (1990); evidentemente la falta de información molecular podría estar sesgando la resolución filogenética obtenida.

Por otra parte, los primeros trabajos filogenéticos de Catasetinae discreparon en los resultados sobre la posición filogenética de *Clowesia* dentro de la subtribu, pero los últimos utilizando varios marcadores moleculares e incluso información anatómica, sugieren una relación hermana entre *Clowesia-Catasetum* (Pérez-Escobar *et al.*, 2015; Batista *et al.*, 2014; Whitten *et al.*, 2014; Stern & Judd. 2002, 2001; Pridgeon & Chase, 1998).

**Cuadro 1** Estudios filogenéticos realizados hasta la fecha de Cymbidieae, Catasetinae y especies de *Clowesia* involucrados en estos.

Referencia	Tipo de evidencia	<i>Clowesia spp</i> incluidas
Chase & Phippen (1990)	Morfología (Semillas)	<i>C. rosea</i> y <i>C. warczewitzii</i>
Romero (1990)	Morfología	<i>C. glaucoglossa</i> , <i>C. russelliana</i> , <i>C. thylaciochila</i> , <i>C. dodsoniana</i> , <i>C. rosea</i> y <i>C. scurra</i> (como <i>C. warczewitzii</i> )
Chase & Hills (1992)	ADN cp	<i>C. rosea</i> y <i>C. dodsoniana</i>
Pridgeon & Chase (1998).	ADN ( <i>ITS &amp; rps4</i> )	<i>C. russelliana</i> , <i>C. thylaciochila</i> y <i>C. rosea</i>
Stern & Judd (2001;2002)	Anatomía	<i>C. glaucoglossa</i> , <i>C. thylaciochila</i> y <i>C. russelliana</i>
Whitten <i>et al.</i> (2014)	ADN ( <i>matK &amp; ycf1</i> )	<i>C. dodsoniana</i>
Batista <i>et al.</i> (2014)	ADN ( <i>ITS, matK-trnK &amp; rbcL</i> )	<i>C. warczewitzii</i> y <i>Clowesia sp</i>
Pérez-Escobar <i>et al.</i> (2015)	ADN ( <i>ITS, ETS, Xdh, Ycf1, trnS-trnG y matK</i> )	<i>C. thylaciochila</i> , <i>C. russelliana</i> y <i>C. rosea</i>
Pérez-Escobar <i>et al.</i> (2017)	ADN ( <i>ITS ETS Xdh, Ycf1 trnS-trnG y matK</i> )	<i>C. thylaciochila</i> , <i>C. russelliana</i> , <i>C. dodsoniana</i> , <i>C. rosea</i> y <i>C. scurra</i> (como <i>C. amazonica</i> ).

Con base en similitudes morfológicas se han propuesto dos grupos dentro de *Clowesia*, el grupo *Clowesia rosea* y el grupo *Clowesia russelliana* (Romero, 1990; Dodson, 1975). Una de las principales características de estos grupos es la fenología floral. Las plantas en el grupo *Clowesia rosea* se caracterizan por florecer cuando el pseudobulbo se encuentra completamente maduro y ha perdido todas las hojas. Por otra parte, el grupo *C. russelliana* se caracteriza por florecer junto con el desarrollo del nuevo pseudobulbo. Además de dichas características, existen otras (**Cuadro 2**).

Considerando lo anterior, se hipotetiza que *Clowesia* es un grupo monofilético y los dos grupos (grupo *C. rosea* y *C. russelliana*) de especies propuestos por Romero (1990), también serán monofiléticos dentro de *Clowesia*. Esta hipótesis puede someterse a prueba con análisis filogenéticos de evidencia molecular de genes plástidos y nucleares, al igual que caracteres morfológicos y ecológicos. Las topologías del análisis filogenético nos ayudarán a comprender las relaciones filogenéticas internas y externas de *Clowesia*, así como hipotetizar otros aspectos como la evolución de ciertos caracteres morfo-

ecológicos, la distribución ancestral y el tiempo en el que pudo haberse originado el grupo corona de *Clowesia*.

**Cuadro 2.** Características más sobresalientes de los grupos morfológicos detectados en *Clowesia* por Romero (1990).

Clado <i>Clowesia rosea</i>	Clado <i>Clowesia russelliana</i>
<b>Características</b>	
Plantas vegetativamente pequeñas (aprox. 5-10 cm)	Plantas vegetativamente grandes (aprox. 7-20 cm)
Florece cuando maduran los pseudobulbos y estos pierden las hojas.	Florece junto con el desarrollo del nuevo pseudobulbo.
Flores relativamente pequeñas (sépalos dorsal de 10 a 19 mm. de largo).	Flores relativamente grandes (sépalos dorsal de 20 a 35 mm. de largo)
Los márgenes de los labelos son fimbriados (en los lóbulos laterales y el central).	Los márgenes de los labelos son erosos.
Preferencias a climas húmedos (ej. Cuencas de Ríos Amazonas y Orinoco)	Preferencia a climas secos (ej. Depresión Central del Balsas y Costa del Pacífico mexicano).

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS.

### 2.1. Muestreo taxonómico para el análisis filogenético.

#### 2.1.1 Grupo interno

El grupo interno se integró por las siete especies propuestas de *Clowesia*. Se utilizó un individuo por especie y con los taxones *Clowesia dodsoniana* y *Clowesia russelliana*, se incorporaron al menos dos genotipos al estudio. Con las especies de *Clowesia* restantes de México solo se pudo analizar un individuo debido a que son especies escasas en campo y se encuentran en sitios actualmente muy peligrosos de México (ej. la Huacana en Michoacán). Las especies de Suramérica fueron proporcionadas por cultivadores profesionales y aficionados de orquídeas, así como por jardines botánicos internacionales (SEL).

### 2.1.2. Grupo externo

Los taxones seleccionados se encuentran en el **Cuadro 3**. Se usaron taxones representativos de los ocho géneros reconocidos en la subtribu Catasetinae. Nos basamos en las hipótesis filogenéticas de Batista *et al.* (2014), Whitten *et al.* (2014), Pérez-Escobar *et al.* (2015) y Pérez-Escobar *et al.* (2017) para la selección de grupos externos a Catasetinae. Todos los trabajos mencionados, se basan en evidencia molecular de varios genes nucleares y de cloroplasto.

## 2.2. DATOS MOLECULARES.

### 2.2.1. GenBank.

Los genes seleccionados para este trabajo fueron los genes nucleares ITS y ETS, así como los genes plástidos *matK-trnK*, *trnS-G* y *ycf1*. Estos genes han sido empleados en los ocho géneros de Catasetinae (Pérez-Escobar *et al.*, 2017; Batista *et al.*, 2014). Las secuencias de los genes mencionados anteriormente, fueron localizadas y descargadas de la base de datos de GenBank. Todas las secuencias de *Clowesia* fueron generadas, así como las de algunos taxones externos.

A continuación se muestra en el **Cuadro 3** los taxones y sus respectivas accesiones utilizadas para este trabajo obtenidas en la base de datos de GenBank.

**Cuadro 3.** Regiones y accesiones de los taxones implementados para este trabajo.

Taxones	Nuclear (“n”)		Cloroplasto (“cp”)		
	ITS spacer	ETS	<i>trnS-G</i>	<i>ycf1</i>	<i>matK-trnK</i>
<b>Grupo externo funcional</b>					
<i>Polystachya cultriformis</i> (Thouars) Lindl.	GU556643			KF660306	GQ145124
<b>Grupo externo</b>					
<i>Eulophia graminea</i> Lindl.	FJ565666			FJ563827	FJ565159
<i>Eulophia angolensis</i> (Rchb.f.) Summerh.	KF318932	KU257698	KU257714		
<i>Cyrtopodium andersonii</i>	AF470490			KF660329	EF079263

(Lamb. ex Andrews) R. Br.					
<i>Cyrtopodium punctatum</i> (L.) Lindl.	AF239412			KT750238	AF239508
<b>Catasetinae grupo interno</b>					
<i>Catasetum collare</i> Cogn.	KT768384	KT768350	KT768421	KT768491	
<i>Catasetum expansum</i> Rchb. f.				KF660525	AF263637
<i>Catasetum fimbriatum</i> (Gardner ex Hook.) Rchb. f.	EU441210				
<i>Catasetum juruenense</i> Hoehne	KT768385	KT768351	KT768422		
<i>Catasetum luridum</i> (Link) Lindl.	EU877155	EU877135			
<i>Catasetum macrocarpum</i> Rich. ex Kunth	KT768386	KT768352	KT768423	KT768493	
<i>Catasetum meeae</i> Pabst	KT768387	KT768353	KU257708		
<i>Catasetum planiceps</i> Lindl.					EF079266
<i>Catasetum x roseoalbum</i> (Hook.) Lindl.	KT768388	KT768354	KT768424		
<i>Catasetum saccatum</i> Lindl.	EU441204				
<i>Cyanaeorchis arundinae</i> (Rchb. f.) Barb. Rodr.	KF771816			KU257725	KF771821
<i>Cyanaeorchis minor</i> Schltr.	KF771818				KF771822
<i>Cyanaeorchis praetermissa</i> J.A.N. Bat. & Bianch.	KF771819				KF771823
<i>Cycnoches aureum</i> Lindl. & Paxton			KT768426		
<i>Cycnoches chlorochilon</i> Klotzsch			KT768428		
<i>Cycnoches egertonianum</i> Bateman	KT768397	KT768361	MF285509	KT768503	AY368401
<i>Cycnoches haagii</i> Barb. Rodr.	KU257702	KU257695	KU257710		
<i>Cycnoches herrenhusanum</i> Jenny & G.A. Romero	KU257703	KU257696	KU257711	KU257727	
<i>Cycnoches lehmanii</i>			KT768437		
<i>Cycnoches loddigesii</i>			KT768438		
<i>Cycnoches pachydactylon</i> Schltr.	KT768404	KT768369	KT768440		

<i>Cycnoches peruvianum</i>			KT768443		
<i>Cycnoches ventricosum</i> Bateman	KT768409	KT768375	MF285512	KT768516	
<i>Cycnoches warszewiczii</i> Rchb. f.	KT768410	KT768376	MF285513		
<i>Dressleria dilecta</i> (Rchb.f.) Dodson	AF239411		KU257712	EU490731	EU214339
<i>Dressleria sp.</i>		KU257697		KU257730	
<i>Dressleria severiniana</i>			KU257713		
<i>Galeandra batemanii</i> Rolfe	EU877139	EU877122			
<i>Galeandra baueri</i>			EU877103		
<i>Galeandra beyrichii</i> Rchb. f.	EU877151	EU877133	EU877112		
<i>Galeandra devoniana</i> R.H. Schomb. ex Lindl.	EU877142	EU877125	EU877105	KF660330	KF660268
<i>Galeandra cristata</i>			EU877104		
<i>Galeandra greenwoodiana</i> Warford	EU877144	EU877127	EU877107		
<i>Galeandra junceaoides</i> Barb. Rodr.			EU877108		
<i>Galeandra leptoceras</i> Schltr.	KU257706	KU257699			
<i>Galeandra magnicolumna</i> G.A.Romero & Warford	EU877146	EU877129	EU877109		
<i>Galeandra minax</i> Rchb. f.			EU877110		
<i>Galeandra montana</i> Barb.Rodr.	EU877152		EU877113		
<i>Galeandra paraguayensis</i> Cogn.	EU877153	EU877134	EU877114		
<i>Galeandra santarena</i> S.H.N.Monteiro & J.B.F. Silva			EU877106		
<i>Galeandra sp.</i>				JF692079	
<i>Galeandra stangeana</i> Rchb. f.	EU877150	EU877132			
<i>Galeandra stylomisantha</i> (Vell.) Hoehne	EU877154		EU877115		
<i>Grobya amherstiae</i> Lindl.	EU877158	EU877137	EU877119		
<i>Grobya galeata</i> Lindl.	AF470487				AF470457
<i>Mormodes andreettae</i> Dodson	LK054149				EF065563

<i>Mormodes badia</i> Rolfe ex Watson	KT768415	KT768380	KU257715		
<i>Mormodes ephippilabia</i> Fowlie	KT768416	KT768381		KT768526	
<i>Mormodes luxata</i> Lindl.	KT768417	KT768382		KT768527	
<i>Mormodes maculata</i> (Klotzsch) L.O.Williams	LK054170				
<i>Mormodes oestlundianum</i> Salazar & Hágsater	LK054144				
<i>Mormodes punctata</i> Rolfe	KT768418	KT768383	KU257716		
<i>Mormodes tigrina</i> Barb.Rodr.	KU257707	KU257700	KU257717		
<i>Mormodes williamsii</i> G.Nicholson	LK054178				
<i>Mormodes vinacea</i> Hoehne					EF079252

#### 2.4. Extracción.

El ADN se obtuvo de hojas o flores de material fresco y/o preservado en gel sílice, y se extrajo utilizando el protocolo del Kit de extracción Quiagen (2011)

#### 2.5. Amplificación.

La amplificación del ADN se realizó mediante la reacción en cadena de la polimerasa, (PCR, por sus siglas en inglés) (**Cuadro 4**).

**Cuadro 4.** Características de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR).

Loci	Desnaturalización inicial temp./tiempo	Amplificación	Extensión final temp./tiempo	Número de ciclos
ITS	95°C/3 min	95°C (30 s) + 52°C (1 min) + 68°C (1 min)	68°C (10 min)	39
ETS	95°C/3 min	95°C (30 s) + 52°C (1 min) + 68°C (1 min)	68°C (10 min)	39
matK-trnKtrnK	94 °C (4 min)	94 °C (45 s), 58 °C (45 s),	72°C (5 min)	35

		72 °C ( 80 s)		
<i>tnS-G</i>	95°C/3 min	95°C (30 s) + 52°C (1 min) + 68°C (1.5 min)	68°C (10 min)	39
<i>ycf1</i>	95°C (3 min)	95°C (30 s) + 54°C (1 min) + 68°C (1.5 min)	68°C (10 min)	39

## 2.6. Secuenciación.

Los productos de las amplificaciones se enviaron directamente a Macrogen Corea para su purificación y secuenciación.

## 2.7. Ensamblaje, limpieza y alineamiento de secuencias.

El ensamblaje y limpieza de secuencias, se realizó con el software Sequencher v. 4.1.4 (Genecodes Inc., Ann. Arbor, Miami, USA). Después del ensamblaje, se construyeron matrices de secuencias en formato nexus, las cuales fueron alineadas automáticamente con MUSCLE (Edgar, 2004). Desde el software Phyde (Müller *et al.* 2008) y de manera visual, se verificó que la alineación automática de las secuencias estuviese correcta, de no estarlo, estas fueron editadas manualmente.

## 2.8. Datos morfológicos y ecológicos.

Los caracteres morfológicos y ecológicos (a partir de este momento los mencionaremos como caracteres Morfo-ecológicos) se obtuvieron de material herborizado de los herbarios AMES, AMO, CICY, KEW, MEXU, MO, NY y SEL, además de la observación de plantas vivas y flores en líquido. También nos apoyamos para el estudio en información proveniente de literatura e iconografía relevante de la subtribu. Algunas características ecológicas se obtuvieron de las salidas de campo, etiquetas del material herborizado y de la literatura.

## 2.9. Análisis filogenético.

De los datos morfo-ecológicos y moleculares obtenidos, se elaboraron matrices. Se analizó por separado la combinación de las regiones nucleares, lo mismo para la

combinación de las regiones plástidas, y los caracteres morfo-ecológicos, por último, un análisis con todos los datos obtenidos (regiones nucleares, regiones del cloroplasto y caracteres morfo-ecológicos).

Para los análisis combinados de todos los datos, se aplicara la función “merge matrices” implementado en Winclada (Nixon, 2002). Para el caso de inferencia bayesiana se elaborará una matriz particionada con sus respectivas indicaciones (modelos evolutivos y opciones para analizar datos morfo-ecológicos).

En casos en los que no se puede obtener secuencias o algún otro dato para algún taxón, en las fusiones de matrices se indicó como no aplica con el símbolo “?”

### **2.9.1 Análisis de Máxima Parsimonia.**

Se realizaron las reconstrucciones filogenéticas a través de NONA (Goloboff, 1993) con Winclada (Nixon, 2002), utilizando el algoritmo de Ratchet (Nixon, 1999).

A comparación de las búsquedas exhaustivas en donde todos los posibles árboles son analizados y que puede tomar mucho tiempo en las iteraciones, en especial en matrices grandes; el algoritmo de Ratchet es eficiente, produce resultados muy parecidos en mucho menos tiempo usando solo unos pocos árboles por iteración y permutando una cantidad intermedia de caracteres (entre 10-25%) y mejora drásticamente el ajuste de los cladogramas en las primeras iteraciones (Nixon, 1999). Por lo anterior, decidimos usar el algoritmo mencionado, con 1000 iteraciones y 10 árboles muestreados para el 10% de los caracteres en cada iteración, con el objetivo de identificar el árbol más parsimonioso. La discriminación entre árboles resultantes, se hará sobre la base de las longitudes de los árboles (L), el índice de consistencia (IC) y el índice de retención (IR). Para evaluar el soporte de los clados se utilizará un análisis de Jackknife (JK), con 1000 réplicas. Los valores obtenidos del JK. fueron considerados como robustos arriba de un 60 %.

### **2.9.2 Análisis de Inferencia bayesiana.**

Para el análisis filogenético con inferencia bayesiana, se utilizó el paquete Mr. Bayes 3.2.6, corrido en CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2015). Antes de realizar los análisis individuales y combinados, se calculó el modelo evolutivo de cada una de las

matrices de datos moleculares, utilizando el software J. model test versión 2.1.6 (Posada, 2008), con el Criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés). El análisis consistió de los siguientes parámetros: Se aplicó 5, 000,000 de generaciones, muestreando un árbol cada 1000 generaciones. El parámetro para la temperatura de las cadenas fue de 0.2. Posteriormente se verificó que el análisis haya alcanzado la convergencia, utilizando TRACER 1.6 (Rambaut & Drummond, 2009). En este análisis los clados con un apoyo de 0.95, fueron considerados como robustos, debido a que este tipo de análisis obtiene valores mucho más altos. Los árboles obtenidos por este análisis serán editados utilizando Fig tree (Drummond *et al.*, 2012b).

### **3. RESULTADOS.**

#### **3.1 Datos morfológicos y ecológicos codificados.**

A continuación, se enlistan y discuten los caracteres morfo-ecológicos codificados para los análisis filogenéticos. En total, se obtuvieron 33 caracteres morfo-ecológicos, para el caso de los géneros que presentan unisexualidad, los caracteres fueron tomados de individuos pistilados, debido a que en ellos es donde se encuentra la variabilidad morfológica (Romero, 1990).

##### **3.1.1. Codificación de caracteres.**

1.- La subtribu Catasetinae se caracteriza por sus sistemas reproductivos, debido a que en este grupo se pueden encontrar especies que poseen flores unisexuales, bisexuales con protandria y bisexuales sin protandria (Pérez-Escobar *et al.*, 2015; Romero, 1990). En un análisis de evolución de estados de carácter en Catasetinae (Pérez-Escobar *et al.*, 2015), se reconstruyó el carácter sexualidad de las flores. Los resultados de dicho análisis, apoyan la hipótesis de que el último ancestro en común de Catasetinae portaba flores hermafroditas sin protandria. Posteriormente, en el último ancestro en común del núcleo de Catasetinae, evolucionaron las flores hermafroditas con protandria, de donde se derivó independientemente la unisexualidad en los géneros *Catasetum*, *Cycnoches* y en algunas especies de *Mormodes* (unisexualidad funcional en

este último género). La característica de la protandria en Catasetinae, ha sido registrada en *Clowesia*, *Dressleria* y *Mormodes*, sin embargo, en estos tres géneros la protandria no es homóloga morfológicamente, pero sí funcionalmente. En *Clowesia* y *Dressleria*, las flores presentan protandria debido a que parte del estípite se encuentra dentro de la cavidad estigmática, lo que impide el acceso del polen a esta última. Por otra parte, el mecanismo de protandria en algunas especies de *Mormodes* funciona debido a que la columna se encuentra torcida y por consecuencia la cavidad estigmática queda fuera del alcance del polinizador; cuando el polen es retirado y después de haber transcurrido alrededor de 24 horas (Dodson, 1962), la columna adopta una posición normal (no torcida) dejando la cavidad estigmática libre para recibir polen. Este carácter ha sido codificado generalizando la protandria a pesar de los distintos mecanismos que la originan. Entonces, esta característica fue codificada como: **Sexualidad de las flores:** 0) unisexualidad; 1) hermafroditas sin protandria; 2) hermafroditas con protandria. Este carácter, fue codificado similarmente como en Romero (1990) y Salazar *et al.* (2015).

2. La subtribu presenta una clara variación en la posición de donde surge la inflorescencia en el pseudobulbo. Clados considerados hermanos como *Catasetum-Clowesia* comparten la posición basal de la inflorescencia. También hay clados relacionados que difieren en estas estructuras, por ejemplo *Mormodes-Cycnoches-Dressleria*, el primero presenta inflorescencias que mayormente que surgen en la parte superior del primer entrenudo, pero también pueden surgir en el segundo o tercer entrenudo. *Cycnoches* presenta con mayor frecuencia inflorescencias originándose de los entrenudos de la mitad apical del pseudobulbo, pero sin llegar a ser apical. Por último, *Dressleria* presenta inflorescencias basales. Esta variación en el surgimiento de la inflorescencia ha sido similarmente codificado como el trabajo de Salazar *et al.* (2016). Para este documento, este carácter fue codificado como: **Posición de la inflorescencia en el pseudobulbo:** 0) basal; 1) subasal; 2) subapical; 3) apical.

3. En Catasetinae la disposición del raquis de la inflorescencia puede tener tres variantes, por ejemplo en *Clowesia* y *Cycnoches* se caracterizan porque el raquis de la inflorescencia es péndula. Otros géneros como *Catasetum*, presentan inflorescencias basales y con tendencia a ser erectas pero debido al peso de las flores, terminan arqueándose e incluso eventualmente el exceso de peso consigue romper la

inflorescencia. Por otra parte, algunas especies de *Mormodes* (e.j. *Mormodes punctata* Rolfe) tienen inflorescencias completamente erectas. En función a lo anterior, se ha decidido codificar este carácter como: **Inflorescencia:** 0) péndulas; 1) erecto arqueadas; 2) erectas.

4. En *Catasetinae* se pueden encontrar especies con flores que presentan resupinación, esto sucede por una torsión del ovario pedicelado que modifica la posición del labelo, dejando este último posicionado hacia abajo. En el caso de *Clowesia*, todas las especies presentan flores resupinadas. En *Catasetum* se pueden encontrar especies con flores resupinadas o no. Por ejemplo las flores masculinas de *Catasetum inregerrimum* Hook., no son resupinadas y en *Catasetum laminatum* Lindl. son resupinadas (aunque todas las flores femeninas son no resupinadas). Este carácter fue codificado como: **Posición de las flores:** 0) resupinadas; 1) no resupinadas.

5. Un aspecto notable en *Clowesia* es la fenología floral. En los dos grupos propuestos por Romero (1990) se nota una diferencia: El grupo *Clowesia rosea* se caracteriza por desarrollar la inflorescencia cuando el pseudobulbo ha madurado y perdido las hojas articuladas (a finales de la estación lluviosa o mediados de la de sequía), mientras que el grupo *Clowesia russelliana* se caracteriza por desarrollar la inflorescencia simultáneamente con el desarrollo del nuevo pseudobulbo, justo al inicio de la estación lluviosa. En otras especies de *Catasetinae* también se ha registrado variación en este carácter, por ejemplo en *Catasetum* (*Catasetum x roseoalbum* (Hook.) Lindl. y en *Catasetum paraguayense* Romero & Carnevali) y en *Mormodes*, (Salazar *et al.* 2016). Este carácter se codificó como: **Desarrollo de la inflorescencia referente a su fenología:** 0) simultáneamente con el desarrollo del nuevo pseudobulbo y hojas; 1) con el pseudobulbo maduro y foliado; 2) con el pseudobulbo maduro pero sin hojas.

6. A excepción de *Catasetum*, los demás géneros del núcleo de *Catasetinae* presentan una estructura conocida como filamento del clinandrio. Dicha estructura es una protuberancia del clinandrio (Romero, 1990). Dodson (1962) sugiere que este filamento tiene como función activar el mecanismo de descarga del polinario. El filamento tampoco se encuentra en los géneros *Cyanaeorchys*, *Cyrtopodium*, *Galeandra* y *Grobya* (Romero, 1990). En *Clowesia* este carácter ha sido encontrado en los dos

grupos morfológicos. Aquí el filamento fue codificado como: **Filamento del clinandrio:** 0) ausente; 1) presente.

7. Una sinapomorfia para el género *Galeandra* es el espolón del labelo, este no se encuentra en ningún otro género de la subtribu. Carácter codificado como: **Espolón labelar:** 0) ausente; 1) presente.

8. En Catasetinae, los síndromes de polinización son muy interesantes. Por ejemplo: algo que caracteriza al núcleo de Catasetinae, es que los géneros que lo conforman evolucionaron la polinización conocida por androeuglosinofilia. Este síndrome consiste en la visita exclusiva de abejas macho de la tribu Euglosinii para coleccionar las fragancias liberadas por las flores (Chase & Hills, 1992). Este carácter se codificó como Síndrome **Androeuglosinofilo:** 0) ausente; 1) presente.

9. En todo Catasetinae, un carácter muy interesante y que solo puede ser encontrado en *Catasetum*, son las antenas sensitivas. Estas son proyecciones de la columna que tienen la función de eyectar el polinario. La variación morfológica de estas antenas ha sido la base de una propuesta de clasificación al interior de *Catasetum*. Por ejemplo, han sido utilizadas para clasificar a *Catasetum* y el sub. Género *Pseudocatasetum*. El subgénero *Pseudocatasetum* se caracteriza por tener antenas sensitivas cortas y gruesas. Mientras que *Catasetum* posee antenas largas y filiformes. Este carácter se codificó como **Antenas sensitivas:** 0) Ausente; 1) Presente.

10. En todas las especies de Catasetinae es notable la total pérdida de hojas después de que el pseudobulbo ha madurado en su totalidad, sin embargo en el género *Dressleria*, las hojas se mantienen y no se pierden (Romero, 1990). Este carácter fue codificado como **Hojas persistentes:** 0) Ausente; 1) Presente

11. Todos los géneros de Catasetinae presentan dos polinias, sin embargo, *Cyanaeorchis*, que fue el último género en integrarse a la subtribu, presenta cuatro polinias, de hecho este género fue clasificado en algún momento en la subtribu Eulophiinae (Batista *et al.* 2014). Este carácter fue codificado como: **Número de polinias:** 0) 2; 1) 4

12. Catasetinae se caracteriza por las interesantes estrategias que utiliza para su polinización, las cuales han sido ampliamente estudiadas y registradas en la literatura. Entre dichas estrategias, podemos encontrar las diferentes formas en las que coloca el polinario. En los ocho géneros de la subtribu han sido reportadas al menos cuatro formas de colocación. Este carácter se codificó como: **Colocación del polinario en el polinizador:** 0) En la zona dorsal del tórax; 1) En el ápice del abdomen; 2) En la parte ventral del tórax; 3) En las patas delanteras; 4) En la cabeza.

13. Una característica que vincula a los géneros *Catasetum* y *Clowesia*, son las raíces filiformes con geotropismo negativo. Los demás géneros de Catasetinae, no presentan esta característica, aun cuando está presente en otros géneros de las Cymbidieae (*Eriopsis* Lindl., *Ansellia* Lindl., *Grammatophyllum* Blume, *Cyrtopodium* R.Br., etc). A estas raíces filiformes se les ha atribuido el papel de colectoras de materia orgánica, la cual puede proporcionar nutrimentos a las plantas (Romero en Pridgeon *et al.* 2009) así como conservar humedad alrededor de las raíces. Este carácter fue codificado como: **Raíces dimorfas:** 0) ausente; 1) presente.

14. Stern & Judd (2001) estudiaron la anatomía de Catasetinae, encontrando un carácter que liga a *Cycnoches* y *Mormodes*. Este carácter es encontrado en el tejido del pseudobulbo, son idioblastos mucilaginosos, no hallados en los demás géneros de Catasetinae. Este carácter fue codificado como: **Idioblastos mucilaginosos en el pseudobulbo:** 0) Ausentes; 1) Presentes

15. De igual forma, en el trabajo de Stern & Judd (2001) se menciona que un carácter que comparten los géneros *Catasetum*, *Clowesia* y *Dressleria*, son la presencia de bandas en la pared celular del tejido de los pseudobulbos. Los géneros restantes de Catasetinae, no presentan dichas bandas. Este carácter fue codificado como: **Bandas en las paredes celulares del pseudobulbo (células asimiladoras):** 0) Ausentes; 1) Presentes.

16. La banda del estípite en los géneros *Dressleria*, *Cycnoches* y *Mormodes*, inmediatamente después de ser expulsado y colocado en el polinizador, adopta una forma torcida. Posteriormente, con el tiempo, este estípite asume una posición erecta.

Esta característica no se encuentra en los géneros restantes de *Catasetinae*. Aquí este carácter fue codificado igual que en el trabajo de Romero (1990): **Estípite después de la descarga:** 0) Sin torsión; 1) Con torsión.

17. Un carácter que vincula a *Cyanaeorchis* con *Grobya*, son las hojas lineares. Los demás géneros de *Catasetinae*, generalmente presentan hojas oblongo-elípticas. Este carácter fue codificado como: **Forma de las hojas:** 0) Lineares; 1) Oblongo-elípticas

18. Un carácter que presenta *Grobya*, son las hojas de prefoliación duplicativa (hojas conduplicadas), los demás géneros de *Catasetinae* presentan prefoliación convoluta. Este carácter fue codificado como: **Prefoliación:** 0) Convoluta, 1) Conduplicada.

19. Un carácter detectado por Romero (1990) y que vincula a los géneros *Cycnoches*, *Dressleria* y *Mormodes*, es el extremo inferior del estípite (donde se une al viscidio) está doblemente doblado (reduplicado), mientras que en *Catasetum* y *Clowesia*, el estípite es más o menos recto (Romero, 1990). Este carácter se codificó como: **Parte inferior extrema del estípite:** 0) Recto; 1) Doblemente doblado.

20. Un carácter que vincula a todas las especies de *Clowesia*, son las nerviaciones claramente reticuladas que presentan en pétalos, sépalos y labelo. En ningún otro género de *Catasetinae* se ha reportado este tipo de nerviación. La especie *Clowesia rosea*, es la única en la que no se observa a simple vista las reticulaciones, sin embargo, en un estereoscopio o con flores que han perdido el color cuando son preservadas en líquido, se puede notar este tipo de reticulación. Este carácter se codificó como: **Segmentos de la flor con nerviación reticulada evidente:** 0) Ausente; 1) Presente.

21. Todas las especies de *Mormodes* presentan una torsión de la columna que está vinculada al hermafroditismo con protandria. No obstante, este carácter puede ser encontrado en especies unisexuales como *Mormodes lineata*. Este carácter se codificó como: **Torsión de la columna:** 0) Ausente; 1) Presente.

### 3.1.2. Codificación de caracteres únicamente en *Clowesia*

22. Algunas especies de *Clowesia* presentan una compresión o estrechamiento en el saco labelar; por ejemplo, para el caso de *Clowesia warczewitzii* y *Clowesia scurra*, la compresión está relacionada con el mecanismo de colocación del polinario. La compresión del saco en estas dos especies se ubica en el tercio proximal del labelo, y secciona esta estructura en dos partes, formando cavidades que obligan al polinizador (*Eulaema nigrata* o *Eulaema bombiformis*) a meter sus patas delanteras para poder colectar los volátiles y simultáneamente así conseguir colocar el polinario en estas. La especie *Clowesia glaucoglossa* también tiene una compresión del saco labelar; sin embargo, esta compresión no es homóloga, ya que en realidad se trata de un conjunto de tres compresiones que surgen desde el final de los lóbulos laterales y se dirigen hacia el centro del saco labelar. De igual forma, estas compresiones en *C. glaucoglossa*, probablemente juegan un papel importante en la colocación del polinario, sin embargo, esta última especie coloca el polinario en la cabeza del polinizador. Este carácter se codificó como: **Compresión en el saco labelar:** 0) ausente; 1) una en el tercio proximal; 2) tres al final de los lóbulos laterales.

23. En *Clowesia* algunas especies tienen fimbrias en el margen del epiquílo. El grupo *Clowesia rosea* presenta estas fimbrias, mientras que el grupo *Clowesia russelliana*, presenta un margen epiquilar eroso. Este carácter se codificó como: **Margen del epiquílo:** 0) Eroso; 1) Fimbriado.

24. Un carácter variable en *Clowesia* es la forma del polinio. Este carácter se codificó como: **Forma del polinio.** 0) esférico; 1) obovoide; 2) elipsoide.

25. También se codificó la forma de la cavidad estigmática, la cual puede tener dos formas. Este carácter se codificó como: **Forma de la cavidad estigmática:** 0) Transversalmente oblongo; 1) Transversalmente elíptico

26. El viscidio en *Clowesia* puede ser variable. Este carácter se codificó como **Forma del viscidio:** 0) Subcuadrado; 1) Subcircular; 2) Hemicircular; 3) Subcordado.

27. En *Clowesia*, la superficie de la antera puede ser de textura rugosa o de textura lisa. Este carácter se codificó como: **Textura superficial de la antera:** 0) Rugosa; 1) Lisa.

28. Otra variación morfológica encontrada en *Clowesia* es el ápice de la antera. Este tiene un apículo, el cual puede ser largo o corto. Este carácter se codificó como: **Apículo de la antera:** 0) Corto; 1) Largo

29. A pesar de pertenecer al mismo género, las especies son polinizadas al menos por tres géneros de abejas de la tribu Euglosini. Este carácter fue codificado como: **Polinizador:** 0) Exclusivamente *Euglossa spp.*; 1) Exclusivamente *Eulaema spp.*; 2) Exclusivamente *Eufriesea spp.*; 3) Hasta tres géneros, *Eufriesea* (MEX.), *Eulaema* (Nicaragua) y *Exaerete*.

30. Una de las característica más notable de *Clowesia*, son las diferencias en tamaño de las flores en ambos grupos. Siendo las flores del grupo *Clowesia russelliana* más grandes en comparación con las flores del grupo *Clowesia rosea*. Este carácter se codificó como: **Tamaño de las flores:** 0) aprox. entre 2.5-5 cm de longitud; 1) aprox. 1.2-3 cm de longitud.

31. Las especies del grupo *Clowesia rosea* tienen fimbrias en los lóbulos laterales del labelo. El grupo *Clowesia russelliana* no las presenta; incluso, especies como *Clowesia thylaciochila*, tienen labelos con márgenes enteros. Este carácter se codificó como: **Fimbrias en los lobulos laterales del labelo:** 0) Ausentes; 1) Presentes.

32. Existe un patrón en los tipos de hábitats que ocupan las especies de *Clowesia*. Las especies del grupo *Clowesia russelliana*, se caracterizan por distribuirse en climas secos como en los bosques tropicales caducifolios (BTC) de la vertiente pacífica de México. Por ejemplo, la especie *Clowesia dodsoniana* se distribuye en los BTC desde Chiapas hasta Sinaloa. Por otra parte, el grupo *Clowesia rosea*, se caracteriza por distribuirse en hábitats húmedos, por ejemplo, la especie *Clowesia rosea* puede encontrarse en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra Madre Del Sur y las especies Suramericanas crecen en climas calientes pero con alta humedad ambiental como la

región del Chocó en Colombia. **Este carácter se codificó como:** 0) Climas fuertemente estacionales y secos; 1) Climas húmedos.

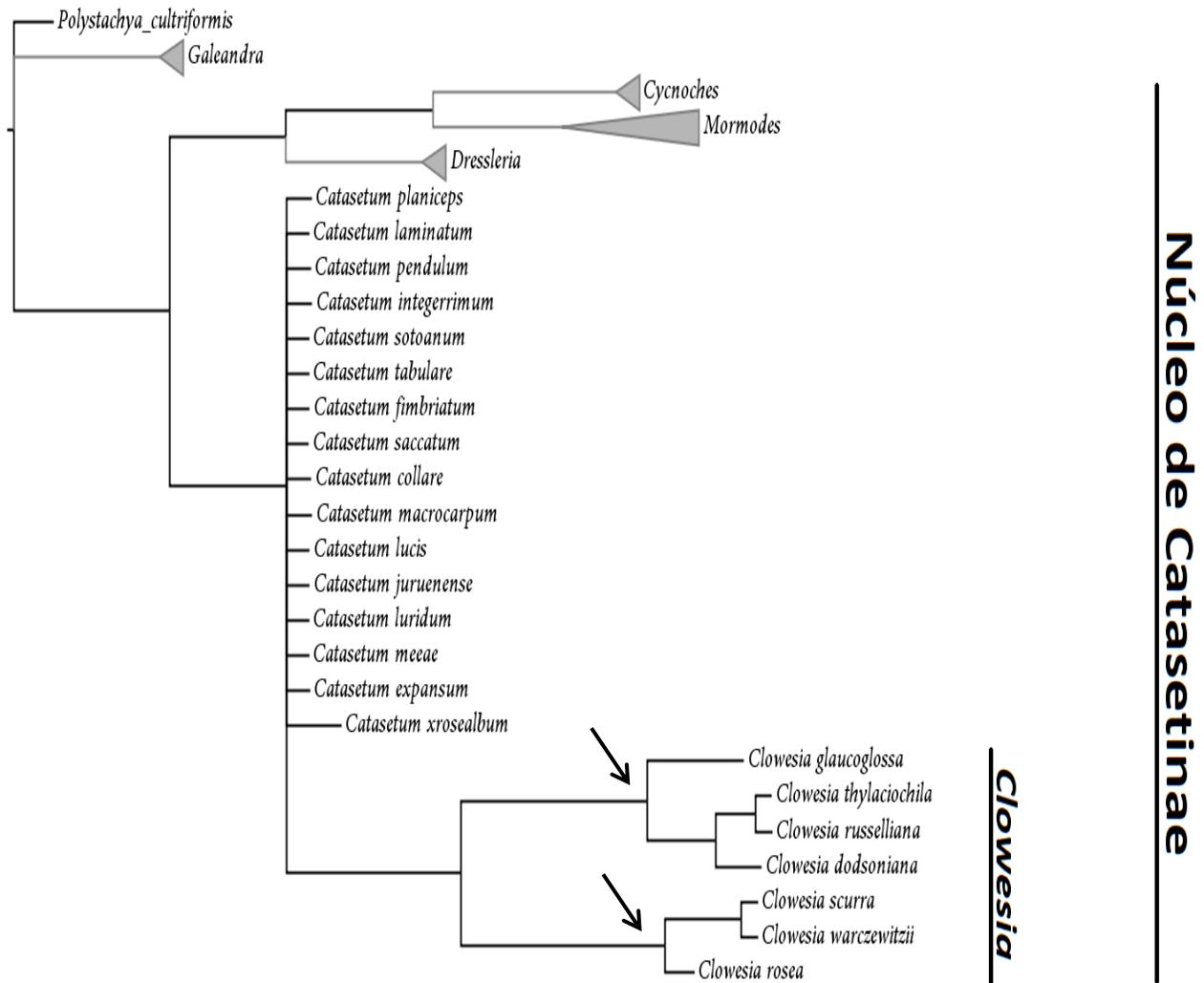
**33.** Todas las especies de *Clowesia* presentan alas en la columna, este carácter descuadra la relación de grupos morfológicos. Las alas de la columna del grupo morfológico *Clowesia rosea* son muy marcadas, ya que son largas y subtriangular, este carácter también lo presenta la especie *Clowesia glaucoglossa*. Por otra parte, las especies restantes, tienen unas alas de en la columna poco marcadas, ya que son cortas y con aspecto curvo, dando un aspecto de que carece de estas. Este carácter se codifico como: **Alas de la columna:** 0) Largas y subtriangulares; 1) Cortas y con aspecto curvo.

### 3.2. Análisis de datos morfo-ecológicos.

En este trabajo se realizó un análisis de evidencia morfo-ecológica bajo un enfoque bayesiano (usando los mismos parámetros mencionados en la metodología) y un modelo de cambios general (sin restricciones entre cambios de estados de carácter). El análisis fue modificado para realizarse con el núcleo de Catasetinae y un género externo considerado parte de Catasetinae; en este caso escogimos a *Galeandra*. La matriz fue enraizada con *Polystachya cultriformis*. Cabe mencionar que con datos moleculares, el núcleo de Catasetinae siempre resulta monofilético en este estudio (consultar siguientes resultados) y trabajos anteriores como el de Pérez-Escobar *et al.*, (2015). Se usaron los caracteres mostrados en el **Cuadro 5** a excepción de los caracteres 11, 17 y 18, que solo son informativos para los géneros *Cyanaeorchis* y *Grobya*.

El principal enfoque de este análisis es el de explorar si tanto *Clowesia* y sus dos grupos morfológicos son monofiléticos. Los resultados de este análisis de datos morfo-ecológicos, apoyan la monofilia de *Clowesia* y de sus dos grupos morfológicos, sin embargo, los apoyos no se muestran en la **Figura 1** debido a que, los valores son menores de 95% de PP.

Todos los caracteres morfo-ecológicos codificados (**Cuadro 5**), se incluyen para el análisis de evidencia total, es decir, información molecular del cloroplasto, núcleo y morfo-ecológica.



**Fig. 1.** Árbol bayesiano obtenido de los datos de genes nucleares. Las barras negras indican clados y las flechas negras la monofilia de los grupos morfológicos de *Clowesia*.

### III. 3. Máxima parsimonia

Las características generales para Máxima Parsimonia (MP) se presentan en el **Cuadro 6**. Referente a los árboles obtenidos para MP, únicamente se muestran los resultados de datos combinados de evidencia molecular (datos de cloroplasto ["CP"] y nucleares ["N"]) y datos combinados de evidencia molecular con la morfo-ecológica. Lo

anterior se debe a que los árboles obtenidos de los análisis individuales de datos de CP y N, presentan las mismas topologías que el árbol de Inferencia Bayesiana (IB).

Por otra parte, no considero necesario realizar un análisis de incongruencias entre datos, ya que al observar las topologías de las diferentes fuentes de datos, es muy evidente que existe incongruencia, además en Catasetinae la incongruencia entre datos moleculares ya ha sido ampliamente detectada en artículos previos (Pérez-Escobar *et al.*, 2017; 2016; 2015;). Dicha incongruencia se nota particularmente en *Galeandra*, que a pesar de resultar monofilético, su posición genérica cambia en el árbol de acuerdo a la evidencia utilizada (más detalles abajo).

Todos los géneros de Catasetinae resultaron monofiléticos y las relaciones filogenéticas entre estos géneros no cambia con el uso de distintas fuentes de información molecular. Particularmente en *Clowesia* no se observaron cambios en las relaciones filogenéticas externas (relación con los demás géneros), ni internas (relaciones entre especies) con los distintos marcadores moleculares (CP y N). En Catasetinae, se ha sugerido que la incongruencia entre topologías se debe a los frecuentes eventos de hibridación (Pérez-Escobar *et al.* 2017).

### 3.3.1. Análisis combinado de evidencia molecular.

Combinando las matrices de regiones del cloroplasto y nucleares, se llegó a un total de 5034 caracteres de los cuales 1211 fueron informativos. Únicamente la información molecular del gen plástido *matK-trnK*, no pudo ser secuenciada de manera correcta para las especies *Clowesia glaucoglossa* y *Clowesia thylaciochila*. El árbol de consenso estricto se muestra en la **Figura 2**. La combinación de todos los datos moleculares, soporta con altos valores de JK la monofilia de Catasetinae, el núcleo de Catasetinae, la relación hermana *Clowesia-Catasetum*, la monofilia de *Clowesia* y la de los clados *Clowesia rosea* y *Clowesia russelliana*. Sin embargo, se reconstruye una relación filogenética dentro de *Catasetum* que, aunque no siempre aparece con altos niveles de apoyo de Jackknife, no apoya la clasificación utilizada hoy en día para el género (dos subgéneros, *Pseudocatasetum* y *Catasetum*, y dos secciones, *Isoceras* y *Anisoceras*, en el subgéneros *Catasetum*).

**3.3.2. Análisis combinado de evidencia molecular y morfo-ecológica.**

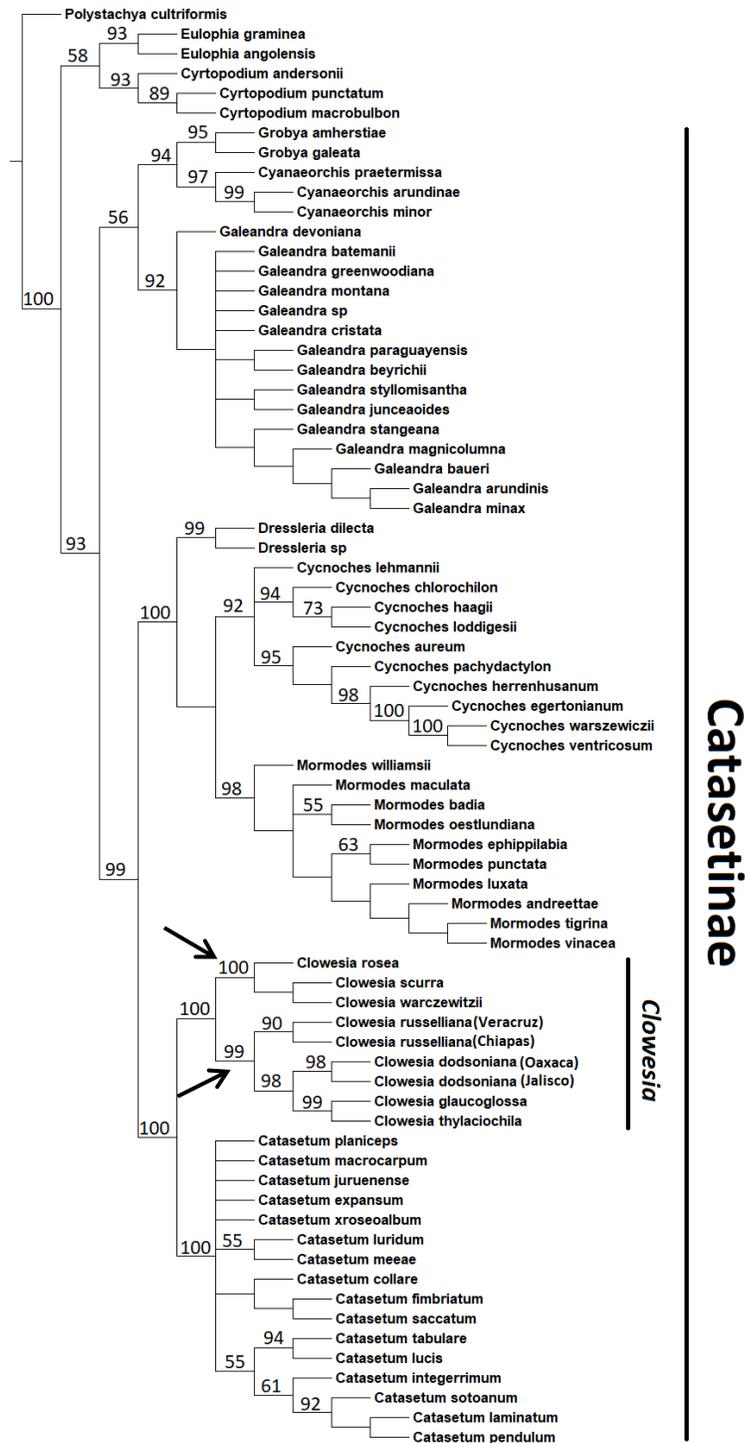
Combinando las matrices de datos moleculares (CP y N) más 33 caracteres morfo-ecológicos, se mantienen las relaciones obtenidas en el análisis de datos moleculares, pero se incrementan algunos valores de JK, por ejemplo, la monofilia de *Catasetinae* incrementó en sus soportes a 97%. Por otra parte, dentro de *Clowesia*, se incrementó el apoyo para los clados *Clowesia rosea* y *Clowesia russelliana* y particularmente se muestra un alto apoyo estadístico en la relación en la relación *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa*. El árbol de consenso se muestra en la **Figura 3**.

**Cuadro 5.** Codificación general de los caracteres morfológicos y ecológicos.

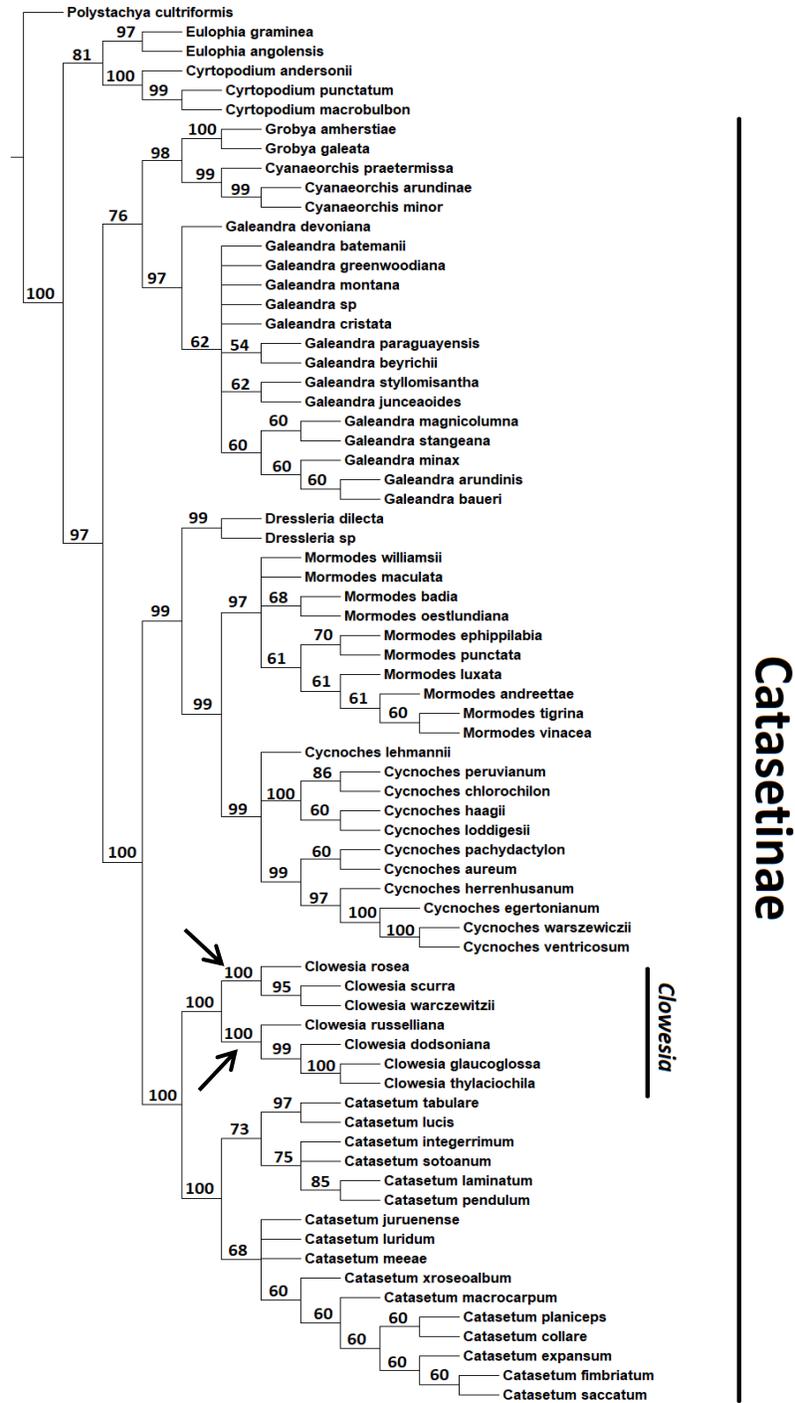
Caracteres morfo-ecológicos codificados para el análisis filogenético																																				
Taxones\ caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33			
<b>Codificación</b>																																				
<i>Polystachya cultriformis</i>	1	3	1	0	1	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Cyrtopodium</i>	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Eulophia angolensis</i>	1	3	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Catasetum</i>	0	0	1	1/0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Pseudocatasetum</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Clowesia rosea</i>	2	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	10	10			
<i>Clowesia scurra</i>	2	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	3	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	10	10			
<i>Clowesia warczewitzii</i>	2	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	3	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	10	10			
<i>Clowesia russelliana</i>	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1	3	0	0	0	0	1		
<i>Clowesia dodsoniana</i>	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	1	2	0	0	0	0	0	1		
<i>Clowesia glaucoglossa</i>	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	4	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	2	1	0	2	0	0	0	0	0		
<i>Clowesia thylaciochila</i>	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1		
<i>Cyanaeorchis</i>	1	3	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Cynoches</i>	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Dressleria</i>	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Galeandra</i>	1	3	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Grobya</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Mormodes</i> sección	2/0	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Mormodes</i>																																				
<i>Mormodes</i> sección	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Coryodes</i>																																				

**Cuadro 6.** Características generales de los datos moleculares sometidos a análisis filogenéticos con máxima parsimonia.

<b>Características de los datos utilizados en el análisis de parsimonia.</b>							
<b>Datos</b>	<b>Número de taxa</b>	<b>Número de caracteres</b>	<b>Caracteres filogenéticamente informativos</b>	<b>Árboles Máximamente parsimoniosos</b>	<b>L</b>	<b>IC</b>	<b>IR</b>
ITS & ETS	56	1202	489	339	1163	64	87
<i>Ycf1</i> , <i>MatK</i> , <i>trnK</i> , <i>trnS-G</i>	66	3817	624	150	562	68	85
Todos los marcadores	74	5034	1211	87	2503	68	90
Todos los marcadores y 33 caracteres morfológicos	72	5066	1243	153	2552	67	90



**Fig. 2.** Árbol de consenso estricto obtenido con la combinación de datos moleculares de cloroplasto y núcleo. Los datos fueron analizados con Máxima parsimonia y los valores de Jk. se indican arriba de las ramas. Las barras de color negro indican clados y las flechas la monofilia de los dos grupos morfológicos de *Clowesia*.



**Fig. 3.** Árbol de consenso estricto obtenido con la combinación de datos moleculares (nuclear y cloroplasto) más 33 caracteres morfológicos. Los datos fueron analizados con Máxima parsimonia y los valores de Jk. se indican arriba de las ramas. Las barras negras indican clados y las flechas la monofilia de los dos grupos morfológicos de *Clowesia*.

#### 4. Inferencia bayesiana.

##### 4. 1. Análisis de regiones nucleares y regiones del cloroplasto.

El mejor modelo evolutivo encontrado para ITS fue GTR+G y para ETS el mejor modelo fue GTR+I+ gamma. La combinación de estos datos nucleares demuestran la monofilia de *Clowesia* y de los clados *Clowesia rosea* y *Clowesia russelliana*, dicho resultado es soportado con altos valores de probabilidad posterior (PP). De igual forma se apoya la monofilia de todos los géneros de Catasetinae y la relación *Clowesia-Catasetum*. Las relaciones obtenidas del análisis de evidencia nuclear se muestran en la **Figura 4**. Este análisis resultó similar a estudios previos, como el de Pérez-Escobar *et al.* (2015), el cual consideramos el más robusto en Catasetinae. En este análisis se obtuvo la relación del clado conformado por ((*Grobya*,*Cyanaeorchis*), *Galeandra*) y el clado considerado el núcleo de Catasetinae, además, ambos clados son apoyados por altos valores de PP.

Por parte, de los genes de cloroplasto, el mejor modelo evolutivo encontrado para *matK-trnK* y *trnS-G* fue GTR+I+gamma, mientras que para *ycf1*, GTR+G fue el mejor modelo encontrado. El árbol resultante de la combinación de estos genes se muestra en la **Figura 5**. Las relaciones obtenidas de este análisis, mostraron discrepancias con los resultados obtenidos de los genes nucleares. Por ejemplo: no se obtuvo la relación ((*Grobya*,*Cyanaeorchis*) *Galeandra*). *Galeandra* resulta monofilético y más relacionado al núcleo de Catasetinae, resultados similares al de Batista *et al.* (2014).

En ambos grupos de datos, se obtuvo que *Clowesia* es un grupo monofilético dentro de Catasetinae, además es grupo hermano de *Catasetum*. Referente a las relaciones internas de *Clowesia*, los análisis apoyan con valores de 100% PP la monofilia de los clados *C. rosea* y *C. russelliana*. Dentro del clado *C. rosea*, *Clowesia scurra* es hermana de *C. warczewitzii* y estas a su vez hermanas de *C. rosea*; por otra parte, en el clado *C. russelliana*, existen diferencias en la resolución de acuerdo al juego de datos que se analizan (cloroplasto vs. núcleo), sin embargo, siempre muestran una relación de ancestro descendiente similar. En el grupo de datos de genes nucleares, se muestra en una relación metafilética entre *Clowesia dodsoniana*, *Clowesia thylaciochila* y *Clowesia glaucoglossa*, es decir estas tres especies compartieron un ancestro en común. Por otra

parte, en los datos de cloroplasto este clado se resuelve completamente, resultando *Clowesia glaucoglossa* y *Clowesia thylaciochila* especies hermanas y estas a su vez son hermanas de *Clowesia dodsoniana*.

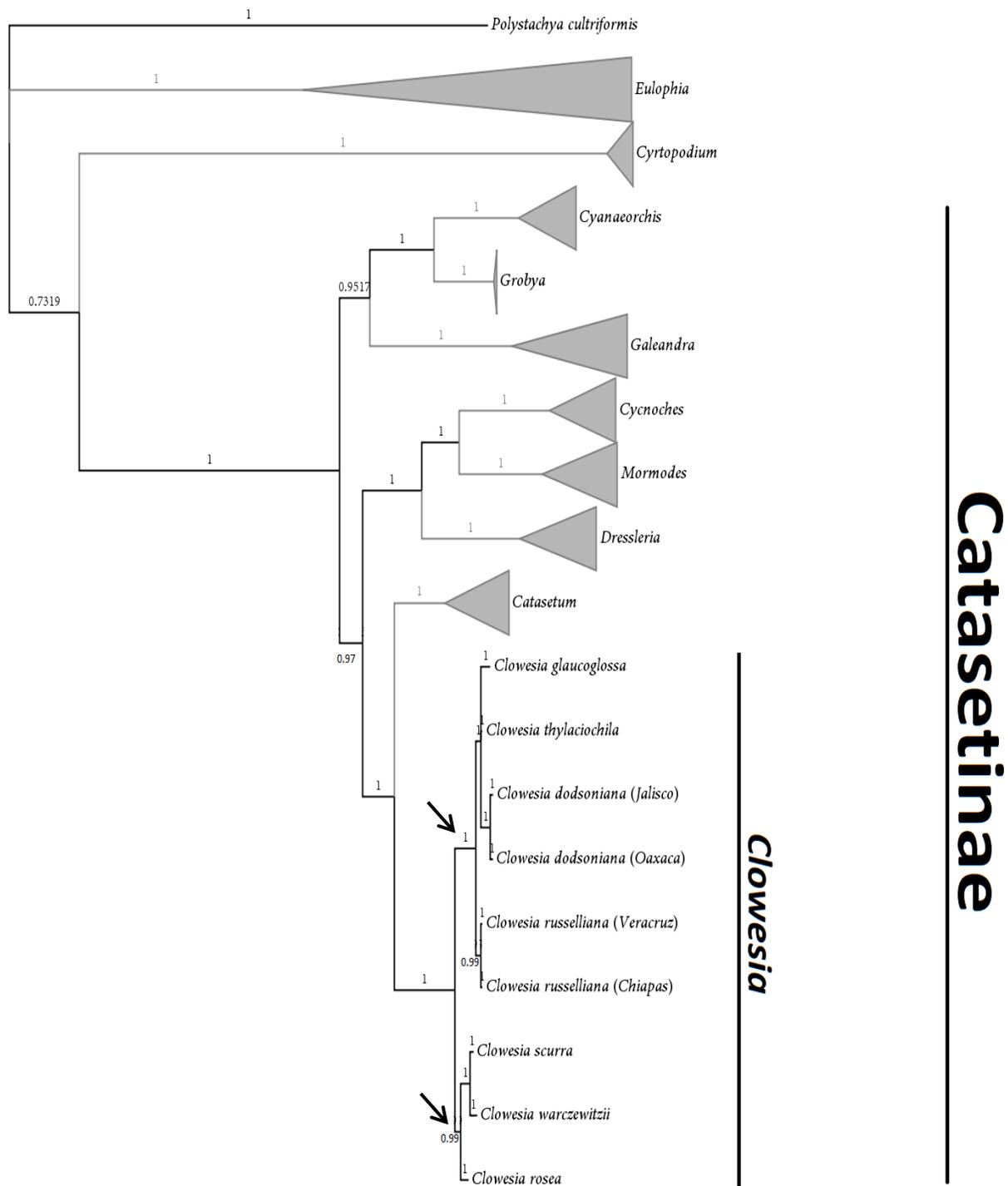
#### 4.2. Análisis combinado de evidencia molecular.

El análisis de la combinación de datos moleculares CP y N, se muestra en la **Figura 6**. Estos resultados apoyan la monofilia de todos los géneros de Catasetinae, la relación hermana *Catasetum-Clowesia*, e incluso se mantiene con un apoyo de 99% de PP. la relación del clado ((*Cyanaeorchis, Grobya*), *Galeandra*). También, resultaron monofiléticos los dos grupos internos de *Clowesia* con 100% de PP. De igual forma, los apoyos estadísticos incrementan para las relaciones internas.

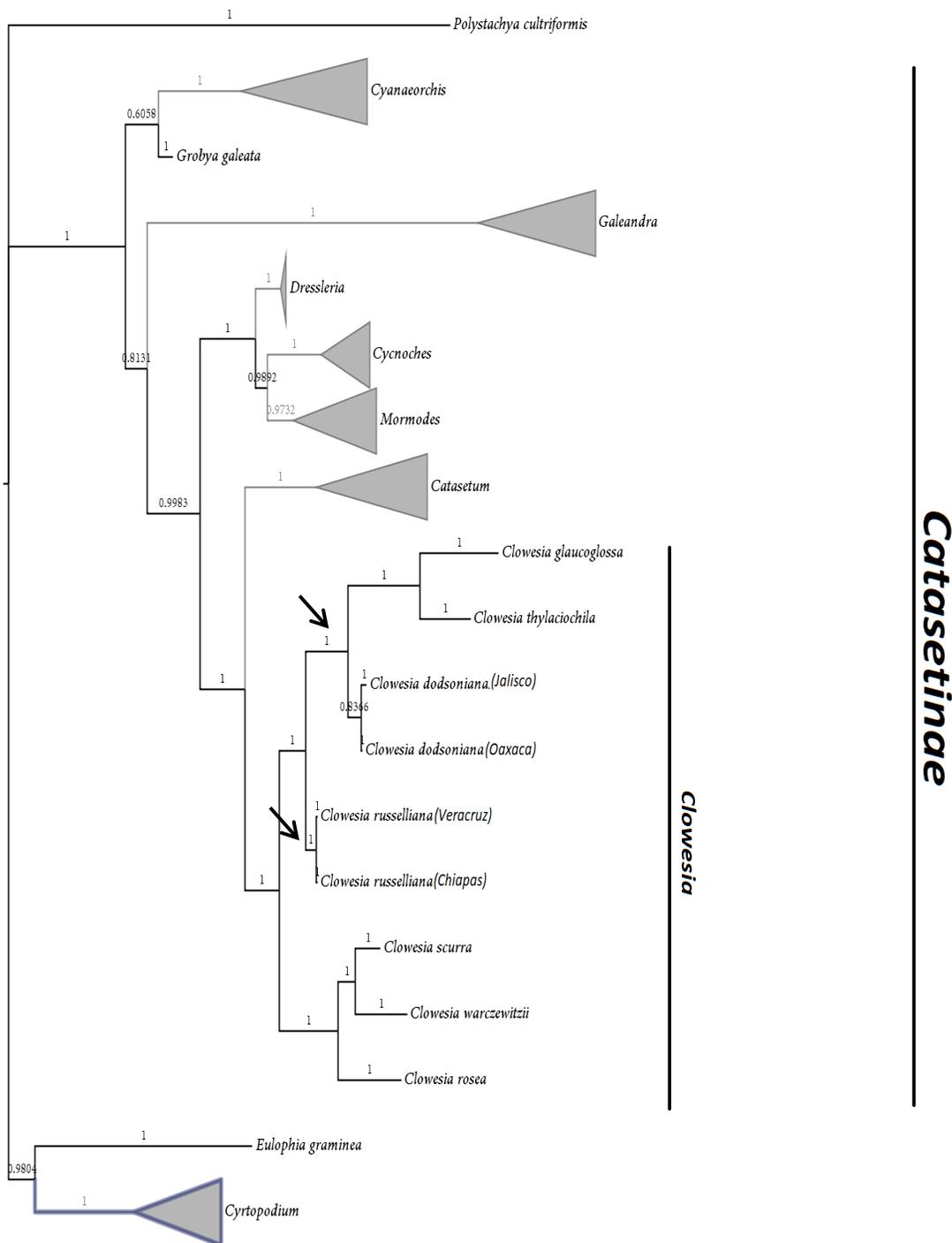
#### 4.3. Análisis combinado de evidencia molecular y morfo-ecológica.

Para el análisis de la combinación de datos moleculares y morfo-ecológicos, se decidió no utilizar varios genotipos de especies como en los análisis anteriores, donde se utilizaron dos muestras de *Clowesia russelliana* y dos de *Clowesia dodsoniana* de diferentes localidades. Lo anterior se realizó para explorar únicamente las relaciones entre las especies, debido a que los datos moleculares y la evidencia morfo-ecológica, no apoyan la posibilidad de hibridación, particularmente entre las especies del clado *C. russelliana*

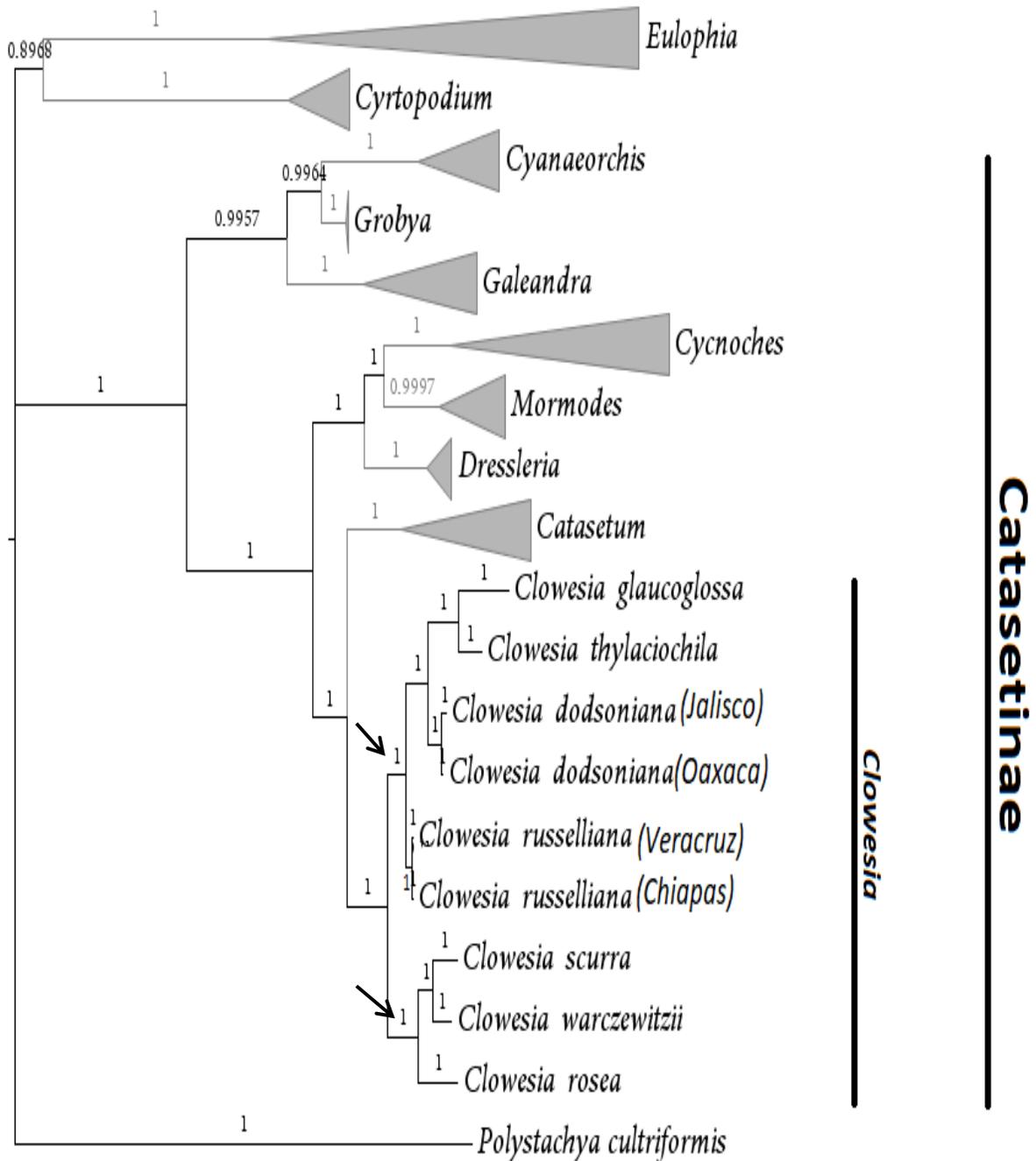
La topología obtenida en el análisis de la combinación de los datos moleculares (CP y N) y 33 caracteres morfo-ecológicos, se muestra en la **Figura 7**. Estos resultados apoyan e incrementan los apoyos de PP para la monofilia de cada uno de los géneros de Catasetinae. También, resultaron monofiléticos los dos grupos internos de *Clowesia* con 100% de PP. Por parte de las relaciones internas del clado *C. russelliana*, se apoya con un 100% de PP la relación *Clowesia thylaciochila-Clowesia glaucoglossa*, mientras que *C. dodsoniana* es hermana de esta dos últimas y *C. russelliana* se encuentra en la base de este clado. Referente al clado *C. rosea*, las relaciones siguen siendo las mismas que se obtuvieron en todos los análisis anteriores, únicamente difieren en que este último análisis tiene apoyos de PP más elevados (100%).



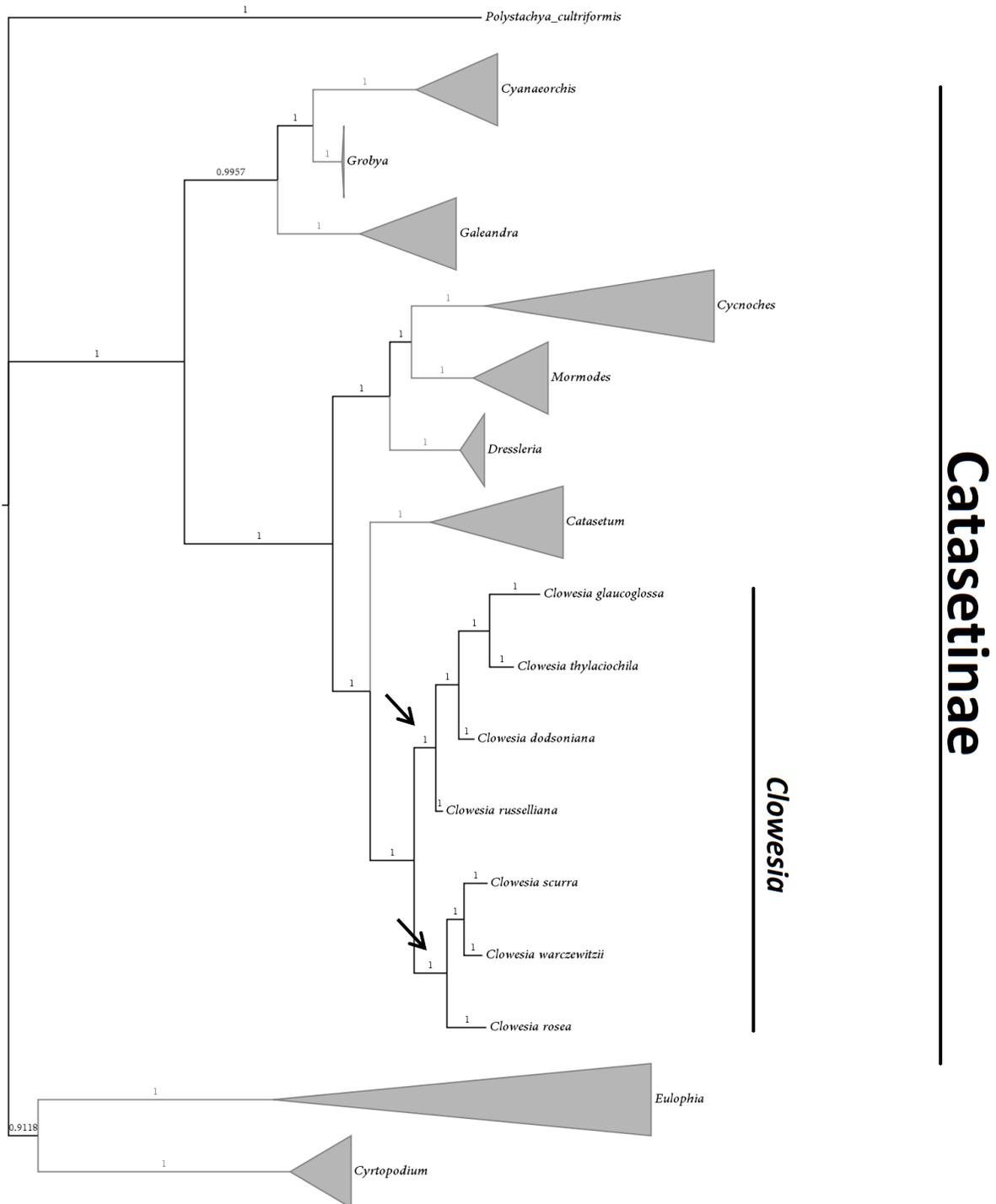
**Fig. 4.** Árbol Bayesiano obtenido de los datos de genes nucleares. Los valores de probabilidad posterior (PP) se muestran arriba de las ramas. Las barras negras indican clados y las flechas la monofilia de los dos grupos morfológicos de *Clowesia*.



**Fig. 5.** Árbol Bayesiano obtenido de los datos de genes del cloroplasto. Los valores de probabilidad posterior (PP) se muestran arriba de las ramas. Las barras negras indican



**Fig. 6.** Árbol Bayesiano obtenido de la combinación de datos de genes nucleares y de cloroplasto. Los valores de probabilidad posterior (PP) se muestran arriba de las ramas. Las barras negras indican clados y las flechas la monofilia de los dos grupos



**Fig. 7.** Árbol Bayesiano obtenido de la combinación de datos moleculares (nucleares y de cloroplasto) más 33 caracteres morfo-ecológicos. Los valores de probabilidad posterior (PP) se muestran arriba de las ramas. Las barras negras indican clados y las flechas la monofilia de los dos grupos morfológicos de *Clowesia*.

## 5. Discusión y conclusión.

### 5.1. Relaciones en Catasetinae.

La subtribu Catasetinae está conformada por dos principales linajes (clados), el llamado núcleo de Catasetinae que incluye a *Catasetum*, *Clowesia*, *Cycnoches*, *Dressleria* y *Mormodes*; y el clado que incluye a *Cyanaeorchis*, *Galeandra* y *Grobya* (clado CGG). Por parte de las relaciones en el núcleo de Catasetinae, este trabajo y anteriores (Pérez-Escobar *et al.*, 2017; Pérez-Escobar *et al.* 2015; Batista *et al.* 2014;) sugieren que las relaciones entre géneros ya están resueltas (particularmente por los altos apoyos estadísticos) y son las siguientes: Dentro del núcleo de Catasetinae existen dos clados, el Clado *Catasetum-Clowesia* y el clado *Mormodes-Cycnoches-Dressleria*. En el clado CGG de Catasetinae, *Galeandra* resulta ser género hermano de *Cyanaeorchis-Grobya*. Algo interesante es la posibilidad de que *Galeandra* tenga un origen híbrido, ya que si analizamos los datos moleculares de CP y N por separado, encontramos topologías diferentes, por ejemplo, en el análisis de cloroplasto *Galeandra* se relaciona más al núcleo de Catasetinae (**Fig. 5**); mientras que en datos nucleares *Galeandra* queda relacionada a *Cyanaeorchis-Grobya* (**Fig.4**).

Correlacionando estas incongruencias topológicas con la morfología, podemos hipotetizar que en algún momento de la historia evolutiva de *Galeandra*, hubo un evento de hibridación entre alguna entidad del grupo tallo de *Cyanaeorchis* con una entidad del grupo tallo del núcleo de Catasetinae. Esto tiene sentido ya que en *Galeandra*, existen especies terrestres y epífitas (Monteiro *et al.*, 2010). Las especies terrestres de *Galeandra* tienen un parecido ecológico y morfológico con *Cyanaeorchis*, debido a que son especies terrestres, tienen un pseudobulbo que es subterráneo y la inflorescencia es terminal (ej. *Galeandra beyrichii* Rchb. f.). Por otra parte otras especies de *Galeandra*, son vegetativamente similares a las especies del núcleo de Catasetinae, por ejemplo,

comparten características morfo-ecológicas como el epifitismo y pseudobulbos relativamente elípticos (ej. *Galeandra batemanii* Rolfe.).

### **5.2. Monofilia de *Clowesia*.**

Todos los resultados obtenidos en los análisis de Inferencia Bayesiana y Máxima parsimonia, *Clowesia* resulta ser monofilético, además, se encuentra en el núcleo de *Catasetinae* como ha sido previamente reportado (Pérez-Escobar *et al.*, 2017; 2015; Batista *et al.* 2014;). En este trabajo se sometió a prueba la monofilia del grupo utilizando a todas las especies del género, la cual no había sido explorada en su totalidad. Además, los análisis separados de cada uno de los marcadores (resultados no mostrados), muestran claramente la monofilia del género, lo que significa que existe una importante divergencia genética entre *Catasetum* (género hermano, ver abajo) y *Clowesia*.

### **5.3. Grupo hermano de *Clowesia*.**

La relación hermana *Dressleria-Clowesia* reportada por Chase & Phippen (1990) desde cierto punto de vista tendría sentido, ya que ambos géneros portan flores bisexuales con protandria, además, ambos fueron reportados con una relación más cercana a *Mormodes*, donde igual ha sido registrada la presencia de flores bisexuales protándricas.

En este trabajo utilizando las siete especies de *Clowesia* y un número considerablemente amplio de especies (72) de *Catasetinae*, se confirma la relación *Clowesia-Catasetum* encontrada en trabajos recientes como el de Pérez-Escobar *et al.* (2015) y Baptista *et al.* (2014).

Morfológicamente, una forma de vincular *Catasetum-Clowesia* es la inflorescencia, porque en ambos géneros surge de la parte basal del pseudobulbo. Otros géneros del núcleo de *Catasetinae* como *Mormodes* generan una inflorescencia relativamente basal, por ejemplo, especies como *Mormodes maculata*, producen inflorescencias que no son completamente basales (como mínimo surgen primer entre nudo). En el trabajo de Salazar *et al.* (2016) codificaron como basal la inflorescencia de *Mormodes maculata*, pero, personalmente, observándola en floración, considero que esto no es

completamente basal y probablemente en función a su trabajo decidió codificar este carácter así. Otras especies de *Mormodes* producen las inflorescencias lateralmente, a varios entre nudos arriba de la base, como *Mormodes badia*. La inflorescencia basal igual puede ser encontrada en los géneros *Dressleria* y *Grobya*.

Stern & Judd (2001) estudiaron la anatomía de Catasetinae (hojas, pseudobulo y raíces). En mencionada investigación, no se pudo encontrar un carácter que vincule exclusivamente a *Catasetum-Clowesia*; por el contrario, encontraron un carácter (bandas en las paredes celulares del pseudobulbo) que vincula a los géneros *Catasetum*, *Clowesia*, *Dressleria*.

El único carácter morfo-ecológico en Catasetinae que vincula a *Catasetum-Clowesia* y que no ha sido mencionado en la literatura, son las raíces filiformes con geotropismo negativo. Únicamente estos dos géneros presentan este tipo de raíz, la cual se asume tienen la función de colectoras de detritus (Romero en Pridgeon *et al.* 2009). Es muy probable que el ancestro que compartió *Clowesia* con *Catasetum*, haya tenido este tipo de raíces.

#### **5.4. Relaciones dentro de *Clowesia*.**

La evidencia de datos morfo-ecológicos y moleculares, analizados en conjunto y por separado, apoya la hipótesis filogenética de que existen dos clados dentro de *Clowesia* y que son congruentes con los grupos morfológicos que previamente fueron sugeridos por Romero (1990). Cabe mencionar que los apoyos estadísticos son altos para cada linaje (100%PP y 100% JK.) e incluso, analizando por separado cada uno de los genes, es posible obtener la monofilia de los clados *Clowesia rosea* y el clado *Clowesia russelliana*. Esto sugiere una importante divergencia genética entre ambos grupos.

Los datos morfológicos y ecológicos, apoyan con muy bajos valores de PP la monofilia de los dos grupos de *Clowesia*, probablemente esto se deba a homoplasia morfológica, por ejemplo características como las alas largas y subtriangulares (carácter 33), probablemente evolucionaron independiente en dos ocasiones, en el último ancestro en común del clado *C. rosea* y en la especie *Clowesia glaucoglossa*.

Por parte del clado *C. rosea* podemos concluir lo siguiente: Este clado compuesto por las especies *Clowesia rosea*, *Clowesia scurra* y *Clowesia warczewitzii*, pueden ser

vinculadas morfológicamente con características como el labelo fimbriado, flores pequeñas y la floración tardía (después de que el pseudobulbo perdió todas las hojas), caracteres que probablemente tuvo el ancestro del clado *C. rosea*.

La gran distancia geográfica que existe entre la especie *C. rosea* y sus especies hermanas de Suramérica, sugiere que el ancestro del clado *C. rosea* tuvo una amplia distribución o hubo eventos de dispersión a larga distancia.

A pesar de la relación estrecha que tienen *C. rosea* con *C. warczewitzii* y *C. scurra* existen algunas características ecológicas que no comparten, como el mecanismo de colocación del polinario en las patas delanteras de su polinizador, sin embargo, algunas características que comparten como la cualidad de crecer en zonas húmedas, han moldeado la actual distribución del grupo *C. rosea*, el cual se caracteriza por crecer en zonas húmedas y altas en la Sierra Madre del Sur, en el Chocó de Colombia y las cuencas de los Ríos Amazonas y Orinoco.

Por parte del clado *Clowesia russelliana*, podemos concluir lo siguiente: Dentro del clado *Clowesia russelliana* encontramos a la especie *C. russelliana* en la base del grupo y hermana de las especies *Clowesia dodsoniana*, *Clowesia thylaciochila* y *C. glaucoglossa*. Los datos de distribuciones indican que probablemente este clado diversificó en Megaméxico, donde cada una de las especies se ha adaptado a diferentes hábitats y estrategias de polinización.

La relación hermana encontrada entre *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa* (**Fig. 7**) es apoyada con un 100% de PP., además esta relación tiene una coherencia geográfica interesante. Ambas especies son endémicas de la Depresión del Balsas, lo que sugiere que probablemente por ayuda de la gran capacidad de dispersión conocida en todas las orquídeas (Dressler, 1993), aunado a la heterogeneidad fisiográfica de la Depresión del Balsas, el ancestro inmediato en común que compartieron estas dos especies quedó aislado por las zonas montañosas hasta diferenciarse.

A pesar de que *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa* comparten el mismo polinizador (*Eufriesea caerulescens*), en la tesis de Aguirre (1978) se describe que las flores de *C. thylaciochila* colocan el polinario en la parte dorsal de tórax del polinizador, mientras que las flores de *C. glaucoglossa* lo colocan en la cabeza, evidentemente la evolución de distintos mecanismos para la colocación del polinario, promovieron el aislamiento reproductivo entre *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa*.

Se han estudiado múltiples factores ecológicos y morfológicos con el objetivo de conocer cual o cuales promueven la aceleración en la diversificación en Orchidaceae y se ha obtenido que uno de los principales factores es la evolución de variantes en la colocación del polinario (Givnish *et al.* 2015). Cabe mencionar que la evolución de estos diferentes métodos de colocación, puede darse en tiempos relativamente cortos, como ha sucedido en el género *Catasetum* (Ramírez *et al.*, 2011), donde al menos han sido reportados dos.

La flores de la especie *C. dodsoniana*, también es visitadas por *Eufriesea caerulea* y colocan el polinario en la parte dorsal de esta abeja (Warford & Harrell, 1996), como lo hace *C. thylacochila*, sin embargo, el aislamiento reproductivo entre *C. thylacochila* y *C. dodsoniana* se debe a las notables diferencias de distribuciones. *C. thylacochila* únicamente se le puede ver creciendo a partir de los 1000 m. en la Depresión del Balsas, mientras que *C. dodsoniana* únicamente es conocida en zonas bajas (alrededor de 600 m.) de la costa de la vertiente del Pacífico mexicano, desde Sinaloa hasta Chiapas. Una característica interesante en *C. dodsoniana*, son los filamentos corniculados que tiene en el borde del viscidio, que probablemente juegan un papel importante en la polinización, particularmente en la colocación del polinario; esto probablemente evita la hibridación entre *C. thylacochila* y *C. dodsoniana*, no obstante, esta aseveración tiene que ser sometida a prueba en campo.

La especie *Clowesia russelliana* evolucionó un complejo saco labelar y la atracción de otros polinizadores, por lo que no cabe la posibilidad de hibridación entre las otras especies del clado *C. russelliana*.

En el capítulo cinco, donde se redacta las conclusiones finales, discutiremos en sinergia con los resultados de los capítulos siguientes, todo referente a la historia evolutiva de *Clowesia* en espacio y tiempo.

## CAPÍTULO II

### BIOGEOGRAFIA DE *CLOWESIA* LINDL.

#### 1. Introducción.

Dos tipos de análisis se han utilizado para inferir la biogeografía histórica de varios géneros de orquídeas, entre estos, algunos están relacionados filogenéticamente a *Clowesia*. Por ejemplo, en *Cycnoches* se han realizado estudios de las distribuciones ancestrales, así como tiempos de divergencia (Pérez-Escobar *et al.*, 2017). A continuación mencionamos como funcionan cada uno de éstos.

Referente a las áreas ancestrales, cuando requieren ser reconstruidas, es necesario considerar dos procesos esenciales, la dispersión y vicarianza. Estos constituyen mecanismos históricos que pueden explicar las disyunciones geográficas actuales entre los organismos a estudiar (Sanmartín, 2003).

La hipótesis dispersionista sugiere que el ancestro en común del grupo a estudiar se originó en un área ancestral, posteriormente se dispersó a otras áreas atravesando barreras geográficas preexistentes. Por otra parte, la hipótesis vicariante sugiere que el ancestro del grupo a estudiar ocupaba un área ancestral continua que se dividió sucesivamente en áreas menores por la aparición de nuevas barreras geográficas, cada una de estas divisiones geográficas fue seguida por la fragmentación de la biota ancestral en sucesivos fenómenos de vicarianza. En ambos casos, el resultado final es el aislamiento espacial de una población y la generación de un nuevo taxón por especiación alopátrica (Sanmartín, 2003).

El análisis de dispersión y vicarianza (DIVA) (Ronquist, 2001, 1997) es uno de los más empleados para inferir las relaciones entre áreas, estos reconstruyen la distribución ancestral de una filogenia mediante la optimización de una matriz de costos tridimensionales, en la que las extinciones y las dispersiones “cuestan” más que la vicarianza (Ronquist, 1997). El análisis DIVA presenta dos críticas, la primera es que ignora las incertidumbres en las inferencias filogenéticas, debido a que los rangos ancestrales son reconstruidos en la topología de un árbol fijo, asumiendo que este no presenta errores. La segunda crítica es referente a la optimización del área ancestral, debido a que múltiples reconstrucciones igualmente óptimas a menudo dan resultados de múltiples rangos de distribución ancestral (Nylander *et al.*, 2008). Por otra parte, Yan y *et al.* (2010) propusieron un método llamado estadístico de dispersión y vicarianza

(S-DIVA), un programa que soluciona las críticas mencionadas anteriormente. En S-DIVA, las frecuencias de un rango ancestral en un nodo en reconstrucciones ancestrales se promedia sobre todos los árboles y cada rango ancestral alternativo en un nodo es ponderado por la frecuencia del nodo que ocurre o por alguna otra medida de soporte para el nodo.

Para Catasetinae solo se ha realizado estimaciones de áreas ancestrales para *Cycnoches* y todo Catasetinae (Pérez-Escobar *et al.*, 2017), sin embargo, la topología que obtienen para *Clowesia* no incluye a todas las especies. Esto evidentemente juega un papel importante en optimización de las áreas ancestrales a través del árbol filogenético. La mayor diversidad de especies de la subtribu Catasetinae incluso clados completos se distribuyen en Suramérica, lo que sugiere que probablemente éste sea el centro de origen, por otra parte, un estudio reciente sugiere que el centro de origen probablemente fue el Sureste de Suramérica (Pérez-Escobar *et al.*, 2017).

*Clowesia* Lindl. se distribuye desde Megaméxico (Nayarit, México) hasta el norte de Suramérica (norte de Brasil y Ecuador). Con ayuda de las topologías obtenidas en los análisis filogenéticos y empleando el análisis S-DIVA, podemos reconstruir la posible distribución ancestral de *Clowesia*, expresada en áreas biogeográficas y dirigidas a responder la pregunta de investigación 4: ¿Cuál pudo ser la distribución ancestral de *Clowesia*, Megaméxico o Suramérica?

Por otra parte, los tiempos de divergencia, son modelados con el uso del reloj molecular. El reloj molecular, es un método que estima el tiempo de separación filogenética con base a las distancias genéticas en árboles filogenéticos, este método se basa bajo la premisa de que la sustitución en genes y proteínas son aproximadamente constantes, por lo que se refleja directamente en el tiempo transcurrido desde la divergencia de su ancestro en común más cercano (Magallon, 2014; Zuckerkandl & Pauling, 1962). El tiempo a partir de donde comienzan a calcularse las tasas de sustitución, es calibrado con ayuda del registro fósil (Magallón, 2014).

Para la familia Orchidaceae, existen pocos registros de microfósiles y desgraciadamente se encuentran filogenéticamente distantes de Catasetinae. Dichos registros fósiles son: *Dendrobium winikaphyllum* (Dendrobiinae), *Earina fouldenensis* (Agrostophyllinae), *Meliorchis caribea* (Goodyerinae).

Siguiendo el método de calibraciones secundarias, como el de Gustafsson *et al.*, (2010), se han realizado calibraciones de filogenias grandes para dilucidar la edad de la

tribu Cymbideae y del género *Cycnoches* (Pérez-Escobar *et al.* 2017; Pérez-Escobar *et al.*, 2015). Estos dos estudios proporcionan fechas secundarias con las que podemos calibrar una filogenia de *Clowesia*, con el objetivo de responder la pregunta de investigación 5: ¿Hace aproximadamente cuantos millones de años pudo haber diversificado el último ancestro en común (UAC) de *Clowesia*? La obtención de alguna fecha estimada en la hubo un evento de divergencia, puede ser correlacionada con eventos palotectónicos o paleoclimáticos, así junto con los análisis de áreas ancestrales, podremos profundizar el conocimiento sobre la evolución de *Clowesia* en espacio y tiempo.

## **2. Materiales y métodos.**

### **2. 1. Estimación de áreas ancestrales.**

Se obtuvieron los datos de las distribuciones actuales de todas las especies utilizadas en el análisis combinado total (evidencia molecular y morfo-ecológica). De igual forma se obtuvo un set de árboles completamente resueltos para poder inferir las distribuciones ancestrales de *Clowesia*.

#### **2.1.2. Datos de distribución.**

Para obtener la distribución actual de cada uno de los taxones utilizados en el análisis combinado, se realizó una revisión de literatura miscelánea y listados florísticos en el internet (ej. <http://www.tropicos.org>, <http://floradobrasil.jbrj.gov.br> y <http://www.gbif.org>). En algunos ejemplares de herbario, se encuentran coordenadas geográficas que fueron de utilidad para asignar algún área para los taxones.

Se conoce que en las orquídeas existe dispersión a larga distancia lo que les permite tener a algunas especies con amplia distribución, pero, debido a la gran especialización a ciertos ambientes, también existen muchas especies endémicas (Givnish *et al.*, 2015). Considerando lo anterior, las clasificaciones de las áreas de distribuciones, fueron asignadas de forma que sean informativas. Nos basamos principalmente en la propuesta de Morrone (2001), también se utilizó el área conocida como Megaméxico (Rzedowski, 1991). La asignación de áreas biogeográficas fue

totalmente ajustada a nuestro muestreo taxonómico, por lo que se crearon combinaciones de áreas biogeográficas para los taxones con distribuciones amplias, esto sin importar la combinación subregiones con regiones completas, ya que al final, lo que se pretendió, fue conocer la amplitud geográfica ancestral del UAC de *Clowesia*.

Las áreas se codificaron de la siguiente manera:

- África: Para la especie que sirvió para enraizar el árbol y las especies de *Eulophia* utilizadas.
- Asia: Para *Eulophia graminea*
- Sur de Florida: Para *Cyrtopodium punctatum*.
- Subregión Amazónica: Tal cual la considera Morrone (2001).
- Centroamérica y provincia de Chocó: Costa Rica, Panamá y la costa pacífica de Colombia y Ecuador.
- Megaméxico: Abarca todo el territorio de los Estados Unidos Mexicanos e incluye hacia el norte las porciones de los desiertos de Chihuahua, Sonora y Tamaulipas que están en los Estados Unidos de América; mientras que, hacia el sur incluye al territorio de Belice, Honduras, Guatemala, El Salvador y el norte de Nicaragua Rzedowski (1991).
- Caribe: Incluye las provincias de Cauca, Magdalena, Maracaibo, Costa venezolana, Llanos venezolanos citadas por Morrone (2001).
- Subregiones Chaqueña-Paranaense: Es la unión de las subregiones Chaqueña y Paranaense citadas por Morrone (2001).
- Región andina: Toda la región andina citada por Morrone (2001).
- Los taxones que ocupan dos o más áreas mencionadas anteriormente, se codificarán como una mezcla de ambas (ver tabla 1).

La forma en que fueron codificadas las áreas para ingresar los datos al software RASP (ver siguiente sección) se muestra en la **Cuadro 1** y las áreas codificadas para cada taxón se muestra en la **Cuadro 2**.

**Cuadro 1.** Forma de codificación de las áreas de distribución para el análisis S-DIVA.

<b>Codificación</b>	<b>Área</b>
A	África.
B	Asia.
H	Sur de Florida.
C	Subregión Amazónica.
D	Centroamérica y provincia de Chocó.
E	Megaméxico
F	Caribe
G	Subregiones-Chaqueña-Paranaense.
<b>Combinación de áreas encontradas</b>	
I (ED)	Megaméxico y Centroamérica-Provincia de Chocó.
J (CG)	Subregión Amazónica y subregiones Chaqueña-Paranaense.
K (EDF)	Megaméxico y Centroamérica-Provincia del Chocó, Caribe.
L (HFG)	Sur de Florida, Centroamérica-Provincia del Chocó, Caribe, Subregión Chaqueña-Paranaense.

**Cuadro 2.** Distribuciones de los taxones utilizados para el análisis S-DIVA. Los nombres remarcados en negro son áreas combinadas.

<b>Taxones</b>	<b>Distribución</b>	<b>Codificación</b>
<b>Grupo externo</b>		
<i>Polystachya cultriformis</i> (Thouars) Lindl.	Africa occidental y oriental, al sur hasta en Natal, Madagascar e islas Mascareñas (Podzorski & Cribb, 1979)	África (A)
<i>Eulophia graminea</i> Lindl.	Pakistán, Kashmir, Birmania, Tailandia, Malasia, Sri Lanka, Islas Nikobar, Filipinas, Taiwan,	

	Singapur, Himalayas (Nepal y Sikkim), Laos, Indonesia, China, Islas Ryukyu (Permberton <i>et al.</i> 2008)	Asía (B)
<i>Eulophia angolensis</i> (Rchb.f.) Summerh.	África tropical y Sur África	África (A)
<i>Cyrtopodium andersonii</i> (Lamb. ex Andrews) R. Br.	Solo en la Guayana (Carenevali & Romero com. pers.)	Subregión Amazónica (C).
<i>Cyrtopodium punctatum</i> (L.) Lindl.	Sur de Florida (Carnevali & Romero com. pers.)	Sur de Florida (H).
<i>Cyrtopodium macrobulbon</i> (Llave & Lex.) G. A. Romero & Carnevali.	Norte de México hasta Costa Rica y Panamá.	<b>Megaméxico y Centroamérica-Provincia de Chocó (I)</b>
<b>Catasetinae</b>		
<i>Catasetum collare</i> Cogn.	Brasil, Colombia, Ecuador y Venezuela	Subregión Amazónica (C).
<i>Catasetum expansum</i> Rchb. f.	Ecuador (Carchí, Guayas, Imbabura, Manabí, Pichincha).	Centroamérica y provincia de Chocó (D).
<i>Catasetum fimbriatum</i> (Gardner ex Hook.) Rchb. f.	Bolivia (centro y noreste), Argentina (norte) y Paraguay(centro).	<b>Subregión Amazónica y subregiones Chaqueña-Paranaense.(J)</b>
<i>Catasetum juruenense</i> Hoehne	Endémica de Brasil	Subregión Amazónica (C).
<i>Catasetum integerrimum</i> Hook.	México a Guatemala.	Megaméxico (E)
<i>Catasetum laminatum</i> Lindl.	Costa pacífica de México	Megaméxico(E).
<i>Catasetum lucis</i> P. Ortiz & G. Arango	Colombia	Caribe (F)
<i>Catasetum luridum</i> (Link) Lindl.	Endémica de Brasil.	Subregiones Chaqueña-Paranaense (G)
<i>Catasetum macrocarpum</i> Rich. ex Kunth	Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Guyana, Venezuela y Surinam (zonas amazónicas).	Subregión amazónica (C).
<i>Catasetum meeae</i> Pabst	Endémica de Brasil.	Subregión

		amazónica. (C)..
<i>Catasetum pendulum</i> Dodson	Jalisco, Colima, Nayarit	Megamexico (E)..
<i>Catasetum planiceps</i> Lindl.	Brasil, Colombia, Guyana y Venezuela.	Subregión amazónica (C)..
<i>Catasetum x roseoalbum</i> (Hook.) Lindl.	Brasil, Colombia, Guyana, Guyana Francesa, Surinam y Venezuela.	Subregión amazónica (C).
<i>Catasetum saccatum</i> Lindl.	Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Peru, Venezuela.	Subregión amazónica(C).
<i>Catasetum sotoanum</i>	Oaxaca.	Megaméxico(E).
<i>Catasetum tabulare</i> Lindl.	Colombia (Antioquia y Valle del Cauca)	Caribe (F).
<i>Clowesia dodsoniana</i> E. Aguirre.	Vertiente del pacífico mexicano (DesdeNayarita, hasta Oaxaca y probablemente Chiapas)	Megaméxico (E).
<i>Clowesia glaucoglossa</i> (Rchb. f.) Dodson	México (Endémica de la depresión central del Balsas).	Megaméxico (E).
<i>Clowesia rosea</i> Lindl.	México (Endémica de la Sierra Madre del Sur).	Megaméxico (E).
<i>Clowesia russelliana</i> (Hook.) Dodson	De México hasta Ecuador.	<b>Megaméxico y Centroamérica- Provincia de Chocó (I)</b>
<i>Clowesia scurra</i>	Brasil, Ecuador, Surinam, Venezuela y probablemente Perú y Colombia (Zonas amazonicas).	Subregión Amazónica(C).
<i>Clowesia thylaciochila</i> (Lem.) Dodson	Endémica de la depresión central del balsas.	Megaméxico (E).
<i>Clowesia warczewitzii</i> (Lindl. & Paxton) Dodson	Costa Rica, Panamá y la costa pacífica de Colombia y Ecuador.	Centroamérica y provincia de Chocó (D).
<i>Cyanaeorchis arundinae</i> (Rchb. f.) Barb. Rodr.	Argentina, Brasil y Paraguay.	Subregiones Chaqueña- Paranaense (G).
<i>Cyanaeorchis minor</i> Schltr.	Brasil y Paraguay.	Subregiones Chaqueña- Paranaense (G).
<i>Cyanaeorchis praetermissa</i> J.A.N. Bat. & Bianch.	Brasil.	Subregiones Chaqueña- Paranaense (G).
<i>Cycnoches aureum</i> Lindl.	Costa Rica, Honduras (Camalotal), Panamá	<b>Megaméxico y</b>

& Paxton		<b>Centroamérica- Provincia del Chocó (I).</b>
<i>Cycnoches chlorochilon</i> Klotzsch	Colombia, Venezuela.	Caribe (F)
<i>Cycnoches egertonianum</i> Bateman	Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua y Panamá.	<b>Megaméxico y Centroamérica- Provincia del Chocó, Caribe (K).</b>
<i>Cycnoches haagii</i> Barb. Rodr.	Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Perú, Surinam, Venezuela.	Subregión Amazónica (C).
<i>Cycnoches herrenhusanum</i> Jenny & G.A. Romero	Colombia (sur) y Ecuador (norte).	Centro américa- Provincia del Chocó (D).
<i>Cycnoches lehmannii</i> Rchb. f.	Ecuador.	Centroamérica y provincia de Chocó (D).
<i>Cycnoches loddigesii</i> Lindl.	Guyana Francesa, Surinam, Venezuela, Brasil	Subregión Amazónica (C).
<i>Cycnoches pachydactylon</i> Schltr.	Costa Rica, Nicaragua y Panamá.	Centro américa- Provincia del Chocó (D).
<i>Cycnoches ventricosum</i> Bateman	Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua y Panamá.	<b>Megaméxico y Centro américa- Provincia del Chocó (I).</b>
<i>Cycnoches warszewiczii</i> Rchb. f.	Costa Rica, México y Panamá.	Centroamérica- Provincia del Chocó (D).
<i>Dressleria dilecta</i> (Rchb.f.) Dodson	Costa Rica (Hills, 2012).	Centroamérica- Provincia del Chocó (D).
<i>Dressleria sp.</i>	Sin localidad. Sin embargo la mayoría de las especies se encuentran en el norte de suramerica, por lo que se codificará como.	Centroamérica- Provincia del Chocó (D).
<i>Galeandra arundinis</i> Garay & G.A. Romero	Desde Costa Rica hasta Tabasco	<b>Megaméxico y Centroamérica-</b>

		<b>Provincia del Chocó (I).</b>
<i>Galeandra batemanii</i> Rolfe	Belice, Costa Rica, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá.	<b>Megaméxico y Centroamérica-Provincia del Chocó. (I)</b>
<i>Galeandra bauerii</i> Lindl.	Colombia, Peru, Guyana Francesa, Brasil (Norte).	<b>Subregión Amazónica y subregiones Chaqueña-Paranaense. (J)</b>
<i>Galeandra beyrichii</i> Rchb. f.	Argentina (Misiones, Tobuna), Bolivia (Santa Cruz), Brasil, Colombia (Risaralda, Pereira), Florida (sur), Paraguay (San Pedro).	<b>Sur de Florida, Centroamérica-Provincia del Chocó, Caribe, Subregión Chaqueña-Paranaense (L).</b>
<i>Galeandra cristata</i>		
<i>Galeandra devoniana</i> R.H. Schomb. ex Lindl.	Cuenca del Río Negro en Brasil, Venezuela y Colombia	Subregión Amazónica (C).
<i>Galeandra junceoides</i>		
<i>Galeandra greenwoodiana</i> Warford	Costa pacífica de México	Megaméxico(E).
<i>Galeandra leptoceras</i> Schltr.	Colombia (Bolívar)	Caribe (F).
<i>Galeandra magnicolumna</i> G.A.Romero & Warford	Brasil y Venezuela	Subregión Amazónica (C).
<i>Galeandra minax</i> Rchb. f.	Brasil y Venezuela	Subregión Amazónica (C).
<i>Galeandra montana</i> Barb.Rodr.	Bolivia(Santa Cruz, Chiquitos), Brasil(Mato Grosso, Sao Pedro), Venezuela (Bolívar)	<b>Subregión Amazónica y subregiones Chaqueña-Paranaense.(J)</b>
<i>Galeandra paraguayensis</i> Cogn.	Bolivia (Santa Cruz) y Brasil (Goiás, Mato Grosso).	Chaqueña-Paranaense (G).

<i>Galeandra</i> sp.	Colombia (Amazonas)	Subregión Amazónica (C).
<i>Galeandra stangeana</i> Rchb. f.	Bolivia (Santa Cruz), Brasil, Colombia, Ecuador (Napó), Perú (Loreto, Maynas), Venezuela.	<b>Subregión Amazónica y subregiones Chaqueña-Paranaense.(J)</b>
<i>Galeandra styllomisantha</i> (Vell.) Hoehne	Bolivia (Beni), Colombia, Panamá, Perú y Venezuela.	<b>Subregión Amazónica y subregiones Chaqueña-Paranaense.(J)</b>
<i>Grobya amherstiae</i> Lindl.	Brasil.	Subregiones Chaqueña-Paranaense (G).
<i>Grobya galeata</i> Lindl.	Brasil.	Subregiones Chaqueña-Paranaense (G).
<i>Mormodes andreettae</i> Dodson	Colombia y Ecuador (Pastaza)	Subregión Amazónica (C).
<i>Mormodes badia</i> Rolfe ex Watson	Costa pacífica de México (ej. Jalisco, Nayarit)	Megaméxico (E).
<i>Mormodes ephippilabia</i> Fowlie	Honduras (Comayagua)	Megaméxico (E).
<i>Mormodes luxata</i> Lindl.	México (Endémica de la Sierra Madre del Sur y su confluencia con el Eje volcánico Transversal, en Jalisco, Michoacán y Guerrero[Salazar tesis maestría]).	Megaméxico (E).
<i>Mormodes maculata</i> (Klotzsch) L.O.Williams	México (Endémica de la Sierra Madre Oriental y su confluencia con el Eje Volcánico Transversal)	Megaméxico (E).
<i>Mormodes oestlundianum</i> Salazar & Hágsater	México (Endémica de un área limitada en las montañas del estado de Guerrero) (Salazar, 1990)	Megaméxico (E).
<i>Mormodes punctata</i> Rolfe	Panamá	Centroamérica-Provincia del Chocó (D)
<i>Mormodes tigrina</i> Barb.Rodr.	Brasil (amazonas).	Subregión Amazónica (C).
<i>Mormodes williamsii</i>	México (Endémica de la Sierra Madre del Sur y	Megaméxico (E).

G.Nicholson	su confluencia con el Eje Volcánico Transversal, en Jalisco y probablemente Colima [Salazar, 1999]).	
<i>Mormodes vinacea</i> Hoehne <i>Mormodes vinacea</i> Hoehne	Endémica de Brasil. Centro-Oeste (Mato Grosso)	Subregión Amazónica (C).

### 2.1.3. Análisis de S-DIVA.

Para realizar el Análisis Estadístico de Dispersión-Vicariancia (S-DIVA) (Yu *et al.*, 2010) es necesario obtener un set de árboles completamente resueltos que se obtengan por Máxima parsimonia, Inferencia Bayesiana o Máxima verosimilitud. Para este caso, se obtuvo dicho set de árboles (1000) con inferencia bayesiana usando el software BEAST 1.8.4. (Drummond *et al.*, 2012a). Se realizó corridas MCMC de 5,000,000 de generaciones para obtener árboles completamente resueltos y con la mejor probabilidad posterior PP. Las topologías de los árboles fueron revisadas para corroborar si eran afines a los resultados de los análisis filogenéticos de IB y MP.

El archivo de árboles fue guardado en formato NEXUS para posteriormente abrirlo en la plataforma RASP v 3.2 (Yu *et al.*, 2015) para Windows, ya cargado el archivo de árboles, se obtuvo un árbol de consenso en esta misma plataforma, se seleccionó el grupo externo de los árboles y se ingresó el área de distribución de cada taxón. Por último se seleccionó en la opción del Análisis Estadístico de Dispersión-Vicarianza (S-DIVA).

### 2.2. Tiempos de divergencia.

Para estudiar los tiempos de divergencia de *Clowesia*, se combinaron las matrices de los genes nucleares y de cloroplasto ITS, ETS, *matK-trnK*, *trnS-G* & *ycf1*. Analizando los datos con el software BEAST v. 1.8.4 (Drummond *et al.*, 2012a) en la plataforma CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2015).

Las edades utilizadas para calibrar la filogenia de *Clowesia* se basaron de la literatura, particularmente de trabajos como el de Chomiki *et al.* (2014) y Pérez-Escobar *et al.* (2017), donde se han obtenido datos de nodos cercanamente relacionados a

Catasetinae. El análisis se realizó bajo el enfoque de reloj molecular relajado, ya que este es el que se ajusta para Catasetinae (Pérez-Escrobar *et al.* 2017), se utilizó una distribución normal prior, ya que son los parámetros recomendados para calibraciones secundarias (Bouckaert *et al.*, 2014). La raíz del árbol fue calibrada con un tiempo de 34 millones de años y una desviación estándar de  $\pm 6$  y el grupo corona de Catasetinae fue calibrado con 20 millones de años y una desviación estándar de  $\pm 4$ .

Se corrieron dos análisis independientes con 50 millones de generaciones las Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) por corrida y un muestreo cada 1000 generaciones. Los árboles obtenidos fueron fusionados utilizando el software LogCombiner v.1.8.4. Posteriormente, un árbol de máxima credibilidad con el 25% de Burn-in fue obtenido con el software Tree.Annotatorv.1.8.4., ambos softwares son complementarios de BEAST.

Por último, los parámetros de convergencia fueron confirmados utilizando el software TRACER (Rambaut & Drummond, 2009).

### 3. Resultados.

#### 3. 1 Áreas ancestrales.

En esta sección plasmaremos los resultados de áreas ancestrales de clados de importancia para esta investigación, por ejemplo el nodo ancestral del núcleo de Catasetinae.

Un fragmento de la topología final con las probabilidades de diferentes escenarios de distribución ancestral y eventos de dispersión y vicarianza, se muestran en la **Figura 1**. El árbol resultante del análisis (**Figura 2**) muestra en los nodos un gráfico de pastel de los diferentes escenarios de áreas de distribución. Cada área de distribución se expresa en diferentes colores, además, el tamaño que ocupa el color en el gráfico es proporcional al porcentaje de probabilidad de cada escenario. El color negro en los gráficos, interpreta a múltiples combinaciones con bajas probabilidades, las cuales son descartadas.

### **3.1.1 Nodo ancestral de todo *Catasetinae*. (nodo 135).**

Para el nodo ancestral de *Catasetinae* se obtuvo 30 posibles escenarios de distribución, siendo el más probable la Subregión amazónica (C: 9.82 %).

### **3. 1.2 Nodo ancestral del núcleo de *Catasetinae*. (nodo 134).**

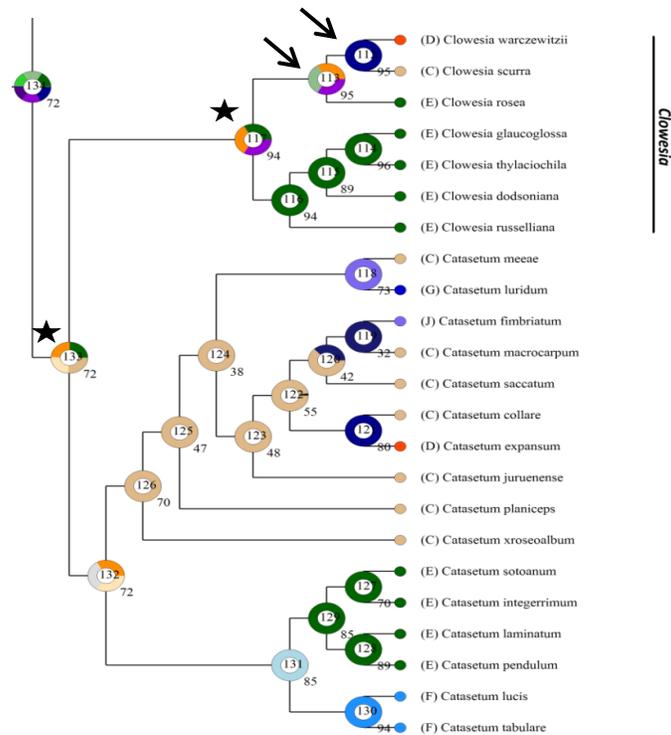
Para el nodo ancestral del núcleo de *Catasetinae* se obtuvieron siete posibles escenarios y el más probable fue:

- La combinación de la Subregión Amazónica, Centroamérica-Provincia de Chocó (CD: 18.15%).

### **3. 1.3 Nodo ancestral del clado *Catasetum-Clowesia* (nodo 133).**

Para el nodo ancestral del clado *Catasetum Clowesia* se obtuvieron cuatro posibles escenarios sin embargo el más probables fue:

- La Subregión Amazónica (C: 26.17%).



**Figura 1.** Fragmento del árbol de consenso obtenido con S-DIVA en la plataforma RASP (Yu *et al.* 2015). Las estrellas indican eventos de dispersión y las flechas eventos de vicarianza.

### 3. 1.4. Clado *Clowesia* (clado 117).

Para el nodo ancestral del clado *Clowesia* se obtuvieron tres posibles escenarios:

- La combinación de la Subregión Amazónica, Centroamérica-Provincia de Chocó y Megaméxico (CDE: 33.33%).
- La combinación de la Subregión Amazónica y Megaméxico (CE: 33.33%).
- y Megaméxico (E: 33.33%).
- 

### 3.1.5. Clado *Clowesia rosea* (clado 113).

Para el nodo ancestral del clado *Clowesia rosea* se obtuvieron tres posibles escenarios:

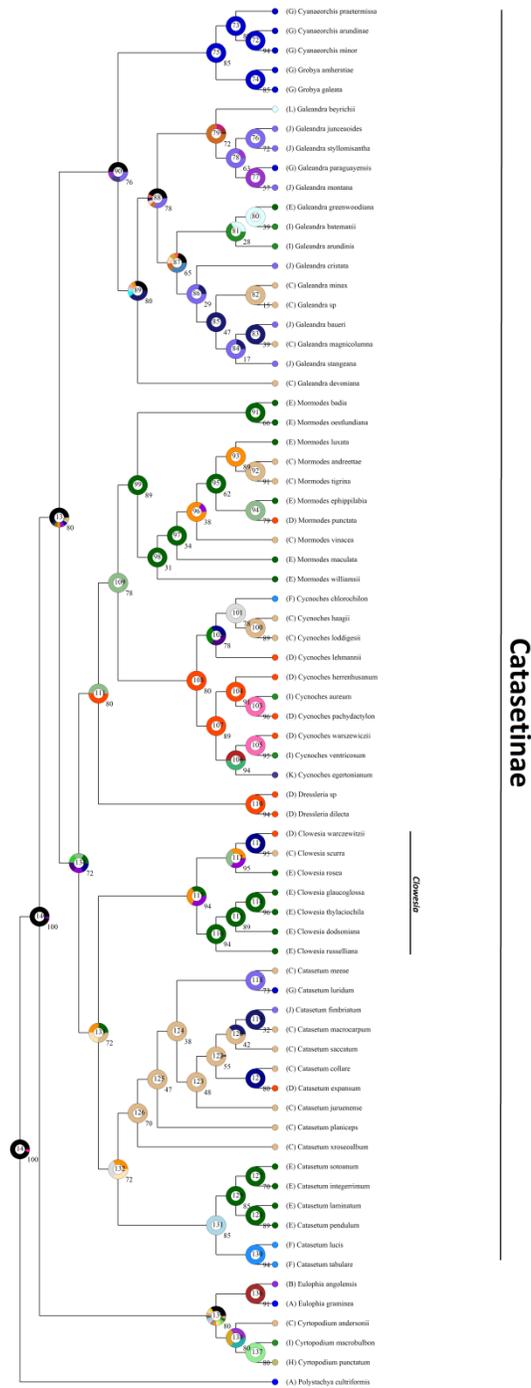
- La combinación de la Subregión Amazónica, Centroamérica-Provincia de Chocó y Megaméxico (CDE: 33.33%).

- La combinación del área denominada Centroamérica-Provincia del Chocó y Megaméxico (DE: 33.33%).
- La combinación de la Subregión Amazónica y Megaméxico (CE: 33.33%)

### **3. 1.6. Clado *Clowesia russelliana* (clado 86).**

Para el nodo ancestral del clado *Clowesia russelliana* se obtuvo solo un posible escenario:

- Megaméxico (E:100%).



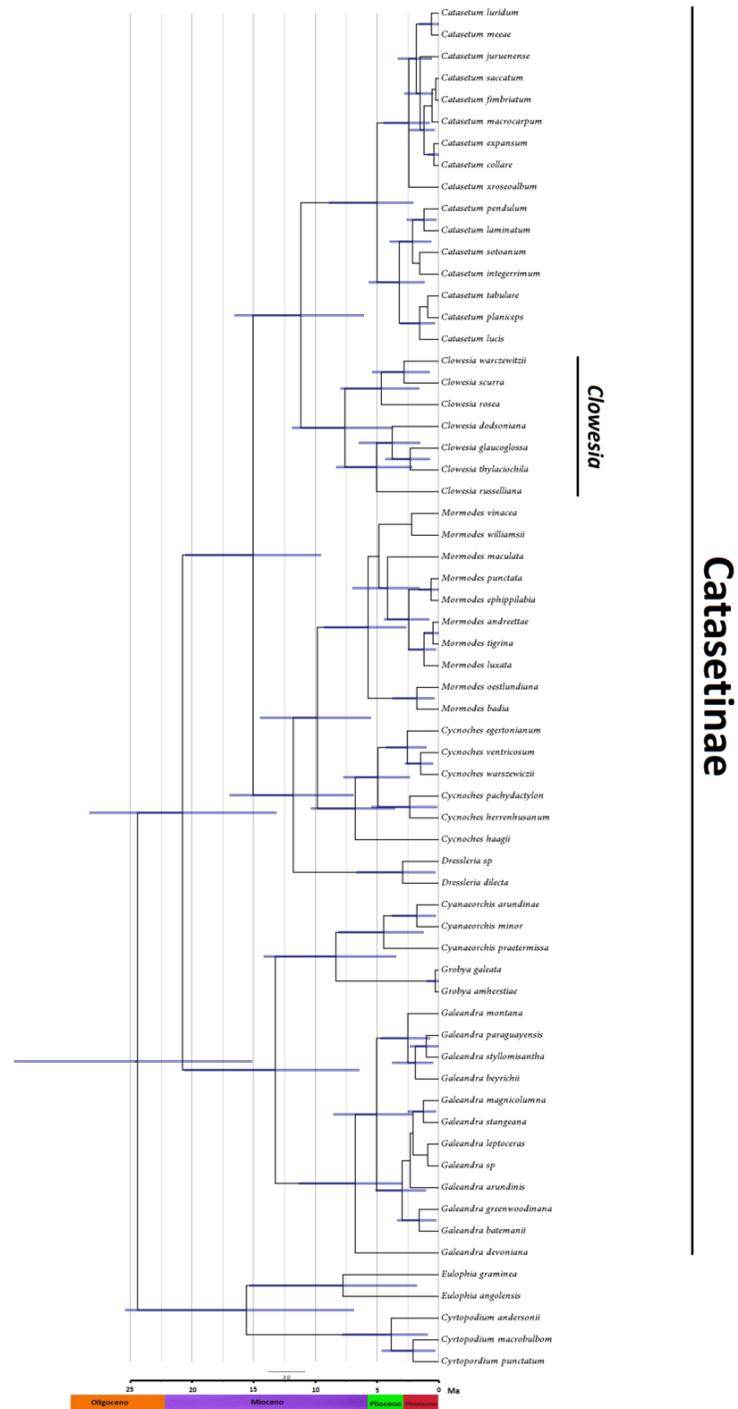
**Fig. 2.** Árbol obtenido del análisis S-DIVA. Se muestra el árbol de consenso obtenido en RASP de 1000 árboles con la mejor PP. Se indica en los nodos con una gráfica de pastel la probabilidad en porcentaje del área ancestral que pudo haber ocupado el último ancestro en común de cada clado.

#### 4. Tiempos de divergencia.

En la **Fig 3**. se muestra el árbol filogenético con la estimación de las edades obtenidas para cada clado. En el **Cuadro 3**. Se encuentran las fechas de divergencia de clados de interés para este estudio. En general, se estima que el último ancestro en común que compartió *Clowesia-Catasetum*, pudo haber diversificado hace 11.17 Ma (6.06-16.53 IC, HPD 95%). Por otra parte, se estima que el último ancestro en común de *Clowesia* pudo haber diversificado en dos linajes hace 7.59 Ma. (3.72-11.87 IC,HPD 95%).

**Cuadro 3.** Resultados obtenidos de la estimación de tiempos de divergencia. Se presentan las edades obtenidas aquí y en otras investigaciones de clados importantes para el estudio.

<b>Resultados en los análisis de tiempos de divergencia</b>				
<b>Clado</b>	<b>Esta investigación</b>	<b>Ramírez <i>et al.</i>, 2011</b>	<b>Pérez-Escobar <i>et al.</i>, 2017</b>	<b>Pérez-Escobar <i>et al.</i>, 2017</b>
<b>Catasetinae</b>	20.76 Ma (13.16-28.30 IC, 95% HDP).	18-27 ( $\pm 4$ ) Ma.	20 ( $\pm 6$ ) Ma.	19.08 ( $\pm 6$ ) Ma.
<b>Núcleo de Catasetinae</b>	15.04 Ma. (9.55-20.51 IC, 95% HPD).	N/A	N/A	Aprox. 15 Ma.
<b><i>Catasetum-Clowesia</i></b>	11.17 Ma. (6.06-16.53 IC, 95% HDP).	Aprox. 15 Ma.	N/A	Aprox. 10 Ma.
<b><i>Clowesia</i></b>	7.59 Ma. (3.72-11.87IC, 95% HDP).	Aprox. 5 Ma.	N/A	Aprox. 5 Ma.



**Fig. 3.** Cronograma basado en datos combinados de genes nucleares y de cloroplasto utilizando un enfoque bayesiano. El árbol que se muestra fue obtenido con Tree.Annotator.v.1.8.4. (BEAST).

Las barras azules en cada nodo indican los intervalos de confianza para la estimación en la edad del nodo.

## 5. Discusión y conclusión.

### 5. 1. Áreas ancestrales y tiempos de divergencia.

Algunos resultados obtenidos de áreas ancestrales discrepan con trabajos recientes, por ejemplo: En este trabajo se encontró que Catasetinae pudo haber tenido una distribución ancestral en la subregión Amazónica, mientras que en el reciente trabajo de Pérez-Escobar *et al.* (2017) se propone como área ancestral de Catasetinae el Sureste de Suramérica. Sin embargo, hay que considerar la polaridad de los datos, ya que muchos taxones no incluidos en el mencionado trabajo e incluso en este, tienen una distribución amazónica (ej. *Catasetum* y *Mormodes*), si estos datos se ingresaran a un análisis, es muy probable se siga obteniendo como resultado que la región Amazónica es el área ancestral de la subtribu, desgraciadamente carecemos de secuencias moleculares para ingresar dichos datos faltantes.

Referente a la estimación de tiempos de divergencia, en este análisis, se encontró que Catasetinae pudo haber surgido hace 20 Ma., fecha que concuerda con publicaciones anteriores, por ejemplo en Ramirez *et al.* (2011), encontraron que Catasetinae pudo haberse originado entre 18 a 27 (95%HPD) Ma. y en Pérez escobar *et al.* (2017; 2016) se ha obtenido una fecha estimada de 20 (95%HPD) Ma. Por otra parte, es importante mencionar que estos resultados podrían estar sujetos a error por el uso de calibraciones secundarias (Drummond & Bouckaert, 2014), sin embargo, es la única opción que tenemos por el momento para dilucidar los tiempos de divergencia del grupo.

Los datos utilizados para este trabajo sugieren que una combinación de tres áreas fueron las más probables en las que se distribuyó el último ancestro en común más reciente de (UAC) *Clowesia*. Dos de estas áreas sugeridas técnicamente son las mismas, la primera es la combinación de la Subregión Amazónica, Centroamérica-Provincia del Chocó y Megaméxico (CDE); la segunda es la combinación de la Subregión Amazónica y Megaméxico (CE). Estas dos primeras áreas sugeridas son lo mismo porque el área Centroamérica-Provincia de Chocó, es la que une la Subregión Amazónica con Megaméxico. La tercera área propuesta es Megaméxico. Si sumamos las áreas consideradas la misma (CDE+CE), resultaría que existe una probabilidad de 66.66 % de que el ancestro de *Clowesia* probablemente se distribuía en un área grande

desde Megamexico hasta el Amazonas que puede ser subdividida en tres, la Subregión Amazónica, Centroamérica-Provincia del Chocó y Megaméxico.

En función a los resultados de tiempos de divergencia y áreas ancestrales, se sugiere que el ancestro en común más reciente de la subtribu *Catasetinae* muy probablemente se originó en el Amazonas. En esa misma área se pudo haber originado el género *Cycnoches*, hace aproximadamente 5 millones de años (Pérez-Escobar *et al.*, 2017).

Por otra parte, estos mismos datos, sugieren que el UAC que compartió *Clowesia-Catasetum* probablemente diversificó en dos linajes hace aproximadamente 10 millones en el Amazonas. Posteriormente, el grupo tallo de *Clowesia* se dispersó (**Fig 1**) permitiendo ampliar sus rangos de distribución hasta Megaméxico; cruzando importantes barreras biogeográficas como la Cordillera Norte de los Andes, la cual ya tenía más o menos las proporciones que tiene en la actualidad (hace 12 Ma. alcanzaron dichas proporciones [Garziona *et al.*, 2014; Hoorn *et al.*, 2010]) y el Istmo de Panamá, que para esas fechas aún no se había formado en su totalidad, pero, ya presentaba una importante conexión entre Norte y Suramérica, lo que permitía el paso de biotas (Bacon *et al.*, 2015).

Posterior a la expansión de territorio por parte del UAC de *Clowesia* (desde la región Amazónica hasta Megaméxico), se dio un evento de diversificación en dos linajes hace aprox. 7 Ma. (95% HDP). Lo anterior se ajusta a la hipótesis dispersionista, la cual sugiere que el UAC expande sus áreas de distribución atravesando barreras geográficas preexistentes y que posteriormente promueven eventos de especiación por aislamientos geográficos (Sanmartín, 2003).

Probablemente la adaptación a diferentes hábitats jugó un papel importante en la diversificación de *Clowesia*, debido a que los dos linajes del género difieren en los tipos de hábitats que ocupan. El clado *Clowesia russelliana*, se caracteriza por distribuirse en sitios secos en la vertiente del Pacífico de Megaméxico, mientras que el clado *Clowesia rosea*, se caracteriza por distribuirse en sitios húmedos, como lo son las partes altas de la Sierra Madre Del Sur (SMDS), el Chocó colombiano y la Región Amazónica. Es muy probable que esta preferencia a hábitats húmedos, sea un carácter ancestral que se ha mantenido desde el UAC que compartió *Clowesia-Catasetum* en la Región Amazónica, área biogeográfica que se caracteriza por ser muy húmeda.

Esto sugiere que el UAC del clado *C. russelliana* evolucionó adaptaciones a los climas calientes y marcadamente estacionales, una de estas adaptaciones puede ser floración temprana, la cual que está asociada a la temporalidad de las lluvias, este fenómeno también se ha reportado en especies de *Hechtia* Klotzsch y también se asume que su función es el aprovechamiento de los recursos en dicha temporada de lluvias (Ramírez comentarios personales); desgraciadamente este tipo de floración no ha sido estudiada a profundidad. Los análisis de tiempos de divergencia, indican que el clado *Clowesia russelliana* diversificó hace aprox. 5 (2-8 IC, 95%HDP) Ma. y el clado *Clowesia rosea* hace 4 (1-7 IC, 95%HDP) Ma., durante el Plioceno, en este rango de tiempo, las temperaturas incrementaron sustancialmente (Dowsett, 1999), además, desde el Mioceno medio hubo una importante expansión de las zonas áridas en muchas partes del continente americano (Graham, 1990); probablemente la expansión de estas áreas secas jugaron un papel importante en la invasión y diversificación del clado *C. russelliana* en Megaméxico.

Por último, para el clado *C. rosea*, el análisis sugiere que el UAC de este grupo ocupaba un área desde Megaméxico hasta la Región Amazónica, sin embargo, actualmente no presentan dicha distribución. Existe una discontinuidad geográfica entre las especies de este clado, por ejemplo: *Clowesia rosea* únicamente se encuentra en las partes altas y húmedas de la SMDS y sus dos especies hermanas comienzan a encontrarse desde Costa Rica hasta las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco. Para este linaje, la evidencia que tenemos hasta la fecha, puede ajustarse a dos posibles escenarios: El primero sería que la distribución ancestral del UAC del clado *C. rosea* estaba limitada a las áreas húmedas y su distribución fue desde la región amazónica hasta Costa Rica, eventualmente hubo eventos de dispersión (no detectado por el análisis) a larga distancia hasta colonizar la SMDS. El segundo escenario sería que el grupo tallo de este clado sí se encontraba en las áreas geográficas donde actualmente no se encuentran el grupo corona (Chiapas, Guatemala, El salvador y Nicaragua) y eventualmente se extinguieron por la expansión de zonas áridas en América (Graham, 1990). La cladogénesis entre las especies hermanas *Clowesia warczewitzii* y *Clowesia scurra* debió ocurrir por vicarianza debido a la Cordillera Norte de los Andes, la cual fungió como barrera biogeográfica y que actualmente nos muestra un claro patrón de disyunción entre estas dos entidades.



---

## CAPÍTULO III

### RECONSTRUCCIÓN DE ESTADOS ANCESTRALES EN *CLOWESIA* LINDL.

#### 1. Introducción.

La reconstrucción de estados ancestrales de carácter, también conocida como optimización de caracteres o mapeo de caracteres (Omland, 1999), es utilizada por los sistemáticos y evolucionistas para tratar de generar hipótesis en un intento de entender cómo eran las características de los ancestros de grupos taxonómicos y como han evolucionado hasta la actualidad (Omland, 1999; Maddison, 1994). Se han implementado dos tipos de enfoques para estudiar estas secuencias evolutivas, la Máxima Verosimilitud y la Máxima Parsimonia. Sin embargo, el método más usado para la optimización de estos caracteres es la Máxima Parsimonia (Maddison, 1994).

Son pocos los trabajos en los que se han reconstruido estados de carácter para Catasetinae en uno de estos, se reconstruyó el carácter de la sexualidad del ancestro de Catasetinae (unisexual, hermafrodita protandrica y hermafrodita sin protandria), también se reconstruyó la respuesta a los factores ambientales en la determinación del sexo por sus siglas en inglés, ESD (Pérez-Escobar *et al.*, 2015)., Otro trabajo realizado, es la reconstrucción de los síndromes de polinización en Catasetinae (Pansarin & Maciel, 2017). A pesar de estas importantes contribuciones, en la subtribu aún quedan varios caracteres interesantes cuya evolución no ha sido investigada (ej. la posición donde colocaba el polinario el ancestro de toda la subtribu y el núcleo de Catasetinae). Por consiguiente, en este capítulo se realizó una selección y reconstrucción de caracteres que se consideran importantes en la evolución de la subtribu y particularmente en *Clowesia*.

#### 2. Materiales y métodos.

Se utilizó la matriz combinada de evidencia molecular y morfológica para obtener el árbol con la mejor probabilidad posterior, en el árbol obtenido, se codificaron los caracteres a reconstruir, por último, con una optimización de los caracteres usando Máxima Parsimonia, obtuvimos una aproximación de cómo pudo haber sido las características del ultimo ancestro en común (UAC) de *Clowesia*.

## 2.1. Obtención de cladogramas completamente resueltos.

Para la obtención del cladograma se utilizó la matriz combinada de toda la evidencia molecular y caracteres morfo-ecológico. Esta matriz se ingresó al software BEAST v. 1.8.4 (Drummond *et al.*, 2012), donde se ejecutaron búsquedas de árboles con la mejor PP., tal como lo indica la guía de Yu *et al.* (2010; Available online at <http://mnh.scu.edu.cn/S-DIVA>. Accessed.). Posteriormente, los árboles obtenidos fueron ingresados al software Mezquite 3.31 (Maddison & Maddison, 2017), donde se obtuvo un árbol de consenso, el cual fue utilizado para codificar los caracteres que se reconstruyeron.

## 2.2. Codificación de caracteres para reconstruir.

Para este capítulo, seleccionamos tres caracteres que consideramos importantes e interesante para conocer como ha sido la secuencia evolutiva desde el UAC Catasetinae, el UAC del núcleo de Catasetinae y el UAC de *Clowesia*.

### 2.2.1. Colocación del polinario.

¿Cuál pudo haber sido la estrategia del ancestro de *Clowesia* para colocar el polinario en el polinizador?

Catasetinae se caracteriza por sus elaborados y sofisticados mecanismos para reproducirse, principalmente por el hecho de que los géneros del núcleo de Catasetinae son polinizados exclusivamente por abejas macho de la tribu Euglosinii y dentro de este mismo núcleo, existen especies unisexuales, característica muy rara (solo ha sido reportada en la especie *Satyrium ciliatum* Lindl. [Chen, 1979]) para la familia de las orquídeas (Romero, 1990). Otra característica sumamente importante entre la gama de estrategias utilizadas por Catasetinae para garantizar el éxito reproductivo, es la variación que existe en la colocación del polinario. Al menos en lo que respecta a la colocación del polinario sobre el polinizador, han sido registradas cinco estrategias, la primera es la estrategia de colocación es en la parte dorsal del tórax del polinizador (ej. *Catasetum*, *Mormodes*), el segundo es la colocación del polinario en la parte ventral del tórax (ej. *Pseudocatasetum*, *Dressleria*), el tercer mecanismo es la colocación del polinario en el ápice del abdomen (ej. *Cynoches*), el cuarto mecanismo es la colocación del polinario en

las patas delanteras de su polinizador (ej. *Clowesia scurra*) y el quinto mecanismo es la colocación del polinario en la cabeza de su polinizador (ej. *Clowesia glaucoglossa*).

La mayoría de especies de la subtribu, tienen flores que colocan el polinario en la parte dorsal del polinizador. Entonces, lo más parsimonioso es pensar que el UAC de toda la Subtribu Catasetinae y el UAC *Clowesia* colocaban el polinario allí. Para este estudio, este carácter fue codificado en el árbol filogenético como **Colocación del polinario**: 0) En la parte dorsal del tórax del polinizador; 1) En la parte ventral del tórax del polinizador; 2) En el ápice del abdomen del polinizador; 3) En las patas delanteras del polinizador del polinizador; 4) En la cabeza del polinizador.

### 2.1.2. Floración temprana vs. Floración tardía.

¿Cómo habrá sido el desarrollo de la floración en el ancestro de *Clowesia*, después de perder todas las hojas, junto con el desarrollo de un nuevo pseudobulbo y sus respectivas hojas o cuando el pseudobulbo ya se encuentra maduro y totalmente foliado?

Una característica que difiere en Catasetinae, es el desarrollo de la inflorescencia referente al desarrollo del pseudobulbo, al menos en la subtribu se han registrado floraciones después de que el pseudobulbo ha perdido todas sus hojas, durante el desarrollo del pseudobulbo o con el pseudobulbo completamente desarrollado pero con la presencia de hojas. Estos caracteres decidieron codificarse en el cladograma como: **Desarrollo de la inflorescencia referente al desarrollo del pseudobulbo**: 0) Junto con el desarrollo del nuevo pseudobulbo; 1) Con el pseudobulbo maduro y con hojas; 2) Con el pseudobulbo maduro pero después de perder todas las hojas.

### 2.1.3. Posición de la inflorescencia en el pseudobulbo.

Entre los géneros de Catasetinae existen cuatro variantes de la zona del pseudobulbo en la que se desarrolla la inflorescencia. Entonces, ¿Cuál pudo haber sido la zona del pseudobulbo en donde se desarrollaba la inflorescencia del ancestro inmediato en común de Catasetinae y del nodo ancestral de *Clowesia*?

Este carácter fue codificado en el cladograma como: **Posición de la inflorescencia en el pseudobulbo**: 0) basal; 1) subbasal; 2) en el ápice; 3) subapical

### 3. Resultados.

#### 3.1. Colocación del polinario.

La colocación del polinario en la parte dorsal del polinizador resultó ser el carácter ancestral de toda la subtribu, este carácter ancestral se mantuvo en la mayoría de los linajes. En una ocasión evolucionaron los siguientes caracteres: Colocación del polinario en el ápice del abdomen, en las patas delanteras y en la cabeza (**Fig. 1**). El UAC de *Clowesia* probablemente colocaba el polinario en la zona dorsal del polinizador, e independientemente en el nodo ancestral compartido por *Clowesia scurra* y *Clowesia warczewitzii* evolucionó la colocación del polinario en las patas delanteras. Otro carácter que evolucionó independientemente en *Clowesia*, fue la colocación del polinario en la cabeza en la especie *Clowesia glaucoglossa*.

#### 3.2. Floración referente al desarrollo del pseudobulbo.

Para estos estados de carácter, resultó la floración con el pseudobulbo maduro y la presencia de hojas aún verdes como carácter ancestral de la subtribu. Posteriormente evolucionó en el UAC del clado *Clowesia russelliana* la floración junto con el desarrollo del pseudobulbo (floración prematura) y la floración después de perder las hojas evolucionó en el UAC del clado *Clowesia rosea* (**Fig.2**). El carácter del UAC de todo *Clowesia* no pudo ser reconstruido por la parsimonia.

#### 3.3. Posición de la inflorescencia en el pseudobulbo.

La posición probable en la que se desarrollaba la inflorescencia en el pseudobulbo de Catasetinae pudo haber sido en el ápice. El desarrollo de la inflorescencia en la base del pseudobulbo evolucionó en dos ocasiones y desarrollo de la inflorescencia en la parte subbasal y subapical evolucionaron en una sola ocasión, en *Mormodes* y *Cycnoches*, así sucesivamente (**Fig. 3**), sin embargo, el ancestro que compartió *Mormodes* y *Cycnoches* no pudo ser reconstruido su estado ancestral.

#### 4. Discusión y conclusiones.

La colocación del polinario parece ser un carácter que puede evolucionar relativamente rápido, al menos en *Clowesia* evolucionaron dos estrategias que no se encuentran en los otros géneros de Catasetinae. Por otra parte, se ha sugerido que los componentes volátiles que liberan las orquídeas que atraen abejas masculinas de la tribu Euglosini, evolucionan más rápido que los caracteres morfológicos. Los constantes cambios en la composición química de dichos volátiles, eventualmente pueden atraer a diferentes especies de abejas para su polinización, dando origen a una barrera reproductiva por diferenciación de polinizadores, (Ramírez *et al.* 2011). En el estudio de Aguirre (1979), se encontró que los compuestos volátiles que libera *C. glaucoglossa* y *C. thylacochila*, son muy similares, es por ello que atraen al mismo polinizador. Esto sugiere que la característica que hizo que *Clowesia thylacochila* y *Clowesia glaucoglossa* diversificaran de un ancestro en común, fue la evolución de la morfología labelar y columnar que fomentó una diferenciación en el mecanismo de colocación del polinario.

Lo más parsimonioso según el análisis, es que las flores del UAC de *Clowesia* colocaban el polinario en la parte dorsal del tórax de su polinizador, este carácter se perdió en el UAC del clado *Clowesia warczewitzii-Clowesia scurra*, donde evolucionó la compresión medial del saco labelar para colocar los polinarios en las patas delanteras del polinizador, el carácter ancestral de *Clowesia* también se perdió en la especie *Clowesia glaucoglossa*, donde evolucionó la colocación del polinario en la cabeza.

El ancestro del clado *Clowesia rosea*, probablemente colocaba el polinario en la parte dorsal del tórax del polinizador. En este trabajo asumimos que el polinario en la especie *Clowesia rosea*, se coloca en la parte dorsal del tórax del polinizador, ya que no presenta la compresión medial que tienen sus especies hermanas *C. warczewitzii* y *C. scurra*, por el contrario, el labelo tiene un aspecto tubiforme como el de las especies que colocan el polinario en la parte dorsal del tórax. En la tesis de Aguirre (1979), no se pudo verificar el sitio en el que *C. rosea* coloca el polinario, sin embargo, se describe que la abeja macho *Euglossa viridissima* desciende en las fimbrias del labelo, posteriormente ingresa por completo en el saco labelar, sugiriendo que el polinario pueda quedarse pegado en la parte dorsal del tórax.

Es muy probable que las flores del UAC del clado *Clowesia russelliana* colocaba el polinario en el dorso del tórax, perdiendo este carácter con la especie *Clowesia*

*glaucoglossa* la cual coloca el polinario en la cabeza del polinizador. De hecho, esta última especie presenta una morfología única en la columna, ya que posee unas alas triangulares bien marcadas, mientras que las especies restantes del clado, tienen unas alas de la columna poco desarrolladas.

Sobre la evolución de la floración prematura en Catasetinae, podemos concluir y discutir lo siguiente. El UAC de todo Catasetinae, según nuestro análisis, probablemente florecía cuando el pseudobulbo estaba maduro y aún presentaba hojas. Este carácter se perdió en algunas especies de *Mormodes* (evolucionaron la floración después de la pérdida de todas las hojas), en el UAC del clado *Clowesia rosea* (evolucionó la floración después de la pérdida de todas las hojas), en el UAC del clado *Clowesia russelliana* (evolucionó la floración junto con el desarrollo del pseudobulbo) y el carácter del UAC de todo el grupo corona de *Clowesia* no pudo ser reconstruido para este análisis, el resultado es ambiguo. Sin embargo, *Catasetum* y *Clowesia* compartieron un UAC en el Amazonas (Cap. II) que según el análisis, florecía con el pseudobulbo maduro y la presencia de hojas. Entonces, es muy probable que este carácter se mantuviera en el UAC de *Clowesia*.

En el UAC del clado *C. russelliana* evolucionó la floración junto con el desarrollo del pseudobulbo, esto probablemente es una adaptación a climas secos, ya que las cuatro especies de este linaje, crecen en BTC en la vertiente del Pacífico mexicano (solo la especie *C. russelliana* sale del país y llega hasta Nicaragua). Este carácter probablemente permite que las especies desarrollen el pseudobulbo y florezcan al mismo tiempo durante las temporadas de lluvias, aprovechando al máximo este recurso. Cabe mencionar que las especies del clado *C. russelliana* florecen de abril a septiembre, en este rango de meses se han reportado la mayor incidencia de lluvias para los estados donde se distribuyen estas especies (ej. Michoacan, Guerrero, Oaxaca, Chiapas [García *et al.*, 1990, consultado en

[http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rpluv8mgw.xml? httpcache=yes& xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl& indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rpluv8mgw.xml? httpcache=yes& xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl& indent=no) ]).

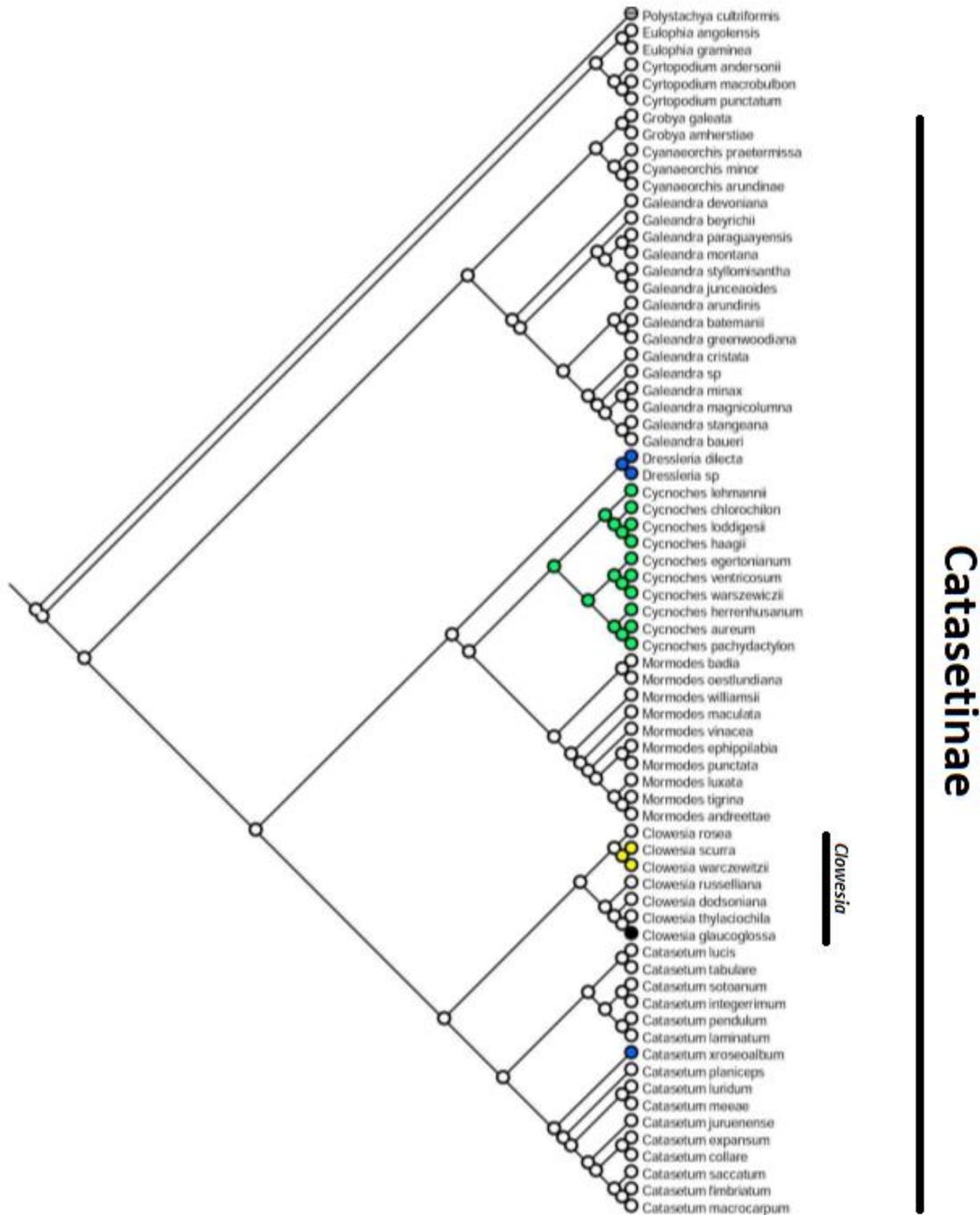
Para contrastar, a pesar de que la especie *Clowesia rosea* se distribuye en algunos de los estados donde se encuentran la mayoría de especies del clado *C. russelliana*, esta florece después de que el pseudobulbo ha madurado y perdido todas sus hojas, sin embargo, ocupa otros hábitats, por ejemplo, crece a mayores alturas y en hábitats más húmedos, (Bosque tropical subcaducifolio, Mesófilo de Montaña [Soto, 2002;

Aguilar,1979]), también se le puede ver entre la transición de SBC al Bosque de pino y encino (Observaciones personales). Probablemente el UAC del clado *C. rosea*, evolucionó la característica de crecer en climas húmedos y frescos, lo que le permitía florecer hasta después de la pérdida de hojas. Las especies de Suramérica crecen en lugares muy húmedos como el Chocó y el Río Amazonas, aun cuando hay poblaciones de *C. scurra* que crecen en el margen de bosques subhúmedos de los Llanos en Venezuela y Colombia (Carnevali. observaciones personales). Estas características le han permitido a *Clowesia* invadir dos tipos de ecosistemas, húmedos y secos.

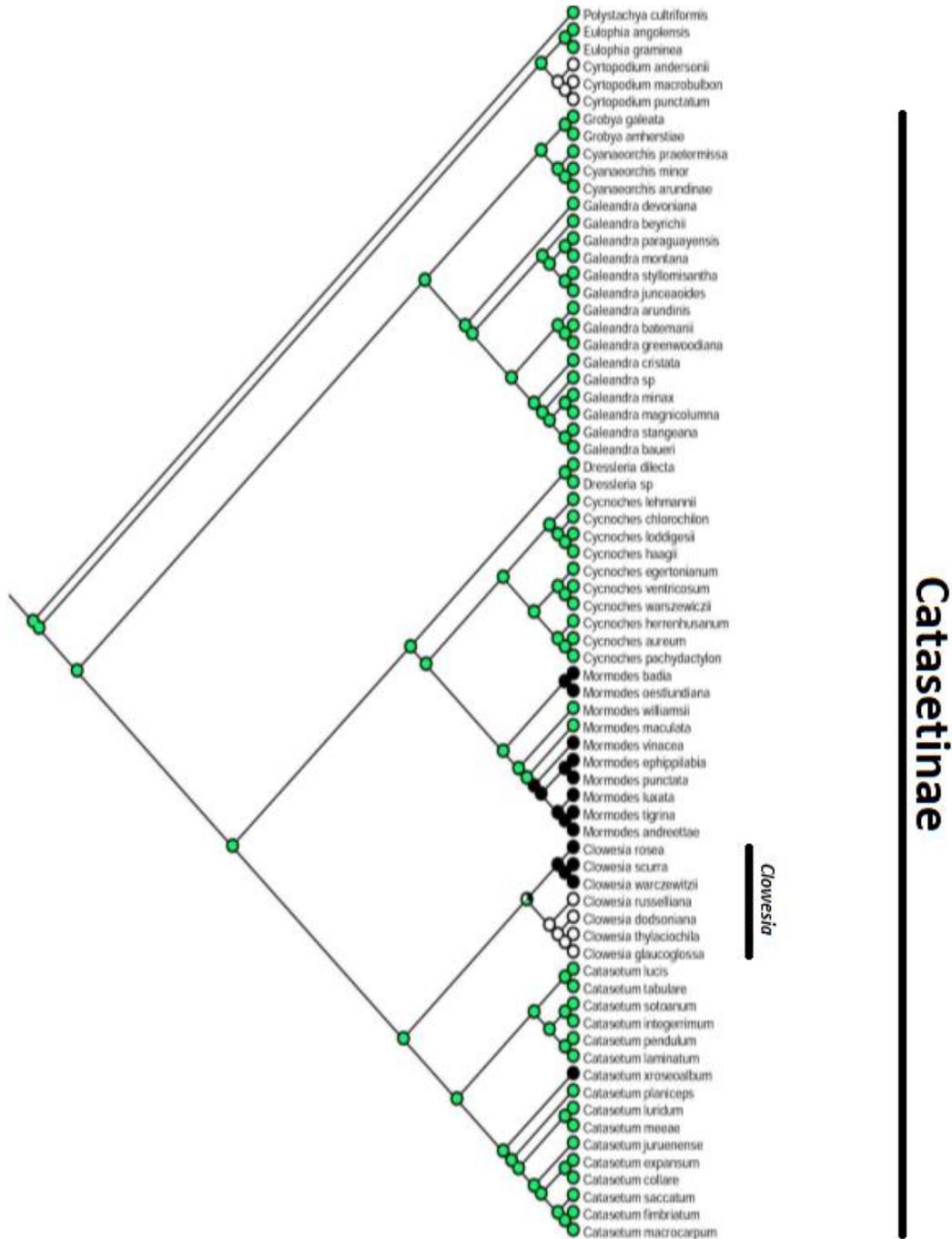
El último carácter que reconstruido fue la posición de la inflorescencia en el pseudobulbo. Se obtuvo que el posible ancestro de toda la subtribu Catasetinae desarrollaba la inflorescencia en el ápice del pseudobulbo, posteriormente este carácter se perdió en *Grobya* y el núcleo de Catasetinae, donde evolucionó la característica de desarrollar la inflorescencia en la parte basal del pseudobulbo. El estado ancestral del UAC del núcleo de Catasetinae se perdió en el UAC de *Mormodes* (evolucionó la inflorescencia sub-basal) y *Cycnoches* (evolucionó la inflorescencia sub-apical). Es muy claro que la inflorescencia basal estuvo presente en el ancestro de *Clowesia* y es un carácter que se mantuvo desde el UAC del núcleo de Catasetinae.

Dressler (1993) sugiere que la condición ancestral de toda la familia Orchidaceae, es la inflorescencia terminal. Por lo que la presencia de la inflorescencia terminal en el UAC Catasetinae, sería una reversión al estado de carácter ancestral si es que el UAC de toda la Tribu Cymbidieae desarrollaba la inflorescencia en la base del pseudobulbo (como lo hacen muchas especies de la subtribu). Sin embargo, esto no lo podemos saber hasta que se realice una reconstrucción de toda la tribu que incluya taxones que representen todos los posibles estados de carácter para el desarrollo de la inflorescencia en el pseudobulbo.

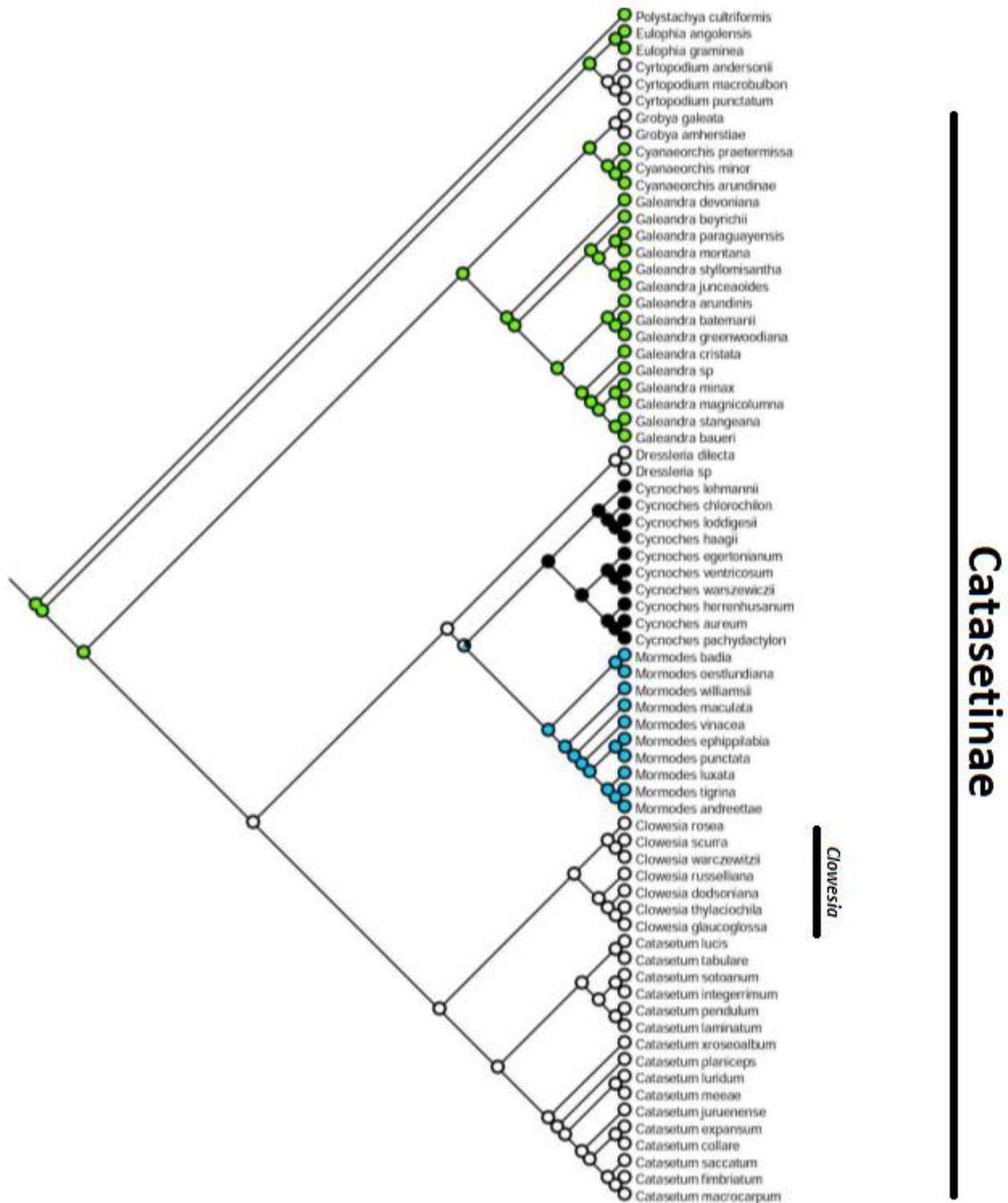
En conclusión el UAC de *Clowesia* probablemente colocaba el polinario en la parte dorsal del tórax de su polinizador, florecía con el pseudobulbo desarrollado con la presencia de hojas y tenía una inflorescencia basal.



**Fig 1.** Árbol de consenso obtenido de 1000 árboles máximamente parsimoniosos. Reconstrucción de la colocación del polinario en Catantopinae utilizando Máxima parsimonia. El color blanco representa la colocación en la parte dorsal del tórax, el color azul representa la colocación en la parte ventral del tórax, el color verde representa la colocación en el ápice del abdomen, el color amarillo representa la colocación en las patas delanteras y el color negro representa la colocación en la cabeza.



**Fig 2.** Árbol de consenso obtenido de 1000 árboles máximamente parsimoniosos. Reconstrucción del tipo de floración en relación al desarrollo del pseudobulbo utilizando Máxima parsimonia. El color blanco representa la floración junto con el desarrollo del nuevo pseudobulbo, el color verde representa la floración con el pseudobulbo maduro y foliado y el color negro representa la floración con el pseudobulbo maduro y la pérdida total de hojas.



**Fig 3.** Árbol de consenso obtenido de 1000 árboles máximamente parsimoniosos. Reconstrucción de la posición de la inflorescencia en el pseudobulbo para Catasetinae utilizando Máxima parsimonia. El color blanco representa la posición en la base del pseudobulbo, el color azul representa la posición en la parte subbasal del pseudobulbo, el color verde representa la posición en el ápice del pseudobulbo y el color negro el carácter la posición subapical del pseudobulbo

---

## CAPÍTULO IV

### TRATAMIENTO TAXONÓMICO DE *CLOWESIA* LINDL. (ORCHIDACEAE: CATASETINAE)

#### 1. Introducción.

*Clowesia* Lindl. actualmente está delimitado y conformado por siete especies. No se han reportado híbridos naturales a pesar de que algunas especies crecen relativamente cercanas y usan el mismo polinizador, esto se debe a la variantes que existen en sus estrategias de polinización (Aguirre, 1979). Sin embargo, existen múltiples híbridos artificiales entre varias especies de *Clowesia* (Coghill-Behrends, 2016). El género se encuentra desde la vertiente del pacifico de México, hasta la cuenca Amazónica (*C. scurra*).

La diferenciación entre especies de *Clowesia* es virtualmente imposibles sin la observación de las flores. Esto se debe a que algunas características como las hojas, pseudobulbos y raíces, son extremadamente parecidos, incluso, estos caracteres, son también muy similares a los del género *Catasetum*. Aún con flores, pares de especies estrechamente relacionadas como *Clowesia warczewitzii* y *Clowesia scurra*, *Clowesia dodsoniana* y *Clowesia thylaciochila* no son nada fácil de diferenciar.

Hasta la fecha no se cuenta con una revisión taxonómica del género en su totalidad, debido a que después de que Dodson en 1975 retomara la propuesta de *Clowesia*, han surgido algunas novedades para el género. Por ejemplo, se describió una especie (*Clowesia dodsoniana*) y otra fue redescrita (*Clowesia amazonica* que corresponde a *Clowesia scurra*). Aguirre (1979) aportó información fundamental para el género, particularmente en sus estrategias reproductivas (polinizadores, fenología, compuestos volátiles, entre otros), y posteriormente el mismo Aguirre en 1986 describió a *C. dodsoniana* (Aguirre, 1986). A pesar de estas importantes contribuciones, aún hace falta sintetizar esta información y otras que se encuentran dispersas en la literatura, con el objetivo de presentar una monografía actualizada del género. En función a lo anterior, es justificable generar una clave taxonómica que abarque a las siete especies descritas hasta la fecha, así como información básica sobre sus distribuciones, estrategias reproductivas, estatus de conservación, entre otros.

A continuación se presenta una clave para identificar a los dos grupos de *Clowesia* encontrados en los análisis filogenéticos (Capítulo 1), y que previamente habían sido sugeridos por Romero (1990). Al mismo tiempo, también se presentan subclaves para las especies que se encuentran dentro de cada grupo.

## **2. Materiales y métodos.**

### **2.1. Material herborizado.**

El material herborizado de los herbarios AMES, CICY, IEB, KEW, SEL, MEXU, MO, NY fue revisado cuidadosamente. Se midieron todos los componentes de la planta (hojas, pseudobulbos, flores, etc.) encontrados en cada ejemplar. También, con la obtención de información encontrada en la literatura y en las etiquetas de identificación, se elaboró un resumen de los aspectos más importantes de cada especie (epíteto específico, mapas de distribución, ecología, etc.). Se preparó la descripción de cada especie, así como la elaboración de claves dicotómicas que nos ayuden a identificar a las especies de *Clowesia*.

### **2.2. Iconografía.**

La iconografía fue tomada de descripciones, libros, protólogos, etc. Sirvieron para complementar la revisión de material herborizado, debido a que esta proporciona datos de colores, estructura, entre otros.

### **2.3. Material en líquido.**

El material preservado en líquido (flores), fue medido y diseccionado para interpretar las homologías entre las estructuras de las diferentes especies.

### 3. Resultados

#### 3.1. *Clowesia* Lindl.

*Clowesia* Lindl., Edwards's Botanical Register 29: Misc. 25–26. 1843.

**Especie tipo:** *Clowesia rosea* Lindl.

**Sinónimo:** *Warczewitzia* Skinner ex Lindl., Paxton's Fl. Gard., 1, 45 (1850); citado sólo el nombre, sin descripción.

**Hierbas epífitas** cespitosas, **raíces** blanquecinas, presentando con frecuencia otro grupo de raíces más delgadas y filiformes con geotropismo negativo a las cuales se les ha atribuido la cualidad de colectoras de detritus. **Pseudobulbos** agrupados, suborbiculares, ovoides o elípticos, homoblásticos, fusiformes, raramente alargados, cubiertos por las vainas de las hojas cuando están en la temporada de crecimiento y recién al perder las hojas, desnudos después de un año o más. **Hojas** entre 9 y 12, dísticas, de diferentes tamaños, las basales son las más pequeñas, las que se encuentran en la parte media son las más grandes y los dos últimos pares presentan aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de las hojas de la parte media, linear-oblancoadas u ovado-oblancoadas, delgadas, convolutas, plicadas, articuladas, deciduas, la base de los nervios centrales se mantienen en forma de espinas justamente donde se encuentra la articulación. **Inflorescencias** 1—2 (—3), surgen de la base del pseudobulbo en la época de crecimiento o después de la pérdida total de hojas, péndulas, racemosas. **Flores** pequeñas a relativamente grandes, resupinadas, hermafroditas protándricas, fragantes, vistosas. **Sépalos** con venaciones conspicuamente marcadas, elípticos, cóncavos, oblongo-lanceolados. **Pétalos** con venaciones muy llamativas y reticuladas, las reticulaciones se hacen más conspicuas hacia la parte distal, ovados a obovados-elípticos, agudos a redondeados. **Labelo** carnoso, sacciforme, tubiforme, trilobulado o entero, con compresiones en la parte del saco labelar o no, fimbriado o erosos. **Columna** semiterete, alada, con un pie conspicuo, engrosándose hacia el ápice tomando una forma subtriangular o subtriangular-ovoide, ligeramente arqueada hacia el sépalo dorsal o no. **Antera** de vista frontal con una apariencia subcuadrada o subtriangular, apiculada o no, bilocular. **Polinario** con dos polinias, amarillas elípticas o subesfericas. **Estipite** elástico, laminar, flabelado-trapezoidal, carnoso. **Viscidio**

subcuadrado, subcordiforme, subcircular o semicircular. **Cápsula** de elipsoide a fusiforme, con tres valvas.

### 3.2. Claves para los grupos y especies de *Clowesia* Lindl.

1a. Plantas de flores relativamente pequeñas (sépalos dorsal de 10–19 mm. largo); labelos fimbriados en el margen del epiquilo; la inflorescencia la desarrollan después de la maduración del pseudobulbo y la pérdida de hojas

.....2 Grupo ***C. rosea***

1b. Plantas de flores relativamente grandes (sépalos dorsal 20–35 mm. largo); labelos erosos en el margen del epiquilo; la inflorescencia la desarrollan junto con los pseudobulbos nuevos y hojas

.....4 Grupo ***C. russelliana***

2a. Flores rosadas, sépalos de margen liso y pétalos con el margen fimbriado con nerviaciones reticuladas poco visibles (visibles en material herborizado o conservadas en líquido), labelo fimbriado en el epiquilo y sin una compresión en la parte media del saco labelar; la parte dorsal de la columna de color blanco en la base y el resto (aproximadamente 3/4) color verde. Distribuida únicamente en la Sierra Madre del Sur en México.....***C. rosea***

2b. Flores color blanco-verdoso, sépalos y pétalos de margen liso-ondulado con venaciones reticuladas muy visibles, labelo fimbriado en el epiquilo y con una compresión medial en el saco labelar; columna de color verde pálido. Distribución desde Panamá hasta Brasil

.....3

3a. Flores relativamente pequeñas (Sépalos dorsal de 10–19 mm. largo), con lóbulos laterales del labelo que superan a la columna dando una apariencia de que la cubre; el sépalos dorsal en muchas ocasiones se encuentra falcado hacia la columna; columna color verde pálido; alas de la columna vistosas y ca. de 5 mm. de largo. Distribución en las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco

.....***C. scurra***

3b. Flores relativamente grandes que *C. scurra* (Sépalos dorsal de 20–35 mm. largo), con lóbulos laterales del labelo que no superan a la columna, quedando esta última al descubierto; el sépalos dorsal casi erecto y muy levemente falcado hacia la

columna, columna color verde pálido (casi blanco); alas de la columna cortas y ca. de 2 mm. de largo. Distribución desde Panamá hasta la costa del Pacífico de Colombia y Ecuador..

.....**C. warczewitzii**

4a. Flores con un saco labelar largo y profundo.....6

4b. Flores con un saco labelar poco profundo.....5

5a. Labelo ensanchado hacia el ápice, con el borde erecto y textura erosa en el margen, epiquilo trilobulado; borde del viscidio con dos proyecciones corniculadas; distribuida únicamente en la vertiente pacífica de México a no más de 1000 m. Distribuida desde Chiapas hasta Sinaloa

.....**C. dodsoniana**

5b. Labelo atenuado hacia el ápice, el borde del labelo se encuentra con un dobléz en casi toda su longitud y con textura erosa en el margen, epiquilo entero; borde del viscidio romo. Distribución, endémica de la depresión central del balsas a partir de alturas de 1000 m.

.....**C. thylaciochila**

6a. Saco labelar antrorso (casi tocando el epiquilo), pétalos y sépalos color verde pálido con nerviaciones verdes muy marcadas; columna larga y delgada con alas poco vistosas. Especie registrada desde Nicaragua hasta México, creciendo como epífita en una amplia gama de hospederos y en ocasiones asociada a hormigueros.

.....**C. russelliana**

6b. Saco labelar retrorso, pétalos y sépalos con bandas de color café a rojizo; columna corta y gruesa con alas grandes y triangulares. Especie rara con solo dos localidades conocidas (Michoacán y Estado de México), creciendo como epífita únicamente en *Sabal pumos* (Kunth) Burret

.....**C. glaucoglossa**

**3.3. *Clowesia dodsoniana*** Aguirre Orquídea (Mexico City), n.s. 10(1): 192. 1986.

**Tipo:** México, Michoacán, Coahuayutla, 100 m.; bosque tropical caducifolio, epífita. Ejemplar preparado de material cultivado, Junio 1983, *F. Guevara Fefer s.n. sub. Aguirre* 279 (Holotipo: AMO)

**Hierbas epífitas**, cespitosas, 23–42 cm con hojas (sin extender las hojas). **Raíces** 2–3 mm de grosor, teretes, blanquecinas, presentan un segundo grupo de raíces filiformes con geotropismo negativo las cuales funcionan como captadoras de detritus. **Pseudobulbos** 5–13 x 2–4 cm, suborbiculares a ovoides u elipsoides, agrupados, homoblásticos, cuando son nuevos se encuentran fuertemente envueltas por las vainas de las hojas; al madurar pierden las hojas pero permanecen las bases de las venas centrales en forma de espinas (justamente en la articulación de las hojas), espinas 4–15 x 1mm. **Hojas** basales (2.5–)4.5–11 x 1.5–3 cm, las de la zona central y las distales 12–41x 4.6–7.6 cm, 6–10 por pseudobulbo, deciduas, verdes, ligeramente más pálidas en el envés, dísticas, progresivamente más grandes hacia el ápice y decreciendo en los dos últimos pares de hojas apicales hasta alcanzar aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de las hojas de la zona central, linear-oblancoeladas u ovado-oblancoeladas, plegadas, 8–10 nervadas (las más sobresalientes). **Inflorescencias** 13.5–39.5 cm de largo, surgiendo de la base del nuevo pseudobulbo en desarrollo, 1-2(-3), péndulas, flácidas, racemosas, 9–23 flores, con 4-5 brácteas basales. **Brácteas florales** 8–15 x 5 mm, verdes a ligeramente rojizas, ovadas-lanceoladas, acuminadas, cóncavas, secando en la antesis. **Ovario pedicelado** 1.3–1.8 x 0.2 cm terete, casi recto, 6-sulcado, verde a verde pálido. **Flores** 3–3.5 cm de largo, resupinadas, abiertas, campanuladas, hasta subtubulares, aromáticas, verdes a verde pálido, en ocasiones con una ligera coloración rojiza en la parte distal y proximal de algunos segmentos, con nerviaciones verdes y reticuladas en pétalos, sépalos y labelo, en los segmentos mencionados las reticulaciones se vuelven más conspicuas hacia el ápice. **Sépalo dorsal** 2.4–2.8 x 0.5–0.9 cm, erecto-arqueado, ligeramente cóncavo, oblongo-elíptico, apiculado (el apículo pronto caduco), ca. de 11 nervios principales, el nervio central se trunca en el margen, los nervios laterales al central se unen y truncan a este poco antes de llegar al margen, los nervios restantes mayormente se truncan sin llegar al margen, raramente alguno nervio toca el margen. **Sépalos laterales** 2.5–3 X 0.5–0.7 cm, oblicuos en la base de manera ascendente, oblongo-elípticos, apiculados (el apículo pronto caduco) ca. de 11 nervios principales, presentan el mismo patrón de nerviación que el sépalo dorsal. **Pétalos** 2.5–2.9 x 1–1.2 cm porrectos, obovados-elípticos, apiculados (apículo pronto caduco), ca. de 11 nervios principales, presentando el mismo patrón de nerviación que los sépalos. **Labelo** 3–3.5 cm de largo, con 5 carinas que comienzan desde la base del saco labelar, tres centrales convergen en el epiquilo y las dos externas se truncan en el comienzo de este último;

**epiquilo** (1.5–) 2– 1.3 cm, verde pálido, trilobulado, con márgenes erosos y lóbulos laterales erectos; **hipóquilo** 1.5–1.3 cm, con un color verde más intenso que el epiquilo, ligeramente sacciforme y retrorso. **Columna** 1.1–1.4 x 0.4–0.6 cm, color verde, dicho color se torna más intenso hacia el ápice, ligeramente arqueada hacia el sépalo, alada ventralmente, la base ventral con manchas color púrpura, clinandrio subtriangular, con un pie conspicuo de 4–6 x 3–4 mm. **Cavidad estigmática** 2–4 x 1.5–2 mm, subsemielíptica **Antera** 3–5 x 2–3 mm, verde pálido (casi transparente), subtriangular, basalmente bilobulada y truncada, lanceolado hacia el ápice, apiculada, unilocular, abaxialmente canaliculada. **Polinario** con dos polinias, 1 x 1 mm, amarillas, subesféricas, sulcadas casi hasta la mitad de su tamaño; **estípite** 2–3 x 2 mm, la placa del estípite en forma flabelada-trapezoidal; **viscidio** 1.6–2 x 2 mm, subcordiforme, con dos proyecciones corniculadas. **Cápsula** 5–6 x 1.5–2.9 mm., elipsoide con tres valvas. Las Características de la especie se muestran en la **Figura 2**.

### 3.3.1. Etimología.

El epíteto específico fue dedicado al Dr. C. H. Dodson distinguido orquideólogo norteamericano especialista en Catasetinae y otros grupos de orquídeas, este personaje que contribuyó mucho en aspectos sobre las estrategias reproductivas la subtribu y además elevó nuevamente a *Clowesia* a nivel genérico.

### 3.3.2. Caracteres diagnósticos.

*Clowesia dodsoniana* se reconoce porque posee un labelo que se ensancha hacia el ápice, el epiquilo trilobulado y el viscidio presenta dos proyecciones corniculadas que se aprecian a simple vista cuando se mira de manera frontal a la flor (**Fig. 1**), este último carácter no se encuentra en ninguna otra especie del género. *Clowesia thylaciochila* es la especie más parecida a *C. dodsoniana*, sin embargo, con las tres características mencionadas al principio, puede ser fácil discriminar una de la otra, incluso con flores hidratadas de material herborizado.



**Fig 1.** Flor de *Clowesia dodsoniana* (planta procedente de Chamela Germán Carnevali s.n.) Se señala con una línea roja uno de los caracteres diagnósticos, los dos filamentos del viscidio con forma corniculada.

### 3.3.3. Comentarios taxonómicos.

Después del trabajo de polinización para *Clowesia* realizado por Aguirre (1979), se logró determinar que existía una evidente confusión, dos entidades distintas eran consideradas una sola especie, es decir, solo se conocía la existencia de *Clowesia thylaciochila*. Posteriormente, el mismo Aguirre (1986) describió a *Clowesia dodsoniana* separándola de *C. thylaciochila*, este autor se basó principalmente de diferencias morfológicas y áreas de distribuciones geográficas. Debido a esta confusión de 119 años, varios ejemplares herborizados aún se encuentran mal identificados.

### 3.3.4. Relaciones filogenéticas.

Utilizando cinco marcadores moleculares (ITS, ETS, *matK-trnK*, *trnS-G* & *ycf1*) y analizando estos datos bajo los paradigmas de Inferencia Bayesiana y Máxima Parsimonia, se obtienen una relación donde *Clowesia dodsoniana* resulta ser especie hermana de *C. thylaciochila* y de *C. glaucoglossa*.

### 3.3.5. Distribución y Ecología.

*Clowesia dodsoniana* es endémica de México, ha sido registrada en la vertiente del pacífico en los Estados de Chiapas, Oaxaca, Guerrero, Michoacán, Colima, Jalisco, Nayarit y Sinaloa (**Fig. 10a**). Aguirre (1986) menciona la posibilidad de que la especie llegue hasta Nicaragua, sin embargo, no se ha comprobado y es poco probable, debido a que han pasado muchos años y no se ha detectado su presencia.

Se les puede encontrar a elevaciones menores a los 1000 m. en ambientes cálidos de la selva baja caducifolia (SBC). En el Estado de Oaxaca ha sido observada creciendo en la transición de la SBC y el bosque de coníferas (Aguirre, 1986; Tamayo, Com. pers).

Crece como epífita en diferentes hospederos e incluso troncos muertos. Como otras especies de *Clowesia*, presentan cierto grado de preferencia hacia las palmas. También ha sido registrada creciendo sobre rocas a altitudes de 600 m. (J. Pastrana, com. pers. en Aguirre, 1986).

Esta especie florece de mayo a agosto (Aguirre, 1986), es polinizada exclusivamente por abejas macho de la tribu Euglossinii. En Cultivo en Puerto Vallarta, se ha registrado como polinizador la abeja *Eufriesea caerulescens* (Warford, 1996).

### 3.3.6. Estado de conservación.

De acuerdo a los criterios de la IUCN, utilizando la herramienta GeoCAT con las coordenadas geográficas registradas del material colectado y herborizado, esta especie es categorizada como "Least concern" (LC), por lo que requiere poca preocupación. Cabe mencionar que las coordenadas geográficas utilizadas con la herramienta GeoCAT, no incluyen otras localidades donde ha sido reportada la especie, como por ejemplo Colima y Guerrero.

*Clowesia dodsoniana*, se encuentra distribuida en ANP en las que se puede asegurar su integridad, por ejemplo en la Reserva de Biósfera Chamela, Cuixmal en Jalisco y El parque Ecológico Regional del Istmo en Oaxaca, El Nanchal en Guerrero, entre otros.

### 3.3.7. Material revisado.

**MÉXICO. GUERRERO: Eduardo Neri:** Tlanipatla, 17° 49'N, 99°49'W, 1200 m., 28 de julio de 1936 (fl.), *O. Nagel 1414* (AMES). **JALISCO: La Huerta:** Estación biológica Chamela (UNAM), selva baja caducifolia con *Tabebuia*, *Guettarda*, *Croton*, 19°30'N, 105°, 03'W, 17 de junio de 1984 (vg., fl.), *E. J. Lott 2292* (MEXU); Estación biológica Chamela, selva baja caducifolia, 12 de julio de 1984 (veg, fl.), *J.A.S. Magallanes 4244* (MEXU); Alrededor del km 11.5 de camino viejo de terrecería a Nacastillo, que inicia en el km 63.5 (a un lado del puente Arroyo Chamela) de la carretera Puerto Vallarta-Barra de Navidad, bosque tropical caducifolio, 19°32'57"N, 104°59'22"W, 150 m., 17 de noviembre de 1997 (veg.), *O. Téllez, J. Calónico, A. Domínguez 13386* (MEXU). **Puerto Vallarta:** Sin localidad exacta, 1970 (fl.), *R. Barker s.n.*, Orchid Identification Center (OIC) # 1916, ejemplar 017876 (SEL). **MICHOACÁN: Coahuayana:** Bahía de San Telmo, aprox. 18°38'32.31"N, 103°40'51.01"W, 40 m., prensada en cultivo el 19 de junio de 2004 (veg., fl.), *O. Francke s.n.* (MEXU). **NAYARIT: Tepic:** 10-16 km del entronque de la carretera el Izote- Jalcocotán, camino al cuarenteño, aprox. 21°48'0.04"N, 105° 0'36.00"W, 2 de octubre de 1993 (veg.), *G.Flores Franco, O Téllez. & A. Domínguez 2934* (MEXU). **OAXACA. San Carlos Yautepec:** Procedente del jardín C. Conzatti, 15 de julio de 1907 (veg. fl.), *C. Conzatti 1944* (AMES); Procedente del jardín C. Conzatti, julio 25 (veg. fl.), no se indica colector, número de ejemplar 539646 (MEXU); Procedente del jardín C. Conzatti, julio 155 (veg. fl.), no se indica colector, número de ejemplar 535885 (MEXU) **Santa María Huatulco:** Límite norte del parque Nacional Huatulco, selva baja caducifolia, a orilla de sembradío, 15°46'49.6"N, 96°10' 30.7"W, 91 m, 27 de septiembre de 2005 (veg., fl.), *A. Nava Zafra, E. Vásquez García & F. Maldonado Ruíz 1171* (MEXU). **Asunción Ixtaltepec:** 3.250 km en línea recta al NO (330°) de Nizanda, 16°40'51"N, 95° 1'40" W, altitud 400 m., selva baja caducifolia, 15 de septiembre de 1995 (veg., fr.), *J. Meave del Castillo, E. A. Pérez García y B. Reyes 1931* (MEXU); 3.250 km en línea recta al NO (330°) de Nizanda, Distrito de Juchitán, 16°40'51"N, 95° 1'40" W, altitud 400 m., selva baja caducifolia, 02 de junio de 1996 (veg., fr.), *J. Meave del Castillo, E. A. Pérez García y B. Reyes 1170* (MEXU); A 1.0 km en línea recta al NE (32°) de Nizanda, selva baja caducifolia, 16°39'53"N, 95°0'26"W, altitud 150 m., 31 de mayo de 1996 (fl.), *E. A. Pérez-García, E. Durán & B. Reyes 1127* (MEXU). **Salina Cruz:** cerca de la cumbre del el Cerro Marimba, selva baja caducifolia, 24 de junio de 1986

(veg., fl.), *C. Martínez R. 604* (MEXU). **San Miguel del Puerto:** Zimatán, 2 km N LR del pueblo, 1 km S del Chorro, por el río, selva mediana caducifolia, 15°51'56"N, 95°59'56"W, 70 m., 30 de mayo de 1998 (veg., fl.), *S. Salas, J. Rivera & M. Elrosa 1765* (MEXU); Copalita, la Hamaca del río, selva mediana caducifolia, 15°53'57"N, 96° 10' 27"W, 285 m., 09 de junio de 1999 (veg., fl.), *M. Elrosa 2154* (MEXU). **Santiago Astata:** Final de la brecha del porvenir (El Bejuco), selva baja caducifolia, 16°0'2.4"N, 95°44'34.6"W, 156 m., 27 de junio de 2009, (veg.), *F. Petri, A. Sánchez & E. Lott 37* (MEXU); Arroyo Zaachulo, selva baja caducifolia, 15°58'15.7"N, 95°35'1.2"W, altitud 20m., 03 de septiembre de 2009 (veg., fr.), *F.G. Vásquez, A. Sánchez & E. Lott 39* (MEXU). **Tehuantepec:** Ladera Oriente, Cerro Guiengola, selva baja caducifolia, altitud 500 m., 13 de junio de 1986 (veg., fl.), *Ma. L. Torres, R. Torres, O. Téllez & C. Martínez 421* (MEXU); Arroyo de las minas, al W del limón, entrando por la desviación a Buenos Aires, selva baja caducifolia, 17 de junio de 1985 (veg., fl.), *R. Torres & A. García 6838*(MEXU); "Las Palmitas", ladera oriente del Cerro Guiengola, selva baja caducifolia, 1000 m., 5 de agosto de 1985 (veg., fr.), *Ma. L. Torres, R. Torres, C. Martínez 126* (MEXU). SINALOA: **La concordia:** Transecto del rancho San Isidro- La Lomita-El Tiocintal, sobre el arroyo Colorado, comunidad La Guásima, 23°19.385'N, 105°56.666'W, 198-293 m., 19 de junio de 2010 (veg., fl.), *M. Ruíz Guerrero & A. Van der Heiden 289* (MEXU). OTROS: **Sin localidad:** ex hort. Tropical World Orchids. U. of Florida living acc. No. F1202. Material prensado de cultivo en UNC-CH. el 14 de agosto de 1991 (fl.), *H.G. Hills 91021* (SEL); ex hort. Tropical World Orchids. U. of Florida living acc. No. F1202. Material prensado de cultivo en UNC-CH. el 31 de julio de 1990 (fl.), *H.G. Hills 90019* (SEL). Oeste de México, prensado de cultivo el 10 de mayo de 1974 (fl.), *H.C. Dodson s.n.* (SEL). **NICARAGUA.** MANAGUA. **Managua:** 579 m., 27 de junio de 1966, *A. H. Heller 10479* (SEL).



**Figura 2.** *Clowesia dodsoniana* E. Aguirre (especimen de Chamela, Jalisco, México. Germán Carnevali s.n.). **A.** Planta. **B.** Inflorescencia. **C.** Flor con corte horizontal del labelo. **D.** Flor. **E** Sépalos. **F.** Pétalo. **G.** Labelo. **H.** vista ventral de la columna y el ovario pedicelado. **I-1** Polinario con la antera. **I-2.** Polinario sin antera.

**3.4. *Clowesia glaucoglossa*** (Rchb.f.) Dodson, Selbyana 1: 137. 1975.

**Basionimo:** *Catasetum glaucoglossum* Rchb.f., Gard Chron. 11. 24: 552. 1885. **Tipo:** Planta de origen mexicano (sin localidad exacta) enviado por *Mr. W. Bull s.n.* (**Holotipo:** W [24627], foto en SEL, copia del dibujo original en AMES [39656]).

**Hierbas epífitas**, cespitosas, de hasta 40 cm con hojas (sin extender las hojas). **Raíces** 2–3 mm de grosor, teretes, blanquecinas, presentan un segundo grupo de raíces filiformes con geotropismo negativo las cuales funcionan como captadoras de detritus. **Pseudobulbos** 8–12 x 3.4–5 cm, desde suborbiculares a ovoides u elipsoides, agrupados, homoblasticos; cuando son nuevos se encuentran fuertemente envueltas por las vainas de las hojas; al madurar pierden las hojas pero se mantienen las bases de las venaciones centrales en forma de espinas (justamente en la articulación de las hojas) 5–15 x 1 mm. **Hojas** basales 15 X 2.5 cm, las de la zona central y las distales 34 x 2.5 cm, 8-9 por pseudobulbo, deciduas, verdes con un verde ligeramente más pálido en el envés, dísticas, progresivamente más grandes hacia el ápice y decreciendo en los dos últimos pares de hojas apicales hasta alcanzar aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de las de la zona central, linear-oblancoeladas o elíptico-oblancoeladas, plegadas, ca. 11 nervadas (las más sobresalientes). **Inflorescencias** 18.8–22.5 cm de largo, surgiendo de la base del nuevo pseudobulbo en desarrollo, 1-2(-3), péndulas, flácidas, racemosas, de 12–25 flores, con 4-5 brácteas basales. **Brácteas florales** 8-10 x 3 mm, verdes a ligeramente rojiza, triangulares, acuminadas, cóncavas, secando en la anthesis. **Ovario pedicelado**, 2 x 0.6cm, terete, recto, 6-sulcado, verde pálido. **Flores** 3.5 cm de largo, cerradas, dando un aspecto tubiforme, aromáticas, los pétalos, sépalos y labelo son de color verde a verde pálido con nerviaciones que se vuelven conspicuamente más reticuladas hacia la parte distal, también presentan múltiples manchas rojizas en toda la longitud de la cara abaxial, las manchas en ocasiones pueden ser más notorias y numerosas en las partes basales y apicales de estos segmentos, dejando un espacio sin manchas en la zona central. **Sépalo dorsal** 2.8–3.1 x 0.9–1 cm, erecto-arqueado, relativamente cóncavo, cubriendo por encima a la columna pero sin tocarlo, oblongo-elíptico, apiculado (el apículo pronto caduco), agudos, ca. de 9 nervios, nervios principales, el nervio central se trunca en el margen, los nervios laterales al central se unen y truncan a este poco antes de llegar al margen, los nervios restantes mayormente se truncan sin llegar al margen, raramente alguno nervio toca el margen. **Sépalos**

**laterales** 3 x 1 cm, ligeramente oblicuos en la parte central de manera ascendente, algo torcidos en la parte media, oblongo-elíptico, apiculados (el apículo pronto caduco), agudos, ca. de 12 nervios principales, presentan el mismo patrón de nerviación que el sépalo dorsal. **Pétalos** 2.5–3 x 1.4-1.7 cm porrectos, sobre puestos entre sí, cubriendo la columna sin tocarla, obovados, cóncavos, apiculados (apículo pronto caduco), agudos, ca de 15 nervios principales, presentando el mismo patrón de nerviación que los sépalos. **Labelo** 2.6–3.5 cm de largo y 1.2 cm de ancho, si se aplana es trilobulado, con 7 carinas, 6 carinas surgen de los costados del centro del saco labelar (tres en cada costado), las 6 carinas conforme emergen hacia el epiquilo van engrosándose y elevándose hasta formar proyecciones en forma de dientes a una distancia aprox. de 5 mm. antes del epiquilo, quedando tres carinas agrupadas en cada costado de la entrada al saco labelar y dejando un espacio central entre ellas de ca. de 0.6 mm., dichas proyecciones decrecen y continúan hasta converger y truncarse poco antes del margen apical de epiquilo; una última carina surge al iniciar el epiquilo, justamente en el centro y converge junto con las 6 carinas laterales; **epiquilo** 1.4 cm de largo, recto, triangular, con el margen eroso; **hipóquilo** 1.5 x 1, saco labelar profundo y retrorso, presenta una pequeña compresión aprox. de 9 mm. antes de comenzar el epiquilo, dicha compresión aproxima las paredes internas del saco así, consigue estrechar el acceso al saco labelar (esta compresión, junto con las carinas proyectadas, estrechan el acceso al saco labelar, lo que debe jugar un papel importante en la polinización). **Columna** 1.2–1.5 x 1 cm, corta y gruesa, engrosándose hacia el ápice, de color verde pálido con manchas rojizas en la parte basal de la zona ventral (antes de las alas), en la en la mitad de la parte dorsal, presenta una joroba; **alas** aprox. 3 mm de largo, triangulares, el margen es romo; **clinandrio** muy proyectado, subtriangular y el ápice redondeado; **pie de columna** 7 x 5 mm., grande, subrectangular, carnoso (con material preservado en líquido, se nota más fácilmente esta estructura que en plantas frescas). **Cavidad estigmática** 5.5 x 3 mm, subelíptica. **Antera** 5 x 4 mm, blanco-transparente, ovoide-elíptica, basalmente bilobulada y truncada, lanceolado hacia el ápice, apiculada, unilocular, abaxialmente canaliculada. **Polinario** con dos polinias, 3 x 2 mm, amarillas, elípticas, sulcadas en la vista frontal, **estípite** 5 x 4 mm, la placa del estípite en forma flabelada-trapezoidal; **viscidio** 4 x 2 mm, grande en comparación a las demás especies de *Clowesia*, color blanco el adhesivo, tornándose café a los pocos días de que este emerge de la zona

estigmática, con forma de un semicírculo y con el borde romo. **Cápsula** elipsoide con tres valvas.

Las características de la especie se muestran en la **Figura 3**.

#### **3.4.1. Etimología.**

Del latín *glaucus* que significa verde pálido y del griego γλώσσα (*glossa*) que significa lengua. Haciendo referencia al verde pálido del epiquilo, que a su vez tiene forma de lengua.

#### **3. 4.2. Caracteres diagnósticos.**

*Clowesia glaucoglossa* es fácilmente distinguible. Las características principales y que solo se encuentran en esta especie son: Flores carnosas, manchas rojizas en casi toda los segmentos de la flor, viscidio semicircular grande y carinas muy sobresalientes en forma de dientes en la entrada al saco labelar. *Clowesia russelliana* es la especie que más puede asemejarse a *C. glaucoglossa*, y esto es únicamente por su color verde y saco labelar profundo, sin embargo el saco labelar de *C. russelliana* es antrorso, tocando ligeramente el epiquilo, por otro lado, en *C. glaucoglossa* el saco labelar está retraído y muy alejado del epiquilo.

#### **3.4.3. Comentarios taxonómicos.**

La especie fue descrita como *Catasetum glaucoglossum* por Reichenbach f., basándose de un ejemplar proveniente de México, sin embargo, dicho ejemplar carecía de localidad exacta.

#### **3.4.4. Relaciones filogenéticas.**

*Clowesia glaucoglossa* es parte del clado *Clowesia russelliana*. Los análisis filogenéticos de evidencia molecular, muestra una relación hermana entre *C. glaucoglossa* y *C. thylaciochila*.

### 3.4.5. Distribución y Ecología.

Hasta hace apenas unos años, esta planta solo había sido registrada del Edo. De Michoacán, en la localidad la Huacana. Sin embargo, recientemente Dennis Szeszko localizó una población en el Edo. De México, relativamente cerca de Guerrero (**Fig.10b**).

Esta planta únicamente crece en la Palma *Sabal pumos* (Kunth) Burret y en ocasiones junto con la Gesneriaceae *Alsobia punctata* (Lindl.) Hanst. Se le ha visto crecer en selvas bajas caducifolias a alturas entre los 520 y 1200 m. (Soto, 2002a; Aguirre, 1979).

A pesar de que esta especie comparte el área de distribución y el mismo polinizador (*Eufriesea caerulescens*) con *Clowesia thylaciochila*, estas evitan la hibridación colocando el polinario en diferentes partes del polinizador, *C. thylaciochila* lo coloca en la parte dorsal del tórax y *C. glaucoglossa* en la cabeza. Al igual que *Clowesia russelliana*, esta especie en ocasiones crece en nidos de hormigas, las hormigas también pueden realizar perforaciones a los pseudobulbos para vivir dentro de ellas (Soto, 2002a).

### 3.4.6. Estado de conservación.

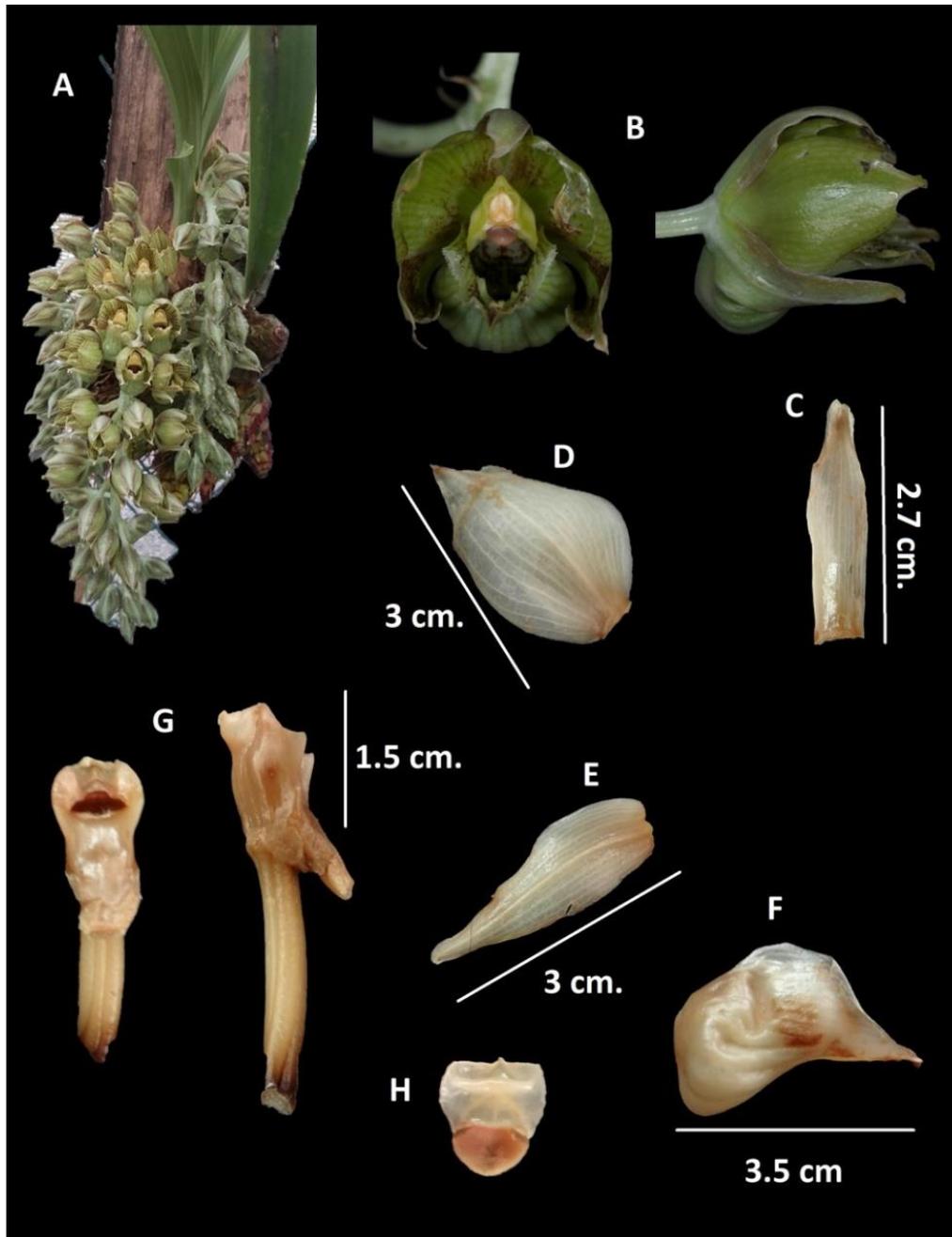
De acuerdo a los criterios de IUCN, utilizando la herramienta GeoCAT, esta especie es considerada vulnerable. Para estimar esto, solo hemos usado tres puntos, debido a que esta especie ha sido poco registrada. Apenas hace unos años, solo conocíamos la localidad de la Huacana en Michoacán, sin embargo, hay fotografías de la especie, que le pertenecen a Dennis Szeszko de una planta proveniente del Edo de México (18°33'17.25"N, 100°23'51.95"O), sin embargo, se ignora si de esta localidad se ha herborizado algún ejemplar. Es difícil conocer como es el estatus de conservación de *Clowesia glaucoglossa*, principalmente por los problemas sociales (crimen organizado) en los estados que ocupa la Depresión del Balsas, que impiden realizar viajes a sitios como Guerrero, donde también se ha mencionado la posibilidad de que se encuentre la especie (Szeszko com personales.).

### 3.4.7. Material revisado.

**MÉXICO. MICHOACÁN: La Huacana:** 1 km antes del balneario Agua Blanca, Rumbo a Puerto de la playa, 640m Palmar, en Potreros, Epífita sobre *Sabal sp.*, 18 de junio de 1988 (veg., fl.), A. Martínez, A.R. López Ferrari, A. Espejo , A. Flores 61 (IEB). **Sin localidad exacta:** 25 de julio de 1985 (fl.), ex Hort. *Ralph Levy*.especimen 748 (SEL 055269); 13 de julio de 1979 (fl.), ex hort. *Jones Scully Inc.* (SEL 026943); ex Hort. *H. A. Estrella Arana s.n.*, procedente de Michoacán sin localidad precisa (presuntamente de Zitacuaro), 115Julio del 2017 (fl.), preservadas en líquido, *Tamayo-Cen 115*.

### 3.4.8. Iconografía.

Fotos de Dennis Szeszko. De una planta proveniente del Edo. De México (18°33'17.25"N, 100°23'51.95"O). Desafortunadamente se ignora si se han realizado ejemplares de herbario de la localidad mencionada.



**Figura 3.** *Clowesia glaucoglossa* (Rchb.f.) Dodson (ejemplares procedentes del pueblo Palmar Grande, Edo de México [B], fotografiada por de Dennis Szeszko y planta proveniente del Edo. Michoacán sin localidad exacta Tamayo-Cen 115 [A,C,D,E,F,G y H]). A. Planta con inflorescencia. B. Flor. C. Sépalo dorsal. D. Pétalo. E Sépalo lateral. F. Labelo vista lateral. G. Columna y ovario pedicelado. H. Estípito y viscidio.

**3.5. *Clowesia russelliana*** (Hook.) Dodson, Selbyana 1: 136. 1975.

**Basónimo:** *Catasetum russellianum* Hook. Bot. Mag. 66: t. 3777. 1840.

Tipo: Enviado por *Mr. Skinner* de Guatemala en 1838 al Duque de Bedford y cultivada en Woburn Abbey, Woburn, Bedfordshire, Inglaterra, ejemplar K000079622 (K).

**Sinónimos:** *Catasetum calceolatum* Lem., Jard. Fleur. 1: Mise. 45-46, fig. 1-4. 1851.

Tipo: M.A. Brys, que nous s'avons déjà eu l'occasion de citer dans ce recueil, pour sa riche collection d'Orchidées, dont il entend parfaitement la culture, a bien voulu nous communiquer, tout récemment encore, une remarquable et singulière plant, qu'il avait recue de M. Galeotti" horticulteur à Bruxelles, sous le nom de *Mormodes species*, unais malheureusement sans désignation de patrie (holotipo, imagen de la página 45); *Cycnoches viride* K.Koch, Berliner All. Gartenzeitung 25: 291. 1857 (Tipo: No indicado).

**Hierbas epífitas**, cespitosas, 34–52 cm con hojas (sin extender las hojas). **Raíces** 2–3.5 mm de grosor, teretes, blanquecinas, presentan un segundo grupo de raíces filiformes con geotropismo negativo las cuales funcionan como captadoras de detritus. **Pseudobulbos** 6.5–17 x 3.3–5 cm, desde suborbiculares a ovoides u elipsoides, agrupados, homoblásticos; cuando son nuevos se encuentran fuertemente envueltas por las vainas de las hojas; al madurar pierden las hojas pero se mantienen las bases de las venaciones centrales en forma de espinas (justamente en la articulación de las hojas) 6–15 x 1 mm. **Hojas** basales 13–26 X 3–7.5 cm, las de la zona central y las distales 26.8–49.5x 4–9.5 cm, 7-9 por pseudobulbo, deciduas, verdes con un verde ligeramente más pálido en el envés, dísticas, progresivamente más grandes hacia el ápice y decreciendo en los dos últimos pares de hojas apicales hasta alcanzar aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de la zona central, linear-oblancheoladas u ovado-oblancheoladas, plegadas, ca. 11 nervadas (las más sobresalientes). **Inflorescencias** 11–23.5 cm de largo, surgiendo de la base del nuevo pseudobulbo en desarrollo, 1-2(-3), péndulas, flácidas, racemosas, de 9–21 flores, con 4-5 brácteas basales. **Brácteas florales** 8x2 mm, verdes a ligeramente rojiza, ovadas-lanceoladas, acuminadas, cóncavas, secando en la anthesis. **Ovario pedicelado**, 0.8–1.5x 0.2–0.3 cm, terete, relativamente curvo, 6-sulcado, verde a verde pálido. **Flores** 3–4 cm de largo, abiertas, dando un aspecto tubiforme, aromáticas, verdes a verde pálido, con nerviaciones verdes y reticuladas en pétalos, sépalos y labelo, en los segmentos mencionados las reticulaciones se vuelven más conspicuas hacia el ápice. **Sépalo dorsal** 2.9–4 x 0.5–1.2 cm, erecto-arqueado, cóncavo, cubriendo

por encima a la columna pero sin tocarlo, oblongo-elíptico, apiculado (el apículo pronto caduco), ca. de 11 nervios, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Sépalos laterales** 3–4 X 1–1.4 cm, ligeramente oblicuos en la base de manera ascendente, en la parte media del margen inferior presentan una ondulación que termina aprox. a  $\frac{3}{4}$  del largo total, oblongo-elíptico a fusiformes, apiculados (el apículo pronto caduco), ca. de 13 nervios principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Pétalos** 2.5–2.9 x 1–1.2 cm porrectos, oblongos-elípticos u obovado-elíptico, apiculados (apículo pronto caduco), ca de 13 nervios principales, con el mismo patrón de nerviación que los sépalos. **Labelo** 2.2–3 (3.5) cm de largo y 1.2–1.5 cm de ancho (sin extender el epiquilo), si se aplana el labelo completo este es trilobulado, ca de 18 nervios color verdes que comienzan en la base del labelo, siendo poco notorias, estas se expanden, reticulan y se vuelven más sobresalientes conforme se me aproxima el doblez abrupto que divide el epiquilo con el hipoquilo; ca de 5 carinas que surgen poco antes del epiquilo, tres centrales convergen y se truncan poco antes del ápice del epiquilo y las dos externas se truncan al inicio de este último; **epiquilo** retraído 2.2–2.7 cm de largo, ca de 16 nervios que se notan más reticulados hacia el ápice, el margen con aspecto eroso; **hipóquilo** 2.5–x 1–1.5, entero, ca de 23 nervios que se notan más reticulados hacia el epiquilo, profundo, con saco labelar curvo y antrorso, tocando ligeramente el epiquilo. **Columna** de 2–2.3 x 0.6–0.8 cm, color verde pálido, alada en la base ventral, en la parte dorsal (aproximadamente a  $\frac{3}{4}$  de su longitud) presenta una depresión que marca el inicio del clinandrio, el clinandrio subtriangular, con un pie conspicuo subcuadrado 4–5 x 3–4 mm. **Cavidad estigmática** 3–4 x 1.5–2 mm, semielíptica. **Antera** 5 x 2–3 mm, verde pálido (casi transparente), subtriangular, basalmente bilobulada y truncada, lanceolado hacia el ápice, apiculada, unilocular, abaxialmente canaliculada. **Polinario** con dos polinias, 2 x 1 mm, amarillas, elípticas, sulcadas en la vista frontal, **estípite** 3–3.5 x 2 mm, la placa del estípite en forma flabelada-trapezoidal de; **viscidio** 1.9–2 x 1.2–1.3 mm, color café, subcordiforme con el borde romo **Cápsula** 5.5–6 x 2–2.5 mm. elipsoide con tres valvas.

Las características de la especie se muestran en a **Figura 5**.

### 3.5.1. Etimología.

El epíteto conmemora al botánico John Russell, Duque de Bedford.

### 3.5.2. Caracteres diagnósticos.

*Clowesia russelliana* es la fácil de identificar, la principal característica es el saco labelar profundo, curvo y antrorso (tocando ligeramente el epiquilo). *Clowesia glaucoglossa*, *Clowesia warczewitzii* y *Clowesia scurra*, igual presenta un saco labelar profundo, sin embargo, este es retrorso. Además, *C. glaucoglossa*, *C. warczewitzii* y *C. scurra* presentan una compresión lateral en el saco labelar que estrecha el acceso a este.

### 3.5.3. Comentarios taxonómicos.

Esta especie fue descrita en otra ocasión con el nombre de *Catasetum calceolatum* Lem. En el año de 1851. Otro nombre que también fue aplicado es *Cycnoches viride* K. Koch.

### 3.5.4. Relaciones filogenéticas.

En los análisis filogenéticos *Clowesia russelliana* siempre aparece en la base del clado *C. russelliana*, por lo tanto, es especie hermana de las especies *C. dodsoniana*, *C. glaucoglossa* y *C. thylaciochila*.

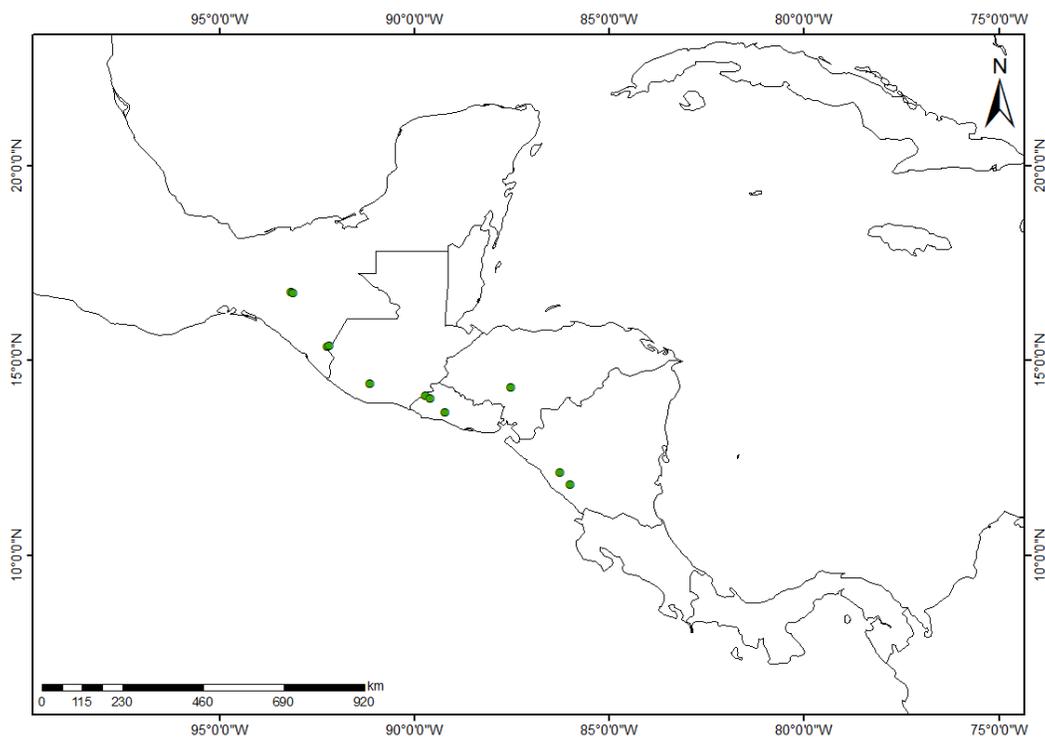
### 3.5.5. Distribución y Ecología.

Esta especie es de amplia distribución, se le puede encontrar en México, Guatemala, Belice, El Salvador, Panamá, Nicaragua (**Fig. 8**), existe un registro en Ecuador de K. B. Gregg & A. Marmol #s.n, sin embargo, ninguna otra colecta u observacione en campo se han vuelto a registrar para este país; probablemente sea un error de etiquetaje, ya que la planta fue colectada en 1974 y hasta 1992 fue preservada una inflorescencia en líquido (SEL).

Existe otro registro seguramente equivocado para Venezuela, citado como *Catasetum russellianum* Hook. en Dunsterville y Garay (1966), Foldast (1970: 99–100) y como *Clowesia russelliana* (verificar) en Dunsterville y Garay ( Checar cita )

En México ha sido registrada en la depresión central de Chiapas y Soconusco, en Jalisco existe una población aislada en la parte oeste (material no revisado), en una porción del Río Balsas. Se le puede ver creciendo desde nivel del mar hasta altitudes de 1200 m (Soto, 2008). En Veracruz ha sido colectada por la zona de Tlalixcoyan (Adrián Fernández com. personales).

Florece de junio a agosto. Es polinizada por varias especies de abejas macho de la tribu Euglosinii, por ejemplo, en México es polinizada por la abeja *Eufriesea mexicana* (Aguirre, 1979), en Nicaragua por *Eulaema cingulata* (van der Pijl & Dodson, 1966) y por último, también ha sido registrada la abeja *Exaerete smaragdina* (Roubik & Hanson, 2004). Probablemente, esta amplitud de polinizadores, le permite a *Clowesia russelliana*, tener una amplia distribución, desde México, hasta Nicaragua.



**Figura 4.** Mapa de distribución de *Clowesia russelliana*. Generado de localidades de colecta y de registros del material herborizado revisado para este documento.

### 3.5.6. Estado de conservación.

De acuerdo a nuestros datos de distribución y el uso de la herramienta GeoCAT, la IUCN considera el estatus de esta especie como "least concern", por lo que requiere poca preocupación. Sin embargo, es una especie muy popular en cultivo y frecuentemente es extraída del campo.

Al menos, en México, en el Estado de Chiapas esta especie se encuentra distribuida en el Parque Nacional Cañón del Sumidero, lo que provee un lugar para la seguridad de la planta. Por otra parte, considerando la amplia distribución de la especie, también en Chiapas podría encontrarse en, la reserva de la biosfera La Encrucijada, sin embargo, en este trabajo no encontramos algún ejemplar con esa distribución.

En el Estado de Veracruz, esta especie se encuentra en lugares relativamente perturbados, particularmente en potreros con presencia de palmas. El hecho de que las personas dejen en sus potreros algunos árboles y particularmente palmas, podría asegurar la perpetuación de la especie. Lo anterior tiene que ser estudiado a fondo, para responder preguntas como: ¿En qué grado podría afectar las visitas de polinizadores la presencia del humano?

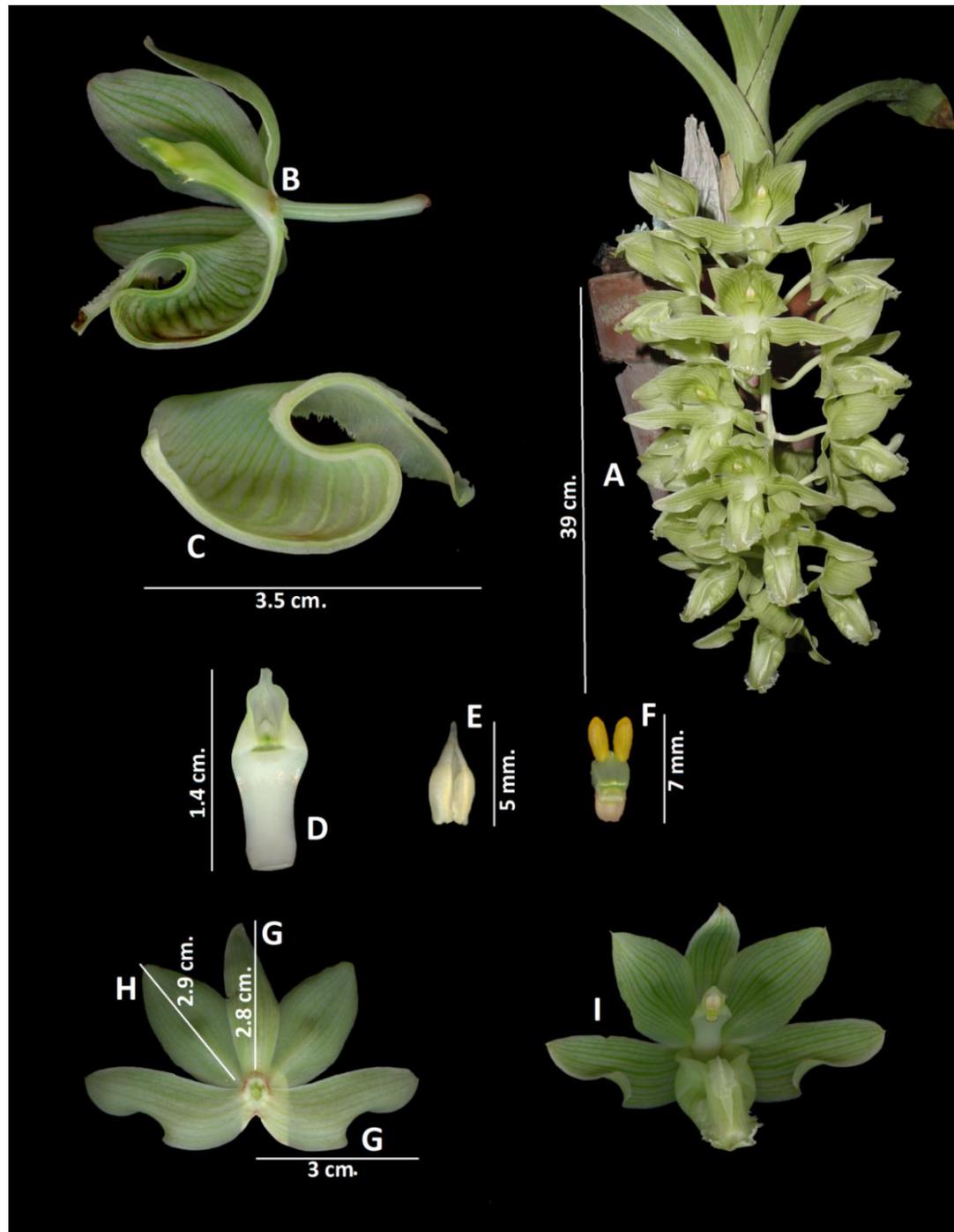
### 3.5.7. Material revisado.

**ECUADOR.** MANABÍ. **Agua Blanca:** Colectada 28 de diciembre de 1974, sin embargo las flores fueron preservadas el 11 de septiembre de 1992 (fl.), *K. B. Gregg & Alcides Marmol s.n.* (SEL. Colección en líquido). **EI SALVADOR.** DEPT. SAN SALVADOR. **Sin localidad exacta:** 1922, *S. Calderón 1094* (AMES); DEPTO. SANTA ANA. **Atescatempa:** Bajo el volcán Chingo, 1000m., 08 de junio de 1975 (veg. fl.), *F. Hamer 70* (AMES). Litoral, km. 65., de San Salvador vía La libertad. 13 de agosto de 1975 (veg. fl.), *F. Hamer 70* (SEL). **Santa Ana:** Cerros de Santa Adela, ca. de 10 km al NO de Santa Ana, Selva mediana subcaducifolia, 14°01'46"N, 89°35'34"W, 750 m, 26 de agosto de 2004 (fl.) *J.L. Linares 8027* (MEXU). **GUATEMALA:** DEPTO DE SUCHITEPÉQUEZ. **Patululú:** Aproximadamente 14°25'0.11"N, 91° 8'42.98"W, 396 m, enero de 1894 (veg. fl.), *E. T. Heyde & E. Lux 6388* (AMES); Aproximadamente 14°25'0.11"N, 91° 8'42.98"W, 396 m, enero de 1894 (veg. fl.), *E. T. Heyde & E. Lux 6388* (NY); Aproximadamente 14°25'0.11"N, 91° 8'42.98"W, 396 m, enero de 1894 (veg. fl.), *E. T. Heyde & E. Lux 6388* (K). **Sin localidad exacta:** De origen hortícola, 14 de julio de

1938 (fl.), *M.W. Lewis* 196 (AMES); *Skinner s.n., ejemplar K000079622*. **HONDURAS.** DEPTO COMAYAGUA. **El Jicarito:** aproximadamente 14°18'59.99"N, 87°31'4.34"W, 2000 m., 03 de agosto de 1933 (veg. fl.), *J. B. Edwards* 475 (AMES). **MÉXICO.** CHIAPAS. **Mazapa:** 10 km al E de Motozintla, sobre la carretera México 190, aproximadamente 15°23'38.41"N, 92°10'31.92"W, 1110- 1150 m, 05 de febrero de 1990 (veg., fr.), *A. Reyes García* 1545 (MEXU); Carretera Mazapa y Motozintla, aproximadamente 15°22'46.34"N, 92°13'4.70"W, 1200 m., 19-24 de julio de 1941 (veg., fr.), *E. Matuda* 4886 (MEXU). **Tuxtla Gutiérrez:** La Chacona, 16°47'N, 93°10'W, 10 de agosto de 1998 (veg., fl.), *E. Martínez, C.H. Ramos, G. Campos, J. Linares* 31212 (MEXU); Montañas al S de Tuxtla Gutiérrez, 16°45'N 93°07'W, ca. de 600 m., 09 de agosto de 1937 (veg. fl.), *O. Nagel* 4441 (AMES); sin localidad exacta, 500 m., 30 de sept 1973 (fl.), *C. H. Dodson & N. Williams s.n., ejemplar 000272* (SEL). **NICARAGUA:** DEPTO CARAZO. **El Carazo:** Centro Biológico de Tortugas "Chococenter", aprox. 11° 30'30" N, 86° 10'30" W, 0-10 m., 10 de septiembre de 1982 (Veg., fl.), *A. Grijalva* 1032 (SEL). DEPTO GRANADA. **Granada:** En el Volcán Mombacho, aprox. 11°49'23.38"N, 85°59'37.55"W, 1300 m., agosto de 1938 (veg., fl.), *Hno. A. Garnier* 1882 (AMES); Volcán Mombacho, abril de 1938 (veg., fl.), *Hno. A. Garnier* 1901 (AMES); Volcán Mombacho, agosto-febrero de 1938 (veg., fl.), *Hno. A. Garnier* 1814 (AMES); Volcán Mombacho, 03 septiembre de 1986, *E. A. Christenson* 1573 (SEL). DEPTO MANAGUA. **Managua:** Noviembre de 1935 (veg., fl), *Hno. A. Garnier* 1610 (AMES); Quinta Monte Fresco, aprox. 12°03'N 86°18'W, septiembre de 1959-1967 (veg. fl.), *A. H. Heller* 1548 (SEL); sin localidad exacta: *Hno. A. Garnier* 4497 (veg., fl.) (AMES); cerca de Managua, en las colinas bajas, 800 m., *colector y fecha de colecta desconocida, ejemplar 000271* (SEL). **DE ORIGEN HORTICOLA:** Septiembre de 1914 (fl.), *ejemplar 22905* (AMES); ex hort. 28 de septiembre de 1990, probablemente de la misma colección de *J. D. Atwood* 77135, U. of Florida living acc *no. F0886*, prensado de cultivo en UNC-CH, *H. G. Hills* 90027 (SEL);

### III.5.8. Iconografía.

- Fotografía en el ejemplar *012461* (SEL). Tomada en Honduras por *L. O Williams* en Junio de 1951 cerca a Villa de San Francisco.
- Dibujos en *Foldasts* (1970: p.100).



**Figura 5.** *Clowesia russelliana* (Hook) Dodson (ejemplar procedente de la localidad La Ilovizna, en Chiapas, México. Germán Carnevali s.n.). **A.** Planta con inflorescencia. **B.** Flor con corte horizontal en el labelo. **C.** Corte transversal del labelo. **D.** Columna. **E.** Antera. **F.** Polinario. **G.** Sépalos. **H.** pétalos. **I.** Flor.

**3.6. *Clowesia rosea*** Lindl., Bot. Reg. 29: mise. p. 25 y pl. 39. 1843.

**Tipo:** Una planta cultivada y supuestamente introducida del interior de Brasil, *J. Clowes s.n.*, K-L [aparentemente el holotipo es una flor montada junto con la lámina arriba citada, la cual fue basada de una planta en cultivo en Sion Gardens].

**Sinonimo:** *Catasetum roseum* (Lindl.) Rchb. f. Gard. Chron. 1003. 1872. Tipo: El mismo utilizado para *Clowesia rosea*.

**Hierbas epífitas**, cespitosas, 6.5–10.5 cm de altura sin incluir las hojas y 27–38 cm cuando se incluyen las hojas. **Raíces** 2 mm de grosor, teretes, blanquecinas, presentan un segundo grupo de raíces filiformes con geotropismo negativo las cuales funcionan como captadoras de detritus. **Pseudobulbos** 4.5–9 x 2–3.5 cm, suborbiculares a ovoides u elipsoides, agrupados, homoblásticos, cuando son nuevos se encuentran fuertemente envueltas por las vainas de las hojas; al madurar pierden las hojas pero se mantienen las bases de las venaciones centrales en forma de espinas (justamente en la articulación de las hojas), espinas de 5–10 mm de largo. **Hojas** basales aprox. 16 X 3 cm, las de la zona media y distales aprox. 20–40 x 3–5 cm, 7 por pseudobulbo, deciduas, verdes con un verde ligeramente más pálido en el envés, dísticas, progresivamente más grandes hacia el ápice y decreciendo en los dos últimos pares de hojas apicales hasta alcanzar aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de las hojas más grandes (hojas de la parte media), linear-oblancoeladas u ovado-oblancoeladas, plegadas, ca. de 10 nervadas (las más sobresalientes). **Inflorescencias** 8.4–17.6 cm de largo surgiendo de la base del pseudobulbo completamente desarrollado y después de perder todas las hojas, 1-2(-3), péndulas, flácidas, racemosas, de 10-15 flores, con 2 o 3 brácteas basales. **Brácteas florales** 5–6 x 4 mm, rojizas, ovadas-lanceoladas, acuminadas, cóncavas, secando en la antesis. **Ovario pedicelado** 1.6 x 0.26 cm terete, 6-sulcado, verde a verde pálido. **Flores** de 2–2.7 cm de largo, resupinadas, abiertas, aromáticas (olor a canela), rosadas a rosa pálido (casi blanco), frecuentemente dicho color es más fuerte hacia los márgenes y las partes centrales de los segmentos casi blancos, con nerviaciones reticuladas color blancas y poco visibles en pétalos, sépalos y labelo; en pétalos, sépalos las reticulaciones de los nervios se vuelven más conspicuas hacia la parte distal de cada segmento. **Sépalo dorsal** 1.5–1.7 x 0.6–1.9 cm, erecto-arqueado, cóncavo, elíptico-obovado, apice agudo-obtuso, apiculados (apículo pronto caduco), ca de 7 nerviaciones principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios

laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Sépalos laterales** 1.7–2.1 X 0.7–1 cm, cóncavos, elípticos, ligeramente dirigidos hacia abajo, obovados, apiculados (apículo pronto caduco), ca. de 7 nerviaciones principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Pétalos** 1.6–1.9 x 0.8–1 cm, abiertos, elíptico-ovados, agudos o redondeados, los márgenes con fimbrias (ca de X fimbrias) en casi toda la mitad de la parte distal, ca. de 11 nerviaciones principales, con el mismo patrón de nerviación de los sépalos. **Labelo** 1.4–2 x 0.9–1.4cm, trilobulado, 3 carinas que surgen poco antes del comienzo del epiquilo, volviéndose más conspicuas (engrosan y desarrollan o no fimbrias) hacia el ápice, la carina central se trunca aprox. a la mitad del epiquilo, es lisa y no presenta fimbrias; las dos carinas restantes forman una figura cimboriforme (cuando son observadas desde arriba), desarrollan fimbrias a la distancia donde se trunca la carina central, convergen y se truncan poco antes del margen apical donde forman una aglomeración de fimbrias llamativas; **epiquilo** ca. de 8–9 mm de largo, unilobulado, color rosa, con el ápice relativamente retraído y fimbriado en el margen en casi toda su longitud, las fimbrias con un largo aprox. de 5 mm; **hipóquilo** 9–10 mm de largo, amarillo en la base que une al pie columnar, bilobulado, sacciforme y ligeramente antrorso, la parte interna del saco labelar con 10 nervios verdes, la coloración verde en dichos nervios se pierde cuando comienza el epiquilo; los lóbulos laterales aprox. 4 mm de largo (incluyendo las fimbrias), subtriangulares, con 3 nervios rosa pálido, fimbriados (aprox. 10 fimbrias por lóbulo). **Columna** 7–10 mm de largo, la vista ventral color blanco desde la base hasta la zona estigmática y color verde el resto; la vista dorsal color blanco en la base (aprox.  $\frac{1}{4}$  del tamaño total) y el resto color verde, tornándose más intensa dicha coloración hacia el clinandrio; corta y delgada, delgada en la base, engrosándose hacia el ápice, con una pequeña depresión que da forma a una pequeña joroba la cual marca el inicio del clinandrio; **alas de la columna** ca. 2 mm de largo, poco vistosas; **clinandrio** con un aspecto geniculado si es observado frontalmente, el margen eroso; **pie columna** ca. 4 x 3 mm, subrectangular, poco visible. **Cavidad estigmática** ca. de 5 x 1 mm., en forma de “v” y ocupando casi todo el ancho de la columna. **Antera** 1.7 x 1.3 mm, color amarillo, aspecto rugoso, subcuadrada, basalmente bilobulada. **Polinario** con dos polinias, ca de 2.8 x 1 mm, amarillas, ligeramente aplanadas, oblongo-obovoides, sulcadas casi hasta la mitad de su tamaño;

**estípite** ca. 1.14 x 1.2 mm, color blanco-transparente, la placa del estípite en forma flabelada-trapecoidal; **viscidio** ca. 1 x 1 mm, color verde en el borde y amarillento en el adhesivo, subcircular, con el borde romo. **Cápsula** elipsoide con tres valvas.

Las características de la especie se muestran en a **Figura 6**.

### 3. 6. 1. Etimología.

El epíteto específico hace referencia al color rosado de las flores.

### 3.6.2. Caracteres diagnósticos.

Esta es la única especie con flores de color rosado. Es la más fácil de distinguir entre todas las especies del género. Las especies de Suramérica son las que tienen relativamente cierto parecido porque presentan fimbrias en el labelo, sin embargo, *Clowesia rosea* tiene una mayor cantidad de fimbrias y un saco labelar menos desarrollado en comparación con sus especies hermanas de Suramérica *Clowesia warczewitzii* y *Clowesia scurra*.

### 3.6.3. Comentarios taxonómicos.

John Lindley en el año de 1843, propuso *Clowesia*, basándose en la especie *Clowesia rosea*, el género fue dedicado al famoso cultivador de orquídeas de origen inglés John Clowes. El jardinero de Clowes, mencionó que la planta florecía en el ápice, sin embargo, John Lindley se percató de que esto era verdad, florecía de la base.

Por otra parte, en la descripción de Lindley, se mencionó que la planta provenía de Brasil, sin embargo, nunca más fue vista en ese país. El misterio del origen del ejemplar con el que se describió *C. rosea*, fue resuelto por Williams (1946), el mencionó: "Recently we have received three different collections of this species from Mexico which perhaps indicates that the garden material on which the species was originally based came from Mexico rather than from Brazil". *C. rosea* es endémica de México, de la Sierra Madre del Sur y jamás ha sido registrada para Brasil.

#### 3.6.4. Relaciones filogenéticas.

*Clowesia rosea* es hermana de *Clowesia warczewitzii* y *Clowesia scurra*. Con las que comparte características morfológicas como el labelo fimbriado en el epiquilo, la floración tardía y una preferencia a los ecosistemas húmedos.

#### 3.6.5. Distribución y Ecología.

Esta especie es endémica de la Sierra Madre del Sur, en los estados de Michoacán, Guerrero y Oaxaca (**Fig. 10c**), presuntamente se le ha visto igual en Nayarit, sin embargo esto no ha sido confirmado (Soto, 2002b). Esta especie mayormente crece en sitios más frescos y húmedos, en comparación a las demás especies de *Clowesia* que se encuentran en México. Mayormente se le ha visto creciendo en la transición del bosque tropical caducifolio con el bosque tropical subcaducifolio, a alturas entre los 700 y 1500 m. (Soto, 2002b). Se han realizado observaciones donde *Euglossa viridissima* es la única especie de polinizador que ha sido observada visitando y removiendo el polinario de *C. rosea*, sin embargo, aún se ignora en que parte del polinizador se coloca el polinario (Aguirre, 1979).

#### 3.6.6. Estado de conservación.

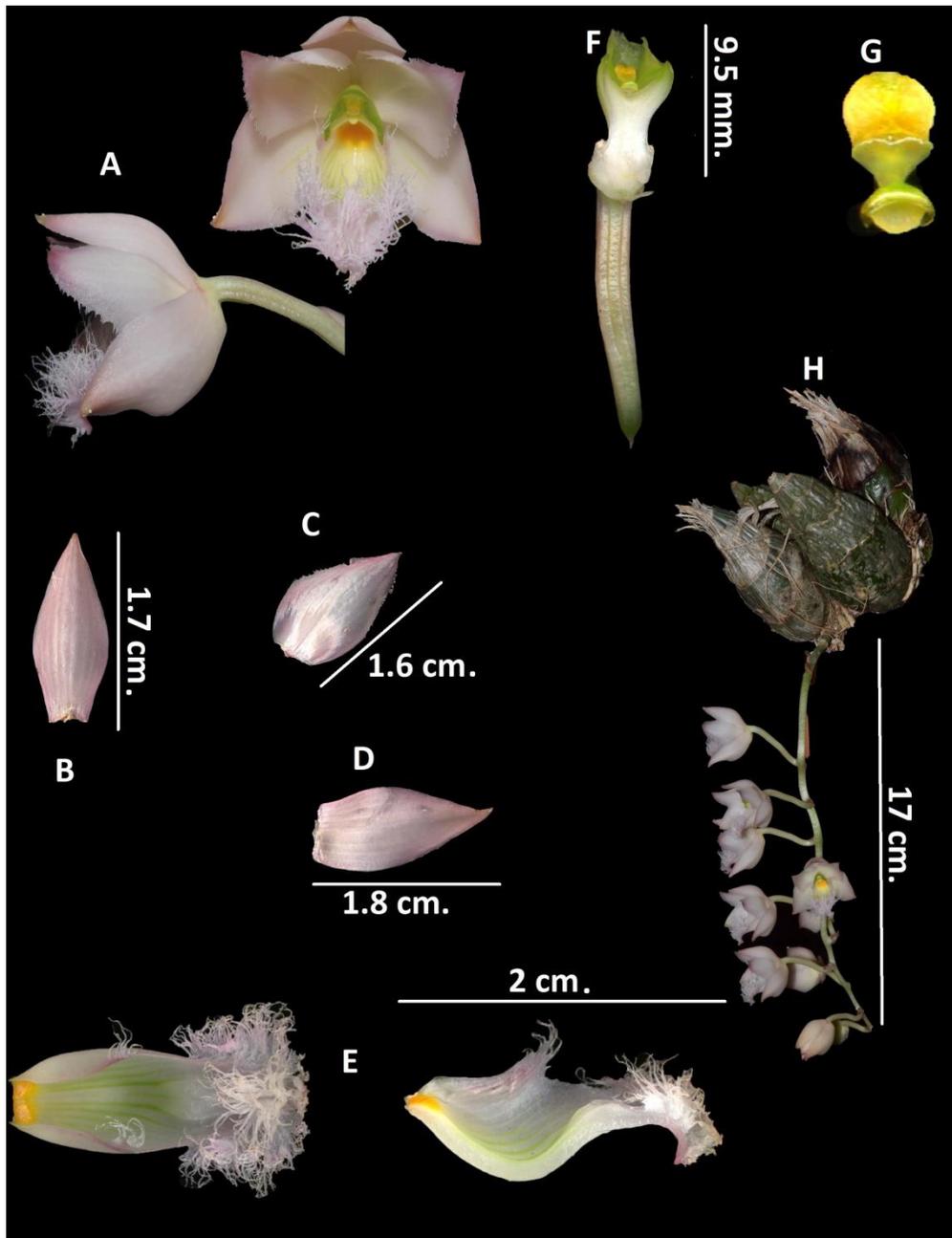
De acuerdo con la IUCN, el uso de la herramienta GeoCAT y el conocimiento que tenemos de la distribución de esta especie, *Clowesia rosea* debe ser considerada “near threatened”, por lo que requiere de pronta atención. Hay que mencionar que esta especie es la más popular en cultivo y la que más se extrae del campo para ser vendida en los mercados locales. Por otra parte, Estados como Michoacán, han estado devastando áreas de bosques increíblemente rápido, particularmente para el cultivo del aguacate (Steffen & Echánove, 2003), lo que evidentemente está dejando a *C. rosea* sin sitios naturales para su supervivencia. Otro caso es el de Oaxaca, particularmente en un sitio llamado Pluma Hidalgo, donde hace algunos años atrás, se habían registrados poblaciones grandes, ahora, éstas han desaparecido por el cambio de uso de suelo para agricultura (Tamayo-Cen & Fernández, com. pers.). De todas las especies de *Clowesia*,

esta parece ser la que tiene más riesgo de desaparecer y en la que hay que gestionar pronto su permanencia en la naturaleza.

### 3.6.7. Material revisado.

**MÉXICO. MICHOACÁN. Aquila:** Aprox. 18°36'0.45"N, 103°30'38.86"W, noviembre de 1941, *G. B. Hinton & J. C. Hinton 16162* (K); Aprox. 18°36'0.45"N, 103°30'38.86"W, noviembre de 1941, *G. B. Hinton & J. C. Hinton 16162* (NY). **Chinicuila:** Huitzontla, aprox. 18°38'12.19"N, 103°24'18.34"W, 500 m., 19 de octubre de 1941, *G. B. Hinton & J. C. Hinton 16008* (AMES). **Coalcomán:** 10 km al oeste de Coalcomán, aprox. 18°46'32.98"N, 103°15'25.55"W, 1400 m., colectada en abril de 2002, material preparado de cultivo el 21 de octubre de 2003 por *O. Francke s.n.* (MEXU); Sierra Naranjillo, aprox. 18°40'48"N, 103°20'24"W, 1300 m., 25 de noviembre de 1938, *G. B. Hinton & J. C. Hinton 12669* (K); Sierra Naranjillo, aprox. 18°40'48"N, 103°20'24"W, 1300 m., 25 de noviembre de 1938, *G. B. Hinton & J. C. Hinton 12669* (NY), Sierra Naranjillo, aprox. 18°40'48"N, 103°20'24"W, 1300 m., 25 de noviembre de 1938, *G. B. Hinton & J. C. Hinton 12669* (AMES).

OAXACA. **San Pedro el Alto:** Río Jalatengo, aprox. 16° 1'44.11"N, 96°28'46.31"W, 1450 m., 23 de noviembre de 1973, *G. E. Pollard 1E-89-4* (MEXU). **Sin localidad exacta:** Carretera Oaxaca-Puerto Escondido, considerando que fue colectada en pinar con encino, probablemente se encontraba a no menos de 1000 m., colectada el 20 de junio de 1984 por *M. García Rendón s.n.*, material preparado de cultivo el 14 de enero de 1987 por *G. A. Salazar 1751* (MEXU). **Pluma Hidalgo:** cerca de Pluma Hidalgo, aprox. 15°54'58.35"N, 96°26'0.62"W, 1200-1400 m., 12 de febrero de 1986, *O. Nagel 5337* (AMES).



**Figura 6.** *Clowesia rosea* Lindl. (ejemplares procedentes de Pluma Hidalgo, Oaxaca, México. Colectada por Iván Tamayo 113 [A y H]; y de la localidad la Galera, Oaxaca, México. Colectada por Germán Carnevali 7705). **A.** Flor. **B.** Sépalo dorsal. **C.** Pétalo. **D.** Sépalo lateral. **E.** Labelo. **F.** Columna y ovario pedicelado (se señala solo la Ingitud de la columna). **G.** Polinario. **H.** Planta con inflorescencia (se señala solo el tamaño de la inflorescencia).

**3.7. *Clowesia scurra*** (Rchb. f.) Tamayo-Cen & Romero comb nov., *ined.*

**Basionimo:** *Catasetum scurra* Rchb. f., The Gardeners' Chronicle & Agricultural Gazette 1003. 1872. **Tipo:** "DEMERARA" [GUYANA]: sin otra localidad, 1872, ex Hort. *W. Wilson Saunders* 2579 (Holotipo: W [Reichenbach Herb. Orchid. 24546]; dibujo del tipo: W [Reichenbach Herb. Orchid. 24548, dibujo en el centro de la cartulina]).

**Sinónimo:** *Clowesia amazonica* K. Lacerda & V.P. Castro Bradea, Boletim do Herbarium Bradeanum 6(44): 386–388. 1995. Tipo: Brasil, Estado do Amazonas, municipio de Barcelos, lat próxima à linha do Equador, alt. Cerca de 400 m., epífita, colectada por *J. Batista F. Silva* em Il. 1986. *Kleber G. Lacerda Jr.* W004, florindo em cultivo em V. 1992 (Holotipó: HBCB, Isótipo HB).

**Hierbas epífitas**, cespitosas, 5.3–6.5 cm de altura sin incluir las hojas y ca de 30 cm cuando se incluyen las hojas. **Raíces** 2 mm de grosor, teretes, blanquecinas, de, presentan un segundo grupo de raíces filiformes con geotropismo negativo las cuales funcionan como captadoras de detritus. **Pseudobulbos** 5 x 3cm, suborbiculares a ovoides u elipsoides, agrupados, homoblásticos, ca. de 6-8 entrenudos, cuando son nuevos se encuentran fuertemente envueltas por las vainas de las hojas; al madurar pierden las hojas pero se mantienen las bases de las venaciones centrales en forma de espinas (justamente en la articulación de las hojas), espinas de 3 mm de largo. **Hojas** 15–30 x 2–4 cm. ca. de 8 por pseudobulbo, deciduas, verdes con un verde ligeramente más pálido en el envés, dísticas, progresivamente más grandes hacia el ápice y decreciendo en los dos últimos pares de hojas apicales hasta alcanzar aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de las hojas más grandes (hojas de la parte media), linear-oblanceoladas u ovado-oblanceoladas. **Inflorescencias** 13.5–29 cm de largo, surgiendo de la base del pseudobulbo completamente desarrollado y después de perder todas las hojas, 1-2(-3), péndulas, flácidas, racemosas, de 9-15 flores, con 2 o 3 brácteas basales. **Brácteas florales** 5 x 2 mm, verdosas, ovadas-lanceoladas, acuminadas, cóncavas, secando en la antesis. **Ovario pedicelado** 6 x 1 mm, terete, 6-sulcado, verde a verde pálido. **Flores** 1.9 x 1.2 cm, relativamente cerradas, aromáticas, verdes a verde pálido, en ocasiones los pétalos, sépalos y labelo con una coloración fiusha en el ápice, con nerviaciones verdes y reticuladas en pétalos, sépalos y labelo, en los segmentos mencionados las reticulaciones se vuelven más conspicuas hacia el ápice. **Sépalo dorsal** 0.8–1 x 0.4–0.9 cm, falcado y cubriendo la columna, cóncavo,

oblongo-ovaladas, apiculado o no, ca. 7 nervios principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Sépalos laterales** 1–1.3 X 0.5–0.8 cm, cóncavos, obovados, apiculados o no, ca de 7 nervios principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Pétalos** 0.9–0.95 x 0.6–0.8 cm, porrectos, relativamente cóncavos, ovados, subcordiformes en la base, apiculados o no, márgenes ondulado, los márgenes apicales erosos, ca de 9 nervios principales, el mismo patrón de nerviación de los sépalos. **Labelo** 1.4–1.5 cm de largo, trilobulado, 1 carina color amarillo pálido, surgiendo del centro del saco labelar que incrementa su tamaño gradualmente hasta truncarse a la distancia de los lóbulos laterales; **epiquilo** 5 mm de largo, unilobulado, color verde pálido, retraído y fimbriado (ca de 23 fimbrias); **hipóquilo** 10 mm de largo, bilobulado, fuertemente sacciforme y retrorso, el saco labelar de color amarillo-anaranjado, haciéndose más intensa dicha coloración hacia el pie de columna, el acceso al saco labelar se estrecha por una compresión en la parte más basal de este (se nota más estrecho que en *C. warczewitzii*, al grado de casi tocarse las paredes internas del saco labelar); los lóbulos laterales con nerviaciones reticuladas y verdes, además son erectos y cubren lateramente a la columna. **Columna** 0.5–0.6 cm de largo, verde pálido corta y gruesa, engrosándose hacia el ápice; **alas de la columna** ca. 4 mm de largo, vistosas, la vista frontal del clinandrio con un aspecto geniculado; **pie columna** ca. 3.4 x 2 mm, subrectangular, corto y antrorso (empujando el labelo a dirección contraria del ovario). **Cavidad estigmática** 2.5 x 1 mm, subrectangular, ocupando casi todo el ancho de la columna. **Antera** 2.3 x 1.6 mm, color amarillo, con aspecto rugoso, subcuadrada, basalmente bilobulada. **Polinario** con dos polinias, 2 x 0.8 mm, amarillas, ligeramente aplanadas, subelípticas, sulcadas casi hasta la mitad de su tamaño; **estípite** ca. 1.1 x 1.3 mm, blanco, la placa del estípite en forma flabelada-trapezoidal; **viscidio** ca. 1.1 x 1.2 mm, subcircular, con el borde romo. **Cápsula** elipsoide con tres valvas.

Las características de la especie se muestran en a **Figura 8**.

### 3. 7.1. Etimología.

Del latín *scurra*, bufón, tal vez en referencia a la forma de la flor.

### 3. 7.2. Caracteres diagnósticos.

La especie más similar a *Clowesia scurra* es *Clowesia warczewitzii*. Sin embargo, tres características son clave para discriminar entre ambas. La primera son las alas de la columna, en *C. scurra* son más grandes y vistosas (aprox. 5 mm. de largo) y en *C. warczewitzii* las alas son pequeñas y casi no se notan a simple vista (aprox. 2 mm de largo). La segunda característica es la compresión en la parte media del saco labelar, para *C. scurra* la compresión es más notoria, incluso las paredes internas del saco labelar casi se tocan, logrando ser más estrecha la entrada al saco. Por otra parte, la especie *C. warczewitzii* tiene una compresión del saco labelar en menor grado. Si estas dos especies se miran de frente, es fácil distinguir esta diferencia. La tercera característica, es la visibilidad de la columna, en *C. scurra* la columna se encuentra interna al labelo, mientras que en *C. warczewitzii* la columna emerge del labelo.

La Cerda & Castro (1995), mencionan que el tamaño de la flor es una característica clave para separar a estas especies suramericanas, siendo *C. scurra* tres veces más pequeña que *C. warczewitzii*. Revisando ejemplares herborizados, se ha encontrado que el tamaño no es una característica determinante en la separación de ambas especies, de hecho existen ejemplares de *C. warczewitzii* que tienen un tamaño similar al de *C. scurra*.

### 3.7.3. Comentarios taxonómicos.

La Cerda & Castro (1995) describieron una entidad de Suramérica como *Clowesia amazonica*, la cual era sumamente parecida a *Clowesia warczewitzii*. Sin embargo, la distribución propuesta para *Clowesia amazonica*, se solapa con otra entidad que había sido descrita 123 años antes por Reichenbach f., *Catasetum scurra*; no obstante, por la gran similitud que tiene con *Clowesia warczewitzii* (en ese entonces considerada *Catasetum warczewitzii*), fueron consideradas una misma entidad. Por lo anterior y por la evidencia morfológica, se propone en este trabajo que la especie *Clowesia amazonica* es sinónimo de *Catasetum scurra*, por consiguiente, es necesario realizar una nueva combinación para trasladar *Catasetum scurra* a *Clowesia scurra* y hacer valer el principio de prioridad nomenclatural. Cabe mencionar que la propuesta de *C. amazonica* no ha sido tomada en consideración en trabajos recientes (ej. Carnevali *et al.* 2008 en Hokche

*et al.* eds.; Romero, 2003 en Bernal *et al.* eds.; Romero & Carnevali, 2000), donde las ilustraciones son lo suficientemente claras para verificar que la entidad que se encuentra en el área biogeográfica Amazonas, no se trata de *C. warczewitzii*, si no *C. scurra*.

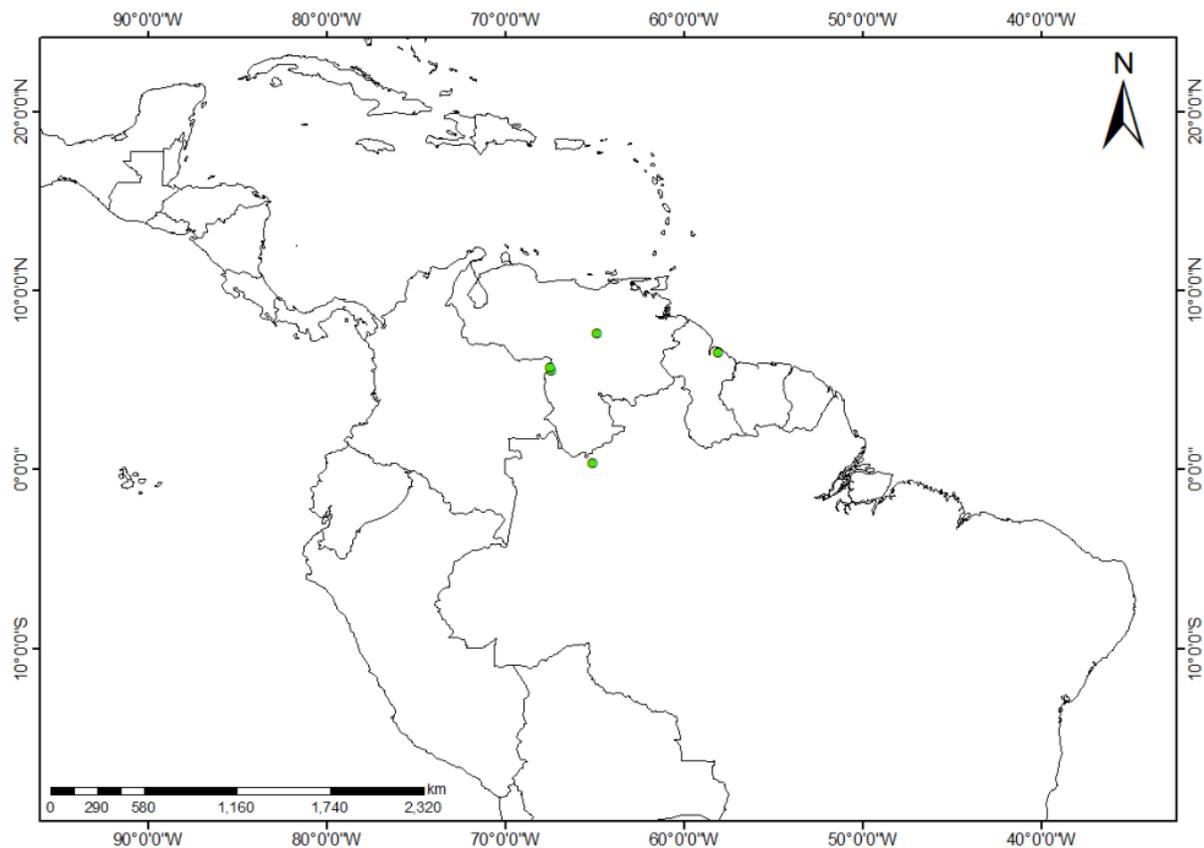
#### **3.7.4. Relaciones filogenéticas.**

*Clowesia scurra* se encuentra en el clado *Clowesia rosea* (ver capítulo de análisis filogenéticos) y es especie hermana de *Clowesia warczewitzii*.

#### **3.7.5. Distribución y ecología.**

Esta especie ha sido reportada en Guyana de la especie tipo, La Cerda & Castro (1995) la reportan para las cuencas amazónicas de Brasil, Venezuela y Ecuador (**Fig. 12**). Seguramente igual se encuentra en la parte amazónica de Colombia.

Se le puede encontrar en altitudes de 300 a 800m y floreciendo en los meses de mayo y septiembre (La cerda & Castro, 1995). No se sabe con exactitud que especie de abeja es la que actua como polinizador. Su especie hermana *Clowesia warczewitzii*, es polinizada por *Eulaema nigrita* Lepeletier y *Eulaema bombiformis* Packard., considerando que ambas especies se distribuyen en el área de *Clowesia scurra* (Dressler, 1979; Moure, 2000), es muy probable que estas dos especies de abejas sean los polinizadores.



**Figura 7.** Mapa de distribución de *Clowesia scurra*. Generado de localidades de colecta y de registros del material herborizado revisado para este documento.

### 3.7.6. Estado de conservación.

De acuerdo a la IUCN, esta especie es considerada “least concern” (LC). Es algo complicado evaluar el estatus de conservación de la especie, particularmente por la falta de ejemplares herborizados e información de la especie.

Otro punto importante que cabe mencionar, es que la planta en casi todo su rango de distribución es colectada ilegalmente para horticultura (Germán Carnevali Com. personales).

### 3.7.7. Material revisado.

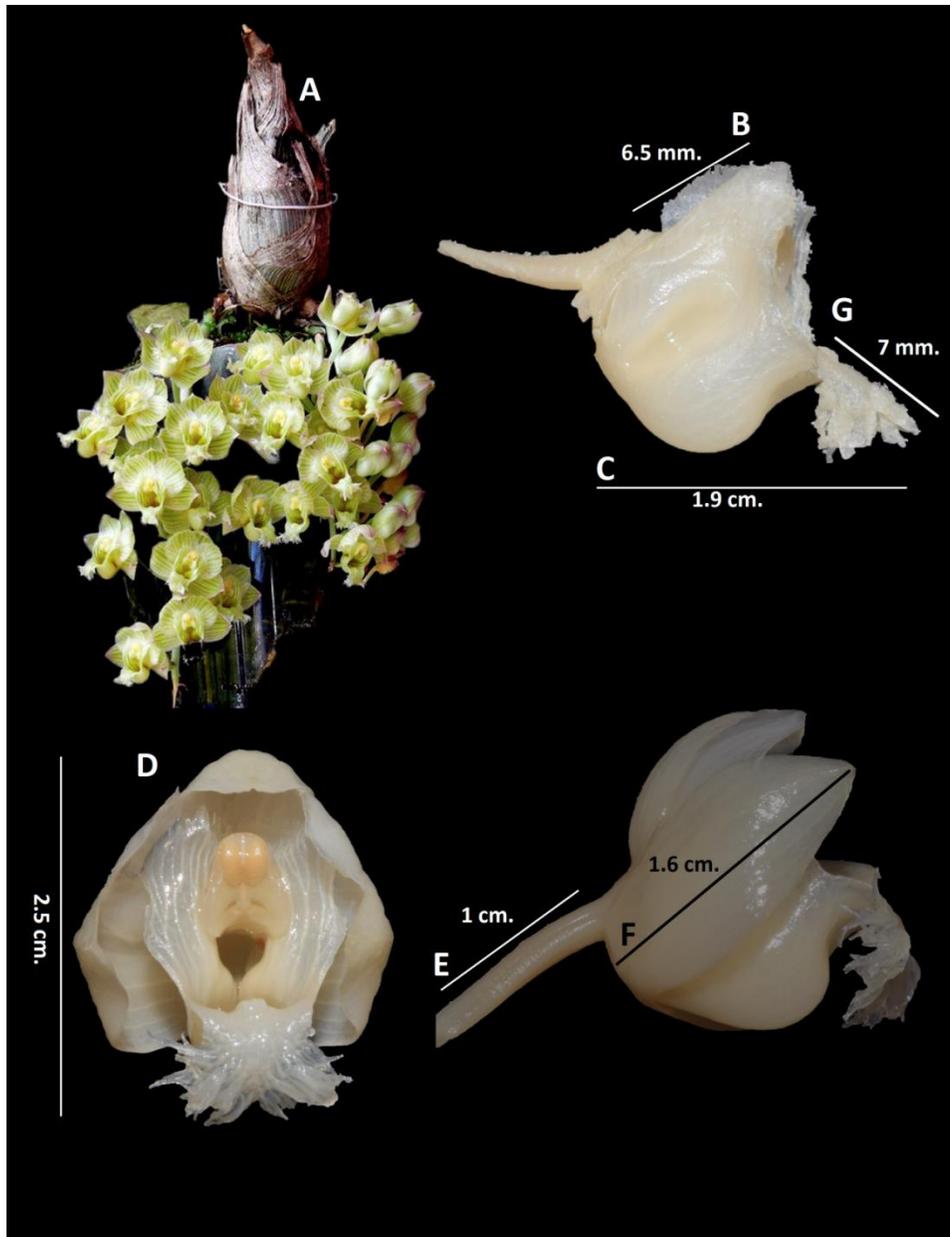
**Venezuela.** AMAZONAS. **Atures:** Río Gavilán, en la cuenca del río Cataniapo, approx. 05°38'4.66"N, 67°36'40.40"W, 2014, *ex Hort. Carlos Gómez s.n.* (AMES, colección en líquido; CICY, colección en líquido); Sin localidad exacta pero probablemente del Río Orinoco, 1951 (Veg., Fl.) *L. Croisat 988* (NY). BOLIVAR. **Cedeño:** Río Caura, approx. 07°36'31.68"N, 64°54'9.31"W, diciembre de 1979, *G. Carnevali 3305* (CICY).

### 3.7.8. Material no revisado.

**Venezuela:** Bolívar: Río Venados, 01 de noviembre de 1966, *E. Rutkis 170*(VEN); Bolívar: Río Venados, 14 de febrero de 1968, *E. Rutkis 191* (VEN); AMAZONAS: Dpto. Atures. Río Cataniapo, 01 de febrero de 1988, *G. Carnevali & I. Ramírez 2794* (VEN).

### 3.7.9. Iconografía.

- Fotografía inferior derecha p. 65 en: **Romero, G. A.**, 1992. *Clowesia*. En: A Pridgeon (ed.) *The Illustrated Encyclopedia of Orchids*. Weldon Publishing, Sydney.
- Fotografía de portada en la revista Federación Venezolana de orquídeología, Boletín No. 1 1983.
- Dibujo, p.117 en: **Romero, G.A. & G. Carnevali, 2000**. *Orchids of Venezuela, An illustrated Field Guide, Second Edition*. Armitano Editores. Caracas.
- Dibujo p. 122 en: **Dunsterville, G. C., & Garay, L. A. 1979 A-G**. *Orchids of Venezuela: An Ill. Field Guide*. Harvard Univ. Print. Office.
- Dibujo, p.108 Fig. 611 en: **Foldats, E. 1970**. *Clowesia*. P. 107--109 en: T. Lasser, Ed., *Orchidaceae, Flora de Venezuela XV, part IV*.



**Figura 8.** *Clowesia scurra* (ejemplares procedentes de Venezuela, sin localidad exacta. Cultivada por Ramón López (A) y del Municipio de Atures, Río Gavilán en la cuenca del río Cataniapo, Venezuela. Cultivada por Carlos Gómez (B, C, D, E, F y G). A. Planta con inflorescencia. B. Largo de la columna. C. Largo de labelo. D. Largo de la flor. E. Largo del ovario. F. Largo del sépalo lateral. G. Largo del epiquilo.

**3.8. *Clowesia thylaciochila*** (Lem.) Dodson, Selbyana 1: 136. 1975.

**Basónimo:** *Catasetum thylaciochilum* Lem. L'illustration horticole 3: Misc. 90. 1856.

**Tipo:** material original no localizado y probablemente no preservado; lectotipo, aquí designado L'illustration horticole 3: Misc. Dibujo página 90. 1856.

**Hierbas epífitas**, cespitosas, 21.5–28.4 cm con hojas (sin extender las hojas). **Raíces** 2–3 mm de grosor, teretes, blanquecinas, presentan un segundo grupo de raíces filiformes con geotropismo negativo las cuales funcionan como captadoras de detritus. **Pseudobulbos** 8.2-10 x 3.5-4 cm, suborbiculares a ovoides u elipsoides, agrupados, homoblásticos, cuando son nuevos se encuentran fuertemente envueltas por las vainas de las hojas; al madurar pierden las hojas pero se mantienen las bases de las venaciones centrales en forma de espinas (justamente en la articulación de las hojas), espinas de 3–9 x 1 mm. **Hojas** basales 3.4–15.5 X 1.4–2.3 cm, las de la zona media y distales 14–27.3x 2.4–3.8. cm, 8-14 por pseudobulbo, deciduas, verdes con un verde ligeramente más pálido en el envés, dísticas, progresivamente más grandes hacia el ápice y decreciendo en los dos últimos pares de hojas apicales hasta alcanzar aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de las hojas más grandes (hojas de la parte media), linear-oblancoeladas u ovado-oblancoeladas, plegadas, ca. de 7 a 11 nervadas (las más sobresalientes). **Inflorescencias** 12.5–27.3 cm de largo surgiendo de la base del nuevo pseudobulbo en desarrollo, 1-2(-3), péndulas, flácidas, racemosas, de 5–22 flores, con 3-4 brácteas basales. **Brácteas florales** 5–8x1.5–2 mm, verdes a ligeramente rojizas, ovadas-lanceoladas, acuminadas, cóncavas, secando en la antesis. **Ovario pedicelado** 0.9–1.3 x 0.1–0.2 cm terete, 6-sulcado, verde a verde pálido. **Flores** de 2.3–3.5 m de largo, resupinadas, abiertas, campanuladas hasta subtubulares, aromáticas, verdes a verde pálido, en ocasiones con una ligera coloración rojiza en el ápice y parte basal de algunos segmentos, con nerviaciones verdes y reticuladas en pétalos, sépalos y labelo, en los segmentos mencionados las reticulaciones se vuelven más conspicuas hacia el ápice. **Sépalo dorsal** 2.1–2.4 x 0.4–0.5 cm, erecto-arqueado, ligeramente cóncavo, lanceolado u oblongo-lanceolado, apiculado (el apículo pronto caduco), ca. 10 nervios principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Sépalos laterales** 2.3–2.8 X 0.3–0.5 cm, oblicuos en la base de manera ascendente, oblongo-elípticos, apiculados (el apículo pronto caduco), ca. de 7 nervios

principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al central se unen a este último poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Pétalos** 2.1–2.4 x 0.6–0.9 cm porrectos, obovados-elípticos, apiculados (apículo pronto caduco), ca de 9 nervios principales, con el mismo patrón de nerviación que los sépalos. **Labelo** 2.3–3 cm de largo con tres carinas que comienzan en la base del labelo y convergen poco antes del ápice formando un callo conspicuo de aspecto eroso; **epiquilo** X–X cm, verde pálido, unilobulado, margen eroso y con un doblez que lo dirige hacia abajo; **hipóquilo** X–X, verde ligeramente más intenso que el epiquilo, ligeramente sacciforme y retrorso. **Columna** 0.9–1.2 x 0.3–0.4 cm, color verde, más intenso hacia el ápice, alada, en la base ventral con manchas color púrpura, ligeramente arqueada hacia el sépalo dorsal, clinandrio subtriangular-apiculado, con un pie conspicuo de 4 x 3 mm. **Cavidad estigmática** 2–3 x 1–1.7 mm elíptica. **Antera** 4 x 2 mm, verde pálido (casi transparente), subtriangular, basalmente bilobulada y truncada, lanceolado hacia el ápice, apiculada, unilocular, abaxialmente canaliculada. **Polinario** con dos polinias, 1 x 1 mm, amarillas, subesfericas, sulcadas casi hasta la mitad de su tamaño; **estípite** 2 x 1.2 mm, la placa del estípite en forma flabelada-trapezoidal; **viscidio** 1 x 0.05 mm subcuadrado, con el borde romo. **Cápsula** elipsoide, con tres valvas.

Las características de la especie se muestran en a **Figura 9**.

### 3.8.1. Etimología.

El epíteto específico hace referencia al casco de una embarcación, en referencia a la forma del labelo (Aguirre, 1986).

### 3.8.2. Caracteres diagnósticos.

La forma rápida de distinguir a esta especie de *C. dodsoniana* (especie a la que más se parece), es el labelo atenuado hacia el ápice y el doblez que este presenta en el margen de casi toda su extensión, al igual que la ausencia de filamentos corniculados en el viscidio.

### 3.8.3. Comentarios taxonómicos.

Antes de aclarar la confusión entre *C. dodsoniana* y *C. thylaciochila*, en trabajos como la *Flora Novo-Galiciana* realizado (McVaugh, 1985), se puede localizar una descripción errónea de la especie, debido a que se mezclaron medidas y distribuciones entre estas dos entidades tan parecidas morfológicamente. También es notable que algunos ejemplares de herbario hayan sido mal identificados debido a su similitud vegetativa y floral, por lo que una opción es hidratar las flores, particularmente el labelo y el viscidio y aclarar cuál es la verdadera identidad del material herborizado.

### 3.8.4. Relaciones filogenéticas.

*Clowesia thylaciochila* pertenece al clado *Clowesia russelliana*. En las topologías obtenidas de los análisis filogenéticos con toda la información combinada, *C. thylaciochila* es hermana de *C. glaucoglossa*. Es interesante, porque la especie más parecida morfológicamente a *C. thylaciochila* es *Clowesia dodsoniana*, sin embargo, *C. thylaciochila* y *C. glaucoglossa* comparten una afinidad geográfica (revisar capítulo I).

### 3.8.5. Distribución y Ecología.

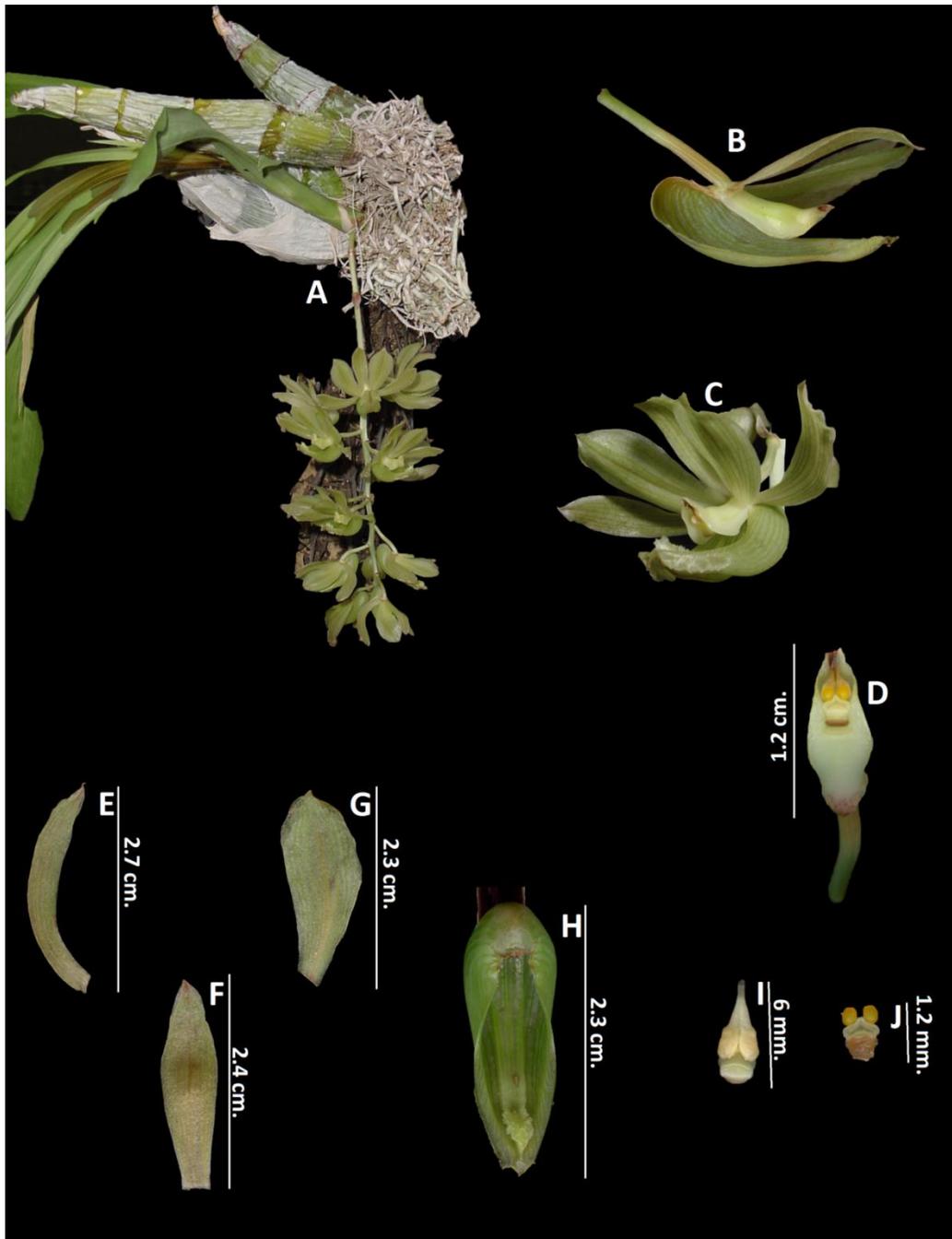
Esta especie es endémica de la depresión central del Balsas (**Fig. 10d**). Se encuentra en selvas caducifolias principalmente asociada a palmas como *Brahea dulcis* (Kunth) Mart. Florecen de abril a julio y en toda su distribución se ha registrado como su polinizador a la abeja *Eufriesea caerulea* (Aguirre, 1979). A pesar de que comparte el mismo polinizador de *C. dodsoniana*, no se han registrado fenómenos de hibridación, seguramente por sus desfases en las fechas de floración las cuales han sido bien documentadas por Aguirre (1979). Por otra parte, la distribuciones ocupadas por ambas entidades difieren en gran medida, *C. dodsoniana* es básicamente costera y no ha sido registrada a alturas de más de 1000 msnm, mientras que *C. thylaciochila*, se le comienza a observar a altitudes de 1000 msnm.

### 3.8.6. Estado de conservación.

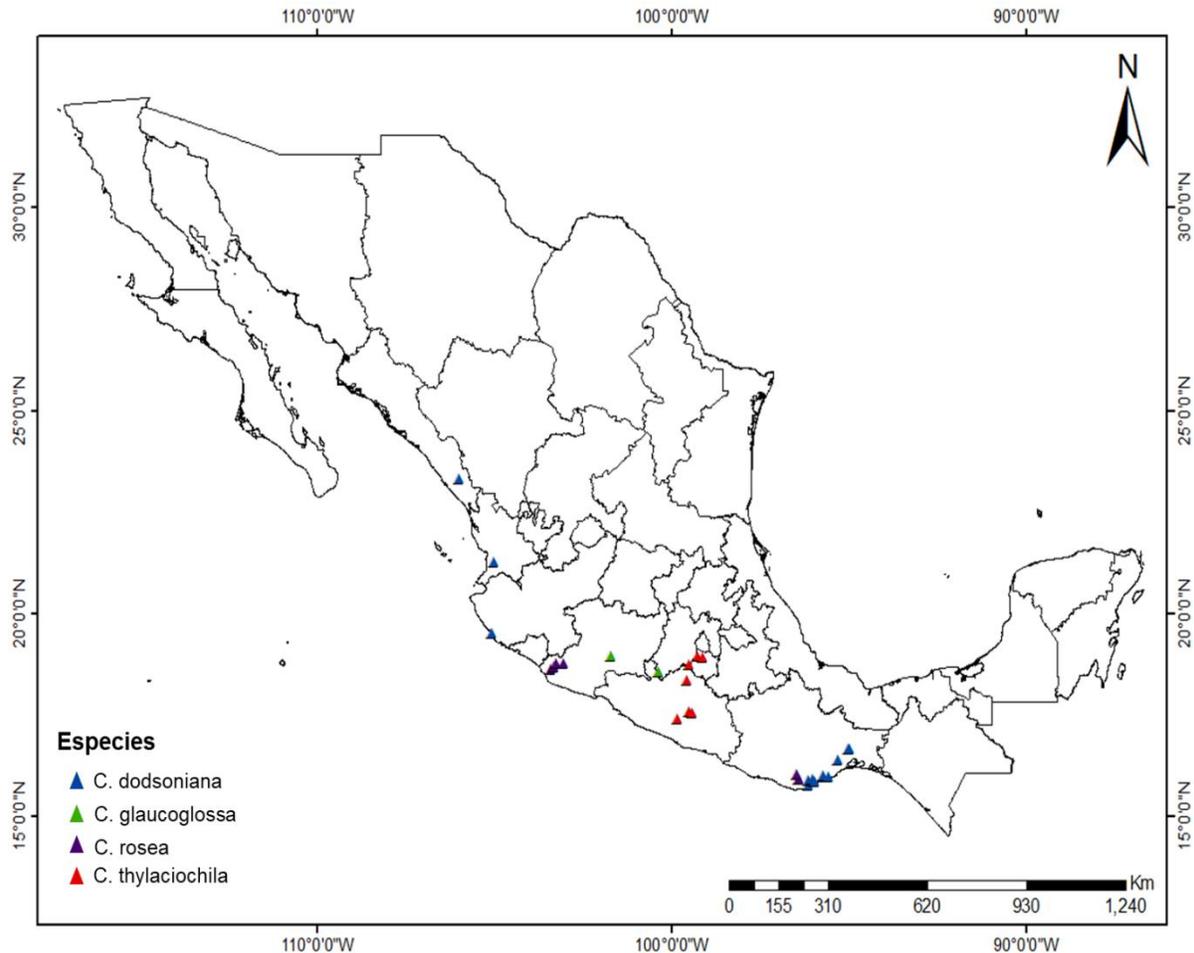
Con nuestros datos de distribución, la IUCN clasifica a esta especie como “near threatened” (NT) por lo que probablemente pueda estar en peligro en algunos años. Esto es relativamente difícil de saber, debido a que al igual que *Clowesia glaucoglossa*, esta especie se encuentra en sitios peligrosos en la Depresión del Balsas. Algunas poblaciones en el Estado de México, se encuentran en sitios perturbados y sujetos a la agricultura, lo que sugiere que eventualmente estas poblaciones se perderán.

### 3.8.7. Material revisado.

**MÉXICO. GUERRERO. Municipio de Chilpancingo de los Bravos:** En la orilla de la ciudad Colonia la Candelaria, Palmar de Soyate, 17°35'82"N, 99°31.4'11"W, 04 de marzo de 2011 (veg., fl.), *C. Figueroa, S. Ramos, M. Castañeda, J. Vicon & V. González 300* (MEXU); ca. de 5 km al E de Chilpancingo, aproximadamente 17°35'54.36"N, 99°31'55.22"W, sobre la carretera a Tixtla, ca. 1100 m., palmar abierto en lomas, 05 de noviembre de 1983 (veg., fl.), *G. A. Salazar, M. A. Soto, E. Aguirre, M. Garcia-Rendon, M. Bonilla 909* (MEXU) ca. de 5 km al E de Chilpancingo, aproximadamente 17°35'54.36"N, 99°31'55.22"W, sobre la carretera a Tixtla, ca. 1100 m., palmar abierto en lomas, 05 de noviembre de 1983 (veg., fl.), *G. A. Salazar, M. A. Soto, E. Aguirre, M. Garcia-Rendon, M. Bonilla 909* (AMES); Jaleaca de Catalán, 17°25"N, 99°50"W, 21 de junio de 1932 (veg. fl.), *O. Nagel, J. González 964* (AMES). **Uruapan:** Entre Uruapan y Pátzcuaro, 14 de julio de 1975 (fl.), floreciendo en cultivo, *N. Williams s. n.* ejemplar 000143 (SEL). **MORELOS. Cuernavaca:** Cerro de la Pláta 18°55"N, 99°7"W, 26 de mayo de 1932 (veg., fl.), *J. González 624* (AMES); Tetela del Monte, Agosto de 1955 (veg. Fl.), *Hno. E. Lyonnet 20* (MEXU).



**Figura 9.** *Clowesia thylaciochila* (Lem.) Dodson (ejemplar procedente del Municipio de Zumpahuacan, Edo. de México, México. Colectada por *Dennis Szeszko s.n.* y cultivada por Germán Carnevali). **A.** Planta con inflorescencia. **B.** Flor con corte horizontal del labelo. **C.** Flor. **D.** Vista ventral de la columna y el ovario pedicelado. **E.** Sépalo lateral. **F.** Sépalo dorsal. **G.** Pétalo. **H.** Labelo. **I.** Polinario con la antera. **J.** Polinario sin la antera.



**Figura 10.** Mapa de distribución de las especies endémicas de México. Generado con los datos de distribución de los ejemplares revisados para este documento. **a.** *Clowesia dodsoniana* (triángulo azul), **b.** *Clowesia glaucoglossa* (triángulo verde), **c.** *Clowesia rosea* (triángulo morado), **d.** *Clowesia thylacochila*.

**3.9. *Clowesia warczewitzii*** (Lindl. & Paxton) Dodson, Selbyana 1: 136. 1975.

**Basionimo:** *Catasetum warczewitzii* Lindl. & Paxt., Paxton's Fl. Gard. 1:45, Fig. 29. 1850

**Tipo:** Panamá, introducida por Mr. Skinner, descubierta por Mr. Warscewitz, la planta floreció en Penllergare con J. D. Llewelyn. (Holotipo: K)

**Hierbas epífitas**, cespitosas, de hasta 23–39 cm con hojas (sin extender las hojas). **Raíces** 2 mm de grosor, teretes, blanquecinas, presentan un segundo grupo de raíces filiformes con geotropismo negativo las cuales funcionan como captadoras de detritus. **Pseudobulbos** 4.5–5.1 x 2–3cm, suborbiculares a ovoides u elipsoides,

agrupados, homoblasticos; cuando son nuevos se encuentran fuertemente apresadas por las vainas de las hojas; al madurar pierden las hojas pero se mantienen las bases de las venaciones centrales en forma de espinas (justamente en la articulación de las hojas), espinas de 5–6 x 1 mm. **Hojas** basales aprox. 26 X 2 cm, las de la zona media y distales aprox. 37 x 4.5 cm, ca. de 8 por pseudobulbo, deciduas, verdes con un verde ligeramente más pálido en el envés, dísticas, progresivamente más grandes hacia el ápice y decreciendo en los dos últimos pares de hojas apicales hasta alcanzar aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del tamaño de las hojas más grandes (hojas de la parte media), linear-oblanceoladas u ovado-oblanceoladas, plegadas, ca. de 10 nervadas (las más sobresalientes). **Inflorescencias** 7–15.6 cm de largo surgiendo de la base del pseudobulbo completamente desarrollado y después de perder todas las hojas, 1-2(-3), péndulas, flácidas, racemosas, de 12-17 flores, con 2 o 3 brácteas basales. **Brácteas florales** 5–6 x 3 mm, verdes, ovadas-lanceoladas, acuminadas, cóncavas, secando en la anthesis. **Ovario pedicelado** 0.9–1.1 x 0.2 cm terete, 6-sulcado, verde a verde pálido. **Flores** de (1.7) 2.2–3 cm de largo, resupinadas, abiertas, aromáticas (olor a limón), verdes a verde pálido (casi blanco), con nerviaciones reticuladas color verde en los pétalos sépalos y labelo, en pétalos, sépalos y labelo las reticulaciones de dichas nerviaciones se vuelven más conspicuas. **Sépalo dorsal** (0.9)1.3–1.4 x 0.5–1cm erecto-arqueato, concavo, obovado, apiculado o no, ca de 9 nerviaciones principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Sépalos laterales** 1.1–1.6 X 0.5–0.9 cm, cóncavos, ligeramente dirigidos hacia abajo, obovados, apiculados o no, ca. de 9 nerviaciones principales, el nervio central se trunca en el ápice, dos nervios laterales al nervio central se unen a este poco antes de llegar al ápice y los restantes se van truncando sin llegar al margen. **Pétalos** 0.9–1.4 x 0.5–1 cm, abiertos, ovados, subcordiformes en la base, con ápices redondeados, ca. de 7 nerviaciones principales, con el mismo patrón de nerviacion de los sépalos. **Labelo** (1.1) 1.4–1.9 x 0.9 cm, trilobulado, 1 carina surgiendo del centro del saco labelar que incrementando su tamaño gradualmente hasta truncarse a la distancia de los lóbulos laterales; **epiquilo** ca. de 8mm de largo, unilobulado, color verde pálido, relativamente retraído y fimbriado ( ca. de 20 fimbrias); **hipóquilo** X de largo, bilobulado, fuertemente sacciforme y retrorso, la parte basal interna del saco con nerviaciones rojizar y manchones amarillo-anaranjado, el acceso al saco labelar se estrecha por una compresión en la parte más basal de este;

los lóbulos laterales con nerviaciones reticuladas y verdes, además son erectos y cubren lateralmente aprox.  $\frac{3}{4}$  de la columna. **Columna** (3) 5–7mm de largo, blanca, ligeros manchones morados en el borde ventral, corta y delgada, engrosándose hacia el ápice; **alas de la columna** ca. 2 mm de largo, poco vistosas, la vista frontal del clinandrio con un aspecto geniculado; **pie columna** ca. 3.2 x 2.9 mm, subrectangular, corto y retrorso (retrae el labelo hacia el ovario). **Cavidad estigmática** ca. de 2.9 x 0.52 mm. subrectangular, ocupando casi todo el ancho de la columna **Antera** 3–5 x 2–3 mm, color amarillo, aspecto rugoso, subcuadrada, basalmente bilobulada. **Polinario** con dos polinias, ca de 3.6 x 1.8 mm, amarillas, ligeramente aplanadas, subelípticas, sulcadas casi hasta la mitad de su tamaño; **estípite** ca. 1.1 x 1 mm, color blanco-transparente, la placa del estípite en forma flabelada-trapecoidal; **viscidio** ca. 1-x 1.1 mm, color verde en el borde y amarillento en el adhesivo, subcircular, con el borde romo. **Cápsula** elipsoide con tres valvas.

Las características de la especie se muestran en la **Fig. 12**.

### 3.9.1. Etimología.

El epíteto específico, fue dedicado a Mr. Warczewitz, personaje que colectó el espécimen tipo de la planta en Panamá.

### 3.9.2. Caracteres diagnósticos.

La especie más parecida a *Clowesia warczewitzii* es *Clowesia scurra*. Como se mencionó anteriormente, *C. warczewitzii* tiene la columna emergiendo del labelo, las alas de la columna son poco visibles (pequeñas).

### 3.9.3. Comentarios taxonómicos.

*Clowesia warczewitzii* fue descrita como *Catasetum warczewitzii* por Lindley. & Paxton, de una planta procedente de Panamá. Esta planta era de Mr. Skinner y el decidió nombrarla bajo el género *Warczewitzia* en dedicación a Warczewitz, personaje que encontró la planta en Panamá. Sin embargo Lindley & Paxton, consideraban que esta planta estaba más relacionada a *Catasetum*, particularmente con *Catasetum*

*discolor*. Reichenbach f. en 1982 describió a *Catasetum scurra* y por muchos años, fue considerada sinónimo de *Catasetum warcewiczii*.

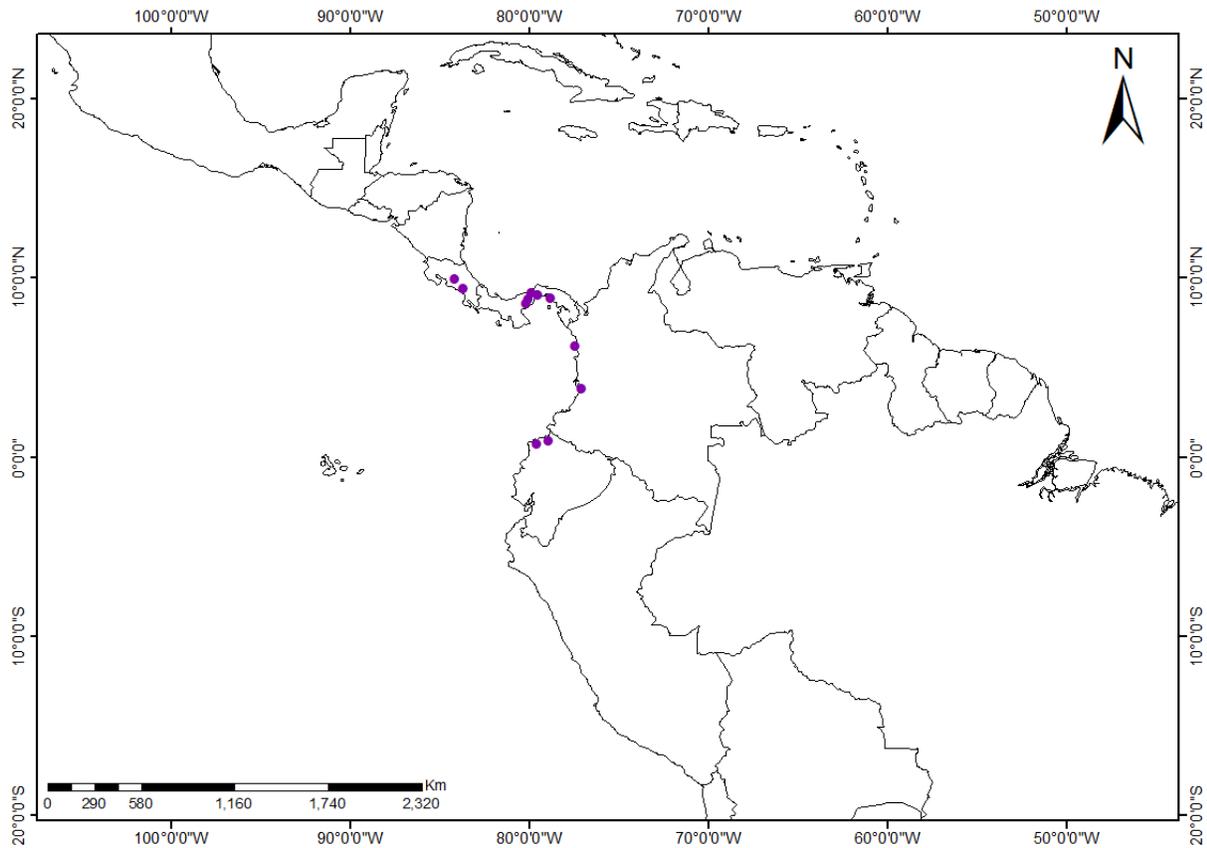
#### **3.9.4. Relaciones filogenéticas.**

El gran parecido de *Clowesia scurra* con *Clowesia warcewiczii* es una de las principales evidencias de su relación hermana. *C. warcewiczii* se encuentra en el clado *Clowesia rosea* (ver capítulo de análisis filogenéticos) y es especie hermana de *Clowesia scurra*.

#### **3.9.5. Distribución y ecología.**

Esta especie puede ser encontrada en Costa Rica, Panamá y la costa pacífica de Colombia y Ecuador (**Fig 10**). Puede ser encontrada creciendo en vegetación secundaria cerca de las playas, parece mostrar una cierta preferencia por los troncos en descomposición, se puede encontrar desde el nivel del mar, hasta ca. 1000m (Urretta, 2006; Williams & Allen, 1980).

Es polinizada por *Eulaema nigrita* Lepeletier y *Eulaema bombiformis* Packard; (Dodson, 1975). Algo interesante es que las flores de esta especie, al igual que *Clowesia scurra*, colocan el polinario en las patas delanteras del polinizador. Son las únicas dos especies de *Clowesia* y de toda la subtribu que se les ha podido observar este mecanismo (Dodson, 1975)



**Figura 11.** Mapa de distribución de *Clowesia warczewitzii*. Generado de localidades de colecta y de registros del material herborizado revisado para este documento.

### 3.9.5. Estado de conservación.

Con los datos de distribución que tenemos, la IUCN clasifica esta especie como Least Concern, por lo que requiere una preocupación menor.

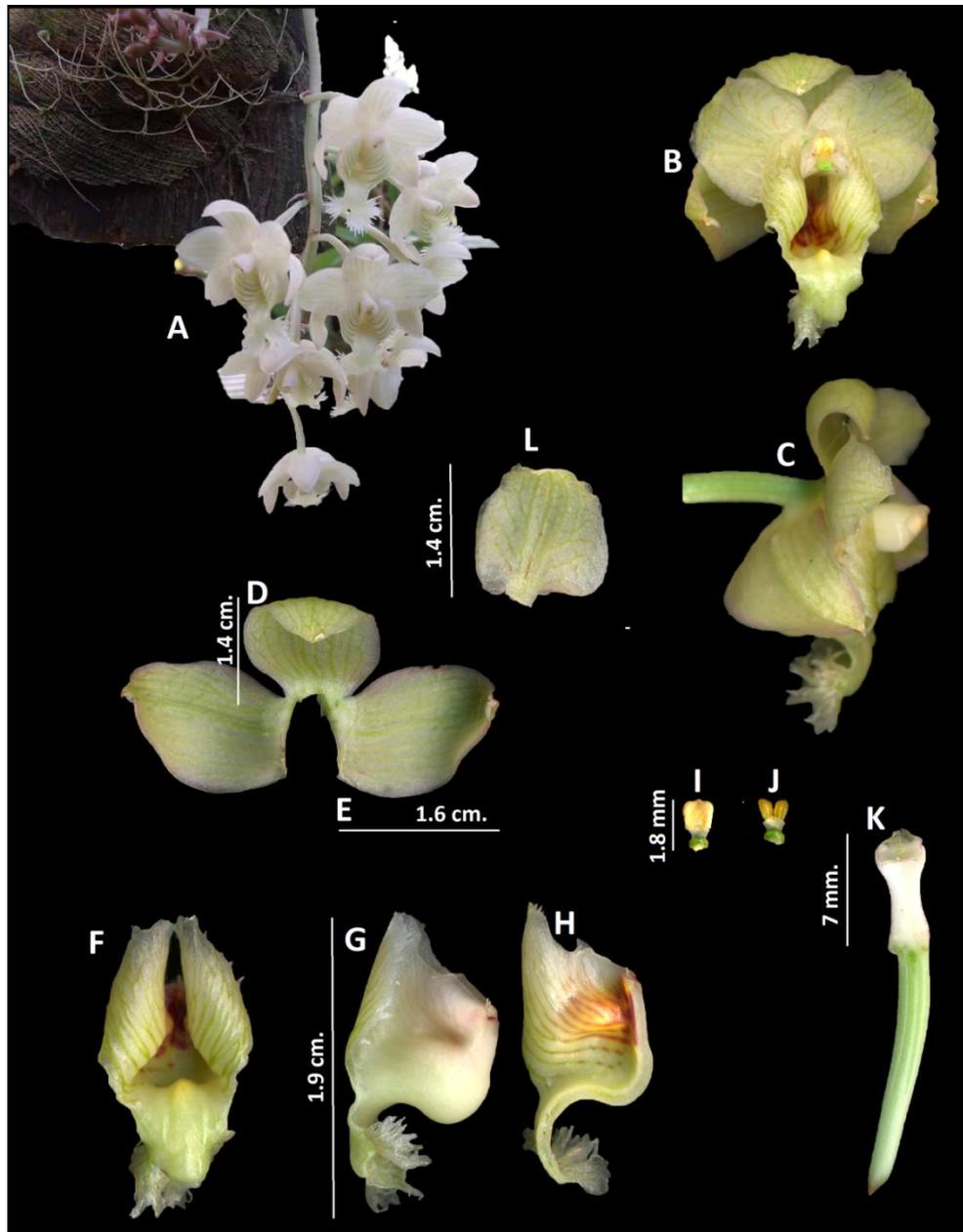
A lo largo de la distribución de esta especie se encuentran varios parques nacionales que pueden asegurar la integridad de la especie, por ejemplo: Parque Nacional Darien (Panamá), Parque Nacional Chagres (Panamá), Parque Nacional Utroua (Colombia), Parque Nacional los Quetzales (Costa Rica).

### 3.9.6. Material revisado.

**COSTA RICA.** SAN JOSÉ. **Moravia:** San Vicente del General, 25 m, approx. 9°22'36.88"N, 83°42'41.84"W, January 1936, *A. F. Skutch 2444* (AMES); Escazú: Río convento, 1959, C.H. *Lankaster s.n.* (SEL). **COLOMBIA.** VALLE DEL CAUCA. **Dagua:** Río Dagua, (approx 3°49'33.18"N, 77° 4'9.50"W), 1906, Posible colector *B.T 27 (ejemplar K000078967)* (K). CHOCÓ. **Bahía Solano:** Material vivo obtenido por *R. L Dressler*, approx. 6°13'5.58"N, 77°24'1.76"W, Universidad de Florida no. F0654, prensada de cultivo en UNC-CH, 08 de abril de 1990, *H. G. Hills 90004*; Material vivo obtenido por *R. L Dressler*. Universidad de Florida no. F0654, prensada de cultivo en UNC-CH, 19 de abril de 1990, *H. G. Hills 90005*. **ECUADOR.** ESMERALDAS. **Esmeraldas:** 32 km al sur de Esmeraldas, Carretera Esmeralda-Santo Domingo, creciendo en *Crescentia*, 106 m, approx. 0°43'48.24"N, 79°34'31.96"W, 01 de agosto de 1980, *R.P Sauleda, M. Ragan, H. Luther, R. Wunderlin, B. Hansen, L. Davenport & J. Wiersema 3838* (SEL); ca de 70 km al E de ciudad Esmeraldas, 70 m, approx. 0°55'58.27"N, 78°55'27.73"W, 14 de abril de 1978. *C. H. Dodson 6866* (SEL). **PANAMÁ.** COLÓN. **Lago Gatún:** al nivel del mar, approx. 09° 8'59.08"N, 79°50'1.47"W, sin fecha de colecta, *C.W. Powell 60* (AMES); **Frijoles:** al nivel del mar, approx. 09°10'33.32"N, 79°47'54.91"W, diciembre de 1923, *C.W. Powell 3477*(AMES); al nivel del mar, approx. 09°10'33.32"N, 79°47'54.91"W, diciembre de 1923, *C.W. Powell 3470* (AMES); **Santa Rita:** Material vivo colectado en 1982 por *W. M. Whitten*, Universidad de Florida no. *UF446*, material prensado el 21 de marzo de 1991, *H. G. Hills 90007* (SEL); material vivo colectado en 1982 por *W. M. Whitten*, Universidad de Florida no. *UF452*, material prensado el 21 de marzo de 1991, *H. G. Hills 91009* (SEL); material vivo colectado en 1982 por *W. M. Whitten*, Universidad de Florida no. *F0879*, material prensado el 28 de abril de 1990, *H. G. Hills 90008* (SEL), material vivo colectado en 1982 por *W. M. Whitten*, Universidad de Florida no. *F0879*, material prensado el 03 de mayo de 1990 (Fl.), *H. G. Hills 90009* (SEL). **PANAMÁ.** **Capira:** Bajo Bonito, ex Hort. *G. Silvera s.n.* (CICY, colección en líquido) **Chimán:** Río la Maestra, 0-25m approx. 08°53'38.50"N, 78°47'54.68"W, 04 de diciembre de 1936, *P.H. Allen 57* (AMES). **Otros.** De origen hortícola, marzo de 1896, *Lord Rothschild s. n.* (K). De origen hortícola, marzo de 1985, *F. Sanders & Co, s. n.* (K), De origen hortícola, mayo de 1896, *F. Sanders, s. n* (K).

### 3.9.7. Iconografía.

- Plate 15 en: Dressler, R. L. 1993. Field Guide to the Orchids of Costa Rica and Panama. Cornell University Press.
- Fotografía p. 89 en: Escobar, R. R. 1990. Native Colombian Orchids, Volume 1: Acacallis – Dryadella. Compania Litografica Nacional, Medellin.
- Fotografía p. 127 en: Dodson, H.C. 2005. En: Pupulin, F. 2005. Vanishing Beauty: native Costa Rican Orchids. Vol. 1. *Acianthera–Kegeliella*. Editorial Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Fotografía p.91 y dibujo p. 90 en: Misas Urreta, G. 2006. Orquídeas de la Serranía del Baudó, Chocó, Colombia.



**Figura 12.** *Clowesia warczewitzii* (ejemplares procedentes de San Jose, Costa Rica. Cultivada por Rodrigo Robles [A] y de Panamá, sin localidad exacta, cultivada por Silveira [B, C, D, E, F, G, H, I, J y K]. A. Planta con inflorescencia. B. Flor. C. Flor vista lateral. D. Sépalo dorsal. E. Sépalo lateral. F. Labelo vista frontal. G. Labelo vista lateral. H. Corte del labelo que permite ver los detalles de su interior. I. Polinario con la antera. J. Polinario sin la antera. K. Vista ventral de la columna y del ovario pedicelado. L. Pétalo.

---

## CAPÍTULO V. CONCLUSIONES GENERALES.

### 1. Conclusiones Generales.

El uso de diferentes tipos de análisis y fuentes de evidencia, nos ha ayudado a comprender de mejor manera la evolución de *Clowesia* en el espacio y el tiempo. Ahora respondiendo cada una de las preguntas de investigación planteadas al principio de este documento.

#### 1. ¿Es *Clowesia* monofilético?

Sí, *Clowesia* conformado por siete especies, es monofilético dentro de la subtribu Catasetinae y a su vez, *Clowesia* se encuentra dentro del conocido Catasetinae nuclear, como ha sido reportado en trabajos previos (Pérez-Escobar *et al.* 2017; Pérez-Escobar, 2016; Batista *et al.* 2014). Esta conclusión está apoyada por evidencia morfo-ecológica y molecular.

#### 2. ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas internas de *Clowesia*?

Dentro de *Clowesia* existen dos linajes que informalmente aquí hemos decidido nombrarlos como clado *Clowesia russelliana* y clado *Clowesia rosea*. Estos grupos habían sido propuestos anteriormente por Romero (1990) con ayuda de evidencia morfológica, sin embargo, esta hipótesis de relaciones no había sido sometida a prueba hasta ahora.

#### 3. ¿Cuál es el grupo hermano de *Clowesia*?

El género hermano de *Clowesia* es *Catasetum*. Esto tiene varias implicaciones importantes e interesantes, por ejemplo, la evolución de la unisexualidad se ha dado independientemente en varios linajes de Catasetinae, además, la característica de ser hermafrodita con protandría no ha sido un carácter que vincule a *Clowesia* con otras

especies que presentan esta característica, por ejemplo todo el género *Dressleria* y algunas especies de *Mormodes*.

#### 4. ¿Cómo ha sido la biogeografía histórica de *Clowesia*?

Los datos sugieren que *Catasetinae* se originó en el Amazonas, en este mismo sitio, hace aprox. 10 millones de años el último ancestro en común (UAC) que compartió *Catasetum* con *Clowesia* diversificó, posteriormente el grupo tallo de *Clowesia*, expandió su área de distribución hasta ocupar un área grande que abarcaba desde la región Amazónica hasta Megaméxico. Entonces hace aprox. 7 millones de años el UAC de *Clowesia* diversificó en dos linajes, los cuales se han especializado a ocupar áreas biogeográficas con diferentes climas. Por ejemplo, el UAC del clado *C. russelliana*, pudo haber diversificado hace aprox. 5 millones de años en Megaméxico. La radicación de este clado probablemente ocurrió debido a la evolución de adaptaciones a ambientes secos, como la floración simultánea con el desarrollo de un nuevo pseudobulbo, aquí hipotetizamos que la función de esta adaptación es aprovechar al máximo la temporada de lluvias como recurso para realizar dos cosas al mismo tiempo, florecer y desarrollar el nuevo pseudobulbo. Cabe mencionar que la temporada de floración de todo este clado, está relacionada a la estacionalidad de lluvias en las áreas donde se distribuyen.

Por otra parte, el UAC del clado *Clowesia rosea* pudo haber diversificado hace aprox. 4 millones de años. La actual distribución de este grupo se limita a climas frescos y húmedos, como las partes altas de la Sierra Madre del Sur, el Chocó y el Río Amazonas. Una probable preferencia a climas húmedos que poseía el UAC que compartió *Catasetum-Clowesia*, pudo haber sido heredada como preadaptación al linaje del clado *C. rosea*. Las preadaptaciones en algunos linajes han moldeado la evolución en espacio y tiempo de varios grupos vegetales, entre estos, las orquídeas como *Pleurotallidinae* (Pérez-Escobar *et al.* 2017; Uribe-Convers & Tank, *et al.*, 2015; Merckx *et al.*, 2015; Hughes & Eastwood, 2006).

#### 5. ¿Cómo ha sido la evolución de caracteres selectos en *Clowesia*?

En este trabajo seleccionamos tres caracteres de interés y que se sugieren tienen un influencia importante en la evolución de las orquídeas. Sin embargo, uno de estos

caracteres no pudo ser reconstruido (carácter no. 2 [capítulo 3]), no obstante, sugerimos lo siguiente:

Las flores del UAC de *Clowesia* probablemente colocaban el polinario en la parte dorsal del polinizador, florecía junto con el pseudobulbo completamente desarrollado y con hojas y la inflorescencia la desarrollaba en la base del pseudobulbo.

El carácter ancestral en *Clowesia* fue la colocación del polinario en el tórax, de esta condición derivaron dos innovadoras estrategias de colocación del polinario, en la cabeza y en las patas delanteras del polinizador, las cuales son únicas en la subtribu. Esto sugiere que la diversificación en *Clowesia* estuvo fuertemente influenciada por la evolución de estas nuevas estrategias, un buen ejemplo es la diversificación entre el UAC que compartió *Clowesia thylacochila* y *Clowesia glaucoglossa*, estas dos especies actualmente comparten el mismo polinizador (*Eufriesea caerulescens*) y área geográfica (Depresión del Balsas), sin embargo, la diversificación entre estas dos entidades se dio por la evolución de una morfología columnar distinta en *C. glaucoglossa*, la cual permite colocación del polinario en sitios distintos del mismo polinizador (en la cabeza) lo que fomenta una barrera reproductiva mecánica. Algunos autores mencionan que en orquídeas con el síndrome de androeglosinofilia, la especiación está fuertemente influenciada por la evolución morfológica o la evolución de volátiles que atraen a sus polinizadores (Givnish *et al.* 2015; Ramírez *et al.* 2011), en este caso, la evolución de volátiles no fue la que influyó la diversificación por que las dos entidades presentan los mismos componentes volátiles (Aguirre, 1979).

A pesar de que la floración en relación al desarrollo del pseudobulbo no pudo ser reconstruida, sugerimos que lo más parsimonioso es que el UAC de *Clowesia* evolucionó la capacidad de florecer con el pseudobulbo completamente desarrollado y las hojas vigorosas. Se sugiere esto principalmente porque la mayoría de las especies de Catasetinae presentan este carácter. Dicho carácter se perdió en el UAC de los clados *C. russelliana* y del clado *C. rosea*.

La evolución de la floración prematura en el clado *C. russelliana* (junto con el desarrollo del nuevo pseudobulbo) probablemente aceleró la invasión de este clado a las tierras calientes de la vertiente del Pacífico mexicano.

Independientemente evolucionó en el UAC del clado *C. rosea*, el carácter de florecer hasta que el pseudobulbo ha perdido las hojas y este carácter probablemente sea exitoso en ambientes húmedos, de donde se conoce se distribuyen las especies de

este clado. Sin embargo, existen especies de *Mormodes* de clima caliente que florecen hasta la pérdida de todas las hojas del pseudobulbo (ej. *Mormodes badia* Rolfe ex Watson), por lo que este carácter requiere de un mejor estudio.

Se sugiere que la inflorescencia apical es el carácter ancestral de todo Orchidaceae (Dressler, 1993), evidentemente este carácter se ha ido perdiendo y ganando en múltiples ocasiones en el tiempo, probablemente este carácter ancestral, se encontraba en el UAC de todo Catasetinae, perdiéndose en el UAC de *Grobya* (evolucionó la inflorescencia basal) y el UAC del núcleo de Catasetinae. Algo interesante es notar que los géneros más especiosos presentan la inflorescencia basal, particularmente *Catasetum*.

## 2. Perspectivas.

Como producto de esta investigación, se propone la publicación de los siguientes dos artículos.

- **Una nueva combinación para *Clowesia* Lindl. (Orchidaceae:Catasetinae).**
- **Tratamiento taxonómico y relaciones filogenéticas de *Clowesia* lindl. (Orchidaceae: Catasetinae),**

## III. Propuestas de investigación.

Sería interesante realizar un estudio de filogeografía para *Clowesia*, particularmente de las especies suramericanas, esto nos podría ayudar a detectar algún haplotipo ancestral, permitiendo entender de mejor manera el movimiento que han tenido las poblaciones geográficamente a través del tiempo.

Otro tema que no ha sido investigado en su totalidad, es la biología reproductiva de *Clowesia rosea*, aún no se ha podido documentar en qué posición colocan las flores el polinario en el polinizador y tampoco se ha estudiado en un gradiente geográfico aspectos como la variabilidad en los compuestos volátiles y los cambios que puedan existir en los sistemas de apareamiento.

#### 4. Limitaciones.

Existieron una serie de limitaciones en este trabajo:

- **Obtención de muestras de *Clowesia*.**

Algunas especies de *Clowesia* son raras en campo, además de ésto, no son muy colectadas para ejemplares herborizados, por el contrario, algunas especies son tomadas del campo exclusivamente para cultivo o venta ilegal.

Las especies con menos ejemplares herborizados y en líquido encontrados son *Clowesia glaucoglossa* (Tres herborizados, uno en líquido) y *Clowesia scurra* (uno herborizado, dos en líquido).

Desgraciadamente, estas especies raras se encuentran en sitios peligrosos de México o en otro país, es por esto que nos tuvimos que limitar a utilizar un ejemplar para los análisis filogenéticos, lo que limita la exploración de topologías alternas. Esperemos a futuro ajustar una metodología para obtener ADN de ejemplares herborizados o mejor aún, obtener muestras de otros ejemplares. Genbank cuenta con algunas accesiones de especies de *Clowesia*, pero, esta información no cuenta con localidades de colecta, por lo que se decidió no incluirlas y generar secuencias propias con localidades.

- **Análisis de áreas ancestrales y Tiempos de Divergencia.**

Una clara limitación a la estimación en las áreas ancestrales que ocupó *Clowesia*, es el muestreo taxonómico. Un buen ejemplo, son las publicaciones que se han realizado en los últimos años, donde se involucran a Catasetinae. En cada una de estas publicación (Pérez-Escobar *et al.* 2017, Pérez-Escobar, 2016;), los resultados cambian y sugieren diferentes áreas de distribución para todo Catasetinae. Esto se debe a la polaridad de carácter que cambia con la exclusión o inclusión de especies en el muestreo taxonómico. Sin embargo, a pesar de que los análisis pueden estar sesgado a la ausencia de taxones del grupo hermano (*Catasetum*), nuestro análisis se realizó con todas las especies del género, lo que aproxima a una mejor resolución del nodo ancestral de *Clowesia*.

Por último, referente a los tiempos de divergencia, es evidente que el uso de calibraciones secundarias puede estar sujeto a errores de estimación, sin embargo, por el momento la única herramienta disponible para dilucidar esto

## REFERENCIAS

- Aguirre León, E. (1979). Ecología de la Polinización en el Género *Clowesia* (Orchidaceae) en México. Tesis, UNAM.
- Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B. T., Chakrabarty, P., & Antonelli, A. (2015). Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19), 6110–6115.
- Batista, J.A.N. et al. (2014): Molecular phylogenetics of Neotropical *Cyanaeorchis* (Cymbidieae, Epidendroideae, Orchidaceae): geographical rather than morphological similarities plus a new species. *Phytotaxa* 156 (5): 251–272. doi: 10.11646/phytotaxa.156.5.1
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.H., Xie, D., Suchard, M.a., Rambaut, A., Drummond, A.J., 2014. BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput. Biol.* 10, 1–6. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>.
- Chase, M.W. & J.S. Pippen. (1990). Seed morphology and phylogeny in subtribe *Catasetinae* (Orchidaceae). *Lindleyana*. 5: 126–133.
- Chase MW, Hills HG. (1992). Orchid phylogeny, flower sexuality, and fragrance-seeking bees. *Bioscience*. 42:43–49.
- Chase, M. W., J. V. Freudenstein, K. M. Cameron y R. L. Barrett. (2003). DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. Pp. 69–89 en: Dixon, K. W., S. P. Kell, R. L. Barrett y P. J. Cribb (eds.). *Orchid conservation*. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah.
- Chen, H. C. (1979). Notes on bisexual and unisexual forms of *Satyrium ciliatum* Lindl. *Chih wu fen lei hsueh pao.*= *Acta phytotaxonomica Sinica*.

- Chomicki, G., Bidel, L.P.R., Ming, F., Coiro, M., Zhang, X., Wang, Y., Baissac, Y., Jayallemand, C., Renner, S.S. (2014). 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 Phytol.* 205, 1330–1341.
- Coghill-Behrends, A. (2016). *Clowesia* and its hybrids. *American Orchid Society Bulletin*, 85 (12), 921-933.
- Graham, A. (1999). *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation North of Mexico*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Gregg, K. B. (1982). Sunlight-enhanced ethylene evolution by developing inflorescences of *Catasetum* and *Cycnoches* and its relation to female flower production. *Bot. Gaz.* 143, 466–475.
- Darwin, C., (1877). *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects*. Appleton and Co., New York.
- 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.
- Dodson, C. H. (1962). Pollination and variation in the subtribe *Catasetinae* (Orchidaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 35–56.
- Dodson, C. H. (1975). *Dressleria* and *Clowesia*: a new genus and an old one revived in the *Catasetinae* (Orchidaceae). *Selbyana*. 1,130–137.
- Dodson, H.C. (2005). En: Pupulin, F. 2005. *Vanishing Beauty: native Costa Rican Orchids*. Vol. 1. *Acianthera–Kegeliella*. Editorial Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

- Dowsett, H. J., Barron, J. A., Poore, R. Z., Thompson, R. S., Cronin, T. M., Ishman, S. E., & Willard, D. A. (1999). Middle Pliocene paleoenvironmental reconstruction: PRISM2. US Geological Survey open file report, 99, 535.
- Dressler, R. L. (1979). *Eulaema bombiformis*, *E. meriana*, and Mullerian Mimicry in Related Species (Hymenoptera: Apidea). *Biotropica*, 144-151.
- Dressler RL. (1993) Phylogeny and classification of the orchid family. New York, NY: Cambridge University Press.
- Dressler, R. L. 1993. Field Guide to the Orchids of Costa Rica and Panama. Cornell University Press.
- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie y A. Rambaut (2012a). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.8. *Molecular Biology and Evolution*, 29: 1969–1973.
- Drummond, A., J. Heled, P. Lemey, T. de Oliveira, B. Shapiro y M. Suchard (2012b). Tree Figure Drawing Tool Version 1.3.1. <http://tree.bio.ed.ac.uk/>, [Online] (Actualizado 05 diciembre 2012b). Disponible en <http://tree.bio.ed.ac.uk/>
- Dunsterville, G. C. K. & L. A. Garay (1966). Venezuelan Orchids Illustrated, 44:46.
- Dunsterville, G. C., & Garay, L. A. (1979) A-G. Orchids of Venezuela: An Ill. Field Guide. Harvard Univ. Print. Office.
- Edgar, R. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32: 1792–1797.
- Escobar, R. R. 1990. Native Colombian Orchids, Volume 1: Acacallis – Dryadella. Compania Litografica Nacional, Medellin.
- Farris, J. S. (1983). The logical basis of phylogenetic analysis. *Advances in Cladistics* 2: 7–35.

- Felsenstein, J. (1981). A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biological Journal of the Linnaean Society* 16: 183–196.
- Foldats, E. (1970). *Orchidaceae. Flora de Venezuela. Vol. XV. Quinta Parte.* Caracas.
- Freudenstein, J. V., van den Berg, C., Goldman, D. H., Kores, P. J., Molvray, M., and Chase, M. W. (2004). An expanded plastid DNA phylogeny of *Orchidaceae* and analysis of jackknife branch support strategy. *American Journal of Botany*. 91, 149–57.
- Garzione C.N., Auerbach D.J., Smith J.J.S., Rosario J.J., Passey B.H., Jordan T.E. y Eiler J.M. 2014. Clumped isotope evidence for diachronous surface cooling of the Altiplano and pulsed surface uplift of the Central Andes. *Earth and Planetary Science Letters* 393: 173-181.
- 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. In *Proc. R. Soc. B* (Vol. 282, No. 1814.). The Royal Society.
- Gustafsson, A. L., C. Verola y A. Antonelli (2010). Reassessing the temporal evolution of orchids with new fossils and a Bayesian relaxed clock, with implications for the diversification of the rare South American genus *Hoffmannseggella* (*Orchidaceae: Epidendroideae*). *BMC Evolutionary Biology*, 10: 177, ). Disponible en <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/177>.
- Hágsater, E. M. A. Soto, G. A. Salazar, R. Jiménez, M. A. López y R. L. Dressler. (2005). Las orquídeas de México. Instituto Chinoin, A.C., México, D.F. tool via the CIPRES Science Gateway. *Evolutionary Bioinformatics* 11: 43–48.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics.* University of Illinois Press, Urbana.

- Hillis, D.M. (1987). Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 23–42.
- Hills, H. G. (2012). Taxonomic revision of *Dressleria* (Orchidaceae, Catasetinae). *Phytoneuron*, 48, 1–28.
- Hoorn C., Wesselingh F.P., Ter Steege H., Bermudez M.A., Mora A., Sevink J. y Jaramillo C. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330(6006): 927-931.
- Hughes C, Eastwood R. (2006). Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103: 10334–10339.
- Lewis, P. O. (1998). Maximum likelihood as an alternative to parsimony for inferring phylogeny using nucleotide sequence data. In: D. E. Soltis & P. S. Soltis (Eds.). *Molecular systematics of plants II. DNA sequencing*. Kluwer Academic Publishers. Pp. 132–163.
- Lipscomb, D. (1998). *Basic of cladistic analysis*. George Washington University. Washington D.C. USA. Pp. 1–75.
- Maddison, D. R. (1994). Phylogenetic methods for inferring the evolutionary history and processes of change in discretely valued characters. *Annual review of entomology*, 39(1), 267-292.
- Mabee, P. M. (1989). Assumptions underlying the use of ontogenetic sequences for determining character state order. *Transactions of the American Fisheries Society* 118: 151–158.
- Magallón, S., Gómez-Acevedo, S., Sánchez-Reyes, L. L., & Hernández-Hernández, T. (2015). A metacalibrated time - tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist*, 207(2), 437-453.

- Merckx, V. S., Hendriks, K. P., Beentjes, K. K., Mennes, C. B., Becking, L. E., Peijnenburg, K. T., ... & Buang, M. M. (2015). Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature*, 524(7565), 347-350.
- Miller MA, Schwartz T, Pickett B. E., He S., Klem E. B., Scheuermann R. H., Passarotti M., Kaufman S., Leary MAO. (2015). A RESTful API for access to phylogenetic
- Misas Urreta, G. (2006). Orquídeas de la Serranía del Baudó Chocó, Colombia. Corporación Capitalina de Orquideología.
- Monteiro, S. H. N., Selbach-Schnadelbach, A., de Oliveira, RP., van den Berg, C. (2010). Molecular phylogenetics of *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*. 35: 476–486.
- Morrone, J.J: (2001). Biogeografía de América Latina y el Caribe.Vol. 3. Zaragoza, Spain: Manuales & Tesis SEA.
- Moure, J. S. 2000. The species of the genus *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). *Acta Biológica Paranaense*, 29(1/4), 1-70.
- Müller K., Müller J., Neinhuis C., Quandt D. 2008. PhyDE – Phylogenetic data editor, Version 0.9971. <http://www.phyde.de/>
- Neubig, K. M., W. M. Whitten, B. S. Carlsward, M. A. Blanco, L. Endara, N. H. Williams, and M. Moore. (2009). Phylogenetic utility of *ycf1* in orchids: a plastidgene more variable than *matK*. *Plant Systematics and Evolution*. 277:75–84.
- Neubig, K. M., W. M. Whitten, N. H. Williams, M. A. Blanco, L. Endara, J. G. Burleigh, K. Silveira, J. C. Cushman & M. W. Chase. (2012). Generic recircumscriptions of *Oncidiinae* (Orchidaceae: Cymbidieae) based on maximum likelihood analysis of combined DNA datasets. *Bot. J. Linn. Soc.* 168: 117–146.

- Nixon, K. C. (1999). The Parsimony Ratchet, a new method for rapid Parsimony analysis. *Cladistics*, 15: 407–414.
- Nixon, K. C. (2002). WinCladaver1. Disponible en <http://www.cladistics.com/Software.html>.
- Pansarin, E. R., & Maciel, A. A. (2017). Evolution of pollination systems involving edible trichomes in orchids. *AoB PLANTS*, 9(4).
- Pérez-Escobar, O. A., Gottschling, M., Whitten, W. M., Salazar, G. A. & Gerlach, G. (2015). Sex and the Catasetinae (Darwin's favorite orchids). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 97: 1–10.
- Pérez-Escobar, O. A. (2016). Molecular phylogenetics, evolution of sexual systems and historical biogeography of Darwin's favourite orchids (Catasetinae) and Swan orchids (*Cycnoches* Lindl.). Doctoral dissertation, Imu.
- Pérez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Condamine, F. L., de Vos, J. M., Martins, A. C., Smidt, E. C., & Heinrichs, J. (2017). Multiple Geographical Origins of Environmental Sex Determination enhanced the diversification of Darwin's Favourite Orchids. *Scientific Reports*, 7(1), 12878.
- Posada, D. (2008). JModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1253–1256.
- Pridgeon, A. M., Cribb, P. J., Chase, M. W., & Rasmussen, F. N. (Eds.). (1999). *Genera Orchidacearum*. Volume 1. General introduction, Apostasioideae, Cyripedioideae.
- Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase MA and Rasmussen FN (Eds). (2009). *Genera Orchidacearum*, vol. 5: Epidendroideae (part two), Oxford: Oxford University Press, 585 p.
- Pridgeon, A. M., and M. W. Chase. (1998). Phylogenetics of subtribe Catasetinae (Orchidaceae) from nuclear and chloroplast DNA sequences. Pages pp. 275–281

in Proceedings of the 15th World Orchid Conference (C. E. de Britto Pereira, ed.) Naturalia Publications. Turriers, France.

- Ramírez SR, Eltz T, Fujiwara MK, Gerlach G, Goldman-Huertas B, Tsutsui ND, Pierce NE. (2011) Asynchronous diversification in a specialized plant–pollinator mutualism. *Science* 333, 1742–1746.
- Rannala, B. & Yang, Z. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: A new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution* 43: 304–311.
- Rambaut, A. y A. J. Drummond (2009). Tracer v1.4, [Online] (Actualizado 30 noviembre 2009). Disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> [Acceso 21 abril de 2013].
- Romero, G. A. (1990). Phylogenetic relationships in subtribe Catasetinae (Orchidaceae, Cymbidieae). *Lindleyana*. 5, 160–81
- Romero, G. A., 1992. *Clowesia*. En: A Pridgeon (ed.) *The Illustrated Encyclopedia of Orchids*. Weldon Publishing, Sydney.
- Romero, G.A. & G. Carnevali, 2000. *Orchids of Venezuela, An illustrated Field Guide, Second Edition*. Armitano Editores. Caracas.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46, 195–203
- Ronquist, F. (2001). DIVA version 1.2. Computer program for MacOS and Win32. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Available at <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47–64.
- 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.
- Sanmartín, I. (2003). Evolución biogeográfica de los Pachydeminae paleárticos (Coleoptera, Scarabaeoidea) mediante análisis de dispersión-vicarianza. *Graellsia*, 59(2-3), 427–441.
  - Stern W.L., Judd WS. (2001). Comparative anatomy and systematics of Catasetinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 153–178.
  - Stern W.L., Judd WS. (2002). Systematic and comparative anatomy of Cymbidieae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 139: 1–27.
  - Sober, E. (1988). *Reconstructing the past: Parsimony, evolution and inference*. MIT Press, Cambridge. 265 p.
  - Soto M. *Clowesia glaucoglossa* (2002a) en Hágsater, E., Soto, M. (2002). *Icones orchidacearum*. Herbario AMO, Apartado postal 53-123, 11320. México, D. F.
  - Soto M. *Clowesia rosea* (2002b) en Hágsater, E., Soto, M. (2002). *Icones orchidacearum*. Herbario AMO, Apartado postal 53-123, 11320. México, D. F.
  - Stevens, P.F. (1991). Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany* 16: 553–583.
  - Uribe-Convers, S., Tank, DC. 2015. Shifts in diversification rates linked to biogeographic movement into new areas: an example of a recent radiation in the Andes. *American Journal of Botany* 102: 1–16.
  - Williams, L. O. (1946). New and interesting Mexican orchids. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*, 12(7), 225-253.
  - Williams, L. O., & Allen, P. H. (1980). *Orchids of Panama: A facsimile reprint of the Orchidaceae, flora of Panama (Vol. 4)*. Missouri Botanical Garden.

- Whitten WM, Neubig KM, Williams NH. (2014). Generic and subtribal relationships in Neotropical Cymbidieae (Orchidaceae) based on matK/ycf1 plastid data. *Lankesteriana* 13: 375–39
- Yu, Y., Harris, A. J., & He, X. (2010). S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(2), 848–850.