

DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS

**Filogenia, taxonomía y biogeografía de las
especies americanas de *Polystachya* Hook.
(Orchidaceae: Vandeae: Polystachyinae)**



BIOL. LIZANDRO NICANOR PERAZA FLORES

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A.C.

**DOCTORADO EN CIENCIAS Y
BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS**

**Filogenia, taxonomía y biogeografía de las
especies americanas de *Polystachya* Hook.
(Orchidaceae: Vandeeae: Polystachyinae)**

**Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias presenta:**

LIZANDRO NICANOR PERAZA FLORES

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

**Mérida, Yucatán, México
2012**



BIOTECNOLOGIA DE PLANTAS
Y CIENCIAS EN CIENCIAS

Fitogeografía, taxonomía y biogeografía de las
especies americanas de *Polystachya* Hook.
(Orchidaceae: Vandaceae: Polystachyinae)

Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias presenta:

LEANDRO NICANOR PERAZA FLORES

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.



Mérida, Yucatán, México
2012



RECONOCIMIENTO

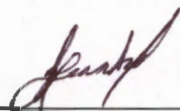
Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado Filogenia, taxonomía y biogeografía de las especies americanas de *Polystachya* Hook. (Orchidaceae: Vandeae: Polystachyinae) fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. Germán Carnevali Fernández-Concha, dentro de la Opción Ecología, Sistemática y Evolución perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias y Biotecnología de Plantas de este Centro.

Atentamente,

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

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento provienen 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 y que dicha información le pertenece en términos de la ley de propiedad industrial, por lo que no me reservo ningún derecho sobre ello.



Lizandro Nicanor Peraza Flores

DEDICATORIA

A mis padres Mireya y Aurelio.

A mi tío Víctor Manuel.

A mis hermanos Eric Gabriel y José Luis.

Este trabajo no hubiese sido posible sin su amor, paciencia y comprensión. El tiempo invertido en la realización de esta tesis produjo muchas ausencias que pacientemente toleraron. El apoyo recibido por ellos fue fundamental para el buen término de este trabajo de investigación.

Muchas gracias por todo su amor y comprensión.

Esta tesis es para ustedes, con todo mi cariño y amor.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer al CONACYT por la beca (12347) otorgada para cursar los estudios de posgrado.

El presente trabajo solo pudo ser posible bajo la ayuda de un gran número de personas. Bajo la dirección del Dr. Germán Carnevali Fernández-Concha el trabajo tomo un tinte más concreto y los comentarios y aportaciones de los miembros del comité tutorial, Gustavo A. Romero (AMES), Ivón Ramírez y Rodrigo Duno de Stefano, permitieron el desarrollo de un documento con una redacción y un contenido científico acorde a los más altos estándares. En el aspecto personal, sus comentarios, sugerencias y consejos me han ayudado a crecer como miembro de nuestra sociedad.

La mayor parte de este trabajo se basó en la revisión de material de herbario. Los curadores de los herbarios permitieron el acceso a las colecciones a su cargo, ya sea directamente en sus instituciones o a través de préstamos otorgados al herbario CICY para el estudio de este material. Estas instituciones nacionales e internacionales tienen a su cargo el manejo de importantes colecciones biológicas que incluyen una gran cantidad de ejemplares herbórizados de orquídeas procedentes de América tropical y subtropical. Un agradecimiento muy especial a los curadores de los siguientes herbarios: AMES, AMO, AAU, B, CICY, EAP, F, FLAS, INB, JBL, JBSD, K, L, M, MEXU, MICH, MO, NY, PH, S, SEL, U, UCAM, UPRRP, US, VEN, XAL.

Los préstamos de material de herbario fueron procesados en CICY para su adecuado almacenamiento y protección durante el periodo de estudio. En esta labor la ayuda de Silvia Hernández y José Luis Tapia fue primordial, sobretodo para contar con el material a estudiar y devolverlo a las instituciones de origen con un adecuado manejo. Además, ellos compartieron sus experiencias en el manejo de colecciones vegetales, salidas de colecta y en especial su conocimiento sobre la flora de México.

Algunas instituciones no pudieron enviar material de herbario para su estudio. En estos casos, varias personas involucradas en el manejo de las colecciones de estos herbarios proporcionaron imágenes que fueron de mucha ayuda para la culminación de este trabajo. Le agradezco a John Hunn (BM), M. Elena Reiner-Drehwald (GOET), Giovani R. Milla (HB), Renata Borsova (K), Marc Pignal (P), Rafaela Campostrini Forzza (RB), Erika von Sothen Medeiros (RB), y Maria Candida Henrique Mamede (SP), por el tiempo invertido en esta labor.

Algunas de las fotografías que se utilizan en este documento fueron tomadas de plantas cultivadas por Enrique Arcila (CICY), un agradecimiento por permitir que tome fotografías de sus plantas.

Estoy muy agradecido con Franco Pupulin y Robert Dressler (JBL) por el envío de plantas vivas que se utilizaron en este trabajo, como parte de las

fotografías o del material revisado.

En mayo y junio de 2011 se realizó una visita a varios herbarios en Alemania (B, M), Austria (W), Reino Unido (BM, K) y Suecia (S), durante esta visita muchas personas permitieron que obtuviera información relevante para este trabajo. Quiero agradecer por toda su ayuda durante ese viaje a Ernst Vitek (W), Bruno Wallnoefer (W), Hans-Joachim Esser (M), Günther Gerlach (M), Jens Klackenberg (S), André Schuiteman (K), Renata Borosova (K), Jacek Wajer (BM), John Hunnux (BM), Renee Tiwari (BM) y Jonathan Gregson (BM).

El trabajo nomenclatural del género es complejo y la aplicación del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ICBN, por sus siglas en inglés) es en muchas ocasiones complicado. La correcta solución de los problemas nomenclaturales de las especies americanas de *Polystachya* fue en muchos casos gracias a la ayuda del Dr. Kanchi N. Gandhi (HUH), por lo cual le estoy muy agradecido.

En el laboratorio recibí la ayuda de Julian Coello y Amílcar Castillo, muchas gracias por compartir sus experiencias en el trabajo de laboratorio y sobre todo por su paciencia.

El Dr. Roger Orellana Lanza, el Dr. Juan de la Cruz Tun Garrido y la Dr. Ivonne Sánchez del Pino hicieron observaciones y comentarios importantes a versiones previas de este documento, lo que enriqueció grandemente su contenido.

Mis amigos compartieron sus experiencias y conocimiento sobre una diversidad enorme de temas asociados a las ciencias biológicas y en particular los asociados a la taxonomía, sistemática y biogeografía de plantas. Aunque estos no fueron los únicos conocimientos y experiencias compartidas, sus vivencias en el aspecto social ayudaron increíblemente a mi formación personal. Muchas gracias por toda su experiencia a Eliana Noguera, Ricardo Balam, William Cetzal, Diego Angulo, Erika Tetetla, Omar López, Monserrat Capdeville, Jorge Carlos Trejo, Juan Pablo Pinzón, Samuel Campos y Dolores Chan.

Por último quiero agradecer al comité de titulación por el tiempo invertido en la revisión de este documento y los comentarios hechos sobre el mismo. Su ayuda fue muy importante para obtener un documento de alto nivel académico.

"Read not to contradict and confute; nor to believe and take for granted; nor to find talk and discourse; but to weigh and consider."

F. Bacon, 1597

"... the images of men's wits and knowledges remain in books, exempted from the wrong of time and capable of perpetual renovation. Neither are they fitly to be called images, because they generate still, and cast their seeds in the minds of others, provoking and causing infinite actions and opinions in succeeding ages."

F. Bacon, 1605

"It cannot be denied that words are of excellent use, in that by their means all that stock of knowledge which has been purchased by the joint labours of inquisitive men in all ages and nations may be drawn into the view and made the possession of one single person. But at the same time it must be owned that most parts of knowledge have been strangely perplexed and darkened by the abuse of words, and general ways of speech wherein they are delivered."

G. Berkeley, 1710

"Man is a reasonable being; and as such, receives from science his proper food and nourishment: But so narrow are the bounds of human understanding, that little satisfaction can be hoped for in this particular, either from the extent of security or his acquisitions."

D. Hume, 1748

ÍNDICE

Reconocimiento.....	i
Declaración de propiedad.....	iii
Dedicatoria	v
Agradecimientos	vii
Resumen	xi
Abstract.....	xiii
Índice de cuadros	xvii
Índice de figuras	xlx
Introducción general	1
Referencias	2
Capítulo 1.	
Antecedentes, hipótesis y objetivos	3
1.1. Antecedentes	3
1.2. Hipótesis	7
1.3. Objetivos	9
1.4. Referencias	10
Capítulo 2.	
Análisis filogenético morfológico de las especies americanas de <i>Polystachya</i> Hook.	15
2.1. Introducción.....	15
2.2. Material y métodos	17
2.3. Resultados	27
2.4. Discusión	38
2.5. Conclusiones	43
2.6. Referencias	44
Capítulo 3.	
Taxonomía de las especies americanas de <i>Polystachya</i> Hook.	49

3.1. Introducción.....	49
3.2. Materiales y Métodos	50
3.3. Resultados	51
3.4. Discusión	127
3.5. Conclusiones	128
3.6. Referencias	128
Capítulo 4.	
Biogeografía de las especies americanas de <i>Polystachya</i> Hook.	135
4.1. Introducción.....	135
4.2. Materiales y métodos.....	137
4.3 Resultados	145
4.4. Discusión	152
4.5. Conclusiones	154
4.6. Referencias	155
Capítulo 5.	
Conclusiones generales	161

ÍNDICE DE CUADROS

Capítulo 2

Cuadro 1. Sinopsis de las clasificaciones supragenéricas del género *Polystachya* Hook. Los símbolos “—” indican que el rango taxonómico no fue considerado en esa publicación..... 16

Cuadro 2. Caracteres morfológicos utilizados en el análisis cladístico de las especies americanas de *Polystachya*. Los estados plesiomórficos son listados primero, seguidos de los estados apomórficos no ordenados. 18

Cuadro 3. Matriz de datos morfológicos utilizados en el análisis cladístico de las especies americanas de *Polystachya*. ?= no aplica. 25

Cuadro 4. Valores de soporte de los clados obtenidos en el análisis filogenético. Claves de los clados de acuerdo a la figura 6. 30

Capítulo 3

Cuadro 5. Evaluación del riesgo de extinción utilizando el método MER (SE-MARNAT, 2002). Los valores de distribución se obtuvieron considerando los valores de la distribución general del género en América. 52

Capítulo 4

Cuadro 6. Especies utilizadas en el análisis de fechaje molecular utilizando *rbcL* y *matK* y sus accesiones en GenBank de acuerdo a la región del cloroplasto utilizada..... 139

Cuadro 7. Especies utilizadas en el análisis de fechaje molecular utilizando ITS y sus accesiones en GenBank..... 142

Cuadro 8. Edades de los grupos terminales (en millones de años), estimados para la familia Orchidaceae, las cinco subfamilias de orquídeas, la tribu Vandaeae y los géneros *Dendrobium*, *Earina* y *Polystachya*, comparado con estimaciones previas. Estimaciones: 1) Ramírez *et al.*, 2007; 2) Gustafsson *et al.*, 2010; 3) este estudio. 146

Cuadro 9. Optimización de los nodos sobre el cladograma de consenso estricto del análisis filogenético morfológico (Capítulo II). Abreviaturas: A) Amazonia; B) Antillano; C) Chacó; D) Este de África Tropical; E) Malasia; F) Mesoamérica; G) Noroeste de Suramerica; H) Noreste de África Tropical; I) Paraná; J) Sur de África Tropical; K) Sur de África; L) Centro Oeste de África Tropical; M) Oeste de África Tropical; N) Zona de Transición Mexicana; O) Zona de Transición Suramericana..... **151**

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 2

Figura 1. Morfología general de *Polystachya* Hook. A) Hábito; B) Detalles de la flor, C) Vista lateral de la flor 1. Sépalo dorsal, 2. Labelo, 3. Pétalo, 4. Pie columnar, 5. Ovario pedicelado, 6. Raquis de la inflorescencia, 7. Hoja, 8. Seudotallo, 9. Seudobulbo. Ilustraciones modificadas de: A,C) Hooker (1824) y B) Romero & Carnevali (2000). 20

Figura 2. Vista lateral de las flores de algunas especies de *Polystachya*. Los pétalos y sépalos están removidos para resaltar la columna, el pie columnar y el labelo. A) *P. concreta*; B) *P. foliosa*; C) *P. masayensis*; D) *P. caracasana*. Modificado de Romero & Carnevali (2000). 22

Figura 3. Flor disectada de *Polystachya* con los segmentos aplanados. Se señalan las estructuras que se midieron en el análisis. A) Largo sépalo dorsal; B) Ancho sépalo dorsal; C) Ancho pétalos; D) Largo pétalos; E) Ancho base del labelo; F) Largo del labelo; G) Largo lóbulos laterales del labelo; H) Largo lóbulo central del labelo; I) Ancho del lóbulo central del labelo; J) Ancho del labelo. 23

Figura 4. Vista dorsal del labelo y los sépalos laterales aplanados de las flores de algunas especies de *Polystachya*. A) *P. masayensis*; B) *P. foliosa*; C) *P. concreta*; D) *P. caracasana*. Modificado de Romero & Carnevali (2000). 24

Figura 5. Uno de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. $L = 89$, $CI = 0.5618$, $RI = 0.6929$ 27

Figura 6. Uno de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. $L = 89$, $CI = 0.5618$, $RI = 0.6929$ 28

Figura 7. Árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. En los nodos se indican los valores de soporte BootStrap (sobre las ramas) y JackKnife (debajo de las ramas). I: valores de soporte menores al 50%. Los cladogramas con soporte estadístico (BootStrap o JackKnife) están señalados con un asterisco y numerados secuencialmente de la raíz hacia los nodos terminales. 29

Figura 8. Gráfica de la proporción de cambios de estado de carácter en el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. El tamaño de los círculos es proporcional al número de caracteres que sufren cambios entre estados de carácter dados. 32

Figura 9. Árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia, mostrando los caracteres que soportan cada rama del árbol, el degradado de color indica el CI de cada carácter. 33

Figura 10. Optimización de la evolución del carácter vainas foliares sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. 34

Figura 11. Optimización de la evolución del carácter forma de la hoja sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. 35

Figura 12. Optimización de la evolución del carácter superficie del raquis de la inflorescencia sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. 36

Figura 13. Optimización de la evolución del carácter superficie del ovario pedicelado sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. 37

Figura 14. Optimización de la evolución del carácter forma de la base del labelo sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. 38

Figura 15. Optimización de la evolución del carácter primer tercio de los sépalos laterales sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. 39

Figura 16. Optimización de la evolución del carácter relación pie columnar/columna sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. 40

Capítulo 3

Figura 17. Ilustración de *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & Sweet. de principios del siglo XIX, esquematizando la estructura vegetativa y reproductiva de las especies americanas del género. Modificado de Lindley (1821). 54

Figura 18. Dibujos de la planta y flor de *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & Sweet. A) Habito; B) Flor vista lateral (sépalos y pétalos removidos); C) Flor (vista dorsal), a, labelo con material farinoso, b, labelo sin material farinoso. Modificado de: Romero & Carnevali (2000). 61

Figura 19. Mapa de distribución de *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & Sweet. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado. 62

Figura 20. Ilustración de *Polystachya peruviana* C. Nelson & F.J. Fernández Casas. A) Flor, B) Habito. Modificado de Poeppig & Endlicher (1897). 68

Figura 21. Mapa de distribución de *Polystachya peruviana* C. Nelson & F.J. Fernández Casas. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado. 69

Figura 22. Fotografías de *Polystachya clavata* Lindl. A) Habito. B) y C) Detalle de la inflorescencia. Fotografías por el autor. 72

Figura 23. Mapa de distribución de *Polystachya clavata* Lindl. Circulos= localidades de colecta de ejemplares de herbario. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado. 73

Figura 24. Ilustración de *Polystachya lineata* Rchb.f. 1) Vista lateral de la flor, 2) Vista frontal de la flor, 3) Vista lateral de la flor con los pétalos y sépalos removidos; 4) Vista dorsal del labelo; 5) Vista frontal de la columna y el pie columnar, 6) Polinario. En el fondo la ilustración del hábito y la inflorescencia. Reproducido de: Reichenbach (1869). 77

Figura 25. Mapa de distribución de *Polystachya lineata* Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado. 78

Figura 26. Ilustración de *Polystachya paulensis* Rchb.f. A) Hábito; B) Vista lateral de la flor, C) Vista dorsal del labelo. Basado en C.F.P. Martius s.n. (M). 82

Figura 27. Mapa de distribución de <i>Polystachya paulensis</i> Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.	83
Figura 28. Fotografías de <i>Polystachya cerea</i> Lindl. A) Hábito; B) Vista lateral del ápice de la inflorescencia. Fotografías por el autor.	85
Figura 29. Mapa de distribución de <i>Polystachya cerea</i> Lindl. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.	86
Figura 30. Ilustración de <i>Polystachya foliosa</i> (Hook) Rchb.f. A) Hábito; B) Inflorescencia; C) Flor con los segmentos expandidos; D) Vista lateral de la flor (pétalos y sépalos removidos); E) Vista frontal de la flor. Modificado de Romero & Carnevali (2000).	89
Figura 31. Mapa de distribución de <i>Polystachya foliosa</i> (Hook.) Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.	90
Figura 32. Ilustración de <i>Polystachya caracasana</i> Rchb.f. A) Hábito; B) Detalle de la inflorescencia; C) Flor con los segmentos expandidos; D) Vista lateral de la flor (pétalos y sépalos removidos); E) Vista dorsal del labelo. Modificado de Romero & Carnevali (2000).	96
Figura 33. Mapa de distribución de <i>Polystachya caracasana</i> Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.	97
Figura 34. Ilustración de <i>Polystachya elatior</i> Peraza & Carnevali A) Hábito; B) Labelo extendido. A) Reproducción del dibujo del ejemplar tipo (AMES 44167); B) Dibujado por el autor, basado en L.O. Williams et al. 23880 (EAP-5624).	105
Figura 35. Mapa de distribución de <i>Polystachya elatior</i> Peraza & Carnevali. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.	106
Figura 36. Ilustración de <i>Polystachya caespitosa</i> Barb.Rod.chltr. A) Hábito; B) Flor, vista lateral C) Labelo extendido. A) Basado en: R. Klein 1897 (B!). B y C) redibujados de una ilustración de R. Klein 1897 (B!). Dibujos por el autor.	110
Figura 37. Mapa de distribución de <i>Polystachya caespitosa</i> Barb.Rod. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.	111

Figura 38. Ilustración de *Polystachya altilamellata* Schltr. A) Hábito; B) Labelo extendido. A) Basado en una fotografía del ejemplar tipo, M.E. Köhler 8 (B); B) Basado en E.P. Killip & A.C. Smith 23588 (AMES). Dibujos por el autor. 113

Figura 39. Mapa de distribución de *Polystachya altilamellata* Schltr. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado. 114

Figura 40. Ilustración de *Polystachya rupicola* Brade A) Hábito; B) Flor. Basado en A.C. Brade 20562 (lectotipo RB 72863). Dibujado por el autor.... 116

Figura 41. Mapa de distribución de *Polystachya rupicola* Brade. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado. 117

Figura 42. Ilustración de *Polystachya masayensis* Rchb.f. A) Hábito; B) Detalle de la inflorescencia; C) Flor con los segmentos expandidos; D) Vista lateral de la flor (pétalos y sépalos removidos). Modificado de Romero & Carnevali (2000). 119

Figura 43. Mapa de distribución de *Polystachya masayensis* Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado..... 120

Capítulo 4

Figura 44. Primera parte del árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de fechaje molecular con la matriz de ADN de cloroplasto (*rbcl* y *matK*); los nodos están anotados con la mediana de las fechas de divergencia estimadas. Abreviaciones de subfamilias: Apos= Apostasioideae; Vani= Vanilloideae; Cypr= Cyripedioideae; Orch= Orchidoideae; Epid= Epidendroideae. *= probabilidad posterior <50. 147

Figura 45. Segunda parte del mismo árbol en la Figura 44. Los nodos están anotados con la mediana de las fechas de divergencia estimadas. Abreviacion de la subfamilia: Epid= Epidendroideae. *= probabilidad posterior <50..... 148

Figura 46. Árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de fechaje molecular con la matriz de ADN nuclear (ITS); los nodos están anotados con la mediana de las fechas de divergencia estimadas. Abreviaciones de tribus

y subtribus: *Agro*= *Agrostophyllinae*; *Coel*= *Coeliinae*; *Poly*= *Polystachyinae*; *Angr*= *Angraecinae*; *Aera*= *Aerangidinae*; *Aeri*= *Aeridinae*; *Lael*= *Laeliinae*; *Podo*= *Podochileae*; *Phai*= *Phaiinae*; *Dend*= *Dendrobieae*..... **149**

Figura 47. Optimización de los nodos sobre el cladograma de consenso estricto del análisis filogenético morfológico (Capítulo II). Abreviaturas: A) Amazonia; B) Antillano; C) Chacó; D) Este de África Tropical; E) Malasia; F) Mesoamérica; G) Noroeste de Suramérica; H) Noreste de África Tropical; I) Paraná; J) Sur de África Tropical; K) Sur de África; L) Centro Oeste de África Tropical; M) Oeste de África Tropical; N) Zona de Transición Mexicana; O) Zona de Transición Suramericana..... **150**

RESUMEN

Polystachya es un género de distribución pantropical que comprende 218 especies distribuidas en África, 13 en América y una en Asia. Estas especies no han sido estudiadas tomando en consideración todo el género y los únicos trabajos disponibles son unas revisiones genéricas en 1926 y 2011, aunque con circunscripciones muy semejantes; además, la clasificación infragenérica existente ha sido puesta a prueba, resultando en el reconocimiento de que varias secciones no son monofiléticas; por lo tanto, son necesarios estudios más detallados sobre la evolución del grupo. El objetivo de este trabajo es aportar una contribución taxonómica y filogenética que permita delimitar las especies de América, así como interpretar sus patrones de distribución y relaciones filogenéticas internas. La revisión del material de herbario ha permitido la delimitación de 13 especies, tres de ellas de amplia distribución. Además, se aplican cambios nomenclaturales y re-circunscripciones importantes en algunas de ellas, e.g. *P. caracasana* Rchb.f. y *P. foliosa* (Hook.) Rchb.f. Los datos obtenidos de la revisión del material de herbario se utilizaron para construir una matriz de datos morfológicos que se analizó mediante un algoritmo de parsimonia (PAUP*). Este análisis filogenético nos arroja como hipótesis de relaciones la existencia de dos grupos de especies, asociados a especies africanas y apoyando la hipótesis de dos eventos de dispersión desde África hacia América. El análisis de fechaje arrojó como resultado el periodo en el cual inició la diversificación del género en África (9–22 ma) y en América (0.07–0.50 ma). La evolución del grupo bajo este marco temporal solo puede explicarse con dos eventos de dispersión de África a América. Esto es soportado por el análisis filogenético y el análisis de dispersión-vicarianza (Bayes-DIVA); este último, resulta en el reconocimiento de la región de Centroamérica, Paraná y la Amazonia como áreas importantes de diversificación del género en América.

ABSTRACT

Polystachya is a pantropical genus distributed in Africa (218 species), America (13), and Asia (1). These species have been rarely studied taking into account the whole genus, the available publications are two generic revisions from 1926 and 2011, but they have very similar specific circumscriptions; furthermore, the actual infrageneric classification has been challenged, resulting in the recognition of several sections being not monophyletic; thus, more detailed work on the evolution of the group is needed. The objective of this work is contribute to the taxonomic and phylogenetic knowledge of the genus, so that the American species would be delimited and the patterns of distribution and internal relationships can be inferred. The revision of herbarium material allowed the delimitation of 13 species, three of them with relatively large geographic distributions. Furthermore, nomenclatural changes and important recircumscriptions are applied, e.g. *P. caracasana* Rchb.f. y *P. foliosa* (Hook.) Rchb.f. The data from the herbarium material revision was used to build a matrix of morphological data which was later analyzed with a parsimony algorithm (PAUP). This phylogenetic analysis resulted in a hypothesis of relationships that recognizes two groups, each one associated to different African species, thus supporting the hypothesis of two separated dispersion events from Africa to America. The molecular dating analysis resulted in the time of diversification of the genus in Africa (9–22 ma) and America (0.07–0.50 ma). The evolution of the group at this temporal frame can be explained only by two independent dispersion events from Africa to America. This is supported by the phylogenetic analysis and the dispersion-vicariance analysis (Bayes-DIVA); the latter, resulting in the recognizing of Centroamerica, Parana, and Amazonia as important areas for the diversification of the genus in America.

100

100

100

100

INTRODUCCIÓN GENERAL

Es difícil enmarcar la importancia que tiene la sistemática en el conocimiento humano y como se ve eso reflejado en el entendimiento de nuestro mundo natural. Más difícil es demostrar la utilidad práctica de estos estudios. En 1994 un grupo de especialistas en sistemática lanzaron una agenda de metas para alcanzar a finales del siglo XX. Ésta consistió en tres objetivos principales: 1) descubrir, describir e inventariar la diversidad global de especies; 2) analizar y sintetizar la información de esta diversidad en un sistema de clasificación predictivo que refleje la historia de la vida; 3) organizar la información derivada de este programa global en una forma capaz de ser recuperada eficientemente y que cumpla las necesidades de la ciencia y la sociedad (Systematics Agenda 2000, 1994).

Se han hecho avances muy grandes para cumplir estos tres objetivos, pero es claro que este esfuerzo es desigual y son pocos los grupos donde se ha visto un avance significativo en su conocimiento. El establecimiento y consolidación de proyectos globales para almacenar y difundir literatura e información sobre los organismos vivos (e.g. "TOLWeb", "GenBank", "EOL", "GBIF", "BHL", "TreeBASE", "Gallica", "BDRJBM", "Driad", "Tropicos", entre otros) es uno de los reflejos más sobresalientes de este esfuerzo.

El punto básico de este programa corresponde al objetivo uno, descubrir, describir e inventariar. Para cumplir este objetivo, el investigador se ve limitado en la difusión de su trabajo debido a que las revistas relacionadas a estas áreas han cambiado sus enfoques y prioridades; esto último se ve reflejado en la reducción de los trabajos publicados cuyo enfoque principal es la taxonomía. En el mejor de los casos, los artículos aceptados deben de esperar largos periodos de tiempo para ser publicados. Como respuesta a esta situación, han surgido revistas electrónicas dirigidas a publicar trabajos taxonómicos en periodos de tiempo relativamente cortos, e.g. Phytotaxa.

Estos logros han permitido avances en el conocimiento de los organismos vivos, aunque han sido insuficientes. Este año se planteó una nueva versión de la agenda, "Systematics Agenda 2020" (Daly *et al.*, 2012), en donde se modifican los objetivos anteriores y se añade uno nuevo: 1) descubrir y documentar la vida presente y pasada sobre la tierra; 2) analizar y sintetizar la información derivada de este esfuerzo; 3) entender los mecanismos evolutivos para explicar el origen, mantenimiento y pérdida de la biodiversidad; y 4) comunicar y aplicar este conocimiento a la ciencia y la sociedad.

En este punto sería fácil incorporar el presente trabajo, como una pequeña contribución, en una visión más amplia y en un proyecto global como lo es el conocimiento de los organismos vivos, resumidos en esa agenda sistemática.

REFERENCIAS

Daly, M., P.S. Herendeen, R.P. Guralnick, M.W. Westneat & L. McDade (2012). *Systematics Agenda 2020: The Mission Evolves*. *Systematic Biology*, 61, 549–552.

Systematics Agenda 2000. (1994). *Systematics agenda 2000: Charting the Biosphere*. Technical Report. New York: Systematics Agenda. 34 p.

CAPÍTULO 1. Antecedentes, hipótesis y objetivos

*"Theories are not verifiable, but they can be
'corroborated'".*

K. Popper, 2005

1.1. ANTECEDENTES

Las orquídeas han recibido una gran atención debido a la belleza de sus flores y a las relaciones que exhiben con otros organismos; principalmente, los asociados a su biología reproductiva y a la germinación de sus semillas. Biólogos, naturalistas, coleccionistas y cultivadores profesionales y aficionados han acumulado una gran cantidad de conocimiento sobre la biología de muchas especies de orquídeas, en diferentes aspectos y por diferentes motivos. Sin embargo, los campos del conocimiento más desarrollados son los vinculados al cultivo, hibridación artificial y comercialización (Dressler, 1981, 1993); y no es sino hasta hace unas cuantas décadas que se ha venido generando un mayor conocimiento sobre la biología (e.g. Arditti, 1992), la ecología (e.g. Ávila-Díaz & Oyama, 2007; Case *et al.*, 1998), la sistemática y la filogenia del grupo (e.g. Cameron *et al.*, 1999; Chase *et al.*, 2003; Dressler & Dodson, 1960; Hidayat *et al.*, 2005).

El número de especies incluidas dentro de las orquídeas lo ubican, junto con las compuestas (Asteraceae), entre los grupos de plantas vasculares más diversos, existiendo una larga controversia sobre cuál es el grupo con más especies. Independientemente de esta controversia, se estima que existen 25,000-35,000 especies de orquídeas, distribuidas en todo el mundo excepto en las regiones polares y en las zonas más secas de los desiertos (Chase, 2003; Dressler, 1981, 1993). Esta incertidumbre en el número de especies es debido a que muchos grupos no han sido revisados o las revisiones no se han actualizado (e.g. nuevas especies han sido descritas, los conceptos de especies han cambiado), dejando así grupos con una riqueza de especies sub o sobrestimados. En grupos muy diversos (e.g. Pleurothallidinae, ~4 000 especies) se han descrito muchas especies nuevas (Luer, 2002, 2003) y en otros el re-ordenamiento taxonómico ha llevado a un menor número de especies (Batista *et al.*, 2006; Chase, 1986). Diversas hipótesis se han generado para tratar de explicar esta gran riqueza de especies. Estas hipótesis incluyen el desarrollo de mecanismos de polinización por engaño (Cuzzolino & Widmer, 2005) cambios fenotípicos en la estructura floral (Rudall & Bateman, 2002) así como el modelo de deriva-selección (Tremblay *et al.*, 2005). Diversos pro-

cesos evolutivos se han propuesto para tratar de explicar esta gran riqueza de especies, pero es indudable que cada grupo ha pasado por procesos distintos. En algunos estudios moleculares se ha estimado que entre 71 y 90 millones de años atrás inició la diversificación de la familia (Gustafsson *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2007). Este periodo incluye eventos importantes en el contexto biogeográfico de la familia, que en distintos periodos de tiempo han favorecido el intercambio de biota entre distintas áreas biogeográficas, 1) la separación de las placas terrestres no era completa, permitiendo el paso diferencial de biota capaz de sortear las barreras existentes; 2) disponibilidad de puentes de tierra en el hemisferio norte (Davis *et al.*, 2004a); y 3) disponibilidad de puentes de tierra en el hemisferio sur (Sanmartín & Ronquist, 2004).

En las últimas décadas, el avance en el conocimiento morfológico y el advenimiento de técnicas moleculares ha permitido que se formulen hipótesis de relaciones dentro de la familia, basadas en morfología (Freudenstein & Rasmussen, 1999) o en análisis de secuencias de ADN (Cameron *et al.*, 1999; Chase, 2005; Chase *et al.*, 2003; Freudenstein *et al.*, 2004). Además, su relación con otros grupos de monocotiledóneas ha sido analizada ampliamente en las últimas décadas (APG, 1998; APGII, 2003; APGIII, 2009; Chase, 2004; Davis *et al.*, 2004b). A pesar del gran conocimiento que se tiene sobre las relaciones internas de la familia a niveles tribales y subtribales, las relaciones al interior de muchos géneros son desconocidas e incluso los límites de las especies que los componen no son claros. Entre estos géneros poco comprendidos se encuentra *Polystachya* Hook. A pesar de que ya se han realizado dos revisiones genéricas (Kraenzlin, 1926; Mytnik-Ejsmont, 2011), los límites de algunas de sus especies aún no son comprendidos en su totalidad, ese es el caso de las especies americanas. Este género comprende cerca de 200 especies distribuidas en los trópicos y subtrópicos del mundo, principalmente África, con unas pocas especies en Asia y América (Davies *et al.*, 2002; Mytnik-Ejsmont, 2011; Ospina & Dressler, 1974).

Tradicionalmente se ha agrupado a *Polystachya* junto con *Imerinaea* Schltr., *Hederorkis* Thou. y *Neobenthamia* Rolfe dentro de la subtribu Polystachyinae (Chase *et al.*, 2003; Dressler, 1981). Sin embargo, la circunscripción de la subtribu está cambiando, de acuerdo con evidencias morfológicas y moleculares el género *Imerinaea* pertenece a la subtribu Cymbidiinae dentro de la tribu Cymbidieae (Pridgeon *et al.*, 2009), y el género monotípico *Neobenthamia* es considerado válido (Mytnik-Ejsmont, 2011) o como parte de *Polystachya* (Russell *et al.*, 2010). Por otra parte, se sugiere que *Hederorkis* está más cercanamente relacionada a *Sirhookera* Kuntze, dentro de la subtribu Agrostophyllinae (Górniak *et al.*, 2010; Mytnik-Ejsmont, 2011). Recientemente, una nueva propuesta de clasificación ha surgido para la tribu Polystachyinae, en la cual se reconocen 10 géneros dentro de ella. Se reconocen así cuatro géneros monotípicos, *Neobenthamia*, *Disperanthoceros* Mytnik & Szlachetko,

Szlatchetkoella Mytnik y *Neoburtia* Mytnik, Szlach. & Baranow; un género con dos especies, *Chelystachya* Mytnik & Szlach.; un género con tres especies, *Dendrobianthe* Mytnik; un género con cinco especies, *Unguiculabia* Mytnik & Szlachetko; y dos géneros con once especies cada uno, *Isochilostachya* Mytnik & Szlach. y *Epiphorella* Mytnik & Szlach. (Mytnik-Ejsmont, 2007, 2008; Mytnik-Ejsmont & Szlachetko, 2007a, 2007b, 2008a, 2008b, Mytnik-Ejsmont, 2011). Algunos de estos nuevos géneros formaron parte de alguna de las antiguas secciones del género *Polystachya* (*Szlatchetkoella*, *Epiphorella*, *Unguiculabia* y *Dendrobianthe*) o se erigieron de especies recientemente descritas (*Disperanthoceros*). Esta nueva propuesta está basada en especies o grupos de especies que divergen significativamente de las especies de la sección *Polystachya*; sin embargo, esta clasificación debe ser puesta a prueba, de acuerdo con toda la evidencia posible y evitar así incrementar los problemas taxonómicos que existen en el género.

En un sentido más amplio, la subtribu Polystachyinae forma parte de las orquídeas vandoideas (*sensu* Dressler, 1981) y está incluida en la tribu Vandeeae junto con Angraecinae (*sensu* Carlswald, 2006a, b) y Aeridinae (van den Berg *et al.*, 2005; Chase *et al.*, 2003). Sin embargo, algunos autores prefieren considerar a la tribu Vandeeae como un grupo más restringido, Angraecinae+Aeridinae (Carlswald, 2006a,b). Análisis moleculares recientes (van den Berg *et al.*, 2005; Chase *et al.*, 2003; Górniak *et al.*, 2010; Pridgeon *et al.*, 2009) reconocen que la tribu Vandeeae — incluida la subtribu Polystachyinae — está relacionada con la tribu Podochileae y las subtribus Bromheadiinae y Agrostophyllinae, apoyando así la antigua circunscripción de Dressler (1981) de las orquídeas vandoideas, aunque a niveles jerárquicos diferentes.

A nivel infragenérico la clasificación de *Polystachya*, así como los límites entre las especies, están basados principalmente en la monografía del género (Kraenzlin, 1926), la monografía de la subtribu Polystachyinae (Mytnik-Ejsmont, 2011) y en trabajos taxonómicos dirigidos a un grupo de especies o un área particular (e.g. Cribb, 1978; Podzorski & Cribb, 1979; Summerhayes, 1942, 1947). La actual propuesta de clasificación infragenérica (Mytnik-Ejsmont, 2011) reconoce cinco de las secciones de Kraenzlin (1926) — *Calluniflorae* Kraenzl., *Caulescentes* Kraenzl., *Cultriformes* Kraenzl., *Polystachya* Hook. y *Superpositae* Kraenzl. —, dos de Summerhayes (1942, 1947) — *Humiles* Summerh. y *Eurychilae* Summerh. —, y propone cinco nuevas secciones — *Bicalcaratae* Mytnik, *Galeatae* Mytnik, *Oreochares* Mytnik, *Steudnerae* Mytnik y *Pseudomonophyllae* Mytnik—; sin embargo, las hipótesis filogenéticas disponibles sugieren que no hay suficiente evidencia molecular que soporte su monofilia. En su momento, Davies *et al.* (2001) y Dressler (1981) opinaron que la división infragenérica de *Polystachya* (15 secciones) no era satisfactoria y la evidencia molecular disponible (Mytnik-Ejsmont, 2011; Rus-

sell *et al.*, 2010) sugiere que la actual circunscripción necesita una profunda revisión morfológica. Por lo tanto, el género necesita análisis filogenéticos con mayor evidencia morfológica y molecular que nos ayuden a resolver su compleja historia evolutiva.

1.2. HIPÓTESIS

Las especies americanas del género *Polystachya* han sido controvertidas en cuanto a su origen, antigüedad, clasificación, distribución y posibles vías de dispersión y especiación. Es por tanto necesario plantear una serie de hipótesis, que al someterse a prueba, conduzcan a dilucidar la ubicación biológica del género en América.

FILOGENIA

H1: Las características morfológicas se han utilizado para reconocer tres grupos, hipotéticamente monofiléticos, dentro de las especies americanas de *Polystachya* Hook. Si estos grupos —“foliosa” (*P. atilamellata*, *P. caespitosa*, *P. caracasana* y *P. foliosa*), “concreta” (*P. cerea*, *P. clavata*, *P. concreta*, *P. lineata*, *P. paulensis*, *P. peruviana* y *P. rupicola*) y “masayensis” (*P. elatior* y *P. masayensis*)— son monofiléticos, entonces el análisis filogenético basado en caracteres morfológicos apoyará la monofilia de estos tres grupos.

BIOGEOGRAFÍA

H2: El origen de las especies americanas de *Polystachya* es incierto, a la fecha se ha propuesto que llegaron desde África en al menos dos eventos de dispersión a larga distancia. Si las especies americanas de *Polystachya* se dispersaron desde África, entonces el análisis de fechaje molecular resultará en un fecha de divergencia, de su ancestro más cercano, menor a la fecha de separación de los continentes o a la presencia de condiciones adecuadas para su paso a través de puentes de tierra.

H3: Los patrones de distribución del género *Polystachya* en América son desconocidos, se asume que comenzaron a diversificar en Sudamérica y que desde allí se dispersaron a otras regiones del continente americano. Si las especies americanas de *Polystachya* empezaron su diversificación en Sudamérica, entonces el análisis de dispersión-vicarianza resultará en un área ancestral ubicada en Sudamericana.

2018

1.3. OBJETIVOS

1.3.1. Objetivo general

Reconstruir una filogenia de las especies americanas del género *Polystachya* utilizando caracteres morfológicos.

1.3.2. Objetivos particulares

1.3.2.1. Argumentar con bases las posibles relaciones entre las especies americanas de *Polystachya* Hook., mediante un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos.

1.3.2.2. Evaluar los posibles límites específicos de las especies americanas de *Polystachya* Hook. empleando toda la evidencia posible y así obtener límites robustos.

1.3.2.3. Analizar y evaluar los problemas taxonómicos de las especies americanas de *Polystachya* Hook.

1.3.2.4. Elaborar un tratamiento taxonómico completo para las especies americanas de *Polystachya* Hook.

1.3.2.5. Proponer los patrones de distribución de las especies americanas de *Polystachya* Hook. utilizando un análisis de dispersión-vicarianza.

1.3.2.6. Estimar el posible periodo de diversificación de las especies americanas de *Polystachya* Hook.

1.4. REFERENCIAS

- APG (1998). *An ordinal classification for the families of flowering plants*. Annals of the Missouri Botanical Garden, 85, 531–553.
- APG II (2003). *An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II*. Botanical Journal of the Linnean Society, 141, 399–436.
- APG III (2009). *An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III*. Botanical Journal of the Linnean Society, 161, 105–121.
- Atwood, J.T. (1986). *The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids*. Selbyana, 9, 171–186.
- Ávila-Díaz, I., & K. Oyama (2007). *Conservation genetics of an endemic and endangered epiphytic Laelia speciosa (Orchidaceae)*. American Journal of Botany, 94, 184–193.
- Batista, J.A.N., L. de B. Bianchetti & Z. de J.G. Miranda (2006). *A revision of Habenaria section Macroceratitae (Orchidaceae) in Brazil*. Brittonia, 58, 10–41.
- van den Berg, C., D.H. Goldman, J.V. Freudenstein, A.M. Pridgeon, K.M. Cameron & M.W. Chase (2005). *An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and re-circumscription of Epidendreae and Arethuseae (Orchidaceae)*. American Journal of Botany, 92, 613–624.
- Cameron, K.M., M.W. Chase, W.M. Whitten, P.J. Kores, D.C. Jarrell, V.A. Albert, T. Yukawa, H.G. Hills & D.H. Goldman (1999). *A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from rbcL nucleotide sequences*. American Journal of Botany, 86, 208–224.
- Carlswald, B.S., W.L. Stern & B. Bytebier (2006a). *Comparative vegetative anatomy and systematics of the angraecoids (Vandaeae, Orchidaceae) with an emphasis on the leafless habit*. Botanical Journal of the Linnean Society, 151, 165–218.
- Carlswald, B.S., W.M. Whitten, N.H. Williams & B. Bytebier (2006b). *Molecular phylogenetics of Vandaeae (Orchidaceae) and the evolution of leaflessness*. American Journal of Botany, 93, 770–786.
- Case, M.A., H.T. Mlodozieniec, L.E. Wallace & T.W. Weldy (1998). *Conservation genetics and taxonomic status of the rare Kentucky lady's slipper: Cypripedium kentuckiense (Orchidaceae)*. American Journal of Botany, 85, 1779 - 1786.
- Chase, M.W. (1986). *A monograph of Leochilus (Orchidaceae)*. Systematic Botany Monographs, 14, 1–97.
- Chase, M.W., K.M. Cameron, R.L. Barrett & J.V. Freudenstein (2003). *"DNA*

- data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification*", in *Orchid Conservation*, Dixon, K.W., Kell, S.P., Barrett, R.L. & Cribb, P.J., (eds). Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Borneo. pp. 69–89.
- Chase, M.W. (2004). *Monocots relationships: an overview*. American Journal of Botany, 91, 1645–1655.
- Chase, M.W. (2005). *Classification of Orchidaceae in the age of DNA data*. Curtis's Botanical Magazine, 22, 2–7.
- Cozzolino, S. & Widmer, A. (2005). *Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception?* Trends in Ecology and Evolution, 20, 487–494.
- Cribb, P.J. (1978). *Studies in the genus Polystachya (Orchidaceae) in Africa*. Kew Bulletin, 32, 743–766.
- Davies, K.L., D.L. Roberts & M.P. Turner (2002). *Pseudopollen and food-hair diversity in Polystachya Hook. (Orchidaceae)*. Annals of Botany, 90, 477–484.
- Davis, C.C., P.W. Fritsch, C.D. Bell & S. Mathews (2004a). *High-latitude Tertiary migrations of an exclusively tropical clade: evidence from Malpighiaceae*. International Journal of Plant Science, 165, S107–S121.
- Davis, J.I., D.W. Stevenson, G. Peterson, O. Seberg, L.M. Campbell, J.V. Freudenstein, D.H. Goldman, C.R. Hardy, F.A. Michelangeli, M.P. Simons, C.D. Specht, F. Vergara-Silva & M. Gandolfo (2004b). *A Phylogeny of the monocots, as inferred from rbcL and atpA sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values*. Systematic Botany, 29, 467–510.
- de Queiroz, K. (2007). *Species concepts and species delimitation*. Systematic Biology, 56, 879–886.
- Dressler, R.L. & C.H. Dodson (1960). *Classification and phylogeny in the Orchidaceae*. Annals of the Missouri Botanical Garden 47:25–68.
- Dressler, R.L. (1981). *The Orchids: Natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 332 p.
- Dressler, R.L. (1993). *Field Guide to the Orchids of Costa Rica and Panama*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, USA. 374 p.
- Freudenstein, J.V. & F.N. Rasmussen (1999). *What does morphology tell us about orchid relationships?: a cladistic analysis*. American Journal of Botany, 86, 225–248.
- Freudenstein, J.V., C. van den Berg, D.H. Goldman, P.J. Kores, M. Molvray & M.W. Chase (2004). *An expanded plastid DNA phylogeny of Orchidaceae and analysis of jackknife branch support strategy*. American Journal of Botany, 91, 149–157.
- Górniak, M., O. Paun & M.W. Chase (2010). *Phylogenetic relationships within Orchidaceae based on a low-copy nuclear coding gene, xdh: congruence*

- with organellar and nuclear ribosomal DNA results. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 784–795.
- Gustafsson, A.L.S., C.F. Verola & 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.
- Hidayat, T., Yukawa, T., & M. Ito (2005). *Molecular phylogenetics of subtribe Aeridinae (Orchidaceae): insights from plastid matK and nuclear ribosomal ITS sequences*. *Journal of Plant Research*, 118, 271–284.
- Jones, K. (1966). *The chromosomes of orchids I: Polystachya Hook.* *Kew Bulletin*, 20, 357–359.
- Kraenzlin, F. (1926). *Monographie der gattung Polystachya Hook.* *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, 39, 1–136.
- Luer, C.A. (2002). *Icones pleurothallidarum XXIV—A first century of new species of Stelis of Ecuador part one*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 88, 1–86.
- Luer, C.A. (2003). *Icones pleurothallidarum XXVI—A second century of new species of Stelis of Ecuador*. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 95, 115–200.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2007). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 1—Szlachetkoella Mytnik. *Richardiana*, 7, 55–60.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2008). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 6. Dendrobianthe Mytnik. *Richardiana*, 8, 23–27.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2011). *A Monograph of the Subtribe Polystachyinae Schltr. (Orchidaceae)*. University of Gdansk, Gdansk, Polonia, 400 p.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2007a). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 2- Geerinckia Mytnik & Szlachetko. *Richardiana*, 7, 61–63.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2007b). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 3- Disperanthoceros Mytnik & Szlachetko. *Richardiana*, 7, 64–66.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2008a). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 4. Epiphorella Mytnik & Szlachetko. *Richardiana*, 8, 12–17.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2008b). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 5. Unguiculabia Mytnik & Szlachetko. *Richardiana*, 8, 18–22.
- Ospina, M. & R.L. Dressler (1974). *Orquídeas de las Américas*. Litográfico Arco, Bogotá, Colombia. 138 p.
- Podzorski, A.C. & P.J. Cribb (1979). *A revision of Polystachya sect. Cultriformes (Orchidaceae)*. *Kew Bulletin*, 34, 147–186.

- Pridgeon, A.M., P.J. Cribb, M.W. Chase & F.N. Rasmussen (2009). *Genera Orchidacearum*, Vol. 5, *Epidendroideae*, part 2. Oxford University Press, Oxford, UK. 664 p.
- Ramírez, S.R., B. Gravendeel, R.B. Singer, C.R. Marshall & N.E. Pierce (2007). *Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator*. *Nature*, 448, 1042–1045.
- Rudall, P.J. & R.M. Bateman (2002). *Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots*. *Biological Reviews*, 77, 403–441.
- Russell, A., R. Samuel, B. Rupp, M.H.J. Barfuss, M. Šafran, V. Besendorfer & M.W. Chase (2010). *Phylogenetics and cytology of a pantropical orchid genus Polystachya (Polystachyinae, Vandeeae, Orchidaceae): Evidence from plastid DNA sequence data*. *Taxon*, 59, 389–404.
- Sanmartín, I. & F. Ronquist (2004). *Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns*. *Systematic Biology*, 53, 216–243.
- Schlechter, R. (1915). *Orchidaceae Stolziæ*. *Beiträge zur Flora von Africa XLV*. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 53, 477–605.
- Summerhayes, V.S. (1942). *African Orchids: XII*. *Botanical Museum Leaflets*, 10, 257–299.
- Summerhayes, V.S. (1947). *African orchids: XVII*. *Kew Bulletin*, 2, 123–133.
- Tremblay, R.L., J.D. Ackerman, J.K. Zimmerman & R.N. Calvo (2005). *Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 1–54.

CAPÍTULO 2.

Análisis filogenético morfológico de las especies americanas de *Polystachya* Hook.

"Stability becomes the normal state of a lineage, with change recast as an infrequent and concentrated event that, nonetheless, renders phylogeny as a set of summed episodes through time".

Gould, 2002

2.1. INTRODUCCIÓN

El género *Polystachya* ha sido tradicionalmente incluido, junto con *Imerinaea*, *Hederorkis* y *Neobenthamia* (cuadro 1), dentro de la subtribu Polystachyinae (Chase *et al.*, 2003; Dressler, 1981). Los resultados de análisis filogenéticos moleculares recientes ubican al género *Imerinaea* dentro de la subtribu Cymbidiinae (Cymbidieae, Epidendroideae) y al género monotípico *Neobenthamia* como parte de *Polystachya* (Pridgeon *et al.*, 2009; Russell *et al.*, 2010a,b); no obstante, todavía hay quien considera a *Neobenthamia* un género reconocido (Mytnik-Ejsmont, 2011). En el caso del género *Hederorkis*, éste se considera más relacionado a *Sirhookera* Kuntze, dentro de la subtribu Agrostophyllinae (Górnaiak *et al.*, 2010; Mytnik-Ejsmont, 2011).

A nivel supragenérico, la subtribu Polystachyinae está incluida en la tribu Vandaeae junto con Angraecinae (sensu Carlsward, 2006a, b) y Aeridinae (van den Berg *et al.*, 2005; Chase *et al.*, 2003). Los análisis moleculares más recientes reconocen que Vandaeae está relacionada con la tribu Podochileae y las subtribus Bromheadiinae y Agrostophyllinae (van den Berg *et al.*, 2005; Chase *et al.*, 2003; Górnaiak *et al.*, 2010; Pridgeon *et al.*, 2009), soportando parcialmente la antigua circunscripción de Dressler (1981) de las orquídeas vandoideas, aunque a niveles jerárquicos diferentes.

La clasificación infragenérica de *Polystachya*, así como los límites entre las especies, están basados principalmente en la monografía de Kraenzlin (1926), la monografía de la subtribu Polystachyinae (Mytnik-Ejsmont, 2011) y en trabajos taxonómicos enfocados a grupos de especies o áreas geográficas particulares (e.g. Cribb, 1978; Podzorski & Cribb, 1979; Summerhayes, 1942, 1947) que dieron origen a las secciones actualmente reconocidas. Las clasificaciones infragenéricas existentes tienen diferencias notables entre sí y consideran entre 12 (Kraenzlin, 1926) y 15 (Mytnik-Ejsmont, 2011) secciones. Davies *et al.* (2001) y Dressler (1981) opinaron en su momento que la clasi-

Cuadro 1. Sinopsis de las clasificaciones supragenéricas del género *Polystachya* Hook. Los símbolos “—” indican que el rango taxonómico no fue considerado en esa publicación.

Autor	Dressler & Dodson (1960)	Dressler (1981)	Dressler (1993)	Chase et al. (2003)	Mytnik-Ejsmont (2011)
Subfamilia	Orchidoideae	Vandoideae	—	Epidendroi- deae	Vandoideae
Tribu	Epidendreae	Polystachyeae	Epidendreae II (Old World)	Vandaeae	Polystachyeae
Subtribu	Epidendrinae	—	Polystachyinae	Polystachyinae	Polystachyinae
Alianza	Polystachya	—	—	—	—
Géneros	<i>Neobenthamia</i> , <i>Polystachya</i> , <i>Stolzia</i>	<i>Hederorkis</i> , <i>Imerinaea</i> , <i>Neobenthamia</i> , <i>Polystachya</i>	<i>Hederorkis</i> , <i>Imerinaea</i> , <i>Neobenthamia</i> , <i>Polystachya</i>	<i>Hederorkis</i> , <i>Imerinaea</i> , <i>Neobenthamia</i> , <i>Polystachya</i>	<i>Chelystachya</i> , <i>Neobenthamia</i> , <i>Neoburtia</i> , <i>Dendrobianthe</i> , <i>Isochilostachya</i> , <i>Polystachya</i> , <i>Epiphorella</i> , <i>Unguiculabia</i> , <i>Disperanthoceros</i> , <i>Szlachetkoella</i>

ficación infragenérica no era satisfactoria; posteriormente, estos límites infragenéricos (Kraenzlin, 1926; Mytnik-Ejsmont, 2011) fueron puestos a prueba en un contexto filogenético (Mytnik-Ejsmont, 2011; Russell *et al.*, 2010a, b), demostrando con evidencia molecular que algunas secciones no son monofiléticas.

Esta división infragenérica insatisfactoria, además de la posterior descripción de un gran número de especies, los cambios en los conceptos de límites específicos y la reciente re-circunscripción del género, hacen evidente la necesidad de un revisión que re-circunscriba al género, ponga a prueba la validez de los nuevos géneros propuestos y defina las relaciones entre los miembros de la subtribu Polystachyinae.

El objetivo de esta contribución es establecer una hipótesis de relaciones entre las especies americanas de *Polystachya* Hook. basada en un análisis de parsimonia de caracteres morfológicos.

2.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Muestreo —Las hipótesis de relaciones dentro de la tribu Vandeeae s.l. han cambiado constantemente en los últimos años como consecuencia de la acumulación de evidencia que apoya una u otra hipótesis (van den Berg *et al.*, 2005; Carlswald, 2006a,b; Chase *et al.*, 2003; Górniak *et al.*, 2010; Pridgeon *et al.*, 2009); por lo tanto, la selección de un grupo externo adecuado es complicada. En este documento se siguen los trabajos de Górniak *et al.* (2010) y Russell *et al.* (2010a,b) para la selección del grupo externo, con base en las relaciones internas propuestas para la tribu Vandeeae s.l. y grupos relacionados.

En el análisis filogenético se incluyen 22 especies; el grupo externo funcional incluido es *Bromheadia finlaysoniana* (Lindl.) Miq., la especie más relacionada a la tribu Polystachyinae (Górniak *et al.*, 2010; Russell *et al.*, 2010); además, se incluyeron siete especies africanas del género *Polystachya*, entre ellas *P. dendrobiiflora* Rchb.f. (sección *Dendrobianthe* Kraenzl.), *P. neobentamia* (Rolfe) Schltr. relacionada a ésta (Russell *et al.*, 2010) y posiblemente dentro de la misma sección, *P. fusiformis* Lindl. (*Superpositae* Kraenzl.), *P. affinis* Lindl. (*Affines*), *P. vulcanica* Kraenzl. y *P. galeata* Rchb.f. (*Cultriformes* Kraenzl.). En el grupo interno se incorporaron otras dos especies africanas *P. modesta* Rchb.f. (*Polystachya* Kraenzl.) y *P. golungensis* Rchb.f. (*Calluniiflorae* Kraenzl.). Esta última está relacionada con las especies americanas y cae inmersa dentro de la sección *Polystachya* (Russell *et al.*, 2010). El resto del grupo interno lo constituyen las 13 especies americanas de *Polystachya* reconocidas en el tratamiento taxonómico del grupo.

Codificación de caracteres —Los caracteres morfológicos utilizados en este análisis incluyen todas las estructuras vegetativas y reproductivas que fueron variables y filogenéticamente informativas entre las especies estudiadas. La terminología descriptiva utilizada está basada principalmente en Moreno (1984). Los estados de carácter considerados (cuadro 2) pueden llegar a ser confusos y se explican ampliamente a continuación.

1. **Tallo.** Las especies utilizadas en este estudio pueden presentar dos

Cuadro 2. Caracteres morfológicos utilizados en el análisis cladístico de las especies americanas de *Polystachya*. Los estados plesiomórficos son listados primero, seguidos de los estados apomórficos no ordenados.

Carácter	Estado de carácter
1. Tallo	0) simpodial; 1) simpodial modificado
2. Distancia entre los entrenudos del pseudobulbo	0) desigual; 1) semejante
3. Forma del pseudobulbo	0) cilíndrico; 1) discoide, 2) ovoide a piriforme
4. Vainas foliares	0) imbricadas; 1) parcialmente imbricadas; 2) no imbricadas
5. Hojas por individuo	0) más de 5 hojas; 1) 3–5 hojas; 2) 1–2 hojas
6. Forma de la hoja	0) oblongo-elíptica; 1) elíptica; 2) lineal
7. Posición de la hoja	0) dísticas; 1) pseudoapical
8. Textura de la hoja	0) succulenta; 1) foliosa
9. Proporción de la base de la hoja que cubre al pseudobulbo	0) toda la base; 1) un sexto de la base de la hoja; 2) un tercio de la base de la hoja; 3) base no envainante
10. Superficie del raquis de la inflorescencia	0) glabra; 1) ligeramente pubescente; 2) densamente pubescente
11. Tipo de inflorescencia	0) racemosa; 1) paniculada
12. Raquis de la inflorescencia	0) Más larga que el pedúnculo; 1) subigual al pedúnculo
13. Orientación de la flor	0) resupinada; 1) no resupinada
14. Superficie de las brácteas	0) glabra; 1) ligeramente pubescente; 2) densamente pubescente

Cuadro 2. Continuación.

Carácter	Estado de carácter
15. Ápice de las brácteas	0) apiculada; 1) acuminada; 2) arista-da
16. Textura de las brácteas	0) coriácea; 1) cartácea
17. Longitud de las brácteas	0) más cortas que el ovario pedicela-do; 1) sub-igual al ovario pedicelado
18. Superficie del ovario pedicelado	0) glabra; 1) ligeramente pubescente; 2) densamente pubescente
19. Superficie de los sépalos	0) glabra; 1) ligeramente pubescente; 2) densamente pubescente
20. Primer tercio de los sépalos dorsales	0) no ceñido; 1) ligeramente ceñido; 2) fuertemente ceñido
21. Relación ancho sépalos laterales/ancho pétalos	0) sub-iguales; 1) más anchos que los pétalos
22. Pie columnar	0) más corto que la columna; 1) sub-igual a la columna; 2) más largo que la columna
23. Labelo	0) trilobado; 1) sub-trilobado; 2) entero
24. Forma de la base del labelo	0) decurrente; 1) cuneada; 2) atenua-da; 3) sésil
25. Base del labelo	0) plano; 1) con un callo linear; 2) con un callo cónico
26. Altura del callo del labelo	0) bajo; 1) alto
27. Proporción largo/ancho del la-belo	0) más largo que ancho; 1) tan largo como ancho
28. Lóbulo central del labelo	0) menos del 40% de la longitud del labelo; 1) más del 60% de la longitud del labelo; 2) 50% del labelo
29. Ancho de los lóbulos laterales del labelo	0) más estrechos que el lóbulo cen-tral; 1) sub-iguales al lóbulo central
30. Disposición de los lóbulos late- rales	0) perpendiculares al lóbulo central; 1) sub-paralelos al lóbulo central
31. Longitud de los lóbulos latera- les	0) reducidos; 1) más cortos que el ló-bulo central; 2) sub-iguales al lóbulo central

tipos de crecimiento en el tallo. Frecuentemente se observa que el tallo de las especies de *Polystachya* tiene un desarrollo simpodial; sin embargo, algunas especies africanas presentan un crecimiento simpodial modificado, en el cual el desarrollo de nuevos individuos ocurre en los entrenudos del seudobulbo anterior. Codificación: simpodial (0); crecimiento sucesivo lateral ramificado (1).

2. Distancia entre los entrenudos del seudobulbo. Las especies incluidas en este estudio pueden presentar seudobulbos con entrenudos separados a una distancia semejante o entrenudos separados desigualmente. Codificación: desigual (0); semejante (1).

3. Forma del seudobulbo. Las especies analizadas desarrollan seudobulbos con tres formas principales, dos ampliamente extendidas (estados 0 y 2) y otra realmente rara (estado 1). Codificación: cilíndrico (0); discoide (1);

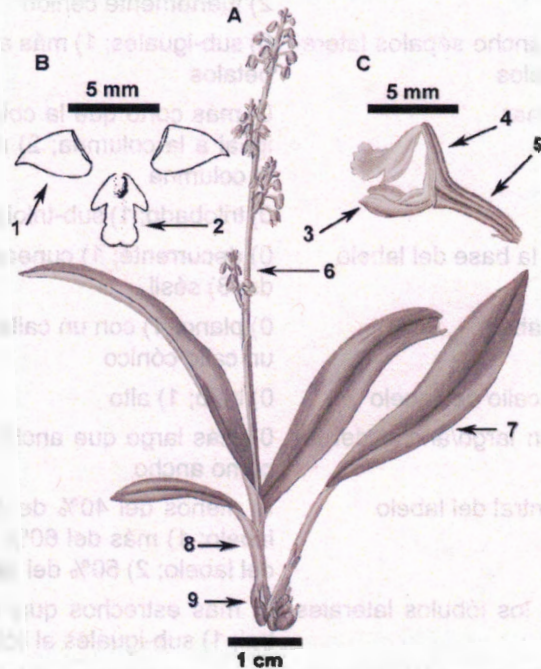


Figura 1. Morfología general de *Polystachya* Hook. A) Hábito; B) Detalles de la flor, C) Vista lateral de la flor 1. Sépalo dorsal, 2. Labelo, 3. Pétalo, 4. Pie columnar, 5. Ovario pedicelado, 6. Raquis de la inflorescencia, 7. Hoja, 8. Seudotallo, 9. Seudobulbo. Ilustraciones modificadas de: A,C) Hooker (1824) y B) Romero & Carnevali (2000).

ovoide a piriforme (2).

4. Vainas foliares. Las vainas foliares de las especies estudiadas pueden ser imbricadas, parcialmente imbricadas o no imbricadas. Codificación: imbricadas (0); parcialmente imbricadas (1); no imbricadas (2).

5. Hojas por individuo. Los individuos de una especie presentan un número variable de hojas pero en un rango constante. En las especies analizadas muchas especies presentan individuos con 3-5 hojas, en otros casos los individuos tienen de 1-2 hojas y unos pocos presentan 6 o más hojas. Codificación: más de 5 hojas (0); 3-5 hojas (1); 1-2 hojas (2).

6. Forma de la hoja. Las especies estudiadas presentan generalmente hojas variables en longitud y ancho, pero conservando una proporción general en la mayoría de los casos. En dos especies, *P. caracasana* y *P. foliosa*, el carácter fue codificado como polimórfico debido a la intergradación presente en la forma de las hojas. Codificación: oblongo-elíptica (0); elíptica (1); linear (2).

7. Posición de las hojas. Las hojas de las especies estudiadas están dispuestas en dos formas; en la mayoría de las especies las hojas están dispuestas dísticamente sobre los seudobulbos, en otras estas nacen cerca del ápice del seudobulbo. Codificación: dísticas (0); seudoapical (1).

8. Textura de las hojas. Las hojas de las plantas analizadas presentan dos tipos de textura, suculenta o foliosa. La mayoría de estas especies presenta hojas con textura foliosa y unas pocas tienen hojas de textura suculenta. Codificación: suculenta (0); foliosa (1).

9. Proporción de la vaina foliar que cubre al seudobulbo. La base de la hoja de las especies estudiadas puede cubrir o no al seudobulbo; la proporción de la base de la hoja que cubre al seudobulbo es constante. Codificación: toda la base (0); un sexto de la base de la hoja (1); un tercio de la base de la hoja (2); base no envainante (3).

10. Superficie del raquis de la inflorescencia. La superficie del raquis de la inflorescencia puede estar cubierta o no con pubescencia y el grado de cobertura es diagnóstico en algunas especies. Codificación: glabra —superficie sin pubescencia— (0); ligeramente pubescente —pocas sedas dispersas a lo largo del raquis— (1); densamente pubescente —gran cantidad de sedas densamente arregladas sobre el raquis— (2).

11. Tipo de inflorescencia. La inflorescencia de las especies estudiadas es de dos tipos, racemosa o paniculada. La mayoría de las plantas presenta uno o el otro tipo de inflorescencia; sin embargo, unas especies son capaces de presentar una u otra dependiendo del grado de desarrollo de la planta. Los estados se codificaron tomando en cuenta el estado de desarrollo de las plantas. Codificación: racemosa (0); paniculada (1).

12. Raquis de la inflorescencia. Este carácter hace referencia a la proporción entre el largo del raquis y el pedúnculo de la inflorescencia. Las es-

pecies presentan inflorescencias con el raquis más largo que el pedúnculo o sub-igual a este. Codificación: más larga que el pedúnculo (0); sub-igual al pedúnculo (1).

13. Orientación de la flor. En la mayoría de las especies estudiadas la orientación de la flor es no resupinada; sin embargo, unas pocas especies presentan flores resupinadas. Codificación: resupinada (0); no resupinada (1).

14. Superficie de las brácteas. La superficie de las brácteas florales puede estar cubierta o no por pubescencia y el grado de cobertura es característico de algunas especies. Codificación: glabra —superficie sin pubescencia— (0); ligeramente pubescente —pocas sedas dispersas a lo largo del raquis— (1); densamente pubescente —gran cantidad de sedas densamente arregladas sobre el raquis— (2).

15. Ápice de las brácteas. En las especies analizadas el ápice de las brácteas presenta tres formas características, apiculada, acuminada y aristada. Codificación: apiculada (0); acuminada (1); aristada (2).

16. Textura de las brácteas. Las brácteas de las flores de las especies estudiadas pueden presentar dos tipos de texturas, coriácea o cartácea, esta última presente en la mayoría de las especies. Codificación: coriácea (0); cartácea (1).

17. Longitud de las brácteas. Este carácter representa la proporción entre el largo de las brácteas florales y el largo del ovario pedicelado. En muchas ocasiones las brácteas florales son sub-iguales al ovario pedicelado pero en unas cuantas especies estas son más cortas. Codificación: más cortas que el ovario pedicelado (0); sub-igual al ovario pedicelado (1).

18. Superficie del ovario pedicelado. La superficie del ovario pedicelado es un carácter distintivo en las especies analizadas; el grado de pubescencia parece ser característico de algunas especies, i.e. *P. elatior* y *P. masayensis*. Codificación: glabra —superficie sin pubescencia— (0); ligeramente pubescente —pocas sedas dispersas a lo largo del raquis— (1); densamente pubescente — gran cantidad de sedas densamente arregladas sobre el ra-



Figura 2. Vista lateral de las flores de algunas especies de *Polystachya*. Los pétalos y sépalos están removidos para resaltar la columna, el pie columnar y el labelo. A) *P. concreta*; B) *P. foliosa*; C) *P. masayensis*; D) *P. caracasana*. Modificado de Romero & Carnevali (2000).

quis— (2).

19. Superficie de los sépalos. Al igual que varias estructuras florales de las especies analizadas, el grado de pubescencia es característico de algunas especies. Codificación: glabra —superficie sin pubescencia— (0); ligeramente pubescente —pocas sedas dispersas a lo largo del raquis— (1); densamente pubescente —gran cantidad de sedas densamente arregladas sobre el raquis— (2).

20. Primer tercio de los sépalos dorsales. El primer tercio de los sépalos laterales de las especies analizadas puede estar ceñido formando una estructura llamada mentón. El grado en el cual se ciñen los sépalos es característico de algunas especies, i.e. *P. galeata*. Codificación: no ceñido (0); ligeramente ceñido (1); fuertemente ceñido (2).

21. Relación ancho sépalos laterales/ancho pétalos. Los sépalos laterales son generalmente más anchos que los pétalos; no obstante, algunas especies tienen los sépalos laterales sub-iguales a los pétalos. Codificación: sub-iguales (0); más anchos que los pétalos (1).

22. Pie columnar. Este carácter hace referencia a la proporción entre el largo del pie columnar y el largo de la columna; esta proporción refleja de manera confiable a la estructura debido a las grandes diferencias en el tamaño de las flores de las especies analizadas. Codificación: más corto que la

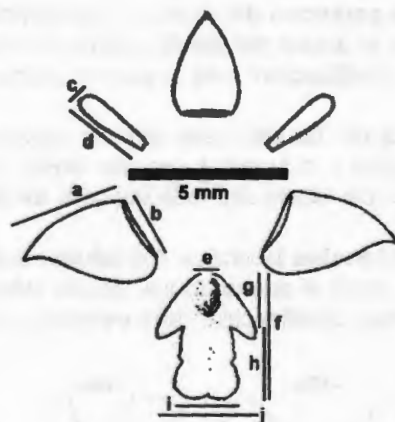


Figura 3. Flor disectada de *Polystachya* con los segmentos aplanados. Se señalan las estructuras que se midieron en el análisis. A) Largo sépalo dorsal; B) Ancho sépalo dorsal; C) Ancho pétalos; D) Largo pétalos; E) Ancho base del labelo; F) Largo del labelo; G) Largo lóbulos laterales del labelo; H) Largo lóbulo central del labelo; I) Ancho del lóbulo central del labelo; J) Ancho del labelo.

columna (0); sub-igual a la columna (1); más largo que la columna (2).

23. Labelo. Este carácter hace referencia al contorno lateral del labelo de las especies analizadas. En la gran mayoría de las especies el labelo es marcadamente trilobado (los lóbulos laterales del labelo están separados del disco por senos profundos), en otras el labelo es sub-trilobado (los lóbulos laterales del labelo están separados del disco por senos poco profundos) y en muy pocas el labelo es entero. Codificación: trilobado (0); sub-trilobado (1); entero (2).

24. Forma de la base del labelo. La base del labelo en las especies estudiadas varía desde sésil hasta decurrente dependiendo del grado de elongación de la base. Codificación: decurrente —la base del labelo es elongada con una uña fuertemente marcada— (0); cuneada —la base del labelo es poco elongada con una uña apenas discernible— (1); atenuada —la base del labelo se expande de la base hacia el ápice de los lóbulos laterales en un ángulo de 45°— (2); sésil —la base del labelo es plana— (3).

25. Base del labelo. La base del labelo puede presentar un callo bien desarrollado de distintas formas o estar ausente. Codificación: plano (0); con un callo linear (1); con un callo cónico (2).

26. Altura del callo del labelo. Cuando se presenta un callo en la base del labelo este puede ser bajo (0.3–0.4 mm) o alto (~1 mm). Codificación: bajo (0); alto (1).

27. Proporción largo/ancho del labelo. Este carácter representa la relación entre el largo y el ancho del labelo que es característico de muchas especies analizadas. Codificación: más largo que ancho (0); tan largo como ancho (1).

28. Lóbulo central del labelo. Este carácter representa la longitud del lóbulo central en relación a la longitud total del labelo. Codificación: menos del 40% de la longitud del labelo (0); más del 60% de la longitud del labelo (1); 50% del labelo (2).

29. Ancho de los lóbulos laterales del labelo. Este carácter hace referencia a la relación entre el ancho de los lóbulos laterales del labelo y el ancho del lóbulo central. Codificación: más estrechos que el lóbulo central

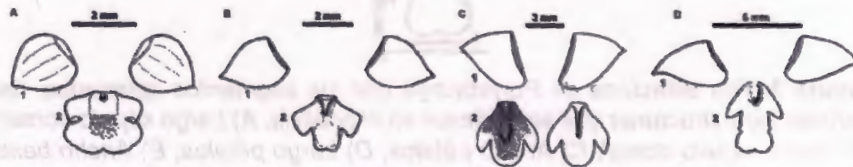


Figura 4. Vista dorsal del labelo y los sépalos laterales aplanados de las flores de algunas especies de *Polystachya*. A) *P. masayensis*; B) *P. foliosa*; C) *P. concreta*; D) *P. caracasana*. Modificado de Romero & Carnevali (2000).

Cuadro 3. Matriz de datos morfológicos utilizados en el análisis cladístico de las especies americanas de *Polystachya*. ?= no aplica.

Carácter	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
<i>B. finlaysoniana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. neobenthamia</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	?	0	0	0	2	0	0	?	0	?	?	?	?
<i>P. fusiformis</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	2	0	0	2	0	1	0	0	0	2
<i>P. dendrobiiflora</i>	0	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>P. affinis</i>	0	0	1	2	2	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>P. vulcanica</i>	0	1	0	1	2	2	1	0	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>P. galeata</i>	0	0	2	1	2	0	1	0	3	2	0	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>P. modesta</i>	0	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. concreta</i>	0	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. golungensis</i>	0	1	2	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	3	2	0	1	2	0	1	1
<i>P. clavata</i>	0	1	2	0	1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>P. lineata</i>	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0	2
<i>P. peruviana</i>	0	1	2	0	1	0	1	2	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1
<i>P. foliosa</i>	0	1	2	0	1	0/1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2	2	0	1	2	1	0	1
<i>P. altitamellata</i>	0	1	2	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	3	2	0	1	2	1	1	1
<i>P. caracasana</i>	0	1	2	0	1	0/1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	2/3	2	0	1	1	0	1	0
<i>P. cerea</i>	0	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	0	2
<i>P. elatior</i>	0	1	2	0	1	0	0	1	2	2	1	1	1	0	1	1	1	2	0	0	1	0	1	3	2	0	1	1	1	1	0
<i>P. masayensis</i>	0	1	2	0	1	0	0	1	2	2	0	1	1	0	1	1	1	2	0	0	1	0	1	3	2	0	1	2	1	1	1
<i>P. caespitosa</i>	0	1	2	0	1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	3	2	0	1	1	1	1	0
<i>P. rupicola</i>	0	1	2	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>P. paulensis</i>	0	1	2	0	1	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	2	0	0	0

(0); sub-iguales al lóbulo central (1).

30. Disposición de los lóbulos laterales. Este carácter hace referencia a la disposición de los lóbulos laterales en relación al lóbulo central. Codificación: perpendiculares al lóbulo central (0); sub-paralelos al lóbulo central (1).

31. Longitud de los lóbulos laterales. Este carácter hace referencia a la longitud de los lóbulos laterales del labelo en relación con la longitud del lóbulo central. En algunas especies los lóbulos centrales son reducidos y poco diferenciados, en estos casos el carácter se codificó como reducido. Codificación: reducidos (0); más cortos que el lóbulo central (1); sub-iguales al lóbulo central (2).

Análisis filogenético —El análisis morfológico de las especies incluidas en este trabajo se vertió en una matriz (cuadro 3) construida en el programa MacClade v.4 (Maddison & Maddison, 2005). Esta matriz contiene la codificación de estados de carácter que se utilizaron en el análisis filogenético. La información contenida en dicha matriz se encuentra desglosada en el cuadro 2 —donde se detallan los caracteres y los estados de carácter considerados—, y el cuadro 3 —donde se detallan los estados de carácter presentes en cada especie—; además, en el texto se encuentran detalladas la codificación de los estados de carácter. Los estados de carácter presentes en el grupo externo se tratan en este documento como estados ancestrales (con el objetivo de polarizar la evolución de los caracteres) y los otros estados de carácter son considerados como estados apomórficos; todos los estados de carácter son considerados no ordenados (Fitch, 1971). La polarización de los caracteres con base en su ontogenia reflejaría de manera natural la evolución de cada uno de los caracteres y una inferencia evolutiva del grupo, con el soporte de esa evidencia, más natural; sin embargo, la obtención de esta información es complicada y está fuera de los objetivos de este tratamiento.

Las relaciones filogenéticas entre las especies americanas de *Polystachya* se infirió a través de un análisis de parsimonia. El análisis se realizó con el programa PAUP*4.10b (Swofford, 2003) utilizando la matriz de caracteres del cuadro 3. Este análisis consistió de una búsqueda heurística con 1,000 réplicas, TBR como método de re-arreglo de ramas y reteniendo todos los árboles de menor longitud durante el re-arreglo de las ramas (MulTrees=Yes); todos los estados de carácter se consideraron de tipo “unordered” y con el mismo peso en el análisis; además, se retuvieron 10,000 árboles como máximo para cada una de las 1,000 réplicas. Los valores de apoyo del cladograma se obtuvieron mediante un análisis de bootstrap (Felsenstein, 1985) utilizando como criterios para el análisis: una búsqueda heurística con 1,000 réplicas, en la que se retuvo un solo árbol de longitud mínima por cada réplica. En adición, se realizó un análisis de JackKnife (Lanyon, 1985) utilizando como criterios: una búsqueda heurística con 1,000 réplicas, eliminando el 25% de

los caracteres en cada re-muestreo y reteniendo un solo árbol de longitud mínima. Ambos análisis de remuestreo se realizaron a través de PAUP*4.10b (Swofford, 2003). El análisis de la evolución de caracteres, utilizando la optimización DELTRAN, y la edición del árbol más parsimonioso se realizaron con el programa MacClade v.4 (Maddison & Maddison, 2005).

2.3. RESULTADOS

Análisis filogenético —En el análisis de parsimonia todos los caracteres morfológicos utilizados fueron informativos y se obtuvieron dos árboles igualmente parsimoniosos (figuras 5 y 6) con una longitud de 89 pasos, un índice de consistencia (CI, por sus siglas en ingles) de 0.5618 y un índice de retención (RI, por sus siglas en ingles) de 0.6929.

Los valores de BootStrap (BS) y JackKnife (JK) de los clados obtenidos

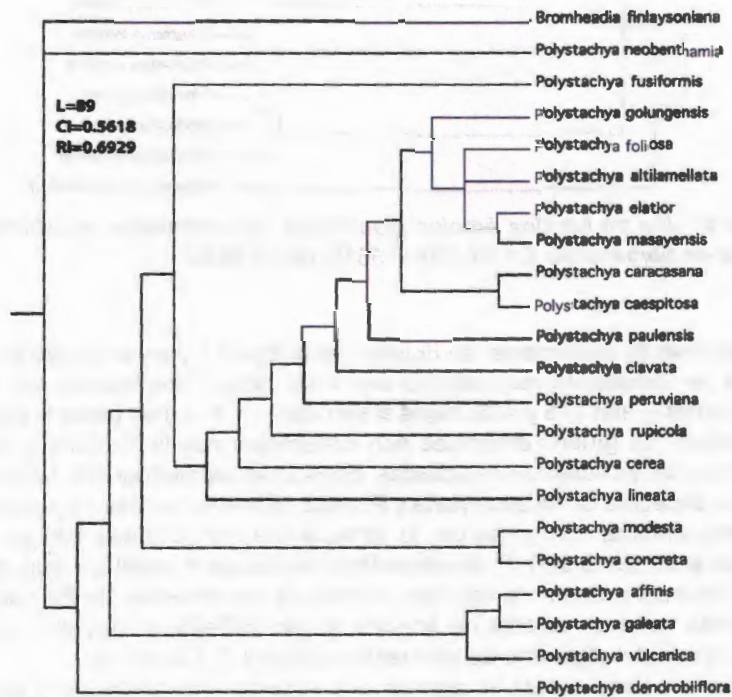


Figura 5. Uno de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. L= 89, CI= 0.5618, RI= 0.6929.

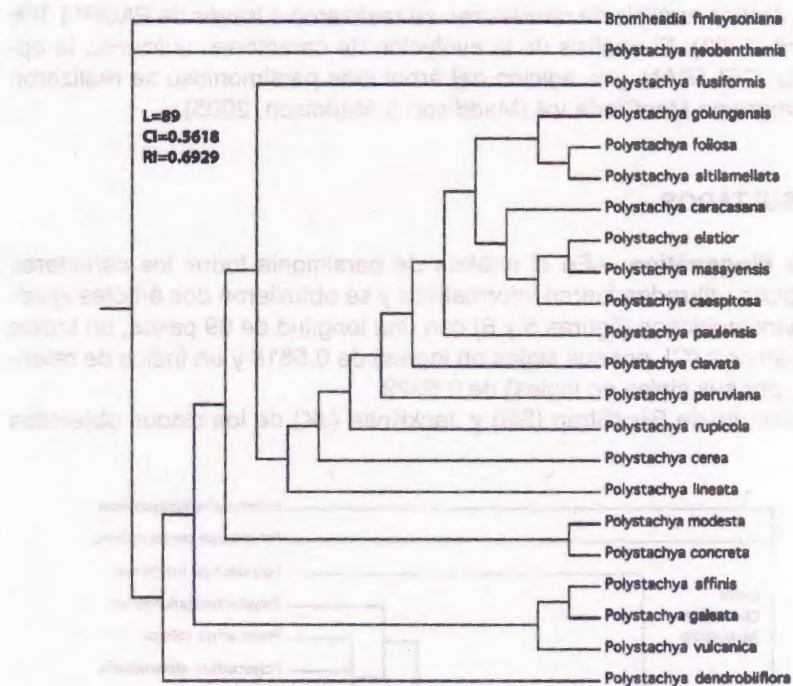


Figura 6. Uno de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. L= 89, CI= 0.5618, RI= 0.6929.

en el análisis de parsimonia, se detallan en la figura 7 y en el cuadro 3. Estos valores se consideran muy altos si son ≥ 90 , altos si los valores son ≥ 85 y < 90 , medios si son ≥ 75 y < 85 , bajos si son ≥ 50 y < 75 , y muy bajos si son < 50 . En general, los grupos obtenidos son coherentes con la morfología floral y vegetativa de las especies estudiadas. En la base del cladograma se encuentran dos especies, *B. finlaysoniana* y *P. neobenthamia*, ambas muy parecidas morfológicamente; sin embargo, la especie más relacionada con la última (Russell *et al.*, 2010 a,b), *P. dendrobiiflora*, se resuelve basal al siguiente clado (*1) inclusivo donde se agrupan el resto de las especies de *Polystachya*, este clado tiene un valores de soporte medio (BS=76) o muy alto (JK=96) dependiendo del algoritmo de remuestreo (Figura 7, Cuadro 4).

El primer clado donde se agrupa una especie americana es el formado entre *P. concreta* y *P. modesta* (clado *6, figura 7); sin embargo, el apoyo en este clado es medio (BS=74, JK=82). Caracteres morfológicos florales

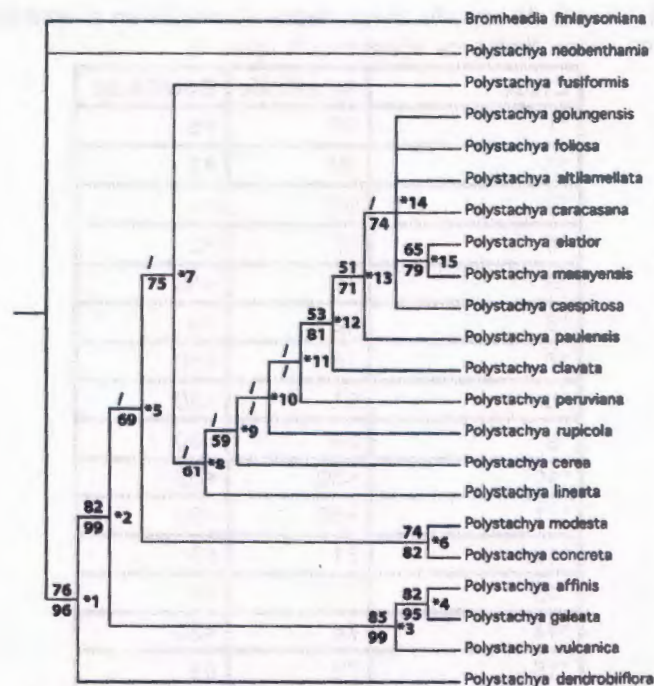


Figura 7. Árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. En los nodos se indican los valores de soporte BootStrap (sobre las ramas) y JackKnife (debajo de las ramas). I: valores de soporte menores al 50%. Los clados con soporte estadístico (BootStrap o JackKnife) están señalados con un asterisco y numerados secuencialmente de la raíz hacia los nodos terminales.

y vegetativos apoyan la relación de estas especies, i.e. presencia de un pie columnar fuertemente desarrollado y un labelo decurrente. La similitud morfológica entre estas dos especies ya había sido enfatizada por Russell *et al.* (2010b: 47–48): “...*P. modesta* is morphologically the most similar to pan-tropical tetraploid accessions and could be one of the parent species.”; esta última suposición es apoyada por análisis filogenéticos basados en evidencia molecular, cpDNA y nDNA (Russell *et al.*, 2010a,b).

El siguiente clado (*2) incluye a todas las demás especies incorporadas al análisis y tiene valores de apoyo medio (BS=82) o muy alto (JK=99). Análisis moleculares recientes de *Polystachya* (Mytnik-Ejsmont, 2011; Russell *et al.* 2011a,b) recuperan clados similares a este nivel jerárquico en las topologías

Cuadro 4. Valores de soporte de los clados obtenidos en el análisis filogenético. Claves de los clados de acuerdo a la figura 6.

Clado	JackKnife	BootStrap
*1	96	76
*2	99	82
*3	99	85
*4	95	82
*5	69	<50
*6	82	74
*7	75	<50
*8	61	<50
*9	59	<50
*10	<50	<50
*11	<50	<50
*12	81	53
*13	71	51
*14	74	<50
*15	79	65

recuperadas, aunque ellos realizaron un muestreo mucho más amplio del género. Dentro del clado anterior se reconocen dos grupos bien definidos (clados *3 y *5). El más grande de ellos está compuesto en su mayoría por las especies americanas analizadas (clado *5) y el más pequeño (clado *3) incluye tres especies africanas del género. El valor de apoyo del clado *3 es alto (BS=85) o muy alto (JK=99) y está formado por *P. vulcanica* y *P. affinis* + *P. galeata* (clado *4); este último clado tiene valores de apoyo medio (BS=82) o muy alto (JK=95). La estructura floral de estas especies es muy conservada, como generalmente sucede en todo el género, pero la forma vegetativa de cada una de ellas es muy distintiva, representando secciones distintas dentro del género.

El clado *5 está compuesto por dos grupos bien definidos (clados *6 y *7). El clado *6 está constituido por *P. concreta* y *P. modesta* con un apoyo bajo (BS=74) o medio (JK=82). Ambas especies son morfológicamente (vegetativa y reproductivamente) similares. La evidencia molecular nos hace suponer que *P. modesta* es una de las especies progenitoras que dio origen a la especie que se reconoce actualmente como *P. concreta*, de la cual se asume un origen híbrido múltiple (Russell *et al.*, 2010b). El siguiente grupo definido (cla-

do *7) está compuesto por *P. fusiformis* y el grupo formado por las demás especies americanas de *Polystachya*+*P. golungensis* (clado *8); sin embargo, el apoyo de este clado es muy bajo (BS=<50) o medio (JK=75). Casi todas las especies de *Polystachya* incluidas en el clado *8 se van recuperando una a una unidas a un clado mayor. No obstante, el apoyo del clado *8 es muy bajo (BS=<50) o bajo (JK=61). La primera especie que se separa es *P. lineata*, la cual se recupera como hermana del clado *9, compuesto por *P. cerea*+Clado 10*. Los valores de apoyo del clado *9 son o muy bajos (BS=<50) o bajos (JK=59). El clado *10 está formado por *P. rupicola*+clado *11 pero con valores de apoyo muy bajos (BS y JK <50). El clado *11 incluye a *P. peruviana*+clado *12, aunque los valores de soporte son bajos (BS y JK <50). El clado *12 incorpora a *P. clavata*+clado *13, pero los valores de soporte son bajo (BS=53) o medio (JK=81). *Polystachya paulensis*+clado *14 forman el clado *13, sin embargo, los valores de soporte son bajos (BS=51, JK=71).

El clado *14 corresponde a una politomía con valores de soporte muy bajo (BS=<50) o bajo (JK= 74). En esta politomía se incluye una especie africana, *P. golungensis*, junto al resto de las especies americanas del género (*P. altilamellata*, *P. caespitosa*, *P. caracasana*, *P. elatior*, *P. foliosa* y *P. masayensis*) que en conjunto forman este clado. Dentro de esta politomía se recuperó un clado formado por *P. elatior* y *P. masayensis* (clado *15), con valores de soporte bajo (BS=65) y medio (JK=79). Uno de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultó completamente resuelto, en él se recuperan las siguientes relaciones en el clado *14: ((*P. golungensis*, (*P. foliosa*, *P. altilamellata*)), (*P. caracasana*, (*P. caespitosa*, (*P. elatior*, *P. masayensis*)))). En el otro árbol igualmente parsimonioso se recuperó las siguientes relaciones: ((*P. golungensis*, (*P. foliosa*, *P. altilamellata*, (*P. elatior*, *P. masayensis*))), *P. caespitosa*, *P. caracasana*).

Análisis de caracteres —Tradicionalmente se han utilizado varios caracteres morfológicos para definir e identificar grupos dentro de las especies americanas de *Polystachya*; la evolución de estos caracteres fue optimizada sobre el árbol más resuelto de los dos árboles igualmente parsimoniosos; esto para poner a prueba hipótesis previas de relaciones (i.e. Dzul, 2008). Muchos de los caracteres considerados en trabajos anteriores fueron recodificados en el análisis debido a la subjetividad de la anterior codificación. Esta codificación se detalló en párrafos anteriores y en las explicaciones siguientes sobre la evolución de los caracteres.

El cambio en los estados de carácter que ocurren sobre el árbol de consenso estricto se muestra gráficamente en la figura 8, donde se muestran las proporciones en los cambios entre estados de carácter dados. Los cambios más frecuentes entre estados de carácter son aquellos que implican cambios de estado de 0 a 1; seguidos por los cambios de estado de 1 a 0. Otros cam-

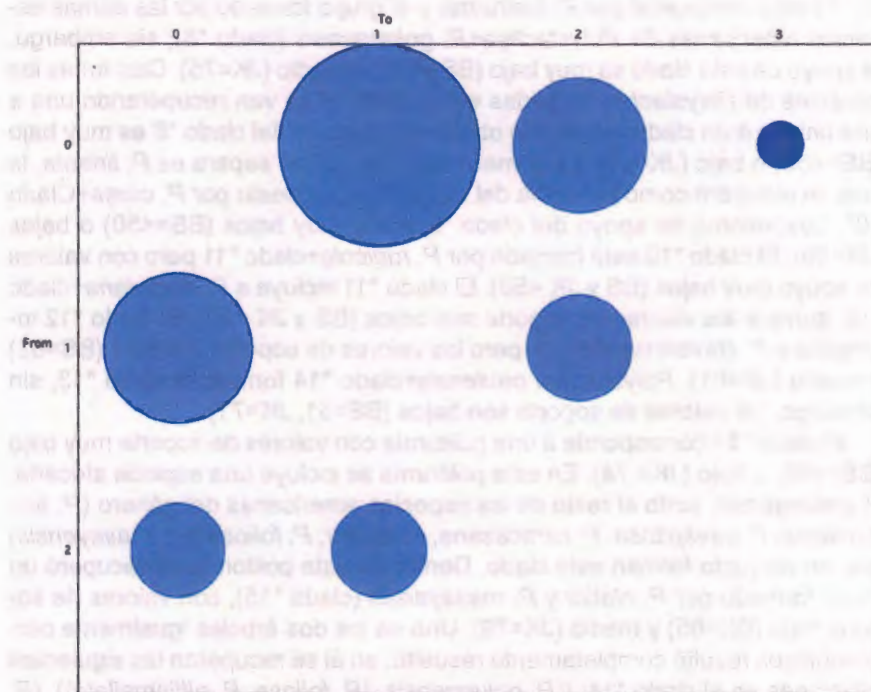


Figura 8. Gráfica de la proporción de cambios de estado de carácter en el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia. El tamaño de los círculos es proporcional al número de caracteres que sufren cambios entre estados de carácter dados.

bios entre estados de carácter muy representados en el árbol de consenso estricto son de los estados 0 a 2. Esto se ve reflejado parcialmente en la figura 9, donde se señalan los caracteres que soportan cada rama del árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos. Además, se pueden observar los intervalos del CI de cada uno de los caracteres que soportan las ramas. Los caracteres 4, 5, 12, 13, 21, 24, 25 y 27 tienen valores de CI igual a 1, indicando que sus estados han evolucionado en una sola ocasión en la reconstrucción filogenética; el resto de los caracteres presentan valores de CI por debajo de 1, indicando que muchos de los caracteres son homoplásicos.

Independientemente del número de caracteres analizados, se presenta a continuación una breve descripción de la evolución de los caracteres que han sido considerados importantes en la evolución de las especies analizadas.

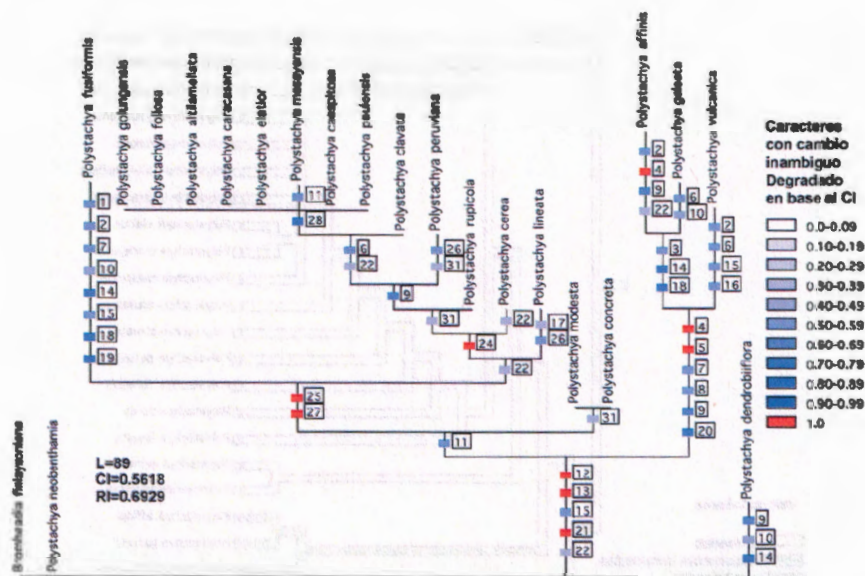


Figura 9. Árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia, mostrando los caracteres que soportan cada rama del árbol, el degradado de color indica el CI de cada carácter.

Vainas foliares —La presencia de una base de la hoja que cubre por completo al seudobulbo ha sido considerada como uno de los caracteres que define a varias especies y propuesto como un carácter importante para definir relaciones internas dentro de las especies americanas de *Polystachya* (Dzul, 2008).

La optimización del carácter sobre el cladograma de consenso arroja al estado de carácter base de la hoja imbricada como ancestral en las especies americanas del género; en el clado *3, (*P. vulcanica*, (*P. affinis*, *P. galeata*)), la optimización resulta en el estado de carácter base de la hoja parcialmente imbricada como derivada en este grupo de especies; sin embargo, en este clado, *P. affinis* adquiere un estado de carácter derivado, base de la hoja no imbricada (figura 10).

Forma de la hoja —La forma de la hoja se ha considerado durante mucho tiempo un carácter diagnóstico para muchas especies; la optimización de este carácter sobre el cladograma implica que su evolución ha ocurrido desde un estado de carácter hoja elíptica hacia una hoja oblongo-elíptica, en la mayoría de las especies, o linear (figura 11) en *P. vulcanica*. Además, la base

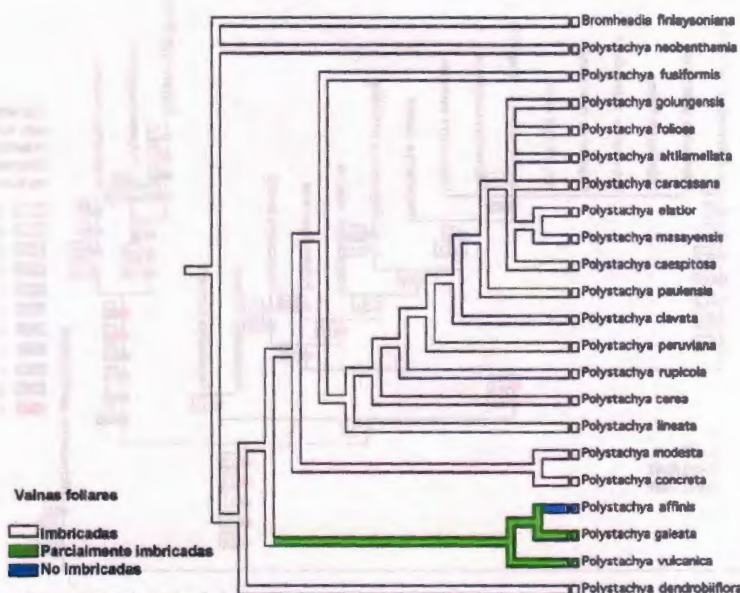


Figura 10. Optimización de la evolución del carácter vainas foliares sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia.

del árbol se optimiza como equívoco (*B. finlaysoniana* y *P. neobenthamia*, presentan un estado de carácter hojas oblongo-elípticas y el clado *1 es optimizado con el estado de carácter hojas elípticas) y *P. caracasana* es resuelto como incierto debido a la naturaleza de la codificación (esta especie fue codificada como polimórfica para este carácter). En el clado *1 la optimización del estado de carácter es elíptica con tres cambios de estado de carácter en el árbol; uno de ellos ocurre en el clado *3 con la adquisición del estado de carácter hoja lineal en *P. vulcanica*; otro de los cambios sucede en el clado *4 donde *P. galeata* adquiere el estado de carácter hoja oblongo-elíptica; el último cambio en el estado de carácter ocurre en el clado *12, donde ese grupo de especies adquiere el estado de carácter hojas oblongo-elípticas —a excepción de lo que ocurre en la optimización de *P. caracasana*, como se menciona en líneas superiores— (figura 11).

Superficie del raquis de la inflorescencia —El estado de carácter superficie del raquis de la inflorescencia glabro se optimizó como el estado de carácter más parsimonioso en la base del árbol de consenso estricto. Entre las especies americanas de *Polystachya*, la presencia de una superficie del raquis de la inflorescencia densamente pubescente es un estado de carácter

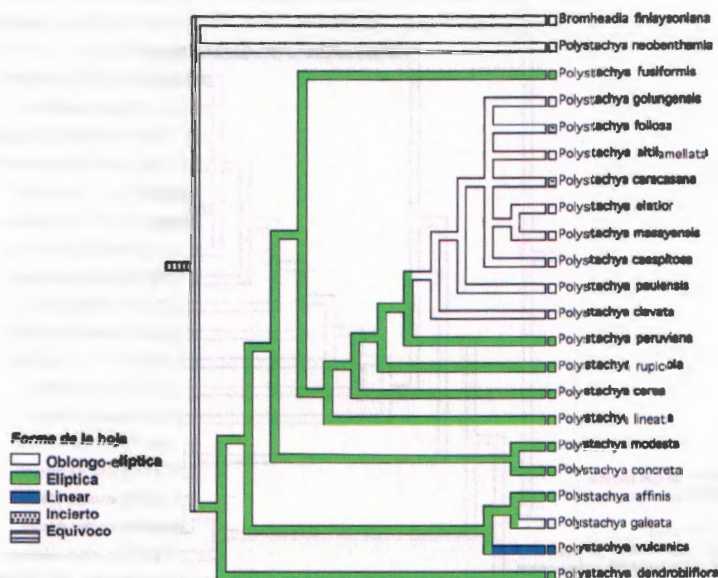


Figura 11. Optimización de la evolución del carácter forma de la hoja sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia.

distintivo para el clado *P. elatior*+*P. masayensis* (clado *15). En el cladograma, este estado de carácter evoluciona independientemente en tres ocasiones, en el clado mencionado, en *P. fusiformis* y en *P. galeata*. El estado de carácter superficie del raquis de la inflorescencia ligeramente pubescente aparece independientemente en dos especies, *P. dendrobiflora* y *P. golungensis* (figura 12). El estado de carácter glabro se reconstruye como el estado ancestral, el cual está relativamente conservado, con la aparición independiente de los otros dos estados, como se mencionó anteriormente (figura 12).

Superficie del ovario pedicelado —La optimización de este carácter muestra una evolución similar a la superficie del raquis de la inflorescencia. El estado de carácter glabro se localiza en la base y se optimiza como ancestral; los otros dos estados aparecen independientemente en *P. fusiformis*, ligeramente pubescente, en el clado *P. elatior*+*P. masayensis* (clado *15) y *P. affinis*+*P. galeata* (clado *4), densamente pubescente (figura 13). Este carácter se ha utilizado en las especies americanas para distinguir dos especies, *P. elatior* y *P. masayensis*, ambas simpátricas en la mayor parte de su rango de distribución y únicas con la presencia de ese estado de carácter.

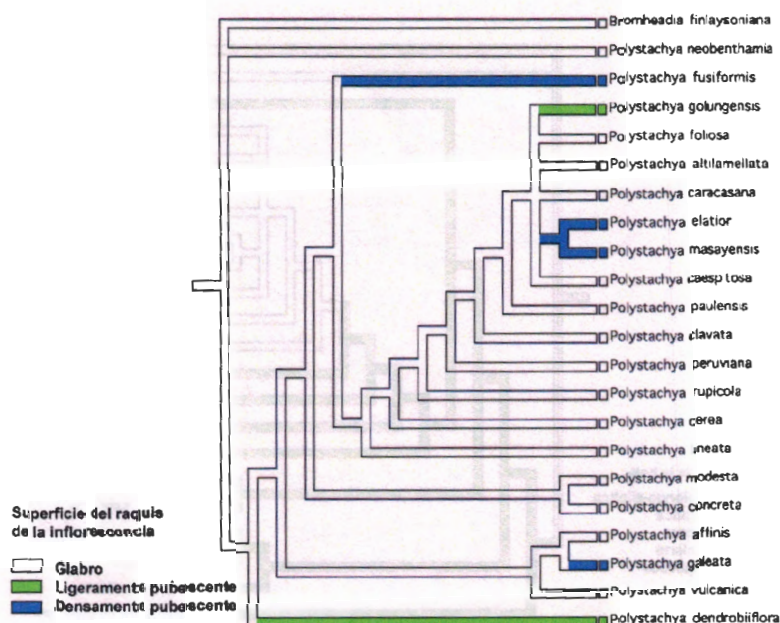


Figura 12. Optimización de la evolución del carácter superficie del raquis de la inflorescencia sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia.

Forma de la base del labelo —La base del labelo es un carácter distintivo entre las especies americanas; la optimización del carácter sobre el cladograma señala como ancestral al estado base del labelo decurrente. La aparición de los otros estados sobre el cladograma soportan una transición gradual en la forma de labelo desde el estado ancestral hasta el estado base del labelo sésil. El clado *14 es optimizado como equívoco en un grupo dominado por especies con un estado de carácter base del labelo sésil; siendo *P. caracasana*, con un estado de carácter equívoco, y *P. foliosa*, con un estado de carácter base del labelo atenuado, las únicas especies con estados de carácter diferente (figura 14). El estado ancestral aparece representado solo en dos de las especies americanas del género, *P. concreta* y *P. lineata*; esta última parece ser la especie más similar, en la forma del labelo, a las especies africanas del género.

Primer tercio de los sépalos laterales —La constricción en el primer tercio de los sépalos laterales de las flores de *Polystachya* ha sido referida principalmente con el nombre de mentón. Este carácter es considerado en este documento como una reducción diferencial en el tercio basal de los sépalos laterales. La optimización de los estados de carácter sobre el clado-

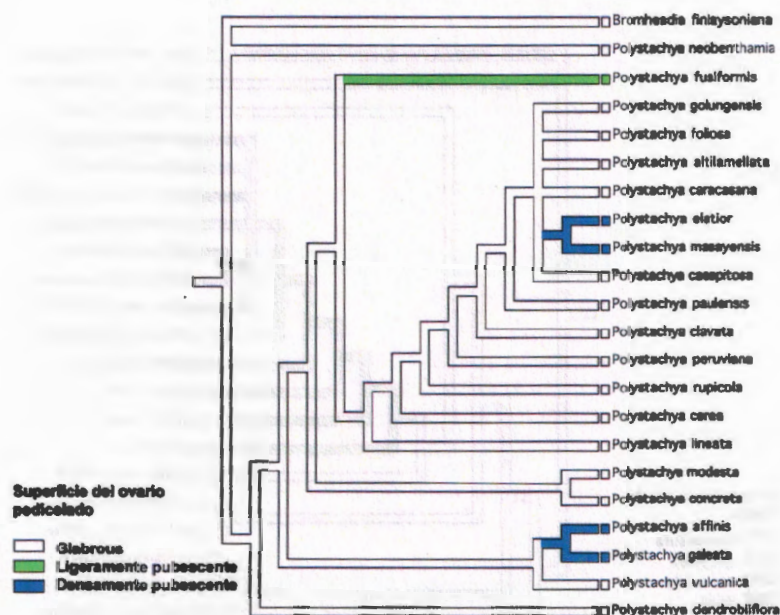


Figura 13. Optimización de la evolución del carácter superficie del ovario pedicelado sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia.

grama es incapaz de asignar un estado de carácter a la base del cladograma o a los nodos de los clados *1,*2 y *5. *Polystachya dendrobiiflora* y el clado *6 adquieren independientemente el estado de carácter primer tercio de los sépalos laterales ligeramente ceñido (figura 15). El estado de carácter primer tercio de los sépalos laterales fuertemente ceñido se presenta únicamente en *P. affinis*, *P. galeata* y *P. vulcanica* (clado *3).

Pie columnar —Los resultados de la optimización arrojan al estado de carácter pie columnar más corto que la columna como el estado de carácter asignado a la base del cladograma. Este mismo estado de carácter aparece como una reversión en *P. cerea* y el clado *12. El estado de carácter pie columnar más largo que la columna aparece en el clado *2 y se mantiene constante dentro del grupo hasta el clado *8, donde evoluciona hacia otro estado de carácter. El último estado de carácter, pie columnar subigual a la columna, aparece en el clado *8, evolucionando independientemente en *P. affinis* y *P. golungensis*, hasta el clado *12 donde revierte al estado ancestral (figura 16).

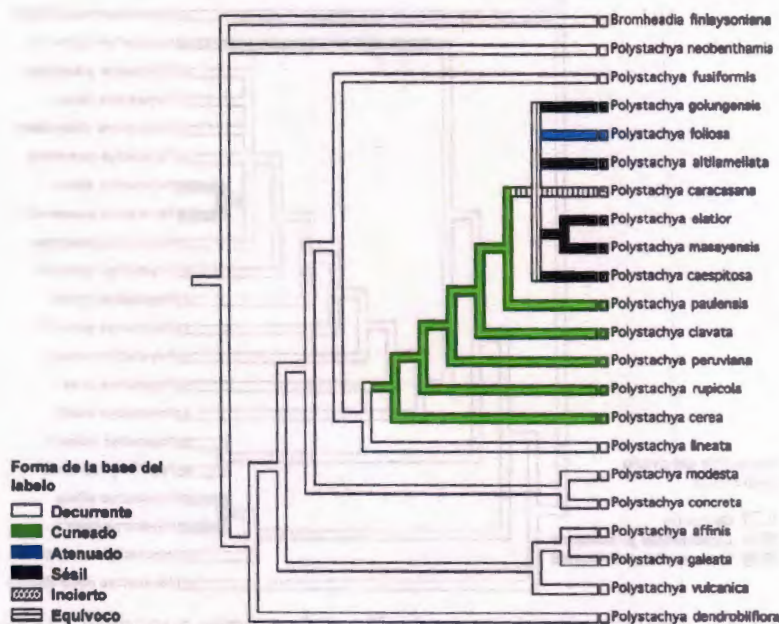


Figura 14. Optimización de la evolución del carácter forma de la base del labelo sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia.

2.4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo representan una aproximación al conocimiento de las relaciones filogenéticas entre las especies americanas de *Polystachya* y un avance relevante en el conocimiento sobre la evolución de sus caracteres morfológicos. La morfología se ha utilizado ampliamente como una fuente de datos para proponer hipótesis de las relaciones entre taxones, y ha demostrado que los resultados obtenidos son coherentes con aquellos obtenidos con caracteres moleculares (e.g. Emadzade *et al.*, 2010; Freudenstein & Rasmussen, 1999; Neubig *et al.*, 2009). En el caso de las especies americanas de *Polystachya* los caracteres morfológicos son muy conservados, sobre todo en la parte vegetativa; esto ha originado una confusión en los límites específicos de muchas de ellas (Peraza & Carnevali, 2012; Peraza *et al.* 2011). En general, los caracteres vegetativos en el género son considerados poco informativos (Falorunso & Jayeola, 2009); sin embargo, se reconoce que las estructuras reproductivas son lo suficientemente varia-

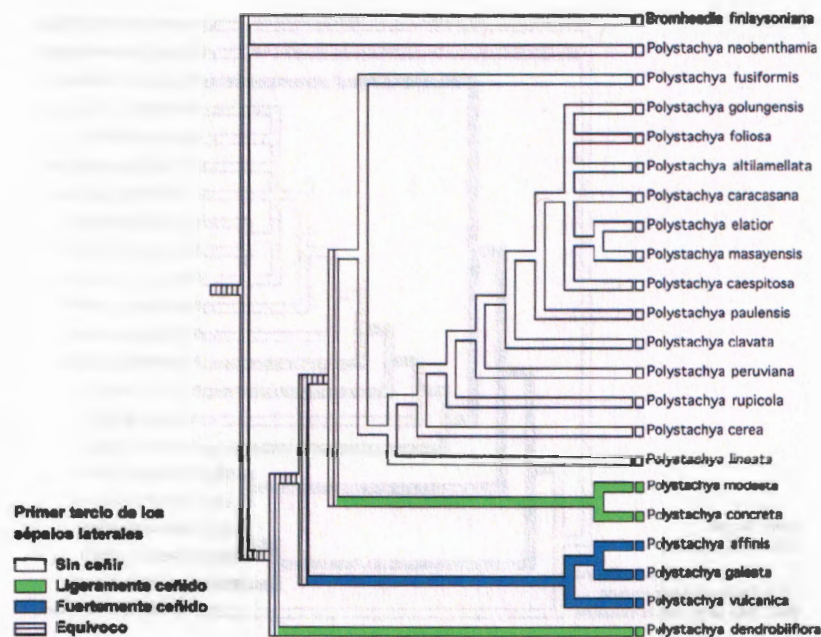


Figura 15. Optimización de la evolución del carácter primer tercio de los sépalos laterales sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia.

bles para representar los límites específicos entre las especies o ser útiles en resolver sus relaciones filogenéticas (Falorunso & Jayeola, 2009; Jayeola & Falorunso, 2002). Las especies americanas de *Polystachya* presentan estructuras reproductivas características para cada una de ellas y en conjunto con unos pocos caracteres vegetativos, constituyen gran parte de sus caracteres diagnósticos. Estos caracteres reproductivos fueron informativos en el análisis filogenético y refutan la utilidad de estos caracteres para resolver las relaciones entre las especies dentro de este género.

En lo correspondiente al análisis de parsimonia, este arrojó dos árboles igualmente parsimoniosos, uno completamente resuelto (figura 6) y otro con relaciones ligeramente contrastantes en el clado *14 (figura 5) con el otro cladograma. En este clado, las especies recuperadas se encuentran relacionadas morfológicamente por la presencia de un labelo sésil o atenuado y con el lóbulo central del mismo formando más del 50% de la longitud del labelo. *Polystachya masayensis* y *P. elatior* se recuperan siempre como un clado bien soportado y caracterizado por la presencia de una pubescencia densa

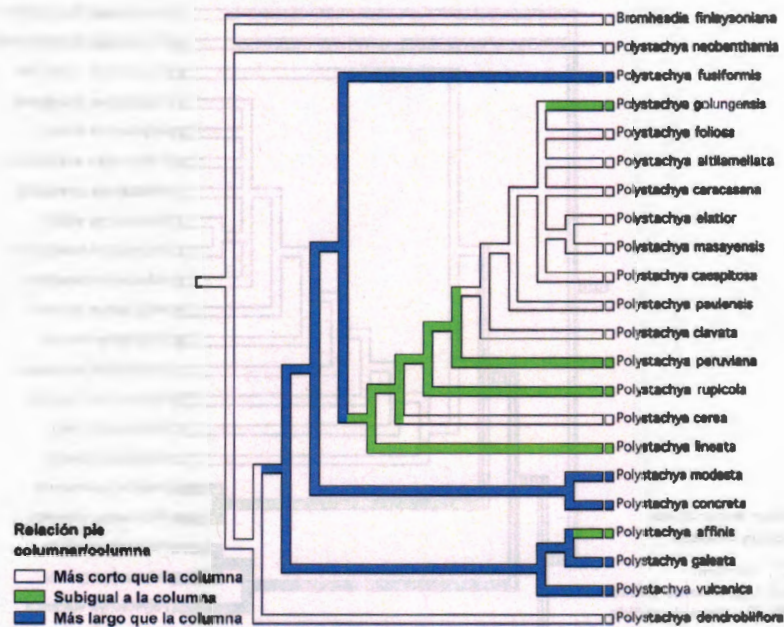


Figura 16. Optimización de la evolución del carácter relación pie columnar/columna sobre el árbol de consenso estricto de los dos árboles igualmente parsimoniosos resultantes del análisis de parsimonia.

en el raquis de la inflorescencia y en el ovario pedicelado. El clado *14, en general, carece de resolución, al parecer originada por la fuerte similitud que existen entre las especies que lo componen y a la presencia de caracteres homoplásicos. En este clado se agrupan las especies que morfológicamente son muy similares a *P. foliosa* y que anteriormente fueron incluidas dentro de su sinonimia debido a esta similitud.

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran algunas contradicciones con los resultados de otros análisis. En la base del árbol de consenso se presentan diferencias con otras hipótesis de relaciones propuestas para el género. Mytnik-Ejsmont (2011) y Russell *et al.* (2010a, 2011), recuperan a *P. affinis* como la especie más basal del género; Mytnik-Ejsmont *et al.* (2011) incluso erigen un nuevo género, *Chelystachya* Mytnik & Szlach., para incluir a esta especie y a *P. bancoensis* Burg, debido a su naturaleza basal en los análisis filogenéticos (ADN de cloroplasto y morfología) y a ser vegetativamente muy diferente al resto de las especies de *Polystachya*.

Otra de las diferencias obtenidas involucra a *P. neobenthamia* y *P. dendrobiflora*, las cuales se recuperan formando un clado bien definido, muy cer-

ca de la base del cladograma, en los análisis filogenéticos de Mytnik-Ejsmont (2011), Mytnik-Ejsmont *et al.* (2011) y Russell *et al.* (2010a). No obstante, se han recuperado estas dos especies, en un solo clado, en una posición más derivada del cladograma (Russell *et al.*, 2011). Los resultados de este análisis muestran a *P. neobenthamia* en la base del cladograma, sin resolución y asociado más a *B. finlaysoniana*. Por otro lado, *Polystachya dendrobiiflora* es recuperada en este trabajo como la base del clado que incluye a todas las demás especies de *Polystachya* analizadas.

Russell *et al.* (2010a) incluyen a *Neobenthamia* dentro de *Polystachya*; sin embargo, Mytnik-Ejsmont (2011) reconoce la validez del primero, eleva al rango de género la sección *Dendrobianthe* y describe al género *Neoburtia* Mytnik, Szlach. & Baranow para acomodar las relaciones obtenidas en sus análisis filogenéticos. No obstante, sus análisis filogenéticos y su esquema taxonómico dejan parafilético al género *Polystachya*; una especie, *P. ottomaniana*, queda inmersa entre los géneros *Chelystachya*, *Neoburtia* y *Dendrobianthe*. La posición de esta especie en los análisis filogenéticos es enigmática ya que sus características morfológicas la ubican como parte del género *Polystachya* (Mytnik-Ejsmont, 2011; Mytnik-Ejsmont *et al.*, 2011).

Los resultados de este trabajo arrojan que *P. neobenthamia* y *P. dendrobiiflora* están más relacionados a *B. finlaysoniana*; esto está soportado por caracteres morfológicos vegetativos (e.g. tallo, vainas foliares, posición de las hojas) y reproductivos (e.g. longitud de las brácteas, radio ancho sépalos laterales/ancho pétalos). Sin embargo, las diferencias más notables entre ellas son la estructura de las brácteas florales y el raquis de la inflorescencia en zigzag presentes en *B. finlaysoniana*, caracteres que la relacionan más con *P. affinis*.

Los resultados del análisis aquí presentado reconocen que *Polystachya affinis* está más relacionada con *P. galeata*, y estas dos especies a su vez están más relacionadas con *P. vulcanica*. La posición de la primera contradice los resultados de análisis anteriores, como se menciona en líneas precedentes. Por otro lado, la posición de *P. galeata* y *P. vulcanica* en el cladograma es ocasionado por un muestreo pobre en el género, por lo que muchas de las secciones no están representadas (objetivos fuera de los alcances de este trabajo). Ambas especies se consideraban dentro de la sección Cultriformes (Kraenzlin, 1926); sin embargo, en los análisis filogenéticos recientes éstas se recuperan en clados diferentes (Mytnik-Ejsmont, 2011; Russell *et al.*, 2010a, 2011). Por esto, *P. vulcanica* se retuvo dentro de la sección Cultriformes y *P. galeata* se incluyó en una nueva sección, Galeatae, erigida para contener a ese grupo de especies (Mytnik-Ejsmont, 2011).

Las otras dos especies africanas del género, *P. modesta* y *P. golungensis*, utilizadas en el análisis se recuperan en dos clados distintos; ambas especies pertenecen a la sección *Polystachya* (Kraenzlin 1926; Mytnik-Ejsmont, 2011),

al igual que las especies americanas motivo de este estudio. *Polystachya modesta* se recupera en un clado junto a *P. concreta*. Este resultado concuerda con lo hallado en análisis filogenéticos anteriores donde la evidencia apunta hacia un origen híbrido de *P. concreta*, siendo *P. modesta* (o una especie cercana) el padre o madre putativo. Además, la morfología de ambas especies es muy similar, por lo que, tanto los caracteres moleculares como los morfológicos apuntan hacia una relación muy cercana entre estas dos especies, sea esta concerniente o no a un origen híbrido (Russell *et al.* 2010b).

Polystachya golungensis, la última especie africana analizada aparece relacionada al clado *14, el cual incluye a *P. foliosa*; este resultado es intrigante, ya que sugiere que las especies americanas pueden provenir de al menos dos eventos de colonización de África a América. Además, los registros de números cromosómicos reportan que *P. foliosa* (posiblemente *P. caracasana*, no fue posible confirmar esta identificación), *P. pinicola* (aquí considerado como *P. caracasana*) y *P. concreta* son tetraploides (Rupp *et al.*, 2010). Al parecer, *P. golungensis* (o una especie relacionada), está involucrada en el origen tetraploide de algunas de las poblaciones de lo que hoy es *P. concreta* y se sabe que al menos una especie americana, *P. pinicola* (aquí tratada como parte de *P. caracasana*), está vinculada a ella (Russell *et al.*, 2010b). La similitud morfológica entre *P. golungensis* y algunas especies americanas del género es grande (e.g. *P. foliosa*), algo que se ha recalcado en el pasado (Russell *et al.*, 2010b). Por lo tanto, no es sorprendente encontrar a esta especie asociada al clado de *P. foliosa*.

Las relaciones entre las especies americanas de *Polystachya* recuperadas en este trabajo son difíciles de contrastar debido a la ausencia de información sobre sus relaciones filogenéticas. Las hipótesis existentes son el resultado del conocimiento morfológico de las especies e incluye el reconocimiento de tres grupos de especies, "concreta", "foliosa" y "masayensis". Estas hipótesis carecen de un soporte filogenético y fueron contrastadas en este análisis. Lo obtenido en este trabajo apoya el reconocimiento de *P. concreta* como una especie particular y fuertemente diferenciada de las demás especies americanas del género. Las otras especies se agrupan en un solo clado, del cual se van separando gradualmente una especie tras otra hasta alcanzar el clado *14, donde se agrupan las especies que guardan mayor semejanza morfológica con *P. foliosa*. Estas especies que se separan al principio se caracterizan por tener un labelo con un lóbulo central que representa el 40% de la longitud de este. Además, la base del labelo es decurrente o atenuada, lo que le da una apariencia de ser un punto intermedio entre *P. foliosa* y *P. concreta*. Aún cuando muestran esta similitud entre la forma de sus estructuras florales, el tamaño de sus flores es variable y pueden ser desde muy pequeñas en *P. clavata* hasta muy grandes como en *P. lineata*. Este mismo patrón se sigue en las estructuras vegetativas.

Las especies del clado *14 muestran por el contrario una mayor coherencia en cuanto a sus estructuras reproductivas y vegetativas. Sin embargo, *P. caracasana* rompe este patrón y presenta las flores y las plantas más conspicuas de este grupo. Otra especie que rompe con ese patrón vegetativo es *P. atilamellata*, con unas plantas de tamaño similar a *P. caracasana*, pero sin llegar a ser tan grandes. Las características morfológicas mencionadas anteriormente soportan la coherencia de estos grupos de especies.

El género ha presentado, al parecer, diversos eventos de introgresión, poliploidía o hibridación (Rupp *et al.*, 2010; Russell *et al.*, 2010b, 2011). Estos eventos pueden oscurecer las relaciones filogenéticas entre las especies; en algunas ocasiones, el análisis filogenético arroja la historia evolutiva de los genes, los llamados árboles de genes (Maddison, 1997), y no la de las especies. Los análisis filogenéticos de *Polystachya* disponibles a la fecha han utilizado la clonación y secuenciación de regiones de ADN para evitar recuperar solamente la historia evolutiva del gen. Aún así, los resultados obtenidos en esos análisis (Mytnik-Ejemont, 2011; Russell *et al.*, 2010a,b, 2011) muestran resultados contrastantes entre las distintas evidencias moleculares, incluso entre regiones de ADN provenientes de la misma fuente (ADN de cloroplasto o nuclear). Esto apoya la hipótesis de que algunas especies americanas de *Polystachya* son de origen híbrido. También, un evento de duplicación del genoma ($2n=40$ a $2n=80$), al menos, en *P. caracasana*, *P. clavata*, *P. concreta* y *P. foliosa* apoyan ese origen (Jones, 1966; Rupp *et al.*, 2010). Sin embargo, es difícil saber si este proceso ocurrió antes o después del evento de dispersión a América.

El panorama evolutivo de las especies americanas del género es complejo, su relación con especies como *P. modesta* y *P. golungensis* involucran algún evento de hibridación, no necesariamente involucrando a estas especies sino a alguna cercanamente relacionada a estas (Russell *et al.*, 2010b). Esto pone en evidencia su compleja historia evolutiva y la necesidad de más estudios que nos ayuden a entender los procesos y eventos que forjaron la evolución de este grupo.

2.5. CONCLUSIONES

Sin lugar a dudas, el muestreo pobre influyó en las relaciones entre las especies del grupo externo y es necesario incrementar éste en análisis posteriores. Los caracteres morfológicos utilizados demuestran la utilidad de estos en la construcción de hipótesis filogenéticas, incluso en grupos tan difíciles como lo es *Polystachya*. Cabe señalar que estas relaciones deben ponerse a prueba con más evidencia (i.e. ADN nuclear y de cloroplasto).

Polystachya lineata, *P. cerea*, *P. rupicola*, *P. peruviana*, *P. clavata* y *P.*

paulensis, muestran caracteres intermedios entre *P. concreta* y *P. foliosa*. Esto abre una pregunta de investigación para un análisis molecular profundo que descarte o corrobore eventos de hibridación entre las especies americanas. En líneas superiores se discute la naturaleza de ambas especies y su relación con otras especies africanas del género (i.e. *P. modesta* y *P. golumensis*), ante esto se abre la interrogante sobre los procesos que permitieron la diversificación de las especies americanas y si el posible origen híbrido favoreció estos procesos.

2.6. REFERENCIAS

- van den Berg, C., D.H. Goldman, J.V. Freudenstein, A.M. Pridgeon, K.M. Cameron & M.W. Chase (2005). *An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and re-circumscription of Epidendreae and Arethuseae (Orchidaceae)*. American Journal of Botany, 92, 613–624.
- Carlswald, B.S., W.L. Stern & B. Bytebier (2006a). *Comparative vegetative anatomy and systematics of the angraecoids (Vandaeae, Orchidaceae) with an emphasis on the leafless habit*. Botanical Journal of the Linnean Society, 151, 165–218.
- Carlswald, B.S., W.M. Whitten, N.H. Williams & B. Bytebier (2006b). *Molecular phylogenetics of Vandaeae (Orchidaceae) and the evolution of leaflessness*. American Journal of Botany, 93, 770–786.
- Chase, M.W. (2004). *Monocots relationships: an overview*. American Journal of Botany, 91, 1645–1655.
- Chase, M.W., R.L. Barrett, K.M. Cameron & J.V. Freudenstein (2003). "DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification". In *Orchid Conservation*, K.M. Dixon, S.P. Kell, R.L. Barrett, and P.J. Cribb (eds). Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia. pp. 69–89.
- Cribb, P.J. (1978). *Studies in the genus Polystachya (Orchidaceae) in Africa*. Kew Bulletin, 32, 743–766.
- Davies, K.L., D.L. Roberts & M.P. Turner (2002). *Pseudopollen and food-hair diversity in Polystachya Hook. (Orchidaceae)*. Annals of Botany, 90, 477–484.
- Dressler, R.L. & C.H. Dodson (1960). *Classification and phylogeny in the Orchidaceae*. Annals of the Missouri Botanical Garden, 47, 25–68.
- Dressler, R.L. (1981). *The Orchids – Natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 332 p.
- Dressler, R.L. (1993). *Field Guide to the Orchids of Costa Rica and Panama*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, USA.

374 pp.

- Dzul, Félix, 2008. *Sistemática y filogenia de Polystachya (Orchidaceae: Polystachyinae) en Mesoamérica*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal. Conkal, México. 65 p.
- Emadzade, K., C. Lehnebach, P. Lockhart & E. Horandl (2010) *A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculeae (Ranunculaceae)*. *Taxon* 59, 809–828.
- Falorunso, A.E., A.A. Jayeola (2009). *Application of numerical taxonomy to lip morphology in the genus Polystachya Hook (Orchidaceae) in Nigeria*. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 37, 45–50.
- Felsenstein J. (1985). *Confidence-limits on phylogenies – An approach using the bootstrap*. *Evolution*, 39, 783–791.
- Fitch, W.M. (1971). *Toward Defining the Course of Evolution: Minimum Change for a Specific Tree Topology*. *Systematic Zoology*, 20, 406–416.
- Freudenstein, J.V. & F.N. Rasmussen (1999). *What does morphology tell us about orchid relationships?: A cladistic analysis*. *American Journal of Botany* 86, 225–248.
- Górniak, M., O. Paun & M.W. Chase (2010). *Phylogenetic relationships within Orchidaceae based on a low-copy nuclear coding gene, Xdh: Congruence with organellar and nuclear ribosomal DNA results*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56, 784–795.
- Govaerts, R., M.A. Campacci, D. Holland Baptista, P. Cribb, A. George, K. Kreuz & J. Wood (2009). *World checklist of Orchidaceae*. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.apps.kew.org/wcsp/> (consultado 22 de abril de 2009).
- Hollis, S. & R.K. Brummitt (1992). *World Geographical Scheme for Recording Plant Distributions*. Hunt Institute for Botanical Documentation, Pittsburgh, USA. 137 pp.
- Hooker, W.J. (1825). *Exotic Flora vol. II*. William Blackwood, Edinburgh, Escocia. Plates 80–163.
- Jones, K. (1966). *The chromosomes of orchids I: Polystachya Hook*. *Kew Bulletin*, 20, 357–359.
- Kraenzlin F. (1926). *Monographie der gattung Polystachya Hook*. *Fedde, Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte*, 39, 1–136.
- Lanyon, S.M., 1985. *Detecting internal inconsistencies in distance data*. *Systematic Zoology*, 34, 397–403.
- Maddison, W.P. (1997). *Gene trees in species trees*. *Systematic Biology*, 46, 523–536.
- Maddison D.R & W.P. Maddison (2005). *MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Moreno, N.P. (1984). *Glosario Botánico Ilustrado*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Cd. de México, México. 300 p.

- Morrone, J.J. (2006). *Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna*. Annual Review of Entomology, 51, 467–494.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2007). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 1—Szlachetkoella Mytnik. Richardiana, 7, 55–60.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2008). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 6. Dendrobianthe Mytnik. Richardiana, 8, 23–27.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2011). *A Monograph of the Subtribe Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. University of Gdansk, Gdansk, Polonia, 400 p.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2007a). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 2—Geerinckia Mytnik & Szlachetko. Richardiana, 7, 61–63.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2007b). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 3—Disperanthoceros Mytnik & Szlachetko. Richardiana, 7, 64–66.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2008a). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 4—Epiphorella Mytnik & Szlachetko. Richardiana, 8, 12–17.
- Mytnik-Ejsmont, J. & D.L. Szlachetko (2008b). *Contribution à la révision de Polystachyinae Schlechter (Orchidaceae)*. 5—Unguiculabia Mytnik & Szlachetko. Richardiana, 8, 18–22.
- Mytnik-Ejsmont, J., D.L. Szlachetko, M. Górniak (2011). Chelystachya, a new genus of the subtribe Polystachyinae (Orchidaceae). Biodiversity: Research and Conservation 23, 15–27.
- Neubig, K.M., N.H. Williams, W.M. Whitten & F. Pupulin (2009). *Molecular phylogenetics and the evolution of fruit and leaf morphology of Dichaea (Orchidaceae: Zygopetalinae)*. Annals of Botany 104, 457–467.
- Peraza Flores, L.N. & G. Carnevali (2012). *Things are seldom what they seem—the nomenclature of Polystachya masayensis (Orchidaceae)*. Phytotaxa 50, 51–54.
- Peraza-Flores, L.N., G. Carnevali Fernández-Concha, G.A. Romero-González (2011). *Taxonomic notes in American Polystachya (Orchidaceae): the identity of P. foliosa (Hook.) Rchb.f. and the reestablishment of P. caracasana Rchb.f.* The Journal of the Torrey Botanical Society 138, 366–380.
- Podzorski, A.C. & P.J. Cribb (1979). *A revision of Polystachya sect. Cultriformes (Orchidaceae)*. Kew Bulletin, 34, 147–186.
- Pridgeon, A.M., P.J. Cribb, M.W. Chase & F.N. Rasmussen (eds.) (2009). *Genera Orchidacearum, vol. 5, Epidendroideae, part 2*. Oxford University Press, Oxford, UK. 664 p.
- Rambaut, A. (2006–2009). *FigTree v1.3.1: Tree figure drawing tool*. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh, UK.
- Ronquist, F. (1997). *Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the*

- Quantification of Historical Biogeography*. Systematic Biology, 46, 195–203.
- Rupp, B., R. Samuel, A. Russell, E.M. Temsch, M.W. Chase & I.J. Leitch (2010). *Genome size in Polystachya (Orchidaceae) and its relationships to epidermal characters*. Botanical Journal of the Linnean Society, 163, 223–233.
- Russell, A., R. Samuel, B. Rupp, M.H.J. Barfuss, M. Šafran, V. Besendorfer & M.W. Chase (2010a). *Phylogenetics and cytology of a pantropical orchid genus Polystachya (Polystachyinae, Vandeeae, Orchidaceae): Evidence from plastid DNA sequence data*. Taxon, 59, 389–404.
- Russell, A., R. Samuel, V. Klejna, M.H.J. Barfuss, B. Rupp & M.W.C. Chase (2010b). *Reticulate evolution in diploid and tetraploid species of Polystachya (Orchidaceae) as shown by plastid DNA sequences and low-copy nuclear genes*. Annals of Botany, 106, 37–56.
- Russell, A., R. Samuel, D. Bogarín, S. Fernando, S. Wijesundera, V. Klejna & M.W. Chase (2011). *Genetic variation and phylogenetic relationships of a pantropical species group in Polystachya (Orchidaceae)*. Botanical Journal of the Linnean Society, 165, 235–250.
- Summerhayes, V.S. (1942). *African Orchids: XII*. Botanical Museum Leaflets, 10, 257–299.
- Summerhayes, V.S. (1947). *African orchids: XVII*. Kew Bulletin, 2, 123–133.
- Swofford D.L. (2003). *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, USA.

X

CAPÍTULO 3. Taxonomía de las especies americanas de *Polystachya* Hook.¹

"... the objective of an ordering system is to arrange a set of diverse entities into a heuristic scheme permitting further and faster comprehension of the diversity".

Mayr & Bock, 2002

3.1. INTRODUCCIÓN

Actualmente se reconocen alrededor de 230 especies en *Polystachya* distribuidas en los trópicos del mundo, con casi el doble de nombres publicados (Davies *et al.*, 2002; Govaerts *et al.*, 2009); sin embargo, los límites específicos no son bien comprendidos. El primer gran intento de circunscribir a las especies de *Polystachya* es la monografía de Kraenzlin (1926) en la que propone una clasificación infragenérica que ha sido puesta a prueba (Davies, 2002; Dressler, 1981) y que ha resultado en el reconocimiento de la naturaleza no monofilética de estos grupos (Mytnik-Ejsmont, 2011; Russell *et al.*, 2010a,b). Después de la monografía de Kraenzlin, los trabajos de revisión en el género son escasos (*i.e.* Podzorski & Cribb, 1979) y fue solo recientemente cuando se publicó una monografía de la subtribu Polystachyinae (Mytnik-Ejsmont, 2011); sin embargo, la circunscripción específica que maneja es diferente a la adoptada en este trabajo.

La mayoría de los trabajos taxonómicos del género se han enfocado a describir nuevas especies o secciones dentro del género (Cribb, 1978; Summerhayes, 1942, 1947) pero sin estudiar a todas las especies del género, incrementando así la incertidumbre en la clasificación infragenérica y la delimitación de las especies. La revisión de la subtribu (Mytnik-Ejsmont, 2011) toma una perspectiva más amplia de la situación y considera todas las especies

1 Este capítulo se publicó parcialmente en dos artículos:

- Peraza-Flores, L.N., G. Carnevali Fernández-Concha & G. Romero. (2011). *Taxonomic Notes in American Polystachya (Orchidaceae): The Identity of P. foliosa (Hook.) Rchb.f. and the Reestablishment of P. caracasana Rchb.f.* The Journal of the Torrey Botanical Society, 138, 366–380.
- Peraza-Flores, L.N. & G. Carnevali (2012). *Things are Seldom What They Seem: the Nomenclature of Polystachya masayensis (Orchidaceae).* Phytotaxa, 50, 51–54.

descritas a la fecha; sin embargo, su delimitación es contraria a la evidencia aquí recabada. La taxonomía de las especies que crecen en el continente americano ha sido difícil de dilucidar (Garay & Sweet, 1974; Harms, 1904; Summerhayes & Bullock, 1960). Además, no se ha propuesto una delimitación específica en base al estudio de material proveniente de todo el continente sino que solo se han estudiado floras a diferentes escalas (Cabrera Ca-chón, 1999; Carnevali & Ramírez-Morillo, 2003; Dressler, 2003; Dunsterville & Garay, 1976; Menini Neto *et al.*, 2007; Oliveira de Azevedo & van den Berg, 2007; Williams, 1946) o tratamientos enfocados al estado taxonómico de una especie (Saulea & Adams, 1979).

El objetivo de este trabajo es proponer una delimitación de las especies americanas de *Polystachya* en base a la revisión de material de herbario y plantas vivas que representen el mayor número de poblaciones y áreas geográficas de América habitadas por el género. Además, la distribución de cada una de las especies es representada a través de mapas. Al final del tratamiento se presenta una sinopsis nomenclatural del género en América.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se basó en la revisión de aproximadamente 1,700 ejemplares de herbario procedentes de América tropical; estos ejemplares se encuentran depositados en los herbarios AAU, AMES, AMO, B, BM, CICY, EAP, F, FLAS, INB, JBSD, K, L, M, MEXU, MICH, MO, NY, PH, S, SEL, U, UPRRP, US y VEN (acrónimos de los herbarios de acuerdo a Holgreem *et al.* (1990)). Además, fue posible analizar fotografías de material depositado en varios herbarios (AMES, BR, P, RENZ, S) y disponibles a través de sus portales en línea; en ciertas ocasiones, varios curadores de herbario enviaron gentilmente fotografías de alta resolución de ejemplares tipo depositados en las colecciones a su cargo (AMES, BM, F, GOET, HB, K, NY, P, RB, S, SP y US).

Cada ejemplar de herbario fue analizado morfológicamente y las estructuras reproductivas disectadas. En cada ejemplar de herbario se disectaron 1-3 flores o frutos (que conservaban el perianto), esto de acuerdo a la disponibilidad de material reproductivo en el ejemplar y con el objeto de alterar lo menos posible cada uno de los especímenes. Así, fue posible observar la variación de las poblaciones de cada especie. Las muestras disectadas fueron hidratadas sumergiéndolas por 10-15 minutos en una dilución 3-1 de hidróxido de amonio (AJAX®) y agua; posteriormente, la muestra fue lavada con agua y en dado caso preservada para su análisis posterior en una solución de alcohol-agua-glicerina (712.5 ml-237.5 ml-50 ml).

Las muestras de herbario y las flores disectadas fueron observadas mediante un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi 2000-C con un intervalo

de aumentos entre 6.5 a 50 X, y las mediciones de cada una de las estructuras se realizaron con una regla milimétrica. Estas mediciones sirvieron para construir la descripción de las especies y documentar la variación. En los casos en los que se contaba con las imágenes de ejemplares de herbario, se utilizó el programa ImageJ® para realizar las mediciones de estructuras de las plantas.

La información disponible en cada uno de los ejemplares de herbario se introdujo en una base de datos construida en el programa Bento® para su análisis posterior en los comentarios sobre los patrones de distribución y la ecología de las especies. La localización geográfica de cada uno de los ejemplares, cuando los datos de localización indicaban una localidad precisa, se realizó mediante una búsqueda exhaustiva de dichas localidades en el programa GoogleEarth® y a través de la página electrónica de National Geographic® Maps (<http://maps.nationalgeographic.com>), de tal forma que se obtuvieran las coordenadas geográficas para la construcción de los mapas de distribución. Las coordenadas geográficas se ingresaron en la base de datos de los ejemplares de herbario y fueron proyectadas en un mapa base de elevación para América (Hijmans *et al.*, 2004) utilizando el programa QGIS®. Al final del capítulo se incorpora una sinopsis nomenclatural de los nombres publicados a la fecha para las especies americanas de *Polystachya*.

3.3. RESULTADOS

Los resultados de este trabajo se dividen en dos partes, el tratamiento taxonómico y la sinopsis nomenclatural del género *Polystachya* en América. En el tratamiento taxonómico se delimitan las especies y se presenta la evidencia morfológica, geográfica y ecológica que apoya la propuesta de delimitación de cada una de ellas. Además, se presenta una clave para separar a las especies americanas de *Polystachya*.

En *Polystachya*, todas las especies comparten una estructura floral similar, con la mayor diferenciación en el tamaño y proporciones de las flores así como en detalles del labelo. Además, la morfología de las partes vegetativas, a pesar de ser ampliamente variables en el género, muestra discontinuidades en su variación que son útiles en el reconocimiento de las especies. Por otra parte, las especies americanas empiezan a florecer aún cuando son vegetativamente pequeñas de tal manera que las dimensiones vegetativas absolutas pueden ser confusas en la identificación de las especies.

En general, las especies de *Polystachya* de América muestran los siguientes patrones generales en la consistencia y variación dentro de las especies: 1) las plantas son comparativamente constantes en el tamaño de las flores pero variables en el tamaño vegetativo; 2) la forma de los segmentos florales

Cuadro 5. Evaluación del riesgo de extinción utilizando el método MER (SEMARNAT, 2002). Los valores de distribución se obtuvieron considerando los valores de la distribución general del género en América.

Especie	¹ Distribución	² Hábitat	³ Vulnerabilidad	⁴ Actividad humana	Total
<i>Polystachya concreta</i>	3	2	2	3	10
<i>Polystachya peruviana</i>	4	2	3	3	12
<i>Polystachya clavata</i>	4	2	2	3	11
<i>Polystachya lineata</i>	4	2	3	3	12
<i>Polystachya paulensis</i>	4	2	3	3	12
<i>Polystachya cerea</i>	4	2	3	3	12
<i>Polystachya foliosa</i>	3	2	2	3	10
<i>Polystachya caracasana</i>	3	2	2	3	10
<i>Polystachya elatior</i>	4	2	2	3	11
<i>Polystachya caespitosa</i>	4	2	2	3	11
<i>Polystachya altilamellata</i>	4	2	3	3	12
<i>Polystachya rupicola</i>	4	2	3	3	12
<i>Polystachya masayensis</i>	4	2	2	3	11

Criterios de evaluación MER, para más información ver SEMARNAT (2002).

¹Distribución: 1= Mas del 40% (Ampliamente distribuidas o muy amplias); 2= 15-40% (Medianamente restringido); 3= 5-15% (Restringido); 4= Menos del 5% (Muy Restringido).

²Estado del hábitat respecto al desarrollo natural del taxón: 1= propicio o poco limitante; 2= Intermedio o limitante; 3= Hostil o muy limitante.

³Vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón: 1= Vulnerabilidad baja; 2= Vulnerabilidad media; 3= Vulnerabilidad alta.

⁴Impacto de la actividad humana sobre el taxón: 2= Bajo impacto; 3= Medio impacto; 4= Alto impacto.

puede ser variable dentro de las especies e incluso dentro de las poblaciones locales, como se observa en *P. caracasana*; y 3) las especies tienden a tener preferencias ecológicas reducidas, solo las especies de tierras bajas tienen la distribución más amplia (e.g. *P. caracasana* y *P. foliosa*).

En el reconocimiento de las especies, se adopta el concepto de especie propuesto por de Queiroz (2007), "... separately evolving metapopulation lineages", esto en un sentido amplio y reconociendo que las especies son entidades dinámicas en el proceso evolutivo (Mallet, 2008); por tal motivo, en este tratamiento no se reconocen entidades subespecíficas. Así, las especies se delimitan con la mayor evidencia posible (morfológica, ecológica y geográfica) para sustentar las hipótesis de linajes meta-poblacionales que evolucionan independientemente uno del otro.

Las localidades de colecta de los ejemplares de herbario analizados en esta revisión fueron ordenados geográficamente con una orientación nort-sur y oeste-este a nivel de país y alfabéticamente en las divisiones políticas inferiores y en los números de colecta. Los especímenes colectados por el mismo individuo fueron agrupados siguiendo el siguiente formato: *P.H. Gentle* 965 (MICH), 3435 (NY, MICH); el formato completo se conservó en los casos donde el colector estaba acompañado. El estado de conservación de las especies fue evaluado siguiendo los criterios de los "Métodos de Evaluación del Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México" (MER) (SEMARNAT, 2002); sin embargo, los criterios basados en la distribución de las especies fueron más amplios, incorporando los límites de toda América tropical y subtropical.

3.3.1. Tratamiento taxonómico

Polystachya Hook., Exot. Flora 2: t. 103. 1824, *nom. cons.* Tipo: *Polystachya luteola* (Sw.) Hook., *nom. illeg.* (Lectotipo: *Polystachya concreta* (Jaq.) Garay & Sweet.; designado por Garay & Sweet, 1974). Figura 17.

= *Dendrorchis* Thouars, Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom. Paris 1: 318. 1809, *nom. rej.* Tipo: no designado. ≡ *Dendrorchis* Thouars, Hist. Orchid.: tabla 3, pl. 85. 1822, *nom. illeg.*

= *Epiphora* Lindl., Companion Bot. Mag. 2:201. 1836. Tipo: *Epiphora pubescens* Lindl.

= *Nienokuea* A.Chev., Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 220:634. 1945. Tipo: *Nienokuea bambusoides* A.Chev.

= *Geerinckia* (Geerinck & Arbonn.) Mytnik & Szlach., Richardiana 7: 62. 2007. Tipo: *Geerinckia coulouana* (Geerinck & Arbonn.) Mytnik & Szlach.

Plantas epífitas o terrestres, herbáceas perennes; rizoma reducido; pseudobulbos agregados o alineados a lo largo de un rizoma brevemente rastrero, con 1– o varios nudos, revestidos con brácteas de textura papirácea, con unseudotallo (vainas foliares elongadas, imbricadas, que envuelven al pseudobulbo y la parte basal del pedúnculo de la inflorescencia, dando la impresión de un tallo) presente (y entonces +/- desarrollado) o ausente; hojas una a varias, lineares, lanceoladas, oblanceoladas, elípticas o oblongo-oblongas, con variación en las texturas; inflorescencia racemosa o paniculada con muchas flores; ramas con las flores sucesivas, usualmente solo una fracción de las flores totales abiertas simultáneamente; brácteas florales erectas a reflexas, setiformes, lanceoladas, ovadas u obovadas, agudas hasta acuminadas a mucronadas; flores no resupinadas (al menos una especie africana con flores



Figura 17. Ilustración de *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & Sweet. de principios del siglo XIX, esquematizando la estructura vegetativa y reproductiva de las especies americanas del género. Modificado de Lindley (1821).

resupinadas), muy pequeñas o de tamaño mediano, raramente grandes y vistosas, fragantes o no; sépalo dorsal lanceolado a ovado; sépalos laterales oblicuos, unidos al pie de la columna para formar un mentón; pétalos lineares a obovados, usualmente menores que los sépalos; labelo usualmente 3-lobado hasta sub-entero, glabro, pubescente (solo en algunas especies africanas) o farinoso, frecuentemente recurvado, a veces carnoso y difícil de aplanar sin romper, disco usualmente con un callo basal conspicuo con material farináceo; columna usualmente corta y gruesa con un pie más o menos elongado; antera terminal, operculada, incumbente, unilocular o imperfectamente bilocular; polinios 4, superpuestos, cerosos, con un estipe y viscidio pequeños pero definidos, fruto una cápsula oblongo-elipsoide.

Clave para separar las especies americanas de *Polystachya* Hook.

- 1.- Base del labelo unguiculada, lóbulos laterales antrorsos, suberectos, lóbulo central del labelo cerca de un tercio de la longitud del labelo2
- 2.- Flores con un mentón desarrollado, pie columnar fuertemente desarrollado (1.6–2.8 mm), base del labelo con un callo longitudinal que ocupa cerca del 50% de la longitud del labelo *P. concreta*
- 2'. Flores sin un mentón, pie columnar poco desarrollado (≤ 1 mm.), base del labelo con un callo cónico pequeño 3
3. Labelo inmóvil por la fusión del callo labelar al pie columnar
..... *P. peruviana*
- 3'. Labelo libre, callo labelar independiente del pie columnar 4
4. Pie columnar largo (~1 mm), lóbulos laterales del labelo poco desarrollados y subtriangulares *P. lineata*
- 4'. Pie columnar corto (<0.5 mm), lóbulos laterales del labelo bien desarrollados 5
5. Lóbulos laterales del labelo no más de un tercio de la longitud del lóbulo central del labelo *P. clavata*
- 5'. Lóbulos laterales del labelo más de dos tercios de la longitud del lóbulo central del labelo *P. paulensis*
- 1'. Base del labelo ancha o cuneada, lóbulos laterales antrorsos u perpendiculares, suberectos, lóbulo central del labelo formando 40% o más de la longitud del labelo 6
- 6.- Hojas lineares, oblongo-elípticas o elípticas; inflorescencias racemosas o paniculadas; lóbulos laterales del labelo antrorsos o rara vez perpendiculares, lóbulo central cerca del 50% de la longitud del labelo 7
- 7.- Inflorescencias usualmente racemosas, rara vez paniculadas; raquis de la inflorescencia y ovario pedicelado densamente hispídulo puberulento, ovario pedicelado subigual o más corto que la longitud de

- los sépalos 8
- 7'.- Inflorescencias usualmente paniculadas, rara vez racemosas; raquis de la inflorescencia y ovario pedicelado glabro o laxamente hispídulo puberulento, ovario pedicelado subigual o más largo que la longitud de los sépalos 9
- 8.- Ovario pedicelado subigual a la longitud de los sépalos laterales, labelo subtrilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos poco profundos, lóbulo central transversalmente subrectangular *P. masayensis*
- 8'.- Ovario pedicelado más corto que la longitud de los sépalos laterales, labelo trilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos profundos, lóbulo central longitudinalmente subrectangular *P. elatior*
- 9.- Labelo subtrilobado, base del labelo ancha, lóbulos laterales del labelo perpendiculares, lóbulo central del labelo transversalmente subrectangular *P. altilamellata*
- 9'.- Labelo trilobado, base del labelo cuneada, lóbulos laterales del labelo antrorsos, lóbulo central del labelo longitudinalmente subrectangular *P. foliosa*
- 6'.-Hojas oblongo-elípticas o elípticas; inflorescencias paniculadas; ángulo de los lóbulos laterales del labelo erectos, lóbulo central más del 50% de la longitud del labelo 10
- 10.- Hojas oblongo-elípticas, 9 veces más largas que anchas; lóbulo central longitudinalmente subrectangular *P. caespitosa*
- 10'.-Hojas elípticas 8 a 13 veces más largas que anchas; lóbulo central del labelo subcuadrado 11
- 11.-Base del labelo ancha o ligeramente cuneada, lóbulos laterales del labelo perpendiculares y subiguales al ancho del labelo *P. caracasana*
- 11'.- Base del labelo cuneada, lóbulos laterales del labelo antrorsos y reducidos 12
- 12.- Hojas elípticas, 13 veces más largas que anchas, lóbulos laterales del labelo poco desarrollados y con el ápice obtuso *P. cerea*
- 12'.- Hojas elípticas, 8 veces más largas que anchas, lóbulos laterales del labelo poco desarrollados y de forma subtriangular *P. rupicola*

**Clave para separar a las especies de *Polystachya*
Hook. de USA, México, Centroamérica y las Antillas**

1. Base del labelo unguiculada, lóbulos laterales antrorsos, suberectos, lóbulo central del labelo formando cerca de un tercio del labelo 2
2. Flores con un mentón desarrollado, pie columnar fuertemente desarro-

- llado (1.6–2.8 mm), base del labelo con un callo longitudinal que ocupa cerca del 50% de la longitud del labelo *P. concreta*
- 2'.- Flores sin un mentón, pie columnar poco desarrollado (≤ 1 mm.), base del labelo con un callo cónico pequeño 3
- 3.- Pie columnar largo (~1 mm), lóbulos laterales del labelo poco desarrollados y subtriangulares; seudotallo largo *P. lineata*
- 3'.- Pie columnar corto (< 0.5 mm), lóbulos laterales del labelo bien desarrollados y ocupando no más de un tercio del tamaño del lóbulo central del labelo; seudotallo corto *P. clavata*
- 1'.- Base del labelo ancha o cuneada, lóbulos laterales del labelo antrorsos, suberectos, lóbulo central del labelo formando 40% o más de la longitud del labelo 6
- 4.- Hojas oblongo-elípticas o elípticas, inflorescencias racemosas o paniculadas, lóbulos laterales del labelo antrorsos o rara vez perpendiculares, lóbulo central cerca del 50% de la longitud del labelo 5
- 5.- Inflorescencias usualmente racemosas, rara vez paniculadas; raquis de la inflorescencia y ovario pedicelado densamente hispídulo puberulento, ovario pedicelado subigual o más corto que la longitud de los sépalos 6
- 5'.- Inflorescencias usualmente paniculadas, rara vez racemosas; raquis de la inflorescencia y ovario pedicelado glabro o laxamente hispídulo puberulento, ovario pedicelado subigual o más largo que la longitud de los sépalos, labelo trilobado, base del labelo cuneada, lóbulos laterales del labelo antrorsos, lóbulo central del labelo longitudinalmente subrectangular *P. foliosa*
- 6.- Ovario pedicelado subigual a la longitud de los sépalos laterales, labelo subtrilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos poco profundos, lóbulo central transversalmente subrectangular *P. masayensis*
- 6'.- Ovario pedicelado más corto que la longitud de los sépalos laterales, labelo trilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos profundos, lóbulo central longitudinalmente subrectangular *P. horichii*
- 4'.- Hojas elípticas u oblongo-elípticas, inflorescencias paniculadas, ángulo de los lóbulos laterales del labelo antrorsos, lóbulo central más del 50% de la longitud del labelo 7
- 7.- Hojas elípticas, 9 veces más largas que anchas; base del labelo ancha o ligeramente cuneada, lóbulos laterales del labelo antrorsos y subiguales al ancho del labelo *P. caracasana*
- 7'.- Hojas elípticas, 13 veces más largas que anchas; base del labelo cuneada, lóbulos laterales del labelo antrorsos y reducidos ... *P. cerea*

Clave para separar a las especies de *Polystachya* Hook. de Suramérica

1. Base del labelo unguiculada, lóbulos laterales antrorsos o suberectos, lóbulo central del labelo formando cerca de un tercio del labelo 2
 - 2.- Flores con un mentón desarrollado, pie columnar fuertemente desarrollado (1.6--2.8 mm), base del labelo con un callo longitudinal que ocupa cerca del 50% de la longitud del labelo *P. concreta*
 - 2'.- Flores sin un mentón, pie columnar poco desarrollado (≤ 1 mm.), base del labelo con un callo cónico pequeño 3
 - 3.- Labelo inmóvil por la fusión del callo labelar al pie columnar *P. peruviana*
 - 3'.- Labelo libre, callo labelar independiente del pie columnar 4
 - 4.- Pie columnar largo (~1 mm), lóbulos laterales del labelo poco desarrollados y subtriangulares *P. lineata*
 - 4'.- Pie columnar corto (<0.5 mm), lóbulos laterales del labelo bien desarrollados. Lóbulos laterales del labelo más de dos tercios del tamaño del lóbulo central del labelo *P. paulensis*
- 1'.- Base del labelo ancha o cuneada, ángulo de los lóbulos laterales del labelo erectos o suberectos, lóbulo central del labelo formando 40% o más de la longitud del labelo 6
 - 5.- Hojas oblongo elípticas, inflorescencias racemosas o paniculadas, lóbulos laterales del labelo erectos o rara vez suberectos, lóbulo central cerca del 50% de la longitud del labelo 7
 - 6.- Inflorescencias usualmente racemosas, rara vez paniculadas, raquis de la inflorescencia y ovario pedicelado densamente hispídulo puberulento, ovario pedicelado subigual a la longitud de los sépalos laterales, labelo subtrilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos poco profundos, lóbulo central transversalmente subrectangular *P. masayensis*
 - 6'.- Inflorescencias usualmente paniculadas, rara vez racemosas, raquis de la inflorescencia y ovario pedicelado glabro o laxamente hispídulo puberulento, ovario pedicelado subigual o más largo que la longitud de los sépalos 7
 - 7.- Labelo subtrilobado, base del labelo ancha, lóbulos laterales del labelo erectos, lóbulo central del labelo transversalmente subrectangular *P. altitamellata*
 - 7'.- Labelo trilobado, base del labelo cuneada, lóbulos laterales del labelo suberectos, lóbulo central del labelo longitudinalmente subrectangular *P. foliosa*
- 5'.- Hojas elípticas u oblongo-elípticas, inflorescencias paniculadas, ángulo de los lóbulos laterales del labelo erectos, lóbulo central más del 50% de la longitud del labelo 10

6. Hojas oblongo-elípticas 9 veces más largas que anchas, lóbulo central longitudinalmente subrectangular *P. caespitosa*
- 6'.- Hojas elípticas 8 a 13 veces más largas que anchas, lóbulo central del labelo subcuadrado 11
- 7.- Hojas elípticas 9 veces más largas que anchas, base del labelo ancha o ligeramente cuneada, lóbulos laterales del labelo erectos y subiguales al ancho del labelo *P. caracasana*
- 7'.- Hojas elípticas 8 veces más largas que anchas, lóbulos laterales del labelo poco desarrollados y de forma subtriangular *P. rupicola*

Polystachya concreta (Jacq.) Garay & Sweet., Orquideología IX (3): 206. 1974. ≡ *Epidendrum concretum* Jacq., Enum. Syst. Pl. 30. 1760. Tipo: Martinica, 2 Sep. 1936, D. Privault 136 (P, no visto) (Neotipo designado por Mytnik-Ejsmont & Baranow, 2010). Figuras 18 y 19.

= *Epidendrum minutum* Aubl., Hist. Pl. Guiane. 2: 824. 1775. ≡ *Dendrochilum minuta* (Aubl.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 658. 1891. ≡ *Polystachya minuta* (Aubl.) Britton in Small, Fl. S. E. US.: 328. 1903, *hom. illeg.* [non *Polystachya minuta* A. Rich. Galeotti 1845; nec *Polystachya minuta* Frapp. & Cordem., 1895], *nom. illeg.*

= *Dendrobium polystachyon* Sw., Kongl. Vetensk. Acad. Handl. 21: 247. 1800, *nom. illeg.* ≡ *Cranichis luteola* Sw., Fl. Ind. Occ. 3: 1433. 1806, *nom. illeg.* ≡ *Polystachya luteola* (Sw) Hook., Exot. Fl. 2: t. 103. 1824, *nom. illeg.* Tipo: Ilustración de Plumier de *Helleborine ramosa*, *floribus minimis luteis* de las Antillas y publicado en Burmann (1758) (P, no visto; Lectotipo designado en Mytnik-Ejsmont, 2011).

= *Polystachya dagremondiana* Kraenzl., Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 60: 428. 1915. Tipo: Surinam, Plantage Accaribo am Surinam River, 1912, d'Angremond s.n. (Z, fotografía vista).

= *Polystachya colombiana* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 156. 1920. Tipo: (Colombia), Cauca, alt. c. 500 m, M. Madero s.n. (B, destruido).

= *Polystachya ecuadorensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 8: 90. 1921. Tipo: (Ecuador), Manabí, In arboribus prope El Recreo, Aug. 1893, H.F.A. Eggers 14954 (B, destruido)

= *Polystachya estrellensis* Rchb.f., Linnaea 25: 231. 1852. Tipo: (Brasil), Felsen der Serra d'Estrella, Feb. 1823, H.C. Beyrich s.n. (W-Reichenbach 46341)

= *Polystachya extinctoria* Rchb.f., Ann. Bot. Syst. (Walpers). 6: 638. 1864. ≡ *Dendrochilum extinctoria* (Rchb.f.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 658. 1891. Tipo: no designado ("in Jamaica insula").

Iconografía —Dunsterville & Garay (1966) figura en p. 266 (como *P. flavescens* (Bl.) J.J.Sm.); Foldats (1969) figura 171A (como *P. flavescens*); Romero & Carnevali (2000) figura en p. 857 (como *P. concreta*).

Descripción —Plantas 3.70–38.80 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas a patentes; pseudobulbos 1.20–9.80 cm de altura, ovoides o ligeramente piriformes a piriformes, cubiertos por las vainas foliares, 3–5 hojas; hojas 4.00–29.00 X 0.40–3.70 cm, oblongo elípticas o elípticas, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y agudos, las vainas forman un pseudotallo definido; inflorescencia 5.50–43.30 cm de altura, paniculada simple, con hasta 7 ramas, erecta o patente, raquis laxamente hispídulo-puberulento, raquis 1.90–24.80 cm de longitud, pedúnculo 4.60–7.50 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo 1/3 ó 2/3, llegando a tener hasta 162 flores; brácteas florales 1.50–3.20 mm de longitud, linear-lanceoladas, con el ápice acuminado, de menor longitud que el ovario pedicelado; flores 6.50–9.00 mm de longitud, ovario pedicelado 3.00–6.00 mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 3.00–5.10 X 2.20–4.20 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos, reduciéndose fuertemente en su primer tercio y formando así un mentón definido; sépalo dorsal 2.20–3.90 X 1.20–2.10 mm, lanceolado, convexo, caroso; pétalos laterales 2.20–3.80 X 0.60–0.90 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 3.00–4.80 X 2.30–4.00 mm, trilobado, base 0.6–1.1 mm de ancho, unguiculada y ensanchándose hacia el ápice del labelo; lóbulos laterales 0.70–1.00 X 0.80–1.30 mm, antrorsos, sub-erectos, redondeados, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio 1.00–2.30 X 1.40–2.10 mm, longitudinalmente subrectangular, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo 0.20–0.40 mm de alto, estrecho y alargado originándose en la base del labelo y alcanzando cerca del 50% de la longitud del labelo, farinoso; columna 0.90–1.40 X 0.90–1.20 mm, corta, subcuadrada, carnosa; pie columnar muy desarrollado 1.60–2.80 mm; fruto 0.60–1.40 cm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 65 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología —La distribución de esta especie es amplia y abarca principalmente el sur de Florida (USA), gran parte del arco de Las Antillas y Sudamérica (Figura 19). Su distribución hacia el sur corre a lo largo del este de Guyana, Surinam, Guyana Francesa y Brasil hasta penetrar en las provincias bióticas de la Caatinga, el Cerrado y el Bosque Atlántico Brasileño por el este y penetrando hasta las provincias Yungas y Pantanal en el oeste. En el pie de monte andino se distribuye en la vertiente amazónica en Venezuela, Perú, Bolivia y Argentina, y en la vertiente pacífica en Colombia y Ecuador. La distribución que se plantea en este trabajo hace suponer que las poblaciones de la vertiente Pacífica de los Andes se encuentran aisladas,

pero el poco número de colecciones de *Polystachya* provenientes del oeste y norte de Colombia nos deja abierta la posibilidad de que esto se deba a un efecto de colecta o al resultado de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno. Otro patrón en su distribución es la poca penetración a la cuenca amazónica a pesar de que esta especie tiene una amplia tolerancia y es capaz de sobrevivir tanto en zonas abiertas (e.g., vegetación de sabana, *P.J.M. Maas et al. 7212*) como en zonas con cobertura vegetal cerrada (e.g., bosque húmedo montano, *M.T. Madison et al. 4472*).

El rango altitudinal de esta especie va desde el nivel del mar hasta los 1,500-1,600 m; sin embargo, la mayoría de los registros son por debajo de los 1,000 m. En Las Antillas las elevaciones máximas alcanzadas nunca superan los 1,000 m. En Sudamérica se alcanza el máximo registro de elevación para esta especie, 1,500-1,600 m (*S. Matiko Sano 66*); sin embargo, la mayoría

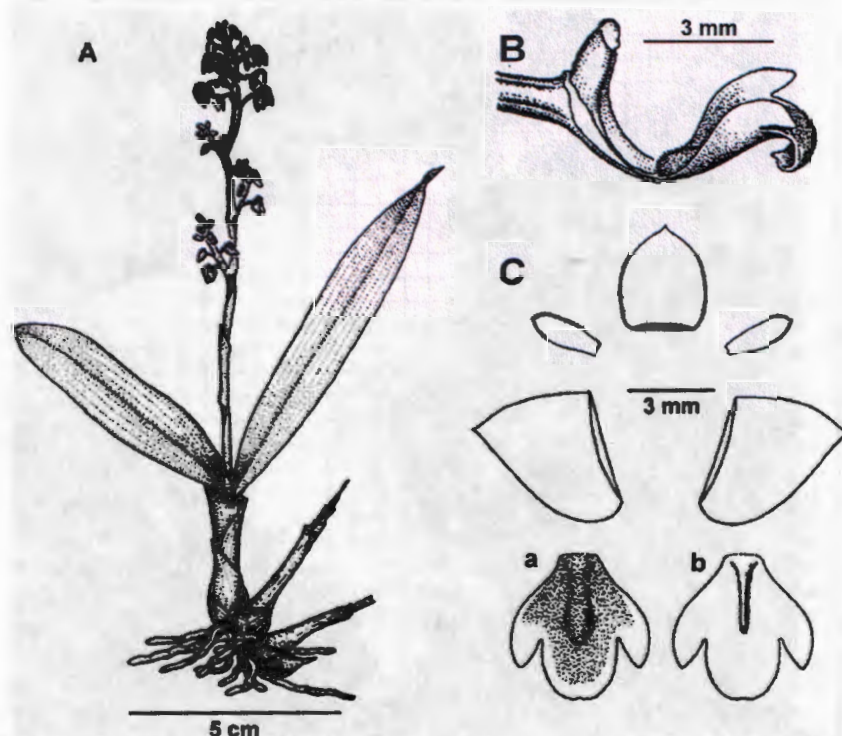


Figura 18. Dibujos de la planta y flor de *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & Sweet. A) Habito; B) Flor vista lateral (sépalos y pétalos removidos); C) Flor (vista dorsal), a, labelo con material farinoso, b, labelo sin material farinoso. Modificado de: Romero & Carnevali (2000).

de los registros son por debajo de los 1,000 m. Estos registros altitudinales extremos se alcanzan en los límites de la distribución en el planalto de Brasil (S. Matiko Sano 66) y en el pie de monte andino en Ecuador (L. Holm-Nielsen et al. 7157) con una gradación altitudinal en las poblaciones cercanas.

En México existen dos registros de esta especie, uno sin localidad de colecta, J. O'brein s.n. (K), y uno proveniente de San Luís Potosí, C. D'Alleizette s.n. (L); sin embargo, ambas colectas provienen de finales del siglo XIX y principios del XX y carecen de mayor información. Hasta la fecha no se han podido localizar más ejemplares de herbario o plantas vivas que corroboren la distribución de esta especie en México, esto a pesar de extensas colectas a lo largo y ancho del país por diversas instituciones nacionales y extranjeras; por lo tanto, este registro es dudoso y debe tomarse con reserva la presencia

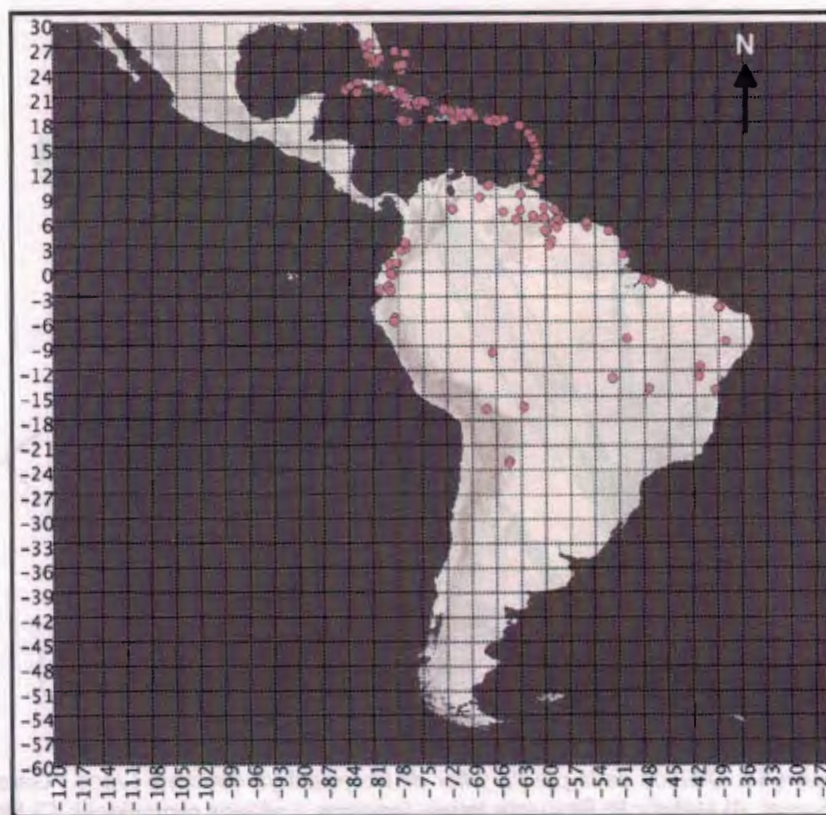


Figura 19. Mapa de distribución de *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & Sweet. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

de esta especie en México. En Centroamérica esta especie se encuentra ausente, lo que sugiere que algún factor ecológico o histórico está limitando su distribución en esta área.

Los forofitos en los cuales se ha encontrado esta especie en su área de distribución son: *Annona glabra* L., *Citrus* sp., *Curatella americana* L., *Eperua* sp., *Geissospermum* sp., *Hymenaea* sp., *Inga* sp. y *Tabebuia* sp.; sin embargo, la gran mayoría de los ejemplares de herbario revisados no contenían información sobre el forofito. La floración de *P. concreta* se extiende por todo el año a lo largo de su rango de distribución, pero el mayor número de ejemplares está en período de floración entre agosto y noviembre.

Relaciones y caracteres diagnósticos —*Polystachya concreta* se puede diferenciar fácilmente del resto de las especies americanas del género por: 1) la presencia de un pie columnar muy desarrollado (1.60–2.80 mm), 2) la presencia de un mentón bien diferenciado, 3) la estructura del labelo con una base unguiculada y un callo alargado y delgado originándose en la base del labelo y extendiéndose hasta casi dos tercios de la longitud del labelo, y 4) los lóbulos laterales del labelo antrorsos y ocupando los primeros dos tercios del labelo. La estructura general del labelo relaciona morfológicamente a esta especie con *P. lineata*, *P. clavata* y *P. peruviana* pero la ausencia de un mentón bien desarrollado en estas especies puede separarlas fácilmente de *P. concreta*. En el caso de *P. lineata* y *P. clavata* la diferenciación es más sencilla ya que además de la separación morfológica también existe una separación geográfica (México y Centroamérica), excluyendo los dos registros mencionados en párrafos anteriores. *Polystachya concreta* puede separarse fácilmente de *P. lineata* por la presencia en esta última de un callo cónico en la base del labelo y de unos lóbulos laterales del labelo reducidos. Puede diferenciarse de *P. clavata* por la presencia en esta última de un pie columnar corto (<0.50 mm) y de un ovario pedicelado igual o más corto que la longitud de los sépalos laterales. En el caso de *P. peruviana* la separación geográfica no es completa y posiblemente sea simpátrica con *P. concreta* en algunas áreas. Sin embargo, es fácil separar a estas dos especies con los caracteres mencionados anteriormente; además, *P. peruviana* presenta un callo cónico grande fusionado al pie columnar que es característico de esta especie y que en conjunto con la ausencia de un mentón grande permiten diferenciarla de *P. concreta*.

Rango de variación —Las plantas son muy variables en su tamaño (3.70–38.80 cm), el tamaño de la flor (6.50–9.00 mm de longitud) y en el tamaño del labelo (3.00–4.80 X 2.30–4.00 mm). Las hojas son también muy variables, siendo generalmente oblongo-elípticas pero también llegando a ser elípticas. El callo en la base del labelo varía tanto en longitud como en anchura pero

siempre conservando su forma general característica. A pesar de tener una variación considerable tanto dentro como entre poblaciones, esta variación no puede ser asociada a algún factor geográfico o ecológico que nos permita diferenciar más de una entidad. Las plantas tienen la capacidad de florecer aún cuando son muy pequeñas; además, tienen éxito reproductivo elevado (reflejado en el número de frutos que cada planta es capaz de producir).

Comentarios taxonómicos —La historia taxonómica de esta especie es tortuosa, algunos de los nombres asociados a ella fueron publicados independientemente bajo un mismo nombre o fueron transferidos al género bajo un nombre previamente publicado. Garay & Sweet escribieron las especies asociadas a este nombre (*P. concreta*) que fueron nombradas en varias ocasiones bajo un mismo nombre. Esta especie es el tipo del género *Polystachya* y todos los problemas asociados a la aplicación del nombre correcto a esta entidad se discutieron ampliamente en el capítulo II. *Polystachya concreta* presenta varios sinónimos nomenclaturales de los cuales algunos son considerados nombres inválidos; otros, son nombres publicados que designan poblaciones que en su momento se consideraron como entidades diferentes (*P. dagremondiana* y *P. colombiana*) pero después del análisis de los ejemplares tipo, las descripciones y un gran número de poblaciones, se llegó a la conclusión de que estos diferentes nombres hacen referencia a la misma entidad.

Polystachya dagremondiana fue descrita de Surinam y el ejemplar tipo está representado por una flor. El análisis de la descripción, el tipo y las poblaciones de Guyana, Surinam y Guyana Francesa llevaron a la conclusión de que este nombre debe ser considerado sinónimo de *P. concreta*; conclusión a la que se llegó debido a que los caracteres morfológicos utilizados para reconocer a *P. dagremondiana* no son diferentes a los encontrados en *P. concreta*, y encajan perfectamente dentro de su variación morfológica intra e interpoblacional.

La revisión de la descripción original, el dibujo esquemático de *P. colombiana* (Mansfeld, 1929, 1930) y de poblaciones provenientes de Colombia llevó a la conclusión de que esta especie debe ser incluida dentro de la sinonimia de *P. concreta*. Los caracteres morfológicos presentes en el tipo así como la variación presente en las poblaciones de *P. concreta* de Sudamérica permiten agruparlas dentro de una misma entidad.

Otra pregunta queda abierta con respecto a la circunscripción de *P. concreta*, ¿son las poblaciones de África y Madagascar la misma entidad que la de América? Russell *et al.* (2010b) llegaron a la conclusión de que *P. concreta* es una especie de origen híbrido que se ha originado múltiples veces; abriendo la controversia de considerar o no especies diferentes a estas poblaciones de origen híbrido independiente.

Estado de Conservación —No existen estudios especializados que hayan evaluado el estado de las poblaciones de esta especie, su dinámica poblacional o el efecto que tiene la alteración de su hábitat. La experiencia en campo y la información de las etiquetas de campo facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 10 (Cuadro 5); es decir, amenazada.

Material examinado —*sine loco*, BM-000513810 (BM); BM-000513821 (BM); L-0836734 (L); L-836744 (L); E.F. André s.n. (K); *Herbarium Hookeianum* s.n. (K); G.S. Jenman 1975 (K); P. Mathews 3193 (K); *Richard* s.n. (W-Reichenbach); H.R. Wulschlaegel 501 (W-Reichenbach). **ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA:** FLORIDA, G. Daniels 63.765 (DAV); A.A. Eaton 426 (VT); A.P. Garber 62 (FLAS); R. Garrett 50 (FLAS); E.G. Hume 50 (FLAS); H. O'Neill 7835 (DAV); C.G. Pringle s.n. (VT); E. Scull s.n. (FLAS), 40 (FLAS), 50 (FLAS); J.K. Small & R.L. Lowe 7397 (DAV); J.K. Small 7495 (W-7827); L.J. Swanson & A.G. Shuey 2058 (FLAS); D.B. Ward & J. Beckner 5362 (FLAS-2 láminas). **MÉXICO:** *sine loco*, J. O'brein s.n. (K). **BAHAMAS,** P.H. Adams 3073 (F); L.J.K. Brace 1675 (F); N.L. Britton & L.J.K. Brace 237 (F); S.R. Hill 3013 (VT); J.I. Northrop & A.R. Northrop 525 (F); R.P. Saulea 1114 (F), 1720 (S), 1721 (F); J.K. Small & J.J. Carter 8676 (F), 8737 (F). **CUBA:** *sine loco*, C. Wright s.n. (S); C. Wright s.n. (W-Reichenbach), 627 (K-2 láminas; W-Reichenbach-2 láminas); CAMAGÜEY, J.A. Shafer 215 (F); GUANTÁNAMO, J.D. Ackerman et al. 3059 (UPRRP); HOLGUÍN, J.D. Ackerman et al. 3165 (UPRRP), 3206 (UPRRP); M.A. Díaz et al. s.n. (UPRRP); ISLA DE PINOS, N.L. Britton & P. Wilson 14882 (F); PINAR DEL RÍO, N.L. Britton & J.F. Cowell 9966 (NY); ORIENTE, E.L. Ekman 2363 (S), 2612 (S), 2745 (S, UPS); C.V. Morton & J. Acuna 3222 (DAV); SANTA CLARA, L.B. Smith et al. 3245 (F, S); SANTIAGO, C.L. Pollard & W. Palmer 111 (DAV, F). **HAÍTÍ:** F. Axelrod & R. Tremblay 10692 (UPRRP). **REPÚBLICA DOMINICANA:** AZUA, M. Fuertes 490 (NY); T. Zanoni et al. s.n. (UPRRP); DAJABÓN, F. Jiménez & R. García 280 (JBSD); PERAVIA, M. Mejía & J. Pimentel 18308 (JBSD); SAMANÁ, T. Zanoni et al. 29381 (JBSD); SAN JUAN, R.A. Howard & E.S. Howard 8939 (B); SANTIAGO RODRÍGUEZ, T. Zanoni et al. 19554 (JBSD); SANTO DOMINGO, M. Fuertes s.n. (W-Reichenbach); L.A. Pringleloup (W-Reichenbach); C. Wright et al. 574 (W-Reichenbach); SEIBO, R.A. Howard & E.S. Howard 9819 (B). **JAMAICA:** *sine loco*, *Herbarium Lamb* s.n. (UPS); D. Morris s.n. (K); K.A. Wilson s.n. (K); SAN ANDRÉS, M.R. Crosby et al. 257 (MICH); ARNTULLY, C.R. Orcutt 3863 (DAV); MANDEVILLE, S. Brown 224 (PH). **PUERTO RICO:** *sine loco*, P. Sintenis 495 (S, W-Reichenbach), 1590 (B, W-Reichenbach); H.F. Winters 240 (FLAS), 376 (FLAS), 398 (FLAS); AIBONITO, J.D. Ackerman & F. Axelrod 2335 (UPRRP); A.T. Parrilla 35 (UPRRP); P. Sintenis 2844 (F, W-Reichenbach-2 láminas); BAYAMÓN, F. Axelrod & L. Escobar 3112 (UPRRP); J.A. Carrasquillo 102 (UPRRP); CANÓVANAS, F.

Axelrod & K. Schulz 5640 (UPRRP); **CAYEY**, C.M. Taylor & J. Wunderle 8585 (UPRRP); **COMERIO**, M. Rodríguez 68 (UPRRP); **GUAYAMA**, J.D. Ackerman et al. 2318 (UPRRP); *F. Axelrod et al.* 598 (UPRRP); **LUQUILLO**, J.D. Ackerman et al. 2647 (UPRRP); **MARICAO**, J.D. Ackerman 2223 (UPRRP); **MAUNABO**, F. Axelrod et al. 2033 (UPRRP); **Moca**, J.D. Ackerman & M. Nir 2475 (UPRRP); **NAGUABO**, L.D. Clos et al. 2 (UPRRP); **OROCOVIS**, J.D. Ackerman et al. 1942 (UPRRP); *F. Axelrod et al.* 3570 (UPRRP); **PATILLAS**, J.D. Ackerman et al. 2447 (UPRRP), 2652 (UPRRP); C.M. Taylor & H.J. Scott 7391 (UPRRP), 7853 (UPRRP), 7854 (UPRRP); **PONCE**, J.D. Ackerman & A. Montalvo 1692 (UPRRP); A.A. Heller 6234 (F); H.F. Winters 322 (FLAS); **Rio GRANDE**, J.D. Ackerman 1859 (UPRRP); E.J. Meléndez & J.M. Meléndez 178 (UPRRP); **SAN GERMÁN**, F. Axelrod & J. Ackerman 306A (UPRRP); **SAN LORENZO**, C.M. Taylor 7605 (UPRRP); **UTUADO**, J.D. Ackerman & J. Montero Oliver 2039 (UPRRP). **SAN TOMÁS: sine loco**, P. Acevedo-Rodríguez et al. 5183 (UPRRP); H.F.A. Eggers s.n. (W-Reichenbach), 277 (K, W-Reichenbach); H.B. Hornbeck s.n. (F). **SAN PEDRO**, E.G. Britton & D.W. Marble 1212 (F, NY). **GUADALUPE**: A. Duss 3356 (F). **DOMINICA: sine loco**, J.D. Ackerman 1140 (SEL); W. Fishlock 43 (K); **SAN JOSÉ**, W.L. Stern & D. Wasshausen 2415 (B). **MARTINICA**, L. Hahn 98 (W-Reichenbach), 654 (DAV). **SANTA LUCÍA**, G.A. Ramage s.n. (K). **SAN VICENTE**: H.F.A. Eggers 6667 (S). **GRANADA**: W.E. Broadway s.n. (K); W.L. Broadway s.n. (F); I. Vélez 3195 (K). **TRINIDAD Y TOBAGO**: W.E. Broadway s.n. (NY), 4821 (AMES); N.Y. Sandwith 1939 (K). **COLOMBIA: sine loco**, B.J. 65 (K); Hb. R. 618 (K); Hb.R. 614 (K); **CAUCA**, Herbarium Lehmannianum Colombianum 8089 (K); **Chocó**, Herbarium Lehmannianum Colombianum 4532 (K). **VENEZUELA: sine loco**, M. Zinchel s.n. (K); **BARINAS**, B. Stergios & D. Taphorn 8743 (NY, VEN); **BOLÍVAR**, F. Cardona 980 (F); R. Dressler & E. Rutkis 8 (VEN); A. Fernández & B. Bracamonte 1147 (VEN); J.A. Steyermark & S. Nilsson 397A (NY); L. Williams 12244 (F); **COJEDES**: F. Delascio & G. Gamarra 17214 (VEN), 17251 (VEN); **DISTRITO FEDERAL**, L. Williams 13613 (F); **MONAGAS**, B. Maguire et al. 27271 (NY). **ECUADOR: BOLÍVAR**, C.H. Dodson 74 (F); **CARCHI**, A. Gentry & G. Shupp 26345 (AAU); M.T. Madison et al. 4472 (F); **CHIMBORAZO**, W.H. Camp 3198 (NY); **ESMERALDAS**, L. Holm-Nielsen et al. 25813 (AAU); **PICHINCHA**, L. Holm-Nielsen et al. 7157 (AAU); R.P. Saulea et al. 3809 (AAU, FLAS); **Los Ríos**, L. Holm-Nielsen et al. 2808 (AAU). **GUYANA: sine loco**, G.S. Jenman 5919 (K); F. Shepherd 28 (K); **BARIMA-WAINI**, J.S. de la Cruz 4020 (NY); **CUYUNI-MAZARUNI**, CAP 54, 5441 (K); B. Maguire & D.B. Fanshawe 23581 (NY); N.Y. Sandwith 1051 (K); **ESSEQUIBO ISLANDS-WEST DEMERARA**, A.S. Hitchcock 16804 (NY); P.J.M. Maas et al. 7212 (NY); **POMEROON-SUPERNAAM**, J.S. de la Cruz 3094 (F, NY); E.F. im Thurn s.n. (K); **POTARO-SIPARUNI**, T.W. Henkel & M. Chin 5750 (NY); **UPPER DEMERARA-BERBICE**, J.S. de la Cruz 1929 (NY), 2022 (F, NY), 2453 (NY); T.W. Henkel et al. 1752 (NY). **SURINAM: PARAMARIBO**, H.A.H. Kegel 679 (W-Reichenbach);

J.A. Samuels 336 (NY). **GUYANA FRANCESA:** CAYENNE, W.E. Broadway 219 (NY). **BRASIL:** *sine loco*, Herb. Hort. Bot. Reg. Kew s.n. (K); Herb. Hort. Bot. Reg. Kew s.n. (K); W-Reichenbach 46242 (W); W.J. Burchell 9403 (K); **AMAPÁ**, J. Murca Pires & P.B. Cavalcante 52065 (NY); **BAHIA**, F. França et al. 5897 (K); **CEARÁ**, S. Bolland 42 (K); **GOIÁS**, S.M. Sano 66 (F); **MATO GROSSO**, J.A. Ratter et al. 2374 (NY); **MINAS GERAIS**, L.O. Williams & V. Assis 8166a (AMES); **PARÁ**, G. Davidse et al. 17631 (NY); T. Plowman et al. 8643 (NY); G.T. Prance & T.D. Pennington 1840 (NY); **PERNAMBUCO**, B. Pickel 1685 (WIS); **RONDÔNIA**, M.G. Silva 6325 (NY). **PERÚ:** **AMAZONAS**, P.C. Hutchison 1516 (F, NY).

Polystachya peruviana C. Nelson & F. J. Fernández Casas, Fontqueria 51: 4. 1998. *Encyclia nana* Poepp. & Endl. Nov. Gen. Sp. Pl. (Poeppig & Endlicher): 10. 1838. Tipo: (Peru), Crescit in arboribus Peruviae in montibus editoribus ad Cuchero. Floret Febrero. *Pöpping* 1737 (Lectotipo: W!, designado por Mytnik-Ejsmont (2011)). Figuras 20 y 21.

= *Polystachya poeppigii* (Poep. & Endl.) Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 9: 155. 1921. *Encyclia polystachya* Poep. & Endl. Gen. Sp. Pl. (Poeppig & Endlicher): 10. 1838. Tipo: Crescit in arboribus Peruviae in montibus editoribus ad Cuchero. Floret Decembre et Januario Popping! Ex Parvulis! (Juxta typos) (Lectotipo, designado por Mytnik-Ejsmont (2011): ilustración de *Encyclia polystachya* publicada en Poeppig & Endlicher (1837) (W!)).

= *Polystachya boliviensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 12: 483. 1913. Tipo: Bolivia, Epiphytisch an der Baumgrenze bei Tres Cruces, c. 1500–1700 m ü. d. M., im Februar 1911, T.C.J. Herzog 1618 (Lectotipo, designado por Christenson (1996): LI; Isolectotipos: Z 19079, fotografía vista; S R5178!; W 1615!).

= *Polystachya simacoana* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 63. 1929. Lectotipo: Bolivia, La Paz, Hacienda Simaco sobre el camino a Tipuani, 1400 m., Febrero 1920, O. Buchtien 5015 (lectotipo, designado por Christenson (1996): US!).

Iconografía —Dodson & Bennett Jr. (1991) lámina 582 (como *P. boliviensis*); Bennett & Christenson (1995) lámina 360 (como *P. boliviensis*)

Descripción —Plantas 2.50–22.20 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 0.20–1.30 cm de altura, pequeños, ovoides o ligeramente piriformes, cubiertos por las vainas foliares, 2–4 hojas; hojas 1.90–18.90 X 0.35–1.15 cm, oblongo-elípticas hasta casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y obtusos, con las vainas formando unseudotallo definido; inflorescencia 2.80–18.50 cm de altura, racemosa o pani-

culada con hasta 2 ramas, erecta, raquis ligeramente hispídulo-puberulento, raquis 0.90–9.00 cm de longitud, pedúnculo 1.00–9.50 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo 1/3 ó 2/3, llevando hasta 52 flores, brácteas florales 0.10–0.20 cm de longitud, linear-lanceoladas, con el ápice acuminado, de igual longitud que el ovario pedicelado o ligeramente más largas; flores 3.30–4.70 mm de longitud, ovario pedicelado 1.70–2.00 de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 1.60–2.70 X 1.70–2.30 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 1.30–2.00 X 0.90–1.30 mm, lanceolado, convexo, carnosos; pétalos 1.50–2.20 X 0.40–0.70 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 1.90–2.60 X 1.80–3.00 mm, trilobado, unguiculado, base estrecha 0.30–0.70 mm de ancho, gradualmente ensanchándose hasta el ápice de los lóbulos laterales, lóbulos laterales 0.60–1.00 X 1.10–1.40 mm, erectos, con disposición antrorsa, redondeados, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio 0.60–1.30 X 0.60–1.40 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo 0.40–1.00 mm de alto, cónico, prominente y fusionado al pie columnar ocasionando que el labelo

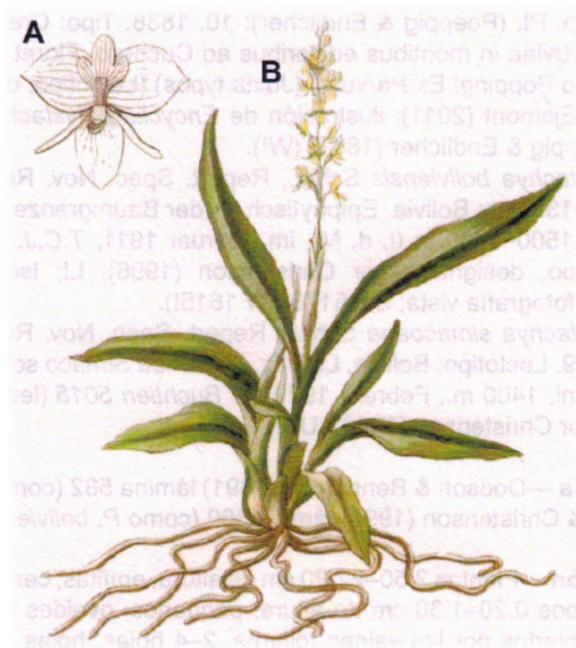


Figura 20. Ilustración de *Polystachya peruviana* C. Nelson & F.J. Fernández Casas. A) Flor, B) Habito. Modificado de Poeppig & Endlicher (1897).

sea inmóvil; columna 0.60–1.00 X 0.70–1.00 mm, corta, carnosa, subcúbica, pie columnar 0.60–1.00 mm de longitud; fruto 5.50–7.50 mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 12 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología —La distribución de esta especie se encuentra restringida al pie de monte andino de la vertiente amazónica en Ecuador, Perú y Bolivia (figura 21), asociada a selvas lluviosas y bosques de niebla en altitudes que van desde los 750 a los 1,850 msnm. Kindlmann & Vergara (2011) la reportan exclusivamente en vegetación secundaria, registrando sólo 28 individuos en 80 ha; esto, en conjunto con las pocas colecciones disponibles, sugiere que es una especie poco abundante. No hay información disponible sobre los forofitos de esta especie. El período de floración ocurre entre febrero y junio.

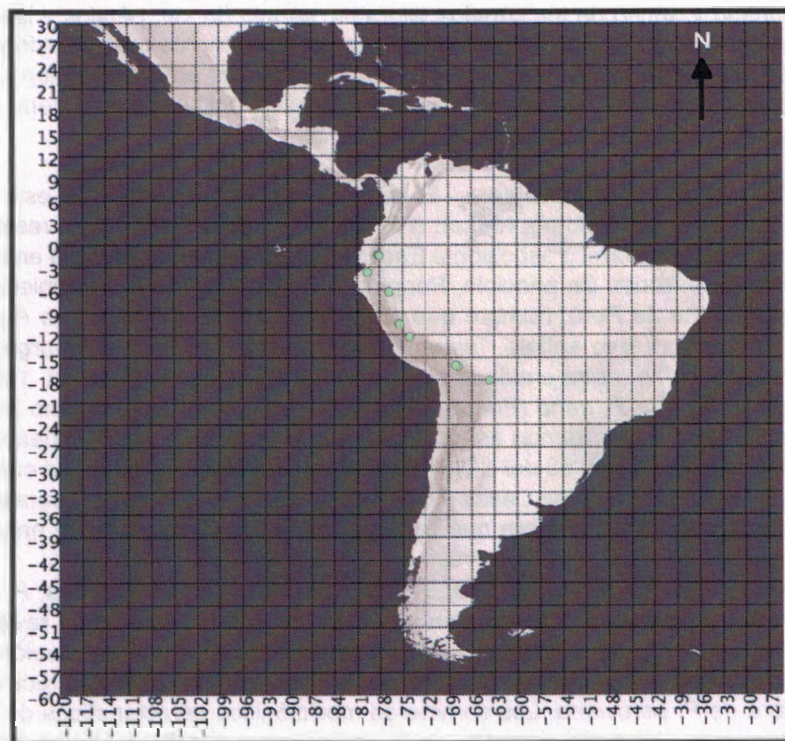


Figura 21. Mapa de distribución de *Polystachya peruviana* C. Nelson & F.J. Fernández Casas. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

Relaciones y caracteres diagnósticos —Esta especie se reconoce fácilmente por la presencia de un callo en la base del labelo fusionado al pie columnar; además, presenta el labelo unguiculado y el lóbulo central del labelo de cerca de 1/3 de la longitud total del labelo; estos caracteres la relacionan morfológicamente con *P. concreta*, *P. clavata*, *P. paulensis* y *P. lineata*, de las cuales se separa fácilmente por los caracteres mencionados en los tratamientos de cada una de ellas.

Rango de variación —La variación dentro de esta especie es comparable a la presente en todas las especies americanas de *Polystachya*, las plantas son capaces de florecer siendo muy pequeñas, ocasionando que estructuras como elseudotallo no sean tan definidas como en otras plantas; la inflorescencia es también variable, siendo en la mayoría de las plantas racemosa y en unas cuantas paniculada simple con solo 2 ramas; las flores varían en la longitud y ancho de los sépalos laterales, sépalo dorsal, pétalos y labelo. Unos ejemplares de Bolivia presentan una flor ligeramente más grande y un lóbulo central del labelo más ancho y desarrollado que en los ejemplares del resto de la distribución, pero esto es parte de la variación presente dentro de las poblaciones de áreas geográficas cercanas.

Comentarios taxonómicos —El epíteto específico adoptado en este documento es el acuñado por Nelson & Fernández Casas (1998) para resolver el problema taxonómico asociado a *Encyclia nana*, el basiónimo de la entidad aquí re-circunscrita. En principio, Poeppig & Endlicher (1838) describieron a *Encyclia nana* de Perú, nombre que posteriormente es transferido a *Polystachya* con el mismo epíteto, "*nana*" (Reichenbach, 1864); sin embargo, ya se había descrito a otra entidad bajo el nombre de *P. nana* (Klotzsch, 1853), ocasionando que *P. nana* (Poepp. & Endl.) Rchb.f. sea un homónimo de *P. nana* Klotzsch e invalidando así la transferencia propuesta por Reichenbach (1864), bajo el artículo 53 del CIB (McNeill *et al.*, 2006). Tomando en cuenta esto, Nelson & Fernández Casas (1998) proponen un nuevo epíteto para esta entidad, "*peruviana*", nombre que tiene prioridad para designar a la entidad aquí re-circunscrita.

Recientemente, Govaerts *et al.* (2009) consideran a *P. peruviana*, *P. boliviensis* y *P. simacoana* como nombres aceptados; sin embargo, la revisión de las descripciones originales y el material tipo llevaron a la conclusión de que estos nombres pertenecen a una sola entidad que por prioridad recibe el nombre de *P. peruviana*. Los caracteres morfológicos característicos de estos nombres, el tamaño pequeño de *P. boliviensis* y el callo del labelo en *P. simacoana* (Schlechter, 1913, 1929) no son diferentes a los presentes en *P. peruviana* y pueden ser considerados dentro de los límites de esta especie.

Estado de Conservación —Se carece de estudios sobre la dinámica poblacional o el efecto de la alteración del hábitat sobre las poblaciones de esta especie. La experiencia en campo y la información de las etiquetas de campo facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 12 (Cuadro 5); es decir, en peligro de extinción.

Material examinado —**ECUADOR:** Oro, A.S. *Hitchcock* 21221 (US); **PAS-TAZA,** E. *Asplund* 19551 (AMES); G. *Carnevali* 3521 (CICY-líquido); C.H. *Dodson & L.M. Bermejo* 15685 (AMES, MO); P. *Taylor* 16383 (K); **TUNGURAHUA,** C.E. *Cerón M.* 1571 (AAU); G. *Harling et al.* 9996 (AMES). **PERU:** **AYACUCHO,** E.P. *Killip & A.C. Smith* 23162 (US); **PASCO,** C.A. *Luer & J.P. Luer* 3815 (SEL); D.N. *Smith* 3667 (NY). **BOLIVIA:** **LA PAZ,** H.H. *Rusby* 2834 (NY); J.C. *Solomon* 7500 (MO).

Polystachya clavata Lindl., *Edwards's Bot. Reg.* 28: misc. 61. (1842). Tipo: Belice, C.L. *Loddiges s.n.* (Lectotipo: K-000396050!; Isolectotipo: W! AMES-31886 [dibujo del tipo, a la derecha de la exsicata], fotografía vista). Figuras 22 y 23.

Iconografía —Hamer (1985) lámina 1258 (como *P. clavata*); McLeish *et al.* (1995) figura 118 a-j (como *P. foliosa*).

Descripción —Plantas 3.20–13.50 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas a patentes; pseudobulbos 0.40–1.60 cm de altura, esféricos, ovoides o piriformes ligeramente alargados en el ápice, cubiertos por las vainas foliares, 2–3 hojas; hojas 1.60–11.20 X 0.45–1.10 cm, oblongo-elípticas hasta casi lineares, ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y obtusos, con las vainas no formando un pseudotallo definido; inflorescencia 3.20–20.40 cm de altura, racemosa o paniculada con hasta 5 ramas, erecta, raquis 0.80–14.00 cm de longitud, pedúnculo 2.30–7.60 cm de longitud, raquis laxamente o ligeramente hispídulo-puberulento, vainas papiráceas cubriendo 1/3 ó 2/3, con hasta 110 flores, brácteas florales 1.00–3.20 mm de longitud, lanceoladas con el ápice acuminado, de igual o ligeramente mayor longitud que el ovario pedicelado; flores 4.30–4.70 mm de longitud, ovario pedicelado 1.80–2.20 mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 2.10–2.70 X 1.40–2.00 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 2.10–2.70 X 0.90–1.10 mm, lanceolado, convexo, carnosos; pétalos 2.10–2.40 X 0.40–0.60 mm, lineales con el ápice obtuso; labelo 2.10–2.30 X 1.80–2.00 mm, trilobado, unguiculado, base estrecha 0.50–0.60 mm de ancho, lóbulos laterales 0.50–0.60 X 1.30–1.70 mm, antrorsos, sub-erectos, redondeados, bien di-

ferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio 0.60–0.80 X 0.80–1.20 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo ca. 0.40 mm de alto, cónico y farinoso; columna 0.70–0.90 X 0.80–0.90 mm, corta, carnosa, pie columnar 0.30–0.40 mm de longitud; fruto 3.00–7.00 mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabra; plantas con hasta 15 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. La distribución conocida de *P. clavata* incluye México, Belice, Guatemala, Honduras y Nicaragua en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 560 msnm. En esta área de distribución habita selvas bajas inundables, sabanas con pinos y encinos tropicales, y selvas medianas hasta altas. Geográficamente se encuentra limitada a la vertiente del Golfo de México y a la vertiente del Atlántico de México, Belice, Guatemala, Honduras y Nicaragua, llegando a penetrar al núcleo Centroamericano a través de las tierras bajas. Esta especie ha sido registrada utilizando como forofitos a: *Byrsonima* sp., *Chrysobalanus icaco* (L.) L., *Clethra* sp., *Eugenia* sp. y *Quercus* sp.; se le ha registrado también creciendo sobre manglares pero no se especifica sobre que especie o género. El período de floración se ubica principalmente entre agosto y septiembre con unos pocos individuos floreciendo en julio y octubre.

Relaciones y caracteres diagnósticos. Esta especie puede ser fácilmente reconocida por que presenta unseudotallo reducido, hojas oblongo-elípticas hasta casi lineares, un ovario pedicelado glabro y subigual a la longitud de los sépalos laterales, un pie columnar corto (< 0.50 mm de longitud) y un labelo unguiculado con los lóbulos laterales bien definidos. Las especies más relacionadas morfológicamente a *P. clavata* son *P. concreta*, *P. peru-*



Figura 22. Fotografías de *Polystachya clavata* Lindl. A) Habito. B) y C) Detalle de la inflorescencia. Fotografías por el autor.

viana, *P. lineata* y *P. paulensis*. La especie más similar morfológicamente es *P. peruviana*, con la que comparte un ovario pedicelado glabro subigual a la longitud de los sépalos laterales, un pie columnar corto (ca. 0.40 mm), un labelo unguiculado y los lóbulos laterales del labelo bien desarrollados; se encuentra relacionada morfológicamente con *P. concreta* y *P. lineata* por la presencia de un labelo unguiculado y un lóbulo medio del labelo de aproximadamente un tercio de la longitud del labelo.

Es posible diferenciar a *P. clavata* de *P. peruviana* por la presencia en esta última de un callo labelar alto, largo y fusionado al pie columnar; además, ambas especies están separadas geográficamente, *P. clavata* está restringida a México y Centroamérica mientras que *P. peruviana* se localiza en el pie de monte andino en Bolivia, Ecuador y Perú. *Polystachya clavata* se diferencia de *P. concreta* debido a que esta última presenta un mentón y un pie

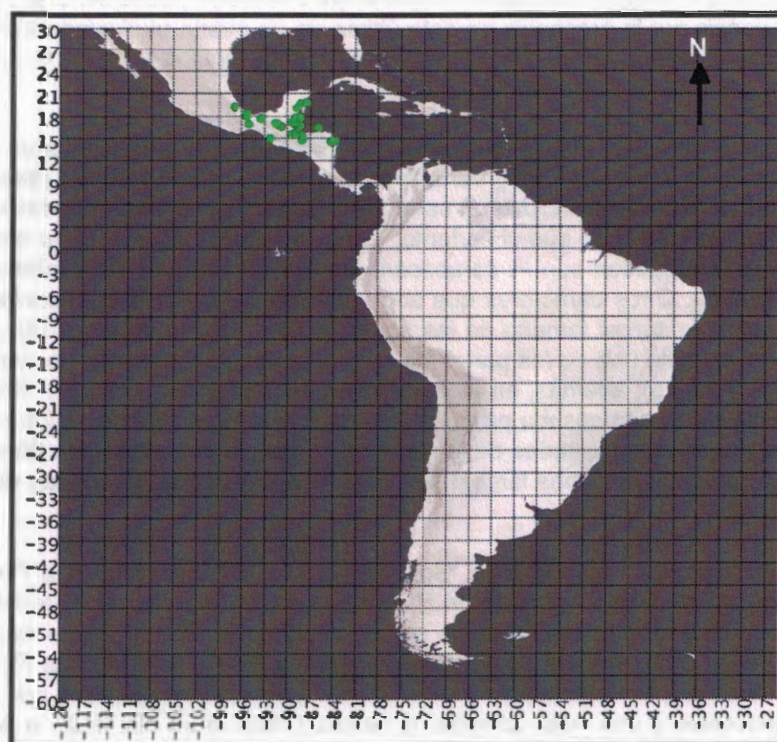


Figura 23. Mapa de distribución de *Polystachya clavata* Lindl. Círculos= localidades de colecta de ejemplares de herbario. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

columnar desarrollado (>1.00 mm), y un callo del labelo corto y alargado (con una longitud de ca. del 50% de la longitud del labelo). Se puede diferenciar a *P. clavata* de *P. lineata* por la presencia en esta última de un pie columnar desarrollado (~ 1.00 mm), de un callo del labelo cónico y alto (~ 1.00 mm), y de lóbulos laterales del labelo reducidos. Se puede diferenciar a *P. clavata* de *P. paulensis* por la presencia en esta última de un labelo con los lóbulos laterales más desarrollados y un lóbulo central ca. de 40% de la longitud del labelo.

Las especies con las que comparte distribución y podría confundirse son *P. lineata*, *P. caracasana* y *P. masayensis*. La diferencia entre *P. clavata* y *P. lineata* se menciona en líneas anteriores. Se puede separar a *P. clavata* de *P. caracasana* por la presencia en esta última de unseudotallo bien desarrollado, un labelo con la base ancha o ligeramente cuneada con los lóbulos laterales del labelo naciendo del tercio basal y el lóbulo medio ocupando más del 50% de la longitud del labelo. *Polystachya clavata* se puede separar de *P. masayensis* por la presencia en esta última de un ovario pedicelado densamente hispídulo-puberulento y de un labelo con los lóbulos laterales ocupando ca. del 50% de la longitud del labelo.

Rango de variación. Al igual que todas las especies americanas de *Polystachya*, *P. clavata* es muy variable en cuanto al tamaño de las plantas, llegando a desarrollar incluso unseudotallo pequeño y un ovario pedicelado ligeramente más largo que el perianto; estos caracteres pueden llevar a confundir a esta entidad con *P. caracasana* pero cuya estructura del labelo es muy distinta. Otros caracteres que son variables dentro de las poblaciones de *P. clavata* son el tamaño de las flores (4.30–4.70 mm de longitud) y en general de cada una de las partes de ésta (sépalos laterales, sépalo dorsal, pétalos y labelo); además, en algunos casos los frutos tienden a ser similares a los de *P. caracasana* pero en general son más pequeños y globosos. En las zonas más húmedas de la distribución las plantas presentan flores y un ovario pedicelado más largos, similares a las flores más pequeñas de *P. caracasana*.

Comentarios taxonómicos. Govaerts *et al.* (2009) reconocen a *Polystachya clavata* como sinónimo de *P. foliosa* pero el análisis del material de herbario demostró claramente que son dos entidades diferentes que incluso pertenecen a dos grupos de especies diferentes. El ejemplar tipo de *P. clavata* se encuentra depositado en el herbario K y está representado por una inflorescencia y una hoja; además, la lámina presenta un dibujo de la flor y varias anotaciones: "257 Belize Loddiges", "*Polystachya clavata*" "Tipo 108"; las primeras dos fueron realizadas por la misma persona mientras que la última fue añadida por alguien más.

Estado de Conservación. Se desconoce cuál es la dinámica poblacional de esta especie o el efecto de la alteración del hábitat sobre sus poblaciones. La experiencia en campo y la información de las etiquetas de campo facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 11 (Cuadro 5); decir, amenazada.

Material examinado. MÉXICO: *sine loco*, Herb. Pavon s.n. (BM); CHIAPAS, E. Martínez S. 7679 (CICY), 10097 (MO), 13541 (MO), 13755 (MO), 16768 (MO); M.A. Soto et al. 5726 (AMO); OAXACA, T. Macdougall 109 (SEL); QUINTANA ROO, E. Cabrera & H. Cabrera 3455 (MO, MEXU); S. Hernández A. et al. 302 (AMES); I. Olmsted & M.A. Marmolejo 45 (MEXU); TABASCO, M.A. Magaña A. & S. Zamudio 410 (AMO, CICY); VERACRUZ, R.L. Dressler & Q. Jones 103 (NY); C.A. Purpus 1917 (DAV), 2129 (DAV, NY). **GUATEMALA:** E. Contreras 548 (S); E.M. Martínez & W.D. Stevens 23349 (MO); J.A. Steyermark 38529 (F), 41754 (F); R. Tun Ortiz 2011 (F). **BELICE:** BELICE, B.R. Adams 209 (K); H. O'Neill 8342 (F, WIS); EL CAYO, H.H. Bartlett 11527 (MICH), 11906 (MICH); J.D. Dwyer 11513 (MO); C.L. Lundell 6913 (MBH, MICH, NY, S, VT, WIS); ORANGE WALK, C. Whitefoord 8138 (BM); STANN CREEK, P.H. Gentle 2643 (MICH), 2960 (MICH); R.S. Pelly 81 (F); W.A. Schipp S-86 (BM, DAV, F); TOLEDO, P.H. Gentle 3640 (MICH, MO, NY), 4119 (MICH). **HONDURAS:** ISLA BONACEA, F. Godman & O. Salvin 12 (K-2 laminas); COMAYAGUA, J.B. Edwards 236 (AMES). **NICARAGUA:** ATLÁNTICO NORTE, A.G. Kevorkian 6 (AMES); A. Molina R. 14934 (F), 15000 (F, NY), 15176 (F, NY).

Polystachya lineata Rchb.f., Refug. Bot. (Saunders) 2: t. 80. 1869. Tipo: Guatemala, sin localidad precisa, G.U. Skinner s.n. (W-Reichenbach!). Epitipo, aquí designado: México, San Luis Potosí, S.E. of Tamasopo, alt. 450 m., 27/10/1936, O. Nagel 5096 (AMES!); isolectoptipo, (S!). Figuras 24 y 25.

= *Polystachya lineata* var. *elatio* Rchb.f., Refug. Bot. (Saunders) 2: t. 81. 1869. Tipo: México, posiblemente Veracruz, sin localidad precisa, Mons. Boucard s.n. (W-Reichenbach!), epitipo, aquí designado: Refug. Bot. (Saunders) 2: t. 81. 1869.

= *Polystachya powelli* Ames, Sched. Orchid. 7: 31. 1924. Tipo: Panama, Province of Chiriqui, west side of Caldera River, in gulch opposite Lino, flowering at Balboa under cultivation in September 1923, 4000 ft altitude, C.W. Powell 343 (holotipo: AMES 27177, fotografía vista).

Iconografía. Hamer (1985) lámina 1259 (como *P. concreta*).

Plantas 9.80–27.90 cm de altura, epifitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 1.60–3.60 cm de altura, medianos o grandes, ovoides o ligeramente piriformes con el ápice alargado, cubiertos por las vainas foliares, 2–3 hojas; hojas 4.10–16.50 X 0.90–2.60 cm, oblongo-elípticas o elípticas, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y oblongos, con las vainas formando un pseudotallo definido; inflorescencia 9.70–39.50 cm de altura, racemosa o paniculada, con hasta 3 ramas, erecta, raquis laxamente hispídulo-puberulento, raquis 2.20–19.20 cm de longitud, pedúnculo 4.30–20.30 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo 1/3 o 2/3, llevando hasta 76 flores, brácteas florales 1.50–3.20 mm, lanceoladas con el ápice acuminado, de menor longitud que el ovario pedicelado; flores 6.20–9.60 mm de longitud, ovario pedicelado 3.00–5.40 X 0.70–1.20 mm de longitud, terete, glabro, finamente estriado; sépalos laterales 3.20–4.60 X 2.00–3.00 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, gradualmente decreciendo desde la base hasta el ápice, carnosos; sépalo dorsal 3.20–4.20 X 1.20–1.60 mm, lanceolado, convexo, carnoso; pétalos 3.20–3.70 X 0.4–0.60 mm, lineales, con el ápice obtuso; labelo 2.80–3.60 X 2.10–3.20 mm, trilobado, ungüiculado, base estrecha de 0.40–0.80 mm de ancho y gradualmente ensanchándose hasta el ápice de los lóbulos laterales, lóbulos laterales 0.20–0.80 X 1.90–2.40 mm, antrorsos, sub-erectos, sub-trianguulares, lóbulo medio 0.80–1.70 X 1.10–1.80 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo 0.80–1.10 mm de alto, cónico y farinoso; columna 0.90–1.00 X 0.90–1.00 mm, corta, carnosa, pie columnar 0.90–1.20 mm de longitud; fruto 1.10–1.30 cm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 34 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. La distribución de *Polystachya lineata* es amplia, pero las plantas son poco frecuentes, a lo largo de México, Centroamérica, Colombia y República Dominicana en altitudes que van desde los 450 hasta los 1,350 msnm, con la mayoría de los ejemplares distribuidos a altitudes entre los 900 y 1,500 msnm. El registro altitudinal más bajo (450 msnm), *O. Nagel 5096* (S), se ubica en uno de los puntos más al norte de su distribución. La información sobre la vegetación en la que se desarrolla esta especie es escasa ya que los ejemplares de herbario revisados proveen poca información sobre esto; solo dos de ellos, *O. Nagel 5096* (S) y *R.L. Dressler 1652* (AMES), mencionan que habita bosque de encino y bosques con una asociación de *Pinus* L., *Hauya* DC. y *Saurauia* Willd. (asociación conocida como ocotil); sin embargo, es posible suponer, en base a las colecciones, que se desarrolla en selva nublada, bosques de encino y bosques de pino-encino.

En México, la distribución de esta especie parece estar limitada geográficamente a la vertiente del Golfo de México de la Sierra Madre Oriental y la

Sierra Madre de Chiapas en los tipos de vegetación mencionados anteriormente; en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur y el límite sur de la Sierra Madre Occidental *P. lineata* parecer ser reemplazada históricamente o ecológicamente por *P. cerea* Lindl. en los bosques de pino-encino y selva nublada; esto se infiere por el hecho de que no se conoce a la fecha locali-



Figura 24. Ilustración de *Polystachya lineata* Rchb.f. 1) Vista lateral de la flor; 2) Vista frontal de la flor; 3) Vista lateral de la flor con los pétalos y sépalos removidos; 4) Vista dorsal del labelo; 5) Vista frontal de la columna y el pie columnar; 6) Polinario. En el fondo la ilustración del hábito y la inflorescencia. Reproducido de: Reichenbach (1869).

dad alguna en la cual ambas especies compartan distribución, aún cuando los tipos de vegetación a la cual están asociadas sean similares. Un caso particular e intrigante en la distribución de esta especie es la presencia de un ejemplar en República Dominicana, indicando la gran capacidad de dispersión de esta especie. Los pocos ejemplares disponibles sugieren que esta especie es poco abundante o incluso rara sobre un rango de distribución muy amplio. La distribución general de *P. lineata* se ajusta al patrón de distribución Mesoamericano de Montaña, saltando las barreras impuestas por istmo de Tehuantepec y la depresión Nicaragüense logrando así alcanzar la Sierra de Talamanca y la porción sur de la cordillera occidental de los Andes. Halffter (2003) menciona que los elementos que integran este patrón están estrechamente ligados a los bosques de montaña de mediana altitud penetrando en algunas ocasiones en los bosques de pino-encino más húmedos. El material de herbario documenta un período de floración amplio que abarca desde julio hasta diciembre en todo el rango de distribución.

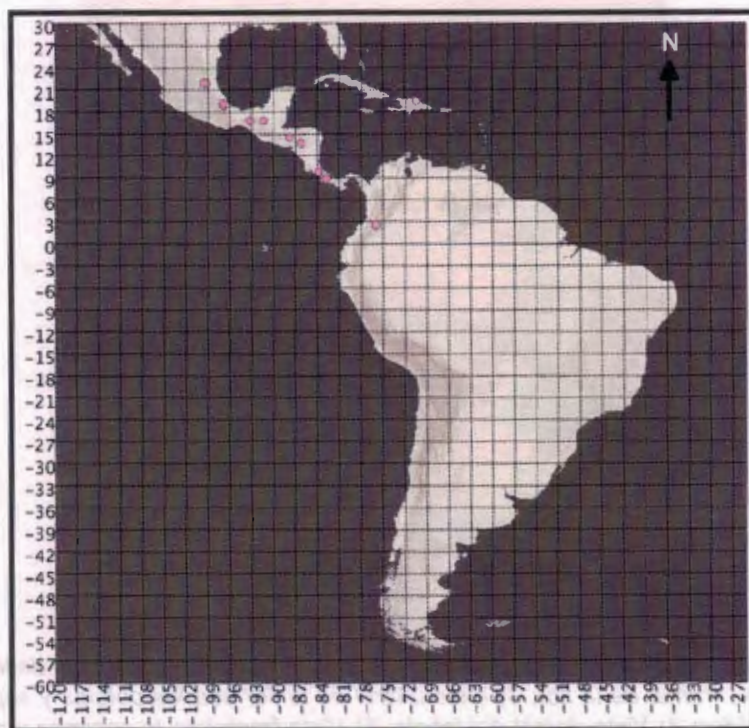


Figura 25. Mapa de distribución de *Polystachya lineata* Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

Relaciones y caracteres diagnósticos. Esta especie puede ser fácilmente identificada por el gran tamaño de sus flores (6.20–9.60 mm de longitud), las cuales presentan un pie columnar grande (ca. 1.00 mm de longitud) con un labelo unguiculado, subtrilobado, con los lóbulos laterales muy poco desarrollados y de forma casi triangular (figura 24), y un lóbulo central pequeño que ocupa apenas el último tercio del labelo. Además, la base del labelo presenta un callo cónico fuertemente desarrollado (ca. 1.00 mm de altura) a manera de diente cuya base puede alargarse ligeramente hacia el ápice del labelo, sin perder su forma cónica característica. Estos caracteres morfológicos relacionan a esta especie con la ampliamente distribuida *P. concreta* con la cual comparte los caracteres de unseudotallo bien desarrollado, un labelo con la base unguiculada, un pie columnar fuertemente diferenciado y un lóbulo medio del labelo que ocupa solo el tercio apical. Está relacionada morfológicamente también con *P. clavata*, con la cual comparte la presencia de un labelo con la base unguiculada y un lóbulo medio del labelo que ocupa el tercio apical. Es posible diferenciar a *P. lineata* de *P. concreta* ya que esta última presenta flores con un mentón bien desarrollado y flores más grandes con los lóbulos laterales del labelo bien desarrollados y la presencia de un callo longitudinal y poco elevado que se origina en la base del labelo y que casi alcanza el 50% de su longitud. *Polystachya lineata* se diferencia de *P. clavata* en la estructura de la flor ya que en esta última el pie columnar es poco desarrollado (< 0.50 mm), el ovario pedicelado es más corto o ligeramente más largo que la longitud de los sépalos laterales, los lóbulos laterales del labelo están bien desarrollados y la planta no presenta unseudotallo o si lo presenta esté es poco desarrollado.

Rango de variación. Ciertas poblaciones de México (San Luis Potosí y Veracruz) y Costa Rica, presentan flores más grandes con los sépalos laterales más anchos que otras poblaciones de México (Chiapas) y Centroamérica; sin embargo, el ejemplar *O. Ames 27177* (AMES) proveniente de Panamá presenta los sépalos laterales similares a los de otras poblaciones de México y Centroamérica. La muestra de Costa Rica, *M. Chinchilla 205* (INB) y la de Panamá, *O. Ames 27177* (AMES), son las de mayor tamaño entre los ejemplares revisados de esta especie y presenta las vainas de las hojas mucho más largas que las de los demás ejemplares y cubren más de la mitad del pedúnculo de la inflorescencia. Losseudobulbos son generalmente de un tamaño constante, sin embargo, uno de los ejemplares de Nicaragua, *A.H. Heller 10164* (SEL), presentaseudobulbos cerca de 3 veces más grande que los otros ejemplares revisados; esto no es algo raro en el género ya que ejemplares de *P. masayensis* Rchb.f. presentan variaciones similares en el tamaño de losseudobulbos en algunas de sus poblaciones de Centroamérica.

Comentarios taxonómicos. Reichenbach (1869) describió esta especie incluyendo una variedad, *P. lineata* var. *elatio*r, la cual es considerada aquí sin ningún estado infraespecífico y solo como un sinónimo de *P. lineata*; el análisis del material de herbario y la descripción original demuestran que esta variedad está incluida dentro de la variación de la especie y no merece un rango infraespecífico. El material tipo de esta especie se encuentra depositado en W-Reichenbach y constituye para *P. lineata* un pseudobulbo (W-Reichenbach 28032) y para *P. lineata* var. *elatio*r una inflorescencia (W-Reichenbach 46364). El ejemplar tipo de *P. lineata* es incompleto y no permite su correcta identificación, la búsqueda de un duplicado fue infructuosa y para mantener la estabilidad de este nombre se propuso como epítipo al ejemplar O. Nagel 5096 (AMES) (Peraza et al. en prep.). En el caso de *P. lineata* var. *elatio*r, el material tipo es incompleto (solo una inflorescencia) y para tener una representación de un ejemplar completo que permita una identificación confiable se propuso a la ilustración original de la variedad como epítipo.

La inadecuada circunscripción de esta especie ha llevado a la mala identificación de esta entidad, citando poblaciones de esta como *P. concreta* (e.g. Hamer, 1985); sin embargo, los caracteres mencionados anteriormente permiten separarlas inequívocamente (ver tratamiento de *P. concreta*).

Estado de Conservación. Se desconoce cuál es la dinámica poblacional de esta especie o el efecto de la alteración del hábitat sobre sus poblaciones. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 12 (Cuadro 5); es decir, en peligro de extinción.

Material examinado. MÉXICO: CHIAPAS, R.L. Dressler 1652 (AMES); F.B. Johnson 353-29 (SEL); SAN LUIS POTOSÍ, O. Nagel 5096 (S); O. Nagel & E. Dino 5188 (S); O. Nagel 6935 (F); VERACRUZ, E. Ostlund 4098 (MO, S); C.A. Purpus 16263 (AMES). GUATEMALA: *sine loco*, G.U. Skinner s.n. (W-Reichenbach). HONDURAS: COMAYAGUA, T.G. Yuncker et al. 5923 (NY). NICARAGUA: NUEVA SEGOVIA, A.H. Heller 10164 (SEL). COSTA RICA: PUNTARENAS, M. Chinchilla 205 (INB). PANAMA: O. Ames 27177 (AMES). REPÚBLICA DOMINICANA: A.H. Liogier 13396 (NY). COLOMBIA: B.T. 64 (W-Reichenbach).

Polystachya paulensis Rchb.f., Ann. Bot. Syst. (Walpers). VI. 642. 1864. Tipo: (Brasil), *In arboribus ad Hyta Provinciae S. Pauli*, C.F.P. Martius s.n. (M!). Figuras 26 y 27.

= *Polystachya edwalli* Hoehne & Schltr., Arch. Bot. São Paulo 1: 256, pl. 19. 1926. Tipo: Brazil, São Paulo, Butanta 22/11/1920. F.C. Hoehne s.n. (Lectotipo: SP, designado por Barrios (2004); Isolectotipo, NY).
 = *Polystachya hoehneana* Kraenzl., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 39: 73. 1926. Tipo: Brasil, Minas Geraes, epiphyta do Campo, F.C. Hoehne 5134 (holotipo, HB; isotipo, NY)

Plantas 4.10–13.20 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 0.50–0.90 cm de altura, pequeños, alargados, cubiertos por las vainas foliares, 2–3 hojas; hojas 1.70–10.70 X 0.40–1.00 cm, oblongo-elípticas hasta casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y agudos, con las vainas formando un pseudotallo definido; inflorescencia 4.20–11.90 cm de altura, raquis 1.00–4.50 cm de longitud, pedúnculo 2.90–7.40 cm de longitud, racemosa o paniculada simple, hasta con 2 ramas, erecta, raquis ligeramente hispídulo-puberulento, vainas papiráceas cubriendo 2/3, con hasta 58 flores, brácteas florales 0.80–2.10 mm de longitud, lanceoladas, con el ápice acuminado, de igual o menor longitud que el ovario pedicelado; flores 3.30–4.70 mm de longitud, ovario pedicelado 1.50–2.30 mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 1.80–2.40 X 1.20–1.70 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 1.70–2.10 X 0.80–1.10 mm, lanceolado, convexo, carnosos; pétalos 1.40–2.20 X 0.30–0.70 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 1.60–2.20 X 1.30–2.30 mm, trilobado, base unguiculada de 0.40–0.60 mm de ancho y gradualmente ensanchándose hasta el ápice de los lóbulos laterales, lóbulos laterales 0.40–0.70 X 1.00–1.20 mm, antrorsos, suberectos, redondeados, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio 0.60–1.00 X 0.60–0.90 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso; callo 0.20–0.30 mm de alto, cónico, mediano y localizado en la base del labelo; pie columnar 0.20–0.30 mm; columna 0.50–0.70 X 0.70–1.00 mm, corta, subcúbica, carnosa; antera, 0.40–0.50 X 0.70–1.00 mm; fruto 0.30–0.90 mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 34 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. La distribución de *Polystachya paulensis* se extiende por el sur y sureste de Brasil en los estados de Minas Gerais, São Paulo y Santa Catarina. La información disponible en los ejemplares de herbario permite inferir que *P. paulensis* habita los bosques de *Araucaria* del sur y sureste de Brasil en un rango altitudinal entre 400 y 1,000 msnm. Además, estos ejemplares documentan un período de floración entre noviembre y enero. En su rango de distribución *P. paulensis* puede crecer simpátrica con *P. concreta*, *P. caespitosa*, *P. caracasana* y *P. rupicola*.

Relaciones y caracteres diagnósticos. *Polystachya paulensis* puede diferenciarse fácilmente por la presencia de hojas oblongo-elípticas hasta casi lineares, un labelo unguiculado con los lóbulos laterales bien desarrollados y un lóbulo central ocupando ca. 40% de la longitud del labelo. La presencia de un labelo unguiculado con el lóbulo central ocupando menos del 40% de la longitud del labelo relacionan morfológicamente a esta especie con *P. concreta*, *P. clavata*, *P. lineata* y *P. peruviana*. Los caracteres dados anteriormente permiten separar a *P. paulensis* de estas especies, así como de las especies con las que puede crecer simpátricamente.

Rango de variación. Esta especie, como la mayoría de las especies de *Polystachya*, es variable en el tamaño de las plantas (4.10–13.20 cm de altura), la inflorescencia (4.20–11.90 cm de altura) y las flores (3.30–4.70 mm

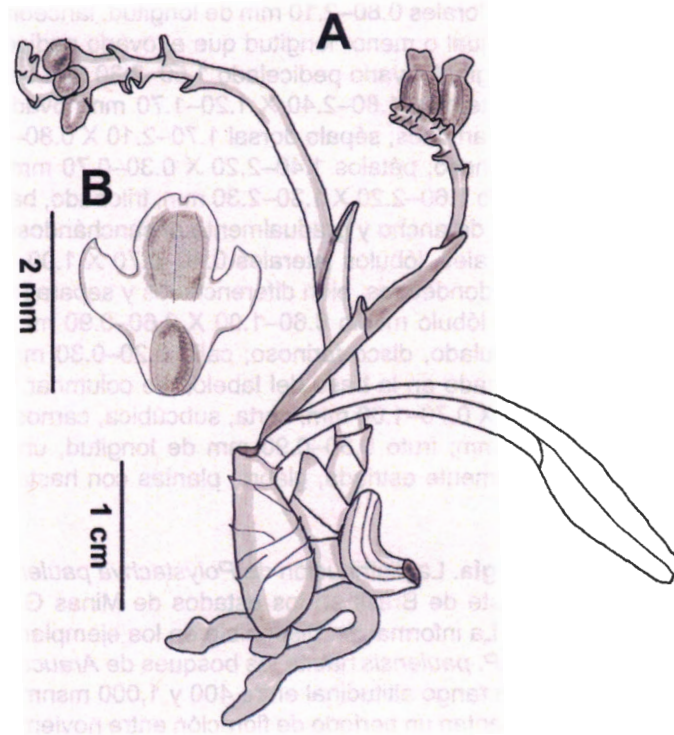


Figura 26. Ilustración de *Polystachya paulensis* Rchb.f. A) Hábito; B) Vista lateral de la flor; C) Vista dorsal del labelo. Basado en C.F.P. Martius s.n. (M).

de longitud); además, la longitud y ancho de los sépalos laterales (1.80–2.40 X 1.20–1.70 mm), sépalo dorsal (1.70–2.10 X 0.80–1.10 mm), pétalos (1.40–2.20 X 0.30–0.70 mm) y labelo (1.60–2.20 X 1.30–2.30 mm) son variables.

Comentarios taxonómicos. Barrios (2004) designó un lectotipo para *P. edwalli* con un ejemplar depositado en el herbario SP; sin embargo, durante la revisión del material de herbario se localizó un duplicado de este ejemplar que corresponde exactamente con la descripción original y el lectotipo; este ejemplar se encuentra depositado en el herbario NY y es entonces un isolecotipo. Como comenta Barrios (2004) para el ejemplar depositado en SP, el ejemplar de NY también tiene anotado como colector a F.C. Hoehne aunque en la descripción original se menciona que el colector es A. Gerht; sin embargo, todos los ejemplares hacen referencia al mismo número del herbario SP.

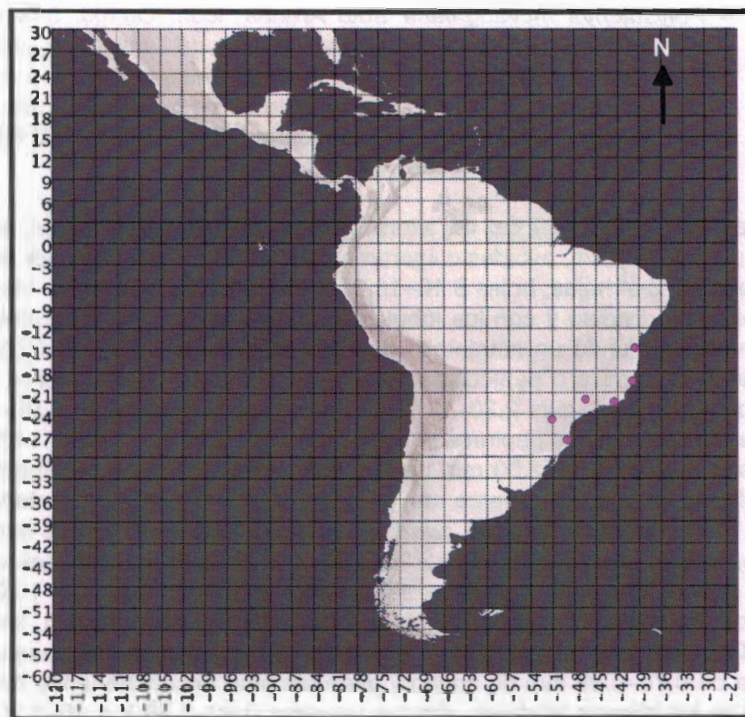


Figura 27. Mapa de distribución de *Polystachya paulensis* Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

Estado de Conservación. Se desconoce cuál es el efecto de la alteración del hábitat sobre la dinámica poblacional de esta especie. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 12 (Cuadro 5); es decir, amenazada.

Material examinado. BRASIL: SAO PAULO, A. Gehrt 10.264 (K); F.C. Hoehne 4586 (NY); MINAS GERAES, F.C. Hoehne 5134 (NY); SANTA CATARINA, R. Reitz & M. Klein 8094 (NY).

Polystachya cerea Lindl., Bot. Reg. 26, misc. 86. 1840. Tipo: Mexico, Oaxaca, G. Loddiges s.n. (Holotipo: K-000079995!). Figuras 28 y 29.

= *Polystachya mcvaughiana* Soto Arenas, Icon. Orchid. 5-6: t. 642 (2002 publ. 2003). Tipo: México, Oaxaca, Dto. de Jamiltepec, km. 46.7 del camino Jamiltepec-Santiago Ixtayutta, bosque de pino-encino, 1450-1500 msnm, 24-11-1992, prensado el 9-12-1996, M. Soto *et al.* 7553 (Holotipo, AMO; Isotipo, K; Clonotipo (28-01-1997), AMO (ill. voucher); Clonotipo (30-01-1998), AMO, MEXU).

Plantas 13.30–21.30 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 1.50–2.60 cm, ovoides o ligeramente piriformes, cubiertos por las vainas foliares, 3–4 hojas; hojas 8.10–16.20 X 0.60–1.10 cm, oblongo-elípticas, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y agudos, con las vainas formando unseudotallo definido; inflorescencia 12.10–22.20 cm de altura, racemosa o paniculada, erecta, raquis glabro o laxamente hispídulo-puberulento, raquis 2.20–13.90 cm de longitud, pedúnculo 6.90–11.00 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo 1/3 ó 2/3, con hasta 114 flores, brácteas florales 1.00–2.00 mm de longitud, lanceoladas con el ápice acuminado, de igual o ligeramente mayor longitud que el ovario pedicelado; flores 4.10–6.00 mm de longitud, ovario pedicelado 1.80–3.00 mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 2.30–3.00 X 1.70–2.00 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 2.00–2.50 X 1.00–1.20 mm, lanceolado, convexo, caroso; pétalos 2.00–2.50 X 0.60–0.80 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 2.20–2.70 X 2.10–2.40 mm, trilobado, base ungiculada de 0.70–0.90 mm de ancho y gradualmente ensanchándose hasta el ápice de los lóbulos laterales, lóbulos laterales 0.40–0.80 X 1.10–1.30 mm, erectos, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, antrorsos, sub-erectos; lóbulo medio 1.10–1.40 X 1.10–1.30 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo 0.30–0.40 mm de longitud, cónico

y farinoso; columna 0.70–0.90 X 0.80–1.00 mm, corta, carnosa, subcúbica; pie columnar 0.30–0.50 mm de longitud; fruto 4.00–9.00 mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 42 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. La distribución de esta especie abarca la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur y el sur de la Sierra Madre Occidental de México en altitudes que van desde los 780 hasta los 1,700 m. Su distribución está limitada a la Provincia Biótica Costa Pacífica Mexicana de Morrone (2006), pudiendo ser simpátrica con *P. caracasana* en algunas localidades de Oaxaca. Los tipos de vegetación que habita esta especie incluyen bosques de pino, bosques de pino-encino y bosques de encino. Además, se le ha observado creciendo en bosque nublado en los límites entre este tipo de vegetación y el bosque de pino encino (Germán Carnevali com. per.). El período de floración abarca de agosto a octubre con unos pocos individuos floreciendo entre mayo y julio.

Relaciones y caracteres diagnósticos. Esta especie puede ser fácilmente diagnosticada por la presencia de un labelo con la base unguiculada, y unos lóbulos laterales del labelo antrorsos, delgados, poco desarrollados y

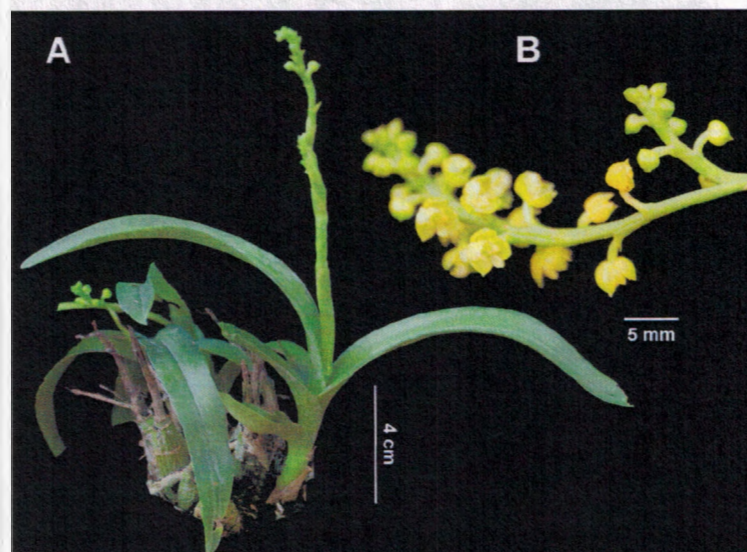


Figura 28. Fotografías de *Polystachya cerea* Lindl. A) Hábito; B) Vista lateral del ápice de la inflorescencia. Fotografías por el autor.

ubicados en el primer medio del labelo. Además, sus poblaciones presentan pseudobulbos ovoides-piriformes bien desarrollados, carácter relativamente constante dentro de la población. Estos caracteres diagnósticos la relacionan morfológicamente con *P. concreta*, *P. lineata* y *P. clavata*, no obstante, los caracteres mencionados anteriormente la separan de estas especies.

Rango de variación. La variación dentro de las poblaciones se presenta en el tamaño de las plantas (13.30–21.30 cm de altura) y las flores (4.10–6.00 mm de longitud); en las flores, la mayor variación se encuentra en la longitud y ancho del labelo (2.20–2.70 X 2.10–2.40 mm), los lóbulos laterales del labelo (0.40–0.80 X 1.10–1.30 mm) y el lóbulo central (1.10–1.40 X 1.10–1.30 mm). Además, los frutos son también muy variables en cuanto a su tamaño (4.00–9.00 mm de longitud).

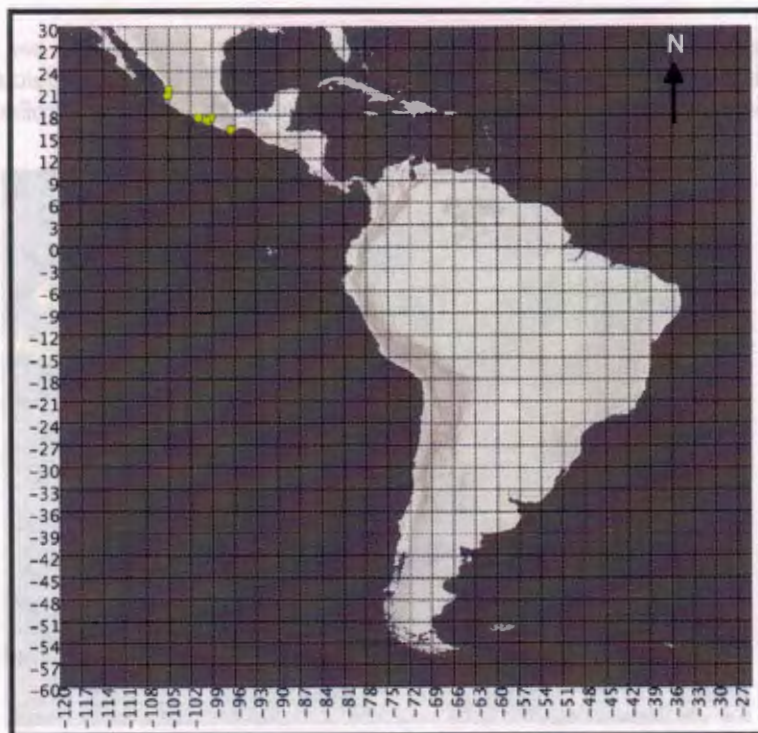


Figura 29. Mapa de distribución de *Polystachya cerea* Lindl. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

Comentarios taxonómicos. Lindley (1840) describió a esta especie con un ejemplar colectado de Oaxaca. Por muchos años hubo una confusión en cuanto a la identidad de la especie propuesta por Lindley y el nombre pasó a ser un sinónimo de *P. foliosa*. En la década de los 80s, McVaugh (1985) reconoce con reserva a las poblaciones de la vertiente del Pacífico Mexicano como *P. cerea*. Sin embargo, Soto-Arenas (2003) tomando en consideración el trabajo de McVaugh la reconoce como una entidad diferente y la describe en su honor como *P. mcvaughiana*. La revisión de los ejemplares tipo nos ayudó a determinar que ambos nombres corresponden a la misma entidad.

Estado de Conservación. A la fecha no se cuentan con estudios que determinen la dinámica poblacional de esta especie ni el efecto de la alteración del hábitat en sus poblaciones. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 12 (Cuadro 5); es decir, en peligro de extinción.

Material examinado. MÉXICO: GUERRERO, J. González & O. Nagel 822 (S); F.G. Lorea 2583 (AMO); H.D. Sawyer 672 (F). JALISCO, S. Rosillo de Velasco 70 (AMO); R.G. Tamayo s.n. (AMO); NAYARIT, G.A. Salazar & M.A. Soto 2219 (AMO (2-láminas)); OAXACA, S. Acosta Castellanos 1526 (OAX); M.W. Chase 83356 (AMO, MICH, SEL); J. Rzedowski 21133 (F, MICH); M. Sousa et al. 6502 (MEXU).

Polystachya foliosa (Hook.) Rchb.f., Ann. Bot. Syst. 6: 640. 1863. *Stelis foliosa* Hook.; Ann. Nat. Hist. 2: 330. 1839. $\equiv$ *Dendrorkis foliosa* (Hook.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 647. 1891. Tipo: Guyana, sin localidad precisa, C.S. Parker s.n. (perdido). lectotipo, designado por Saulea & Adams (1979): Plate 17, in Ann. Nat. Hist. 2: 1839. Figuras 30 y 31.

= *Polystachya amazonica* Schltr. Beih. Bot. Centralbl. xlii. II: 77. 1925. Tipo: (Brasil) Amazonas: Campinho, Rio Branco, im Jahre 1913, G. Kuhlmann 792 (holotipo, RB (RB-3338 [fotografía!])).

= *Polystachya huebneri* Schltr., Beih. Bot. Centralbl. 42, pt. 2: 112. 1925. Tipo: (Brasil), Amazonas, Bei Manaos, G. Huebner 24a (holotipo: B, destruido).

= *Polystachya juerguensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 35: 80. 1925. Tipo: (Brasil), Rio Grande do Sul, Municipio Rio Pardo, Fazenda Boa Esperança, C. Jürgens 54 (holotipo: B, destruido); Rio Grande do Sul, Porto Alegre, U. Kley 4 (paratipo: B, destruido).

= *Polystachya micrantha* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.

35: 81. 1925. Tipo: (Brasil), Rio Grande do Sul: epiphyt in den Wäldern bei Arrabalde do Espírito Santo, bei Porto Alegre, blühend im Februar 1922, *F. Aquino XXII* (holotipo: B, destruido).

= *Polystachya stenophylla* Schltr. Beih. Bot. Centralbl. xlii. II: 113. 1925. Sintipos: (Brasil) Amazonas: Manaus, *G. Hübner 5* (B, perdido); Igapo Caicara, *G. Hübner 105* (B, perdido); Rio Urucu, *G. Hübner 133* (B, perdido). Neotipo, designado por Peraza *et al.* (2011): Brazil, vicinity of Rio Uatumã, municipio de Itapiranga, rio Uatumã, igarapé do Tucuman-duba, margem direita do rio Uatumã, *C.A. Cid et al.* 306 (NY).

= *Polystachya weigeltii* Rchb. f., Linnaea 25: 230. 1852. Tipo: Surinam, ad. fl. Marrowyne, Aug. 1847 (lectotipo, designado por Peraza *et al.* (2011): *A. Kappler s.n.* (P (P-419805 [fotografía!]); isolectotipo, W (W-Reichenbach 46346!, 46347!). Sintipos: Surinam, *C. Weigelt s.n.* (W-Reichenbach 46347!); *H.A.H. Kegel 183* (GOET-6333 [fotografía!]).

= *Polystachya abbreviata* Rchb.f., Bonplandia 2: 15. 1854. Tipo: Brasil, *C.W. Strickland s.n.* (W-Reichenbach!)

= *Polystachya foliosa* var. *triandra* Saulea & Adams, Brittonia 31: 294. 1979. Tipo: Bahama Islands, Andros, epiphytic in sinkhole coppice, 1.5 mi N of Owens Town, *R.P. Saulea et al.* 2105 (holotipo, NY [no visto]).

Iconografía. Foldats (1969) figure 171B (etiqueta aplanada de la derecha, como *P. foliosa*); Dunsterville & Garay (1979) figura en p. 855 (como *P. amazonica*); Dunsterville & Garay (1979) figura en p. 859 (como *P. stenophylla*); Bennett & Christenson (1995) lámina 362 (como *P. stenophylla*).

Plantas 5.20–20.20 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas a patentes; pseudobulbos 0.60–2.60 cm, pequeños, ovoides a alargados, cubiertos por las vainas foliares, 2–4 hojas; hojas 2.30–17.10 X 0.40–1.50 cm, oblongo-elípticas hasta casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y agudos, con las vainas formando unseudotallo reducido; inflorescencia 3.00–23.80 cm de altura, raquis 1.30–17.10 cm de longitud, pedúnculo 1.70–9.90 cm de longitud, racemosa o paniculada simple, hasta con 5 ramas, erecta, raquis glabro a laxamente hispídulo-puberulento, vainas papiráceas cubriendo 1/3, con hasta 162 flores, brácteas florales (0.6-) 1.00–2.00 (-2.20) mm de longitud, lanceoladas, con el ápice acuminado, de igual o menor longitud que el ovario pedicelado; flores (2.5-) 3.30–4.30 (-5.00) mm de longitud, ovario pedicelado (1.20-) 1.50–2.20 (-2.50) mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales (1.20-) 1.50–2.20 (-2.60) X (1.00-) 1.30–1.80 (-2.00) mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal (1.00-) 1.50–2.00 (-2.20) X (0.60-) 0.80–1.30 (-1.50) mm, lanceolado, convexo, carnoso; pétalos (1.00-) 1.40–2.00 X (0.20-) 0.40–0.60 (-0.70) mm, lineares con el ápice obtuso; labelo (1.00-) 1.30–2.00 (-2.30) X (1.00-) 1.30–2.50 (-2.90) mm,

trilobado, base cuneada 0.30–0.90 mm de ancho, lóbulos laterales (0.30–) 0.50–0.70 (–1.00) X (0.60–) 1.00–1.40 (–1.60) mm, perpendiculares a antrorsos, sub-erectos, redondeados, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio (0.40–) 0.60–0.90 (–1.10) X (0.4–) 0.60–1.00 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso; callo 0.20–0.30 mm de alto, cónico y localizado en la base del labelo; pie columnar 0.20–0.30 mm; columna 0.60–0.70 X 0.90–1.00 mm, corta, subcúbica, carnosa; antera, 0.20–0.30 X 0.80–0.90 mm; fruto 3.0–6.0 (–8.0) mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 80 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. La distribución conocida de *P. foliosa* incluye las Bahamas, gran parte de Las Antillas mayores y menores, la cuenca del Amazonas, la región de las Guayanas, el sur y suroeste de Venezuela, y dos regis-

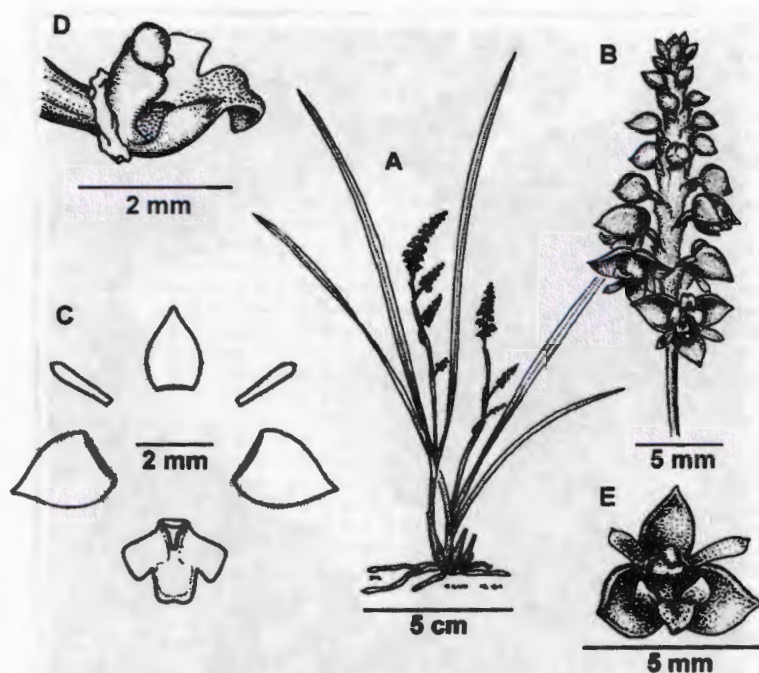


Figura 30. Ilustración de *Polystachya foliosa* (Hook) Rchb.f. A) Hábito; B) Inflorescencia; C) Flor con los segmentos expandidos; D) Vista lateral de la flor (pétalos y sépalos removidos); E) Vista frontal de la flor. Modificado de Romero & Carnevali (2000).

tros del norte de Venezuela y la vertiente amazónica de la cordillera oriental de los Andes en Colombia (figura 31); en este rango de distribución puede habitar selvas húmedas, bosques ribereños, bosques inundables, bosques arbustivos húmedos y sabanas de arenas blancas, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 1,800 m. Los ejemplares de herbario documentan, en todo su rango de distribución, como forofitos a: *Andira grandistipula* Amshoff, *Clusia* sp., *Cyanthea arborea* (L.) Smith, *Macrolobium acaciifolium* (Benth.) Benth., y *Terminalia tanibouca* Rich. El período de floración ocurre principalmente entre diciembre y marzo con unos pocos ejemplares floreciendo en noviembre o abril.

Relaciones y caracteres diagnósticos. *Polystachya foliosa* puede ser fácilmente identificada por la presencia de hojas oblongo-elípticas hasta casi lineares, un ovario pedicelado subigual a la longitud de los sépalos laterales, un labelo con la base cuneada y unos lóbulos laterales del labelo perpendi-

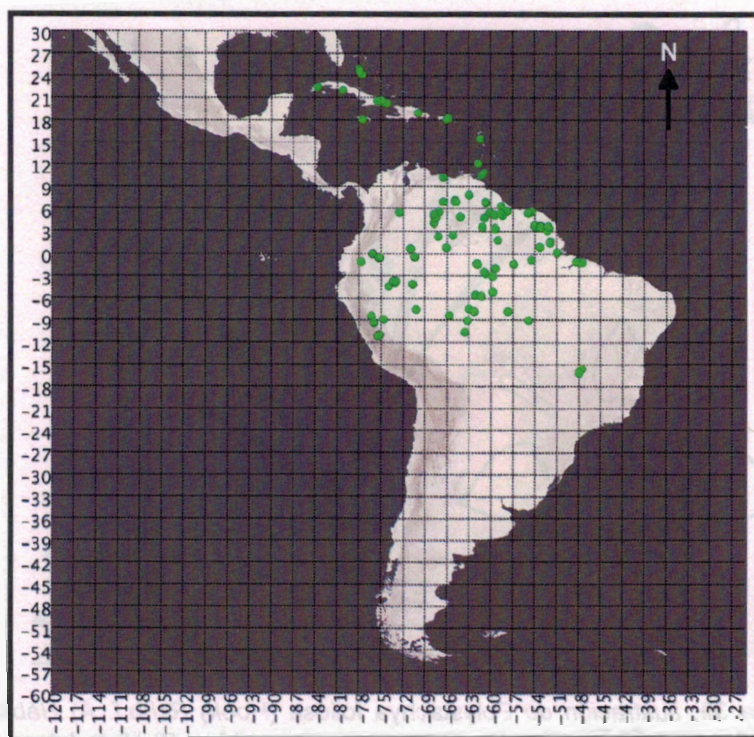


Figura 31. Mapa de distribución de *Polystachya foliosa* (Hook.) Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

culares o antrorsos y más anchos que el lóbulo central. Los caracteres generales de la estructura de la flor y las plantas relacionan morfológicamente a esta especie con *P. altilamellata*, *P. caespitosa*, *P. caracasana*, *P. cerea*, *P. concreta*, *P. elatior*, *P. masayensis* y *P. rupicola*. Los caracteres mencionados anteriormente pueden separar fácilmente a *P. foliosa* de todas las demás especies americanas de *Polystachya* (ver tratamientos de cada una de las especies mencionadas para más información).

Rango de variación. La mayor variación dentro de *P. foliosa* se encuentra en el tamaño de las plantas (5.20–20.20 cm de altura), el tamaño de los pseudobulbos (0.60–2.60 cm de longitud) y la longitud (2.30–17.10 cm) y ancho de las hojas (0.40–1.50 cm); además, las flores presentan una variación notable en los sépalos laterales (1.30–2.10 mm de longitud), el sépalo dorsal (1.30–2.00 mm de longitud) y los pétalos (1.00–2.00 mm de longitud). Sin embargo, esta variación no se asocia a ninguna variable geográfica o ecológica que permita la separación de estas poblaciones en más de una entidad.

Comentarios taxonómicos. El nombre *P. foliosa* ha sido usado ampliamente para designar poblaciones de varias especies de *Polystachya* de América. Sin embargo, la revisión del material de herbario, y del lectotipo de *P. foliosa*, confirma que esta es una entidad restringida geográficamente al área de las Antillas, Guyana, Surinam y la Amazonía. Así, muchas de las poblaciones referidas bajo el nombre de *P. foliosa* son en realidad *P. caracasana*. Saulea & Adams (1979) describieron a *P. foliosa* var. *triandra* de material proveniente de las Bahamas; sin embargo, gran parte del material citado como paratipos de esta especie corresponden a *P. foliosa* y no presentan tres anteras como se cita en la descripción. Además, el dibujo de la planta y la flor presentados por Saulea & Adams (1979), para representar a la nueva variedad descrita, hacen referencia a *P. caracasana*. En este documento se trata a *P. foliosa* var. *triandra* como sinónimo de *P. foliosa*. *Polystachya huebneri*, *P. juerguensis* y *P. micrantha* se consideran tentativamente como parte de la sinonimia de *P. foliosa*, las descripciones y la procedencia de los ejemplares son concordantes con esta especie, sin embargo, ya que esas nombres carecen de ejemplares tipo y sus descripciones son un poco amplias, no es posible determinar con exactitud si en realidad corresponden o no a esta especie.

Estado de Conservación. Se desconoce cuál es el efecto de la alteración del hábitat sobre la dinámica poblacional de esta especie. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 10 (Cuadro 5); es decir, amenazada.

Material examinado. *sine loco*, H.A.H. Kegel 189 (W-Reichenbach). BA-
HAMAS: ANDROS, D.S. Correll et al. 49346 (NY); J.I. Northrop & A.R. Northrop
407 (AMES, F, K); R.P. Saulea 1736 (F), 1737 (SEL); R.P. Saulea et al.
2101 (M), 2107 (K); J.K. Small & J.J. Carter 8675 (F, NY), 8901 (AMES, F,
K). **CUBA:** GUANTÁNAMO, J.D. Ackerman et al. 3071 (UPRRP); A. León 17221
(AMES); HOLGUÍN, R.A. Howard 5936 (AMES); PINAR DEL RÍO, A. León 19526
(AMES); SANTA CLARA, J.G. Jack s.n. (AMES-264464); SANTIAGO, C.L. Pollard
& W. Palmer 108 (F); J.A. Shafer 3214 (AMES); L.M. Underwood & F.S. Earle
360 (NY); M. Victorin & A. Clement 22025 (AMES). **JAMAICA:** MANCHESTER,
S. Brown 224 (PH). **PUERTO RICO:** LUQUILLO, J.D. Ackerman & F. Axelrod
2240 (UPRRP); J.D. Ackerman et al. 2498 (UPRRP); L.A. Migenis & J.A.
Rodríguez 129 (UPRRP); PATILLAS, F. Axelrod & R. Tremblay 6171 (UPRRP);
E. Meléndez et al. 209 (UPRRP); C.M. Taylor & H.J. Scott 7851 (UPRRP);
RÍO GRANDE, J.D. Ackerman & A. Montalvo 1589 (UPRRP); J.D. Ackerman
1960 (UPRRP); J.D. Ackerman & F. Axelrod 2068 (UPRRP); F. Axelrod 2295
(UPRRP); G. García Riuz 5 (UPRRP), 27 (UPRRP); SAN LORENZO, J.D. Ac-
kerman & A. Montalvo 1585 (UPRRP). **DOMINICA:** *sine loco*, E.M. Bryant
207 (K); W.C. Fishlock 11 (K, NY), 25 (K, NY). **GRENADA:** W.E. Broadway
s.n. (AMES-264459), 1847 (AMES). **TRINIDAD Y TOBAGO:** *sine loco*, A.
Fendler 776 (K); A.D. Williams 11492 (NY); EASTERFIELD, W.E. Broadway 4429
(K); SAINT ANDREW, W.E. Broadway 6103 (K); SAINT DAVID, W.G. Downs s.n.
(AMES). **COLOMBIA:** BOYACA, A.E. Lawrance 598 (AMES); R.E. Schultes &
I. Cabrera 12576 (AMES), 12647 (AMES-3 láminas), 12881 (AMES), 13243
(NY), 16851 (AMES). **ECUADOR:** NAPO, J. Brandbyge et al. 33992 (AAU),
33998 (AAU), 33999 (AAU); L. Holm-Nielsen et al. 19898 (AAU); J.E. Lawes-
son et al. 43373 (AAU), 44279 (AAU), 44299 (AAU), 44340 (AAU); Y. Mexía
7192a (US); SUCUMBOS, H. Balslev et al. 84455 (AAU), 84585 (AAU), 84699
(AAU), 97222 (AAU), 97376 (AAU); R. Brucculeri 40924 (AAU). **VENEZUE-**
LA: *sine loco*, N. Funck & L.J. Schlim 1050 (AMES); AMAZONAS, G. Carnevali
3307 (CICY); G. Davidse & J.S. Miller 27243 (NY); A. Fernández et al. 6321
(MO); F. Guánchez & E. Melgueiro 3298 (VEN); B. Maguire & L. Politi 28029
(NY); B. Stergios & M. Yáñez 15369 (NY); J.A. Steyermark et al. 126203 (NY);
J.J. Wurdack & L.S. Adderley 43353 (NY); BOLÍVAR, G. Aymard et al. 6932
(VEN); B. Boom & M. Grillo 6348 (NY); B. Maguire 33148 (NY); G.A. Romero
& E. Melgueiro 2467 (VEN); J.A. Steyermark 59289 (AMES, F), 87175 (NY,
VEN), 87411 (NY); J.A. Steyermark et al. 88073 (NY), 112915 (VEN); L.O.
Williams 11311 (AMES), 13608 (F); MIRANDA, A.L. Bernardi 5899 (NY). **GUIA-**
NA: *sine loco*, C.N. 10 (K); M.J. Jansen-Jacobs et al. 1678 (U); G.S. Jenman
2524 (K); E.F. im Thurn s.n. (K); CUYUNI-MAZARUNI, B. Hoffman & T. Henkel
3388 (NY); POTARO-SIPARUNI, E.A. Christenson & C. Kelloff 1980 (NY); J.J. de
Granville et al. 7399 (U), 8112 (U); UPPER DEMERARA-BERBICE, E.A. Christenson

et al. 1885 (NY); Forestry Dept. 5, 7414 (NY); N.Y. Sandwith 351 (K), 495 (K); UPPER TAKUTU-UPPER ESSEQUIBO, D. Clarke 4826 (U); M.J. Jansen-Jacobs 1212 (U). **SURINAM:** *sine loco*, PH 01085941 (PH-2 láminas); MAROWIJNE, J. Lanjouw & J.C. Lindeman 635 (U); J.C. Lindeman 4135 (U); PARA, J.P. Schulz 7971 (U); SIPALIWINI, H.E. Rombouts 815 (AMES, U). **GUYANA FRANCESA:** SAUL, R.C. Ek & D. Montfoort 386 (NY); S. Mori et al. 21032 (NY), 22307 (NY), 23352 (NY). **PERÚ:** HUÁNUCO, J. Schunke V. 1447 (F); F. Woytkowski 5005 (AMES-2 láminas); JUNÍN, E.P. Killip & A.C. Smith 25357 (F, NY); C. Schunke s.n. (F), A68 (AMES), 553 (AMES, F), 1087 (F), 1236 (F), 1240 (F), 1258 (F), 1317 (F); LORETO, E.P. Killip & A.C. Smith 29650 (AMES, F); G. Klug 1178 (F, NY), 1445 (F, NY); J. Revilla 425 (AAU, F, MO), 522 (F, MO); M. Rimachi Y. 6045 (US); J. Schunke V. 3132 (US); R. Vásquez et al. 7485 (NY). **BRA-SIL:** *sine loco*, W.J. Burchell 1105 (K), 9404 (K); AMAPÁ, D.F. Austin et al. 7398 (K); H.S. Irwin et al. 48158 (NY); E. Oliveira 4587 (NY); J.M. Pires et al. 50532 (NY), 50792 (NY); L.Y.Th. Westra 48511 (NY); AMAZONAS, A. Adalardo-Oliveira 2712 (NY), 2764 (NY); C.E. Calderón et al. 2628 (K, US), 2658 (NY), 2963 (US); C.A. Cid et al. 306 (NY); B.A. Krukoff 5142 (NY), 6773 (NY); S. Mori et al. 21229 (NY), 21288 (NY); G.T. Prance et al. 14061 (NY), 22952 (NY); J.E.L.S. Ribeiro & P.A.C.L. Assunção 1824 (K); PARA, W.R. Anderson et al. 10527 (NY); J. Jangoux & B.G.S. Ribeiro 1571 (NY); E.P. Killip & A.C. Smith 30476 (AMES); G. Martinelli 7314 (K, NY); M.N. Silva et al. 142 (NY); R. Spruce s.n. (K), 110 (K); RONDÔNIA, L.O.A. Teixeira et al. 598 (NY); RORAIMA, G.T. Prance et al. 10885 (NY).

Polystachya caracasana Rchb.f., Bonplandia 2: 15. 1854. Tipo: (Venezuela), Caracas, H. Wager s.n. (W-Reichenbach 46345!). Figuras 32 y 33.

= *Polystachya pinicola* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. II. 169. 1882. Tipo: (Brasil) croissant sur les pins (*Araucaria brasiliense*), aux environs de Caldas, Minas Geraes, 18 Feb 1869, A.F. Regnell s.n. (holotipo: SI, isotipos: NY [photo!], US (US-209460!), P (P-419819 [photo!])). = *Polystachya minor* Fawcett & Rendle, J. Bot. 48: 106. 1910. Tipos: Jamaica, red hills between Spanish Town and Guanaboa, H.S. Sloane iv 124 (lectotipo, designado por Peraza et al. (2011): BM-589993!); sintipos: Fairfield, H.R. Wulfschlaegel 1055 (partly) (M!); J.P. 523, D. Morris s.n. (no localizado); near Brown's Town, T.M. Barrett s.n. (no localizado); Claremont, 1700 ft., W. Fawcett & W. Harris s.n. (no localizado); Lancaster, 3000 ft., W. Harris 7568 (no localizado); Lancaster, 2200 ft., W. Harris 7777 (BM-000513785!); Lancaster, 2500 ft., W. Harris 7805 (no localizado); Belvedere, Hanover, 500 ft. W. Harris 10434

(no localizado); below Guava ridge, *W. Fawcett s.n.* (no localizado).
 = *Polystachya guatemalensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 141. 1921. Tipo: Guatemala, Retalhuleu (Retalhuleu), *K.G. Bernoulli & O.R. Cario 606* (lectotipo, K!). Sintipo, designados por Peraza *et al.* (2011): Guatemala, Chajojá prope Mazatenango, *K.G. Bernoulli & O.R. Cario 452* (K (K-484597!)).
 = *Polystachya panamensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 17: 49. 1922. Tipo: (Panama), Auf Hügeln bei Panama City, *C.W. Powell s.n.* (lectotipo, designados por Peraza *et al.* (2011): AMES (AMES-26790 [dibujo del holotipo!]; epitipo, MO (MO-955963 [fotografía!])).
 = *Polystachya costaricensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 19: 223. 1923. Tipo: Costa Rica, Arbres des haies, Maderal de San Mateo, alt. 450-600 m, Sep. 1921, Fleurs jaunes, *A.M. Brenes 94* (holotipo, B [perdido]; lectotipo, designado por Barringer (1986): AMES (AMES-28762) [fotografía!]; isolectotipo F ex CR (CR-26234), [fotografía!]).
 = *Polystachya cubensis* Schltr., Symb. Antill. (Urban). IX. 59. 1923. Tipo: Cuba, Prov. Oriente in Sierra de Nipe ad Viran in Camino Real, m. Oct. Flor., *E.L. Ekman 9987* (holotipo, S (SR-5179!)).
 = *Polystachya cingulata* Rchb.f. ex Kraenzl., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 39: 81. 1926. Tipo: Costa Rica, Ohne genaueren Standort, *A.R. Endres 2576* (lectotipo, designado por Mytnik-Ejsmonth (2011): W (W-Reichenbach 20860!)).

Iconografía. Williams (1946) figura 146, p. 401 (333, como *P. masayensis*); Ames & Correll (1953) figura 126, p. 467 (como *P. cerea*); Foldats (1969) figura 171B (etiqueta aplanada izquierdo, como *P. foliosa*); Garay & Sweet (1974b) figura 65A, p. 180 (como *P. foliosa*); Ospina & Dressler (1974) figura 138 (como *P. cerea*); Dunsterville & Garay (1979) figura en p. 858 (como *P. foliosa*); Saulea & Adams (1979) figura 2, p. 296 (como *P. foliosa* var. *triandra*); Dodson & Bennett Jr. (1991) lámina 160 (como *P. nana*); Mora & Atwood (1992) lámina 1485 (como *P. foliosa*); Ackerman (1995) figura 75, p. 139 (como *P. foliosa*); McLeish *et al.* (1995) figura 118 A, B, D-J, K, L (como *P. foliosa* o *P. clavata*), p. 255, fotografía 231 (como *P. foliosa*); Ortíz (1995) figura en p. 170 (como *P. foliosa*); Mori *et al.* (1997) lámina LXII (como *P. concreta*); Romero & Carnevali (2000), dibujo en p. 877 (como *P. foliosa*); Sánchez *et al.* (2002) fotografía en p. 154 y figura en p. 155 (como *P. foliosa*); Chiron & Bellone (2005) figura inferior derecha en p. 186 (como *P. foliosa*).

Plantas 6.80–34.80 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas a patentes; pseudobulbos 0.60–3.30 cm de altura, pequeños a medianos para una espe-

cie americana, ovoides, ligeramente piriformes o piriformes, cubiertos por las vainas foliares, 2-4 hojas; hojas 5.40-27.20 X 0.50-3.10 cm, elípticas, oblongo-elípticas hasta casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y obtusos, con las vainas formando unseudotallo definido; inflorescencia 2.80-37.80 cm de altura, racemosa o paniculada, con hasta 7 ramas, erecta, raquis, laxamente hispídulo-puberulento, raquis 1.60-22.00 cm, pedúnculo 6.00-18.10 cm, vainas papiráceas cubriendo 1/3 ó 2/3, llevando hasta 147 flores; brácteas florales 1.00-3.20 mm, lanceoladas, con el ápice acuminado, de menor longitud que el ovario pedicelado; flores 4.80-8.20 mm de longitud, ovario pedicelado 2.50-4.60 mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 2.30-3.60 X 1.40-2.20 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 2.00-3.00 X 1.20-1.80 mm, lanceolado, convexo, carnosos; pétalos 2.00-2.70 X 0.40-0.80 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 2.20-3.10 X 2.20-3.30 mm, trilobado, base sésil o ligeramente cuneada 2.20-3.00 mm de ancho, lóbulos laterales 0.40-1.00 X 0.70-1.80 mm, perpendiculares, ápices sub-erectos, redondeados, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio 1.20-1.80 X 1.10-2.00 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo 0.30-0.50 mm de longitud, cónico y farinoso; columna 0.90-1.00 X 0.90-1.00 mm, subcúbica, corta, carnosa; pie columnar 0.30-0.80 mm de longitud; fruto 0.50-1.30 mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 71 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. Esta es la especie de *Polystachya* con la distribución más amplia en América; se encuentra habitando selvas húmedas, bosques de niebla, selvas bajas inundables, y sabanas de pino y encino tropicales en las Bahamas, México, Las Antillas (mayores y menores), Centro América y gran parte de Sudamérica (Figura 32). En estos sitios se le encuentra creciendo desde el nivel del mar hasta los 2,000 m; sin embargo, la mayoría de los ejemplares se localizan en un rango altitudinal de 0 a 1,000 m. Información sobre sus forofitos es escasa, se le ha reportado creciendo naturalmente sobre *Acosmium nitens* (Vogel) Yakovlev, *Buchenavia tomentosa* Eichler, *Curatella* sp., *Ficus* sp., *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp., *Guarea guidonia* (L.) Sleumer, *Guarea* sp., *Guazuma* sp., *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg., *Hura crepitans* L., *Jacaranda* sp., *Quercus* sp., *Roystonea* sp., *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Exell; y sobre plantas cultivadas de *Theobroma cacao* L., *Mangifera indica* L. y *Citrus x sinensis* (L.) Osbeck. El período de floración abarca todo el año; sin embargo, la floración ocurre principalmente entre agosto y noviembre sin un patrón específico en la floración entre las poblaciones del hemisferio norte y sur; los individuos que florecen fuera de este período (agosto-noviembre) ocurren a todo lo largo de la distribución sin patrón asociado a alguna población.

Relaciones y caracteres diagnósticos. Esta especie se puede separar fácilmente de las demás especies de *Polystachya* de América por la estructura del labelo, el cual presenta una base ancha o ligeramente cuneada, un lóbulo central constituyendo más del 50% de la longitud del labelo, unos lóbulos laterales bien desarrollados y hojas elípticas, oblongo-elípticas o casi lineares. La estructura general del labelo relaciona morfológicamente a *P. caracasana* con *P. altilamellata*, *P. caespitosa*, *P. elatior*, *P. foliosa*, *P. masayensis* y *P. rupicola*. Las características de las plantas y la flor la relacionan morfológicamente con *P. cerea* y *P. rupicola*. Se puede separar a *P. caracasana* de *P. cerea* por que en esta última el tamaño de las flores es mediano

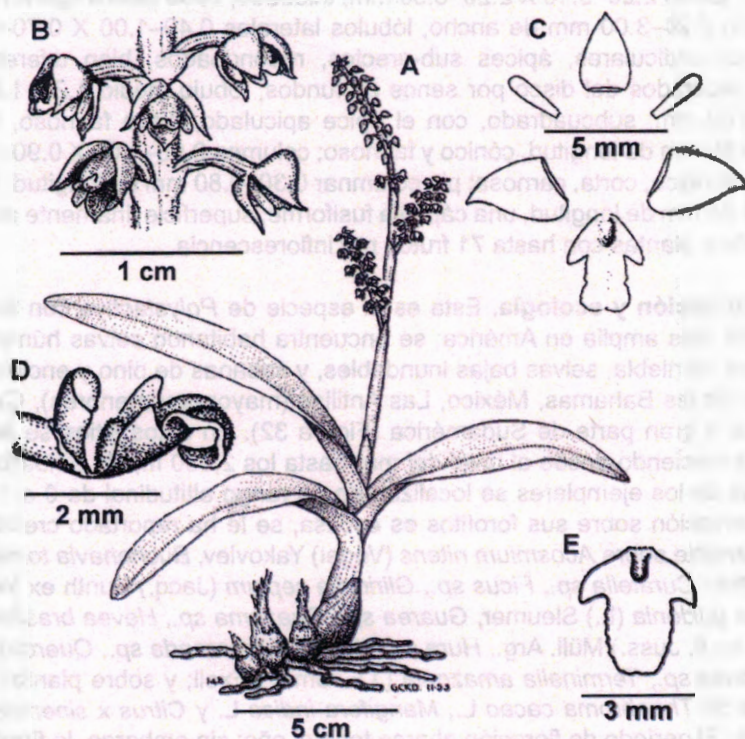


Figura 32. Ilustración de *Polystachya caracasana* Rchb.f. A) Hábito; B) Detalle de la inflorescencia; C) Flor con los segmentos expandidos; D) Vista lateral de la flor (pétalos y sépalos ramovidos); E) Vista dorsal del labelo. Modificado de Romero & Carnevali (2000).

(4.10–6.00 mm de longitud), con un labelo cuneado y con los lóbulos laterales del labelo reducidos y con una disposición erecta. Por otra parte, es posible separar a *P. caracasana* de *P. rupicola* por la combinación en esta última de flores grandes (7.16–9.68 mm de longitud) con un labelo cuneado y los lóbulos laterales del labelo reducidos, subtriangulares y antrorsos. Aunque ambas especies, *P. cerea* y *P. rupicola*, son muy similares morfológicamente, están geográficamente separadas una de la otra, *P. cerea* se restringe a la vertiente Pacífica de las Sierras Madre del Sur y sur de la Sierra Madre Occidental mientras que *P. rupicola* se conoce solo de Castelo, Espiritu Santo, Brasil. La otra especie con una estructura del labelo similar a la de *P. caracasana* es *P. elatior*; pero es fácil diferenciar ambas especies, ya que esta última presenta hojas generalmente oblongo-elípticas hasta casi lineares y un ovario pedicelado densamente hispídulo-puberulento y subigual a la longitud de los sépalos laterales.

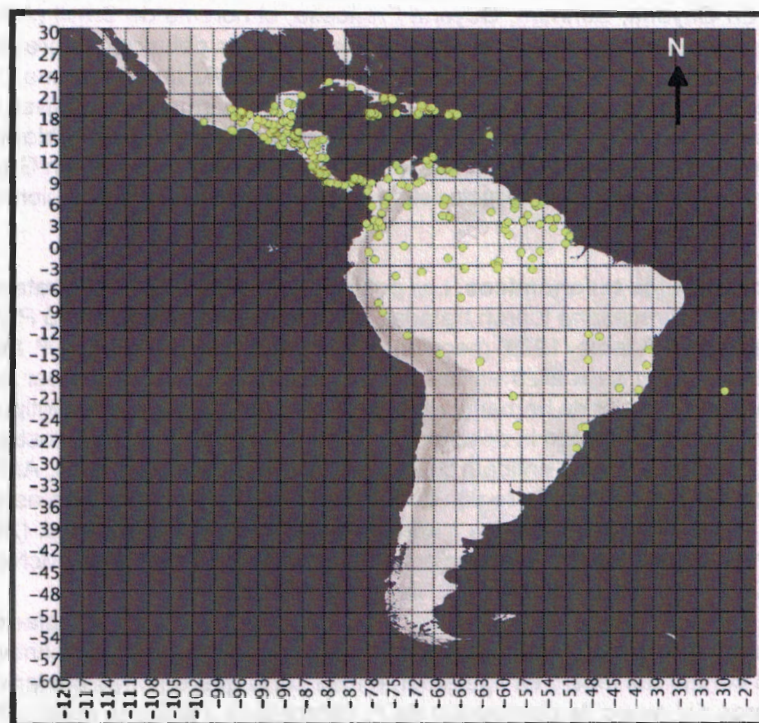


Figura 33. Mapa de distribución de *Polystachya caracasana* Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

Rango de variación. Esta especie es muy variable en el tamaño de las plantas (6.80–34.80 cm de altura), la inflorescencia (2.80–37.80 cm de altura) y las flores (4.80–8.20 mm de longitud); sin embargo, la variación en el tamaño de las flores se presenta principalmente en la longitud del ovario pedicelado (2.50–4.60 mm) y la longitud de los sépalos (2.30–3.60 mm). Además, la longitud y ancho del sépalo dorsal (2.00–3.00 X 1.20–1.80 mm), pétalos (2.00–2.70 X 0.40–0.80 mm) y labelo (2.20–3.10 X 2.20–3.30 mm), también son variables. El callo del labelo presenta una gran variación en su tamaño y forma e incluso parece estar ausente en algunas plantas (posiblemente un efecto de la re-hidratación). A pesar de que no existe una fuerte correlación entre la variación morfológica y la separación geográfica, varias poblaciones de Las Antillas presentan una reducción en la longitud de los lóbulos laterales preservando un lóbulo central igual al presente en casi todas las poblaciones; sin embargo, incluso dentro de Las Antillas, es posible encontrar poblaciones morfológicamente similares a las otras poblaciones del rango de distribución. En Guyana, Surinam, Guyana Francesa, el noreste de Brasil (Amapá, Rondonia), el sur y sureste de Brasil y Paraguay, las poblaciones presentan una reducción del tamaño del lóbulo central del labelo que le da una forma subrectangular; a pesar de que esta característica permanece relativamente constante, no existe otro carácter que las separe del resto de las poblaciones que conforman el rango de distribución de esta especie; además, en Guyana y el norte de Brasil, esta característica se pierde entre otras poblaciones de *P. caracasana*.

Comentarios taxonómicos. Las poblaciones referidas en este tratamiento como *P. caracasana* fueron tratadas durante mucho tiempo como *P. foliosa*. Saulea & Adams (1979) mencionan que cuando se describió a *P. foliosa* esta descripción se realizó en base a material cultivado y al parecer no se preparó un ejemplar de herbario; en base a esto designan como lectotipo a la ilustración publicada con la descripción original. Sin embargo, esta ilustración hace referencia a otra entidad que se distribuye en las Bahamas, Antillas, cuenca del Amazonas y la región de las Guayanas. La taxonomía de esta especie y los nombres asociados a ella fue publicada por Peraza *et al.* (2011), donde se siguen las recomendaciones del artículo 9A.2 del CIB (McNeill *et al.*, 2006); aquí se transcribe parte de ese tratamiento.

El primer sinónimo es *P. pinicola*, un nombre propuesto para poblaciones del sur de Brasil que presentan una morfología floral ligeramente distintiva; el lóbulo central del labelo es ligeramente más corto que en otras poblaciones a lo largo del rango de distribución de *P. caracasana* y la forma floral general es más compacta; sin embargo, los lóbulos laterales y central son variables y ligeras reducciones son vistas en otras poblaciones de *P. caracasana*, principalmente en la región de las Guayanas. Aunque estas poblaciones parecen

ser la mejor hipótesis de una entidad diferente a *P. caracasana* no existe evidencia suficiente para ello, por lo que se considera un sinónimo de ésta.

Otro nombre asignado dentro de la sinonimia de *P. caracasana* es *P. guatemalensis*, ésta fue descrita con base en dos colecciones de K.G. Bernoulli & O.R. Cario (452 y 606) de Guatemala. Sin embargo, en la descripción no se designó un holotipo y los ejemplares citados en el protólogo son de esta forma sintipos. En este documento proponemos a la colección K.G. Bernoulli & O.R. Cario 606 como lectotipo de *P. guatemalensis*, manteniendo la colección K.G. Bernoulli & O.R. Cario 452 como sintipo (las dos colecciones son de diferente localidad pero son citadas en el protólogo como material original). Esta colección fue seleccionada con base en su grado de conservación, la lámina está representada por una planta con una inflorescencia completa en el espécimen seleccionado; mientras que la otra colección está constituida por una planta fragmentada con una inflorescencia que conserva solo dos flores. El análisis del material tipo y colecciones de *Polystachya* de América, proporcionó la evidencia que *P. guatemalensis* es un sinónimo de *P. caracasana*; las hojas de la primera son oblogo-elípticas con una apariencia de ser lineales, carácter presente en otras poblaciones de *P. caracasana* (e.g. J.N. Rovirosa 299 (K, NY, PH) y R. Tun Ortiz 417 (F) de las tierras bajas del Golfo de México), y solo representan variación que no merece una categoría específica.

Otro de los nombres propuestos como sinónimo de *P. caracasana* es *P. panamensis*, una planta de *Polystachya* relativamente grande sin aparentes atributos que la hagan diferente de otras poblaciones de *P. caracasana*. Christenson (1991) propuso como lectotipo una colección de C.W. Powell con el mismo número que el espécimen tipo (C.W. Powell 122); sin embargo, el lectotipo de Christenson (1991) es insostenible debido a la incertidumbre de la colección como parte del material original. C.W. Powell manejaba un jardín botánico en Panamá y es conocida su práctica de asignar el mismo número a especímenes que el consideraba de la misma especie, convirtiendo sus números en números de especies y no números de colecta. Una prueba de esto se encuentra en la colección C.W. Powell 83 (AMES, barcode 99102), donde un fragmento de una carta de C.W. Powell dirigida a R.A. Rolfe menciona que los especímenes enviados con número 83 eran uno de Costa Rica y otro de Panamá. Especímenes con número 122 difieren uno del otro en los datos de colecta (fecha o localidad) como sigue: AMES-23834, Provinces of Panama & Veraguas, October 1919; MO-955963, hills near city, sin fecha; K (C.W. Powell 122), sin datos excepto una etiqueta genérica (con datos: Balboa, Canal Zone, Panama), y fecha September, 1919. No hay certeza sobre que colección es parte de la serie tipo; hay varias colecciones C.W. Powell 122 resguardadas en AMES, K y MO; particularmente, la colección depositada en K (K-484598) está etiquetada como un isolectotipo siendo un

duplicado de una colección depositada en AMES (AMES-27810) que lleva un segundo número de colecta, 3426, indicando una serie de colecta diferente (Christenson, 1991) pero con los mismos datos que el ejemplar tipo de *P. panamensis*. Esto sucede también con los especímenes AMES-27841 y AMES-27842, ambos con número de colecta 122 y un segundo número de colecta, 3439. Como resultado, se considera que el material original está perdido y las colecciones de C.W. Powell sin un segundo número de colecta, como no numeradas. El único material que puede ser considerado original es la ilustración del tipo (AMES-26790), considerando apropiado designar a éste como lectotipo (artículo 9.10 del CINB, McNeill *et al.* 2006) y considerar a los otros especímenes designados por Christenson (1991) como no parte del material tipo; sin embargo, como el dibujo carece de una escala apropiada para las flores, se designó un epitipo que representa la morfología señalada en el dibujo del tipo (AMES-26790), y colectada en los alrededores de la localidad tipo por el propio C.W. Powell. Aquí se propone al espécimen C.W. Powell s.n. (MO-955963) como epitipo debido a su estado de conservación y por representar una planta con una inflorescencia completa y no una planta sin flores y un fragmento de inflorescencia como en AMES-23834.

Se trata a *P. costaricensis* como sinónimo de *P. caracasana*, el material tipo de la primera no presenta caracteres diferentes a aquellos de otras poblaciones de *P. caracasana*, solo una ligera reducción en los lóbulos laterales y una base del labelo discretamente cuneada, variación que no merece un estado específico diferente.

Polystachya cubensis es otro nombre que se considera dentro de la sinonimia de *P. caracasana*. Los caracteres vegetativos y florales de la primera son similares a aquellos de las poblaciones de *P. caracasana* sin diferencias entre ellas.

Finalmente, se considera a *P. cingulata* como sinónimo de *P. caracasana*, la primera es una planta con los lóbulos laterales del labelo ligeramente reducidos y con la base del labelo discretamente cuneada, caracteres incluidos dentro de la variación de la última.

Estado de Conservación. Los efectos de la alteración del hábitat sobre las poblaciones de esta especie, así como su dinámica poblacional, son desconocidos. Sin embargo, la información disponible y discutida anteriormente facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 10 (Cuadro 5); es decir, amenazada.

Material examinado. *sine loco*, E.F. André s.n. (K); R. Cole 2968 (SEL); W-Reichenbach 46243 (W). **MÉXICO:** *sine loco*, H.G. Galeotti 32 (W-Reichenbach); W.W. Saunders 2385 (W-Reichenbach); J.F. Shafer 3 (K); **CAMPE-**

CHE, G. Carnevali & F. May 4641 (AMES, CICY); G. Carnevali et al. 4927 (CICY), 5827 (CICY); C.L. Lundell 908 (F), 913 (F); D. Méndez D. & C.B. 85 (CICY); M. Sarmiento 8 (AMO); CHIAPAS, G. Aguilar & D. Álvarez 3658 (K); G. Aguilar et al. 8028 (K); R.L. Dressler 1572 (MICH, NY); E. Martínez S. 7679 (CICY), 7816 (MO), 8039 (MO), 8137 (MO), 10318 (F), 13541 (MO), 14915 (MO), 15113 (MO), 15429 (CICY, MO); E. Martínez S. et al. 25517A (AMO); E. Matuda 2050 (MICH); R. Oberg 113 (SEL); E. Ventura & E. López 403 (AMO); OAXACA, S. Acosta Castellanos 1526 (OAX); G. Martínez 188 (SEL); QUINTANA ROO, G. Carnevali & I.M. Ramírez 4286 (CICY); A.M. Chan Dzul 113 (CICY); S. Hernández A. 302 (AMES); E. Ucán & R. Lira 4235 (CICY); TABASCO, J.N. Roviroso 299 (NY, PH); VERACRUZ: R.L. Dressler & Q. Jones 103 (BM, DAV, F, MICH, NY); R.L. Dressler 2241 (DAV); O. Nagel & J. González 4220 (S); G.A. Salazar & S. Sinaca 308 (AMO); S.P. Tufford 1286 (SEL); M. Vazquez et al. 1024 (F); W.G. Williams Jr. & D. Francoeur 133 (MICH), 151 (MICH). **GUATEMALA:** ALTA VERAPAZ, K.G. Bernoulli & O.R. Cario 553 (K); HUEHUETENANGO, J.A. Steyermark 51758 (AMES, F); IZABAL, O. Salvin & F. du C. Godman s.n. (K); PETÉN, C.L. Lundell 2144 (MICH), 2381 (MICH); R. Tun Ortíz 49 (BM, F, MO, NY), 1959 (EAP, F, NY, MO), 2011 (BM, EAP); QUEZALTENANGO, A.F. Skutch 1327 (SEL); ZACAPA, J.A. Steyermark 42240 (F). **BELICE:** BELICE, P.H. Gentle 965 (MICH), 3435 (NY, MICH); EL CAYO, T. Boomsma 217 (SEL); G. Davidse & D.L. Holland 36322 (CICY); P.H. Gentle 2191 (MICH); ORANGE WALK, C.L. Lundell 664 (F, K, NY); STANN CREEK, B.R. Adams 204 (K); P.H. Gentle 3039 (MICH), 3058 (MICH); TOLEDO, G. Davidse & A.E. Brant 31988 (MO). **HONDURAS:** *sine loco*, R. Armour s.n. (EAP); J.T. Atwood 7847 (SEL); F. Mathiews s.n. SEL 20-74 (SEL); F. Matthews SEL 20-74-33 (SEL); F. Medina 20-74-33 (SEL); ATLÁNTIDA, R. Cruz 311 (TEFH); R. Evans et al. 2750 (MO); P.C. Standley 54139 (AMES); T.G. Yuncker et al. 8781 (MO, S); CHOLUTECA, L.O. Williams & A. Molina R. 12615 (F, AMES, MICH); COMAYAGUA, J.B. Edwards 55 (AMES), 463 (AMES); J. Valerio Rodríguez 2845 (F); T.G. Yuncker et al. 6277 (AMES, F, MO, NY, S); C. Nelson et al. 7397 (MO); CORTEZ, C. Nelson et al. 5591 (MO); LA PAZ, G. Davidse et al. 35160 (EAP, MO); MORAZÁN, J.L. Linares & J.J. Alán 267 (EAP); A. Molina R. 81 (F); J. Valerio Rodríguez 240 (F). **EL SALVADOR:** *sine loco*, J.D. Ackerman 907 (SEL); AHUACHAPÁN, T.B. Croat 42125 (MO); SANTA ANA, F. Hamer 74 (EAP, MO, SEL); SONSONATE, M.L. van Liulsen 789 (SEL). **NICARAGUA:** *sine loco*, A.H. Heller s.n. (SEL); E.E. Schramm 1929 (F); ATLÁNTICO NORTE, A. Molina R. 15000 (NY); BLUEFIELDS, G.R. Proctor et al. 27244 (NY); CHONTALES, J.T. Atwood 2719 (BM, F, SEL); J.C. Sandino 5163 (SEL); W.D. Stevens & B.A. Krukoff 19080 (SEL); MATAGALPA, M. Guzmán & D. Castro 2005 (SEL); P.P. Moreno & W. Robleto 20460 (SEL); ZELAYA, J.T. Atwood & A.D. Moore 481 (VT); F. Ortiz 1077 (SEL), 1609 (SEL); D.E. Ríos 261 (SEL); P.J. Shank & A. Molina 4641 (EAP); P.C. Standley 19525 (F); W.D. Stevens & B.A. Krukoff

7614 (SEL), 8764 (SEL). **COSTA RICA:** *sine loco*, A.M. Brenes 16115 (NY); ALAJUELA, A.M. Brenes 94 (NY), 1441 (255) (F), 16115 (F); W. Burger & R. Baker 9880 (F); W. Burger et al. 11647 (F); U. Chavarría 1148 (INB); G. Herrera Ch. 7 (MO); CARTAGO, A.M. Brenes 297 (2) (AMES); L.D. Gómez P. 2406 (F); M. Grayum 4585 (MO); M. Grayum & B. Hammel 8424 (MO); C.K. Horich 60-12-43 (SEL); C.K. Horich 60-71-11 (MO); C.H. Lankester 56 (K); GUANACASTE, L.D. Gómez & G. Herrera 23697 (MO); D.H. Janzen 12165 (MO); P.C. Standley & J. Valerio 44173 (AMES); HEREDIA, A. Fernández 119 (INB); PUNTARENAS, R. Aguilar 760 (INB), 1309 (INB), 2306 (INB); E. Fletes et al. 225 (INB); W.A. Haber & E. Bello C. 2934 (MO); M. Lobo 85 (INB); SAN JOSÉ, W. Kupper s.n. (M); N. Zamora et al. 1449 (MO); R. Zuñiga et al. 396 (INB); R. Zuñiga 446 (INB). **PANAMÁ:** *sine loco*, T. Antonio 1815 (SEL); E.W. Graves 3044 (BH); CHIRIQUÍ, W.H. Lewis et al. 691 (MO); Coclé, P.H. Allen 781 (BM), 1171 (MO); Colón, P.H. Allen 5110 (EAP), 5129 (AMES); S. Knapp & R. Schmalzel 1760 (MO); G. McPherson 11739 (MO); M. Nee & A. Gentry 8627 (MO); K.J. Sytsma 2065 (MO); DARIÉN, J.A. Duke 14183 (DAV, MO); J.H. Kirkbride Jr. & N. Bristan 1459 (MO); C. Whitefoord & A. Eddy 327 (BM); PANAMÁ, T.B. Croat 6707 (MO), 12390 (MO); J.A. Duke 5913 (MO, AMES), 14463 (MO); J.P. Folsom et al. 5109 (MO); S. Knapp 1922 (MO); R.L. Liesner 1338 (MO); M. Nee 7530 (SEL), 7565 (MO); C.W. Powell s.n. (K); O.E. Shattuck 228 (MO); J.T. Witherspoon & F. Witherspoon 8436 (MO). **BAHAMAS:** NORTH ANDROS, D.S. Correll et al. 49346 (NY). **CUBA:** HOLGUÍN, J.D. Ackerman et al. 3133 (UPRRP), 3148 (UPRRP), 3202 (UPRRP); M.A. Díaz et al. s.n. (UPRRP); ORIENTE, E.L. Ekman 9987 (S); PINAR DEL RÍO, J.D. Ackerman et al. 3022 (UPRRP). **HAITÍ:** T. Zanoni et al. 24339 (NY). **REPÚBLICA DOMINICANA:** BARAHONA, J.D. Ackerman et al. 2784 (UPRRP); EL SEIBO, F. Axelrod & J. Zimmerman 10115 (UPRRP); T. Zanoni et al. 36125 (JBSD); SANTIAGO, A.H. Liogier 13563 (NY); SANTO DOMINGO, D.D. Dod s.n. (NY); LA VEGA, A.H. Liogier 13590 (NY). **PUERTO RICO:** *sine loco*, F.W. Thorne 110029 (NY); ARECIBO, P. Acevedo-Rodríguez 9402 (UPRRP); F. Axelrod 8390 (UPRRP); F. Axelrod & S. Ward 8791 (CICY); F. Axelrod 9395 (UPRRP); BAYAMÓN, A.H. Liogier 10376 (NY); CANOVANAS, F. Axelrod et al. 1728 (UPRRP); ISABELA, F. Axelrod 7174 (UPRRP); MANATÍ, J.D. Ackerman 2064 (UPRRP); MARICAO, H.F. Winters 390 (FLAS); MAYAGÜEZ, H.F. Winters 367 (FLAS); NAGUABO, F. Axelrod & P. Chávez 4142 (UPRRP); OROCOVIS, F. Axelrod et al. 3571 (UPRRP); PATILLAS, C.M. Taylor & H.J. Scott 7855 (UPRRP); RÍO GRANDE, J.D. Ackerman & A.M. Montalvo 1555 (UPRRP), 1847 (UPRRP); J.D. Ackerman 1920 (UPRRP); J.D. Ackerman & A.M. Montalvo 2401 (UPRRP); B.M. Boom et al. 7014 (UPRRP); E.J. Meléndez & J.M. Meléndez 179 (UPRRP); C.I. Ruíz 13 (UPRRP); SAN GERMÁN, J.D. Ackerman 2058 (UPRRP); J.D. Ackerman & F. Axelrod 2186 (UPRRP-2 láminas); J.D. Ackerman & C. Rutherford 2314 (UPRRP). **JAMAICA:** *sine loco*, N.L. Britton 1395 (NY); A.S. Hitchcock s.n. (F); Wilson

s.n. (K); CLARENDON, G.R. Proctor 18397 (NY); MANCHESTER, S. Brown 224 (PH); PORTLAND, W.R. Maxon & E.P. Killip 261 (F); A.D. Skelding & C.D. Adams 10877 (M); SAINT ANN, J.D. Ackerman & E.J. Meléndez-Ackerman 2815 (NY), 2837 (UPRRP); SAINT ELIZABETH, C. Whitefoord 1419 (FLAS); TRE-LAWNY, W. Harris s.n. (NY); W. Harris s.n. (F); J.D. Ackerman & E.J. Meléndez-Ackerman 2866 (NY, UPRRP). **CURAZAO:** H.M. Curran & M. Haman 109 (NY). **COLOMBIA:** *sine loco*, B.J. 64 (K); Herbarium Lehmannianum Colombianum 8581 (NY); ANTIOQUIA, J. Betancur et al. 728 (F); R. Callejas et al. 2348 (NY); BOLÍVAR, R. Romero Castañeda 9765 (AAU, NY); CAQUETÁ, J. Betancur et al. 943 (F); CAUCA, E.F. André 1912 (K), 2489 (K); J.H. Betts 615 (K); B.T. 64 (NY); S. Espinal T. & J.E. Ramos 2369 (F); Herbarium Lehmannianum Colombianum 8581 (NY); I.F. Holton s.n. (NY); I.F. Holton s.n. (NY); H.J. Kellsall 514 (K); P.A. Silverstone-Sopkin 6402 (MO); MAGDALENA, M.B. Foster et al. 1569 (AMES); H.H. Smith 2838 (NY); SANTANDER, M.B. Foster & R. Foster 1645 (AMES), 1749 (AMES). **VENEZUELA:** *sine loco*, N.A. Rosa & O.C. Nascimento 3432 (NY); M. Zinchel s.n. (K); AMAZONAS, G. Carnevali 3307 (CICY); A. Castillo 1435 (VEN); E. Foldats 3572 (NY); J.J. Wurdack & L.S. Adderley 43779 (NY); BOLÍVAR, B. Boom & M. Grillo 6348 (NY); J.A. Steyermark et al. 131655 (NY); CARABOBO, L. Aristeguieta & F. Tamayo 4470 (NY, VEN); J.A. Steyermark & C. Steyermark 95209 (VEN); MÉRIDA, G. Aymard C. 6234 (VEN); MIRANDA, P. Berry 1884 (VEN); E. Rutkis 876 (VEN). **GUYANA:** CUYUNI-MAZARUNI, N.Y. Sandwith 351 (K), 494 (K). **SURINAM:** SIPALIWINI, H.S. Irwin et al. 55162A (NY), 55797 (NY), 55820 (NY), 55835 (NY). **GUYANA FRANCESA:** ST. LAURENT DU MARONI, S. Mori et al. 22305 (NY). **ECUADOR:** NAPO, C.H. Dodson & M.W. Chase 17220 (K); PASTAZA, B. Lojtnant & U. Molau 13497 (AAU), 13599 (AAU). **PERÚ:** Cuzco, R. Chávez 387 (AMES); HUÁNUCO, J. Schunke V. 1447 (F); JUNÍN, C. Schunke s.n. (F); LORETO, G.T. Prance et al. 24685 (NY); SAN MARTÍN, J. Schunke V. 3881 (F, NY), 4728 (F). **BRASIL:** *sine loco*, W.J. Burchell 1105 (K); AMAPÁ, D.F. Austin et al. 7398 (K, NY); H.S. Irwin et al. 48305 (NY); J.M. Pires et al. 51256 (NY); J.M. Pires & P.B. Cavalcante 52508 (NY); AMAZONAS, A. Adalardo-Oliveira 2603 (NY); I.L. Amaral et al. 48 (NY), 373 (NY); E. Lleras et al. 17491 (NY); S. Mori et al. 21285 (NY); M. Nee 46241 (NY); G.T. Prance et al. 15420 (NY); G.T. Prance & T.D. Pennington 21627 (NY); G.T. Prance et al. 23401 (NY); S. Tsugaru & Y. Sano B-979 (NY); J.J. Wurdack & L.S. Adderley 43680 (NY); BAHIA, W.W. Thomas et al. 11152 (NY); DISTRITO FEDERAL, D. Alvarenga 247 (K); S.G. Fonseca 1612 (F); H.S. Irwin & T.R. Soderstrom 5666 (NY); GOIÁS, R.C. Mendonça et al. 4240 (K); MINAS GERAIS, L.O. Williams & V. Assis 5788 (AMES); PARÁ, W.R. Anderson et al. 10527 (NY); D.G. Campbell et al. P22326 (AMES, NY); C. Davidson & G. Martinelli 10081 (NY); J.J. Strudwick et al. 3370 (NY); RORAIMA, N.A. Rosa & O.C. Nascimento 3268 (NY).

Polystachya elatior (Rchb.f.) Peraza & Carnevali, Phytotaxa 50: 52 (2012). $\equiv$ *Polystachya masayensis* var. *elatior* Rchb.f., Bonplandia 3: 217. 1855. Tipo: Nicaragua, In summo monte Masaya, A.S. Oersted s.n. (holotipo: W! [planta a la izquierda, labelo disectado a la izquierda], AMES [dibujo del tipo!!). Figuras 34 y 35.

Plantas 4.00–19.00 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 0.30–4.00 cm, ovoides o ligeramente piriformes, cubiertos por las vainas foliares, 2–3 hojas; hojas 3.00–14.00 X 0.30–1.40 cm, oblongo-elípticas casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y obtusos, con las vainas no formando un pseudotallo definido; inflorescencia 2.20–14.30 cm de altura, racemosa o paniculada con hasta 2 ramas, erecta, compacta, raquis densamente hispidulo-puberulento, raquis 1.10–10.60 cm de longitud, pedúnculo 1.10–5.30 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo el primer 1/3, con hasta 62 flores, brácteas florales 1.00–2.00 mm de longitud, lanceoladas con el ápice acuminado, de igual o ligeramente mayor longitud que el ovario pedicelado; flores 3.10–5.40 mm de longitud, ovario pedicelado 1.20–2.00 mm de longitud, densamente hispidulo-puberulento, terete; sépalos laterales 1.90–3.40 X 1.50–2.20 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 1.70–3.00 X 1.00–2.00 mm, lanceolado con el ápice agudo; pétalos 1.60–2.90 X 0.20–0.70 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 2.00–3.00 X 2.00–3.10 mm, trilobado, base estrecha 0.70–1.00 mm de ancho, lóbulos laterales 0.60–0.80 X 1.00–1.50 mm, perpendiculares al lóbulo central, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo central 0.90–1.80 X 0.90–1.90 mm, longitudinalmente subrectangular, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo 0.20–0.30 mm de alto, cónico y farinoso; columna 0.60–0.80 X 0.80–1.10 mm, carnosa, sub-cúbica; fruto 4.00–9.00 mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, densamente hispidulo-puberulento; plantas con hasta 37 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. *Polystachya elatior* es una especie de amplia distribución en Nicaragua, Costa Rica y Panamá con un solo registro para México (*C. Plummer* 1877), Guatemala (*M.W. Lewis* s.n.) y Colombia (*G. Ignacio* 4683). Los registros de herbario hacen suponer que es una especie abundante que puede tolerar las perturbaciones e incluso crecer sobre árboles en potreros. Los principales tipos de vegetación que habita son las selvas altas perennifolias, matorrales húmedos, bosques de galería y bosques de neblina, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 1,200 m; sin embargo, la mayor parte del material de herbario fue colectado en altitudes entre los 500 y 1,200 m. En esta área de distribución puede ser simpátrica con *P.*

caracasana, *P. clavata*, *P. concreta*, *P. lineata* y *P. masayensis*. Los únicos forofitos registrados para esta especie son: *Ardisia* sp. y *Manguifera indica* L. Los datos anotados en los ejemplares de herbario indican que el período de floración de *P. elatior* ocurre principalmente entre diciembre y febrero con unos cuantos ejemplares extendiendo la floración a noviembre, marzo y abril. Existe una pequeña diferencia entre los períodos de floración de *P. elatior* y *P. masayensis*, la especie morfológicamente más cercana, floreciendo ésta última entre septiembre y noviembre.

Relaciones y caracteres diagnósticos. Esta especie puede ser fácilmente reconocida por la presencia de un raquis de la inflorescencia y un ovario pedicelado densamente hispídulo-puberulento; además, las flores presentan un ovario pedicelado subigual a la longitud de los sépalos laterales. Estos

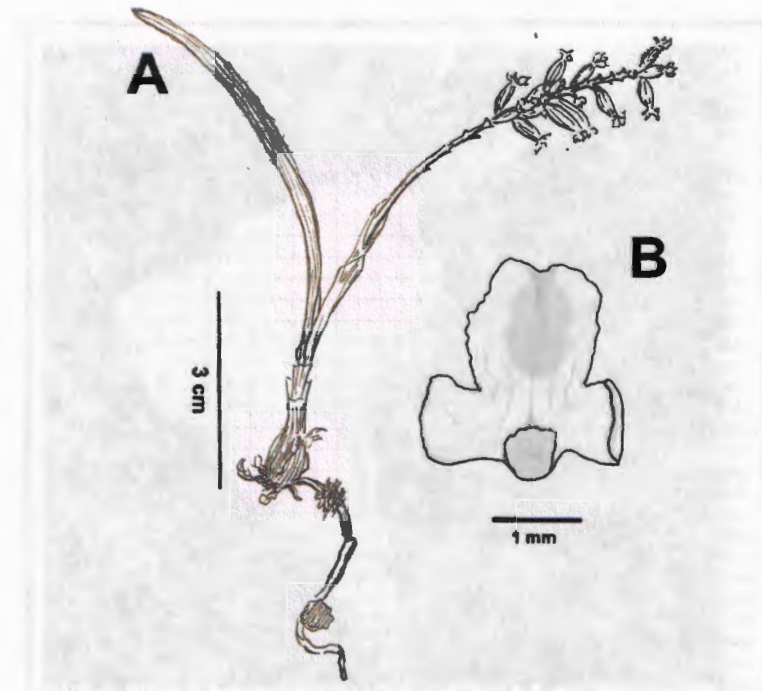


Figura 34. Ilustración de *Polystachya elatior* Peraza & Carnevali A) Hábito; B) Labelo extendido. A) Reproducción del dibujo del ejemplar tipo (AMES 44167); B) Dibujado por el autor, basado en L.O. Williams et al. 23880 (EAP-5624).

caracteres relacionan morfológicamente a *P. elatior* con *P. masayensis*, pero pueden ser diferenciadas fácilmente debido a que el labelo de ambas especies presenta características diferentes; *Polystachya elatior* presenta un labelo claramente trilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos profundos y el lóbulo central longitudinalmente subrectangular; por otro lado, *Polystachya masayensis* presenta un labelo subtrilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos poco profundos y el lóbulo central transversalmente subrectangular. Además, la estructura general del labelo, con la presencia de una base ancha o ligeramente cuneada y un lóbulo central bien desarrollado formando más del 50% del labelo, relaciona a esta especie con *P. altitamellata*, *P. caespitosa*, *P. caracasana*, *P. cerea*, *P. foliosa*, *P. rupicola*. En su área de distribución puede ser simpátrica con *P. caracasana*, *P. clavata*, *P. concreta*, *P. lineata* y *P. masayensis*, de las cuales se separa fácilmente por los caracteres mencionados anteriormente.

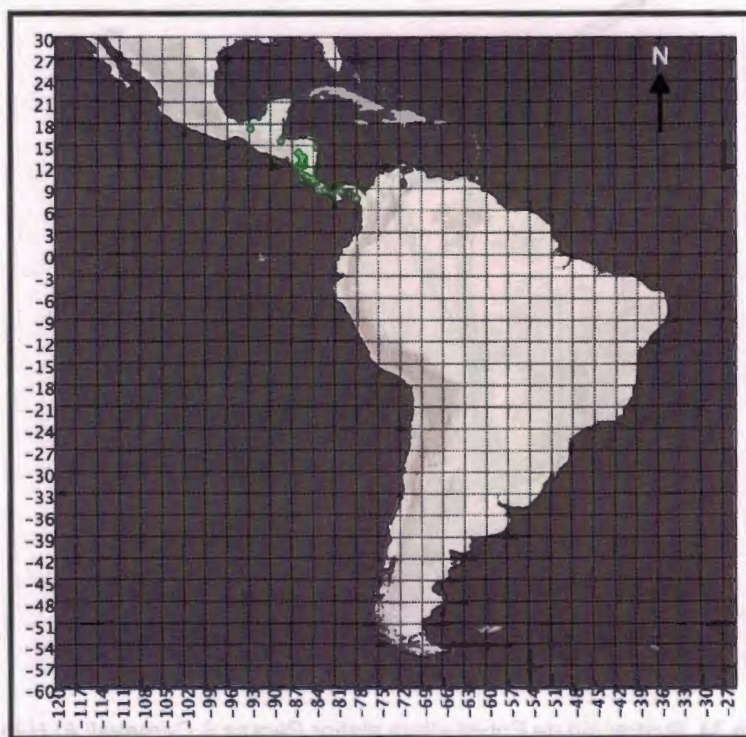


Figura 35. Mapa de distribución de *Polystachya elatior* Peraza & Carnevali.
O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

Rango de variación. La mayor variación en esta especie se presenta en el tamaño de las plantas (4.00–19.00 cm de altura), con plantas muy pequeñas capaces de florecer. Las inflorescencias pueden ser tanto racemosas como paniculadas simples con hasta dos ramas; sin embargo, la mayoría de los individuos presenta inflorescencias racemosas. Las flores son muy variables, plantas en los extremos de la distribución (G. Ignacio 4683, M.W. Lewis s.n., C. Plummer 1877) presentan flores pequeñas; sin embargo, estas se observa también a lo largo de toda la distribución de la especie. Muchas plantas de *P. elatior* son deciduas durante el período de floración; no obstante, esta característica se presenta en toda su distribución y podría asociarse a las condiciones ambientales. Otro carácter que se ha utilizado para proponer hipótesis de linajes evolutivos separados, es la presencia de pseudobulbos grandes; no obstante, varias de las poblaciones presentan este carácter de forma aislada y no está asociado a ningún tipo particular de ambiente.

Comentarios taxonómicos. En Centroamérica existen dos especies que anteriormente habían sido tratadas como una sola bajo el nombre de *P. masayensis*. Reichenbach (1855) describió a esta especie e incluyó en ella una variedad que nombró "*elatior*". Durante mucho tiempo se aplicó el nombre *P. masayensis* a las poblaciones de Centroamérica sin distinción de variedades. Sin embargo, al revisar ejemplares de Centroamérica y el material tipo de las dos variedades de esta especie (la otra variedad es el autónimo formado automáticamente al describir la variedad *elatior*), se consideró que ambas deben tener el rango de especie. El tipo de la variedad *masayensis* corresponde a la entidad descrita de Venezuela como *P. cavanayensis* en 1976, por lo que el nombre que le corresponde por prioridad es *P. masayensis*, descrito en 1855. Así, Peraza & Carnevali (2012) elevan la variedad *elatior* al rango de especie, como *P. elatior*.

Estado de Conservación. La dinámica poblacional de esta especie es desconocida, así como el efecto que tiene sobre sus poblaciones la alteración del hábitat. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 11 (Cuadro 5); es decir, amenazada.

Material examinado. MÉXICO: CHIAPAS, C. Plummer 1877 (AMES). GUATEMALA: IZABAL, M.W. Lewis s.n. (AMES). NICARAGUA: *sine loco*, A.H. Heller 9138 (SEL); ATLÁNTICO NORTE, A. Molina R. 14934 (EAP); BOACO, J.T. Atwood 3830 (AMES, BM, DAV, F, NY, SEL); M. Araquistain & P.P. Moreno 935 (SEL); F.C. Seymour 3847 (VT); CHONTALES, W.D. Stevens & B.A. Krukoff 4112 (SEL); W.D. Stevens 22720 (SEL); GRENADA, A.H. Heller 8907 (SEL);

MANAGUA, A. Garnier 1824 (F); **MASAYA**, A.S. Oersted 7182 (MBH); **MATAGALPA**, L.O. Williams et al. 23748 (EAP, F), 23880 (EAP, F); **NUEVA SEGOVIA**, J.T. Atwood et al. 6796 (AMES, BM, SEL); **ZELAYA**, P.P. Moreno 19107 (SEL). **COSTA RICA**: *sine loco*, C.W. Dodge et al. 6368 (AMES), 7906 (AMES); Glasnevin s.n. (K); J. León 465 (F); G.H. Pring s.n. (K); **ALAJUELA**, A.M. Brenes 221 (AMES), 611 (NY), 3252 (NY), (129) 1665 (F, AMES); R. Liesner 5054 (MO); **CARTAGO**, J. León 4443 (EAP); P.C. Standley & J. Valerio 46818 (AMES); M. Valerio 2553 (AMES); **GUANACASTE**, C.W. Dodge et al. 6328 (AMES); A. Jiménez M. 2715 (AMES, F); P.C. Standley & J. Valerio 44166 (AMES), 44167a (AMES), 44329 (AMES), 44400 (AMES), 44712 (AMES), 45078 (AMES), 45336 (AMES), 45602 (AMES), 45963 (AMES); **HEREDIA**, R.W. Lent 3148 (F, MO, NY); K. Richardson 302 (SEL); **SAN JOSÉ**, A. Alfaro 33967 (AMES), 36023 (AMES); A. Alfaro s.n. (AMES); S. Merz 576 (SEL); F. Solís 107 (F); P.C. Standley 32225 (AMES-2 láminas). **PANAMÁ**: *sine loco*, **CHIRIQUI**, J.H. Kirkbride, Jr. & J.A. Duke 1012 (MO); C. Luer et al. 1460 (SEL); M. Wagner s.n. (M); **COCLE**, A.A. Hunter & P.H. Allen 380 (MO); **DARIÉN**, K. Sytsma & W.G. D'Arcy 3435 (MO). **COLOMBIA**: *sine loco*, G. Ignacio 4683 (K).

Polystachya caespitosa Barb.Rodr., Gen. Sp. Orchid. II. 168. 1877. Tipo: (Brasil), Hab. Sur les arbres des forets des montagnes de Rodeio, Fleuril en Fevrier (RJ, destruido). Neotipo (designado por Mytnik-Ejsmont (2011)): Brasil, Santa Catarina, alt. 300 m, 6 Mar 1956, R. Klein 1897 (B!). Figuras 36 y 37.

= *Polystachya geraensis* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. II. 168. 1877. Tipo: (Brasil), Hab. Croissant sur les arbres des Capões des Champs de la Province de Minas Geraes. Fleurit en Mars. sin colector (holotipo: RJ, destruido). Neotipo, designado por Mytnik-Ejsmont (2011): Guyana, south of Wineperu, Moraballi area, 14 Aug 1960, Watson 69a (BM).
 = *Polystachya bradei* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 245. 1928. Tipo: (Brasil) Sao Paulo, V. Marianna, Dez., 1913, A.C. Brade s.n. (holotipo: B, destruido).
 = *Polystachya tricuspidata* Hoehne, Arquivos de botânica do Estado de São Paulo n.s. form major, II. 109, Tab. 44. Tipo: Brasil, Instituto de Botanica (Ex. Depart. Bot. do Estado): Cultivada no Jardim Botânico, florifera em Março de 1948. Com a demora do desenho o material não pôde ser aproveitado para o herbario.
 = *Polystachya fariae* Campacci, Colet. Orquídeas Brasil. 8: 298. 2010. Tipo: Brasil, Minas Gerais: Ataléia, 250 m altitudinis, Augustus anni 2009. Floruit in cultus: December anni 2009, J.P. Faria & F.D.V. Leitão JPF-020 (holotipo: SP).

Plantas 4.90–21.30 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 0.50–1.60 cm, pequeños, alargados, cubiertos por las vainas foliares; 2–3 hojas; hojas 3.40–15.00 X 0.50–1.10 cm, oblongo-elípticas hasta casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y obtusos, con las vainas formando un pseudotallo definido; inflorescencia 8.60–20.60 cm de altura, paniculada simple, hasta con 4 ramas, erecta, raquis laxamente hispídulo-puberulento, raquis 3.00–10.10 cm de longitud, pedúnculo 5.60–10.50 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo 2/3, con hasta 91 flores, brácteas florales 1.00–2.20 mm de longitud, lanceoladas, con el ápice acuminado; flores, sépalos laterales 2.00–2.40 X 1.30–1.90 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 2.00–2.20 X 1.10–1.20 mm, lanceolado, convexo, carnoso; pétalos 2.00–2.10 X 0.30–0.60 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 2.00–2.30 X 1.90–2.20 mm, trilobado, base cucineada 0.80–1.20 mm de ancho, lóbulos laterales 0.50–0.70 X 1.20–1.30 mm, perpendiculares al lóbulo central, redondeados, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio 0.80–1.00 X 0.90–1.10 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso; callo 0.30 mm de alto, cónico y localizado en la base del labelo; pie columnar 0.30–0.40 mm; columna no vista; antera no vista; fruto 0.40–0.95 mm de longitud, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, glabro; plantas con hasta 20 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. *Polystachya caespitosa* se distribuye principalmente en la provincia biogeográfica bosque atlántico brasileño; aunque hay un registro del bosque de Paraná. Con los datos de los ejemplares de herbario podemos inferir que *P. caespitosa* habita en el bosque atlántico y en los bosques de *Araucaria* en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 200 m. En este rango de distribución puede ser simpátrica con *P. caracasana*, *P. paulensis* y *P. rupicola*. El único dato de floración disponible es el de la descripción original mencionando que el ejemplar tipo floreció en febrero; el material de herbario revisado presenta frutos y fue colectado en junio.

Relaciones y caracteres diagnósticos. *Polystachya caespitosa* puede ser fácilmente identificada por la presencia de hojas oblongo-elípticas, un labelo con la base sésil, unos lóbulos laterales del labelo más cortos y estrechos que el lóbulo central, y un lóbulo central longitudinalmente subrectangular. La estructura general de las plantas y la flor relacionan a esta especie con *P. altitamellata*, *P. caracasana*, *P. cerea*, *P. elatior*, *P. foliosa*, *P. masayensis* y *P. rupicola*. Sin embargo, los caracteres mencionados anteriormente (ver también caracteres diagnósticos para cada una de las especies) pueden separarlas fácilmente.

Rango de variación. La mayor variación dentro de *P. caespitosa* se encuentra en el tamaño de las plantas (4.90–21.30 cm de altura), y la longitud (3.40–15.00 cm) y ancho de las hojas (0.50–1.10 cm); además, las flores presentan algo de variación en los sépalos laterales (2.00–2.40 mm de longitud). Sin embargo, esta variación no se asocia a ninguna variable geográfica o ecológica.

Comentarios taxonómicos. Barbosa Rodrigues (1877) describió esta especie pero lamentablemente el herbario donde estaba depositado el ejemplar tipo se vio afectado por una inundación que ocasionó la pérdida del ejemplar tipo. Mytnik-Ejsmont (2011) propuso un neotipo para esta especie, *M. Klein 1897* (B), analizado en esta revisión. Un destino similar han sufrido los tipos de las otras especies aquí consideradas sinónimos de *P. caespitosa*. Los

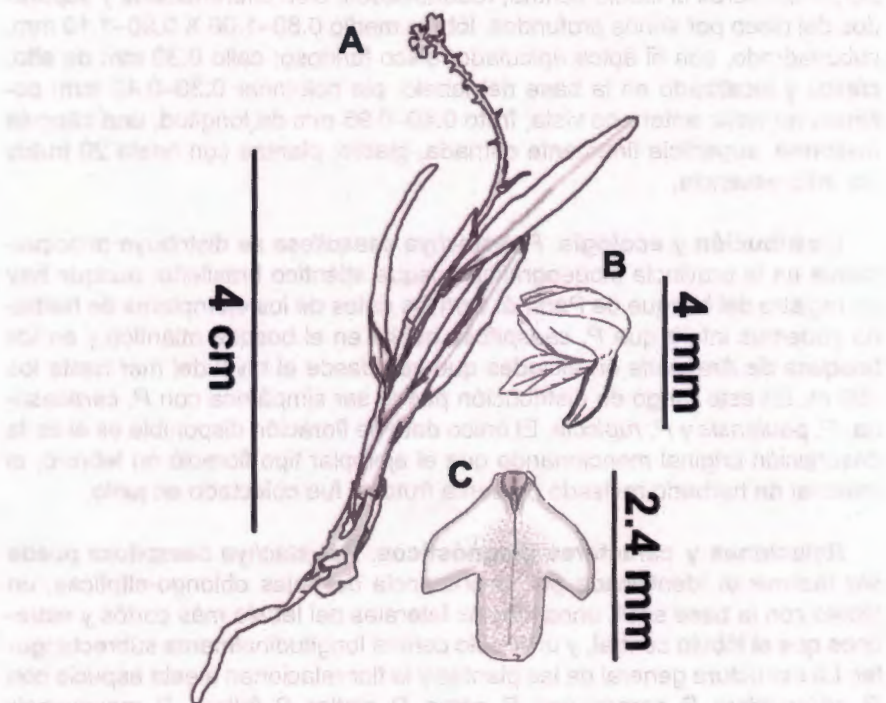


Figura 36. Ilustración de *Polystachya caespitosa* Barb.Rod.chltr. A) Hábito; B) Flor, vista lateral C) Labelo extendido. A) Basado en: R. Klein 1897 (B!). B y C) redibujados de una ilustración de R. Klein 1897 (B!). Dibujos por el autor.

tipos de *Polystachya geraensis* y *Polystachya bradei* se perdieron por causas infortunadas. El ejemplar tipo de *Polystachya tricuspidata* proviene de un ejemplar cultivado, sin localidad precisa; por cuestiones técnicas no se preparó un ejemplar de herbario y solo existe la ilustración original. Existe cierta duda sobre la identidad de estos tres nombres y se colocan de manera provisional bajo la sinonimia de *P. caespitosa* debido a su posición geográfica y a la similitud de las ilustraciones y descripciones existentes. *Polystachya fariae* fue la especie americana de *Polystachya* más recientemente descrita y corresponde sin lugar a dudas a lo que aquí se considera *P. caespitosa*.

Estado de Conservación. La dinámica poblacional de esta especie es desconocida, así como el efecto que tiene sobre sus poblaciones la alteración del hábitat. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 11 (Cuadro 5); es decir, amenazada.

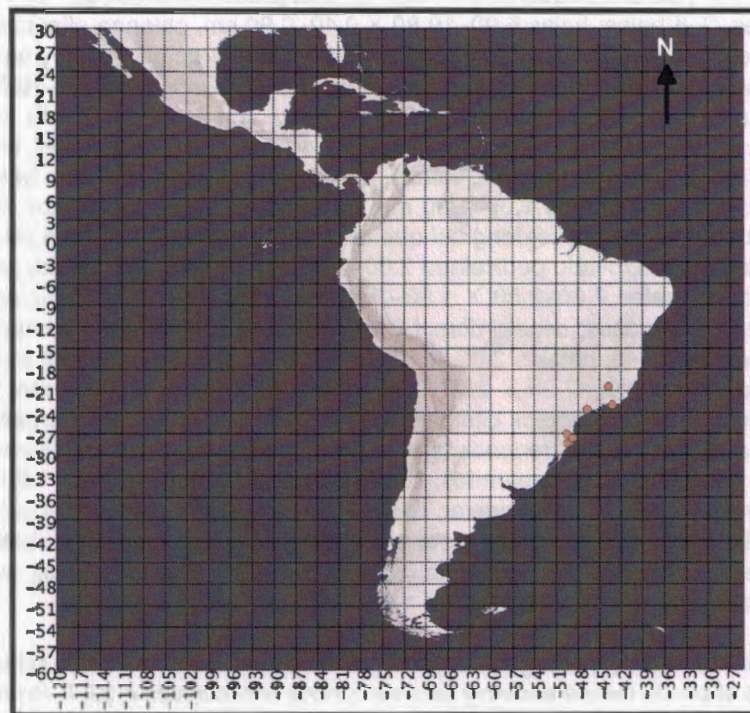


Figura 37. Mapa de distribución de *Polystachya caespitosa* Barb. Rod. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

Material examinado. BRASIL: ESPÍRITO SANTO, D.A. Folli 1892 (K), 1893 (K); MINAS GERAIS, F.C. Hoehne s.n. (HB-5134); SANTA CATARINA, M. Klein 1897 (B); R. Reitz & M. Klein 8094 (NY, US); SÃO PAULO, A. Gehrt 10.264 (K); F.C. Hoehne 4586 (NY).

Polystachya altilamellata Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 10: 385. 1912. Tipo: Peru: Auf Kaffeebäumen der Hazienda St. Tereza, Rio Blanco (Chanchamayo), c. 1400 m ü. d. im Jahre 1906, M.E. Köhler 8 (B, destruido). Neotipo, aquí designado: Perú, Junin, Río Pinedo, north of La Merced, alt. 700-900 m., 30/05/1929, E.P. Killip & A.C. Smith 23588 (AMES) Isonotipo: NY. Figuras 38 y 39.

Plantas 19.00–24.10 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 1.10–1.90 cm, pequeños a medianos, alargados, cubiertos por las vainas foliares, 3–5 hojas; hojas 6.00–19.80 X 0.40–0.90 cm, oblongo-elípticas casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y agudos, con las vainas formando un pseudotallo definido; inflorescencia 8.50–16.50 cm de altura, racemosa o paniculada simple, hasta con 2 ramas, erecta, raquis ligeramente hispídulo-puberulento, raquis 2.40–10.70 cm de longitud, pedúnculo 2.60–6.70 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo 2/3, con hasta 84 flores, brácteas florales 1.00–1.80 mm de longitud, lanceoladas, con el ápice acuminado, de menor longitud que el ovario pedicelado; flores 4.00–5.50 mm de longitud, ovario pedicelado 2.00–3.00 mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 2.00–2.50 X 1.90–2.10 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 2.10–2.50 X 1.20–1.40 mm, lanceolado, convexo, carnoso; pétalos 2.00–2.20 X 0.50–0.70 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 2.00–2.20 X 2.00–2.30 mm, subtrilobado, base ancha 2.00–2.30 mm de ancho, lóbulos laterales 0.50–0.70 X 1.00–1.30 mm, perpendiculares al lóbulo central, redondeados, bien diferenciados pero separados del disco por senos poco profundos, lóbulo medio 0.80–1.10 X 0.90–1.50 mm, transversalmente subrectangular, con el ápice apiculado, disco farinoso; callo 0.20–0.30 mm de alto, cónico, pequeño y localizado en la base del labelo; pie columnar 0.20–0.30 mm; columna 0.80–1.00 X 0.90–1.10 mm, corta, subcúbica, carnosa; antera, 0.50–0.60 X 1.00–1.20 mm; frutos no vistos.

Distribución y ecología. La distribución de esta especie abarca principalmente el pie de monte andino y solo se conoce una colección (G.T. Prance et al. 7462) de la cuenca amazónica. En Colombia se distribuye en la vertiente amazónica de la cordillera oriental de los Andes; además, se distribuye en las vertientes internas de las cordilleras oriental y occidental. En Ecuador y

Perú su distribución está restringida al pie de monte andino en la vertiente amazónica. Se ha registrado a esta especie creciendo en selvas tropicales lluviosas en altitudes que van desde los 900 hasta los 1,800 m; sin embargo, el ejemplar *G.T. Prance et al. 7462* proveniente de la cuenca amazónica fue colectado a una altura de 200 m. En su área de distribución puede crecer simpátrica con *P. caracasana*, *P. concreta* y *P. peruviana*. El período de floración abarca entre mayo y septiembre.

Relaciones y caracteres diagnósticos. Los caracteres diagnósticos de esta especie son la presencia de hojas oblongo-elípticas casi lineares, pseudobulbos pequeños y alargados, inflorescencias cortas (no más largas que las hojas) y flores pequeñas (4.00–5.50 mm). Las flores tienen un labelo subtrilobado con la base ancha, unos lóbulos laterales separados del disco por

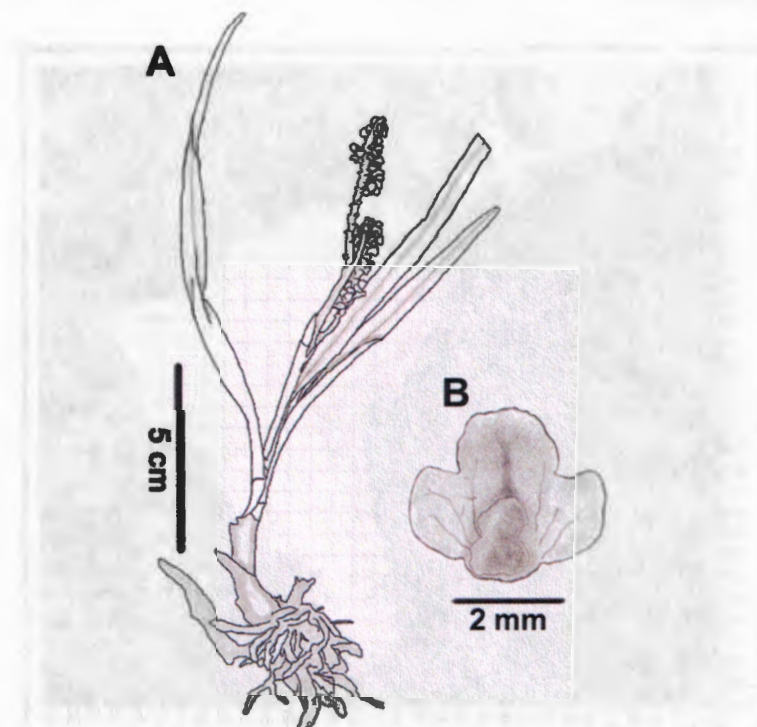


Figura 38. Ilustración de *Polystachya altitamellata* Schltr. A) Hábito; B) Labelo extendido. A) Basado en una fotografía del ejemplar tipo, M.E. Köhler 8 (B); B) Basado en E.P. Killip & A.C. Smith 23588 (AMES). Dibujos por el autor.

senos poco profundos, un lóbulo central transversalmente subrectangular y ocupando el 50% de la longitud del labelo. Estos caracteres la diferencian fácilmente de otras especies de *Polystachya* de América. *Polystachya altilame-llata* está relacionada morfológicamente con *P. caespitosa*, *P. caracasana*, *P. cerea*, *P. elatior*, *P. foliosa*, *P. masayensis* y *P. rupicola* por la presencia de un labelo con una base ancha o cuneada y un lóbulo central más del 50% de la longitud del labelo; sin embargo, puede ser diferenciada de estas por los caracteres mencionados anteriormente.

Rango de variación. Los ejemplares revisados muestran poca variación en toda la extensión geográfica que ocupan (~2,600 km). La variación más notable se encuentra en la longitud de las hojas (6.00–19.80 mm), la longitud de la inflorescencia (8.50–16.50 cm) y el tamaño de las flores (4.00–5.50 mm); aunque esta variación no se encuentra asociada a algún factor geográfico y/o ecológico.

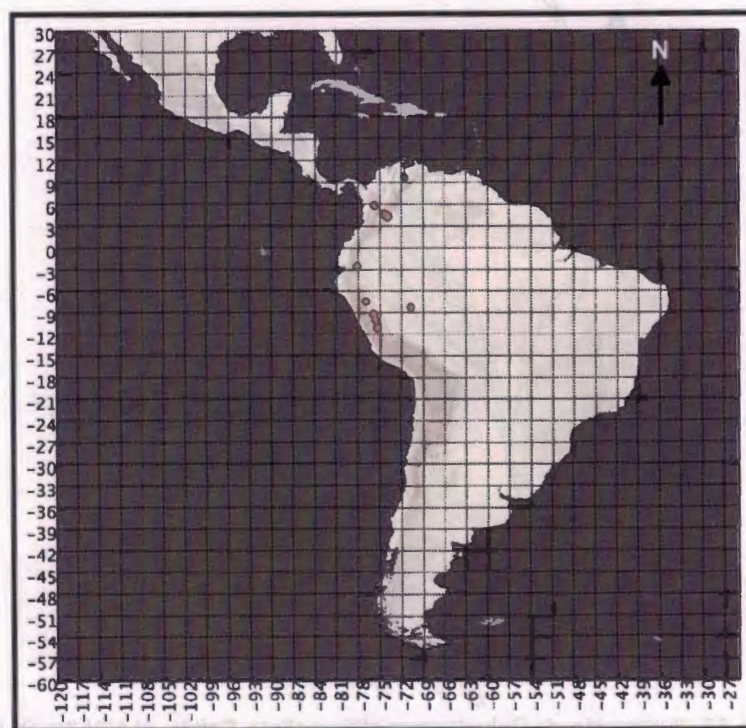


Figura 39. Mapa de distribución de *Polystachya altilame-llata* Schltr. O= Loca-
lidades de colecta del material de herbario analizado.

Comentarios taxonómicos. El ejemplar tipo de esta especie se perdió en el incendio que destruyó al herbario B durante el bombardeo a Berlín en 1943. Aquí se propone la designación del ejemplar *E.P. Killip & A.C. Smith* 23588 (AMES) como neotipo. Este ejemplar se seleccionó porque se colectó en un área cercana al sitio de colecta del ejemplar tipo; además, está en un buen estado de conservación y existe un duplicado en el herbario NY.

Estado de Conservación. Los efectos que tiene la alteración del hábitat sobre las poblaciones de esta especie no han sido estudiados; además, se desconoce cuál es su dinámica poblacional. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 12 (Cuadro 5); es decir, en peligro de extinción.

Material examinado. COLOMBIA: ANTIOQUIA, *R. Callejas et al.* 8495 (AMES, NY); CUNDINAMARCA, *Herbarium Lehmannianum Colombianum* 6099 (K); *F.W. Pennell* 1851 (NY). ECUADOR: MORONA-SANTIAGO, *B. Bennett* 3402 (NY). PERÚ: *sine loco*, *J.F. MacBride* 4253 (F); JUNÍN: *E.P. Killip & A.C. Smith* 23588 (AMES, NY); PASCO, *J.F. MacBride* 4782 (F). BRASIL: ACRE, *G.T. Prance et al.* 7462 (NY).

Polystachya rupicola Brade, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 11: 76, tab. 1. 1951. Tipo: Brasil, Brasilia, Estado do Espírito Santo, Forno Grande, Municipio de Castelo, Lajão 1200 m.s.n. do mar, Maio de 1949, flor. cult. 22/XII/1950, *A.C. Brade* 20562 (holotipo: RB 72863). Figuras 40 y 41.

Plantas 17.40–21.62 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; seudobulbos 4.00–4.90 cm, grandes, alargados, cubiertos por vainas foliares papiáceas, 3–5 hojas; hojas 4.62–12.97 X 0.69–2.61 cm, oblongo-elípticas, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y agudos, con las vainas formando unseudotallo definido; inflorescencia 36.72–39.33 cm de altura, paniculada simple, hasta con 3 ramas, erecta, raquis glabro o ligeramente hispídulo-puberulento, raquis 8.63–12.11 cm de longitud, pedúnculo 27.21–30.34 cm de longitud, vainas papiáceas cubriendo 2/3, con hasta 44 flores, brácteas florales 1.50–2.60 mm de longitud, lanceoladas, con el ápice acuminado, de menor longitud que el ovario pedicelado; flores 7.16–9.68 mm de longitud, ovario pedicelado 2.73–3.70 mm de longitud, terete, glabro; sépalos laterales 4.43–6.00 X 2.35–3.00 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 6.00 X 2.00 mm, lanceolado, convexo,

carnoso; pétalos 5.00 X 1.60 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 5.00 X 4.50 mm, trilobado, base cuneada 1.30 mm de ancho, lóbulos laterales 1.20 X 2.50 mm, perpendiculares al lóbulo central, redondeados, bien diferenciados y separados del disco por senos profundos, lóbulo medio 2.50–3.80 X 2.43–3.00 mm, subcuadrado, con el ápice apiculado, disco farinoso; callo 0.50 mm de alto, cónico, localizado en la base del labelo; pie columnar 0.80 mm; columna 1.00 X 1.10 mm, corta, subcúbica, carnosa; antera, 0.70 X 1.00 mm; frutos no vistos.

Distribución y ecología. A la fecha esta especie solo se conoce de la localidad tipo en Espírito Santo, Brasil. Los datos del ejemplar de herbario permiten inferir que esta especie habita en el bosque atlántico a una altitud de 1,200 m. Las especies con las que puede ser simpátrica son *P. caespitosa*, *P. caracasana*, *P. concreta* y *P. paulensis*. La floración de esta especie ocurre en diciembre y enero.

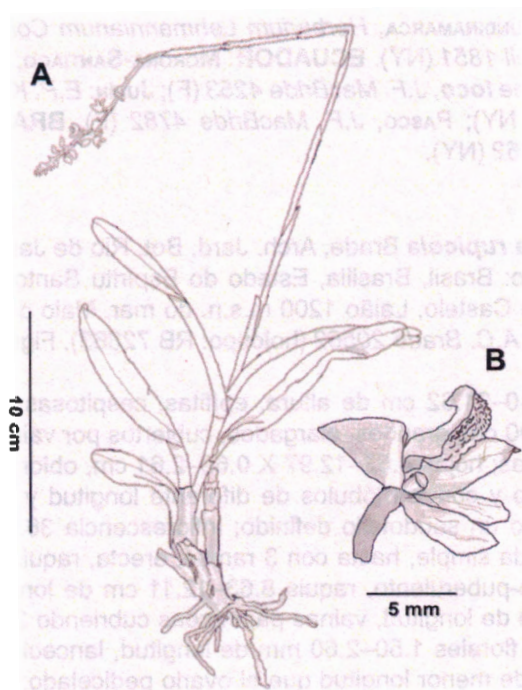


Figura 40. Ilustración de *Polystachya rupicola* Brade A) Hábito; B) Flor. Basado en A.C. Brade 20562 (lectotipo RB 72863). Dibujado por el autor.

Relaciones y caracteres diagnósticos. Esta especie puede ser fácilmente identificada por la presencia de un labelo trilobado, con la base cuneada; además, los lóbulos laterales son subtriangulares y el lóbulo central del labelo ocupa más del 50% de la longitud del labelo. La presencia de hojas oblongo-elípticas, un labelo con la base cuneada y un lóbulo central que ocupa más del 50% de la longitud del labelo, relaciona a esta especie con *P. caracasana* y *P. cerea*. *Polystachya rupicola* puede diferenciarse fácilmente de las especies con las que podría crecer simpátrica por los caracteres mencionados anteriormente.

Rango de variación. Son muy pocos los datos disponibles para establecer rangos de variación; solo se cuenta con datos del genotipo de una población sobre el que se basó la descripción original.

Comentarios taxonómicos. Esta especie es considerada un sinónimo de *P. foliosa* en la revisión de la subtribu Polystachyinae (Mytnik-Ejsmont, 2011);

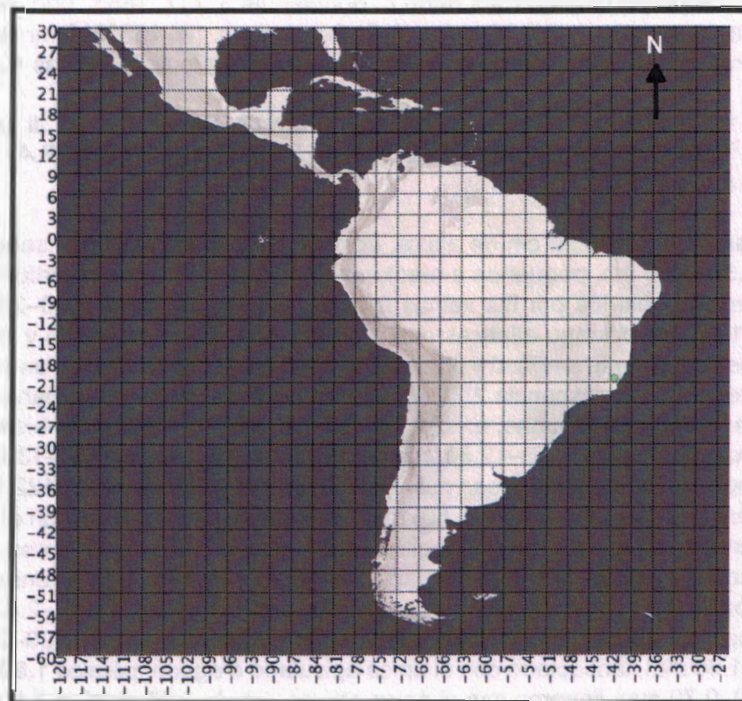


Figura 41. Mapa de distribución de *Polystachya rupicola* Brade. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

sin embargo, como se detalla en el tratamiento de esa especie, la confusión taxonómica que ha existido limitaba la resolución de los límites específicos de ambas especies.

Estado de Conservación. Hasta ahora solo se ha registrado de la localidad tipo y no se cuenta con información sobre su dinámica poblacional o el efecto de las perturbaciones del hábitat en sus poblaciones. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 12 (Cuadro 5); es decir, en peligro de extinción.

Material examinado. BRASIL: *sine loco*, W. Miers s.n. (K); ESPÍRITO SANTO, A.C. Brade 20562 (HB, RB 72863).

***Polystachya masayensis* Rchb.f., Bonplandia 3: 217. 1855.** Tipo: Nicaragua, In summo monte Masaya, A.S. Oersted s.n. (W-46338! [planta en la derecha, labelo disectado en la derecha], AMES [dibujo!]. Figuras 42 y 43.

= *Polystachya cavanayensis* Garay & Dunst., Venez. Orchid. III. 6: 378. 1976. Tipo: Venezuela, Cavanayén (Edo. Bolívar), 1200 m, P.A. Taylor s.n. (AMES!).

Plantas 3.50–26.50 cm de altura, epífitas, cespitosas, erectas; pseudobulbos 0.30–4.00 cm, pequeños a medianos, ovoides, ligeramente piriformes o piriformes, cubiertos por las vainas foliares, 2–6 hojas; hojas 2.50–21.20 X 0.40–1.30 cm, oblongo-elípticas casi lineares, con el ápice dividido y con los lóbulos de diferente longitud y obtusos, con las vainas no formando unseudotallo definido; inflorescencia 2.30–23.20 cm de altura, racemosa o paniculada simple, con hasta 4 ramas, erecta, compacta, raquis densamente hispídulo-puberulento, raquis 1.00–12.80 cm de longitud, pedúnculo 0.60–13.00 cm de longitud, vainas papiráceas cubriendo el primer 1/3, con hasta 122 flores, brácteas florales 1.00–4.00 (–5.50) mm de longitud, lanceoladas, con el ápice acuminado, de igual o mayor longitud que el ovario pedicelado; flores 3.70–5.20 cm de longitud, ovario pedicelado 1.80–2.20 mm de longitud, densamente hispídulo-puberulento, terete; sépalos laterales 1.80–2.40 X 1.80–2.40 mm, ovados con el ápice agudo, convexos, carnosos; sépalo dorsal 1.90–2.90 X 1.20–1.60 mm, lanceolado con el ápice apiculado o agudo; pétalos 1.60–2.50 X 0.30–0.70 mm, lineares con el ápice obtuso; labelo 2.00–3.00 X 1.80–3.00 mm, subtrilobado, lóbulos laterales 0.40–0.60 X 1.00–1.80 mm, erectos, perpendiculares al lóbulo central, relativamente indiferenciados y separados del

disco por senos poco profundos, lóbulo central 0.80–1.40 X 1.40–2.20 mm, transversalmente subrectangular, con el ápice apiculado, disco farinoso, callo 0.30–0.40 mm de longitud, cónico y farinoso; columna 0.70–1.00 X 1.00–1.20 mm, carnosa, subcúbica; antera 0.50–0.70 X 1.00–1.20 mm; fruto 0.35–0.90 mm, una cápsula fusiforme, superficie finamente estriada, densamente hispidulo-puberulento; plantas con hasta 36 frutos por inflorescencia.

Distribución y ecología. Esta especie se distribuye en Nicaragua, Costa Rica, Panamá y Venezuela. En su rango de distribución *P. masayensis* habita selvas tropicales lluviosas en altitudes que van desde los 66 hasta los 1,400 msnm; no obstante, la mayoría de los ejemplares revisados provienen de altitudes entre 600 y 1400 m. En gran parte de su rango altitudinal es simpátrica con *P. elatior* (0-1,200 m), la especie morfológicamente más cercana. Uno de los aspectos más notables en la distribución de *P. masayensis* es la

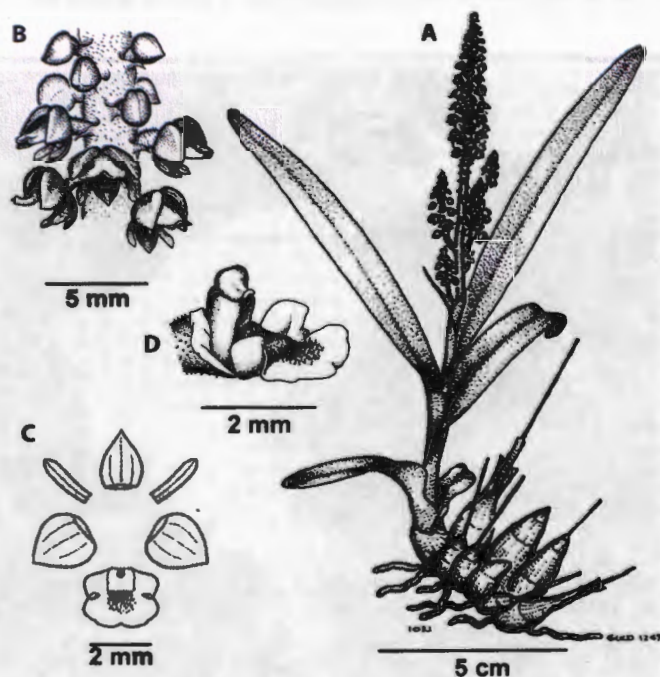


Figura 42. Ilustración de *Polystachya masayensis* Rchb.f. A) Hábito; B) Detalle de la inflorescencia; C) Flor con los segmentos expandidos; D) Vista lateral de la flor (pétalos y sépalos removidos). Modificado de Romero & Carnevali (2000).

disyunción entre las poblaciones de Centroamérica y Venezuela; esto sugiere una gran capacidad de dispersión ya que una barrera geográfica importante, los Andes, se opone a la dispersión. Además, existe una barrera ecológica, al menos en el presente, impuesta por las zonas secas del norte de Colombia. En su área de distribución puede crecer simpátrica con *P. caracasana*, *P. concreta*, *P. elatior* y *P. lineata*. La floración abarca desde agosto hasta marzo, con el mayor número de ejemplares revisados floreciendo entre septiembre y noviembre, existiendo una separación fenológica con *P. elatior*, la cual florece principalmente entre diciembre y febrero.

Relaciones y caracteres diagnósticos. *Polystachya masayensis* puede ser fácilmente reconocida por la presencia de un raquis de la inflorescencia y un ovario pedicelado densamente hispídulo-puberulento; además, presenta un ovario pedicelado de igual o menor longitud que los sépalos laterales. Estos caracteres relacionan morfológicamente a esta especie con *P. elatior*,

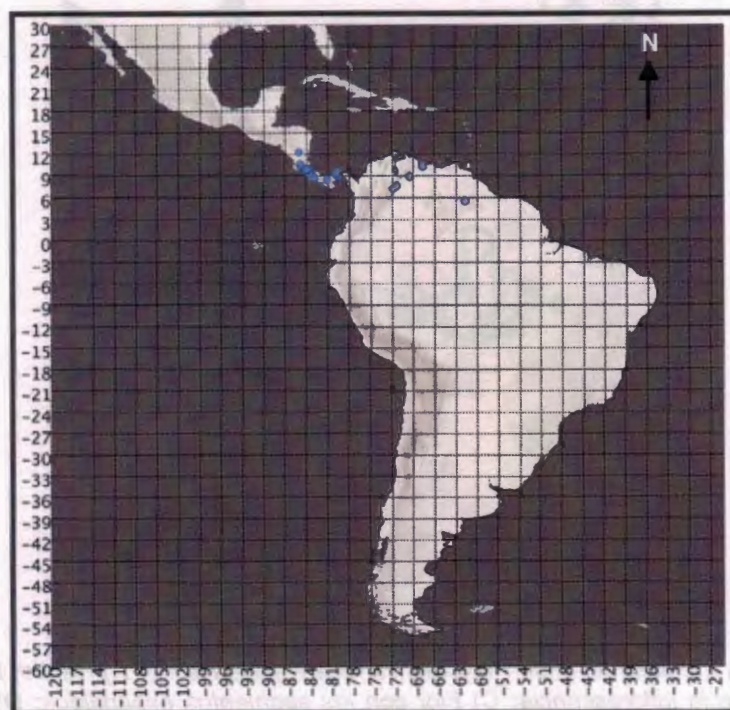


Figura 43. Mapa de distribución de *Polystachya masayensis* Rchb.f. O= Localidades de colecta del material de herbario analizado.

pero pueden ser fácilmente diferenciadas debido a que el labelo de ambas especies presenta características diferentes; *Polystachya masayensis* presenta un labelo subtrilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos poco profundos y un lóbulo central transversalmente subrectangular; mientras que *P. elatior* presenta un labelo claramente trilobado con los lóbulos laterales separados del lóbulo central por senos profundos y el lóbulo central longitudinalmente subrectangular. Además, la estructura general del labelo con la presencia de una base ancha o ligeramente cuneada y un lóbulo central bien desarrollado formando más del 50% del labelo, relacionan a esta especie con *P. altitamellata*, *P. caespitosa*, *P. caracasana*, *P. cerea*, *P. foliosa* y *P. rupicola*. En su área de distribución puede ser simpátrica con *P. caracasana*, *P. concreta*, *P. elatior* y *P. lineata*, de las cuales se separa fácilmente por los caracteres mencionados anteriormente.

Rango de variación. Las plantas de esta especie son muy variables en tamaño (3.50–26.50 cm) y son capaces de florecer aún cuando las plantas son muy pequeñas. Las hojas pueden ser oblongo-elípticas hasta casi lineares, aunque en la mayoría de los ejemplares revisados estas son casi lineares. Las inflorescencias son racemosas o paniculadas simples, siendo las poblaciones de Centro América generalmente racemosas con muy pocos individuos con inflorescencias paniculadas simples; mientras que en las poblaciones de Venezuela las inflorescencias son generalmente paniculadas simples. Las flores son estructuralmente similares entre todas las poblaciones y pueden variar en el tamaño de los sépalos laterales (1.80–2.40 X 1.80–2.40 mm), sépalo dorsal (1.90–2.90 X 1.20–1.60 mm) pétalos (1.60–2.50 X 0.30–0.70 mm) y labelo (2.00–3.00 X 1.80–3.00 mm), variación no asociada a algún factor geográfico o ecológico.

Comentarios taxonómicos. Las poblaciones de Centro América de *P. masayensis* y de *P. elatior* han sido consideradas durante mucho tiempo como una sola especie, *P. masayensis* (en su circunscripción anterior); sin embargo, Peraza & Carnevali (2012) resuelven este problema taxonómico y elevan al rango de especie la variedad *elatior* de *P. masayensis* y consideran a *P. cavanayensis* un sinónimo de *P. masayensis* (bajo una nueva circunscripción).

Estado de Conservación. Existe poca información sobre los efectos que tiene la alteración del hábitat sobre las poblaciones de esta especie y además, se desconoce cuál es su dinámica poblacional. Sin embargo, la información disponible y discutida en párrafos anteriores facilitó la toma de decisiones al aplicar los criterios de evaluación de su estado de conservación. Así, la puntuación bajo el criterio MER es de 11 (Cuadro 5); es decir, amenazada.

Material examinado. NICARAGUA: CHONTALES, J.C. Sandino 5147 (F). **COSTA RICA:** *sine loco*, A. Alfaro s.n. (AMES), 108 (AMES-2 láminas); A.R. Endres 516 (W-Reichenbach); C.H. Lankester 486 (AMES); **CARTAGO,** C.H. Lankester 1081 (AMES-2 láminas); J. León 2138 (EAP-2 láminas); P.J.M. Maas 857 (F); W.R. Maxon 103 (NY); P.C. Standley 41503 (AMES); **GUA-NACASTE,** P.C. Standley & J. Valerio 44811 (AMES), 44856 (AMES); **LIMÓN,** C.W. Dodge & W.S. Thomas 4719 (AMES); L.D. Gómez et al. 23265 (MO, SEL); C.K. Horich 59.228-1 (AMES, DAV, K); P.C. Standley 33713 (AMES), 35834 (AMES); **PUNTARENAS,** P. Busey 634 (MO); W.A. Haber 869 (MO); **SAN JOSÉ,** A.F. Skutch 2236 (AMES). **PANAMÁ:** *sine loco*, A. Fendler 334 (K, MO); Coclé, P.H. Allen 2319 (AMES); **PANAMÁ,** T.B. Croat 7370 (MO), 13993 (MO); C.W. Dodge et al. 16593 (MO); C.W. Powell 366 (AMES). **VENEZUE-LA:** APURE, J.A. Steyermark et al. 101589 (VEN); **ARAGUA,** G. Carnevali et al. 2622 (CICY); **PORTUGUESA,** B. Stergios & E. Reyes 7152 (FLAS, VEN); J.A. Steyermark et al. 127230 (MO, VEN).

3.3.2 Sinopsis taxonómica de *Polystachya* Hook. en América

Cranichis luteola Sw., nom. illeg. $\equiv$ *Polystachya luteola* (Sw) Hook., nom. illeg. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Dendrobium polystachyon Sw., nom. illeg. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Encyclia polystachya Poepp. & Endl. = ***Polystachya concreta*** Rchb.f.

Encyclia nana Poepp. & Endl. $\equiv$ ***Polystachya peruviana*** C. Nelson & F.J. Fernández Casas

Epidendrum concretum Jacq. $\equiv$ ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Epidendrum minutum Aubl. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Polystachya abbreviata Rchb.f. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Polystachya altilamellata Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 10: 385. 1912.

Polystachya amazonica Schltr. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Polystachya boliviensis Schltr. = *Polystachya peruviana* C. Nelson & F. J. Fernández Casas

Polystachya bradei Schltr. = ***Polystachya caespitosa*** Barb.Rodr.

Polystachya caespitosa Barb.Rodr., Gen. Sp. Orchid. II. 168. 1877.

= *Polystachya geraensis* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. II. 168. 1877.

= *Polystachya bradei* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 245. 1928.

= *Polystachya tricuspidata* Hoehne, Arquivos de botânica do Estado de São Paulo n.s. form major, II. 109, Tab. 44.

= *Polystachya fariae* Campacci, Colet. Orquídeas Brasil. 8: 298. 2010.

Polystachya caquetana Schltr. = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya caracasana Rchb.f., Bonplandia 2: 15. 1854.

= *Polystachya pinicola* Barb. Rodr., Gen. Sp. Orchid. II. 169. 1882 .

= *Polystachya minor* Fawcett & Rendle, J. Bot. 48: 106. 1910.

= *Polystachya guatemalensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 141. 1921.

= *Polystachya panamensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 17: 49. 1922.

= *Polystachya costaricensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 19: 223. 1923.

= *Polystachya cubensis* Schltr., Symb. Antill. (Urban). IX. 59. 1923.

= *Polystachya caquetana* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 27: 79. 1924.

= *Polystachya cingulata* Rchb.f., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 39: 81. 1926.

Polystachya cavanayensis Garay & Dunst. = ***Polystachya masayensis*** Rchb.f.

Polystachya cerea Lindl., Bot. Reg. 26, misc. 86. 1840.

= *Polystachya mcvaughiana* Soto Arenas, Icon. Orchid. 5-6: t. 642 (2002 publ. 2003).

Polystachya cingulata Rchb.f. = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya clavata Lindl., Edwards's Bot. Reg. 28: misc. 61. (1842).

Polystachya colombiana Schltr. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Polystachya concreta (Jacq.) Garay & Sweet., Orquideología IX (3): 206. 1974. *Epidendrum concretum* Jacq., Enum. Syst. Pl. 30. 1760.
= *Epidendrum minutum* Aubl., Hist. Pl. Guin. Fr. 2: 824, 1775.
= *Dendrobium polystachyon* Sw., in Kongl. Vetensk. Acad. Handl. 21: 247 (1800), nom. illeg.
= *Cranichis luteola* Sw., Fl. Ind. Occ. 3: 1433, 1804, nom. illeg.
= *Polystachya luteola* (Sw.) Hook., Exot. Fl. 2: t. 103, 1824, nom. illeg.
= *Polystachya estrellensis* Rchb. f., Linnaea 25: 231. 1852.
= *Polystachya extinctoria* Rchb. f., Ann. Bot. Syst. (Walpers). VI. 638. 1864.
= *Polystachya dagremondiana* Kraenzl., Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 60: 428. 1915.
= *Polystachya colombiana* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 7: 156. 1920.
= *Polystachya ecuadorensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 8: 90. 1921.
= *Polystachya bradei* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 24: 245. 1928.

Polystachya costaricensis Schltr. = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya cubensis Schltr. = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya dagremondiana Kraenzl. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Polystachya ecuadorensis Schltr. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Polystachya edwalli Hoehne & Schltr. = ***Polystachya paulensis*** Rchb. f.

Polystachya estrellensis Rchb.f. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Polystachya extinctoria Rchb.f. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Polystachya hoehneana Kraenzl. = ***Polystachya paulensis*** Rchb.f.

Polystachya fariae Campacci = ***Polystachya caespitosa*** Barb.Rodr.

Polystachya foliosa (Hook.) Rchb.f., Ann. Bot. Syst. 6: 640. 1863. *Stelis foliosa* Hook., Ann. Nat. Hist. 2: 330. 1839; *Dendrorkis foliosa* (Hook.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 647. 1891.

= *Polystachya amazonica* Schltr., Beih. Bot. Centralbl. xlii. II. 77. 1925.

= *Polystachya huebneri* Schltr., Beih. Bot. Centralbl. 42, pt. 2: 112. 1925.

= *Polystachya juerguensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 35: 80. 1925.

= *Polystachya micrantha* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 35: 81. 1925.

= *Polystachya stenophylla* Schltr., Beih. Bot. Centralbl. XLII. 113 (1925).

= *Polystachya weigeltii* Rchb. f., Linnaea 25: 230. 1852.

= *Polystachya abbreviata* Rchb.f., Bonplandia 2: 15. 1854.

= *Polystachya foliosa* var. *triandra* Saulea & Adams, Brittonia 31: 294. 1979.

Polystachya foliosa var. *triandra* Saulea & Adams = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Polystachya geraensis Barb. Rodr. = ***Polystachya caespitosa*** Barb.Rodr.

Polystachya guatemalensis Schltr. = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya hoehneana Kraenzl. = ***Polystachya paulensis*** Rchb.f.

Polystachya elatior (Rchb.f.) Peraza & Carnevali ≡ *Polystachya masayensis* var. *elatior* Rchb.f., Bonplandia 3: 217. 1855.

Polystachya huebneri Schltr. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Polystachya juerguensis Schltr. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Polystachya kraenzliniana Pabst, nom. illeg. = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay & Sweet.

Polystachya lineata Rchb.f., Refug. Bot. (Saunders) 2: t. 80. 1869.

= *P. lineata* var. *elatior* Rchb.f., Refug. Bot. (Saunders) 2: t. 81. 1869.

= *P. powelli* Ames, Sched. Orchid. 7: 31. 1924.

Polystachya lineata var. *elator* Rchb.f. = ***Polystachya lineata*** Rchb. f.
Polystachya masayensis Rchb.f., Bonplandia 3: 217. 1855.
= *Polystachya cavanayensis* Garay & Dunst., Venez. Orchid. III. 6: 378.
1976.

Polystachya masayensis var. *elator* Rchb.f. = ***Polystachya horichii*** Pe-
raza & Carnevali

Polystachya mcvaughiana Soto Arenas = ***Polystachya cerea*** Lindl.

Polystachya membranacea A.Richard., Fl. Cub. Fanerog. II: 248. 1853. =
Tropidia polystachya (Sw.) Ames

Polystachya micrantha Schltr. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Polystachya minor Fawcett & Rendle = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya minuta A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat., Ser. 3, Bot., 3: 27.
1845. = ***Pachystele minuta*** (A. Rich. & Galeotti) Hamer & Garay.

Polystachya minuta (Aubl.) Britton = ***Polystachya concreta*** (Jacq.) Garay
& Sweet.

Polystachya nana Klotzsch, Ind. Sem. Hort. Berol. 1853. 12. *nom. nud.*

Polystachya nana (Poepp. & Endl.) Rchb.f., *nom. illeg.* (ICBN, McNeill *et al.*, 2006: Art 53.1) ≡ *Encyclia nana* Poepp. & Endl. ≡ ***Polystachya peruviana*** C. Nelson & F. J. Fernández Casas

Polystachya panamensis Schltr. = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya paulensis Rchb.f., Ann. Bot. Syst. (Walpers). VI. 642. 1864.
= *Polystachya edwalli* Hoehne & Schltr., Arch. Bot. Sao Paulo 1: 256,
pl. 19. 1926.
= *Polystachya hoehneana* Kraenzl., Repert. Spec. Nov. Regni Veg.
Beih. 39: 73. 1926.

Polystachya peruviana C. Nelson & F.J. Fernández Casas, Fontqueria
51: 4. 1998. ≡ *Encyclia nana* Poepp. & Endl. Nov. Gen. Sp. Pl. (Poeppig &
Endlicher): 10. 1838.

= *Polystachya poeppigii* (Poep. & Endl.) Schltr., Repert. Spec. Nov.
Regni Veg. Beih. 9: 155. 1921. ≡ *Encyclia polystachya* Poep. & Endl.

Gen. Sp. Pl. (Poeppig & Endlicher): 10. 1838.

= *Polystachya boliviensis* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 12: 483. 1913.

= *Polystachya simacoana* Schltr., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 63. 1929.

Polystachya pinicola Barb. Rodr. = ***Polystachya caracasana*** Rchb.f.

Polystachya poeppigii (Poep. & Endl.) Schltr. ≡ *Encyclia polystachya* Poep. & Endl. = ***Polystachya peruviana*** C. Nelson & F.J. Fernández Casas

Polystachya powelli Ames = ***Polystachya lineata*** Rchb.f.

Polystachya rupicola Brade, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 11: 76, tab. 1. 1951.

Polystachya simacoana Schltr. = ***Polystachya peruviana*** C. Nelson & F.J. Fernández Casas

Polystachya stenophylla Schltr. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Polystachya tricuspidata Hoehne = ***Polystachya caespitosa*** Barb.Rodr.

Polystachya weigeltii Rchb.f. = ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

Stelis foliosa Hook. ≡ ***Polystachya foliosa*** (Hook.) Rchb.f.

3.4. DISCUSIÓN

La utilización de caracteres morfológicos para definir especies es tema de debate, como lo es la definición de especies, pero es la base de todos los trabajos taxonómicos. La utilización de otra evidencia ha sido complementaria a la larga tradición en el área, en cuanto al uso de caracteres morfológicos. El uso de otra evidencia ha llevado muchas veces a la corroboración de los límites morfológicos anteriormente definidos. La utilización de caracteres moleculares en la delimitación de especies ha sido empleada en pocas ocasiones; sin embargo, existe un módulo para un programa que permite delimitar especies en un análisis molecular (Masters *et al.*, 2011). Los caracteres anatómicos han demostrado ser útiles en muchos casos, pero en otros proporciona poca evidencia que soporte las delimitaciones específicas, sobre todo en la tribu Vandeae (Carlswald *et al.*, 2006). La delimitación de las especies es

y será siempre un tema de debate al tratar con entidades dinámicas (Mallet, 2008) cuya permanencia en el tiempo es difícil de predecir y cuya existencia dependerá de la evidencia que sostenga esa hipótesis.

3.5. CONCLUSIONES

Los caracteres morfológicos vegetativos son muy conservados entre las especies analizadas; sin embargo, existe variación interna que combinada con caracteres reproductivos facilita la determinación de las especies. Los caracteres reproductivos son esenciales para la determinación de las especies. Los datos de distribución son necesarios para la correcta determinación de las especies ya que algunas de ellas comparten muchos caracteres vegetativos y reproductivos, lo que puede llevar a una determinación incorrecta en algunos casos.

3.6. REFERENCIAS

- Ames, O. (1924). *Additions to the orchid flora of tropical America with illustrations of Pleurothallis and observations on noteworthy species*. Schedulae Orchidiana, 7, 1–36.
- Barbosa Rodrigues, J. (1877). *Genera et Species Orchidacearum Novarum I*. C. Fleiuss y H. Fleiuss, Sebastianopolis, Brasil. 206 p.
- Barringer, K. (1986). *Typification of Schlechter's Costa Rican Orchidaceae I. Types collected by A. Brenes*. Fieldiana Botany new series, 17, 1–24.
- Barros, F. (2004). "Taxonomic and nomenclatural notes on Brazilian Orchidaceae", in *Orchid Memories: A Tribute to Gunnar Seidenfaden*, Manilal, K.S. & Sathish Kumar, C. (eds). Mentor Books, Calicut, India. pp. 7–22.
- Bennett, D. & E. Christenson (1995). *Icones Orchidacearum Peruvianum*. Privately published, Lima, Perú. Plates 201–400.
- Brade, A. C. (1951). *Orchidaceae novae Bradeanae*. Archivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 11, 76
- Butzin, F. (1978). *Berlin existing tipos of Schlechter's orchid species*. Willdenowia, 8, 401–407.
- Cabrera Cachón, T. (1999). *Orquídeas de Chiapas*. Libros de Chiapas. CO-NACULTA. Chiapas, México. 194 pp.
- Carlsward, B.S. & W.L. Stern (2006). *Comparative vegetative anatomy and systematics of the angraecoids (Vandae, Orchidaceae) with an emphasis on the leafless habit*. Botanical Journal of the Linnean Society, 151, 165–218.
- Carnevali, G. & I. Ramírez-Morillo (2003). "Polystachya", in *Flora of the Vene-*

- zuelan Guayana Vol. 7: *Myrtaceae-Plumbaginaceae*, Berry, P.E., Yatskievych, K. & Holst, B.K. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri, USA. pp. 531-532.
- Christenson, E.A. (1996). *Notes on Neotropical Orchidaceae II*. *Lindleyana*, 11, 12-26.
- Cribb P.J. (1978). *Studies in the genus Polystachya (Orchidaceae) in Africa*. *Kew Bulletin*, 32, 743-766.
- Davies, K.L., D.L. Roberts & M.P. Turner (2002). *Pseudopollen and food-hair diversity in Polystachya Hook. (Orchidaceae)*. *Annals of Botany*, 90, 477-484.
- Dodson, C.H. & D.E. Bennett Jr. (1991). *Orchids of Peru*. *Icones Plantarum Tropicarum*, Series II, Fascicles 1-2. The Missouri Botanical Garden. Missouri, USA. Plates 1-200.
- Dunsterville, G.C.K. & L.A. Garay (1976). *Venezuelan Orchids Illustrated 6*. Andre Deutsch, Caracas, Venezuela. 463 p.
- Dressler, R.L. (1981). *The Orchids — Natural History and Classification*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 332 p.
- Dressler, R.L. (2003). "Orchidaceae", in *Manual de Plantas de Costa Rica, Volumen III: Monocotiledóneas (Orchidaceae-Zingiberaceae)*, Hammel, B.E., Grayum, M.H., Herrera, C. & Zamora, N. (eds). MBG, INBIO, Museo Nacional de Costa Rica. Missouri, USA. pp. 1-595
- Fawcett, W. & A.B. Rendle (1910). *Some new Jamaica Orchids IV*. *Journal of Botany*, 48, 106.
- Garay, L.A. & H.R. Sweet (1974). *Terminología de Orchidearum Jacquinii*. *Orquideologia*, 9, 201-210.
- Govaerts, R., M.A. Campacci, D. Holland Baptista, P. Cribb, A. George, K. Kreuz & J. Wood (2009). *World checklist of Orchidaceae*. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.apps.kew.org/wcsp/> (accessed April 22, 2009).
- Hamer, F. & L.A. Garay (1984). *Orchids of Nicaragua*. *Icones Plantarum Tropicarum* 11-12. Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota, USA. Plate 1001-1200.
- Harms, H. (1904). *Amendment to the "Lois de la nomenclature botanique de 1867", recommended for acceptance to the Congress of Nomenclature to be held at Vienna 1905*. *Notizblatt des Königllichen botanischen Gartens und Museums zu Berlin*, Bd. 4, 1-37.
- Hoehne, F.C. (1950). *Polystachya tricuspidata*. *Arquivos de botânica do Estado de São Paulo n.s. form major*, 2, 109 (tabula 44).
- Holgreem, P.K., N.H. Holgreem & L.C. Barnett (1990). *Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World*. New York Botanical Garden, New York, USA. 704 p.
- Hooker, W.J. (1825). *Exotic flora vol. II*. William Blackwood, Edinburgh, UK.

Plates 80–163.

- Jacquín, N.J. (1760). *Enumeratio Systematica Plantarum*. Lugduni Batavorum Apud Theodorum Haak, Viena, Austria. 41 p.
- Kindlmann, P. & C.A. Vergara Cassas (2011). *How uniform is species diversity in tropical forests?* *Lankesteriana*, 11, 269–274.
- Kraenzlin, F. 1915. *Polystachya d'agremondiana*. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 60: 428.
- Kraenzlin, F. (1926). *Monographie der Gattung Polystachya*. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte*, 39, 1–136.
- Kuntze, O. (1891). *Revisio Genera Plantarum*. Privately published, Viena, Austria. 1011 pp.
- Lindley, J. (1840). *Polystachya cerea*. *Edward's Botanical Register* 26 (Miscellaneous notices), 86.
- Lindley, J. (1842). *Polystachya clavata*. *Edward's Botanical Register* 28 (Miscellaneous notices), 61.
- Mallet, J. (2008). *Hybridization, Ecological Races and the Nature of Species: Empirical Evidence for the Ease of Speciation*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 2971–2986.
- Mansfeld, R. (1928). *Orchidaceae novae Bradeanae*. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis*, 24, 243–246.
- Mansfeld, R. (1929). *Figuren-Atlas zu den Orchideenfloren der südamerikanischen Kordillerenstaaten (Fedde, Repertorium, Beiheft VI-X)*. *Feddes repertorium specierum novarum regni vegetabilis Beihefte*, LVII. Plates 1–142.
- Mansfeld, R. (1930). *Blütenanalysen neuer Orchideen von R. Schlechter. I. Südamerikanische Orchideen*. *Feddes repertorium specierum novarum regni vegetabilis Beihefte*, LVIII. Plates 1–60.
- Masters, B.C., V. Fan & H.A. Ross (2011). *Species Delimitation: A Geneious Plugin for the Exploration of Species Boundaries*. *Molecular Ecology Resources*, 11, 154–157.
- McLeish, I., N.R. Pearce, B.R. Adams & J.S. Briggs (1995). *Native Orchids of Belize*. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, The Netherlands. 340 p.
- McNeill, J., F.R. Barrie, H.M. Burdet, V. Demoulin, D.L. Hawksworth, K. Marhold, D.H. Nicolson, J. Prado, P.C. Silva, J.E. Skog, J.H. Wiersema & N.J. Turland (2006). *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)*. *Regnum Vegetabile* 146. Gantner Verlag, Ruggell, Liechtenstein, Germany. 568 p.
- Menini Neto, L., R.J. Válka Alves, F. de Barros & I. Campostri Forzza (2007). *Orchidaceae do Parque Estadual de Ibitipoca, MG, Brasil*. *Acta Botanica Brasilica*, 21, 687–696.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2011). *A Monograph of the Subtribe Polystachyinae Schl-tr. (Orchidaceae)*. University of Gdansk, Gdansk, Polonia, 400 p.

- Nelson, C. & F.J. Fernández Casas (1998). *De flora hondurensi notulae, praecipue nomenclaturales* (Small notes of the Honduras flora, specially nomenclatural). Fontqueria, 51, 3–4.
- Oliveira de Azevedo, C. & C. van den Berg (2007). *A família Orchidaceae no Parque Municipal de Mucugê, Bahia, Brasil*. Hoehnea, 34, 1–47.
- Pabst, G.F.J. (1956). *Additamenta ad orchidologiam brasiliensem III*. Rodriguésia, 18-19, 27–38.
- Peraza-Flores, L.N., G. Carnevali Fernández-Concha & G. Romero. (2011). *Taxonomic notes in american Polystachya (Orchidaceae): The identity of P. foliosa (Hook.) Rchb.f. and the reestablishment of P. caracasana Rchb.f.* The Journal of the Torrey Botanical Society, 138, 366–380.
- Peraza-Flores, L.N. & G. Carnevali (2012). *Things are seldom what they seem: the nomenclature of Polystachya masayensis (Orchidaceae)*. Phytotaxa, 50, 51–54.
- Plumier, C. (1703). *Nova Plantarum Americanarum Genera*. Catalogus Plantarum Americanum. Joannem Boudot, Regis & Regiae Scientiarum Academiae Typographum, via Jacobaea, ad Solem Aureum, Paris, Francia. 21 p.
- Plumier, C. & J. Burmannus (1758). *Plantarum Americanarum. Fasciculus Septimus–Octavus*. Lugduni Batavorum Apud Theodorum Haak, Viena, Austria. pp. 145–194.
- Podzorski, A.C. & P.J. Cribb (1979). *A revision of Polystachya sect. Cultriformes (Orchidaceae)*. Kew Bulletin, 34, 147–186.
- Poeppig, E. & S. Endlicher (1838). *Nova Genera ac Species Plantarum II*. Friederici Hofmeister, Leipzig, Germany. pp. 71, pl. 99.
- Reichenbach, H.G. (1852). *Orchidographische Beiträge*. Linnaea, 25, 225–253.
- Reichenbach, H.G. (1854). *Die Wagener'schen Orchideen*. Bonplandia, 2, 9–26.
- Reichenbach, H.G. (1855). *Symbolae Orchidaceae*. Bonplandia, 3, 212–227.
- Reichenbach, H.G. (1864). *Polystachya Hook.* Annales Botanices Systematicae (Walpers), 6, 637–644.
- Reichenbach, H.G. (1869). *Polystachya lineata Rchb.f.* Refugium Botanicum (Saunders), 2, tabulas 80–81.
- Roque, J. & B. León (2006). *Orchidaceae endémicas del Perú*. Revista Peruana de Biología, 13, 759s–878s.
- Saulea, R.P. & R.M. Adams (1979). *The taxonomic status of Polystachya foliosa (Orchidaceae) in the Bahamas islands*. Brittonia, 31, 294–297.
- Schlechter, R. (1912). *Orchidaceae Novae et Criticae (Originaldiagnosen) LXIX*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, 10, 385–397.
- Schlechter, R. (1913). *Orchidaceae Novae et Criticae (Originaldiagnosen) LXXXVII*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, 12, 481–495.

- Schlechter, R. (1920). *Die Orchideenfloren der Südamerikanischen Kordillerenstaaten*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte, 7, 1–301.
- Schlechter, R. (1921). *Die Orchideenfloren der Südamerikanischen Kordillerenstaaten III. Ecuador*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte, 8, 1–172.
- Schlechter, R. (1921). *Die Orchideenfloren der Südamerikanischen Kordillerenstaaten IV. Peru*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte, 9, 1–182.
- Schlechter, R. (1921). *Orchidaceae Novae et Criticae XLII*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, 17, 138–144.
- Schlechter, R. (1922). *Beiträge zur Orchideenkunde von Zentralamerika I. Orchidaceae Powellianae Panamenses*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte, 17, 1–95.
- Schlechter, R. (1923). “Orchidaceae” – *Plantae cubenses novae vel rariores a clo. Er. L. Ekman lectae. I*. Symbolae Antillanae (Urban), 9, 59–68.
- Schlechter, R. (1923). *Beiträge zur Orchideenkunde von Zentralamerika II. Additamenta ad Orchideologiam Costaricensem*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte, 19, 1–307.
- Schlechter, R. (1924). *Beiträge zur Orchideenkunde von Colombia*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte, 27, 1–183.
- Schlechter, R. (1925). *Beiträge zur Orchideenkunde des Amazonas-Gebietes*. Beihefte zum Botanischen Centralblatt, 42, 67–150.
- Schlechter, R. (1925). *Die Orchideenflora von Rio Grande do Sul*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis Beihefte, 35, 1–108.
- Schlechter, R. (1929). *Orchidaceae Buchtienianae*. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, 27, 27–85.
- Soto Arenas, M.A. (2002 (2003)). “*Polystachya mcvaughiana Soto Arenas*”. In *Icones Orchidacearum (México)* fascículo 5–6, Hagsater, E. & Soto Arenas M.A. (eds), Asociación Mexicana de Orquídeología, Cd. de México, México. Tabula 642.
- Summerhayes, V.S. (1942). *African Orchids XII*. Botanical Museum Leaflets, Harvard University, 10, 257–299.
- Summerhayes, V.S. (1947). *African orchids XVII*. Kew Bulletin, 2, 123–133.
- Summerhayes, V.S. & A.A. Bullock (1960). *The application of the generic name Polystachya Hook. (Orchidaceae)*. Taxon, 9, 150–151.
- Swartz, O. (1800). *Dendrobium polystachyon Swartz*. Kongl. Vetenskaps Aca-
demiens nya Handlingar, 21, 247.
- Swartz, O. (1806). *Flora Indiae Occidentalis III*. Jacobi Palmii, Erlangen, Germany. pp. 1231–2018, 5 plates.
- Thouars, A.-A.P. (1809). *Botanique*. Nouveau Bulletin des Sciences, 19, 314–319.

Thouars, A.-A.P. (1822). *Flore des Iles Australes de L'Afrique, Famille des Orchidées*. Treuttel et Wurtz, Paris, France. 32 p. 110 tabulas
Williams, L.O. (1946). *Flora of Panama. Part III. Fascicle III*. Annals of the Missouri Botanical Garden, 33, 315–404.

CAPÍTULO 4. Biogeografía de las especies americanas de *Polystachya* Hook.

"... I think all the grand leading facts of geographical distribution are explicable on the theory of migration (generally the more dominant forms of life), together with subsequent modification and the multiplication of new forms".

Darwin, 1859

4.1. INTRODUCCIÓN

Polystachya Hook. es uno de los pocos géneros dentro de la familia Orchidaceae con una distribución anfiatlántica (Dressler, 1981). El género es relativamente grande y se reconocen ca. 200 especies con una distribución que abarca África (218 spp.) América (20 spp.) y Asia (1 sp.) (Govaerts *et al.*, 2009). Sin embargo, el número de especies para América ha sido sobrestimado y en el capítulo III (revisión taxonómica) se reconocen 13 especies de *Polystachya* nativas a América. Antes de la revisión mencionada, la taxonomía del grupo en América había sido poco estudiada (Kraenzlin, 1926; Mytnik-Ejsmont, 2011) y la mayoría de las contribuciones disponibles son trabajos taxonómicos enfocados a familias de plantas o áreas geográficas particulares (e.g., Ames & Correll, 1953; Carnevali & Ramírez, 2003; Foldats, 1959); estos trabajos, debido a su naturaleza general, no se han enfocado a resolver la taxonomía del grupo.

Los datos de distribución de muchas especies del género son escasos y la información está dispersa. Las aportaciones referentes a la distribución de las especies de *Polystachya* son escasas y enfocadas solamente al registro de datos de distribución de pocas especies, esto sin un enfoque taxonómico o geográfico claro (i.e. Geerinck, 1980). El único registro sobre la distribución de todas las especies del género es el listado de Govaerts *et al.* (2009) enmarcado sobre las regiones geográficas propuestas por Brummitt (2001). Estas áreas geográficas están puestas sobre un contexto ecogeográfico y no representan una propuesta biogeográfica basada en algún método para el análisis de patrones de distribución.

Recientemente, Russell *et al.* (2010a) plantean una propuesta biogeográfica para el género utilizando como esquema biogeográfico las ecoregiones de Brummitt (2001); ellos proponen, en forma general, los patrones de dis-

persión del género entre estas regiones; ellos concluyen que la dispersión de África a América ha ocurrido en al menos dos eventos de dispersión.

La distribución de las especies americanas de *Polystachya* ha sido abordada en un contexto general, lo que ha generado un desconocimiento de los patrones de distribución del género en América. La revisión de las especies americanas de *Polystachya* (capítulo III) nos ha permitido generar una base de datos sobre la distribución de las especies, que fue utilizada para realizar un análisis biogeográfico, estando apoyada así por un trabajo taxonómico completo.

En biogeografía existen muchas herramientas para analizar la distribución de los organismos e inferir patrones biogeográficos. Una de las herramientas tradicionales más utilizadas en biogeografía es el análisis de dispersión-vicarianza (Ronquist, 1997), DIVA (por sus siglas en inglés). Esta herramienta se utiliza para inferir el área ancestral en los nodos de un cladograma. A pesar de su amplio uso, se reconoce que existen limitaciones técnicas, sobre todo en el número máximo de áreas (16) que se pueden utilizar en el análisis; además, varios autores han hecho serias críticas a la metodología y a la interpretación de los resultados obtenidos con el análisis (Kodandaramaiah, 2010). En este sentido, han sido propuestas alternativas a DIVA que subsanen algunos de estos puntos cuestionables; para esto, Yu *et al.* (2010) implementan un análisis estadístico a las estimaciones de DIVA, en parte en respuesta a las críticas relacionadas a la incertidumbre del análisis en un solo árbol; esta metodología está implementada en el programa RASP (Yu *et al.* 2011). Recientemente, otras herramientas han surgido basadas en este concepto, i.e. lagrange (Ree & Smith, 2008), pero con estimaciones basadas en máxima verosimilitud o inferencias bayesianas (Nylander *et al.*, 2008).

Un aspecto muy importante en los análisis evolutivos y biogeográficos es la incorporación de las hipótesis en un marco temporal, aunque no es muy frecuente encontrar trabajos que utilicen este esquema. En el caso de la familia Orchidaceae, su evolución ya ha sido puesta en el contexto temporal, con estimaciones entre 63 y 92 millones de años (Gustafsson *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2007). A niveles más bajos en la escala taxonómica de la familia, la información del contexto temporal es más escasa. Gustafsson *et al.* (2010) proporcionan estimaciones buenas para algunos grupos de la subtribu Laeliinae y realizan un análisis muy completo del género *Hoffmannseggella* H.G. Jones; por su parte, Angulo *et al.* (2011), realizan una estimación de los tiempos de divergencia del género *Barkeria* Knowles & Westc., perteneciente también a la subtribu Laeliinae. Sin embargo, el marco temporal de la evolución de otros grupos no está disponible aún, como es el caso del género *Polystachya*. La información temporal más cercana disponible para el género es la correspondiente a la tribu Vandeeae s.l.; las fechas estimadas ubican el origen de ésta en el Eoceno ~45 ma (Ramírez *et al.*, 2007) o en el Oligoceno-

Eoceno 31–35 ma (Gustafsson *et al.* 2010). Estas estimaciones han sido posible debido a la disponibilidad de registros fósiles para la familia (Conran *et al.*, 2009; Ramírez *et al.*, 2007).

La técnica de fecha molecular es una herramienta muy útil en inferencias biogeográficas; ésta nos permite colocar las hipótesis dentro de un marco temporal y se ha utilizado en muchos grupos de plantas para plantear y someter a prueba hipótesis sobre los patrones de distribución (i.e. Davis *et al.*, 2002; Givnish *et al.*, 2004; Morley & Dick, 2003). Los métodos utilizados para estimar las fechas de divergencia son muchos y están basados en marcos conceptuales distintos y cuyos resultados pueden ser muy diferentes entre uno y otro método (Rutschmann, 2006; Welch & Bromham, 2005). Estas estimaciones temporales se realizan generalmente sobre los filogramas resultantes del análisis filogenético a través de diversos programas, e.g. MULTIDIVTIME (Thorne *et al.*, 1998), PAML 4 (Yang, 2007), PhyloBayes 3 (Lartillot *et al.*, 2009). Sin embargo, BEAST (Drummond & Rambaut, 2007) es uno de los programas más utilizados actualmente, e.g. Carine & Schaefer (2010), Smedmark *et al.* (2010), Spalik *et al.* (2010), Thiv *et al.* (2010); su capacidad de estimar las edades de divergencia entre los linajes en conjunto con el análisis filogenético lo han convertido en una herramienta muy versátil. Además, incorpora una gran cantidad de algoritmos para la estimación filogenética, la calibración del árbol y las estimaciones de la edad de los linajes.

El objetivo de este capítulo es estimar los patrones de distribución de las especies americanas de *Polystachya*. Esto se persiguió a través de un análisis de dispersión-vicarianza utilizando los árboles más parsimoniosos del análisis filogenético morfológico. Además, se realizó una aproximación al contexto temporal de los patrones de distribución del género, en particular de las especies americanas, y su diversificación al realizar una estimación de las fechas de divergencia de varios linajes dentro de Orchidaceae.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo —El análisis biogeográfico se realizó con dos matrices de datos, una geográfica y la otra molecular, cada una de ellas para resolver un objetivo particular. La primera está formada por la distribución geográfica de todas las especies analizadas en el capítulo 2 (13 especies americanas más 9 especies del grupo externo). Las especies utilizadas se detallan en el capítulo 2. La segunda matriz está constituida por datos moleculares. Esta matriz se construyó con especies seleccionadas siguiendo los trabajos de Gustafsson *et al.* (2010) y Ramírez *et al.* (2007). Muchas de las especies utilizadas en esos dos trabajos fueron incorporadas a la matriz; sin embargo, algunas de las especies incluidas en sus análisis estaban representadas por secuen-

cias incompletas en el depositario de sus secuencias analizadas, GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), por lo que fueron reemplazadas por especies relacionadas que representen a esos grupos. Esta matriz fue expandida hasta alcanzar 84 especies, entre ellas varias representantes de la tribu Vandeeae s.l.; el incremento en el muestreo de esta tribu se realizó con el objetivo de determinar las fechas de divergencia del otro grupo de especies (*Campylocentrum*+*Dendrophylax*) dentro de la tribu, que debido a sus relaciones filogenéticas debió haber colonizado el continente desde África (Carlsward *et al.* 2003; Carlsward *et al.* 2006; Micheneau *et al.* 2008).

Regiones de ADN —Las matrices de datos moleculares se construyeron con dos regiones de ADN de cloroplasto (*rbcL* y *matK*), utilizadas por Ramírez *et al.* (2007) y Gustafsson *et al.* (2010) en sus análisis de fechaje molecular de la familia Orchidaceae, y una con una región de ADN nuclear (ITS, ITS1-5.8S-ITS2). Las matrices de ADN de cloroplasto, utilizadas aquí, contienen 80 taxones y están constituidas por 1,465 caracteres (*rbcL*) y 1,694 caracteres (*matK*). Estas matrices tenían un máximo de 29.4% de caracteres codificados como aberturas (0-15.1% *rbcL*, 0-29.4% *matK*) o desconocidos" (0-1.8% *rbcL*, 0-1.6% *matK*). *Mormodes* sp. (15.1%, *rbcL*), *Oncidium excavatum* (25.8%, *matK*) y *Megastylis glandulosus* (29.4%, *matK*) representaron las especies con mayor número de caracteres codificados como aberturas. *Stanhopea ecornuta* (1.6%, *matK*), *Megastylis glandulosus* (1.7%, *rbcL*), *Empodium verratrifolium*, *Ophrys apifera* y *Polystachya pubescens* (1.8% cada una de ellas, *rbcL*) fueron las especies con mayor número de caracteres codificados como desconocidos. Todas las secuencias utilizadas fueron obtenidas de la base de datos del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Dos secuencias fueron concatenadas debido a que la región de ADN de interés estaba disponible como dos fragmentos en la base de datos del GenBank (Cuadro 6). El genoma del cloroplasto de *Phalaenopsis aphrodite* Rchb.f. se utilizó para delimitar la longitud de las regiones utilizadas y recortar las secuencias más largas. En secuencias de menor longitud a las regiones de *Phalaenopsis*, el inicio y el final de las secuencias se consideraron como caracteres desconocidos.

La matriz de ADN nuclear (ITS) se construyó con las secuencias de 45 taxones, obtenidas en su mayoría de la base de datos del GenBank (Cuadro 7), y está constituida por 730 caracteres (pares de bases). *Polystachya alpina* Lindl. y *Calanthe calanthoides* (A.Rich. & Galeotti) Hamer & Garay representaron la secuencia más corta (411 caracteres) y la más larga (659 caracteres), respectivamente. Ésta matriz contenía hasta 1.2% de caracteres desconocidos. Por otro lado, los caracteres codificados como aberturas constituían entre 9 y 15% de la mayoría de las secuencias analizadas, con un máximo de 43.7% (*Polystachya alpina*). Las secuencias utilizadas fueron obtenidas

Cuadro 6. Especies utilizadas en el análisis de fechaje molecular utilizando *rbcl* y *matK* y sus accesiones en GenBank de acuerdo a la región del cloroplasto utilizada.

Especie	rbcl	matK
<i>Aa paleacea</i>	AF074105.1	AJ309989.1
<i>Aeranthus ramosa</i>	AF074104.1	AY368390.1
<i>Agrostophyllum majus</i>	AF518054.1	AY368391.1
<i>Angraecum sesquipedale</i>	AF074106.1	DQ091323.1
<i>Apostasia sp.</i>	Z73705.1	AY557214.1
<i>Astelia alpina</i>	Z77261.1	AY368372.1
<i>Bletia parkinsonii</i>	AF264156.1	AF263628.1
<i>Calanthe calanthoides</i>	AF264159.1	AF263632.1
<i>Calypso bulbosa</i>	AF074120	AF263636.1
<i>Cattleya dowiana</i>	AF074122.1	AF263638.1
<i>Chiloglottis trapeziformis</i>	AF074124.1	AJ310003.1
<i>Chloraea sp.</i>	AF074125.1	AJ310005.1
<i>Chysis bractescens</i>	AF074126.1	EF079351.1
<i>Cleistes rosea</i>	AF074128.1	AJ310006.1
<i>Codonorchis sp.</i>	AY368338.1	AJ310007.1
<i>Coelia triptera</i>	AF074132.1	EF079353.1
<i>Collabium sp.</i>	AF264163.1	AF263645.1
<i>Cryptocentrum peruvianum</i>	AF074139.1	DQ210786.1
<i>Cymbidium ensifolium</i>	AF074141.1	AF263648.1
<i>Cypripedium passerinum</i>	AF074142.1	AF263649.1
<i>Dendrobium fimbriatum</i>	AB519776.1	AB519784.1
<i>Dendrobium moniliforme</i>	AB519786.1	AB519774.1
<i>Dendrobium pulchellum</i>	AB519790.1	AB519778.1
<i>Disa bracteata</i>	AY368344.1	AJ310047.1
<i>Disa glandulosa</i>	AF274006.1	AF263654.1
<i>Disperis lindleyana</i>	AY370651.1	AY370652.1
<i>Diuris sulphurea</i>	AF074152.1	AF263655.1
<i>Dossinia marmorata</i>	AJ542405.1	AJ543947.1

Cuadro 6. Continuación.

Especie	rbcl	matK
<i>Earina autumnalis</i>	AF074155.1	AF263656.1
<i>Earina valida</i>	AF518051.1+AF518052.1	AY121741.1
<i>Eleorchis japonica</i>	AF264166.1	AF263657.1
<i>Empodium veratrifolium</i>	Y14987.1	AY368374
<i>Encyclia oncidoides</i>	AF518062.1	AF263788.1
<i>Epipactis helleborine</i>	Z73707.1	AF263659.1
<i>Eria ferruginea</i>	AF074164.1	AF263660.1
<i>Eriochilus cucullatus</i>	AF074166.1	AJ310028.1
<i>Exalaria parviflora</i>	AF074137.1	AJ310013.1
<i>Galeandra devoniana</i>	AF074171.1	AY368408.1
<i>Gongora amparoana</i>	AY368358.1	AY368409.1
<i>Goodyera pubescens</i>	AF074174.1	AF263663.1
<i>Govenia sp.</i>	AF074175.1	EF525690.1
<i>Habenaria repens</i>	AF074177.1	AJ310036.1
<i>Hypoxis leptocarpa</i>	Z73702	AY368375
<i>Lanaria lanata</i>	Z77313	AY368376
<i>Listera smallii</i>	AF074184.1	AF263668.1
<i>Ludisia discolor</i>	AJ542395.1	AJ543911.1
<i>Lycaste cruenta</i>	AF074185.1	AF239438.1
<i>Masdevallia sp.</i>	AF074189.1	AY368416.1
<i>Maxillaria cucullata</i>	AF074190.1	AY368416.1
<i>Megastylis grandulosus</i>	AF074191.1	AJ310043.1
<i>Microtis parviflora</i>	AF074194.1	AJ310045.1
<i>Mormodes sp.</i>	AF074196.1	AY368417.1
<i>Mormolyca ringens</i>	AY368363.1	EF079270.1
<i>Nervilia sp.</i>	AF074199.1	AY368420.1
<i>Neuwiedia veratrifolia</i>	AF074200.1	AY557211.1
<i>Oncidium excavatum</i>	AF074201.1	AY368423.1
<i>Ophrys apifera</i>	AF074202.1	AJ543953.1

Cuadro 6. Continuación.

Especie	rbcl	matK
<i>Pachyplectron arifolium</i>	AF074205.1	AJ310051.1
<i>Palmorchis trilobulata</i>	AF074206.1	AJ310052.1
<i>Paphiopedilum delenatii</i>	AF074208.1	AY368379.1
<i>Phalaenopsis aphroditeae</i>	NC_007499.1	NC_007499.1
<i>Phragmipedium schlimii</i>	AF074213.1	AY368380.1
<i>Platanthera ciliaris</i>	AF074215.1	AF263678.1
<i>Platythelys querceticola</i>	AF074216.1	AY368386.1
<i>Pleione formosana</i>	AF264173.1	AF263679.1
<i>Pogonia ophioglossoides</i>	AF074221.1	AJ310055.1
<i>Polystachya neobenthamia</i>	AF518045.1	AY121734.1
<i>Polystachya pubescens</i>	AF074222.1	AY368426.1
<i>Ponera striata</i>	AY368368.1	AY368427.1
<i>Ponthieva racemosa</i>	AF074223.1	AJ310056.1
<i>Pterostylis nutans</i>	AF074224.1	GQ405616
<i>Rhodohypoxis milloides</i>	Z77280	AY368377
<i>Sarcoglottis acaulis</i>	AY368347.1	AJ310068.1
<i>Satyrium nepalense</i>	AF074226.1	EF612575.1
<i>Selenipedium chica</i>	AF074227.1	AY368381.1
<i>Sobralia macrantha</i>	AF074228.1	AF263681.1
<i>Spiranthes cernua</i>	AF074229.1	AF263682.1
<i>Stanhopea ecomuta</i>	AF074230.1	AF239445.1
<i>Vanilla sp.</i>	AF074242.1	AF263687.1
<i>Zygopetalum maculatum</i>	AF074246.1	AF263689.1

de la base de datos del GenBank. La secuencia de *Polystachya clavata* Lindl. fue extraída en el laboratorio de ecología molecular del CICY siguiendo el protocolo de extracción implementado por Russell *et al.* (2010a) y explicado ampliamente en esa publicación. Los fragmentos de PCR amplificados fueron secuenciados por Macrogen Genomics en Seul, Corea; estos fragmentos fueron revisados y concatenados en Geneious 5.3.6 (Drummond *et al.* 2010). La alineación de las secuencias se realizó en esta misma plataforma con Muscle 3.8 (Edgar, 2004) bajo los parámetros preestablecidos; posteriormente, esta alineación se ajustó manualmente en MacClade 4.08 (Madison &

Cuadro 7. Especies utilizadas en el análisis de fechaje molecular utilizando ITS y sus accesiones en GenBank.

Especie	Accesión
<i>Acampe ochracea</i>	DQ091707.1
<i>Aerangis modesta</i>	DQ091603.1
<i>Aeranthus grandiflora</i>	DQ091760.1
<i>Agrostophyllum majus</i>	AF521080.1
<i>Angraecum erectum</i>	DQ091566.1
<i>Calanthe calanthoides</i>	AF521063.1
<i>Campylocentrum jamaicense</i>	AF506299.1
<i>Campylocentrum micranthum</i>	AY147219.1
<i>Campylocentrum schiedei</i>	AF506304.1
<i>Campylocentrum tyrridion</i>	AF506305.1
<i>Cattleya dowiana</i>	AF260210.1
<i>Chiloschista viridiflava</i>	DQ091732.1
<i>Cleisostoma discolor</i>	DQ091696.1
<i>Dendrobium fimbriatum</i>	HM054637.1
<i>Dendrobium moniliforme</i>	AY239981.1
<i>Dendrobium nobile</i>	HM054717.1
<i>Dendrophylax barrettiae</i>	AF506308.1
<i>Dendrophylax funalis</i>	AF506310.1
<i>Dendrophylax lindenii</i>	AF506318.1
<i>Dendrophylax porrectus</i>	AF506314.1
<i>Diaphananthe fragrantissima</i>	DQ091618.1
<i>Earina autumnalis</i>	AF260149.1
<i>Earina valida</i>	AF521077.1
<i>Eria ferruginea</i>	AF521071.1
<i>Eurychone galeandrae</i>	DQ091614.1
<i>Microcoelia obovata</i>	DQ091654.1
<i>Mystacidium capense</i>	DQ091573.1
<i>Oeonia rosea</i>	DQ091587.1
<i>Phalaenopsis aphrodite</i>	AY391539.1

Cuadro 7. Continuación.

Especie	Accesión
<i>Pleione formosana</i>	AF302740.1
<i>Polystachya affinis</i>	GU556633.1
<i>Polystachya alpina</i>	GU556634.1
<i>Polystachya clavata</i>	---
<i>Polystachya concreta</i>	DQ091561.1
<i>Polystachya cultriformis</i>	GU556643.1
<i>Polystachya foliosa</i>	GU556690.1
<i>Polystachya galeata</i>	GU556653.1
<i>Polystachya golungensis</i>	GU556655.1
<i>Polystachya modesta</i>	GU556662.1
<i>Polystachya neobenthamia</i>	GU556663.1
<i>Polystachya pubescens</i>	HM018554.1
<i>Pomatocalpa spicatum</i>	EF670365.1
<i>Solenangis clavata</i>	DQ091666.1
<i>Trichoglottis atropurpurea</i>	DQ091713.1
<i>Tridactyle crassifolia</i>	DQ091640.1

Madison, 2005) siguiendo las recomendaciones de Borsch & Quandt (2003), Kelchner (2000) y Morrison (2008).

Fecha molecular —En cada una de las matrices analizadas se obtuvieron los valores de verosimilitud de cada modelo mediante el programa PAUP 4.0.10 (Swofford, 2003). A partir de estos valores, se seleccionó el modelo de evolución molecular con base en los valores de AIC (Akaike Information Criterion) calculados en el programa MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004; Posada & Crandall, 1998). El modelo de evolución seleccionado bajo el criterio AIC fue utilizado para calcular los valores de verosimilitud de las matrices. Posteriormente, se aplicó la prueba de "likelihood ratio test", $LR = 2 (\ln L_0 - \ln L_1)$, para determinar si existe una tasa constante de evolución en las regiones utilizadas. Las estimaciones de verosimilitud de cada una de las matrices se realizó a través de PAUP 4.010 (Swofford, 2003) y el doble de la diferencia en verosimilitud de las hipótesis se comparó con una tabla de distribución χ^2 . El programa BEAST 1.5.4 (Drummond & Rambaut, 2007) se utilizó para estimar las fechas de divergencia de los nodos, ya que nos

permite relajar el reloj molecular, aplicar métodos bayesianos, desligar tasas de sustitución y el reloj molecular entre dos matrices de datos. El modelo de evolución seleccionado por MrModeltest 2.3 fue utilizado para el análisis de fechaje molecular en BEAST, tanto para las matrices de ADN de cloroplasto (*rbcL* y *matK*) como para la matriz de ADN nuclear (ITS). Los análisis se realizaron con seis repeticiones de 10,000, 000 de generaciones con un muestreo cada 1,000. Los resultados del análisis fueron analizados en Tracer 1.5 (disponible para descargar en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>) para observar si se alcanzó la estabilidad, tomando como criterio que los parámetros estimados alcanzaran un tamaño de muestra efectivo mayor a 200. En este mismo programa se eliminaron los primeros 1,000 árboles como "burn-in". Los árboles restantes fueron analizados con TreeAnnotator 1.5.4 (parte del paquete BEAST) para obtener los árboles de máxima credibilidad con las estimaciones de las fechas de divergencia.

Los nodos se calibraron con los fósiles de Orchidaceae conocidos (Conran *et al.*, 2009; Ramírez *et al.*, 2007). Las fechas de los fósiles utilizadas como calibración fue incorporadas al análisis con una distribución uniforme. La raíz fue calibrada con un límite inferior de 93 ma y un límite superior de 120 ma, que corresponde al registro fósil más antiguo de las monocotiledóneas (Friis *et al.*, 2004). El nodo *Dendrobium moniliforme*-*D. fimbriatum*, al igual que el nodo *Earina valida*-*E. autumnalis* fueron calibrados con un límite inferior de 20 ma y un límite superior de 120 ma, correspondiente al registro fósil reconocido como representante de ese grupo de especies (Conran *et al.*, 2009). El nodo monofilético de *Platythelys quercicola*-*Pachyplectron arifolium* fue calibrado con un límite inferior de 15 ma y un límite superior de 120 ma, con base en el trabajo de Ramírez *et al.* (2007). El análisis con la región nuclear ITS se calibró utilizando la media de la edad de los fósiles o estimaciones anteriores y una desviación estándar de 0.05 para englobar la incertidumbre de las fechas disponibles. Así, la raíz fue calibrada en 47 ma (de=0.05), el nodo representativo de la tribu Vandaeae fue calibrado en 33 ma (de=0.05) y los nodos *D. moniliforme*-*D. fimbriatum* y *E. valida*-*E. autumnalis* fueron calibrados en 21 ma (stdev= 0.05). Las estimaciones de las fechas consideradas aquí corresponden a los valores de 95% de la altura de la densidad posterior tanto de las calibraciones (Gustafsson *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2007) como de los resultados obtenidos en este análisis.

Análisis de dispersión-vicarianza (Bayes-DIVA) —En este trabajo se realizó un análisis bayesiano de dispersión-vicarianza, debido principalmente a las bondades del análisis (e.g. falta de resolución en los árboles filogenéticos) y que son requisito necesario en los análisis tradicionales de dispersión-vicarianza (i.e. DIVA, S-DIVA).

Los datos de distribución de las especies analizadas se obtuvo a partir de

material de herbario en el caso de las especies americanas y de la base de datos de Govaerts *et al.* (2009) para las especies del Viejo Mundo.

Los puntos de distribución de cada especie fueron mapeados sobre las áreas biogeográficas propuestas por Morrone (2006), para especies americanas, y las ecoregiones de Brummitt (2001) para especies del Viejo Mundo. El análisis de DIVA tiene limitaciones técnicas en el número máximo de áreas en el análisis (16); por lo tanto, se utilizó el rango jerárquico de dominio en la propuesta de Morrone (2006), para las especies americanas de *Polystachya*, y el segundo nivel de clasificación de áreas de Brummitt (2001) para *Bromheadia* y las especies africanas de *Polystachya* analizadas en este trabajo. La distribución de las especies americanas presentes en Suramérica se registró con base en las subregiones debido a que las provincias biogeográficas no están agrupadas al nivel jerárquico de dominios. El análisis de Dispersión-Vicarianza se realizó con los parámetros preestablecidos y limitando la optimización a un máximo de seis áreas con un algoritmo bayesiano a través de la plataforma RASP (Yu *et al.*, 2011). El número máximo de áreas se limitó a seis tomando como base la extensión geográfica más grande ocupada por alguna de las especies actuales; esta premisa adoptada para representar el supuesto de una misma capacidad de dispersión tanto en las especies ancestrales como en las actuales (Nylander *et al.*, 2008).

4.3 RESULTADOS

Fecha molecular —El modelo de evolución seleccionado por MrModeltest 2.3 fue el GTR+G+I para todas las regiones analizadas, *rbcL*, *matK* e ITS. El análisis de “likelihood ratio test” dio como resultado la presencia de un reloj molecular relajado para todas las regiones, *rbcL* (LR= 2(9368.17-9213.45), LR=309.44, p=0.05, g.l.=79), *matK* (LR= 2(21645.13-21204.52), LR=881.22, p=0.05, g.l.=79) e ITS (LR= 2(8799.58-8628.35), LR=342.46, p=0.05, g.l.=44).

El primer análisis de fechaje molecular con la matriz de ADN de cloroplasto resultó en una estimación del tiempo de divergencia de la tribu Vandeeae de 30 ma (95% HPD=23-38 ma) y del género *Polystachya* de 15 ma (95% HPD=9-22). Los resultados del análisis de fechaje molecular arrojan fechas de divergencia de la familia Orchidaceae y de sus cinco subfamilias (Cuadro 8), cercanas, en algunos casos, o muy diferentes, en otros, a las estimaciones de Gustafsson *et al.* (2010) y Ramírez *et al.* (2007).

El segundo análisis de fechaje molecular con la matriz de ADN nuclear resultó en una estimación del tiempo de divergencia de *Polystachya* de 16 ma (95% HPD= 10-23ma), del clado *Campylocentrum-Dendrophylax* de 9 ma (95% HPD=5-13 ma), de *Campylocentrum* de 7 (95% HPD=4-11 ma) y de *Dendrophylax* de 6 ma (95% HPD=3-10 ma).

Cuadro 8. Edades de los grupos terminales (en millones de años), estimados para la familia Orchidaceae, las cinco subfamilias de orquídeas, la tribu Vandeeae y los géneros *Dendrobium*, *Earina* y *Polystachya*, comparado con estimaciones previas. Estimaciones: 1) Ramírez *et al.*, 2007; 2) Gustafsson *et al.*, 2010; 3) este estudio.

Clado	1 Media ($\pm$ de): mayor – menor	2 Mediana (95% HPD)	3 Mediana (95% HPD)
Orchidaceae	84 $\pm$ 6; 76 $\pm$ 5	77 (63-92)	96 (80-111)
Apostasioideae	49 $\pm$ 5; 45 $\pm$ 4	41 (23-61)	50 (35-66)
Vanilloideae	71 $\pm$ 5; 65 $\pm$ 4	57 (43-72)	80 (66-94)
Cypripedioideae	37 $\pm$ 4; 34 $\pm$ 4	33 (19-50)	33 (24-44)
Orchidoideae	58 $\pm$ 5; 52 $\pm$ 4	53 (42-64)	65 (53-76)
Epidendroideae	59 $\pm$ 8; 51 $\pm$ 7	49 (38-62)	78 (64-91)
<i>Dendrobium</i> / <i>Earina</i>	n/a	32 (25-40)	16 (15-18)/ 16 (11-23)
Vandeeae	45 (n/a)	35 (n/a)	30 (23-38)
<i>Polystachya</i>	n/a	n/a	15 (9-22)

Las topologías de los árboles resultantes del análisis de fechaje molecular son congruentes, o no contradicen, con las relaciones hasta ahora encontradas en otros análisis moleculares de la familia. Se encontró incertidumbre en el soporte de varios de los clados en los análisis de ambas matrices de datos. El árbol filogenético que emerge del análisis de la matriz de ADN de cloroplasto presenta incertidumbre en su base, relacionada a la posición de las subfamilias Vanilloideae y Cypripedioideae, y con probabilidades posteriores muy bajas (~ 0.6). En el resto del árbol filogenético son pocas las ramas que presentan incertidumbre (figura 44 y 45). Lo mismo ocurre con el árbol filogenético del análisis de la matriz de datos de ADN nuclear (figura 46).

Análisis de dispersión-vicarianza (Bayes-DIVA) —Los resultados del análisis de dispersión- vicarianza son inciertos en la mayoría de los nodos del árbol filogenético (figura 47). Esta incertidumbre se ve reflejada en los porcentajes de probabilidad de cada una de las optimizaciones (Cuadro 9). Utilizando como grupo externo *Bromheadia finlaysoniana*, el área de distribución ancestral del género sería el Este de África Tropical. En los nodos 37-40 el área ancestral más probable incluye al Este, Sur y el Centro-Oeste de África Tropical en conjunto. En el caso de los nodos 34-36, el área ancestral

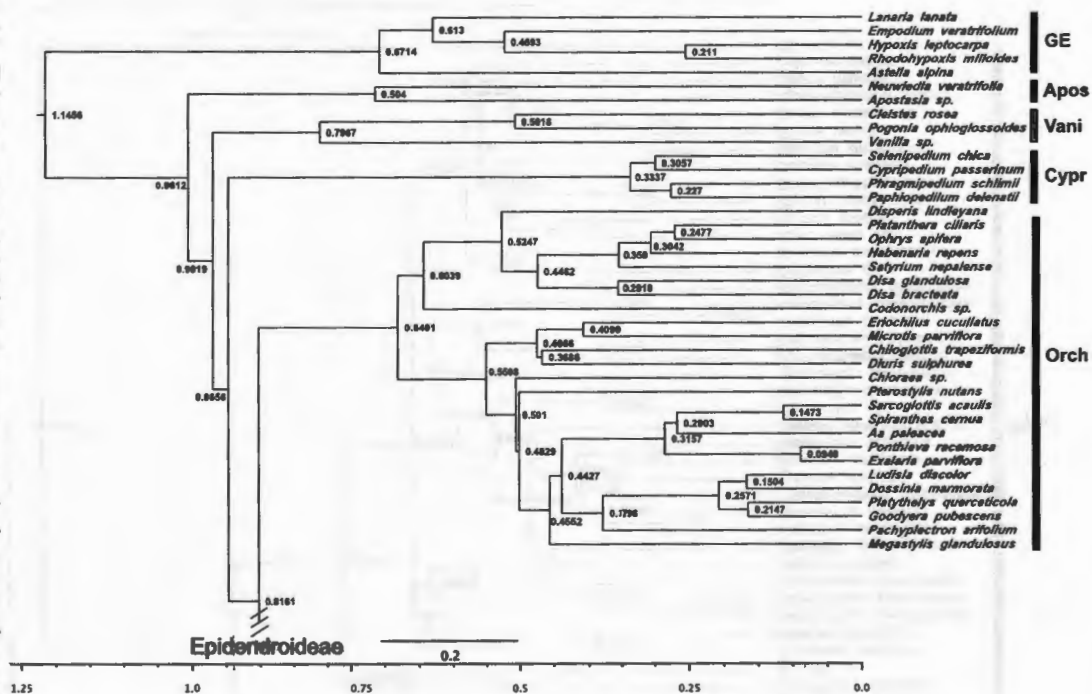
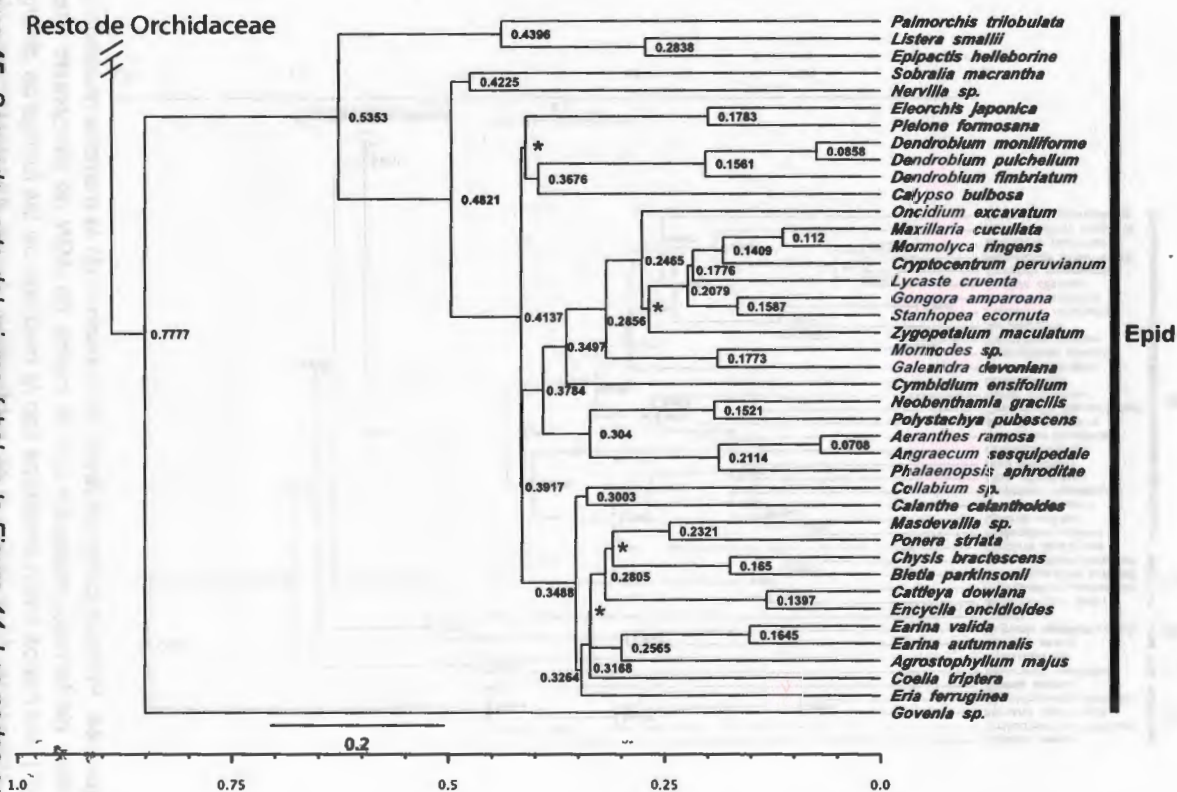


Figura 44. Primera parte del árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de fechaje molecular con la matriz de ADN de cloroplasto (tbl y mat); los nodos están anotados con la mediana de las fechas de divergencia estimadas. Abreviaciones de subfamilias: Apos= Apostasioideae; Vani= Vanilloideae; Cypr= Cypripedioideae; Orch= Orchidoideae; Epid= Epidendroideae. * = probabilidad posterior <50.

Figura 45. Segunda parte del mismo árbol en la Figura 44. Los nodos están anotados con la mediana de las fechas de divergencia estimadas. Abreviación de la subfamilia: Epid= Epidendroideae. * = probabilidad posterior < 50.



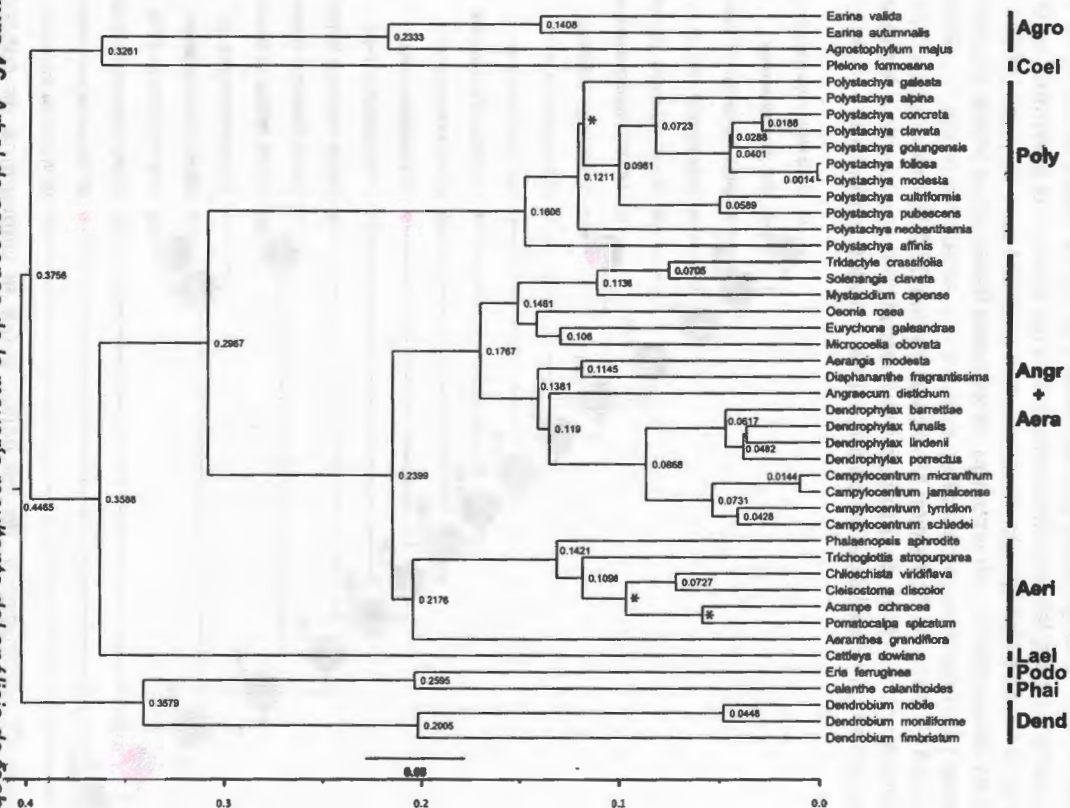


Figura 46. Arbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de fecha molecular con la matriz de ADN nuclear (ITS); los nodos están anotados con la mediana de las fechas de divergencia estimadas. Abreviaciones de tribus y subtribus: Agro= Agrostophyllinae; Coel= Coeliinae; Poly= Polystachyinae; Angr= Angraeceae; Aera= Aerangidiinae; Aeri= Aeridinae; Lael= Laeliinae; Podo= Podochilaeae; Phai= Phaiiinae; Dend= Dendrobieae.

más probable incluye estas últimas áreas y el Sur de África en conjunto. Con lo que respecta a las especies americanas del género, el panorama se complica; el área de distribución ancestral más probable para el grupo (nodos 29-33) es Mesoamérica; sin embargo, otras áreas tienen altas probabilidades de formar parte del área ancestral de distribución: Amazonía (nodo 30), Paraná (nodo 31), Zona de Transición Mexicana (nodos 32-33). Los nodos 26-28 se optimizan con un área de distribución ancestral correspondiente a Mesoamérica, pero con probabilidades casi igual de grandes para Paraná, Amazonia

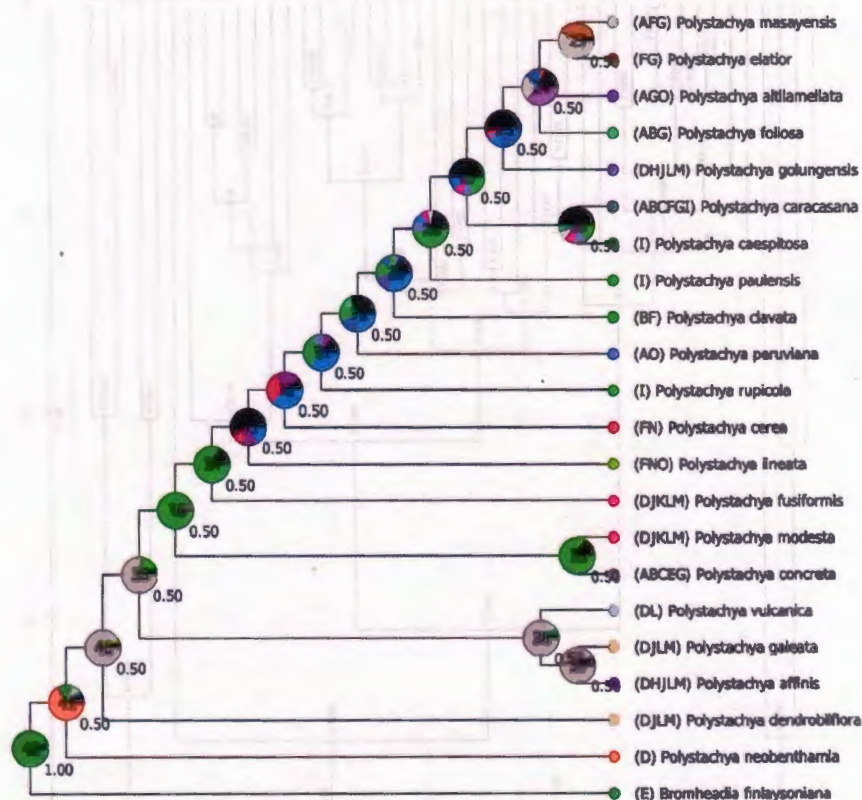


Figura 47. Optimización de los nodos sobre el cladograma de consenso estricto del análisis filogenético morfológico (Capítulo II). Abreviaturas: A) Amazonía; B) Antillano; C) Chacó; D) Este de África Tropical; E) Malasia; F) Mesoamérica; G) Noroeste de Suramerica; H) Noreste de África Tropical; I) Paraná; J) Sur de África Tropical; K) Sur de África; L) Centro Oeste de África Tropical; M) Oeste de África Tropical; N) Zona de Transición Mexicana; O) Zona de Transición Suramericana.

Cuadro 9. Optimización de los nodos sobre el cladograma de consenso estricto del análisis filogenético morfológico (Capítulo II). Abreviaturas: A) Amazonía; B) Antillano; C) Chacó; D) Este de África Tropical; E) Malasia; F) Mesoamérica; G) Noroeste de Suramerica; H) Noreste de África Tropical; I) Paraná; J) Sur de África Tropical; K) Sur de África; L) Centro Oeste de África Tropical; M) Oeste de África Tropical; N) Zona de Transición Mexicana; O) Zona de Transición Suramericana.

Node	Optimización
23	AFG (57.75%); FG (38.84 %); AF (0.82%)
24	AG (38.69%); AFG (21.97%); G (8.91%); A (6.19%); FG (5.06%)
25	A (14.76%); G (13.05%); F (9.58%); AG (6.98%); AF (5.13%)
26	I (16.43%); FI (10.06%); AI (9.87%); BI (7.14%); AFI (6.04%)
27	I (19.45%); FI (9.17%); AI (8.66%); F (6.89%); A (6.50%)
28	I (46.77%); FI (10.75%); F (8.49%); AI (6.20%); BI (5.30%)
29	F (30.34%); B (16.47%); I (14.74%); A (8.20%); BF (6.56%); FI (5.87%)
30	F (23.60%); A (19.44%); I (16.75%); O (9.50%)
31	F (35.36%); I (32.57%); FI (9.77%); N (7.77%)
32	F (37.68%); FN (28.23%); N (24.40%)
33	F (16.22%); N (14.57%); FN (12.02%)
34	DJKL (82.93%); DJL (4.14%); JKL (3.79%)
35	DJKL (83.65%); DJL (3.82%); DJK (3.56%)
36	DJKL (92.82%); DJL (5.51%); DJK (0.42%)
37	DJL (92.45%); DHJL (2.31%); DJLM (2.31%)
38	DJL (84.18%); DL (7.66%); DJKL (5.12%)
39	DJL (77.27%); DJKL (17.55%); DL (2.18%)
40	DJL (84.52%); DL (6.13%); DJ (5.06%)
41	D (67.04%); E (11.88%); DE (11.77%)
42	E (95.94%); DE (2.91%); D (0.25%)

y las Antillas, como áreas independientes o en diversas convinaciones entre ellas (Cuadro 9). Algo similar ocurre con el nodo 25, donde las optimizaciones con una probabilidad cercana incluyen la Amazonía, Centroamérica o el noroeste Suramérica. En los nodos 23-24, son diversas combinaciones de estas mismas áreas las que se reconocen como ancestrales (Cuadro 9).

4.4. DISCUSIÓN

El análisis filogenético se obtuvo simultáneamente al análisis de fechaje molecular. Las topologías, en general, son congruentes con los cladogramas de varios análisis filogenéticos previos (van der Berg *et al.*, 2005; Cameron *et al.*, 1999; Carlsward *et al.*, 2003, 2006; Górníak *et al.*, 2010; Mytnik-Ejsmont, 2011; Mytnik-Ejsmont *et al.*, 2011) aún cuando el muestreo y los caracteres utilizados fueron disímiles. Las relaciones filogenéticas recuperadas en el análisis con ADN de cloroplasto son congruentes con las relaciones encontradas por Górníak *et al.* (2010) utilizando ADN nuclear; sin embargo, Cameron *et al.* (1999) con ADN de cloroplasto recupera una relación distinta en la posición de las subfamilias Vanilloideae y Cypripedioideae, inversa a la encontrada por Górníak *et al.* (2010) y en este trabajo; sin embargo, el soporte de esas relaciones en la topología de Cameron *et al.* (1999) tiene valores de bootstrap que no sobrepasan el 50%. En el caso de la evidencia nuclear, las relaciones filogenéticas recuperadas son congruentes con los resultados de Carlsward *et al.* (2003, 2006) al nivel de subtribu dentro de la tribu Vandaeae y en algunas de las relaciones internas de las subtribus. El soporte de las relaciones recuperadas por Carlsward *et al.* (2006) es alto en la mayoría de los casos (BS >90%) por lo que las diferencias encontradas con ese estudio pueden ser debido a los datos utilizados y a la pobreza en el muestreo de las subtribus. Al interior de la subtribu Polystachyinae, las topologías obtenidas son congruentes con los resultados de Mytnik-Ejsmont (2011), Mytnik-Ejsmont *et al.* (2011) y Russell *et al.* (2010a, 2010b), aunque con muestreos diferentes.

Independientemente de las relaciones internas de la tribu Vandaeae, las relaciones entre las otras tribus incorporadas al análisis son diferentes a las recuperadas por van den Berg *et al.* (2005); sin embargo, sus resultados carecen de soporte (BS < 50) en los nodos que soportan las relaciones entre las tribus. Las diferencias entre los resultados aquí presentados y los de van den Berg (2005) son notorias en las relaciones entre Dendrobieae, Phaiineae y Podochileae. Estas tres tribus se encuentran relacionadas una con otra en un clado separado del resto de las tribus analizadas; por el contrario, van den Berg (2005) recupera a estas tribus en una relación gradual donde Dendrobieae se encuentra basal y se separa del clado formado por Coeliineae, Podochileae y Phaiineae. Sin embargo, los resultados de este trabajo arrojan una relación cercana entre Coeliinae y Agrostophyllinae. Como se mencionó anteriormente, el soporte de los nodos es bajo en el cladograma de van den Berg *et al.* (2005), por lo que la topología encontrada en este trabajo no contradice la evidencia existente.

Las fechas de divergencia obtenidas son generalmente más antiguas a las fechas publicadas en otros estudios (Górníak *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2007); sin embargo, la mediana de las fechas, resultado de este análisis,

caen entre los rangos menores o mayores de los resultados de esos trabajos (Cuadro 8). Estas diferencias en las estimaciones generalmente están asociadas a las distintas variables y modelos evolutivos empleados en cada inferencia filogenética o estimación de reloj molecular (Brocchieri, 2001; Kelchner & Thomas, 2007). En otras palabras, cada inferencia está apoyada por los datos, supuestos y modelos bajo los cuales se realiza el análisis y no son una representación exacta de la realidad (Brocchieri, 2001; Johnson & Omland, 2004; Sullivan & Joyce, 2005). Esto complica el panorama verificadorista de las hipótesis filogenéticas y hace difícil comparar los resultados de análisis basados en diferente evidencia, ya que cada hipótesis generada puede corroborar una hipótesis previa pero no la puede falsificar (Popper, 2005; Sober 1988). En nuestro caso, las topologías recuperadas no pueden ser falsificadas por las topologías anteriores pero sí parcialmente corroboradas. Algo similar ocurre en el caso de las estimaciones de fechaje molecular; sin embargo, éstas pueden ser contrastadas con otro tipo de evidencia (e.g. geográfica, paleontológica, biogeográfica).

Las fechas de divergencia estimadas en este trabajo ponen en un marco temporal la biogeografía del género. Russell *et al.* (2010a) proponen, como conclusión de su análisis biogeográfico, al menos dos eventos de dispersión de África a América; sin embargo, carecen de un marco temporal que les permita corroborar el proceso por el cual este grupo de especies presenta una distribución actual en América. Los resultados del fechaje molecular sugieren que la evolución del género inició hace aproximadamente 23–38 ma cuando se separa de los ancestros de los otros miembros de la tribu Vandaeae, aunque comienza a divergir hace aproximadamente 9–22 ma cuando se empiezan a separar los ancestros de las actuales secciones del género. En ambos periodos de tiempo el continente ya se había separado lo suficiente de las demás masas de tierra que conformaban Gondwana (Sanmartín & Ronquist, 2004; Sanmartín *et al.*, 2001, 2007) por lo que es posible descartar un origen por vicarianza o dispersión por puentes de tierra.

La vicarianza es posible descartarla con base en la evidencia de las fechas de separación de los continentes de África y América, proceso que comenzó hace unos 135 ma y culminó con la completa separación del sur de Suramérica de Australia y Nueva Guinea entre 52 y 35 ma. En el primer periodo de tiempo los ancestros que dieron origen a la familia Orchidaceae aún no comenzaban a separarse de otros linajes de monocotiledóneas; en el segundo periodo de tiempo, los ancestros de la tribu Vandaeae comenzaban a separarse de otros linajes de la subfamilia Epidendroideae; por consiguiente, el ancestro que dio origen al género *Polystachya*, o a las especies americanas de éste, aún no aparecía en el escenario evolutivo.

En el caso de los puentes de tierra ocurre lo mismo, la información disponible sugiere que en el Hemisferio Norte las condiciones tropicales o sub-

tropicales favorables para el establecimiento de una flora tropical estuvieron presentes entre el Paleoceno medio (~60 ma) y el Eoceno temprano (~48 ma), lo que facilitó el intercambio de biota entre los continentes (Davis *et al.*, 2002, 2004; Tiffney, 1985; Wolfe, 1975; Zachos, 2001). En el Hemisferio Sur las masas de tierra estaban completamente separadas mucho antes de que el género comenzara a diversificarse (Sanmartín, 2001; Sanmartín & Ronquist, 2004; Sanmartín *et al.*, 2007). Por lo tanto, la presencia de las especies americanas no puede ser explicada por alguno de estos eventos.

El evento que puede explicar la evolución de las especies americanas de *Polystachya* en ese marco temporal es la dispersión a larga distancia; algo que también podemos decir del clado *Campylocentrum-Dendrophylax*, en la misma tribu. La dirección del evento de dispersión, de África a América, es soportada por la gran diversidad del género en África y la presencia en América de especies de una sola sección del género que se comparte entre ambos continentes. Estos eventos han sido propuestos para explicar disyunciones entre África y América en un marco temporal similar al encontrado aquí (Givnish *et al.*, 2004; Thulin *et al.*, 2012).

El análisis de dispersión-vicarianza sugiere una sucesión de eventos en la distribución del género que comenzó en el área de Malesia, a partir de la cual llega a colonizar el este de África, región donde el género comienza a diversificar y a expandir su área de distribución a otras zonas de África. En este punto alcanza el oeste de África central, área desde la cual se sugiere que parten los ancestros que dieron origen a las especies americanas del género (Russell *et al.*, 2010a), un evento que no puede ser falsificado por los resultados de este trabajo. Dos áreas de América parecen ser de gran importancia para la evolución del género en este continente. El área de Centroamérica parece ser el punto inicial desde el cual coloniza varias áreas hasta alcanzar Paraná y la Amazonia en Sudamérica. El área de distribución en estas áreas parece haberse expandido y contraído en diversas ocasiones, posiblemente como resultado de los cambios climáticos asociados a las glaciaciones (período en el cual se diversificaron las especies americanas), un evento que favoreció estos cambios en la distribución y evolución de muchos grupos de organismos en América y África (Anhuf *et al.* 2006; Haffer, 1969; Prance, 1981; Salo, 1987).

4.5. CONCLUSIONES

El conocimiento que se tiene en este momento del género nos permite concluir que han existido dos eventos independientes de dispersión a larga distancia de África a América en la historia evolutiva de las especies americanas de *Polystachya*. La evidencia del fechaje molecular nos permitió discernir

entre los posibles eventos que dieron origen a la distribución del género en América. El marco temporal en el cual evolucionó el género en América es corto y en un periodo de tiempo corto y con un gran número de cambios climáticos causados por las glaciaciones. Eventos de contracción y expansión de su distribución debieron ser comunes en la evolución del género bajo las condiciones antes mencionadas de oscilaciones climáticas. La actual distribución de las especies hace complicados los análisis biogeográficos, lo mismo que la falta de resolución en las relaciones filogenéticas de algunas especies. Sin duda es necesario estudios más detallados para resolver la historia evolutiva de las especies americanas, tanto en el espacio como en el tiempo.

4.6. REFERENCIAS

- Angulo, D.F., E. Ruiz-Sanchez & V. Sosa (2011). *Niche conservatism in the Mesoamerican seasonal tropical dry forest orchid Barkeria (Orchidaceae)*. *Evolutionary Ecology*, 26, 991-1010.
- Anhuf, D., M.-P. Ledru, H. Behling, F.W. da Cruz Jr., R.C. Cordeiro, T. van der Hammen, I. Karmann, J.A. Marengo, P.E. de Oliveira, L. Pessenda, A. Siffedine, A.L. Albuquerque & P.L. da Silva Dias (2006). *Paleo-environmental Change in Amazonian and African rainforest during the LGM*. *Palaeogeography, Paleoclimatology and Palaeoecology*, 239, 510-527.
- Brocchieri, L. (2001). *Phylogenetic inferences from molecular sequences: review and critique*. *Theoretical Population Biology*, 59, 27-40.
- Borsch, T., K.W. Hilu, D. Quandt, V. Wilde, C. Neinhuis & W. Barthlott (2003). *Noncoding plastid trnT-trnF sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 558-576.
- Brummitt, R.K. (2001). *World Geographical Scheme for Recording Plant Distributions*. Plant Taxonomic Database Standards No. 2. Hunt Institute for Botanical Documentation Carnegie Mellon University. Pittsburgh, USA. 137 p.
- Cameron, K.M., M.W. Chase, W.M. Whitten, P.J. Kores, D.C. Jarrell, V.A. Albert, T. Yukawa, H.G. Hills & D.H. Goldman (1999). *A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from rbcL nucleotide sequences*. *American Journal of Botany*, 86, 208-224.
- Carine, M.A. & H. Schaefer (2010). *The Azores diversity enigma: Why are there so few Azorean endemic flowering plants and why are they so widespread?* *Journal of Biogeography*, 37, 77-89.
- Carlswald, B.S., W.M. Whitten & N.H. Williams (2003). *Molecular phylogenetics of Neotropical leafless Angraecinae (Orchidaceae): Reevaluation of generic concepts*. *International Journal of Plant Sciences*, 164, 43-51.
- Carlswald, B.S., W.M. Whitten, N.H. Williams & B. Bytebier (2006). *Molecular*

- phylogenetics of Vandeae (Orchidaceae) and the evolution of leaflessness*. American Journal of Botany, 93, 770–786.
- Conran, J.G., J.M. Bannister & D.E. Lee (2009). *Earliest orchid macrofossils: Early Miocene Dendrobium and Earina (Orchidaceae: Epidendroideae) from New Zealand*. American Journal of Botany, 96, 466–474.
- Davis, C.C., C.D. Bell, S. Mathews & M.J. Donoghue (2002). *Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae*. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A., 99, 6833–6837.
- Drummond, A.J. & A. Rambaut (2007). *BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees*. BMC Evolutionary Biology, 7, 214.
- Drummond, A.J., B. Ashton, S. Buxton, M. Cheung, A. Cooper, J. Heled, M. Kearse, R. Moir, S. Stones-Havas, S. Sturrock, T. Thierer and A. Wilson (2010). *Geneious v5.3.6*, Biomatters Ltd., Wellington, New Zealand. Disponible en <http://www.geneious.com>
- Edgar, R.C. (2004). *MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput*. Nucleic Acids Research, 32, 1792–1797.
- Friis, E.M., K.R. Pedersen & P.R. Crane (2004). *Araceae from the early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons*. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A., 101, 16565–16570.
- Geerinck, D. (1980). *Repartition géographique d'orchidacees Africaines I: Polystachya Hook*. Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique, 50, 99–116.
- Givnish, T.J., K.C. Millam, T.M. Evans, J.C. Hall, J.C. Pires, P.E. Berry & K.J. Sytsma (2004). *Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapataceae and Bromeliaceae based on ndhF sequence data*. International Journal of Plant Sciences, 165, S35–S54.
- Górniak, M., O. Paun & M.W. Chase (2010). *Phylogenetic relationships within Orchidaceae based on a low-copy nuclear coding gene, Xdh: Congruence with organellar and nuclear ribosomal DNA results*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 56, 784–795.
- Gregory-Wodzicki, K.M. (2000). *Uplift history of the Central and Northern Andes: A review*. Bulletin of the Geological Society of America, 112, 1091–1105.
- Gustafsson, A.L.S., C.F. Verola & 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.
- Haffer, J. (1969). *Speciation in amazonian forest birds*. Science, 165, 131–137.
- Jacques, F.M.B., W. Wang, R.D.C. Ortiz, H.-L. Li, Z.-K. Zhou & Z.-D. Chen

- (2011). *Integrating fossils in a molecular-based phylogeny and testing them as calibration points for divergence time estimates in Menispermaceae*. *Journal of Systematics and Evolution*, 49, 25–49.
- Johnson, J.B. & K.S. Omland (2004). *Model selection in ecology and evolution*. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 101–108.
- Kelchner, S.A. (2000). *The Evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87, 482–498.
- Kelchner, S. & M. Thomas (2007). *Model use in phylogenetics: nine key questions*. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 87–94.
- Kodandaramaiah, U. (2010). *Use of dispersal-vicariance analysis in biogeography—A critique*. *Journal of Biogeography* 37, 3–11.
- Lartillot, N., T. Lepage & S. Blanquart (2009). *PhyloBayes 3: A bayesian software package for phylogenetic reconstruction and molecular dating*. *Bioinformatics* 25, 2286–2288.
- Maddison, D.R. & W.P. Maddison (2005). *MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Micheneau, C., B.S. Carlswald, M.F. Fay, B. Bytebier, T. Pailler & M.W. Chase, (2008). *Phylogenetics and biogeography of mascarene angraecoid orchids (Vandaeae, Orchidaceae)*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46, 908–922.
- Morley, R.J. & C.W. Dick (2003). *Missing fossils, molecular clocks, and the origin of the Melastomataceae*. *American Journal of Botany*, 90, 1638–1644.
- Morrison, D.A. (2008). *A framework for phylogenetic sequence alignment*. *Plant Systematics and Evolution*, 282, 127–149.
- Mytnik-Ejsmont, J. (2011). *A Monograph of the Subtribe Polystachyinae Schltr. (Orchidaceae)*. University of Gdansk, Gdansk, Polonia, 400 p.
- Mytnik-Ejsmont, J., D.L. Szlachetko & M. Górniak (2011). *Chelystachya, a new genus of the subtribe Polystachyinae (Orchidaceae)*. *Biodiversity: Research and Conservation*, 23, 15–27.
- Nicolas, V., A.D. Missoup, C. Denys, J. Kerbis Peterhans, P. Katuala, A. Coulloux & M. Colyn (2011). *The Roles of rivers and Pleistocene refugia in shaping genetic diversity in Praomys misonnei in Tropical Africa*. *Journal of Biogeography*, 38, 191–207.
- Nylander, J.A.A. (2004). *MrModeltest v2*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.
- Nylander, J.A., U. Olsson, P. Alstrom & I. Sanmartin (2008). *Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to dispersal-vicariance analysis of the thrushes (Aves: Turdus)*. *Systematic Biology*, 57, 257–268.
- Popper, K. (2005). *The Logic of Scientific Discovery*. Taylor & Francis Group, London, UK. 545 p.

- Posada D. & K.A. Crandall (1998). *Modeltest: Testing the model of DNA substitution*. Bioinformatics, 14, 817–818.
- Prance, G.T. (1981). *A review of the phytogeographic evidences for Pleistocene climate changes in the Neotropics*. Annals of the Missouri Botanical Garden, 69, 594–624.
- Ramírez, S.R., B. Gravendeel, R.B. Singer, C.R. Marshall & N.E. Pierce (2007). *Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator*. Nature, 448, 1042–1045.
- Ree, R.H. & S.A. Smith (2008). *Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis*. Systematic Biology, 57, 4–14.
- Ronquist, F. (1997). *Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography*. Systematic Biology, 46, 195–203.
- Russell, A., R. Samuel, B. Rupp, M.H.J. Barfuss, M. Safran, V. Besendorfer & M.W. Chase (2010a). *Phylogenetics and cytology of a pantropical orchid genus Polystachya (Polystachyinae, Vandeae, Orchidaceae): Evidence from plastid DNA sequence data*. Taxon, 59, 389–404.
- Russell, A., R. Samuel, V. Klejna, M.H.J. Barfuss, B. Rupp & M.W. Chase (2010b). *Reticulate evolution in diploid and tetraploid species of Polystachya (Orchidaceae) as shown by plastid DNA sequences and low-copy nuclear genes*. Annals of Botany, 106, 37–56.
- Rutschmann F. (2006). *Molecular dating of phylogenetic trees: A brief review of current methods that estimate divergence times*. Diversity and Distributions, 12(1), 35–48.
- Salo, J. (1987). *Pleistocene forest refuges in the Amazon: Evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data*. Annales Zoologici Fennici, 24, 203–211.
- Sanmartín, J. & F. Ronquist (2004). *Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns*. Systematic Biology, 53, 216–243.
- Sanmartín, J., H. Enghoff & F. Ronquist (2001). *Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic*. Biological Journal of the Linnean Society, 73, 345–390.
- Sanmartín, J., L. Wänntorp & R.C. Winkworth (2007). *West wind drift revisited: Testing for directional dispersal in the southern hemisphere using event-based tree fitting*. Journal of Biogeography, 34, 398–416.
- Sedano, R.E. & K.J. Burns (2010). *Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini)*. Journal of Biogeography, 37, 325–343.
- Smedmark, J.E.E., T. Eriksson & B. Bremer (2010). *Divergence time uncertainty and historical biogeography reconstruction – An example from Urophylleae (Rubiaceae)*. Journal of Biogeography, 37, 2260–2274.

- Sober, E. (1988). *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. The MIT Press, Cambridge, USA. 265 p.
- Sullivan, J. & P. Joyce (2005). *Model selection in phylogenetics*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 36, 445–466.
- Swofford D.L. (2003). *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony (and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Spalik, K., M. Piwczyński, C.A. Danderson, R. Kurzyńska-Mityn, T.S. Bone & S.R. Downie (2010). *Amphitropic amphiantarctic disjunctions in Apiaceae subfamily Apioideae*. Journal of Biogeography, 37, 1977–1994.
- Thiv, M., T. van der Niet, F. Rutschmann, M. Thulin, T. Brune & H.P. Linder (2010). *Old-new world and trans-African disjunctions of Thamnosma (Rutaceae): Intercontinental long-distance dispersal and local differentiation in the succulent biome*. American Journal of Botany, 98, 76–87.
- Thorne, J.L., H. Kishino & I.S. Painter (1998). *Estimating the rate of evolution of the rate of molecular evolution*. Molecular Biology and Evolution, 15, 1647–1657.
- Thulin, M., S.G. Razafimandimbison, P. Chafe, N. Heidari, A. Kool & J.S. Shore (2012). *Phylogeny of the Turneraceae clade (Passifloraceae s.l.): Trans-Atlantic disjunctions and two new genera in Africa*. Taxon, 61, 308–323.
- Tiffney, B.H. (1985). *The Eocene North Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere*. Journal of the Arnold Arboretum, Harvard University, 66, 243–273.
- van den Berg, C., D.H. Goldman, J.V. Freudenstein, A.M. Pridgeon, K.M. Cameron & M.W. Chase (2005). *An overview of the phylogenetic relationships within Epidendroideae inferred from multiple DNA regions and re-circumscription of Epidendreae and Arethuseae (Orchidaceae)*. American Journal of Botany, 92, 613–624.
- Voelker, G., R.K. Outlaw & R.C.K. Bowie (2010). *Pliocene forest dynamics as a primary driver of African bird speciation*. Global Ecology and Biogeography, 19, 111–121.
- Welch, J. & L. Bromham (2005). *Molecular dating when rates vary*. Trends in Ecology and Evolution, 20, 320–327.
- Wolfe, J.A. (1975). *Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary*. Annals of the Missouri Botanical Garden, 62, 264–279.
- Yang, Z. (2007). *PAML 4: Phylogenetic analysis by maximum likelihood*. Molecular Biology and Evolution, 24, 1586–1591.
- Yu, Y., A.J. Harris & X. He (2010). *S-DIVA (statistical dispersal-vicariance analysis): A Tool for inferring biogeographic histories*. Molecular Phylogenetics and Evolution, 56, 848–850.
- Yu, Y., A.J. Harris & X. He (2011). *RASP (reconstruct ancestral state in phylogenies) 2.0 b*. Sichuan University, Chengdu, China. Disponible en: <http://>

mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP

Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas & K. Billups (2001). *Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present*. *Science*, 292, 686–693.

CAPÍTULO 5.

Conclusiones generales

"... je n'en rencontrais point de si douteuse que je n'en tirasse toujours quelque conclusion assez certaine, quand ce n'eût été que cela même qu'elle ne contenoit rien de certain."

Descartes, 1637

En este punto del trabajo de investigación solo queda cuestionarnos si se cumplieron los objetivos de esta investigación y concluir sobre ello. En primer lugar abordaré la parte filogenética. En este sentido se cumplieron los objetivos y se propone una hipótesis de relaciones filogenéticas basadas en caracteres morfológicos. Las relaciones internas del análisis filogenético soportan la hipótesis de la existencia de tres grupos dentro de las especies americanas. Sin embargo, solo dos están bien conformados y relacionados cada uno a una especie africana. El otro grupo parece ser un punto intermedio entre ambos y cabe la posibilidad de que haya sido originado por hibridación entre miembros de estos dos grupos. Un evento no raro entre miembros de las especies americanas como sugiere la evidencia existente. Aunque es necesario estudios más detallados para corroborar o falsificar esa hipótesis.

Los objetivos taxonómicos se cumplieron y se obtuvo como resultado una nueva delimitación de las especies americanas de *Polystachya* basada en evidencia morfológica que une a cada una de ellas; además, las poblaciones que componen cada especie tienen una coherencia geográfica. En unos casos no fue posible resolver los problemas taxonómicos asociados a algunos de los nombres asociados a especies americanas del género. Principalmente a causa de la ausencia de material tipo, descripciones amplias o incertidumbre en la procedencia del ejemplar. Estos casos se dejaron provisionalmente bajo la sinonimia de la especie más similar de acuerdo a las descripciones o a las ilustraciones de las publicaciones originales, a espera de recopilar más información que falsifique esas hipótesis.

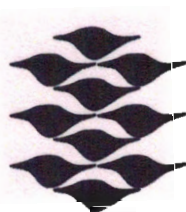
En la parte biogeográfica se cumplieron los objetivos de determinar los patrones de distribución de las especies americanas y su relación con la evolución del grupo. En este caso fue posible determinar que áreas como Mesoa América, Paraná y la Amazonia fueron de gran importancia para la evolución del grupo en América. El fechaje molecular permitió colocar en un marco temporal la evolución del género y el origen de las especies americanas. En este caso las fechas de divergencia apuntan a eventos de dispersión a larga

distancia, que basados en otra evidencia (mayor diversidad en África), apoya la hipótesis de una dirección del evento de África hacia América.

La información aquí recabada o generada es una pequeña aportación al conocimiento de la biología y evolución de las especies americanas del género, y aún queda mucho por hacer y resolver. Quedan abiertas aún preguntas sobre el origen híbrido de las especies americanas o la naturaleza tetraploide de la mayoría de las especies conocidas, o como afecta esto las relaciones filogenéticas entre las especies.

Este es solo un paso más en el cual la información generada permitirá el planteamiento de nuevas preguntas sobre el origen o evolución de un grupo de orquídeas.





CICY

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A.C.